



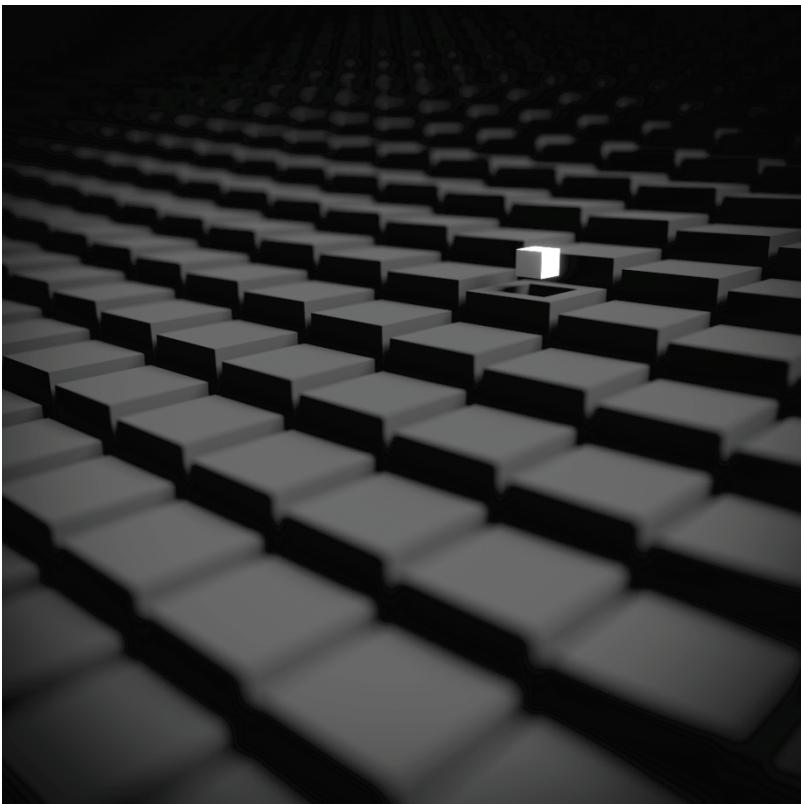
Πανεπιστήμιο Κρήτης

Τμήμα Βιολογίας

# Ζητήματα Θώκου στη Διερεύνηση Προτύπων Υβριδισμού

Μιχαήλ Μπαριωτάκης

Διδακτορική Διατριβή



Ηράκλειο, 2015



University of Crete  
Department of Biology

# Niche Issues in Exploring Hybridization Patterns

Michael Bariotakis

Doctoral Dissertation

Heraklion, 2015

Η παρούσα διατριβή εκπονήθηκε στο *Εργαστήριο Οικολογίας Φυτών και Διαχείρισης Χερσαίων Οικοσινοτημάτων* του Τμήματος Βιολογίας του Πανεπιστημίου Κρήτης και υποβλήθηκε στο Τμήμα Βιολογίας.

**Επιβλέπων Καθηγητής:**

Στέργιος Αργ. Πυρίντος (Αν. Καθηγητής, Παν. Κρήτης)

**Συμβουλευτική Επιτροπή:**

Στέργιος Αργ. Πυρίντος (Αν. Καθηγητής, Παν. Κρήτης)

Ιωάννης Καρακάσης (Καθηγητής, Παν. Κρήτης)

Κυριάκος Κοτζαμπάσης (Καθηγητής, Παν. Κρήτης)

**Εξεταστική Επιτροπή:**

Στέργιος Αργ. Πυρίντος (Αν. Καθηγητής, Παν. Κρήτης)

Ιωάννης Καρακάσης (Καθηγητής, Παν. Κρήτης)

Κυριάκος Κοτζαμπάσης (Καθηγητής, Παν. Κρήτης)

John M. Halley (Καθηγητής, Παν. Ιωαννίνων)

Χαράλαμπος Ε. Κατερινόπουλος (Καθηγητής, Παν. Κρήτης)

Ειρήνη Αθανασάκη (Καθηγήτρια, Παν. Κρήτης)

Κρίτων Καλαντίδης (Αν. Καθηγητής, Παν. Κρήτης)

## **Πίνακας Περιεχομένων**

---

Περίληψη	5
Summary	7
1. Εισαγωγή	9
2. Υλικά και Μέθοδοι	33
3. Αποτελέσματα	59
4. Συζήτηση	84
5. Συμπεράσματα	101
6. Βιβλιογραφία	102

---

## Περίληψη

**Πλαίσιο** Οι έννοιες του περιβαλλοντικού θώκου και του υβριδισμού έχουν αποτελέσει για μεγάλο χρονικό διάστημα το αντικείμενο πολυάριθμων ερευνητικών μελετών, αλλά και επιστημολογικών συζητήσεων. Παρά τις προσπάθειες για τη δημιουργία μιας σαφούς ορολογίας και ξεκάθαρης μεθοδολογίας για την από κοινού προσέγγιση τους, τα ερωτήματα που υπάρχουν παραμένουν πολλά και δυσεπίλυτα. Σχετικά πρόσφατα όμως, αναδείχθηκε θεωρητικά η δυνατότητα χρήσης των Μοντέλων Διανομής Ειδών στη μελέτη των χωρικών προτύπων του υβριδισμού, η οποία επιτρέπει νέες προσεγγίσεις σε σημαντικά ερωτήματα. Ωστόσο, το συγκεκριμένο πεδίο δεν έχει ακόμα θεραπευθεί συστηματικά και μία προσέγγιση αυτού επιχειρείται στην παρούσα εργασία.

**Στόχοι** Η συγκεκριμένη εργασία στοχεύει στο να συμβάλλει τόσο μεθοδολογικά όσο και θεωρητικά στη μελέτη των προτύπων υβριδισμού, χρησιμοποιώντας ως υβριδικά συστήματα αναφοράς αυτά των γενών *Origanum* και *Phlomis* στην Κρήτη. Συγκεκριμένα γι' αυτά τα δύο υβριδικά συστήματα επιχειρείται (1) η ανάδειξη των δυνητικών χωρικών προτύπων διανομής των εμπλεκόμενών οντοτήτων, (2) η συγκριτική ανάλυση των θώκων τους, (3) η ανάλυση των μοντέλων υβριδισμού που διέπουν τα δύο συστήματα, και (4) η ανάδειξη των προτύπων Βιοτικών, Αβιοτικών και Μετακινησιακών περιορισμών που επενεργούν στα υβρίδια

**Μεθοδολογία** Αρχικά, εκτιμήθηκε η δυνητική διανομή των εμπλεκόμενών ταχα με τη χρήση ενός στατιστικού μοντέλου βασισμένου σε ένα αλγόριθμο μέγιστης εντροπίας και δεδομένα παρουσίας. Εν συνεχείᾳ, χρησιμοποιήθηκαν τέσσερις ομάδες ελέγχων για να αναλυθεί η θέση και το εύρος του θώκου των υβριδίων σε σχέση με τα γονικά τους ταχα, τόσο στο Γεωγραφικό όσο και στον Περιβαλλοντικό Χώρο. Επιπλέον, για το υβριδικό σύστημα *Origanum* ακολουθήθηκε η ίδια διαδικασία και για τις γενοτυπικές κλάσεις που προέκυψαν από γενετική ανάλυση απόμων των εμπλεκόμενών ταχα. Τέλος, έγινε εκμετάλλευση δεδομένων απουσίας ώστε να αναλυθούν τα πρότυπα Βιοτικών, Αβιοτικών και Μετακινησιακών περιορισμών των υπό μελέτη υβριδίων.

**Αποτελέσματα** Η προβλεπτική ισχύς όλων των μοντέλων ήταν υψηλή. Τα δυνητικά πρότυπα των υβριδίων φάνηκαν να είναι κατά κανόνα ευρύτερα από την παρατηρούμενη διανομή τους, ένδειξη πως υπάρχουν παράγοντες πέρα από το αβιοτικό περιβάλλον που επηρεάζουν τα πραγματικά χωρικά πρότυπα των υβριδίων. Αναδείχθηκε μια γενική τάση ομοιότητας στη θέση

του θώκου ανάμεσα στα υβρίδια και τα γονικά τους τάχα, αλλά και μεταξύ των γενοτυπικών κλάσεων του υβριδικού συστήματος *Origanum*. Ωστόσο, τα υβρίδια φάνηκε να χαρακτηρίζονται κατά κανόνα από μεγαλύτερο εύρος θώκου σε σχέση με τα γονικά. Επίσης, κανένα από τα δύο υβριδικά συστήματα δεν φάνηκε, βάσει των αποτελεσμάτων, να συμφωνεί πλήρως με τις προβλέψεις κάποιου από τα κλασικά θεωρητικά μοντέλα υβριδισμού, όπως η ζώνη τάσης, η φραγμένη υπεροχή υβριδίων και η μωσαϊκή ζώνη. Επιπλέον, από την ανάλυση των Βιοτικών, Αβιοτικών και Μετακινητισιακών περιορισμών που διαμορφώνουν τις απουσίες αναδείχθηκε και η χωρική πολυπλοκότητα των υπό μελέτη υβριδικών συστημάτων.

**Συμπεράσματα** Με βάση την υπάρχουσα κατηγοριοποίηση των υβριδικών συστημάτων, προέκυψε ότι πολλοί από τους παράγοντες και τους μηχανισμούς που παίζουν σημαντικό ρόλο στη διαμόρφωση των χωρικών προτύπων του υβριδισμού ενδέχεται να παραμένουν στο παρασκήνιο. Ωστόσο, η μεθοδολογία που προτείνεται εδώ και χρησιμοποιήθηκε στην παρούσα μελέτη επιτρέπει την ανάδειξη πολυπλοκότερων σχέσεων τόσο ανάμεσα στα τάχα που εμπλέκονται σε ένα υβριδικό σύστημα, όσο και στην επίδραση βιοτικών, αβιοτικών και μετακινητισιακών παραγόντων, προσφέροντας τη δυνατότητα μιας πιο ολοκληρωμένης ανάλυσης των προτύπων υβριδισμού. Η εφαρμογή της προτεινόμενης μεθοδολογίας, εκτός από την παροχή συγκριτιμών αποτελεσμάτων, οδήγησε στο να τεθεί η υπόθεση της λανθάνουσας καινοτομίας (*latent novelty*), ενός θεωρητικού πλαισίου που πέρα από την κατανόηση της διαφοροποίησης του θώκου των υβριδίων συμβάλλει στην κατανόηση των αποκρίσεων των υβριδίων σε μεταβαλλόμενα περιβάλλοντα, αλλά και ευρύτερα στην κατανόηση της ποικιλότητας των οικοσυστημάτων.

## Summary

**Background** The concepts of environmental niche and hybridization have long been the subjects of both numerous studies and epistemological discussions. Despite attempts for the formation of unambiguous terminology and clear methodology for their joint study, many and difficult issues still remain. Relatively recently, the use of Species Distribution Modelling in the study of hybridization patterns has been suggested in theory, allowing for new approaches in important issues. However, this field has not yet been systematically addressed, so an attempt is made in the current study.

**Targets** This study aims to methodologically and theoretically contribute in the study of hybridization patterns, focusing on the hybrid systems of the genus *Origanum* and *Phlomis*. Specifically, for these two systems we attempt to (1) reveal the spatial patterns of the potential distribution of the involved entities, (2) conduct a comparative analysis of their niche structure, (3) analyse the hybridization models that fit the two systems and (4) reveal the patterns of Biotic, Abiotic and Mobility constraints that act upon hybrids.

**Methodology** Initially, the potential distribution of all involved entities was estimated using statistical modelling based on a maximum entropy algorithm and presence data. Consequently, we employed four groups of tests in order to analyse the niche position and breadth of hybrids relative to their parents, both in Geographical Space and in Environmental Space. Moreover, for the *Origanum* hybrid system, the same procedure was repeated for the genotypic classes that resulted from genetic analysis of the involved taxa. Finally, absence data were employed in the analysis of Biotic, Abiotic and Mobility constraints of the studied hybrids.

**Results** The predictive performance of all models was high. The potential distributions of hybrids were found to be broader than their observed distributions; an indication of factors, other than abiotic, affecting the realized hybrid spatial patterns. There was a general tendency of similarity of hybrids and their parental species with regard to niche position, which was also true for genotypic classes of the *Origanum* hybrid system. Nevertheless, the hybrids were generally characterized by greater niche

breadth than their parentals. We also found that none of the hybrid systems could fit reasonably well to the predictions of classic theoretical hybridization models, such as tension zones, bounded hybrid superiority and mosaic zones. Moreover, analysis of Biotic, Abiotic and Mobility restrictions that define absences revealed the spatial complexity of the studied hybrid systems.

**Conclusions** An emerging pattern is that, based on the current classification of hybrid systems, many of the factors and mechanisms that play an important role in shaping the spatial patterns of hybridization seem to remain in the background. However, the proposed methodology can reveal complex interactions both between the taxa involved in a hybrid system and between the effects of biotic, abiotic and mobility factors, offering an integrated approach for the analysis of hybridization patterns. Application of the proposed methods, apart from providing comparable results, also led to the hypothesis of *latent novelty*, a theoretical framework that contributes in understanding both niche differentiation of hybrids and their response in changing environments, while also providing general insights in ecosystem diversity.

## 1. Εισαγωγή

### 1.1 Η έννοια του θώκου

Η αγγλική λέξη *niche* (θώκος), που πρωτοεμφανίστηκε γύρω στα 1611 μ.Χ., έχει τις ρίζες της στη γαλλική λέξη *nicher*, η οποία με τη σειρά της έχει λατινογενή προέλευση. Μία από τις αρχικές της σημασίες αφορά μία "εσοχή στον τοίχο, ιδιαίτερα μία που χρησιμοποιείται για την τοποθέτηση αγαλμάτων ή διακοσμητικών". Το πώς ο ορισμός αυτός μπορεί να σχετίζεται με την έννοια του περιβαλλοντικού θώκου θα γίνει καλύτερα κατανοητό αν εξεταστεί η πρώτη χρήση του στην Οικολογία.

Η πρώτη χρήση του όρου ("associational niche") αποδίδεται στον Grinnell (1917), που τον χρησιμοποιεί στην εργασία του με τίτλο *The niche-relationships of the California thrasher*, στην οποία εξετάζει τις περιβαλλοντικές συσχετίσεις του πτηνού *Toxostoma redivivum*. Το συγκεκριμένο είδος πτηνού προτιμά περιοχές με ποκνή βλάστηση για να δημιουργεί τις φωλιές του και να προφυλάσσεται από τους θηρευτές, κάτι που ενδεχομένως επηρέασε την οπτική του Grinnell ώστε να αντιμετωπίσει το θώκο ως τη θέση ή την "εσοχή" που καλύπτει ένα είδος σε ένα σύστημα, εισάγοντας έτσι και την πρώτη κεντρική έννοια θώκου, το θώκο ως **θέση ή ρόλο**. Σε αυτό το εννοιολογικό πλαίσιο, ο θώκος αποτελεί χαρακτηριστικό του περιβάλλοντος, μια θέση η οποία μπορεί να καλύπτει (occupy) ένα είδος, ή μπορεί να παραμένει κενή (empty niche).

Αν και στην εργασία του Grinnell δεν γίνεται διαχωρισμός ανάμεσα σε αβιοτικό και βιοτικό περιβάλλον, η προσέγγιση του Elton (1927) στο βιβλίο του Animal Ecology θεωρείται εκείνη που έδωσε περισσότερη έμφαση στο βιοτικό περιβάλλον, κυρίως μέσα από τις τροφικές αλληλεπιδράσεις των ειδών σε ένα σύστημα. Συγκεκριμένα, ο Elton (1927) προσδιόρισε τον θώκο ενός είδους ως τον ρόλο που έχει μέσα στην τροφική αλυσίδα ("food cycle") και τις επιπτώσεις στο περιβάλλον (π.χ. μέσω της τροφής του). Στην προσέγγιση του Elton η αντιμετώπιση του θώκου ως ρόλου είναι ακόμα πιο έντονη:

Όταν ένας οικολόγος λέει "ιδού ένας ασβός", πρέπει να συμπεριλάβει στις σκέψεις του μία συγκεκριμένη ιδέα της θέσης του ζώου στην κοινότητα στην οποία ανήκει, ως εάν είχε πει "ιδού ο εφημέριος".

