



UPPSALA  
UNIVERSITET

# Etologi som redskap vid ex-situ bevarande av hotade arter

Josefin Sundberg

---

Independent Project in Biology  
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2009  
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

# Etologi som redskap i ex situ bevarande av hotade arter

## Sammanfattning

Sedan ungefär 10 år tillbaka har det funnits ett ökat intresse av att kombinera bevarandebiologi med etologi, ett område kallat bevarandeeetologi. Det finns dock fortfarande ett glapp mellan de två läroren. I denna litteraturstudie belyses vikten av ett ökat användande av etologi inom bevarandebiologin och hur den bör tillämpas för att nå bättre resultat vid uppfödning av hotade arter i fångenskap och återintroduktioner.

Många områden inom uppfödning och återintroduktion av hotade arter skulle kunna nå bättre resultat om kunskaper om djurs beteende tillämpades i högre grad. När man föder upp hotade arter i fångenskap kan kunskap om parningssystem, partnerval och sociala system användas för att maximera reproduktionen, den genetiska variationen och avkommans fitness. Överlevnaden vid återintroduktioner kan ökas genom att man tränar djuren att känna igen predatorer och genom att hålla djuren i en miljö som efterliknar deras naturliga. Publikationer inom bevarandeeetologi är ofta teoretiska och för att läran ska utvecklas vidare behöver dessa teorier testas i praktisk verksamhet och utvärderas.

## Introduktion

Bevarande-etologin (conservation behaviour) växte fram i början av 90-talet då behovet av att kombinera bevarandebiologi med etologi började uppmärksammas (Caro 2007). Trots detta verkar inget ökande överlapp mellan läroerna ha skett sedan dess (Angeloni m.fl. 2008). Arter försvinner idag snabbare än någonsin (CBD 2006) och att föda upp och hålla arter i fångenskap har blivit en allt vanligare metod inom bevarandebiologin (McPhee 2004) som har fått ökad betydelse eftersom en del hotade arter har försvunnit helt i det vilda och bara lever kvar i fångenskap (Kunzl m.fl. 2003). Uppskattningsvis kommer 3000 landlevande arter av vertebrater behöva födas upp i fångenskap de närmaste 200 åren för att inte dö ut (Soulé 1986). Det slutgiltiga målet med att hålla hotade arter i fångenskap är förstås att återintroducera dem i sitt naturliga habitat. Det finns dock många problem med att återintroducera djur som hållits i fångenskap även om det bara handlar om en eller några få generationer. Selektionstrycket i fångenskap ändras eller försvinner ofta (Price 1970) vilket resulterar i populationer som inte är anpassade till sin naturliga miljö. T.o.m. vildfångade djur som fötts upp i fångenskap kan få en försämrad överlevnadsförmåga och många djur i fångenskap känner inte igen sina naturliga predatorer och utvecklar inte nödvändiga antipredator-beteenden (Griffin m.fl. 2000). Inavelsdepression och reproduktionssvårigheter är vanligt hos populationer i fångenskap (Boaks 2007). Alla dessa problem har med etologi att göra och kunskaper om djurs beteenden är ett viktigt redskap inom både *ex situ*- och *in situ*-bevarande av arter som ännu inte används fullt ut (Swaigood 2007). När det gäller uppfödning i fångenskap och återintroduktioner av hotade arter finns det många sätt att tillämpa denna kunskap för en att nå bättre resultat.

Syftet med litteraturstudien är att beskriva varför etologi är ett viktigt redskap för *ex situ*-bevarande av arter och hur detta redskap kan användas. Mycket av det som beskrivs har dock också tillämpningar på små *in situ*-populationer. Jag kommer att gå igenom hur man använder sig av etologin idag, identifiera områden som har potential att utvecklas i framtiden samt ge förslag på hur etologin kan integreras i bevarandebiologin i större utsträckning.

## Ökad beteendevariation hos populationer i fångenskap

Ett problem med att hålla djur i fångenskap är att selektionstrycket kan försvinna, ändra riktning eller ändras helt. Detta kan ske avsiktligt eller oavsiktligt (Price 1970) och kan t.ex. leda till att variansen av en egenskap ökar inom populationen. Det betyder att medelvärdet är detsamma men fördelningen ändras så att så att fler djur har extrema värden av egenskapen i fråga (McPhee 2002). I naturen t.ex. gör djuren ständigt en avvägning mellan att äta och undvika predatorer (Phelan & Baker 1992) och individer som spenderar för mycket tid på endera beteende selekteras bort. I fångenskap däremot sker inte denna stabiliserande selektion och variationen kan därmed öka. Detta har visats hos möss (*Peromyscus polionotus*), där populationer som hållits i fångenskap i 35 och 14 generationer hade större varians i beteende (predator respons) än vildfångade möss. Denna ökande varians i beteende ger antagligen en ökad varians i överlevnad om dessa individer skulle återintroduceras. Det innebär att fler individer skulle behöva släppas ut för att nå den populationsstorlek man eftersträvar (McPhee 2002).

## Stress

Ett liv i fångenskap minskar tiden djuren kan ägna åt sina naturliga sysselsättningar och är ofta stressande för djur. Möjliga tecken på stress kan vara aggression, stereotypa beteenden, undvikande beteenden, avsaknad av sexuella beteenden, apati och en minskning av komplexa

beteenden (Carlstead & Shepherdson 2000). Med hjälp av miljöberikning kan man minska stressen och Swaisgood (2007) menar att det är lika fundamentalt som mat och vatten när man föder upp djur i fångenskap.

Flera former av miljöberikning har visats effektiva för att förbättra välfärden för djur i fångenskap. Man kan t.ex. erbjuda gömställen; variera maten; öka hanteringstiden av maten genom att ge mat som inte processats t.ex. hela djur och frukter eller fryst mat; gömma maten; möjliggöra grävning, luktmarkering och bobyggande; ge djuren möjlighet att själva kontrollera sin kroppstemperatur genom att förse dem med element, ljus och skugga; förändra livsmiljön genom att lägga till och ta bort lukter, ljud, inredning och växter (Carlstead & Shepherdson 1994). Små, enkla förändringar i form av miljöberikning kan ge stora beteendeförändringar och en förbättrad välfärd för djuren (Csatádi 2008).

För att djur ska reproducera sig i fångenskap behöver de vara mottagliga för de sociala, fysiska och psykologiska stimuli i omgivningen som behövs för reproduktiva beteenden. Ett viktigt mål med miljöberikning är att förse djuren med en fysisk miljö som befrämjar mottaglighet för sådana stimuli. Reproduktionsframgång används ofta som ett mått på djurens välfärd och djurparker menar ofta att en god välfärd är nödvändig för att reproduktion ska ske, trots att empiriska bevis för detta saknas (Carlstead & Shepherdson 1994).

