

Βιογεωγραφία: Πρότυπα Κατανομής

Ενδημισμός – Προβινσιαλισμός – Διαζευγμένες
κατανομές - Διαβαθμίσεις

Σίνος Γκιώκας

Πανεπιστήμιο Πατρών
Τμήμα Βιολογίας
Τομέας Βιολογίας Ζώων

Πάτρα 2018

Βιογεωγραφία - Σίνος Γκιώκας - Παν.
Πατρών - Τμ. Βιολογίας - 2018

Ενδημισμός – Προβινσιαλισμός – Διαζευγμένες κατανομές

- Ποια είναι τα κύρια πρότυπα κατανομής των ζωικών οργανισμών;
- Ποιες διεργασίες διαμορφώνουν αυτά τα πρότυπα;

Ενδημισμός – Προβινσιαλισμός – Διαζευγμένες κατανομές

- ▶ **Ενδημισμός:** ένα τάξον υπάρχει σε μία και μόνο περιοχή. Ποικίλη χωρική κλίμακα: νησί ---> ήπειρος.
 - ▶ **Προβινσιαλισμός:** συμπίπτων ενδημισμός διαφορετικών τάξων σε συγκεκριμένες περιοχές.
 - ▶ **Διαζευγμένες κατανομές:** δύο ή περισσότερα συγγενικά τάξα βρίσκονται σε περιοχές που είναι διαχωρισμένες και απουσιάζουν από τις ενδιάμεσες περιοχές. Το αντίθετο του προβινσιαλισμού.
- ✓ **Κάθε τύπος κατανομής δεν αποκλείει τον άλλο.** Ένα είδος μπορεί να αποτελεί τμήμα μιας διαζευγμένης κατανομής στο πλαίσιο της οικογένειας που ανήκει, να είναι ενδημικό σε μια περιοχή, και μαζί με άλλα τάξα ενδημικά στην ίδια περιοχή, να συμβάλλουν στο να αναγνωρίσουμε προβινσιαλισμό σε αυτήν την περιοχή!

Ενδημισμός

- Γιατί ο ενδημισμός ήταν από τα πρώτα πρότυπα κατανομής που περιγράφηκαν στη Ζωογεωγραφία;
- Γιατί οι οργανισμοί είναι ενδημικοί σε μία τοποθεσία;
- Γιατί ο ενδημισμός είναι ιεραρχικός (εγκιβωτισμένος);

Ενδημισμός

Γιατί ο ενδημισμός ήταν από τα πρώτα πρότυπα κατανομής που περιγράφηκαν στη Ζωογεωγραφία;

- ▶ Επειδή τα νησιά (δημοφιλές επίκεντρο έρευνας στη ζωογεωγραφία) εμφανίζουν υψηλό ενδημισμό. Π.χ. Το 91% της πανίδας της Αυστραλίας (νησί-ήπειρος) είναι ενδημική σε σύγκριση με το 19% της Παλαιοαρκτικής και της Νεοαρκτικής.
- ▶ Ο υψηλός ενδημισμός των νησιών οφείλεται στην απομόνωση τους από τις ηπειρωτικές περιοχές και στο δυναμικό για «επί τόπου» εξελικτική διαφοροποίηση της πανίδας τους.

Ενδημισμός

Γιατί οι οργανισμοί είναι ενδημικοί σε μία τοποθεσία;

- ▶ Επειδή πρωτοεμφανίστηκαν σε αυτή την περιοχή και δεν διασπάρθηκαν ποτέ
- ▶ Επειδή τώρα επιβιώνουν μόνο σε ένα μικρό τμήμα της προηγούμενής τους εξάπλωσης.

Ενδημισμός

Γιατί ο ενδημισμός είναι ιεραρχικός (εγκιβωτισμένος);

- ▶ Οι ταξινομικές κατηγορίες είναι **ιεραρχικές**, επομένως και οι κατανομές των τάξεων οργανώνονται με ιεραρχικό τρόπο
- ▶ **Αποτέλεσμα**: οι κατώτερες ταξινομικές ομάδες (είδη και γένη) τείνουν να είναι πιο στενά ενδημικές από ότι οι ανώτερες (οικογένειες και τάξεις) των οποίων είναι μέλη.

Ενδημισμός - Ταξινόμηση των ενδημικών οργανισμών

Με βάση τον τόπο προέλευσης:

- ▶ αυτοενδημικοί και αλλοενδημικοί

Με βάση την ταξινόμηση ή τη γεωγραφία:

- ▶ ταξινομικοί και γεωγραφικοί υπολειμματικοί οργανισμοί

Με βάση την ηλικία:

- ▶ παλαιοενδημικοί και νεοενδημικοί

Ενδημισμός – Τόπος Προέλευσης

Αυτοενδημικοί (αυτόχθονοι) – **αλλοενδημικοί** (αλλόχθονοι)

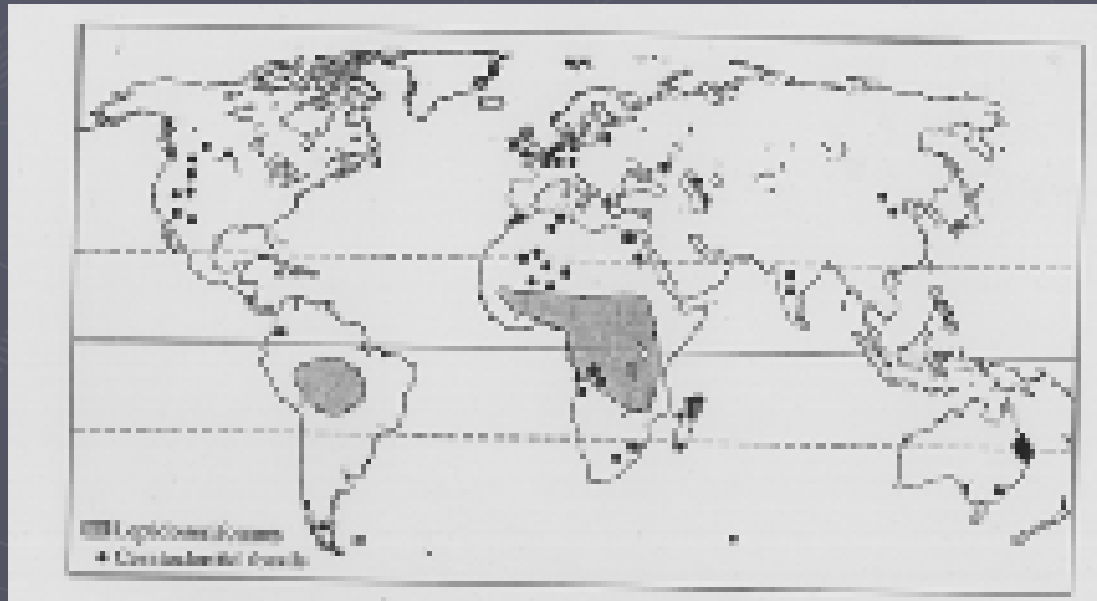
- ▶ Οι **αυτοενδημικοί** οργανισμοί διαφοροποιήθηκαν εκεί που βρίσκονται και σήμερα
- ▶ Οι **αλλοενδημικοί** βρίσκονται σήμερα σε διαφορετική περιοχή από αυτήν από όπου προέρχονται
- **Πώς;** Εμφανίστηκαν σε μια περιοχή, μετανάστευσαν και εξαφανίστηκαν από την περιοχή όπου πρωτοεμφανίστηκαν
- ▶ **Χαρακτηριστικό παράδειγμα αλλοενδημικών:** υπολειμματικοί ή επιβιοτικοί οργανισμοί, που κάποτε ήταν ευρέως εξαπλωμένοι και σήμερα περιορίζονται σε μία μικρή περιοχή

Ενδημισμός – Υπολειμματικοί οργανισμοί

- ▶ Ταξινόμηση ή γεωγραφία: **ταξινομικοί** και **γεωγραφικοί** υπολειμματικοί οργανισμοί
- ▶ Οι **ταξινομικοί** υπολειμματικοί οργανισμοί επιβίωσαν από ταξινομικές ομάδες που κάποτε ήταν πολύ διαφοροποιημένες (δηλ. είχαν περισσότερα είδη)
- ▶ **Παράδειγμα**: Ο κοιλάκανθος *Latimaria chalumnae*, το «ζωντανό απολίθωμα» που ανακαλύφθηκε το 1938. Είναι ταξινομικό απολίθωμα μιας γενεαλογικής γραμμής οστεϊχθύων που πριν 65 εκ. χρόνια αποτελούνταν από 13 γένη (με βάση τα απολιθώματα)

Ενδημισμός – Υπολειμματικοί οργανισμοί

- ▶ Οι **γεωγραφικοί** υπολειμματικοί οργανισμοί είναι στενοί ενδημικοί απόγονοι τάξεων που παλαιότερα ήταν ευρέως εξαπλωμένα
- ▶ Παράδειγμα: Οι Δίπνοοι
- ▶ Συχνά οι δύο τύποι υπολειμματικών οργανισμών συμπίπτουν (ζωντανά απολιθώματα).



Ενδημισμός - Ηλικία

Παλαιοενδημικοί και Νεοενδημικοί οργανισμοί

- ▶ Οι παλαιοενδημικοί οργανισμοί εμφανίστηκαν παλαιά
- ▶ Οι νεοενδημικοί εμφανίστηκαν σχετικά προσφάτως
- ▶ Για να χαρακτηρίσουμε κάποιο τάξο ως παλαιοενδημικό ή ως νεοενδημικό πρέπει να έχουμε αρκετά στοιχεία
- ▶ Ποια;

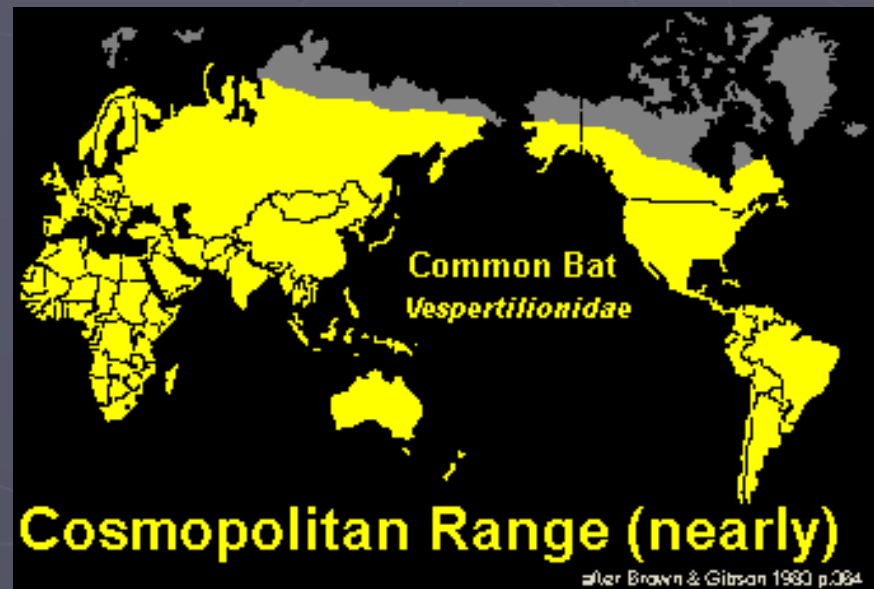
Κοσμοπολιτισμός

Κοσμοπολιτισμός: Τα κοσμοπολιτικά τάξα είναι οργανισμοί ευρέως εξαπλωμένοι

- ▶ Στην πραγματικότητα κανένα είδος, γένος ή οικογένεια δεν είναι εντελώς κοσμοπολιτικό.

Τι δείχνει:

- ▶ ευρείες οικολογικές ανοχές
- ▶ ικανότητα διασποράς
- ▶ Μεγάλη ηλικία



Προβινσιαλισμός

- ▶ **Παρατήρηση:** τα ενδημικά τάξα σε διαφορετικές ομάδες οργανισμών τείνουν να μην είναι τυχαία εξαπλωμένα, αλλά τείνουν να συνεμφανίζονται σε συγκεκριμένες περιοχές
- ▶ **Πρώτη ερμηνεία** (Sclater και Wallace) : συγκεκριμένες διαφορετικές περιοχές λειτουργούν ως «κέντρα προέλευσης» των διαφόρων τάξων
- ▶ Αυτές οι συμπίπτουσες κατανομές των ενδημικών συχνά δεν αντιστοιχούν επακριβώς στα σημερινά όρια των ηπείρων και των ωκεανών, όπως και με τα προφανή χαρακτηριστικά των αβιοτικών και βιοτικών περιβαλλόντων. Αυτό υποδεικνύει το ρόλο των ιστορικών γεγονότων.
- ▶ Αυτές οι διαφορετικές περιοχές ενδημισμού οργανώνονται με βάση την έκταση (από τις μεγαλύτερες μέχρι τις μικρότερες) ως εξής:
- ▶ **Βασίλεια** (χερσαία - θαλάσσια) -----> **Περιοχές** -----> **Υποπεριοχές** -----> **Επαρχίες** -
-----> **Διαμερίσματα**

Προβινσιαλισμός

- ▶ **6 Ζωογεωγραφικές περιοχές:** την **Παλαιαρκτική** (Ευρασία και Βόρεια Αφρική), τη **Νεαρκτική** (Βόρεια Αμερική), τη **Νεοτροπική** (Κεντρική και Νότια Αμερική και Δυτικές Ινδίες), την **Αιθιοπική** (Αφρική νότια της Σαχάρας και Μαδαγασκάρη), την **Ανατολική** (Νοτιοανατολική Ασία), και την **Αυστραλιανή**. Η πανίδα των ωκεάνιων νησιών του Ειρηνικού δεν περιλαμβάνεται με ομαλό τρόπο σε αυτό το σχήμα διαίρεσης.
- ▶ Οι φυτογεωγράφοι χωρίζουν τη Γη σε περισσότερες περιοχές.
- ▶ Ενδείξεις της επίδρασης της γεωγραφίας, της γεωλογίας και του κλίματος στην ιστορική προέλευση, διαφοροποίηση και εξάπλωση των εξελικτικών γραμμών.



