VETERINARIA ITALIANA

Collana di Monografie

ASPETTI GENETICI NELLA GESTIONE DELLA FAUNA SELVATICA

di
Rita Lorenzini

CROCE AZZURRA S 1950

Veterinaria Italiana - Collana di Monografie
Aut. Trib. Teramo n. 299 del 16.5.1990

Questa monografia viene pubblicata in sostituzione del n. 14, ottobre-dicembre 1994

Fotocomposizione e selezioni: Edigrafital S.p.A. - Teramo
Progetto editoriale e stampa: Edigrafital S.p.A. - Teramo

SOMMARIO

PARTE PRIMA

Introduzione ..... Pag. 7

Variabilità genetica ..... » 15
Variabilità genetica e caratteristiche fenotipiche ..... » 19
Variabilità genetica e suscettibilità alle malattie infettive ... » 22

Il problema delle piccole popolazioni ..... » 30
Dimensione effettiva della popolazione ..... » 33
Perdita della variabilità genetica ..... » 35
Inbreeding o inincrocio ..... » 39
Numero dei fondatori ..... » 43
Struttura geografica delle popolazioni ..... » 46

Due esempi di gestione: lo stambecco delle Alpi e il lupo ... » 49
Lo stambecco delle Alpi (*Capra ibex ibex* L., 1758) ..... » 49
Il lupo (*Canis lupus* L., 1758) ..... » 56

PARTE SECONDA

Introduzioni, reintroduzioni e ripopolamenti: aspetti pratici . » 71
Selezione delle popolazioni dei fondatori ..... » 74
Selezione dei fondatori ..... » 80

Conseguenze genetiche dell'attività venatoria ..... » 82

Population genetics and game management (Günther B. Hartl)
Genetica di popolazione e gestione venatoria ..... » 89

Bibliografia ..... » 101

Glossario ..... » 116

PARTE PRIMA

Introduzione

Le popolazioni naturali di molte specie selvatiche subiscono l'impatto delle attività umane già da lungo tempo. La crescente ingerenza antropica sugli ecosistemi - alterazione dell'ambiente, riduzione e frammentazione degli habitat naturali, prelievo venatorio, reintroduzioni - ha portato alla necessità di organizzare dei piani di gestione per la salvaguardia delle popolazioni in pericolo e di programmare degli interventi di conservazione per le specie minacciate o in via di estinzione.

Un numero sempre maggiore di specie, come il cervo di Padre David (*Elaphurus davidianus*), il cavallo selvatico (*Equus przewalskii*) (Figura 1), l'addax (*Addax nasomaculatus*), esiste attualmente quasi solo in cattività, mentre sono tuttora in corso di realizzazione programmi per la conservazione in natura di alcune specie e sottospecie, quali il rinoceronte indiano (*Rhinoceros unicornis*), la tigre siberiana (*Panthera tigris altaica*), il bisonte europeo (*Bison bonasus*) (Figura 2), il gaur indiano (*Bos gaurus*), l'orice bianco (*Oryx leucoryx*), la scimmia leonina del Sud America (*Leontopithecus rosalia rosalia*), il condor della California (*Gymnogyps californianus*). Alcuni di questi programmi si sono già conclusi con esiti

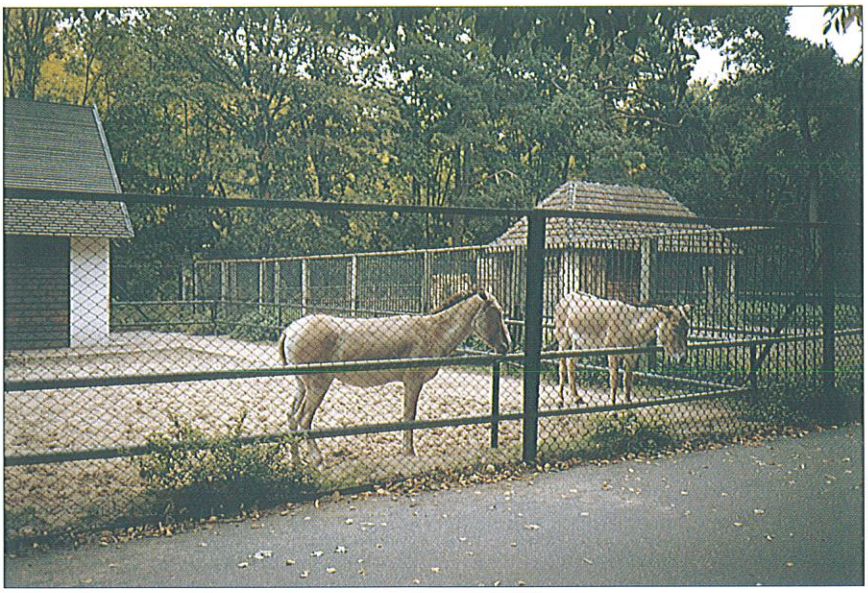


Foto: R. LORENZINI

Figura 1: Cavalli selvatici (*Equus przewalskii*). Zoo di Łódź, Polonia.



Foto: R. LORENZINI

Figura 2: Bisonte europeo (*Bison bonasus*) in cattività al Breeding Centre del Corpo Forestale di Łódź, Polonia.

favorevoli, come l'intervento sull'ultima popolazione di furetto dai piedi neri (*Mustela nigripes*), salvato dall'estinzione *in extremis* grazie ad un opportuno piano di riproduzione in cattività e ultimamente reimmesso con successo in natura.

In Italia si stanno attualmente valutando diverse proposte per la conservazione di specie rare come l'orso bruno europeo (*Ursus arctos*) (Figura 3), la lince (*Lynx lynx*) (Figura 4), il lupo (*Canis lupus*) (Figura 5). Altri progetti riguardano lo studio e la salvaguardia di popolazioni autoctone quali il cervo (*Cervus elaphus*) della Riserva Naturale del Boscone della Mesola (Figure 6 e 7), il capriolo (*Capreolus capreolus*) (Figura 8) del Gargano e quello dei Monti di Orsomarso.

In Italia i primi tentativi di gestione attiva della fauna selvatica, non ispirati da intenti venatori, ma con finalità conservazionistiche, erano affidati al buon senso degli operatori. Attualmente, grazie anche all'esperienza maturata all'estero, le strategie di gestione cominciano ad essere attuate secondo studi di fattibilità basati su opportuni criteri scientifici. Le conoscenze di carattere ecologico e biologico sono state le prime ad avere un forte impatto sulle questioni che riguardano la gestione e la conservazione del patrimonio faunistico. Al contrario, i principi di genetica



Foto: R. FICO

Figura 3: Orso bruno europeo (*Ursus arctos*).



Foto: R. FICO

Figura 4: Lince (*Lynx lynx*).



Foto: R. FICO

Figura 5: Lupo (*Canis lupus*).

hanno avuto fino a pochi anni fa un'applicazione piuttosto marginale. Oggi gli specialisti del settore tendono a creare gruppi di lavoro interdisciplinari per essere in grado di valutare ogni aspetto relativo alla gestione della fauna selvatica e per ridurre al minimo i rischi e le possibilità di insuccesso delle operazioni. Nell'ambito di questi gruppi il genetista di popolazione svolge un ruolo di fondamentale importanza.

Uno dei contributi che la genetica può offrire all'amministrazione delle risorse faunistiche è la comprensione del ruolo che i fattori genetici svolgono nella dinamica delle piccole popolazioni. In territori relativamente poco estesi come quello italiano la salvaguardia di una specie selvatica il più delle volte si riduce alla conservazione di nuclei spesso isolati e costituiti da un numero limitato di individui. La sopravvivenza di tali piccole popolazioni è legata sia a fattori ambientali (includendo tra questi anche la pressione antropica) sia a fattori intrinseci alla popolazione, quali la dinamica demografica e la struttura genetica. Individuare sistemi che consentano di valutare lo stato di "salute genetica" delle popolazioni naturali, che permettano cioè di individuarne il livello di variabilità, il tasso di *inbreeding* (o inincrocio) e gli effetti della deriva casuale, rappresenta quindi un valido supporto al buon esito degli interventi gestionali.



A

Foto: R. LORENZINI



B

Foto: R. LORENZINI

Figura 6: Cervi (*Cervus elaphus*) nel Boscone della Mesola, Ferrara. A) Punto di foraggiamento. B) Cervo maschio marcato. Dopo la cattura, gli effetti della sedazione rimangono visibili per qualche ora.

A



Foto: R. LORENZINI

B



Foto: R. LORENZINI



Figura 7: Catture di cervi al Boscone della Mesola, Ferrara. A) Operazioni di pesatura. B) Rilevazioni di misure biomediche. C) Risveglio dalla narcosi.



Figura 8: Capriolo (*Capreolus capreolus*).

Gli studi di genetica delle popolazioni sono particolarmente utili sia per la facilità di determinare le variazioni genetiche (in forma di frequenze geniche o genotipiche), sia per la sensibilità di queste variazioni ai fattori evolutivi e ai trascorsi demografici delle popolazioni. Inoltre, i dati sono facilmente trattabili dal punto di vista matematico e quindi di semplice applicabilità. Attualmente sono numerose le situazioni in cui le analisi teoriche della genetica di popolazione trovano una immediata ricaduta applicativa. Nel caso di popolazioni (soprattutto di grandi mammiferi) che hanno subìto pesanti contrazioni demografiche e che costituiscono la fonte esclusiva di soggetti per attuare operazioni di reintroduzione, si pone il problema di scegliere gli individui più adatti e di gestire in modo oculato, dal punto di vista genetico, i nuclei di fondazione.

Un'analisi degli alloenzimi effettuata su campioni di sangue o su biopsie di animali catturati dovrebbe essere il primo passo da compiere per operare la scelta qualitativa dei riproduttori. È infatti necessario che essi costituiscano un gruppo geneticamente eterogeneo, al fine di fornire la nuova popolazione del maggior numero possibile di alleli presenti nel *pool* genico parentale.

Le analisi genetiche permettono inoltre di stabilire la posizione tassonomica dei *taxa* a livello specifico e sottospecifico, e di verificare o avanzare ipotesi sull'origine autoctona delle popolazioni. Viene così limitato il rischio di commettere grossolani errori gestionali, ad esempio conservare il patrimonio genetico di animali in via di estinzione incrociando specie filogeneticamente lontane, o introdurre esemplari di diversa origine provocando l'inquinamento del *pool* genico di popolazioni autoctone.

Variabilità genetica

Uno dei fattori cui è legato il destino evolutivo di una popolazione è il potenziale di variabilità genetica in grado di consentirne l'adattamento a condizioni ambientali in continuo mutamento. La variabilità genetica è costituita dalle diversità esistenti fra individui di una stessa popolazione, fra popolazioni di una stessa specie o di specie diverse. Poiché sono codificate nei geni, tali differenze, originate per mutazioni del genoma, vengono ereditate da una generazione all'altra e sono alla base di ogni processo evolutivo.

Un gran numero di studi, condotti a partire dagli anni '60 su un ampio spettro di specie, ha reso disponibile una vasta letteratura che documenta l'esistenza di alti livelli di variabilità genetica nelle popolazioni naturali di molte specie animali (Tabella 1). Tra gli invertebrati, gli insetti e i molluschi risultano estremamente variabili, mentre tra i vertebrati i mammiferi mostrano un grado di variabilità intermedio tra quello dei rettili e degli uccelli (117). Non mancano casi di specie o sottospecie con variabilità genetica fortemente ridotta o quasi assente (Tabella 2) come nel caso dell'elefante marino (*Mirounga angustirostris*, 16), del leone asiatico (*Panthera leo persica*, 124, 125), del ghepardo (*Acinonyx jubatus*, 122, 123), del daino (*Dama dama*, 55, 130, 137) e del camoscio appenninico (*Rupicapra pyrenaica ornata*, 110) (Figura 9). Tuttavia, in tutti questi casi il monomorfismo riscontrato non rappresenta uno *status* genetico naturale delle specie, bensì è il risultato di drastici eventi demografici

Tabella 1: Variabilità genetica in alcuni vertebrati e invertebrati.

	H			P			Rif. bibl.
	N. di specie	media	SD	N. di specie	media	SD	
Vertebrati	551	0.054	0.059	596	0.226	0.146	(117)
Mammiferi	184	0.041	0.035	181	0.191	0.137	»
Grandi mammiferi	4	0.037	–	4	0.233	–	(159)
Roditori	26	0.054	–	26	0.202	–	»
Uccelli	46	0.051	0.029	56	0.302	0.143	(117)
Rettili	75	0.083	0.119	84	0.256	0.148	»
Anfibi	61	0.067	0.058	73	0.254	0.151	»
Pesci	183	0.051	0.035	200	0.209	0.137	»
Invertebrati	361	0.100	0.091	371	0.375	0.219	»
Molluschi	46	0.148	0.170	44	0.468	0.287	»
Crostacei	122	0.082	0.082	119	0.313	0.224	»
Insetti*	122	0.089	0.060	130	0.351	0.187	»
Drosophila	34	0.123	0.053	39	0.480	0.143	»

P = polimorfismo, H = eterozigosi. SD = deviazione standard.

* esclusa *Drosophila*

Tabella 2: Variabilità genetica in alcune specie e sottospecie di mammiferi.

Specie	N	L	H	P (%)	Rif. bibl.
Ghepardo *(Acinonyx jubatus)*	55	52	0.0	0.0	(122)
Leone asiatico *(Panthera leo persica)*	28	50	0.0	0.0	(125)
Daino *(Dama dama)*	18	15	0.026	6.6	(55)
	180	51	0.006	2.0	(137)
	794	30	0.0	0.0	(130)
Camoscio appenninico *(Rupicapra pyrenaica ornata)*	18	25	0.0	0.0	(110)
Uomo *(Homo sapiens)*	>100	104	0.063	31.7	(53)
Topolino delle case *(Mus domesticus)*	87	46	0.088	0.205	(143)

H = eterozigosi media, P = proporzione di *loci* polimorfi, N = numero di individui analizzati, L = numero di *loci* analizzati.

direttamente osservati o dedotti dalle indagini biochimiche sulla struttura genetica delle popolazioni attuali.

I numerosi studi effettuati dimostrano quindi che la maggior parte delle popolazioni naturali è altamente differenziata in quanto a grado di variabilità genetica. Resta ancora da stabilire la natura adattativa di tali differenze, nonché le forze coinvolte nel loro mantenimento o nella loro variazione (2, 43, 159).



Foto R. FICO

Figura 9: Camoscio appenninico (*Rupicapra pyrenaica ornata*).

Tecniche biochimiche e molecolari, quali l'elettroforesi di iso e alloenzimi (Figura 10), di DNA nucleare e mitocondriale, permettono di stimare i parametri che definiscono la struttura del *pool* genico di una popolazione, ne quantificano la variabilità e ne stabiliscono i rapporti (distanze genetiche) con popolazioni diversamente strutturate (Figura 11). Lo studio viene compiuto mediante l'analisi genotipica di un campione rappresentativo della popolazione in esame. Un gruppo casuale di *loci* (geni) viene scelto come campione a sua volta rappresentativo del genoma. In questo modo i valori osservati nel campione possono essere estrapolati alla popolazione globale. I parametri fondamentali per stimare la variabilità genetica nelle popolazioni naturali sono il *polimorfismo medio* (P), l'*eterozigosi media* (H) e il *numero medio di alleli per* locus (n). Il **polimorfismo** viene definito come la proporzione di *loci* che presentano varianti alleliche rispetto al totale dei *loci* esaminati. Un *locus* viene considerato polimorfo quando la frequenza dell'allele più comune è inferiore al 95 o al 99% (a seconda del criterio utilizzato). P è una misura di per sé arbitraria poiché il numero di geni variabili osservati dipende dal numero di individui esaminati: più ampio è il campione analizzato, maggiore è la probabilità di trovare varianti supplementari. È inoltre imprecisa in quanto *loci* poco polimorfi vengono trattati allo stesso modo di *loci* altamente polimorfi.

Il parametro a cui il polimorfismo medio deve sempre essere associato per avere una informazione completa sul grado di variabilità di una popolazione è l'**eterozigosi media**, vale a dire la frequenza media di individui eterozigoti per *locus*. Essere eterozigote ad un *locus* significa ricevere un allele diverso da ognuno dei genitori. L'eterozigosi stima la probabilità che due alleli presi a caso da una popolazione siano differenti ed è quindi un indicatore del potenziale genetico individuale o di una popolazione ai fini della flessibilità evolutiva. Gli studi elettroforetici indicano che in media gli individui sono eterozigoti al 5-10% dei *loci* e che mediamente una specie è polimorfica al 30-50% dei *loci* (117).

Il **numero medio di alleli per** *locus* è un indice di diversità allelica. Può essere considerato come il numero degli alleli che, qualora presenti con uguale frequenza, dovrebbero dare il valore dell'eterozigosi osservata in condizioni di accoppiamento casuale. Gli ultimi due parametri, eterozigosi e numero medio di alleli per *locus*, sono correlati, poiché due differenti alleli sono necessari per costituire un genotipo eterozigote. Le implicazioni gestionali sono invece piuttosto diverse. I capitoli successivi ne chiariranno l'applicazione a problemi specifici.

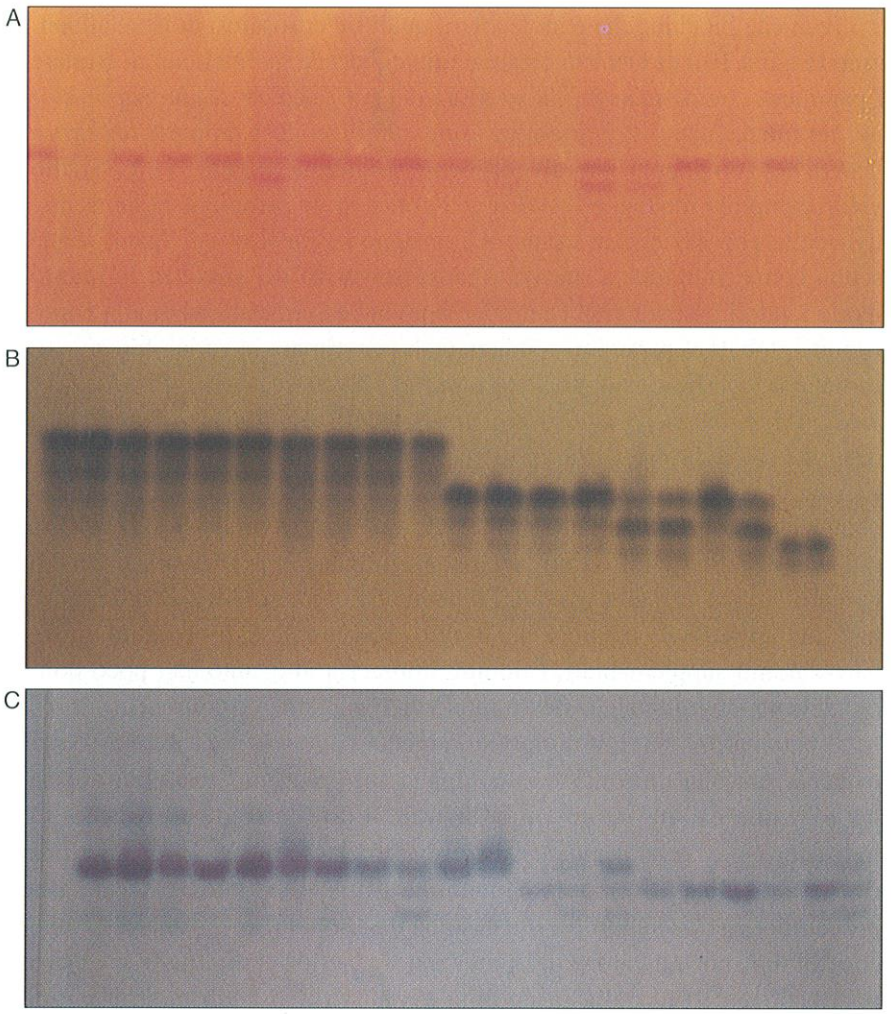


Figura 10: Profili elettroforetici di enzimi ottenuti da estratti di muscolo cardiaco. A) Enzima malico (MOD) di capriolo. Gli individui 2, 6, 11, 13, 14 da sinistra sono eterozigoti. I *pattern* enzimatici presentano due bande, di cui una corrisponde all'allele "b", presente in condizione omozigote in tutti gli altri individui analizzati. Convenzionalmente viene indicato con la lettera "b" l'allele che migra più lentamente, considerando che la direzione di migrazione va dall'alto verso il basso. L'altra banda corrisponde all'allele "a", i cui omozigoti non sono presenti in questa foto. B) Aspartato aminotransferasi (AAT) di chukar (primi dieci campioni da sinistra) e di coturnice (ultimi dieci campioni da sinistra). Le chukar sono monomorfe, e presentano tutte lo stesso *pattern* elettroforetico (omozigote per l'allele "c"). Nelle coturnici i campioni 3, 5, 6 da destra sono eterozigoti poiché presentano entrambe le bande degli omozigoti per l'allele "a" (campioni 1, 2 da destra) e degli omozigoti per l'allele "b" (campioni 4, 7, 8, 9, 10 da destra). C) Adenosina deaminasi (ADA) di cane (primi undici campioni da sinistra) e di lupo (ultimi nove campioni da sinistra). I cani sono tutti omozigoti per l'allele "b", mentre nei lupi i campioni 1 e 8 da destra sono eterozigoti poiché presentano sia la banda che corrisponde all'allele "b" (per il quale il campione 7 è omozigote) sia la banda che corrisponde all'allele "a" (per il quale sono omozigoti i campioni 2, 3, 4, 5, 6 e 9).

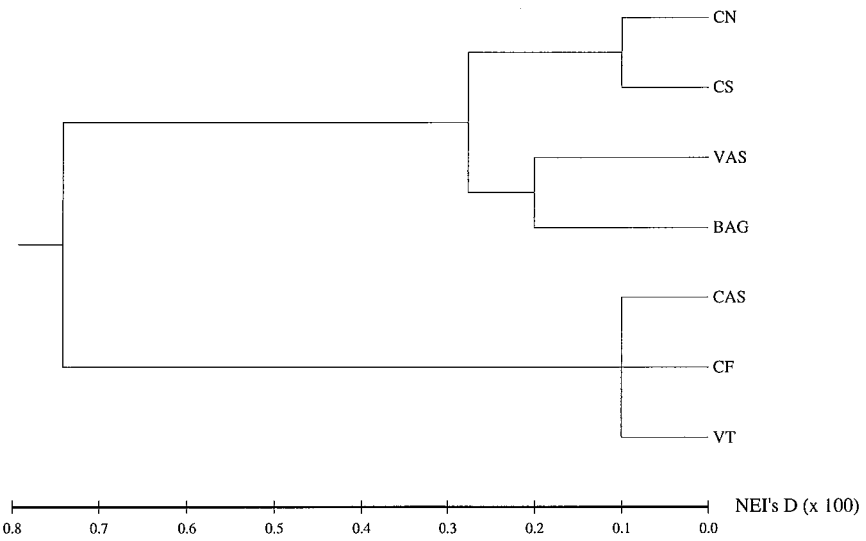


Figura 11: Relazioni genetiche tra popolazioni di capriolo delle province di Arezzo e Siena. Il dendrogramma è stato costruito su una matrice di distanze genetiche ottenute da dati elettroforetici. Sulla scala vengono indicati i valori di distanza genetica ricavati secondo la formula di Nei (1972). Le sigle rappresentano i siti di campionamento all'interno dei territori provinciali. CN = Crete Nord (SI), CS = Crete Sud (SI), VAS = Val d'Asso (SI), BAG = Bagnaia (SI), CAS = Casentino (AR), CF = Castiglion Fibocchi (AR), VT = Val Tiberina (AR). Si noti come le sottopopolazioni campionate all'interno di ognuna delle province formino due raggruppamenti separati, rivelando una corrispondenza fra struttura genetica e distribuzione geografica (da Lorenzini e coll., 1996).

Variabilità genetica e caratteristiche fenotipiche

L'influenza della variabilità genetica sulla variabilità morfologica è riconosciuta ormai da molti anni (95).

Numerosi esempi in letteratura suggeriscono inoltre l'esistenza di una *fitness* differenziale tra genotipi omozigoti ed eterozigoti, intendendo col termine *fitness* il contributo effettivo di un individuo alla generazione successiva. A livello individuale il grado di eterozigosi può condizionare alcuni tratti fenotipici quali lo sviluppo, il tasso di accrescimento ponderale, la fisiologia riproduttiva, la resistenza alle malattie (44). Pemberton e coll. (131) hanno riscontrato l'esistenza di associazioni positive tra variabilità genetica a certi *loci* strutturali e sopravvivenza post-natale nei piccoli di *Cervus elaphus*. Correlazioni significative fra eterozigosi e stabilità dello sviluppo sono state documentate per varie specie di vertebrati. In popolazioni di trote (*Salmo gairdneri*) e di altri salmonidi è stata dimostrata una correlazione negativa fra eterozigosi e grado di asimme-

tria fluttuante nei caratteri meristici, ovvero tra variabilità genetica individuale ed entità delle differenze nelle misure di strutture morfologiche a simmetria bilaterale (Figura 12). Si ritiene che il grado di asimmetria fluttuante rifletta il livello di disturbo accusato dall'embrione durante lo sviluppo ontogenetico. Gli individui meno asimmetrici si suppone posseggano migliori capacità omeostatiche, a vantaggio di uno sviluppo maggiormente equilibrato (87, 88, 89, 90).

Uno dei casi studiati più a fondo a proposito della relazione tra variabilità genetica e caratteri fenotipici, in particolare come risultato di anomalie dello sviluppo, è quello relativo al ghepardo (*Acinonyx jubatus*). La dinamica demografica di questa specie (popolazioni frammentate, sottoposte da eventi naturali ad estinzioni locali e a successive ricolonizzazioni da parte di pochi individui) ha determinato un rapido esaurimento del potenziale genetico. Studi sui polimorfismi alloenzimatici (Tabella 3) e indagini più recenti sulla variabilità del DNA di alcune specie di Felidi hanno infatti dimostrato che le popolazioni di ghepardo sono altamente omogenee sotto il profilo genetico (121, 122, 123). Ricerche ulteriori hanno messo in luce svariate anomalie morfologiche a carico di un

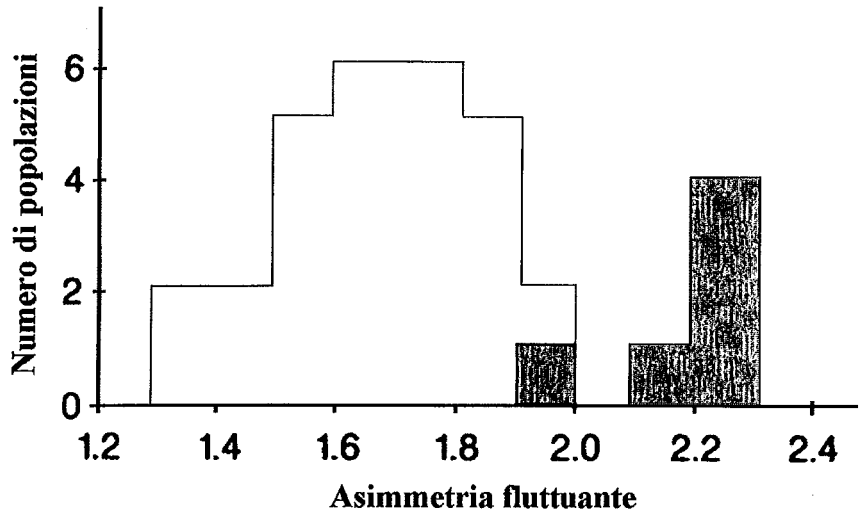


Figura 12: Distribuzione dei valori medi di asimmetria fluttuante (FA) in cinque caratteri a simmetria bilaterale di 33 popolazioni di trota arcobaleno (*Salmo gairdneri*) e di trota "cutthroat" (*Oncorhynchus clarki*). In ogni popolazione il valore di FA è stato calcolato come numero medio di caratteri asimmetrici per individuo. L'area ombreggiata rappresenta sei popolazioni nelle quali è stata riscontrata una ridotta variabilità genetica, come effetto di colli di bottiglia o di *inbreeding* sperimentale. Tali popolazioni mostrano livelli insolitamente alti di asimmetria fluttuante (ridisegnato da Leary e Allendorf, 1989).

Tabella 3: Stime di variabilità genetica in alcune specie di Felidae.

Specie	N	L	P (%)	H	Rif. bibl.
Felidae					
Ghepardo *(Acinonyx jubatus)*	55	52	0.0	0.0	(122)
Gatto domestico *(Felix silvestris catus)*	56	61	21.3	0.082	(120)
Leone *(Panthera leo)*	20	50	12.0	0.037	(118)
Gattopardo *(Leptailurus serval)*	16	49	12.2	0.033	»
Leopardo *(Panthera pardus)*	18	50	8.0	0.029	»
Caracal *(Caracal caracal)*	16	50	10.0	0.029	»
Tigre *(Panthera tigris)*	40	50	10.0	0.035	»
Ocelot *(Leopardus pardalis)*	6	48	20.8	0.072	»
Altri Mammiferi					
Topolino delle case *(Mus domesticus)*	87	46	20.5	0.088	(143)
Uomo *(Homo sapiens)*	>100	104	31.7	0.063	(53)

N = numero di individui analizzati, L = numero di *loci* analizzati, P = proporzione di *loci* polimorfi, H = eterozigosi media.

numero sorprendentemente alto di individui, ed un livello di asimmetria fluttuante del cranio significativamente maggiore rispetto ad altre specie di Felidi, evidenziando così una correlazione negativa tra eterozigosi ed omeostasi dello sviluppo (180).

Nella trota (*Salmo gairdneri*) sono state inoltre riscontrate correlazioni positive fra eterozigosi e resistenza alle malattie. Nelle indagini effettuate, gli omozigoti sono risultati più sensibili degli eterozigoti nei confronti di certe malattie batteriche (30). Anche il ghepardo risulta essere più suscettibile alle malattie. In particolare è stata evidenziata una minore resistenza ad alcune infezioni da coronavirus, tipiche dei felini domestici ma non di quelli selvatici (122).

Nel cervo coda bianca (*Odocoileus virginianus*), un cervide americano, è stato dimostrato che gli individui più eterozigoti presentano un tasso di accrescimento e dimensioni corporee maggiori (Tabella 4). Inoltre, nei maschi, alti valori di eterozigosi sono associati allo sviluppo di palchi con strutture più imponenti e maggiormente simmetriche.

A livello di popolazione, il grado di variabilità genetica può influire su caratteristiche di tipo collettivo quali la crescita demografica, il tasso di sopravvivenza e la capacità riproduttiva (fecondità, fertilità). Sebbene una precisa relazione causa-effetto tra eterozigosi e caratteri di *fitness* non sia stata tuttora stabilita (82, 151), le implicazioni gestionali per il controllo delle popolazioni selvatiche risultano comunque chiare. Nel caso di popolazioni reintrodotte, un basso livello di variabilità genetica può influenzarne la sopravvivenza a breve termine in seguito agli effetti

Tabella 4: Caratteri fenotipici significativamente correlati con l'eterozigosi nel cervo coda bianca (*Odocoileus virginianus*).

Carattere	Rif. bibl.
Numero medio di feti	(20)
Data del concepimento	»
Peso di maschi e femmine	»
Peso dei feti	(24)
Contenuto dei grassi nelle femmine	(25)
Dimensione dei palchi e simmetria fluttuante	(147, 149, 150)

negativi dell'*inbreeding*, resi tanto più drammatici quanto più alto è il carico genetico, vale a dire quanto maggiore è la frequenza degli alleli deleteri nella popolazione di origine. È comunque da sottolineare che il livello di variabilità genetica è specie-specifico e riflette l'effetto cumulativo dei processi evolutivi. Inoltre, i valori di variabilità riscontrati sono quelli che i supporti tecnici attualmente disponibili permettono di rilevare, senza tuttavia assicurare l'accesso all'intera gamma di variabilità genetica realmente presente in una popolazione. Così, relativamente ad alcune specie, bassi valori di eterozigosi non sono necessariamente sinonimo di un limitato potenziale evolutivo, né di un alto livello di *inbreeding* o tanto meno di una ridotta ereditabilità dei caratteri quantitativi con valore adattativo (21). Sono noti casi di specie con polimorfismo sensibilmente limitato che presentano tuttavia un notevole successo ecologico, come ad esempio il daino (*Dama dama*), al quale la mancanza di variabilità genetica non ha impedito di prosperare e diffondersi in un gran numero di ecosistemi diversi (55, 130, 137) (Figura 13). Per quanto riguarda la diversità allelica, essa influenza la sopravvivenza a lungo termine delle popolazioni. La perdita casuale di geni adattativi a favore della fissazione di altri non adattativi può determinare un abbassamento della *fitness* media della popolazione. Senza variabilità genetica sotto forma di diversità allelica, una popolazione può non essere più in grado di rispondere a nuove pressioni selettive.

