

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΠΑΤΡΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΒΙΟΛΟΓΙΑΣ

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

ΣΗΜΕΙΩΣΕΙΣ

ΣΙΝΟΣ ΓΚΙΩΚΑΣ

ΣΠΥΡΟΣ ΣΦΕΝΔΟΥΡΑΚΗΣ

ΠΑΤΡΑ, 2018

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

A. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

- | | |
|---------------------------------|---|
| 1. Η ΕΠΙΣΤΗΜΗ ΤΗΣ ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑΣ | 1 |
| 2. Η ΙΣΤΟΡΙΑ ΤΗΣ ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑΣ | 5 |

B. ΑΒΙΟΤΙΚΟΙ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ ΚΑΙ ΚΑΤΑΝΟΜΗ ΤΩΝ ΟΡΓΑΝΙΣΜΩΝ

- | | |
|--|----|
| 3. ΑΒΙΟΤΙΚΟΙ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ | 13 |
| 4. Η ΚΑΤΑΝΟΜΗ ΤΩΝ ΟΡΓΑΝΙΣΜΩΝ | 17 |
| 5. Η ΚΑΤΑΝΟΜΗ ΤΩΝ ΒΙΟΚΟΙΝΟΤΗΤΩΝ | 23 |
| 6. Η ΓΗ ΠΟΥ ΑΛΛΑΖΕΙ | 29 |
| 7. ΟΙ ΠΑΓΕΤΩΝΕΣ ΚΑΙ Η ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΚΗ ΔΥΝΑΜΙΚΗ ΤΟΥ ΠΛΕΙΣΤΟΚΑΙΝΟΥ | 39 |

Γ. ΙΣΤΟΡΙΚΑ ΠΡΟΤΥΠΑ ΚΑΙ ΔΙΕΡΓΑΣΙΕΣ

- | | |
|---|----|
| 8. ΕΙΔΟΓΕΝΕΣΗ ΚΑΙ ΕΞΑΦΑΝΙΣΗ | 43 |
| 9. ΔΙΑΣΠΟΡΑ | 49 |
| 10. ΕΝΔΗΜΙΣΜΟΣ, ΠΡΟΒΙΝΣΙΑΛΙΣΜΟΣ & ΑΣΥΝΕΧΕΙΣ ΚΑΤΑΝΟΜΕΣ | 53 |
| 11. Η ΙΣΤΟΡΙΑ ΤΩΝ ΓΕΝΕΑΛΟΓΙΚΩΝ ΓΡΑΜΜΩΝ | 59 |
| 12. Η ΑΝΑΣΥΝΘΕΣΗ ΤΩΝ ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΚΩΝ ΙΣΤΟΡΙΩΝ | 63 |

Δ. ΣΥΓΧΡΟΝΑ ΠΡΟΤΥΠΑ ΚΑΙ ΔΙΕΡΓΑΣΙΕΣ

- | | |
|---|----|
| 13. ΝΗΣΙΩΤΙΚΗ ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ: ΠΡΟΤΥΠΑ ΑΦΘΟΝΙΑΣ ΤΩΝ ΕΙΔΩΝ | 77 |
| 14. ΠΡΟΤΥΠΑ ΣΥΓΚΡΟΤΗΣΗΣ & ΕΞΕΛΙΞΗΣ ΤΩΝ ΝΗΣΙΩΤΙΚΩΝ ΒΙΟΚΟΙΝΟΤΗΤΩΝ | 87 |
| 15. Η ΠΟΙΚΙΛΟΤΗΤΑ ΤΩΝ ΕΙΔΩΝ ΣΤΑ ΗΠΕΙΡΩΤΙΚΑ ΚΑΙ ΤΑ ΘΑΛΑΣΣΙΑ ΕΝΔΙΑΙΤΗΜΑΤΑ | 93 |

- | | |
|---------------------|-----------|
| ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ | 99 |
|---------------------|-----------|

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

Α. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Η ζωογεωγραφία και η φυτογεωγραφία αποτελούν μέρη της επιστήμης της βιογεωγραφίας. Η διάκριση σε ζωο- και φυτογεωγραφία (ή γεωβοτανική) έχει ιστορικά αίτια και δεν έχει επιστημολογικό χαρακτήρα, καθώς δεν αφορά τη μεθοδολογία και τις βασικές έννοιες, παρά μόνο την παραδοσιακή και εξ αντικειμένου διάκριση ζωολόγων και βοτανικών.

Είναι αλήθεια ότι ορισμένα φαινόμενα με βιογεωγραφικές συνέπειες, όπως η συμπάτρια ειδογένεση, οι πολυπλοειδίες κλπ., θεωρούνται εν γένει πιο κοινά στα φυτά παρά στα ζώα. Παρόλο που αυτό δεν είναι και τόσο βέβαιο, θα συναντήσει κανείς περισσότερα παραδείγματα τέτοιων φαινομένων στα φυτά, κυρίως επειδή εκεί έχουν διερευνηθεί συστηματικότερα.

Στη σύγχρονη επιστήμη της βιολογίας η διάκριση των επιστημονικών πεδίων στη βάση διακρίσεων που βασίζονται σε ευρείες ταξινομικές ομάδες (φυτά – ζώα) είναι παρωχημένη και ο μόνος λόγος που διατηρείται είναι ότι καθένας από τους επιστήμονες είναι αναγκασμένος να περιορίζεται στη μελέτη ενός ελάχιστου μέρους της βιολογικής ποικιλότητας, οπότε και γνωρίζει καλύτερα τα δεδομένα που βρίσκονται πιο κοντά στο δικό του αντικείμενο. Αυτό ισχύει επίσης και σε μικρότερη ταξινομική κλίμακα, καθώς δεν είναι λίγες οι φορές που κάποιες παρατηρήσεις βασισμένες σε μια συγκεκριμένη ταξινομική ομάδα (π.χ. πουλιά) θεωρήθηκαν γενικής ισχύος μέχρις ότου συλλέχθηκαν αντίθετα δεδομένα από άλλες ομάδες. Επιπλέον, η διάκριση σε φυτά και ζώα δεν αντιστοιχεί στις σημερινές μας γνώσεις για τη βιολογική ποικιλότητα του πλανήτη, καθώς οι ομάδες αυτές δεν περιλαμβάνουν τα βακτήρια, τα αρχαιοβακτήρια, τα πρώτιστα και τους μύκητες, η βιογεωγραφία των οποίων παραμένει εν πολλοίς αδιερεύνητη.

Δυστυχώς, όμως, οι προσωπικοί μας περιορισμοί δεν παύουν να υφίστανται. Όντας και οι δύο ζωολόγοι, δεν διαθέτουμε επαρκείς γνώσεις για τις εξαπλώσεις και τη βιογεωγραφία των φυτών. Έτσι, παρότι στο παρόν κείμενο παρουσιάζονται κατά κύριο λόγο οι βασικές έννοιες και τα μεθοδολογικά εργαλεία της βιογεωγραφίας, η έμφαση δίνεται στις εφαρμογές τους στα ζώα.

Ελπίζουμε, πάντως, να βρουν σε αυτό ενδιαφέροντα στοιχεία και όσοι ενδιαφέρονται για τα φυτά, αλλά και για κάθε άλλον οργανισμό που ζει μαζί μας στον ιδιόμορφο αυτόν πλανήτη.

Τέλος, θα πρέπει να τονίσουμε ότι οι σημειώσεις αυτές αποτελούν το προσχέδιο για ένα πληρέστερο σύγγραμμα Βιογεωγραφίας, το οποίο αισιοδοξούμε να εκδώσουμε στο εγγύς μέλλον. Για το λόγο αυτόν, παρακαλούμε την κατανόησή σας για τις όποιες ελλείψεις, τον περιληπτικό χαρακτήρα πολλών κειμένων και την απουσία της πλήρους βιβλιογραφικής τεκμηρίωσης.

1. Η ΕΠΙΣΤΗΜΗ ΤΗΣ ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑΣ

Βιογεωγραφία είναι η επιστήμη που μελετά τα χωρικά πρότυπα της βιολογικής ποικιλότητας, δηλαδή, τα πρότυπα της κατανομής των οργανισμών στο παρελθόν και το παρόν, καθώς και το πώς διαμορφώνεται ο πλούτος των ειδών στο χώρο.

Μερικά από τα ερωτήματα που θέτουν οι βιογεωγράφοι είναι:

1. Γιατί ένα είδος ή ανώτερη ταξινομική ομάδα (γένος, οικογένεια, ομοταξία, κ.ο.κ) έχει την εξάπλωση που βλέπουμε;
2. Τι επιτρέπει σε ένα είδος να ζει εκεί που βρίσκεται και τι το εμποδίζει να εποικίσει άλλες περιοχές;
3. Ποιος είναι ο ρόλος του κλίματος, της τοπογραφίας, και των αλληλεπιδράσεων με άλλους οργανισμούς στον περιορισμό της κατανομής ενός είδους;
4. Πώς τα διαφορετικά είδη των οργανισμών αντικαθιστούν το ένα το άλλο καθώς ανεβαίνουμε σε ένα βουνό ή, γενικότερα, καθώς μετακινούμαστε κατά μήκος μιας διαβάθμισης (ενδιατημάτων, κλίματος κλπ.);
5. Πώς καταλήγει ένα είδος να περιορίζεται στη σημερινή του εξάπλωση;
6. Πού ζούσαν οι πρόγονοί του;
7. Πώς ιστορικά γεγονότα, όπως η μετακίνηση των ηπείρων, οι παγετώνες του Πλειστοκαίνου και οι πρόσφατες κλιματικές αλλαγές, έχουν διαμορφώσει την κατανομή των ειδών;
8. Γιατί τα ζώα και τα φυτά μεγάλων, απομονωμένων περιοχών, όπως η Αυστραλία, η Νέα Καληδονία και η Μαδαγασκάρη, είναι τόσο διαφορετικά από εκείνα των άλλων περιοχών;
9. Γιατί κάποιες ομάδες στενά συγγενικών ειδών περιορίζονται στην ίδια περιοχή, ενώ άλλες βρίσκονται σε αντίθετα τμήματα της Γης;
10. Γιατί υπάρχουν πολύ περισσότερα είδη στους τροπικούς παρά στην εύκρατη ζώνη και τους πόλους;
11. Πώς εποικίζονται τα απομονωμένα ωκεάνια νησιά και γιατί σχεδόν πάντα υπάρχουν λιγότερα είδη στα νησιά παρά στα ίδια είδη ενδιατημάτων στις ηπειρωτικές περιοχές;

Κλάδοι της βιογεωγραφίας:

Η βιογεωγραφία συγκροτεί ευρύ επιστημονικό πεδίο, στο οποίο είναι δυνατό να διακριθούν επιμέρους κλάδοι ανάλογα με: (1) την ταξινομική εξειδίκευση (φυτογεωγραφία – ζωογεωγραφία) και (2) την επικέντρωση στη μελέτη των ιστορικών ή των οικολογικών παραγόντων που συμβάλλουν στη διαμόρφωση των βιογεωγραφικών προτύπων (ιστορική βιογεωγραφία - οικολογική βιογεωγραφία). Η ιστορική και η οικολογική βιογεωγραφία, παρότι έχουν ακολουθήσει διαφορετικούς δρόμους, ιδίως κατά τα τελευταία τριανταπέντε περίπου χρόνια, έχουν πολλά σημεία επαφής και σήμερα εκφράζεται η διάθεση της σύνθεσής τους σε ενιαίο ερμηνευτικό πλαίσιο.

Επίσης, μπορεί κανείς να διακρίνει τη βιογεωγραφία σε θεωρητική και εφαρμοσμένη. Η πρώτη μελετά τις αρχές και τις κανονικότητες της κατανομής των

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

οργανισμών και η δεύτερη επιχειρεί να εφαρμόσει τις αρχές αυτές στη διαχείριση του βιολογικού πλούτου του πλανήτη (π.χ. στο σχεδιασμό των περιοχών προστασίας).

Στην πράξη, η μελέτη της κατανομής των ειδών από κάθε επιστήμονα μπορεί να συνδυάζει περισσότερες τις μιας προσεγγίσεις, αναλόγως των ερωτημάτων που τον απασχολούν. Επιπλέον, μπορεί κανείς να επικεντρώνεται στη μελέτη της εξάπλωσης συγκεκριμένων τάξων, ή στη μελέτη των βιογεωγραφικών σχέσεων συγκεκριμένων περιοχών. Στο πλαίσιο της πρώτης προσέγγισης υπάγεται και η αποκαλούμενη *φυλογεωγραφία* η οποία χρησιμοποιεί φυλογενετικά και βιογεωγραφικά δεδομένα για τη μελέτη της εξέλιξης και της εξάπλωσης στο χώρο ενός συγκεκριμένου τάξου (συνήθως είδους ή μονοφυλετικής ομάδας ειδών).

Σχέσεις με άλλες επιστήμες

Η βιογεωγραφία αποτελεί κλάδο της βιολογίας. Όπως και η οικολογία, αποτελεί στην ουσία τρόπο διατύπωσης ερωτημάτων για δεδομένα που προέρχονται από διάφορα επιστημονικά πεδία:

Οικολογία. Η σχέση της βιογεωγραφίας με την οικολογία είναι ιδιαιτέρως στενή και μάλιστα, αν θεωρήσουμε την οικολογία με την ευρεία έννοια (μελέτη των σχέσεων των οργανισμών με το περιβάλλον τους), η βιογεωγραφία αποτελεί κλάδο της οικολογίας. Από τα εργαλεία της οικολογίας, η βιογεωγραφία χρησιμοποιεί συνήθως έννοιες σχετικές με την ποικιλότητα, τη δυναμική των περιοχών κατανομής, τις αλληλεπιδράσεις των οργανισμών (ανταγωνισμός, θήρευση κλπ) που επηρεάζουν τη γεωγραφική τους κατανομή, τη δυναμική των μεταπληθυσμών κλπ.

Πληθυσμιακή βιολογία. Η πληθυσμιακή βιολογία προσφέρει στοιχεία για τη δυναμική των πληθυσμών στο χώρο και το χρόνο, στοιχεία απαραίτητα για την περαιτέρω βιογεωγραφική ανάλυση.

Συστηματική. Η συστηματική προσφέρει στοιχεία για την ταυτότητα των βασικών μονάδων που αναλύει η βιογεωγραφία, καθώς και για τις φυλογενετικές τους σχέσεις. Χωρίς τα δεδομένα της συστηματικής δεν είναι δυνατή η βιογεωγραφική ανάλυση.

Εξελικτική βιολογία. Από την εξελικτική βιολογία, η βιογεωγραφία παίρνει στοιχεία για τις διεργασίες που μεταβάλλουν τη βιολογική ποικιλότητα στο χρόνο (ειδογένεση, εξαφάνιση κλπ.), διεργασίες που σχετίζονται άμεσα και με τα πρότυπα των οργανισμών στο χώρο. Ιδιαίτερη σημασία, επίσης, έχει η μελέτη των οργανισμών που ζούσαν σε παλαιότερες εποχές (παλαιοντολογία).

Επιστήμες της Γης (γεωγραφία, γεωλογία, κλιματολογία). Από τις επιστήμες της Γης, η βιογεωγραφία αντλεί πληροφορία για το φυσικό υπόστρωμα στο οποίο κατανέμονται οι οργανισμοί ώστε να εξετάσει το πώς αυτό επηρεάζει την εξάπλωσή τους καθώς επίσης και για τη μεταβολή του υποστρώματος αυτού στο χρόνο (παλαιογεωγραφία). Πολλές φορές, αυτή η μεταβολή του υποστρώματος στο χρόνο έχει τεράστια αξία για την ερμηνεία της σύγχρονης κατανομής των οργανισμών. Τέλος, σημαντική είναι η συμβολή και των Συστημάτων Γεωγραφικής Πληροφορίας (G.I.S.) στη σύγχρονη ανάπτυξη της βιογεωγραφικής έρευνας.

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

Σήμερα, η βιογεωγραφία μαζί με τη συστηματική και ορισμένους κλάδους της οικολογίας συνθέτουν το πεδίο που αναφέρεται ως μελέτη της βιολογικής ποικιλότητας, ή απλώς **Βιοποικιλότητα**.

2. Η ΙΣΤΟΡΙΑ ΤΗΣ ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑΣ

Ο **Αριστοτέλης** εισήγαγε για πρώτη φορά την έννοια της Γης που αλλάζει, της δυναμικής Γης, στο έργο του «Μετεωρολογικά». Όμως η γέννηση και η ανάπτυξη της επιστήμης της βιογεωγραφίας έπρεπε να περιμένει αρκετές εκατοντάδες χρόνια. Η βιογεωγραφία έχει μακρά ιστορία, συχνά ενταγμένη στο πλαίσιο της εξελικτικής βιολογίας και της οικολογίας. Έχει σημασία να παρακολουθήσουμε την πορεία της μέσα από την αναφορά στο έργο σημαντικών βιολόγων, έτσι ώστε να κατανοήσουμε την εξέλιξη της βιογεωγραφικής σκέψης.

2.1. Η εποχή της εξερεύνησης

Κάρολος Λινναίος (Carolus Linnaeus, 1707-1778): Επινόησε το σχήμα ταξινόμησης της ζωής που χρησιμοποιούμε, παρά τις αδυναμίες του, μέχρι και σήμερα (διωνυμική ονοματολογία). Θεωρούσε ότι τα είδη παραμένουν αναλλοίωτα.

Η βιογεωγραφική υπόθεση του Λινναίου (Υπόθεση της Κιβωτού του Νώε) ήταν ότι: 1) Τα είδη δημιουργήθηκαν ή επιβίωσαν στις πλαγιές του όρους Αραράτ, 2) Σε διαδοχικές υψομετρικές ζώνες αυτού του όρους υπήρχαν διαφορετικά περιβάλλοντα (από έρημο μέχρι αλπική τούνδρα), 3) Κάθε υψομετρική ζώνη φιλοξενούσε διαφορετική «συλλογή» ειδών, κάθε μία αναλλοίωτη αλλά τέλεια προσαρμοσμένη σε αυτό το περιβάλλον, 4) Μετά την υποχώρηση της «Πλημμύρας» αυτά τα είδη μετανάστευσαν από το βουνό, διασπάρθηκαν και τελικά εποίκισαν αντιστοίχα περιβάλλοντα σε διαφορετικές περιοχές της Γης.

Μπουφόν (Comte de Buffon, 1707-1788): Μελέτησε αρτίγονα και απολιθωμένα θηλαστικά.

Εντόπισε δύο προβλήματα στην υπόθεση του Λινναίου: 1) Διαφορετικές περιοχές της Γης, ακόμη και με τις ίδιες κλιματικές και περιβαλλοντικές συνθήκες, φιλοξενούν διακριτά και διαφορετικά είδη φυτών και ζώων (π.χ. στους τροπικούς υπάρχει μεγάλη ποικιλία ασυνήθιστων οργανισμών), 2) Η υπόθεση της μετανάστευσης μετά την «Πλημμύρα» απαιτεί από τα είδη να διασχίσουν αφιλόξενα ενδιαίτηματα (π.χ. πώς είδη προσαρμοσμένα σε ορεινά δάση διέσχισαν ερήμους για να εποίκισουν φυλλοβόλα και κωνοφόρα δάση του βορρά;).

Η υπόθεση του Μπουφόν:

1) Η ζωή δημιουργήθηκε, όχι σε ένα βουνό σε εύκρατη περιοχή της Ευρασίας, αλλά σε μια εκτεταμένη ξηρά, πολύ βορειότερα, και νωρίτερα, όταν οι κλιματικές συνθήκες ήταν πιο ομοιόμορφες, 2) Η εκτεταμένη αυτή ξηρά συνέδεε το Νέο και τον Παλαιό Κόσμο. Όταν το κλίμα έγινε ψυχρότερο οι οργανισμοί μετανάστευσαν στις τωρινές τους θέσεις. Κατά τη διάρκεια της μετανάστευσης οι πληθυσμοί του Νέου και του Παλαιού Κόσμου διαχωρίστηκαν και τροποποιήθηκαν τόσο πολύ ώστε οι τροπικές πανίδες και χλωρίδες του Νέου και του Παλαιού Κόσμου να μοιράζονται ελάχιστες κοινές μορφές.

Παρόλο που η υπόθεση του Μπουφόν μοιάζει σήμερα υπερβολικά ευφάνταστη, προσέφερε δύο βασικά στοιχεία στη σύγχρονη βιογεωγραφική θεωρία: 1) την ιδέα ότι το κλίμα και τα είδη είναι ευμετάβλητα, και 2) την παρατήρηση ότι

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

περιβαλλοντικά παρόμοιες αλλά απομονωμένες περιοχές έχουν διακριτές συνθέσεις θηλαστικών και πτηνών (Νόμος του Μπυφόν).

Τζόζεφ Μπανκς (Sir Joseph Banks): Φυσιοδίφης και συλλέκτης. Ταξίδεψε με τον Τζέιμς Κουκ, στο σκάφος *Endeavor* (1768-1771).

1) Επιβεβαίωσε και γενίκευσε το Νόμο του Μπυφόν, 2) Προσέφερε εμπειριστατωμένη κατανόηση και εκτίμηση της πολυπλοκότητας του Φυσικού Κόσμου, 3) Ανακάλυψε εξαιρέσεις στο Νόμο του Μπυφόν (τα κοσμοπολιτικά είδη), 4) Κατέγραψε επιπλέον βιογεωγραφικά πρότυπα.

Γιόχαν Φόρστερ (Johann Reinhold Forster, 1729-1798): Φυτογεωγράφος

1) Παρουσίασε μία από τις πρώτες συστηματικές, παγκόσμιες βιογεωγραφικές εικόνες της Γης, 2) Επιβεβαίωσε ότι ο Νόμος του Μπυφόν έχει εφαρμογή και στα φυτά, καθώς και σε όλες τις περιοχές της Γης, και όχι μόνο στους τροπικούς, 3) Περιέγραψε τις σχέσεις μεταξύ της τοπικής χλωρίδας και των περιβαλλοντικών συνθηκών, και πώς οι σχέσεις των ζώων αλλάζουν παράλληλα με αυτές των φυτών, 4) Έδωσε τις πρώτες παρατηρήσεις σχετικά με τη νησιωτική βιογεωγραφία, όπως ότι: α) Οι νησιωτικές βιοκοινότητες έχουν λιγότερα είδη φυτών απ' ό,τι οι ηπειρωτικές βιοκοινότητες, β) Ο αριθμός των ειδών στα νησιά αυξάνεται με την αύξηση των διαθέσιμων πόρων (έκταση και ποικιλία ενδιαιτημάτων), 5) Παρατήρησε την τάση η ποικιλότητα των φυτών να μειώνεται από τον ισημερινό προς τους πόλους (ζώνωση κατά γεωγραφικό πλάτος).

Καρλ Βιλντενοβ (Karl Willdenow, 1765-1812): Φυτογεωγράφος

1) Περιέγραψε τις χλωριδικές περιοχές της Ευρώπης, 2) Προσέφερε μια νέα ερμηνεία για τη δημιουργία τους. Πρότεινε ότι υπήρξαν πολλές περιοχές δημιουργίας (όρη που στους αρχαίους χρόνους χωρίζονταν από μεγάλες θάλασσες). Κάθε ένα από αυτά τα καταφύγια κατοικείτο από διακριτό άθροισμα φυτών που δημιουργήθηκαν εκεί. Καθώς η «Πλημμύρα» υποχώρησε, αυτά τα φυτά διασπάρθηκαν ώστε να σχηματίσουν τις χλωριδικές περιοχές της Γης.

Αλεξάντερ φον Χούμπολτ (Alexander von Humboldt, 1769-1859): Φυτογεωγράφος

1) Γενίκευσε το Νόμο του Μπυφόν έτσι ώστε να συμπεριλαμβάνει τα φυτά και την πλειονότητα των χερσαίων ζώων, 2) Παρατήρησε ότι η υψομετρική ζώνωση (χλωριδικές ζώνες) είναι αντιστοιχη της ζώνωσης κατά γεωγραφικό πλάτος.

Ωγκύστ ντε Καντόλ (Augustin P. de Candolle, 1778-1841): Βοτανικός

1) Παρατήρησε ότι οι οργανισμοί δεν επηρεάζονται μόνο από το φως, τη θερμοκρασία και το νερό, αλλά ανταγωνίζονται για αυτούς τους πόρους, 2) Διέκρινε τις βιοτικές περιοχές ή περιφέρειες από τα τοπικά ενδιαιτήματα, 3) Συμπλήρωσε στην παρατήρηση ότι ο αριθμός των νησιωτικών ειδών επηρεάζεται από την έκταση το ότι και άλλοι παράγοντες (όπως η ηλικία του νησιού, η ηφαιστειακή δράση, το κλίμα και η απομόνωση) επηρεάζουν την χλωριδική ποικιλότητα.

2.2. Η Βιογεωγραφία κατά το 19ο αιώνα

Κύρια επιτεύγματα: (1) Καλύτερη εκτίμηση της ηλικίας της Γης (οι πρώτοι βιογεωγράφοι υπέθεταν ηλικία μερικών χιλιάδων ετών μόνο), (2) Καλύτερη κατανόηση της δυναμικής φύσης των ηπείρων και των ωκεανών (π.χ. κίνηση των ηπείρων, τεκτονική πλακών), (3) Καλύτερη κατανόηση των μηχανισμών που εμπλέκονται στην εξάπλωση και τη διαφοροποίηση των ειδών (π.χ. διασπορά, βικαριανισμός, εξαφανίσεις, εξέλιξη).

Τσαρλς Λάυελ (Charles Lyell, 1797-1875): Γεωλόγος

(1) Παρατήρησε ότι ο κλίμα της Γης είναι εξαιρετικά ευμετάβλητο, (2) Με βάση το αρχείο των απολιθωμάτων ανακάλυψε ότι πολλές μορφές προσαρμοσμένες στο τροπικό κλίμα κάποτε υπήρχαν στις σημερινές εύκρατες περιοχές της βόρειας Ευρώπης, (3) Υπέθεσε ότι η στάθμη της θάλασσας έχει αλλάξει και η επιφάνεια της Γης έχει μεταμορφωθεί από την ανάδυση, την κατάδυση και τη διάβρωση των βουνών (ο μόνος τρόπος, σύμφωνα με το Λάυελ, να ερμηνευτεί η παρουσία θαλάσσιων απολιθωμάτων στις κορυφές των βουνών), (4) Παρουσίασε αδιαφιλονίκητες ενδείξεις για τη διαδικασία της εξαφάνισης. Πολλές απολιθωμένες μορφές, κάποτε επικρατούσες και προσαρμοσμένες στις τότε κλιματικές συνθήκες, εξαφανίστηκαν και δεν άφησαν περαιτέρω ίχνη στο αρχείο των απολιθωμάτων. Αιτία: η κλιματική ποικιλότητα και οι αλλαγές στη στάθμη της θάλασσας.

Εντούτοις ο Λάυελ υποστήριζε ότι: (1) Τα είδη δεν μεταβάλλονται, δηλ. δεν δημιουργούνται νέα είδη από προϋπάρχοντα, (2) Η συνολική ποικιλότητα στη Γη, παρά τις εξαφανίσεις, παραμένει σταθερή. Κάθε επεισόδιο εξαφάνισης ακολουθούταν από ένα επεισόδιο δημιουργίας, όπου εγκαθιδρύονταν νέες ομάδες προσαρμοσμένων ειδών, δηλαδή υπήρξαν όχι μόνο πολλές περιοχές δημιουργίας αλλά και πολλές περίοδοι δημιουργίας.

Παράλληλα ο Λάυελ υποστήριξε ότι: Η επιφάνεια της Γης και η πανίδα και χλωρίδα της είναι δυναμικές. Οι μεγάλες αλλαγές προκλήθηκαν από φυσικές διαδικασίες (διαμόρφωση βουνών και διάβρωση), που δρούσαν συνεχώς σε όλη την ιστορία της Γης (**Θεωρία του ομοιομορφισμού**). Με δεδομένη τη σταδιακή φύση αυτών των γεωλογικών διαδικασιών, η ηλικία της Γης πρέπει να είναι πολύ μεγαλύτερη από μερικές χιλιάδες χρόνια.

Κάρολος Δαρβίνος (Charles Darwin, 1809-1882): ο επιστήμονας με τη μεγαλύτερη συμβολή στη σύγχρονη βιολογία.

Πρότεινε ότι: (1) Η διαφοροποίηση και η προσαρμογή των οργανισμών είναι αποτέλεσμα της φυσικής επιλογής, (2) Η εξάπλωση και η ενδεχόμενη απομόνωση και διαχωρισμός της χλωρίδας και πανίδας είναι αποτέλεσμα της διασποράς σε μεγάλες αποστάσεις.

Τζόζεφ Χούκερ (Joseph Dalton Hooker): Βοτανολόγος. Ιδρυτής της ιστορικής βιογεωγραφίας και πρόδρομος της βικαριανιστικής βιογεωγραφίας.

Υποστήριξε ότι: Η διασπορά μεγάλων αποστάσεων δεν μπορεί να ερμηνεύσει τη δυναμική των κατανομών και συνδεδεμένα φαινόμενα όπως τα κοσμοπολιτικά είδη και τις διακεκομμένες κατανομές. Αντιθέτως, τα είδη διασπάρθηκαν μέσω υποθαλάσσιων, σήμερα, γεφυρών ξηράς και αρχαίων ηπείρων. Όμως η άποψη αυτή

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

(αν και σωστή σε κάποια σημεία) βασιζόταν στη λανθασμένη υπόθεση ότι οι σχετικές θέσεις των ηπείρων και των ωκεανών δεν έχουν αλλάξει στο γεωλογικό χρόνο.

Φίλιπ Σκλέντερ (Philip Lutley Sclater): Πρότεινε το 1858 (βασιζόμενος στην κατανομή των πτηνών) το σχήμα των 6 χερσαίων βιογεωγραφικών περιοχών που σε γενικές γραμμές χρησιμοποιείται ακόμη και σήμερα.

Άλφρεντ Ράσελ Γουάλας (Alfred Russel Wallace, 1823-1913): Ο πατέρας της σύγχρονης βιογεωγραφίας.

Οι βιογεωγραφικές αρχές που υποστηρίχθηκαν από το Γουάλας (και έχουν επιβεβαιωθεί πολλές φορές από ερευνητές κατά τον 20^ο αιώνα) είναι:

1. Η απόσταση από μόνη της δεν καθορίζει το βαθμό της βιογεωγραφικής σχέσης μεταξύ δύο περιοχών. Ευρέως διαχωρισμένες περιοχές μπορεί να μοιράζονται πολλά παρόμοια τάξα στο επίπεδο του γένους ή της οικογένειας, ενώ πολύ κοντινές περιοχές μπορεί να έχουν σημαντικές διαφορές, ακόμη και ανώμαλα πρότυπα.
2. Το κλίμα έχει σημαντική επίδραση στην ταξινομική ομοιότητα μεταξύ δύο περιοχών, αλλά η σχέση δεν είναι πάντοτε γραμμική.
3. Προϋποθέσεις για τον καθορισμό βιογεωγραφικών προτύπων είναι: η λεπτομερής γνώση όλων των κατανομών των οργανισμών σε όλον τον κόσμο, η αληθινή και φυσική ταξινόμηση των οργανισμών, η αποδοχή της θεωρίας της εξέλιξης, η λεπτομερής γνώση των εξαφανισμένων μορφών, και η γνώση του ωκεάνιου πυθμένα και της στρωματογραφίας για την ανασύνθεση παλαιών γεωλογικών συνδέσεων μεταξύ των χερσαίων μαζών.
4. Το αρχείο των απολιθωμάτων αποτελεί πηγή ενδείξεων για τις παρελθούσες μεταναστεύσεις των οργανισμών.
5. Η σημερινή πανίδα και χλωρίδα μιας περιοχής επηρεάζεται σημαντικά από την πιο πρόσφατη σειρά γεωλογικών και κλιματικών γεγονότων. Οι παλαιοκλιματικές μελέτες είναι πολύ σημαντικές για την ανάλυση των σημερινών προτύπων κατανομής.
6. Ο ανταγωνισμός, η θήρευση και άλλοι βιοτικοί παράγοντες παίζουν καθοριστικό ρόλο στην κατανομή, τη διασπορά και την εξαφάνιση των ζώων και των φυτών.
7. Ασυνεχείς εξαπλώσεις είναι δυνατό να προκύψουν μέσω εξαφάνισης σε ενδιάμεσες περιοχές ή μέσω κατακερματισμού των ενδιατημάτων.
8. Η ειδογένεση μπορεί να συμβεί μέσω γεωγραφικής απομόνωσης των πληθυσμών που ακολούθως προσαρμόζονται στο τοπικό κλίμα και τα τοπικά ενδιατηματα.
9. Οι διαζεύξεις των γενών (και ακόμη περισσότερο των ανώτερων τάξων) εμφανίζουν μεγαλύτερη παλαιότητα από αυτούς των ειδών.
10. Η διασπορά σε μεγάλες αποστάσεις όχι μόνον είναι πιθανή, αλλά είναι επίσης και ο πιθανότερος τόπος εποίκισης των απομακρυσμένων νησιών υπεράνω ωκεάνιων φραγμάτων. Μερικά τάξα έχουν μεγαλύτερη ικανότητα να διασχίσουν τέτοια φράγματα απ' ό,τι άλλα.
11. Οι κατανομές των οργανισμών που δεν είναι προσαρμοσμένοι για διασπορά σε μεγάλες αποστάσεις συγκροτούν καλές ενδείξεις για παρελθούσες χερσαίες συνδέσεις.
12. Στην απουσία θήρευσης και ανταγωνισμού οι οργανισμοί σε απομονωμένες στεριές είναι δυνατό να επιβιώσουν και να διαφοροποιηθούν.

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

13. Όταν δύο μεγάλες μάζες ξηράς επανενωθούν έπειτα από μακρά περίοδο διαχωρισμού, μπορεί να συμβούν εξαφανίσεις γιατί πολλοί οργανισμοί θα αντιμετωπίσουν νέους ανταγωνιστές.

14. Οι διεργασίες που δρουν σήμερα μπορεί να μην έχουν την ίδια ένταση όπως στο παρελθόν.

15. Τα νησιά της Γης είναι δυνατό να ταξινομηθούν σε τρεις μείζονες βιογεωγραφικές κατηγορίες: ηπειρωτικά νησιά προσφάτως αποκομμένα από την ηπειρωτική χώρα, ηπειρωτικά νησιά που διαχωρίστηκαν από την ηπειρωτική χώρα σε σχετικά παλαιά εποχή, και μακρινά ωκεάνια νησιά ηφαιστειογενούς και κοραλλιογενούς προέλευσης. Η πανίδα και η χλωρίδα κάθε τύπου νησιού σχετίζονται με τη δημιουργία κάθε νησιού.

16. Οι μελέτες των νησιωτικών πανίδων και χλωρίδων είναι σημαντικές γιατί οι σχέσεις μεταξύ της κατανομής, της ειδογένεσης, και της προσαρμογής είναι πιο εύκολο να παρατηρηθούν και να κατανοηθούν στα νησιά.

17. Για την ανάλυση της χλωρίδας και της πανίδας κάθε συγκεκριμένης περιοχής πρέπει να προσδιοριστούν οι κατανομές των οργανισμών της πέραν αυτής της περιοχής, καθώς επίσης και οι κατανομές των κοντινότερών τους συγγενών.

Άλλες συνεισφορές κατά τον 19ο αιώνα

- Κανόνας του **Γκλόγκερ** (Gloger, 1833): Σε ένα είδος, άτομα από υγρότερα ενδιαιτήματα τείνουν να είναι πιο σκουρόχρωμα απ' ό,τι άτομα από ξηρότερα.
- Κανόνας του **Μπέργκμαν** (Bergmann, 1847): Στα ενδόθερμα σπονδυλωτά, οι πληθυσμοί από ψυχρότερα κλίματα τείνουν να έχουν μεγαλύτερα μεγέθη σώματος, και έτσι να έχουν μικρότερο λόγο επιφάνειας προς όγκο, απ' ό,τι πληθυσμοί του ίδιου είδους που ζουν σε θερμότερα κλίματα.
- Κανόνας του **Άλεν** (Allen, 1878): Στα ενδόθερμα είδη, τα άκρα είναι κοντύτερα και πιο συμπαγή στα άτομα που ζουν σε ψυχρότερα κλίματα.

Χαρτ Μέριαμ (Hart Merriam, 1894): Επιβεβαίωσε ότι οι υψομετρικές αλλαγές στους τύπους βλάστησης και στη σύνθεση των φυτικών ειδών είναι γενικώς ισοδύναμες με τις γεωγραφικού πλάτους αλλαγές που απαντώνται καθώς μετακινούμαστε προς τους πόλους. Απέδωσε την υψομετρική ζώνωση στις αποκρίσεις των ειδών και των βιοκοινοτήτων σε περιβαλλοντικές διαβαθμίσεις της θερμοκρασίας και της βροχόπτωσης.

Ε. Χίλγκαρντ (E.H. Hilgard, 1860): Έδειξε ότι οι κλιματικοί παράγοντες και τα φυτά ευθύνονται άμεσα για τη μετατροπή του μητρικού πετρώματος σε διαφορετικούς τύπους εδάφους που ποικίλλουν στο pH, τη σύνθεση, την υφή, κ.ο.κ.

Β. Ντουκουτσάεφ (V.V. Dokuchaev): Αναγνώρισε ότι κάθε τύπος εδάφους έχει χαρακτηριστική δομή.

Έντουαρντ Φορμπς (Edward Forbes, 1856): Παρουσίασε την πρώτη περιεκτική εργασία στη θαλάσσια βιογεωγραφία, στην οποία διαίρεσε το θαλάσσιο κόσμο σε 9 οριζόντιες (κατά γεωγραφικό πλάτος) περιοχές παρόμοιας πανίδας (ομοιοζωικές ζώνες), τις οποίες υποδιαίρεσε σε 5 ζώνες κατά βάθος.

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

Τζον Μάρεη (John Murray, 1895), Τζ. Πρυβό (G. Pruvot, 1896), Άρνολντ Όρτμαν (Arnold Ortmann, 1896): Παρουσίασαν σημαντικές εργασίες στη θαλάσσια γεωγραφία.

Γιατί αρχικά η ζωογεωγραφία ακολουθεί τη φυτογεωγραφία:

(1) Υπάρχουν πολύ περισσότερα είδη ζώων (70%) απ' ό,τι φυτών, (2) Στην πλειονότητά τους τα ζωικά είδη είναι μικρότερα και είναι δυσκολότερο να συλλεχθούν. Επομένως, η αναζήτηση γενικών ζωογεωγραφικών προτύπων έπρεπε να αναμένει την καλύτερη κατανόηση της ζωικής ποικιλότητας και της κατανομής της.

2.3. Το πρώτο μισό του 20ου αιώνα

Παλαιοντολόγοι (C. Ameghino, W.D. Matthew, G.G. Simpson, E.H. Colbert, A.S. Romer, E.C. Olson, B. Kurten): Περιέγραψαν την προέλευση, τη διασπορά, τη διαφοροποίηση και την παρακμή των χερσαίων θηλαστικών. Έδειξαν ότι νέες ομάδες αυξάνονται σε αριθμό ειδών, διαφοροποιούνται έτσι ώστε να παίξουν νέους οικολογικούς ρόλους, εκτείνουν τις γεωγραφικές τους εξαπλώσεις, επικρατούν και συνεισφέρουν στην εξαφάνιση παλαιότερων μορφών. Επομένως, οι σημερινές ηπειρωτικές πανίδες έχουν εξαιρετικά μακρά και σύνθετη ιστορία, η οποία μπορεί να κατανοηθεί μόνο με τη διασαφήνιση της φυλογένεσης των ομάδων και της ιστορίας των μετακινήσεών τους.

Μελέτη προτύπων ποικιλότητας σε ένα είδος (J. Grinnell, L.R. Rice, B. Rensch): Έδειξαν στενές σχέσεις μεταξύ των γεωγραφικών και οικολογικών ιδιοτήτων του περιβάλλοντος και των προτύπων μορφολογικής ποικιλότητας μέσα και μεταξύ των ειδών.

Συσχέτιση της φυσιολογικής και γενετικής ποικιλότητας με τις κατανομές στη φύση (T. Dobzhansky, J. Clausen, D. Keck, W. Hiesey).

Κατανόηση των τρόπων ειδογένεσης (Ερνστ Μάυρ - Ernst Mayr): Βιολογική έννοια του είδους (το είδος ως αναπαραγωγικός πληθυσμός), αλλοπάτρια ειδογένεση (τα είδη δημιουργούνται με τη γεωγραφική απομόνωση πληθυσμών) και περιπάτρια ειδογένεση (τα νέα είδη δημιουργούνται μέσω μικρών απομονωμένων πληθυσμών στην περιφέρεια της κατανομής ενός είδους).

Γενικές συνθέσεις των βιογεωγραφικών προτύπων διαφόρων τάξεων: Σπονδυλωτά (P.J. Darlington (1957), G.G. Simpson (1868)), Θαλάσσια βιογεωγραφία (S. Ekman (1953), J.W. Hedregpeth (1957)), Τραχεόφυτα (S.A. Cain (1944), R. Good (1947))

Οικολογική βιογεωγραφία Κατά το πρώτο μισό του 20ού αιώνα δημοσιεύτηκαν πάρα πολλές εργασίες εμπειρικού χαρακτήρα όσον αφορά την οικολογική βιογεωγραφία των ζώων (βλ. Hesse, Allee & Schmidt 1937, 1951 και Niethammer 1958) και των φυτών (βλ. Dansereau 1957).

2.4. Η βιογεωγραφία από το 1950 μέχρι σήμερα

Η αλματώδης ανάπτυξη της σύγχρονης βιογεωγραφίας οφείλεται: (1) στην αποδοχή της θεωρίας της τεκτονικής των πλακών, (2) στην ανάπτυξη νέων φυλογενετικών μεθόδων, (3) στην εισαγωγή στιβαρών μαθηματικών μοντέλων στην

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

οικολογική βιογεωγραφία, (4) στη διερεύνηση των μηχανισμών που περιορίζουν τις κατανομές. Αξίζει να αναφερθούν μερικοί κλάδοι και ορισμένα ονόματα:

- Θεωρία της παρέκκλισης των ηπείρων (continental drift, 1912-1956) (Alfred L. Wegener, F.B. Taylor).
- Φυλογενετική συστηματική (1950) (W. Hennig).
- Βικαριανιστική βιογεωγραφία (Nelson G, Platnick N., Rosen D).
- Οικολογική βιογεωγραφία (G.E. Hutchinson).
- Νησιωτική βιογεωγραφία (R. MacArthur, E.O. Wilson, 1967).
- Θεωρητική βιογεωγραφία (στοχαστικότητα, ντετερμινισμός) (Raup 1973, Simberloff 1974, Stanley 1979, Eldredge & Cracraft 1980).
- Πειραματική βιογεωγραφία (Simberloff & Wilson 1969).
- Μαθηματική βιογεωγραφία (Pielou 1977, 1979, Manly 1991, Maurer 1994, Gotelli & Graves 1996, Upton & Fingleton 1990, Cressie 1991).