Elton (1927), σελ. 64

Αυτό που διαφοροποιεί τις δύο προσεγγίσεις είναι το ότι ο Elton εστιάζει στις συνέπειες του είδους στο περιβάλλον, ενώ ο Grinnell εστιάζει στις επιπτώσεις του περιβάλλοντος πάνω στο είδος. Όμως και οι δύο προσεγγίσεις μοιράζονται την θεώρηση του θώκου ως ρόλο του είδους. Η θεώρηση αυτή τις προσεχείς δεκαετίες επηρέασε σημαντικά την επιστημονική σκέψη και οδήγησε στην αρχή του Gause (1934) περί ανταγωνιστικού αποκλεισμού, η οποία στην ουσία αποτελεί μαθηματικοποίηση μετά από πειράματα της αρχικής θέσης του Grinnell που εκφράστηκε ως αξιώματα:

Είναι, φυσικά, αξιωματικό ότι δύο είδη που έχουν εγκατασταθεί στην ίδια πανίδα δεν μπορούν να έχουν ακριβώς τον ίδιο θώκο.

Grinnell (1917), σελ. 433

Το 1957, οι προσεγγίσεις των Grinnell και Elton ενοποιήθηκαν τυπικά από τον Hutchinson. Επηρεασμένος από τη χρήση πολυμεταβλητών τεχνικών, η οποία είχε αρχίσει να ανθίζει στη Βιολογία εκείνη την εποχή (Bray & Curtis 1957), ο Hutchinson ορίζει το περιβάλλον ως ένα πολυδιάστατο χώρο (multidimensional space), κάθε διάσταση του οποίου είναι ένας αβιοτικός παράγοντας που επηρεάζει την επιβίωση του είδους. Σε αυτό το πλαίσιο, όρισε το θεμελιώδη θώκο (fundamental niche) ως ένα πολυδιάστατο υπερόγκο (multidimensional hypervolume), εντός του οποίου το είδος μπορεί να επιβιώνει επ' αόριστον (δηλαδή ο πληθυσμιακός ρυθμός αυξησης να είναι  $r \geq 0$ ). Η επίδραση του βιοτικού περιβάλλοντος, που για τον Hutchinson επικεντρώνεται στον διαειδικό ανταγωνισμό, περιορίζει το θεμελιώδη θώκο, και το τελικό αποτέλεσμα αυτού του περιορισμού είναι ο πραγματωμένος θώκος (realized niche) του είδους. Η όλη προσέγγιση τοποθετείται κάτω από το πρίσμα της δυναμικής πληθυσμών, εισάγοντας έτσι τη δεύτερη κεντρική κατηγορία θώκου, το **θώκο πληθυσμιακής διατήρησης**.

Η συνεισφορά του Hutchinson δεν περιορίζεται στην ενοποίηση των πλαισίων του Grinnell και του Elton. Ο Hutchinson έκανε μια σημαντική μετατόπιση του θώκου από ιδιότητα του περιβάλλοντος, σε ιδιότητα του είδους (Pulliam 2000), μετατόπιση η οποία είχε μια σειρά από συνέπειες στην αντιμετώπιση των σχέσεων των ειδών με το περιβάλλον. Η έννοια του

"κενού θώκου" χάνει το νόημά της (Whittaker 1973), δίνοντας τη θέση της στην αντίστροφη - το μη διαθέσιμο περιβάλλον (unavailable environment), έννοια η οποία ωστόσο αναπτύχθηκε περαιτέρω αρκετά αργότερα (Jackson & Overpeck 2000). Επιπλέον, οι ερευνητές δεν χρειάζεται να αναζητούν οικολογικά ισοδύναμα (ecologically equivalent) ειδη για να θεμελιώσουν την έννοια του θώκου (αν και αρκετά τέτοια παραδείγματα θα συνεχίζουν να πλουτίζουν τη βιβλιογραφία για αρκετό καιρό), όπως πρότεινε ο Grinnell, αλλά αντιμετωπίζουν πλέον τέτοιες περιπτώσεις ως "κορυφές στον προσαρμοστικό χώρο" (Schoener 2009).

Από την άλλη πλευρά, ο διαχωρισμός ανάμεσα στο θεμελιώδη και τον πραγματωμένο θώκο ανέδειξε την ιδέα ότι ο θώκος δεν είναι ένα ενιαίο, ομοιογενές σύνολο, αλλά ενδέχεται να έχει δική του δομή, ιδέα που πολύ αργότερα οδήγησε στη δημιουργία μιας σειράς από δομικά σαφείς θεωρίες (Jackson & Overpeck 2000, Soberón & Peterson 2005, Godsoe 2010), οι οποίες ασχολήθηκαν με τα υποσύνολα του θώκου και κάποιες από τις οποίες θα εξεταστούν και στην παρούσα εργασία.

Τέλος, η σύνδεση του θώκου με το ρυθμό πληθυσμιακής αύξησης, αν και έμμεση οτην αρχική εργασία του Hutchinson (1957), αποτέλεσε αφορμή για αρκετές προσεγγίσεις που βασίστηκαν σε αυτό το μέγεθος για τον προσδιορισμό του θώκου (Maguire 1973, Tilman 1982), μέχρι τον πρόσφατο επαναπροσδιορισμό από τους Chase & Leibold (2003), οι οποίοι ενσωματώνουν και την επιρροή του είδους επί του περιβάλλοντος. Ωστόσο, η χρήση του ρυθμού πληθυσμιακής αύξησης αποτελεί ταυτόχρονα και μία από τις αδυναμίες του ορισμού, καθώς δεν είναι μια άμεσα μετρήσιμη ποσότητα (Schoener 2009). Αυτό είχε ως αποτέλεσμα οι εργασίες που αφορούσαν τη συγκεκριμένη έννοια του θώκου να είναι κυρίως θεωρητικές. Επιπροσθέτως, η συγκεκριμένη προσέγγιση δίνει έμφαση στις αρνητικές βιοτικές αλληλεπιδράσεις, ενώ είναι πλέον πολυάριθμες οι ενδείξεις ότι θετικές βιοτικές αλληλεπιδράσεις μπορεί να παίζουν εξίσου σημαντικό ρόλο (Callaway και συν. 2002, Yamamura και συν. 2004, Travis και συν. 2005, Araujo & Guisan 2006).

Την ίδια χρονική περίοδο με την εργασία του Hutchinson τοποθετήθηκαν οι βάσεις για μια έννοια του θώκου που δεν επικεντρωνόταν στο ρυθμό πληθυσμιακής αύξησης αλλά στον καταμερισμό πόρων (MacArthur 1957), με σκοπό να διερευνηθούν τα πρότυπα σχετικής αφθονίας των ειδών σε μία

κοινότητα. Στην εν λόγω εργασία διατυπώνεται η υπόθεση της σπασμένης ράβδου (*broken stick hypothesis*), σύμφωνα με την οποία κάθε πόρος σε ένα σώστημα μπορεί να αποδοθεί ως μία ευθύγραμμη ράβδος, η οποία τεμαχίζεται σε τμήματα τυχαίου μήκους και το κάθε είδος καταλαμβάνει ένα τέτοιο τμήμα. Η σχετικές αφθονίες των ειδών είναι, σύμφωνα με τον MacArthur, ανάλογες με τα μήκη των αντίστοιχων τμημάτων, κάτι το οποίο φαίνεται να υποστηρίζεται από τα εμπειρικά δεδομένα (αν και η εν λόγω εργασία δεν περιλαμβάνει στατιστικός ελέγχους). Μία δεκαετία αργότερα, η ιδέα της σπασμένης ράβδου γενικεύτηκε (MacArthur & Levins 1967) και εγκατέστησε το **θώκο εκμετάλλευσης πόρων**.

Οι τρεις αυτές κατηγορίες ορισμού του θώκου, αν και έχουν πολυάριθμες διαβαθμίσεις και έχουν έκτοτε αναπτυχθεί και εξελιχθεί, καλύπτονταν ένα εύρος της χρήσης του όρου αρκετό, ώστε σχεδόν κάθε ορισμός ή θεωρία περί θώκου (ή ακόμα και απονοίας θώκου, όπως η "ουδέτερη" θεωρία του Hubbell 2001) να περιέχει στοιχεία μίας ή περισσότερων από αυτές. Ωστόσο, η χρήση του όρου "θώκος" φαίνεται να είναι το κύριο ενοποιητικό στοιχείο των τριών κατηγοριών ορισμού, αφού αυτές διαφέρουν σημαντικά, τόσο στις αρχικές παραδοχές όσο και στον τρόπο που αντλαμβάνονται το σύστημα. Αυτή η ετερογένεια, στην οποία εν μέρει οφείλεται και η σύγχυση που προέκυψε γύρω από τη χρήση του όρου (McInerny 2012), μπορεί να γίνει περισσότερο κατανοητή αν ληφθεί υπόψη η διαφορετικότητα των ερωτημάτων και των προβλημάτων που κλήθηκε να λύσει η κάθε εργασία: κάθε θώκος έχει το θώκο του.

Ο θώκος ως θέση ή ρόλος, αν και αποτελεί την πρώτη ερμηνεία του όρου, προέκυψε ιστορικά από προηγούμενες προσεγγίσεις των βιοκοινοτήτων και των μηχανισμών που τις διέπουν. Η έννοια των οικολογικών ισοδύναμων, για παράδειγμα, αναφέρεται από τον Shelford το 1916, του οποίου η προσέγγιση περιλαμβάνει τις λειτουργικές αλληλεπιδράσεις των ζωικών ειδών μιας κοινότητας με τρόπο παρόμοιο με εκείνο του Elton (1927). Είναι σημαντικό να σημειωθεί ότι οι ορισμοί αυτοί διατυπώθηκαν μια περίοδο όπου οι πειραματικοί χειρισμοί δεν ήταν εύκολοι (Leibold 1995), και για το λόγο αυτό η κύρια μέθοδος ήταν η παρατήρηση. Επιπλέον, και ο Grinnell και ο Elton ασχολήθηκαν με ζωικά είδη, στα οποία οι τροφικές σχέσεις και αλληλεπιδράσεις είναι αρκετά εμφανείς, ενώ στην περίπτωση των φυτικών ειδών είναι πιο κυρίαρχη η έννοια της εκμετάλλευσης πόρων (Silvertown 2004).

Παρά τους περιορισμούς της, η ιδέα του Grinnell φαίνεται να λειτουργεί σχετικά καλά στην ερμηνεία των χωρικών προτύπων διανομής ειδών σε μεγάλες κλίμακες, κυρίως για δύο λόγους: πρώτον, σε αυτές τις κλίμακες είναι πολύ συχνό το ένα όριο της διανομής ενός είδους να δημιουργείται από τη διαβάθμιση κάποιου αβιοτικού παράγοντα, ενώ το άλλο όριο από κάποιο βιοτικό παράγοντα (Brown και συν. 1996) και δεύτερον, οι παράγοντες που εξετάζονται σε αυτή την κλίμακα (π.χ. κλίμα) δεν επηρεάζονται εύκολα από τα είδη. Ανεξάρτητα λοιπόν από την επάρκεια παραδειγμάτων σχετικά με οικολογικά ισοδύναμα είδη, η συγκεκριμένη θεώρηση φαίνεται να λειτουργεί ικανοποιητικά στο πλαίσιο ερμηνείας των προτύπων διανομής των ειδών.

Οι δύο μετέπειτα κατηγορίες ορισμών θώκου κλήθηκαν να αντιμετωπίσουν πιο συγκεκριμένα ερωτήματα (συνύπαρξη και αποκλεισμός ειδών, πρότυπα σχετικής αφθονίας εντός βιοκοινοτήτων), ενώ είχαν και πιο συγκεκριμένα πεδία εφαρμογής (συγκριτική δημογραφία για τον ορισμό του Hutchinson και καταμερισμός πόρων για τον ορισμό των MacArthur & Levins). Σε αντίθεση με το πλαίσιο του Grinnell, το οποίο στοχεύει σε ένα είδος και ως εκ τούτου αποτελεί στην ουσία μετεξέλιξη της γεωγραφικής οικολογίας (James και συν. 1984), τόσο ο Hutchinson (1957) όσο και ο MacArthur (1957) ασχολήθηκαν περισσότερο με ερωτήματα σε επίπεδο κοινοτήτων. Τα κοινά ερωτήματα και η συμπληρωματικότητα πεδίων των δύο αυτών ορισμών γίνονται περισσότερο κατανοητά αν ληφθεί υπόψη η χρονικά παράλληλη σύλληψή τους, ενώ έχει ιδιαίτερο ιστορικό ενδιαφέρον το γεγονός ότι και οι δύο ερευνητές αναφέρουν ο ένας τον άλλο ως εμπινευστή στις εργασίες τους (Hutchinson 1957, MacArthur 1957). Η κύρια λειτουργική διαφορά που επηρέασε τη μετέπειτα χρήση των δύο εννοιολογικών πλαισίων είναι ότι η θεωρία του Hutchinson, ως πιο αφαιρετική, μπορεί να εφαρμοστεί και για τον ορισμό του θώκου ενός μεμονωμένου είδους.

## 1.2 Μοντέλα Διανομής Ειδών

Αν και παραδοσιακά τα κύρια εργαλεία για τη μελέτη του θώκου ήταν η παρατήρηση των φυσικών συστημάτων και το πείραμα, κατά τις αρχές του 1972 η ανάπτυξη της τεχνολογίας των ηλεκτρονικών υπολογιστών άρχισε να επιτρέπει τη χρήση τους στην εξομοιώση βιολογικών συστημάτων (Gauch & Whittaker 1972, LaFrance 1972, Regier και συν. 1972). Επιπλέον,

αν και έως εκείνη την περίοδο η εργαλειοθήκη των οικολόγων περιελάμβανε κυρίως τεχνικές ταξιθέτησης (Austin και συν. 1990) από τον χώρο της αριθμητικής ανάλυσης, με την έκδοση πολυάριθμων βιβλίων σχετικών με την επιλογή και χρήση στατιστικών μεθόδων στην οικολογία κατά τις αρχές της δεκαετίας του 1980 (π.χ. Orloci και συν. 1979, Underwood 1981, Diggle 1983), οι ερευνητές είχαν πλέον στα χέρια τους νέα και συνεχώς ισχυρότερα εργαλεία για την ανάλυση δεδομένων (Booth και συν. 2014). Αυτές οι τάσεις οδήγησαν στην ανάπτυξη ενός νέου πλαισίου ανάλυσης των σχέσεων των ειδών με το περιβάλλον, το οποίο περιλαμβάνει τη χρήση στατιστικών μοντέλων. Το πλαίσιο αυτό έχει πάρει αρκετά ονόματα, τα οποία αναφέρονται άλλοτε στην ίδια και άλλοτε σε διαφορετικές διεργασίες: βιοκλιματικά μοντέλα (bioclimatic models), κλιματικοί φάκελοι (climatic envelopes), μοντέλα καταληλότητας ενδιαπήματος (habitat suitability models), μοντέλα διανομής ειδών (species distribution models), μοντέλα οικολογικού θώκου (environmental niche models) είναι μερικά από αυτά. Η ποικιλότητα των ονομάτων αντικατοπτρίζει σε μεγάλο βαθμό και την ετερογένεια που διέπει το σύνολο των χρησιμοποιούμενων μεθόδων, όσο και τις εννοιολογικές προσεγγίσεις. Στην παρούσα εισαγωγή θα χρησιμοποιηθεί ο όρος **μοντέλα διανομής ειδών**, καθώς είναι ο συχνότερα χρησιμοποιούμενος στη βιβλιογραφία και τείνει να χρησιμοποιείται με το μέγιστο εννοιολογικό εύρος.

