

**ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ
ΣΧΟΛΗ ΓΕΩΠΟΝΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ ΙΧΘΥΟΛΟΓΙΑΣ
ΚΑΙ ΥΔΑΤΙΝΟΥ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ**

ΜΕΤΑΠΤΥΧΙΑΚΗ ΔΙΠΛΩΜΑΤΙΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ

**«Γενετική παραλλακτικότητα πληθυσμών του εμπορικού είδους
Holothuria»**

Οδυσσέας Παναγιώτης Τζωρτζάτος

ΒΟΛΟΣ 2020

**UNIVERSITY OF THESSALY
SCHOOL OF AGRICULTURAL SCIENCES
DEPARTMENT OF ICHTHYOLOGY AND AQUATIC
ENVIRONMENT**

POSTGRADUATE MASTER'S THESIS

«Population genetic diversity of commercial *Holothuria* species»

Odysseas Panagiotis Tzortzatos

VOLOS 2020

«Γενετική παραλλακτικότητα πληθυσμών του εμπορικού είδους *Holothuria*»

Τριμελής Εξεταστική Επιτροπή:

1) Αθανάσιος Εξαδάκτυλος, Καθηγητής - Γενετική Υδρόβιων Ζωϊκών Οργανισμών. Τμήμα Γεωπονίας Ιχθυολογίας και Υδάτινου Περιβάλλοντος, Σχολή Γεωπονικών Επιστημών, Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας, ***Επιβλέπων***,

2) Βαφειδης Δημήτριος, Καθηγητής – Βιοποικιλότητα των Θαλάσσιων Βενθικών Ασπονδύλων και άμεση – έμμεση χρηστικότητα τους. Τμήμα Γεωπονίας Ιχθυολογίας και Υδάτινου Περιβάλλοντος, Σχολή Γεωπονικών Επιστημών, Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας, ***Μέλος***,

3) Γκάφας Γεώργιος, Επίκουρος Καθηγητής – Μοριακή Βιολογία της Διατήρησης Θαλάσσιων Θηλαστικών και Ιχθυοαποθεμάτων. Τμήμα Γεωπονίας Ιχθυολογίας και Υδάτινου Περιβάλλοντος, Σχολή Γεωπονικών Επιστημών, Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας, ***Μέλος***.

*Στην οικογένειά μου και
στην κοπέλα μου*

ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

Θα ήθελα να εκφράσω τις ειλικρινείς μου ευχαριστίες σε όλους όσους συνέβαλαν στο να φέρω σε πέρας την παρούσα Μεταπτυχιακή Διπλωματική Εργασία. Ιδιαίτερα θα ήθελα να ευχαριστήσω τον Επιβλέποντα καθηγητή της εργασίας αυτής, κ. Αθανάσιο Εξαδάκτυλο για την εμπιστοσύνη και για την καθοδήγηση που μου έδωσε κατά τη συγγραφή της παρούσας εργασίας, καθώς και τα μέλη της εξεταστικής επιτροπής μου, αποτελούμενη από τους 1) Βαφείδη Δημήτριο και 2) Γκάφα Γεώργιο.

Τέλος, θα ήθελα να εκφράσω τις ευχαριστίες μου στην οικογένεια μου και φυσικά στην κοπέλα μου Μαγδαληνή για την αμέριστη συμπαράσταση, βοήθεια και προ πάντων κατανόηση και ανοχή καθ' όλο το χρονικό διάστημα των σπουδών μου.

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Στην παρούσα βιβλιογραφική έρευνα, γίνεται αναφορά στην γενετική ποικιλότητα μεταξύ των πληθυσμών των θαλάσσιων αγγουριών. Αρχικά, για την καλύτερη κατανόηση αυτού του θέματος, αναφέρονται στοιχεία των ιστορικών συνθηκών που συνέβαλαν σημαντικά στην διαμόρφωση της σημερινής βιοποικιλότητας. Επιπρόσθετα, περιγράφονται θέματα όσον αφορά την βενθική βιοποικιλότητα και την δυναμική των πληθυσμών, εστιάζοντας τελικά στα θαλάσσια αγγούρια, σχετικά με τα βιολογικά χαρακτηριστικά, την αναπαραγωγή και το στάδιο των προνυμφών τους. Στη συνέχεια, γίνεται σύνδεση της βιοποικιλότητας με την γενετική καθώς αναφέρονται οι εξελικτικοί μηχανισμοί όπως και οι μοριακοί δείκτες που χρησιμοποιούνται για την εξακρίβωση της γενετικής ποικιλότητας. Ακολουθεί η ανασκόπηση της πληθυσμιακής γενετικής ποικιλότητας εμπορικών ειδών θαλάσσιων αγγουριών ανά τον κόσμο, όπου η έρευνα επικεντρώνεται στην περιοχή της Μεσογείου θάλασσας. Στο σημείο αυτό, μετά την ανάλυση των ιστορικών μεταβολών και των ωκεανογραφικών επιδράσεων που διαμορφώνονται στην περιοχή, μελετάται η πληθυσμιακή γενετική δομή των εμπορικών ειδών των θαλάσσιων αγγουριών. Κλείνοντας την εργασία, αναφέρονται απειλές που αντιμετωπίζουν τα είδη αυτά, οι οποίες μεταβάλλουν την μεταξύ τους σχέση, καθώς και μέτρα αντιμετώπισης για την αειφορική διαχείριση, προστασία και ανάκαμψη αυτών των ειδών.

Λέξεις κλειδιά: θαλάσσια αγγούρια, πληθυσμοί, γενετική ποικιλότητα, μοριακοί δείκτες, γενετική δομή

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

ΕΙΣΑΓΩΓΗ	1
ΚΥΡΙΟ ΜΕΡΟΣ	4
1. Παλαιοντολογία και θαλάσσια βιοποικιλότητα	4
2. Βενθική βιοποικιλότητα και δυναμική πληθυσμών	9
3. Μελέτη θαλάσσιων οργανισμών: Ιστορική αναφορά	15
4. Θαλάσσια ασπόνδυλα	17
5. Μελέτη Περίπτωσης: Ολοθύρια (Θαλάσσια αγγούρια)	20
5.1 Βιολογικά χαρακτηριστικά	21
5.2 Αναπαραγωγή	27
5.3 Προνόμφες	34
6. Σχέση βιοποικιλότητας και γενετικής	49
6.1 Εξελικτικοί μηχανισμοί	51
7. Γενετική ποικιλότητα και χρήση μοριακών δεικτών	57
7.1 Μεθοδολογίες και δεδομένα	59
8. Ανασκόπηση στην πληθυσμιακή γενετική δομή εμπορικών ειδών θαλάσσιων αγγουριών ανά τον κόσμο	64
8.1 Πληθυσμιακή γενετική δομή εμπορικών ειδών που ανήκουν στην οικογένεια Stichopodidae και συναντώνται στον Ινδο-Ειρηνικό ωκεανό	65

8.2 Πληθυσμιακή γενετική δομή εμπορικών ειδών που ανήκουν στην οικογένεια Cucumariidae και συναντώνται στον Ατλαντικό και ανατολικό Ειρηνικό ωκεανό	77
8.3 Πληθυσμιακή γενετική δομή εμπορικών ειδών που ανήκουν στην οικογένεια Holothuriidae και συναντώνται στον Ινδο-Ειρηνικό ωκεανό	80
9. Μεσόγειος θάλασσα	88
9.1 Ιστορική αναδρομή	88
9.2 Ρεύματα και επιφανειακή κυκλοφορία	90
9.3 Πληθυσμιακή γενετική δομή εμπορικών ειδών θαλάσσιων αγγουριών που συναντώνται στην Μεσόγειο θάλασσα	94
10. Τάσεις και επιπρόσθετες απειλές.....	101
11. Αειφορική διαχείριση και μέτρα αντιμετώπισης.....	109
12. Συζήτηση/Συμπεράσματα	117
BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ	123
Ξενόγλωσση Βιβλιογραφία	123
Ελληνόγλωσση Βιβλιογραφία	137
ABSTRACT	138

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Όπως είναι γνωστό το περιβάλλον και οι οργανισμοί που το απαρτίζουν αλληλοεξαρτώνται και αλληλοεπηρεάζονται. Βέβαια, σημαντική επίδραση έχουν και οι αλλαγές που προέρχονται από εξωτερικούς παράγοντες, όπως είναι οι παρεμβάσεις του ανθρώπου στο περιβάλλον. Η παρούσα εργασία θα επικεντρωθεί στην μελέτη των θαλάσσιων αγγουριών, τα οποία είναι οργανισμοί ιδιαίζουσας σημασίας, τόσο σχετικά με την ομαλή λειτουργία των θαλάσσιων ενδιαιτημάτων όσο και αναφορικά με το εμπόριο. Η υπέρ-εκμετάλλευσή τους από τους ανθρώπους όμως έχει δημιουργήσει σημαντικά προβλήματα, που τα οδηγεί προς τον δρόμο της εξαφάνισης. Για αυτό, προκειμένου να αναγνωριστεί ο κίνδυνος και οι επιδράσεις που συντελούν σε τέτοιες καταστάσεις είναι απαραίτητο να γίνει μελέτη της πληθυσμιακής γενετικής ποικιλότητας των διαφορετικών ειδών, με αυτόν τον τρόπο θα ληφθούν τα απαραίτητα μέτρα για να μπορέσει να επέλθει κανονικότητα στην θαλάσσια βιοποικιλότητα των περιοχών.

Στην προσπάθεια λοιπόν συμβολής στην διερεύνηση του θέματος θα παρουσιαστεί παρακάτω αναλυτικά η πληθυσμιακή γενετική ποικιλότητα εμπορικών ειδών θαλάσσιων αγγουριών. Πιο συγκεκριμένα, μετά από εκτενέστατη βιβλιογραφική μελέτη σε σχετικές έρευνες που έχουν διεξαχθεί ανά τον κόσμο, θα παρουσιαστεί η γενετική δομή των πληθυσμών, με την χρήση διάφορων μοριακών δεικτών. Σκοπός αυτής της μελέτης είναι η παρουσίαση της πληθυσμιακής γενετικής ποικιλότητας των θαλάσσιων αγγουριών μέσω της χρήσης των μοριακών δεικτών, η σύγκριση αυτών και η εξακρίβωση των καταλληλότερων δεικτών για την επίτευξη αυτού του σκοπού.

Για την καλύτερη κατανόηση και πλαισίωση του θέματος θα γίνει αναφορά ιστορικών συνθηκών που συνέβαλαν σημαντικά στην διαμόρφωση της σημερινής βιοποικιλότητας όπως και θέματα που αφορούν την βενθική βιοποικιλότητα και την δυναμική των πληθυσμών, εστιάζοντας τελικά στα θαλάσσια αγγούρια, στα βιολογικά χαρακτηριστικά τους, την αναπαραγωγή τους και το στάδιο των προνυμφών τους. Στη συνέχεια, θα γίνει σύνδεση της βιοποικιλότητας με την γενετική, περιγράφοντας τους εξελικτικούς μηχανισμούς καθώς και τους μοριακούς δείκτες που χρησιμοποιούνται για την εξακρίβωση της γενετικής ποικιλότητας. Θα ακολουθήσει η ανασκόπηση της πληθυσμιακής γενετικής ποικιλότητας εμπορικών ειδών θαλάσσιων αγγουριών σε έρευνες που έχουν γίνει ανά τον κόσμο, με κατάληξη της μελέτης στην περιοχή της Μεσογείου θάλασσας. Στο σημείο αυτό, μετά την ανάλυση των ιστορικών μεταβολών και των ωκεανογραφικών επιδράσεων που διαμορφώνονται στην περιοχή, μελετάται η πληθυσμιακή γενετική δομή των εμπορικών ειδών των θαλάσσιων αγγουριών. Παρακάτω, αναφέρονται απειλές που αντιμετωπίζουν τα είδη αυτά, οι οποίες μεταβάλλουν την μεταξύ τους σχέση, καθώς και τα ορθά μέτρα αντιμετώπισης που θα επιφέρουν την αειφορική διαχείριση, προστασία και ανάκαμψη αυτών των ειδών.

Εκτός από την σύγκριση των αποτελεσμάτων των διαφορετικών γενετικών αναλύσεων, παρουσιάζονται και οι παράγοντες που συμβάλουν στις μεταβολές τους, όπως είναι διάφορα τα ιστορικά γεγονότα, τα οποία μετέβαλαν την πληθυσμιακή γενετική δομή, αλλά και των πρόσφατων επιδράσεων όπως αυτών που προέρχονται από τα ωκεανογραφικά χαρακτηριστικά αλλά και από τις ανθρώπινες δραστηριότητες, παρεμποδίζοντας ή ενισχύοντας την γενετική ποικιλότητα των θαλάσσιων αγγουριών.

Η μελέτη ολοκληρώνεται με την παράθεση των συμπερασμάτων όπου αναφέρονται διαφορές μεταξύ των μοριακών δεικτών και μεθόδων που χρησιμοποιήθηκαν μεταξύ των ερευνών για την σύγκριση των αποτελεσμάτων τους.

ΚΥΡΙΟ ΜΕΡΟΣ

1. Παλαιοντολογία και θαλάσσια βιοποικιλότητα

Η βιοποικιλότητα είναι ένας παράγοντας που επηρεάζεται και μεταβάλλεται στην πάροδο του χρόνου. Κοιτάζοντας προς τα πίσω την ιστορία της βιοποικιλότητας και συγκεκριμένα των θαλάσσιων οργανισμών, στις πολλές γεωλογικές περιόδους που απαρτίζουν τον Φανεροζωικό μεγαιώνα, έχουν υπάρξει σημαντικές αλλαγές, οι οποίες όμως έχουν καθορίσει την σημερινή βιοποικιλότητα. Η συγκεκριμένη διαφοροποίηση της βιοποικιλότητας ξεκίνησε από τις απαρχές της Πανγαίας υπερηπειρού, ο λόγος που συνέβη αυτό σχετίζεται με τον διαχωρισμό της και την δημιουργία των ωκεάνιων λεκανών (Sheehan 2001, Hannisdal & Peters 2011).

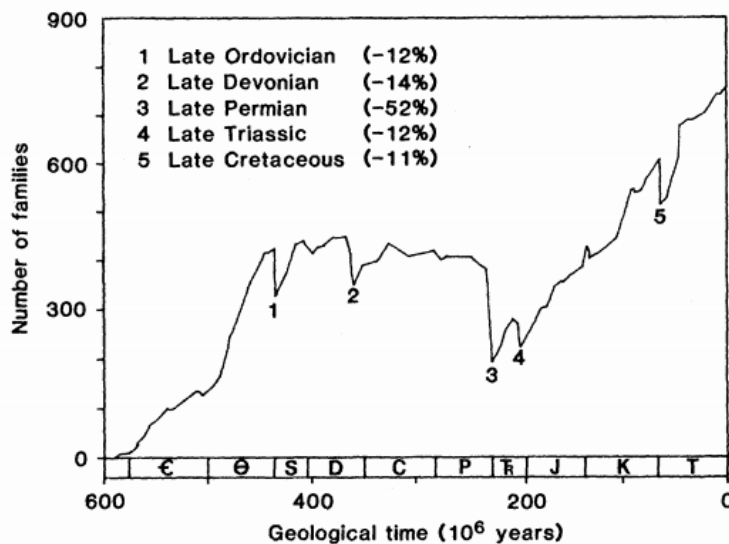
Όσες πληροφορίες υπάρχουν για την ιστορία της βιοποικιλότητας οφείλονται πρώτον στα απολιθώματα, που έχουν ανακαλυφθεί και έχουν δώσει μια μεγάλη εικόνα για την βιοποικιλότητα του παρελθόντος, με το μεγαλύτερο ποσοστό να προέρχεται από θαλάσσιους οργανισμούς, ενώ παράλληλα η εξέλιξη των τεχνολογικών μέσων που χρησιμοποιούνται στη μοριακή ανάλυση συνεισφέρει σημαντικά. Οι πληροφορίες των απολιθωμάτων αποτελούν ένα μικρό ποσοστό (~1%) των ειδών που πέρασαν από τον πλανήτη. Τα είδη αυτά είναι κυρίως οργανισμοί με σκληρά μέρη σώματος ενώ δυστυχώς πολλά άλλα είδη δεν γινόταν να καταγραφούν καθώς δεν έχουν αφήσει πίσω τους στοιχεία. Από την άλλη μεριά όμως οι μοριακές αναλύσεις, με τις φυλογενετικές σχέσεις των οργανισμών, τα γενεαλογικά δέντρα καθώς και η κατασκευή «μοριακού ρολογιού», μέσω της συχνότητας των μοριακών διαφοροποιήσεων, όπως και η ανάπτυξη στατιστικών και μαθηματικών μοντέλων, συμβάλλουν σημαντικά στην

καλύτερη καταγραφή της εξελικτικής πορείας της βιοποικιλότητας ακόμα και αν τα στοιχεία που διατίθενται είναι λίγα. Ο συνδυασμός αυτών των δύο πηγών πληροφόρησης δείχνει πιο ολοκληρωμένα το παρελθόν καθώς μπορεί να φανερώσει σημεία που δεν ήταν ορατά από τις μεμονωμένες αναλύσεις (Takezaki et al. 1995, Lewis & Donovan 1998, Bromham & Penny 2003, Nee 2004, Gaston & Spicer 2008, Rull 2008, Hannisdal & Peters 2011, Yasuhara 2019).

Κατά τον Φανεροζωικό μεγααιώνα, έχουν υπάρξει πολλές διαφοροποιήσεις μεταξύ των οργανισμών καθώς και μεγάλες εξαφανίσεις αλλάζοντας σημαντικά την βιοποικιλότητα. Αρχικά, οι ερευνητές προτιμούν να αναφέρονται σε μεγαλύτερη ταξινομική κατηγορία όπως τα γένη ή ακόμα καλύτερα τις οικογένειες, καθώς είναι δύσκολη η μελέτη μεμονωμένων ειδών που συλλέγονται από το αρχείο των απολιθωμάτων και τα ψηλότερα ταξινομικά επίπεδα επηρεάζονται λιγότερο, δείχνοντας πιο ξεκάθαρα τις μεγάλες μεταβολές που υπέστησαν (Raup & Sepkoski 1982, McKinney 1997, Gaston & Spicer 2008).

Στην πάροδο των γεωλογικών χρόνων, έχουν υπάρξει αρκετές περίοδοι στις οποίες πολλοί οργανισμοί εξαφανίστηκαν λόγω φυσικών φαινομένων. Κάποια είδη βέβαια είχαν μεγαλύτερη ικανότητα αντοχής στις αλλαγές σε σχέση με άλλους οργανισμούς και επομένως μεγαλύτερη χρονική επιβίωση και διατήρηση των πληθυσμών τους. Φυσικά οι εξαφανίσεις έχουν αντίκτυπο στην απώλεια της γενετικής ποικιλότητας των οργανισμών και της προσαρμοστικής τους ικανότητας σε μελλοντικές φυσικές αλλαγές καθώς επίσης, οδηγούνται και σε μορφολογικά διαφορετικά χαρακτηριστικά όπως περιγράφουν και οι (Lewis & Donovan 1998) για την εξελικτική πορεία των αχινών (Sheehan 2001, Lewis & Donovan 1998, Gaston & Spicer 2008).

Έχουν καταγραφεί συνολικά πέντε μαζικές εξαφανίσεις οι οποίες θεωρείται πως είναι αποτέλεσμα διαφορετικών αιτιών και οδήγησαν σε μεγάλα ποσοστά μείωσης της βιοποικιλότητας. Η πρώτη μαζική εξαφάνιση έλαβε χώρα κατά τα τέλη της Ορδοβίσσιας περιόδου (πριν από 440 εκατομμύρια χρόνια) και ακολουθούν οι υπόλοιπες που συνέβησαν στα τέλη Δεβόνιου (πριν από 360 εκ. χρόνια), τέλη Πέρμιου (πριν από 250 εκ. χρόνια), τέλη Τριαδικού (πριν από 210 εκ. χρόνια) και τέλη Κρητιδικού (πριν από 65 εκ. χρόνια). Η κάθε εξαφάνιση επηρέασε και σε διαφορετικά ποσοστά την βιοποικιλότητα, με τα μεγαλύτερα να εμφανίζονται στα τέλη της περιόδου του Πέρμιου, αλλά η βιοποικιλότητα φαίνεται πως έχει την ικανότητα να ανακάμπτει φέροντας αλλαγές στη σύσταση που την απαρτίζει (Εικ. 1, Raup & Sepkoski 1982, Lu et al. 2006, Gaston & Spicer 2008).

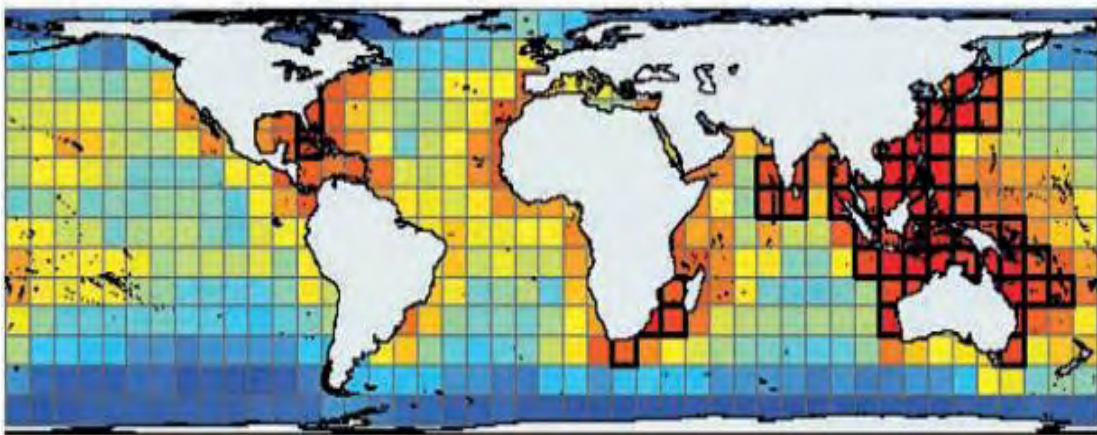


Εικόνα 1. Το διάγραμμα δείχνει την βιοποικιλότητα στην πάροδο των γεωλογικών χρόνων για τις οικογένειες θαλάσσιων σπονδυλωτών και ασπόνδυλων οργανισμών. Οι πέντε μαζικές εξαφανίσεις φαίνονται από τα νούμερα και βρίσκονται στα σημεία όπου το διάγραμμα κάνει μια απότομη πτώση, ενώ αναγράφονται και τα ποσοστά μείωσης της βιοποικιλότητας στην κάθε περίοδο (Raup & Sepkoski 1982).

Όσον αφορά τα αίτια αυτών των εξαφανίσεων φαίνεται πως οι απόψεις των ερευνητών δίστανται για το πόσο η κάθε μια από τις απειλές θα μπορούσε να οδηγήσει σε τέτοια ποσοστά μείωσης της βιοποικιλότητας. Ένα πρώτο αίτιο που οδήγησε στην μείωση της βιοποικιλότητας αποτελούν οι κλιματικές συνθήκες. Οι θερμές ή ψυχρές περίοδοι που επικράτησαν σε ορισμένες στιγμές του γεωλογικού χρόνου, δημιούργησαν μια σειρά προβλημάτων στις μεταβολές της ωκεάνιας κυκλοφορίας και τις διακυμάνσεις της στάθμης της θάλασσας που είχαν αντίκτυπο στα ενδιαίτηματα των οργανισμών και κατ' επέκταση στην επιβίωσή τους, ειδικά αυτών που ζούσαν στα βαθύτερα στρώματα. Μία δεύτερη υπόθεση αποτελεί το γεγονός των ηφαιστειακών εκρήξεων. Οι μεγάλες ποσότητες διοξειδίου του άνθρακα και διοξειδίου του θείου που απελευθερώνονται στην ατμόσφαιρα μέσω των εκρήξεων μπορεί να είναι υπεύθυνες για αυτή την διαταραχή της βιοποικιλότητας. Αυτές οι έντονες ηφαιστειακές εκρήξεις, πιθανόν να οδήγησαν στο σχηματισμό αεροζόλ στην ατμόσφαιρα καθώς και οξίνιση των ωκεανών με σημαντικό αντίκτυπο στους υδρόβιους οργανισμούς. Συνδυάζοντας το φαινόμενο αυτό με την κλιματική αλλαγή, οι ηφαιστειακές εκρήξεις μπορούν να προκαλέσουν υπερθέρμανση του πλανήτη η οποία να οδηγήσει σε ωκεάνια ανοξία. Τέλος, υπάρχει και η υπόθεση της πτώσης μετεωριτών στην επιφάνεια της Γης. Το γεγονός αυτό αναφέρεται κυρίως για την εξαφάνιση που προκλήθηκε κατά τα τέλη της Κρητιδικής περιόδου. Πρόκειται για έναν μετεωρίτη που προσέκρουσε στην περιοχή του Μεξικού (κρατήρας Chicxulub) πολύ μεγάλων διαστάσεων που πυροδότησε και την εξαφάνιση των δεινοσαύρων. Το αποτέλεσμα της σύγκρουσης ήταν η αλλαγή των κλιματικών συνθηκών, μεγάλες τοξικές συγκεντρώσεις χημικών στοιχείων καθώς και ανωμαλία στην συγκέντρωση Ιριδίου, μαζικές πυρκαγιές και δημιουργία τσουνάμι, επηρεάζοντας όλους τους χερσαίους και θαλάσσιους οργανισμούς (Alvarez et al. 1980,

Hallam 1998, Sheehan 2001, Twitchett 2006, Gaston & Spicer 2008, Schulte et al. 2010).

Η γνώση που υπάρχει για την θαλάσσια βιοποικιλότητα της σημερινή εποχής είναι πολύ μεγαλύτερη σε σχέση με το παρελθόν και είναι γνωστό ότι διαφέρει ανάλογα το γεωγραφικό πλάτος και μήκος, με πληθώρα ειδών να κατανέμεται στις τροπικές περιοχές (Εικ. 2). Δυστυχώς όμως, τα διάφορα είδη καλούνται να αντιμετωπίσουν ένα επιπρόσθετο παράγοντα που τους οδηγεί στην εξαφάνιση και αυτός είναι ο άνθρωπος, που μέσω των διαφορετικών τεχνικών, που θα αναφερθούν στην συνέχεια, προκαλεί σημαντικά προβλήματα στους σημερινούς οργανισμούς (Toral-Granda et al. 2008, Yasuhara 2019).



Εικόνα 2. Απεικόνιση της παγκόσμιας θαλάσσιας βιοποικιλότητας. Όσο πιο κόκκινη η περιοχή τόσο περισσότερα είδη (Yasuhara 2019).

2. Βενθική βιοποικιλότητα και δυναμική πληθυσμών

Η βενθική βιοποικιλότητα αφορά οργανισμούς που ζουν στον πυθμένα της θάλασσας, οι οποίοι συναντώνται τόσο σε μαλακά όσο και σε σκληρά υποστρώματα. Στην πρώτη κατηγορία υποστρώματος υπάρχουν θαλάσσιοι βενθικοί οργανισμοί οι οποίοι ανάλογα με τις απαιτήσεις τους περνούν την ζωή τους πάνω στον πυθμένα και ονομάζονται επιπανιδικοί οργανισμοί, ενώ αντίθετα υπάρχουν οργανισμοί οι οποίοι επιλέγουν να βρίσκονται εντός του ιζήματος και αποτελούν την ενδοπανίδα. Επίσης, οι βενθικοί οργανισμοί έχουν ευρεία κατανομή και μπορούν να βρεθούν από την ρηχή υποπαραλιακή ζώνη μέχρι τις αβυσσαλέες πεδιάδες, καθώς μπορούν να βρεθούν σε όλα τα γεωγραφικά πλάτη ανεξαιρέτως τις επικρατούσες περιβαλλοντικές συνθήκες (Zeldis 1985, Rees et al. 1999, Nybakken 2005, Trush et al. 2006).

Οι οργανισμοί αυτοί ανεξάρτητα την περιοχή που βρίσκονται, έρχονται αντιμέτωποι με διάφορες αλληλεπιδράσεις οι οποίες διαμορφώνουν την δομή της βιοποικιλότητας και την δυναμική των πληθυσμών τους. Οι φυσικοί και βιολογικοί παράγοντες είναι αυτοί που καθορίζουν την δυναμική των πληθυσμών και τα χαρακτηριστικά τους, όπως ο αριθμός των ατόμων, τα μεμονωμένα βάρη, οι ηλικίες, το μέγεθος του πληθυσμού, η παραγωγή νέων ατόμων, οι μεταξύ τους σχέσεις και γενικά η αφθονία των ειδών (Brey & Clarke 1993, McGrady-Steed & Morin 2000, Nybakken 2005, Booth & Murray 2019).

Οι φυσικές και βιολογικές συνθήκες συσχετίζονται άμεσα, καθώς οι αλλαγές που μπορεί να προκύψουν έχουν μεγάλη επιρροή στην διάταξη και τη δυναμική των διαφορετικών πληθυσμών. Πολλοί ερευνητές έχουν ασχοληθεί με αυτές τις

αλληλεπιδράσεις καθώς επηρεάζουν σημαντικά την βιωσιμότητα των οικοσυστημάτων. Οι παράκτιες περιοχές, είναι πιο επιρρεπείς στις φυσικές μεταβολές όπου ο έντονος κυματισμός, οι παλίρροιες, η θερμοκρασία αλλά και η αλατότητα είναι παράγοντες που επηρεάζουν σημαντικά τους οργανισμούς και την δυναμική τους. Επίσης, η κλιματική αλλαγή είναι ένας παράγοντας που επιδρά σημαντικά στην δυναμική των πληθυσμών. Φαινόμενα όπως το El Niño, προκαλεί αύξηση της θερμοκρασίας και υψηλότερη συγκέντρωση οξυγόνου, με αποτέλεσμα την αύξηση στον πλούτο των ειδών καθώς και στην αφθονία τους. Στα βενθικά συστήματα, το οξυγόνο και η θερμοκρασία είναι οικολογικοί παράγοντες που καθορίζουν τη σύνθεση των ειδών, τη βιομάζα, τον μεταβολισμό, τη διατροφική δραστηριότητα, την ανάπτυξη και την αναπαραγωγή. Βέβαια, η καταστροφή σε άλλες περιπτώσεις των ενδιαιτημάτων, όπως ενός κοραλλιογενούς υφάλου, θα διαταράξει επίσης την διαβίωση των οργανισμών. Έτσι η ανταπόκριση του κάθε είδους στην ανερχόμενη μεταβολή καθώς και ο συνδυασμός των βιολογικών παραμέτρων, όπως ο ανταγωνισμός, θα καθορίσουν και την κατανομή των ειδών στο οικοσύστημα (Rees et al. 1999, Peña et al. 2005, Williamson et al. 2014).

Η παγκόσμια αύξηση του πλανήτη επιδρά σημαντικά στην δυναμική των βενθικών πληθυσμών. Για παράδειγμα, όπως αναφέρουν οι (Cauvy-Fraunié et al. 2015), στην περιοχή του Εκουαδόρ, το λιώσιμο των πάγων επηρεάζει την δομή των βενθικών ασπόνδυλων. Οι μεταβολές των ρευμάτων που δημιουργούνται και η εισροή του παγετώδους νερού δημιουργούν φραγμό στην διασπορά των ειδών περιορίζοντας τους πληθυσμούς και την επιβίωση όσων δεν μπορούν να ανταποκριθούν σε τέτοιες αλλαγές (Cauvy-Fraunié et al. 2015). Ακόμα, οι μεταβολές της αλατότητας και του οξυγόνου επηρεάζουν τη σύνθεση της βενθικής κοινότητας και της αφθονίας των ειδών. Παράδειγμα τέτοιου περιβάλλοντος αποτελεί η Βαλτική θάλασσα, μια πιο κλειστή

περιοχή, στην οποία υπάρχει μείωση της αλατότητας από τη δυτική προς την ανατολική περιοχή, επομένως, αντίστοιχα διαμορφώνεται και η ποικιλότητα των ειδών (Zettler et al. 2007).

Ένας πρόσθετος παράγοντας που επιδρά στις παράκτιες περιοχές είναι η εισροή θρεπτικών ουσιών, από τις εκπλήσσεις των εδαφών και μέσω της ροής των ποταμών, που καταλήγουν στο θαλάσσιο περιβάλλον. Η αύξηση των θρεπτικών ουσιών έχει αποτέλεσμα την ταχύτερη αύξηση της αφθονίας των βενθικών οργανισμών καθώς και την κάλυψη μεγαλύτερου χώρου. Επίσης αν στα περιβάλλοντα αυτά η παρουσία των ειδών που καταναλώνουν σε μεγαλύτερους ρυθμούς τα θρεπτικά συστατικά είναι ελλείπεις μπορεί να οδηγήσει σε ευτροφικά οικοσυστήματα με αποτέλεσμα, τη δημιουργία ανοξικών συνθηκών (Harmelin–Vivien et al. 2009).

Όπως αναφέρει και ο (Tsutsumi 1987), η αύξηση της οργανικής ρύπανσης στα υδάτινα συστήματα μπορεί να οδηγήσει στην διατάραξη της δομής των βιοκοινωνιών. Οι πληθυσμοί ειδών που δείχνουν να έχουν μεγαλύτερη αντοχή στις μεταβαλλόμενες συνθήκες ή και γρηγορότερη προσαρμογή και ανάκαμψη, όπως του *Capitella capitata* στην περιοχή της Ιαπωνίας, μπορούν να κυριαρχήσουν σε περιοχή που σε άλλη περίπτωση θα αποτελούσαν έναν μικρότερο ποσοστό της βιοποικιλότητας (Tsutsumi 1987).

Όσον αφορά τους βιολογικούς παράγοντες, η δυναμική των πληθυσμών των βενθικών οργανισμών επηρεάζεται από 3 σημαντικούς παράγοντες: α) τον ανταγωνισμό τόσο για χώρο όσο και για τροφή, β) την θήρευση-θνησιμότητα και γ) την στρατολόγηση και επομένως την αφθονία των πληθυσμών (McGrady-Steed & Morin 2000, Nybakken 2005). Όσο μεγαλύτερη είναι η βιοποικιλότητα μιας περιοχής τόσο

περισσότερο επηρεάζονται οι πληθυσμοί (McGrady-Steed & Morin 2000). Φυσικά οι διαφορετικοί πληθυσμοί των ειδών σε μια περιοχή μπορούν να συνυπάρχουν. Βέβαια, όταν εμφανιστεί μια διαταραχή, αυτή θα πυροδοτήσει την αλληλεπίδραση που θα έχουν τα είδη τόσο μεταξύ τους όσο και με διαφορετικούς πληθυσμούς ειδών. Ένας ανταγωνισμός μεταξύ των πληθυσμών μπορεί να έχει σαν αποτέλεσμα μέχρι και την εξαφάνιση ενός είδους στην περιοχή (Booth & Murray 2019). Σύμφωνα με τους (Wiklund & Andersson 2014) σε έρευνα που έκαναν στην Βαλτική θάλασσα, χωροκατακτητικά είδη έχουν ανταγωνιστική συμπεριφορά έναντι ενδημικών ειδών και μπορούν να προσβάλουν τις κοινότητες και την δυναμική των πληθυσμών. Στην μελέτη τους, διαπίστωσαν πως το εισβολικό είδος *Marenzelleria sp.*, έχοντας μικρότερες απαιτήσεις σε τροφή από το *Monoporeia affinis*, όταν υπάρχει αυξημένη ποσότητα τροφής τα δύο είδη μπορούν και συνυπάρχουν. Όταν όμως η ποσότητα τροφής μειωθεί, φέρει ανταγωνιστικό πλεονέκτημα ανατρέποντας την αφθονία των πληθυσμών καθώς το *M. affinis* έχει μεγαλύτερο αριθμό θνησιμότητας και μικρότερο ρυθμό ανάκαμψης (Wiklund & Andersson 2014).

Η γρήγορη ανάκαμψη και δυναμική του κάθε πληθυσμού εξαρτάται σε μεγάλο βαθμό από την στρατολόγηση νέων ατόμων. Η πλειοψηφία των βενθικών ασπόνδυλων διαθέτει πλαγκτότροφες προνύμφες. Οπότε οι αφθονίες, ο ρυθμός αύξησης του πληθυσμού και η δομή του πληθυσμού ενός είδους εξαρτάται σε μεγάλο βαθμό από αυτές. Το προνυμφικό στάδιο έχει το μεγαλύτερο βαθμό θνησιμότητας στον κύκλο ζωής των οργανισμών και επηρεάζεται σημαντικά από τις φυσικές διεργασίες, όπως τις μεταβολές της θερμοκρασίας, το οξυγόνο, την επίδραση των ωκεανογραφικών συνθηκών στην ικανότητα διασποράς τους καθώς και τις βιολογικές διεργασίες, όπως η διαθεσιμότητα της τροφής και η θήρευση, όλες αυτές οι διεργασίες συντελούν στην

ικανότητα ανάπτυξή τους και επομένως στην δυναμική των πληθυσμών (Yoshioka 1982, Zeldis 1985, Eckman 1996, Cataldo & Boltovskoy 1999, Frascetti et al. 2002).

Ο παράγοντα της θήρευσης είναι πολύ σημαντικός για την διατήρηση και δομή της βιοποικιλότητας και την αφθονία των πληθυσμών (Nybakken 2005). Σε έρευνα που διεξήγαγαν οι (Merrick et al. 1992) συμπέραναν την σημασία της θήρευσης ψαριών, στην επίδραση των πληθυσμών σαλιγκαριού του είδους *Lymnaea elodes* στην περιοχή της Αλάσκας. Πιο συγκεκριμένα παρατήρησαν πως η σύνθεση της βενθικής κοινότητας του σαλιγκαριού, οδήγησε στην μείωση του πληθυσμού του *Lymnaea elodes* καθώς και στη μείωση του μεγέθους των ατόμων, αφού τα ψάρια προτιμούσαν τα μεγαλύτερα σε μέγεθος σαλιγκάρια για κατανάλωση. Αντίθετα σε περιοχές όπου τα ψάρια ήταν απόντα, οι πληθυσμοί του σαλιγκαριού ευδοκίμουν (Merrick et al. 1992). Όπως αναφέρουν και οι (Clarke et al. 2004), η έλλειψη θηρευτών σε περιοχές της Ανταρκτικής έχει επιφέρει την αύξηση πληθυσμών της βενθικής πανίδας.

Φυσικά δεν μπορεί να μην αναφερθεί και η επίδραση του ανθρώπου στην δυναμική των πληθυσμών των βενθικών οργανισμών. Τα παράκτια περιβάλλοντα εκτίθενται σε αρκετές ανθρωπογενείς διαταραχές, οι οποίες μπορούν να επηρεάσουν τους οργανισμούς καθώς και τις κοινότητές τους. Ευαίσθητα στη διαταραχή είδη μπορούν να θανατωθούν ή και να εκτοπιστούν, ενώ μπορεί να διευκολυνθεί η επιβίωση και ο πολλαπλασιασμός των ανθεκτικών πληθυσμών των ειδών. Σαν αποτέλεσμα, μπορεί να υπάρξουν αλλαγές στο οικοσύστημα και την διαμόρφωση των κοινοτήτων που συχνά οδηγεί στη μείωση της βιοποικιλότητας (Nybakken 2005, Rossi et al. 2007). Για παράδειγμα, οι (Rossi et al. 2007), αναφέρουν πως το ποδοπάτημα των ιζημάτων σε μια παράκτια περιοχή της Ολλανδίας, οδήγησε σε ανοξικές συνθήκες του περιβάλλοντος με αποτέλεσμα την τροποποίηση της αφθονίας και της δυναμικής του

πληθυσμού τόσο της αχιβάδας *Macoma balthica* (L.) όσο και του κυδωνιού *Cerastoderma edule* (L.) (Rossi et al. 2007). Επιπρόσθετες επιδράσεις, όπως οι ανασκαφές του ιζήματος, επέφεραν μεγαλύτερη διαταραχή. Άλλες ανθρωπογενείς δραστηριότητες, όπως η υπεραλίευση καθώς και η βιομηχανική ρύπανση, φέρουν σημαντικές αλλαγές στην διάταξη των οικοσυστημάτων καθώς επίσης επηρεάζουν το μέγεθος των πληθυσμών και των ατόμων, την αναπαραγωγή και επομένως την ικανότητα στρατολόγησης και επιβίωσης ικανού αριθμού νέων ατόμων για την αποκατάσταση (Cataldo & Boltovskoy 1999, Kazanidis et al. 2010).

Η βιοποικιλότητα λοιπόν έχει σχέση με την δυνατότητα μιας κοινότητας να αντιμετωπίζει τις μεταβαλλόμενες περιβαλλοντικές και μη πιέσεις μεταβάλλοντας την κυριαρχία των ειδών που είναι διαφορετικά προσαρμοσμένα (Fraschetti et al. 2002).

3. Μελέτη θαλάσσιων οργανισμών: Ιστορική αναφορά

Ο Αριστοτέλης ήταν πρωτοπόρος στην παρατήρηση των ζώντων οργανισμών και ο οποίος συνέβαλλε στις επιστήμες της βιολογίας και της ζωολογίας. Το μεγαλύτερο μέρος των παρατηρήσεων του Αριστοτέλη έλαβαν χώρα στο νησί της Λέσβου και πολλές από αυτές αφορούν είδη θαλάσσιων οργανισμών. Υπάρχουν πολλά παραδείγματα θαλάσσιων οργανισμών που μελέτησε ο Αριστοτέλης από ψάρια όπως για παράδειγμα το μπαρμπούνι, τις σπαρίδες, τους γοβιούς και άλλα πολλά είδη ψαριών, καθώς επίσης οι παρατηρήσεις του βρίσκονται και σε πολλά θαλάσσια ασπόνδυλα, όπως για παράδειγμα τα εχινόδερμα, τα καρκινοειδή ή τα μαλάκια (Tipton 2006, Voultziadou & Vafidis 2007, Tipton 2008, Voultziadou & Vafidis 2008, Voultziadou et al. 2010). Ο ίδιος εστίασε την προσοχή του σε οργανισμούς των οποίων ήταν δυνατόν να επιτευχθεί παρατήρηση, κυρίως σε βενθικά ασπόνδυλα αλλά και σε λίγους πελαγικούς οργανισμούς, δηλαδή σε οργανισμούς που είχε εύκολη πρόσβαση είτε ο ίδιος είτε μέσα από τις ανθρώπινες δραστηριότητες (Voultziadou & Vafidis 2007, Voultziadou & Vafidis 2008).