Προβινσιαλισμός

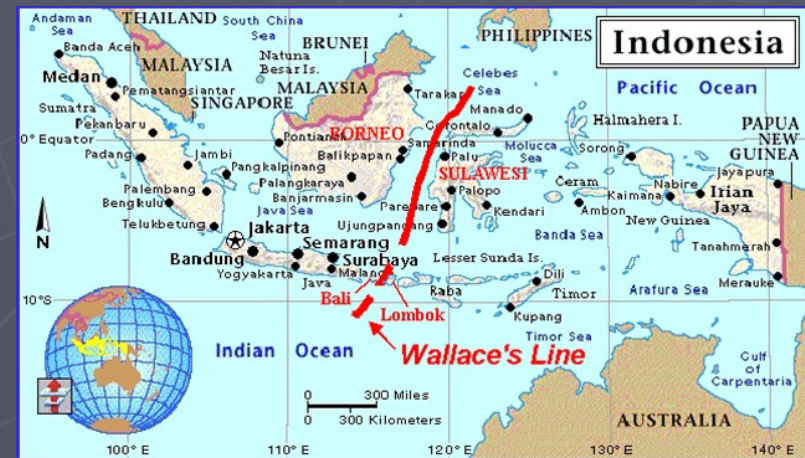
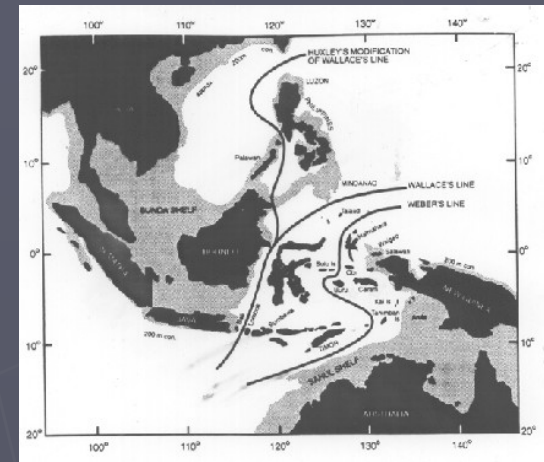
- ▶ Η διάκριση αυτών των περιοχών υποδηλώνει ότι σε μια συγκεκριμένη ταξινομική ομάδα (π.χ. Πτηνά) τα μέλη της πανίδας σε κάθε περιοχή συνδέονται πιο στενά μεταξύ τους από ότι με τα τάξα μιας άλλης περιοχής.
- ▶ Αυτό είναι διαφορετικό από την εμφάνιση παρόμοιων «μορφών ζωής» που δεν είναι συγγενικές μεταξύ τους, και οφείλεται στην επιλογή σε παρόμοια περιβάλλοντα σε διαφορετικές περιοχές
- ▶ **Βασικό συμπέρασμα:** κοινά ιστορικά (γεωλογικά, κλιματικά) γεγονότα έχουν διαμορφώσει την πανίδα σε κάθε περιοχή. Η συμφωνία διαφορετικών τάξων ενισχύει αυτήν την υπόθεση.
- ▶ **Παράδειγμα:** ο υψηλός ενδημισμός στα πτηνά και τα θηλαστικά της Αυστραλίας υποδεικνύει μια κοινή ομάδα παραγόντων που διαμόρφωσαν την πανίδα της. Γνωρίζουμε ότι η πολύ παλιά απομόνωση της Αυστραλίας έχει πιθανόν συμβάλει στον υψηλό ενδημισμό σε πολλές ομάδες.
- ▶ Οι εγκλιβωτισμένες κατανομές (η κατανομή των γενών μικρότερη από την κατανομή των οικογενειών) υποδηλώνουν μοναδικά γεγονότα σε συγκεκριμένες περιοχές.

Προβινσιαλισμός

- ▶ **Βιογεωγραφικές γραμμές:** τα «λεπτά» όρια που οροθετούν τη μετάβαση από μια πανιδική περιοχή σε μια άλλη, όπου εμφανίζεται γρήγορη αλλαγή στη σύνθεση της πανίδας
- ▶ Μια άλλη εκδήλωση του προβινσιαλισμού
- ▶ Οι βιογεωγραφικές γραμμές καθορίζουν τα όρια μεταξύ των βιογεωγραφικών περιοχών και υποδηλώνουν εμπόδια στην μετακίνηση των οργανισμών
- ▶ Εκατέρωθεν των βιογεωγραφικών γραμμών η πανίδα αλλάζει δραματικά, ως σύνολο ή για κάποιες ομάδες. Ο καθορισμός των βιογεωγραφικών γραμμών δεν είναι πάντοτε εύκολος

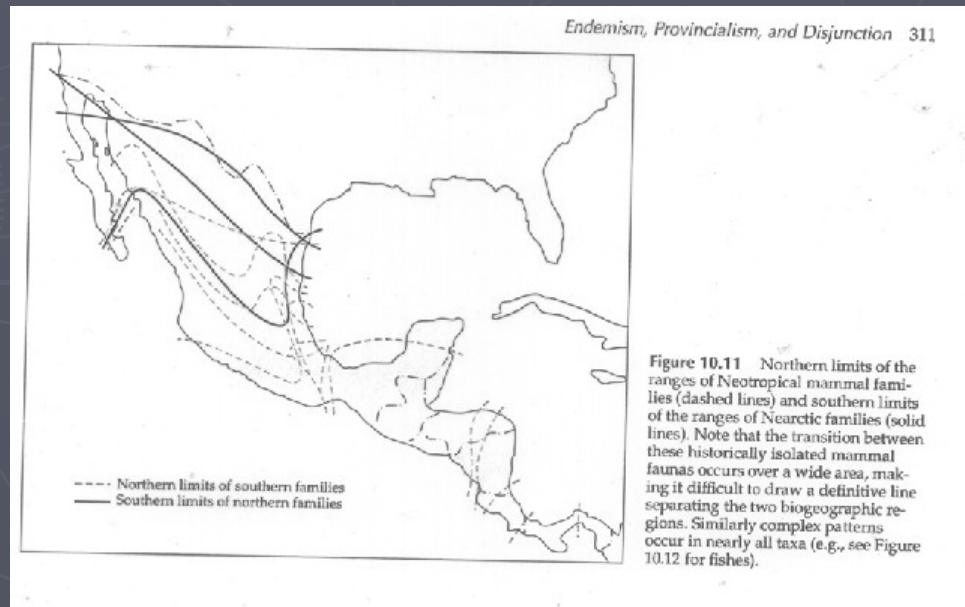
Προβινσιαλισμός

- ▶ Η «**γραμμή του Wallace**» είναι η πιο γνωστή ζωογεωγραφική γραμμή και διαχωρίζει την Ανατολική Περιοχή από την Αυστραλιανή.
- ▶ Στην Ανατολική πλευρά της γραμμής Wallace υπάρχουν 28 οικογένειες ψαριών του γλυκού νερού. Ωστόσο, στην Αυστραλιανή πλευρά υπάρχουν μόνο δύο οικογένειες.
- ▶ Επομένως, η ζώνη αλμυρού νερού ανάμεσα στις δύο περιοχές αποτελεί ένα ισχυρότατο φράγμα διασποράς για αυτά τα ψάρια.



Προβινσιαλισμός

- ▶ Παρόλο που η θέση των βιογεωγραφικών γραμμών μπορεί να ποικίλει ανάλογα με το τάξον, η ευρύτερη συμφωνία τους υποδηλώνει μια κοινή ομάδα ιστορικών ή σύγχρονων παραγόντων που ρυθμίζουν την κατανομή των ειδών
- ▶ **Παράδειγμα:** τα νότια όρια της κατανομής των διαφορετικών οικογενειών των βόρειων (Νεοαρκτικών) θηλαστικών, όπως και τα βόρεια όρια κατανομής των διαφορετικών νοτίων οικογενειών (Νεοτροπικές).



Προβινσιαλισμός

Τι γίνεται στη θάλασσα;

- ▶ Λιγότερο ανεπτυγμένος προβινσιαλισμός

Γιατί;

- ▶ Λιγότερο ισχυρά φράγματα
- ▶ πολλοί θαλάσσιοι οργανισμοί έχουν στάδια ζωής με υψηλή διασπορά (π.χ, οι πλαγκτονικές προνύμφες πολλών ψαριών αλλά και ασπονδύλων)

Η προσπάθεια διαίρεσης των ωκεανών είναι πιο δύσκολη

- ▶ Οι ταξινομήσεις αντικατοπτρίζουν περισσότερο οικολογικά χαρακτηριστικά παρά ιστορικά γεγονότα

Αποτέλεσμα: η πλειονότητα των θαλάσσιων οργανισμών είναι κοσμοπολιτικοί σε επίπεδο οικογένειας, ή ακόμη και γένους.

- ▶ Παρόλα αυτά κάποια «ιστορία» διατηρείται στις κατανομές των βενθικών μορφών που έχουν περιορισμένες ικανότητες διασποράς.

Βιογεωγραφικές Περιοχές



Προβινσιαλισμός

Ολαρκτική Περιοχή: Παλαιαρκτική (Ευρασία και Βόρεια Αφρική) + **Νεαρκτική** (Βόρεια Αμερική)

Χαρακτηριστικά:

- ▶ Προέλευση πολλών ομάδων (Σαρκοφάγα, Νυχτερίδες, Τρωκτικά, Αρτιοδάκτυλα, Περισσοδάκτυλα, Πρωτεύοντα, Εντομοφάγα)
- ▶ Είδη προσαρμοσμένα σε ήπιο - ψυχρό κλίμα
- ▶ Ένωση Ευρώπης - Βόρειας Ασίας κατά το Ηώκαινο
- ▶ Σύνδεση Αλάσκας και Ασίας μέσω του Βερίγγειου

Μικρός ενδημισμός λόγω των παγετωδών εξαφανίσεων

- ▶ Ενδημισμός στη Νεαρκτική: Antilocapridae και Anomaluridae
- ▶ Οικογένειες που ανταλλάχθηκαν: Equidae, Camelidae, Leporidae
- ▶ Ενδημισμός στην Παλαιαρκτική: όχι
- ▶ Οικογένειες που ανταλλάχθηκαν: Talpidae, Soricidae, Felidae, Cervidae

Προβινσιαλισμός

Νεοτροπική Περιοχή: Κεντρική και Νότια Αμερική και Δυτικές Ινδίες

Χαρακτηριστικά:

- ▶ Μονοπάτια διασποράς
- ▶ Διάδρομοι σύνδεσης Νότιας Αμερικής – Αυστραλίας
- ▶ Δρόμοι-λοταρίες συνέδεσαν Ν. Αμερική με Αφρική και με Βόρειο Αμερική (Μεγάλη Αμερικάνικη Βιοτική Ανταλλαγή)
- ▶ Ζώνη φίλτρου (φράγμα) μεταξύ Κεντρικής – Ν. Αμερικής

Μοναδικές ομάδες:

- ▶ **Χενάρθρα:** Dasypodidae, Bradypodidae, Myrmecophagidae
- ▶ **Πίθηκοι Νέου Κόσμου:** Cebidae, Callithricidae
- ▶ **Ομάδες τρωκτικών:** Caviidae, Dinomyidae, Hydrochoeridae, Dasyproctidae, Chinchillidae, Capromyidae, Myocastoridae, Ctenomyidae, Abrocomidae
- ▶ **Μαρσιποφόρα:** Didelphidae, Caenolestidae, Microbiotheriidae
- ▶ **Χοίροι:** Tayassuidae

Προβινσιαλισμός

Αυστραλιανή Περιοχή: Αυστραλία, Νέα Γουινέα, Ν. Ζηλανδία

Χαρακτηριστικά:

- ▶ Διαχωρισμός από Ανταρκτική πριν 90 Myr
- ▶ **Ενδημισμός:** Μαρσιποφόρα και Μονοτρήματα
- ▶ **Διασπάρθηκαν:** Νυχτερίδες, τρωκτικά (Muridae), άνθρωπος (30 - 40 Kyr), Dingo (3.5 Kyr)