Hughes och Duncan (1988) var först med att föreslå att djur inte bara har behov av resurser som t.ex. mat, vatten och partner utan också behov att utföra de beteenden som i naturen leder dem till dessa resurser. Det kan vara sökbeteenden som t.ex. att gräva efter mat. Om dessa etologiska behov inte tillgodoses i fångenskap kan det leda till stress och frustration hos djuren. Deras förslag stöds av studier som visar att djur ofta arbetar för att få mat istället för att ta gratis mat, s.k. "contrafreeloading". Förslagsvis är detta ett adaptivt beteende i naturen eftersom det hjälper djuren att skapa en bild av sin omgivning och ökar överlevanden i det långa loppet. Det är ett sätt för djuren att undersöka en födokälla som för tillfället inte är optimal men som under förändrade omständigheter i framtiden kan komma att bli optimal (Inglis m.fl. 1997). Preferensen att jobba för mat minskar med ökande hunger och grad av ansträngning (Inglis & Ferguson 1986).

En annan källa till stress i fångenskap är om djuren hålls i, för arten onaturliga sociala grupper. Man kan också anta att det är stressande för en individ av en social art att hållas isolerad. Ofta hålls för många individer på en för liten yta och de sociala grupperna byts ofta ut vilket också orsakar stress (Morgan & Tromborg 2007).

De flesta källor till stress i fångenskap har med saknad kontroll att göra. Djuren saknar kontroll över nästan allt i sin omgivning, vad de ska äta, vilken social grupp de ska vara i, vem de ska para sig med etc. När man har gett djur möjlighet att kontrollera olika stimuli i omgivningen som t.ex. ljud, ljus och mat, har stressen hos dessa djur minskat. Det är svårt att tänka sig att djur som inte har möjlighet att kontrollera sin omgivning får de erfarenheter som de behöver för att klara sig i det vilda (Morgan & Tromborg 2007).

## **Personlighet**

Personlighet (även kallat beteendesyndrom och temperament) är korrelerade individuella beteende egenskaper som är konsistenta över tid och situationer. Dessa individuella skillnader har hittats i vitt spridda grupper (t.ex. däggdjur, fåglar, ödlor, amfibier, fisk, mollusker och leddjur) (Sih m.fl. 2004) och eftersom det är osannolikt att de finns av en slump är det viktigt att vara

medveten om dessa skillnader när man jobbar med bevarande av hotade arter (Mcdougall m.fl. 2006).

Många studier visar på att personlighet är ärftligt och därför är det viktigt att behålla den genetiska variationen som underliggör personlighet hos populationer i fångenskap. Selektionstrycket i naturen ändras hela tiden så att olika personligheter gynnas och när djuren återintroduceras är det viktigt att det finns evolutionspotential även för personlighet så att populationen kan anpassa sig efter rådande selektionstryck (Mcdougall m.fl. 2006).

När man föder upp hotade arter i fångenskap försöker man oftast få alla individer att reproducera sig. Stress påverkar dock reproduktionsförmågan (Van Heezik & Seddon 2001) och individer påverkas olika av den stress som miljön i fångenskap innebär (Crockett m.fl. 2000). Ofta är aggressiva och aktiva individer dåligt anpassade till livet i fångenskap jämfört med mindre aggressiva eller aktiva individer (Mcdougall m.fl. 2006). Även om man använder sig av artificiell insemination för att få alla att reproducera sig så kan stress relaterad till personlighetstyp minska sannolikheten för befruktning (Zhang m.fl. 2004). Genom att identifiera personlighetsegenskaper som är relaterade till hög stresskänslighet så kan dessa individer identifieras och stressframkallande situationer kan minimeras (Mcdougall m.fl. 2006). En studie på jättepanda (*Ailuropoda melanoleuca*) visade att "skygga" (shy) honor var mer känsliga för stress och lyckades inte reproducera sig. Efter att man minskat stressen samt gett dem miljöberikning lyckades de reproducera sig för första gången (Zhang m.fl. 2004). En studie på svart noshörning (*Diceros bicornis*) i djurparker visade att dominans hos honor var positivt korrelerat med reproduktionsframgång. Hos hanar hittade man ett omvänt samband. Högst reproduktionsframgång skedde när honan var mer dominant än hanen (Carlstead m.fl. 1999). Hos primater har man visat att mer sociala honors ungar har högre överlevnad än ungar till honor med mindre sociala kontrakter (Silk m.fl. 2003).

Kunskap om antipredator-beteende är viktigt när man återintroducerar djur eftersom man kan förutsäga hur en individ reagerar på en predator. Vid återintroduktion av t.ex. katträv (*Vulpes velox*) så rörde sig "djärva" (bold) individer över större avstånd och dog tidigare än "skygga" individer (Bremner-harrison m.fl. 2004). De Azevedo och Young (2006) menar att man bör undvika att släppa ut de allra djärvaste individerna om investeringarna i ett återintroduktionsprogram är stora. Samtidigt är det viktigt att en population består av olika personlighetstyper. När man återintroducerar djur finns risken att sannolikheten för att individer med en viss personlighet ska etablera sig i ett område, är större än för andra. Man har t.ex. sett att djärva talgoxar sprider sig längre än skygga (Dingemanse 2003). Om inte olika personlighetstyper etablerar sig kan populationen få problem; djärva individer exponerar sig ofta för predatorer och blir lätta byten, medan en grupp bestående av endast djärva individer kan ha svårt att forma stabila sociala grupper. Det kan alltså vara en indikation på problem om man har en låg andel individer som etablerar sig i ett område och om etableringen verkar vara relaterad till personlighetstyp (Watters & Meehan 2007).

## **Sexuell selektion och Reproduktion i fångenskap**

Eftersom hotade arter oftast består av små populationer är bevarande av genetisk variation något av det viktigaste när man föder upp djur i fångenskap. Den är nödvändig för att populationen ska kunna anpassa sig till miljöförändringar och evolverande patogener (Hunter 2002). Inavel är vanligt i små populationer och kan leda till inavelsdepression. Inavelsdepression definieras som minskad fitness hos avkomman av två besläktade individer jämfört med avkomman av två slumpmässigt parade individer (Hedrick & Kalinowski 2000). I naturen är egenskaper som livskraftighet och immunkompetens positivt korrelerade till reproduktionsframgång men i

fångenskap blir variationen i reproduktionsframgång ofta slumpmässig. Ett mål bör därför vara att minimera variation i reproduktionsframgång speciellt om den inte är korrelerad med fitness. Det finns dock situationer då man kan behöva snedfördela reproduktionen, som när ärftliga egenskaper som påverkar fitness varierar mellan individer. Om t.ex. bara några individer har en ärftlig egenskap (t.ex. resistans mot en sjukdom) som behövs för att överleva i det vilda är det ju ingen mening med att reproducera individer som inte har den egenskapen vars avkommor därmed inte kommer klara en återintroduktion, även om det skulle öka den genetiska variationen (Wedekind 2002).

