

Εξελικτική Βιολογία

Η κατανομή των ζώων
Τα νησιά ως εργαστήρια εξέλιξης

Π. Παφίλης

Βιόσφαιρα

- Το λεπτό, εξωτερικό στρώμα της Γης στο οποίο οι συνθήκες είναι κατάλληλες για ζωή (πάχος περίπου 20 χλμ).
- Οι μη ζωντανές υποδιαίρεσεις της βιόσφαιρας περιλαμβάνουν τις **λιθόσφαιρα** (το ανόργανο υλικό του εξ. φλοιού της Γης), **υδρόσφαιρα** (το υδάτινο στοιχείο στην επιφάνεια του πλανήτη) και **ατμόσφαιρα** (το αέριο συστατικό της βιόσφαιρας).
- Η ατμόσφαιρα εκτείνεται μέχρι τα 3.500 χλμ αλλά η ζωή περιορίζεται στην τροπόσφαιρα (μέχρι τα 8 έως 15 χλμ).
- Το όζον συγκεντρώνεται κυρίως μεταξύ των 20 με 25 χλμ.
- Σύσταση τροπόσφαιρας: N_2 78%, O_2 21%, Ar 0.93% και CO_2 0.03% (αν και η ποσότητα του τελευταίου αυξάνεται...).

Ζωογεωγραφία

Ο κλάδος της βιογεωγραφίας που ασχολείται με τη μελέτη των προτύπων κατανομής των ζώων και προσπαθεί να εξηγήσει την εξάπλωσή τους σε συνδυασμό με την εξέλιξη και την οικολογία των ειδών.

Παρόμοιοι οικολογικά βιότοποι φιλοξενούν διαφορετικά είδη ζώων ενώ γεωγραφικές μεταβολές και αλληλεπιδράσεις μεταξύ των ειδών παρεμβαίνουν στην τελική τους κατανομή.

Προσπαθούμε να καταλάβουμε γιατί τα ζώα βρίσκονται εκεί που βρίσκονται και δεν απαντώνται εκεί που θα αναμέναμε να είναι.

Βιογεωγραφία, η γεωγραφία της ζωής

- Ο Alfred Wallace πρώτος έθεσε τις βάσεις για την μελέτη της κατανομής των ειδών.
- Οι προβληματισμοί του, σε γενικευμένο επίπεδο, μπορούν να συνοψιστούν στο περίφημο Wallacean shortfall (ανεπαρκής γνώση της κατανομής των ζώων).

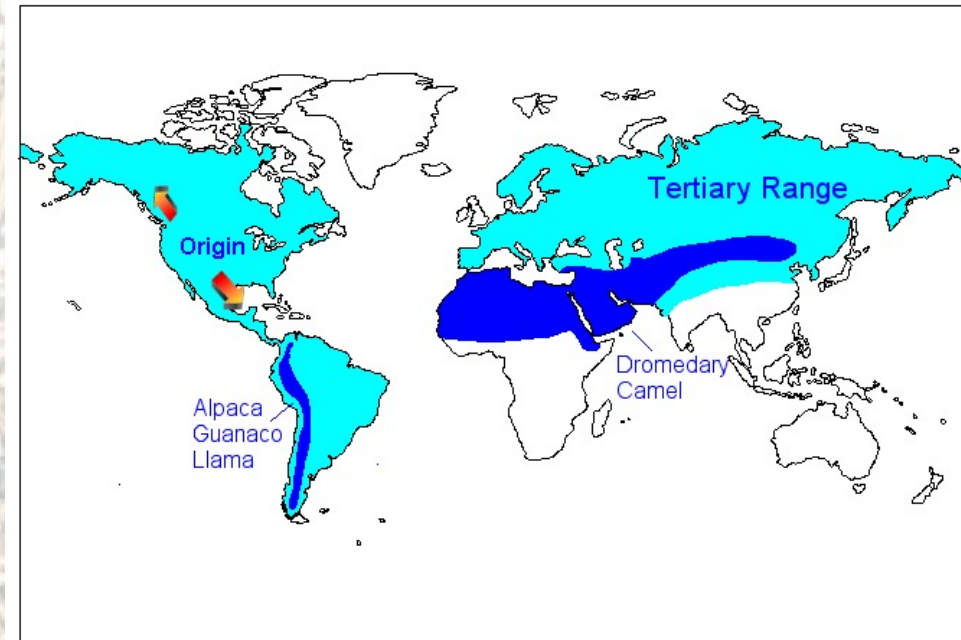
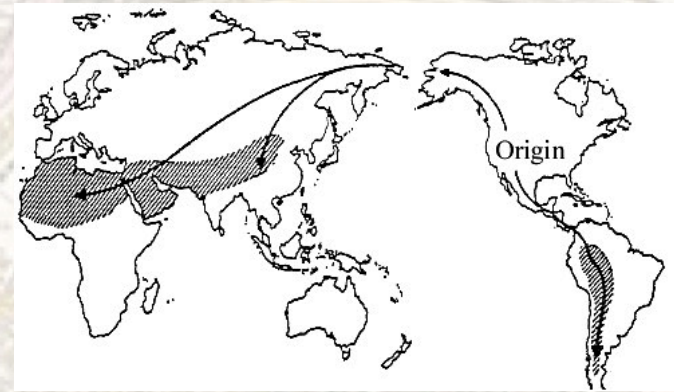


Alfred R. Wallace

Το αρχείο των απολιθωμάτων εμπλουτίζει τις γνώσεις μας για την κατανομή των ειδών

Η γεωλογία της Γης μεταβάλεται διαρκώς και οι οργανισμοί προσαρμόζονται σε αυτές.

Οι πρόγονοι των καμήλων προέκυψαν στην Β. Αμερική πριν από 40 εκ. χ. Στη διάρκεια του πλειστόκαινου πέρασαν στην Ευρασία μέσω του βερίγγειου πορθμού ενώ ταυτόχρονα μετακινήθηκαν και προς τη Ν. Αμερική.



- Η φυλογενετική συστηματική επιτρέπει την ανακατασκευή των κατανομών των ζώων.
- Η κοινή εξελικτική καταγωγή των μελών μιας ομάδας ειδών αντικατοπτρίζεται στα κλαδογράμματα.
- Η μοριακή βαθμονόμηση της φυλογένεσης αποκαλύπτει το παρελθόν μιας σημερινής κατανομής, π.χ. Γιγαντιαίες σαλαμάνδρες στην Αμερική και την Ασία.



Ασυνεχείς κατανομές

- Πρόκειται για καταστάσεις όπου συγγενικά είδη βρίσκονται στις μέρες μας σε πολύ απομακρυσμένες περιοχές.
- Οι τυπικές «λύσεις» σε αυτό το βιογεωγραφικό πρόβλημα περιλαμβάνουν τα σενάρια διασποράς (μετακίνηση σε νέα τοποθεσία) και τις βικαριανιστικές υποθέσεις (το περιβάλλον αλλάζει διασπώντας τη συνεχή κατανομή ενός είδους).

Παράδειγματα ασυνεχών κατανομών (οικ. Talpidae και γένος Gopherus)



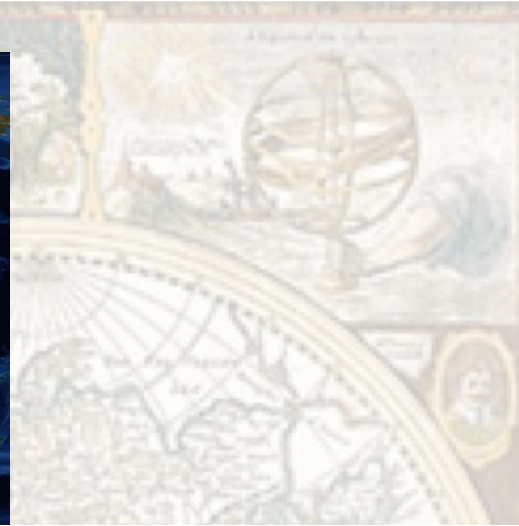
Διασπορά

- Η διασπορά περιλαμβάνει τη μετανάστευση από μία περιοχή προς μια άλλη και είναι μονόδρομη (σε αντίθεση με τις εποχιακές μεταναστεύσεις).
- Η διασπορά μπορεί να είναι ενεργητική (τα ζώα χρησιμοποιούν τις δικές τους δυνάμεις) ή παθητική (από τον άνεμο, ρεύματα σε θάλασσες ή ποτάμια, «σχεδίες»).
- Η τάση για τα ζώα είναι να επεκτείνουν την εξάπλωσή τους ώστε να εκμεταλλευτούν κάθε ευνοϊκό βιότοπο. Σύμφωνα με αυτή την παραδοχή θα πρέπει να προκύπτουν συνεχείς κατανομές.
- Τυπικό παράδειγμα κατανομής μέσω διασποράς αποτελούν τα νησιά της Πολυνησίας.