Προβινσιαλισμός

Αιθιοπική Περιοχή: Αφρική νότια της Σαχάρας και Μαδαγασκάρη

Χαρακτηριστικά:

- ▶ Επαναλαμβανόμενοι κύκλοι υγρασίας/ξηρασίας
- ▶ Οι ορεινές περιοχές και κοινότητες διαφέρουν από τις πεδινές
- ▶ Καταφύγια – Δάση και κορυφές βουνών
- ▶ **Μαδαγασκάρη:** παλιός διαχωρισμός από την Αφρική (Κρητιδικός), τυχαία διασπορά από Αφρική και Ασία

Ενδημισμός:

- ▶ Αφροθήρια Chrysochloridae, Macroscelididae (ελεφαντομυγαλές), Orycteropidae (Aardvark), Procaviidae (Ηραξ)
- ▶ Rotomogalidae, Anomaluridae, Pedetidae, Bathyergidae, Protelidae
- ▶ Οι περισσότερες οικογένειες στη Μαδαγασκάρη: Tenrecidae (εντομοφάγα), Λεμουρόμορφα πρωτεύοντα (Indridae, Lemuridae), 20 είδη νυχτερίδων

Κοινή Πανίδα κυρίως με την Ανατολική Περιοχή:

- ▶ Πρωτεύοντα (Lorisidae, Cercopithicidae, Pongidae), Φωλιδωτά, Τρωκτικά (Hystricidae και Rhizomyidae), Σαρκοφάγα (Viverridae και Felidae), Προβοσκιδωτά, Περισσοδάκτυλα (Rhinocerotidae), Αρτιδάκτυλα (Tragulidae)

Ταξινόμηση των νησιών

Τα νησιά έχουν πάντοτε λιγότερα είδη από αυτά που βρίσκονται σε αντίστοιχα ενδιαιτήματα στις γειτονικές ηπειρωτικές περιοχές

► ΓΙΑΤΙ;

Δύο κύριοι τύποι νησιών:

- τα **ηπειρωτικά** νησιά και τα **ωκεάνια** νησιά

Ταξινόμηση των νησιών – Ηπειρωτικά νησιά

- ▶ Τα **ηπειρωτικά** νησιά ήταν τμήματα ευρύτερων ηπειρωτικών περιοχών ή υπολείμματα μετακίνησης των ηπείρων (π.χ. Σεϋχέλλες)
- ▶ Όλα τα μεγάλα νησιά ανήκουν σε αυτή την κατηγορία
- ▶ Έχουν την ίδια γεωλογική σύσταση με τις γειτονικές ηπειρωτικές περιοχές

Κατηγορίες ηπειρωτικών νησιών:

- ▶ νησιά που χώρισαν παλιά και οριστικά από τις γειτονικές ηπειρωτικές περιοχές π.χ. Μαδαγασκάρη (100 εκ. χρόνια), Ν. Ζηλανδία (80-90 εκ. χρόνια), Αντίλλες (80 εκ. χρόνια)
- ▶ συγκροτήματα νησιών που κάποια από αυτά ήταν ενωμένα με την ηπειρωτική περιοχή π.χ. Κανάρια νησιά
- ▶ νησιά που κατά τη διάρκεια του Πλειστοκαίνου ενώθηκαν με τις γειτονικές ηπειρωτικές περιοχές με γέφυρες ξηράς ή πάγου, π.χ. Βρετανία, Κεϋλάνη, Ιαπωνία, Νέα Γουινέα, Ταϊβάν

Ταξινόμηση των νησιών – Ηπειρωτικά νησιά

- ▶ Η πανίδα και η χλωρίδα των ηπειρωτικών νησιών είναι παρόμοια με αυτή των γειτονικών τους ηπειρωτικών περιοχών
- ▶ Έχουν οργανισμούς που δεν διασπείρονται καλά μέσω του νερού (φυτά με μεγάλα σπέρματα, αμφίβια, θηλαστικά που δεν πετούν)
- ▶ Επομένως έχουν αντιπροσωπευτικά υποσύνολα της χλωρίδας και της πανίδας των γειτονικών ηπειρωτικών περιοχών
- ▶ Αυτά τα δύο χαρακτηριστικά υποδεικνύουν πρόσφατες συνδέσεις με την ηπειρωτική περιοχή.

Ταξινόμηση των νησιών – Ωκεάνια νησιά

- ▶ Τα πραγματικά **ωκεάνια** νησιά έχουν ηφαιστειακή προέλευση
- ▶ Βρίσκονται στο ωκεάνιο τμήμα των τεκτονικών πλακών
- ▶ Δεν υπήρξαν ποτέ τμήματα άλλων ηπειρωτικών περιοχών

Σχηματίστηκαν με τρεις τρόπους:

- ▶ από ηφαίστεια που σχηματίζονται στα όρια δύο τεκτονικών πλακών που απομακρύνονται μεταξύ τους. Τα νησιά προσκολλώνται σε μία από τις δύο πλάκες και απομακρύνονται από την περιοχή του σχηματισμού τους
- ▶ από ηφαιστειακά τόξα που σχηματίζονται όταν δύο τεκτονικές πλάκες έρθουν σε επαφή. Η πλάκα που εισχωρεί στο κάτω μέρος της άλλης δίνει τη δυνατότητα σχηματισμού ηφαιστείων στο πίσω μέρος της επαφής
- ▶ ηφαίστεια που σχηματίζονται πάνω στα ωκεάνια τμήματα σε σημεία έντονης ηφαιστειακής δράσης.

Ταξινόμηση των νησιών – Ωκεάνια νησιά

- ▶ Τα ωκεάνια νησιά έχουν φτωχή, ταξινομικά, χλωρίδα και πανίδα
- ▶ Εμφανίζουν μεγάλο ενδημισμό, που υποδεικνύει επί τόπου εξελικτική διαφοροποίηση και ειδογένεση
- ▶ Η πλειονότητα των ειδών τους έχουν καλές δυνατότητες διασποράς (ακόμα και εάν δευτερογενώς έχουν απολέσει αυτήν την ικανότητα).

Ποσοτικοποίηση της ομοιότητας μεταξύ των περιοχών

- ▶ Αρχικά η διαίρεση σε βιογεωγραφικές περιοχές ήταν υποκειμενική. Αυτό δεν σημαίνει ότι τα σχήματα ταξινόμησης ήταν αναξιόπιστα
- ▶ **Εφαρμογή ποσοτικών τεχνικών:** με στόχο να κάνουν τη διαδικασία ταξινόμησης των βιογεωγραφικών περιοχών πιο ισχυρή, αντικειμενική και ελέγξιμη

Ποσοτικοποίηση της ομοιότητας μεταξύ των περιοχών

- ▶ **Αρχικά δεδομένα:** κατάλογοι ειδών ή τάξων που υπάρχουν σε συγκεκριμένες περιοχές. Μερικές φορές είναι διαθέσιμα και δεδομένα σχετικής αφθονίας
- ▶ **Δείκτες ομοιότητας:** Η ομοιότητα ανάμεσα στις δύο υπό εξέταση περιοχές προκύπτει με βάση τη χρήση μαθηματικών τεχνικών
- ▶ **Τεχνικές ομαδοποίησης ή ιεράρχησης:** Υπάρχουν αρκετές τέτοιες τεχνικές
- ▶ **Οι δείκτες διαφέρουν:** στο βαθμό ενσωμάτωσης δεδομένων, στο εύρος των τιμών, στη μαθηματική τους συμπεριφορά (το ειδικό βάρος των δεδομένων παρουσίας και απουσίας των τάξων)
- ▶ **Αμφισβήτηση των δεικτών ομοιότητας:** εναλλακτικοί τρόποι ποσοτικοποίησης της ομοιότητας που λαμβάνουν υπόψη τους και τις φυλογενετικές σχέσεις των υπό εξέταση τάξων.

Ποσοτικοποίηση της ομοιότητας μεταξύ των περιοχών

| Δείκτης | Τύπος |
|------------------------|---------------------------------|
| <i>Jaccard</i> | $C / (N_1 + N_2 - C)$ |
| <i>Simple matching</i> | $(C + A) / (N_1 + N_2 - C + A)$ |
| <i>Dice</i> | $2C / (N_1 + N_2)$ |
| <i>Simpson</i> | C / N_1 |
| <i>Braun-Blanquet</i> | C / N_2 |

Δείκτες ομοιότητας που χρησιμοποιούνται για την εκτίμηση βιοτικών ομοιοτήτων. **A** = απουσία και στις δύο μονάδες που συγκρίνονται, **C** = παρουσία και στις δύο μονάδες, **N₁** = συνολική παρουσία στην πρώτη μονάδα, **N₂** = συνολική παρουσία στη δεύτερη μονάδα (όταν η πρώτη μονάδα περιέχει τα λιγότερα τάξα).

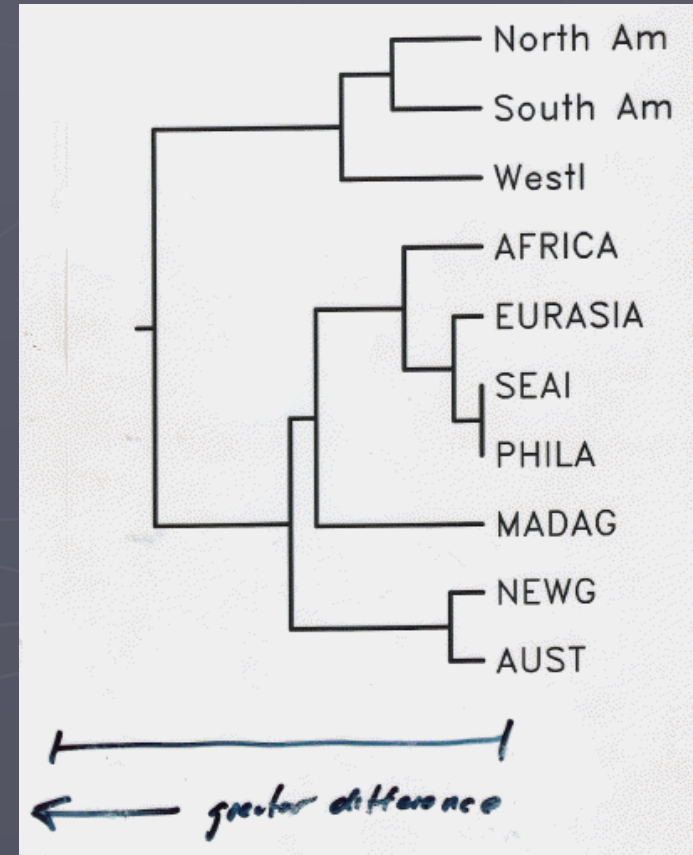
Ποσοτικοποίηση της ομοιότητας μεταξύ των περιοχών

Παράδειγμα: Ο παρακάτω πίνακας πανιδικών (δείκτης Simpson) ομοιοτήτων μεταξύ ζωογεωγραφικών περιοχών με βάση τον αριθμό των οικογενειών των θηλαστικών. Οι μεγαλύτεροι αριθμοί υποδηλώνουν μεγαλύτερη πανιδική ομοιότητα:

| Area | North America | West Indies | South America | Africa | Madagascar | Eurasia | SE Asian Islands | Philippines | New Guinea | Australia |
|------------------|---------------|-------------|---------------|--------|------------|---------|------------------|-------------|------------|-----------|
| North America | - | | | | | | | | | |
| West Indies | 67 | - | | | | | | | | |
| South America | 81 | 73 | - | | | | | | | |
| Africa | 31 | 27 | 25 | - | | | | | | |
| Madagascar | 38 | 27 | 35 | 65 | - | | | | | |
| Eurasia | 48 | 27 | 36 | 80 | 69 | - | | | | |
| SE Asian Islands | 37 | 20 | 32 | 82 | 63 | 92 | - | | | |
| Philippines | 40 | 20 | 32 | 88 | 50 | 96 | 100 | - | | |
| New Guinea | 36 | 21 | 36 | 64 | 50 | 64 | 79 | 64 | - | |
| Australia | 22 | 20 | 22 | 67 | 38 | 50 | 61 | 50 | 93 | - |