Variabilità genetica e suscettibilità alle malattie infettive

Le malattie di tipo infettivo causate da microrganismi (virus, batteri, protozoi) hanno sempre influenzato la struttura demografica e genetica delle popolazioni selvatiche. L'azione regolatrice di tali patologie sulla dinamica delle popolazioni naturali era già stata individuata da Darwin (26),



Foto: R. FICO

Figura 13: Cervi (*Cervus elaphus*) e daini (*Dama dama*) nel Boscone della Mesola, Ferrara. La notevole adattabilità alimentare permette al daino di prosperare anche in ambienti che offrono scarse risorse trofiche come questo bosco planiziale. Il cervo, di gran lunga meno adattabile e con esigenze alimentari maggiori, risente sensibilmente della competizione col daino e riversa tuttora in condizioni fisiche assai precarie.

il quale riconobbe nelle epidemie un fattore limitante per la crescita geometrica delle popolazioni. Tuttavia, non esistono attualmente prove che indichino nelle malattie infettive insorte naturalmente la causa dell'estinzione di qualche specie non già compromessa da altri fattori. Lo scoppio di un'epidemia può però minacciare seriamente la sopravvivenza di intere popolazioni. Un esempio di quest'ultima eventualità è quello rappresentato dalla *rinderpest* o peste bovina, un'infezione causata da un paramixovirus. Alla fine del secolo scorso un'epidemia di *rinderpest* ha prodotto la morte del 95% degli esemplari di gnu (*Connochaetes gnou*) e di bufalo africano (*Syncerus caffer*) nell'Africa orientale, causando inoltre gravi problemi all'incolumità delle altre specie recettive durante la migrazione delle mandrie ammalate (133, 163).

Le infezioni da microrganismi patogeni rappresentano un rischio costante per le popolazioni selvatiche naturali. Le probabilità di tale rischio aumentano sensibilmente per la fauna selvatica di ecosistemi perturbati, nel caso di alterazioni dell'habitat o in seguito alla frammentazione degli areali. In natura, le popolazioni poco numerose e isolate sono particolarmente esposte. Il pericolo di contrarre infezioni diviene ancora

maggiore quando gli animali vivono in cattività o quando vengono impegnati in operazioni di reintroduzione o in traslocazioni. Gli animali che si riproducono in cattività sono continuamente minacciati dal pericolo di contrarre malattie infettive. È ormai diventato classico il caso del furetto dai piedi neri (*Mustela nigripes*), un mustelide americano la cui ultima, sparuta popolazione venne riscoperta nel 1981 in Wyoming (81). Fino ad allora la specie era considerata estinta da tutto l'antico areale del Nord America in seguito all'eradicazione delle prede naturali, i cani della prateria (*Cynomys* spp.). Alcuni degli ultimi esemplari di furetto vennero temporaneamente catturati e fatti riprodurre in cattività, nel tentativo di assicurare la sopravvivenza della specie. Nel 1984, quando l'intenso programma di conservazione sembrava dare i primi, positivi risultati, lo scoppio di un'epidemia di cimurro, contratto da due furetti selvatici, decimò tutti gli esemplari in cattività (186). Solo la tempestiva decisione di catturare e vaccinare gli ultimi 17 furetti rimasti in natura risparmiò l'estinzione allo sfortunato mustelide (155).

I fattori che contribuiscono all'insorgenza delle malattie infettive nelle popolazioni naturali sono numerosi. Gli elementi più incisivi sono rappresentati dalla virulenza specifica dei patogeni, dalla loro capacità di trasmettersi da un ospite all'altro e inoltre dalla capacità del sistema immunitario dell'ospite di rispondere all'infezione. Uno degli ulteriori fattori che facilitano l'aggressione nei confronti dell'ospite è costituito dall'estrema versatilità genetica degli agenti infettivi, virus e batteri in particolare, che permette loro di evolvere rapidamente e acquistare nuove proprietà patogeniche. La capacità di elaborare rapidamente nuovi antigeni conferisce ai microrganismi l'abilità di eludere le difese del sistema immunitario delle popolazioni ospiti, le quali impiegano più tempo ad adattare le proprie controffensive di difesa alle nuove strategie di attacco (78).

Anche la componente ambientale svolge un ruolo attivo come fattore che predispone l'insorgere delle malattie. Recentemente è emerso da studi di immunotossicologia che i contaminanti ambientali (organofosfati, pesticidi, metalli pesanti) sono in grado di compromettere gravemente l'abilità del sistema immunitario nei confronti della resistenza agli agenti infettivi, modificandone le strategie di difesa o sopprimendone l'attività (113, 144). L'utilizzo di specie sentinella per evidenziare precocemente l'ingresso di particolari agenti patogeni in certi ecosistemi è divenuto più frequente negli ultimi 20 anni e ha prodotto nuovi ed interessanti risultati sugli aspetti ecologici di molti parassiti e sulle caratteristiche delle infezioni da essi trasmesse (75, 142).

La crescente quantità di dati, accumulati negli ultimi decenni grazie alla integrazione di studi multidisciplinari, fa fortemente sospettare che le malattie infettive abbiano una grossa ricaduta sulle popolazioni selvatiche, relativamente a numerosi aspetti. Le malattie infettive possono influenzare le caratteristiche ecologiche e demografiche di una popolazione (27, 109, 172), sono in grado di variarne le attitudini comportamentali (23, 141) o definirne l'assetto genetico (50).

La necessità del controllo sanitario delle popolazioni selvatiche naturali è stata notevolmente sottostimata fino a quando non si è volto l'interesse alla pianificazione dei programmi di reintroduzione o di conservazione delle specie minacciate. Con l'aumento del numero di animali in pericolo o in via di estinzione, infatti, si sono moltiplicati i progetti che comprendono sia indagini di tipo sanitario ed epidemiologico, sia studi sulla variabilità genetica. È proprio da queste "indagini sul campo", concepite secondo una nuova filosofia della conservazione, che è emerso come, a livello di popolazione, la quantità di variabilità genetica sia un fattore critico per la suscettibilità alle malattie.

Nel ghepardo (*Acinonyx jubatus*), un felide sensibilmente depauperato dal punto di vista genetico (121), l'incapacità di rigettare trapianti di cute tra individui non imparentati ha evidenziato un livello di notevole monomorfismo a carico del Complesso Maggiore di Istocompatibilità (122). Tra le colonie di ghepardi africani è scoppiata recentemente un'epidemia di peritonite contagiosa dei felini (FIP) che ha provocato la morte del 60% degli esemplari in un periodo di soli tre anni. Lo stesso virus nel gatto domestico determina una mortalità solo dell'1%. La causa della suscettibilità di questa specie verso certi agenti patogeni normalmente poco pericolosi è stata messa in relazione proprio alla ridottissima variabilità genetica e alla conseguente uniformità di risposta delle difese immunitarie (122).

Ancora un altro esempio viene fornito dal bighorn (*Ovis canadensis*). Le popolazioni delle Montagne Rocciose, negli Stati Uniti occidentali, hanno subìto negli ultimi decenni una forte frammentazione a causa dell'incalzante sviluppo antropico e sono state ridotte in tante piccole popolazioni isolate. Uno studio sulla variabilità genetica delle singole subpopolazioni ha evidenziato un livello generale di variabilità molto limitato. La particolare suscettibilità alle infezioni polmonari, in particolare a quelle da *Pasteurella* spp., è risultata significativamente correlata con la mancanza di una sufficiente diversificazione della risposta immunitaria, considerata come un riflesso del monomorfismo genetico (29).

I risultati degli studi appena citati hanno fatto pensare che l'uniformità genetica sia un cofattore significativo per l'insorgenza di malattie epidemiche nelle popolazioni selvatiche naturali. Si presume infatti che ad una omogeneità di tipo genetico corrisponda una conforme uniformità di risposta del sistema immunitario agli agenti patogeni. Gli esiti di una malattia infettiva sull'intera popolazione dipendono fortemente dalle differenze individuali, vale a dire dalla capacità posseduta anche solo da alcuni individui di resistere agli attacchi dei patogeni e di superare l'infezione. Da qui deriva l'importanza della eterogeneità, poiché minore è la diversità genetica, inferiore è la probabilità di trovare geni per la resistenza. Una volta che l'agente patogeno si è introdotto in uno o pochi individui, esso si propaga velocemente nella popolazione se nessun ospite è in grado di reagire efficacemente all'aggressione.

Come già anticipato da Darwin (26), le malattie infettive possono rappresentare un fattore decisivo per l'evoluzione delle specie (50, 102, 187). L'influenza degli agenti infettivi si manifesta come coevoluzione del rapporto ospite-parassita. L'equilibrio che si stabilisce è il risultato dell'azione selettiva che svolgono i parassiti (Figura 14). Così come i predatori

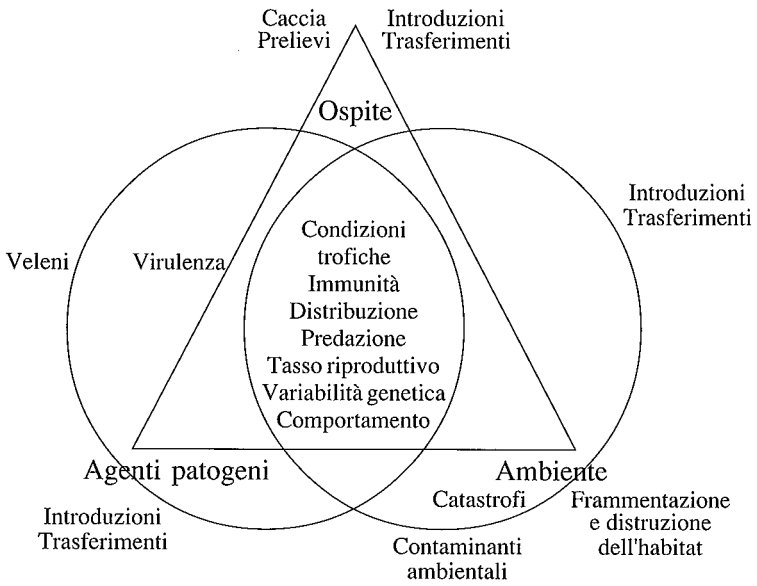


Figura 14: Rappresentazione schematica delle interazioni fra ospite, agente patogeno e componenti ambientali. Al di fuori dei cerchi sono rappresentati i fattori di origine antropica.

svolgono un ruolo fondamentale per il successo delle popolazioni naturali di prede, allo stesso modo i patogeni agiscono attraverso la selezione degli individui più resistenti, contribuendo così attivamente al processo evolutivo. Indirettamente, tale selezione determina una scelta differenziale dei genotipi. L'effetto sulla struttura genetica di popolazione si rivela come variazioni delle frequenze geniche.

La maggior parte dei *loci* interessati dal processo selettivo subiscono la selezione passivamente. In genere essi non sono responsabili in modo specifico della resistenza alla malattia, ma per lo più si trovano fisicamente associati a pochi geni responsabili direttamente della resistenza. Ciò può comportare delle gravi conseguenze per la sopravvivenza a lungo termine e per le potenzialità evolutive di una popolazione. È possibile infatti che questo processo di selezione indiretta determini la perdita di alleli favorevoli, mentre favorisca la fissazione di alleli svantaggiosi. Tuttavia, i genotipi dei sopravvissuti ad una epidemia, rimasti perché resistenti, verosimilmente assumono un valore adattativo.

Quando la malattia aggredisce buona parte dei componenti di una popolazione, può provocarne la drastica riduzione numerica. Il crollo demografico a sua volta può esasperare la suscettibilità ai problemi di carattere genetico che affliggono le piccole popolazioni. Così, gli effetti della deriva, dei colli di bottiglia, dell'*inbreeding*, nonché la maggiore esposizione ai fattori casuali (alterazione del rapporto fra i sessi, successo dei predatori, scomparsa delle prede naturali) sono in grado di compromettere seriamente la sopravvivenza di una popolazione (Figura 15). In questi casi, le specie in questione possono diventare anche passibili di estinzione.

La maggior parte delle informazioni storiche relative alle malattie e ai parassiti degli animali selvatici sono state estrapolate da studi su individui isolati, piuttosto che sulle popolazioni nel loro complesso. L'approccio epidemiologico alle indagini sulla fauna selvatica è di recente applicazione (9). Dopo una prima fase in cui gli studi epidemiologici venivano effettuati non con una programmazione rigorosamente e specificamente pianificata, ma come appendice di altri campi di interesse, intorno gli anni '70-'80 le indagini sanitarie sulle popolazioni selvatiche cominciarono ad essere condotte secondo un'ottica epidemiologica, attraverso un miglioramento delle tecniche di campionamento ed una rigorosa applicazione delle analisi statistiche (171).

Le ricerche di tipo parassitologico sono state le prime investigazioni sanitarie condotte sulla fauna selvatica ed hanno contribuito largamente alle conoscenze attuali. Tuttavia, solo di rado i risultati di tali indagini

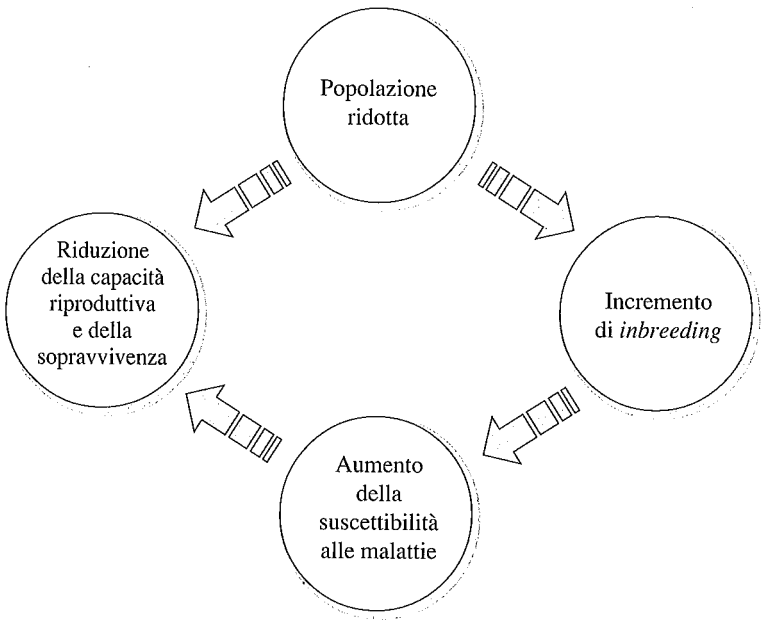


Figura 15: Gli effetti dell'*inbreeding* sulla sopravvivenza, la capacità riproduttiva, la suscettibilità alle malattie si esprimono attraverso la riduzione numerica della popolazione. A sua volta il calo demografico determina un ulteriore aumento della consanguineità. Teoricamente questo "vortice" *inbreeding*/malattie è in grado di provocare l'estinzione della popolazione.

hanno oltrepassato i confini del mero elenco di protozoi, elminti, artropodi e si sono confrontati con i risultati di altri campi di indagine, quali la patologia o la biologia delle popolazioni.

È soltanto in questi ultimi anni, grazie alle numerose esperienze acquisite di recente, che lo studio delle popolazioni selvatiche naturali viene affrontato secondo un'ottica multidisciplinare, affiancando le attività di diversi campi di ricerca e integrandone i risultati a favore di una visione complessiva dei problemi.

Ultimamente si stanno esplorando nuove strategie di gestione sanitaria basate sul "*risk assessment*", vale a dire sulla valutazione dei rischi associati alle malattie infettive, in particolare a quelle con diffusione epidemica, che corrono gli animali selvatici in natura e in cattività, in relazione alla propria struttura genetica e demografica (5, 28). Sono già a punto modelli matematici che permettono di esaminare gli effetti potenziali delle infezioni sulla vitalità a lungo termine delle popolazioni (Figura 16). Tali modelli sono in grado inoltre di suggerire proposte

innovative, al fine di limitare i livelli di rischio non accettabili, attraverso opportuni schemi di vaccinazioni o mediante altri interventi sanitari *ad hoc* (83, 102).

Studiare l'interazione fra l'aspetto ecologico, genetico ed epidemiologico è di fondamentale importanza se si vuole comprendere l'evoluzione delle popolazioni naturali. È ormai accertato che la predisposizione alle malattie coinvolge il fattore genetico e che la componente ambientale gioca un ruolo critico nello sviluppo e nella progressione delle malattie. L'impostazione di concrete strategie di gestione sanitaria, secondo un modello interattivo che coinvolga le conoscenze di genetica ed ecologia, rappresenta un vero e proprio campo di studio che sta muovendo i primi passi appunto in questi ultimi anni. Ma è già parso chiaro che solo unendo gli sforzi di più settori della ricerca sarà possibile capire quale sia il ruolo della variabilità genetica negli sviluppi epidemiologici delle malattie, permettendo così di predire e controllare le patologie infettive nelle popolazioni naturali.

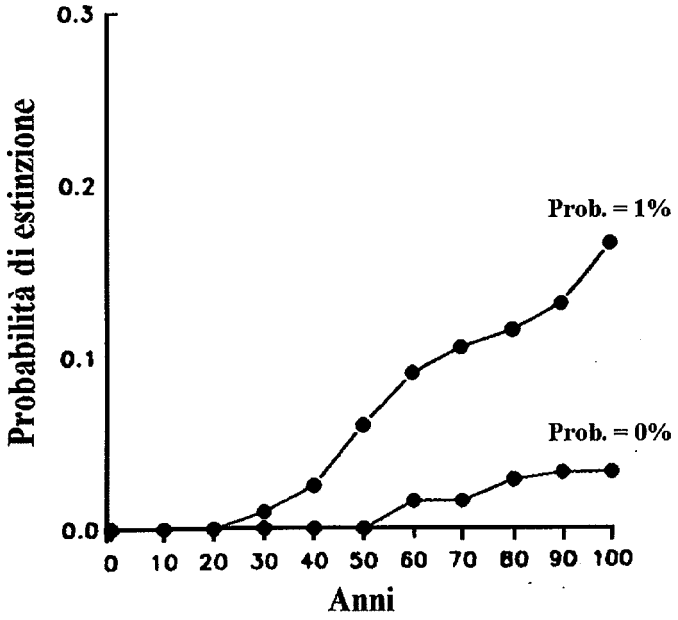


Figura 16: Probabilità di estinzione della popolazione di scimmia leonina (*Leontopithecus rosalia rosalia*), simulata al computer mediante il programma VORTEX (Lacy, 1992). La probabilità che lo scoppio di un'epidemia provochi una mortalità del 75% è stata posta arbitrariamente pari all'1%. Il confronto con una popolazione non affetta da malattie, e quindi non suscettibile di estinzione, mostra un aumento della probabilità di estinzione del 14%. È un valore che determina un rischio di lieve entità, se calcolato annualmente, ma tale da rendere la popolazione non vitale nel lungo periodo (ridisegnato da Ballou, 1993).

Il problema delle piccole popolazioni

Uno degli argomenti della genetica di popolazione che interessa maggiormente la gestione è quello relativo allo studio delle **popolazioni finite**, ovvero delle piccole popolazioni.

La riduzione numerica di una popolazione può essere il risultato di eventi naturali improvvisi (calamità ambientali) o graduali (estinzione delle prede, successioni di comunità ecologiche). Può inoltre essere determinata da eventi artificiali quali introduzioni o reintroduzioni. In aggiunta, la contrazione degli habitat naturali, che attualmente sta interessando molte parti del pianeta, spesso costringe le specie a vivere in piccole popolazioni isolate, determinandone a volte l'estinzione locale. Calcoli teorici dimostrano che quanto più una popolazione è di ridotte dimensioni, tanto più alta è la probabilità che vada incontro ad estinzione (184).

Le piccole popolazioni sono dunque vulnerabili. Ciò le rende di frequente oggetto di piani gestionali volti ad assicurarne la sopravvivenza e ad evitare tutta una serie di effetti negativi che la riduzione numerica comporta. Una delle cause di tale vulnerabilità è rappresentata dalla particolare sensibilità delle piccole popolazioni alle fluttuazioni ambientali. Rispetto alla capacità di sopravvivenza, la riduzione delle dimensioni produce in una popolazione effetti a breve termine, rappresentati dalla impossibilità di rispondere dal punto di vista demografico a variazioni ambientali improvvise, ed effetti a lungo termine, determinati dalla incapacità di reagire dal punto di vista genetico a nuove pressioni selettive. La perdita di variabilità genetica, in termini sia di eterozigosi media che di diversità allelica, è una delle conseguenze più temute della riduzione dimensionale, poiché l'eterogeneità dei *pool* genici rappresenta la fonte principale dei processi evolutivi di adattamento.

Mentre nelle popolazioni naturali di grandi dimensioni è il bilancio tra gli eventi casuali e i fattori selettivi che ne mantiene la vitalità nel breve e lungo periodo, nelle piccole popolazioni, con scarsa potenzialità evolutiva, la sopravvivenza viene a dipendere direttamente da fattori stocastici demografici, ambientali, genetici (deriva genetica) e non più dalle forze adattative. Anche l'insularizzazione, vale a dire la mancata possibilità di scambi genetici tra demi (flusso genico) è un fattore che contribuisce ulteriormente alla possibilità di estinzione locale (Figura 17). Oltre a determinare un aumento delle distanze genetiche tra popolazioni come effetto della deriva genetica, l'isolamento impedisce il mantenimento di una unità complessivamente panmittica, in grado di minimizzare i rischi



Foto: R. LORENZINI

Figura 17: I cervi della Mesola rappresentano l'ultimo nucleo autoctono dei cervi della Padania. La popolazione attualmente esistente conta non più di 60 esemplari (Mattioli, com. pers.). La ridotta dimensione espone la popolazione agli effetti di eventi stocastici demografici (legati alla variabilità dei tassi di natalità e mortalità) e genetici (associati alla deriva). In mancanza di provvedimenti gestionali immediati, atti a migliorare le condizioni fisiche generali degli animali e a favorire l'incremento demografico, questa preziosa popolazione correrà seriamente il rischio di scomparire per sempre dal panorama faunistico italiano (Mattioli, 1990, 1993a, 1993b).

dovuti ad episodici crolli demografici o a fenomeni localizzati di erosione della variabilità genetica.

L'estinzione locale di una popolazione può rappresentare la scomparsa della specie in un certo ambiente. Se l'areale è ristretto e frammentato, se la biologia della specie non permette veloci riprese demografiche, la sopravvivenza della specie stessa può correre seri pericoli. I grandi mammiferi, ungulati e carnivori, sono i più suscettibili a tali rischi poiché vivono a lungo, hanno lunghi tempi generazionali e una natalità mediamente bassa. Alcune specie, per esempio di ungulati, sono inoltre caratterizzate da sistemi riproduttivi poliginici che di fatto riducono la dimensione effettiva della popolazione (si veda il paragrafo successivo) e di conseguenza le potenzialità di incremento numerico.

Ultimamente sono stati sviluppati metodi di simulazione al computer che permettono di elaborare previsioni circa la dinamica demografica e genetica delle piccole popolazioni. Nel caso di specie minacciate o in pericolo di estinzione, tali modelli sono in grado di apportare un valido contributo alla programmazione delle specifiche strategie di conservazio-

ne (5). Questo tipo di approccio numerico ha prodotto dei modelli teorici di stampo probabilistico (noti nell'insieme come *Population Viability Analysis*, PVA) capaci di riconoscere e valutare quantitativamente i fattori di rischio che influenzano le probabilità di estinzione e di perdita di variabilità genetica di una popolazione.

Nelle simulazioni viene effettuata l'analisi simultanea e integrata di informazioni di carattere biologico, sanitario, demografico, ecologico e genetico (158, 160). Lo scopo è quello di suggerire le strategie di gestione di volta in volta più idonee a preservare nel lungo periodo la vitalità di popolazioni vulnerabili. Procedure di tal genere sono già state applicate in programmi per la conservazione di alcune forme altamente minacciate, quali il rinoceronte di Giava (*Rhinoceros sondaicus*, 157), il puma della Florida (*Felis concolor coryi*, 156), la scimmia leonina (*Leontopithecus rosalia rosalia*, 5), il condor della California (*Gymnogyps californianus*).

In Italia la PVA è stata applicata da Ciucci e Boitani (22) allo scopo di identificare i fattori di rischio nella popolazione italiana di lupo e di valutare possibili soluzioni gestionali in grado di assicurarne la sopravvivenza per un periodo di almeno 100 anni (Tabella 5).

Alcuni parametri che definiscono la struttura di una popolazione sono di estrema importanza per la gestione della popolazione stessa, in particolar modo se di dimensioni limitate. Nei capitoli che seguono verranno trattati in un'ottica genetica argomenti inerenti la dimensione effettiva di una popolazione, le conseguenze dell'*inbreeding*, l'effetto fondatore e la struttura geografica delle popolazioni. È infatti la conoscenza di tali aspetti che permette di applicare le strategie di una corretta gestione genetica delle popolazioni naturali.

Tabella 5: Previsioni relative alla sopravvivenza di una popolazione di lupi in cattività secondo i risultati ottenuti mediante l'applicazione della *Population Viability Analysis*. Si assume che il 60% delle femmine e il 100% dei maschi partecipino alla riproduzione e che vi sia un rapporto tra i sessi pari a 1:1 (da Ciucci e Boitani, 1991).

Mortalità nei giovani (%)	K	Dimensione media delle cucciolate	Probabilità di estinzione (50 anni)	Eterozigosi ritenuta (50 anni)	Probabilità di estinzione (100 anni)	Eterozigosi ritenuta (100 anni)
30	110	2.5	0	87%	0	76%
50	110	2.5	0	87%	0	80%
30	110	3.0	0	88%	0	78%
50	110	3.0	0	88%	0	81%

K = costante che include i parametri ecologici e ambientali relativi alle condizioni di cattività.

Dimensione effettiva della popolazione

In una popolazione, il numero di individui che si riproduce e contribuisce realmente con i propri geni al patrimonio ereditario delle generazioni successive rappresenta la **dimensione effettiva** (N_e). In assenza di selezione, mutazione e migrazione questo parametro demografico rappresenta il fattore che influenza maggiormente il livello di variabilità genetica di una popolazione. Nelle popolazioni a numerosità limitata i geni tendono a diffondersi in condizione omozigote in seguito alla perdita degli alleli meno frequenti o, ancor di più, di quelli rari. La riduzione della dimensione determina infatti variazioni *casuali* nelle frequenze geniche, con probabilità di fissazione di una delle alternative alleliche dei geni (deriva genetica) e di riduzione del grado di eterozigosi (Figura 18).

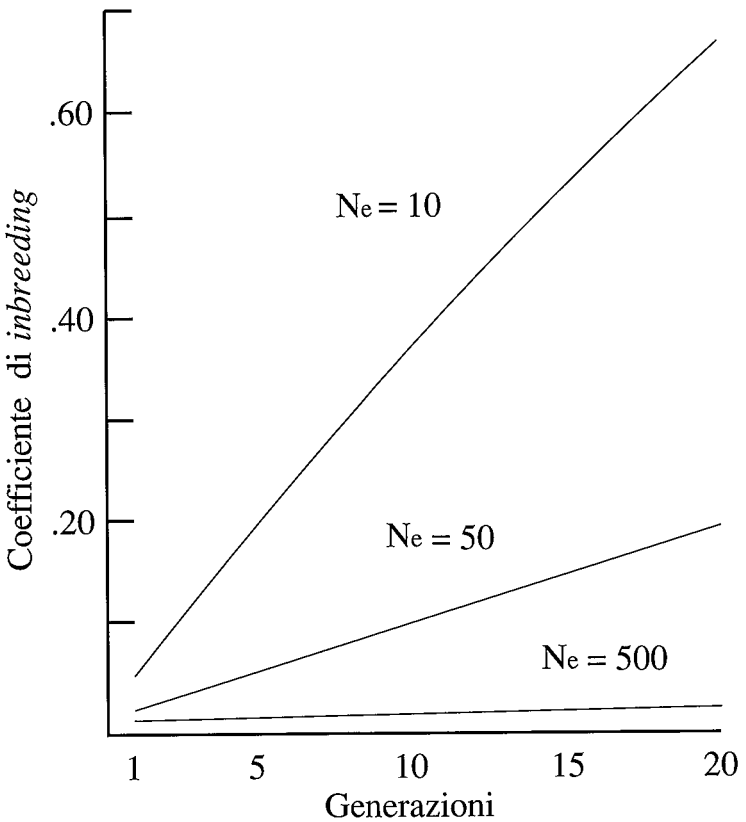


Figura 18: Variazioni nel tempo (misurato in generazioni) del coefficiente di *inbreeding* in popolazioni rispettivamente di dimensioni effettive pari a 10, 50 e 500.

L'intensità di entrambi gli effetti è legata alla dimensione effettiva della popolazione (Figura 19).

Nella maggior parte delle popolazioni naturali il valore di N_e non corrisponde alla stima della dimensione ottenuta tramite censimenti (N). In genere N è superiore a N_e poiché gli individui di un qualche successo riproduttivo sono sempre in numero inferiore rispetto alla totalità della popolazione.

I principali fattori naturali da cui dipende la dimensione effettiva di una popolazione sono costituiti da:

1) *fluttuazioni demografiche*, che possono avvenire in seguito a variazioni delle disponibilità trofiche, ad aggressioni massive di patogeni o a fattori di origine antropica;
2) *un rapporto tra i sessi diverso da 1:1*, in cui il contributo dei due sessi alle generazioni future è sbilanciato a favore dell'uno o dell'altro sesso. È il caso di molte specie di ungulati (cervo, daino, stambecco, muflone, ecc.) il cui sistema riproduttivo poliginico (per esempio *harem, lek*) determina un sensibile scostamento di N_e da N. Rappresenta la regola

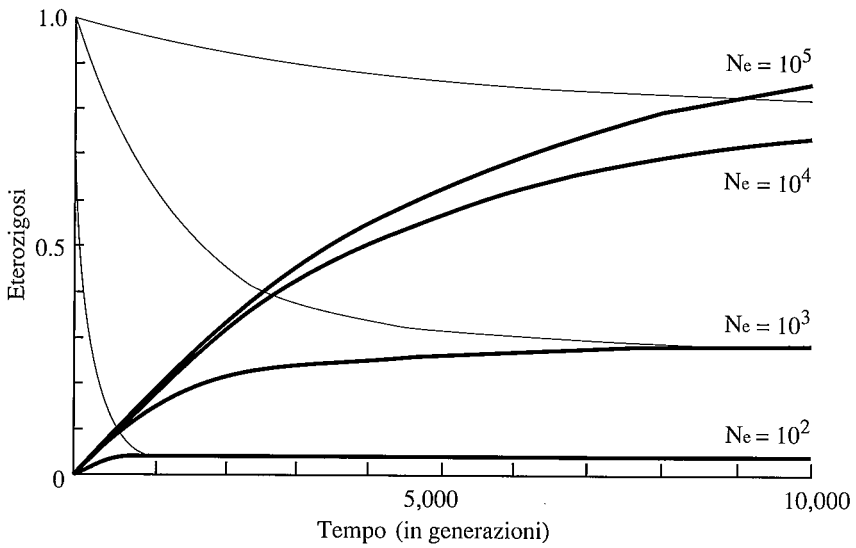


Figura 19: Eterozigosi, calcolata in funzione del tempo (misurato in generazioni), relativa a popolazioni con dimensioni effettive (Ne) diverse. Le piccole popolazioni mantengono nel tempo valori ridotti di eterozigosi, mentre le popolazioni ampie raggiungono livelli alti di variabilità genetica.che, a parità di tempo, sono proporzionali alla dimensione effettiva (ridisegnato da Nei e coll., 1975).

nei canidi selvatici a struttura gerarchica, come ad esempio il lupo, dove solo la coppia dominante del branco si riproduce;

3) *un numero di progenie per famiglia non distribuito casualmente*, dove cioè alcune coppie hanno una prole numerosa e altre non ne hanno affatto. Nei grandi mammiferi questa situazione è assai comune a causa della sovrapposizione delle generazioni. Dalle distribuzioni del numero di figli per coppia è stato calcolato che in molte specie N_e varia dallo 0.60 allo 0.85% della popolazione censita (108);
4) *un potenziale riproduttivo diverso nelle varie classi di età.*

È stato proposto che una popolazione in equilibrio di dimensione effettiva pari a circa 500 è in grado di mantenere un livello di variabilità genetica nei caratteri quantitativi tale da assicurare il mantenimento di un potenziale evolutivo sufficiente per la vitalità a lungo termine (39). $N_e = 500$ rappresenta quindi la soglia in cui le forze selettive controbilanciano le forze casuali della deriva, in cui la variabilità genetica viene persa alla stessa velocità con cui viene rinnovata per mutazione. Se 500 individui assicurano la sopravvivenza nel lungo periodo, esiste un valore minimo di N_e al di sotto del quale una popolazione non dovrebbe mai scendere senza che ne venga compromessa la sopravvivenza a breve termine. $N_e = 50$ è stata suggerita come la minima dimensione effettiva capace di mettere al riparo una popolazione dal rischio di un abbassamento della variabilità genetica e di un rapido incremento dell'omozigosi dovuto all'*inbreeding* (52).