Στην πάροδο του χρόνου όμως υπήρξαν και άλλοι έλληνες που εκμεταλλεύτηκαν αυτούς τους πόρους για όφελος της ανθρωπότητας όπως ήταν ο Ιπποκράτης και ο Γαληνός, οι οποίοι χρησιμοποίησαν διάφορες τεχνικές, βασιζόμενοι κυρίως σε είδη από τα οποία τρεφόντουσαν οι άνθρωποι, βγάζοντας σημαντικά αποτελέσματα. Μεγάλο μέρος των ευρημάτων τους οφείλεται στα ασπόνδυλα όπως τα καρκινοειδή, τα δίθυρα και τα γαστερόποδα (μαλάκια) και με αυτόν τον τρόπο συνέβαλαν στην υγεία του ανθρώπου και την αντιμετώπιση ασθενειών. Ένα ενδιαφέρον παράδειγμα, από τις ανακαλύψεις του Ιπποκράτη, που αναφέρουν οι (Voultziadou et.al. 2010) είναι η χρήση

κελύφους στρειδιών σε μορφή σκόνης συνδυασμένο με μέλι που βοηθούσε στην επούλωση πληγών. Φυσικά, άλλοι όπως ο Αθήναιος και ο Ξενοκράτης φαίνεται να εκμεταλλεύτηκαν αυτές τις πηγές για γαστρονομικούς σκοπούς (Voultsiadou et al. 2010).

Η μελέτη των θαλάσσιων ασπόνδυλων που πραγματοποιήθηκε από τους παραπάνω, έχει συνεισφέρει σε μεγάλο βαθμό και με μεγάλη επιτυχία μέχρι και την σημερινή εποχή μέσα από μια σειρά αναλύσεων, συγκρίσεων ιδεών και αποτελεσμάτων (Voultsiadou & Vafidis 2007, Voultsiadou et al. 2010).

4. Θαλάσσια ασπόνδυλα

Το βασικό χαρακτηριστικό που διαχωρίζει τα θαλάσσια ασπόνδυλα από τους υπόλοιπους θαλάσσιους οργανισμούς είναι η έλλειψη σπονδυλικής στήλης. Τα θαλάσσια ασπόνδυλα αποτελούν την πολυπληθέστερη ποικιλία οργανισμών (Castro & Huber 1999, Mather 2013). Σε γενικές γραμμές, οι γνώσεις που έχουν συλλεχθεί για τους θαλάσσιους οργανισμούς είναι σε πρώιμο στάδιο, ιδιαίτερα για την κατηγορία των θαλάσσιων ασπόνδυλων και απαιτούνται αρκετές ακόμα μελέτες για να δημιουργηθεί μια πλήρης παρακαταθήκη πληροφοριών. Τα τελευταία χρόνια έχει αρχίσει να στρέφεται το ερευνητικό ενδιαφέρον σε αυτά τα μάλλον ξεχασμένα είδη και με αυτόν τον τρόπο να αναδεικνύεται ο σημαντικός τους ρόλος στην βιωσιμότητα πολλών ενδιαιτημάτων και γενικότερα του πλανήτη (Mather 2013).

Η κατηγορία των θαλάσσιων ασπόνδυλων περιλαμβάνει ένα ευρύ φάσμα οργανισμών όπως είναι τα μαλάκια, τα κνιδόζωα, τα αρθρόποδα, τα εχινόδερμα και άλλες πολλές ομάδες ζώων (Castro & Huber 1999, Mather 2013).

Τα θαλάσσια ασπόνδυλα εντοπίζονται σε μια πληθώρα οικοσυστημάτων, όπως αυτά του σκληρού (βραχώδους) και του κινητού (αμμώδους) υποστρώματος, την ανοιχτή θάλασσα καθώς επίσης και τα κοραλλιογενή ενδιαιτήματα. Το περιβάλλον, όπου βιώνουν τα εκάστοτε ασπόνδυλα, αποτελεί εξέχουσας σημασίας ρυθμιστή της διαμόρφωσης των κοινωνιών των διαφορετικών πληθυσμών (Grantham et al. 2003, Nybakken 2005, Mather 2013). Καθώς ακόμα και ο τύπος του υποστρώματος ρυθμίζει την κατανομή των οργανισμών, τον τρόπο εξέλιξης και πολλούς ακόμα μηχανισμούς

που επηρεάζουν άμεσα την επιβίωση τους, όπως η άμυνα και η πρόσληψη τροφής (Castro & Huber 1999, Grantham 2003, Mather 2013).

Αναφορικά με τον τρόπο πρόσληψης της τροφής, τα θαλάσσια ασπόνδυλα μπορούν να διαχωριστούν σε τρεις γενικές κατηγορίες, τους αιωρηματοφάγους, τους ιζηματοφάγους και τους σαρκοφάγους οργανισμούς. Στην πρώτη κατηγορία οι αιωρηματοφάγοι οργανισμοί φιλτράρουν το νερό προσλαμβάνοντας έτσι την τροφή τους, σε αυτή την κατηγορία ανήκουν για παράδειγμα οι σπόγγοι (φύλο Porifera). Στην δεύτερη κατηγορία οι οργανισμοί προσλαμβάνουν την τροφή τους από τον πυθμένα της θάλασσας, παράδειγμα αυτής τη κατηγορίας αποτελούν τα ολοθούρια. Η τελευταία κατηγορία αποτελείται από τα σαρκοφάγα ζώα τα οποία χρησιμοποιούν άλλους οργανισμούς ως τροφή, όπως για παράδειγμα το *Physalia physalis* (Castro & Huber 1999).

Αναφορικά με το αναπαραγωγικό σύστημα των θαλάσσιων ασπόνδυλων παρατηρείται ότι είτε παράγονται πολλά μικρά αυγά, είτε λιγότερα αλλά αισθητά μεγαλύτερα. Ο λόγος που συμβαίνει αυτό είναι ότι όσοι οργανισμοί γεννούν πολλά μικρά αυγά στην συνέχεια αυτά εξελίσσονται σε προνύμφες, σε αυτό το στάδιο της ζωής τους κάποιες από τις προνύμφες αναγκάζονται να δεσμεύσουν την τροφή τους από το πλαγκτόν (πλαγκτότροφες προνύμφες), εξαιτίας της μικρής ποσότητας λεκίθου στα αυγά, περνώντας σε αυτή την μορφή ένα μεγάλο μέρος της ζωής τους έως ότου φτάσουν στην τελική ενήλικη μορφή τους. Στην δεύτερη κατηγορία οι οργανισμοί διαθέτουν αυγά με μεγαλύτερο μέγεθος και με αρκετή λέκιθο για να τραφούν (λεκιθότροφες προνύμφες) και να εξέρθουν από τα αυγά νεαρά άτομα και όχι προνύμφες ή άτομα που θα περάσουν ένα σύντομο μέρος της ζωής τους στη στήλη του

νερού πριν καταβυθιστούν (Purcell et al. 2012, Castro & Huber 1999, Grantham 2003, Nybakken 2005).

Η ικανότητα των ατόμων να παράγουν μικρά και πολλά αυγά είναι πολύ σημαντική για την οικολογία των οικοσυστημάτων. Τα συγκεκριμένα αυγά, τα οποία συνοδεύονται και από ορισμένους γαμέτες, μπορούν να παρασυρθούν από τα ρεύματα και να μεταφερθούν σε περιοχές που υπό άλλες συνθήκες δεν θα έφταναν. Η διαδικασία αυτή αποτρέπει την εξαφάνιση των συγκεκριμένων ειδών καθώς διασφαλίζει την γενετική ροή και ενισχύει τους πληθυσμούς σε περιοχές που έχουν υποβαθμιστεί από διάφορες περιβαλλοντικές και μη αλλαγές (Castro & Huber 1999, Grantham 2003, Nybakken 2005). Φυσικά η μετακίνηση τους σε μακρινές περιοχές, η ανάπτυξη τους και η μετατροπή τους σε βενθικούς οργανισμούς εξαρτάται από διάφορους φυσικούς, χημικούς και περιβαλλοντικούς παράγοντες. Η βιωσιμότητα τους λοιπόν στην νέα περιοχή εξαρτάται από την πυκνότητάς τους καθώς και τα ποσοστά της θνησιμότητάς τους (Rodriguez et al. 1993).

5. Μελέτη Περίπτωσης: Ολοθούρια (Θαλάσσια αγγούρια)

Τα ολοθούρια ή αλλιώς θαλάσσια αγγούρια, ανήκουν στην κατηγορία των θαλάσσιων ασπόνδυλων, πιο συγκεκριμένα στο φύλο Echinodermata και στην κλάση Holothuroidea (Purcell et al. 2012, Rahman 2014). Σήμερα, έχουν καταγραφεί περίπου 1400 είδη. Έως και το πρόσφατο παρελθόν τα θαλάσσια αγγούρια δεν ανήκαν στο επίκεντρο του επιστημονικού ενδιαφέροντος. Η κατάσταση όμως αυτή εδώ και μερικά χρόνια έχει ανατραπεί και πλέον όλο και περισσότεροι επιστήμονες στρέφουν της έρευνες τους προς αυτά (Pawson et al. 2010, Hodin et al. 2019).

Δεν είναι καθόλου δύσκολο να εντοπίσει κανείς τα ολοθούρια, αφού τα διάφορα είδη τους έχουν προσαρμοστεί και ζουν στα περισσότερα αν όχι όλα τα οικοσυστήματα των ωκεανών, δηλαδή καλύπτουν τόσο παράκτιες και λιμνοθαλάσσιες περιοχές (όπως το *Holothuria scabra*) όσο και αβυσσαλέες πεδιάδες (όπως για παράδειγμα το *Parastichopus regalis*). Σημαντική παρατήρηση αποτελεί το γεγονός ότι τα ενήλικα άτομα ολοθούριων ανήκουν στην κατηγορία των βενθικών οργανισμών. Πιο συγκεκριμένα συναντώνται σε σκληρά υποστρώματα, μέσα σε σχισμές βράχων ή κρυμμένα σε Κέλπιες, σε κοραλλιογενείς υφάλους αλλά και στο κινητό υπόστρωμα, στο οποίο είτε κινούνται επιφανειακά του θαλάσσιου πυθμένα είτε θάβονται σε αυτόν, ενώ ίσως χρησιμοποιούν τα λιβάδια αγγειόσπερμων ως κάλυψη (Cameron & Fankboner 1989, Conand 1993, Kinch et al. 2008a, Toral-Granda 2008a, Purcell et al. 2012, Guisado et al. 2012, Dolmatov 2014, Rahman 2014, Maggi & González-Wangüement 2015, Rakaj et al. 2019).

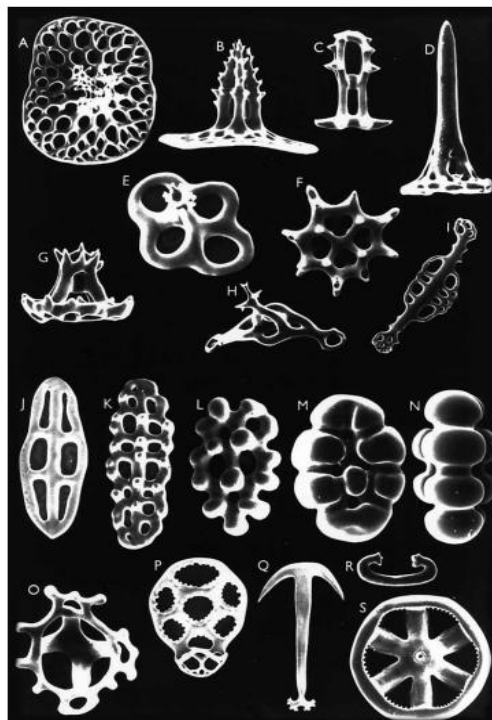
Όπως είναι φυσικό η εξελικτική ανάπτυξη των θαλάσσιων αγγουριών έχει επηρεαστεί τόσο από φυσικοχημικούς (υδροδυναμική) όσο και από βιολογικούς παράγοντες (θηρευτές), δίνοντας τα διάφορα μοτίβα και χαρακτηριστικά των διαφορετικών πληθυσμιακών ειδών και την εξάπλωσή τους στα ενδιαίτηματα αυτά που έχουν σήμερα (Kinch et al. 2008a).

5.1 Βιολογικά χαρακτηριστικά

Τα ολοθούρια δεν μπορούν να καταταχθούν σε ημερόβια ή νυχτόβια, καθώς υπάρχουν είδη που κινούνται την ημέρα και αναζητούν καταφύγιο κατά τη διάρκεια της νύχτας, όπως είναι τα είδη *Apostichopus parvimensis* και το *Holothuria atra*, ενώ κάποια άλλα είδη είναι δραστήρια κατά τη διάρκεια της νύχτας όπως τα είδη *Actinopyga agassizii* και το *Isostichopus fuscus*, τα οποία αναζητούν καταφύγιο την ημέρα (Toral-Granda 2008a, Toral-Granda 2008b, Purcell et al. 2012). Το κλίμα στο οποίο ζουν και αναπτύσσονται τα ολοθούρια συμβάλει σημαντικά στην λειτουργία του μεταβολισμού τους. Καθώς έχει παρατηρηθεί ότι στα εύκρατα κλίματα, κυρίως ασιατικών περιοχών, όπου κατά τους θερινούς μήνες παρουσιάζεται σημαντική αύξηση της θερμοκρασίας αλλά και σε ορισμένες περιόδους ξηρασία, τα θαλάσσια αγγούρια καθιστούν τον μεταβολισμό τους σε μια μορφή αδράνειας η οποία σκοπό έχει την εξοικονόμηση ενέργειας, χαρακτηριστικό παράδειγμα αυτής της πρακτικής αποτελεί το είδος *Apostichopus japonicus* (Choo 2008a).

Οι επιστήμονες μελετώντας τα είδη των θαλάσσιων αγγουριών εντόπισαν οργανισμούς που το μέγεθος τους ξεκινάει από μερικά εκατοστά και μπορεί να

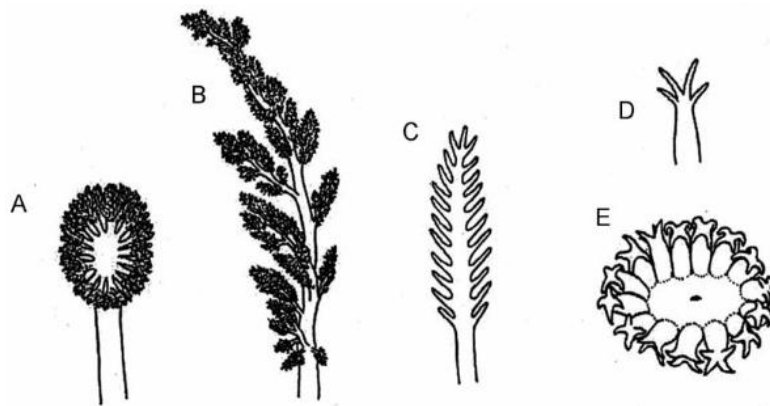
ξεπεράσει και τα δυο μέτρα. (Pawson et al. 2010) Αναφορικά με το εξωτερικό περίβλημα του σώματός τους, τα ολοθούρια, αποτελούνται από μια χονδρή και βλεννώδη σε πολλά είδη επιφάνεια η οποία συχνά έχει εξογκώματα (papillea). Ένα πρόσθετο χαρακτηριστικό των ολοθουροειδών είναι ότι το δέρμα τους εμπεριέχει ορισμένους ασβεστολιθικούς σχηματισμούς (ossicles), η πυκνότητα των οποίων κυμαίνεται από 3-70% του ξηρού βάρους του σωματικού τοιχώματος. Τα συγκεκριμένα οστάρια κάτω από την μελέτη ειδικών μικροσκοπιών εξυπηρετούν στην ταυτοποίηση των διαφορετικών ειδών (Εικ. 3, Pawson et al. 2010, Purcell et al. 2012).



Εικόνα 3. Σχηματική απεικόνιση των διάφορων ασβεστολιθικών σχηματισμών (ossicles) που βρίσκονται στο σωματικό τοίχωμα των ολοθουροειδών (Pawson et al. 2010).

Η εξωτερική δομή των ολοθούριων είναι σχετικά απλή, διαθέτουν μακρύ σώμα με δύο άκρες, οι οποίες αποτελούν το στόμα και την έδρα αντίστοιχα (Purcell et al. 2012). Στο εσωτερικό της στοματικής τους κοιλότητας εμπεριέχονται ανασυρόμενα πλοκάμια, μεταξύ των διάφορων τάξεων των θαλάσσιων αγγουριών έχουν παρατηρηθεί ποικίλα μήκη και σχήματα πλοκαμιών, ενώ ο αριθμός τους κυμαίνεται από 10 έως 30 πλοκάμια (Εικ. 4, Purcell et al. 2012). Η κυριότερη χρήση των πλοκαμιών σχετίζεται με την πρόσληψη τροφής, αφού είναι ενδεδυμένα με βλέννα στην οποία προσκολλώνται οι τροφές και έτσι περισυλλέγονται και εν συνεχεία καταναλώνονται (Pawson et al. 2010, Purcell et al. 2012).

Σύμφωνα με τα διαφορετικά σχήματα που έχουν εντοπιστεί στα πλοκάμια των θαλάσσιων αγγουριών αλλάζει και ο τρόπος πρόσληψης της τροφής, διαχωρίζοντας τα είδη σε αιωρηματοφάγους ή ιζηματοφάγους, με την τελευταία κατηγορία να αποτελεί την πληθώρα αυτών (βλέπε σελ. 17). Πιο συγκεκριμένα στην τάξη των Dendrochirotida, όπως το είδος *Cucumaria frondosa*, τα εν λόγω πλοκάμια έχουν σχήμα δενδροειδές με έντονες διακλαδώσεις, που χρησιμοποιούνται ως τροφοδότες εναιωρημάτων, παγιδεύοντας και κατ' επέκταση καταναλώνοντας φυτοπλαγκτόν και ζωοπλαγκτόν (μικροσκοπικά φύκι, μονοκύτταρα φύκι, διάτομα, αλλά και κοπήποδα, μέδουσες, προνύμφες) που βρίσκονται στην στήλη του νερού (Εικ. 5, Hamel & Mercier 1996, Hamel & Mercier 2008a, Pawson et al. 2010, Purcell et al. 2012).



Εικόνα 4. Απεικόνιση διαφορετικών οργάνων τροφοληψίας (πλοκάμια) ολοθούριων. A: peltates (shield-shaped), B: branching, C: pinnate, D: digitate, E: digitate (Pawson et al. 2010).

Σε άλλα είδη και κυρίως σε οργανισμούς που ανήκουν στην τάξη *Aspidochirotida*, όπως το *Parastichopus californicus*, οι σχηματισμοί των πλοκαμιών είναι γνωστοί ως peltates και εντοπίζονται σε ιζηματογενή περιβάλλοντα. Τα ολοθούρια που ανήκουν στο συγκεκριμένο είδος διαλέγουν με προσοχή την τροφή τους καταναλώνοντας οργανικά και ανόργανα υλικά που βρίσκονται στο ίζημα, μικροοργανισμούς όπως πρωτόζωα καθώς επίσης και μειοπανίδα (Hamel & Mercier 2008, Pawson et al. 2010, Purcell et al. 2012, Rakaj et al. 2019). Ο τελευταίος γνωστός σχηματισμός πλοκαμιών, ο οποίος συναντάται κυρίως στην τάξη *Apodida*, είναι της μορφής digitate ή pinnate και οι οργανισμοί που τον κατέχουν είναι ιζηματοφάγοι (Pawson et al. 2010).



Εικόνα 5. Απεικόνιση θαλάσσιου αγγουριού (*Cucumaria frondosa*) με δενδροειδές πλοκάμια (Hamel & Mercier 2008a).

Το πεπτικό σύστημα των ολοθούριων αποτελεί ένα φυσικό φίλτρο του θαλάσσιου πυθμένα, αφού η τροφή εισέρχεται στο στόμα, κινείται στον φάρυγγα και τον οισοφάγο, διαλύεται στο στομάχι, φιλτράρεται σε ένα μακρύ έντερο και αποβάλλεται από την πρωκτική κοιλότητα (cloaca) απαλλαγμένη από βλαβερές για το οικοσύστημα ουσίες. Το θαλάσσιο αγγούρι από την πρωκτική κοιλότητά του απορροφά νερό, το οποίο περνάει από ειδικά όργανα που είναι συνδεδεμένα με αυτή την περιοχή και με αυτόν τον τρόπο προσλαμβάνει το απαραίτητο οξυγόνο μέσω των αναπνευστικών δέντρων (respiratory trees). Αυτός ο τρόπος πρόσληψης του οξυγόνου απουσιάζει στην τάξη Apodida (Bruckner et al. 2003, Purcell et al. 2012).

Μέσω του πεπτικού κύκλου των θαλάσσιων αγγουριών και πιο συγκεκριμένα λόγω του ότι αλέθουν το ίζημα μαζί με το οργανικό υλικό, κατορθώνουν να αλλάξουν τον σχηματισμό των ανώτερων επιπέδων του πυθμένα και επιτρέπουν την εμπλούτιση του με οξυγόνο. Παράλληλα με την κατανάλωση του ιζήματος φιλτράρονται και

ανακυκλώνονται τα υλικά που κατακρημνίζονται από τη στήλη του νερού στο στρώμα του θαλάσσιου πυθμένα. Επιπλέον, μέσω αυτού του φιλτραρίσματος περιορίζεται σημαντικά και ο αριθμός των παρασίτων και των παθογόνων μικροοργανισμών, όπως είναι τα βακτήρια και τα κυανοβακτήρια. Το σημαντικό αυτό έργο τους διατηρεί τις ισορροπίες των οικοτόπων και τον πληθυσμό των βενθικών οργανισμών, που σε αντίθετες συνθήκες θα μπορούσε να οδηγήσει στην ερημοποίηση των θαλάσσιων περιοχών (Bruckner et al. 2003, Purcell et al. 2012, Huang et al. 2018, Rakaj et al. 2019).

Μια ακόμα διαφορά ανάμεσα στα διάφορα είδη των ολοθούριων αποτελεί και η κίνηση, αφού κάποια από αυτά χρησιμοποιούν βαδιστικούς ποδίσκους, άλλα κάμπτουν το σώμα τους σέρνοντάς το στον πυθμένα, ενώ ορισμένα είδη έχουν την δυνατότητα να κολυμπούν, όπως τα είδη του γένους *Leptosynapta*, που ζουν κυρίως σε βαθυπελαγικές και αβυσσαλέες περιοχές και τα οποία για να το καταφέρουν αυτό μαζεύουν το σώμα τους σε σχήμα U και στη συνέχεια το τεντώνουν για να αποκτήσουν ώθηση. Κοινό χαρακτηριστικών ανάμεσα στα γνωστά είδη των θαλάσσιων αγγουριών είναι η κατά κύριο λόγο αργή κίνησή τους (Pawson et al. 2010, Purcell et al. 2012).

Φυσικό είναι βέβαια να διαθέτουν και ορισμένους μηχανισμούς άμυνας με τους οποίους μπορούν να προστατευτούν από τους υποψήφιους θηρευτές τους. Ορισμένες βασικές αμυντικές πρακτικές των ολοθουροειδών, σε περίπτωση κάποιας απειλής είναι η δυνατότητα κάλυψης της επιφάνειας του εξωτερικού τους τοιχώματος με τοξικές ουσίες, η εκτόξευση ειδικών νημάτων (Cuvierian tubules) από την πρωκτική κοιλότητα, όπως για παράδειγμα στο είδος *Bohadschia vitiensis*, τα οποία είναι τοξικά και κολλούν πάνω στους θηρευτές τους, ενώ άλλα είδη έχουν την δυνατότητα του εξεντερισμού, αποβάλλουν δηλαδή το έντερό τους εναντίον του θηρευτή. Ένα παράδειγμα που

αναφέρουν οι (Kinch et al. 2008a) βασιζόμενο στον πρώτο τρόπο αντιμετώπισης των θηρευτών και αφορά το είδος *Holothuria atra*, που παράγει ισχυρές τοξίνες (κυρίως σαπωνίνες), γνωστή αλλιώς ως “ολοθουρίνη”, που θεωρείται ότι παρεμβαίνει στη λειτουργία των βραγχίων στα ψάρια και εμποδίζει την αναπνοή τους. Αντίθετα οι δυο τελευταίες διαδικασίες έχουν το ιδιαίτερο χαρακτηριστικό της άμεσης αποβολής αυτών των τμημάτων καθώς και την γρήγορη ανάπλαση αυτών (Conand 1993, Kinch et al. 2008a, Pawson et al. 2010, Purcell et al. 2012, Dolmatov 2014).

5.2 Αναπαραγωγή

Μιλώντας σε γενικό πλαίσιο η αναπαραγωγή των θαλάσσιων αγγουριών μπορεί να χαρακτηριστεί ιδιαίτερος περίπλοκη. Κατά μέσο όρο το όριο ζωής τους κυμαίνεται σε 5-10 χρόνια, ενώ η σεξουαλική τους ωριμότητα επέρχεται στα 2 έως 6 χρόνια (Rahman 2014).

Ο εγγενής αναπαραγωγικός κύκλος των θαλάσσιων αγγουριών έχει διαχωριστεί σε πέντε στάδια, το κάθε ένα από αυτά αντιπροσωπεύει την φάση στην οποία βρίσκεται ο οργανισμός έως την τελική απελευθέρωση των γαμετών. Ξεκινώντας από το πρώτο στάδιο τα άτομα είναι ανώριμα για αναπαραγωγή ενώ στη συνέχεια στο δεύτερο στάδιο επέρχεται μια περίοδος ανάπαυσης. Κατά τις παραπάνω περιόδους τα άτομα δεν προχωρούν σε αναπαραγωγικές διαδικασίες. Στο τρίτο στάδιο το ολοθούριο αναπτύσσεται, κατά το τέταρτο στάδιο είναι πλέον ώριμος οργανισμός, ενώ τελικά ολοκληρώνει τη διαδικασία του αναπαραγωγικού του κύκλου με το πέμπτο στάδιο, δηλαδή την απελευθέρωση των γαμετών (Conand 1981, Conand 1993, Asha & Muthiah

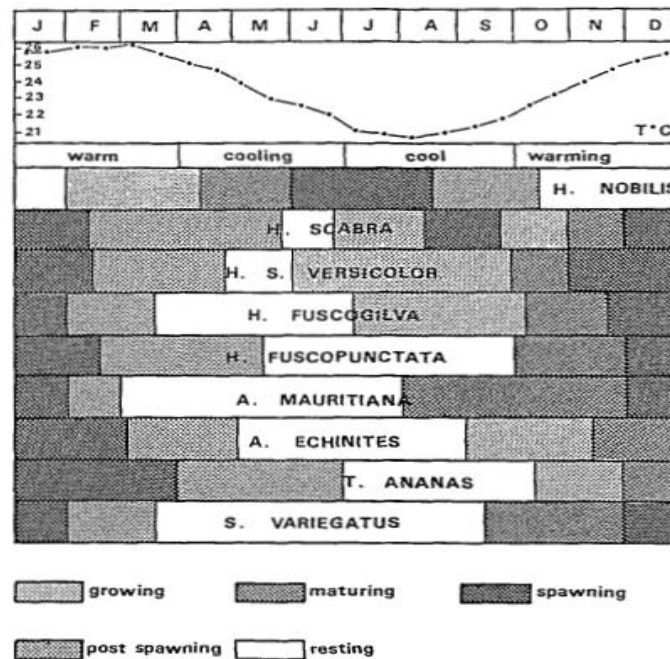
2008). Σε ορισμένα είδη κατά τη διάρκεια του τέταρτου σταδίου, όπου τα άτομα βρίσκονται στην ώριμη φάση του αναπαραγωγικού τους κύκλου, μπορεί να γίνει διακριτός και ο σεξουαλικός διμορφισμός των ατόμων (Conand 1981, Conand 1993).

Στην πλειοψηφία των ειδών οι γαμέτες τόσο των αρσενικών όσο και των θηλυκών ατόμων απελευθερώνονται στο θαλασσινό νερό, όπως για παράδειγμα στο *Cucumaria frondosa* ή και στο *Holothuria scabra* (James 2004, Hamel & Mercier 2008a, Purcell et al. 2012). Για να γίνει αυτή η έγχυση, τα άτομα τεντώνουν το εμπρόσθιο τμήμα του σώματος τους (Εικ 6, Conand 1993, James 2004, Pawson et al. 2010), με τα αρσενικά να αρχίζουν πρώτα την διαδικασία, ενώ στη συνέχεια, τα θηλυκά απελευθερώνουν με τη σειρά τους τα ωοκύτταρα στην στήλη του νερού όπου πλέον είναι γεμάτη με σπερματοζώαρια (James 2004, Hamel & Mercier 2008a, Rakaj et al. 2019). Η συνολική διαδικασία μπορεί να ολοκληρωθεί σε μερικά δευτερόλεπτα, ενώ μπορεί να διαρκέσει έως και μερικές ώρες (Pawson et al. 2010).



Εικόνα 6. Απελευθέρωση γαμετών στο νερό με ανασήκωση του πρόσθιου τμήματος του σώματος. Το είδος που απεικονίζεται είναι ένα αρσενικό άτομο του *Holothuria scabra* (James 2004).

Η συνολική μελέτη στα είδη των θαλάσσιων αγγουριών παρουσιάζει ότι εντοπίζεται συμπεριφορά αναπαραγωγής καθ' όλη την διάρκεια του έτους (Conand 1981, Guzmán et al. 2003, Toral-Granda et al. 2008, Rakaj et al. 2019). Ο αναπαραγωγικός τους κύκλος συχνά καθορίζεται ανάλογα με τις περιβαλλοντικές συνθήκες (Conand 1981, Hamel & Mercier 1996, Purwati & Luong-van 2003), δείχνοντας, κάποια από τα είδη προτίμηση στις θερμές εποχές, όπως τα *Thelenota ananas* και το *Holothuria (Microthele) fuscogilva* ενώ άλλα στις ψυχρότερες, όπως το *Holothuria (Microthele) nobilis*. Επιπλέον αίτια που επηρεάζουν την αναπαραγωγή των θαλάσσιων αγγουριών, είναι η ένταση του φωτός, οι μεταβολές της αλατότητας, οι άνεμοι, ο σεληνιακός κύκλος, η διαθεσιμότητα τροφής και οι χημικές ουσίες που παράγονται από τα άτομα με σκοπό την διέγερση (Guzmán et al. 2003, Purwati & Luong-van 2003, Asha & Muthiah 2008, Marquet et al. 2018). Χαρακτηριστικό παράδειγμα μελέτης αποτέλεσε το είδος *Holothuria leucospilota*, το οποίο διαμορφώνει τον αναπαραγωγικό του κύκλο σύμφωνα με την γεωγραφική θέση στην οποία βρίσκεται (Conand 1981). Υπάρχουν φυσικά και είδη όπως το *T. ananas* και *H. (Microthele) fuscogilva* που ακολουθούν το συνηθέστερο στη φύση εποχιακό αναπαραγωγικό πρότυπο (Εικ. 7, Conand 1981, Conand 1993, Uthicke 1997, Uthicke 2001, Conand et al. 2002, Guzmán et al. 2003, Laxminarayana 2006).



Εικόνα 7. Απεικόνιση του αναπαραγωγικού κύκλου των ολοθουροειδών (περιοχή Νέα Καλυδωνία) με βάση τις διακυμάνσεις της θερμοκρασίας των διαφορετικών εποχών. Η.: Holothuria, Α.: Actinopyga, Τ.: Thelenota, Σ.: Stichopus (Conand 1993).

Αν και η πλειοψηφία των ειδών πραγματοποιεί ανέπαφη αναπαραγωγή, έχουν εντοπιστεί και ορισμένα είδη με συνδεδεμένα τμήματα κατά την σύζευξη. Έχει παρατηρηθεί ότι υπάρχουν 12 γνωστά είδη τα οποία είναι ερμαφρόδιτα, με τα 6 από αυτά να ανήκουν στην οικογένεια Synaptidae (Pawson et al. 2010). Επιπλέον, τουλάχιστον 41 είδη θαλάσσιων αγγουριών χρησιμοποιούν μια τακτική που θυμίζει κλώση στα αυγά τους, με τα περισσότερα από αυτά να ανήκουν στην οικογένεια Cucumariidae, όπως για παράδειγμα το είδος *Cucumaria pseudocurata*. Η τεχνική που χρησιμοποιούν υποβοηθείται από τα πλοκάμια τους, όπου με αυτά μεταφέρουν τα αυγά κάτω από το σώμα ή στο εσωτερικό του σώματος τους, σε ειδικές θέσεις εκκόλαψης

που διαθέτουν (Rutherford 1973, Cameron & Fankboner 1989, Choo 2008a, Pawson et al. 2010).

Εκτός από την σεξουαλική αναπαραγωγή αρκετά είδη θαλάσσιων αγγουριών έχουν την δυνατότητα να αναπαράγονται αγενώς, με την μέθοδο της εγκάρσιας διχοτόμησης (Conand et al. 1997, Laxminarayana 2006, Kinch et al. 2008a, Purcell et al. 2012, Dolmatov 2014). Σε αυτή την περίπτωση ο οργανισμός διχοτομεί το σώμα του σε δύο μέρη, η συγκεκριμένη διαδικασία μπορεί να θεωρηθεί σαν φυσική κλωνοποίηση (Uthicke 1997). Το ενδιαφέρον πληθώρας ερευνητών έχει κεντρίσει από τη συγκεκριμένη διαδικασία (Chao et al. 1993, Uthicke 1997, Conand et al. 1997, Uthicke 2001, Conand et al. 2002, Kohtsuka et al. 2005, Laxminarayana 2006, Thorne et al. 2013).

Η γενικότερη παρατήρηση που έχει πραγματοποιηθεί μέχρι σήμερα παρουσιάζει την διαδικασία της διχοτόμησης να εκτελείται με μια μέθοδο που είναι γνωστή ως "twisting and stretching". Κατά την διαδικασία αυτή το ολοθούριο περιστρέφει το πρόσθιο και οπίσθιο τμήμα του σώματός του προς τις αντίθετες κατευθύνσεις έως ότου δημιουργηθεί ένα συμπιεσμένο σημείο. Παράλληλα με αυτήν την κίνηση, τεντώνεται προς τις αντίθετες κατευθύνσεις μέχρι το αναδιπλωμένο σημείο να χωριστεί σε δυο μέρη (Εικ. 8, Chao et al. 1993, Uthicke 1997, Laxminarayana 2006, Dolmatov 2014).

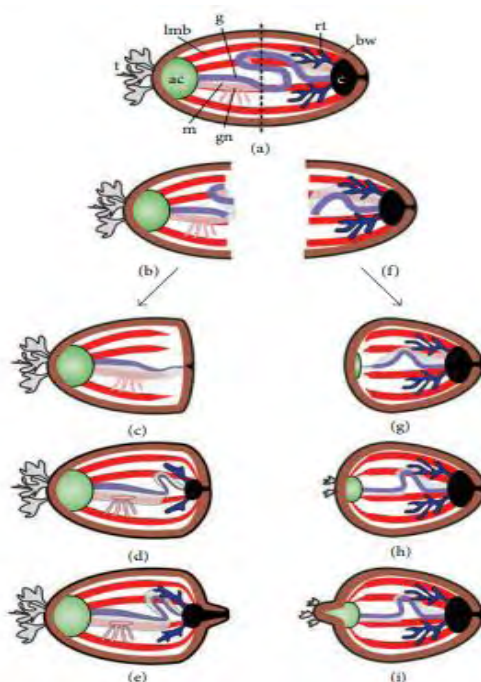


Εικόνα 8. Στην εικόνα φαίνεται η διαδικασία περιστροφής κατά τη διάρκεια της ασεξουαλικής αναπαραγωγής. Το είδος της εικόνας αποτελεί το *Cladolabes schmeltzii*. a: πρόσθιο μέρος, p: οπίσθιο μέρος (Dolmatov 2014).

Οι λόγοι που οδηγούν τα ολοθούρια στην προτίμηση της συγκεκριμένης αναπαραγωγικής μεθόδου ποικίλουν, επηρεάζονται για παράδειγμα από το ύψος της παλίρροιας, τις υψηλές θερμοκρασίες, την υποβάθμιση του ενδιαιτήματος ή τα ποσοστά θρεπτικής αξίας που βρίσκονται στα ιζήματα, ενώ γενικά η συχνότητά της μπορεί να διαφέρει ανάλογα την περιοχή και την εποχική περίοδο (Chao et al. 1993, Uthicke 1997, Conand et al. 1997, Uthicke et al. 1999, Conand et al. 2002, Dolmatov 2014).

Κατά τη διαδικασία της διχοτόμησης το άτομο δεν διαχωρίζεται ακριβώς στη μέση του σώματός του (Chao et al. 1993, Conand et al. 1997, Dolmatov 2014), αυτή η διαφορά σχετίζεται με την αποκατάσταση που πρέπει να γίνει στους οργανισμούς μετά την πληγή που δημιουργείται (Εικ. 9, Uthicke 1997, Conand et al. 2002, Dolmatov 2014). Τα νέα άτομα που δημιουργούνται είναι πιθανό να έχουν μειωμένη ικανότητα σεξουαλικής αναπαραγωγής (Conand 1993).

Βέβαια στο πείραμα που περιγράφουν οι (Laxminarayana 2006, Conand et al. 2002), εμφανίζονται και κάποια μικρά ποσοστά θνησιμότητας, εξαιτίας της αποτυχημένης ανάπλασης, κυρίως των πρόσθιων τμημάτων, γιατί δεν κατάφεραν να επουλώσουν και να αναγεννήσουν το υπόλοιπο σώμα κατά την διάρκεια των πρώτων ημερών του διαχωρισμού.



Εικόνα 9. Απεικόνιση της ασεξουαλικής ανάπτυξης των ολοθουροειδών και ο σχηματισμός των δυο αποκομμένων τμημάτων συμπεριλαμβανομένης της ανάπλασης των εσωτερικών οργάνων (Dolmatov 2014).

Η αναπαραγωγή που επιτυγχάνεται αποτελεί μέσο για την διατήρηση και την διασπορά των πληθυσμών (Uthicke 1997, Conand et al. 2002, Uthicke & Conand 2005). Παρόλο όμως την συμβολή της ασεξουαλικής αναπαραγωγής στην διατήρηση του τοπικού πληθυσμού (Chao et al. 1993, Uthicke 1997, Thorne et al. 2013) και γενικά

στην αειφορική διαχείριση της αλιείας (Uthicke 2001), υπάρχουν και ορισμένα αρνητικά αποτελέσματα αυτής. Για παράδειγμα, εάν υπάρξει παρατεταμένη κλωνοποίηση των θαλάσσιων αγγουριών μειώνεται η γενετική ποικιλότητα του πληθυσμού, η οποία για να επιτευχθεί πρέπει να υπάρχει η συναίνεση δύο οργανισμών (Uthicke & Conand 2005, Thorne et al. 2013).

5.3 Προνύμφες

5.3.1 Στάδια ανάπτυξης και εγκατάσταση

Η εγγενής αναπαραγωγή των θαλάσσιων αγγουριών οδηγεί στην εξέλιξη των γονιμοποιημένων αυγών ως μορφή προνυμφών, έτσι ώστε να γίνει η εγκατάσταση τους στον πυθμένα με την μορφή νεαρών ατόμων, τα οποία στην συνέχεια θα αναπτυχθούν σε ενήλικα άτομα και θα ζήσουν εκεί με σκοπό την ανάπτυξη και την συνέχιση του κύκλου (Cameron & Fankboner 1989, Hamel & Mercier 1996).

Όπως αναφέρθηκε και σε προηγούμενο κεφάλαιο για την αναπαραγωγή των θαλάσσιων ασπόνδυλων, οι προνύμφες των ολοθουροειδών διαχωρίζονται σε πλανγκτότροφες και λεκιθότροφες, γεγονός που καθορίζεται από τον τρόπο ανάπτυξης που πραγματοποιούν τα διάφορα είδη (Purcell et al. 2012, Hodin et al. 2019).

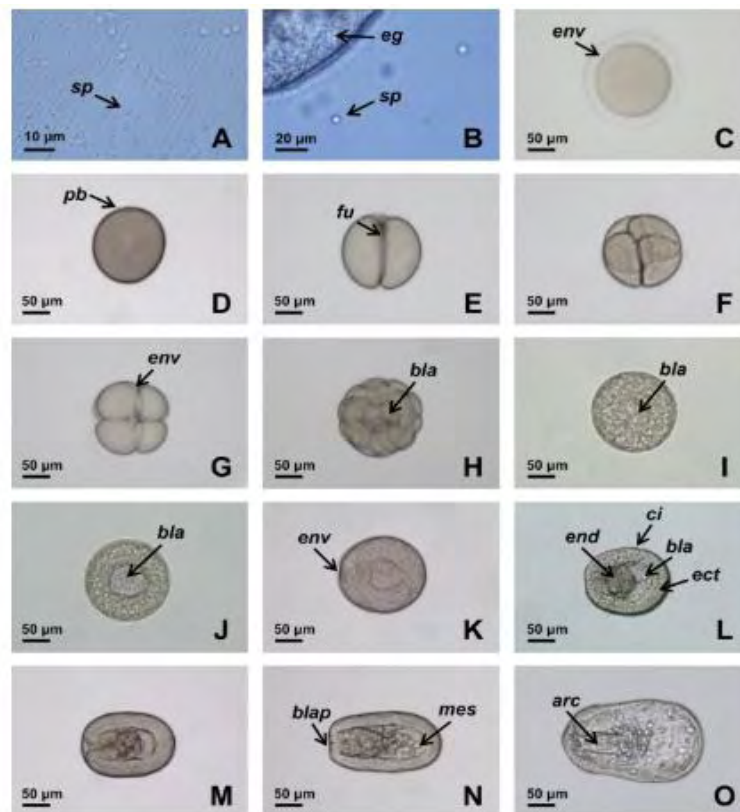
Στα είδη που παράγουν πλανγκτότροφες προνύμφες, όπως είναι το *Parastichopus californicus* ή του *Holothuria mammata*, αφού ολοκληρώνεται η διαδικασία της αναπαραγωγής με την απελευθέρωση των γαμετών στο νερό, ακολουθεί η διαδικασία

της γονιμοποίησης και η οποία λαμβάνει χώρα στην στήλη του νερού και συγκεκριμένα στην επιφάνεια, αφού εκεί επιπλέουν (Cameron & Fankboner 1989, Hamel & Mercier 1996). Καθώς περνάνε τα πρώτα στάδια ανάπτυξης της κυτταρικής διαίρεσης δημιουργείται το πρώτο έμβρυο που ονομάζεται *blastula* και αποτελείται από μικρά τριχίδια. Στην συνέχεια, γίνεται η μεταμόρφωση στο επόμενο στάδιο όπου το έμβρυο εκκολάπτεται και η μορφή που εμφανίζει ονομάζεται *gastrulae*. Σε αυτό το πρώιμο στάδιο η προνύμφη μπορεί και κολυμπάει, με τη χρήση των τριχιδίων, στο νερό και συνεχίζει να αναπτύσσεται (Εικ. 10, Cameron & Fankboner 1989, Hamel & Mercier 1996, James 2004, Hu et al. 2010, Domínguez-Godino & González-Wangüemert 2018).

