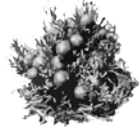


ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΚΡΗΤΗΣ
ΤΜΗΜΑ ΒΙΟΛΟΓΙΑΣ



**ΣΥΓΚΡΙΤΙΚΗ ΜΕΛΕΤΗ ΤΗΣ ΔΟΜΗΣ ΒΙΟΚΟΙΝΟΤΗΤΩΝ
ΚΟΛΕΟΠΤΕΡΩΝ ΣΕ ΜΕΣΟΓΕΙΑΚΟΥ ΤΥΠΟΥ
ΟΙΚΟΣΥΣΤΗΜΑΤΑ ΣΤΗΝ ΑΝΑΤΟΛΙΚΗ ΜΕΣΟΓΕΙΟ**

ΔΙΔΑΚΤΟΡΙΚΗ ΔΙΑΤΡΙΒΗ

ΔΗΜΗΤΡΗΣ ΚΑΛΤΣΑΣ



ΗΡΑΚΛΕΙΟ 2010

UNIVERSITY OF CRETE
BIOLOGY DEPARTMENT

**COMPARATIVE STUDY OF THE COMMUNITY STRUCTURE
OF COLEOPTERA IN MEDITERRANEAN TYPE
ECOSYSTEMS IN THE EASTERN MEDITERRANEAN**

Doctoral Thesis

DIMITRIS KALTSAS

IRAKLEIO 2010

Εικόνες εξωφύλλου:

Carabus (Procrustes) coriaceus cerisyi (πάνω αριστερά). Φωτογρ. Α. Τριχάς

Cymindis (s. str.) axillaris (πάνω δεξιά). Σάρωση Χ. Μακρής

Adelostoma (s. str.) sulcatum sulcatum (κάτω αριστερά). Σάρωση Χ. Μακρής

Tentyria (s. str.) cylindrica (κάτω δεξιά). Σάρωση Χ. Μακρής

Cover pictures:

Carabus (Procrustes) coriaceus cerisyi (first row, left). Photo by A. Trichas

Cymindis (s. str.) axillaris (first row, right). Scan by Ch. Makris

Adelostoma (s. str.) sulcatum sulcatum (second row, left). Scan by Ch. Makris

Tentyria (s. str.) cylindrica (second row, right). Scan by Ch. Makris

Στους γονείς μου.

Facts do not "speak for themselves"; they are read in the light of theory.

Stephen Jay Gould (1941-2002)

Ever Since Darwin: Reflections in Natural History (1977)

Κεφάλαιο 5: "Theories of the Earth - The Validation of Continental Drift" (σελ. 161)

ΠΡΟΛΟΓΟΣ

Η εργασία αυτή πραγματοποιήθηκε στα πλαίσια του Μεταπτυχιακού Προγράμματος «*Διαχείριση Χερσαίων και Θαλάσσιων Βιολογικών Πόρων*» του Τμήματος Βιολογίας του Πανεπιστημίου Κρήτης, στο οποίο εντάχθηκα ως υποψήφιος διδάκτορας τυπικά το φθινόπωρο του 2005. Η παρούσα διατριβή ειπονήθηκε στο Εργαστήριο Αρθροπόδων του Μουσείου Φυσικής Ιστορίας Κρήτης του Πανεπιστημίου Κρήτης και υποβλήθηκε στο Τμήμα Βιολογίας του Πανεπιστημίου Κρήτης. Στην επιτυχή ολοκλήρωση συνέβαλαν κάποιοι άνθρωποι, τους οποίους θέλω να ευχαριστήσω αγνοώντας οποιαδήποτε ανάγκη για τυπικότητες.

Το θέμα της παρούσας διατριβής αποτελεί ιδέα και προσωπική επιστημονική επιδίωξη του επιβλέποντα καθηγητή μου Μωυσή Μυλωνά, τον οποίο ευχαριστώ για την εμπιστοσύνη, τη βοήθεια και στήριξή του σε επιστημονικό και προσωπικό επίπεδο. Οι πολύωρες συζητήσεις μας και οι εξορμήσεις μας στη φύση κατά τα τελευταία χρόνια με βοήθησαν στην κατανόηση και επίλυση προβλημάτων που προέκυπταν κατά τη διάρκεια της διατριβής. Ο Μ. Μυλωνάς αποτελεί τον σημαντικότερο και γνησιότερο εκφραστή της μελέτης των χερσαίων οικοσυστημάτων της Ελλάδας και η επιρροή του σε όλους εμάς που μαθητεύσαμε στο πλάι του είναι μεγάλη.

Ευχαριστώ τα άλλα δύο μέλη της τριμελούς συμβουλευτικής επιτροπής της παρούσας διατριβής αναπληρωτές καθηγητές Ι. Καρακάση και Σ. Σγαρδέλη για τις πολύτιμες συμβουλές τους σε χρονικά κρίσιμα σημεία της διατριβής, ειδικά στον τομέα της ανάλυσης δεδομένων. Ευχαριστώ επίσης τα υπόλοιπα μέλη της εξεταστικής επιτροπής, αναπληρωτές καθηγητές Ι. Βόντα και Δ. Κολλάρο και τους επίκουρους καθηγητές Κ. Λύκα και Ν. Πουλακιάκη για τις καλοπροαίρετες παρατηρήσεις τους που συνέβαλαν στη βελτίωση του παρόντος κειμένου.

Ευχαριστώ ιδιαίτερα τον έφορο Αρθροπόδων του Μουσείου Φυσικής Ιστορίας Κρήτης και συνοδοιπόρο στον τομέα της κολεοπτερολογίας Α. Τριχά για τη σημαντικότερη βοήθειά του ειδικά στο κομμάτι της συστηματικής και βιογεωγραφίας των υπό μελέτη οργανισμών αυτής της διατριβής. Οι ατέλειωτες ώρες θεωρητικών συζητήσεών μας και συνεργασίας στον εργαστηριακό πάγκο καθώς και η στήριξή του σε προσωπικό επίπεδο υπήρξαν πολύ σημαντικές για τον γράφοντα.

Ευχαριστώ όλα τα υπόλοιπα στελέχη του εργαστηρίου Αρθροπόδων του Μουσείου Φυσικής Ιστορίας Κρήτης κατά τα τελευταία χρόνια, Μ. Χατζάκη, Ι. Στάθη, Λ. Καρδάκη, Σ. Σημαιάκη, Ε. Παναγιώτου και Χ. Ζωγραφιστού για την αρμονική συνύπαρξη, τις εποικοδομητικές συζητήσεις και την ειλικρινή στήριξή τους.

Ευχαριστώ τον συνάδελφο και φίλο Γ. Αναστασίου για τη στήριξη, τις συμβουλές, τη βιβλιογραφία που μου πρότεινε και τις παραγωγικές συζητήσεις μας κατά τη διάρκεια της διατριβής.

Ευχαριστώ ιδιαίτερα το φίλο Μ. Νικολακάκη, υπεύθυνο GIS στο Μουσείο Φυσικής Ιστορίας Κρήτης, για την επιμέλεια των χαρτών, τη δημιουργία βάσεων δεδομένων των δειγματοληψιών και τη συμβολή του στην αισθητική της διατριβής.

Ευχαριστώ όλους τους φίλους στο Μουσείο Φυσικής Ιστορίας Κρήτης Π. Λυμπεράκη, Σ. Ξηρουχάκη, Κ. Βαρδινογιάννη, Χ. Μπαρμπούτη, Μ. Δρετάκη, Χ. Φασουλά, Γ. Ηλιόπουλο, Π. Γεωργιακάκη, Α. Παρμακέλη, Μ. Τρικιάλη, Ν. Πρινωτάκη, Α. Rados, Ν. Κατσιμάνη, και Δ. Πουρσανίδη για τη βοήθεια που μου προσέφεραν σε διάφορους τομείς όταν χρειάστηκε και κυρίως για τη στήριξη τους καθόλη τη διάρκεια της διατριβής.

Η ταξινομική αναγνώριση των ειδών αποτέλεσε μία επίπονη διαδικασία, η οποία βασίστηκε σε κλειδες, δημοσιεύσεις περιγραφών ειδών, με βάση συγκριτικό υλικό από τη συλλογή του Μ.Φ.Ι.Κ. και έγινε σε συνεργασία με τον Δρ. Α. Τριχά, ειδικά όταν η υποκειμενική κρίση επί ενός ή περισσότερων μορφολογικών χαρακτηρισμών ήταν αυξημένη. Όταν και όπου οι γνώσεις δεν ήταν αρκετές ή χρειάστηκε επιβεβαίωση, η ταξινομική αναγνώριση έγινε με τη συμβολή συναδέλφων εκτός Ελλάδας. Τους είμαι ευγνώμων για την έγκαιρη βοήθειά τους και την κατανόηση των χρονικών πιέσεων της διατριβής. Ειδικότερα, στην αναγνώριση των Carabidae βοήθησαν σε συγκεκριμένα γένη οι ειδικοί επιστήμονες: Δρ. B.V. Guéorguiev (Μουσείο Φυσικής Ιστορίας Σόφιας), Δρ. E. Arndt (Πανεπιστήμιο Εφαρμοσμένων Επιστημών του Anhalt, Γερμανία), Δρ. I. Ruiz-Tapiador (Τμήμα Εφαρμοσμένης Επιστήμης και Τεχνολογίας του Πολυτεχνικού Πανεπιστημίου της Μαδρίτης) και Δρ. T. Lebenbauer. Στην αναγνώριση των Tenebrionidae βοήθησε ο Χ. Μακρής και ο Δρ. Fabien Soldati (Εθνικό Κέντρο Εντομολογίας Δασών του Quillan, Γαλλία).

Στα πλαίσια των δειγματοληψιών και των ταξιδιών στις περιοχές μελέτης υπήρξαν ορισμένοι άνθρωποι που με βοήθησαν πρακτικά, αλλά και σε προσωπικό επίπεδο. Ευχαριστώ τον Χριστόδουλο Μακρή για τη σημαντική του βοήθειά του στη συλλογή των δειγμάτων στην Κύπρο, την ευγενική χορηγία των σαρώσεων των ειδών Carabidae και Tenebrionidae που συνελήφθησαν στην Κύπρο και τη φιλοξενία που ο ίδιος και η οικογένειά του μου προσέφεραν κατά τις επισκέψεις μου στην Κύπρο. Η συμβολή του ήταν απλά ανεκτίμητη.

Ευχαριστώ την Τριανταφυλλιά, τον Κούλη και τη Νέλη Καούνη για τη φιλοξενία και τη μοναδική συντροφιά τους κατά τα ταξίδια μου. Η ανιδιοτέλεια, η ειλικρινής φιλία και η πίστη τους στο πρόσωπό μου ξεπερνούν κατά πολύ τη συγγένεια που μας συνδέει.

Ευχαριστώ το Νίκο Μανδηλαρά και την οικογένειά του για τη φιλοξενία τους στη Νάξο και τη στήριξή τους. Το μεγαλείο της απλότητάς τους είναι κάτι που δεν ξεχνιέται εύκολα, όπως και η χαρά να βλέπει κανείς ένα μικρό Νικηφόρο Μανδηλαρά μπροστά του.

Η όλη πορεία των τελευταίων ετών θα ήταν πολύ πιο δύσκολη χωρίς την παρουσία κάποιων προσώπων. Ευχαριστώ τους: Αλέξανδρο, Δημοκράτη, Χρήστο, Τάσο, Νίκο, Νίκο, Νίκο, Γιώργο, Ηλία, Γιάννη, Στάθη, Γιώργο, Κώστα, Λεωνίδα, Έλλη-Άννα, Φιλώτα, Marcelo και Ηλία για τη στήριξή τους.

Τέλος, ευχαριστώ τους γονείς μου Παναγούλα και Θωμά και τον αδελφό μου Κώστα για όλα όσα μου έχουν προσφέρει καθόλη τη διάρκεια της ζωής μου με αγάπη και αυταπάρηση. Η συμβολή των γονέων μου στη μέχρι σήμερα επιστημονική μου πορεία είναι αδύνατο να αποτυπωθεί σε γραμμές ενός κειμένου. Είμαι περήφανος που είμαι γιος και μαθητής τους και αυτή η διατριβή είναι αφιερωμένη σε αυτούς.

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 1^ο – ΕΙΣΑΓΩΓΗ	5
1.1 Σκοπός της μελέτης.....	5
1.2 Ο χώρος της ανατολικής Μεσογείου.....	6
1.2.1 Ορισμός.....	6
1.2.2 Παλαιογεωγραφία.....	8
1.2.3 Γεωγραφία και Γεωδυναμική.....	17
1.2.4 Κλίμα.....	19
1.3 Μακκία βλάστηση.....	21
1.3.1 Ορισμός.....	21
1.3.2 Τα μακί στην ανατολική Μεσόγειο.....	21
1.3.2.1 <i>Juniperus phoenicea</i> Linnaeus 1753.....	23
1.3.2.2 <i>Pistacia lentiscus</i> Linnaeus 1753.....	24
1.4 Τα Αρθρόποδα της ανατολικής Μεσογείου.....	25
1.4.1 Τα κολεόπτερα της ανατολικής Μεσογείου.....	26
ΚΕΦΑΛΑΙΟ 2^ο – ΠΕΡΙΟΧΕΣ ΜΕΛΕΤΗΣ	29
2.1 Επιλογή περιοχών μελέτης.....	30
2.2 Το κλίμα στις περιοχές μελέτης.....	34
2.3 Η βλάστηση στις περιοχές μελέτης.....	39
ΚΕΦΑΛΑΙΟ 3^ο – ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ	43
3.1 Μέθοδος δειγματοληψίας.....	44
3.2.1 Χωροθέτηση παγίδων εδάφους και πρόγραμμα δειγματοληψιών.....	46
3.2.2 Μετρήσεις αβιοτικών παραγόντων.....	49
3.3 Ανάλυση δεδομένων.....	49
3.3.1 Διαλογή υλικού, ταξινόμηση και ποιοτικά δεδομένα.....	49
3.3.2 Ποσοτικά δεδομένα.....	50

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 4^ο – ΣΥΣΤΗΜΑΤΙΚΗ ΚΑΙ ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ 51

4.1 Εισαγωγή.....	52
4.1.1 Τα εδαφόβια Κολεοπτέρα.....	53
4.1.1.1 Η οικογένεια Carabidae.....	53
4.1.1.2 Η οικογένεια Tenebrionidae.....	54
4.1.2 Η μελέτη της συστηματικής των Carabidae & Tenebrionidae της ανατολικής Μεσογείου.....	54
4.2 Μεθοδολογία.....	55
4.3 Αποτελέσματα – Συστηματική παρουσίαση των κολεοπτέρων.....	58
4.3.1 Οι οικογένειες των κολεοπτέρων.....	58
4.3.2 Τα είδη των κολεοπτέρων.....	59
4.3.3 Πρότυπα κατανομής.....	83
4.3.4 Πανιδική ομοιότητα των περιοχών μελέτης.....	86
4.4 Συζήτηση.....	89

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 5^ο – ΔΙΑΦΟΡΟΠΟΙΗΣΗ ΣΤΟ ΧΡΟΝΟ 94

5.1 Εισαγωγή.....	95
5.2 Μεθοδολογία.....	97
5.2.1 Δεδομένα κατασκευής φαινογραμμάτων.....	97
5.2.2 Στατιστικές αναλύσεις.....	98
5.3 Αποτελέσματα.....	99
5.3.1 Αφθονία και σχετική αφθονία των εδαφόβιων οικογενειών κολεοπτέρων.....	99
5.3.2 Εποχική διαφοροποίηση των εδαφόβιων οικογενειών.....	102
5.3.2.1 Φαινολογία των κυρίαρχων οικογενειών.....	102
5.3.2.2 Αναλογία Carabidae και Tenebrionidae στο χρόνο.....	104
5.3.2.3 Ποσοτική σύγκριση των δύο δειγματοληπτικών ετών.....	105
5.3.2.4 Τριγωνομετρική στατιστική ανάλυση των φαινολογιών.....	109
5.3.3 Εποχική διαφοροποίηση των ειδών.....	117
5.3.3.1 Συσχέτιση δραστηριότητας και αφθονίας.....	117
5.3.3.2 Οικογένεια Carabidae: σχετική αφθονία και φαινολογία των κυρίαρχων ειδών.....	117
5.3.3.3 Οικογένεια Tenebrionidae: σχετική αφθονία και φαινολογία των κυρίαρχων ειδών.....	123
5.3.4 Επίδραση αβιοτικών παραγόντων.....	127
5.4 Συζήτηση.....	129

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 6^ο – ΠΡΟΤΥΠΑ ΟΡΓΑΝΩΣΗΣ ΤΩΝ ΒΙΟΚΟΙΝΟΤΗΤΩΝ 139

6.1 Εισαγωγή.....	140
6.2 Μεθοδολογία.....	144
6.2.1 Πλούτος ειδών.....	144
6.2.2 Κανόνες συνάθροισης.....	146
6.2.3 Διαειδική διαφοροποίηση στο χρόνο.....	148
6.2.4 Διαειδική διαφοροποίηση στο χώρο.....	149
6.2.5 Αλληλεπικάλυψη σωματικού μεγέθους.....	150
6.2.6 Μοντέλα με βάση την αφθονία.....	151
6.2.7 Κατανομή σωματικού μεγέθους.....	152
6.3 Αποτελέσματα.....	154
6.3.1 Σύνθεση βιοκοινοτήτων.....	154
6.3.2 Πρότυπα συμπαρουσίας.....	157
6.3.3 Διαφοροποίηση στο χώρο και στο χρόνο.....	162
6.3.4 Αλληλεπικάλυψη σωματικού μεγέθους.....	171
6.3.5 Μοντέλα με βάση την αφθονία.....	172
6.3.6 Κατανομή σωματικού μεγέθους.....	175
6.4 Συζήτηση.....	179

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 7^ο – ΓΕΝΙΚΗ ΣΥΖΗΤΗΣΗ 194

ΠΕΡΙΛΗΨΗ..... 203

ENGLISH SUMMARY..... 209

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ..... 214

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ (APPENDIX)

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 1^ο

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

1.1 Σκοπός της μελέτης

Αν περιγηθεί κανείς στην ύπαιθρο της ανατολικής Μεσογείου, θα συμπεράνει πως υπάρχουν εντυπωσιακές ομοιότητες, ακόμα και πολύ μακρινών μεταξύ τους περιοχών. Μία από αυτές συνίσταται στην παρουσία μακκίας βλάστησης, με επικρατούντα είδη το *Juniperus phoenicea* (θαμνοκυπάρισσο) και το *Pistacia lentiscus* (σχίνος) σε περιοχές με ασβεστολιθικό υπόστρωμα. Η γεωμορφολογική και χλωριδική ομοιομορφία αυτών των οικοσυστημάτων στην περιοχή της ανατολικής Μεσογείου είναι τόσο εντυπωσιακή, σε σημείο που να είναι αδύνατο να εντοπίσει κανείς διαφορές μεταξύ της ηπειρωτικής Ελλάδας, των νησιών του Αιγαίου, της Κύπρου, της Μέσης Ανατολής και της Κυρηναικής.

Πολύ λογικά γεννιέται το ερώτημα κατά πόσο αυτή η ομοιότητα αντανακλάται και στο πανιδικό στοιχείο των περιοχών αυτών και αν τελικά οι περιοχές αυτές διαφέρουν, πού οφείλονται οι διαφορές αυτές;

Η μελέτη πραγματοποιήθηκε σε πέντε περιοχές της ανατολικής Μεσογείου (Αττική, Νάξος, Σάμος, Κρήτη, Κύπρος) (λεπτομέρειες: §2.1). Η ζωική ομάδα που επιλέχθηκε για την απάντηση των παραπάνω ερωτημάτων ήταν τα κολεόπτερα, η μεγαλύτερη τάξη εντόμων και αρθροπόδων γενικότερα από πλευράς αριθμού ειδών σε ολόκληρο τον πλανήτη. Η αιτιολόγηση της επιλογής των κολεοπτέρων συνοψίζεται στη χαρακτηριστική αναφορά του Τριχά (1996): «η τάξη των κολεοπτέρων...συνεχίζει να χρησιμοποιείται ενιαία στις αναλύσεις, ενώ οικολογικά αποτελεί μια “ζωοκοινωνία” από μόνη της (χωρίς να αφήνει κανέναν θώκο χωρίς αντιπρόσωπο)».

Λόγω των πολλών και διαφορετικών προσαρμογών των κολεοπτέρων (π.χ. ιπτάμενα, εδαφόβια, δενδρόβια), θα απαιτούνταν πολλές διαφορετικές μέθοδοι για τη μελέτη του συνόλου της κολεοπεροπανίδας. Από το σύνολο της τάξης, επιλέχθηκαν μόνο τα εδαφόβια κολεόπτερα, τα οποία αποτελούν και την πλειοψηφία, ενώ αναλύθηκαν και μελετήθηκαν σε βάθος οι οικογένειες Carabidae και Tenebrionidae (λεπτομέρειες: §1.4.1). Ως δειγματοληπτική μέθοδος χρησιμοποιήθηκε αυτή των παγίδων παρεμβολής (pitfall traps) (λεπτομέρειες: §3.2).

Ο στόχος της παρούσας διατριβής ήταν η σύγκριση ενός τύπου οικοσυστήματος σε πέντε περιοχές της ανατολικής Μεσογείου μέσω της τάξης των Κολεοπτέρων. Οι παράμετροι, που βοήθησαν στη σύγκριση ήταν:

- Η δομή της κολεοπεροπανίδας, σε σχέση με τη βιογεωγραφία των ειδών και το επίπεδο ομοιότητας μεταξύ των υπό μελέτη περιοχών με βάση το κολεοπεροπανιδικό τους στοιχείο.

- Η φαινολογία των εδαφόβιων κολεοπτέρων και ειδικότερα των οικογενειών Carabidae και Tenebrionidae, η ερμηνεία των προτύπων και των διαφορών μεταξύ τους σε σχέση με αβιοτικούς παράγοντες.
- Ο πλούτος ειδών των οικογενειών Carabidae και Tenebrionidae στις πέντε περιοχές μελέτης.
- Η ανάλυση των βιοκοινοτήτων των κολεοπτέρων και η όσο το δυνατό σε βάθος ανάλυση και ερμηνεία των σχέσεων μεταξύ των ειδών στο χώρο (μεταξύ των περιοχών και μεταξύ των μικροενδιαιτημάτων σε κάθε περιοχή) και το χρόνο.

Η παρούσα μελέτη έρχεται να προστεθεί σε μία σειρά μελετών που αφορούν τα Μεσογειακού-τύπου οικοσυστήματα και ειδικότερα την αρθροποδοπανίδα της περιοχής της ανατολικής Μεσογείου. Όπως θα φανεί στα κεφάλαια που ακολουθούν, από την επεξεργασία των αποτελεσμάτων αναδύθηκαν νέα ερωτήματα και γεννήθηκαν νέες ιδέες για τη μελλοντική μελέτη των κολεοπτέρων στην ανατολική Μεσόγειο.

Ο εμπλουτισμός της ήδη υπάρχουσας γνώσης για την εδαφική πανίδα είναι απαραίτητο και σημαντικό βήμα για την πιο ολοκληρωμένη μελέτη των Μεσογειακών οικοσυστημάτων. Δεδομένου ότι μέχρι σήμερα η γνώση γύρω από τη συστηματική και ακόμα περισσότερο την οικολογία των οργανισμών που διαβιούν στην περιοχή είναι φτωχή (Lamotte & Blandin 1989, Τριχάς 1996, Λυμπεράκης 2003), στην παρούσα μελέτη επιχειρείται η ανάδειξη της σημασίας της πρωτογενούς ζωολογικής γνώσης και των οικολογικών προτύπων των υπό μελέτη οργανισμών σε πιθανά μελλοντικά σχέδια διαχείρισης και περιβαλλοντικές μελέτες σε οικοσυστήματα μακκίας βλάστησης. Σημαντικό ρόλο σε αυτό έχει η επιλογή των υπό μελέτη οικογενειών κολεοπτέρων, Carabidae και Tenebrionidae, οι οποίες είναι ομάδες με υψηλή ευαισθησία σε περιβαλλοντικές αλλαγές και ως εκ τούτου θεωρούνται αποτελεσματικοί βιολογικοί δείκτες (Scholtz & Holm 1995, Rykken *et al.* 1997, Boscaini *et al.* 2000, Rainio & Niemelä 2003, Goulet *et al.* 2004).

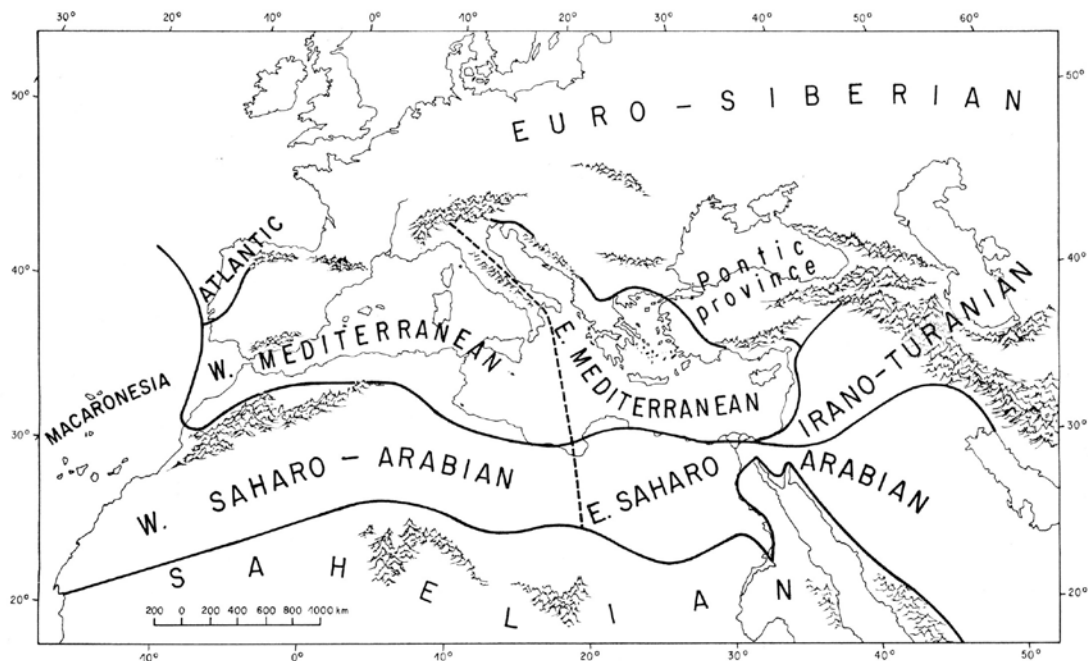
1.2 Ο χώρος της ανατολικής Μεσογείου

1.2.1 Ορισμός

Η περιοχή της Μεσογείου, σε αντίθεση με τις υπόλοιπες περιοχές με μεσογειακού τύπου οικοσυστήματα, δεν αποτελεί μια γεωγραφικά ορισμένη παράκτια ζώνη. Η Μεσόγειος περιλαμβάνει μια διαμήκη ζώνη περιμετρικά της μεσογειακής λεκάνης με μήκος ακτογραμμής πάνω από 45.000 χλμ. και, αν συμπεριλάβει κανείς και τα νησιά, η επιφάνειά της

υπερβαίνει τα 2 εκ. χλμ² στο ύψος της ακτογραμμής. Το πιο ιδιαίτερο χαρακτηριστικό όμως της Μεσογείου είναι ότι αποτελεί ένα από τα σημεία συνάντησης/μετάβασης μεταξύ της Λαυρασίας (Παλαιαρκτική-Ευρασιατική βιογεωγραφική επικράτεια) και της Γκοντβάννα (Αιθιοπική-Αφρικανική βιογεωγραφική επικράτεια) (Por & Dimentman 2006).

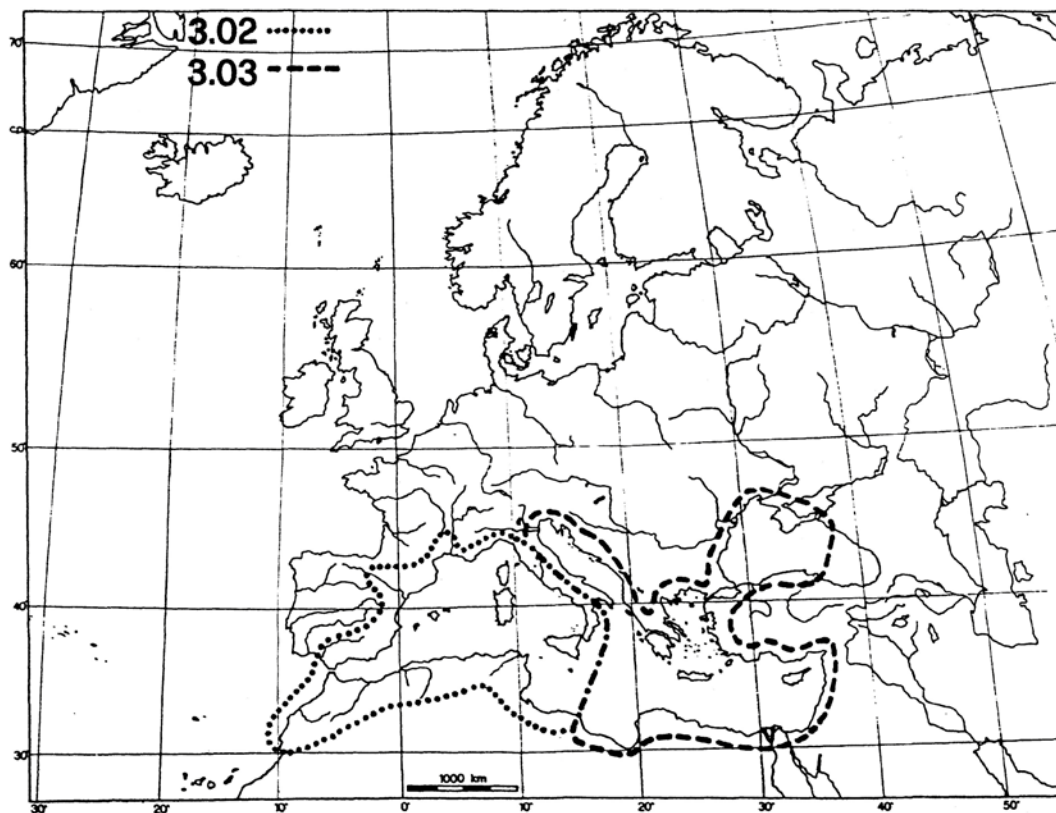
Με βάση τους Blondel & Aronson (1999), ο ορισμός της περιοχής της Μεσογείου έγινε για πρώτη φορά με βιολογικά κριτήρια από τον βοτανικό Rikli (1943). Ο διαχωρισμός της μεσογειακής λεκάνης σε δυτική και ανατολική έγινε για πρώτη φορά με βιολογικά κριτήρια στην κλασική ζωογεωγραφική πραγματεία του de Lattin (1967), ο οποίος διέκρινε μια δυτική υποπεριοχή που ονόμασε «Ατλαντιο-Μεσογειακή» και μια ανατολική, την «Ποντο-Μεσογειακή». Οι δύο υποπεριοχές χωρίζονται μεταξύ τους από το ενδιάμεσο τμήμα μεταξύ της Σικελίας και της περιοχής Cap Bon στη ΒΑ Τυνησία. Σύμφωνα με τους Blondel & Aronson (1999), η χλωρίδα και η πανίδα δυτικά της Σικελίας είναι κυρίως βόρειας προέλευσης και συμπίπτει σε μεγάλο βαθμό με την αντίστοιχη της κεντρικής Ευρώπης. Αντίθετα, τα είδη ανατολικά της Σικελίας έχουν συγκριτικά μεγαλύτερη συνάφεια με τα αντίστοιχα ασιατικά. Περίπου 20 χρόνια μετά τον de Lattin, ο βοτανικός Quézel (1985) διέκρινε τη δυτική από την ανατολική Μεσόγειο με αμιγώς βιογεωγραφικά κριτήρια (Σχήμα 1.1).



Σχήμα 1.1. Υποδιαιρέσεις της Μεσογείου και των γειτονικών περιοχών με βιογεωγραφικά κριτήρια των Blondel & Aronson (1999: 19) με βάση τον Quézel (1985).

Λίγα χρόνια αργότερα, οι Vigna Taglianti *et al.* (1999) βασισμένοι στα πρότυπα κατανομής ειδών ζωικών ομάδων (κολεόπτερα, χειλόποδα, αμφίβια και ερπετά) πρότειναν 38 κύριους

χωροτύπους ως συνθετική έκφραση της γεωγραφικής κατανομής των ειδών. Ένας από αυτούς ήταν ο Ανατολικο-Μεσογειακός, ο οποίος ταυτίζεται με τον ορισμό του Quézel, με μόνη διαφορά ότι περιλαμβάνει και την ακτογραμμή της Βόρειας Θάλασσας, εκτός του ανατολικού τμήματος (Σχήμα 1.2). Συνδυάζοντας τα ζωογεωγραφικά με κλιματολογικά και εδαφολογικά στοιχεία, καταλήγουμε στο ότι η περιοχή του Πόντου οριακά ανήκει στη Μεσόγειο, καθώς το κλίμα δεν είναι ακριβώς μεσογειακού τύπου (di Castri 1981) και υπάρχουν μεσογειακοί εδαφικοί τύποι, όπως ο *terra rossa*, ως υπολείμματα στις όχθες του Δούναβη (Duchaufour 1976) και την Κριμέα (Ghilarov 1956).



Σχήμα 1.2. Ο Δυτικο-Μεσογειακός (3.02) και ο Ανατολικο-Μεσογειακός (3.03) χωρότυπος, όπως προτάθηκαν από Vigna Taglianti *et al.* (1999: 49).

1.2.2 Παλαιογεωγραφία

Η παλαιογεωγραφική εξέλιξη της ανατολικής Μεσογείου αποτέλεσε και αποτελεί αντικείμενο μελέτης πολλών επιστημόνων κατά τις τελευταίες δεκαετίες. Με βάση την ολοένα αυξανόμενη γνώση, πληθώρα ζωογεωγραφικών και φυλογενετικών προτύπων ερμηνεύονται σε σχέση με την παλαιογεωγραφία της περιοχής (Μυλωνάς 1982, Βαρδινογιάννη 1994, Σφενδουράκης 1994, Γιώνας 1996, Τριχάς 1996, Welter-Schultes & Williams 1999, Stathi

& Mylonas 2001, Fattorini 2002a, Chatzimanolis *et al.* 2003, Χατζάκη 2003, Gantenbein *et al.* 2003, Poulakakis *et al.* 2003, Σημαιάκης 2005, Parmakelis *et al.* 2006a, b, Τριάντης 2006). Ανεξάρτητα της μελετηθείσας ζωικής ομάδας, το ιδιαίτερο ενδιαφέρον του συνόλου των παραπάνω εργασιών και διατριβών έγκειται στην ιδιαιτερότητα και την πολυπλοκότητα των φαινομένων τεκτονισμού, ηφαιστειακής δραστηριότητας και ευστατισμού στο γεωλογικό χρόνο στην ανατολική Μεσόγειο, μίας περιοχής που αποτελεί πρότυπο για την κατανόηση των γεωλογικών φαινομένων (Robertson & Mountrakis 2006). Οι απόψεις των γεωλόγων για την τοποθέτηση των γεγονότων στο χρόνο και την ερμηνεία τους είναι πολλές και πολλές φορές αντιδιαμετρικά αντίθετες. Η παράθεση των κύριων γεωλογικών συμβάντων στην περιοχή της ανατολικής Μεσογείου που ακολουθεί, βασίζεται -όπου είναι εφικτό- στις επικρατέστερες και πιο πρόσφατα δημοσιευμένες απόψεις.

Η γεωλογική εξέλιξη της Μεσογείου από το ανώτερο Ολιγόκαινο (25-23 εκ. χρ. πριν) και το Μειόκαινο (23,8-5 εκ. χρ. πριν) μέχρι σήμερα είναι αποτέλεσμα δύο κυρίων γεωδυναμικών συνιστωσών: της συνεχούς σύγκλισης των πλακών της Αφρικής και της Ευρασίας με την ταυτόχρονη οπισθοχώρηση της ζώνης υποβύθισης και της τεκτονικής διαφυγής προς τα δυτικά της μικροπλάκας της Ανατολίας (Fassoulas 2000). Η ανατολική Μεσόγειος αποτελεί απομεινάρι μιας νότιας νεο-Τηθυακής (κυρίως Μεσοζωικής) ωκεάνιας λειάνης, η οποία αποτελούσε τμήμα της Τηθύος (Le Pichon 1982, Robertson 1998, Garfunkel 2004). Πιο συγκεκριμένα, η δημιουργία του ανατολικού τμήματος της Μεσογειακής λειάνης τοποθετείται στη Μέση-Ανώτερη Τριασική περίοδο (Robertson 1998).

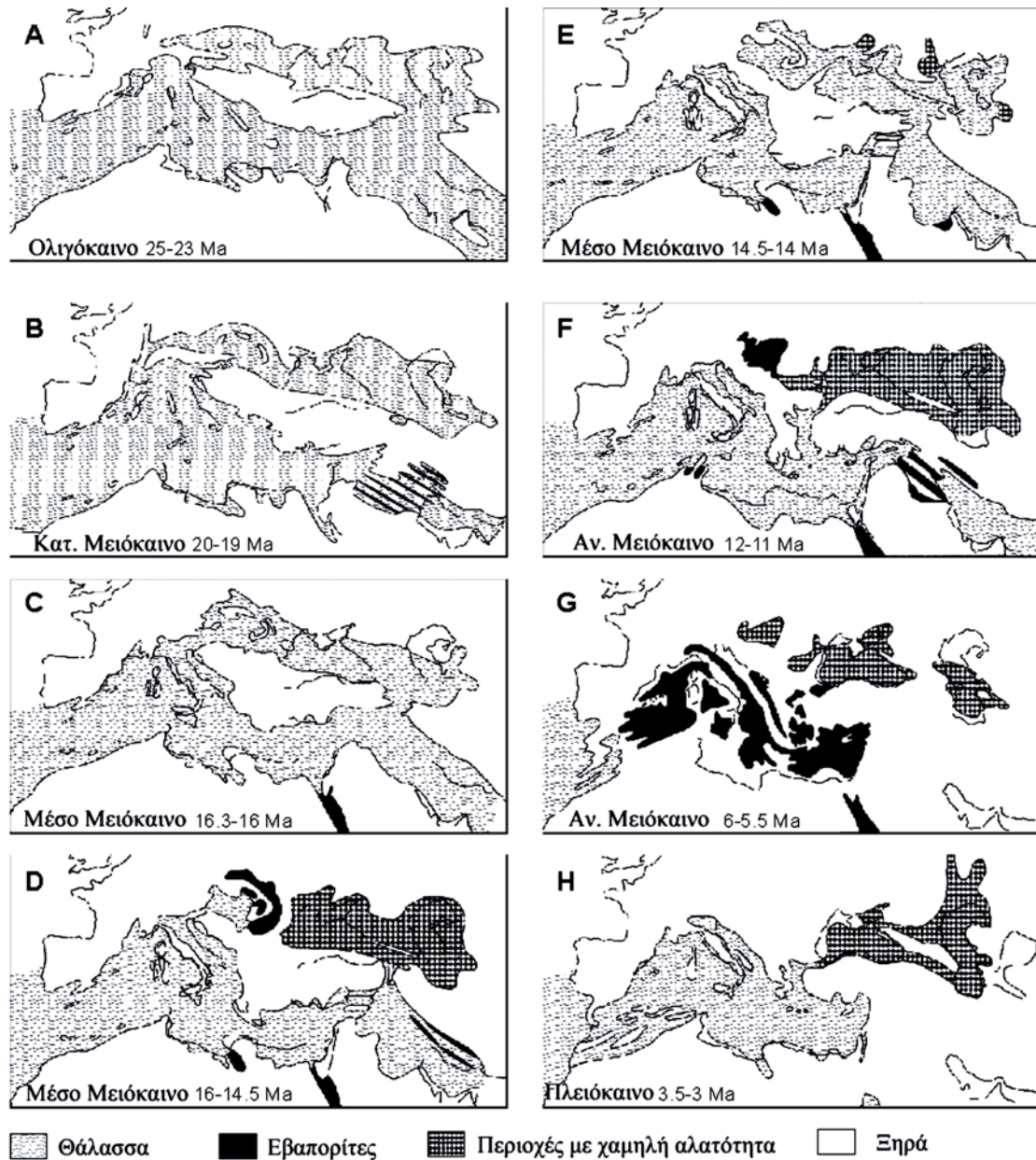
Η ιστορία ξεκινά στις αρχές του Νεογενούς (Meulenkamp 1971) και πιο συγκεκριμένα κατά το Ολιγόκαινο (Dermitzakis 1987), όταν από τη θάλασσα του Ηώκαινου (35 εκ. χρ. πριν) αναδύθηκε ξηρά για πρώτη φορά (Σχήμα 1.3). Αυτή η ορογένεση, κομμάτι της συνολικής αλπικής ορογένεσης στη νότια Ευρώπη, ολοκληρώθηκε στο τέλος του Ολιγοκαινού και στην αρχή του Μειοκαινού (25 εκ. χρ. πριν), όταν μια εκτεταμένη ορεινή ζώνη ξηράς κάλυπτε ολόκληρο το νότιο Αιγαίο ενώνοντας τη σημερινή Πελοπόννησο και το κατώτερο τμήμα της ηπειρωτικής Ελλάδας με την Κρήτη και τη Μικρά Ασία. Σήμερα θεωρείται ότι η Κρήτη αποτελούσε το νοτιότερο τμήμα αυτής της συνεχούς ζώνης, που ένωνε από τη μία πλευρά τα Κύθηρα και τα Αντικύθηρα και από την άλλη πλευρά την Τουρκία με την Κρήτη. Κατά την περίοδο του Μέσου Μειοκαινού (~16-12 εκ. χρ. πριν), ο χώρος του σημερινού Αιγαίου, των Βαλκανίων και η Μικρά Ασία αποτελούσαν ενιαία ηπειρωτική περιοχή, το νοτιότερο τμήμα της οποίας, ονομάστηκε από τον Phillipson (1898) «Αιγαίδα». Στις αρχές του Μέσου Μειοκαινού, η χέρσος αυτή περιβαλλόταν από θάλασσα, αλλά στη συνέχεια απέκτησε χερσαίες συνδέσεις με την Ασία και την Κεντρική Ευρώπη, οι οποίες

αποτελέσαν γέφυρες ξηράς, απαραίτητες για πανιδικές ανταλλαγές μεταξύ αυτών των περιοχών (Steininger & Rögl 1984).

Το νότιο ελληνικό τόξο, το οποίο ένωνε την ελληνική γη με τη χερσόνησο της Ανατολίας μέχρι πριν 23-30 εκατ. χρόνια (Angelier 1979), σχηματίστηκε κατά τα τελικά στάδια της αλπικής ορογένεσης (Creutzburg 1963), ως αποτέλεσμα της καταστροφής των υπολειμμάτων του ωκεανού της νέο-Τηθύος, που υπήρχε ανάμεσα στην αφρικανική και την ευρασιατική ήπειρο κατά τη διάρκεια της Ιουρασιακής και Κρητιδικής περιόδου (His *et al.* 1977).

Στο τέλος του Μειόκαινου (6-5,5 εκ. χρ. πριν) συνέβη ένα από τα σημαντικότερα γεγονότα στην παλαιογεωγραφική ιστορία της ανατολικής Μεσογείου. Η Αραβική πλάκα συγκρούστηκε με την πλάκα της Ανατολίας, η οποία άρχισε να κινείται προς τα δυτικά με ταχύτητα 25 χιλιοστόμετρα/έτος (Doglioni *et al.* 2002), οπότε και σχηματίστηκε γέφυρα ξηράς μεταξύ Ευρασίας και Αφρικής, λόγω της σύγκλισης με την ταυτόχρονη κίνηση της αφρικανικής πλάκας προς τα ΒΔ (Boulton *et al.* 2006) (Σχήμα 1.3-φάση G). Η εκτίμηση της χρονικής τοποθέτησης της σύγκρουσης της Ευρασιατικής με την Αραβική πλάκα αποτελεί σημείο διαφωνίας μεταξύ των επιστημόνων. Το χρονικό εύρος στο οποίο τοποθετείται κυμαίνεται από τα 5 εκ. χρ. πριν (Westway & Arger 1996), τα 12 εκ. χρ. πριν (Sengor & Yilmaz 1981), τα 17 εκ. χρ. πριν (Δερμιτζάκης & Παπανικολάου 1981) έως και τα 20 εκ. χρ. πριν (Dewey *et al.* 1986). Με τη σύγκρουση αυτή ξεκίνησε η διαδικασία ορογένεσης του Καυκάσου (Phillip *et al.* 1989). Την ίδια περίοδο, ο κόλπος Suez απομονώθηκε από τη Μεσόγειο λόγω επανενεργοποίησης του Συριακού τόξου στα ΒΑ και ΝΔ (Coutellier & Stanley 1987, Harms & Wray 1990). Κατά το ανώτερο Πλειόκαινο πραγματοποιήθηκε το άνοιγμα της Ερυθράς θάλασσας μεταξύ της αραβικής και της αφρικανικής πλάκας με διεύθυνση από το Νότο προς το Βορρά (Hempton 1987).

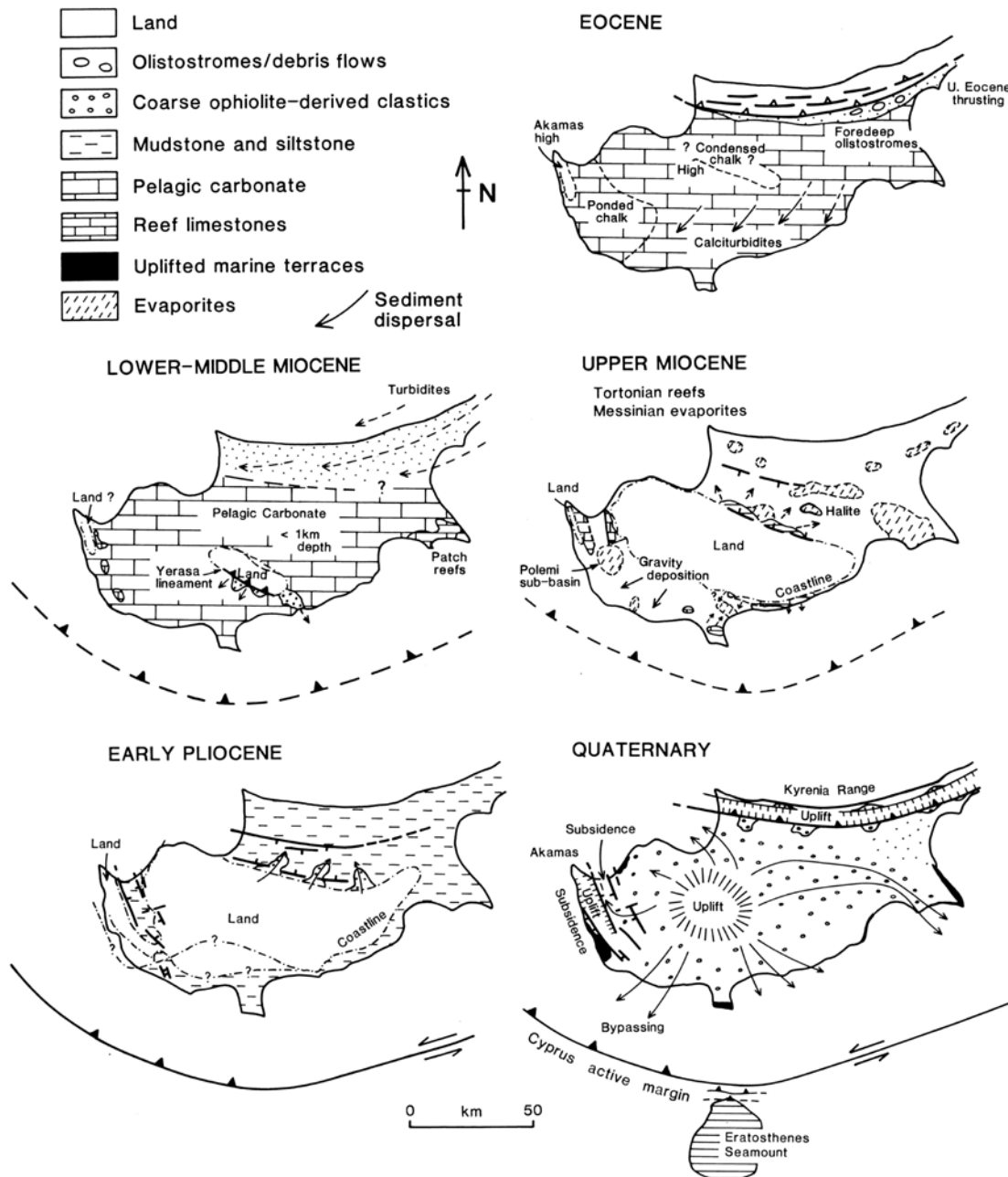
Στο εσωτερικό της Μεσογειακής λεκάνης σχηματίστηκε κατά την Τριασική περίοδο η υποθαλάσσια οροσειρά του Ερατοσθένη (~100 χλμ. νότια της Κύπρου σήμερα). Κατά το Ανώτερο Κρητιδικό (~92 εκ. χρ. πριν), όταν η Αφρικανική και η Ευρωπαϊκή πλάκα άρχισαν να συγκλίνουν, σχηματίστηκε μια μικροπλάκα που μετέπειτα αποτέλεσε την οροσειρά του Τροόδους (Robertson 2002). Ακολούθησε σερπεντινίωση των οφιολίθων της μικροπλάκας του Τροόδους, με επακόλουθη ανάδυση μικρού τμήματος του Τροόδους κατά το Κατώτερο-Μέσο Μειόκαινο (~20 εκ. χρ. πριν) (Robertson 1977, 1998) (Σχήμα 1.4). Τόσο η οροσειρά του Ερατοσθένη, όσο και αυτή του Τροόδους υποκαλύπτονταν από ωκεάνιο φλοιό πάχους 36 χλμ. και 25 χλμ. αντίστοιχα (Makris *et al.* 1983, Makris & Stobbe 1984).



Σχήμα 1.3. Σχηματική απεικόνιση της παλαιογεωγραφικής εξέλιξης της Μεσογείου και της ευρύτερης περιοχής της Παρατηθός κατά τη διάρκεια του Ολιγοκαινού και του Νεογενούς (φάσεις Α-Η) από τους Roegl & Steininger (1983), όπως τροποποιήθηκε από τον Μουντράκη (1987) και επανασχεδιάστηκε από τους Stathi & Mylonas (2001).

Η μετακίνηση της οροσειράς του Ερατοσθένη κάτω από την οφιολιθική μάζα του Τροόδου προκάλεσε απότομη ανύψωση του τελευταίου κατά το Ανώτερο Πλειόκαινο-Μέσο Πλειστόκαινο (2-1,5 εκ. χρ. πριν) με την απόσυρση της θάλασσας από τη Μεσαορία και την επακόλουθη εμφάνιση της Κύπρου σχεδόν με τη μορφή που έχει σήμερα (Robertson 1998). Η ανύψωση της οροσειράς του Πενταδάκτυλου πάνω από το επίπεδο της θάλασσας είχε πραγματοποιηθεί ίσως οριακά από το Ανώτερο Πλειόκαινο (Robertson 1990) ή κατά το Κατώτερο Πλειστόκαινο (Clube & Robertson 1986, Poole & Robertson 1992, Kempler

1998, Robertson 1998), όταν το ΒΔ τμήμα της περιοχής της Κερύνειας αναδύθηκε και η λεκάνη της Μεσαορίας μετατράπηκε σε μια προσχωσιγενή πεδιάδα (McCallum & Robertson 1990). Το πιο πρόσφατα αναδυθέν τμήμα της Κύπρου ήταν αυτό στο νότιο τμήμα (σημερινή χερσόνησος Ακρωτηρίου), κατά το Μέσο Πλειστόκαινο με μεγάλη ταχύτητα και πιθανότατα πήρε τη σημερινή μορφή πολύ πρόσφατα, στα όρια έναρξης του Ολοκαιίνου (Poole & Robertson 1992).



Σχήμα 1.4. Η γεωλογική εξέλιξη της Κύπρου από το Ηώκαινο μέχρι το Τεταρτογενές (από Robertson 1977, τροποποιημένο από Robertson 1998).

Η ένωση της Κύπρου με κάποιο ηπειρωτικό τμήμα στα βόρεια (Γαυρίδες) ή στα ανατολικά (Συρία) αποτέλεσε ερώτημα που διχάσε τους επιστήμονες. Με βάση τα πιο πρόσφατα στοιχεία, δεν υπάρχει καμία γεωλογική απόδειξη ότι η ωκεάνιας προέλευσης Κύπρος ήταν συνδεδεμένη με κανένα από τα δύο τμήματα (Gass 1968, Constantinou 1982, Garfunkel 2004, Pavlíček & Csuzdi 2006).

Ενώ αυτά συνέβαιναν στα ανατολικά, στη δυτική Μεσόγειο η βορειοδυτική Αφρική συγκρούστηκε με την Ευρασιατική πλάκα (σημερινή Ιβηρική Χερσόνησος) κατά το Μεσσήνιο (5,59-5,33 εκ. χρ. πριν), λόγω υποχώρησης της λιθόσφαιρας της Τηθύος δυτικά και επακόλουθης ανύψωσης κατά 1χλμ. περίπου του τμήματος Αφρικής-Ιβηρικής χερσονήσου (Hsü 1978, Krijgsman *et al.* 1999, Duggen *et al.* 2003). Έτσι, η Μεσόγειος απομονώθηκε από τον Ατλαντικό ωκεανό, εξατμίστηκε μεγάλο μέρος της, έγινε απόθεση εβαποριτικών ιζημάτων και δημιουργήθηκαν μεγάλες αλμυρές έρημοι και κλειστές θάλασσες που, εξαιτίας της αλμυρότητας, ήταν νεκρές. Εκτός αυτών, όμως, δημιουργήθηκαν και ειτεταμένες γέφυρες ξηράς που επέτρεψαν τη μετακίνηση πολλών ειδών χλωρίδας και πανίδας (Sonnenfeld 1985, McKenzie 1999). Αυτή η περίοδος είναι γνωστή ως «κρίση αλατότητας του Μεσσηνίου». Η κρίση αλατότητας του Μεσσηνίου, σύμφωνα με τις πιο πρόσφατες μελέτες, οφείλεται σε αλλαγή του κλίματος λόγω μετάπτωσης του άξονα της γης (Krijgsman 2002). Αν και αυτή η κρίση αλατότητας επηρέασε ουσιαστικά όλη τη Μεσόγειο, υπάρχουν αμφισβητήσεις σχετικά με την επίδρασή της στα χερσαία οικοσυστήματα, εξαιτίας της μικρής της διάρκειας (Mylonas 1999). Ωστόσο, η σύγκρουση της Αραβικής μικροπλάκας με την Ανατολία και η μετακίνηση της τελευταίας προς τα δυτικά, προκάλεσαν σημαντικές αλλαγές στο Αιγαίο από το Πλειόκαινο και μετά (Westaway & Arger 1996). Η σημαντικότερη από αυτές τις αλλαγές ήταν η ανύψωση της Κρήτης και της Πελοποννήσου, ειδικά μέσα στο Πλειόκαινο, με αποτέλεσμα την αύξηση της συνολικής επιφάνειας των περιοχών αυτών, ενώ παράλληλα οι γέφυρες ξηράς που συνέδεαν το κεντρικό Αιγαίο έσπασαν σχηματίζοντας νησιά που αποτέλεσαν τις σημερινές Κυκλάδες (Dermitzakis 1990).

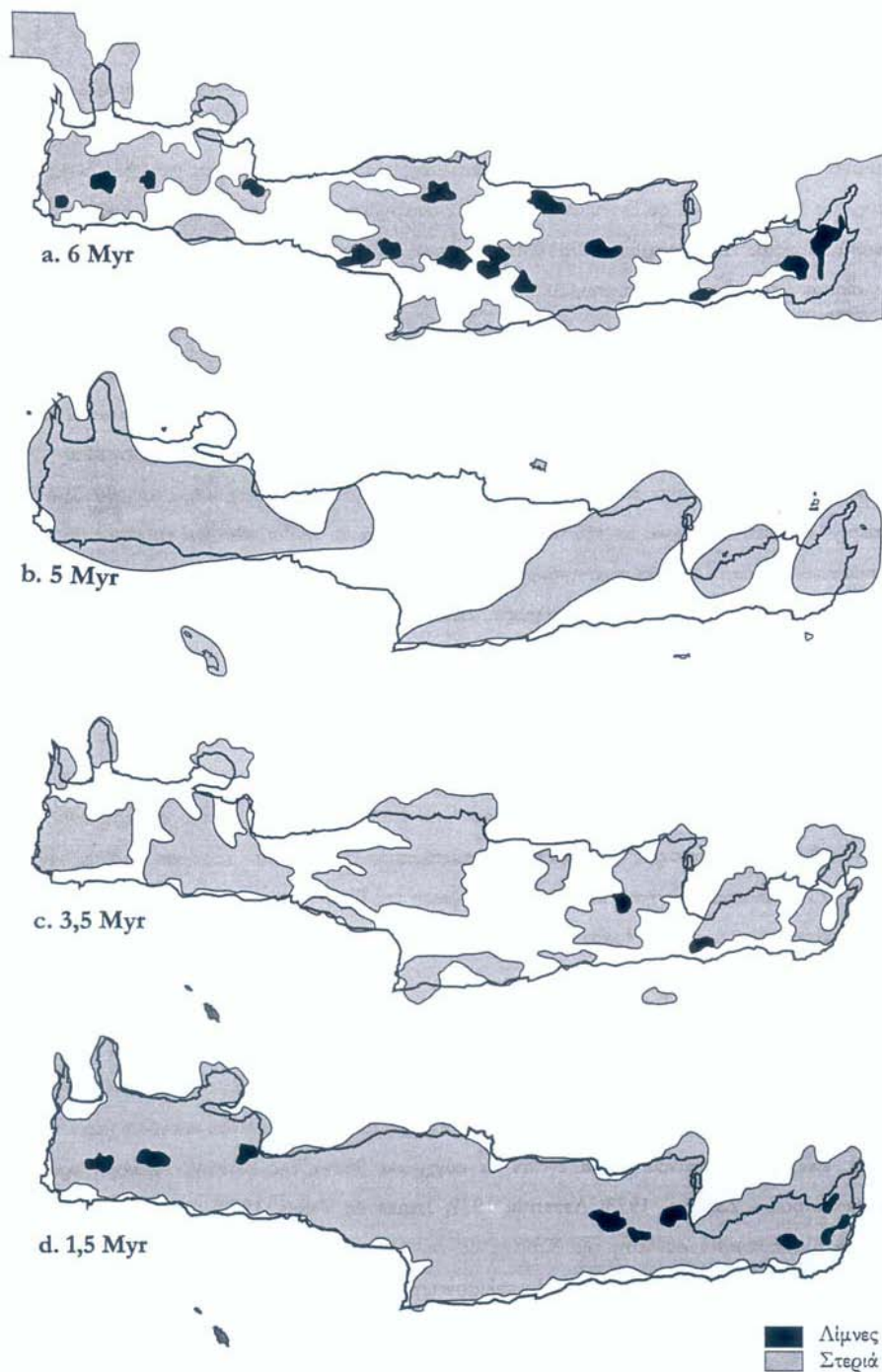
Η γεωδυναμική εξέλιξη του χώρου του Αιγαίου από το τέλος του Νεογενούς έως και σήμερα είναι αποτέλεσμα των επιδράσεων του φαινομένου της υποχώρησης της ελληνικής ζώνης ως αποτέλεσμα της αύξησης της γωνίας υποβύθισης του πυθμένα της Τηθύος κάτω από την Αιγαίδα (Le Pichon & Angelier 1981, Meulenkamp *et al.* 1988), που προκάλεσε την προς τα δυτικά κίνηση του ελληνικού τόξου (Meulenkamp *et al.* 1994). Κατά συνέπεια, η ιστορία του Αιγαίου αρχίζει κατά το ανώτερο Σερραβάλλιο-κατώτερο Τορτόνιο (12-11 εκ. χρ. πριν, μέσο-ανώτερο Μειόκαινο) όταν η θάλασσα άρχισε να εισχωρεί στην ενιαία έως τότε μάζα της Αιγαίδας. Η διαδικασία αυτή συνεχίστηκε μέχρι τα τέλη του Μειόκαινου και τις

αρχές του Πλειόκαινου, σπρώχνοντας τα νότια τμήματα της Αιγαίδας προς το νότο. Στο Πλειστόκαινο (2,6-0,012 εκ. χρ. πριν), οι βασικές αιτίες αλλαγής της γεωγραφίας της περιοχής του Αιγαίου ήταν ο ευστατισμός και ο τεκτονισμός. Οι ευστατικές κινήσεις, που ήταν αποτέλεσμα των παγετώδων και μεσοπαγετώδων περιόδων, προκάλεσαν επέκταση ή μείωση των χερσαίων περιοχών και μεταβολή των μεταξύ τους χερσαίων συνδέσεων. Οκτώ τέτοιοι κύκλοι παρατηρήθηκαν καθόλη τη διάρκεια του Πλειστόκαινου σύμφωνα με τους Beard *et al.* (1982), η τελευταία εκ των οποίων, η Βούρμια παγετώδης περίοδος, ξεκίνησε πριν από 70.000 και ολοκληρώθηκε πριν από 18.000 χρόνια.

Το νότιο Αιγαίο και κυρίως η περιοχή των Κυκλάδων, το κέντρο ενός ενεργού ηφαιστειακού τόξου, υπέστη δραματικές αλλαγές κατά τη διάρκεια του Μέσου και Ανώτερου Μειοκαινού, ως αποτέλεσμα τόσο των συνεχών τεκτονικών αλλαγών όσο και των αδιάκοπων θαλάσσιων εισχωρήσεων. Συνεχή τεκτονικά γεγονότα που έλαβαν χώρα μεταξύ Σερραβαλλίου και Μεσηνίου και χρονολογούνται πριν από 14-13 εκατ. χρόνια έως και πριν από 6 εκ. χρόνια αντίστοιχα (Dermitzakis 1989), οδήγησαν στον κατακερματισμό της χερσαίας μάζας του νοτίου Αιγαίου και στον αποχωρισμό των Κυκλάδων από τα ανατολικά (Δωδεκάνησα) και τα νότια (Κρήτη), εξαιτίας της δημιουργίας εκτεταμένων θαλάσσιων καναλιών (Anastasakis & Dermitzakis 1990). Η διαμόρφωση της παλαιογεωγραφίας του νοτίου Αιγαίου αλλάζει εντελώς στο μεσοδιάστημα μεταξύ Σερραβαλλίου και Τορτονίου, τότε που η ηπειρωτική χέρσος του νοτίου Αιγαίου, η οποία συνέδεε την Κρήτη με την ηπειρωτική Ελλάδα, άρχισε να καταβυθίζεται (Dermitzakis 1989).

Η ιστορία του νησιού της Κρήτης ξεκινά κατά το Μειοκαινο, όταν η Κρήτη ήταν ακόμα μέρος της λεγόμενης Αιγαίδας. Καθόλη τη διάρκεια του Τορτονίου σημειώθηκαν βυθίσεις μεγάλων εκτάσεων του σημερινού περιγράμματος της Κρήτης, με αποτέλεσμα να διαμορφώνεται μια εικόνα νησιωτικού μωσαϊκού (Dermitzakis 1987). Η Κρήτη παρέμεινε ένα σύνολο νησιών μέχρι το τέλος του Μειοκαινού (Fassoulas 2000) (Σχήμα 1.5). Συγχρόνως, στα τέλη του Μειοκαινού, παροδικές συζεύξεις ένωναν την Κρήτη με την Πελοπόννησο και τη Μικρά Ασία, ενώ κατά το Πλειόκαινο (μέχρι και 3,5 εκ. χρ. πριν) η Κρήτη αποτελούνταν από μία σειρά νησιών (Δερμιτζάκης & Παπανικολάου 1981). Αιτία αυτής της διαμερισματοποίησης της Κρήτης που ξεκίνησε από το Τορτόνιο, αποτέλεσε η μαζική είσοδος της θάλασσας στο βόρειο και το νότιο τμήμα του Αιγαίου (Δερμιτζάκης & Παπανικολάου 1981). Κατά το Κατώτερο Πλειόκαινο, η Κρήτη αποτελούνταν από έξι τουλάχιστον νησιά που αντιστοιχούν στους σημερινούς ορεινούς όγκους του νησιού. Κατά τη διάρκεια του Πλειστόκαινου, λόγω των ευρύτατων ανυψωτικών κινήσεων (Angelier 1979,

Fassoulas 2000), η Κρήτη απέκτησε το σχήμα και τη μορφή που έχει σήμερα χωρίς καμία σύνδεση με την ηπειρωτική χέρσο (Dermitzakis 1989).



Σχήμα 1.5. Απεικόνιση της βαθμιαίας παλαιογεωγραφικής εξέλιξης της Κρήτης κατά τη διάρκεια του αν. Μειοκαινού, του Πλειοκαινού και του κατ. Πλειστοκαινού, όπως τροποποιήθηκε από τους Δερμιτζάκη & Παπανικολάου (1981) και επανασχεδιάστηκε από τη Χατζάκη (2003).

Στο μέσο και Κατώτερο Πλειόκαινο (4-3 εκ. πριν) διάφορα τεκτονικά γεγονότα οδήγησαν στην ανύψωση του νησιωτικού τόξου του νοτίου Αιγαίου που αιολογήθηκε από μια σημαντική καταβύθιση στην Κρητική λειάνη και στα βόρεια των Κυκλάδων (Dermitzakis

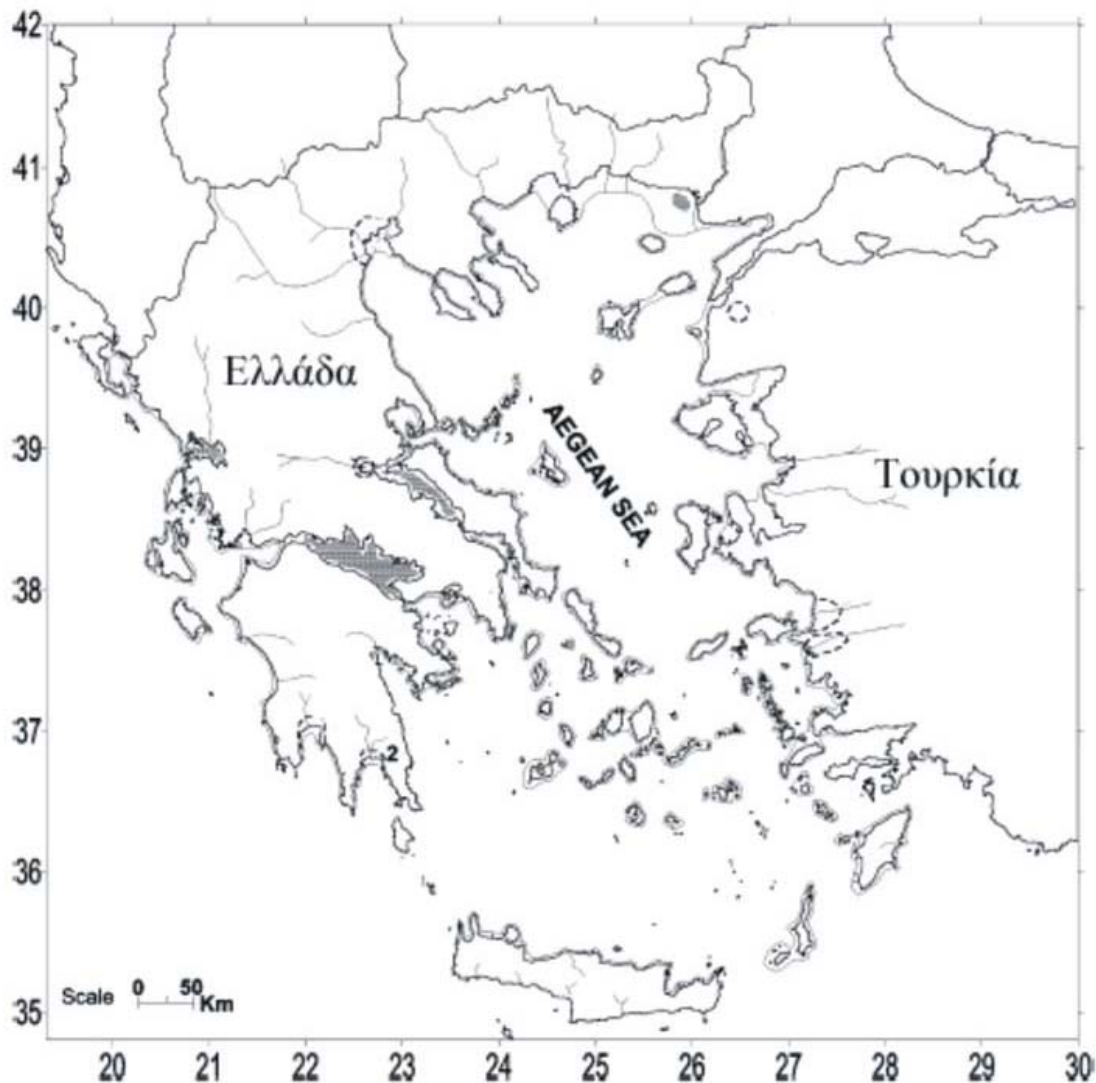
1989). Κατά τη διάρκεια του Πλειόκαινου ξεκίνησε ο κατακερματισμός του Κυκλαδικού χώρου, ενώ κατά το Ανώτερο Πλειόκαινο τα περισσότερα νησιά των Κυκλάδων αποτελούσαν ενιαία ηπειρωτική μάζα. Αυτή ξεκινούσε από την Πάρο και τη Νάξο, συμπεριλαμβάνοντας τα νησιά Αμοργός, Ίος, Σίβινος, Φολέγανδρος, Σαντορίνη και πιθανότατα τη Μήλο στα δυτικά. Με βάση τους Anastasakis & Dermitzakis (1990), είναι πιθανό κατά το ίδιο διάστημα να υπήρχε σύνδεση της Μήλου με την Πελοπόννησο (Σχήμα 1.6), άποψη που αμφισβητείται έντονα από αρκετούς επιστήμονες.



Σχήμα 1.6. Παλαιογεωγραφικός χάρτης των Κυκλάδων κατά το Αν. Πλειόκαινο-Κατ. Πλειστόκαινο (~2 Ma), όπως παρουσιάζεται από τους Anastasakis & Dermitzakis 1990 (επανασχεδιασμένο από Κασαπίδη 2002).

Κατά το Μέσο Πλειστόκαινο (800.000 χρ. πριν) οι Κυκλάδες φαίνεται να διατηρούν μια χερσαία σύνδεση με τη χερσόνησο της Ανατολίας και τα νησιά των Δωδεκανήσων μεταξύ Αμοργού και Πάτμου (Dermitzakis 1987). Ο χρόνος που συνέβη ο πλήρης αποχωρισμός των Κυκλάδων διαφέρει σε αρκετές μελέτες. Η κύρια Κυκλαδική μάζα φαίνεται να απομονώνεται πλήρως κατά το Ανώτερο Πλειστόκαινο (200.000-40.000 χρ. πριν) ή ακόμα νωρίτερα (Dermitzakis 1987, 1989). Τα περισσότερα νησιά των Κυκλάδων, όπως η Νάξος, απέκτησαν τη σημερινή μορφή τους πολύ πρόσφατα, περίπου πριν 11.500 χρόνια (Perissoratis & Conispoliatis 2003) (Σχήμα 1.6). Το ίδιο ισχύει πιθανότατα και για τα νησιά του ανατολικού Αιγαίου, με χαρακτηριστικό παράδειγμα τη Σάμο. Η παρουσία σαρκοφάγων θηλαστικών του γένους *Nyctereutes* (Οικογένεια Canidae) και των Μαχαιροδόντων (Οικογένεια Felidae) δείχνουν ξεκάθαρα ότι η Σάμος ήταν ακόμη συνδεδεμένη με την κύρια ηπειρωτική ελληνική ξηρά και κατά τη διάρκεια του Ανώτερου Πλειόκαινου (de Vos *et al.* 2007). Τα πιο πρόσφατα γεωλογικά στοιχεία δείχνουν ότι μέχρι και πριν 10.000 χρόνια (Ολόκαινο) η Σάμος ήταν

ενωμένη με την Μικρά Ασία, γεγονός που αποδεικνύει την πρόσφατη απομόνωση της (Sondaar *et al.* 1986, Perissoratis & Conispoliatis 2003) (Σχήμα 1.7).

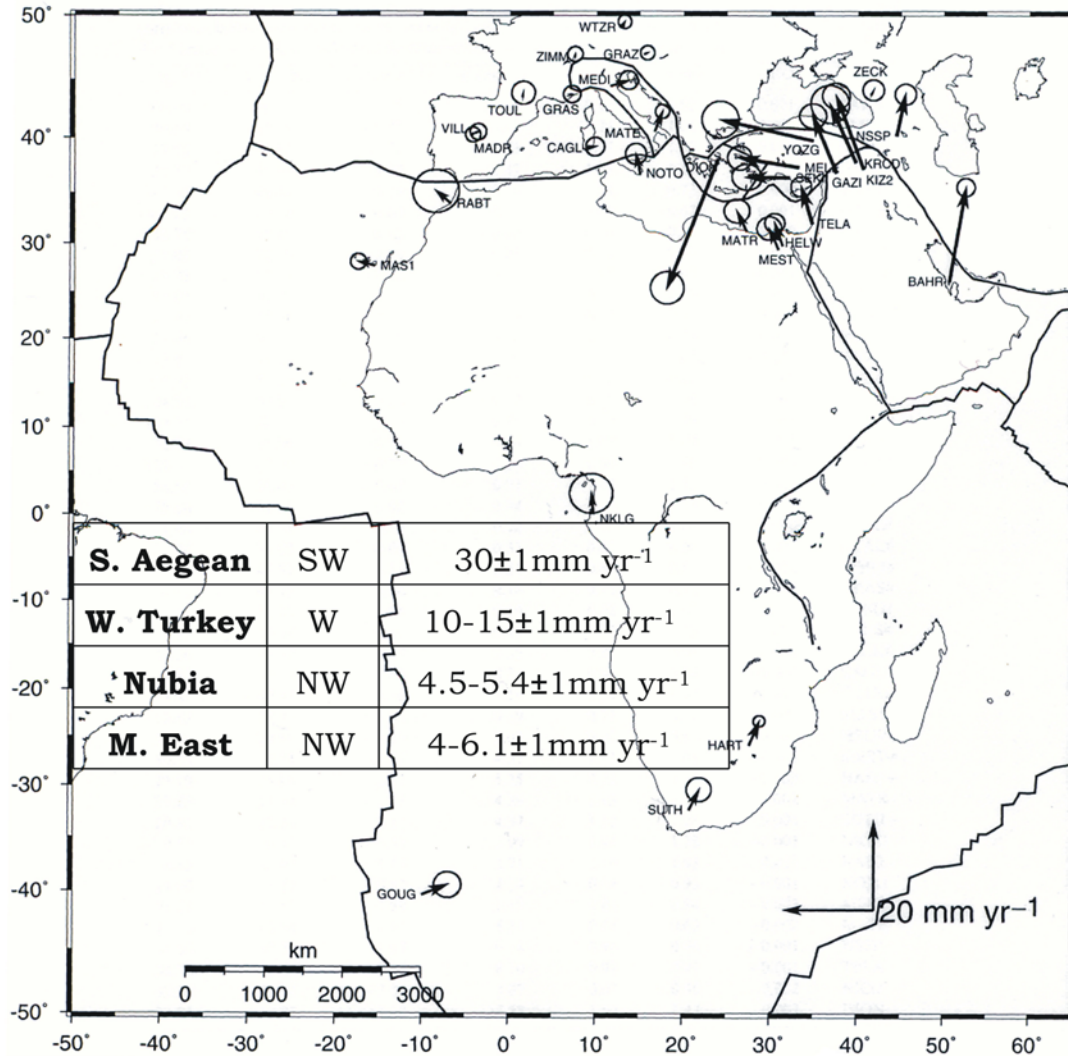


Σχήμα 1.7. Απεικόνιση της ακτογραμμής στον Ελλαδικό χώρο πριν από 11.500 χρόνια, όπως παρουσιάζεται από τους Perissoratis & Conispoliatis (2003).

1.2.3 Γεωγραφία και Γεωδυναμική

Η περιοχή της ανατολικής Μεσογείου, όπως διαμορφώνεται σήμερα, εκτείνεται ανατολικά των Απέννινων Ορέων (Ιταλία) (45-40°N, 10°E) και του κόλπου της Σιρτης (Λιβύη) (31°N, 16°E) στα δυτικά μέχρι το δυτικό τμήμα της Μέσης Ανατολής (36-30°N, 32-36°E) στα ανατολικά και από τις βόρειες ακτές της Μαύρης Θάλασσας (46°N, 29-38°E) και τις ΝΔ Άλπεις (46°N, 12°E) στα βόρεια μέχρι και το μεσογειακό τμήμα της Β. Αφρικής (29°N, 16-32°E) (βόρεια της Σαχάρα). Εκτός των ηπειρωτικών περιοχών, η ανατολική Μεσόγειος περιλαμβάνει τα 7582 νησιά και νησίδες του αρχιπελάγους του Αιγαίου και τα 300

περίπου νησιά και νησίδες της θάλασσας του Ιονίου (Triantis & Mylonas 2009). Τα μεγαλύτερα νησιά στην ανατολική Μεσόγειο είναι η Κύπρος, το ανατολικότερο και τρίτο μεγαλύτερο νησί της Μεσογείου (35°41'-34°32'N, 32°17'-34°46'E), με έκταση 9,251χλμ.² και περίμετρο 648χλμ. και η Κρήτη, το πέμπτο μεγαλύτερο νησί της Μεσογείου (34°50'-35°40'N, 23°30'-26°20'E), με έκταση 8.261 χλμ.² και περίμετρο 1.046 χλμ.



Σχήμα 1.8. Ταχύτητες κίνησης από στοιχεία GPS (με σχετικά διανύσματα Euler) και ελλείψεις επιπέδου εμπιστοσύνης 95% μεταξύ της Νουβίας, της Αραβίας και της Ευρασίας. Η κατεύθυνση και η ταχύτητα κίνησης του Ν. Αιγαίου, της Δ. Τουρκίας, της Νουβίας και της Μ. Ανατολής εμπεριέχονται στον πίνακα εντός του σχήματος (χάρτης και στοιχεία πίνακα από McClusky *et al.* 2003).

Η γεωδυναμική κατάσταση στο χώρο της ανατολικής Μεσογείου καθιστά την περιοχή μία ενεργή ζώνη συγκρούσεων, με την ύπαρξη μικροπλάκων οι οποίες κινούνται σχετικά μεταξύ τους, προκαλώντας έντονες παραμορφώσεις στον ελληνικό χώρο εξαιτίας των συγκρούσεων ανάμεσα στις διάφορες μικροπλάκες (π.χ. Doglioni *et al.* 2002). Η περιοχή χαρακτηρίζεται από έντονη σεισμική δραστηριότητα με διακριτές χωρικές και

υποεπιφανειακές κατανομές και από υψηλότερες ταχύτητες μετακίνησης πλακών, από τις μεγαλύτερες που έχουν καταγραφεί στον πλανήτη (Grasemann *et al.* 2006). Οι ταχύτητες κίνησης των πλακών και μικροπλακών εκτιμώνται σήμερα με τη χρήση συνεχών καταγραφών με το γεωγραφικό σύστημα πληροφοριών (GIS) (Σχήμα 1.8).

1.2.4 Κλίμα

Σύμφωνα με τους Skinner *et al.* (2004), οι μεταβολές του κλίματος οφείλονται στη μεταβολή της εκκεντρότητας της Γης (από ελλειπτική σε κυκλική κάθε 100.000 χρόνια), τη μετάπτωση του άξονα της Γης (κάθε 20.000 χρόνια) και τη μεταβολή της κλίσης του άξονα της Γης σε σχέση με το επίπεδο της τροχιάς της γύρω από τον Ήλιο (από 22° σε 24° κάθε 41.000 χρόνια).

Το κλίμα στη μεσογειακή λεκάνη κατά τη διάρκεια του Ανώτερου Μειόκαινου (~12-5 εκ. χρ. πριν) ήταν υγρό και ζεστό, τροπικό ή υποτροπικό. Η βλάστηση ήταν πυκνή, μικτού μεσοφυτικού χαρακτήρα, όπως το κλίμα και η βλάστηση που επικρατούν σήμερα στη ΝΑ Ασία. Κατά το Πλειόκαινο (~3,2 εκ. χρ. πριν) το κλίμα άλλαζε σταδιακά από υγρό προς ξηρό και ως αποτέλεσμα μιας παγκόσμιας πτώσης της θερμοκρασίας (Suc 1984), αναπτύχθηκε το τυπικό μεσογειακό κλίμα με τους ήπιους και υγρούς χειμώνες και τα ξηρά καλοκαίρια (Dallman 1998, Melieres *et al.* 1998, Becker *et al.* 2005), το οποίο ως γενικό πρότυπο εξαπλώθηκε και παγιώθηκε στη Μεσόγειο πριν περίπου 2,8 εκ. χρόνια (Suc 1984).

Τα τελευταία 3 εκατομμύρια χρόνια το κλίμα διαφοροποιείται σε παγετώδεις και μεσοπαγετώδεις περιόδους. Οι παγετώδεις περίοδοι έχουν περιοδικότητα της τάξης των 100.000 χρόνων, ενώ οι μεσοπαγετώδεις φάσεις διαρκούν περίπου 10.000 χρόνια (Mackenzie 2003, Skinner *et al.* 2004). Κατά το Πλειστόκαινο (2,6-0,012 εκ. χρ. πριν) επικρατούσε μια συνεχής αλληλουχία πτώσης και ανόδου της θερμοκρασίας, σε χαμηλά όμως επίπεδα. Η περίοδος του Πλειστοκαινού θεωρείται ότι περιελάμβανε γύρω στους 20 παγετώδεις κύκλους, από τους οποίους οι 11 έχουν καταγραφεί στα τελευταία 1 εκ. χρόνια (Mackenzie 2003, Luthi *et al.* 2008). Κατά τη διάρκεια των παγετώδων περιόδων το κλίμα ήταν ψυχρό με συνθήκες στέπας, ενώ κατά τις μεσοπαγετώδεις φάσεις επικρατούσαν ηπιότερες κλιματικές συνθήκες (υγρό κλίμα) (Bintanja *et al.* 2002, Mackenzie 2003). Κατά την τελευταία παγετώδη περίοδο (~18.000 εκ. χρ. πριν), η στάθμη της θάλασσας έπεσε κατά 200 μ. και η θερμοκρασία κατά 5-7 °C. Οι περιοχές που σήμερα έχουν μεσογειακό κλίμα δεν καλύφθηκαν από πάγους, αλλά η μέση θερμοκρασία τους μειώθηκε κατά 2-7 °C (Dallman 1998).

Η τελευταία αύξηση της θερμοκρασίας ξεκίνησε πριν από 15.000-10.000 χρόνια, οπότε και άρχισαν να λιώνουν οι πάγοι και να αυξάνονται τα επίπεδα στάθμης της θάλασσας. Οι διακυμάνσεις αυτές στο κλίμα του Πλειστοκαίνου επηρέασαν και την επικρατούσα βλάστηση. Έτσι, στην περιοχή της Μεσογείου, τα φυλλοβόλα δάση βελανιδιάς κατά τη διάρκεια των παγετωδών περιόδων εναλλάσσονταν με κωνοφόρα, μακί και φρύγανα κατά τις μεσοπαγετώδεις περιόδους (Blondel & Aronson 1999, Tzedakis 2000, Joannin *et al.* 2007).

Αν ληφθεί υπόψη ότι οι μεσοπαγετώδεις περιοδοί διαρκούν γύρω στα 10.000 χρόνια και ότι η τελευταία αύξηση της θερμοκρασίας άρχισε πριν από 15.000-10.000 χρόνια, μπορεί να θεωρηθεί ότι σήμερα βρισκόμαστε στο τέλος μιας μεσοπαγετώδους περιόδου. Το κλίμα στην ανατολική Μεσόγειο σήμερα είναι τυπικό Μεσογειακό, περιλαμβάνοντας, ωστόσο, μερικές από τις πιο ξηρές περιοχές της Μεσογειακής λεκάνης (Grove & Rackham 2001). Το κλίμα των Μεσογειακών οικοσυστημάτων είναι το μεταβατικό στάδιο μεταξύ του εύκρατου και του ξηρού τροπικού κλίματος με χαμηλό βαθμό προβλεψιμότητας σε ευρεία χρονική κλίμακα. Χαρακτηρίζεται από χειμωνιάτιες βροχοπτώσεις, καλοκαιρινή ξηρασία με ποικίλη διάρκεια, μεγάλη διακύμανση των βροχοπτώσεων από χρόνο σε χρόνο, ήπια ή ζεστά/πολύ ζεστά καλοκαίρια, ψυχρούς/πολύ ψυχρούς χειμώνες και έντονη ηλιακή ακτινοβολία, ιδίως το καλοκαίρι (Nahal 1981, Quézel & Barbero 1982, Blondel & Aronson 1999). Οι εποχές άνοιξη και φθινόπωρο είναι περιορισμένες συγκριτικά με τα εύκρατα κλίματα και αποτελούν στην ουσία μεταβατικές καταστάσεις μεταξύ του εποχικού διπόλου που περιγράφηκε παραπάνω. Διαιρώντας τις βιοκλιματικές ζώνες των Μεσογειακών οικοσυστημάτων σε πέντε κατηγορίες με βάση τη διαβάθμιση υγρασίας-ξηρασίας, οι περισσότερες περιοχές της Ελλάδας ανήκουν στην ημι-ξηρική βιοκλιματική ζώνη (Stamou 1998).

Με βάση τον Nahal (1981), το υετομετρικό πηλίκο ή δείκτης ξηρασίας Q του Emberger είναι ίσως ο βέλτιστος τρόπος υποκατηγοριοποίησης του Μεσογειακού-τύπου κλίματος και διάκρισης των περιοχών σε υγρές, υφυγρές, ημιξηρικές, ξηρικές και πολύ ξηρικές. Ο δείκτης Q δίνεται από τον τύπο:

$$Q = \frac{2R}{(M + m)(M - m)} \times 1000$$

ή

$$Q = \frac{2000R}{M^2 - m^2}$$

όπου: R : η ετήσια βροχόπτωση (σε χιλιοστόμετρα), M : η μέση μέγιστη θερμοκρασία του πιο θερμού μήνα του έτους (σε °K) και m : η μέση ελάχιστη θερμοκρασία του πιο ψυχρού μήνα του έτους (σε °K). Οι τιμές του δείκτη Q παριστάνονται γραφικά σε σχέση με τη

θερμοκρασία m (σελ. 39), γιατί η ελάχιστη θερμοκρασία του χειμώνα καθορίζει το βιολογικό κατώφλι για την ανάπτυξη των φυτών σε μια περιοχή (Nahal 1981).

1.3 Μακκία βλάστηση

1.3.1 Ορισμός

Η παράθεση ενός απλού ορισμού, ο οποίος να καλύπτει όλες τις ετερογενείς διαπλάσεις που περιγράφονται από τον όρο «Μεσογειακού-τύπου θαμνώνες» είναι αδύνατο να πραγματοποιηθεί, ειδικά αν λάβει κανείς υπόψη τις διαφορετικές προσεγγίσεις που ακολουθούνται και το πόσο διακριτή είναι η χρησιμοποιούμενη ετυμολογία από διαφορετικούς επιστήμονες. Ως μακί θεωρούνται «λεπτές ξυλώδεις μονάδες αποτελούμενες από θάμνους και δέντρα» (Da Lage & Métaillé 2000) ή «ένας τύπος σκληρόφυλλης θαμνώδους βλάστησης» (Brown & Lomolino 1998). Γενικά, οι μεσογειακοί θάμνοι είναι ξυλώδη, αειθαλή, σκληρόφυλλα φυτά με διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια με βάση το κλίμα, τα τοπογραφικά χαρακτηριστικά και την επίδραση του ανθρώπου και είναι παρόντα κυρίως στο ξηροθερμικό εύρος των μεσογειακού-τύπου οικοσυστημάτων. Με βάση την ποσοτική ταξινόμηση των μεσογειακών τοπίων, οι διαπλάσεις ανήκουν στην κλάση 2 (1-2μ. σε ύψος) (Dufour-Dror 2002). Αυτός ο τύπος βλάστησης ονομάζεται *maquis* στη Γαλλία και το Ισραήλ, *macchia* στην Ιταλία, *μακί/μακκία βλάστηση* στην Ελλάδα, *matorral* στη Χιλή και την Ισπανία, *chaparral* στην Καλιφόρνια, *renosterveld* στη Ν. Αφρική και *mallee* στην Αυστραλία (di Castri 1981).

1.3.2 Τα μακί στην ανατολική Μεσόγειο

Η παρουσία της μακκίας βλάστησης είναι κοινή στη Μεσόγειο, καθώς αποτελεί κομμάτι της φυσικής (αυτοφυούς χλωρίδας) της περιοχής (Σχήμα 1.9). Τα μακί είναι ευρέως εξαπλωμένα στην ανατολική Ιταλία. Στην Ελλάδα οι σχηματισμοί αυτοί είναι κοινοί τόσο στην ηπειρωτική όσο και στη νησιωτική χώρα. Απουσιάζουν μόνο από τα μεγάλα υψόμετρα και σπανίζουν στις βόρειες ακτές του Αιγαίου. Στην Τουρκία, η παρουσία τους είναι εκτενής στη δυτική Τουρκία και τον Τάυρο και λιγότερο στη θάλασσα του Μαρμαρά, ενώ ευρεία είναι η παρουσία τους και στην Κύπρο, τη Συρία, το Λίβανο, το Ισραήλ (μέχρι το ύψος του Tel-Aviv) και την Κυρηναϊκή. Αν και οι τύποι βλάστησης στην ανατολική Μεσόγειο είναι γενικά παρόμοιοι με αυτούς στη δυτική Μεσόγειο, η μακκία βλάστηση στην περιοχή παρουσιάζει

ορισμένες ιδιομορφίες, οι οποίες εντοπίζονται κυρίως στην αυξημένη παρουσία του δενδρόμορφης βλάστησης και των αιθαλών νανοφανερόφυτων και την αυξημένη διαφοροποίηση των μακί σε μη ασβεστολιθικά εδάφη. (Quézel 1981).



Σχήμα 1.9. Χάρτης κατανομής των μεσογειακών θαμνοτόπων (με την συμπαρουσία φρυγανικών διαπλάσεων) στη Μεσόγειο (από Quézel 1981).

Τα taxa μακίας βλάστησης εμφανίστηκαν πιθανότατα στο Κατώτερο Τεταρτογενές και διαφοροποιήθηκαν κυρίως κατά το Ανώτερο Τεταρτογενές, αλλά η παρουσία τους ήταν περιορισμένη μέχρι το Ανώτερο Πλειστόκαινο. Η εξάπλωσή τους μετά το πιο πρόσφατο παγετώδες επεισόδιο (Würm: 40.000-12.000 χρ. πριν) (Haq *et al.* 1987) επηρεάστηκε και εξακολούθει να επηρεάζεται κυρίως από την ανθρώπινη επίδραση (Pons 1981).

Η παρουσία και εξάπλωση των μακί στην ανατολική Μεσόγειο επηρεάζεται από οικολογικούς παράγοντες. Ο πιο σημαντικός ίσως από αυτούς είναι η θερμοκρασία και κυρίως η μέση θερμοκρασία κατά τη χειμερινή περίοδο, που σε ορισμένες περιπτώσεις μπορεί να είναι πολύ χαμηλή και απαγορευτική για την παρουσία των μακί (Emberger 1930, Stamou 1998). Το γεγονός αυτό εξηγεί και την απουσία μακίας βλάστησης στο βόρειο τμήμα της Μεσογείου και τα μεγάλα υψόμετρα στους ορεινούς όγκους (Quézel 1981). Γενικά, τα μακί εμφανίζονται σε πιο πυκνές διαπλάσεις σε υψόμετρα 300-400 μ. στο βόρειο τμήμα της ανατολικής Μεσογείου (Barbéro & Quézel 1975) και σε μεγαλύτερα υψόμετρα στη Β. Αφρική και τη Μ. Ανατολή (Abi Saleh *et al.* 1976). Εξίσου σημαντικός είναι ο παράγοντας της βροχόπτωσης, τόσο ποσοτικά όσο και ως εποχικό πρότυπο (Stamou 1998), καθώς και η καλοκαιρινή περίοδος ξηρασίας περίπου ενός μήνα (Bagnouls & Gaussen 1957). Ωστόσο, σε (ημι)ερημικές περιοχές, όπου η ετήσια βροχόπτωση είναι 200 χιλ. ή και λιγότερο, η παρουσία των μακί είναι περιορισμένη ή μηδενική (Le Houérou 1969). Ένας δευτερεύων καθοριστικός παράγοντας για την εξάπλωση των μακί είναι το υπόστρωμα. Πιο συγκεκριμένα, τα μακί

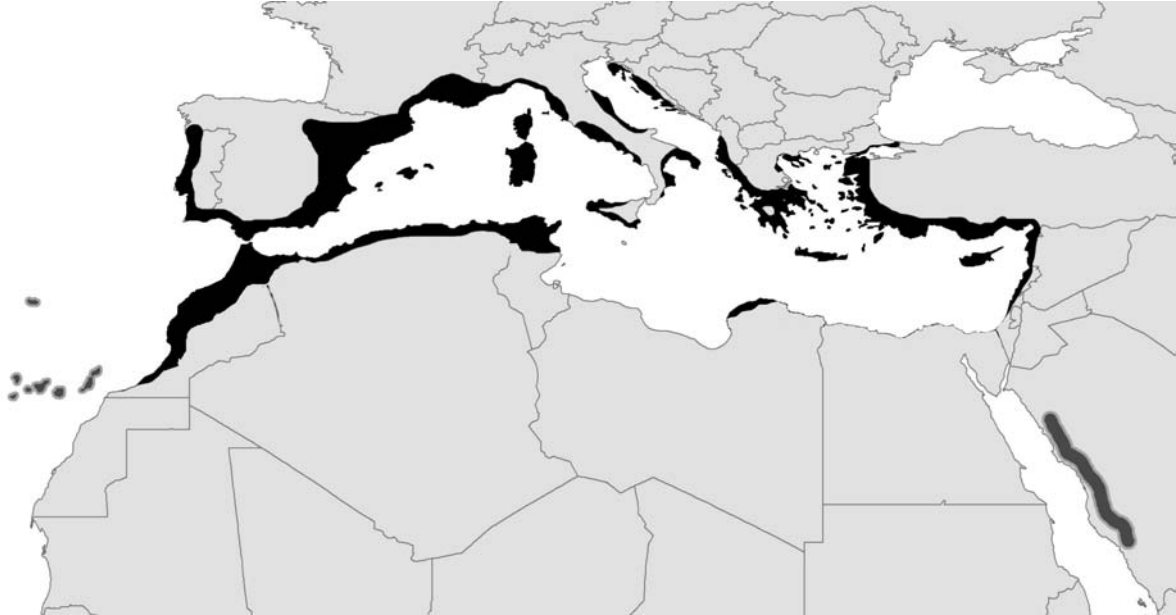
απουσιάζουν από εδάφη με υψηλή αλατότητα ή διάβρωση και υποβάθμιση λόγω ανισορροπίας του υδρολογικού ισοζυγίου, ενώ αντίθετα η παρουσία τους ευνοείται σε υγρασιωμένα εδάφη. Τα μακί είναι συνήθως άφθονα σε ασβεστολιθικά εδάφη ακόμα και σε μεγάλα υψόμετρα, σε αντίθεση με περιοχές με μεταμορφωσιγενή υποστρώματα (Quézel 1981).

1.3.2.1 *Juniperus phoenicea* Linnaeus 1753

Το γένος κωνοφόρων *Juniperus* ανήκει στην οικογένεια Cupressaceae και περιλαμβάνει πάνω από 50 είδη. Το είδος *Juniperus phoenicea* (κοινές ονομασίες στην Ελλάδα: άριευθος, γιουνίπερος, θαμνοκυπάρισσο, φίδα, κοινή ονομασία στην Κύπρο: αόρατος) εξαπλώνεται στη μεσογειακή λεκάνη από το Μαρόκο και την Πορτογαλία στα δυτικά μέχρι την Τουρκία, τη Μ. Ανατολή και την Αίγυπτο στα ανατολικά και βρίσκεται επίσης στη Μαδέρα και τις Κανάριες Νήσους, καθώς και στα βουνά της δυτικής Σαουδικής Αραβίας κοντά στην Ερυθρά Θάλασσα (Davies 1965, Krüssmann 1979, Greuter *et al.* 1984, Boulos 1995, Miller & Core 1996, Adams 2004) (Σχήμα 1.10). Συνήθως φυτρώνει σε χαμηλά υψόμετρα κοντά σε ακτές, αν και βρίσκεται μέχρι τα 2.200 μ. στην οροσειρά του Άτλαντα (ΒΑ Αφρική) (Reisigl & Danesch 1997). Στην ηπειρωτική Γαλλία και την Κορσική απαντάται σε υψόμετρο 50-80 μ. (Bensettiti *et al.* 2005) και μέχρι τα 500-600 μ. στην ηπειρωτική και νησιωτική Ιταλία, ενώ στη Σαρδηνία έχει τη μορφή θάμνου στην παράκτια ζώνη (Minelli 2002). Στην Ελλάδα συναντάται κυρίως σε θερμές περιοχές της ηπειρωτικής και νησιωτικής χώρας, ενώ στην Κύπρο σε χαμηλά υψόμετρα σε παράκτιες περιοχές, καθώς και στις πλαγιές του Τροόδου (Calaciura & Spinelli 2008). Είναι μικρό σφαιρικό δέντρο ή μεγάλος θάμνος με λεπιοειδές ή και βελονοειδές πράσινο φύλλωμα και κόκκινους καρπούς. Σε ύψος φτάνει τα 2-7 μ. και σε ηλικία υπερβαίνει τα 1.000 χρόνια (Vidakoníć 1991), ενώ έχει χρονολογηθεί φυτό του είδους ηλικίας 2.000 ετών (Bensettiti *et al.* 2005).

Λίγα στοιχεία είναι γνωστά για το πότε ακριβώς και με ποιο τρόπο εμφανίστηκε το είδος στη Μεσόγειο, είναι όμως σχεδόν βέβαιο πως τουλάχιστον το γένος *Juniperus* υπήρχε και είχε επικρατήσει στην περιοχή πιθανώς πριν την έλευση του ανθρώπου (Blondel & Aronson 1999). Οι απότομες κλιματικές αλλαγές που συνέβησαν κατά την τελευταία παγετώδη περίοδο, γνωστές ως «γεγονότα Dansgaard-Oeschger» χαρακτηρίζονταν από εναλλαγές ψυχρών και θερμών περιόδων (Por & Dimentman 2006). Κατά τη διάρκεια των πιθανότατα 24 συνολικά θερμών ενδοσταδίων, τα οποία συνέβησαν κατά τα τελευταία 150.000 χρόνια, επεκτάθηκε η δενδρώδης βλάστηση στη Μεσόγειο και η ερυθρελάτη (*Picea* spp.) και ο

γιουνίπερος εξαπλώθηκαν στην Ισπανία, την Ιταλία και την Ελλάδα (Rossignol-Strick & Planchais 1989). Κατά τα ενδιάμεσα αυτά στάδια, η ανατολική Μεσόγειος αποτελούσε καταφύγιο για τα φυτικά είδη, τα οποία από εκεί εξαπλώνονταν στις δυτικές και βορειότερες περιοχές της Μεσογείου (Roberts 1991).



Σχήμα 1.10. Χάρτης κατανομής των ειδών *Juniperus phoenicea* και *Pistacia lentiscus*. Στις περιοχές με σκούρο γκρι χρώμα (Μαδέιρα, Κανάρια Νησιά, δυτική Σαουδική Αραβία) υπάρχει μόνο το *J. phoenicea* και στις περιοχές με μαύρο χρώμα υπάρχουν και τα δύο είδη (επιμέλεια: Μ. Νικολακάκης).

1.3.2.2 *Pistacia lentiscus* Linnaeus 1753

Το γένος *Pistacia* ανήκει στην οικογένεια Anacardiaceae και περιλαμβάνει 11 είδη (Zohary 1952). Το είδος *Pistacia lentiscus* (κοινές ονομασίες στην Ελλάδα: σχίνος, μαστιχόδεντρο, κοινή ονομασία στην Κύπρο: σχινιά) εξαπλώνεται στη μεσογειακή λεκάνη από το Μαρόκο και την Ιβηρική χερσόνησο στα δυτικά μέχρι την Τουρκία και τη Μ. Ανατολή στα ανατολικά (Davies 1965, Mouterde 1966, Zohary 1966, Greuter *et al.*, 1984) (Σχήμα 1.10). Πρόκειται για πυκνό, σκουροπράσινο αειθαλή θάμνο, το ύψος του οποίου φτάνει τα 1-3 μ. (Polunin 1980, Polunin & Huxley 1992, Reisigl & Danesch 1997). Με βάση τον Reisigl (2001), τα είδη του γένους *Pistacia*, όπως αυτά των *Olea* και *Ceratonia*, βρίσκονται στη θερμομεσογειακή ζώνη, σε υψόμετρο έως 400 μ. με μέση ετήσια θερμοκρασία 16-17 °C. Αυτός ο τύπος θερμομεσογειακής βλάστησης ονομάζεται “Oleo-Ceratonian” (Por & Dimentman 2006). Γενικά είναι ένα θερμοφιλό είδος (López-González 2001), το οποίο αποφεύγει περιοχές με κρύους χειμώνες (Montserrat-Martí & Montserrat-Martí 1988, Castro-Díez *et al.* 1998).

Γενικά, τα είδη του γένους *Pistacia* θεωρούνται «αρχέγονα» taxa με τροπικές και υποτροπικές συνάψεις, τα οποία πιθανώς εξαπλώθηκαν στην περιοχή της Μεσογείου, λόγω της ικανότητάς τους να εποίκουν εγκατελειμμένες καλλιέργειες (όπως και οι γιουνίπεροι). Σε αυτό συνέβαλε σημαντικά η εξάπλωσή τους μέσω των πουλιών (Blondel & Aronson 1999). Το παλαιότερο δείγμα προγονικής μορφής του γένους *Pistacia*, το οποίο χρονολογείται στο Ανώτερο Ολιγόκαινο, βρέθηκε στην περιοχή Aix της Μασσαλίας (De Saporta 1888).

1.4 Τα Αρθρόποδα της ανατολικής Μεσογείου

Παρά την ετερογένεια του τοπίου και τις έντονες διαβαθμίσεις των αβιοτικών παραγόντων, η πανίδα των μεσογειακών οικοσυστημάτων είναι μάλλον ομοιογενής, χαρακτηριζόμενη από πολλά είδη και μεγάλους πληθυσμούς (Stamou 1998). Τα υπάρχοντα είδη εγκαταστάθηκαν στη Μεσόγειο πριν τη διαμόρφωση του μεσογειακού-τύπου κλίματος (di Castri 1981) και συνεπώς πολλά είδη αρθροπόδων στην περιοχή έχουν ευρεία κατανομή (Poinsot-Balaguer 1988, Σημιαϊκής 2005) και τα ενδημικά είδη σπανίζουν (Sgardelis *et al.* 1981, Poinsot-Balaguer 1988). Ωστόσο, η εικόνα διαφοροποιείται ειδικά στην ανατολική Μεσόγειο, κυρίως λόγω των ιδιομορφιών της παλαιογεωγραφικής της ιστορίας. Σε ομάδες αρθροπόδων, όπως τα κολεόπτερα (Τριχάς 1996), οι αράχνες (Χατζάκη 2003), τα ισόποδα (Σφενδουράκης 1994) και οι σκορπιοί (Kaltsas *et al.* 2008), οι αριθμοί των ενδημικών ειδών στην ανατολική Μεσόγειο είναι πολύ υψηλοί.

Η εποχική δραστηριότητα των αρθροπόδων γενικά βασίζεται κυρίως στις αποκρίσεις τους στους μεταβαλλόμενους κλιματικούς παράγοντες, αλλά ειδικά στην ανατολική Μεσόγειο επηρεάζεται σε μεγάλο βαθμό από την έντονη βόσκηση και τις συχνές φωτιές στην περιοχή (Stamou 1998). Γενικά, αιχμή δραστηριότητας κατά το χειμώνα χαρακτηρίζει τα αρθρόποδα σε ξηρά οικοσυστήματα και αιχμή δραστηριότητας κατά την άνοιξη και το φθινόπωρο χαρακτηρίζει τα αρθρόποδα σε ημίξηρα οικοσυστήματα (di Castri & Vitali-di Castri 1981). Οι κλιματικοί περιορισμοί της περιοχής είναι υπεύθυνοι και για τη μικρότερη διάρκεια ζωής των αρθροπόδων στη Μεσόγειο σε σύγκριση με εύκρατες περιοχές (Wallwork 1982, Crawford *et al.* 1987).

Οι ομάδες εδαφικών μακροαρθροπόδων με τη μεγαλύτερη αφθονία στην ανατολική (και ευρύτερη) Μεσόγειο είναι οι αράχνες, τα κολεόπτερα και τα διπλόποδα (di Castri & Vitali-di Castri 1981, Karamaouna 1990, Τριχάς 1996) και συνήθως λίγα μόνο είδη επικρατούν στις βιοκοινότητες αυτές (Stamou 1998).

1.4.1 Τα κολεόπτερα της ανατολικής Μεσογείου

Στο επίπεδο εδαφόβιας πανίδας (και όχι μόνο) τα κολεόπτερα αποτελούν την πλέον ποικίλη και άφθονη ζωική ομάδα. Τα φυτοφάγα, σαρκοφάγα και σαπροφάγα κολεόπτερα τα οποία ζουν στη επιφάνεια του εδάφους και τα εξωτερικά στρώματα της φυλλοστρωμνής χαρακτηρίζονται από βραχυπτερία ή απτερία (Τριχάς 1996). Στην ανατολική Μεσόγειο οι οικογένειες κολεοπτέρων που χαρακτηρίζονται από υψηλά ποσοστά εδαφόβιων μελών είναι περίπου 20. Στα μεσογειακού-τύπου οικοσυστήματα κυριαρχούν από πλευράς βιοποικιλότητας, αφθονίας και βιομάζας οι οικογένειες Carabidae, Curculionidae, Staphylinidae και Tenebrionidae (di Castri & Vitali-di Castri 1981). Σε μακί στην California το ποσοστό βιομάζας των κολεοπτέρων φτάνει μέχρι και 90% (Sáiz 1977).

Τα Curculionidae (2-60 χιλιστόμετρα, ~60.000 είδη παγκοσμίως) είναι η μόνη οικογένεια από τις παραπάνω τέσσερις η οποία περιλαμβάνει πολλά είδη με ικανότητα πτήσης, σε ορισμένες περιπτώσεις μάλιστα πολύ αναπτυγμένη. Τα περισσότερα είδη είναι ημερόβια. Τα περισσότερα είδη των Curculionidae είναι ειδοειδικά φυτοπαράσιτα.

Τα Staphylinidae (1-20 χιλιστόμετρα, ~50.000 είδη παγκοσμίως) είναι κυρίως εδαφόβια (και υποεδαφόβια) ομάδα σκουροχρωμων σαρκοφάγων ημερόβιων και νυκτόβιων θηρευτών, κατάλληλη για οικολογικές μελέτες σε ευρεία κλίμακα. Ωστόσο, η γνώση της συστηματικής της οικογένειας ειδικά στην περιοχή της Μεσογείου είναι περιορισμένη, με εξαίρεση τα κοινά είδη.

Τα Tenebrionidae αποτελούν μία αμιγώς ξηρόφιλη ομάδα, η οποία αντιπροσωπεύεται σε όλα τα Μεσογειακού-τύπου οικοσυστήματα, καθώς και στις γειτονικές ερήμους, όπου κυριαρχούν σε βιομάζα και αφθονία (Crawford & Seely 1987, Cepeda-Pizarro *et al.* 2005), επιδεικνύοντας πληθώρα μορφολογικών, φυσιολογικών και συμπεριφορικών προσαρμογών (Cloudsley-Thompson 2001). Συγκαταλέγονται μεταξύ των πιο άφθονων οργανισμών σε ξηρικά, ημι-ξηρικά (Crawford 1991) και ερημικά οικοσυστήματα (Alsopp 1980). Οι πυκνότητες των πληθυσμών τους είναι πολύ υψηλές για πολύ μεγάλο χρονικό διάστημα και συνεπώς βρίσκονται στα όρια της φέρουσας ικανότητας του περιβάλλοντός τους (Doyen & Tschinkel 1974, Hanrahan & Seely 1990). Οι βιοκοινοτήτες τους χαρακτηρίζονται από εκτεταμένες χρονικές μεταβολές στη σύνθεση των ειδών (Pierre 1958, Rickard 1970, Holm & Edney 1972, Nepesova 1980), αν και τέτοιες αλλαγές διαπιστώθηκαν τυχαία κατά τη μελέτη άλλων αντικειμένων (Ahearn 1971, Thomas 1979, 1983, de los Santos *et al.* 1988). Λίγα στοιχεία είναι γνωστά για τις εποχικές αλλαγές στη δομή των βιοκοινοτήτων τους (Parmenter & MacMahon 1984, Crawford & Seely 1987, Parmenter *et al.* 1989, Aldryhim *et al.* 1992,

Ayal & Merkl 1994). Θεωρούνται K-επιλεγόμενα μεταξύ των εντόμων (με βάση Pianka 1970), λόγω της μακροζωίας τους, τόσο ως προνύμφες (6-15 μήνες) όσο και ως ενήλικα έντομα (ορισμένα χρόνια) (Ward & Seely 1996). Ο Marcuzzi (1951) τόνισε τη σημασία των Tenebrionidae ως οικολογικών δεικτών σε ξηρές περιοχές. Η πλειοψηφία των μελετών στα Tenebrionidae της ανατολικής Μεσογείου αφορά (εκτός της συστηματικής) κυρίως τα βιογεωγραφικά τους πρότυπα (Τριχάς 1996, Fattorini *et al.* 1999, 2000, Leo & Fattorini 1999, Fattorini 2000, 2002a, b, 2006a, b, c, 2007a, b, 2008, Fattorini & Fowles 2005, Trichas *et al.* 2008). Ωστόσο, οι εργασίες που αφορούν τη μελέτη της οικολογίας των Tenebrionidae στην ανατολική Μεσόγειο είναι πολύ λίγες (π.χ. Trichas & Legakis 1991, Krasnov & Shenbrot 1996, Chikatunov *et al.* 1997), σε αντίθεση με τη δυτική Μεσόγειο, όπου τα Tenebrionidae μελετώνται ευρύτατα οικολογικά, ακόμα και σε επίπεδο αυτοοικολογίας (π.χ. de los Santos *et al.* 1988, 2000, Cartagena & Galante 2001, Rees *et al.* 2001). Παρόλα αυτά, τα Tenebrionidae έχουν χρησιμοποιηθεί ως βιολογικοί δείκτες (de los Santos 1983), ειδικά σε ξηρά οικοσυστήματα, όπως αυτά που πολύ συχνά συναντώνται στη μεσογειακή λεκάνη (Pardo *et al.* 2008). Η απώλεια αυτών των ειδών έχει συσχετιστεί με διαδικασίες περιβαλλοντικής υποβάθμισης (Cartagena & Galante 2002).

Τα Carabidae (2-80 χιλιστόμετρα) είναι μία μεσόφιλη οικογένεια με περίπου 3.000 είδη στην Ευρώπη. Τα περισσότερα έχουν σκούρο ή μεταλλικό χρώμα, τρέχουν ή πετούν γρήγορα και είναι κατά κύριο λόγο νυκτόβιοι θηρευτές. Οι οικολογικές μελέτες στα Carabidae της ανατολικής Μεσογείου είναι λίγες και σε αρκετά γενικό επίπεδο (π.χ. Τριχάς 1996, Chikatunov *et al.* 1997, Avgin 2006, Yaacobi *et al.* 2007). Αντίθετα, οι οικολογικές και αυτοοικολογικές μελέτες στα Carabidae της κεντρικής Ευρώπης είναι πολλαπλάσιες και καλύπτουν όλους τους τομείς της οικολογίας των ζώων (π.χ. μικροενδιατηματικές προτιμήσεις, αναπαραγωγική και θηρευτική συμπεριφορά, φαινολογία, συσχέτιση με αβιοτικούς και βιοτικούς παράγοντες) (π.χ. Gilbert 1656, Schremmer 1960, Greenslade 1963, Thiele 1977, Sánchez-Piñero & Avila 2004, Andersen 2008). Έτσι, ενώ πολλά στοιχεία είναι γνωστά για την οικολογία ειδών στην κεντρική και δυτική Ευρώπη, οι αντίστοιχες προσαρμογές ακόμα και των ίδιων ειδών στην ανατολική Μεσόγειο είναι μερικώς ή και παντελώς άγνωστες. Η οικογένεια είναι γνωστή για ενδείξεις μετρήσιμων αποκρίσεων σε διαταραχή και υποβάθμιση (Desender *et al.* 1994, Brandmayr *et al.* 2000, Rainio & Niemelä 2003), ταυτιζόμενη έτσι με τον ορισμό του οικολογικού δείκτη, όπως ορίστηκε από τους Niemi & McDonald (2004).

Τα Tenebrionidae και τα Carabidae συγκαταλέγονται μεταξύ των μελών των χειρσαίων τροφικών πλεγμάτων σε μεγάλο εύρος ενδιατημάτων (Mazía *et al.* 2006),

περιλαμβάνοντας πρωτίστως γενικευμένα σαπροφυτοφάγα (Kramm & Kramm 1972, Alsopp 1980) και σαρκοφάγα είδη αντίστοιχα (Coleman *et al.* 2004) και συχνά χρησιμοποιούνται σε οικολογικές εργασίες (Dajoz 2002). Και οι δύο οικογένειες παίζουν σημαντικό ρόλο σε τροφικές αλυσίδες σηπόμενης φυτικής ύλης (Moore *et al.* 2004), ειδικά σε συστήματα όπως οι θαμνότοποι, όπου οι αβιοτικές συνθήκες και η ποιότητα της στρωμνής επιβάλλουν αργούς ρυθμούς στους κύκλους θρεπτικών (Belovsky & Slade 2000). Γενικά, έλκονται από περιοχές πυκνής φυτοάλυψης (Parmenter *et al.* 1989, Stapp 1997, Fournier & Loreau 1999, Halaj *et al.* 2000), αν και μετακινούνται σε μεγάλο βαθμό σε ανοικτές περιοχές για εύρεση τροφής ή κατάλληλου μικροενδιαίτηματος (Wiens *et al.* 1997).