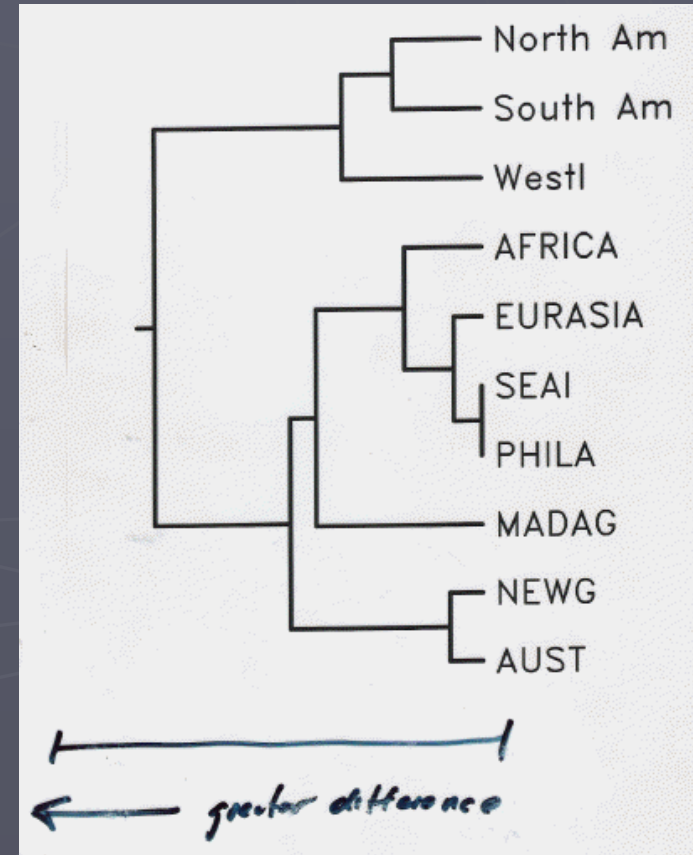
Ποσοτικοποίηση της ομοιότητας μεταξύ των περιοχών

- ▶ Ο προηγούμενος πίνακας αναλύθηκε με κάποιον αλγόριθμο ιεραρχικής ομαδοποίησης (Unweighted pair group method of averages, UPGMA).
- ▶ Το αποτέλεσμα είναι ένα δέντρο που απεικονίζει ομάδες περιοχών ανάλογα με το πόσο διαφέρει ή μοιάζει η πανίδα τους.
- ▶ Η μέθοδος εξετάζει τον πίνακα των διαφορών και επιλέγει δύο περιοχές που διαφέρουν λιγότερο (SE Asian Islands και Philippines, $SI = 100$ ή διαφορά=0) και τις ενώνει σε μια ομάδα.
- ▶ Κατόπιν η μέθοδος ψάχνει για το αμέσως πιο όμοιο ζεύγος περιοχών (συμπεριλαμβανομένης της νέας ομάδας SEA-Philippine) και τις ενώνει (σε αυτήν την περίπτωση Australia - New Guinea).
- ▶ Η εξέταση συνεχίζεται μέχρι να ενωθούν όλες οι περιοχές σε ένα δέντρο.
- ▶ Όσο μικρότερες είναι οι οριζόντιες γραμμές που συνδέουν δύο περιοχές ή ομάδες τόσο πιο όμοιες είναι.



Ποσοτικοποίηση της ομοιότητας μεταξύ των περιοχών

- ▶ Με αυτόν τον τρόπο αναδύονται «φυσικές» πανιδικές ομάδες και προσπαθούμε να ερμηνεύσουμε τα αποτελέσματα με βάση ανεξάρτητες πληροφορίες.
- ▶ Για παράδειγμα ξέρουμε ότι η Νέα Γουινέα και η Αυστραλία έχουν μια μακρά περίοδο σύνδεσης καθώς ήταν κοντά και συνδεόταν όταν η στάθμη του νερού ήταν χαμηλότερη.
- ▶ Αντίθετα η Μαδαγασκάρη έχει μακρά ιστορία απομόνωσης από την Αφρική και επομένως διαφέρει πανιδικά από αυτήν.

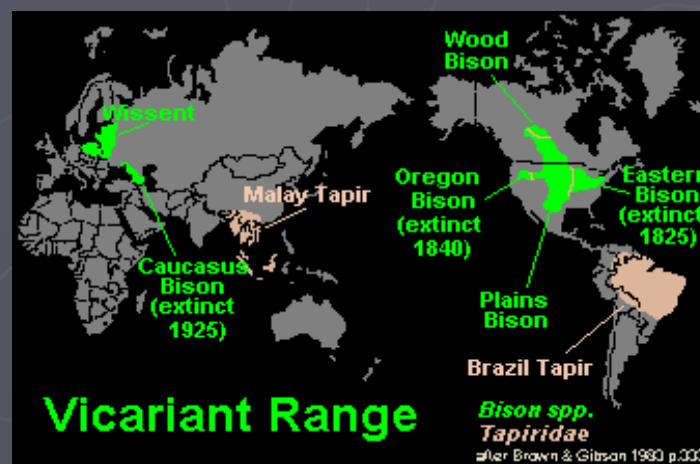


Διαζευγμένες κατανομές

- ▶ **Διαζευγμένες (ασυνεχείς) κατανομές:** όταν συγγενικά τάξα εξαπλώνονται σε ευρέως διαχωρισμένες περιοχές.



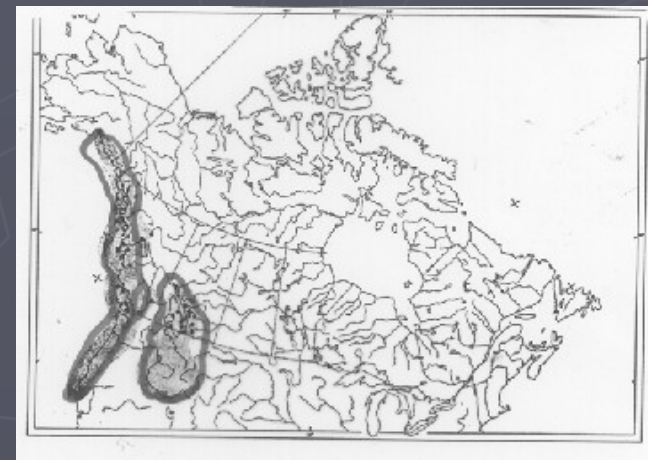
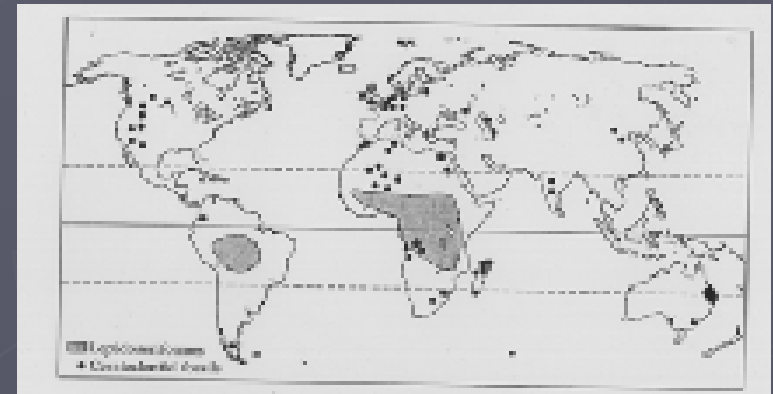
- ▶ Οι διαζευγμένες κατανομές παρατηρούνται σε διαφορετικές χωρικές κλίμακες.



Διαζευγμένες κατανομές

Παραδείγματα:

- ▶ Η κατανομή της τάξης *Lepidosireniformes* (Δίπνοοι) στην Νότια Αμερική, Αφρική και Αυστραλία.
- ▶ Τα δύο υποείδη της πέστροφας (*Oncorhynchus clarki clarki* και *O. c. lewisi*) στη δυτική Βόρεια Αμερική.
- ▶ Ο ενδημισμός και οι διαζευγμένες κατανομές εξαρτώνται από το ταξινομικό επίπεδο.
- ▶ Π.χ. Οι Δίπνοοι ως τάξη εμφανίζουν διαζευγμένη κατανομή στο Νότιο Ημισφαίριο, αλλά οι Δίπνοοι της Αυστραλίας (*Ceratodidae*) είναι ενδημικοί στην Ανατολική Αυστραλία.



Διαζευγμένες κατανομές

Διεργασίες: Πώς προκύπτουν οι διαζευγμένες κατανομές;

- ▶ ΔΙΑΣΠΑΣΗ
- ▶ ΕΞΑΦΑΝΙΣΗ
- ▶ ΔΙΑΣΠΟΡΑ

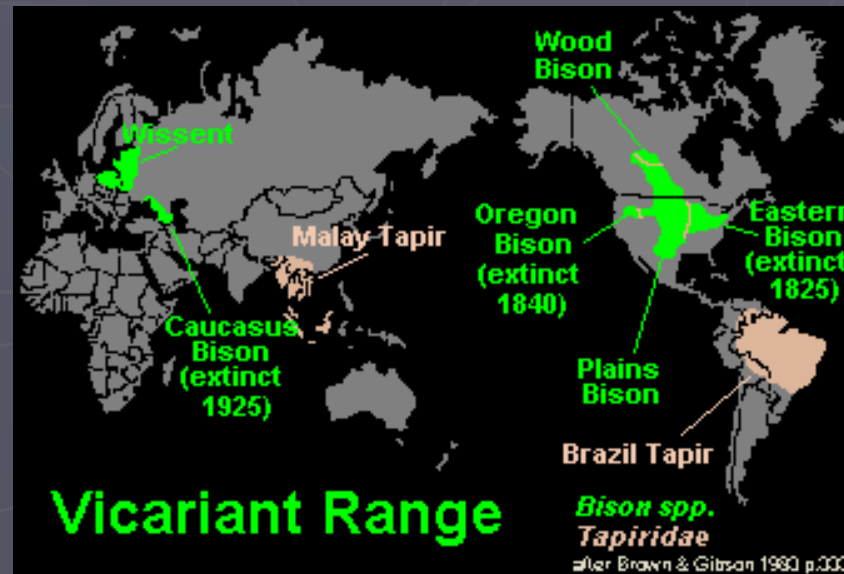
Διαζευγμένες κατανομές

- ▶ **Διάσπαση:** Συνεχής γεωγραφική κατανομή που «διασπάστηκε» εξαιτίας κάποιας γεωλογικής διεργασίας (π.χ. βικαριανιστικό γεγονός), όπως μετακίνηση των ηπείρων, ορογένεση, πλημμύρα. Δηλαδή οι πρόγονοι υπήρχαν σε τμήματα του φλοιού της γης που κάποτε ήταν ενωμένα, και κατόπιν χωρίστηκαν και απομακρύνθηκαν μεταξύ τους.
- ▶ **Παράδειγμα:** Η υπολειμματική κατανομή των δίπνων. Θυμηθείτε την ευρεία κατανομή των απολιθωμάτων των δίπνων. Η κατανομή και η γεωλογική ηλικία αυτών των απολιθωμάτων συμφωνούν με την υπόθεση ότι η υπολειμματική κατανομή των δίπνων οφείλεται στη διάσπαση της Πανγαίας, την μετακίνηση των ηπείρων και την σημερινή κατανομή των δίπνων σε τροπικά γλυκά νερά.



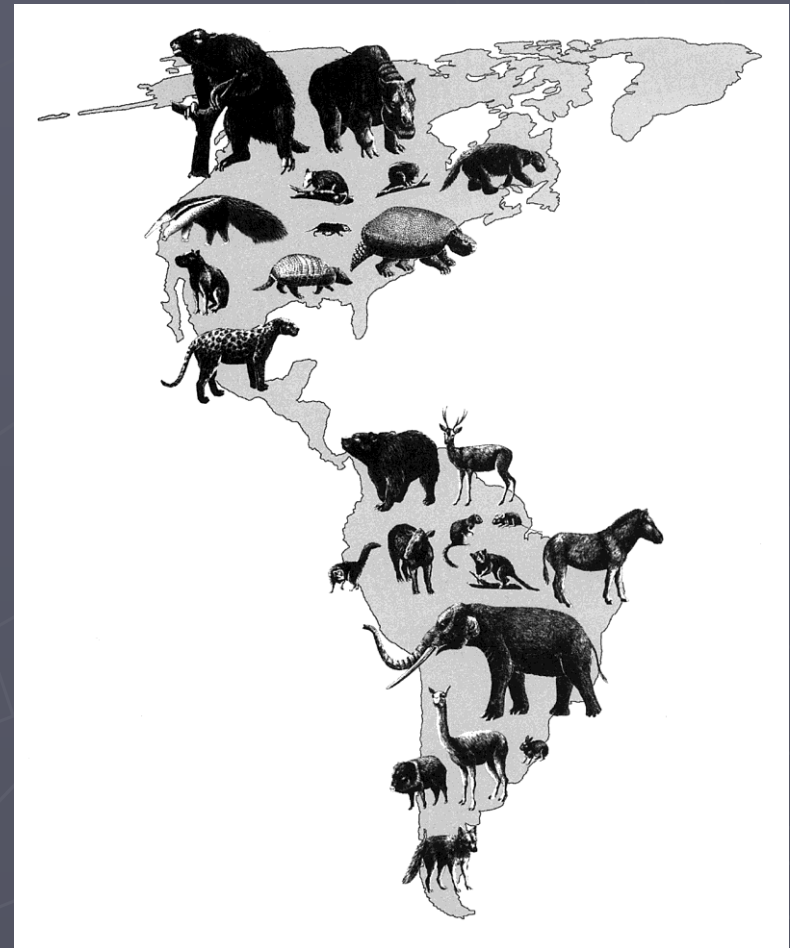
Διαζευγμένες κατανομές

- ▶ **Εξαφάνιση:** Εξαφανίσεις πληθυσμών ενδιαμέσως μιας άλλοτε συνεχούς κατανομής (ίσως με διεργασίες παρόμοιες με την 1^η περίπτωση).
- ▶ Δηλαδή, οι πρόγονοι στο παρελθόν ήταν ευρέως εξαπλωμένοι, αλλά πληθυσμοί στις ενδιάμεσες περιοχές εξαφανίστηκαν αφήνοντας απομονωμένα υπολείμματα
- ▶ **Παράδειγμα:**