Τοποθετημένη πλήρως αφαιρετικά, η κοινή ιδέα πίσω από τα μοντέλα διανομής ειδών είναι η ποσοτικοποίηση της επιδρασης του περιβάλλοντος πάνω σε κάποιο μέτρο της πιθανότητας παρουσίας μίας οντότητας στο γεωγραφικό χώρο. Το περιβάλλον ορίζεται με τη χρήση μεταβλητών που αντιστοιχούν σε αβιοτικούς ή βιοτικούς παράγοντες, οι οποίοι ενδέχεται να αποτελούν πόρους, είτε να έχουν άμεση ή έμμεση επίδραση στη βιωσιμότητα τις οντότητας που εξετάζεται. Η οντότητα που εξετάζεται μπορεί να είναι ένα taxon (συχνότερα είδος, αλλά επίσης υποείδη ή υψηλότερα taxa δεν είναι ασυνήθιστα, π.χ. Pavlova και συν. 2014), ή μία πιο σύνθετη οικολογική μονάδα (π.χ. μεγαδιάπλαση, Prentice και συν. 1992) ή λειτουργική ομάδα (functional group, Steinmann και συν. 2009). Τέλος, το μέτρο που υπολογίζεται μπορεί να αφορά την παρουσία (occurrence), το θώκο, τη διανομή (distribution), ή την αφθονία (abundance). Στη συνηθέστερη περίπτωση πάντως, τα μοντέλα διανομής ειδών χρησιμοποιούν δεδομένα παρουσίας ή παρουσίας-απουσίας ειδών σε συνδυασμό με δεδομένα

περιβαλλοντικών συνθηκών που έχουν προκύψει από συστήματα γεωγραφικών πληροφοριών, και παράγουν χάρτες πρόβλεψης (είτε με τη μορφή πιθανοτήτων είτε με τη μορφή παρουσίας-απουσίας) της διανομής των ειδών.

Τα τελευταία 20 έτη, τα μοντέλα διανομής ειδών χρησιμοποιούνται ευρέως (Araújo & Guisan 2006, Warren 2012). Έχουν αποδειχθεί εργαλεία υψηλής αξίας στην τοποθέτηση και επίλυση θεμάτων της εφαρμοσμένης οικολογίας και της διαχείρισης (conservation biology), μεταξύ των οποίων η εξάπλωση ειδών εισβολέων (Steiner και συν. 2008, Václavík & Meentermeyer 2009, Jiménez-Valverde και συν. 2011), η απόκριση των ειδών σε σενάρια κλιματικής αλλαγής και άλλων παγκόσμιων αλλαγών (Thuiller 2004, Thuiller και συν. 2008), η διατήρηση απειλούμενων ειδών (Wu & Smeins 2000, Guisan και συν. 2006, Heikkilä και συν. 2007) και η χάραξη περιοχών διαχείρισης (Fielding & Bell 1997, Burgman και συν. 2005). Ταυτόχρονα όμως, παραμένουν ιδιαίτερα πολύτιμα στη βασική έρευνα της οικολογίας, λόγω των οικολογικών και εξελικτικών θεωριών που τα υποστηλώνουν (Guisan & Thuiller 2005). Μία από τις κεντρικές έννοιες που βρίσκεται στον πυρήνα του θεωρητικού πλαισίου των μοντέλων διανομής ειδών είναι εκείνη του θώκου (Guisan & Zimmermann 2000, Kearney 2006, Pearman και συν. 2008). Θα ήταν λοιπόν εύλογο να ερωτηθεί κανείς σχετικά με το ποιά κατηγορία θώκου είναι εκείνη που συνδέεται με τα μοντέλα διανομής ειδών.

Οι πρώτες μελέτες που αναφέρονται ευθέως στην έννοια του θώκου παρουσιάζουν τον πολυδιάστατο θώκο του Hutchinson (1957) ως εκείνο που σχετίζεται άμεσα με τη μεθοδολογία των μοντέλων διανομής ειδών (Austin 1984, Booth και συν. 1988), άποψη η οποία εξακολουθεί να είναι πολύ κοινή και στις επόμενες δεκαετίες (π.χ. Malanson και συν. 1992, Guisan & Zimmermann 2000, Austin 2002, Araújo & Guisan 2006). Συγκεκριμένα, αρκετοί ερευνητές υποστήριξαν ότι στην ουσία, αντό που εκτιμάται από τα μοντέλα είναι ο πραγματωμένος (κατά Hutchinson 1957) θώκος των ειδών (Booth και συν. 1988, Austin 1992, Guisan & Zimmermann 2000, Araújo & Guisan 2006). Το σκεπτικό πίσω από αυτή τη θέση είναι ότι οι παρατηρούμενες διανομές των ειδών, από τις οποίες προκύπτουν και τα δεδομένα για τη δημιουργία των μοντέλων, περιλαμβάνουν τις επιδράσεις των βιοτικών παραγόντων (Pearman και συν. 2008), συνεπώς η εξαρτημένη μεταβλητή των μοντέλων είναι

ουσιαστικά μια ποσοτικοπόληση του πραγματωμένου θώκου. Επιπλέον, αξίζει να σημειωθεί ότι σε πολλές από τις πρώιμες εργασίες οι όροι θώκος και διανομή χρησιμοποιούνται χωρίς να αποσαφηνίζεται ο εννοιολογικός τους διαχωρισμός, ή να εξετάζεται το πώς συσχετίζονται (π.χ. Booth και συν. 1988).

Η μη ταυτολογική σχέση ανάμεσα στο θώκο ενός είδους και τη διανομή του άρχισε να αναδεικνύεται εντός των μοντέλων διανομής ειδών και να αναλύεται περαιτέρω από το 2000, με έναντισμα δύο κύριες εργασίες. Η μία ήταν εκείνη του Pulliam (2000), ο οποίος χρησιμοποίησε ένα μεταπληθυσμιακό πλαίσιο στην ερμηνεία των περιπτώσεων όπου ένα είδος απονοιάζει από κατάλληλες περιοχές, ή υπάρχει σε μη κατάλληλες. Η συγκεκριμένη εργασία τοποθετεί για πρώτη φορά και την παράμετρο των περιορισμών διασποράς (dispersal limitations) στην έννοια του θώκου, αν και υπόνοιες μιας τέτοιας ιδέας υπήρχαν ήδη, ακόμα και στην πρωτότυπη εργασία του Grinnell (1917). Η άλλη ήταν μία παλαιοντολογική εργασία των Jackson & Overpeck (2000), στην οποία η ιδέα του Hutchinson περί θεμελιώδους και πραγματωμένου θώκου μεταφέρεται στον **περιβαλλοντικό χώρο** (environmental space), με ορισμό του πραγματωμένου περιβαλλοντικού χώρου (realized environmental space). Σύμφωνα με τους Jackson & Overpeck, ο πολυδιάστατος περιβαλλοντικός χώρος του Hutchinson περιέχει όλους τους δυνατούς συνδυασμούς των περιβαλλοντικών μεταβλητών που τον αποτελούν, πολλοί από τους οποίους δεν παρατηρούνται στη φύση. Εκείνοι που παρατηρούνται εντός ενός συγκεκριμένου συστήματος αναφοράς ορίζουν τον πραγματωμένο περιβαλλοντικό χώρο ενός είδους, ενώ η τομή αυτού του χώρου με το θεμελιώδη θώκο του είδους ορίζεται ως ο δυνητικός θώκος (potential niche). Αυτός ο συσχετισμός του θώκου με το περιβάλλον ανέδειξε το ρόλο της **περιβαλλοντικής διαθεσιμότητας** (environmental availability) στη συσχέτιση του θώκου με τη διανομή. Ιδιαίτερα σε περιπτώσεις που υπάρχουν πολλαπλά συστήματα αναφοράς, όπως στις περιπτώσεις που εξετάζεται η εξάπλωση ενός είδους-εισιθολέα (Guisan και συν. 2014) ή ελέγχεται η χωρική, χρονική ή φυλογενετική σταθερότητα που επιδεικνύει ένας θώκος (Broennimann και συν. 2007, Peterson 2011, Broennimann και συν. 2012), η περιβαλλοντική διαθεσιμότητα είναι υψηλής σημασίας, σε βαθμό που να θεωρείται πλέον πώς ο ορισμός του θώκου απαιτεί τον προσδιορισμό του περιβάλλοντος αναφοράς (Holt 2009).

Η ανάδειξη του ρόλου παραγόντων όπως η περιβαλλοντική διαθεσιμότητα και διασπορά στον περιορισμό του θώκου οδήγησε στο δομικό επαναπροσδιορισμό της έννοιας του θώκου, ο οποίος έλαβε χώρα σε διάφορα επίπεδα την τελευταία δεκαετία. Οι έννοιες που είχαν χρησιμοποιηθεί (π.χ. θεμελιώδης και πραγματωμένος θώκος) και οι διεργασίες που είχαν αναδειχθεί (π.χ. βιοτικές αλληλεπιδράσεις, διασπορά) χρησιμοποιήθηκαν ως δομικοί λίθοι στη σύνθεση μιας πιο ολοκληρωμένης εικόνας σχετικά με τη σχέση των ειδών με το περιβάλλον και του θώκου με τη διανομή. Μία από τις εννοιολογικές προσεγγίσεις που προέκυψαν από αυτή τη ζύμωση ήταν το πλαίσιο **BAM** (Soberón & Peterson 2005). Το πλαίσιο αυτό συνεχίζει την παράδοση του Hutchinson που χρησιμοποιεί πολυδιάστατους χώρους και ορολογία συνόλων στον προσδιορισμό του θώκου, και επεκτείνει το θώκο ως ένα σύστημα τριών (δυνητικά) επικαλυπτόμενων συνόλων: εκείνο των αβιοτικών συνθηκών (A), εκείνο των βιοτικών αλληλεπιδράσεων (B) και εκείνο των περιοχών που είναι προσβάσιμες μέσω μετακίνησης/διασποράς (M). Ένα από τα πλεονεκτήματα του συστήματος αυτού είναι ότι ενώ παραμένει συμβατό με τις περισσότερες από τις κεντρικές έννοιες θώκου που υπάρχουν στη βιβλιογραφία, επιτρέπει τη μετάβαση από τη χρήση παλιών όρων σε μια πιο αυστηρή ορολογία για την περιγραφή του εκάστοτε αντικειμένου μιας μελέτης. Για παράδειγμα, στο συγκεκριμένο σύστημα ο πραγματωμένος θώκος ενός είδους μπορεί να οριστεί ως η τομή των τριών αυτών συνόλων, B Ι A Ι M (Soberón & Peterson 2005). Εξάλλου, η τάση για προσκόλληση στη χρήση της παραδοσιακής ορολογίας, όπως ο διαχωρισμός του θώκου σε θεμελιώδη και πραγματωμένο, έχει πλέον αρχίσει να φθίνει, εν μέρει λόγω της σύγχυσης που έχει προκαλέσει κατά καιρούς (Kearney 2006, McInerny 2012), ενώ έχει παρουσιαστεί η τάση για αντικατάσταση της ορολογίας αυτής με ένα πιο ουδέτερο λεξιλόγιο, που χρησιμοποιείται στη θεωρία συνόλων και πιθανοτήτων (Soberón & Nakamura 2009, Godsoe 2010, Peterson & Soberón 2012a,b).

Παράλληλα με το θεωρητικό επαναπροσδιορισμό, η υποστήριξη της μελέτης του θώκου από τη μεθοδολογία των στατιστικών μοντέλων διανομής ειδών προσέφερε πρόσβαση σε μια σειρά από εργαλεία για την ποσοτική διερεύνηση συγκεκριμένων πτυχών του. Τέτοια εργαλεία, όπως ο έλεγχος της ομοιότητας θώκου (Warren και συν. 2008, Broennimann και συν. 2012) και η εκτίμηση και σύγκριση του εύρους του θώκου (Mandl και συν. 2010, Peers και συν. 2012) μεταξύ ειδών, προέκυψαν εν μέρει από την

ανάγκη να ενισχυθεί ο θεωρητικός πυρήνας των μοντέλων διανομής ειδών και να επιτευχθεί η καλύτερη σύνδεση της θεωρίας με τα δεδομένα και τα μοντέλα (Austin 2002, Huston 2002) και εν μέρει από την ανάγκη για την απάντηση συγκεκριμένων θεωρητικών (Warren και συν. 2008) και διαχειριστικών ερωτημάτων (Petitpierre και συν. 2012, Guisan και συν. 2014) της οικολογίας. Επίσης, άλλες μεθοδολογικές βελτιώσεις που συνδέονται ενεργά με την εξέλιξη της θεωρίας θώκου, όπως ο μεθοδολογικός διαχωρισμός του Γεωγραφικού Χώρου (Geographical Space, G-Space) από τον Περιβαλλοντικό Χώρο (Environmental Space, E-Space), επιτρέπουν την δεδηλωμένη εστίαση στον ένα (Broennimann και συν. 2012, Petitpierre και συν. 2012) ή και στους δύο χώρους (Graham και συν. 2004, Theodoridis και συν. 2013,), περιορίζοντας την αβεβαιότητα που προκαλείται από σύγχυση εννοιών όπως το ζεύγος θώκος-διανομή.

Αυτή η συγκλίνουσα εξέλιξη της στατιστικής μεθοδολογίας και δημιουργίας νέων τεχνικών με τη θεωρητική εμβάθυνση επέτρεψε την επέκταση των ερωτημάτων στην "τέταρτη διάσταση" του θώκου, δηλαδή στην εξελικτική διάσταση (Soberón & Peterson 2005). Κεντρικά ερωτήματα τα οποία είχαν τεθεί και από την εξελικτική βιολογία, όπως η συντηρητικότητα του θώκου (niche conservatism, Harvey & Pagel 1991), ο ρόλος της οικολογικής ειδογένεσης (Sobel και συν. 2010), καθώς και ο εξελικτικός ρόλος του υβριδισμού (Mao & Wang 2011) εξετάζονται πλέον υπό διαφορετικό πρίσμα, ενώ υπάρχει και η δυνατότητα διερεύνησης συγκεκριμένων ερωτημάτων που αφορούν την εξελικτική διάσταση του θώκου, όπως η εξέλιξη της ικανότητας εισβολής από εισαγόμενα είδη (Peterson 2003) και η απόκριση ειδών σε σενάρια κλιματικής αλλαγής (Thomas και συν. 2004).

### 1.3 Η διεργασία των υβριδισμού

Ο υβριδισμός αποτελεί ένα αρκετά συχνό φαινόμενο στον κόσμο των φυτών (Howard και συν. 1993, Ellstrand και συν. 1996, Whitney και συν. 2010). Συγκεκριμένα, οι Whitney και συν. (2010) εξετάζοντας διάφορες χλωριδικές περιοχές, μελέτησαν 282 οικογένειες που είχαν 3212 γένη με 36940 μη υβριδικά είδη. Οι περιοχές διέφεραν ως προς τους καταγραφέντες υβριδισμούς μεταξύ 21 και 39% για τις οικογένειες, 5-19% για τα είδη, ενώ ο αριθμός υβριδών ανά μη υβριδικό είδος κυμαίνόταν από 0.04 έως 0.26. Επίσης σε παγκόσμιο επίπεδο κατέγραψαν υβρίδια στο 40.4% των

οικογενειών και στο 16.2% των γενών, ενώ η συχνότητα υβριδίων προς μη υβριδικά είδη εντοπίστηκε στο 0.09.

Ο υβριδισμός έχει αποτελέσει αντικείμενο έντονου ενδιαφέροντος αλλά και διαφωνιών. Ενώ από κάποιους ερευνητές χαρακτηρίζεται ως "εξελικτικός θόρυβος" (evolutionary noise, Wagner 1970, Mayr 1992, Schemske 2000), άλλοι τον αντιμετωπίζουν ως υψηλής εξελικτικής σημασίας διεργασία (Anderson 1949, Arnold 1997, Rieseberg και συν. 2003, Gross & Rieseberg 2005, Mallet 2007, Soltis & Soltis 2009, Abbott και συν. 2013). Οι συζητήσεις και διαφωνίες που ιστορικά συνοδεύουν την έννοια του υβριδισμού μπορούν να συγκριθούν σε ποσότητα και ένταση με εκείνες που αφορούν την έννοια του θώκου, ενώ οι διαφωνίες και στις δύο περιπτώσεις αφορούν τόσο λειτουργικά, όσο και εννοιολογικά θέματα.

Ήδη το 1859, ο Δαρβίνος αναγνώρισε τη διασταύρωση ως μηχανισμό της εξέλιξης στη θεωρία του, παρόλο που δεν έδωσε ιδιαίτερη βαρύτητα στον υβριδισμό, ενδεχομένως λόγω του ότι θεωρούσε τη δημιουργία γόνιμων υβριδίων ως σπάνια, και ως εκ τούτου τους υβριδικούς πληθυσμούς ασταθείς (Arnold 1997). Ο ορισμός όμως των ειδών που νιοθέτησε δεν απαιτούσε τον απόλυτο (μορφολογικό) διαχωρισμό των ειδών, αλλά επέτρεπε την ίπαρξη διαβαθμίσεων από τη μια μορφή στην άλλη (Mallet, 2008), μια θέση αρκετά συμβατή με τη λειτουργία και τις συνέπειες του υβριδισμού.