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

Β. ΑΒΙΟΤΙΚΟΙ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ ΚΑΙ ΚΑΤΑΝΟΜΗ ΤΩΝ ΟΡΓΑΝΙΣΜΩΝ

3. ΑΒΙΟΤΙΚΟΙ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ

3.1. Κλίμα

Ηλιακή ενέργεια και θερμοκρασιακά συστήματα

Ηλιακή ενέργεια και γεωγραφικό πλάτος: Ο ήλιος μεταδίδει θερμότητα στη Γη. Η Γη απορροφά με διαφορετικό τρόπο τη θερμότητα. Υπάρχει σχέση ανάμεσα στη γωνία πρόσπτωσης του φωτός και τη θερμοκρασία. Η θέρμανση είναι πιο έντονη όταν ο ήλιος είναι κατακόρυφος και η ηλιακή ακτινοβολία πέφτει κάθετα στην επιφάνεια της Γης. Περιοχές μεγάλου γεωγραφικού πλάτους είναι ψυχρότερες από τους τροπικούς γιατί η ίδια ποσότητα ηλιακής ενέργειας διασπείρεται σε μεγαλύτερη έκταση επιφανείας και περνά από παχύτερο στρώμα ατμόσφαιρας. Η εποχική ποικιλία στο μήκος της ημέρας σε σχέση με το γεωγραφικό πλάτος οφείλεται στην κλίση του άξονα της Γης.

Ο ρόλος του υψομέτρου: Υπάρχει αντιστρόφως ανάλογη σχέση του υψομέτρου με τη θερμοκρασία λόγω **αδιαβατικής ψύξης** (η μείωση στη θερμοκρασία του αέρα ως αποτέλεσμα της ελάττωσης της ατμοσφαιρικής πίεσης καθώς ο αέρας ανεβαίνει και διογκώνεται λόγω απομάκρυνσης των μορίων του. Ο ρυθμός ψύξης είναι 0,6-1°C ανά 100 μέτρα).

Κατακράτηση της θερμότητας στην ατμόσφαιρα: καθώς οι υδρατμοί και το CO₂ απορροφούν την υπέρυθη (θερμή) ακτινοβολία που αντανακλάται από τη Γη (**φαινόμενο θερμοκηπίου**). Ως αποτέλεσμα στις πεδιάδες οι υδρατμοί μειώνουν την ψύξη τη νύχτα, ενώ στα βουνά η έλλειψη υδρατμών προκαλεί μεγάλες αυξομειώσεις θερμοκρασίας.

Άνεμοι και βροχόπτωση

Πρότυπα ανέμων: Η διαφορετική θέρμανση της Γης προκαλεί ανέμους. Η θερμή ατμόσφαιρα στους τροπικούς προκαλεί βαρομετρικά χαμηλά και οι βόρειοι και νότιοι έρχονται προς τον ισημερινό. Ο θερμός αέρας των τροπικών μετακινείται βόρεια και νότια και πέφτει λόγω ψύξης σε γεωγραφικό πλάτος 30° και επαναλαμβάνεται ο κύκλος. Οι άνεμοι μετακινούνται ανατολικά-δυτικά λόγω του φαινομένου Κοριόλις που οφείλεται στην κίνηση της Γης από δυτικά προς ανατολικά. Στον ισημερινό η Γη κινείται με ταχύτητα 1.700km/h, ενώ αλλού η ταχύτητα είναι μικρότερη. Έτσι οι άνεμοι στο βόρειο ημισφαίριο είναι βορειοανατολικοί ή νοτιοδυτικοί και στο νότιο ημισφαίριο νοτιοανατολικοί ή βορειοδυτικοί. Τα ίδια ισχύουν για τα επιφανειακά ρεύματα στους ωκεανούς. Το αποτέλεσμα είναι θερμά ρεύματα κατά μήκος των ανατολικών ακτών των ηπείρων και ψυχρά ρεύματα κατά μήκος των δυτικών ακτών.

Πρότυπα βροχόπτωσης: Η κατανομή της θερμοκρασίας, των ανέμων και των ρευμάτων επηρεάζουν τις βροχοπτώσεις. Στους τροπικούς, ο θερμός και υγρός αέρας κατά τους θερμούς μήνες πέφτει ως βροχή καθώς ψύχεται ανερχόμενος. Στα γεωγραφικά πλάτη (30°) που ο αέρας κατέρχεται δεν έχει βροχές γιατί είναι ήδη κρύος και έτσι προκύπτουν οι έρημοι και οι ημίξηρες περιοχές. Στις μεσογειακές περιοχές κατά το καλοκαίρι ο ξηρός καθοδικός αέρας δυναμώνεται από δυτικούς ανέμους που περνούν από κρύους ωκεανούς και κατακρατούν τους υδρατμούς

χωρίς να τους ρίχνουν. Το χειμώνα, η ξηρά είναι πιο κρύα από το νερό, πέφτει βροχή και δημιουργούνται ομίχλες. Αρκετές έρημοι υπάρχουν στα δυτικά των ηπειρών, αλλά πίσω από βουνά που εμποδίζουν τη μετακίνηση των υδρατμών. Τα ίδια φαινόμενα συμβαίνουν και σε τοπικό επίπεδο, όπου μπορεί να υπάρχουν μεγάλες διαβαθμίσεις. Σε τοπικό επίπεδο υπάρχουν σημαντικές διαφοροποιήσεις, όπως η διαφορά ανάμεσα στο κλίμα των νησιών και των γειτονικών ηπειρωτικών περιοχών.

3.2. Εδάφη

Δημιουργία και σημασία του εδάφους

Υπάρχει μεγάλη σχέση ανάμεσα στο έδαφος και τη βλάστηση. Το έδαφος δημιουργείται από τη διάβρωση του μητρικού πετρώματος και από την προσθήκη οργανικού υλικού που προέρχεται από την αποικοδόμηση των νεκρών οργανισμών ή τμημάτων τους. Ο ρυθμός σχηματισμού του εδάφους εξαρτάται από τη φύση του μητρικού πετρώματος και το κλίμα.

Πρωτογενής διαδοχή: η διεργασία που περιλαμβάνει το σχηματισμό του εδάφους, την ανάπτυξη βλάστησης και τη συγκρότηση ενός αθροίσματος μικροοργανισμών, φυτών και ζώων.

Δευτερογενής διαδοχή: σειρά αλλαγών στη σύνθεση της βλάστησης ως αποτέλεσμα διαταραχής, η οποία περιλαμβάνει τη σταδιακή και κανονική αντικατάσταση των ειδών, και τελειώνει (θεωρητικά) με την επιστροφή σε σταθερή κατάσταση.

Σχηματισμός των κύριων εδαφικών τύπων

Η ταξινόμηση και μελέτη της κατανομής των τύπων των εδαφών είναι πολύ σύνθετη, καθώς υπάρχουν πολυάριθμοι τύποι εδαφών. Υπάρχουν τέσσερις βασικές διεργασίες σχηματισμού εδαφών: α) η ποντζολοποίηση στις κρύες παγωμένες περιοχές με κωνοφόρα, β) η λατεροποίηση στις υγρές και τροπικές, γ) η ασβεστοποίηση σε περιοχές με ασβεστόλιθους και θαμνώδη βλάστηση, και γ) η γκλειζοποίηση στις πολικές περιοχές με πολύ νερό.

Ο σχηματισμός ποντζολικών εδαφών συναντάται σε μεσαία και μεγάλα γεωγραφικά πλάτη με μεγάλο υψόμετρο, κρύο και βροχές. Υπάρχει μεγάλη αύξηση των φυτών, αργή μικροβιακή δραστηριότητα και επομένως μεγάλες συγκεντρώσεις χούμου (οργανικής ύλης). Με τη βροχή, το νερό ξεπλένει τα οργανικά οξέα. Τα ιόντα υδρογόνου αντικαθιστούν τα ιόντα ασβεστίου, καλίου, μαγνησίου, νατρίου και άλλα που κατεβαίνουν χαμηλότερα. Το έδαφος που δημιουργείται είναι πλούσιο σε πυρίτιο με οξειδία σιδήρου και αργιλίου και με λίγα κατιόντα. Η βλάστηση πρέπει να είναι ανθεκτική σε όξινα εδάφη χωρίς κατιόντα (π.χ. βλάστηση κωνοφόρων).

Η δημιουργία λατεριτών οφείλεται στη γρήγορη μικροβιακή δραστηριότητα των τροπικών περιοχών με αποτέλεσμα να απομένει λίγος χούμος. Με την απουσία των οργανικών οξέων, τα ιόντα σιδήρου και αργιλίου πέφτουν και σχηματίζονται κόκκινοι πηλοί, οι λατερίτες. Η βροχή ξεπλένει το πυρίτιο και τα κατιόντα. Το αποτέλεσμα είναι ένα σκληρό και πορώδες έδαφος με χαμηλή γονιμότητα. Επομένως, η αφαίρεση των τροπικών δασών αφήνει τέτοιο άγονο έδαφος.

Οι ρηχές θάλασσες που έγιναν ξηρές είχαν μεγάλα αποθέματα ασβεστόλιθων από τα κελύφη των νεκρών οργανισμών. Πρόκειται για περιοχές με συνήθως πλούσια βροχόπτωση. Τα ιόντα παραμένουν, δηλαδή υπάρχει πλούσια βλάστηση

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

και πολύς χούμος. Οι ρίζες πηγαίνουν βαθιά για να βρουν νερό. Στις πιο ξηρές περιοχές υπάρχει μικρή φυτική αύξηση, συσσώρευση ασβεστίου, και επομένως άγονο έδαφος.

Στην τούνδρα, στις περιοχές γύρω από τους πόλους, υπάρχει μεγάλη συσσώρευση νερού και επομένως πολλή οργανική ύλη. Το ανώτερο στρώμα του εδάφους έχει οργανικά οξέα και χαμηλό pH. Από κάτω υπάρχει άργιλος με ανηγμένο σίδηρο. Λόγω της συνεχούς παρουσίας νερού δεν υπάρχει καθόλου έκπλυση.

Ασυνήθιστοι τύποι εδαφών

Ειδικά εδάφη συναντώνται σε διάφορες περιοχές, όπως σε γύψους όπου υπάρχει λίγο ασβέστιο και σε σερπεντίτες όπου υπάρχουν πολλά θειικά. Τα αλομορφικά εδάφη έχουν πολύ χλώριο, θειικά και νάτριο. Τα πολύ όξινα ή αλκαλικά εδάφη απενεργοποιούν τα φωσφορικά και νιτρικά άλατα. Σε αυτές τις περιοχές υπάρχουν σαρκοφάγα φυτά. Σε χαμηλό pH τα μέταλλα απορροφώνται και προσλαμβάνονται από τα φυτά σε τοξικές ποσότητες. Επομένως, τα όξινα εδάφη έχουν χαμηλές ποσότητες θρεπτικών και σε αυτά φυτρώνουν συνήθως μόνο αειφύλλα είδη. Η δομή, η υφή και η χημεία του εδάφους έχει σχέση και με την ποσότητα του νερού που μπορεί να συγκρατήσει.

3.3. Υδάτινα περιβάλλοντα

Διαστρωμάτωση

Η ηλιακή ακτινοβολία απορροφάται από το νερό κατά 99%. Πρώτα απορροφώνται τα μεγάλα μήκη κύματος, ενώ τα μικρά πηγαίνουν πιο βαθιά. Σε αυτό οφείλεται το γαλάζιο χρώμα της θάλασσας. Η φωτοσύνθεση γίνεται μόνο στα επιφανειακά νερά, μέχρι 10-30 μέτρα βάθος.

Μόνο το επιφανειακό νερό θερμαίνεται άμεσα. Τα κατώτερα στρώματα θερμαίνονται μόνο με μεταφορά ή με ρεύματα. Η πυκνότητα του νερού είναι μέγιστη στους 4°C και γι' αυτό ο πάγος επιπλέει. Η παρουσία αλάτων προκαλεί μείωση του σημείου πήξης κάτω από τους 0°C. Η στρωμάτωση των υδάτινων μαζών οφείλεται στο ότι το θερμό νερό που είναι πιο ελαφρύ μένει επάνω. Έτσι δημιουργείται απότομη αλλαγή της θερμοκρασίας καθώς πηγαίνουμε από τα επιφανειακά στα κατώτερα στρώματα. Η περιοχή της αλλαγής ονομάζεται **θερμοκλινές**. Το θερμοκλινές παρατηρείται κυρίως στις λίμνες και έχει εποχικότητα γιατί οι αλλαγές της θερμοκρασίας το καταστρέφουν. Οι βαθιές τροπικές λίμνες δεν είναι παραγωγικές γιατί έχουν έντονο και σχεδόν μόνιμο θερμοκλινές. Στις εύκρατες λίμνες γίνεται εποχιακή διατάραξη και οι λίμνες είναι πιο παραγωγικές γιατί τα θρεπτικά που βρίσκονται κοντά στον πυθμένα ανεβαίνουν προς την επιφάνεια.

Η κυκλοφορία στους ωκεανούς

Η αλατότητα προκαλεί διαφορές πυκνότητας και επιδρά στην κυκλοφορία του νερού. Το ίδιο φαινόμενο προκαλούν η είσοδος γλυκού νερού από τα ποτάμια και τη βροχή. Οι κάθετες κινήσεις του νερού είναι αργές εκτός από τα σημεία όπου συναντώνται κρύα και ζέστα ρεύματα και εκεί όπου τα ρεύματα συναντούν υφαλοκρηπίδες. Οι τελευταίες περιοχές ονομάζονται περιοχές **ανάβλυσης** και περιλαμβάνουν πολύ παραγωγικά οικοσυστήματα όπως π.χ. οι ακτές της Χιλής και

του Περού. Τα επιφανειακά ρεύματα κινούνται αργά και αποτελούν ξεχωριστές μάζες νερού με τη δική τους αλατότητα, θερμοκρασία και οργανισμούς.

Πίεση και αλατότητα

Η πίεση και η αλατότητα ποικίλλουν πολύ στα διάφορα υδάτινα ενδιαιτήματα. Αυτή η ποικιλότητα έχει σημαντικές επιδράσεις στην κατανομή των οργανισμών καθώς απαιτούνται ειδικές φυσιολογικές προσαρμογές για την αντοχή σε ακραίες καταστάσεις. Η πίεση αυξάνει κατά 1 ατμόσφαιρα κάθε 10 μέτρα βάθους. Οι οργανισμοί που είναι προσαρμοσμένοι να ζουν σε μεγάλα βάθη δεν επιβιώνουν στα ρηχά.

Οι διαφορές στην αλατότητα είναι σχετικά ασυνεχείς. Η διαφορά αλατότητας γλυκού και θαλασσινού νερού μπορεί να είναι μεγάλη (από ελάχιστη έως 34%). Πολύ λίγοι οργανισμοί είναι ευρύαλοι γιατί υπάρχει πρόβλημα οσμωτικής πίεσης.

Παλίρροιες

Οι παλίρροιες είναι ροή επιφανειακών νερών. Συμβαίνουν ως απόκριση της παλιρροϊκής δύναμης που εκφράζει την ισορροπία μεταξύ της φυγόκεντρης δύναμης της περιστρεφόμενης Γης και τις δυνάμεις έλξης της Σελήνης και του Ήλιου. Στις περισσότερες ακτές συμβαίνει ένας ημερήσιος και ένας μηνιαίος παλιρροϊκός κύκλος: υπάρχουν δύο υψηλές και δύο χαμηλές παλίρροιες κάθε 24 ώρες, και υπάρχουν δύο περίοδοι σχετικά έντονων παλιρροιών κάθε μήνα, που αντιστοιχούν στη νέα σελήνη και την πανσέληνο. Κατά τη διάρκεια αυτών των περιόδων η Σελήνη και ο Ήλιος είναι στο ίδιο επίπεδο με τη Γη, και η βαρυτική τους επίδραση είναι προσθετική προκαλώντας μεγάλης έντασης παλίρροια, με το μέγιστο την αυγή και το σούρουπο και το ελάχιστο το μεσημέρι και τα μεσάνυχτα.

Κατά μήκος των ακτών υπάρχει μια στενή περιοχή που καλύπτεται περιοδικά από το νερό της θάλασσας και ονομάζεται **μεσο-παλιρροιακή ζώνη**. Εκεί ζει διακριτή κοινότητα φυτών και ζώων που η ζωή τους καθορίζεται από το κυκλικό πρότυπο της παλίρροιας. Συνήθως το εύρος εξάπλωσης αυτών των οργανισμών είναι μικρό (από μερικά εκατοστά έως λίγα μέτρα).

3.4. Μικροπεριβάλλοντα

Περιβαλλοντική ποικιλότητα μικρής κλίμακας

Μικροκλίμα είναι οι περιβαλλοντικές συνθήκες μίας τοπικά πολύ περιορισμένης περιοχής. Το μικροκλίμα παίζει πολύ σημαντικό ρόλο στην επιβίωση των οργανισμών. Υπάρχουν είδη που ζουν σε περιοχές με αντίξοες συνθήκες επειδή έχουν βρει κατάλληλα μικροκλίματα, όπως π.χ. τα ζώα των ερήμων. Άλλοι οργανισμοί όπως τα παράσιτα ζουν στο ίδιο μικροκλίμα (αυτό του ξενιστή) σε πολλά διαφορετικά κλίματα.

Τα ζώα κινούνται και συχνά βρίσκουν το μικροκλίμα που τους ταιριάζει. Τα φυτά στέλνουν σπόρους από τους οποίους κάποιοι θα βρεθούν στο κατάλληλο μικροκλίμα. Πολλά είδη τροποποιούν την περιοχή τους ώστε να δημιουργήσουν το κατάλληλο μικροκλίμα και **μικροπεριβάλλον**. Έτσι κατασκευάζουν φωλιές, φτιάχνουν τρύπες κ.α. Το βιογεωγραφικό αποτέλεσμα είναι ότι πολλά είδη βρίσκονται πέρα από εκεί που περιμένουμε. Επίσης με αυτό τον τρόπο εξηγούνται οι μωσαϊκές (ασυνεχείς) κατανομές.

4. Η ΚΑΤΑΝΟΜΗ ΤΩΝ ΟΡΓΑΝΙΣΜΩΝ

4.1. Γεωγραφική εξάπλωση

Μεθοδολογία: χαρτογραφώντας και μετρώντας την εξάπλωση

Η γεωγραφική εξάπλωση κάθε είδους είναι μοναδική. Αυτή η εξάπλωση απεικονίζεται, από τους βιογεωγράφους, με τους **χάρτες εξάπλωσης**. Υπάρχουν τρεις βασικοί τύποι χαρτών εξάπλωσης: (1) οι χάρτες **περιγράμματος**, (2) οι χάρτες **σημείων** και (3) οι χάρτες **ισοϋψών**. Κάθε τύπος χάρτη εξάπλωσης έχει συγκεκριμένα πλεονεκτήματα και μειονεκτήματα.

Η κατανομή των ατόμων

Οι χάρτες εξάπλωσης των ειδών δεν μας δίνουν πληροφορίες για την κατανομή των ατόμων στους πληθυσμούς τους. Γι' αυτόν το λόγο χρησιμοποιούνται δεδομένα από αεροφωτογραφίες. Αποτελούν βέβαια στατικές εικόνες της κατάστασης των πληθυσμών και συχνά η ερμηνεία τους είναι δύσκολη.

4.2 Η κατανομή των πληθυσμών

Αύξηση πληθυσμού και δημογραφία

Το μέγεθος της εξάπλωσης, η θέση των ορίων της, τα μεταβαλλόμενα πρότυπα της αφθονίας μέσα σε αυτά, αντανakλούν την επίδραση των περιβαλλοντικών συνθηκών στην επιβίωση, την αναπαραγωγή και τη διασπορά των ατόμων και τη δυναμική των πληθυσμών.

Η έννοια του πολυδιάστατου οικολογικού θώκου (ή οικοθέσης)

Ο **οικολογικός θώκος** (αναφέρεται συχνά απλώς ως θώκος ή ως **οικοθέση**) είναι το σύνολο των πόρων που χρησιμοποιούν οι οργανισμοί ή, αλλιώς, τα ιδεατά ή μέγιστα όρια επιβίωσής τους. Ο πραγματωμένος θώκος είναι το συγκεκριμένο εύρος των πόρων που χρησιμοποιεί ένας οργανισμός. Ο θώκος κάθε είδους είναι μοναδικός. Ορισμένοι οικολόγοι θεωρούν ότι υπάρχουν άδεια θώκοι (δηλαδή, *εν δυνάμει θώκοι* που δεν έχουν καταληφθεί από κάποιο είδος).

Η γεωγραφική εξάπλωση ως αντανάκλαση του θώκου

Η γεωγραφική εξάπλωση ενός είδους μπορεί να ιδωθεί ως η χωρική διάσταση του θώκου του: το είδος υπάρχει όπου οι περιβαλλοντικές συνθήκες είναι κατάλληλες, και απουσιάζει από περιοχές όπου ένας ή περισσότεροι απαραίτητοι πόροι ή συνθήκες δεν υπάρχουν. Τα όρια των εξαπλώσεων των ειδών και τα πρότυπα αφθονίας μέσα σε αυτά αλλάζουν συνεχώς λόγω αύξησης ή μείωσης των πληθυσμών, εποικισμού ή εξαφάνισης ως απόκριση στις μεταβαλλόμενες περιβαλλοντικές συνθήκες.

Παρά τη θεωρητική χρησιμότητα του πολυδιάστατου θώκου, μόνο η μελέτη των μεταβλητών της δεν μπορεί να οδηγήσει στην ερμηνεία όλων των προτύπων κατανομής και αφθονίας. Υπάρχουν περιορισμοί που οφείλονται στο ότι: α) οι περιβαλλοντικές συνθήκες δεν είναι εξίσου ευνοϊκές για ένα είδος σε όλα τα ενδιαίτηματα όπου βρίσκεται, δηλ., κάποιες τοποθεσίες (ενδιαίτηματα-πόροι) είναι πιο ευνοϊκές και τροφοδοτούν με άτομα κάποιες λιγότερο ευνοϊκές (ενδιαίτηματα-δεξαμενές), συχνά στην περιφέρεια της εξάπλωσης του είδους, β) υπάρχουν

ακατοίκητα ευνοϊκά ενδιαιτήματα, καταστάσεις που ενίοτε ερμηνεύονται από την «ιστορία» του είδους, γ) κάποιες τοποθεσίες κατοικούνται περιοδικά λόγω στοχαστικά μεταβαλλόμενων περιβαλλοντικών συνθηκών ή της μωσαϊκότητας των ενδιαιτημάτων, δηλ. ο πληθυσμός ενός είδους (**μεταπληθυσμός**) υποδιαιρείται σε πολλούς επιμέρους πληθυσμούς με λιγότερο ή περισσότερο περιορισμένη ροή ατόμων-γενετικού υλικού.

Η σχέση μεταξύ κατανομής και αφθονίας

Τα πραγματικά χωρικά πρότυπα αφθονίας όλων σχεδόν των ειδών είναι εξαιρετικά ετερογενή. Η χωρική ποικιλότητα της αφθονίας αντανακλά το βαθμό που το τοπικό περιβάλλον συναντά τις οικολογικές απαιτήσεις ενός είδους. Κάθε είδος τείνει να είναι πιο άφθονο εκεί που όλες οι παράμετροι του θώκου του βρίσκονται στο ευνοϊκό φάσμα, και είναι πιο σπάνιο ή και απών εκεί όπου ένας ή περισσότεροι περιβαλλοντικοί παράγοντες είναι εξαιρετικά περιοριστικοί.

Τα κοινά είδη συνήθως είναι πιο άφθονα σε κάποιες τοποθεσίες παρά σε κάποιες άλλες. Το αποτέλεσμα είναι η πλειονότητα των ατόμων ενός είδους να βρίσκεται, πρακτικά, σε ένα μικρό τμήμα της γεωγραφικής του κατανομής. Τα μη κοινά είδη μπορεί να είναι σπάνια σε όλη τους την εξάπλωση ή να έχουν διακεκομμένη κατανομή.

Υπάρχει διακύμανση της αφθονίας και της κατανομής και στο χρόνο, η οποία αντανακλά τη χρονική διακύμανση των παραμέτρων του θώκου. Σε μικρά χρονικά διαστήματα οι πληθυσμοί εμφανίζουν διακυμάνσεις της αφθονίας τους. Για μεγαλύτερες όμως χρονικές περιόδους μπορεί να εμφανίζονται σταθεροί ή να έχουν περιοδικούς κύκλους αύξησης.

Είναι πολύ συχνές οι μακροχρόνιες αλλαγές στην εξάπλωση κάποιου είδους λόγω αλλαγών στο κλίμα, τη γεωλογία ή και εξαιτίας των ανθρώπινων δραστηριοτήτων. Ο άνθρωπος ελαττώνει πολλούς πληθυσμούς ή μπορεί να αυξήσει κάποιους άλλους.

Έχουν αναγνωριστεί συγκεκριμένα χωρικά πρότυπα αφθονίας: α) αφθονία αυτό-συσχετιζόμενη στο χώρο, δηλ. όταν οι αφθονίες τείνουν να είναι πιο όμοιες σε περιοχές που είναι κοντινές. Αυτό συμβαίνει όταν η αφθονία αντανακλά την καταλληλότητα του τοπικού περιβάλλοντος και εάν οι παράμετροι του θώκου εμφανίζουν χωρική *αυτο-συσχέτιση* (δηλαδή, η αφθονία σε ένα σημείο επηρεάζει την αφθονία στα γειτονικά του σημεία με ένταση που μειώνεται με την απόστασή τους), β) αφθονία που κυμαίνεται συστηματικά στη περιοχή της γεωγραφικής εξάπλωσης, δηλ. εμφανίζεται μικρότερη αφθονία στα όρια της εξάπλωσης, αντανακλώντας το γεγονός ότι εκεί συνήθως οι παράμετροι του θώκου είναι λιγότερο ευνοϊκές, γ) αφθονία μεγαλύτερη στο όριο της εξάπλωσης, εάν τα όρια της εξάπλωσης καθορίζονται από μία μόνο παράμετρο του θώκου που απότομα γίνεται μη ευνοϊκή.

4.3 Όρια εξάπλωσης

Υπάρχουν αλλαγές των ορίων εξάπλωσης και στον οικολογικό και στον εξελικτικό χρόνο. Και οι δύο πρέπει να λαμβάνονται υπόψη. Υπάρχει λοιπόν μια σειρά βιοτικών και αβιοτικών παραγόντων που επηρεάζουν τις αλλαγές αυτές και περιορίζουν τις δυνατότητες εξάπλωσης.

Φυσικοί περιοριστικοί παράγοντες

Υπάρχει δυσκολία στον καθορισμό των παραγόντων που επιδρούν σε έναν πληθυσμό καθώς συχνά δρουν πολλοί παράγοντες και όχι με την ίδια ένταση πάντα. Παλιότερα οι οικολόγοι αποδέχονταν το **Νόμο του Ελαχίστου** (Liebig), σύμφωνα με τον οποίο κυρίαρχο ρόλο έχει η περιοριστική δράση ενός μόνο παράγοντα. Αυτός ο νόμος δεν επαρκεί γιατί έχει αποδειχθεί ότι συνήθως δρουν πολλοί παράγοντες μαζί. Π.χ. σε κρύα κλίματα δρα ανασταλτικά τόσο η χαμηλή θερμοκρασία, όσο και η έλλειψη τροφής που δεν επιτρέπει τη συσσώρευση ενέργειας.

Ο ίδιος παράγοντας μπορεί να δρα με ποικίλους τρόπους. Το κρύο μπορεί να σκοτώνει λόγω της απότομης αλλαγής της θερμοκρασίας ή λόγω παγώματος των ιστών ή λόγω της ύπαρξης μικρής αυξητικής και αναπαραγωγικής περιόδου. Τα πειράματα μπορούν να δείξουν ποιος είναι ο ρόλος και ποιος ο τρόπος δράσης των διαφόρων παραγόντων.

Θερμοκρασία και κατανομή φυτών: Η θερμοκρασία μπορεί να επιδρά στους νεαρούς βλαστούς και τα αυξητικά όργανα. Αυτά όμως μπορεί να προστατεύονται είτε κάτω από άλλα φυτά ή από το ίδιο το φυτό. Οι επεισοδιακές πολύ χαμηλές θερμοκρασίες μπορεί να επηρεάζουν την κατανομή. Οι χαμηλές θερμοκρασίες αλληλεπιδρούν με τη διαθεσιμότητα νερού και με τη χημεία του εδάφους. Η ανώτερη γραμμή των δέντρων (**δασόοριο**) καθορίζεται από τις μέσες ή μέγιστες θερμοκρασίες της αυξητικής περιόδου, αλλά επίσης από το βάθος του χιονιού και τους ανέμους. Η θερμότητα προσφέρει ενέργεια για την αύξηση των φυτών.

Θερμοκρασία και κατανομή των ζώων: Οι περιοριστικοί παράγοντες είναι λιγότερο εμφανείς στα ζώα λόγω της κινητικότητάς τους. Τα εδραία θαλάσσια ζώα της μεσοπαλιρροϊκής ζώνης εξαρτώνται από τη θερμοκρασία και την αποξήρανση όταν εκτίθενται στον αέρα. Μερικά υδρόβια είδη είναι ευρύθερμα καθώς ζουν από τις θερμές πηγές (43°C) έως πολύ χαμηλές θερμοκρασίες.

Άλλοι φυσικοί παράγοντες: Είναι η υγρασία, το φως, το οξυγόνο, το pH, η αλατότητα, τα συστατικά του εδάφους και νερού, κλπ. Αυτοί είναι λιγότερο μελετημένοι από τη θερμοκρασία. Έχουν παρατηρηθεί πολλές αλληλεπιδράσεις, όπως π.χ. θερμοκρασίας και περιεκτικότητας του νερού σε οξυγόνο. Στα φυτά, οι περιοριστικοί παράγοντες μπορεί να είναι η χαμηλή υγρασία στις ξηρές περιοχές και η χαμηλή θερμοκρασία στις υγρές. Σε περιοχές όπου αυξομειώνεται η αλατότητα, όπως στις εκβολές, ζουν μόνο ευρύαλα είδη.

Οχλήσεις

Οχλήσεις είναι διάφοροι παράγοντες που δεν εμφανίζονται με προβλέψιμη συχνότητα, όπως οι φωτιές, οι καταιγίδες, η ηφαιστειακή δραστηριότητα, κλπ. Εκεί όπου συμβαίνουν συχνά, πολλά είδη έχουν αναπτύξει μηχανισμούς αντιμετώπισης. Τέτοια παραδείγματα αποτελούν οι προσαρμογές στη φωτιά πολλών οργανισμών των μεσογειακών περιοχών, οι ειδικοί μηχανισμοί συγκράτησης στο υπόστρωμα πολλών οργανισμών που ζουν σε περιοχές όπου συμβαίνουν συχνά τυφώνες και καταιγίδες, καθώς και φυσιολογικές ή μηχανικές προσαρμογές των οργανισμών στις μεσοπαλιρροϊκές ζώνες.

Αλληλεπιδράσεις με άλλους οργανισμούς

Οι φυσικοί παράγοντες δεν είναι οι μόνοι που επηρεάζουν την κατανομή των ειδών. Οι βιοτικοί παράγοντες επηρεάζουν τόσο τη δυναμική των πληθυσμών και περιορίζουν τη γεωγραφική εξάπλωση των ειδών. Υπάρχουν τέσσερις κύριες κατηγορίες δια-ειδικών αλληλεπιδράσεων: ο **ανταγωνισμός**, η **θήρευση**, η **αμοιβαιότητα** και ο **ομοσιτισμός**.

Ανταγωνισμός: Τα φυτά ανταγωνίζονται για φως, νερό, θρεπτικά, επικονιαστές, κλπ. Τα ζώα ανταγωνίζονται για τροφή, καταφύγιο, φώλιασμα, ζευγάρι ή χώρο. Ο ανταγωνισμός μπορεί να είναι **εκμεταλλευτικός** (αποκλειστική χρήση όλων των πόρων) ή **παρενοχλητικός**, π.χ. η αλληλοπάθεια. Ο ανταγωνισμός συχνά περιορίζει τη γεωγραφική εξάπλωση. Υπάρχουν πολλά παραδείγματα συγγενικών ζώων που είναι γειτονικά αλλά οι κατανομές τους δεν επικαλύπτονται. Επίσης, συχνά όταν απουσιάζει ένα είδος, ένα άλλο παίρνει τη θέση του. Όταν ο ανταγωνισμός δεν προέρχεται από ένα είδος αλλά από πολλά, που το καθένα ανταγωνίζεται με διαφορετικό τρόπο, ονομάζεται **διάχυτος** ανταγωνισμός.

Θήρευση: Οι αλληλεπιδράσεις θηρευτή/ λείας μπορεί να περιορίζουν την κατανομή και των δύο λόγω: α) της εξάρτησης του θηρευτή από την παρουσία και την αφθονία της λείας, β) της μείωσης των πληθυσμών της λείας από το θηρευτή. Η κατανομή των εξειδικευμένων θηρευτών συμπίπτει με την κατανομή της τροφής τους. Παραδείγματα περιορισμού εξάπλωσης λόγω θήρευσης είναι η χρήση παρασίτων για την καταπολέμηση των εισβολών ξενικών ειδών. Σε πολλές περιπτώσεις η θήρευση και ο ανταγωνισμός έχουν ήδη παίξει το ρόλο τους και είναι δύσκολο να διακριθούν σήμερα.

Αμοιβαιότητα: Σε περιπτώσεις συμβίωσης τα είδη έχουν συνήθως παρόμοιες κατανομές.

Ομοσιτισμός: Στην περίπτωση που ένα είδος ευνοείται από ένα άλλο χωρίς να το επηρεάζει ούτε θετικά ούτε αρνητικά, η κατανομή του πρώτου μπορεί να εξαρτάται από την κατανομή του δεύτερου.

Σύνθεση

Τα είδη περιορίζονται ταυτοχρόνως από αβιοτικούς και βιοτικούς παράγοντες. Όταν επικρατεί η δράση των αβιοτικών παραγόντων υπάρχει μικρή ποικιλότητα ειδών, ενώ όταν η εξάπλωση περιορίζεται εξαιτίας βιοτικών αλληλεπιδράσεων η ποικιλότητα συνήθως είναι πολύ μεγαλύτερη.

Αυτό σημαίνει ότι όταν οι φυσικές συνθήκες είναι αντίξοες για ένα είδος είναι πολύ πιθανό να είναι και για άλλα (και αντιστρόφως όταν οι φυσικές συνθήκες είναι ευνοϊκές). Οι βιοτικές αλληλεπιδράσεις τείνουν να είναι περιοριστικές όταν οι φυσικές συνθήκες είναι λιγότερο αντίξοες, και όσο μεγαλύτερη είναι η ποικιλότητα των ειδών τόσο πιθανότερο είναι κάποια να αποκτήσουν το ρόλο αποτελεσματικών «εχθρών».

Με βάση τον παραπάνω συλλογισμό προκύπτει η υπόθεση ότι οι βιοτικές αλληλεπιδράσεις περιορίζουν την αφθονία και την εξάπλωση στις τροπικές περιοχές, ενώ οι αβιοτικές πιέσεις είναι περισσότερο περιοριστικές στα μεγάλα γεωγραφικά πλάτη.

4.4. Προσαρμογή και γονιδιακή ροή

Οι περιφερειακοί πληθυσμοί μπορεί να προσαρμόζονται στο περιβάλλον τους και να εποίκουν νέες περιοχές, διαφοροποιούμενοι ταυτοχρόνως από τους κεντρικούς πληθυσμούς. Πολλές φορές, όμως, η γονιδιακή ροή από το κέντρο προς την περιφέρεια δεν επιτρέπει αυτή τη διαδικασία. Το κρίσιμο ερώτημα είναι εάν η γονιδιακή ροή είναι αρκετά υψηλή ώστε να ανατρέψει τη φυσική επιλογή, να εμποδίσει τη συνεχή προσαρμογή των τοπικών πληθυσμών, και επομένως να αποκλείσει την εξάπλωση σε νέες περιοχές με πιο ακραίες περιβαλλοντικές συνθήκες. Η παρουσία πολλών «υποειδών» αποτελεί ένδειξη ότι η σχετική απομόνωση είναι συχνή, όπως και οι ενδείξεις από τα αλλοένζυμα, τα χρωμοσώματα και την πολυπλοειδία.

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

5. Η ΚΑΤΑΝΟΜΗ ΤΩΝ ΒΙΟΚΟΙΝΟΤΗΤΩΝ

5.1. Ιστορικές και βιογεωγραφικές όψεις

Ένα από τα βασικά ερωτήματα που απασχολούν τους οικολόγους είναι εάν υπάρχουν ή όχι διακριτές βιοκοινότητες. Το ερώτημα που ενδιαφέρει τη βιογεωγραφία είναι αν τα είδη εξαπλώνονται μαζί ως ολόκληρες βιοκοινότητες ή ως μονάδες. Παράδειγμα κοινής εξαπλώσης είναι οι **μεγακοινότητες** (biomes).

5.2. Βιοκοινότητες και οικοσυστήματα

Ορισμοί

Βιοκοινότητα: τα είδη που ζουν μαζί σε ένα συγκεκριμένο ενδιαίτημα. συχνά μιλάμε για βιοκοινότητες επιμέρους ταξινομικών ή λειτουργικών ομάδων (π.χ. βιοκοινότητα των αραχνών, ή βιοκοινότητα των φυτοφάγων) καθώς και για βιοκοινότητες γεωγραφικών περιοχών (π.χ. βιοκοινότητα αρθροπόδων της Νάξου).

Δομή βιοκοινότητας: οι στατικές ιδιότητες της βιοκοινότητας (ποικιλότητα, σύνθεση και βιομάζα των ειδών).

Λειτουργία βιοκοινότητας: οι δυναμικές ιδιότητες της βιοκοινότητας που επηρεάζουν την ενεργειακή ροή και τους κύκλους των θρεπτικών.

Οικοσύστημα: τα σύνολο των οργανισμών και των αβιοτικών παραμέτρων που υπάρχουν σε μια περιοχή.

Οργάνωση βιοκοινοτήτων: ενεργειακές θεωρήσεις

Η κατανομή της ενέργειας στις βιοκοινότητες υπακούει στους **Νόμους της Θερμοδυναμικής**. Σύμφωνα με τον **1^ο Νόμο** η ενέργεια δεν δημιουργείται, ούτε καταστρέφεται, αλλά μπορεί να μετατραπεί από τη μία μορφή στην άλλη. Σύμφωνα με το **2^ο Νόμο**, σε κλειστά συστήματα, καθώς η ενέργεια μετατρέπεται, μειώνεται η ικανότητά της για έργο και αυξάνεται η αταξία του συστήματος (εντροπία).

Το τροφικό καθεστώς των οργανισμών, δηλαδή ο τρόπος με τον οποίον αποκτούν ενέργεια, επηρεάζει το ρόλο τους στη δομή της βιοκοινότητας. Οι οδοί της ενεργειακής ροής μεταξύ των ειδών και μέσω των βιοκοινοτήτων ονομάζονται **τροφικές αλυσίδες**. Οι διαφορετικοί σύνδεσμοι σε μια τροφική αλυσίδα ονομάζονται **τροφικά επίπεδα** (πρωτογενείς παραγωγοί, πρωτογενείς καταναλωτές, δευτερογενείς καταναλωτές, κ.ο.κ.). Στο άκρο της τροφικής αλυσίδας βρίσκονται οι **αποικοδομητές** (κυρίως βακτήρια και μύκητες). Στην πραγματικότητα οι τροφικές σχέσεις είναι πιο σύνθετες και σχηματίζονται **τροφικά πλέγματα**, καθώς πολλοί οργανισμοί καταλαμβάνουν θέσεις σε περισσότερα του ενός επίπεδα και η ροή της ενέργειας ακολουθεί πολλαπλές οδούς.

Στα οικοσυστήματα υπάρχει άμεση σχέση ανάμεσα στη βιομάζα και στην ενέργεια που καταναλώνεται από τους οργανισμούς, καθώς και ανάμεσα στη βιομάζα, την ενέργεια και το μεταβολισμό. Οι μικρότεροι οργανισμοί έχουν λιγότερες απαιτήσεις σε ενέργεια και επομένως αρκούνται σε μικρής έκτασης περιοχές για την εύρεση της τροφής τους. Με αυτό τον τρόπο επωφελούνται από τη μωσαϊκότητα του περιβάλλοντος. Αντιθέτως, οι μεγάλοι οργανισμοί έχουν μεγαλύτερες ενεργειακές απαιτήσεις και χρειάζονται μεγάλους ζωτικούς χώρους.

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

Η θέση των ειδών στο τροφικό πλέγμα έχει σχέση με το ρόλο τους στη βιοκοινότητα. Η φέρουσα ικανότητα κάθε περιοχής καθορίζει τους ανώτερους θηρευτές, που πρέπει να είναι μεγάλοι, να έχουν ποικίλη διαίτα και να είναι ευρύοικοι και ευρέως εξαπλωμένοι.

Η ικανότητα βιοτόπων ή γεωγραφικών περιοχών να έχουν πολλά είδη και άτομα εξαρτάται από την παραγωγικότητα.

5.3. Η κατανομή των βιοκοινοτήτων στο χώρο και το χρόνο

Χωρικά πρότυπα

Μπορούμε να διακρίνουμε πέντε υποθετικά πρότυπα κατανομής των ειδών σε σχέση με κάποια περιβαλλοντική ή γεωγραφική διαβάθμιση:

1. Οι ομάδες των οργανισμών παρουσιάζουν παρόμοιες εξαπλώσεις και κατανέμονται ως διακριτές βιοκοινότητες με στενά όρια μεταξύ τους. Αυτό το πρότυπο μπορεί να οφείλεται σε ανταγωνιστικό αποκλεισμό μεταξύ των κυρίαρχων ειδών είτε σε άλλα είδη που εξελίσσονται να συνυπάρχουν με τα κυρίαρχα ή μεταξύ τους.
2. Τα είδη αποκλείουν απότομα το ένα το άλλο κατά μήκος στενών ορίων, αλλά τα περισσότερα είδη δεν σχετίζονται με τα άλλα για να σχηματίσουν διακριτές βιοκοινότητες.
3. Τα είδη σχηματίζουν διακριτές βιοκοινότητες, αλλά η αντικατάσταση των βιοκοινοτήτων είναι σταδιακή. Αυτό μπορεί να συμβαίνει εάν οι ομάδες των ειδών εξελίχθηκαν να συνυπάρχουν αλλά ο ανταγωνιστικός αποκλεισμός δεν προκάλεσε γρήγορη αντικατάσταση των ειδών.
4. Τα είδη εμφανίζονται και εξαφανίζονται σταδιακά και ανεξάρτητα από την παρουσία ή απουσία των άλλων ειδών. Δεν υπάρχει ανταγωνιστικός αποκλεισμός ή συσχέτιση για το σχηματισμό βιοκοινοτήτων και η αντικατάσταση των ειδών, κατά μήκος της διαβάθμισης, είναι τυχαία.
5. Οι εξαπλώσεις των περισσότερων ειδών εγκλείονται στις εξαπλώσεις λίγων κυρίαρχων ειδών που είναι υπερ-εξαπλωμένα (μη επικαλυπτόμενα), κατά μήκος της διαβάθμισης. Έτσι οι κατανομές των ειδών εμφανίζονται διατεταγμένες σε γεωγραφική κλίμακα (με μικρή επικάλυψη), αλλά τυχαίες σε τοπική κλίμακα.