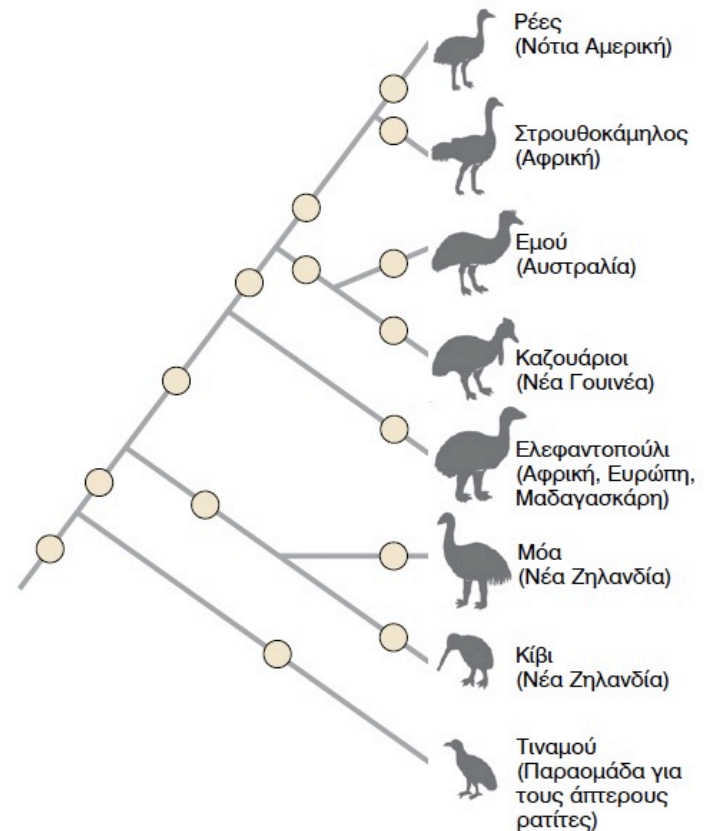
Βικαριανισμός

- Περιγράφει κατανομές που έχουν προκύψει λόγω κερματισμού της γεωμορφολογικής συνέχειας.
- Οι βικαριανιστικές κατανομές εξηγούνται με δραματικά γεωλογικά γεγονότα που προκαλούν ρήγματα σε μια πρώτερη συνεχή κατανομή.
- Διαχωρισμός της θαλάσσιας ζωής μεταξύ Ειρηνικού και Ατλαντικού με τον σχηματισμό του Ισθμού του Παναμά.





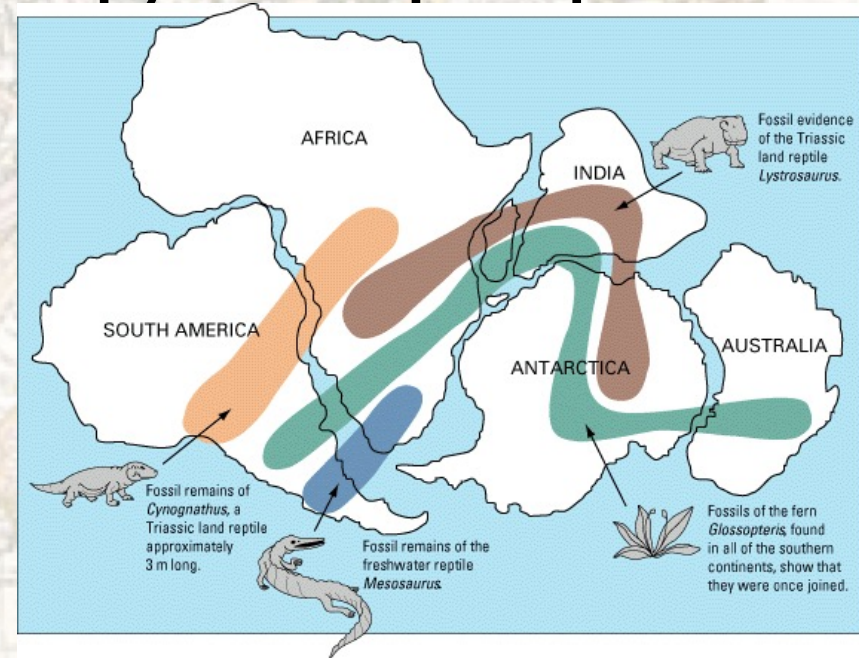
Η περίπτωση των άπτερων πουλιών (ρατίτες)



- Μια τέτοια βικαριανιστική υπόθεση μπορεί να ελεγχθεί χρησιμοποιώντας άλλες ομάδες χερσαίων οργανισμών με παρόμοια κατανομή.
- Εάν η υπόθεση είναι σωστή τότε τα ίδια βικαριανιστικά γεγονότα που είναι υπεύθυνα για την πρώτη κατανομή θα ευθύνονται και για την δεύτερη.
- Με την σύμπτωση πολλών τέτοιων φυλογενετικών δένδρων ή κλαδογραμμάτων μπορεί να εξαχθεί ένα γενικό κλαδόγραμμα περιοχών που να απεικονίζει με πιστότητα την ιστορία κατάκερματισμού των περιοχών.
- Οι αποκλίνουσες κατανομές άλλων ζωικών ομάδων μπορεί να εξηγούνται με μεγαλύτερη ακρίβεια χάρη στη διασπορά.

Η θεωρία της μετακίνησης των ηπείρων

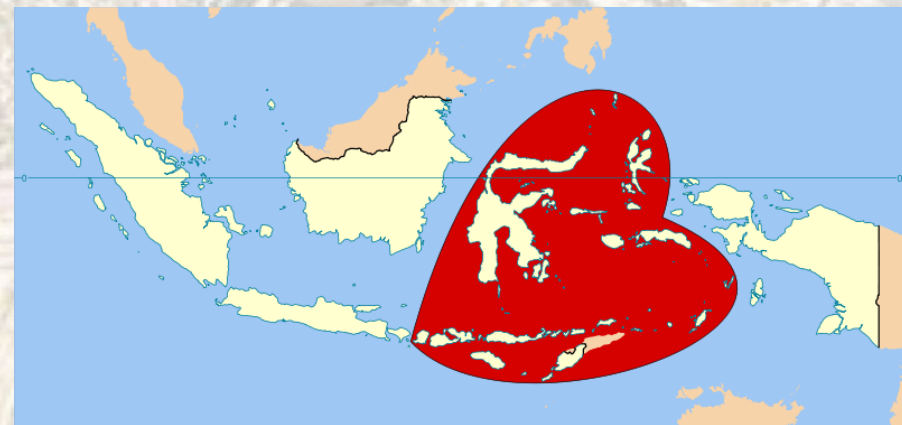
- Σε αυτήν βασίστηκε η θεωρία των τεκτονικών πλακών.
- Η επιφάνεια της Γης αποτελείται από 6-10 πλάκες πάχους 100 χλμ που κινούνται πάνω σε ένα πιο ευέλικτο υποκείμενο στρώμα σαν σχεδίες.
- Η αρχική ενιαία μάζα (Πανγαία) διασπάστηκε πριν από 200 εκ.χ. σχηματίζοντας 2 υπερηπείρους, την Λαυρασία και την Γκοντβάνα.



Η Λαυρασία χωρίστηκε στην Β. Αμερική, την Ευρασία και την Γροιλανδία ενώ η Γκοντβάνα στην Ν. Αμερική, την Αφρική, τη Μαδαγασκάρη, την Ινδία και την Αυστραλία.

- Οι ακτογραμμές των γειτονικών ηπείρων παρουσιάζουν συμπληρωματικότητα που υποστηρίζεται από παλαιομαγνητικές και σειсмоγραφικές μελέτες.
- Η μετακίνηση των ηπείρων εξηγεί ικανοποιητικά πολλές κατανομές ζώων, π.χ. την εξάπλωση των μαρσιποφόρων.
- Εμφανίστηκαν πριν από 100 εκ.χ. στη Ν. Αμερική η οποία ήταν συνδεδεμένη με την Αυστραλία μέσω Ανταρκτικής. Μετακινήθηκαν έτσι προς την Ωκεανία αλλά και την Β. Αμερική όπου όμως δεν μπόρεσαν να ανταγωνιστούν τα πλακουντοφόρα που είχαν εισβάλει από την Ασία.
- Έτσι τα μαρσιποφόρα παρέμειναν στην απομονωμένη Αυστραλία ενώ το μοναδικό μαρσιποφόρο που απαντάται στην Β. Αμερική έφτασε εκεί αργότερα με τον σχηματισμό του ισθμού του Παναμά.

Η γραμμή του Wallace



Οι τεκτονικές πλάκες της Αυστραλίας/Ν. Γουινέας και της ΝΑ. Ασίας είναι διαφορετικές και έλαβαν την σημερινή τους θέση σχετικά πρόσφατα.

Η εκτίμηση αυτή επιβεβαιώνεται και από φυλογενετικές αναλύσεις.

Οι μελέτες που έκανε στο Αρχιπέλαγο της Μαλαισίας έδειξαν ότι πολλές ζωικές ομάδες εμφάνιζαν απόλυτα και απότομα όρια κατανομής στην περιοχή αυτή παρά τις κοινές κλιματικές και οικολογικές συνθήκες.

Χερσαίες γέφυρες

- Οι προσωρινές χ.γ. αποτελούν σημαντικές διόδους διασποράς.
- Τυπικό παράδειγμα αποτελεί η εξάπλωση των πλακουντοφόρων στην Αμερική μέσω του Βερίγγειου Πορθμού.
- Η συνάφεια των πανίδων και χλωρίδων των νησιών αριστερά της γραμμής του Wallace με τις ακτές της ΝΑ. Ασίας οφείλεται επίσης σε τέτοιες γέφυρες.