Αφού η *gastrulae* φτάσει στο μέγιστο μέγεθος, μετατρέπεται σε *auricularia* (Εικ. 11), όπου αποτελεί και το επόμενο στάδιο ανάπτυξης. Εδώ η προνύμφη αρχίζει να αναπαράγει μερικά μέρη του σώματος και όργανα και έχει την ικανότητα να τρέφεται με μορφές πλαγκτόν στη στήλη του νερού. Ολοκληρώνοντας και αυτό το στάδιο η *auricularia* συρρικνώνει το μέγεθός της και μεταμορφώνεται σε *doliolaria* (Εικ. 12), έχοντας σχήμα βαρελιού, όπου αρχίζει και χάνει ορισμένα χαρακτηριστικά, όπως τριχίδια καθώς επίσης δεν τρέφεται. Ενώ με το πέρασμα του χρόνου εμφανίζεται το πρώτο ζευγάρι πλοκαμιών (Cameron & Fankboner 1989, Lacalli & West 2000, James 2004, Hu et al. 2010, Domínguez-Godino & González-Wangüemert 2018).

Το τελευταίο στάδιο ανάπτυξης της προνύμφης αποτελεί η μετατροπή της σε μια μορφή που λέγεται *pentactula* (Cameron & Fankboner 1989, James 2004, Hu et al. 2010). Το στάδιο αυτό εμφανίζει πολλά ιδιαίτερα χαρακτηριστικά, όχι μόνο μορφολογικά αλλά και ως προς την συμπεριφορά. Η προνύμφη συνεχίζει να κολυμπάει και φτάνει να αποτελείται από πέντε στοματικά πλοκάμια και δυο ποδίσκους, χρήσιμα για τροφή και μετακίνηση, ενώ τα τριχίδια, που μειώνονται στο προηγούμενο στάδιο,

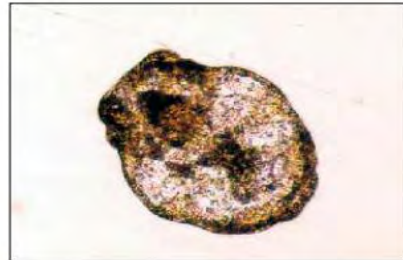
δείχνουν να εξαφανίζονται πλήρως σε αυτό. Με την πάροδο αυτού του σταδίου ο οργανισμός χάνει την πλευστότητα του και βυθίζεται (Εικ 13, Cameron & Fankboner 1989, Hamel & Mercier 1996, James 2004, Laxminarayana 2005, Hu et al. 2010, Guisado et al. 2012, Domínguez-Godino & González-Wangüemert 2018).



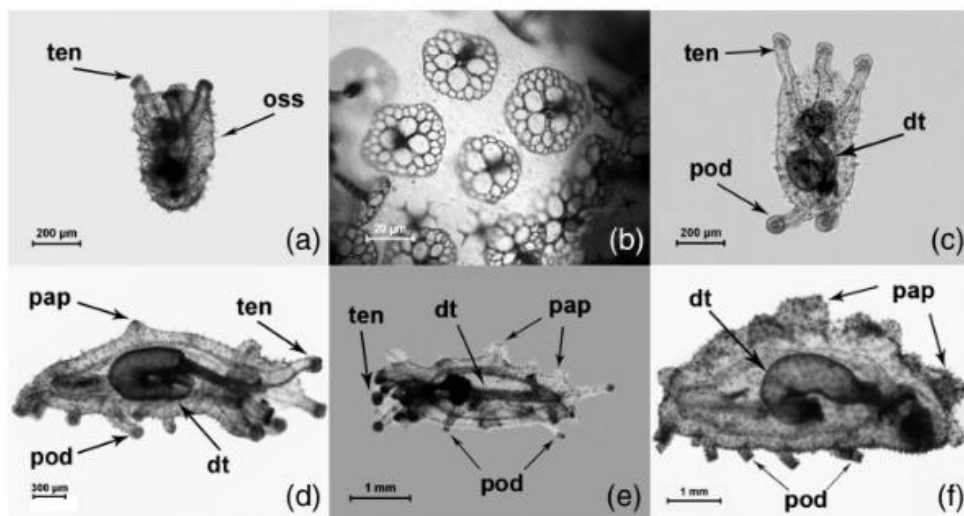
Εικόνα 10. Απεικόνιση σταδίων εμβρυϊκής ανάπτυξης για το είδος *Holothuria leucospilota*. A-B. Στάδιο γονιμοποίησης, (sp: σπερματοζώαρια, eg: eggs). C-D. Γονιμοποιημένα αυγά. (env: envelop), E-I. Στάδια κυτταρικής διαίρεσης, J-K. Δημιουργία *blastula* και L-O. Μεταμόρφωση σε *gastrulae* (ci: cilia, ect: ectoderm, end: endoderm, blap: blastopore, arc: archenteron) (Huang et al. 2018).



Εικόνα 11. Απεικόνιση της επόμενης μορφής, *auricularia*. Η προνύμφη ανήκει στο είδος *Holothuria leucospilota* (Dabbagh et al. 2011).



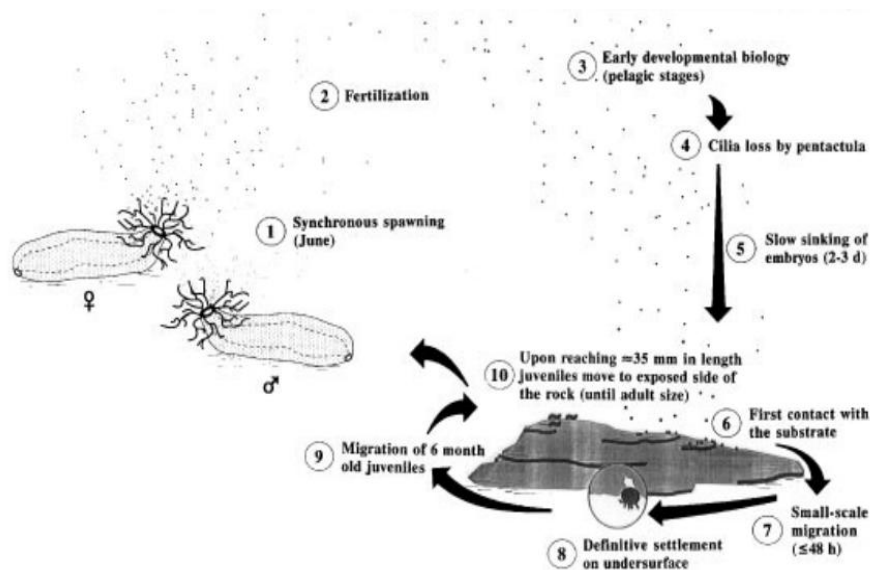
Εικόνα 12. Απεικόνιση της μορφής *doliolaria*. Η προνύμφη ανήκει στο είδος *Bohadschia marmorata* (Laxminarayana 2005).



Εικόνα 13. Απεικόνιση της μετέπειτα μεταμόρφωσης των προνυμφών. Τα στάδια αυτά ανήκουν στο είδος *Stichopus sp.*. a. Είναι το στάδιο μεταμόρφωσης σε *pentactula*, (ten: tentacles, os: ossicles), b. Μεγαλύτερη εστίαση στα ραχιαία ossicles, c-f. Ανάπτυξη σε νεαρό άτομο, με αύξηση μεγέθους και μορφολογικών χαρακτηριστικών (pap: papillae (εξογκώματα), pod: podia) (Hu et al. 2010).

Ένα ιδιαίτερο χαρακτηριστικό αποτελεί το ότι πριν εγκατασταθούν στον πυθμένα οι προνύμφες αιωρούνται για ένα διάστημα πάνω από αυτόν, εξετάζοντάς τον κατά κάποιον τρόπο, καθώς έρχονται σε πολλαπλή επαφή μαζί του μέχρι να βρουν το κατάλληλο σημείο του θαλάσσιου υποστρώματος στο οποίο θα εγκατασταθούν (Cameron & Fankboner 1989, Hamel & Mercier 1996, Hu et al. 2010). Σύμφωνα με έρευνες που διεξήχθησαν από τους (Hamel & Mercier 1996), φαίνεται πως το υπόστρωμα που προτιμούν να εγκαθίστανται οι προνύμφες (στη μορφή pentactula και νεαρών ατόμων) είναι το σκληρό (βλέπε σελ. 16), για παράδειγμα σε βράχια με σχισμές ή μαλακές επιφάνειες, ενώ η υψηλή ένταση φωτός είναι κι αυτή στις προτιμήσεις τους. Όταν τελικά βρεθεί το επιθυμητό σημείο εγκατάστασης, η προνύμφη χάνει εξ' ολοκλήρου την πλευστότητα που έχει και μετατρέπεται μόνιμα πλέον σε βενθικό οργανισμό (Cameron & Fankboner 1989, Hamel & Mercier 1996).

Μετά την μόνιμη εγκατάσταση της στον πυθμένα και με την πάροδο του χρόνου κατά την πορεία προς την ενηλικίωση, το χρώμα της επιφάνειας του δέρματος αλλάζει όπως και η διαφάνεια του, λόγω της αυξημένης παράγωγης των ossicles (Cameron & Fankboner 1989, Hamel & Mercier 1996, Hu et al. 2010). Τα άτομα ζουν και κινούνται πάνω στο υπόστρωμα και τρέφονται μέχρι να μεγαλώσουν σε μέγεθος και να ωριμάσουν γονιδιακά ώστε να επαναλάβουν με τη σειρά τους την αναπαραγωγική διαδικασία (Εικ. 14, Hamel & Mercier 1996).

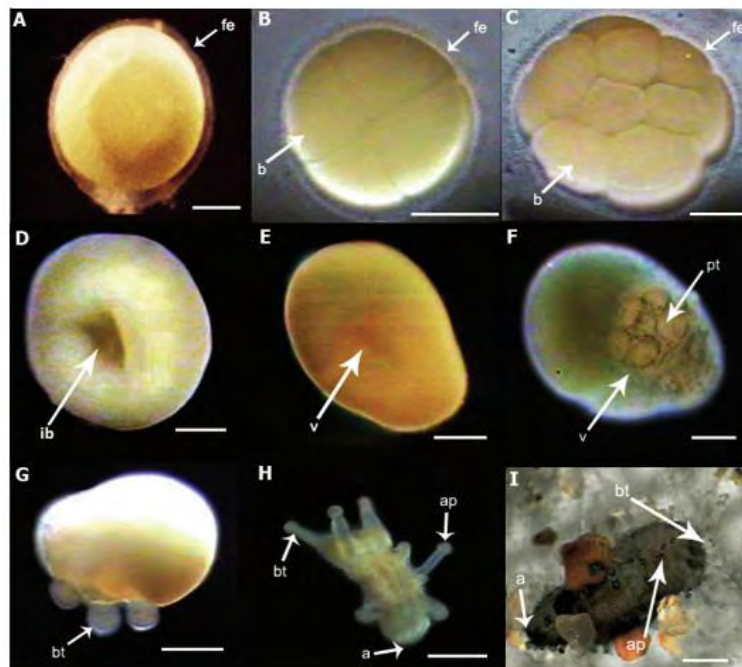


Εικόνα 14. Απεικόνιση της διαδικασίας της ανάπτυξης των θαλάσσιων αγγουριών μετά την ωοτοκία και μετακίνησης στην στήλη του νερού και στον πυθμένα (Hamel & Mercier 1996).

Αυτό το πρότυπο της εμβρυικής και προνυμφικής ανάπτυξης είναι κοινό για όλα τα είδη των ολοθουροειδών που περνούν πλαγκτοτροφική φάση (Hodin et al. 2019). Η ανάπτυξη και μεταμόρφωση προνυμφών που αναπτύσσονται μερικώς λεκιθότροφα, όπως το *Cucumaria frondosa* ή το *Athyonidium chilensis*, είναι παρόμοια με αυτή των πλαγκτότροφων, με μόνο μια διαφοροποίηση που γίνεται εντός των σταδίων μεταμόρφωσης. Πιο συγκεκριμένα, μετά το στάδιο των κυτταρικών διαιρέσεων και την παράγωγη της πρώιμης μορφής προνύμφης (gastrulae), τα στάδια όπου η προνύμφη μετατρέπεται σε *auricularia* και *doliolaria* στην περίπτωση των πλαγκτότροφων, αντικαθίστανται από ένα στάδιο που ονομάζεται *vitellaria* στην περίπτωση των μερικώς λεκιθότροφων, στάδιο στο οποίο δεν τρέφεται η προνύμφη αλλά αρχίζουν να εμφανίζονται μορφολογικά χαρακτηριστικά όπως τριχίδια γύρω από το σώμα και δημιουργία ενός ανοίγματος (θάλαμος), συνήθως στο μπροστινό μέρος, από όπου βγαίνουν τα αναπτυσσόμενα πλοκάμια. Εν συνεχεία, αφού μετατραπούν σε *pentactula*,

η διαδικασία εξέλιξης συνεχίζεται ακριβώς όπως αυτή των πλαγκτότροφων (Εικ. 15, Hamel & Mercier 1996, Guisado et al. 2012).

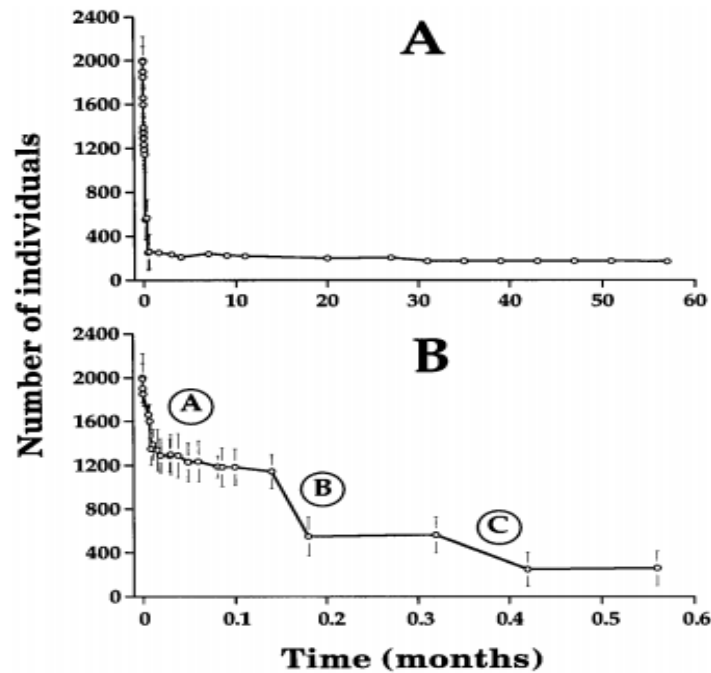
Βεβαία όπως προκύπτει από έρευνες στα διάφορα είδη, φαίνεται ότι ο χρόνος των μετατροπών ποικίλει και η διάρκεια τους στην πελαγική ζώνη συνήθως κυμαίνεται από δύο εβδομάδες έως δύο μήνες, μέχρι τελικά να φτάσουν στο τελευταίο στάδιο της μόνιμης εγκατάστασης (Hamel & Mercier 1996, Pawson et al. 2010).



Εικόνα 15. Απεικόνιση των σταδίων ανάπτυξης μερικώς λεκιθότροφης προνύμφης, συγκεκριμένα φαίνεται η ανάπτυξη του είδους *Athyonidium chilensis*. A. Γονιμοποιημένο ωκύτταρο περιβαλλόμενο από τον φάκελο γονιμοποίησης (fe), B-C. Στάδια κυτταρικών διαιρέσεων, 4-cell και 32-cell αντίστοιχα (b: blastomere), D. Στάδιο δημιουργίας blastula (ib: invaginating blastoderm), E. Στάδιο μεταμόρφωσης σε gastrulae (v: vestibule ή θάλαμος), F. Στάδιο δημιουργίας vitellaria (pt: primary tentacles), G. Στάδιο μεταμόρφωσης σε pentactula (bt: buccal tentacles, ap: ambulacral podia), H-I. Ανάπτυξη σε νεαρό άτομο (a: anus) (Guisado et al. 2012).

Επίσης όπως έχει μελετηθεί από τους ερευνητές, ο κύκλος ανάπτυξης των προνυμφών καθώς και η εγκατάσταση και η ανάπτυξη των ατόμων με τη σειρά τους, δείχνει να έχει ένα ασυγχρόνιστο μοτίβο, καθώς μέσα στο νερό μπορούν να εντοπιστούν την ίδια στιγμή όλα τα στάδια ανάπτυξής τους (Cameron & Fankboner 1989, Hamel & Mercier 1996, Hu et al. 2010, Hodin et al. 2019). Όπως αναφέρουν οι (Hamel & Mercier 1996), ίσως να είναι αποτέλεσμα της διαφορετικής ποσότητας της λεκίθου στα ωοκύτταρα, με την ασυγχρόνιστη ανάπτυξη να ξεκινάει από τα πρόωρα στάδια της κυτταρικής διαίρεσης.

Όπως επισημάνουν οι σχετικές έρευνες, υπάρχει μεγάλος βαθμός θνησιμότητας κατά την γονιμοποίηση και στην πορεία της ανάπτυξης των προνυμφών, ειδικά των πλαγκτότροφων ειδών που περνούν απροστάτευτα μεγαλύτερο χρόνο στο νερό (Σχ. 1, Cameron & Fankboner 1989, Hamel & Mercier 1996, Domínguez-Godino & González-Wangüemert 2018, Huang et al. 2018, Hodin et al. 2019). Η ανάπτυξή τους, καθώς και η εγκατάσταση και μετακίνηση των ατόμων, επηρεάζεται σημαντικά από περιβαλλοντικούς παράγοντες, όπως το pH, η θερμοκρασία, η αλατότητα, η ηλιακή ακτινοβολία, η διαθεσιμότητα τροφής αλλά φυσικά και από τους θηρευτές που μπορούν να εντοπιστούν στα διάφορα περιβάλλοντα. Οι περιβαλλοντικοί και βιολογικοί παράμετροι που επιδρούν στον κύκλο των προνυμφών επηρεάζουν την ανάπτυξη τους, επιβραδύνοντας ή επιταχύνοντας τον χρόνο με τον οποίο θα μεταβαίνουν από το ένα στάδιο στο άλλο (Obrebski 1979, Cameron & Fankboner 1989, Hamel & Mercier 1996, Asha & Muthiah 2005, Hodin et al. 2019).



Σχήμα 1. Θνησιμότητα του *Cucumaria frondosa* κατά την ανάπτυξή τους. Το πρώτο διάγραμμα αντιστοιχεί σε μεγάλη χρονική περίοδο, ενώ στο δεύτερο φαίνεται πιο ξεκάθαρα η θνησιμότητα στα διάφορα στάδια ανάπτυξης. Τα κυκλωμένα αντιστοιχούν στα στάδια της γονιμοποίησης (A), εκκόλαψης (B) και κατά την μεταμόρφωση των προνυμφών (C) (Hamel & Mercier 1996).

Σε εργαστηριακά πειράματα, όπου πολλοί ερευνητές εξετάζουν τον κύκλο ανάπτυξης των προνυμφών διαφορετικών ειδών, όπως είναι για παράδειγμα ο κύκλος των *Holothuria spinifera*, *Holothuria atra*, *Bohadschia marmorata* και πολλών ακόμα ειδών, δείχνουν ότι οι φυσικοί παράγοντες, που αναφέρθηκαν προηγουμένως, επηρεάζουν σε διαφορετικό βαθμό την καταλληλότητα των συνθηκών ανάπτυξης και μεταμόρφωσης του κάθε είδους, όπως επίσης παρατηρείται και μια διαφοροποίηση ως προς τον χρόνο εναλλαγής των σταδίων των προνυμφών των διαφορετικών ειδών (Ramofafia et al. 1995, Asha & Muthiah 2005, Laxminarayana 2005, Hu et al. 2010, Dabbagh et al. 2011, Dabbagh & Sedaghat 2012).

Τα άτομα που βρίσκονται στο στάδιο *pentactula* και κατ' επέκταση στο στάδιο των νεαρών ατόμων, δεν έχουν μεγάλη κινητικότητα γιατί είναι ευάλωτα στη θήρευση από άλλους οργανισμούς όπως αποτελούν οι θαλάσσιοι αχινοί και οι θαλάσσιοι αστερίες. Μέχρι να φτάσουν στο απαραίτητο μέγεθος (~35mm), όπου ελαττώνεται ο κίνδυνος να φαγωθούν από τους θηρευτές τους, παραμένουν κρυμμένοι μέσα σε σχισμές ή κάτω από βράχια για να προστατευτούν και η μόνη μετακίνηση που πραγματοποιούν αφορά την τροφή τους και την εύρεση φωτός. Μόνο κατά την ενηλικίωση τους οδεύουν σε βαθύτερα επίπεδα με σκοπό την αναπαραγωγή. Η θήρευση, τους επηρεάζει σε σημαντικό βαθμό την κατανομή και την αφθονία των θαλάσσιων αγγουριών, καθώς τα μικρά σε μέγεθος άτομα ή οι πελαγικές προνύμφες είναι εύκολος στόχος κατανάλωσης (Cameron & Fankboner 1989, Hamel & Mercier 1996).

5.3.2 Μετακίνηση προνυμφών

Κατά την διάρκεια της αναπαραγωγής και εξέλιξης, οι πελαγικές προνύμφες των περισσότερων ασπόνδυλων, συμπεριλαμβανομένων των ολοθουροειδών, περνούν αρκετή περίοδο στη στήλη του νερού με αποτέλεσμα να μπορούν να μετακινηθούν κατά την πάροδο του χρόνου (Strathmann 1978, Pineda et al. 2007, Shanks 2009). Όσο μεγαλύτερη είναι η διάρκεια παραμονής τους τόσο μεγαλύτερη μπορεί να είναι και η διασπορά τους στο νερό (Strathmann 1978, Shanks 2009). Η μετακίνηση των προνυμφών κυρίως προκαλείται από περιβαλλοντικές διεργασίες αλλά μπορούν να

γίνουν και με την συμβολή των ίδιων των προνυμφών, ελέγχοντας έτσι κατά κάποιον τρόπο την διασπορά τους (Palmer et al. 1996, Kashenko 2002).

Υπάρχουν αρκετές φυσικές διεργασίες που καθορίζουν τόσο την εξάπλωση των προνυμφών σε απομακρυσμένες γεωγραφικά παράκτιες και ωκεάνιες περιοχές όσο και την παραμονή τους σε περιοχές των συγγενικών ενήλικων ατόμων. Στις περισσότερες έρευνες, ο κύριος κατευθυντήριο παράγοντας είναι η επίδραση των ρευμάτων και των αναταράξεων (Pedrotti & Fenaux 1992, Palmer et al. 1996, Lagrier 2003, Baums et al. 2006, Pineda et al. 2007, Shanks 2009, Fuchs et al. 2015). Οι προνύμφες, ειδικά όσες βρίσκονται στα αρχικά στάδια ή στα στάδια απαλλαγής τριχιδίων, δεν είναι ικανές να αντισταθούν στην μεταβαλλόμενη ένταση των ρευμάτων και παρασύρονται πολλές φορές μακριά από τον τόπο τους προς την ανοιχτή θάλασσα. Αυτό έχει σαν αποτέλεσμα πολλές προνύμφες να περνούν μεγαλύτερο μέρος στην στήλη του νερού και έτσι να μεγαλώνει ο κίνδυνος θήρευσής τους (Cameron & Fankboner 1989, Pineda et al. 2007, Fuchs et al. 2015). Βέβαια, η μετακίνηση των προνυμφών εξαρτάται σε μεγάλο βαθμό και από τα τοπογραφικά χαρακτηριστικά της κάθε παράκτιας περιοχής. Έτσι διαφορετικά φαινόμενα μπορούν να επιδράσουν στα διάφορα παράκτια οικοσυστήματα και να διαμορφωθεί αλλιώς η μετακίνηση και η διασπορά των προνυμφών (Miller & Emler 1997, Lagrier 2003, Baums et al. 2006, Pineda et al. 2007, Shanks 2009).

Πολλοί ερευνητές έχουν ασχοληθεί με την διασπορά των προνυμφών, καθώς είναι ένα σημαντικό φαινόμενο που επηρεάζει άμεσα την βιωσιμότητα των ειδών της περιοχής και για την λήψη διαχειριστικών αποφάσεων (Lagrier 2003). Οι υδροδυναμικές και αέριες δυνάμεις λοιπόν, που ασκούνται στα διάφορα ενδιαιτήματα ποικίλουν δημιουργώντας διαφορετικά πλαίσια στην διασπορά των προνυμφών (Thiebaut et al. 1998, Pineda et al. 2007, Shanks 2009).

Οι υδάτινες ροές, που ασκούνται στις παράκτιες περιοχές, διαφέρουν ανάλογα με την περιοχή και ειδικά σε σύγκριση με την ανοιχτή θάλασσα όπου υπάρχουν λιγότερες επιδράσεις. Επίσης σημαντικά είναι τα βαθυμετρικά χαρακτηριστικά που παρουσιάζει η κάθε ηπειρωτική υφαλοκρηπίδα καθώς επίσης και η ύπαρξη εκβολών ποταμών στα παράκτια συστήματα, με την εισροή γλυκού νερού. Αυτά τα χαρακτηριστικά μπορούν να επηρεάσουν σημαντικά τις υδάτινες ροές και κατά συνέπεια την διασπορά των προνυμφών (Pedrotti & Fenaux 1992, Thiebaut et al. 1998, Pineda et al. 2007, Shanks 2009). Ένα παράδειγμα όσον αφορά την τοπογραφία, όπως αναφέρουν και οι (Pineda et al. 2007), αποτελούν τα επιφανειακά κύματα, τα οποία όταν σπάνε, λόγω μικρού βάθους, κοντά στην ακτή μπορούν να προκαλέσουν μαζική μεταφορά προνυμφών.

Η επίδραση του ανέμου και των καιρικών φαινομένων, είναι επίσης παράγοντες που επηρεάζουν σημαντικά, ενισχύοντας ή εμποδίζοντας την μετακίνηση των προνυμφών. Τα επιπλέοντα άτομα, μπορούν να νιώσουν την κίνηση των κυμάτων που δημιουργούνται εξαιτίας της κατεύθυνσης και της έντασης του αέρα (Pedrotti & Fenaux 1992, Miller & Emler 1997, Thiebaut et al. 1998, Baums et al. 2006, Pineda et al. 2007, Shanks 2009). Όπως αναφέρει και στο άρθρο του ο (Shanks 2009), κατά μήκος των ακτών αναπτύσσονται φαινόμενα upwelling και downwelling, ανάλογα την κατεύθυνση των αέριων μαζών, δημιουργώντας ροές που μπορούν να επιδράσουν στην διασπορά ή στον περιορισμό των προνυμφών. Έντονα τέτοια φαινόμενα μπορούν να απομακρύνουν τις προνύμφες στην ανοιχτή θάλασσα (Pedrotti & Fenaux 1992).

Ορισμένα επιπλέον φαινόμενα που μπορούν να προκαλέσουν την διαστρωμάτωση της στήλης του νερού, είτε μέσω της θερμοκρασίας (θερμοκλινές), για τα επιφανειακά νερά (φαινόμενο El niño), είτε λόγω μεταβολής της αλατότητας (halocline), με εισροή γλυκού νερού από τις εκβολές ποταμών κοντά στις ακτές και σε

κόλπους, καθώς και μέσω ροών διαφορετικής πυκνότητας μεταξύ θαλασσινού και γλυκού νερού, επιδρώντας το καθένα σημαντικά στον τρόπο μετακίνησης και διασποράς των προνυμφών. Με την στρωματοποίηση, οι προνύμφες, μπορούν να αξιοποιήσουν την κάθετη μετακίνηση στη στήλη του νερού. Αυτή η κίνηση βέβαια μπορεί να γίνει και παθητικά με τις κατακόρυφες αναμειξείς των στρωμάτων του νερού, οδηγώντας τις προνύμφες σε βαθύτερα νερά, όμως αυτή η κατάσταση οφείλεται και σε βιολογικές συμπεριφορές των προνυμφών με την ρύθμιση της πλευστότητας τους (Pedrotti & Fenaux 1992, Miller & Emlet 1997, Thiebaut et al. 1998, Kashenko 2002, Pineda et al. 2007).

Όπως αναφέρει και ο (Kashenko 2002) στις έρευνες που διεξήγαγε για το είδος *Apostichopus japonicus*, οι προνύμφες μπορούν να κινηθούν κάθετα μόλις ανταποκριθούν σε περιβαλλοντικά σήματα και να αποφύγουν μεταβολές της αλατότητας. Όσες είναι ικανές να πραγματοποιήσουν κάθετη μετακίνηση, είναι ικανές να αποφύγουν δυσχερή περιβαλλοντικά φαινόμενα και δυνατές ροές στα επιφανειακά στρώματα, που θα τις απομακρύνουν από τον τόπο τους, με αυτόν τον τρόπο εκμεταλλεύονται βαθύτερα και βραδύτερα σε ροή ρεύματα για δικά τους ωφέλει και πιο συγκριμένα για μείωση της διασποράς. Ακόμα, ένα πλεονέκτημα της κάθετης μετακίνησης είναι η προστασία από τους θηρευτές που παραμονεύουν στα επιφανειακά ύδατα (Thiebaut et al. 1998, Lagrier 2003, Pineda et al. 2007, Shanks 2009).

Επιπλέον, έχουν καταγραφεί μέθοδοι, βιολογικές και φυσικές, που μπορούν να συμβάλουν στην ελαχιστοποίηση της διασποράς των προνυμφών. Όσες προνύμφες βρίσκονται στο κατάλληλο στάδιο ανάπτυξης και διαθέτουν τριχίδια, μπορούν να φέρουν μικρή αντίσταση στις κινήσεις των ρευμάτων, κολυμπώντας στην αντίθετη κατεύθυνση. Αυτή η συμπεριφορά των προνυμφών, μπορεί να αυξήσει τις πιθανότητες

εγκατάστασης σε ευνοϊκότερα περιβάλλοντα. Επίσης μπορούν να κολυμπήσουν κάθετα στην υδάτινη στήλη για να εκμεταλλευτούν είτε πηγές τροφής στα επιφανειακά στρώματα και γρήγορη μετακίνηση, είτε να καταδυθούν με σκοπό την αποφυγή δυσχερών καταστάσεων. Αυτός ο τρόπος κίνησης βέβαια απαιτεί μεγάλη κατανάλωση ενέργειας που είναι απαραίτητη για την επιβίωση και την μετέπειτα εγκατάστασή τους (Thiebaut et al. 1998, Lagrier 2003, Pineda et al. 2007, Shanks 2009, Fuchs et al. 2015).

Ως προς τους φυσικούς τρόπους συγκράτησης των προνυμφών στις γενέτειρες περιοχές τους, πολύ σημαντικός παράγοντας είναι η γεωμορφολογία της κάθε περιοχής (Lagrier 2003, Baums et al. 2006, Pineda et al. 2007). Για παράδειγμα, όπως αναφέρει και ο (Lagrier 2003), οι ημίκλειστοι κόλποι μπορούν να συγκρατήσουν το πλαγκτόν και να μειώσουν την μεταφορά κατά μήκος της θάλασσας διότι οι περιβαλλοντικές επιδράσεις είναι πιο περιορισμένες. Αντίθετα, σε περιοχές περασμάτων, όπως στο πέραςμα Mona μεταξύ νησιών στην Καραϊβική που αναφέρουν οι (Baums et al. 2006), ο συνδυασμός των μετεωρολογικών και υδρολογικών φαινομένων δημιουργούν κυκλωνικές κινήσεις του νερού, ισχυρές κατά την διάρκεια του χειμώνα και πιο ασθενή την καλοκαιρινή περίοδο, οι οποίες μπορούν να συμβάλουν σημαντικά στον περιορισμό της εξάπλωσης των προνυμφών, δημιουργώντας κάτι σαν φράγμα διέλευσης. Κατά την καλοκαιρινή περίοδο βέβαια διαφεύγουν κάποια ποσοστά λόγω της εξασθένισης των φαινομένων και μπορούν να μεταφερθούν σε γειτονικούς πληθυσμούς (Baums et al. 2006).

Η μόνιμη εγκατάσταση των προνυμφών στον θαλάσσιον πυθμένα δεν είναι απλή, καθώς πριν γίνει η μόνιμη εγκατάσταση των ατόμων, έρχονται αντιμέτωπα με θαλάσσια ρεύματα που συναντούν λίγα εκατοστά πριν την επαφή τους με τον πυθμένα. Παρά τις δυσκολίες όμως, η τελική επιλογή είναι δική τους, αφού επί της ουσίας

διαλέγουν την τοποθεσία που θεωρούν κατάλληλη για εγκατάσταση (Palmer et al. 1996).

Όπως φαίνεται λοιπόν πολλοί παράγοντες μπορούν να συμβάλουν στην μετακίνηση και διασπορά των πλαγκτονικών προνυμφών. Τα ενήλικα άτομα προκειμένου να διατηρήσουν την τοπική τους ανάπτυξη προσαρμόζουν ορισμένα χαρακτηριστικά που αφορούν τον βιολογικό τους κύκλο, όπως τον χρόνο αναπαραγωγής και την εποχική απελευθέρωση των γαμετών, έτσι ώστε να αποφύγουν τις έντονες διαταραχές και να ενισχύσουν την στρατολόγηση στην περιοχή τους. Αντίθετα, ποσοστά προνυμφών που διαφεύγουν από τους τόπους αναπαραγωγής τους, είναι δυνατόν να μετακινηθούν σε περιοχές που είναι εξίσου ευνοϊκές για εγκατάσταση και να ενταχθούν σε γειτονικούς πληθυσμούς ενισχύοντας έτσι την ροή των γονιδίων. Οι έρευνες που γίνονται για την εξέταση της πληθυσμιακής γενετικής, μπορούν να δώσουν πληροφορίες σχετικά με τις ανταλλαγές των γονιδίων μεταξύ των διαφορετικών πληθυσμών και έτσι να φανεί η ένταση της επίδρασης των διαφορικών φαινομένων που λαμβάνουν χώρα στην κάθε περιοχή. Όμως, η μετακίνηση σε μη ευνοϊκές περιοχές θα οδηγήσει στην μείωση της στρατολόγησης και της ικανότητας ανάπτυξης των πληθυσμών (Cameron & Fankboner 1989, Pedrotti & Fenaux 1992, Hamel & Mercier 1996, Thiebaut et al. 1998, Lagrier 2003, Baums et al. 2006, Shanks 2009).

6. Σχέση βιοποικιλότητας και γενετικής

Η γενετική ποικιλότητα αποτελεί καθοριστικό στοιχείο της βιοποικιλότητας (Gaston & Spicer 2008). Η γενετική ποικιλομορφία είναι μια κεντρική ιδέα της εξελικτικής βιολογίας που συνδέεται με την πολυπλοκότητα του οργανισμού, την ανάκτηση των οικοσυστημάτων και την ικανότητα των ειδών να ανταποκρίνονται στις περιβαλλοντικές αλλαγές (Bazin et al. 2006). Οι εξελικτικές διαδικασίες επιδρούν σε όλα τα ζωντανά συστήματα, ενώ οι οργανισμοί αναπαράγουν και μεταφέρουν τα γονίδια τους στους απογόνους τους (Chotibut & Nelson 2017).

Η κληρονομική παραλλαγή που δημιουργείται αφορά τον γονότυπο των οργανισμών. Οι Μεντελικοί νόμοι καθορίζουν τον τρόπο με τον οποίο αυτή η μεταβλητότητα μεταδίδεται στην επόμενη γενιά, ενώ στη συνέχεια η έκφραση του γονότυπου μπορεί να επιφέρει αλλαγές και κατ' εξακολούθηση στο φαινότυπο των οργανισμών. Η σχέση γονότυπου-φαινοτύπου επέτρεψε την ενσωμάτωση της γενετικής και της δυναμικής του πληθυσμού. Η κατανόηση της εξέλιξης των θαλάσσιων οργανισμών απαιτεί γνώση της δομής του γενετικού πληθυσμού καθώς και των βιοτικών και αβιοτικών δυνάμεων που είναι υπεύθυνες για τη δημιουργία προτύπων ουδέτερης και προσαρμοστικής γενετικής απόκλισης (Alberch 1991, Hemmer-Hansen et al. 2007).

Αρκετοί παράγοντες μπορούν να συμβάλουν σημαντικά, είτε μεμονωμένα είτε σε συνδυασμό, στην υποδιαίρεση των πληθυσμών των θαλάσσιων οργανισμών καθώς επηρεάζουν τον γενετικό πολυμορφισμό. Αυτοί οι παράγοντες μπορούν να χωριστούν σε δύο γενικές κατηγορίες. Η πρώτη αφορά εξωτερικούς παράγοντες, όπως ιστορικών

γεγονότων, περιλαμβάνοντας φραγμούς που οφείλονται στις τεκτονικές κινήσεις με αύξηση της γεωγραφικής απόστασης και στις κλιματικές αλλαγές που συνέβησαν στο πέρασμα των χρόνων (παγετώδεις περίοδοι), στις ωκεανογραφικές συνθήκες και στην καταλληλότητα των ενδιαιτημάτων. Η δεύτερη, αφορά ενδογενείς παράγοντες των οργανισμών που μπορεί να περιορίζουν ή να αυξάνουν την γενετική διαφοροποίηση. Η συμπεριφορά μεταξύ των ατόμων, η ικανότητα προσαρμογής σε περιβαλλοντικές αλλαγές και στην θήρευση, η επιτυχής αναπαραγωγή και άλλοι παράγοντες είναι σημαντικοί για τον προσδιορισμό της δυναμικής συμπεριφοράς και της μέσης αφθονίας των πληθυσμών. Επιπρόσθετα, η γενετική δομή των σύγχρονων πληθυσμών είναι γενικά το αποτέλεσμα τόσο των ιστορικών βιογεωγραφικών παραγόντων όσο και των συνεχιζόμενων οικολογικών και δημογραφικών διεργασιών (Holt 1987, Powers et al. 1991, Carvalho 1993, Bazin et al. 2006, Hemmer-Hansen et al. 2007, Gao et al. 2014).

Ο γονότυπος και κατ' επέκταση ο φαινότυπος ενός είδους επηρεάζει την δυναμική των τοπικών πληθυσμών, συμπεριλαμβανομένων των μέσων αφθονιών τους, των κατανομών μεταξύ των τοπικών ενδιαιτημάτων, των χρονικών διακυμάνσεων της πυκνότητας, του ρόλου της διασποράς σε σχέση με τα ποσοστά τοπικής γέννησης και θνησιμότητας, τις πιθανότητες τοπικής εξαφάνισης και της μετέπειτα εποίκισης. Επίσης, η επιλογή του οικοτόπου μπορεί να επηρεάσει κάθε ένα από τα συστατικά της εξελικτικής αλλαγής: τον ρυθμό προέλευσης των εξελικτικών αλλαγών με μετάλλαξη (εάν οι ρυθμοί μετάλλαξης είναι σταθεροί ανά τόπο, ανά άτομο, ο γενικός ρυθμός εισαγωγής μεταλλάξεων σε πληθυσμό αυξάνεται με το μέγεθος του πληθυσμού) και επακόλουθες μεταβολές στην ομάδα γονιδίων που προκύπτουν από τη φυσική επιλογή, τη μετατόπιση και τη ροή γονιδίων (Holt 1987, Edelaar & Bolnick 2012).

Η διατήρηση της γενετικής ποικιλότητας έγινε πρόσφατα στόχος διαχείρισης για πολλά είδη, λόγω της σημασίας της για τη σημερινή και μελλοντική βιωσιμότητα του πληθυσμού. Η μακροχρόνια επιβίωση εξαρτάται από τη διατήρηση της γενετικής ποικιλότητας σε έναν πληθυσμό και ως εκ τούτου η μείωση της ποικιλομορφίας πρέπει να ελαχιστοποιηθεί. Η απώλεια της ποικιλομορφίας μπορεί να επηρεάσει αρνητικά τη βιωσιμότητα του πληθυσμού, την ικανότητα προσαρμογής στις μελλοντικές αλλαγές του περιβάλλοντος και να αυξήσει την ενδογαμία (Wilson et al. 2005).

6.1 Εξελικτικοί μηχανισμοί

Η εξελικτική αλλαγή εξαρτάται από τη δράση ενός περιορισμένου αριθμού θεμελιωδών βιολογικών διεργασιών που: (i) εισάγουν νέες γενετικές μεταβολές στους πληθυσμούς (μετάλλαξη, ανασυνδυασμός και ροή γονιδίων) ή ii) αλλάζουν τις σχετικές συχνότητες των υφιστάμενων γονότυπων (φυσική, σεξουαλική και κοινωνική επιλογή, γενετική παρέκκλιση, συντροφικό ζευγάρωμα και διάφορες μορφές ενδογονιδιακών συγκρούσεων) (Edelaar & Bolnick 2012).

Οι εξελικτικές διαδικασίες είναι παρούσες στα ζωντανά συστήματα (Chotibut & Nelson 2017). Οι βιβλιογραφικές αναφορές για την εξέλιξη των οργανισμών τυπικά περιγράφουν τέσσερις εξελικτικούς μηχανισμούς: την φυσική επιλογή, την γενετική παρέκκλιση, την μετάλλαξη και την γενετική ροή (ή μετανάστευση), οι οποίοι θα αναφερθούν στην συνέχεια (Skipper jr. & Millstein 2005).