Χρονικά πρότυπα

Στο χρόνο τα είδη μπορεί να αντικαθίστανται από άλλα είδη σύμφωνα με τις αρχές της **διαδοχής**. Σε μεγάλα χρονικά διαστήματα παρατηρούμε σημαντικές αλλαγές στις βιοκοινότητες, κυρίως λόγω μακρόχρονων κλιματικών αλλαγών. Ιδιαίτερη σημασία έχουν οι μαζικές εξαφανίσεις.

5.4. Χερσαίες μεγακοινότητες

Σύμφωνα με τους επικρατούντες τύπους βλάστησης, οι βιοκοινότητες, στο επίπεδο όλης της βιόσφαιρας, κατανέμονται στις εξής κατηγορίες: (1) Τροπικό βροχόφιλο δάσος, (2) Τροπικό φυλλοβόλο δάσος, (3) Δάσος ακανθοειδών, (4) Τροπική σαβάνα, (5) Έρημος, (6) Σκληρόφυλλο μεσογειακό δάσος, (7) Υποτροπικό αειθαλές δάσος, (8) Εύκρατο φυλλοβόλο δάσος, (9) Βόρειο δάσος - τσίγκα, (10) Εύκρατο βροχόφιλο δάσος, (11) Εύκρατα λιβάδια, (12) Τούνδρα.

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

Η χωρική κατανομή αυτών των τύπων βλάστησης αντιστοιχεί στα κλιματικά συστήματα και τους τύπους εδαφών.

5.5. Υδάτινες βιοκοινότητες

Θαλάσσιες βιοκοινότητες

Οι θαλάσσιες βιοκοινότητες κατανέμονται σε διάφορους τύπους ανάλογα με το βάθος, την ύπαρξη φωτός και τη γειννίαση με την ακτογραμμή: (1) Ευφωτική ζώνη, (2) Αφωτική ζώνη, (3) Νηρητική ζώνη, (4) Υποπαραλιακή ζώνη, (5) Βαθυπελαγική ζώνη, (6) Αβυσσαία ζώνη.

Βιοκοινότητες γλυκών υδάτων

Οι **λιμναίες** βιοκοινότητες μπορούν να διακριθούν ως εξής: (1) Παραλιακή ζώνη, (2) Λιμνητική ζώνη, (3) Βαθιά ζώνη.

Οι **ποτάμιες** βιοκοινότητες χωρίζονται σε διάφορες ζώνες ανάλογα με την απόσταση από τις πηγές, την κλίση του εδάφους, την ταχύτητα του νερού, κλπ.

Η σύγκριση των μεγακοινοτήτων και των βιοκοινοτήτων μπορεί να βασιστεί στην έκταση που καταλαμβάνουν, στην καθαρή πρωτογενή παραγωγή ή παραγωγικότητά τους, και τη βιομάζα τους.

Στην ξηρά, η καθαρή πρωτογενής παραγωγικότητα σχετίζεται με τη βροχόπτωση και τη θερμοκρασία. Έτσι, εκτός από τις ξηρές περιοχές, η χερσαία παραγωγικότητα τείνει να είναι μεγαλύτερη στις τροπικές και υποτροπικές περιοχές και να μειώνεται προς τους πόλους.

Στους ωκεανούς, η παραγωγικότητα του φυτοπλαγκτού περιορίζεται από τη διαθεσιμότητα των διαλυμένων θρεπτικών, και ειδικότερα του φωσφόρου και των νιτρικών. Επομένως, οι περιοχές με τη μεγαλύτερη θαλάσσια παραγωγικότητα συμπίπτουν με τις περιοχές εκβολών μεγάλων ποταμών και τις περιοχές αναβλύσεων από τα πλούσια σε θρεπτικά βάθη των ωκεανών (κατά μήκος των δυτικών ακτών των ηπειρών και σε υψηλά νότια γεωγραφικά πλάτη).

5.6. Σύγκριση βιοκοινοτήτων

Η περιγραφή των βιοκοινοτήτων μπορεί να πάρει είτε την απλή μορφή της παρουσίας-απουσίας των ειδών (συνήθως συμβολίζουμε την παρουσία με 1 και την απουσία με 0), είτε τη μορφή της αφθονίας (απόλυτης ή σχετικής) κάθε είδους σε κάθε βιοκοινότητα. Έτσι κατασκευάζουμε πίνακες με τα είδη (ή άλλα τάξα) ανά βιοκοινότητα, οι οποίοι αποτελούν βασικό εργαλείο σε πάμπολλες βιογεωγραφικές αναλύσεις.

Η σύγκριση βιοκοινοτήτων μπορεί να αφορά είτε την ποικιλότητα των ειδών, είτε τη σύνθεσή τους.

Η ποικιλότητα μπορεί να αναλυθεί στις εξής κατηγορίες:

Πανιδική / Χλωριδική:

πλούτος ειδών: αριθμός ειδών

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

αφθονία ειδών: αριθμός ειδών / αρ. ατόμων
πυκνότητα ειδών: αριθμός ειδών / επιφάνεια

Ταξινομική:

αριθμός ειδών / αριθμός γενών, κ.ο.κ.

Φυλογενετική:

πλούτος κλαδογενετικών συμβάντων
συσσώρευση απωμορφιών (μοναδικών χαρακτήρων)

Οικολογική:

σχετική συνεισφορά της αφθονίας των ατόμων κάθε είδους

Οι διαστάσεις της ποικιλότητας που εξετάζουμε συχνότερα είναι η πανιδική και η οικολογική.

Οι πιο διαδεδομένοι δείκτες της αφθονίας των ειδών είναι οι εξής:

Margalef: $S-1 / \ln(n)$

Menhinick: S / \sqrt{n}

και οι πιο συχνά χρησιμοποιούμενοι δείκτες οικολογικής ποικιλότητας είναι οι:

Simpson: $\lambda = \frac{S}{\sum_{i=1}^S p_i^2}$

Shannon: $H' = \sum_{i=1}^{S^*} (p_i \ln p_i)$

Hill's N1: $e^{H'}$ (αριθμός άφθονων ειδών)

Hill's N2: $1/\lambda$ (αριθμός πολύ άφθονων ειδών)

όπου:

S = αρ. ειδών δείγματος

S* = αρ. ειδών βιοκοινότητας

n = αρ. ατόμων δείγματος

p_i = αρ. ατόμων είδους i προς αρ. ατόμων δείγματος

Όσον αφορά τη σύνθεση των ειδών, συνήθως μας ενδιαφέρει ο προσδιορισμός της ομοιότητας μεταξύ των διαφορετικών βιοκοινότητων και η ομαδοποίησή τους στη βάση της ομοιότητας αυτής. Για το σκοπό αυτό συνήθως χρησιμοποιούνται οι παρακάτω δείκτες:

Για δεδομένα παρουσίας-απουσίας:

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

Jaccard:	$C / (N_1 + N_2 - C)$
Simple matching:	$(C + A) / (N_1 + N_2 - C + A)$
Dice:	$2C / (N_1 + N_2)$
Simpson:	C / N_1
Braun-Blanquet:	C / N_2

όπου, C= κοινά είδη, N_1 = είδη της πλουσιότερης βιοκοινότητας, N_2 = είδη της φτωχότερης βιοκοινότητας, A= είδη που λείπουν και από τις δύο βιοκοινότητες (αλλά υπάρχουν σε κάποιες από τις υπόλοιπες του πίνακα δεδομένων).

Για δεδομένα αφθονίας:

$$\text{Bray-Curtis:} \quad B = \frac{\sum_{i=1}^n |X_{ij} - X_{ik}|}{\sum_{i=1}^n (X_{ij} + X_{ik})}$$

$$\text{Ευκλίδεια απόσταση:} \quad \Delta_{jk} = \sqrt{\sum_{i=1}^n (X_{ij} - X_{ik})^2}$$

όπου X_{ij} , X_{ik} = αφθονία είδους i στο δείγμα j ή k, n = αριθμός ειδών

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

6. Η ΓΗ ΠΟΥ ΑΛΛΑΖΕΙ

Καθόλη τη διάρκεια της ιστορίας της ζωής η επιφάνεια της Γης αλλάζει με συνεχή τρόπο. Οι ήπειροι μετακινούνται και διασπώνται, οι θάλασσες διευρύνονται ή μικραίνουν, οροσειρές δημιουργούνται και διαβρώνονται, νησιά αναδύονται και καταβυθίζονται, και παγετώνες επεκτείνονται και υποχωρούν. Επιπροσθέτως, το αρχείο των απολιθωμάτων φανερώνει ότι το κλίμα της Γης έχει υποστεί μεγάλες αλλαγές. Το εύρος της τροπικής ζώνης έχει αλλάξει επηρεάζοντας τα παγκόσμια πρότυπα της βλάστησης και της κατανομής των ζώων. Οι θέσεις του ισημερινού και των πόλων δεν έχουν αλλάξει αλλά επειδή οι ήπειροι έχουν μετακινηθεί, περιοχές που σήμερα είναι τροπικές ή πολικές δεν ήταν έτσι στο παρελθόν. Η βαθιά γνώση των παρελθουσών αυτών φυσικών αλλαγών είναι απαραίτητη για την κατανόηση της επίδρασης των ιστορικών γεγονότων στα παλαιά και τα σημερινά πρότυπα κατανομής.

6.1. Η γεωλογική κλίμακα του χρόνου

Οι γεωλόγοι με βάση: α) το αρχείο των απολιθωμάτων, β) τη ραδιοχρονολόγηση, και γ) την ανάλυση της ετήσιας ανάπτυξης των δέντρων, προχωρούν στην εκτίμηση του χρόνου των κύριων γεωλογικών και εξελικτικών γεγονότων και στην κατασκευή της γεωλογικής κλίμακας του χρόνου.

Η γεωλογική κλίμακα του χρόνου είναι ιεραρχική. Κάθε διαίρεσή της σε αιώνες, εποχές, περιόδους υποδηλώνει μεταβάσεις μεταξύ γεωλογικών στρωμάτων και των περιεχομένων σε αυτά ομάδων απολιθωμάτων.

6.2. Η θεωρία της κίνησης των ηπείρων

Η θεωρία της κίνησης των ηπείρων είναι μία από τις πιο σημαντικές συνεισφορές στη βιογεωγραφία. Η θεωρία αυτή ξεκίνησε ως υπόθεση στις αρχές του 20ου αιώνα για να εξελιχθεί σε πλήρως θεμελιωμένη θεωρία μέχρι το 1960.

Η θεωρία λέει ότι οι ήπειροι και τα τμήματά τους «πλέουν» πάνω στον ασθενή, παχύρρευστο μανδύα που βρίσκεται κάτω από το φλοιό της Γης. Έτσι ο φλοιός της Γης δεν αποτελείται από ακίνητες ωκεάνιες λεκάνες και ηπείρους, όπως υπέθεταν κάποτε, αλλά αντιθέτως είναι ένα μεταβαλλόμενο τοπίο στο οποίο στεριές κάποτε μακρινές έχουν βρεθεί κοντά, και άλλες, κάποτε κοντινές, είναι τώρα ευρέως διαχωρισμένες.

Σήμερα, υπάρχει η πιο πλήρης **θεωρία των τεκτονικών πλακών**, που μελετά και ερμηνεύει την προέλευση και καταστροφή των πλακών της Γης καθώς και τις κινήσεις τους.

Η θεωρία του Βέγκενερ

Ο Άλφρεντ Βέγκενερ (Alfred Wegener, 1880-1930), γερμανός μετεωρολόγος, συνέλαβε και υποστήριξε τη θεωρία της κίνησης των ηπείρων, παρουσιάζοντας (παράλληλα και ανεξάρτητα από τον Taylor) στην αρχή (1912) πενιχρές ενδείξεις, (αλλά υποθέτοντας αρκετά από τα όσα γνωρίζουμε σήμερα). Ο Βέγκενερ εμπνεύστηκε τη θεωρία του παρατηρώντας: το γεωμετρικό συνταίριασμα των ηπείρων, την ευθυγράμμιση των ορεινών ζωνών και στρωμάτων των πετρωμάτων στις αντίθετες πλευρές του Ατλαντικού. Μέχρι, το 1929, εμπλούτισε και ανέπτυξε

τη θεωρία του χρησιμοποιώντας δεδομένα από τη γεωλογία, τη γεωφυσική, την παλαιοκλιματολογία, την παλαιοντολογία και τη βιογεωγραφία.

Πρώτες εναντιώσεις στη θεωρία της κίνησης των ηπείρων

Οι εναντιώσεις στη θεωρία του Βέγκενερ οφείλονταν στους εξής λόγους: (1) Ο Βέγκενερ ήταν μετεωρολόγος και όχι γεωλόγος, (2) Η θεωρία του περιείχε πολλές καινοτόμες υποθέσεις, (3) Η θεωρία του είχε αρκετά λάθη (π.χ. υπερεκτιμούσε την ταχύτητα μετακίνησης γιατί τότε θεωρούσαν ότι η ηλικία της Γης ήταν μικρότερη), (4) Από τη θεωρία του έλειπε ένας εύλογος πειστικός μηχανισμός μετακίνησης.

Ενδείξεις για την κίνηση των ηπείρων

Οι ενδείξεις που συνέβαλαν στην αποδοχή της θεωρίας της κίνησης των ηπείρων προήλθαν από την εφαρμογή ηλεκτρονικών τεχνικών χαρτογράφησης, από το πεδίο της θαλάσσιας γεωλογίας και από τη μελέτη του παλαιομαγνητισμού.

Στρωματογραφικές, παλαιοκλιματικές και παλαιοντολογικές ανακαλύψεις που συνεισέφεραν στην αποδοχή της θεωρίας της κίνησης των ηπείρων.

Στρωματογραφικές ενδείξεις: Τα τοπογραφικά χαρακτηριστικά (όρη, ωκεάνιες οροσειρές, αλυσίδες νησιών) και τα στρώματα των πετρωμάτων συμφωνούν με τις συνδέσεις της κερματισμένης σήμερα Γκοντβάνα που υπέθεσε ο Βέγκενερ.

Παλαιοκλιματικές ενδείξεις: Όλες οι ήπειροι του νότιου ημισφαιρίου έχουν ύστερες παλαιοζωικές παγετώδεις αποθέσεις στα νότια τμήματά τους. Η θέση των γεωλογικών «ιχνών» της κίνησης των παγετώνων (γραμμές παγετώνων) δημιουργούν πρότυπα συμβατά με την κατάσταση της Γκοντβάνα κατά το Πέρμιο.

Παλαιοντολογικές ενδείξεις: Οι ασυνεχείς κατανομές ορισμένων αρτίγονων τάξων και της εξαπλώσης της χλωρίδας των Γυμνόσπερμων του Περμίου υποδεικνύουν ότι οι προγονικές μορφές τους διαφοροποιήθηκαν στη Γκοντβάνα κατά το Πέρμιο.

Το σύγχρονο μοντέλο της τεκτονικής των πλακών

Το σύγχρονο μοντέλο της τεκτονικής των πλακών περιλαμβάνει την πιθανότητα ότι τουλάχιστον τρεις δυνάμεις μπορεί να είναι υπεύθυνες για τις κινήσεις του φλοιού:

- 1) **ωθήσεις οροσειρών**, δηλ. η δύναμη που δημιουργείται από το λιωμένο πέτρωμα που αναδύεται από τον πυρήνα της Γης μέσω του μανδύα στις μεσο-ωκεάνιες οροσειρές.
- 2) **κινήσεις του μανδύα**, δηλ. η τάση του φλοιού να μεταφέρεται από τον μανδύα, όπως τα κιβώτια σε μία ταινία μεταφοράς.
- 3) **έλξη πλακών**, δηλ. η δύναμη που δημιουργείται καθώς ο βυθιζόμενος φλοιός τείνει να έλκει το φλοιό που τον ακολουθεί κατά μήκος της επιφάνειας.

Παρόλο που σήμερα οι περισσότεροι επιστήμονες αποδέχονται τη θεωρία της κίνησης των ηπείρων και της τεκτονικής των πλακών, κάποιοι έχουν προτείνει κάποιες τροποποιήσεις της ή εναλλακτικές θεωρίες. Η πιο ριζοσπαστική είναι η θεωρία της Γης που διευρύνεται σαν «μπαλόν» προκαλώντας τη κίνηση τμημάτων του φλοιού της.

6.3. Η τεκτονική ιστορία της Γης

Η τεκτονική ιστορία των ηπείρων

Η τεκτονική των πλακών, ίσως περισσότερο από οποιοδήποτε άλλο φαινόμενο, είχε έντονες επιδράσεις στα βιογεωγραφικά πρότυπα των χερσαίων και των θαλάσσιων βιοκοινοτήτων. Κατά τη διάρκεια του γεωλογικού χρόνου νέες πλάκες αναδύθηκαν και επεκτάθηκαν «εις βάρος» των παλαιότερων, οι οποίες υποβυθίστηκαν και καταστράφηκαν στα βαθύτερα στρώματα του μανδύα της Γης. Το σχήμα και το μέγεθος των πλακών άλλαζε συνεχώς με έντονο τρόπο καθώς έσπαγαν και διολίσθαιναν η μία προς την άλλη, ή συγκρούονταν και καταστρέφονταν.

Επίσης, και τα επιφανειακά γνωρίσματα των πλακών άλλαξαν με έντονο τρόπο. Πολλές πλάκες συχνά χωρίζονταν από αβαθείς θάλασσες που φιλοξένησαν μεγάλη ποικιλία θαλάσσιων μορφών ζωής ενώ παράλληλα απομόνωναν τις χερσαίες κοινότητες. Παράλληλα εκτεταμένες οροσειρές λειτούργησαν ως φράγματα για πεδινά είδη ή ως διάδρομοι για είδη προσαρμοσμένα σε ορεινά ενδιαιτήματα. Έντονες ήταν και οι επιδράσεις στα πρότυπα βροχόπτωσης, στα παλαιορεύματα, στους ανέμους και τη θερμοκρασία. Επομένως και οι βιογεωγραφικές συνέπειες ήταν έντονες και καθοριστικές.

Στον παρακάτω πίνακα παρουσιάζεται μια περίληψη των τεκτονικών, κλιματικών και βιοτικών γεγονότων του Φανεροζωϊκού και ακολουθούν οι αντίστοιχοι παλαιογεωγραφικοί χάρτες.

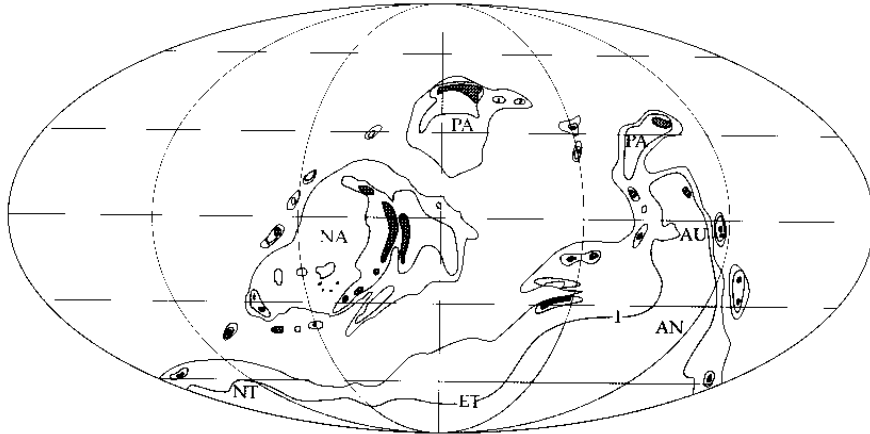
Εκ. χρόνια πριν	Περίοδος	Τεκτονικά γεγονότα	Κλιματικά/θαλάσσια γεγονότα	Βιοτικά γεγονότα
	Νεογενές	Ανάδυση του Κεντρικού Αμερικάνικου Αρχιπελάγους Σχηματισμός της Ερυθράς Θάλασσας	Επαναλαμβανόμενα (20) παγετώδη γεγονότα Κορύφωση ξηρασίας	Εξαφανίσεις: πλαγκτόν, θαλάσσια ασπόνδυλα, χερσαία θηλαστικά Μαζικές βιοτικές ανταλλαγές μεταξύ Νεοαρκτικής και Νεοτροπικών
24	Παλαιογενές	Η Αφρική ενώνεται με την Ευρασία Η Ινδία ενώνεται με την Ευρασία, η Μαδαγασκάρη και οι Σεϋχέλλες ξεχωρίζουν από την Ινδία Σχηματισμός του Βερίγγειου	Ψύχρανση του κλίματος, πτώση της στάθμης της θάλασσας (κλείσιμο της διόδου της Τυθής, άνοιγμα της περι-ανταρκτικής διόδου) Θέρμανση του παγκοσμίου κλίματος	Εξαφανίσεις: πλαγκτόν, θαλάσσια ασπόνδυλα, χερσαία θηλαστικά
65	Κρητιδικό	Πλήρης διάσπαση της Γκοντβάνα Η Ινδία και η Μαδαγασκάρη αποχωρίζονται από την Ανταρκτική-Αυστραλία Σχηματισμός των Προ-Αντιλλών	Άνοιγμα της περι-Ισημερινής διόδου της Τυθής Εξάπλωση των ρηχών θαλασσών Υποχώρηση των ρηχών θαλασσών	Εξαφανίσεις: πλαγκτόν, θαλάσσια ασπόνδυλα, θαλάσσια ερπετά, δεινόσαυροι Επικρατούν τα αγγειόσπερμα
144	Ιουρασικό	Διαχωρισμός της Β. και Ν. Αμερικής Διάσπαση της Α. και Δ. Γκοντβάνα	Εξάπλωση των ρηχών θαλασσών	Εξαφανίσεις: θαλάσσια ασπόνδυλα, δεινόσαυροι Εμφάνιση των πρώτων πτηνών
213	Τριαδικό	Διάσπαση της Λαυρασίας Σχηματισμός της Παγγαίας και	Ελάσσονα παγετώδη γεγονότα, πτώση της	Εξέλιξη των πρώτων θηλαστικών

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

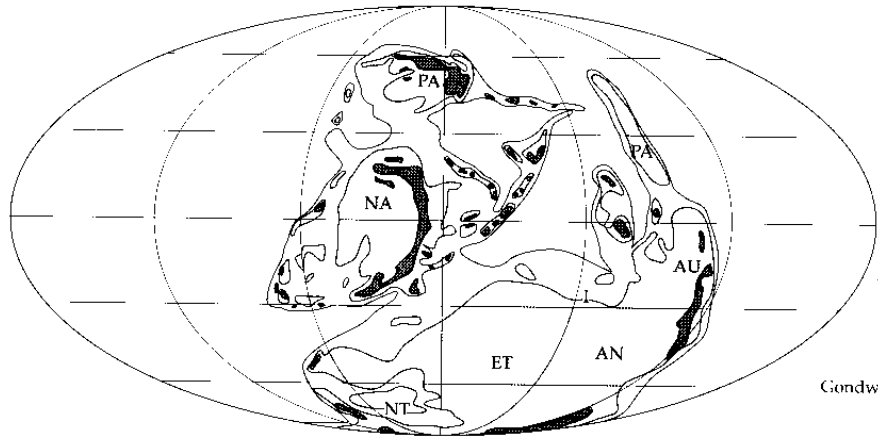
Εκ. χρόνια πριν	Περίοδος	Τεκτονικά γεγονότα	Κλιματικά/θαλάσσια γεγονότα	Βιοτικά γεγονότα
		της Πανθάλασσας	στάθμης της θάλασσας, αποξήρανση των ρηχών θαλασσών	Εξαφανίσεις: πρωτόζωα του πυθμένα, θαλάσσια ασπόνδυλα, ωσάν θηλαστικά ερπετά
248	Πέρμιο		Περιορισμός των παγετώνων στη Γκοντβάνα	
286	Λιθανθρακοφόρο			Εξέλιξη των ωσάν θηλαστικών ερπετών Εξέλιξη των πρώτων ερπετών
360	Δεβόνιο	Σχηματισμός της Προ-Λαυρασίας	Παγετώνες στη Γκοντβάνα	Τα σπονδυλωτά εποικούν τη ξηρά Εξαφανίσεις: πλαγκτόν, θαλάσσια ασπόνδυλα, πρωτόγονα ψάρια
408	Σιλούριο	Η Αυστραλία κοντά στον Ισημερινό		
438	Ορδοβίκιο	Οι περισσότερες μάζες ξηράς βρίσκονται σε νότια ή ισημερινά γεωγραφικά πλάτη	Παγετώνες στη Γκοντβάνα Δημιουργία περι-αρκτικού ρεύματος	Εξαφανίσεις: θαλάσσια ασπόνδυλα
505	Κάμβριο		Πτώση της στάθμης της θάλασσας	Τα πρώτα ψάρια Εξαφανίσεις: θαλάσσια ασπόνδυλα (τριλοβίτες, βραχύποδα) Μεγάλη διαφοροποίηση της θαλάσσιας ζωής
590	Προ-Κάμβριο			Οι πρώτοι πολυκύτταροι οργανισμοί
650		Σχηματισμός της Γκοντβάνα	Παγετώνες	

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

(A) Late Silurian (425 million years B.P.)



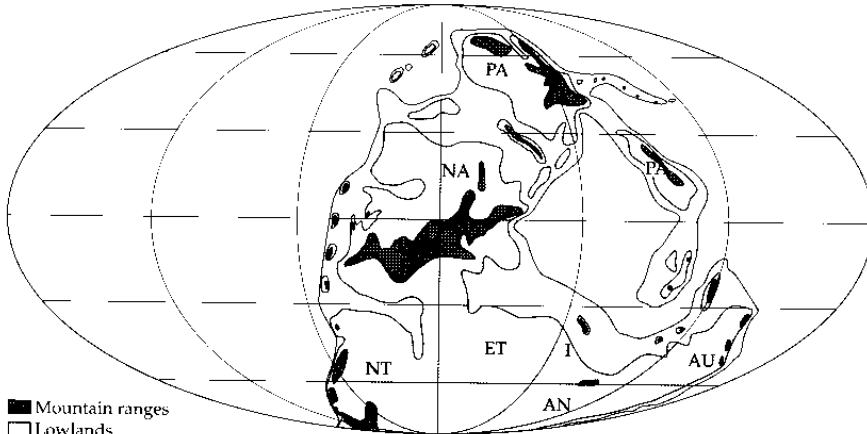
(B) Late Devonian (363 million years B.P.)



Laurasia { PA = Palearctic
NA = Nearctic

Gondwanaland { NT = Neotropical
ET = Ethiopian
I = Indian
AN = Antarctic
AU = Australian
M = Madagascar

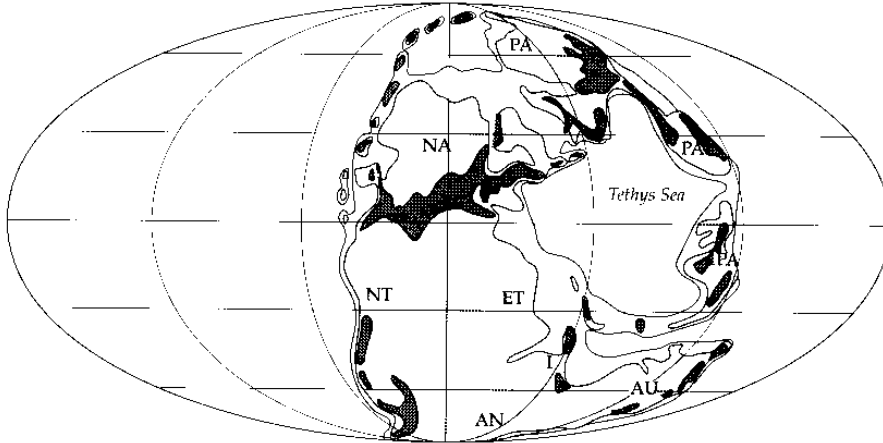
(C) Late Carboniferous (306 million years B.P.)



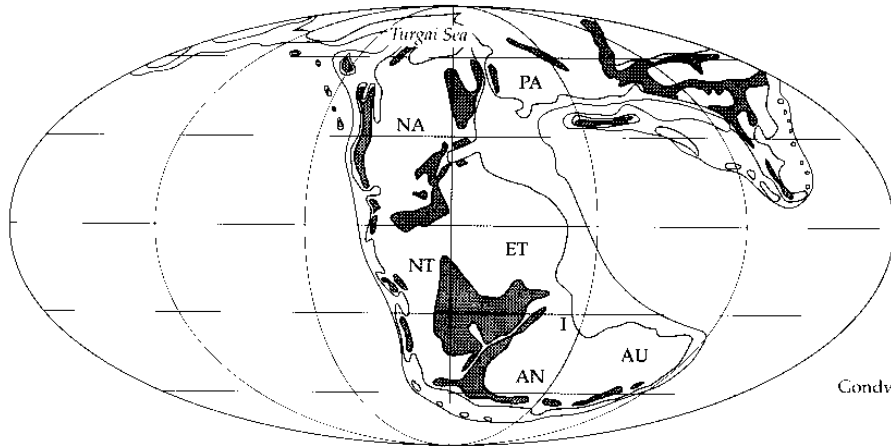
■ Mountain ranges
□ Lowlands
□ Continental shelf

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

(D) Late Permian (255 million years B.P.)

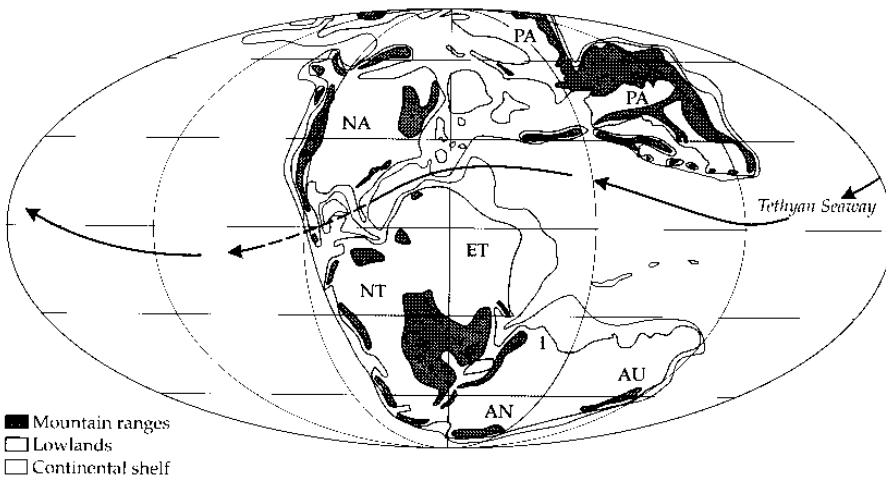


(E) Early Jurassic (195 million years B.P.)



- | | | |
|--------------|---|------------------|
| Laurasia | { | PA = Palearctic |
| | | NA = Nearctic |
| Condwanaland | { | NT = Neotropical |
| | | ET = Ethiopian |
| | | I = Indian |
| | | AN = Antarctic |
| | | AU = Australian |
| | | M = Madagascar |

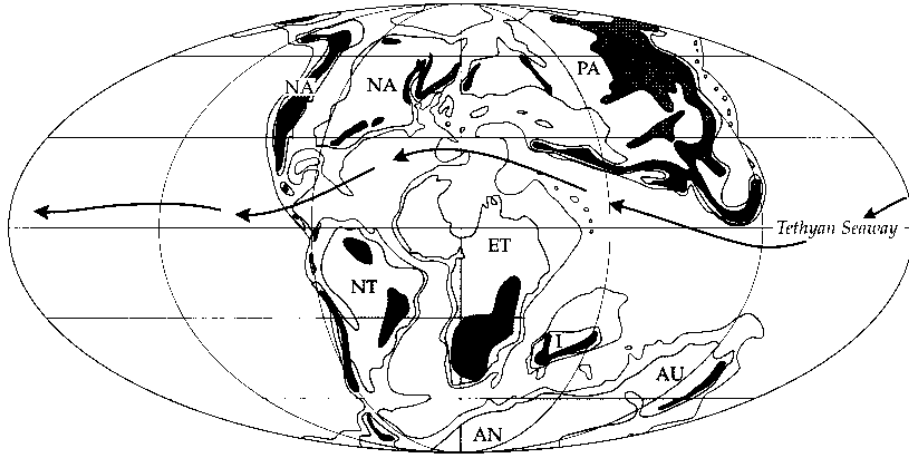
(F) Late Jurassic (152 million years B.P.)



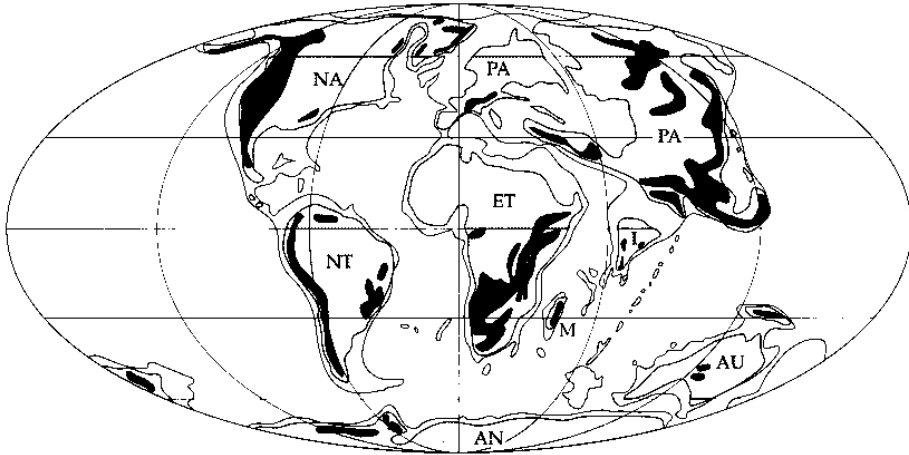
- Mountain ranges
- Lowlands
- Continental shelf

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

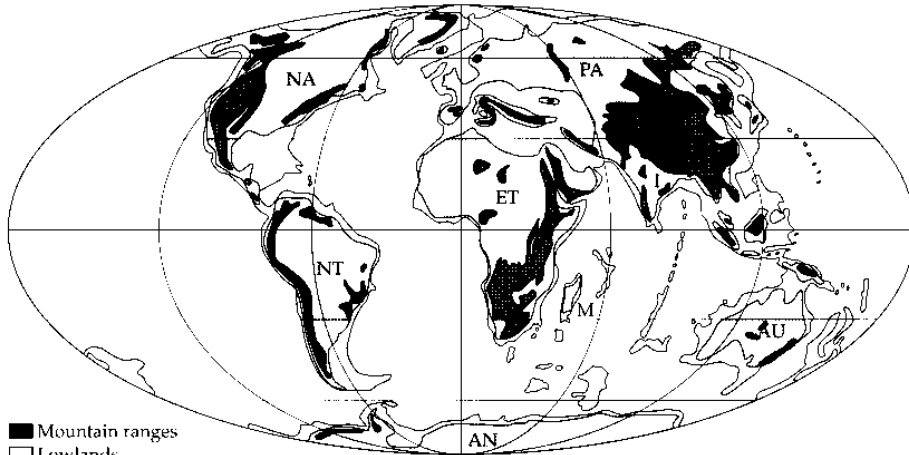
(G) Early Late Cretaceous (94 million years B.P.)



(H) Middle Eocene (50 million years B.P.)



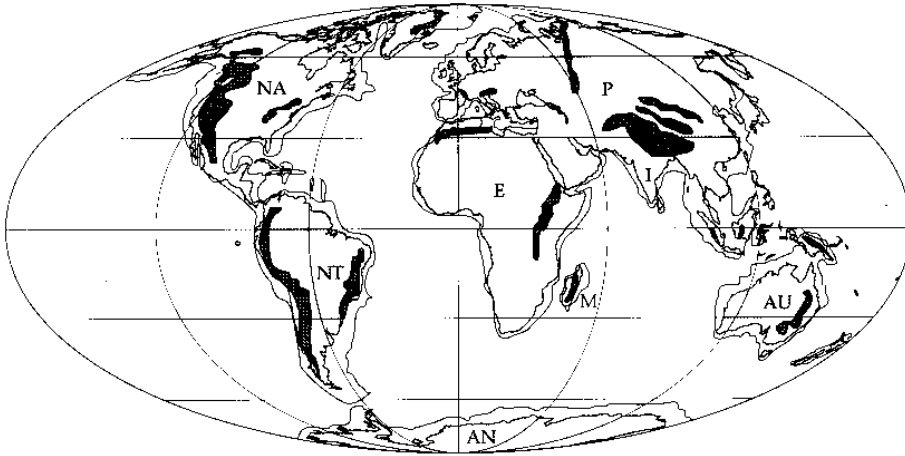
(I) Middle Miocene (14 million years B.P.)



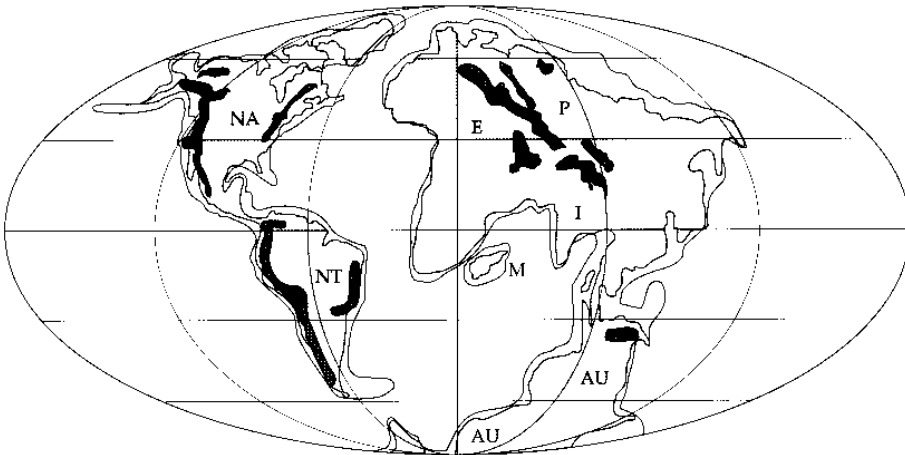
■ Mountain ranges
□ Lowlands
□ Continental shelf

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

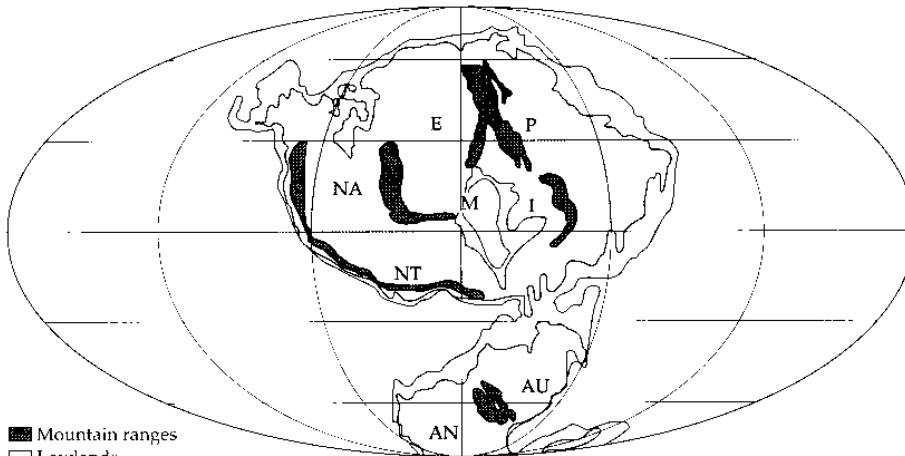
(J) Modern World



(K) Future (+150 million years)



(L) Future (+250 million years)



Mountain ranges
 Lowlands
 Continental shelf

Εικόνα 6.1. Η παλαιογεωγραφική ιστορία της Γης. **Λαυρασία:** (1) Παλαιαρκτική (PA), (2) Νεοαρκτική (NA). **Γκοντβάνα:** (1) Νεοτροπική (NT), (2) Αιθιοπική (ET), (3) Ινδική (I), (4) Ανταρκτική (AN), (5) Αυστραλιανή (AU), (6) Μαδαγασκάρη (M).

Η τεκτονική ανάπτυξη των θαλασσιών λεκανών και των νησιωτικών αλυσίδων

Ενώ οι ηπειρωτικές πλάκες πλέουν, σπάνε και ενώνονται δεν επαναδημιουργούνται ούτε καταστρέφονται. Αντιθέτως, ο ωκεάνιος πυθμένας δημιουργείται συνεχώς στις μεσο-ωκεάνιες οροσειρές και κατατρώγεται στις τάφρους. Επομένως, το μεγαλύτερο τμήμα του σημερινού ωκεάνιου πυθμένα έχει ηλικία μικρότερη από 50 εκατομμύρια χρόνια.

Επι-ηπειρωτικές θάλασσες: Σχηματίζονται όταν ανεβαίνει η στάθμη της θάλασσας και οι ωκεανοί πλημμυρίζουν τις ηπειρωτικές πλάκες. Σήμερα, ζούμε σε μία από τις ξηρότερες περιόδους στην ιστορία της Γης.

Ο σχηματισμός της Μεσογείου και της Ερυθράς θάλασσας

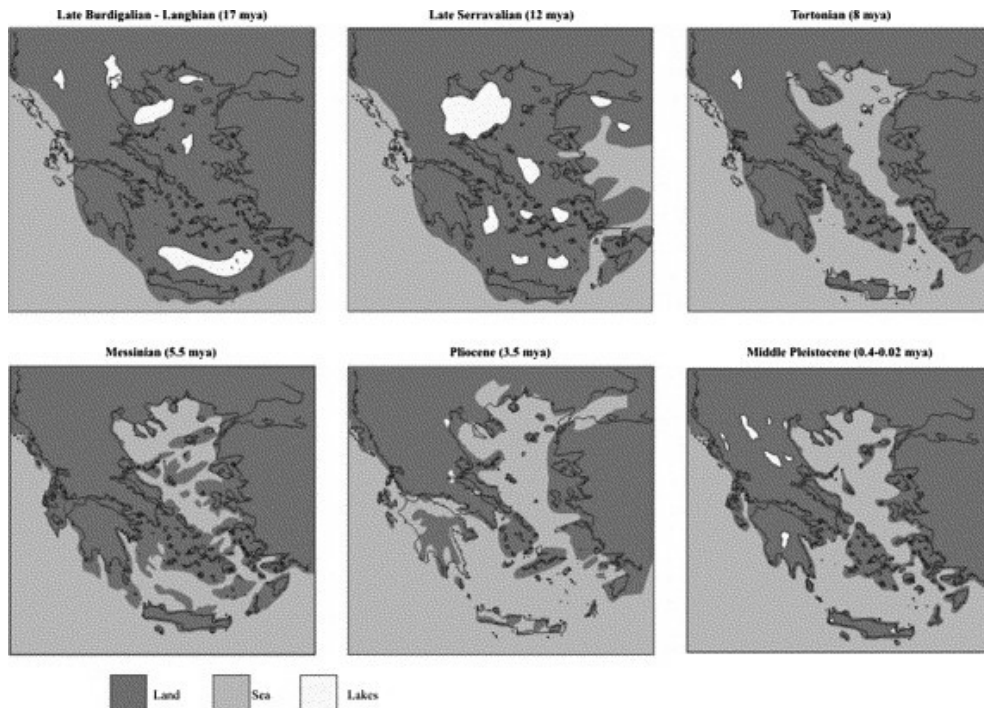
Η Μεσόγειος σχηματίστηκε από το κλείσιμο μιας κάποτε εκτεταμένης περισημερινής θαλάσσιας διόδου, ενώ η Ερυθρά Θάλασσα σχηματίστηκε εκ νέου από την κίνηση ηπειρωτικών ξηρών. Αναλυτικά:

Μεσόγειος: η Αφρική, αφού αποκόπηκε από τη Βόρεια και τη Νότια Αμερική, άρχισε να κινείται αριστερόστροφα προς την Ευρασία και έκλεισε την πρώην εκτεταμένη θάλασσα της Τηθύος. Σχηματίστηκε μία γέφυρα μεταξύ της Ασίας και της Αφρικής μέσω της Αραβίας που ακολούθησε τη σύγκρουσή τους στο Μέσο Τεταρτογενές (35 εκ.χρ. πριν), η οποία περιέκλεισε τη Μεσόγειο στο ανατολικό της όριο. Καθώς η Αφρική πλησίασε τη νότια Ευρώπη, ξεκίνησαν μία σειρά μετασχηματισμοί. Στο τέλος του ανώτερου Μειοκαινίου (5-6 εκ. χρ. πριν) έκλεισαν τα Στενά του Γιβραλτάρ, προκαλώντας αποξήρανση και αύξηση της αλατότητας κατά 6% στη Μεσόγειο.