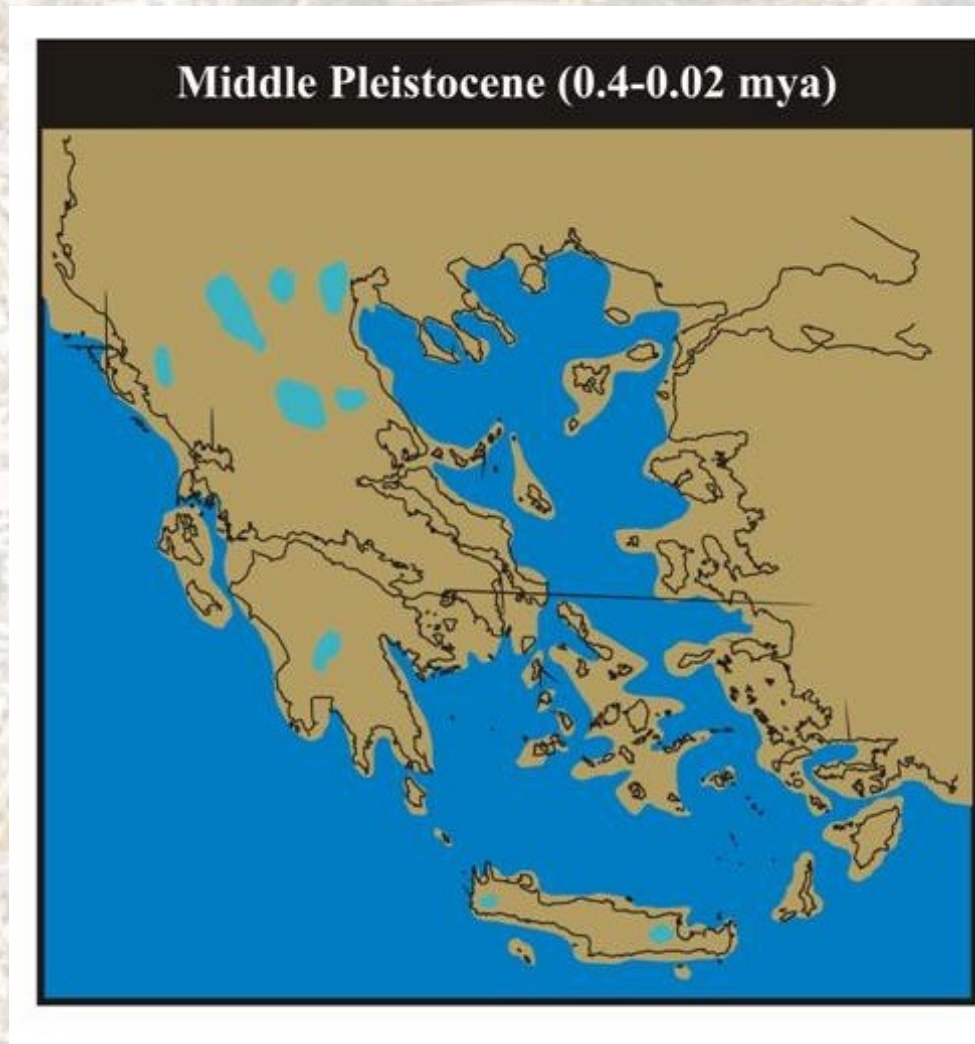
Μεγάλη αμερικάνικη ανταλλαγή

- Ο σχηματισμός του Παναμά ένωσε για πρώτη φορά τις δύο Αμερικές και συνετέλεσε στην δραματική αλλαγή της πανιδικής σύστασης των δύο ηπείρων.
- 38 είδη από τη Ν. Αμερική μετακινήθηκαν προς βορά (τα περισσότερα εξαφανίστηκαν) και 47 από τη Β. Αμερική προς το Νότο (η συντριπτική πλειοψηφία επιβίωσε).
- Σχεδόν τα μισά θηλαστικά της Ν. Αμερικής είναι βόρειας προέλευσης.



Χερσαίες γέφυρες στον ελλαδικό χώρο

- Ο αιγαιακός χώρος γνώρισε πολλές και έντονες μεταβολές οι οποίες αντικατοπτρίζονται στην σημερινή κατανομή πολλών ειδών.
- Σαύρα της Σκύρου, κροκοδειλάκι, τσακάλι στη Σάμο, βίδα στην Λέσβο.
- Γραμμή του Αιγαίου.



Ανθρώπινη επίδραση στην κατανομή των ζώων

- Ο άνθρωπος μεταβάλλει με δύο διακριτούς τρόπους τις φυσικές κατανομές των ζώων: με εξάπλωση των ανθρωπόφιλων και με εξαφάνιση των γηγενών.
- Εξημερωμένα ζώα (η «τρόικα» της Πολυνησίας – σκύλος, γουρούνι, κότα)
- Αρουραίοι / μεταξοσκώληκες / σπουργίτια
- Μόα, πουλιά-ελέφαντες, γιγαντιαία θηλαστικά

Εξημερωμένα είδη

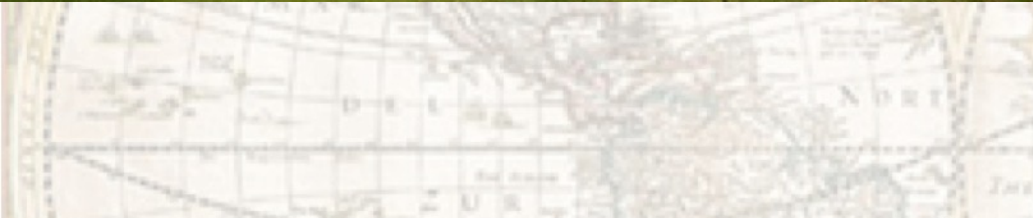
- Είδη ιππασίας: άλογο, γάιδαρος, καμήλες, γιάκ
- Είδη ζεύξης: άλογο, γάιδαρος, καμήλες, βόδια, τάρανδος, γιάκ
- Είδη παραγωγής φαγητού: κατσίκια, πρόβατο, αγελάδα, βόδι, τάρανδος, γουρούνι
- Είδη παραγωγής μαλλιού/δέρματος: κατσίκια, πρόβατο, αγελάδα, βόδι, τάρανδος, γουρούνι

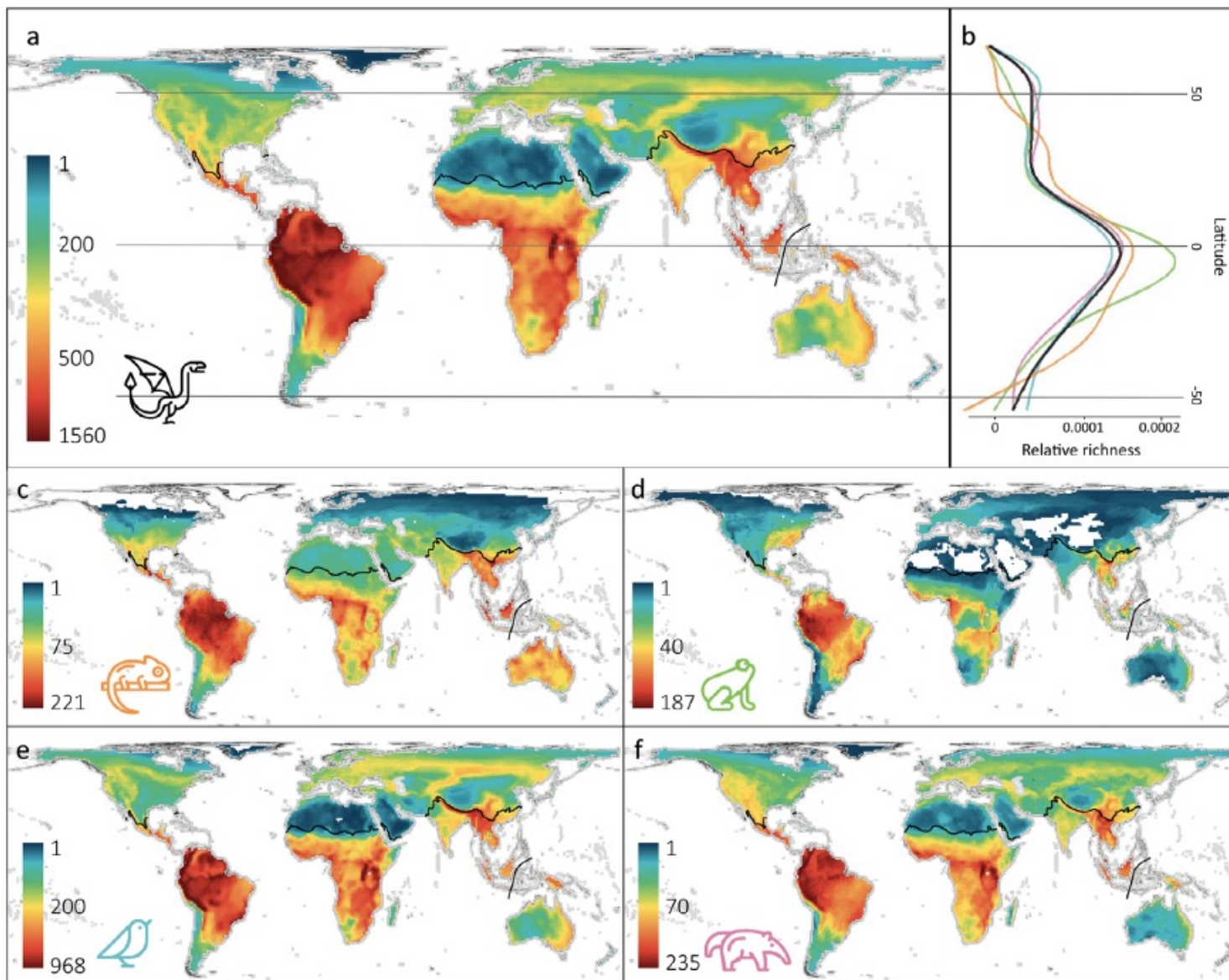
Κοσμοπολιτικά είδη



Είδη εισβολείς

- Ζώα που ακούσια ή εσκεμμένα ελευθερώθηκαν σε ξενικές προς την αρχική τους εξάπλωση περιοχές οι οποίες όμως ήταν οικολογικά και περιβαλλοντικά παρόμοιες με την θέση προέλευσής τους. Σαν αποτέλεσμα ανέπτυξαν βιώσιμους πληθυσμούς.
- Πως αντιμετωπίζουμε τέτοια είδη;