Il calcolo di N_e si ottiene utilizzando le stime di variabilità genetica derivate dalle analisi elettroforetiche sui polimorfismi proteici, oppure avvalendosi dei parametri demografici. L'intervento di numerosi fattori concomitanti, quali la struttura geografica delle popolazioni, l'assenza o l'entità del flusso genico, per dirne solo alcuni, rende la stima di N_e difficile da ottenere con ragionevole sicurezza, sia calcolandola direttamente tramite i metodi demografici, sia attraverso le tecniche indirette dell'analisi genetica.

Perdita della variabilità genetica

Il collasso numerico di una popolazione e la conseguente riduzione della dimensione effettiva (effetto collo di bottiglia) può avere origine da eventi naturali (una improvvisa o graduale variazione dell'ambiente che lascia un numero ristretto di superstiti) o da cause artificiali (ad esempio

un eccessivo prelievo a scopo venatorio). Dal punto di vista genetico tali eventi determinano conseguenze di carattere quantitativo e qualitativo. Quantitativamente si avrà una riduzione dell'eterozigosi media della popolazione, mentre qualitativamente si assisterà alla scomparsa degli alleli presenti in bassa frequenza. La contrazione numerica determina un rapido aumento dell'omozigosi in seguito al fenomeno della deriva genetica. Poiché la perdita dei genotipi è casuale, gli alleli rari hanno una maggiore probabilità di essere persi (Figura 20). Al contrario, gli alleli ad alta frequenza tendono a fissarsi in condizione omozigote. Il risultato è un calo della variabilità complessiva della popolazione.

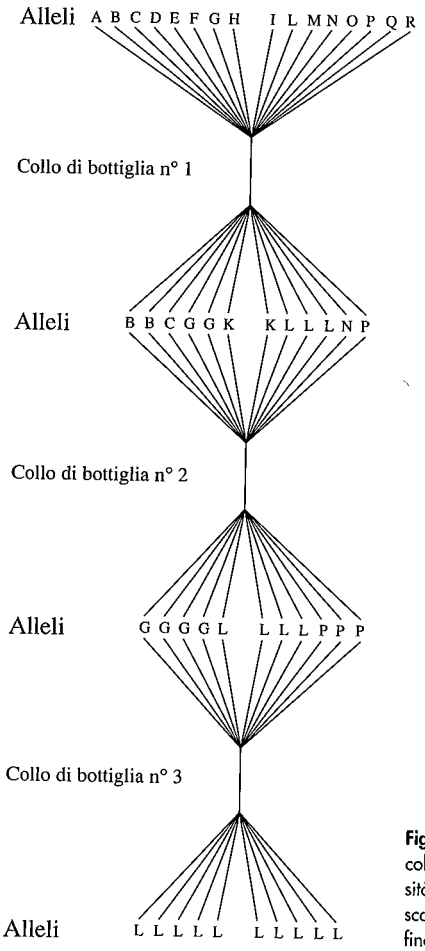


Figura 20: Rappresentazione schematica degli effetti che colli di bottiglia ripetuti nel tempo provocano sulla diversità allelica. Si noti come la variabilità degli alleli decresca con l'aumentare del numero dei colli di bottiglia subiti fino a determinare il completo monomorfismo allelico.

Dalla severità del collo di bottiglia dipende direttamente la drasticità delle conseguenze genetiche. In genere il decremento di eterozigosi è la conseguenza meno drammatica. Le previsioni teoriche della genetica di popolazione classica indicano che colli di bottiglia anche di grossa entità determinano abbassamenti dell'eterozigosi media a livelli generalmente compatibili con la sopravvivenza. Quattro o cinque coppie superstiti possono mantenere ancora il 95% della variabilità genetica originale (Tabella 6). L'importante è che il nucleo rimasto non permanga in uno stato di impoverimento numerico cronico, ma limiti la dimensione ridotta solo ad un breve periodo di tempo. Anche dopo un severo collo di bottiglia, una popolazione può raggiungere nuovamente i livelli di variabilità genetica persi se cresce rapidamente, limitando gli effetti della deriva a poche generazioni (Figura 21). Si ritiene che per assicurarsi la vitalità a lungo termine una popolazione debba mantenere il 90% della variabilità genetica nei caratteri quantitativi per almeno 200 anni (39).

Gli alleli a bassa frequenza contribuiscono poco alla variabilità genetica in senso strettamente quantitativo, ma possono essere molto importanti in specifiche circostanze. Se associati alla resistenza a certe malattie, durante un'epidemia possono per esempio significare la sopravvivenza o meno di una popolazione. La perdita a caso di alleli rari con possibile valore adattativo costituisce la conseguenza più grave che una popolazione subisce in seguito ad un collo di bottiglia (Tabella 7).

La teoria suggerisce che una popolazione deve contare almeno 100 individui se vuole mantenere il 60% della sua variabilità genetica per 100 generazioni. La presenza di alleli rari contribuisce quindi sensibilmente alla sopravvivenza a lungo termine delle popolazioni. Da quanto accennato si intuisce che esistono dei limiti di dimensione effettiva al di sotto

Tabella 6: Variabilità genetica ritenuta da popolazioni fondate da un numero diverso di coppie (da Frankel e Soulé, 1981).

N. di fondatori	Variabilità genetica ritenuta (%)	Risultati sperimentali
2	75	74
6	91.7	-
10	95	-
20	97.5	90
50	99	-
100	99.5	-

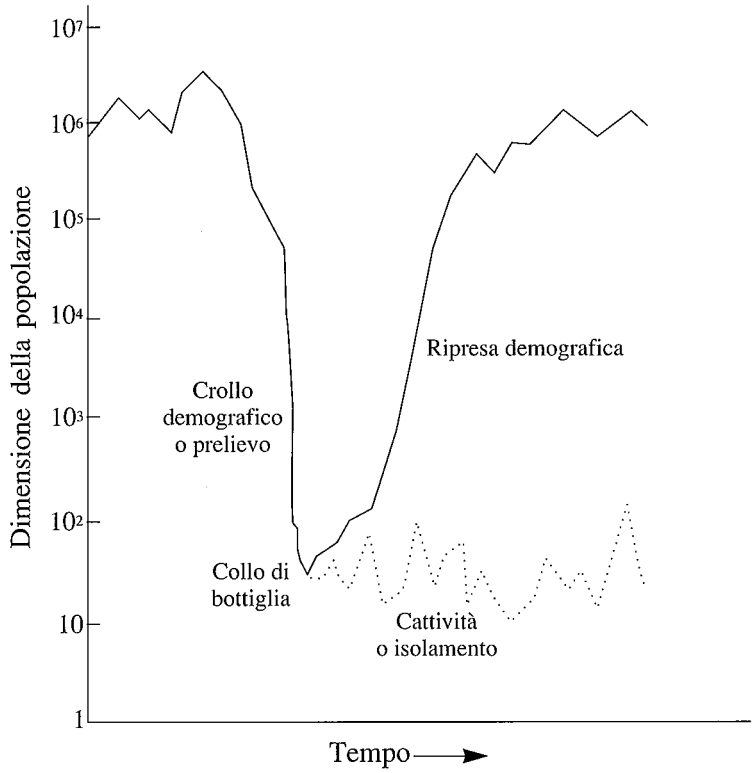


Figura 21: Le variazioni di dimensione influenzano la struttura genetica di una popolazione. La dimensione "normale" di una popolazione (comprese le fluttuazioni occasionali o cicliche) è quella che si osserva in natura prima di un qualsiasi drastico evento che ne provochi il cambiamento. Il crollo demografico può avvenire gradualmente, per esempio in seguito alla lenta distruzione dell'habitat, oppure, come è mostrato in questo grafico, può accadere rapidamente, causato per esempio da catastrofi ambientali o da massicci prelievi effettuati dall'uomo. Il collo di bottiglia rappresenta la dimensione minima raggiunta dalla popolazione come risultato di questi eventi. Il mantenimento della popolazione superstite in cattività o in isolamento non permette il ripristino della dimensione originale e può determinare uno stato di impoverimento genetico cronico (da Frankel e Soulé, 1981).

Tabella 7: Numero di alleli che vengono ritenuti (a partire da quattro alleli) in campioni di dimensioni pari ad N, calcolati per due set di frequenze alleliche (p) nella popolazione di partenza (da Frankel e Soulé, 1981).

Dimensione del campione (N)	Numero medio di alleli ritenuti	
	$p_1 = 0.70$ $p_2 = p_3 = p_4 = 0.10$	$p_1 = 0.94$ $p_2 = p_3 = p_4 = 0.02$
1	1.48	1.12
2	2.02	1.23
6	3.15	1.64
10	3.63	2.00
50	3.99	3.60
∞	4.00	4.00

dei quali una popolazione non può scendere senza rischiare l'estinzione. Come ricordato nel capitolo precedente, 50 viene indicato come valore minimo di dimensione effettiva della popolazione, capace di tamponare emergenze di carattere stocastico (167).

Inbreeding *o inincrocio*

In popolazioni a dimensione limitata la probabilità di accoppiamenti non casuali (*assortative mating*) è maggiore rispetto a popolazioni storicamente ampie e largamente distribuite. L'aumento degli incroci fra individui imparentati è in grado di determinare la fissazione casuale di alleli recessivi deleteri nonostante l'azione contrastante della selezione naturale, che in condizioni normali tende a mantenerli a bassa frequenza. Mentre negli eterozigoti l'espressione fenotipica degli alleli recessivi viene mascherata dai corrispettivi dominanti, negli omozigoti l'effetto si manifesta pienamente. Se il carattere del gene recessivo è particolarmente svantaggioso può risultare letale per il portatore.

Il grado di consanguineità viene quantificato dal **coefficiente di *inbreeding* di Wright** (F). F stima la probabilità che due alleli ad un *locus* siano identici per discendenza, che siano cioè derivati dalla duplicazione di uno stesso gene presente in un comune progenitore (190). È stato calcolato che F aumenta di 1/2 N_e per generazione, dove N_e è la dimensione effettiva della popolazione. In molti casi l'inincrocio determina tutta una serie di conseguenze a livello fenotipico note nel complesso come *depressione da inbreeding*. Nell'individuo tale condizione si manifesta come alterazione in senso negativo dei caratteri legati alla *fitness*, quali la mortalità (Figura 22), la fertilità, la fecondità, la stabilità dello sviluppo, il tasso di crescita ponderale. Allo stesso modo possono essere influenzate le caratteristiche comportamentali, la resistenza alle malattie, le reazioni alle condizioni di stress. Se i fenomeni depressivi interessano un numero elevato di individui, si assiste ad un calo generalizzato nella *fitness* complessiva della popolazione.

È noto che un basso grado di *inbreeding* può essere agevolmente tollerato dalle popolazioni naturali di molte specie. Franklin (39) ha suggerito che le conseguenze negative corrispondenti ad un aumento di *inbreeding* pari all'1% per generazione vengono compensate dalle altre forze evolutive, in particolare dalla selezione naturale. L'1% è dunque il livello massimo di inincrocio a cui una popolazione può essere sottoposta, e viene considerato una regola base per la genetica della conservazio-

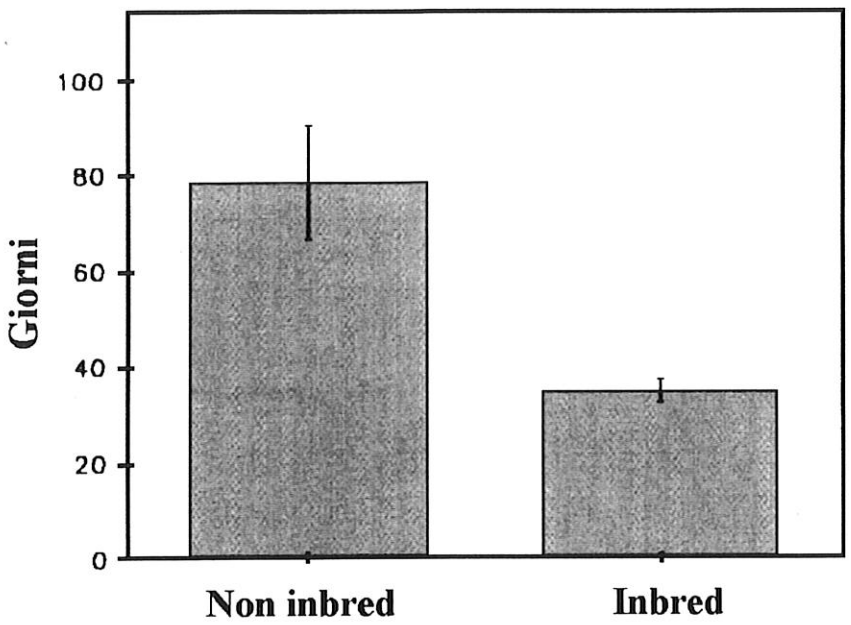


Figura 22: Tempo medio di sopravvivenza (misurato in giorni) in linee di topi *inbred* e non *inbred* inoculati con micobatteri tubercolari. Il ceppo *inbred*, privo di variabilità genetica, è significativamente più suscettibile alla tubercolosi di quanto non lo sia il ceppo non *inbred*, ottenuto incrociando linee pure (ridisegnato da Nickonenko e coll., 1985).

ne. Tale regola impone che la dimensione minima effettiva di una popolazione sia di 50 individui affinché vengano controbilanciati gli effetti di deriva e sia mantenuta la soglia di sopravvivenza a breve termine. Poiché l'*inbreeding* si accumula ad una velocità direttamente proporzionale all'intervallo generazionale, una popolazione di 50 elefanti impiegherà alcune centinaia di anni per raggiungere l'1% di *inbreeding*, essendo l'intervallo di circa 8-13 anni. A parità di dimensioni, una popolazione di piccoli roditori, il cui intervallo generazionale è di pochi mesi, lo raggiungerà in meno di dieci anni.

Il coefficiente di *inbreeding* F può anche essere interpretato come incremento relativo dell'omozigosi (velocità di fissazione dei geni) o, alternativamente, come perdita di diversità genetica. È stato osservato che la sensibilità del bighorn (*Ovis canadensis*) e del furetto dai piedi neri (*Mustela nigripes*) alle infezioni virali e alle infestazioni parassitarie dipendono dall'esaurimento di variabilità genetica seguìta ad anni di *inbreeding* nelle popolazioni superstiti (8, 126).

La popolazione di puma della Florida (*Felis concolor coryi*), l'unica sottospecie esistente ancora nell'est degli Stati Uniti, conta attualmente una popolazione di circa 30 individui adulti strettamente consanguinei. La maggior parte degli esemplari presenta svariate anomalie morfologiche, imputate agli effetti negativi dell'*inbreeding*. Il frequente criptorchidismo riscontrato in questa sottospecie è stato collegato alla presenza di un allele recessivo deleterio, diventato comune casualmente all'interno del *pool* genico e fissatosi in seguito ad inincrocio (156).

Rimanendo nell'ambito dei carnivori, alcuni studiosi hanno avanzato l'ipotesi che certe specie di canidi, la cui struttura sociale è gerarchica o a branchi, risentano in misura minore degli effetti dell'*inbreeding* poiché esso rappresenta un adattamento evolutivo del loro sistema riproduttivo (161). In particolare, il lupo (*Canis lupus*) ricaverebbe addirittura dei vantaggi dall'essere *inbred*, poiché la trasmissione ereditaria di gruppi di geni coadattati lo renderebbe più efficiente negli ambienti in cui il coadattamento si è evoluto (162). In realtà esistono alcuni studi che dimostrano come anche il lupo soffra di depressione da *inbreeding* in modo esattamente uguale ad altre specie. Ciò si riflette sull'espressione fenotipica di diversi caratteri, quali il tasso riproduttivo, la longevità, il peso alla nascita (177). Studi condotti su di una popolazione scandinava di lupi in cattività hanno inoltre evidenziato che l'*inbreeding* può essere all'origine di una grave forma ereditaria di cecità (84).

Alcuni ricercatori hanno ipotizzato che nelle popolazioni naturali esistano meccanismi comportamentali atti a limitare gli accoppiamenti fra consanguinei. Potts e collaboratori (134) hanno seguito il comportamento di alcune popolazioni di topi (*Mus domesticus*), restituite ad un ambiente seminaturale dopo essere state tipizzate nella composizione e nelle frequenze genotipiche del Complesso Maggiore di Istocompatibilità (MHC). Successivamente al rilascio, l'analisi genetica della progenie ha evidenziato la presenza di un numero incredibilmente alto di aplotipi MHC eterozigoti. Le osservazioni sul campo sono state in grado di stabilire che l'eccesso di eterozigoti dipendeva direttamente dalla scelta sessuale effettuata dalle femmine. Esse stabilivano relazioni territoriali solo con i maschi che possedevano aplotipi diversi dai propri, ed evitavano accuratamente gli accoppiamenti con maschi MHC incompatibili. È stato proposto che la preferenza sessuale altamente non assortativa delle femmine, assicurando un alto grado di eterozigosi del complesso MHC, costituisca un sistema per eludere le conseguenze deleterie di un *inbreeding* generalizzato, esteso cioè all'intero genoma (134).

Gli effetti depressivi dell'inincrocio sono difficili da osservare nelle popolazioni totalmente naturali. Tuttavia, esistono alcuni casi, descritti recentemente in natura, in cui una serie di anormalità fisiologiche è stata imputata con buona sicurezza ad un alto regime di accoppiamenti assortativi. Nell'ecosistema del Serengeti, in Africa orientale, Wildt e coll. (185) hanno studiato le popolazioni di leoni (*Panthera leo leo*) del Parco Nazionale del Serengeti e del cratere di Ngorongoro. Quest'ultima popolazione, costituita attualmente da un centinaio di animali, discende da una quindicina di individui, unici sopravvissuti di una infezione veicolata da *Stomoxys calcitrans*, scoppiata nel 1962. I ricercatori hanno analizzato anche una popolazione relitta di leoni asiatici (*Panthera leo persica*) originari della foresta del Gir, in India occidentale, i cui progenitori facevano parte di uno sparuto gruppo di animali sopravvissuti ad un severo collo di bottiglia provocato dal sovrasfruttamento venatorio. Una spietata caccia protratta incessantemente fino al 1920 aveva infatti risparmiato meno di 20 animali. Uno studio comparativo sulla variabilità genetica e le caratteristiche riproduttive delle popolazioni di leoni asiatici e di Ngorongoro ha evidenziato che in entrambi i casi il tracollo demografico aveva determinato un nettissimo calo di variabilità genetica rispetto alla popolazione di controllo, presente nel Parco Nazionale del Serengeti (Tabella 8). I leoni

Tabella 8: Caratteristiche genetiche e riproduttive di alcune popolazioni di *Panthera leo leo* e *P. l. persica*.

	Leoni del Parco Nazionale del Serengeti, Tanzania (*P.l. leo*)	Leoni del Cratere di Ngorongoro, Tanzania (*P.l. leo*)	Leoni asiatici della Foresta del Gir, India (*P.l. persica*)	Rif. Bibl.
Polimorfismo isoenzimatico	(n = 79)	(n = 17)	(n = 28)	
Numero di *loci* eterozigoti per individuo	1.47	0.88	0.0	(125, 129)
Eterozigosi media	0.033	0.022	0.0	
Polimorfismo MHC*	(n = 18)	(n = 15)	(n = 15)	
Proporzione di *loci* polimorfi	17.0%	5.8%	0.0%	(193)
Eterozigosi media	0.218	0.080	0.0	
DNA *fingerprint*	(n = 76)	(n = 22)	(n = 16)	
Eterozigosi media	0.481	0.435	0.028	(42)
Anomalie degli spermi	(n = 8)	(n = 9)	(n = 8)	
(%)	24.8 ± 4.0	50.5 ± 6.8	66.2 ± 3.6	(185)
Mobilità degli spermi	(n = 10)	(n = 6)	(n = 8)	
(%)	89.0 ± 2.1	59.0 ± 8.0	61.0 ± 3.7	(185)

* Complesso Maggiore di Istocompatibilità

di Ngorongoro avevano ritenuto solo il 30% della variabilità genetica, mentre la popolazione di leoni asiatici aveva ridotto addirittura a zero i valori di eterozigosi. Viceversa, in ambedue le popolazioni sono stati osservati un sensibile aumento nella produzione di spermatozoi anormali e una diminuzione del tasso di testosterone nei maschi, con pesanti ricadute sulla fecondità dell'intera comunità. La causa di queste deviazioni fisiologiche è stata individuata negli effetti negativi dell'estrema consanguineità cui erano sottoposti gli ultimi leoni sopravvissuti appartenenti ad entrambe le popolazioni (185). Ed è stato suggerito che tali anomalie fisiologiche avessero una eziologia di tipo genetico, per altro già osservata in topi *inbred* e in bestiame domestico (185).

Nelle popolazioni ampie e differenziate gli alleli recessivi deleteri si diffondono tanto più velocemente quanto maggiore è il tasso di *inbreeding*, il quale a sua volta dipende dal sistema riproduttivo della popolazione stessa. Le piccole popolazioni con un lungo passato di *inbreeding* alle spalle, invece, sono alleggerite del loro carico di geni deleteri recessivi, poiché in condizione omozigote essi sono stati eliminati dalla selezione naturale. Pertanto, pur soggette ad ulteriore inincrocio, a volte mostrano effetti depressivi relativamente meno severi. È il caso del bisonte europeo (*Bison bonasus*) la cui popolazione attuale, che ammonta a circa 3200 animali, è derivata da un nucleo di 12 individui imparentati (164). Essa è largamente omozigote (71) e altamente *inbred* (127), ma non sembra soffrire di una eccessiva riduzione dei caratteri legati alla *fitness* (82). Il furetto dai piedi neri (*Mustela nigripes*) è possibile che contenga pochi alleli recessivi deleteri nel suo *pool* genico e che sia quindi relativamente poco suscettibile alla depressione da *inbreeding* che normalmente affligge le piccole popolazioni propagate in cattività e reintrodotte in natura (82).

Numero dei fondatori

Una delle operazioni gestionali più frequentemente applicate alla fauna selvatica è la reintroduzione di una specie in un ambiente in cui si ha memoria della sua presenza in tempi storici e dal quale, per motivi direttamente o indirettamente legati alle attività umane, la specie è successivamente scomparsa. Le decisioni sulla necessità di effettuare reimmissioni, nonché sulle modalità da seguire per ottenere risultati positivi, non possono prescindere dalla consapevolezza che tali operazioni comportano dei problemi di carattere genetico a carico della nuova popola-

zione. Il *pool* genico di un nucleo di nuova costituzione può differire da quello della popolazione di origine in relazione al numero e al genotipo dei fondatori. Il campionamento casuale di un numero ridotto di coppie iniziali può provocare una variazione nelle frequenze geniche e la perdita degli alleli rari che per caso non sono stati inclusi nel campione.

Le conseguenze più frequenti di tali eventi sono rappresentate dall'erosione della variabilità genetica, dovuta ai fenomeni di deriva, e dall'incremento dell'*inbreeding*. Da non sottovalutare è inoltre la possibilità che la popolazione neocostituita sia incapace di rispondere alle pressioni selettive imposte dalle nuove condizioni ambientali a causa della ridotta potenzialità genetica.

In quale direzione è necessario agire per aumentare le possibilità di successo dei programmi di reintroduzione? Per quanto concerne il numero dei fondatori, non esiste una regola applicabile a tutte le specie e a tutte le situazioni, poiché la tolleranza all'inincrocio differisce sensibilmente da specie a specie. Come già accennato nei capitoli precedenti, le analisi teoriche suggeriscono che un gruppo di 20-30 individui dovrebbe permettere il mantenimento di circa il 90% della variabilità genetica totale presente nella popolazione di origine per almeno 200 anni (169). Esiste una relazione diretta tra numero dei fondatori e perdita della variabilità genetica in una popolazione di nuova formazione (Figura 23). Quando il campione dei fondatori è molto limitato, il decremento in eterozigosi è notevole. Allo stesso modo la perdita di diversità allelica è tanto più sensibile quanto più piccolo è il gruppo di partenza (191). Tuttavia, una decina di individui permette di ritenere ancora circa il 95% della eterozigosi iniziale. Ciò suggerisce che una popolazione derivata da meno di dieci individui rischia gli effetti negativi dell'*inbreeding* in modo immediato, come conseguenza dell'incremento di omozigosi. La diversità allelica subisce conseguenze più drastiche rispetto all'eterozigosi. La perdita di varianti alleliche può essere notevole anche per un campione di fondatori abbastanza ampio da permettere il mantenimento di un buon livello di eterozigosi. I più soggetti all'eliminazione casuale sono ovviamente gli alleli presenti a basse frequenze.

Chesser e coll. (19) suggeriscono che l'alternativa al rilascio di un alto numero di individui, eventualità spesso incompatibile con le realtà operative, potrebbe consistere nel creare molte popolazioni geograficamente semisolate, ognuna costituita da pochi individui iniziali. Nel complesso, l'intera comunità potrebbe essere gestita come una *metapopolazione*,

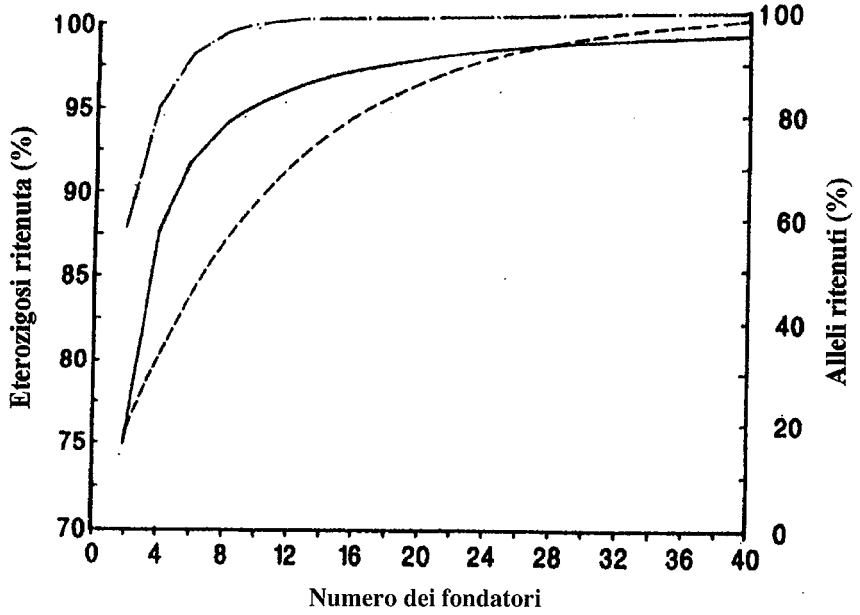


Figura 23: Relazioni tra il numero di individui fondatori di una popolazione, l'eterozigosi della popolazione parentale (curva continua) e il numero di alleli ritenuti dalla popolazione di nuova costituzione (curve tratteggiate). La curva tratteggiata in modo discontinuo rappresenta la percentuale di cinque alleli ugualmente presenti con frequenza pari a 0.20, mentre la curva tratteggiata in modo continuo è relativa a venti alleli ugualmente presenti con frequenza pari a 0.05. Quando il numero dei fondatori è ridotto, la perdita di variabilità genetica è cospicua. Tuttavia, una popolazione fondata da un minimo di dieci individui è in grado di mantenere più del 95% dell'eterozigosi propria della popolazione parentale. A parità di numero dei fondatori, la percentuale degli alleli ritenuti dipende dalla loro frequenza nella popolazione parentale.

vale a dire come un'ampia unità genetica distribuita su aree diverse, in ognuna delle quali però dovrebbero essere mantenuti rigorosamente sotto controllo gli effetti della deriva (128).

Alcune specie di grandi mammiferi europei, come lo stambecco alpino (*Capra ibex ibex*), hanno subìto drammatici crolli demografici indotti generalmente dalle attività umane (eccessivo prelievo venatorio nel caso specifico dello stambecco). Giunte sull'orlo dell'estinzione, si sono poi ristabilite dal punto di vista numerico in seguito a ripetute operazioni di reintroduzione. L'uso di poche coppie di fondatori per colonia ha determinato però un notevole impoverimento della variabilità genetica nelle nuove popolazioni. Significativi cali di variabilità sono stati evidenziati nelle colonie derivate dalla popolazione del Parco Nazionale del Gran Paradiso. In alcune è stata osservata una sensibile variazione delle frequenze geniche rispetto alla popolazione madre, in altre si è osservata la

fissazione alternativa degli alleli. Inoltre, i valori di eterozigosi riscontrati sono risultati positivamente correlati con il numero degli individui fondatori (si vedano pag. 51 e seguenti).

La ricostituzione numerica in cattività del cervo di Padre David (*Elaphurus davidianus*) è considerato uno dei programmi di conservazione di maggiore successo. Nel 1890 era rimasto solo un centinaio di individui all'interno di un parco imperiale di Pechino. Prima che una inondazione e il bracconaggio selvaggio ne decretassero la scomparsa totale, alcune coppie riuscirono a raggiungere l'Europa, dove ebbe inizio un intenso programma di riproduzione in cattività che si prefisse la reintroduzione del cervide in parecchie zone dell'antico areale (36). I primi esemplari sono infatti tornati in Cina nel 1985. La popolazione attualmente esistente, derivata da soli 18 individui, è però risultata da un'analisi elettroforetica quasi completamente monomorfa (189). Pertanto, il timore per il futuro della sopravvivenza in natura di questo cervide asiatico attualmente è fortemente motivato da considerazioni non tanto di carattere demografico quanto genetico.

Struttura geografica delle popolazioni

Le conseguenze demografiche e genetiche della suddivisione di una specie in popolazioni spazialmente diverse sono attualmente oggetto di un crescente interesse gestionale, sebbene gli argomenti classici della genetica di popolazione, quali il mantenimento della variabilità genetica e la depressione da *inbreeding*, conservino tuttora la maggiore attenzione degli operatori.

Gran parte delle specie non occupa in modo continuo tutto il *range* di distribuzione, bensì è costituita da popolazioni locali geograficamente distribuite in aree diverse. Le popolazioni locali possono essere continuamente a contatto tra loro (compatibilmente con la discontinuità dell'habitat e con la capacità di dispersione della specie) o completamente separate. Nel primo caso si tratta di una singola unità panmittica, nella quale le subpopolazioni sono connesse da flusso genico, vale a dire da uno scambio reciproco di alleli che le rende geneticamente omogenee. Nel secondo caso si ha un insieme di popolazioni isolate senza alcuno scambio di geni. Tra i due estremi è possibile tutta una serie di situazioni intermedie in relazione all'entità del flusso genico.

La strutturazione geografica delle popolazioni viene descritta da tre modelli demografici (106). Nel primo modello (Figura 24, A) la specie

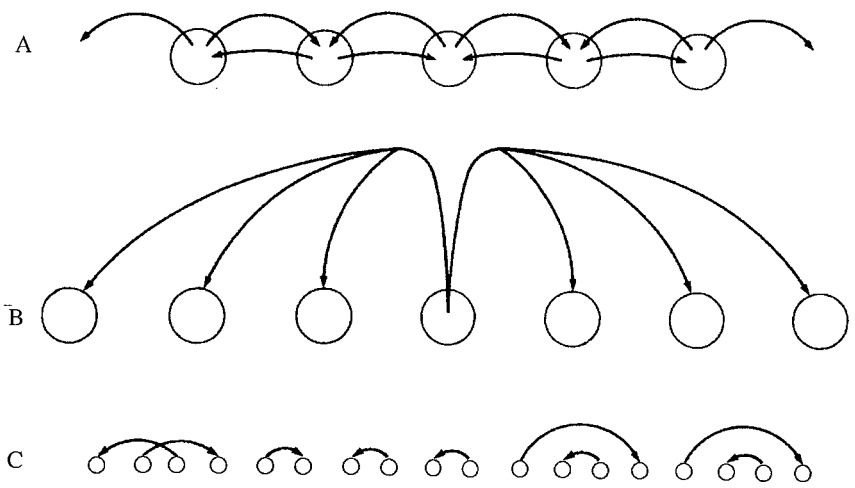


Figura 24: Modelli demografici. I cerchi rappresentano i demi. Per la spiegazione si rimanda al testo (da Maynard Smith, 1989).

occupa un areale di distribuzione discontinuo con flusso genico possibile solo tra aree contigue, come avviene in alcune specie di uccelli coloniali. Nel secondo (Figura 24, B), la distribuzione è discontinua, con flusso genico ugualmente possibile tra tutte le aree, indipendentemente dalla distanza geografica. È il caso degli uccelli con elevate capacità migratorie. Nell'ultimo modello (Figura 24, C) la specie è presente in modo continuo entro l'areale di distribuzione, con scarso o assente flusso genico tra le popolazioni distribuite al centro dell'areale e quelle ai confini.