Η παλαιογεωγραφική ιστορία του Αιγαίου

Η παλαιογεωγραφική ιστορία του Αιγαίου είναι εξαιρετικά σύνθετη, όπως φαίνεται και στην Εικόνα 6.2, και παραμένουν αρκετά ερωτηματικά όσον αφορά στις λεπτομέρειές της. Είναι αποτέλεσμα γεωτεκτονικών κινήσεων και αυξομειώσης της στάθμης της θάλασσας (ευστατικές κινήσεις). Το αποτέλεσμα ήταν τα νησιά του Αιγαίου άλλοτε να ενώνονται και άλλοτε να διαχωρίζονται μεταξύ τους ή με τις σημερινές ηπειρωτικές περιοχές.

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ



Εικόνα 6.1. Η παλαιογεωγραφική ιστορία του Ελλαδικού χώρου. Οι χάρτες παρουσιάζουν τη μορφή του ελλαδικού χώρου πριν 17, 12, 8, 5.5, 3.5 & 0.4-0.02 εκατ. έτη πριν.

6.4. Κλιματικές και βιογεωγραφικές συνέπειες της τεκτονικής των πλακών

Η τεκτονική των πλακών είχε προφανώς έντονες επιδράσεις στο κλίμα και τη βιογεωγραφία της Γης.

Βιογεωγραφικές συνέπειες: (1) η μεταβολή της έκτασης και της θέσης των χερσαίων μαζών και των θαλάσσιων λεκανών, (2) η απομόνωση και οι βιοτικές ανταλλαγές.

Κλιματικές αλλαγές: (1) στα πρότυπα βροχόπτωσης, (2) στα παλαιορεύματα, (3) στους ανέμους, (4) στη θερμοκρασία.

7. ΟΙ ΠΑΓΕΤΩΝΕΣ ΚΑΙ Η ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΚΗ ΔΥΝΑΜΙΚΗ ΤΟΥ ΠΛΕΙΣΤΟΚΑΙΝΟΥ

7.1. Έκταση και αιτίες των παγετώνων

Έκταση των παγετώνων

Κατά τη διάρκεια του Μεσοζωικού και του ανώτερου Καινοζωικού το κλίμα της Γης ήταν ζεστό και ομοιόμορφο, με μικρή ποικιλότητα ανάμεσα σε εποχές και γεωγραφικά πλάτη. Οι παγετώδεις - μεσοπαγετώδεις κύκλοι που χαρακτηρίζουν το κατώτερο Νεογενές ήταν άνευ προηγουμένου επεισόδια στη βιογεωγραφική και εξελικτική ιστορία.

Κατά το Πλειστόκαινο συνέβησαν αρκετοί παγετώδεις - μεσοπαγετώδεις κύκλοι. Οι παγετώνες ήταν τεράστιοι όγκοι πάγους (2-3 χλμ. πάχους) που μετασχημάτιζαν, λόγω μάζας, τη λιθόσφαιρα κάτω από αυτούς.

Κατά τη μεγαλύτερή τους έκταση καταλάμβαναν το 1/3 της ξηράς στη Γη. Το 80% των παγετώνων υπήρξε στο βόρειο ημισφαίριο. Στο νότιο ημισφαίριο οι παγετώνες περιορίστηκαν στα ψηλά υψόμετρα σε μεγάλα γεωγραφικά πλάτη, καθώς κατά το Πλειστόκαινο η ξηρά της γης ήταν συγκεντρωμένη στο βόρειο ημισφαίριο.

Χρόνια bp (X 1000)	Συνθήκες	Β. Αμερική	Άλπεις	Β. Ευρώπη	Πολωνία-Ρωσία
0-18	<i>Μεσοπαγετώδης</i>				
18-67	<i>Παγετώδης</i>	Wisconsin	Würm	Vistula	Varsovian
67-128	<i>Μεσοπαγετώδης</i>	<i>Sangamon</i>	<i>Uznach</i>	<i>Eem</i>	<i>Masovian</i>
128-180	<i>Παγετώδης</i>	Illinoisan	Riss	Warthe/Saale	Cracovian
180-230	<i>Μεσοπαγετώδης</i>	<i>Yarmouth</i>	<i>Hoetting</i>	<i>Holstein</i>	<i>Sandomirian</i>
230-300	<i>Παγετώδης</i>	Kansan	Mindel	Elster	Jaroslavian
300-330	<i>Μεσοπαγετώδης</i>	<i>Aftonian</i>		<i>Cromer</i>	<i>Likhvin</i>
330-470	<i>Παγετώδης</i>	«Nebraskan»	Günz		Menapian
470-540	<i>Μεσοπαγετώδης</i>			<i>Waalian</i>	
540-550	<i>Παγετώδης</i>		Donau II	Weybourne	
550-585	<i>Μεσοπαγετώδης</i>			<i>Tiglian</i>	
585-600	<i>Παγετώδης</i>		Donau I		
600-2000	Περί τις 20 παγετώδεις περιόδοι				
2000 (2 M.Y.)	Αρχή Πλειστοκαινού				

Αιτίες των παγετώνων

Οι κλιματικές αλλαγές του Πλειστόκαινου οφείλονταν σε αλλαγές στην αναχαιτίωση και απορρόφηση της ηλιακής ακτινοβολίας, από την επιφάνεια της Γης, εξαιτίας αλλαγών της τροχιάς της.

Τρία χαρακτηριστικά της τροχιάς της Γης αλλάζουν, το καθένα με χαρακτηριστική περιοδικότητα. Αυτές οι αλλαγές ονομάζονται **κύκλοι του Μιλάνκοβιτς (Milankovitch)**:

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

- 1) Εκκεντρότητα: αλλαγή της ακτίνας της ελλειπτικής τροχιάς της Γης (περίοδος 100.000 χρόνια).
- 2) Εκλειπτική γωνία: αλλαγή της κλίσης της Γης στον άξονά της (διακύμανση 22.1° - 24.5°, περίοδος 41.000 χρόνια).
- 3) Μετάπτωση: αλλαγή στον προσανατολισμό των πόλων της Γης (περίοδος 22.000 χρόνια).

Παράλληλα τα φαινόμενα των παγετώνων επηρεάστηκαν από αναδραστικές επιδράσεις όπως: α) η αυξημένη αντανάκλαση με συνέπεια πιο γρήγορη ψύξη, β) γρηγορότερη «απο-παγετωνοποίηση» παρά «παγετωνοποίηση» εξαιτίας του φαινομένου του θερμοκηπίου.

7.2. Επιδράσεις σε περιοχές χωρίς παγετώνες

Θερμοκρασία

Οι περίοδοι παγετώνων καταλαμβάνουν το 90% του Πλειστοκαίνου. Οι κλιματικές αλλαγές μπορεί να είναι εξαιρετικά γρήγορες - μέσα σε μερικές χιλιάδες χρόνια σημειώνονται διαφορές της τάξης 4-5°C. Ακόμη και μέσα στις τελευταίες χιλιετίες σημειώνονται μεταβολές θερμοκρασίας 0,5-2°C σε χρονικό διάστημα μερικών αιώνων ή και δεκαετιών.

Γεωγραφικές αλλαγές στις κλιματικές ζώνες

Κατά τη διάρκεια του Πλειστοκαίνου, οι κλιματικές ζώνες μετατοπίζονται τόσο σε γεωγραφικό πλάτος όσο και σε υψόμετρο, αλλά η φύση αυτών των ζωνών ποικίλλει δημιουργώντας νέους συνδυασμούς θερμοκρασίας, βροχόπτωσης και ατμοσφαιρικής και ωκεάνιας κυκλοφορίας. Πέρα από τις αλλαγές των κλιματικών ζωνών, όσον αφορά στο χαρακτήρα και τη θέση τους, συχνά συνέβαινε αντικατάστασή τους και καταλάμβαναν νέα συστήματα εδαφών.

Ενώ οι περισσότερες κλιματικές ζώνες μετατοπίστηκαν προς τον ισημερινό, τα τροπικά κλίματα μετατοπίστηκαν πολύ λίγο γεωγραφικά.

Αλλαγές στη στάθμη της θάλασσας κατά το Πλειστόκαινο

Ευστατικές αλλαγές: παγκόσμιες αυξομειώσεις της στάθμης της θάλασσας εξαιτίας της τήξης και πήξης των παγετώνων.

Ισοστατικές αλλαγές: συμβαίνουν όταν τμήματα του φλοιού της Γης αναδύονται ή βυθίζονται προκαλώντας τοπικές ή σχετικές αλλαγές στη στάθμη της θάλασσας (μέχρι και 300 μέτρα), ακόμη και όταν η παγκόσμια στάθμη δεν έχει αλλάξει.

Οι παγετώνες κατά το Πλειστόκαινο προκάλεσαν χαμήλωμα της στάθμης της θάλασσας από 100 έως 160 μέτρα σε σχέση με σήμερα. Το αποτέλεσμα ήταν συνδέσεις διαχωρισμένων χερσαίων περιοχών (π.χ. βόρεια Αμερική και Ασία μέσω του Βερίγγειου πορθμού).

7.3. Βιογεωγραφικές αποκρίσεις στους παγετώνες

Η βιογεωγραφική δυναμική της πλειστοκαινικής πανίδας και χλωρίδας προκλήθηκε από τρεις θεμελιώδεις αλλαγές στα περιβάλλοντά τους:

- (1) Αλλαγές στη θέση, έκταση και διαμόρφωση των πρωταρχικών ενδιατημάτων τους.

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

(2) Αλλαγές στη φύση των κλιματικών και περιβαλλοντικών ζωνών.

(3) Σχηματισμός και καταστροφή των οδών διασποράς.

Οι αποκρίσεις της πανίδας και χλωρίδας, επί μακρόν προσαρμοσμένη σε σχετικά σταθερά και ομοιόμορφα ενδιαίτηματα ήταν επίσης τριών τύπων:

(1) Κάποια είδη ήταν ικανά να «ταξιδεύουν» μαζί με το βέλτιστο ενδιαίτημά τους καθώς αυτό μετατοπιζόταν κατά γεωγραφικό πλάτος και υψόμετρο.

(2) Κάποια άλλα είδη παρέμειναν εκεί που ήταν και προσαρμόστηκαν στο αλλαγμένο τοπικό περιβάλλον.

(3) Κάποια είδη υπέστησαν μείωση της εξάπλωσής τους και τελικά εξαφανίστηκαν.

Βιογεωγραφικές αποκρίσεις στους κλιματικούς κύκλους του Πλειστοκαινού

1. Η σταδιακή περίοδος «ψύξης» κατά τη διάρκεια του μέσου Καινοζωικού ακολουθήθηκε από επαναλαμβανόμενες και δραστικές κλιματικές αναστροφές κατά το Πλειστόκαινο.

2. Οι βιοκοινότητες και συν-εξελιγμένες πανίδες και χλωρίδες που είχαν διατηρηθεί για δεκάδες εκατομμύρια χρόνια κατά τη διάρκεια του ομοιόμορφου Μεσοζωικού διασπάστηκαν, καθώς πολλά είδη αποκρίθηκαν με ανεξάρτητο τρόπο μεταξύ τους, βασισμένα στις ειδικές τους φυσιολογικές ανοχές, στρατηγικές ζωής και ικανότητες διασποράς.

3. Πολλά είδη μπόρεσαν να ακολουθήσουν τις γεωγραφικές μετατοπίσεις των πρωταρχικών τους κλιμάτων και ενδιαιτημάτων, αλλά τυπικά έμειναν πίσω, συχνά για αιώνες και μερικές φορές για χιλιετίες.

4. Οι ζώνες βλάστησης μετατοπίστηκαν προς τον ισημερινό (ή σε χαμηλότερα υψόμετρα) κατά τη διάρκεια των περιόδων των παγετώνων, και προς τους πόλους (ή μεγαλύτερα υψόμετρα) κατά τη διάρκεια των μεσοπαγετώδων περιόδων, αλλά οι μετατοπίσεις περιπλέχθηκαν και επηρεάστηκαν πολύ από τα γεωγραφικά χαρακτηριστικά (π.χ. βουνά, ωκεάνιες λεκάνες, επικρατούντες άνεμοι, και εγγύτητα στα κομμάτια των παγετώνων).

5. Γενικώς, οι μεγακοινότητες χωρίς δένδρα (τούνδρα, σαβάννα, λιβάδια) επεκτάθηκαν κατά τη διάρκεια των παγετωνικών μεγίστων ενώ οι δενδρώδεις μεγακοινότητες περιορίστηκαν. Αυτές οι τάσεις αντιστρέφονταν κατά τις μεσοπαγετώδεις περιόδους, αλλά και πάλι, οι ρυθμοί μετατόπισης ποίκιλαν ουσιαστικώς μεταξύ των μεγακοινοτήτων, όπως και η σύνθεσή σε είδη κάθε μεγακοινότητας ή βιοκοινότητας.

6. Παρά την ουσιαστική ποικιλία μεταξύ των περιοχών, τα παγετώδη κλίματα έτειναν να είναι ξηρά και ψυχρά. Αντίθετα, κατά τις περιόδους θέρμανσης τα αποτελέσματα ήταν πλημμύρισμα των ακτογραμμών, βύθιση των χερσαίων γεφυρών, είσοδος θαλασσινού νερού στη ξηρά και σχηματισμός εκτεταμένων ρηχών θαλασσών και μεγάλων, μετα-παγετωνικών λιμνών και ποταμών.

7. Στη ξηρά, οι κλιματικές ζώνες άλλαξαν δραματικά, όχι μόνο στη θέση τους και την έκτασή τους, αλλά και στα χαρακτηριστικά τους (συνδυασμοί θερμοκρασίας, εποχικότητας, βροχόπτωσης και εδαφών). Ως αποτέλεσμα τα Πλειστοκαινικά γεγονότα προκάλεσαν νέα περιβάλλοντα που συνέβαλαν στην ανάπτυξη νέων βιοκοινοτήτων και στην εξαφάνιση άλλων.

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

8. Παρόλο που υπήρχε μεγάλη ποικιλότητα σε κάθε ταξινομική ομάδα, τα φυτά μετατοπίζονταν πιο αργά από τα ζώα. Η γεωγραφική δυναμική των ειδών κατά το Πλειστόκαινο δημιούργησε πολλούς απομονωμένους πληθυσμούς, προκαλώντας εξελικτική απόκλιση και διαφοροποίηση.
9. Πολλά φυτά και ζώα που δεν μπόρεσαν να ακολουθήσουν τα μετατοπιζόμενα περιβάλλοντά τους, παρέμειναν στις θέσεις τους προσαρμοζόμενα στις τροποποιημένες συνθήκες.
10. Τα υπόλοιπα είδη, ανίκανα να μετακινηθούν ή να προσαρμοστούν, εξαφανίστηκαν. Κατά τη διάρκεια των πρώτων κλιματικών κύκλων, οι εξαφανίσεις ήταν πιο κοινές μεταξύ των φυτών παρά στα ζώα. Αυτό μπορεί να οφείλεται στη συγκριτικά μικρότερη ικανότητά τους να διασπείρονται καθώς και στη διατάραξη των σχέσεων μεταξύ φυτών και ανάμεσα στα φυτά και τα ζώα που χρησίμευαν ως επικονιαστές, παράσιτα και φυτοφάγα.
11. Αντιθέτως, μέχρι τους πιο πρόσφατους παγετώδεις κύκλους, οι εξαφανίσεις των ζώων ήταν σχετικά λίγες και πολλές ομάδες, ειδικότερα τα μεγάλα φυτοφάγα και σαρκοφάγα, διαφοροποιήθηκαν έντονα.
12. Η κατάσταση άλλαξε κατά τους πιο πρόσφατους παγετώδεις κύκλους, όπου συνέβησαν κύματα εξαφανίσεων ζώων, ειδικότερα μεγαλύτερων. Φαίνεται ότι οι αρχικές κλιματικές αλλαγές «ξεκαθάρισαν» τα περισσότερα μη ανθεκτικά φυτά, αφήνοντας πίσω τα πιο ικανά να διασπείρονται ή να προσαρμόζονται.
13. Κατά τη διάρκεια των πιο πρόσφατων κύκλων, τα μεγάλα θηλαστικά μπορεί να υπερ-ειδικεύτηκαν στα παγετώδη ενδιαιτήματα (στέπες και σαβάνες). Εναλλακτικά, αυτές οι μεγαπανιδικές εξαφανίσεις μπορεί να οφείλονται σε βιοτικές ανταλλαγές που ήταν συνδεδεμένες με παγετώδη γεγονότα, που διέσπασαν συνεξελιγμένες ομάδες ή εισήγαγαν νέους ανταγωνιστές και θηρευτές, συμπεριλαμβανομένου του ανθρώπου.

Γ. ΙΣΤΟΡΙΚΑ ΠΡΟΤΥΠΑ ΚΑΙ ΔΙΕΡΓΑΣΙΕΣ

8. ΕΙΔΟΓΕΝΕΣΗ ΚΑΙ ΕΞΑΦΑΝΙΣΗ

8.1. Ταξινόμηση

Έννοιες του είδους

Η θεμελιώδης μονάδα στη βιογεωγραφία είναι η γεωγραφική εξάπλωση ενός είδους. Αλλά τι είναι είδος; Αυτή είναι μία δύσκολη ερώτηση. Ακόμη και οι ταξινομητές που περιγράφουν είδη όπως και οι συστηματικοί που προσπαθούν να αναπαραστήσουν την ιστορία των εξελικτικών γραμμών δεν συμφωνούν στο πώς πρέπει να ορίζεται ένα είδος. Υπάρχουν διάφορες έννοιες - ορισμοί του είδους με συγκεκριμένα πλεονεκτήματα και μειονεκτήματα.

Μορφολογικό είδος: κάθε είδος που διακρίνεται μορφολογικά από τα συγγενικά του. Τα κριτήρια για την αναγνώριση μορφολογικών ειδών διαφέρουν από ομάδα σε ομάδα.

Βιολογικό είδος: κάθε πληθυσμός οργανισμών που ουσιαστικά ή δυνητικά είναι αναπαραγωγικά απομονωμένος από άλλους πληθυσμούς. Το κριτήριο της αναπαραγωγικής απομόνωσης είναι δύσκολο να εφαρμοστεί ευθέως.

Εξελικτικό είδος: μία ανεξάρτητη εξελικτική γραμμή. Απαιτεί συχνά αρκετές υποκειμενικές υποθέσεις για την εκτίμηση του βαθμού της ανεξάρτητης εξέλιξης.

Φυλογενετικό είδος: κάθε ομάδα οργανισμών στην οποία τα όλα άτομα μοιράζονται μία σειρά μοναδικών παραγόμενων (απόμορφων) χαρακτηριστικών. Η αυστηρή εφαρμογή του μπορεί να οδηγήσει σε πολύ μεγάλο αριθμό ειδών.

Υποείδη, γεωγραφικές φυλές, ποικιλίες, οικότυποι

Ως υποείδη θεωρούνται πληθυσμοί ενός είδους που είναι διακριτοί (μορφολογικά και πιθανώς γενετικά). Οι φυτο-οικολόγοι χρησιμοποιούν τον όρο **οικότυπος** όταν αναφέρονται σε διακριτούς πληθυσμούς που βρίσκονται σε ένα συγκεκριμένο τύπο ενδιαιτήματος. Ενώ τα υποείδη και οι γεωγραφικές ποικιλίες δεν έχουν επικαλυπτόμενες γεωγραφικές εξαπλώσεις, δύο ή περισσότεροι οικότυποι μπορεί να υπάρχουν στην ίδια τοποθεσία, εφόσον περιορίζονται σε διαφορετικά ενδιαιτήματα.

8.2. Μακροεξέλιξη - Μικροεξέλιξη

Μακροεξέλιξη: γενικός όρος που αναφέρεται στην εξέλιξη πάνω από το επίπεδο του πληθυσμού.

Μικροεξέλιξη: η αλλαγή των χαρακτηριστικών των πληθυσμών ως αποτέλεσμα των γενετικών μηχανισμών της φυσικής επιλογής, των μεταλλαγών, της γενετικής παρέκκλισης και της γονιδιακής ροής.

Οι μικροεξελικτικές και οι μακροεξελικτικές θεωρήσεις είναι συμπληρωματικές. Και οι δύο είναι απαραίτητες για την κατανόηση της επίδρασης της γεωγραφίας στις εξελικτικές διεργασίες και της επίδρασης των εξελικτικών διεργασιών στην κατανομή των οργανισμών.

Η εξέλιξη και το αρχείο των απολιθωμάτων

Το αρχείο των απολιθωμάτων δείχνει ότι η εξέλιξη σε μεγάλη χρονική κλίμακα δεν είναι σταδιακή.

Εστιγμένες ισορροπίες (punctuated equilibria): η υπόθεση ότι η εξέλιξη συμβαίνει κατά τη διάρκεια περιόδων γρήγορης διαφοροποίησης (που συχνά συνοδεύεται από ειδογένεση), που ακολουθούνται από μακρές περιόδους (στάσεις) κατά τις οποίες λίγοι (ή και κανένας) χαρακτήρες εξελίσσονται.

Διαλογή ειδών (species sorting): ένα ανάλογο της φυσικής επιλογής στο επίπεδο του είδους, κατά το οποίο ορισμένα είδη με συγκεκριμένα χαρακτηριστικά πολλαπλασιάζονται τη στιγμή που άλλα μειώνονται ή εξαφανίζονται (διαφορική επιβίωση ειδών).

8.3. Ειδογένεση

Μηχανισμοί γενετικής διαφοροποίησης

Κάποιοι ορισμοί:

Γενετική παρέκκλιση: αλλαγές στις γονιδιακές συχνότητες μέσα σε ένα πληθυσμό που οφείλονται αποκλειστικά στην τύχη.

Φυσική επιλογή: η διεργασία διαφορικής επιβίωσης και αναπαραγωγής σε έναν πληθυσμό.

Γονιδιακή ροή: η μεταφορά αλληλομόρφων μέσα σε έναν πληθυσμό, ή μεταξύ πληθυσμών, εξαιτίας της διασποράς των γαμετών ή των απογόνων.

Γεωγραφική ποικιλότητα: η γεωγραφική ποικιλότητα μπορεί να έχει πολλές μορφές. Μία από αυτές είναι η κλιτής (διαβάθμιση), δηλ. η σταδιακή αλλαγή σε ένα ή περισσότερα χαρακτηριστικά ή ιδιότητες σε σχέση με αντίστοιχη περιβαλλοντική αλλαγή. Ο γεωγραφικός διαχωρισμός διευκολύνει τη γενετική διαφοροποίηση μέσω της φυσικής επιλογής.

Αρχή του ιδρυτή: Γενετική παρέκκλιση που συμβαίνει όταν ιδρύεται ένας νέος απομονωμένος πληθυσμός, π.χ. σε ένα νησί, από λίγους εποικιστές (ιδρυτές). Τα χαρακτηριστικά του νέου πληθυσμού μπορεί να είναι πολύ διαφορετικά από αυτά που υπάρχουν στον πληθυσμό απ' όπου προέρχεται, γιατί η γονιδιακή δεξαμενή των ιδρυτών μπορεί να αντιπροσωπεύει ένα μικρό δείγμα του αρχικού πληθυσμού.

Αλλοπάτρια ειδογένεση

Είναι ίσως η απλούστερη και πιο συχνή διεργασία ειδογένεσης. Συμβαίνει όταν οι πληθυσμοί είναι γεωγραφικά απομονωμένοι έτσι ώστε η γονιδιακή ροή μεταξύ τους να περιορίζεται ή να διακόπτεται.

Μπορούμε να διακρίνουμε, τουλάχιστον δύο ακραίους τρόπους που μπορούν να οδηγήσουν σε απομόνωση. Στο ένα άκρο, κάποια περιβαλλοντική αλλαγή (π.χ. η άνοδος της στάθμης της θάλασσας) μπορεί να δημιουργήσει ένα φράγμα στη διασπορά, απομονώνοντας πληθυσμούς που ήταν συνδεδεμένοι. Αυτές οι αλλαγές ονομάζονται **βικαριανιστικά γεγονότα** και οδηγούν σε απομόνωση σχετικά μεγάλους πληθυσμούς. Στο άλλο άκρο, τα άτομα διασπείρονται ξεπερνώντας ένα υπάρχον φράγμα και εποικούν μία πρώην ακατοίκητη περιοχή. Αυτές οι μεταναστεύσεις ονομάζονται **διασπορά** ή **φαινόμενο του ιδρυτή**, και είναι ο τρόπος που εποικίζονται τα ωκεάνια νησιά και πολλά απομονωμένα τμήματα του

ενδιαυτήματος. Τυπικά αφορούν μόνο ένα μικρό αρχικό πληθυσμό (π.χ. λίγα άτομα).

Οι μηχανισμοί και οι ρυθμοί της γενετικής διαφοροποίησης μπορεί να διαφέρουν ανάλογα με τον τρόπο της απομόνωσης. Η γενετική παρέκκλιση μπορεί να παίζει μεγαλύτερο ρόλο σχετικά με την επιλογή, και η διαφοροποίηση μπορεί να είναι πιο γρήγορη, τουλάχιστον αρχικά, στα φαινόμενα του ιδρυτή παρά στα βικαριανιστικά γεγονότα. Όταν οι πληθυσμοί απομονωθούν και διαφοροποιηθούν υπάρχουν αρκετά πιθανά αποτελέσματα ανάλογα με το βαθμό της διαφοροποίησής τους.

Παρόλο που υπάρχει γενική συμφωνία ότι η ειδογένεση μπορεί να συμβεί μέσω γεωγραφικής απομόνωσης, υπάρχει πολύ μικρότερη συμφωνία όσον αφορά στις λεπτομέρειες αυτής της διεργασίας.

Συμπάτρια ειδογένεση

Παρόλο που κάποτε οι εξελικτικοί βιολόγοι υποστήριζαν ότι η ειδογένεση στους περισσότερους οργανισμούς συμβαίνει κυρίως ή αποκλειστικά ως αποτέλεσμα της γεωγραφικής απομόνωσης, σήμερα δεχόμαστε ότι η ειδογένεση συχνά μπορεί και συμβαίνει σε γεωγραφικά γειτονικούς πληθυσμούς. Αυτή η διεργασία ονομάζεται συμπάτρια ειδογένεση.

Έχουν προταθεί δύο μηχανισμοί συμπάτριας ειδογένεσης. Ο πρώτος είναι η **διασπαστική επιλογή**, όπου ισχυρές εξελικτικές πιέσεις συντελούν έτσι ώστε ένας πληθυσμός να «προσαρμοστεί» σε δύο ή περισσότερες περιβαλλοντικές καταστάσεις ή θώκους. Ο άλλος είναι οι **χρωμοσωματικές αλλαγές**, δηλαδή αλλαγές στον αριθμό ή στη δομή των χρωμοσωμάτων.

Φυλετική ειδογένεση

Στις διεργασίες της ειδογένεσης που περιγράφηκαν παραπάνω ένα είδος διασπάται και δίνει δύο ή περισσότερα είδη. Υπάρχουν όμως επίσης περιπτώσεις όπου το προγονικό είδος «μεταμορφώνεται» σε ένα μόνο απόγονό του είδος (**χρονοείδος**) μέσω εξελικτικών αλλαγών στο χρόνο. Αυτή η διεργασία ονομάζεται **φυλετική ειδογένεση** και συχνά συμπεραίνεται από το αρχείο των απολιθωμάτων. Υπάρχουν αρκετά βιβλιογραφικά παραδείγματα αλλά σχετικά λίγα έχουν μελετηθεί προσεκτικά έτσι ώστε να είμαστε σίγουροι ότι το χρονοείδος αντιπροσωπεύει μία συνεχή σειρά και όχι το προϊόν γεγονότων της ειδογένεσης που ακολουθήθηκαν από γρήγορες εξαφανίσεις όλων των άλλων ειδών.

8.4. Διαφοροποίηση

Οικολογική διαφοροποίηση

Μετά το γεγονός της ειδογένεσης τα είδη που δημιουργήθηκαν συχνά είναι αρκετά όμοια μεταξύ τους. Είναι πιο πιθανό να διαφοροποιηθούν εάν είναι υποκείμενα σε διαφορετικά περιβάλλοντα με διαφορετικές επιλεκτικές πιέσεις. Η οικολογική διαφοροποίηση αυξάνει την πιθανότητα τα είδη να μπορέσουν να έχουν επικαλυπτόμενες γεωγραφικές εξαπλώσεις.

Θεωρητικά, σύμφωνα με την οικολογική αρχή του **ανταγωνιστικού αποκλεισμού**, δύο είδη με πανομοιότυπες απαιτήσεις πόρων δεν μπορούν να συνυπάρχουν στο ίδιο περιβάλλον. Το βιογεωγραφικό επακόλουθο αυτής της αρχής

είναι ότι είδη που είναι εξαιρετικά όμοια όσον αφορά τους θώκους τους τείνουν να έχουν μη επικαλυπτόμενες γεωγραφικές κατανομές, ενώ είδη που συνυπάρχουν στην ίδια περιοχή και ενδιαίτημα τείνουν να διαφέρουν στη χρήση των πόρων. Το πιο τρανταχτό παράδειγμα είναι τα λεγόμενα **δίδυμα** ή **κρυπτικά** είδη, που είναι γενετικώς διακριτά, αλλά εξαιρετικά όμοια στη μορφολογία και την οικολογία τους. Αντιστρόφως, όταν στενά συνδεδεμένα είδη συνυπάρχουν στη φύση, συχνά διαφέρουν ουσιωδώς στη χρήση των πόρων. Επίσης συχνά αυτές οι διαφορές θώκου αντικατοπτρίζονται σε έντονες διαφορές στη μορφολογία, τη φυσιολογία ή τη συμπεριφορά. Αυτή η διεργασία ονομάζεται **μετατόπιση χαρακτήρα**.

Προσαρμοστική (ακτινωτή) διαφοροποίηση

Η προσαρμοστική διαφοροποίηση είναι η ταχεία διαφοροποίηση ενός είδους έτσι ώστε να καταλάβει ποικιλία θώκων. Συμβαίνει όταν ένα προγονικό είδος, μέσω επαναλαμβανόμενων επεισοδίων ειδογένεσης, δημιουργεί πολυάριθμα νέα είδη που γίνονται ή παραμένουν συμπάρια. Τα συνυπάρχοντα είδη τείνουν να αποκλίνουν όσον αφορά τη χρήση των οικολογικών πόρων έτσι ώστε να ελαττώνουν το διαειδικό ανταγωνισμό. Τέτοιου είδους μετατόπιση χαρακτήρα ως ανταπόκριση στον ανταγωνισμό προφανώς δεν μπορεί να συμβαίνει εάν τα συγγενικά είδη παραμένουν διαχωρισμένα μέσω φυσικών φραγμάτων, οπότε συμβαίνει κάποια διαφοροποίηση ως απόκριση στα διαφορετικά περιβάλλοντα. Τα νησιά και τα αρχιπελάγη προσφέρουν πολλά παραδείγματα προσαρμοστικής διαφοροποίησης.

8.5. Εξαφανίσεις

Οικολογικές διεργασίες

Οι εξαφανίσεις προφανώς συμβαίνουν συνεχώς σε όλη τη ιστορία της ζωής, παρόλο που το αρχείο των απολιθωμάτων καταγράφει επίσης περιστασιακά επεισόδια μαζικών εξαφανίσεων εξαιτίας γρήγορων και δραστικών περιβαλλοντικών αλλαγών. Οι εξαφανίσεις έχουν επηρεάσει όχι μόνο τα είδη των οργανισμών που υπάρχουν σε κάθε δεδομένη χρονική περίοδο, αλλά και τις γεωγραφικές εξαπλώσεις των εξαφανισμένων μορφών αλλά και των αρτίγωνων απογόνων τους.

Αρκετοί συγγραφείς έχουν παρομοιάσει την εξελικτική ιστορία της ζωής με συνεχή αγώνα χωρίς νικητές – μόνο με χαμένους, τα είδη που εξαφανίστηκαν (**υπόθεση της Κόκκινης Βασίλισσας** – πρέπει να τρέχεις διαρκώς για να μένεις στο ίδιο μέρος).

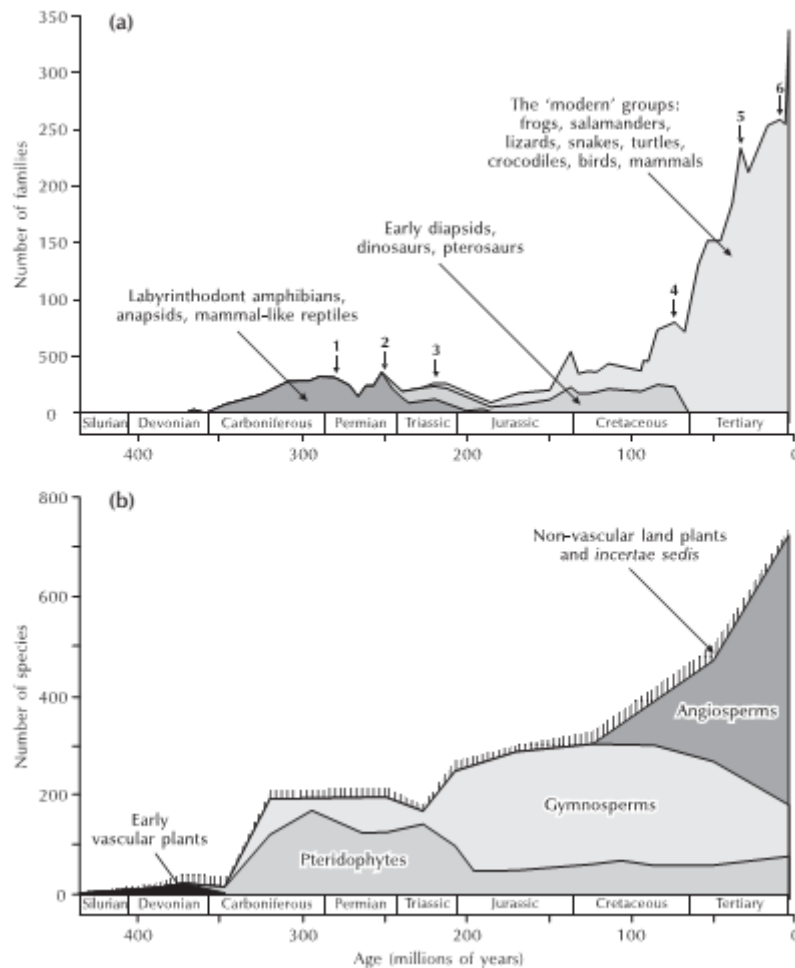
Η πιθανότητα ενός είδους να εξαφανιστεί φαίνεται ότι είναι ανεξάρτητη από την εξελικτική του ηλικία, αλλά όχι και από την ταξινομική και οικολογική του θέση. Αρκετές ταξινομικές και οικολογικές ομάδες έχουν πολύ υψηλότερους ρυθμούς εξαφάνισης από ότι άλλες. Παραδειγματος χάρη τα μικρά και φυτοφάγα θηλαστικά έχουν μικρότερους ρυθμούς εξαφάνισης από ότι τα μεγάλα και σαρκοφάγα θηλαστικά. Αρκετοί ερευνητές έχουν αναπτύξει μαθηματικά μοντέλα για να προβλέψουν την πιθανότητα εξαφάνισης ενός πληθυσμού με βάση τα δημογραφικά του χαρακτηριστικά.

Πρόσφατες εξαφανίσεις

Τα τελευταία 200 χρόνια οι άνθρωποι έχουν προκαλέσει την εξαφάνιση χιλιάδων ειδών. Αναμφιβόλως δεν γνωρίζουμε πόσα είδη μικροβίων και μικρών ζώων και φυτών έχουν εξαφανιστεί, αλλά η απώλεια μερικών μεγαλύτερων και πιο εντυπωσιακών οργανισμών είναι καλά τεκμηριωμένη.

Εξαφανίσεις και το αρχείο απολιθωμάτων

Το αρχείο των απολιθωμάτων παρέχει πολλές ενδείξεις εξαφανίσεων, αλλά λίγα στοιχεία για τα αίτιά τους. Σε αρκετές περιπτώσεις το αρχείο των απολιθωμάτων είναι αρκετά πλήρες ώστε να δείξει ότι πολλές διαφορετικές ομάδες εξαφανίστηκαν σχεδόν ταυτόχρονα μέσα σε σχετικά μικρές περιόδους γεωλογικού χρόνου. Μπορούμε να υποθέσουμε ότι τέτοιες μαζικές εξαφανίσεις προκλήθηκαν από κάποιες δραστικές, ευρείες περιβαλλοντικές αλλαγές, αλλά η ακριβής φύση της διαταραχής και της επίδρασής της στους οργανισμούς είναι συχνά δύσκολο να προσδιοριστεί επακριβώς.



Εικόνα 8.1. Μαζικές εξαφανίσεις (1-6) στα Τετράποδα (a) και στα Φυτά (b)

8.6. Επιλογή (διαλογή) ειδών

Διεργασίες επιλογής ειδών

Το ιστορικό πρότυπο της ειδογένεσης και της εξαφάνισης είχε σημαντική επίδραση στην ταξινομική ποικιλότητα και τη γεωγραφική κατανομή των ζωντανών οργανισμών. Επεισοδιακά γεγονότα όπως οι εκρηκτικές προσαρμοστικές διαφοροποιήσεις και οι μαζικές εξαφανίσεις είναι εξαιρετικά σημαντικά. Οι εξελικτικές γραμμές των οργανισμών δεν ήταν εξίσου επιτυχημένες, και ακόμη και οι πιο επιτυχημένες επικρατούσαν σε διαφορετικές περιόδους και για διαφορετικά μήκη χρόνου. Μερικές εξελικτικές γραμμές διαφοροποιήθηκαν γρήγορα και άφησαν πολλούς απογόνους, άλλες επιβίωσαν αναλλοίωτες για εκατομμύρια χρόνια και τέλος κάποιες εξαφανίστηκαν γρήγορα χωρίς να αφήσουν απογόνους. Οι παλαιοντολόγοι και οι βιολόγοι έχουν αναγνωρίσει ότι συγκεκριμένες εξελικτικές γραμμές εμφανίζονται να έχουν συγκεκριμένα γνωρίσματα που συντελούν σε υψηλούς ρυθμούς ειδογένεσης και χαμηλούς ρυθμούς εξαφάνισης, και οδηγούν επομένως σε προσαρμοστική διαφοροποίηση και σχετική εξελικτική επιτυχία.

Η διαφορετική επιβίωση και πολλαπλασιασμός των ειδών στο γεωλογικό χρόνο ονομάστηκε αρχικά επιλογή ειδών, κατ' αναλογία με τη διαφορετική επιβίωση και αναπαραγωγή των ατόμων (ατομική επιλογή), που παραδοσιακά θεωρείται ο κύριος μηχανισμός εξελικτικής αλλαγής μέσω της φυσικής επιλογής. Η επιλογή ειδών (ή καλύτερα **διαλογή ειδών**) και η επιλογή ατόμων δεν πρέπει να θεωρούνται ως εντελώς διαφορετικές βιολογικές διεργασίες, αλλά ως συνέπειες γενικών οικολογικών και γενετικών διεργασιών που δρουν σε διαφορετικά επίπεδα της βιολογικής οργάνωσης.

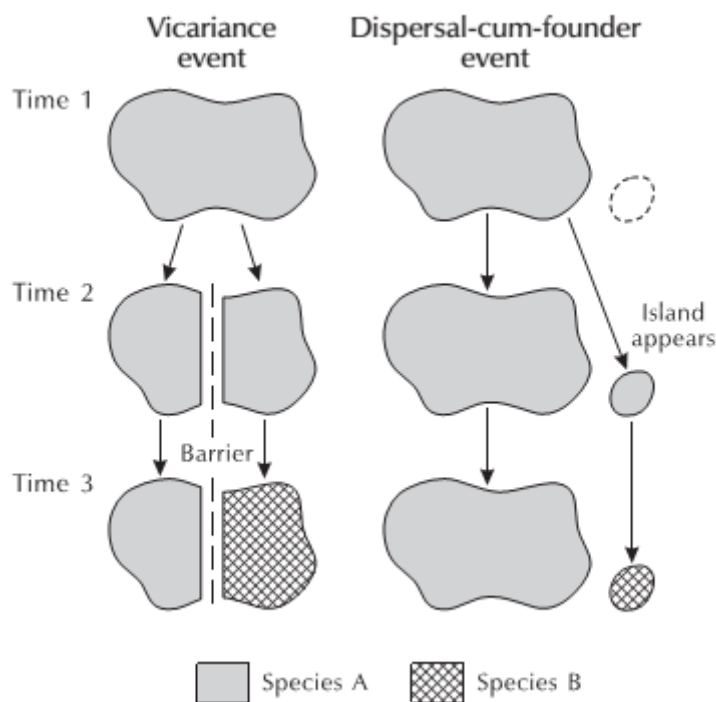
Παραδείγματα διαλογής ειδών

Σε κάποιο βαθμό η μοίρα των εξελικτικών γραμμών είναι θέμα τύχης και ευκαιριών. Εξαρτάται από το εάν ένα είδος με ιδιαίτερα γνωρίσματα βρεθεί σε ένα ευνοϊκό τόπο το σωστό χρόνο. Στο είδος παρουσιάζονται νέες οικολογικές ευκαιρίες που αυξάνουν την αρμοστικότητά (fitness) του και προκαλούν επιπλέον γρήγορη εξέλιξη και ειδογένεση. Η εκρηκτική διαφοροποίηση των πλακουντοφόρων θηλαστικών κατά τον Καινοζωικό, όπως προκύπτει από το γρήγορο ρυθμό αύξησης των οικογενειών τους είναι ένα παράδειγμα διαλογής ειδών εξαιτίας ευνοϊκών γνωρισμάτων (υψηλοί μεταβολικοί ρυθμοί, βελτιωμένη θερμορύθμιση, νέοι μηχανισμοί διατροφής και ανάπτυξης των μικρών). Άλλο παράδειγμα είναι η σταδιακή διαφοροποίηση των Αγγειόσπερμων τα τελευταία 130 εκ. χρόνια εξαιτίας αναπαραγωγικών γνωρισμάτων τους (ανάπτυξη σχέσεων αμοιβαιότητας) που τους έδωσαν πλεονέκτημα σε σχέση με τα Γυμνόσπερμα που επικρατούσαν νωρίτερα.