taxa



Tetrapods



Reptiles



Amphibians

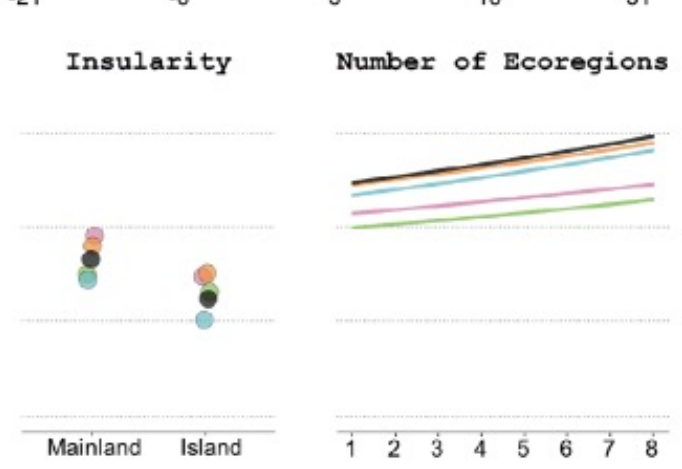
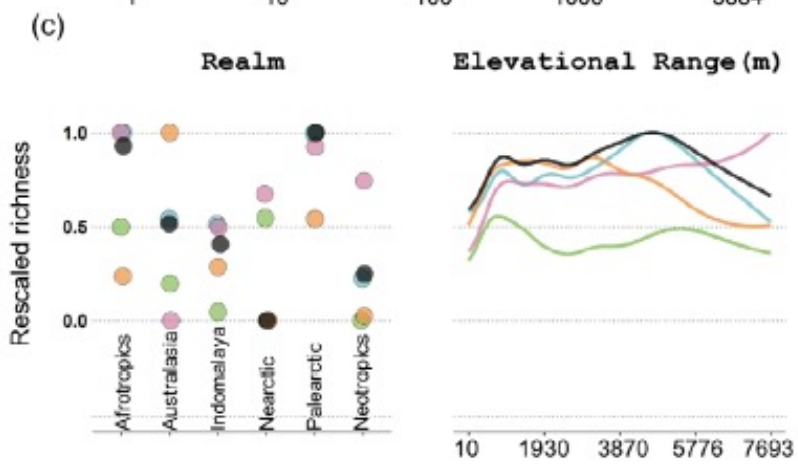
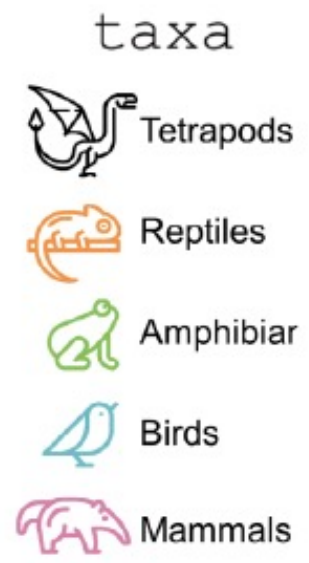
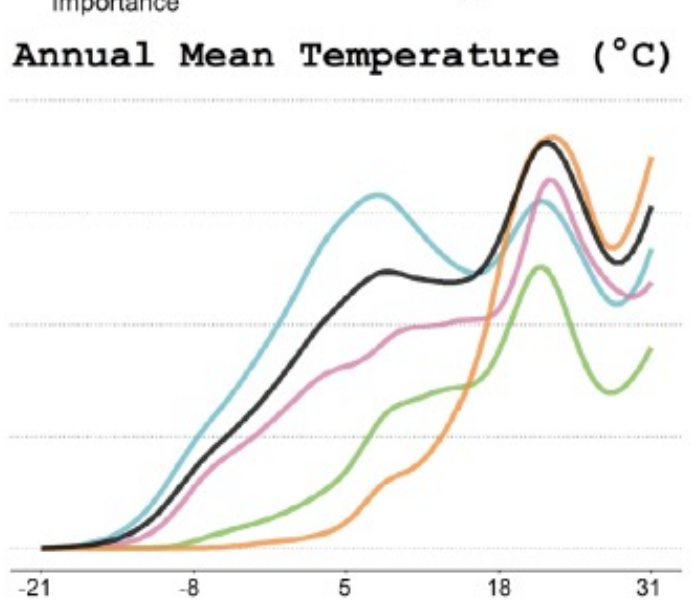
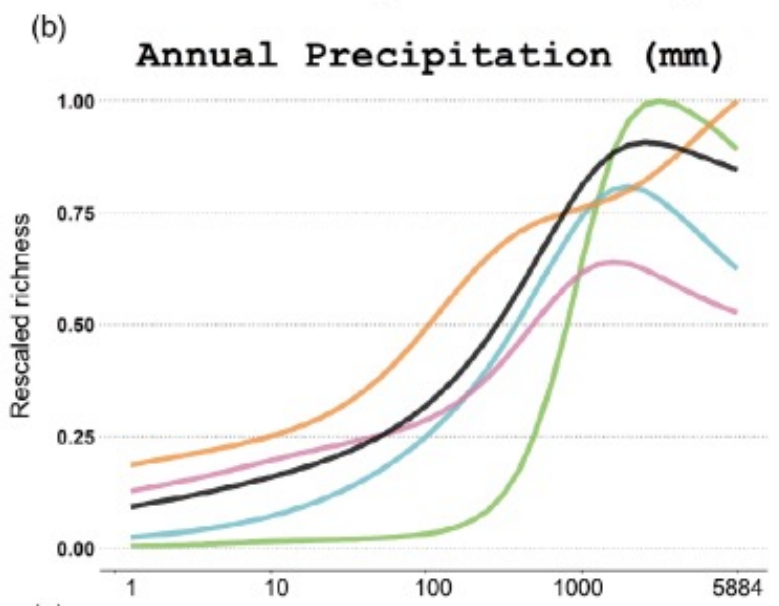
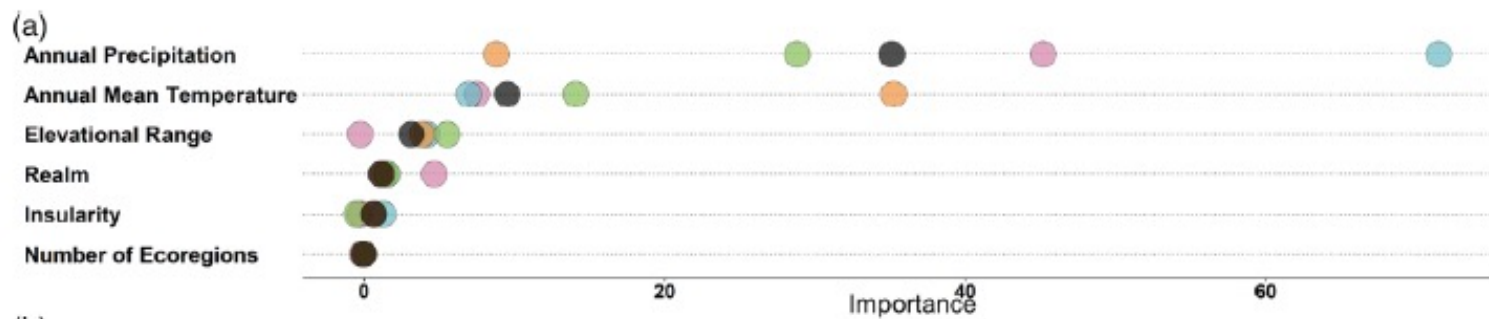


Birds



Mammals

Raz et al. 2023



«Τα νησιά είναι φυσικά
εργαστήρια εξέλιξης»





THE
L I F E
 AND
 STRANGE SURPRIZING
ADVENTURES
 OF
ROBINSON CRUSOE,
 OF YORK, MARINER:

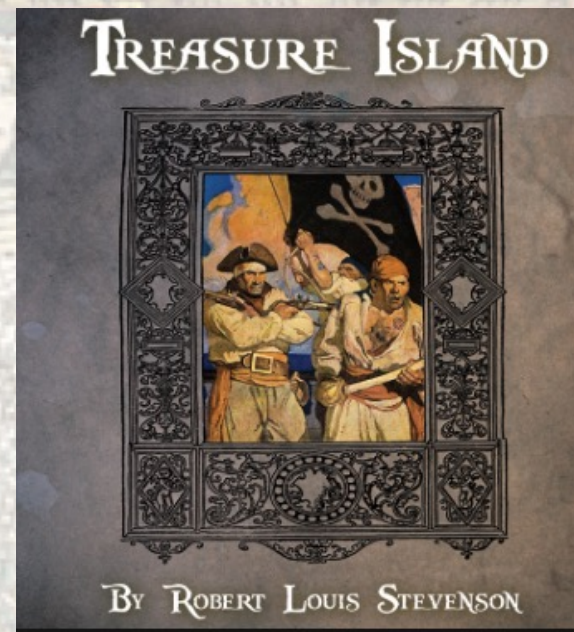
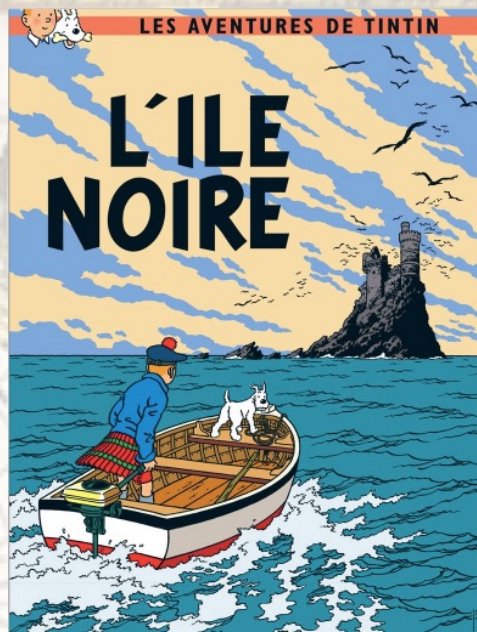
Who lived Eight and Twenty Years,
 all alone in an un-inhabited Island on the
 Coast of AMERICA, near the Mouth of
 the Great River of OROONOUQUE;

Having been cast on Shore by Shipwreck, where
 in all the Men perished but himself.

WITH
 An Account how he was at last strangely deli-
 ver'd by PYRATES.

Written by *Houffelj.*

L O N D O N:
 Printed for W. TAYLOR at the Shop in Patern-Noster-
 Row. MDCCLXIX.



ISLAND LIFE:
 OR:
 THE PHENOMENA AND CAUSES OF
Insular Faunas and Floras,
 INCLUDING A REVISION AND ATTEMPTED SOLUTION OF THE
 PROBLEM OF
Geological Climates.

BY
ALFRED RUSSEL WALLACE,
AUTHOR OF "THE MALARY ARCHITECTURE," "TROPICAL FAUNA," "THE GEOGRAPHICAL
 DISTRIBUTION OF ANIMALS," &c.

London:
MACMILLAN AND CO.
 1880.

The Right of Translation and Reproduction is Reserved.

“Islomania is a rare affliction of spirit. There are people who find islands somehow irresistible. The mere knowledge that they are in a little world surrounded by sea fills them with an indescribable intoxication.” **L. Durrell**



COLLECTION HETZEL

Νησιά

- Ποικιλία διαφορετικών ενδιαιτημάτων
- Υψηλός βαθμος απομόνωσης
- Οργανωμένα σε συστήματα (αρχιπελάγη) ή μεμονωμένα
- Θέσεις με υψηλό ενδημισμό
- Θέσεις ειδογένεσης



Τα νησιά μπορεί να διαφέρουν σημαντικά μεταξύ τους...

- Ωκεάνια νησιά




- Ηπειρωτικά νησιά



...ή με αυτό που έχουμε στο μυαλό μας...





THE VOYAGE
OF H.M.S.
BEAGLE

BY CHARLES DARWIN

ISLAND LIFE:

OR,

THE PHENOMENA AND CAUSES OF

Insular Faunas and Floras,

INCLUDING A REVISION AND ATTEMPTED SOLUTION OF THE
PROBLEM OF

Ecological Climates.

BY

ALFRED RUSSEL WALLACE,

AUTHOR OF "THE MALAY ARCHIPELAGO," "TROPICAL NATURE," "THE GEOGRAPHICAL
DISTRIBUTION OF ANIMALS," &c.

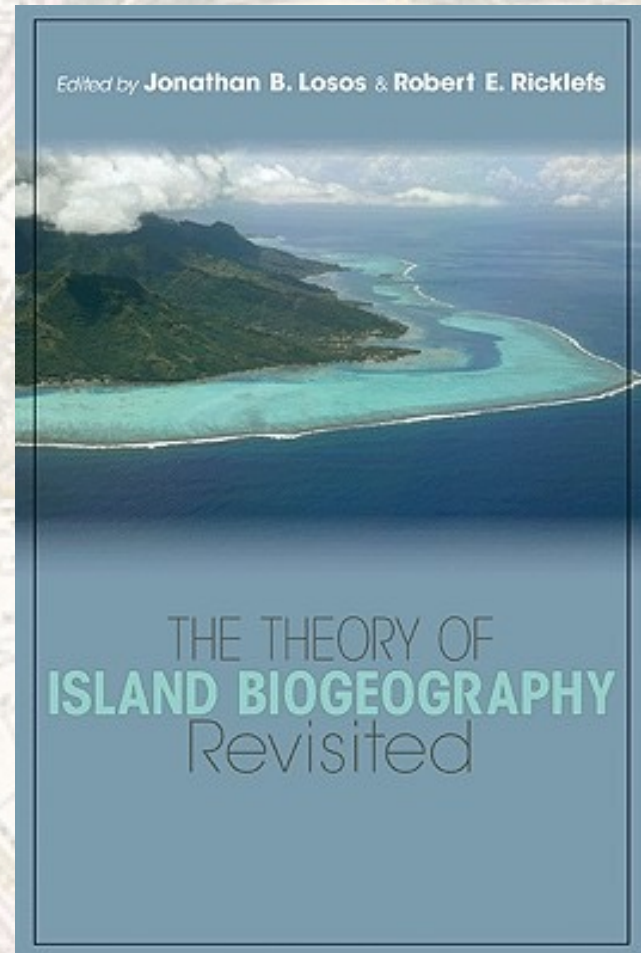
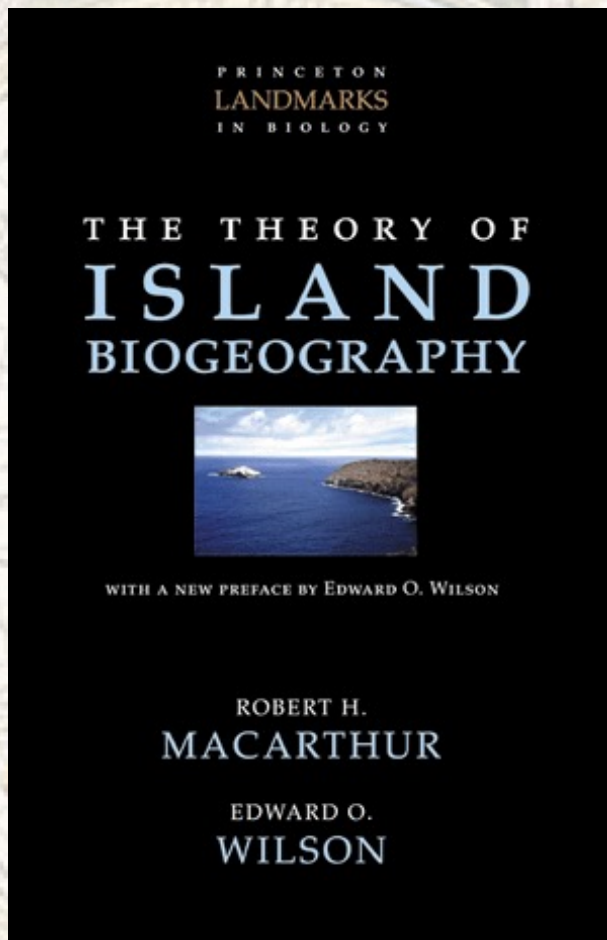
London :

MACMILLAN AND CO.

1880.

The Right of Translation and Reproduction is Reserved.

Νησιωτική Βιογεωγραφία...