Παράδειγμα: Κατανομή μαρσιποφόρων θηλαστικών

- ▶ Εμφάνιση των μαρσιποφόρων πριν 100 εκ. χρόνια στη Ν. Αμερική
- ▶ Ευρεία κατανομή σε Ν. Αμερική, Αυστραλία και Ανταρκτική (ήταν ενωμένες)
- ▶ Μετακίνηση στη Β. Αμερική αλλά αντιμέτωπα με τα πλακουντοφόρα που είχαν εισβάλλει από την Ασία
- ▶ Εξαφάνιση των μαρσιποφόρων από τη Β. Αμερική (τα οπόσσοιμ είναι σχετικά πρόσφατοι εισβολείς από τη Ν. Αμερική)
- ▶ Τα πλακουντοφόρα ακολουθούν τα μαρσιποφόρα στη Ν. Αμερική αλλά τα τελευταία δεν εξαφανίζονται
- ▶ Η Αυστραλία απομακρύνεται από την Ανταρκτική και τα πλακουντοφόρα δεν εισβάλουν στην Αυστραλία
- ▶ Τα απομονωμένα μαρσιποφόρα της Αυστραλίας διαφοροποιούνται

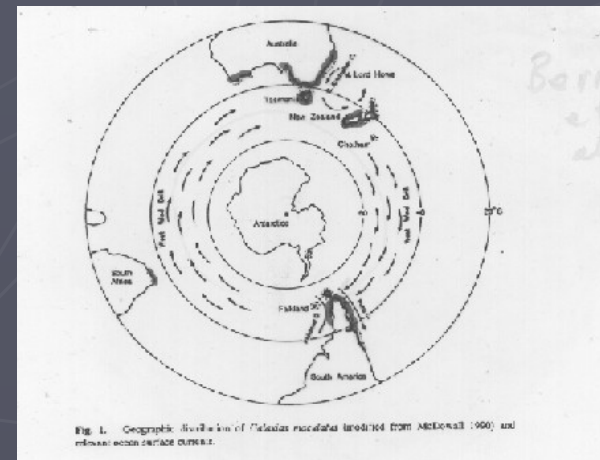
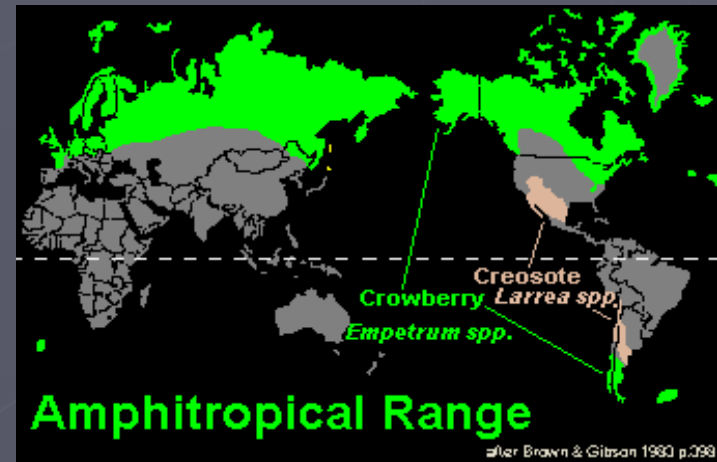


Διαζευγμένες κατανομές

- ▶ **Διασπορά:** τουλάχιστον μία εξελικτική γραμμή διασπάρθηκε σε μεγάλη απόσταση από την περιοχή προέλευσης των προγονικών μορφών

Παράδειγμα: Το ψάρι *Galaxias maculatus* βρίσκεται στις παραλιακές περιοχές της Νότιας Αμερικής, της νότιας Αφρικής και της Νέας Ζηλανδίας/Αυστραλίας).

- ▶ Η ασυνεχής κατανομή του μπορεί να οφείλεται στη διάσπαση της Γκοντβάνα, ωστόσο αυτά τα ψάρια ωριμάζουν σε γλυκά νερά, γεννούν σε εκβολές και οι προνύμφες αντέχουν την υψηλή αλατότητα και διασπείρονται σε αλμυρά νερά.
- ▶ Η κατανομή αυτών των προνυμφών στους νότιους ωκεανούς μπορεί να οφείλεται σε διασπορά μέσω του υπο-Ανταρκτικού ρεύματος.



Διαζευγμένες κατανομές

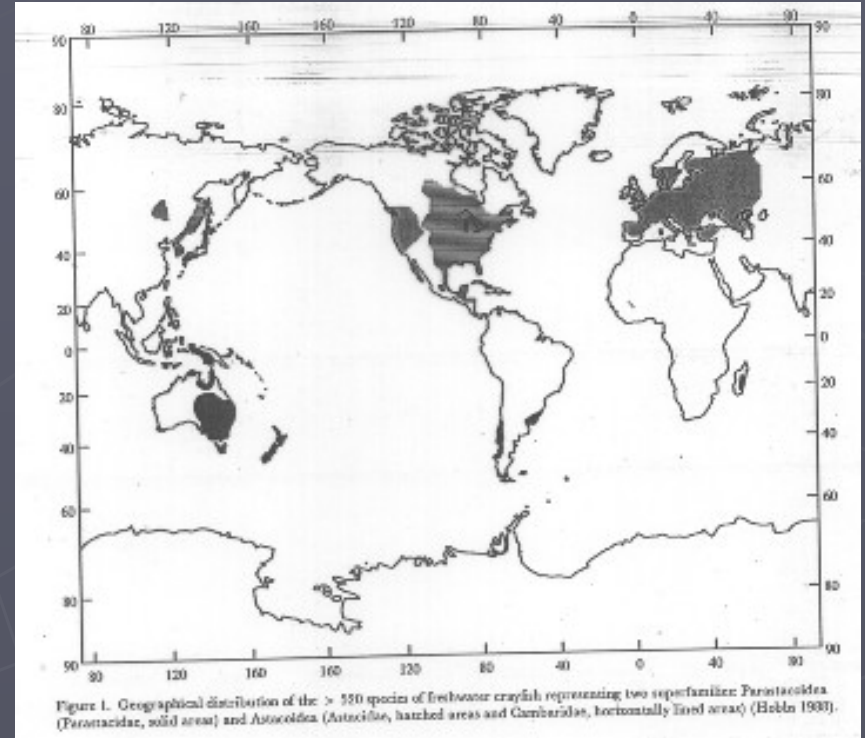
- ▶ Οι διαζευγμένες κατανομές βασίζονται στην υπόθεση ότι τα τάξα είναι στενά συνδεδεμένα (συγγενικά)
- ▶ Επομένως, βασική προϋπόθεση για να απαντήσουμε στα βιογεωγραφικά ερωτήματα που θέτουν οι ασυνεχείς κατανομές είναι η ικανοποιητική γνώση των φυλογενετικών σχέσεων των υπό εξέταση τάξων

Διαζευγμένες κατανομές

Παράδειγμα: Κατανομή της ποταμογαρίδας. Παρατηρήστε την κατανομή τόσο στο Νότιο όσο και στο Βόρειο Ημισφαίριο.

Αρχική υπόθεση:

- ▶ Αυτή η κατανομή οφείλεται σε δύο κέντρα προέλευσης (ένα σε κάθε ημισφαίριο) μακρινά συνδεδεμένων ποταμογαρίδων
- ▶ Η ποταμογαρίδα έχει εξελιχθεί δύο φορές σε δύο διακριτές περιοχές (από τοπικά θαλάσσια καρκινοειδή)
- ▶ Η διαζευγμένη κατανομή της δεν οφείλεται σε διάσπαση της κατανομής μιας άλλοτε συνεχούς κατανομής

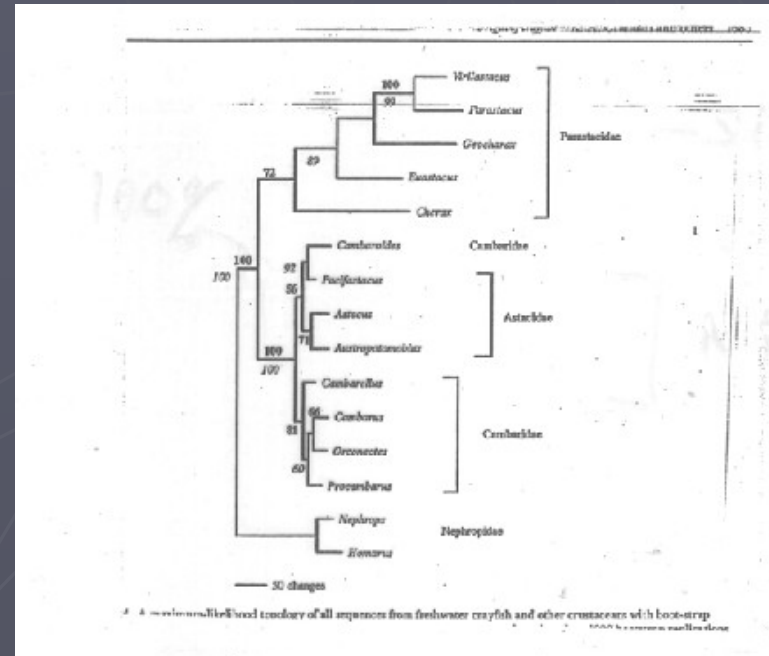


Διαζευγμένες κατανομές

Έλεγχος της υπόθεσης (Crandall et al. 2000):
μοριακή **φυλογενετική ανάλυση** των
ποταμογαριδών (**Φυλογεωγραφία**)

Αποτέλεσμα: οι ποταμογαρίδες και στα δυο
ημισφαίρια προέρχονται από ένα **κοινό
πρόγονο** (δηλαδή αποτελούν μια
μονοφυλετική ομάδα) και επομένως **έχουν
εξελιχθεί μόνο μια φορά** και όχι δύο

- ▶ Επομένως οι ποταμογαρίδες είναι στενά
συνδεδεμένες και είχαν **συνεχή κατανομή
που κατακερματίστηκε** και έδωσε τη
σημερινή διαζευγμένη κατανομή
- ▶ Απολιθώματα του Τριαδικού (265 εκ.χρ.
πριν) και μοριακή χρονολόγηση
υποδεικνύουν ότι ο χρόνος διάσπασης της
κατανομής τους συμφωνεί με τη διάσπαση
της Πανγαίας



Διαζευγμένες κατανομές

- ▶ **Άρα:** η καλή γνώση των φυλογενετικών σχέσεων σε μια ομάδα οδήγησε στην καλύτερη ερμηνεία των διεργασιών που διαμόρφωσαν τη σημερινή κατανομή
- ▶ **Αναγκαιότητα** συνδυαστικών προσεγγίσεων στις βιογεωγραφικές αναλύσεις

Μερικά βασικά Χωρικά και Χρονικά Βιογεωγραφικά Πρότυπα...