9. ΔΙΑΣΠΟΡΑ

9.1. Η διασπορά και ο βικαριανισμός

Υπάρχει μια διαμάχη στο χώρο της βιογεωγραφίας, που η απαρχή της ανάγεται στη διαμάχη μεταξύ Δαρβίνου και Χούκερ σχετικά με το ρόλο της διασποράς στη διαμόρφωση και ερμηνεία των βιογεωγραφικών προτύπων. Στο κέντρο αυτής της διαμάχης είναι το ερώτημα εάν η ασυνεχής κατανομή ενός τάξου οφείλεται σε κάποιο περιστατικό **διασποράς** (μετανάστευση πάνω από ένα φράγμα) ή σε **βικαριανιστικό** γεγονός (ανέγερση φράγματος ανάμεσα σε δύο περιοχές που καταλαμβάνονταν ήδη από το τάξον). Με άλλα λόγια η κατάληψη των περιοχών ακολουθεί ή προηγείται της δημιουργίας του φράγματος. Όμως, η αλήθεια φαίνεται να βρίσκεται κάπου στη μέση. Και οι δύο διεργασίες συμβαίνουν στη φύση, με τη σχετική σημασία κάθε διεργασίας να εξαρτάται από την ομάδα των οργανισμών και από τα χαρακτηριστικά των περιοχών που εξετάζονται κάθε φορά.



Εικόνα 9.1. Βικαριανιστικά γεγονότα και γεγονότα διασποράς

9.2. Τι είναι η διασπορά;

Διασπορά είναι η μετακίνηση των οργανισμών μακριά από το σημείο γέννησής τους και, πιο συγκεκριμένα, εκτός της περιοχής εξάπλωσής τους. Δεν πρέπει να συγχέεται με τη **διακίνηση**, οικολογικό όρο που αναφέρεται στη χωρική κατανομή των ατόμων μέσα στα όρια εξάπλωσής τους.

Η διασπορά ως οικολογική διεργασία

Τα φυτά και τα ζώα έχουν εξελίξει μεγάλη ποικιλία μηχανισμών διασποράς. Σε τελική ανάλυση η διασπορά είναι βασικά οικολογική διεργασία που συγκροτεί

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

προσαρμοστικό μέρος της διαβίωσης κάθε είδους. Η φυσική επιλογή ευνοεί τα άτομα που διασπείρονται σε λελογισμένη απόσταση. Μία νέα τοποθεσία είναι σχεδόν πάντα πιθανόν να είναι πιο ευνοϊκή εν μέρει γιατί μειώνεται ο ενδοειδικός ανταγωνισμός αλλά και λόγω υποβάθμισης της ποιότητας του αρχικού ενδιαίτηματος. Όμως, όσο αυξάνει η απόσταση από την περιοχή γέννησης το ενδιαίτημα γίνεται όλο και πιο ανόμοιο και ως αποτέλεσμα οι εν δυνάμει εποικιστές είναι λιγότερο πιθανό να είναι καλά προσαρμοσμένοι στα νέα τους ενδιαίτηματα.

Η διασπορά ως ιστορικό και βιογεωγραφικό γεγονός

Ο ρόλος της διασποράς στη βιογεωγραφία είναι διαφορετικός από το ρόλο της ως δημογραφικό φαινόμενο. Παρόλο που η διασπορά συμβαίνει συνεχώς σε όλα τα είδη στις περισσότερες περιπτώσεις δεν προκαλεί σημαντικές αλλαγές της γεωγραφικής κατανομής των ειδών, καθώς οι εξαπλώσεις των ειδών περιορίζονται από περιβαλλοντικούς παράγοντες. Οι βιογεωγράφοι ενδιαφέρονται για τις εξαιρέσεις, δηλαδή τις περιπτώσεις που συμβαίνει αλλαγή στην εξάπλωση κάποιου είδους. Οι βιογεωγράφοι θεωρούν τη διασπορά ως ιστορική διεργασία και συνάγουν τη φύση και το χρόνο των μετακινήσεων από έμμεσες ενδείξεις όπως οι κατανομές των αρτίγων και των απολιθωμένων μορφών. Αυτό δυσκολεύει το έργο της μελέτης της διασποράς, χωρίς όμως να σημαίνει ότι δεν είναι εξαιρετικά σημαντικό.

9.3. Η διασπορά και η διεύρυνση της εξάπλωσης

Για να διευρύνει την εξάπλωσή του κάποιο είδος πρέπει να μπορεί: (1) να ταξιδέψει προς τη νέα περιοχή, (2) να αντέξει δυνητικά αντίξοες συνθήκες κατά τη μετακίνησή του, και (3) να εγκαθιδρύσει βιώσιμους πληθυσμούς όταν φτάσει.

Μπορούμε να διακρίνουμε τρεις τύπους γεγονότων διασποράς με βάση τους σχετικούς ρυθμούς της μετακίνησης και τη διεύρυνση της κατανομής: Αλματική διασπορά, διάχυση, και αργή μετανάστευση.

Η **αλματική διασπορά** ή αλλιώς διασπορά μεγάλων αποστάσεων είναι από τους πιο κοινούς μηχανισμούς διασποράς και μπορεί να ερμηνεύσει τις ασυνεχείς κατανομές, καθώς και αρκετές ομοιότητες και διαφορές που παρατηρούνται μεταξύ παρόμοιων ενδιαιτημάτων σε διαφορετικές γεωγραφικές περιοχές. Χαρακτηρίζεται από υψηλούς ρυθμούς μετακίνησης των ατόμων. Η **διάχυση** είναι πολύ βραδύτερη μορφή διεύρυνσης της εξάπλωσης και αφορά όχι μόνο άτομα αλλά και πληθυσμούς. Συχνά ακολουθεί την αλματική διασπορά. Η **αργή μετανάστευση** είναι ο βραδύτερος τρόπος διασποράς, επιτρέποντας στα είδη να εξελίσσονται «στο δρόμο».

9.4. Μηχανισμοί μετακίνησης

Οι οργανισμοί μπορούν να διασπείρονται είτε ενεργητικά, χρησιμοποιώντας τις δικές τους δυνάμεις, είτε παθητικά, μεταφερόμενοι από κάποιο φυσικό μέσο (αέρα, νερό) ή από άλλους οργανισμούς.

Ενεργητική διασπορά

Λίγοι οργανισμοί έχουν την ικανότητα να ταξιδεύουν μεγάλες αποστάσεις ενεργητικά είτε πετώντας (πιτηνά, νυχτερίδες, μεγάλα έντομα), είτε περπατώντας

και κολυμπώντας (μεγάλα θηλαστικά, ψάρια). Στη δεύτερη περίπτωση συνήθως η διασπορά είναι λιγότερο αποτελεσματική καθώς οι οργανισμοί αναγκάζονται να διασχίσουν μη ευνοϊκά ενδιαιτήματα, σε αντίθεση με την πτήση με την οποία απλώς υπερπηδούν φράγματα.

Παθητική διασπορά

Η πλειονότητα των οργανισμών (φυτά και ζώα) διασπείρεται κυρίως ή αποκλειστικά με παθητικά μέσα. Οι μηχανισμοί παθητικής διασποράς δεν είναι απαραίτητος τελείως τυχαίοι.

9.5. Η φύση των φραγμάτων

Η επιτυχημένη διασπορά σε μεγάλες αποστάσεις συνήθως απαιτεί οι οργανισμοί να μπορούν να επιβιώσουν για σημαντικές χρονικές περιόδους σε περιβάλλοντα διαφορετικά από τα συνηθισμένα τους ενδιαιτήματα. Αυτά τα ασυνήθη περιβάλλοντα συγκροτούν φυσικά και βιολογικά φράγματα που πρέπει να διασχίσουν οι επιτυχημένοι εποικιστές. Η αποτελεσματικότητα αυτών των φραγμάτων εξαρτάται από τη φύση του περιβάλλοντος και από τα χαρακτηριστικά των οργανισμών. Επομένως δεν είναι δυνατές οι γενικεύσεις. Συνήθως όμως οι οργανισμοί που κατοικούν σε παροδικά ή μη σταθερά ενδιαιτήματα είναι πιο ανθεκτικοί σε ακραίες ή ασυνήθιστες φυσικές ή βιοτικές συνθήκες.

Φυσιολογικά φράγματα

Οι φυσιολογικές ιδιότητες και απαιτήσεις των οργανισμών καθορίζουν σε μεγάλο βαθμό την ένταση της επίδρασης των φραγμάτων. Η ένταση της επίδρασης συχνά ποικίλλει από εποχή σε εποχή.

Οικολογικά και συμπεριφορικά φράγματα

Οι οργανισμοί συχνά πρέπει να αντιμετωπίσουν οικολογικούς κινδύνους όπως η θήρευση και ο ανταγωνισμός. Επίσης οι περισσότεροι οργανισμοί έχουν μηχανισμούς επιλογής ενδιαιτημάτων, δηλαδή την ικανότητα να αναγνωρίζουν και να αποκρίνονται στα περιβάλλοντα.

9.6 Βιοτική ανταλλαγή και οδοί διασποράς

Διάδρομοι

Ο όρος διάδρομος αναφέρεται σε κάποια οδό διασποράς που επιτρέπει τη μετακίνηση πολλών ή των περισσότερων τάξεων από μία περιοχή σε κάποια άλλη. Επομένως, ένας διάδρομος επιτρέπει τη διέλευση ενός ταξινομικά ισορροπημένου αθροίσματος φυτών και ζώων από μία μεγάλη περιοχή σε μία άλλη, έτσι ώστε και οι δύο περιοχές να έχουν οργανισμούς αντιπροσωπευτικούς της άλλης. Επομένως, ο διάδρομος δεν διακρίνει επιλεκτικά κάποια μορφή, και πρέπει να παρέχει περιβάλλον παρόμοιο με τις δύο περιοχές. Πολλοί παλιοί παροδικοί διάδρομοι εξυπηρέτησαν την ανταλλαγή χερσαίων πανίδων (π.χ. ο Βερίγγειος).

Φίλτρα

Τα φίλτρα είναι οδοί διασποράς που είναι πιο περιοριστικοί απ' ό,τι οι διάδρομοι. Επιλεκτικά εμποδίζουν το πέρασμα συγκεκριμένων μορφών ενώ

επιτρέπουν τη διέλευση αυτών που μπορούν να αντέξουν τις συνθήκες του φράγματος. Ως αποτέλεσμα οι εποικιστές συγκροτούν υποσύνολο των ειδών της πηγής προέλευσης και αν και οι δύο περιοχές μοιράζονται αρκετές ίδιες ταξινομικές και λειτουργικές ομάδες, κάποια τάξα απουσιάζουν από τη μία ή την άλλη.

Δρόμοι «λοταρίες»

Ο όρος χρησιμοποιείται για να περιγράψει σπάνια, τυχαία διασπορά από μία περιοχή σε κάποια άλλη πάνω από κάποιο φράγμα. Σε αυτήν την περίπτωση μόνο λίγα άτομα περνούν. Η φαινομενικά τυχαία εποίκιση των ωκεάνιων νησιών είναι χαρακτηριστικό παράδειγμα τέτοιου τύπου διασποράς. Δεν είναι όμως τόσο τυχαία όσο φαίνεται. Οι οργανισμοί που διασχίζουν φράγματα μπορεί να χρησιμοποιούν τις ίδιες οδούς διασποράς.

Άλλοι οδοί διασποράς

Η μετακίνηση πλακών μπορεί να συγκροτήσει οδό διασποράς, λειτουργώντας σα σχεδία μεταφοράς οργανισμών, χωρίς να χρειαστεί αυτοί να διασχίσουν φράγματα.

9.7. Η ίδρυση αποικίας

Η διασπορά για να έχει βιογεωγραφική σημασία, πρέπει οι οργανισμοί να μπορούν όχι μόνο να ταξιδεύουν μεγάλες αποστάσεις και να διασχίζουν φράγματα, αλλά και να μπορούν να ιδρύουν βιώσιμους πληθυσμούς μετά την άφιξή τους. Προφανώς, ένας επιτυχημένος εποικιστής πρέπει να επιβιώνει και να αναπαράγεται. Αρκετοί παράγοντες, που έχουν μικρό ρόλο σε αυτή καθαυτή τη διασπορά, όπως η επιλογή ενδιαιτήματος και οι αναπαραγωγικές στρατηγικές, έχουν μεγάλη σημασία στον καθορισμό της τελικής έκβασης της επιτυχίας του «ταξιδιού». Επομένως μεγάλη σημασία έχουν η ικανότητα των οργανισμών να αναγνωρίζουν και να επιλέγουν ενδιαίτημα, ο αριθμός των ατόμων της ιδρυτικής ομάδας, η αναπαραγωγική στρατηγική και επιτυχία.

10. ΕΝΔΗΜΙΣΜΟΣ, ΠΡΟΒΙΝΣΙΑΛΙΣΜΟΣ ΚΑΙ ΑΣΥΝΕΧΕΙΣ ΚΑΤΑΝΟΜΕΣ

10.1. Ενδημισμός και κοσμοπολιτισμός

Ενδημισμός

Οι οργανισμοί μπορεί να είναι **ενδημικοί** σε κάποια γεωγραφική τοποθεσία σε ποικιλία χωρικής κλίμακας και σε διαφορετικά ταξινομικά επίπεδα. Οι οργανισμοί μπορεί να είναι ενδημικοί σε κάποια τοποθεσία για δύο διαφορετικούς λόγους: γιατί πρωτοεμφανίστηκαν σε αυτή την περιοχή και δεν διασπάρθηκαν ποτέ, ή γιατί τώρα επιβιώνουν μόνο σε ένα μικρό τμήμα της προηγούμενης τους εξάπλωσης.

Οι ταξινομικές κατηγορίες είναι ιεραρχικά δομημένες, επομένως και οι κατανομές των τάξων οργανώνονται με ιεραρχικό τρόπο. Κάθε τάξη περιέχει ομάδα οικογενειών, γενών και ειδών που αντιπροσωπεύουν το ιστορικό πρότυπο διακλάδωσης μιας εξελικτικής γραμμής. Παρομοίως, η γεωγραφική εξάπλωση κάποιας τάξης εμπεριέχει στα όριά της τις εξαπλώσεις όλων των οικογενειών, γενών και ειδών της. Για αυτό το λόγο τα κατώτερα τάξα (είδη και γένη) τείνουν να είναι πιο στενά ενδημικά απ' ό,τι τα ανώτερα (οικογένειες και τάξεις) στα οποία ανήκουν.

Κοσμοπολιτισμός

Σε αντίθεση με τα ενδημικά, τα **κοσμοπολιτικά** τάξα είναι οργανισμοί ευρέως εξαπλωμένοι. Στην πραγματικότητα κανένα είδος, γένος ή οικογένεια δεν είναι εντελώς κοσμοπολιτικό, αν και το ανθρώπινο είδος πλησιάζει προς αυτήν την κατάσταση. Όμως, πολλές οικογένειες και γένη με εξαιρετικά ευρείες κατανομές περιέχουν κάποια είδη που έχουν επίσης ευρείες εξαπλώσεις που είναι ενδεικτικές των ευρέων οικολογικών ανοχών τους και των ικανοτήτων τους να διασπείρονται σε μεγάλες αποστάσεις με ή χωρίς τη βοήθεια του ανθρώπου. Από την άλλη, ανώτερα τάξα, όπως τάξεις, ομοταξίες και οικογένειες, είναι στην ουσία κοσμοπολιτικά, γιατί η οικολογική τους διαφοροποίηση είναι αρκετά μεγάλη ώστε να συμπεριλαμβάνει μορφές που μπορούν να ζουν στα περισσότερα χερσαία και υδατικά ενδιαιτήματα, αλλά και γιατί τα τάξα αυτά είναι αρκετά παλαιά και είχαν τις ιστορικές ευκαιρίες να εποίκισουν τα περισσότερα μέρη της Γης.

Ταξινόμηση των ενδημικών οργανισμών

Με βάση τον τόπο προέλευσής τους: κάποιος **αυτόχθονος** ενδημικός οργανισμός διαφοροποιήθηκε εκεί που βρίσκεται σήμερα, ενώ κάποιος **αλλόχθονος** βρίσκεται σήμερα σε διαφορετική περιοχή από την περιοχή από όπου προέρχεται. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αλλόχθονων οργανισμών είναι οι **υπολειμματικοί** ή **επιβιοτικοί** οργανισμοί, που κάποτε ήταν ευρέως εξαπλωμένοι και σήμερα περιορίζονται σε μικρής έκτασης περιοχή.

Με βάση την ταξινόμηση ή τη γεωγραφία: Υπάρχουν δύο τύποι υπολειμματικών οργανισμών, οι **ταξινομικοί** και οι **βιογεωγραφικοί**. Οι πρώτοι είναι αυτοί που επιβίωσαν από ταξινομικές ομάδες που κάποτε ήταν διαφοροποιημένες, ενώ οι δεύτεροι είναι στενότοποι ενδημικοί απόγονοι τάξων που ήταν ευρέως εξαπλωμένα. Συχνά οι δύο τύποι συμπίπτουν, ειδικότερα για οργανισμούς που χαρακτηρίζονται **ζωντανά απολιθώματα**.

Με βάση την ηλικία: Οι όροι **παλαιοενδημικός** και **νεοενδημικός** χρησιμοποιούνται για να προσδιορίσουν παλιά και πρόσφατα ενδημικά είδη αντιστοίχως. Η χρήση αυτών των όρων απαιτεί γνωματεύσεις, συνήθως υποκειμενικές, σχετικά με την προέλευση των ενδημικών.

10.2. Προβινσιαλισμός

Οι ενδημικοί οργανισμοί δεν εξαπλώνονται τυχαία, αλλά τείνουν να συγκεντρώνονται σε συγκεκριμένες περιοχές. Διαφορετικές ομάδες φυτών και ζώων τείνουν να έχουν παρόμοια πρότυπα ενδημισμού, ευρισκόμενα όχι μόνο στον ίδιο ωκεανό, την ίδια ήπειρο ή το ίδιο νησί, αλλά και στις ίδιες τοποθεσίες και τα ίδια ενδιαίτηματα μέσα σε αυτές τις περιοχές. Το φαινόμενο αυτό ονομάζεται **προβινσιαλισμός (περιφερσιμός)**. Αυτές οι συμπίπτουσες εξαπλώσεις των ενδημικών τάξεων συχνά δεν αντιστοιχούν επακριβώς στα σημερινά όρια των ηπείρων και των ωκεανών, ή στα εμφανή χαρακτηριστικά του αβιοτικού και βιοτικού περιβάλλοντος. Αυτό υποδεικνύει το ρόλο των ιστορικών γεγονότων.

Η ταυτόχρονη εξέταση της εξαπλώσης διάφορων οργανισμών μπορεί να υποδείξει τρία διαφορετικά πρότυπα: (1) τα περισσότερα συγγενικά είδη τείνουν να έχουν επικαλυπτόμενες ή γειτονικές εξαπλώσεις που περιορίζονται σε ορισμένες περιοχές των ηπείρων ή των ωκεανών, (2) τα ανώτερα και λιγότερα συγγενικά τάξα τείνουν να έχουν τα ίδια πρότυπα ενδημισμού, (3) μεγάλο ποσοστό από οικογένειες και τάξεις, καθώς επίσης και μερικά γένη, έχουν είδη που παρουσιάζουν ασυνεχείς κατανομές. Τα δύο πρώτα πρότυπα δίνουν τη δυνατότητα προσδιορισμού περιοχών που μοιράζονται κοινές, ταξινομικά διακριτές πανίδες και χλωρίδες. Το τρίτο δημιουργεί το ερέθισμα για αναζήτηση των ιστορικών αιτιών που οδήγησαν στις ασυνεχείς κατανομές.

Χερσαίες περιοχές και επαρχίες

Η Γη έχει χωριστεί σε μια ιεραρχία βιογεωγραφικών περιοχών που αντιπροσωπεύουν πρότυπα χλωριδικής και πανιδικής ομοιότητας. Η ιεραρχία αυτή κατά μέγεθος είναι: **Βασιλεία - Περιοχές - Υποπεριοχές - Επαρχίες - Περιφέρειες**.

Οι ζωογεωγράφοι έχουν διαιρέσει τη Γη σε έξι Περιοχές: την **Παλαιοαρκτική** (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.

Οι παραπάνω διαιρέσεις αποκτούν ενδιαφέρον όταν παρέχουν ενδείξεις της επίδρασης της γεωγραφίας, της γεωλογίας και του κλίματος στην ιστορική προέλευση, διαφοροποίηση και εξάπλωση των εξελικτικών γραμμών.



Εικόνα 10.1. Οι πανιδικές περιοχές της Γης κατά Sclater & Wallace

Βιογεωγραφικές γραμμές

Οι βιογεωγραφικές γραμμές καθορίζουν τα όρια μεταξύ των βιογεωγραφικών περιοχών και λειτουργούν ως 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.

Ταξινόμηση των νησιών

Τα νησιά έχουν πάντοτε λιγότερα είδη από αυτά που βρίσκονται σε αντίστοιχα ενδιαίτηματα στις γειτονικές ηπειρωτικές περιοχές. Μπορούμε να διακρίνουμε δύο κύριους τύπους νησιών: τα **ηπειρωτικά** νησιά και τα **ωκεάνια** νησιά.

Τα **ηπειρωτικά** νησιά ήταν τμήματα ευρύτερων ηπειρωτικών περιοχών ή υπολείμματα μετακίνησης των ηπείρων (Σεισχέλλες). Όλα τα μεγάλα νησιά ανήκουν σε αυτήν την κατηγορία. Έχουν την ίδια γεωλογική σύσταση με τις γειτονικές ηπειρωτικές περιοχές. Οι κατηγορίες των ηπειρωτικών νησιών είναι οι εξής: (1) νησιά που χώρισαν παλιά και για πάντα από τις γειτονικές ηπειρωτικές περιοχές π.χ. Μαδαγασκάρη (100 εκ. χρόνια), Ν. Ζηλανδία (80-90 εκ. χρόνια), Αντίλλες (80 εκ. χρόνια), (2) συγκροτήματα νησιών που κάποια από αυτά ήταν ενωμένα με την ηπειρωτική περιοχή π.χ. Κανάρια νησιά, (3) νησιά που κατά τη διάρκεια του Πλειστοκαίνου ενώθηκαν με τις γειτονικές ηπειρωτικές περιοχές με γέφυρες ξηράς ή με πάγους, π.χ. Βρετανία, Κεϋλάνη, Ιαπωνία, Νέα Γουινέα, Ταϊβάν. Η πανίδα και η χλωρίδα των ηπειρωτικών νησιών είναι παρόμοια με αυτή των γειτονικών τους ηπειρωτικών περιοχών. Επίσης έχουν οργανισμούς που δεν διασπείρονται καλά μέσω του νερού (φυτά με μεγάλα σπέρματα, αμφίβια, θηλαστικά που δεν πετούν). Επομένως τείνουν να έχουν αντιπροσωπευτικά υποσύνολα της χλωρίδας και της πανίδας των γειτονικών ηπειρωτικών περιοχών.

Αυτά τα δύο χαρακτηριστικά υποδεικνύουν πρόσφατες συνδέσεις με την ηπειρωτική περιοχή.

Τα πραγματικά **ωκεάνια** νησιά έχουν ηφαιστειακή προέλευση, βρίσκονται στο ωκεάνιο τμήμα των τεκτονικών πλακών και δεν υπήρξαν τμήματα άλλων ηπειρωτικών περιοχών. Σχηματίστηκαν με τρεις τρόπους: (1) 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, (2) 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 ηφαιστειών στο πίσω μέρος της επαφής, (3) ηφαίστεια που σχηματίζονται πάνω στα ωκεάνια τμήματα σε σημεία έντονης ηφαιστειακής δράσης. Τα ωκεάνια νησιά έχουν φτωχές, ταξινομικά, χλωρίδες και πανίδες. Εμφανίζουν μεγάλο ενδημισμό, που υποδεικνύει εξελικτική διαφοροποίηση και ειδογένεση. Η πλειονότητα των ειδών τους έχουν καλές δυνατότητες διασποράς (ακόμα και εάν δευτερογενώς έχουν απολέσει αυτήν την ικανότητα).

Θαλάσσιες περιοχές και επαρχίες

Η προσπάθεια βιογεωγραφικής διαίρεσης των ωκεανών είναι σαφώς πιο δύσκολη. Οι ταξινομήσεις αντικατοπτρίζουν περισσότερο οικολογικά χαρακτηριστικά παρά ιστορικά γεγονότα. Αυτό οφείλεται στο γεγονός ότι τα φράγματα δεν είναι ισχυρά. Ως 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.

Ποσοτικοποίηση της ομοιότητας μεταξύ περιοχών

Αρχικά η διαίρεση σε βιογεωγραφικές περιοχές ήταν υποκειμενική. Αυτό δεν σημαίνει ότι τα σχήματα ταξινόμησης ήταν αναξιόπιστα. Όμως, κατά τις τελευταίες δεκαετίες εφαρμόστηκαν ποσοτικές τεχνικές με στόχο να κάνουν τη διαδικασία ταξινόμησης των βιογεωγραφικών περιοχών πιο ισχυρή, αντικειμενική και ελέγξιμη.

Οι ποσοτικές τεχνικές είναι απλές. Τα δεδομένα είναι κατάλογοι ειδών ή τάξων που υπάρχουν σε συγκεκριμένες περιοχές. Μερικές φορές είναι διαθέσιμα δεδομένα σχετικής αφθονίας. Η ομοιότητα ανάμεσα στις δύο υπό εξέταση περιοχές προκύπτει με βάση τη χρήση μαθηματικών τεχνικών, με πιο κοινές τη χρήση **δεικτών ομοιότητας**. Αυτοί οι δείκτες διαφέρουν μεταξύ τους στο βαθμό που ενσωματώνουν τα δεδομένα, στο εύρος των τιμών που υποθέτουν, και στη μαθηματική τους συμπεριφορά (το ειδικό βάρος των δεδομένων παρουσίας και απουσίας των τάξων).

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).

Το επόμενο βήμα είναι η χρήση μαθηματικών **τεχνικών ομαδοποίησης ή ιεράρχησης**. Υπάρχουν αρκετές τέτοιες τεχνικές. Τα τελευταία χρόνια η χρήση αυτών των δεικτών έχει αμφισβητηθεί και έχουν προταθεί εναλλακτικοί τρόποι ποσοτικοποίησης της ομοιότητας που λαμβάνουν υπόψη τους και τις φυλογενετικές σχέσεις των υπό εξέταση τάξων (βλ. Κεφάλαιο 12).

10.3. Ασυνεχείς κατανομές

Πρότυπα

Οι **ασυνέχειες** είναι οι κατανομές στις οποίες συγγενικοί οργανισμοί ζουν σε περιοχές ευρέως διαχωρισμένες μεταξύ τους. Υπάρχουν ασυνέχειες σε μεγάλες με μικρές χωρικές κλίμακες.

Διαδικασίες

Στο ερώτημα του πώς προκύπτουν οι ασυνεχείς κατανομές μπορούν να δοθούν τρεις απαντήσεις: (1) οι πρόγονοι υπήρχαν σε τμήματα του φλοιού της γης που κάποτε ήταν ενωμένα, και κατόπιν χωρίστηκαν και απομακρύνθηκαν μεταξύ τους, (2) οι πρόγονοι στο παρελθόν ήταν ευρέως εξαπλωμένοι, αλλά πληθυσμοί στις ενδιάμεσες περιοχές εξαφανίστηκαν αφήνοντας απομονωμένα υπολείμματα, (3) τουλάχιστον μία εξελικτική γραμμή διασπάθηκε σε μεγάλη απόσταση από την περιοχή προέλευσης των προγονικών μορφών.

Βασική προϋπόθεση για να απαντήσουμε στα βιογεωγραφικά ερωτήματα που θέτουν οι ασυνεχείς κατανομές είναι η ικανοποιητική γνώση των φυλογενετικών σχέσεων των υπό εξέταση τάξων.

11. Η ΙΣΤΟΡΙΑ ΤΩΝ ΓΕΝΕΑΛΟΓΙΚΩΝ ΓΡΑΜΜΩΝ

11.1. Ιστορία τόπων και γενεαλογικών γραμμών

Όλα τα γνωρίσματα της ζωής στη Γη, συμπεριλαμβανομένων των κατανομών των ειδών και των ανώτερων τάξεων, έχουν επηρεαστεί από την «ιστορία». Τα χαρακτηριστικά των αρτίγονων οργανισμών έχουν διαμορφωθεί από δύο τύπους γεγονότων κατά το παρελθόν: την **ιστορία του τόπου** και την **ιστορία της γενεαλογικής γραμμής**. Η ιστορία του τόπου είναι η ιστορία της Γης: οι αλλαγές στη γεωγραφία, στη γεωλογία, στο κλίμα και σε άλλα περιβαλλοντικά χαρακτηριστικά, που είναι **«εξωτερικά»** στον οργανισμό ή τις ομάδες οργανισμών που εξετάζουμε κάθε φορά. Η ιστορία μιας γενεαλογικής γραμμής είναι η σειρά των εξελικτικών αλλαγών που έχουν συμβεί στα **«εσωτερικά»** γνωρίσματα ενός τάξου. Αυτές οι αλλαγές είναι κληρονομήσιμα χαρακτηριστικά που προέρχονται ή περιορίζονται από τα χαρακτηριστικά των προγόνων των οργανισμών. Η ιστορία του τόπου επηρεάζει σημαντικά την ιστορία των γενεαλογικών γραμμών, γιατί τα χαρακτηριστικά των παρελθόντων περιβαλλόντων έχουν επηρεάσει την επιβίωση, την κατανομή και τη διαφοροποίηση όλων των γενεαλογικών γραμμών που υπήρξαν σε αυτά τα μέρη. Το αντίστροφο δεν ισχύει τόσο. Οι ιστορίες των γενεαλογικών γραμμών επηρεάζει την ιστορία του τόπου μόνο στο βαθμό που οι δραστηριότητες των συγκεκριμένων οργανισμών τροποποίησαν τα περιβάλλοντα κατά το παρελθόν.

11.2. Η ταξινόμηση της βιοποικιλότητας

Οι άνθρωποι από πολύ παλιά έχουν αναγνωρίσει ότι κάποιοι τύποι οργανισμών είναι περισσότερο όμοιοι μεταξύ τους παρά με άλλους και έχουν προσπαθήσει να αποδώσουν αυτά τα πρότυπα ομοιότητας δίνοντας ονόματα και ταξινομώντας τους οργανισμούς.

Εξελικτική και φαινετική ταξινόμηση

Στο χώρο της επιστήμης, αρχικά (μάλιστα όταν ακόμη πιστευόταν ότι οι οργανισμοί δεν αλλάζουν) εφαρμόστηκε το σύστημα της διωνυμικής ονοματολογίας που αντικατόπτριζε το βαθμό μορφολογικής ομοιότητας. Κατόπιν, μετά τη διατύπωση και επικράτηση της θεωρίας της εξέλιξης, και τη συσσώρευση γνώσεων σχετικά με τα πρότυπα και τις διεργασίες της εξέλιξης, οι βιολόγοι προσπάθησαν να εφαρμόσουν τις λεγόμενες **εξελικτικές ταξινομήσεις**. Σε αυτά τα σχήματα ταξινόμησης έγινε προσπάθεια να απεικονιστούν τα διακλαδισμένα δέντρα προγόνων και απογόνων, έτσι ώστε τα ιεραρχικά τάξα (βασιλεία, φύλα, τάξεις, οικογένειες, γένη και είδη) να αντικατοπτρίζονται τόσο το πρότυπο της καταγωγής από κοινό πρόγονο και ο βαθμός της διαφοροποίησης (απόκλιση). Αυτά τα σχήματα είχαν προβλήματα γιατί αυτά τα δύο γνωρίσματα της εξελικτικής διαδικασίας δεν ακολουθούν πάντοτε τα ίδια πρότυπα και ακόμα σπανιότερα ακολουθούν τους ίδιους ρυθμούς. Η επόμενη προσπάθεια αξιόπιστης ταξινόμησης έγινε με την **αριθμητική (φαινετική) ταξινομική** όπου η ομαδοποίηση των τάξεων σε ιεραρχικές μονάδες βασίστηκε σε ποσοτικές αναλύσεις των φαινοτυπικών τους γνωρισμάτων. Τα αποτελέσματα ήταν κατώτερα των προσδοκιών καθώς η ομαδοποίηση βασιζόταν στην ολική ομοιότητα (δεν γινόταν διάκριση και

αξιολόγηση των χαρακτήρων) και το αποτέλεσμα συχνά επηρεάζοταν από το συγκεκριμένο δείκτη ομοιότητας που χρησιμοποιούταν. Την απάντηση (σε μεγάλο βαθμό) έδωσε η φυλογενετική ταξινόμηση.

Φυλογενετική (κλαδιστική) ταξινόμηση

Η **φυλογενετική (κλαδιστική) ταξινόμηση** είναι μέθοδος αναπαράστασης της εξελικτικής ιστορίας (φυλογένεσης) ενός τάξου που προσδιορίζει τη διακλαδιστική αλληλουχία της διαφοροποίησης μέσω της ανάλυσης των κοινών παράγωγων καταστάσεων των χαρακτήρων. Στην αρχική της μορφή εισήχθη τη δεκαετία του 1950 από το Βίλι Χένιγκ (Willi Hennig), Γερμανό εντομολόγο, και σήμερα θεωρείται ο πιο αξιόπιστος τρόπος ανάλυσης και απεικόνισης των φυλογενετικών σχέσεων των οργανισμών. Η κλαδιστική ανάλυση βασίζεται στην ειδική ομοιότητα, δηλαδή διακρίνει τους χαρακτήρες σε προγονικούς (**πλησιόμορφους**) και παράγωγους (**απόμορφους**). Μόνο οι απόμορφοι χαρακτήρες που μοιράζονται μεταξύ τους κάποια τάξα (**συναπόμορφίες**) χρησιμεύουν στην κατασκευή **κλαδογραμμμάτων** ή φυλογενετικών δέντρων. Κάθε **κλάδος** σε αυτά τα διαγράμματα απαιτείται να είναι **μονοφυλετικός**, δηλαδή κάθε «κλαδί» να περιλαμβάνει όλους τους απογόνους του πιο πρόσφατου κοινού τους προγόνου. Για να αποφασίσουμε την κατεύθυνση της αλλαγής, δηλαδή ποιες καταστάσεις χαρακτήρων είναι απόμορφες και ποιες είναι πλησιόμορφες, συνήθως προσδιορίζουμε (με προσοχή) και κάνουμε συγκρίσεις με κάποια **εξωομάδα**, δηλ. ένα ή περισσότερα τάξα στενά συνδεδεμένα με τον κλάδο που αναλύουμε, αλλά που δεν αποτελούν μέλη του. Η υπόθεση είναι ότι η εξωομάδα μοιράζεται πολλές πλησιόμορφες καταστάσεις με τον πρόγονο του κλάδου.

Περιορισμοί της φυλογενετικής συστηματικής

Παρά τις παραπάνω προόδους που βοηθούν τους βιογεωγράφους στην προσπάθειά τους να «αναπαραστήσουν» τις ιστορίες κατανομής των οργανισμών, είναι απαραίτητο να κατανοηθούν οι περιορισμοί της κλαδιστικής ταξινόμησης. Πρώτα, από όλα ένα κλαδόγραμμα είναι μία υπόθεση σχετικά με τις φυλογενετικές σχέσεις. Είναι αξιόπιστο στο βαθμό που είναι αξιόπιστες οι υποθέσεις, τα δεδομένα και οι αναλυτικές μέθοδοι κατασκευής του. Δεύτερον, η κλαδιστική μέθοδος προϋποθέτει διακλαδισμένο και όχι «δικτυωτό» πρότυπο εξελικτικής διαφοροποίησης. Αν και αυτό είναι σωστό πολύ συχνά, για κάποιους οργανισμούς (όπως τα φυτά) ο υβριδισμός είναι κοινός. Ένα τελευταίο πρόβλημα αφορά την ερμηνεία των κλαδογραμμμάτων σε ένα ιστορικό πλαίσιο. Τα περισσότερα κλαδογράμματα περιλαμβάνουν αρτίγονους οργανισμούς. Σε αυτά απεικονίζονται γεγονότα ειδογένεσης αλλά όχι και εξαφάνισεων. Επομένως, είναι πιθανό, ένα κλαδόγραμμα να αποτελεί μια υπεραπλουστευμένη απεικόνιση του προτύπου της εξέλιξης από την οποία απουσιάζουν γεγονότα ειδογένεσης και εξαφάνισης που δεν εντοπίστηκαν.

11.3. Το αρχείο των απολιθωμάτων

Το επιχείρημα της «αναπαράστασης» των εξελικτικών ιστοριών των οργανισμών έχει αναληφθεί από δύο «κατηγορίες» επιστημόνων. Τους συστηματικούς (ταξινομους) (όπως είδαμε) και τους παλαιοντολόγους και

παλαιοβιολόγους που μελετούν τις εξελικτικές ιστορίες απευθείας από το αρχείο των απολιθωμάτων. Τα **απολιθώματα**, τα διατηρημένα υπολείμματα οργανισμών που έζησαν σε διάφορους περιόδους κατά το παρελθόν, παρέχουν τις πιο άμεσες ενδείξεις υπέρ της εξέλιξης.

Περιορισμοί και προβλήματα του αρχείου των απολιθωμάτων

Δυστυχώς, και το αρχείο των απολιθωμάτων έχει αρκετά προβλήματα. Το αρχείο είναι ασυμπλήρωτο και η ερμηνεία του είναι δύσκολη. Υπάρχουν αρκετές αβεβαιότητες στη χρονολόγηση των απολιθωμάτων, στην ένταξή τους σε ταξινομικές ομάδες καθώς και στην αναπαράσταση των παλαιο-περιβαλλόντων.

Μόνο ένα μικρό κλάσμα όλων των οργανισμών και των ειδών που έχουν ζήσει στη Γη βρίσκονται ως απολιθώματα. Η **ταφονομία**, κλάδος της παλαιοντολογίας, ασχολείται με την μελέτη των διεργασιών και των προϋποθέσεων απολίθωσης. Ζώα χωρίς σκληρούς ιστούς και φυτά που από τα κυτταρικά τους τοιχώματα απουσιάζουν συγκεκριμένες χημικές ουσίες, αντιπροσωπεύονται δυσανάλογα λίγο στο αρχείο των απολιθωμάτων καθώς αποσυντίθενται εύκολα και γρήγορα. Επίσης, πολλά από τα σχηματισμένα απολιθώματα καταστρέφονται από τη διάβρωση και τις τεκτονικές διεργασίες, ενώ κάποια άλλα είναι μη προσβάσιμα καθώς βρίσκονται σε βαθιά στρώματα. Το σχετικά πρόσφατο αρχείο των απολιθωμάτων είναι περισσότερο πλήρες και γι' αυτό γνωρίζουμε τόσα για τους οργανισμούς και το περιβάλλον τους κατά το Πλειστόκαινο.

Ακόμη και εάν οι οργανισμοί έχουν απολιθωθεί και τα απολιθώματά τους έχουν βρεθεί, παραμένουν τα προβλήματα ερμηνείας. Τα περισσότερα απολιθώματα αποτίθενται κάτω από το νερό και διατηρούνται στα ιζήματα. Μπορεί όμως οι οργανισμοί, αφού πεθάνουν και πριν απολιθωθούν, να έχουν παρασυρθεί μακριά εξαιτίας του ανέμου ή των ρευμάτων του νερού. Ως αποτέλεσμα μπορεί να συνυπάρχουν στα ίδια ιζήματα είδη που δεν βρίσκονταν στις ίδιες κοινότητες.

Η βιογεωγραφική σημασία των απολιθωμάτων

Παρά αυτούς τους περιορισμούς, οι πληροφορίες για τη ζωή στη Γη μπορούν να αποκτηθούν καλύτερα ή μόνο από τα απολιθώματα. Μόνο τα απολιθώματα καταγράφουν με βεβαιότητα τα είδη των οργανισμών που υπήρξαν σε συγκεκριμένες περιόδους και περιοχές κατά το παρελθόν. Τα απολιθώματα παρέχουν τις ηλικίες όταν διαφορετικές ταξινομικές γραμμές έζησαν και υπήρξαν σε συγκεκριμένες περιοχές. Εξαιτίας της ασυμπλήρωτης φύσης του αρχείου, οι οργανισμοί μπορεί να ήταν παρόντες για άγνωστο χρόνο πριν διατηρηθούν τα γνωστά τους απολιθώματα. Τα απολιθώματα τεκμηριώνουν τμήμα της τεράστιας ποικιλότητας της προϊστορικής ζωής και κάποια από τα σημαντικότερα γεγονότα της ιστορίας των γενεαλογικών γραμμών: ειδογενέσεις και διαφοροποιήσεις, διευρύνσεις και συρρικνώσεις των κατανομών, καθώς και εξαφανίσεις.

Συγκεκριμένα, δίνουν πληροφορίες για τα γνωρίσματα παλιότερων αντιπροσώπων ή και προγονικών μορφών της γραμμής. Επίσης, μπορούν να χρονολογηθούν και να δώσουν σχετικά ακριβή πληροφορία για το πότε έζησαν στη Γη αντιπρόσωποι συγκεκριμένων γενεαλογικών γραμμών. Αυτή η χρονολόγηση βοηθά στη βαθμονόμηση των κλαδογραμμάτων με μονάδες πραγματικού και όχι σχετικού χρόνου.

Επίσης, τεκμηριώνουν τις τοποθεσίες όπου υπήρχαν παλιότερα οι οργανισμοί δίνοντας απαντήσεις σε βιογεωγραφικούς γρίφους (π.χ. αρκετές

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

ενδημικές μορφές είναι υπολείμματα πολύ πιο ποικίλων και ευρέως εξαπλωμένων γενεαλογικών γραμμών). Βέβαια, πρέπει να έχουμε υπόψη ότι τα περιβάλλοντα μπορεί να ήταν πολύ διαφορετικά απ' ό,τι σήμερα. Τα απολιθώματα μαζί με άλλα υλικά που έχουν διατηρηθεί μαζί τους προσφέρουν ανεκτίμητη πληροφορία για τη φύση (κλίμα, βλάστηση, βιοτικές κοινότητες, τοπίο) παλαιότερων περιβαλλόντων. Ίσως τα πιο πληροφοριακά για την **παλαιοοικολογία** απολιθώματα είναι αυτά που συγκροτούν συναθροίσεις καταστροφικών θανάτων.