Alla strutturazione geografica delle popolazioni spesso si accompagna una strutturazione di tipo genetico, con differenti livelli di variabilità, distribuita eterogeneamente fra le diverse aree. Se le variazioni di variabilità seguono proporzionalmente le variazioni di certi parametri geografici (altitudine, latitudine, longitudine) la distribuzione della variabilità è clinale e riflette l'interazione tra flusso genico e le risposte adattative al gradiente ambientale (76, 107).

L'analisi della struttura geografica delle popolazioni è un aspetto di fondamentale importanza qualora sia necessario intervenire attivamente nella gestione di entità faunistiche locali. Se gli interventi sono indirizzati a più popolazioni della stessa specie, ma differenzialmente strutturate in senso geografico e genetico, occorre tener conto delle singole unità, applicando strategie diverse a seconda delle necessità individuali. In caso contrario, si adotta una strategia comune. Nella maggior parte dei casi si

tende a non rendere isolate le subpopolazioni, in modo da limitare i problemi di ordine genetico dovuti all'insularizzazione o al fine di aumentare le probabilità di sopravvivenza locale.

Una possibile misura di gestione consiste nel provocare o incrementare artificialmente, mediante traslocazioni di individui, il flusso genico tra popolazioni altrimenti isolate. Stime teoriche indicano che lo scambio di pochi individui (1-2) per generazione è sufficiente a prevenire l'isolamento genetico tra demi. L'osservazione diretta, tramite marcatura degli animali o attraverso le tecniche di *radiotracking*, permette di evidenziare la presenza di flusso genico. Dai dati delle analisi biochimiche sui polimorfismi proteici è possibile inoltre risalire alle stime quantitative del flusso genico o a prevederne indirettamente l'entità in base a determinati valori di eterozigosi (H), di dimensione effettiva della popolazione (N_e) e in relazione alla presenza di alleli "privati", ovvero di alleli presenti esclusivamente in una subpopolazione (165, 192).

Se si intende indurre la migrazione di individui tra una popolazione e l'altra, bisogna che dal punto di vista genetico le popolazioni siano compatibili. È necessario cioè che non rappresentino strutture genetiche differenziate, strettamente adattate a determinati ambienti. La fusione dei *pool* genici non deve cioè influire negativamente sulla sopravvivenza a livello locale. Da non dimenticare però è che a volte il destino delle piccole popolazioni (vitalità o estinzione) può essere influenzato più dai processi di stocasticità demografica e ambientale che dai fattori genetici, essendo le manifestazioni di questi ultimi meno immediate (85).

Due esempi di gestione: lo stambecco delle Alpi e il lupo

In questo capitolo vengono presi in esame due casi significativi di gestione della fauna selvatica relativi a due specie di grande impatto ecologico e culturale: un ungulato, lo stambecco delle Alpi, ed un carnivoro, il lupo. Le decisioni gestionali operate sulle popolazioni di queste due importanti componenti faunistiche italiane offrono un valido esempio di un approccio ai problemi della conservazione che non prescinde dai principi della genetica di popolazione. Le conseguenze degli interventi effettuati sono analizzate alla luce delle considerazioni di carattere genetico e demografico esposte nei capitoli precedenti.

Lo stambecco delle Alpi (Capra ibex ibex *L., 1758)*

La ricostituzione numerica delle popolazioni di stambecco (*Capra ibex ibex*) nell'areale alpino è il risultato di uno degli interventi di gestione operati su vasta scala di maggiore successo in Europa.

Lo stambecco ebbe origine in Asia centro occidentale nel Pleistocene inferiore e giunse in Europa durante la glaciazione del Riss (300000 anni fa). Raggiunse il massimo della diffusione durante l'ultima glaciazione, il Würm (circa 40000 anni fa), che ne estese l'areale a tutte le aree montane del vecchio continente. Con il ritiro dei ghiacciai la specie trovò nell'ambiente alpino l'ultimo habitat compatibile con le proprie esigenze di animale d'alta quota.

La storia del suo declino ebbe inizio verso il 15° secolo quando, a causa di una costante e pesante pressione venatoria, la specie cominciò gradualmente a diminuire. Un devastante collo di bottiglia, subìto all'inizio del 18° secolo, portò lo stambecco sull'orlo dell'estinzione. Rimase solo una piccola popolazione, costituita da non più di un centinaio di individui, arroccata sul massiccio del Gran Paradiso (47) (Figura 25). Dall'inizio del secolo scorso, grazie alle prime misure di tutela legate all'istituzione della riserva reale di caccia, la popolazione cominciò lentamente, ma costantemente, ad aumentare. Successivamente, intorno al 1920, il governo italiano dichiarò lo stambecco specie protetta. Venne inoltre costituito il Parco Nazionale del Gran Paradiso. Nonostante le autorità italiane fossero restie a permettere il trasferimento di esemplari oltre confine, si cominciò ad attuare ugualmente un intenso programma di reintroduzioni, che in pochi anni contribuì ad incrementare sensibilmente la dimensione della popolazione globale.

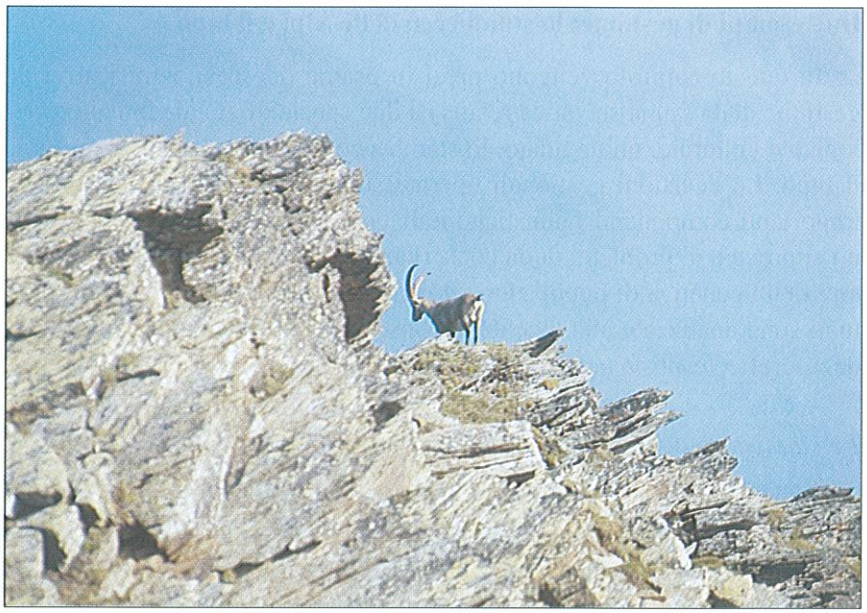


Foto: F. SCALA

Figura 25: Stambecco (*Capra ibex ibex*). Parco Nazionale del Gran Paradiso.

Dalla colonia madre del Gran Paradiso furono prelevati alcuni esemplari per stabilire dei nuclei in cattività, mentre altri vennero rilasciati in natura. Reintrodotto con successo dapprima in Svizzera poi in altri paesi dell'arco alpino, lo stambecco cominciò gradualmente a ricolonizzare l'antico areale (41). Un secondo collo di bottiglia si verificò in corrispondenza dell'ultimo conflitto mondiale, quando le necessità alimentari e la mancanza di un controllo capillare lo resero oggetto di uno spietato bracconaggio. Alla fine della guerra, con il ripristino di un'attiva protezione e della fondazione di nuovi nuclei, il processo di incremento numerico si riavviò rapidamente (Figura 26).

La conoscenza dei processi storici di questa specie offre l'opportunità di valutare precisamente gli effetti delle reintroduzioni sui livelli di variabilità genetica nei nuclei reintrodotti (deriva genetica) in funzione delle modalità dei singoli eventi di fondazione (effetto fondatore) e della dinamica demografica successiva alla reintroduzione (154, 174, 175). Recentemente sono stati pubblicati gli esiti di alcune indagini biochimiche sulla variabilità e le distanze genetiche relative alla popolazione del Gran Paradiso e a numerose colonie alpine istituite a partire dagli inizi del secolo. Nonostante tutte le colonie attualmente esistenti abbiano una

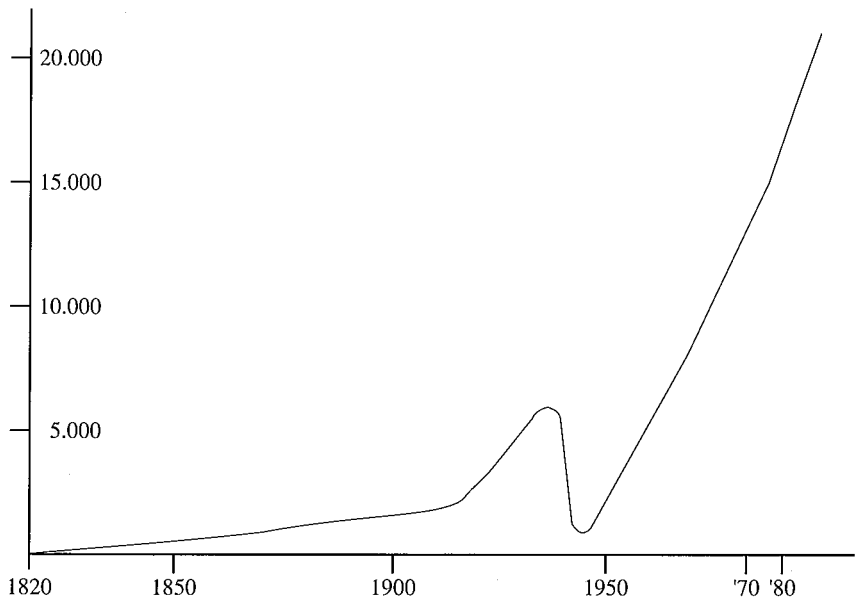


Figura 26: Dinamica della popolazione di stambecco (*Capra ibex ibex*) nell'intero arco alpino (ridisegnato da Tosi e coll., 1991).

comune storia genealogica, le strutture genetiche delle rispettive popolazioni sono risultate assai differenti fra loro. In alcuni casi è stata osservata la fissazione alternativa degli alleli ad alcuni *loci* enzimatici (154).

Dalla Tabella 9, dove vengono riportati i risultati di questi studi, si può osservare che la variabilità genetica delle colonie risulta essere spesso inferiore rispetto a quella del nucleo originario del Gran Paradiso. Verosimilmente, la causa è da attribuire alle conseguenze dei colli di bottiglia subìti al momento della fondazione. Nel lavoro di Randi e coll. (138) i parametri di variabilità genetica (eterozigosi e polimorfismo) relativi alla popolazione del Gran Paradiso mostrano valori sensibilmente inferiori rispetto a quelli delle colonie derivate e risultano apparentemente poco sovrapponibili ai dati ottenuti dagli altri Autori. Tali risultati potrebbero essere dovuti a problemi in parte di ordine metodologico e in parte di carattere tecnico legati alla difficoltà di raccogliere campioni in buono stato di conservazione. Gli unici esemplari disponibili per le analisi genetiche erano costituiti dalle carcasse di animali trovati accidentalmente in seguito ad atti di bracconaggio o morti per incidenti naturali, in genere a causa di valanghe.

Tabella 9: Variabilità genetica in alcune colonie di stambecco delle Alpi (*Capra ibex ibex*) e nella popolazione madre del Gran Paradiso.

	N	L	P (%)	H	Rif. bibl.
Gran Paradiso (Italia)	36	33	15.1	0.040	(111)
	20	38	5.3	0.009	(138)
	21	15	13.3	0.051	(175, 154)
Graubunden (Svizzera)	20	38	7.9	0.021	»
	79	33	6.1	0.021	(111)
	46	38	5.3	0.023	(54)
Maurienne (Francia)	37	15	13.3	0.067	(175, 154)
Champagny (Francia)	10	15	6.7	0.040	»
Bargy (Francia)	22	15	13.3	0.058	»
Mont Pleurer (Svizzera)	11	15	13.3	0.055	»
Saastal (Svizzera)	29	15	6.7	0.023	»
Encombre (Francia)	14	15	6.7	0.033	»
Jollital (Svizzera)	5	15	13.3	0.040	»

N = dimensione del campione, L = numero di *loci* analizzati, P = proporzione di *loci* polimorfi, H = eterozigosi media.

È stata proposta anche una spiegazione alternativa, in base alla quale l'alta variabilità di alcune colonie avrebbe origine dall'ibridazione con capre domestiche. Agli inizi del '900, nel corso dei primi tentativi di riproduzione in cattività e di reintroduzione di stambecchi nelle aree svizzere, pare che siano stati effettuati ripetuti incroci con animali domestici (47). Nessuna traccia di introgressione di geni di capra è stata comunque evidenziata nelle popolazioni di stambecco studiate da questi Autori (138).

In definitiva, la popolazione del Gran Paradiso mostra di possedere un livello di variabilità genetica medio, che rientra pienamente nel *range* di valori ottenuti per altre popolazioni vitali di ungulati. Le severe contrazioni demografiche non hanno quindi inciso in modo drammatico sull'assetto genetico della popolazione. La ripresa numerica è avvenuta in modo relativamente veloce poiché la bassa dimensione della popolazione ha interessato uno scarso numero di generazioni ed è stata sufficientemente consistente da permettere il recupero di un buon livello di variabilità genetica. Per quanto riguarda le colonie, i valori osservati di eterozigosi e l'entità delle differenze nelle frequenze alleliche dipendono sensibilmente dalle modalità di fondazione, dalle dimensioni effettive e dal grado di isolamento. I nuclei costituitisi in seguito alla dispersione naturale dalla popolazione madre differiscono da questa in misura inferiore rispetto a quelli reintrodotti. Tra questi ultimi è stata osservata una notevole varianza nei valori di eterozigosi ed una correlazione significativa tra eterozigosi media e numero dei fondatori (154).

La maggior parte delle colonie è stata istituita a partire da un numero piuttosto ristretto di esemplari, in genere una decina, spesso effettuando le immissioni in modo discontinuo e in tempi successivi. L'insieme di tali operazioni ha coinciso con una serie di colli di bottiglia demografici che hanno segnato il destino genetico dei nuclei reintrodotti. Per le colonie inizialmente fondate con pochi animali e le cui dimensioni sono rimaste ridotte per parecchie generazioni vengono riportati i valori più bassi di eterozigosi e polimorfismo (Figura 27). La notevole distanza genetica osservata tra alcune colonie è stata attribuita agli effetti di deriva e agli avvenimenti demografici successivi ai singoli eventi di fondazione, piuttosto che interamente dovuta all'azione delle forze selettive (153).

Nell'ottica di una gestione genetica attiva, i problemi derivanti dalla scarsa consistenza numerica di certe colonie potrebbero essere minimizzati permettendo lo stabilirsi di flusso genico tra un nucleo e l'altro. Come accennato nel capitolo relativo alla struttura geografica delle popolazioni (si veda pag. 48), la migrazione di 1 o 2 riproduttori per generazione è già sufficiente per contrastare l'azione della deriva e per evitare l'isolamento genetico.

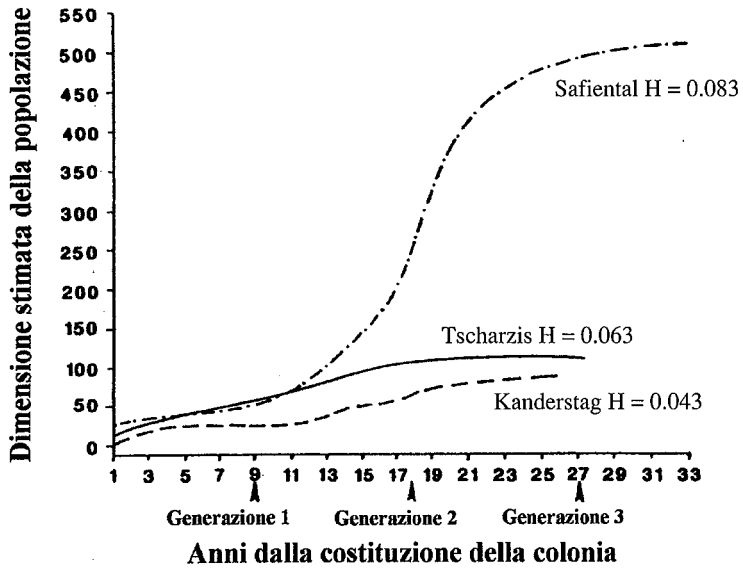


Figura 27: Variazioni nel tempo delle dimensioni di tre popolazioni reintrodotte di stambecco alpino (*Capra ibex ibex*). L'eterozigosi risulta essere significativamente correlata con la dimensione effettiva delle colonie. I valori più bassi di eterozigosi media si riscontrano nelle popolazioni di Kanderstag (H = 0.043) e Tscharzis (H = 0.063), fondate da un numero limitato di individui e mantenute a dimensioni ridotte per parecchie generazioni (ridisegnato da Scribner e Stüwe, 1994).

Sul versante oltre confine dell'arco alpino questa situazione si verifica naturalmente, poiché la contiguità di quasi tutte le aree colonizzate dallo stambecco permette un certo scambio genico. Sul versante italiano invece l'isolamento geografico della maggior parte delle colonie impedisce la migrazione naturale degli animali. Una tale situazione può rendere le singole colonie suscettibili di un rapido aumento di omozigosi in seguito a deriva. Queste considerazioni e i risultati delle indagini genetiche comparative tuttora in corso dimostrano chiaramente che le modalità delle operazioni di reintroduzione influiscono pesantemente sulle caratteristiche genetiche delle popolazioni reintrodotte. La struttura dei *pool* genici osservata nelle popolazioni di stambecco delle Alpi riflette direttamente le pratiche gestionali, piuttosto che rappresentare la naturale dinamica evolutiva della specie.

Di recente è stato condotto uno studio sulla variabilità genetica dello stambecco nubiano (*Capra ibex nubiana*), considerato filogeneticamente il più affine alla sottospecie alpina. La popolazione analizzata, presente nel deserto del Negev, non ha mai subìto alcuna drastica contrazione numerica in passato, né è stata sottoposta ad intensa gestione recentemente. Dalla Tabella 10 si nota che i valori di variabilità genetica nello stambecco nubiano sono notevolmente più alti rispetto a quelli relativi allo stambecco alpino, sul cui assetto genetico i tracolli demografici e la costante manipolazione umana hanno avuto una sensibile ricaduta (176).

In base alla storia demografica dello stambecco delle Alpi e alla luce dei recenti risultati sulla sua struttura genetica di popolazione sono state avanzate varie proposte di gestione per l'evoluzione in senso positivo della specie (Figura 28). La strategia suggerita da Tosi e coll. (178) è volta all'incremento della consistenza numerica delle singole colonie fino al raggiungimento della capacità portante delle aree ospitanti. Affinché venga assicurata la sopravvivenza a lungo termine di una popolazione la dimensione effettiva (N_e) da raggiungere è pari a 500 (si veda pag. 35). Poiché nella maggior parte dei mammiferi N_e rappresenta circa 1/3-1/4 della popolazione censita (N), le colonie dovrebbero contare ognuna 1500-2000 animali. Nella maggior parte dei casi, però, il raggiungimento di tale dimensione è limitato dalla capacità portante. Gli stessi Autori suggeriscono alternativamente di aumentare o provocare il flusso genico tra le colonie, attraverso lo scambio, naturale o indotto, di un certo numero di animali per generazione.

Nel caso di colonie spazialmente contigue, è possibile ottenere l'incremento del flusso migratorio con la formazione di corridoi di passag-

Tabella 10: Frequenze alleliche, eterozigosi media (H), numero medio di alleli per *locus* (n) e polimorfismo medio (P) relativi a sette *loci* polimorfi nello stambecco alpino (*Capra ibex ibex*) e nello stambecco nubiano (*Capra ibex nubiana*) (da Stüwe e coll., 1992).

Locus	Allele	Stambecco alpino (N = 149)	Stambecco nubiano (N = 39)
NP	a	0.0	0.026
	b	1.0	0.949
	c	0.0	0.026
MOD	a	1.0	0.231
	b	0.0	0.769
EAP	a	0.0	0.026
	b	1.0	0.974
MDH	a	0.0	0.013
	b	1.0	0.987
LDH	a	0.510	1.0
	b	1.490	0.0
PEP	a	0.678	0.0
	b	0.322	0.769
	c	0.0	0.231
PGD	a	0.003	0.205
	b	0.997	0.795
H		0.048	0.087
P (%)		13.3	20.0
n		1.2	1.5

N = dimensione del campione.



Foto: F. SCALA

Figura 28: Stambecco (*Capra ibex ibex*) col manto estivo. Parco Nazionale del Gran Paradiso.

gio, che oltre tutto renderebbero possibile anche l'instaurarsi naturale di altri nuclei di fondazione. Nel caso di aree geograficamente isolate viene altresì proposto di effettuare periodiche traslocazioni artificiali di stambecchi da una colonia all'altra. Inoltre, visto il buon livello di variabilità genetica ritenuto dalla popolazione del Gran Paradiso, si suggerisce il prelievo di individui da questa popolazione per la fondazione di nuovi nuclei e non dalle colonie, poiché quasi tutte, a parte quelle più numerose presenti nelle aree svizzere, hanno sofferto in modo più o meno sensibile dell'azione della deriva e dell'effetto fondatore.

L'indicazione per una strategia di gestione alternativa viene fornita da Stüwe e coll. (175) i quali indicano nella popolazione francese di Maurienne la fonte più indicata per le operazioni di reintroduzione. Questa popolazione viene riconosciuta come possibile nucleo autoctono, sopravvissuto all'estinzione dell'ultimo secolo indipendentemente dal gruppo del Gran Paradiso. La presenza di un allele esclusivo ad un *locus* enzimatico (6-fosfogluconico deidrogenasi), l'alto valore di eterozigosi (Tabella 9) e l'ampia dimensione rendono la popolazione francese particolarmente adatta ad essere utilizzata come fonte di fondatori.

Gli Autori ribadiscono inoltre la necessità di effettuare le reintroduzioni con il maggior numero di animali possibile, onde evitare alterazioni significative nelle frequenze alleliche delle nuove popolazioni rispetto al *pool* genico parentale.

Il lupo (Canis lupus *L., 1758)*

Il lupo è l'unico grosso predatore rimasto in Italia oltre all'orso (*Ursus arctos*) e alla lince (*Lynx lynx*). Nei confronti di questo scaltro e versatile carnivoro si nutrono da sempre sentimenti contrastanti: dal timore legato all'immaginario collettivo al fascino del mistero e della forza che il lupo sembra impersonare (Figura 29). Le componenti culturale ed emozionale sicuramente non sono estranee ai motivi che hanno spinto il mondo scientifico ad occuparsi attivamente di questa specie. Ma ancor più lo è stata la consapevolezza che, in assenza di sforzi concreti per la sua conservazione, si correva il rischio di vedere perduta per sempre una delle entità più significative del patrimonio faunistico e culturale italiano.

Fino a due secoli fa in Europa il lupo copriva un *range* pari a quasi tutto il continente, con ampie popolazioni connesse da un costante flusso migratorio (195). In seguito, la riduzione degli ungulati selvatici spinse il



Foto: R. FICO

Figura 29: Lupo appenninico (*Canis lupus*).

lupo a predare sempre più spesso gli animali domestici e ad entrare in diretta competizione alimentare con l'uomo. La spietata e sistematica persecuzione operata da quest'ultimo ha provocato nel corso di pochi secoli la scomparsa del predatore da gran parte del suo areale storico. L'alterazione e la frammentazione dell'habitat, lo sterminio operato direttamente attraverso l'uso di armi da fuoco, di bocconi avvelenati, di lacci (Figura 30) e trappole ha determinato la scomparsa della specie da tutta l'Europa centro settentrionale (Figura 31). Le popolazioni sopravvissute, isolate e dalle dimensioni generalmente limitate, sono attualmente presenti solo nella fascia meridionale del continente: in Italia, Spagna, Portogallo, Grecia, Slovenia, Bosnia, Polonia (Figura 32) e in pochi altri paesi dell'Est (Figura 33). Dopo il secondo conflitto mondiale, in seguito ad una recrudescenza di istinto persecutorio nei suoi confronti, il lupo restrinse l'areale italiano alla sola dorsale appenninica centro-meridionale. Dalle Alpi era già scomparso agli inizi del secolo, mentre in Sicilia l'ultimo esemplare era stato abbattuto negli anni '50 (14). Intorno agli anni '60 la popolazione forse raggiunse il minimo storico. Un censimento indiretto effettuato nel 1973 da Zimen e Boitani (194) contò circa 100



Foto: R. FICO

Figura 30: Lupo catturato con il laccio.

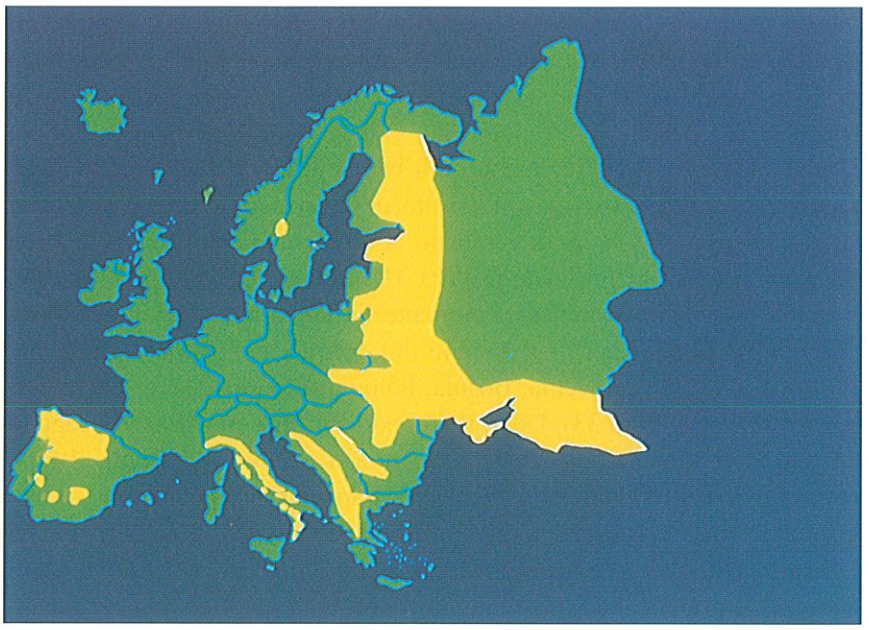


Figura 31: Distribuzione del lupo in Europa (1995).



Foto: J. HEJDUK

Figura 32: Lupo dell'areale polacco.



Foto: R. LORENZINI

Figura 33: Mostra di trofei di lupo offerta da ex cacciatori di taglie croati. In Croazia le taglie sui lupi sono state abolite solo nel 1976, mentre la legge per la protezione della specie è entrata in vigore nel 1995.

lupi su un'area di 8500 Km^2 (Figura 34). La specie fu considerata sull'orlo dell'estinzione. Da allora il *trend* demografico negativo ha subìto, fortunatamente, un'inversione di rotta e il lupo ha ampliato gradualmente il suo areale, recuperando lentamente i territori una volta abbandonati.

L'espansione territoriale e la ripresa demografica sono presumibilmente legate a vari motivi quali l'opportunismo e l'estrema flessibilità

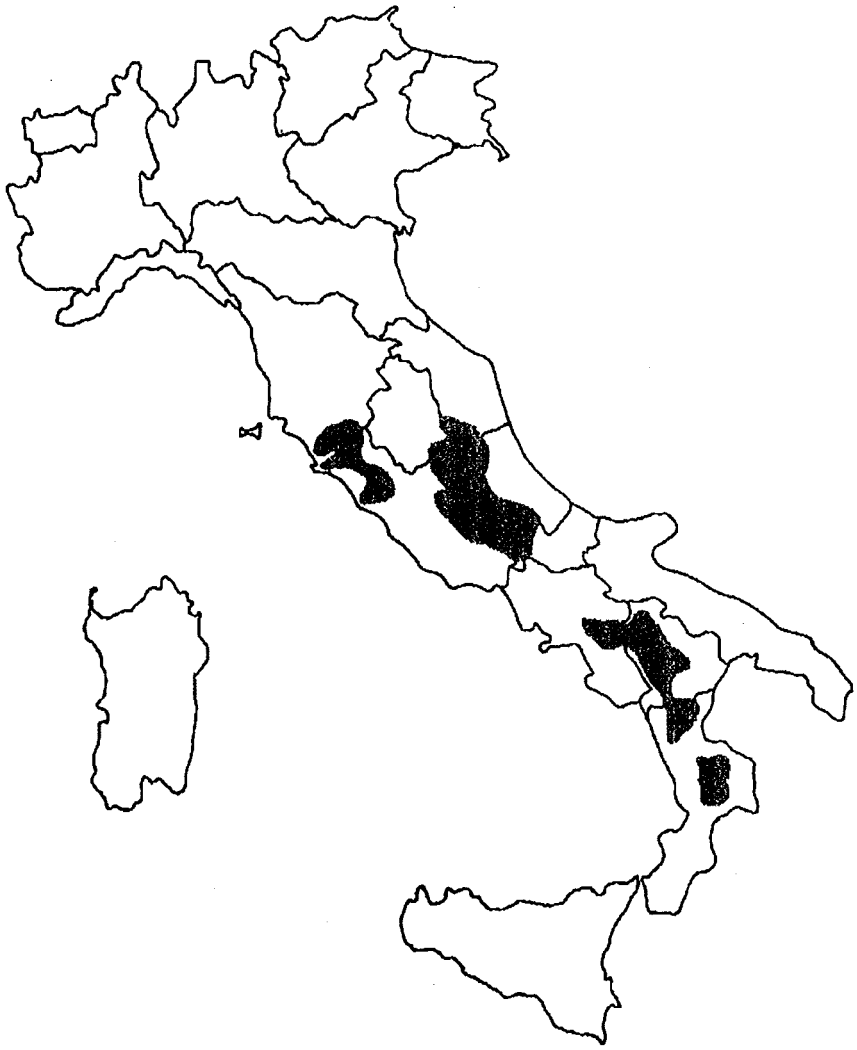


Figura 34: Area di distribuzione del lupo (1982). Sono evidenti i quattro maggiori "sottoareali" in cui era divisa la popolazione italiana (secondo Boitani e Fabbri, 1983a).

biologica di questa specie, la sua abilità nell'evitare le insidie dell'uomo, le misure di tutela messe in atto nell'ultimo ventennio (il lupo è stato riconosciuto specie totalmente protetta nel 1976) e le campagne di sensibilizzazione pubblica (Figura 35).

Oggi l'areale del lupo si estende con qualche probabile soluzione di continuità dalla Sila calabra a tutta la penisola fino agli Appennini liguri, dai quali il predatore si è spinto oltre confine, in Francia. È proprio di questi ultimi tempi la notizia di una sua ricomparsa nel Parco francese del Mercantour (94). Anche la consistenza numerica sembra notevolmente aumentata. Le ultime stime riportano un totale di 300-400 lupi su una superficie di circa 17000 km^2 (Figura 36) (17, 22). Dai dati elaborati in base al numero di carcasse pervenute all'Istituto Zooprofilattico Sperimentale "G. Caporale" di Teramo (circa 100 esemplari in quattro anni) (Figure 37 e 38) è da presumere che la dimensione della popolazione, almeno in Italia centrale, sia ragionevolmente superiore (Fico, com. pers.).

In Italia i programmi per la conservazione del lupo hanno preso il via circa una ventina di anni fa. Da allora, è stata intrapresa una serie di studi



Foto: R. FICO

Figura 35: Lupi in cattività nel recinto di Civitella Alfedena. Parco Nazionale d'Abruzzo.



Figura 36: Area di distribuzione del lupo in Italia (1992) (secondo Boitani e Ciucci, 1993).

volti a comprendere più a fondo questa specie che per molti aspetti è ancora poco conosciuta sotto il profilo biologico, comportamentale e tanto meno genetico. Relativamente a quest'ultimo aspetto, ci si attendeva che una dinamica demografica così articolata come quella osservata per il lupo negli ultimi 300 anni avesse influenzato pesantemente l'asset-



Foto: R. FICO

Figura 37: Carcassa di lupo, morto in seguito ad investimento.



Foto: G. ROMEO

Figura 38: Necroscopia di un lupo, effettuata nell'Istituto Zooprofilattico Sperimentale "G. Caporale" di Teramo.

to genetico della popolazione attuale. Una delle minacce più serie paventate da alcuni studiosi era costituita dalla possibilità che la variabilità genetica avesse subìto una sensibile riduzione, come conseguenza del passaggio attraverso i colli di bottiglia avvenuti nel corso della sua storia passata e recente (12, 14).