Γενετική παρέκκλιση. Η ένταση της γενετικής παρέκκλισης είναι αντιστρόφως ανάλογη με τον αριθμό των ατόμων ενός πληθυσμού. Ο χρόνος που απαιτείται για να

χαθεί ένα αλληλόμορφο από έναν πληθυσμό, ως αποτέλεσμα της μετατόπισης, σχετίζεται με το πραγματικό μέγεθος του πληθυσμού. Η υψηλή πληθυσμιακή πυκνότητα και οι μεγάλες γεωγραφικές περιοχές πολλών θαλάσσιων ειδών φαίνεται να υποδηλώνουν ότι η μετατόπιση είναι ασήμαντη στη θάλασσα. Ωστόσο, η συνέπεια της γενετικής παρέκκλισης εξαρτάται όχι στο συνολικό αριθμό των ατόμων του πληθυσμού, αλλά από την αποτελεσματικότητα των ατόμων που συμβάλλουν γενετικά στην επόμενη γενιά. Χάρη στις επιτυχίες της ωτοκίας και της επιβίωσης των πελαγικών προνυμφών, το αποτελεσματικό μέγεθος του πληθυσμού μπορεί να είναι μόνο ένα μικρό ποσοστό του συνολικού πληθυσμιακού μεγέθους σε πολλούς θαλάσσιους οργανισμούς με ωτοκία (Hellberg et al. 2002). Ανάλογα με τις περιβαλλοντικές συνθήκες και τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ των οργανισμών, οι καλύτερα προσαρμοσμένοι οργανισμοί έχουν την τάση να αναπαράγονται ταχύτερα. Εντούτοις, οι οργανισμοί αυτοί σε μια συγκεκριμένη γενιά μπορεί επίσης να γεννήσουν λιγότερους απογόνους, τυχαίες διακυμάνσεις της συχνότητας αλληλόμορφων και στην επιλογή των χαρακτηριστικών, όπου αυτές οι διακυμάνσεις στα ποσοστά αναπαραγωγής αποτελούν την γενετική μετατόπιση στη γενετική του πληθυσμού. Ακόμα και σε καλά αναμειγμένα διαφορετικά είδη, τόσο η επιλογή όσο και η γενετική μετατόπιση επηρεάζουν την εξελικτική δυναμική που καθορίζει τη γενετική σύνθεση των πληθυσμών. Η εξελικτική δυναμική επηρεάζεται σημαντικά από το μεταβαλλόμενο μέγεθος του πληθυσμού. Ακόμα και όταν τα μεγέθη πληθυσμών δυο ειδών βρίσκονται σε ισορροπία, ο συνδυασμός της εξελικτικής δυναμικής και της δυναμικής του πληθυσμιακού μεγέθους μπορεί να οδηγήσει τα δυο είδη σε μηχανισμούς όπου θα διαταράξουν αυτή την ισορροπία ευνοώντας το ένα από τα δυο είδη. Ένας μεγάλος όμως πληθυσμός μπορεί να διατηρήσει περισσότερο την γενετική

του ποικιλομορφία (έναντι απώλειας στη μετατόπιση) και να δημιουργήσει περισσότερες νέες παραλλαγές (μέσω μετάλλαξης) από ό, τι μπορεί ένας μικρός πληθυσμός (Holt 1987, Saccheri & Hanski 2006, Chotibut & Nelson 2017).

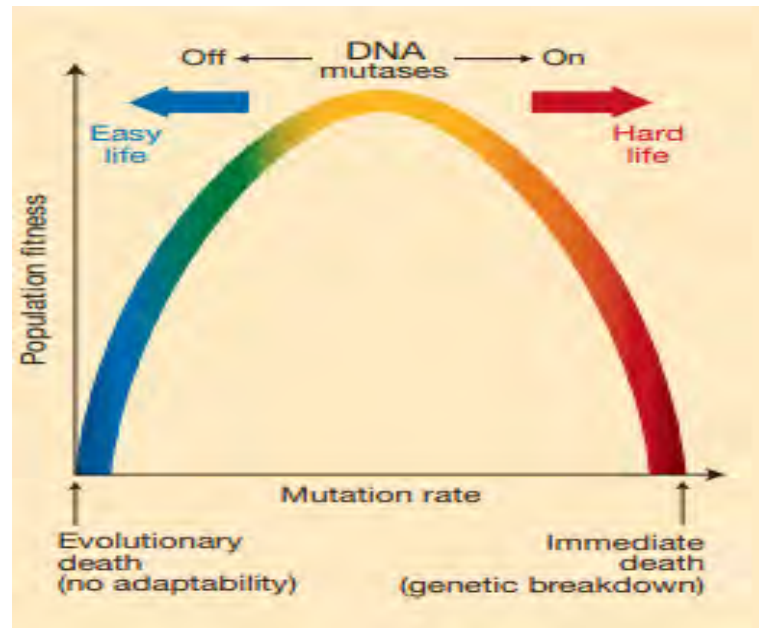
Γενετική ροή (Μετανάστευση). Το μέγεθος του πληθυσμού και οι διακυμάνσεις, είναι επίσης σημαντικές για τον προσδιορισμό των σχετικών δυνάμεων ροής και επιλογής γονιδίων σε τοπικό περιβάλλον. Η ροή των γονιδίων είναι ο αριθμός ικανών αναπαραγωγικών ατόμων που μεταναστεύουν, μεταξύ των πληθυσμών κάθε γενιάς, σε διαφορετικές περιοχές και μεταφέρουν επιπρόσθετα γονίδια σε αυτούς. Τα άτομα αυτά έχουν σημαντικό ενδιαφέρον για την συνδεσιμότητα των πληθυσμών στο θαλάσσιο περιβάλλον. Όσοι στην πορεία καταφέρουν και αναπαραχθούν, συμβάλλουν στην μελέτη της γενετικής δομής των πληθυσμών που μελετούν οι διάφοροι επιστήμονες. Η ροή γονιδίων έχει μεγάλη σημασία καθώς μπορεί να λειτουργήσει ως περιοριστικός παράγοντας, ειδικά σε πληθυσμούς χαμηλής πυκνότητας. Όταν ένας πληθυσμός χρειάζεται περισσότερο χρόνο για να ανακάμψει από μια διατάραξη και ο πληθυσμός αυτός βρίσκεται σε χαμηλές πυκνότητες, έχει περισσότερες πιθανότητες να χάσει τοπικά ανώτερα ή μοναδικά αλληλόμορφα στην ροή γονιδίων, σε σχέση με τους πληθυσμούς που ανακάμπτουν γρήγορα σε αριθμούς. Στους θαλάσσιους οργανισμούς, η ικανότητα διασποράς προνυμφών έχει μεγάλη επίδραση στην πληθυσμιακή γενετική δομή των διαφορετικών ειδών. Μεγαλύτερη γενετική διαφορά φαίνεται να παρουσιάζεται όταν η διασπορά είναι μικρή. Επίσης, πολλοί ερευνητές, από έρευνες που έχουν διεξάγει για την πληθυσμιακή γενετική δομή ειδών, πιστεύουν πως η γενετική ροή μεταξύ των πληθυσμών έχει αλληλεπιδράσει στα διάφορα ιστορικά γεγονότα καθώς ομοιότητες που βρίσκουν σήμερα σε απομακρυσμένους πληθυσμούς

οδηγούν σε αυτό το συμπέρασμα (Holt 1987, Bohonak 1999, Hellberg et al. 2002, Edelaar & Bolnick 2012).

Φυσική επιλογή. Η επιλογή διαφορετικών αλληλόμορφων σε διαφορετικούς πληθυσμούς μπορεί να οδηγήσει σε γενετική διαφοροποίηση μεταξύ των πληθυσμών (Hellberg et al. 2002). Η επιβίωση, η προσαρμογή και η αναπαραγωγή των ατόμων καθορίζεται συχνά από την φυσική επιλογή, αλλά ο πραγματικός αριθμός των ατόμων που θα επιβιώσει εξαρτάται και από την συναίνεση εξωτερικών παραγόντων όπως την τροφή, τον χώρο ή την θήρευση. Υπάρχουν πολλές καταστάσεις όπου η σχέση ανάμεσα στην επιλογή και τη δυναμική του πληθυσμού είναι πιθανή. Η δυναμική απόκριση του πληθυσμού μπορεί να παρουσιάζει ευαισθησία στην επιλογή ορισμένων χαρακτηριστικών στην ιστορία της ζωής, αλλά όχι σε άλλα. Ωστόσο, η αλληλεπίδραση μεταξύ της επιλογής και της πληθυσμιακής δυναμικής έχει προσεγγιστεί από τρεις συμπληρωματικές και επικαλυπτικές προοπτικές: την ενσωμάτωση της ατομικής διαφοροποίησης στα πρότυπα της ρύθμισης του πληθυσμού, την γενετική του πληθυσμού, για την διερεύνηση των συνεπειών στις συχνότητες των γονότυπων και τις εξελικτικές μεταβολές στο μέγεθος του πληθυσμού και τέλος τη δυναμική της ιστορίας της ζωής σε σχέση με τις περιβαλλοντικές συνθήκες. Είναι προφανές ότι τα ιστορικά γεγονότα επηρεάζουν τη δυναμική του πληθυσμού. Οι ιστορίες ζωής εξελίσσονται και υπό αυτή την έννοια, η επιλογή επηρεάζει τη δυναμική του πληθυσμού. Όπως επίσης και το μέγεθος του πληθυσμού και η ενδογαμία είναι μια αιτία που επηρεάζει την προσαρμοστικότητα των ειδών στις αλλαγές που προκύπτουν, οδηγώντας τα είδη όλο και πιο γρήγορα στην εξαφάνιση. Η ρύθμιση του πληθυσμού, βέβαια, σχετίζεται με την γενετική του πληθυσμού. Κάθε πληθυσμός συμβάλλει στην επόμενη γενιά ανάλογα με τη μέση καταλληλότητα των ατόμων, όπως καθορίζεται από τους γονότυπους τους. Αν

και η επιλογή, θα απομακρύνει άτομα, ασχέτως γονότυπου, τα οποία δεν θα έχουν σημαντική επίδραση στο μέγεθος του πληθυσμού. Η απόκριση ενός χαρακτηριστικού μπορεί να επηρεαστεί από την επιλογή εξαιτίας μιας διαταραχής ή την επίδραση επιπρόσθετων επιλογών. Με την αύξηση της γενετικής μελέτης, τα μοριακά γενετικά εργαλεία μπορούν να συμβάλλουν σημαντικά στην κατανόηση της σχέσης μεταξύ της δυναμικής πληθυσμού και της επιλογής, ενώ αρκετές μελέτες έχουν δείξει συνεχή φυσική επιλογή μέσω αλλαγών στις συχνότητες του φαινοτύπου (γονότυπου) με την πάροδο του χρόνου ή/και του χώρου (Seeley 1986, Holt 1987, Skipper jr. & Millstein 2005, Saccheri & Hanski 2006, Engen & Sæther 2016, Chotibut & Nelson 2017).

Μεταλλάξεις. Οι μεταλλάξεις οδηγούν στην αύξηση της γενετικής ποικιλότητας. Οι εκτιμήσεις της γενετικής υποδιαίρεσης βασίζονται στις διαφορές μεταξύ των ατόμων των διαφορετικών πληθυσμών. Η κατανόηση των μηχανισμών εξέλιξης απαιτεί πληροφορίες σχετικά με το ρυθμό εμφάνισης νέων μεταλλάξεων και τις επιδράσεις τους σε μοριακά και φαινοτυπικά επίπεδα. Τα υψηλά ποσοστά μετάλλαξης προκαλούν διαφοροποιήσεις στα αλληλόμορφα (και στην ακολουθία DNA) και μπορεί τα αποτελέσματα να δώσουν λανθασμένα στοιχεία στην γενετική δομή και συνδεσιμότητα των διαφορετικών πληθυσμών. Επίσης οι περισσότερες νέες μεταλλάξεις είτε δεν έχουν εμφανές αποτέλεσμα είτε είναι επιβλαβείς. Οι παραπάνω μηχανισμοί που αναφέρθηκαν, είναι πιθανόν να συμβάλλουν και στον ρυθμό μεταλλάξεων που υφίστανται τα άτομα των διαφορετικών πληθυσμών ενισχύοντας την γενετική ποικιλότητα και την διαφοροποίηση των πληθυσμών (Εικ. 16, Amos & Harwood 1998, Radman 1999, Hellberg et al. 2002, Jolley et al. 2004, Bazin et al. 2006, Lynch 2010).



Εικόνα 16. Ποσοστά μεταλλάξεων και γενετικής προσαρμοστικότητας (fitness). Αν και ο βέλτιστος ρυθμός μετάλλαξης για έναν απόλυτα προσαρμοσμένο πληθυσμό είναι σχεδόν μηδέν, χωρίς μεταλλάξεις, ο πληθυσμός δεν θα μπορούσε να προσαρμοστεί στις περιβαλλοντικές αλλαγές. Αντίθετα, ένας υψηλός ρυθμός μετάλλαξης για έναν πληθυσμό, θα προκαλούσε γενετική καταστροφή. Σπάνιες, ειδικές μεταλλάξεις που δημιουργούνται, μπορούν να ωφελήσουν τους οργανισμούς σε περιόδους στρες και αναφέρονται ως προσαρμοστικές μεταλλάξεις (Radman 1999).

7. Γενετική ποικιλότητα και χρήση μοριακών δεικτών

Η γενετική δομή των πληθυσμών ορίζεται ως η μεταβολή της γενετικής ποικιλότητας των ειδών και ο τρόπος που μεταβάλλεται στον χρόνο και το χώρο. Η ποικιλομορφία αυτή επηρεάζεται από πολλούς παράγοντες οι οποίοι την αναδιαμορφώνουν διαρκώς. Οι πληροφορίες που συλλέγει ο ερευνητής από την γενετική δομή των πληθυσμών σχετίζονται με την διασπορά των ειδών, την γενετική ροή, την δημιουργία γεωγραφικών και περιβαλλοντικών φραγμών, ενώ παράλληλα μελετώνται οι συμπεριφορές ζευγαρώματος των ειδών αλλά και το ιστορικό ζωής τους (Gilleard & Redman 2016, Janes & Batista 2016).

Επομένως, η γενετική έχει καθοριστικό ρόλο στην σημερινή εποχή και συμβάλλει σε μεγάλο βαθμό στη λήψη των διαχειριστικών μέτρων που πρόκειται να παρθούν για την ενίσχυση και τη διατήρηση της βιοποικιλότητας της κάθε περιοχής. Για την επίτευξη αυτού του σκοπού έχουν αναπτυχθεί ορισμένοι μοριακοί δείκτες οι οποίοι εξυπηρετούν τις ανάγκες της εκάστοτε έρευνας και θα αναλυθούν παρακάτω (Lakra et al. 2007, Arif et al. 2011).

Η γενετική ποικιλότητα περιλαμβάνει τις διαφορές που εμφανίζονται σε μεμονωμένα γονίδια μετά από αλλοιώσεις της αλληλουχίας του DNA. Αυτά τα γονίδια μπορούν να υπάρχουν σε διαφορετικές συχνότητες μεταξύ των ατόμων του ίδιου πληθυσμού αλλά και μεταξύ διαφορετικών πληθυσμών. Οι γενετικοί δείκτες αποτελούν ένα χρήσιμο εργαλείο για την μελέτη της γενετικής δομής των πληθυσμών. Υπάρχουν διάφοροι τύποι μοριακών δεικτών που χρησιμοποιούνται ευρέως για την επίτευξη αυτού του σκοπού, όπως είναι αλλοένζυμα, μιτοχονδριακό DNA, RFLP (Restriction

fragment length polymorphism), RAPD (Random amplified polymorphic DNA), ALFP (Amplified fragment length polymorphism), μικροδορυφορικό DNA, SNP (Single nucleotide polymorphism) αλλά και Next Generation Sequencing, όπως με την χρήση Restriction site-associated DNA sequencing (RADseq), όπου αναλύουν την γενετική πληροφορία. Φυσικά, με την ανάπτυξη των στατιστικών προγραμμάτων γίνεται πιο φιλική προς τον ερευνητή η μελέτη, η επεξεργασία και η εξαγωγή των αποτελεσμάτων (Liu & Cordes 2004, Arif et al. 2011, Davey & Blaxter 2010).

Οι μοριακοί δείκτες μπορούν να διαχωριστούν σε δύο κατηγορίες, τις τύπου 1 και τύπου 2, ανάλογα με την αναγνωρισιμότητα των λειτουργιών του κάθε γονιδίου. Οι δείκτες τύπου 1 αφορούν γονίδια των οποίων η λειτουργία είναι γνωστή, ενώ οι τύπου 2 αφορούν γονίδια αγνώστων λειτουργιών. Από τους παραπάνω δείκτες, τα αλλοένζυμα είναι τύπου 1, τα RAPD και ALFP ανήκουν στην δεύτερη κατηγορία, ενώ οι μικροδορυφόροι και τα SNP μπορούν να είναι κυρίως τύπου 2 αλλά μπορεί και τύπου 1 ανάλογα τι εξετάζεται και τέλος το RFLP είναι κυρίως τύπου 1 αλλά και τύπου 2. Ο τύπος 1 βοηθάει στην μεταφορά και σύγκριση των γονιδιοματικών πληροφοριών σε σχετικά στενά συνδεδεμένα είδη. Αντίθετα, ο τύπος 2 θεωρείται ότι βρίσκεται σε μη κωδικές περιοχές και έχουν ευρεία χρήση σε μελέτες πληθυσμιακής γενετικής και η γενετική ποικιλότητα μεταξύ των ειδών και η απόκλιση της στηρίζεται στις υποθέσεις της αρχής του Hardy-Weinberg (Liu & Cordes 2004, Arif et al. 2011).

7.1 Μεθοδολογίες και δεδομένα

Αλλοένζυμα: Τα αλλοένζυμα είναι αλληλόμορφες παραλλαγμένες μορφές πρωτεϊνών, που διαφέρουν στη δομή αλλά όχι στη λειτουργία από άλλες δομές που βρίσκονται στον ίδιο γονιδιακό τόπο. Υπάρχει έντονος πολυμορφισμός και αντιπροσωπεύουν πρωτεϊνικά προϊόντα γονιδίων. Αμινοξικές διαφορές στην πολυπεπτιδική αλυσίδα των διάφορων μορφών σημαίνουν και αλλαγές στην αλληλουχία του DNA. Η διαδικασία της μεθόδου γίνεται με την ηλεκτροφόρηση σε πήκτωμα, με σκοπό να παρουσιαστούν οι μεταβολές των αμινοξέων. Το αποτέλεσμα παρουσιάζει την γενετική ποικιλομορφία μεταξύ των ατόμων ενός πληθυσμού και μεταξύ των διαφορετικών πληθυσμών. Σημαντικό μειονέκτημα της συγκεκριμένης πρακτικής είναι, η απαιτητικότητα σε καλής ποιότητας δείγματα καθώς και ότι στα αποτελέσματα περιλαμβάνονται μη ενεργά αλληλόμορφα. Ενώ παράλληλα, μειονέκτημα μπορεί να θεωρηθεί και το ότι κάποιες μεταβολές που γίνονται στην αλληλουχία του DNA μπορεί να μην φανούν στο επίπεδο της πρωτεΐνης, καθώς το νουκλεοτίδιο που μπορεί να αλλάξει, όταν κωδικοποιηθεί σε πρωτεΐνη να έχει την ίδια λειτουργία (συνώνυμες υποκαταστάσεις). Παρά τον εύκολο χειρισμό τους όμως και το χαμηλό κόστος δεν αποτελούν κύριο τρόπο για τον έλεγχο της γενετικής ποικιλότητας και γι' αυτό το σκοπό έχουν αναπτυχθεί κι άλλοι μοριακοί δείκτες δίνοντας καλύτερα αποτελέσματα (Shaklee & Bentzen 1998, Hellberg et al. 2002, Liu & Cordes 2004).

Μιτοχονδριακό DNA: Πολλές από τις μελέτες γενετικής διατήρησης έχουν χρησιμοποιήσει την πληροφορία της αλληλουχίας του μιτοχονδριακού DNA (mtDNA). Λόγω του ότι τα περισσότερα κύτταρα περιέχουν πολλαπλά αντίγραφα του μορίου

mtDNA, οι αλληλουχίες mtDNA μπορούν συχνά να ληφθούν από πολύ μικρές ποσότητες ιστού που περιέχει αποικοδομημένο DNA. Οι κύριες χρήσεις των αλληλουχιών mtDNA στη γενετική της διατήρησης περιλαμβάνουν τη δομή του πληθυσμού, την επίλυση των ταξονομιών, την εξειδικευμένη υβριδοποίηση και την ανίχνευση παράνομης θήρας και λαθροθηρίας απειλούμενων ζώων. Λόγω του μη Μεντελικού τρόπου κληρονομικότητας, το μόριο mtDNA πρέπει να θεωρηθεί ως ένας μοναδικός τύπος σε γενετικές έρευνες (Shaklee & Bentzen 1998, Hellberg et al. 2002, Liu & Cordes 2004, Arif et al. 2011).

Restriction fragment length polymorphism (RFLP): Ο δείκτης αυτός θεωρείται ο πρώτος μοριακός δείκτης για την εξέλιξη της γονιδιωματικής, φέρνοντας σημαντική αλλαγή στις βιολογικές επιστήμες. Χρησιμοποιούνται περιοριστικά ένζυμα που αναγνωρίζουν και κόβουν συγκεκριμένες σειρές 4,5,6 ή 8 βάσεων, όσες φορές βρίσκονται στην αλληλουχία του DNA. Με αυτό τον τρόπο λοιπόν αλλαγές που μπορεί να έχουν δημιουργηθεί στην αλληλουχία, από υποκατάσταση ή αναδιάταξη των βάσεων μπορούν να έχουν διαφορετικά αποτελέσματα. Η αλυσιδωτή αντίδραση πολυμεράσης (PCR) αποτελεί πολύτιμο εργαλείο σε πολλές τεχνικές, καθώς επίσης διευκολύνει τον πολλαπλασιασμό τμημάτων αλληλουχιών του DNA, τα οποία πρόκειται να αναλυθούν, εφόσον το επιθυμητό τμήμα στα RFLP είναι μεγαλύτερο από 100 βάσεις. Βασικό μειονέκτημα του συγκεκριμένου μοριακού δείκτη είναι η σχετικά μικρή αποκάλυψη των γενετικών παραλλαγών σε σχέση με τους πιο πρόσφατους δείκτες, καθώς επίσης και το χαμηλό επίπεδο πολυμορφισμού. Επιπλέον, απαιτούνται πληροφορίες αλληλουχίας (για ανάλυση PCR) γεγονός που καθιστά δύσκολη και χρονοβόρα την ανάπτυξη δεικτών σε είδη που δεν διαθέτουν γνωστές μοριακές πληροφορίες (Shaklee & Bentzen 1998, Liu & Cordes 2004).

Random amplified polymorphic DNA (RAPD): Αποτελεί μια τεχνική η οποία βασίζεται στην ενίσχυση τυχαίων τμημάτων του DNA με τη χρήση της PCR, καθώς χρησιμοποιούνται τυχαία ζεύγη εκκινητών μήκους 8-10 βάσεων. Οι δείκτες RAPD έχουν την ιδιότητα να κληρονομούνται ως μεντελικοί δείκτες με κυρίαρχο τρόπο. Η χρήση των εκκινητών αποτελεί ένα ακόμα θετικό του συγκεκριμένου δείκτη καθώς, είναι εμπορικά διαθέσιμοι και δεν απαιτούν τις εξειδικευμένες γνώσεις που είναι απαραίτητες κατά την χρήση στοχευόμενης αλληλουχίας DNA. Βασικό μειονέκτημα όμως αποτελεί το κόστος και ο χρόνος που απαιτούνται κατά την διαδικασία του διαχωρισμού των τμημάτων και την ηλεκτροφόρηση σε πυκτώματα. Επιπλέον, ο δείκτης αυτός παρουσιάζει αδυναμία στην διάκριση μεταξύ ομοζυγωτών και ετεροζυγωτών, ενώ η πολυπλοκότητα της χρήσης του προκαλεί δυσκολίες που περιορίζουν την εφαρμογή του. Αποτελεί όμως, εξαιρετικό εργαλείο για την εξέταση μεγάλου αριθμού τόπων και ατόμων, την αναγνώριση ειδών, την επίδραση των περιβαλλοντικών επιπτώσεων στο γονιδίωμα και την ανάλυση της γενετικής ποικιλομορφίας, ενώ δεν χρειάζεται προηγούμενη γνώση του γονιδιώματος (Shaklee & Bentzen 1998, Liu & Cordes 2004, Arif et al. 2011, Yun et al. 2017).

Amplified fragment length polymorphism (AFLP): Ο Amplified fragment length polymorphism (AFLP), εξελίσσεται ένα από τα πιο δημοφιλή εργαλεία γενετικής ανάλυσης στους τομείς της εξελικτικής γενετικής και της διατήρησης των γενετικών πόρων. Αυτοί οι δείκτες είναι θραύσματα περιορισμού που ενισχύονται με PCR μετά την προσθήκη προσαρμογέων στα τμήματα αυτά. Τόσο το RAPD όσο και το AFLP χρησιμοποιούν εκκινητές, οι οποίοι ταυτόχρονα συνδέονται σε πολλά διαφορετικά μέρη ενός γονιδιώματος οδηγώντας στην ενίσχυση πολλών τόπων την ίδια στιγμή. Το μοναδικό χαρακτηριστικό της τεχνικής είναι η προσθήκη προσαρμογέων, γνωστής

αλληλουχίας, σε θραύσματα DNA που δημιουργούνται με πέψη ολόκληρου γονιδιωματικού DNA. Αυτό επιτρέπει στην επακόλουθη PCR την ενίσχυση των τμημάτων για ευκολία διαχωρισμού με ηλεκτροφόρηση σε πήκτωμα. Η ισχύς της ανάλυσης AFLP είναι εξαιρετικά υψηλή για την αποκάλυψη γονιδιωματικών πολυμορφισμών.

Το κόστος της συγκεκριμένης μεθόδου είναι μεγαλύτερο από τα RAPD, αλλά επειδή μπορεί να αναλυθεί μεγάλος αριθμός τόπων από μία μόνο διαδρομή, το κόστος ανά δείκτη μειώνεται σημαντικά. Παρόμοια με το RAPDs, το AFLP δεν απαιτεί προηγούμενη μοριακή πληροφορία και επομένως είναι εφαρμόσιμο σε οποιοδήποτε είδος, όμως, απαραίτητη προϋπόθεση είναι η ανάγκη ειδικού εξοπλισμού (Liu & Cordes 2004, Li et al. 2009, Arif et al. 2011, Uthicke & Conand 2005).

Μικροδορυφόροι: Οι μικροδορυφόροι είναι μικρά τμήματα του DNA που κυμαίνονται σε μέγεθος από 1 έως 6 ζεύγη βάσεων. Βρίσκονται σε όλα τα είδη που μελετήθηκαν μέχρι σήμερα, και έχει εκτιμηθεί ότι εμφανίζονται τόσο συχνά όσο μία φορά στα 10 kb σε ψάρια. Οι μικροδορυφόροι τείνουν να κατανέμονται ομοιόμορφα στο γονιδίωμα σε όλα τα χρωμοσώματα και σε όλες τις περιοχές του χρωμοσώματος. Έχουν βρεθεί εντός των περιοχών που κωδικοποιούν γονίδια, ιντρόνια, και στις μη γονιδιακές αλληλουχίες. Οι περισσότεροι μικροδορυφορικοί τόποι είναι σχετικά μικροί, κυμαίνονται από μερικές δεκάδες έως μερικές εκατοντάδες επαναλήψεις. Το σχετικά μικρό μέγεθος των μικροδορυφορικών τόπων είναι σημαντικό για το γονότυπο που διευκολύνεται με PCR. Οι μικροδορυφόροι κληρονομούνται με Μεντελικό τρόπο ως δείκτες κωδικοποίησης και εξελίσσονται σε έναν εξαιρετικά δημοφιλή τύπο δείκτη σε μια ευρεία ποικιλία γενετικών ερευνών (Shaklee & Bentzen 1998, Hellberg et al. 2002, Liu & Cordes 2004, Arif et al. 2011).

Single nucleotide polymorphism (SNP): Τα SNPs είναι μεμονωμένες διαφορές ζευγών βάσεων ή σημειακές μεταλλάξεις και ονομάζονται “πολυμορφισμοί ενός νουκλεοτιδίου”. Τα SNPs έχουν μεγάλο ενδιαφέρον για την έρευνα, καθώς μια μικρή μετατροπή μπορεί να προκαλέσει σημαντικές φυσικές αλλαγές στα ψάρια, όπως διαφορές στην αλληλουχία λόγω υποκατάστασης βάσεων. Παρά την τεχνολογική πρόοδο, ο προσδιορισμός γονότυπων SNPs εξακολουθεί να είναι μια δύσκολη τεχνική και απαιτεί εξειδικευμένο εξοπλισμό (Liu & Cordes 2004).

RAD sequencing: Αποτελεί μια Next Generation Sequencing μέθοδο που φέρει πολλά πλεονεκτήματα και δυνατότητες στους ερευνητές για την γενετική ανάλυση. Η μέθοδος αυτή έχει ορισμένα παρόμοια σημεία με τις RFLP & AFLP μεθόδους που αναφέρθηκαν, καθώς γίνεται χρήση περιοριστικών ενζύμων. Βέβαια, σε αυτή την περίπτωση χρησιμοποιείται πολύ μεγαλύτερο ποσό γονιδιωματικής πληροφορίας. Η RADseq μέθοδος μειώνει σημαντικά την πολυπλοκότητα των επιθυμητών γονιδίων, εντοπίζοντας και αναγνωρίζοντας ταυτόχρονα χιλιάδες γενετικές διαφορές. Επίσης, μπορεί να χρησιμοποιηθεί για είδη στα οποία η γενετική αλληλουχία είναι γνωστή αλλά και για είδη των οποίων η ακολουθία δεν είναι διαθέσιμη, προσδιορίζοντας τεράστιους αριθμούς SNPs για ανάλυση. Τέλος, η μέθοδος αυτή μπορεί να χρησιμοποιηθεί για τον προσδιορισμό πολυμορφισμού, εντοπίζοντας παρόντα ή εκλιπόντα σημεία στην αλληλουχία που έχει προκύψει από τα περιοριστικά ένζυμα. Όλοι αυτοί οι σκοποί της μεθόδου την κάνουν μια αποτελεσματική μέθοδο, στην γονοτύπηση και ανάλυση SNPs, στην ποσοτική γενετική, στην πληθυσμιακή γενετική ποικιλότητα καθώς και στις φυλογεωγραφικές μελέτες, αποτελώντας και μια οικονομική μέθοδο σε σχέση με την ανάπτυξη άλλων Next Generation Sequencing γενετικών μεθόδων (Davey & Blaxter 2010, Sherman et al. 2016).

8. Ανασκόπηση στην πληθυσμιακή γενετική δομή εμπορικών ειδών θαλάσσιων αγγουριών ανά τον κόσμο

Στην παρούσα μελέτη, γίνεται προσπάθεια ανασκόπησης της πληθυσμιακής γενετικής δομής των θαλάσσιων αγγουριών σε έρευνες που έχουν διεξαχθεί ανά τον κόσμο. Η προσπάθεια αυτή αποσκοπεί στην όσο το δυνατόν πιο ολοκληρωμένη παρουσίαση των κύριων σημείων των γενετικών προσεγγίσεων και στα αποτελέσματα των διαφόρων ερευνών στους πληθυσμούς ολοθουροειδών σε παγκόσμιο επίπεδο.

Εξαιτίας της υπεραλίευσης των θαλάσσιων αγγουριών, κυρίως για διατροφικούς σκοπούς αλλά και ορισμένων ακόμα παραγόντων που θα αναφερθούν σε επόμενο κεφάλαιο, η μελέτη για την δομή των πληθυσμών αυτών καθώς και των αποθεμάτων έχει κριθεί απαραίτητη έτσι ώστε να γίνει κατανοητός ο βαθμός της μείωσης των πληθυσμών και οι παράγοντες που ευθύνονται για την μεταξύ τους διαφοροποίηση. Η γνώση της γενετικής κατάστασης που αποκτούν οι επιστήμονες συμβάλλει σημαντικά σε βελτιωτικά προγράμματα και μέτρα διαχείρισης για την ανάκαμψη των πληθυσμών των διάφορων ειδών, ειδικά των πιο εμπορικών και γενικά εξυπηρετεί οικολογικούς, οικονομικούς και εξελικτικούς σκοπούς καθώς και για την διατήρηση της γενετικής ποικιλομορφίας και αλληλεπίδρασης των θαλάσσιων αγγουριών.

Οι μοριακοί μέθοδοι που αναφέρθηκαν παραπάνω, αποτελούν ένα σημαντικό εργαλείο για την μελέτη των πληθυσμών των ολοθουροειδών, καθώς και για την παρακολούθηση και αξιολόγηση των φυσικών πόρων, συμπεριλαμβανομένων των άγριων ειδών και των ατόμων που εισέρχονται από τα διάφορα εκκολαπτήρια με σκοπό την ενίσχυση των αποθεμάτων (Shaklee & Bentzen 1998). Στην συνέχεια θα

αναφερθούν παραδείγματα ερευνών που έχουν διεξαχθεί για την μελέτη της πληθυσμιακής δομής διαφορετικών ειδών θαλάσσιων αγγουριών, σε διάφορες περιοχές του πλανήτη και με τη χρήση διαφορετικών μοριακών δεικτών.

8.1 Πληθυσμιακή γενετική δομή εμπορικών ειδών που ανήκουν στην οικογένεια *Stichopodidae* και συναντώνται στον Ινδο-Ειρηνικό ωκεανό

Για την αρχή της ανασκόπησης της πληθυσμιακής γενετικής δομής των θαλάσσιων αγγουριών, επιλέχθηκε ένα πολυσυζητημένο είδος, το *Stichopus (Apostichopus) japonicus*. Το είδος αυτό αποτελεί ένα από τα σημαντικότερα είδη που γίνεται θύμα έντονης εκμετάλλευσης από τον άνθρωπο, για κατανάλωση ή φαρμακευτική χρήση και συναντάται στις ανατολικές περιοχές, κυρίως στις Ιαπωνία, Κορέα, Κίνα και Ρωσία. Ένα ιδιαίτερο χαρακτηριστικό αυτού του είδους είναι η διαφορά του χρώματος που εμφανίζει, διακρίνοντας το σε πράσινο, μαύρο και κόκκινο, επηρεάζοντας το καθένα διαφορετικά την τιμή αγοράς με τα κόκκινα να βρίσκονται στο άμεσο εμπορικό ενδιαφέρον έχοντας μεγαλύτερη τιμή, αυτό συμβαίνει διότι είναι δυσεύρετα σε σχέση με τα υπόλοιπα θαλάσσια αγγούρια άλλου χρώματος. Επιπλέον οι κόκκινοι πληθυσμοί συναντώνται σε βαθύτερα και βραχώδη υποστρώματα, αντίθετα με τους πράσινους και μαύρους πληθυσμούς που ζουν σε αμμώδη και πιο ρηχά περιβάλλοντα, δυσκολεύοντας έτσι ακόμα περισσότερο την προσέγγιση και αλίευση τους (Sunnucks 2000, Kanno & Kijima 2003, Kim et al. 2008, Chang et al. 2009, Kang et al. 2011a, Kang et al. 2011b, Soliman et al. 2012, Adachi et al. 2018).

Η γενετική δομή των πληθυσμών έχει μελετηθεί από πολλούς ερευνητές και με την χρήση διαφορετικών μοριακών τεχνικών. Το *A. japonicus* εμφανίζει σημαντική γενετική διαφοροποίηση μεταξύ των τριών αυτών χρωμάτων στις διάφορες χώρες που συναντάται. Από έρευνα που έγινε στην Ιαπωνία για την εξακρίβωση αυτής της ιδέας, επιστήμονες εξέτασαν την γενετική σχέση που εμφανίζουν 448 άτομα των διαφορετικών αποχρώσεων του *A. japonicus*, σε 4 σημεία κάλυψης γύρω από την Ιαπωνία, με τη χρήση 11 ισοενζυμικών περιοχών. Τα αποτελέσματα έδειξαν ότι υπάρχει σημαντική διαφορά στην συχνότητα των αλληλόμορφων μεταξύ των χρωματικών πληθυσμών, δείχνοντας ότι δεν αποτελούν τον ίδιο πληθυσμό. Η γενετική διαφοροποίησή τους φαίνεται ακόμα πιο ξεκάθαρα από την σύγκριση της γενετικής απόστασης (Neis D) μεταξύ των χρωμάτων (Κόκκινων –Πράσινων/Μαύρων =0,0173 και Πράσινων–Μαύρων =0,0015 αντίστοιχα) καθώς και από το UPGMA δενδρόγραμμα. Οι πληθυσμοί χωρίζονται σε 2 ομάδες, με την πρώτη να περιλαμβάνει τους κόκκινους πληθυσμούς του *A. japonicus*, φανερώνοντας την αναπαραγωγική απομόνωσή τους, και την δεύτερη με τους πράσινους-μαύρους πληθυσμούς να είναι γενετικά πιο κοντά. Σημαντική παρατήρηση αποτελεί το γεγονός ότι οι πράσινοι και μαύροι πληθυσμοί είναι γενετικά κοντά σαν γενικό σύνολο αλλά εμφανίζουν μια μικρή διαφοροποίηση με βάση την γεωγραφική τους θέση (Kanno & Kijima 2003).

Οι (Kanno et al. 2006) από έρευνα που έχουν πραγματοποιήσει με χρήση 11 μικροδορυφορικών δεικτών, έχουν παρατηρήσει παρόμοια συμπεράσματα για την γενετική διαφοροποίηση που εμφανίζεται στους πληθυσμούς των τριών αυτών χρωματικών ομάδων του *A. japonicus*, μεταξύ τεσσάρων περιοχών της Ιαπωνίας και συγκριτικά με μια περιοχή της Κίνας. Συγκεκριμένα παρατήρησαν διαφορετική συχνότητα αλληλόμορφων, σημαντική γενετική ετερογένεια του κόκκινου πληθυσμού

($p < 0.001$) σε σχέση με τους άλλους τύπους χρώματος όλων των περιοχών και οι μέσες τιμές F_{ST} φανέρωσαν την απομάκρυνση του κόκκινου πληθυσμού. Αντίθετα οι πράσινοι και μαύροι πληθυσμοί φαίνεται να είναι γενετικά ομοιογενείς αλλά το UPGMA δένδρογραμμα έδειξε όπως και πριν την υποδιαίρεση των πράσινων-μαύρων πληθυσμών ανά περιοχή, με τον πληθυσμό στην περιοχή της Κίνας να είναι πιο μακριά από τους πληθυσμούς των κοντινότερων γεωγραφικών περιοχών της Ιαπωνίας. Σύμφωνα με τις υποθέσεις τους, οι διαφοροποιήσεις και η αναπαραγωγική απομόνωση που εμφανίζεται στους κόκκινους πληθυσμούς να οφείλεται σε μεταλλάξεις που έγιναν κατά την διάρκεια των χρόνων. Αυτό όμως περιορίζει τους πληθυσμούς αυτούς (κόκκινο χρώμα) καθώς η μικρότερη γενετική ποικιλότητα μπορεί να έχει αντίκτυπο από περιβαλλοντικές και μη επιδράσεις (Kanno et al. 2006).

Όπως οι (Kanno et al. 2006) έτσι και οι (Soliman et al. 2012) βασίστηκαν, για την μελέτη της γενετικής δομής του *A. japonicus*, στην χρήση μικροδορυφόρων. Συγκεκριμένα χρησιμοποίησαν 11 πολυμορφικούς μικροδορυφορικούς τόπους και εξέτασαν την γενετική συνδεσιμότητα 5 άγριων πληθυσμών (3 κόκκινοι πληθυσμοί και 2 πράσινοι) σε τρία σημεία ενός κλειστού κόλπου της Ιαπωνίας. Από την συσχέτιση των ζευγών μεταξύ των κόκκινων και κόκκινων-πράσινων πληθυσμών (0.023-0.143), την γενετική απόσταση που κυμαίνεται από 0.069-0.616, αλλά και από το UPGMA δένδρογραμμα παρατηρείται και πάλι μεγάλη γενετική απόσταση μεταξύ των πληθυσμών των δύο αποχρώσεων παρόλο που δεν αναφέρονται σε ανοιχτό σύστημα και βρίσκονται κοντά (Soliman et al. 2012).

Οι (Kim et al. 2008) εξέτασαν την γενετική δομή των πληθυσμών του συγκεκριμένου είδους με βάση την γεωγραφική του θέση στην περιοχή της Κορέας. Από τα αποτελέσματά τους, βάση 9 πολυμορφικών μικροδορυφορικών τόπων και των

ίδιων παραμέτρων που αναφέρθηκαν προηγουμένως, παρατήρησαν την ομαδοποίηση των δυτικών και νότιων πληθυσμών σε μία ομάδα. Αντίθετα οι ανατολικοί πληθυσμοί είναι γενετικά απομακρυσμένοι, εμφανίζοντας ορισμένα μοναδικά αλληλόμορφα σε σχέση με τους άλλους πληθυσμούς. Αυτά τα αποτελέσματα δείχνουν μια μερικώς γεωγραφική απομόνωση των ανατολικών πληθυσμών ενδεχομένως από τις επικρατούσες συνθήκες (Kim et al. 2008).

Καλύπτοντας όλο το εύρος εξάπλωσης του *A. japonicus*, οι (Chang et al. 2009) με την χρήση μικροδορυφορικής ανάλυσης, μελέτησαν την γενετική ποικιλότητα που παρουσιάζουν 5 πληθυσμοί, εκ των οποίων οι 2 βρίσκονται στην Ιαπωνία ενώ οι υπόλοιποι κατανέμονται στην Κορέα, στην Κίνα και στην Ρωσία. Τα αποτελέσματα της έρευνάς τους έδειξαν τον διαχωρισμό των πληθυσμών σε δύο ομάδες (από τιμές F_{ST} και UPGMA δένδρογραμμα), με τους πληθυσμούς της πρώτης ομάδας, Ιαπωνίας-Κορέας-Κίνας, να έχουν μικρότερη γενετική διαφοροποίηση και σημαντική παρατήρηση αποτελεί το γεγονός ότι ο κόκκινος πληθυσμός της Ιαπωνίας μαζί με αυτόν της Ρωσίας να αποτελούν την δεύτερη ομάδα. Στην πρώτη ομάδα, ενδεχομένως να κατατάσσονται μαζί γιατί πιθανόν να αποτελούν την ίδια χρωματική παραλλαγή και όπως και στην δεύτερη ομάδα, να αντιμετωπίζουν παρόμοιες συνθήκες ανάπτυξης στην εξελικτική ιστορία τους (Chang et al. 2009).