### **Social struktur och parningssystem**

Ett problem med uppfödning av djur i fångenskap är i vilka sociala grupper man ska hålla djuren. I naturen varierar den sociala organisationen inom en art beroende på olika ekologiska förutsättningar (Lott 1991). Denna plasticitet är adaptiv eftersom den ökar djurens förmåga att anpassa sig till ändrade förhållanden men den gör det svårt för oss att veta vilken typ av grupper vi bör hålla djuren i. Hos sociala arter ökar man ofta reproduktionsframgången genom att låta honor ha ständig tillgång till hanar medan det hos mer solitära arter är fördelaktigare att bara sammanföra könen vid honornas fertila period (Swaigood 2007).

Det har länge varit känt att det hos vissa arter, finns ett positivt samband mellan populationsdensiteten och populationens reproduktionshastighet, en s.k. Allee-effekt (Allee m.fl 1949). Hos primaterna mormaki (*Eulemur macuco*) och mongomaki (*Eulemur mongoz*) t.ex. så ökar reproduktionsframgången hos par som hålls med andra par eller med extra hanar. Hos andra arter undertrycker dominant honor reproduktionen hos honor av lägre rang (Swaigood 2007). Det är normen i det vilda hos dessa arter men i fångenskap är det ofta bäst att flytta dessa individer så de också kan reproducera sig. På så sätt maximerar man reproduktionen och om det handlar om en art bestående av få individer så är det viktigt att låta alla individer reproducera sig så att man bevarar den genetiska variationen (Kleiman 1994, citerad i Swaigood 2007).

När man föder upp hotade arter gäller det att fördela reproduktionen jämt över populationen och att minimera inavel genom att para individer som är så genetiskt olika som möjligt. Men ibland sammanfaller inte djurens parningspreferenser med målet att maximera den genetiska variationen. Alla honor kan t.ex. föredra att para sig med samma hane, eller så kan han-han konkurrens resultera i att några få hanar monopoliserar alla honor. Detta kan få förödande konsekvenser för en liten population eftersom det minskar den effektiva populationsstorleken ( $N_e$ ) ytterligare (Parker & Waite 1997).

En minskad  $N_e$  leder till minskad genetisk variation i populationen och möjligtvis även inavelsdepression (Drickamer 2003).

### **Kommunikation**

Olika djur använder sig av olika signaler för att kommunicera om reproduktion som t.ex. ljud, dofter och förändringar i utseende. Dessa signaler är ofta nödvändiga för att reproduktion ska ske och därför är det viktigt att identifiera dessa signaler så att man inte hindrar dem att nå fram. Det kan t.ex. handla om att kvalitén på UV-ljuset påverkar signalerna för partnerval hos fåglar (Tromborg & Morgan 2006).

Ibland har honor absoluta gränser för preferenser av en egenskap (t.ex. längd på stjärtfjädrar). Om ingen av de närvarande hanarna motsvarar honornas krav kan de avstå helt från parning (Blumstein 1998). Det man kan göra då är att identifiera vilka signaler honorna använder sig av vid partnerval och sedan manipulera dessa signaler. Denna metod har än så länge bara testats i ett fåtal studier (Swaigood 2007).

Om könen hålls åtskilda så kan djuren behöva kommunicera innan de ska sammanföras för att parningen ska bli lyckad. Hos dvärgmus (*Micromys minutus*) t.ex. föredrar honor i fångenskap att para sig med hanar som de känner igen lukten av än med hanar som har en obekant lukt (Roberts & Gosling 2004). Med en liknande metod har man lyckats öka reproduktionsframgången hos jättepanda (*Ailuropoda melanoleuca*) som tidigare varit välkänd för sin oförmåga att reproducera sig i fångenskap. Genom att låta blivande par gå in i varandras burar när den andra inte är där så bekantar de sig med varandras lukter innan parning och på så sätt har man ökat antalet lyckade parningar och minskat aggressivt beteende hos hanar, som annars ofta förekommer (Swaigood m.fl. 2000).

Att uttrycka sexuellt selekterade egenskaper kan vara kostsamt, försämra artens konkurrensförmåga och göra dem extra känsliga för mänsklig påverkan som ändrar uttrycket av egenskapen (Griffith 1989). Om honor har absoluta preferenser för en egenskap som är konditionsberoende kan en försämring av hanarnas kondition leda till en minskad  $N_e$  eftersom antalet acceptabla hanar minskar (Blumstein 1998). Därför bör man under parningssäsongen undvika stressande situationer som gör att konditionsberoende egenskaper hos hanar inte kan uttryckas fullständigt (Griffith m.fl. 1989).

### **Partnerval**

Många arter har mekanismer som tjänar till att undvika inavelsdepression som t.ex. partnerval före och efter parning, förmåga att känna igen släktingar och undvika parning med dessa, försenad könsmognad eller undertryckt reproduktionsförmåga (Pusey & Wolf 1996). Därför är ofta är fritt partnerval mer genetiskt fördelaktigt än slumpmässig parning eftersom det ger en friskare avkomma och gör det möjligt för populationer att anpassa sig till snabbt evolverande patogener. Partnerval sker efter olika kriterier och ett av dem är egenskaper som tyder på bra gener. Denna typ av sexuell selektion sker främst på gener som är viktiga i anpassningen till sjukdomar och ger en förhöjd fitness hos avkomman (Hamilton & Zuk 1982). Hos kalifornisk kondor (*Gymnogyps californianus*) ökar reproduktionsframgången om de får välja partner själva och många individer parar sig inte med en individ som de inte har valt. Hos mus (*Mus domesticus*) har man visat att avkomman av individer som inte valt varandra hade lägre fitness än den av individer som valt varandra (Drickamer m.fl. 2003). Detta har antagligen med MHC (major histocompatibility complex)-beroende partnerval att göra. MHC är en stor kromosomregion som har med immunförsvaret att göra (Klein 1986 i Penn & Potts 1999). Man har funnit MHC-beroende partnerval hos flera arter t.ex. mus (Yamazaki m.fl. 1976) grå musmaki (*Microcebus murinus*) (Schwensow m.fl. 2008) och människa (*Homo sapiens*) (Wedekind 1995). Det innebär att individer väljer en partner som har så olik MHC som möjligt från deras eget för att maximera heterozygotiteten på dessa loci (Wedekind & Furi 1997). En hög heterozygotitet på MHC har visat sig på flera sätt öka avkommans fitness, t.ex. har man påvisat en högre resistans mot sjukdomar (Carrington m.fl. 1999, Thursz m.fl. 1997). En bättre förståelse för vilken roll MHC spelar i partnerval är relevant för uppfödning i fångenskap eftersom det kan användas för att para ihop kompatibla par och därmed öka reproduktionsframgången (Robert & Gosling 2004).