La condizione di insularizzazione perpetuatasi per circa un centinaio di anni faceva temere che il lupo fosse non solo depauperato dal punto di vista genetico, ma che presentasse inoltre un alto tasso di *inbreeding*, in relazione anche alla struttura sociale tipica della specie, costituita fondamentalmente da unità riproduttive semisolate (15). Un'altra possibile quanto temibile eventualità era rappresentata dalla perdita degli alleli a bassa frequenza. Come già sottolineato nei capitoli precedenti, la mancanza di diversità allelica è in grado di limitare sensibilmente le potenzialità evolutive e la sopravvivenza a lungo termine di una popolazione. Il quadro tragico emerso dalle previsioni teoriche ha spinto i ricercatori a sviluppare dei piani di recupero e di conservazione che comprendessero anche la gestione genetica della popolazione.

Oltre agli interventi sull'habitat (incremento delle aree protette, reintroduzione delle prede naturali, formazione di corridoi di passaggio per facilitare la migrazione naturale) si è prospettata a tal fine anche la costituzione di un nucleo di lupi in cattività (Figura 39). In base alle direttive scaturite dall'applicazione della *Population Viability Analysis* alla popolazione italiana di lupo (si veda pag. 32) è stato sviluppato un programma di riproduzione in cattività che prevede la gestione genetica di qualche decina di esemplari da prelevare in natura. Secondo questo programma, la conservazione in cattività è in grado di assicurare la sopravvivenza della specie per un periodo di almeno 100 anni (22). Gli animali da far riprodurre, accuratamente selezionati a monte, dovranno possedere i requisiti necessari per essere dei fondatori ideali. È necessario che la scelta ricada su individui non imparentati, dotati di un alto valore riproduttivo, geneticamente rappresentativi della variabilità presente nella popolazione d'origine.

Recentemente, nell'Istituto Zooprofilattico Sperimentale "G. Caporale" di Teramo sono state effettuate alcune analisi biochimiche che hanno messo in luce l'effettivo assetto genetico della popolazione attuale. Abbastanza inaspettatamente, le indagini di laboratorio hanno dimostrato che nonostante tutto il lupo italiano (o almeno la popolazione dell'Italia centrale, da cui proveniva la maggior parte dei campioni esaminati) ha mantenuto i livelli di variabilità genetica propri di una popolazione anco-



Foto: R. FICO

Figura 39: Cuccioli di lupo.

ra perfettamente vitale. I risultati hanno evidenziato che i parametri di variabilità sono comparabili con quelli riportati per altre popolazioni naturali di lupo del Canada e degli Stati Uniti (34, 40, 77, 140, 182) (Tabella 11). Inoltre, il grado di variabilità genetica del lupo è risultato sensibilmente superiore rispetto a quello del cane domestico (99).

La distribuzione dei genotipi omozigoti ed eterozigoti si è mostrata in perfetto accordo con le frequenze attese per una popolazione a regime d'accoppiamento casuale, e non ha quindi evidenziato livelli significativi di *inbreeding*. Questi risultati, tanto inaspettati quanto incoraggianti, dimostrano che dal punto di vista genetico la popolazione italiana di lupo possiede delle risorse superiori rispetto al quadro prospettato in base alle vicende demografiche e alle previsioni teoriche.

Ma il timore di una mancata costante ripresa demografica, atta a prevenire l'impoverimento genetico, non rappresenta l'unica preoccupazione per la sopravvivenza del predatore. È noto che molte specie di canidi possono incrociarsi e dare prole fertile (45, 93, 181). Alcuni ricercatori sono convinti che l'incrocio col cane domestico costituisca una delle maggiori minacce per il lupo inteso come entità genetica (10, 11, 12, 14, 15, 22).

Tabella 11: Variabilità genetica in alcune popolazioni di lupo.

Dimensione del campione	N	P (%)	$\bar{H}_o$	$\bar{H}_e$	Rif. bibl.
188 (Canada)	37	13.5	0.030	0.030	(77)
12 (Zoo)	53	11.3	0.028	0.038	(34)
33 (Minnesota)	25	20.0	0.061	0.087	(182)
7 (Isle Royal)	25	8.0	0.040	0.039	(182)
32 (Italia)	40	10.0	0.028	0.029	(140)
46 (Italia)	41	14.6	0.036	0.037	(99)

N = numero di *loci* genetici analizzati, P = proporzione di *loci* polimorfi, $\bar{H}_o$ = eterozigosi media osservata, $\bar{H}_e$ = eterozigosi media attesa.

Secondo questi Autori, nel corso degli ultimi decenni, quando la consistenza numerica del lupo aveva raggiunto il suo minimo storico, l'incrocio con cani vaganti o rinselvatichiti, presenti in alto numero almeno in certe regioni del Centro e del Sud d'Italia (13), avrebbe da una parte aiutato la specie ad evitare una situazione protratta di stallo demografico, dall'altra ne avrebbe però minacciato seriamente l'integrità genetica di specie. Poiché il riconoscimento degli ibridi può risultare assai difficoltoso dall'osservazione diretta dei fenotipi, le conclusioni sulla supposta allarmante entità del fenomeno sono attualmente non ancora dimostrate (Figura 40).

I risultati prodotti dall'analisi elettroforetica di campioni di lupo e di cane hanno evidenziato che l'entità delle differenze delle frequenze alleliche osservate nei due canidi sono tali da non suggerire la presenza di un sostanziale flusso genico tra le due forme (99). Nemmeno da un'indagine effettuata sui frammenti di restrizione del DNA mitocondriale sono state trovate tracce di introgressione col cane (140). Considerando che il DNA mitocondriale viene ereditato in senso matrilineare, quest'ultimo tipo di analisi può escludere che siano avvenuti incroci tra femmine di cane con maschi di lupo, ma non viceversa. Il contributo genetico dei maschi di cane potrebbe essere provato solo con l'analisi dei geni nucleari, attraverso i profili elettroforetici di sequenze altamente variabili. Queste tecniche permetteranno non solo di escludere o accertare episodi di introgressione, ma anche di quantificare l'entità del fenomeno. Tali dati non sono però ancora disponibili.

Le conclusioni da trarre relativamente al panorama appena esposto suggeriscono che il *pool* genico della popolazione italiana di lupo dell'Appennino centrale è in possesso di una potenzialità tale da permetterne agevolmente la sopravvivenza a lungo termine. Tale eventualità



Foto R. FICO

Figura 40: Incrocio tra una femmina di lupo e un cane. A differenza di questo caso, in cui il fenotipo nero permette una sicura distinzione dell'ibrido dalla specie parentale selvatica, spesso il riconoscimento degli esemplari puri da quelli ibridi può risultare difficoltoso.

sarebbe fortemente favorita se venisse assicurata la possibilità di abbandonare la condizione di isolamento dalle altre popolazioni europee. Sempre che non intervengano fattori di natura imprevedibile.

Le informazioni relative all'assetto genetico e alle attuali tendenze demografiche possono offrire un valido contributo allo sviluppo di piani tesi a rendere più efficaci le azioni di conservazione. Come base per la gestione della popolazione di lupo in Italia, si suggeriscono i punti di seguito riportati:

1. La conservazione di aree adatte alla presenza del lupo e la limitazione di un'ulteriore frammentazione dell'habitat (compatibilmente con la coesistenza con l'uomo) è certamente una delle migliori strategie di conservazione. L'esistenza di zone boscate contigue permetterebbe al lupo di colonizzare più facilmente nuovi territori. Corridoi naturali o artificiali tra aree di potenziale presenza agevolerebbero inoltre la dispersione dei giovani, permettendo un aumento nel numero dei branchi di nuova formazione.
2. Al fine di limitare le uccisioni illegali nelle regioni dell'Italia centrale, dove gli attacchi del predatore al bestiame sono più numerosi (31), si

rende necessaria una migliore efficienza da parte delle amministrazioni locali nel verificare i danni causati dal lupo e nel risarcire gli allevatori (32) (Figura 41). In particolare per le regioni Toscana e Abruzzo la coesistenza tra lupo e animali domestici sta diventando un serio problema a causa del recente incremento numerico del predatore e del conseguente aumento della pressione sul bestiame (33). Ciò non fa escludere in un futuro non troppo lontano una gestione attiva delle popolazioni locali di lupo.

3. Alla luce dei dati attualmente disponibili si conclude che l'incrocio col cane non sembra aver minacciato pesantemente l'integrità genetica del lupo italiano. I benefici potenziali raggiungibili attraverso l'allevamento in cattività di un gruppo di esemplari geneticamente puri e non imparentati, come suggerito da Ciucci e Boitani (22), verrebbero ridimensionati da tutti i problemi di carattere genetico generalmente associati alle piccole popolazioni (effetto fondatore, deriva genetica). A ciò si aggiungerebbe la difficoltà di prelevare costantemente animali in natura per simulare un flusso genico naturale ed evitare l'*inbreeding*. C'è un ulteriore punto che depone a sfavore dell'allevamento in cattività. Ultimamente sono state effettuate approfondite analisi sulla variabilità del DNA mitocondriale di diverse popolazioni europee di lupo. Gli aplotipi, sebbene caratteristici di ogni popolazione, sono risultati tutti molto simili, differenziandosi per solo uno o due siti di restrizione (183). Secondo Wayne e coll. la fissazione casuale dei genotipi è la conseguenza delle recenti attività umane, responsabili di aver provocato la frammentazione delle popolazioni che una volta erano uniformemente distribuite su tutto il continente. Preservare ogni singolo *pool* genico attraverso la riproduzione in cattività equivarrebbe così ad operare una sorta di selezione artificiale priva di connotazioni adattative e quindi non giustificata neanche su vasta scala.
4. La promozione di una immagine positiva del lupo, per altro già iniziata una ventina di anni fa, ricopre ancora un ruolo di decisiva importanza per un reale cambiamento di attitudine dell'opinione pubblica nei confronti di questa specie. Un'intensa attività di divulgazione attuata attraverso tutti i mezzi di comunicazione costituisce tuttora un valido supporto ai piani di conservazione del lupo in Italia.

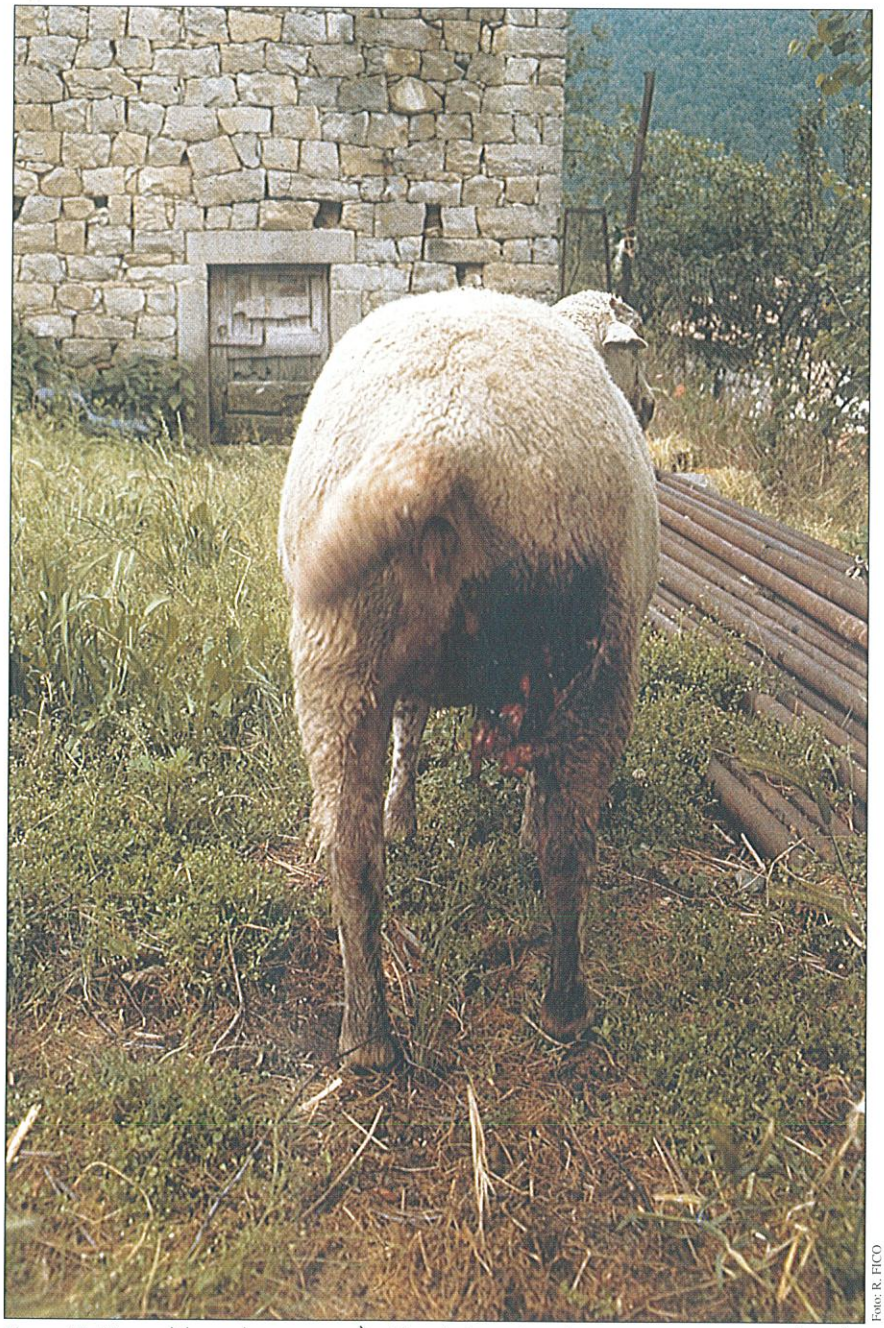


Foto: R. FICO

Figura 41: Attacco di lupo ad una pecora. È evidente la lacerazione di una zampa posteriore prodotta dai morsi del predatore.

PARTE SECONDA

Introduzioni, reintroduzioni e ripopolamenti: aspetti pratici

Prima di esaminare in dettaglio le conseguenze genetiche delle più comuni operazioni gestionali - introduzioni, reintroduzioni, ripopolamenti - è bene puntualizzare qualche definizione, poiché il significato di questi termini, solo apparentemente simili, identifica invece realtà notevolmente diverse. Per introduzione si intende l'immissione di entità faunistiche in aree nelle quali non ne viene documentata la presenza naturale, almeno in tempi storici. Le reintroduzioni hanno invece lo scopo di riportare una popolazione/specie in una zona dove essa era presente in passato, ma dalla quale è successivamente scomparsa. Si parla di ripopolamento quando il rilascio di animali è finalizzato all'incremento della consistenza numerica di una popolazione già presente in un territorio, ma a bassa densità.

In passato (e spesso anche tuttora) i ripopolamenti venivano effettuati nelle aree cacciabili. Costituivano gli usuali interventi della politica venatoria. Tali operazioni, eseguite spesso in modo scriteriato e nella totalità delle volte senza alcun supporto scientifico, hanno provocato nel corso del tempo notevoli danni. I numerosi ripopolamenti di selvaggina alloctona, ad esempio, hanno causato l'inquinamento genetico delle popolazioni autoctone di alcune regioni. Il caso del cervo sika (*Cervus nippon*) è emblematico. Importato ultimamente in Gran Bretagna e nella ex Cecoslovacchia, in certe località ha cominciato ad ibridarsi naturalmente col cervo nobile (*Cervus elaphus*) (Figura 42), tanto da rappresentare un reale pericolo per la purezza della specie autoctona (6, 7, 51, 101).

L'introduzione di animali esotici è in grado di creare gravi problemi di competizione alle specie locali simili. Il daino (*Dama dama*), un cervide attualmente molto comune in Europa, non è una specie autoctona, ma è stato reintrodotto dall'Asia Minore dai Romani, dai Fenici e dai Normanni (49) dopo essersi estinto probabilmente alla fine dell'ultima glaciazione pleistocenica (18). Il notevole successo biologico di questa specie ha influito negativamente sugli altri ungulati autoctoni, quali il capriolo e il cervo, con cui compete per le risorse trofiche e territoriali.

Un esempio di specie alloctona è rappresentato dalla nutria (*Myocastor coypus*), un grosso roditore di origine sudamericana, introdotto accidentalmente in Italia. Nelle zone umide la nutria ha trovato l'ambiente ideale



Foto: R. FICO

Figura 42: Cervo (*Cervus elaphus*) in velluto.

per riprodursi abbondantemente, rivelandosi poi causa di rilevanti danni alle colture.

Un noto esempio di gestione avventata è invece rappresentato dai ripopolamenti a scopo venatorio di cinghiale (*Sus scrofa*) (Figura 43). Gli incroci con il maiale domestico, compiuti per aumentarne la prolificità, e con cinghiali di dimensioni corporee maggiori appartenenti a razze dell'Est europeo, oltre ad aver minato l'integrità genetica delle popolazioni residenti, ha portato ad un tale incremento nella densità di questa specie in tutto il territorio nazionale da provocare serissimi danni all'agricoltura e al patrimonio naturale. Il mancato controllo operato dai predatori naturali, da tempo scomparsi, ha contribuito sensibilmente all'ascesa demografica di questo temibile ungulato.

Anche il concetto del rinsanguamento, usato nei ripopolamenti sia per "migliorare la razza" sia per prevenire un paventato declino genetico, è del tutto fuorviante poiché può mettere in serio pericolo l'identità di *pool* genici differenziati. Senza per altro apportare alcuno dei miglioramenti sperati.

Buona parte delle reintroduzioni tuttora vengono effettuate senza seguire seri programmi scientifici, generalmente ignorando i piani fauni-



Foto: R. FICO

Figura 43: Cinghiale (*Sus scrofa*).

stici e gestionali, spesso basando la scelta delle specie da reintrodurre su criteri emotivi o estetici. Il più delle volte senza avere alcuna possibilità di verificare a lungo termine l'esito dell'operazione. In passato anche le operazioni di reintroduzione più diffuse venivano attuate a scopi venatori (lanci di starne, di fagiani e in misura minore di lepri). Attualmente si tende ad agire per lo più nell'interesse e per la salvaguardia delle specie animali rare, minacciate o di interesse locale e solo in misura minore per assecondare gli interessi venatori.

Lo sviluppo di una nuova sensibilità nei confronti del problema e l'accumulo di una notevole esperienza in materia, tuttavia, non impediscono che ancora oggi i buoni propositi per una corretta gestione della fauna selvatica rimangano a volte solo a livello intenzionale.

Uno dei motivi per cui ciò avviene è l'obiettiva difficoltà di ottenere una visione globale del problema, che è raggiungibile solo attraverso un approccio interdisciplinare. Una buona programmazione degli interventi gestionali esige infatti l'integrazione di aspetti diversi, che vanno dalla conoscenza delle caratteristiche ecologiche e biologiche della componente faunistica da gestire, allo sviluppo di piani per la rilevazione del suo stato sanitario e per lo studio della struttura genetica di popolazione.

Come accennato nell'introduzione, l'aspetto genetico ha avuto fino a poco tempo fa uno spazio marginale nei programmi di monitoraggio delle specie selvatiche. Eppure, le conseguenze di un'avventata gestione genetica possono essere gravi, tanto da pregiudicare l'esito delle operazioni stesse. Se la gestione riguarda specie minacciate, in via di estinzione o di particolare interesse per un determinato contesto ambientale, è necessario che la vitalità e la sopravvivenza dei *pool* genici delle popolazioni gestite non vengano messe a repentaglio.

Le considerazioni di ordine genetico di cui bisogna tener conto nei programmi di (re)introduzione e ripopolamento riguardano la selezione delle popolazioni da cui prelevare gli individui fondatori, nonché la scelta qualitativa e quantitativa dei fondatori stessi. Ciò allo scopo di minimizzare la perdita di variabilità genetica nei nuclei (re)introdotti o al fine di non intaccare l'integrità genetica delle popolazioni residenti oggetto di ripopolamento.

Selezione delle popolazioni dei fondatori

Prima di intraprendere programmi di reintroduzione, introduzione o ripopolamento, è buona norma raccogliere il maggior numero di informazioni sulla storia, l'ecologia, la genetica delle popolazioni che costituiscono le fonti potenziali dei fondatori. Popolazioni diverse appartenenti alla stessa specie possono avere infatti storie demografiche differenti e presentare adattamenti a condizioni ambientali locali. Poiché è difficile sapere quanto i fattori interni legati all'ecologia siano dovuti alla componente genetica e quanto alla componente ambientale, è possibile che le differenze tra popolazioni geografiche abbiano una base genetica. In questo caso, se cioè alcuni alleli rappresentano varianti locali, essi possono influire sulla natura delle popolazioni reintrodotte. Esiste la possibilità che anche certe diversità genetiche siano dovute ad adattamenti di natura ambientale. Pertanto, è preferibile prelevare gli animali scelti per creare nuove popolazioni da habitat simili ai luoghi in cui si intende rilasciarli (166).

Dal punto di vista genetico, una delle principali finalità da perseguire nelle operazioni di reintroduzione consiste nel mantenere alta la variabilità delle popolazioni reintrodotte. In questa ottica, il livello di variabilità genetica dovrebbe costituire il parametro fondamentale su cui basarsi per la selezione degli *stock*, poiché in parte esso influenzerà quello del nucleo di fondazione. In genere si preferiscono popolazioni madri con

alti valori di variabilità genetica, sebbene nella scelta rivesta un'importanza rilevante anche il loro passato demografico, poiché da questo potrebbe dipendere la suscettibilità della nuova popolazione alla depressione da *inbreeding*. Infatti, se una popolazione è passata attraverso una lunga storia di *inbreeding*, molti alleli recessivi responsabili dell'espressione di caratteri svantaggiosi possono aver subìto l'eliminazione da parte delle forze selettive. Pertanto, nel caso fosse esposta ad ulteriore inincrocio, tale popolazione sarebbe comunque meno sensibile agli effetti depressivi rispetto ad un'altra che avesse un livello più alto di variabilità, ma un carico genetico altrettanto superiore.

Un ulteriore aspetto che riguarda la selezione degli animali fondatori è l'origine. Nelle reintroduzioni e nei ripopolamenti è preferibile utilizzare individui autoctoni, ovvero originari delle stesse zone del rilascio o di zone limitrofe, affinché venga favorita l'affermazione di *pool* genici omogenei, tipici di habitat simili ai quali sono probabilmente meglio adattati (98). In passato era molto frequente l'uso di animali alloctoni provenienti dall'estero, adattati a condizioni ambientali completamente diverse, portatori di strutture genetiche forse altrettanto differenti. In parecchi casi questa pratica ha provocato l'inquinamento genetico a carico delle popolazioni selvatiche presenti nei siti di rilascio. In ambito intraspecifico, se la fusione di *pool* genici di origine e struttura diverse è in genere sconsigliato, il favorimento di incroci tra individui appartenenti a differenti sottospecie è decisamente da condannare. A maggior ragione, la pratica di incrociare animali di specie diverse, frequente negli allevamenti di uccelli da ripopolamento, risulta assai rischiosa per le forme autoctone selvatiche che verranno a contatto con gli ibridi.

Nei ripopolamenti di selvaggina stanziale accade spesso che gli animali soggetti a rilascio non vengano allevati in purezza. Un esempio di tale pratica riguarda la coturnice (*Alectoris graeca*), una pernice mediterranea che in Italia è distribuita prevalentemente sull'arco alpino. Spesso i rinforzi delle popolazioni residenti vengono effettuati con ibridi tra coturnice e una pernice di origine asiatica, la chukar (*Alectoris chukar*), poiché quest'ultima ha una maggiore resistenza alle condizioni d'allevamento. Studi elettroforetici hanno dimostrato che le due specie sono geneticamente ben differenziate e filogeneticamente lontane (Figura 44) (97, 139). Dal punto di vista fenotipico gli ibridi sono pressocché indistinguibili dalle specie parentali, mentre geneticamente risultano riconoscibili grazie

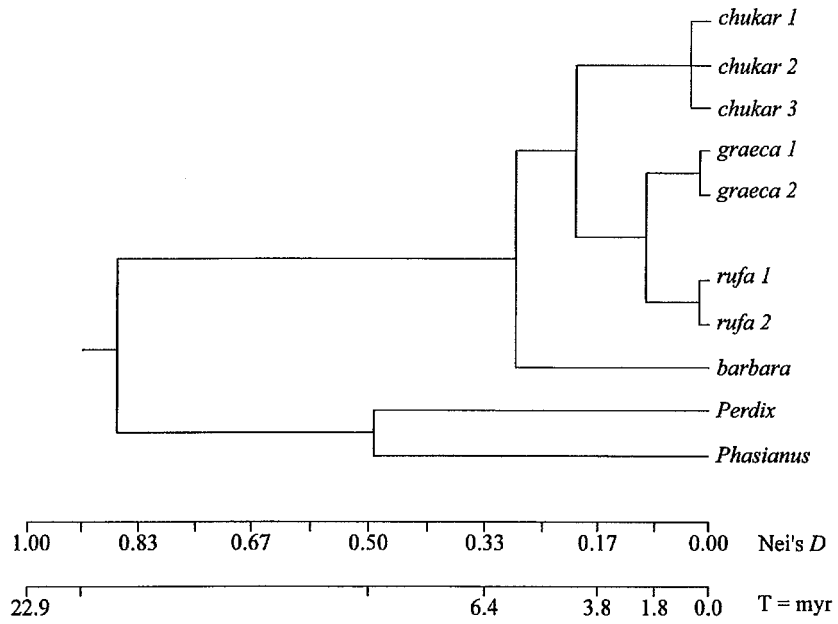


Figura 44: Il dendrogramma, costruito sulla matrice di distanze genetiche di Nei (1978), mette in luce le relazioni filogenetiche tra le specie mediterranee di *Alectoris*. La starna (*Perdix perdix*) e il fagiano (*Phasianus colchicus*) sono stati utilizzati come specie di riferimento per la rotazione dell'albero. La pernice rossa (*Alectoris rufa*) e la coturnice (*Alectoris graeca*) risultano essere le più simili tra loro, essendosi separate 1.8 milioni di anni fa. La chukar (*Alectoris chukar*) si è evoluta separatamente dal gruppo *graeca/rufa* circa 4 milioni di anni fa. La più distante è la pernice sarda (*Alectoris barbara*), separatasi dalle altre specie circa 6 milioni di anni fa. La scala temporale è stata ottenuta mediante calibrazione con dati fossili (da Randi e coll., 1992).
A. chukar 1 = chukar selvatiche, Cina; *A. chukar* 2 = chukar allevate, Bulgaria; *A. chukar* 3 = chukar selvatiche, Israele; *A. graeca* 1 = coturnici selvatiche, Alpi, Italia; *A. graeca* 2 = coturnici allevate, Italia; *A. rufa* 1 = pernici rosse selvatiche, Spagna; *A. rufa* 2 = pernici rosse allevate, Italia.

all'esistenza di specifici *marker* enzimatici (Figura 45). In questo caso l'applicazione sistematica di test biochimici, relativamente semplici e dai costi contenuti, potrebbe costituire un utile *screening* di controllo antecedente il rilascio di animali in natura, in grado di evitare la diffusione di genotipi ibridi. L'utilizzo abituale di ibridi per i ripopolamenti rischia non solo di inquinare il *pool* genico delle specie pure, ma anche di provocarne la progressiva scomparsa nel caso in cui gli incroci godano localmente di un vantaggio selettivo.

Per quanto concerne le popolazioni reintrodotte di specie minacciate o in pericolo di estinzione, considerazioni di carattere logistico, epidemiologico e genetico fanno pensare che, compatibilmente con le realtà operative, la strategia migliore sarebbe quella di costituire più nuclei di

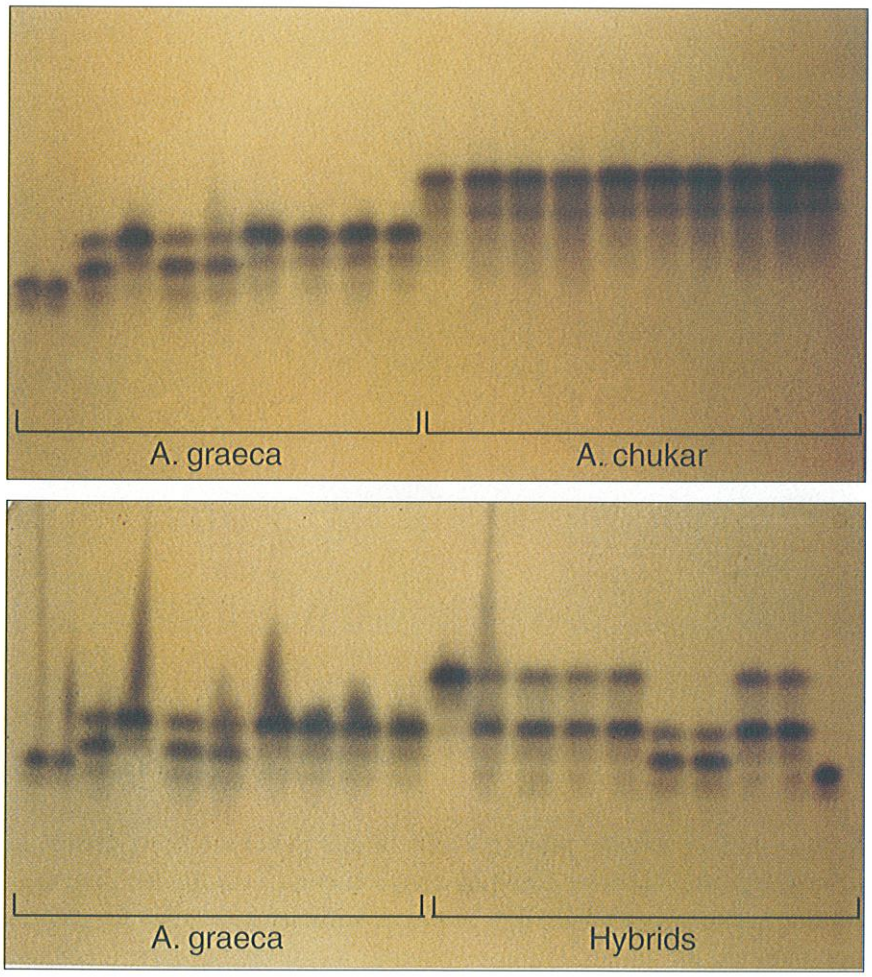


Figura 45: Profili elettroforetici relativi all'enzima aspartato aminotransferasi (AAT) di coturnice (*Alectoris graeca*), chukar (*Alectoris chukar*) e di ibridi tra le due specie. Come si può notare, questi ultimi mostrano di possedere gli alleli tipici di entrambe le specie (da Lorenzini e coll., 1990).

nuova formazione, ognuno derivato da popolazioni geneticamente omogenee (Figura 46). Nel caso in cui le popolazioni madri o una delle colonie si estinguessero (per esempio a causa di un'epidemia), ciò permetterebbe di mantenere più variabilità genetica di quanta se ne conserverebbe se da un solo *stock* fossero derivate tutte le colonie (5, 91). Gli inevitabili effetti di deriva porterebbero alla fissazione casuale di alleli diversi nelle varie colonie, a beneficio della diversità genetica totale della metapopo-



Foto: R. FICO

Figura 46: Il camoscio appenninico (*Rupicapra pyrenaica ornata*) è presente attualmente con una popolazione di circa 450 esemplari nel Parco Nazionale d'Abruzzo. La necessità di allontanare lo spettro dell'estinzione, legato all'esistenza di un'unica popolazione, per di più geneticamente omogenea, ha spinto gli operatori ad effettuare delle reintroduzioni in altre aree dell'Appennino. Ciò al fine di dar vita a nuovi nuclei di fondazione ed assicurare la sopravvivenza a questa entità faunistica dal grande valore zoologico.

lazione. Inoltre, è stato dimostrato che in una popolazione suddivisa, in assenza di forte selezione, l'immigrazione di circa un individuo per generazione scelto a caso da un'altra colonia è sufficiente per rendere l'intera popolazione un'unità complessivamente panmittica e geneticamente omogenea. Un limitato flusso genico è quindi sufficiente a mantenere alti livelli di variabilità genetica nella popolazione complessiva ed è capace di tamponare gli effetti stocastici di carattere ambientale (si veda pag. 48).

In particolare nelle popolazioni di ungulati, al fine di allontanare l'eventualità di erosione della variabilità genetica, una volta stabiliti, i nuclei di fondazione dovrebbero avere la possibilità di aumentare la densità in modo rapido, ma compatibile con la capacità portante dell'ambiente. Successivamente, una gestione di tipo demografico (applicabile particolarmente agli ungulati, ma estensibile ad altre specie) potrebbe rendere stazionaria la popolazione attraverso il controllo attivo delle dimensioni e delle distribuzioni delle classi di sesso e di età (35).