Πέρα από τις έρευνες που έχουν γίνει για την γενετική ποικιλότητα και διαφοροποίηση με βάση την γεωγραφική απόσταση των πληθυσμών, ορισμένοι επιστήμονες εξέτασαν την επίδραση που μπορεί να εμφανίζουν περιβαλλοντικές διαταραχές στους γειτονικούς πληθυσμούς (Kang et al. 2011b, Adachi et al. 2018). Οι (Kang et al. 2011b), χρησιμοποίησαν την μέθοδο των SNPs στοχεύοντας σε συγκεκριμένο γονίδιο (HSP70) για να εξετάσουν την γενετική δομή μεταξύ των

χρωματικών παραλλαγών του *A. japonicus*. Η διεξαγωγή των πειραμάτων τους έλαβε μέρος στην περιοχή της Κορέας και το γονίδιο στόχος αποτελεί μια Heat Shock Protein καθώς αυτές μπορούν να παρουσιάσουν μεταβολές στις διαφορετικές επιδράσεις φαινομένων που προκαλούν κάποιο stress στους οργανισμούς όπως η μεταβολή της θερμοκρασίας. Τα αποτελέσματά τους συνάδουν με αυτά των παραπάνω ερευνών και επιβεβαιώνουν με την σειρά του την διαφορά της γενετικής ποικιλότητας των κόκκινων με των άλλων τύπων χρωμάτων καθώς εξαιτίας των διαφορετικών ενδαιτημάτων που αναπτύσσονται έχουν και διαφορετική αντοχή στην θερμοκρασία (Sharp et al. 1999, Kang et al. 2011b).

Αντίθετα οι (Adachi et al. 2018) μελέτησαν την γενετική δομή των πληθυσμών του *A. japonicus* πριν και μετά το πέρασμα τσουνάμι που προκλήθηκε από σεισμική δραστηριότητα. Η μελέτη στηρίχθηκε στη χρήση μιτοχονδριακών τόπων (cytochrome c oxidasesubunit I και 16S rDNA) σε δύο περιοχές της Ιαπωνίας που απέχουν μεταξύ τους 30 χιλιόμετρα. Αυτό που συμπέραναν οι ερευνητές από την ανάλυση δειγμάτων πριν και μετά την επίδραση του τσουνάμι είναι πως οι πληθυσμοί δεν φαίνεται να επηρεάστηκαν σε μεγάλο βαθμό από ένα τόσο δυνατό περιβαλλοντικό φαινόμενο καθώς σύμφωνα με τα αποτελέσματα (AMOVA & τιμών F_{ST}) δεν παρατηρείται σημαντική γενετική διαφοροποίηση μεταξύ των πληθυσμών. Επίσης, οι πληθυσμοί δείχνουν υψηλή ποικιλομορφία απλότυπων (h) και νουκλεοτιδίων (n). Αυτό πιθανόν να είναι αποτέλεσμα της υψηλής γενετικής ροής που παρουσιάζει το είδος αυτό εξαιτίας της προνομικής διασποράς που συμβάλλει στην διατήρηση των πληθυσμών ακόμα και μετά από τέτοιου είδους φυσικές καταστροφές. Βέβαια σε άλλες περιοχές, ίσως πιο κλειστές και γεωγραφικά απομακρυσμένες, τέτοιου είδους φαινόμενα μπορεί να

μεταβάλλουν την γενετική ποικιλότητα άλλων ειδών λόγω της μείωσης του πληθυσμού και της αργής ανάκαμψής του (Adachi et al. 2018).

Το είδος *A. japonicus*, διαθέτει όπως αναφέρθηκε πελαγικές προνύμφες με σχετικά μεγάλη διάρκεια που επιτρέπει την εξάπλωσή τους. Αυτή η ιδιότητα σε συνδυασμό με ωκεανογραφικές επιδράσεις, όπως τα ρεύματα, οδηγούν στην μεταφορά των προνυμφών σε άλλες περιοχές και στην ενίσχυση ή παρεμπόδιση της γενετικής ροής στις διάφορες περιοχές. Οι αλλαγές όμως στην γενετική ποικιλότητα και η μείωση της γενετικής ροής των αποχρώσεων και των γεωγραφικά απομονωμένων πληθυσμών, είναι αποτέλεσμα, εκτός των περιβαλλοντικών συνθηκών, του συνδυασμού βιολογικών χαρακτηριστικών, όπως είναι η επιλογή των διαφορετικών ενδιαιτημάτων και η εποχής ωοτοκίας. Φυσικά, σημαντική επίδραση στην γενετική διαφοροποίηση μπορεί να προκληθεί και από θαλάσσια αγγούρια που παράγονται σε εκκολαπτήρια και ελευθερώνονται στις περιοχές για την ενίσχυση των αποθεμάτων είτε με το ζευγάρι με άτομα άγριων πληθυσμών είτε λόγω ανταγωνισμού. Όλοι αυτοί οι παράμετροι μπορούν να επιδράσουν στην γενετική ποικιλότητα της εξέλιξης των ειδών στην πάροδο του χρόνου, ωφελώντας τους ή εξαφανίζοντάς τους (Sunnucks 2000, Kanno & Kijima 2003, Kim et al. 2008, Chang et al. 2009, Kang et al. 2011a, Kang et al. 2011b, Soliman et al. 2012, Adachi et al. 2018).

Η επίδραση των τεχνικά παραγόμενων ατόμων θαλάσσιων αγγουριών, που αναφέρθηκε, με σκοπό την απελευθέρωση τους για αποκατάσταση των αποθεμάτων από την υπεραλίευση και την διατήρηση των οικοσυστημάτων έχει κεντρίσει το ενδιαφέρον πολλών ερευνητών με σκοπό την κατανόηση της επίδρασής τους στην γενετική ποικιλότητα των άγριων πληθυσμών (Chen et al. 2008, Kang et al. 2011a).

Έρευνες που έχουν διεξαχθεί από τους (Kang et al. 2011a) και από (Chen et al. 2008), με την χρήση 9 και 8 μικροδορυφορικών δεικτών αντίστοιχα, έδειξαν ότι η γενετική ποικιλότητα των άγριων πληθυσμών *A. japonicus* και των εκκολαπτόμενων παρουσιάζει μικρή διαφοροποίηση αλλά δεν είναι σε μεγάλο βαθμό γενετικά απομακρυσμένοι. Στην Κίνα, οι (Chen et al. 2008) παρατήρησαν μικρή διαφοροποίηση στις τιμές ζευγών F_{ST} (0.008-0.036) μεταξύ αυτών των πληθυσμών, ενώ οι (Kang et al. 2011a) σε σύγκριση δειγμάτων από την Κορέα έδειξαν ότι υπάρχει πιο κοντινή σχέση των άγριων πληθυσμών με αυτή των εκκολαπτόμενων, του ίδιου χρώματος. Η κοντινή σχέση που παρουσιάζουν οι πληθυσμοί αν μη τι άλλο οφείλεται στην γενετική ροή μέσω της μεγάλης διάρκειας και διασποράς των προνυμφών, αλλά αυτό δεν παύει να προκαλεί ανησυχία στις υδατοκαλλιέργειες. Γι' αυτό, είναι απαραίτητο να γίνεται μελέτη για την διασφάλιση της γενετικής ποικιλότητας καθώς συμβάλλει στην επιβίωση, μέσω της προσαρμογής, των πληθυσμών και έτσι θα είναι δυνατόν από την μία να γίνει αποκατάσταση των φυσικών πόρων και από την άλλη να δύναται η δυνατότητα επιλογής επιθυμητών χαρακτηριστικών για την εκάστοτε καλλιέργεια (Chen et al. 2008, Kang et al. 2011a). Σε αυτό το κομμάτι οι αναλύσεις του γονιδιώματος και η κατασκευή γενετικών χαρτών, με μικροδορυφορικούς τόπους και ειδικά την χρήση AFLP δεικτών, με την τελευταία να αποτελεί μια εξαιρετική τεχνική για την επίτευξη του σκοπού αυτού, μπορούν να δώσουν μια πιο ολοκληρωμένη εικόνα και να βοηθήσουν στην αναπαραγωγική επιλογή επιθυμητών γονιδίων στα είδη (Li et al. 2009).

Το επόμενο είδος, *Stichopus monotuberculatus*, αποτελεί έναν οργανισμό που συναντάται στον Ινδο-Ειρηνικό ωκεανό και εισέρχεται σιγά σιγά στο επίκεντρο του ενδιαφέροντος αναφορικά με τις υδατοκαλλιέργειες και επομένως την διατήρηση των

πληθυσμών του. Συγκεκριμένα, για την γενετική τους ποικιλότητα, από έρευνα που έγινε στην νότια περιοχή της Κίνας, σε 6 πληθυσμούς μεταξύ της παράκτιας περιοχής της ηπείρου και γειτονικών νησιών, με χρήση δύο μοριακών δεικτών, μικροδορυφόρων και mtDNA (COI & cytochrome b gene), το είδος αυτό παρουσιάζει σημαντική γενετική διαφοροποίηση στην δομή των πληθυσμών τους. Από την μικροδορυφορική ανάλυση, τα αποτελέσματα των F_{ST} και AMOVA, έδειξαν υψηλή γενετική διαφορά μεταξύ τριών πληθυσμών, με τον έναν να βρίσκεται στην ηπειρωτική περιοχή και τους άλλους δύο να διανέμονται στις αντίθετες πλευρές του νησιού. Δυστυχώς, αν και οι γνώσεις για την βιολογία και την οικολογία αυτού του είδους είναι ελλιπείς, η πληροφορία ότι αυτά τα είδη του γένους διαθέτουν πελαγικές προνύμφες εξακριβώνει την γενετική ροή που υπάρχει στους τέσσερις από τους έξι πληθυσμούς, που βρίσκονται γύρω από την νησιωτική περιοχή. Επιπλέον, με την μιτοχονδριακή ανάλυση, από τα αποτελέσματα του αριθμού των απλότυπων και την εξέταση της πληθυσμιακής εξάπλωσης στον χρόνο (με δεδομένα που χρησιμοποιήθηκαν από το είδος *A. japonicus*), συμπεραίνουν ότι οι διαφορές μεταξύ των πληθυσμών δεν οφείλονται στην γεωγραφική σχέση ούτε στην γεωγραφική παρέκκλιση μέσω κάποιας μετάλλαξης, αλλά σε επιδράσεις άλλων παραγόντων όπως των περιβαλλοντικών συνθηκών και της διασποράς των προνυμφών (Hu et al. 2010, Yuan et al. 2013).

Κοινό σημείο πολλών ερευνητών έχει αποτελέσει η μελέτη της πληθυσμιακής γενετικής δομής του *Stichopus chloronotus*, ένα σημαντικό εμπορικό είδος που παρουσιάζει σεξουαλική και ασεξουαλική αναπαραγωγή (Uthicke et al. 1999, Conand et al. 2002, Uthicke & Conand 2005, Soliman et al. 2016, Pirog et al. 2017). Από τις πρώτες έρευνες που έχουν γίνει με την χρήση αλλοενζύμων μέχρι και πιο πρόσφατες αναλύσεις από AFLP και μικροδορυφορικούς δείκτες, στους πληθυσμούς του *Stichopus*

chloronotus, φαίνεται να υπάρχει γενετική σύνδεση σε μεγάλο ή και μικρότερο βαθμό, είτε όσον αφορά κοντινές περιοχές είτε γεωγραφικά πολύ απομακρυσμένες περιοχές (Uthicke et al. 1999, Uthicke & Conand 2005, Pirog et al. 2017). Ξεκινώντας από πληθυσμούς μικρών αποστάσεων, οι (Uthicke et al. 1999) από την ανάλυση της γενετικής δομής τριών πληθυσμών στην περιοχή του Μεγάλου Κοραλλιογενή Υφάλου στην Αυστραλία (με τον έναν κοντά στην ήπειρο και τους άλλους δύο να βρίσκονται σε γειτονικά νησιά), παρατήρησαν την μεγάλη διαφορά στην αναλογία του φύλου, με τα αρσενικά άτομα να υπερτερούν έναντι των θηλυκών. Από τα αποτελέσματα των F_{ST} και χ^2 αναλύσεων, με την χρήση αλλοενζύμων, φαίνεται να μην υπάρχει σημαντική διαφορά στην συχνότητα του γονότυπου, πράγμα που υποδηλώνει την μεγάλη διαίρεση των πληθυσμών εξαιτίας της αγενούς αναπαραγωγής με διχοτόμηση, δηλαδή υπάρχει συνεχής κλωνοποίηση των ατόμων στην εκάστοτε περιοχή.

Το είδος αυτό όμως, με την ικανότητα συνδυασμού της σεξουαλικής αναπαραγωγής, από την συμβολή του μικρού αριθμού των θηλυκών ατόμων, επιτρέπει μέσω της διασποράς των προνυμφών, την γενετική ροή και τη γενετική συνδεσιμότητα των πληθυσμών των διαφορετικών περιοχών (Uthicke et al. 1999, Uthicke & Conand 2005, Soliman et al. 2016). Στο συγκεκριμένο πείραμα των (Uthicke et al. 1999) οι πληθυσμοί των νησιών είχαν μια μεγαλύτερη συσχέτιση συγκριτικά με τον πληθυσμό πλησίον της ηπείρου, καθώς ωκεανογραφικοί παράγοντες ενδεχομένως να εμποδίζουν την διασπορά των προνυμφών και επομένως ο πληθυσμός να στηρίζεται στην διαίρεση των ατόμων. Έτσι οι ηπειρωτικοί πληθυσμοί παρουσιάζουν μικρότερη γενετική ποικιλότητα, βάση του χαμηλού αριθμού των αλληλόμορφων, σε σχέση με τους άλλους πληθυσμούς αλλά και οι τρεις δεν απέχουν σημαντικά (Uthicke et al. 1999).

Παρόμοια αποτελέσματα εμφανίζει και η έρευνα των (Pirog et al. 2017) που έλαβε χώρα στο νησί Réunion, στον δυτικό Ινδικό ωκεανό. Οι επιστήμονες, επισημάνουν και εδώ την επικράτηση της αναπαραγωγής με διχοτόμηση ενώ επίσης με την χρήση 9 πολυμορφικών μικροδορυφορικών περιοχών, βρήκαν με την σειρά τους μικρή γενετική ποικιλότητα, από τον αριθμό των αλληλόμορφων, μεταξύ των πληθυσμών του νησιού με μερικούς να εμφανίζουν μοναδικά αλληλόμορφα. Επίσης, από τα στατιστικά αποτελέσματα δεν φάνηκε υψηλή γενετική διαφοροποίηση, καθώς οι πληθυσμοί ενισχύονται από την μικρή παροχή των πελαγικών προνυμφών. Η ασεξουαλική αναπαραγωγή, είναι σημαντική για την διατήρηση τοπικών πληθυσμών, όμως η μείωση της γενετικής ροής από την σεξουαλική συνεισφορά μπορεί να οδηγήσει πέρα από την απομόνωση των πληθυσμών αυτών και στην εύκολη εξαφάνισή τους σε περίπτωση περιβαλλοντικών αλλαγών στο πέρασμα του χρόνου (Uthicke et al. 1999, Pirog et al. 2017).

Όσον αφορά την σύγκριση των πληθυσμών του *Stichopus chloronotus*, ευρείας γεωγραφικής εξάπλωσης, τα αποτελέσματα δεν διαφέρουν αρκετά με αυτά των μικρότερων αποστάσεων. Οι (Uthicke & Conand 2005), με την μέθοδο AFLP, εξέτασαν την γενετική ποικιλομορφία σε περιοχές μεγάλων αποστάσεων που βρίσκονται από τον δυτικό Ινδικό ωκεανό μέχρι τις ανατολικές περιοχές της Αυστραλίας. Η γενετική ποικιλότητα στις διάφορες περιοχές δεν παρουσιάζει μεγάλες μεταβολές και οι πληθυσμοί με βάση των στατιστικών αποτελεσμάτων και του UPGMA δένδρογράμματος, έχουν μικρή γενετική απόσταση μεταξύ τους. Ομάδες πληθυσμών μπορεί να δείχνουν μια μικρότερη γενετική διαφοροποίηση εξαιτίας των περιβαλλοντικών συνθηκών που αποτρέπουν την πρόσληψη προνυμφών, όπως αναφέρθηκε παραπάνω για την περιοχή της Αυστραλίας. Όμως οι υδρογραφικές

συνθήκες, είναι αυτές που ευνοούν την γενετική συνδεσιμότητα στους απομακρυσμένους πληθυσμούς ακόμα και σε αυτούς που έχουν μικρή παραγωγή προνυμφών όπως αποτελεί αυτό το είδος (Uthicke & Conand 2005, Soliman et al. 2016).

Η επίδραση των ωκεανογραφικών συνθηκών στην γενετική των πληθυσμών μπορεί να εξηγηθεί καλύτερα από την έρευνα που έγινε στο νησί Οκινάουα της Ιαπωνίας. Οι (Soliman et al. 2016) χρησιμοποίησαν για την έρευνά τους δύο μεθόδους, με την πρώτη να στηρίζεται στην μιτοχονδριακή ανάλυση DNA (16S ribosomal DNA) και με την δεύτερη στο πυρηνικό DNA (histone H3). Εκ των αποτελεσμάτων κατέληξαν ότι η συνέχιση της ανάλυσής τους θα πρέπει να γίνει με το μιτοχονδριακό DNA καθώς η δεύτερη μέθοδος δεν θα απέδιδε για αυτόν τον σκοπό. Στη συνέχεια, από τους 8 πληθυσμούς που εξετάστηκαν, διαπιστώθηκε ότι υπάρχει μικρή γενετική ποικιλότητα, αποκαλύπτοντας μόλις 3 απλότυπους. Τα αποτελέσματα αυτά ήταν αναμενόμενα βάση των προηγούμενων ερευνών λόγω του υψηλού ποσοστού ασεξουαλικής αναπαραγωγής. Όμως εξαιτίας των ωκεανογραφικών συνθηκών και πιο συγκεκριμένα της κυκλοφορίας του θαλάσσιου ρεύματος Kuroshio, οι πληθυσμοί του δυτικού νησιού είναι πιο γενετικά συνδεδεμένοι παρουσιάζοντας μεγαλύτερη γενετική ποικιλότητα σε σχέση με αυτούς του ανατολικού νησιού (Soliman et al. 2016). Έτσι οι υδρογραφικές συνθήκες σε συνδυασμό με την παραγωγή προνυμφών συμβάλλουν σημαντικά στην γενετική ροή των πληθυσμών των ειδών και τα αποτελέσματα των ερευνών ενισχύουν την σωστή διαχείρισή τους (Uthicke & Conand 2005, Soliman et al. 2016, Pirog et al. 2017).

Όπως και προηγουμένως, η συμβολή των ωκεανογραφικών χαρακτηριστικών φαίνεται να είναι ο κύριος παράγοντας της πληθυσμιακής γενετικής δομής και για το

είδος *Parastichopus californicus* στις βορειοανατολικές περιοχές του Ειρηνικού ωκεανού όπως περιγράφεται από τους (Xuereb et al. 2018). Οι συγκεκριμένοι ερευνητές εξέτασαν 717 δείγματα από 24 σημεία δειγματοληψίας που εκτίνονται στις δυτικές περιοχές της βόρειας Αμερικής με την χρήση RADseq. Τα αποτελέσματα τους από 2.719 SNPs και με βάση τις τιμές F_{ST} , δενδρογράμματα και επιπρόσθετων πληθυσμιακών μοντέλων, φανέρωσαν τον γενετικό διαχωρισμό τους σε βόρειες και νότιες ομάδες. Σημαντικός παράγοντας αυτού του διαχωρισμού της περιοχής αποτελεί το Βόρειο Ειρηνικό ρεύμα, το οποίο χωρίζεται στο βόρειο ρεύμα της Αλάσκας και το νότιο ρεύμα της Καλιφόρνιας. Το σημείο αυτό βρίσκεται περίπου στο μέσο της έκτασης των σημείων δειγματοληψιών του πειράματος και αποτελεί τον παράγοντα της γενετικής διαφοροποίησης των ομάδων. Επίσης, μικρότερες γενετικές αποκλίσεις παρατηρούνται και εντός των δύο ομάδων εξαιτίας της τοπογραφίας και επιμέρους ωκεανογραφικά γεγονότα, όπως τις κυκλωνικές κινήσεις του νερού, που δυσκολεύουν την διασπορά των προνυμφών του *Parastichopus californicus*. Σημαντικό ρόλο όμως παίζουν οι πληθυσμοί του κεντρικού σημείου οι οποίοι μέσω της υψηλής διασποράς των προνυμφών μπορούν να συμβάλουν στην γενετική συνδεσιμότητα των δυο ομάδων, καθώς τα ρεύματα θα μεταφέρουν τις προνύμφες και προς τις δύο κατευθύνσεις ενισχύοντας την γενετική ροή και επομένως την γενετική ποικιλότητα των πληθυσμών (Xuereb et al. 2018).

8.2 Πληθυσμιακή γενετική δομή εμπορικών ειδών που ανήκουν στην οικογένεια *Cucumariidae* και συναντώνται στον Ατλαντικό και ανατολικό Ειρηνικό ωκεανό

Σε αυτήν την κατηγορία θα αναφερθεί η πληθυσμιακή γενετική δομή ειδών που ανήκουν στο γένος *Cucumaria*, τα οποία συναντώνται στον βόρειο Ατλαντικό (Arnt & Smith 1998, Toral-Granda et al. 2008, So et al. 2011). Το πρώτο είδος που θα αναφερθεί είναι το *Cucumaria frondosa* το οποίο αποτελεί σημαντικό προϊόν στην αγορά των θαλάσσιων αγγουριών. Το είδος αυτό έχει ευρεία εξάπλωση, από τις ανατολικές περιοχές του Καναδά, την Γροιλανδία, την Ισλανδία έως την Νορβηγία και την Ρωσία (Toral-Granda et al. 2008, So et al. 2011, Purcell et al. 2012). Οι (So et al. 2011), πραγματοποίησαν πείραμα για να εξετάσουν, μέσω μιτοχονδριακής ανάλυσης (COI), την πληθυσμιακή γενετική δομή σε 334 άτομα του είδους *Cucumaria frondosa*, σε όλο το εύρος εξάπλωσής του. Σύμφωνα με τα αποτελέσματά τους, διακρίνεται υψηλή ποικιλομορφία απλότυπων (0.849-1.000) και νουκλεωτιδίων (0.0045-0.0085), γεγονός που αποδεικνύει υψηλή γενετική ποικιλότητα. Στην συνέχεια, από τα αποτελέσματα των τιμών F_{ST} και AMOVA, οι ερευνητές παρατήρησαν ότι οι πληθυσμοί του βορειοδυτικού Ατλαντικού, που αποτελούν και την πλειοψηφία των δειγματοληψιών του πειράματος, φαίνεται να παρουσιάζουν σημαντική γενετική ποικιλομορφία και μπορούν να θεωρηθούν ως ένα πανμικτικό είδος. Αυτή η μεγάλη συνδεσιμότητα που υπάρχει στους πληθυσμούς οφείλετε στο γεγονός ότι η αναπαραγωγή του *Cucumaria frondosa* διαθέτει πελαγικές λεκιθότροφες προνύμφες μεγάλης διάρκειας παραμονής στην στήλη του νερού. Έτσι, ειδικά με την συμβολή των ρευμάτων που συναντώνται στην περιοχή αυτή, δίνεται η δυνατότητα μεγάλης

διασποράς των προνυμφών και επομένως υψηλή γενετική ροή μεταξύ των πληθυσμών. Γι' αυτό το λόγω οι πληθυσμοί του βορειοδυτικού Ατλαντικού ανήκουν στον ίδιο πληθυσμό (Hamel & Mercier 1996, So et al. 2011).

Αντίθετα, οι πληθυσμοί αυτού του είδους εμφανίζουν μια μικρή γενετική διαφοροποίηση από τον δυτικό προς τον ανατολικό Ατλαντικό. Όμως, αυτοί οι απομακρυσμένοι πληθυσμοί φαίνεται να μοιράζονται ορισμένους κεντρικούς απλότυπους. Το γεγονός αυτό αποκαλύπτει ότι υπάρχει γενετική συνδεσιμότητα μεταξύ τους παράλο που δεν μπορούν να ενταχθούν μαζί. Ένας πιθανός παράγοντας αυτής της σχέσης αποτελεί η γενετική ροή μέσω της διασποράς των προνυμφών από την συμβολή των ρευμάτων. Από μοντέλα που δείχνουν την ιστορική απόκλιση των πληθυσμών, οι ερευνητές θεωρούν ότι η μικρή διαφοροποίηση μπορεί να είναι αποτέλεσμα ιστορικών γεγονότων κατά τις μετακινήσεις του είδους από την παγετώδη περίοδο και την μεταβολή της στάθμης της θάλασσας. Καθώς επίσης, η γενετική σύνδεση μπορεί να επηρεάζεται από διάφορες περιβαλλοντικές επιδράσεις που επιδρούν στις ξεχωριστές περιοχές και πλέον από τις ανθρώπινες δραστηριότητες (Toral-Granda et al. 2008, So et al. 2011).

Προηγούμενες μελέτες έχουν γίνει για την αξιολόγηση της γενετικής δομής άλλων ειδών αυτού του γένους όπως περιγράφεται από τους (Arnt & Smith 1998). Τα *Cucumaria miniata* και *Cucumaria pseudocurata*, είναι δύο είδη που συναντώνται στην βορειοανατολική περιοχή του Ειρηνικού και έχουν διαφορετική αναπαραγωγική στρατηγική, με το πρώτο είδος να διαθέτει πελαγικές προνύμφες ενώ το δεύτερο να εκκολάπτει τα αυγά του με τη μέθοδο κλωσίματος (McEuen 1988, Arnt & Smith 1998). Στο παρόν πείραμα, οι (Arnt & Smith 1998) χρησιμοποίησαν ομοίως μιτοχονδριακή ανάλυση για την εξέταση των διαφορετικών πληθυσμών των δύο ειδών, καλύπτοντας

μια ευρεία γεωγραφική έκταση μεταξύ της Αλάσκας και της Καλιφόρνιας (~2000km). Ξεκινώντας από το είδος *Cucumaria pseudocurata*, βάση των αποτελεσμάτων της μιτοχονδριακής ανάλυσης, οι πληθυσμοί του είδους διαχωρίζονται σε δύο ομάδες και πιο συγκεκριμένα στους βόρειους και νότιους πληθυσμούς, όπως έγινε και με το *Parastichopus californicus*. Το είδος αυτό αναπαράγεται κατά την χειμερινή περίοδο, κατά την περίοδο δηλαδή της δημιουργίας ισχυρών ρευμάτων, κυρίως του βόρειο Ειρηνικού ρεύματος το οποίο όπως αναφέρθηκε χωρίζεται στο βόρειο ρεύμα της Αλάσκας και το νότιο ρεύμα της Καλιφόρνιας, με αποτέλεσμα της μειωμένης γενετικής ποικιλότητας. Μια άλλη πιθανή συμβολή στην γενετική διαφοροποίηση των πληθυσμών μπορεί να προέρχεται στα ιστορικά γεγονότα, κατά την περίοδο των παγετώνων του πλειστόκαινου, που οδήγησαν στην εξάπλωση του είδους και την απομόνωση μεταξύ των απομακρυσμένων πληθυσμών (Rutherford 1973, Arnt & Smith 1998).

Αντίθετα, το *Cucumaria miniata*, φαίνεται να χαρακτηρίζεται από τους ερευνητές ως πανμικτικό είδος. Παρατηρείται από τα αποτελέσματά ότι δεν παρουσιάζουν γενετική δομή μεταξύ των πληθυσμών, αλλά σημαντική γενετική ποικιλότητα και συνδεσιμότητα μεταξύ τους. Αυτό οφείλεται στο γεγονός ότι έχουν διαφορετική περίοδο αναπαραγωγής και πελαγικές προνύμφες όπου με την επίδραση των ρευμάτων παρουσιάζουν υψηλή γενετική ροή σε όλη την έκταση εξάπλωσής τους (McEuen 1988, Arnt & Smith 1998)

8.3 Πληθυσμιακή γενετική δομή εμπορικών ειδών που ανήκουν στην οικογένεια *Holothuriidae* και συναντώνται στον Ινδο-Ειρηνικό ωκεανό

Συνεχίζοντας την ανασκόπηση των ειδών που κατανέμονται στον Ινδο-Ειρηνικό Ωκεανό, το επόμενο είδος που θα αναφερθεί είναι το *Holothuria atra*. Αυτό το θαλάσσιο αγγούρι διαθέτει, ομοίως με το *Stichopus chloronotus*, παρόμοιες διαδικασίες στον αναπαραγωγικό του κύκλο, δηλαδή μπορεί να αναπαραχθεί ασεξουαλικά με διχοτόμηση και σεξουαλικά με την παραγωγή προνυμφών με μεγάλη διάρκεια παραμονής στο νερό (Chao et al. 1994, Uthicke et al. 1998, Laxminarayana 2006, Skillings et al. 2011). Τα αποτελέσματα για την γενετική δομή πληθυσμών αυτού του είδους, σε έρευνα που διεξήγαγαν οι (Uthicke et al. 1998), μοιάζουν αρκετά με αυτά του *Stichopus chloronotus* που μελέτησαν οι (Uthicke et al. 1999), στην περιοχή του Μεγάλου Κοραλλιογενούς υφάλου στην Αυστραλία. Λόγω των ίδιων παραμέτρων αλλά και σημείων δειγματοληψιών (με ένα επιπρόσθετο σημείο στο *Holothuria atra*, σε νησί πλησίον της ηπείρου) και τη χρήση αλλοενζύμων στα δύο πειράματα, φαίνεται η ομοιότητα που παρουσιάζουν αυτά τα δύο είδη στην γενετική δομή. Επομένως ήταν αναμενόμενο και για τους πληθυσμούς του *Holothuria atra* να εμφανίζουν διαφοροποίηση μεταξύ των περιοχών, κοντά της ηπείρου και των πιο απομακρυσμένων, μικρών αποστάσεων. Επίσης και εδώ υπάρχει κυριαρχία των αρσενικών ατόμων, που είναι πιο απομονωμένα και έχουν μικρότερη γενετική ποικιλότητα αφού βασίζονται στην διαδικασία της ασεξουαλικής αναπαραγωγής, λόγω της παρεμπόδισης της μικρής γενετικής ροής, από τη συνεισφορά των θηλυκών ατόμων, εξαιτίας των υδρογραφικών παραμέτρων, όπως ρευμάτων που διαπερνούν μεταξύ των υφάλων (Uthicke et al. 1998).

Η μελέτη της γενετικής ποικιλότητας του *Holothuria atra* μεταξύ μικρών αποστάσεων, μπορεί να διαφέρει όπως αναφέρθηκε εξαιτίας των ωκεανογραφικών επιδράσεων (Uthicke et al. 1998, López et al. 2017). Όπως αναφέρθηκε στα προηγούμενα είδη για την περιοχή του Μεγάλου Κοραλλιογενούς Υφάλου στην Αυστραλία αλλά και στην Οκινάουα, η επίδραση των ρευμάτων μπορεί να επηρεάσει σημαντικά την γενετική ροή και επομένως την γενετική ποικιλότητα των πληθυσμών των διαφορετικών ειδών (Uthicke et al. 1998, Uthicke et al. 1999, Soliman et al. 2016). Το ίδιο φαινόμενο παρατηρείται και στην έρευνα των (López et al. 2017), από την εξέταση της γενετικής δομής του *Holothuria atra* στην περιοχή Φίτζι, με την χρήση μιτοχονδριακού DNA (COI). Η μελέτη έλαβε χώρα σε τέσσερις περιοχές των νησιών Φίτζι με σχεδόν οριζόντια κατανομή, μέσω των οποίων διαπερνά το ωκεάνιο ρεύμα Bligh Water. Παρά τις μικρές αποστάσεις που παρουσιάζουν οι περιοχές, τα αποτελέσματα από την ποικιλομορφία των απλότυπων, έδειξαν ότι οι πληθυσμοί αυτοί, εμφανίζουν μια διαφοροποίηση στην γενετική ποικιλότητα η οποία αυξάνεται από τα ανατολικά προς τα δυτικά. Οι πληθυσμοί λοιπόν, είναι γενετικά συνδεδεμένοι μεταξύ τους, καθώς διαθέτουν ορισμένους σταθερούς απλότυπους, αλλά διαφέρουν στην γενετική ποικιλότητα εξαιτίας της συμβολής του ωκεάνιου ρεύματος που κατευθύνει την διασπορά των προνυμφών και επομένως την γενετική ροή (López et al. 2017).

Σε μια πιο ευρεία έρευνα της γενετικής σχέσης των πληθυσμών του *Holothuria atra*, που αναφέρεται σε πιο βόρειες γεωγραφικές περιοχές σε σχέση με τις προηγούμενες έρευνες, γίνεται πάλι εμφανής η γενετική δομή που υπάρχει σε μικρές γεωγραφικές αποστάσεις αλλά και σε μεγαλύτερες. Πιο συγκεκριμένα, οι (Skillings et al. 2011), χρησιμοποίησαν μιτοχονδριακό DNA (COI) για την σύγκριση των πληθυσμών ευρείας εξάπλωσης αυτού του είδους, κυρίως σημεία δειγματοληψιών της

Χαβάης αλλά και επιπρόσθετων περιοχών όπως οι Νήσοι Λάιν μέχρι και την Οκινάουα. Σημαντικό εύρημα των αποτελεσμάτων τους αποτελεί το γεγονός ότι οι πληθυσμοί στην Χαβάη διακρίνονται σε δυο ομάδες, την βορειοδυτική και την ανατολική. Οι πληθυσμοί είναι αρκετά απομονωμένοι μεταξύ τους αν και από τα δεδομένα των απλότυπων, δείχνουν μια μικρή συνδεσιμότητα μεταξύ τους όπως και μεταξύ των Νήσων Λάιν. Η ποικιλομορφία βέβαια, αυξάνεται από τον δυτικό Ειρηνικό προς τον ανατολικό, καθώς παρατηρείται μικρός αριθμός απλότυπων στην Οκινάουα ($h=0.51-0.66$), όπως είχε δείξει και προηγούμενη έρευνα, σε σχέση με την πληθώρα της Χαβάης ($h=0.75-0.90$), αλλά δεν συσχετίζονται μεταξύ τους (Skillings et al. 2011, Soliman et al. 2016).

Αντίθετα, παρατηρείται η εμφάνιση μερικών απλότυπων μεταξύ της Οκινάουα και των Νήσων Λάιν, που βρίσκονται σε μια μεγάλη γεωγραφική απόσταση. Η ποικιλομορφία των νουκλεοτιδίων, φέρει αντίθετα αποτελέσματα μεταξύ των δύο πρώτων συγκρίσεων και υποθέτουν πως πιθανόν να έχει προηγηθεί κάποια σειρά μεταλλάξεων στην πάροδο του χρόνου. Αυτή η απομόνωση στους πληθυσμούς της Χαβάης ενδεχομένως είναι αποτέλεσμα ωκεανογραφικών επιδράσεων που αποτρέπουν την γενετική ροή προς αυτή την κατεύθυνση ή εξαιτίας ιστορικών γεγονότων που δημιούργησαν βιογεωγραφικούς φραγμούς μεταξύ των πληθυσμών. Όμως, ο συνδετικός κρίκος, όπως αναφέρουν οι ερευνητές, όλων των περιοχών φαίνεται να αποτελούν οι Νήσοι Λάιν (και συγκεκριμένα το νησί Kingman) μέσω της διασποράς προς όλες τις κατευθύνσεις ακόμα και στις γεωγραφικά απομακρυσμένες περιοχές. Έτσι οι πληθυσμοί μπορεί να παρουσιάζουν γενετική δομή αλλά διατηρούν μια συνδεσιμότητα μεταξύ τους (Uthicke et al. 2009, Skillings et al. 2011).

Οι (Skillings et al. 2014) μελετώντας την γενετική δομή των ειδών *Holothuria atra* και *Holothuria whitmaei*, παρατήρησαν την διαφορά που εμφανίζουν αυτά τα δύο είδη στην περιοχή της Χαβάης με την χρήση μιτοχονδριακού δείκτη. Όπως αναφέρθηκε και προηγουμένως από τους (Skillings et al. 2011), το *Holothuria atra* εμφανίζει γενετική δομή χωρίζοντας τους πληθυσμούς του είδους σε δυο περιοχές της Χαβάης. Τα δύο είδη όπως αναφέρουν οι ερευνητές, ενώ μοιάζουν πολύ και έχουν και οι δύο πελαγικές προνύμφες εμφανίζουν μια ιδιαιτερότητα στην γενετική δομή των πληθυσμών, με το *Holothuria whitmaei* να παρουσιάζει ομοιόμορφη εξάπλωση και τους πληθυσμούς του να είναι γενετικά συνδεδεμένοι σε όλο την περιοχή της Χαβάης μοιράζοντας τρεις κοινούς απλότυπους. Δεν είναι πλήρως κατανοητός ο λόγος αυτής της διαφοροποίησης αλλά υποθέτουν ότι μπορεί να οφείλεται σε μικρές διαφορές των ενδαιτημάτων, στην εξελικτική ιστορία ή στη διαφορά μεγέθους των πληθυσμών των δύο ειδών (Shiell & Uthicke 2006, Skillings et al. 2014).

Παρόμοιος διαχωρισμός μεταξύ των πληθυσμών στην Οκινάουα, φαίνεται και για το *Holothuria edulis*. Αυτό το είδος διαθέτει ευρεία εξάπλωση στην περιοχή του Ινδο-Ειρηνικού και η αναπαραγωγή αυτού του είδους μπορεί να γίνει ασεξουαλικά και σεξουαλικά (Uthicke 1997, Soliman et al. 2016). Εστιάζοντας για μια ακόμη φορά στην περιοχή της Οκινάουας, οι (Soliman et al. 2016), διερεύνησαν αυτή την φορά την γενετική δομή των πληθυσμών του *Holothuria edulis* και όπως και πριν με βάση την μιτοχονδριακή ανάλυση (COI & 16S rRNA) και με πυρηνικό DNA (histone H3) σε 6 πληθυσμούς γύρω από το νησί. Όπως παρουσιάζεται και πάλι από τα αποτελέσματα, υπάρχει διαχωρισμός των πληθυσμών, από τις συγκρίσεις των τιμών μεταξύ των ζευγών F_{ST} και AMOVA, σε δυτική και ανατολική ομαδοποίηση παρά την μικρή γεωγραφική απόσταση. Ακόμα, οι πληθυσμοί της δυτικής περιοχής φέρουν μεγαλύτερη

ποικιλομορφία απλότυπων (Δυτικοί: COI=hd= 0.69 και 16S=hd= 0.67, Ανατολικοί: COI=hd= 0.40 και 16S=hd= 0.21). Το γεγονός αυτό ενδεχομένως να ερμηνεύεται όπως και πριν στην κυκλοφορία του ρεύματος Kuroshio στην δυτική μεριά του νησιού που ενισχύει την διασπορά των προνυμφών και επομένως την γενετική ροή μεταξύ των πληθυσμών. Αντίθετα, στην ανατολική πλευρά έχουν μικρότερη γενετική ποικιλότητα. Σε αυτή την περίπτωση, οι πληθυσμοί είναι διαχωρισμένοι πιθανόν λόγω του μεγαλύτερου βαθμού της ασεξουαλικής αναπαραγωγής για την διατήρηση των πληθυσμών τους. Επομένως, η γενετική δομή που παρουσιάζεται στην Οκινάουα μεταξύ μικρών αποστάσεων, μπορεί να οφείλεται πέρα από φυσικούς παράγοντες, στους οποίους προσαρμόζονται οι πληθυσμοί και σε χαρακτηριστικά ιστορικών μεταβολών κατά τον Πλειστόκαινο (Soliman et al. 2016).

Το *Holothuria nobilis*, είναι είδος ευρείας εξάπλωσης στον Ινδο-Ειρηνικό Ωκεανό και σημαντικό, όπως και όλα τα υπόλοιπα είδη που αναφέρθηκαν, στις εμπορικές συναλλαγές (Uthicke & Benzie 2000, Uthicke & Benzie 2003, Toral-Granda et al. 2008). Για την πληθυσμιακή ανάλυση αυτού του είδους, οι (Uthicke & Benzie 2003) χρησιμοποίησαν μιτοχονδριακή ανάλυση (COI) σε πληθυσμούς που τοποθετούνται στην δυτική Αυστραλία και ανατολικά σε υφάλους της βόρειας περιοχής του Μεγάλου Κοραλλιογενή Υφάλου αλλά και μερικών περιοχών της Θάλασσας των Κοραλλιών. Από τα αποτελέσματά τους (AMOVA, F_{ST} και άλλων στατιστικών προγραμμάτων για ένδειξη συμβολής ιστορικών παραμέτρων, όπως το NCA: Nested clade analyses), συμπέραναν πως οι πληθυσμοί είναι γενετικά συνδεδεμένοι και διαθέτουν υψηλή ποικιλομορφία απλότυπων (hd= 0.942). Τα αποτελέσματα αυτά συνάδουν με παλιότερη έρευνα ίδιων σημείων δειγματοληψιών, με βάση την ανάλυση αλλοενζύμων. Η γενετική σχέση που εμφανίζουν οι πληθυσμοί οφείλεται στην ικανότητα διασποράς των

προनुμφών, μεγάλης διάρκειας παραμονής, δημιουργώντας ένα πανμικτικό είδος σε αυτή την ευρεία έκταση. Τα στατιστικά αποτελέσματά τους, φανερώνουν ότι το *Holothuria nobilis* δεν έχει επηρεαστεί από τις ιστορικές μεταβολές κατά την διάρκεια του Πλειστόκαινου, με τις παγετώδεις περιόδους και τις μεταβολές στην στάθμη της θάλασσας, καθώς υπήρχε γρήγορη επανάκαμψη αυτών λόγω της μεγάλης γενετικής ροής (Uthicke & Benzie 2000, Uthicke & Benzie 2003).