Ωκεάνια vs. ηπειρωτικών νησιών

Χαμηλή ποικιλότητα αλλά ισχυρή σχέση επιφάνειας-ειδών

Υψηλότεροι ρυθμοί εξαφάνισης

Περιορισμένη διασπορά

Γενικά πιο αραιοί πληθυσμοί αλλά υπάρχουν και σημαντικές εξαιρέσεις

Διαπίστωση στα νησιά

Οι εποικισμοί και οι εξαφανίσεις είναι συχνά φαινόμενα

Ο αριθμός των ειδών αυξάνεται με την έκταση

Ο αριθμός των ειδών μειώνεται όσο αυξάνεται η απομόνωση

Φαινόμενα που μελετώνται

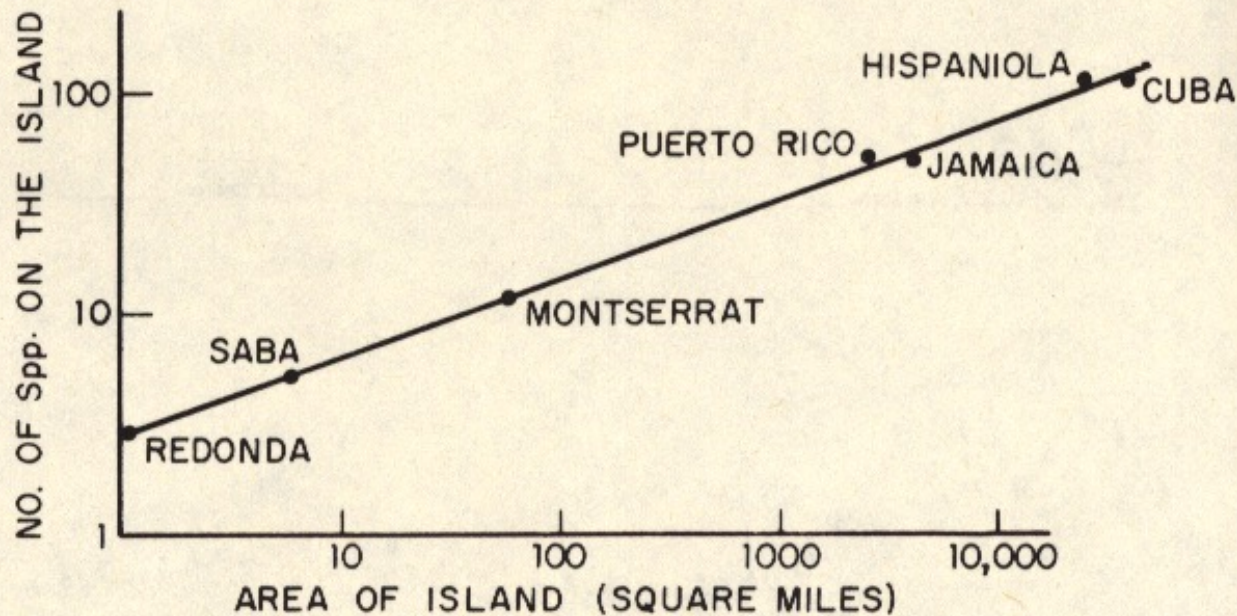
Σχέση έκτασης-αριθμού ειδών

Σχέση απομόνωσης-αριθμού ειδών

Εναλλαγή των ειδών

Σχέση έκτασης αριθμού ειδών

- Όσο μεγαλύτερο είναι ένα νησί, τόσο περισσότερα είδη φιλοξενεί.
- Ο αριθμός των ειδών αυξάνεται πιο αργά στα μεγαλύτερα νησιά.



2 AREA-SPECIES CURVE of reptiles and amphibians in the West Indies.

Σχέση έκτασης αριθμού ειδών

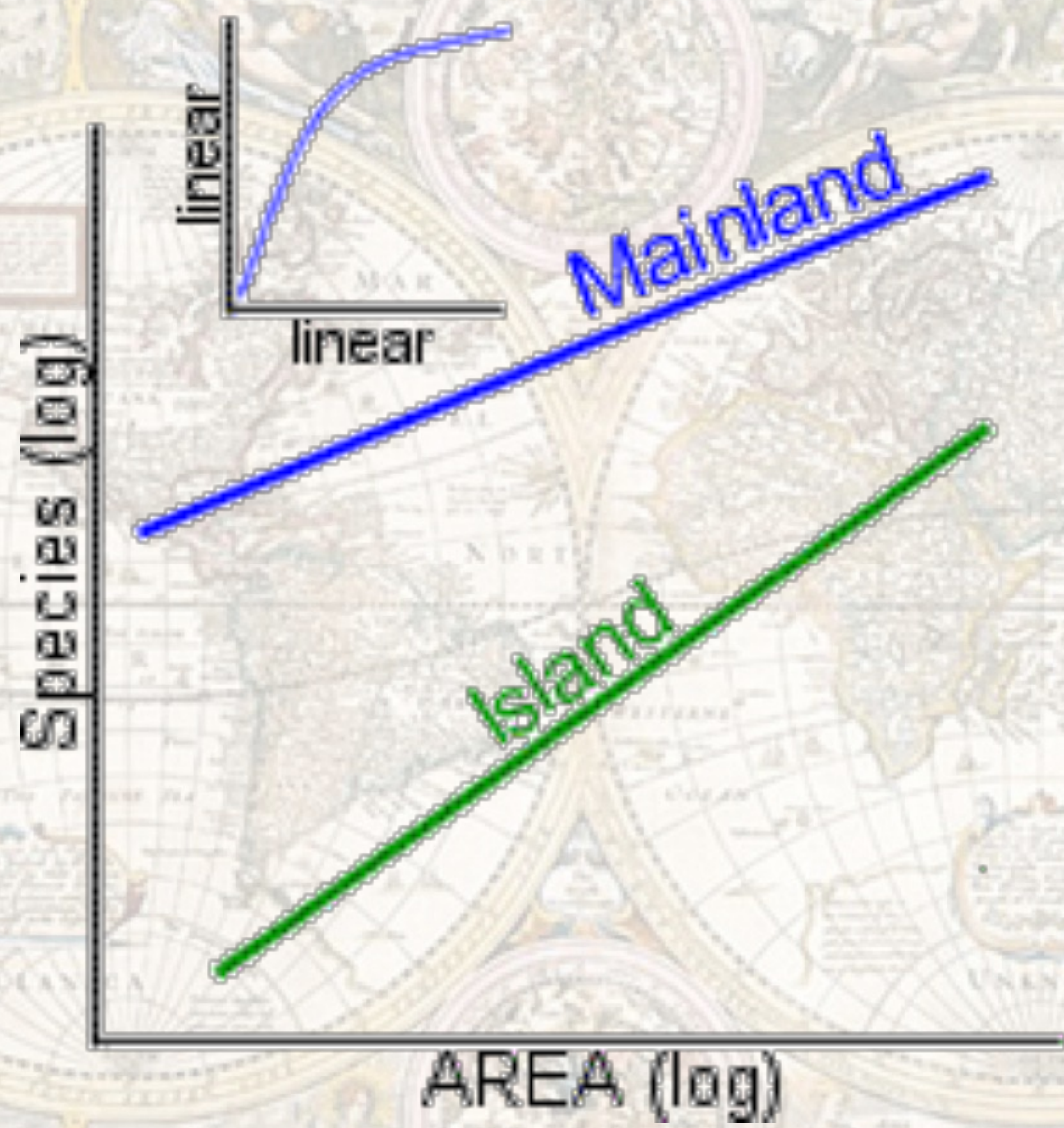
- Η εξίσωση που αποδίδει τη σχέση είναι η ακόλουθη (Arrhenius 1920):

$$S = cA^z$$

όπου S ο αριθμός ειδών, A η έκταση, c και z δύο σταθερές που προσδιορίζονται εμπειρικά από τα δεδομένα του κάθε συστήματος

- Η σχέση γίνεται γραμμική λογαριθμίζοντας (Gleason 1922)

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



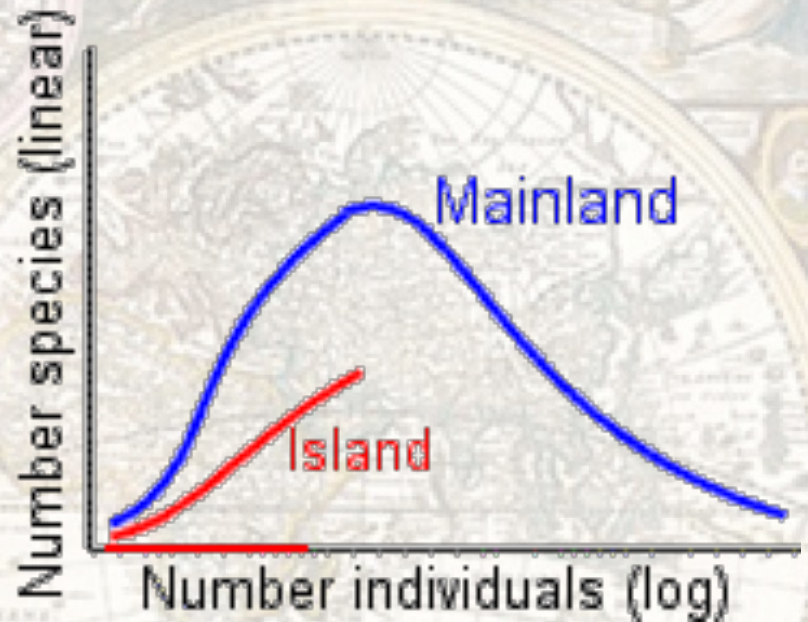
Ερμηνεία και συγκρίσεις

Σε κάθε περιοχή λίγα είδη είναι είτε πολύ άφθονα ή πολύ σπάνια.

Η κατανομή των ειδών ακολουθεί κωδωνοειδή κατανομή.

Τα μεγαλύτερα νησιά θα περιλαμβάνουν και περισσότερους τύπους ενδιαιτημάτων άρα και περισσότερα είδη εξειδικευμένα σε αυτά.

Τα μικρά και απομονωμένα νησιά έχουν λιγότερα είδη ανά μονάδα έκτασης και υψηλότερο z γιατί αν κάποιο είδος γίνει σπάνιο είναι πολύ πιθανό να εξαφανιστεί καθώς η δυνατότητα ανατροφοδότησης είναι περιορισμένη.



Η τιμή του z είναι 0,12-0,17 για τις ηπειρωτικές περιοχές και 0,14-0,40 για τα νησιά

Ηπειρωτικά νησιά: 0,2
Ωκεάνια νησιά: 0,35

Σχέση αριθμού ειδών-απομόνωσης

Όσο πιο απομονωμένο είναι ένα νησί, τόσο λιγότερα είδη θα φιλοξενεί.