Χωρικά Πρότυπα

- ▶ Σχέση Έκτασης – Αριθμού Ειδών
- ▶ Διαβάθμιση κατά γεωγραφικό πλάτος
- ▶ Διαβάθμιση κατά υψόμετρο
- ▶ Συσχέτιση μεταξύ τοπικής και περιφερικής ποικιλότητας
- ▶ Θερμά Σημεία Βιοποικιλότητας

Χρονικά Πρότυπα

- ▶ Πρότυπα Μαζικών Εξαφανίσεων
- ▶ Εποικισμός, Εξαφάνιση & Εναλλαγή ειδών

Σχέση Έκτασης – Αριθμού Ειδών: το πρώτο οικολογικό πρότυπο που διαγνώσθηκε;

► $S = c A^z$

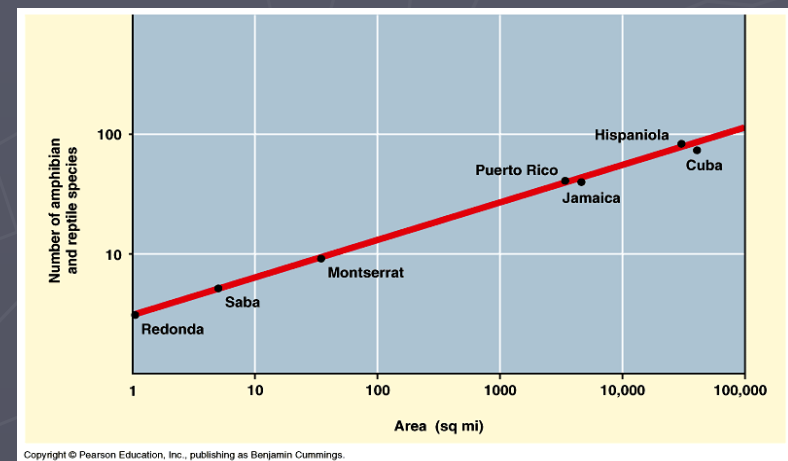
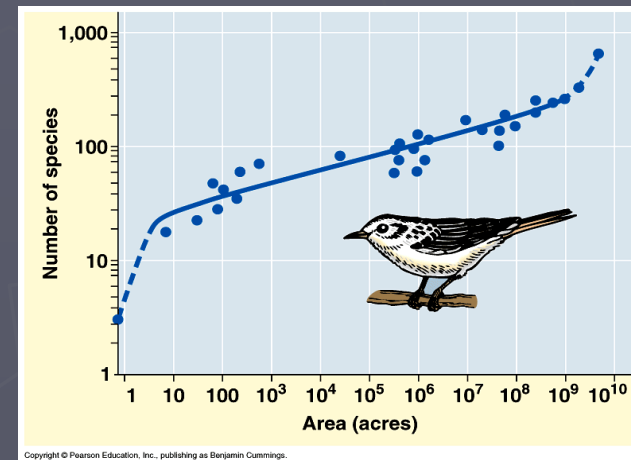
Όπου

S = ο αριθμός των ειδών, A = η έκταση, c = μία σταθερά, z = μία σταθερά που αντιπροσωπεύει την κλίση των S και A , όταν σχεδιάζονται σε λογαριθμική κλίμακα

Η σχέση γίνεται γραμμική λογαριθμίζοντας:

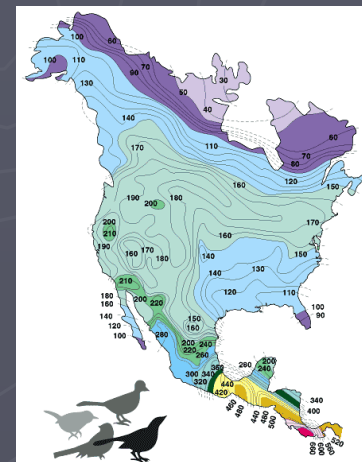
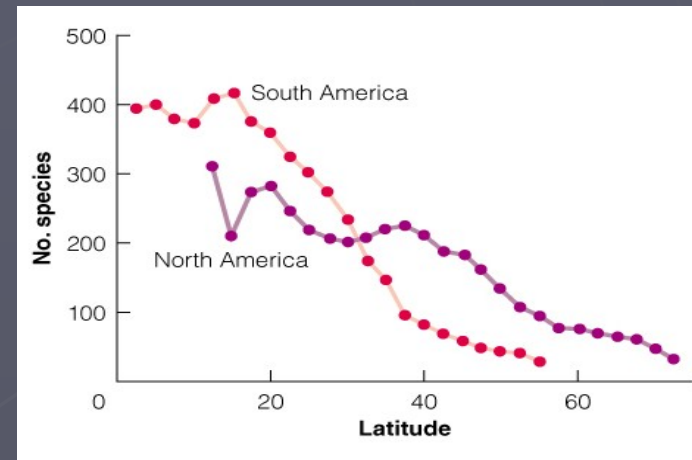
► $\log(S) = \log(c) + z \log(A)$

- Η τιμή του z κυμαίνεται συνήθως από 0,14-0,4 για τα νησιά και από 0,12-0,17 για τις ηπειρωτικές περιοχές.
- Τιμές του z γύρω στο 0,2 θεωρείται ότι χαρακτηρίζουν στενή σχέση της πανίδας με τις γειτονικές περιοχές (ηπειρωτικά νησιά), ενώ τιμές του z γύρω στο 0,35 χαρακτηρίζει απομονωμένα (ωκεάνια) νησιά.
- Η ερμηνεία των τιμών αυτών, όμως, απαιτεί ιδιαίτερη προσοχή



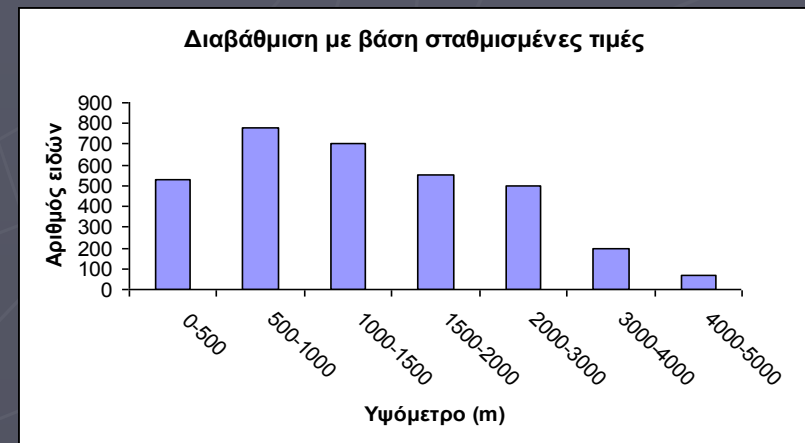
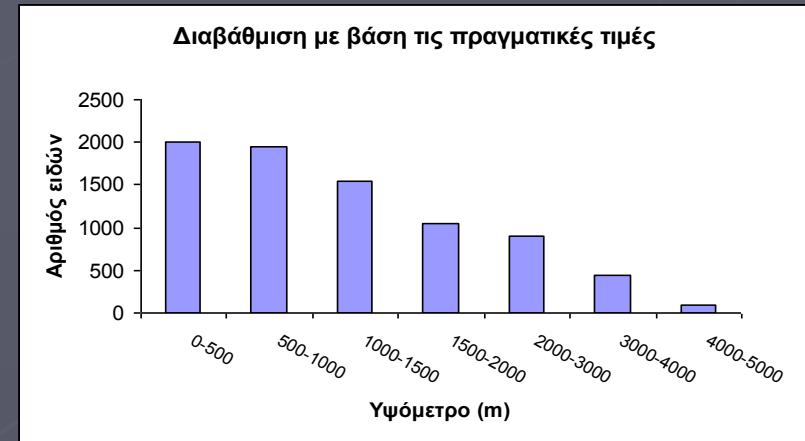
Διαβάθμιση κατά γεωγραφικό πλάτος

- ▶ Η πιο «έγκυρη» διακύμανση της ποικιλότητας στο χώρο
- ▶ Οι εξαιρέσεις περιλαμβάνουν διάφορες ταξινομικές ομάδες με μικρό αριθμό ειδών (π.χ. κάποιες οικογένειες Υμενοπτέρων)



Διαβάθμιση κατά υψόμετρο

- ▶ Η αφθονία των ειδών μειώνεται με την αύξηση του υψομέτρου
 - Όμως, οι λεπτομέρειες αυτού του προτύπου μπορεί να ποικίλουν
- ▶ **Ερμηνεία:**
 - διαφορετικές χερσαίες επιφάνειες σε κάθε υψόμετρο, σε συνδυασμό με την αναλογία ειδών ανά επιφάνεια

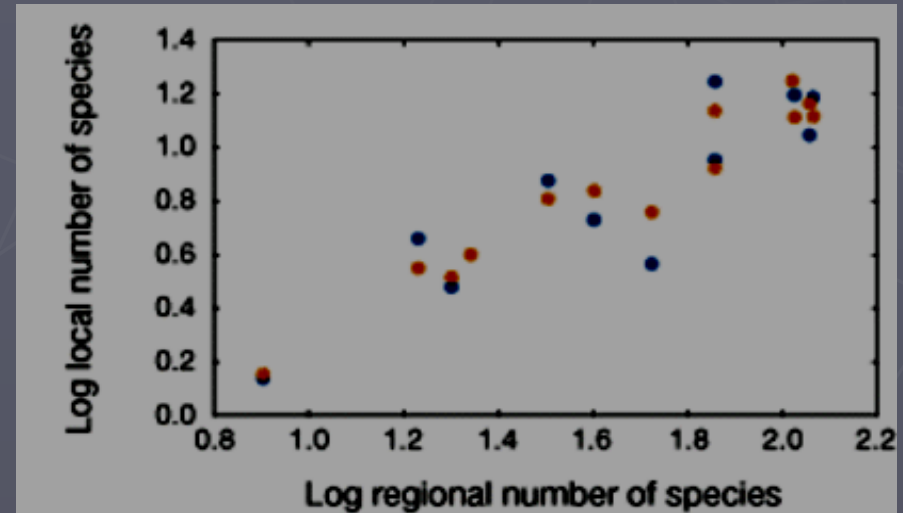


Συσχέτιση μεταξύ τοπικής και περιφερικής ποικιλότητας

- ▶ Καθώς η βιοποικιλότητα αυξάνεται σε παγκόσμια ή περιφερική κλίμακα, τείνει παράλληλα να αυξάνεται σε τοπική κλίμακα

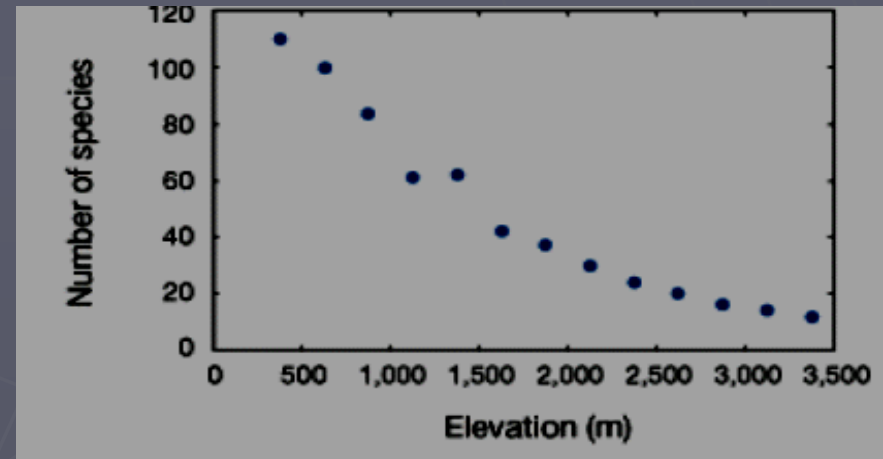
Εναλλακτικά:

- ▶ η βιοποικιλότητα παραμένει σχεδόν σταθερή σε τοπικό επίπεδο, και η αύξησή της σε παγκόσμιο επίπεδο προέρχεται από την αυξανόμενη διαφοροποίηση μεταξύ των πληθυσμών των διαφόρων περιοχών

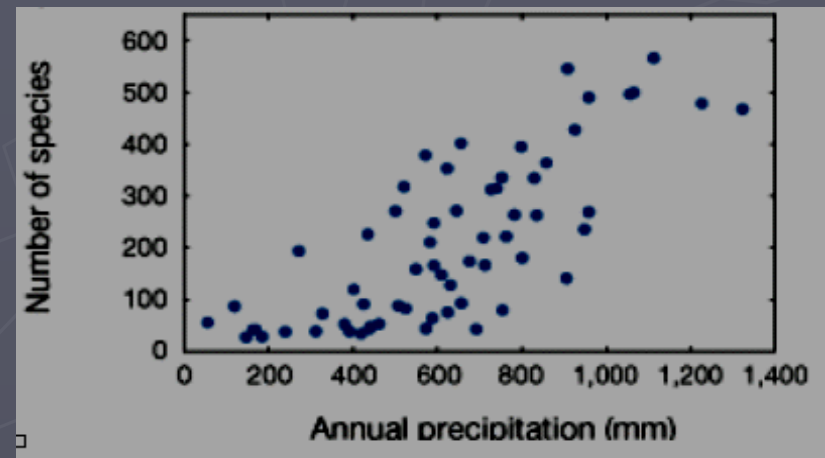


Και κάποια επιπλέον πρότυπα

- ▶ Σχέση αριθμού ειδών-υψομέτρου
 - Είδη νυχτερίδων στο Manu National Park, Peru