Un altro modo per costituire una nuova popolazione ad alta variabilità potrebbe essere quello di prelevare i fondatori da popolazioni geneticamente diverse. Tuttavia, esistono prove che tali incroci potrebbero produrre depressione da *outbreeding* (o esincrocio), un fenomeno simile alla depressione da *inbreeding* che, come questa, si esprime negli ibridi attraverso un deterioramento dei caratteri legati alla *fitness*.

Diversamente dall'*inbreeding*, si conosce molto poco delle cause che determinano gli effetti negativi dell'*outbreeding*. Si pensa che il ridotto vigore si determini quando combinazioni di geni coadattati, vale a dire di sistemi genetici integrati per la produzione di fenotipi localmente adattati, vengono disgregate in seguito all'incrocio con individui di origini diverse, le cui combinazioni geniche sono a loro volta diversamente coadattate. È stato osservato che gli effetti della depressione da *outbreeding* sono confinati a poche generazioni. Pertanto, se il nucleo dei fondatori è sufficientemente ampio, la popolazione sarà ugualmente in grado di sopravvivere all'alta mortalità e al basso tasso riproduttivo dei genotipi "ibridi" delle prime generazioni.

Come è stato già ricordato, è auspicabile non effettuare incroci fra individui appartenenti a sottospecie diverse, riconosciute tali da indagini



A

Foto F. SCALA



Figura 47: A) Camoscio alpino (*Rupicapra rupicapra rupicapra*). B) Camoscio appenninico (*Rupicapra pyrenaica ornata*). Un tempo considerati appartenenti ad un'unica specie, il camoscio alpino e il camoscio appenninico (o d'Abruzzo) vengono attualmente classificati in due specie diverse in base a caratteri morfologici, biometrici, comportamentali e genetici. Studi recenti di sistematica biochimica hanno rivelato notevoli affinità fra il camoscio appenninico e i camosci dei Pirenei e dei Monti Cantabrici. Ben distinto risulta invece dalla specie alpina.

morfologiche o genetiche. Non solo ai fini di prevenire un'eventuale depressione da *outbreeding*, ma soprattutto per mantenere il coadattamento e l'integrità genetica dei *taxa*.

Da queste considerazioni si evince come sia necessario che i programmi di gestione e conservazione debbano contare su di una conoscenza tassonomica certa delle entità faunistiche considerate. Gli studi di sistematica effettuati con tecniche biochimiche (analisi dei polimorfismi proteici, del DNA, del cariotipo), affiancati a valutazioni morfologiche, possono essere un valido supporto alle decisioni gestionali (Figura 47).

Selezione dei fondatori

Nel capitolo riguardante la variabilità genetica è stato sottolineato che un basso livello di variabilità influisce sul futuro evolutivo delle popolazioni naturali. La sopravvivenza a breve termine è legata agli effetti

negativi dell'*inbreeding* sui caratteri legati alla *fitness*, mentre la vitalità nel lungo periodo viene pregiudicata dalla mancanza di potenziale genetico in forma di diversità allelica, che garantisce la continuità del processo di adattamento. Popolazioni reintrodotte avranno una ridotta variabilità genetica se verranno costituite con fondatori che non contengono gran parte della variabilità presente nella popolazione di origine.

La scelta di individui nei quali sono rappresentate tutte le varianti alleliche della popolazione parentale permette di contenere la perdita di alleli in seguito alla deriva genetica, cioè di quegli alleli presenti a bassa frequenza che per caso non risultano compresi nei genotipi dei fondatori. L'analisi individuale dei polimorfismi proteici dovrebbe costituire il primo passo per l'individuazione degli animali più adatti. La scelta dei fondatori non dovrebbe essere effettuata in base ai caratteri fenotipici o al grado di eterozigosi individuale, poiché ciò rappresenta una forma di selezione che potrebbe determinare una perdita di variabilità a livello di popolazione, maggiore rispetto a quella prodotta da una scelta casuale (48).

Per quanto riguarda la selezione quantitativa, molti studiosi suggeriscono di partire col più alto numero possibile di fondatori di ambedue i sessi (Figura 23), possibilmente mantenendo un rapporto tra i sessi di 1:1 anche per le specie altamente poliginiche (39). Tuttavia, a questo proposito non esiste una regola precisa, valida in ogni circostanza, poiché il numero minimo di coppie necessarie a fondare con successo una popolazione dipende dalla biologia della specie, dalla sua suscettibilità alla depressione da *inbreeding*, nonché dai suoi trascorsi demografici. In genere, un numero ristretto di fondatori aumenta la possibilità di incroci fra consanguinei nel corso delle prime generazioni dopo la reintroduzione e ciò potrebbe portare ad una severa depressione da *inbreeding* (37). Studi sulle *performance* individuali suggeriscono che un numero di fondatori inferiore a 10 può soffrire di effetti depressivi immediati (136).

L'inserimento di individui imparentati nel gruppo dei fondatori è in grado di provocare pesanti effetti sulla quantità di variabilità genetica persa. Più stretta è la parentela, maggiore risulterà la perdita di variabilità. L'impiego di tecniche analitiche quali il DNA *fingerprinting* permette di controllare a livello molecolare le relazioni di parentela fra i fondatori e costituisce un valido supporto alla scelta degli individui non *inbred,* nel caso non si disponga di informazioni relative alle linee familiari o della stima del coefficiente di *inbreeding* (46).

Conseguenze genetiche dell'attività venatoria

La gestione venatoria viene tradizionalmente attuata in base a considerazioni di tipo ecologico e demografico. Poca attenzione è invece prestata all'eventualità che strategie di prelievo improprie possano determinare profonde alterazioni nelle caratteristiche genetiche delle specie interessate. Numerosi studi hanno ormai dimostrato che la caccia è una delle attività umane in grado di influenzare notevolmente l'assetto genetico delle popolazioni di animali selvatici.

L'interesse venatorio è sistematicamente rivolto verso gli esemplari che esibiscono alcuni caratteri morfologici particolarmente sviluppati che soddisfano il gusto estetico dei cacciatori, i cosiddetti trofei (96). In alcuni ungulati, ad esempio, si corre il rischio di abbattere quasi esclusivamente i maschi di dimensioni corporee maggiori, portatori dei palchi più imponenti. Nelle specie prive di un evidente dimorfismo sessuale, in genere è la migliore prestanza fisica dell'animale a determinarne il prelievo selettivo (Figura 48).

Senza considerare i casi estremi in cui l'eccessiva pressione venatoria ha contribuito pesantemente al declino o all'estinzione di alcune specie (Figura 49), è indubbio che la caccia rappresenti comunque una forma di selezione, la cui direzione non è adattativa e le cui vere motivazioni esulano dai principi di conservazione della fauna selvatica.

Dal punto di vista demografico il prelievo preferenziale di un sesso o di una classe di età, come accade nella corrente pratica venatoria, può alterare in modo drammatico l'equilibrio demografico di una popolazione. Le alterazioni del rapporto numerico fra i sessi, della distribuzione nelle classi di età, della struttura riproduttiva producono variazioni nella dimensione effettiva della popolazione che la rendono più vulnerabile nei confronti dei processi stocastici (145).

È stato osservato che dal punto di vista genetico tali variazioni consistono in sensibili cambiamenti delle frequenze geniche. Le popolazioni ampie in genere sono in grado di tamponare demograficamente le variazioni genetiche dovute ad un intensivo prelievo, purché questo sia esteso a brevi periodi di tempo. Le popolazioni più ridotte, pur mostrando gli stessi effetti, non possiedono una pari capacità di contrastare pressioni selettive anche minori (148).

Nel sud degli Stati Uniti sono stati effettuati studi a lungo termine sulle conseguenze demografiche e genetiche dell'attività venatoria nel



Foto: F. SCALA

Figura 48: Il camoscio (*Rupicapra rupicapra rupicapra*) è ancora una delle specie più cacciate dell'arco alpino. L'attuale gestione venatoria, pur migliorata nell'ultimo decennio, ne condiziona ancora pesantemente la composizione e la dinamica delle popolazioni. I prelievi, focalizzati essenzialmente sui maschi adulti detentori dei trofei più imponenti, determinano spesso uno squilibrio nel rapporto tra i sessi e mantengono alcune popolazioni a valori di densità inferiori a quelli potenziali (Tosi, 1993).



Foto: R. PICO

Figura 49: L'intensa pressione venatoria è stata una delle cause che ha portato il camoscio d'Abruzzo (*Rupicapra pyrenaica ornata*) sull'orlo dell'estinzione.

cervo coda bianca (*Odocoileus virginianus*). I risultati hanno dimostrato come cambiamenti delle frequenze alleliche siano rilevabili di anno in anno in relazione all'intensità della pressione venatoria e al metodo di caccia impiegato. In quelle regioni il cervo coda bianca viene cacciato all'aspetto oppure con l'ausilio dei cani. È stato rilevato che le maggiori variazioni delle frequenze alleliche si registrano a carico delle aree a maggiore intensità di prelievo, come effetto del declino numerico. Variazioni altrettanto sensibili si osservano nelle popolazioni in cui i cervi vengono regolarmente cacciati con i cani (Figura 50). Questa prati-

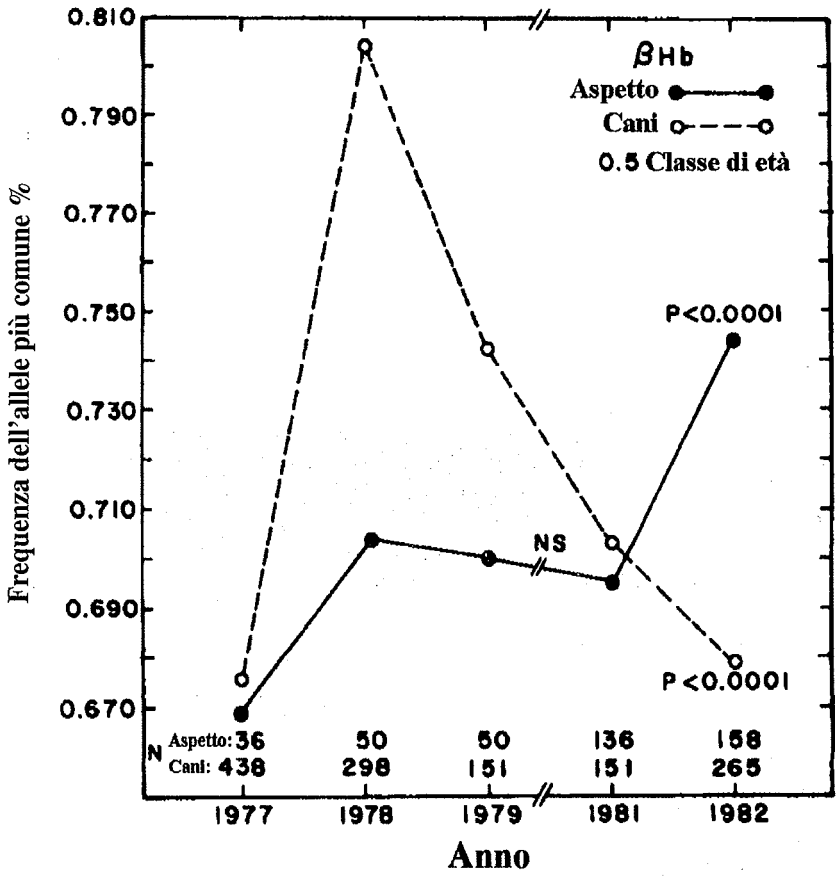


Figura 50: Variazioni annuali nella frequenza dell'allele più comune del gene β dell'emoglobina nel cervo coda bianca (*Odocoileus virginianus*). La linea tratteggiata è relativa alle regioni del Sud Carolina in cui questo ungulato viene cacciato con l'ausilio di cani. La linea continua rappresenta invece le regioni dove il cervo coda bianca viene cacciato all'aspetto (ridisegnato da Scribner, 1993).

ca venatoria, condotta di norma in corrispondenza della stagione degli accoppiamenti, costringe gli animali a disperdersi, invece di mantenere le femmine i relativi *clan* familiari e i maschi i propri territori. Come risultato si ottiene la disgregazione dei gruppi matriarcali e la rottura delle strutture gerarchiche tra i maschi. La fusione di gruppi sociali differentemente strutturati determina un'alterazione nelle normali interazioni individuali durante la stagione riproduttiva e contemporaneamente favorisce un incremento degli accoppiamenti casuali. Questi sconvolgimenti nella composizione della popolazione si traducono in variazioni delle frequenze geniche e nella costituzione di una popolazione geneticamente omogenea (148).

In Europa centrale il cervo (*Cervus elaphus*) è uno degli ungulati maggiormente soggetti al prelievo venatorio. Alcuni tratti fenotipici, quali la dimensione corporea e la struttura dei palchi, costituiscono i criteri per la caccia di selezione. L'analisi di tre popolazioni di cervo dalle strutture genetiche originariamente simili, ma sottoposte ad intensità e durata di prelievo diversi, ha evidenziato l'esistenza di incrementi paralleli nella frequenza di certi alleli e nella percentuale di maschi con le caratteristiche dei palchi cui la presenza di tali alleli era associata (Figura 51). Le variazioni delle frequenze geniche non erano spiegabili da

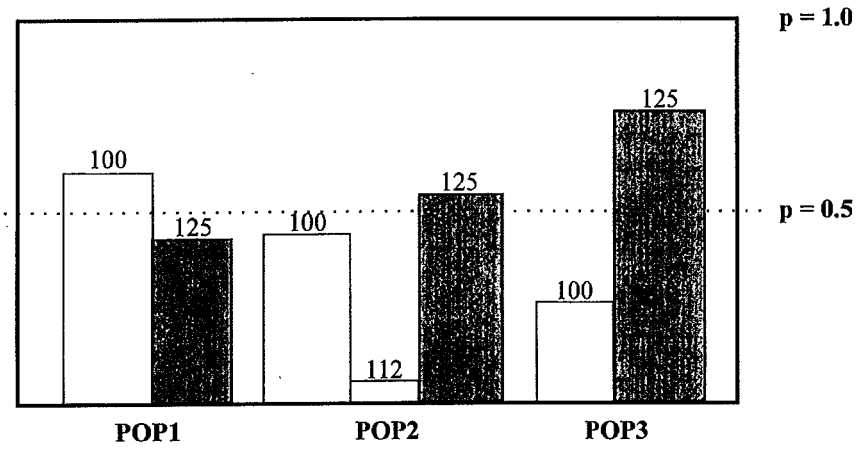


Figura 51: Frequenze alleliche (p) al *locus* Isocitrato deidrogenasi (Idh−2) nel cervo (*Cervus elaphus*). Le barre rappresentano le frequenze degli alleli "100" e "125" in tre popolazioni francesi (POP1, POP2, POP3) sottoposte a pressioni venatorie decrescenti per i trofei. La frequenza dell'allele $Idh\text{-}2^{125}$, risultato essere positivamente correlato con la velocità di sviluppo dei palchi, aumenta nelle popolazioni con una pressione venatoria meno intensa per questo carattere (ridisegnato da Hartl e coll., 1991a).

eventi casuali di deriva genetica o da errori di campionamento, ma piuttosto erano dovute al prelievo intensivo delle stesse classi di età e di sesso ogni anno nelle popolazioni esposte ad una maggiore pressione venatoria (si veda pag. 94). Benché non si sia ancora in grado di stabilire se lo sviluppo differenziale dei caratteri in questione sia sotto stretto controllo genetico o se rifletta principalmente influenze di tipo ambientale (188), nel cervo è stato osservato da più Autori che lo sviluppo particolarmente pronunciato di certi caratteri, non solo legati ai palchi, è associato a specifiche varianti alleliche presenti in condizione omozigote (63, 131).

I risultati non hanno però permesso di stabilire se sia un singolo allele alternativo a determinare una specifica espressione fenotipica o se sia piuttosto l'effetto di una associazione fra il *locus* e un gene, o un complesso di geni, responsabili dello sviluppo dei caratteri fenotipici in questione. In ogni caso, il costante prelievo di animali con gli stessi tratti morfologici provoca un effetto simile alla deriva genetica, vale a dire l'eliminazione o la fissazione, questa volta non casuale, di certe varianti geniche attraverso la selezione dei relativi genotipi (62).

Nei subadulti o adulti giovani di cinghiale la mancanza di un pronunciato dimorfismo sessuale non favorisce una caccia selettiva basata sulle classi di sesso. In questa specie è stato osservato che la distribuzione dei genotipi si mantiene costante nel corso degli anni o subisce sensibili variazioni a seconda che gli abbattimenti vengano effettuati casualmente o diretti preferibilmente verso gli esemplari delle classi di età inferiori (56).

È stato dimostrato che un'intensa attività venatoria è in grado di provocare un decremento nei livelli di variabilità genetica rilevabile anche nell'arco di un breve periodo. Gli studi effettuati sul cervo coda bianca (*Odocoileus virginianus*) hanno evidenziato una forte associazione positiva tra eterozigosi e sviluppo dei palchi, dimostrando che la caccia di selezione per il trofeo, per lo sviluppo estremo del corpo e in genere per specifiche strutture possono rappresentare un importante fattore di impoverimento genetico (149).

Generalmente si associa una bassa diversità genetica agli effetti negativi dell'*inbreeding* sulla sopravvivenza. In alcune tra le specie più cacciate in Europa, come il daino o il camoscio, sono stati effettivamente riscontrati livelli di eterozigosi prossimi allo zero (55, 110, 137) senza essere accompagnati apparentemente da alcun fenomeno depressivo. Risultati di questo tipo vengono strumentalizzati dai cacciatori che se ne servono per sostenere la tesi secondo cui i genetisti tendono a sopravva-

lutare i rischi della riduzione numerica delle popolazioni cacciate e i conseguenti effetti dell'*inbreeding*. Tuttavia, come ricordato nei capitoli precedenti, gli effetti deleteri di un incremento di omozigosi possono manifestarsi non solo a breve scadenza, attraverso la riduzione dei caratteri di *fitness*, ma soprattutto nel lungo periodo, quando gli alleli recessivi svantaggiosi saranno già stati eliminati dalla selezione naturale e avranno reso la popolazione momentaneamente resistente ad un ulteriore eventuale regime di *inbreeding*. A meno che ciò non accada nell'arco di un periodo sufficientemente lungo da permettere l'accumulo di nuove mutazioni, la mancanza di diversità allelica renderà inevitabilmente la popolazione più vulnerabile ai cambiamenti ambientali.

Verosimilmente, il camoscio ed in particolare il daino, nel quale è stata messa in evidenza una notevole resistenza all'*inbreeding*, si trovano attualmente in questa situazione. Pertanto, nella corrente gestione venatoria della fauna selvatica, la mancata percettibilità di immediati effetti negativi porta comunemente ad una notevole sottostima dei problemi.

Negli Stati Uniti, il cervo mulo (*Odocoileus hemionus*) è stato oggetto di un intensissimo prelievo venatorio negli scorsi due secoli. Fino a quando, grazie a massicci ripopolamenti e numerose reintroduzioni, ha nuovamente ristabilito l'antico areale. Negli ultimi decenni, il raggiungimento di una consistenza numerica notevole ha reso la specie nuovamente oggetto di un'intensa caccia. Indagini demografiche e genetiche, condotte successivamente ad una serie di stagioni venatorie, hanno messo in luce una significativa deviazione dal regime di accoppiamento casuale ed un costante declino nel livello di eterozigosi. Tali osservazioni hanno suggerito che il prelievo venatorio aveva allontanato la popolazione dall'equilibrio e che le variazioni di variabilità genetica e di struttura demografica delle popolazioni cacciate erano sensibili e rilevabili annualmente, nonostante gli effetti omeostatici dovuti alla dimensione ampia e alla bassa mortalità degli adulti (Figura 52) (152).

Da questo breve *excursus* si evince che le strategie venatorie da adottare in ogni singolo caso (tipo di specie, contesto ambientale, esperienze venatorie pregresse) non possono essere correttamente valutate senza una precisa analisi della biologia e delle strutture demografica e genetica dell'entità faunistica in questione. Simulazioni al computer, adattate alla biologia di alce (*Alces alces*) e cervo coda bianca (*Odocoileus virginianus*), hanno per esempio evidenziato come regimi venatori diversi influenzino la durata degli intervalli generazionali (145). Gli effetti di tali

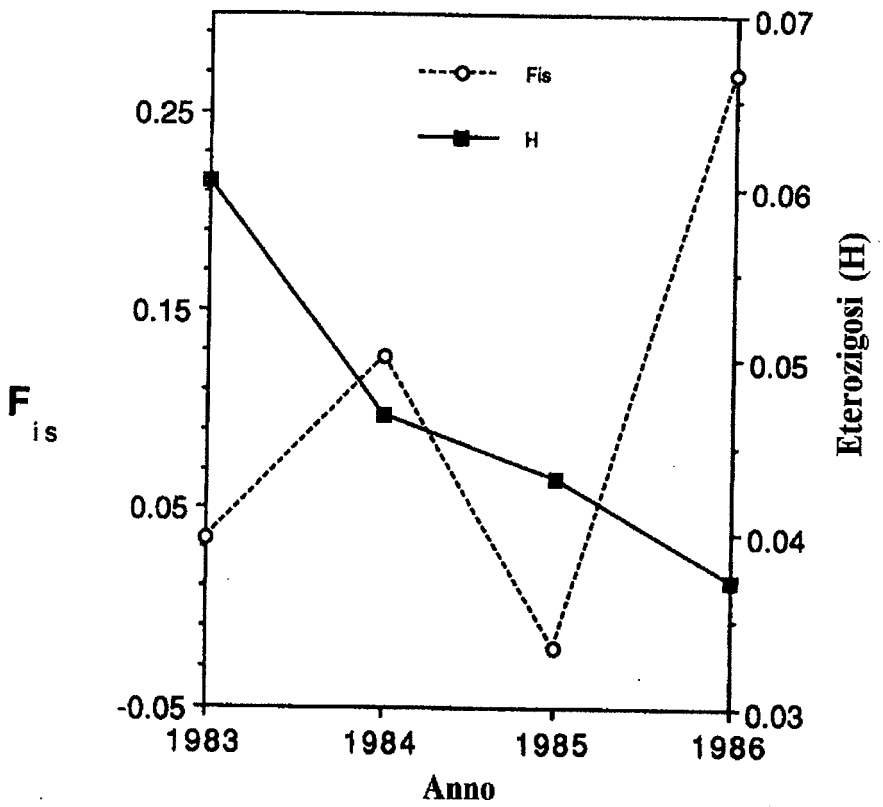


Figura 52: Variazioni temporali (1983-1986) del coefficiente di *inbreeding* (F_{IS}) e dell'eterozigosi (H) in popolazioni di cervo mulo (*Odocoileus hemionus*) di 20 aree del Colorado sottoposte a prelievo venatorio (ridisegnato da Scribner e coll., 1991).

variazioni sui *pool* genici sono di primaria importanza per la risposta alle forze della selezione naturale.

Nelle popolazioni ridotte di grandi mammiferi la dilatazione degli intervalli tra una generazione e l'altra può essere vantaggiosa poiché rallenta la velocità delle variazioni genetiche dovute alla bassa dimensione effettiva. In altri casi, per esempio in occasione di repentini cambiamenti delle condizioni ambientali, un lungo intervallo generazionale potrebbe non risultare favorevole poiché i necessari cambiamenti genetici potrebbero progredire troppo lentamente e provocare eventualmente l'estinzione locale della popolazione (145).

Population genetics and game management
Genetica di popolazione e gestione venatoria

(Günther B. Hartl - Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität, Kiel, Germania)

La variabilità genetica è un requisito essenziale per l'adattamento e la sopravvivenza delle popolazioni naturali alle variazioni ambientali. Ultimamente le conseguenze delle attività umane (alterazione degli habitat naturali, reintroduzioni, allevamento in cattività, caccia, incroci tra sottospecie) hanno determinato sensibili alterazioni nei pool *genici di popolazioni appartenenti alle specie di interesse venatorio. Uno degli effetti che gli interventi umani sono in grado di determinare sulla struttura genetica delle popolazioni selvatiche può consistere nella variazione non adattativa, ma casuale, delle frequenze alleliche. I grossi mammiferi risentono sensibilmente delle conseguenze provocate dalla manipolazione umana. Nel daino, un cervide riportato in Europa dall'Asia Minore da Romani e Fenici dopo essersi estinto durante l'ultima glaciazione, le reintroduzioni di piccoli gruppi di animali, la cattività, la selezione naturale e l'*inbreeding *potrebbero essere responsabili della scarsa variabilità genetica presente nelle popolazioni attuali. Situazioni analoghe si riscontrano nello stambecco alpino e nel muflone.*

Le dimensioni ridotte, l'allevamento in cattività e il protratto isolamento rappresentano i fattori principali dell'impoverimento genetico anche per altre specie di ungulati, quali il cinghiale e il cervo. Per il cervo è stato dimostrato che la struttura genetica di alcune popolazioni europee è stata sensibilmente alterata dalla costante pressione venatoria dell'ultimo secolo. L'individuazione di marker *genetici legati a particolari tipi di palchi, oggetto di prelievo preferenziale da parte dei cacciatori, ha permesso di evidenziare che la selezione venatoria è in grado da sola di alterare le frequenze geniche di una popolazione, contrapponendosi alla selezione naturale ancor più efficacemente della deriva genetica. Sempre nel cervo è stato visto che gli effetti dell'attività venatoria si riflettono anche su alcuni caratteri legati alla* fitness. *Alla scelta di certi fenotipi è infatti connessa la selezione di specifici alleli, associati per esempio alla sopravvivenza dei piccoli o alle* performance *riproduttive delle femmine.*

Non tutte le specie di mammiferi risentono in egual misura dell'isolamento genetico. Mammiferi di media taglia come la lepre, che ha un sistema riproduttivo panmittico, un rapido ricambio delle popolazioni ed

*alti livelli di flusso genico tra demi, sono particolarmente sensibili dal punto di vista genetico e fenotipico agli effetti dell'*inbreeding, *naturale conseguenza della frammentazione in popolazioni localmente isolate. Nelle specie altamente poliginiche di ungulati, invece, un livello moderato di consanguineità viene naturalmente tollerato senza apparenti conseguenze nei caratteri di* fitness. *In queste popolazioni, spesso di modeste dimensioni e quindi più facilmente esposte agli accoppiamenti tra consanguinei, il tasso naturale di* inbreeding *elimina molti dei geni recessivi deleteri che nelle ampie popolazioni panmittiche permangono come pesante carico genetico.*

I principi della genetica di popolazione applicati alla conservazione dell'integrità e dell'adattabilità dei pool *genici non sono importanti solo per le popolazioni e le specie a rischio di estinzione. Oggi l'impatto umano è così rilevante da essere in grado di provocare massicci cambiamenti nelle strutture genetiche anche di specie attualmente abbondanti. È necessario che gli sforzi di protezione e conservazione vengano effettuati quando si è ancora in tempo, limitando gli interventi sugli habitat naturali, preservando l'identità dei* pool *genici locali, riducendo, laddove è necessario, l'intensità della pressione venatoria sulle specie cacciabili e razionalizzando le pratiche del prelievo.*

Genetic variation in biochemical, morphological and behavioural traits is essential for populations to adapt to their environment, which, as a consequence of manifold human activities, especially nowadays is increasingly changing. If a population contains sufficient genetic variation, under diverse environmental conditions there will always be some individuals which are able to produce more offspring than others - a process that ultimately causes permanent changes in the genetic structures of a population and that is known as natural selection. However, if a population has lost a great deal of its genetic resources, the incidence of diseases and malformations may be increased, fertility and viability may be reduced, and, in the case of rapid environmental changes, the whole population may be exterminated due to a lack of adaptability.

Human impact on populations of game animals associated with potentially drastic alteration of gene pools may be intended or just be a by-product of the cultivation of the landscape.

- Extensive deforestation, the building of roads, fenced motorways, and concreted channels as well as the establishment of settlements and industrial areas have led to a fragmentation of habitats, and, thus, to a

fragmentation of formerly homogeneous populations. In many species populations are persisting at small numbers of individuals and are more or less isolated from neighbouring stocks.

- The (re-)establishment of populations is usually based on small numbers of individuals.
- The breeding of populations in enclosures is usually associated with small population sizes and isolation.
- Selective hunting for trophies means that the individuals are maintained or eliminated from a population just on the basis of the development of only a few and mostly rather superficial morphological characters.
- Artificial hybridization of individuals from distinct habitats or geographically very separated populations, say for the "improvement" of trophies or even for increasing genetic variation, may disturb a locally well adapted gene pool. The same holds for the introduction of foreign species (subspecies), which tend to hybridize with a closely related native species (subpecies).

All these influences have in common that the genetic structure of a population tends to be altered not as a consequence of natural selection but of random changes in allelic frequencies (genetic drift). Even if selective hunting for trophies had the desired influence on the ultimate expression of particular morphological characters, that influence is likely not to correspond to what would have happened under natural selection. Moreover, a lot of associated characters are likely to be affected in a random way.

This essay is directed towards giving some concrete examples of human influences on the genetic structure of game animals, which are predominately based on results of my laboratory. Furthermore, it will be discussed why the various species of free-ranging large mammals are not likely to be susceptible to problems associated with inbreeding to the same extent. Finally, some recommendations as to management practices for preserving the genetic variation and the genetic integrity of populations will be given.

Genetic consequences of low population size and isolation

Pemberton and Smith (130), Hartl *et al.* (55), and Randi and Apollonio (137) examined genetic variation in fallow deer (*Dama dama*) where, despite considerable variation in coat colour and antler shape,

genetically determined variants in blood proteins and enzymes turned out to be extremely scarce. This may be explained by the population history of fallow deer in Europe. After the last glaciation the species was extinct in Europe and it is assumed that fallow deer were restocked with small numbers of animals originating from refugia in Asia Minor by the Romans and the Phoenicians some 3000 years ago. Moreover, for many centuries fallow deer were kept in enclosures and inbred for particular colour morphs and antler types. Thus, while - through repeated hybridization of different "types" of fallow deer - some morphological variation may have been retained, the general amount of genetic variation in this species may have been reduced by subsequent bottlenecking and inbreeding.

After having been exposed to heavy hunting pressure for centuries, by the mid of last century only about 50 individuals of the Alpine ibex (*Capra ibex*) survived in the Gran Paradiso National Park. At the beginning of our century some individuals came to Switzerland and were bred in an enclosure. Once the number of ibexes had increased, small groups were released in the Swiss Alps (41). Since then populations of ibex were successively established in many parts of the Alps and the current number of individuals amounts to about 20000. Hartl (54), Nascetti *et al.* (112), Stüwe and Scribner (174), and Randi *et al.* (138) were able to show that biochemical-genetic variation in the Alpine ibex is very low as compared to many other species of artiodactyls, which is most probably a result of the repeated bottlenecking. Relationships between population founding history and genetic variation retained in introduced ibex populations were investigated in more detail by Scribner (153).

Genetic bottlenecks are also a characteristic of population histories in the mouflon (*Ovis ammon musimon*), whose stocks on the European mainland can be traced back to a number of small founder populations. Most populations are living in enclosures and those investigated so far were found to be genetically extremely depleted (58).

Hartl and Csaikl (56) examined genetic variation in wild boars (*Sus scrofa*) kept in enclosures. Genetic variation turned out to be inversely related to population size and to the duration of isolation. Annual changes in allelic frequencies of a wild boar population living in an enclosure are shown in Figure 53.

Even if not all populations living in enclosures are genetically depleted, dramatic changes in allelic frequencies could be demonstrated also in the red deer (*Cervus elaphus*). Despite a massive impact of hunting on practically all Central European red deer populations, genetic distances among

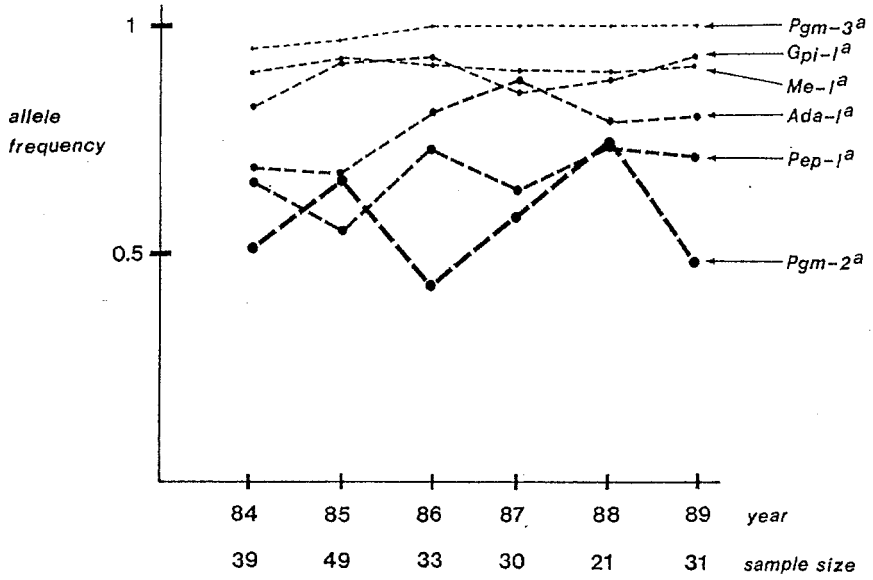


Figure 53: Annual changes in allelic frequencies of a wild boar population living in an enclosure at an estimated effective population size of 140 (the amplitude of sampling error at a confidence interval of 95% is 0.154 in the worst case, where n (sample size) = 21 and p=q (allele frequency) = 0.5.

several free-ranging populations studied by Hartl *et al.* (59) were, on the whole, in agreement with their geographic location. However, when populations living in enclosures were included in the analysis, their positions in the dendrogram were very different from those expected according to the geographic location of the respective enclosures.