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 2^ο

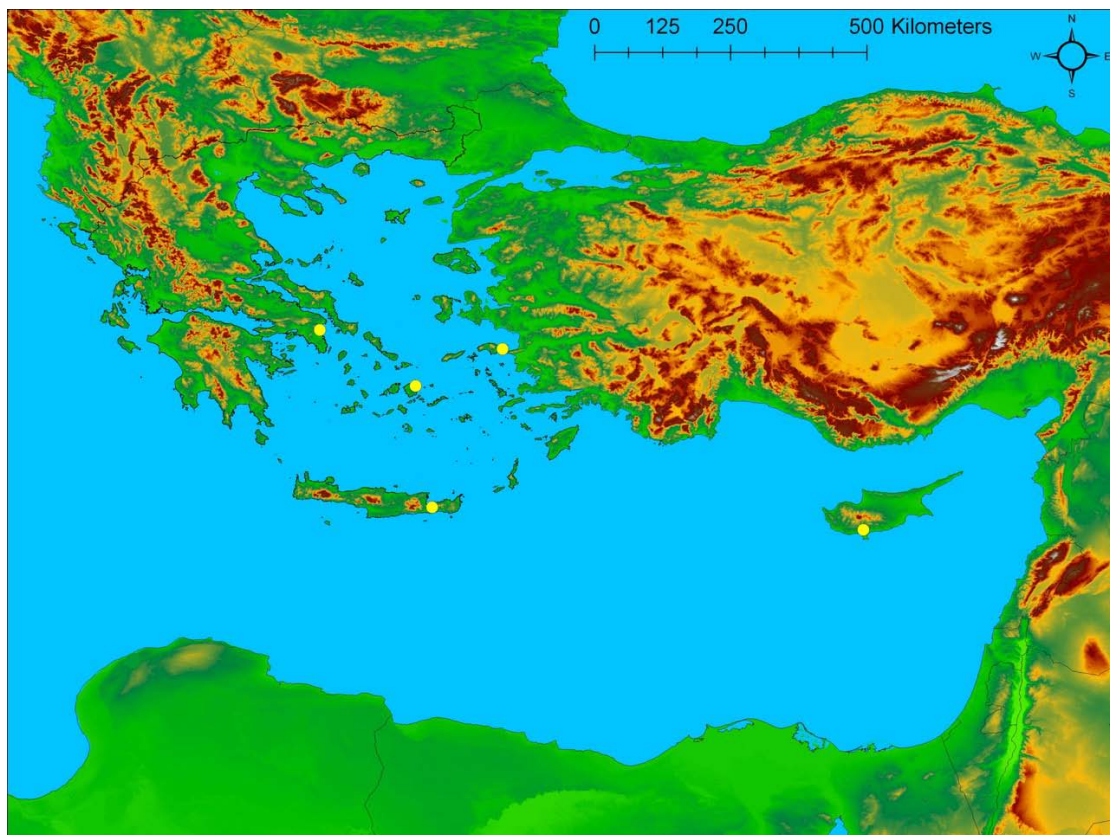
ΠΕΡΙΟΧΕΣ ΜΕΛΕΤΗΣ

2.1 Επιλογή περιοχών μελέτης

Η μελέτη πραγματοποιήθηκε σε πέντε περιοχές της ανατολικής Μεσογείου, οι οποίες επιλέχθηκαν με τέτοιο τρόπο, ώστε να είναι εφικτή η προσέγγιση των ερωτημάτων, όπως αναφέρονται στο προηγούμενο κεφάλαιο (§1.1). Τα κριτήρια επιλογής των περιοχών μελέτης ήταν τα εξής:

- η ομοιομορφία της βλάστησης με επικρατή είδη τα *Juniperus phoenicea* και *Pistacia lentiscus*,
- ο κοινός τύπος κλίματος (Μεσογειακού-τύπου),
- το κοινό γεωλογικό υπόστρωμα,
- η ομοιομορφία των τοπογραφικών χαρακτηριστικών (π.χ. υψόμετρο, κλίση),
- η ιδιαίτερη και χαρακτηριστική παλαιογεωγραφία κάθε περιοχής, ώστε στο σύνολό τους οι περιοχές μελέτης να «συνοψίζουν» -ει δυνατόν- το σύνολο των ιδιαιτεροτήτων της παλαιογεωγραφίας της περιοχής της ανατολικής Μεσογείου.

Οι περιοχές που επιλέχθηκαν για τη μελέτη ήταν η Αττική, η Νάξος, η Σάμος, η Κρήτη και η Κύπρος (Σχήμα 2.1).



Σχήμα 2.1. Οι περιοχές μελέτης στην ανατολική Μεσόγειο (επιμέλεια: Μ. Νικολακάκης).

Η περιοχή της Αττικής αποτελούσε ανέκδοτη ηπειρωτική περιοχή, χωρίς να έχει αποσπαστεί σε κανένα σημείο της παλαιογεωγραφικής της ιστορίας από την υπόλοιπη ηπειρωτική μάζα. Βρίσκεται στο νότιο τμήμα της ηπειρωτικής βαλκανικής χερσονήσου και το δυτικό τμήμα της ανατολικής Μεσογείου. Ο δειγματοληπτικός σταθμός στην Αττική ήταν στην Αγία Μαρίνα (Εικόνα 2.1), κοντά στην πόλη του Μαραθώνα, 300 μ. δυτικά των αττικών ακτών στο Αιγαίο και 5,76 χλμ. (ελάχιστη απόσταση) δυτικά της Εύβοιας.

Η Νάξος είναι το μεγαλύτερο νησί των Κυκλάδων (429,8 χλμ.²), το οποίο απέκτησε τη σημερινή του μορφή αρκετά πρόσφατα, πριν περίπου 11.500 χρόνια, όταν αποσπάστηκε από την Πάρο (λεπτομέρειες: §1.2.2). Ο δειγματοληπτικός σταθμός στη Νάξο ήταν κοντά στη Μουτσούνα (Εικόνα 2.2), σε απόσταση 500 μ. από τις ανατολικές ακτές της Νάξου.

Η Σάμος είναι το πέμπτο μεγαλύτερο νησί στο Αιγαίο (477,4 χλμ.²) και το πλησιέστερο στις ακτές της Μικράς Ασίας (ελάχιστη απόσταση: 1,63 χλμ.). Με βάση την παλαιογεωγραφική της ιστορία, η Σάμος αποτελούσε τμήμα της χερσονήσου της Ανατολίας μέχρι πολύ πρόσφατα και είναι νησί πιθανότατα κατά τα 10.000 τελευταία χρόνια ή και λιγότερο (λεπτομέρειες: §1.2.2). Ο δειγματοληπτικός σταθμός στη Σάμο ήταν κοντά στην Ψιλή Άμμο (Εικόνα 2.3), στο πλησιέστερο σημείο του νησιού με τις ακτές της Μικράς Ασίας.

Η Κρήτη είναι το μεγαλύτερο νησί του Αιγαίου και το πέμπτο μεγαλύτερο στη Μεσόγειο (8.336 χλμ.²), με αρκετά παλιά απομόνωση, τόσο από τα Κύθηρα, τα Αντικύθηρα και την Πελοπόννησο στα δυτικά, όσο και τα Δωδεκάνησα και την Ανατολία στα ανατολικά (λεπτομέρειες: §1.2.2). Ο δειγματοληπτικός σταθμός στην Κρήτη ήταν κοντά στην Παχειά Άμμο (Εικόνα 2.4), περίπου 270 μ. νότια των βόρειων ακτών της Κρήτης προς το Αιγαίο.

Η Κύπρος είναι το τρίτο μεγαλύτερο νησί στη Μεσόγειο (9.251 χλμ.²). Όπως αναφέρθηκε λεπτομερώς στο προηγούμενο κεφάλαιο (§1.2.2), δεν υπάρχει απόδειξη ότι παλαιογεωγραφικά η Κύπρος υπήρξε ποτέ ενωμένη με την Τουρκία στα βόρεια ή τη Συρία στα ανατολικά. Ο δειγματοληπτικός σταθμός στην Κύπρο ήταν κοντά στην περιοχή Κούριο (Εικόνα 2.5), περίπου 250 μ. βόρεια των νότιων ακτών του νησιού.

Από τα παραπάνω γίνεται φανερό ότι η κάθε περιοχή μελέτης επιλέχθηκε λόγω της ιδιαίτερης, αλλά και διαφορετικής ιστορίας σε σχέση με τις υπόλοιπες. Συνοψίζοντας, οι περιοχές μελέτης ήταν:

- α) μία τυπική ηπειρωτική περιοχή στο νότιο τμήμα της Βαλκανικής χερσονήσου (Αττική),
- β) ένα τυπικό νησί στο κεντρικό Αιγαίο με σχετικά παλιά απομόνωση (Νάξος),
- γ) ένα πολύ πρόσφατα αποσπασμένο τμήμα της χερσονήσου της Ανατολίας (Σάμος),
- δ) ένα μεγάλο νησί στην κεντρική Ανατολική Μεσόγειο με πολύ παλιά απομόνωση (Κρήτη),
- ε) ένα μεγάλο ωκεάνιο νησί στο ανατολικό άκρο της Μεσογείου (Κύπρος).



Εικόνα 2.1. Φωτογραφία του δειγματοληπτικού σταθμού στην Αγία Μαρίνα (ΒΑ Αττική).



Εικόνα 2.2. Φωτογραφία του δειγματοληπτικού σταθμού στη Μουτσούνα (Α. Νάξος).



Εικόνα 2.3. Φωτογραφία του δειγματοληπτικού σταθμού στην Ψιλή Άμμο (ΝΑ Σάμος). Στο βάθος διακρίνεται η Τουρκία.



Εικόνα 2.4. Φωτογραφία του δειγματοληπτικού σταθμού στην Παχειά Άμμο (Α. Κρήτη).



Εικόνα 2.5. Φωτογραφία του δειγματοληπτικού σταθμού στο Κούριο (Ν. Κύπρος).

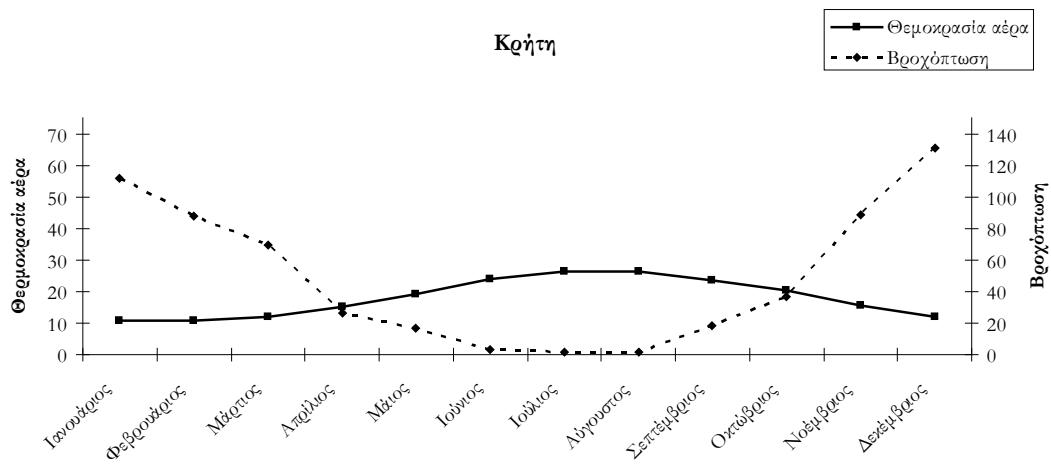
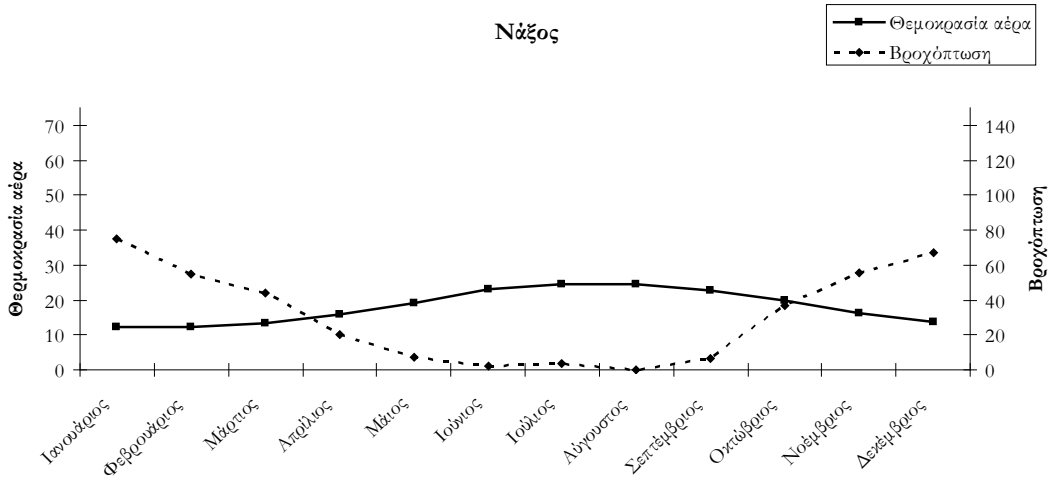
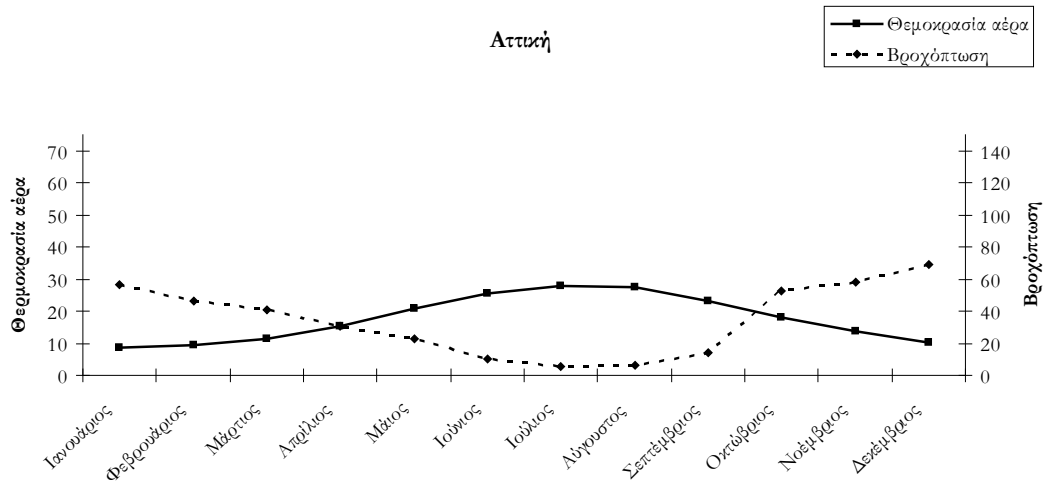
Τα γεωγραφικά χαρακτηριστικά των δειγματοληπτικών σταθμών φαίνονται στον Πίνακα 2.1. Οι πέντε περιοχές μελέτης βρίσκονται κοντά σε παράκτιες περιοχές, με χαμηλό υψόμετρο και ποικίλη κλίση, κυρίως προς τα δυτικά-νοτιοδυτικά. Το υπόστρωμα σε όλες τις περιοχές μελέτης είναι ασβεστολιθικό.

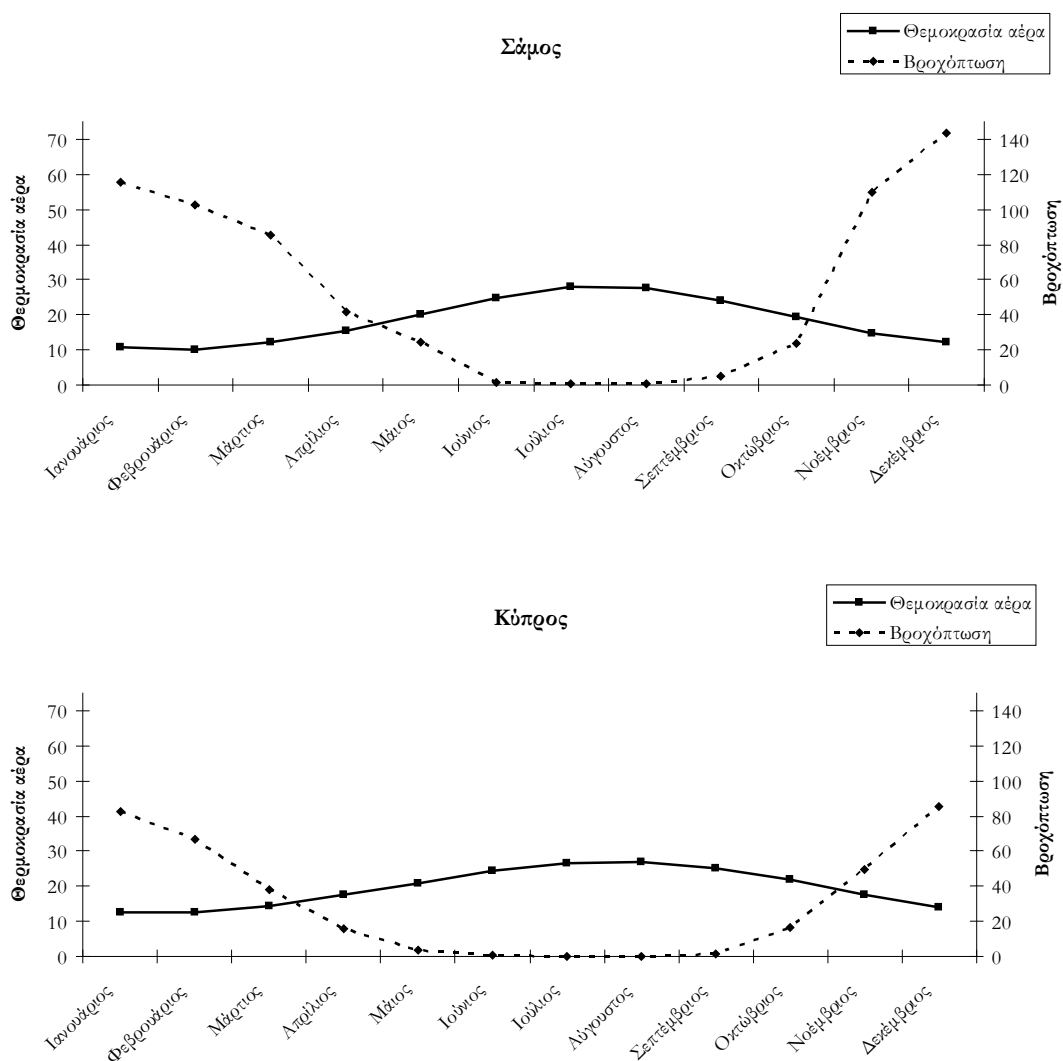
Πίνακας 2.1. Στοιχεία γεωγραφίας των σταθμών μελέτης.

	Αττική (Α. Μαρίνα)	Νάξος (Μουτσούνα)	Κρήτη (Π. Άμμος)	Σάμος (Ψ. Άμμος)	Κύπρος (Κούριο)
Γεωγραφικό μήκος (Longitude)	38°10'	37°02'	35°06'	37°42'	34°40'
Γεωγραφικό πλάτος (Latitude)	24°03'	25°34'	25°49'	27°01'	32°51'
Υψόμετρο (μ.)	50-85	35-85	20-56	25-55	24-68

2.2 Το κλίμα στις περιοχές μελέτης

Το κλίμα στις περιοχές μελέτης είναι τυπικό Μεσογειακό, με πολύ ζεστά καλοκαίρια και πολύ πιο ψυχρούς χειμώνες, κατά τους οποίους καταγράφεται η πλειοψηφία των ετήσιων βροχοπτώσεων (Σχήμα 2.2).



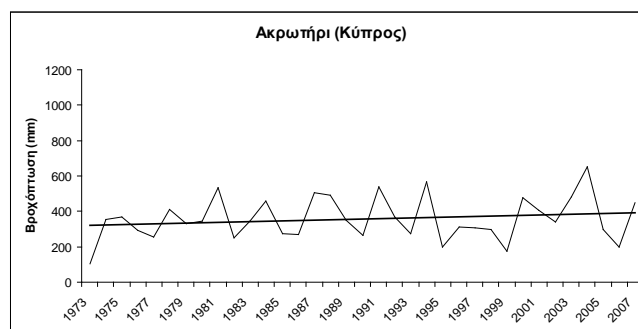
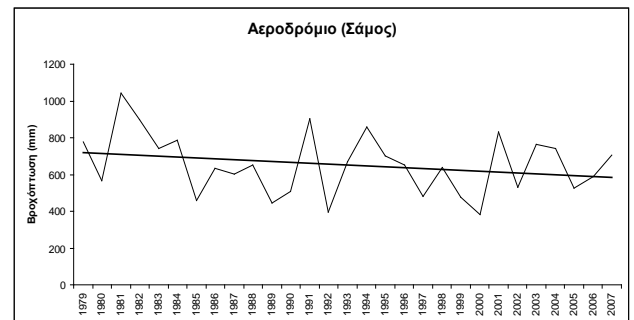
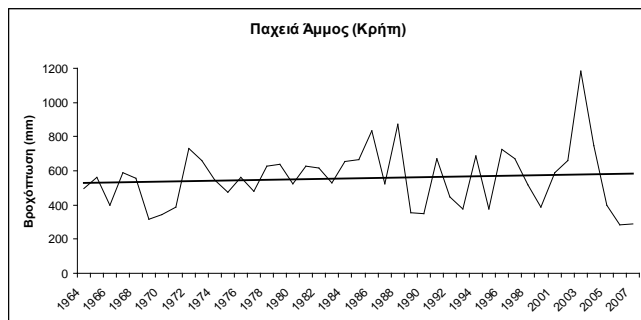
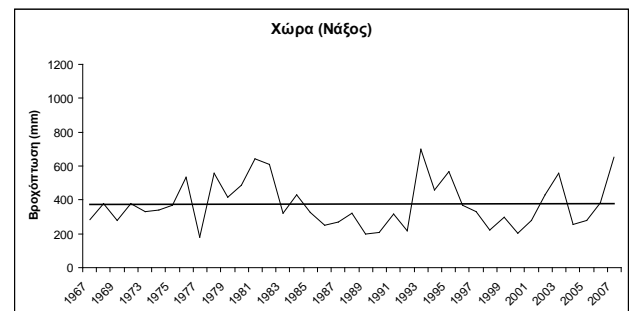
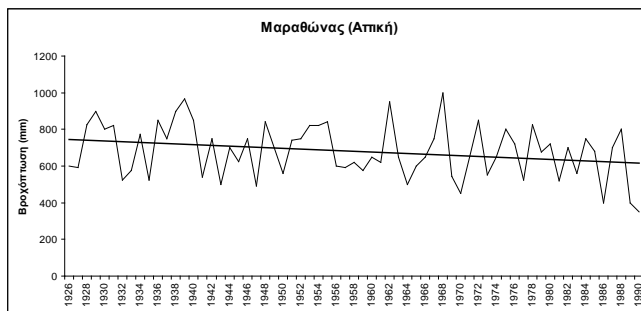


Σχήμα 2.2. Ομβροθερμικά διαγράμματα των περιοχών μελέτης (θερμοκρασία σε °C, βροχόπτωση σε χιλιοστόμετρα). Οι πηγές των δεδομένων φαίνονται στον Πίνακα 2.2.

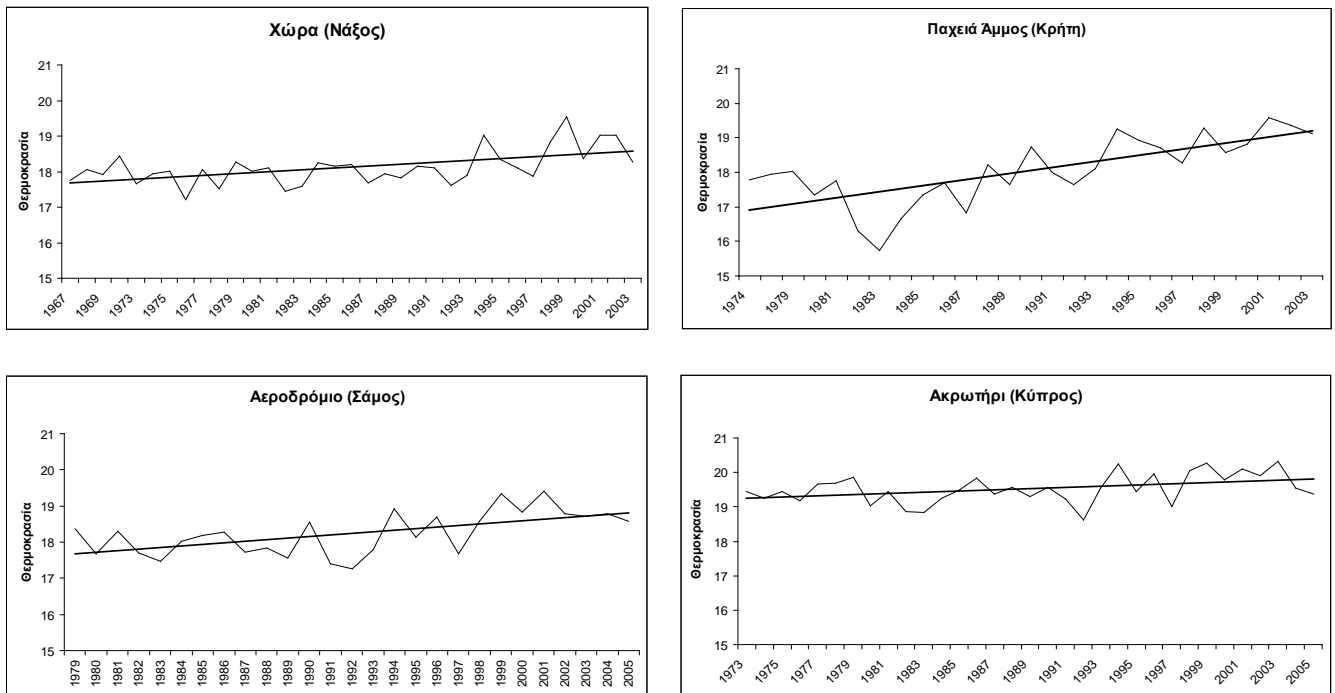
Με βάση τα μετεωρολογικά δεδομένα των τελευταίων 30 (Σάμος) έως 72 ετών (Μαραθώνας) φαίνεται ότι η ετήσια βροχόπτωση μειώνεται στο Μαραθώνα και τη Σάμο, παραμένει σταθερή στη Νάξο και οριακά αυξάνεται, αλλά παραμένει σε πολύ χαμηλά επίπεδα, στην Παχειά Άμμο (Κρήτη) και την Κύπρο (Σχήμα 2.3). Αντίθετα, η μέση ετήσια θερμοκρασία αυξάνεται σημαντικά σε όλες τις περιοχές και λιγότερο στην Κύπρο, όπου όμως είναι συγκριτικά η υψηλότερη (Σχήμα 2.4).

Πίνακας 2.2. Οι πηγές των μετεωρολογικών δεδομένων. Με εξαίρεση την Αττική, όπου ο μετεωρολογικός σταθμός ήταν αρκετά μακριά από την περιοχή μελέτης, στις υπόλοιπες περιοχές οι μετεωρολογικοί σταθμοί ήταν τοποθετημένοι πολύ κοντά (Νάξος, Σάμος, Κύπρος) ή στις ίδιες τις περιοχές μελέτης (Κρήτη). Υ.Ε.Β.: Υπηρεσία Εγγύων Βελτιώσεων.

	Αττική	Νάξος	Κρήτη	Σάμος	Κύπρος
Σταθμός	Ν. Φιλαδέλφια	Χώρα	Π. Άμμος	Αεροδρόμιο	Ακρωτήρι
Έτη	1955-1997	1967-2004	1974-2003	1979-2005	1973-2005
Πηγή	www.hnms.gr	www.tutiempo.net	Υ.Ε.Β.	www.tutiempo.net	www.tutiempo.net

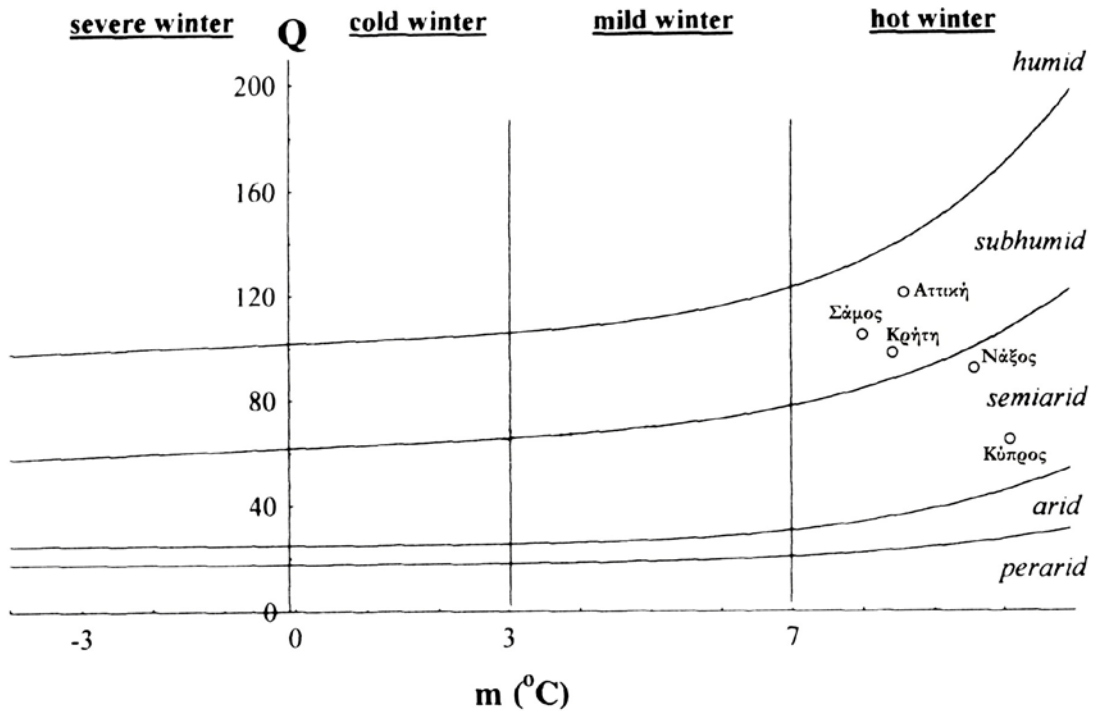


Σχήμα 2.3. Η μέση ετήσια βροχόπτωση στις περιοχές μελέτης κατά τις τελευταίες δεκαετίες. Οι πηγές των δεδομένων φαίνονται στον Πίνακα 2.2, με εξαίρεση την περιοχή της Αττικής (Μαραθώνα) τα οποία είναι από τους Ammanatidis *et al.* (1993).



Σχήμα 2.4. Η μέση ετήσια θερμοκρασία (σε °C) στις περιοχές μελέτης (εκτός της περιοχής του Μαραθώνα στην Αττική, για την οποία δε βρέθηκαν δεδομένα) κατά τις τελευταίες δεκαετίες. Οι πηγές των δεδομένων για τις περιοχές της Νάξου, της Κρήτης, της Σάμου και της Κύπρου φαίνονται στον Πίνακα 2.2.

Ο τύπος του υετομετρικού πηλίκου του Emberger (λεπτομέρειες: §1.2.4) εφαρμόστηκε σε μετεωρολογικά δεδομένα των πέντε περιοχών μελέτης. Οι πηγές των δεδομένων για τις περιοχές της Νάξου, της Κρήτης, της Σάμου και της Κύπρου φαίνονται στον Πίνακα 2.2. Για την περιοχή της Αττικής χρησιμοποιήθηκαν τα δεδομένα βροχόπτωσης για την περιοχή του Μαραθώνα από τους Ammanatidis *et al.* (1993) και τα δεδομένα βροχόπτωσης κατά τα έτη 2005-2008, τα οποία μετρήθηκαν κατά τη διάρκεια της παρούσας διατριβής. Με βάση τα αποτελέσματα, η πιο υγρή από τις περιοχές μελέτης είναι ο Μαραθώνας (Αττική) και η πιο ξηρή το Κούριο (Κύπρος), η οποία μαζί με τη Μουτσούνα της Νάξου κατηγοριοποιούνται ως ημιξηρικές περιοχές και όχι ύφυγρες, όπως οι υπόλοιπες τρεις (Σχήμα 2.5). Με βάση τη μέση ελάχιστη θερμοκρασία στις περιοχές μελέτης, σε όλες τις περιοχές ο χειμώνας χαρακτηρίζεται ως θερμός. Αξίζει, ωστόσο, να σημειωθεί ότι η πιστότητα των μετεωρολογικών δεδομένων είναι αμφισβητήσιμη, κυρίως όσον αφορά τις υψηλές βροχοπτώσεις στην Κρήτη. Είναι σημαντικό, εξάλλου, ότι τα δεδομένα για τις πέντε περιοχές συλλέχθηκαν από τρεις διαφορετικές πηγές.



Σχήμα 2.5. Βιοκλιματική ταξινόμηση των πέντε περιοχών μελέτης με βάση τον Nahal (1981) [τροποποίηση από το πρωτότυπο σχήμα του Μαυροδίου (1992)]. m: η μέση ελάχιστη θερμοκρασία του πιο κρύου μήνα, Q: το νετομετρικό πηλίκιο του Emberger.

2.3 Η βλάστηση στις περιοχές μελέτης

Η πυκνότητα των ειδών ξυλώδους βλάστησης εκτιμήθηκε με τη μέθοδο των τυχαίων τετραγώνων (Random-square technique). Λόγω του τύπου βλάστησης, σε κάθε δειγματοληπτικό σταθμό η μέθοδος εφαρμόστηκε σε 10 τυχαία τετράγωνα με πλευρά 10 μ. (Kent & Coker 1992). Η πυκνότητα των κύριων φυτικών ειδών, όπως εκτιμήθηκε, φαίνεται στον Πίνακα 2.3.

Πίνακας 2.3. Η πυκνότητα των κύριων φυτικών ειδών στους πέντε δειγματοληπτικούς σταθμούς.

	Κρήτη	Νάξος	Αττική	Σάμος	Κύπρος
<i>Juniperus phoenicea</i>	0,072	0,115	0,145	0,114	0,043
<i>Pistacia lentiscus</i>	0,018	0,02	0,078	0,038	0,04
<i>Coridothymus capitatus</i>	0,106	0,111	-	0,084	0,045
<i>Olea europaea</i>	0,001	-	0,039	0,033	0,012
<i>Calicotome villosa</i>	0,021	0,107	0,002	-	0,025
<i>Sarcopoterium spinosum</i>	0,11	-	0,013	0,042	0,101
<i>Quercus coccifera</i>	-	0,011	0,048	0,017	-
<i>Cistus monspeliensis</i>	-	0,154	0,009	-	-
<i>Cistus salbifolius</i>	-	-	-	-	0,308
<i>Phlomis lanata</i>	0,15	-	-	-	-

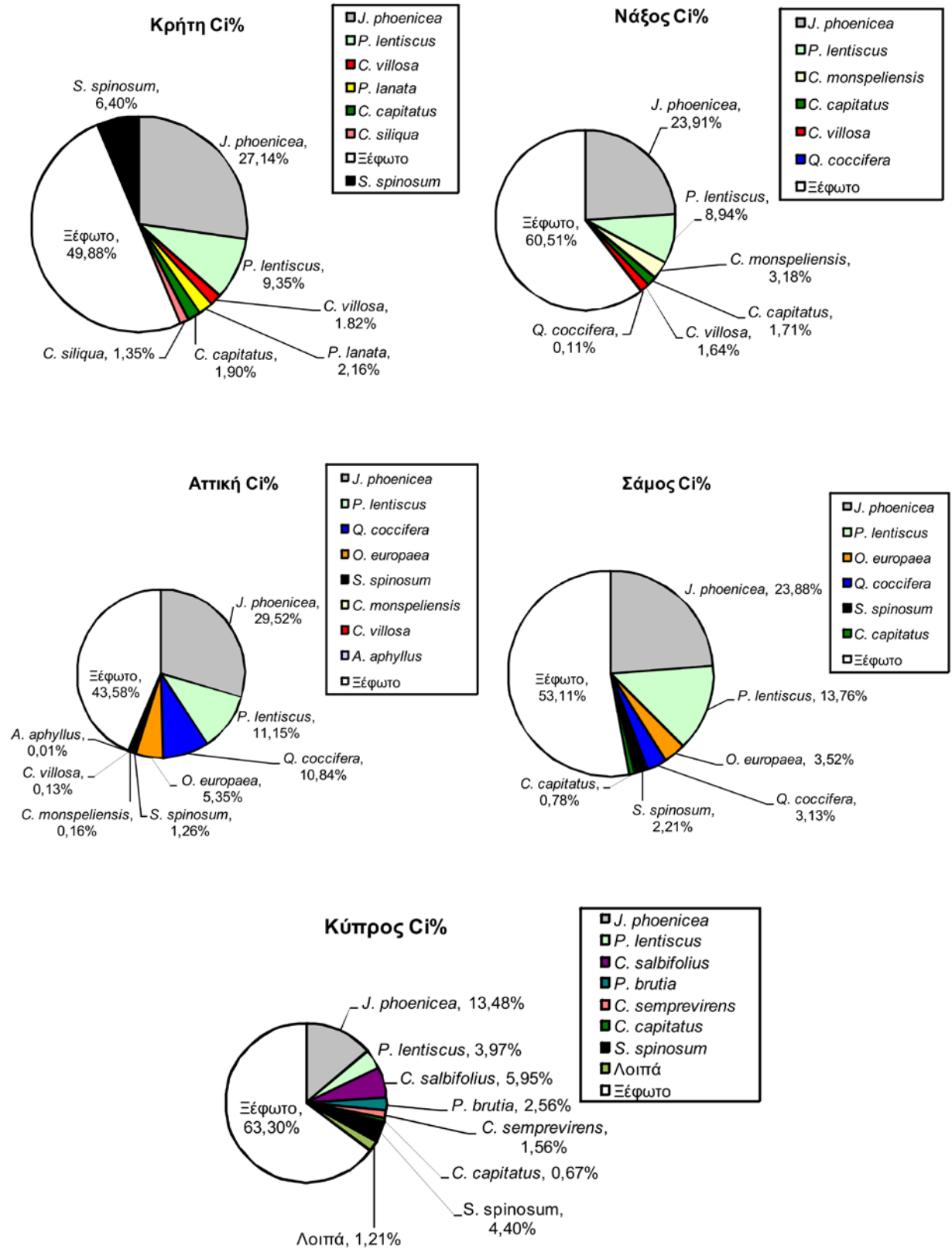
Από τον Πίνακα 2.3 φαίνεται ότι το είδος *Juniperus phoenicea* είναι πολύ πυκνό σε όλους τους δειγματοληπτικούς σταθμούς, αν και πρόκειται για πολύ ογκώδεις και πλατείς θάμνους σε σχέση με τα υπόλοιπα πυκνά είδη (π.χ. *Coridothymus capitatus*, *Cistus spp.*).

Η συχνότητα, η φυτοκάλυψη και σχετική φυτοκάλυψη των ειδών ξηλώδους βλάστησης εκτιμήθηκε με τη μέθοδο σημειακής δειγματοληψίας επί μίας σταθερής ευθείας (Line-intercept method). Σε κάθε δειγματοληπτικό σταθμό η μέθοδος εφαρμόστηκε σε 10 τυχαίες ευθείες μήκους 50 μ. η κάθε μία (Kent & Coker 1992). Η επί τοις εκατό συχνότητα ($f_i\%$), φυτοκάλυψη ($C_i\%$) και σχετική φυτοκάλυψη ($RC_i\%$) στους πέντε δειγματοληπτικούς σταθμούς φαίνονται στον πίνακα 2.4, το σχήμα 2.6 και το σχήμα 2.7 αντίστοιχα.

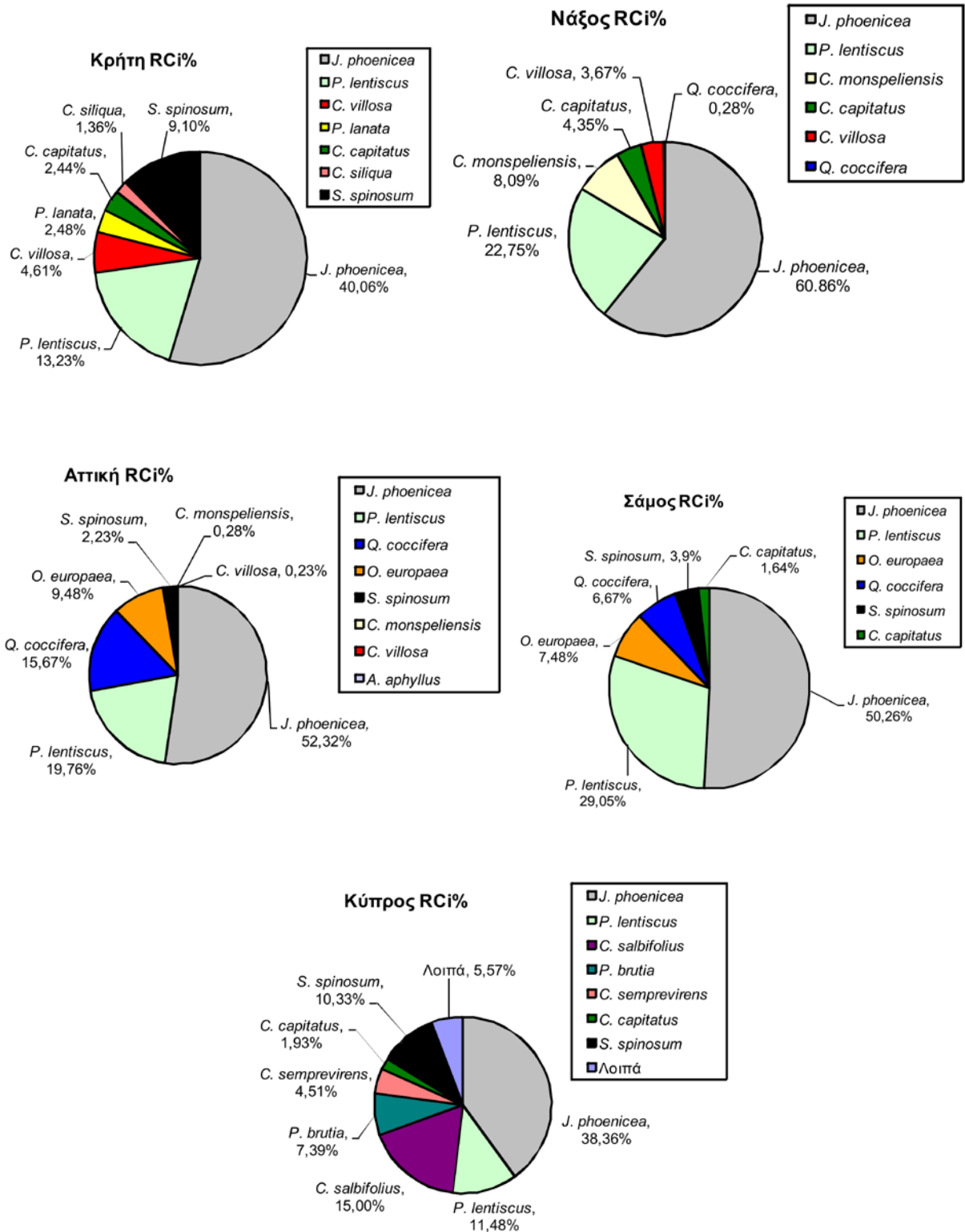
Πίνακας 2.4. Οι συχνότητες εμφάνισης ($f_i\%$) των κύριων φυτικών ειδών ξηλώδους βλάστησης στους πέντε δειγματοληπτικούς σταθμούς.

	Κρήτη	Νάξος	Αττική	Σάμος	Κύπρος
<i>Juniperus phoenicea</i>	32,1%	22,4%	30,1%	22,5%	17,5%
<i>Pistacia lentiscus</i>	15,7%	7,8%	17,9%	14,3%	5,9%
<i>Coridothymus capitatus</i>	2,9%	2,7%		1,2%	0,9%
<i>Olea europaea</i>			7,2%	3,5%	0,6%
<i>Calicotome villosa</i>	2,9%	1,8%	0,5%		
<i>Sarcopoterium spinosum</i>	4,2%		1,8%	2,6%	3,6%
<i>Quercus coccifera</i>		0,4%	9,2%	3,6%	
<i>Cistus monspeliensis</i>		4,9%	0,8%		
<i>Cistus salbifolius</i>					7,4%
<i>Phlomis lanata</i>	3,2%				
<i>Ceratonia siliqua</i>	0,8%				
<i>Asparagus acrocladus</i>			0,1%		
<i>Pinus brutia</i>					2,6%
<i>Cupressus sempervirens</i>					1,5%

Όπως φαίνεται στο Σχήμα 2.6, η περιοχή με την υψηλότερη φυτοκάλυψη είναι η Αττική και εκείνη με τη χαμηλότερη η Κύπρος. Σε όλους τους δειγματοληπτικούς σταθμούς είναι προφανής η κυριαρχία των ειδών *Juniperus phoenicea* και *Pistacia lentiscus* (Πίνακας 2.4, Σχήμα 2.7) και επίσης εντυπωσιακό στοιχείο είναι η ομοιομορφία της βλάστησης στις φυτοκοινότητες των πέντε περιοχών.



Σχήμα 2.4. Διαγράμματα πίτες της φυτοκάλυψης (C_i%) των φυτικών ειδών ξυλώδους βλάστησης στους πέντε δειγματοληπτικούς σταθμούς.



Σχήμα 2.5. Διαγράμματα πίτες της σχετικής φυτοκάλυψης (RCi%) των φυτικών ειδών ξυλώδους βλάστησης στους πέντε δειγματοληπτικούς σταθμούς.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 3^ο

ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

3.1 Μέθοδος δειγματοληψίας

Κατά τον πειραματικό σχεδιασμό, ο βασικός στόχος για την απάντηση των διατυπωθέντων ερωτημάτων ήταν η εφαρμογή μίας μεθόδου τέτοιας, ώστε να εξασφαλίζεται η όσο το δυνατό πληρέστερη αντιπροσώπευση των εδαφικών κολεοπτέρων στις περιοχές μελέτης, τόσο ποιοτικά όσο και ποσοτικά. Δεδομένης της μεγάλης έκτασης των υπό μελέτη βιοτόπων και σε συνδυασμό με το μεγάλο αριθμό ειδών και ατόμων που ήταν αναγκαία για μία ολοκληρωμένη εικόνα των εδαφόβιων κολεοπτέρων, η χρήση παραδοσιακών οικολογικών μεθόδων, όπως αυτή των τετραγώνων και η συλλογή με το χέρι, απορρίφθηκαν, καθώς δε θα ήταν δυνατό να συγκεντρωθούν τα απαραίτητα στοιχεία σε εύλογο χρονικό διάστημα.

Η δειγματοληπτική μέθοδος που χρησιμοποιήθηκε ήταν οι παγίδες εδάφους ή παγίδες παρεμβολής (pitfall traps ή Barber traps) (Barber 1931). Η συλλογή δειγμάτων με παγίδες παρεμβολής είναι κατά τα τελευταία 50 χρόνια μία από τις πιο συχνά χρησιμοποιούμενες μεθόδους σε οικολογικές μελέτες που σχετίζονται με κινητικά εδαφόβια αρθρόποδα, σε επίπεδο πανιδικής σύστασης και αφθονίας (π.χ. Gilbert 1956, Pearson & White 1964, Hagvar *et al.* 1978, Baars 1979, Mitov 1996, Oliver & Beattie 1996). Η συγκεκριμένη μέθοδος επηρεάζεται από την κινητικότητα, που συχνά διαφοροποιείται εποχικά και σχετίζεται με το βιολογικό κύκλο των ζώων (π.χ. με την αναπαραγωγή), παρέχοντας έτσι ένα ημι-ποσοτικό μέτρο της πραγματικής αφθονίας των μελετούμενων ομάδων. Αν διατηρηθεί σταθερή η συντηρητική ουσία και ο τρόπος που οι παγίδες είναι τοποθετημένες στο έδαφος, η μέθοδος είναι αποτελεσματική στο να καταγράψει την εποχική διακύμανση του αριθμού των ατόμων, ανεξαρτήτως απόλυτων αριθμών, και να ανιχνεύσει χρονικά πρότυπα δραστηριότητας (Adis 1979, Τριχάς 1996).

Τα πιο σημαντικά πλεονεκτήματα της μεθόδου αυτής είναι ότι δίνει την καλύτερη εκτίμηση της ποικιλότητας της εδαφικής πανίδας (Uetz & Unzicker 1976, Adis 1979, Canard 1981, Liu *et al.* 2007), όπως των κολεοπτέρων και των αραχνών (Standen 2000), αλλά και σαυρών (Thompson *et al.* 2003). Κατά συνέπεια, η μέθοδος είναι ιδανική για ποιοτικές μελέτες σύνθεσης ειδών, μπορεί να χρησιμοποιείται για μεγάλα και συνεχή χρονικά διαστήματα και έτσι να παρέχει πληροφορία εποχικής δραστηριότητας και τέλος είναι ανεξάρτητη από την υποκειμενικότητα του συλλέκτη, οπότε ενδείκνυται για συγκρίσεις διαφορετικών μελετών.

Βασικό μειονέκτημα της μεθόδου είναι ότι δε θεωρείται αντιπροσωπευτική της πραγματικής δομής των βιοκοινωνιών των αρθροπόδων, επειδή η δραστηριότητα των ζώων - και αντίστοιχα η συλληψιμότητα των παγίδων- εξαρτώνται σε μεγάλο βαθμό από τις

κλιματικές συνθήκες που επικρατούν στην περιοχή μελέτης, τον τύπο της βλάστησης, τις ανωμαλίες του εδάφους, καθώς και λεπτομέρειες στην παγίδευση, όπως το σχήμα και ο τρόπος τοποθέτησης των παγίδων και το συντηρητικό υλικό που χρησιμοποιείται σε αυτές (Greenslade 1964, Southwood 1966, Turnbull 1973, Adis 1979). Επίσης, η συλληψιμότητα των παγίδων εδάφους δεν είναι ισότιμη για όλες τις ομάδες αρθροπόδων. Κάποιες ομάδες συλλέγονται πιο συχνά από άλλες, ανεξάρτητα από την πραγματική τους αφθονία (Adis 1979, Merrett & Snazell 1983). Αυτό οφείλεται κυρίως στην κρυπτική συμπεριφορά κάποιων ζωικών ομάδων (“digging in” effect) (Digweed *et al.* 1995). Η αναλογία αρσενικών : θηλυκών ατόμων επίσης επηρεάζεται πολύ από τη μέθοδο, παρεκκλίνοντας από την πραγματική κατάσταση (Topping & Sunderland 1992, Muzika & Twery 1997, Parker 2001).

Στην παρούσα μελέτη αναλύθηκαν αποκλειστικά τα δεδομένα από τη χρήση παγίδων παρεμβολής. Στις ποσοτικές αναλύσεις των κεφαλαίων που ακολουθούν, χρησιμοποιείται κατά συνθήκη και για απλουστευτικούς λόγους ο όρος «αφθονία», εννοώντας την κινητική αφθονία/δραστηριότητα των ατόμων (Χατζάκη 2003). Οι βασικοί λόγοι που οδήγησαν σε αυτή την επιλογή είναι οι ακόλουθοι:

- Η συγκεκριμένη μέθοδος είναι αποδεδιγμένα πολύ αποτελεσματική για τη σύλληψη κολεοπτέρων (π.χ. Briggs 1961, Greenslade 1964, Baars 1979, Spence & Niemelä 1994, Τριχάς 1996, Rieske & Buss 2001, Ward *et al.* 2001, Perner & Schueler 2004).
- Οι οικογένειες Carabidae και Tenebrionidae περιλαμβάνουν κατά κύριο λόγο πολύ κινητικά εδαφόβια είδη διαφόρων μεγεθών, πολλά από τα οποία είναι νυχτόβια. Έτσι, οποιαδήποτε άλλη μέθοδος θα υποεκτιμούσε την ποικιλότητα και την αφθονία τους στην περιοχή μελέτης. Οι παγίδες εδάφους είναι ο μόνος τρόπος συλλογής σε εκατοντάδες εργασίες που αφορούν τις οικογένειες αυτές (π.χ. Greenslade 1964, Andersen *et al.* 1990, Spence & Niemelä 1994, Τριχάς, 1996, de los Santos *et al.* 2002a, Suominen *et al.* 2003, Pardo *et al.* 2008, Liu *et al.* 2007, Trichas *et al.* 2008).
- Τα μειονεκτήματα που αφορούν στην επιλεκτική παγίδευση των κινητικών μορφών και την εξάρτηση των συλλήψεων από κλιματικές συνθήκες, όπως περιγράφηκαν παραπάνω, γίνονται στην περίπτωση των Carabidae και Tenebrionidae πλεονεκτήματα, όταν η πειραματική διαδικασία επεκτείνεται σε ευρεία χρονική κλίμακα (Τριχάς 1996).
- Διατηρώντας την ίδια στρατηγική στην εφαρμογή της μεθόδου (π.χ. ίδιο μέγεθος σε όλους τους δειγματοληπτικούς σταθμούς και χρήση του ίδιου συντηρητικού υλικού παγίδευσης), λαμβάνονται αξιόπιστα και συγκρίσιμα αποτελέσματα σε μεγάλο εύρος σταθμών και χρόνου. Δεδομένου ότι τα πρότυπα αφθονίας (εποχικά ή μη) στις

οικογένειες Carabidae και Tenebrionidae είναι σχετικά σταθερά και δεν αλλάζουν από χρόνο σε χρόνο (Τριχάς 1996), είναι δυνατή η σύγκριση δειγμάτων που συλλέχθηκαν σε διαφορετικά έτη.

- Είναι μια σχετικά φτηνή και εύκολη στην εφαρμογή της μέθοδος, η οποία επιτρέπει την έρευνα σε μεγάλη έκταση χώρου και χρόνου στα χρονικά πλαίσια μιας διατριβής (Χατζάκη 2003).
- Χρησιμοποιούμενη για μεγάλα χρονικά διαστήματα και με συχνές εναλλαγές (ώστε να αποφεύγεται η καταστροφή τους π.χ. από τη βροχή), παρέχει ένα συνεχές δείγμα, που δεν εξαρτάται από τις παροδικές κλιματικές συνθήκες στην περιοχή μελέτης και επίσης δίνει την απαραίτητη πληροφορία για τη μελέτη της εποχικής διακύμανσης των κολεοπτέρων (Τριχάς 1996).
- Δεν επηρεάζεται από τις ικανότητες, το βαθμό κούρασης και την εμπειρία του συλλέκτη ή από την ακριβή ώρα της δειγματοληψίας, με αποτέλεσμα να είναι πιο αντικειμενική (Χατζάκη 2003).
- Εκτός από τους υπό μελέτη οργανισμούς, η μέθοδος είναι αποτελεσματική για πολλές ομάδες αρθροπόδων, με αποτέλεσμα να διευκολύνεται η συλλογή υλικού σε ευρεία πανιδική κλίμακα.

3.2 Εργασία πεδίου

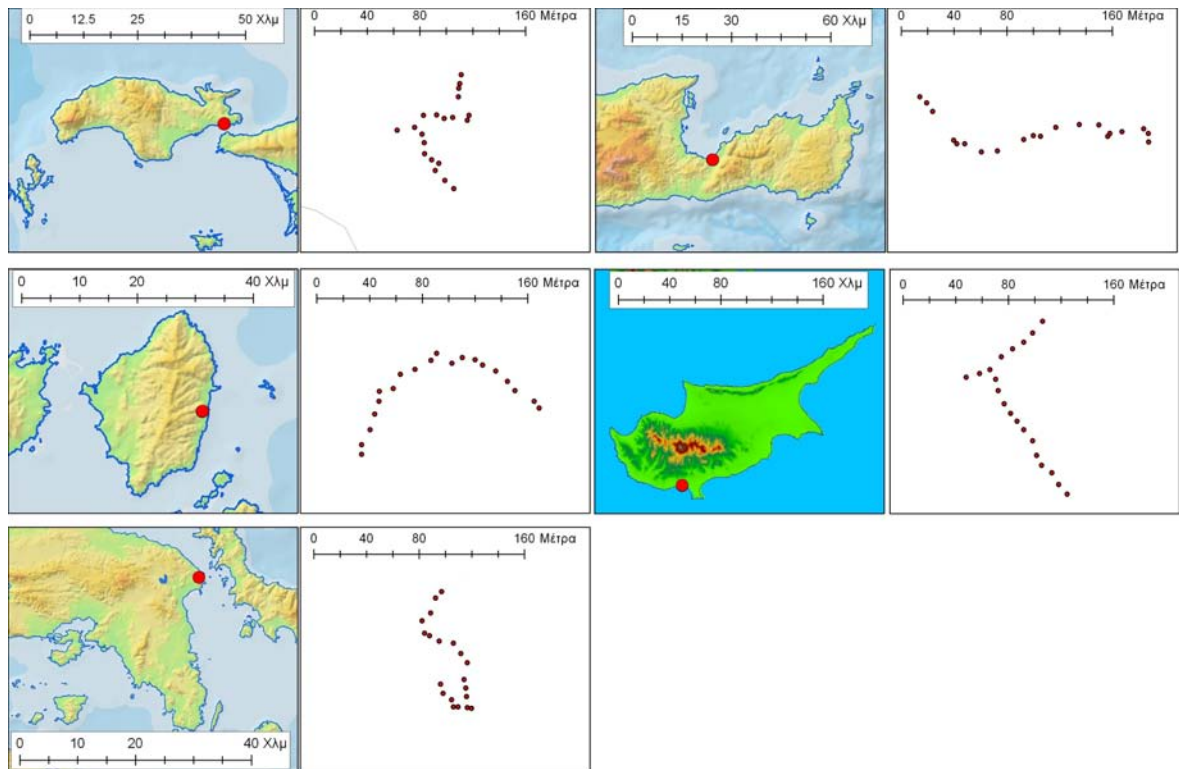
3.2.1 Χωροθέτηση παγίδων εδάφους και πρόγραμμα δειγματοληψιών

Σε όλες τις δειγματοληψίες και στους πέντε δειγματοληπτικούς σταθμούς οι παγίδες που χρησιμοποιήθηκαν ήταν πλαστικά ποτήρια ύψους 12 εκατοστών και διαμέτρου 9,5 εκατοστών. Ο αριθμός και η διάταξη των παγίδων ακολουθεί τη σχετική βιβλιογραφία (Williams 1959, Hagvar *et al.* 1978, Oliver & Beattie 1996, Vennila & Rajagopal 1999, de los Santos *et al.* 2002a, b, Baker & Barmuta 2006, Elek & Lövei 2007). Κατά την προκαταρκτική πειραματική διαδικασία (Δεκέμβριος 2005-Μάιος 2006) τοποθετήθηκαν 20 παγίδες εδάφους σε κάθε δειγματοληπτικό σταθμό. Η πειραματική διαδικασία περιελάμβανε δύο φάσεις:

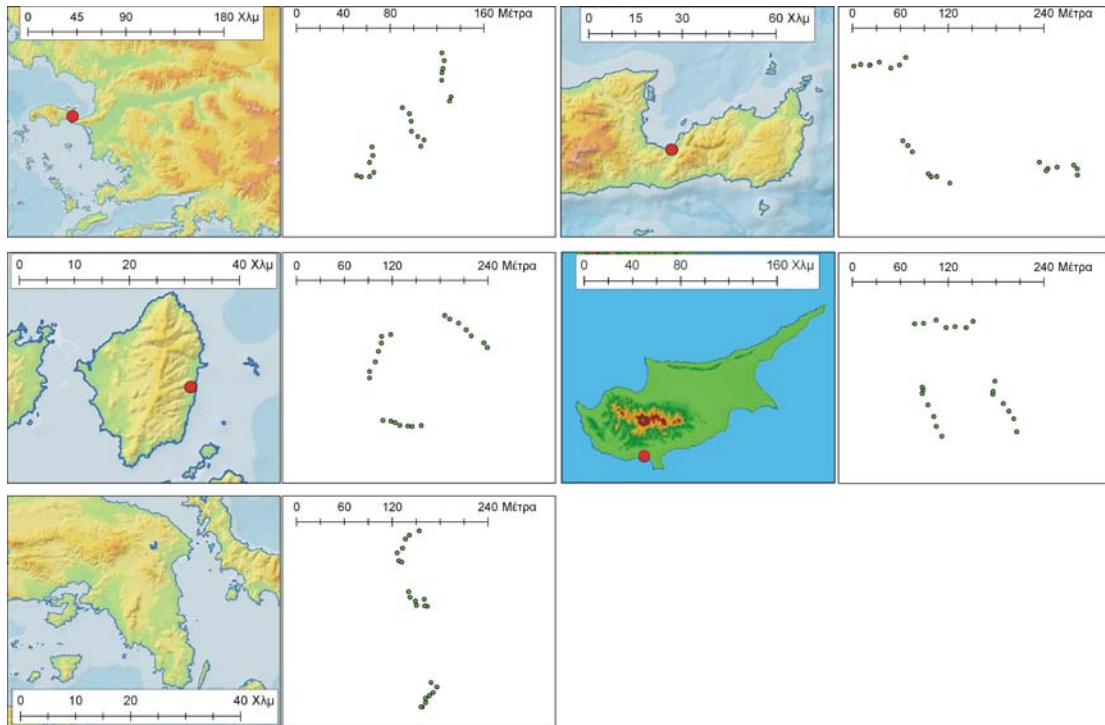
α) Μάιος 2006-Μάιος 2007: τοποθετήθηκαν 20 παγίδες σε κάθε δειγματοληπτικό σταθμό κατά μήκος μίας νοητής ευθείας σε απόσταση 10 μέτρων μεταξύ τους, όπως προτείνουν οι Baker & Barmuta (2006) (Σχήμα 3.1). Ο αριθμός αυτός έχει αποδειχθεί ότι είναι αρκετός για

να δώσει μία αντιπροσωπευτική εικόνα της βιοκοινότητας των αρθροπόδων του κάθε σταθμού (π.χ. Χατζάκη 2003, Elek & Lövei 2007, Zamora *et al.* 2007). Οι παγίδες τοποθετήθηκαν περίπου στο κέντρο των ομοιόμορφων χλωριδικά βιοτόπων, ώστε να αποφευχθεί το φαινόμενο “edge effect” στη ζώνη των οικισμών (π.χ. Oliver & Larson 1990, Palik & Murphy 1990, Jose *et al.* 1996).

β) Μάιος 2007-Μάιος 2008: κάθε δειγματοληπτικός σταθμός περιελάμβανε 21 παγίδες σε διάταξη τριών ευθειών (transects), με απόσταση τουλάχιστον 50 μέτρων μεταξύ τους. Κάθε ευθεία περιελάμβανε επτά παγίδες, με απόσταση 10 μέτρων μεταξύ τους (Σχήμα 3.2), όπως κατά την πρώτη φάση. Από τις 21 αυτές παγίδες οι 14 ήταν οι ίδιες με αυτές της πρώτης φάσης (οι επτά πρώτες και οι επτά τελευταίες της αρχικής ευθείας σε κάθε σταθμό) και τοποθετήθηκαν επτά νέες, ενώ αφαιρέθηκαν οι έξι ενδιάμεσες της πρώτης φάσης. Ο διαχωρισμός των παγίδων σε τρεις ευθείες έγινε, για να εξεταστεί αν η δομή της βιοκοινότητας των κολεοπτέρων και η φαινολογία τους διαφοροποιείται εντός κάθε δειγματοληπτικού σταθμού.



Σχήμα 3.1. Χωροδιάταξη των παγίδων εδάφους κατά την πρώτη φάση της μελέτης (Μάιος 2006-Μάιος 2007) στους πέντε δειγματοληπτικούς σταθμούς (επιμέλεια: Μ. Νικολακάκης).



Σχήμα 3.2. Χωροδιάταξη των παγίδων εδάφους κατά τη δεύτερη φάση της μελέτης (Μάιος 2007-Μάιος 2008) στους πέντε δειγματοληπτικούς σταθμούς (επιμέλεια: Μ. Νικολακάκης).

Η διάταξη των παγίδων ήταν τυχαία, ωστόσο ο αριθμός τους ήταν αρκετός, ώστε να συμπεριλαμβάνουν όλα τα πιθανά μικροενδιαιτήματα του σταθμού (ξέφωτα, κάτω από αρατή κόμη των κυρίαρχων φυτικών ειδών, σε σκιερά μέρη κάτω από πυκνή κόμη φυτών). Μεγάλες πέτρες κάλυπταν τις παγίδες με τρόπο ώστε να τις προστατεύουν από τη βροχή και τις καταστροφές από μεγάλα ζώα, αλλά ταυτόχρονα να μην εμποδίζουν την ελεύθερη πρόσβαση στα μικρά ζώα.

Ως συντηρητικό χρησιμοποιήθηκε η αιθυλενογλυκόλη. Σε αντίθεση με τη φορμόλη, το πικρικό οξύ και την αλκοόλη, που χρησιμοποιούνται πιο συχνά σε μεγαλύτερα γεωγραφικά πλάτη, δεν είναι πτητική και αυτό την κάνει ιδανική για τις συνθήκες δειγματοληψίας σε εύκρατα και θερμά κλίματα (Uetz 1977, Τριχάς 1996, Χατζάκη 2003) και σε σύγκριση με άλλα συντηρητικά μέσα από πλευράς συντήρησης των ζώων (Schmidt *et al.* 2006). Επιπλέον, η φορμόλη και το πικρικό οξύ έχουν σχετιστεί με προβλήματα υγείας (Weeks & McIntyre 1997).

Η συλλογή και επανατοποθέτηση όσων παγίδων είχαν καταστραφεί γινόταν ανά δύο μήνες, από τις αρχές Μαΐου του 2006 έως τις αρχές Μαΐου του 2008, την ίδια χρονική περίοδο σε όλους τους δειγματοληπτικούς σταθμούς, ώστε τα αποτελέσματα να είναι συγκρίσιμα.

3.2.2 Μετρήσεις αβιοτικών παραγόντων

Καθόλη τη διάρκεια του πειράματος γίνονταν μετρήσεις αβιοτικών παραγόντων, ώστε στη συνέχεια να αναλυθεί η όποια συσχέτισή τους με τη δραστηριότητα των κολεοπτέρων. Ειδικότερα, η θερμοκρασία του αέρα και η σχετική υγρασία του αέρα μετρούνταν με ειδικές καταγραφικές συσκευές τύπου MicroLog® Compact Data Logger (Fourier Systems). Τοποθετήθηκε μία συσκευή σε κάθε δειγματοληπτικό σταθμό και οι πέντε συσκευές ρυθμίστηκαν να αποθηκεύουν την τιμή κάθε παράγοντα ανά μία ώρα, έτσι ώστε οι μέσοι όροι που θα εξάγονταν στη συνέχεια να αντανακλούν στις πραγματικές μέσες διημερικές τιμές. Η αποθήκευση των δεδομένων πραγματοποιούνταν στο πεδίο σε φορητό ηλεκτρονικό υπολογιστή χωρίς να χρειάζεται οι συσκευές να απομακρύνονται από το σημείο τοποθέτησης. Η βροχόπτωση στις περιοχές μελέτης μετρήθηκε με βροχόμετρα τύπου WS-7038U 433MHz Wireless Rain Monitor® (La Crosse Technology).

3.3 Ανάλυση δεδομένων

3.3.1 Διαλογή υλικού, ταξινόμηση και ποιοτικά δεδομένα

Τα δείγματα συλλέγονταν από το πεδίο ανά παγίδα σε πλαστικές σακούλες με μικρή ποσότητα αιθανόλης και εν συνεχεία μεταφέρονταν στο εργαστήριο αρθροπόδων του Μ.Φ.Ι.Κ., όπου τα ζώα καθαρίζονταν από τα άχρηστα υλικά, διαχωρίζονταν σε επίπεδο τάξης (διαδικασία sorting) και φυλάσσονταν σε 99% αλκοόλη. Το υλικό είναι τοποθετημένο ανά σταθμό και ανά παγίδα σε κοινά βάζα, συνεπώς υπάρχουν δεδομένα διαφοροποίησης των βιοκοινωνιών και των ειδών σε επίπεδο μικροενδιαιτήματος. Το υλικό εκτός της τάξης των κολεοπτέρων δόθηκε (ή πρόκειται να δοθεί) σε επιστήμονες ειδικούς σε συγκεκριμένες τάξεις για τον προσδιορισμό και την ακόλουθη ανάλυση των αποτελεσμάτων.

Τα κολεόπτερα προσδιορίστηκαν αρχικά σε επίπεδο οικογένειας και ακολούθως έγινε διαχωρισμός των οικογενειών Carabidae και Tenebrionidae και έγινε ανανώριση σε επίπεδο είδους και καταμέτρηση των ατόμων. Το μεγαλύτερο μέρος του υλικού βρίσκεται κατατεθειμένο στο Μ.Φ.Ι.Κ., ενώ ένα μικρό μέρος έχει κατατεθεί στο Μουσείο Φυσικής Ιστορίας της Σόφιας (λεπτομέρειες: §4.2).

3.3.2 Ποσοτικά δεδομένα

Προκειμένου όλα τα δεδομένα να αναχθούν σε ισοδύναμες δειγματοληπτικές προσπάθειες, έγινε μετατροπή του αριθμού των ατόμων που συλλέχθηκαν σε κάθε δείγμα (στο άθροισμα των ενεργών ημερών και ενεργών παγίδων ανά δειγματοληψία) στον αναμενόμενο αριθμό ατόμων ανά 100 ημέρες και ανά παγίδα (100 π/η). Η αντίστοιχη εξίσωση, η οποία αντιστοιχεί στην αφθονία, έχει ως εξής:

$$(x) = p * x$$

(x): αναμενόμενος αριθμός ατόμων (ή αρ. ατ. ανά 100 π/η)

x: αριθμός ατόμων ανά δείγμα

p: 100 / αριθμός ενεργών ημερών / αριθμός ενεργών παγίδων

Η αναγωγή σε αριθμό συλλήψεων ανά παγιδοημέρες θεωρείται πως μετρά την πυκνότητα δραστηριότητας (Heydemann 1957, Andersen & Eltun 2000, de los Santos *et al.* 2002a).

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 4^ο

ΣΥΣΤΗΜΑΤΙΚΗ ΚΑΤΑΤΑΞΗ ΚΑΙ ΒΙΟΓΕΩΓΡΑΦΙΑ

4.1 Εισαγωγή

Ο κλάδος της συστηματικής ταξινόμησης των οργανισμών από την εποχή του Karl Linnaeus (1707-1778) έχει συμπληρώσει 250 χρόνια ιστορίας. Η κλασική συστηματική, που βασιζόταν στην εξωτερική μορφολογία των οργανισμών, συνδυάζεται πλέον με τις σύγχρονες μοριακές μεθόδους, οι οποίες βασίζονται στη μελέτη του γενετικού υλικού των οργανισμών. Σύμφωνα με τον Wilson (2000), η περιγραφή και ταξινόμηση όλων των ζώντων οργανισμών είναι ένας από τους σημαντικότερους στόχους της επιστήμης στον αιώνα που διανύουμε, με απώτερο σκοπό αποτελεσματικές πρακτικές διατήρησης και προστασίας.

Ο αριθμός των γνωστών ειδών στον πλανήτη είναι περίπου 1,6 εκατομμύρια, 950.000 από τα οποία είναι έντομα και 40% από αυτά είναι κολεόπτερα (Hammond 1992). Ο πραγματικός αριθμός των εντόμων εκτιμάται σε 5 εκατομμύρια (Gaston 1991, Resh & Cardé 2003, Grimaldi & Engel 2005). Η τάξη των κολεοπτέρων είναι η μεγαλύτερη ομάδα σε αριθμό ειδών στο ζωικό βασίλειο (Πίνακας 4.1), αποτελώντας περίπου το 29% των γνωστών ειδών ζώων (σπονδυλωτών και ασπονδύλων) του πλανήτη. Αν οι εκτιμήσεις για τον πραγματικό αριθμό των υπαρχόντων ειδών εντόμων αποδειχθούν πραγματικές, το ποσοστό αυτό θα αυξηθεί κατά πολύ.

Πίνακας 4.1. Αριθμοί ειδών χαρακτηριστικών ζωικών ομάδων (στοιχεία από Grimaldi & Engel 2005).

Έντομα		926.400
	Κολεόπτερα	350.000
	Λεπιδόπτερα	150.000
	Υμενόπτερα	125.000
	Δίπτερα	120.000
	Ημίπτερα	90.000
	Ορθόπτερα	20.000
Λοιπά Αρθρόποδα		123.000
Μαλάκια		116.000
Χορδωτά		43.000

Ο τεράστιος αυτός αριθμός των γνωστών ειδών κολεοπτέρων δηλώνει ξεκάθαρα τόσο την «εξελικτική επιτυχία» όσο και το «προσαρμοστικό δυναμικό» της ομάδας αυτής σε όλους σχεδόν τους τύπους χερσαίων οικοσυστημάτων (Τριχάς 1996). Ωστόσο, αυτή ακριβώς η ποικιλία (μικρο)ενδιαιτημάτων στα οποία ζουν τα διάφορα είδη (επιφανειακά ή βαθιά στο έδαφος, στη στρωμνή, στο χούμο, επιφανειακά, στο φλοιό ή και βαθύτερα στα φυτά, σε όλα τα στάδια σπητόμενης ζωικής και φυτικής ύλης) είναι ένας από τους λόγους στους οποίους οφείλεται η άγνοιά μας για την πλειονότητα των ειδών της τάξης των κολεοπτέρων μέχρι σήμερα.

Η γνώση των ειδών των κολεοπτέρων της Ελλάδας αν και αυξάνεται ολοένα τα τελευταία χρόνια, δεν έχει φτάσει ακόμα σε ικανοποιητικά επίπεδα, καθώς δεν υπάρχει επίσημος κατάλογος, ούτε καν σε επίπεδο οικογένειας. Ως μόνη, ίσως, συγκεντρωτική πηγή μπορεί να θεωρηθεί ο κατάλογος ευρωπαϊκών ειδών (Fauna Europaea), ο οποίος ωστόσο είναι ελλιπής και σε αρκετές ειδικές περιπτώσεις εμπεριέχει λάθη στο επίπεδο των κατανομών των ειδών ή δεν περιλαμβάνει πρόσφατες ταξινομικές αλλαγές. Η πλήρης ανασκόπηση της βιβλιογραφίας σε επίπεδο οικογένειας είναι αναγκαία, αν και αυτό ακόμα είναι δύσκολο, δεδομένης της πολυπλοκότητας της συστηματικής των κολεοπτέρων και του μεγάλου πλήθους συγγενικών μορφών.

4.1.1 Τα εδαφόβια Κολεοπτέρα

Στην παρούσα διατριβή δίνονται γενικά στοιχεία αφθονίας και σχετικής αφθονίας όλων των εδαφόβιων οικογενειών που παγιδεύτηκαν, αλλά σε επίπεδο είδους αναγνωρίστηκαν αποκλειστικά οι οικογένειες Carabidae και Tenebrionidae.

4.1.1.1 Η οικογένεια Carabidae

Τα Carabidae, τα οποία κατατάσσονται στην υπόταξη των Αδηφάγων (Adephaga) στην ανθυπόταξη των Γαιαδηφάγων (Geadephaga), περιλαμβάνουν περίπου 40.000 είδη (*sensu lato*) παγκοσμίως (~3.000 στην Ευρώπη) και είναι μία από τις μεγαλύτερες οικογένειες εντόμων, αποτελώντας περίπου το 10% του συνόλου των κολεοπτέρων (Noonan 1985, Löve & Sunderland 1996, Grimaldi & Engel 2005). Είναι γενικευμένοι εδαφόβιοι θηρευτές, εξαιρετικά ποικίλοι μορφολογικά και οικολογικά (Gaston 1991), καθώς το μέγεθός τους (3-70 χιλιοστόμετρα), οι τροφικές τους συνήθειες και τα ενδιαιτήματα που καταλαμβάνουν ποικίλουν μεταξύ και εντός υποοικογενειών, ακόμα και γενών. Ωστόσο, γενικά είναι σαρκοφάγοι θηρευτές (Thielle 1977).

Οι εργασίες που εστιάζονται στη συστηματική, τη συμπεριφορά και τη βιογεωγραφία των Carabidae ανέρχονται σε πολλές χιλιάδες, κυρίως λόγω της ευρείας κατανομής τους, της παρουσίας τους σε πολλούς τύπους βιοτόπων (π.χ. τούνδρες, στέπες, σπηλιές, όλους τους τύπους δασών και θαμνοτόπων αλλά και στην ενδοπαλιρροϊκή ζώνη), καθώς και του στενού ενδημισμού αρκετών ειδών. Η βάση της συστηματικής των Carabidae σε επίπεδο υποοικογενειών και ομοιογενειών, παραμένει εδώ και αρκετά χρόνια σταθερή. Ωστόσο, πολλές επιμέρους σχέσεις μεταξύ των κύριων κλάδων αποτελούν αντικείμενο διαφωνίας μεταξύ

των μορφολογικών και μοριακών μελετών (Grimaldi & Engel 2005). Ο μεγάλος αριθμός ειδών που ανήκουν στην οικογένεια προκαλεί προβλήματα στην ταξινομική και ακολούθως την οικολογική έρευνα σε επίπεδο είδους (Stork 1988, Mound & Gaston 1993, Samways 1994). Παρόλα αυτά, τα Carabidae έχουν μελετηθεί και μελετώνται ευρέως από πολλές πλέον γενεές κολεοπτερολόγων και αποτελούν μία από τις γνωστότερες οικογένειες ασπονδύλων ζώων (Desender *et al.* 1994), αποτελώντας ιδανικά εργαλεία για τον έλεγχο εξελικτικών και οικολογικών υποθέσεων (Lindroth 1949, den Boer 1986, Loreau 1994, Niemelä 1996), καθώς και για διαχειριστικούς σκοπούς (π.χ. Desender *et al.* 1994, Thacker 1996).

4.1.1.2 Η οικογένεια Tenebrionidae

Τα Tenebrionidae ανήκουν στην υπόταξη των Πολυφάγων (Polyphaga) και μαζί με άλλες 29 οικογένειες, στην υπεριοικογένεια των Tenebrionoidea. Στα Tenebrionidae ανήκουν περίπου 19.000 είδη (Aliquò *et al.* 2006). Όπως και τα Carabidae, παρουσιάζουν ποικιλία ειδών και μεγάλη αφθονία ατόμων, όπου υπάρχουν. Γενικά είναι σαπροφυτοφάγα, αλλά τρέφονται επίσης με λειχήνες, μύκητες και νεκρά ζώα (Butler 1949, Grimaldi & Engel 2005). Πολλά είδη της οικογένειας ζουν στις πιο ξηρές περιοχές του πλανήτη και γενικά η μέγιστη ποικιλότητα και αφθονία τους εμφανίζεται στις ξηρές και θερμές ζώνες των δύο ημισφαιρίων, προσαρμογή που δικαιολογείται και από τη σωματική τους κατασκευή (συντηγμένα έλυτρα, προστατευμένο στοματικό άνοιγμα, κ.ά.) (Español 1984). Το μέγεθός τους ποικίλλει αντίστοιχα με αυτό των Carabidae (3-60 χιλιοστόμετρα) στα μεσογειακά είδη (Τριχάς 1996).

4.1.2 Η μελέτη της συστηματικής των Carabidae & Tenebrionidae της ανατολικής Μεσογείου

Η συστηματική των Carabidae της ανατολικής Μεσογείου αποτελεί έναν αρκετά ενδιαφέροντα όσο και δύσκολο τομέα, λόγω του μεγάλου αριθμού ειδών και κυρίως λόγω της ελλιπούς γνώσης πολλών υποοικογενειών και των ιδιαίτερων (και συχνά ιδιόμορφων) μορφολογικών χαρακτήρων τους. Για αρκετές ομάδες των Carabidae δεν υπάρχουν κλείδες και η αναγνώριση ειδών γίνεται ακόμα και με βάση την πρωτότυπη περιγραφή τους. Ωστόσο, το ενδιαφέρον των επιστημόνων έχει αυξηθεί και τα τελευταία χρόνια δημοσιεύονται συγκεντρωτικές εργασίες/μονογραφίες των Carabidae σε επίπεδο χώρας/περιοχής της ανατολικής Μεσογείου. Οι σημαντικότερες από αυτές είναι: Ευρώπη (Trautner & Geigenmüller 1987), σύνολο Βαλκανίων (Apfelbeck 1904), Βουλγαρία (Guéorguiev &

Guéorguiev 1995, Guéorguiev 2007a), Αλβανία (Guéorguiev 2007b), Νότια Ελλάδα και Κρήτη (Τριχάς 1996), Ιταλία (Casale *et al.* 1982, Vigna Taglianti 1993), Κύπρος (Jeanne 1986, Austin *et al.* 2008), Τουρκία (Casale & Vigna Taglianti 1999), Μέση Ανατολή (Chikatunov *et al.* 1999).

Η μέχρι σήμερα γνώση της συστηματικής των Tenebrionidae της ανατολικής Μεσογείου είναι πιο ολοκληρωμένη σε σύγκριση με τα Carabidae. Αν και τα είδη των Tenebrionidae στην περιοχή είναι επίσης πολλά και δε λείπουν ασάφειες και δυσκολίες στη συστηματική συγκεκριμένων γενών, κυρίως λόγω της πλαστικότητας κρίσιμων μορφολογικών χαρακτηριστών, οι επιστήμονες που ειδικεύονται στον τομέα είναι σαφώς περισσότεροι. Ο αριθμός εργασιών που δημοσιεύονται με αντικείμενο τη συστηματική/βιογεωγραφία των Tenebrionidae της ανατολικής Μεσογείου έχει αυξηθεί τα τελευταία χρόνια. Οι σημαντικότερες από αυτές είναι: Βουλγαρία (Picka 1983), Ελλάδα (Koch 1948, Kühnelt 1965, Ardoin 1976, Dajoz 1976, Picka 1983, Schawaller 1996, Τριχάς 1996, Fattorini *et al.* 1999, Trichas 2008), Ιταλία (π.χ. Aliquò *et al.* 2006), Κύπρος (Grimm 1991), Τουρκία (Ferrer & Soldati 1999, Leo & Fattorini 1999, Tezcan *et al.* 2004a, b), Μέση Ανατολή (Chikatunov *et al.* 1999), χερσόνησος Σινά (Lillig & Pavlíček, 2003).

Τα ερωτήματα που τέθηκαν στο συγκεκριμένο κεφάλαιο είναι τα ακόλουθα:

- Ποια είναι τα είδη των οικογενειών Carabidae και Tenebrionidae στις περιοχές μελέτης;
- Ποιες οι ομαδοποιήσεις των ειδών συνολικά και σε κάθε περιοχή μελέτης με βάση το χωρότυπό τους;
- Ποια είναι η ομαδοποίηση των περιοχών μελέτης με βάση την παρουσία/απουσία ειδών/γενών των δύο οικογενειών;

4.2 Μεθοδολογία

Τα κολεόπτερα, αφού διαχωρίστηκαν από το υπόλοιπο υλικό των παγίδων εδάφους, αναγνωρίστηκαν σε επίπεδο οικογένειας και κατόπιν τα κολεόπτερα των οικογενειών Carabidae και Tenebrionidae σε επίπεδο γένους και είδους ή και υποείδους, αφού ταριχεύτηκαν και φυλάχθηκαν σε εντομολογικά κουτιά. Το υλικό είναι κατατεθειμένο στη συλλογή του Μουσείου Φυσικής Ιστορίας Κρήτης και ένα μικρό τμήμα στο Μουσείο Φυσικής Ιστορίας της Σόφιας. Ο προσδιορισμός των κολεοπτέρων πραγματοποιήθηκε με βάση μορφολογικούς χαρακτήρες στο εργαστήριο Αρθροπόδων του Μουσείου Φυσικής

Ιστορίας Κρήτης (Μ.Φ.Ι.Κ.) με τη βοήθεια βιβλιογραφικών βοηθημάτων (κλείδες, κατάλογοι ειδών, δημοσιεύσεις περιγραφών ειδών) και συγκριτικού υλικού από τη συλλογή του Μ.Φ.Ι.Κ.

Στην επόμενη παράγραφο παρουσιάζονται τα αποτελέσματα της αναγνώρισης των κολεοπτέρων σε επίπεδο οικογένειας (§4.3.1) και είδους (§4.3.2) για τις οικογένειες Carabidae και Tenebrionidae. Για κάθε αναγνωρισθέν είδος/υποείδος παρατίθενται τα εξής στοιχεία:

Μέγεθος (σε χιλιοστάμετρα): αποτελέσματα με βάση μετρήσεις των συλληφθέντων ατόμων.

Κατανομή: η εξάπλωση σε παγκόσμιο επίπεδο.

Χωρότυπος: ο χαρακτηρισμός του προτύπου εξάπλωσης. Σε γενικό επίπεδο χωροτυπικών διακρίσεων, ακολουθήθηκαν οι Vigna Taglianti *et al.* (1999). Για τον ακριβή χαρακτηρισμό του χωροτύπου κάθε (υπο)είδους ορίστηκαν νέοι χωροτύποι (οι νέοι χωρότυποι σημειώνονται με *).

Συλλογή: σε ποιο/ποιους δειγματοληπτικούς σταθμούς συλλέχθηκε κάθε (υπο)είδος.

Στοιχεία οικολογίας: οικολογική γνώση με βάση τη βιβλιογραφία (αν υπάρχει).

Σημειώσεις: επιπρόσθετα στοιχεία (αν υπάρχουν).

Κάθε είδος συνοδεύεται από μία φωτογραφία. Οι εικόνες όλων των κολεοπτέρων που συνελήφθησαν στην Κύπρο έχουν επιμεληθεί από τον Χ. Μακρή. Οι φωτογραφίες των ειδών *Carabus preslii*, *C. graecus*, *C. banoni*, *C. coriaceus*, *Ditomus calydonius*, *Dixus eremita*, *Ophonus subquadratus*, *Lebia cyanocephala*, *Calathus fuscipes*, *C. mollis* (Carabidae), *Pachyscelis villosa* και *Scleron multistriatum* (Tenebrionidae) βρέθηκαν στο διαδίκτυο. Οι φωτογραφίες των 32 υπόλοιπων τάξεων έχουν επιμεληθεί από τον Α. Τριχά.

Για την ανάδειξη των πανιδικών σχέσεων των πέντε περιοχών μελέτης δοκιμάστηκαν μέθοδοι αριθμητικής ανάλυσης. Συγκεκριμένα, κατασκευάστηκαν δυαδικοί πίνακες δεδομένων. Η παρουσία ενός είδους σε ένα δυαδικό πίνακα συμβολίζεται κάθε φορά με 1, ενώ η απουσία με 0. Η μήτρα αυτή μπορεί να αποτελέσει τη βάση για μια σειρά μαθηματικών αναλύσεων, με στόχο την ανίχνευση γεωγραφικών και άλλων προτύπων της συγκεκριμένης ζωικής ομάδας. Οι δείκτες ομοιότητας ή ανομοιότητας που χρησιμοποιούνται για πανιδικές συγκρίσεις περιοχών είναι ποικίλοι και η επιλογή βασίζεται πολλές φορές σε υποκειμενικά κριτήρια (Sneath & Sokal 1973). Για την εφαρμογή της ανάλυσης ομαδοποίησης χρησιμοποιήθηκαν οι δείκτες ομοιότητας Jaccard, Simple Matching, Dice και Yule (Πίνακας 4.2).

Πίνακας 4.2. Δείκτες ομοιότητας. a: κοινές παρουσίες, b, c: μη κοινά, d: κοινές απουσίες.

Jaccard	$S_j =$	$a/a+b+c$			1	0
Simple Matching	$S_s =$	$a+d/a+b+c+d$			+	-
Dice	$S_d =$	$2a/2a+b+c$	1	+	a	c
Yule	$S_y =$	$(ad-bc)/(ad+bc)$	0	-	b	d

Η ανάλυση πραγματοποιήθηκε σε επίπεδο είδους και γένους. Στην πρώτη περίπτωση χρησιμοποιήθηκαν μόνο οι δείκτες Jaccard και Dice, γιατί οι μοναδικές παρουσίες ειδών ήταν η πλειονότητα και στις δύο οικογένειες και συνεπώς οι κοινές απουσίες (d - Πίνακας 4.2) δε ελήφθησαν υπόψη. Αντίθετα, στο επίπεδο γένους, όπου οι κοινές απουσίες ήταν σαφώς λιγότερες, χρησιμοποιήθηκαν και οι τέσσερις δείκτες. Η χρησιμοποίηση του αντιπροσωπευτικότερου δείκτη αποτελεί κάθε φορά μεγάλο ερωτηματικό και συνεπώς η επιλογή που έγινε δε βασίστηκε αποκλειστικά και μόνο σε αντικειμενικά κριτήρια. Άλλωστε, το υποκειμενικό κριτήριο στην επιλογή του δείκτη είναι φανερό σε παλαιότερες εργασίες (Μυλωνάς 1982, Βαρδινογιάννη 1994, Σφενδουράκης 1994, Τριχάς 1996, Fattorini 2002a, Σημιαίκης 2005). Τέλος, με βάση τους τριγωνικούς πίνακες που παράγονται από την εφαρμογή των δεικτών κατασκευάστηκαν δενδρογράμματα ομαδοποίησης UPGMA (unweighted pair - group method using arithmetic average). Τα κριτήρια για την επιλογή του καταλληλότερου δείκτη ομοιότητας βασίζονται είτε στα ιδιαίτερα χαρακτηριστικά κάθε ζωικής ομάδας, είτε στα επιμέρους χαρακτηριστικά των γεωγραφικών περιοχών. Σύμφωνα με παλαιότερες μελέτες το μόνο κριτήριο για τον έλεγχο των αποτελεσμάτων προκύπτει από το συνφαινειακό συντελεστή συσχέτισης (cophenetic correlation coefficient), που δίνει μια προσέγγιση του μέτρου συμφωνίας ανάμεσα στις τιμές των παρατηρούμενων δενδρογραμμάτων και στις τιμές των συμμετρικών πινάκων ομοιότητας. Σύμφωνα με τον Rohlf (1992), οι τιμές του συντελεστή συσχέτισης όταν ξεπερνούν το 0,9 δείχνουν πολύ καλή σχέση ανάμεσα στις μήτρες, τιμές μεταξύ 0,8 και 0,9 μαρτυρούν καλή σχέση, τιμές από 0,7 έως 0,8 δείχνουν ικανοποιητική σχέση και τιμές κάτω του 0,7 λίγο ικανοποιητική σχέση. Στα αποτελέσματα παρουσιάζονται τα δενδρογράμματα με τον υψηλότερο συνφαινειακό συντελεστή συσχέτισης. Το στατιστικό πρόγραμμα που χρησιμοποιήθηκε για την κατασκευή των δενδρογραμμάτων είναι το NTSYS pc (version 2.02) (Rohlf 2008).

4.3 Αποτελέσματα – Συστηματική παρουσίαση των κολεοπτέρων

4.3.1 Οι οικογένειες των κολεοπτέρων

Καθόλη τη διάρκεια της μελέτης αναγνωρίστηκαν 23 οικογένειες κολεοπτέρων, εκ των οποίων οι 15 περιλαμβάνουν αποκλειστικά εδαφόβια κολεόπτερα (Πίνακας 4.3).

Πίνακας 4.3. Οι οικογένειες Κολεοπτέρων που αναγνωρίστηκαν από τα δείγματα της μελέτης. Με έντονους χαρακτήρες παρουσιάζονται οι αμιγώς εδαφόβιες οικογένειες.

Buprestidae Leach 1815	Leiodidae Fleming 1821⁽¹⁾
Cantharidae Imhoff 1856	Malachiidae Fleming 1821
Carabidae Latreille 1802	Meloidae Gyllenhal 1810
Cerambycidae Latreille 1802	Melyridae Leach 1815
Chrysomelidae Latreille 1802	Nitidulidae Latreille 1802
Coccinellidae Latreille 1807	Ptinidae Latreille 1802
Cryptophagidae Kirby 1937	Scarabaeidae Latreille 1802⁽²⁾
Cucujidae Latreille 1802	Silphidae Latreille 1807
Curculionidae Latreille 1802	Staphylinidae Latreille 1802
Dermestidae Latreille 1804	Tenebrionidae Latreille 1802⁽³⁾
Elateridae Leach 1815	Trogidae MacLeay 1819
Lathridiidae Erichson 1842	

⁽¹⁾ Αρχετοί κολεοπτερολόγοι διακρίνουν την οικογένεια Catopridae από τα Leiodidae. Ακολούθησα τον Zwick (1979), ο οποίος πρώτος τοποθέτησε τα Catopridae (ή Catoprinae) στην υποοικογένεια Cholevinae της οικογένειας Leiodidae.

⁽²⁾ Μέχρι πρόσφατα αρχετοί επιστήμονες διακρίνουν την οικογένεια Rutelidae ως ξεχωριστή οικογένεια ή ως υποοικογένεια (Rutelinae) των Melolonthidae. Ακολούθησα τους Machatschke (1972) και Lawrence & Newton (1995), με βάση τους οποίους πρόκειται περί υποοικογένειας των Scarabaeidae.

⁽³⁾ Μία ιδιαίτερα ξεχωριστή μορφολογικά ομάδα είναι τα Alleculidae. Μέχρι σήμερα ορισμένοι επιστήμονες θεωρούν πως πρόκειται για ξεχωριστή οικογένεια. Ακολούθησα τους Bouchard *et al.* (2005), οι οποίοι τοποθετούν τα Alleculinae ως υποοικογένεια των Tenebrionidae.

4.3.2 Τα είδη των κολεοπτέρων

1. Οικογένεια **Carabidae** Latreille 1802⁽¹⁾

Υποοικογένεια **Nebriinae** Laporte 1834

Ομοιογένεια **Notiophilini** Motschulsky 1850

1.1. Γένος **Notiophilus** Duméril 1806

1.1.1. **Notiophilus danieli** Reitter 1897



Μέγεθος: 4,5-5 χιλ.

Κατανομή: Δαλματικές ακτές (Ιταλία, Βοσνία & Ερζεγοβίνη, Κροατία), Αλβανία, Ελλάδα (Κέρκυρα, Αττική, Παρνασσός, Αίγινα, Πελοπόννησος, Θεσσαλία) (Arpfelbeck 1904, Guéorguiev 2007b), ΝΑ Βουλγαρία (Dobrev & Dimitrov 1997), Κύπρος, Συρία, Τουρκία (Jeanne 1986, Makris *et al.* 2008).

Χωρότυπος: Ανατολικο-Μεσογειακό (ΕΜΕ).

Συλλογή: Κύπρος.

Στοιχεία οικολογίας: *Notiophilus* spp.: Ζουν στη στρωνή σε δάση, θαμνοτόπους και λειβάδια. Είναι ημερόβια, ταχύτατα και προτιμούν την έντονη ηλιακή ακτινοβολία. Τρέφονται με ακάρεα, κολέμβολα και άλλα αρθρόποδα (Lindroth 1985, Trautner & Geigenmüller 1987, Hürka 1996). *N. danieli*: Ζει κάτω από πέτρες. Αιχμή δραστηριότητας ενηλίκων: Απρίλιος-Σεπτέμβριος (Chikatunov *et al.* 1999).

Υποοικογένεια **Carabinae** Laporte 1834

Ομοιογένεια **Carabini** Motschulsky 1850

1.2. Γένος **Carabus** Linnaeus 1758

1.2.1. **Carabus (Oreocarabus) preslii preslii** Dejean & Boisduval 1830



Μέγεθος: 22-27 χιλ.

Κατανομή: Ενδημικό υποείδος της Ελλάδας (νησιά Ιονίου, Ήπειρος, Δ. Μακεδονία, Θεσσαλία, Στ. Ελλάδα, Πελοπόννησος) (Turin *et al.* 2003). Η κατανομή του είδους *C. preslii* περιλαμβάνει εκτός της Ελλάδας, ακτές της Κροατίας και Βοσνίας, τα δαλματικά νησιά, την Αλβανία, την Π.Γ.Δ.Μ. και τη Ν. Ιταλία (Turin *et al.* 2003).

⁽¹⁾ Για την ακολουθία των taxa, ακολούθησα τον κατάλογο των κολεοπτέρων της Παλαιαρχαϊκής των Löbl & Smetana (2003).

Χωρότυπος: *C. preslii preslii*: Νοτιοευρωπαϊκό-Ελληνικό ενδημικό (SEU-GRE*), *C. preslii*: Νοτιοευρωπαϊκό-Απεννινοδυναρικό (Αδριατικό/Ιόνιο στοιχείο) (SEU-APDI).

Συλλογή: Αττική.

Στοιχεία οικολογίας: Ζει σε μεσογειακούς θαμνοτόπους, δάση (φυλλοβόλα και κωνοφόρα και σπανιότερα σε αηθαλή) και δασικά ξέφωτα. Προτιμά τις υψηλές θερμοκρασίες του χειμώνα (Guéorguiev 2007a) και συναντάται κυρίως σε βουνά, αλλά και σε ακτές (Casale *et al.* 1982).

1.2.2. *Carabus (Pachystus) graecus graecus* Dejean 1826



Μέγεθος: 23-27 χιλ.

Κατανομή: Ηπειρωτική Ελλάδα (Μακεδονία, Θεσσαλία, Αττική, Αίγινα, Εύβοια, Πελοπόννησος) και Ν. Αλβανία (Apfelbeck 1904, Guéorguiev 2007b). Η κατανομή του είδους *C. graecus* περιλαμβάνει εκτός των παραπάνω, το νότιο τμήμα της Π.Γ.Δ.Μ. και της Βουλγαρίας (Turin *et al.* 2003), καθώς και το ευρωπαϊκό και μεγάλο τμήμα του ασιατικού τμήματος της Τουρκίας (Μικρά Ασία, Ανατολία) (Apfelbeck 1904, Darge 1991, Guéorguiev & Guérguiev 1995, Casale & Vigna Taglianti 1999).

Χωρότυπος: *C. graecus graecus*: Ανατολικομεσογειακό-Βαλκανικό ενδημικό (EME-BAL*), *C. graecus*: Ανατολικομεσογειακό (EME).

Συλλογή: Αττική, Σάμος.

Στοιχεία οικολογίας: Συναντάται σε πεδινές και ορεινές περιοχές (υψόμετρο: 1.900 μ.) (Apfelbeck 1904), σε ξέφωτα και λόφους (Pavicevic & Mesaros 1997). Αιχμή δραστηριότητας του είδους στη Βουλγαρία: Μάρτιος-Ιούνιος, Σεπτέμβριος-Νοέμβριος (Guéorguiev & Guéorguiev 1995).

Σημειώσεις: Αυτή είναι η πρώτη αναφορά του είδους από τη Σάμο.

1.2.3. *Carabus (Pachystus) trojanus* Dejean 1826



Μέγεθος: 23-27 χιλ.

Κατανομή: Ενδημικό είδος του κεντρικού και νότιου Αιγαίου. Έχει αναφερθεί από νησιά των Κυκλάδων (Ανδρος, Κέα, Μύκονος, Μήλος, Νάξος, Σαντορίνη, Σύρος, Τήνος) (Apfelbeck 1904, Kühnelt 1965), την Κρήτη και την Κάρπαθο (Baehr 1985, Τριχάς 1996). Η παρουσία του στην Κρήτη οφείλεται πιθανότατα σε ανθρωπομεταφορά (Τριχάς 1996), καθώς έχουν βρεθεί μόλις δύο άτομα κατά τα τελευταία 100 χρόνια.

Χωρότυπος: Αιγαϊκό ενδημικό (AEGE*).

Συλλογή: Νάξος, Σάμος.

Στοιχεία οικολογίας: Στις Κυκλάδες δραστήριο το χειμώνα: Νοέμβριος-Απρίλιος/Μάιος (Turin *et al.* 2003).

Σημειώσεις: Αυτή είναι η πρώτη αναφορά του είδους από τη Σάμο.

1.2.4. *Carabus (Procrustes) banoni* Dejean & Boisduval 1830



Μέγεθος: 23-30 χιλ.

Κατανομή: Ενδημικό είδος της Κρήτης και των μεγαλύτερων δορυφορικών νησίδων της (Γαύδος, Δία, Χρυσή) (Csiki 1914, Turin *et al.* 1993, Τριχάς 1996).

Χωρότυπος: Κρητικό ενδημικό (CRET).

Συλλογή: Κρήτη.

Στοιχεία οικολογίας: Συναντάται σε λόφους, βουνά, θαμνοτόπους και ξέφωτα (Turin *et al.* 2003). Τρέφεται με μαλάκια, έντομα και δακτυλιοσκώληκες (Laroche 1990).

1.2.5. *Carabus (Procrustes) coriaceus cerisyi* Dejean 1826



Μέγεθος: 26-35 χιλ.

Κατανομή: Βαλκάνια (Σερβία, Ν. Ρουμανία, Π.Γ.Δ.Μ., Δ. & Κ. Βουλγαρία, ηπειρωτική και νησιωτική Ελλάδα) και ευρέως στην ασιατική Τουρκία μέχρι και τη ΒΔ Συρία. Το είδος *C. coriaceus* εξαπλώνεται από την Α. Γαλλία μέχρι την Κ. Ρωσία και από την Ν. Νορβηγία μέχρι τη Σικελία (Turin *et al.* 2003).

Χωρότυπος: *Carabus coriaceus cerisyi*: Ευρωπαϊκό-Ανατολικομεσογειακό (EUR-EME). *Carabus coriaceus*: Ευρωπαϊκό (EUR).

Συλλογή: Αττική, Νάξος, Σάμος.

Στοιχεία οικολογίας: Μεσόφιλο, ευρυτοπικό είδος, το οποίο προτιμά εδάφη πλούσια σε χούμο (Lindroth 1985, Arndt 1989) και συναντάται σε ξέφωτα, καλλιέργειες, κήπους, πάρκα, θαμνοτόπους, φυλλοβόλα και κωνοφόρα δάση σε λόφους και βουνά, μέχρι και σε αλπικά οικοσυστήματα (Thielle 1977, Casale *et al.* 1982, Marggi 1992, Ravicevic & Mesaros 1997). Στην Ελλάδα η παρουσία του είναι σπάνια σε υψόμετρα μεγαλύτερα των 1500 μ. (Turin *et al.* 2003). Αναπαράγεται το φθινόπωρο και η περίοδος μέγιστης δραστηριότητας είναι η άνοιξη (Hürka 1973, Arndt 1989). Τρέφεται κυρίως με σαλιγκάρια, όπως τα *Helix* spp. και για το λόγο αυτό η παρουσία του είναι πιο έντονη σε περιοχές με ασβεστολιθικό υπόστρωμα (Laroche 1990).

Υποοικογένεια **Trechinae** Bonelli 1810

Ομοιογένεια **Trechini** Bonelli 1810

Υφομοιογένεια **Trechina** Bonelli 1810

1.3. Γένος *Trechus* Clairville 1806

1.3.1. *Trechus (s. str.) quadristriatus* (Schrank 1781)



Μέγεθος: 4 χιλ.

Κατανομή: Ευρώπη, Β. Αφρική, Δ. Ασία (Brandmayr *et al.* 2005). Η παρουσία του στον Καναδά, και τις Β. Η.Π.Α. (Bousquet *et al.* 1984) είναι πιθανότατα αποτέλεσμα ανθρωπομεταφοράς (Majka *et al.* 2006).

Χωρότυπος: Τουρανο-Ευρωπαϊκό-Μεσογειακό (TEM).

Συλλογή: Σάμος.

Σημειώσεις: Αυτή είναι η πρώτη αναφορά του είδους από τη Σάμο.

Στοιχεία οικολογίας: Συνατάται σε μεγάλη αφθονία σε ορεινά δάση (Thiele 1977), καλλιέργειες (Heydemann 1955), παράκτιες περιοχές (Jarmor 1973). Γεννά το φθινόπωρο (Thiele & Weber 1968).

1.3.2. *Trechus (s. str.) saulcyanus* Csiki 1928



Μέγεθος: 3,5 χιλ.

Κατανομή: Κύπρος, Τουρκία, Συρία, Ισραήλ, Ιορδανία, Λίβανος (Jeannel 1911, 1927).

Χωρότυπος: Συρο-Παλαιστινιακό ενδημικό (SYPA).

Συλλογή: Κύπρος.

Υποοικογένεια **Harpalinae** Bonelli 1810

Ομοιογένεια **Harpalini** Bonelli 1810

Υφομοιογένεια **Ditomina** Bonelli 1810

1.4. Γένος *Ditomus* Bonelli 1810

1.4.1. *Ditomus calydonius* (P. Rossi 1790)



Μέγεθος: 12-14,5 χιλ.

Κατανομή: Μεσογειακό είδος, κοινό στις ευρωπαϊκές περιοχές της Μεσογείου (Jeannel 1941, Trautner & Geigenmüller 1987). Στην Ελλάδα αναφέρεται από την Κρήτη (Apfelbeck 1904, Csiki 1914, Τριχάς 1996), τα Δωδεκάνησα (Schatzmayr 1935), την Κεφαλλονιά, την Αιτωλοακαρνανία, την Αττική, τη Μήλο (Apfelbeck 1904) και τη Νάξο (Trichas & Legakis 1987).

Χωρότυπος: Τουρανο-Ευρωπαϊκό (TUE).

Συλλογή: Κρήτη, Νάξος.

Στοιχεία οικολογίας: *Ditomis spp.*: Κατά κύριο λόγο φυτοφάγα και σποροφάγα ζώα στο προνουμφικό στάδιο (Sunderland *et al.* 1995, Jorgensen & Toft 1997, Lundgren 2009), τα οποία ζουν κυρίως σε αμμώδεις παράκτιες περιοχές και χαρακτηρίζονται από έντονη γονική φροντίδα (Schremmer 1960, Brandmayr & Brandmayr-Zetto 1974, Trautner & Geigenmüller 1987). *D. calydonius*: συνδυάζει τη θερινή διάπαυση με εναπόθεση αυγών και φροντίδα των νεογέννητων (Trautner & Geigenmüller 1987).

1.5. Γένος *Dixus* Billberg 1820

1.5.1. *Dixus eremita* (Dejean 1825)



Μέγεθος: 8,5-10 χιλ.

Κατανομή: Είδος της ανατολικής Μεσογείου: ΝΑ Βαλκάνια, Καύκασος, Μικρά Ασία, Συρία, Παλαιστίνη (Apfelbeck 1904, Schatzmayr 1935, Baehr 1985, Trautner & Geigenmüller 1987) και Κύπρος (Jeanne 1986). Στην Ελλάδα έχει αναφερθεί από τα νησιά του Ιονίου, την Αττική, τη Θεσσαλία, τα Δωδεκάνησα και την Κρήτη (Apfelbeck 1904, Csiki 1914, Baehr 1985).

Χωρότυπος: Ανατολικο-Μεσογειακό (EME).

Συλλογή: Κρήτη, Σάμος.

Στοιχεία οικολογίας: *Dixus spp.*: φυτοφάγα και σποροφάγα ζώα (Lundgren 2009), τα οποία ζουν κυρίως σε αμμώδεις παράκτιες (Trautner & Geigenmüller 1987), πεδινές και στεπώδεις περιοχές (Hürka 1996).

Σημειώσεις: Αυτή είναι η πρώτη αναφορά του είδους από τη Σάμο.

Υφομοιογένεια *Harpalina* Bonelli 1810

1.6. Γένος *Acinopus* Dejean 1821

1.6.1. *Acinopus (s. str.) picipes* (Olivier 1795)



Μέγεθος: 12-14 χιλ.

Κατανομή: Από την Πορτογαλία στα δυτικά έως την Κύπρο στα ανατολικά και από τη ΝΑ Ρωσία στα βόρεια έως τη Μάλτα στα νότια. Στο Αιγαίο έχει αναφερθεί από τη Σύρο, τις Σποράδες (Apfelbeck 1904), την Κάρπαθο (Baehr 1985), τη Ρόδο (Schatzmayr 1935) και την Κρήτη (Τριχάς 1996).

Χωρότυπος: Τουρανο-Ευρωπαϊκό (TUE).

Συλλογή: Κύπρος, Σάμος.

Στοιχεία οικολογίας: Φυτοφάγο (Crowson 1981) και σποροφάγο είδος (Lundgren 2009), το οποίο εμφανίζει μεγάλες αφθονίες σε εγκατελειμμένες καλλιέργειες (Fadda 2007).

Σημειώσεις: Αυτή είναι η πρώτη αναφορά του είδους από τη Σάμο.

1.7. Γένος *Ophonus* Dejean 1821

1.7.1. *Ophonus (Hesperophonus) subquadratus* (Dejean 1829)



Μέγεθος: 6,5-8,5 χιλ.

Κατανομή: Κεντρική και νότια Ευρώπη από την Ιβηρική χερσόνησο μέχρι την Υπερκαικασία, Κύπρος (Jeanne 1986), Τουρκία (Avgin 2006), Κυρηναιική (Συρία) (Paarman 1970). Στην Ελλάδα αναφέρεται από την ηπειρωτική χώρα, την Κεφαλλονιά και τη Ζάκυνθο (Arpfelbeck 1904), τη Ρόδο (Schatzmayr 1935), την Κάρπαθο (Schatzmayr 1935, Baehr 1985), την Κρήτη (Csiki 1914) και τη νήσο Στρογγυλή (βραχονησίδα της Νισύρου) (Τριχάς 1996).

Χωρότυπος: Μεσογειακό (MED).

Συλλογή: Νάξος, Σάμος.

Στοιχεία οικολογίας: *Ophonus spp.*: Συναντώνται σε ξηρές περιοχές, με αργιλώδες έδαφος και χαμηλή και αραιή βλάστηση. Συνυπάρχουν με είδη των γενών *Harpalus* και *Brachinus*. Αναπαράγονται την άνοιξη και πιθανώς το φθινόπωρο (Lindroth 1985, Trautner & Geigenmüller 1987, Hürka 1996). *O. subquadratus*: άφθονο σε εγκατελειμμένες καλλιέργειες και λιγότερο σε καλλιέργειες και βοσκοτόπους (Pizzolotto *et al.* 2003). Είναι κυρίως σποροφάγο είδος (Brandmayr 1990, Brandi & Brandmayr 1991).

Σημειώσεις: Αυτή είναι η πρώτη αναφορά του είδους από τη Σάμο.

Ομοιογένεια **Lebiini** Bonelli 1810

Υφομοιογένεια **Cymindidina** Laporte 1834

1.8. Γένος *Cymindis* Latreille 1806

1.8.1. *Cymindis (s. str.) axillaris* (Fabricius 1794)



Μέγεθος: 8-10 χιλ.

Κατανομή: Ευρώπη, Β. Αφρική, Κύπρος (Jeanne 1986), Δ. Ασία (με βάση Casale & Vigna Taglianti 1999).

Χωρότυπος: Δυτικο-Παλαιαριτικό (WPA).

Συλλογή: Κύπρος, Σάμος.

Στοιχεία οικολογίας: Θεωρείται δείκτης υπερβόσκησης (Redecker *et al.* 2002) και είναι άφθονο σε ξηρούς θαμνοτόπους, ξέφωτα και αμμώδεις περιοχές (Lin *et al.* 2007).

Σημειώσεις: Αυτή είναι η πρώτη αναφορά του είδους από τη Σάμο.

1.8.2. *Cymindis (s. str.) adusta* L. Redtenbacher 1843



Μέγεθος: 7-8,5 χιλ.

Κατανομή: Τουρκία, Κύπρος, Ισραήλ, Λίβανος, Συρία, Ιράν (Austin *et al.* 2008).

Χωρότυπος: Συριο-Παλαιστινιακό ενδημικό (SYPA).

Συλλογή: Κύπρος.

1.8.3. *Cymindis (s. str.) naxiana* Arpfelbeck 1904



Μέγεθος: 9-11 χιλ.

Κατανομή: Ενδημικό είδος της Νάξου (Arpfelbeck 1904).

Χωρότυπος: Αιγαϊκό ενδημικό (AEGE*).

Συλλογή: Νάξος.

Υφομοιογένεια **Lebiina** Bonelli 1810

1.9. Γένος **Lebia** Latreille 1802

1.9.1. *Lebia (Lamprias) cyanocephala* (Linnaeus 1758)



Μέγεθος: 6 χιλ.

Κατανομή: Εξαπλώνεται σε ολόκληρη σχεδόν την Ευρώπη. Έχει επίσης αναφερθεί από την Κύπρο (Jeanne 1986), τη Σιβηρία, τη Μικρά Ασία (Jeannel 1941), την Παλαιστίνη, τη Συρία, την Αλγερία και την Τυνησία (Schatzmayer 1935).

Χωρότυπος: Παλαιαρχτικό (PAL).

Συλλογή: Κρήτη.

Στοιχεία οικολογίας: Συναντάται στα όρια δασών, σε ξέφωτα και σε ανθρωπογενή ενδιαιτήματα, κρύβεται τη μέρα και θηρεύει τη νύχτα (Harde 1981, Andersen 2008). Είναι ημιξερόφιλο και ζει και στα δέντρα (Guéorguiev 2007a).

Ομοιογένεια **Licinini** Bonelli 1810

1.11. Γένος **Licinus** Latreille 1802

1.11.1. *Licinus (s. str.) aegyptiacus* (Dejean 1826)

Μέγεθος: 13-15 χιλ.



Κατανομή: Νησιά του Αιγαίου, Μικρά Ασία, Κύπρος, Συρία, Αίγυπτος (Arpfelbeck 1904, Schatzmayr 1935, Baehr 1985, Trautner & Geigenmüller 1987).

Χωρότυπος: Ανατολικο-Μεσογειακό (ΕΜΕ).

Συλλογή: Κρήτη.

1.11.2. *Licinus (s. str.) silphoides* (P. Rossi 1790)



Μέγεθος: 15 χιλ.

Κατανομή: Κροατία, Βοσνία & Ερζεγοβίνη, Μαυροβούνιο, Σερβία, Ευρ. Τουρκία, Ελλάδα (Αττική, Εύβοια, Πελοπόννησος, Σύρος, Νάξος) (Arpfelbeck 1904).

Χωρότυπος: Βαλκανικό (BAL*).

Συλλογή: Αττική, Νάξος.

Στοιχεία οικολογίας: Συναντάται κυρίως σε εγκατελειμμένες καλλιέργειες και λιγότερο σε καλλιέργειες και ξέφωτα (Pizzolotto *et al.* 2003).

Υφομοιογένεια **Lionychina** Jeannel 1948

1.10. Γένος **Syntomus** Hope 1838

1.10.1. *Syntomus fuscomaculatus* (Motschulsky 1844)



Μέγεθος: 3,5 χιλ.

Κατανομή: Ν. & Α. Ευρώπη, Β. Αφρική, Μέση Ανατολή, Δ. Ασία (με βάση Casale & Vigna Taglianti 1999), Κύπρος (Jeanne 1986).

Χωρότυπος: Τουρανο-Μεσογειακό (TUM).

Συλλογή: Κύπρος.

Στοιχεία οικολογίας: Οπορτουμιστικός θηρευτής (Sánchez-Piñero & Avila 2004).

Ομοιογένεια **Platynini** Bonelli 1810

1.12. Γένος **Olisthopus** Dejean 1828

1.12.1. *Olisthopus glabricollis* (Germar 1817)

Μέγεθος: 3,5 χιλ.



Κατανομή: Ιταλία (Vigna Taglianti 1993), Αλβανία (Guéorguiev 2007b), Βοσνία & Ερζεγοβίνη, Κροατία, Μαυροβούνιο, Ελλάδα: Ήπειρος, Κέρκυρα, Αττική, Αιτωλοακαρνανία, Θεσσαλία, Πελοπόννησος, Κρήτη (Apfelbeck 1904), Δωδεκάνησα, Μαρόκο, Αλγερία, Τυνησία, Τουρκία, Συρία (Schatzmayr 1935), Κύπρος (Jeanne 1986).

Χωρότυπος: Ανατολικο-Μεσογειακό (EME).

Συλλογή: Νάξος, Κύπρος.

Στοιχεία οικολογίας: Συναντάται κυρίως σε εγκατελειμμένες καλλιέργειες και λιγότερο σε καλλιέργειες και ξέφωτα (Pizzolotto *et al.* 2003).

Σημειώσεις: Αυτή είναι η πρώτη αναφορά του είδους από τη Νάξο.

Ομοιογένεια **Sphodrini** Laporte 1834

Υφομοιογένεια **Atranopsina** Baehr 1982

1.14. Γένος **Platyderus** Stephens 1827

1.14.1. **Platyderus (s. str.) atticus** Apfelbeck 1904



Μέγεθος: 8-9 χιλ.

Κατανομή: Ενδημικό είδος της περιοχής της Αττικής (Apfelbeck 1904).

Χωρότυπος: Ελληνικό ενδημικό (GRE*).

Συλλογή: Αττική.

1.14.2. **Platyderus (s. str.) cyprius** Piochard de la Brûlerie 1876



Μέγεθος: 7-9 χιλ.

Κατανομή: Ενδημικό είδος της Κύπρου (Jeanne 1986).

Χωρότυπος: Κυπριακό ενδημικό (CYPR).

Συλλογή: Κύπρος.

1.14.3. **Platyderus (s. str.) jedlickai** Mařan 1935



Μέγεθος: 7-9 χιλ.

Κατανομή: Θεωρείτο μέχρι σήμερα ενδημικό είδος της Κρήτης (Mařan 1935).

Χωρότυπος: Αιγαϊκό ενδημικό (AEGE*).

Συλλογή: Κρήτη, Νάξος, Σάμος.

Σημειώσεις: Αυτή είναι η πρώτη αναφορά του είδους από τη Νάξο και τη Σάμο.

Υφομοιογένεια **Calathina** Laporte 1834

1.15. Γένος **Calathus** Bonelli 1810

1.15.1. **Calathus (s. str.) fuscipes** (Goeze 1777)

Μέγεθος: 13 χιλ.