Trots dessa fördelar med fritt partnerval så är det ofta viktigare att bevara den genetiska variationen när det gäller små populationer i fångenskap. Parningssystem har trots allt inte evolverats för att undvika arters utdöende och förlorad genetisk variation går inte att återskapa (Wedekind 2002). Att avgöra om fördelarna med fritt partnerval överväger eller inte är svårt, men om man föder upp en monogam art bör man tillåta partnerval eftersom detta inte påverkar  $N_e$ . Hos en icke-monogam art bör man även försöka tillåta en viss grad av partnerval. Det kan man

göra genom att presentera olika hanar för honorna och låta dem välja. Om reproduktionen dock blir snedfördelad, så att vissa hanar har större reproduktionsframgång bör man ingripa genom att t.ex. avlägsna dessa hanar en tid (Wedekind 2002). Vad man ska välja beror även på populationsstorleken. Om det handlar om en stor population så är det mest troligt att fördelarna med fritt partnerval överväger nackdelarna som eventuell ökad inavel innebär. Om man däremot har en liten population med polygamt parningssystem så är fritt partnerval ett riskfyllt alternativ (Fiumera m.fl. 2000).

### **Investering i avkomma**

Om det reproduktiva värdet av att producera döttrar eller söner skiljer sig så förutspår könsfördelningsteorin att honor ska justera könsfördelningen på sin avkomma beroende på sin egen kondition och/eller hur attraktiv partnern är. En hona i dålig kondition tjänar ofta på att producera honor istället för hanar. Det beror på att ungens kondition, efter perioden av föräldravård, avspeglar moderns kondition och en hona i dålig kondition har högre reproduktionsframgång än en hane i dåligt skick. Tvärtemot så har en hane i god kondition högre reproduktionsframgång än en hona i god kondition. Det i sin tur beror på den konkurrens om honor som råder bland hanar hos de allra flesta arter. Därmed gynnar evolutionen honor som kan justera könsfördelningen på avkomman beroende på vilken kondition hon är i och hur attraktiv hanen är (Trivers & Willard 1973). Detta kan vara viktigt att tänka på när man föder upp djur i fångenskap. Den akut hotade kakapon (*Strigops habroptilus*) har fötts upp i fångenskap sedan 1989. Den fria tillgången på mat ledde till att honorna justerade könsfördelningen till att producera 70 % hanar (Clout m.fl. 2002). Uppfödarna fick byta taktik och bestämde sig då för att bara ge honor under viktgränsen för reproduktion (1.5 kilo) fri tillgång till mat tills de uppnådde den vikten. De lyckades därmed ta bort den sneda könsfördelningen (Robertson 2002).

Honor kan också investera olika i avkomman beroende på hur attraktiv hanen är. Hos t.ex. påfågel (*Pavo cristatus*) lägger honan fler ägg om hon får para sig med den hane hon föredrar (d.v.s. den med längs stjärtfjädrar) (Petrie & Williams 1993).

### **Predatorträning för återintroduktioner**

Försök att återintroducera djur som fötts upp i fångenskap misslyckas ofta med att etablera livskraftiga populationer (Wolf m.fl. 1996, Snyder m.fl. 1996). Endast 11 % av återintroduktioner når en populationsstorlek på minst 500 individer (Beck m.fl. 1994). Den främsta anledningen är att de återintroducerade djuren reagerar ineffektivt på naturliga predatorer, eftersom de är naiva (Griffin m.fl. 2000). Djur som föds upp i fångenskap i många generationer tappar förmågan att känna igen predatorer på grund av att selektionstrycket försvinner (Griffin m.fl. 2000). Man kan minska dödligheten genom att på olika sätt minska kontakten med predatorer (t.ex. stängsel, avskjutning av predatorer) men det är bara en kortsiktig lösning (Griffin m.fl. 2000). En långsiktig lösning är att förbereda individer som ska återintroduceras så att de kan bete sig så lämpligt som möjligt i sitt nya habitat (Watters & Meehan).

Det finns olika metoder för att träna djur på att känna igen predatorer och reagera på ett lämpligt sätt. De flesta går ut på att med hjälp av klassisk betingning få djuren att associera predatorn med ett negativt stimuli (Griffin m.fl. 2000) men hos sociala arter brukar social inlärning vara framgångsrik (Griffin & Evans 2003). Predatorträning brukar vara mest effektiv om djuret redan uttrycker någon form av antipredator-beteende eftersom man då har en grund att jobba med och utveckla. Förmågan att lära sig att känna igen och reagera på okända predatorer har demonstrerats hos flera grupper bl.a. fiskar, fåglar och primater (Griffin m.fl. 2000). För att antipredatorträning



ska vara mödan värd bör djuret komma ihåg träningen i minst ett par månader (de Azevedo & Young 2006) eftersom många arter inte råkar ut för predatorer så ofta (Mesquita & Young 2006).

Damavallaby *Macropus eugenii*) som genom klassisk betingning tränats att känna igen räv (*Vulpes vulpes*) generaliserade sitt antipredatorbeteende till katt (*Felis catus*) men inte till get (*Capra hircus*). Det visar att predatorinlärningen är specifik och inte beror på att djuren blir generellt mer vaksamma efter träningen (Griffin m.fl. 2001).

### **Klassisk betingning**

I predatorträning genom klassisk betingning får man djuret att förknippa ett negativt stimuli med uppenbarelsen av en predator. För att inlärningen ska bli effektivare bör man välja ett stimuli som är relevant för situationen (Griffin m.fl. 2001). Man kan t.ex. lätt lära råttor att undvika en viss sorts mat genom att med klassisk betingning få dem att associera lukt eller smak av maten med illamående. Däremot kan man inte få dem att undvika föda om man använder sig av elstötter som betingning (Garcia & Koellinger 1966).

Det är svårt att säga hur många upprepningar man behöver göra när man tränar djur med klassisk betingning men en grundregel är att göra så få som möjligt. Gör man för många finns risken att habituering sker d.v.s. att individen vänjer sig vid stimuli och slutar reagera. Dessutom kan man anta att djuren har en medfödd förmåga att snabbt lära sig att känna igen och reagera på predatorer eftersom det är viktigt för deras överlevnad. Flera studier visar att inlärning sker efter endast en till två träningstillfällen (Griffin m.fl. 2000).