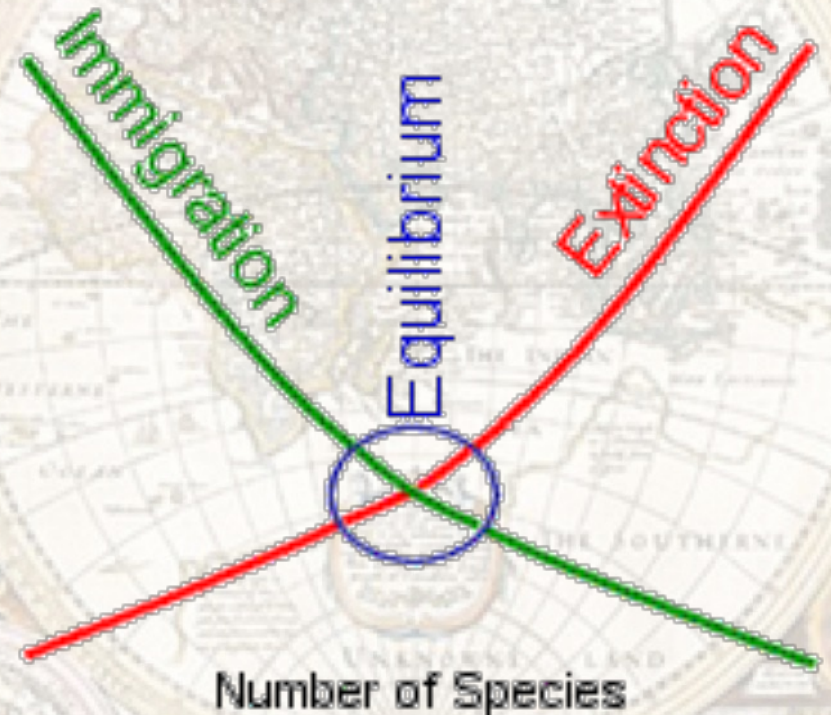
Λιγότερα είδη μπορούν να υπερπηδήσουν τους φραγμούς διασποράς.

Στην πράξη η συγκεκριμένη σχέση έχει πιο περιορισμένη ισχύ από εκείνη για την έκταση εξαιτίας

- της ποικιλομορφίας των μέσων διασποράς, και
- της ποικιλίας αφετηριών

Ρυθμοί εξαφάνισης στα νησιά

- Σαφώς ταχύτεροι.
- Απομονωμένοι πληθυσμοί.
- Ο νησιωτικός ενδημισμός συνεπάγεται πλήρη απώλεια του είδους.
- Island-in-island species
Π.χ. *Pelophylax cretensis*

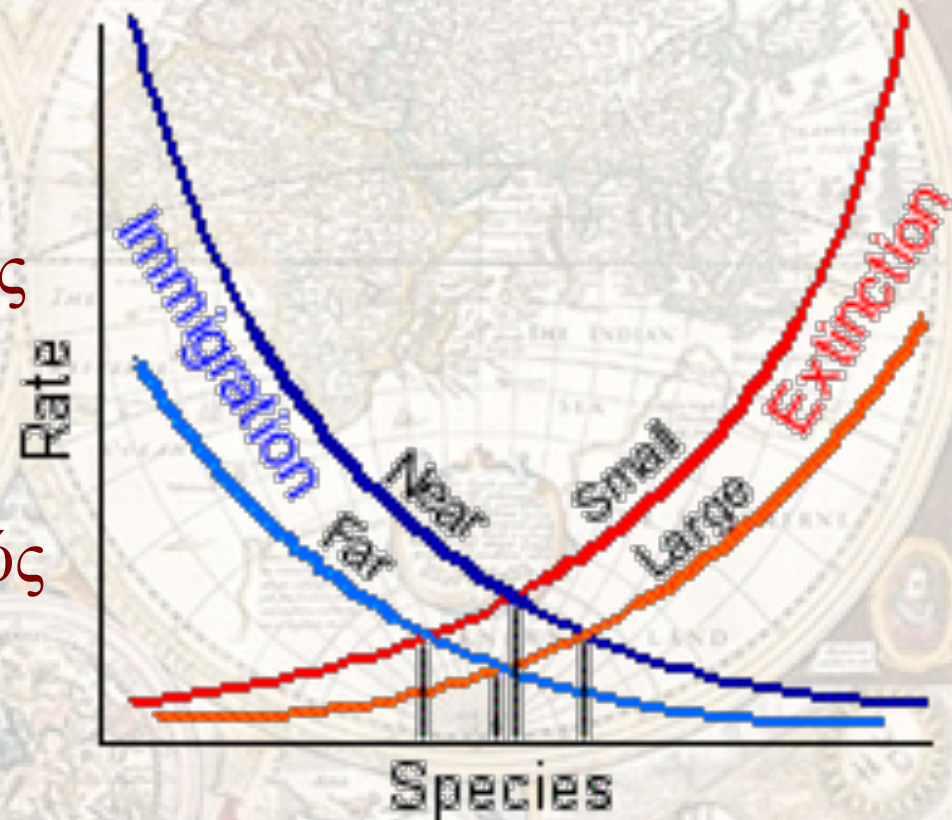


Οι MacArthur και Wilson υποστήριξαν ότι η εξαφάνιση εξαρτάται μόνο από το μέγεθος του νησιού και ο εποικισμός μόνο από την απομόνωση.

Ο αριθμός ειδών στην ισορροπία προβλέπεται να είναι: $S_{ln} > S_{lf}$ και $S_{sn} > S_{sf}$

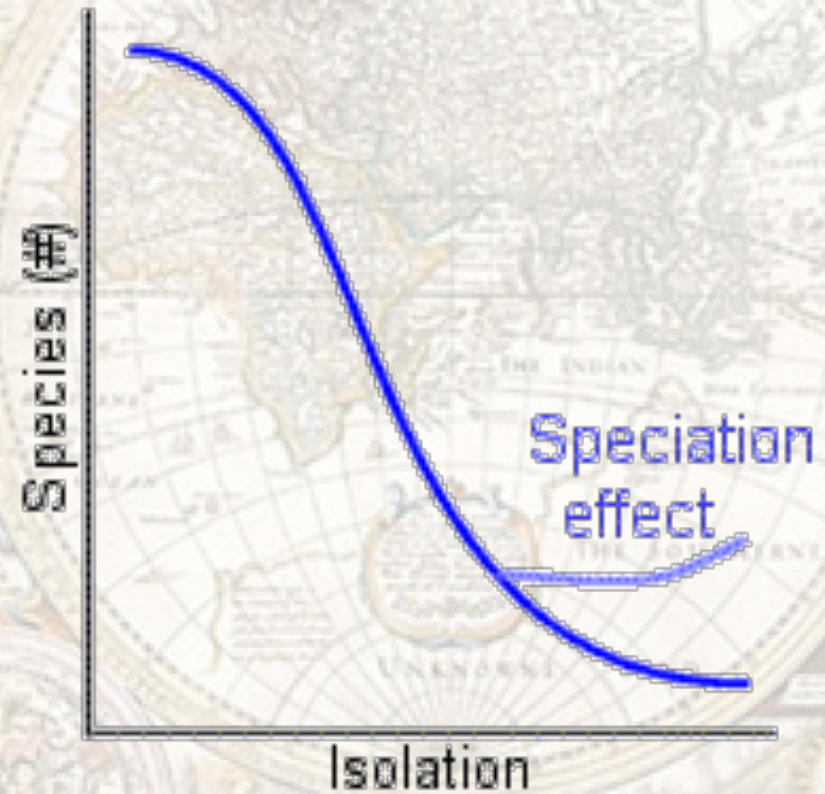
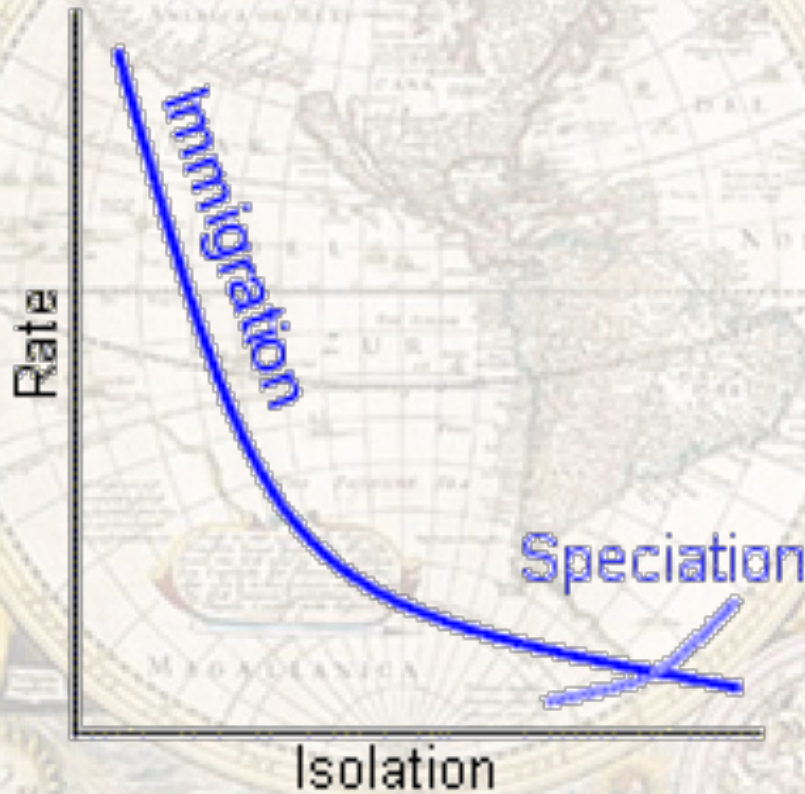
Το μοντέλο προβλέπει επίσης μια σειρά ρυθμών εναλλαγής ειδών στην ισορροπία: $T_{sn} > T_{sf}$ και $T_{ln} > T_{lf}$.