Κατανομή: Ευρώπη, Β. Αφρική, Τουρκία, Καύκασος (Arpfelbeck 1904, Jeannel 1941, Paarmann 1970, Battoni & Vereschagina 1984, Trautner & Geigenmüller 1987). Στην Ελλάδα αναφέρεται στα νησιά του Ιονίου, τις Κυκλάδες, τη Θεσσαλία, την Πελοπόννησο και την Κρήτη (Arpfelbeck 1904, Csiki 1914, Battoni & Vereschagina 1984, Τριχάς 1996).

Χωρότυπος: Ευρω-Μεσογειακό (EUM).

Συλλογή: Νάξος, Σάμος.

Στοιχεία οικολογίας: Συναντάται σε καλλιέργειες και στέπες. Τρέφεται με ακάρεα, μυρμήγκια (υμενόπτερα: Formicidae), προνύμφες λεπιδοπτέρων, ομόπτερα, θυσανόπτερα, ετερόπτερα και προνύμφες άλλων κολεοπτέρων. Είναι ευρυθερμικό και ξηρόφιλο είδος και αναπαράγεται το φθινόπωρο (Thielle 1977).

Σημειώσεις: Αυτή είναι η πρώτη αναφορά του είδους από τη Σάμο.

1.15.2. **Calathus (s. str.) korax** Reitter 1889

Μέγεθος: 15 χιλ.



Κατανομή: Είναι γνωστό από την Π.Γ.Δ.Μ. και την ηπειρωτική Ελλάδα. Η παρουσία του στην Αλβανία αμφισβητείται (Arpfelbeck 1904, Guéorguiev 2007a, b).

Χωρότυπος: Βαλκανικό ενδημικό (BAL*).

Συλλογή: Αττική.

1.15.3. **Calathus (s. str.) longicollis** Motschulsky 1865

Μέγεθος: 15 χιλ.



Κατανομή: Ελλάδα (Μακεδονία, Θεσσαλία, Νάξος), Κύπρος (Jeanne 1986), Μ. Ασία, Αρμενία, Ισραήλ, Λίβανος, Συρία, Καύκασος (Arpfelbeck 1904, με βάση Casale & Vigna Taglianti 1999).

Χωρότυπος: Τουρανο-Ευρωπαϊκό (TUE).

Συλλογή: Κύπρος.

1.15.4. *Calathus (s. str.) reflexus* Schaum 1858



Μέγεθος: 15 χιλ.

Κατανομή: Κύπρος (Jeanne 1986), Συρία (Austin *et al.* 2008).

Χωρότυπος: Συροπαλαιστινιακό ενδημικό (SYPA).

Συλλογή: Κύπρος.

1.15.5. *Calathus (Neocalathus) mollis* (Marsham 1802)



Μέγεθος: 8,5 χιλ.

Κατανομή: τυπικό ευρωπαϊκό είδος με ευρύτερη μεσογειακή εξάπλωση (Jeannel 1941, Trautner & Geigenmüller 1987). Αναφέρεται από τη Συρία και τη Δ. Ασία (Jeannel 1941, Paarman 1970). Στην Ελλάδα αναφέρεται από την ηπειρωτική χώρα, τις Κυκλάδες, την Κρήτη και τα Δωδεκάνησα (Arpfelbeck 1904, Csiki 1914, Gridelli 1929, Schatzmayr 1935, Baehr 1985, Τριχάς 1996).

Χωρότυπος: Δυτικο-Παλαιαορκετικό (WPA).

Συλλογή: Νάξος.

Υφομοιογένεια **Sphodrina** Laporte 1834

1.16. Γένος *Laemostenus* Bonelli 1810

1.16.1. *Laemostenus (Pristonychus) cimmerius* (Fischer von Waldheim 1823)



Μέγεθος: 18-20 χιλ.

Κατανομή: Αλβανία (Guéorguiev 2007b), Βουλγαρία (Guéorguiev 2007a), Δαλματία (Κροατία), ευρωπαϊκή Τουρκία (Arpfelbeck 1904). Στην Ελλάδα έχει αναφερθεί από τη Μακεδονία, την Αιτωλοακαρνανία, την Αττική, την Εύβοια, τη Θεσσαλία, την Πελοπόννησο, την Κεφαλονιά, τη Σύρο, τη Σκόπελο (Arpfelbeck 1904) και τον Έβρο (Guéorguiev 2004).

Χωρότυπος: Βαλκανικό ενδημικό (BAL*).

Συλλογή: Αττική.

Στοιχεία οικολογίας: Συναντάται κυρίως σε σπηλιές με ασβεστολιθικό υπόστρωμα (Guéorguiev 2003).

1.16.2. *Laemostenus (Pristonychus) conspicuus* (Waltl 1838)

Μέγεθος: 20-27 χιλ.



Κατανομή: Ευρωπαϊκή Τουρκία, Μικρά Ασία (Apfelbeck 1904). Στην Ελλάδα έχει αναφερθεί από τη Ρόδο (Schatzmayr 1935, Casale 1988). Δημοσιεύτα στοιχεία υπάρχουν από τα εξής νησιά του Αιγαίου: Λήμνος, Κως, Χίος, Σάμος (Guéorguïen προσ. επικοινωνία).

Χωρότυπος: Ανατολικό ενδημικό (ANAT).

Συλλογή: Σάμος.

Σημειώσεις: Αυτή είναι η πρώτη αναφορά του είδους από τη Σάμο.

1.16.3. *Laemostenus (Sphodroides) cordicollis* (Chaudoir 1854)



Μέγεθος: 16,5 χιλ.

Κατανομή: Κύπρος (Jeanne 1986), Μ. Ανατολή (Austin *et al.* 2008).

Χωρότυπος: Συρο-Παλαιστινιακό ενδημικό (SYPA).

Συλλογή: Κύπρος.

Ομοιογένεια **Zabrini** Bonelli 1810

Υφομοιογένεια **Zabrina** Clairville 1806

1.17. Γένος *Zabrus* Clairville 1806

1.17.1. *Zabrus (Pelor) cfasiaticus* Laporte de Castelnau 1834



Μέγεθος: 12,5-14,5 χιλ.

Κατανομή: Μικρά Ασία (Kraatz 1864, Apfelbeck 1904), Ανατολία (Casale & Vigna Taglianti 1999), Χίος (Apfelbeck 1904).

Χωρότυπος: Ανατολικό ενδημικό (ANAT).

Συλλογή: Σάμος.

Στοιχεία οικολογίας: *Zabrus spp.*: κυρίως σποροφάγα είδη (Johnson & Cameron 1969).

Σημειώσεις: Αυτή είναι η πρώτη αναφορά του είδους από τη Σάμο.

2. Οικογένεια **Tenebrionidae** Latreille 1802⁽¹⁾

Υποοικογένεια **Pimeliinae** Latreille 1802

Ομοιογένεια **Stenosini** Lacordaire 1859

2.1. Γένος **Stenosis** Herbst 1799

2.1.1. **Stenosis (s. str.) orientalis** Brullé 1832



Μέγεθος: 6,5 χιλ.

Κατανομή: Τουρκία, Αλβανία, Ελλάδα (Löbl & Smetana 2008), Βουλγαρία (Simandl 2002).

Χωρότυπος: Βαλκανικό ενδημικό (BAL*).

Συλλογή: Αττική.

1.1.2. **Stenosis (s. str.) sulcata** Miller 1861



Μέγεθος: 7 χιλ.

Κατανομή: Ν. Τουρκία (Ferrer & Soldati 1999, Tezcan *et al.* 2004a), Κύπρος (Grimm 1991).

Χωρότυπος: Νοτιοανατολικό ενδημικό (ANAS).

Συλλογή: Κύπρος.

Ομοιογένεια **Zophosini** Solier 1834

2.2. Γένος **Zophosis** Latreille 1807

2.2.1. **Zophosis (Oculosis) punctata punctata** Brullé 1832



Μέγεθος: 5-7 χιλ.

Κατανομή: από τη Δ. Πορτογαλία έως την Κίνα (Penrith 1986, Löbl & Smetana 2008). Β. Αφρική: από το Μαρόκο μέχρι τη Λιβύη (Penrith 1983), Ευρώπη: από την Πορτογαλία μέχρι το Αζερμπαϊτζάν (Löbl & Smetana 2008), Ασία: Κύπρος (Grimm 1991), χερσόνησος Σινά (Penrith 1983), Μ. Ανατολή και όλες οι χώρες μέχρι και το Πακιστάν και τη Δ. Κίνα (Kaszab 1981, Löbl & Smetana 2008).

Χωρότυπος: Τουρανο-Μεσογειακό (TUM).

Συλλογή: Κρήτη, Αττική, Κύπρος.

⁽¹⁾ Για την ακολουθία των taxa, ακολούθησα την ταξινόμηση των Tenebrionidae των Bouchard *et al.* (2005) και Löbl & Smetana (2008).

Στοιχεία οικολογίας: Ευρυτοπικό, αμμόφιλο είδος. Δραστήριο από την άνοιξη προς το καλοκαίρι. Κινείται ταχύτατα. Συναντάται σε ακτές και στην ενδοχώρα, σε ξηρές και αμμώδεις περιοχές (Schawaller 1996, Aliquò *et al.* 2006).

Ομοιογένεια **Adelostomini** Solier 1834

2.3. Γένος **Adelostoma** Duponchel 1827

2.3.1. **Adelostoma (s. str.) sulcatum sulcatum** Duponchel 1827



Μέγεθος: 5-8 χιλ.

Κατανομή: Ισπανία (Gebien 1936), Ήπειρος (Gridelli 1930), Κροατία, Β. Αφρική (Μαρόκο, Αλγερία, Λιβύη, Αίγυπτος) (Löbl & Smetana 2008), Sahel (Κ. Αφρική), χερσόνησος Σινά, Κύπρος (Georgiou 1977, Grimm 1991), Συρία (Gebien 1936), Ισραήλ, Παλαιστίνη (Gridelli 1930, Koch 1935, Kocher 1958, Chikatunov *et al.* 1997, Lillig & Pavlíček 2003), Ιορδανία, Τουρκία, Ιράν (Löbl & Smetana 2008).

Χωρότυπος: Σαχαραρο-Σαχελο-Αραβικό (SSA).

Συλλογή: Κύπρος.

Ομοιογένεια **Ceratanisini** Gebien 1937

2.4. Γένος **Haemerophygus** Baudi di Selve 1876

2.4.1. **Haemerophygus graecus** Kraatz 1877



Μέγεθος: 8-11 χιλ.

Κατανομή: ενδημικό είδος της Ελλάδας (Löbl & Smetana 2008).

Χωρότυπος: Ελληνικό ενδημικό (GRE*).

Συλλογή: Αττική.

Ομοιογένεια **Pimeliini** Latreille 1802

2.4. Γένος **Pimelia** Fabricius 1775

2.4.1. **Pimelia (s. str.) bajula solieri** Klug 1830

Μέγεθος: 18-21 χιλ.

Κατανομή: Ανατολία (ΝΑ Τουρκία) (Ferrer & Soldati 1999, Leo & Fattorini 1999, Aydin & Kazak 2007), Κύπρος (Grimm 1991), Συρία, Κουρδιστάν, Δ. Ιράν (Pierre 1965, Kwieton 1986, Leo & Fattorini 1999). Το είδος *P. bajula* εξαπλώνεται εκτός των παραπάνω περιοχών,



στην Αίγυπτο (Löbl & Smetana 2008), τη Μ. Ασία (Ferrer & Soldati 1999, Tezcan *et al.* 2004a), το Ισραήλ, το Ιράν (Koch 1941), Ήχερσόνησος Σινά (Lillig & Pavlíček 2003), την Ιορδανία (Katbeh-Bader 1996) και το Λίβανο (Löbl & Smetana 2008).

Χωρότυπος: ΝΔ-Ανατολικό (SWA).

Συλλογή: Κύπρος.

2.4. Γένος *Phymatiotris* Solier 1836

2.4.1. *Phymatiotris quadricollis quadricollis* Brullé 1832



Μέγεθος: 14-17 χιλ.

Κατανομή: Μικρά Ασία (Ferrer & Soldati 1999, Tezcan *et al.* 2000), Ανατολία (Leo & Fattorini 1999, Tezcan *et al.* 2004a), Π.Γ.Δ.Μ. (Löbl & Smetana 2008), Ελλάδα: ηπειρωτική χώρα, Κυκλάδες, Σάμος, Κως (Kühnelt 1965, Fattorini 2007a, Trichas *et al.* 2008).

Χωρότυπος: Ανατολικο-Μεσογειακό (ΕΜΕ).

Συλλογή: Αττική, Σάμος.

Στοιχεία οικολογίας: Ευρυτοπικό, αμμόφιλο είδος, ζει κάτω από πέτρες σε ξηρές περιοχές (Dajoz 1987, Fattorini & Fowles 2005).

2.4. Γένος *Pachyscelis* Solier 1836

2.4.1. *Pachyscelis (Parapachyscelis) villosa* (Drapiez 1820)



Μέγεθος: 15,5-21,5 χιλ.

Κατανομή: Αίγυπτος (Löbl & Smetana 2008), Μικρά Ασία (Ferrer & Soldati 1999, Tezcan *et al.* 2000), Ανατολία (Leo & Fattorini 1999, Tezcan *et al.* 2004a), Ισραήλ, Συρία, Ιράν (Löbl & Smetana 2008), Ελλάδα: Πελοπόννησος (Oertzen 1886, Koch 1948), Αττική (Kaszab 1967, Liberto & Leo 2006), Κυκλάδες, Σαμοθράκη, νησιά Α. Αιγαίου (Kühnelt 1965), Δωδεκάνησα (Gridelli 1929, Mandl 1961, Ardoin 1976, Liebegott 1982,

Lo Cascio & Scupola 2003, Trichas *et al.* 2008).

Χωρότυπος: Ανατολικο-Μεσογειακό (ΕΜΕ).

Συλλογή: Σάμος.

Ομοιογένεια *Tentyriini* Eschscholtz 1831

2.5. Γένος *Tentyria* Latreille 1802

2.5.1. *Tentyria (s. str.) cylindrica* Solier 1835



Μέγεθος: 12-17 χιλ.

Κατανομή: Ν. Τουρκία (Tezcan *et al.* 2004a), Κύπρος (Schawaller 1978, Grimm 1991), Συρία (Gebien 1936).

Χωρότυπος: Συρο-Παλαιστινιακό ενδημικό (SYPA).

Συλλογή: Κύπρος.

2.5.2. *Tentyria (s. str.) rotundata orbicollis* Solier 1835



Μέγεθος: 17-20 χιλ.

Κατανομή: Ενδημικό υποείδος της ηπειρωτικής (Στ. Ελλάδα, Πελοπόννησος) (Koch 1948, Kühnelt 1965) και νησιωτικής (Κυκλάδες, Κύθηρα, Πρασονήσι, Αντικύθηρα) Ελλάδας (Koch 1948, Kühnelt 1965, Τριχάς 1996). Το είδος *T. rotundata* εκτός των παραπάνω περιοχών εξαπλώνεται ευρύτερα στην Ελλάδα (Θεσσαλία, Μακεδονία, Θράκη, Θάσος, Χίος, Δωδεκάνησα, νησιά Ιονίου, Κρήτη) (Picka 1983, Fattorini *et al.* 1999, Lo Cascio & Scupola 2003), τη ΝΔ Βουλγαρία (Kaszab 1967, Picka 1983), τη Μ. Ασία και την Ανατολία (Ferrer & Soldati 1999, Tezcan *et al.* 2004a, Löbl & Smetana 2008).

Χωρότυπος: Ανατολικομεσογειακό-Ελληνικό ενδημικό (EME-GRE*).

Συλλογή: Αττική.

Στοιχεία οικολογίας: Ευρυτοπικό, αμμόφιλο είδος, ζει κάτω από πέτρες σε ξηρές περιοχές (Dajoz 1987, Schawaller 1996).

2.5. Γένος *Dailognatha* Eschscholtz 1829

2.5.1. *Dailognatha quadricollis obtusangula* Reitter 1896



Μέγεθος: 10-13 χιλ.

Κατανομή: Ενδημικό υποείδος των νησιών του Αιγαίου (Κυκλάδες, Δωδεκάνησα, Σάμος, Λέσβος) (Kühnelt 1965, Fattorini *et al.* 1999, Lo Cascio & Scupola 2003). Το είδος *D. quadricollis* εκτός των παραπάνω περιοχών εξαπλώνεται ευρύτερα στην Ελλάδα (Θεσσαλία, Ήπειρος, Πελοπόννησος, Σποράδες, Κρήτη, Κέρκυρα) (Kühnelt 1965, Fattorini *et al.* 1999), τα Ν. Βαλκάνια (Picka 1983, Fattorini *et al.* 1999), το Λίβανο (Löbl & Smetana 2008) και την Τουρκία (Ferrer & Soldati 1999, Tezcan *et al.* 2004a).

Χωρότυπος: Ανατολικομεσογειακό-Αιγαϊκό ενδημικό (EME-AEGE*).

Συλλογή: Νάξος.

Στοιχεία οικολογίας: *D. quadricollis*: Ευρυτοπικό, αμμόφιλο είδος, ζει κάτω από πέτρες σε ξηρές περιοχές (Dajoz 1987, Schawaller 1996).

2.5.2. *Dailognatha quadricollis rugata* Solier 1835



Μέγεθος: 11-13,5 χιλ.

Κατανομή: Ενδημικό υποείδος της Κρήτης (Picka 1984).

Χωρότυπος: Ανατολικομεσογειακό-Κρητικό ενδημικό (EME-CRET).

Συλλογή: Κρήτη.

2.5.3. *Dailognatha quadricollis samosana* Koch 1948



Μέγεθος: 9-15 χιλ.

Κατανομή: Ενδημικό υποείδος της Σάμου (Koch 1948, Kühnelt 1965).

Χωρότυπος: Ανατολικομεσογειακό-Αιγαϊκό ενδημικό (EME-AEGE*).

Συλλογή: Σάμος.

Υποοικογένεια **Tenebrioninae** Latreille 1802

Ομοιογένεια **Alphitobiini** Reitter 1917

2.6. Γένος **Alphitobius** Stephens 1829

2.6.1. *Alphitobius diaperinus* (Panzer 1797)



Μέγεθος: 6 χιλ.

Κατανομή: Υποκοσμοπολιτικό (Misfud & Scupola 1998). Κύπρος (Georghiou 1977).

Χωρότυπος: Υπο-Κοσμοπολιτικό (SCO).

Συλλογή: Κύπρος.

Στοιχεία οικολογίας: Γενικά είναι στρωμόβιο, αλλά συναντάται και σε σπηλιές με νυχτερίδες, σε φωλιές πουλιών και καλλιέργειες (κυρίως σιτηρών). Λόγω της τροπικής του προέλευσης συναντάται αρκετά συχνά σε ζεστές και υγρές περιοχές (Francisco & do Prado 2001). Είναι σαρκοφάγο και ικανότατο στην κατασκευή λαγουμιών στη στρωμνή (Falomo 1986, Hosen *et al.* 2004).

Ομοιογένεια **Helopini** Latreille 1802

2.8. Γένος **Raiboscelis** Allard 1876

2.8.1. *Raiboscelis azureus obliteratus* Allard 1878



Μέγεθος: 12-18 χιλ.

Κατανομή: Ενδημικό υποείδος της ηπειρωτικής (Στ. Ελλάδα, Πελοπόννησος) και νησιωτικής (Κυκλάδες, Σκύρος, Σιόπελος, Αστυπάλαια) Ελλάδας (Kühnelt 1965, Trichas *et al.* 2008). Σύμφωνα με τους Aliquò *et al.* (2006), το είδος *R. azureus* εξαπλώνεται, εκτός της Ελλάδας, στην Τουρκία, την Αλβανία και την Ιταλία (νησιά Tremiti στην Αδριατική).

Χωρότυπος: Ανατολικομεσογειακο-Ελληνικό ενδημικό (EME-GRE*).

Συλλογή: Αττική, Νάξος.

2.8.2. *Raiboscelis coelestinus coelestinus* (Waltl 1838)



Μέγεθος: 12-17 χιλ.

Κατανομή: Μικρά Ασία (Tezcan *et al.* 2004b), Ν. Τουρκία (Ferrer & Soldati 1999), Κυκλάδες, Δωδεκάνησα, νησιά Α. Αιγαίου (Koch 1948, Fattorini *et al.* 1999, Trichas *et al.* 2008).

Χωρότυπος: Ανατολικομεσογειακο-Ανατολικό ενδημικό (EME-ANAT).

Συλλογή: Σάμος.

2.8.3. *Raiboscelis corvinus* (Waltl, 1838)



Μέγεθος: 12-17 χιλ.

Κατανομή: Ενδημικό είδος της Κρήτης, με έντονη διαφοροποίηση στους ορεινούς όγκους και τα δορυφορικά νησιά της Κρήτης (Picka 1984).

Χωρότυπος: Ανατολικομεσογειακο-Κρητικό ενδημικό (EME-CRET).

Συλλογή: Κρήτη.

2.8.4. *Raiboscelis cypricus* Allard 1876



Μέγεθος: 14 χιλ.

Κατανομή: Ενδημικό είδος της Κύπρου (Grimm 1991).

Χωρότυπος: Κυπριακό ενδημικό (CYPR).

Συλλογή: Κύπρος.

2.9. Γένος *Probatiscus* Seidlitz 1891

2.9.1. *Probatiscus (Pelorinus) lacertosus* Küster 1845



Μέγεθος: 13,5 χιλ.

Κατανομή: Βουλγαρία, Ελλάδα, Π.Γ.Δ.Μ., Τουρκία (Löbl & Smetana 2008).

Χωρότυπος: Βαλκανικό ενδημικό (BAL*).

Συλλογή: Νάξος.

Σημειώσεις: Αυτή είναι η πρώτη αναφορά του είδους από τη Νάξο.

Ομοιογένεια **Scaurini** Billberg 1820

2.7. Γένος *Cephalostenus* Solier 1838

2.7.1. *Cephalostenus alziari* Grimm 1991



Μέγεθος: 13,5-16 χιλ.

Κατανομή: Ενδημικό είδος της Κύπρου (Grimm 1991).

Χωρότυπος: Κυπριακό ενδημικό (CYPR).

Συλλογή: Κύπρος.

2.7.2. *Cephalostenus orbicollis* (Ménétriès 1836)



Μέγεθος: 12-17 χιλ.

Κατανομή: Μικρά Ασία (Tezcan *et al.* 2004b), Ελλάδα, Ανατολία, Συρία (Gridelli 1929, Schuster 1936, Koch, 1948), Βουλγαρία (Picka 1983). Στην Ελλάδα το είδος έχει αναφερθεί στην Εύβοια (Dajoz 1976), την Αττική (Liberto & Leo 2006), τις Κυκλάδες (Koch 1948, Kühnelt 1965), τα Δωδεκάνησα (Koch 1935, 1948, Liebegott 1982), τη Λέσβο (Kühnelt 1965), την Κρήτη (Koch 1948, Τριχάς 1996) και τη Θάσο (Fattorini *et al.* 1999).

Χωρότυπος: Ανατολικο-Μεσογειακό (EME).

Συλλογή: Αττική, Νάξος.

Στοιχεία οικολογίας: Ζει κάτω από πέτρες, άφθονο στα μεσογειακά μακί (Dajoz 1987).

Ομοιογένεια **Pedinini** Eschscholtz 1829

Υφομοιογένεια **Dendarina** Seidlitz 1889

2.10. Γένος *Dendarus* Latreille 1829

2.10.1. *Dendarus foraminosus* (Küster 1851)



Μέγεθος: 10-11 χιλ.

Κατανομή: Ενδημικό είδος της κεντρικής Κρήτης (Chatzimanolis *et al.* 2002, Trichas 2008).

Χωρότυπος: Κρητικό ενδημικό (CRET).

Συλλογή: Κρήτη.

2.10.2. *Dendarus messeniensis* (Brullé 1832)



Μέγεθος: 10-12 χιλ.

Κατανομή: Ν. Βαλκάνια (Trichas 2008) και Μικρά Ασία (Ferrer & Soldati 1999, Tezcan *et al.* 2004b). Στην Ελλάδα αναφέρεται σε ολόκληρη την ηπειρωτική χώρα, τις Σποράδες, τις Κυκλάδες, τη Σαμοθράκη (Kühnelt 1965, Schawaller 1996, Fattorini *et al.* 1999, Trichas 2008), τη Θάσο (Ardoin 1976), τα νησιά του Ιονίου (Kaszab 1967), τη Λήμνο, τη Λέσβο και την Κάλυμνο (Trichas 2008).

Χωρότυπος: Ανατολικο-Μεσογειακό (EME).

Συλλογή: Αττική.

Στοιχεία οικολογίας: Γεώφιλο και αμμόφιλο είδος, ζει κάτω από πέτρες, άφθονο σε ξηρές περιοχές στα παράλια και την ενδοχώρα (Dajoz 1987, Schawaller 1996).

2.10.3. *Dendarus orientalis* Seidlitz 1893



Μέγεθος: 8-11 χιλ.

Κατανομή: Κύπρος, Συρία (Grimm 1991).

Χωρότυπος: Συροπαλαιστινιακό ενδημικό (SYPA).

Συλλογή: Κύπρος.

2.10.4. *Dendarus sinuatus* (Mulsant & Rey 1854)



Μέγεθος: 14-17 χιλ.

Κατανομή: Ενδημικό είδος των Κυκλάδων (Kühnelt 1965, Chatzimanolis *et al.* 2002, Trichas 2008).

Χωρότυπος: Αιγαϊκό ενδημικό (AEGE*).

Συλλογή: Νάξος.

2.10.5. *Dendarus stygius stygius* (Waltl 1838)



Μέγεθος: 14-16 χιλ.

Κατανομή: Ιακάρια, Σάμος (Kühnelt 1965), Κάλυμνος (Trichas 2008), Μικρά Ασία (Ferrer & Soldati 1999, Tezcan *et al.* 2004b).

Χωρότυπος: Δυτικοανατολικό ενδημικό (ANAW).

Συλλογή: Σάμος.

Υφομοιογένεια **Pedinina** Eschscholtz 1829

2.11. Γένος *Pedinus* Latreille 1796

2.11.1. *Pedinus (Pedinulus) oblongus* Mulsant & Rey 1853



Μέγεθος: 11,5 χιλ.

Κατανομή: ΝΔ Βουλγαρία (Picka 1983), Αλβανία (Löbl & Smetana 2008), Ελλάδα (Ηπειρος, Κέρκυρα, Μακεδονία, Αττική, Θεσσαλία, Σκόπελος, Πελοπόννησος) (Kühnelt 1965).

Χωρότυπος: Βαλκανικό (BAL*).

Συλλογή: Αττική.

2.11.2. *Pedinus (Pedinulus) quadratus* Brullé 1832



Μέγεθος: 9-10 χιλ.

Κατανομή: Αλβανία, Ελλάδα (Koch 1948, Kühnelt 1965, Moragues 1989), Κροατία (Löbl & Smetana 2008), Μικρά Ασία (Tezcan *et al.* 2004b). Στην Ελλάδα αναφέρεται στην Ήπειρο, τα νησιά του Ιονίου, την Αττική, τη Θεσσαλία, τη Βοιωτία, την Πελοπόννησο, τις Κυκλάδες, νησιά των Σποράδων και του Α. Αιγαίου (Kühnelt 1965).

Χωρότυπος: Βαλκανικό (BAL*).

Συλλογή: Νάξος.

Ομοιογένεια **Opatrini** Brullé 1832

Υφομοιογένεια **Opatrina** Brullé 1832

2.10. Γένος *Opatroides* Brullé 1832

2.10.1. *Opatroides punctulatus punctulatus* Brullé 1832

Μέγεθος: 8-8,5 χιλ.

Κατανομή: Ακτές της Μεσογείου (Ferrer 2005). Η κατανομή του είδους *O. punctulatus* περιλαμβάνει την Ανατολία, τη Μέση Ανατολή, τον Καύκασο, την Κ. Ασία, την Κύπρο, τη



χερσόνησο του Σινά και τη Β., Κ. & Δ. Αφρική (Νίγηρας, Μπουρκίνα Φάσο, Μαυριτανία, Σουδάν, Ερυθραία) (Kaszab 1982, Grimm 1991, Chikatunov *et al.* 1997, Lillig & Pavníček 2003, Ferrer 2005, Αλιβού *et al.* 2006). Στην Ελλάδα αναφέρεται στην Αττική, το Μεσολόγγι, την Πελοπόννησο, τις Κυκλάδες (Kühnelt 1965), τα Δωδεκάνησα (Kühnelt 1965, Liebegott 1982), την Κρήτη (Koch 1948), τα Κύθηρα, τα Αντικύθηρα (Γριχάς 1996) και τη Σάμο (Fattorini *et al.* 1999).

Χωρότυπος: Αφροτροπικο-Ινδο-Μεσογειακό (ΑΙΜ).

Συλλογή: Κρήτη, Νάξος.

Στοιχεία οικολογίας: Ξηρόφιλο είδος. Συναντάται σε χαλάσματα, κοντά σε φωλιές μυρμηγκιών, κάτω από πέτρες και μερικές φορές κάτω από το φλοιό των δέντρων (Αλιβού *et al.* 2006).

2.10. Γένος *Scleron* Hope 1840

2.10.1. *Scleron multistriatum* (Forskål 1775)



Μέγεθος: 7 χιλ.

Κατανομή: Ν. Ρωσία, Ήταλία, Ελλάδα, Τουρκία, Μάλτα, Λιβύη, Αίγυπτος, Συρία (Αλιβού *et al.* 2006), Ισραήλ (Löbl & Smetana 2008). Στην Ελλάδα έχει αναφερθεί στην Αττική, την Πελοπόννησο, τη Δ. Κρήτη, τη Ζάκυνθο, τη Σύρο, τη Σαντορίνη, τη Νάξο (Kühnelt 1965) και την Κω (Fattorini *et al.* 1999).

Χωρότυπος: Ανατολικο-Μεσογειακό (ΕΜΕ).

Συλλογή: Κρήτη.

Στοιχεία οικολογίας: Συναντάται κάτω από πέτρες και κάτω από το φλοιό των δέντρων (Αλιβού *et al.* 2006).

2.10. Γένος *Polycologastridium* Reichardt 1936

2.10.1. *Polycologastridium sexcostatum* (Motschulsky 1858)



Μέγεθος: 5 χιλ.

Κατανομή: Αλβανία, Ελλάδα (Κρήτη, Αστυπάλαια, Νίσυρος, Ρόδος), Τουρκία, Συρία (Marcuzzi 1985, Fattorini *et al.* 1999, Tezcan *et al.* 2004b, Trichas *et al.* 2008, Löbl & Smetana 2008).

Χωρότυπος: Ανατολικο-Μεσογειακό (ΕΜΕ).

Συλλογή: Κρήτη.

Υποοικογένεια **Alleculinae** Laporte 1840

Ομοιογένεια **Cteniopodini** Solier 1835

2.11. Γένος Podonta Solier 1835

2.11.1. Podonta aubei Mulsant 1856



Μέγεθος: 9 χιλ.

Κατανομή: ενδημικό είδος της Ελλάδας (Löbl & Smetana 2008).

Χωρότυπος: Ελληνικό ενδημικό (GRE*).

Συλλογή: Αττική.

Υποοικογένεια **Diaperinae** Latreille 1802

Ομοιογένεια **Crypticini** Brullé 1832

2.12. Γένος Crypticus Latreille 1817

2.12.1. Crypticus (s. str.) gibbulus (Quensel 1806)



Μέγεθος: 7-8 χιλ.

Κατανομή: Ιβηρική χερσόνησος, Βαλεαρίδες νήσοι, Κορσική, Σαρδηνία, Σικελία, ηπειρωτική Ιταλία, Μάλτα, Μαρόκο, Αλγερία, Τυνησία, Κύπρος, Ισραήλ, Ιορδανία, Συρία (Español 1950, Grimm 1991, Chikatunov *et al.* 1997, Aliquò *et al.* 2006, Löbl & Smetana 2008).

Χωρότυπος: Μεσογειακό (MED).

Συλλογή: Κύπρος.

Συνολικά, τα περισσότερα γένη και είδη Carabidae βρέθηκαν στη Σάμο και αντίστοιχα για τα Tenebrionidae στην Αττική και την Κύπρο (Πίνακας 4.4).

Πίνακας 4.4. Ο συνολικός αριθμός γενών και ειδών ανά οικογένεια που συνελήφθησαν σε κάθε σταθμό.

		Κρήτη	Αττική	Νάξος	Κύπρος	Σάμος
Carabidae	Γένη	6	5	8	9	10
	Είδη	6	7	10	11	12
Tenebrionidae	Γένη	7	10	7	10	5
	Είδη	7	10	7	10	5

Πίνακας 4.5. Συγκεντρωτικός πίνακας των 32 τάξων Carabidae που συνελήφθησαν στους πέντε σταθμούς μελέτης. Με γκριζο φόντο φαίνονται οι συλλήψεις που αποτελούν νέες αναφορές (δύο στη Νάξο και 10 στη Σάμο).

	Κρήτη	Αττική	Νάξος	Κύπρος	Σάμος
<i>Acinopus picipes</i>				+	+
<i>Calathus korax</i>		+			
<i>Calathus fuscipes</i>			+		+
<i>Calathus longicollis</i>				+	
<i>Calathus mollis</i>			+		
<i>Calathus reflexus</i>				+	
<i>Carabus banoni</i>	+				
<i>Carabus coriaceus cerisyi</i>		+	+		+
<i>Carabus graecus graecus</i>		+			+
<i>Carabus preslii preslii</i>		+			
<i>Carabus trojanus</i>			+		+
<i>Cymindis adusta</i>				+	
<i>Cymindis axillaris</i>				+	+
<i>Cymindis naxiana</i>			+		
<i>Ditomus calydonius</i>	+		+		
<i>Dixus eremita</i>	+				+
<i>Laemostenus cordicollis</i>				+	
<i>Laemostenus cimmerius</i>		+			
<i>Laemostenus conspicuus</i>					+
<i>Lebia cyanocephala</i>	+				
<i>Licinus aegyptiacus</i>	+				
<i>Licinus silphoides</i>		+	+		
<i>Notiophilus danieli</i>				+	
<i>Olisthopus glabricollis</i>			+	+	
<i>Ophonus subquadratus</i>			+		+
<i>Platyderus cypricus</i>				+	
<i>Platyderus atticus</i>		+			
<i>Platyderus jedlickai</i>	+		+		+
<i>Syntomus fuscomaculatus</i>				+	
<i>Trechus saulcyanus</i>				+	
<i>Trechus quadristriatus</i>					+
<i>Zabrus cf asiaticus</i>					+

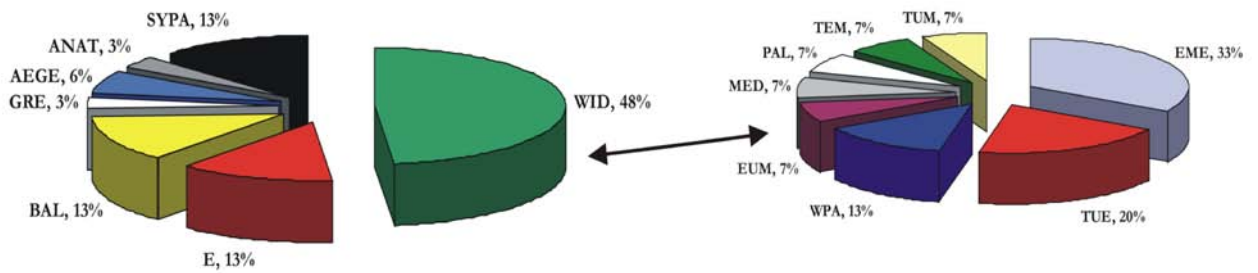
Οι νέες αναφορές για την επιστήμη ήταν συνολικά 12 για τα Carabidae, 2 στη Νάξο και 11 στη Σάμο, αν το είδος του γένους *Zabrus* είναι όντως το *Z. asiaticus* (Πίνακας 4.5). Η μοναδική νέα αναφορά για τα Tenebrionidae ήταν στη Νάξο (*Probatiscus lacertosus*, Πίνακας 4.6).

Πίνακας 4.6. Συγκεντρωτικός πίνακας των 33 τάξων Tenebrionidae που συνελήφθησαν στους πέντε σταθμούς μελέτης. Με γκριζο φόντο φαίνεται η μοναδική νέα αναφορά (*Probaticus lacertosus* στη Νάξο).

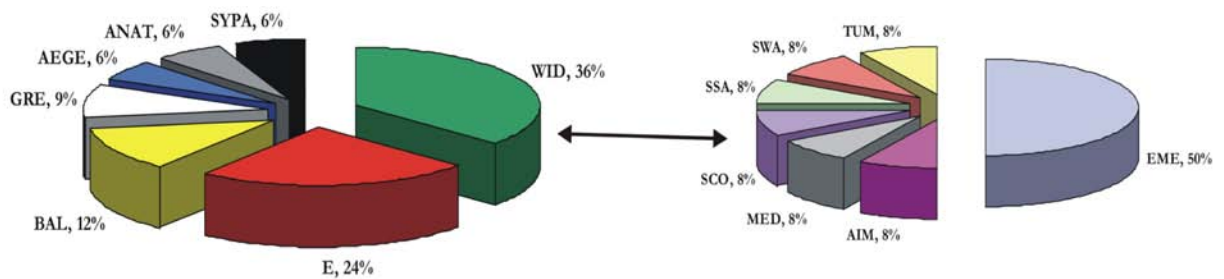
	Κρήτη	Αττική	Νάξος	Κύπρος	Σάμος
<i>Adelostoma sulcatum</i>				+	
<i>Alphitobius diaperinus</i>				+	
<i>Cephalostenus alziari</i>				+	
<i>Cephalostenus orbicollis</i>		+	+		
<i>Crypticus gibbulus</i>				+	
<i>Dailognatha quadricollis obtusangula</i>			+		
<i>Dailognatha quadricollis rugata</i>	+				
<i>Dailognatha quadricollis samosana</i>					+
<i>Dendarus foraminosus</i>	+				
<i>Dendarus messenius</i>		+			
<i>Dendarus orientalis</i>				+	
<i>Dendarus sinuatus</i>			+		
<i>Dendarus stygius stygius</i>					+
<i>Haemerophygus graecus</i>		+			
<i>Opatroides punctulatus punctulatus</i>	+		+		
<i>Pachyscelis villosa</i>					+
<i>Pedinus oblongus</i>		+			
<i>Pedinus quadratus</i>			+		
<i>Phymatitris quadricollis</i>		+			+
<i>Pimelia bajula solieri</i>				+	
<i>Podonta aubei</i>		+			
<i>Polycoelogastridium sexcostatum</i>	+				
<i>Probaticus lacertosus</i>			+		
<i>Raiboscelis azureus obliteratus</i>		+	+		
<i>Raiboscelis coelestinus</i>					+
<i>Raiboscelis corvinus</i>	+				
<i>Raiboscelis cyprius</i>				+	
<i>Scleron multistriatum</i>	+				
<i>Stenosis orientalis</i>		+			
<i>Stenosis sulcata</i>				+	
<i>Tentyria cylindrica</i>				+	
<i>Tentyria rotundata orbicollis</i>		+			
<i>Zophosis punctata punctata</i>	+	+		+	

4.3.3 Πρότυπα κατανομής

Με βάση τους χωροτυπικούς χαρακτηρισμούς που δόθηκαν παραπάνω (§4.3.2), τα είδη των οικογενειών Carabidae και Tenebrionidae ομαδοποιήθηκαν σε γενικές κατηγορίες (σχήματα 4.1 και 4.2 αντίστοιχα). Τα είδη με ευρεία κατανομή (WID) ομαδοποιήθηκαν και διαχωρίστηκαν από τα είδη με πιο περιορισμένη κατανομή.



Σχήμα 4.1. Ποσοστιαία σύνθεση των κατανομών του συνόλου των ειδών Carabidae που βρέθηκαν στους πέντε σταθμούς μελέτης. WID: ευρεία κατανομή, E: ενδημικά είδη, BAL: βαλκανικά, ANAT: ανατολικά, SYPA: συροπαλαιστινιακά, GRE: ελληνικά ενδημικά, AEGE: αιγαϊικά ενδημικά. Τα είδη με ευρεία κατανομή (WID) υπομαδοποιήθηκαν με βάση τον ακριβή τους χωρότυπο (διάγραμμα δεξιά).



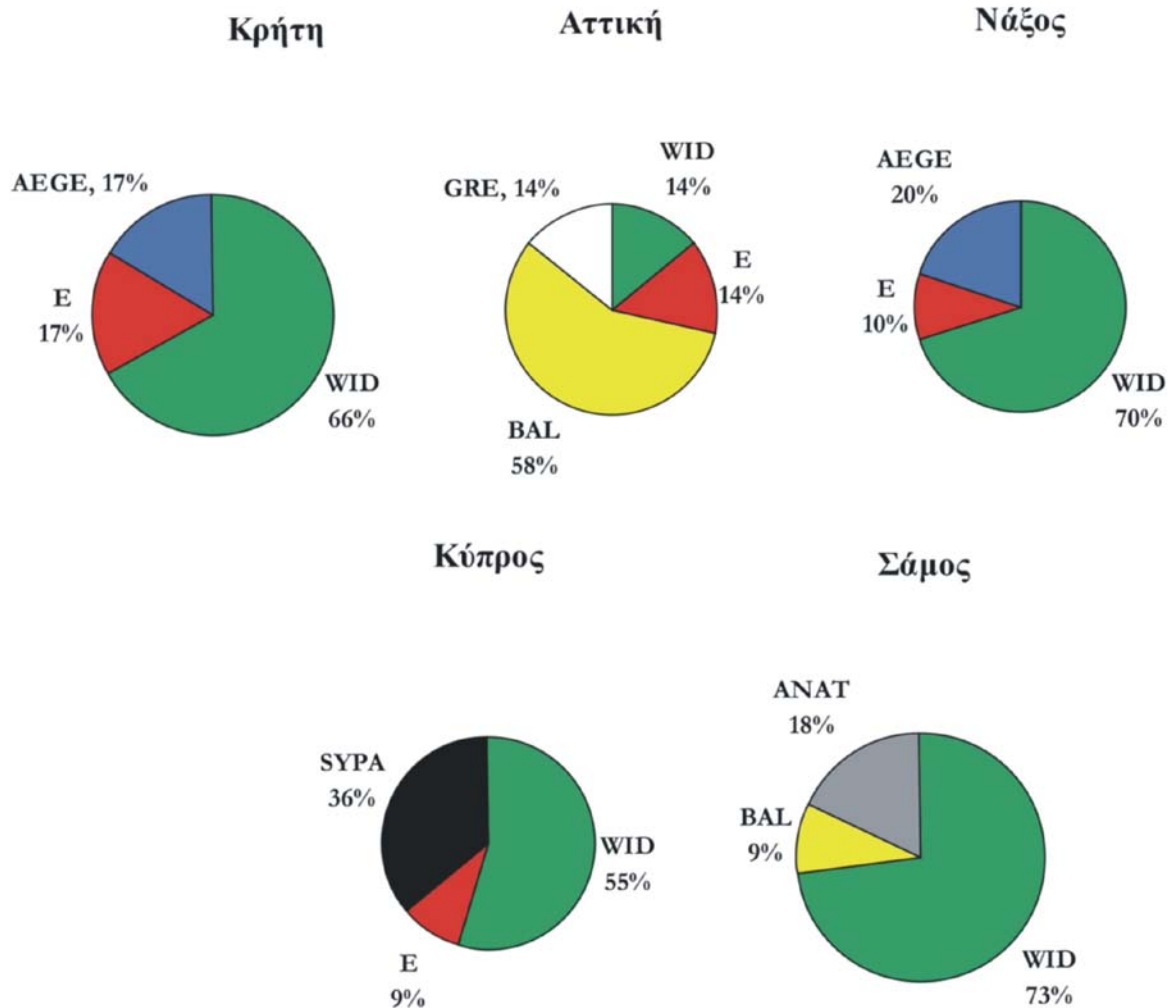
Σχήμα 4.2. Ποσοστιαία σύνθεση των κατανομών του συνόλου των ειδών Tenebrionidae που βρέθηκαν στους πέντε σταθμούς μελέτης. SWA: νοτιοδυτικοασιατικά. Οι υπόλοιποι χωρότυποι αναφέρονται στο σχήμα 4.1.

Από τα παραπάνω σχήματα γίνονται σαφείς οι διαφορές μεταξύ των δύο οικογενειών. Ειδικότερα, τα ενδημικά Tenebrionidae (E) είναι ποσοστιαία σχεδόν διπλάσια από τα αντίστοιχα ενδημικά Carabidae και τα είδη με ευρεία κατανομή (WID) είναι ποσοστιαία πολύ περισσότερα στα Carabidae. Ωστόσο, η ποσοστιαία σύνθεση των ειδών με ευρεία κατανομή φαίνεται πως σε γενικές γραμμές είναι παρόμοια στις δύο οικογένειες, με τα ανατολικο-μεσογειακά είδη (EME) να αποτελούν την πλειονότητα.

Πραγματοποιώντας την ίδια ομαδοποίηση ξεχωριστά για κάθε δειγματοληπτικό σταθμό, προέκυψαν τα διαγράμματα των σχημάτων 4.3 (Carabidae) και 4.4 (Tenebrionidae).

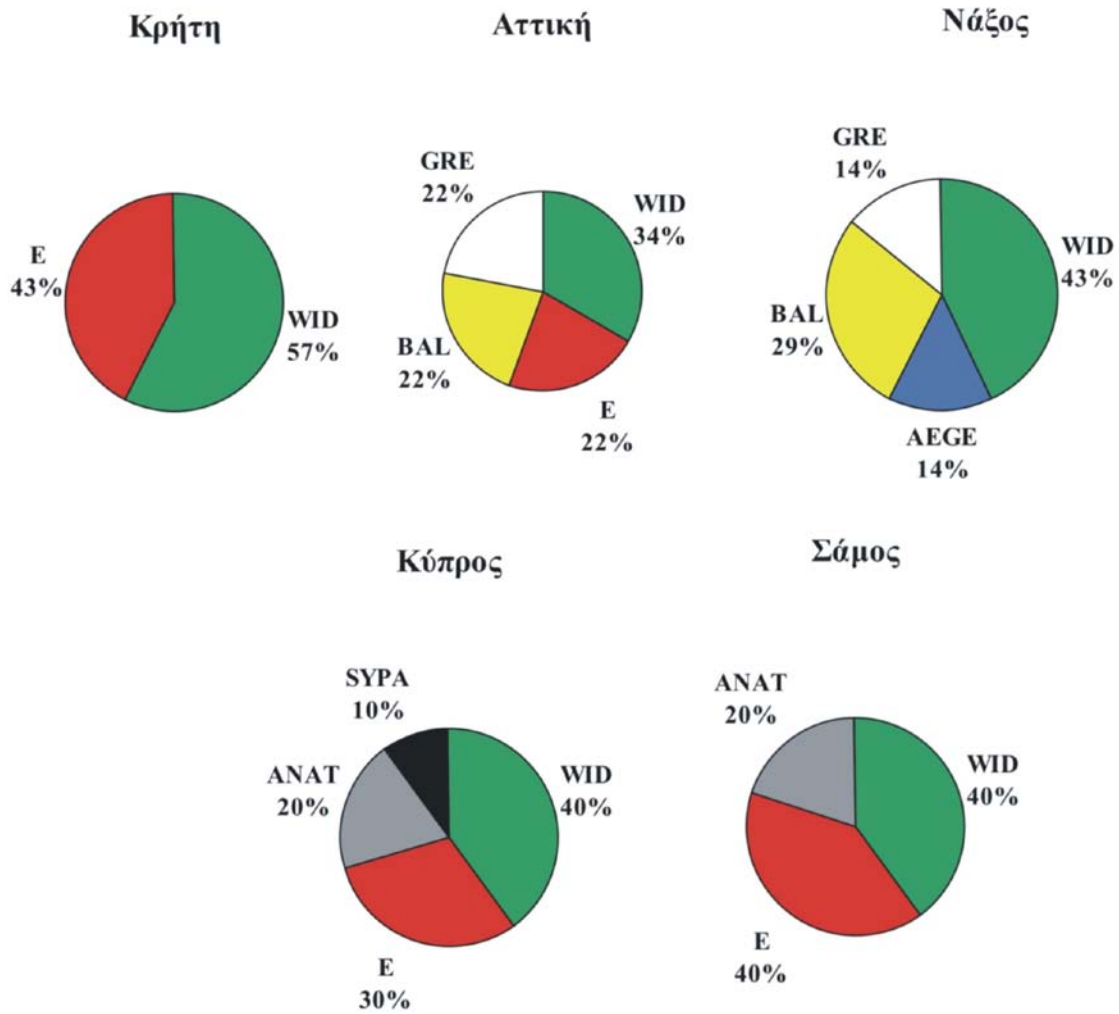
Από το σχήμα 4.3 φαίνεται ότι η συνολική εικόνα του σχήματος 4.1 δεν αντιπροσωπεύει επί μέρους τους πέντε σταθμούς μελέτης. Πιο συγκεκριμένα, το βαλκανικό

στοιχείο (BAL) για το σύνολο των Carabidae (Σχήμα 4.1) οφείλεται κυρίως στο σταθμό της Αττικής, όπου τα είδη με βαλκανικό χωρότυπο είναι κυρίαρχα (58%). Αντίστοιχα, το Συρο-παλαιστινιακό (SYPA) στοιχείο οφείλεται κυρίως στο σταθμό της Κύπρου (36%) και το ανατολιακό (ANAT) στο σταθμό της Σάμου (18%).



Σχήμα 4.3. Ποσοστιαία σύνθεση των κατανομών των ειδών Carabidae στους πέντε σταθμούς μελέτης.

Από τα διαγράμματα του σχήματος 4.4 προκύπτει ότι το βαλκανικό στοιχείο (BAL) του σχήματος 4.2 οφείλονταν στο σταθμό της Αττικής και της Νάξου, ενώ το ανατολιακό (ANAT) και το Συρο-παλαιστινιακό (SYPA) οφείλονταν στο σταθμό της Κύπρου. Το ενδημικό στοιχείο (E) είναι εμφανώς εντονότερο σε σύγκριση με τα αντίστοιχα διαγράμματα για τα Carabidae (σχήμα 4.3).

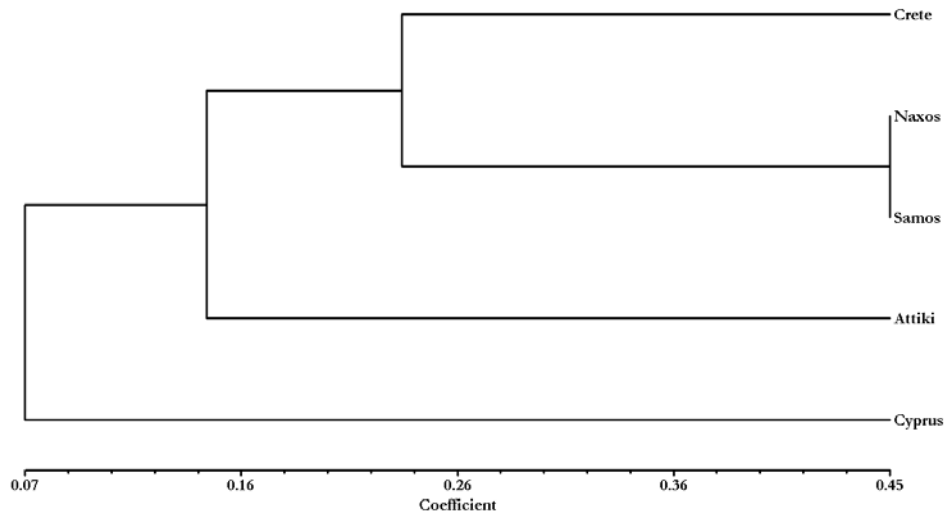


Σχήμα 4.4. Ποσοστιαία σύνθεση των κατανομών των ειδών Tenebrionidae στους πέντε σταθμούς μελέτης.

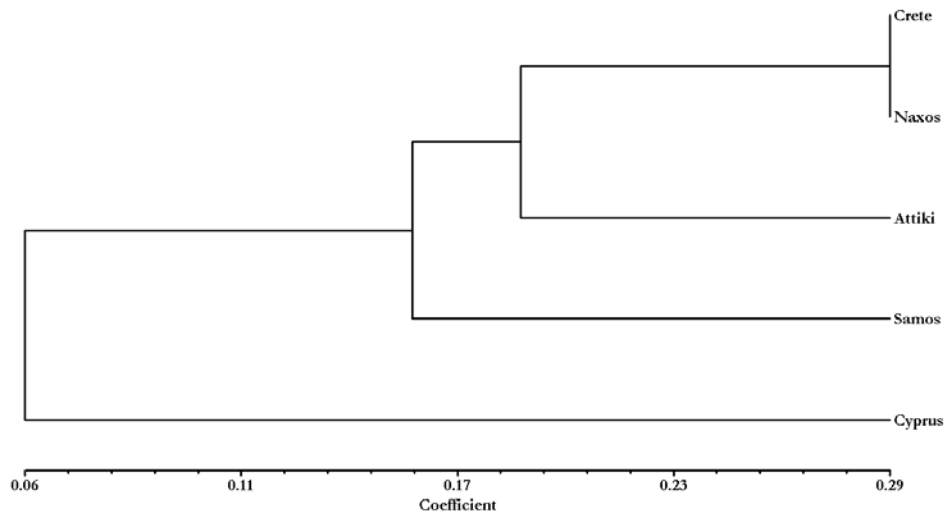
4.3.4 Πανιδική ομοιότητα των περιοχών μελέτης

Στο επίπεδο ειδούς, τα δενδρογράμματα με τον υψηλότερο συνφαινετικό συντελεστή συσχέτισης προέκυψαν με το δείκτη DICE, τόσο για τα Carabidae (Σχήμα 4.5), όσο και για τα Tenebrionidae (Σχήμα 4.6).

Όπως φαίνεται στο σχήμα 4.5 για τα Carabidae, οι ομαδοποιήσεις γίνονται σε πολύ χαμηλό επίπεδο (0,07) και μόλις στο 0,16 ομαδοποιείται η Αττική με τους υπόλοιπους σταθμούς εκτός της Κύπρου. Η πιο ισχυρή ομαδοποίηση είναι αυτή μεταξύ της Νάξου και της Σάμου, αλλά επίσης σε χαμηλό επίπεδο (0,47).



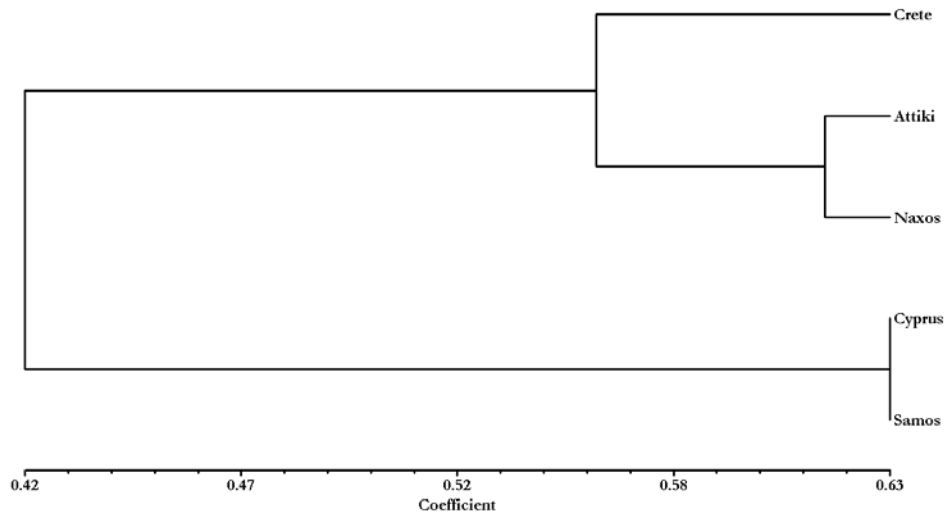
Σχήμα 4.5. Δενδρογράμμα των πέντε περιοχών μελέτης για τα Carabidae σε επίπεδο είδους με βάση το δείκτη DICE.



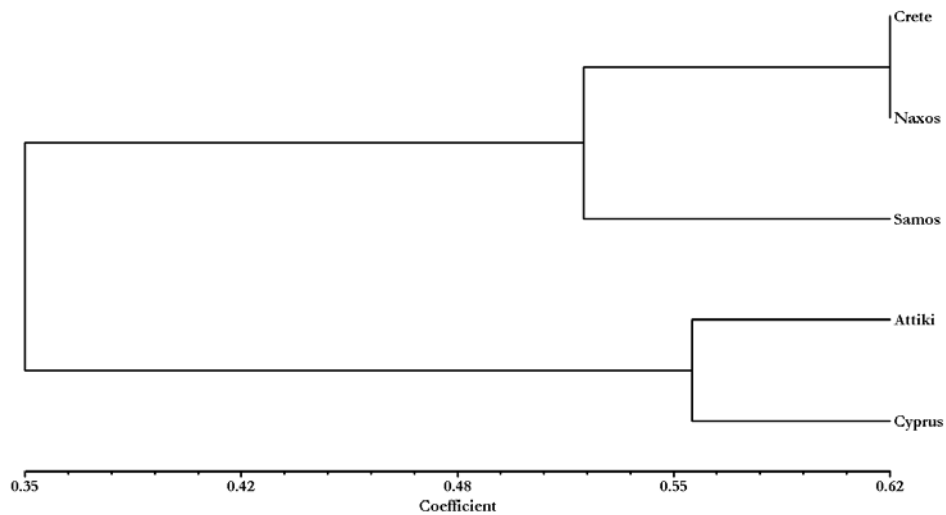
Σχήμα 4.6. Δενδρογράμμα των πέντε περιοχών μελέτης για τα Tenebrionidae σε επίπεδο είδους με βάση το δείκτη DICE.

Αντίστοιχα για τα Tenebrionidae, η ομαδοποίηση έγινε επίσης σε πολύ χαμηλό επίπεδο (0,06) και ο πρώτος σταθμός που διαφοροποιείται είναι η Κύπρος, όπως και για τα Carabidae. Η πιο ισχυρή ομαδοποίηση είναι αυτή μεταξύ της Νάξου και της Κρήτης, αλλά σε πολύ χαμηλό επίπεδο (0,29).

Σε επίπεδο γένους, οι ομαδοποιήσεις τόσο για τα Carabidae (Σχήμα 4.7) όσο και για τα Tenebrionidae (Σχήμα 4.8) πραγματοποιήθηκαν, όπως αναμένονταν, σε σαφώς υψηλότερο επίπεδο σε σχέση με αυτές στα σχήματα 4.5 και 4.6.



Σχήμα 4.7. Δενδρογράμμα των πέντε περιοχών μελέτης για τα Carabidae σε επίπεδο γένους με βάση το δείκτη DICE.



Σχήμα 4.8. Δενδρογράμμα των πέντε περιοχών μελέτης για τα Tenebrionidae σε επίπεδο γένους με βάση το δείκτη DICE.

Ένα ακόμη ενδιαφέρον στοιχείο που προκύπτει συγκρίνοντας τα αντίστοιχα δενδρογράμματα για κάθε οικογένεια ξεχωριστά είναι ότι οι ομαδοποιήσεις σε επίπεδο γένους είναι διαφορετικές από τις αντίστοιχες σε επίπεδο είδους. Συγκεκριμένα, στα Carabidae ομαδοποιείται ισχυρά η Νάξος με την Αττική (Σχήμα 4.7) και όχι με τη Σάμο (Σχήμα 4.5) και ακόμα πιο ισχυρά η Κύπρος με τη Σάμο (0,63 - Σχήμα 4.7), ενώ σε επίπεδο είδους η Κύπρος ήταν αρκετά διαφορετική σε σύγκριση με τις υπόλοιπες τέσσερις περιοχές μελέτης (Σχήμα 4.5). Αντίστοιχα, για τα Tenebrionidae η ισχυρότερη ομαδοποίηση σε επίπεδο γένους ήταν αυτή που είχε προκύψει και σε επίπεδο είδους, μεταξύ Κρήτης και Νάξου (0,62).

Η διαφορά είναι ότι σε επίπεδο γένους η Αττική και η Κύπρος ομαδοποιούνται ισχυρά (0,55) και διαφοροποιούνται από τον κλάδο των υπόλοιπων τριών περιοχών (0,35) (Σχήμα 4.8).

4.4 Συζήτηση

Το πιο χαρακτηριστικό στοιχείο της μελέτης σε πανιδικό επίπεδο είναι ο μικρός αριθμός ειδών που συνελήφθησαν, συνολικά και ανά σταθμό και στις δύο υπό μελέτη οικογένειες. Το αποτέλεσμα αυτό ήταν μάλλον αναμενόμενο, καθώς η κολεοπτεροπανιδική πνία περιοχών με μακία βλάστηση καταγράφηκε για την περιοχή του Νοτίου Αιγαίου από τον Τριχά (1996). Πιο συγκεκριμένα, ο αριθμός ειδών σε μακί σε σύγκριση με τα φρύγανα ήταν υποτριπλάσιος για τα Carabidae και 4,5 φορές μικρότερος για τα Tenebrionidae. Ο ίδιος (Τριχάς 1996) κατέληξε στο ότι οι περιοχές με μακί ήταν κατά προσέγγιση το ίδιο πλούσιες σε είδη Carabidae και Tenebrionidae με γενικά φτωχές πανιδικά περιοχές, όπως τα πευκοδάση και οι υποαλπικές περιοχές.

Με βάση τα πανιδικά ευρήματα της μελέτης, είναι προφανές ότι η πανίδα των Tenebrionidae είναι πολύ καλύτερα μελετημένη σε σύγκριση με τα Carabidae. Η μοναδική νέα αναφορά για την επιστήμη που προέκυψε από την παρούσα μελέτη είναι η παρουσία του είδους *Probatiscus lacertosus* στη Νάξο. Αντίθετα, η πανίδα των Carabidae ήταν πολύ λιγότερο μελετημένη. Ειδικά στη Σάμο, εκτός της παρουσίας του πολύ κοινού *Carabus coriaceus*, η παρουσία των υπόλοιπων 10 ειδών καταγράφονται για πρώτη φορά (εάν το 12^ο είδος είναι όντως το *Zabrus asiaticus*, τότε οι νέες αναφορές από τη Σάμο είναι 11), όπως και για δύο είδη στη Νάξο (*Olisthopus glabricollis*, *Platyderus jedlickaei*).

Χαρακτηριστικό είναι το ότι, με ελάχιστες εξαιρέσεις (Carabidae: *Calathus*, *Carabus*, *Cymindis*, καμία για τα Tenebrionidae), τα γένη των δύο οικογενειών εκπροσωπούνται από ένα μόνο είδος σε κάθε σταθμό μελέτης. Έχοντας αυτό υπόψη, είναι μάλλον αναμενόμενο να μην υπάρχουν ομαδοποιήσεις των σταθμών σε υψηλό επίπεδο με βάση τα είδη. Η εικόνα αυτή είναι πιο έντονη στα Tenebrionidae, γεγονός που οφείλεται κυρίως στον σαφώς υψηλότερο ενδημισμό της οικογένειας συνολικά, αλλά και στη μοναδική παρουσία ειδών στους σταθμούς και κυρίως στην Κύπρο (μόνο ένα κοινό είδος με την Κρήτη και την Αττική). Αντίθετα, σε επίπεδο γένους οι ομαδοποιήσεις των περιοχών μελέτης έγιναν σε πολύ υψηλότερο επίπεδο και για τις δύο οικογένειες, μάλλον εύλογα, αν λάβει κανείς υπόψη ότι τα 32 είδη Carabidae που συνελήφθησαν συνολικά αντιστοιχούν σε 16 γένη και τα 33 τάξα Tenebrionidae σε 19 γένη. Γενικά, οι διαφορετικές ομαδοποιήσεις σε επίπεδο ειδών και γενών για κάθε οικογένεια οφείλονται στο μικρό αριθμό τους. Η εύρεση περισσότερων ειδών από τα ήδη συλληφθέντα

γέννη πιθανότατα θα έδινε παρόμοιες ομαδοποιήσεις στα δύο επίπεδα ανάλυσης. Σε κάθε περίπτωση, όμως, είναι αξιοσημείωτη η τόσο μεγάλη διαφορά των περιοχών στη σύνθεση της κολεοπτεροπανίδας τους παρά τη μικρή γεωγραφική τους απόσταση (με εξαίρεση την Κύπρο) και τη χαρακτηριστική ομοιότητά τους σε επίπεδο βλάστησης (§2.3).

Παρά το γεγονός ότι η πανιδική συνάφεια μεταξύ των περιοχών μελέτης είναι πολύ μικρή, τα κοινά χωροτυπικά χαρακτηριστικά των Carabidae και των Tenebrionidae ανά περιοχή μελέτης δίνουν χρήσιμα στοιχεία για την πανίδα της κάθε περιοχής. Ειδικότερα, το βαλκανικό στοιχείο εμφανίζεται κυρίως στην Αττική και τη Νάξο, ως αποτέλεσμα των συνδέσεων της Νάξου με την ηπειρωτική Ελλάδα μέχρι το ανώτερο Πλειστόκαινο (200.000-40.000 χρ. πριν) (Dermitzakis 1987, 1989). Το Συρο-παλαιστινιακό στοιχείο εμφανίζεται μόνο στην Κύπρο, αναδεικνύοντας την πανιδική ομοιότητα του νησιού με την περιοχή του Λεβάντε. Το ανατολικό πανιδικό στοιχείο εμφανίζεται μόνο στη Σάμο (Carabidae) και την Κύπρο (Tenebrionidae), γεγονός αναμενόμενο για τη Σάμο, αφού ήταν ενωμένη με τη σημερινή Μικρά Ασία κατά τη διάρκεια του Ανώτερου Πλειόκαινου (De Vos *et al.* 2007). Η παρουσία χωροτυπικά ανατολικών Tenebrionidae στην Κύπρο έχει μεγάλο ενδιαφέρον, καθώς συνολικά φαίνεται πως το ανατολικότερο νησί της Μεσογείου φιλοξενεί τόσο συρο-παλαιστινιακά είδη (κυρίως) όσο και ανατολιακά. Η οδός εξάπλωσης των ειδών αυτών παραμένει μέχρι σήμερα άγνωστη, δεδομένου ότι δεν υπάρχει καμία γεωλογική απόδειξη ότι η ωκεάνιας προέλευσης Κύπρος ήταν συνδεδεμένη με κάποιο από τα δύο τμήματα στο παρελθόν (Gass 1968, Constantinou 1982, Garfunkel 2004, Pavlíček & Csuzdi 2006).

Η προέλευση της πανίδας των Carabidae στην ανατολική Μεσόγειο και ειδικότερα του αιγαϊκού χώρου δεν έχει μελετηθεί σε βάθος και παραμένει σε μεγάλο βαθμό άγνωστη. Το γεγονός αυτό οφείλεται κυρίως στις πολλές και διαφορετικές μεταξύ τους ομοιογένειες και γένη που συναποτελούν μία οικολογικά πολυσύνθετη οικογένεια. Ωστόσο, η βιογεωγραφική μελέτη της Παλαιαρκτικής και Βαλκανικής εδαφόβιας πανίδας αρχικά από τους de Lattin (1967) και Lindroth (1979) και από πιο σύγχρονους βιογεωγράφους (Buchar 1983, Guéorguiev 2007a) έδωσε κάποια στοιχεία για την προέλευση κάποιων ομάδων ή και ειδών Carabidae.

Τα περισσότερα είδη Carabidae που επέζησαν από τους παγετώνες στα Ποντομεσογειακά καταφύγια κατοικούν σήμερα στα χαμηλά υψόμετρα της μεσογειακής κλιματικής ζώνης, όπως το *Carabus (Oreocarabus) preslii*. Χαρακτηριστική ομάδα Carabidae με βόρειοανατολικό (αλταϊκό) πανιδικό στοιχείο (τάιγκα) είναι το υπογένος *Neocalathus* (π.χ. *Calathus mollis*), με κέντρο ποικιλότητας τα βουνά Altai, Sayan και Tien Shan (Guéorguiev 2007a). Το Παλαιομεσογειακό πανιδικό στοιχείο αντιπροσωπεύεται στην παρούσα μελέτη

από ομάδες προμειοκαινικής ηλικίας, όπως το υπογένος *Calathus* s. str. (*Calathus fuscipes*, *C. korax*, *C. longicollis*) και το γένος *Platyderus*, πιθανότατα Λαυρασιατικής προέλευσης (Guéorguiev 2007a). Η διαφοροποίηση των ομάδων αυτών στην ανατολική Μεσόγειο είναι πιθανότατα αποτέλεσμα βικαριανισμού και όχι διασποράς (La Greca 1996), γεγονός που ενισχύεται από την περιορισμένη ικανότητα διασποράς τους (Guéorguiev 2007a). Με την ένωση του ανατολικού τμήματος της Νότιας Αιγαίδας με την Ασία και την Αφρική κατά το Ανώτερο Μειόκαινο, νέα είδη ήλθαν στα Βαλκάνια από την κεντρική Ασία και την Αραβία, όπως είδη του υπογένοϋς *Pristonychus* (*Laemostenus cimmerius*, *L. conspicuus*). Τα τελευταία διαμορφώθηκαν μετά την απομόνωση της Μεσογειακής πανίδας κατά το Πλειστόκαινο και το σχηματισμό του Ποντομεσογειακού στοιχείου με (υπο)ειδογενέσεις στο σημερινό Πόντο και την ανατολική Μεσόγειο (de Lattin 1967). Μετά την ολοκλήρωση της ένωσης των δύο πλακών κατά το Κατώτερο Πλειόκαινο, τα εξής υπογένη εμφανίστηκαν στη Νότιο Αιγαίδα: *Pachystus* (*Carabus graecus*, *C. trojanus*), *Procrustes* (*Carabus coriaceus*, *C. banoni*), *Pelor* (*Zabrus cf asiaticus*). Το Ευρασιατικό ξερικό (στεπικό) πανιδικό στοιχείο περιλαμβάνει στην περιοχή της ανατολικής Μεσογείου κυρίως (αν όχι αποκλειστικά) είδη Ιρανο-Τουρανικής προέλευσης. Η πανίδα αυτή διασπάρηκε από τις δυτικές και κεντρικές ασιατικές στέπες και έφτασε στην ανατολική Μεσόγειο κατά τις μεσοπαγετώδεις περιόδους. Τα είδη της ομάδας αυτής είναι «ξηροθερμικά υπολείμματα» (θερμόφιλοι πληθυσμοί που κάποτε είχαν πιο ευρεία κατανομή) (Guéorguiev 2007a). Στην κατηγορία αυτή ανήκουν πιθανότατα τα είδη *Cymindis adusta* και *C. naxiana* και πιθανώς γένη των Harpalini (*Acinopus*, *Ditomis*, *Dixus*, *Ophonus*). Τα ξηρόφιλα Carabidae επέζησαν σε δύο μεσοπαγετωνικά καταφύγια: το κεντρο-Ανατολικό και το Ιρανο-Τουρανικό (κυρίως το πρώτο). Μέσω της Ανατολίας εισήλθαν στη βαλκανική χερσόνησο και κατέβηκαν μέχρι την κεντρική Ελλάδα. Χαρακτηριστικό τέτοιο είδος είναι το *Carabus graecus* (Guéorguiev 2007a). Αρκετά είδη Carabidae της ανατολικής Μεσογείου και ειδικότερα των νότιων Βαλκανίων είναι υπολειμματικά είδη, Τεταρτογενείς μορφές από τις σκληρές περιβαλλοντικές συνθήκες του Πλειστοκαινού. Τέτοια είναι κάποια είδη των (υπο)γενών *Carabus*, *Pelor*, *Calathus* s. str. και χαρακτηριστικό είδος το *Laemostenus cimmerius*. Όλα αυτά τα υπολειμματικά είδη επέζησαν κατά το Πλειστόκαινο σε καταφύγια. Κατά τις μεσοπαγετωνικές και μεταπαγετωνικές περιόδους, παρά τον ανταγωνισμό με τους εποίκους από τα βόρεια και τις στέπες, κατάφεραν να καταλάβουν προ-Πλειστοκαινικά μικροενδιαιτήματα και να προσαρμοστούν στις λιγότερο ευνοϊκές συνθήκες του Ολοκαινού, αποφεύγοντας έτσι σημαντικές μορφο-οικολογικές αλλαγές. Ως συνέπεια της μεσο- και μεταπαγετωνικής διασποράς και άλλων βικαριανιστικών γεγονότων, το υπολειμματικό πανιδικό στοιχείο συνέβαλε στη δημιουργία νεοενδημικών ειδών και υποειδών (Guéorguiev 2007a).

Με βάση τα παραπάνω, το πολύ υψηλό ποσοστό ενδημισμού που εμφάνισαν τα Carabidae στους πέντε σταθμούς μελέτης αναδεικνύει τη διαφοροποίηση που υπέστησαν αρκετές ομάδες όταν πέρασαν στα νότια Βαλκάνια. Αντίστοιχα, το ποσοστό ενδημισμού των Carabidae στη Σερβία είναι μικρότερο, με τα ευρασιατικά είδη να αποτελούν την πλειονότητα (21,7%) ακολουθούμενα από τα παλαιαρκτικά (13%) και τα ανατολικο-μεσογειακά είδη (11%). Χαρακτηριστικό είναι επίσης ότι η πλειοψηφία των ενδημικών ειδών βρίσκονται σε σπηλιές, φαράγγια και αλπικές περιοχές (Ćurčić *et al.* 2007).

Τα Tenebrionidae, από την άλλη πλευρά, φαίνεται πως αποτελούν μία ομάδα με πολύ μεγαλύτερη διαφοροποίηση στο χώρο της ανατολικής Μεσογείου σε σύγκριση με τα Carabidae, γεγονός που γίνεται αντιληπτό από το διπλάσιο ποσοστό ενδημικών ειδών. Χαρακτηριστική διαφορά με τα Carabidae είναι η πιο έντονη συμπαρουσία των ειδών στις περιοχές μελέτης με την Ανατολία. Η παρατήρηση αυτή έρχεται σε διαφωνία με τη διαπίστωση των Fattorini *et al.* (1999), οι οποίοι βρήκαν ότι 38,6% των Tenebrionidae στα νησιά του Αιγαίου εξαπλώνονται τόσο στα Βαλκάνια όσο και στην Ανατολία, με τα βαλκανικά είδη να είναι διπλάσια από τα ανατολιακά. Στην παρούσα μελέτη βρέθηκε μόνο ένα είδος (*Pedinus oblongus*), το οποίο εξαπλώνεται στα Βαλκάνια και όχι στην Ανατολία, 11 είδη είναι παρόντα και στις δύο περιοχές, εννέα είδη εξαπλώνονται στην Ανατολία και 10 είδη είναι στενά ενδημικά ή απλά απουσιάζουν από τα Βαλκάνια και την Ανατολία.

Η εξάπλωση ειδών τόσο στα Βαλκάνια όσο και στην Ανατολία οφείλεται πιθανότατα στην παλαιογεωγραφική ιστορία του Αιγαίου. Οι συνδέσεις νησιών με νησιά, αλλά και με ηπειρωτικές περιοχές προκάλεσαν την περαιτέρω εξάπλωση ειδών, που μετά τις αποσυνδέσεις τμημάτων χέρσου απομονώθηκαν. Είναι, λοιπόν, αρκετά πιθανό ορισμένα τουλάχιστον είδη να είχαν συνεχή κατανομή μεταξύ των ακτών της Μικράς Ασίας και της ηπειρωτικής Ελλάδας κατά το Πλειστόκαινο. Με την άνοδο της στάθμης της θάλασσας οι πληθυσμοί αυτοί απομονώθηκαν και έτσι προέκυψαν αρκετά σημερινά ενδημικά είδη (Fattorini *et al.* 1999, Fattorini 2002a). Με βάση πρόσφατες μελέτες, διαπιστώθηκε ότι οι πορείες εποίησης των Tenebrionidae ήταν δύο: μία από τα νότια Βαλκάνια προς τα νησιά του Αιγαίου και η άλλη από την Ανατολία προς τα νησιά του Αιγαίου (Fattorini 2007b). Χαρακτηριστική περίπτωση είδους εξαπλώμενου από τα Βαλκάνια είναι το *Pedinus oblongus* και είδη ανατολιακής προέλευσης είναι τα *Dailognatha quadricollis*, *Raiboscelis coelestinus*, *Pimelia bajula* και τα είδη του γένους *Dendarus*. Υπάρχουν, ωστόσο, και είδη ευρείας κατανομής, όπως τα *Pachyscelis villosa*, *Zophosis punctata*, *Opatroides punctulatus* και *Adelostoma sulcatum*, τα οποία παρουσιάζουν ομοιογενή (ή σχετικά ομοιογενή) κατανομή στην περιοχή της Μεσογείου και είναι πιθανό

λόγω μεγάλης ικανότητας διασποράς να εξαπλώνονται και από τις δύο κατευθύνσεις (Fattorini 2007b).

Παρατηρώντας το επίπεδο διαφοροποίησης των γενών των δύο υπό μελέτη οικογενειών, είναι προφανές ότι τα Tenebrionidae είναι πολύ πιο διαφοροποιημένα από τα Carabidae, με μεγάλα επίπεδα ενδημισμού. Η διαφορά αυτή μεταξύ των δύο οικογενειών πιθανότατα οφείλεται σε αλλαγές στις προσαρμογές των οργανισμών σε μεταβαλλόμενες οικολογικές συνθήκες, που προκαλούν διεύρυνση ή περιορισμό της κατανομής των οργανισμών. Το φαινόμενο αυτό είναι γνωστό ως «κύκλος των τάξων» (taxon cycle) (Wilson 1959, 1961, Ricklefs & Cox 1972) και συνάγεται κυρίως με βάση την κατανομή ειδών σε νησιά, όπου υπάρχει αντιστοίχιση μεταξύ των κενών στην κατανομή και το βαθμό φαινοτυπικής διαφοροποίησης. Ο «κύκλος των τάξων» οφείλεται κυρίως στη συνεξέλιξη με ανταγωνιστικούς πληθυσμούς. Οι κύκλοι διαρκούν περίπου 10^6 χρόνια και είναι ανεξάρτητοι σε διαφορετικές φυλετικές γραμμές (Ricklefs & Bermingham 2002). Η απόδειξη ύπαρξης του φαινομένου είναι σήμερα εφικτή με το χαρακτηρισμό της ιστορίας εποίκισης και εξαφάνισης των ειδών χρησιμοποιώντας μοριακές φυλογενετικές μεθόδους (Ricklefs & Bermingham 1999). Μία από τις τροποποιήσεις της συγκεκριμένης θεωρίας διατυπώθηκε με βάση τα Carabidae και βασίζεται στην προσαρμοστική μετακίνηση από το ένα ενδιαίτημα στο άλλο κατά μήκος καλά καθορισμένων οδών, που εξαρτώνται από το τάξο (taxon pulse) (Erwin 1981). Το φαινόμενο πιθανότατα εκδηλώνεται από τα υπολειμματικά είδη Carabidae, τα οποία αναφέρονται παραπάνω. Στη συγκεκριμένη περίπτωση το φαινόμενο οφείλεται σε οικολογικούς παράγοντες, όπως η αλλαγή ενδιαίτηματος κατά την κάθοδό τους στα νότια Βαλκάνια, με την κατάληψη προ-Πλειστοκαινικών μικροενδιαιτημάτων και την προσαρμογή τους στις λιγότερο ευνοϊκές συνθήκες του Ολοκαινού, καθώς και τον ανταγωνισμό τους με τα είδη βόρειας και στεππικής προέλευσης (Guéorguiev 2007a), με αποτέλεσμα την προοδευτική εξειδίκευση σε ακραίες συνθήκες για τα είδη. Με βάση τα παραπάνω, φαίνεται ότι αρκετά είδη Carabidae που συνελήφθησαν στη συγκεκριμένη μελέτη υπόκεινται στο φαινόμενο του «κύκλου των τάξων» (taxon pulse) διανύοντας μία περίοδο «συστολής» της κατανομής τους στο χώρο της ανατολικής Μεσογείου.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 5^ο

ΔΙΑΦΟΡΟΠΟΙΗΣΗ ΣΤΟ ΧΡΟΝΟ

5.1 Εισαγωγή

Ένα από τα σημαντικότερα χαρακτηριστικά του κύκλου ζωής των ζώντων οργανισμών είναι η εποχική δραστηριότητά τους και ο συγχρονισμός των σημαντικών γεγονότων του κύκλου ζωής τους (αναπαραγωγή και αναζήτηση τροφής) με τις ευνοϊκές περιόδους του έτους (di Castri & Vitali-di Castri 1981). Ειδικότερα, στις περιοχές με Μεσογειακό κλίμα οι οργανισμοί φαίνεται ότι έχουν αναπτύξει διάφορες στρατηγικές και μηχανισμούς προσαρμογής που τους επιτρέπουν να επιβιώνουν στις ιδιαίτερες περιβαλλοντικές συνθήκες των περιοχών αυτών και ιδιαίτερα στην παρατεταμένη περίοδο ξηρασίας που τις χαρακτηρίζει. Οι προσαρμογές αυτές μπορεί να είναι μορφολογικές (π.χ. ανάπτυξη μορφών που διαβιούν μέσα στο έδαφος), φυσιολογικές (π.χ. κάποιοι οργανισμοί πέφτουν σε θερινή νάρκη - aestivation), αναπτυξιακές (π.χ. τα ενήλικα άτομα να διατηρούν κάποια από τα χαρακτηριστικά των ανώριμων σταδίων, λόγω της καθυστερημένης ανάπτυξης τους), ή τέλος να αφορούν τη συμπεριφορά τους (π.χ. μεταναστεύσεις τόσο μέσα στο έδαφος, όσο και σε διαφορετικά ενδιαιτήματα στην επιφάνεια του εδάφους) (di Castri & Vitali-di Castri 1981). Συνήθως οι μεταβολές των αβιοτικών συνθηκών αντικατοπτρίζονται στα εποχικά πρότυπα των διάφορων οργανισμών, οι οποίοι χρησιμοποιούν σαν περιβαλλοντικά σήματα συνήθως τις διακυμάνσεις της θερμοκρασίας, τις βροχοπτώσεις, την φωτοπερίοδο και τη διαθεσιμότητα τροφής και έτσι ρυθμίζουν διάφορες δραστηριότητες του κύκλου ζωής τους. Ωστόσο, πολλές φορές ακόμα και στις ίδιες περιοχές παρατηρούνται διαφορετικά πρότυπα ανάμεσα στους διάφορους οργανισμούς που μπορεί να συνυπάρχουν. Γενικά, έχει παρατηρηθεί ότι στις περιοχές με Μεσογειακού-τύπου κλίμα οι εδαφικοί οργανισμοί κατά μεγάλη πλειονότητα εμφανίζουν ένα ελάχιστο δραστηριότητας κατά τη διάρκεια της ξηρής περιόδου, δηλαδή το καλοκαίρι (di Castri & Vitali-di Castri 1981).

Η φαινολογία μπορεί να περιγραφεί σαν τη μελέτη των εποχικών ή των περιοδικών βιολογικών γεγονότων σε σχέση με το κλίμα (Schnelle 1955, Scott & Epstein 1987). Σύμφωνα με τον Wolda (1988), ένα φαινόμενο είναι εποχικό αν αυτό ή η μέγιστη έκφρασή του συμβαίνει την ίδια περίοδο του έτους κάθε φορά που εμφανίζεται. Η φαινολογία κάποιου φαινομένου είναι η χρονική κατανομή του, ενώ αντίστοιχα η εποχικότητα διαμορφώνει τη φαινολογία του και το βαθμό στον οποίο είναι «εποχικό». Ένα φαινόμενο, όπως η αυξημένη αφθονία των ενεργών ατόμων και η εμφάνιση της αναπαραγωγικής δραστηριότητας, μπορεί να συμβαίνει σε συγκεκριμένες περιόδους του έτους ή ακόμη και καθόλη τη διάρκειά του. Εάν όντως συμβαίνει το πρώτο, τότε εποχικά γεγονότα θεωρούνται όσα εμφανίζουν καλά καθορισμένα πρότυπα. Η φαινολογία αντικατοπτρίζει σε κάποιο βαθμό τη δυναμική του

πληθυσμού στο πεδίο και κατά συνέπεια εμμέσως τη δημογραφία του. Επίσης, αντικατοπτρίζει τη φυσιολογική απόκριση του πληθυσμού στις διακυμάνσεις των περιβαλλοντικών μεταβλητών (Stamou *et al.* 1993).

Η εποχικότητα στο κλίμα της εύκρατης ζώνης αντικατοπτρίζεται με σαφήνεια στη δραστηριότητα των οργανισμών, η διαφοροποίηση της οποίας εξασφαλίζει τη συνύπαρξη ομάδων που μοιράζονται τις ίδιες ή παρόμοιες πηγές πόρων στο ίδιο περιβάλλον (π.χ. Tretzel 1954, Williams 1962, Breymeyer 1966, Dondale *et al.* 1972). Σύμφωνα με τον Mitrakos (1980) και τους Lamotte & Blandin (1989), το μεσογειακό κλίμα χαρακτηρίζεται από την εμφάνιση δύο σημαντικών για τους οργανισμούς δύσκολων περιόδων (stress), της χειμερινής, κυρίως λόγω της χαμηλής θερμοκρασίας, και της καλοκαιρινής, λόγω της ξηρασίας. Στις περιοχές με Μεσογειακού-τύπου κλίμα, οι εποχές της άνοιξης και του φθινοπώρου είναι περιορισμένες συγκριτικά με τα εύκρατα κλίματα και αποτελούν στην ουσία μεταβατικές καταστάσεις μεταξύ του εποχικού διπόλου χειμώνα-καλοκαιριού. Στα πλαίσια αυτής της γενικής κατηγοριοποίησης, οι περισσότερες περιοχές της Ελλάδας ανήκουν στην ημι-ξερική βιοκλιματική ζώνη (Stamou 1998) (λεπτομέρειες: §1.2.4). Υπό αυτές τις περιβαλλοντικές συνθήκες, η χρονική κατανομή των πληθυσμών αρθροπόδων είναι το αποτέλεσμα μιας πολύπλοκης διαδικασίας, η οποία περιλαμβάνει τόσο δημογραφικές όσο και φυσιολογικές προσαρμογές (Stamou *et al.* 1993). Στις περισσότερες περιπτώσεις τα φαινογράμματα των αρθροπόδων της Μεσογείου παρουσιάζουν ασυμμετρίες και ασυνέχειες (Stamou 1998).

Γενικά, τα εδαφόβια αρθρόποδα στα Μεσογειακού-τύπου οικοσυστήματα παρουσιάζουν το μέγιστο της δραστηριότητάς τους το χειμώνα (Wood 1971, Alicata *et al.* 1973) ή συχνότερα εμφανίζουν δύο σημεία αιχμής δραστηριότητας: κατά την άνοιξη και κατά το φθινόπωρο (ή το χειμώνα) (Marcuzzi 1968, Wallwork 1972, Edmonds & Specht 1980), ενώ η δραστηριότητά τους είναι ελάχιστη κατά το καλοκαίρι (di Castri & Vitali-di Castri 1981).

Οι μελέτες που αφορούν τη φαινολογία των κολεοπτέρων και ειδικότερα των οικογενειών Carabidae και Tenebrionidae σε Μεσογειακού-τύπου οικοσυστήματα είναι σχετικά λίγες (π.χ. Paarman 1970, Brandmayr & Brandmayr-Zetto 1986, Trichas & Legakis 1991, Krasnov & Ayal 1995, Sánchez-Piñero & Gómez 1995, Τριχάς 1996, Krasnov & Shenbrot 1997, de los Santos *et al.* 2000, 2002a, b, Barbosa & Marquet 2002, Pardo *et al.* 2008) και οι περισσότερες από αυτές περιορίζονται στο επίπεδο οικογένειας και δεν εμβαθύνουν σε επίπεδο είδους. Έτσι, βασικά στοιχεία σχετικά με τη εποχική δραστηριότητα ακόμα και κυρίαρχων ειδών στην περιοχή της ανατολικής Μεσογείου παραμένουν μέχρι σήμερα άγνωστα (Carpaneto & Fattorini 2001).

Στο κεφάλαιο αυτό παρουσιάζονται τα αποτελέσματα της ανάλυσης της εποχικής διαφοροποίησης (ή φαινολογίας) αποκλειστικά των εδαφόβιων κολεοπτέρων, δεδομένου ότι οι παγίδες εδάφους είναι μία μέθοδος αποτελεσματική μόνο για αμιγώς εδαφόβιους οργανισμούς. Πιο συγκεκριμένα, τα ερωτήματα που τέθηκαν εδώ είναι τα ακόλουθα:

- Ποια είναι τα φαινολογικά πρότυπα των κυρίαρχων εδαφόβιων οικογενειών κολεοπτέρων (λεπτομέρειες: Πίνακας 4.2), με έμφαση στις οικογένειες Carabidae και Tenebrionidae, στους πέντε σταθμούς μελέτης;
- Ποια είναι τα φαινολογικά πρότυπα των κυρίαρχων ειδών των οικογενειών Carabidae και Tenebrionidae στους πέντε σταθμούς μελέτης;
- Συσχετίζεται η εποχική διαφοροποίηση της δραστηριότητας των κολεοπτέρων με τους μετρηθέντες αβιοτικούς παράγοντες και με ποιο τρόπο;

5.2 Μεθοδολογία

5.2.1 Δεδομένα κατασκευής φαινογραμμάτων

Οι απαντήσεις στα παραπάνω ερωτήματα βασίστηκαν στα δεδομένα, τα οποία κάλυψαν δύο έτη δειγματοληψιών. Αυτό το χρονικό διάστημα επιτρέπει τον έλεγχο της επαναληψιμότητας των αποτελεσμάτων από το ένα δειγματοληπτικό έτος στο επόμενο και την επιβεβαίωση των διαπιστωθέντων προτύπων.

Ως βασικές ποσοτικές μήτρες χρησιμοποιήθηκαν οι αριθμοί των ατόμων και το άθροισμά τους ανά οικογένεια/είδος, ανά σταθμό και ανά περίοδο, τροποποιημένοι με αναγωγή σε 100 παγιδοημέρες (π/η) (λεπτομέρειες: §3.4.2). Στα αποτελέσματα συμπεριλήφθηκαν αποκλειστικά οι συλλήψεις των ώριμων εντόμων και όχι αυτές των ειδών σε προνυμφικό στάδιο. Αυτό έγινε, γιατί αφενός η ταξινόμηση των προνυμφών σε είδος είναι μία εξαιρετικά δύσκολη διαδικασία, για την υλοποίηση της οποίας δεν υπάρχει αριετή γνώση και αφετέρου γιατί τα κολεόπτερα είναι ολομετάβολα έντομα και συνεπώς η κινητικότητά τους διαφοροποιείται μεταξύ των σταδίων μεταμόρφωσης, λόγω της συχνά εντυπωσιακά διαφορετικής μορφολογίας των προνυμφών και των ενήλικων εντόμων. Η φαινολογία της κάθε οικογένειας στο σύνολό της υπολογίστηκε για κάθε σταθμό από το άθροισμα του αριθμού ατόμων του κάθε είδους ανά περίοδο δειγματοληψίας. Τα φαινολογικά πρότυπα παρουσιάζονται με ιστογράμματα που έγιναν με τη βοήθεια λογιστικών φύλλων Excel.

5.2.2 Στατιστικές αναλύσεις

Η σύγκριση της αφθονίας των κολεοπτέρων μεταξύ των σταθμών και των δύο ετών πραγματοποιήθηκε με τη μέθοδο Repeated measures ANOVA, ώστε να αποφευχθεί η χρονική ψευδοεπαναληψιμότητα (temporal pseudoreplication) και σφάλματα τύπου I (εσφαλμένη απόρριψη της μηδενικής υπόθεσης, όταν αυτή είναι σωστή) (Hulbert 1984). Η σύγκριση της αφθονίας των κολεοπτέρων σε κάθε σταθμό μεταξύ των δύο δειγματοληπτικών ετών πραγματοποιήθηκε με το Mann-Whitney test. Οι τελευταίες δύο αναλύσεις πραγματοποιήθηκαν χρησιμοποιώντας το πρόγραμμα Statistica 7.1 (StatSoft Inc. 2005).

Η χρονική εμφάνιση των κολεοπτέρων αναλύθηκε με ανάλυση τριγωνομετρικής στατιστικής (circular statistics) (Zar 1999) χρησιμοποιώντας το πρόγραμμα ORIANA 2.02 (Kovach 2004). Τα χρονικά διαστήματα των δειγματοληψιών (δίμηνα) μετατράπηκαν σε μοίρες (διαστήματα των 60°) και η αφθονία σε κάθε δίμηνο εισήχθη στην ανάλυση ως συχνότητα κάθε γωνίας (διμήνου) (π.χ. Morellato *et al.* 2000, Prado *et al.* 2005, Barros *et al.* 2008, Both *et al.* 2008, Godoy *et al.* 2009). Με τη μέθοδο αυτή εκτιμήθηκαν: α) η μέση γωνία (a), η οποία αντιπροσωπεύει το μέσο διάστημα του έτους (ή του συνόλου των δύο ετών) κατά το οποίο παρουσιάστηκε η μεγαλύτερη αφθονία κολεοπτέρων, β) η τριγωνομετρική τυπική απόκλιση (SD) της γωνίας a , γ) το μήκος του μέσου διανύσματος (r), το οποίο είναι μέτρο συγκέντρωσης των δεδομένων στον κύκλο (έτος/σύνολο ετών), το οποίο κυμαίνεται από 0 (διασπαρμένα δεδομένα) έως 1 (συγκεντρωμένα δεδομένα στην ίδια κατεύθυνση). Το τεστ ομοιομορφίας του Rayleigh (Rayleigh Uniformity Test) χρησιμοποιήθηκε για να υπολογιστεί η πιθανότητα της μηδενικής υπόθεσης ότι τα δεδομένα είναι ομοιόμορφα κατανεμημένα στον κύκλο ($p > 0,05$) (Zar 1999). Έτσι, στατιστικά σημαντικό αποτέλεσμα του τεστ του Rayleigh ($p < 0,05$) δείχνει ότι τα δεδομένα δεν είναι ομοιόμορφα κατανεμημένα και ότι υπάρχει στατιστικά σημαντική μέση γωνία ή μέση κατεύθυνση των δεδομένων (Kovach 2004). Στη συγκεκριμένη περίπτωση αυτό θα δείχνει ότι υπάρχει εποχικότητα στην εμφάνιση των κολεοπτέρων, δηλαδή ότι υπάρχει στατιστικά σημαντικό φαινολογικό πρότυπο. Τα τριγωνομετρικά δεδομένα των δύο δειγματοληπτικών ετών σε κάθε περιοχή συγκρίθηκαν στατιστικά με το Watson-William F-test για εξαρτημένα δείγματα. Το συγκεκριμένο τεστ υποθέτει ότι τα δύο δείγματα είναι ανεξάρτητα και ότι οι συγκεντρώσεις των δύο δειγμάτων είναι παρόμοιες. Η στατιστική σημαντικότητα του τεστ ($p < 0,05$) οδηγεί στην απόρριψη της μηδενικής υπόθεσης ότι οι μέσες γωνίες είναι ισότιμες (Batschelet 1981, Zar 1999, Mardia & Jupp 2000). Όλες οι παραπάνω αναλύσεις πραγματοποιήθηκαν ξεχωριστά για τις οικογένειες Carabidae και Tenebrionidae σε κάθε περιοχή μελέτης.

Η επίδραση των αβιοτικών παραγόντων στην δραστηριότητα των κολεοπτέρων αναλύθηκε με τη μέθοδο των Γενικευμένων Γραμμικών Μεικτών Μοντέλων (Generalised Linear Mixed Models - GLMM). Η αφθονία τέθηκε ως ανεξάρτητη μεταβλητή (response variable) και οι αντίστοιχες τιμές των αβιοτικών παραγόντων ως εξαρτημένες (fixed-effect explanatory variables). Ο χρόνος (δειγματοληπτική περίοδος) τέθηκε ως τυχαία μεταβλητή (continuous random effect), ώστε να αποφευχθεί η χρονική ψευδοεπαναληψιμότητα (temporal pseudoreplication) και σφάλματα τύπου I (Hulbert 1984). Οι αναλύσεις GLMM πραγματοποιήθηκαν με το πρόγραμμα R (version 2.8.0) (R Development Core Team, 2008) και τη χρήση του πακέτου *nlme* (Pinheiro *et al.* 2008). Το πλέον φειδωλό μοντέλο από το σύνολο των μοντέλων που περιλαμβάνουν διαφορετικούς συνδυασμούς των εξαρτημένων μεταβλητών προέκυψε με βάση το κριτήριο πληροφορίας του Akaike (Akaike's information criterion - AIC) (Burnham & Anderson 2002). Η χρήση του AIC έγινε μόνο μεταξύ μοντέλων που ήταν στατιστικά σημαντικά.

5.3 Αποτελέσματα

5.3.1 Αφθονία και σχετική αφθονία των εδαφόβιων οικογενειών κολεοπτέρων

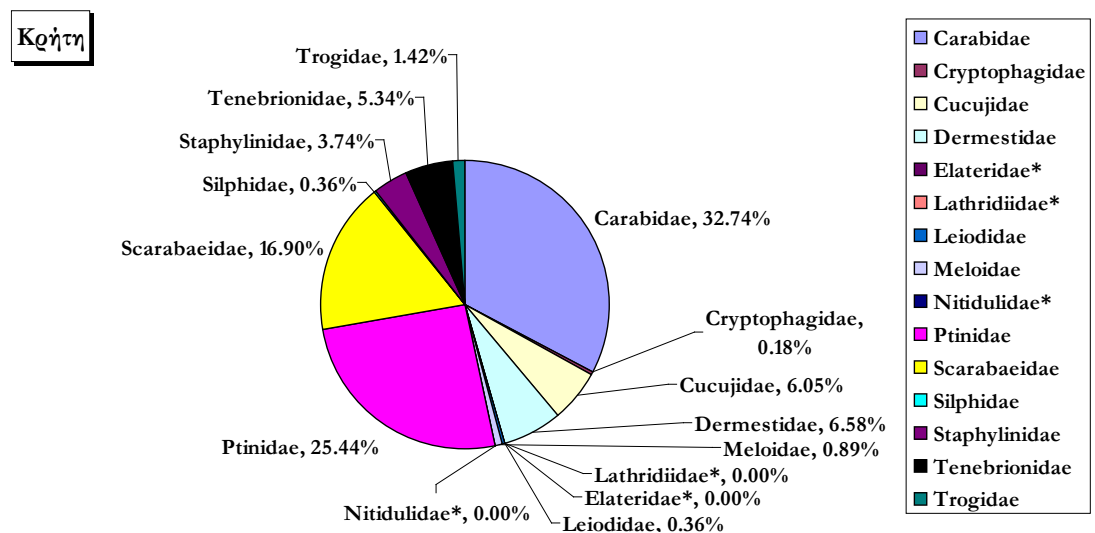
Οι αμιγώς εδαφόβιες οικογένειες κολεοπτέρων που συνελήφθησαν στις παγίδες εδάφους στους πέντε σταθμούς μελέτης ήταν συνολικά 15 και όπως παρουσιάζονται στον Πίνακα 4.3 (σελ. 58) αυτές ήταν οι εξής: Carabidae, Cryptophagidae, Cucujidae, Dermestidae, Elateridae, Lathridiidae, Leiodidae, Meloidae, Nitidulidae, Ptinidae, Scarabaeidae, Silphidae, Staphylinidae, Tenebrionidae και Trogidae. Η Νάξος ήταν η μόνη περιοχή στην οποία συνελήφθησαν αντιπρόσωποι μόλις 8 από τις 15 παραπάνω οικογένειες. Από τα δείγματα των υπολοίπων τεσσάρων περιοχών αναγνωρίστηκαν αντιπρόσωποι 9 (Αττική), 11 (Κύπρος, Σάμος) και 12 (Κρήτη) οικογενειών. Στον Πίνακα 5.1 φαίνεται η συνολική μέση αφθονία των εδαφόβιων κολεοπτέρων και ξεχωριστά η συνολική μέση αφθονία των οικογενειών Carabidae και Tenebrionidae. Οι διαφορές μεταξύ των σταθμών είναι εντυπωσιακές: η αφθονία των κολεοπτέρων στη Σάμο ήταν περίπου μιάμισυ φορά μεγαλύτερη από την αμέσως μικρότερη, στην Αττική, τη Νάξο και την Κύπρο οι αφθονίες κυμαίνονται σε ένα μέσο επίπεδο, ενώ στην Κρήτη η συνολική μέση αφθονία των κολεοπτέρων ήταν υποτριπλάσια της αμέσως μεγαλύτερης. Είναι φανερό πως οι οικογένειες Carabidae και Tenebrionidae αποτέλεσαν την πλειονότητα των συλλήψεων (σε ποσοστό από 64,6% στη

Νάξο έως 92% στη Σάμο), με εξαίρεση την Κρήτη, όπου το πρότυπο αυτό είναι αντεστραμμένο (40,7%). Οι συλλήψεις των κολεοπτέρων ανά οικογένεια και δειγματοληπτική περίοδο περιέχονται στο Παράτημα Ι.

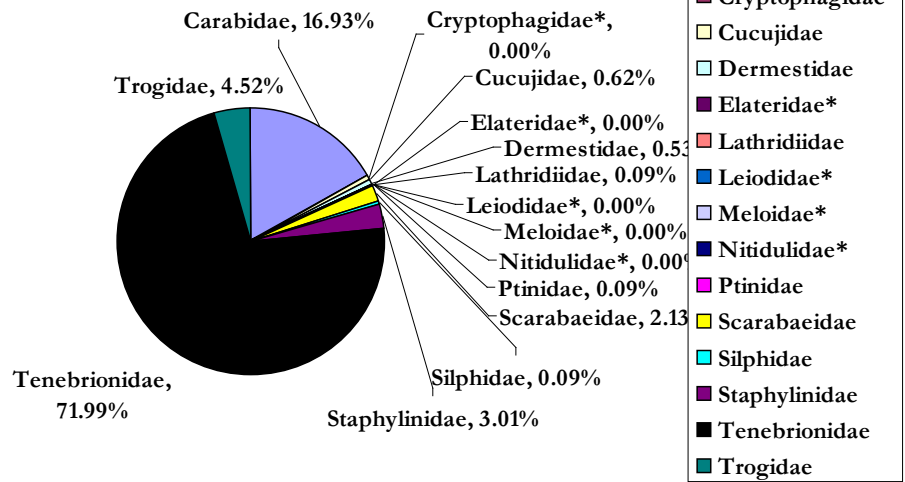
Πίνακας 5.1. Συνολικά αποτελέσματα κατά τη διάρκεια της μελέτης.

	Κρήτη	Αττική	Νάξος	Κύπρος	Σάμος
Οικογένειες (ground Coleoptera)	12	9	8	11	11
Γένη (Carabidae - Tenebrionidae)	6-7	5-10	8-7	9-10	10-5
Είδη (Carabidae - Tenebrionidae)	6-7	7-10	10-7	11-10	12-5
Συλλήψεις συνολικά (άτομα)	369	1139	1979	1174	2918
Μέσος αρ. ατόμων ανά 100 π/η (ground Coleoptera)	40,68	131,98	223,62	129,44	365,66
Μέσος αρ. ατόμων ανά 100 π/η (Carabidae - Tenebrionidae)	13,23 - 3,31	25,14 - 93,4	17,4 - 127,12	7,61 - 97,35	74,06 - 262,28

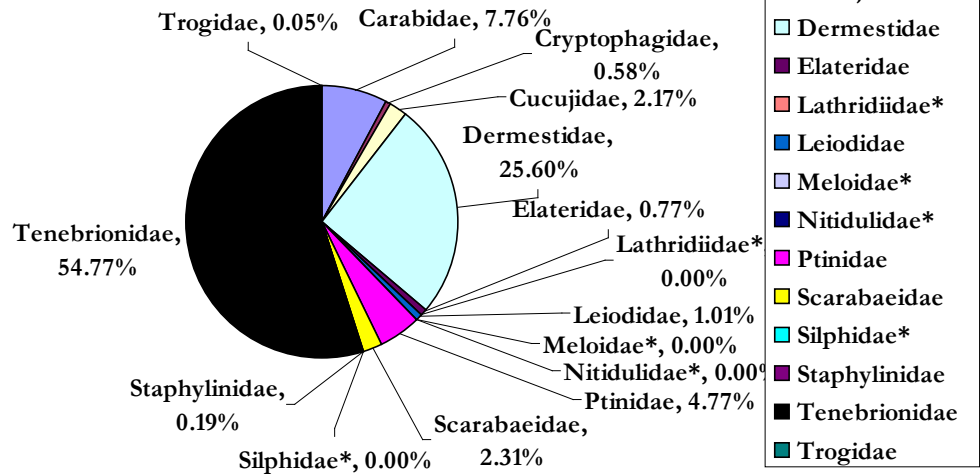
Η κυριαρχία των οικογενειών Carabidae και Tenebrionidae, η οποία διαπιστώθηκε από τα δεδομένα του πίνακα 5.1, φαίνεται παραστατικά στα διαγράμματα-πίτες του σχήματος 5.1, που αφορούν το σύνολο των συλλήψεων κατά τη διάρκεια της μελέτης στους πέντε δειγματοληπτικούς σταθμούς. Εξαιρετικά αξιοπρόσεκτη είναι η περιορισμένη αφθονία των Tenebrionidae στην Κρήτη, σε αντίθεση με όλους τους άλλους σταθμούς, όπου η οικογένεια Tenebrionidae ήταν μακράν κυρίαρχη με ποσοστά σχετικής αφθονίας άνω του 70%. Η οικογένεια Carabidae ήταν η κυρίαρχη οικογένεια στο σταθμό της Κρήτης (32,74%), δεύτερη σε ποσοστά σχετικής αφθονίας στη Σάμο (20,64%) και την Αττική (16,93%), τρίτη στη Νάξο (7,76%) και τέταρτη στην Κύπρο (5,18%).



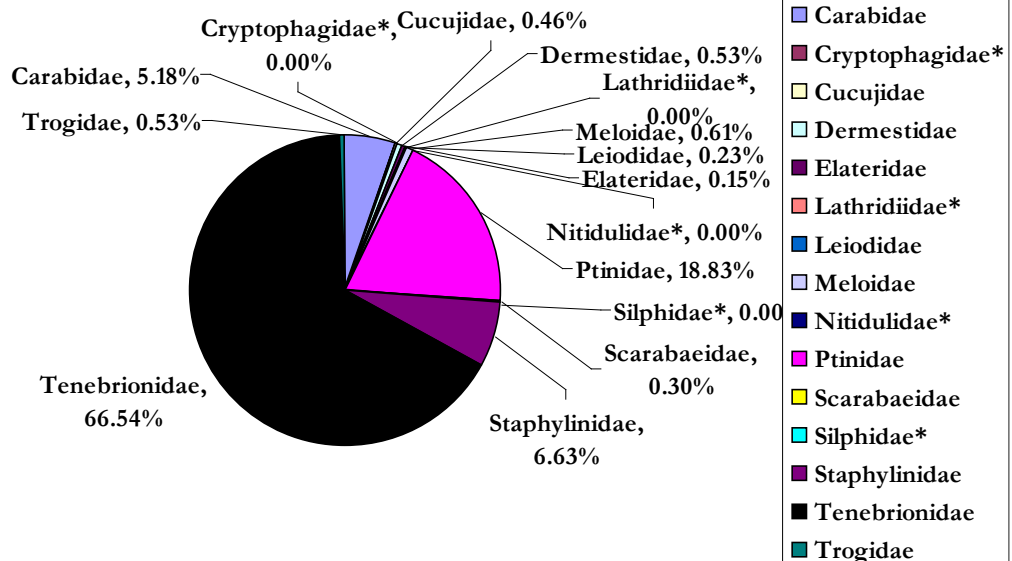
Αττική

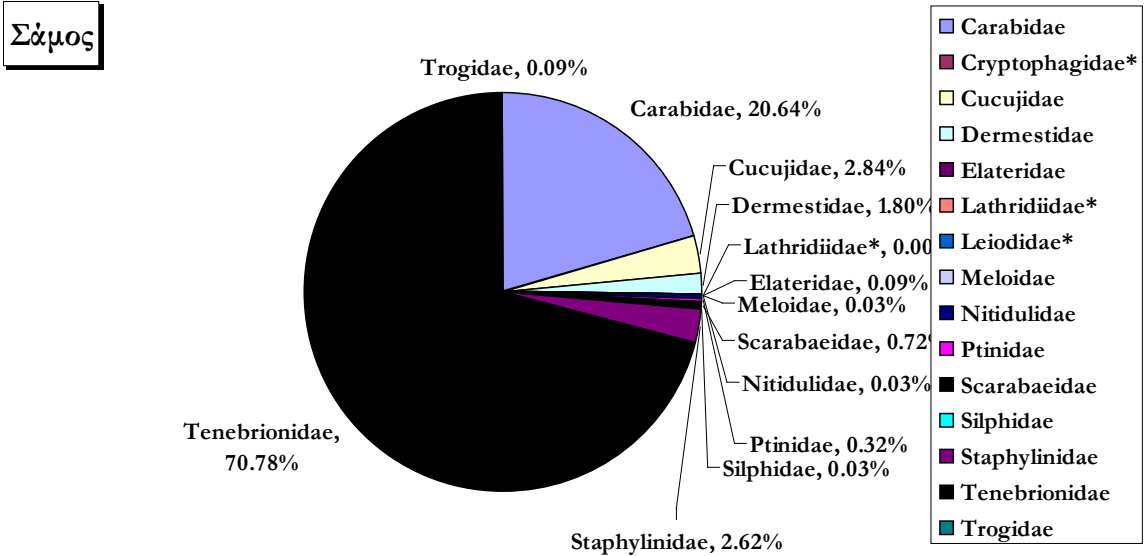


Νάξος



Κύπρος



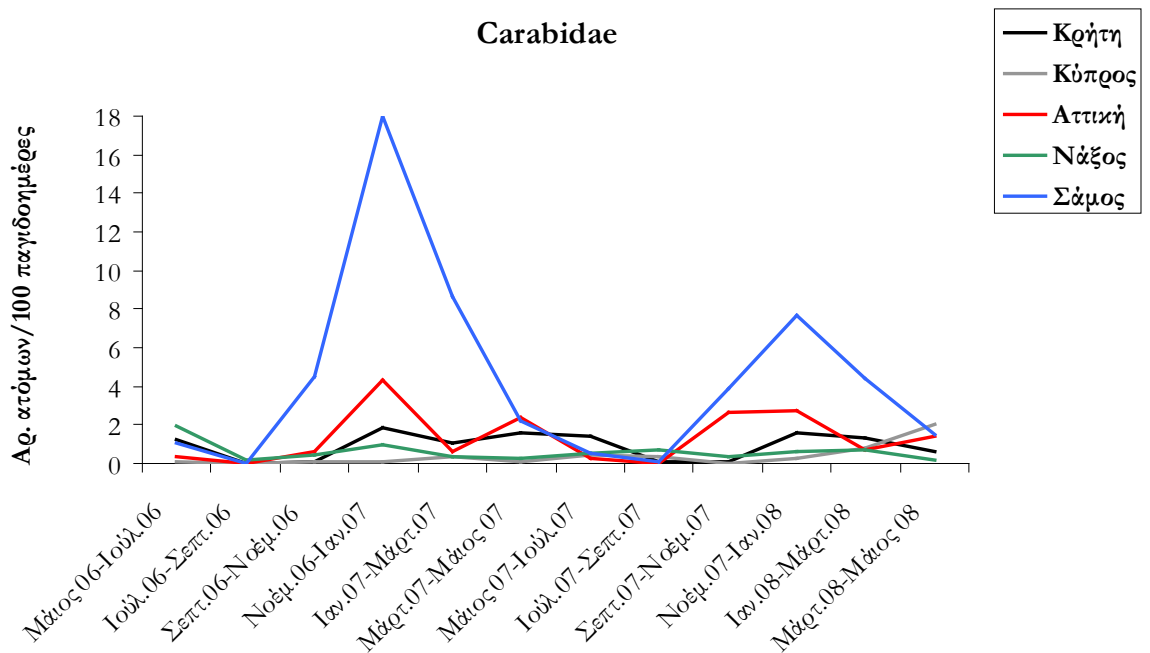


Σχήμα 5.1. Οι σχετικές αφθονίες των οικογενειών εδαφόβιων κολεοπτέρων στους πέντε σταθμούς. Με αστερίσκο (*) σημειώνονται όσες οικογένειες δε συνελήφθησαν στον εκάστοτε σταθμό.

5.3.2 Εποχική διαφοροποίηση των εδαφόβιων οικογενειών

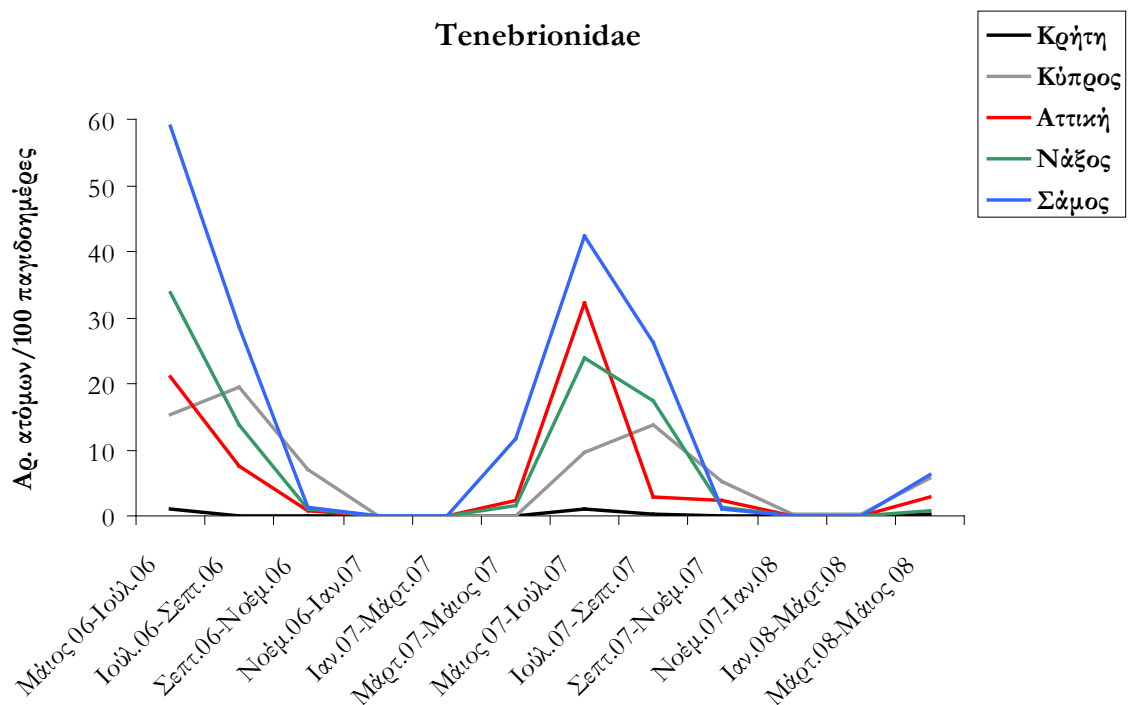
5.3.2.1 Φαινολογία των κυρίαρχων οικογενειών

Στα ιστογράμματα των σχημάτων 5.2-5.3 παριστάνεται η φαινολογία των κυρίαρχων και πλέον χαρακτηριστικών οικογενειών Carabidae και Tenebrionidae αντίστοιχα (με εξαίρεση την Κρήτη, όπου τέσσερις οικογένειες είναι πιο άφθονες από τα Tenebrionidae).



Σχήμα 5.2. Η φαινολογία της οικογένειας Carabidae στους πέντε δειγματοληπτικούς σταθμούς.

Από το Σχήμα 5.2 φαίνεται ότι η περίοδος αιχμής των Carabidae είναι και στις δύο χρονιές τα τέλη του φθινοπώρου και η μεγαλύτερη περίοδος του χειμώνα, ειδικά στο σταθμό της Σάμου. Στην Αττική η περίοδος αιχμής είναι κατά το τέλος φθινοπώρου-αρχές χειμώνα και τις αρχές της άνοιξης, ενώ στην Κρήτη η περίοδος αιχμής φαίνεται να είναι πιο παρατεταμένη (από τα τέλη του φθινοπώρου μέχρι τα τέλη της άνοιξης). Στις περιοχές μελέτης, όπου τα Carabidae παρουσίασαν μικρή αφθονία (Νάξος, Κύπρος) δεν παρατηρείται κάποιο αυστηρό φαινολογικό πρότυπο.



Σχήμα 5.3. Η φαινολογία της οικογένειας Tenebrionidae στους πέντε δειγματοληπτικούς σταθμούς.