### **Social inlärning**

Hos sociala arter verkar det som att den mest framgångsrika predatorträningen är genom social inlärning. Det innebär att man använder sig av en erfaren individ för att lära oerfarna individer lämplig respons på en predator (Griffin & Evans 2003). Social inlärning kan man förvänta sig hos arter som lever i sociala grupper och/eller arter med lång period av föräldravård eller sen mognad (Griffin m.fl. 2000) men det förekommer även hos fisk (Mesquita & Young 2007). Hos både solitära och grupplevande arter lär sig ofta ungarna att känna igen och undvika predatorer, framförallt hos arter med starka eller långvariga band mellan mor och avkomma (Shier & Owings 2007).

Även fäder kan påverka utvecklandet av antipredator-beteende. Hos spigg (*Gasterosteus aculeatus*) undviker yngel, som blir jagade av sin far varpå de återvänder till boet, en predatormodell i större utsträckning än föräldralösa yngel (Huntingford & Wright 1993). Hos präriehund (*Cynomys ludovicianus*) har man visat att predatorträning ökade överlevnaden hos återintroducerade ungar (Shier & Owings 2006) och att social inlärning av antipredator-beteenden förekommer (Shier & Owings 2007). Präriehundsungar som exponerades för predatorer i närvaro av en erfaren vuxen individ var efter träningen mer vaksamma än ungar som exponerats för predatorer utan erfarna individer. Dessa individer hade även en högre överlevnad under det första året efter återintroduktion. Överlevnaden för dessa individer var densamma som för ungar som växt upp i det vilda och sedan förflyttats till samma plats som där ungarna uppfödda i fångenskap återintroducerades.

Predatorträning genom social inlärning har också visat sig effektiv på Dama-vallaby. En grupp predator-naiva individer fick observera en erfaren individs respons på en modellräv medan kontrollgruppen fick observera en oerfaren individ som alltså inte var rädd för räven. Efter träningen reagerade experimentgruppen på modellräven med högre vaksamhet än kontrollgruppen (Griffin & Evans 2003).

När man återintroducerar sociala arter är det viktigt att man släpper ut många individer samtidigt och att man inte splittrar familjegrupper eller sociala grupper. Överlevnaden ökar på så sätt eftersom dessa grupper klarar sig bättre mot predatorer. Präriehundar som förflyttades till ett nytt habitat i familjegrupper hade fem gånger högre överlevnad än de som förflyttades utan familj. De hade även högre reproduktionsframgång (Shier 2006).

## Återintroduktioner och habitatval

Kvalitén på habitatet där djuren ska släppas ut är en av de viktigaste faktorerna för en framgångsrik återintroduktion. Trots detta lämnar många djur platsen de släppts ut på innan de hunnit få information om de faktorer som bestämmer habitatkvalitén (t.ex. mat, predatorer, konkurrens, klimat, patogener). Ett sådant avvisande av ett habitat följt av att djuret förflyttar sig långt därifrån betyder att djuret upplever att habitatet är olämpligt. Denna uppfattning kan i vissa fall stämma men också vara en indikation på att habitatvals beteendet behöver ändras för att nå bättre framgång med återintroduktionen. Dödligheten är oftast som högst precis efter frisläppandet (Sarrazin & Legendre 2000) och dessa dödsfall är ofta kopplade till att djuret förflyttar sig långa avstånd (Biggins m.fl. 1999). Vissa studier har även hittat ett positivt samband mellan dödlighet och hur långt individer färdas efter frisläppandet (Biggins m.fl. 1999, Meek m.fl. 2003). Djur som har fötts upp i fångenskap i en miljö som liknar djurets naturliga miljö färdas ofta kortare avstånd efter frisläppandet än djur som fötts upp i en miljö som är väldigt olik den naturliga. I en studie på svartfotad iller (*Mustela nigripes*) jämförde man individer som fötts upp i stora hägn (som liknade deras naturliga miljö och innehöll präriehundar och deras lyor) med individer som fötts upp i konventionella burar. Individer som fötts upp i hägn visade sig färdas kortare sträckor efter frisläppandet än individer som fötts upp i bur. Dessa individer använde även lyor mer, rörde sig mindre tid ovan jord, exponerade sig mindre för predatorer och hade överlag en högre överlevnad (Biggins m.fl. 1999). Antagligen letade illrarna som var uppfödda i burar efter "burliknande" habitat och eftersom de inte hittade det färdades de längre sträckor (Stamp & Swaisgood 2007). Djur som har fötts upp under gynnsamma förhållanden i fångenskap associerar ofta stimuli som den upplevt i fångenskap (t.ex. ljus, färger, mänskliga ljud) med gynnsamma förhållanden och söker sig till områden som innehåller dessa.

Fenomenet att djur söker sig till miljöer som liknar miljön de har växt upp i brukar kallas NHPI (natal habitat preference induction) (Davis & Stamps 2004). Man tar ofta hänsyn till detta i återintroduktioner genom att sätta ut "acklimatiseringshägn" på platsen där djuren ska släppas ut innan de släpps fria. Det gör man för att individerna ska bekanta sig med platsens lukter, ljud och andra stimuli. Därmed ökar chanserna att de stannar i området och spridningsavståndet efter frisläppandet minskar (Miller m.fl. 1999).

NHPI kan förutspås inträffa hos arter vars förmåga att hantera, fånga eller bearbeta byten förbättras av tid och erfarenhet i miljön de föds i, och när populationer har evolverats i olika typer av habitat med olika typer av föda. När man föder upp sådana arter i fångenskap för återintroduktion är det därför bra att förse dem med samma föda som är tillgänglig på den tilltänkta platsen för frisläppande (Stamps & Swaisgood 2006).

När djur söker efter ett habitat att bosätta sig använder de sig framförallt av stimuli som är lätta att upptäcka, t.ex. färger, lukter och ljud så att de snabbt kan bestämma sig för att stanna eller inte. När man föder upp djur för återintroduktion är det därför mycket värdefullt om man kan identifiera vilka stimuli arten använder sig av och sedan använda dessa stimuli i miljön man håller djuret i. Det kan t.ex. handla om en växt som avger en speciell lukt i det tilltänkta habitatet

för återintroduktion och om man föder upp djuren med samma lukt ökar man antagligen chanserna för att de kommer acceptera habitatet. Ett annat alternativ är att exponera djuren för ett visst stimuli i fångenskap och att sedan använda samma stimuli på platsen för återintroduktion (Stamps & Swaisgood 2006).

Många misslyckade återintroduktioner kan dock bero på människors missbedömning av habitatet. En studie av Wolf m.fl. (1998) konstaterade att i 64 % av alla återintroduktioner och förflyttningar av djur används subjektiva bedömningar av habitatkvalitén.