Ο ορισμός όμως του είδους που κυριάρχησε μετέπειτα (Arnold 1997, Mallet 2005) είναι η **Έννοια του Βιολογικού Είδους** (Biological Species Concept, Dobzhansky, 1937; Mayr, 1942), που στην αυστηρή του μορφή αποκλείει τον υβριδισμό (πέραν του ενδοειδικού), καθώς δεν προβλέπει τη διασταύρωση μεταξύ ατόμων διαφορετικών ειδών. Επιπλέον, οι εμπνευστές του συντασσόταν με το Δαρβίνο ως προς την αστάθεια των υβριδικών πληθυσμών. Αξίζει να αναφερθεί ότι και αρκετοί ορισμοί της έννοιας του είδους που αναδείχθηκαν αργότερα, όπως η Έννοια Αναγνώρισης (Recognition Species Concept, Paterson 1985), η Έννοια Συνοχής (Cohesion Species Concept, Templeton 1989) και η Φυλογενετική Έννοια του Είδους (Phylogenetic Species Concept, Cracraft 1989), χαρακτηρίζονται από αντίστοιχη ασυμβατότητα με τον υβριδισμό (Arnold 1997).

Σε κάθε περίπτωση, η τότε δημοφιλής άποψη περί "καθαρότητας" των ειδών ως καλά διαχωρισμένων, "πραγματικών" οντοτήτων που φέρουν συγκεκριμένους μηχανισμούς απομόνωσης οδήγησε σε μια αντιμετώπιση των υβριδίων ως εξελικτικών λαθών, μειωμένης βιωσιμότητας και άνευ ρόλου στην περαιτέρω εξέλιξη των ειδών (Mallet 2005). Δεν είναι τυχαίο που βάσει του US Endangered Species Act του 1973, τα υβρίδια θεωρήθηκαν ανάξια διατήρησης, ενώ στα "καθαρά είδη" δόθηκε υψηλότερη προτεραιότητα (O'Brien & Mayr 1991). Κάτι παρόμοιο έγινε και στην πρόσφατη λίστα των αγγειοφύτων της Ελλάδας (Dimopoulos και συν. 2013), όπου τα υβρίδια υποεκτιμήθηκαν σε μεγάλο βαθμό.

Αν και από νωρίς υπήρξαν αντιρήσεις τόσο απέναντι στη θέση ότι οι υβριδικοί πληθυσμοί είναι κατά κανόνα ασταθείς και εφήμεροι (Short 1969, 1970, Moore 1977), όσο και για τον ορισμό του υβριδισμού με βάση τα υβριδιζόμενα ταχα (Short 1969), και παρά τις προσπάθειες αποδέσμευσής του υβριδισμού από τη Συστηματική (Woodruff 1973), οι ασυμβατότητες με τη Βιολογική Έννοια του Είδους και τη Συστηματική εν γένει (Barton 2001, Mallet 2005, Mallet 2008) εμπόδιζαν την ενσωμάτωσή του στην εξελικτική και οικολογική θεωρία. Αυτή η κυρίαρχη εικόνα, που παρουσίαζε τα υβρίδια ως οντότητες μειωμένης βιωσιμότητας και προσαρμοστικότητας, αφορούσε σχεδόν αποκλειστικά ενδογενείς (endogenous) μηχανισμούς, που σχετίζόταν με τη διαταραχή των γονικών γενετικών προτύπων (τα οποία η παράδοση του Mayr ήθελε ως αναγκαστικά καλύτερα προσαρμοσμένα). Το περιβάλλον γενικά φαίνεται να έχει στην καλύτερη περίπτωση έμμεσο ρόλο, είτε ως καταλύτης του υβριδισμού μέσω των διαταραχών του ενδιαιτήματος και της συνεπαγόμενης δημιουργίας ενδιάμεσων συνθηκών (π.χ. Anderson 1948, Grant 1981, Woodruff 1973), είτε απλά ως σημείο συνάντησης των γονικών ειδών (Cain 1953). Ο άμεσος ρόλος της επιλογής του περιβάλλοντος στα παρατηρούμενα πρότυπα που παράγει ο υβριδισμός εδραιώθηκε από τον Endler (1973, 1977), βάσει ιδεών που είχαν δημοσιευτεί και αρκετά νωρίτερα (π.χ. Anderson 1948, Haldane 1948, Stebbins 1959). Για παράδειγμα, το μοντέλο του περιβαλλοντικού κλινούς (cline model) χρησιμοποιεί τη γονιδιακή ροή (gene flow), αλλά και τη (βαθμιαία) μετάβαση από μια κατάσταση του περιβάλλοντος σε άλλη για να περιγράψει τα παρατηρούμενα γενετικά πρότυπα που προκύπτουν ανάμεσα σε παραπατρικά είδη (Endler 1973).

Την ίδια χρονική περίοδο με τις εργασίες του Endler διατυπώθηκε και η πρώτη κεντρική θεωρία που αντιτίθεται στην εικόνα μειωμένης βιωσιμότητας των υβριδίων (Littlejohn & Watson 1973, Moore 1977). Σύμφωνα με τη θεωρία αυτή, που ονομάστηκε **φραγμένη υπεροχή υβριδίων** (bounded hybrid superiority), τα υβρίδια είναι καλύτερα προσαρμοσμένα από τα γονικά είδη εντός των ορίων της ζώνης υβριδισμού. Αυτή η χωρικά περιορισμένη υπεροχή μπορεί να είναι άμεση συνέπεια του υβριδικού περιβαλλοντικού θώκου ή μπορεί να ερμηνεύεται από το γονικό περιβαλλοντικό θώκο και τον ανταγωνισμό (το περιβάλλον να είναι οριακό για τα δύο γονικά είδη, τα οποία ενδεχομένως ανταγωνίζονται και μεταξύ τους), όπου τα γονικά ταχα μπορεί να εμφανίζουν μειωμένη ανταγωνιστική ικανότητα έναντι του υβριδίου.

Καθώς το μοντέλο της φραγμένης υπεροχής υβριδίων, όπως και εκείνο του περιβαλλοντικού κλινούς, λαμβάνουν υπόψη μόνο τις βαθμιαίες εναλλαγές του περιβάλλοντος, δεν έχουν μεγάλη ερμηνευτική ισχύ σε συστήματα που οι εναλλαγές είναι απότομες και κυριαρχούν τα μωσαϊκά πρότυπα. Το μοντέλο της **μωσαϊκής ζώνης υβριδίων** (mosaic hybrid zone, Harrison 1986) ήρθε να καλύψει αυτό το κενό, επιτρέποντας στη μετάβαση από το ένα γονικό είδος στο άλλο να γίνεται όχι αποκλειστικά βαθμιαία αλλά απότομα, δημιουργώντας κηλίδες (patches), οι οποίες μπορεί να παρουσιάζουν ενδιάμεσες αλλά και γονικές μορφές. Οι γενότυποι που χαρακτηρίζουν τις κηλίδες αυτές αντικατοπτρίζουν την ετερογένεια του ενδιαιτήματος (Freeman 1999), καθώς ακολουθούν τα χωρικά πρότυπα που αντιστοιχούν στις περιβαλλοντικές παραμέτρους οι οποίες επηρεάζουν τις σχετικές προσαρμοστικότητες των δύο γονικών ειδών και των υβριδικών μορφών (Ross & Harrison 2002).

Στον αντίποδα των μοντέλων που δίνουν κεντρικό ρόλο στην επιρροή του περιβάλλοντος βρίσκονται οι **ζώνες τάσης** (tension zones, Barton & Hewitt 1985), που πήραν το όνομά τους επειδή τείνουν να μετακινούνται εις τρόπον ώστε να ελαχιστοποιούν το μήκος τους (Key 1968). Στις ζώνες αυτές το περιβάλλον δεν παίζει καθοριστικό ρόλο, ενώ η σταθερότητα της ζώνης εξασφαλίζεται από ένα ισοζύγιο ανάμεσα στην επιλογή κατά των υβριδίων και τη γενετική ροή (gene flow) εντός της ζώνης. Συγκεκριμένα, η γενετική ροή λειτουργεί ως τάση γενετικής ομογενοποίησης (homogenization) του πληθυσμού, ενώ η φυσική επιλογή προκαλεί διαφοροποίηση (Slatkin 1973, Barton & Hewitt 1985). Καθώς οι ζώνες αυτές δεν επηρεάζονται από το

περιβάλλον, η μετακίνησή τους συχνά σταματάει όταν βρεθούν σε περιοχές χαμηλής πληθυσμιακής πυκνότητας (density troughs). Ωστόσο, η γενική κατηγορία των εξαρτώμενων από διασπορά ζωνών (dispersal dependent zones), στην οποία ανήκουν οι ζώνες τάσης, περιλαμβάνει και ζώνες στις οποίες η διασπορά δεν ανταγωνίζεται με την επιλογή κατά των ενδιαφέροντων μορφών, αλλά με την περιβαλλοντική διαφοροποίηση (Haldane 1948, Barton & Hewitt 1985).

Κάθε ένα από τα τρία κύρια μοντέλα που αναφέρθηκαν (φραγμένη υπεροχή υβριδίων, μωσαϊκή ζώνη υβριδίων, ζώνη τάσης) περιέχει στοιχεία διασποράς και επιλογής για να κάνει προβλέψεις σχετικά με τα πρότυπα (χωρικά, γενετικά, μορφολογικά ή φαινοτυπικά) μιας ζώνης υβριδισμού. Διαφοροποιούνται δε, με βάση δύο άξονες: την επιρροή του περιβάλλοντος, και την προσαρμοστικότητα ή/και ανταγωνιστικότητα των υβριδίων σε σχέση με τα γονικά taxa (Πίνακας 1.1). Συγκεκριμένα, η περιβαλλοντικά ανεξάρτητη (environment-independent) επιλογή αφορά κυρίως τη στειρότητα ή/και μειωμένη προσαρμοστικότητα των υβριδίων λόγω διαταραχής των γονικών γονιδιακών συνδυασμών (Barton & Hewitt 1985), ενώ η περιβαλλοντικά εξαρτημένη (environment-dependent) επιλογή σχετίζεται με την αλληλεπίδραση συγκεκριμένων γενοτύπων με το περιβάλλον (Endler 1977, Moore 1977).

**Πίνακας 1.1** Κατηγορίες ζωνών υβριδισμού με βάση τη σχετική προσαρμοστικότητα των υβριδίων και την επιρροή του περιβάλλοντος.

Προσαρμοστικότητα υβριδίων σχετικά με τα γονικά είδη	Επιρροή του Περιβάλλοντος	
Χαμηλότερη	Μωσαϊκή Ζώνη	Ζώνες Τάσης
Υψηλότερη	Φραγμένη Υπεροχή Υβριδίων	(ασταθής ζώνη)

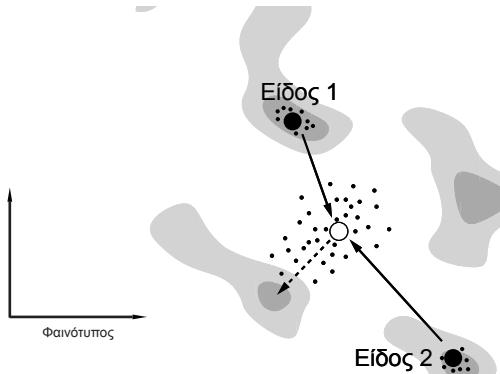
Ένα ακόμα ενοποιητικό στοιχείο των τριών κύριων μοντέλων ζωνών υβριδισμού είναι η -κυρίως έμμεση- παραδοχή ότι τα υβρίδια αναμένονται να είναι μορφολογικά, γενετικά ή/και λειτουργικά ενδιάμεσα των

γονικών ειδών (Arnold 1997). Η παραδοχή αυτή ενίσχυσε την εικόνα ότι, ακόμα και όταν τα υβρίδια είναι καλύτερα προσαρμοσμένα από τα γονικά είδη, όπως στην περίπτωση της φραγμένης υπεροχής υβριδίων, τα γονικά είδη αποτελούν τα δύο άκρα μιας διαβάθμισης εντός της οποίας βρίσκονται οι υβριδικές μορφές. Ωστόσο, ο πιο συχνός εξελικτικός ρόλος που αποδίδεται στον υβριδισμό είναι εκείνος της παραγωγής καινοτόμων γενοτύπων (Anderson & Stebbins 1954, Abbott 1992, Ellstrand & Schierenbeck 2000), ενώ έχει διατυπωθεί και η άποψη ότι, δεδομένου του χαμηλού ρυθμού μεταλλαγών που απαντάται στη φύση, ο υβριδισμός ενδέχεται να αποτελεί πιο άμεση πηγή διαφοροποίησης επί της οποίας δρα η επιλογή (Rosenthal και συν. 2002, Abbott και συν. 2013, Björklund 2013). Αν και η παραγωγή καινοτομιών δεν αποκλείεται να είναι αποτέλεσμα νέων γενετικών συνδυασμών εντός των ορίων που θέτουν τα γονικά είδη (Dittrich-Reed & Fitzpatrick 2013), η μεσότητα των υβριδικών τύπων δεν πρέπει να θεωρείται δεδομένη για όλες τις εκφάνσεις της προσαρμοστικότητας. Για παράδειγμα, μετα-ανάλυση που έγινε από τους Arnold & Hodges (1995) χρησιμοποιώντας διάφορους δείκτες προσαρμοστικότητας έδειξε ότι μόνο 7 από τις 44 αναλυθείσες περιπτώσεις υβριδίων παρούσιασαν προσαρμοστικότητα "ενδιάμεση" των γονικών τύπων, ενώ 24 υβρίδια είχαν δείκτες κατά μέσο όρο υψηλότερους ή ίσους από εκείνους των γονικών τύπων και 13 χαμηλότερους.

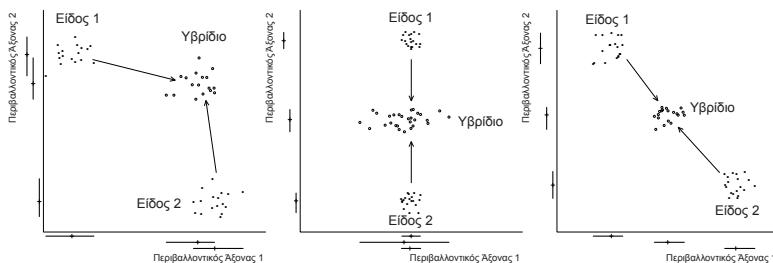
Το τέταρτο μοντέλο του υβριδισμού αφορά το ενδεχόμενο καινοτομίας (novelty) των υβριδικών μορφών, και αποτελεί στην ουσία μια προσπάθεια σύνδεσης των γενετικών και οικολογικών ιδιοτήτων των υβριδίων. Το μοντέλο αυτό, που περιγράφηκε από τον Arnold (1997) με την ονομασία **Μοντέλο Εξελικτικής Καινοτομίας** (evolutionary novelty model), ενσωματώνει στοιχεία ενδογενούς (ανεξάρτητης από το περιβάλλον) αλλά και εξωγενούς (περιβαλλοντικά εξαρτημένης) επιλογής που κατά βάση συνδέονται με μία γενοτυπική θεώρηση των υβριδίων και την αλληλεπίδραση των επιμέρους γενοτύπων με το περιβάλλον. Η ενδογενής επιλογή κατά των υβριδίων χρησιμοποιείται στην ερμηνεία της σπανιότητας που συχνά παρατηρείται στην  $F_1$  γενιά (δηλαδή τη σπανιότητα των ενδιάμεσων μορφών), ενώ η εξωγενής επιλογή είναι υπεύθυνη για την ανάδειξη νέων, καλύτερα προσαρμοσμένων υβριδικών μορφών, οι οποίες θα έχουν τη δυνατότητα να εποικίσουν τα γονικά, ή και εντελώς νέα ενδιαιτήματα. Το σκεπτικό στο οποίο βασίζεται το μοντέλο είναι ότι, ανεξάρτητα από το πλήθος των "αποτυχημένων" υβριδίων που

παράγονται (των "απέλπιδων τεράτων" του μοντέλου Dobzhansky-Muller), οι οπάνιες περιπτώσεις υβριδίων που φέρουν χρήσιμες γενετικές καινοτομίες (των "ελπιδοφόρων τεράτων" του μοντέλου Bateson) αρκούν για να εκκινήσουν αλλαγές σε πληθυσμιακό επίπεδο (Arnold και συν. 1999, Dietrich-Reed & Fitzpatrick 2013). Καθώς οι χρήσιμες καινοτομίες επιλέγονται από το κατάλληλο περιβάλλον, έχουν την τάση να σταθεροποιούνται ακόμα και όταν είναι οπάνιες, ενώ επηρεάζουν και τη χωρική διάταξη της ζώνης υβριδισμού, κάτι που βρίσκεται σε συμφωνία και με τις προβλέψεις του μωσαϊκού μοντέλου υβριδιών (Harrison 1986). Παράλληλα όμως με την ανάπτυξη του μοντέλου της εξελικτικής καινοτομίας που έχει γενετική βάση, ο όγκος των εργασιών που υποστηρίζουν την οικολογική καινοτομία υβριδίων αυξάνεται, προερχόμενος τόσο από γένη-μοντέλα τα οποία έχουν μελετηθεί εκτενώς (όπως τα *Helianthus*, π.χ. Rieseberg 1991, Rieseberg και συν. 2003, Whitney και συν. 2015 και *Iris*, π.χ. Cruzan & Arnold 1993, Emms & Arnold 1997, Arnold και συν. 2012), όσο και από υβριδικές ζώνες που μελετήθηκαν πιο πρόσφατα υπό αυτό το πρίσμα (π.χ. Pereira και συν. 2014).