Σε αντίθεση με τα Carabidae, η οικογένεια Tenebrionidae παρουσιάζει ένα σαφώς πιο αυστηρό φαινολογικό πρότυπο: η περίοδος αιχμής της δραστηριότητας είναι η ξηρή περίοδος (τέλη άνοιξης-αρχές φθινοπώρου με μέγιστο κατά το μέσο του καλοκαιριού). Το πρότυπο αυτό είναι κοινό για όλες τις περιοχές μελέτης και φαίνεται να ισχύει ακόμα και για την Κρήτη, περιοχή όπου τα Tenebrionidae παρουσιάζουν εντυπωσιακά μικρότερη αφθονία. Όπως φαίνεται στο Σχήμα 5.3, το πρότυπο είναι σχεδόν πανομοιότυπο κατά τα δύο δειγματοληπτικά έτη.

5.3.2.2 Αναλογία Carabidae και Tenebrionidae στο χρόνο

Στα σχήματα 5.2 και 5.3 φαίνεται η διαφορά στα φαινολογικά πρότυπα μεταξύ των οικογενειών Carabidae και Tenebrionidae. Η εναλλαγή των δύο οικογενειών ως κυρίαρχων και η σχέση μεταξύ των αφθονιών τους φαίνεται με την εισαγωγή της αναλογίας τους (a), η οποία δίνεται από την εξίσωση:

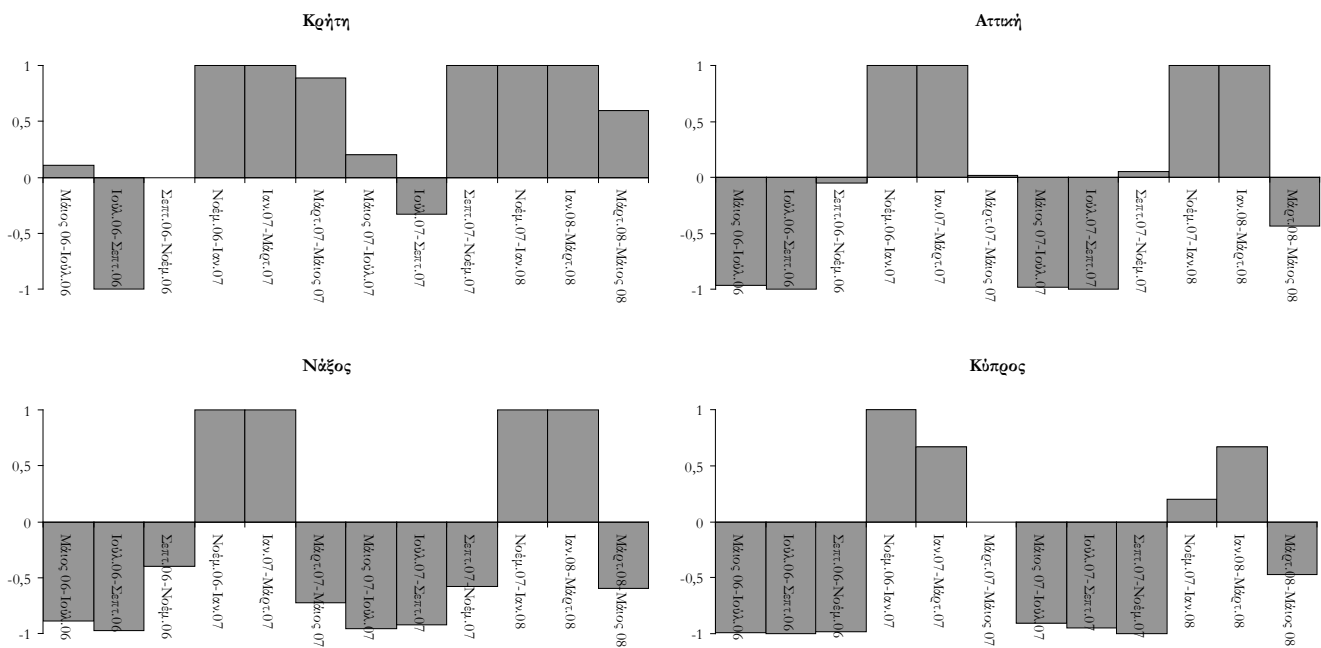
$$a = (C-T)/(C+T)$$

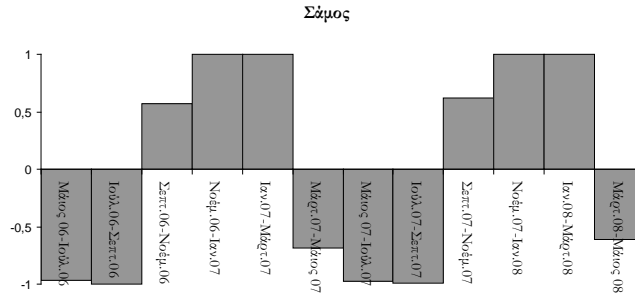
a: η διαφορά των σχετικών αφθονιών των οικογενειών Carabidae και Tenebrionidae.

C: η συνολική αφθονία της οικογένειας Carabidae για μία δειγματοληπτική περίοδο.

T: η συνολική αφθονία της οικογένειας Tenebrionidae για την ίδια δειγματοληπτική περίοδο.

Ο δείκτης a παίρνει τιμές μεταξύ 1 και -1 και οι θετικές ή αρνητικές τιμές της εξαρτώνται από το αν κατά την εκάστοτε δειγματοληπτική περίοδο κυρίαρχη οικογένεια είναι αυτή των Carabidae ή των Tenebrionidae αντίστοιχα (γιατί στη δεύτερη περίπτωση ο αριθμητής είναι αρνητικός). Όταν το a είναι ίσο με το μηδέν, η αφθονία των δύο οικογενειών είναι ακριβώς ίση, όταν είναι ίση με 1 έχουν συλληφθεί μόνο Carabidae και κανένα άτομο Tenebrionidae και ακριβώς το αντίστροφο όταν η τιμή του a είναι -1. Ο δείκτης a χρησιμοποιείται για πρώτη φορά. Αναπαριστώντας γραφικά την αναλογία a για κάθε δειγματοληπτικό σταθμό ανά δειγματοληπτική περίοδο προκύπτουν τα ραβδογράμματα του σχήματος 5.4.



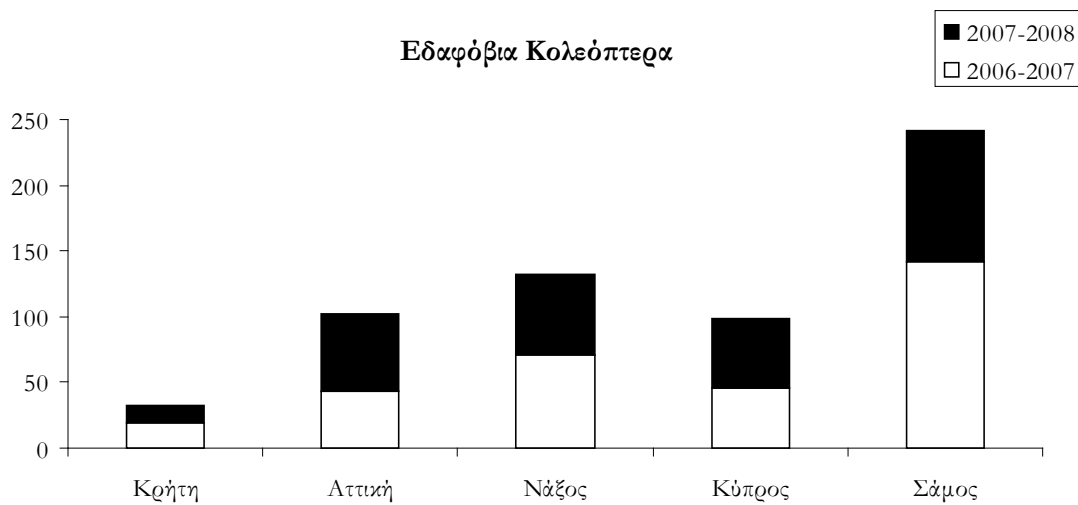


Σχήμα 5.4. Γραφική απεικόνιση της διαφοράς των σχετικών αφθονιών των οικογενειών Carabidae και Tenebrionidae στους πέντε δειγματοληπτικούς σταθμούς ανά δειγματοληπτική περίοδο.

Από το σχήμα 5.4 φαίνεται η ελαφρά (Αττική, Σάμος) ή σαφής (Νάξος, Κύπρος) ποσοτική κυριαρχία των Tenebrionidae σε όλους τους δειγματοληπτικούς σταθμούς εκτός της Κρήτης, όπου κυριαρχούν με μεγάλη διαφορά τα Carabidae. Εντυπωσιακό είναι επίσης το γεγονός ότι η παρουσία μόνο μιας από τις δύο οικογένειες καταγράφηκε σε πολλές δειγματοληπτικές περιόδους στους σταθμούς μελέτης (50% των δειγματοληπτικών περιόδων σε Κρήτη και Αττική, 41,7% στη Σάμο, 33,3% στη Νάξο, 25% στην Κύπρο).

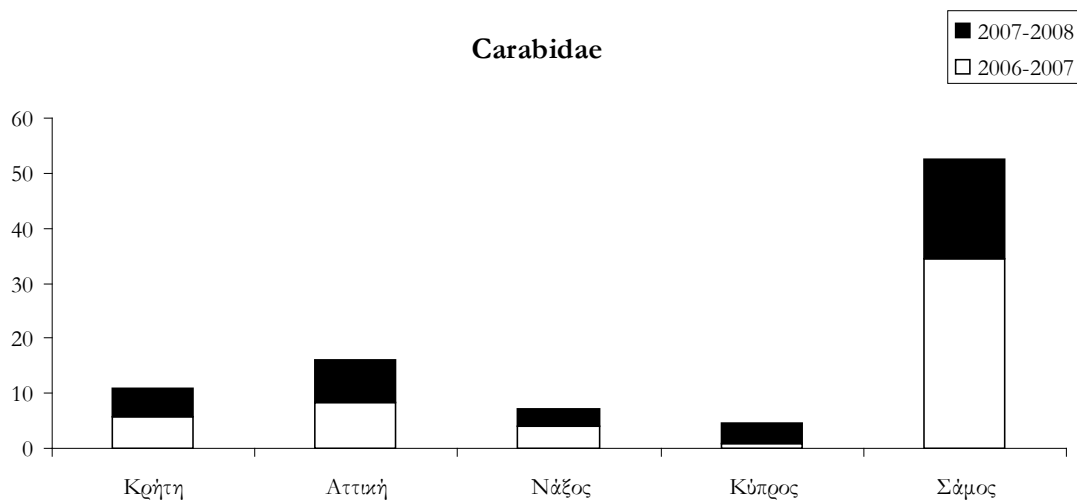
5.3.2.3 Ποσοτική σύγκριση των δύο δειγματοληπτικών ετών

Οι συνολικές αφθονίες κατά τα δύο έτη δειγματοληψιών των οικογενειών εδαφόβιων κολεοπτέρων και ειδικά των Carabidae και Tenebrionidae παριστάνονται στα σχήματα 5.5, 5.6 και 5.7 αντίστοιχα.

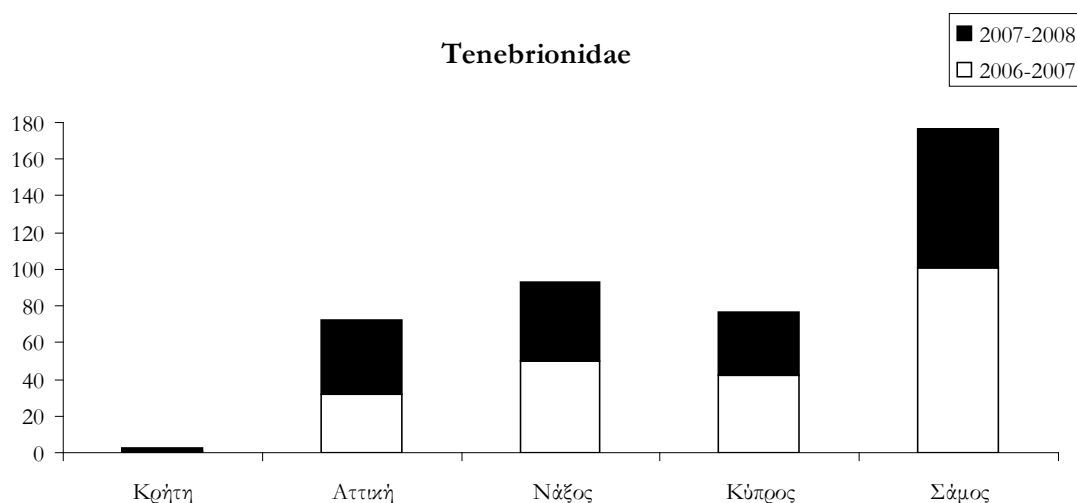


Σχήμα 5.5. Η συνολική αφθονία των εδαφόβιων κολεοπτέρων ανά δειγματοληπτικό σταθμό κατά τα δύο έτη δειγματοληψιών.

Όπως φαίνεται στο σχήμα 5.5, η συνολική αφθονία των εδαφόβιων κολεοπτέρων ήταν υψηλότερη κατά το πρώτο δειγματοληπτικό έτος, με εξαίρεση την Αττική και την Κύπρο, όπου η αφθονία κατά το δεύτερο έτος ήταν υψηλότερη. Γενικά οι διαφορές στην αφθονία των κολεοπτέρων μεταξύ των δύο ετών ήταν μικρές σε όλους τους σταθμούς. Ανεξάρτητα δειγματοληπτικής περιόδου, στο σταθμό της Σάμου συλλέχθηκαν τα περισσότερα εδαφόβια κολεόπτερα και ακολούθησαν με τη σειρά οι σταθμοί της Νάξου, της Αττικής, της Κύπρου και της Κρήτης.



Σχήμα 5.6. Η αφθονία της οικογένειας Carabidae ανά δειγματοληπτικό σταθμό κατά τα δύο έτη δειγματοληψιών.



Σχήμα 5.7. Η αφθονία της οικογένειας Tenebrionidae ανά δειγματοληπτικό σταθμό κατά τα δύο έτη δειγματοληψιών.

Από το σχήμα 5.6 φαίνεται ότι η αφθονία των Carabidae ήταν μεγαλύτερη κατά τη δεύτερη χρονιά στην Κύπρο και κατά την πρώτη στη Σάμο, ενώ στους υπόλοιπους σταθμούς ήταν περίπου ίση μεταξύ των δύο ετών. Η αντίστοιχη εικόνα για τα Tenebrionidae (Σχήμα 5.7) φαίνεται πιο ομοιόμορφη με την αφθονία της οικογένειας να είναι περίπου ίση μεταξύ των δύο ετών και στις πέντε περιοχές μελέτης, αν και για το σταθμό της Κρήτης αυτό δεν είναι εμφανές, λόγω της πολύ μικρής αφθονίας των Tenebrionidae συγκριτικά με τους άλλους τέσσερις δειγματοληπτικούς σταθμούς. Όπως σχολιάστηκε για το σχήμα 5.5, στη Σάμο συλλέχθηκαν συνολικά τα περισσότερα Carabidae και Tenebrionidae. Η μικρότερη συνολική αφθονία Carabidae υπολογίστηκε για το σταθμό της Κύπρου και Tenebrionidae για αυτόν της Κρήτης (μόλις 2,59 άτομα ανά 100π/η).

Η συνολική αφθονία των κολεοπτέρων κατά τα δύο δειγματοληπτικά έτη συγκρίθηκε χρησιμοποιώντας το Mann-Whitney test και με βάση τα αποτελέσματα η αφθονία μεταξύ των δύο ετών δε διέφερε στις περιοχές μελέτης, τόσο για το σύνολο των εδαφόβιων κολεοπτέρων, όσο και ειδικά για τα Carabidae και τα Tenebrionidae (Πίνακας 5.2).

Πίνακας 5.2. Αποτελέσματα σύγκρισης των δειγματοληπτικών ετών 2006-2007 και 2007-2008 με το Mann-Whitney test.

	U	Z	p
Εδαφόβια Κολεόπτερα	11	0,313	0,754
Carabidae	11	0,313	0,754
Tenebrionidae	12	0,104	0,917

Κάνοντας την ίδια ανάλυση για τις οικογένειες Carabidae (Πίνακας 5.3) και Tenebrionidae (Πίνακας 5.4) σε κάθε δειγματοληπτικό σταθμό, τα αποτελέσματα έδειξαν πως η αφθονία των δύο οικογενειών δε διέφερε μεταξύ των δύο ετών σε κανένα δειγματοληπτικό σταθμό.

Πίνακας 5.3. Αποτελέσματα σύγκρισης των δειγματοληπτικών ετών 2006-2007 και 2007-2008 των Carabidae με το Mann-Whitney test.

	U	Z	p
Κρήτη	16	0,320	0,7488
Αττική	17,5	0,08	0,9362
Νάξος	17	-0,160	0,8728
Κύπρος	8,5	-1,521	0,1282
Σάμος	14	0,641	0,5218

Πίνακας 5.4. Αποτελέσματα σύγκρισης των δειγματοληπτικών ετών 2006-2007 και 2007-2008 των Tenebrionidae με το Mann-Whitney test.

	U	Z	p
Κρήτη	7	-2,887	1,000
Αττική	16	-0,320	0,749
Νάξος	17	0,160	0,873
Κύπρος	16,5	-0,240	0,810
Σάμος	16	0,32	0,749

Η ανίχνευση της όποιας στατιστικής διαφοράς της αφθονίας των κολεοπτέρων μεταξύ των δειγματοληπτικών σταθμών και μεταξύ των δειγματοληπτικών ετών πραγματοποιήθηκε με την εφαρμογή της μεθόδου Repeated measures ANOVA, ώστε να αποφευχθεί η χρονική ψευδοεπαναληψιμότητα (temporal pseudoreplication).

Πίνακας 5.5. Αποτελέσματα σύγκρισης της αφθονίας των εδαφόβιων κολεοπτέρων και ξεχωριστά των Carabidae και των Tenebrionidae μεταξύ των δειγματοληπτικών σταθμών και ετών με τη μέθοδο Repeated measures ANOVA.

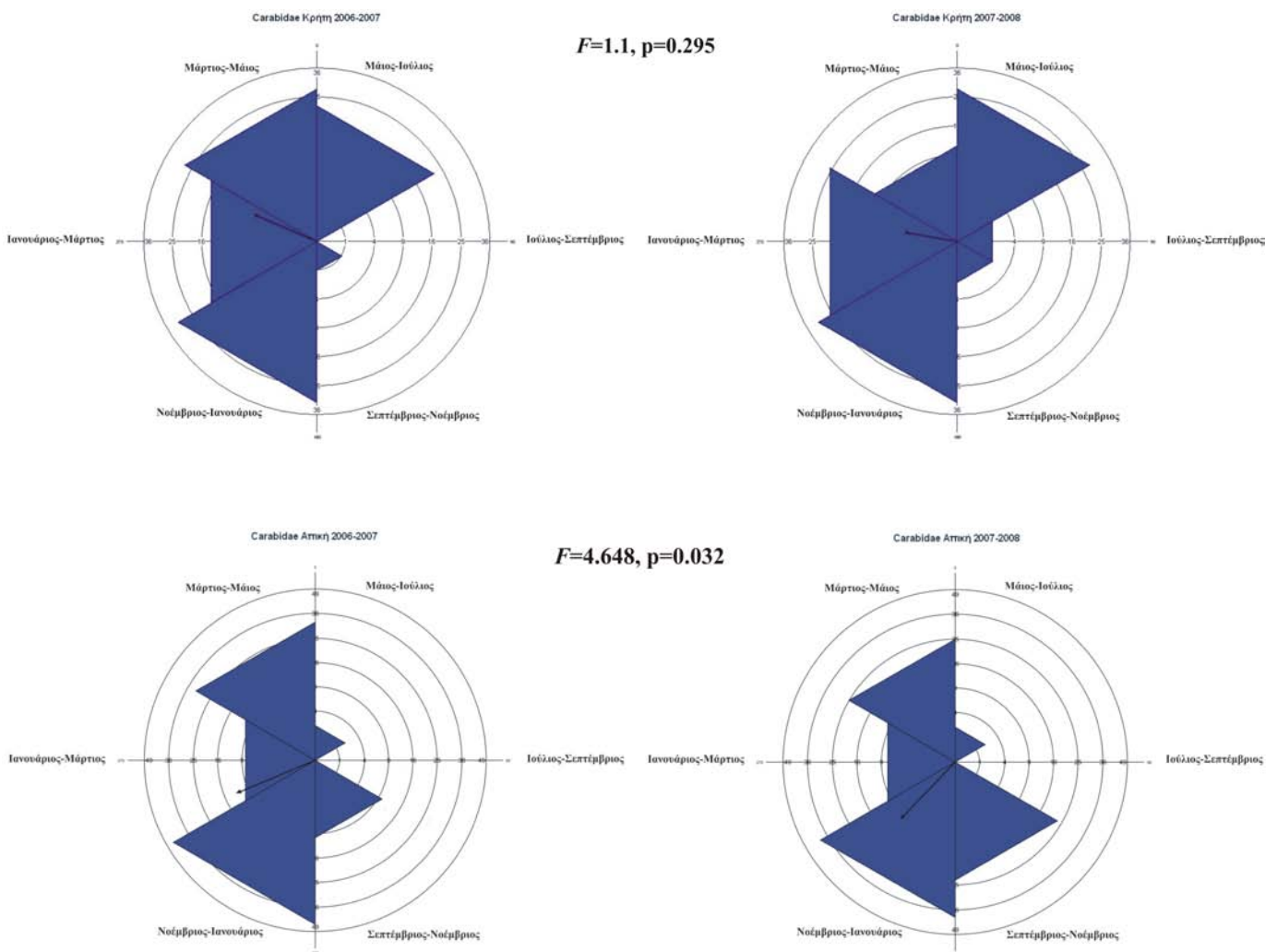
		Wilkinson value	F	Effect df	Error df	p
Εδαφόβια κολεόπτερα	Intercept	0,00038	522,067	5	1	0,0332
	Σταθμός	1,2E-05	6,2045	20	4,2665	0,0385
	Intercept	0,1425	3,0088	6	3	0,1971
	Έτος	0,76916	0,1501	6	3	0,9755
Carabidae	Intercept	0,01619	12,1535	5	1	0,2143
	Σταθμός	0,00007	3,5994	20	4,2665	0,1016
	Intercept	0,07762	5,9415	6	3	0,086
	Έτος	0,29672	1,1851	6	3	0,482
Tenebrionidae	Intercept	0,00508	39,1837	5	1	0,1207
	Σταθμός	5E-06	8,0651	20	4,2665	0,0234
	Intercept	0,20935	1,88839	6	3	0,3217
	Έτος	0,39256	0,77371	6	3	0,6402

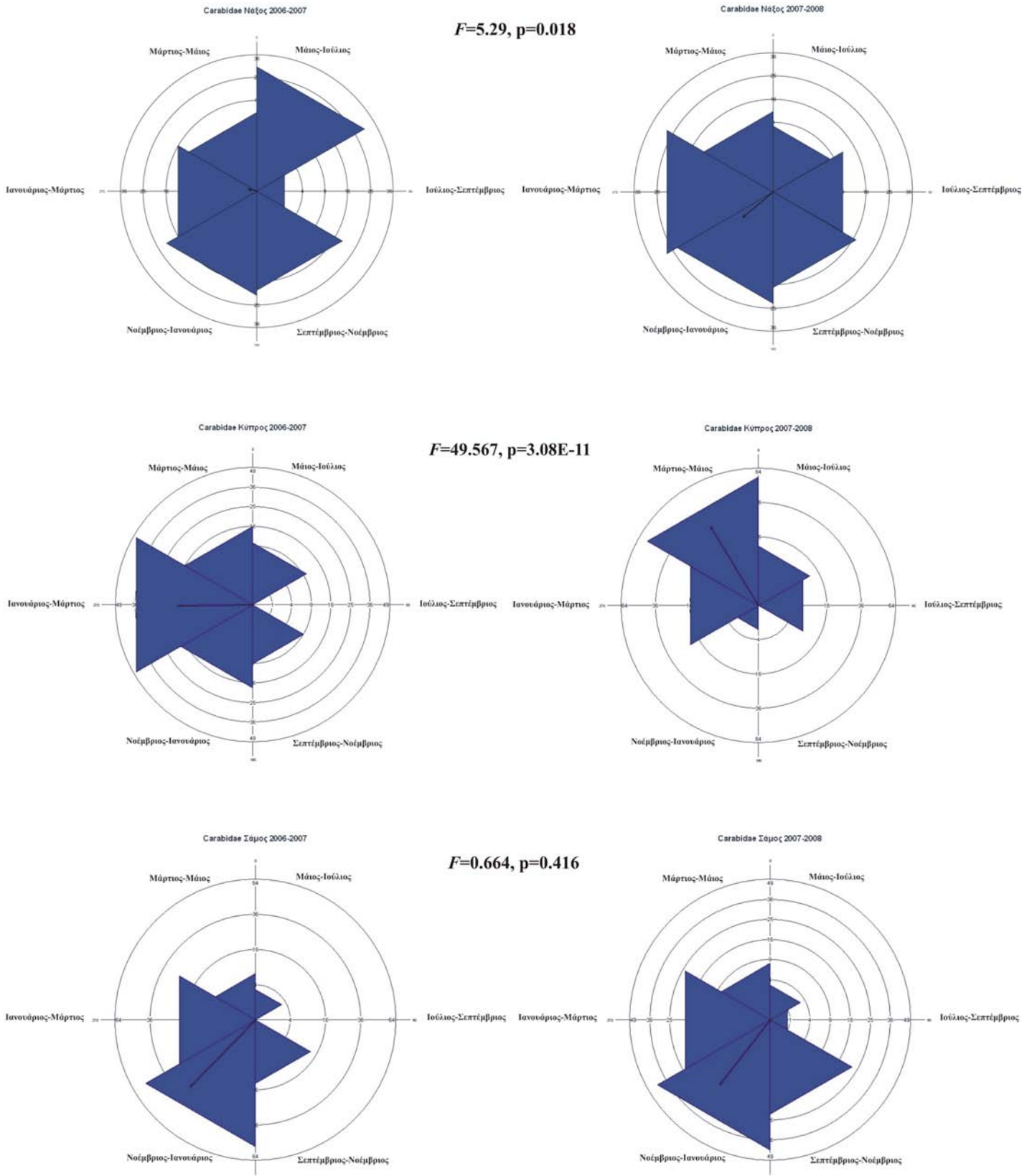
Όπως φαίνεται στον πίνακα 5.5, η αφθονία του συνόλου των εδαφόβιων κολεοπτέρων διέφερε στατιστικά μεταξύ των δειγματοληπτικών σταθμών και όχι μεταξύ των ετών. Αντίστοιχα, η αφθονία των Carabidae και των Tenebrionidae επίσης δε διέφερε στατιστικά μεταξύ των δειγματοληπτικών ετών και μόνο στα Tenebrionidae διέφερε στατιστικά μεταξύ των δειγματοληπτικών σταθμών. Για να βρεθεί ποιο(α) ζεύγος(η) συνέβαλε(αν) στη διαμόρφωση του στατιστικά σημαντικού αποτελέσματος του Πίνακα 5.5, εφαρμόστηκε το Tukey test (post hoc comparison), με βάση το οποίο η μέγιστη στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση εντοπίζονταν μεταξύ των δύο σταθμών με τη μέγιστη (Σάμος) και την ελάχιστη (Κρήτη)

αφθονία σε Tenebrionidae ($p=0,0057$). Η στατιστικά επιβεβαιωμένη ομοιότητα των δύο δειγματοληπτικών ετών σε επίπεδο, τόσο των εδαφόβιων κολεοπτέρων συνολικά, όσο και των οικογενειών Carabidae και Tenebrionidae ξεχωριστά, ανέδειξε την ομοιόμορφη διασπορά των κολεοπτέρων εντός των δειγματοληπτικών σταθμών, ανεξάρτητα χωροθέτησης των παγίδων εδάφους.

5.3.2.4 Τριγωνομετρική στατιστική ανάλυση των φαινολογιών

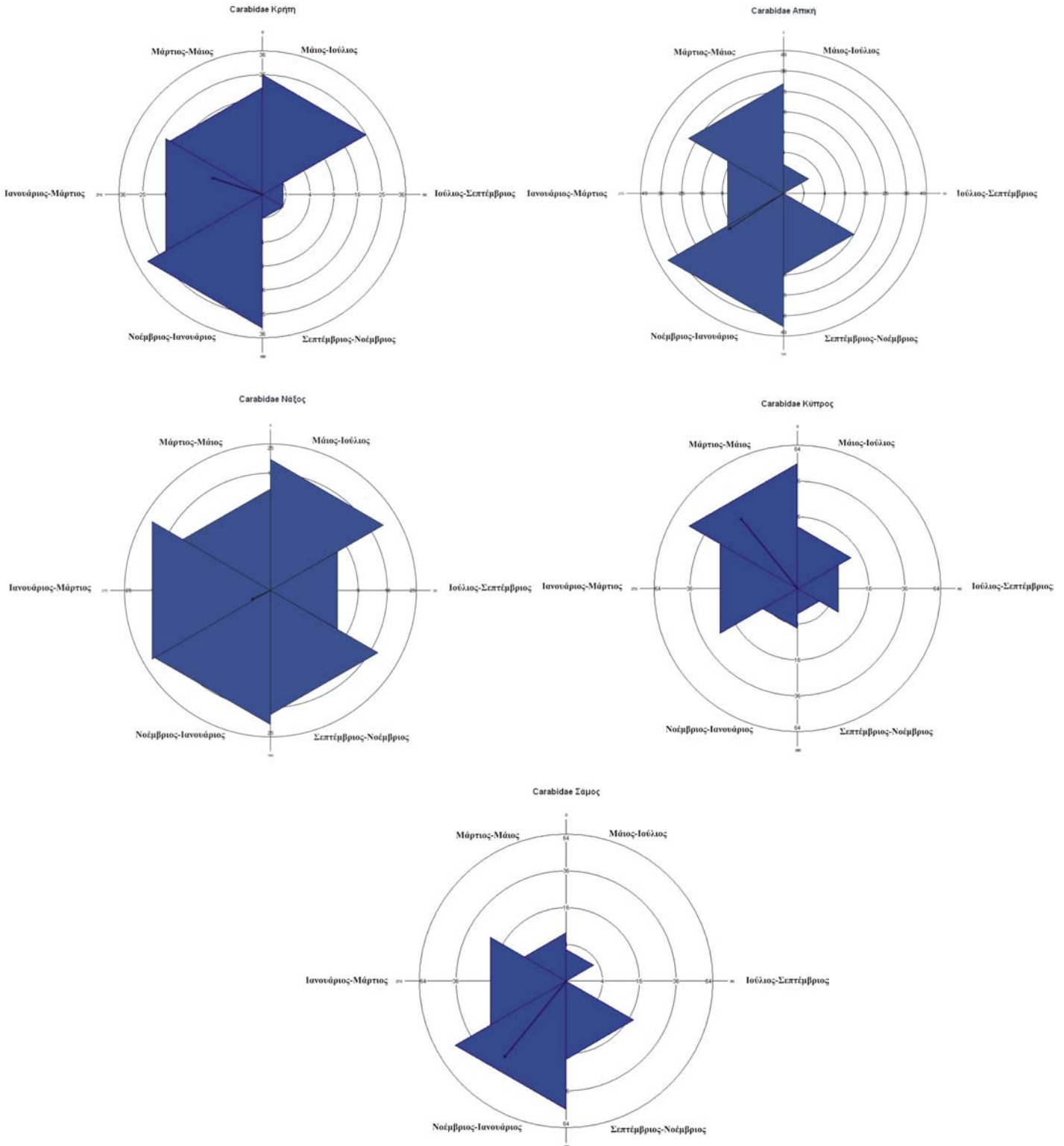
Η φαινολογία των οικογενειών Carabidae και Tenebrionidae αναλύθηκε με την εφαρμογή τριγωνομετρικής στατιστικής. Από τα διαγράμματα του σχήματος 5.8 φαίνεται ότι η φαινολογία των Carabidae κατά τα δύο έτη ήταν στατιστικά όμοια μόνο στους σταθμούς της Κρήτης και της Σάμου.





Σχήμα 5.8. Διάγραμμα (rose diagram) τριγωνομετρικής ανάλυσης της αφθονίας της οικογένειας Carabidae ανά δειγματοληπτικό σταθμό κατά τα δύο έτη δειγματοληψιών και σύγκρισή των δύο ετών με το Watson-William F-test.

Η απεικόνιση της φαινολογίας των Carabidae στους πέντε δειγματοληπτικούς σταθμούς για το σύνολο των δύο ετών (Σχήμα 5.9) δείχνει ότι υπάρχουν σημαντικές διαφορές όσον αφορά το μέσο διάνυσμα. Με εξαίρεση το σταθμό της Σάμου και της Κύπρου, το μέσο διάνυσμα στους υπόλοιπους σταθμούς είχε σχετικά ή αρκετά μικρό μήκος.



Σχήμα 5.9. Διάγραμμα (rose diagram) τριγωνομετρικής ανάλυσης της αφθονίας της οικογένειας Carabidae ανά δειγματοληπτικό σταθμό για το σύνολο των δύο ετών.

Συγκρίνοντας στατιστικά τη φαινολογία των Carabidae στους πέντε δειγματοληπτικούς σταθμούς για το σύνολο των δύο ετών προέκυψε ομοιότητα όσον αφορά το μέσο διάνυσμα μεταξύ Αττικής και Νάξου, Αττικής και Σάμου, Νάξου και Σάμου (Πίνακας 5.6). Το μέσο διάνυσμα στους τρεις σταθμούς εντοπίζεται στις αρχές (Σάμος) και στο μέσο (Αττική, Νάξος) του χειμώνα. Αντίθετα, στην Κρήτη το μέσο διάνυσμα εντοπίζεται στα τέλη του χειμώνα και στην Κύπρο στις αρχές της άνοιξης (Σχήμα 5.9).

Πίνακας 5.6. Αποτελέσματα του Watson-William F-test σύγκρισης των φαινολογιών των Carabidae στους πέντε δειγματοληπτικούς σταθμούς για το σύνολο των δύο ετών. Με έντονους χαρακτήρες φαίνονται τα αποτελέσματα που υποδηλώνουν τη στατιστική ομοιότητα των μέσων διανυσμάτων σε δύο σταθμούς.

	Κρήτη		Κύπρος		Αττική		Νάξος		Σάμος	
	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
Κρήτη			8,995	0,003	15,48	1,50E-04	5,985	0,015	30,231	1,17E-7
Κύπρος	8,995	0,003			76,953	< 1E-12	21,846	5,45E-06	152,471	< 1E-12
Αττική	15,48	1,50E-04	76,953	< 1E-12			0,197	0,658	1,939	0,165
Νάξος	5,985	0,015	21,846	5,45E-06	0,197	0,658			1,719	0,191
Σάμος	30,231	1,17E-7	152,471	< 1E-12	1,939	0,165	1,719	0,191		

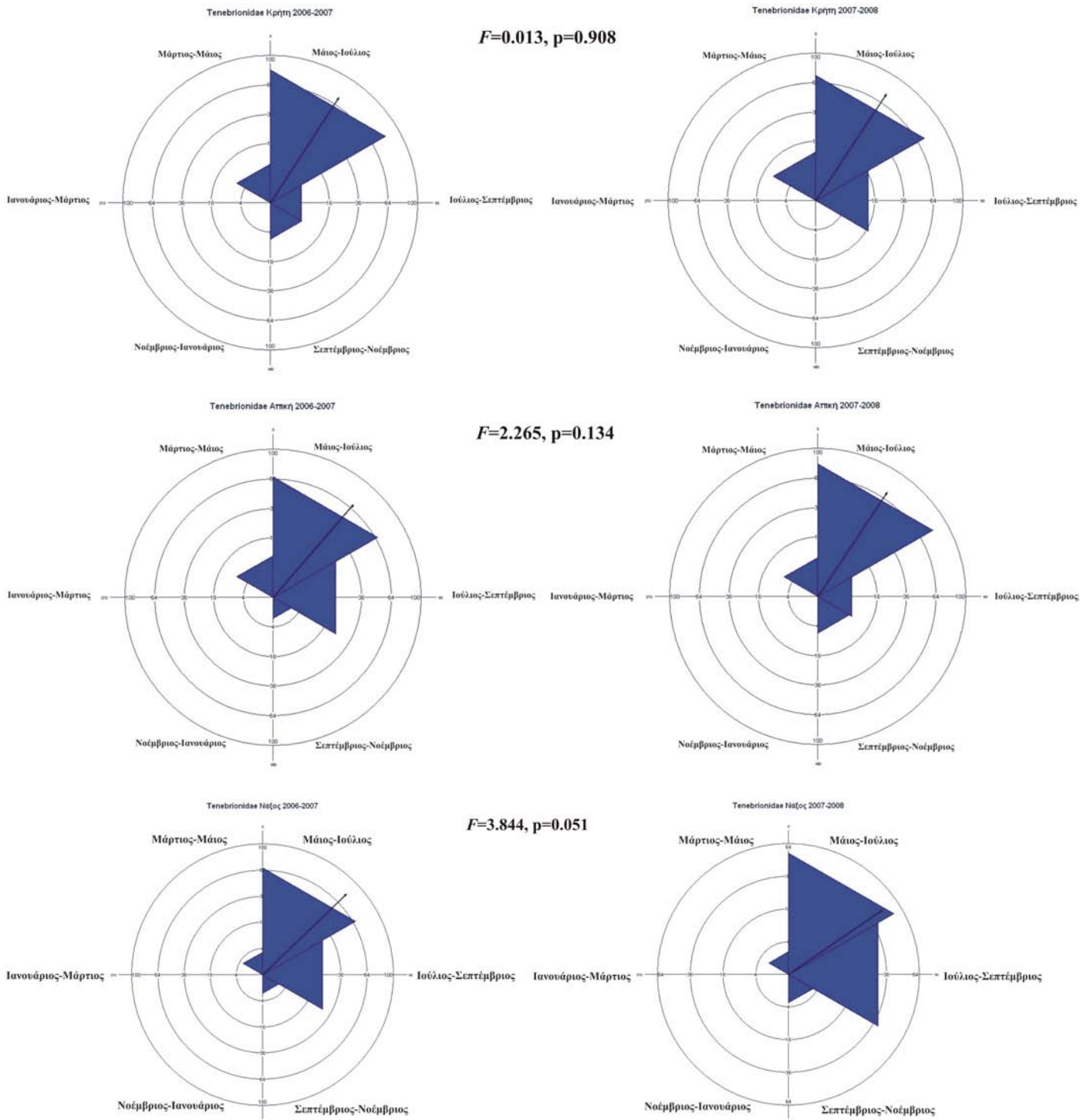
Τα αποτελέσματα της τριγωνομετρικής στατιστικής ανάλυσης έδειξαν ότι τα μήκη των μέσων διανυσμάτων ήταν σχετικά μικρά και οι μεγαλύτερες τιμές βρέθηκαν για την Κύπρο (Πίνακας 5.7).

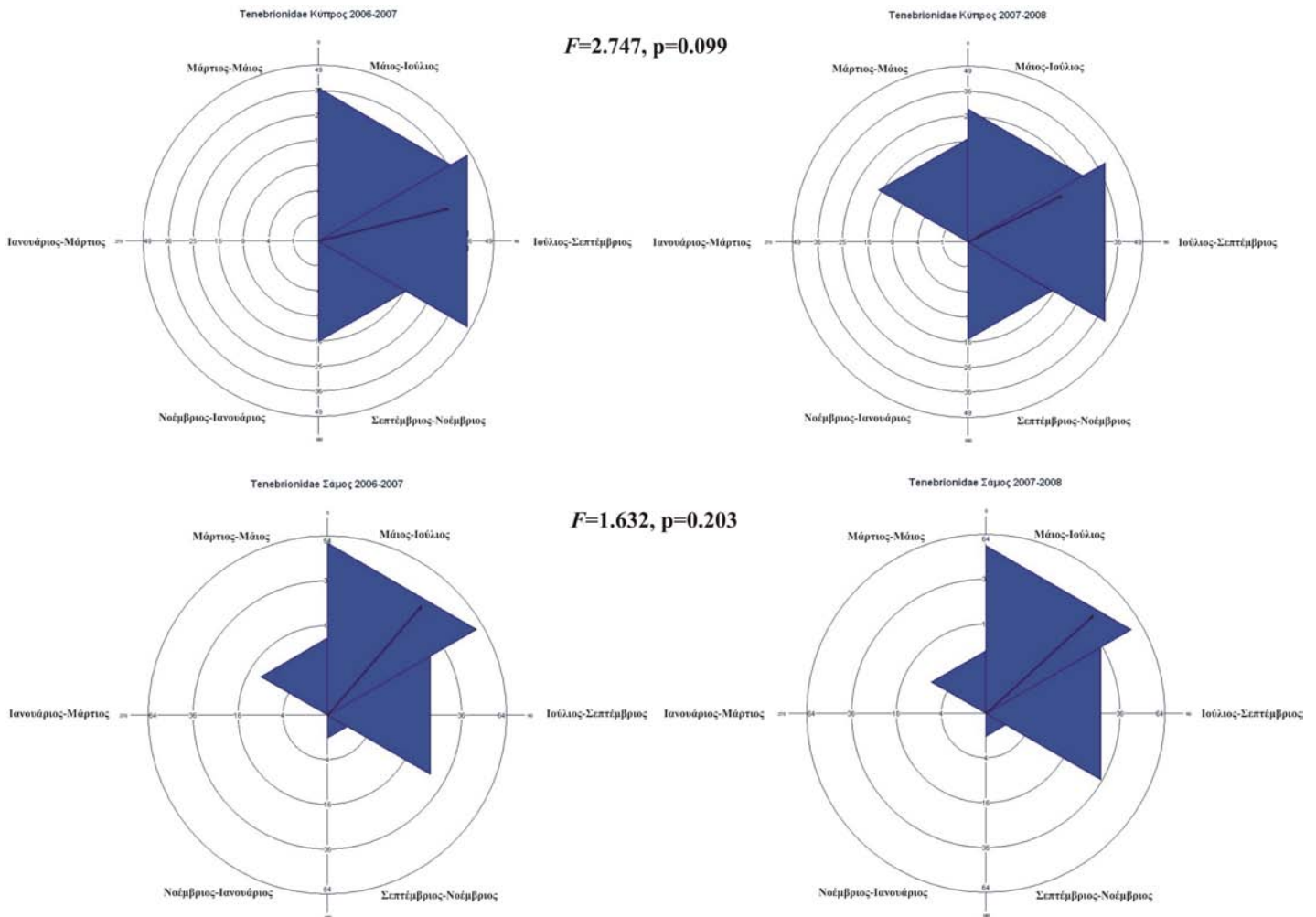
Πίνακας 5.7. Αποτελέσματα τριγωνομετρικής στατιστικής ανάλυσης της φαινολογίας των Carabidae.

		Μέσο διάνυσμα (μ)	Τριγωνομετρική τυπική απόκλιση	Μήκος μέσου διανύσματος (r)	Rayleigh Test (Z)	Rayleigh Test (p)
2006-2007	Κρήτη	296,853°	79,545°	0,381	14,552	4,97E-07
	Κύπρος	270,000°	65,178°	0,524	27,416	1,24E-12
	Αττική	247,311°	68,071°	0,494	24,378	2,59E-11
	Νάξος	286,102°	133,814°	0,065	0,428	0,652
	Σάμος	213,131°	67,640°	0,498	24,817	1,67E-11
2007-2008	Κρήτη	270,000°	91,070°	0,283	7,994	3,37E-04
	Κύπρος	325,285°	41,187°	0,772	59,645	< 1E-12
	Αττική	223,898°	72,096°	0,453	20,529	1,21E-09
	Νάξος	230,485°	90,775°	0,285	8,126	2,96E-04
	Σάμος	230,967°	54,735°	0,634	40,147	< 1E-12
Σύνολο	Κρήτη	288,627°	86,857°	0,317	10,045	4,34E-05
	Κύπρος	319,743°	47,125°	0,713	50,839	< 1E-12
	Αττική	236,760°	71,078°	0,463	21,461	4,78E-010
	Νάξος	244,128°	112,501°	0,145	2,116	0,12
	Σάμος	223,463°	52,020°	0,662	43,854	< 1E-12

Σε όλους τους σταθμούς η αφθονία των Carabidae ήταν ανομοιόμορφα κατανεμημένη με εξαίρεση το σταθμό της Νάξου κατά το πρώτο έτος και συνολικά κατά τα δύο έτη, γεγονός που δείχνει ότι στατιστικά φάνηκε πως τα Carabidae δεν παρουσίασαν κάποιο φαινολογικό πρότυπο στη Νάξο.

Σε αντίθεση με την οικογένεια Carabidae, από τα διαγράμματα του σχήματος 5.10 φαίνεται ότι η φαινολογία των Tenebrionidae κατά τα δύο έτη ήταν στατιστικά όμοια σε όλους τους δειγματοληπτικούς σταθμούς, έστω οριακά (σταθμός Νάξου).

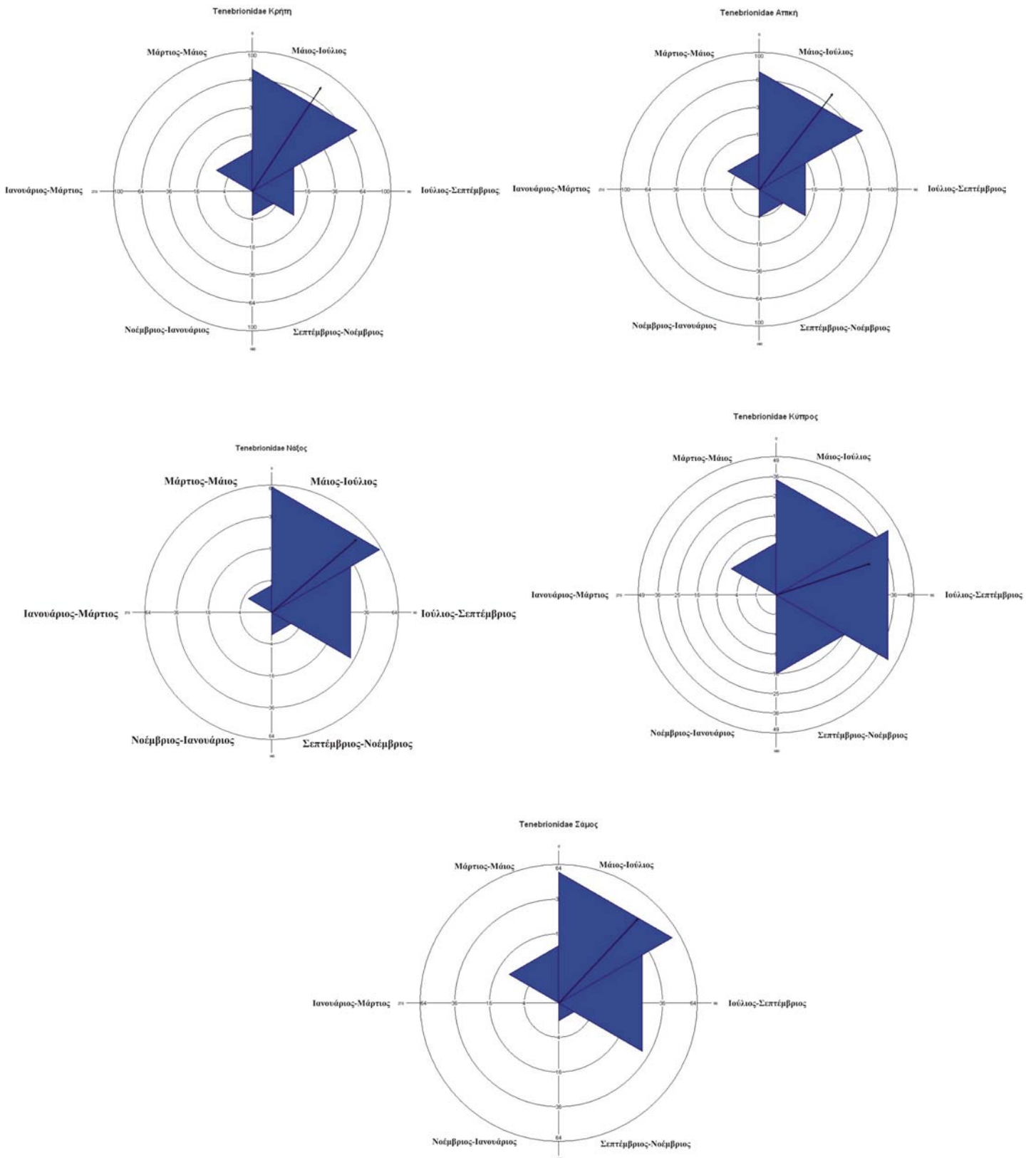




Σχήμα 5.10. Διάγραμμα (rose diagram) τριγωνομετρικής ανάλυσης της αφθονίας της οικογένειας Tenebrionidae ανά δειγματοληπτικό σταθμό κατά τα δύο έτη δειγματοληψιών και σύγκρισή των δύο ετών με το Watson-William F-test.

Η απεικόνιση της φαινολογίας των Tenebrionidae στους πέντε δειγματοληπτικούς σταθμούς για το σύνολο των δύο ετών (Σχήμα 5.11) δείχνει -και πάλι σε αντίθεση με τα Carabidae- ότι δεν υπάρχουν σημαντικές διαφορές όσον αφορά το μέσο διάνυσμα. Σε όλους τους σταθμούς το μέσο διάνυσμα είχε μεγάλο μήκος.

Συγκρίνοντας στατιστικά τη φαινολογία των Tenebrionidae στους πέντε δειγματοληπτικούς σταθμούς για το σύνολο των δύο ετών προέκυψαν ομοιότητες όσον αφορά το μέσο διάνυσμα μεταξύ όλων των σταθμών, με εξαίρεση το σταθμό της Κύπρου, το μέσο διάνυσμα του οποίου δεν παρουσίασε στατιστική ομοιότητα με κανένα από τα αντίστοιχα των υπόλοιπων σταθμών (Πίνακας 5.8).



Σχήμα 5.11. Διάγραμμα (rose diagram) τριγωνομετρικής ανάλυσης της αφθονίας της οικογένειας Tenebrionidae ανά δειγματοληπτικό σταθμό για το σύνολο των δύο ετών.

Πίνακας 5.8. Αποτελέσματα του Watson-William F-test σύγκρισης των φαινολογιών των Tenebrionidae στους πέντε δειγματοληπτικούς σταθμούς για το σύνολο των δύο ετών. Με έντονους χαρακτήρες φαίνονται τα αποτελέσματα που υποδηλώνουν τη στατιστική ομοιότητα των μέσων διανυσμάτων σε δύο σταθμούς.

	Κρήτη		Κύπρος		Αττική		Νάξος		Σάμος	
	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
Κρήτη			44,120	2,91E-10	0,267	0,606	11,323	9,19E-04	3,707	0,056
Κύπρος	44,120	2,91E-10			37,308	5,25E-09	13,197	3,57E-04	22,915	3,31E-06
Αττική	0,267	0,606	37,308	5,25E-09			0,002	0,012	1,903	0,169
Νάξος	14,162	2,21E-04	13,197	3,57E-04	0,002	0,012			2,584	0,11
Σάμος	3,643	0,058	22,915	3,31E-06	1,903	0,169	2,584	0,11		

Η τριγωνομετρική στατιστική ανάλυση της φαινολογίας των Tenebrionidae έδειξε ότι τα μέσα διανύσματα κατά τα δύο δειγματοληπτικά έτη και συνολικά είχαν γενικά πολύ μεγάλο μήκος, το οποίο σε αρκετές περιπτώσεις πλησίαζε το μέγιστο (1) (Πίνακας 5.9). Το μικρότερο μέσο διάνυσμα προέκυψε για την περίοδο 2007-2008 στο σταθμό της Κύπρου, όπου το μήκος του μέσου διανύσματος για τα Carabidae ήταν το μέγιστο (0,702) (Πίνακας 5.7). Το Rayleigh test έδειξε ότι η αφθονία των Tenebrionidae σε όλους τους δειγματοληπτικούς σταθμούς ήταν ανομοιόμορφα κατανομημένη και συνεπώς το φαινολογικό πρότυπο ήταν στατιστικά σημαντικό. Η τιμή του Z ήταν σχεδόν σε όλες τις περιπτώσεις πολύ υψηλή και υψηλότερη από τις αντίστοιχες για τα Carabidae (Πίνακας 5.7).

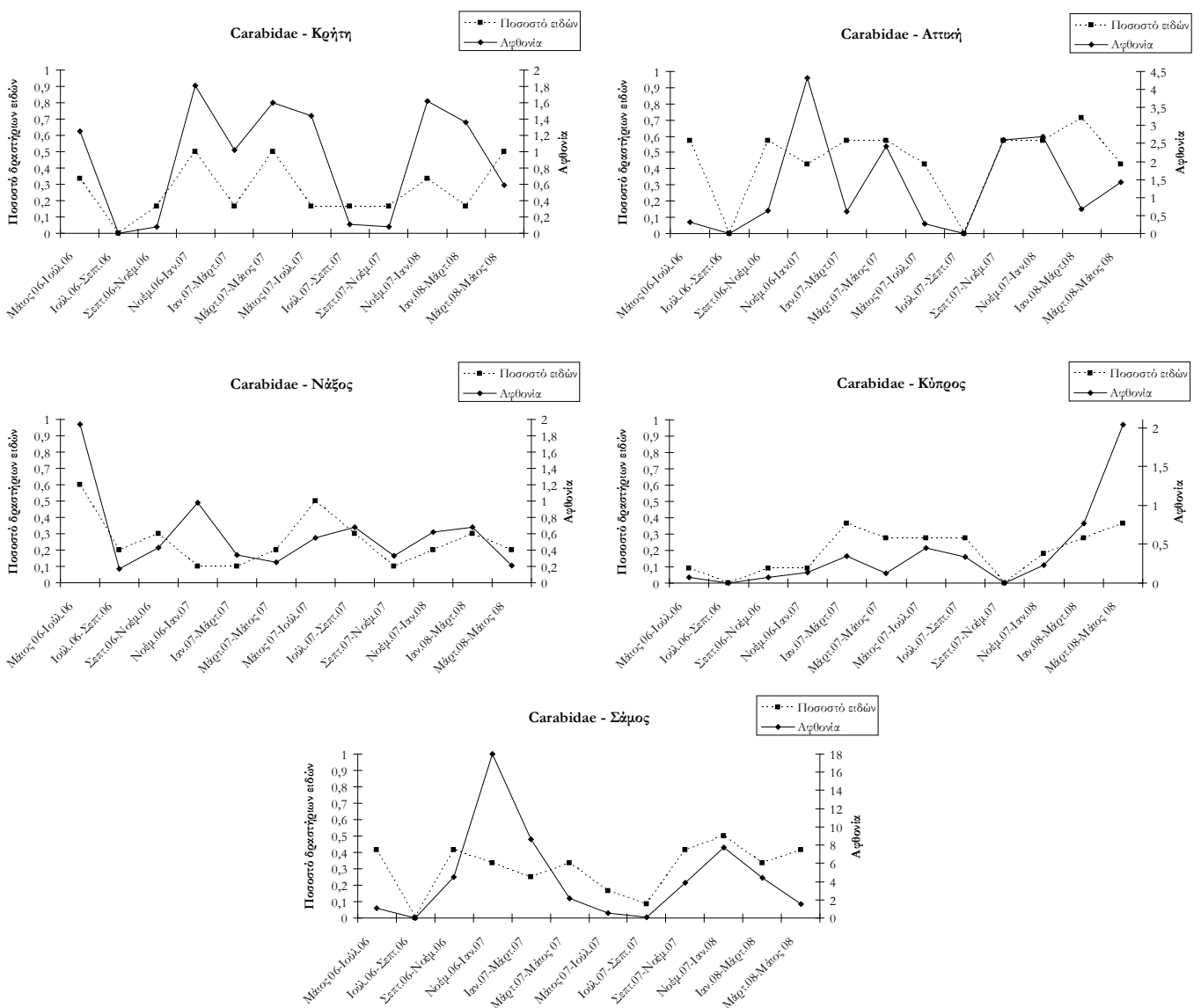
Πίνακας 5.9. Αποτελέσματα τριγωνομετρικής στατιστικής ανάλυσης της φαινολογίας των Tenebrionidae.

		Μέσο διάνυσμα (μ)	Τριγωνομετρική τυπική απόκλιση	Μήκος μέσου διανύσματος (r)	Rayleigh Test (Z)	Rayleigh Test (p)
2006-2007	Κρήτη	32,934°	28,185°	0,886	78,507	< 1E-12
	Κύπρος	76,102°	39,033°	0,793	62,869	< 1E-12
	Αττική	40,893°	31,005°	0,864	74,614	< 1E-12
	Νάξος	46,008°	27,94°	0,888	78,836	< 1E-12
	Σάμος	40,622°	34,25°	0,836	69,954	< 1E-12
2007-2008	Κρήτη	33,458°	25,99°	0,902	81,402	< 1E-12
	Κύπρος	63,886°	56,202°	0,618	38,206	< 1E-12
	Αττική	33,54°	28,799°	0,881	77,674	< 1E-12
	Νάξος	55,483°	30,951°	0,864	74,691	< 1E-12
	Σάμος	47,48°	33,209°	0,845	71,467	< 1E-12
Σύνολο	Κρήτη	33,498°	27,423°	0,892	79,527	< 1E-12
	Κύπρος	71,445°	47,178°	0,712	50,763	< 1E-12
	Αττική	37,137°	29,487°	0,876	76,731	< 1E-12
	Νάξος	49,331°	29,392°	0,877	76,862	< 1E-12
	Σάμος	43,206°	34,565°	0,834	69,493	< 1E-12

5.3.3 Εποχική διαφοροποίηση των ειδών

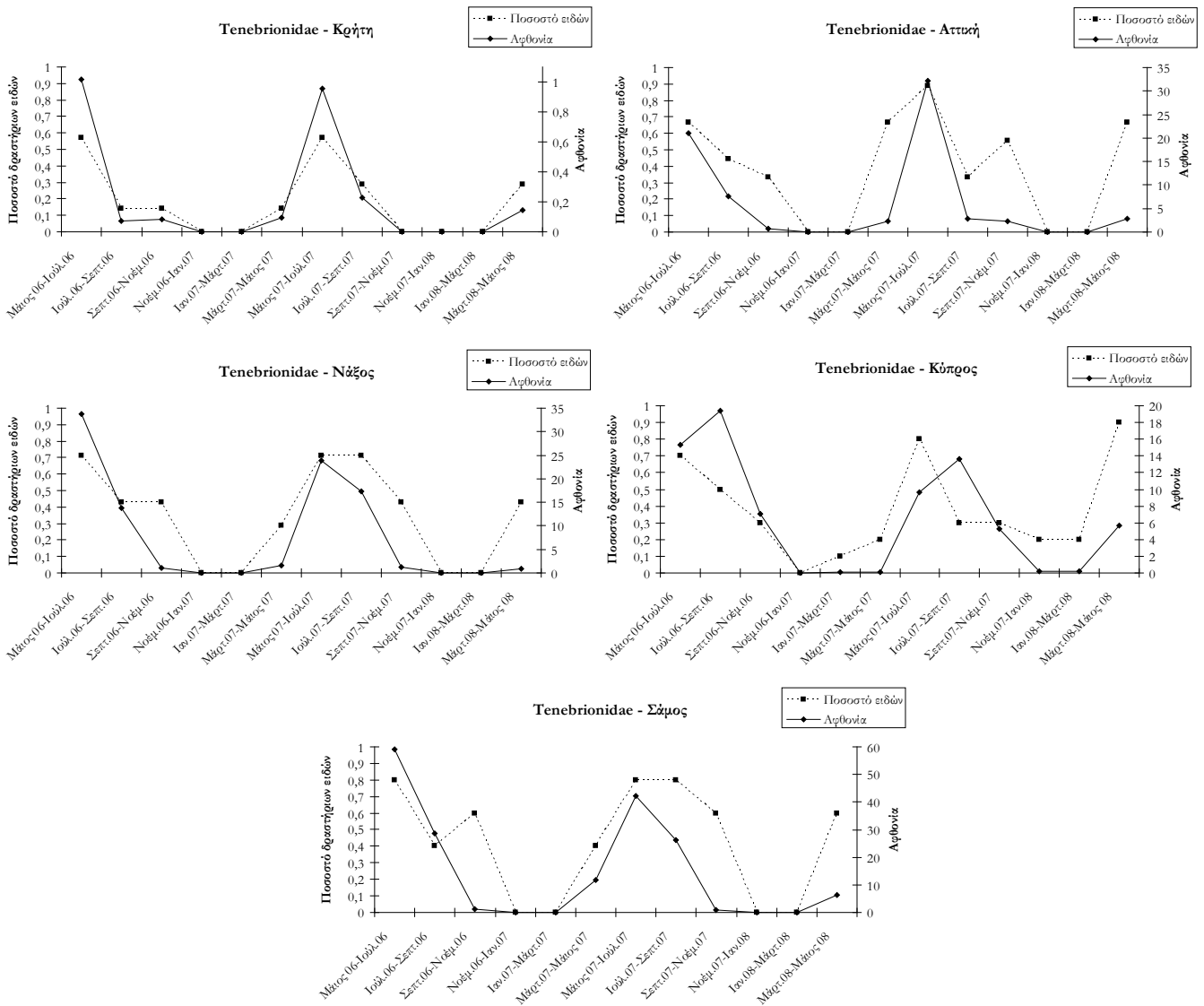
5.3.3.1 Συσχέτιση δραστηριότητας και αφθονίας

Συγκρίνοντας το ποσοστό των δραστήριων ειδών με τη συνολική τους αφθονία ανά δειγματοληψία σε κάθε δειγματοληπτικό σταθμό, δηλαδή πόσα από τα είδη που βρέθηκαν συνολικά σε κάθε σταθμό συνελήφθησαν σε σχέση με το συνολικό αριθμό των ατόμων ανά 100 π/η, γίνεται ευδιάκριτη μία ακόμα διαφορά μεταξύ των οικογενειών Carabidae και Tenebrionidae.



Σχήμα 5.12. Η φαινολογία της οικογένειας Carabidae ανά δειγματοληπτικό σταθμό σε σχέση με το ποσοστό των δραστήριων ειδών της οικογένειας ανά δειγματοληπτική περίοδο.

Η αφθονία των Carabidae στις πέντε περιοχές μελέτης, με εξαίρεση κάποιες δειγματοληπτικές περιόδους, δεν ταυτίζεται χρονικά με αντίστοιχη αύξηση ή μείωση του ποσοστού των δραστήριων ειδών (Σχήμα 5.12). Το γεγονός αυτό ενισχύει το όχι τόσο αυστηρό φαινολογικό πρότυπο που είχε φανεί στο Σχήμα 5.2. Ακόμα και στη Σάμο, που ήταν η περιοχή με μακράν την υψηλότερη αφθονία Carabidae σε σχέση με τις υπόλοιπες περιοχές (Σχήμα 5.1), φαίνεται πως η διαμόρφωση του φαινολογικού προτύπου οφείλεται σε ορισμένα κυρίαρχα είδη και όχι στο υψηλό ποσοστό δραστήριων ειδών κατά την ψυχρή περίοδο των δύο ετών δειγματοληψίας.



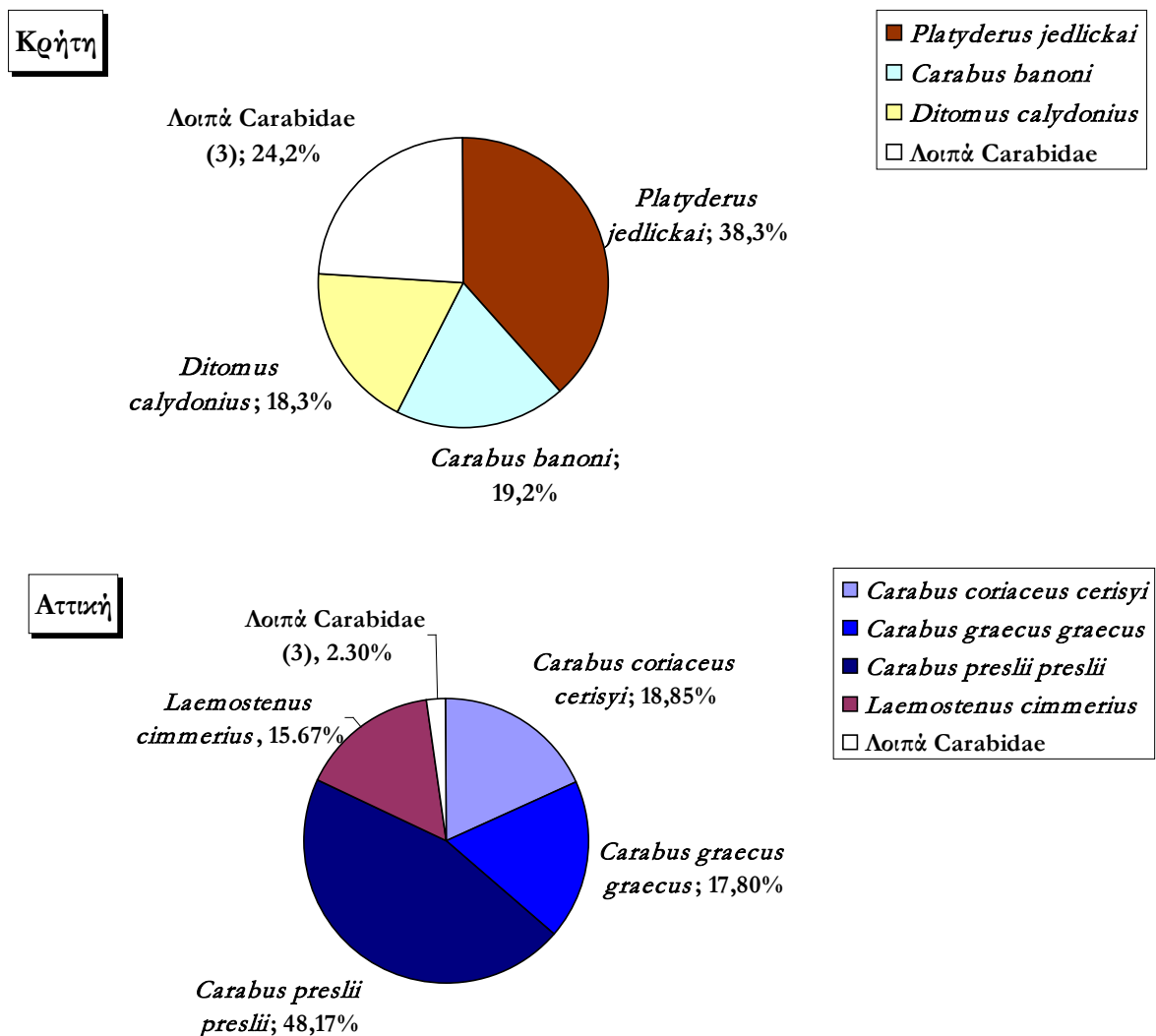
Σχήμα 5.13. Η φαινολογία της οικογένειας Tenebrionidae ανά δειγματοληπτικό σταθμό σε σχέση με το ποσοστό των δραστήριων ειδών της οικογένειας ανά δειγματοληπτική περίοδο.

Σε αντίθεση με την οικογένεια Carabidae, οι υψηλές τιμές αφθονίας των Tenebrionidae κατά τη θερμή περίοδο του έτους συνοδεύονται από υψηλό ποσοστό

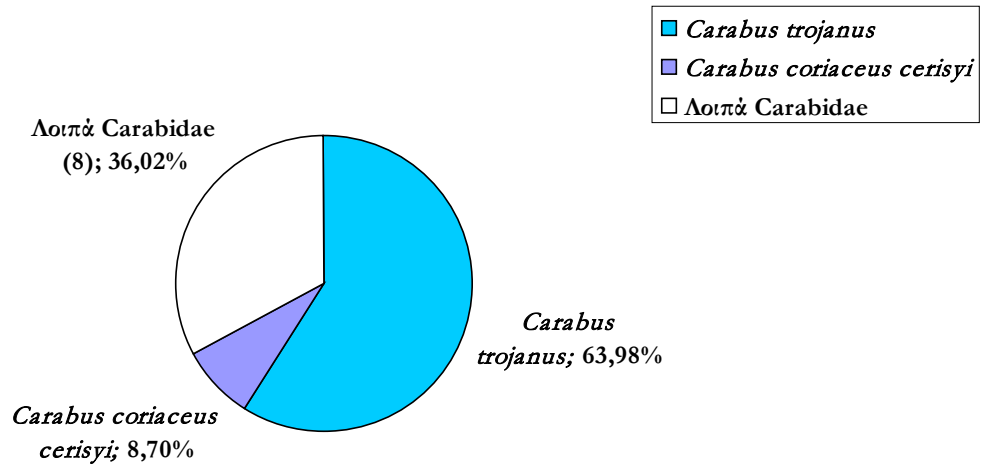
δραστήριων ειδών, το οποίο σε ορισμένες περιπτώσεις (Αττική, Κύπρος, Σάμος) υπερβαίνει το 80% (Σχήμα 5.13). Η εικόνα αυτή, με εξαίρεση ορισμένες μόνο αποκλίσεις σε περιορισμένο αριθμό δειγματοληπτικών περιόδων σε κάποιους σταθμούς, ενισχύει το αυστηρό φαινολογικό πρότυπο που είχε φανεί για την οικογένεια (Σχήμα 5.3) και υποδηλώνει ένα κοινό φαινολογικό πρότυπο για τα συλληφθέντα είδη της οικογένειας Tenebrionidae, σε αντίθεση με αυτά της οικογένειας Carabidae, στους πέντε δειγματοληπτικούς σταθμούς.

5.3.3.2 Οικογένεια Carabidae: σχετική αφθονία και φαινολογία των κυρίαρχων ειδών

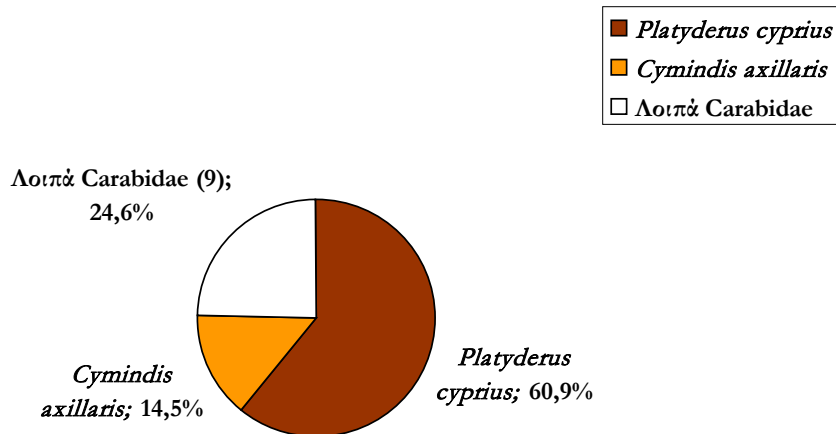
Όπως αναφέρθηκε στην παραπάνω παράγραφο, η φαινολογία της οικογένειας Carabidae διαμορφώθηκε από ορισμένα από τα παρόντα είδη, τα οποία συνελήφθησαν σε μεγαλύτερες ποσότητες στους σταθμούς μελέτης. Η σχετική αφθονία αυτών των κυρίαρχων ειδών της οικογένειας Carabidae σε κάθε δειγματοληπτικό σταθμό παριστάνεται στο σχήμα 5.14 σε σύγκριση με το σύνολο των υπολοίπων συμπαρόντων ειδών.



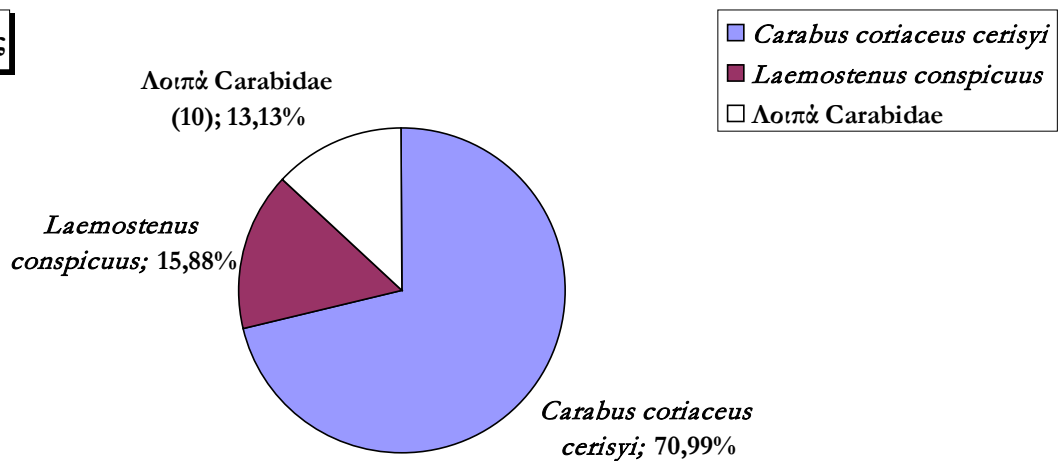
Νάξος



Κύπρος



Σάμος

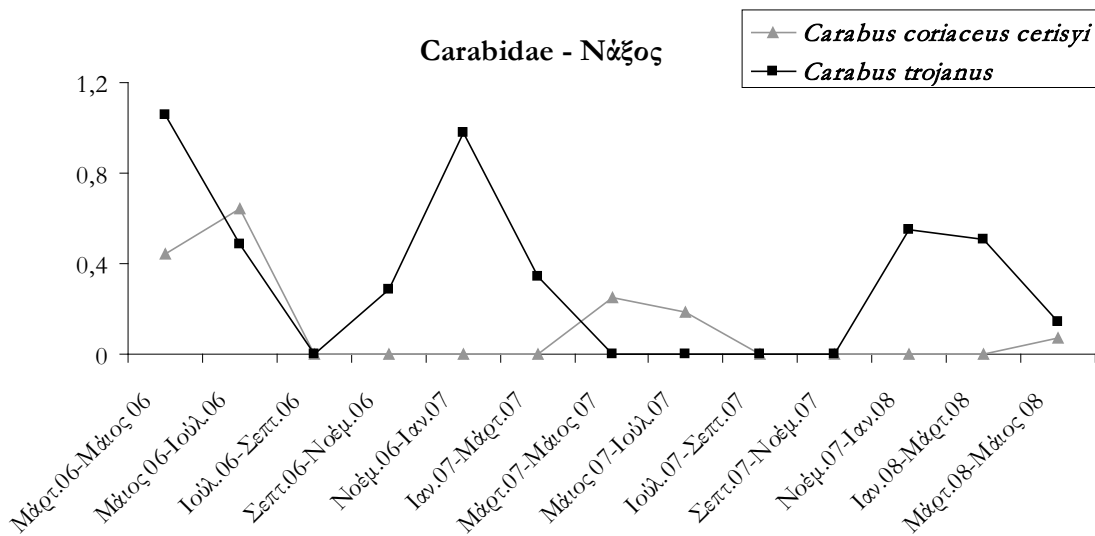
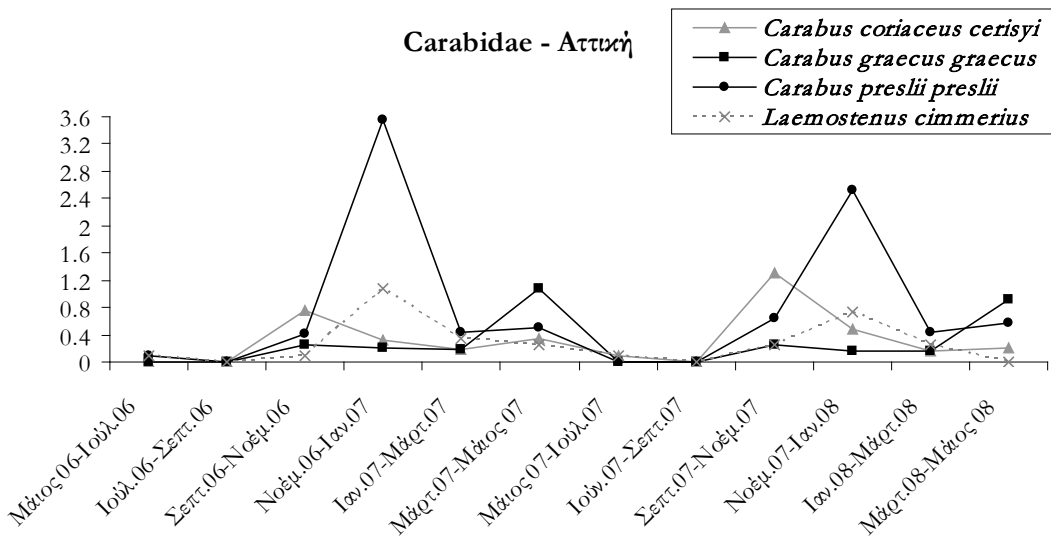
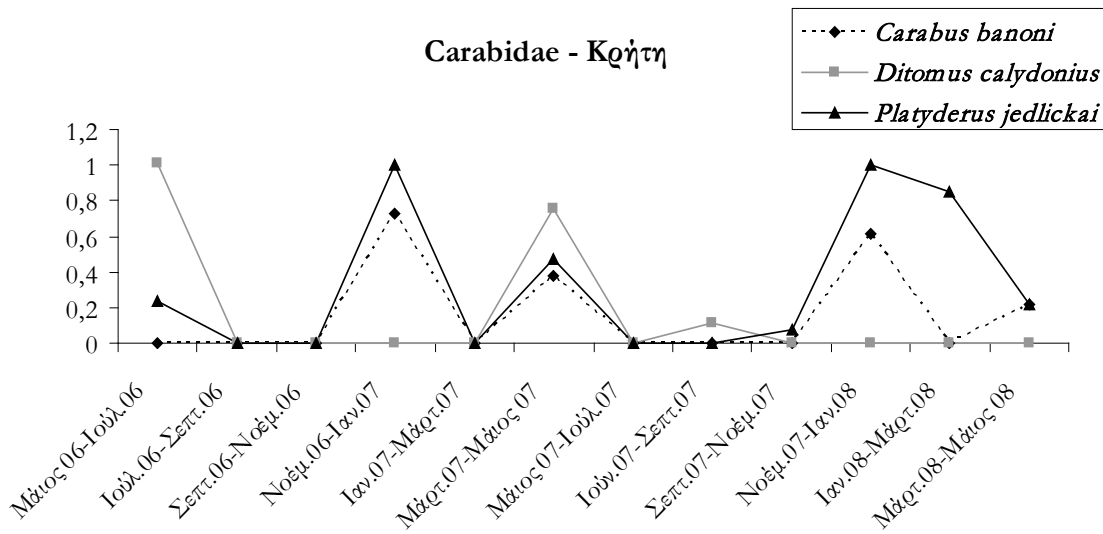


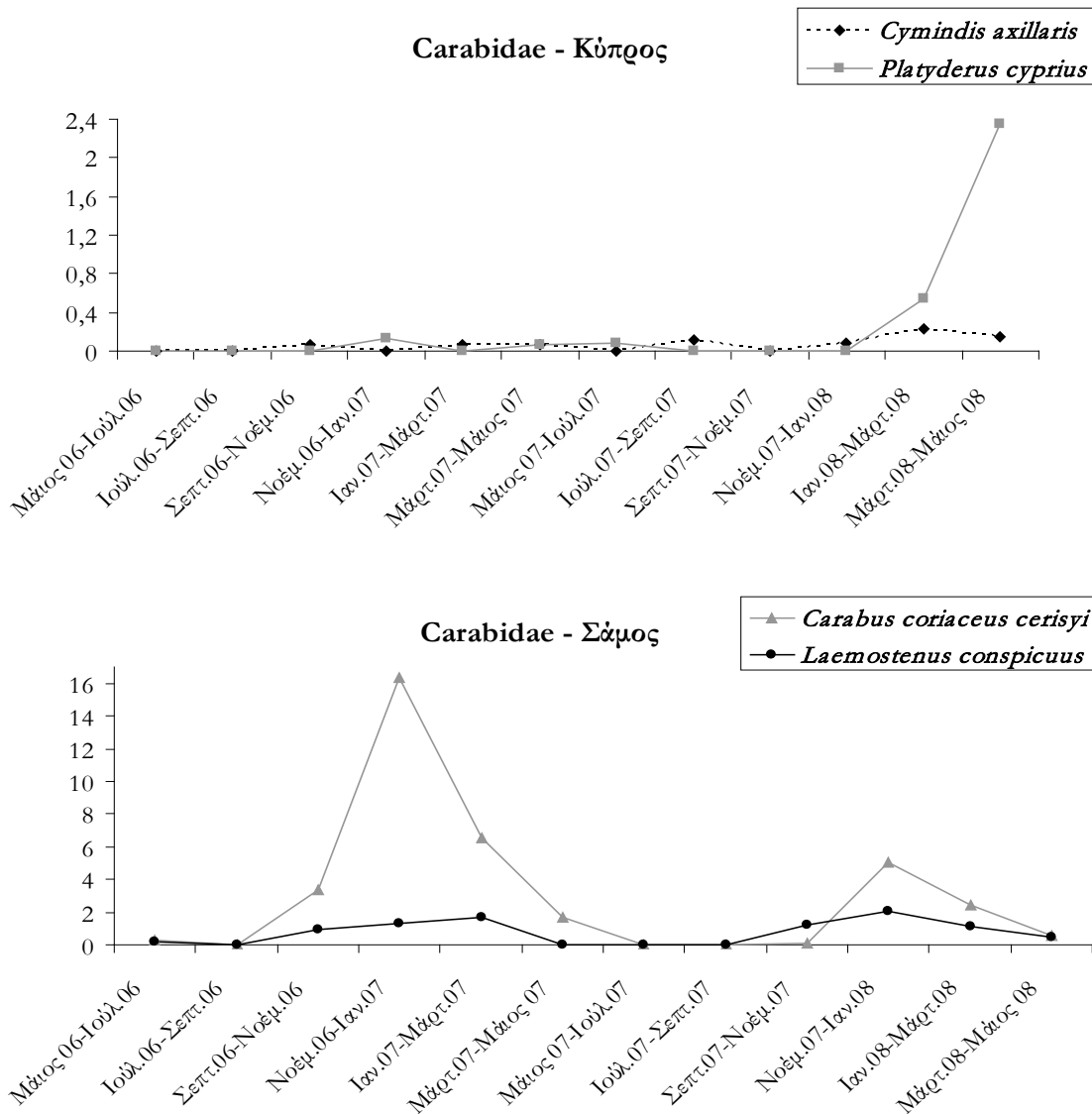
Σχήμα 5.14. Οι σχετικές αφθονίες των κυρίαρχων ειδών Carabidae στους πέντε δειγματοληπτικούς σταθμούς σε σχέση με το σύνολο των υπολοίπων ειδών της οικογένειας (ο αριθμός των λοιπών ειδών Carabidae σε παρένθεση).

Οι συλλήψεις των Carabidae ανά είδος, σταθμό μελέτης και δειγματοληπτική περίοδο βρίσκονται στο Παράρτημα ΙΙΑ.

Η κυριαρχία κάποιων ειδών φαίνεται εντονότατη και χαρακτηριστική, όπως για το υποείδος *Carabus coriaceus cerisyi*, το οποίο αποτέλεσε την πλειονότητα των συλλήψεων Carabidae στη Σάμο (71%) και ήταν με διαφορά δεύτερο σε αφθονία στην Αττική και τη Νάξο. Σε όλες τις περιοχές εκτός της Κρήτης και της Κύπρου (όπου κυρίαρχα είναι δύο μικρού μεγέθους είδη του γένους *Platyderus*), το πιο άφθονο είδος αποτελεί περίπου τις μισές συλλήψεις Carabidae, είναι μεγάλου μεγέθους και ανήκει στο γένος *Carabus*. Στην Κρήτη είναι φανερό πως η πίτα του διαγράμματος είναι μάλλον μοιρασμένη, καθώς δεν υπάρχουν οι έντονες διαφορές στη σχετική αφθονία, όπως στις υπόλοιπες περιοχές. Αξίζει πάντως να σημειωθεί ότι στην Κύπρο οι συλλήψεις των Carabidae ήταν συνολικά περίπου υποδιπλάσιες των αμέσως υψηλότερων (σταθμός Κρήτης). Συνεπώς, η εικόνα του διαγράμματος δεν έχει την ίδια βαρύτητα με την αντίστοιχη στις άλλες περιοχές.

Η φαινολογία των παραπάνω κυρίαρχων ειδών, όπως παριστάνεται στο σχήμα 5.15, παρουσιάζει εξαιρετικό ενδιαφέρον, καθώς τα κυρίαρχα είδη παρουσιάζουν διαφορετικά πρότυπα μεταξύ τους και μεταξύ των δειγματοληπτικών ετών σε κάποιους σταθμούς. Πιο συγκεκριμένα, η περίοδος αιχμής του υποείδους *Carabus coriaceus cerisyi* στη Σάμο, όπου είναι επικρατές είναι η χειμερινή περίοδος, ενώ στη Νάξο και την Αττική, όπου συνελήφθη σε μικρότερες ποσότητες, οι περίοδοι αιχμής του εντοπίζονται στην άνοιξη ή το φθινόπωρο. Οι διαφορές αυτές αποδείχθηκαν στατιστικά σημαντικές με το Watson-William F-test (Αττική-Νάξος: $F=159,82$, $p<1E-12$, Αττική-Σάμος: $F=4,634$, $p=0,03$, Νάξος- Σάμος: $F=329,15$, $p<1E-12$). Στις περιοχές όπου είδη του γένους *Carabus* είναι συνκυρίαρχα (Αττική, Νάξος), τα συμπαρόντα είδη δεν εμφανίζουν το μέγιστο της δραστηριότητάς τους κατά τις ίδιες δειγματοληπτικές περιόδους, αλλά με διαφορά ενός διμήνου. Σε αυτές τις περιπτώσεις το βασικό κυρίαρχο είδος (Αττική: *C. coriaceus*, Νάξος: *C. trojanus*) παρουσιάζει μέγιστη δραστηριότητα κατά το χειμώνα και το/τα συνκυρίαρχο/α είδος/η κατά την άνοιξη (Αττική, Νάξος) ή το φθινόπωρο (Αττική). Στην Κύπρο, όπου η αφθονία των Carabidae ήταν πολύ μικρότερη από τους υπόλοιπους σταθμούς, δεν παρατηρείται κάποιο φαινολογικό πρότυπο, παρά μόνο μία αυξημένη δραστηριότητα του κυρίαρχου είδους (*Platyderus cyprius*) κατά την ανοιξιάτικη περίοδο του δεύτερου δειγματοληπτικού έτους. Τέλος, στην Κρήτη, από όπου απουσιάζει ένα καθαρά κυρίαρχο είδος, η εικόνα των φαινολογιών των δύο πιο άφθονων ειδών (*Platyderus jedlickai*, *Carabus banoni*) είναι ομοιόμορφη, με περίοδο αιχμής τις αρχές του χειμώνα και την άνοιξη, σε αντίθεση με το είδος *Ditomis calydonius*, το οποίο δραστηριοποιούνταν σχεδόν αποκλειστικά κατά την ανοιξιάτικη περίοδο.



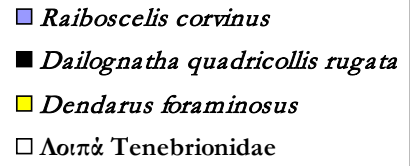
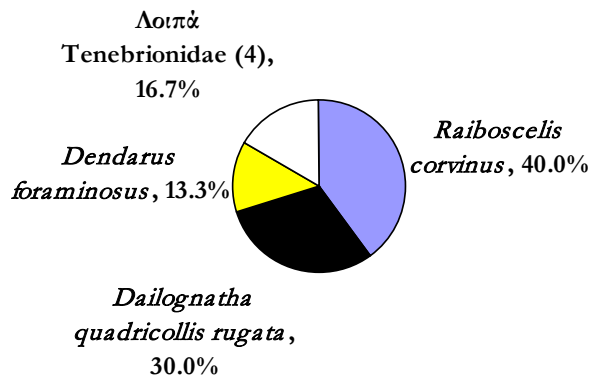


Σχήμα 5.15. Φαινολογία των κυρίαρχων ειδών της οικογένειας Carabidae στους πέντε δειγματοληπτικούς σταθμούς.

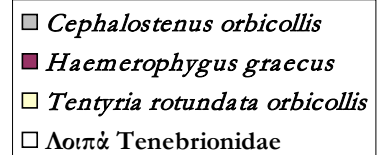
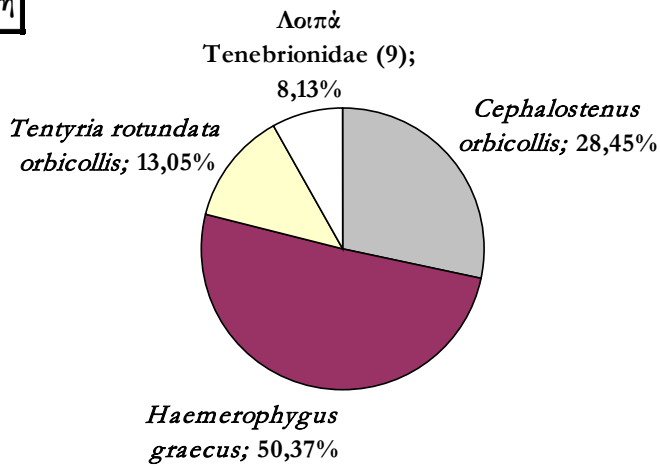
5.3.3.3 Οικογένεια Tenebrionidae: σχετική αφθονία και φαινολογία των κυρίαρχων ειδών

Σε αντιστοιχία με την οικογένεια Carabidae, η σχετική αφθονία των κυρίαρχων ειδών της οικογένειας Tenebrionidae φαίνεται παραστατικά στο σχήμα 5.16, από το οποίο είναι εύληπτη η πολύ μεγάλη διαφορά στη συνολική αφθονία μεταξύ των συλλεφθέντων ειδών σε κάθε σταθμό. Στο σχήμα 5.16 συμπεριλαμβάνεται η Κρήτη, αν και οι συλλήψεις στο συγκεκριμένο σταθμό ήταν ελάχιστες (συνολικά 30 άτομα σε δύο χρόνια). Στις υπόλοιπες τέσσερις περιοχές, το πιο άφθονο είδος αποτελεί τουλάχιστον τις μισές από τις συνολικές συλλήψεις των Tenebrionidae (Αττική, Κύπρος), ενώ η κυριαρχία ενός και μόνο είδους (*Dailognatha quadricollis*) υπερβαίνει το 88% (Νάξος, Σάμος). Οι συλλήψεις των Tenebrionidae ανά είδος, σταθμό μελέτης και δειγματοληπτική περίοδο βρίσκονται στο Παράρτημα ΠΙΒ.

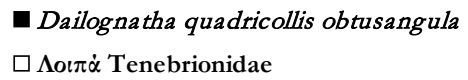
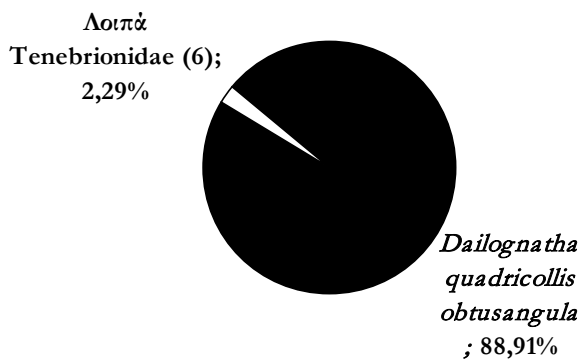
Κρήτη

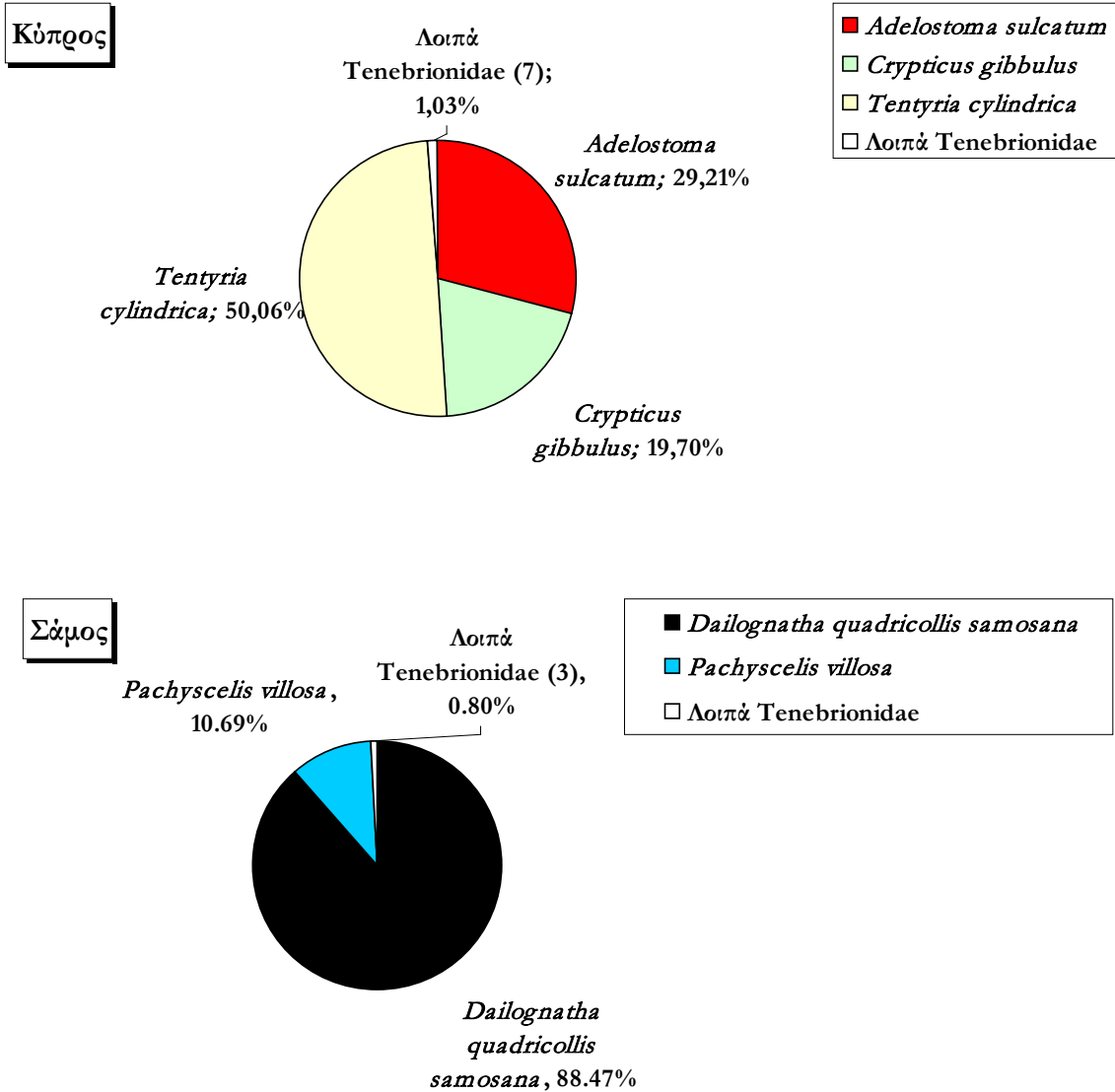


Αττική



Νάξος

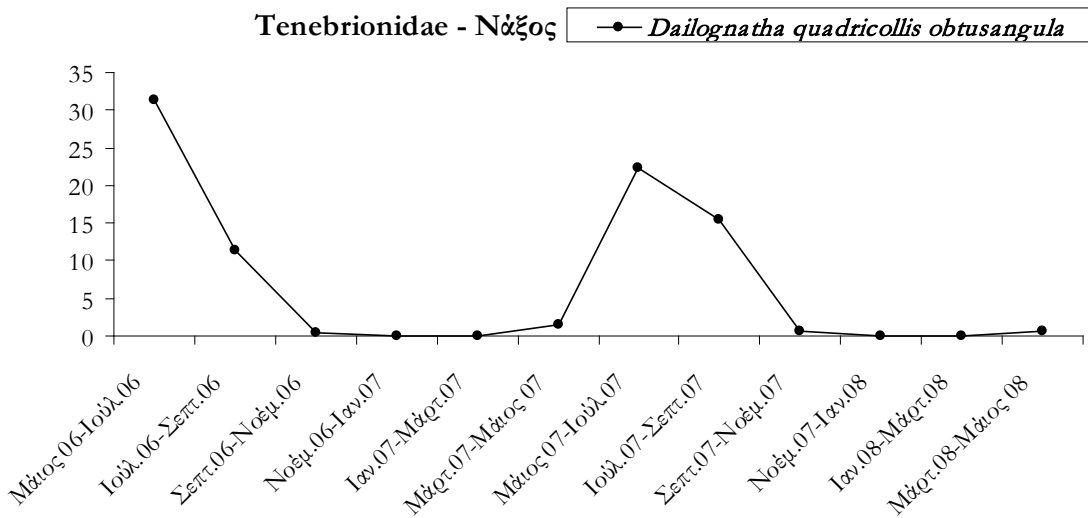
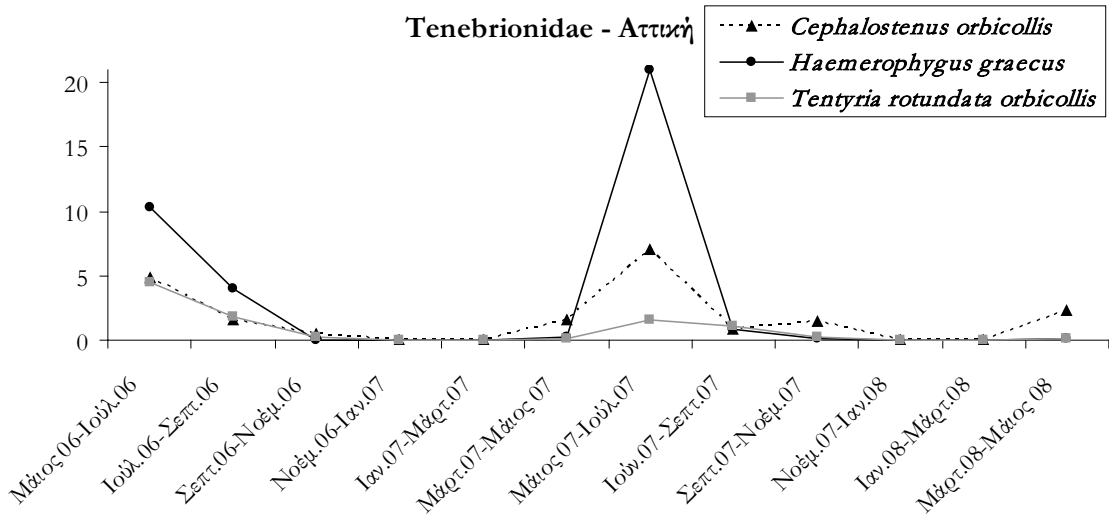
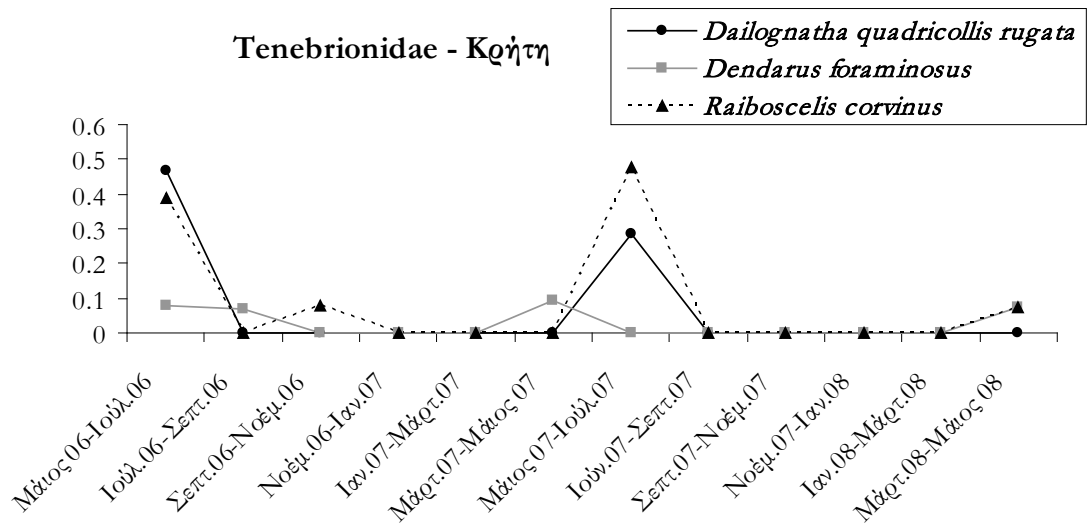


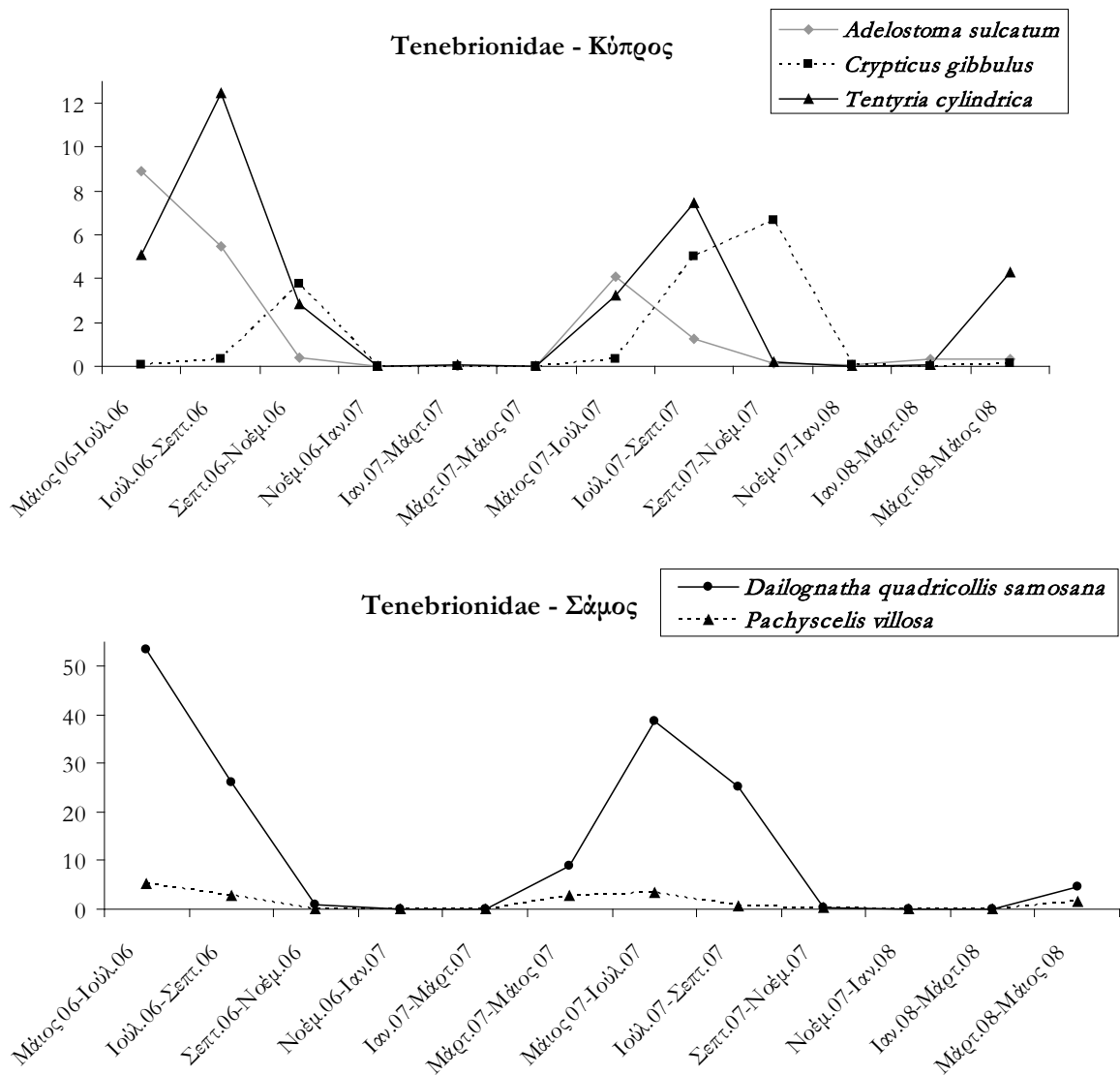


Σχήμα 5.16. Οι σχετικές αφθονίες των κυρίαρχων ειδών Tenebrionidae στους δειγματοληπτικούς σταθμούς σε σχέση με το σύνολο των υπολοίπων ειδών της οικογένειας (ο αριθμός των λοιπών Tenebrionidae σε παρένθεση).

Ένα ακόμα εντυπωσιακό κοινό στοιχείο των Tenebrionidae στους τέσσερις (εκτός της Κρήτης) δειγματοληπτικούς σταθμούς είναι ότι η συνολική σχετική αφθονία των μη κυρίαρχων συλληφθέντων ειδών σε κανένα σταθμό δεν υπερβαίνει το 8,2%, ενώ σε τρεις σταθμούς (Νάξος, Κύπρος, Σάμος) είναι μικρότερη από 2,3%.

Το φαινολογικό πρότυπο των κυρίαρχων ειδών στους πέντε σταθμούς είναι, όπως αναμένονταν, αντίστοιχα αυστηρό με εκείνο του σχήματος 5.3 για τη συνολική αφθονία των ειδών ανά σταθμό (Σχήμα 5.17). Ειδικότερα, η περίοδος αιχμής των ειδών εντοπίζεται στο μέσον της θερινής περιόδου.





Σχήμα 5.17. Φαινολογία των κυρίαρχων ειδών της οικογένειας Tenebrionidae στους δειγματοληπτικούς σταθμούς.

Η μόνη απόκλιση παρουσιάζεται στο σταθμό της Κύπρου: ενώ το πλέον άφρονο είδος (*Tentyria cylindrica*) ακολουθεί το προαναφερθέν τυπικό φαινολογικό πρότυπο των Tenebrionidae, τα δύο συγκυρίαρχα είδη *Adelostoma sulcatum* και *Crypticus gibbulus* εμφανίζουν τη μέγιστη δραστηριότητά τους κατά τις αρχές του καλοκαιριού και τις αρχές του φθινοπώρου αντίστοιχα και στα δύο δειγματοληπτικά έτη. Η διαφοροποίηση αυτή είναι ακριβώς αντίστοιχη με εκείνη των συγκυρίαρχων ειδών του γένους *Carabus*, που αναφέρθηκε παραπάνω.

5.3.4 Επίδραση αβιοτικών παραγόντων

Τα αποτελέσματα των GLMM για τη συσχέτιση της αφθονίας των Carabidae και Tenebrionidae στις πέντε περιοχές δίνονται συνοπτικά στον πίνακα 5.10 και αναλυτικότερα για κάθε οικογένεια στους πίνακες 5.11 και 5.12. Αξίζει να σημειωθεί ότι οι αβιοτικοί παράγοντες που μετρήθηκαν κατά τη μελέτη δε διέφεραν μεταξύ των δύο ετών σε κανένα σταθμό (Mann-Whitney test: $p > 0,05$ σε όλες τις περιπτώσεις).

Πίνακας 5.10. Τα πιο φειδωλά μοντέλα συσχέτισης της αφθονίας των Carabidae και Tenebrionidae με τους αβιοτικούς παράγοντες στους πέντε σταθμούς. Όπου ab: αφθονία, at: θερμοκρασία αέρα, arh: σχετική υγρασία αέρα, pr: βροχόπτωση, *: οι δύο μεταβλητές λαμβάνονται υπόψη και ως μία (π.χ. $at*pr=at+pr+at:pr$), ΔAIC: η διαφορά των AIC μεταξύ του πιο φειδωλού μοντέλου και του δεύτερου σε στατιστική σημαντικότητα.

	Σταθμός	Μοντέλο	ΔAIC
Carabidae	Κρήτη	$ab \sim at * pr + arh * pr$	8,2595
	Αττική	$ab \sim arh$	2,3765
	Νάξος	$ab \sim at$	3,3714
	Κύπρος	-	-
	Σάμος	$ab \sim at$	2,6959
Tenebrionidae	Κρήτη	$ab \sim at * arh * pr$	7,6473
	Αττική	$ab \sim at * arh * pr$	19,7599
	Νάξος	$ab \sim at + arh * pr$	1,1827
	Κύπρος	$ab \sim at * arh + at * pr + arh * pr$	1,8547
	Σάμος	$ab \sim pr$	1,029

Πίνακας 5.11. Οι παράγοντες που συμμετέχουν στα μοντέλα του πίνακα 5.10 για τα Carabidae και η στατιστική τους σημασία. Για το σταθμό της Κύπρου δεν προέκυψε κάποιο στατιστικά σημαντικό μοντέλο.

Κρήτη	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
(Intercept)	23,4460	5,7107	6	4,1056	0,0063
at	-0,4918	0,0994	6	-4,9491	0,0026
arh	-0,2048	0,0698	6	-2,9334	0,0262
pr	-0,3210	0,0615	6	-5,2228	0,0020
at:pr	0,0076	0,0027	6	2,8474	0,0293
pr:arh	0,0029	0,0007	6	4,4295	0,0044
Αττική	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
(Intercept)	-2,7596	1,4586	10	-1,8919	0,0478
arh	0,0604	0,0205	10	2,9384	0,0148
Νάξος	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
(Intercept)	2,2658	0,5581	10	4,0602	0,0023
at	-0,0632	0,0269	10	-2,3479	0,0408
Σάμος	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
(Intercept)	14,1579	3,8569	10	3,6707	0,0043
at	-0,4677	0,1749	10	-2,6737	0,0233

Όπως φαίνεται στον Πίνακα 5.11, κοινό στοιχείο των Carabidae στις περιοχές μελέτης είναι η αρνητική επίδραση της θερμοκρασίας αέρα και η θετική επίδραση της υγρασίας στην αφθονία τους. Αντίθετα, η δραστηριότητα (αφθονία) των Tenebrionidae σε όλες τις περιοχές μελέτης επηρεάζονταν θετικά από τη θερμοκρασία και αρνητικά από τη σχετική υγρασία και τη βροχόπτωση (Πίνακας 5.12).

Πίνακας 5.12. Οι παράγοντες που συμμετέχουν στα μοντέλα του πίνακα 5.10 για τα Tenebrionidae και η στατιστική τους σημασία.

Κοήτη	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
(Intercept)	17,55553	2,265392	4	7,749446	0,0015
at	0,60009	0,074398	4	-8,06586	0,0013
arh	-0,24348	0,036894	4	-6,59929	0,0027
pr	-0,47111	0,164271	4	-2,86788	0,0456
at:arh	0,008298	0,001319	4	6,29251	0,0033
at:pr	0,022857	0,010054	4	2,273521	0,0854
arh:pr	0,006504	0,010054	4	2,809209	0,0484
at:arh:pr	-0,00031	0,002315	4	-2,22201	0,0904
Αττική	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
(Intercept)	539,7155	183,4741	4	2,941644	0,0423
at	22,6106	6,83048	4	-3,31025	0,0296
arh	-9,3306	2,99699	4	-3,11333	0,0358
pr	-4,1098	1,29479	4	-3,17413	0,0337
at:arh	0,4118	0,11667	4	3,530112	0,0242
at:pr	0,2147	0,06517	4	3,294717	0,0301
arh:pr	0,0736	0,02074	4	3,549253	0,0238
at:arh:pr	-0,0039	0,00101	4	-3,86512	0,0181
Νάξος	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
(Intercept)	130,0856	27,50167	7	4,730097	0,0021
at	0,55751	0,561516	7	-0,99287	0,3538
arh	-1,6911	0,321391	7	-5,2618	0,0012
pr	-0,65956	0,197888	7	-3,333	0,0125
arh:pr	0,00924	0,003133	7	2,949354	0,0214
Κύπρος	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
(Intercept)	126,8364	42,37235	5	2,993377	0,0303
at	2,65173	1,33703	5	-1,9833	0,1041
arh	-1,52842	0,53896	5	-2,83587	0,0364
pr	-1,72797	0,50722	5	-3,40675	0,0191
at:arh	0,0292	0,01843	5	1,584012	0,174
at:pr	0,02315	0,00911	5	2,542145	0,0518
arh:pr	0,01743	0,00494	5	3,527501	0,0168
Σάμος	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
(Intercept)	28,62125	6,533701	10	4,380556	0,0014
pr	-0,14053	0,048327	10	-2,90796	0,0156

5.4 Συζήτηση

Με βάση τις συνολικές αφθονίες των εδαφόβιων κολεοπτέρων φαίνεται ότι οι πέντε περιοχές μελέτης διέφεραν σε μεγάλο βαθμό. Στη Σάμο η συνολική αφθονία ήταν πολύ υψηλότερη σε σύγκριση με τις υπόλοιπες περιοχές, λόγω της πολύ υψηλής αφθονίας των Tenebrionidae στο συγκεκριμένο σταθμό. Αντίθετα, στην Κρήτη η συνολική αφθονία ήταν με μεγάλη διαφορά η μικρότερη, κυρίως λόγω της πολύ μικρής αφθονίας των Tenebrionidae και της σχετικά μικρής αφθονίας των Carabidae. Η μεγάλη διαφορά αφθονίας των Tenebrionidae μεταξύ της Κρήτης και των υπόλοιπων σταθμών (και κυρίως της Σάμου) ήταν στατιστικά σημαντική, αναδεικνύοντας έτσι την πρώτη σημαντική διαφορά μεταξύ των πέντε περιοχών. Στους υπόλοιπους τρεις σταθμούς η συνολική αφθονία ήταν σε ενδιάμεσο επίπεδο, αλλά ιδιαίτερο ενδιαφέρον παρουσιάζουν οι λίγες συνολικές συλλήψεις Carabidae στην Κύπρο κατά τα δύο χρόνια δειγματοληψιών, παρά το γεγονός ότι αντιστοιχούν σε 11 είδη. Οι Hosoda (1999) και Imler (2003) έδειξαν ότι διαφορές στην αφθονία των Carabidae μεταξύ διαφορετικών ενδιαιτημάτων μπορεί να αποδοθούν στην προτίμηση συγκεκριμένων τύπων εδαφών, εδαφικού pH και περιεχόμενο σε νερό. Αυτή είναι μία πολύ πιθανή εξήγηση του πολύ μικρού αριθμού συλλήψεων Carabidae στην Κύπρο, η οποία είναι συγκριτικά η πιο άνοδρη από τις πέντε περιοχές μελέτης (§2.2). Παρά το γεγονός ότι η διαφορά της αφθονίας των Carabidae μεταξύ των σταθμών δεν επιβεβαιώθηκε στατιστικά, είναι ωστόσο αξιοσημείωτη. Οι ιδιαιτερότητες των σταθμών στην Κρήτη και την Κύπρο αναδεικνύονται πλήρως στο επόμενο κεφάλαιο (§6.4).