### **Problem med bevarande-etologi**

Sedan 90-talet har flera författare uppmuntrat en ökad användning av etologi inom bevarandebiologin. Att ingen ökad användning har skett kan bero på en ursprunglig separation av lärorna med olika avdelningar inom universitetet, att beteendekologer och bevarandebiologer jobbar med olika typer av frågeställningar, söker olika forskningsanslag och publicerar sina forskningsresultat i olika tidskrifter (Angeloni m.fl. 2008). Inom etologin fokuserar man ofta på en art medan studier inom bevarandebiologi fokuserar på populationer eller hela ekosystem. Etologins tillämpningar inom bevarandebiologin uppfattas dessutom ofta inte som lika uppenbara och direkta som t.ex. genetikens (Anthony & Blumstein 2000).

En annan skillnad är att forskare som jobbar med djur i fångenskap, t.ex. på laboratorier, till större delen studerar proximata förklaringar på beteende medan forskare som jobbar i fält fokuserar på ultimata förklaringar. För att bevarande-etologin ska utvecklas är det antagligen nödvändigt att kombinera ultimata och proximata frågeställningar och även laboratorie- och fältstudier (Swaisgood 2007).

Många bevarande-etologer har svårigheter att få sina artiklar publicerade (Swaisgood 2007, Blumstein & Fernández-Juricic 2004). Tidskrifter inom bevarandebiologin avvisar dem ofta med motivationen att innehållet är för snävt när det bara gäller beteendekologin för en art. Etologiska tidskrifter å andra sidan avvisar artiklarna för att de är för tillämpade eller för att experimentdesignen innehåller en för liten provstorlek eller saknar kontroll (vilket är naturligt när man jobbar med hotade arter). Kanske behöver detta nya fält en egen tidskrift för att ha möjlighet att utvecklas till sin fulla potential (Swaisgood 2007).

Ett annat problem inom bevarande-etologin är att det ofta dröjer länge innan teoretiska lösningar tillämpas praktiskt. Det flesta publikationer inom detta område är teoretiska och handlar om hur man skulle kunna lösa problem inom bevarandebiologin med hjälp av etologi, inte om hur man faktiskt tillämpat dessa teorier (Swaisgood 2007). Dessutom är beteendestudier ofta tidskrävande och i bevarandebiologin behöver man snabba lösningar (Caro 2007).

De flesta förslag på hur glappet mellan bevarandebiologi och etologi ska överbyggas går ut på att etologer i större utsträckning ska prioritera forskning som kan gynna hotade arter (Angeloni m.fl. 2008, Blumstein & Fernández-Juricic 2004) och sedan snabbt översätta sina resultat till möjliga tillämpningar inom bevarandebiologin (Angeloni m.fl. 2008). Etologer kan även bidra till bevarandebiologin genom att studera djur i störda eller hotade habitat, flaggskeppsarter och hotade arter. Man måste dock vara försiktig när man studerar dessa arter så att inte forskningen påverkar dem negativt och försämrar deras situation ytterligare (Caro 2007, Angeloni m.fl. 2007). Både bevarandebiologer och etologer kan få en djupare förståelse för ämnet genom att titta på tidigare exempel där ett etologiskt perspektiv har hjälpt till i arbetet med att bevara arter (Caro 2007).

## Diskussion

Etologi är ett viktigt redskap inom *ex situ*-bevarande men som ännu inte nått sin fulla potential. En ökad tillämpning av etologi skulle kunna bidra till att lösa många av de problem som finns med att föda upp hotade arter i fångenskap.

För att minska stressen i fångenskap måste man ha kunskap om djurens behov. Miljöberikning och ökad kontroll har visats minska stressen (Carlstead & Shepherdson 1994) och ger antagligen bättre förutsättningar för återintroduktion (Morgan och Tromborg 2007). Att minskning av stress genom miljöberikning borde öka reproduktionsframgången känns intuitivt men skulle ändå behöva bevisas vetenskapligt (Swaigood 2007). Man skulle t.ex. kunna mäta hur det påverkar mängd och kvalitet av sperma eller respons på stimulerande hormoner (Carlstead & Shepherdson 1994). Personlighet har också betydelse för stress eftersom skillnader i stresskänslighet (Crockett m.fl. 2000) kan ge skillnader i reproduktionsframgång (Van Heezik & Seddon 2001), något som man vill minimera i avelsprogram för hotade arter (Wedekind 2002). Genetisk variation som underliggjer personlighet behövs i naturen som evolutionspotential och bör därför bevaras i fångenskap. Genom att identifiera stresskänsliga individer kan man minimera stressen för dem och därmed minska risken för att en personlighet gynnas (McDoughall m.fl. 2006). När man återintroducerar arter bör man också försöka få individer med olika personlighet att etablera sig (Watters & Meehan 2007). De Azevedo & Young (2006) menar dock att det kan vara bortkastat att återintroducera de djärvaste individerna eftersom de ofta blir lätta byten för predatorer (Watters & Meehan 2007) men detta gäller framförallt mycket kostsamma program. Huruvida individuella skillnader i hur långt individer sprider sig (Dingemanse 2003) kan orsaka problem, som t.ex. en ojämn fördelning av personlighetstyper, bör studeras.

När det gäller reproduktion i fångenskap har etologin mycket att tillföra. Huruvida fritt partnerval bör tillåtas eller inte är en intressant fråga och det verkar som att publikationer i etologiska tidskrifter är mer positiva till idén än publikationer i bevarandebiologiska. Kanske beror det på att etologer har en djupare förståelse för mekanismerna i partnerval som ofta tjänar till att undvika inavel. Vidare studier på fördelar och nackdelar bör utföras på små populationer av icke-hotade arter och kan förhoppningsvis bidra med ytterligare generaliseringar om när fritt partnerval bör användas. Om man väljer bort fritt partnerval kan det ibland vara svårt att få individer att reproducera sig och man behöva manipulera de signaler honorna använder sig av för att välja partner. Denna metod har bara testats ett fåtal gånger men den har visats sig effektiv (Swaigood 2007). Metoden borde framförallt kunna användas när honor har absoluta preferenser för egenskaper hos hanar, för att öka antalet acceptabla hanar och därmed  $N_e$ .

Vetskapen om att antipredatorbeteende överförs socialt mellan individer (Griffin m.fl. 2000) gör predatorträningen till en effektiv metod. Man behöver inte träna alla individer utan kan räkna med att beteendet sprider sig i en population. Eftersom social inlärning antagligen är mer effektiv än klassisk betingning bör den testas i första hand om det inte handlar om en solitär art. Man kan tycka att ett inlärt antipredatorbeteende borde vara bestående men det är inte bevisat (Griffith & Evans). Detta och hur många repetitioner av träningen som är optimalt, skulle kunna testas experimentellt som en del av en återintroduktion.