12. Η ΑΝΑΣΥΝΘΕΣΗ ΤΩΝ ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΚΩΝ ΙΣΤΟΡΙΩΝ

12.1. Πρώτες προσπάθειες: ο προσδιορισμός των κέντρων προέλευσης

Παραδοσιακά, ο στόχος της ιστορικής βιογεωγραφίας είναι η ανάπτυξη και αξιολόγηση υποθέσεων σχετικά με το πώς αλλάζουν οι κατανομές των οργανισμών καθώς ξεδιπλώνονται πάνω στη μεταβαλλόμενη επιφάνεια της Γης οι εξελικτικές ιστορίες των γενεαλογικών γραμμών. Επακόλουθη προσπάθεια είναι η ανάπτυξη υποθέσεων σχετικά με την ιστορία της Γης βασισμένες στις γεωγραφικές κατανομές των οργανισμών.

Από νωρίς οι βιογεωγράφοι συνειδητοποίησαν ότι οι κατανομές των οργανισμών αλλάζουν και αυτό οδήγησε σε προσπάθειες προσδιορισμού των **κέντρων προέλευσης** κάθε τάξου. Δύο γενικά ερωτήματα υποκίνησαν την αναζήτηση των κέντρων προέλευσης: (1) εάν συγκεκριμένες γεωγραφικές περιοχές ήταν λίκνα για την εξέλιξη νέων ειδών οργανισμών και για τα χαρακτηριστικά γνωρίσματα που επέτρεψαν στις γενεαλογικές γραμμές να είναι πετυχημένες, (2) πώς έχουν συσταθεί οι πανίδες και οι χλωρίδες (από πού ξεκίνησαν τα τάξα, ποιες οδούς ακολούθησαν και ποιοι παράγοντες επηρέασαν τα πρότυπα ενδημιισμού, προβινοσιαλισμού και ασυνέχειας).

Αρχικά αναπτύχθηκαν απλοί κανόνες και κριτήρια για τον προσδιορισμό των κέντρων ενδημιισμού (π.χ. η τοποθεσία με τον μεγαλύτερο αριθμό ειδών, η περιοχή με τις μεγαλύτερες πληθυσμιακές πυκνότητες, κλπ). Αργότερα όμως έγινε επανεκτίμηση αυτών των κριτηρίων και αποδείχθηκε ότι δεν μπορούν να οδηγήσουν με αξιόπιστο τρόπο (εκτός από ελάχιστες εξαιρέσεις) στον προσδιορισμό κέντρων ενδημιισμού. Σήμερα, υπάρχουν πολύ καλύτερες μέθοδοι και δεδομένα στην προσπάθεια «δυναμικής» ανασύνθεσης των βιογεωγραφικών ιστοριών που καθιστούν περιττά και αποπροσανατολιστικά τα ερωτήματα σχετικά με τα κέντρα προέλευσης.

12.2. Πανβιογεωγραφία και βικαριανιστική βιογεωγραφία

Η πανβιογεωγραφία του Croizat

Ο αρκετά ιδιόρρυθμος και μοναχικός Γάλλος Λεόν Κρουαζά (Leon Croizat), συγκεντρώνοντας και συγκρίνοντας δεδομένα ασυνεχών κατανομών απ' όλον τον κόσμο, ανέπτυξε μια προσέγγιση που την ονόμασε **πανβιογεωγραφία**. Υποστήριζε ότι κάθε πρότυπο πολλαπλών ασυνεχειών αντικατόπτριζε τον κατακερματισμό των πανίδων και χλωρίδων που υπήρχαν αρχικά τις διασυνδεδεμένες περιοχές. Σχεδίασε σε χάρτες τις εξαπλώσεις των στενά ενδημικών ειδών και κατόπιν σχεδίασε γραμμές, τις **ατραπούς** (ή **ίχνη**), που συνέδεαν τις κατανομές των πιο στενά συνδεδεμένων τάξων. Στη συνέχεια έβαζε το ένα χάρτη πάνω στον άλλο και παρατηρούσε το πώς συνέπιπταν τα ίχνη. Ονόμασε αυτά τα ίχνη σύμπτωσης, πολλαπλά ή **γενικευμένα ίχνη**. Υποστήριζε ότι αυτά τα ίχνη υποδεικνύουν ιστορικές συνδέσεις, δηλ. μονοπάτια που ακολουθήθηκαν από τα απομονωμένα τμήματα άλλοτε συνεχών πανίδων και χλωρίδων. Η πανβιογεωγραφία δεν απαιτεί να είναι γνωστή η φυλογένεση των εξεταζόμενων τάξων. Σήμερα, η μέθοδος της πανβιογεωγραφίας βρίσκεται στο περιθώριο καθώς αρκετές από τις υποθέσεις του Croizat, ήταν μη-ρεαλιστικές (π.χ. υπέθετε ότι η διασπορά μπορεί να είναι μόνο συνεχής στο χώρο και το χρόνο) αλλά και γιατί δεν είχε στιβαρή συστηματική και

φυλογενετική θεμελίωση. Παρόλα αυτά η συνεισφορά του ήταν σημαντική καθώς υπογράμμισε την ανάγκη χρήσης τυποποιημένων μεθόδων και γιατί δεν επικεντρώθηκε στη μελέτη μόνο ενός τάξου.

Ο κανόνας της προοδευτικής αντικατάστασης

Ο Χένιγκ προσπάθησε να ενσωματώσει τη σχέση φυλογένεσης και βιογεωγραφίας στο λεγόμενο **κανόνα της προοδευτικής αντικατάστασης**. Η βασική ιδέα είναι ότι η πρωτόγονη (προγονική) μορφή παραμένει στο κέντρο προέλευσης, ενώ οι παράγωγες μορφές βρίσκονται σε μεγαλύτερες αποστάσεις από το κέντρο προέλευσης. Σήμερα βέβαια υπάρχουν πολλά παραδείγματα (ζωντανά απολιθώματα, παλαιονδημικά είδη σε απομονωμένες τοποθεσίες) που υποδεικνύουν ότι ο κανόνας δεν έχει γενική ισχύ. Πάντως, η σημαντική συνεισφορά του Χένιγκ ήταν η χρησιμοποίηση της φυλογενετικής πληροφορίας σε μελέτες της βιογεωγραφικής ιστορίας.

Βικαριανιστική βιογεωγραφία

Η βικαριανιστική βιογεωγραφία είναι κλάδος της ιστορικής βιογεωγραφίας που επιχειρεί να ανασυνθέσει τα ιστορικά γεγονότα που οδήγησαν στα πρότυπα κατανομής που παρατηρούμε. Βασίζεται στην υπόθεση ότι αυτά τα πρότυπα είναι αποτέλεσμα γεγονότων κατάτμησης περιοχών (βικαριανιστικά γεγονότα) και όχι διασποράς σε μεγάλες αποστάσεις.

Συχνά είναι δύσκολο με βάση τις σημερινές κατανομές να αποφασίσουμε εάν κάποιο φράγμα προϋπήρχε ή όχι γεγονότων διασποράς, και ακόμη περισσότερο να προσδιορίσουμε την κατεύθυνση της μετανάστευσης ή την αλληλουχία σχηματισμού του φράγματος. Εάν όμως οι οργανισμοί κατοικούν σε τρεις ή περισσότερες μη συνδεδεμένες περιοχές, μπορούν να χρησιμοποιηθούν οι τεχνικές της κλαδιστικής ανάλυσης για να προσδιοριστεί η αλληλουχία διακλάδωσης της γενεαλογικής γραμμής. Εάν υποθέσουμε ότι τα γεγονότα ειδογένεσης σε μία γενεαλογική γραμμή προκλήθηκαν από γεωγραφική απομόνωση, τότε οι φυλογενετικές σχέσεις σε αυτή τη γενεαλογική γραμμή υποδεικνύουν τους σχετικούς χρόνους των αρχικών χωρικών διαχωρισμών των ομάδων που τώρα εμφανίζουν ασυνεχή κατανομή. Εάν υποθέσουμε επιπλέον ότι αυτοί οι παλιοί γεωγραφικοί διαχωρισμοί έχουν διατηρηθεί και αντικατοπτρίζονται στις σημερινές κατανομές των ειδών της γενεαλογικής γραμμής, τότε η κλαδιστική φυλογένεση παρέχει όχι μόνο φυλογενετικές υποθέσεις σχετικά με τις ιστορικές σχέσεις προγόνου-απογόνου μεταξύ των τάξων, αλλά επίσης και βιογεωγραφικές υποθέσεις σχετικά με τις ιστορικές σχέσεις μεταξύ των γεωγραφικών τοποθεσιών. Οι φυλογενετικές και βιογεωγραφικές ανασυνθέσεις είναι υποθέσεις σχετικά με την ιστορική διακλάδωση μιας ταξινομικής γενεαλογικής γραμμής στο χώρο και το χρόνο. Η βιογεωγραφική ανασύνθεση ονομάζεται **κλαδόγραμμα περιοχών**.

Οι εμπνευστές αυτής της μεθόδου (Nelson G, Platnick N., Rosen D), υποστηρίζουν ότι οι βικαριανιστικές υποθέσεις είναι πιο ελέγξιμες και πιθανές από τις υποθέσεις διασποράς καθώς: (1) προϋποθέτουν λιγότερα «βήματα» (και όχι μη ελέγξιμα επαναλαμβανόμενα γεγονότα εποίκισμού και εξαφανίσεων), (2) μπορούν να ελεγχθούν και να απορριφθούν εάν δεν είναι σύμφωνες με κλιματικά, γεωλογικά και παλαιοντολογικά δεδομένα, (3) μπορούν να υποστηριχθούν εάν και άλλα τάξα εμφανίζουν παρόμοια πρότυπα ενδημισμού και κατανομής.

Όμως, η βικαριανιστική βιογεωγραφία στην προσπάθεια για αναλυτική ακρίβεια κάνει ορισμένες εξαιρετικά περιοριστικές και μη-ρεαλιστικές υποθέσεις, όπως ότι: (1) όλα τα φαινόμενα ειδογένεσης οφείλονται σε γεωγραφική απομόνωση, (2) η διασπορά μεγάλων αποστάσεων δεν συμβαίνει (ή τουλάχιστον δεν μπορεί να ενσωματωθεί στο κλαδιστικό/βικαριανιστικό πλαίσιο), (3) η γεωγραφική απομόνωση που παράγεται από παρελθόντα γεγονότα ειδογένεσης διατηρείται στις χωρικές διαμορφώσεις των σύγχρονων γεωγραφικών εξαπλώσεων. Αυτές οι υποθέσεις είναι τόσο περιοριστικές που «παραβιάζονται» από πολλούς τύπους οργανισμών σε πολλές γεωγραφικές περιοχές, ενώ παράλληλα οδήγησαν την ιστορική βιογεωγραφία σε μία περίοδο έντονων αντιπαραθέσεων.

12.3. Σύγχρονη ιστορική βιογεωγραφία

Προσεγγίσεις

Τα τελευταία 15-20 χρόνια η βικαριανιστική βιογεωγραφία έχει αντικατασταθεί από μία ευρύτερη προσέγγιση που υπόσχεται αποτελεσματικότερες προσπάθειες ανασύνθεσης των βιογεωγραφικών ιστοριών. Αυτό αντικατοπτρίζεται στον αυτοπροσδιορισμό του έργου των σύγχρονων ιστορικών βιογεωγράφων ως **φυλογεωγραφία**, **κλαδιστική βιογεωγραφία** ή απλά **ιστορική βιογεωγραφία**. Οι περισσότερες σύγχρονες έρευνες διατηρούν τρία βασικά στοιχεία της βικαριανιστικής βιογεωγραφίας: (1) την έμφαση στην ακριβή λογική και έλεγχο των υποθέσεων, (2) τη στενή σχέση με τη φυλογενετική συστηματική, (3) τη χρήση των κλαδογραμμάτων περιοχών. Αποκλίνουν όμως καθώς: (1) ενσωματώνουν περισσότερους τύπους δεδομένων (απολιθώματα και γεωλογικές ενδείξεις, μοριακά δεδομένα με στόχο την απόλυτη χρονολόγηση), (2) χρησιμοποιούν ευρύτερο φάσμα υποθέσεων και μηχανισμών (π.χ. διασπορά μεγάλων αποστάσεων), (3) διερευνούν εξονυχιστικά την εφαρμογή, την αποτελεσματικότητα, την πιστότητα και τη δυναμική ερμηνείας των κλαδιστικών τεχνικών.

Όσον αφορά το τελευταίο, η έρευνα έχει πάρει δύο εντελώς διαφορετικές κατευθύνσεις:

(1) Μερικοί ερευνητές υποστηρίζουν ότι ένα κλαδόγραμμα περιοχών αποτελεί μία υπόθεση για τις ιστορικές σχέσεις μεταξύ των περιοχών. Λέχονται ότι υπάρχει ακριβής αναλογία μεταξύ του φυλογενετικού κλαδογράμματος (που χρησιμοποιεί τις αλλαγές σε πολλούς διαφορετικούς χαρακτήρες για να ανασυνθέσει τη ιστορία διακλαδώσεων μίας γενεαλογικής γραμμής που κατάγεται από ένα κοινό πρόγονο), και του κλαδογράμματος περιοχών (που χρησιμοποιεί τις κατανομές των διαφορετικών γενεαλογικών γραμμών ως «χαρακτήρες» για να φτιάξει ένα διακλαδούμενο διάγραμμα που απεικονίζει τις υποτιθέμενες ιεραρχικές ιστορικές σχέσεις μεταξύ των περιοχών). Αυτό το κλαδόγραμμα περιοχών ή **συναινετικό κλαδόγραμμα περιοχών**, είναι μία σαφής υπόθεση σχετικά με τις ιστορικές συνδέσεις και τις βιοτικές ανταλλαγές μεταξύ των περιοχών. Αυτή όμως η αναλογία είναι αμφισβητήσιμη. Στην κλαδογενετική εξέλιξη κάποιος τύπος οργανισμού (πρόγονος) μετατρέπεται σε άλλους τύπους (τους απογόνους του) μέσω μίας αλληλουχίας αλλαγών των χαρακτηριστικών του. Αλλά οι περιοχές δεν μετατρέπονται και δεν διασπώνται με κάποιο απλό πρότυπο διακλαδώσεων του φυσικού περιβάλλοντος ή των κατανομών των οργανισμών. Επιπλέον, οι υποθέσεις

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

της κλαδιστικής (δηλ. ότι είναι σπάνιες οι αναστροφές και η ανεξάρτητη εξέλιξη των καταστάσεων των χαρακτήρων) δεν ισχύουν για τις περιοχές. Ενώ κάθε μέρος στη Γη έχει υποστεί μοναδική και σύνθετη αλληλουχία γεωλογικών και περιβαλλοντικών αλλαγών, ανάλογων κατά κάποιο τρόπο των εξελικτικών αλλαγών σε ένα τάξον, οι κατανομές των οργανισμών που ζουν εκεί μπορεί να μεταβάλλονται συνεχώς, με κάθε αλλαγή να σβήνει παρά να προσθέτει στο αρχείο των προηγούμενων αλλαγών (π.χ. παγετώδεις – μεσοπαγετώδεις κύκλοι κατά το Πλειστόκαινο).

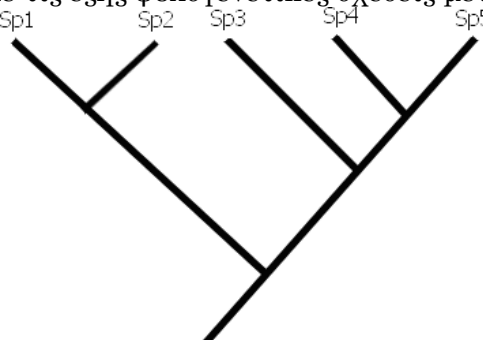
(2) Αρκετοί ερευνητές χρησιμοποιούν τα κλαδογράμματα περιοχών για να απεικονίσουν απλώς τις κατανομές των τάξων στους κλάδους. Σε αυτήν την περίπτωση το κλαδόγραμμα κατασκευάζεται χρησιμοποιώντας τις γνωστές τεχνικές της κλαδιστικής ανάλυσης, και κατόπιν αποτυπώνονται σε αυτό οι γεωγραφικές κατανομές των τάξων. Μερικές φορές παραλείπονται τα ονόματα των τάξων, έτσι ώστε να απεικονίζεται μόνο η σχέση μεταξύ του φυλογενετικού δέντρου και των περιοχών όπου υπάρχουν τα τάξα. Ένα τέτοιο διάγραμμα παρέχει εποπτική αναπαράσταση των σχέσεων μεταξύ των περιοχών που κατοικούνται από συγγενικά τάξα, αλλά δεν πρέπει να θεωρείται απαραίτητα ως βιογεωγραφική ανασύνθεση. Μερικές φορές παρέχει αρκετή πληροφορία για να υποτεθεί μία σαφής αλληλουχία ιστορικών ανταλλαγών και γεγονότων απομόνωσης (ειδογένεσης).

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

ΜΙΑ ΜΕΘΟΔΟΣ ΑΝΑΛΥΣΗΣ ΙΣΤΟΡΙΚΗΣ ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑΣ

Τεχνική προσδιορισμού κλαδογράμματος περιοχών από τις φυλογενετικές σχέσεις οργανισμών σύμφωνα με τη μέθοδο BPA (Brooks Parsimony Analysis - ανάλυση φειδωλότητας κατά Μπρουκς).

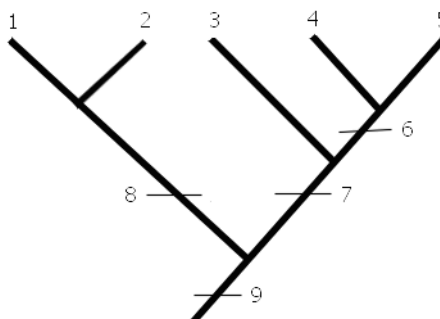
Έστω ότι γνωρίζουμε τις εξής φυλογενετικές σχέσεις μεταξύ των ειδών:



Τα είδη αυτά εξαπλώνονται ως εξής:

Είδος	Περιοχή εξάπλωσης
Sp1	Ευρασία
Sp2	Βόρειος Αμερική
Sp3	Αυστραλία
Sp4	Νότιος Αμερική
Sp5	Αφρική

Δίνουμε αρίθμηση (κωδικούς) σε όλα τα είδη και τους εσωτερικούς κλάδους:



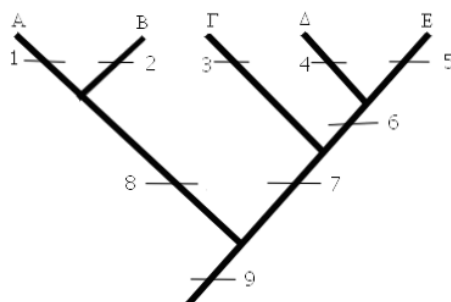
Κατόπιν κατασκευάζουμε πίνακα με τους κωδικούς των ειδών σύμφωνα με το σύστημα δυαδικής κωδικοποίησης (0 = απουσία, 1 = παρουσία), χρησιμοποιώντας ως στήλες («χαρακτήρες») τους παραπάνω αριθμούς:

Είδος	Δυαδικός κώδικας
Sp1	10000011
Sp2	01000011
Sp3	001000101
Sp4	000101101
Sp5	000011101

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

Από τον πίνακα αυτόν, αντικαθιστώντας τα είδη με τις περιοχές εξάπλωσής τους, κατασκευάζουμε κλαδόγραμμα των περιοχών:

Περιοχή Εξάπλωσης	Δυαδικός κώδικας
A: Ευρασία	10000011
B: Βόρειος Αμερική	01000011
Γ: Αυστραλία	001000101
Δ: Νότιος Αμερική	000101101
E: Αφρική	000011101

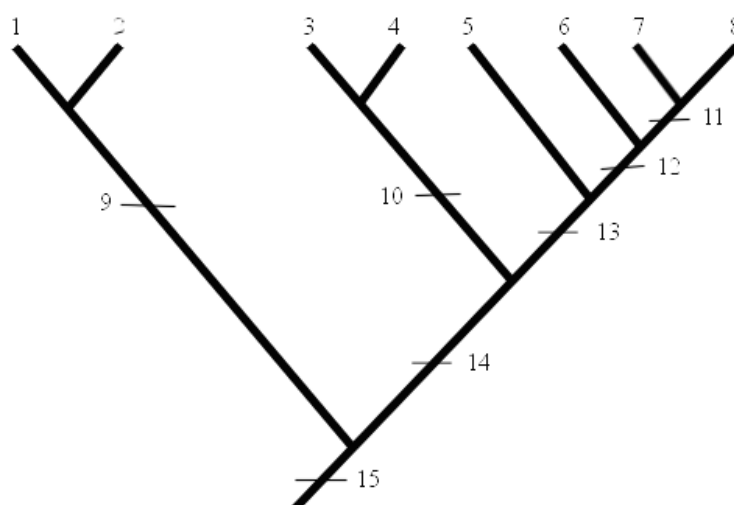


Το κλαδόγραμμα αυτό αποτελεί υπόθεση για τις πιθανές σχέσεις των περιοχών, την οποία μπορούμε να συγκρίνουμε με δεδομένα από άλλες πηγές (γεωλογία, παλαιογεωγραφία, άλλα τάξα κλπ.).

Προβλήματα:

1. Περισσότερα από ένα είδη σε μία περιοχή εξάπλωσης.

Έστω ότι έχω τις παρακάτω φυλογενετικές σχέσεις μεταξύ των ειδών 1-8:

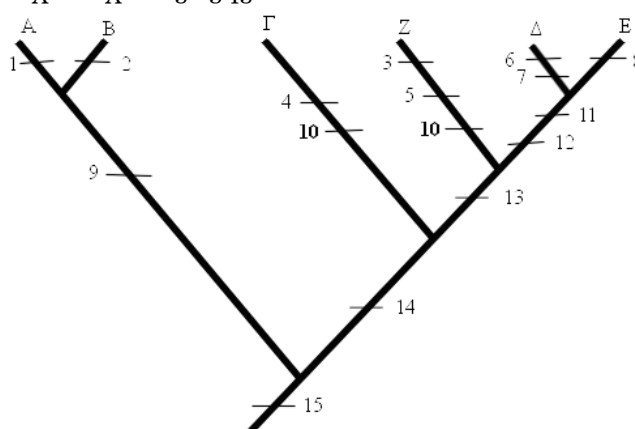


ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

Ο πίνακας με τις περιοχές εξάπλωσης έχει ως εξής (τα είδη 3 και 5 εξαπλώνονται και τα δύο στην Ινδο-Μαλαισία):

Περιοχή Εξάπλωσης	Δυαδικός κώδικας
A: Ευρασία	100000001000001
B: Βόρειος Αμερική	010000001000001
Γ: Αυστραλία	000100000100011
Δ: Νότιος Αμερική	000001100011111
E: Αφρική	000000010011111
Z: Ινδο-Μαλαισία	001010000100111

Το κλαδόγραμμα περιοχών έχει ως εξής:



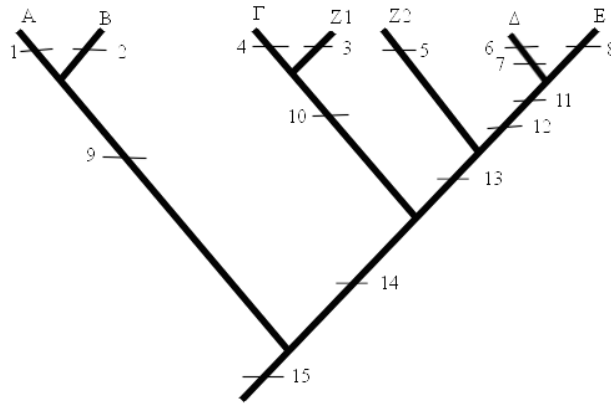
Ο χαρακτήρας 10 εμφανίζεται δύο φορές σε διαφορετικούς κλάδους (ομοπλασία).

Στην περίπτωση αυτή διπλασιάζω την περιοχή Z και την κωδικοποιώ ξεχωριστά για το είδος 3 και το είδος 5:

Περιοχή Εξάπλωσης	Δυαδικός κώδικας
A: Ευρασία	100000001000001
B: Βόρειος Αμερική	010000001000001
Γ: Αυστραλία	000100000100011
Δ: Νότιος Αμερική	000001100011111
E: Αφρική	000000010011111
Z1: Ινδο-Μαλαισία	001000000100111
Z2: Ινδο-Μαλαισία	000010000000111

Το νέο κλαδόγραμμα περιοχών δεν εμφανίζει ομοπλασία:

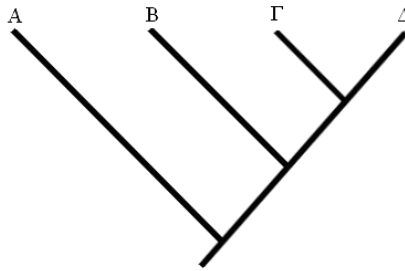
ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ



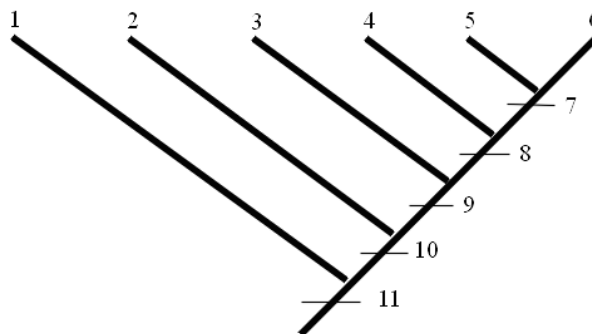
Άρα η Ινδο-Μαλαισία δεν συμπεριφέρεται ως μία περιοχή (οι δυνατές ερμηνείες εξαρτώνται από συμπληρωματικά δεδομένα, π.χ. γεωλογικά, δεδομένα από άλλα τάξα, διασπορά κλπ.).

Υπάρχει όμως περίπτωση το κλαδόγραμμα περιοχών να μην εμφανίζει ομοπλασία, αλλά και πάλι να είναι προβληματικό (π.χ. έρχεται σε αντίθεση με τα γεωλογικά δεδομένα ή δεν αντανακλά επακριβώς τις φυλογενετικές σχέσεις των ειδών).

Έστω ότι έχουμε το εξής κλαδόγραμμα περιοχών (από γεωλογικά δεδομένα):



και τις εξής φυλογενετικές σχέσεις μεταξύ των ειδών 1-6:

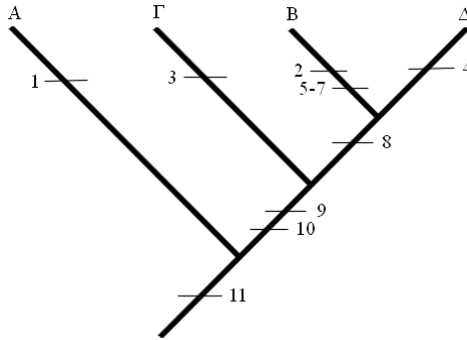


με τις εξής εξαπλώσεις:

Περιοχή Εξάπλωσης		Διαδικός κώδικας
A	1	1000000001
B	2, 5, 6	0100111111
Γ	3	0010000011
Δ	4	0001000111

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

Το κλαδόγραμμα περιοχών που προκύπτει έχει ως εξής:

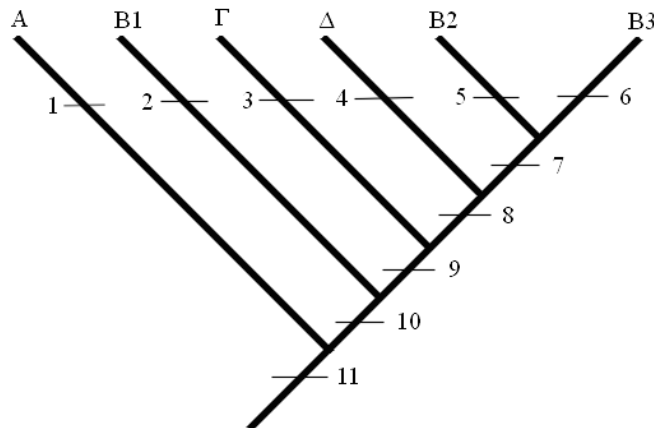


Το κλαδόγραμμα αυτό δεν εμφανίζει ομοπλασία, αλλά δεν συμφωνεί με το γνωστό κλαδόγραμμα των περιοχών (η Δ εμφανίζεται πιο συγγενική με τη Β απ' ό,τι με τη Γ).

Φυσικά, στις περισσότερες περιπτώσεις δεν γνωρίζουμε το πραγματικό κλαδόγραμμα των περιοχών (αυτό αναζητούμε άλλωστε). Πώς αναγνωρίζουμε λοιπόν ότι υπάρχει πρόβλημα; Αν παρατηρήσουμε τις φυλογενετικές σχέσεις των ειδών στο κλαδόγραμμα αυτό θα δούμε ότι αυτές δεν συμφωνούν με τις πραγματικές (π.χ. το είδος 2 εμφανίζεται μετά το 8). Άρα και εδώ πρέπει να διασπάσουμε την περιοχή Β σε τρεις, μία για κάθε είδος:

Περιοχή Εξάπλωσης		Δυαδικός κώδικας
A	1	1000000001
B1	2	0100000011
Γ	3	0010000111
Δ	4	0001000111
B2	5	0000101111
B3	6	0000011111

Το κλαδόγραμμα περιοχών δεν εμφανίζει πλέον προβλήματα. Μάλιστα, εφόσον οι περιοχές B2 και B3 αποτελούν μονοφυλετικό κλάδο, μπορούμε να τις ενοποιήσουμε σε μία.

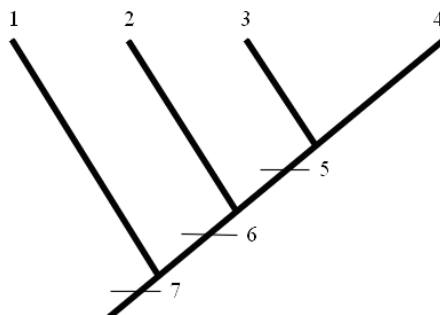


ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

2. Ευρέως εξαπλωμένα είδη.

Σε πολλές περιπτώσεις κάποια είδη υπάρχουν σε περισσότερες από μια περιοχές. Τότε είναι πάλι δυνατόν να εμφανισθούν προβλήματα στην ανάλυση.

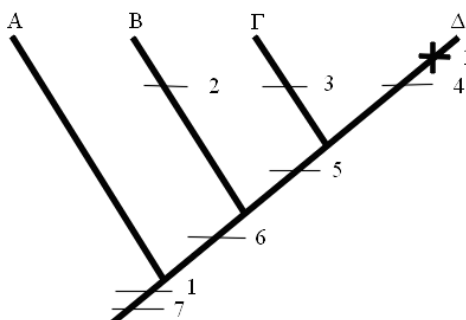
Έστω ότι έχουμε τις εξής φυλογενετικές σχέσεις των ειδών 1-4:



και τις εξής εξαπλώσεις:

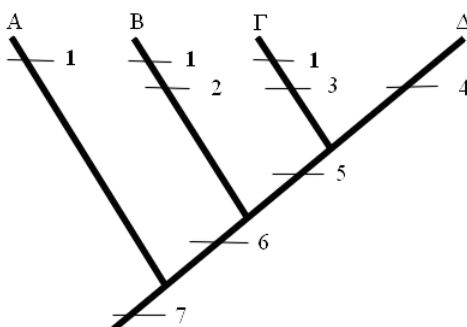
Περιοχή Εξάπλωσης	Είδος	Δυαδικός κώδικας
A	1	1000001
B	1, 2	1100011
Γ	1, 3	1010111
Δ	4	0001111

Το κλαδόγραμμα περιοχών που προκύπτει έχει ως εξής:



(ο σταυρός σημαίνει εξαφάνιση του είδους 1 από την περιοχή Δ)

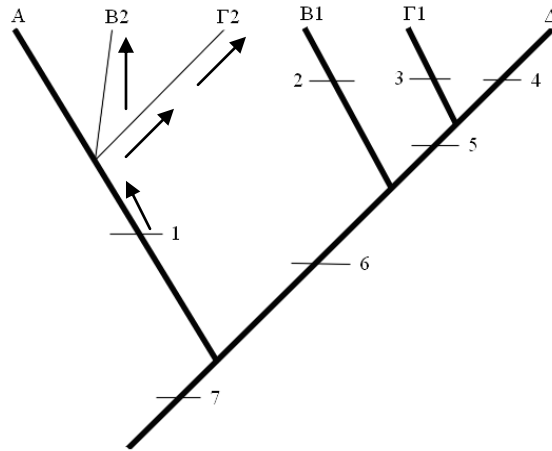
Η, αν ο αλγόριθμός μας δεν επιτρέπει αναστροφές:



Στην πρώτη περίπτωση, υπάρχει ασυμβατότητα με τα φυλογενετικά μας δεδομένα (το είδος 1 εμφανίζεται ως προγονικό των υπολοίπων, ενώ αποτελεί τον αδελφό κλάδο τους). Στη δεύτερη περίπτωση, υποθέτουμε διασπορά του είδους 1 στις περιοχές B και Γ. Επειδή, όμως, σε ορισμένες περιπτώσεις η εξαφάνιση μπορεί να αποτελεί προτιμότερη

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

ερμηνεία από τη διασπορά, ακολουθούμε και πάλι τη στρατηγική του χωρισμού των προβληματικών περιοχών (εδώ της Β και Γ), οπότε παίρνουμε το εξής κλαδόγραμμα περιοχών:

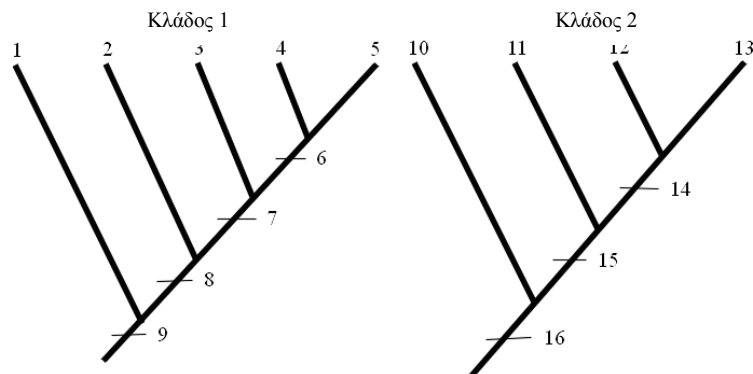


Πράγματι η διασπορά του είδους 1 στις περιοχές Β2 και Γ2 είναι η πιθανότερη εκδοχή.

3. Ελλείποντα είδη.

Σε πολλές περιπτώσεις είναι δυνατόν να λείπουν είδη από κάποιες περιοχές. Αυτό έχει νόημα όταν αναλύουμε περισσότερους από έναν κλάδους οργανισμών.

Έστω οι εξής φυλογενετικές σχέσεις μέσα στους κλάδους 1 και 2:

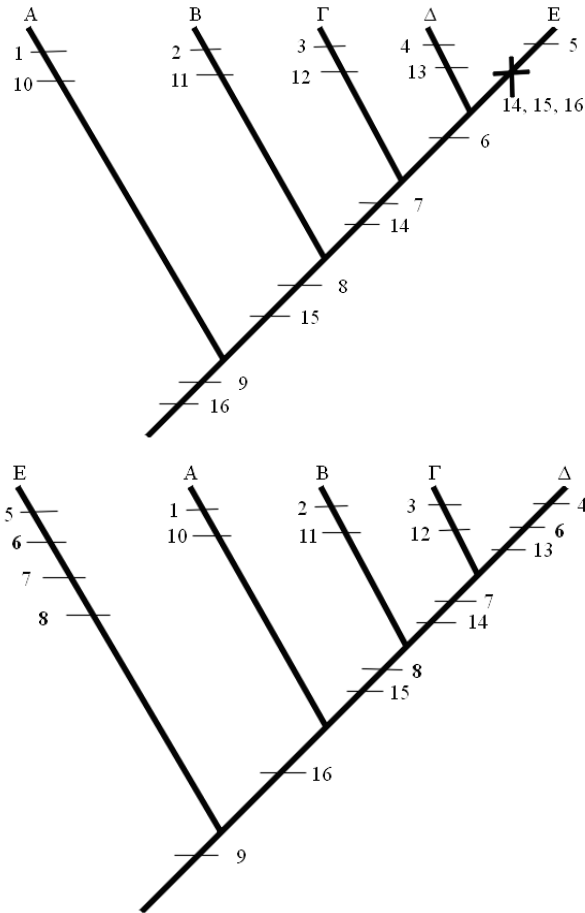


Οι εξαπλώσεις των ειδών έχουν ως εξής (η κωδικοποίηση γίνεται ενιαία και για τους δύο κλάδους, θεωρώντας κάθε εσωτερικό κλάδο ως ξεχωριστό χαρακτήρα):

Περιοχή Εξάπλωσης	Είδος	Δυαδικός κώδικας
A	1, 10	1000000011000001
B	2, 11	0100000110100011
Γ	3, 12	0010001110010111
Δ	4, 13	0001011110001111
E	5	0000111110000000

Υπάρχουν δύο εξίσου φειδωλά κλαδογράμματα περιοχών:

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ



Το πρώτο κλαδόγραμμα απαιτεί την εξαφάνιση του κλάδου 2 από την περιοχή E, ενώ το δεύτερο την παράλληλη διασπορά των προγονικών ειδών 7, 8 και 6 στην περιοχή E, με το 6 να δίνει το αρτίγονο είδος 5. Τα δύο κλαδογράμματα απεικονίζουν διαφορετικές σχέσεις μεταξύ των περιοχών και επιπλέον το δεύτερο κλαδόγραμμα δεν αντανακλά σωστά τις φυλογενετικές σχέσεις μεταξύ των ειδών.

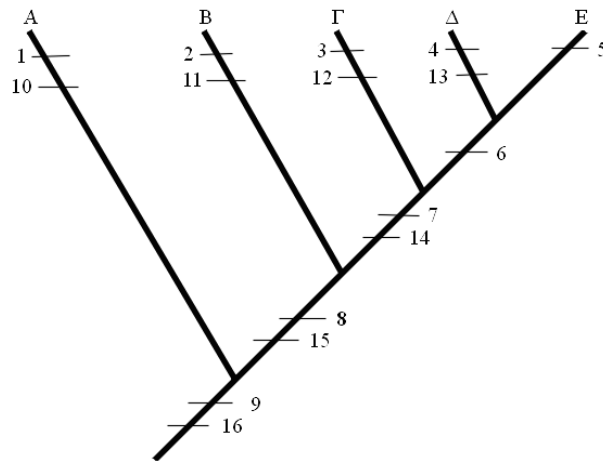
Στην περίπτωση αυτή υπάρχει το πρόβλημα ότι η απουσία αντιπροσώπου του κλάδου 2 από την περιοχή E κωδικοποιείται ως 0, δηλαδή ως να έλειπε εξ αρχής από αυτήν, κάτι που δεν το γνωρίζουμε. Τα σύγχρονα λογισμικά φυλογενετικής ανάλυσης επιτρέπουν την κωδικοποίηση των ειδών που απουσιάζουν ως «ελλείποντα», τα οποία συνήθως συμβολίζονται με ?

Έτσι, ο πίνακας με την κωδικοποίηση γίνεται:

Περιοχή Εξάπλωσης	Είδος	Δυαδικός κώδικας
A	1, 10	1000000011000001
B	2, 11	0100000110100011
Γ	3, 12	0010001110010111
Δ	4, 13	0001011110001111
E	5	000011111???????

από τον οποίο προκύπτει ένα κλαδόγραμμα περιοχών:

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ



Αλλά και πάλι δεν είμαστε σε θέση να επιλέξουμε ανάμεσα σε δύο εξίσου πιθανά σενάρια. Το είδος 5 μπορεί να βρέθηκε στην περιοχή Ε έπειτα από διασπορά και επιτόπια ειδογένεση του προγονικού του είδους 6 ή του είδους 4, ενώ δεν σημειώθηκε ανάλογη διασπορά αντιπροσώπου από τον κλάδο 2 (άρα δεν υπήρξε βικαριανιστικό φαινόμενο όσον αφορά την περιοχή Ε). Αλλά μπορεί η απουσία εκπροσώπου του κλάδου 2 από την περιοχή Ε να οφείλεται σε εξαφάνιση του απογόνου του κλάδου που παρακολούθησε το βικαριανιστικό φαινόμενο διαχωρισμού D και Ε.

Η μοναδική λύση σε τέτοιες περιπτώσεις είναι η αναζήτηση και χρησιμοποίηση δεδομένων από περισσότερους κλάδους που εξαπλώνονται στις ίδιες περιοχές. Χρειάζονται τουλάχιστον 3 κλάδοι που εξαπλώνονται στις ίδιες περιοχές για να διακρίνουμε μεταξύ πρωτογενούς απουσίας και δευτερογενούς εξαφάνισης.

Οι πραγματικές περιπτώσεις συνήθως περιλαμβάνουν όλων των ειδών τα προβλήματα, οπότε χρειάζεται να επιστρατευθούν με τον καλύτερο δυνατό τρόπο οι παραπάνω στρατηγικές. Το βασικό στοιχείο που πρέπει να έχουμε υπόψη σε τέτοιες περιπτώσεις (αφού οι συνδυασμοί των διπλασιασμών που πιθανώς απαιτούνται μπορεί να είναι πάρα πολλοί) είναι η επικέντρωση στους κλάδους του πρωτογενούς κλαδογράμματος περιοχών που εμφανίζουν ομοπλασία.

Δ. ΣΥΓΧΡΟΝΑ ΠΡΟΤΥΠΑ ΚΑΙ ΔΙΕΡΓΑΣΙΕΣ

13. ΝΗΣΙΩΤΙΚΗ ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ: ΠΡΟΤΥΠΑ ΤΗΣ ΑΦΘΟΝΙΑΣ ΤΩΝ ΕΙΔΩΝ

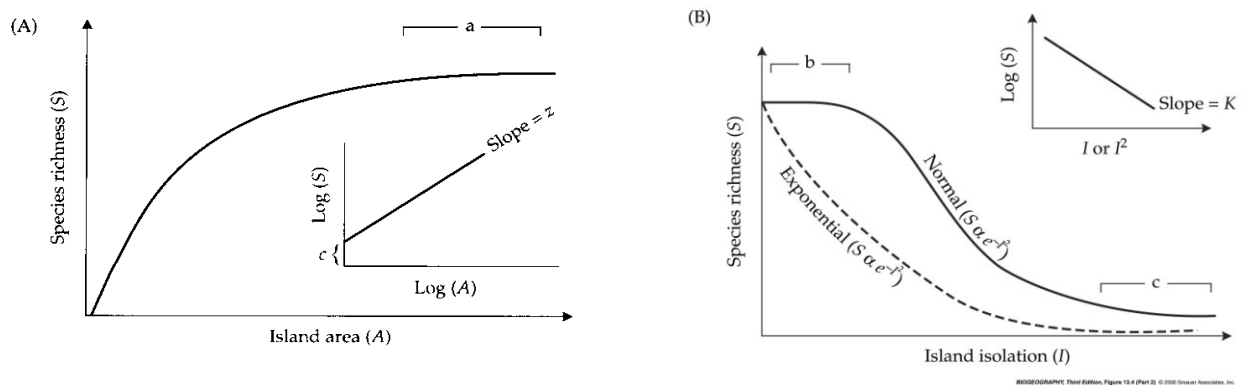
13.1. Εισαγωγή

Τα νησιά, παρά την αναλογικά μικρή έκταση που καταλαμβάνουν στη Γη, είχαν ανέκαθεν σημαντική επίδραση στη βιογεωγραφία. Ο λόγος είναι απλός: τα νησιά και τα άλλα απομονωμένα («νησιωτικά») ενδιακτήματα, όπως οι κορυφές των βουνών, οι πηγές, οι λίμνες και τα σπήλαια, είναι ιδανικά για **φυσικά πειράματα**. Είναι καλά ορισμένα, σχετικά απλά, απομονωμένα και πολυάριθμα (συχνά στα αρχιπελάγη υπάρχουν δεκάδες ή εκατοντάδες νησιών).