Διάφορες εργασίες έχουν αναδείξει το ότι είδη Tenebrionidae που κατανέμονται σε διαφορετικές κλάσεις εδαφικής υφής έχουν την τάση να έχουν μέγιστη αφθονία σε ένα συγκεκριμένο εδαφικό τύπο (Marcuzzi 1964, Calkins & Kirk 1975, Thomas 1983, Ayal & Merkl 1994, Krasnov & Shenbrot 1996). Γενικά, η πολύ υψηλή αφθονία των Tenebrionidae σε μεσογειακές περιοχές ερμηνεύεται σε σχέση με την έλλειψη θηρευτών και την απουσία ανταγωνισμού μεταξύ ομογενών ειδών και την υψηλή φυτική βιομάζα σε ένα περιβάλλον, όπου τα σαπροφυτοφάγα ζώα αντικαθιστούν τους πρωτογενείς καταναλωτές (de los Santos *et al.* 2002a). Πράγματι, στις πέντε βιοκοινότητες Tenebrionidae κάθε γένος εκπροσωπείται από ένα είδος (§4.3.2) και το κυρίαρχο φυτικό είδος είναι το *Juniperus phoenicea*, το οποίο γενικά βοσκείται από φυτοφάγα θηλαστικά λιγότερο από άλλα συμπαρόντα φυτικά είδη (Aldezabal & Garin 2000, Martínez 2009). Αυτό οφείλεται στους τοξικούς δευτερογενείς μεταβολίτες που έχει, τα δι- και σεσαιτερπένια (Glasby 1991, Martínez 1993, Waterman & Mole 1994). Έχει βρεθεί διαφορά στην περιεκτικότητα σεσαιτερπενίων στο *J. phoenicea* μεταξύ Ελλάδας

(υψηλή) και άλλων χωρών (Adams *et al.* 1996). Επίσης, είναι εντυπωσιακό ότι η περιεκτικότητα των αιθέριων ελαίων των κωνοφόρων της Κρήτης είναι υψηλότερη των αντίστοιχων από άλλες περιοχές της Ελλάδας (Schiller & Grunwald 1987). Είναι, λοιπόν, πολύ πιθανό τα αιθέρια έλαια του *J. phoenicea* στην Κρήτη να διαφοροποιούνται σε σύγκριση με τις υπόλοιπες περιοχές μελέτης (Πετράκης, προσ. επικοινωνία) και αυτό να δρα απωθητικά για τα είδη Tenebrionidae της περιοχής, αν και η αιτία αυτής της διαφοροποίησης δεν είναι γνωστή μέχρι σήμερα. Εκτός αυτού, η αφθονία των Tenebrionidae σε περιοχές με μακκία βλάστηση στην Κρήτη ήταν εντυπωσιακά χαμηλή και στη μοναδική παλαιότερη μελέτη (Τριχάς 1996), ενώ σε πολύ κοντινές φρυγανικές διαπλάσεις η αφθονία των ίδιων ειδών ήταν μέχρι τρεις τάξεις μεγέθους υψηλότερη. Η φυτοχημική απώθηση των Tenebrionidae από το *J. phoenicea* είναι ένα πολύ ενδιαφέρον ερώτημα που προέκυψε από τα αποτελέσματα της διατριβής. Η επιβεβαίωση του φαινομένου και η διαπίστωση του μηχανισμού είναι ένα ξεχωριστό ερευνητικό κομμάτι, το οποίο απαιτεί ειδική συγκριτική μελέτη στο μέλλον με πολύ ενδιαφέρουσες διαχειριστικές προεκτάσεις. Η πειραματική απόδειξη της αρνητικής σχέσης των Tenebrionidae σε διαπλάσεις *J. phoenicea* πιθανώς θα αναγάγει κάποια είδη ή και ολόκληρη την οικογένεια σε βιολογικό δείκτη που αντανάκλα το βιοτικό επίπεδο του συγκεκριμένου οικοσυστήματος (McGeoch 1998). Τα Tenebrionidae έχουν χρησιμοποιηθεί ως βιολογικοί δείκτες σε πολύ μικρό βαθμό στο παρελθόν (de los Santos 1983) σε ξηρά οικοσυστήματα της μεσογειακής λεκάνης και η απουσία τους από αυτά έχει συσχετιστεί με διαδικασίες περιβαλλοντικής υποβάθμισης (Cartagena & Galante 2002).

Εκτός των συνολικών αφθονιών των Carabidae και των Tenebrionidae, οι πέντε περιοχές μελέτης διέφεραν σημαντικά και στο πώς κατανεμόταν η αφθονία στα είδη των δύο οικογενειών. Πιο συγκεκριμένα, σε τρεις από τις πέντε βιοκοινότητες Carabidae κυριάρχησε ένα είδος (Νάξος: *Carabus trojanus*, Κύπρος: *Platyderus cyprius*, Σάμος: *Carabus coriaceus*) σε ποσοστό άνω του 60%, ενώ στην Κρήτη τρία είδη ήταν συγκυρίαρχα (*Platyderus jedlickai*, *Carabus banoni*, *Ditomis calydonius*) και στην Αττική τέσσερα (*Carabus preslii*, *C. graecus*, *C. coriaceus*, *Laemostenus cimmerius*). Εκτός του αριθμού των κυρίαρχων ειδών σε κάθε σταθμό μελέτης, ιδιαίτερο ενδιαφέρον παρουσίασαν κάποια πιο ειδικά στοιχεία. Ιδιαίτερη έκπληξη προκαλεί το γεγονός ότι το είδος *Carabus banoni* δεν ήταν το πρώτο κυρίαρχο είδος στην Κρήτη. Ο Τριχάς (1996) είχε καταλήξει στο ότι το συγκεκριμένο είδος είναι κυρίαρχο σε ολόκληρη την Κρήτη, ακόμα και σε φρυγανικές περιοχές πολύ κοντά στο σταθμό της Παχειάς Άμμου. Η σύγκριση αυτή αναδεικνύει μία ακόμα σημαντική διαφορά της μακκίας της Κρήτης από τις υπόλοιπες περιοχές. Εκτός αυτού, εντύπωση προκαλεί η κυριαρχία των μικρών σε μέγεθος ειδών του γένους *Platyderus* στην Κρήτη και την Κύπρο, ενώ θα ανέμενε

κανείς να κυριαρχούν τα μεγαλύτερα σε μέγεθος συμπαρόντα, επίσης σαριοφάγα, είδη. Αντίθετα, η παρουσία τριών συμπάτριων και συγκυριαρχων ειδών του γένους *Carabus* στην Αττική ήταν αναμενόμενη, δεδομένου ότι είναι γνωστό πως τα είδη αυτά σχηματίζουν μεγάλους και πυκνούς πληθυσμούς σε περιοχές της ηπειρωτικής Ελλάδας, όπου είναι πολύ συχνά συμπάτρια (Τριχάς 1996).

Κατά αντιστοιχία με τα Carabidae, ο αριθμός των κυρίαρχων ειδών Tenebrionidae στους σταθμούς μελέτης ήταν τρία στην Αττική, την Κύπρο και την Κρήτη και δύο ενδημικά υποείδη του είδους *Dailognatha quadricollis* στη Νάξο (*D. q. obtusangula*) και τη Σάμο (*D. q. samosana*). Χαρακτηριστικό είναι ότι η σχετική αφθονία του είδους *D. quadricollis* στη Νάξο και τη Σάμο ήταν υψηλότερη από 88%, ενώ στην Κρήτη ήταν μόλις 30% και ο αριθμός των συλλήψεων κατά τρεις τάξεις μεγέθους μικρότερος. Ομοίως με το *Carabus banoni*, η αφθονία του *D. quadricollis* σε φρυγανικές περιοχές σε μικρή απόσταση από τις διαπλάσεις μακκίας στην Παχειά Άμμο ήταν πολύ υψηλή και το συγκεκριμένο είδος κυρίαρχο στις αντίστοιχες βιοκοινότητες (Τριχάς 1996). Η κυριαρχία του *D. quadricollis* σε αντίστοιχες βιοκοινότητες Tenebrionidae στο Αιγαίο έχει καταγραφεί στο παρελθόν (Trichas & Legakis 1991). Η ομοιότητα των σχετικών αφθονιών των σταθμών Νάξου και Σάμου είναι αντίστοιχη με αυτή των σταθμών Αττικής και Κύπρου, με κοινό στοιχείο των τελευταίων τη συγκυριαρχία τριών ειδών και την υψηλή σχετική αφθονία ειδών του γένους *Tentyria*, τα οποία με βάση τη βιβλιογραφία είναι κυρίαρχα σε παράκτιες περιοχές με αμμώδη εδάφη (Τριχάς 1996, Pardo *et al.* 2008).

Τα δύο δειγματοληπτικά έτη δε διέφεραν ποσοστικά όσον αφορά τα σύνολα των αφθονιών των εδαφικών κολεοπτέρων συνολικά, αλλά και των οικογενειών Carabidae και Tenebrionidae ειδικότερα. Η στατιστική ομοιότητα των δύο δειγματοληπτικών ετών με βάση τις αφθονίες των Carabidae και Tenebrionidae ανέδειξε την ομοιόμορφη διασπορά των ειδών τους εντός των δειγματοληπτικών σταθμών, δεδομένου ότι η χωροθέτηση των παγίδων εδάφους ήταν διαφορετική, έστω εν μέρει, κατά τα δύο έτη. Η διαφορετική φαινολογία των δύο συγκεκριμένων οικογενειών φάνηκε έντονα στη χρονική διακύμανση της αναλογίας (a) των αφθονιών τους: κατά τις περισσότερες δειγματοληπτικές περιόδους η τιμή του a ήταν 1 ή -1, αναδεικνύοντας την απουσία των Tenebrionidae και των Carabidae αντίστοιχα και συνεπώς τα διαφορετικά χρονικά πρότυπα της δραστηριότητάς τους.

Οι οικογένειες Carabidae και των Tenebrionidae διέφεραν σημαντικά και στο ποσοστό των δραστήριων ειδών ανά δειγματοληπτική περίοδο σε σχέση με την αφθονία κάθε οικογένειας σε κάθε σταθμό. Ειδικότερα, με εξαίρεση την καλοκαιρινή περίοδο, το ποσοστό δραστήριων ειδών Carabidae δεν υπερέβαινε το 60% σε κανένα σταθμό. Είναι προφανές ότι

κατά τις περιόδους αιχμής απλώς κάποια από τα δραστήρια είδη ήταν πιο άφθονα, αναδεικνύοντας τα αδρά φαινολογικά πρότυπα των ειδών της οικογένειας. Συνεπώς, η διαμόρφωση του φαινολογικού προτύπου οφείλεται σε ορισμένα κυρίαρχα είδη και όχι στο υψηλό ποσοστό δραστήριων ειδών κατά τη φθινοπωρινή και τη χειμερινή περίοδο των δύο ετών δειγματοληψίας. Αντίθετα, το ποσοστό δραστήριων ειδών Tenebrionidae ήταν άμεσα συνδεδεμένο με τη συνολική αφθονία της οικογένειας, υποδηλώνοντας την ομοιομορφία των φαινολογικών προτύπων όλων των ειδών Tenebrionidae σε κάθε περιοχή.

Η δραστηριότητα των Carabidae ήταν μέγιστη κατά τους φθινοπωρινούς και χειμερινούς μήνες σε όλους τους σταθμούς μελέτης, αν και τα φαινολογικά πρότυπα δεν ήταν το ίδιο αυστηρά σε όλους τους σταθμούς. Τα αποτελέσματα αυτά βρίσκονται σε συμφωνία με παλαιότερες μελέτες στην Κρήτη (Τριχάς 1996), τη Νάξο (Trichas & Legakis 1991) και την Κυρηναική (Paarman 1970). Αξιοσημείωτο είναι το ότι τα φαινολογικά πρότυπα των Carabidae παρουσιάζουν μέγιστα κατά την άνοιξη σε ορεινούς θαμνοτόπους και υποαλπικές περιοχές, ενώ στα μακί νησιών του Αιγαίου είναι κυρίαρχα (Τριχάς 1996).

Γενικά, η φαινολογία των Carabidae ποικίλει από τη μία γεωγραφική περιοχή στην άλλη και από τον ένα τύπο οικοσυστήματος στον άλλο (Thiele 1977). Κι αυτό, γιατί τα είδη της οικογένειας αναπαράγονται είτε την άνοιξη («ενήλικοι διαχειμάζοντες»), είτε το φθινόπωρο («πρонуμφικοί διαχειμάζοντες») (Lindroth 1949). Οι ενήλικοι διαχειμάζοντες συνήθως είναι είδη άφθονα σε ανοικτές περιοχές και θαμνοτόπους, τα οποία μπορούν να αντέξουν τις αντίξοες συνθήκες του καλοκαιριού, σε αντίθεση με δασόβια είδη (Larsson 1939, Greenslade 1965, Thiele 1969). Η αποσαφήνιση της φαινολογίας των Carabidae είναι, όμως, ακόμα δυσκολότερη, γιατί εκτός των δύο παραπάνω κατηγοριών, υπάρχουν επίσης είδη που αναπαράγονται όλο το χρόνο, άλλα που αναπαράγονται το χειμώνα (π.χ. στην Κυρηναική - Paarman 1970), είδη με μακρά αναπαραγωγική περίοδο (Loreau 1985) και ορισμένα με διαφορετική αναπαραγωγική περίοδο εντός του ίδιου πληθυσμού (Schjøtz-Christensen 1965). Εκτός αυτού, η αναπαραγωγική βιολογία των Carabidae συνδέεται και με την προτίμηση ενδιαιτήματος (Thiele 1962, 1969, Greenslade 1965) και ποικίλλει σημαντικά, ακόμα και εντός της ίδιας περιοχής, λόγω προσαρμογών σε κλιματικές συνθήκες (Refseth 1980). Ο Thiele (1977) ανέφερε ως εξαιρέσεις τα είδη που δραστηριοποιούνται κατά την περίοδο αναπαραγωγής και αυτά με δύο ετήσιες περιόδους δραστηριότητας. Στην πρώτη κατηγορία πιθανώς ανήκουν τα περισσότερα κυρίαρχα είδη *Carabus* στις τέσσερις περιοχές μελέτης (εκτός της Κύπρου), τα οποία με βάση τη βιβλιογραφία αναπαράγονται το φθινόπωρο (Turin *et al.* 2003), ενώ στη δεύτερη τα είδη *Carabus coriaceus* στην Αττική και τη Νάξο, αλλά όχι στη Σάμο, το *Laemostenus cimmerius* στην Αττική (τουλάχιστον κατά την περίοδο 2006-2007), και

το είδος *Carabus trojanus* στη Νάξο, επίσης κατά την περίοδο 2006-2007. Εντυπωσιακό είναι το ότι η φαινολογία του είδους *Carabus coriaceus* διέφερε στατιστικά μεταξύ των περιοχών, όπου ήταν (συγκυρίαρχο). Η σύγκριση αυτή καταδεικνύει τα διαφορετικά χρονικά πρότυπα δραστηριότητας του είδους στις τρεις περιοχές μελέτης, τα οποία πιθανώς συνδυάζονται με διαφορετικές αναπαραγωγικές περιόδους, παρά το ότι στην παρούσα μελέτη δεν ήταν εφικτή η αποκάλυψη των χρονικών προτύπων αναπαραγωγής των κολεοπτέρων.

Οι αναλύσεις με τριγωνομετρική στατιστική έδειξαν ότι το μέσο διάνυσμα (μέση περίοδος αιχμής) διέφερε μεταξύ των δύο δειγματοληπτικών ετών για τα Carabidae της Αττικής, της Νάξου και της Κύπρου. Οι διαφορές αυτές στους δύο πρώτους σταθμούς οφείλονται στα διαφορετικά φαινολογικά πρότυπα κατά τα δύο έτη των ειδών *Carabus coriaceus* και *Laemostenus cimmerius* στην Αττική και του *Carabus trojanus* στη Νάξο αντίστοιχα. Στην Κύπρο, η στατιστική διαφορά στη φαινολογία των Carabidae κατά τα δύο έτη οφείλεται εν πολλοίς στη μικρή τους αφθονία συνολικά, σε συνδυασμό με το ότι τα πιο άφθονα είδη (*Platyderus cyprius*, *Cymindis axillaris*) ήταν πολύ πιο δραστήρια κατά τις δύο τελευταίες δειγματοληπτικές περιόδους του δεύτερου έτους. Τα αποτελέσματα αυτά αναδεικνύουν την πλαστικότητα των χρονικών προτύπων δραστηριότητας των Carabidae από τον ένα χρόνο στον επόμενο. Αυτή η απότομη διαφοροποίηση είναι πιθανό να οφείλεται σε τοπικές μεταβολές αβιοτικών παραγόντων, ειδικά της θερμοκρασίας, της υγρασίας (Thiele 1977) και της περιεκτικότητας του εδάφους σε νερό (Eyre 1994), αλλά και στη μεταβολή της διαθεσιμότητας θηραμάτων (Loreau 1986, 1988, 1994, Guillemain *et al.* 1997), αν και οι αβιοτικοί παράγοντες που μετρήθηκαν κατά τη μελέτη δε διέφεραν μεταξύ των δύο ετών σε κανένα σταθμό. Η διαθεσιμότητα των θηραμάτων δε μετρήθηκε και είναι πιθανό να έπαιξε ρόλο στη μεταβολή των φαινολογικών προτύπων, κυρίως στην περίπτωση του *C. trojanus* στη Νάξο. Τα φαινολογικά πρότυπα των Carabidae στην Αττική είναι πιθανότατα πιο περίπλοκα, καθώς οι αναλύσεις της δομής της συγκεκριμένης βιοκοινότητας ανέδειξε πρότυπα διαχωρισμού (segregation) (§6.3.2). Συνεπώς, τα διαφοροποιημένα φαινολογικά πρότυπα των ειδών *Carabus coriaceus* και *Laemostenus cimmerius* πιθανότατα οφείλονται στις διαειδικές σχέσεις των ειδών Carabidae στην Αττική (λεπτομέρειες: §6.4).

Στις αναλύσεις της συνολικής φαινολογίας των Carabidae προέκυψε ότι το φαινολογικό πρότυπο στη Νάξο ήταν το μόνο που δεν ήταν στατιστικά σημαντικό (Rayleigh test: $p=0,12$), λόγω των δύο περιόδων αιχμής των *Carabus trojanus* και *Carabus coriaceus* κατά την περίοδο 2006-2007 (Rayleigh test: $p=0,652$). Επίσης, αν και στις υπόλοιπες περιοχές μελέτης τα φαινολογικά πρότυπα ήταν στατιστικά σημαντικά, διέφεραν μεταξύ τους.

Ειδικότερα, οι φαινολογίες των Carabidae στην Κρήτη και την Κύπρο ήταν στατιστικά διαφορετικές από τις αντίστοιχες στους τρεις υπόλοιπους σταθμούς.

Σε κάθε περίπτωση πάντως, η περίοδος αιχμής των Carabidae το φθινόπωρο είναι πιθανότατα χαρακτηριστικό των πιο ξηρών μεσογειακών περιοχών, όπως φάνηκε και σε παλαιότερες μελέτες στην Κυθηναϊκή (Paarman 1970) και νησιά του Αιγαίου (Trichas & Legakis 1991, Τριχάς 1996). Συγκρίνοντας τα φαινολογικά πρότυπα των Carabidae με τα αντίστοιχα σε φυλλοβόλα δάση στα βόρεια Βαλκάνια (όρος Avala, Σερβία) (Trichas 1985) προκύπτει ότι όσο οι συνθήκες γίνονται πιο ξηρές και θερμές προς τα νότια, η δραστηριότητα των εδαφικών κολεοπτέρων «μετατοπίζεται» χρονικά προς το φθινόπωρο. Η αύξηση της δραστηριότητας μετά την καλοκαιρινή ξηρασία σε μεσογειακά οικοσυστήματα δεν παρατηρείται στα βόρεια Βαλκάνια, γιατί οι κλιματικές συνθήκες είναι πιο σταθερές και η δραστηριότητα είναι πιο ομοιόμορφα κατανεμημένη στο χρόνο.

Σε αντίθεση με τα Carabidae, τα Tenebrionidae παρουσίασαν ένα πολύ αυστηρό ομοιόμορφο φαινολογικό πρότυπο, με μέγιστη δραστηριότητα κατά τα τέλη της άνοιξης και κυρίως το μέσο του καλοκαιριού και λιγότερο κατά τις αρχές του φθινοπώρου. Η αυστηρότητα του προτύπου αποτυπώνεται στην στατιστικά ανομοιόμορφη κατανομή των αφθονιών (Rayleigh test) σε όλους τους σταθμούς και τη στατιστική ομοιότητα μεταξύ των δύο δειγματοληπτικών ετών σε όλους τους σταθμούς μελέτης. Η εικόνα αυτή οφείλεται στα ταυτόσημα φαινολογικά πρότυπα όλων και κυρίως των κυρίαρχων ειδών (Αττική: *Haemerophygus graecus*, *Cephalostenus orbicollis*, *Tentyria rotundata*, Νάξος, Σάμος: *Dailognatha quadricollis*, Σάμος: *Pachyscelis villosa*). Η καλοκαιρινή περίοδος αιχμής δεν είναι καθόλου συχνή στα Tenebrionidae. Σε παλαιότερες εργασίες έχει βρεθεί ότι τα είδη της συγκεκριμένης οικογένειας αποφεύγουν τις υψηλές θερμοκρασίες παρουσιάζοντας μέγιστη δραστηριότητα την άνοιξη (Ayal & Merkl 1994, Krasnov & Ayal 1995, Krasnov & Shenbrot, 1997, Stapp 1997), το φθινόπωρο (Krasnov & Ayal 1995, Sánchez-Piñero & Gómez 1995, de los Santos *et al.* 2002a), ή ακόμα και το χειμώνα (Mazía *et al.* 2006, Sackmann & Flores 2009), συχνά με χαρακτηριστική πτώση της αφθονίας των περισσότερων ειδών το καλοκαίρι (Carpaneto & Fattorini 2001). Τα πρότυπα αυτά έχουν αποδοθεί στη γενική ευαισθησία των Tenebrionidae σε υψηλές θερμοκρασίες και αφυδάτωση (Whicker & Tracy 1987, Parmenter *et al.* 1989), ακόμα και σε πιο προστατευτικά θαμνώδη μικροενδιαιτήματα (Mazía *et al.* 2006). Ωστόσο, στην περιοχή του Αιγαίου τα φαινολογικά πρότυπα των Tenebrionidae σε παλαιότερες μελέτες ήταν παρόμοια με αυτά της παρούσας μελέτης, με περίοδο αιχμής από τα τέλη της άνοιξης έως τις αρχές του καλοκαιριού (Trichas & Legakis 1991, Τριχάς 1996).

Ως σαπροφυτοφάγα ζώα, τα Tenebrionidae αποκρίνονται σε παράγοντες που σχετίζονται με το επίπεδο πρωτογενούς παραγωγικότητας (Krasnov & Shenbrot 1997, McIntyre 1997, Stapp 1997, Mazía *et al.* 2006) και ειδικά με την πτώση φύλλων από τα φυτά και τη δημιουργία στρωμνής. Παρόλα αυτά, άλλες μελέτες, επίσης σε φυσικά οικοσυστήματα, έδειξαν ότι δεν υπάρχει άμεση αντιστοίχιση της φυτικής παραγωγικότητας και της αφθονίας των Tenebrionidae (Hinds & Rickard 1973, Thomas 1979), δεδομένου ότι είναι γενικευμένα σιτιζόμενοι οργανισμοί (Braschler *et al.* 2004). Ωστόσο, δεν είναι τυχαίο ότι το αυστηρό φαινολογικό πρότυπο των Tenebrionidae στους τέσσερις από τους πέντε σταθμούς μελέτης (εκτός της Κύπρου) ταυτίζεται με την αυστηρή εποχικότητα πτώσης στρωμνής σκληρόφυλλων αειθαλών θάμνων, μεταξύ των οποίων και το *Juniperus phoenicea*, σε μεσογειακού τύπου οικοσυστήματα (Rapp 1969, Specht 1973, Schlesinger & Hasey 1981, Tsiourlis 1989, Arianoutsou 1989, Arianoutsou & Radea 2000). Η σύνδεση της αφθονίας και κατανομής των Tenebrionidae με την παραγωγικότητα έχει διατυπωθεί και στο παρελθόν (Ayal & Merkl 1994, Krasnov & Shenbrot 1996). Ο υψηλός βαθμός συσχέτισης των Tenebrionidae με την πρωτογενή παραγωγικότητα σε ημιξερικά ή ξερικά οικοσυστήματα σχετίζεται με τη χαμηλή ποικιλότητα των γενών (de los Santos 1994), όπως και στους πέντε σταθμούς μελέτης στην παρούσα διατριβή. Εξάλλου, είναι γνωστό ότι σε ξηρικά και ημι-ξηρικά οικοσυστήματα, η κάλυψη από θάμνους ευνοεί την αφθονία των κολεοπτέρων, καθώς ειδικά οι μεγάλοι θάμνοι προσφέρουν σημαντικούς πόρους τροφής, καταφύγια από τις υψηλές θερμοκρασίες και προστασία από θηρευτές κολεοπτέρων (π.χ. Parmenter & MacMahon 1988a, Stapp 1997, Kitzberger *et al.* 2000, Mazía *et al.* 2006). Η σημασία των μεγάλων θάμνων (*Juniperus phoenicea*, *Pistacia lentiscus*) ως καταφύγια για τα κολεόπτερα στο χώρο της ανατολικής Μεσογείου και ειδικότερα στο κεντρικό Αιγαίο αποδεικνύεται και από το γεγονός ότι τόσο τα Tenebrionidae όσο και τα Carabidae μεταναστεύουν εκεί, όταν οι κλιματικές συνθήκες γίνονται πολύ πιεστικές από τα πιο ξηρά φρυγανικά μικροενδιαιτήματα (Trichas & Legakis 1991). Η μόνη εξαίρεση είναι τα Tenebrionidae της Κρήτης, τα οποία ήταν κατά τρεις τάξεις μεγέθους λιγότερα σε σύγκριση με τους υπόλοιπους σταθμούς. Η διαφοροποίηση αυτή είναι άμεσα συνδεδεμένη με τη διαφορετική σύνθεση της στρωμνής του *J. phoenicea* στην Κρήτη, όπως αναφέρεται παραπάνω.

Η εποχική μετανάστευση μεταξύ μικροενδιαιτημάτων βρίσκεται σε συμφωνία με την υπόθεση διαενδιαιτηματικής μετατόπισης προς πιο υγρές περιοχές, η οποία διαπιστώθηκε και σε μεσογειακά οικοσυστήματα της Χιλής (di Castri 1973). Ειδικά στα Tenebrionidae, η διασπορά και η εποίκηση νέων ενδιαιτημάτων έχει συχνά καταγραφεί, όπως σε μεσογειακούς θαμνότοπους της Παταγονίας στην Αργεντινή (Roig-Juñent & Domínguez 2001, Mazía *et al.*

2006, Sackmann & Farji-Brener 2006, Roig-Juñent *et al.* 2007, Sackmann *et al.* 2008) και σε αντίστοιχους της Νοτίου Αφρικής (Botes *et al.* 2007).

Η υψηλότερη στατιστική σημαντικότητα των μοντέλων GLMM για τα Tenebrionidae δείχνει ότι εις πρώτης όψης τα είδη της συγκεκριμένης οικογένειας αποκρίνονται στο περιβάλλον και η δραστηριότητά τους επηρεάζεται από τους αβιοτικούς παράγοντες περισσότερο από τα Carabidae. Στο ίδιο συμπέρασμα κατέληξαν και οι Botes *et al.* (2007) σε μία συγκριτική μελέτη των δύο οικογενειών μετρώντας 12 αβιοτικούς παράγοντες. Ωστόσο, δεν υπάρχει κάποιος εγγενής λόγος διαφορετικού βαθμού απόκρισης, δεδομένου ότι και τα Carabidae είναι γνωστό ότι αποκρίνονται σε πολλές περιβαλλοντικές μεταβλητές (π.χ. Chen & Willson 1996, Crist & Ahern 1999, Hosoda 1999). Με βάση τα μοντέλα που προέκυψαν για τις πέντε περιοχές, φαίνεται πως η δραστηριότητα των Carabidae είναι γενικά ελαφρώς θετικά συσχετισμένη με τη σχετική υγρασία (Αττική) και αρνητικά συσχετισμένη με τη θερμοκρασία (Κρήτη, Νάξος, Σάμος). Αντίθετα, για τα Tenebrionidae ίσχυαν οι αντίστροφες συσχετίσεις με πολύ υψηλότερη στατιστική σημαντικότητα. Τα αποτελέσματα αυτά ήταν αναμενόμενα, καθώς είναι γνωστό ότι τα περισσότερα είδη Carabidae είναι υγρόφιλα (Eyre *et al.* 1986). Επίσης, τα Tenebrionidae δεν ευνοούνται από αυξημένες τιμές υγρασίας και φυσικά βροχόπτωσης, δεδομένου ότι τα συγκεκριμένα κολεόπτερα είναι καλύτερα προσαρμοσμένα σε πιο ξηρά περιβάλλοντα (Knor 1975, Allsopp 1980, de los Santos *et al.* 1988) και η υψηλή υγρασία είναι περιοριστικός παράγοντας, όπως φάνηκε και σε παλαιότερες μελέτες (Bujalance *et al.* 1987, de los Santos 1983, de los Santos *et al.* 2002b). Η υγρασία σχετίζεται με την ισορροπία νερού και την ανάπτυξη των προνυμφών και κατά προέκταση επηρεάζει τις βιοκοινότητες των Tenebrionidae (de los Santos *et al.* 2002a, 2006, Krasnov *et al.* 1996) και την επιλογή μικροενδιαιτήματος (Seely 1979, Slobodchikoff 1983, Parmenter *et al.* 1989). Σε ερημικά είδη Tenebrionidae μάλιστα, η ξηροφιλία τους είναι ο παράγοντας εκείνος που καθορίζει διαφορές στη σύνθεση των βιοκοινοτήτων και τη μετατόπιση των περιόδων αιχμής τους (Ayal & Merkl 1994). Γενικά, η αφθονία και η πυκνότητα των Tenebrionidae είναι θετικά συσχετισμένη με θερμοκρασιακές μεταβλητές (Stapp 1997, Hosoda 1999, Koivula *et al.* 1999, McIntyre 2000, de los Santos *et al.* 2002a, 2006, Sinclair & Chown 2005, Mazía *et al.* 2006, Botes *et al.* 2007). Τα Tenebrionidae αποφεύγουν την αφυδάτωση μέσω προσαρμογών που έχουν προκύψει από την ειδικεύσή τους σε ξηρούς τύπους οικοσυστημάτων (Cloudsley-Thompson 1964, Smith & Whitford, 1976, Marino 1986, Gehrken & Sømme 1994), ως αντίσταση στην κλιματική απροβλεψιμότητα (Louw & Hamilton 1972, Holm & Edney 1973, Cloudsley-Thompson 1975, Henwood 1975).

Το αυστηρό φαινολογικό πρότυπο των Tenebrionidae αποδείχθηκε πως ήταν κοινό στις περιοχές μελέτης με τη στατιστική ομοιότητα των μέσων διανυσμάτων (circular statistics) μεταξύ των σταθμών μελέτης (Watson-William F-test), με εξαίρεση το σταθμό της Κύπρου. Πιο συγκεκριμένα, στο σταθμό της Κύπρου παρουσιάστηκε μια πιο παρατεταμένη περίοδος αιχμής, από την άνοιξη μέχρι και το φθινόπωρο. Το αποτέλεσμα αυτό οφείλεται στις ελαφρώς διαφορετικές περιόδους αιχμής των τριών συγκυρίαρχων ειδών στο Κούριο, τα οποία συναποτελούσαν περίπου το 99% της συνολικής αφθονίας των Tenebrionidae. Πιο συγκεκριμένα, η εικόνα κατά τα δύο δειγματοληπτικά έτη ήταν πανομοιότυπη: το *Adelostoma sulcatum* παρουσίασε το μέγιστο της δραστηριότητάς του κατά τα τέλη της άνοιξης, το *Crypticus gibbulus* κατά το μέσο του καλοκαιριού και το *Tentyria cylindrica* κατά τις αρχές του φθινοπώρου. Ο απλός διαχωρισμός εποχικών φάσεων σε βιοκοινότητες Tenebrionidae (Ayal & Merkl 1995) ή και σε συνδυασμό με ευδιάκριτο χρονικό διαχωρισμό ειδών (Pierre 1958, Nepesova 1980, Ayal & Merkl 1994) δεν είναι κάτι πρωτοφανές. Οι Nepesova (1980), Slobodchikoff (1983), Marino (1986), Seely *et al.* (1988) και Aldryhim *et al.* (1992) συνέδεσαν τις διαφορετικές εποχικές προτιμήσεις των ειδών με την αποφυγή θερμοκρασιακής όχλησης με την επιλογή κατάλληλων περιόδων δραστηριότητας. Οι Smith & Whitford (1976), Marshall (1985) και Ayal & Merkl (1995) υποστήριξαν ότι, τουλάχιστον για κάποια είδη, οι εποχικές προτιμήσεις καθορίζονται από φυσιολογικές και αναπαραγωγικές προσαρμογές. Τα αποτελέσματα της παρούσας εργασίας υποστηρίζουν τη δεύτερη άποψη, καθώς γενικά η δραστηριότητα των Tenebrionidae ήταν μέγιστη κατά τη θερμότερη περίοδο του έτους, συμπεριλαμβανομένων ακόμα και ημερόβιων ειδών, όπως το *Zophosis punctata* (Κρήτη, Αττική, Κύπρος), σε απόλυτη συμφωνία με τους Ayal & Merkl (1995) σε αντίστοιχη μελέτη στην έρημο Negev στο Ισραήλ. Ο ρόλος της εποχικής κατάτμησης των Tenebrionidae σε συνάρτηση με τη δομή των βιοκοινοτήτων τους δεν είναι σαφής (Ayal & Merkl 1994). Δρουν οι ασύγχρονες περίοδοι μέγιστης αφθονίας μεταξύ συμπεριφορικά όμοιων ειδών Tenebrionidae ως ελαχιστοποιητές ανταγωνισμού (Ahearn 1971) ή ο εποχικός διαχωρισμός δραστηριότητας παίζει μικρό ρόλο στη δόμηση των βιοκοινοτήτων τους (Thomas 1983); Τα αποτελέσματα αυτού του κεφαλαίου δεν αρκούν για την σε βάθος ερμηνεία του προτύπου, η οποία δίνεται παρακάτω σε συνάρτηση με τις σχέσεις των συμπαρόντων ειδών σε κάθε βιοκοινότητα (λεπτομέρειες: §6.4).

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 6^ο

ΠΡΟΤΥΠΑ ΟΡΓΑΝΩΣΗΣ ΤΩΝ ΒΙΟΚΟΙΝΟΤΗΤΩΝ

6.1 Εισαγωγή

Ένα από τα βασικότερα προβλήματα που μελετά η επιστήμη της οικολογίας είναι η αιτιολόγηση των κατανομών και των αφθονιών των διαφόρων οργανισμών. Στη φύση τα διάφορα είδη συνυπάρχουν και είναι πάντοτε κομμάτι μιας συνάθροισης διάφορων πληθυσμών από συμπαρόντα είδη που ζουν σε κάποια περιοχή και απαρτίζουν μια βιοκοινότητα. Ο όρος βιοκοινότητα στην οικολογία έχει οριστεί με διάφορους τρόπους από τους επιστήμονες σε σχέση με το επίπεδο μελέτης. Συνήθως ο όρος βιοκοινότητα χρησιμοποιείται για να περιγράψει ένα σύνολο πληθυσμών που συνυπάρχουν στο χώρο, ο οποίος χαρακτηρίζεται από ένα κυρίαρχο φυτικό είδος ή φυσικό χαρακτηριστικό (Ricklefs 1993) ή τη συνάθροιση πληθυσμών οργανισμών σε μία ορισμένη περιοχή ή ενδιαίτημα (Smith 1974, Krebs 1985). Εναλλακτικά, μια βιοκοινότητα είναι μία αλληλεπιδρώσα συνάθροιση ειδών, τα οποία συνυπάρχουν σε μία γεωγραφική περιοχή, ένα σύνολο ειδών, η οικολογική λειτουργία των οποίων είναι με κάποιο τρόπο διαεξαρτημένη (Putman 1994). Οι οικολόγοι συχνά ορίζουν τις βιοκοινότητες στη βάση των αλληλεπιδράσεων μεταξύ αλληλοσχετιζόμενων πληθυσμών, κάνοντας με τον τρόπο αυτό μία λειτουργική παρά περιγραφική χρήση του όρου. Σε άλλες περιπτώσεις οι επιστήμονες στα πλαίσια του όρου βιοκοινότητα μελετούν τις σχέσεις πληθυσμών που συνυπάρχουν στο χώρο χωρίς να λαμβάνουν υπόψη τις αλληλεπιδράσεις τους (Ricklefs 1993). Η πολυπλοκότητα των αλληλοσχετίσεων μεταξύ των οργανισμών και η εξειδίκευση των οικολογικών μελετών ώθησε πολλούς οικολόγους στη χρήση του όρου βιοκοινότητα σε ταξινομικά περιορισμένα πλαίσια (π.χ. βιοκοινότητες πουλιών, εντόμων κ.ο.κ.) (Putman 1994).

Τα κύρια χαρακτηριστικά των βιοκοινοτήτων είναι (Krebs 1985):

- α) *Ποικιλότητα*: ο πλούτος των φυτικών ή/και ζωικών ειδών, ο οποίος εκτιμάται με ειδικούς δείκτες.
- β) *Μορφή και δομή*: περιγραφή του τύπου βιοκοινότητας, ο οποίος καθορίζει τη διαστρωμάτωσή της.
- γ) *Κυριαρχία*: τα οικολογικά επιτυχημένα είδη μιας βιοκοινότητας (πληθυσμιακά κριτήρια).
- δ) *Σχετική αφθονία*: η αφθονία κάθε είδους αναγμένη στο σύνολο της αφθονίας των ειδών της βιοκοινότητας.
- ε) *Τροφική δομή*: οι τροφικές σχέσεις των ειδών της βιοκοινότητας, οι οποίες καθορίζουν τη ροή ενέργειας.

Ο κύριος και πιο απλός τρόπος περιγραφής μιας βιοκοινότητας είναι ο πλούτος των ειδών (Peet 1974, Magurran 1988). Η μεταβλητή αυτή αποτελεί τη βάση πολλών οικολογικών

μοντέλων της δομής των βιοκοινοτήτων (MacArthur & Wilson 1967, Connell 1978, Stevens 1989). Ο προσδιορισμός του πλούτου των ειδών είναι σημαντικός για τη βασική σύγκριση μεταξύ περιοχών και βιοκοινοτήτων (Cornell 1999). Στο συγκεκριμένο τομέα υπάρχει εκτενής βιβλιογραφία σχετική με δείκτες ποιικιλότητας, όπως ο λόγος είδη/γένη (Järvinen 1982), αλλά οι αρχές είναι ακριβώς οι ίδιες και για τη μελέτη της ποιικιλότητας στο επίπεδο των ατόμων (Gotelli & Colwell 2001). Εξάλλου, οι μετρήσεις των ειδών δεν εξαρτώνται μόνο από τον πλούτο ειδών της βιοκοινότητας, αλλά και από τον αριθμό των ατόμων που συμπεριλαμβάνονται στη μελέτη (Williams 1964). Η πρακτική αδυναμία πραγματοποίησης εξαντλητικών δειγματοληψιών κάνει αδύνατη και εσφαλμένη την απευθείας σύγκριση του αριθμού των συλλεχθέντων ειδών (Gotelli & Graves 1996). Για το λόγο αυτό, σημαντικό εργαλείο για τη σύγκριση του πλούτου ειδών μεταξύ βιοκοινοτήτων είναι οι καμπύλες rarefaction, μία μέθοδος που παρουσιάστηκε για πρώτη φορά από τον Sanders (1968) και βασίζεται στη σύγκριση μετά από αναγωγή της αφθονίας στις βιοκοινότητες σε ένα κοινό επίπεδο, απομακρύνοντας την επίδραση των δειγματοληπτικών διαφορών μεταξύ συλλογών διαφορετικών μεγεθών (Simberloff 1979, James & Rathbun 1981, Magurran 1988). Η διαδικασία rarefaction δίνει την αναμενόμενη τιμή και τη διακύμανση του πλούτου ειδών για ένα δείγμα συγκεκριμένου μεγέθους, το οποίο προκύπτει με την τυχαία επιλογή ατόμων από ένα δείγμα της βιοκοινότητας (Hurlbert 1971, Simberloff 1972, Heck *et al.* 1975).

Το σημαντικότερο και πλέον θεμελιώδες ερώτημα σε σχέση με τις βιοκοινότητες, όπως διατυπώθηκε από τον Krebs (1985) είναι: *η βιοκοινότητα είναι ένα οργανωμένο σύστημα επανεμφανιζόμενων ειδών ή μια συμφορματική συλλογή πληθυσμών με μηδαμινή ένταξη*; Το ερώτημα αυτό επικεντρώθηκε σε φυτικές βιοκοινότητες, αλλά ισχύει εξίσου για τις ζωικές βιοκοινότητες. Απαντώντας αυτό το ερώτημα, οι οικολόγοι χωρίστηκαν σε δύο σχολές: α) αυτή των F.E. Clements, A.G. Tansley και J. Braun-Blanquet στις αρχές του 20ού αιώνα, με βάση τους οποίους η βιοκοινότητα είναι ένας υπερ- ή ημι-οργανισμός με αυστηρά και ευδιάκριτα όρια και μοναδική οργάνωση («κλειστή βιοκοινότητα»), β) στη σχολή των H.A. Gleason, L.G. Ramensky και F. Lenoble λίγα χρόνια αργότερα, με βάση τους οποίους η βιοκοινότητα είναι μια τυχαία συνάθροιση ειδών, οι προσαρμογές των οποίων συμβάλλουν στη συνύπαρξή τους υπό συγκεκριμένες φυσικές και βιολογικές συνθήκες που χαρακτηρίζουν ένα συγκεκριμένο τόπο («ανοιχτή βιοκοινότητα»). Η παραπάνω διαφωνία διατηρείται μέχρι σήμερα και οι απόψεις για τις διαδικασίες που καθορίζουν τη συνάθροιση στις βιοκοινότητες είναι πολωμένες (Roughgarden 1989, Gotelli & Graves 1996, Crawley 1997). Με βάση την πρώτη σχολή, οι συναθροίσεις στις βιοκοινότητες είναι ντετερμινιστικές, με βάση «κανόνες συνάθροισης», οι οποίοι δημιουργούνται από βιοτικές αλληλεπιδράσεις (Clements 1916,

Diamond 1975, Silvertown *et al.* 2006). Η αντίθετη άποψη βασίζεται στο ότι οι βιοκοινότητες δομούνται στοχαστικά, με τυχαία διασπορά των ειδών, τα οποία προσαρμόζονται ανεξάρτητα στις τοπικές περιβαλλοντικές συνθήκες (Gleason 1917, Connor & Simberloff 1979, Hubbell 2001). Η μελέτη των κανόνων συνάθροισης, που αντανακλούν τις αλληλεπιδράσεις των ειδών, αποτελεί έναν πολύ ενεργό ερευνητικό τομέα της βιοκοινοτικής οικολογίας (Drake 1990, Cornell 1999, Weiher & Keddy 1999, Gotelli & Ellison 2002). Ωστόσο, η σχετική σημασία της τύχης και του ντετερμινισμού σε συγκριτικό επίπεδο στη δόμηση των βιοκοινοτήτων παραμένει αμφιλεγόμενη μετά από σχεδόν ένα αιώνα έρευνας και διαφωνιών.

Η κύρια δυσκολία στην απάντηση του παραπάνω ερωτήματος του Krebs στη μελέτη των βιοκοινοτήτων δεν είναι η ανακάλυψη του προτύπου, αλλά η διαπίστωση του μηχανισμού (James & McCulloch 1985, McGuinness 1988, Gotelli & Graves 1996). Οι αφθονίες των συνυπαρχόντων θηρευτών και θηραμάτων μπορεί να οφείλονται σε μία μη μετρημένη παράμετρο, π.χ. το επίπεδο όχλησης. Η κρίσιμη ερώτηση, λοιπόν, είναι: *ποιες συναθροίσεις ειδών θα υπήρχαν σε υποθετική απόλυτη τροφικών αλληλεπιδράσεων;* (Gotelli & Graves 1996). Η ερώτηση αυτή αποτελεί τη βάση των «μηδενικών μοντέλων» (Null models), τα οποία «δημιουργούν» προσομοιωμένες βιοκοινότητες που αναμένεται να υπάρχουν εν τη απουσία ενός μηχανισμού και τα πρότυπα αυτών των «ψευδοβιοκοινοτήτων» (Pianka 1986) συγκρίνονται στατιστικά με τα πρότυπα στην πραγματική βιοκοινότητα. Με βάση τους Gotelli & Graves (1996), το μηδενικό μοντέλο είναι ένα μοντέλο που δημιουργεί πρότυπο με βάση την τυχαίοποίηση των οικολογικών δεδομένων ή την τυχαία δειγματοληψία από μία γνωστή κατανομή σε σχέση με μία οικολογική ή εξελικτική διαδικασία. Η τυχαίοποίηση παράγει το πρότυπο, το οποίο θα αναμένονταν σε απουσία ενός συγκεκριμένου οικολογικού μηχανισμού. Τα μηδενικά μοντέλα είναι στατιστικοί έλεγχοι, οι οποίοι χρησιμοποιούνται ευρύτατα στην οικολογία και τη βιογεωγραφία για την περιγραφή προτύπων (π.χ. Nitecki & Hoffman 1987, Manly 1991, Gotelli & Graves 1996, Colwell & Lees 2000, Gotelli 2000), ειδικά όταν οι συμβατικές στατιστικές αναλύσεις είναι ανεπαρκείς (Gotelli 2001). Ουσιαστικά, τα μηδενικά μοντέλα αποτελούν μέσο αποκάλυψης των «κανόνων συνάθροισης», όπως διατυπώθηκαν από τον Diamond (1975), με βάση τον οποίο κάποια ζεύγη ειδών δεν είναι ποτέ συμπάροντα, είτε μόνα είτε ως τμήμα ενός μεγαλύτερου συνδυασμού.

Αν και οι κανόνες συνάθροισης μπορεί να υποδηλώνουν τη μελέτη των χρονικών αλλαγών της σύνθεσης των βιοκοινοτήτων (Keddy & Weiher 1999), οι περισσότεροι ερευνητές χρησιμοποιούν τους κανόνες συνάθροισης ως περιγραφή των προτύπων στο επίπεδο της βιοκοινοτητας (Wilson 1999). Έτσι, το θεωρητικό πλαίσιο του διαειδικού ανταγωνισμού οδηγεί σε δύο βασικές εκτιμήσεις:

α) μεταξύ ενός συνόλου βιοκοινοτήτων, τα είδη είναι συμπαρόντα λιγότερο σε σχέση με την τυχαία αναμενόμενη συμπαρουσία τους (Elton 1946, Pielou & Pielou 1968, Diamond 1975, Simberloff & Connor 1981).

β) Εντός κάθε βιοκοινοτήτας, τα είδη που είναι συμπαρόντα αναμένεται να διαφέρουν σε μέγεθος σώματος και μορφολογία (Brown & Wilson 1956, Hutchinson 1959, Grant 1972), έτσι ώστε η αλληλεπικάλυψη σε χρήση πόρων να μειώνεται (MacArthur & Levins 1967, Schoener 1974, Wiens 1982, Dayan & Simberloff 2005).

Η δεύτερη πρόταση ώθησε πολλούς ερευνητές στη μελέτη των προτύπων σχετικών με το μέγεθος σώματος των συνυπαρχόντων ειδών, συχνά χωρίς την απαραίτητη στατιστική ανάλυση (Simberloff & Boecklen 1981, Wiens 1982). Θεωρώντας ως δεδομένο ότι είδη παρόμοιου μεγέθους έχουν παρόμοιες απαιτήσεις πόρων, σε περίπτωση διαειδικού ανταγωνισμού αναμένεται ομοιόμορφη διάταξη των σωματικών μεγεθών κατά μήκος του άξονα με τα σωματικά μεγέθη, σε σύγκριση με ότι θα αναμένονταν τυχαία (Strong *et al.* 1979, Gotelli & Graves 1996). Ειδικότερα, σύμφωνα με την πρωτότυπη διατύπωση του Hutchinson (1959), τα ανταγωνιζόμενα είδη διαφέρουν σε σωματικό μέγεθος με σταθερή αναλογία. Ως μέτρο του σωματικού μεγέθους των ζώων χρησιμοποιείται είτε το μήκος του σώματος ή κάποια μέτρηση στο σώμα σε άμεση εξάρτηση με την υπό μελέτη ομάδα (π.χ. Gutiérrez & Menéndez 1995, 1997, Krasnov *et al.* 1996, Bröndle *et al.* 2000, Ribera *et al.* 2001, Alarukka *et al.* 2002, Goehring *et al.* 2002, Gotelli & Elisson 2002, Elek & Lövei 2007, Sanders *et al.* 2007, Werling & Gratton 2008), είτε η βιομάζα κάθε είδους (π.χ. Fairchild *et al.* 2000, Szyszko *et al.* 2000, Arneberg & Andersen 2003, King 2004, 2007, Cárdenas & Hidalgo 2006, Klop & van Goethem 2008).

Η χρήση της βιομάζας ως εργαλείο μελέτης βιοκοινοτήτων σε πολλές περιπτώσεις δίνει πιο ακριβή εικόνα των βιοκοινοτήτων και των διαδικασιών που είναι η αιτία της δόμησης και των αλλαγών που συμβαίνουν σε αυτές σε σύγκριση με την αφθονία (Saint-Germain *et al.* 2007). Η συσχέτιση βιομάζας και αφθονίας είναι μία ευρέως χρησιμοποιημένη ανάλυση στη μακροοικολογία (Abundance-Weight Relation - AWR). Γενικά, ένα από τα πλέον τεκμηριωμένα πρότυπα στη μακροοικολογία είναι η αντίστροφη συσχέτιση αφθονίας και βιομάζας (Cotgreave 1993, Blackburn & Gaston 1997, Hendriks 1999, Gaston & Blackburn 2000, Brown *et al.* 2004), η οποία είναι η βάση για πολλές πρόσφατες οικο-μεταβολικές θεωρίες (Damuth 1987, Currie 1993, Brown *et al.* 2004). Ειδικότερα, με βάση την ισχύουσα άποψη, η σχέση αυτή είναι μία εκθετική συνάρτηση της μορφής $f(x) = ax^{-b}$, δηλαδή με αρνητική κλίση (Ulrich *et al.* 2005).

Το σωματικό μέγεθος των ζώων συνδέεται με πολλές παραμέτρους στις αλληλεπιδράσεις των ειδών μιας βιοκοινότητας, όπως π.χ. ο ανταγωνισμός (Brown *et al.* 2004, Brose *et al.* 2003). Κατά συνέπεια, η κατανομή των σωματικών μεγεθών (Species Size Distributions - SSDs) χρησιμοποιείται συχνά για την κατανόηση των προτύπων των συναθροίσεων των ειδών (π.χ. Holling 1992, Gotelli & Graves 1996, Etienne & Olf 2004, Ulrich 2005, 2006) και το επίπεδο διαταραχής (Ulrich *et al.* 2008).

Στο συγκεκριμένο κεφάλαιο παρουσιάζονται τα αποτελέσματα της ανάλυσης του πλούτου ειδών και της δομής των βιοκοινοτήτων των Carabidae και Tenebrionidae στις πέντε περιοχές μελέτης. Συγκεκριμένα, τα ερωτήματα που τέθηκαν εδώ είναι τα ακόλουθα:

- Ποιες είναι οι διαφορές στη σύνθεση των βιοκοινοτήτων των δύο οικογενειών με βάση τον πλούτο ειδών τους;
- Ποια είναι τα πρότυπα οργάνωσης των βιοκοινοτήτων με βάση τις συμπαρουσίες και τις αφθονίες των ειδών τους; Πού οφείλονται οι διαφορές μεταξύ τους; Ποια είναι τα είδη που συμβάλλουν περισσότερο στη διαμόρφωση των προτύπων και ποια η σχέση τους με τα υπόλοιπα είδη της εκάστοτε βιοκοινότητας;
- Ποια είναι η αναλογία σωματικών μεγεθών των συνυπαρχόντων ειδών κάθε βιοκοινότητας; Τα ανταγωνιζόμενα είδη διαφέρουν σε σωματικό μέγεθος με σταθερή αναλογία;
- Ποια η σχέση της αφθονίας και της βιομάζας των ειδών σε κάθε βιοκοινότητα; Είναι η κλίση αρνητική, όπως προβλέπεται από τις πρόσφατες θεωρίες της μακρο-οικολογίας; Πώς συνδέεται αυτό με τη δομή των βιοκοινοτήτων;
- Ποια είναι η κατανομή των σωματικών μεγεθών στις υπό μελέτη βιοκοινοτήτες;
- Ποια είναι η μορφή των σχέσεων των συμπαρόντων ειδών; Ποια είναι η συμβολή στοχαστικών και ντετερμινιστικών διαδικασιών στη διαμόρφωση της δομής των υπό μελέτη βιοκοινοτήτων;

6.2 Μεθοδολογία

6.2.1 Πλούτος ειδών

Ο πλούτος των ειδών στις περιοχές μελέτης εκτιμήθηκε με τη διαδικασία rarefaction (Sanders 1968). Οι καμπύλες rarefaction προέκυψαν μετά από 500 τυχαιοποιήσεις (Colwell & Coddington 1994). Η διαδικασία rarefaction εφαρμόζεται όταν ισχύουν τρεις υποθέσεις:

- 1) η συλλογή αποτελεί ένα στατιστικά επαρκές, αντιπροσωπευτικό δείγμα της βιοκοινότητας (Tipper 1979),
- 2) τα άτομα του κάθε είδους είναι ομοιόμορφα και τυχαία διασπαρμένα στο χώρο,
- 3) τα είδη είναι διασπαρμένα ανεξάρτητα, δηλαδή τα πρότυπα της ενδο- και διαειδικής χωρικής διασποράς είναι εντελώς τυχαία.

Οι υπολογισμοί για τις καμπύλες rarefaction πραγματοποιήθηκαν χρησιμοποιώντας το πρόγραμμα EcoSim 7.72 (Gotelli & Entsminger 2008). Οι αθροιστικές (accumulation) καμπύλες (Palmer 1990) χρησιμοποιήθηκαν για να εκτιμηθεί η ασύμπτωτη του πλούτου ειδών καθώς το μέγεθος δειγμάτων και ατόμων αυξάνει (Clench 1979, Robbins *et al.* 1989, Colwell & Coddington 1994, Novotny & Basset 2000). Ως βάση σύγκρισης για όλες τις καμπύλες επιλέχθηκε ο αριθμός των ατόμων και όχι αυτός των δειγμάτων (σύνολο ανά δειγματοληψία), καθώς η δειγματοληπτική προσπάθεια μεταξύ των δειγμάτων ποικίλλει (Gotelli & Colwell 2001, Escobar *et al.* 2005), όταν π.χ. ο αριθμός των λειτουργικών παγίδων δεν είναι ο ίδιος σε όλες τις δειγματοληψίες στην ίδια περιοχή και μεταξύ των περιοχών. Ουσιαστικά, η διαδικασία rarefaction είναι αυτό που στατιστικά αναμένεται από τις αντίστοιχες αθροιστικές καμπύλες με διαφορετική ιεράρχηση ατόμων/δειγμάτων (Gotelli & Colwell 2001). Οι καμπύλες rarefaction δεν αποκαλύπτουν τον πραγματικό πλούτο ειδών, αλλά κάνουν εφικτές συγκρίσεις μέσω αναγωγών (Hughes & Hellmann 2005). Ο πλούτος ειδών για κάθε περιοχή μελέτης εκτιμήθηκε χρησιμοποιώντας τους δείκτες ICE (Chazdon *et al.* 1998, Chao *et al.* 2000), Jackknife1 (Burnham & Overton 1978, 1979, Smith & van Belle 1984, Heltshe & Forrester 1983), Bootstrap (Smith & van Belle 1984) και Chao2 (Chao 1984, 1987), τέσσερις κοινούς μη παραμετρικούς δείκτες εκτίμησης του πλούτου ειδών που χρησιμοποιούν δεδομένα ειδών/δείγμα (Escobar *et al.* 2005). Οι υπολογισμοί για τις αθροιστικές καμπύλες και οι εκτιμήσεις του πλούτου ειδών πραγματοποιήθηκαν χρησιμοποιώντας το πρόγραμμα EstimateS 8.0 (Colwell 2006).

Η α ποικιλότητα εκτιμήθηκε για κάθε δειγματοληπτικό σταθμό χρησιμοποιώντας δύο εκφράσεις του πλούτου ειδών: (1) την αθροιστική α ποικιλότητα (N_s), που είναι ο συνολικός αριθμός ειδών που συνελήφθησαν καθόλη τη διάρκεια της μελέτης, (2) τη μέση α ποικιλότητα ($\bar{\alpha}$), που είναι το σύνολο των ειδών σε κάθε δειγματοληπτική περίοδο διαιρεμένο με το συνολικό αριθμό των δειγματοληψιών σε κάθε σταθμό. Ο λόγος της μέσης ποικιλότητας διά την αθροιστική α ποικιλότητα

$$(\alpha\% = \bar{\alpha}/N_s) * 100$$

είναι μέτρο του χρονικού turnover (Moreno & Halffter 2001, Romanuk & Kolasa 2001). Όταν το μέσο α είναι ίσο με το αθροιστικό α (και συνεπώς η α αναλογία είναι 100%), δεν

υφίσταται χρονική β ποικιλότητα (Zamora *et al.* 2007). Η χρονική β ποικιλότητα (β_t) εκτιμήθηκε με βάση το δείκτη συμπληρωματικότητας (complementarity index) των Colwell & Coddington (1994):

$$C = \frac{S_j + S_k - 2V_{jk}}{S_j + S_k - V_{jk}} \times 100$$

Όπου S_j ο αριθμός ειδών κατά τη δειγματοληπτική περίοδο j , S_k ο αριθμός ειδών κατά την αμέσως επόμενη δειγματοληπτική περίοδο k ($k=j+1$) και V_{jk} ο αριθμός των κοινών ειδών μεταξύ των δειγματοληπτικών περιόδων j και k .

6.2.2 Κανόνες συνάθροισης

Τα πρότυπα συμπαρουσίας των ειδών στις υπό μελέτη βιοκοινότητες αναλύθηκαν με τη χρήση μηδενικών μοντέλων με μήτρες παρουσίας-απουσίας. Ο δείκτης συμπαρουσίας που εκτιμήθηκε ήταν το *C-score*. Ο δείκτης αυτός παρουσιάστηκε για πρώτη φορά από τους Stone & Roberts (1990) και εκτιμά τη μέση συμπαρουσία μεταξύ όλων των μοναδικών ζευγών ειδών μιας συνάθροισης. Σε μία ανταγωνιστικά δομημένη βιοκοινότητα, το παρατηρηθέν *C-score* αναμένεται να είναι μεγαλύτερο από το τυχαία αναμενόμενο. Από τα υπάρχοντα μηδενικά μοντέλα (τα βασικά είναι 9 συνολικά, ανάλογα με το αν τα σύνολα των γραμμών και των στηλών της μήτρας είναι σταθερά, αναλογικά ή ισοπιθανά) επιλέχθηκαν δύο μοντέλα, με τα οποία πραγματοποιήθηκαν όλες οι αναλύσεις. Αυτά ήταν οι εξής:

- Εκείνο, με βάση το οποίο τα σύνολα των γραμμών (είδη) και αυτά των στηλών (περιοχές/παγίδες) είναι σταθερά (*Fixed-fixed null model* - SIM9 σε Gotelli 2000). Το συγκεκριμένο μοντέλο έχει αποδειχθεί απρόσβλητο σε σφάλματα τύπου I και II (Gotelli 2000) και είναι το πιο ευρέως χρησιμοποιούμενο στη βιβλιογραφία (π.χ. Gotelli & Ellison 2002, Sanders *et al.* 2003, Arrington *et al.* 2005, Ulrich & Zalewski 2006, Ward & Beggs 2007, Klop & van Goethem 2008, Linzmeier & Ribeiro-Costa 2008, Lester *et al.* 2009) και ιδανικό για αναλύσεις με το *C-score* (Gotelli 2000). Ο αλγόριθμος τυχαιοποίησης που επιλέχθηκε ήταν αυτός της «σειριακής ανταλλαγής» (sequential swap randomization algorithm), με τον οποίο οι υπομήτρες ανταλλάσσονται επαναλαμβανόμενα για να δώσουν μηδενικές μήτρες (Gotelli & Entsminger 2001). Με το συγκεκριμένο αλγόριθμο τα αποτελέσματα είναι αμερόληπτα, γιατί οι τυχαιοποιημένες μήτρες παρεκκλίνουν σημαντικά από την αρχική (Gotelli & Entsminger 2001, 2003).

- Η ισχύς του ανταγωνισμού (με τη μορφή της μικρής συμπαρουσίας σε σχέση με το τυχαία αναμενόμενο) πιθανώς εξαρτάται από την τοπική αφονία των ειδών και τα πιο άφθονα είδη είναι πιθανό να είναι ανταγωνιστικά ανώτερα των λιγότερο άφθονων (σπάνιων) ειδών (Connolly & Roughgarden 1999, Moreno *et al.* 2008). Έτσι, χρησιμοποιήθηκε το μοντέλο, με βάση το οποίο τα σύνολα των στηλών (περιοχές/παγίδες) είναι σταθερά και αυτά των γραμμών (είδη) είναι αναλογικά της συνολικής αφθονίας κάθε είδους σε όλες τις περιοχές (*Weighted-fixed null model* σε Gotelli & Ellison 2002).

Στις αναλύσεις με μηδενικά μοντέλα συμπεριλήφθηκαν μόνο τα είδη Carabidae και Tenebrionidae τα οποία έχουν όμοιες διατροφικές προτιμήσεις. Έτσι, από τις αναλύσεις αποκλείστηκαν τα σποροφάγα είδη των γενών *Acinopus*, *Ditomus*, *Dixus*, *Zabrus*, (Carabidae) και το είδος *Alphitobius diaperinus* (Tenebrionidae), το οποίο είναι σαρκοφάγο (λεπτομέρειες: §4.3.2).

Όπου το *C-score* ήταν στατιστικά σημαντικό, αναζητήθηκαν τα είδη που συμμετείχαν σε περισσότερα ζεύγη με παρατηρηθέντα αριθμό «μονάδων σκακιέρας» (checkerboard units) στην 95^η εκατοστιαία θέση όλων των συνδυασμών ζευγών. Αυτά τα είδη συνέβαλαν περισσότερο στη στατιστική σημαντικότητα του *C-score* και συνεπώς στους κανόνες συνάντησης της βιοκοινότητας (Arrington *et al.* 2005). Το *C-score* μετρά το μέσο αριθμό μονάδων σκακιέρας μεταξύ όλων των πιθανών ζευγών ειδών. Μία μονάδα σκακιέρας είναι οποιαδήποτε υπομήτρα του τύπου:

$$\begin{array}{c} 1 \ 0 \\ 0 \ 1 \\ \text{ή} \\ 0 \ 1 \\ 1 \ 0 \end{array}$$

Ο αριθμός των μονάδων σκακιέρας (CU) για κάθε ζεύγος ειδών προκύπτει από τη σχέση:

$$CU = (r_i - S)(r_j - S)$$

όπου S ο αριθμός των περιοχών που βρέθηκαν και τα δύο είδη του ζεύγους και r_i και r_j τα σύνολα των γραμμών για τα είδη i και j , δηλαδή το σύνολο των περιοχών στις οποίες βρέθηκαν (Gotelli & Entsminger 2008).

Η σύγκριση των αποτελεσμάτων στις πέντε βιοκοινότητες πραγματοποιήθηκε με τον υπολογισμό του δείκτη SES (Standardized Effect Size) για κάθε μήτρα. Ο δείκτης SES μετρά τον αριθμό των τυπικών αποκλίσεων, όπου ο δείκτης για την αρχική μήτρα είναι μεγαλύτερος ή μικρότερος του μέσου δείκτη των προσομοιωμένων βιοκοινοτήτων. Ο δείκτης SES είναι αντίστοιχος εκείνου που χρησιμοποιείται σε μετα-αναλύσεις (Gurevitch *et al.* 1992).

Ο μέσος των 5000 δεικτών (I_{sim}) από τις προσομοιωμένες βιοκοινότητες συγκρίνεται με το δείκτη για την αρχική μήτρα (I_{obs}) με βάση τη σχέση:

$$SES = (I_{obs} - I_{sim})/S_{sim}$$

όπου S_{sim} η τυπική απόκλιση των δεικτών από τις 5000 προσομοιωμένες βιοκοινότητες (Sanders *et al.* 2003). Σε περιπτώσεις στατιστικά σημαντικού προτύπου διαχωρισμού (segregation) και συνάθροισης (aggregation), ο δείκτης παίρνει τιμές μεγαλύτερες του 1,96 και μικρότερες του -1,96 αντίστοιχα, σε κανονική κατανομή των διακυμάνσεων (με επίπεδο σφάλματος 5%) (Sanders *et al.* 2003, Ulrich & Zalewski 2006). Όλες οι αναλύσεις συμπαραουσίας πραγματοποιήθηκαν χρησιμοποιώντας το πρόγραμμα EcoSim 7.72 (Gotelli & Enstminger 2008).

6.2.3 Διαειδική διαφοροποίηση στο χρόνο

Οι όποιες διαφορές βρέθηκαν στους κανόνες συνάθροισης των πέντε βιοκοινοτήτων αναλύθηκαν στο επίπεδο της χρονικής (φαινολογικής) και χωρικής (μικροενδιαιτηματικής) διαφοροποίησης των ειδών κάθε βιοκοινότητας, τα οποία συνέβαλαν σημαντικά στη διαμόρφωση του *C-score*. Τα είδη αυτά ήταν εκείνα που συμμετείχαν στα ζεύγη ειδών με το μεγαλύτερο αριθμό μονάδων σκακιέρας στην 95^η εκατοστιαία θέση όλων των συνδυασμών ζευγών (Arrington *et al.* 2005).

Η σύγκριση των φαινολογικών προτύπων των ειδών πραγματοποιήθηκε με ανάλυση τριγωνομετρικής στατιστικής (circular statistics) (Zar 1999) και ειδικότερα με το Watson-William F-test (λεπτομέρειες: §5.2.2) χρησιμοποιώντας το πρόγραμμα ORIANA 2.02 (Kovach 2004). Η σύγκριση της αφθονίας των ειδών μεταξύ των διαφορετικών μικροενδιαιτημάτων πραγματοποιήθηκε με παραγοντική ανάλυση διακύμανσης (Factorial ANOVA). Ο έλεγχος κανονικής κατανομής των δεδομένων πραγματοποιήθηκε με το Kolmogorov-Smirnov test. Σε περιπτώσεις που τα δεδομένα δεν παρουσίαζαν κανονική κατανομή μετασχηματίστηκαν $[\log(x+1)]$ για να είναι δυνατή η ανάλυσή τους με την παραμετρική ανάλυση διακύμανσης. Σε όσες περιπτώσεις προέκυψαν στατιστικά σημαντικά αποτελέσματα, έγιναν αναλύσεις post hoc για να φανεί ποιοι παράγοντες ήταν εκείνοι που «ώθησαν» την ανάλυση σε σημαντικότητα. Οι τελευταίες τρεις αναλύσεις πραγματοποιήθηκαν χρησιμοποιώντας το πρόγραμμα Statistica 7.1 (StatSoft Inc. 2005).

6.2.4 Διαειδική διαφοροποίηση στο χώρο

Ο στατιστικός έλεγχος της σημαντικότητας των διαφορών (ή μη) μεταξύ των μικροενδιαιτημάτων σε κάθε σταθμό μελέτης με βάση την αφθονία των ειδών πραγματοποιήθηκε με την ανάλυση ομοιοτήτων (ANOSIM) (Clarke 1993), μία μη παραμετρική ανάλυση, αντίστοιχη της πολυμεταβλητής ανάλυσης διακύμανσης (MANOVA) (Clarke & Green 1988). Η ANOSIM είναι μία διαδικασία τυχαιοποίησης, η οποία ενσωματώνει τη σύγκριση των ομοιοτήτων μεταξύ κατηγοριών (διαφορετικές παγίδες) με τις ομοιότητες μεταξύ των παγίδων με βάση ένα παράγοντα (μικροενδιαιτήμα) (Clarke & Warwick 2001, Clarke & Gorley 2006). Το στατιστικό μέτρο της ANOSIM (Global R) προέκυψε μετά από 999 τυχαιοποιήσεις. Όσο πιο κοντά είναι η τιμή του R στο 1 τόσο πιο διακριτές είναι οι διαφορές μεταξύ δύο ομάδων (μικροενδιαιτημάτων), ενώ τιμές του R κοντά στο 0 δε δείχνουν πως υπάρχει διαφορά (Clarke 1993). Ως μέτρο ομοιότητας χρησιμοποιήθηκε το Bray-Curtis (Magurran 2004) και ως εξαρτημένες μεταβλητές οι αφθονίες των ειδών ανά παγίδα. Τα κοινά και τα σπάνια είδη σταθμίστηκαν ισότιμα μετασχηματίζοντας τα δεδομένα με τετραγωνική ρίζα (Osborne 2002). Στις περιπτώσεις που τα αποτελέσματα της ANOSIM έδειξαν σημαντικές διαφορές μεταξύ των μικροενδιαιτημάτων, η διαδικασία ομοιότητας ποσοστών (SIMPER) χρησιμοποιήθηκε για να φανεί ποια είδη συνέβαλαν περισσότερο στην ανομοιομορφία (ή ομοιομορφία) μεταξύ δύο εκάστοτε μικροενδιαιτηματικών τύπων (Clarke 1993). Οι διαφορές (ή η απουσία διαφορών) μεταξύ των παγίδων εδάφους σε σχέση με το μικροενδιαιτήμα στο οποίο τοποθετήθηκαν και η συμμετοχή των κύριων ειδών (όπως προέκυψαν από την ανάλυση SIMPER) σε κάθε μικροενδιαιτήμα παραστάθηκαν με τη μη-μετρική πολυδιάστατη κλιμάκωση (NMDS) (Kruskal & Wish 1978, Clarke 1993, Legendre & Legendre 1998). Η NMDS είναι μία μέθοδος η οποία διατάσσει τις μεταβλητές (παγίδες) ως σημεία σε περιβάλλον δύο (ή περισσότερων) διαστάσεων με βάση την πολυμεταβλητή ομοιότητα των αφθονιών των ειδών, με την απόσταση μεταξύ των σημείων να υποδεικνύει σχετική ομοιότητα ή ανομοιότητα. Η ικανότητα των αλγορίθμων της NMDS να μειώνουν τα πολυμεταβλητά δεδομένα αφθονίας σε δύο ή τρεις διαστάσεις εξαρτάται από το πόσο συσχετισμένες είναι οι αφθονίες των ειδών. Η τιμή του “stress” υποδεικνύει το βαθμό στον οποίο η παράσταση με τον ελάχιστο αριθμό διαστάσεων αντανάκλα τις εγγενείς σχέσεις αποστάσεων στο πολυμεταβλητό σύνολο δεδομένων (Lundholm & Marlin 2006). Μικρές τιμές του stress αντιστοιχούν σε πιο αξιόπιστες παραστάσεις, με τιμές <0,15 να είναι ιδανικές (Clarke & Warwick 2001, Quinn &

Keough 2002). Οι κύριοι τύποι μικροενδιαιτημάτων στις περιοχές μελέτης ήταν τρεις: πυκνή κόμη *Juniperus phoenicea* (ps), αραιή κόμη (p) και ανοιχτό πεδίο (o).

Οι αναλύσεις ANOSIM, SIMPER και NMDS πραγματοποιήθηκαν χρησιμοποιώντας το πρόγραμμα PRIMER 6.1.8 (Clarke & Gorle 2006).

6.2.5 Αλληλεπικάλυψη σωματικού μεγέθους

Η ανάλυση της αλληλεπικάλυψης σωματικού μεγέθους πραγματοποιήθηκε χρησιμοποιώντας τη λίστα των ειδών που συλλέχτηκαν σε κάθε σταθμό καθόλη τη διάρκεια της μελέτης. Η ανάλυση της υπόθεσης ότι η αναλογία σωματικού μεγέθους παρουσιάζει σταθερή διάταξη πραγματοποιήθηκε αφού τα σωματικά μεγέθη μετατράπηκαν σε λογαριθμική κλίμακα (\log_{10}) και στη συνέχεια υπολογίστηκε η διαφορά μεταξύ ζευγών ειδών με βάση τη διαδοχή των σωματικών τους μεγεθών (Gotelli & Ellison 2002). Η διαφορά μεγέθους μεταξύ δύο διαδοχικών ειδών μπορεί να θεωρηθεί ως ένα «μεταμερές» (segment) συγκεκριμένου μήκους (Klop & van Goethem 2008). Η διακύμανση αυτού του μήκους (segment length, σ^2) χρησιμοποιείται ως μέτρο της μεταβλητότητας της αναλογίας σωματικών μεγεθών, δεδομένου ότι σταθερότητα στην αναλογία μεγεθών οδηγεί σε ταυτόσημα μήκη μεταμερών και συνεπώς η διακύμανση θα είναι σε μία τέτοια περίπτωση ίση με το μηδέν (Poole & Rathcke 1979). Όσο πιο μεγάλη είναι η ετερογένεια των αναλογιών μεγεθών, τόσο μεγαλώνει το σ^2 . Μία ανταγωνιστικά δομημένη βιοκοινότητα αναμένεται να περιλαμβάνει είδη, τα οποία θα παράγουν σ^2 με μικρή τιμή σε σύγκριση με μία τυχαία συναθροισμένη βιοκοινότητα (Gotelli & Ellison 2002).

Ως μέτρηση σωματικού μεγέθους χρησιμοποιήθηκε το συνολικό μήκος σώματος, το οποίο έχει χρησιμοποιηθεί στο παρελθόν σε μελέτες κολεοπτέρων και έχει αποδειχθεί μία πολύ αποτελεσματική εκτίμηση σωματικού μεγέθους για τις οικογένειες Carabidae και Tenebrionidae (Rogers *et al.* 1977, Jarošik 1989, Ribera *et al.* 2001, Elek & Lövei 2007, Werling & Gratton 2008). Για κάθε είδος που συλλέχθηκε, το συνολικό μήκος υπολογίστηκε ως ο μέσος όρος των μηκών πέντε αρσενικών και πέντε θηλυκών ατόμων τυχαία επιλεγμένων. Σε περιπτώσεις που είχαν συλληφθεί λιγότερα από πέντε αρσενικά ή θηλυκά άτομα καθόλη τη διάρκεια των δύο ετών, υπολογίστηκε ο μέσος όρος των μηκών όσων ατόμων συνελήφθησαν. Τα είδη που ήταν παρόντα σε περισσότερους του ενός σταθμούς δεν παρουσίασαν διαπληθυσμιακά διαφορές μεγέθους. Έτσι, στις αναλύσεις που ακολούθησαν με μηδενικά μοντέλα δε συμπεριλήφθηκε διακύμανση μηκών εντός κάθε είδους (Losos 1990), η οποία ήταν πολύ μικρότερη σε σύγκριση με τη διακύμανση μεταξύ ειδών και γενών. Στις αναλύσεις

θεωρήθηκαν ως διαφορετικά είδη τα τρία υποείδη του είδους *Dailognatha quadricollis*, τα οποία είχαν σημαντική διαφορά μηκών και εξάλλου καθένα τους είχε συλληφθεί σε έναν και μόνο δειγματοληπτικό σταθμό.

Ο έλεγχος της μηδενικής υπόθεσης ότι οι κατανομές των σωματικών μεγεθών (μήκος σώματος) των κολεοπτέρων στις πέντε περιοχές μελέτης δε διαφέρουν από ότι θα αναμένονταν τυχαία, πραγματοποιήθηκε εφαρμόζοντας το μηδενικό μοντέλο *Uniform* (Gotelli & Ellison 2002), το οποίο βασίζεται στη σύγκριση του δείκτη από την αρχική μήτρα με αυτούς σε 1000 τυχαία δομημένες βιοκοινότητες (Manly 1991). Στο συγκεκριμένο μοντέλο οι λογάριθμοι των σωματικών μεγεθών όλων των ειδών ταξινομούνται ως σημεία κατά μήκος μίας ευθείας, με τα τελικά σημεία να καθορίζονται από το μικρότερο και το μεγαλύτερο σωματικό μέγεθος σε κάθε βιοκοινότητα. Η σταθερότητα της αναλογίας σωματικού μεγέθους συνεπάγεται τοποθέτηση με ίση απόσταση των σωματικών μεγεθών των ειδών κατά μήκος αυτής της γραμμής (Simberloff & Boecklen 1981, Gotelli & Graves 1996). Για κάθε μηδενική συνάθροιση, $n-2$ σημεία (σωματικά μεγέθη «εικονικών ειδών») επιλέγονται τυχαία και ομοιόμορφα (uniformly) μεταξύ των δύο τελικών σημείων. Η παρατηρηθείσα διακύμανση (σ^2) συγκρίνεται κατόπιν με τη μέση προσομοιωμένη διακύμανση. Με αυτό το μηδενικό μοντέλο θεωρείται ότι στον εξελικτικό χρόνο οποιαδήποτε διάταξη των σωματικών μεγεθών είναι ισοπιθανή εντός των ορίων που καθορίζονται από το μεγαλύτερο και το μικρότερο σε μέγεθος είδος.

Όλες οι αναλύσεις αλληλεπικάλυψης σωματικού μεγέθους πραγματοποιήθηκαν χρησιμοποιώντας το πρόγραμμα EcoSim 7.72 (Gotelli & Enstminger 2008).

6.2.6 Μοντέλα με βάση την αφθονία

Η μέθοδος των Γενικευμένων Γραμμικών Μεικτών Μοντέλων (Generalised Linear Mixed Models - GLMM) χρησιμοποιήθηκε για να διαπιστωθεί αν η παρατηρηθείσα αφθονία κάθε είδους κολεοπτέρων (ανεξάρτητη μεταβλητή) μειώνεται (αρνητική συσχέτιση) σε σχέση με το άθροισμα της αφθονίας όλων των υπόλοιπων ειδών σε κάθε δείγμα και αν αυξάνει (θετική συσχέτιση) με την αναμενόμενη αφθονία του κάθε είδους σε κάθε δείγμα (εξαρτημένες μεταβλητές). Η αναμενόμενη αφθονία (E) κάθε είδους (i) σε κάθε δείγμα (j) εκτιμήθηκε πολλαπλασιάζοντας τη συνολική αφθονία (A) του είδους ($\sum_{j=1}^n A_{ij}$) με τη συνολική αφθονία όλων των ειδών κολεοπτέρων στο συγκεκριμένο δείγμα ($\sum_{i=1}^n A_{ij}$) και διαιρώντας το γινόμενο

με τη συνολική αφθονία όλων των ειδών στο σύνολο των δειγμάτων $[(\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n A_{ij})]$. Η σχέση εκτίμησης της αναμενόμενης αφθονίας συνοπτικά ήταν η εξής:

$$E_{ij} = \frac{\left(\sum_{j=1}^n A_{ij}\right)\left(\sum_{i=1}^n A_{ij}\right)}{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n A_{ij}}$$

Σημαντική επίδραση της αναμενόμενης αφθονίας των κολεοπτέρων στην παρατηρηθείσα αφθονία οδηγεί στο συμπέρασμα ότι η ελάχιστη βιοκοινότητα διαμορφώνεται από στοχαστικές διαδικασίες. Αντίθετα, αρνητική σχέση μεταξύ της παρατηρηθείσας αφθονίας με το σύνολο της αφθονίας όλων των υπόλοιπων ειδών κολεοπτέρων αποτελεί έμμεση απόδειξη ότι οι κανόνες συνάθροισης διέπουν την ελάχιστη βιοκοινότητα. Τα είδη των κολεοπτέρων συμπεριλήφθηκαν στην ανάλυση ως τυχαία μεταβλητή (continuous random effect), ώστε να ξεπεραστεί το πρόβλημα ανεξαρτησίας σχετικό με τη συμπερίληψη περισσότερων από μιας τιμών για κάθε είδος (Lester *et al.* 2009). Οι αναλύσεις GLMM πραγματοποιήθηκαν με το πρόγραμμα R (version 2.8.0) (R Development Core Team, 2008) και τη χρήση του πακέτου *nlme* (Pinheiro *et al.* 2008).

6.2.7 Κατανομή σωματικού μεγέθους

Η απευθείας μέτρηση της βιομάζας εντόμων είναι πολυέξοδη και χρονοβόρα διαδικασία, λόγω του ότι τα ξηρά δείγματα σπάζουν εύκολα, ο υπολογισμός για μικρά δείγματα απαιτεί ειδικές μεθόδους και κυρίως γιατί σπάνια ή μοναδικά δείγματα που έχουν ταριχευτεί θα καταστραφούν κατά τη διαδικασία (Rogers *et al.* 1976, Ganihar 1997, Radtke & Williamson 2005). Η εναλλακτική μέθοδος εκτίμησης της βιομάζας είναι μέσω της εξίσωσης που συνδέει τη βιομάζα με το μήκος σώματος (Gowing & Recher 1984, Marcuzzi 1987, Jarošik 1989, Lobo 1993, Ganihar 1997, Johnston & Cunjak 1999). Στην παρούσα μελέτη χρησιμοποιήθηκαν οι εξισώσεις με την υψηλότερη στατιστική σημαντικότητα.

Συγκεκριμένα, για την οικογένεια Carabidae χρησιμοποιήθηκε η εξίσωση του Jarošik (1989):

$$\text{Βιομάζα (σε mg)} = 0,03069 (\text{μήκος σώματος σε mm})^{2,63885}$$

Για την οικογένεια Tenebrionidae χρησιμοποιήθηκε η εξίσωση των Rogers *et al.* (1977):

$$\text{Βιομάζα (σε mg)} = 0,047359 (\text{μήκος σώματος σε mm})^{2,681}$$

Η βιομάζα των κολεοπτέρων συσχετίστηκε με την αφθονία τους σε κάθε βιοκοινότητα (Abundance-Weight Relation - AWR) και έγινε έλεγχος αν και κατά πόσο τα αποτελέσματα ταυτίζονται με την πρόβλεψη για αρνητική συσχέτιση (Blackburn & Gaston 1997). Στις αναλύσεις συμπεριλήφθηκαν μόνο τα είδη Carabidae και Tenebrionidae τα οποία έχουν όμοιες διατροφικές προτιμήσεις και έγιναν οι εξαιρέσεις που αναφέρθηκαν παραπάνω (§6.2.2). Οι παράγοντες της αλλομετρικής συνάρτησης $f(x) = ax^b$ για κάθε βιοκοινότητα εκτιμήθηκαν με τη λειτουργία της μη-γραμμικής παλινδρόμησης του προγράμματος SPSS 16.0 (SPSS Inc., 2008).

Απλές παλινδρομήσεις, όπως οι παραπάνω, είναι πιθανό να επηρεάζονται από δύο τύπους σφαλμάτων (Ulrich *et al.* 2008):

α) τα σημεία δεδομένων μπορεί να μην είναι ανεξάρτητα, λόγω φυλογενετικών περιορισμών. Στη συγκεκριμένη περίπτωση είδη του ίδιου γένους έχουν παρόμοιο μέγεθος σώματος και η πιθανή θετική συσχέτιση μεταξύ αφθονίας και σωματικού μεγέθους μπορεί να προκύπτει από τους ίδιους περιορισμούς που δρουν στα ομογενή είδη παρόμοιου μεγέθους. Μέχρι σήμερα δεν υπάρχει κάποιο αδιαμφισβήτητο φυλογενετικό σύστημα για τα Carabidae (Madison *et al.* 1999) και τα Tenebrionidae. Κατά συνέπεια, ήταν αδύνατο να υπολογιστεί η φυλογενετική ετερότητα σε επίπεδο γένους (Felsenstein 2004). Για να συνεκτιμηθεί, τουλάχιστον κατά ένα μέρος, αυτή η πιθανή πηγή σφάλματος, πραγματοποιήθηκαν οι παλινδρομήσεις ξανά χρησιμοποιώντας τη μέση βιομάζα των συμπαρόντων ομογενών ειδών σε κάθε βιοκοινότητα.

β) Η άνιση κατανομή των σημείων δεδομένων κατά μήκος του άξονα των σωματικών βαρών είναι πιθανό να προκαλέσει υπερανalogική επίδραση των σημείων εκτός της ευθείας. Ο έλεγχος για αυτό έγινε εφαρμόζοντας το τεστ αναλογιών των Strong *et al.* (1979). Πιο συγκεκριμένα, έγινε έλεγχος μη τυχαίας κατανομής των σωματικών βαρών κατά μήκος του αντίστοιχου άξονα, χρησιμοποιώντας τη διακύμανση των απόλυτων διαφορών ξηρού βάρους μεταξύ των ειδών κάθε βιοκοινότητας, από το μικρότερο στο αμέσως μεγαλύτερο. Η αναμενόμενη διακύμανση προέκυψε από 1000 αναθέσεις των σωματικών βαρών (χρησιμοποιώντας γραμμικούς τυχαίους αριθμούς) εντός του αρχικού (παρατηρηθέντος) εύρους. Οι λεπτομέρειες του μηδενικού μοντέλου αναφέρονται από τον Ulrich (2005). Οι αναλύσεις πραγματοποιήθηκαν με το πρόγραμμα Structure (Version 1.0) (Ulrich 2005).

Η γραφική αναπαράσταση της κατανομής της βιομάζας και της αφθονίας συχνά πραγματοποιείται με τις καμπύλες Lorenz (Lorenz 1905), με τις οποίες το αθροιστικό ποσοστό των ατόμων αναπαρίσταται σε σχέση με το αθροιστικό ποσοστό της βιομάζας (Damgaard & Weiner 2000, Magura *et al.* 2006). Αν όλα τα άτομα έχουν το ίδιο σωματικό

μέγεθος, η καμπύλη ακολουθεί την ισοκλινή της ισότητας. Αυξανόμενες διαφορές στα σωματικά μεγέθη «σπρώχνουν» την καμπύλη κάτω από την προαναφερθείσα γραμμή. Αν και οι καμπύλες Lorenz επιτρέπουν την αναγνώριση ανισοτήτων στα σωματικά μεγέθη, το γεγονός ότι είναι πάντα κοίλες κάνει δύσκολη τη σύγκριση διαφορετικών βιοκοινοτήτων (Dixon *et al.* 1987, Damgaard & Weiner 2000, Magura *et al.* 2006). Για το λόγο αυτό, στην παρούσα εργασία χρησιμοποιήθηκε μία τροποποίηση των καμπύλων Lorenz: έγινε γραφική αναπαράσταση του αθροιστικού ποσοστού της βιομάζας των ειδών κατά σειρά σωματικού μεγέθους σε σχέση με το αθροιστικό ποσοστό των ατόμων ανά είδος (Ulrich *et al.* 2008). Τέτοια γραφήματα μπορεί να είναι κοίλα ή κυρτά και μπορούν εύκολα να συγκριθούν μέσω της στατιστικής σημαντικότητας των δευτεροβάθμιων όρων κατόπιν προσαρμογής σε δευτεροβάθμια συνάρτηση (Ulrich *et al.* 2008). Η προσαρμογή πραγματοποιήθηκε με τη λειτουργία της μη-γραμμικής παλινδρόμησης του προγράμματος SPSS 16.0 (SPSS Inc., 2008).

6.3 Αποτελέσματα

6.3.1 Σύνθεση βιοκοινοτήτων

Από τις εκτιμήσεις του αναμενόμενου πλούτου ειδών στις περιοχές μελέτης (Πίνακες 6.1, 6.2) προκύπτει ότι κατά τα δύο χρόνια της μελέτης συνελήφθη άνω του 75% του εκτιμώμενου αριθμού ειδών των Tenebrionidae στις πέντε περιοχές μελέτης. Η ανάλυση έδειξε ότι η μέση τιμή του εκτιμώμενου πλούτου ειδών Carabidae στην Κύπρο ήταν υπερδιπλάσια των συλληφθέντων ειδών, ενώ στις υπόλοιπες περιοχές το σύνολο των συλληφθέντων ειδών ήταν αρκετά κοντά στο μέσο εκτιμηθέντα από τους τέσσερις δείκτες που χρησιμοποιήθηκαν.

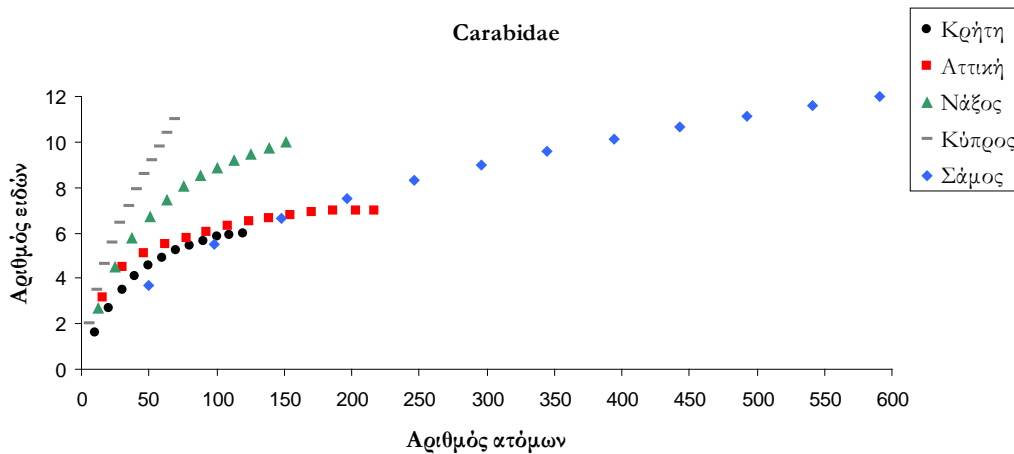
Πίνακας 6.1. Εκτίμηση του πλούτου ειδών της οικογένειας Carabidae για κάθε περιοχή μελέτης. N_s : αριθμός ειδών που συνελήφθησαν, N_i : αριθμός ατόμων που συνελήφθησαν. Το ποσοστό (%) αντιστοιχεί στο λόγο του αριθμού των συλληφθέντων ειδών προς το μέσο εκτιμηθέντα αριθμό ειδών από τους τέσσερις δείκτες.

Περιοχή	N_s	N_i	ICE	Chao2	Jackknife1	Bootstrap	Μέση τιμή ± T.A.	%
Κρήτη	6	120	6,58	6	6,92	6,62	6,53 ± 0,385	91,88%
Αττική	7	217	7,56	7	7,92	7,58	7,515 ± 0,381	93,15%
Νάξος	10	151	12,16	11,38	12,75	11,25	11,885 ± 0,703	84,14%
Κύπρος	11	69	26,37	35,5	17,42	13,61	23,225 ± 9,776	47,36%
Σάμος	12	591	18,31	18,25	16,58	14,02	16,79 ± 2,013	71,47%

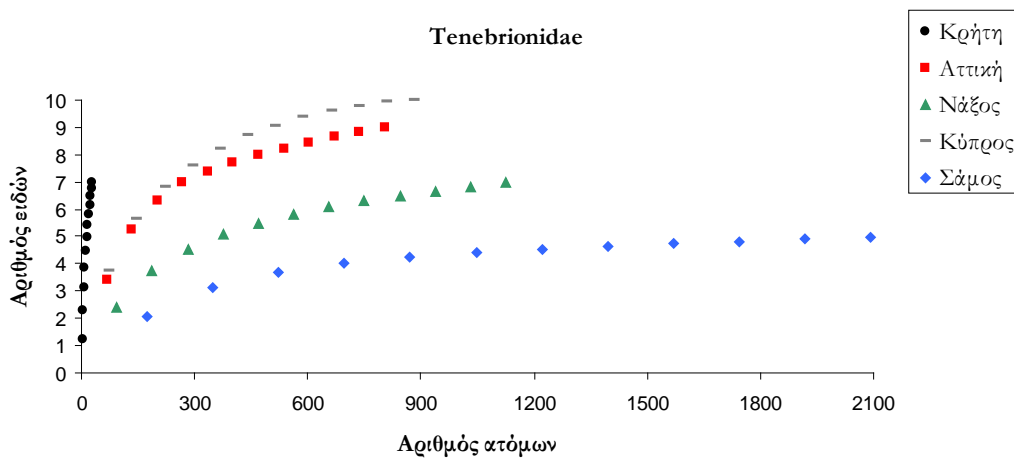
Πίνακας 6.2. Εκτίμηση του πλούτου ειδών της οικογένειας Tenebrionidae για κάθε περιοχή μελέτης, αντίστοιχα με τα στοιχεία του Πίνακα 6.1.

Περιοχή	N_s	N_i	ICE	Chao2	Jackknife1	Bootstrap	Μέση τιμή \pm T.A.	%
Κρήτη	7	30	9,76	9,25	9,75	8,3	9,265 \pm 0,686	75,55%
Αττική	9	805	10,15	11	10,83	9,83	10,453 \pm 0,554	86,10%
Νάξος	7	1125	8,53	7,92	8,83	7,77	8,263 \pm 0,501	84,72%
Κύπρος	10	883	10,59	10	10,92	10,73	10,56 \pm 0,397	94,70%
Σάμος	5	2092	5,54	5	5,92	5,39	5,463 \pm 0,381	91,53%

Οι αθροιστικές καμπύλες για τα Carabidae είχαν εμφανή ασύμπτωτη μόνο για την Κρήτη και την Αττική (Σχήμα 6.1). Αντίθετα, για τα Tenebrionidae ασύμπτωτη είχαν οι αθροιστικές καμπύλες για όλες τις περιοχές εκτός της Κρήτης (Σχήμα 6.2). Γενικά, οι καμπύλες που δεν κατέληξαν σε ασύμπτωτη ταυτίζονται με τις περιοχές για τις οποίες ο εκτιμηθείς πλούτος ειδών απειχε σχετικά λίγο ή αρκετά από το σύνολο των συλλεφθέντων ειδών (Πίνακας 6.1).

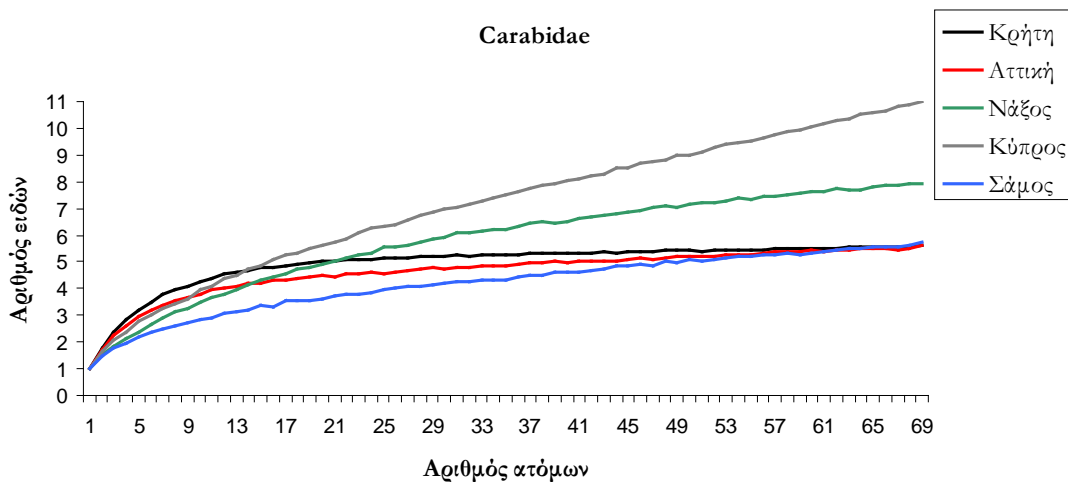


Σχήμα 6.1. Αθροιστικές καμπύλες για την οικογένεια Carabidae στους πέντε σταθμούς μελέτης, με τον αριθμό ατόμων ως βάση σύγκρισης.

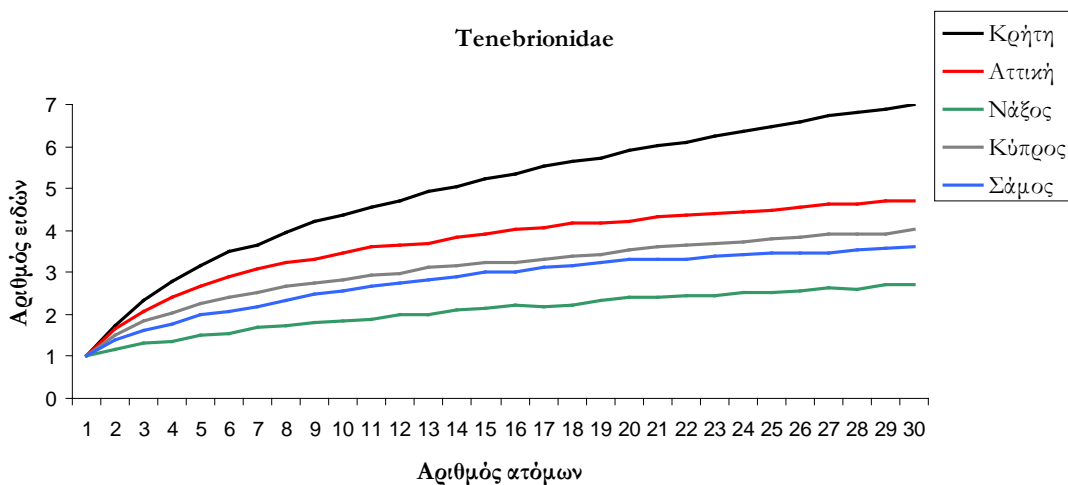


Σχήμα 6.2. Αθροιστικές καμπύλες για την οικογένεια Tenebrionidae στους πέντε σταθμούς μελέτης, με τον αριθμό ατόμων ως βάση σύγκρισης.

Όπως αναμένονταν, η εικόνα του πλούτου ειδών με τις καμπύλες rarefaction είναι εντελώς διαφορετική από εκείνη των αθροιστικών καμπύλων, λόγω της πολύ μεγάλης διαφοράς συλλήψεων και για τις δύο οικογένειες μεταξύ στους σταθμούς μελέτης. Ειδικότερα, όταν έγινε αναγωγή του πλούτου ειδών στις λιγότερες συνολικές συλλήψεις ανά σταθμό, προέκυψε ότι για τα Carabidae ο μέγιστος πλούτος ειδών αντιστοιχεί στο σταθμό της Κύπρου (Σχήμα 6.3) και για τα Tenebrionidae στο σταθμό της Κρήτης (Σχήμα 6.4), δηλαδή στις περιοχές με το μικρότερο αριθμό συλλήψεων για τις δύο οικογένειες. Από τα δύο παρακάτω σχήματα είναι επίσης προφανές πως η ακολουθία των περιοχών μελέτης με βάση τον πλούτο ειδών τους είναι εντελώς διαφορετική μεταξύ των δύο οικογενειών.



Σχήμα 6.3. Καμπύλες rarefaction για την οικογένεια Carabidae στους πέντε σταθμούς μελέτης, με τον αριθμό ατόμων ως βάση σύγκρισης.



Σχήμα 6.4. Καμπύλες rarefaction για την οικογένεια Tenebrionidae στους πέντε σταθμούς μελέτης, με τον αριθμό ατόμων ως βάση σύγκρισης.

Το ποσοστό αθροιστικής α ποικιλότητας ($\alpha\%$), τόσο στα Carabidae (Πίνακας 6.3) όσο και στα Tenebrionidae (Πίνακας 6.4), ήταν συγκριτικά μέγιστο στην Κρήτη, γεγονός που οφείλεται στο γεγονός ότι στο συγκεκριμένο σταθμό η μέση χρονική α ποικιλότητα ($\bar{\alpha}$) ήταν η μικρότερη και για τις δύο οικογένειες. Η χρονική β ποικιλότητα (β_t) ήταν γενικά υψηλότερη στα Tenebrionidae συγκριτικά με τα Carabidae κάθε σταθμού. Μόνες εξαιρέσεις ήταν οι σταθμοί της Αττικής και της Κύπρου.

Πίνακας 6.3. Εκτίμηση της χρονικής ποικιλότητας των Carabidae στους πέντε δειγματοληπτικούς σταθμούς. N_s : ο συνολικός αριθμός των συλληφθέντων ειδών, α : η α ποικιλότητα, $\bar{\alpha}$: η μέση χρονική ποικιλότητα ανά δειγματοληπτική περίοδο, $\alpha\%$: η αναλογία της αθροιστικής α ποικιλότητας, β_t : η χρονική β ποικιλότητα.

Περιοχή	N_s	α	$\bar{\alpha}$	$\alpha\%$	β_t
Κρήτη	6	1,357	1,583	22,617	62,109
Αττική	7	1,385	2,083	19,786	76,818
Νάξος	10	1,234	2,333	12,340	74,136
Κύπρος	11	1,109	2,083	10,082	78,327
Σάμος	12	0,973	3,500	8,108	57,345

Πίνακας 6.4. Εκτίμηση της χρονικής ποικιλότητας των Tenebrionidae στους πέντε δειγματοληπτικούς σταθμούς κατά αντιστοιχία με τον πίνακα 6.3.

Περιοχή	N_s	α	$\bar{\alpha}$	$\alpha\%$	β_t
Κρήτη	7	1,517	1,250	21,671	97,727
Αττική	9	1,285	3,416	14,278	74,618
Νάξος	7	0,436	2,583	6,229	81,555
Κύπρος	10	1,323	3,833	13,230	63,573
Σάμος	5	0,485	2,083	9,700	78,027

6.3.2 Πρότυπα συμπαρουσίας

Τα αποτελέσματα της ανάλυσης των συμπαρουσιών στις βιοκοινότητες των Carabidae και των Tenebrionidae με τη χρήση μηδενικών μοντέλων παρουσιάζονται στους πίνακες 6.5 και 6.6 αντίστοιχα. Η τιμή του C -score για τα Carabidae στην Αττική και τα Tenebrionidae στην Κύπρο ήταν στατιστικά σημαντικά υψηλότερη και με τα δύο μηδενικά μοντέλα σε σχέση με την τυχαία αναμενόμενη, υποδηλώνοντας ανταγωνιστικό πρότυπο οργάνωσης (πρότυπο διαχωρισμού - segregation). Αντίθετα, το C -score ήταν στατιστικά σημαντικά μικρότερο σε σχέση με το τυχαία αναμενόμενο για τα Carabidae στη Νάξο με το μοντέλο SIM9, υποδηλώνοντας συναθροιστικό πρότυπο οργάνωσης (aggregation). Σε όλες τις υπόλοιπες βιοκοινότητες τα αποτελέσματα έδειξαν τυχαία οργάνωση.

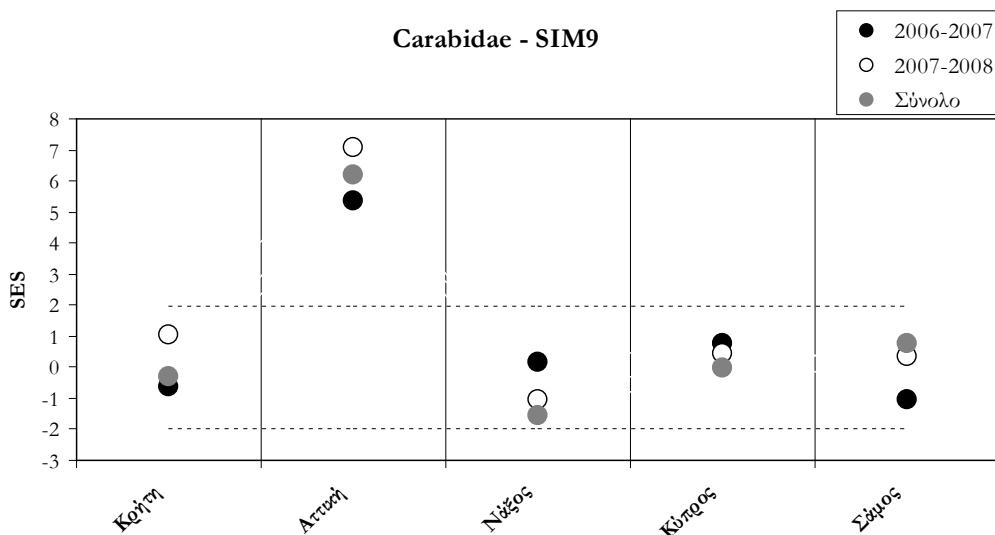
Πίνακας 6.5. Αποτελέσματα ανάλυσης συμπαρουσιών των Carabidae στους πέντε σταθμούς μελέτης κατά τα δύο δειγματοληπτικά έτη και συνολικά με βάση τη σύγκριση του παρατηρηθέντος και του προσομοιωμένου *C-score*.

Σύνολο	SIM9					WEIGHTED-FIXED				
	Παρ/θέν C-score	Μέσο προσ/νο C-score	Διακόμευση προσ/νου C-score	P	SES	Παρ/θέν C-score	Μέσο προσ/νο C-score	Διακόμευση προσ/νου C-score	P	SES
Μοντέλο										
Κρήτη	1,5	1,614	0,12	0,902	-0,329	1,5	13,147	7,544	0,000	-4,24
Αττική	9,381	7,46	0,096	0,000	5,463	9,381	5,258	1,976	0,007	2,933
Νάξος	3,714	4,037	0,043	0,034	-1,562	3,714	4,086	1,097	0,387	-0,354
Κύπρος	2,19	2,201	0,063	0,421	-0,043	2,19	3,056	1,342	0,224	-0,747
Σάμος	1,714	1,603	0,021	0,257	0,77	1,714	3,035	1,573	0,143	-1,053
2006-2007	SIM9					WEIGHTED-FIXED				
Μοντέλο	Παρ/θέν C-score	Μέσο προσ/νο C-score	Διακόμευση προσ/νου C-score	P	SES	Παρ/θέν C-score	Μέσο προσ/νο C-score	Διακόμευση προσ/νου C-score	P	SES
Κρήτη	2,833	3,253	0,431	0,67	-0,639	2,833	18,084	21,418	0,000	-3,295
Αττική	12,81	10,154	0,236	0,000	5,368	12,81	7,762	4,792	0,017	2,306
Νάξος	3,286	3,246	0,09	0,374	0,133	3,286	3,672	2,074	0,428	-0,268
Κύπρος	3,3	3,185	0,022	0,347	0,779	3,3	4,801	7,489	0,358	-0,548
Σάμος	5,8	6,246	0,177	0,135	-1,059	5,8	6,167	5,803	0,466	-0,152
2007-2008	SIM9					WEIGHTED-FIXED				
Μοντέλο	Παρ/θέν C-score	Μέσο προσ/νο C-score	Διακόμευση προσ/νου C-score	P	SES	Παρ/θέν C-score	Μέσο προσ/νο C-score	Διακόμευση προσ/νου C-score	P	SES
Κρήτη	6,333	5,825	0,25	0,492	1,017	6,333	10,792	6,733	0,087	-1,718
Αττική	12,095	8,992	0,193	0,000	7,061	12,381	9,543	7,214	0,165	0,950
Νάξος	5,238	5,514	0,07	0,162	-1,046	5,238	3,894	2,081	0,163	0,932
Κύπρος	2,286	2,152	0,094	0,214	0,437	2,286	2,738	1,294	0,361	-0,397
Σάμος	3,861	3,737	0,135	0,333	0,338	3,861	6,917	4,743	0,057	-1,403

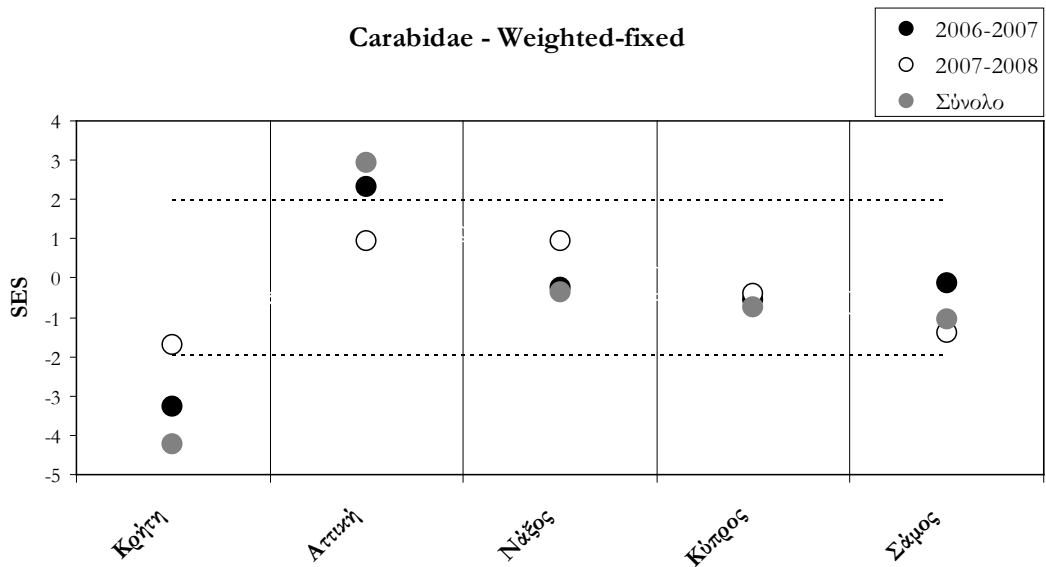
Οι τιμές του δείκτη SES για τις βιοκοινότητες των Carabidae και των Tenebrionidae, που αποτελεί μέτρο σύγκρισης της οργάνωσης των βιοκοινοτήτων με βάση τα μηδενικά μοντέλα SIM9 και weighted-fixed παριστάνονται στα σχήματα 6.5-6.8. Τιμές του SES μεγαλύτερες του 1,96 αντιστοιχούν σε διαχωριστικό πρότυπο οργάνωσης (segregation) και συνεπώς ανταγωνισμό, επειδή οι παρατηρηθείσες συμπαρουσίες ειδών είναι λιγότερες από τις τυχαία αναμενόμενες. Αντίστοιχα, τιμές μικρότερες του -1,96 αντιστοιχούν σε συναθροιστικό πρότυπο οργάνωσης (aggregation), με τον αριθμό συμπαρουσιών να είναι μεγαλύτερος από τον τυχαία αναμενόμενο. Όπως φαίνεται στα σχήματα 6.5 και 6.6, οι βιοκοινότητες των Carabidae είναι τυχαία οργανωμένες, με εξαίρεση την Αττική, που παρουσιάζει ανταγωνιστικό πρότυπο οργάνωσης (και με τα δύο μοντέλα) και την Κρήτη, που παρουσιάζει συναθροιστικό (μη ανταγωνιστικό) πρότυπο οργάνωσης (μοντέλο weighted-fixed). Αν και με βάση το *C-score* προέκυψε συναθροιστικό πρότυπο οργάνωσης και για τη Νάξο με το μοντέλο SIM9 (Πίνακας 6.5), ο αντίστοιχος δείκτης SES ήταν λίγο μεγαλύτερος του -1,96 (-1,562).

Πίνακας 6.6. Αποτελέσματα ανάλυσης συμπαρουσιών των Tenebrionidae στους πέντε σταθμούς μελέτης κατά τα δύο δειγματοληπτικά έτη και συνολικά.

Σύνολο	SIM9					WEIGHTED-FIXED				
Μοντέλο	Παρ/θέν C-score	Μέσο προσ/νο C-score	Διακύμανση προσ/νου C-score	P	SES	Παρ/θέν C-score	Μέσο προσ/νο C-score	Διακύμανση προσ/νου C-score	P	SES
Κρήτη	3,7	3,843	0,075	0,433	-0,522	3,7	3,289	0,823	0,299	0,453
Αττική	2,5	2,617	0,034	0,299	-0,634	2,5	2,842	0,971	0,392	-0,347
Νάξος	3,533	3,41	0,05	0,285	0,552	3,533	4,051	1,583	0,367	-0,411
Κύπρος	3,75	2,796	0,042	0,000	4,683	3,75	1,782	0,619	0,016	2,501
Σάμος	0,667	0,667	0	1,000	0,000	0,667	0,637	0,837	0,378	0,032
2006-2007	SIM9					WEIGHTED-FIXED				
Μοντέλο	Παρ/θέν C-score	Μέσο προσ/νο C-score	Διακύμανση προσ/νου C-score	P	SES	Παρ/θέν C-score	Μέσο προσ/νο C-score	Διακύμανση προσ/νου C-score	P	SES
Κρήτη	8,167	7,856	0,102	0,276	0,974	8,167	8,92	6,44	0,523	-0,297
Αττική	4,067	4,026	0,134	0,384	0,111	4,067	7,821	3,815	0,008	-1,922
Νάξος	2,1	2,093	0,218	0,467	0,015	2,1	4,209	5,437	0,165	-0,904
Κύπρος	11,5	10,466	0,244	0,031	2,093	11,5	7,982	7,204	0,099	1,311
Σάμος	0,833	0,833	0	1,000	0,000	0,833	2,345	4,808	0,382	-0,689
2007-2008	SIM9					WEIGHTED-FIXED				
Μοντέλο	Παρ/θέν C-score	Μέσο προσ/νο C-score	Διακύμανση προσ/νου C-score	P	SES	Παρ/θέν C-score	Μέσο προσ/νο C-score	Διακύμανση προσ/νου C-score	P	SES
Κρήτη	2,524	2,682	0,014	0,211	-1,362	2,524	4,768	2,915	0,013	-1,315
Αττική	5,833	5,961	0,083	0,381	-0,441	5,833	7,641	4,669	0,200	-0,837
Νάξος	5,571	5,672	0,084	0,444	-0,345	5,571	6,516	4,887	0,362	-0,427
Κύπρος	8,417	6,713	0,115	0,001	5,017	8,417	5,339	3,431	0,058	1,661
Σάμος	1	1	0	1,000	0,000	1	4,202	6,03	0,037	-1,304

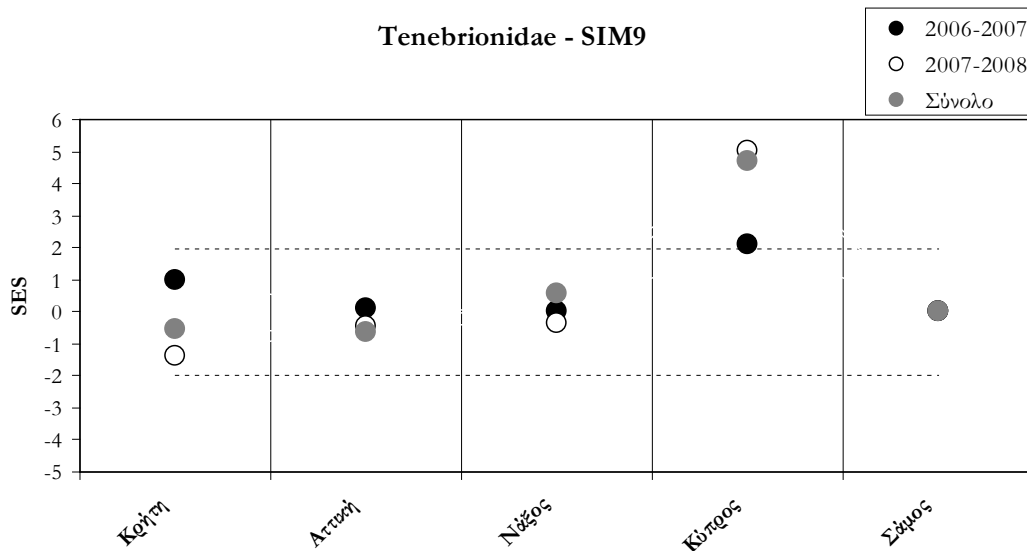


Σχήμα 6.5. Σύγκριση της οργάνωσης των βιοκοινοτήτων των Carabidae με βάση το μοντέλο SIM9. Το SES είναι ένα μέτρο του βαθμού στον οποίο τα είδη είναι συμπαρόντα λιγότερο ή περισσότερο από ότι αναμένεται τυχαία. Οι διακεκομμένες γραμμές αντιπροσωπεύουν τα όρια στατιστικής σημαντικότητας (1,96 τυπικές αποκλίσεις, $p=0,05$).

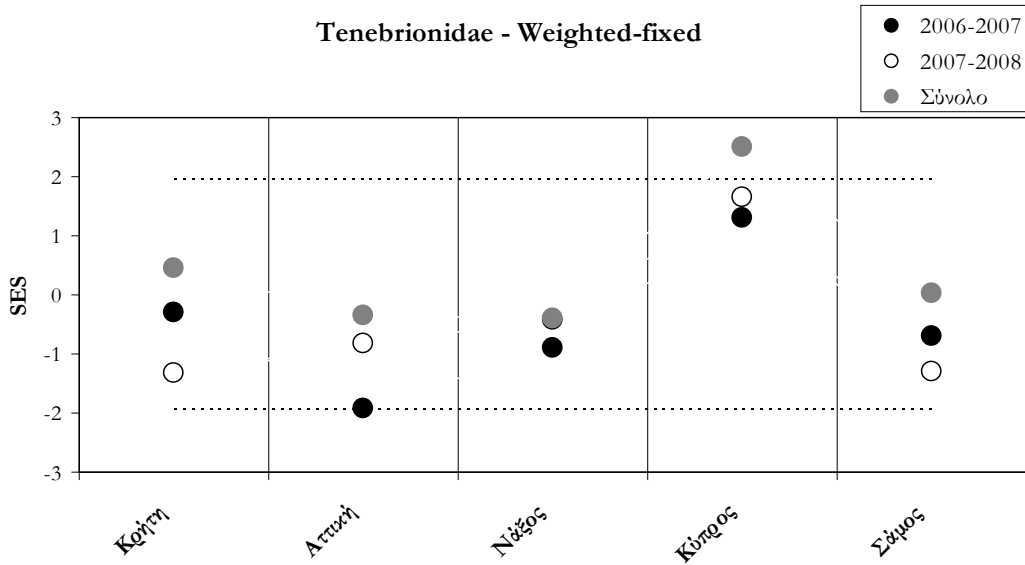


Σχήμα 6.6. Σύγκριση της οργάνωσης των βιοκοινοτήτων των Carabidae με βάση το μοντέλο weighted-fixed.