Αντίθετα με το *Holothuria nobilis*, το *Holothuria scabra*, είδος με δύο χρωματικές παραλλαγές και με ευρεία εμφάνιση κι αυτό στον Ινδο-Ειρηνικό ωκεανό, παρουσιάζει σημαντική γενετική διαφοροποίηση μεταξύ των πληθυσμών ανάλογα την γεωγραφική του θέση, παρόλο που διαθέτει πελαγικές προνύμφες (Uthicke & Benzie 1999, Uthicke & Benzie 2001, Uthicke & Purcell 2004). Όπως οι (Uthicke & Benzie 1999) και (Uthicke & Benzie 2001) με παλιότερα πειράματα έτσι και οι (Uthicke & Purcell 2004) σε μια ευρεία μελέτη που έκαναν για την γενετική συσχέτιση των πληθυσμών του *Holothuria scabra*, όλοι στηριζόμενοι στην χρήση αλλοενζύμων, κατέληξαν στο συμπέρασμα ότι οι πληθυσμοί διαχωρίζονται ανάλογα την απόσταση, την τοπογραφία της εκάστοτε περιοχής καθώς επίσης της μεγάλης συμβολής των ρευμάτων. Πιο αναλυτικά, οι (Uthicke & Purcell 2004) μελετώντας 5 πληθυσμούς κατά μήκος της Νέας Καλυδωνίας, παρατήρησαν ότι οι τέσσερις πληθυσμοί που βρίσκονταν σε ένα ανοιχτό σύστημα ήταν γενετικά πιο συνδεδεμένοι μεταξύ τους. Ο ένας πληθυσμός που απείχε γενετικά από τους άλλους ήταν αποτέλεσμα περιορισμού της διασποράς των προνυμφών εξαιτίας της κλειστής τοποθεσίας του (λιμνοθάλασσα) καθώς και υδροδυναμικών επιδράσεων όπως οι κυκλώνες που απομόνωναν ακόμα περισσότερο τον πληθυσμό αυτόν. Το ίδιο φαινόμενο ευθύνεται και για τους

πληθυσμούς στα νησιά Σολομώντα, που παρά την μικρή απόσταση εμφανίζουν γενετική δομή (Uthicke & Benzie 2001, Uthicke & Purcell 2004).

Συγκρίνοντας μεγαλύτερες αποστάσεις, μεταξύ των περιοχών που αναφέρθηκαν αλλά και άλλων όπως του πορθμού Τόρες, τις δυτικές περιοχές της Αυστραλίας (Knocker Bay) μέχρι το Μπαλί αλλά και ανατολικών περιοχών της ηπείρου (Upstart Bay & Hervey Bay), παρουσιάζουν κάποια γενετική απόκλιση. Από τα αποτελέσματα των αναλύσεων (F_{ST} , UPGMA δενδρόγραμμα και συχνότητα αλληλόμορφων), οι κοντινοί πληθυσμοί του Harvey Bay μπορούν να θεωρηθούν σαν ένα είδος παρά τις χρωματικές διαφορές και παρουσιάζουν μια γενετική συνδεσιμότητα με τους απομακρυσμένους πληθυσμούς της Νέας Καλυδωνίας. Αντίστοιχη συσχέτιση, υπάρχει μεταξύ των πληθυσμών του πορθμού Τόρες και των νησιών του Σολομώντα παρά την μεγάλη τους απόσταση. Οι υπόλοιποι πληθυσμοί των περιοχών που αναφέρθηκαν είναι περισσότερο απομονωμένοι. Όλες αυτές οι διαφορές πιθανότατα οφείλονται στις μεγάλες γεωγραφικές αποστάσεις μεταξύ των περιοχών, της τοπογραφίας αλλά και των ωκεανογραφικών ρευμάτων που επηρεάζουν την γενετική ροή μεταξύ των πληθυσμών. (Uthicke & Benzie 1999, Uthicke & Benzie 2001, Qu & Lindstrom 2002, Uthicke & Purcell 2004).

Επιπλέον, σε αντίθεση με τους πληθυσμούς του *Holothuria nobilis*, που παρά τις αποστάσεις παρουσιάζουν σημαντική γενετική συνδεσιμότητα, οι πληθυσμοί του *Holothuria scabra* φέρουν διαφορές πιθανόν εξαιτίας της μικρότερης διάρκειας των πελαγικών προνυμφών καθώς και λόγω των σημείων δειγματοληψιών. Οι απομακρυσμένοι ύφαλοι από την ήπειρο στο πρώτο είδος και οι παράκτιες περιοχές της Αυστραλίας στο δεύτερο είδος, εμφανίζουν διαφορετικές επιδράσεις στα

ωκεανογραφικά χαρακτηριστικά και επομένως στην σχέση των μεταξύ τους πληθυσμών (Uthicke & Benzie 2000, Uthicke & Purcell 2004).

Σε μεταγενέστερη έρευνα για το *Holothuria scabra*, που διεξήχθη από τους (Ravago-Gotanco & Kim 2019), οι ερευνητές μελέτησαν την γενετική δομή 15 πληθυσμών κεντρικά και γύρω από τις Φιλιππίνες, χρησιμοποιώντας μικροδορυφορικούς δείκτες. Όπως και στις προηγούμενες μελέτες των (Uthicke & Benzie 2001) & (Uthicke & Purcell 2004) που έδειξαν γενετική διαφοροποίηση μεταξύ κοντινών τοποθεσιών, έτσι και εδώ οι αναλύσεις τους έδειξαν σημαντική διαφοροποίηση των πληθυσμών σε 6 υποδιαιρέσεις. Η μεγαλύτερη γενετική ποικιλότητα εμφανίζεται στους κεντρικούς πληθυσμούς των Φιλιππίνων ($F_{ST}=0.002$) οι οποίοι χαρακτηρίζονται ως πανμικτικό είδος, ενώ οι υπόλοιπες περιφερειακές ομάδες πληθυσμών παρουσιάζουν σημαντική απόκλιση, από τη σύγκριση των ζευγών F_{ST} , μεταξύ όλων των ομάδων ($F_{ST}=0.016$). Η Φιλιππίνες είναι μια περιοχή που περιβάλλεται από πέντε θάλασσες και υπάρχουν έντονες ωκεανογραφικές επιδράσεις. Αυτές καθορίζουν σημαντικά τον βαθμό της γενετικής ροής και κατ' επέκταση την διαφοροποίηση των πληθυσμών. Επιπλέον, σύμφωνα με τους ερευνητές, η γενετική δομή που εμφανίζεται στους περιφερειακούς πληθυσμούς φαίνεται να είναι αποτέλεσμα ιστορικών μετακινήσεων των πληθυσμών κατά την περίοδο του Πλειστόκαινου, όπου λόγω της τοπογραφίας και της ισχυρής επίδρασης των ρευμάτων αποτέλεσαν τροχοπέδη και να οδήγησαν στην υποδιαίρεση του πληθυσμού (Qu & Lindstrom 2002, Ravago-Gotanco & Kim 2019).

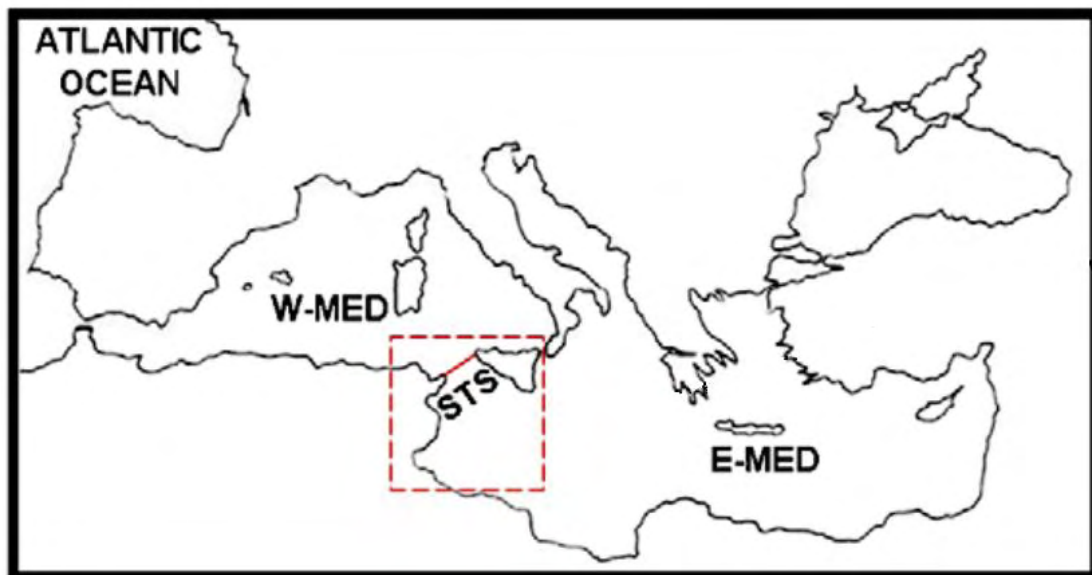
9. Μεσόγειος θάλασσα

9.1 Ιστορική αναδρομή

Πριν τον σχηματισμό της Μεσογείου θάλασσας, υπήρχε ένα ανοιχτό θαλάσσιο σύστημα, όπου η Ευρώπη και η Αφρική ήταν δυο απομακρυσμένες ήπειροι, το οποίο αποτελούσε την θάλασσα της Τηθύος. Κατά την περίοδο εκείνη οι θαλάσσιοι οργανισμοί βρίσκονταν σε μεγάλη αλληλεπίδραση μεταξύ τους καθώς δεν υπήρχαν γεωγραφικά όρια να τους χωρίζουν. Κατά τα τέλη του Μειόκαινου, με την κίνηση των τεκτονικών πλακών, η ανοιχτή αυτή θάλασσα εξαφανίστηκε προκαλώντας σημαντικές αλλαγές τόσο στο περιβάλλον όσο και στην θαλάσσια πανίδα. Η κατάληξη αυτών των γεωλογικών σχηματισμών είχαν σαν αποτέλεσμα την δημιουργία της Μεσογείου θάλασσας, με την απομόνωση πολλών οργανισμών στην κλειστή αυτή περιοχή. Επίσης, εξαιτίας αυτών των σχηματισμών, δημιουργήθηκαν δύο κύριες υποπεριοχές, η δυτική και ανατολική λεκάνη της Μεσογείου, λόγω της ρηχής κορυφογραμμής που συναντάται μεταξύ του στενού της Σικελίας και της Τυνησίας (Εικ. 17, Hsü et al. 1977, Harzhauser et al. 2002, Mejri et al. 2009, Coll et al, 2010).

Η Μεσόγειος υπέστη πολλές μεταβολές στην πάροδο των χρόνων, εξαιτίας των κλιματικών φαινομένων (παγετωδών και θερμών περιόδων), ειδικά όσον αφορά τις μεταβολές στην στάθμη της θάλασσας. Ένα σημαντικό φαινόμενο που επηρέασε και την εξέλιξη των οργανισμών είναι η μερικώς ή πλήρης αποστράγγιση της θάλασσας, μέσω της εξάτμισης, κατά τη διάρκεια της Μεσσηνιακής κρίσης αλατότητας (5.33 εκατ. χρόνια πριν). Στην περίοδο αυτή, η Μεσόγειος διαχωρίστηκε από τον Ατλαντικό ωκεανό. Η μείωση της στάθμης της θάλασσας οδήγησε στην αύξηση της αλατότητας,

ενώ η περιορισμένη κυκλοφορία του νερού είχε σαν αποτέλεσμα να επιφέρει ανοξικές συνθήκες στα βαθύτερα στρώματα επηρεάζοντας την ανάπτυξη πολλών οργανισμών. Με το τέλος αυτής της περιόδου, ακολουθεί το ‘γέμισμα’ της Μεσογείου κατά την περίοδο του Πλειόκαινου, από τον Ατλαντικό ωκεανό (δυτική πλευρά της Μεσογείου), μέσω του στενού του Γιβραλτάρ, προκαλώντας την είσοδο πολλών ειδών στην περιοχή. Σήμερα, στη Μεσόγειο θάλασσα γίνεται η είσοδος επιπρόσθετων ειδών (Λεσσειμιοί μετανάστες), προερχόμενα από τον Ινδο-Ειρηνικό ωκεανό μέσω της διώρυγας του Σουέζ, προσβάλλοντας σημαντικά τους οικοτόπους και τις κοινότητες των οργανισμών. Τα ιστορικά περιβαλλοντικά γεγονότα και οι προσαρμογές των ειδών συνέβαλαν σημαντικά στην εξέλιξή τους και στη διαμόρφωση της βιοποικιλότητας της Μεσογείου καθώς και στην γενετική δομή των πληθυσμών (Hsü et al. 1977, Harzhauser et al. 2002, Lambeck et al. 2002, Duggen et al. 2003, Domingues et al. 2005, Patarnello et al. 2007).



Εικόνα 17. Σημείο ρηγής κορυφογραμμής που συναντάται μεταξύ της Σικελίας και της Τυνησίας (STS) και διαχωρισμού της Μεσογείου σε δυτικής (W-MED) και ανατολική (E-MED) λεκάνη. Η εικόνα πάρθηκε από τους (Mejri et al. 2009) με μικρές τροποποιήσεις.

Η σημερινή Μεσόγειος είναι μια περιοχή με μεγάλη οικολογική προτεραιότητα παγκοσμίως και περιέχει σημαντικά θαλάσσια και παράκτια σημεία βιοποικιλότητας (hotspot). Αντιπροσωπεύοντας λιγότερο από το 1% της παγκόσμιας επιφάνειας των ωκεανών, η λεκάνη της Μεσογείου είναι ένα από τα πιο πλούσια μέρη όσον αφορά την ποικιλία οργανισμών, φιλοξενώντας σχεδόν το 20% της παγκόσμιας θαλάσσιας βιοποικιλότητας με υψηλά επίπεδα ενδημισμού. Επίσης, αποτελεί σημαντική περιοχή αναπαραγωγής πολλών ειδών, όπως για παράδειγμα των θαλάσσιων χελωνών, φώκιας και λευκού καρχαρία, ενώ ακόμα, μεγάλη σημασία αποτελεί και η πανίδα που καλύπτει τον θαλάσσιο πυθμένα αλλά και οι караλλιογενείς σχηματισμοί στα βαθύτερα στρώματα. Δυστυχώς όμως πολλά από αυτά τα είδη απειλούνται. Οι παράγοντες που συμβάλλουν σε αυτή την απειλή οφείλονται κυρίως σε ανθρωπογενείς δραστηριότητες αλλά και σε περιβαλλοντικές διαταραχές που θα αναφερθούν σε επόμενο κεφάλαιο (Cuttelod et al, 2008, Coll et al, 2010 Gabrié et al, 2012).

9.2 Ρεύματα και επιφανειακή κυκλοφορία

Οι περισσότεροι βενθικοί οργανισμοί διαθέτουν πελαγικές προνύμφες και η ικανότητα διασποράς παίζει καθοριστικό ρόλο στον προσδιορισμό της δυναμικής των πληθυσμών και της γενετικής τους δομής. Κύριος παράγοντας μετακίνησης και διασποράς των προνυμφών στο περιβάλλον, όπως έχει αναφερθεί και σε προηγούμενο κεφάλαιο, αποτελούν οι ωκεανογραφικές συνθήκες, για παράδειγμα η κίνηση των ρευμάτων. Η κατανόηση αυτών των κινήσεων είναι σημαντικές για την εξακρίβωση των φυσικών φραγμών που δημιουργούνται και κατ' επέκταση στη συνδεσιμότητα των

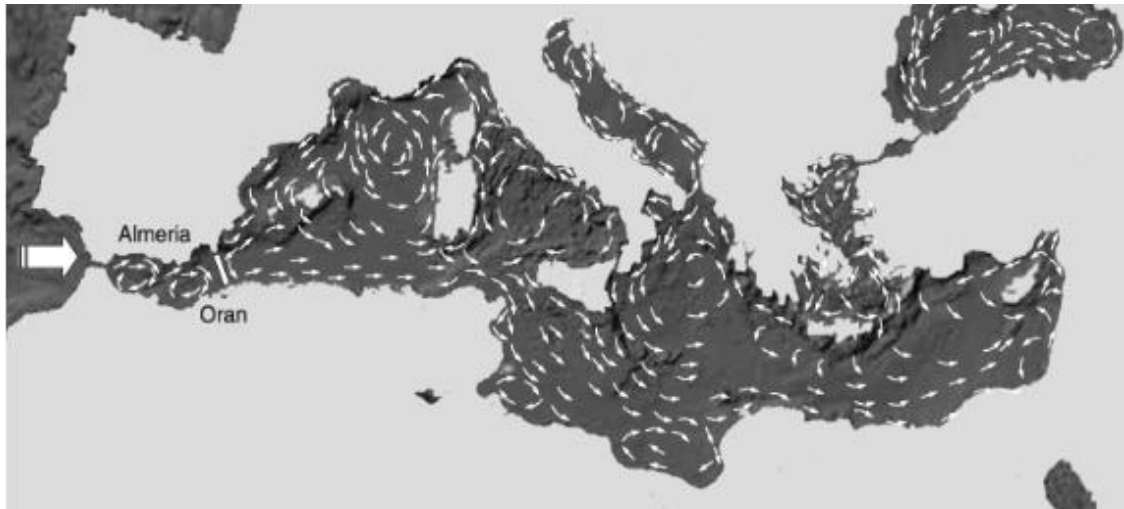
διαφορετικών πληθυσμών των ειδών. Επίσης, σε συνδυασμό με τα ιστορικά γεγονότα που αναφέρθηκαν, μπορούν να δοθούν απαντήσεις στις φυλογεωγραφικές διαφορές που συναντώνται μεταξύ των πληθυσμών (Patarnello et al. 2007, Palero et al. 2008, Watson et al. 2011). Στη συνέχεια γίνεται αναφορά στα πιο επικρατέστερα συστήματα επιφανειακής κυκλοφορίας της Μεσογείου.

Η Μεσόγειος θάλασσα είναι μια ημίκλειστη περιοχή που επηρεάζεται σημαντικά από τις περιβαλλοντικές μεταβολές. Η επιφανειακή κυκλοφορία της Μεσογείου οφείλεται κατά κόρων στην εισροή του Ατλαντικού νερού, στην δυτική πλευρά της, μέσω του στενού του Γιβραλτάρ, καθώς επηρεάζεται από επιπρόσθετους παράγοντες, όπως η εξάτμιση (σημαντικός παράγοντας για εξισορρόπηση της διαφοράς στα επίπεδα της θάλασσας μεταξύ Ατλαντικού και Μεσογείου), δημιουργώντας διαφορετικά καθεστάτα κυκλοφορίας εποχιακά και διαχρονικά. Η εισροή του Ατλαντικού νερού, κινείται προς την ανατολική Μεσόγειο διαπερνώντας το στενό μεταξύ της Σικελίας και της Τυνησίας, το οποίο όπως αναφέρθηκε αποτελεί σημείο διαχωρισμού της Μεσογείου σε ανατολική και δυτική λεκάνη (Εικ. 18, Roussenon et al. 1995, Pinardi & Masetti 2000, Robinson et al. 2001, Millot 2005).

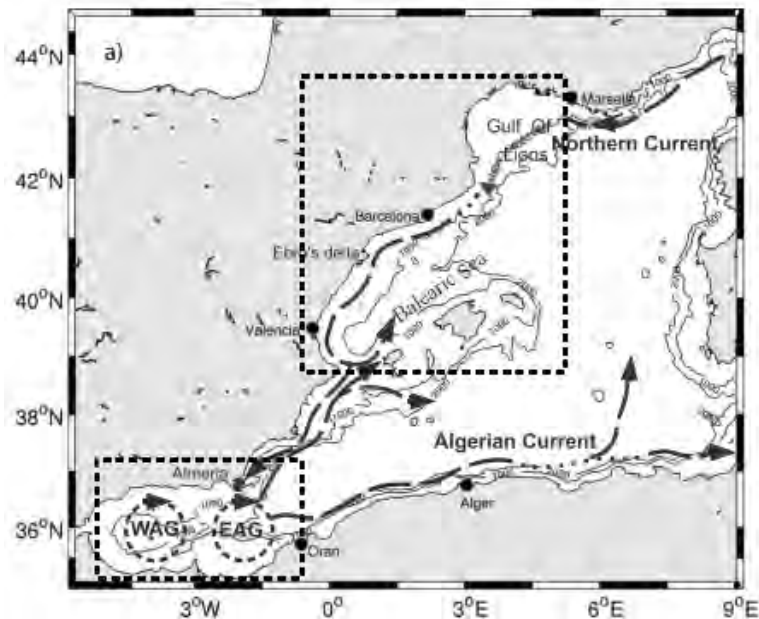
Με την εισροή του νερού στην Μεσόγειο και την μετέπειτα κυκλοφορία, δημιουργούνται πολλές διαφορετικές διαδρομές που επηρεάζουν σημαντικά και την συνδεσιμότητα των οργανισμών. Στην ανατολική πλευρά της Μεσογείου, στην θάλασσα του Αλμποράν, δημιουργούνται δυο κυκλωνικές κινήσεις του νερού, που ανάλογα την εποχή έχουν και διαφορετική ισχύ. Στην συνέχεια, τα επιφανειακά ύδατα ακολουθούν δύο κατευθύνσεις, μία κατά μήκος της Αφρικής, που σχηματίζει το ρεύμα της Αλγερίας και μία που κινείται προς την βορειοδυτική πλευρά της δυτικής λεκάνης της Μεσογείου, δημιουργώντας το Βαlearιδικό ρεύμα. Μέρος του ρεύματος της

Αλγερίας θα κινηθεί προς το βόρειο κομμάτι της δυτικής λεκάνης, σχηματίζοντας κυκλωνικές κινήσεις των υδάτινων μαζών, μία στο ύψος της δυτικής Κορσικής και μία στην Τυρρηνική θάλασσα. Οι δύο αυτές μάζες νερού, ενώνονται στην βόρεια πλευρά της Κορσικής, σχηματίζοντας το Βόρειο ρεύμα, το οποίο κινείται κατά μήκος της Ευρώπης. Αυτή η μία μάζα είτε θα προχωρήσει νότια ολοκληρώνοντας τον κύκλο της στην δυτική πλευρά της λεκάνης, είτε αναμιγνύεται με το Βαlearιδικό ρεύμα που προκύπτει από την εισροή του Ατλαντικού (Εικ. 19, Roussenon et al. 1995, Pinardi & Masetti 2000, Robinson et al. 2001, Millot 2005, Watson et al. 2011, Sayol et al. 2013).

Με το πέρασμα του ρεύματος από το στενό της Σικελίας-Τυνησίας, το Ατλαντικό ρεύμα συνεχίζει να κινείται από την νότια πλευρά της Μεσογείου, σχηματίζοντας όμως πολλές διακλαδώσεις. Κυκλωνικές κινήσεις του νερού δημιουργούνται στην Τυνησία και την Λιβύη, καθώς και στην δυτική πλευρά του Λίβανου. Το ρεύμα, στη συνέχεια περνάει από την Τουρκία στο Αιγαίο πέλαγος και χωρίζεται στο βορειοδυτικό και νοτιοδυτικό ρεύμα. Το πρώτο, συνεχίζει το ταξίδι του παράλληλα στην Τουρκία, ενώ το δεύτερο, μη έχοντας καταφέρει να διανύσει την βόρεια πλευρά της Κρήτης, επιστρέφει προς την ανατολή. Το νερό που εξέρχεται από το Αιγαίο πέλαγος διαπερνά το στενό μεταξύ της Πελοποννήσου και της Κρήτης. Ακολούθως, κατευθύνεται προς το Ιόνιο πέλαγος και την Αδριατική θάλασσα, ενώ επιστρέφει τελικά προς την Σικελία ολοκληρώνοντας σε αυτό το σημείο τον κύκλο του. Κυκλωνική κίνηση σχηματίζεται στο Ιόνιο πέλαγος λόγω των ανοδικών και καθοδικών κινήσεων του νερού και του Ατλαντικού ρεύματος που διέρχεται στην λεκάνη (Εικ. 18, Roussenon et al. 1995, Pinardi & Masetti 2000, Robinson et al. 2001, Millot 2005).



Εικόνα 18. Απεικόνιση των κύριων ρευμάτων που σχετίζονται με την κυκλοφορία του νερού στη Μεσόγειο. Το βέλος δείχνει την είσοδο νερού από τον Ατλαντικό ωκεανό από το στενό του Γιβραλτάρ (Patarnello et al. 2007).



Εικόνα 19. Απεικόνιση κύριων ρευμάτων που συναντώνται στην δυτική λεκάνη της Μεσογείου. WAG (Western Alboran Gyre), EAG (Eastern Alboran Gyre), AC (Algerian Current), NC (Northern Current), BC (Balearic Current) (Sayol et al. 2013).

9.3 Πληθυσμιακή γενετική δομή εμπορικών ειδών θαλάσσιων αγγουριών που συναντώνται στην Μεσόγειο θάλασσα

Αναφορικά με την περιοχή της Μεσογείου θάλασσας, δεν έχουν διεξαχθεί αρκετές έρευνες σχετικές με την πληθυσμιακή γενετική δομή των θαλάσσιων αγγουριών. Πιθανή εξήγηση αυτής της έλλειψης, αποτελεί το γεγονός ότι μόλις τα τελευταία χρόνια τα θαλάσσια αγγούρια κίνησαν το ενδιαφέρον των ερευνητών. Αρχίζοντας την ανασκόπηση, οι (Rodrigues et al. 2015) εστίασαν την μελέτη τους στο είδος *Holothuria arguinensis*, και εξέτασαν την γενετική δομή των πληθυσμών με τη χρήση μιτοχονδριακής ανάλυσης (COI & 16S). Τα σημεία δειγματοληψίας των πληθυσμών είναι κυρίως στην μεριά του Ατλαντικού (λιμνοθάλασσα Ria Formosa και παράκτιων περιοχών της νότιας Πορτογαλίας) και ένα να τοποθετείται στην δυτική πλευρά της Μεσογείου. Από την ανάλυση των αποτελεσμάτων (F_{ST} , exact test, AMOVA) και των δύο δεικτών, οι ερευνητές, συμπέραναν πως όλοι οι πληθυσμοί *Holothuria arguinensis* είναι γενετικά συνδεδεμένοι παρά την διαφορετική τους γεωγραφική θέση. Αντίθετα με άλλες συγκριτικές έρευνες που αναφέρθηκαν για σύγκριση κλειστών με ανοιχτών περιοχών, το συγκεκριμένο είδος δεν φαίνεται να περιορίζεται από άλλους παράγοντες και επομένως δεν οδηγείται σε απομόνωση. Έχοντας πελαγικές προνύμφες, η διασπορά τους ευνοείται σε αυτήν την περίπτωση από τις ωκεανογραφικές συνθήκες, όπως τις παλίρροιες και τα ρεύματα, με αποτέλεσμα να παρουσιάζεται γενετική ποικιλομορφία σε όλα τα σημεία εξέτασης (Rodrigues et al. 2015, Domínguez-Godino & González-Wangüement 2018).

Γενικά υπάρχει μεγάλη ποικιλία απλότυπων, με τον μεγαλύτερο αριθμό να παρουσιάζεται εντός της λιμνοθάλασσας. Αυτό μπορεί να είναι αποτέλεσμα των

διαφορετικών περιβαλλοντικών παραμέτρων (όπως θερμοκρασία και αλατότητα) ή και βιολογικών, που επηρεάζουν την ανάπτυξη των ατόμων. Μοιράζοντας όμως τέτοια στοιχεία με γειτονικούς πληθυσμούς, δίνουν μεγαλύτερη δυνατότητα αντοχής στις μεταβολές που συμβαίνουν και που θα μπορούσαν σε άλλη περίπτωση να τους εξαφανίσουν. Επίσης, το συγκεκριμένο είδος δεν έχει υποστεί μεγάλες μεταλλάξεις πιθανόν λόγω της σύντομης εξελικτικής ιστορίας του. Ενώ μικρές διαφορές μεταξύ των πληθυσμών του Ατλαντικού με της Μεσογείου που εμφανίζουν ενδεχομένως να προκύπτουν από τις διαφορές των οικοτόπων στους οποίους αναπτύσσονται (Borrero-Pérez et al. 2010, Rodrigues et al. 2015).

Παρόμοια αποτελέσματα δείχνουν και οι αναλύσεις των (Vergara-Chen et al. 2010) στην μελέτη της γενετικής ποικιλότητας του *Holothuria polii* στην Ισπανία, μεταξύ της κλειστής περιοχής (λιμνοθάλασσα) Mar Menor και κοντινών ανοιχτών περιοχών της Μεσογείου, με την χρήση ίδιων δεικτών. Όπως και το προηγούμενο είδος έτσι και αυτό αποτελείται από οργανισμούς που παράγουν πελαγικές προνύμφες μεγάλης διάρκειας. Έτσι, με την βοήθεια των υδρογραφικών συνθηκών, που ευνοούν την εξάπλωση στην συγκεκριμένη περίπτωση, υπάρχει μεγάλη διασπορά των προνυμφών και επομένως υψηλή γενετική ροή που συνδέει τους πληθυσμούς. Παρά την κλειστή γεωγραφική του θέση, από τα αποτελέσματα των δεικτών COI και 16S rRNA (F_{ST} , exact test, AMOVA) δεν παρατηρείται σημαντική διαφοροποίηση μεταξύ των πληθυσμών. Φέρουν υψηλή ποικιλία απλότυπων, με ορισμένους να μοιράζονται σε όλες τις περιοχές και μικρή ποικιλία νουκλεοτιδίων καθώς και αρκετούς μοναδικούς απλότυπους οι οποίοι μπορούν να ενισχύσουν την προσαρμοστική τους ικανότητα, ειδικά εντός της λιμνοθάλασσας (μεγαλύτερη παρουσία μοναδικών απλότυπων εντός της περιοχής αυτής). Μικρή διαφορά παρουσιάζεται μόνο στις τιμές F_{ST} (0.0498) του

16S δείκτη μεταξύ των κλειστών και ανοιχτών περιοχών. Αυτή η διαφορά μπορεί να προκύπτει σύμφωνα με τους ερευνητές, είτε πιθανόν λόγω των διαφορετικών τιμών στα ποσοστά μετάλλαξης που χρησιμοποιήθηκαν ή και από την επίδραση της φυσική επιλογής που μπορεί να έχει τροποποιήσει σε μικρό βαθμό το γονιδίωμα εξαιτίας των περιβαλλοντικών επιδράσεων (Vergara-Chen et al. 2010).

Παραμένοντας στην περιοχή της Ισπανίας, οι (Maggi & González-Wangüement 2015) μεγάλωσαν την έκταση του πεδίου της έρευνάς τους, μελετώντας 6 πληθυσμούς του *Parastichopus regalis* καλύπτοντας όλη την παράκτια έκταση της χώρας στην πλευρά της Μεσογείου. Στηριζόμενοι και πάλι σε μιτοχονδριακή ανάλυση, τα αποτελέσματά τους φαίνεται να διαφέρουν σε αυτό το είδος συγκριτικά με το *Holothuria polii*, που αναφέρθηκε, αν και αναφερόμαστε σε ανοιχτό σύστημα και μεγαλύτερων αποστάσεων. Οι πληθυσμοί δείχνουν υψηλή ποικιλία απλότυπων και μικρή ποικιλία νουκλεοτιδίων, όπως είναι και το παραπάνω μοτίβο των πληθυσμών, με μοναδικούς απλότυπους να εμφανίζονται σε όλα τα σημεία. Όμως οι κοντινοί πληθυσμοί (κυρίως στην δυτική περιοχή της Ισπανίας), δείχνουν να έχουν μεγαλύτερη γενετική διαφορά μεταξύ τους σε σχέση με πιο απομακρυσμένους πληθυσμούς (ανατολική Ισπανία). Οι διαφορές αυτές, πιθανόν να οφείλονται στις ωκεανογραφικές επιδράσεις των διαφορετικών σημείων και την παρουσία ή όχι φυσικών φραγμών, κυρίως από ρεύματα και κυκλωνικών κινήσεων το νερού που συναντώνται στην περιοχή με αποτέλεσμα την μείωση ή την ενίσχυση της γενετικής ροής στις διάφορες περιοχές (Maggi & González-Wangüement 2015).

Μια ακόμα σημαντική διαφορά, παρουσιάζεται σε μια περιοχή της Ισπανίας η οποία βρίσκεται κάτω από την επίδραση της αλιευτικής δραστηριότητας. Η αλιεία δεν έχει επηρεάσει μόνο το μέγεθος των αποθεμάτων όπως δείχνουν τα αποτελέσματά τους,

αλλά και την γενετική ποικιλομορφία των πληθυσμών αυτών, κάνοντας τους πιο απομονωμένους αλλά και πιο ευάλωτους σε περιβαλλοντικές αλλαγές (Maggi & González-Wangüement 2015). Στο ίδιο συμπέρασμα κατέληξαν και οι (González-Wangüement et al. 2015), από την εξέταση της γενετικής δομής των *Holothuria polii* και *Holothuria tubulosa* σε δύο περιοχές (Ayvalik: αλιευτική περιοχή, Kusadasi: προστατευμένη περιοχή) της Τουρκίας στην πλευρά του Αιγαίου πελάγους, ανατολική Μεσόγειος. Από μιτοχονδριακή ανάλυση (COI & 16S rRNA), βάση τιμών της ποικιλίας απλότυπων και νουκλεοτιδίων καθώς και των μοναδικών απλότυπων της κάθε περιοχής, είναι εμφανής η διαφορά που σχηματίζεται στην γενετική ποικιλότητα μεταξύ των πληθυσμών. Η μεγάλη εξαγωγή του *Holothuria polii* που φτάνει περίπου το 80% αλλά και η μικρότερη του *Holothuria tubulosa* (20%) στην αλιευτική περιοχή, οδηγούν στην μείωση της γενετικής ποικιλότητας που εμφανίζουν οι πληθυσμοί σε σχέση με την υψηλή ποικιλότητα που παρουσιάζουν στην προστατευμένη περιοχή (González-Wangüement et al. 2015). Έτσι οι πληθυσμοί μπορεί να χάσουν την προσαρμοστική τους ικανότητα και επομένως την διατήρηση των πληθυσμών τους στην πάροδο του χρόνου (Maggi & González-Wangüement 2015, González-Wangüement et al. 2015).

Επιπρόσθετες έρευνες έχουν ασχοληθεί με την σύγκριση της πληθυσμιακής δομής πληθυσμών θαλάσσιων αγγουριών, που αφορούν τον έλεγχο σε όλη την έκταση της Μεσογείου και ειδικά μεταξύ της δυτικής και της ανατολικής λεκάνης. Οι (Gharbi & Said 2011), χρησιμοποίησαν αλλοένζυμα για την ανάλυση της γενετικής ποικιλότητας και δομής του *Holothuria polii* στην περιοχή της Τυνησίας. Όπως αναφέρθηκε, η περιοχή αυτή αποτελεί το σημείο διαχωρισμού της Μεσογείου σε δύο λεκάνες και έτσι οι ερευνητές σύγκριναν 7 πληθυσμούς που μοιράζονται δυτικά και ανατολικά του Στενού Siculo-Tynisian. Οι πληθυσμοί του *Holothuria polii*, με βάση τα αποτελέσματα,

παρουσιάζουν μικρή γενετική ποικιλότητα καθώς η μέση τιμή F_{ST} (0.024) δείχνει την ύπαρξη γενετικής δομής μεταξύ των πληθυσμών. Επίσης, τα ζεύγη τιμών F_{ST} φανερώνουν την γενετική διαφοροποίηση μεταξύ της ανατολικής και της δυτικής Μεσογείου. Έχοντας υπόψη τις ωκεανογραφικές συνθήκες που επικρατούν στην συγκεκριμένη περιοχή, οι ερευνητές συμπεραίνουν πως τα ρεύματα είναι ο κύριος παράγοντας της διαφοροποίησης που δημιουργούν φυσικά φράγματα και δεν επιτρέπουν στους πληθυσμούς την διασπορά των προνυμφών και επομένως την γενετική ροή. Μια δεύτερη υπόθεση, αφορά την επίδραση ιστορικών παραγόντων κατά την περίοδο του Πλειστόκαινου και τις διακυμάνσεις της στάθμης της θάλασσας που απομόνωναν τους τότε πληθυσμούς (Gharbi & Said 2011).

Προσπάθεια για διαφορετική ερμηνεία των καταστάσεων που επικρατούν στην γενετική σχέση των πληθυσμών *Holothuria polii* και στο εάν υπάρχει διαφοροποίηση μεταξύ των ανατολικών και δυτικών πληθυσμών της Μεσογείου έγινε από τους (Valente et al. 2015). Στην έρευνά τους, με την χρήση μιτοχονδριακής ανάλυσης (COI & 16S rRNA), οι πληθυσμοί παρουσιάζουν μικρή γενετική διαφορά μεταξύ των δύο λεκανών. Ενώ παράλληλα, τα αποτελέσματα δείχνουν υψηλή ποικιλία απλότυπων σε όλη την έκταση του είδους, με βάση τον πρώτο δείκτη, ενώ οι τιμές F_{ST} και AMOVA υποδηλώνουν την γενετική δομή. Οι πληθυσμοί δείχνουν να είναι γενετικά συνδεδεμένοι, ενώ η γενετική ποικιλότητα μικραίνει όταν κινούμαστε από τους ανατολικούς προς τους δυτικούς πληθυσμούς. Αυτό ενδεχομένως σημαίνει την έναρξη εξάπλωσης του *Holothuria polii* προς αυτήν την κατεύθυνση. Από τα παραπάνω, οι ερευνητές κατέληξαν στο συμπέρασμα πως οι ωκεανογραφικές συνθήκες δεν αποτελούν φραγμό στην διασπορά των προνυμφών του *Holothuria polii*, όπως διαπιστώνουν τα προηγούμενα πειράματα. Θεωρούν ότι η γενετική διαφοροποίηση

είναι αποτέλεσμα ιστορικών επιπτώσεων της περιόδου του Πλειστόκαινου, καθώς και των μικρών μεταλλαγών που προέκυψαν με την πάροδο των χρόνων (Valente et al. 2015).

Αντίθετη πορεία εξάπλωσης παρατηρείται για το *Holothuria mammata*. Η εξέταση της γενετικής σύνδεσης από πληθυσμούς που τοποθετούνται από τον Ατλαντικό μέχρι και το Αιγαίο πέλαγος δείχνουν να συμμορφώνονται με το πρότυπο της δυτικής προς ανατολικής εξάπλωση. Από τα αποτελέσματα της mtDNA ανάλυσης (ποικιλία απλότυπων, F_{ST} και AMOVA), παρατηρείται υψηλή γενετική ποικιλότητα στους πληθυσμούς του Ατλαντικού και της δυτικής Μεσογείου ($hd_{16S}=0.9307$, $hd_{COI}=0.9203$), καθώς δεν φαίνεται να υπάρχουν περιβαλλοντικοί φραγμοί και μπορούν να θεωρηθούν ως ένας πανμικτικός πληθυσμός. Αντίθετα, ο πληθυσμός της ανατολικής Μεσογείου δείχνει να έχει χαμηλότερη γενετική ποικιλότητα και διαφοροποίηση. Σύμφωνα με τους (Borrero-Pérez et al. 2011), αυτή η διαφοροποίηση που εμφανίζεται μεταξύ των δύο λεκανών της Μεσογείου να είναι αποτέλεσμα περιορισμού της γενετικής ροής εξαιτίας της επίδρασης των ρευμάτων και των κυκλωνικών κινήσεων που εμφανίζονται σε διάφορα σημεία της Μεσογείου και κοντά στο Αιγαίο καθώς και των διαφορετικών συνθηκών των ενδιαιτημάτων. Επιπρόσθετα, ιστορικά γεγονότα που έχουν αναφερθεί και προηγούμενος κατά την περίοδο του Πλειστόκαινου ή ακόμα και της Κρίσης Αλμυρότητας Μεσσηνίου, να είναι υπεύθυνα για το ξεκίνημα της συγκεκριμένης γενετικής δομής του *Holothuria mammata* (Borrero-Pérez et al. 2011).

Σύμφωνοι με αυτό το πρότυπο εξάπλωσης και γενετικής δομής βρίσκονται και οι (Henriques et al. 2016), οι οποίοι με μικροδορυφορική ανάλυση διαπίστωσαν την γενετική διαφοροποίηση ($F_{ST}=0.01-0.04$) σε πληθυσμούς του *Holothuria mammata* μεταξύ των δύο λεκανών. Όμως χρήζεται απαραίτητη η ανάγκη επιπρόσθετων ερευνών

και μεγαλύτερου αριθμού δειγμάτων με σκοπό την καλύτερη κατανόηση της γενετικής σχέσης μεταξύ των πληθυσμών των διαφορετικών ειδών θαλάσσιων αγγουριών της Μεσογείου (Rodrigues et al. 2015, Henriques et al. 2016, και αν έχει κάτι άλλο που ξεχάσα).

10. Τάσεις και επιπρόσθετες απειλές

Οι χρήσεις των θαλάσσιων αγγουριών είναι αρκετές, οι πιο χαρακτηριστικές αφορούν την κατανάλωση τους ως τρόφιμο. Αναφορές σε επιστημονικά άρθρα δείχνουν ότι η κυριότερη τάση εκμετάλλευσης των θαλάσσιων αγγουριών αφορά τα είδη που προορίζονται για την αγορά που είναι γνωστή ως «bêche-de-mer» (τρόπος επεξεργασίας των ειδών για κατανάλωση), η οποία αυξάνεται συνεχώς (Εικ. 20, Toral-Granda et al. 2008, Rakaj et al. 2019), ενώ άλλα καταναλώνονται απλά μαγειρεμένα ή ακατέργαστα κάτω από ειδικούς τρόπους διατήρησης, όπως συντηρημένα σε άλμη, παγωμένα ή με την χρήση αλατιού (παστά) (Bruckner et al. 2003, Choo 2008a Choo 2008b, Toral-Granda 2008b). Επιπλέον, πολλά από αυτά τα είδη αποτελούν καλλωπιστικά είδη, ενισχύοντας την εκμετάλλευση τους ως εμπόρευμα που προορίζεται για ενυδρεία (Kinch et al. 2008a, Choo 2008a, Aumeeruddy & Conand 2008, Purcell et al. 2012, Rahman 2014). Κάποια από τα θαλάσσια αγγούρια χρησιμοποιούνται ως φαρμακευτικά υλικά, καθώς έχουν αντιμυκητιακές, αντιφλεγμονώδεις και αντιβακτηριδιακές ιδιότητες. Εκτός αυτών, χρησιμοποιούνται για καλλυντικούς σκοπούς, ενώ στην Ασία είναι διάσημο συστατικό για την επούλωση πληγών, εγκαυμάτων, ως τονωτικό φάρμακο αλλά και ως συστατικό σε συμπλήρωμα διατροφής (Chen 2003, Choo 2008a, Mokhlesi et al. 2012, Rahman 2014, Huang et al. 2018, Rakaj et al. 2019). Στην Κίνα το είδος *Holothuria coluber* θεωρείται πολύ καλό λίπασμα (Choo 2008b).