Επίσης προβλέπει τους ρυθμούς επιστροφής στην ισορροπία μετά την διατάραξή της σε ποικίλου μεγέθους νησιά



Οι χαμηλοί ρυθμοί μετανάστευσης επιτρέπουν την
ειδογένεση λόγω κενών θώκων.

Η ειδογένεση αυξάνει την ποικιλότητα



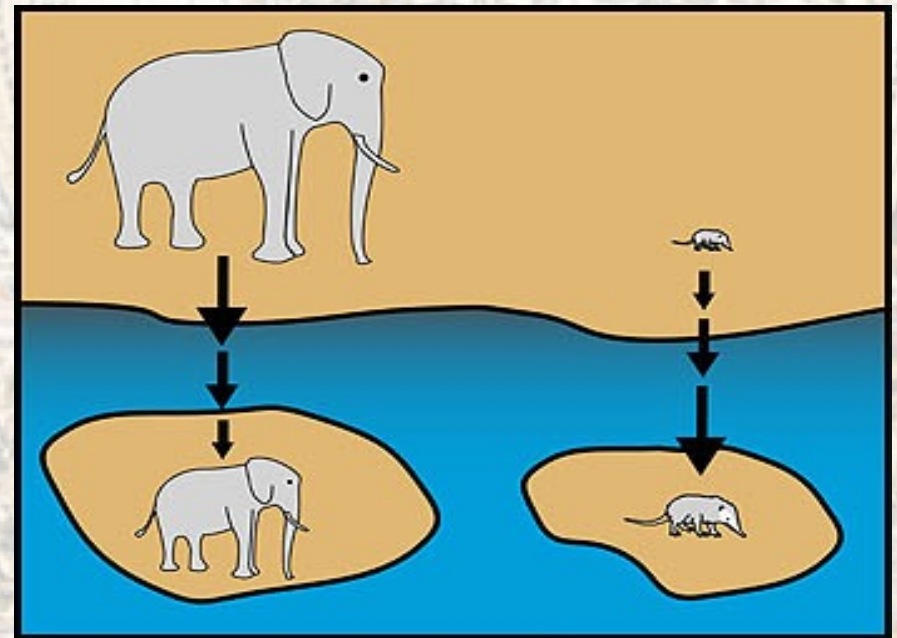
Προσαρμογές στο νησιωτισμό

- Κανόνας του νησιού (αλλαγές στο μέγεθος του σώματος)
- Σύνδρομο του νησιού (αλλαγές στην αναπαραγωγή)
- Νησιωτική πραότητα
- Απώλεια ή μείωση της ικανότητας διασποράς

Ο κανόνας του νησιού

1. **Χαμηλή βιοποικιλότητα:** λιγότερα είδη, λιγότεροι ανταγωνιστές και θηρευτές
2. **Υψηλή πυκνότητα.** Η έλλειψη ανταγωνιστών και θηρευτών οδηγεί σε πυκνούς πληθυσμούς
3. **Περιορισμένη τροφική διαθεσιμότητα.** Έντονος ενδοειδικός ανταγωνισμός

Τα μικρόσωμα είδη τείνουν να αναπτύξουν μεγάλο μέγεθος σώματος στα νησιά ενώ τα μεγαλόσωμα εμφανίζουν τάσεις νανισμού



Νησιώτες γίγαντες...



Aldabrachelys gigantea

- Μειωμένες ενεργειακές απαιτήσεις
- Αποτελεσματική χρήση των διαθέσιμων πόρων
- Πρόσβαση σε περισσότερα καταφύγια

...και νάνοι



Boa constrictor (Hog island boa)

- Πρόσβαση σε μεγαλύτερη ποικιλία τροφών
- Πλεονέκτημα στον ενδοειδικό ανταγωνισμό
- Μεγαλύτεροι απόγονοι με καλύτερες πιθανότητες επιβίωσης



Τα πιο μεγάλωσωμα και τα
πιο μικρόσωμα
Σπονδυλόζωα είναι
νησιώτες!

Varanus komodoensis

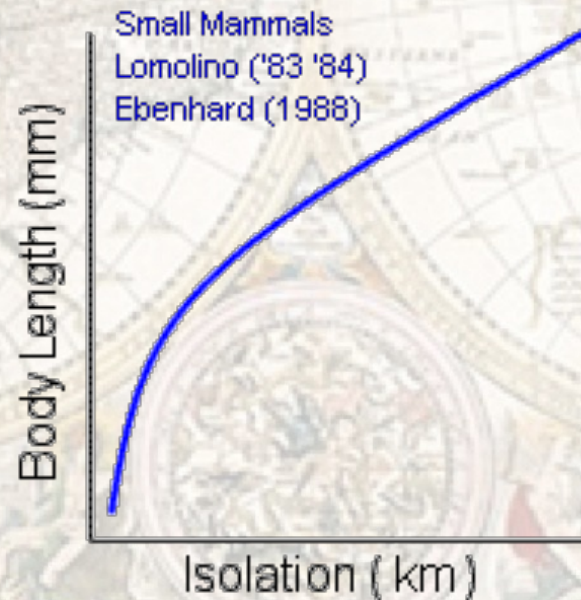
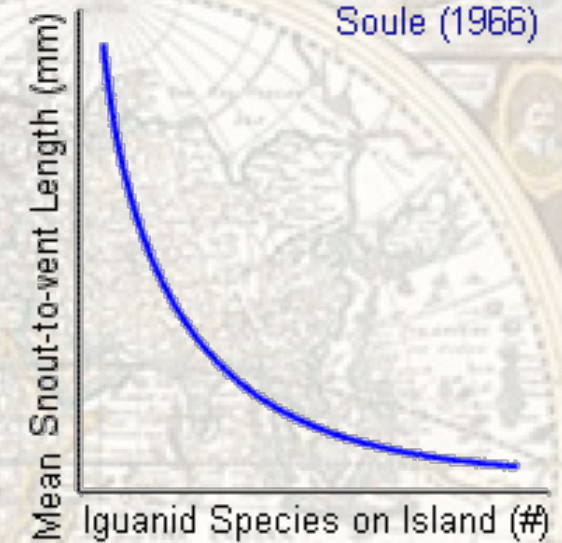
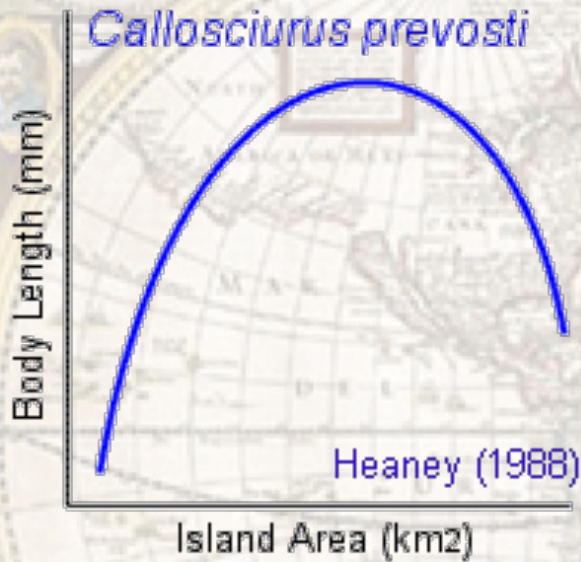


Sphaerodactylus ariasae

Γίγαντες και νάνοι στη Σκύρο



Διακυμάνσεις μεγέθους σε σχέση με την έκταση, την απομόνωση και την ύπαρξη ανταγωνιστών



Το σύνδρομο του νησιού

Τα μικρόσωμα
Σπονδυλόζωα στα νησιά
μεγαλώνουν περισσότερο,
ωριμάζουν αργότερα,
κάνουν μικρότερες γέννες
με λιγότερους αλλά
μεγαλύτερους απογόνους
(Adler & Levins 1994)



Cyclura cyclura

Knapp et al. (2006) Can J Zool 84

Νησιωτική πραότητα

Η έλλειψη των θηρευτών
ευνοεί την χαλάρωση
των αμυντικών
μηχανισμών

Οι νησιωτικοί πληθυσμοί
είναι άφοβοι! (π.χ. Οι
σπίνοι του Δαρβίνου)

Δεν αντιδρούν απέναντι
σε «επισκέπτες»



Η έλλειψη θηρευτών
ευνοεί την
χαλάρωση
αμυντικών
μηχανισμών.

Οι νησιωτικοί
πληθυσμοί είναι
διάσημοι για την
πραότητά τους (π.χ.
Σπίνοι των
Galapagos)



Απώλεια ή μείωση της ικανότητας διασποράς

Είδη που έχουν επιτυχώς
εποικίσει νησιωτικά
οικοσυστήματα αρχίζουν να
χάνουν μορφολογικά
χαρακτηριστικά ή στρατηγικές
που σχετίζονται με τη
διασπορά.

Η έλλειψη θηρευτών επιτρέπει
την εξαφάνιση ή χαλάρωση
ενεργειοβόρων χαρακτήρων.