Η πιο σημαντική συνεισφορά στην επανάσταση της οικολογικής βιογεωγραφίας είναι η **θεωρία της ισορροπίας στη νησιωτική βιογεωγραφία** που διαμορφώθηκε στη δεκαετία του 1970 από τους **Ρόμπερτ Μακάρθουρ** (Robert MacArthur) και **Έντουαρντ Γουίλσον** (Edward Wilson). Επρόκειτο για μια **δυναμική** θεωρία σε αντίθεση με τις **στατικές** θεωρήσεις που υπήρχαν μέχρι τότε, αφού σημαντικό στοιχείο της ήταν η διαρκής μεταβολή της σύνθεσης των βιοκοινοτήτων μέσω των διαδικασιών της μετανάστευσης και της εξαφάνισης.

13.2. Νησιωτικά πρότυπα

Η θεωρία των MacArthur & Wilson (1963, 1967), αναπτύχθηκε για να ερμηνεύσει δύο γενικά πρότυπα στη νησιωτική βιογεωγραφία: (1) την τάση του αριθμού των ειδών να αυξάνεται σε σχέση με τη νησιωτική έκταση, (2) την τάση του αριθμού των ειδών να μειώνεται όσο αυξάνεται η νησιωτική απομόνωση. Αυτά τα πρότυπα ήταν γνωστά από τις αρχές του 18^{ου} αιώνα. Ίσως όμως την πιο σημαντική επίδραση στη θεωρία της ισορροπίας να είχε η διαπίστωση ότι οι εποικισμοί και οι εξαφανίσεις είναι σχετικά συχνά φαινόμενα. Η καινοτομία των MacArthur και Wilson, ήταν ότι αναγνώρισαν την κοινή βάση σε τρία φαινόμενα: (α) τη **σχέση έκτασης – αριθμού ειδών**, (β) τη **σχέση απομόνωσης – αριθμού ειδών** και (γ) την **εναλλαγή των ειδών**, και πρότειναν μια απλή, ενοποιητική θεωρία για αυτά.



Εικόνα 13.1. Οι σχέσεις (Α) έκτασης – αριθμού ειδών, και (Β) απομόνωσης – αριθμού ειδών.

Η σχέση έκτασης - αριθμού ειδών

Ανεξαρτήτως από την ταξινομική ομάδα ή το οικοσύστημα που εξετάζεται, ο αριθμός των ειδών τείνει να αυξάνεται όσο αυξάνεται η έκταση - ένας από τους ελάχιστους νόμους της οικολογίας. Η σχέση όμως δεν είναι γραμμική. Ο αριθμός των ειδών αυξάνεται λιγότερο γρήγορα στα μεγαλύτερα νησιά.

Οι προσπάθειες να εκφραστεί μαθηματικά αυτή η σχέση αρχίζουν το 1920. Ο Arrhenius πρότεινε μια εξίσωση (το δυναμικό μοντέλο) για να εκφράσει αυτή τη σχέση:

$$S = c A^z$$

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

Η σχέση γίνεται γραμμική λογαριθμίζοντας:

$$\log(S) = \log(c) + z \log(A)$$

Το 1922 ο Gleason πρότεινε ως ορθότερη την εκθετική σχέση:

$$S = d + K \log(A)$$

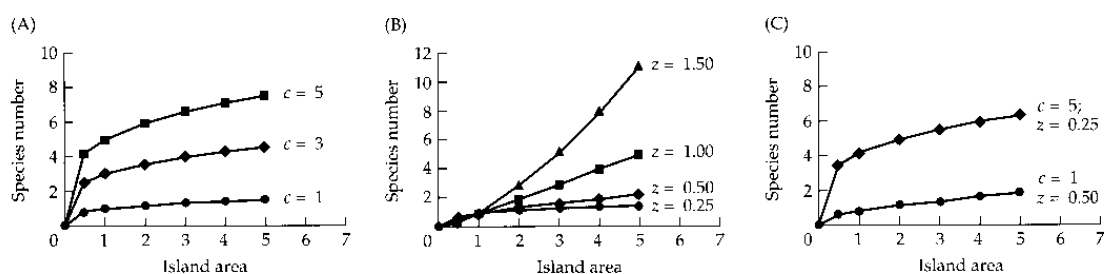
όπου d = το σημείο διατομής και K = η κλίση της γραμμής.

Ερμηνεία και συγκρίσεις των σταθερών στη σχέση έκτασης - αριθμού ειδών

Ο Preston (1962) παρατήρησε ότι η σχέση έκτασης - αριθμού ειδών στα νησιά είναι ειδική περίπτωση της πολλαπλασιαστικής αύξησης του αριθμού των ειδών σε σχέση με την αύξηση της έκτασης. Πρότεινε ότι αυτό είναι συνέπεια της λογο-κανονικής κατανομής των ατόμων μεταξύ των ειδών. Σε κάθε περιοχή μόνο λίγα είδη είναι πολύ κοινά (έχουν μεγάλες πυκνότητες), ενώ τα περισσότερα είναι σπάνια ή έχουν μέσες πυκνότητες. Επομένως, η κατανομή των ατόμων μεταξύ των ειδών (τετμημένη: λογάριθμος του αριθμού των ατόμων, τεταγμένη: ο αριθμός των ειδών) ακολουθεί κανονική κωδωνοειδή καμπύλη. Μερικές φορές η καμπύλη «κόβεται» στο αριστερό της τμήμα και αυτό σύμφωνα με τον Preston συμβαίνει όταν το δείγμα είναι μικρό και τα πιο σπάνια είδη δεν παρατηρούνται. Αυτό το φαινόμενο παράγει τη συγκεκριμένη καμπύλη στη σχέση έκτασης - αριθμού ειδών. Καθώς προοδευτικά δειγματοληπτούνται μεγαλύτερες περιοχές συλλέγονται όχι μόνο περισσότερα άτομα αλλά και περισσότερα είδη γιατί κάποια από τα νέα άτομα είναι αντιπρόσωποι σπανίων ειδών. Επιπροσθέτως, οι μεγαλύτερες περιοχές τείνουν να ενσωματώνουν νέους τύπους ενδιαιτημάτων και επομένως και ειδικευμένων ειδών σε αυτά. Ο Preston παρατήρησε ότι τα μικρά απομονωμένα νησιά έχουν λιγότερα είδη ανά μονάδα έκτασης και υψηλότερες τιμές z , απ' ό,τι περιοχές αντίστοιχης έκτασης σε περιοχές συνεχόμενων ενδιαιτημάτων στις ηπειρωτικές περιοχές. Αυτό συμβαίνει γιατί εάν κάποιο είδος γίνει πολύ σπάνιο σε κάποιο νησί είναι πιθανότερο να εξαφανιστεί καθώς δεν υπάρχει υψηλή «ανατροφοδότηση» όπως στις ηπειρωτικές περιοχές. Η επίδραση αυτών των εξαφανίσεων είναι πιο έντονη στα μικρά νησιά παρά στα μεγαλύτερα, με

αποτέλεσμα πιο απότομες κλίσεις της καμπύλης έκτασης – αριθμού ειδών. Από πολλές μελέτες έχει προκύψει ότι η τιμή του z κυμαίνεται συνήθως από 0,14-0,40 για τα νησιά και από 0,12-0,17 για τις ηπειρωτικές περιοχές. Τιμές του z γύρω στο 0,20 χαρακτηρίζουν στενή σχέση της πανίδας με τις γειτονικές περιοχές (ηπειρωτικά νησιά), ενώ τιμές του z γύρω στο 0,35 χαρακτηρίζει απομονωμένα (ωκεάνια) νησιά.

Η σχέση έκτασης / αριθμού ειδών αν και έχει μεγάλη σημασία έχει εγείρει αμφισβητήσεις που οφείλονται κυρίως στη βιολογική σημασία της σταθεράς z (συντελεστής παλινδρόμησης, κλίση της ευθείας παλινδρόμησης). Οι περισσότερες παρερμηνείες οφείλονται στη συχνή αλλά ατυχή αναφορά των τιμών των z και c ως κλίση και σημείο διατομής αντιστοίχως. Η ευθεία ξεκινά από την αρχή των αξόνων (π.χ. όταν A και S είναι 0). Οι τιμές του z αντιπροσωπεύουν τις κλίσεις της σχέσης ανάμεσα στον $\log(S)$ και τον $\log(A)$ και όχι ανάμεσα στον αριθμό των ειδών (S) και την έκταση (A). Από μόνες τους οι τιμές z δεν υποδεικνύουν πόσο γρήγορα αυξάνει ο S σε σχέση με την A . Επομένως στο δυναμικό μοντέλο χρειάζεται να γνωρίζουμε τις τιμές και των δύο παραμέτρων c και z . Βέβαια συχνά παρατηρείται η υψηλή τιμή του z να συνδέεται με γρήγορη αύξηση του S όταν αυξάνεται το A . Αυτό το συμπέρασμα έχει αξία μόνο όταν οι τιμές του c είναι ίσες για τα υπό μελέτη αρχιπελάγη και τάξα. Συνήθως οι τιμές του c ποικίλλουν πολύ (για τα αρχιπελάγη και τα τάξα) ενώ οι τιμές του z τείνουν να είναι πιο συντηρητικές. Αυτό οδήγησε τον Gould (1979) να προτείνει ότι μπορούμε να εξάγουμε συμπεράσματα συγκρίνοντας τιμές c για αρχιπελάγη με περίπου ίσες τιμές z .



Εικόνα 13.2. Η επίδραση των τιμών z και c στη σχέση έκτασης - αριθμού ειδών.

Η επίδραση της αλλαγής της μίας παραμέτρου, με την άλλη σταθερή, φαίνεται στα παραπάνω σχήματα A και B. Παρατηρήστε ότι η σχέση έκτασης-αριθμού ειδών (η κλίμακα είναι αριθμητική), επηρεάζεται έντονα από σχετικά μικρές αλλαγές του c , ενώ παραμένει σχετικώς ανεπηρέαστη σε αλλαγές του z σε τυπικές φυσικές κοινότητες. Επιπλέον, εάν αυτές οι δύο παράμετροι αλλάζουν συγχρόνως, όπως γίνεται σίγουρα στη φύση, τότε η κλίση στη σχέση έκτασης-αριθμού ειδών (πάλι σε αριθμητική κλίμακα), είναι μικρότερη σε μελέτες που αναφέρουν υψηλότερες τιμές z (σχήμα 13.2.C).

Συμπερασματικά, παρόλο που το δυναμικό μοντέλο είναι χρήσιμο στη διερεύνηση των παραγόντων που επηρεάζουν τον πλούτο των ειδών σε απομονωμένες κοινότητες, υπάρχει μεγάλη πιθανότητα παρερμηνειών. Σε μελέτες όπου συγκρίνονται οι σταθερές του δυναμικού μοντέλου πρέπει να λαμβάνονται μέτρα ώστε να αποφεύγονται τα παραπάνω στατιστικά προβλήματα.

Η σχέση απομόνωσης - αριθμού ειδών

Από το 1800 ήταν γνωστό ότι τα πολύ απομονωμένα νησιά υποστηρίζουν λιγότερα είδη απ, ό,τι νησιά που είναι τμήματα αρχιπελαγών ή είναι κοντά σε ηπείρους. Η υπόθεση είναι ότι η μείωση του αριθμού των ειδών είναι αποτέλεσμα της μείωσης του ρυθμού διασποράς με την απομόνωση, η μορφή της σχέσης απομόνωσης / αριθμού ειδών. Επομένως, για ποικιλία τάξων και οικοσυστημάτων, ο αριθμός των ειδών πρέπει να ελαττώνεται με αρνητικό εκθετικό ή σιγμοειδή τρόπο σε σχέση με την απομόνωση.

Με κατάλληλους μετασχηματισμούς στον ένα ή και στους δύο άξονες (αριθμός ειδών και απομόνωση) η σχέση μπορεί να γίνει γραμμική επιτρέποντας στατιστικές αναλύσεις και συγκρίσεις. (π.χ. $S = K_1 e^{-K_2 I}$, $S = K_1 e^{-K_2 |X|}$, όπου S = αριθμός ειδών, K_1 και K_2 = σταθερές, και I = απομόνωση). Στην πράξη όμως η σχέση απομόνωσης-αριθμού ειδών αποδεικνύεται λιγότερο γενική απ' ό,τι η σχέση έκτασης-αριθμού ειδών. Η διαφορά οφείλεται εν μέρει στην τάση που υπάρχει σε πολλές μελέτες νησιών να περιλαμβάνουν νησιά με μεγάλο εύρος έκτασης αλλά με στενό εύρος απομόνωσης. Επιπλέον, ενώ οι εκτάσεις υπολογίζονται εύκολα από τους χάρτες, ο υπολογισμός της απομόνωσης είναι πολύ πιο δύσκολος αν ληφθεί υπόψη ότι οι οδοί διασποράς και οι πηγές μπορεί να είναι πολλές.

Η εναλλαγή των ειδών

Το τρίτο πρότυπο που επηρέασε τους MacArthur και Wilson ήταν η μεγάλη ταχύτητα επανεποικισμού των νησιών Κρακατάου. Αυτά τα νησιά βρίσκονται ανάμεσα στο Βόρνεο και τη Σουμάτρα. Μια ηφαιστειακή έκρηξη το 1883 κατέστρεψε το αρχικό νησί Κρακατάου αφήνοντας αρκετά μικρά νησιά άδεια από ζωή. Η επανεποίκιση από τα γειτονικά μεγάλα νησιά της Ιάβας και της Σουμάτρας ήταν γρήγορη. Μέχρι το 1935 αναπτύχθηκε τροπικό βροχόφιλο δάσος που υποστήριζε πολλά είδη οργανισμών. Οι MacArthur και Wilson παρατήρησαν ότι ο αριθμός των ειδών των πτηνών σε δύο νησιά (Ρακάτα και Σερτούνγκ), αυξήθηκε γρήγορα μέχρι το 1920, αλλά από τότε ο συνολικός αριθμός των ειδών παρέμεινε σχετικά σταθερός, παρά τις αλλαγές στη σύνθεση της ορνιθοπανίδας. Τα είδη συνέχισαν να μεταναστεύουν και μετά το 1920. Μερικοί από τους τελευταίους εποικιστές ήταν πετυχημένοι και αντικατέστησαν περίπου ίσο αριθμό ειδών που εξαφανίστηκαν. Αυτές οι εξισορροπητικές εποικίσεις και εξαφανίσεις μπορεί απλά να αντανακλούσαν διαδοχικές αλλαγές στην ορνιθοπανίδα ως απόκριση στην ανάπτυξη του τροπικού δάσους και τον επακόλουθο περιορισμό των ανοικτών ενδιαιτημάτων, αλλά μπορεί να υποδεικνύουν ότι η συνεχής εναλλαγή μπορεί να είναι τυπική στις νησιωτικές κοινότητες. Αυτή η εναλλαγή μπορεί να είναι πολύ υψηλή όταν οι οργανισμοί χρειάζεται να διασχίσουν μόνο μέτρια φράγματα για να φτάσουν τα μικρά νησιά.

13.3. Η θεωρία της ισορροπίας στη νησιωτική βιογεωγραφία

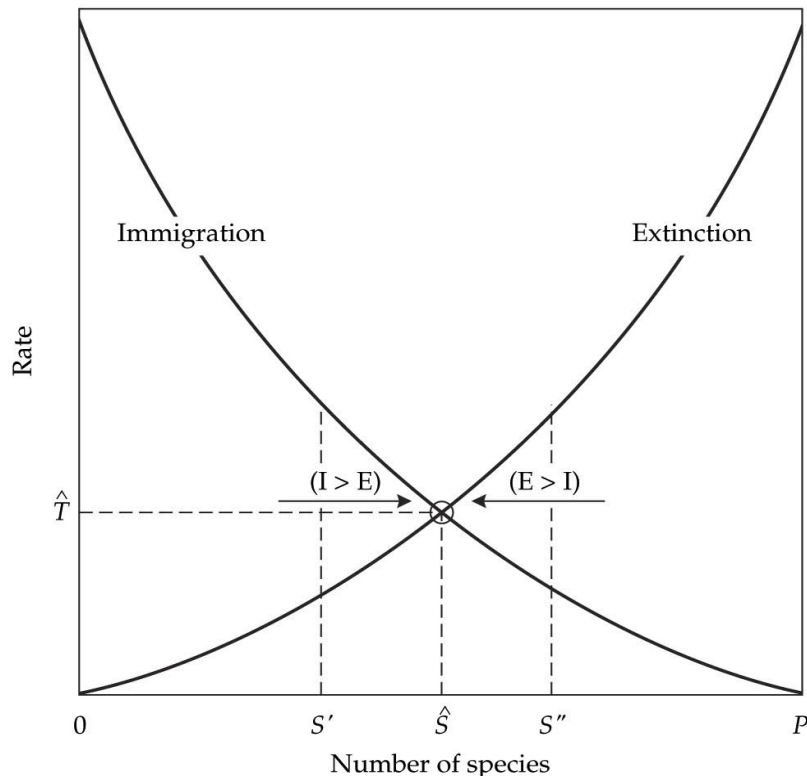
Οι MacArthur και Wilson ανέπτυξαν μια ενιαία θεωρία για να ερμηνεύσουν τα τρία βασικά χαρακτηριστικά των νησιωτικών κοινοτήτων: τη σχέση έκτασης-αριθμού ειδών, τη σχέση απομόνωσης-αριθμού ειδών, και την εναλλαγή των ειδών. Πρότειναν ότι ο αριθμός των ειδών που υπάρχουν σε ένα νησί αντιπροσωπεύει τη δυναμική ισορροπία μεταξύ των αντίθετων ρυθμών: της εποίκισης και της

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

εξαφάνισης. Η ισορροπία ονομάζεται δυναμική γιατί η εποίκηση και η εξαφάνιση θεωρούνται ότι είναι επαναλαμβανόμενες, συνεχείς, αντίθετες διεργασίες που συντελούν στη διατήρηση σχετικά σταθερού αριθμού ειδών παρά τις αλλαγές στη σύνθεση των ειδών.

Το μοντέλο της ισορροπίας μπορεί να παρουσιαστεί γραφικά σχεδιάζοντας τους ρυθμούς εποίκησης και εξαφάνισης ως συνάρτηση του αριθμού των ειδών που υπάρχουν σε κάποιο νησί. Ο αριθμός των ειδών σε κάποιο νησί (S) μπορεί να κυμαίνεται από το μηδέν μέχρι κάποιο μέγιστο (P), τον αριθμό της «δεξαμενής» των ειδών που είναι διαθέσιμα για να εποικίσουν το νησί από κάποια γειτονική ηπειρωτική περιοχή. Σύμφωνα με το μοντέλο:

Ο ρυθμός εποίκησης (δηλ. ο ρυθμός των άφιξης αντιπροσώπων των ειδών που δεν υπάρχουν ακόμη στο νησί) μειώνεται από κάποια μέγιστη τιμή, (όταν το νησί είναι άδειο), προς το μηδέν (όταν το νησί περιέχει όλα τα είδη της «δεξαμενής»). Καθώς ο αριθμός των ειδών στο νησί αυξάνει, υπολείπονται λιγότερα νέα είδη στην ηπειρωτική περιοχή για να εποικίσουν το νησί. Αντιστρόφως, ο ρυθμός εξαφάνισης (δηλ. ο ρυθμός απώλειας των υπαρχόντων νησιωτικών ειδών) αυξάνεται από το μηδέν (όταν δεν υπάρχουν είδη στο νησί για να εξαφανιστούν), μέχρι κάποια μέγιστη τιμή (όταν στο νησί υπάρχουν όλα τα είδη της ηπειρωτικής «δεξαμενής»). Δηλαδή, καθώς το νησί «γεμίζει» ο αριθμός των ειδών που εξαφανίζονται αυξάνεται, και επομένως αυξάνεται και ο ρυθμός εξαφάνισης.



BIOGEOGRAPHY, Third Edition, Figure 13.7 © 2006 Sinauer Associates, Inc.

Οι καμπύλες που αντιπροσωπεύουν τους ρυθμούς εποίκησης και εξαφάνισης τέμνονται σε ένα σημείο που αντιστοιχεί σε κάποιον αριθμό ειδών μεταξύ μηδέν και P . Σε αυτό το σημείο οι δύο ρυθμοί είναι ίσοι με αποτέλεσμα έναν ισορροπημένο αριθμό ειδών (S') και έναν ισορροπημένο ρυθμό εναλλαγής ειδών (T'). Αυτό το σημείο αντιπροσωπεύει τη σταθερή ισορροπία γιατί εάν ο αριθμός των

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

ειδών απομακρυνθεί από αυτήν την τιμή θα πρέπει κατόπιν (τουλάχιστον θεωρητικά) να επανέλθει σε αυτήν.

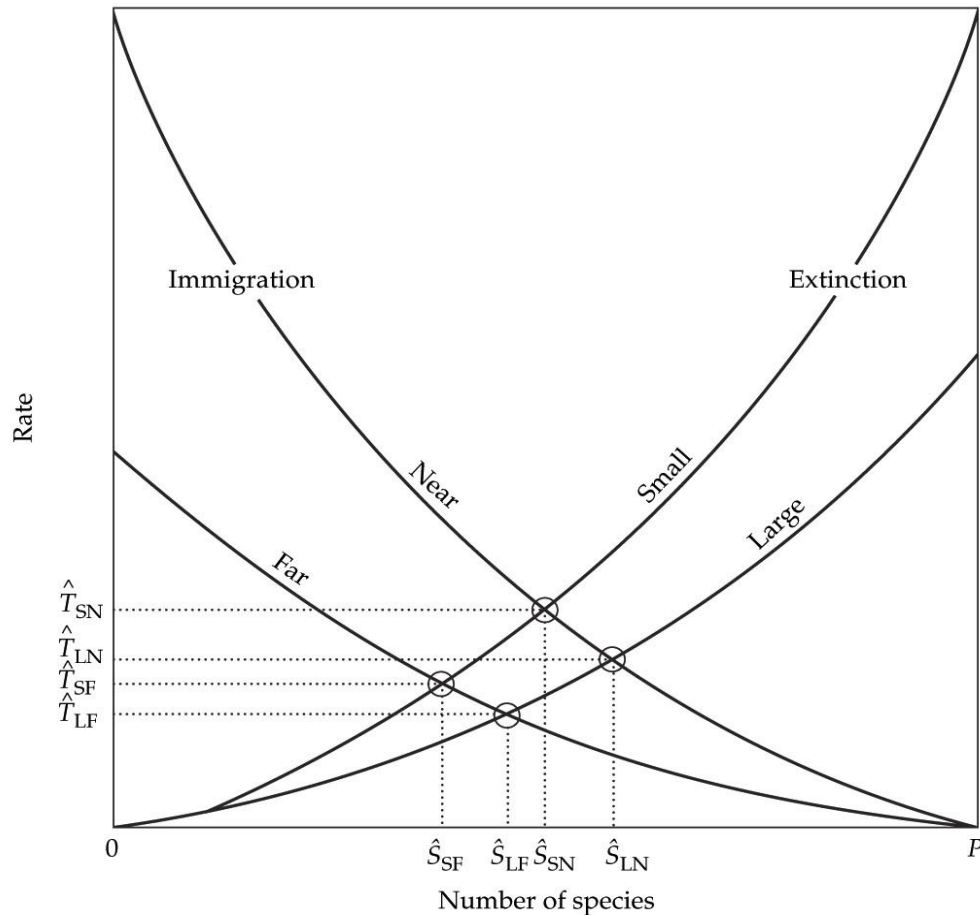
Μέγεθος και απομόνωση νησιού:

Οι MacArthur και Wilson υπέθεσαν ότι το μέγεθος του νησιού επηρεάζει μόνο το ρυθμό εξαφάνισης. Παρόλο που αναγνώρισαν ότι κάποιο μεγάλο νησί παρέχει μεγαλύτερο «στόχο» απ' ό,τι κάποιο μικρό, υποστήριξαν ότι μια τέτοια επίδραση στο ρυθμό εποίκισης είναι ασήμαντη συγκρινόμενη με την επίδραση του μεγέθους του νησιού στο ρυθμό εξαφάνισης. Τα μεγέθη των πληθυσμών όλων των ειδών θα πρέπει να μειώνονται όσο μειώνεται η έκταση του νησιού, και συνεπώς καθώς ο πληθυσμός γίνεται μικρότερος αυξάνεται δραστικά η πιθανότητα εξαφάνισης. Επομένως, ο ρυθμός εξαφάνισης θα είναι μεγαλύτερος σε κάποιο μικρό νησί απ' ό,τι σε κάποιο μεγαλύτερο. Εξετάζοντας τις αντίστοιχες καμπύλες θα δούμε ότι ένα μικρό νησί προβλέπεται να έχει στο σημείο ισορροπίας: μικρότερο αριθμό ειδών (S') και υψηλότερο ρυθμό εναλλαγής (T'), απ' ό,τι ένα μεγάλο νησί.

Με βάση την ίδια λογική οι MacArthur και Wilson υποστήριξαν ότι ο ρυθμός εποίκισης επηρεάζεται μόνο από την απομόνωση. Ανεξαρτήτως του μηχανισμού διασποράς, εάν κάποιο φράγμα έχει ρόλο «φίλτρου», η πιθανότητα ενός οργανισμού να διασχίσει το φράγμα μειώνεται όσο αυξάνεται το εύρος του φράγματος. Επομένως εξετάζοντας και πάλι τις αντίστοιχες καμπύλες θα παρατηρήσουμε ότι κάποιο κοντινό νησί προβλέπεται να έχει στο σημείο ισορροπίας: μεγαλύτερο αριθμό ειδών (S') και υψηλότερο ρυθμό εναλλαγής (T'), απ' ό,τι κάποιο απομακρυσμένο νησί.

Συνδυάζοντας τις επιδράσεις του μεγέθους του νησιού και της απομόνωσης σε ένα γράφημα μπορούμε να παρατηρήσουμε τις προβλέψεις του μοντέλου. Υπάρχουν τέσσερα τμήματα των καμπυλών των ρυθμών εποίκισης και εξαφάνισης, ένα για κάθε συνδυασμό μεγέθους νησιού: μεγάλο (L) και μικρό (S), και απόστασης: κοντινό (N) και μακρινό (F). Ο αριθμός των ειδών στην ισορροπία (S) προβλέπεται να ακολουθεί την εξής σειρά: $S_{LN} > S_{LF} \sim S_{SN} > S_{SF}$. (Το εάν ένα μεγάλο-μακρινό ή ένα μικρό-κοντινό νησί θα έχει περισσότερα είδη εξαρτάται από τα ακριβή σχήματα των καμπυλών εποίκισης και εξαφάνισης).

Το μοντέλο ερμηνεύει τις παρατηρήσεις που το ενέπνευσαν: δηλαδή ότι ο αριθμός των ειδών αυξάνεται σε σχέση με την έκταση και μειώνεται σε σχέση με την απομόνωση, και ότι υπάρχει συνεχής εναλλαγή ειδών. Προχωρά όμως πιο πέρα και κάνει επιπλέον προβλέψεις που μπορούν να ελεγχθούν με νέες παρατηρήσεις και πειράματα. Συγκεκριμένα προβλέπει την ακόλουθη σειρά των ρυθμών εναλλαγής στην ισορροπία: $T_{SN} > T_{SF} \sim T_{LN} > T_{LF}$. Το μοντέλο προβλέπει επίσης τους σχετικούς ρυθμούς με τους οποίους νησιά διαφορετικής έκτασης και απομόνωσης θα «επιστρέφουν» στην ισορροπία εάν διαταράσσεται η πανίδα και χλωρίδα τους. Παραδείγματος χάρη, κάποιο κοντινό νησί θα πρέπει να επιστρέφει στην ισορροπία πιο γρήγορα απ' ό,τι κάποιο μακρινό νησί του ίδιου μεγέθους γιατί θα πρέπει να έχει υψηλότερο ρυθμό εποίκισης, ενώ θα διατηρεί τον ίδιο ρυθμό εξαφάνισης.



BIOGEOGRAPHY, Third Edition, Figure 13.8 © 2006 Sinauer Associates, Inc.

Αδυναμίες της θεωρίας

Οι ίδιοι οι MacArthur και Wilson αναγνώρισαν από το 1967 ορισμένες σημαντικές αδυναμίες της θεωρίας τους όπως: (1) την άγνοια της ακριβούς μορφής των καμπυλών εποίκισης και εξαφάνισης, η οποία δεν επιτρέπει αριθμητικές προβλέψεις, (2) τον απλουστευτικό και τεχνητό διαχωρισμό των διεργασιών εποίκισης και εξαφάνισης, (3) την υπόθεση ότι οι καμπύλες εποίκισης και εξαφάνισης έχουν σχετικά κανονική μορφή για διαφορετικές πανίδες και διαφορετικά νησιά και για διαφορετικά χρονικά διαστήματα στα ίδια νησιά, (4) τη μη θεώρηση, στις καμπύλες εξαφάνισης του γενετικού συστατικού τους: η σπανιότητα επηρεάζει τις γονιδιακές συχνότητες τη στιγμή που οι γενετικές και οι οικολογικές αιτίες της εξαφάνισης δρουν συνδυασμένα.

Στη συνέχεια πολλοί επιστήμονες επισήμαναν και άλλες αδυναμίες της θεωρίας όπως:

- (1) Πολλές νησιωτικές βιοκοινότητες μπορεί να μην είναι σε ισορροπία μεταξύ των αντιτιθέμενων ρυθμών εποίκισης και εξαφάνισης. Ο αριθμός των ειδών μπορεί να αυξάνεται ή να μειώνεται στον εξελικτικό χρόνο. Αυτό είναι πιθανότερο να συμβαίνει όταν η εποίκιση και η εξαφάνιση συμβαίνουν περίπου στην ίδια χρονική κλίμακα με τα κλιματικά και γεωλογικά γεγονότα που δημιουργήσαν, άλλαξαν ή κατέστρεψαν τα νησιά. Σε αυτήν την περίπτωση οι νησιωτικές κοινότητες δεν φτάνουν ποτέ στην ισορροπία.
- (2) Το μοντέλο υποθέτει ότι οι ιδιότητες και τα χαρακτηριστικά των ειδών μπορούν να αγνοηθούν. Όλα τα είδη θεωρείται ότι έχουν ίδιους ρυθμούς εποίκισης και εξαφάνισης, όμως η εναλλαγή που προκύπτει θεωρείται

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

στοχαστική (τυχαία) διεργασία. Επομένως, η υπόθεση ότι οι οικολογικές διεργασίες, περιλαμβανομένων των δια-ειδικών αλληλεπιδράσεων, δεν προσδιορίζουν ποια είδη μπορούν να συνυπάρχουν σε ένα συγκεκριμένο νησί είναι «τεχνικώς» λανθασμένη.

- (3) Η εποίκιση και η εξαφάνιση αντιμετωπίζονται ως ανεξάρτητες διεργασίες. Όμως η άφιξη ατόμων ειδών που ήδη υπάρχουν τείνει να «σώσει» από την εξαφάνιση πληθυσμούς σε κοντινά νησιά. Παρομοίως, η έκταση μπορεί να επηρεάσει και το ρυθμό εποίκισης γιατί τα μεγαλύτερα νησιά μπορούν να «συλλάβουν» περισσότερους δυνητικούς εποίκιστες.
- (4) Είναι δύσκολο να προσδιοριστεί η «πηγή» των νησιωτικών κοινοτήτων χωρίς προσεκτική διερεύνηση της συστηματικής και της ιστορικής κατανομής των ειδών που υπάρχουν. Τα είδη που υπάρχουν σε κάποιο νησί μπορεί να έχουν προέλθει από αρκετές πηγές και μέσω διαφορετικών οδών διαφορετικών οδών διασποράς ή να είναι ενδημικά στο νησί μέσω ειδογένεσης. Πάντως, στην περίπτωση που υπάρχουν διαφορετικές πηγές προέλευσης η θεωρία μπορεί να τροποποιηθεί ώστε να αντιμετωπιστεί αυτή η περιπλοκή.
- (5) Εάν τα νησιωτικά είδη προέρχονται από ειδογένεση στο ίδιο το νησί τότε μια βασική υπόθεση του μοντέλου – ότι ο αριθμός των ειδών επηρεάζεται μόνο από την εποίκιση και την εξαφάνιση – παραβιάζεται. Και σε αυτήν την περίπτωση το μοντέλο μπορεί να τροποποιηθεί ώστε να συμπεριλάβει την επίδραση της ειδογένεσης.
- (6) Η έκταση παρέχει μόνο κάποια γενική και έμμεση μέτρηση της ικανότητας των νησιών να «υποστηρίξουν» άτομα και είδη. Παρόλο που η έκταση των περισσότερων τύπων ενδιαιτημάτων αυξάνεται με την αύξηση της έκτασης το ίδιο συνήθως συμβαίνει και με την ποικιλότητα των ενδιαιτημάτων. Τα μεγαλύτερα νησιά τείνουν να έχουν υψηλότερα βουνά, περισσότερα υδάτινα ενδιαιτήματα, κλπ, καθώς και μεγαλύτερες εκτάσεις με τύπους βλάστησης που βρίσκονται στα μικρά νησιά. Επομένως, κάποιο ποσοστό της αύξησης στην ποικιλότητα των ειδών σε σχέση με την έκταση μπορεί να οφείλεται στην προσθήκη ειδικευμένων ειδών που τα ενδιαιτήματά τους βρίσκονται μόνο στα μεγαλύτερα νησιά. Σε αυτήν την περίπτωση ένα πιο σύνθετο μοντέλο που θα ενσωματώνει τις μεταβλητές των ενδιαιτημάτων θα προέβλεπε τα πρότυπα της ποικιλότητας και της κατανομής των ειδών καλύτερα απ' ό,τι η έκταση από μόνη της.

Αυτές οι κριτικές πρέπει να λαμβάνονται υπόψη όταν εξετάζουμε τα νησιωτικά πρότυπα. Παρόλα αυτά η θεωρία των MacArthur και Wilson αποδείχθηκε εξαιρετικά χρήσιμη στην προσπάθεια κατανόησης των οικολογικών και ιστορικών διεργασιών που καθορίζουν την κατανομή των οργανισμών στα νησιά και σε άλλα απομονωμένα ενδιαιτήματα.

Έλεγχοι του μοντέλου

Πριν αποδεχτούμε κάποιο συγκεκριμένο μοντέλο ως ερμηνευτικό εργαλείο για μια ομάδα παρατηρήσεων είναι απαραίτητο να ελέγξουμε όχι μόνο όλες τις πιθανές προβλέψεις του μοντέλου αλλά και να αξιολογήσουμε τις θεμελιώδεις υποθέσεις του, καθώς και να προτείνουμε ή να απορρίψουμε εναλλακτικές ερμηνείες. Αυτό συνέβη και με το μοντέλο της δυναμικής ισορροπίας, αν και στην

αρχή οι έλεγχοι περιορίζονταν μόνο στις σχέσεις μεταξύ του αριθμού των ειδών, του μεγέθους των νησιών και της απομόνωσής τους. Κατόπιν έγιναν εκτιμήσεις της εναλλαγής των ειδών σε κοντινά ηπειρωτικά νησιά, ή σε προσφάτως σχηματισμένα «ανθρωπογενή» νησιά, καθώς και πειραματικές εκκαθαρίσεις νησιών από την πανίδα και τη χλωρίδα τους. Τα βασικά συμπεράσματα από τις παραπάνω μελέτες συνοψίζονται ως εξής: η θεωρία της ισορροπίας ισχύει αλλά όχι πάντοτε. Υπάρχουν εξαιρέσεις που έχουν ως αποτέλεσμα π.χ. χαμηλότερους ρυθμούς εναλλαγής σε κοντινά νησιά. Επίσης, ο ρυθμός εναλλαγής εξαρτάται από τα χαρακτηριστικά του οργανισμού (π.χ. χρόνος γενιάς, ικανότητα εποίκησης), καθώς και από φαινόμενα ειδογένεσης ή και μεταβολής των ενδιαιτημάτων.

Πρόσθετα πρότυπα αφθονίας των νησιωτικών ειδών

Η θεωρία της ισορροπίας υποθέτει ότι η εποίκηση επηρεάζεται μόνο από την έκταση και ότι η εξαφάνιση επηρεάζεται μόνο από την απομόνωση. Υπάρχουν όμως «παραβιάσεις» αυτών των υποθέσεων που υποδεικνύουν τροποποιήσεις του μοντέλου.

Το **φαινόμενο διάσωσης** αναφέρεται στη μείωση του ρυθμού εξαφάνισης (και επομένως και του ρυθμού εναλλαγής) σε κοντινά νησιά επειδή η συνεχής εισροή ατόμων ειδών που ήδη υπάρχουν στο νησί τείνει να εμποδίσει την εξαφάνιση αυτών των ειδών. Το **φαινόμενο της έκτασης στόχου** αναφέρεται στην τάση του ρυθμού εποίκησης να είναι υψηλότερος σε μεγαλύτερα νησιά. Τέλος το **φαινόμενο των μικρών νησιών** αναφέρεται στην τάση του αριθμού ειδών να παραμένει χαμηλός και ανεξάρτητος της έκτασης σε πολύ μικρά νησιά.

Τα παραπάνω φαινόμενα δεν εξετάστηκαν αναλυτικά από τους MacArthur και Wilson αλλά το μοντέλο τους μπορεί να τροποποιηθεί ώστε να τα συμπεριλάβει. Τα παραπάνω πρότυπα υποδεικνύουν ότι ο αριθμός των ειδών τείνει να μειώνεται πιο γρήγορα κατά μήκος ενδιάμεσων επιπέδων έκτασης ή απομόνωσης, πιθανόν εκείνων των επιπέδων που προσεγγίζουν τις τυπικές απαιτήσεις πόρων ή τις αποστάσεις διασποράς των ειδών της «δεξαμενής». Αντίθετα, οι σχέσεις έκτασης-αριθμού ειδών και απομόνωσης-αριθμού ειδών είναι δύσκολο να εντοπιστούν σε ακραίες περιπτώσεις μεγέθους και απομόνωσης των νησιών.

Μη ισορροπημένες κοινότητες

Συγκρίνοντας τα παρατηρούμενα πρότυπα της ποικιλότητας των νησιωτικών ειδών με τις προβλέψεις του μοντέλου των MacArthur και Wilson παρουσιάζονται πολλές περιπτώσεις στις οποίες η ποικιλότητα δεν αντικατοπτρίζει ισορροπία μεταξύ των σύγχρονων ρυθμών εποίκησης και εξαφάνισης. Ο αριθμός των ειδών σε αυτά τα νησιά δεν παραμένει σχετικά σταθερός. Αντίθετα, αυξάνεται ή μειώνεται σταθερά αποκρινόμενος σε μείζονα ιστορικά γεγονότα. Παραδόξως, οι αποτυχίες της θεωρίας των MacArthur και Wilson αποδείχθηκαν πολύτιμες για τον εντοπισμό και την ερμηνεία της δυναμικής των μη ισορροπημένων κοινοτήτων. Πολλά από τα παρατηρούμενα πρότυπα είναι δυνατό να ερμηνευτούν με όρους κοινοτήτων που προσεγγίζουν κάποιο νέο αριθμό ισορροπίας που ακολουθεί κάποια ιστορική παρενόχληση (συχνά και εξαιτίας των ανθρώπινων δραστηριοτήτων). Χαρακτηριστικά παραδείγματα αποτελούν τα πλειστοκαινικά καταφύγια, τα πολύ κοντινά σε ηπειρωτικές περιοχές συμπλέγματα νησιών, και η μετα-πλειστοκαινική δυναμική της πανίδας των γλυκών νερών.

Συμπέρασμα

Από τα παραπάνω προκύπτει ότι η θεωρία της ισορροπίας αποδείχθηκε χρήσιμη αλλά και ανεπαρκής να ερμηνεύσει όλα τα πρότυπα κατανομής και ποικιλότητας των οργανισμών. Σήμερα παρουσιάζεται η ανάγκη να εξελιχθεί ή να αντικατασταθεί από ένα ριζικά νέο μοντέλο, πιο σύνθετο και ρεαλιστικό, που θα συμπεριλαμβάνει και άλλες διεργασίες όπως η διαδοχή, η παρενόχληση, η ειδογένεση και θα έχει εφαρμογή σε μεγάλο εύρος χρονικών και χωρικών κλιμάκων.

14. ΠΡΟΤΥΠΑ ΣΥΓΚΡΟΤΗΣΗΣ ΚΑΙ ΕΞΕΛΙΞΗΣ ΤΩΝ ΝΗΣΙΩΤΙΚΩΝ ΒΙΟΚΟΙΝΟΤΗΤΩΝ

14.1. Χαρακτηριστικά της νησιωτικής ζωής

Οι βιογεωγράφοι δεν ενδιαφέρονται μόνο για το πόσα είδη υπάρχουν σε κάποιο τόπο, αλλά και για το ποια είδη υπάρχουν εκεί. Το μοντέλο της ισορροπίας, αν και προβλέπει αρκετά αποτελεσματικά τις πολύ γενικές τάσεις που αφορούν στον αριθμό των ειδών, δεν μπορεί να συνεισφέρει στην προσπάθεια ανάλυσης των προτύπων συγκρότησης των νησιωτικών κοινοτήτων. Επιπλέον, η δομή των νησιωτικών κοινοτήτων, ιδιαίτερα στα μεγάλα και απομονωμένα νησιά, επηρεάζεται από την εξέλιξη *in situ*. Οποιοσδήποτε ερμηνείες αυτών των προτύπων πρέπει να λαμβάνουν υπόψη τους τη σημασία των διαφορών μεταξύ των ειδών, γιατί τα ιδιαίτερα φυσιολογικά, συμπεριφορικά και γενετικά χαρακτηριστικά των οργανισμών συνδυάζονται και επηρεάζουν την εποίκιση την εξαφάνιση και την εξέλιξη.