Εικόνα 20. Στις εικόνες παρουσιάζονται επεξεργασμένα θαλάσσια αγγούρια που προορίζονται για την αγορά «bêche-de-mer» (Purcel 2010).

Βεβαίως, η παρατεταμένη αλιεία πλέον έχει οδηγήσει σε μεγάλες συνέπειες για το οικολογικό περιβάλλον. Ξεκινώντας από το 1980, πλέον τα αποθέματα έχουν καταρρεύσει αφού η εκμετάλλευση των θαλάσσιων αγγουριών έχει επεκταθεί σε όλα τα γνωστά είδη, με σκοπό να καλυφθούν οι ανάγκες που έχουν την τάση συνεχώς να αυξάνονται ιδιαίτερα στις ασιατικές αγορές. Σε πολλούς πληθυσμούς η ζημιά που έχει προκληθεί είναι ανεπανόρθωτη, αφού δεν υπάρχει πλέον η φυσική ικανότητα για ανάκτηση με αποτέλεσμα πολλά είδη να είναι πλέον υπό εξαφάνιση (Toral-Granda et al. 2008, Purcell et al. 2012). Πολλά είδη σύμφωνα και με την International Union for Conservation of Nature (IUCN), βρίσκονται στο όριο εξαφάνισης (ορισμένα παραδείγματα είναι *Apostichopus japonicus*, *Holothuria scabra*, *Thelenota ananas*) και πολλά οδηγούνται σε αυτό (Conand et al. 2014).

Ορισμένα τεχνικά προβλήματα, όπως η λανθασμένη καταγραφή των ολοθούριων κατά την αλίευση, δηλαδή η ενσωμάτωση τους στην γενική κατηγορία των

ασπόνδυλων ή η καταγραφή τους ως ψάρια δυσχεραίνει την στατιστική καταγραφή των απαραίτητων πληροφοριών με σκοπό την εκτίμηση της κατάστασης των αποθεμάτων του εμπορίου, της παραγωγικότητας, της αντοχής κάθε είδους και της εκμετάλλευσης τους (Toral-Granda et al. 2008).

Από την άλλη μεριά όμως, υπάρχουν πολλοί προκειμένου να εκμεταλλευτούν αυτούς τους θαλάσσιους πόρους για το εμπόριο, ακόμα και από προστατευμένες περιοχές, προσπαθώντας να εξαπατήσουν τους αγοραστές και τους ερευνητές, αποκρύπτοντας την προέλευσή και το είδος των θαλάσσιων αγγουριών, μέσω των διαφορετικών μεθόδων επεξεργασίας που αναφέρθηκαν, συμβάλλοντας στην επιβάρυνση του αριθμού των αποθεμάτων αλλά και στην γενετική ποικιλότητα μεταξύ των πληθυσμών (Toral-Granda et al. 2008, Wen et al. 2010, Yun et al. 2017, Zeng et al. 2018).

Τα θαλάσσια αγγούρια έρχονται αντιμέτωπα με μια σειρά απειλών οι οποίες δημιουργούν αρκετές δυσκολίες. Η εκμετάλλευση των θαλάσσιων αγγουριών έχει ξεκινήσει περίπου πριν από 1000 χρόνια. Μέχρι και σήμερα, η πλειονότητα των αλιευμάτων καταλήγει σε αγορές της Ασίας, όπου η ζήτηση τους είναι εξαιρετικά αυξημένη. Λόγω της συγκεκριμένης ζήτησης, μειώθηκαν τα τοπικά αποθέματα και ξεκίνησε η εξάπλωση της αλίευσης των ολοθούριων παγκοσμίως, καθιστώντας πολλά είδη υπό εξαφάνιση κυρίως εξαιτίας της υπεραλίευσης (Εικ. 21, Toral-Granda et al. 2008, Purcell et al. 2012, Rakaj et al. 2019). Παρόλα όμως τα οικολογικά προβλήματα της αλίευσης των θαλάσσιων αγγουριών δεν παύουν να αποτελούν μια σημαντική πηγή εισοδήματος για τους αλιείς και για την βιωσιμότητα των τοπικών κοινωνιών (Kinch et al. 2008a).



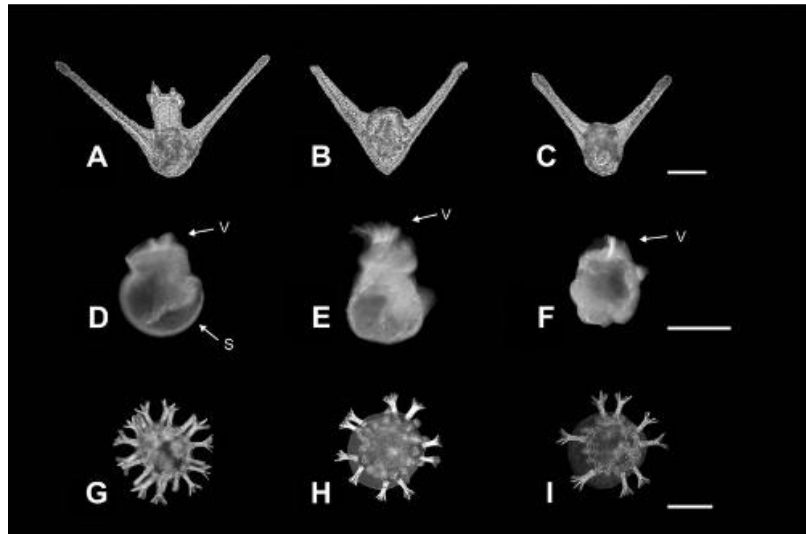
Εικόνα 21. Αλίευση θαλάσσιων αγγουριών. Το είδος που απεικονίζεται είναι το *Cucumaria frondosa* στην περιοχή του Καναδά (Hamel & Mercier 2008a).

Αναφορικά με τους τρόπους αλίευσης των θαλάσσιων αγγουριών υπάρχουν ποικίλοι τρόποι, με κύριο καθοριστικό παράγοντα της επιλογής αυτών να παίζει το βάθος που συναντώνται τα συγκεκριμένα άτομα και η δυνατότητα προσέγγισης τους από τους αλιείς. Αν είναι στα ρηγά, η προσέγγισή τους μπορεί να γίνει με το χέρι, με ελεύθερη κατάδυση όπως και με καμάκια. Για μεγαλύτερα βάθη, που η πρόσβαση σε αυτά είναι αδύνατον να γίνει χωρίς κάποια τεχνητή βοήθεια, η αυτόνομη κατάδυση (SCUBA) αποτελεί λύση σε όλο και περισσότερους εξαγωγείς θαλάσσιων αγγουριών (Bruckner et al. 2003, Kinch et al. 2008a, Choo 2008a, Choo 2008b, Conand 2008, Aumeeruddy & Conand 2008, Purcell et al. 2012). Ορισμένες περιοχές επιλέγουν και την χρήση τράτας, χρησιμοποιώντας ένα δίχτυ το οποίο σέρνεται κατά μήκος του πυθμένα με την βοήθεια δύο σκαφών, για την εξαγωγή μεγαλύτερου όγκου

αποθέματος. Δυστυχώς τα θαλάσσια αγγούρια δεν παύουν να αποτελούν και παραλιεύματα, ενώ σε περιοχές κυρίως της ανατολικής Ασίας, επιλέγεται και η χρήση βομβών για ψάρεμα, σκοτώνοντας εκτός των άλλων και θαλάσσια αγγούρια που διαβιούν σε ενδιαιτήματα με μεγαλύτερα βάθη (Kinch et al. 2008a, Kinch et al. 2008b, Choo 2008b).

Η παρέμβαση του ανθρώπου στο περιβάλλον έχει σημαντικό αντίκτυπο στα οικοσυστήματα επηρεάζοντας κατ' επέκταση και τους πληθυσμούς των θαλάσσιων αγγουριών. Παραδείγματος χάριν, η αύξηση των επιπέδων του CO₂ οδηγεί στην μεταβολή του παγκόσμιου κλίματος, όπως επίσης και στην αύξηση της οξύτητας του νερού, με αποτέλεσμα το περιβάλλον στα παράκτια οικοσυστήματα, τις εκβολές των ποταμών και τους κοραλλιογενείς υφάλους να γίνεται αφιλόξενο και να καταστρέφεται (Kinch et al. 2008a, Kinch et al. 2008b, Kinch et al. 2008a, Aumeeruddy & Conand 2008, Toral-Granda 2008a, Byrne, 2012).

Οι ανθρωπογενείς δραστηριότητες, όπως η καύση ορυκτών καυσίμων, η αποψίλωση και η βιομηχανοποίηση (Mather 2013), είναι αυτές που σε μεγάλο βαθμό έχουν εντείνει τα προβλήματα και τις αλλαγές που προκύπτουν στον πλανήτη και εν προκειμένω στα ωκεάνια συστήματα, που καλούνται να αντιμετωπίσουν οι θαλάσσιοι οργανισμοί. Η μεγαλύτερη απορρόφηση CO₂ οδηγεί στην αύξηση της οξύτητας των ωκεανών, η οποία επηρεάζει σε μεγάλο βαθμό τους γαμέτες, τις προνύμφες αλλά και τα έμβρυα των θαλάσσιων ασπόνδυλων. Η μείωση του pH κάτω από τα επιθυμητά όρια, εμποδίζει επίσης την απορρόφηση των ανθρακικών αλάτων με αποτέλεσμα οι οργανισμοί να παρουσιάζουν προβλήματα στον σκελετικό σχηματισμό τους (Εικ.22, Byrne 2012).



Εικόνα 22. Η πρώτη στήλη (A,D & G) απεικονίζει την μορφολογία των προνυμφών του θαλάσσιου αχινού *Centrostephanus rodgersii* (A), του θαλάσσιου μαλάκιου *Haliotis coccoradiata* (D) και του νεαρού ατόμου *Heliocidaris erythrogramma* (G) που βρίσκονται σε φυσιολογικές συνθήκες (A: pH 8.2/21°C, D: pH 8.2/20°C και G: pH 8.2/20°C). Οι επόμενες στήλες δείχνουν την αλλαγή που φέρουν τροποποιώντας πειραματικά τις συνθήκες ανάπτυξης. *C. rodgersii* (B: pH 7.8/21°C, C: pH 7.6/21°C), *H. coccoradiata* (E: pH 7.8/20°C, F: pH 7.8/22°C) και *H. erythrogramma* (H,I: pH 7.6/24°C) (Byrne 2012).

Μια σειρά προβλημάτων δημιουργούν και οι τυφώνες, οι οποίοι καταστρέφουν τα θαλάσσια ενδιαίτηματα και ιδιαίτερα τους κοραλλιογενείς υφάλους. Επίσης ένα άλλο φαινόμενο που καλούν να αντιμετωπίσουν τα διάφορα είδη, σε περιοχές όπως του Ανατολικού και Κεντρικού Ειρηνικού, όπου υπάρχουν κοραλλιογενείς ύφαλοι, είναι το φαινόμενο της λεύκανσης. Αποτελεί ένα σημαντικό φαινόμενο που προκαλείται με την αύξηση της θερμοκρασίας του νερού και οδηγεί στην υποβάθμιση αυτών των σημαντικών περιοχών και στην μείωση των πληθυσμών των διαφορετικών ειδών (Kinch et al. 2008a, Aumeeruddy & Conand 2008, Choo 2008a, Kinch et al. 2008a).

Αυτές οι επιδράσεις στα μορφολογικά χαρακτηριστικά, ελαχιστοποιούν τα ποσοστά επιβίωσης των οργανισμών καθώς δυσκολεύονται στην εύρεση τροφής ή στο κολύμπι και γίνονται εύκολοι στόχοι για τους θηρευτές τους. Τα αποτελέσματα είναι ακόμα πιο επιβλαβή σε συνδυασμό με την αύξηση της παγκόσμιας θερμοκρασίας. Η μείωση των πληθυσμών σημαίνει και τη μείωση των αποθεμάτων για τους ανώτερους θηρευτές, με αντίκτυπο σε όλη την τροφική αλυσίδα. Βέβαια, το κάθε είδος επηρεάζεται σε διαφορετικό βαθμό και το ποσοστό αυτό μεταβάλλεται ανάλογα με την περιοχή που ζει. Κάποια είδη μπορεί να είναι πιο ανθεκτικά στις μεταβολές, αυτό εξαρτάται και από το στάδιο της ζωής τους, ενώ άλλα μπορούν να προσαρμοστούν στις αλλαγές με αποτέλεσμα την επιβίωση τους, μέσω των γενετικών και φαινοτυπικών προσαρμογών. Επομένως, όσοι οργανισμοί δεν μεταβάλλονται και δεν προσαρμόζονται στις εκάστοτε αλλαγές, είτε μεταναστεύουν σε περιοχές που ευνοούν την επιβίωσή τους είτε οδηγούνται αναπόφευκτα στην εξαφάνιση. (Byrne 2011, Byrne et al. 2011, Byrne 2012, Mather 2013).

Εξίσου σημαντικά προβλήματα δημιουργούν τα εργοστάσια, τα οποία εκκρίνουν στην θάλασσα μια σειρά αποβλήτων και τοξικών ουσιών, όπως βαρέα μέταλλα και ουσίες από επεξεργασία λυμάτων, με αποτέλεσμα να μολύνονται χιλιάδες τόνοι νερού και να καταστρέφουν κάθε είδος θαλάσσιων οικοτόπων (Choo 2008a, Choo 2008b, Aumeeruddy & Conand 2008).

Τα περισσότερα από αυτά τα προβλήματα μπορούν να επιλυθούν με την λήψη ορισμένων εγγειοβελτιωτικών αποφάσεων, οι οποίες θα θέσουν τα απαραίτητα όρια για να περιοριστούν όλες οι παράνομες και βλαβερές πρακτικές που θέτουν σε κίνδυνο τα θαλάσσια οικοσυστήματα. Μια φιλική προς το περιβάλλον νομοθεσία, θα προστατεύει το περιβάλλον καλλιεργώντας με εργαλείο την εκπαίδευση τους πολίτες της για να

έχουν σεβασμό στο περιβάλλον και να λειτουργούν με γνώμονα την προστασία του (Choo 2008a).

Βέβαια, είναι πολύ συχνό το φαινόμενο των λανθασμένων πρακτικών προς το περιβάλλον, χαρακτηριστικό είναι το παράδειγμα αρκετών ανατολικών χωρών πλην της Αυστραλίας και της Νέας Ζηλανδίας, οι οποίες λόγω των εσφαλμένων πρακτικών και προτεραιοτήτων που τίθενται έχει συσσωρευτεί μια σειρά προβλημάτων. Τα προβλήματα αυτά ξεκινούν από την έλλειψη κονδυλίων για να γίνουν οι απαραίτητες διαδικασίες, όπως η δημιουργία στατιστικών δεδομένων, για να αποκατασταθούν τα προβλήματα των περιοχών και για την αποτροπή δημιουργίας νέων. Φυσικά όλοι αυτοί οι λανθασμένοι χειρισμοί, η έλλειψη ορθού νομοθετικού πλαισίου και συντονισμού των σχετικών οργανισμών, συχνά είναι απόρροια αλληλοσυγκρουόμενων συμφερόντων, προερχόμενων τόσο από την πολιτική και κυβερνητική σκηνή, όσο και από τον επιχειρησιακό τομέα (Toral-Granda et al. 2008).

Παρόλα αυτά, τις τελευταίες δεκαετίες καταβάλλονται σημαντικές προσπάθειες για να αλλάξουν τέτοιου είδους καταστάσεις. Αναφορικά με τα ολοθούρια, όλο και περισσότερες χώρες λαμβάνουν διαχειριστικά μέτρα, με σκοπό τον περιορισμό της υπεραλίευσης (Bruckner et al. 2003) και την αποτροπή της εξαφάνισης των ειδών, διατηρώντας την βιοποικιλότητα των οικοσυστημάτων και τους οικολογικούς και φυσικούς πόρους (Rahman 2014).

11. Αειφορική διαχείριση και μέτρα αντιμετώπισης

Η αειφορική διαχείριση αποτελεί μια σημαντική έννοια τον τελευταίο αιώνα, για την διασφάλιση και διατήρηση της καλής λειτουργίας του περιβάλλοντος. Η αντιμετώπιση στρεσογόνων παραγόντων που έχουν προκληθεί κυρίως από τις ανθρώπινες δραστηριότητες, κατά βάση εξαιτίας κοινωνικών και οικονομικών δραστηριοτήτων, επηρεάζουν σε μεγάλο βαθμό την βιωσιμότητα των διαφορετικών πληθυσμών και καλούνται να αντιμετωπιστούν ή και να βελτιωθούν με τρόπο οικολογικό και φιλικό προς το περιβάλλον. Με αυτόν τον τρόπο η αειφορική διαχείριση αποτελεί μια αξιόλογη λύση για να συνεχιστεί η δυνατότητα άντλησης των φυσικών πόρων στο μέλλον τόσο σε τοπικό όσο και σε παγκόσμιο επίπεδο (Sneddon 2000, Sneddon et al. 2002).

Επίσης, είναι σημαντικό να διατηρηθούν και να ενισχυθούν οι πληθυσμοί των διαφορετικών ειδών στο χερσαίο και θαλάσσιο περιβάλλον για να υπάρχει η δυνατότητα μεταβίβασης των γενετικών πόρων που είναι σημαντικοί για την ποικιλότητα μεταξύ των πληθυσμών και για την προσαρμογή σε μελλοντικές αλλαγές. Για να επιτευχθεί λοιπόν αυτός ο σκοπός, τόσο στο χερσαίο όσο και στο θαλάσσιο περιβάλλον, είναι απαραίτητο να εξεταστούν όλες οι συνθήκες, τα χαρακτηριστικά και οι συνθήκες των οργανισμών αλλά και ο τρόπος που οι άνθρωποι τα αντιμετωπίζουν και κατά πόσο χαράζουν τις ιδανικότερες πολιτικές (Christensen et al. 1996, Sneddon 2000). Βασικός γνώμονας για την δημιουργία πολιτικών διαχείρισης του περιβάλλοντος πρέπει να είναι η αειφόρος ανάπτυξη, ο σχεδιασμός δηλαδή και η υλοποίηση της οικονομικής ανάπτυξης, με κύρια προτεραιότητα την προστασία του περιβάλλοντος και την βιωσιμότητα. Η αειφορική διαχείριση του περιβάλλοντος επιτυγχάνεται όταν

συλλέγονται οι περισσότερες δυνατές απολαβές από το περιβάλλον χωρίς να επηρεάζεται ή και να διακόπτεται η φυσική παραγωγή (Toral-Granda et al. 2008).

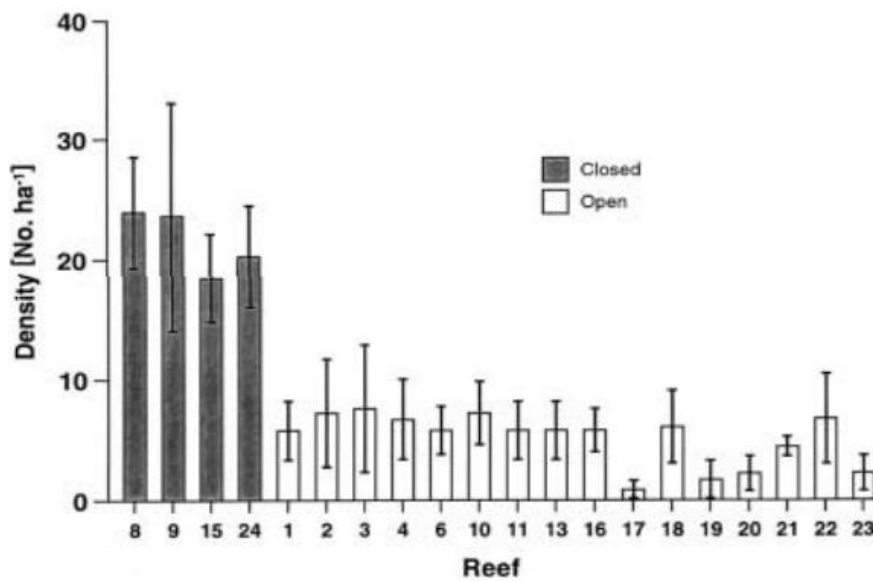
Στις απαρχές της αειφορικής διαχείρισης, οι κυβερνήσεις δεν παρείχαν τα απαραίτητα τεχνικά μέσα στους υπευθύνους, έτσι ώστε να επιτευχθεί στο μέγιστο μια φιλική προς το περιβάλλον τακτική. Πιο συγκεκριμένα σε περιοχές, όπως αυτές του Δυτικού και Κεντρικού Ειρηνικού, όπου υπήρχε έντονη παράνομη αλιευτική δραστηριότητα και λανθασμένη εφαρμογή προστασίας του περιβάλλοντος, η διαχείριση αυτή ήταν εξαιρετικά δύσκολη. Αυτό συνέβη διότι τα μέτρα αυτά που επιβλήθηκαν δεν συνοδεύονταν από το κατάλληλο οργανωτικό πλαίσιο, το οποίο θα εξασφάλιζε την ορθή λειτουργία τους (Kinch et al. 2008a).

Παρόλα αυτά, ανά τον κόσμο, υπεύθυνες αρχές και οργανώσεις αγωνίζονται για την απαγόρευση της ανεξέλεγκτης αλιείας, η οποία δυσχεραίνει την αειφορική διαχείριση του θαλάσσιου αλλά και παράκτιου περιβάλλοντος (Kinch et al. 2008a). Για αυτόν τον λόγο απαγορεύουν την αλιεία σε περιόδους αναπαραγωγής, απαγορεύουν την αλίευση οργανισμών που δε διαθέτουν το απαραίτητο βάρος, που βρίσκονται δηλαδή σε νεαρή ηλικία, ενώ επίσης ορίζουν μέγιστο όγκο εμπορεύματος που μπορεί να αλιευθεί. Παράλληλα ορισμένες περιοχές έχουν κριθεί προστατευόμενες, λόγω της αλλοίωσης των οικοτόπων και την μείωση των πληθυσμών, επομένως στις συγκεκριμένες περιοχές η νομοθεσία απαγορεύει την αλίευση (Choo 2008a, Choo 2008b).

Όπως είναι φυσικό, τα μέτρα που λαμβάνονται προσαρμόζονται ανάλογα με τις περιοχές που αναφέρονται, διότι κάθε μια από αυτές διαθέτει διαφορετικές ανάγκες. Για παράδειγμα, στην ευρύτερη περιοχή της Αυστραλίας ορίζονται ζώνες απαγόρευσης

(προστατευόμενες περιοχές) ή μερικής δυνατότητας αλιείας. Οι συγκεκριμένες ζώνες δημιουργούνται από τις αρμόδιες αρχές κατόπιν μελέτης της περιοχής και ορίζονται οι χρόνοι παραμονής, το μέγεθος των αλιευμάτων που επιτρέπεται να αλιευθούν αλλά και ο όγκος της κάθε εξαγωγής (Bruckner et al. 2003, Kinch et al. 2008a).

Όπως αναφέρουν και οι (Uthicke & Benzie 2000), από τα αποτελέσματα των πειραμάτων που διεξήγαγαν στην περιοχή του Μεγάλου Κοραλλιογενούς Υφάλου στην Αυστραλία, συγκεκριμένα για το είδος *Holothuria nobilis*, δείχνουν ξεκάθαρα ότι οι ζώνες που απαγορεύτηκε τελείως η αλίευση, επιτρέπουν στον πληθυσμό των θαλάσσιων αγγουριών την κατακόρυφη αύξηση του πληθυσμού τους, σε αντίθεση με τις ανοιχτές ζώνες στις οποίες ο πληθυσμός ελαττώνεται αισθητά (Σχ. 2). Επίσης σημαντικός παράγοντας για την οικολογία και την διατήρηση των πληθυσμών των ειδών είναι ο βαθμός διασποράς των προνυμφών τους, ειδικά όταν πρόκειται για τον σχεδιασμό θαλάσσιων προστατευόμενων περιοχών, έχοντας γνώση των φυσικών και βιολογικών παραγόντων που συμβάλλουν στην μεταφορά τους (Largier 2003).



Σχήμα 2. Η μέση πυκνότητα των πληθυσμών του είδους *Holothuria nobilis*. Οι τέσσερις ύφαλοι με την μεγαλύτερη πυκνότητα (8, 9, 15, 24), αποτελούν τις ζώνες απαγόρευσης αλιείας, ενώ στους υπόλοιπους υφάλους επιτρέπεται η αλίευση (Uthicke & Benzie 2000).

Διάφοροι φορείς και οργανισμοί δουλεύουν για την προστασία και καλή διαχείριση τουλάχιστον του 10% τόσο των θαλάσσιων όσο και των παράκτιων περιοχών της Μεσογείου, σύμφωνα με τη Σύμβαση για τη Βιοποικιλότητα και τη Σύμβαση της Βαρκελώνης. Οι συμβάσεις αυτές, υποχρεώνουν τα κράτη να θεσπίσουν θαλάσσιες προστατευόμενες περιοχές για τη προστασία ειδών που αποτελούν τη κληρονομιά της εκάστοτε περιοχής. Επειδή σε πολλές περιοχές δεν επαρκούν τα δεδομένα για την εξάπλωση των ειδών και τον τρόπο λειτουργίας του οικοσυστήματος, ο σχεδιασμός των περιοχών αυτών και επομένως το μέγεθος της περιοχής που χρειάζεται προστασία, έτσι ώστε να ικανοποιούνται όλοι οι παράμετροι, ποικίλει, με το μικρότερο να καλύπτει 0,003km² (Εθνικό Πάρκο Akhziv στο Ισραήλ) και το μεγαλύτερο να καλύπτει σχεδόν 4000km² (Θαλάσσιο Πάρκο του Κόλπου των Λιονταριών στη Γαλλία) (Gabrié et al, 2012, IUCN France 2013, Reker et al. 2015).

Μιλώντας πιο συγκεκριμένα για τα θαλάσσια αγγούρια διεξάγονται έρευνες, οι οποίες μέσω της παρακολούθησης των πληθυσμών ορίζουν την πυκνότητά τους, την εποχικότητα της αναπαραγωγής τους, τους ρυθμούς ανάπτυξης καθώς και το μέγεθος της πρώτης ωοτοκίας. Οι παραπάνω πληροφορίες είναι ιδιαίτερα σημαντικές διότι με βάση αυτές θα γίνει καλύτερη διαχείριση από μέρους των κοινοτήτων, επιτυγχάνοντας μια φιλική προς το περιβάλλον ανάπτυξη. Εκτός των άλλων, τα δεδομένα που προκύπτουν διευκολύνουν την ταξινομική κατηγοριοποίηση με σκοπό την ορθή καταμέτρηση του πληθυσμού (Bruckner et al. 2003, Kinch et al. 2008b).

Η αλιεία αποτελεί έναν από τους βασικούς παράγοντες που επηρεάζει σημαντικά τους πληθυσμούς και ως προς τα βιολογικά χαρακτηριστικά αλλά και γενετικά. Αυτός ο τρόπος εμπορίου λοιπόν δημιουργεί μεγαλύτερο πρόβλημα στους πληθυσμούς των διαφορετικών περιοχών καθώς και στην γενετική ποικιλότητά τους (Wen et al. 2011, Yun et al. 2017, Zeng et al. 2018). Η λύση σε αυτό το πρόβλημα, δόθηκε επιτυχώς από μελέτη των γενετικών χαρακτηριστικών των ειδών βάση μοριακών τεχνικών. Ένα παράδειγμα, αποτελεί το είδος *A. japonicus*, με την χρήση RAPD-PCR που περιγράφουν οι (Yun et al. 2017) για γειτονικές περιοχές της Κίνας. Τα αποτελέσματα έδειξαν ότι ο δείκτης αυτός μπορεί να χρησιμοποιηθεί αποτελεσματικά για την εξακρίβωση αυτού του σκοπού και ότι μπορεί να δείξει τον βαθμό της γενετικής διαφοροποίησης αλλά και την αναγνώριση μεταξύ κοντινών πληθυσμών. Αυτό είναι εφικτό καθώς απομακρυσμένοι πληθυσμοί λόγω των διαφορετικών συνθηκών του κάθε οικοτόπου και της αλλαγής ενδεχομένως της εξελικτικής πορείας, δημιουργούν διαφορές στα γονίδια, οι οποίες διευκολύνουν την ανακάλυψη της περιοχής προέλευσής τους (Yun et al. 2017).

Η διαδικασία εξακρίβωσης μεταξύ πολλών θαλάσσιων αγγουριών έχει γίνει απαραίτητη για την προστασία ειδών και περιοχών που χρήζουν την κατάλληλη αντιμετώπιση. Πολλές ακόμα έρευνες γίνονται για την επίτευξη αυτού του σκοπού με την χρήση μοριακών τεχνικών. Δείκτες όπως PCR-RFLP αλλά και mtDNA, αποτελούν βασικές τεχνικές και συμβάλλουν σημαντικά στην ταυτοποίηση των ειδών και της προέλευσής τους, αποτρέποντας την εμπορική απάτη που έχουν σκοπό μόνο το κέρδος (Wen et al. 2010, Wen et al. 2011, LV et al. 2014, Madeira et al. 2018, Zeng et al. 2018).

Η μετέπειτα ανάλυση των αποτελεσμάτων θα συνεισφέρει στην δημιουργία τεχνικών που θα ελέγχουν αυτόματα τις μεταβολές και θα εξυπηρετούν στον καλύτερο έλεγχο της αλιείας. Επιπλέον μέτρα προστασίας, εκτελούνται σε εργαστηριακά εκκολαπτήρια με σκοπό την αύξηση του πληθυσμού και στην συνέχεια την απελευθέρωση των νεαρών ατόμων στα διάφορα οικοσυστήματα, για την αποκατάσταση της εξάντλησης των αποθεμάτων των θαλάσσιων αγγουριών που έχουν φτάσει στα κατώτερα όριά τους, κυρίως λόγω της ανεξέλεγκτης αλιείας που συνέβαινε μέχρι και το πρόσφατο παρελθόν (Kinch et al. 2008a, Rakaj et al. 2019). Απαραίτητη προϋπόθεση όμως, αποτελεί η κατάλληλη μελέτη για το βαθμό της γενετικής συνδεσιμότητας μεταξύ των άγριων πληθυσμών και των νεοεισερχόμενων ατόμων, διαφορετικά υπάρχει η πιθανότητα να δημιουργηθεί μείωση της γενετικής ποικιλότητας των αποθεμάτων είτε μέσω ζευγαρώματος είτε λόγω ανταγωνισμού. Για αυτό, είναι σημαντικό να γίνονται οι απαραίτητες μελέτες σε θέματα αποκατάστασης έτσι ώστε να μην δημιουργηθεί αστάθεια στους πληθυσμούς και τελικά να καταλήξουν στα αντίθετα αποτελέσματα (Utter 1998, Uthicke & Purcell 2004, Kang et al. 2006).

Φυσικά, πολύ σημαντική είναι η ενημέρωση και η ευαισθητοποίηση όλων όσων εμπλέκονται στις αλιευτικές διαδικασίες. Σκοπός αυτής της ενημέρωσης, είναι η γνωστοποίηση των κινδύνων που εγκυμονεί η ανεξέλεγκτη αλιεία και η σημασία της προστασίας του περιβάλλοντος (Kinch et al. 2008b). Ευρύτερος στόχος είναι η βελτίωση της υπάρχουσας διαχείρισης και η όσο το δυνατό πιο αειφορική προσέγγιση των προβλημάτων, για την εξασφάλιση του ευ ζην των επόμενων γενεών καθότι οι σημερινές ενδείξεις δεν είναι αισιόδοξες για το μέλλον και χρήζουν άμεσης αντιμετώπισης (Hamel & Mercier 2008b).

Συγκεκριμένα για χώρες σε περιοχές της Ασίας και του Ινδο-Ειρηνικού, η αλίευση θαλάσσιων αγγουριών αποτελεί κύρια πηγή εισοδήματος της τοπικής οικονομίας και ο περιορισμός της είναι εξαιρετικά δύσκολος, ιδιαίτερα όταν διαθέτουν περιορισμένη διαχειριστική ικανότητα (Kinch et al. 2008b, Kinch et al. 2008a, Rahman 2014). Παρόλα αυτά, χωρίς την λήψη άμεσων αποφάσεων η οικονομία των χωρών αυτών κινδυνεύει. Η άμεση αντιμετώπιση του προβλήματος της βελτίωσης των αποθεμάτων θα προσφέρει λύση τόσο στο πρόβλημα της υπεραλίευσης όσο και στην κάλυψη των συνεχώς αυξανόμενων αναγκών της αγοράς (Guzmán et al. 2003, Asha & Muthiah 2008, Dabbagh & Sedaghat 2012, Dolmatov 2014, Rakaj et al. 2019).

Σημαντική ανακούφιση του προβλήματος, αποτελεί η εκτροφή θαλάσσιων αγγουριών, σε παγκόσμιο επίπεδο, εντός χερσαίων νερόλακκων αλλά και σε τεχνητούς υφάλους στην θάλασσα (Εικ. 23). Η καλλιέργεια αυτή καλύπτει ποσοστά που σε μερικές περιοχές αγγίζουν το 50% της ετήσιας ζήτησης «bêche-de-mer» θαλάσσιων αγγουριών (Chen 2003, James 2004, Rahman 2014, Rakaj et al. 2019). Πολλοί ερευνητές έχουν στρέψει το ενδιαφέρον τους προς αυτόν τον τρόπο αντιμετώπισης της υπεραλίευσης και της εξάντλησης των αποθεμάτων ενώ παράλληλα γίνονται αρκετές

έρευνες, σε εργαστηριακό πλαίσιο, ώστε να μάθουν και να επιτύχουν την ανάπτυξη των προνυμφών αλλά και των επόμενων σταδίων για να το καταφέρουν (Ramofafia et al. 1995, Asha & Muthiah 2005, Laxminarayana 2005, Dabbagh et al. 2011, Guisado et al. 2012).



Εικόνα 23. Απεικόνιση πεδίου καλλιέργειας ολοθουροειδών σε νερόλακκους στη Κίνα (Rahman 2014).

12. Συζήτηση/Συμπεράσματα

Υπάρχουν πληθυσμοί που παρουσιάζουν γενετική διαφοροποίηση τόσο μεταξύ μακρινών γεωγραφικών αποστάσεων όσο και σε κοντινών. Οι λόγοι που συμβαίνουν αυτές οι διαφοροποιήσεις ποικίλουν ανάλογα το είδος του πληθυσμού που εξετάζετε. Είναι πολύ σημαντικό οι ερευνητές να γνωρίζουν τα ιστορικά γεγονότα και τις μεταβολές των γεωλογικών σχηματισμών, την τοπογραφία της περιοχής και την ωκεάνια κυκλοφορία, τόσο κατά το παρελθόν όσο και στις συνθήκες που επικρατούν σήμερα, καθώς είναι σημαντικό να γνωρίζουν την βιολογία των οργανισμών που μελετώνται. Στην συγκεκριμένη έρευνα, έχει γίνει περιγραφή αυτών των παραμέτρων, καθώς συμβάλλουν σημαντικά στην εξέλιξη της πληθυσμιακής γενετικής ποικιλότητας που φέρουν οι οργανισμοί.

Από την ανασκόπηση των εργασιών, συγκεκριμένα για τα θαλάσσια αγγούρια παγκοσμίως, κάτω από την χρήση μοριακών δεικτών, γίνονται γνωστά πολλά σημαντικά σημεία για την γενετική ποικιλότητα των διαφορετικών πληθυσμών των ειδών αλλά και για τις επιδράσεις που συνδέονται στον σχηματισμό τους.

Από την συνολική ανασκόπηση της πληθυσμιακής γενετικής ποικιλότητας των θαλάσσιων αγγουριών δεν παρουσιάζονται σημαντικές διαφορές μεταξύ των μοριακών δεικτών. Αντίθετα, διαφορετικοί δείκτες, που έχουν χρησιμοποιηθεί για την μελέτη αυτή σε πληθυσμούς ίδιων ειδών, φαίνεται να συμφωνούν για τα αποτελέσματα που βγάζουν. Ένα τέτοιο παράδειγμα, παρουσιάζουν μελέτες που έχουν γίνει για το είδος *Apostichopus japonicus*, ένα αρκετά μελετημένο είδος. Τα αποτελέσματα που πάρθηκαν από τους ερευνητές, που έγιναν με χρήση ισοενζύμων (Kanno & Kijima

2003), μικροδορυφορικού DNA (Kanno et al. 2006, Soliman et al. 2012, Kim et al. 2008, Chang et al. 2009), SNPs (Kang et al. 2011b) αλλά και mtDNA (Adachi et al. 2018), όλα δείχνουν το ίδιο αποτέλεσμα. Οι πληθυσμοί του *Apostichopus japonicus*, των πράσινων-μαύρων παραλλαγών του είδους είναι γενετικά συνδεδεμένοι, παρουσιάζοντας μικρές διαφορές ανάλογα την περιοχή που βρίσκονται, μακριά-κοντά ή κλειστή-ανοιχτή περιοχή, ενώ οι κόκκινοι πληθυσμοί είναι περισσότερο απομακρυσμένοι αποτελώντας ξεχωριστή ομάδα.

Σημαντικοί παράγοντες που επηρεάζουν την γενετική ποικιλότητα των πληθυσμών, αποτελούν οι ωκεανογραφικές συνθήκες καθώς και τα ιστορικά γεγονότα που έγιναν στον χρόνο. Οι περισσότερες έρευνες καταλήγουν σε αυτά τα συμπεράσματα, καθώς γίνονται εμφανής από τα αποτελέσματα των μοριακών αναλύσεων. Για παράδειγμα, όπως αναφέρουν και οι (Xuereb et al. 2018), για το είδος *Parastichopus californicus* στον βορειοανατολικό Ειρηνικό με χρήση RADseq τεχνικής, δημιουργείται διαφοροποίηση των πληθυσμών λόγω της διάσπασης του Βόρειου Ειρηνικού ρεύματος, στο βόρειο ρεύμα της Αλάσκας και το νότιο ρεύμα της Καλιφόρνιας. Επίσης, οι (Soliman et al. 2016) όπως και οι (López et al. 2017), για το *Stichopus chloronotus* και *Holothuria atra* αντίστοιχα, συμπέραναν πως η κατεύθυνση των ρευμάτων είχε διαμορφώσει και την γενετική ποικιλότητα των πληθυσμών η οποία αυξανόταν λόγω των προνυμφών και επομένως της γενετικής ροής, προς την φορά των ρευμάτων. Όπως επίσης και οι κυκλωνικές κινήσεις που δημιουργούν φραγμό στην διασπορά των προνυμφών, παίζουν καθοριστικό ρόλο στην σχέση των πληθυσμών, όπως αναφέρεται για πληθυσμούς του *Parastichopus regalis* σε σημεία δειγματοληψίας της νότιας Ισπανίας της δυτικής λεκάνης της Μεσογείου (Maggi & González-Wangüement 2015). Οι ωκεανογραφικές συνθήκες λοιπόν μπορούν να οδηγήσουν τους

πληθυσμούς είτε σε απομάκρυνση ή σε ομαδοποίηση, χαρακτηρίζοντάς τους και σαν έναν πανμικτικό πληθυσμό.

Από την άλλη μεριά, τα ιστορικά γεγονότα, με τις μεταβολές στην γεωλογία, των ψυχρών και θερμών περιόδων και τις διακυμάνσεις της στάθμης της θάλασσας, συνέβαλλαν σημαντικά στην διαμόρφωση της πληθυσμιακής γενετικής δομής. Από τα αποτελέσματα των στατιστικών αναλύσεων και τα δενδρογράμματα, πολλοί ερευνητές συμπεραίνουν πέρα από την εμφάνιση της γενετικής δομής και ότι οι αλλαγές που έχουν γίνει στους πληθυσμούς των διαφορετικών ειδών των θαλάσσιων αγγουριών έχουν προέλθει από αυτές τις μεταβολές που οδήγησαν στην απομάκρυνση των πληθυσμών, με τις απομονώσεις των ειδών και τις μεταλλάξεις που συνέβησαν στην πάροδο των χρόνων, όπως υποθέτουν για παράδειγμα οι (Ravago-Gotanco & Kim 2019), για το *Holothuria scabra* στις Φιλιππίνες, αλλά και οι (Borrero-Pérez et al. 2011), για το *Holothuria mammata* στην Μεσόγειο, κατά τον Πλειστόκαινο στη διάρκεια της Μεσσηνιακής κρίσης αλατότητας.