Έτσι, σημαντικό στοιχείο που προκεύπτει από τον Arnold (1997), το οποίο βρίσκεται σε σύνδεση με μια γενικότερη στροφή που παρατηρείται τις τελευταίες δεκαετίες, είναι η αντιμετώπιση των υβριδίων όχι ως μία ομοιογενή οντότητα, αλλά ως ένα επερογενές σύνολο. Σύμφωνα με τους Barton & Hewitt (1985), ο ίδιος ο όρος "υβρίδιο" είναι παραπλανητικός, καθώς υπονοεί την ύπαρξη ενός συγκεκριμένου φαινοτύπου και γενοτύπου. Αντίθετα, κατά τη διεργασία του υβριδισμού παράγεται ένα εύρος γενετικής ποικιλότητας, το οποίο συχνά διέπεται από αντίστοιχα επερογενή απόκριση στο περιβάλλον (Arnold 1997). Έτσι, η απρόσκοπτη ομαδοποίηση των υβριδίων μπορεί να οδηγήσει σε λανθασμένα συμπεράσματα ως προς την προσαρμοστικότητά τους (Arnold & Hodges 1995), ενώ αντίθετα πολλά βιολογικά φαινόμενα μπορεί να ερμηνευτούν καλύτερα μέσω συνεχειών στη θεώρηση των υβριδίων (continua, Hochkirch και συν. 2013). Εξάλλου, αν και η βιοποικιλότητα ομολογουμένως δεν είναι ένα θολό συνεχές όλων των πιθανών μορφών (Saetre 2013), η αντιμετώπιση της εξελικτικής διαφοροποίησης αποκλειστικά μέσα από το πρίσμα των ταξινομικά διαχωρισμένων μορφών, μπορεί να περιορίσει σε μεγάλο βαθμό τον τρόπο που ερμηνεύουμε τα αποτελέσματα μελετών που αφορούν τον υβριδισμό (Saetre 2013). Μια πιο γόνιμη προσέγγιση θα ήταν η αντιμετώπιση του υπερ-χώρου των γενετικών και φαινοτυπικών



**Διάγραμμα 1.1** Απεικόνιση του υβριδισμού στο προσαρμοστικό τοπίο (adaptive landscape). Ο υπερχώρος των πιθανών φαινοτύπων και γονοτύπων μπορεί να ανταπαρασταθεί με ένα προσαρμοστικό τοπίο, όπου οι προσαρμοστικές κορυφές απεικονίζονται με σκούρο χρώμα. Το προσαρμοστικό τοπίο δεν είναι σταθερό, αλλά τροποποιείται μέων μεταβολών στο αβιοτικό ή βιοτικό περιβάλλον, καθώς και μέσω εξελικτικών μεταβολών. Τα δύο είδη (μαύροι κόκλοι) είναι προσαρμοσμένα σε διαφορετικές εξελικτικές κορυφές, ενώ το υβρίδιο που παράγεται από τη διαστάρωση τους (λευκός κόκλος) αποτελεί ένα “ελπιδοφόρο τέρας”, καθώς βρίσκεται μακριά από προσαρμοστικές κορυφές. Παρά την έλλειψη πλεονεκτημάτων, τα υβρίδια συχνά διέπονται από υψηλή ποικιλότητα (μάθρα στίγματα), η οποία τους επιτρέπει μέσω εξελικτικής διαφοροποίησης να καταλάβουν μία κοντινή προσαρμοστική κορυφή (διακεκομένο βέλος), μακριά από τις αντίστοιχες των γονικών ειδών. Τροποποιημένο από Mallet (2007).



**Διάγραμμα 1.2** Θέση και εύρος θώκου ενός υβριδίου σε σχέση με τα γονικά του ειδη. Οι κόκλοι εκπροσωπούν σημεία παρουσίας, ενώ έχουν από τους δύο περιβαλλοντικούς άξονες φαίνεται το εύρος και η θέση του κάθε θώκου με τη μορφή σταυρονήματος (ο άξονας του σταυρονήματος που είναι παράλληλος στον περιβαλλοντικό άξονα αντιστοιχεί στο εύρος του θώκου, ενώ αντός που είναι κάθετος αντιστοιχεί στη θέση). Η διαφοροποίηση του θώκου ενός υβριδίου σε σχέση με τα γονικά του ειδη μπορεί να οχετίζεται με το εύρος ή τη θέση του θώκου ή και τα δύο, ενώ τέτοιες διαφοροποίησις δεν συμβαίνουν απαραπτώς σε όλες τις διαστάσεις του περιβαλλοντικού χώρου. Στην πρώτη περίπτωση (αριστερά), το υβρίδιο έχει παρόμοιο εύρος θώκου με τα δύο γονικά του ειδη, ενώ διαφοροποιείται έντονα ως προς τη θέση του θώκου. Ας σημειωθεί ότι η διαφοροποίηση αυτή αφορά ένα άξονα για κάθε είδος, και όχι και τους δύο. Στη δεύτερη περίπτωση (κέντρο), το υβρίδιο διαφοροποιείται ως προς τη θέση στον ένα περιβαλλοντικό άξονα, και ως προς το εύρος στον άλλο. Τέλος, το υβρίδιο μπορεί να διαφοροποιείται ως προς και τους δύο άξονες, όπως συμβαίνει για τη θέση του υβριδίου στην τρίτη περίπτωση (δεξιά).

συνδυασμών ως ένα "προσαρμοστικό τοπίο" (adaptive landscape), με τοπικά μέγιστα στα οποία είτε βρίσκονται τα είδη είτε τείνουν τα υβρίδια, και τοπικά ελάχιστα, στα οποία έχουμε εξαφάνιση λόγω έλλειψης προσαρμογής (Διάγραμμα 1.1, Mallet 2007). Ωστόσο, αξίζει να τονισθεί ότι είναι σημαντικό (όσο και δυσεπίτευκτο) να μπορούν να τεθούν κάποια όρια όταν γίνεται διάλογος σε επίπεδο διαχείρισης και νομοθεσίας (Allendorf και συν. 2001), και ιδιαίτερα όταν υπάρχουν σοβαρά διαχειριστικά θέματα προς επίλυση, όπως η εξαφάνιση σπάνιων ειδών μέσω υβριδισμού (Levin και συν. 1996).

Αν και η συζήτηση σχετικά με τη χρήση και τον ορισμό του όρου "υβρίδιο" μπορεί να φαίνεται περισσότερο επιστημολογική παρά επιστημονική (ιδιότητα που μοιράζεται με εκείνη του θώκου), υπάρχει μια αρκετά αξιοσημείωτη συνιστώσα ως επέκταση του σκεπτικού του Arnold (1997), που διαχωρίζει τη γενετική με την οικολογική καινοτομία των υβριδιών. Συγκεκριμένα, η αυξημένη πουκιλότητα που προκύπτει από τον υβριδισμό, η οποία έχει αναδειχθεί από πολλές διαφορετικές εργασίες (Anderson 1949, Stebbins 1959, Grant 1981, Ellstrand & Schierenbeck 2000), εκτός από αυξημένη γενετική δεξαμενή, σύμφωνα με την κλασσική αντίληψη για τη δράση της επιλογής (Anderson & Stebbins 1954), όπου η παραγωγή καινοτομιών είναι αποτέλεσμα νέων γενετικών συνδυασμών εντός των ορίων που θέτουν τα γονικά είδη (Dittrich-Reed & Fitzpatrick 2013), μπορεί να ανακλά ένα ευρύτερο φάσμα περιβαλλοντικών συσχετίσεων το οποίο κατ' ανάγκη δεν χαρακτηρίζεται από μεσότητα σε σχέση με τα γονικά. Όπως έδειξαν οι Arnold & Hedges (1995) μεταξύ των υβριδιών μπορεί να περιλαμβάνονται υβρίδια λιγότερο, εξίσου και περισσότερο προσαρμοσμένα των γονικών (Arnold & Hedges 1995), μεταβάλλοντας το εύρος των θώκου (niche breadth) εντός του οποίου μπορεί να προσδιοριστεί η οικολογική καινοτομία. Έτσι, ενώ η οικολογική διάσταση της καινοτομίας των υβριδιών μπορεί αδιαφοριστήτα να αποδοθεί σε μετατόπιση της θέσης του θώκου (niche position), εξίσου σημαντικό είναι και το ενδεχόμενο ότι μπορεί να αποδοθεί και στη μεταβολή του εύρους του θώκου (Διάγραμμα 1.2).

#### 1.4 Ερευνητικοί στόχοι της παρούσας εργασίας

Καθώς το λεξιλόγιο περί θώκου εξελίσσεται ακολουθώντας την εξέλιξη του θεωρητικού πλαισίου, εντάσσονται σε αυτό συγκεκριμένα εργαλεία και ο διάλογος περί υβριδισμού κατευθύνεται στο να εκμεταλλευτεί τα νέα αυτά εργαλεία που γίνονται πλέον διαθέσιμα. Το χαρακτηριστικότερο ίσως παράδειγμα είναι η πολύ πρόσφατη πρόταση για ένταξη των μοντέλων διανομής ειδών στο πλαίσιο μελέτης των ζωνών υβριδισμού.

Σύμφωνα με το Swenson (2008), η πρώτη προσπάθεια εφαρμογής Συστημάτων Γεωγραφικών Πληροφοριών (Geographic Information Systems -GIS) και μοντέλων θώκου στη μελέτη του υβριδισμού έγινε από τον Kohlmann (1988), που χρησιμοποίησε ένα βιοκλιματικό μοντέλο για να ελέγξει την επιρροή του περιβάλλοντος επί των χωρικών προτύπων διανομής των διαφορετικών χρωμοσωματικών ομάδων σε μια υβριδική ζώνη των ακρίδων του είδους *Calediacaptiva*. Έκτοτε πέρασε περισσότερο από μία δεκαετία μέχρι η εφαρμογή των GIS και των στατιστικών μοντέλων να ενσωματωθεί ως πρακτική στη μελέτη του υβριδισμού και των ζωνών υβριδισμού, καλύπτοντας πτυχές όπως η δημιουργία φραγμών (Cicero 2004), ο ρόλος της συντηρητικότητας και απόκλισης του θώκου (Kozak & Wiens 2006, Mao & Wang 2011), η χωρική συσωμάτωση ζωνών υβριδισμού (Swenson 2006), ο τύπος της ζώνης υβριδισμού (ζώνη τάσης, μιωσαϊκή υβριδική ζώνη ή ζώνη φραγμένης υπεροχής υβριδίων, Swenson 2008, Gerard και συν. 2013), καθώς και ο γενικότερος ρόλος, έμμεσος ή άμεσος, του περιβάλλοντος στη χωρική διαμόρφωση και θέση μιας ζώνης υβριδισμού (Martínez-Freiría και συν. 2008, Chatfield και συν. 2010, Engler και συν. 2013, Ortego και συν. 2014).

Έτσι, αν και η πρόδοδος στα πεδία του οικολογικού θώκου, των μοντέλων διανομής ειδών και του υβριδισμού, καθώς και στο συνδυασμό αυτών των πεδίων, έδωσε τη δυνατότητα να ελεγχθούν κάποιες πρώτες υποθέσεις, υπάρχουν ακόμα αρκετά αναπάντητα ερωτήματα, καθώς και σημεία τα οποία δεν έχουν μελετηθεί κάποια από τα οποία διαπραγματεύεται η παρούσα διατριβή. Επιπλέον, καθώς τα νέα εργαλεία που δημιουργούνται εξελίσσονται συνεχώς, προκύπτουν νέες δυνατότητες ανάλυσης και ερμηνείας των προτύπων που αφορούν τα εν λόγω πεδία. Στην ενότητα αυτή θα περιγραφούν οι ερευνητικοί στόχοι της παρούσας εργασίας, αφού

πρώτα αναλυθούν οι περιοχές της τρέχουσας βιβλιογραφίας στις οποίες μπορούν να προστεθούν ή να βελτιωθούν στοιχεία.

Τα μοντέλα διανομής ειδών, όπως αναφέρθηκε και παραπάνω, αποτελούν πλέον ένα από τα καθιερωμένα εργαλεία της οικολογικής έρευνας, διότι είναι πολύ χρήσιμα στον έλεγχο υποθέσεων. Τα δεδομένα που χρησιμοποιούνται κατά συντριπτική πλειοψηφία στα μοντέλα διανομής ειδών περιλαμβάνουν μόνο θέσεις παρουσίας και όχι τις αντίστοιχες θέσεις απουσίας (Václaví c 2009), αφού συνήθως προέρχονται από δείγματα μιούσειων και ερμπαρίων (Elith & Leathwick 2007), ενώ επιπλέον η συλλογή αξιόπιστων σημείων απουσίας ενδέχεται να είναι αρκετά απαιτητική διαδικασία (Jiménez-Valverde και συν. 2008). Αρχικά, αυτό σημαίνει πώς το μέγεθος που υπολογίζεται από αυτά τα μοντέλα είναι η δυνητική παρουσία και όχι η πραγματική παρουσία του υπό μελέτη ταχον (Soberón 2007, Jimenez-Valverde και συν. 2008), κάτι που πρέπει να ληφθεί υπόψη στην ερμηνεία των αποτελεσμάτων. Αυτό δεν αποτελεί αναγκαστικά πρόβλημα, καθώς αρκετά οικολογικά ερωτήματα δομούνται (ή μπορούν να δομηθούν και) γύρω από την έννοια της δυνητικής παρουσίας. Ωστόσο, το κόστος συλλογής των δεδομένων απουσίας και η φαινομενική ευκολία χρήσης των μοντέλων που βασίζονται μόνο σε δεδομένα παρουσίας (π.χ. GARP, Stockwell & Noble 1992 και MaxEnt, Philips και συν. 2004) έχουν συμβάλλει στον περιορισμό χρήσης της πολύτιμης πληροφορίας που περιέχουν τα δεδομένα απουσίας. Έχουν όμως επισημανθεί προβλήματα που σχετίζονται με τη μη χρήση απουσιών (Hirzel και συν. 2006) και έχουν γίνει προσπάθειες για την περαιτέρω ανάλυση της πληροφορίας που περιέχουν (π.χ. Lobo και συν. 2010).

Αυτός ο περιορισμός ανακλάται και σε θεωρητικό επίπεδο. Για παράδειγμα, το εννοιολογικό πλαίσιο BAM (Soberón & Peterson 2005) έχει δομηθεί με έμφαση στα σημεία παρουσίας, ενώ έχει γενικά υπερτονιστεί η άποψη πως η χρήση των σημείων απουσίας είναι επισφαλής (Peterson & Soberón 2012b). Στην καλύτερη περίπτωση, τα δεδομένα απουσιών χρησιμοποιούνται μόνο κατά την διαδικασία αξιολόγησης των μοντέλων (π.χ. Peterson και συν. 2007). Στα πλαίσια του BAM, η συλλογιστική πίσω από αυτό είναι η αδυναμία προσδιορισμού του υποσυνόλου στο οποίο οφείλεται η κάθε απουσία. Για παράδειγμα, οι περιοχές που δεν είναι προσβάσιμες (βρίσκονται εκτός του υποσυνόλου M) είναι αναμενόμενο να χαρακτηρίζονται από απουσίες ανεξάρτητα από την καταλληλότητα του

ενδιαιτήματος, κάτι που δυσχεραίνει την εξαγωγή συμπερασμάτων σχετικά με το ρόλο του περιβάλλοντος (Peterson & Soberón 2012b). Καθώς όμως τα τελευταία έτη έχουν αναπτυχθεί διάφορες τεχνικές για την εκτίμηση και ποσοτικοποίηση της διασποράς ακόμα και για είδη με άγνωστη ικανότητα διασποράς (Allouche και συν. 2008, Boulangeat και συν. 2012), ο συνδυασμός αντίστοιχων μεθόδων με δεδομένα απουσίας αποτελεί πλέον μια αξιοσημείωτη δυνατότητα που αξιοποιείται στην παρούσα εργασία.