Η χλωρίδα και η πανίδα των νησιών έχουν αρκετά χαρακτηριστικά που τις διακρίνουν από τη χλωρίδα και την πανίδα των ηπειρωτικών περιοχών. Πολλά από αυτά τα χαρακτηριστικά συνδέονται με τις δυσκολίες της διασποράς. Οι οικολογικές συνθήκες και συγκεκριμένα το κλίμα επηρεάζουν επίσης τη ζωή στα νησιά. Το κλίμα στα νησιά είναι ηπιότερο απ, ό,τι στις γειτονικές ηπειρωτικές περιοχές. Επίσης είναι υγρότερο και με ισχυρότερους ανέμους. Τέλος, χαρακτηριστική είναι η περιορισμένη έκταση και το μικρό εύρος των τύπων των ενδιαιτημάτων.

Συνοπτικά τα βασικά χαρακτηριστικά της συγκρότησης και των εξελικτικών τάσεων της ζωής στα νησιά αναφέρονται στη συνέχεια.

14.2. Πρότυπα συγκρότησης

Μικρότερος αριθμός ειδών (απλοποίηση)

Οι νησιωτικές κοινότητες τείνουν να είναι φτωχότερες σε είδη συγκρινόμενες με τις κοινότητες αντίστοιχης έκτασης ηπειρωτικών περιοχών. Η ένδεια των νησιών μπορεί να αποδοθεί στους σχετικά χαμηλούς ρυθμούς εποίκησης καθώς και στην περιορισμένη τους ικανότητα να υποστηρίξουν πληθυσμούς.

Δυσαρμονία

Συνήθως οι νησιωτικές κοινότητες είναι μη ισορροπημένες, ή **δυσαρμονικές**. Δηλαδή η σύνθεση των ειδών που περιέχουν είναι διαφορετική από αυτή των γειτονικών τους ηπειρωτικών περιοχών που τις «τροφοδοτούν». Κάποιες ταξινομικές, οικολογικές ή λειτουργικές ομάδες υπερ-αντιπροσωπεύονται ενώ κάποιες άλλες που είναι κοινές στις ηπειρωτικές περιοχές υπο-αντιπροσωπεύονται με αποτέλεσμα και την τροποποίηση των οικολογικών σχέσεων π.χ. στα τροφικά πλέγματα. Η δυσαρμονία είναι πιο εμφανής στα ωκεάνια νησιά και μπορεί να αποδοθεί: (1) στην επιλεκτική φύση της εποίκησης, (2) στην διαφορετική ικανότητα εγκαθίδρυσης πληθυσμών, και (3) στην επιλεκτική φύση της εξαφάνισης.

Ένα ενδιαφέρον πρότυπο που προκύπτει από τις παραπάνω τρεις διεργασίες είναι ο **εγκιβωτισμός** (nestedness), δηλαδή η τάση που υπάρχει σε κοινότητες φτωχών σε είδη νησιών να συγκροτούν κανονικά υποσύνολα των κοινοτήτων που

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

υπάρχουν σε νησιά πλουσιότερα σε είδη. Το φαινόμενο του εγκιβωτισμού είναι εξαιρετικά συχνό σε πολλές ομάδες ζώων και φυτών σε ποικιλία νησιών, κορυφών βουνών και άλλων απομονωμένων οικοσυστημάτων και σήμερα η μελέτη του βρίσκεται στο επίκεντρο του επιστημονικού ενδιαφέροντος καθώς σχετίζεται και με τις προσπάθειες διατήρησης και προστασίας τάξων, ενδιαιτημάτων και περιοχών. Στην ιδεατή περίπτωση που οι διαφορές στις ταξινομικές μονάδες που εμφανίζονται σε κάθε περιοχή (νησί) έχουν να κάνουν μόνο με τις διαφορές στην έκταση, τότε οι βιοκοινότητες των φτωχότερων περιοχών θα είναι πλήρη υποσύνολα των βιοκοινοτήτων των πλουσιότερων. Σε μια τέτοια περίπτωση θα είχαμε απόλυτο εγκιβωτισμό. Αν διατάσσαμε τον πίνακα παρουσίας / απουσίας σε φθίνουσα σειρά πλούτου ταξινομικών μονάδων, με τις ταξινομικές μονάδες ως στήλες και τις περιοχές ως σειρές, θα είχαμε «γεμάτο» (με παρουσίες) το πάνω αριστερό τμήμα του πίνακα και «άδειο» το κάτω δεξιά.

Όμως, ο απόλυτος εγκιβωτισμός είναι εξαιρετικά σπάνιος στη φύση. Σχεδόν πάντοτε εμφανίζονται κάποιες αποκλίσεις, δηλαδή ταξινομικές μονάδες που εμφανίζονται σε κάποιες περιοχές αλλά όχι σε εκείνες που είναι πλουσιότερες από αυτές. Αυτό μπορεί να οφείλεται σε τοπικούς ενδημισμούς, σε τυχαία φαινόμενα, σε ακανόνιστη εμφάνιση ενδιαιτημάτων, σε υπολειμματικές κατανομές, σε ιστορικούς παράγοντες κλπ. Το πόσο εγκιβωτισμένη ή όχι είναι η βιοκοινότητα που εξετάζουμε κάθε φορά, μπορεί να μας προσφέρει αξιόλογες πληροφορίες για τη συγκρότησή της.

Συχνά, υπάρχουν κάποιες ταξινομικές μονάδες που εμφανίζονται συστηματικά σε όλες, ή τις περισσότερες τουλάχιστον, περιοχές και κάποια με πιο ακανόνιστες εμφανίσεις. Οι πρώτα αποκαλούνται πυρηνικές (core) και οι δεύτερες δορυφορικές (satellite). Είναι προφανές ότι τα δορυφορικά είδη είναι εκείνα που καθορίζουν το βαθμό εγκιβωτισμού.

Όταν αποδώσουμε τη συχνότητα εμφάνισης (incidence) κάθε τάξου σε συνάρτηση με τον αριθμό των ταξινομικών μονάδων που έχει κάθε περιοχή, δηλαδή αν απεικονίσουμε τη **συνάρτηση συχνότητας εμφάνισης** (incidence function), αναλόγως του προτύπου που προκύπτει, μπορούμε να διακρίνουμε τις ταξινομικές μονάδες σε «υπεραλήτες» (supertramps), οι οποίοι εμφανίζονται μόνο σε φτωχές περιοχές, σε ευρείας εξάπλωσης ταξινομικές μονάδες, οι οποίες εμφανίζονται και σε φτωχές και σε πλούσιες περιοχές, και σε εκείνες που εμφανίζονται μόνο σε πλούσιες περιοχές. Και πάλι, είναι προφανές ότι οι υπεραλήτες είναι εκείνοι που κατά κύριο λόγο διαμορφώνουν τα επίπεδα εγκιβωτισμού.

Η μέτρηση του εγκιβωτισμού παρουσιάζει πολλά προβλήματα και δεν υπάρχει κάποια γενικά αποδεκτή και απόλυτη μέθοδος. Έχουν προταθεί διάφοροι δείκτες, οι οποίοι απαιτούν προσομοιώσεις για τον υπολογισμό της σημαντικότητάς τους. Ένας εύχρηστος δείκτης, ο οποίος έχει ενσωματωθεί σε σχετικό λογισμικό (Nestedness Calculator), είναι η «θερμοκρασία» (T) του πίνακα παρουσίας / απουσίας, η οποία αποτελεί μέτρο της «εντροπίας» του πίνακα, αφού ο απόλυτος εγκιβωτισμός θεωρείται ως απόλυτη τάξη και οι αποκλίσεις από αυτήν ως εντροπία (Atmar & Patterson, 1993). Η μέτρηση του εγκιβωτισμού καθαυτή δεν παρέχει και κάποια αιτιολογική ερμηνεία, ενώ οι περισσότερες μετρήσεις του επηρεάζονται σημαντικά από το μέγεθος του πίνακα, το πλήθος των περιοχών, το συνολικό αριθμό εμφανίσεων κλπ. Ιδιαίτερως χρήσιμη είναι και η μέθοδος που ανέπτυξε ο Lomolino (1996), με την οποία είναι δυνατόν να ελέγξουμε την επίδραση

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

ορισμένων παραγόντων, όπως η απομόνωση των νησιών, η ποικιλότητα των ενδιαιτημάτων τους κλπ, στον εγκιβωτισμό.

Ο εγκιβωτισμός συνδέεται με τη διατήρηση της βιολογικής ποικιλότητας, αφού σε έντονα εγκιβωτισμένες κοινότητες είναι δυνατόν να προστατέψουμε το σύνολο των ταξινομικών μονάδων προστατεύοντας τη μεγαλύτερη περιοχή, ενώ σε λίγο εγκιβωτισμένες κοινότητες απαιτείται ευρύτερο δίκτυο προστατευόμενων περιοχών για την προστασία ανάλογου αριθμού ταξινομικών μονάδων. Η σχετική συζήτηση συνδέεται και με την παλαιότερη αντιπαράθεση σχετικά με το σχεδιασμό των προστατευόμενων περιοχών, την επονομαζόμενη ως SLOSS (single large or several small). Η συζήτηση εκείνη είχε ως έναυσμα τη σχέση έκτασης / αριθμού ειδών και αφορούσε το ποιος είναι ο καλύτερος δυνατός τρόπος για να προστατεύσουμε έναν αριθμό ειδών, η προστασία μιας μεγάλης περιοχής, ή πολλών μικρότερων;

Αντιστοίχως η **θεωρία των μεταπληθυσμών** επιχειρεί να εκτιμήσει την αναλογία των νησιών, ή των «κομματιών» που πρέπει να είναι κατειλημμένα ώστε να εξασφαλιστεί η επιβίωση των αλληλεπιδρούντων πληθυσμών κάποιου είδους (του μεταπληθυσμού του). Εναλλακτικά, με δεδομένη την πληροφορία σχετικά με την αναλογία των κομματιών που είναι κατειλημμένα, τα μεταπληθυσμιακά μοντέλα είναι δυνατό να χρησιμοποιηθούν για την εκτίμηση του χρόνου εξαφάνισης του μεταπληθυσμού.

Επίσης, οι διαειδικές αλληλεπιδράσεις στα νησιά οδηγούν στην εμφάνιση κάποιων επιπλέον προτύπων όπως:

- (1) τα οικολογικά παρόμοια είδη να τείνουν να εμφανίζουν αμοιβαία αποκλειστικές κατανομές όταν βρίσκονται στο ίδιο νησί. Αποτέλεσμα αυτού του προτύπου είναι η πρόβλεψη ότι τα είδη που συνυπάρχουν τείνουν να είναι πιο ανόμοια σε οικολογικά γνωρίσματά τους απ' ό,τι θα αναμενόταν αν αυτό οφείλονταν σε τυχαίους λόγους.
- (2) οι πληθυσμοί ειδών σε νησιά φτωχά σε είδη συχνά εμφανίζουν υψηλές πυκνότητες σε σχέση με τους πληθυσμούς τους σε ηπειρωτικές περιοχές. Το φαινόμενο ονομάζεται **αντιστάθμιση πυκνοτήτων** και οφείλεται κυρίως στην απουσία ανταγωνιστικών ειδών. Παραλλαγή αυτού του φαινομένου είναι η **υπερ-αντιστάθμιση** πυκνοτήτων, όταν οι συνολικές πυκνότητες λίγων ειδών σε κάποιο νησί είναι πολύ μεγαλύτερες από τις συνδυασμένες πυκνότητες ενός πολύ μεγαλύτερου αριθμού ειδών στο νησί, σε σχέση πάντα με τις πυκνότητες μεγαλύτερων νησιών ή ηπειρωτικών περιοχών.
- (3) οι νησιωτικοί πληθυσμοί τείνουν να εμφανίζουν **οικολογική απελευθέρωση**, δηλαδή χαρακτηρίζονται από σημαντικά ευρύτερους θώκους και μετατοπίσεις σε ενδιαιτήματα, στρατηγικές τροφοληψίας, περιόδους δραστηριότητας ή σε άλλα χαρακτηριστικά που θα μπορούσαν να θεωρηθούν ως μη-τυπικά για τα είδη των ηπειρωτικών περιοχών.

Τέλος η πανίδα και η χλωρίδα των νησιών χαρακτηρίζονται από:

- (1) υψηλούς ρυθμούς εξαφάνισης σε σχέση με τις ηπειρωτικές περιοχές. Το φαινόμενο είναι εντονότερο σε μικρά νησιά (όπως άλλωστε προβλέπει και η θεωρία της νησιωτικής βιογεωγραφίας. Στους υψηλούς ρυθμούς εξαφάνισης συχνά συμβάλλει και ο άνθρωπος με την εισαγωγή ξενικών ειδών,

- (2) την παρουσία υπολειμματικών ειδών, δηλαδή ειδών που έχουν εξαφανιστεί από τις ηπειρωτικές περιοχές, όπως π.χ. τα μαρσιποφόρα της Αυστραλίας.
- (3) τον υψηλό ενδημισμό, που είναι αποτέλεσμα της απομόνωσής τους και που το ποσοστό του είναι ανάλογο της απομόνωσής των νησιών.

14.3. Εξελικτικές τάσεις

Απώλεια ή μείωση της ικανότητας διασποράς

Η απώλεια ή μείωση της ικανότητας διασποράς των νησιωτικών οργανισμών είναι συχνό φαινόμενο που καταρχήν έρχεται σε αντίθεση με την κατά τεκμήριο παρουσία στα νησιά οργανισμών με καλές ικανότητες διασποράς. Είναι χαρακτηριστικό ότι το 35% των χερσαίων και παρυδάτιων πτηνών της Ν. Ζηλανδίας δεν μπορούν να πετάξουν, όπως και το 24% των ενδημικών πτηνών της Χαβάης. Το φαινόμενο μείωσης της ικανότητας διασποράς εμφανίζεται επίσης σε έντομα αλλά και σε σπόρους φυτών. Προφανώς η απώλεια και η μείωση της ικανότητας διασποράς είναι δευτερογενές φαινόμενο που φαίνεται να σχετίζεται με την απουσία θηρευτών και τους περιορισμένους πόρους στα νησιά. Υπό την απουσία θηρευτών στα νησιά η ικανότητα πτήσης δεν αποτελεί επιλεκτικό πλεονέκτημα. Αντίθετα μπορεί να είναι μειονέκτημα εάν η ενέργεια που επενδύεται στην πτήση (για την κατασκευή και λειτουργία των φτερών και των μυών) μπορεί να επενδυθεί πιο επωφελώς σε άλλες λειτουργίες. Επίσης μπορεί η απώλεια της διασποράς να περιορίζει την πιθανότητα της παθητικής «μεταφοράς» προς μη φιλόξενα ενδιαίτηματα. Στα έντομα εκτός από την οικονομία σε ενέργεια η απώλεια της ικανότητας πτήσης μπορεί να σχετίζεται με την εξειδίκευσή τους σε συγκεκριμένα μικροενδιαίτηματα. Τέλος το φαινόμενο μπορεί να σχετίζεται και με την αύξηση του μεγέθους των οργανισμών.

Αλλαγές στο σωματικό μέγεθος

Αρκετά συχνά οι νησιωτικοί οργανισμοί είναι πολύ μεγαλύτεροι ή πολύ μικρότεροι από τους συγγενικούς τους στις ηπειρωτικές περιοχές. Ο γιγαντισμός και ο νανισμός (π.χ. νάνοι ελέφαντες σε νησιά της Μεσογείου) φαίνεται ότι αντικατοπτρίζουν διαφορές στις επιλεκτικές πιέσεις μεταξύ των διαφορετικών ειδών. Τα μεγαλύτερα άτομα μπορούν να εκμεταλλεύονται μεγαλύτερη ποικιλία πόρων, να γεννούν περισσότερα μικρά, να είναι πιο καλοί ανταγωνιστές και έχουν μεγαλύτερα αποθέματα ενέργειας και νερού. Τα μικρότερα άτομα έχουν λιγότερες απαιτήσεις σε πόρους, είναι πιο ειδικευμένα στην εκμετάλλευσή τους και μπορούν να βρουν περισσότερα καταφύγια ώστε να αποφύγουν θηρευτές και αντίξοες συνθήκες.

Επίσης η ενεργητική διασπορά (άρα και η εποίκιση) είναι πιθανότερη σε άτομα μεγάλου μεγέθους ενώ η παθητική διασπορά σε άτομα μικρού μεγέθους (**επιλογή εποικιστών**).

Με βάση τα παραπάνω θα περιμέναμε κάποιο χαστικό πρότυπο στο φαινόμενο της αλλαγής του σωματικού μεγέθους. Στην πραγματικότητα όμως φαίνεται ότι υπάρχουν ορισμένα συνεπή πρότυπα στην εκδήλωσή του που υποδεικνύουν κάποιο συστηματικό τρόπο δράσης των παραπάνω επιλεκτικών δυνάμεων μεταξύ των διαφορών ειδών.

Για τα θηλαστικά των νησιών φαίνεται ότι ισχύει σε γενικές γραμμές ο ακόλουθος κανόνας: τα μεγάλα θηλαστικά (π.χ. όπως τα μεγάλα σαρκοφάγα και φυτοφάγα) τείνουν να μειώνουν το μέγεθός τους, ενώ τα μικρά θηλαστικά (π.χ. τρωκτικά) τείνουν να το αυξάνουν. Το παραπάνω φαινόμενο φαίνεται να σχετίζεται με την απουσία θηρευτών (**οικολογική απελευθέρωση**) και την **επιλογή εποίκιστών** στην περίπτωση του γιγαντισμού και τους **περιορισμένους πόρους** στην περίπτωση του νανισμού.

Οι έρευνες σήμερα επικεντρώνονται στον υπολογισμό του ορίου του σωματικού μεγέθους πάνω από το οποίο το μέγεθος τείνει να μειώνεται και κάτω από το οποίο τείνει να αυξάνεται. Φαίνεται ότι αυτό το όριο συνδέεται με την έκταση του νησιού και την απομόνωση. Στα πτητικά θηλαστικά (π.χ. νυχτερίδες) που έχουν μεγαλύτερες ικανότητες διασποράς και μεγαλύτερες ενεργειακές απαιτήσεις ο περιοριστικός παράγοντας είναι ο περιορισμός των πόρων με αποτέλεσμα την συχνότερη εμφάνιση στα νησιά ειδών με μικρότερο μέγεθος.

Το φαινόμενο του γιγαντισμού και του νανισμού παρατηρείται και σε άλλα σπονδυλωτά π.χ. πτηνά και ερπετά. Τα ερπετά, όντας εξώθερμα, έχουν μικρότερες ενεργειακές απαιτήσεις και για αυτό συνήθως παρουσιάζουν γιγαντισμό στα νησιά. Στα πτηνά το φαινόμενο είναι πιο σύνθετο. Πάντως είναι πιθανόν ότι η εξέλιξη του σωματικού μεγέθους των πτηνών και ερπετών επηρεάζεται έντονα από τη δυσαρμονική φύση των νησιωτικών κοινοτήτων και ειδικότερα από την απουσία ή ένδεια σε μεσαίου έως μεγάλου μεγέθους θηλαστικά. Το αποτέλεσμα είναι η ύπαρξη θώκων άδειων από μεγάλα φυτοφάγα και σαρκοφάγα θηλαστικά να οδηγεί στην κατάληψή τους από πτηνά και ερπετά με τρόπο όχι πάντοτε προβλέψιμο.

Αλλαγή της αναπαραγωγικής στρατηγικής

Πολλά είδη πτηνών και ερπετών στα νησιά γεννούν λιγότερα αλλά και μεγαλύτερα αυγά σε σχέση με τους ηπειρωτικούς συγγενείς τους. Το φαινόμενο μπορεί να συνδέεται και με το σωματικό μέγεθος.

14.4. Κύκλος των τάξων

Πολλά από τα παραπάνω οικολογικά και εξελικτικά φαινόμενα μπορούν να ερμηνευτούν στο πλαίσιο της θεωρίας του κύκλου των τάξων (Wilson, 1959, 1961).

Τα θαλάσσια φράγματα περιορίζουν συχνά έντονα τη μετανάστευση, αλλά τα άτομα που θα κατορθώσουν να φτάσουν έχουν υψηλή πιθανότητα επιτυχίας. Αυτή η σπάνια, αλλά συνεχής, εγκαθίδρυση των εποίκιστών οδηγεί σε κάποιο πρότυπο οικολογικών και εξελικτικών αλλαγών στις νησιωτικές κοινότητες που ονομάστηκε **κύκλος των τάξων**. Τα νησιωτικά είδη εξελίσσονται μέσω μίας σειράς σταδίων από τους νεοφερμένους αποίκους, που δεν ξεχωρίζουν από τους ηπειρωτικούς τους συγγενείς, μέχρι τα εξαιρετικά διαφοροποιημένα τάξα, που τελικά θα εξαφανιστούν. Παρόλο που αυτή η διαδικασία μπορεί να εμποδίζεται από τη γονιδιακή ροή εξαιτίας και άλλων αποίκων, ονομάζεται κύκλος γιατί άπαξ και οι νησιωτικοί πληθυσμοί αρχίσουν να διαφοροποιούνται φαίνεται να είναι καταδικασμένοι σε εξαφάνιση και αντικατάσταση από νέους εποίκιστές που προέρχονται από τις ηπειρωτικές περιοχές. Τα στάδια αυτού του κύκλου είναι τα εξής:

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

- **Στάδιο 1.** Το αρχικό στάδιο εποίκισης και εγκαθίδρυσης των πληθυσμών ενός είδους σε κάποιο αρχιπέλαγος προτού οι νησιωτικοί του πληθυσμοί έχουν διαφοροποιηθεί μεταξύ τους ή από τους πληθυσμούς των ηπειρωτικών περιοχών. Σε αυτό το στάδιο, το είδος έχει σχετικά συνεχή κατανομή στο αρχιπέλαγος αλλά εμφανίζει μικρή γεωγραφική ποικιλότητα. Αυτοί οι «εισβολείς» είναι συχνά ευρύοικα είδη από περιφερειακά ενδιαιτήματα της ηπειρωτικής περιοχής, και επομένως είναι προ-προσαρμοσμένοι για τα περιφερειακά ενδιαιτήματα κατά μήκος των παραλίων και των άλλων ενδιαιτημάτων που καταλαμβάνουν την περιφέρεια των νησιών.
- **Στάδιο 2.** Οι νησιωτικοί πληθυσμοί έχουν διαφοροποιηθεί μέχρι το σημείο που μπορεί να αντιπροσωπεύουν ενδημικά υποείδη ή ακόμη και είδη. Οι πληθυσμοί έχουν εισβάλει και έχουν προσαρμοστεί σε ενδιαιτήματα του εσωτερικού του νησιού, και συχνά παρουσιάζουν συνδεδεμένες αλλαγές όπως περιορισμένη ικανότητα διασποράς, μεταβολές στο σωματικό μέγεθος και αυξημένη εξειδίκευση. Όμως, μερικοί νησιωτικοί πληθυσμοί εξαφανίζονται με αποτέλεσμα η εξάπλωση του τάξου να συρρικνώνεται και η κατανομή του να είναι ανομοιόμορφη (μωσαϊκή).
- **Στάδιο 3.** Η διαφοροποίηση και η συρρίκνωση της εξάπλωσης έχουν συνεχιστεί μέχρι του σημείου το τάξον να αποτελείται από λίγα υπολειμματικά, ενδημικά είδη των οποίων οι πληθυσμοί είναι εξαιρετικά εξειδικευμένοι και περιορισμένοι σε εσωτερικά ενδιαιτήματα.
- **Στάδιο 4.** Οι εξαπλώσεις των υπολειμματικών πληθυσμών έχουν συρρικνωθεί περισσότερο, τόσο μέσα όσο και μεταξύ των νησιών του αρχιπελάγους. Ως αποτέλεσμα της υπερβολικής τους εξειδίκευσης, ενδεχομένως επιταχυνόμενης από τον ανταγωνισμό με τους νέους εισβολείς (είδη του σταδίου 1), οι υπολειμματικοί πληθυσμοί εξαφανίζονται από το αρχιπέλαγος, και πιθανώς αντικαθίστανται από άλλα είδη (του σταδίου 2).

15. Η ΠΟΙΚΙΛΟΤΗΤΑ ΤΩΝ ΕΙΔΩΝ ΣΤΑ ΗΠΕΙΡΩΤΙΚΑ ΚΑΙ ΤΑ ΘΑΛΑΣΣΙΑ ΕΝΔΙΑΙΤΗΜΑΤΑ

15.1. Αφθονία και ποικιλότητα ειδών

Οι ίδιοι τύποι ερωτημάτων, σχετικά με τις κατανομές και την ποικιλότητα των ενδιαιτημάτων στα νησιά και σε άλλα απομονωμένα ενδιαιτήματα, μπορούν να τεθούν και για τις κοινότητες των ηπείρων και των ωκεανών. Τι καθορίζει τον αριθμό και τα είδη των ειδών που συνυπάρχουν σε έναν τόπο και γιατί οι αριθμοί και οι τύποι των ειδών ποικίλλουν από τόπο σε τόπο; Φυσικά οι ταξινομικές ταυτότητες και συγγένειες των ειδών εξαρτώνται από την ιστορία των γενεαλογικών γραμμών που με τη σειρά τους επηρεάζονται από ιστορικά γεωλογικά και κλιματικά γεγονότα. Σε αυτό το κεφάλαιο θα περιγραφούν και θα ερμηνευτούν συνοπτικά τα πρότυπα της ποικιλότητας των ειδών στις ηπείρους και στις θάλασσες.

Η **αφθονία** και η **ποικιλότητα** των ειδών είναι δύο διαφορετικοί όροι που περιγράφουν αντίστοιχα τον αριθμό των ειδών και τον τρόπο οργάνωσης των κοινοτήτων. Είναι προφανές ότι σε μεγάλο βαθμό η ποικιλότητα των ειδών συνδέεται με την αφθονία των ειδών αν και ο τρόπος που γίνεται αυτό διαφέρει ανάλογα με το **δείκτη ποικιλότητας** που χρησιμοποιείται.

Η ποικιλότητα των ειδών ποικίλλει ανάλογα με τη χωρική κλίμακα στην οποία μελετάται. Το συνεχές των χωρικών κλιμάκων συνήθως διαιρείται σε τρεις βολικές κατηγορίες: ***α***, ***β*** και ***γ*** **ποικιλότητα**.

Η ***α*-ποικιλότητα** είναι ο αριθμός των ειδών μέσα σε κάποια μικρή περιοχή ενός σχετικά ομοιογενούς ενδιαιτήματος, δηλ. σε μία τοπική οικολογική κοινότητα. Η ***β*-ποικιλότητα** είναι ο ρυθμός αλλαγής (εναλλαγής) στη σύνθεση των ειδών μεταξύ διαφορετικών αλλά γειτονικών τύπων ενδιαιτημάτων (π.χ. μεταξύ ενός κωνοφόρου και ενός φυλλοβόλου δάσους σε ένα βουνό). Η ***γ*-ποικιλότητα** είναι η συνολική αφθονία των ειδών σε κάποια μεγάλη περιοχή που αποτελείται από διάφορες κοινότητες. Η ***γ*-ποικιλότητα** είναι συνάρτηση της ***α*** (μέσα στο ενδιαίτημα) και της ***β*** (μεταξύ των ενδιαιτημάτων) ποικιλότητας. Έτσι π.χ. η ***γ*-ποικιλότητα** στην λεκάνη του Αμαζονίου είναι υψηλή καθώς υπάρχουν πολλά είδη στις τοπικές κοινότητες και υψηλή εναλλαγή μεταξύ των ενδιαιτημάτων κατά μήκος της. Τέλος η ***δ*-ποικιλότητα** είναι η μέτρηση της ανομοιότητας των δεξαμενών ειδών μεταξύ μεγάλων περιοχών, που η κάθε μία περιλαμβάνει ποικιλία ενδιαιτημάτων και οικοσυστημάτων. Είναι παρόμοια με τη ***β*-ποικιλότητα**, αλλά εφαρμόζεται σε πολύ μεγαλύτερες κλίμακες, όπως συγκρίσεις στη σύνθεση ειδών μεταξύ ηπείρων ή βιογεωγραφικών περιοχών.

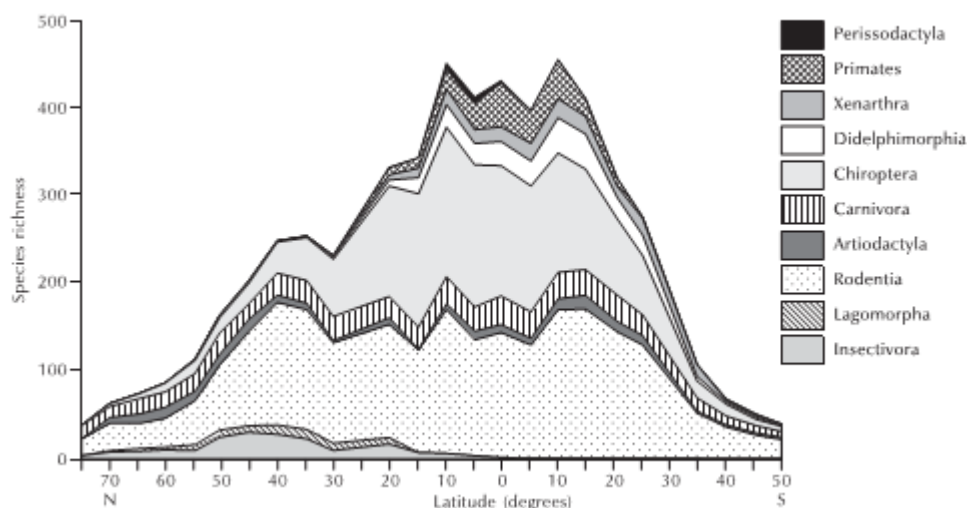
15.2. Πρότυπα ποικιλότητας

Η διαβάθμιση κατά γεωγραφικό πλάτος

Ένα από τα πιο αξιοσημείωτα χαρακτηριστικά της ζωής στη Γη είναι η διαβάθμιση της αύξησης της ποικιλότητας των ειδών από τους πόλους προς τον ισημερινό. Το πρότυπο αυτό είναι γενικό και ισχύει όχι μόνο για τους οργανισμούς στη Γη ως σύνολο, αλλά και για τις περισσότερες μεγάλες ταξινομικές ομάδες (ομοταξίες, τάξεις και οικογένειες) των μικροβίων, των φυτών και των ζώων. Υπάρχουν μερικές εξαιρέσεις όπως οι πιγκουΐνοι και οι φώκιες που έχουν τη

μεγαλύτερη ποικιλότητά τους κοντά στους πόλους ή τα κωνοφόρα στις εύκρατες ζώνες που όμως δεν αλλάζουν αυτό το πρότυπο.

Βέβαια ο ρυθμός αλλαγής της ποικιλότητας δεν είναι ίδιος για κάθε ταξινομική ομάδα. Έχει αποδειχθεί, πάντως, ότι το πρότυπο της διαβάθμισης της ποικιλότητας των ειδών κατά γεωγραφικό πλάτος είναι ένα πολύ παλιό γνώρισμα του πλανήτη μας. Υπολογίζεται ότι υπάρχει εδώ και 110 εκατομμύρια χρόνια για τα φυτά και εδώ και 250 έως 70 εκατομμύρια χρόνια για τους θαλάσσιους οργανισμούς.



Σχήμα 15.1. Ο αριθμός των ειδών θηλαστικών στην Αμερική κατά γεωγραφικό πλάτος

Χερσόνησοι

Στα χερσαία περιβάλλοντα υπάρχει συχνά η τάση η αφθονία των ειδών να μειώνεται κατά μήκος των χερσονήσων όσο αυξάνεται η απόσταση από την ηπειρωτική τους σύνδεση. Η γενικότητα και οι αιτίες αυτού του προτύπου έχουν αμφισβητηθεί καθώς το φαινόμενο περιπλέκεται από τις επιδράσεις της ποικιλότητας σε σχετιζόμενους μεταξύ τους περιβαλλοντικούς παράγοντες (π.χ. υψόμετρο, θερμοκρασία, υγρασία) και σε πιθανές ιστορικές αιτίες.

Υψόμετρο

Στα χερσαία ενδιαιτήματα η μεταβολή στην ποικιλότητα των ειδών κατά μήκος υψομετρικών διαβαθμίσεων είναι εξίσου γενική και αξιοσημείωτη όσο και η διαβάθμιση κατά γεωγραφικό πλάτος. Ο αριθμός των ειδών μειώνεται όσο αυξάνεται το υψόμετρο (και ελαττώνεται η θερμοκρασία). Πάντως η ποσοτική τεκμηρίωση αυτού του προτύπου δεν είναι ακόμη επαρκής τόσο γιατί οι δειγματοληψίες κατά μήκος υψομετρικών διαβαθμίσεων είναι ακόμη λίγες αλλά και γιατί το πρότυπο επηρεάζεται από την επίδραση των μεταβολών της υγρασίας. Και σε αυτό το πρότυπο υπάρχουν κάποιες εξαιρέσεις σε κάποιες ταξινομικές ή οικολογικές ομάδες όπως οι ορχιδέες που έχουν τη μεγαλύτερη ποικιλότητά τους στα βουνά των τροπικών σε μεγάλα υψόμετρα ή κάποια αγγειόσπερμα της εύκρατης που μερικές φορές εμφανίζουν μεγάλη ποικιλότητα σε μέσα υψόμετρα.

Ξηρασία

Η ποικιλότητα των ειδών μειώνεται επίσης όσο ελαττώνεται η διαθεσιμότητα του νερού. Και αυτό το πρότυπο, αν και προφανές, δεν είναι ακόμη καλά μελετημένο.

Υδάτινα περιβάλλοντα

Κάποια από τα πρότυπα της ποικιλότητας των υδάτινων περιβαλλόντων είναι χαρακτηριστικά όμοια με αυτά που παρουσιάζονται στη ξηρά. Παραδείγματος χάρη οι μικρές λίμνες, όπως και τα μικρά νησιά, έχουν λιγότερα είδη από τις μεγάλες και αντιστοιχού μεγέθους λίμνες, ποτάμια και ρεύματα υψηλών υψομέτρων στους τροπικούς έχουν περισσότερα είδη.

Υπάρχουν όμως αρκετά πρότυπα που υποδεικνύουν ότι τα υδάτινα συστήματα διαφέρουν σε αρκετά σημεία από τα χερσαία. Παραδείγματος χάρη ενώ στα χερσαία οικοσυστήματα υπάρχει θετική σχέση μεταξύ ποικιλότητας και παραγωγικότητας αυτό δεν ισχύει γενικά για τα θαλάσσια ενδιαιτήματα (με εξαίρεση τους κοραλλιογενείς υφάλους). Στα υδάτινα οικοσυστήματα φαίνεται να ισχύει ότι τα παραγωγικά περιβάλλοντα τείνουν να είναι μικρά και ασυνεχή ενώ τα μη παραγωγικά είναι συνήθως μεγαλύτερα και συνεχή. Σε γενικές γραμμές φαίνεται να ισχύει το πρότυπο της μείωσης της ποικιλότητας με την αύξηση του βάθους, αλλά υπάρχουν αρκετές εξαιρέσεις.

Τέλος χαρακτηριστική είναι η μείωση της ποικιλότητας στη μεσοπαλιροϊκή ζώνη όσο απομακρυνόμαστε από την ακτή (πιθανόν γιατί οι περισσότεροι οργανισμοί αυτής της ζώνης έχουν θαλάσσια καταγωγή) όπως και η αυξημένη ποικιλότητα στις ακτές με σκληρό υπόστρωμα (στις βραχώδεις και κοραλλιογενείς ακτές) σε σχέση με τις ακτές που έχουν μαλακό υπόστρωμα (αμμώδεις και λασπώδεις), φαινόμενο που οφείλεται στην αυξημένη πιθανότητα διαταραχής των τελευταίων.

Άλλα πρότυπα

Υπάρχουν δύο επιπλέον πρότυπα που αν και δεν είναι αυτά καθαυτά πρότυπα ποικιλότητας ειδών έχουν σημαντικές συνέπειες στην ποικιλότητα.

- (1) ο **κανόνας του Rapoport**. Σύμφωνα με αυτόν υπάρχει θετική συσχέτιση ανάμεσα στο εύρος των γεωγραφικών πλατών που υπάρχει ένα είδος και στο γεωγραφικό πλάτος στο κέντρο της κατανομής του. Επίσης η γεωγραφική κατανομή (το εύρος εξάπλωσης) τείνει να αυξάνεται όσο απομακρυνόμαστε από τον ισημερινό. Αυτό το πρότυπο έχει το ανάλογο του στις υψομετρικές διαβαθμίσεις τόσο στη ξηρά όσο και στις διαβαθμίσεις βάθους στη θάλασσα. Δηλαδή, όσο αυξάνεται η ποικιλότητα των ειδών το εύρος της διαβάθμισης που καταλαμβάνεται από κάποιο είδος τείνει να μειώνεται. Μία σημαντική συνέπεια αυτού του κανόνα είναι ότι η α και η β -ποικιλότητα φαίνεται να σχετίζονται θετικά μεταξύ τους. Η γενικότητα αυτού του κανόνα πάντως αμφισβητείται από αρκετούς επιστήμονες.
- (2) το πρότυπο **επικράτησης-ποικιλότητας**. Αυτό το πρότυπο που σχετίζεται με τις κατά γεωγραφικό πλάτος διαβαθμίσεις της ποικιλότητας αφορά τις σχετικές αφθονίες των ειδών. Σύμφωνα με αυτό υπάρχει η τάση να εμφανίζεται μικρότερη «επικράτηση» στα τροπικά ενδιαιτήματα. Δηλαδή δεν υπάρχουν μόνο περισσότερα σπάνια είδη αλλά και τα περισσότερα κοινά είδη αποτελούν σχετικά μικρό ποσοστό του συνολικού αριθμού των ειδών. Η ίδια τάση της μειούμενης επικράτησης όσο αυξάνεται η ποικιλότητα παρατηρείται και σε διαβαθμίσεις υψομέτρου.

Επομένως είδαμε ότι το πρότυπο της διαβάθμισης κατά γεωγραφικό πλάτος, αλλά πιθανόν και τα άλλα πρότυπα, δεν είναι απλώς διαβαθμίσεις της αφθονίας των ειδών. Και άλλα σημαντικά χαρακτηριστικά εμφανίζουν συσχετισμένη ποικιλότητα. Δεν αυξάνουν μόνον η α και η γ ποικιλότητα όσο πλησιάζουμε στον ισημερινό, αλλά αυξάνει και η β ποικιλότητα, το εύρος της γεωγραφικής κατανομής μειώνεται και η κατανομή των αφθονιών μεταξύ των ειδών γίνεται πιο ισομερής. Αυτά σημαίνουν ότι οποιαδήποτε λογική γενική ερμηνεία αυτών των προτύπων πρέπει να λαμβάνει υπόψη της αυτές τις σχέσεις.

15.3. Αιτίες των προτύπων

Αρκετές υποθέσεις έχουν προταθεί για την ερμηνεία των παραπάνω προτύπων και προφανώς δεν υπάρχει γενική αποδοχή για αρκετές από αυτές. Πρέπει όμως να τονιστεί ότι είναι πολύ πιθανό ότι αρκετές από τις προτεινόμενες διεργασίες που είναι υπεύθυνες για την εμφάνιση των παραπάνω προτύπων δρουν χωρίς η μία να αποκλείει την άλλη.

Οι περισσότερες από αυτές τις υποθέσεις μπορούν να διακριθούν σε δύο κατηγορίες: τις **υποθέσεις ισορροπίας** και τις **υποθέσεις μη-ισορροπίας**. Οι υποθέσεις μη-ισορροπίας υποδηλώνουν ότι τα πρότυπα ποικιλότητας που παρατηρούμε σήμερα αντανακλούν την καθυστερημένη επίδραση διαταραχών κατά το παρελθόν. Οι υποθέσεις ισορροπίας υποδηλώνουν ότι τα παρατηρούμενα πρότυπα αντικατοπτρίζουν την προσαρμογή των κοινοτήτων στις τρέχουσες γεωλογικές, κλιματικές και ωκεάνιες συνθήκες.

Μία άλλη διάκριση, λιγότερο σαφής και αποδεκτή, των προτεινόμενων υποθέσεων βασίζεται στο επίπεδο της αιτιολογικής ερμηνείας που προσφέρουν. Οι **πρωτογενείς υποθέσεις** προσπαθούν να ερμηνεύσουν την ποικιλότητα με βάση κάποια θεμελιώδη αβιοτικά χαρακτηριστικά της γης. Οι **δευτερογενείς υποθέσεις** βασίζονται σε βιολογικά χαρακτηριστικά και δεν κάνουν άμεσες αναφορές στα αβιοτικά χαρακτηριστικά.

Υποθέσεις μη-ισορροπίας

Ιστορικές διαταραχές: Σύμφωνα με αυτήν την υπόθεση τα ενδιαιτήματα 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 ενδιαιτήματα ή ενδιαιτήματα υπό ακραίες συνθήκες, έχουν χαμηλότερους ρυθμούς εποίκησης ή υψηλότερους ρυθμούς εξαφάνισης απ' ό,τι μεγάλα, συνεχή, μόνιμα και σταθερά ενδιαιτήματα.

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.

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

Ετερογένεια ενδιαιτημάτων: Όταν η φυσική δομή του ενδιαιτήματος ποικίλλει τότε επιτρέπεται πιο «λεπτόκοκκη» 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 ενδιαιτήμα (υψηλότερη α -ποικιλότητα) απ' ό,τι 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 ό,τι σε άλλα γεωγραφικά πλάτη.

Φαίνεται ότι όλοι οι παραπάνω παράγοντες επηρεάζουν την ποικιλότητα. Ακόμη όμως δεν έχουμε φτάσει σε μία συνθετική ερμηνεία που θα λαμβάνει υπόψη της και θα συνδέει δύο βασικά συστατικά: (1) την επίδραση του χώρου και του χρόνου στην ιστορική συγκρότηση των βιοκοινοτήτων και (2) τη σχέση μεταξύ της παραγωγικότητας, της αβιοτικής πίεσης των βιοτικών αλληλεπιδράσεων.

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Brown J.H., Lomolino M.V. 1998. *Biogeography*. Sinauer Associates.
- Cox C.B., Moore P.D. Ladle R.J. 2016. *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach*. Wiley / Blackwell.
- Hengeveld R. 1992. *Dynamic Biogeography*. Cambridge University Press.
- Huggett R.J. 2004. *Fundamentals of biogeography*. Routledge.
- Humphries C.J., Parenti L.R. 1986. *Cladistic Biogeography*. Clarendon Press.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Monographs in Population Biology, no. 1. Princeton University Press.
- Myers A.A., Giller P.S. (eds.) 1989. *Analytical Biogeography*. Chapman and Hall.
- Nelson G.J., Platnick N. 1981. *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press.
- Nelson G.J., Rosen D.E. (eds.) 1981. *Vicariance Biogeography: A Critique*. Columbia University Press.
- Pielou E. 1979. *Biogeography*. John Wiley & Sons.
- Rosenzweig M.L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press.
- Whittaker R., Fernández-Palacios J-M. 2007. *Island biogeography*. Oxford University Press.
- Williamson M. 1981. *Island Populations*. Oxford University Press.