Οι ερευνητές πρέπει να γνωρίζουν βιολογικά χαρακτηριστικά των ειδών και ειδικά τις αναπαραγωγικές διαδικασίες των οργανισμών. Όπως αναφέρθηκε, ορισμένα είδη ολοθούριων έχουν την ικανότητα σεξουαλικής αλλά και ασεξουαλικής αναπαραγωγής. Είναι σημαντικό να γνωρίζουν αυτό τον παράγοντα καθώς μπορεί να παίζει καθοριστικό ρόλο στην κατανόηση της γενετικής δομής των πληθυσμών και να έχει διαφορετικό αντίκτυπο στην γενετική ποικιλότητά τους, είτε αποτελούν γειτονικούς πληθυσμούς είτε αρκετά απομακρυσμένους. Πολλοί πληθυσμοί ειδών, που διαθέτουν και τις δύο αναπαραγωγικές τεχνικές, όπως για παράδειγμα είναι τα *Stichopus chloronotus* στον Μεγάλο Κοραλλιογενή Ύφαλο στην Αυστραλία και μεταξύ άλλων περιοχών (Uthicke et al. 1999, Pirog et al. 2017), το *Holothuria atra*

(Uthicke 1998) και το *Holothuria edulis* (Soliman et al.2016), μελετήθηκαν τόσο σε κοντινές περιοχές αλλά και σε σύγκριση με άλλους απομακρυσμένους πληθυσμούς, με την χρήση διαφορετικών δεικτών (Uthicke et al. 1999, Pirog et al. 2017, Uthicke & Conand 2005, Uthicke 1998, López et al. 2017, Skilling et al. 2011, Soliman et al.2016). Η σεξουαλική αναπαραγωγή, είναι σημαντική για την διατήρηση τοπικών πληθυσμών, όμως η μείωση της γενετικής ροής από την σεξουαλική συνεισφορά μπορεί να οδηγήσει πέρα από την απομόνωση των πληθυσμών αυτών και στην εύκολη εξαφάνισή τους σε περίπτωση περιβαλλοντικών αλλαγών στο πέρασμα του χρόνου. Ενώ, ακόμα και η μικρή συμβολή της γενετικής ροής μπορεί να διατηρεί την γενετική ποικιλότητα στους πληθυσμούς (Uthicke et al. 1999, Pirog et al. 2017).

Μια σημαντική διαφορά μεταξύ των δεικτών για πληθυσμούς διαφορετικών ειδών αλλά ίδιων περιοχών δειγματοληψίας, αφορά τα είδη *Parastycopus californicus* (Xuereb et al. 2018) και *Cucumaria miniata* (Arnt & Smith 1998) στον βορειοανατολικό Ειρηνικό. Παρόλο που και τα δύο είδη παράγουν μεγάλο αριθμό προνυμφών μεγάλης διάρκειας, όπως επίσης ότι ωοτοκούν προς το καλοκαίρι, φαίνεται να έχουν διαφορετική γενετική ποικιλότητα, με το πρώτο να χωρίζεται σε δύο πληθυσμούς και το δεύτερο να θεωρείται ως πανμικτικό είδος. Οι μέθοδοι που χρησιμοποιήθηκαν είναι διαφορετικοί, καθώς τα σημεία δειγματοληψιών που έχουν παρθεί για τα δύο είδη πιθανόν οφείλονται για αυτή την διαφορά. Ειδικά για τους πληθυσμούς του *Parastycopus californicus*, στην νότια μεριά, οι περισσότεροι βρίσκονται σε κλειστά σημεία κοντά στο Βανκούβερ, σε αντίθεση με τους πληθυσμούς του *Cucumaria miniata* των οποίων τα σημεία δειγματοληψίας αποτελούν πιο ανοιχτές περιοχές και εκτείνονται πιο νότια, όπου οι υδρογραφικές συνθήκες και η τοπογραφία

αποτρέπει σε μεγάλο βαθμό την διασπορά των προνυμφών και επομένως της γενετικής ροής.

Στην σημερινή εποχή, η συμβολή του ανθρώπου έχει σημαντικό αντίκτυπο στην πληθυσμιακή γενετική των θαλάσσιων αγγουριών, καθώς μέσω της υπεραλίευσης και άλλων ανθρωπογενών δραστηριοτήτων, οι πληθυσμοί φαίνεται να εμφανίζουν γενετική διαφοροποίηση και μείωση της γενετικής ποικιλότητας ακόμα και σε πληθυσμούς που βρίσκονται σε μικρές αποστάσεις. Όπως αναφέρουν και οι (González-Wangüement et al. 2015) για τα είδη *Holothuria polii* και *Holothuria tubulosa*, η περιοχή με έντονη αλιευτική δραστηριότητα (Ayvalik) φέρει και μικρότερη γενετική ποικιλότητα σε σχέση με την θαλάσσια προστατευόμενη περιοχή (Kusadasi). Ομοίως, δείχνουν και τα αποτελέσματα στην περιοχή της Ισπανίας για το είδος *Parastichopus regalis* (Maggi & González-Wangüement 2015). Οι έρευνες αυτές, δείχνουν ξεκάθαρα την επίδραση που έχουν οι ανθρώπινες δραστηριότητες στην γενετική ποικιλότητα και της μεγάλης σημασίας των μέτρων προστασίας για την διατήρησή της.

Άλλοι ερευνητές (Chen et al. 2008, Kang et al. 2011a), έχουν διεξάγει έρευνες για τη ενίσχυση των αποθεμάτων με την είσοδο νέων ατόμων από εκκολαπτήρια. Αν και αποτελεί μια καλή λύση για την αντιμετώπιση της εξάντλησης των αποθεμάτων, είναι απαραίτητη η έρευνα της γενετικής σχέσεις καθώς μπορεί οι πληθυσμοί να οδηγηθούν στα αντίθετα αποτελέσματα.

Οι δείκτες δεν δείχνουν να εμφανίζουν διαφορές μεταξύ τους, ειδικά όταν εξετάζονται για ίδια είδη, και είναι σε μεγάλο βαθμό ικανοποιητικοί. Ενδεχομένως, η μέθοδος αλλοενζύμων, όπως αναφέρουν και οι (Uthicke & Purcell 2004), ίσως δεν αποτελεί τον τέλειο δείκτη για την γενετική δομή καθώς μπορεί να φέρει σφάλματα.

Επίσης, αν και πολλές έρευνες έχουν γίνει με μιτοχονδριακή ανάλυση, οι περισσότερες από αυτές τις έρευνες κρίνουν απαραίτητη την περαιτέρω μελέτη της πληθυσμιακής γενετικής ποικιλότητας των θαλάσσιων αγγουριών με μικροδορυφορική ανάλυση ή άλλων εξελιγμένων μεθόδων.

Καταληκτικά λοιπόν, είναι ιδιαίζουσας σημασίας η συνεχής ανανέωση με τη χρήση άλλων δεικτών, και σε όσες κρίνεται απαραίτητο η χρήση μεγαλύτερου αριθμού δειγμάτων, με αυτές τις τακτικές θα ενισχυθεί η κατανόηση της γενετικής σχέσης μεταξύ των πληθυσμών.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

Ξενόγλωσση Βιβλιογραφία

- Alberch P. (1991) From genes to phenotype: dynamical systems and evolvability. *Genetica*, 84: 5-11
- Alvarez L.W., Alvarez W., Asaro F., Michel H.V. (1980) Extraterrestrial Cause for the Cretaceous-Tertiary Extinction. *Science*, 208: 1095-1108
- Amos W., Harwood J. (1998) Factors affecting levels of genetic diversity in natural populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 353: 177-186
- Arif I.A., Khan H.A., Bahkali A.H., Al Homaidan A.A., Al Farhan A.H. et al. (2011) DNA marker technology for wildlife conservation. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 18: 219–225
- Asha P.S., Muthiah P. (2005) Effects of temperature, salinity and pH on larval growth, survival and development of the sea cucumber *Holothuria spinifera* Theel. *Aquaculture*, 250(3-4): 823-829
- Asha P.S., Muthiah P. (2008) Reproductive biology of the commercial sea cucumber *Holothuria spinifera* (Echinodermata: Holothuroidea) from Tuticorin, Tamil Nadu, India. *Aquaculture International*, 16: 231–242
- Aumeeruddy R., Conand C. (2008) Seychelles: a hotspot of sea cucumber fisheries in Africa and the Indian Ocean region. In: Toral-Granda V., Lovatelli A., Vasconcellos M. (eds). Sea cucumbers. A global review of fisheries and trade. *FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper*. Rome, 516: 195–209
- Baums I.B., Paris C.B., Chérubin L.M. (2006) A bio-oceanographic filter to larval dispersal in a reef-building coral. *Limnology and Oceanography*, 51(5): 1969-1981
- Bazin E., Glémin S., Galtier N. (2006) Population Size Does Not Influence Mitochondrial Genetic Diversity in Animals. *Science*, 312: 570-572
- Bohonak A.J. (1999) Dispersal, Gene Flow, and Population Structure. *The Quarterly Review of Biology*, 7(1): 21-45
- Booth D.J., Murray B.R. (2019) Coexistence*. *Encyclopedia of Ecology*, 3: 37-41
- Borrero-Pérez G.H., Zurita J.G., González-Wangüement M., Marcos C., Pérez-Rufaza A. (2010) Molecular systematics of the genus *Holothuria* in the Mediterranean and

- Northeastern Atlantic and a molecular clock for the diversification of the Holothuriidae (Echinodermata: Holothuroidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 57: 899–906
- Brey T., Clarke A. (1993) Population dynamics of marine benthic invertebrates in Antarctic and subantarctic environments: are there unique adaptations? *Antarctic Science*, 5(3): 253-266
- Bromham L., Penny D. (2003) The Modern Molecular Clock. *Nature Reviews Genetics*, 4: 216-224
- Bruckner A.W., Johnson K., Field J. (2003) Conservation strategies for sea cucumbers: Can a CITES Appendix II listing promote sustainable international trade? *SPC Beche-de-mer Information Bulletin*, 18: 24–33
- Byrne M. (2011) Impact of ocean warming and ocean acidification on marine invertebrate life history stages: vulnerabilities and potential for persistence in a changing ocean. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 49: 1-42
- Byrne M. (2012) Global change ecotoxicology: Identification of early life history bottlenecks in marine invertebrates, variable species responses and variable experimental approaches. *Marine Environmental Research*, 76: 3-15
- Byrne M., Selvakumaraswamy P., Ho M.A., Woolsey E., Nguyen H.D. (2011) Sea urchin development in a global change hotspot, potential for southerly migration of thermotolerant propagules. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 58: 712-719
- Cameron J.L., Fankboner P.V. (1989) Reproductive biology of the commercial sea cucumber *Parastichopus californicus* (Stimpson) (Echinodermata: Holothuroidea). II. Observation on the ecology of development, recruitment, and juvenile life stage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 127(1): 43-67
- Carvalho G.R. (1993) Evolutionary aspects of fish distribution: genetic variability and adaptation. *Journal of Fish Biology*, 43: 53-73
- Cataldo D., Boltovskoy D. (1999) Population dynamics of *Corbicula fluminea* (Bivalvia) in the Parana River Delta (Argentina). *Hydrobiologia*, 380: 153–163
- Cauvy-Fraunié S., Espinosa R., Andino P., Jacobsen D., Dangles O. (2015) Invertebrate Metacommunity Structure and Dynamics in an Andean Glacial Stream Network Facing Climate Change. *PLoS ONE*, 10(8): pp 19
- Chao S.M., Chen C.P., Alexander P.S. (1993) Fission and its effect on population structure of *Holothuria atra* (Echinodermata: Holothuroidea) in Taiwan. *Marine Biology*, 116: 109-115

- Chao S.M., Chen C.P., Alexander P.S. (1994) Reproduction and growth of *Holothuria atra* (Echinodermata: Holothuroidea) at two contrasting sites in southern Taiwan. *Marine Biology*, 119(4): 565-570
- Chen J. (2003) Overview of sea cucumber farming and sea ranching practices in China. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin*, 18: 18–23
- Choo P.S. (2008a) Population status, fisheries and trade of sea cucumbers in Asia. In: Toral-Granda V., Lovatelli A., Vasconcellos M. (eds). Sea cucumbers. A global review of fisheries and trade. *FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper*. Rome, 516: 81-118
- Choo P.S. (2008b) The Philippines: a hotspot of sea cucumber fisheries in Asia. In: Toral-Granda V., Lovatelli A., Vasconcellos M. (eds). Sea cucumbers. A global review of fisheries and trade. *FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper*. Rome, 516: 119–140
- Chotibut T., Nelson D.R. (2017) Population Genetics with Fluctuating Population Sizes. *Journal of Statistical Physics*, 167: 777–791
- Christensen N.L., Bartuska A.M., Brown J.H., Carpenter S., D'Antonio C. et al. (1996) The Report of the Ecological Society of America Committee on the Scientific Basis for Ecosystem Management. *Ecological Applications*, 6(3): 665-691
- Clarke A., Aronson R.B., Crame J.A., Gili J.M., Blake D.B. (2004) Evolution and diversity of the benthic fauna of the Southern Ocean continental shelf. *Antarctic Science*, 16(4): 559–568
- Coll M., Piroddi C., Steenbeek J., Kaschner K., Ben Rais Lasram F., et al. (2010) The Biodiversity of the Mediterranean Sea: Estimates, Patterns, and Threats. *PLoS ONE* 5(8): e11842
- Conand C. (1993) Reproductive biology of the holothurians from the major communities of the New Caledonia Lagoon. *Marine Biology*, 116: 439–450
- Conand C. (2008) Population status, fisheries and trade of sea cucumbers in Africa and the Indian Ocean. In: Toral-Granda V., Lovatelli A., Vasconcellos M. (eds). Sea cucumbers. A global review of fisheries and trade. *FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper*. Rome, 516: 143–193
- Conand C., (1981) Sexual cycle of three commercially important holothurian species (Echinodermata) from the lagoon of New Caledonia. *Bulletin of Marine Science*, 31(3): 523-543

- Conand C., Morel C., Mussard R. (1997) A new study of asexual reproduction in holothurians: Fission in *Holothuria leucospilota* populations on Réunion Island in the Indian Ocean. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin*, 9: 5-11
- Conand C., Polidoro B., Mercier A., Gamboa R., Hamel J.F., Purcell S. (2014) The IUCN Red List assessment of aspidochirotid sea cucumbers and its implications. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin*, 34: 3-7
- Conand C., Uthicke S., Hoareau T. (2002) Sexual and asexual reproduction of the holothurian *Stichopus chloronotus* (Echinodermata): a comparison between La Réunion (Indian Ocean) and east Australia (Pacific Ocean). *Invertebrate Reproduction & Development*, 41(1–3): 235–242
- Cuttelod A., García N., Abdul Malak D., Temple H., Katariya V. (2008) The Mediterranean: a biodiversity hotspot under threat. In: Vié, J.C., Hilton-Taylor, C. and Stuart, S.N. (eds.) (2009). *Wildlife in a Changing World – An Analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened Species*. Gland, Switzerland: IUCN. 180 pp
- Dabbagh A.R., Sedaghat M.R. (2012) Breeding and rearing of the sea cucumber *Holothuria scabra* in Iran. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin*, 32: 49-52
- Dabbagh A.R., Sedaghat M.R., Rameshi H., Karmani E. (2011) Breeding and larval rearing of the sea cucumber *Holothuria leucospilota* Brandt (*Holothuria vegabunda* Selenka) from the northern Persian Gulf, Iran. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin*, 31: 35-38
- Davey J.W., Blaxter M.L. (2010) RADSeq: next-generation population genetics. *Briefings in Functional Genomics*, 9(5): 416-423
- Dolmatov I.Y. (2014) Asexual Reproduction in Holothurians. *The Scientific World Journal*, 13
- Domingues V.S., Bucciarelli G., Almada V.C., Bernardi G. (2005) Blackwell Publishing, Ltd. Historical colonization and demography of the Mediterranean damselfish, *Chromis chromis*. *Molecular Ecology*, 14: 4051–4063
- Domínguez-Godino J.A., González-Wangüement M. (2018) Breeding and larval development of *Holothuria mammata*, a new target species for aquaculture. *Aquaculture Research*, 49: 1430–1440
- Duggen S., Hoernle K., van den Bogaard P., Rüpke L., Morgan J.P. (2003) Deep roots of the Messinian salinity crisis. *Nature*, 422: 602-606
- Eckman J.E. (1996) Closing the larval loop: linking larval ecology to population dynamics of marine benthic invertebrates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 200(1-2): 207-237

- Edelaar P., Bolnick D.I. (2012) Non-random gene flow: an underappreciated force in evolution and ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27: 659-665
- Engen S., Sæther B.E. (2016) Phenotypic evolution by distance in fluctuating environments: The contribution of dispersal, selection and random genetic drift. *Theoretical Population Biology*, 109: 16-27
- Fraschetti S., Giangrande A., Terlizzi A., Boero F. (2002) Pre- and post-settlement events in benthic community dynamics. *Oceanologia Acta*, 25(6): 285-295
- Fuchs H.L., Gerbi G.P., Hunter E.J., Christman A.J., Diez F.J. (2015) Hydrodynamic sensing and behavior by oyster larvae in turbulence and waves. *The Journal of Experimental Biology*, 218: 1419-1432
- Gabrié C., Lagabrielle E., Bissery C., Crochelet E., Meola B., et al. (2012) The Status of Marine Protected Areas in the Mediterranean Sea. MedPAN & RAC/SPA. Ed: *MedPAN Collection*. 256 pp
- Gao T., Wan Z., Song N., Zhang X., Han Z. (2014) Evolutionary mechanisms shaping the genetic population structure of coastal fish: insight from populations of *Coilia nasus* in Northwestern Pacific. *Mitochondrial DNA*, 25(6): 464-472
- Gaston K.J., Spicer J.I. (2008) Βιοποικιλότητα: Μια Εισαγωγή. *University Studio Press – Θεσσαλονίκη*, pp 23-45
- Gilleard J.S., Redman E. (2016) Genetic Diversity and Population Structure of *Haemonchus contortus*. *Advances in Parasitology*, 93: 31-68
- Grantham B.A., Eckert G.L., Shanks A.L. (2003) Dispersal potential of marine invertebrates in diverse habitats. *Ecological Applications*, 13: 108-116
- Guisado C., Carrasco S.A., Díaz-Guisado D., Maltrain R., Rojas H. (2012) Embryonic development, larval morphology and juvenile growth of the sea cucumber *Athyonidium chilensis* (Holothuroidea: Dendrochirotida). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 47(1): 65-73
- Guzmán H.M., Guevara C.A., Hernández I.C. (2003) Reproductive cycle of two commercial species of sea cucumber (Echinodermata: Holothuroidea) from Caribbean Panama. *Marine Biology*, 142: 271-279
- Hallam, A. 1998. Mass extinctions in Phanerozoic time. In: Grady M.M., Hutchison R., McCall G.J.H. & Rothery D.A. (eds) *Meteorites: Flux with Time and Impact Effects*. *Geological Society, London, Special Publications*, 140, 259-274
- Hamel J.F., Mercier A. (1996) Early development, settlement, growth, and spatial distribution of the sea cucumber *Cucumaria frondosa* (Echinodermata: Holothuroidea). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53: 253-271

- Hamel J.F., Mercier A. (1996) Studies on the reproductive biology of the atlantic sea cucumber *Cucumaria frondosa*. Gonad morphology and gametogenesis of the sea cucumber *Cucumaria frondosa*. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin*, 8: 22-33
- Hamel J.F., Mercier A. (2008a) Population status, fisheries and trade of sea cucumbers in temperate areas of the Northern Hemisphere. In: Toral-Granda V., Lovatelli A., Vasconcellos M. (eds). Sea cucumbers. A global review of fisheries and trade. *FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper*. Rome, 516: 257-291
- Hamel J.F., Mercier A. (2008b) Precautionary management of *Cucumaria frondosa* in Newfoundland and Labrador, Canada. In: Toral-Granda V., Lovatelli A., Vasconcellos M. (eds). Sea cucumbers. A global review of fisheries and trade. *FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper*. Rome, 516: 293–306
- Hannisdal B., Peters S.E. (2011) Phanerozoic Earth System Evolution and Marine Biodiversity. *Science*, 334: 1121-1124
- Harmelin–Vivien M.L., Bănaru D., Dierking J., Hermand R., Letourneur Y., Salen–Picard C. (2009) Linking benthic biodiversity to the functioning of coastal ecosystems subjected to river runoff (NW Mediterranean). *Animal Biodiversity and Conservation*, 32(2): 135-145
- Harzhauser M., Piller W.E., Steininger F.F. (2002) Circum-Mediterranean Oligo-Miocene biogeographic evolution – the gastropods’ point of view. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 183:130-133
- Hellberg M.E., Burton R.S., Neigel J.E., Palumbi S.R. (2002) Genetic Assessment of Connectivity among Marine Populations. *Bulletin of Marine Science*, 70(1): 273-290
- Hemmer-Hansen J., Eg Nielsen E., Grønkjær P., Loeschcke V. (2007) Evolutionary mechanisms shaping the genetic population structure of marine fishes; lessons from the European flounder (*Platichthys flesus L.*). *Molecular Ecology*, 16: 3104–3118
- Hodin J., Heyland A., Mercier A., Pernet B., Cohen D.L., Hamel J.F., et al. (2019) Culturing echinoderm larvae through metamorphosis. *Methods in Cell Biology*, 150: 125-169
- Holt R.D. (1987) Population dynamics and evolutionary processes" the manifold roles of habitat selection. *Evolutionary Ecology*, 1: 331-347
- Hsü K.J., Montadert L., Bernoulli D., Cita M.B., Erickson A., Garrison R.E., Kidd R.B., Mèlierés F., Müller C., Wright R. (1977) History of the Mediterranean salinity crisis. *Nature*, 267: 399-403
- Hu C., Xu Y., Wen J., Zhang L., Fan S., Su T. (2010) Larval development and juvenile growth of the sea cucumber *Stichopus sp.* (Curry fish). *Aquaculture*, 300(1-4): 73-79

- Huang W., Huo D., Yu Z., Ren C., Jiang X., Luo P., Chen T., Hu C. (2018) Spawning, larval development and juvenile growth of the tropical sea cucumber *Holothuria leucospilota*. *Aquaculture*, 488: 22-29
- IUCN France (2013) Protected Areas in France: a diversity of tools for the conservation of biodiversity. Paris, 44pp
- James D.B. (2004) Captive breeding of the sea cucumber, *Holothuria scabra*, from India. *FAO Fisheries Technical Paper*, 463: 385–395
- Janes J.K., Batista P.D., (2016) The Role of Population Genetic Structure in Understanding and Managing Pine Beetles. *Advances in Insect Physiology*, 50: 75-100
- Jolley K.A., Wilson D.J., Kriz P., Mcvean G., Maiden M.C.J. (2004) The Influence of Mutation, Recombination, Population History, and Selection on Patterns of Genetic Diversity in *Neisseria meningitidis*. *Molecular Biology and Evolution*, 22(3): 562–569
- Kashenko S.D. (2002) Reactions of the larvae of the sea cucumber *Apostichopus japonicus* to sharp desalination of surface water: a laboratory study. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin*, 16: 15-21
- Kazanidis G., Antoniadou C., Lolas A.P., Neofitou N., Vafidis D., Chintiroglou C., Neofitou C. (2010) Population dynamics and reproduction of *Holothuria tubulosa* (Holothuroidea: Echinodermata) in the Aegean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 90(5): 895–901
- Kinch J., Purcell S., Uthicke S., Friedman K. (2008a) Population status, fisheries and trade of sea cucumbers in the Western Central Pacific. In: Toral-Granda V., Lovatelli A., Vasconcellos M. (eds). Sea cucumbers. A global review of fisheries and trade. *FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper*. Rome, 516: 7–55
- Kinch J., Purcell S., Uthicke S., Friedman K. (2008b) Papua New Guinea: a hotspot of sea cucumber fisheries in the Western Central Pacific. In: Toral-Granda V., Lovatelli A., Vasconcellos M. (eds). Sea cucumbers. A global review of fisheries and trade. *FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper*. Rome, 516: 57–77
- Kohtsuka H., Arai S., Uchimura M. (2005) Observation of asexual reproduction by natural fission of *Stichopus horrens* in Okinawa Islands, Japan. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin*, 22: 23
- Lacalli T.C., West J.E. (2000) The auricularia-to-doliolaria transformation in two aspidochirote holothurians, *Holothuria mexicana* and *Stichopus californicus*. *Invertebrate Biology*, 119(4): 421-432

- Lakra W.S., Mohindra V., Kuldeep K.L. (2007) Fish genetics and conservation research in India: status and perspectives. *Fish Physiology and Biochemistry*, 33:475–487
- Lambeck K., Esat T.M., Potter E.K. (2002) Links between climate and sea levels for the past three million years. *Nature*, 419: 199-206
- Largier J.L. (2003) Considerations in Estimating Larval Dispersal Distances from Oceanographic Data. *Ecological Applications*, 13(1): 71-89
- Laxminarayana A. (2005) Induced spawning and larval rearing of the sea cucumbers, *Bohadschia marmorata* and *Holothuria atra* in Mauritius. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin*, 22: 48-52
- Laxminarayana A. (2006) Asexual reproduction by induced transverse fission in the sea cucumbers *Bohadschia marmorata* and *Holothuria atra*. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin*, 23: 35–37
- Lewis D.N., Donovan S.K. (1998) Fossils explained 23: Palaeozoic echinoids. *Geology Today*, 235-240
- Liu Z.J., Cordes J.F. (2004) DNA marker technologies and their applications in aquaculture genetics. *Aquaculture*, 238: 1-37
- Lu P.J., Yogo M., Marshall C.R. (2006) Phanerozoic marine biodiversity dynamics in light of the incompleteness of the fossil record. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(8): 2736–2739
- Lynch M. (2010) Evolution of the mutation rate. *Trends in Genetics*, 26(8): 345-352
- Marquet N., Hubbard P.C., da Silva J.P., Afonso J., Canário A.V.M. (2018) Chemicals released by male sea cucumber mediate aggregation and spawning behaviours. *Scientific Reports*, 8: 239
- Mather J. (2013) Marine Invertebrates: Communities at Risk. *Biology*, 2: 832-840
- McEuen F.S. (1988) Spawning behaviors of northeast Pacific sea cucumbers (Holothuroidea: Echinodermata)*. *Marine Biology*, 98: 565-585
- McGrady-Steed J., Morin P.J. (2000) Biodiversity, Density Compensation, And The Dynamics Of Populations And Functional Groups. *Ecology*, 81(2): 361–373
- McKinney M.L. (1997) Extinction Vulnerability And Selectivity: Combining Ecological and Paleontological Views. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28: 495–516
- Mejri R., Brutto S.L., Ben Hassine O.K., Arculeo M. (2009) A study on *Pomatoschistus tortonesei* Miller 1968 (Perciformes, Gobiidae) reveals the Siculo-Tunisian Strait

- (STS) as a breakpoint to gene flow in the Mediterranean basin. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53: 596–601
- Merrick G.W., Hershey A.E., McDonald M.E. (1992) Salmonid diet and the size, distribution, and density of benthic invertebrates in an arctic lake. *Hydrobiologia*, 240: 225-233
- Miller B.A., Emler R.B. (1997) Influence of nearshore hydrodynamics on larval abundance and settlement of sea urchins *Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus* in the Oregon upwelling zone. *Marine Ecology Progress Series*, 148: 83-94
- Millot C. (2005) Circulation in the Mediterranean Sea: evidences, debates and unanswered questions. *Scientia Marina*, 69: 5-21
- Mokhlesi A., Saeidnia S., Gohari A.R., Shahverdi A.R., et al. (2012) Biological Activities of the Sea Cucumber *Holothuria leucospilota*. *Asian Journal of Animal and Veterinary Advances*, 7: 243-249
- Nee S. (2004) Extinct meets extant: simple models in paleontology and molecular phylogenetics. *Paleobiology*, 30(2): 172–178
- Obrebski S. (1979) Larval Colonizing Strategies in Marine Benthic Invertebrates*. *Marine Ecology - Progress Series*, 1: 293-300
- Palero F., Abelló P., Macpherson E., Gristina M., Pascual M. (2008) Phylogeography of the European spiny lobster (*Palinurus elephas*): Influence of current oceanographical features and historical processes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48(2): 708-717
- Palmer M.A., Allan J.D., Butman C.A. (1996) Dispersal as a regional process affecting the local dynamics of marine and stream benthic invertebrates. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(8): 322-326
- Palumbi S.R. (1992) Marine Speciation on a Small Planet. *Trends in Ecology & Evolution*, 7(4): 114-118
- Patarnello T., Volckaert F.A.M.J., Castilho R. (2007) Pillars of Hercules: is the Atlantic–Mediterranean transition a phylogeographical break? *Molecular Ecology*, 16: 4426–4444
- Pawson D.L., Pawson D.J., King R.A. (2010) A taxonomic guide to the Echinodermata of the South Atlantic Bight, USA: 1. Sea cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea). *Zootaxa*, 2449: 1-48

- Pedrotti M.L., Fenaux L. (1992) Dispersal of echinoderm larvae in a geographical area marked by upwelling (Ligurian Sea, NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series*, 86: 217-227
- Peña T.S., Johst K., Grimm V., Arntz W., Tarazona J. (2005) Population dynamics of a polychaete during three El Niño events: disentangling biotic and abiotic factors. *OIKOS*, 111: 253-258
- Pinardi N., Masetti E. (2000) Variability of the large scale general circulation of the Mediterranean Sea from observations and modeling: a review. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 158: 153-173
- Pineda J., Hare J.A., Sponaugle S. (2007) Larval Transport and Dispersal in the Coastal Ocean and Consequences for Population Connectivity. *Oceanography*, 20(3): 22-39
- Powers D.A., Lauerman T., Crawford D., DiMichele L. (1991) Genetic Mechanisms for Adapting to a Changing Environment. *Annual Review of Genetics*, 25: 629-659
- Purcell S.W., Samyn Y., Conand C. (2012) Commercially important sea cucumbers of the world. *FAO Species Catalogue for Fishery Purposes*, Rome, 6: pp 150
- Purcell S.W. (2010) Managing sea cucumber fisheries with an ecosystem approach. Edited/compiled by Lovatelli A., Vasconcellos M. and Yimin Y. *FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper*. 520, Rome, FAO: pp 157
- Purwati P., Luong-van J.T. (2003) Sexual reproduction in a fissiparous holothurian species, *Holothuria leucospilota* Clark 1920 (Echinodermata: Holothuroidea). *SPC Beche-de-mer Information Bulletin*, 18: 33-38
- Qu T., Lindstrom E.J. (2002) A Climatological Interpretation of the Circulation in the Western South Pacific*. *Journal of Physical Oceanography*, 32: 2492-2508
- Radman M. (1999) Enzymes of evolutionary change. *Nature*, 401: 866-869
- Rahman M.A. (2014) Sea Cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea): Their Culture Potentials, Bioactive Compounds and Effective Utilizations. Int'l Conf. on Advances in Environment. *Agriculture & Medical Sciences*, 14-18
- Rakaj A., Fianchini A., Boncagni P., Scardi M., Cataudella S. (2019) Artificial reproduction of *Holothuria polii*: A new candidate for aquaculture. *Aquaculture*, 498: 444-453
- Ramofafia C., Gervis M., Bell J. (1995) Spawning and early larval rearing of *Holothuria atra*. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin*, 7: 2-6
- Raup D.M., Sepkoski J.J. (1982) Mass Extinctions in the Marine Fossil Record. *Science*, 215(4539): 1501-1503

- Rees H.L., Pendle M.A., Waldock R., Limpenny D.S., Boyd S.E. (1999) A comparison of benthic biodiversity in the North Sea, English Channel, and Celtic Seas. *ICES Journal of Marine Science*, 56: 228–246
- Reker J., Annunziatellis A., Mo G., Tunesi L., Globevnik L. et al. (2015) Marine protected areas in Europe's seas: An overview and perspectives for the future. *European Environment*. Agency 3: pp 35
- Robinson A.R., Leslie W.G., Theocharis A., Lascaratos A. (2001) Mediterranean Sea Circulation. *Ocean Currents*, pp 19
- Rodriguez S.R., Ojedal F.P., Inestrosa N.C. (1993) Settlement of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 97: 193-207
- Rossi F., Forster R.M., Montserrat F., Ponti M., Terlizzi A., Ysebaert T., Middelburg J.J. (2007) Human trampling as short-term disturbance on intertidal mudflats: effects on macrofauna biodiversity and population dynamics of bivalves. *Marine Biology*, 151: 2077-2090
- Roussenov V., Stanev E., Artale V., Pinardi N. (1995) A seasonal model of the Mediterranean Sea general circulation. *Journal of Geophysical Research*, 100(7): 13.515-13.538
- Rull V. (2008) Speciation timing and neotropical biodiversity: the Tertiary–Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Molecular Ecology*, 17: 2722–2729
- Rutherford J.C. (1973) Reproduction, Growth and Mortality of the Holothurian *Cucumaria pseudocurata**. *Marine Biology*, 22: 167—176
- Saccheri I., Hanski I. (2006) Natural selection and population dynamics. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(6): 341-347
- Sayol J.M., Orfila A., López C., Renault L., Galán A., Conti D. (2013) Sea surface transport in the Western Mediterranean Sea: A Lagrangian perspective. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 118: 6371–6384
- Schulte P., Alegret L., Arenillas I., Arz J.A., Barton P.J. et al. (2010) The Chicxulub Asteroid Impact and Mass Extinction at the Cretaceous-Paleogene Boundary. *Science*, 327: 1214-1218
- Seeley R.H. (1986) Intense natural selection caused a rapid morphological transition in a living marine snail. *Proceedings of the National Academy of the Sciences of the USA*, 83: 6897-6901

- Sewell M.A., Tyler P.A., Young C.M., Conand C. (1997) Ovarian Development in the Class Holothuroidea: A Reassessment of the “Tubules Recruitment Model”. *Biological Bulletin*, 192: 17–26
- Shaklee J.B., Bentzen P. (1998) Genetic Identification of Stocks of Marine Fish and Shellfish. *Bulletin of Marine Science*, 62(2): 589–621
- Shanks A.L. (2009) Pelagic Larval Duration and Dispersal Distance Revisited. *The Biological Bulletin*, 216: 373-385
- Sharp F.R., Massa S.M., Swanson R.A. (1999) Heat-shock protein protection. *Trends in Neurosciences*, 22(3): 97-99
- Sheehan P.M. (2001) History of marine biodiversity. *Geological Journal*, 36: 231-249
- Sherman C.D.H., Lotterhos K.E., Richardson M.F., Tepolt C.K., Rollins L.A., Palumbi S.R., Miller A.D. (2016) What are we missing about marine invasions? Filling in the gaps with evolutionary genomics. *Marine Biology*, 163:198
- Shiell G.R., Uthicke S. (2006) Reproduction of the commercial sea cucumber *Holothuria whitmaei* [Holothuroidea: Aspidochirotida] in the Indian and Pacific Ocean regions of Australia. *Marine Biology*, 148: 973–986
- Skipper jr. R.A., Millstein R.L. (2005) Thinking about evolutionary mechanisms: natural selection. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 36: 327-347
- Sneddon C., Harris L., Dimitrov R., Özesmi U. (2002) Contested Waters: Conflict, Scale and Sustainability in Aquatic Socioecological Systems. *Society and Natural Resources*, 15: 663-675
- Sneddon C.S. (2000) ‘Sustainability’ in ecological economics, ecology and livelihoods: a review. *Progress in Human Geography*, 24(4): 521–549
- Strathmann R. (1978) Length of pelagic period in echinoderms with feeding larvae from the Northeast Pacific. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 34(1): 23-27
- Sunnucks P. (2000) Efficient genetic markers for population biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(5): 199-203
- Takezaki N., Rzhetsky A., Nei M. (1995) Phylogenetic Test of the Molecular Clock and Linearized Trees. *Molecular Biology and Evolution*, 12(5): 823-833
- Thiebaut E., Lagadeuc Y., Olivier F., Dauvin J.C., Retière C. (1998) Do hydrodynamic factors affect the recruitment of marine invertebrates in a macrotidal area?. *Hydrobiologia*, 375/376: 165–176

- Thorne B.V., Eriksson H., Byrne M. (2013) Long term trends in population dynamics and reproduction in *Holothuria atra* (Aspidochirotida) in the southern Great Barrier Reef; the importance of asexual and sexual reproduction. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93(4): 1067–1072
- Tipton J.A. (2006) Aristotle's study of the animal world. The case of the kobios and phucis. *Perspectives on Biology and Medicine*, 49: 369-383
- Tipton J.A. (2008) Aristotle's observations of the foraging interactions of the red mullet (Mullidae: *Mullus* spp) and sea bream (Sparidae: *Diplodus* spp). *Archives of natural history*, 35(1): 164–171
- Toral-Granda V. (2008a) Population status, fisheries and trade of sea cucumbers in Latin America and the Caribbean. In: Toral-Granda V., Lovatelli A., Vasconcellos M. (eds). Sea cucumbers. A global review of fisheries and trade. *FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper*. Rome, 516: 213–229
- Toral-Granda V. (2008b) Galapagos Islands: a hotspot of sea cucumber fisheries in Central and South America. In: Toral-Granda V., Lovatelli A., Vasconcellos M. (eds). Sea cucumbers. A global review of fisheries and trade. *FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper*. Rome, 516: 231–253.
- Toral-Granda V., Lovatelli A., Vasconcellos M. (2008) Sea cucumbers. A global review of fisheries and trade. *FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper*. Rome, 516: pp 317
- Trush S., Dayton P., Cattaneo-Vietti R., Chiantore M., Cummings V. et al. (2006) Broad-scale factors influencing the biodiversity of coastal benthic communities of the Ross Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 53: 959-971
- Tsutsumi H. (1987) Population dynamics of *Capitella capitata* (Polychaeta; Capitellidae) in an organically polluted cove. *Marine Ecology Progress Series*, 36: 139-149
- Twitchett R.J. (2006) The palaeoclimatology, palaeoecology and palaeoenvironmental analysis of mass extinction events. *Palaeoecology*, 232: 190-213
- Uthicke S. (1997) Seasonality of asexual reproduction in *Holothuria* (*Halodeima*) *atra*, *H. (H.) edulis* and *Stichopus chloronotus* (Holothuroidea: Aspidochirotida) on the Great Barrier Reef. *Marine Biology*, 129: 435–441
- Uthicke S. (2001) The process of asexual reproduction by transverse fission in *Stichopus chloronotus* (greenfish). *SPC Beche-de mer Information Bulletin*, 14: 23-25

- Uthicke S., Benzie J.A.H. (2000) Effect of bêche-de-mer fishing on densities and size structure of *Holothuria nobilis* (Echinodermata: Holothuroidea) populations on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 19: 271-276
- Uthicke S., Conand C. (2005) Amplified fragment length polymorphism (AFLP) analysis indicates the importance of both asexual and sexual reproduction in the fissiparous holothurian *Stichopus chloronotus* (Aspidochirotida) in the Indian and Pacific Ocean. *Coral Reefs*, 24: 103–111
- Uthicke S., Schaffelke B., Byrne M. (2009) A boom–bust phylum? Ecological and evolutionary consequences of density variations in echinoderms. *Ecological Monographs*, 79(1): 3–24
- Voultsiadou E., Vafidis D. (2007) Marine invertebrate diversity in Aristotle’s zoology. *Contributions to Zoology*, 76(2): 103-120
- Voultsiadou E., Vafidis D. (2008) Aristotle’s lantern in echinoderms: an ancient riddle. *Cahiers de Biologie Marine*, 49: 299-302
- Voultsiadou, E., Koutsoubas D., Achparaki M. (2010) Bivalve mollusc exploitation in Mediterranean coastal communities: an historical approach. *Journal of Biological Research – Thessaloniki*, 13: 35-45
- Watson J.R., Hays C.G., Raimondi P.T., Mitarai S., Dong C., McWilliams J.C., Blanchette C.A., Caselle J.E., Siegel D.A. (2011) Currents connecting communities: nearshore community similarity and ocean circulation. *Ecology*, 92(6): 1193–1200
- Wen J., Hu C., Zhang L., Luo P., Zhao Z., Fan S., Su T. (2010) The application of PCR-RFLP and FINS for species identification used in sea cucumbers (*Aspidochirotida: Stichopodiadae*) products from the market. *Food Control*, 21: 403-407
- Wiklund A.K.E., Andersson A. (2014) Benthic competition and population dynamics of *Monoporeia affinis* and *Marenzelleria* sp. in the northern Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 144: 46-53
- Williamson D.H., Ceccarelli D.M., Evans R.D., Jones G.P., Russ G.R. (2014) Habitat dynamics, marine reserve status, and the decline and recovery of coral reef fish communities. *Ecology and Evolution*, 4(4): 337–354
- Wilson G.A., Nishi J.S., Elkin B.T., Strobeck C. (2005) Effects of a recent founding event and intrinsic population dynamics on genetic diversity in an ungulate population. *Conservation Genetics*, 6: 905–916
- Yasuhara M. (2019) Marine Biodiversity in Space and Time What Tiny Fossils Tell. *Métode Science Studies Journal*, 9: 77-81

- Yoshioka P.M. (1982) Role of Planktonic and Benthic Factors in the Population Dynamics of the Bryozoan *Membranipora membranacea*. *Ecology*, 63(2): 457-468
- Zeldis J.R. (1985) Ecology of *Munida gregaria* (Decapoda, Anomura): distribution and abundance, population dynamics and fisheries. *Marine Ecology Progress Series*, 22: 77-99
- Zeng L., Wen J., Fan S., Chen Z., Xu Y., Sun Y., Chen D., Zhao J., Xu L., Li Y. (2018) Identification of sea cucumber species in processed food products by PCR-RFLP method. *Food Control*, 90: 166-171
- Zettler M.L., Schiedek D., Bobertz B. (2007) Benthic biodiversity indices versus salinity gradient in the southern Baltic Sea. *Marine Pollution Bulletin*, 55: 258-270

Ελληνόγλωσση Βιβλιογραφία

- Castro P., Huber M.E. (1999) Θαλάσσια Βιολογία. *University Studio Press – Θεσσαλονίκη*, pp143-187
- Gaston K.J., Spicer J.I. (2008) Βιοποικιλότητα: Μια Εισαγωγή. *University Studio Press – Θεσσαλονίκη*, pp 23-45
- Nybakken J.W. (2005) Θαλάσσια Βιολογία: Μια Οικολογική Προσέγγιση. *Εκδόσεις ΙΩΝ – Αθήνα*

ABSTRACT

In the present bibliographic research, reference is made to the genetic diversity among the populations of sea cucumbers. Initially, to better understand this issue, there are references to historical conditions that have contributed significantly in the configuration of today's biodiversity. In addition, issues regarding benthic biodiversity and population dynamics are described, focusing ultimately on sea cucumbers, on their biological characteristics, reproduction and larval stage. Biodiversity is then linked to genetics as evolutionary mechanisms as well as molecular markers used to identify genetic diversity are mentioned. Following, is an overview of the population genetic diversity of commercial species of sea cucumbers around the world, as research focuses on the Mediterranean Sea region. At this point, after analyzing the historical changes and oceanographic effects of the area, the population genetic structure of the commercial species of sea cucumbers is studied. Concluding the work, threats are addressed to these species, which alter the relationship between them, as well as response measures for the sustainable management, protection and recovery of these species.

Keywords: sea cucumber, populations, genetic diversity, molecular markers, genetic structure