The present world population of about 3200 European bison (*Bison bonasus*) stems from a mere 12 founder individuals, which survived the complete extermination of all wild stocks by the first decades of our century. Hartl and Pucek (71) showed that of 69 enzyme genes screened by electrophoretic methods, only three retained low to moderate allelic variation. Values of polymorphism and heterozygosity calculated for this species were among the lowest as yet found in ungulates.

Genetic consequences of selective hunting

Whereas the genetic effects of population bottlenecks and isolation have been demonstrated in a great many of game species, the influence of selective hunting for trophies on the genetic structure of populations is still a very controversial issue. However, using biochemical markers,

Hartl *et al.* (63, 72) were able to demonstrate that artificial selection for a particular antler size and shape does have a remarkable effect on the genetic structure of red deer stocks. In two populations originating from one another, antler measures (number of antler points - NAP, length of the main beam - LMB, circumference of the main beam - CMB, and coronet circumference - CC) were taken in a number of stags along with an evaluation of their genotypes at several enzyme *loci*. Using appropriate statistics, biochemical markers for two different genetic components influencing antler development could be identified. Stags homozygous for the allele "125" at the *Idh-2 locus* showed a NAP significantly higher than in carriers of other genotypes already from an age of 2 years on. Stags homozygous for the "100" allele at the *Acp-2 locus* showed generally significantly larger antler dimensions (NAP, LMB, CMB, CC) than carriers of other genotypes from an age of 7 years on. In stags 2-6 years old, however, *Acp-2*$^{100/100}$ carriers had an antler size lower than average. The two genetic components for antler development were found to compensate or reinforce each other at all stages of lifetime antler growth (Figure 54). On the other hand, antler size in red deer appears to be positively related with reproductive success of a stag. On the other hand, the annual rebuilding of antlers requires a considerable expenditure of energy. In rendering possible a broad *spectrum* of antler dimensions within a population, the two genetic components (possibly major genes) may be part of a mechanism that allows a population to keep a balance between reproductive success and metabolic costs at varying environmental conditions.

A comparison of allelic frequencies at *Idh-2* and *Acp-2* between the source population (population 1, almost without selective hunting) and the doughter population (population 2, with intense selective hunting) yielded the following results: the frequency of *Idh-2*^{125} (calculated for calves and females, which are not hunted selectively) had increased from 1 to 2 to an extent too large to be explained by genetic drift alone. However, it could be readily explained by the consequent elimination of stags with a low NAP, which, according to hunting legislations, has been carried out in the age class 2-5 years. By contrast, the frequency of *Acp-2*^{100} was considerably lower in population 2 than in population 1. Again the change was too large to be attributed to genetic drift alone. It was most probably the result of eliminating just those stags whose antlers would become extremely large once they are older, but are smaller than average at the time of extreme selection against a low NAP

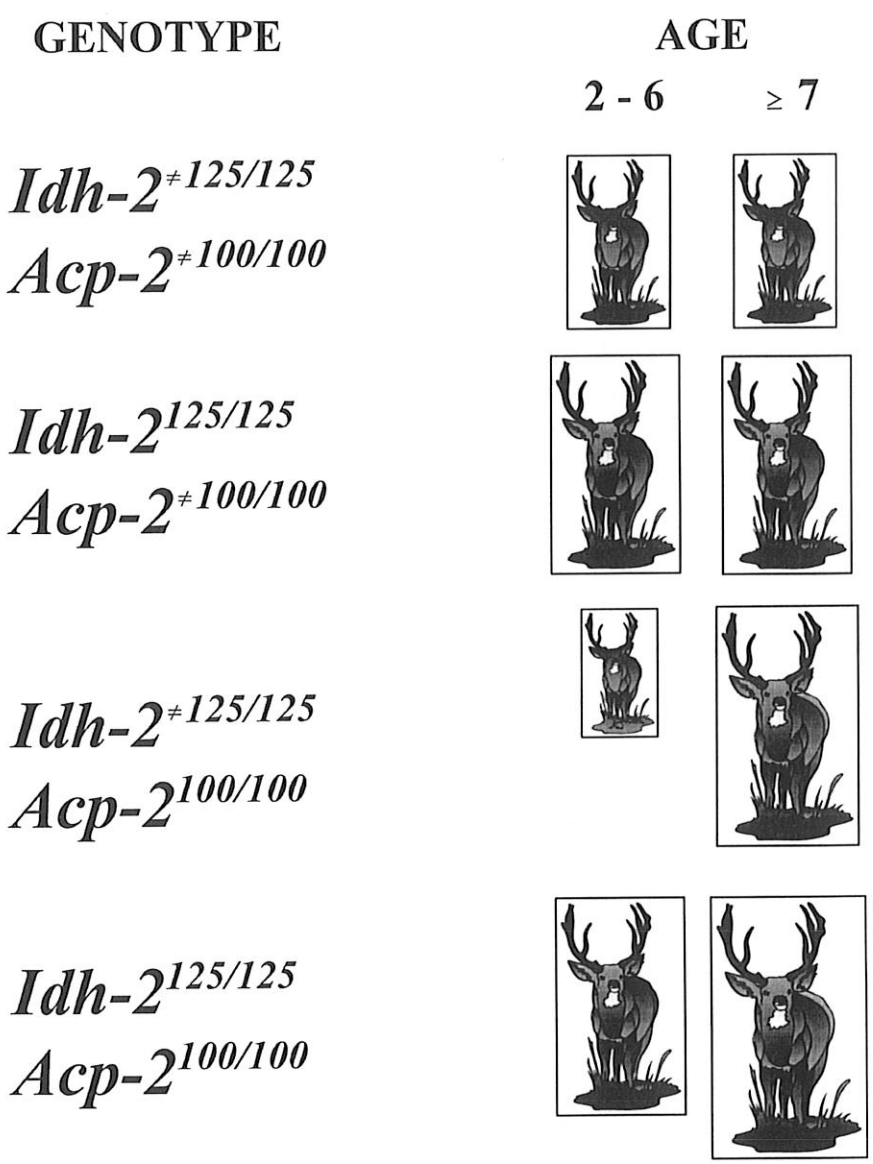


Figure 54: Antler size (expressed by size of stags in rectangles) in relation to genotypes at the *Idh-2* and the *Acp-2 locus*. Note that, apart from some environmental influence, the various combinations of genotypes at both *loci* allow a population to display considerable differences as to antler development of stags.

by hunters. These results show that, by not knowing the genotype, hunters have performed countervailing selection as to the two different genetic components of antler development. They further demonstrate that, as a consequence of selective hunting, genotypic changes in a red deer population may be much more drastic than phenotypic changes might suggest.

Using much the same genetic markers as before, also the potential danger of selective hunting for the welfare of a population can be demonstrated. Pemberton *et al.* (131, 132) found particular genotypes based on the same *Idh-2* alleles as in our study to be associated with juvenile survival and female fecundity. Female carriers of particular genotypes showed age specific differences as to reproductive performance. Thus, as *Idh-2* appears to be linked both with the development of antlers and with various fitness components, it can easily be imagined that a change of allelic frequencies at *Idh-2* by selective hunting has unpredictable consequences also for the fitness of a population.

Are small and isolated populations equally threatened in different species?

The brown hare (*Lepus europaeus*) is a medium-sized mammal with a panmictic mating system, a rapid population turnover, and an exceptionally high rate of gene flow among populations. By examining variation in allozymes and mitochondrial (mt) DNA, Hartl *et al.* (60, 68, 70) could not identify any potential natural (e.g. Alps, river Danube) or anthropogenic (motorways, settlements) barriers to cause a marked genetic differentiation among brown hare stocks. There were also no remarkable differences in genetic variation. In a small brown hare breed kept for research purpose at the Forschungsinstitut für Wildtierkunde und Ökologie, Vienna, the inbreeding coefficient of female hares and their offspring turned out to be associated with female fecundity (Table 12). In addition, a high incidence of dental anomalies, possibly caused by homozygosity of deleterious genes, was observed (64). This is exactly what one would expect if a population of an outbreeding species with high genetic variation is subjected to inbreeding. Along with selectively neutral or adaptive variation there is also a great number of recessive deleterious alleles (the so called genetic burden), which, once they are present in homozygous condition, results in the various *phenomena* known as inbreeding depression. But is that situation representative for all the free-ranging mammals falling in the scope of game management?

Table 12: Relationship between the inbreeding coefficient (F) and female fecundity in a brown hare breed (from Hartl *et al.* 1991b). Fm(Fo) = mean inbreeding coefficient in mothers (offspring). PWLO = Percentage of breeding pairs without living offspring (LO), n = sample size of breeding pairs, sd = standard deviation. One female numbered 1341 was particularly fertile and thus excluded in part of the analyses. The production of living offspring was significantly ($p < 0.01$) lower in inbred mothers (B). Also the combination of Fm/Fo revealed a significantly ($p < 0.05$) lower fecundity in inbred groups (C), but since there was no significant difference in fecundity with respect to the inbreeding coefficient of the offspring themselves (A) this result is probably again due to the degree of inbreeding in mothers (Kruskal-Wallis test).

A	Fo	n	LO	sd	PWLO (%)
1)	0	34	4.44	3.87	8.8
1a)	0 (without 1341)	29	3.38	2.58	10.3
2)	$0 < F \leq 0.1$	22	3.41	2.42	13.6
3)	$0.1 < F$	16	2.81	2.90	37.5
B	Fm	n	LO	sd	PWLO (%)
1)	0	54	4.37	3.41	11.1
1a)	0 (without 1341)	49	3.73	2.58	12.2
2)	$0 < F$	18	1.94	2.15	33.3
C	Fm/Fo	n	LO	sd	PWLO (%)
1)	0/0	33	4.48	3.92	9.1
1a)	0/0 (without 1349)	28	3.39	2.63	10.7
2)	$0/0 < F \leq 0.1$	14	4.42	2.31	7.1
3)	$0/0.1 < F$	6	4.33	2.73	16.7
4)	$0 < F/0 < F \leq 0.1$	8	1.63	1.41	25.0
5)	$0 < F/0.1 < F$	9	2.11	2.80	44.4

The species quoted in the preceeding sections of this essay are in part highly polygynous, i.e. a certain amount of inbreeding is natural as a consequence of their mating system. Based on electrophoretic data, Apollonio and Hartl (3) found the degree of polygyny in cervids positively related to the inbreeding coefficient within and the degree of differentiation among populations. However, an inverse relationship was found with respect to genetic variation in terms of polymorphism and heterozygosity. Even within one species, for example in the roe deer (*Capreolus capreolus*), Kurt *et al.* (80) have shown that the genetic structure of some populations may be more panmictic (e.g. field roe deer) and that of others may be more patchy (e.g. forest roe deer). Due to a certain amount of natural inbreeding, populations of highly polygynous species may be expected to harbor less deleterious recessives than large, panmictic populations. Thus, the fallow deer or the Alpine ibex may have recovered successfully from severe bottlenecks because they were already "preadapted" to such events. It may well be in part a result of

their polygynous mating system that the various *taxa* of sheep and goats apparently have emerged during phases of rapid adaptive radiation, which should be also associated with genetic bottlenecks (61, 66). In fact it is still unclear, whether the Alpine ibex, the Spanish ibex (*Capra pyrenaica*) and the mouflon have lost most of their biochemical variation as a consequence of anthropogenic bottlenecks or of their evolutionary history (74). Similar considerations hold for various cervid species (67).

The arguments put forward in this section are not in accordance with all the empirical evidence available to date. For example, Ralls *et al.* (135) and Ballou and Ralls (4) reported an increased mortality of inbred young in captive breeds of various polygynous ungulates. The actual extent of inbreeding tolerated by polygynous species remains to be determined in detail in more comprehensive studies. At any rate, the relationship between mating systems, evolutionary history and susceptibility to inbreeding depression is certainly one of the most promising challenges to conservation genetics and its practical application in game management.

Recommendations for game management

Regarding the application of population genetics to conservation and game management a number of excellent books has been published during the last fifteen years (e.g. 38, 146, 168, 169, 170). Therefore in this section I will concentrate just on some aspects which are of particular relevance for hunted mammals in Europe.

First of all I would like to emphasize that the consideration of population genetic principles for preserving the integrity and adaptability of gene pools is not only relevant for populations and species which are close to extinction. Today human impact is strong enough to cause massive changes in the genetic structure also of species which are still abundant. It is important to bear in mind that recommendations given by Soulé (167), Franklin (39) and others as to minimum viable population sizes are absolute minimum estimates developed for conservation measures in species or populations which are largely exterminated. They must not be considered a justification for ignoring or underestimating the genetic consequences of the fragmentation of habitats and populations of still widespread species.

For example, due to fragmentation of habitats, heavy hunting pressure for centuries, trophy hunting, introduction of foreign red deer into native populations, local hybridization with introduced sika deer (*Cervus*

nippon, 1), and the keeping of populations in enclosures man has certainly become the most important evolutionary factor for the red deer. Even the origin of some forms presently considered separated subspecies, such as the Sardinian red deer (*Cervus elaphus corsicanus*), seems to be the result of human impact. Together with paleontological and archeological evidence, data from mtDNA analyses suggest that red deer had been introduced to Sardinia some 8000 years before present by sailors from the Near East (see 73 and Figure 55). If we wish that unpredictable and random changes of red deer gene pools are minimized, from a population genetic point of view, the following conservation measures should be applied:

- gene flow among local populations should be facilitated by appropriate hunting legislations (in Germany, except for stags with crown antlers, all animals found outside of particular red deer areas have to be shot - 173) and by corridors (e.g. for crossing fenced motorways).
- Selective hunting for trophies should be abandoned. The hunting system should instead try to achieve and maintain a population structure in terms of sex ratio and age classes which is as similar as possible to that in a natural population (see e.g. 86).
- Artificial exchanges of individuals among geographically distant populations or populations living in different habitats should be avoided. The preservation of native populations should be preferred to that of populations having experienced extensive hybridization (mtDNA may serve as an excellent marker for identifying mixed populations and for tracing the origin of introduced animals - see 73 and Figure 55).
- Enclosures should be founded with as many individuals as possible originating from various adjacent populations. Genetic variation may be maintained by occasionally introducing further animals from geographically proximate stocks.
- If necessary, free-ranging red deer from geographically proximate populations rather than animals from enclosures should be used for local restocking.

The population genetic implications of these management measures, such as the preservation of gene flow among local populations, the avoidance of unpredictable changes in allelic frequencies due to artificial selection and genetic drift, and the preservation of the integrity of local gene pools are valid also for the other European species of hunted mammals. However, of course there are considerable differences from species to species as to abundance, distribution, population size and

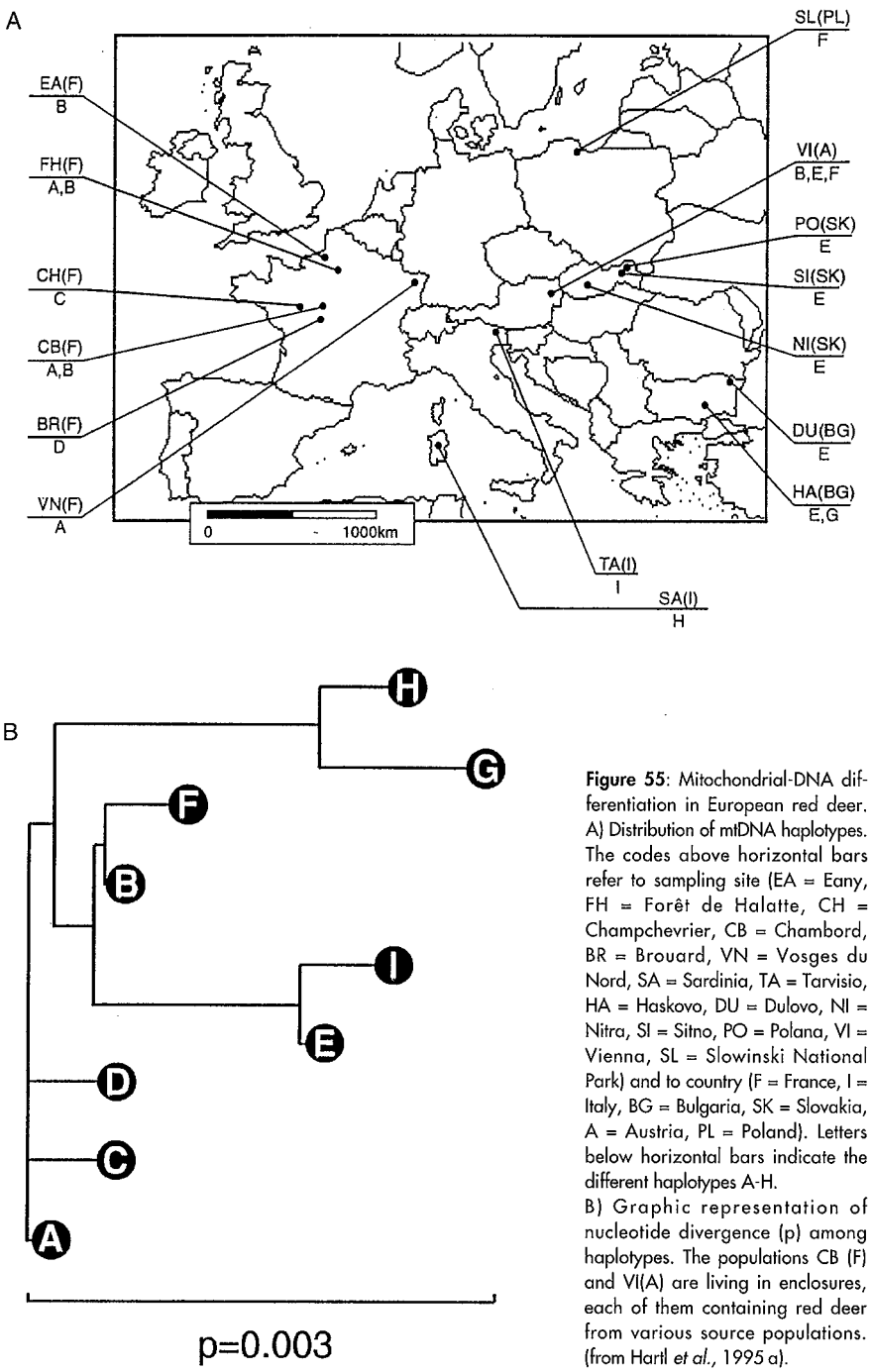


Figure 55: Mitochondrial-DNA differentiation in European red deer. A) Distribution of mtDNA haplotypes. The codes above horizontal bars refer to sampling site (EA = Eany, FH = Forêt de Halatte, CH = Champchevrier, CB = Chambord, BR = Brouard, VN = Vosges du Nord, SA = Sardinia, TA = Tarvisio, HA = Haskovo, DU = Dulovo, NI = Nitra, SI = Sitno, PO = Polana, VI = Vienna, SL = Slowinski National Park) and to country (F = France, I = Italy, BG = Bulgaria, SK = Slovakia, A = Austria, PL = Poland). Letters below horizontal bars indicate the different haplotypes A-H.
B) Graphic representation of nucleotide divergence (p) among haplotypes. The populations CB (F) and VI(A) are living in enclosures, each of them containing red deer from various source populations. (from Hartl *et al.*, 1995 a).

structure, mating tactics, hunting practices, and adaptability to the cultivated landscapes which must be considered. For example, also in the roe deer some populations are genetically depleted due to isolation (98), but generally this species appears to be much less susceptible to habitat fragmentation than the red deer because of a higher behavioural and physiological plasticity (57, 65, 69, 79, 80).

In general, population genetic profiles of hunted animals are still lacking in many species or areas, and we have just begun to get an idea of the factors governing the amount and distribution of genetic variability. Nevertheless, especially at that poor stage of knowledge a consideration of the few principles outlined in this section can contribute a lot to preserve the genetic integrity and the evolutionary potential of the largest representatives of the European terrestrial fauna.

Ringraziamenti

L'Autrice ringrazia sentitamente Rosario Fico e Stefano Mattioli per aver pazientemente letto il testo, fornito utili suggerimenti e corretto puntualmente le imprecisioni. Particolare gratitudine è espressa nei confronti di Günther B. Hartl dell'Università di Kiel per la sua disponibilità e la preziosa collaborazione al capitolo relativo alle conseguenze genetiche dell'attività venatoria. Rosario Fico ha gentilmente fornito gran parte delle immagini fotografiche. Sandro Santarelli ha curato con professionalità e certosina pazienza la parte grafica.

Bibliografia

1) Abernethy K. 1994. The estabilishment of a hybrid zone between red and sika deer (genus *Cervus*). Mol. Ecology, **3**: 551-562.

2) Allendorf F.W., R.F. Leary. 1986. Heterozygosity and fitness in natural populations of animals. *In*: Conservation Biology. The science of scarcity and diversity. M.E. Soulé (ed). Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts, 57-76.

3) Apollonio M., G.B. Hartl. 1993. Are biochemical-genetic variation and mating systems related in large mammals? *In*: Ecological Genetics in Mammals. G.B. Hartl e J. Markowski (eds) Acta Theriologica, **38** Suppl. **2**: 175-185.

4) Ballou J.D., K. Ralls. 1982. Inbreeding and juvenile mortality in small populations of ungulates: a detailed analysis. Biol. Cons., **24**: 239-272.

5) Ballou J.D. 1993. Assessing the risk of infectious diseases in captive breeding and reintroduction programs. J. Zoo. Wildl. Medicine, **24(3)**: 327-335.

6) Bartos L., J. Hyarick, J. Zirovnicky. 1981. Hybridization between red and sika deer. I. Craniological analysis. Zool. Auzeiger, **207**: 260-270.

7) Bartos L., J. Zirovnicky. 1981. Hybridization between red and sika deer. II. Phenotype analysis. Zool. Auzeiger, **207**: 271-287.

8) Berger J. 1990. Persistent of different-sized populations: an empirical assessment of rapid extinctions in bighorn sheeps. Cons. Biol., **4**: 91-98.

9) Blower S. 1988. Ecology and epidemiology of infectious disease. Trends Ecol. Evol., **3(7)**: 156-157.

10) Boitani L. 1982. Wolf management in intensive land use areas in Italy. *In*: Wolves of the world. F. Harrington e P. Paquet (eds) Noyes Publications. New York, 158-172.

11) Boitani L. 1983. Wolf and dog competition in Italy. Acta Zool. Fennica, **174**: 259-264.

12) Boitani L., M.L. Fabbri. 1983a. Strategia nazionale di conservazione del lupo. Ric. Biol. Selvaggina, **72**: 1-31.

13) Boitani L., M.L. Fabbri. 1983b. Censimento dei cani in Italia con particolare riguardo al fenomeno del randagismo. Ric. Biol. Selvaggina, **73**: 1-42.

14) Boitani L. 1992. Wolf research and conservation in Italy. Biol. Cons., **61**: 125-132.

15) Boitani L., P. Ciucci. 1993. Wolves in Italy: critical issues for their conservation. *In*: Wolves in Europe. Status and perspectives. C. Promberger, W. Schröder (eds). Wildbiologische Gesel. München, 74-90.

16) Bonnel M.L., R.K. Selander. 1974. Elephant seals: genetic variation and near extinction. Science, **184**: 908-909.

17) Boscagli G. 1991. Evoluzione del nucleo di lupi appenninici (*Canis lupus italicus*) in cattività nel Parco Nazionale d'Abruzzo e situazione della popolazione italiana di lupo. Situazione della popolazione italiana di orso (*Ursus arctos marsicanus*) in Appennino centrale. *In*: Genetica e Conservazione della Fauna. E. Randi e M. Spagnesi (eds). Suppl. Ric. Biol. Selvaggina, **XVIII**: 219-225.

18) Chapman D., N. Chapman. 1975. Fallow deer: their history, distribution and biology. Dalton, Lavenham.

19) Chesser R.K., M.H. Smith, I.L. Brisbin. 1980. Management and maintenance of genetic variability in endangered species. Int. Zoo. Yearb., **20**: 146-164.

20) Chesser R.K., M.H. Smith. 1987. Relationship of genetic variation to growth and reproduction in white-tailed deer. *In*: Biology and Management of the Cervidae. C.M. Wemmer (ed). Smithsonian Institution Press, Washington D.C., 169-177.

21) Cheverud J., E. Routman, C. Jaquish, S. Tardif, G. Peterson, N. Belfiore, L. Forman. 1994. Quantitative and molecular genetic variation in captive cotton-top tamarins (*Sanguinus oedipus*). Cons. Biol., **8(1)**: 95-105.

22) Ciucci P., L. Boitani. 1991. Viability assessment of the Italian wolf and guideline for the management of the wild and a captive population. Ric. Biol. Selvaggina, **89**: 1-58.

23) Clayton D.H. 1991. Coevolution of avian grooming and ectoparasite avoidance. *In*: Bird and parasite interactions. J.E. Loye e M. Zuk (eds). Oxford Univ. Press, New York, 258-289.

24) Cothran, E.G., R.K. Chesser, M.H. Smith, P.E. Johns. 1983. Influences of genetic variability and maternal factors on fetal growth in white-tailed deer. Evolution, **37**: 282-291.

25) Cothran, E.G., R.K. Chesser, M.H. Smith, P.E. Johns. 1987. Fat levels on female white-tailed deer during the breeding season and pregnancy. J. Mammalogy, **68**: 111-118.

26) Darwin C. 1859. On the origins of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life. Murray, Londra.

27) Dobson A.P., P.J. Hudson. 1986. Parasite, disease and the structure of ecological communities. Trends Ecol. Evol., **1**: 11-15.

28) Dobson A.P., R.M. May. 1986. Disease and conservation. *In*: Conservation Biology. The science of scarcity and diversity. M.E. Soulé (ed). Sinauer Associates Inc., Massachusetts, 345-365.

29) Dunbar M.R., D.A. Jessup, J.F. Evermann, W.J. Foreyt. 1985. Seroprevalence of respiratory syncytial in free-ranging bighorn sheep (*Ovis canadensis*). J. Am. Vet. Med. Assoc., **187(11)**: 1173-1174.

30) Ferguson M.M., L.R. Drunshchak. 1990. Disease resistance and enzyme heterozygosity in rainbow trout. Heredity, **64**: 413-418.

31) Fico R., G. Morosetti, A. Giovannini. 1993. The impact of predators on livestock in the Abruzzo region of Italy. Rev. sci. tech. Off. int. Epiz., **12(1)**: 39-50.

32) Fico R. 1994. L'accertamento dei danni da predatore al bestiame. Habitat, **33**: 16-25.

33) Fico R. 1995. Zootecnia e agricoltura nelle aree protette, quale futuro? Atti Conv. "L'agricoltura per l'ambiente". Isernia, Federazione Provinciale Coltivatori Diretti, 5-8.

34) Fisher R.A., W. Putt, E. Hackel. 1976. An investigation of the products of 53 gene *loci* in three species of wild canidae: *Canis lupus*, *Canis latrans*, and *Canis familiaris*. Bioch. Genet., **14**: 963-974.

35) Foose T.J. 1983. The relevance of captive populations to the conservation of biotic diversity. *In*: Genetics and conservation: a reference for managing wild animal and plant populations. C.M. Schonewald-Cox, S.M. Chambars, B. MacBryde, L. Thomas (eds), Benjamin-Cummings, Londra, 374-401.

36) Foose T.J., E. Foose. 1983. Demographic and genetic status and management. *In*: The biology and management of an extint species: Père David's deer. B.B. Beck e C.M. Werumer (eds). Noyes Publ., Park Ridge, 133-186.

37) Foose T.J., R. Lande, N.R. Flesness, G. Rabb, B. Read. 1986. Propagation plans. Zoo Biology, **5**: 139-146.

38) Frankel O.H., M.E. Soulé. 1981. Conservation and evolution. Cambridge University Press, Cambridge.

39) Franklin J.R. 1980. Evolutionary change in small populations. *In*: Conservation Biology. An evolutionary-ecological perspective. M.E. Soulé and B.A. Wilcox (eds). Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts, 135-149.

40) Fusco G., R. Lorenzini, V. Lucchini, F. Francisci, E. Randi. 1991. Variabilità genetica, analizzata tramite elettroforesi, di un campione della popolazione italiana di lupo. *In*: Genetica e Conservazione della Fauna. E. Randi e M. Spagnesi (eds). Suppl. Ric. Biol. Selvaggina, **XVIII**: 175-183.

41) Giacometti M. 1991. Beitrag zur Ansiedlungsdynamik und aktuellen Verbreitung des Alpensteinbockes (*Capra ibex* L.) in Alpenraum. Z. Jagdwissenschaft, **37**: 157-173.

42) Gilbert D.A., C. Packer, A.E. Pusey, J.C. Stephens, S.J. O'Brien. 1991. Analytical DNA fingerprinting in lions: parentage, genetic diversity, and kinship. J. Heredity, **82(5)**: 378-386.

43) Gillespie J.H. 1991. The causes of molecular evolution. Oxford University Press, New York.

44) Gilpin M.E., M.E. Soulé. 1986. Minimum viable populations: Processes of species extinction. *In*: Conservation Biology. The science of scarcity and diversity. M.E. Soulé (ed). Sinaur Associates Inc. Sunderland, Massachusetts, 19-34.

45) Gottelli D., C. Sillero-Zubiri, R.K. Wayne. 1994. Hybridization: an emergency for the Ethiopian wolf. Canid News, **2**: 33-34.

46) Greth A., P. Sunnucks, M. Vassart, H. Stanley. 1991. Genetic management of an Arabian Oryx (*Oryx leucoryx*) population without known pedigree. *In*: Ongulés/Ungulates 91, F. Spitz, G. Janeau, S. Aulagnier (eds). S.F.E.P.M. - I.R.G.M., Paris, Toulouse, 71-76.

47) Grodinski C., M. Stüwe. 1987. With lots of help alpine ibex return to their mountains. Smithsonian, **18(9)**: 68-77.

48) Haig S.M., J.D. Ballou, S.R. Derrickson. 1990. Management options for preserving genetic diversity: reintroduction of Guam rails to the wild. Cons. Biol., **4**: 290-300.

49) Haltenorth T. 1959. Beitrag zur kenntnis des Mesopotamischen Damhirsches-*Cervus (Dama) mesopotamicus* Brooke, 1875-und zur stammes- und verbreitungsgeschichte der Damhirsche Allengemein. Säugetier. Mitt. Bd VIII, Sonderheft, 1-89.

50) Hamilton W.D. 1982. Pathogens as causes of genetic diversity in their host populations. *In*: Population biology of infectious disease agents. R.M. Anderson e R.M. May (eds). Springer-Verlag, New York, 269-296.

51) Harrington R. 1982. The hybridization of red deer and Japanese sika deer. International Union Game Biologists, **14**: 559-571.

52) Harris R.B., L.H. Metzgar. 1987. Harvest age structures as indicators of decline in small populations of grizzly bears. Int. Conf. on Bear Biology and Management, **7**: 109-116.

53) Harris H., D.A. Hopkinson, E.B. Robson. 1974. The incidence of rare alleles determining electrophoretic variants: data on 43 enzyme loci in man. Ann. Hum. Genet., **37**: 237-253.

54) Hartl G.B. 1986. Steinbock und Gemse im Alpenraum - Genetische Variabilität und biochemische Differenzierung zwischen den Arten. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch., **24**: 315-320.

55) Hartl G.B., A. Schleger, M. Slowak. 1986. Genetic variability in fallow deer, *Dama dama* L. Anim. Genet., **17**: 335-341.

56) Hartl G.B., F. Csaikl. 1987. Genetic variability and differentiation in wild boars (*Sus scrofa ferus* L.): comparisons of isolated populations. J. Mammalogy, **68**: 119-125.

57) Hartl G.B., F. Reimoser. 1988. Biochemical variation in roe deer (*Capreolus capreolus* L.): are r-strategist among deer genetically less variable than k-strategists? Heredity, **60**: 221-227.