Att etologi inte används i någon större utsträckning inom bevarandebiologin beror bl.a. på en ursprunglig separation av lärorna där man ställer olika typer av frågeställningar, har olika fokus och söker olika typer av förklaringar (Angeloni 2008). Beteendeforskning anses ibland vara för

artspecifik för att man ska bidra med allmängiltiga slutsatser och lösningar trots att det finns många sådana exempel (Blumstein & Fernández-Juricic 2004).

En del av problemet är att bevarande-etologer ofta har svårt att publicera sina forskningsresultat. Swaisgood (2007) har föreslagit en ny tidskrift för den typen av studier och jag tror att detta skulle kunna utveckla läran och ge den ett formellt erkännande som t.ex. bevarandegenetik har. Idag är de flesta artiklar som publiceras inom ämnet teoretiska (Swaisgood 2007) och för att ämnet ska kunna utvecklas behöver dessa teorier testas praktiskt. En egen tidskrift skulle uppmuntra praktiska studier där man tillämpar etologi inom bevarandebiologi. Det skulle också underlätta för bevarandebiologer att ta del av, för dem, relevanta resultat från etologisk forskning.

## Referenser

- Angeloni, L., Schlaepfer M.A., Lawler, J.J. & Crooks, K.R. 2008. A reassessment of the interface between conservation and behaviour. *Animal Behaviour* 75: 731-737.
- Anthony, L.L. & Blumstein D.T. 2000. Integrating behaviour into wildlife conservation: the multiple ways that behaviour can reduce Ne. *Biological conservation* 95: 303 -315.
- Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt K.P. 1949 *Principles of animal ecology*. Saunders, Philadelphia.
- Beck, B.B., Rapaport, L.G., Stanley, M.R., Price, & Wilson, A. C. 1994. Reintroduction of captive-born animals: 265–286 i Olney, P.J.S., Mace, G.M. & Feistner, A.T.C. editors. *Creative conservation: interactive management of wild and captive animals*. Chapman & Hall, London.
- Biggins, D.E., Vargas, A., Godbey, J.L., Anderson, S.H. 1999. Influence of prerelease experience on reintroduced black-footed ferrets (*Mustela nigripes*). *Biological conservation* 89: 121-129.
- Blumstein, D.T. 1998. Female preferences and effective population size. *Animal Conservation* 1: 173-177.
- Blumstein, D.T. & Fernandez-Juricic, E. 2004. The emergence conservation behaviour. *Conservation Biology* 18: 1175-1177.
- Bremner-Harrison, S., Prodohl, P.A. & Elwood, R.W. 2004. Behavioural trait assessment as release criterion: boldness predicts early death in a reintroduction programme of captive-bred swift fox (*Vulpes velox*). *Animal Conservation* 7: 313-320.
- Carlstead, K. & Shepherdson, D.J. 1994. Effects of environmental enrichment on reproduction. *Zoo biology* 13: 447-458.
- Carlstead K., Mellen J. & Kleiman D.G. 1999. Black Rhinoceros (*Diceros bicornis*) in U.S. Zoos: I. Individual Behavior Profiles and Their Relationship to Breeding Success. *Zoo Biology* 18: 17-34.
- Carlstead, K. & Shepherdson, D.J. 2000. Alleviating stress in zoo animals with environmental enrichment. I Moberg, G.P. & Mench, J.A. *The biology of animal stress: Basic Principles and Implications for Animal Welfare*. CAB International, Wallington.
- Caro, T. 2007. Behavior and conservation: a bridge too far? *Trends in Ecology & Evolution* 22: 394-400.
- CBD (Convention on Biological Diversity). 2006. *Global Biodiversity Outlook 2*. Convention on Biological Diversity, Montreal. <http://www.cbd.int/doc/gbo/gbo2/cbd-gbo2-en.pdf>
- Clout, M.N., Elliott, G.P. & Robertson, B.C. 2002. Effects of supplementary feeding on the offspring sex ratio of kakapo: a dilemma for the conservation of a polygynous parrot *Biological Conservation* 107: 13–18.
- Cox, C.R., Goldsmith, V.I. & Engelhardt, H.R. 1993. Pair formation in California Condors. *American Zoology* 33: 126-138.
- Crockett, C.M., Shimoji, M. & Bowden D.M. 2000. Behaviour, appetite, and urinary cortisol responses by adult female pigtailed macaques to cage size, cage level, room change, and ketamine sedation. *American Journal of Primatology* 52: 63-80.
- Csatádi, K., Leus, K. & Pereboom, J.J. 2008. A brief note on the effects of novel enrichment on an unwanted behaviour of captive bonobos. *Applied Animal Behaviour Science* 112: 201-204.

- De Azevedo, C.S. & Young, R.J. 2006. Shyness and boldness in greater rheas *Rhea americana* Linnaeus (Rheiformes, Rheidae): The effects of antipredator training on the personality of the birds. *Revista Brasileira de Zoologia* 23: 202-210.
- De Azevedo, C.S. & Young, R.J. 2006. Do captive-born greater rheas *Rhea americana* Linnaeus (Rheiformes, Rheidae) remember antipredator training? *Revista Brasileira de Zoologia* 23: 194-201.
- Dingemanse, N.J. 2003. Natural selection and avian personality in a fluctuating environment. Thesis, Utrecht University, ISBN 90-6464877-8.
- Drickamer, L.C., Adair Gowaty, P. & Wagner, D.M. 2003. Free mutual mate preferences in house mice affect reproductive success and offspring performance. *Animal behaviour* 65: 105 -114.
- Fiumera, A.C., Parker, P.G. & Fuerst P.A. 2000. Effective Population Size and Maintenance of Genetic Diversity in Captive-Bred Populations of a Lake Victoria Cichlid. *Conservation Biology* 14: 886-892.
- Gail W.H., Berghaier, R.W. & George, D.D. 1996 Evidence for social enhancement of reproduction in two *Eulemur* species. *Zoo Biology* 15: 1-12.
- Garcia, J. & Koelling, R.A., 1966. Relation of cue to consequence in avoidance learning. *Psychonomic Science* 4: 123-124.
- Griffin, A.S., Blumstein, D.T., Evans, C.S., 2000. Training captive-bred or translocated animals to avoid predators. *Conservation Biology* 14: 1317–1326.
- Griffin, A.S., Evans, C.S. & Blumstein, D.T. 2001. Learning specificity in acquired predator recognition. *Animal Behaviour* 62: 577-589.
- Griffin, A.S. & Evans, C.S. 2003. Social learning of antipredator behaviour in a marsupial. *Animal Behaviour* 66: 485-492.
- Griffith, B., Scott, J.M., Carpenter, J.W. & Reed, C. 1989. Translocation as a species conservation tool: status and strategy. *Science* 245: 477–480
- Hamilton, W.D. & Zuk, M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites. *Science* 218: 384–387.
- Hedrick, W. & Kalinowski, T. 2000. Inbreeding depression in conservation biology. *Annual review of ecology and systematic* 31: 139-162.
- Hughes, B.O. & Duncan, I.J.H. 1988. The notion of ethological ‘need’, models of motivation and animal welfare. *Animal Behaviour* 36: 1696-1707.
- Hunter, J.R. 2002. *Fundamentals of conservation biology*, 2:a uppl. Blackwell Science., London.
- Inglis, I. R. & Ferguson, N.J.K. 1986. Starlings search for food rather than eat freely-available, identical food *Animal Behaviour* 34: 614-617.
- Inglis, I.R., Forkman, B. & Lazarus, J. 1997. Free food or earned food? A review and fuzzy model of contrafreeloading. *Animal Behaviour* 53: 1171-1191.
- Künzl, C., Kaiser, S., Meier, E. & Sachser, N. 2003. Is a wild mammal kept and reared in captivity still a wild animal? *Hormones and behavior* 43: 187 -196.
- Lott, D., 1991. *Intraspecific variation in Social Systems of Wild Vertebrates*. Cambridge University Press, Cambridge.
- McDougall, P.T., Réale, D., Sol, D & Reader, S.M. 2006. Wildlife conservation and animal temperament: Causes and consequences of evolutionary change for captive, reintroduced, and wild populations. *Animal Conservation* 9: 39-48
- McPhee, M.E. 2004. Generations in captivity increases behavioral variance: considerations for captive breeding and reintroduction program. *Biological conservation* 115: 71 -77