Αντίστοιχα, όπως φαίνεται στα σχήματα 6.7 και 6.8, οι βιοκοινότητες των Tenebrionidae είναι τυχαία οργανωμένες, με εξαίρεση την Κύπρο, που παρουσιάζει ανταγωνιστικό (διαχωριστικό) πρότυπο οργάνωσης με πολύ υψηλή τιμή του δείκτη SES και με τα δύο μοντέλα που εφαρμόστηκαν.



Σχήμα 6.7. Σύγκριση της οργάνωσης των βιοκοινοτήτων των Tenebrionidae με βάση το μοντέλο SIM9.



Σχήμα 6.8. Σύγκριση της οργάνωσης των βιοκοινοτήτων των Tenebrionidae με βάση το μοντέλο weighted-fixed.

Ο αριθμός μονάδων σκακιέρας των ζευγών ειδών που συνέβαλαν στη στατιστική σημαντικότητα του μεγάλου παρατηρηθέντος *C-score* σε σχέση με το τυχαία αναμενόμενο *C-score* στη βιοκοινότητα των Carabidae στην Αττική φαίνεται στον πίνακα 6.7. Είναι προφανές ότι τα είδη που «ώθησαν» τα μοντέλα στη στατιστική σημαντικότητα ήταν τα τέσσερα συγκυρίαρχα είδη της βιοκοινότητας: *Carabus preslii*, *C. coriaceus*, *C. graecus* και *Laemostenus cimmerius* (§5.3.3.2).

Πίνακας 6.7. Ο αριθμός μονάδων σκακιέρας των 12 ζευγών ειδών (95^η εκατοστιαία θέση του παρατηρηθέντος αριθμού μονάδων σκακιέρας) στη βιοκοινότητα των Carabidae στην Αττική.

	<i>C. korax</i>	<i>C. coriaceus</i>	<i>C. graecus</i>	<i>C. preslii</i>	<i>L. cimmerius</i>	<i>L. silphoides</i>	<i>P. atticus</i>
<i>Calathus korax</i>			8	10			
<i>Carabus coriaceus</i>			8	32	5		
<i>Carabus graecus</i>				15	15	8	8
<i>Carabus preslii</i>					16	10	10
<i>Laemostenus cimmerius</i>							
<i>Licinus silphoides</i>							

Αντίστοιχα, ο αριθμός μονάδων σκακιέρας των ζευγών ειδών στη βιοκοινότητα των Tenebrionidae στην Κύπρο φαίνεται στον πίνακα 6.8.

Πίνακας 6.8. Ο αριθμός μονάδων σκακιέρας των 13 ζευγών ειδών (95^η εκατοστιαία θέση του παρατηρηθέντος αριθμού μονάδων σκακιέρας) στη βιοκοινότητα των Tenebrionidae στην Κύπρο.

	<i>A.</i> <i>sulcatum</i>	<i>C.</i> <i>alziari</i>	<i>C.</i> <i>gibbulus</i>	<i>D.</i> <i>orientalis</i>	<i>P.</i> <i>bajula</i>	<i>R.</i> <i>cyprius</i>	<i>S.</i> <i>sulcata</i>	<i>T.</i> <i>cylindrica</i>	<i>Z.</i> <i>punctata</i>
<i>Adelostoma sulcatum</i>		16	4	10	10		5	14	4
<i>Cephalostenus alziari</i>					10		9		10
<i>Crypticus gibbulus</i>				1		7		7	
<i>Dendarus orientalis</i>									
<i>Pimelia bajula</i>									
<i>Raiboscelis cyprius</i>									
<i>Stenosis sulcata</i>									
<i>Tentyria cylindrica</i>									
<i>Zophosis punctata</i>									

6.3.3 Διαφοροποίηση στο χώρο και στο χρόνο

Με βάση τα αποτελέσματα του πίνακα 6.9, τα είδη της βιοκοινότητας των Carabidae τα οποία συμμετείχαν στα ζεύγη ειδών με τις περισσότερες μονάδες σκακιέρας ήταν τα εξής: *Carabus coriaceus*, *Carabus preslii*, *Carabus graecus* και *Laemostenus cimmerius*. Συγκρίνοντας τις φαινολογίες των ειδών αυτών προέκυψε ότι από όλους τους συνδυασμούς ανά δύο, μόνο τα είδη *C. preslii* και *L. cimmerius* είχαν στατιστικά όμοιο μέσο διάνυσμα (Πίνακας 6.9) και κατά προέκταση στατιστικά όμοιες φαινολογίες.

Πίνακας 6.9. Αποτελέσματα του Watson-William F-test σύγκρισης των φαινολογιών των τεσσάρων ειδών Carabidae σε ζεύγη ειδών με τις περισσότερες μονάδες σκακιέρας στην Αττική για το σύνολο των δύο ετών. Με έντονους χαρακτήρες φαίνονται τα αποτελέσματα που υποδηλώνουν τη στατιστική ομοιότητα των μέσων διανυσμάτων σε δύο είδη.

	F	p
<i>C. coriaceus</i> & <i>C. preslii</i>	11,978	6,59E-04
<i>C. coriaceus</i> & <i>C. graecus</i>	139,445	< 1E-12
<i>C. coriaceus</i> & <i>L. cimmerius</i>	18,759	2,36E-05
<i>C. preslii</i> & <i>C. graecus</i>	127,813	< 1E-12
<i>C. preslii</i> & <i>L. cimmerius</i>	1,98	0,161
<i>C. graecus</i> & <i>L. cimmerius</i>	85,067	< 1E-12

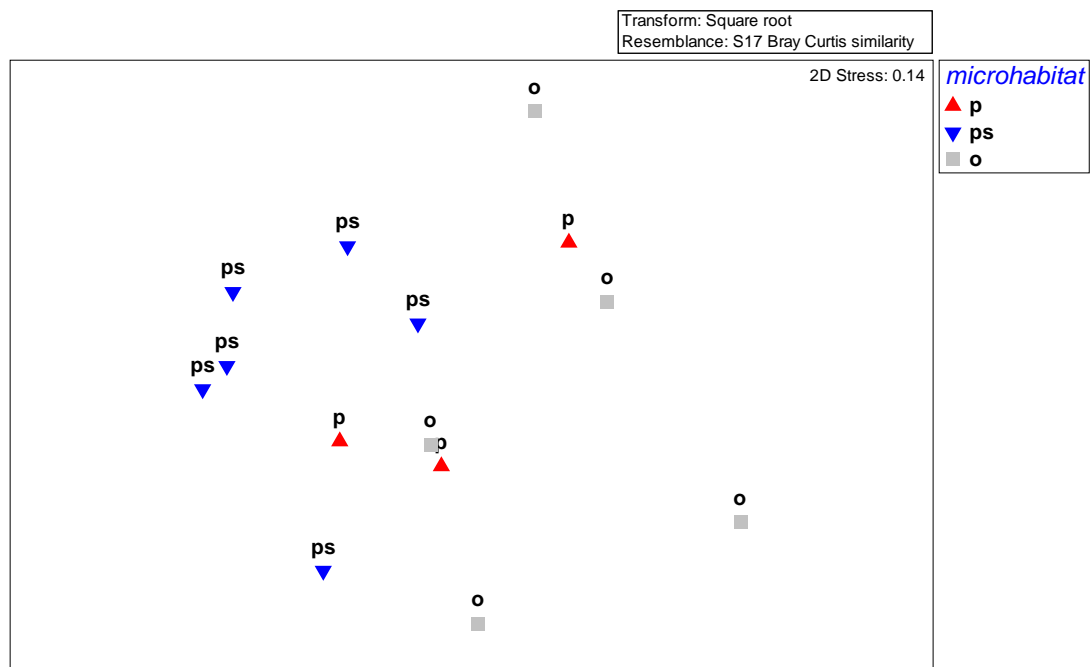
Η ανάλυση ομοιοτήτων (ANOSIM) μεταξύ των μικροενδιαιτηματικών τύπων με βάση την αφονία των ειδών Carabidae στην Αττική κατέληξε σε στατιστικά σημαντικό αποτέλεσμα (R=0,331, p=0,009). Ειδικότερα, ο μικροενδιαιτηματικός τύπος βλάστησης με

πυκνή κόμη (ps) ήταν στατιστικά διαφορετικός από τους αντίστοιχους βλάστησης με αραιή κόμη (p) (p, ps: R=0,56, p=0,024) και ανοιχτού πεδίου (o) (ps, o: R=0,525, p=0,02). Αντίθετα οι δύο τελευταίοι μικροενδιαιτηματικοί τύποι δε διέφεραν στατιστικά (p, o: R=-0,2, p=0,875). Με βάση την ανάλυση SIMPER, το είδος που συνέβαλε περισσότερο στις διαφορές μεταξύ των μικροενδιαιτημάτων ήταν το *Carabus preslii* (Πίνακας 6.10), το οποίο συμμετείχε στα ζεύγη ειδών με τις περισσότερες μονάδες σκακιέρας (Πίνακας 6.7).

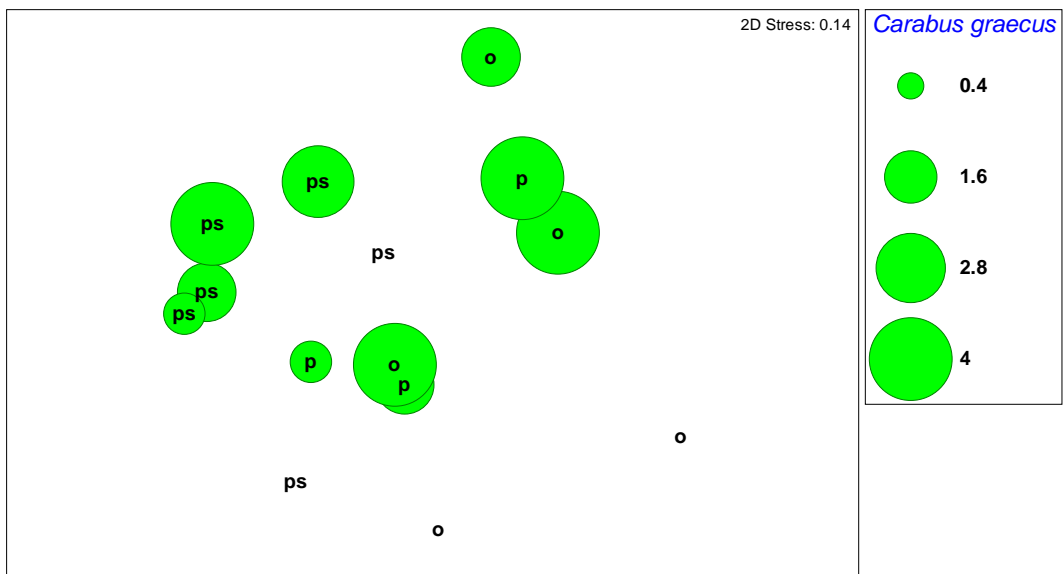
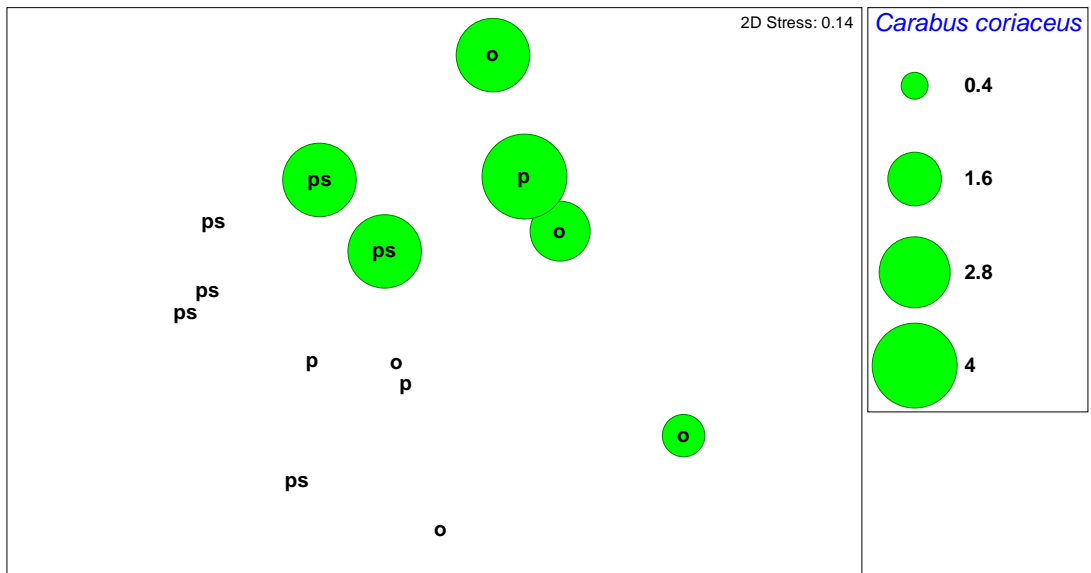
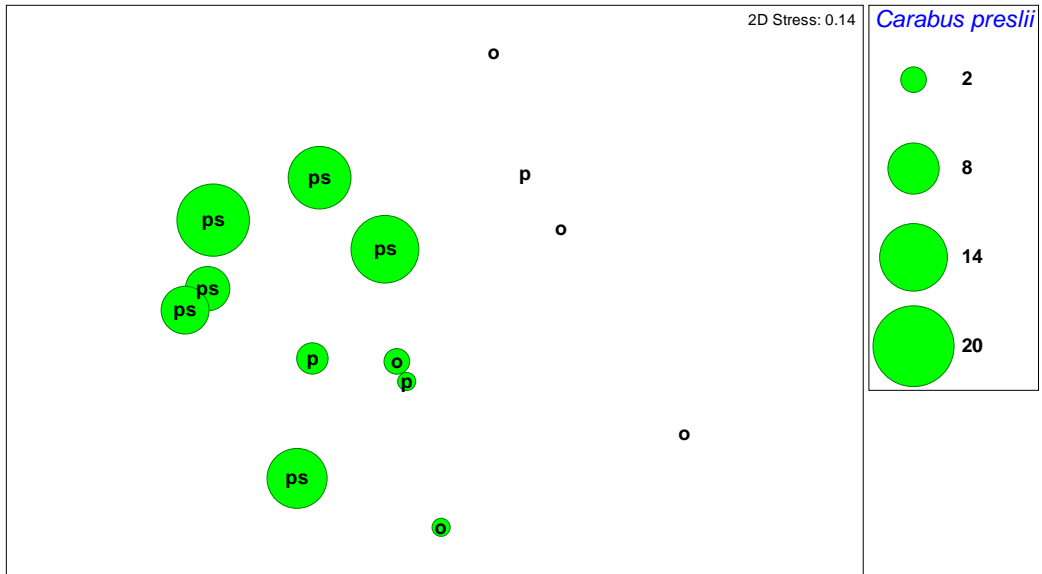
Πίνακας 6.10. Αποτελέσματα της διαδικασίας ομοιότητας ποσοτών (SIMPER) για τους τρεις μικροενδιαιτηματικούς τύπους με βάση την αφθονία των Carabidae στην Αττική.

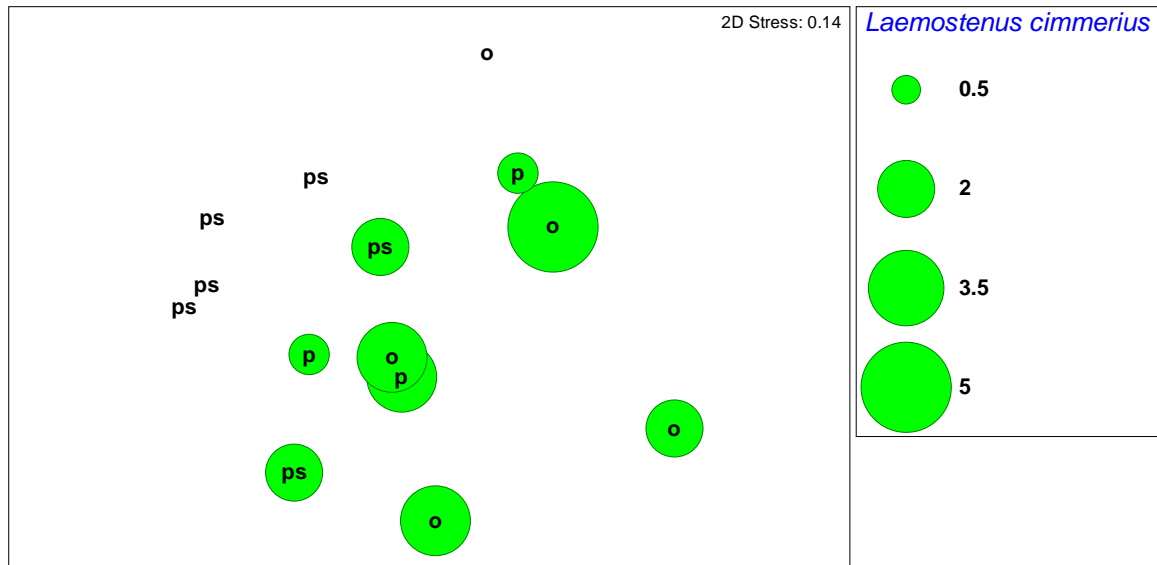
Είδη	Συμβολή%	
	p, ps: μέση ανομοιότητα 52,19%	ps, o: μέση ανομοιότητα 65,16%
<i>Carabus preslii</i>	44,28	42,65
<i>Laemostenus cimmerius</i>	19,58	18,05
<i>Carabus coriaceus</i>	15,89	13,34
<i>Carabus graecus</i>	14,44	14,56
<i>Licinus silphoides</i>		4,3

Η διαφοροποίηση μεταξύ του μικροενδιαιτηματικού τύπου ps από τους άλλους δύο (p, o) φαίνεται στο σχήμα 6.9, το οποίο προέκυψε από την ανάλυση NMDS.



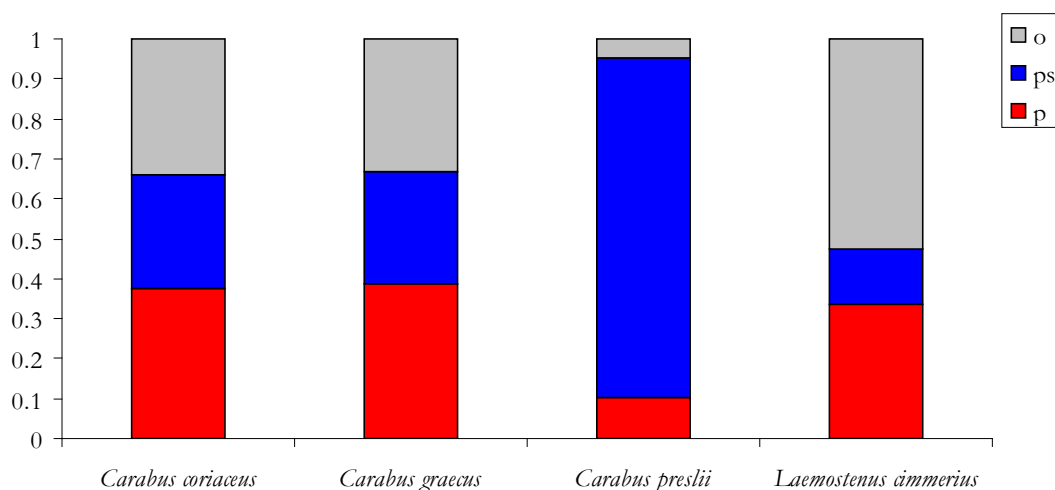
Σχήμα 6.9. Διάγραμμα μη-μετρικής MDS της αφθονίας των Carabidae στους τρεις τύπους μικροενδιαιτημάτων στην Αττική.





Σχήμα 6.10. Διαγράμματα μη-μετρικής MDS (2D bubble graph) της αφθονίας τεσσάρων ειδών Carabidae στην Αττική ανά τύπο μικροενδιατημάτος. Επιλέχθηκαν τα είδη που συμμετείχαν στα ζεύγη ειδών με τις περισσότερες μονάδες σκακιέρας. Το μέγεθος των φυσαλίδων αντιστοιχεί σε αφθονία.

Η μη-μετρική MDS ανά είδος (επιλέχθηκαν τα τέσσερα είδη με συμμετοχή στα ζεύγη ειδών με τις περισσότερες μονάδες σκακιέρας στον πίνακα 6.7) έδειξε ότι η γενική εικόνα της διαφοροποίησης των τριών μικροενδιατηματικών τύπων, όπως φάνηκε από τις αναλύσεις ANOSIM και SIMPER και γραφικά από τη NMDS, οφείλονταν στη μεγάλη αφθονία του κυρίαρχου είδους *Carabus preslii* στο μικροενδιατηματικό τύπο βλάστησης με πυκνή κόμη (ps) σε σχέση με τους υπόλοιπους δύο τύπους (p, o) (Σχήμα 6.10).



Σχήμα 6.11. Το ποσοστό της αφθονίας των τεσσάρων ειδών Carabidae που βρέθηκε σε κάθε έναν από τους τρεις μικροενδιατηματικούς τύπους.

Η μικροενδιαιτηματική προτίμηση των τεσσάρων παραπάνω ειδών καθόλη τη διάρκεια της μελέτης φαίνεται στο σχήμα 6.11. Είναι φανερό η προτίμηση του *C. preslii* στον τύπο ps, δεδομένου ότι περίπου 90% των συλλήψεων *C. preslii* πραγματοποιήθηκαν σε μικροενδιαίτημα πυκνής κόμης *J. phoenicea*. Αντίθετα, τα υπόλοιπα τρία είδη συνελήφθησαν λίγο περισσότερο σε μικροενδιαίτημα αραιής κόμης *J. phoenicea* (*C. coriaceus*, *C. graecus*) ή ανοιχτού πεδίου (*L. cimmerius*), αλλά γενικά οι συλλήψεις τους ήταν συγκριτικά πολύ λιγότερες στον μικροενδιαιτηματικό τύπο ps (Σχήμα 6.11).

Με βάση τα αποτελέσματα της Factorial ANOVA (Πίνακας 6.11), η αφθονία των τεσσάρων παραπάνω ειδών Carabidae διαφοροποιείται στατιστικά με βάση τη συνεκτίμηση ειδών και μικροενδιαιτημάτων. Όπως φάνηκε από την ανάλυση post hoc (Πίνακας 6.12), η διαφοροποίηση που προέκυψε με τη Factorial ANOVA οφείλονταν αποκλειστικά στην υψηλή αφθονία του είδους *C. preslii* στο μικροενδιαιτηματικό τύπο ps.

Πίνακας 6.11. Αποτελέσματα της Factorial ANOVA της διαφοροποίησης της αφθονίας των ειδών *C. preslii*, *C. coriaceus*, *C. graecus* και *L. cimmerius* μεταξύ τους και με βάση τους τύπους μικροενδιαιτημάτων, όπου συνελήφθησαν.

	SS	df	MS	F	p
Intercept	7,2018	1	7,2018	94,7048	0,0000
Είδος	0,4821	3	0,1607	2,1131	0,1122
Μικροενδιαίτημα	0,1570	2	0,0785	1,0325	0,3646
Είδος * Μικροενδιαίτημα	2,7281	6	0,4547	5,9791	0,0001
Error	3,3460	44	0,0760		

Πίνακας 6.12. Αποτελέσματα του Tukey test (post hoc analysis) της ανάλυσης του πίνακα 6.7. Όπου *Cco*: *C. coriaceus*, *Cgr*: *C. graecus*, *Cpr*: *C. preslii* και *Lci*: *L. cimmerius*.

Είδος	Μικ/μα	<i>Cco</i> p	<i>Cco</i> ps	<i>Cco</i> o	<i>Cgr</i> p	<i>Cgr</i> ps	<i>Cgr</i> o	<i>Cpr</i> p	<i>Cpr</i> ps	<i>Cpr</i> o	<i>Lci</i> p	<i>Lci</i> ps	<i>Lci</i> o
<i>Cco</i>	p		1,0000	1,0000	0,9901	1,0000	0,9999	1,0000	0,0059	1,0000	0,9998	1,0000	0,9768
<i>Cco</i>	ps	1,0000		1,0000	0,9339	0,9986	0,9956	1,0000	0,0003	1,0000	0,9961	1,0000	0,8379
<i>Cco</i>	o	1,0000	1,0000		0,9944	1,0000	1,0000	1,0000	0,0016	0,9999	1,0000	0,9999	0,9826
<i>Cgr</i>	p	0,9901	0,9339	0,9944		0,9998	1,0000	0,9993	0,1762	0,8710	1,0000	0,8543	1,0000
<i>Cgr</i>	ps	1,0000	0,9986	1,0000	0,9998		1,0000	1,0000	0,0030	0,9906	1,0000	0,9882	0,9991
<i>Cgr</i>	o	0,9999	0,9956	1,0000	1,0000	1,0000		1,0000	0,0088	0,9803	1,0000	0,9758	0,9999
<i>Cpr</i>	p	1,0000	1,0000	1,0000	0,9993	1,0000	1,0000		0,0159	0,9999	1,0000	0,9998	0,9981
<i>Cpr</i>	ps	0,0059	0,0003	0,0016	0,1762	0,0030	0,0088	0,0159		0,0003	0,0614	0,0002	0,0580
<i>Cpr</i>	o	1,0000	1,0000	0,9999	0,8710	0,9906	0,9803	0,9999	0,0003		0,9844	1,0000	0,7360
<i>Lci</i>	p	0,9998	0,9961	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	0,0614	0,9844		0,9820	1,0000
<i>Lci</i>	ps	1,0000	1,0000	0,9999	0,8543	0,9882	0,9758	0,9998	0,0002	1,0000	0,9820		0,6952
<i>Lci</i>	o	0,9768	0,8379	0,9826	1,0000	0,9991	0,9999	0,9981	0,0580	0,7360	1,0000	0,6952	

Με βάση τα αποτελέσματα του πίνακα 6.8, τα είδη της βιοκοινότητας των Tenebrionidae στην Κύπρο τα οποία συμμετείχαν στα ζεύγη ειδών με τις περισσότερες μονάδες σκακιέρας ήταν τα εξής: *Adelostoma sulcatum*, *Cephalostenus alzjari*, *Tentyria cylindrica*,

Pimelia bajula και *Crypticus gibbulus*. Συγκρίνοντας τις φαινολογίες των ειδών αυτών προέκυψε ότι μόνο τα είδη *A. sulcatum*, *T. cylindrica* και *C. gibbulus* είχαν εκτιμήσιμο μέσο διάνυσμα. Τα μέσα διανύσματα των τριών ειδών ήταν στατιστικά διαφορετικά μεταξύ τους στους τρεις συνδυασμούς τους ανά δύο (Πίνακας 6.13). Το διαφορετικό φαινολογικό πρότυπο των τριών συγκυρίαρχων ειδών είχε φανεί από τα αποτελέσματα του προηγούμενου κεφαλαίου (§5.3.3.3).

Πίνακας 6.13. Αποτελέσματα του Watson-William F-test σύγκρισης των φαινολογιών των τεσσάρων ειδών Tenebrionidae σε ζεύγη ειδών με τις περισσότερες μονάδες σκακιέρας στην Κύπρο για το σύνολο των δύο ετών.

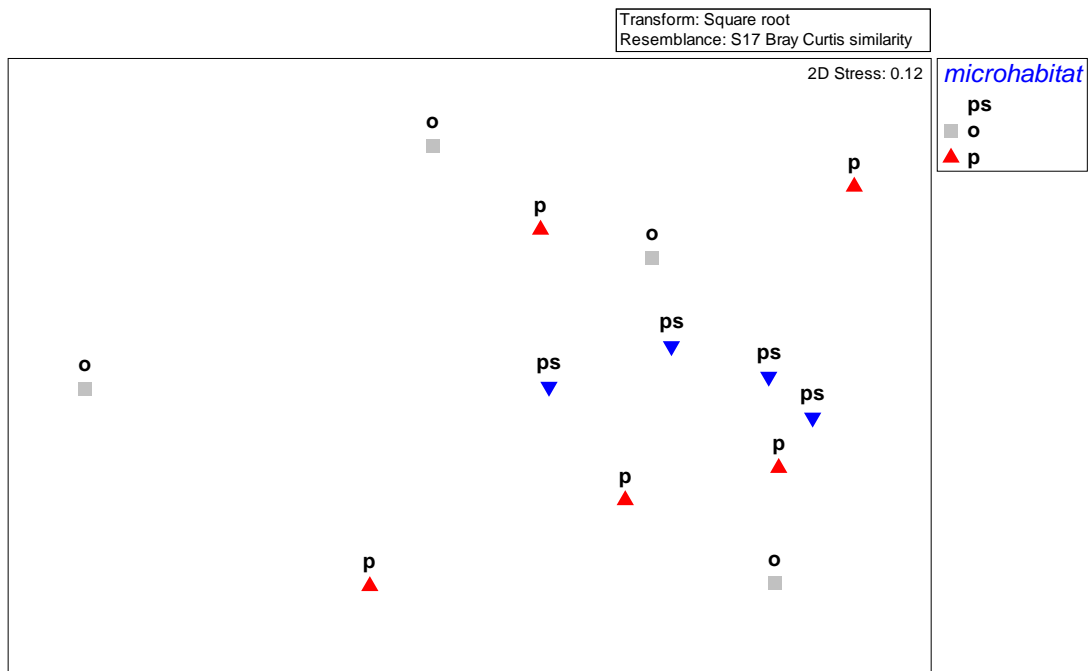
	F	p
<i>A. sulcatum</i> & <i>C. gibbulus</i>	285,299	< 1E-12
<i>A. sulcatum</i> & <i>T. cylindrica</i>	10,563	0,001
<i>C. gibbulus</i> & <i>T. cylindrica</i>	105,508	< 1E-12

Η ανάλυση ομοιοτήτων (ANOSIM) μεταξύ των μικροενδιαιτηματικών τύπων με βάση την αφονία των ειδών Tenebrionidae στην Κύπρο κατέληξε σε στατιστικά μη σημαντικό αποτέλεσμα ($R=0,036$, $p=0,345$). Ωστόσο, ο μικροενδιαιτηματικός τύπος βλάστησης με πυκνή κόμη (ps) ήταν στατιστικά διαφορετικός από τον αντίστοιχο ανοιχτού πεδίου (ο) (ps, ο: $R=0,281$, $p=0,029$). Αντίθετα, δεν υπήρχε στατιστική διαφορά μεταξύ των δύο άλλων συνδυασμών σύγκρισης (p, ps: $R=-0,013$, $p=0,476$, p, ο: $R=-0,075$, $p=0,651$). Με βάση την ανάλυση SIMPER, το είδος που συνέβαλε περισσότερο στις διαφορές μεταξύ των μικροενδιαιτημάτων ήταν το *T. cylindrica* (Πίνακας 6.14), το οποίο συμμετείχε στο ζεύγος ειδών με τις περισσότερες μονάδες σκακιέρας (Πίνακας 6.7).

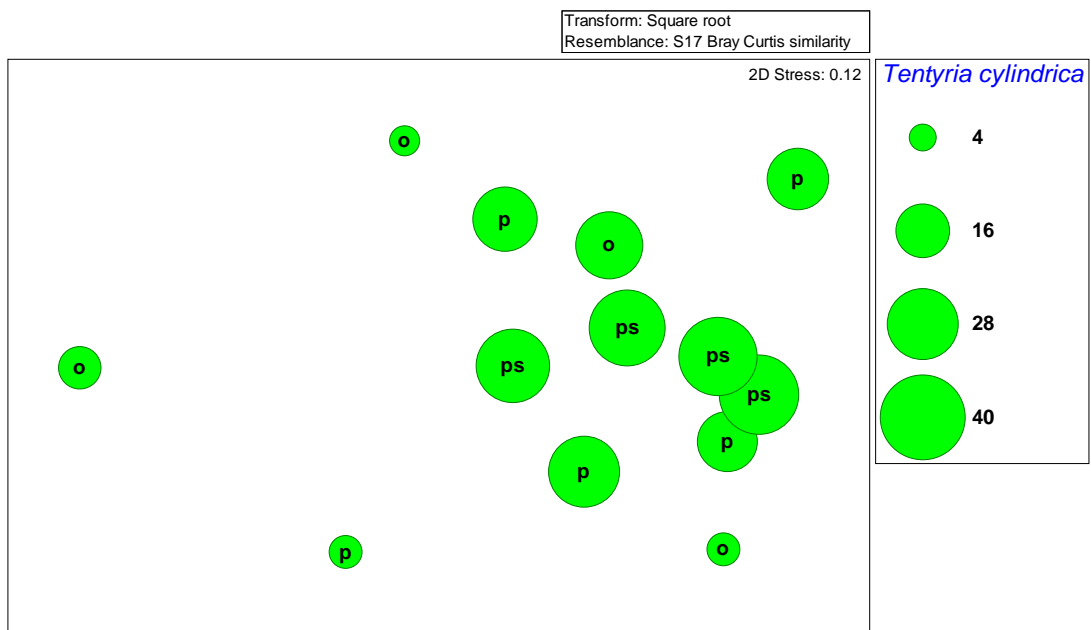
Πίνακας 6.14. Αποτελέσματα της διαδικασίας ομοιότητας ποσοτών (SIMPER) για τους τρεις μικροενδιαιτηματικούς τύπους με βάση την αφονία των Tenebrionidae στην Κύπρο.

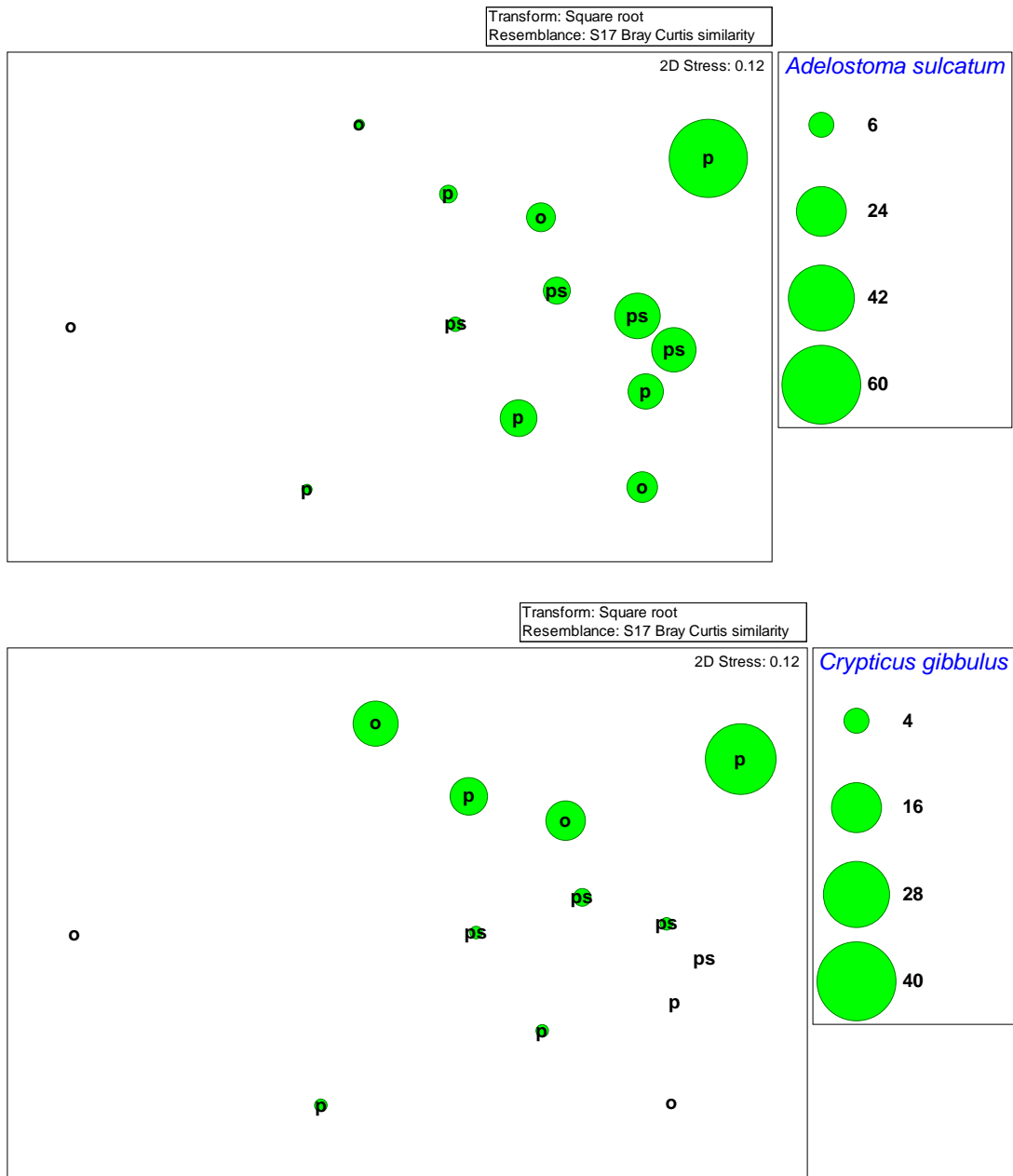
Είδη	Συμβολή%
	ps, ο: μέση ανομοιότητα 49,59%
<i>Tentyria cylindrica</i>	31,68
<i>Adelostoma sulcatum</i>	24,05
<i>Crypticus gibbulus</i>	20,24
<i>Zophosis punctata</i>	10,56
<i>Cephalostenus alziari</i>	6,49

Η διαφοροποίηση μεταξύ του μικροενδιαιτηματικού τύπου ps από τους άλλους δύο (p, ο) φαίνεται στο σχήμα 6.12, το οποίο προέκυψε από την ανάλυση NMDS.



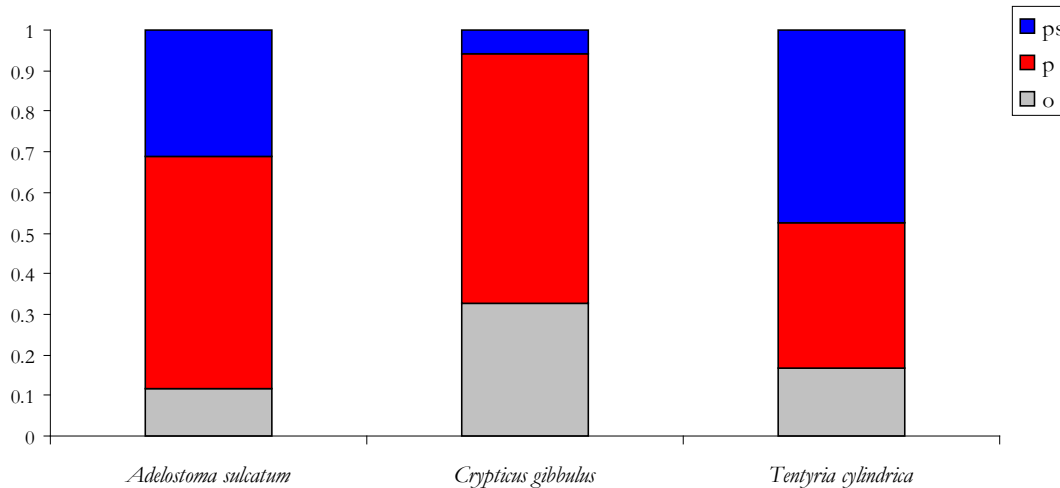
Σχήμα 6.12. Διάγραμμα μη-μετρικής MDS της αφθονίας των Tenebrionidae στους τρεις τύπους μικροενδιαιτημάτων στην Κύπρο.





Σχήμα 6.13. Διαγράμματα μη-μετρικής MDS (2D bubble graph) της αφθονίας τεσσάρων ειδών Tenebrionidae στην Κύπρο ανά τύπο μικροενδιαιτημάτος. Επιλέχθηκαν τα τρία είδη που είχαν τη μεγαλύτερη συμβολή στη διαφοροποίηση των μικροενδιαιτηματικών τύπων ps και o. Το μέγεθος των φυσαλίδων αντιστοιχεί σε αφθονία.

Η μικροενδιαιτηματική προτίμηση των τεσσάρων παραπάνω ειδών καθόλη τη διάρκεια της μελέτης φαίνεται στο σχήμα 6.14. Είναι φανερό η προτίμηση του *T. cylindrica* στον τύπο ps.



Σχήμα 6.14. Το ποσοστό της αφθονίας των τεσσάρων ειδών Tenebrionidae που βρέθηκε σε κάθε ένα από τους τρεις μικροενδιατηματικούς τύπους.

Με βάση τα αποτελέσματα της Factorial ANOVA (Πίνακας 6.15), η αφθονία των τριών παραπάνω ειδών Tenebrionidae διαφοροποιείται στατιστικά με βάση το είδος, αλλά όχι και το μικροενδιαίτημα.

Πίνακας 6.15. Αποτελέσματα της Factorial ANOVA της διαφοροποίησης της αφθονίας των ειδών *T. cylindrica*, *A. sulcatum* και *C. gibbulus* μεταξύ τους και με βάση τους τύπους μικροενδιαιτημάτων, όπου συνελήφθησαν.

	SS	df	MS	F	p
Intercept	6112,805	1	6112,805	46,1332	0,0000
Είδος	1708,988	2	854,494	6,4489	0,0047
Μικροενδιαίτημα	532,926	2	266,463	2,0109	0,1515
Είδος * Μικροενδιαίτημα	900,436	4	225,109	1,6989	0,1763
Error	3975,100	30	132,503		

Πίνακας 6.16. Αποτελέσματα του Tukey test (post hoc analysis) της ανάλυσης του πίνακα 6.12. Όπου *Asu*: *A. sulcatum*, *Cgi*: *C. gibbulus*, *Tcy*: *T. cylindrica*.

Μικ/μα	<i>Asu</i>			<i>Cgi</i>			<i>Tcy</i>		
	o	p	ps	o	p	ps	o	p	ps
<i>Asu</i> o		0,7439	0,9899	1,0000	0,9998	1,0000	0,9936	0,5835	0,0367
<i>Asu</i> p	0,7439		0,9980	0,8305	0,9415	0,4613	0,9964	1,0000	0,5794
<i>Asu</i> ps	0,9899	0,9980		0,9970	1,0000	0,9069	1,0000	0,9846	0,2497
<i>Cgi</i> o	1,0000	0,8305	0,9970		1,0000	0,9996	0,9984	0,6857	0,0525
<i>Cgi</i> p	0,9998	0,9415	1,0000	1,0000		0,9846	1,0000	0,8418	0,0800
<i>Cgi</i> ps	1,0000	0,4613	0,9069	0,9996	0,9846		0,9266	0,3157	0,0129
<i>Tcy</i> o	0,9936	0,9964	1,0000	0,9984	1,0000	0,9266		0,9772	0,2241
<i>Tcy</i> p	0,5835	1,0000	0,9846	0,6857	0,8418	0,3157	0,9772		0,7402
<i>Tcy</i> ps	0,0367	0,5794	0,2497	0,0525	0,0800	0,0129	0,2241	0,7402	

Όπως φάνηκε από την ανάλυση post hoc (Πίνακας 6.16), η διαφοροποίηση που προέκυψε με τη Factorial ANOVA οφειλόταν αποκλειστικά στην υψηλή αφθονία του είδους *T. cylindrica* στο μικροενδιαιτηματικό τύπο ps και τη χαμηλή αφθονία των ειδών *A. sulcatum* και *C. gibbulus* στους μικροενδιαιτηματικούς τύπους o και ps αντίστοιχα.

6.3.4 Αλληλεπικάλυψη σωματικού μεγέθους

Με την εφαρμογή του μηδενικού μοντέλου *Uniform* για τα είδη Carabidae στους πέντε σταθμούς, προέκυψε ότι η αλληλεπικάλυψη σωματικού μεγέθους ήταν τυχαία, με εξαίρεση τη βιοκοινότητα στην Αττική, όπου ο δείκτης ήταν στατιστικά σημαντικά μικρότερος από τον τυχαία αναμενόμενο (Πίνακας 6.17). Το πρότυπο αυτό είναι σύμφωνο με την υπόθεση ότι τα σωματικά μεγέθη των συνυπαρχόντων Carabidae είναι ισότιμα διαταγμένα, με σταθερή αναλογία διαδοχικών σωματικών μεγεθών.

Πίνακας 6.17. Αποτελέσματα της ανάλυσης σωματικών μεγεθών των Carabidae στους πέντε σταθμούς μελέτης. Τιμές του $P < 0,05$ υποδεικνύουν ισότιμη διάταξη σωματικών μεγεθών στις παρατηρηθείσες συναθροίσεις.

Μοντέλο	Παρ/θέν σ^2	Μέσο προσ/νο σ^2	Διακύμανση προσ/νο σ^2	P
Κρήτη	0,00758	0,04001	0,0009	0,102
Αττική	0,00215	0,00961	0,00004	0,027
Νάξος	0,01532	0,01952	0,00013	0,449
Κύπρος	0,00795	0,00632	0,00002	0,249
Σάμος	0,01297	0,01638	0,0001	0,438

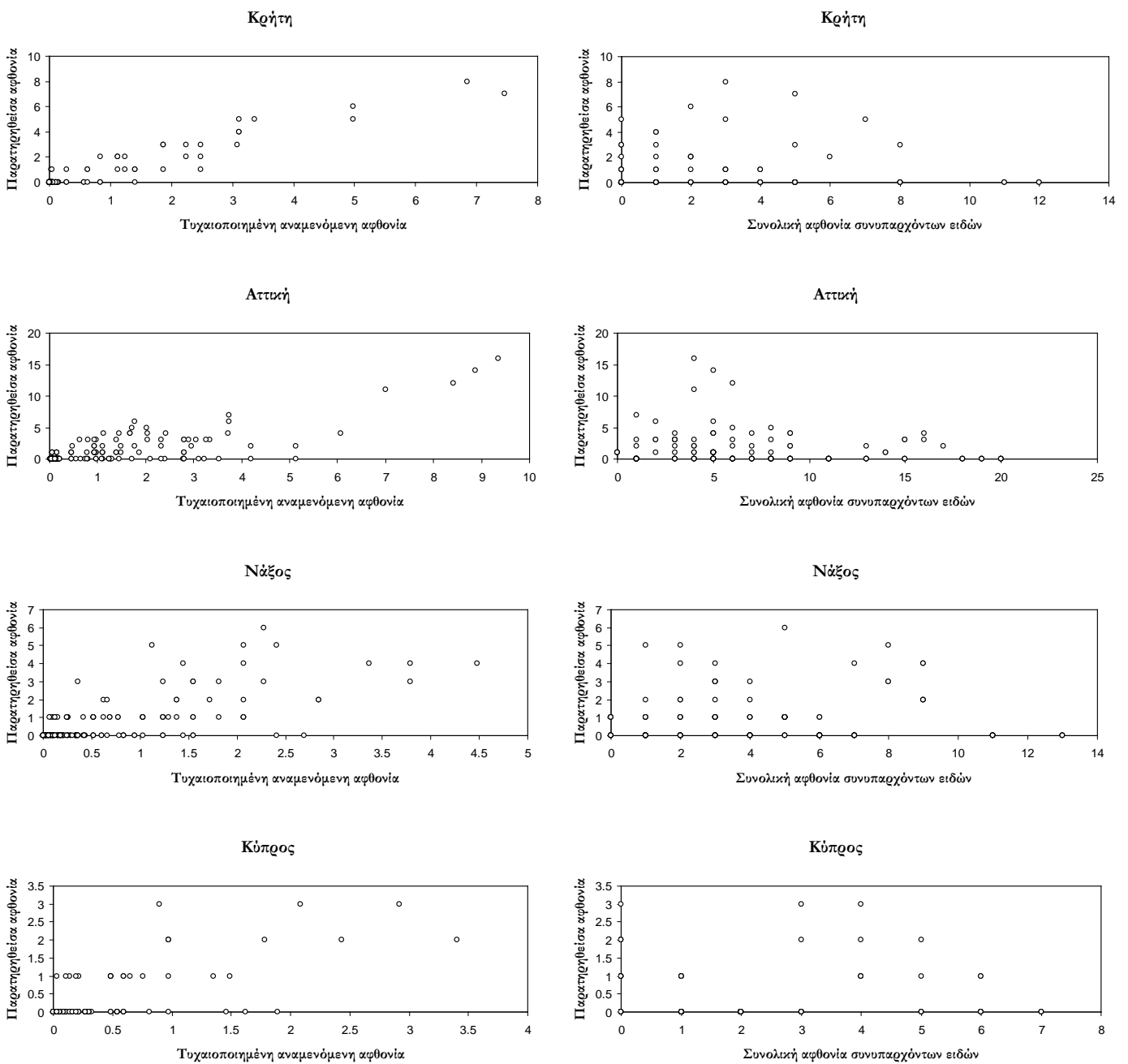
Αντίστοιχα για τα Tenebrionidae, η αλληλεπικάλυψη σωματικού μεγέθους ήταν τυχαία, με εξαίρεση το σταθμό στην Κύπρο, όπου ο δείκτης ήταν στατιστικά σημαντικά μικρότερος από τον τυχαία αναμενόμενο (Πίνακας 6.18).

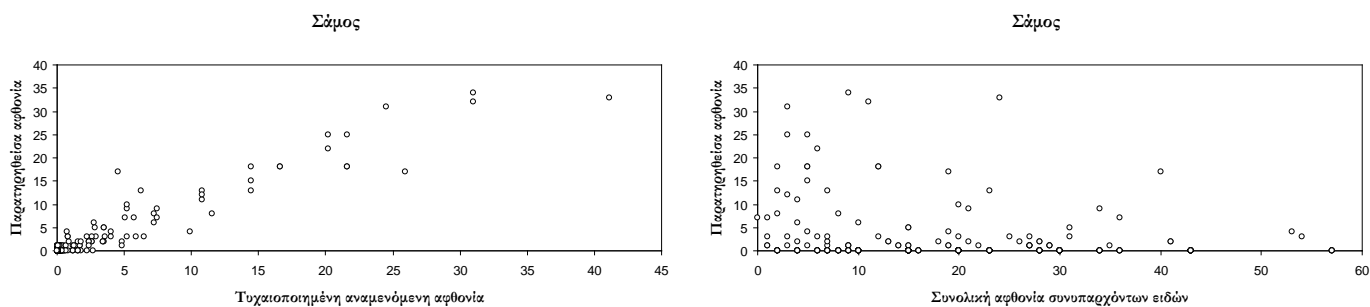
Πίνακας 6.18. Αποτελέσματα της ανάλυσης σωματικών μεγεθών των Tenebrionidae στους πέντε σταθμούς μελέτης. Τιμές του $P < 0,05$ δεικνύουν ισότιμη διάταξη σωματικών μεγεθών στις παρατηρηθείσες συναθροίσεις.

Μοντέλο	Παρ/θέν σ^2	Μέσο προσ/νο σ^2	Διακύμανση προσ/νο σ^2	P
Κρήτη	0,00287	0,00749	0,00003	0,179
Αττική	0,00365	0,00371	0	0,402
Νάξος	0,00102	0,00153	0	0,347
Κύπρος	0,00046	0,00458	0,00001	0,001
Σάμος	0,00141	0,00179	0	0,462

6.3.5 Μοντέλα με βάση την αφθονία

Οι αφθονίες των ειδών Carabidae ήταν θετικά συσχετισμένες με τις αναμενόμενες αφθονίες από μηδενικά μοντέλα και αρνητικά συσχετισμένες με τις αφθονίες των συμπαρόντων ειδών (Σχήμα 6.15, Πίνακας 6.19). Οι μόνες περιπτώσεις στις οποίες το γενικό αυτό πρότυπο δεν ήταν στατιστικά σημαντικό ήταν η αρνητική συσχέτιση της παρατηρηθείσας αφθονίας με τη συνολική αφθονία των συμπαρόντων ειδών στους σταθμούς της Κύπρου και της Σάμου.



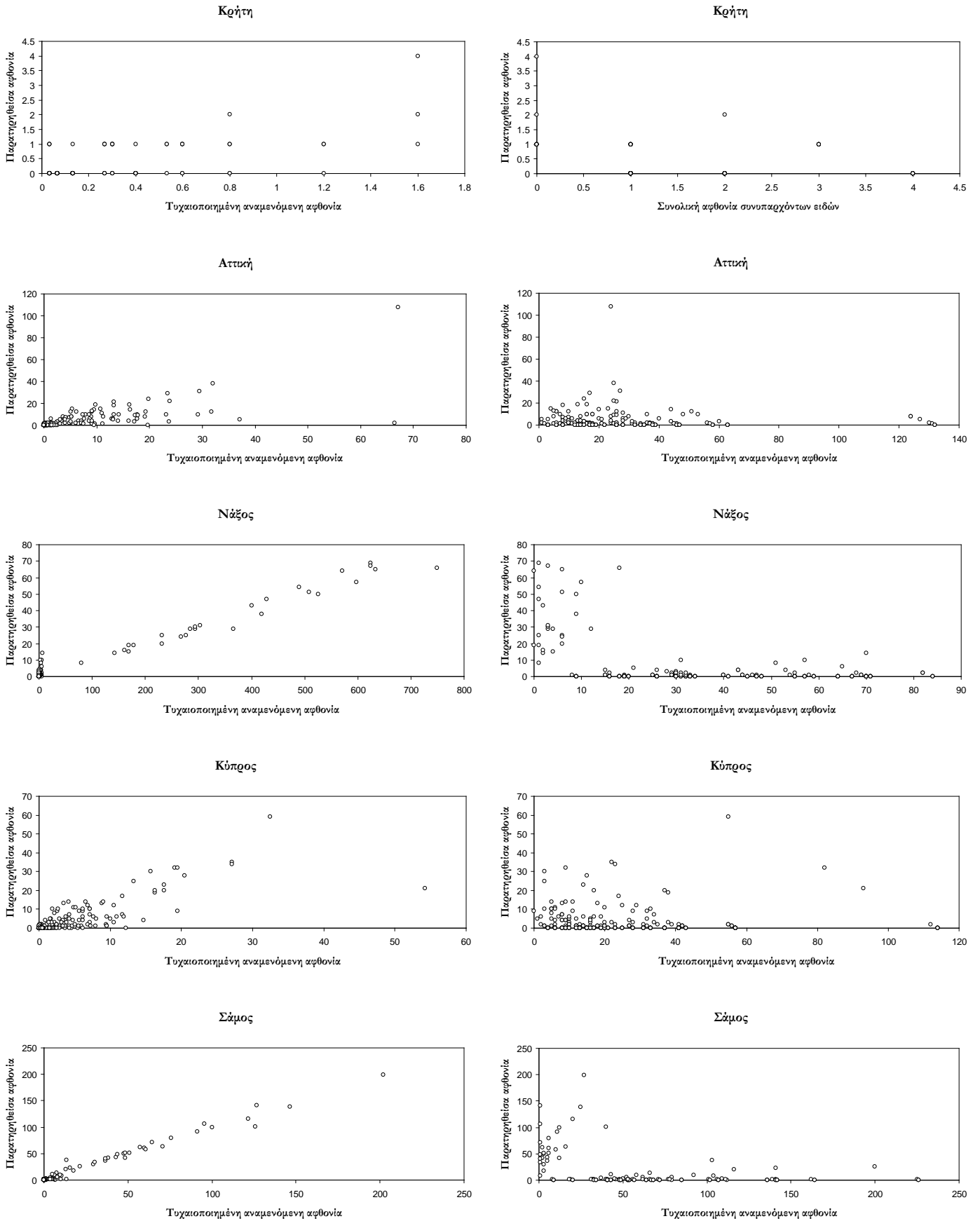


Σχήμα 6.15. Πρότυπα αφθονιών των Carabidae. Η αφθονία κάθε είδους σε κάθε δείγμα αναπαρίσταται ξεχωριστά για κάθε σταθμό σε σχέση με την προσδοκώμενη αφθονία με βάση μηδενικά μοντέλα (αριστερά) και την αφθονία των συμπαρόντων ειδών Carabidae (δεξιά).

Πίνακας 6.19. Αποτελέσματα των GLMM για το μοντέλο $Ab \sim Ex + OA$ για τα Carabidae σε κάθε σταθμό. Όπου Ab: η παρατηρηθείσα αφθονία, Ex: η αναμενόμενη αφθονία, OA: η αφθονία όλων των υπόλοιπων συμπαρόντων ειδών Carabidae. Με έντονους χαρακτήρες σημειώνεται η απουσία στατιστικής σημαντικότητας.

		Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
Κρήτη	(Intercept)	0,863	0,364	24	2,371	0,026
	Ex	1,206	0,103	24	11,742	0,000
	OA	-0,266	0,090	24	-2,956	0,007
Αττική	(Intercept)	1,861	0,653	57	2,849	0,006
	Ex	1,773	0,106	57	16,715	0,000
	OA	-0,301	0,046	57	-6,600	0,000
Νάξος	(Intercept)	1,379	0,407	53	3,389	0,001
	Ex	1,621	0,250	53	6,488	0,000
	OA	-0,286	0,084	53	-3,419	0,001
Κύπρος	(Intercept)	1,037	0,171	16	6,065	0,000
	Ex	0,623	0,131	16	4,746	0,000
	OA	-0,092	0,053	16	-1,730	0,103
Σάμος	(Intercept)	1,498	0,635	69	2,359	0,021
	Ex	0,930	0,039	69	23,930	0,000
	OA	-0,039	0,026	69	-1,487	0,142

Αντίστοιχα για τα Tenebrionidae, η γενική εικόνα των αποτελεσμάτων ήταν ακριβώς η ίδια με αυτή για τα Carabidae: οι αφθονίες των ειδών Tenebrionidae ήταν θετικά συσχετισμένες με τις αναμενόμενες αφθονίες από μηδενικά μοντέλα και αρνητικά συσχετισμένες με τις αφθονίες των συμπαρόντων ειδών (Σχήμα 6.16, Πίνακας 6.17). Οι μόνες περιπτώσεις στις οποίες το γενικό αυτό πρότυπο δεν ήταν στατιστικά σημαντικό ήταν η αρνητική συσχέτιση της παρατηρηθείσας αφθονίας με τη συνολική αφθονία των συμπαρόντων ειδών στους σταθμούς της Νάξου και της Σάμου.



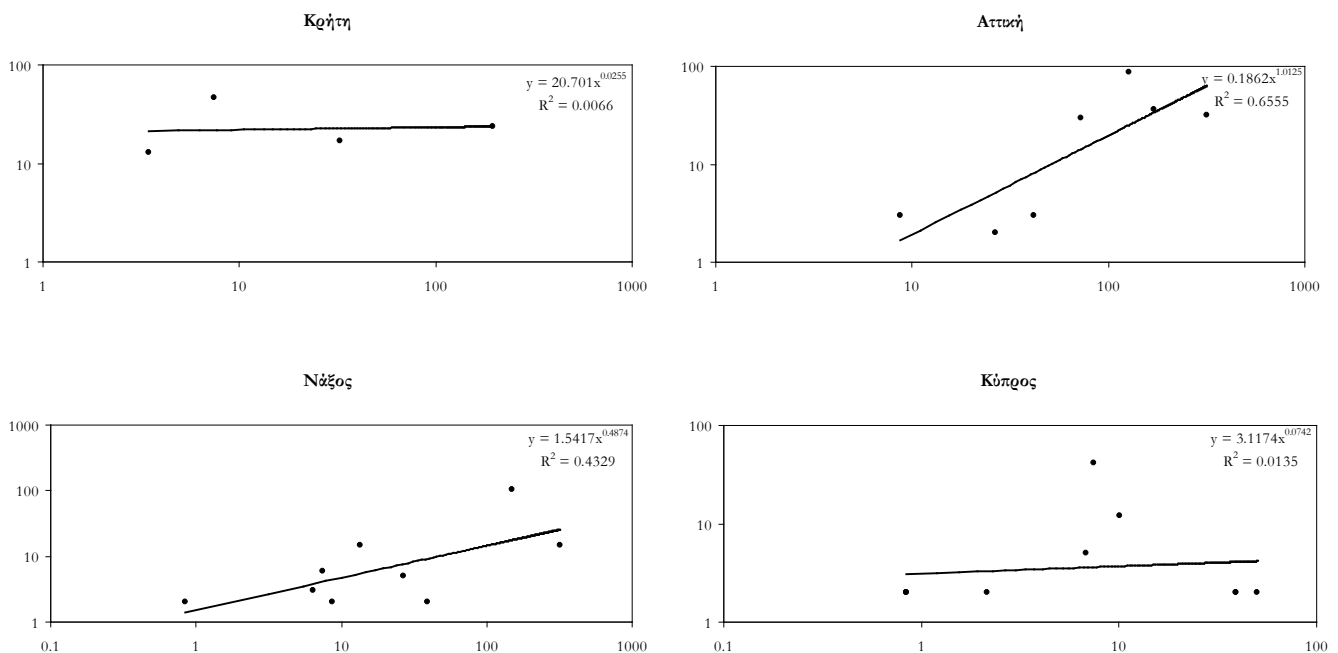
Σχήμα 6.16. Πρότυπα αφθονιών των Tenebrionidae (κατά αντιστοιχία με το σχήμα 6.15).

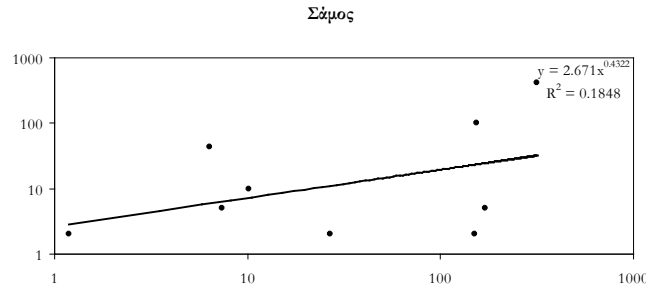
Πίνακας 6.17. Αποτελέσματα των GLMM για το μοντέλο $Ab \sim Ex + OA$ για τα Tenebrionidae σε κάθε σταθμό (κατά αντιστοιχία με τον πίνακα 6.16).

		Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
Κρήτη	(Intercept)	0,925	0,208	16	4,451	0,000
	Ex	1,751	0,273	16	6,425	0,000
	OA	-0,517	0,091	16	-5,703	0,000
Αττική	(Intercept)	4,483	2,194	99	2,043	0,044
	Ex	0,969	0,087	99	11,101	0,000
	OA	-0,170	0,035	99	-4,855	0,000
Νάξος	(Intercept)	1,056	0,930	63	1,135	0,261
	Ex	0,099	0,002	63	40,253	0,000
	OA	0,025	0,022	63	1,123	0,266
Κύπρος	(Intercept)	2,962	0,958	92	3,091	0,003
	Ex	1,006	0,083	92	12,173	0,000
	OA	-0,102	0,035	92	-2,915	0,005
Σάμος	(Intercept)	1,307	1,316	64	0,993	0,324
	Ex	0,978	0,018	64	52,891	0,000
	OA	-0,008	0,016	64	-0,503	0,617

6.3.6 Κατανομή σωματικού μεγέθους

Προσαρμόζοντας την αφθονία και τη βιομάζα των Carabidae σε κάθε βιοκοινότητα σε συνάρτηση της μορφής $Aφθονία = a(Βιομάζα)^b$ (Abundance-Weight Relation - AWR), προέκυψαν τα διαγράμματα του σχήματος 6.17. Είναι φανερό ότι η κλίση είναι και στις πέντε περιπτώσεις θετική, έστω οριακά (Κρήτη, Κύπρος).





Σχήμα 6.17. Διαγράμματα συσχέτισης της αφθονίας (αριθμός ατόμων+1) με τη βιομάζα (σε mgr) των Carabidae στους πέντε σταθμούς μελέτης. Οι άξονες έχουν μετατραπεί σε λογαριθμική κλίμακα.

Διορθώνοντας το πιθανό λάθος λόγω φυλογενετικού περιορισμού, προς έκπληξη τα αποτελέσματα ήταν στατιστικά πιο σημαντικά (Carabidae: Αττική: $R^2=0,69$, Νάξος: $R^2=0,69$, 0,58, Κύπρος: $R^2=0,03$, Σάμος: $R^2=0,53$).

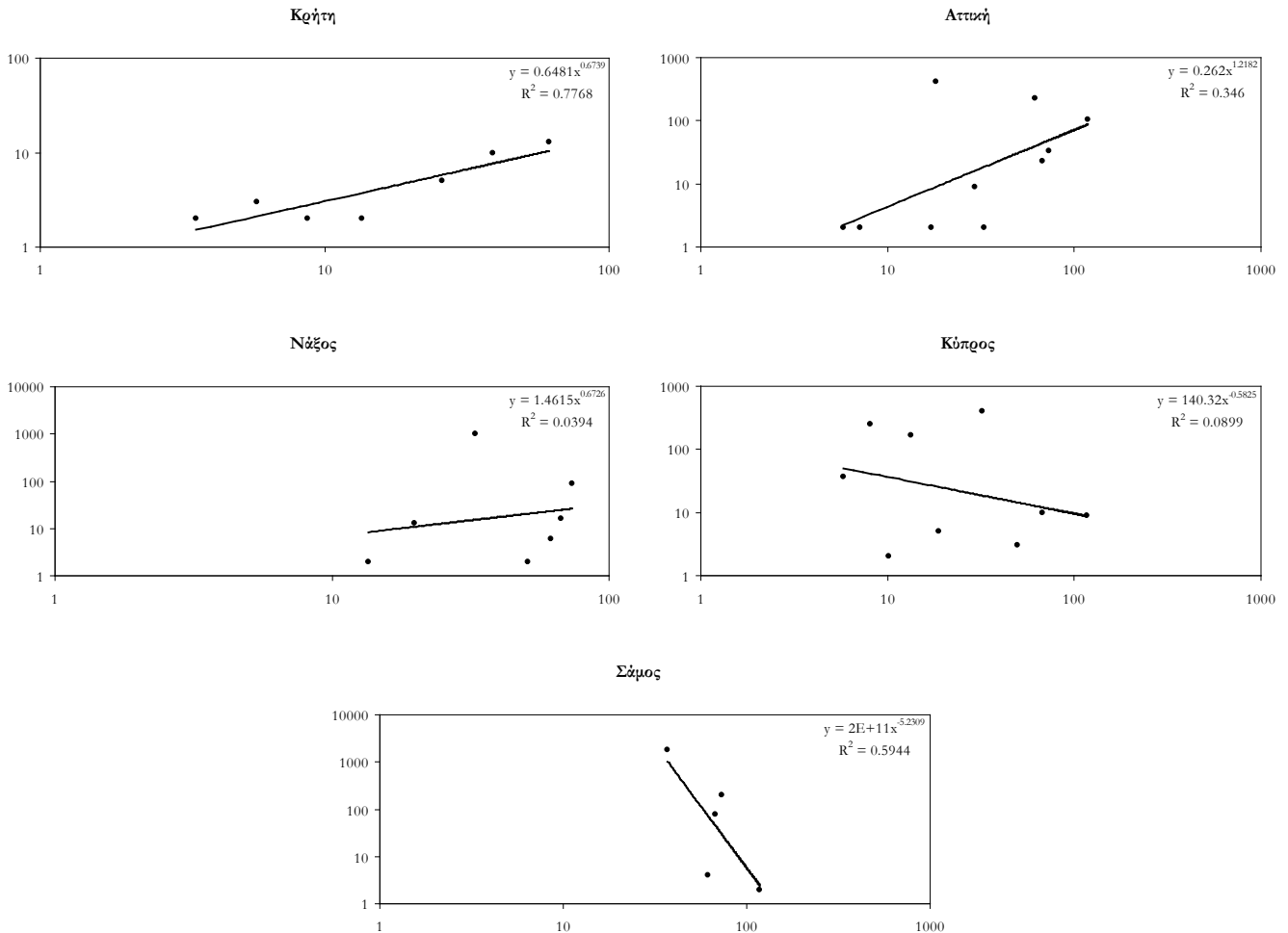
Εφαρμόζοντας τον έλεγχο αναλογιών των Strong *et al.* (1979) με μηδενικό μοντέλο, προέκυψε ότι σε όλες τις βιοκοινότητες η παρατηρηθείσα κατανομή σωματιών βαρών δεν απέκλινε από την τυχαία αναμενόμενη ($P>0,1$), με εξαίρεση τη βιοκοινότητα των Tenebrionidae στη Νάξο και τις βιοκοινότητες και των δύο οικογενειών στην Κύπρο.

Με βάση τα αποτελέσματα του στατιστικού ελέγχου προσαρμογής των δεδομένων στην εκθετική συνάρτηση $Αφθονία = a(Βιομάζα)^b$ με τη μη-γραμμική παλινδρόμηση, μόνο για τη βιοκοινότητα των Carabidae στην Αττική προέκυψε στατιστικά σημαντικό αποτέλεσμα (Πίνακας 6.18).

Πίνακας 6.18. Οι παράγοντες a, b της συνάρτησης $Αφθονία = a(Βιομάζα)^b$ για τα Carabidae κάθε βιοκοινότητας και τα αποτελέσματα του στατιστικού ελέγχου προσαρμογής των δεδομένων στην εκθετική συνάρτηση. Ο παράγοντας b αντιστοιχεί στην κλίση των ευθειών στα διαγράμματα του σχήματος 6.15.

	R^2	F	p	a	b
Κρήτη	0,0066	0,013	0,919	20,701	0,026
Αττική	0,6555	9,515	0,027	0,186	1,013
Νάξος	0,4329	5,343	0,054	1,542	0,487
Κύπρος	0,0135	0,109	0,749	3,117	0,074
Σάμος	0,1848	1,274	0,209	2,671	0,432

Αντίστοιχα, για τα Tenebrionidae προέκυψαν τα διαγράμματα του σχήματος 6.18, στα οποία φαίνεται πως η κλίση ήταν επίσης θετική, με εξαίρεση αυτά για τις βιοκοινότητες της οικογένειας στην Κύπρο και τη Σάμο.



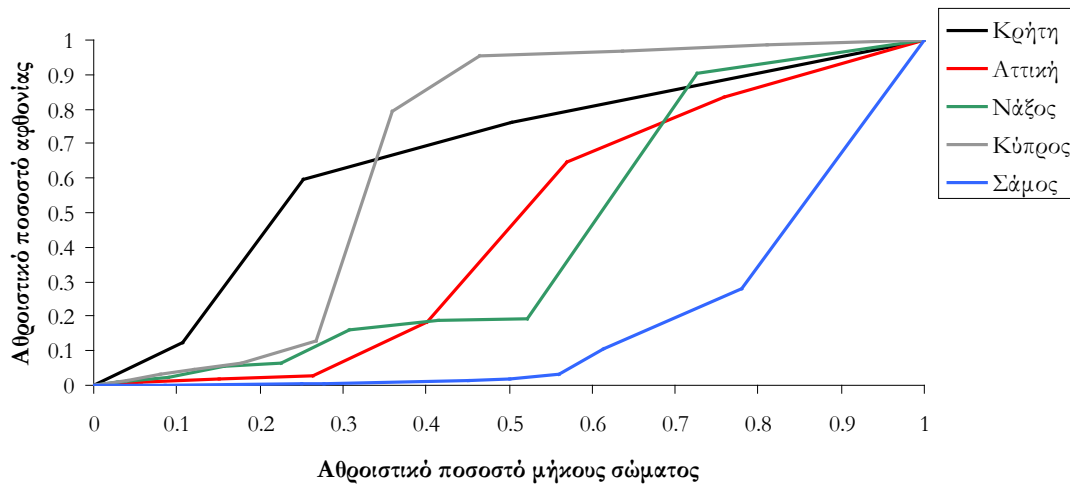
Σχήμα 6.18. Διαγράμματα συσχέτισης της αφθονίας (αριθμός ατόμων+1) με τη βιομάζα (σε mgr) των Tenebrionidae στους πέντε σταθμούς μελέτης. Οι άξονες έχουν μετατραπεί σε λογαριθμική κλίμακα.

Με βάση τα αποτελέσματα του στατιστικού ελέγχου προσαρμογής των δεδομένων στην εκθετική συνάρτηση $Αφθονία = a(Βιομάζα)^b$ με τη μη-γραμμική παλινδρόμηση, μόνο για τη βιοκοινότητα των Carabidae στην Κρήτη προέκυψε στατιστικά σημαντικό αποτέλεσμα (Πίνακας 6.19).

Πίνακας 6.19. Οι παράγοντες a, b της εκθετικής συνάρτησης $Αφθονία = a(Βιομάζα)^b$ για τα Tenebrionidae κάθε βιοκοινότητας και τα αποτελέσματα του στατιστικού ελέγχου προσαρμογής των δεδομένων στην εκθετική συνάρτηση. Ο παράγοντας b αντιστοιχεί στην κλίση των ευθειών στα διαγράμματα του σχήματος 6.16.

	R ²	F	p	a	b
Κρήτη	0,777	17,398	0,009	0,648	0,674
Αττική	0,346	4,233	0,074	0,262	1,218
Νάξος	0,037	0,205	0,67	1,462	0,673
Κύπρος	0,09	0,691	0,433	140,316	-0,582
Σάμος	0,594	4,396	0,127	1,66E+11	-5,231

Οι τροποποιημένες καμπύλες Lorenz για τα Carabidae ήταν σημαντικά κυρτές, με εξαίρεση τους σταθμούς της Κρήτης και της Κύπρου, για τους οποίους οι καμπύλες ήταν κοίλες (Σχήμα 6.19). Το γεγονός αυτό επιβεβαιώθηκε από τη θετική τιμή του δευτεροβάθμιου παράγοντα a στο στατιστικό έλεγχο προσαρμογής των δεδομένων σε δευτεροβάθμια συνάρτηση (Πίνακας 6.20).

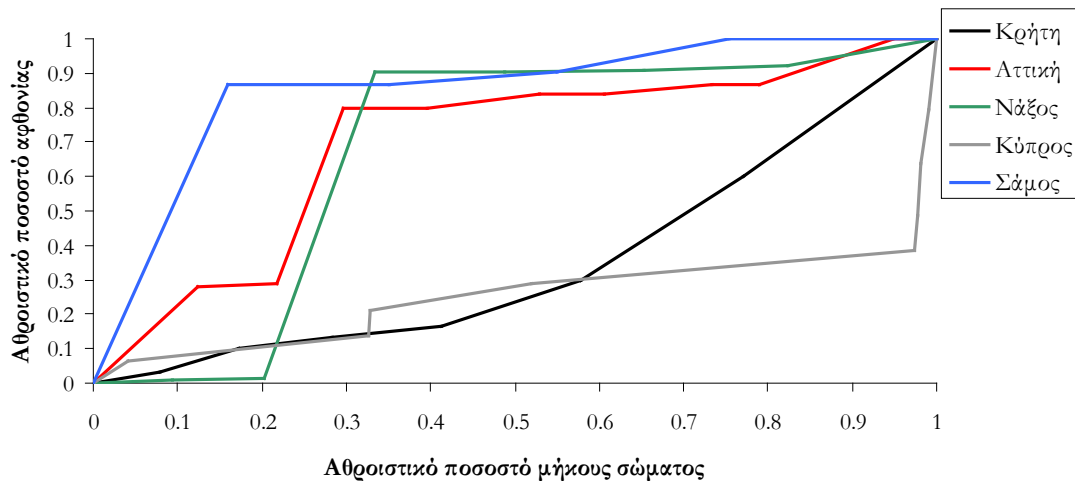


Σχήμα 6.19. Τροποποιημένες καμπύλες Lorenz κατανομής μεγέθους των Carabidae στους πέντε σταθμούς μελέτης.

Πίνακας 6.20. Αποτελέσματα του στατιστικού ελέγχου προσαρμογής των δεδομένων του σχήματος 6.17 σε δευτεροβάθμια συνάρτηση της μορφής $f(x)=ax^2+bx+c$. Αρνητική τιμή του δευτεροβάθμιου παράγοντα a υποδηλώνει κυρτότητα της καμπύλης και θετική τιμή υποδηλώνει κοιλότητα της καμπύλης.

	R²	F	p	a	b	c
Κρήτη	1	-	-	1,914	-1,078	0,212
Αττική	0,912	15,616	0,026	-0,45	1,06	0,151
Νάξος	0,963	65,728	0	-1,968	2,549	0,03
Κύπρος	0,842	15,988	0,004	0,746	-0,222	0,14
Σάμος	0,732	6,826	0,037	-13,251	5,468	0,277

Αντίστοιχα για τα Tenebrionidae, οι τροποποιημένες καμπύλες ήταν σημαντικά κοίλες για την Αττική και τη Νάξο και σημαντικά κυρτές για τους σταθμούς της Κρήτης και της Κύπρου (Σχήμα 6.20, δευτεροβάθμιος παράγοντας a στον πίνακα 6.21). Η μόνη καμπύλη που δεν ήταν στατιστικά σημαντικά προσαρμοσμένη στη δευτεροβάθμια συνάρτηση της μορφής $f(x)=ax^2+bx+c$ ήταν αυτή για το σταθμό της Σάμου (αν και στο σχήμα 6.20 φαίνεται πως είναι εμφανώς κοίλη), πιθανώς λόγω του πολύ μικρού αριθμού ειδών Tenebrionidae στο συγκεκριμένο σταθμό (μόλις 5).



Σχήμα 6.20. Τροποποιημένες καμπύλες Lorenz κατανομής μεγέθους των Tenebrionidae στους πέντε σταθμούς μελέτης.

Πίνακας 6.21. Αποτελέσματα του στατιστικού ελέγχου προσαρμογής των δεδομένων του σχήματος 6.18 σε δευτεροβάθμια συνάρτηση της μορφής $f(x)=ax^2+bx+c$. Αρνητική τιμή του δευτεροβάθμιου παράγοντα a υποδηλώνει κυρτότητα της καμπύλης και θετική τιμή υποδηλώνει κοιλότητα της καμπύλης.

	R ²	F	p	a	b	c
Κρήτη	0,984	92,187	0,002	-2,399	2,779	-0,032
Αττική	0,867	19,631	0,002	3,179	-2,875	0,728
Νάξος	0,921	17,39	0,022	23,898	-21,546	0,385
Κύπρος	0,951	38,919	0,002	-2,898	3,749	-0,176
Σάμος	0,919	5,698	0,284	43,716	85,304	-40,835

6.4 Συζήτηση

Οι εκτιμήσεις του πλούτου ειδών στις πέντε περιοχές μελέτης ανέδειξαν και ενέτειναν τις διαφορές στη σύνθεση των βιοκοινοτήτων τους, ειδικά όσον αφορά την οικογένεια Carabidae. Πιο συγκεκριμένα, η εκτίμηση του πλούτου ειδών των Carabidae με τις παγίδες εδάφους ήταν πολύ (Κρήτη, Αττική) ή αραιά ικανοποιητική (Νάξος) στις περιοχές όπου συλλέχθηκαν τα λιγότερα είδη. Αντίθετα, στην Κύπρο και τη Σάμο, όπου συνελήφθησαν τα περισσότερα είδη (11 και 12 αντίστοιχα), ο πραγματικός πλούτος ειδών ήταν πολύ μεγαλύτερος, στοιχείο που εκφράζεται από την απουσία ασύμπτωτης στις αντίστοιχες αθροιστικές καμπύλες. Το γεγονός αυτό έρχεται σε αντίθεση με ότι θα αναμένονταν με βάση την προέλευση των Carabidae ως οικογένεια και των γενών και ειδών που συνελήφθησαν, καθώς πρόκειται για μία οικογένεια με κυρίως βόρεια προέλευση, η οποία περιλαμβάνει κατά κύριο λόγο μεσόφιλα και ψυχρόφιλα τάξα (αναφορές και λεπτομέρειες: §4.3). Συνεπώς, ο

μεγαλύτερος πλούτος ειδών θα αναμένονταν π.χ. στην Αττική και όχι στις πλησιέστερες περιοχές στην Ανατολία (Σάμος) και τη Μέση Ανατολή (Κύπρος). Ο μικρός εκτιμηθείς αριθμός ειδών χαρακτηρίζει περιοχές με μακκία βλάστηση, όπως αναφέρεται σε προηγούμενο κεφάλαιο (§4.4). Όντως, σε αντίστοιχες μελέτες σε άλλους τύπους οικοσυστημάτων, ο εκτιμηθείς πλούτος ειδών των Carabidae ήταν υπερτριπλάσιος στη Νορβηγία (Hatteland *et al.* 2005) και στο νησί Åland ανοιχτά της ΝΔ Φινλανδίας (Kotze & Niemelä 2002), σχεδόν διπλάσιος σε τέσσερις περιοχές της βόρειας Φινλανδίας (Niemelä *et al.* 1985, Suominen *et al.* 2003), ενώ κυμαινόταν στα ίδια επίπεδα στην κεντρική Γαλλία (Bouget 2005) και τη Νότιο Αφρική (Botes *et al.* 2007).

Σε αντίθεση με τα Carabidae, ο πλούτος ειδών των Tenebrionidae προσεγγίστηκε σε πολύ πιο ικανοποιητικό επίπεδο με τη μέθοδο των παγίδων εδάφους και οι διαφορές μεταξύ των περιοχών ήταν πολύ μικρότερες. Μοναδική εξαίρεση στο γενικό αυτό πρότυπο ήταν ο σταθμός της Κρήτης, με την αντίστοιχη αθροιστική καμπύλη να είναι η μόνη για την οικογένεια Tenebrionidae που δεν κατέληξε σε ασύμπτωτη.

Η σύγκριση του πλούτου ειδών των πέντε περιοχών μελέτης με βάση τη διαδικασία rarefaction ανέδειξε τις διαφορές μεταξύ των δειγματοληπτικών σταθμών, με την Κύπρο και τη Νάξο να είναι πιο πλούσιες σε Carabidae και την Κρήτη και την Αττική σε Tenebrionidae. Ιδιαίτερο ενδιαφέρον παρουσιάζει το ότι οι καμπύλες για τα Carabidae της Κύπρου και της Νάξου τέμνουν τις αντίστοιχες καμπύλες των τριών υπόλοιπων περιοχών, γεγονός ιδιαίτερα σπάνιο (Simberloff 1978). Στην περίπτωση αυτή οι διαφορές στον αναμενόμενο πλούτο ειδών εξαρτώνται από την αφθονία η οποία συγκρίνεται στις περιοχές (Simberloff 1979) και ειδικότερα από την κατανομή των σχετικών αφθονιών των ειδών σε κάθε βιοκοινότητα (Gotelli & Graves 1996, Brose *et al.* 2003). Γενικά, όσο πιο ομοιόμορφη είναι η κατανομή των σχετικών αφθονιών τόσο πιο απότομες είναι οι καμπύλες rarefaction (Gotelli & Colwell 2001). Η τελευταία διατύπωση βέβαια βρίσκεται σε άμεση συνάρτηση με τον αριθμό (το ποσοστό) των ατόμων της βιοκοινότητας που εκτιμάται για την κατασκευή των καμπύλων. Έτσι, δεδομένου ότι οι συλλήψεις Carabidae στην Κύπρο και τη Νάξο ήταν συγκριτικά λίγες, ειδικά σε σύγκριση με την Αττική και τη Σάμο, τα είδη που συνελήφθησαν ήταν πολλά και η κατανομή των σχετικών αφθονιών σχετικά ομοιόμορφη (λεπτομέρειες: §5.3.3.2), δικαιολογείται η τομή μεταξύ των καμπύλων rarefaction.

Ο αριθμός των ειδών που καταγράφηκαν και εκτιμήθηκαν ως πλούτος ειδών ήταν γενικά στα ίδια επίπεδα ή μικρότερος σε σύγκριση με αντίστοιχες μελέτες σε Tenebrionidae (Parmenter & MacMahon, 1988a, Ayal & Merkl 1994, Krasnov & Ayal 1995, Sánchez-Piñero 1997, Stapp 1997, αλλά Mazía *et al.* 2007, Sackmann & Flores 2009) ή Carabidae

(Parmenter & MacMahon 1988b, Koivula *et al.* 1999, Antvogel & Bonn 2001) σε διάφορους τύπους οικοσυστημάτων. Αυτό πιθανώς οφείλεται στη μεταβατική φύση των ενδιαιτημάτων μακί-φρυγάνων που περιορίζουν τον πλούτο ειδών των κολεοπτέρων. Οι Crist & Ahern (1999) και Heliölä *et al.* (2001) επέδειξαν ότι ανοικτές περιοχές φιλοξενούν περισσότερα είδη Carabidae σε σύγκριση με περιοχές με πυκνή βλάστηση. Αντίστοιχα, οι Ayal & Merkl (1994) βρήκαν ότι ο πλούτος ειδών των Tenebrionidae είναι υψηλότερος σε συμπαγή εδαφικά ενδιαιτήματα. Στην περίπτωση των πέντε εντυπωσιακά ομοιόμορφων περιοχών της παρούσας μελέτης, τα παραπάνω πρότυπα δεν ισχύουν, καθώς οι σταθμοί δε διέφεραν ιδιαίτερα με βάση την πυκνότητα της βλάστησης και τη φυτοκάλυψη (λεπτομέρειες: §2.3), ούτε με βάση τη σκληρότητα του εδάφους.

Με βάση την εκτίμηση του πλούτου ειδών, οι πιο πλούσιες σε είδη περιοχές ήταν αυτές με τη μικρότερη αντίστοιχα αφθονία (Carabidae: Κύπρος, Tenebrionidae: Κρήτη). Αυτό μάλλον είναι τυχαίο ή τουλάχιστον μία προσωρινή εικόνα. Η πολύ μικρή πυκνότητα των πληθυσμών των συμπαρόντων ειδών δείχνει πως πιθανώς πρόκειται για υπολειμματικούς πληθυσμούς, που βρίσκονται στις περιοχές, λόγω της πολύ μεγάλης αντίστοιχης πυκνότητάς τους σε κοντινές φρυγανικές περιοχές, γεγονός επιβεβαιωμένο για τα Tenebrionidae στην Κρήτη (Τριχάς 1996), αν και δεν υπάρχουν αντίστοιχα στοιχεία για τα Carabidae στην Κύπρο. Οι ιδιαιτερότητες των περιοχών μελέτης στην Κρήτη και την Κύπρο, που αναπτύσσονται παρακάτω, στηρίζουν τον ισχυρισμό αυτό.

Τα αποτελέσματα της διαδικασίας rarefaction δεν είναι ανεξάρτητα των σχέσεων μεταξύ των συμπαρόντων ειδών μιας βιοκοινότητας. Ειδικότερα, η μέθοδος δεν είναι αποτελεσματική σε μη τυχαία χωρική διασπορά των οργανισμών και η περιβαλλοντική ετερογένεια συχνά είναι παρούσα σε φαινομενικά ομοιογενείς βιοκοινότητες. Στις περιπτώσεις αυτές, η διαδικασία rarefaction υπερεκτιμά τον πραγματικό πλούτο ειδών, ειδικά σε μικρά μεγέθη δειγμάτων (Collins & Simberloff 2009). Αυτό συμβαίνει στην περίπτωση που οι αλληλεπιδράσεις μεταξύ των ειδών (π.χ. ανταγωνισμός) προκαλούν το χωρικό διαχωρισμό των κατανομών των ειδών (Lester *et al.* 2009). Με βάση αυτήν την παρατήρηση, ο πλούτος ειδών των Carabidae στην Αττική και των Tenebrionidae στην Κύπρο αναμένεται να είναι μικρότερος από την εκτίμηση με τη διαδικασία rarefaction, καθώς τα πρότυπα οργάνωσης των συγκεκριμένων βιοκοινοτήτων δεν είναι τυχαία.

Τα αποτελέσματα έδειξαν γενικά χαμηλές τιμές αναλογίας a ποικιλότητας ($a\%$) (δεν ξεπερνά το 22,62% για καμία βιοκοινότητα) και πολύ χαμηλές τιμές μέσης χρονικής ποικιλότητας (\bar{x}), οι οποίες διαφέρουν σημαντικά μεταξύ των πέντε περιοχών και για τις δύο υπό μελέτη οικογένειες. Οι πολύ μικρές τιμές του $a\%$ για τα Carabidae στη Σάμο, τη Νάξο

και την Κύπρο συνοδεύονται από συγκριτικά υψηλότερο αριθμό συμπαρόντων ειδών. Η συνύπαρξη αυτή πιθανότατα ρυθμίζεται από την αφθονία της διαθέσιμης τροφής (Lys *et al.* 1994), καθώς και από απότομες φαινολογίες (απότομες αιχμές δραστηριότητας στο χρόνο). Το ίδιο ισχύει και για τα Tenebrionidae στη Νάξο και τη Σάμο σε σύγκριση με τους υπόλοιπους τρεις σταθμούς μελέτης, λόγω της ταυτόσημης απότομης φαινολογίας του είδους *Dailognatha quadricollis* στις δύο περιοχές (λεπτομέρειες: §5.3). Αντίθετα, η χαμηλή μεταβλητότητα στη χρονική σύνθεση των βιοκοινοτήτων (υψηλό $a\%$) (Carabidae: Κρήτη, Αττική, Tenebrionidae: Κρήτη, λιγότερο Αττική και Κύπρος) είναι πιθανότατα το αποτέλεσμα μικρότερου πλούτου ειδών και του συγκριτικά πιο αδρού ή μη ταυτόσημου φαινολογικού προτύπου των κυρίαρχων ειδών στις συγκεκριμένες βιοκοινότητες, όπως σχολιάστηκε στο προηγούμενο κεφάλαιο, με έμφαση στα Carabidae της Αττικής και τα Tenebrionidae της Κύπρου (§5.4).

Η σχετικά ή πολύ υψηλή χρονική β ποικιλότητα (β) και για τις δύο οικογένειες σε όλους τους σταθμούς μελέτης, με εξαίρεση για τα Carabidae στη Σάμο, πιθανώς υποδηλώνει πολύ ευμετακίνητες συναθροίσεις ή υψηλό επίπεδο υποβάθμισης, εξαιτίας ταχύτατων περιβαλλοντικών αλλαγών και έντονης όχλησης (Romanuk & Kolasa 2001), αν και δεν υπάρχουν στοιχεία να στηρίζουν αυτούς τους ισχυρισμούς. Το συγκριτικά υψηλότερο χρονικό turnover των Tenebrionidae, αν και δε συνδυάζεται με αντίστοιχα υψηλότερο πλούτο ειδών, είναι πιθανότατα αποτέλεσμα προσαρμογής στο κλιματικό stress (Zamora *et al.* 2007), δεδομένου ότι η ξηρότητα και η μεσογειακότητα είναι καλοί δείκτες ενδημισμού για τη συγκεκριμένη οικογένεια (Fattorini *et al.* 1999, Fattorini 2002a, Τριχάς 1996). Ακριβώς το αντίστοιχο ισχύει για την οικογένεια Scarabaeidae στην Ιβηρική χερσόνησο, με τη διαφορά ότι εκείνες οι βιοκοινότητες είναι συγκριτικά πλουσιότερες (Verdú & Galante 2002). Η υψηλή χρονική β ποικιλότητα σε μικρή χρονική κλίμακα σε τροπικά οικοσυστήματα είναι χαρακτηριστική της ενδαιτηματικής μεταβολής ή είναι συνέπεια ανεπαρκούς δειγματοληπτικής περιόδου (Moreno & Halffter 2001). Αντίθετα, στα Μεσογειακά οικοσυστήματα η χρονική ετερογένεια (υψηλή χρονική β ποικιλότητα) δεν οφείλεται τόσο στη χρονική μεταβλητότητα της σύνθεσης των ειδών των βιοκοινοτήτων ή σε ανεπαρκή δειγματοληπτική περίοδο. Ο γενικά υψηλός αριθμός των κοινών συλληφθέντων ειδών στο χρόνο (V_{jk}) είναι αποτέλεσμα της πολύ καλής προσαρμογής των καλά εγκατεστημένων βιοκοινοτήτων στις χρονικά (και συχνά ταχύτατα) μεταβαλλόμενες περιβαλλοντικές μεσογειακές συνθήκες (δραστική εποχικότητα) (Zamora *et al.* 2007). Με βάση αυτή τη διαπίστωση, η συγκριτικά υψηλότερη χρονική β ποικιλότητα των Tenebrionidae υποδηλώνει

την καλύτερη προσαρμογή τους στην ανατολική Μεσόγειο σε σύγκριση με την οικογένεια Carabidae.

Η χρήση της χρονικής β ποικιλότητας ή του λεγόμενου «δείκτη δυναμικής» (dynamics index) (Romanuk & Kolasa 2001) στην οικολογία διατήρησης δίνει τη δυνατότητα να χαρακτηριστούν τύποι συναθροίσεων και να συγκριθούν διαφορετικά (ή και όμοια, όπως στην παρούσα διατριβή) ενδιαιτήματα για την ερμηνεία της ποικιλότητας, με το χρόνο να αποτελεί σημαντικό παράγοντα. Στην παρούσα μελέτη φάνηκε ότι τόσο τα Carabidae όσο και τα Tenebrionidae διαφέρουν μεταξύ των περιοχών μελέτης εκτός του β, και με βάση την αναλογία a ποικιλότητας ($a\%$). Συνεπώς, οι πέντε περιοχές, αν και πανομοιότυπες με βάση τη βλάστηση και το γεωλογικό τους υπόστρωμα, διαφέρουν σημαντικά όσον αφορά τις χρονικές ιδιότητες των μελετηθέντων βιοκοινοτήτων των κολεοπτέρων. Στο παρελθόν έχουν καταγραφεί αισθητές διαφορές στον πλούτο ειδών και την αφθονία σε συναθροίσεις Carabidae (Luff *et al.* 1989, Niemelä 1990, Gardner 1991, Holmes *et al.* 1993) και Tenebrionidae (Ayal & Merkl 1994, de los Santos *et al.* 2002a) μεταξύ διαφορετικών οικοσυστημικών τύπων, αλλά όχι στον ίδιο τύπο ενδιαιτήματος.

Η ανάλυση της δομής των βιοκοινοτήτων με τα δύο μηδενικά μοντέλα που εφαρμόστηκαν έδειξε ότι η οργάνωση των βιοκοινοτήτων ήταν γενικά τυχαία, με εξαιρέσεις τα Carabidae στην Αττική και τα Tenebrionidae στην Κύπρο, στις οποίες εμφανίζεται πρότυπο διαχωρισμού (segregation), καθώς και τα Carabidae στη Νάξο, όπου εμφανίστηκε πρότυπο συνάθροισης (aggregation) μόνο με το μοντέλο SIM9, αν και το SES ήταν οριακά μεγαλύτερο του -1,96. Το πρότυπο στην Αττική και την Κύπρο αντιστοιχεί σε ανταγωνιστικά δομημένες βιοκοινότητες, με βάση τους κανόνες συνάθροισης του Diamond (1975) και ακριβώς το αντίστροφο ισχύει για τη βιοκοινότητα των Carabidae στη Νάξο (απουσία ανταγωνισμού). Αντίστοιχα αποτελέσματα για τα Carabidae έχουν δημοσιευτεί στο παρελθόν όσον αφορά πρότυπα διαχωρισμού (Ulrich & Zalewski 2006, Zalewski & Ulrich 2006) και τυχαία οργάνωση (Ulrich *et al.* 2004, Dilling *et al.* 2007). Ωστόσο, το αν τα μη τυχαία πρότυπα διαχωρισμού συνδέονται με ανταγωνιστικές αλληλεπιδράσεις μεταξύ των συνυπαρχόντων ειδών ή σε στοχαστικές διαδικασίες (Ulrich 2004a, b, Bell 2005) παραμένει ένα ανοικτό ερώτημα (Ulrich & Zalewski 2006). Γενικά, οι βιοκοινότητες των Carabidae θεωρείται πως δε διαμορφώνονται από τον ανταγωνισμό (Thiele 1977, Loreau 1990, 1992, Niemelä 1993), αν και αυτή η πιθανότητα δε μπορεί να αποκλειστεί *a priori*, αλλά απαιτείται ανίχνευση της παρουσίας ή μη του όποιου προτύπου (Ulrich & Zalewski 2007). Ωστόσο υπάρχουν ενδείξεις ότι ο διαειδικός ανταγωνισμός μπορεί να επηρεάσει τη δομή των συναθροίσεων Carabidae και να προικαλέσει ακόμα και μετάπτωση χαρακτήρων (Niemelä

1993). Ως κύρια εναλλακτική πρόταση στον ανταγωνισμό (Connell 1980, Tilman 1982, Weiher & Keddy 1999) έχει προταθεί η ενδαιτηματική ετερογένεια σε γενικό επίπεδο (Schoener & Adler, 1991, Bell 2001) ή ακόμα και με τη μορφή καθαρά στοχαστικών διαδικασιών (Hubbell 2001, Whitfield 2002). Οι περισσότερες οικολογικές μελέτες σε Carabidae είναι ανεπαρκείς για την πλήρη ερμηνεία των αποτελεσμάτων τους (Niemelä 1993). Επίσης, η συντριπτική πλειονότητα των δημοσιευμένων εργασιών (όπως και η παρούσα μελέτη) εστιάζονται μόνο στα ενήλικα άτομα, ενώ ο ανταγωνισμός μεταξύ των προνυμφών και μεταξύ προνυμφών και ενήλικων είναι πιθανώς πιο έντονος και ίσως σημαντικότερος (Currie *et al.* 1996, Lövei & Sunderland 1996, Niemelä 1996). Γενικά, η παρουσία των Carabidae καθορίζεται από ένα πλήθος αλληλεπιδρώντων βιοτικών και αβιοτικών παραγόντων (Niemelä 1996). Η σχετική σημασία των παραγόντων αυτών ποικίλλει από είδος σε είδος. Τα πιο άφθονα είδη επηρεάζονται περισσότερο από το διαειδικό ανταγωνισμό, ενώ τα πιο σπάνια είδη επηρεάζονται πρωτίστως από τις αβιοτικές συνθήκες (Loreau 1992). Σημαντικό είναι επίσης το ότι η σχετική σημασία των ανωτέρω ποικίλλει με βάση το χρόνο (Niemelä 1996).

Οι αναλύσεις με τα δύο μηδενικά μοντέλα που εφαρμόστηκαν κατέληξαν στα ίδια αποτελέσματα με μικρές αποκλίσεις μεταξύ τους. Το πλέον εντυπωσιακό στοιχείο όσον αφορά καθαρά την επιλογή των μοντέλων είναι το ότι τα αποτελέσματα της ανάλυσης με το πιο συντηρητικό μοντέλο (SIM9) έδωσαν περισσότερα και πιο σημαντικά στατιστικά αποτελέσματα σε σχέση με το “*abundance-weighted*” μοντέλο, αν και αυτό ισχύει μόνο για την οικογένεια Tenebrionidae. Στις μέχρι σήμερα δημοσιευμένες εργασίες μόνο το αντίθετο έχει διατυπωθεί και μάλιστα με μεγάλη διαφορά μεταξύ των δύο μηδενικών μοντέλων (π.χ. σημαντικότητα αποτελεσμάτων του “*abundance-weighted*” μοντέλου και μη σημαντικά αποτελέσματα του SIM9) (Gotelli & Ellison, 2002, King 2004, 2007). Το γεγονός αυτό πιθανότατα οφείλεται στην υπερκυριαρχία κάποιων ειδών Tenebrionidae στις υπό μελέτη βιοκοινότητες, όπως τα είδη *Tentyria cylindrica*, *Adelostoma sulcatum* και *Crypticus gibbulus* στην Κύπρο, τα οποία φάνηκε πως δεν ήταν τα μόνα που «ώθησαν» τις αναλύσεις σε στατιστική σημαντικότητα. Με την εφαρμογή του “*abundance-weighted*” μοντέλου τα τρία είδη επιλέχθηκαν στις τυχαιοποιημένες μήτρες πολύ περισσότερο από τα υπόλοιπα είδη, οδηγώντας σε χαμηλότερο αριθμό ζευγών σκακιέρας σε σύγκριση με το μοντέλο SIM9.

Στην περίπτωση των βιοκοινοτήτων των Carabidae, οι αναλύσεις έδειξαν πως η βιοκοινότητά τους στην Αττική είναι ανταγωνιστικά δομημένη, λόγω της στατιστικά σημαντικής χρονικής (φαινολογικής) και χωρικής (μικροενδαιτηματικής) διαφοροποίησης των ειδών που συμμετείχαν στα περισσότερα ζεύγη σκακιέρας. Στο επίπεδο των ελαφρώς ή κατά πολύ διαφορετικών φαινολογιών θα φάνταζε απόλυτα λογικός ο ισχυρισμός ότι πιθανώς

είναι αποτέλεσμα στοχαστικότητας, λόγω διαφορετικών προσαρμογών των ειδών π.χ. στους αβιοτικούς παράγοντες της περιοχής. Ειδικά όσον αφορά είδη του γένους *Carabus*, έχει φανεί στο παρελθόν ότι τα φαινολογικά πρότυπά τους καθορίζονται κυρίως γενετικά και όχι με βάση κάποια προσαρμοστική διαφοροποίηση (Maynard Smith 1998, Schwörpfe *et al.* 1998). Οι απόψεις των επιστημόνων διχάζονται σχετικά με το αν οι διαφορές στη δραστηριότητα των ειδών είναι μηχανισμοί αποφυγής ή μείωσης του διαειδικού ανταγωνισμού (Loreau 1989, den Boer 1989, Wolda 1989, Niemelä 1993). Η φαινολογική μεταβολή στην παρουσία ή απουσία πιθανών ανταγωνιστών είναι απαραίτητο να μελετηθεί για χρόνια (Günther & Assmann 2000). Ωστόσο, μελετητές των Carabidae έχουν διατυπώσει την άποψη ότι ο ανταγωνισμός μπορεί να προάγει χρονικό διαχωρισμό των ειδών με παρόμοιες διατροφικές συνήθειες (Loreau 1990, Niemelä 1993), αν και σπάνια βρέθηκε να επηρεάζει τις αφθονίες των ειδών (Niemelä 1993) και μπορεί απλά να οφείλεται σε διαειδικές διαφορές των κύκλων ζωής (life history) (Mazía *et al.* 2007). Πολλοί επιστήμονες έχουν επικαλεστεί το «φάντασμα του παρελθόντος ανταγωνισμού» (*ghost of competition past*) (Connell 1980) για την εξήγηση των διαφορών στη βιολογία ταξινομικά συγγενών συμπαρόντων ειδών (Günther & Assmann 2000). Στην περίπτωση αυτή ο ανταγωνισμός αμβλύνεται με το χρόνο, καθώς αναπτύσσονται τέτοιες διαφορές. Οι έστω ελαφρώς αποκλίνουσες φαινολογίες των τεσσάρων προαναφερθέντων ειδών Carabidae στην Αττική, δείχνουν πιθανώς προς αυτή την κατεύθυνση, με πιθανή εξαίρεση τις στατιστικά μη διαφορετικές φαινολογίες των *C. preslii* και *L. cimmerius* στη συγκεκριμένη βιοκοινότητα.

Παρά το γεγονός ότι η χρονική διαφοροποίηση των «υποφήφιων» ανταγωνιστών δεν αποτελεί άμεση απόδειξη της ύπαρξης ανταγωνισμού, η χωρική διαφοροποίηση στα πλαίσια μιας βιοκοινότητας αποτελεί τουλάχιστον μία ισχυρή ένδειξη. Η ουσιαστική «κατάληψη» ενός μικροενδιαιτηματικού τύπου από ένα και μόνο είδος (*C. preslii*) και η στατιστική διαφοροποίηση των μικροενδιαιτηματικών τύπων με βάση την αφθονία των ειδών δύσκολα μπορεί να θεωρηθεί τυχαία ή ανεξάρτητη μεταξύ των ειδών. Εξάλλου, είναι γνωστό ότι τα πρότυπα χρήσης των μικροενδιαιτημάτων από συμπάτρια είδη είναι μία πρωτεύουσα δομική δύναμη στις ζωικές βιοκοινότητες (Wiens 1976, Schmitz 1998, Halaj *et al.* 2000), η οποία μπορεί να προκαλέσει χωρική διαφοροποίηση σε οικοσυστημικές διαδικασίες, όπως η χρήση της στρωμνής (Aguilar & Sala 1999, Moore *et al.* 2004). Το αποτέλεσμα αυτό έρχεται σε συμφωνία με την υπόθεση αλληλεπικάλυψης θώκου (niche overlap theory), με βάση την οποία η μέγιστη ανεκτή επικάλυψη θώκου αναμένεται να μειώνεται με την αυξανόμενη ένταση του ανταγωνισμού (May & MacArthur 1972, Pianka 1972, May 1973). Ο διαχωρισμός ειδών Carabidae με βάση το μικροενδιαιτήμα στην ίδια βιοκοινότητα διαπιστώνεται και

διατυπώνεται για πρώτη φορά. Το κυρίαρχο είδος Carabidae στην Αττική, *Carabus preslii* συνελήφθη σε ποσοστό υψηλότερο του 80% σε περιοχές με πολύ πυκνή κόμη *Juniperus phoenicea* και *Pistacia lentiscus*, σε αντίθεση με τα είδη *C. coriaceus*, *C. graecus* και *Laemostenus cimmerius*, τα οποία συνελήφθησαν σε σχετικά μεγάλα ποσοστά στους δύο άλλους μικροενδιαιτηματικούς τύπους, αλλά όχι σε περιοχές με πυκνή βλάστηση, όπως το πιο υγρόφιλο είδος όλων *C. preslii* (Guéorguiev 2007a). Το γεγονός αυτό θα συνηγορούσε υπέρ της απουσίας ανταγωνισμού λόγω διαφορετικών μικροενδιαιτηματικών προτιμήσεων. Ωστόσο, είναι γνωστό ότι τα συγκεκριμένα είδη του γένους *Carabus* δεν διαφέρουν όσον αφορά τα ενδιαιτήματα στα οποία βρίσκονται (Turin *et al.* 1993). Συνεπώς, μία τέτοια διαφοροποίηση είναι πολύ πιθανό να οφείλεται σε διαειδικό ανταγωνισμό, με το *C. preslii* να κυριαρχεί στην πιο πλούσια πηγή τροφής σε τροφικά πλέγματα σηπώμενης φυτικής ύλης (Koivula *et al.* 1999, Antvogel & Bonn 2001). Αυτή είναι η πρώτη περίπτωση σαφούς μικροενδιαιτηματικής διαφοροποίησης σε βιοκοινότητα Carabidae, σε αντίθεση με παλαιότερες μελέτες, όπου τα είδη κατανέμονταν ομοιόμορφα στα μικροενδιαιτήματα (π.χ. Mazía *et al.* 2007).

Η πιθανή παρουσία ανταγωνισμού στη βιοκοινότητα των Carabidae στην Αττική και η απουσία αυτού στη Νάξο ήταν κάτι θεωρητικά αναμενόμενο. Δεδομένου ότι η Αττική είναι μια ηπειρωτική περιοχή, θα ήταν αναμενόμενο να εμφανίζει μεγαλύτερο πλούτο ειδών από μία νησιωτική, όπως η Νάξος (MacArthur & Wilson 1963, 1967). Η μεγάλη έκταση συνεπάγεται αύξηση των διαθέσιμων ενδιαιτημάτων και αυτό αντικατοπτρίζεται άμεσα σε μεγάλους αριθμούς ειδών (MacArthur & Wilson 1967, Pianka 2006). Καθώς αυξάνεται ο αριθμός των ειδών, η ένταση του διαειδικού ανταγωνισμού και η εμφάνιση ανταγωνιστικών φαινομένων για τη χρήση των διαθέσιμων πόρων τείνουν να αυξάνονται (Pianka 2006). Αν και ο πλούτος ειδών στην Αττική δεν ήταν μεγαλύτερος από αυτόν της Νάξου, είναι γνωστό ότι οι βιοτικές αλληλεπιδράσεις στις νησιωτικές βιοκοινότητες είναι μειωμένες (Arrington *et al.* 2005, Pianka 2006). Οι νησιωτικές περιοχές δεν είναι κορεσμένες με είδη και οι διαθέσιμοι πόροι δεν τυχάνουν πλήρους εκμετάλλευσης (Wilson 1969, Pianka 2006). Η πιο κατάλληλη εξήγηση της δομής της βιοκοινότητας στην Αττική είναι η θεωρία του «διαχεόμενου ανταγωνισμού» (diffuse competition), μία προέκταση της υπόθεσης επικάλυψης θώκου (Pianka 1974), με βάση την οποία η επικάλυψη θώκου ρυθμίζεται από τον αριθμό των ανταγωνιζόμενων ειδών (MacArthur 1972) και όσο πιο ισχυρός είναι ο ανταγωνισμός, τόσο έντονος είναι ο διαχωρισμός θώκου μεταξύ των συμπαρόντων ειδών, χωρίς να σχετίζεται με το βαθμό της περιβαλλοντικής μεταβλητότητας (Pianka 1974). Όντως, στην Αττική τα πιθανώς ανταγωνιζόμενα είδη είναι τέσσερα, ενώ αντίθετα στη Νάξο το *Carabus trojanus* είναι

μονοκυρίαρχο με σχετική αφθονία 64%, ενώ το υπόλοιπο 36% κατανέμεται στα υπόλοιπα 10 συμπαρόντα είδη.

Τα αποτελέσματα ανάλυσης της δομής των βιοκοινοτήτων Carabidae βρίσκονται σε συμφωνία με τα αντίστοιχα των βιοκοινοτήτων της οικογένειας αραχνών Gnaphosidae, που προέκυψαν κατά τη συγγραφή της παρούσας διατριβής (Kaltsas *et al.* αδημοσ. στοιχεία). Η Αττική ήταν ο μόνος σταθμός, στον οποίο εμφανίστηκε πρότυπο διαχωρισμού, αν και μη στατιστικά σημαντικό, σε αντίθεση με το συναθροιστικό πρότυπο στη Νάξο. Στις υπόλοιπες περιοχές η δομή των βιοκοινοτήτων ήταν παρομοίως με τα Carabidae τυχαία, δηλαδή έτεινε προς συναθροιστικότητα χωρίς στατιστική υποστήριξη. Η ταύτιση αυτή υποδεικνύει ότι τα συγκεκριμένα πρότυπα δομής των πέντε βιοκοινοτήτων πιθανότατα αντιστοιχούν στο σύνολο των εδαφόβιων θηρευτών, όπως οι οικογένειες Carabidae και Gnaphosidae και δεν αποτελούν μία αποσπασματική εικόνα ή ένα τυχαία προκύπτον πρότυπο.

Αν η αποκάλυψη προτύπου διαχωρισμού για τα Carabidae της Αττικής αποτελεί έστω μικρή έκπληξη, αν και ο ανταγωνισμός είναι συχνά δομικό στοιχείο των βιοκοινοτήτων Carabidae (π.χ. Lenski 1982, Davies 1987), η αντίστοιχη διαπίστωση για τα Tenebrionidae είναι μόλις η δεύτερη για τη συγκεκριμένη οικογένεια, μετά τη μελέτη των Ward & Seely (1996). Όλες οι υπόλοιπες μελέτες ανέδειξαν μη ανταγωνιστικά πρότυπα οργάνωσης των βιοκοινοτήτων Tenebrionidae (Doyen & Tschinkel 1974, Wise 1981, de los Santos *et al.* 2002a). Εκτός αυτού, δεν υπάρχει καμία εργασία που να εστιάζει στην ύπαρξη ανταγωνισμού μεταξύ τάξεων Tenebrionidae στον οικολογικό χρόνο. Ορισμένοι ερευνητές έχουν προτείνει ή υπονοήσει ότι η διαφορετική χρήση του υποστρώματος μεταξύ ειδών Tenebrionidae οφείλεται σε διαειδικό ανταγωνισμό (Hamilton 1971, Calkins & Kirk 1973, Slobodchikoff 1978). Τέτοιες διαφορές θώκων είναι πιθανό να είναι αποτέλεσμα παλαιότερων εξελικτικών πιέσεων, αλλά και άλλες ερμηνείες είναι πιθανές (Wiens 1977, Strong *et al.* 1979, Lawton & Strong, 1981). Όπως διατυπώθηκε παραπάνω, ο χρονικός διαχωρισμός για τα Tenebrionidae της Κύπρου δε μπορεί να αποτελεί απόδειξη ύπαρξης ανταγωνισμού ή απουσίας του, αν και έχει διατυπωθεί η άποψη αυτή για ερημικά Tenebrionidae (Ahearn 1971). Σημαντικό είναι όμως και το ότι το ίδιο ισχύει και για τη σχετικά ομοιόμορφη κατάληψη μικροενδιαιτημάτων. Στο ίδιο αποτέλεσμα είχαν καταλήξει και παλιότερες μελέτες σε πολύ ξηρά και ερημικά οικοσυστήματα (Thomas 1983, Crawford & Seely 1987, Parmenter *et al.* 1989, Aldryhim *et al.* 1992, Ayal & Merkl 1994).

Η παρουσία ή μη ανταγωνισμού σε ζώα, όπως τα Tenebrionidae, δεν είναι καθόλου απλή υπόθεση, γιατί η γνώση της φυσικής ιστορίας των περισσότερων ειδών μας είναι παντελώς άγνωστη. Επίσης, πέραν της στατιστικής απόδειξης ενός πιθανού προτύπου

οργάνωσης, η ερμηνεία του είναι μία προβληματική διαδικασία. Αν και τα τάξα των Tenebrionidae έχουν εν πολλοίς αλληλεπικαλυπτόμενες δίαιτες (Doyen & Tschinkel 1974, Slobodchikoff 1978) και κοινά (μικρο)ενδιαιτήματα (Doyen & Tschinkel 1974, Wise 1981, Wharton & Seely 1982), ο ανταγωνισμός για τροφή δεν είναι ιδιαίτερα πιθανός, δεδομένου ότι είναι κυρίως σποροφάγα και σαπροφάγα ζώα. Ο χωροχρονικός μερισμός πόρων που έχει βρεθεί στο παρελθόν στα Tenebrionidae (Doyen & Tschinkel 1974, Rogers & Rickard 1975, Crawford & Seely 1987, Aldryhim *et al.* 1992), δεν αποτελεί άμεση απόδειξη ανταγωνισμού (Ward & Seely 1996). Ωστόσο, στο παρελθόν έχουν καταγραφεί περιπτώσεις έντονης μικροενδιαιτηματικής προτίμησης στα Tenebrionidae (Krasnov & Shenbrot 1997, Stapp 1997), οι οποίες συσχετίστηκαν με περιορισμούς φυσιολογίας στη ρύθμιση της θερμοκρασίας (Whicker & Tracy 1987, Parmenter *et al.* 1989). Εκτός αυτού, τα Tenebrionidae έλκονται από φυτικά μικροενδιαιτήματα πολύ περισσότερο από τα Carabidae, όπως φαίνεται από τις μικροενδιαιτηματικές προτιμήσεις των κυρίαρχων ειδών στην Κύπρο και τη μικρή αφθονία τους στο ανοικτό πεδίο. Όντας σαπροφάγα ζώα, τα Tenebrionidae έλκονται από τους θάμνους, καθώς επωφελούνται από τη νεκρή φυτική ύλη (Krasnov & Shenbrot 1997, McIntyre 1997, Stapp 1997, Mazía *et al.* 2007) (λεπτομέρειες: §5.4). Παρόλα αυτά, άλλες μελέτες, επίσης σε φυσικά οικοσυστήματα, έδειξαν ότι δεν υπάρχει άμεση αντιστοίχιση της φυτικής παραγωγικότητας και της αφθονίας των Tenebrionidae (Hinds & Rickard 1973, Thomas 1979), δεδομένου ότι είναι γενικευμένα σιτιζόμενοι οργανισμοί (Braschler *et al.* 2004). Γενικά, αν και έχει διαπιστωθεί χωρικός και χρονικός μερισμός πόρων σε βιοκοινότητες Tenebrionidae (Whicker & Tracy 1987, Aldryhim *et al.* 1992, Fallaci *et al.* 1997), δεν έχει αποδειχθεί άμεσα ότι οφείλεται σε διαειδικό ανταγωνισμό. Σε κάθε περίπτωση, η ανίχνευση των όποιων ανταγωνιστικών προτύπων οργάνωσης βιοκοινοτήτων Tenebrionidae απαιτούν ενδελεχείς πληθυσμιακές μελέτες με διαδοχικές απομακρύνσεις/απελευθερώσεις ειδών (Ward & Seely 1996).