Το υποσύνολο Β του πλαισίου BAM χαρακτηρίζεται από αντίστοιχες ελλείψεις αναφορικά στον τρόπο και στην ένταση που έχει μελετηθεί. Παραδοσιακά, η κύρια βιοτική συνιστώσα που συμπεριλαμβάνεται σε θεωρίες θώκου είναι ο ανταγωνισμός και άλλες αρνητικές αλληλεπιδράσεις που περιορίζουν τη διανομή των ειδών (Callaway & Walker 1997), παρόλο που η αρχική εργασία του Hutchinson (1957) έχει υποστηριχθεί ότι περιλαμβάνει την όπαρξη βιοτικών αλληλεπιδράσεων πέραν του ανταγωνισμού (Araújo & Guisan 2006). Αν και πλέον αρκετές βιοτικές αλληλεπιδράσεις έχουν μελετηθεί και έχει διευρυνθεί η αντίληψη περί αυτών (Wisz και συν. 2013, Morelli & Tryjanowski 2015), οι βιοτικές αλληλεπιδράσεις που συμπεριλαμβάνονται σε εργασίες με μοντέλα διανομής ειδών είναι περιορισμένες και συνήθως επιδρούν στην ίδια χρονική διάσταση με τις αβιοτικές, ήτοι ταυτόχρονα και στην ίδια χρονική κλίμακα. Ωστόσο, υπάρχουν κατηγορίες βιοτικών αλληλεπιδράσεων που διαφοροποιούνται ως προς το χρόνο επιρροής. Για παράδειγμα, στην περίπτωση του υβριδισμού, οι θέσεις συνήπαρξης των γονικών ταχα μπορούν να παίζουν καθοριστικό ρόλο στα χωρικά πρότυπα των υβριδικών μορφών, ιδιαίτερα για τα μοντέλα που προβλέπουν χαμηλή αναπαραγωγική ισχύ των υβριδίων, καθιστώντας τη γονική διασταύρωση απαραίτητη για τη διατήρηση των υβριδικών πληθυσμών (π.χ. ζώνη τάσης, Barton & Hewitt 1985). Επιπροσθέτως, οι θέσεις αυτές ορίζουν και το περιβάλλον που θα είναι διαθέσιμο στα υβρίδια, πριν την επίδραση των υποσυνόλων Α και Μ. Στην παρούσα εργασία, όλα αυτά έχουν ληφθεί υπόψη και έγινε ιδιαίτερη προσπάθεια αντιμετώπισής τους στο πλαισίο του μοντέλου BAM.

Πέρα όμως από την ιδιομορφία ως προς το υποσύνολο Β, ο υβριδισμός αποτελεί ένα πολύ χρήσιμο υπόστρωμα για την ανάπτυξη νέων εννοιολογικών πλαισίων στη μελέτη οικολογικών συστημάτων μέσω μοντέλων διανομής και του πλαισίου BAM. Η τέταρτη διάσταση του

πλαισίου BAM, η οποία δεν περιλαμβάνεται άμεσα στην απεικόνισή του παρά την παραδοχή ότι μπορεί να είναι καθοριστικής σημασίας (Sobierán & Peterson 2005), είναι η εξελικτική διάσταση, που σχετίζεται με την ιδιότητα του είδους να αποκρίνεται σε νέες συνθήκες. Δεδομένης της ανάπτυξης νέων μεθοδολογιών ελέγχου της ομοιότητας θώκου (Warren και συν. 2008, Broenpimann και συν. 2012) και της δυνατότητας ανάπτυξης μοντέλων για υποσύνολα ενός ταχον (Panzacchi και συν. 2014), η ενσωμάτωση εξελικτικών συνιστώσων σε μελέτες του θώκου είναι πλέον εφικτή. Η εξεταση του υβριδισμού υπό το συγκεκριμένο πρίσμα έχει αμφιδρομα οφέλη - αφενός, οι συγκρίσεις γονικών ειδών και υβριδίων προσφέρουν την προφανή επιλογή ελέγχων ομοιότητας θώκου, και αφετέρου τα αποτελέσματα τέτοιων αναλύσεων μπορούν να ρίξουν φως σε πολυάριθμα ερωτήματα που αφορούν τον εξελικτικό ρόλο του υβριδισμού.

Η τελευταία αυτή διάσταση είναι και ένας από τους κύριους λόγους που, τα τελευταία χρόνια, η χρήση των μοντέλων διανομής ειδών επεκτείνεται ολοένα και περισσότερο στη μελέτη του υβριδισμού (Cicero 2004, Peterson και συν. 2004, Swenson 2006, Swenson 2008, Martínez-Freiría και συν. 2008, Chatfield και συν. 2010). Καθώς ούμως η ενσωμάτωση τέτοιων τεχνικών είναι ακόμα στα πρώτα στάδια, υπάρχουν αρκετά σημεία που απατείται και μπορούν να ερευνηθούν περαιτέρω. Η έρευνα του υβριδισμού έχει γενικά επικεντρωθεί σε μεγάλο βαθμό στη μελέτη ζωνών υβριδισμού. Αν και οι ζώνες αυτές αποτελούν εξαιρετικά ενδιαφέροντα συστήματα και "φυσικά εργαστήρια για τις εξελικτικές μελέτες" (Hewitt 1988), η αυστηρή προσκόλληση στο πλαίσιο των ζωνών υβριδισμού μπορεί να είναι παραπλανητική (Feliner & Aguilas 1998), καθώς οι ζώνες αυτές ενδέχεται να επηρεάζονται από ένα περιορισμένο υποσύνολο των δυνάμεων που γενικά επηρεάζουν τον υβριδισμό. Αν και αρχικές περιγραφές του υβριδισμού που περιείχαν περιπτώσεις εναλλακτικών χωρικών προτύπων (Woodruff 1973) στην πορεία έχασαν δημοτικότητα, η χωρικά σαφής μεθοδολογία των μοντέλων διανομής ειδών επανέφερε το ενδιαφέρον για αυτά στο προσκήνιο διότι έχει το πλεονέκτημα ότι είναι ανεξάρτητη από την ύπαρξη ζωνών και έτσι αξιοποιήθηκε ιδιαίτερα στην παρούσα εργασία. Επιπροσθέτως, η συγκεκριμένη μεθοδολογία δίνει την δυνατότητα επανατοποθέτησης του προβλήματος της κλίμακας υπό το πρίσμα των προτύπων υβριδισμού. Για παράδειγμα, τόσο ο διαχωρισμός ανάμεσα σε κλινή (Rand & Harrison 1989, Ross & Harrison 2002) όσο και η σχετική επιρροή του περιβάλλοντος (Brennan και συν. 2009) φαίνεται να

εξαρτώνται από την κλίμακα αναφοράς. Κατά την ίδια έννοια, υβριδικά χωρικά πρότυπα τα οποία μπορούν να χαρακτηριστούν ως μη ζωνικά σε μια χωρική ανάλυση, μπορεί να συνθέτουν μια μωσαϊκή ζώνη υβριδισμού, παρατηρούμενα σε κάποια άλλη χωρική ανάλυση.

Τέλος, η οικολογική καινοτομία των υβριδίων αποτελεί ένα αντικείμενο που έως τώρα έχει αντιμετωπιστεί κυρίως μέσα από τη σκοπιά των νέων περιβαλλόντων, όπου αρκούσε ο εντοπισμός του υβριδίου σε νέα ενδιαιτήματα στα οποία δεν είχαν εντοπιστεί τα γονικά είδη (π.χ. Rieseberg και συν. 2003). Τώρα πλέον, και αυτό επιχειρείται στην παρούσα εργασία, μπορεί σε ορολογία θώκου η οικολογική καινοτομία να μεταφραστεί είτε ως μετατόπιση της θέσης του θώκου, είτε ως αύξηση του εύρους. Καθώς οι τεχνικές που έχουν πλέον αναπτυχθεί για την διερεύνηση μεμονωμένων πτυχών του θώκου μπορούν, αν εφαρμοστούν συνδυαστικά, να αναδείξουν τις σχετικές μεταβολές στις δύο αυτές ιδιότητες και τη συγκριτική τους επίδραση επί των χωρικών προτύπων των υβριδικών μορφών, κρίνεται οκόπιμο στην παρούσα μελέτη να επιχειρηθεί για πρώτη φορά η μελέτη της οικολογικής καινοτομίας του θώκου των υβριδίων με τη συνδυαστική χρήση των παραπάνω τεχνικών για την περιγραφή διαφορετικών πλευρών του θώκου.

Έτοι με βάση τα παραπάνω, η παρούσα ερευνητική προσπάθεια στοχεύει στη συνδυαστική χρήση μοντέλων διανομής ειδών και συμπληρωματικών τους τεχνικών στην διερεύνηση δύο ανεξάρτητων υβριδικών συστημάτων της Κρήτης εντός του εννοιολογικού πλαισίου BAM. Το πρώτο σύστημα μελέτης αφορά τα τρία είδη του γένους *Phlomis* (Lamiaceae) που φύονται στην Κρήτη και τα οποία υβριδίζονται ανά ζεύγη, ενώ το δεύτερο σύστημα μελέτης αφορά τον υβριδισμό ανάμεσα στο είδος *Origanum onites* L. (section Majorana) και το υποείδος *Origanum vulgare* subsp. *hirtum* (Link) Ietswaart (section *Origanum*). Τα δύο συστήματα διαφέρουν επαρκώς ώστε να μπορούν να αξιοποιηθούν στη διερεύνηση ενός ικανοποιητικού εύρους χαρακτηριστικών, χωρίς οι διαφορές να είναι απαγορευτικές για τη μεταξύ τους σύγκριση. Για παράδειγμα, ως χαρακτηριστική μπορεί να επιλεγεί η διαφορά ότι ο υβριδισμός του γένους *Phlomis* δεν φαίνεται να σχηματίζει σαφείς ζώνες στην Κρήτη, σε αντίθεση με την ξεκάθαρη ζώνωση που εντοπίστηκε από την Κουτρούμπα (2014) για το υβριδικό σύστημα του *Origanum*. Επιπλέον στο δεύτερο υβριδικό σύστημα αξιοποιείται η διαθεσιμότητα γενοτυπικών *taxa* που έχουν προκύψει από την

Κουτρούμπα (2014) για την διερεύνηση της νέας οπτικής προσδιορισμού της έννοιας του υβριδίου.

Στην παρούσα εργασία επίσης επιχειρείται για πρώτη φορά έκτενής χρήση δεδομένων απουσίας για τη θεωρητική ανακατασκευή των υποσυνόλων του πλαισίου BAM, λαμβάνοντας υπόψη και το ρόλο των γονικών ειδών ως βιολογική συνιστώσα του θώκου του κάθε υβριδίου. Επιπροσθέτως, αναλύεται η οικολογική καινοτομία βάσει δύο αξόνων - της διαφοροποίησης του γεωγραφικού από τον περιβαλλοντικό χώρο, και του διαχωρισμού της θέσης του θώκου από το εύρος του. Η μεθοδολογία που χρησιμοποιήθηκε και προτείνεται είναι βασισμένη στο συνδυασμό τεχνικών, που έχουν χρησιμοποιηθεί στο παρελθόν μεμονωμένα σε εργασίες, χωρίς να συνδυάζονται για την επίτευξη κάποιου ερευνητικού σκοπού, με απότερο σκοπό εδώ την ανάδειξη πολύπλοκων προτύπων που αφορούν το θώκο και τον υβριδισμό.

Στόχος λοιπόν της παρούσας εργασίας, συνοψίζοντας επιγραμματικά όλα τα παραπάνω, είναι να συνεισφέρει τόσο μεθοδολογικά όσο και θεωρητικά στη μελέτη των προτύπων υβριδισμού με την ενσωμάτωση ζητημάτων θώκου, χρησιμοποιώντας ως υβριδικά συστήματα αναφοράς αυτά των γενών *Origanum* και *Phlomis*. Συγκεκριμένα γι' αυτά τα δύο υβριδικά συστήματα επιχειρείται:

1. Η ανάδειξη των χωρικών προτύπων δυνητικής διανομής
2. Η συγκριτική ανάλυση θώκου
3. Η ανάλυση των μοντέλων υβριδισμού
4. Η ανάδειξη των δυνητικών χωρικών προτύπων των περιορισμών του μοντέλου BAM

## 2. Υλικά και Μέθοδοι

### 2.1 Περιοχή μελέτης

Ως περιοχή μελέτης ορίστηκε η Κρήτη, το πέμπτο μεγαλύτερο νησί της Μεσογειακής Λεκάνης και το μεγαλύτερο της Ελλάδας. Η Κρήτη καλύπτει συνολική έκταση περίπου 8729 km<sup>2</sup> και έχει μήκος περίπου 254 km κατά τη δυτικο-ανατολική διεύθυνση, ενώ κατά τον άξονα βορρά-νότου το πάχος κυμαίνεται ανάμεσα σε 11 και 56 km. Αποτελεί υπόλειμμα του τόξου που οριοθετούσε την περιοχή του Αιγαίου, και το οποίο συνέδεε τα βουνά της Πελοποννήσου με την οροσειρά του Ταύρου στη Νοτιοδυτική Τουρκία. Επιπλέον, αποτελεί μέρος της φυτογεωγραφικής περιοχής «Cardagean», ένα από τα κύρια χαρακτηριστικά της οποίας είναι η απουσία ειδών που επεκτάθηκαν κατά το Πλειστόκαινο (Fielding και συν. 2005). Η κοινή γεωλογική ιστορία της Κρήτης με τη Μικρά Ασία (Higgins & Higgins 1996) οδήγησε στην ανταλλαγή πολλών ειδών, όπως φαίνεται και από τις χλωριδικές ομοιότητες.

Το κατακόρυφο ανάγλυφο της Κρήτης είναι έντονο, με 3 κύριους ορεινούς όγκους - τα Λευκά Όρη στα Δυτικά (μέγιστο υψόμετρο 2452 m), την οροσειρά Ίδη στο κεντρικό τμήμα του νησιού (μέγιστο υψόμετρο 2456 m) και το όρος Δίκτη στα Ανατολικά (μέγιστο υψόμετρο 2148 m). Στις ορεινές περιοχές κυριαρχεί το ασβεστολιθικό υπόστρωμα, ενώ στα χαμηλότερα υψόμετρα επικρατούν κυρίως τα Νεογενή υποστρώματα με ασβεστόλιθους, ψαμμίτες και μάργες που καλύπτουν μεγάλες εκτάσεις του κάμπου, μαζί με ορθο-χαλαζίτες, φυλλίτες, φλύσχη, Τεταρτογενούς προέλευσης πετρώματα και αλλοιοβιακές αποθέσεις.

Το κλίμα της περιοχής είναι μεσογειακό, με θερμά, ξηρά καλοκαίρια και ήπιους προς κρύους χειμώνες. Το υψόμετρο και το γεωγραφικό μήκος έχουν την μεγαλύτερη επίδραση στα κατακρημνισμάτα, εμφανίζοντας πολύ υψηλές χωρικές συσχετίσεις (θετικές για το υψόμετρο και αρνητικές για το γεωγραφικό μήκος). Το μέσο ύψος ετήσιων κατακρημνισμάτων στην περιοχή εκτιμάται στα 750 mm και κυμαίνεται από 440 mm στα Ανατολικά (Ιεράπετρα: 10 μ πάνω από τη στάθμη της θάλασσας) σε 2.120 mm στα Δυτικά (Ασκόφου 740 μ πάνω από τη στάθμη της θάλασσας) (Vrochidou & Tsanis 2012).