58) Hartl G.B. 1990. Genetische Variabilität beim Mufflon (*Ovis ammon musimon*). Z. Jadgwissenschaft, **36**: 95-103.

59) Hartl G.B., R. Willing, G. Lang, F. Klein, J. Köller. 1990. Genetic variability and differentiation in red deer (*Cervus elaphus* L.) of Central Europe. Gen. Sel. Evol., **22**: 289-306.

60) Hartl G.B., J. Markowski, G. Kovacs, M. Grillitsch, R. Willing. 1990. Biochemical variation and differentiation in the brown hare (*Lepus europaeus*) of Central Europe. Z. Säugetierkunde, **55**: 186-193.

61) Hartl G.B., H. Burger, R. Willing, F. Suchentrunk. 1990. On the biochemical systematics of the Caprini and the Rupicaprini. Bioch. Syst. Ecology, **18**: 175-182.

62) Hartl G.B. 1991. The influence of game management on allelic variation in large mammals of Central Europe. *In*: Genetica e Conservazione della Fauna. E. Randi e M. Spagnesi (eds). Suppl. Ric. Biol. Selvaggina, **XVIII**: 95-108.

63) Hartl G.B., G. Lang, F. Klein, R. Willing. 1991a. Relationships between allozymes, heterozygosity and morphological characters in red deer (*Cervus elaphus*), and the influence of selective hunting on allele frequency distributions. Heredity, **66**: 343-350.

64) Hartl G.B., M. Vodnansky, F. Suchentrunk, Th. Steineck, R. Willing, F. Tataruch, U. Oberwalder. 1991b. Fortpflanzungsstörungen in einer Feldhasenzucht-Folge einer Inzuchtdepression? Verh. Ber. Erkrkg. Zootiere, 33, Akademie-Verlag, Berlin, 17-26.

65) Hartl G.B., F. Reimoser, R. Willing, J. Köller. 1991. Genetic variability and differentiation in roe deer (*Capreolus capreolus* L.) of Central Europe. Gen. Sel. Evol., **23**: 281-299.

66) Hartl G.B., R. Willing, F. Suchentrunk. 1991. On the biochemical systematics of selected mammalian taxa: empirical comparison of qualitative and quantitative approaches in the evaluation of protein electrophoretic data. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch., **28**: 191-216.

67) Hartl G.B. 1993. Biochemical genetic variation in deer species in relation to phylogenetic age and rates of cladogenesis. *In*: Deer of China - Biology and Management. N. Ohtaishi e H.I. Sheng (eds). Elsevier, Amsterdam, 115-121.

68) Hartl G.B., F. Suchentrunk, F. Nadlinger, R. Willing. 1993. An integrative analysis of genetic differentiation in the brown hare (*Lepus europaeus*), based on morphology, allozymes, and mitochondrial DNA. *In*: Ecological Genetics in Mammals. G.B. Hartl e J. Markowski (eds) Acta Theriologica, **38** Suppl. **2**: 33-57.

69) Hartl G.B., G. Markov, A. Rubin, S. Findo, G. Lang, R. Willing. 1993. Allozyme diversity within and among populations of three ungulate species (*Cervus elaphus*, *Capreolus capreolus*, *Sus scrofa*) of Southeastern and Central Europe. Z. Säugetierkunde, **58**: 352-361.

70) Hartl G.B., R. Willing, F. Nadlinger. 1994. Allozymes in mammalian population genetics and systematics: indicative function of a marker system reconsidered. *In*: Molecular approaches to ecology and evolution. B. Schierwater, B. Streit, G.P. Wagner e R. De Salle (eds). Experentia Suppl. 69, Birkhäuser Verlag, Basilea, 299-310.

71) Hartl G.B., Z. Pucek. 1994. Genetic depletion in the European bison (*Bison bonasus*) and the significance of electrophoretic heterozygosity for conservation. Cons. Biol., **8(1)**: 167-174.

72) Hartl G.B., F. Klein, R. Willing, G. Markov, M. Apollonio, G. Lang. 1995. Allozymes and the genetics of antler development in red deer (*Cervus elaphus*). J. Zool., Lond., **237**: 83-100.

73) Hartl G.B., F. Nadlinger, M. Apollonio, G. Markov, F. Klein, G. Lang, S. Findo, J. Markowski. 1995a. Extensive mitochondrial-DNA differentiation among European red deer (*Cervus elaphus*) populations: implications for conservation and management. Z. Säugetierkunde, **60**: 41-52.

74) Hartl G.B. 1995. Molecular genetics of the Caprinae: implications for phylogeny, conservation and management. *In*: CIC-Caprinae atlas. N. Franco (ed.) (in stampa).

75) Herman C.M., G.F. Bennet. 1976. Use of sentinel ducks in epizootiological studies of anatid blood protozoa. Can. J. Zool., **54**: 1038-1043.

76) Karlin S. 1982. Classification of selection-migration structures and conditions for a protected polymorphism. Evol. Biol., **14**: 61-204.

77) Kennedy P.K., M.L. Kennedy, P.L. Clarkson, I.S. Liepins. 1991. Genetic variability in natural populations of the gray wolf, *Canis lupus*. Can. J. Zool., **69**: 1183-1188.

78) Krause R.M. 1992. The origin of plagues: old and new. Science, **257**: 1073-1078.

79) Kurt F. 1991. Das Reh in der Kulturlandschaft. Sozialverhalten und Ökologie eines Anpassers. Paul Parey, Amburgo e Berlino.

80) Kurt F., G.B. Hartl, F. Völke. 1993. Breeding strategies and genetic variation in European roe deer (*Capreolus capreolus* L.) populations. *In*: Ecological Genetics in Mammals. G.B. Hartl e J. Markowski (eds) Acta Theriologica, **38** Suppl. **2**: 187-194.

81) Lacy R.C., T.W. Clarke. 1989. Genetic variability in black-footed ferret populations: past, present and future. *In*: Conservation biology and the Black-footed ferret. U.S. Seal, E.T. Thorne, M.A. Bogan, S.H. Anderson (eds). Yale University Press, New Haven, 83-103.

82) Lacy R.C. 1991. Inbreeding in natural and captive populations of vertebrates: implications for conservation. *In*: Genetica e Conservazione della Fauna. E. Randi e M. Spagnesi (eds). Suppl. Ric. Biol., Selvaggina, **XVIII**: 193-211.

83) Lacy R.C. 1992. Vortex: population viability analysis software. Chicago Zoological Society, Brookfield, Illinois.

84) Laikre L., N. Ryman. 1990. Inbreeding depression in a captive wolf (*Canis lupus*) population. Cons. Biol., **5(1)**: 33-40.

85) Lande R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. Science, **241**: 1455-1460.

86) Lang. G., F. Kurt, F. Klein, J. Köller, G.B. Hartl. 1994. Rotwildbejagung aus wissenschaftlicher Sicht. Die Pirsch, 46. Jhrg., **16**: 30-33.

87) Leary R.F., F.W. Allendorf, K.L. Knudsen. 1983. Developmental stability and enzyme heterozygosity in rainbow trout. Nature, **390**: 71-72.

88) Leary R.F., F.W. Allendorf, K.L. Knudsen. 1984. Superior developmental stability of eterozygotes at enzyme loci in salmonid fish. Amer. Nat., **124**: 540-551.

89) Leary R.F., F.W. Allendorf. 1989. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: implications for conservation biology. Trends Ecol. Evol., **4**: 214-217.

90) Leary R.F., F.W. Allendorf, K.L. Knudsen. 1992. Genetic, environmental, and developmental causes of meristic variation in rainbow trout. Acta Zool. Fennica, **191**: 79-95.

91) Leberg P.L. 1990. Genetic consideration in the design of introduction programs. Trans. 55th N.A. Wildl. and Nat. Res. Conf., 609-619.

93) Lehman N., A. Eisenhawer, K. Hansen, L.D. Mech, R.O. Peterson, P.J.P. Gogan, R.K. Wayne. 1991. Introgression of coyote mitochondrial DNA into sympatric North American gray wolf populations. Evolution, **45(1)**: 104-119.

94) Lequette B., T. Houard, C. Del Corso, F. Mari, G. Boscagli. 1994. Il ritorno del lupo sulle Alpi Marittime: dati preliminari. Riassunti del 1° Congresso Italiano di Teriologia, Pisa, 87.

95) Lerner I.M. 1954. Genetic homeostasis. Oliver and Boyd Ltd., Londra.

96) Litvaitis J.A., D.M. Kane. 1994. Relationship of hunting technique and hunter selectivity to composition of black bear harvest. Wildl. Soc. Bull., **22**: 604-606.

97) Lorenzini R., G. Fusco, E. Randi. 1991. Un'applicazione dell'elettroforesi: variabilità genetica e conservazione delle specie mediterranee del genere *Alectoris*. *In*: Genetica e Conservazione della Fauna. E. Randi e M. Spagnesi (eds). Suppl. Ric. Biol. Selvaggina, **XVIII**: 63-68.

98) Lorenzini R., M. Patalano, M. Apollonio, V. Mazzarone. 1993. Genetic variability of roe deer (*Capreolus capreolus*) in Italy: Electrophoretic survey on populations of different origins. *In*: Ecological Genetics in Mammals. G.B. Hartl e J. Markowski (eds). Acta Theriologica, **38** Suppl. **2**: 141-151.

99) Lorenzini R., R. Fico. 1995. A genetic investigation of enzyme polymorphisms shared by wolf and dog: suggestions for the conservation of the wolf in Italy. *In*: Ecological Genetics in Mammals II. G.B. Hartl e J. Markowski (eds). Acta Theriologica, Suppl. **3**: 101-110.

100) Lorenzini R., L. Mattioli, M. Rustioni, M. Patalano. 1996. Allozyme and craniometric variability in the roe deer (*Capreolus capreolus* L.) from Central Italy, Z. Säugetierkunde, **61**: 7-24.

101) Lowe V.P.W., A.S. Gardiner. 1975. Hybridization between red deer and sika deer with particular preference to stocks in N.W. England. J. Zool. Lond., **177**: 553-566.

102) Lyles A.M., A. Dobson. 1993. Infectious disease and intensive management: population dynamics, threatened hosts, and their parasites. J. Zoo Wildl. Medicine, **24**: 315-326.

103) Mattioli S. 1990. Red deer in the Italian peninsula, with particular reference to the Po delta population. Deer, **8(2)**: 95-98.

104) Mattioli S. 1993a. Basso rendimento riproduttivo in una popolazione di cervi. Suppl. Ric. Biol. Selvaggina, **XXI**: 535-539.

105) Mattioli S. 1993b. Antler conformation in red deer of the Mesola Wood, northern Italy. Acta Theriologica, **38(4)**: 443-450.

106) Maynard Smith J. 1989. Evolutionary genetics. Oxford Univ. Press, Oxford, 156-163.

107) Merrel D.J. 1981. Ecological Genetics. Minnesota University Press, Minneapolis.

108) Morton N.E., J.F. Croe, H.J. Muller. 1956. An estimate of the mutational damage in man from data on consanguineous marriages. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, **42**: 855-863.

109) Murray M.T., T. Caro, A. Dobson. 1992. The dynamics of Serengeti research. Trends Ecol. Evol., **7**: 108-110.

110) Nascetti G., S. Lovari, P. Lanfranchi, C. Berdocou, S. Mattiucci, L. Rossi, L. Bullini. 1985. Revision of *Rupicapra* genus. III Electrophoretic studies demonstrating species distinction of chamois populations of the Alps from those of the Apennines and Pyrenees. *In*: Biology and Management of Mountain Ungulates. S. Lovari (ed). Croom-Helm, London, 57-62.

111) Nascetti G., P. Lanfranchi, P. Ratti, V. Peracino, S. Mattiucci, P.G. Meneguz, L. Rossi, L. Bullini. 1990. Studi elettroforetici sulla variabilità e divergenza genetica di *Capra ibex ibex* e *Capra hircus* delle Alpi. Gruppo Stambecco Europa. Atti del 3° Incontro Internazionale, Torino. Collana Scientifica Parco Nazionale del Gran Paradiso, **176**: 30-35.

112) Nascetti G., P. Lanfranchi, P. Ratti, V. Peracino, S. Mattiucci, P.G. Meneguz, L. Rossi, L. Bullini. 1987. Studi elettroforetici sulla variabilità e divergenza genetica di *Capra ibex ibex* e *Capra aegagrus hircus* delle Alpi. *In*: Lo stambecco delle Alpi: realtà attuale e prospettive. T. Balbo, D. De Meneghi, P.G. Meneguz, L. Rossi (eds), 11-15.

113) National Research Council Subcommittee on Immunotoxicology. 1992. Biological markers in immunotoxicology. Natl. Acad. Press, Washington, D.C.

114) Nei M. 1972. Genetic distance between populations. Amer. Natur., **106**: 283-292.

115) Nei M. 1978. The theory of genetic distance and evolution of human races. Japan. J. Hum. Genet., **23**: 341-369.

116) Nei M., T. Muruyama, R. Chakraborty. 1975. The bottleneck effect and genetic variability in populations. Evolution, **29**: 1-10.

117) Nevo E., A. Beiles, R. Ben-Shlomo. 1984. The evolutionary significance of genetic diversity: Ecological, demographic, and life-history correlates. *In*: Lecture notes in biomathematics. G.S. Mani (ed). Springer-Verlag, Berlino, **53**: 13-213.

118) Newman A., M. Bush, D.E. Wildt, D. Van Dam, M.T. Frankenhuis, L. Simmons, L. Phillips, S.J. O' Brien. 1985. Biochemical genetic variation in eight endangered or threatened species. J. Mammalogy, **66(2)**: 256-267.

119) Nickonenko B.V., A.S. Apt, A.M. Moroz, M.M. Averbakh. 1985. Genetic analisys of susceptibility of mice to H37RV tuberculosis infection: sensitivity versus relative resistance. *In*: Genetic control of host resistance in infection and malignancy. E. Skamene (ed.). Alan R. Liss, New York, 291-298.

120) O' Brien S.J. 1980. The extent and character of biochemical genetic variation in the domestic cat. J. Heredity, **71**: 2-8.

121) O' Brien S.J., D. Goldman, C.R. Merril, M. Bush, D.E. Wildt. 1983. The cheetah is depauperated in biochemical genetic variation. Science, **221**: 459-462.

122) O' Brien S.J., M.E. Roelke, L. Marker, A. Newman, C.A. Winkler, D. Meltzer, L. Cooly, J.F. Evermann, M. Bush, D.E. Wildt. 1985. Genetic basis for species vulnerability in the cheetah. Science, **227**: 1428-1434.

123) O' Brien S.J., D.E. Wildt, M. Bush. 1986. The cheetah in genetic peril. Scient. Amer., **254**: 84-92.

124) O' Brien S.J., G.E. Collier, R.E. Benveniste, W.G. Nash, A.K. Newman, J.M. Simonson, M.A. Eichelberger, U.S. Seal, D. Janssen, M. Bush, D.E. Wildt. 1987. Setting the molecular clock in Felidae: the great cats, *Panthera*. *In*: Tigers of the world: biology, biopolitics, management and conservation of endangered species. R.L. Tilson e U.S. Seal (eds). Noyes, Park Ridge, N.J. Noyes Publications, 10-27.

125) O' Brien S.J., J.S. Martenson, C. Packer, L. Herbst, V. Vos, P. Joslin, J. Ott-Joslin, D.E. Wildt, M. Bush. 1987. Biochemical genetic variation in geographic isolates of African and Asiatic lions. Natl. Geogr. Research, **3**: 114-124.

126) O' Brien S.J., Evermann J.F. 1988. Interactive influence of infectious disease and genetic diversity in natural populations. Trends Ecol. Evol., **3(10)**: 254-259.

127) Olech W. 1989. The partecipation of ancestral genes in the existing population of European Bison. Acta Theriologica, **34**: 379-407.

128) Olivieri I., D. Couvet, P.H. Gouyon. 1990. The genetic of transient populations: research at the metapopulation level. Trends Ecol. Evol., **5(7)**: 207-210.

129) Packer C., A.E. Pusey, H. Rowley, D.A. Gilbert, J. Martenson, S.J. O' Brien. 1991. Case study of a population bottleneck: lions of the Ngorongoro crater. Cons. Biol., **5(2)**: 219-230.

130) Pemberton J.M., R.H. Smith. 1985. Lack of biochemical polymorphism in British fallow deer. Heredity, **55**: 199-207.

131) Pemberton J.M., S.D. Albon, F.E. Guinness, T.H. Clutton-Brock, R.J. Berry. 1988. Genetic variation and juvenile survival in red deer. Evolution, **42**: 921-934.

132) Pemberton J.M., S.D. Albon, F.E. Guinness, T.H. Clutton-Brock. 1991. Countervailing selection in different fitness components in female red deer. Evolution, **45**: 93-103.

133) Plowright W. 1982. The effect of rinderpest and rinderpest control on wildlife in Africa. Symp. Zool. Soc. Lond., **50**: 1-28.

134) Potts W.K., C.J. Manning, E.K. Wakeland. 1991. Mating patterns in seminatural populations of mice influenced by MHC genotype. Nature, **352**: 619-621.

135) Ralls K., K. Brugger, J. Ballou. 1979. Inbreeding and juvenile mortality in small populations of ungulates. Science, **206**: 1101-1103.

136) Ralls K., J. Ballou. 1983. Extinction: lessons from zoos. *In*: Genetics and conservation: a reference for managing wild animal and plant populations. C.M. Schnonewald-Cox, S.M. Chambars, B. MacBryde, L. Thomas (eds), Benjamin-Cummings, London, 164-184.

137) Randi E., M. Apollonio. 1988. Low biochemical variability in European fallow deer (*Dama dama* L.): natural bottlenecks and the effects of domestication. Heredity, **61**: 405-410.

138) Randi E., G. Tosi, S. Toso, R. Lorenzini, G. Fusco. 1990. Genetic variability and conservation problems in Alpine ibex, domestic and feral goat populations (genus *Capra*). Z. Säugetierkunde, **55**: 413-420.

139) Randi E., A. Meriggi, R. Lorenzini, G. Fusco, P.U. Alkon. 1992. Biochemical analysis of relationships of mediterranean *Alectoris* partridges. Auk, **109(2)**: 358-367.

140) Randi E., V. Lucchini, F. Francisci. 1993. Allozyme variability in the Italian wolf (*Canis lupus*) population. Heredity, **71**: 516-522.

141) Read A.F. 1988. Sexual selection and the role of parasites. Trends Ecol. Evol., **3**: 97-102.

142) Reisen W.K., J.L. Hardy, S.B. Presser. 1992. Evaluation of domestic pigeons as sentinels for detecting arbovirus activity in southern California. Am. J. Trop. Med. Hyg., **46**: 69-79.

143) Rice M.C., M.B. Gardner, S.J. O' Brien. 1980. Genetic diversity in leukemia prone feral house mice infected with murine leukemia virus. Biochem. Genet., **18(9-10)**: 915-928.

144) Rocke T.E., M.D. Samuel 1991. Effects of lead shot ingestion on selected cells of the mallard immune system. J. Wildl. Disease, **27**: 1-9.

145) Ryman N., R. Baccus, C. Reuterwall, M.H. Smith. 1981. Effective population size, generation interval, and potential loss of genetic variability in game species under different hunting regimes. Oikos, **36**: 257-266.

146) Schonewald-Cox C.M., S.M. Chambers, B. Macbryde, W.L. Thomas. (eds.). 1983. Genetics and conservation. Benjamin Cummings, Menlo Park, CA.

147) Scribner K.T., M.H. Smith, P.E. Johns. 1984. Age, conditions, and genetic effects on incidence of spike bucks. Proc. Ann. Conf. Southeast. Assoc. Fish and Wildlife Agencies, **38**: 23-32.

148) Scribner K.T., M.C. Wooten, M.H. Smith, P.E. Johns. 1985. Demographic and genetic characteristics of white-tailed deer populations subjected to still or dog hunting. *In*: Game harvest management. S.L. Beason e S.F. Robertson (eds). Caesar Kleberg Wildlife Research Inst., Kingsville, TX., 197-212.

149) Scribner K.T., M.H. Smith, P.E. Johns. 1989. Environmental and genetic components of antler growth in white-tailed deer. J. Mammalogy, **70**: 284-291.

150) Scribner K.T., M.H. Smith. 1990. Genetic variability and antler development. *In*: Pronghorns, Horn and Antlers. G.A. Bubenik e B. Bubenik (eds). Springer-Verlag, New York, 457-469.

151) Scribner K.T. 1991. Heterozygosity as an indicator of fitness and historical population demography. *In*: Genetica e Conservazione della Fauna. E. Randi e M. Spagnesi (eds). Suppl. Ric. Biol. Selvaggina, **XVIII**: 77-94.

152) Scribner K.T., M.H. Smith, R.A. Garrot, L.H. Carpenter. 1991. Temporal, spatial, and age-specific changes in genotypic composition of mule deer. J. Mammalogy, **72**: 126-137.

153) Scribner K.T. 1993. Conservation genetics of managed ungulate populations. *In*: Ecological Genetics in Mammals. G.B. Hartl e J. Markowski (eds). Acta Theriologica, 38 Suppl., **2**: 89-101.

154) Scribner K.T., M. Stüwe. 1994. Genetic relationships among Alpine ibex (*Capra ibex*) populations re-estabilished from a common ancestral source. Biol. Cons., **69**: 137-143.

155) Seal U.S., E.T. Thorne, M.A. Bogan, S.H. Anderson (eds). 1989. Conservation biology and the Black-footed ferret. Yale University Press, New Haven.

156) Seal U.S., R.C. Lacy. 1989. Florida panther population viability analysis. Report to the U.S. Fish and Wildlife Service, Captive Breeding Specialist Group, Species Survival Commission, IUCN, Apple Valley, Minnesota.

157) Seal U.S., T.J. Foose. 1989. Javan rhinoceros (*Rhinoceros sondaicus*) population viability analysis. Captive Breeding Specialist Group, Species Survival Commission, IUCN, Apple Valley, Minnesota, 99.

158) Seal U.S. 1991. Population viability assessment and species conservation planning. *In*: Genetica e Conservazione della Fauna. E. Randi e M. Spagnesi (eds). Suppl. Ric. Biol. Selvaggina, **XVIII**: 143-150.

159) Selander R.K. 1976. Genetic variation in natural populations. *In*: Molecular evolution. F.J. Ayala (ed). Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts, 21-45.

160) Shaffer M.L. 1990. Population viability analysis. Cons. Biol., **4**: 39-40.

161) Shields W.M. 1982. Philopatry, inbreeding, and the evolution of sex. State University of New York Press, Albany, New York.

162) Shields W.M. 1983. Genetic consideration in the management of the wolf and other large vertebrates: an alternative view. *In*: Wolves in Canada and Alaska. Their status, biology and management. L.N. Carbyn (ed). Canadian Wildlife Service Report Series 0069-0031, 45. Ottawa, 90-92.

163) Sinclair A.R.E., M. Norton-Griffiths (eds). 1979. Serengeti: dynamics of an ecosystem. Chicago University Press, Chicago.

164) Slatis H.M. 1960. An analysis of inbreeding in the European bison. Genetics, **45**: 275-287.

165) Slatkin M. 1985. Rare alleles as indicator of gene flow. Evolution, **39**: 53-63.

166) Smith M.H., H.O. Hillestad, M.N. Manlove, R.L. Marchinton. 1976. Use of population genetics data for management of fish and wildlife populations. Trans. N.A. Wildl. Nat. Res. Conf., **41**: 119-133.

167) Soulé M.E. 1980. Threshold for survival. Maintaining fitness and evolutionary potential. *In*: Conservation Biology. An evolutionary-ecological perspective. M.E. Soulé e B.A. Wilcox (eds). Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts, 151-169.

168) Soulé M.E., B.A. Wilcox (eds). 1980. Conservation Biology. An evolutionary-ecological perspective. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts.

169) Soulé M.E. (ed). 1986. Conservation Biology. The science of scarcity and diversity. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts.

170) Soulé M.E. (ed). 1987. Viable populations for conservation. Cambridge University Press, Cambridge.

171) Spalding M.G., G.T. Bancroft, D.J. Forrester. 1993. The epizootiology of eustrongylidosis in wading birds (*Ciconiiformes*) in Florida. J. Wildl. Disease, **29**: 237-249.

172) Spalding M.G., D.J. Forrester. 1993. Disease monitoring of free-ranging and released wildlife, J. Zoo Wildl. Medicine, **24(3)**: 271-280.

173) Ströhlein H., W. Hecht, S. Herzog, A. Herzog. 1993. Biochemical genetic description of German and Swiss red deer populations (*Cervus elaphus* L.) *In*: Ecological Genetics in Mammals. G.B. Hartl e J. Markowski (eds). Acta Theriologica, **38** Suppl. **2**: 153-161.

174) Stüwe M., K.T. Scribner. 1989. Low genetic variability in reintroduced Alpine ibex populations. J. Mammalogy, **70**: 370-373.

175) Stüwe M., K.T. Scribner, D. Gauthier. 1991. A genetic comparison of French Ibex populations (*Capra i. ibex*) and implications for their management. *In*: Ongulés/Ungulates 91, F. Spitz, G. Janeau, S. Aulagnier (eds). S.F.E.P.M. - I.R.G.M., Paris, Toulouse, 71-76.

176) Stüwe M., K.T. Scribner, P.U. Alkon. 1992. A comparison of genetic diversity in Nubian ibex (*Capra ibex nubiana*) and Alpine ibex (*Capra i. ibex*). Z. Säugetierkunde, **57**: 102-123.

177) Theberge J.B. 1983. Consideration in wolf management related to genetic variability and adaptive change. *In*: Wolves in Canada and Alaska. Their status, biology and management. L.N. Carbyn (ed). Canadian Wildlife Service Report Series 0069-0031, 45. Ottawa, 86-89.

178) Tosi G., S. Toso, E. Randi. 1991. Demografia e variabilità genetica in alcune colonie di stambecco (*Capra ibex ibex*). *In*: Genetica e Conservazione della Fauna. E. Randi e M. Spagnesi (eds). Suppl. Ric. Biol. Selvaggina, **XVIII**: 109-122.

179) Tosi G. 1993. In equilibrio sulle Alpi. Oasis, **4**: 36-53.

180) Wayne R.K., W.S. Modi, S.J. O' Brien. 1986. Morphological variability and asymmetry in the cheetah (*Acinonyx jubatus*), a genetically uniform species. Evolution, **40(1)**: 78-85.

181) Wayne R.K., S.M. Jenks. 1991. Mitochondrial DNA analysis implying extensive hybridization of the endangered red wolf *Canis rufus*. Nature, **351**: 565-568.

182) Wayne R.K., N. Lehman, D. Girman, P.J.P. Gogan, D.A. Gilbert, K. Hansen, R.O. Peterson, U.S. Seal, A. Eisenhawer, L.D. Mech, R.J. Krumenaker. 1991. Conservation genetics of the endangered Isle Royal gray wolf. Cons. Biol., **5**: 41-51.

183) Wayne R.K., N. Lehman, M.W. Allard, R.L. Honeycutt. 1992. Mitochondrial DNA variability of the gray wolf: genetic consequences of population decline and habitat fragmentation. Cons. Biol., **6(4)**: 559-569.

184) Wilcox B.A. 1980. Insular ecology and conservation. *In*: Conservation Biology. An evolutionary-ecological perspective. M.E. Soulé and B.A. Wilcox (eds). Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts, 37-54.

185) Wildt D.E., M. Bush, K.J. Goodrowe, C. Packer, A.E. Pusey, J.L. Brown, P. Joslin, S.J. O' Brien. 1987. Reproductive and genetic consequences of founding isolated lion populations. Nature, **329**: 328-331.

186) Williams E.S., E.T. Thorne, M.J.G. Apel, D.W. Belitsky. 1988. Canine distemper in black-footed ferrets (*Mustela nigripes*) from Wyoming. J. Wildl. Disease, **24**: 385-398.

187) William G.C., R.M. Nesse. 1991. The dawn of Darwinian medicine. Q. Rev. Biol., **66**: 1-22.

188) Williams J.D., W.F. Krueger, D.H. Harmel. 1994. Heritabilities for antler characteristics and body weight in yearling white-tailed deer. Heredity, **73**: 78-83.

189) Woodruff D.S., O.A. Ryder. 1986. Genetic characterization and conservation of endangered species: Arabian oryx and Père David's deer. Isozyme Bull., **19**: 35-39.

190) Wright S. 1921. Systems of mating. Genetics, **6**: 11-178.

191) Wright S. 1969. Evolution and the genetics of populations. Vol. 2. The theory of gene frequencies. University of Chicago Press, Chicago.

192) Wright S. 1978. Evolution and the genetics of populations. Vol. 4. University of Chicago Press, Chicago.

193) Yuhki N., S.J. O' Brien. 1990. DNA variation of the mammalian major histocompatibility complex reflects genomic diversity and population history. Proc. Natl. Acad. Scien. USA, **87**: 836-840.

194) Zimen E., L. Boitani. 1975. Number and distribution of wolves in Italy. Z. Säugetierkunde, **40**: 102-112.

195) Zimen E., L. Boitani. 1979. Status of the wolf in Europe and the possibilities of conservation and reintroduction. The behaviour and the ecology of wolves. F. Klinghammer (ed). Garland Publ., 43-83.

GLOSSARIO

Accoppiamento (incrocio) assortativo Accoppiamento non casuale. Il termine si riferisce alla tendenza di certi fenotipi/genotipi ad accoppiarsi con fenotipi/genotipi simili o uguali.

Allele Ognuno dei due stati alternativi in cui un gene è presente in un genotipo. I due alleli sono fisicamente collocati sulla coppia di cromosoni omologhi. A livello molecolare l'allele è costituito da una sequenza di nucleotidi.

Aplotipo Combinazioni alleliche di *loci* strettamente concatenati, portati da un solo cromosoma. Abbreviazione di genotipo aploide. Il termine è analogo a quello di allele, ma si riferisce a più *loci* genetici.

Assortative mating *Vedi* Accoppiamento assortativo.

Bottleneck *Vedi* Collo di bottiglia.

Collo di bottiglia Drastica riduzione numerica di una popolazione.

Deme Termine coniato nel 1938 da due genetisti, Gilmour e Gregor, per indicare la popolazione intesa come *pool* genico.

Dendrogram *Vedi* Dendrogramma.

Dendrogramma Grafico a forma di albero con ramificazioni dicotomiche che viene utilizzato come rappresentazione grafica di una classificazione.

Deriva genetica Variazioni delle frequenze geniche in senso positivo (aumento) o negativo (diminuzione) determinate da fattori esclusivamente casuali. Il risultato può essere l'eliminazione o la fissazione di un allele ad un *locus*.

Effetto fondatore Perdita di variabilità genetica che si verifica quando viene costituita una nuova colonia con un numero limitato di individui provenienti da una popolazione più ampia.

Fitness Adattabilità (in senso darwiniano). Con il termine *fitness* si intende la capacità di un individuo di sopravvivere fino all'età riproduttiva, in modo da contribuire con i propri geni alla generazione successiva.

Flusso genico Movimento di geni, determinato da incroci o migrazione, verso (o attraverso) una popolazione.

Gene flow *Vedi* Flusso genico.

Gene pool *Vedi Pool* genico.

Genetic drift *Vedi* Deriva genetica.

Harem Gruppo di femmine difeso da un maschio riproduttore.

Lek Esibizione collettiva di maschi potenziali riproduttori.

Locus Spesso usato come sinonimo di gene, il termine *locus* indica il sito fisico di un gene sul cromosoma.

Metapopolazione Insieme di più popolazioni geograficamente distribuite in aree diverse ma connesse da flusso genico. La singola popolazione locale può anche non essere in equilibrio dal punto di vista demografico e genetico, ma la metapopolazione nel suo complesso risulta stabile. Nell'ambito della metapopolazione possono verificarsi estinzioni occasionali e ricolonizzazioni successive delle popolazioni locali.

Panmictic mating system *Vedi* Panmissia.

Panmissia Il termine indica un regime di accoppiamenti casuali all'interno di una popolazione.

Pool genico Insieme dei geni presenti in una popolazione mendeliana esistente in un dato periodo. Il *pool* genico contiene tutte le informazioni genetiche di una popolazione, ne descrive le caratteristiche di struttura e ne rappresenta la continuità lungo le generazioni.

Random drift *Vedi* Deriva genetica.

Random mating Accoppiamento (incrocio) casuale.

Stocastico Termine utilizzato nell'ambito della teoria delle probabilità per indicare un fenomeno empirico la cui osservazione, relativamente ad un dato insieme di circostanze, non porta sempre allo stesso risultato. Casuale, aleatorio.

Taxon (pl. taxa) Raggruppamento sistematico sopra o sottospecifico.

Finito di stampare
dalla Edigrafital S.p.A.
di S. Atto di Teramo
nel mese di giugno 1996