- Meek, W.R., Burman, P.J., Nowakowski, M., Sparks, T.H. & Burman, N.J., 2003. Barn owl release in lowland southern England—a twenty-one year study. *Biological Conservation* 109: 271–282.
- Miller, B., Ralls, K., Reading, R., Scott, J. & Estes, J. 1999. Biological and technical considerations of carnivore translocation: a review. *Animal Conservation* 2: 59–68.
- Mesquita, F.D & Young, R.D. 2006. The behavioural responses of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) to anti-predator training. *Applied Animal Behaviour Science*: 144-154.
- Parker, P.G., Waite, T.A., 1997. Mating systems, effective population size and conservation of natural populations. I Clemmons, R., Buchholtz, J.R. *Behavioral Approaches to Conservation in the Wild*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Penn, D.J. & Potts, W.K 1999. The Evolution of Mating Preferences and Major Histocompatibility Complex Genes. *American Naturalist* 153: 145-164.
- Petrie, M. & Williams, A. 1993. Peahens Lay More Eggs for Peacocks with Larger Trains. *Proceedings of the Royal Society of London, series B* 251: 127-131.
- Robertson, B.C., Elliott, G.P., Eason, D.K., Mick N. Clout, M.N. & Gemmell N.J. 2006. Sex allocation theory aids species conservation. *Biology Letters* 2: 229–231.
- Roberts, S.C., Gosling, L.M., 2004. Manipulation of Olfactory Signaling and Mate Choice for Conservation Breeding: a Case Study of Harvest Mice Source. *Conservation biology* 18: 548 -556.
- Price, E.O. 1970. Differential reactivity of wild and semi-domestic deermice (*Peromyscus maniculatus*). *Animal Behaviour* 18: 747–752.
- Sarrazin, F. & Legendre, S. 2000. Demographic approach to releasing adults versus young in reintroductions. *Conservation Biology* 14: 488–500.
- Schwensow, N., Eberle, M. & Sommer, S. 2008. Compatibility counts: MHC-associated mate choice in a wild promiscuous primate. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* 275: 555-564.
- Sih, A., Bell, A. & Johnson, J.C. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 372–378
- Silk, J.B., Alberts, S.C. & Altman, J. 2003 Social Bonds of Female Baboons Enhance Infant Survival. *Science* 302: 1231 – 1234.
- Snyder, N.F.R., Derrickson, S.R., Beissinger, S.R., Wiley, J.W., Smith, T.B., Toone, W.D. & Miller, B., 1996. Limitations of captive breeding in endangered species recovery. *Conservation Biology* 10: 338–348.
- Soule, M., Gilpin, M., Conway, W. & Foose, T. 1986. The Millenium Ark: How Long a Voyage, How Many Staterooms, How Many Passengers? *Zoo Biology* 5: 101-113.
- Shier, D. 1997. Maternal Presence and Rearing Condition Affect Responses to a Live Predator in Kangaroo Rats (*Dipodomys heermanni arenae*). *Journal of comparative psychology* 111: 362 -369
- Stamps, A.S. & Swaisgood, R.R. 2007. Someplace like home: Experience, habitat selection and conservation biology. *Applied animal behaviour science* 102: 392 -409
- Swaisgood, R.R. Lindburg, D.G., Zhou, X. & Owen, M.A. 2000. The effects of sex, reproductive condition and context on discrimination of conspecific odours by giant pandas. *Animal behaviour*: 60: 227 -237.
- Swaisgood, R.R. 2007. Current status and future directions of applied behavioral research for animal welfare and conservation. *Applied Animal Behaviour Science* 102: 139-162.
- Trivers, R.L. & Willard, D.E. 1973. Natural Selection of Parental Ability to Vary the Sex Ratio of Offspring. *Science* 179: 90-92.
- Tromborg, C.T & Morgan. 2007. Sources of stress in captivity. *Applied animal behaviour science* 102: 262-302.



- Van Heezik Y. & Seddon P.J. 2001. Influence of group size and neonatal handling on growth rates, survival, and tameness of juvenile houbara bustards. *Zoo Biology* 20: 423-433.
- Watters, J.V. & Meehan, C.L. 2007. Different strokes: Can managing behavioral types increase post-release success? *Applied Animal Behaviour Science* 102: 364–379.
- Wedekind, C., Seebeck, T., Bettens, F. & Paepke, A.J. 1995. MHC-dependent mate preferences in humans. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 260: 245-247.
- Wolf, C.M., Griffith, B., Reed, C. & Temple, S.A. 1996. Avian and mammalian translocations: update and reanalysis of 1987 survey data. *Conservation Biology* 10: 1142–1154.
- Wolf, C.M. Garland, T. & Brad Griffith, B. 1998. Predictors of avian and mammalian translocation success: reanalysis with phylogenetically independent contrasts. *Biological conservation* 86: 243 -255.
- Zhang, G., Swaisgood, R.R. & Zhang, H. 2004. Evaluation of behavioural factors influencing reproductive success and failure in captive giant pandas. *Zoo biology* 23:15-31.
- Yamazaki, K. 1976. Control of mating preferences in mice by genes in major histocompatibility complex. *Journal of experimental medicine* 144: 1324-1335.