Οι κυριότεροι τύποι ενδιαιτημάτων στο νησί είναι τα φρύγανα *Sarcopoterium spinosum* και τα δάση Ελιάς και Χαρουπάς στα χαμηλά και

μεσαία υψόμετρα, ενώ στα υψηλά επικρατούν τα δάση κυπαρίσσου και Ορεινά και Μεσογειακά χέρσα εδάφη με ακανθώδεις θάμνους.

## 2.2 Υπό μελέτη υβριδικά συστήματα

### 2.2.1 Το υβριδικό σύστημα *Origanum*

Το γένος *Origanum* L. αποτελείται από 49 ταχα με ποικίλα μορφολογικά και χημικά χαρακτηριστικά (Kokkini και συν. 1994). Τα είδη του γένους *Origanum* εντοπίζονται κυρίως στην περιοχή της Μεσογείου όπως ορίζεται, μεταξύ άλλων, από τον Zohary (1973), ενώ τα περισσότερα είδη (περίπου το 75% του συνόλου των ειδών) απαντώνται αποκλειστικά στην υπο-περιοχή της Ανατολικής Μεσογείου, με αρκετά από αυτά να φύονται σχεδόν πάνω ή πολύ κοντά στα σύνορα των υπο-περιοχών της Ανατολικής και Δυτικής Μεσογείου (Ietswaart 1980, Greuter και συν. 1986, Kokkini και συν. 1991, 1994, Turland και συν. 1993). Το *O. vulgare* (Section *Origanum*) κατέχει με διαφορά τη μεγαλύτερη διανομή από όλα τα είδη του γένους, καθώς εξαπλώνεται στις Αζόρες, τη Μαδέρα, τα Κανάρια νησιά, την Ευρώπη, τη Μεσογειακή περιοχή, τη Δυτική, Κεντρική και Ανατολική Ασία, και διακρίνεται σε έξι υποείδη εκ των οποίων τα τρία απαντώνται στον Ελλαδικό χώρο (Ietswaart 1980, Greuter και συν. 1986, Kokkini και συν. 1991, 1994, Turland και συν. 1993). Ιστορικά, τα περισσότερα είδη του γένους είχαν και έχουν ενρείσα χρήση στη βιομηχανία τροφίμων για τις αρωματικές τους ιδιότητες, ενώ τα τελευταία χρόνια έχουν αναδειχθεί και αντιοξειδωτικές (Couladis και συν. 2003, Tepe και συν. 2004, Nakiboglu και συν. 2007, Ozkan και συν. 2007, Gortzi και συν. 2007), αντιβακτηριδιακές (Aureli και συν. 1992, Biondi και συν. 1993, Remmal και συν. 1993, Calderone και συν. 1994, Stefanakis και συν. 2013), αντιμυκητιακές (Shimoni και συν. 1993, Tantaoui-Elaraki και συν. 1993, Muller και συν. 1995, Paster και συν. 1995) και νηματοκτόνες (Oka και συν. 2000) ιδιότητες των αιθέριων ελαίων τους.

Το γένος *Origanum* εκπροσωπείται στην Ελλάδα από 10 είδη εκ των οποίων το είδος *O. vulgare* L. απαντάται με τρία υποείδη (Dimopoulos και συν. 2013). Στην Κρήτη φύονται πέντε ταχα του γένους *Origanum*: *O. dictamnus* L. και *O. calcaratum* που ανήκουν στο Section *Amaracus* (Gleditsch) Bentham, το *O. microphyllum* (Bentham) Vogel που ανήκει στο Section *Chilocalyx* (Briquet) Ieswaart, το *O. onites* L. που ανήκει στο Section *Majorana* (Miller) Bentham και το *O. vulgare* subsp. *hirtum* (Link) Ieswaart που ανήκει στο Section *Origanum*. Επίσης, στην Κρήτη έχουν καταγραφεί και δύο υβρίδια,

τα *O. ×intercedens* Rech. (= *O. onites* × *O. vulgare* subsp. *hirtum*) και *O. ×minoanum* Davis (*O. microphyllum* × *O. vulgare* subsp. *hirtum*) (Καρούσου 1995, Karousou & Kokkini 2003).

Στην παρούσα εργασία εξετάστηκαν το υβρίδιο *O. ×intercedens* και τα γονικά του taxa, *O. vulgare* subsp. *hirtum* και *O. onites*. Τα δύο αυτά γονικά taxa χρησιμοποιούνται ευρέως ως αρωματικά, με το *O. onites* να χαρακτηρίζεται κοινώς ως 'Τούρκικη ρίγανη' και το *O. vulgare* subsp. *hirtum* ως 'Ελληνική ρίγανη'. Τα μέρη του φυτού που χρησιμοποιούνται για αυτό το σκοπό είναι τα φύλλα και τα άνθη, που συλλέγονται κατά την ανθοφορία τους θερινούς μήνες. Τα δύο αυτά taxa του *Origanum* είναι τα πιο ευρέως διαδεδομένα taxa του γένους στην περιοχή της Ανατολικής Μεσογείου (Ieswaart 1980, Carlström 1984, Danin 1990) και χαρακτηρίζονται από τον ίδιο χρωμοσωματικό αριθμό 2n=30 (Bothmer 1970), αριθμός που γενικά παραμένει σταθερός μεταξύ των αντιπροσώπων του γένους (Ieswaart 1980).

Το *O. onites* είναι ένα Ανατολικο-μεσογειακής προέλευσης taxon, που απαντάται στη Σικελία, την Ελλάδα και την Μ. Ασία (Ieswaart 1980, Greuter και συν. 1986). Στην Ελλάδα εξαπλώνεται στα νησιά του Α. Αιγαίου, τις Κυκλαδες, την Κέρκυρα, τους Παξούς και τις χερσονήσους Αργολίδας, Λακωνίας και Μάνης (Kokkini & Vokou 1989). Στην Κρήτη απαντάται σε υψόμετρο 0-700[850]m, στο Ανατολικό και Κεντρικό τμήμα του νησιού. Στην Δυτική Κρήτη αντικαθίσταται από το *O. vulgare* subsp. *hirtum* και η εμφάνισή του είναι σποραδική (Καρούσου 1995, Karousou & Kokkini 2003). Το *O. onites* είναι ένας αρωματικός θάμνος, ύψους έως 50 cm που φύεται κυρίως σε φρύγανα. Οι βλαστοί του φυτού είναι ανορθωμένοι ή ανακαμπτόμενοι, τριχωτοί με απλές αλλά και κοντές αδενικές τρίχες. Τα άνθη του σχηματίζουν ταξιανθίες στάχεων μήκους 4-10mm διατεταγμένες σε κόρυμβο. Ο κάλυκας του άνθους είναι μονόχειλος, αντωοειδής, με ακέραιο ή αμυδρά οδοντωτό χείλος. Τα σπέρματα είναι μήκους <1mm, ελλειψοειδή, με λεία επιφάνεια, χρώματος καφέ (Καρούσου 1995). Το *O. onites* είναι στενά συγγενικό με τα υπόλοιπα, μη αυτοφρή στην Ελλάδα, είδη του Section *Majorana* (*O. majorana* L. και *O. syriacum* L.), από τα οποία διαφέρει ως προς τη διάταξη της ταξιανθίας και τη μορφή του τριχώματος. Το Section *Majorana* θεωρείται ότι περιλαμβάνει προγονικές μορφές του γένους *Origanum* και τα είδη του είναι πιθανόν να δημιουργήθηκαν κατά το Πλειόκαινο (Ieswaart 1980).

Η διανομή του *O. vulgare* subsp. *hirtum* περιλαμβάνει τη Γιουγκοσλαβία, την Αλβανία, τη Βουλγαρία, την Ελλάδα, την Τουρκία και την Κύπρο (Ietswaart 1980, Greuter και συν. 1986). Είναι το πλέον διαδεδομένο υποείδος του *O. vulgare* στην Ελλάδα και το μόνο που απαντάται στα νησιά του Ιονίου και του Αιγαίου και στα νότια της ηπειρωτικής χώρας. Στην Κεντρική και Βόρεια Ελλάδα περιορίζεται σε περιοχές που γειτνιάζουν με θάλασσα και στα ορεινά αντικαθίσταται από τα *O. vulgare* subsp. *viridulum* (Martrin-Donos) Nyman και *O. vulgare* subsp. *vulgare* (Kokkinī και συν. 1991, 1994). Στην Κρήτη απαντάται σε υψόμετρα 0-1050[-1500]m, στο Δυτικό και Ανατολικό τμήμα του νησιού. Στα Ανατολικά η εμφάνισή του είναι σποραδική και εκεί αντικαθίσταται από το *O. onites*. Φύεται στις άκρες δρόμων, σε ελαιώνες ή σε εγκαταλειμμένες καλλιέργειες, συνήθως σε υγρούς βιοτόπους. Αποτελεί πολυετή, έντονα αρωματική πόα, ξυλώδη στη βάση, ύψους έως 60mm. Οι βλαστοί είναι τριχωτοί, ανορθωμένοι και διακλαδιζόμενοι. Τα άνθη του σχηματίζουν ταξιανθίες στάχεων μήκους 3-18mm. Ο κάλυκας του άνθους είναι σωληνοειδής, με 5 σχεδόν ισομήκεις τριγωνικούς οδόντες. Τα σπέρματα είναι μήκους <1mm, ελλειψοειδή, με λεία επιφάνεια, χρώματος καφέ (Καρούσου 1995). Μορφολογικά, το *O. vulgare* subsp. *hirtum* συγγενεύει με τα άλλα δύο υποείδη του *O. vulgare* που απαντώνται στο Ελλαδικό χώρο, με τα οποία διαφοροποιείται ως προς την ποκνότητα των αδενικών ή μη τριχωμάτων των φύλλων, των βρακτείων και του κάλυκα, καθώς και ως προς τις διαστάσεις και το χρώμα των βρακτίων και της στεφάνης (Kokkinī και συν. 1991, 1994). Το *O. vulgare* θεωρείται ότι περιλαμβάνει προγονικές μορφές του γένους *Origanum*, που δημιουργήθηκαν κατά το Πλειόκατον. Αν και στα Sections Majorana και Amaracus, που ομοίως περιλαμβάνουν προγονικές μορφές του γένους, ο υβριδισμός είναι ο σημαντικότερος μηχανισμός ειδογένεσης, στο *O. vulgare* ο σχηματισμός ενδοειδικών taxa οφείλεται σε γεωγραφική διαφοροποίηση. Το *O. vulgare* subsp. *hirtum* θεωρείται το παλαιότερο αυτών των taxa (Ietswaart 1980).

Το *O. × intercedens*, που είναι πλέον γνωστό από την Ελλάδα και την Τουρκία, περιγράφηκε για πρώτη φορά από την περιοχή του Παλαιοχωρίου Ευβοίας από τον Rechinger (1961). Αν και είχε συλλεχθεί από κήπους αρκετά νωρίτερα, τα δείγματα αυτά συνήθως ταξινομούνταν ως δείγματα του *O. vulgare* subsp. *hirtum* (Ietswaart 1980). Εκτός από την Εύβοια, έχει αναφερθεί και στην Νίσυρο, όπου φύεται μαζί με άτομα του ενός γονικού του taxon, *O. onites*, στη Λέσβο, στη Μύκονο και σε μία θέση

στη νοτιοδυτική Τουρκία (Karousou και συν. 2002). Στην Κρήτη απαντάται σε περιοχές συνύπαρξης των γονικών του taxa (Karousou & Kokkini 2003). Συγκεκριμένα, υπάρχουν τρεις αναφορές από το Βόρειο Κεντρικό τμήμα του νησιού και μια ακόμα αναφορά από την περιοχή των Χανίων. Μορφολογικά, το *O. × intercedens* προσομοιάζει στο *O. vulgare* subsp. *hirtum* αλλά ο κάλυκας του άνθους είναι δίχειλος με τρεις οδόντες στο άνω χείλος και δύο οδόντες στο κάτω χείλος, ενώ οι ταξιανθίες των στάχεων είναι διατεταγμένες σε μια γενικότερη μορφή ταξιανθίας ενδιάμεση ανάμεσα από την ταξιανθία της φόβης του *O. vulgare* subsp. *hirtum* και την ταξιανθία του κόρυμβου του *O. onites*. Επιπλέον, ο βλαστός καλύπτεται από μακρύ τρίχωμα και πυκνές, κοντές αδενικές τρίχες. Παρόμοιο τρίχωμα βλαστού εμφανίζει και το *O. onites*. Σε δείγματα του *O. × intercedens* που έχουν συλλεχθεί από την Κρήτη έχει αναφερθεί η ενέρεος σπερμάτων, χωρίς όμως να έχει μελετηθεί η γονιμότητα τους (Ietswaart 1980, Καρούσου 1995, Kokkini & Vokou 1993).

Τα δύο γονικά taxa, *O. onites* και *O. vulgare* subsp. *hirtum*, τα οποία έχουν προταθεί ως αντιπρόσωποι των προγονικών γενικών μορφών 'Majorana' και 'Origanum', αντίστοιχα (Ietswaart 1980), φαίνεται πως κατά το Πλειόκαινο διανέμονταν στη Μικρά Ασία. Κατά το ύστερο Πλειόκαινο και το Πλειστόκαινο, η ξηρότερες συνθήκες, που εντάθηκαν μέσω ανθρωπογενών παρεμβάσεων όπως η κοπή των δασών (Zohary 1973), οι διανομές των ειδών περιορίστηκαν σε βουνά ή/και βορειότερες περιοχές. Αρκετά υβρίδια προέκυψαν όταν τα είδη αυτά ήρθαν σε επαφή με άλλους αντιπροσώπους του γένους, όπως και με συγγενικά taxa του φύλου *Satureja*ε. Εξαιτίας των υβριδισμών αυτών, κάποια από τα αρχικά είδη ενδέχεται να έχασαν μέρος των γονιδίων τους προς στον υβριδικούς πληθυσμούς αλλά κατάφεραν να παραμείνουν αυτούσια (Ietswaart 1980), γεγονός που οδήγησε στη δημιουργία σταθεροποιημένων ειδών (όπως αυτά των Sections *Anatolicum* Bentham, *Elongatispica* Ietswaart και *Chilocalyx* Briquet). Σε κάθε περίπτωση, πολλά από τα υβρίδια του γένους απαντώνται, όπως και το *O. × intercedens*, σε μικρούς πληθυσμούς. Υπάρχουν ωστόσο και εξαιρέσεις, όπως το *O. × lirium* (*O. scabrum* × *O. vulgare* subsp. *hirtum*), παράδειγμα υβριδίου σε διαδικασία ειδογένεσης, το οποίο φαίνεται να σχηματίζει ένα ανεξάρτητο πληθυσμό που αναπαράγεται μέσω σπερμάτων στο όρος Δελφί (Δίρφη) της Εύβοιας (Ietswaart 1980).

### 2.2.2 Το υβριδικό σύστημα *Phlomis*

Το γένος *Phlomis* L. (Lamiaceae) είναι ένα από τα μεγαλύτερα γένη της υποοικογένειας Lamioideae (Lamiaceae), περιλαμβάνοντας περισσότερα από 100 είδη, με κύρια διανομή στην Ευρασία και τη Βορειοδυτική Αφρική και δύο κέντρα ποικιλότητας στη Νότια και Ανατολική Ανατολία και στο Βορειοδυτικό Ιράν (Azizian & Moore 1982, Mathiensen και συν. 2011). Ήδη από το 1794, ο Moench αναγνώρισε μορφολογικές διαφοροποιήσεις οι οποίες πίστεψε πως αρκούν για το διαχωρισμό του γένους *Phlomis* σε δύο διακριτά γένη, *Phlomis* και *Phlomioides* (Moench 1794). Οι δύο ομάδες χαρακτηρίζονται από κάποιες γενικές διαφορές, όπως για παράδειγμα το χρωμοσωματικό αριθμό (στην ομάδα *Phlomis* είναι γενικά  $2n=20$  ενώ στην ομάδα *Phlomioides* είναι  $2n=22$ ) και τη μορφή (είδη της ομάδας *Phlomis* είναι συνήθως θαμνώδη ή sub-shrubs, ενώ της ομάδας *Phlomioides* έχει κυρίως ποώδη φυτά). Και στις δύο αυτές μορφολογικές ομάδες, τα άνθη είναι άμισχα και διατάσσονται μασχαλιάσια ακτινωτά, και το κάτω χείλος του άνθους είναι τρίλοβο, με το μεσαίο λοβό να είναι ευρύτερος από τους άλλους δύο. Αξίζει να αναφερθεί ότι και τα τρία είδη που μελετήθηκαν στην παρούσα εργασία κατατάσσονται στο section *Phlomis* (Mathiensen και συν. 2011).