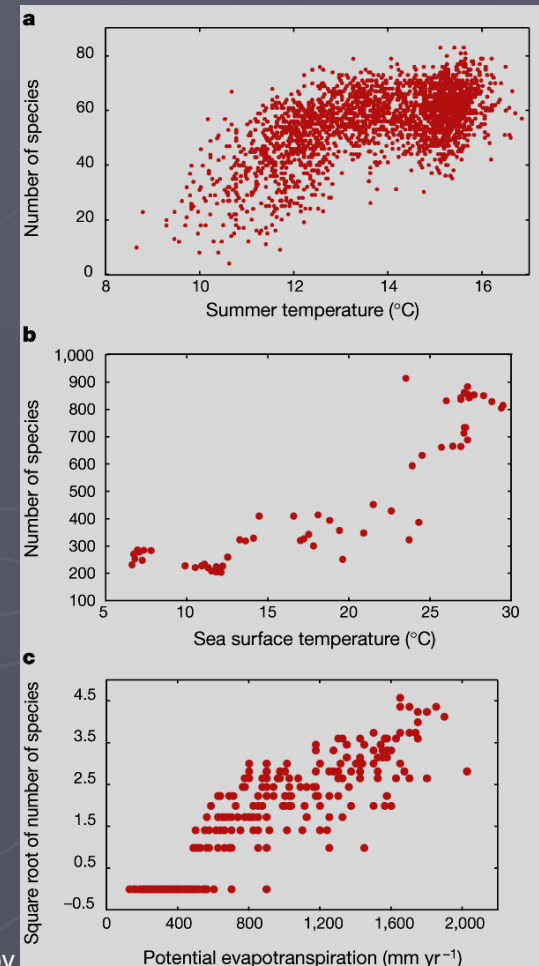


- ▶ Σχέση αριθμού ειδών-βροχόπτωσης
 - Ξηλώδη φυτά στη Νότιο Αφρική



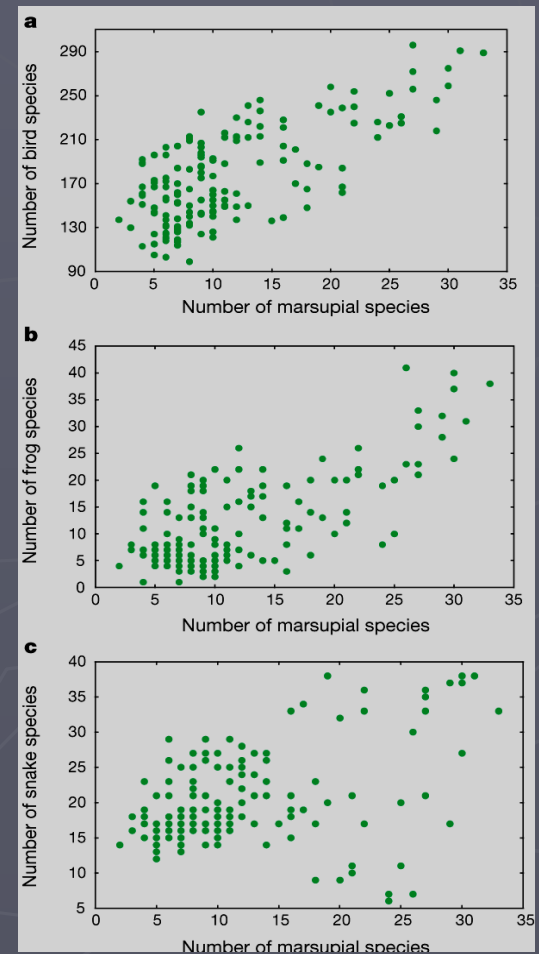
Σχέσεις ενέργειας-αριθμού ειδών

- ▶ Μέση μηνιαία θερινή θερμοκρασία (°C) και αριθμός ειδών πτηνών στη Βρετανία
- ▶ Μέση ετήσια θερμοκρασία επιφανείας της θάλασσας και αριθμός ειδών των θαλάσσιων γαστεροπόδων του ανατολικού Ειρηνικού
- ▶ Εξατμισοδιαπνοή και αριθμός ειδών των κολεοπτέρων *Ericausta* στη Βόρειο Αμερική

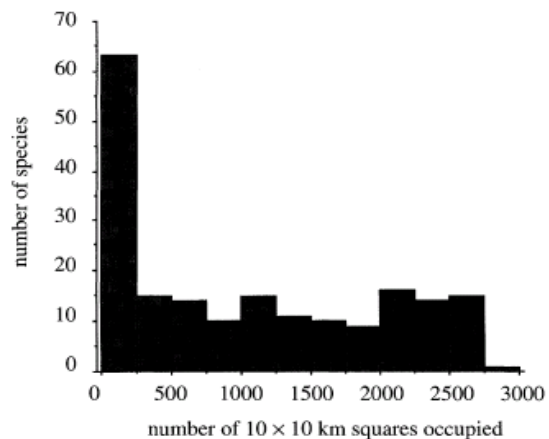


Σχέσεις μεταξύ αριθμού ειδών διαφορετικών τάξεων

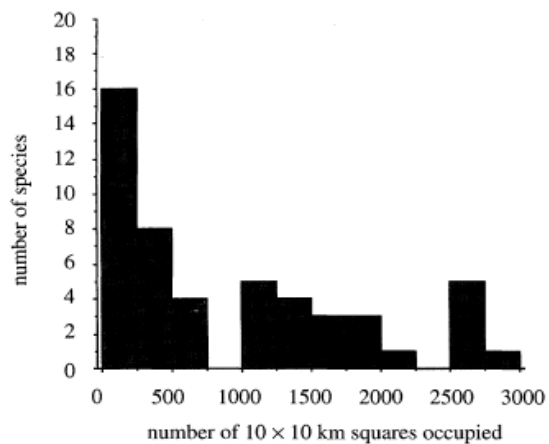
- ▶ Σχέσεις μεταξύ διαφορετικών ομάδων Σπονδυλοζώων στην Αυστραλία.
 - Α. Πτηνά - Μαρσιποφόρα
 - Β. Βατράχια - Μαρσιποφόρα
 - Γ. Φίδια - Μαρσιποφόρα



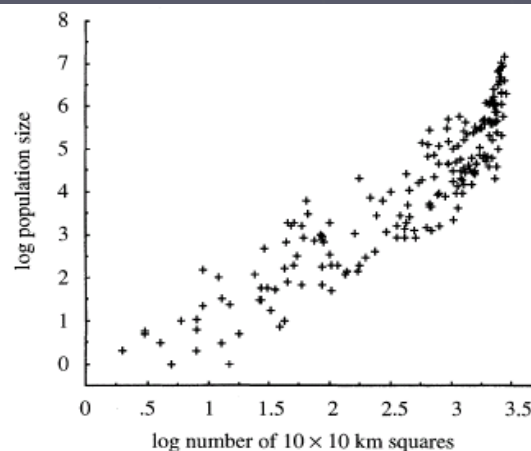
Αριθμός ειδών & Αφθονία στη Βρετανία



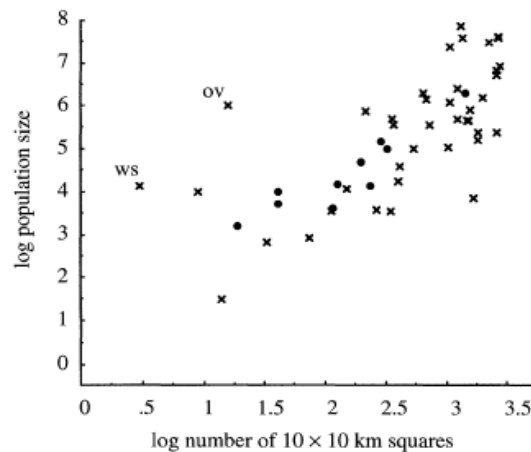
Πτηνά



Θηλαστικά



(b)



Αριθμός ειδών vs.
γεωγραφική εξάπλωση

Βιογεωγραφία - Σίνος Γκιώκας - Παν. Πατρών -
Τμ. Βιολογίας - 2018

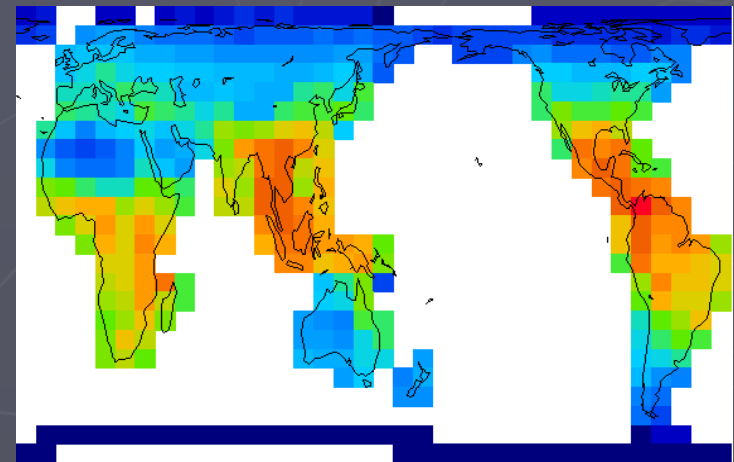
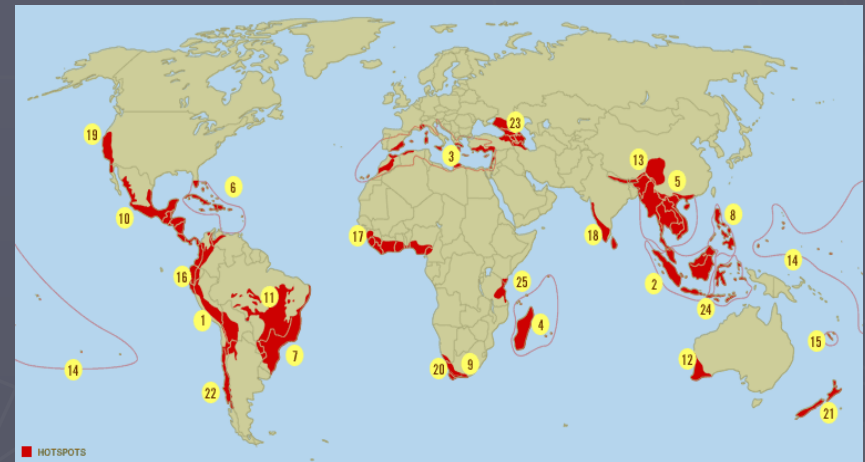
Αφθονία vs.
γεωγραφική εξάπλωση

Θερμά Σημεία (Hotspots)

- ▶ Γεωγραφική συνεμφάνιση πολλών ειδών
ή
- ▶ Μια περιοχή με ασυνήθιστα μεγάλο αριθμό τοπικών ενδημικών ειδών
- ▶ Θερμά Σημεία υψηλού ενδημισμού (hot spots of high endemism):
 - Τα πιο ενδιαφέροντα για τη διατήρηση της βιοποικιλότητας

Θερμά Σημεία (Hotspots) & Συνδυασμένη Αφθονία

- ▶ Το 1.4% της χέρσου περιέχει το 60% της χερσαίας ποικιλότητας
- ▶ Η Συνδυασμένη Αφθονία Ειδών Οικογενειών Σπερματοφύτων, Αμφιβίων, Ερπετών και Θηλαστικών



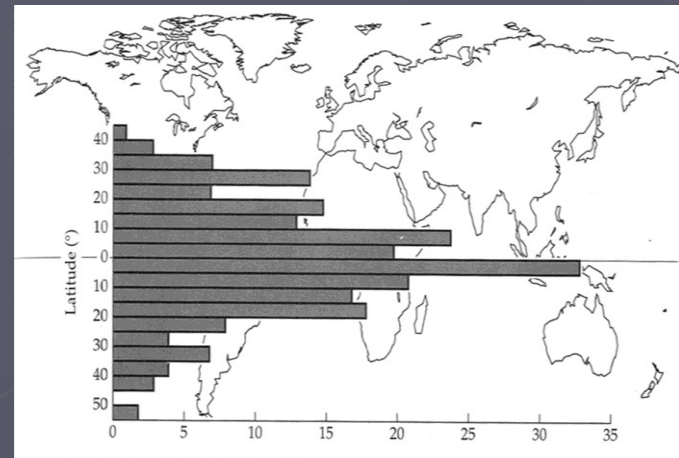
Θερμά Σημεία (Hotspots)

► Δύο βασικά ερωτήματα:

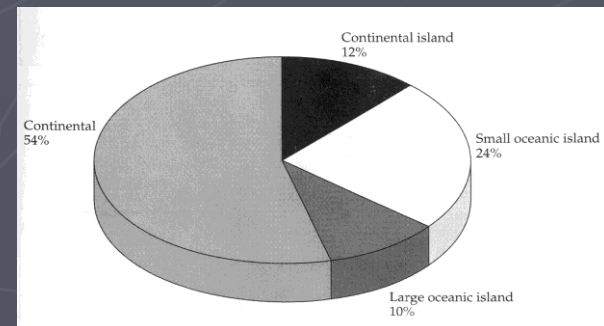
- Πόσο καλά μπορούμε να εντοπίσουμε/προβλέψουμε την ένταση και τη θέση των θερμών σημείων για μια συγκεκριμένη ταξινομική ομάδα;
- Σε ποιο βαθμό διαφέρουν ή επικαλύπτονται τα θερμά σημεία των διαφορετικών ταξινομικών ομάδων;

Θερμά Σημεία (Hotspots)

- ▶ Αξιόπιστες εκτιμήσεις μόνο για κάποια εύκολα παρατηρούμενα τάξα, π.χ. Πτηνά
 - Οι EBAs (endemic bird areas) δεν είναι τυχαία κατανεμημένες αλλά εντοπίζονται στις τροπικές περιοχές
 - Δυσανάλογα μεγάλος αριθμός EBAs υπάρχει στα νησιά
 - ▶ Τα νησιά καλύπτουν < 10 % της επιφάνειας της Γης
 - ▶ Σχεδόν οι μισές EBAs είναι νησιωτικές



islands cover < 10 % of the earth's area
nearly half of all EBAs are insular



Θερμά Σημεία (Hotspots)