Τα αποτελέσματα των αναλύσεων των συμπαρουσιών των ειδών με τα μηδενικά μοντέλα επαληθεύτηκαν με τις αναλύσεις αλληλεπικάλυψης σωματικού μεγέθους των ειδών στις πέντε βιοκοινότητες. Πιο συγκεκριμένα, οι μόνες βιοκοινότητες για τις οποίες η διάταξη σωματικών μεγεθών ήταν ισότιμη ήταν αυτές των Carabidae στην Αττική και των Tenebrionidae στην Κύπρο, ενώ στις υπόλοιπες οκτώ η διάταξη ήταν τυχαία. Τα αποτελέσματα αυτά είναι πρόδηλα μη τυχαίου καταμερισμού πόρων στο εσωτερικό των δύο συγκεκριμένων βιοκοινοτήτων (Hutchinson 1959, Maiorana 1978, Gotelli & Graves 1996, Siemann & Brown 1999). Ωστόσο, οι αναλύσεις αναλογίας σωματικών μεγεθών έχουν αμφισβητηθεί έντονα στο παρελθόν όσον αφορά την αποκάλυψη ανταγωνιστικών προτύπων

οργάνωσης των βιοκοινοτήτων. Επιλεκτικές αποικρίσεις στη θήρευση και την απουσία φυσικών εχθρών είναι πιθανό να ρυθμίζουν τα σωματικά μεγέθη στις συναθροίσεις (Jeffries & Lawton 1984), χωρίς να υπάρχει κάποια σχέση με τωρινές ή παρελθοντικές βιοτικές αλληλεπιδράσεις. Επίσης, έχει ειπωθεί ότι οι αναλογίες μπορεί να είναι απλά μαθηματικά που δεν αντανακλούν την υποκείμενη κατανομή των σωματικών μεγεθών σε μία συνάθροιση (Horn & May 1977, Tonkyn & Cole 1986, Eadie *et al.* 1987). Παρόλα αυτά, η εφαρμογή αυτών των αναλύσεων (π.χ. Gotelli & Ellison 2002, King 2007, Sanders *et al.* 2007, Klop & van Goethem 2008) έχει αποκαλύψει την ορθότητα των ισχυρισμών του Hutchinson (1959) (σύνοψη σε Roth 1981, Simberloff & Boecklen 1981, Simberloff 1983).

Τα πρότυπα της αφθονίας των περισσότερων ειδών και των δύο οικογενειών ήταν αρνητικά συσχετισμένα με τη συνολική αφθονία όλων των υπόλοιπων συμπαρόντων ειδών σε κάθε δείγμα. Το αποτέλεσμα αυτό βρίσκεται σε ακολουθία με τη θεωρία ανταγωνισμού, με βάση την οποία οι κατανομές των ειδών επηρεάζονται από διάχυτο ανταγωνισμό (Diamond 1975). Τα πρότυπα των αφθονιών των κολεοπτέρων ήταν επίσης συσχετισμένα με την αναμενόμενη αφθονία τους σε κάθε δείγμα με μηδενικά μοντέλα, υποδεικνύοντας μία στοχαστική συνιστώσα στις συναθροίσεις των βιοκοινοτήτων των κολεοπτέρων. Συνεπώς, περιστατικά τυχαίας διασποράς ή/και στοχαστικές δυναμικές πληθυσμών μπορεί να συμβάλλουν στη διαμόρφωση των προτύπων αφθονιών τόσο των Carabidae όσο και των Tenebrionidae. Το συμπέρασμα αυτό έρχεται προς ενίσχυση πρόσφατων εργασιών, στις οποίες εστιάζεται η επίδραση των «ουδέτερων» (neutral) διαδικασιών στα χωρικά πρότυπα της βιοποικιλότητας (Hubbell 2001). Όταν και οι δύο σχέσεις παρατηρούνται από κοινού, τα συνολικά αποτελέσματα υποστηρίζουν μία πλουραλιστική ερμηνεία των αφθονιών των πληθυσμών κολεοπτέρων. Κάτω από αυτό το πρίσμα, στοχαστικές και ντετερμινιστικές διαδικασίες αλληλεπιδρούν στη διαμόρφωση των συναθροίσεων των υπό μελέτη βιοκοινοτήτων. Η ίδια ακριβώς διαπίστωση είχε προκύψει σε αντίστοιχες μελέτες της βιοκοινοτικής οικολογίας μυρμηγκιών σε νησιά του Ατλαντικού, στη νότια Florida (Cole 1983) και του Νότιου Ειρηνικού (Lester *et al.* 2009), αλλά και στις αναλύσεις των αραχνών Gnaphosidae στις πέντε περιοχές μελέτης (Kaltsas *et al.* αδημοσ. στοιχεία).

Παρόλα αυτά, παρατηρώντας λεπτομερώς τα αποτελέσματα των μοντέλων με βάση την αφθονία γίνεται φανερό ότι η παρατηρηθείσα αφθονία των ειδών σε ορισμένες βιοκοινότητες (Carabidae: Κύπρος, Σάμος, Tenebrionidae: Νάξος, Σάμος) ήταν μεν αρνητικά συσχετισμένη με τη συνολική αφθονία όλων των υπόλοιπων συμπαρόντων ειδών σε κάθε δείγμα, αλλά χωρίς στατιστική σημαντικότητα ως αποτέλεσμα. Το γεγονός αυτό οφείλεται κυρίως στις απότομες φαινολογίες των ειδών που συναπαρτίζουν τις συγκεκριμένες

βιοκοινότητες, οι οποίες αντανακλώνται στις χαμηλές τιμές αναλογίας α ποικιλότητας ($\alpha\%$) που σχολιάστηκαν παραπάνω. Ειδικότερα, οι μήτρες από τις οποίες εξήχθησαν τα αποτελέσματα για τις συγκεκριμένες βιοκοινότητες στην πραγματικότητα αφορούν αποτελέσματα λίγων μόνο δειγματοληψιών, κατά τις οποίες τα κολεόπτερα ήταν δραστήρια. Ως συνέπεια αυτού, η αφθονία σε κάθε παγίδα ήταν της ίδιας τάξης μεγέθους και η αφθονία κάθε είδους αντιστοιχούσε σε όχι πολύ μικρή αφθονία συμπαρόντων ειδών, επίσης δραστήριων κατά τις συγκεκριμένες δειγματοληψίες. Χαρακτηριστικό παράδειγμα του αντίθετου προτύπου ήταν η βιοκοινότητα των Carabidae στην Αττική, όπου η αφθονία ανά δείγμα δεν ήταν του ίδιου επιπέδου, λόγω της μικροενδιαιτηματικής διαφοροποίησης των τεσσάρων ανταγωνιζόμενων ειδών, οι φαινολογίες των οποίων ήταν χρονικά ελαφρώς διαφοροποιημένες. Αντίθετα, η αναμενόμενη αφθονία των ειδών ήταν πάντα θετικά συσχετισμένη με την παρατηρηθείσα αφθονία τους, καθώς παρά τις όποιες διαφορές στην αφθονία των δειγμάτων, η αναμενόμενη αφθονία καθορίστηκε κυρίως με βάση τη διαφορά της σχετικής αφθονίας των συμπαρόντων ειδών (λεπτομέρειες: §6.2.6). Συνεπώς, τα ντετερμινιστικά πρότυπα οργάνωσης γενικά καθορίζονται από τη χρονική και χωρική διαφοροποίηση των ειδών μίας βιοκοινότητας, ενώ τα στοχαστικά πρότυπα καθορίζονται κυρίως από την κατανομή των σχετικών αφθονιών των συμπαρόντων ειδών (Ulrich 2001a, b, 2004c).

Το γιατί πρότυπα ενδεικτικά ντετερμινιστικών διαδικασιών προέκυπταν πολύ περισσότερο σε μοντέλα με βάση την αφθονία και πολύ λιγότερο σε αναλύσεις συμπαρουσιών ειδών είναι ασαφές. Πιθανότατα η ποιοτική φύση των δυαδικών δεδομένων δεν είναι αρκετά ευαίσθητη να ανιχνεύσει ενδείξεις των κανόνων συνάθροισης σε όλα τα επίπεδα (Lester *et al.* 2009).

Η συσχέτιση της αφθονίας των ειδών κάθε βιοκοινότητας με τη βιομάζα τους (AWR) έδειξε ότι για όλες τις βιοκοινότητες των Carabidae είχε μικρή (Κρήτη, Κύπρος), σχετικά μεγάλη (Νάξος, Σάμος) ή μεγάλη (Αττική) θετική κλίση. Το αποτέλεσμα αυτό έρχεται σε αντίθεση με την αναμενόμενη αρνητική συσχέτιση (Blackburn & Gaston 1997, Gaston & Blackburn 2000, Brown *et al.* 2004). Με βάση τους Ulrich *et al.* (2005), θετικές κλίσεις στις AWR είναι πιθανό να προκύψουν μόνο σε περιπτώσεις μικρών διαφορών σωματικού μεγέθους (βιομάζας) και ειδικότερα όταν η διαφορά του μικρότερου από το μεγαλύτερο οργανισμό είναι λιγότερο από τέσσερις τάξεις μεγέθους, χωρίς ωστόσο τα αποτελέσματα να είναι στατιστικά σημαντικά. Στην παρούσα μελέτη οι διαφορές σωματικού μεγέθους εντός των βιοκοινοτήτων των Carabidae ήταν τρεις τάξεις μεγέθους, με εξαίρεση τη Νάξο (τέσσερις). Τα αποτελέσματα βρίσκονται σε συμφωνία με αυτά των Gutiérrez *et al.* (2004) για Carabidae

στην Ισπανία και των Ulrich *et al.* (2005) και Ulrich & Zalewski (2006) για βιοκοινότητες Carabidae σε ηπειρωτικές περιοχές και νησιά της Πολωνίας αντίστοιχα. Κατά συνέπεια, είναι πιθανό οι θετικές AWR να είναι ένα γενικό χαρακτηριστικό των βιοκοινοτήτων Carabidae, άσχετα με το ενδιαίτημα ή τη γεωγραφική περιοχή. Σε κάθε περίπτωση, οι θετικές AWR είναι πιθανό να ερμηνεύονται από τις διαφορετικές στρατηγικές μεταξύ των μεγάλων και μικρών ειδών Carabidae. Παρά το γεγονός ότι και οι δύο κατηγορίες κυνηγούν την τροφή τους, συχνά οι τύποι θηραμάτων τους διαφέρουν και τα μεγαλύτερα Carabidae, ως κορυφικοί θηρευτές, έχουν λιγότερους ανταγωνιστές (Ulrich *et al.* 2005), οι οποίοι μπορεί να περιορίζονται στα συμπαρόντα μεγάλα είδη Carabidae, όπως στην περίπτωση της βιοκοινότητας στην Αττική. Αν λοιπόν η διαθεσιμότητα πόρων περιορίζει την αφθονία των Carabidae, η μεταβολική θεωρία (Brown *et al.* 2004) δεν είναι εφαρμόσιμη και AWR με θετική κλίση είναι δυνατό να προκύψουν. Με βάση αυτή τη διαπίστωση, φαντάζει λογική η υπόθεση ότι σε ανταγωνιστικά δομημένες βιοκοινότητες η κλίση των αντίστοιχων AWR αναμένεται να είναι θετική και μεγαλύτερη σε σύγκριση με τυχαία ή συναθροισμένα πρότυπα οργάνωσης. Αυτό ακριβώς ισχύει για τη βιοκοινότητα των Carabidae στην Αττική, όπου η κλίση είναι υπερδιπλάσια από την αντίστοιχη αμέσως μικρότερη (Νάξος) και ο στατιστικός έλεγχος προσαρμογής στην εξίσωση $Aφθονία = a(Βιομάζα)^b$ ήταν ο μόνος που ήταν στατιστικά σημαντικός.

Σε αντίθεση με τα Carabidae, οι AWR για τα Tenebrionidae είχαν είτε θετική (Κρήτη, Αττική, Νάξος), είτε αρνητική κλίση (Κύπρος, Σάμος). Ο μόνος στατιστικά σημαντικός έλεγχος προσαρμογής στην εξίσωση $Aφθονία = a(Βιομάζα)^b$ προέκυψε για τη βιοκοινότητα της Κρήτης, αν και η συνολική αφθονία των ειδών Tenebrionidae στο συγκεκριμένο σταθμό ήταν τόσο μικρή, ώστε το αποτέλεσμα να μην είναι άξιο σχολιασμού και πιθανότατα να είναι τυχαίο. Η σχέση αφθονίας και βιομάζας για τα συγκεκριμένα σαπροφάγα ζώα είναι εξαιρετικά δύσκολο να ερμηνευτεί, δεδομένου ότι δεν είναι γνωστή η ακριβής συσχέτιση της φυτικής παραγωγικότητας και της αφθονίας τους, όπως αναφέρθηκε παραπάνω και ελάχιστα είναι γνωστά για τη φυσική ιστορία των ειδών.

Με τις τροποποιημένες καμπύλες Lorenz δίνεται μία εικόνα της κατανομής του σωματικού μεγέθους και της αφθονίας των ειδών. Τα αποτελέσματα δείχνουν ότι με βάση τα Carabidae, οι μόνες κοίλες καμπύλες αντιστοιχούν στους σταθμούς της Κρήτης και της Κύπρου, ενώ με βάση τα Tenebrionidae ακριβώς το αντίθετο: οι μόνες κυρτές καμπύλες αντιστοιχούν στους σταθμούς της Κρήτης και της Κύπρου. Οι Szyszko (1983), Gray (1989) και αργότερα οι Blake *et al.* (1994) έκαναν την υπόθεση ότι όταν αυξάνεται το επίπεδο διαταραχής και υποβάθμισης (π.χ. αστικοποίηση) αλλάζει η κατανομή των σωματικών μεγεθών προς επικράτηση των μικρού μεγέθους ειδών. Αυτό το πρότυπο μειωμένου

σωματικού μεγέθους προέκυψε σε πρόσφατες μελέτες συναθροίσεων Carabidae (Alaruikka *et al.* 2002, Gaublomme *et al.* 2005, Magura *et al.* 2004, 2006, αλλά Lövei & Magura 2004), αν και σε μερικές περιπτώσεις μόνο οριακά (Niemelä *et al.* 2000, 2002). Η ερμηνεία αυτού του προτύπου δεν είναι μέχρι σήμερα πλήρως ξεκάθαρη. Σύμφωνα με τους Lövei & Sunderland (1996), οι κινητικές προνύμφες επηρεάζονται περισσότερο από τις μεταβαλλόμενες συνθήκες σε υποβαθμισμένα ενδιαιτήματα, ενώ οι Thorbek & Bilde (2004) υποστήριξαν ότι οι συνολικές αφθονίες σε δυσμενείς συνθήκες έχουν ως αποτέλεσμα αυξημένους ρυθμούς εξαφάνισης των μεγαλύτερων ειδών. Τα μικρά είδη Carabidae είναι συχνά μακρόπτερα, ενώ τα μεγάλα είδη είναι συχνά άπτερα και συνεπώς με μικρότερη ικανότητα διασποράς (Thiele 1977). Επίσης, μικρά r-επιλεγόμενα είδη αναμένεται να είναι πιο άφθονα σε υποβαθμισμένα ενδιαιτήματα, «μεταφέροντας» έτσι την κατανομή σωματικού μεγέθους προς τάξεις μικρότερου μεγέθους (Kotze & O'Hara 2003). Με βάση μία πιο πρόσφατη μελέτη (Ulrich *et al.* 2008), οι κατανομές σωματικών μεγεθών νεκροφάγων κολεοπτέρων έτειναν προς μείωση σε υποβαθμισμένες περιοχές, ενώ αυτές θηρευτών παρέμεναν ανεπηρέαστες από το ενδιαιτήμα.

Αν ισχύει η παραπάνω υπόθεση με βάση τις παλαιότερες μελέτες στα Carabidae (Alaruikka *et al.* 2002, Gaublomme *et al.* 2005, Magura *et al.* 2004, 2006), με βάση τα αποτελέσματα της παρούσας μελέτης, οι σταθμοί της Κρήτης και της Κύπρου είναι συγκριτικά πιο υποβαθμισμένοι, δεδομένου ότι οι αντίστοιχες τροποποιημένες καμπύλες Lorenz ήταν σημαντικά κοίλες και συνεπώς επικράτησαν τα μικρού μεγέθους είδη. Επίσης, αν ισχύει αυτή η υπόθεση, η απόκριση των Tenebrionidae στην οποιουδήποτε είδους διαταραχή/υποβάθμιση είναι η επικράτηση των μεγαλύτερων ειδών. Οι δύο συγκεκριμένοι σταθμοί ήταν, εξάλλου, εκείνοι με τις περισσότερες ιδιαιτερότητες, σε σύγκριση με τις υπόλοιπες. Η πολύ μικρή αφθονία των Tenebrionidae στην Κρήτη και των Carabidae στην Κύπρο, η σχετικά μικρή αφθονία των Carabidae στην Κρήτη και το πρότυπο διαχωρισμού των συναθροίσεων των Tenebrionidae (πιθανό πρότυπο ανταγωνισμού) στην Κύπρο αποτελούν τουλάχιστον ισχυρές ενδείξεις ότι το επίπεδο διαταραχής στους συγκεκριμένους σταθμούς είναι πιθανώς υψηλότερο σε σύγκριση με τους υπόλοιπους τρεις.

Η παραπάνω υπόθεση στηρίζεται από το γεγονός ότι σε φυσικά οικοσυστήματα, όπου τα Tenebrionidae είναι κυρίαρχα, τα πιο άφθονα είδη είναι με μεγάλη διαφορά τα μικρού μεγέθους (Ayal & Merkl 1994, Carpaneto & Fattorini 2001). Επίσης, τα μεγάλα είδη Tenebrionidae είναι γενικά K-επιλεγόμενα και τα μικρά είδη είναι r-επιλεγόμενα (Carpaneto & Fattorini 2001). Συνεπώς, η επικράτηση των μεγάλων ειδών στην Κρήτη και την Κύπρο, αν και έρχεται σε αντίθεση με αυτό που θεωρητικά θα αναμένονταν σε υποβαθμισμένα ενδιαιτήματα (Kotze & O'Hara 2003), αποτελεί πιθανότατα απόκριση παρόμοια με αυτή σε

περίπτωση διαταραχής, το οποίο αντιτίθεται ως πρότυπο με αυτό πιο μελετημένων οικογενειών, όπως τα Carabidae.

Το αν η κατανομή των σωματικών μεγεθών σε σχέση με την αφθονία στις υπό μελέτη βιοκοινότητες Carabidae και Tenebrionidae αποτελεί απόκριση σε κάποιας μορφής διαταραχή δε μπορεί να διατυπωθεί κατηγορηματικά, είτε προς τη μία είτε προς την άλλη κατεύθυνση. Εάν όντως ισχύει ότι οι σταθμοί στην Κρήτη και την Κύπρο είναι διαταραγμένοι σε σύγκριση με τους υπόλοιπους τρεις, αυτό θα αποτελούσε μία έμμεση επιβεβαίωση των κανόνων συνάθροισης των Tenebrionidae στην Κύπρο. Κι αυτό, γιατί καθώς αυξάνεται η διαταραχή, αυξάνεται επακόλουθα και ο ανταγωνισμός, γεγονός που φάνηκε και από την κανονικότητα στη διάταξη των σωματικών μεγεθών των ειδών της συγκεκριμένης βιοκοινότητας. Αντίθετα, στη βιοκοινότητα των Carabidae στην Αττική, όπου διαπιστώθηκε το ίδιο πρότυπο διαχωρισμού και κανονικότητας στη διάταξη των σωματικών μεγεθών, οι τροποποιημένες καμπύλες Lorenz είχαν το αντίθετο πρότυπο, υποδεικνύοντας ότι οι δυνάμεις που ώθησαν στην ίδια δομή ήταν πιθανώς διαφορετικές. Σε κάθε περίπτωση, η υπόθεση μειωμένου σωματικού μεγέθους δε μπορεί να γενικευτεί (Ulrich *et al.* 2008). Ανεξάρτητα, λοιπόν, της αιτίας στην οποία οφείλεται αυτή η διαφοροποίηση, οι πέντε περιοχές μελέτης, αν και φαινομενικά πανομοιότυπες, διαφέρουν μεταξύ τους και με βάση την κατανομή των σωματικών μεγεθών και οι υπό μελέτη οικογένειες των Carabidae και Tenebrionidae επιδεικνύουν αντίστροφα πρότυπα.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 7^ο

ΓΕΝΙΚΗ ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Συνοψίζοντας τα στοιχεία της παρούσας μελέτης, στο κεφάλαιο αυτό δίνονται τα βασικά συμπεράσματα που προέκυψαν, συνδυάζοντας τον εκτεταμένο σχολιασμό των επιμέρους αποτελεσμάτων που περιλαμβάνεται στα τρία προηγούμενα κεφάλαια. Στόχος της μελέτης ήταν η σύγκριση του ίδιου τύπου οικοσυστήματος σε πέντε περιοχές της ανατολικής Μεσογείου, ο οποίος είναι από τους λιγότερο μελετημένους στην ευρύτερη περιοχή της Μεσογείου, αλλά και γενικότερα σε μεσογειακού τύπου οικοσυστήματα καθώς και η ανάδειξη των όποιων διαφορών, μελετώντας βιοκοινότητες κολεοπτέρων Carabidae και Tenebrionidae. Τα αποτελέσματα της διατριβής έδωσαν απαντήσεις στα επιμέρους ερωτήματα της μελέτης, αλλά και δημιούργησαν νέα ερωτήματα προς επίλυση στο μέλλον.

Με βάση τα πανιδικά ευρήματα της μελέτης, φάνηκε ότι η πανίδα των Tenebrionidae είναι πολύ καλύτερα μελετημένη (μόλις μία νέα αναφορά) σε σύγκριση με αυτή των Carabidae (12 νέες αναφορές). Η σύνθεση των βιοκοινοτήτων αποδείχθηκε αραιετά διαφορετική μεταξύ των υπό μελέτη περιοχών, γεγονός αναμενόμενο με βάση τις κατανομές των συλληφθέντων ειδών, την εκπροσώπηση των περισσότερων γενών από ένα μόνο είδος και τον υψηλό ενδημισμό των Tenebrionidae στην ευρύτερη περιοχή. Από βιογεωγραφική σκοπιά, τα πανιδικά ευρήματα της μελέτης ήταν από αναμενόμενα έως εξόχως ενδιαφέροντα. Ειδικότερα, με βάση τους χωροτύπους των συλληφθέντων ειδών, το βαλκανικό χωροτυπικό στοιχείο εμφανίζεται κυρίως στην Αττική και τη Νάξο, λόγω των συνδέσεων της Νάξου με την ηπειρωτική Ελλάδα μέχρι το ανώτερο Πλειστόκαινο και το ανατολικό στη Σάμο, που ήταν ενωμένη με τη σημερινή Μικρά Ασία και κατά τη διάρκεια του Ανώτερου Πλειστόκαινου. Τα υψηλότερα ποσοστά ενδημισμού καταγράφηκαν στην Κρήτη, ως αποτέλεσμα της πολύ παλαιάς απομόνωσης του νησιού από την ηπειρωτική Ελλάδα στα δυτικά και την Ανατολία στα ανατολικά. Η παρουσία, όμως, του Συρο-παλαιστινιακού και κυρίως του ανατολικού στοιχείου στην Κύπρο, έχει μεγάλο ενδιαφέρον όσον αφορά την παλαιογεωγραφική ιστορία του νησιού και την πιθανότητα σύνδεσής της με το Λεβάντε ή την Ανατολία, η οποία δεν έχει επιβεβαιωθεί μέχρι σήμερα.

Ο πλούτος ειδών στις περιοχές μελέτης αποδείχθηκε σχετικά φτωχός σε σύγκριση με μελέτες σε άλλους τύπους φυσικών οικοσυστημάτων. Γενικό χαρακτηριστικό των περιοχών ήταν η πανιδική πενία, λόγω της μεταβατικής φύσης των ενδιατημάτων μακίας βλάστησης, που περιορίζουν τον πλούτο ειδών των κολεοπτέρων. Στα ενδιατηματα αυτά μεταναστεύουν τα Tenebrionidae και τα Carabidae, όταν οι κλιματικές συνθήκες γίνονται πολύ πιεστικές από τα πιο ξηρά μεσογειακά φρυγανικά μικροενδιατηματα (π.χ. Trichas & Legakis 1991, Mazía *et al.* 2006, Botes *et al.* 2007, Sackmann *et al.* 2008). Η εκτίμηση του πλούτου ειδών οδήγησε σε ένα πολύ ενδιαφέρον αποτέλεσμα: οι πιο πλούσιες σε είδη

περιοχές ήταν αυτές με τη μικρότερη αντίστοιχα αφθονία η Κύπρος (Carabidae) και η Κρήτη (Tenebrionidae), ενώ στις υπόλοιπες περιοχές οι αφθονίες ήταν κατά δύο έως τρεις τάξεις μεγέθους υψηλότερες. Ο αυξημένος πλούτος ειδών έχει στο παρελθόν συνδεθεί με την υψηλή θερμοκρασία, τόσο για τα Carabidae (Chen & Willson 1996, Crist & Ahern 1999, Hosoda 1999, Nelson 2001), όσο και για τα Tenebrionidae (McIntyre 2000, de los Santos *et al.* 2002b). Ειδικότερα, έχει προταθεί ότι η υπόθεση της περιβάλλουσας ενέργειας (ambient energy hypothesis) (Turner *et al.* 1987, Currie 1991, Evans *et al.* 2005) και η υπόθεση παραγωγικότητας (productivity hypothesis) (Hutchinson 1959) είναι δυνατό να εξηγήσουν τη διακύμανση του πλούτου ειδών. Ωστόσο, αυτό θα σήμαινε ότι υψηλές θερμοκρασίες έχουν ως αποτέλεσμα υψηλές αφθονίες, κάτι που θα συνεπάγονταν μηδενική τοπική προσαρμογή στη θερμοκρασία. Μια τέτοια υπόθεση βρίσκεται σε αντίθεση με μελέτες φυσιολογίας (Chown & Nicolson 2004) και οικολογίας (Botes *et al.* 2007) σε έντομα. Εξάλλου, οι διαφορετικές μεταξύ των οικογενειών αποικίσεις στους αβιοτικούς παράγοντες (§5.3.4) αποδεικνύουν ότι ένας τέτοιος ισχυρισμός δεν είναι ευσταθής τουλάχιστον για τα Carabidae σε όλες τις περιοχές και τα Tenebrionidae στην Κρήτη. Οι πληθυσμοί των Carabidae στην Κύπρο και των Tenebrionidae στην Κρήτη είναι πιθανότατα υπολειμματικοί, καθώς οι δομικές διαφορές των βιοκοινοτήτων αυτών με τις υπόλοιπες υποδεικνύουν διαφορετικό επίπεδο περιβαλλοντικής πίεσης. Οι πολύ χαμηλές βροχοπτώσεις στην Κύπρο και η φυτοχημική απώθηση των Tenebrionidae από τα διαφοροποιημένα *Juniperus phoenicea* στην Κρήτη ευθύνονται πιθανότατα για τις εντυπωσιακά χαμηλές αφθονίες τους στους συγκεκριμένους σταθμούς.

Ειτός της εκτίμησης πλούτου ειδών, σημαντικές διαφορές μεταξύ των περιοχών μελέτης αναδύθηκαν με την εκτίμηση της μέσης χρονικής ποικιλότητας (\bar{x}) και της αναλογίας α ποικιλότητας ($\alpha\%$). Πιο συγκεκριμένα, το χρονικό turnover των ειδών κατά τη διάρκεια της μελέτης διέφερε σημαντικά μεταξύ των περιοχών, όντας χαμηλό (Carabidae: Κύπρος, Νάξος, Σάμος, Tenebrionidae: Νάξος, Σάμος) στις βιοκοινότητες με μονοκυρίαρχα είδη με πολύ υψηλές σχετικές αφθονίες και πολύ απότομες φαινολογίες, αναδεικνύοντας τη σημασία των διαφορών στην κατανομή των σχετικών αφθονιών και τις περιόδους αιχμής στη δραστηριότητα. Από την άλλη πλευρά, η χρονική ετερογένεια [υψηλή χρονική β ποικιλότητα (β)] και για τις δύο οικογένειες στους σταθμούς μελέτης δεν οφείλονταν σε χρονική μεταβλητότητα της σύνθεσης των βιοκοινοτήτων, αλλά στην πολύ καλή προσαρμογή τους στις χρονικά και συχνά ταχύτατα μεταβαλλόμενες περιβαλλοντικές μεσογειακές συνθήκες (δραστηική εποχικότητα) (Zamora *et al.* 2007). Σε αυτό το επίπεδο, αναδεικνύεται και η συγκριτικά καλύτερη προσαρμογή των Tenebrionidae στην ανατολική

Μεσόγειο σε σύγκριση με την οικογένεια Carabidae (υψηλότερο β). Εξάλλου, η ξηρότητα και η μεσογειακότητα είναι καλοί δείκτες ενδημισμού για τα Tenebrionidae (Fattorini 2002α, Fattorini *et al.* 1999, Τριχάς 1996). Αυτό φάνηκε και από τα αυστηρά φαινολογικά πρότυπα της οικογένειας σε όλες τις περιοχές μελέτης, με περίοδο αιχμής τα τέλη της άνοιξης και τις αρχές του καλοκαιριού, την περίοδο πτώσης στρωμνής σκληρόφυλλων αειθαλών θάμνων, μεταξύ των οποίων και το *Juniperus phoenicea*, σε μεσογειακού τύπου οικοσυστήματα (π.χ. Arianoutsou 1989, Arianoutsou & Radea 2000). Το γεγονός αυτό υποδεικνύει τη σύνδεση της δραστηριότητας και της αφθονίας των Tenebrionidae με την πρωτογενή παραγωγικότητα. Αντίθετα, τα φαινολογικά πρότυπα των Carabidae ήταν πιο αδρά ή ακόμα και μη στατιστικά σημαντικά (Νάξος), ενώ οι φαινολογίες των Carabidae στην Κρήτη και την Κύπρο ήταν στατιστικά διαφορετικές από τις αντίστοιχες στους τρεις υπόλοιπους σταθμούς.

Οι διαφορές μεταξύ των περιοχών μελέτης δεν περιορίστηκαν στη σύνθεση και τον πλούτο ειδών συνολικά και στο χρόνο. Οι υπό μελέτη βιοκοινότητες αποδείχθηκαν τυχαία δομημένες, με εξαίρεση αυτές των Carabidae στην Αττική και των Tenebrionidae στην Κύπρο, οι οποίες εμφάνισαν πρότυπο διαχωρισμού (segregation) και οριακά τη βιοκοινότητα των Carabidae στη Νάξο, η οποία εμφάνισε πρότυπο συνάθροισης (aggregation). Οι δύο πρώτες βιοκοινότητες ήταν και οι μόνες με ελαφρύ χρονικό διαχωρισμό των περιόδων αιχμής της δραστηριότητας των τεσσάρων και τριών συγκυρίαρχων ειδών αντίστοιχα και ισότιμη διάταξη σωματικών μεγεθών των ειδών τους. Το τελευταίο υποδεικνύει μη τυχαίο καταμερισμό πόρων στο εσωτερικό των δύο συγκεκριμένων βιοκοινοτήτων (Hutchinson 1959, Maiorana 1978, Gotelli & Graves 1996, Siemann & Brown 1999). Ο χρονικός διαχωρισμός στην Αττική συνοδεύτηκε από ένα πρωτοφανές αποτέλεσμα: τη μικροενδιατηματική διαφοροποίηση μεταξύ των τεσσάρων κυρίαρχων ειδών, υποδεικνύοντας πως η συγκεκριμένη βιοκοινότητα ήταν ανταγωνιστικά δομημένη. Το πρότυπο αυτό δεν αποδείχθηκε και για τα Tenebrionidae στην Κύπρο, χωρίς να επιβεβαιώνεται ή να απορρίπτεται η πιθανότητα παρουσίας ανταγωνισμού στη συγκεκριμένη βιοκοινότητα, αν και κάτι τέτοιο είναι εξαιρετικά σπάνιο σε σαπροφάγους οργανισμούς (Ward & Seely 1996). Η εμφάνιση ανταγωνισμού σε μία ηπειρωτική περιοχή, όπως η Αττική, ήταν θεωρητικά αναμενόμενη, αλλά ο ενδιάμεσος πλούτος ειδών της βιοκοινότητας ανάγει σε πιο κατάλληλη ερμηνεία της δομής της συγκεκριμένης βιοκοινότητας τη θεωρία του «διαχεόμενου ανταγωνισμού» (diffuse competition) (Pianka 1974). Το ίδιο πρότυπο με τα Carabidae της Αττικής θα ανέμενε κανείς και για την αντίστοιχη βιοκοινότητα στη Σάμο, καθώς πρόκειται για μία πολύ πρόσφατα απομονωμένη

περιοχή από την Ανατολία (Μικρά Ασία). Ωστόσο, η δομή της συγκεκριμένης βιοκοινότητας δε διέφερε κατά πολύ από αυτή της Νάξου, υποδεικνύοντας το νησιωτικό χαρακτήρα της περιοχής με βάση τους κανόνες συνάθροισης, λόγω μειωμένων βιοτικών αλληλεπιδράσεων (Wilson 1969, Pianka 2006). Οι διαφορές των πέντε περιοχών μελέτης επιβεβαιώθηκαν και σε πρόσφατες αντίστοιχες αναλύσεις των αραχνών Gnaphosidae, που εμφάνισαν τα ίδια πρότυπα με τα Carabidae, γενικεύοντας την εικόνα στο επίπεδο των εδαφόβιων θηρευτών.

Η διαφορά της βιοκοινότητας των Carabidae στην Αττική σε σύγκριση με τις υπόλοιπες περιοχές φάνηκε και στη συσχέτιση αφθονίας και βιομάζας (AWR). Η κλίση ήταν υπερδιπλάσια από την αντίστοιχη αμέσως μικρότερη (Νάξος) και ο στατιστικός έλεγχος προσαρμογής στην εξίσωση $Aφθονία = a(Βιομάζα)^b$ ήταν ο μόνος που ήταν στατιστικά σημαντικός. Αν και είναι πιθανό οι θετικές AWR να είναι ένα γενικό χαρακτηριστικό των βιοκοινοτήτων Carabidae, ανεξάρτητα ενδιαιτήματος ή γεωγραφικής περιοχής, οι θετικές κλίσεις είναι πιθανό να ερμηνεύονται από τις διαφορετικές στρατηγικές μεταξύ των μεγάλων και μικρών σε μέγεθος ειδών Carabidae. Αν λοιπόν η διαθεσιμότητα πόρων περιορίζει την αφθονία των Carabidae, η μεταβολική θεωρία (Brown *et al.* 2004) δεν είναι εφαρμόσιμη και AWR με θετική και μεγάλη κλίση είναι δυνατό να προκύψουν σε ανταγωνιστικά δομημένες βιοκοινότητες, όπως τα Carabidae της Αττικής, σε σύγκριση με τυχαία ή συναθροισμένα πρότυπα οργάνωσης, όπως τα Carabidae στους υπόλοιπους τέσσερις σταθμούς μελέτης.

Οι αναλύσεις με μοντέλα βασισμένα στην αφθονία κατέληξαν σε υποστήριξη τόσο των κανόνων συνάθροισης της θεωρίας ανταγωνισμού (Diamond 1975), όσο και τυχαίας διασποράς ή/και στοχαστικών δυναμικών πληθυσμών (Hubbell 2001). Τα αποτελέσματα αυτά υποστηρίζουν μία πλουραλιστική ερμηνεία των αφθονιών των πληθυσμών κολεοπτέρων. Συνεπώς, στοχαστικές και ντετερμινιστικές διαδικασίες αλληλεπιδρούν στη διαμόρφωση των συναθροίσεων των βιοκοινοτήτων Carabidae και Tenebrionidae. Εξαιρετικά ενδιαφέρον ήταν το ότι στις περιπτώσεις των βιοκοινοτήτων με χαμηλές τιμές αναλογίας a ποικιλότητας ($a\%$) (χρονικό turnover ειδών), με μονοκυρίαρχα είδη με πολύ υψηλές σχετικές αφθονίες και πολύ απότομες φαινολογίες (Carabidae: Κύπρος, Σάμος, Tenebrionidae: Νάξος, Σάμος), η υποστήριξη των κανόνων συνάθροισης δεν ήταν στατιστικά σημαντική. Αντίθετα, η στοχαστικότητα ως δομικό στοιχείο υποστηρίχθηκε στατιστικά σε όλες τις περιπτώσεις. Συνοψίζοντας, τα ντετερμινιστικά πρότυπα οργάνωσης καθορίζονται κατά κύριο λόγο από τη χρονική και χωρική διαφοροποίηση των ειδών της εκάστοτε βιοκοινότητας, ενώ τα στοχαστικά πρότυπα κυρίως από την κατανομή των σχετικών αφθονιών των συμπαρόντων ειδών.

Η πιο χαρακτηριστική, ίσως, διαφορά μεταξύ των σταθμών μελέτης φάνηκε με τις τροποποιημένες καμπύλες Lorenz και τη συσχέτιση της προσθετικής αφθονίας και του προσθετικού σωματικού μεγέθους. Οι κοίλες καμπύλες για τα Carabidae στην Κρήτη και την Κύπρο υποδηλώνουν την κυριαρχία των μικρών σε μέγεθος ειδών, σε αντίθεση με τις βιοκοινότητες Carabidae στους υπόλοιπους τρεις σταθμούς, όπου οι καμπύλες ήταν κυρτές. Το πρότυπο των σταθμών Κρήτης και την Κύπρου είναι αντίστοιχο με αυτό σε περιπτώσεις αυξημένου επιπέδου διαταραχής και υποβάθμισης, όπως σε ζωικές βιοκοινότητες σε αστικά κέντρα (Blake *et al.* 1994). Το πρότυπο αυτό είναι γνωστό για τα Carabidae (Alaruiikka *et al.* 2002, Gaublomme *et al.* 2005, Magura *et al.* 2004, 2006), αλλά ποτέ στο παρελθόν δεν έχει προκύψει σε φυσικά οικοσυστήματα, όπως στην παρούσα μελέτη. Οι αυξημένοι ρυθμοί εξαφάνισης των μεγαλύτερων, συνήθως άπτερων, ειδών σε δυσμενείς συνθήκες βασίζεται στην επικράτηση των μικρών, μακρόπτερων r-επιλεγόμενων ειδών, λόγω μεγαλύτερης ικανότητα διασποράς των τελευταίων (Thiele 1977). Αντίθετα με τα Carabidae, τα πιο άφθονα είδη Tenebrionidae σε φυσικά οικοσυστήματα είναι με μεγάλη διαφορά τα μικρού μεγέθους r-επιλεγόμενα είδη (Ayal & Merkl 1994, Carpaneto & Fattorini 2001). Συνεπώς, οι κυρτές τροποποιημένες καμπύλες Lorenz για τις βιοκοινότητες των Tenebrionidae στην Κρήτη και την Κύπρο πιθανότατα αντιστοιχούν στην απόκριση των Carabidae στις ίδιες περιοχές με το αντίστροφο, όμως, πρότυπο. Η πολύ μικρή αφθονία των Tenebrionidae στην Κρήτη και των Carabidae στην Κύπρο, η σχετικά μικρή αφθονία των Carabidae στην Κρήτη και το πρότυπο διαχωρισμού των συναθροίσεων των Tenebrionidae (πιθανό πρότυπο ανταγωνισμού) στην Κύπρο αποτελούν ισχυρές ενδείξεις ότι η περιβαλλοντική πίεση στους συγκεκριμένους σταθμούς είναι πιθανώς υψηλότερη σε σύγκριση με τους υπόλοιπους τρεις.

Ένα θεμελιώδες ερώτημα που αφορά το σύνολο των μελετών της βιοκοινοτικής οικολογίας και ειδικότερα την ερμηνεία των αποτελεσμάτων και των προκύπτων προτύπων είναι αν οφείλονται σε ιστορικές διαδικασίες ή σε σύγχρονες περιβαλλοντικές μεταβλητές, ιδιαίτερες για κάθε βιοκοινότητα. Οι Botes *et al.* (2007) σε αντίστοιχη οικολογική μελέτη των οικογενειών Carabidae και Tenebrionidae κατέληξαν στο ότι υπάρχει ταύτιση ιστορικών και περιβαλλοντικών συσχετίσεων με τον πλούτο και την πυκνότητα των ειδών, σε συμφωνία με παλαιότερες και ευρύτερες μελέτες (Latham & Ricklefs 1993, Chown *et al.* 1998). Όταν η ιστορική επίδραση είναι αιτιώδης, η μοντελοποίηση της δραστηριότητας με περιβαλλοντικές μεταβλητές πιθανώς δεν αντανακλά με ακρίβεια τις σχέσεις των οργανισμών με το βιοτικό και αβιοτικό περιβάλλον τους. Επίσης, η ευρύτητα της προβλεψιμότητας των συσχετίσεων σε οικολογικές μελέτες είναι ένα

σοβαρό ζήτημα (Samways *et al.* 1999), δεδομένου ότι σπάνια περιλαμβάνουν τη φυσιολογική προσαρμοστικότητα, την ικανότητα ταχείας εξέλιξης διαφόρων τάξων (Chown & Nicolson 2004, Helmuth *et al.* 2005), καθώς και περίπλοκες αλληλεπιδράσεις μεταξύ τους (Karnosky *et al.* 2003, Botes *et al.* 2006).

Στην παρούσα μελέτη είναι σαφές ότι τόσο ιστορικές όσο και σύγχρονες διαδικασίες έχουν παίξει σημαντικό ρόλο. Η σύνθεση των βιοκοινοτήτων αποτελεί αποτέλεσμα καθαρά ιστορικών διαδικασιών, τόσο όσον αφορά τη διασπορά των ειδών όσο και τα πολύπλοκα παλαιογεωγραφικά γεγονότα στο χώρο της ανατολικής Μεσογείου. Η είσοδος των ζωικών τάξων και η διαμόρφωση των διαπλάσεων μακί στο χώρο της ανατολικής Μεσογείου κατά το Πλειστόκαινο είχαν σημαντική επίδραση και στον πλούτο ειδών των περιοχών μελέτης καθώς και στη δομή των βιοκοινοτήτων. Χαρακτηριστικό αποτέλεσμα της ιστορικής επίδρασης είναι τα αρκετά υπολειμματικά είδη Carabidae που συνελήφθησαν στη συγκεκριμένη μελέτη, τα οποία πιθανότατα υπόκεινται στο φαινόμενο του «κύκλου των τάξων» (taxon pulse), διανύοντας μία περίοδο «συστολής» της κατανομής τους στο χώρο της ανατολικής Μεσογείου. Ωστόσο, με βάση τα ευρήματα της παρούσας μελέτης, σημαντικότατο ρόλο στη διαμόρφωση των πλούτου ειδών και της δομής των βιοκοινοτήτων έπαιξαν το διαφορετικό επίπεδο περιβαλλοντικής πίεσης και η τοπική προσαρμογή των συμπαρόντων ειδών. Απόδειξη αυτών αποτελεί η χρονική ετερογένεια της ποικιλότητας, η στατιστικά διαφορετική απόκριση συγγενικών ειδών Carabidae ή ακόμα και του ίδιου είδους (*Carabus coriaceus*) στους παρόμοιους αβιοτικούς παράγοντες των περιοχών μελέτης και η δομική διαφοροποίηση των βιοκοινοτήτων στην Κρήτη και την Κύπρο, που δεν στηρίζεται με βάση την (παλαιο)γεωγραφία τους. Το ίδιο ισχύει και για την κατανομή σωματικών μεγεθών των ειδών σε σχέση με την κατανομή των αφθονιών τους στις βιοκοινοτήτες. Συνεπώς, η δυναμική των σχέσεων στο εσωτερικό τοπικών συναθροίσεων σε σχέση με τη μεταβλητότητα των περιβαλλοντικών μεσογειακών συνθηκών, τα διαθέσιμα μικροενδιαιτήματα και το επίπεδο περιβαλλοντικής πίεσης αποτελούν ρυθμιστικούς παράγοντες της δομής των υπό μελέτη βιοκοινοτήτων. Εξάλλου, οι δυνάμεις που δομούν τις βιοκοινοτήτες είναι, όπως αναφέρεται παραπάνω, η χρονική και χωρική (μικροενδιαιτηματική) διαφοροποίηση των ειδών (ντετερμινισμός) και η κατανομή των σχετικών αφθονιών των συμπαρόντων ειδών (στοχαστικότητα) σχετίζονται με τις διαειδικές σχέσεις των ειδών ή/και τις αποικρίσεις τους στις μεταβαλλόμενες περιβαλλοντικές συνθήκες.

Συμπερασματικά, οι πέντε περιοχές μελέτης διέφεραν σημαντικά, παρά το γεγονός ότι αποτελούν τις ίδιες φυτικές διαπλάσεις στο ίδιο γεωλογικό υπόστρωμα. Είναι, λοιπόν,

φανερό ότι ένας απλός χαρακτηρισμός ενός τύπου οικοσυστήματος ή κυρίαρχου ενδιαιτήματος δεν είναι αρκετός για την κοινή θεώρηση και αντιμετώπιση διαφόρων περιοχών σε επίπεδο χαρακτηρισμού του πλούτου ειδών, της δομής των περιεχόμενων βιοκοινοτήτων και των σχέσεων των συμπαρόντων ειδών. Παρά το γεγονός ότι μία περιήγηση σε διαπλάσεις γιουνίπερων της ανατολικής Μεσογείου αφήνει μία εικόνα ομοιομορφίας και ταύτισης στον παρατηρητή, οι δομικές διαφορές των περιεχόμενων βιοκοινοτήτων, όπως αυτές των Carabidae και Tenebrionidae στην παρούσα διατριβή, αναδεικνύουν τις τοπικές ιδιαιτερότητες των περιοχών. Το γεγονός αυτό αποκτά ιδιαίτερη σημασία, όταν:

- α) οι διαφορές μεταξύ των βιοκοινοτήτων οφείλονται εν πολλοίς σε αυτή καθαυτή τη σχέση των οργανισμών με το ενδιαίτημα (Tenebrionidae στην Κρήτη),
- β) δεν είναι αντιληπτές ή ορατές με απλή παρατήρηση, αλλά μόνο με την σε βάθος ανάλυση των διαειδικών σχέσεων και προτύπων δομής των συναθροίσεων,
- γ) το κυρίαρχο ενδιαίτημα είναι υψηλής διαχειριστικής σημασίας.

Συγκεκριμένα, ο τύπος ενδιαιτήματος δενδροειδών θάμνων *Juniperus* spp. (κωδικός Natura 2000: 5210) έχει διασπαρμένη κατανομή, απειλείται κυρίως από τις καλλιέργειες και την οικοδόμηση, είναι υψηλής σημασίας και προτεραιότητας για παρακολούθηση (monitoring) (Dimopoulos *et al.* 2006). Είναι, συνεπώς, πολύ μεγάλης σημασίας η ανάδειξη διαφορών σε διαπλάσεις του ίδιου είδους (*Juniperus phoenicea*), με αρκετά παρόμοια πυκνότητα, φυτοκάλυψη και σχετική φυτοκάλυψη (§2.3), κλίμα (§2.2), υπόστρωμα και τοπογραφικά χαρακτηριστικά, όπως υψόμετρο και κλίση (§2.1). Η εκτεταμένη συγκριτική έρευνα στο μέλλον μπορεί να αναδείξει διαφορετικού τύπου κριτήρια προτεραιότητας, τα οποία δε θα ανάγονται απλά στον τύπο ενδιαιτημάτων, αλλά και στις τοπικές ιδιαιτερότητές τους.

Σκέψεις για μελλοντική έρευνα

Ολοκληρώνοντας την παρούσα διατριβή, θα ήθελα να επισημάνω τα βασικά ερωτήματα ή θέματα που γεννήθηκαν από αυτή τη μελέτη και που θα ήθελα να απαντήσω στο μέλλον:

- Η ολοκλήρωση των αντίστοιχων αναλύσεων με άλλες εδαφόβιες ζωικές ομάδες που συλλέχθηκαν στα πλαίσια των δειγματοληψιών, όπως η οικογένεια αραχνών Gnaphosidae, που αναφέρεται παραπάνω και η σύγκριση των προκυπτόντων προτύπων.

- Η σε βάθος διερεύνηση της φυσιοχημικής σχέσης των Tenebrionidae με το είδος *Juniperus phoenicea* στην Κρήτη και η σύγκριση με τις υπόλοιπες περιοχές μελέτης.
- Η επέκταση της φαινολογικής και βιοκοινοτικής μελέτης και σε άλλους ενδιαιτηματικούς τύπους υψηλής διαχειριστικής σημασίας, όπως φρύγανα, παράκτιες περιοχές και δάση και η αναζήτηση πιθανών ειδικών προτύπων.
- Η αναζήτηση των προτύπων οργάνωσης των αντίστοιχων βιοκοινοτήτων σε αστικά κέντρα (urban ecology) και η συσχέτιση της υποβάθμισης με τα οικο-μορφολογικά πρότυπα των πληθυσμών σε φυσικά και αστικά οικοσυστήματα.

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

ΕΛΛΗΝΙΚΗ ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Η ομοιότητα των περιοχών με κυρίαρχη μακκία βλάστηση σε ασβεστολιθικό υπόστρωμα στην ανατολική Μεσόγειο είναι εντυπωσιακή, σε σημείο να είναι αδύνατο να εντοπίσει κανείς διαφορές μεταξύ της ηπειρωτικής Ελλάδας, των νησιών του Αιγαίου, της Κύπρου, της Μέσης Ανατολής και της Κυρηναικής. Ωστόσο, εκτός της ομοιότητας σε επίπεδο χλωρίδας και υποστρώματος, άγνωστο παραμένει μέχρι σήμερα αν αυτή η εντυπωσιακά παρόμοια εικόνα αντανακλάται και στο πανιδικό στοιχείο των συγκεκριμένων περιοχών.

Η ζωική ομάδα που επιλέχθηκε για τη διερεύνηση απάντησης στο παραπάνω πρωτότυπο ερώτημα ήταν τα κολεόπτερα, η μεγαλύτερη τάξη εντόμων και αρθροπόδων γενικότερα από πλευράς αριθμού ειδών στη γη. Ειδικότερα, στην παρούσα διατριβή μελετήθηκαν οι οικογένειες Carabidae και Tenebrionidae, οι οποίες επιλέχθηκαν γιατί είναι από τις κυρίαρχες ομάδες από πλευράς βιοποικιλότητας, αφθονίας και βιομάζας στα μεσογειακού-τύπου οικοσυστήματα.

Ο στόχος της παρούσας διατριβής ήταν η σύγκριση ενός τύπου οικοσυστήματος σε πέντε περιοχές της ανατολικής Μεσογείου μέσω της τάξης των κολεοπτέρων. Οι παράμετροι, που αναλύθηκαν στα πλαίσια αυτής της σύγκρισης ήταν:

- Η δομή της κολεοπτεροπανίδας (οικογένειες Carabidae και Tenebrionidae), σε σχέση με τη βιογεωγραφία των ειδών και το επίπεδο ομοιότητας μεταξύ των υπό μελέτη περιοχών με βάση το κολεοπτεροπανιδικό τους στοιχείο.
- Η φαινολογία των δύο οικογενειών και των ειδών τους και η ερμηνεία των προτύπων και των διαφορών μεταξύ τους σε σχέση με αβιοτικούς παράγοντες.
- Ο πλούτος ειδών των οικογενειών Carabidae και Tenebrionidae στις πέντε περιοχές μελέτης.
- Η ανάλυση των βιοκοινοτήτων των δύο υπό μελέτη οικογενειών και η όσο το δυνατό σε βάθος ανάλυση και ερμηνεία των σχέσεων μεταξύ των ειδών στο χώρο (μεταξύ των περιοχών και μεταξύ των μικροενδιατηματικών τύπων σε κάθε περιοχή) και το χρόνο.

Η μελέτη πραγματοποιήθηκε σε πέντε περιοχές της ανατολικής Μεσογείου, με κοινά χαρακτηριστικά την ομοιότητα και ομοιομορφία της βλάστησης με επικρατή είδη τα *Juniperus phoenicea* και *Pistacia lentiscus*, το κοινό γεωλογικό υπόστρωμα και την ομοιομορφία των τοπογραφικών χαρακτηριστικών (π.χ. υψόμετρο, κλίση). Οι περιοχές αυτές επιλέχθηκαν έτσι, ώστε στο σύνολό τους να «συνοφίζουν» την πλειοψηφία των ιδιομορφιών της παλαιογεωγραφίας της περιοχής της ανατολικής Μεσογείου. Έτσι, στη μελέτη συμπεριλήφθηκαν:

- η Αγία Μαρίνα στην ανατολική Αττική, μία ανέκαθεν ηπειρωτική περιοχή, στο νότιο τμήμα της Βαλκανικής χερσονήσου

- η Μουτσούνα στην ανατολική Νάξο, το μεγαλύτερο νησί των Κυκλάδων στο κέντρο του Αιγαίου με σχετικά παλιά απομόνωση,
- η Ψιλή Άμμος στη ΝΑ Σάμο, το πλησιέστερο νησί στη Μικρά Ασία με πολύ πρόσφατη απομόνωση από τη χερσόνησο της Ανατολίας,
- η Παχειά Άμμος στην ανατολική Κρήτη, το μεγαλύτερο νησί στο Αιγαίο με πολύ παλιά απομόνωση και
- το Κούριο στη νότια Κύπρο, ένα ωκεάνιο νησί, σε αντίθεση με τα προαναφερθέντα τρία (νησιά), στο ανατολικό άκρο της Μεσογείου.

Η μελέτη διήρκεσε δύο έτη (Μάιος 2006-Μάιος 2008) και ως δειγματοληπτική μέθοδος επιλέχθηκε αυτή των παγίδων παρεμβολής (pitfall traps), η πιο ευρέως χρησιμοποιούμενη μέθοδος σε οικολογικές μελέτες που σχετίζονται με κινητικά εδαφόβια αρθρόποδα, σε επίπεδο πανιδικής σύστασης και αφθονίας. Σε κάθε σταθμό τοποθετήθηκαν 20 παγίδες σε απόσταση 10 μέτρων μεταξύ τους σε διάταξη μίας ευθείας κατά το πρώτο έτος και τριών ευθειών κατά το δεύτερο έτος στο κέντρο των διαπλάσεων των γιουνίπερων. Τα δείγματα συλλέγονταν από τις παγίδες κάθε δύο μήνες και καθόλη τη διάρκεια του πειράματος γίνονταν μετρήσεις αβιοτικών παραγόντων (θερμοκρασία αέρα, σχετική υγρασία αέρα, βροχοπτώση). Ο διαχωρισμός των δειγμάτων ανά τάξη και η ταξινομική αναγνώριση των κολεοπτέρων Carabidae και Tenebrionidae σε επίπεδο είδους πραγματοποιήθηκε στο εργαστήριο Αρθροπόδων του Μουσείου Φυσικής Ιστορίας Κρήτης του Πανεπιστημίου Κρήτης, όπου και είναι κατατεθειμένο, εκτός ενός μικρού μέρους, το οποίο έχει κατατεθεί στο Μουσείο Φυσικής Ιστορίας της Σόφιας.

Η συστηματική έρευνα στις περιοχές μελέτης ανέδειξε συνολικά για τα Carabidae 16 γένη και 32 είδη και συνολικά 12 νέες αναφορές για την επιστήμη (10 για τη Σάμο και δύο για τη Νάξο) και για τα Tenebrionidae 20 γένη, 31 είδη και μία νέα αναφορά για τη Νάξο. Η μεγάλη διαφορά στη σύνθεση των βιοκοινοτήτων των δύο οικογενειών στις πέντε περιοχές μελέτης ήταν αναμενόμενη με βάση τις κατανομές των συλληφθέντων ειδών, την εκπροσώπηση των περισσότερων γενών από ένα μόνο είδος και τον υψηλό ενδημισμό των Tenebrionidae στην ευρύτερη περιοχή.

Από βιογεωγραφική σκοπιά, με βάση τους χωροτύπους των συλληφθέντων ειδών, το βαλκανικό χωροτυπικό στοιχείο εμφανίζεται κυρίως στην Αττική και τη Νάξο, λόγω των συνδέσεων της Νάξου με την ηπειρωτική Ελλάδα μέχρι το ανώτερο Πλειστόκαινο και το ανατολικό στοιχείο στη Σάμο, που ήταν ενωμένη με τη σημερινή Μικρά Ασία και κατά τη διάρκεια του Ανώτερου Πλειστόκαινου. Τα υψηλότερα ποσοστά ενδημισμού καταγράφηκαν στην Κρήτη, ως αποτέλεσμα της πολύ παλαιάς απομόνωσης του νησιού από την ηπειρωτική

Ελλάδα στα δυτικά και την Ανατολία στα ανατολικά. Η παρουσία, όμως, του Συρο-παλαιστινιακού και κυρίως του ανατολιακού στοιχείου στην Κύπρο, έχει μεγάλο ενδιαφέρον σε σχέση με την παλαιογεωγραφική ιστορία του νησιού και την πιθανότητα σύνδεσής της με το Λεβάντε ή την Ανατολία, η οποία δεν έχει επιβεβαιωθεί μέχρι σήμερα.

Η μεταβατική φύση των ενδιαιτημάτων μακκίας βλάστησης αποδείχθηκε περιοριστικός για τον πλούτο ειδών των κολεοπτέρων. Στα ενδιαιτήματα αυτά μεταναστεύουν τα *Tenebrionidae* και τα *Carabidae*, όταν οι κλιματικές συνθήκες γίνονται πολύ πιεστικές από τα πιο ξηρά μεσογειακά φρυγανικά μικροενδιαιτήματα. Οι πιο πλούσιες σε είδη περιοχές (*Carabidae*: Κύπρος, *Tenebrionidae*: Κρήτη) ήταν αυτές με τη μικρότερη αντίστοιχα αφθονία, ενώ στις υπόλοιπες περιοχές οι αφθονίες ήταν κατά δύο έως τρεις τάξεις μεγέθους υψηλότερες. Οι διαφορετικές αποκρίσεις μεταξύ των οικογενειών στους αβιοτικούς παράγοντες αποδεικνύουν ότι ο υψηλός πλούτος ειδών δεν συνδέεται με την υψηλή θερμοκρασία, τουλάχιστον για τα *Carabidae* σε όλες τις περιοχές και τα *Tenebrionidae* στην Κρήτη, αν και στο παρελθόν έχει διατυπωθεί αυτή η άποψη και για τις δύο οικογένειες.

Οι πληθυσμοί των *Carabidae* στην Κύπρο και των *Tenebrionidae* στην Κρήτη είναι πιθανότατα υπολειμματικοί, καθώς οι δομικές διαφορές των βιοκοινοτήτων αυτών με τις υπόλοιπες υποδεικνύουν διαφορετικό επίπεδο περιβαλλοντικής πίεσης. Οι πολύ χαμηλές βροχοπτώσεις στην Κύπρο και η πιθανή φυτοχημική απώθηση των *Tenebrionidae* από τα διαφοροποιημένα *Juniperus phoenicea* στην Κρήτη ευθύνονται πιθανότατα για τις εντυπωσιακά χαμηλές αφθονίες τους στους συγκεκριμένους σταθμούς.

Το χρονικό turnover των ειδών κατά τη διάρκεια της μελέτης διέφερε σημαντικά μεταξύ των περιοχών, όντας χαμηλό (*Carabidae*: Κύπρος, Νάξος, Σάμος, *Tenebrionidae*: Νάξος, Σάμος) στις βιοκοινότητες με μονοκυρίαρχα είδη με πολύ υψηλές σχετικές αφθονίες και πολύ απότομες φαινολογίες, αναδεικνύοντας τη σημασία των διαφορών στην κατανομή των σχετικών αφθονιών και τις περιόδους αιχμής στη δραστηριότητα. Η υψηλή χρονική ετερογένεια [υψηλή χρονική β ποικιλότητα (β)] και για τις δύο οικογένειες και κυρίως για τα *Tenebrionidae* στους σταθμούς μελέτης δεν οφείλονταν σε χρονική μεταβλητότητα της σύνθεσης των βιοκοινοτήτων, αλλά στην πολύ καλή προσαρμογή τους στις ταχύτατα μεταβαλλόμενες περιβαλλοντικές μεσογειακές συνθήκες (δραστητική εποχικότητα).

Τα αυστηρά φαινολογικά πρότυπα των *Tenebrionidae*, με περίοδο αιχμής τα τέλη της άνοιξης και τις αρχές του καλοκαιριού σε όλους τους σταθμούς μελέτης, ταυτίζονται με την πρωτογενή παραγωγικότητα και ειδικότερα την περίοδο πτώσης στρωμνής σκληρόφυλλων αειθαλών θάμνων, μεταξύ των οποίων και το *Juniperus phoenicea*, σε μεσογειακού τύπου οικοσυστήματα. Αντίθετα, τα φαινολογικά πρότυπα των *Carabidae* ήταν

πιο αδρά ή ακόμα και μη στατιστικά σημαντικά (Νάξος), ενώ οι φαινολογίες των Carabidae στην Κρήτη και την Κύπρο ήταν στατιστικά διαφορετικές από τις αντίστοιχες στους τρεις υπόλοιπους σταθμούς.

Οι υπό μελέτη βιοκοινότητες αποδείχθηκαν τυχαία δομημένες, με εξαίρεση αυτές των Carabidae στην Αττική και των Tenebrionidae στην Κύπρο, οι οποίες εμφάνισαν πρότυπο διαχωρισμού (segregation) και οριακά τη βιοκοινότητα των Carabidae στη Νάξο, η οποία εμφάνισε πρότυπο συνάθροισης (aggregation). Ο μη τυχαίος καταμερισμός πόρων στο εσωτερικό των δύο πρώτων βιοκοινοτήτων φάνηκε από τον ελαφρύ χρονικό διαχωρισμό των περιόδων αιχμής της δραστηριότητας των τεσσάρων και τριών κυρίαρχων ειδών τους αντίστοιχα και την ισότιμη διάταξη σωματικών μεγεθών των ειδών τους. Ειδικά η μικροενδιαιτηματική διαφοροποίηση μεταξύ των τεσσάρων κυρίαρχων ειδών Carabidae στην Αττική υποδεικνύει την παρουσία ανταγωνισμού, στοιχείο αναμενόμενο για μία ηπειρωτική περιοχή, και ειδικότερα «διαχεόμενου ανταγωνισμού» (diffuse competition), λόγω του ενδιάμεσου πλούτου ειδών. Το αντίστοιχο δεν επιβεβαιώθηκε ή απορρίφθηκε για τα Tenebrionidae στην Κύπρο, αν και κάτι τέτοιο είναι εξαιρετικά σπάνιο σε σαπροφάγους οργανισμούς. Οι διαφορετικές στρατηγικές μεταξύ των μεγάλων και μικρών σε μέγεθος ειδών Carabidae στην Αττική φάνηκαν από την πολύ μεγάλη κλίση στη συσχέτιση αφθονίας-βιομάζας (AWR) και τη στατιστική σημαντικότητα της εξίσωσης $Aφθονία = a(Βιομάζα)^b$, που προέκυψε μόνο για τη συγκεκριμένη βιοκοινότητα.

Οι αναλύσεις με μοντέλα βασισμένα στην αφθονία κατέληξαν σε μία πλουραλιστική ερμηνεία των αφθονιών των πληθυσμών κολεοπτέρων. Οι διαειδικές σχέσεις των ειδών ή/και οι αποκρίσεις τους στις μεταβαλλόμενες περιβαλλοντικές συνθήκες καθορίζονται από στοχαστικές και ντετερμινιστικές διαδικασίες, οι οποίες αλληλεπιδρούν στη διαμόρφωση των συναθροίσεων των βιοκοινοτήτων Carabidae και Tenebrionidae. Τα ντετερμινιστικά πρότυπα οργάνωσης καθορίζονται κατά κύριο λόγο από τη χρονική και χωρική διαφοροποίηση των ειδών της κάθε βιοκοινότητας, ενώ τα στοχαστικά πρότυπα κυρίως από την κατανομή των σχετικών αφθονιών των συμπαρόντων ειδών.

Οι τροποποιημένες καμπύλες Lorenz (συσχέτιση προσθετικής αφθονίας και προσθετικού σωματικού μεγέθους) ήταν κοίλες για τα Carabidae στην Κρήτη και την Κύπρο υποδηλώνοντας την κυριαρχία των μικρών σε μέγεθος ειδών, σε αντίθεση με τις βιοκοινότητες Carabidae στους υπόλοιπους τρεις σταθμούς (κυρτές καμπύλες). Το πρότυπο των σταθμών Κρήτης και την Κύπρου είναι αντίστοιχο με αυτό σε περιπτώσεις αυξημένου επιπέδου διαταραχής και υποβάθμισης, όπως σε ζωικές βιοκοινότητες σε αστικά κέντρα και αυτή είναι η πρώτη φορά που προκύπτει το πρότυπο αυτό σε φυσικά οικοσυστήματα. Το

αντίθετο προέκυψε για τα Tenebrionidae (κυρτές καμπύλες για τις βιοκοινότητες στην Κρήτη και την Κύπρο). Δεδομένου ότι τα πιο άφθονα είδη Tenebrionidae σε φυσικά οικοσυστήματα είναι, με μεγάλη διαφορά, τα μικρού μεγέθους r-επιλεγόμενα είδη, πρόκειται για την ίδια απόκριση με το αντίστροφο πρότυπο. Η πολύ μικρή αφθονία των Tenebrionidae στην Κρήτη και των Carabidae στην Κύπρο, η σχετικά μικρή αφθονία των Carabidae στην Κρήτη και το πρότυπο διαχωρισμού των συναθροίσεων των Tenebrionidae (πιθανό πρότυπο ανταγωνισμού) στην Κύπρο αποτελούν ισχυρές ενδείξεις ότι η περιβαλλοντική πίεση στους συγκεκριμένους σταθμούς είναι πιθανώς συγκριτικά υψηλότερη.

Η σύνθεση των βιοκοινοτήτων αποτελεί αποτέλεσμα καθαρά ιστορικών διαδικασιών, όσον αφορά τη διασπορά των ειδών και τα πολύπλοκα παλαιογεωγραφικά γεγονότα στο χώρο της ανατολικής Μεσογείου. Χαρακτηριστικό αποτέλεσμα της ιστορικής επίδρασης είναι τα αρκετά υπολειμματικά είδη Carabidae που συνελήφθησαν στη συγκεκριμένη μελέτη, τα οποία πιθανότατα υπόκεινται στο φαινόμενο του «κύκλου των τάξεων» (taxon pulse), διανύοντας μία περίοδο «συστολής» της κατανομής τους στο χώρο της ανατολικής Μεσογείου. Ωστόσο, απόδειξη της επίδρασης του διαφορετικού επιπέδου περιβαλλοντικής πίεσης και της τοπικής προσαρμογής των συμπαρόντων ειδών αποτελεί η χρονική ετερογένεια της ποικιλότητας, η στατιστικά διαφορετική απόκριση συγγενικών ειδών ή ακόμα και του ίδιου είδους (μόνο για τα Carabidae) στους παρόμοιους αβιοτικούς παράγοντες των περιοχών μελέτης και η δομική διαφοροποίηση των βιοκοινοτήτων στην Κρήτη και την Κύπρο, που δεν στηρίζεται με βάση την (παλαιο)γεωγραφία τους. Το ίδιο ισχύει και για την κατανομή σωματικών μεγεθών των ειδών σε σχέση με την κατανομή των αφθονιών τους στις βιοκοινότητες. Συνεπώς, η δυναμική των σχέσεων στο εσωτερικό τοπικών συναθροίσεων σε σχέση με τη μεταβλητότητα των περιβαλλοντικών μεσογειακών συνθηκών, τα διαθέσιμα μικροενδιαίτηματα και το επίπεδο περιβαλλοντικής πίεσης αποτελούν ρυθμιστικούς παράγοντες της δομής των υπό μελέτη βιοκοινοτήτων.

ΑΓΓΛΙΚΗ ΠΕΡΙΛΗΨΗ – ENGLISH SUMMARY

The similarity between areas with dominant maquis vegetation in limestone substrate in eastern Mediterranean is remarkable. Thus, it is almost impossible to detect any difference between areas in continental Greece, islands of the Aegean, Cyprus, Middle East and Cyrenaika. Nevertheless, it still remains unknown if this identical picture is reflected to the faunal element of these areas.

Seeking an answer to the above question, the study group chosen was Coleoptera, the largest Order of insects and arthropods on Earth. Specifically, the families Carabidae and Tenebrionidae were studied, due to their dominance in Mediterranean-type ecosystems on the basis of biodiversity, abundance and biomass.

The aim of the study was to compare a specific ecosystem type in five areas of eastern Mediterranean through the Order of Coleoptera. The parameters of comparison which were analyzed were:

- The structure of the coleopteran fauna (families Carabidae and Tenebrionidae) in relation to the biogeography of species and the level of similarity of the study areas in relation to their faunal element.
- The phenology of the two families and their species and the exploration of the patterns and the differences between them in relation to measured abiotic factors.
- The species richness of the families Carabidae and Tenebrionidae in the five study areas.
- The analysis of the community ecology of the two study groups and their species in space (between areas and microhabitat types in each area) and in time.

The study was made in five areas in eastern Mediterranean, which had in common the similarity and uniformity of vegetation, *Juniperus phoenicea* and *Pistacia lentiscus* being the dominant plant species, the same geological substrate (limestone), and topographic characteristics (e.g. altitude, slope). The areas were chosen so as to include the majority of the particularities of the palaeogeographic history of eastern Mediterranean. The study areas were:

- Agia Marina in eastern Attiki, which was always a continental area in the south part of the Balkan peninsula,
- Moutsouna in eastern Naxos, the largest island of the Cyclades in the central of Aegean archipelago with relatively old isolation,
- Psili Ammos in SE Samos, the closest island to Asia Minor which was recently separated from the Anatolian peninsula,

- Pacheia Ammos in eastern Crete, the largest island in the Aegean with very old isolation,
- Kourio in south Cyprus, an oceanic island, in contrast with the aforementioned three (islands), at the eastern edge of the Mediterranean.

The study lasted two years (May 2006-May 2008) and the pitfall trap method was used, the most commonly used method in ecological studies concerning arthropod diversity and abundance. Twenty pitfall traps were set in each study site with a 10m inter-trap distance in an arrangement of one single transect during the first year and three separate transects during the second sampling year, at a minimum distance of 50m between two of the three transects. The traps were placed in the centre of the maquis formations. Samples were collected bimonthly and abiotic measurements were made during the whole study (air temperature, air relative humidity, precipitation). The taxonomic separation of the samples per order and the identification of Carabidae and Tenebrionidae on species-level were made in the Arthropoda lab of the Natural History Museum of Crete, where most of the material is deposited. A small part is deposited to the Natural History Museum of Sofia in Bulgaria.

In total, 16 genera and 32 species of Carabidae were identified (12 new records for science; 10 for Samos, two for Naxos), as well as 20 genera and 31 species of Tenebrionidae (one new record for Naxos). The great level of difference in the taxonomic synthesis of the five communities for both families was expected, in relation to the distribution of the captured species, the representation of most genera by a single species and the high level of endemism of Tenebrionidae in the eastern Mediterranean.

On a biogeographic view, based on the chorotypes of the species, the Balkan element is mainly present in Attiki and Naxos, due to the connections of Naxos with continental Greece until late Pleistocene. The Anatolian element is mainly present in Samos, which was a part of the Anatolian peninsula during the late Pleistocene. The high percentages of endemism recorded in Crete were a result of the old isolation of the island from continental Greece to the west and Anatolia to the east. However, the presence of the Syro-Palaestinian and the Anatolian element in Cyprus is of great interest in relation to the palaeogeographic history of the island and the possibility of connections with the Levant or Anatolia, which have not been affirmed till today.

The transitional nature of the maquis habitats proved limitative for the species richness of Coleoptera. Tenebrionidae and Carabidae immigrate from more xeric phryganic habitats to these habitats, when the climatic conditions become disturbing. The

highest species richness was recorded in areas where abundance was the lowest (Carabidae: Cyprus, Tenebrionidae: Crete). The different responses of the two families to the abiotic factors prove that high species richness is not correlated to high air temperature, at least for Carabidae in all sites and Tenebrionidae in Crete, although it has been reported for both families.

The populations of Carabidae in Cyprus and Tenebrionidae in Crete are probably relict, because the structural differences compared to the rest indicate a different level of environmental pressure. The low precipitation in Cyprus and the phytochemical inhibition of Tenebrionidae from the differentiated *Juniperus phoenicea* in Crete are probably the main reasons of the impressively low abundance of Tenebrionidae in the aforementioned study sites.

The temporal turnover of species during the study varied between the study sites. It was low in the communities with a single dominant species with very high abundance and sharp phenology (Carabidae: Cyprus, Naxos, Samos; Tenebrionidae: Naxos, Samos), thus, highlighting the importance of relative abundance and periods of peak activity. The high temporal heterogeneity [high temporal β diversity (β)] of both families and especially Tenebrionidae was not due to temporal variability in species composition, but the result of a well established community adapted to temporally changing Mediterranean conditions (drastic seasonality).

The sharp phenological patterns of Tenebrionidae in all study sites, with periods of peak abundance during late spring and early summer, are coincide with the primary productivity and specifically the period of litter fall of sclerophylle evergreen shrubs, such as *Juniperus phoenicea*, in Mediterranean-type ecosystems. On the contrary, phenological patterns of Carabidae were vaguer or even statistically not significant (Naxos), while the phenologies of Carabidae in Crete and Cyprus were statistically different from the respective phenologies in the other three sites.

The communities of the two families proved to have a random structure, except those of Carabidae in Attiki and Tenebrionidae in Cyprus (segregated pattern) and the community of Carabidae in Naxos (weak aggregated pattern). Non-random resource partition within the first two communities was proved by the constant body size ratio of the co-dominant species (four and three respectively) and the slight temporal differentiation of their phenologies. The microhabitat differentiation of the four dominant species of Carabidae in Attiki indicates the presence of competition, which is expected in a continental area, and specifically “diffuse competition”, due to the

intermediate species richness. The latter was not found for Tenebrionidae in Cyprus, and is very rare for saprophagus animals. The different strategies between large and small sized species Carabidae in Attiki was evident from the high slope in the Abundance-Weight Relation (AWR) and the statistical significance of the equation $Abundance = a(Biomass)^b$, which was found only for the specific community.

The analyses with models based on abundance led to a pluralistic explanation of the abundances of Coleoptera. The interspecific relations or/and the responses of species to the changing environmental conditions are regulated by stochastic and deterministic processes, which interact to determine community assembly of Carabidae and Tenebrionidae. The deterministic patterns mainly depend on the spatial and temporal differentiation of the species of each community, while the stochastic patterns mainly depend on the distribution of their relative abundance.

The modified Lorenz curves (plot of cumulative abundance and cumulative body size) were concave for Carabidae in Crete and Cyprus, indicating the dominance of the smaller species, in contrast with the communities of Carabidae in the other three sites (convex curves). The pattern of the curves for the sites in Crete and Cyprus is similar to that in areas with high level of disturbance and degradation, such as communities in urban areas. This is the first case of such a revealed pattern in a natural ecosystem. On the contrary, the pattern for Tenebrionidae was convex curves for the communities in Crete and Cyprus. Though, it is probably the same response, because the most abundant Tenebrionidae species in natural ecosystems are the r-selected. The low abundance of Tenebrionidae in Crete and Carabidae in Cyprus, the relatively low abundance of Carabidae in Crete and the segregated pattern of the assemblies of Tenebrionidae (possible competition) in Cyprus are strong indications of a differential environmental pressure in these two sites, and probably higher compared to the other three study areas.

The synthesis of the communities is a result of historical procedures, with regard to the dispersal of species and the complex palaeogeographic events in the eastern Mediterranean. Specifically, many of the captured Carabidae species are relict and probably are subject to the taxon pulse, and undergo a period of “contraction” of their distribution in the eastern Mediterranean region. Nevertheless, the temporal heterogeneity of biodiversity, the statistically different response of congeneric or even the same species to similar abiotic measurements and the structural differentiation of the communities in Crete and Cyprus are proof of the different level of environmental pressure and the adaptation to local conditions. The same goes for the distribution of

body size of the species in relation to the respective distribution of their abundances in the communities. Consequently, the dynamics of the relation within local assemblages in relation to the variability of environmental conditions in the eastern Mediterranean, the available microhabitats and the level of environmental pressure are controlling factors of the structure of the communities.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Abi Saleh, B., Barbéro, M., Nahal, I. & P. Quézel, 1976. Les séries forestières de végétation au Liban. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 123: 541-560.
- Adams, R.P., 2004. *Junipers of the World: the genus Juniperus*. Victoria: Trafford. 275pp.
- Adams, R.P., Barrero, A. F. & A. Lara, 1996. Comparisons of the leaf essential oils of *Juniperus phoenicea*, *J. phoenicea* subsp. *eu-mediterranea* Lebr. & Thiv. and *J. phoenicea* var. *turbinata* (Guss.) Parl. *J. Essent. Oil Res.*, 8: 367-371.
- Adis, J., 1979. Problems of interpreting arthropod sampling with pitfall traps. *Zool. Anz. Jena*, 202(3/4): 177-184.
- Aguiar, M.R. & O.E. Sala, 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends Ecol. Evol.*, 14: 1-5.
- Ahearn, G., 1971. Ecological factors affecting population sampling of desert Tenebrionid beetles. *Am. Midl. Nat.*, 86: 385-406.
- Alaruikka, D., Kotze, D.J., Matveinen K. & J. Niemelä, 2002. Carabid beetle and spider assemblages along a forested urban-rural gradient in southern Finland. *Journal of Insect Conservation*, 6: 195-206.
- Aldezabal, A. & I. Garin, 2000. Browsing preference of feral goats (*Capra hircus* L.) in a Mediterranean mountain scrubland. *J. Arid Environ.*, 44: 133-142.
- Aldryhim, Y.N., Mills III, C. & A.S. Aldawood, 1992. Ecological distribution and seasonality of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) in the central region of Saudi Arabia. *J. Arid Environ.*, 23: 415-422.
- Alicata, P., Arcidiacono, R., Caruso, D. & I. Marcellino, 1973. Distribuzione dei microartropodi del suolo della lecceta di Castelporziano (Roma). *Boll. Accad. Gioen. Sc. Nat. Catania*, 11: 3-11.
- Aliquò, V., Rastelli, M., Rastelli, S. & F. Soldati, 2006. Coleotteri Tenebrionidi d'Italia (*Darkling Beetles of Italy*). CD-ROM.
- Allsopp, P.G., 1980. The biology of false wire worms and their adults (soil inhabiting Tenebrionidae) (Coleoptera): a review. *B. Entomol.Res.*, 70: 343-379.
- Amanatidis, G.T., Paliatsos, A.G., Repapis, C.C. & J.G. Barttzis, 1993. Decreasing precipitation trend in the Marathon area, Greece. *Int. J. Climatol.*, 13: 191-201.
- Anastasakis, G.C. & M. Dermitzakis, 1990. Post-Middle-Miocene paleogeographic evolution of the Central Aegean Sea and detailed Quaternary reconstruction of the region. Its possible influence on the distribution of the Quaternary mammals of the Cyclades islands. *Neues Jahrb. Geol. P-M*, 1: 1-16.
- Andersen, A. & R. Eltun, 2000. Long-term developments in the carabid and staphylinid (Col., Carabidae and Staphylinidae) fauna during conversion from conventional to biological farming. *J. Appl. Ent.*, 124: 51-56.
- Andersen, J., 2008. What is the origin of the carabid beetle fauna of dry, anthropogenic habitats in western Europe? *J. Biogeogr.*, 27(4): 795-806.

- Andersen, T., Ligaard, S., Pedersen, T. & G.E.E. Söli, 1990. Pitfall catches of Carabidae and Staphylinidae (Coleoptera) in a temporarily protected forest area on the Eidanger peninsula, Telemark, SE Norway. *Fauna Norv. ser. B*, 37: 13-22.
- Angelier, J., 1979. Néotectonique de l' Arc Egeen. Thèse d' Etat des Sciences, Nat. Paris 6. 418pp.
- Antvogel, H. & A. Bonn, 2001. Environmental parameters and microspatial distribution of insects: a case study of carabids in an alluvial forest. *Ecography*, 24: 470-482.
- Apfelbeck, V., 1904. *Die Käferfauna der Balkanhalbinsel mit Berücksichtigung Klein-Asiens und der Insel Kreta. Erster Band: Familienreihe Caraboidea*. Berlin: R. Friedländer und Sohn, IX + 422pp.
- Ardoin, P., 1976. Tenebrionidae recoltés par Monsieur M. Cerruti dans diverses îles grecques (Coleoptera). *Fragments entomologica*, 12(1): 69-79.
- Arianoutsou, M., 1989. Timing of litter production in a maquis ecosystem of North-Eastern Greece. *Acta Oecol.-Oec. Plant.*, 10: 1-8.
- Arianoutsou, M. & C. Radea, 2000. Litter production and decomposition in *Pinus halepensis* forests. In: *Ecology, Biogeography and Management of Pinus halepensis and P. brutia Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin* (Eds. G. Ne'eman & L. Trabaud): 183-190. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Arndt, E., 1989. Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Gattung *Carabus* Linné (Coleoptera: Carabidae). *Beitr. Ent.*, 39: 63-103.
- Arneberg, P. & J. Andersen, 2003. The energetic equivalence rule rejected because of a potentially common sampling error: evidence from carabid beetles. *Oikos*, 101: 367-375.
- Arrington, D.A., Winemiller, K.O. & C.A. Layman, 2005. Community assembly at the patch scale in a species rich tropical river. *Oecologia*, 144: 157-167.
- Austin, K., Small, E., Lemaire, J.-M., Jeanne, C., Makris, C. & G. Georghiou, 2008. A revised catalogue of the Carabidae (Coleoptera) of Cyprus. *Annales du Museum d'histoire Naturelle de Nice*, XXII (Supplément): 1-199.
- Avgın, S., 2006. Habitat selection and diversity of ground beetles (Carabidae) on Ahir Mountain (K.Maraş, Turkey), in Mediterranean region. *Mun. Ent. Zool.*, 1(2): 257-266.
- Ayal K. & O. Merkl, 1994. Spatial and temporal distribution of tenebrionid beetles (Coleoptera) in the Negev Highlands, Israel. *J. arid Environ.*, 27: 347-361.
- Aydin, G. & C. Kazak, 2007. Çukurova Deltası (Adana) biyotoplarında böceklerin farklı insan aktivitelerine biyolojik gösterge olarak kullanılma olanakları. *Türk. Entomol. Derg.*, 31(2): 111-128.
- Baars, M.A., 1979. Catches in pitfall traps in relation to mean densities of Carabid beetles. *Oecologia*, 41: 25-46.
- Baehr, M., 1985. Die Laufkäfer des Karpathos-Archipels in der Südostägäis (Coleoptera, Carabidae). *Nachrbl. Bayer. Ent.*, 34(3): 90-97.

- Bagnouls, F. & H. Gaussen, 1957. Les climats biologiques et leurs classifications. *Ann. Géogr.*, 355: 193-220.
- Baker, S.C. & L.A. Barmuta, 2006. Evaluating spatial autocorrelation and depletion in pitfall-trap studies of environmental gradients. *J. Insect Conserv.*, 10: 269-276.
- Barber, H.S., 1931. Traps for cave inhabiting insects. *J. Elisba Mitch. Sci. S.*, 46: 259-266.
- Barbéro, M. & P. Quézel, 1975. Les forêts de Sapin sur le pourtour méditerranéen. *An. Inst. Bot. Cavanilles*, 32: 1245-1289.
- Barbosa, O. & P.A. Marquet, 2002. Effects of forest fragmentation on the beetle assemblage at the relict forest of Fray Jorge, Chile. *Oecologia*, 132: 296-306.
- Barros, C.S., Crouzeilles, R. & F.A.S. Fernandez, 2008. Reproduction of the opossums *Micoureus paraguayanus* and *Philander frenata* in a fragmented Atlantic Forest landscape in Brazil: Is seasonal reproduction an general rule for Neotropical marsupials? *Mamm. Biol.*, 73: 463-467.
- Batschelet, E., 1981. *Circular statistics in biology*. Academic Press, London. 372pp.
- Battoni, S. & T. Vereschagina, 1984. Materiali per una revisione dei *Calathus* Bonelli del gruppo *fuscipes* (Coleoptera, Carabidae). *G. Ital. Ent.*, 2: 129-162.
- Becker, J., Lourens, L.J., Hilgen, F.J., Laan, van der E., Kouwenhoven, T.J. & G.-J. Reichart 2005. Late Pliocene climate variability on Milankovitch to millennial time scales: A high-resolution study of MIS100 from the Mediterranean. *Palaeogeogr. Palaeoecol.*, 228: 338-360.
- Bell, G. 2001. Neutral macroecology. *Science*, 293: 2413-2418.
- Bell, G., 2005. The co-distribution of species in relation to the neutral theory of community ecology. *Ecology*, 86: 1757-1770.
- Belovsky, G.E. & J.B. Slade, 2000. Insect herbivory accelerates nutrient cycling and increases plant production. *PNAS*, 97: 14412-14417.
- Bensettiti F., Boulet V., Chavaudret-laborie C. & J. Deniaud, 2005. “Cahiers d’habitats” Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d’intérêt communautaire. Tome 4 – Habitats agropastoraux. MEDD/MAAPAR/MNHN. Éd. La Documentation française, Paris, 2 volumes + CD.
- Bertrandi, F. & T.Z. Brandmayr, 1991. Osservazioni sulla dieta e cenni sulla bionomia del genere *Harpalus* Latreille (Coleoptera, Carabidae). *Ber. nat-med. Verein Innsbruck*, 78: 145-155.
- Bintanja, R., Van de Wal R.S.W. & J. Oerlemans, 2002. Global ice volume variations through the last glacial cycle simulated by a 3-D ice-dynamical model. *Quatern. Int.*, 95-96: 11-23.
- Blackburn, T.M. & K.J. Gaston, 1997. A critical assessment of the form of the interspecific relationship between abundance and body size in animals. *J. Anim. Ecol.*, 66: 233-249.
- Blake, S., Foster, G.N., Eyre, M.D. & M.L. Luff, 1994. Effects of habitat type and grassland management practices on the body size distribution of carabid beetles. *Pedobiologia*, 38: 502-512.

- Blondel, J. & J. Aronson, 1999. *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, Oxford. 328pp.
- Boscaini A., Franceschini A. & B. Maiolini, 2000. River ecotones: carabid beetles as a tool for quality assessment. *Hydrobiologia*, 422/423: 173-181.
- Botes, A., McGeoch, M.A. & S.L. Chown, 2007. Ground-dwelling beetle assemblages in the northern Cape Floristic Region: Patterns, correlates and implications. *Austral Ecol.*, 32: 210-224.
- Both, C., Kaefer, Í.L., Santos, T.G. & S.T.Z. Cechin, 2008. An austral anuran assemblage in the Neotropics: seasonal occurrence correlated with photoperiod. *J.Nat. Hist.*, 42 (3-4): 205-222.
- Bouchard, P., Lawrence, J.F., Davies, A.E. & A.F. Newton, 2005. Synoptic classification of the world Tenebrionidae (Insecta: Coleoptera) with a review of family-group names. *Ann. Zool. (Warszawa)*, 55(4): 499-530.
- Bouget, C., 2005. Short-term effect of windthrow disturbance on ground beetle communities: gap and gap size effects. *European Carabidology 2003. Proceedings of the 11th European Carabidologists' Meeting, Århus July 2003* (Eds. G.L. Lövei & S. Tøft): 25-40. Danish Institute of Agricultural Sciences.
- Boulos, L., 1995. *Flora of Egypt checklist*. Al Hadara Pubi, Cairo. 287pp.
- Boulton, S.J., Robertson, A.H.F. & U.C. Ünlügenç, 2006. Tectonic and sedimentary evolution of the Cenozoic Hatay Graben, Southern Turkey: a two-phase model for graben formation. In: *Tectonic development of the Eastern Mediterranean region* (Eds. A.H.F. Robertson & D. Mountrakis): 613-634. Geological Society, London, Special Publications.
- Bousquet, Y., Smetana, A. & D.R. Maddison, 1984. *Trechus quadristriatus*, a palearctic species introduced into North America (Coleoptera: Carabidae). *Can. Entomol.*, 116: 215-220.
- Brandmayr, T.Z., 1990. Spermophagous (seed eating) ground beetles: First comparison of the diet and ecology of the Harpaline genera *Harpalus* and *Ophonus* (Col., Carabidae). In: *The Role of Ground Beetles in Ecological and Environmental Studies* (Ed. N.E. Stork): 307-316. Intercept, Andover, Hampshire, UK.
- Brandmayr, P. & I. Brandmayr-Zetto, 1974. Sulle cure parentali e su altri aspetti della biologia di *Carterus (Sabienius) calydonius* Rossi, con alcune considerazioni sui fenomeni di cura della prole sino ad oggi riscontrati in carabidi (Coleoptera, Carabidae). *Redia*, 55: 143-175.
- Brandmayr, P. & I. Brandmayr-Zetto, 1986. Phenology of ground beetles and its ecological significance in some of the main habitat types of southern Europe. In: *Carabid Beetles* (Eds. P.J. den Boer, H.U. Thiele & F. Weber): 195-220. Gustav-Fisher, Stuttgart, New York.
- Brandmayr, P., Lövei, G.L., Zetto-Brandmayr, T., Casale, A. & A. Vigna Taglianti, 2000. *Natural history and applied ecology of carabid beetles*. Pensoft, Sofia. 318pp.
- Brandmayr, P., Zetto, T. & R. Pizzolotto, 2005. I Coleotteri Carabidi per la valutazione ambientale e la conservazione della biodiversità. Manuale operativo. APAT - Agenzia

- nazionale per la protezione dell'ambiente e per i servizi tecnici, Roma. Manuali e linee guida, 34.
- Braschler, B., Zschokke, S., Dolt, C., Heinrich Thommen, G., Oggier, P. & B. Baur, 2004. Grain-dependent relationships between plant productivity and invertebrate species richness and biomass in calcareous grasslands. *Basic Appl. Ecol.*, 5: 15-24.
- Breymeyer, A., 1966. Relations between wandering spiders and other epigeic predatory Arthropoda. *Ecologia Polska A*, 14: 27-71.
- Briggs, J.B., 1961. A comparison of pitfall trapping and soil sampling in assessing populations of two species of ground beetles (Col.: Carabidae). *Rep. E. Malling Res. Sta.*, 1961: 108-112.
- Bröndle, M., Durka, W. & M. Altmöös, 2000. Diversity of surface dwelling beetle assemblages in open-cast lignite mines in Central Germany. *Biodivers. Conserv.*, 9: 1297-1311.
- Brose, U., Martinez, N.D. & R.J. Williams, 2003. Estimating species richness: sensitivity to sample coverage and insensitivity to spatial patterns. *Ecology*, 84: 2364-2377.
- Brown, J.H. & M.V. Lomolino, 1998. *Biogeography*. 2nd edition, Sinauer, Sunderland USA. 692pp.
- Brown, W.L. & E.O. Wilson, 1956. Character displacement. *Syst. Zool.*, 5: 49-64.
- Brown, J.H., Gillooly, J.H., Allen, A.P., Savage, V.M. & G.B. West, 2004. Towards a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85: 1771-1789.
- Buchar, J., 1983. *Zoogeografie*. Státní pedagogické nakladatelství, Prague. 199pp.
- Bujalance, J.L., Cárdenas, A.M. & C. Bach, 1987. The relationship between local and regional diversity. *Ecology*, 78: 70-80.
- Burnham, K.P. & W.S. Overton, 1978. Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals. *Biometrika*, 65: 623-633.
- Burnham, K.P. & W.S. Overton, 1979. Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. *Ecology*, 60: 927-936.
- Burnham K.P. & D.R. Anderson, 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. 2nd edition. New York: Springer-Verlag. 488pp.
- Butler, P.M., 1949. Observations on the biology of *Palorus ratzeburgi* Wissman, with comparative notes on Tenebrionidae in general (Coleoptera). *T. Roy. Ent. Soc. London*, 100: 249-73.
- Calaciura, B. & O. Spinelli, 2008. Management of Natura 2000 habitats. 5210 Arborescent matorral with *Juniperus* spp. European Commission.
- Calkins, C.O. & V.M. Kirk, 1973. Distribution and movement of adult false wireworms in a wheat field. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 66: 527-532.

- Calkins, C.O. & V.M. Kirk, 1975. Distribution of false wireworms (Coleoptera: Tenebrionidae) in relation to soil texture. *Environ. Entomol.*, 4: 373-374.
- Canard, A., 1981. Utilisation comparée de quelques méthodes d'échantillonnage pour l'étude de la distribution des araignées en landes. *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat.*, 88: 84-94.
- Cárdenas, A.M. & J.M. Hidalgo, 2006. Application of the mean individual biomass (MIB) of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) to assess the recovery process of the Guadiamar Green Corridor (southern Iberian Peninsula). *Biodivers. Conserv.*, 16: 4131-4146.
- Carpaneto, G.M. & S. Fattorini, 2001. Spatial and seasonal organisation of a darkling beetle (Coleoptera, Tenebrionidae) community inhabiting a Mediterranean coastal dune system. *Ital. J. Zool.*, 68: 207-214.
- Cartagena, M.C. & E. Galante, 2001. Ecología de *Tentyria laevis* Solier, 1835 y *T. peiroleri* Solier, 1835 (Coleoptera, Tenebrionidae, Tentyriini). *Sessió Conjuncta d'Entomologia ICHN-SCL*, 11: 25-34.
- Cartagena, M.C. & E. Galante, 2002. Loss of Iberian island tenebrionid beetles and conservation management recommendations. *J. Insect Conserv.*, 6: 73-81.
- Casale, A., 1988. Revisione degli Sphodrini (Coleoptera, Carabidae, Sphodrini). *Monogr. Mus. Reg. Sci. Nat.*, 5: 1-1024.
- Casale, A. & A. Vigna Taglianti, 1999. Caraboid beetles (excl. Cicindelidae) of Anatolia, and their biogeographical significance (Coleoptera, Caraboidea). *Biogeographia*, 20: 227-406.
- Casale, A., Sturani, M. & A. Vigna Taglianti, 1982. Coleoptera, Carabidae. I. Introduzione, Paussinae, Carabinae. *Fauna d'Italia*, 18: 1-499.
- Castro-Díez, P., Villar Salvador, P., Pérez Rontomé, C., Maestro Martínez, M., & G. Montserrat Martí, 1998. Leaf morphology, leaf chemical composition and stem xylem characteristics in two *Pistacia* (Anacardiaceae) species along a climatic gradient. *Flora*, 193: 195-202.
- Cepeda-Pizarro, J., Pizarro-Araya, J. & H. Vásquez, 2005. Variación en la abundancia de Artropoda en un transecto latitudinal del desierto costero transicional de Chile, con énfasis en los tenebriónidos epígeos. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 78: 651-663.
- Chao, A., 1984. Non-parametric estimation of the number of classes in a population. *Scand. J. Stat.*, 11: 265-270.
- Chao, A., 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics*, 43: 783-791.
- Chao, A., Hwang, W.-H., Chen, Y.-C. & C.-Y. Kuo, 2000. Estimating the number of shared species in two communities. *Stat. Sinica*, 10: 227-246.
- Chatzimanolis, S., Engel, M.S. & A. Trichas, 2002. Taxonomic changes for Aegean species of the Mediterranean darkling beetle genus *Dendarus* (Coleoptera: Tenebrionidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 75: 259-267.

- Chatzimanolis, S., Trichas, A., Giokas, S. & M. Mylonas, 2003. Phylogenetic analysis and biogeography of Aegean taxa of the genus *Dendarus* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Insect Syst. Evol.*, 34: 295-312.
- Chazdon, R.L., Colwell, R.K., Denslow, J.S. & M.R. Guariguata, 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of NE Costa Rica. Pp. 285-309 In: *Forest biodiversity research, monitoring and modeling: Conceptual background and Old World case studies* (Eds. F. Dallmeier & J.A. Comiskey): 285-309. Parthenon Publishing, Paris.
- Chen, Z.Z. & H.R. Willson, 1996. Species composition and seasonal distribution of carabids (Coleoptera: Carabidae) in an Ohio soybean field. *J. Kansas Entomol. Soc.*, 69: 310-316.
- Chikatunov, V., Lillig, M., Pavlíček, T., Blaustein, L. & E. Nevo, 1997. Biodiversity of insects at a microsite, 'Evolution Canyon', Nahal Oren, Mt. Carmel, Israel. Coleoptera: Tenebrionidae. *J. Arid Environ.*, 37: 367-377.
- Chikatunov, V., Pavlíček & E. Nevo, 1999. *Coleoptera of "Evolution Canyon", Lower Nabal Oren, Mount Carmel, Israel*. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow. 174pp.
- Chown, S.L. & S.L. Nicolson, 2004. *Insect Physiological Ecology. Mechanisms and Patterns*. Oxford University Press, Oxford. 243pp.
- Chown, S.L., Gremmen, N.J.M. & K.J. Gaston, 1998. Ecological biogeography of southern ocean islands: species–area relationships, human impacts, and conservation. *Am. Nat.*, 152: 562-575.
- Clarke, K.R., 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.*, 18: 117-143.
- Clarke, K.R. & R.H. Green, 1988. Statistical design and analysis for a 'biological effects' study. *Mar. Ecol. - Prog. Ser.*, 46: 213-226.
- Clarke K.R. & R.M. Warwick, 2001. *Change in Marine Communities: an Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. 2nd Edition. PRIMER-E Ltd. Plymouth, UK.
- Clarke, K.R. & R.N. Gorley, 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth.
- Clements, F.E., 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. *Publication of the Carnegie Institute, Washington*, 242: 1-512.
- Clench, H., 1979. How to make regional lists of butterflies: Some thoughts. *J. Lepid. Soc.*, 33: 216-231.
- Cloudsley-Thompson, J.L., 1964. On the function of the subelytral cavity in desert Tenebrionidae (Col.). *Entomologist's Monthly Magazine*, 100: 148–151.
- Cloudsley-Thompson, J.L., 1975. Adaptations of arthropoda to arid environments. *Annu. Rev. Entomol.*, 20: 261-283.
- Cloudsley-Thompson, J.L., 2001. Thermal and water relations of desert beetles. *Naturwissenschaften*, 88: 447-460.

- Clube, T.M.M. & A.H.F. Robertson, 1986. The paleorotation of the Troodos microplate, Cyprus in the Late Mesozoic-Early Cenozoic plate tectonic framework of the Eastern Mediterranean. *Surv. Geophys.*, 8: 375- 437.
- Cole, B.J., 1983. Assembly of mangrove ant communities: patterns of geographical distribution. *Journal of Animal Ecology*, 52(2): 339-347.
- Coleman, D.C., Crossley, D.A. & P.F. Hendrix, 2004. *Fundamentals of Soil Ecology*. 2nd edition. Elsevier, Amsterdam. 405pp.
- Collins, M.D. & D. Simberloff, 2009. Rarefaction and nonrandom spatial dispersion patterns. *Environ. Ecol. Stat.*, 16: 89-103.
- Colwell, R. K., 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Colwell, R.K. & J.A. Coddington, 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philos. T. Roy. Soc. B*, 345: 101-118.
- Colwell, R.K. & D.L. Lees, 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends Ecol. Evol.*, 15: 70-76.
- Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199: 1302-1303.
- Connell, J.H., 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, 35: 131-138.
- Connolly, S.R. & J. Roughgarden, 1999. Theory of marine communities: competition, predation, and recruitment-dependent interaction strength. *Ecol. Monogr.*, 69: 277-296.
- Connor, E.F. & D. Simberloff, 1979. The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology*, 60: 1132-1140.
- Constantinou, G., 1982. Geological features and ancient exploitation of the cupriferous sulphide orebodies of Cyprus. In: *Early metallurgy in Cyprus, 4000-500 B.C.* (Eds. J. Muhly, R. Maddin & V. Karageorghis): 13-24. Pierides Foundation, Larnaca.
- Cornell, H.V., 1999. Unsaturation and regional influences on species richness in ecological communities: a review of the evidence. *Ecoscience*, 6: 303-315.
- Cotgreave, P., 1993. The relationship between body size and population abundance in animals. *Trends Ecol. Evol.*, 8: 244-248.
- Coutellier, V. & D.J. Stanley, 1987. Late Quaternary stratigraphy and paleogeography of the eastern Nile Delta, Egypt. *Mar. Geol.*, 27: 257-275.
- Crawford, C.S., 1991. The community ecology of macroarthropod detritivores. In: *The ecology of desert communities* (Ed. G.A. Polis): 89-112. University of Arizona Press, Tucson.
- Crawford, C. & M. Seely, 1987. Assemblages of surface-active arthropods in the Namib dunefield and associated habitats. *Revue de Zoologie Africaine*, 101: 397-421.

- Crawford, C.S., Bergovitz, K. & M.R. Warburg, 1987. Regional environments, life history patterns, and habitat use of spirostreptid millipeds in arid regions. *Zool. J. Linn. Soc.*, 89: 63-88.
- Crawley, M.J., 1997. *Plant Ecology*. 2nd edition. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 717pp.
- Creutzburg, N., 1963. Paleogeographic evolution of Crete from Miocene till ourdays. *Cretan Annals*, 15/16: 336-342.
- Crist, T.O. & R.G. Ahren, 1999. Effects of habitat patch size and temperature on the distribution and abundance of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in an old field. *Environ. Entomol.*, 28: 681-689.
- Crowson, R.A., 1981. *The Biology of the Coleoptera*. London: Academic Press. 802pp.
- Csiki, E., 1914. Fauna Coleopterorum insulae Cretae. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*, 12: 399-413.
- Ćurčić, S.B., Brajković, M.M. & B.P.M. Ćurčić, 2007. *The Carabids of Serbia*. Institute of Zoology, Faculty of Biology, University of Belgrade, Committee for Karst and Speleology, Serbian Academy of Sciences and Arts, Department of Conservation Biology, Vegetation and Landscape Ecology, Faculty of Life Sciences, University of Vienna & UNESCO MAB Committee of Serbia, Belgrade-Vienna. 1083pp.
- Currie, D.J., 1991. Energy and large-scale patterns of animaland plant species richness. *Am. Nat.*, 137: 27-47.
- Currie, D.J., 1993. What shape is the relationship between body mass and population density. *Oikos*, 66: 353.
- Currie, C., Spence, J.R. & J. Niemelä, 1996. Competition, cannibalism and intraguild predation among ground beetles (Coleoptera: Carabidae): a laboratory study. *Coleopt. Bull.*, 50(2): 135-148.
- Da Lage, A. & G. Métaillé, 2000. *Dictionnaire de Biogéographie*. CNRS Editions, Paris. 579pp.
- Dajoz, R., 1976. Notes écologiques et biogéographiques sur quelques coléoptères Tenebrionidae de Grèce. *L'Entomologiste*, 32: 174-179.
- Dajoz R. 1987. Les peuplements de Coléoptères Tenebrionidae des îles Grecques. *B. Soc. Zool. Fr.*, 112: 221-231.
- Dajoz, R., 2002. *Les coléoptères carabidés et ténébrionidés: écologie et biologie*. Tec & Doc, Paris, France. 522pp.
- Dallman, P.R., 1998. *Plant life in the world's Mediterranean climates*. California Native Plant Society, Sacramento, CA. 257pp.
- Damgaard, C. & J. Weiner, 2000. Describing inequality in plant size or fecundity. *Ecology*, 81: 1139-1142.

- Damuth, J., 1987. Interspecific allometry of population density in mammals and other animals: the independence of body mass and population energy-use. *Bio. J. Linn. Soc.*, 31: 193-246.
- Darge, P., 1991. *Introduction au genre Carabus en Turquie*. Clenay: France. 83pp.
- Davies, P.H., 1965. Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh: Edinburgh University Press. 590pp.
- Davies, L., 1987. Long adult life, low reproduction and competition in two sub-Antarctic carabid beetles. *Ecol. Entomol.*, 12: 149-162.
- Dayan, T. & D. Simberloff, 2005. Ecological and communitywide character displacement: the next generation. *Ecol. Lett.*, 8: 875-894.
- de Lattin, G., 1967. *Grundriss der Zoogeographie*. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena. 602pp.
- de los Santos, A., 1983. *Biología y ecología de dos comunidades mediterráneas de coleópteros de superficie*. Ph.D. Thesis, University of Murcia.
- de los Santos, A., 1994. Generic diversity patterns in the Tenebrionid beetle communities (Col. Tenebrionidae). *Ecología Mediterránea*, 20: 125-136.
- de los Santos, A., Montes, C. & L. Ramírez-Díaz, 1988. Life histories of some darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) in two mediterranean ecosystems in the lower Guadalquivir (Southwest Spain). *Environ. Entomol.*, 17: 799-814.
- de los Santos, A., Gómez-González, L.A., Alonso, C., Arbelo, C.D. & J.P. De Nicolás, 2000. Adaptive trends of darkling beetles (Col. Tenebrionidae) on environmental gradients on the island of Tenerife (Canary Islands). *J. Arid Environ.*, 45(1): 85-98.
- de los Santos, A., Alonso, E.J., Hernández E. & A.M. Pérez, 2002a. Environmental correlates of darkling beetle population size (Col. Tenebrionidae) on the Cañadas of Teide in Tenerife (Canary Islands). *J. Arid Environ.*, 50: 287-308.
- de los Santos, A., de Nicolás, J.P. & F. Ferrer, 2002b. Habitat selection and assemblage structure of darkling beetles (Col. Tenebrionidae) along environmental gradients on the island of Tenerife (Canary Islands). *J. Arid Environ.*, 52: 63-85.
- de los Santos, A., Ferrer, F., De Nicolás, J.P. & T.O. Crist, 2006. Thermal habitat and life history of two congeneric species of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) on Tenerife (Canary Islands). *J. Arid Environ.*, 65: 363-385.
- De Saporta, G., 1888. *Origine Paléologique des arbes cultivés ou utilisés par l'homme*. Baillièere, Paris. 360pp.
- de Vos, J., Van Den Hoek Ostende, L.W. & G.D. Van Den Bergh, 2007. Patterns in Insular Evolution of Mammals: A Key to Island Palaeogeography. In: *Biogeography, Time, and Place: Distributions, Barriers, and Islands* (Ed. W.Renema): 315-345. Springer Netherlands.
- den Boer, P.J., 1986. Carabids as objects of study. In: *Carabid beetles, their adaptations and dynamics* (Eds. P.J. den Boer, M. Luff, D. Mossakowski & F. Webber): 539-551. Gustav Fischer, Stuttgart.

- den Boer, P.J., 1989. Comment on the article “On testing temporal niche differentiation in carabid beetles” by M. Loreau. *Oecologia*, 81: 97-98.
- Dermitzakis, M.D., 1987. *General introduction to the geology of Crete (Field guide for the excursion)*. Institute of Paleontology, University of Vienna. 17pp.
- Dermitzakis, M.D., 1989. The colonisation of Aegean islands in relation with the paleogeographic evolution. *Biol. Gallo-Hellen.*, 14(2): 99-121.
- Dermitzakis, M.D., 1990. Paleogeography, geodynamic processes and event stratigraphy during the Late Cenozoic of the Aegean area. *Atti. Accad. Naz. Lin.*, 85: 263–288.
- Desender, K., Dufrêne, M., Loreau, M., Luff, M.L. & J.-P. Maelfait, 1994. Introduction. In: *Carabid beetles, ecology and evolution* (Eds. K. Desender, M. Dufrêne, M. Loreau, M.L. Luff & J.-P. Maelfait): xi-xii. Kluwer Academic Press, Dordrecht.
- Dewey, J.F., Hempton, M.R., Kidd, W.S.F. & A.M.C. Sengor, 1986. Shortening of continental lithosphere; the neotectonics of eastern Anatolia, a young collision zone. *Geol. Soc. Sp.*, 19: 3-36.
- di Castri, F., 1973. Soil animals in latitudinal and topographical gradients of Mediterranean ecosystems. In: *Mediterranean type ecosystems* (Eds. F. di Castri & H.A. Mooney): 171-190. Springer Verlag.
- di Castri, F., 1981. Mediterranean-type shrublands of the world. In: *Mediterranean-type Shrublands, Ecosystems of the World* (Eds. F. di Castri, D.W. Goodall & R.L. Specht) vol. 11: 1-52. Elsevier, Amsterdam (NL).
- di Castri, F. & V. Vitali- di Castri, 1981. Soil fauna of Mediterranean-climate regions. In: *Mediterranean-type Shrublands, Ecosystems of the World* (Eds. F. di Castri, D.W. Goodall & R.L. Specht), vol. 11: 445-478. Elsevier, Amsterdam (NL).
- Diamond, J.M. 1975. Assembly of species communities. In: *Ecology and evolution of communities*. (Eds. M.L. Cody & J.M. Diamond): 342-444. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Digweed, S.C., Currie, C.R., Carcamo, H.A. & J.R. Spence, 1995. Digging out the “digging-in effect” of pitfall traps: Influences of depletion and disturbance on catches of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Pedobiologia*, 39: 561-576.
- Dilling, C., Lambdin, P., Grant, J. & L. Buck, 2007. Insect Guild Structure Associated with Eastern Hemlock in the Southern Appalachians. *Environ. Entomol.*, 36(6): 1408-1414.
- Dimopoulos, P., Bergmeier, E. & P. Fischer, 2006. Natura 2000 habitat types of Greece evaluated in the light of distribution, threat and responsibility. *Biol. Environ.*, 106B(3): 175-187.
- Dixon, P.M., Weiner, J., Mitchell-Olds, T. & R. Woodley, 1987. Bootstrapping of the Gini coefficient of inequality. *Ecology*, 68: 1548-1551.
- Dobrev, S. & M. Dimitrov, 1997. Ropotamo Project. Bulgarian-Swiss Biodiversity Conservation Programme. The Ministry of the Environment SVS. Swiss agency for development and cooperation.

- Dogliani, C., Agostini, S., Crespi, M., Innocenti, F., Manetti, P., Riguzzi, F. & Y. Savasçin, 2002. On the extension in western Anatolia and the Aegean Sea. *Journal of the Virtual Explorer*, 7: 167-181.
- Dondale, C.D., Redner, J.H. & R.B. Semple, 1972. Diel periodicities in meadow arthropods. *Can. J. Zoolog.*, 50: 1155-1163.
- Doyen, J.T. & W.F. Tschinkel, 1974. Population size, microgeographic distribution and habitat separation in some tenebrionid beetles (Coleoptera). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 67: 617-626.
- Drake, J.A., 1990. Communities as assembled structures: do rules govern pattern? *Trends Ecol. Evol.*, 5: 159-164.
- Duchaufour, P., 1976. *Atlas écologique des sols du monde*. Masson, Paris. 178pp.
- Dufour-Dror, J.-M., 2002. A Quantitative Classification of Mediterranean Mosaic-Like Landscapes. *Journal of Mediterranean Ecology*, 3(2-3): 3-12.
- Duggen, S., Hoernle, K., Van Den Bogaard, P., Rupke, L. & J. Phipps Morgan, 2003. Deep roots of the Messinian salinity crisis. *Nature*, 422: 602-606.
- Eadie, J.M., Broekhoven, L. & P. Colgan, 1987. Size ratios and artifacts: Hutchinson's rule revisited. *Am. Nat.*, 129: 1-17.
- Edmonds, S.J. & M.M. Specht, 1980. Dark Island Heathland, South Australia: fauna rhythms. In: *Heathlands and Related Shrublands* (Ed. R.L. Specht), Vol. B: 15-27. Elsevier Scientific Publishing, Amsterdam.
- Elek, Z. & G.L. Lövei, 2007. Patterns in ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages along an urbanisation gradient in Denmark. *Acta Oecol.*, 32: 104-111.
- Elton, C., 1946. Competition and the structure of ecological communities. *J. Anim. Ecol.*, 15: 54-68.
- Emberger, L., 1930. La végétation de la région Méditerranéenne. Essai d'une classification des groupements végétaux. *Revue générale de botanique*, 42: 641-662, 705-721.
- Erwin, T.C., 1981. Taxon pulses, vicariance, and dispersal: an evolutionary synthesis illustrated by carabid beetles. In: *Vicariance biogeography: a critique* (Eds. G. Nelson & D.E. Rosen): 159-196. Columbia University Press, New York.
- Escobar, F., Lobo J.M. & G. Halffter, 2005. Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in the Colombian Andes. *Global Ecol. Biogeogr.*, 14: 327-337.
- Español, F., 1950. Los *Crypticus* s.str. de la Península Iberica y del norte de Africa (Col. Tenebrionidae). *Eos, Madrid*, 26: 115-156.
- Español, F., 1984. Tenebrionidae in the Pityusic Islands (Col. Heteromera). In: *Biogeography and ecology of the Pityusic Islands* (Eds. Kuhbier, H., Alcover, J.A. & Gureau d' Arellano): 265-285. Dr. Junk Publishers, The Hague, Boston, Lancaster.

- Etienne, R.S. & H. Olff, 2004. A novel genealogical approach to neutral biodiversity theory. *Ecol. Lett.*, 7: 170-175.
- Evans, K.L., Warren, P.H. K.J. & Gaston, 2005. Species-energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanisms. *Biol. Rev.*, 80: 1-25.
- Eyre, M.D., 1994. Strategic explanation of carabid species distributions in northern England. In: *Carabid beetles: ecology and evolution* (Eds. K. Desender *et al.*): 267-275. Kluwer Academic publishel, Dordrecht.
- Eyre, M.D., Rushton, S.P., Luff, M.L., Ball, S.G., Foster, G. & C.J. Topping, 1986. *The use of invertebrate community data in environmental assessment*. Agricultural Environment Research Group, University of Newcastle upon Tyne.
- Fadda, S., 2007. *Organization des communautés de Coleopteres terricoles en ecosysteme multi-pertube: le cas des ecosystemes de pelouses seches*. Thèse. Université Paul Cézanne Aix-Marseille III. 143pp.
- Fairchild, G.W., Faulds, A.M. & J.F. Matta, 2000. Beetle assemblages in ponds: effects of habitat and site age. *Freshwater Biol.*, 44: 523-534.
- Fallaci, M., Colombini, I., Palesse, L. & L. Chelazzi, 1997. Spatial and temporal strategies in relation to environmental constraints of four tenebrionids inhabiting a Mediterranean coastal dune system. *J. Arid Environ.*, 37: 45-64.
- Falomo, A.A., 1986. *The Pheromone Biology of the Lesser Mealworm Alphitobius diaperinus (Panzer), (Coleoptera: Tenebrionidae)*. Thesis, University of Wisconsin-Madison. 200pp.
- Fassoulas, C., 2000. *Field guide to the Geology of Crete* (in greek). Natural History Museum of Crete, University of Crete, Heraklion. 103pp.
- Fattorini, S., 2000. Dispersal, vicariance and refuges in the Anatolian Pimeliinae (Coleoptera, Tenebrionidae): remarks on some biogeographical tenets. *Biogeographia*, 21: 355-398.
- Fattorini S., 2002a. Biogeography of the tenebrionid beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) on the Aegean Islands (Greece). *J. Biogeogr.*, 29: 49-67.
- Fattorini S., 2002b. Relict versus dynamic models for tenebrionid beetles of Aegean Islands (Greece) (Coleoptera: Tenebrionidae). *Belg. J. Zool.*, 132: 55-64.
- Fattorini S., 2006a. Biogeography and conservation of endemic tenebrionid beetles (Coleoptera Tenebrionidae) on East Mediterranean islands. *Vie Milieu*, 56: 231-241.
- Fattorini S., 2006b. Detecting biodiversity hotspots by species-area relationships: a case study of Mediterranean beetles. *Conserv. Biol.*, 20: 1169-80.
- Fattorini S., 2006c. Testing the latitudinal gradient: a narrow scale analysis of tenebrionid richness (Coleoptera, Tenebrionidae) in the Aegean archipelago (Greece). *Ital. J. Zool.*, 73(3): 203-11.
- Fattorini S., 2007a. A statistical method for idiographic analyses in biogeographical research. *Divers. Distrib.*, 13: 836-844.