▶ Απαντήσεις στην 1^η ερώτηση:

- Τουλάχιστον για τα καλά μελετημένα πτηνά η ένταση των θερμών σημείων τους είναι υψηλή
 - ▶ Η συνολική έκταση που καταλαμβάνουν όλες οι EBAs: 6.5 εκατομμύρια km²
 - ▶ Μόλις < 5% της συνολικής χερσαίας επιφάνειας της Γης παρέχει ενδιαίτημα για την πλειονότητα των πιο απειλούμενων ειδών πτηνών

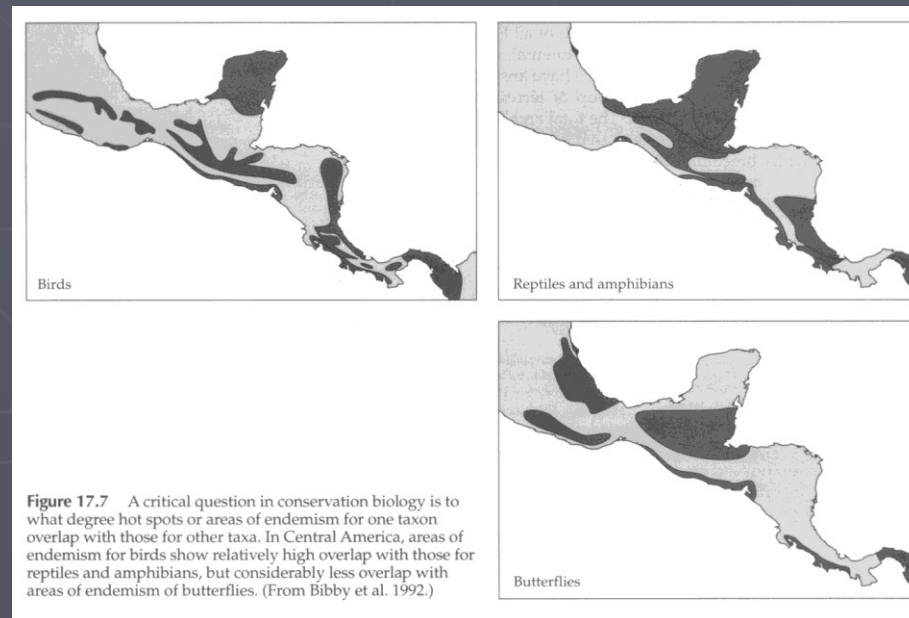
Θερμά Σημεία (Hotspots)

▶ 2^ο ερώτημα:

- Σε ποιο βαθμό διαφέρουν ή επικαλύπτονται τα θερμά σημεία των διαφορετικών ταξινομικών ομάδων;

▶ Κεντρική Αμερική:

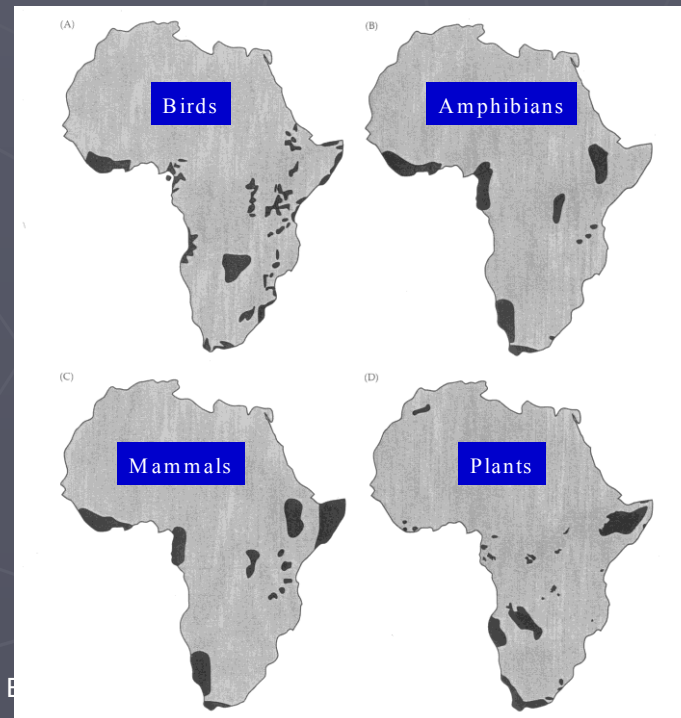
- οι περιοχές ενδημισμού των πτηνών αντιστοιχούν με αυτές των ερπετών και των αμφιβίων αλλά λιγότερο με αυτές των λεπιδοπτέρων



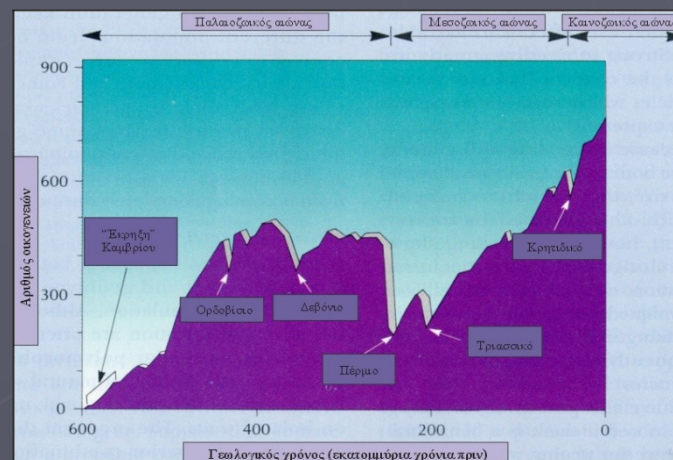
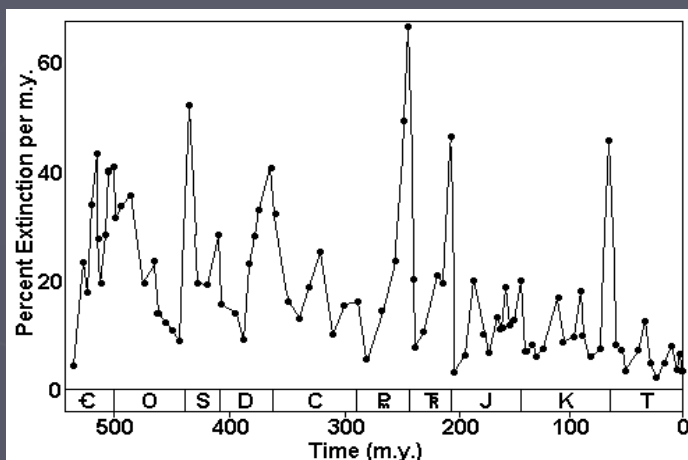
Θερμά Σημεία (Hotspots)

► Αφρική:

- Οι περιοχές ενδημισμού είναι παρόμοιες για αμφίβια, και θηλαστικά.
- Τα πτηνά και τα φυτά έχουν επιπλέον θερμά σημεία



Μαζικές Εξαφανίσεις...

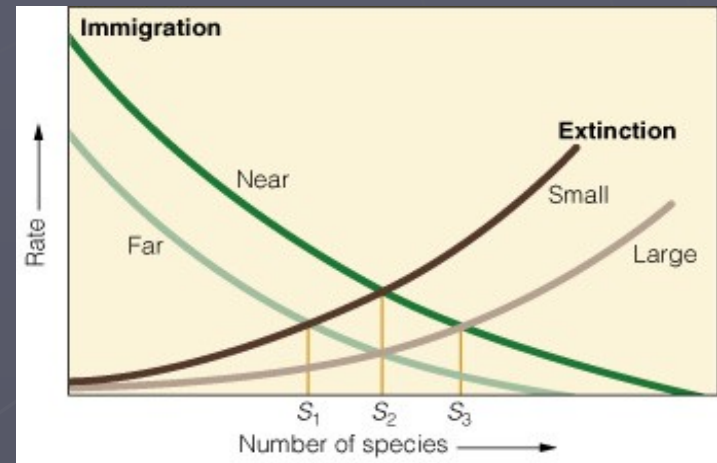


- ▶ **Εξαφανίσεις Περμιού (225 mya)**
 - 95% των θαλάσσιων ειδών εξαφανίστηκαν
 - Παγκόσμια ψύξη εξαιτίας των ηφαιστειών
 - Συρρίκνωση των παράκτιων ενδιαιτημάτων που σχετίζεται με το σχηματισμό της υπερ-ηπείρου Πανγκίας
- ▶ **Εξαφανίσεις Κρητιδικού (65 mya)**
 - Εξαφάνιση του 70 % όλων των ειδών (και των δεινοσαύρων)
 - Παγκόσμια ψύξη
- ▶ **Πλειστοκαινικές εξαφανίσεις (10,000 to 12,000 mya)**
 - Εξαφάνιση μεγαπανίδας

Εποικισμός, Εξαφάνιση & Εναλλαγή ειδών

Η **Θεωρία της Ισορροπίας** στη Νησιωτική Βιογεωγραφία (MacArthur & Wilson, 1967):

- Η απομόνωση επηρεάζει το ρυθμό εποίκισης
- Η έκταση επηρεάζει το ρυθμό εξαφάνισης
- **Εναλλαγή ειδών:** μέσω εποίκισμou αντικαθίστανται τα είδη που εξαφανίζονται
- Η αφθονία των ειδών: δυναμική ισορροπία μεταξύ ρυθμού εποίκισης και εξαφάνισης



Αίτια των Προτύπων

- ▶ Έχουν προταθεί τουλάχιστον 25 μηχανισμοί για την ερμηνεία των προτύπων που συμπεριλαμβάνουν:
 - Εξελικτική ιστορία
 - Κλιματική ποικιλότητα (θερμοκρασία, βροχόπτωση, παραγωγικότητα)
 - Γνωρίσματα των ειδών
 - ▶ Κανόνας του Bergman: το σωματικό μέγεθος μειώνεται προς το ισημερινό
 - ▶ Ο κανόνας του Rapoport: το εύρος εξάπλωσης μειώνεται προς τον ισημερινό
 - Ετερογένεια ενδαιτημάτων
 - Τύχη

Αίτια των Προτύπων

Υποθέσεις μη-ισορροπίας

- ▶ **Ιστορικές διαταραχές:** Τα ενδαιτήματα που έχουν υποστεί ιστορικές αλλαγές και διαταραχές (παγετώνες, κλιματικές αλλαγές, γεωλογικές καταστροφές) είναι υπο-κορεσμένα γιατί δεν υπήρχε επαρκής χρόνος για τα είδη ώστε να εποικίσουν και να προσαρμοστούν.

Υποθέσεις ισορροπίας

- ▶ **Παραγωγικότητα:** Όσο μεγαλύτερη είναι η διαθεσιμότητα της χρησιμοποιήσιμης ενέργειας, τόσο μεγαλύτερος είναι ο αριθμός των ειδών που μπορούν να υποστηριχθούν όσο και ο βαθμός της εξειδίκευσης των ειδών που συνυπάρχουν
- ▶ **Αντιξοότητα:** Μικρά, απομονωμένα, εφήμερα ενδαιτήματα ή ενδαιτήματα υπό ακραίες συνθήκες, έχουν χαμηλότερους ρυθμούς εποίκησης ή υψηλότερους ρυθμούς εξαφάνισης από ότι μεγάλα, συνεχή, μόνιμα και σταθερά ενδαιτήματα
- ▶ **Κλιματική σταθερότητα:** Το κυμαινόμενο περιβάλλον μπορεί να εμποδίσει την εξειδίκευση ή να αυξήσει το ρυθμό εξαφάνισης, ενώ σε σταθερό περιβάλλον τα είδη μπορούν να εξειδικευτούν σε προβλέψιμους πόρους και να παραμείνουν όταν είναι σπάνιοι.
- ▶ **Ετερογένεια ενδαιτημάτων:** Όταν η φυσική δομή του ενδαιτήματος είναι ποικίλη τότε επιτρέπεται πιο «λεπτή» υποδιαίρεση των περιοριστικών πόρων με αποτέλεσμα μεγαλύτερη εξειδίκευση.
- ▶ **Έκταση:** Μεγάλες μη απομονωμένες περιοχές έχουν όχι μόνο περισσότερα είδη (υψηλή γ-ποικιλότητα) αλλά και περισσότερα είδη ανά ενδαιτήμα (υψηλότερη α-ποικιλότητα) από ότι μικρότερες και απομονωμένες περιοχές.
- ▶ **Δια-ειδικές αλληλεπιδράσεις:** Ο ανταγωνισμός, η θήρευση ή η αμοιβαιότητα προάγουν τη συνύπαρξη και την εξειδίκευση.
- ▶ **Ρυθμοί ειδογένεσης και εξαφάνισης:** Στους τροπικούς οι σχετικοί ρυθμοί εξαφάνισης είναι μικρότεροι και οι ρυθμοί ειδογένεσης υψηλότεροι από ότι σε άλλα γεωγραφικά πλάτη.