- Fattorini S., 2007b. Spatial variations in rarity in the Aegean tenebrionid beetles (Coleoptera, Tenebrionidae). *Fragmenta entomologica*, 38(2): 227-49.
- Fattorini, S., 2008. A multidimensional characterization of rarity applied to the Aegean tenebrionid beetles (Coleoptera Tenebrionidae). *J. Insect Conserv.*, 12(3-4): 251-263.
- Fattorini, S. & A.P. Fowles, 2005. A biogeographical analysis of the tenebrionid beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) of the island of Thasos in the context of the Aegean Islands (Greece). *J. Nat. Hist.*, 39(46): 3919-3949.
- Fattorini, S., Leo, P. & L. Salvati, 1999. Biogeographical observations on the darkling beetles of the Aegean islands. *Fragmenta entomologica*, 31(2): 339-375.
- Fattorini, S., Leo, P. & L. Salvati, 2000. Levels of endemism in the Aegean Tenebrionids (Coleoptera, Tenebrionidae). *Biogeographia*, 21: 429-440.
- Felsenstein, J., 2004. *Inferring phylogenies*. Sinauer, Sunderland. 580pp.
- Ferrer, J. 2005. Révision du genre *Opatroides* Brullé, 1832 (Coleoptera: Tenebrionidae: Opatrinae: Opatrini). *Ann. Zool.*, 55(1): 11-22.
- Ferrer, J. & L. Soldati, 1999. Contribution à l'étude des Tenebrionidae de Turquie (Insecta, Coleoptera). *Entomofauna, Zeitschrift für Entomologie*, 20(4): 53-92.
- Fournier, E. & M. Loreau, 1999. Effects of newly planted hedges on ground-beetle diversity (Coleoptera, Carabidae) in an agricultural landscape. *Ecography*, 22: 87-97.
- Francisco, O. & A.P. do Prado, 2001. Characterization of the larval stages of *Alphitobius diaperinus* (Panzer) (Coleoptera: Tenebrionidae) using head capsule width. *Revista Brasileira de Biologia*, 61: 125-131.
- Ganihar, S.R., 1997. Biomass estimates of terrestrial arthropods based on body length. *J. Biosci.*, 22: 219-224.
- Gantenbein B., Fet V. & A.V. Gromov, 2003. The first DNA phylogeny of four species of *Mesobuthus* (Scorpionales, Buthidae) from Eurasia. *J. Arachnol.*, 31: 412-420.
- Gardner, S.M., 1991. Ground beetle (Coleoptera: Carabidae) communities on upland heath and their association with heathland flora. *J. Biogeogr.*, 18: 281-289.
- Garfunkel, Z., 2004. Origin of the Eastern Mediterranean basin: a reevaluation. *Tectonophysics*, 391: 11-34.
- Gass, J., 1968. Is the Troodos massif of Cyprus a fragment of Mesozoic ocean floor? *Nature*, 200: 39-42.
- Gaston, K.J., 1991. The magnitude of global insect species richness. *Conserv. Biol.*, 5: 283-296.
- Gaston, K.J. & T.M. Blackburn, 2000. *Pattern and process in macroecology*. Blackwell, London. 396pp.
- Gaublomme, E., Dhuyvetter, H., Verdyck, P. & K. Desender, 2005. Effects of urbanisation on carabid beetles in old beech forests. In: *European carabidology* (DIAS Report 114) (Eds.

- Lövei G.L. & S. Toft): 111-123. Proc 11th Eur Carabidologists' Meeting, 21-24 July 2003, Århus, Denmark.
- Gebien, H., 1936. Katalog der Tenebrioniden, Teil I. *Pubbl. Mus. Entomol. Pietro Rossi Udine*, 2: 505-883.
- Gehrken, U. & L. Sømme, 1994. Tolerance of desiccation in beetles from the High Atlas Mountains. *Comp. Biochem. Physiol.*, 109: 913-922.
- Georghiou, G.P., 1977. *The insects and mites of Cyprus*. Kiphissia, Athens. 347pp.
- Ghilarov, M.S., 1956. Soil fauna investigation as a method in soil diagnostics (The South Crimean Terra Rossa taken as an example). *Boll. Lab. Zool. Gen. Agr. "Filippo Silvestri", Portici*, 33: 574-585.
- Gilbert, O., 1956. The natural histories of four species of *Calathus* (Coleoptera, Carabidae) living on sand dunes in Anglesey, North Wales. *Oikos*, 7: 22-47.
- Glasby, J.S., 1991. *Dictionary of plants containing secondary metabolites*. London: Taylor & Francis. 488pp.
- Gleason, H.A., 1917. The structure and development of the plant association. *B. Torrey Bot. Club*, 44: 463-481.
- Godoy, O., Richardson, D.M., Valladares, F. & P. Castro-Díez, 2009. Flowering phenology of invasive alien plant species compared with native species in three Mediterranean-type ecosystems. *Ann. Bot. - London*, 103(3): 485-494.
- Goehring, D.M., Daily, G.C. & Ç.H. Şekerçioğlu, 2002. Distribution of ground-dwelling arthropods in tropical countryside habitats. *J. Insect Conserv.*, 6: 83-91.
- Gotelli, N.J., 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, 81: 2606-2621.
- Gotelli, N.J., 2001. Research frontiers in null model analysis. *Global Ecol. Biogeogr.*, 10: 337-343.
- Gotelli, N.J. & R.K. Colwell, 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol. Lett.*, 4: 379-391.
- Gotelli, N.J. & A.M. Ellison, 2002. Assembly rules for New England ant assemblages. *Oikos*, 99: 591-599.
- Gotelli, N.J. & G.L. Entsminger, 2001. Swap and fill algorithms in null model analysis: rethinking the knight's tour. *Oecologia*, 129: 281-291.
- Gotelli, N.J. & G.L. Entsminger, 2003. Swap algorithms in null model analysis. *Ecology*, 84: 532-535.
- Gotelli, N.J. & G.L. Entsminger, 2008. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, VT 05465. <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>.

- Gotelli, N.J. & G.R. Graves, 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press. 368pp.
- Goulet, H., Lesage, L., Bostanian, N.J., Vincent, C. & J. Lasnier, 2004. Diversity and Seasonal Activity of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) in Two Vineyards of Southern Quebec, Canada. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 97(6): 1263-1272.
- Gowing, G. & H.F. Recher, 1984. Length-weight relationships for invertebrates from forests in south-eastern New South Wales. *Aust. J. Ecol.*, 9: 5-8.
- Grant, P.R., 1972. Convergent and divergent character displacement. *Biol. J. Linn. Soc.*, 4: 39-68.
- Grasemann, B., Edwards, M.A., Schneider, D.A., Iglseider, Ch., Zámolyi, A., Rambousek, Ch., Mueller, M., Voit, K., Thoeni, M. & U. Kloetzli, 2006. Eastern Mediterranean geodynamics revised: a new Aegean extension realm in space, time and direction identified in the western Cyclades. *Eos Transactions*, 87: F209.
- Gray, J.S., 1989. Effects of environmental stress on species rich assemblages. *Biol. J. Linn. Soc.*, 37: 19-32.
- Greenslade, P.J.M., 1963. On the ecology of some British carabid beetlea with special reference to life histories. *Trans. Soc. Brit. Entomol.*, 16: 149-179.
- Greenslade, P.J.M., 1964. Pitfall trapping as a means of studying Carabidae populations. *Journal of Animal Ecology*, 33: 301-310.
- Greenslade, P.J.M., 1965. On the ecology of some British carabid beetles with special reference to life histories. *Trans. Soc. Brit. Entomol.*, 16 : 149-179.
- Greuter, W., Burrdet, H. M. & G. Long, G., 1984. Med-Checklist, I. Geneva/Berlin Conservatoire et Jardin botanique de la Ville Genève/Botanischer Garten & Botanisches Museum Berlin-Dahlem.
- Gridelli, E., 1929. Ricerche faunistiche nelle isole italiane dell' Egeo. *Coleotteri Arch. Zool. Ital.*, 13: 155-175.
- Gridelli, E., 1930. Risultati zoologici della missione inviata dalla R. Società Geografica Italiana per l'esplorazione dell'oasi di Giarabub (1926-1927). *Coleotteri. Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova*, 54: 1-485.
- Grimaldi, D. & M.S. Engel, 2005. *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, 755pp.
- Grimm, R., 1991. Tenebrioniden von der Insel Zypern (Insecta: Coleoptera). *Biocosme Méditerranéenne*, 8(1): 15-49.
- Grove, A.T. & O. Rackham, 2001. *The nature of Mediterranean Europe. An ecological history*. Yale University Press. New Haven and London. 384pp.
- Guéorguiev, B.V., 2003. Two new species of the genus *Laemostenus* (*Pristonychus*) Bonelli from Bulgaria and notes on *L. (P.) euxinicus* Nitzu (Coleoptera, Carabidae). *Animal Biodiversity and Conservation*, 26(1): 21-29.

- Guéorguiev, B.V., 2004. Adepagous and some staphyliniform beetles in the Eastern Rhodopes (Insecta: Coleoptera). In: *Biodiversity of Bulgaria. 2. Biodiversity of Eastern Rhodopes (Bulgaria and Greece)* (Eds. P. Beron & A. Popov): 379-411. Pensoft & Nat. Mus. Natur. Hist., Sofia.
- Guéorguiev, B.V., 2007a. Biogeography of the endemic Carabidae (Coleoptera) in the central and eastern Balkan peninsula. In: *Biogeography and ecology of Bulgaria* (Eds. V. Fet & A. Popov): 297-356. Springer Netherlands.
- Guéorguiev, B.V., 2007b. *Annotated catalogue of the Carabid Beetles of Albania (Coleoptera: Carabidae)*. Pensoft Publishers: Sofia-Moscow. 243pp.
- Guéorguiev, V.B. & B.V. Guéorguiev, 1995. *Catalogue of the ground-beetles of Bulgaria (Coleoptera, Carabidae)*. Pensoft Publishers: Sofia-Moscow. 129pp.
- Günther, J. & T. Assmann 2000. Competition in the woodland? Phenology, body mass and body length of coexisting *Carabus* species - preliminary results (Coleoptera, Carabidae). In: *Natural history and applied ecology of carabid beetles* (Eds. P. Brandmayr, G. Lövei, T. Zetto Brandmayr, A. Casale & A. Vigna Taglianti): 185-195. Sofia, Moscow: Pensoft Publishers.
- Guillemain, M., Loreau, M. & T. Daufresne, 1997. Relationships between the regional distribution of carabid beetles (*Coleoptera, Carabidae*) and the abundance of their potential prey. *Acta Oecol.*, 18(4): 465-483.
- Gurevitch, J., Morrow, L.L., Wallace, A. & J.S. Walsh, 1992. A meta-analysis of field experiments on competition. *Am. Nat.*, 140: 539-572.
- Gutiérrez, D. & R. Menéndez, 1995. Distribution and abundance of butterflies in a mountain area in the northern Iberian peninsula. *Ecography*, 18: 209-216.
- Gutiérrez, D. & R. Menéndez, 1997. Patterns in the Distribution, Abundance and Body Size of Carabid Beetles (Coleoptera: Caraboidea) in Relation to Dispersal Ability. *J. Biogeogr.*, 24(6): 903-914.
- Gutiérrez, D., Menéndez, R. & M. Méndez, 2004. Habitat-based conservation priorities for carabid beetles within the Picos de Europa National park, northern Spain. *Biol. Cons.*, 115: 379-393.
- Hagvar, S., Ostbye, E. & J. Melaen, 1978. Pit-fall catches of surface-active arthropods in some mountain habitats at Finse, south Norway. II. General results at group level, with emphasis on Opiliones, Araneida, and Coleoptera. *Norwegian Journal of Entomology*, 25: 195-205.
- Halaj, J., Cady, A.B. & G.W. Uetz, 2000. Modular habitat refugia enhance generalist predators and lower plant damage in soybeans. *Environ. Entomol.*, 29: 383-393.
- Hamilton, W.J., III, 1971. Competition and thermoregulatory behavior of the Namib Desert tenebrionid genus *Cardiosis*. *Ecology*, 52: 810-822.
- Hammond, P.M., 1992. Species inventory. In: *Global biodiversity: status of the earth's living resources* (Ed. B. Groombridge): 17-39. Chapman & Hall, London.

- Hanrahan, S.A. & M.K. Seely, 1990. Food and habitat use by three tenebrionid beetles (Coleoptera) in a riparian desert environment. In: *Namib ecology: 25 years of Namib research* (Ed. M.K. Seely): 143-147. Transvaal Museum Monograph No. 7, Transvaal Museum, Pretoria.
- Haq, B.U., Hardenbol, J. & P.R. Vail, 1987. Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic (250 million years ago to present). *Science*, 235: 1156-1167.
- Harde, K.W., 1981. *A field guide in color to Beetles*. London: Octopus Books. 334pp.
- Harms, J. C. & J.L. Wray, 1990. Nile Delta. In *The Geology of Egypt* (Ed. R. Said): 329-343. Balkema, Rotterdam.
- Hatteland, B.A., Hauge, E., Kirkendal, L.R. & T. Solhøy, 2005. Diversity and habitat preferences of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in a coastal area of North Trøndelag, Central Norway. In: *European Carabidology 2003. Proceedings of the 11th European Carabidologists' Meeting, Århus July 2003* (Eds. G.L. Lövei & S. Tøft): 125-136. Danish Institute of Agricultural Sciences.
- Heck, K.L., Jr., van Belle, G. & D. Simberloff, 1975. Explicit calculation of the rarefaction diversity measurement and the determination of sufficient sample size. *Ecology*, 56: 1459-1461.
- Heliölä, J., Koivula, M. & J. Niemelä, 2001. Distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) across a boreal forest-clearcut ecotone. *Conserv. Biol.*, 15: 370-377.
- Helmuth, B., Kingsolver, J. G. & E. Carrington, 2005. Biophysics, physiological ecology, and climate change: does mechanism matter? *Annu. Rev. Physiol.*, 67: 177-201.
- Heltshe, J. & N.E. Forrester, 1983. Estimating species richness using the jackknife procedure. *Biometrics*, 39: 1-11.
- Hempton, M.R., 1987. Constraints on Arabian plate motion and extensional history of the Red Sea. *Tectonics*, 6(5): 687-705.
- Hendriks, A.J., 1999. Allometric scaling of rate, age and density parameters in ecological models. *Oikos*, 86: 293-310.
- Henwood, K., 1975. Infrared transmissivity as an alternative thermal strategy in the desert beetles *Onymacris plana*. *Science*, 189: 993-994.
- Heydemann, B., 1955. Carabiden der Kulturfelder als ökologische Indikatoren. Ber 7. Wanderversamm. *Deut. Entomol.*, XX: 172-185.
- Heydemann, B., 1957. Die Biotopstruktur als Raumwiderstand und Raumbfülle für die Tierwelt. *Verh. Deut. Zool. Ges. Hamburg*, 1956: 332-347.
- Hinds, W.R. & W.H. Rickard, 1973. Correlations between climatological fluctuations and a *Philolothus densicollis* (Horn) population (Coleoptera: Tenebrionidae). *J. Anim. Ecol.*, 42: 341-351.
- Holling, C.S., 1992. Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. *Ecol. Monogr.*, 62: 447-502.

- Holm, E. & E. Edney, 1973. Daily activity of Namib arthropods in relation to climate. *Ecology*, 54: 45-56.
- Holmes, P.R., Boyce, D.C. & D.K. Reed, 1993. The ground beetle (Coleoptera, Carabidae) fauna of Welsh peatland biotopes: factors influencing the distribution of ground beetles and conservation implications. *Biol. Conserv.*, 63: 153-161.
- Horn, H.S. & R.M. May, 1977. Limits to similarity among coexisting competitors. *Nature*, 270: 660-661.
- Hosen, M., Khan, A.R. & M. Hossain, 2004. Growth and development of the lesser mealworm, *Alphitobius diaperinus* (Panzer) (Coleoptera: Tenebrionidae) on cereal flours. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 7: 1505-1508.
- Hosoda, H., 1999. Altitudinal occurrence of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) on Mt. Kurobi, central Japan, with special reference to forest vegetation and soil characteristics. *Pedobiologia*, 43: 364-371.
- Hsü, K.J., 1978. The Messinian salinity crisis. *Naturwissenschaften*, 65(3): 151.
- Hsü, K.J., Montadert, L., Bernoulli, D., Cita, M.B., Erickson, A., Garrison, R.E., Kidd, R.B. & F.C. Melieres, 1977. History of the Mediterranean salinity crisis. *Nature*, 267: 399-403.
- Hubbell, S.P., 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton: Princeton University Press. 382pp.
- Hughes, J.B. & J.J. Hellmann, 2005. The application of rarefaction techniques to molecular inventories of microbial diversity. In: *Environmental Microbiology, Vol. 397*. (Volume Ed. Leadbetter, J.R.). In: *Methods in Enzymology* (Eds. J.N. Abelson & M.I. Simon): 308-328. Elsevier - Academic Press.
- Hurlbert, S.H., 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, 52: 577-585.
- Hurlbert, S.H., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.*, 54(2): 187-211.
- Hůrka, K., 1973. Fortpflanzung und Entwicklung der mitteleuropäischen *Carabus* und *Procerus* Arten. *Studie CSAV*, 9: 1-80.
- Hůrka, K., 1996. *Carabidae of the Czech and Slovak Republics*. Kabourek Publishing, Zin. 565pp.
- Hutchinson, G.E., 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.*, 93: 145-159.
- Imler, U., 2003. The spatial and temporal pattern of carabid beetles on arable fields in northern Germany (Schleswig-Holstein) and their value as ecological indicators. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 98: 141-151.
- James, F.C. & S. Rathbun, 1981. Rarefaction, relative abundance, and diversity of avian communities. *Auk*, 98: 785-800.

- James, F.C. & C.E. McCulloch. 1985. Data analysis and the design of experiments in ornithology. In: *Current Ornithology* (Ed. R.F. Johnston): 1-63. Plenum Publishing Corporation, New York.
- Jarmor, G., 1973. Ein Vergleich der Carabidenfauna an eutrophen und dystrophen Gewässer in der Umbebung der Station Grieterbusch am Niederrhein, Diplomarbeit, Altenhunden, Cologne.
- Jarošik, V., 1989. Mass vs. length relationship for carabid beetles (Col., Carabidae). *Pedobiologia*, 33(2): 87-90.
- Järvinen, O., 1982. Species-to-genus ratios in biogeography: a historical note. *J. Biogeogr.*, 9: 363-370.
- Jeanne, C., 1986. Contribution à l'histoire naturelle de l'île de Chypre. Les Coléoptères Carabiques. *Bioscosme Méditerranéen*, 3:1-33.
- Jeannel, R., 1911. *Trechus* (s. str.) *saulcyi*. Bull. Soc. Sc. Cluj, 1: 161.
- Jeannel, R., 1927. *Trechus* (s. str.) *saulcyi*. *L'Abeille* XXXIII: 417.
- Jeannel, R., 1941. Coleopteres Carabiques, 1-2. In: Faune de France, 39-40: 1-1173, Paris.
- Jeffries, M.J. & J.H. Lawton, 1984. Enemy free space and the structure of ecological communities. *Biol. J. Linn. Soc.*, 23: 269-286.
- Joannin, S., Quillévéré, F., Suc, J.-P., Lécuyer, C., Martineau, F., 2007. Early Pleistocene climate changes in the central Mediterranean region as inferred from integrated pollen and planktonic foraminiferal stable isotope analyses. *Quaternary Res.*, 67: 264-274.
- Johnson, N.E. & R.S. Cameron, 1969. Phytophagous ground beetles. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 62: 909-914.
- Johnston, T.A. & R.A. Cunjak, 1999. Dry mass-length relationships for benthic insects: a review with new data from Catamaran Brook, New Brunswick, Canada. *Freshwater Biol.*, 41: 653-674.
- Jorgensen, H.B. & S. Toft, 1997. Role of granivory and insectivory in the life cycle of the carabid beetle *Amara similata*. *Ecol. Entomol.*, 22(1): 7-15.
- Jose, S., Gillespie, A.R., George, S.J. & B.H. Kumar, 1996. Vegetation responses along edge-interior gradients in high altitude tropical forest in peninsular India. *For. Ecol. Manage.*, 87: 51-62.
- Kaltsas, D., Stathi, I. & V. Fet, 2008. Scorpions of the Eastern Mediterranean. In: *Advances in Arachnology and Developmental Biology. Papers dedicated to Prof. Dr. Božidar Čurčić*. (Eds. S.E. Makarov & R.N. Dimitrijević). Monographs, 12: 209-246. Inst. Zool., Belgrade; BAS, Sofia; Fac. Life Sci., Vienna; SASA, Belgrade & UNESCO MAB Serbia. Vienna - Belgrade - Sofia.
- Karamaouna, M.A., 1990. On the ecology of the soil macroarthropod community of a Mediterranean pine forest (Sophico, Peloponnese, Greece). *Bull. Ecol.*, 21: 33-42.

- Karnosky, D.F., Zak, D.R., Pregitzer, K.S., Awmack, C., Bockheim, J., Dickson, R., Hendrey, G., Host, G., King, J., Kopper, B., Kruger, E., Kubiske, M., Lindroth, R., Mattson, W., McDonald, E., Noormets, A., Oksanen, E., Parsons, W., Percy, K., Podila, G., Riemenschneider, D., Sharma, P., Thakur, R., Sôber, A., Sôber, J., Jones, W., Anttonen, S., Vapaavuori, E., Mankovska, B., Heilman, W. & J. Isebrands, 2003. Tropospheric O₃ moderates responses of temperate hardwood forests to alleviate CO₂: a synthesis of molecular to ecosystem results from the ASPEN FACE project. *Funct. Ecol.*, 17(3): 289-304.
- Kaszab, Z., 1967. Ergebnisse der Albanien-Expedition 1961 der Deutschen entomologischen Institutes. 70. Beitrag Coleoptera Tenebrionidae. *Beiträge zur Entomologie*, 17(3-4): 547-571.
- Kaszab, Z., 1981. Insects of Saudi Arabia, Coleoptera: Fam. Tenebrionidae (Part 2). *Fauna of Saudi Arabia*, 3: 276-401.
- Kaszab, Z., 1982. Insects of Saudi Arabia, Coleoptera: Fam. Tenebrionidae (Part 2). *Fauna of Saudi Arabia*, 4: 124-243.
- Katbeh-Bader, A., 1996. Contribution to our knowledge of the Tenebrionidae (Coleoptera) of Jordan. *Zool. Middle East*, 13: 99-106.
- Keddy, P. & E. Weiher, 1999. The scope and goals of research on assembly rules. In: *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats* (Eds. Weiher, E. & P. Keddy): 1-20. Cambridge Univ. Press.
- Kempler, D., 1998. Eratosthenes Seamount: the possible spearhead of incipient continental collision in the eastern Mediterranean. In: *Proceedings of the Ocean Drilling Program* (Eds. A.H.F. Robertson, K.-C. Emeis, C. Richter, A. Camerlenghi): 160: 709-721. College Station, Texas.
- Kent, M. & P. Coker, 2002. *Vegetation description and analysis. A practical approach*. John Wiley & Sons. 8th Edition. 363pp.
- King, J.R., 2004. *Ant communities of Florida's upland ecosystems: ecology and sampling*. PhD dissertation. University of Florida. 132pp.
- King, J.R., 2007. Patterns of co-occurrence and body size overlap among ants in Florida's upland ecosystems. *Ann. Zool. Fennici*, 44: 189-201.
- Kitzberger, T., Steinaker, D.F. & T.T. Veblen, 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology*, 81: 1914-1924.
- Klop, E. & J. van Goethem, 2008. Savanna fires govern community structure of ungulates in Bénoué National Park, Cameroon. *J. Trop. Ecol.*, 24: 39-47.
- Knor, I.B., 1975. Life cycles of darkling beetles (Col. Tenebrionidae) of Tuva. *Soviet J. Ecol.*, 6: 458-461.
- Koch, C., 1935. Wissenschaftliche Ergebnisse der entomologischen Expedition Seiner Durchlaucht des Fuersten A. della Torre e Tasso nach Aegypten und auf die Halbinsel Sinai. VII. Tenebrionidae (Coleoptera). *Bulletin de la Société Royale Entomologique d'Egypte*, 19: 2-111.

- Koch, C., 1941. Phylogenetische, biogeographische und systematische studien über ungeflügelte Tenebrioniden (Col. Tenebr.). *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft*, 31: 252-314.
- Koch, C., 1948. Die Tenebrioniden Kretas. *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft*, 34: 255-386.
- Kocher, L., 1958. Catalogue commenté des Coléoptères du Maroc 6, Ténébrionides. *Travaux de l'Institut Scientifique Chérifien, Série Zoologie*, 30: 1-185.
- Koivula, M., Punttila, P., Haila, Y. & J. Niemelä, 1999. Leaf litter and the small-scale distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in the boreal forest. *Ecography*, 22: 424-435.
- Kotze, D.J. & J. Niemelä, 2002. Year-to-year variation in carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblages on the Åland Islands, south-west Finland. *J. Biogeogr.*, 29: 375-386.
- Kotze, D.J. & R.B. O'Hara, 2003. Species decline - But why? Explanations of carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) declines in Europe. *Oecologia*, 135: 138-148.
- Kovach, W., 2004. Oriana v. 2.02a. Anglesey, Wales: Kovach Computing Services.
- Kraatz, G., 1864. *Berliner Entomologischer Verein*. Berlin: Berliner Entomologischer Verein. 406pp.
- Kramm, R.A. & K.R. Kramm, 1972. Activities of certain species of Eleodes in relation to season, temperature, and time of the day at Joshua Tree National Monument (Coleoptera: Tenebrionidae). *Southern Naturalist*, 16: 341-355.
- Krasnov, B. & Y. Ayal, 1995. Seasonal changes in darkling beetle communities (Coleoptera: Tenebrionidae) in the Ramon erosion cirque, Negev Highlands, Israel. *J. Arid Environ.*, 31: 335-347.
- Krasnov, B. & G. Shenbrot, 1996. Spatial structure of community of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) in the Negev Highlands, Israel. *Ecography*, 19: 139-152.
- Krasnov, B., Ward, D. & G. Shenbrot, 1996. Body size and leg length variation in several species of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) along a rainfall and altitudinal gradient in the Negev Desert (Israel). *J. Arid Environ.*, 34: 477-489.
- Krasnov, B., Ward, D. & G. Shenbrot, 1997. Seasonal variation in spatial organization of a darkling beetle (Coleoptera: Tenebrionidae) community. *Environ. Entomol.*, 26: 178-190.
- Krebs, C.J., 1985. Ecology: *The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. 3rd Edition. Harper and Row, New York. 800pp.
- Krijgsman, W., 2002. The Mediterranean: *Mare Nostrum* of Earth sciences. *Earth Planet. Sc. Lett.*, 205(1-2): 1-12.
- Krijgsman, W., Hilgen, F.J., Raffi, I., Sierro, F.J. & D.S. Wilson, 1999. Chronology, causes and progression of the Messinian salinity crisis. *Nature*, 400: 652-655.

- Kruskal J.B. & M. Wish, 1978. *Multidimensional Scaling*. Sage Publications, Beverly Hills, California. 100pp.
- Krüssmann, G., 1979. *Die Bäume Europas*. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg. 172pp.
- Kühnelt, W., 1965. Tenebrionidae. In: *Catalogus Faunae Graeciae "To Vouno"* (Ed. A. Kanellis): 1-60. Athens.
- Kwieton, E., 1986. Esquisse de la zoogéographie dynamique de la Turquie, à la base des Coléoptères Tenébrionidae. *Acta Entomol. Bohemoslov.*, 83: 279-293.
- La Greca, M., 1996. Storia biogeografica degli ortotteri d'Italia: origine e distribuzione (Insecta, Orthoptera). *Bollettino Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, 20:1-46.
- Lamotte, M. & P. Blandin, 1989. Originalité et diversité des écosystèmes méditerranéens terrestres. *Biol. Gallo-Hellen.*, 16: 5-36.
- Larochelle, A., 1990. The food of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae, including Cicindelidae). *Fabrerias*, Supplément 5: 1-132.
- Larsson, S.G., 1939. Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der Dänischen Carabiden. *Ent. Medd.*, 20: 277-560.
- Latham, R.E. & R.E. Ricklefs, 1993. Global patterns of tree species richness in moist forests: energy-diversity theory does not account for variation in species richness. *Oikos*, 67: 325-333.
- Lawrence, J.F. & A.F. Newton, Jr. 1995. Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, and references and data on family-group names). In: *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera. Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson*. (Eds. J. Pakaluk, S.A. Slipinski): 779-1006. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa, Poland.
- Lawton, J.H. & D.R. Strong, 1981. Community patterns and competition in folivorous insects. *Am. Nat.*, 118: 317-338.
- Le Houérou, H.N., 1969. La végétation de la Tunisie steppique (avec références au Maroc à l'Algérie et à la Libye). *Ann. Inst. Natl. Rech. Agron. Tunis.*, 42(5): 1-622.
- Le Pichon, X., 1982. Land-locked oceanic basins and continental collision: the Eastern Mediterranean as a case example. In: *Mountain Building Processes* (Ed. K.J.Hsü): 201-211. New York (Academic).
- Le Pichon, X. & J. Angelier, 1981. The Aegean Sea. *Philos. Tr. R. Soc. S.-A*, 300: 357-372.
- Legendre, L. & P. Legendre, 1998. Numerical Ecology. 2nd edition. Elsevier, Amsterdam. 853pp.
- Lenski, R.E., 1982. Effects of forest cutting on two *Carabus* species: evidence for competition for food. *Ecology*, 63: 1211-1217.
- Leo, P. & S. Fattorini, 1999. The zoogeographical composition and distribution of the Anatolian Pimeliini (Coleoptera, Tenebrionidae). *Biogeographia*, 21: 399-427.

- Lester, P.J., Abbott, K.L., Sarty, M. & K.C. Burns, 2009. Competitive assembly of South Pacific invasive ant communities. *BMC Ecology*, 9: 3, doi:10.1186/1472-6785-9-3.
- Liberto, A. & P. Leo, 2006. Una nuova *Halammobia* del Peloponneso e nuovi dati faunistici sui Tenebrionidi della Grecia. *Fragmenta entomologica*, 38(2): 251-277.
- Liebegott, D., 1982. Bemerkenswerte faune von Tenebrioniden auf Inseln der Aegäis (Coleoptera). *Mitt. Ent. Ver.*, 7(1-2): 5-7.
- Lillig, M. & T. Pavlíček, 2003. *The darkling beetles of the Sinai peninsula. [Coleoptera: Tenebrionidae (excl. Lagriinae et Alleculinae)]*. Kasperek Verlag. 87pp.
- Lin, Y.-C., James, R. & P.M. Dolman, 2007. Conservation of heathland ground beetles (Coleoptera, Carabidae): the value of lowland coniferous plantations. *Biodivers. Conserv.*, 16: 1337-1358.
- Lindroth, C.H., 1949. Die fennoskandischen Carabidae, I. *Göteborgs Kungliga Vetenskaps och Vitterhets-samhällets Handlingar*, B4(3): 1-911.
- Lindroth, C.H., 1979. [Chapter] 2.41. The theory of glacial refugia. In: *Carabid Beetles: Their Evolution, Natural History and Classification*. (Eds. T.L. Erwin, G.E. Ball & D.R. Whitehead): 385-394. W. Junk, The Hague, Boston & London.
- Lindroth, C.H., 1985. *The carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark*. Fauna Entomologica Scandinavica. E.J. Brill/Scandinavian Science Press Ltd.: 15(1). 225pp.
- Linzmeier, A.M. & C.S. Ribeiro-Costa, 2008. Seasonality and temporal structuration of Alticini community (Coleoptera, Chrysomelidae, Galerucinae) in the Araucaria Forest of Parana, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 52(2): 289-295.
- Liu, Y., Axmacher, J.C., Li, L., Wang, C. & Z. Yu, 2007. Ground beetle (Coleoptera: Carabidae) inventories: a comparison of light and pitfall trapping. *B. Entomol. Res.*, 97: 577-583.
- Lo Cascio, P. & A. Scupola, 2003. New data and some considerations on the tenebrionid beetles of Astypalea and Nisyros islands (Dodekanese, Greece) (Coleoptera: Tenebrionidae). *Biocosme Méditerranéen*, 20(3-4): 113-126.
- Lobo, J.M., 1993. Estimation of dung beetle biomass (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Eur. J. Entomol.*, 90: 235-238.
- Löbl, I. & A. Smetana, 2003. *Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Vol. 1, Archostemata, Myxophaga, Adephaga*. Apollo Books, Copenhagen. 819pp.
- Löbl, I. & A. Smetana, 2008. *Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 5, Tenebrionoidea*. Apollo Books, Copenhagen. 670pp.
- Lövei, G.L. & K.D. Sunderland, 1996. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annu. Rev. Entomol.*, 41: 231-256.
- Lövei, G.L. & T. Magura, 2004. Body size changes in ground beetle assemblages - a reanalysis of Braun et al. (2004)'s data. *Ecol. Entomol.*, 31: 411-414.

- López-González, G., 2001. *Los árboles y arbustos de la Península Ibérica e Islas Baleares*. Mundi-Prensa, Madrid. 1731pp.
- Loreau, M., 1985. Annual activity and life cycles of carabid beetles in two forest communities. *Holarctic Ecol.*, 8: 228-235.
- Loreau, M., 1986. Niche differentiation and community organisation in forest carabid beetles. In: *Carabid beetles, their adaptations and dynamics* (Eds. P.J. den Boer *et al.*): 465-487. G. Fischer, Stuttgart.
- Loreau, M., 1988. Determinants of the seasonal pattern in the niche structure of a forest carabid community. *Pedobiologia*, 31: 75-87.
- Loreau, M., 1989. On testing temporal niche differentiation in carabid beetles. *Oecologia (Berlin)*, 81: 89-96.
- Loreau, M., 1990. Competition in a carabid beetle community. *Oikos*, 58: 25-38.
- Loreau, M., 1992. Species abundance patterns and the structure of ground beetle communities. *Ann. Zool. Fenn.*, 28: 49-56.
- Loreau, M., 1994. Ground beetles in a changing environment: determinants of species diversity and community assembly. In: *Biodiversity, temperate ecosystems and global change* (Eds. T.J.B. Boyle & C.E.B. Boyle): 77-98. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Lorenz, M.O., 1905. Methods for measuring the concentration of wealth. *Am. Stat. Assoc.*, 9: 209-219.
- Losos, J.B., 1990. A phylogenetic analysis of character displacement in Caribbean *Anolis* lizards. *Evolution*, 44: 558-569.
- Louw, G.N. & W.J. Hamilton, 1972. Physiological and behavioural ecology of the ultrasammophilous Namib desert tenebrionid *Lepidochora argentogrisea*. *Madoqua*, 2: 87-95.
- Luff, M.L., Eyere, M.D. & S.P. Rushton, 1989. Classification and ordination of habitats of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in north-east England. *J. Biogeogr.*, 16: 121-30.
- Lundgren, J.G., 2009. The seed feeders. In: *Relationships of Natural Enemies and Non-Prey Foods* (Ed. J.G. Lundgren): 143-165. Progress in Biological Control. Springer Netherlands.
- Lundholm J.T. & A. Marlin, 2006. Habitat origins and microhabitat preferences of urban plant species. *Urban Ecosyst.*, 9: 139-159.
- Luthi, D., Le Floch, M., Bereiter, B., Blunier, T., Barnola, J.M., Siegenthaler, U., Raynaud, D., Jouzel, J., Fischer, H., Kawamura, K. & F.T. Stocker, 2008. High resolution carbon dioxide concentration record 650,000-800,000 years before present. *Nature*, 453: 379-382.
- Lys, J.-A., Zimmermann, M. & W. Nentwig, 1994. Increase in activity density and species number of carabid beetles in cereals as a result of strip-management. *Entomol. Exp. Appl.*, 73(1): 1-9.
- MacArthur, R.H., 1972. *Geographical Ecology*. Harper and Row, New York, 269pp.

- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson, 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17: 373-387.
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson, 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, U.S.A. 226pp.
- MacArthur, R.H. & R. Levins, 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Am. Nat.*, 101: 377-385.
- McCallum, J.E. & A.H.F. Robertson, 1990. Pulsed uplift of the Troodos Massif: evidence from the Plio-Pleistocene Mesaoria Basin. In: *Ophiolites: Oceanic Crustal Analogues. Proc. Symp. "Troodos 1987," Nicosia, Cyprus* (Eds. J. Malpas, E.M. Moores, A. Panayiotou & C. Xenophontos): 217-229.
- McClusky, S., Reilinger, R., Mahmoud, S., Ben Sari, D. & A. Tealeb, 2003. GPS constraints on Africa (Nubia) and Arabia plate motions. *Geophys. J. Int.*, 155: 126-138.
- McGeoch, M., 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biol. Rev.*, 73: 181-201.
- McGuinness, K.A. 1988. Explaining patterns in abundances of organisms on boulders: the failure of 'natural experiments'. *Mar. Ecol. - Prog. Ser.*, 48: 199-204.
- Machatschke, J.W., 1972. Scarabaeoidea: Melolonthidae, Rutelinae. *Coleopterorum Catalogus Supplementa*, 66: 1-361.
- McIntyre, N.E., 1997. Scale-dependent habitat selection by the darkling beetle *Eleodes hispilabris* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Am. Midl. Nat.*, 138: 230-235.
- McIntyre, N.E., 2000. Community structure of *Eleodes* beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) in the shortgrass steppe: scale-dependent uses of heterogeneity. *West. N. Am. Nat.*, 60: 1-15.
- McKenzie, J.A., 1999. From desert to deluge in the Mediterranean. *Nature*, 400: 613-614.
- Mackenzie, F.T., 2003. *Our changing planet. An Introduction to Earth Science and Global Environment change*. 3rd edition. Prentice Hall. 580pp.
- Madison, D.R., Baker, M.D. & K.A. Ober, 1999. Phylogeny of carabid beetles as inferred from 18S ribosomal RNA (Coleoptera: Carabidae). *Syst. Entomol.*, 24: 103-138.
- Magura, T., Tóthmérész, B. & T. Molnár, 2004. Changes in carabid beetle assemblages along an urbanization gradient in the City of Debrecen, Hungary. *Landsch. Ecol.*, 19: 747-759.
- Magura, T., Tóthmérész, B. & G.L. Lövei, 2006. Body size inequality of carabids along an urbanisation gradient. *Basic Appl. Ecol.*, 7: 472-482.
- Magurran, A.E., 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press, Princeton, U.S.A. 198pp.
- Magurran, A.E., 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Oxford. 256pp.

- Maiorana, V.C., 1978. An explanation of ecological and developmental constants. *Nature*, 273: 375-377.
- Majka, C.G., Cook, J. & S. Westby, 2006. Introduced Carabidae (Coleoptera) from Nova Scotia and Prince Edward Island: new records and ecological perspectives. *Can. Entomol.*, 138: 602-609.
- Makris, C., Georgiou, G., Austin, K. & E. Small, 2008. Additions to the ground beetle (Coleoptera: Carabidae) fauna of Cyprus. *Zool. Middle East*, 43: 91-97.
- Makris, J. & Stobbe, C., 1984. Physical properties and state of the upper mantle of the Eastern Mediterranean deduced from geophysical data. *Mar. Geol.*, 55: 347-363.
- Makris, J., Ben-Avraham, Z., Behle, A., Ginzburg, A., Gieze, P., Steinmetz, L., Whitmarsh, R.B. & S. Eleftheriou, 1983. Seismic refraction profiles between Cyprus and Israel and their interpretation. *Geophys. J. R. Astron. Soc.*, 75: 575-591.
- Mandl, K., 1961. Ergebnisse der von Dr. O. Paget und Dr. E. Kritscher auf Rhodos durchgeführten zoologischen Exkursionen. *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 64: 127-134.
- Manly, B.F.J., 1991. *Randomization and Monte Carlo Methods in Biology*. 3rd edition. Chapman & Hall, London. 455pp.
- Mařan, J., 1935. De novis carabidarum speciebus formisque regionis palaearticae. *Sborník Entomologického Oddělení Národního Musea v Praze*, 13: 211-216.
- Marcuzzi, G., 1951. I Tenebrionidi come indicatori del clima. *Riv. Biol.*, 43: 399-437.
- Marcuzzi, G., 1964. Observations on the relationships between tenebrionid fauna and soil. *Pedobiologia*, 4: 210-219.
- Marcuzzi, G., 1968. Osservazioni ecologiche sulla fauna del suolo di alcune regioni forestali Italiane. *Annali del Centro di Economia Montana delle Venezie*, 7: 205-331.
- Marcuzzi, G., 1985. Tenebrionidi (Coleoptera Heteromera) conservati presso il Museo di Scienze Naturali di Bergamo. *Riv. Mus. Sc. Nat. Bergamo*, 9: 117-128.
- Marcuzzi, G., 1987. The ratio weight/length in coleopterous insects. *Elytron*, 1: 17-23.
- Mardia, K.V. & P.E. Jupp, 2000. *Statistics of directional data*. 2nd Edition. John Wiley & Sons, Chicester. 429pp.
- Marggi, W.A., 1992. Faunistik der Sandlaufkäfer und Laufkäfer der Schweiz (Cicindelidae & Carabidae, Coleoptera), Teil 1/Text. Centre Suisse de cartographie de la faune Neuchatel: 1-477; Teil2/Verarbeitungskarten. Centre Suisse de cartographie de la faune Neuchatel: 1-243.
- Marino, P.C., 1986. Activity patterns and microhabitat selection in a desert tenebrionid beetle (Coleoptera: Tenebrionidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 79: 468-471.
- Marshall, L.D., 1985. Seasonal patterns of reproduction in two species of desert beetles (Coleoptera; Tenebrionidae). *Fla. Entomol.*, 68: 621-627.

- Martínez, M.C., 1993. *Toxicología vegetal veterinaria*. Zaragoza, Spain: University of Zaragoza. 407pp.
- Martínez, T., 2009. Chapter 11. Role of Various Woody Species in Spanish Mediterranean Forest and Scrubland as Food Resources for Spanish Ibex (*Capra pyrenaica* Schinz) and Red Deer (*Cervus elaphus* L.). In: *Agroforestry in Europe: Current Status and Future Prospects* (Eds. A. Rigueiro-Rodríguez *et al.*): 233-253. Springer Science + Business Media B.V.
- May, R.M., 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J. 304pp.
- May, R.M. & R.H. MacArthur, 1972. Niche overlap as a function of environmental variability. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 69: 1109-1113.
- Maynard Smith, J., 1998. *Evolutionary genetics*. Oxford: Oxford Univ. Press. 325pp.
- Mazía, C.N., Chaneton, E.J. & T. Kitzberger, 2006. Small-scale habitat use and assemblage structure of ground-dwelling beetles in a Patagonian shrub steppe. *J. Arid Environ.*, 67: 177-194.
- Melieres, F., Foucault, A. & M.-M. Blanc-Valleron, 1998. Mineralogical record of cyclic climate changes in Mediterranean mid-Pliocene deposits from Hole 964A (Ionian Basin) and from Punta Piccola (Sicily). *Proceedings of the Ocean Drilling Program*, 160: 219-226.
- Merret, P. & R. Snazell, 1983. A comparison of pitfall trapping and vacuum sampling for assessing spider faunas on heathland at Ashdown Forst, south-east England. *Bull. Br. Arachnol. Soc.*, 6: 1-13.
- Meulenkamp J.E., Wortel, M.J.R., van Wamel, W.A., Spakman, W. & E. Hoogerduijn-Strating, 1988. On the Hellenic subduction zone and the geodynamic evolution of Crete since the late Middle Miocene. *Tectonophysics*, 146: 203-215.
- Meulenkamp, J.E., 1971. The Neogene in the southern Aegean Area. *Opera Botanica*, 30: 5-12.
- Meulenkamp, J.E., van der Zwaan, G.J. & W.A. van Wamel, 1994. On Late Miocene to Recent vertical motions in the Cretan segment of the Hellenic arc. *Tectonophysics*, 234: 53-72.
- Miller, A.G. & T.A. Cope, 1996. *Flora of the Arabian Peninsula and Socotra. Vol. 1*. Edinburgh University Press, Edinburgh. 560pp.
- Minelli, A., 2002. *La Macchia mediterranea. Formazioni sempreverdi costiere. Quaderni habitat*. Ministero dell'Ambiente e della Tutela del Territorio, Museo Friulano di Storia Naturale - Comune di Udine.
- Misfud, D. & A. Scupola, 1998. The Tenebrionidae of the Maltese Islands (Central Mediterranean). *Annali del Museo Civico di Storia Naturale "G. Doria"*, 92: 191-229.
- Mitov, P., 1996. Vorläufige Beobachtungen zur Tag- und Nacht- Bewegungsaktivität der epigäischen Weberknechte (Opiliones, Arachnida) aus verschiedenartigen Habitaten im Vitoscha-Gebirge (Nordteil), SW-Bulgarien. *Rev. Suisse Zool.* (hors serie): 479-489.

- Mitrakos, K., 1980. A theory for Mediterranean plant life. *Acta Oecologica - Oecol. Plant.*, 1(15), 3: 245-252.
- Montserrat-Martí, J. & G. Montserrat-Martí, 1988. Hypothesis on the postglacial dynamics of thermo-mediterranean plants on the Southern slopes of the Pyrenees. *Monogr. Inst. Pir. Ecol.*, 4: 649-660.
- Moore, J.C., Berlow, E.L., Coleman, D.C., de Ruiter, P.C., Dong, Q., Hastings, A., Johnson, N.C., McCann, K.S., Melville, K., Morin, P.J., Nadelhoffer, K., Rosemond, A.D., Post, D.M., Sabo, J.L., Scow, K.M., Vanni, M.J. & D.H. Wall, 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecol. Lett.*, 7: 584-600.
- Moragues, G., 1989. Notes Coléoptérologiques Helléniques. II. *Biocosme Mésogéen*, 6: 153-160.
- Morellato, L.P.C., Talora, D.C., Takahasi, A., Bencke, C.C., Romera, E.C. & V.B. Zipparro, 2000. Phenology of Atlantic Rain Forest Trees: A Comparative Study. *Biotropica*, 32(4b): 811-823.
- Moreno, C.E. & G. Halffter, 2001. Spatial and temporal analysis of α , β and γ diversities of bats in fragmented landscape. *Biodivers. Conserv.*, 10: 367-382.
- Moreno, R.A., Sepúlveda, R.D., Badano, E.I., Thatje, S., Rozbaczylo, N. & F.D. Carrasco, 2008. Subtidal macrozoobenthos communities from northern Chile during and post El Niño 1997-1998. *Helgol. Mar. Res.*, 62(1): 45-55.
- Mound, L.A. & K.J. Gaston, 1993. Conservation and systematics - the agony and the ecstasy. In: *Perspectives on insect conservation* (Eds. K.J. Gaston, T.R. New & M.J. Samways): 185-195. Intercept Publications, Andover.
- Mouterde, P., 1966. *Nouvelle Flore du Liban et de la Syrie*. Dar el Machreck, Beirut, LB. 563pp.
- Muzika, R.-M. & M.J. Twery, 1997. Early-season activity and habitat characteristics of terricolous spider families (Araneae) in an Appalachian oak-mixed hardwood forest. *Environ. Entomol.*, 26(3): 497-506.
- Mylonas, M., 1999. Waves of evolution and extinction in the Aegean Sea. Abstracts of the 8th international congress on the zoogeography and ecology of Greece and adjacent regions. Kavala, May.
- Nahal, I., 1981. The mediterranean climate from a biological viewpoint. In: *Mediterranean-type Shrublands, Ecosystems of the World* (Eds. F. di Castri, D.W. Goodall & R.L. Specht) vol. 11: 63-86. Elsevier, Amsterdam (NL).
- Nelson, R.E., 2001. Bioclimatic implications and distribution patterns of the modern ground beetle fauna (Insecta: Coleoptera: Carabidae) of the Arctic slope of Alaska, U.S.A. *Arctic*, 54: 425-430.
- Nepesova, M.G., 1980. *Darkling Beetles of Turkmenia*. Ashkhabad: Ilim Publications. 210pp. (in Russian).
- Niemelä, J., 1990. Habitat distribution of carabid beetles in Tierra del Fuego, South America. *Entomol. Fenn.*, 1: 3-16.

- Niemelä, J., 1993. Interspecific competition in ground beetle assemblages (Carabidae): what have we learned? *Oikos*, 66: 325-335.
- Niemelä, J., 1996. From systematics to conservation - carabidologists do it all. *Ann. Zool. Fennici*, 33: 1-4.
- Niemelä, J., Ranta, E. & Y. Haila, 1985. Carabid Beetles in Lush Forest Patches on the Aland Islands, South-West Finland: An Island-Mainland Comparison. *J. Biogeogr.*, 12(2): 109-120.
- Niemelä, J., Kotze, J., Asworth, A., Brandmayr, P., Desender, K., New, T., Penev, L., Samways, M. & J. Spence, 2000. The search for common anthropogenic impacts on biodiversity. *J. Ins. Cons.*, 4: 3-9.
- Niemelä, J., Kotze, D., Venn, S., Penev, L., Stoyanov, I., Spence, J., Hartley, D. & E. de Oca, 2002. Carabid beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) across urban-rural gradients: an international comparison. *Landsch. Ecol.*, 17: 387-401.
- Niemi, G.J. & M.E. McDonald, 2004. Applications of ecological indicators. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.*, 35: 89-111.
- Nitecki, M.H. & A. Hoffman, 1987. *Neutral Models in Biology*. Oxford University Press, Oxford. 176pp.
- Noonan, G.R., 1985. The influences of dispersal, vicariance, and refugia on patterns of biogeographical distributions of the beetle family Carabidae. In: *Taxonomy, phylogeny and zoogeography of beetles and ants* (Ed. G. Ball): 322-349. Dr. W. Junk The Hague, The Netherlands.
- Novotny, V. & Y. Basset, 2000. Rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. *Oikos*, 89: 564-572.
- Oertzen, E., 1886. Verzeichnis der Coleopteren Griechenlands und Cretas. *Berl. Ent. Z.*, 30(2): 189-293.
- Oliver, C.D. & B.C. Larson, 1990. *Forest Stand Dynamics*. McGraw-Hill. 467pp.
- Oliver, I. & A.J. Beattie, 1996. Designing a cost-effective invertebrate survey: a test of methods for rapid assessment of biodiversity. *Ecologia Applicata*, 6: 594-607.
- Osborne, J., 2002. Notes on the use of data transformations. *Practical Assessment, Research & Evaluation*, 8(6): 1-8.
- Paarman, W., 1970. Untersuchungen über die Jahresrhythmik von Laufkäfern (Coleoptera, Carabidae) in der Cyrenaika (Libyen, Nordafrika). *Oecologia (Berl.)*, 5: 325-333.
- Palik, B.J. & P.G. Murphy, 1990. Disturbance versus edge effects in sugar-maple/beech forest fragments, *For. Ecol. Manage.*, 32: 187-202.
- Palmer, M.W., 1990. The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology*, 71: 1195-1198.
- Pardo, M.T., Esteve, M.A., Giménez, A., Martínez-Fernández, J., Carreño, M.F., Serrano, J. & J. Miñano, 2008. Assessment of hydrological alterations on wandering beetle

- assemblages (coleoptera: Carabidae and Tenebrionidae) in coastal wetlands of arid Mediterranean systems. *J. Arid Environ.*, 72: 1803-1810.
- Parker, J.R., 2001. Pitfall traps: Pros and Cons. *Newsletter of the British arachnological Society*, 89: 7.
- Parmakelis, A., Stathi, I., Chatzaki, M., Simaiakis, S., Spanos, L., Louis, C. & M. Mylonas, 2006a. Evolution of *Mesobuthus gibbosus* (Brullé, 1832) (Scorpiones: Buthidae) in the northeastern Mediterranean region. *Mol. Ecol.*, 15: 2883-2894.
- Parmakelis, A., Stathi, I., Spanos, L., Louis, C. & M. Mylonas, 2006b. Phylogeography of *Iurus dufourei* (Brullé, 1832) (Scorpiones, Iuridae). *J. Biogeogr.*, 33: 251-260.
- Parmenter, R.R. & J.A. MacMahon, 1984. Factors influencing the distribution and abundance of ground-dwelling beetles (Coleoptera) in a shrub-steppe ecosystem: the role of shrub, architecture. *Pedobiologia*, 27: 21-34.
- Parmenter, R.R. & J.A. MacMahon, 1988a. Factors limiting populations of arid-land darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae): predation by rodents. *Environ. Entomol.*, 17: 280-286.
- Parmenter, R.R. & J.A. MacMahon, 1988b. Factors influencing species composition and population sizes in a ground beetle community (Carabidae): predation by rodents. *Oikos*, 52: 350-356.
- Parmenter, R.R., Parmenter, C.A. & C.D. Cheney, 1989. Factors influencing microhabitat partitioning in arid-land darkling beetles (Tenebrionidae): temperature and water conservation. *J. Arid Environ.*, 17: 57-67.
- Pavicevic, D. & G. Mesaros, 1997. Carabini of Yugoslavia and adjacent regions (Coleoptera: Carabidae). Catalogus Faune Jugoslaviae. Encyclopedia. Belgrade: Ecolibri-Bionet. CD-ROM.
- Pavliček, T. & C. Csuzdi, 2006. Species richness and zoogeographic affinities of earthworms in Cyprus. *Eur. J. Soil Biol.*, 42: 111-116.
- Pearson, R.G. & E. White, 1964. Factors contributing to the annual cycles of surface-active arthropods in moorland country. *Entomologist's Monthly Magazine*: 201-206.
- Peet, R.K., 1974. The measurement of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 285-307.
- Penrith, M.L., 1983. Revision of the Zophosini (Coleoptera: Tenebrionidae). Part 8. Key to the subgenera, supplement, evolution and biogeography of the tribe, and catalogue. *Cimbebasia*, A6(9): 369-384.
- Penrith, M.L., 1986. Revision of the Zophosini (Coleoptera: Tenebrionidae). Part 10. The Palearctic species group of the subgenus *Oculosis* Penrith, the subgenus *Cheirosis* Deyrolle, and a monotypical subgenus from Socotra. *Cimbebasia*, A6(10): 417-502.
- Perissoratis, C. & N. Conispoliatis, 2003. The impacts of sea-level changes during the latest Pleistocene and Holocene times on the morphology of Ionian and Aegean seas (SE Alpine Europe). *Mar. Geol.*, 196: 145-156.

- Perner, J. & S. Schueler, 2004. Estimating the density of ground-dwelling arthropods with pitfall traps using a nestedcross array. *J. Anim. Ecol.*, 73: 469-477.
- Philip, H., Cisternas, A., Gvishiani A. & A. Gorshkov, 1989. The Caucasus An actual example of the initial stages of continental collision. *Tectonophysics*, 161: 1-21.
- Phillipson A., 1898. Bosphorus und Hellespont. *Geogr. Zeitschr.*, 4: 16-26.
- Pianka, E.R., 1970. On r- and K-selection. *Am. Nat.*, 104: 592-597.
- Pianka, E.R., 1972. r and K selection or b and d selection? *Am. Nat.*, 106: 581-588.
- Pianka, E.R., 1974. Niche Overlap and Diffuse Competition. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 71(5): 2141-2145.
- Pianka, E.R., 1986. *Ecology and Natural History of Desert Lizards*. Princeton University Press, Princeton. 208pp.
- Pianka, E.R., 2006. *Evolutionary Ecology*, 6th Edition. Pearson Education (στα ελληνικά). Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Κρήτης, Ηράκλειο. σελ. 606.
- Picka, J., 1983. Beitrag zur kenntnis der familie Tenebrionidae Bulgariens (Coleoptera). *Acta Entomologica Musei Naturalis Pragae*, 41: 297-312.
- Picka, J., 1984. Zur faunistik und taxonomie der Tenebrionidae (Coleoptera) der insel Kreta. *Türk. Bit. Kor. Derg.*, 8: 17-31.
- Pielou, D.P. & E.C. Pielou, 1968. Association among species of infrequent occurrence: the insect and spider fauna of *Polyporus betulinus* (Bulliard) Fries. *J. Theor. Biol.*, 21: 202-216.
- Pierre, F., 1958. *Écologie et Peuplement Entomologique des Sables vifs du Sahara Nord-Occidental*. Centre National de la Recherche Scientifique. Paris. 322pp.
- Pierre, F. 1965. Contribution à la connaissance de la faune du Moyen-Orient (Missions G. Remaudiere 1955 et 1959) II. Coleopteres Tenebrionides. *Vie et Milieu*, 15: 1043-1055.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S. & D. Sarkar, 2008. The nlme package. Reference manual. <http://cran.r-project.org>.
- Pizzolotto, R., Brandmayr, P. & A. Mazzei, 2003. Carabid beetles in a Mediterranean Region: biogeographical and ecological features. In: *European Carabidology 2003. Proceedings of the 11th European Carabidologist Meeting* (Eds. G.L. Lövei & S. Toft): 243-254.
- Poinsot-Balaguer, N., 1988. Stratégies adaptive des arthropods du sol en région méditerranéene. In: *Time scales and water stress* (Eds. di Castri, F., Floret, C., Rambal, S. & J. Roy): 511-539. Proc 5th Int. Conf. on Mediterranean Ecosystems. IUBS, Paris.
- Polunin, O., 1980. *Flowers of Greece and the Balkans. Afield Guide*. Oxford University Press. 592pp.
- Polunin, O. & A. Huxley, 1992. *Flowers of the Mediterranean*. 3rd Edition. Chatto & Windus, London. 260pp.

- Pons, A., 1981. The history of the Mediterranean shrublands. In: *Mediterranean-type Shrublands, Ecosystems of the World* (Eds. F. di Castri, D.W. Goodall & R.L. Specht) vol. 11: 131-138. Elsevier, Amsterdam (NL).
- Poole, R.W. & B.J. Rathcke, 1979. Regularity, Randomness, and Aggregation in Flowering Phenologies. *Science*, 203: 470-471.
- Poole, A.J. & A.H.F. Robertson, 1992. Quaternary uplift and sea-level change at an active plate boundary, Cyprus. *J. Geol. Soc. London*, 148: 909-921.
- Por, F.D. & C. Dimentman, 2006. *Mare Nostrum. Neogene and Anthropogenic Natural History of the Mediterranean Basin, with Emphasis on the Levant*. Pensoft Publishers: Sofia-Moscow. 350pp.
- Poulakakis, N., Lymberakis, P., Antoniou, A., Chalkia, D., Zouros, E., Mylonas, M. & E. Valakos, 2003. Molecular phylogeny and biogeography of the wall-lizard *Podarcis erhardii* (Squamata: Lacertidae). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 28: 38-46.
- Prado, C.P.A., Uetanabaro, M., Haddad, C.F.B., 2005. Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 26: 211-221.
- Putman, R.J., 1994. *Community ecology*. Chapman and Hall, New York, NY. 178pp.
- Quézel, P., 1981. Floristic composition and phytosociological structure of sclerophyllous matorral around the Mediterranean. In: *Mediterranean-type Shrublands, Ecosystems of the World* (Eds. F. di Castri, D.W. Goodall & R.L. Specht) vol. 11: 107-121. Elsevier, Amsterdam (NL).
- Quézel, P., 1985. Definition of the Mediterranean region and the origin of its flora. In: *Plant Conservation in the Mediterranean Area* (Ed. C. Gómez-Campo): 9-24. Dordrecht, The Netherlands: Dr. W. Junk Publishers.
- Quézel, P. & M. Barbero, 1982. Definition and characterization of Mediterranean-type ecosystems. *Ecologia mediterranea*, 8: 15-29.
- Quinn, G.P. & M.J. Keough, 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, Cambridge. 556pp.
- R Development Core Team, 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Radtke, M.G. & G.B. Williamson, 2005. Volume and Linear Measurements as Predictors of Dung Beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) Biomass. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 98(4): 548-551.
- Rainio, J. & J. Niemelä, 2003. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as Bioindicators. *Biodivers. Conserv.*, 12: 487-506.
- Rapp, M. 1969. Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux dans deux écosystème méditerranéens: La forêt de *Quercus ilex* L., et la garrigue de *Quercus coccifera* L. *Acta Oecol. – Oec. Plant.*, 1: 151-164.

- Redecker, B., Finck, P., Härdtle, W., Riecken, U. & E. Schröder, 2002. *Pasture landscapes and nature conservation*. Berlin; New York: Springer. 435pp.
- Rees, D.J., Emerson, B.C., Oromí, P. & G.M. Hewitt, 2001. Mitochondrial DNA, ecology and morphology: interpreting the phylogeography of the Nesotes (Coleoptera: Tenebrionidae) of Gran Canaria (Canary Islands). *Mol. Ecol.*, 10(2): 427-434.
- Refseth, D., 1980. Differences in seasonal activity pattern and breeding time of *Patrobus atrorufus* (Carabidae) in central Norway. *Holarctic Ecol.*, 3: 87-90.
- Reisigl, P.H., 2001. Vegetationslandchaften und flora des Mittelmeerraumes. In: *Das Mittelmeer: Fauna, Flora, Ökologie: Bd. II/1* (Ed. R. Holfrichter). Spektrum Akademischer Verlag.
- Reisigl, P.H. & E.O. Danesch, 1997. *Flore méditerranéenne*. Éditions Payot Lausanne. 144pp.
- Resh, V.H. & R.T. Cardé, 2003. *Encyclopedia of Insects*. Academic Press, San Diego, California, 1266pp.
- Ribera, I., Dolédec, S., Downie, I.S. & G.N. Foster, 2001. Effect of land disturbance and stress traits of ground beetle assemblages. *Ecology*, 82(4): 1112-1129.
- Rickard, W.H., 1970. The distribution of ground-dwelling beetles in relation to vegetation, season and topography in the Rattlesnake Hills, southeastern Washington. *Northwest Sci.*, 44: 107-113.
- Ricklefs, R.E., 1993. *The economy of nature: a textbook in basic ecology*. 3rd edition. W.H. Freeman, New York. 573pp.
- Ricklefs, R.E. & G.C. Cox, 1972. Taxon cycles in the West Indian avifauna. *Am. Nat.*, 106: 195-219.
- Ricklefs, R.E. & E. Bermingham, 1999. Taxon cycles in the Lesser Antillean avifauna. *Ostrich*, 70: 49-59.
- Ricklefs, R.E. & E. Bermingham 2002. The concept of the taxon cycle in biogeography. *Global Ecol. Biogeogr.*, 11: 353-361.
- Rieske, L.K. & L.J. Buss, 2001. Influence of site on diversity and abundance of ground- and litter-dwelling Coleoptera in Appalachian oak-hickory forests. *Environ. Entomol.*, 30: 484-494.
- Rikli, M., 1943. *Das Pflanzenkleid der Mitteleuropäer*. Huber, Berne. 148pp.
- Robbins, C.S., Sauer, J.R., Greenberg, R.S. & S. Droege, 1989. Population declines in North American birds that migrate to the neotropics. *Proc. Natl Acad. Sci. (USA)*, 86: 7658-7662.
- Roberts, N., 1991. *The Holocene. An Environmental History*. Basil Blackwell. 227pp.
- Robertson, A.H.F., 1977. Tertiary uplift history of the Troodos Massif, Cyprus. *Geol. Soc. Am. Bull.*, 88: 1763-1772.

- Robertson, A.H.F., 1990. Tectonic evolution of Cyprus. In: *Ophiolites: Oceanic Crustal Analogues. Proc. Symp. "Troodos 1987," Nicosia, Cyprus* (Eds. J. Malpas, E.M. Moores, A. Panayiotou & C. Xenophontos): 235-250.
- Robertson, A.H.F., 1998. Mesozoic-Tertiary tectonic evolution of the easternmost Mediterranean area: Integration of marine and land evidence. In: *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results, 160*, College Station (Eds. A.H.F. Robertson, K.C. Emeis, C. Richter & A. Camerlenghi): 723-282.
- Robertson, A.H.F., 2002. Overview of the genesis and emplacement of Mesozoic ophiolites in the Eastern Mediterranean Tethyan region. *Lithos*, 65: 1-67.
- Robertson, A.H.F. & D. Mountrakis, 2006. Tectonic development of the Eastern Mediterranean region: an introduction. In: *Tectonic development of the Eastern Mediterranean region* (Eds. A.H.F. Robertson & D. Mountrakis): 1-10. Geological Society, London, Special Publications.
- Roegl, F. & F.F. Steininger, 1983. Vom Zerfall der Tethys zu Mediterran and Paratethys. *Annales des naturhistorischen Museums in Wien*, 85/A: 135-163.
- Rogers, L.E. & W.H. Rickard, 1975. A survey of darkling beetles in desert steppe vegetation after a decade. *Annals Entomol. Soc. Amer.*, 68: 1069-1070.
- Rogers, L.E., Hinds, W.T. & R.L. Buschbom, 1976. A general weight vs. length relationship for insects. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 69: 387-389.
- Rogers, L.E., Buschbom, R.L. & C.R. Watson, 1977. Length-weight relationships of shrub-steppe invertebrates. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 70: 51-53.
- Rohlf, F.J., 2008. NTSYSpc: Numerical Taxonomy System, ver. 2.20. Exeter Publishing, Ltd.: Setauket, NY.
- Roig-Juñent, S. & M.C. Domínguez, 2001. Diversidad de la familia Carabidae (Coleoptera) en Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 74: 549-571.
- Roig-Juñent, S., Carrara, R., Ruiz-Manzanos, E., Agrain, F., Sackmann, P. & M.F. Tognelli, 2007. Phylogenetic relationships and biogeographic considerations of four new species of *Cnemalobus* (Coleoptera: Carabidae) from Patagonia. *Insect Syst. Evol.*, 38: 1-26.
- Romanuk, T.N. & J. Kolasa, 2001. Simplifying the complexity of temporal diversity dynamics: a differentiation approach. *Ecoscience*, 8: 259-263.
- Rosignol-Strick, M. & N. Planchais, 1989. Sea-Land correlation of pollen records in the Eastern Mediterranean for the Glacial-Interglacial transition: biostratigraphy versus radiometric time-scale. *Quaternary Sci. Rev.*, 14: 893-915.
- Roth, V.L., 1981. Constancy in the size ratios of sympatric species. *Am. Nat.*, 118: 394-404.
- Roughgarden, J., 1989. The structure and assembly of communities. In: *Perspectives in ecological theory* (Eds. J. Roughgarden, R.M. May & S.A. Levin): 203-226. Cambridge: Cambridge University Press.

- Rykken, J.J., Capen, D.E. & S.P. Mahabir, 1997. Ground beetles as indicators of land type diversity in the green mountains of Vermont. *Conserv. Biol.*, 11(2): 522-530.
- Sackmann, P. & A. Farji-Brener, 2006. Effect of fire on ground beetles and ant assemblages along an environmental gradient in North-Western Patagonia: does habitat type matter? *Ecoscience*, 13: 360-371.
- Sackmann, P. & G.E. Flores, 2009. Temporal and spatial patterns of tenebrionid beetle diversity in NW Patagonia, Argentina. *J. Arid Environ.*, in press (doi:10.1016/j.jaridenv.2009.05.007).
- Sackmann, P., Farji-Brener, A. & J. Corley, 2008. The impact of an exotic social wasp (*Vespula germanica*) on the native arthropod community of north-west Patagonia, Argentina: an experimental study. *Ecol. Entomol.*, 33: 213-224.
- Saint-Germain, M., Buddle, C.M., Larrivé, M., Mercado, A., Motchula, T., Reichert, E., Sackett, T.E., Sylvain, Z. & A. Webb, 2007. Should biomass be considered more frequently as a currency in terrestrial arthropod community analyses? *J. Appl. Ecol.*, 44: 330-339.
- Sáiz, F., 1977. Soil Beetles. In: *Chile-California Mediterranean Scrub Atlas. A Comparative Analysis* (Eds. N.J.F. Thrower & D.E. Bradbury): 184-194. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Penn.
- Samways, M.J., 1994. *Insect Conservation Biology*. Chapman and Hall, London. 380pp.
- Samways, M.J., Osborn, R., Hastings, H. & V. Hattingh, 1999. Global climate change and accuracy of prediction of species' geographical ranges: establishment success of introduced ladybirds (Coccinellidae, *Chilocorus* spp.) worldwide. *J. Biogeogr.*, 26: 795-812.
- Sánchez-Piñero, F., 1997. Analysis of spatial and seasonal variability of carrion beetle (Coleoptera) assemblages in two arid zones of Spain. *Environ. Entomol.*, 26: 805-814.
- Sánchez-Piñero, F. & J.M. Avila, 2004. Dung-insect community composition in arid zones of south-eastern Spain. *J. Arid Environ.*, 56: 303-327.
- Sánchez-Piñero, F. & J. Gómez, 1995. Use of ant-nest debris by darkling beetles and other arthropod species in an arid system in south Europe. *J. Arid Environ.*, 31: 91-104.
- Sanders, H., 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *Am. Nat.*, 102: 243-282.
- Sanders, N.J., Gotelli, N.J., Heller, N.E. & D.M. Gordon, 2003. Community disassembly by an invasive species. *PNAS*, 100(5): 2474-2477.
- Sanders, N.J., Gotelli, N.J., Wittman, S.E., Ratchford, J.S., Ellison, A.M. & E.S. Jules, 2007. Assembly rules of ground-foraging ant assemblages are contingent on disturbance, habitat and spatial scale. *J. Biogeogr.*, 34(9): 1632-1641.
- Schatzmayr, A., 1935. Risultati scientifici delle cacce entomologiche di S.A.S. il Principe Alessandro Torre e Tasso nelle isole dell'Egeo. *Bolletino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria del R. Istituto Superiore Agrario in Portici*, 28: 231-246.
- Schawaller, W., 1978. Zur morphologischen Abgrenzung der *Tentyria*-Arten *cyprina* und *cylindrica* Zyperns (Col.: Tenebrionidae). *Ent. Z.*, 88: 11-12.

- Schawaller, W., 1996. Tenebrionidae (Coleoptera) aus Nord-Griechenland: Habitate, Artengesellschaften und Verbreitung. *Ent. Bl.*, 92: 3-18.
- Schiller, G. & C. Grunwald, 1987. Cortex Resin Monoterpene Composition in *Pinus brutia* Provenances Grown in Israel. *Biochemical Systematics and Ecology*, 15(4): 389-394.
- Schjøtz-Christensen, B., 1965. Biology and population studies of Carabidae of the Corynephorum. *Natura Jutlandica*, 11: 1-173.
- Schlesinger, W.H. & M.M. Hasey, 1981. Decomposition of chaparral shrub foliage: losses of organic and inorganic constituents from deciduous and evergreen leaves. *Ecology*, 62: 762-774.
- Schmitz, O.J., 1998. Direct and indirect effects of predation and predation risk in old-field interaction webs. *Am. Nat.*, 151: 327-342.
- Schmidt, M.H., Clough, Y., Schulz, W., Westphalen, A. & T. Tschardt, 2006. Capture efficiency and preservation attributes of different fluids in pitfall traps. *J. Arachnol.*, 34:159-162.
- Schnelle, F., 1955. *Pflanzen-Phanologie*. Akademische Verlagsgesellschaft. Geest und Portig, Leipzig. 299pp.
- Schoener, T.W., 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27-39.
- Schoener, T.W. & G.H. Adler, 1991. Greater resolution of distributional complementarities by controlling for habitat affinities: a study with Bahama lizards and birds. *Am. Nat.*, 137: 669-692.
- Scholtz C.H. & E. Holm, 1995. *Insects of Southern Africa*. Butterworth, Durban, South Africa. 502pp.
- Schremmer, F., 1960. Beitrag zur biologie von *Ditomis clypeatus* Rossi, eines Koernersammelnden Carabidae. *Zeitschr. Arbgem. Oeterr. Ent. Wien*, 12: 140-145.
- Schuster A. 1936. Die Tenebrioniden (Col.) Ausbeute von Prof. Dr.Fr.Werner und Kustos Dr.Otto Wettstein von den griechischen Aegaischen Inseln und dem italienischen Dodekanes in den Jahren 1934 und 1935. *Sb. Ak. Wiss. Wien*, 145: 65-80.
- Schwöppe, M., Kreuels, M. & F. Weber, 1998. Zur Frage der historisch oder ökologisch bedingten Begrenzung des Vorkommens einer waldbewohnenden, ungeflügelten Carabidenart: Translokationsexperimente und kontrollierten Bedingungen mit *Carabus auronitens* im Münsterland. *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde*, 60: 1-77.
- Scott, J.A. & M.A. Epstein, 1987. Factors affecting phenology in a temperate insect community. *Am. Midl. Nat.*, 117(1): 103-118.
- Seely, M.K., 1979. Irregular fog as a water source for desert dune beetles. *Oecologia (Berl.)*, 42: 213-227.
- Seely, M.K., Roberts, C.S. & D. Mitchell, 1988. High body temperatures of Namib dune tenebrionids - why? *J. Arid Environ.*, 14: 135-143.

- Sengor, A.M.C. & Y. Yilmaz, 1981. Tethyan evolution of Turkey: a plate tectonic approach. *Tectonophysics*, 75: 181-241.
- Sgardelis, S., Stamou, G. & N.S. Margaris, 1981. Structure and spatial distribution of soil arthropods in a phryganic (eastern Mediterranean) ecosystem. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 18: 221-230.
- Siemann, E. & J.H. Brown, 1999. Gaps in mammalian body size distributions re-examined. *Ecology*, 80: 2788-2792.
- Silvertown, J., Poulton, P., Johnston, E., Edwards, G., Heard, M., P.M. Biss, 2006. The Park Grass Experiment 1856-2006: Its contribution to ecology. *J. Ecol.*, 94: 801-814.
- Simandl, J., 2002. New and interesting records of beetles (Coleoptera) from Bulgaria. *Acta Zool. Bulgar.*, 54(2): 59-66.
- Simberloff, D., 1972. Properties of the rarefaction diversity measurement. *Am. Nat.*, 106: 414-418.
- Simberloff, D., 1978. Use of rarefaction and related methods in ecology. In: *Biological Data in Water Pollution Assessment: Quantitative and Statistical Analyses* (Eds. K.L. Dickson, J. Cairns, Jr., & R.J. Livingston): 150-165. American Society for Testing and Materials, Philadelphia.
- Simberloff, D., 1979. Rarefaction as a distribution-free method of expressing and estimating diversity. In: *Ecological Diversity in Theory and Practice*. (Eds. J.F. Grassle & G. P. Patil): 159-170. International Cooperative Publishing House, Fairland, Maryland.
- Simberloff, D., 1983. Sizes of coexisting species. In: *Coevolution* (Eds. D.J. Futuyma & M. Slatkin): 404-430. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Simberloff, D. & W. Boecklen, 1981. Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition. *Evolution*, 35: 1206-1228.
- Simberloff, D. & E.F. Connor, 1981. Missing species combinations. *Am. Nat.*, 118: 215-239.
- Sinclair, B.J. & S.L. Chown, 2005. Climatic variability and hemispheric differences in insect cold tolerance: support from southern Africa. *Funct. Ecol.*, 19: 214-221.
- Skinner, J.B., Porter, C.S. & J. Park, 2004. *Dynamic Earth - An Introduction to Physical Geology*. 5th Edition. John Wiley & Sons Inc. USA. 648pp.
- Slobodchikoff, C.N., 1978. Habitat use by mimetic coastal tenebrionid beetles. *Am. Midl. Nat.*, 99: 45-57.
- Slobodchikoff, C.N., 1983. Water balance and temperature preferences, and their role in regulating activity times of tenebrionid beetles. *Oikos*, 40: 113-119.
- Smith, R.L., 1974. *Ecology and Field Biology*. 2nd edition. Harper and Row Publishers, New York. 850pp.
- Smith, E.P. & G. van Belle, 1984. Nonparametric estimation of species richness. *Biometrics*, 40: 119-129.

- Smith, W.E. & W.G. Whitford, 1976. Seasonal activity and water loss relationships in four species of Eleodes (Coleoptera: Tenebrionidae). *Southwestern Entomology*, 1: 161-163.
- Sneath, P.H. & R.R. Sokal, 1973. *Numerical Taxonomy*. Freeman, San Francisco, 573pp.
- Sondaar, P.Y., de Vos, J. & M.D. Dermitzakis, 1986. Late Cenozoic faunal evolution and Paleogeography of the South Aegean Island arc. *Modern Geology*, 10: 249-259.
- Sonnenfeld, P., 1985. Models of upper Miocene evaporite genesis in the Mediterranean region. In: *Geological Evolution of the Mediterranean Basin* (Ed. D.J. Stanley & F.C. Wezel): 323-346. Heidelberg-New York: Springer Verlag.
- Southwood, T.R.E., 1966. *Ecological Methods*. Methuen & Co Ltd, London, 524pp.
- Specht, R.L., 1973. Structure and functional response of ecosystems in the Mediterranean climate of Australia. In: *Mediterranean Type Ecosystems. Origin, Structure, Analysis and Synthesis* (Eds. F. di Castri & H.A. Mooney): 113-120. Springer-Verlag, Berlin.
- Spence, J.R. & J.K. Niemelä, 1994. Sampling carabid assemblages with pitfall traps: the madness and the method. *Can. Entomol.*, 126: 881-894.
- Stamou, G.P., 1998. *Arthropods of Mediterranean-Type Ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. 141pp.
- Stamou, G.P., Asikidis, M.D., Argyropoulou, M.D. & S.P. Sgardelis, 1993. Ecological time versus standard clock time: the asymmetry of phenologies and the life history strategies of some soil arthropods from Mediterranean ecosystems. *Oikos*, 66: 27-35.
- Standen, V., 2000. The Adequacy of Collecting Techniques for Estimating Species Richness of Grassland Invertebrates. *J. Appl. Ecol.*, 37(5): 884-893.
- Stapp, P., 1997. Microhabitat use and community structure of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) in shortgrass prairie: effects of season, shrub cover and soil type. *Am. Midl. Nat.*, 137: 298-311.
- Stathi, I. & M. Mylonas, 2001. New records of scorpions from central and eastern Mediterranean area: biogeographical comments, with special reference to Greek species. In: *In Memorial Gary A. Polis Scorpions 2001* (Eds. V. Fet & P.A. Selden): 287-295.
- StatSoft Inc., 2005. STATISTICA (data analysis software system), version 7.1. StatSoft Inc., St. Tulsa, OK. Accessed March 2, 2007. <http://www.statsoft.com>
- Steininger F.F. & F. Roegl, 1984. Paleogeography and palinspastic reconstruction of the Neogene of the Mediterranean and Paratethys. In: *The Geological Evolution of the Eastern Mediterranean* (Eds. J.E. Dixon & A.H.F. Robertson): 659-668. Blackwell Scientific Publications.
- Stevens, G.C., 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *Am. Nat.*, 133: 240-256.
- Stone, L. & A. Roberts, 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia*, 85: 74-79.

- Stork, N.E., 1988. Insect diversity: facts, fiction and speculation. *Biol. J. Linn. Soc.*, 35: 321-337.
- Strong, D.R., Szyska, L.A. & D. Simberloff, 1979. Tests of community wide character displacement against null hypotheses. *Evolution*, 33: 897-913.
- Suc, J.-P., 1984. Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature*, 307: 429-432.
- Sunderland, K.D., Lovei, G.L. & J. Fenlon, 1995. Diet and reproductive phenologies of the introduced ground beetle *Harpalus affinis* and *Glivina australasiae* (Coleoptera: Carabidae) in New Zealand. *Austr. J. Zool.*, 43: 39-50.
- Suominen, O., Niemelä, J., Martikainen, P., Niemelä, P. & I. Kojola, 2003. Impact of reindeer grazing on ground-dwelling Carabidae and Curculionidae assemblages in Lapland. *Ecography*, 26: 503-513.
- Szyszko, J., 1983. *State of Carabidae (Col.) fauna in fresh pineforest and tentative valorization of this environment*. SGGW-AG Monographs No. 28. Warsaw Agricultural University Press, Warsaw, Poland.
- Szyszko, J., Vermeulen, H.J.W., Klimaszewski, K., Abs, M., Schwerk, A., 2000. Mean Individual Biomass (MIB) of ground beetles (Carabidae) as an indicator of the state of the environment. In: *Natural history and applied ecology of carabid beetles* (Eds. P. Brandmayr *et al.*): 289-294. Pensoft, Moscow.
- Tezcan, S., Ferrer, J. & b. Keskin, 2000. Contribution to the study of tenebrionid beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) in ecological cherry orchards in İzmir and Manisa provinces of Turkey. *Türk. Entomol. Derg.*, 24(4): 243-248.
- Tezcan, S., Karsavuran, Y., Pehlivan, E., Keskin, B. & J. Ferrer, 2004a. Contributions to the knowledge of the Tenebrionidae (Coleoptera) from Turkey. Part I. Lagriinae, Pimeliinae, Bolitophaginae, Diaperinae. *Türk. Entomol. Derg.*, 28(2): 99-114.
- Tezcan, S., Karsavuran, Y., Pehlivan, E., Keskin, B. & J. Ferrer, 2004b. Contributions to the knowledge of the Tenebrionidae (Coleoptera) from Turkey. Part II. Opatrinae, Tenebrioninae, Adeliinae. *Türk. Entomol. Derg.*, 28(3): 163-180.
- Thacker, J.R.M., 1996. Carabidologists and fragmented habitats. *Trends Ecol. Evol.*, 11: 103-104.
- Thiele, H.-U., 1962, Zusammenhänge zwischen Jahreszeiten der Larva I entw. wickl. und Biotopbindung bei Carabiden, - XI. Int. Congr. Ent. Wien 1960, 3: 165-169.
- Thiele, H.-U., 1969. Zusammenhänge zwischen Tagesrhythmik, Jahresrhythmik und Habitatbindung bei Carabiden. *Oecologia (Berlin)*, 3: 227-229.
- Thiele, H.-U., 1977. *Carabid beetles in their environments: a study on habitat selection by adaptations in physiology and behavior*. Springer Verlag, Berlin, Germany, 339pp.
- Thiele, H.-U. & F. Weber, 1968. Tagesrhythmen der Aktivität bei Carabiden. *Oecologia*, 1: 315-355.

- Thomas, D.B., 1979. Patterns in the abundance of some tenebrionid beetles in the Mojave Desert. *Environ. Entomol.*, 8: 568-574.
- Thomas, D.B., 1983. Tenebrionid beetle diversity and habitat complexity in the eastern Mojave desert. *Coleopt. Bull.*, 37: 135-147.
- Thompson, G.G., Withers, P.C., Pianka, E.R. & S.A. Thompson, 2003. Assessing biodiversity with species accumulation curves; inventories of small reptiles by pit-trapping in Western Australia. *Austral Ecol.*, 28: 361-383.
- Thorbek, P. & T. Bilde 2004. Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management. *J. Appl. Ecol.*, 41: 526-538.
- Tilman, D., 1982. Resource competition and community structure. Princeton Univ. Press. 312pp.
- Tipper J.C., 1979. Rarefaction and rarefaction - the use and abuse of a method in paleoecology. *Paleobiology*, 5: 423-434.
- Tonkyn, D.W. & B.J. Cole, 1986. The statistical analysis of size ratios. *Am. Nat.*, 128: 66-81.
- Topping, C.J. & K.D. Sunderland, 1992. Limitations to the use of pitfall traps in ecological studies exemplified by a study of spiders in a field of winter wheat. *J. Appl. Ecol.*, 29: 485-491.
- Trautner, J. & K. Geigenmüller, 1987. *Tiger Beetles, Ground Beetles: Illustrated key to the Cicindelidae and Carabidae of Europe*. Josef Margraf Publisher, Aichtal. 488pp.
- Tretzel, E., 1954. Reife und Fortpflanzungszeit bei Spinnen. *Morph. Ökol. Tiere*, 42: 634-691.
- Triantis, K. & M. Mylonas, 2009. Greek islands. In: *Encyclopedia of Islands* (Eds. R. Gillespie & D.A. Clague): 388-392. University of California Press.
- Trichas, A., 1985. *Structure and dynamics of arthropod communities in the leaf-litter layer on Mount Avala, Central Serbia* (Engl. Summary). Thesis, Univ. of Belgrade, 33pp.
- Trichas, A., 2008. The genus *Dendarus* Latreille 1829 (Coleoptera, Tenebrionidae: Dendarini) in Greece. (A systematic account of the genus with the description of a new species and four new systematic combinations). *Advances in Arachnology and Developmental Biology. Papers dedicated to Prof. Dr. Božidar Čurčić*. (Eds. S.E. Makarov & R.N. Dimitrijević). Monographs, 12: 417-462. Inst. Zool., Belgrade; BAS, Sofia; Fac. Life Sci., Vienna; SASA, Belgrade & UNESCO MAB Serbia. Vienna - Belgrade - Sofia.
- Trichas, A. & A. Legakis, 1987. General considerations on the distribution of Coleoptera in the Aegean islands. *Biol. Gallo-Hellen.*, 13: 127-132.
- Trichas, A. & A. Legakis, 1991. Phenology and patterns of activity of ground Coleoptera in an insular Mediterranean ecosystem (Cyclades, Greece). *Pedobiologia*, 35: 327-335.
- Trichas, A., Lagkis, A., Triantis, K.A., Poulakakis, N. & M. Chatzaki, 2008. Biogeographic patterns of tenebrionid beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) on four island groups in the south Aegean Sea. *J. Nat. Hist.*, 42(5-8) 491-511.

- Tsiourlis, G.M. 1989. Production de litiere et litiere au sol des principales espèces végétales d'un maquis a *Juniperus phoenicea* (Naxos, Cyclades). *Biol. Gallo-Hellen.*, 16: 53-66.
- Turin, H., Casale, A., Kryzhanovskij, O.L., Makarov, K.V. & I.d. Penev, 1993. *Checklist and atlas of the genus Carabus Linnaeus in Europe (Coleoptera, Carabidae)*. Backhuys: Universal Book Services. 80pp.
- Turin, H., Penev, L. & A. Casale, 2003. *The genus Carabus in Europe. A synthesis*. Co-published by Pensoft Publishers, Sofia-Moscow & European Invertebrate Survey, Leiden. 512pp.
- Turnbull, A.L., 1973. Ecology of the true spiders (Araneomorphae). *Annu. Rev. Entomol.*, 18: 305-348.
- Turner, J.R., Gatehouse, C.M. & C.A. Corey, 1987. Does solar energy control organic diversity? Butterflies, moths and the British climate. *Oikos*, 48: 195-205.
- Tzedakis, P.C., 2000. Vegetation variability in Greece during the last interglacial. *Geologie en Mijnbouw / Netherlands Journal of Geosciences* 79 (2/3): 355-367.
- Uetz, G.W., 1977. Coexistence in a guild of wandering spiders. *J. Anim. Ecol.*, 46: 531-541.
- Uetz, G.W. & J.D. Unzicker, 1976. Pitfall trapping in ecological studies of wandering spiders. *J. Arachnol.*, 3: 101-111.
- Ulrich, W., 2001a. Models of relative abundance distributions I: model fitting by stochastic models. *Pol. J. Ecol.*, 49(2): 145-157.
- Ulrich, W., 2001b. Relative abundance distributions of species: the need to have a new look at them. *Pol. J. Ecol.*, 49(4): 391-405.
- Ulrich, W., 2004a. Neutral macroecology—ecology without biology? *Ecological Questions*, 4: 113-126.
- Ulrich, W., 2004b. Species co-occurrences and neutral models: Reassessing J.M. Diamond's assembly rules. *Oikos*, 107: 603-609.
- Ulrich, W., 2004c. Fitting stochastic models of relative abundance distributions to species abundance data. *Ecological Questions*, 5: 127-133.
- Ulrich, W., 2005. Structure - a FORTRAN program for ecological ratio analysis. www.uni.torun.pl/~ulrichw.
- Ulrich, W., 2006. Body weight distributions of European Hymenoptera. *Oikos*, 114: 518-528.
- Ulrich, W. & M. Zalewski, 2006. Abundance and co-occurrence patterns of core and satellite species of ground beetles on small lake islands. *Oikos*, 114: 338-348.
- Ulrich, W. & M. Zalewski, 2007. Are ground beetles neutral? *Basic Appl. Ecol.*, 8: 411-420.
- Ulrich, W., Buszko, J. & A. Czarnecki, 2004. The contribution of poplar plantations to regional diversity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in agricultural landscapes. *Ann. Zool. Fennici*, 41: 501-512.

- Ulrich, W., Buszko, J. & A. Czarnecki, 2005. The local interspecific abundance-body weight relationship of ground beetles: a counter example to the common pattern. *Pol. J. Ecol.*, 53(1): 105-111.
- Ulrich, W., Komosiński, K. & M. Zalewski, 2008. Body size and biomass distributions of carrion visiting beetles: do cities host smaller species? *Ecol. Res.*, 23: 241-248.
1. Vennila, S. & D. Rajagopal, 1999. Optimum sampling effort for study of tropical ground beetles (Carabidae: Coleoptera) using pitfall traps. *Curr. Sci. India*, 77(2): 281.
- Verdú, J.R. & E. Galante, 2002. Climatic stress, food availability and human activity as determinants of endemism patterns in the Mediterranean region: the case of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in the Iberian Peninsula. *Divers. Distrib.*, 8: 259-274.
- Vidaković, M., 1991. *Conifers: morphology and variation*. Translated from Croatian by Maja Soljan. Croatia: Graficki Zavod Hrvatske. 755pp.
- Vigna Taglianti, A., 1993. Coleoptera Archostemata, Adephaga I (Carabidae). In: *Checklist delle specie della fauna italiana 44* (Eds. A. Minelli, S. Ruffo & S La Posta). Edizioni Calderini, Bologna, 51pp.
- Vigna Taglianti, A., Audisio, P. A., Biondi, M., Bologna, M. A., Carpaneto, G. M., Biase, A. D., Fattorini, S., Piattella, E., Sindaco, R., Venchi, A. & M. Zapparoli, 1999. A Proposal for a Chorotype Classification of The Near East Fauna, in the Framework of the Western Palearctic Region. *Biogeographia*, 20: 31-59.
- Wallwork, J.A., 1972. Distribution patterns and population dynamics of the microarthropods of a desert soil in southern California. *J. Anim. Ecol.*, 41: 291-310.
- Wallwork, J.A., 1982. *Desert soil fauna*. Praeger, New York. 296pp.
- Ward, D. & M.K. Seely, 1996. Competition and habitat selection in Namib desert tenebrionid beetles. *Evol. Ecol.*, 10: 341-359.
- Ward, D. & J. Beggs, 2007. Coexistence, habitat patterns and the assembly of ant communities in the Yasawa islands, Fiji. *Acta Oecol.*, 32: 215-223.
- Ward, D.F., New, T.R. & A.L. Yen, 2001. Effects of pitfall trap spacing on the abundance, richness and composition of invertebrate catches. *J. Insect Conserv.*, 5: 47-53.
- Waterman, P.G. & S. Mole, 1994. *Analysis of phenolic plant metabolites*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 248pp.
- Weeks, J.R.R.D. & N.E. McIntyre, 1997. A comparison of live versus kill pitfall trapping techniques using various killing agents. *Entomol. Exp. Appl.*, 82: 267-273.
- Weiher, E. & P. Keddy, 1999. *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press. 418pp.
- Welter-Schultes, F.W. & M.R. Williams, 1999. History, island area and habitat availability determine land snail species richness of Aegean islands. *J. Biogeogr.*, 26: 239-249.

- Werling, B.P. & C. Gratton, 2008. Influence of field margins and landscape context on ground beetle diversity in Wisconsin (USA) potato fields. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 128, 104-108.
- Westaway, R. & J. Arger, 1996. The Gölbası basin, southeastern Turkey: a complex discontinuity in a major strike-slip fault zone. *Journal of the Geological Society*, 153: 729-744.
- Wharton, R.A. & M.K. Seely, 1982. Species composition of and biological notes on Tenebrionidae of the lower Kuiseb river and adjacent gravel plains. *Madoqua*, 13: 5-25.
- Whicker, A.D. & C.R. Tracy, 1987. Tenebrionid beetles in the shortgrass prairie: daily and seasonal patterns of activity and temperature. *Ecol. Entomol.*, 12: 97-108.
- Whitfield, J., 2002. Ecology: neutrality versus the niche. *Nature*, 417: 480-482.
- Wiens, J.A., 1976. Population responses to patchy environments. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 7: 81-120.
- Wiens, J.A., 1977. On competition and variable environments. *Am. Sci.*, 65: 590-597.
- Wiens, J.A., 1982. On size ratios and sequences in ecological communities: Are there no rules? *Ann. Zool. Fen.*, 19: 297-308.
- Wiens, J., Schooley, R.L. & Jr. R.D. Weeks, 1997. Patchy landscapes and animal movements: do beetles percolate? *Oikos*, 78: 257-264.
- Williams, G., 1959. The seasonal and diurnal activity of the fauna sampled by pitfall traps in different habitats. *J. Anim. Ecol.*, 28: 1-13.
- Williams, G., 1962. Seasonal and diurnal activity of harvestmen and spiders in contrasted habitats. *J. Anim. Ecol.*, 31: 21-42.
- Williams, C.B., 1964. *Patterns in the Balance of Nature*. Academic Press, New York, NY, U.S.A. 324pp.
- Wilson, E.O., 1959. Adaptive shift and dispersal in a tropical ant fauna. *Evolution*, 13: 122-144.
- Wilson, E.O., 1961. The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna. *Am. Nat.*, 95: 169-193.
- Wilson, E.O., 1969. The species equilibrium. *Brookhaven Symp. Biol.*, 22: 38-47.
- Wilson, E.O., 2000. A global biodiversity map. *Science*, 289(5488): 2279.
- Wilson, J.B., 1999. Assembly rules in plant communities. In: *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats* (Eds. Weiher, E. & P.Keddy): 130-164. Cambridge Univ. Press.
- Wise, D.H., 1981. A Removal Experiment with Darkling Beetles: Lack of Evidence for Interspecific Competition. *Ecology*, 62(3): 727-738.
- Wolda, H., 1988. Insect seasonality: Why? *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 19: 1-18.

- Wolda, H., 1989. Comment on the article "On testing temporal niche differentiation in carabid beetles" by M. Loreau and the "Comment on the article of M. Loreau" by P.J. den Boer. *Oecologia*, 81: 99.
- Wood, T.G., 1971. The distribution and abundance of *Folsomides deserticola* (Collembola, Isotomidae) and other microarthropods in arid and semi-arid soils in Southern Australia with a note on nematode populations. *Pedobiologia*, 11: 446-468.
- Yaacobi, G., Ziv, Y. & M.L. Rosenzweig, 2007. Effects of interactive scale-dependent variables on beetle diversity patterns in a semi-arid agricultural landscape. *Landscape Ecol.*, 22(5): 687-703.
- Zalewski, M. & W. Ulrich, 2006. Dispersal as a key element of community structure: the case of ground beetles on lake islands. *Divers. Distrib.*, 12: 767-775.
- Zamora, J., Verdú, J.R. & E. Galante, 2007. Species richness in Mediterranean agroecosystems: Spatial and temporal analysis for biodiversity conservation. *Biol. Conserv.*, 134: 113-121.
- Zar, J.H., 1999. *Biostatistical analysis*. 4th edition. New Jersey: Prentice Hall. 663pp.
- Zohary, M., 1952. A monographical study of the genus *Pistacia*. *Palestine J. Bot.*, 5: 187-228.
- Zohary, M., 1966. *Flora Palaestina*. Part 1. The Israel Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem. 367pp.
- Zwick, P., 1979. Contributions to the knowledge of Australian Cholevidae (Catoptidae : Coleoptera). *Aust. J. Zool.*, 27(3): 481.

ΕΛΛΗΝΙΚΗ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Βαρδινογιάννη, Κ., 1994. Βιογεωγραφία των χερσαίων μαλακίων στο νότιο νησιωτικό αιγαϊακό τόξο. Διδακτορική Διατριβή. Εθνικό και Καποδιστριακό Πανεπιστήμιο Αθηνών, Σχολή Θετικών επιστημών, Τμήμα βιολογίας. σελ. 420.
- Γιώνας, Σ., 1996. Η διαφοροποίηση του γένους *Albinaria* στον ελληνικό χώρο. Διδακτορική Διατριβή. Εθνικό και Καποδιστριακό Πανεπιστήμιο Αθηνών, Σχολή Θετικών επιστημών, Τμήμα βιολογίας. σελ. 229.
- Δερμιτζάκης, Μ.Δ. & Δ.Ι. Παπανικολάου, 1981. Παλαιογεωγραφία και γεωδυναμική της περιοχής του Αιγαίου κατά το Νεογενές. *Annales Géologique des Pays Hellénique*, 30: 245-289.
- Κασαπίδης, Π., 2002. Μελέτη της φυλογεωγραφίας του *Mediodactylus kotschy* (Sauria: Gekkonidae) στο αρχιπέλαγος του Αιγαίου και τις γειτονικές περιοχές. Διδακτορική Διατριβή. Πανεπιστήμιο Κρήτης, Σχολή Θετικών Επιστημών, Τμήμα Βιολογίας. σελ. 204.
- Λυμπεράκης, Π., 2003. Υψομετρική διαφοροποίηση της πανίδας των Λευκών Ορέων Κρήτης. Διδακτορική διατριβή. Πανεπιστήμιο Κρήτης. Τμήμα Βιολογίας. σελ. 180.

- Μαρδίρης, Θ., 1992. Επίδραση των αναδασώσεων στη δομή των Μεσογειακού-Τύπου Οικοσυστημάτων. Διδακτορική Διατριβή. Πανεπιστήμιο Αιγαίου, Μυτιλήνη.
- Μουντράκης, Δ., 1987. Συνοπτική τεκτονική εξέλιξη του ευρύτερου Ελληνικού χώρου. Αριστοτέλειο Πανεπιστήμιο Θεσσαλονίκης.
- Μυλωνάς, Μ., 1982. Μελέτη πάνω στη ζωογεωγραφία και οικολογία των χερσαίων μαλακίων των Κυκλάδων. Διδακτορική Διατριβή. Εθνικό και Καποδιστριακό Πανεπιστήμιο Αθηνών, Σχολή Θετικών επιστημών, Τμήμα Βιολογίας. σελ. 236.
- Σημαιάκης, Σ., 2005. Συστηματική, βιογεωγραφία & στοιχεία οικολογίας των χειλοπόδων του νότιου Αιγαίου. Διδακτορική Διατριβή. Πανεπιστήμιο Κρήτης, Σχολή Θετικών επιστημών, Τμήμα Βιολογίας. σελ. 382.
- Στάθης, Ι., 2008. Οικολογία και φυλογεωγραφία των σκορπιών του Νοτίου Αιγαίου. Διδακτορική διατριβή. Πανεπιστήμιο Κρήτης. Τμήμα Βιολογίας. σελ. 261.
- Σφενδουράκης, Σ., 1994. Βιογεωγραφία, συστηματική και στοιχεία οικολογίας των χερσαίων ισοπόδων των νησιών του κεντρικού Αιγαίου. Διδακτορική Διατριβή. Εθνικό και Καποδιστριακό Πανεπιστήμιο Αθηνών, Σχολή Θετικών επιστημών, Τμήμα Βιολογίας. σελ. 293.
- Τριάντης Κ., 2006. Βιογεωγραφία και οικολογία των χερσαίων μαλακίων και ισοπόδων σε νησιά του Αιγαίου σε σχέση με την περιβαλλοντική ετερογένεια και την ένταση. Διδακτορική Διατριβή. Πανεπιστήμιο Κρήτης, Τμήμα Βιολογίας. σελ. 200.
- Τριχάς, Α., 1996. Οικολογία και βιογεωγραφία των εδαφικών Κολεοπτέρων στο νότιο Αιγαίο. Διδακτορική διατριβή. Πανεπιστήμιο Κρήτης. Τμήμα Βιολογίας. σελ. 525.
- Χατζάκη, Μ., 2003. Η εδαφική αραχνοπανίδα της Κρήτης Οικογένεια Gnaphosidae: Συστηματική Οικολογία και Βιογεωγραφία. Διδακτορική Διατριβή. Πανεπιστήμιο Κρήτης, Σχολή Θετικών επιστημών, Τμήμα Βιολογίας. σελ. 452.

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ

ΠΑΡΑΤΗΜΑ Ι

Κρήτη – Παχειά Άμμος

	3/5/06- 6/7/06	6/7/06- 15/9/06	15/9/06- 19/11/06	19/11/06- 16/1/07	16/1/07- 11/3/07	11/3/07- 26/5/07	26/5/07- 20/7/07	20/7/07- 11/9/07	11/9/07- 10/11/07	10/11/07- 21/1/08	21/1/08- 16/3/08	16/3/08- 20/5/08	Σύνολο
Buprestidae	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2
Carabidae	16	0	1	20	11	17	15	1	1	21	16	8	120
Cryptophagidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Cucujidae	29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	34
Curculionidae	20	3	5	9	22	1	3	2	8	1	5	6	85
Dermestidae	0	0	0	0	0	1	8	0	0	0	1	27	37
Leiodidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2
Malachiidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Meloidae	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Melyridae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Ptinidae	41	1	12	0	2	18	2	2	0	0	5	27	110
Scarabaeidae	0	1	0	3	0	0	1	0	0	6	2	2	15
Silphidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2
Staphylinidae	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	10	0	11
Tenebrionidae	13	1	1	0	0	1	10	2	0	0	0	2	30
Trogidae	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	2	0	6
Λοιπές οικογένειες*	1	0	0	6	0	3	0	1	0	0	0	0	11
Σύνολο	121	6	20	40	37	42	39	8	10	29	45	79	469

*: Στην κατηγορία «Λοιπές οικογένειες» περιλαμβάνονται οι οικογένειες κολεοπτέρων με είδη μικρότερα των 2 χιλιοστόμετρων. Οι παγίδες εδάφους δεν είναι η κατάλληλη μέθοδος για τη συλλογή των οργανισμών αυτών, λόγω του πολύ μικρού μεγέθους τους (Γριχάς 1996).

Αττική – Αγία Μαρίνα

	30/4/06- 1/7/06	1/7/06- 27/8/06	27/8/06- 9/11/06	9/11/06- 6/1/07	6/1/07- 5/3/07	5/3/07- 4/5/07	4/5/07- 30/6/07	30/6/07- 2/9/07	2/9/07- 30/11/07	30/11/07- 7/1/08	7/1/08- 2/3/08	2/3/08- 8/5/08	Σύνολο
Buprestidae	11	0	0	0	1	5	6	0	0	0	0	2	25
Carabidae	4	0	10	47	13	25	2	0	18	46	12	22	217
Catopidae	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	3
Cerambycidae	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Chrysomelidae	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Cucujidae	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	3
Curculionidae	2	0	7	0	4	2	0	0	5	7	2	2	31
Dermestidae	5	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	6
Lathridiidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Melyridae	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2
Ptinidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Rutelidae	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Scarabaeidae	4	3	2	1	1	1	0	3	4	2	3	0	24
Staphylinidae	0	0	3	9	1	4	5	0	2	5	0	2	31
Tenebrionidae	257	84	10	0	0	28	349	16	18	0	0	42	804
Trogidae	0	0	0	1	0	0	0	0	44	3	2	0	50
Λοιπές οικογένειες	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3
Σύνολο	288	88	32	59	21	67	366	19	93	63	22	71	1189

Νάξος – Μουτσούνα

	1/5/06- 2/7/06	2/7/06- 29/8/06	29/8/06- 10/11/06	10/11/06- 5/1/07	7/1/07- 4/3/07	4/3/07- 3/5/07	3/5/07- 29/6/07	29/6/07- 1/9/07	1/9/07- 29/10/07	29/10/07- 6/1/08	6/1/08- 1/3/08	1/3/08- 6/5/08	Σύνολο
Carabidae	24	2	16	17	13	9	6	9	12	17	20	9	154
Cerambycidae	1	0	0	0	0	2	1	1	0	0	0	1	6
Cucujidae	7	17	0	0	0	0	2	17	1	1	0	0	45
Curculionidae	33	5	15	8	12	45	13	10	19	41	23	39	263
Dermestidae	121	2	0	0	0	3	389	16	0	0	0	0	531
Elateridae	7	6	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	16
Ptinidae	37	6	1	0	0	7	6	7	0	0	0	6	70
Scarabaeidae	3	0	6	1	1	4	1	0	3	12	2	4	37
Tenebrionidae	418	159	14	0	0	19	259	229	15	0	0	12	1125
Trogidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Λοιπές οικογένειες	1	0	0	0	0	0	23	3	0	0	0	0	27
Σύνολο	652	197	42	20	17	83	703	292	42	64	31	65	2452

Κύπρος – Κούριο

	13/5/06- 9/7/06	9/7/06- 5/9/06	5/9/06- 7/11/06	7/11/06- 12/1/06	12/1/07- 15/3/07	15/3/07- 17/5/07	17/5/07- 1/7/07	1/7/07- 11/9/07	11/9/07- 10/11/07	10/11/07- 12/1/08	12/1/08- 15/3/08	15/3/08- 17/5/08	Σύνολο
Buprestidae	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Cantharidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Carabidae	1	0	1	2	4	2	6	3	0	2	11	37	69
Cucujidae	4	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
Curculionidae	0	0	0	9	7	0	1	1	1	4	4	4	31
Dermestidae	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	6
Elateridae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2
Leiodidae	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2
Meloidae	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Melyridae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Ptinidae	5	4	0	4	3	0	0	0	5	7	29	83	140
Scarabaeidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	4
Staphylinidae	0	0	2	1	8	0	0	1	0	26	14	4	56
Tenebrionidae	201	188	99	0	1	2	127	123	63	2	2	75	883
Trogidae	0	0	1	0	3	0	0	0	0	1	0	0	5
Λοιπές οικογένειες	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	1	5
Σύνολο	212	193	105	18	27	4	141	128	69	46	60	201	1204

Σάμος – Ψιλή Άμμος

	2/5/06- 6/7/06	6/7/06- 30/8/06	30/8/06- 11/11/06	11/11/06- 8/1/07	8/1/07- 6/3/07	6/3/07- 5/5/07	5/5/07- 1/7/07	1/7/07- 3/9/07	3/9/07- 31/10/07	31/10/07- 8/1/08	8/1/08- 4/3/08	4/3/08- 9/5/08	Σύνολο
Carabidae	14	0	66	197	97	26	6	1	28	84	51	21	591
Cucujidae	15	68	2	0	0	0	1	1	3	0	0	0	90
Curculionidae	1	0	2	1	5	0	0	0	0	0	0	0	31
Dermestidae	6	0	0	0	0	0	25	0	0	0	0	0	32
Elateridae	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	3
Malachiidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Nitidulidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Ptinidae	0	1	0	0	0	7	1	1	0	0	0	0	10
Rutelidae	15	0	0	0	0	7	4	0	0	0	0	0	26
Scarabaeidae	1	1	1	0	1	1	2	1	1	1	0	3	13
Silphidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Staphylinidae	6	0	5	18	21	5	2	2	2	4	15	1	81
Tenebrionidae	751	315	18	0	0	141	506	268	7	0	0	87	2093
Trogidae	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	3
Λοιπές οικογένειες	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	1	0	5
Σύνολο	810	385	94	217	125	198	550	275	48	95	71	117	2985

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ ΙΙΑ

Carabidae – Κρήτη

	3/5/06- 6/7/06	6/7/06- 15/9/06	15/9/06- 19/11/06	19/11/06- 16/1/07	16/1/07- 11/3/07	11/3/07- 26/5/07	26/5/07- 20/7/07	/7/07- 11/9/07	11/9/07- 10/11/07	10/11/07- 21/1/08	21/1/08- 16/3/08	16/3/08- 20/5/08	Σύνολο
<i>Carabus banoni</i>	0	0	0	8	0	4	0	0	0	8	0	3	23
<i>Ditomus calydonius</i>	13	0	0	0	0	8	15	1	0	0	0	0	37
<i>Dixus eremita</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Lebia cyanocephala</i>	0	0	1	0	11	0	0	0	0	0	0	0	12
<i>Licinus aegyptiacus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Platyderus jedlickai</i>	3	0	0	11	0	5	0	0	1	13	10	3	46
Σύνολο	16	0	1	20	11	17	15	1	1	21	16	8	120

Carabidae – Αττική

	30/4/06- 1/7/06	1/7/06- 27/8/06	27/8/06- 9/11/06	9/11/06- 6/1/07	6/1/07- 5/3/07	5/3/07- 4/5/07	4/5/07- 30/6/07	30/6/07- 2/9/07	2/9/07- 30/11/07	30/11/07- 7/1/08	7/1/08- 2/3/08	2/3/08- 8/5/08	Σύνολο
<i>Calathus korax</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2
<i>Carabus coriaceus cetisyi</i>	0	0	9	3	2	4	1	0	10	6	2	3	40
<i>Carabus graecus graecus</i>	0	0	3	2	2	13	0	0	2	2	2	13	39
<i>Carabus preslii preslii</i>	1	0	5	33	5	6	0	0	5	31	5	8	99
<i>Laemostenus cimmerius</i>	1	0	1	10	4	3	1	0	2	9	3	0	34
<i>Licinus silphoides</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Platyderus atticus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2
Σύνολο	4	0	18	48	14	26	3	0	19	48	13	24	217

Carabidae – Νάξος

	1/5/06- 2/7/07	2/7/06- 29/8/06	29/8/06- 10/11/06	10/11/06- 5/1/07	7/1/07- 4/3/07	4/3/07- 3/5/07	3/5/07- 29/6/07	29/6/07- 1/9/07	1/9/07- 29/10/07	29/10/07- 6/1/08	6/1/08- 1/3/08	1/3/08- 6/5/08	Σύνολο
<i>Calathus fuscipes</i>	2	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	4
<i>Calathus mollis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Carabus cotiaceus cerisyi</i>	8	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	1	14
<i>Carabus trojanus</i>	6	0	14	17	13	6	0	0	5	16	18	8	103
<i>Cymindis naziana</i>	3	0	0	0	0	0	1	7	3	0	0	0	14
<i>Ditomus calydonius</i>	4	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	6
<i>Licinus silphoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Olisthopus glabricollis</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ophonus subquadratus</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2
<i>Platyderus jedlickai</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	4	1	0	0	8
Σύνολο	24	2	16	17	13	9	6	9	12	17	20	9	154

Carabidae – Κύπρος

	13/5/06- 9/7/06	9/7/06- 5/9/06	5/9/06- 7/11/06	7/11/06- 12/1/06	12/1/07- 15/3/07	15/3/07- 17/5/07	17/5/07- 1/7/07	1/7/07- 11/9/07	11/9/07- 10/11/07	10/11/07- 12/1/08	12/1/08- 15/3/08	15/3/08- 17/5/08	Σύνολο
<i>Acinopus picipes</i>	1	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	1	6
<i>Calathus longicollis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Calathus reflexus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Cymindis adusta</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	3	4
<i>Cymindis axillaris</i>	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	3	2	10
<i>Laemostenus cordicollis</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Notiophilus danieli</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Olisthopus glabricollis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Platyderus cyprius</i>	0	0	0	2	0	1	1	0	0	0	7	31	42
<i>Syntomus fuscumaculatus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Trechus saulcyanus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Σύνολο	1	0	1	2	4	2	6	3	0	2	11	37	69

Carabidae – Σάμος

	2/5/06- 6/7/06	6/7/06- 30/8/06	30/8/06- 11/11/06	11/11/06- 8/1/07	8/1/07- 6/3/07	6/3/07- 5/5/07	5/5/07- 1/7/07	1/7/07- 3/9/07	3/9/07- 31/10/07	31/10/07- 8/1/08	8/1/08- 4/3/08	4/3/08- 9/5/08	Σύνολο
<i>Acinopus picipes</i>	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5
<i>Calathus fuscipes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Carabus coriaceus cetsiyi</i>	4	0	49	180	73	20	0	0	1	56	28	8	419
<i>Carabus graecus graecus</i>	0	0	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	4
<i>Carabus trojanus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Cymindis axillaris</i>	1	0	2	0	0	0	1	1	0	1	2	0	8
<i>Dixus eremita</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3
<i>Laemostenus conspicuus</i>	2	0	13	14	19	2	0	0	9	23	13	6	101
<i>Ophonus subquadratus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	4
<i>Platyderus jedlickai</i>	3	0	0	1	5	3	5	0	16	2	8	0	43
<i>Trechus quadristriatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Zabrus cf asiaticus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Σύνολο	14	0	66	197	97	26	6	1	28	84	51	21	591

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ ΙΙΒ

Tenebrionidae – Κρήτη

	3/5/06- 6/7/06	6/7/06- 15/9/06	15/9/06- 19/11/06	19/11/06- 16/1/07	16/1/07- 11/3/07	11/3/07- 26/5/07	26/5/07- 20/7/07	/7/07- 11/9/07	11/9/07- 10/11/07	10/11/07- 21/1/08	21/1/08- 16/3/08	16/3/08- /5/08	Σύνολο
<i>Dailognatha quadricollis rugata</i>	6	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	9
<i>Dendarus foraminosus</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	4
<i>Opatroides punctulatus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Polycologastridium sexcostatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Raiboscelis corvinus</i>	5	0	1	0	0	0	5	0	0	0	0	1	12
<i>Scleron multistriatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Zophosis punctata punctata</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2
Σύνολο	13	1	1	0	0	1	10	2	0	0	0	2	30

Tenebrionidae – Αττική

	30/4/06- 1/7/06	1/7/06- 27/8/06	27/8/06- 9/11/06	9/11/06- 6/1/07	6/1/07- 5/3/07	5/3/07- 4/5/07	4/5/07- 30/6/07	30/6/07- 2/9/07	2/9/07- 30/11/07	30/11/07- 7/1/08	7/1/08- 2/3/08	2/3/08- 8/5/08	Σύνολο
<i>Cephalostenus orbicollis</i>	59	18	6	0	0	19	76	5	11	0	0	32	226
<i>Dendarus messenius</i>	1	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	1	8
<i>Graecopachys quadricollis</i>	13	0	1	0	0	2	10	0	3	0	0	3	32
<i>Pedinus oblongus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	3
<i>Haemerophygus graecus</i>	127	44	0	0	0	3	227	5	1	0	0	0	407
<i>Podonta aubei</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Raiboscelis azureus</i>	2	2	0	0	0	1	15	0	0	0	0	2	22
<i>Stenosis orientalis</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Tentyria rotundata orbicollis</i>	55	20	3	0	0	1	17	6	2	0	0	1	105
<i>Zophosis punctata punctata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Σύνολο	257	84	10	0	0	29	350	16	18	0	0	42	806

Tenebrionidae – Νάξος

	1/5/06- 2/7/07	2/7/06- 29/8/06	29/8/06- 10/11/06	10/11/06- 5/1/07	7/1/07- 4/3/07	4/3/07- 3/5/07	3/5/07- 29/6/07	29/6/07- 1/9/07	1/9/07- 29/10/07	29/10/07- 6/1/08	6/1/08- 1/3/08	1/3/08- 6/5/08	Σύνολο
<i>Cephalostenus orbicollis</i>	3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	5
<i>Dailognatha quadricollis obtusangula</i>	390	132	5	0	0	17	241	204	7	0	0	8	1004
<i>Dendarus sinuatus</i>	23	22	8	0	0	2	10	12	7	0	0	3	87
<i>Opatroides punctulatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Probaticus lacertosus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Pedinus quadratus</i>	1	5	1	0	0	0	0	4	1	0	0	0	12
<i>Raiboscelis azureus</i>	1	0	0	0	0	0	6	8	0	0	0	0	15
Σύνολο	418	159	14	0	0	19	259	229	15	0	0	12	1125

Tenebrionidae – Κύπρος

	13/5/06- 9/7/06	9/7/06- 5/9/06	5/9/06- 7/11/06	7/11/06- 12/1/06	12/1/07- 15/3/07	15/3/07- 17/5/07	17/5/07- 1/7/07	1/7/07- 11/9/07	11/9/07- 10/11/07	10/11/07- 12/1/08	12/1/08- 15/3/08	15/3/08- 17/5/08	Σύνολο
<i>Adelostoma sulcatum</i>	117	53	6	0	0	0	54	11	1	1	4	4	251
<i>Alphitobius diaperinus</i>	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	4
<i>Cephalostenus alziari</i>	1	0	0	0	0	1	4	0	0	0	0	3	9
<i>Crypticus gibbulus</i>	1	3	53	0	0	0	4	45	60	1	0	2	169
<i>Dendarus orientalis</i>	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	1	4
<i>Pimelia bajula</i>	2	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	2	8
<i>Raiboscelis cyprius</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2
<i>Stenosis sulcata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Tentyria cylindrica</i>	67	121	40	0	1	0	43	67	2	0	1	57	399
<i>Zophosis punctata punctata</i>	12	10	0	0	0	1	8	0	0	0	0	5	36
Σύνολο	201	188	99	0	1	2	123	123	63	2	5	76	883

Tenebrionidae – Σάμος

	2/5/06- 6/7/06	6/7/06- 30/8/06	30/8/06- 11/11/06	11/11/06- 8/1/07	8/1/07- 6/3/07	6/3/07- 5/5/07	5/5/07- 1/7/07	1/7/07- 3/9/07	3/9/07- 31/10/07	31/10/07- 8/1/08	8/1/08- 4/3/08	4/3/08- 9/5/08	Σύνολο
<i>Dailognatha quadricollis samosana</i>	680	286	12	0	0	108	397	258	3	0	0	66	1810
<i>Dendarus stygius</i>	2	0	3	0	0	0	68	4	1	0	0	0	78
<i>Graecopachys quadricollis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pachyscelis villosa</i>	68	29	2	0	0	33	40	5	3	0	0	20	200
<i>Raiboscelis coelestinus</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	3
Σύνολο	751	315	17	0	0	141	506	268	7	0	0	87	2092