Τρία είδη του γένους απαντώνται στην Κρήτη: το *Phlomis cretica* C. Presl J.&C. Presl, το *Phlomis fruticosa* L. και το *Phlomis lanata* Willd.. Η διανομή του *P. cretica* περιλαμβάνει, εκτός από την Κρήτη, την Πελοπόννησο, τα Κύθηρα, νησιά του Ανατολικού Αιγαίου και τη Νοτιοδυτική Τουρκία (Turland και συν. 1993; Καρούσου 1995). Πρόκειται για θάμνο ύψους έως 50 cm, καλυπτόμενο από εριώδες, αστεροειδές τρίχωμα. Οι βλαστοί του είναι πολύκλαδοι. Τα μεγάλα φύλλα του (35-55 x 10-35mm) είναι ευρέως ή στενά τριγωνικά, με βάση απότομα κομμένη έως καρδύσχημη, σπάνια αποστρογγυλεμένη και μίσχους μήκους 15-25mm. Τα μικρά φύλλα είναι 25-35 x 10 mm, συνήθως στενά τριγωνικά, με απότομα κομμένη έως αποστρογγυλεμένη βάση και μίσχους μήκους 5-10mm. Τα φύλλα έχουν έλασμα καναλιοειδές ή διπλωμένο κατά μήκος του κεντρικού νεύρου, και χρώμα γκριζοπράσινο ή κιτρινοπράσινο στην άνω, λευκοπράσινο ή λευκοκίτρινο στην κάτω επιφάνεια. Έχουν κράσπεδα με αμυδρή αμβλεία οδόντωση, επίπεδα ή ελαφρά κυματιστά. Η ταξιανθία έχει 1-2 ημισφαιρικούς σπονδύλους, αποτελούμενους από (6-)15-30 άνθη. Κάθε σπόνδυλος έχει δύο βράκτια (25-30 x 10-20mm), τα οποία είναι εύπτωτα μετά την άνθιση, έμμισχα, και παρόμοια με τα φύλλα. Περιβάλλοντα σε

κάθε σπόνδυλο φύονται πολυάριθμα βρακτίδια μεγέθους 9-15 x 1-1.5mm, τα οποία είναι γραμμοειδή-βελονοειδή και άμισχα. Ο κάλυκας είναι μήκους 10-15mm, σωληνοειδής, απότομα κομμένος στο άνω τμήμα, με 5 βελονοειδείς, σχεδόν κάθετα προς το σωλήνα εκφυόμενους άμισχους οδόντες, μήκους περίπου 2mm. Η στεφάνη είναι δίχειλη με ιδιαίτερα κυρτό άνω χείλος, έντονα κίτρινη, ενώ είναι συχνά λευκή στα κράσπεδα του κάτω χείλους. Τα σπέρματα είναι μήκους περίπου 5mm, σε σχήμα περίπου τριγωνικής πυραμίδας με λεία επιφάνεια, χρώματος σκούρου καφέ.

Το *P. fruticosa*, εν μέρει λόγω της χρήσης του ως καλλωπιστικό φυτό σε κάποιες χώρες, έχει την πιο ευρεία διανομή, αφού απαντάται σε όλο το εύρος της Μεσογειακής λεκάνης και κυρίως στην Αλβανία, την Ελλάδα, τη Γιουγκοσλαβία, την Ιταλία, με ενδεχόμενη παρουσία στη Σαρδηνία τη Σικελία, την Κύπρο, τη Μεγάλη Βρετανία, τη Γαλλία και τη Ρωσία (Tutin και συν. 1996; Blamey & Grey-Wilson 1993). Είναι θάμνος, ύψους έως 130cm, με πυκνό, αστεροειδές τρίχωμα και πολύκλαδους βλαστούς. Τα φύλλα του είναι λογχοειδή, λογχοειδώς-ωοειδή ή ελλειψοειδή, με βάση στρογγυλεμένη, σπάνια απότομα κομμένη και μήκους 10-15mm. Τα μεγάλα φύλλα του έχουν διαστάσεις 40-75 x 15-30mm, ενώ τα μικρά έχουν διαστάσεις 15-40 x 8-15mm. Το έλασμά τους είναι καναλιοειδές ή διπλωμένο κατά μήκος του κεντρικού νεύρου, και το χρώμα τους γκριζοπράσινο στην άνω, λευκοπράσινο ή λευκοκίτρινο στην κάτω επιφάνεια. Έχουν κράσπεδα ακέραια ή με αφυδρή αφβλεία οδόντωση, επίπεδα ή ελαφρά κυματιστά. Το *P. fruticosa* σχηματίζει ταξιανθία με 1-2 ημισφαρικούς σπονδύλους, αποτελούμενους από (10-)15-30 άνθη. Ανά σπόνδυλο φύονται δύο βράκτεια μεγέθους 30-45 x 10-20mm, τα οποία είναι εύπτωτα μετά την άνθιση, ωοειδή έως ελλειψοειδή, άμισχα και παρόμοια με τα φύλλα. Τον κάθε σπόνδυλο περιβάλλουν πολυάριθμα βρακτίδια διαστάσεων 10-20 x 3-6mm, λογχοειδή, βλεφαριδωτά και άμισχα. Ο άμμισχος, σωληνοειδής του κάλυκας (10-17mm) είναι απότομα κομμένος στο άνω τμήμα, με 5 βελονοειδείς σχεδόν κάθετα προς το σωλήνα εκφυόμενους οδόντες μήκους περίπου 2mm. Η στεφάνη είναι δίχειλη, με ιδιαίτερα κυρτό επάνω χείλος, έντονα κίτρινη και συχνά λευκή στα κράσπεδα του κάτω χείλους. Τα σπέρματα έχουν σχήμα περίπου τριγωνικής πυραμίδας μήκους 7mm, λεία επιφάνεια και χρώμα σκούρο καφέ.

Τέλος, το *P. lanata* είναι ενδημικό της Κρήτης. Εντός της Κρήτης, τα είδη *P. cretica* και *P. fruticosa* απαντώνται κυρίως στο δυτικό τμήμα του νησιού,

ενώ η διανομή του *P. lanata* επικεντρώνεται στο κεντρικό και ανατολικό τμήμα, με τρία σημεία παρουσίας στη Δυτική Κρήτη. Όπως και τα άλλα δύο είδη του γένους που αναφέρθηκαν, το *P. lanata* είναι θάμνος. Το ύψος του μπορεί να φτάσει τα 55cm, ενώ είναι καλυμμένο από πυκνό, αστεροειδές τρίχωμα και έχει πολύκλαδους βλαστούς. Τα φύλλα του είναι ωοειδή-ελλειψειδή έως σχεδόν κυκλικά, με βάση αποστρογγυλεμένη ή σφηνοειδής, και έχουν διαστάσεις 15-30 × 7-15mm (τα μεγάλα) και 7-10(-15) × 5-7mm (τα μικρά). Το έλασμα είναι επίπεδο στα μεγάλα φύλλα, ενώ στα μικρά είναι διπλωμένο κατά μήκος του κεντρικού άξονα. Το χρώμα των φύλλων είναι γκριζοπράσινο ή κιτρινοπράσινο στην άνω, λευκοροπάσινο ή λευκοκίτρινο στην κάτω επιφάνεια, ενώ έχουν κράσπεδα με αμυδρή, αμβλεία οδόντωση και μίσχους 5-10mm. Η ταξιανθία έχει 1-2 ημισφαιρικούς σπονδύλους, αποτελούμενους από (2)-6-8 άνθη. Σε κάθε σπόνδυλο φύονται δύο άμισχα βράκτεια μεγέθους 10-20 × 7-10mm, εύπτωτα μετά την άνθιση, ωοειδή-ελλειψειδή. Περιβάλλοντα το σπόνδυλο είναι πολυάριθμα άμισχα βρακτίδια διαστάσεων (5)-6-12 × (1)-2-4mm, συνήθως αντιστρόφως λογχοειδή ή ακιδωτά, σπανιότερα γραμμοειδή-λογχοειδή. Ο μήκους 10-14mm κάλυκας είναι άμισχος, σωληνοειδής, απότομα κομμένος στο άνω τμήμα, με 5 βελονοειδείς, σχεδόν κάθετα προς το σωλήνα εκφυόμενους οδόντες μήκους περίπου 1mm. Η στεφάνη είναι δίχειλη με ιδιαίτερα κυρτό επάνω χείλος, έντονα κίτρινη, λευκή στα κράσπεδα του κάτω χείλους, 20-23mm. Τα σπέρματα έχουν μήκος περίπου 7mm, σχήμα περίπου τριγωνικής πυραμίδας, λεία επιφάνεια, και χρώμα σκούρο καφέ.

Τα τρία είδη υβριδίζονται ανά ζεύγη, παράγοντας τρία υβρίδια: *P. × cytherea* Rech. f. (*P. cretica* × *P. fruticosa*), *P. × commixta* Rech. f. (*P. cretica* × *P. lanata*) και *P. × sieberi* Vierh. (*P. fruticosa* × *P. lanata*) που παρουσάζουν ενδιάμεσους μορφολογικούς χαρακτήρες από τα γονικά τους είδη. Έτσι, η περιοχή μελέτης αποτελεί το σημείο συνάντησης και διασταύρωσης των τριών ειδών του γένους, δημιουργώντας ένα ενδιαφέρον τριγωνικό σύστημα που ουσιαστικά περιλαμβάνει όλα τα ταχα του γένους στην Κρήτη. Παρόμοια συστήματα τριών (Palmé και συν. 2004, Jacquemyn και συν. 2012) ή τεσσάρων ειδών (Milne και συν. 1999) έχουν αναγνωρισθεί ως πολυπλοκότερα των πιο κοινών που περιλαμβάνουν ένα υβρίδιο και δύο γονικά είδη, καθώς το κάθε είδος συμμετέχει σε περισσότερες από μία διεργασίες υβριδισμού, ενώ οι αλληλεπιδράσεις μεταξύ των ταχα είναι επίσης υψηλότερης τάξης. Αυτή η πολυπλοκότητα, αν και δημιουργεί

δυσκολίες στη διερεύνηση και το διαχωρισμό των παραπτρούμενων προτύπων, αποτελεί ταυτόχρονα και ένα πλεονέκτημα, καθώς δίνει τη δυνατότητα να μελετηθούν τα χωρικά πρότυπα συγγενικών ειδών που βρίσκονται σε γεωγραφικά κοντινές περιοχές, καθώς και οι μεταξύ τους αλληλεπιδράσεις.

## 2.3 Συλλογή Δεδομένων

### 2.3.1 Δειγματοληψίες Πεδίου για το υβριδικό σύστημα Origanum

Μετά τη μέσω πρόδρομων επισκέψεων στο πεδίο αναγνώριση της ζώνης υβριδισμού στο Βόρειο τμήμα της Κεντρικής Κρήτης, όπου το *O. × intercedens* συννοπάρχει με τα γονικά του taxa (*O. onites* και *O. vulgare* subsp. *hirtum*), έλαβαν χώρα δειγματοληψίες σε όλη την έκταση του νησιού για την ταυτοποίηση θέσεων παρουσίας για τα 3 υπό μελέτη taxa. Η αναγνώριση των φυτών έγινε με βάση τις περιγραφές των Rechinger (1961) και Ietswaart (1980, 1982) και Καρούσου (1995).

Οι δειγματοληψίες έγιναν σε δύο φάσεις, είχαν διαφορετικούς στόχους και κατέληξαν στη δημιουργία δύο διαφορετικών σετ δεδομένων. Στην πρώτη φάση, έγιναν στοχευμένες δειγματοληψίες (27 στον αριθμό) σε θέσεις που ήταν γνωστή η παρουσία τουλάχιστον ενός από τα υπό μελέτη taxa (είτε από βιβλιογραφικά δεδομένα, είτε από πρώιμες έρευνες πεδίου) με τοπικούς πληθυσμούς, με σκοπό την καταγραφή των θέσεων παρουσίας του κάθε taxa και των αντίστοιχων συντεταγμένων (με τη χρήση οργάνου GPS). Στη δεύτερη φάση επαναλήφθηκε η ίδια διαδικασία σε 98 σημεία, ακολουθώντας όμως ένα πρωτόκολλο τυχαίας δειγματοληψίας, ενώ καταγράφηκαν και σημεία στα οποία δεν παρατηρήθηκε κανένα από τα τρία taxa. Προκειμένου να αποφευχθεί η χωρική αυτοσυσχέτιση (spatial autocorrelation) των δεδομένων, τηρήθηκε ελάχιστη απόσταση 500 m, όπως προτάθηκε από τους Guisan και συν. (2006) και για να αποφευχθεί η καταγραφή εσφαλμένων απουσιών (false negative) καλόφθηκε έκταση ακτίνας τουλάχιστον 200 m γύρω από κάθε σημείο από το οποίο ελήφθησαν συντεταγμένες. Επιπλέον, αν και το λογισμικό που χρησιμοποιήθηκε για τη δημιουργία των μοντέλων αφαιρεί αυτόματα σημεία που πέφτουν στα ίδια κελιά των περιβαλλοντικών στρωμάτων, έγινε προσπάθεια να ελαχιστοποιηθούν περιπτώσεις τέτοιων σημείων.

Το πρώτο σετ δεδομένων που προέκυψε από τις δειγματοληψίες χρησιμοποιήθηκε για τη δημιουργία των στατιστικών μοντέλων, ενώ το

δεύτερο σετ δεδομένων χρησιμοποιήθηκε στην εξωτερική αξιολόγηση αυτών των μοντέλων.

### 2.3.2 Γενοτυπικά δεδομένα του υβριδικού συστήματος *Origanum*

Παράλληλα με την πρώτη φάση δειγματοληψιών των υβριδικού συστήματος *Origanum*, συλλέχθηκε φυτικό υλικό από 211 άτομα, για τη γενοτυπική ανάλυση των τριών ταχα του συστήματος. Συγκεκριμένα, επιλέχθησαν άτομα από 15 πληθυσμούς εντός της περιοχής υβριδισμού (Κεντρική Κρήτη) και 12 πληθυσμούς εκτός αυτής (6 στην Ανατολική Κρήτη, στο κέντρο διανομής του *O. onites* και 6 στη Δυτική Κρήτη, στο κέντρο διανομής του *O. vulgare* subsp. *hirtum*). Με βάση τα μορφολογικά χαρακτηριστικά των ατόμων που συλλέχθησαν, οι δειγματοληψίες περιελάμβαναν 73 άτομα *O. × intercedens*, 46 άτομα *O. onites* και 45 άτομα *O. vulgare* subsp. *hirtum*.

Στο φυτικό υλικό που συλλέχθηκε έγινε απομόνωση του ολικού DNA με τη χρήση του innuPREP Plant DNA kit (Analytik Jena AG, Germany), αρχιζόντας με 50mg φυτικού ιστού και καταλήγοντας σε 30μl απομονωμένου DNA, διαφόρων συγκεντρώσεων. Η ποσοτικοποίηση της συγκέντρωσης αλλά και της καθαρότητας (δείκτης 260nm/280nm) του απομονωμένου DNA έγινε με τη βοήθεια του Nanodrop Spectrophotometer ND-1000 (Thermo Fisher Scientific, USA). Επίσης μικρή ποσότητα DNA ηλεκτροφορήθηκε σε πάκτωμα αγαρόλης 1,2% παρουσία βρωμούχου αιθιδίου (EthBr) και η οπτικοποίηση έγινε κάτω από UV ακτινοβολία (UV box).

Στη συνέχεια εφαρμόστηκε ανάλυση φθοριζόντων πολυμορφισμών μήκους ενισχυμένων τμημάτων DNA (Amplified Fragment Length Polymorphisms, AFLPs) κατά Vos και συν. (1995) που βασίζεται στην επιλεκτική PCR ενίσχυση τμημάτων DNA που προέκυψαν από την ολική πέψη του γενωμικού DNA. Η τεχνική αυτή είναι ευρέως πλέον χρησιμοποιούμενη στην πληθυσμιακή γενετική (Woodhead και συν. 2005, Barluenga και συν. 2006) στην καταγραφή της γενετικής ποικιλότητας (Mariette και συν. 2002, Nybom 2004), στην αναγνώριση υβριδίων (Goldman και συν. 2004) και σε άλλα, καθώς είναι μια ιδιαίτερα ευαίσθητη μέθοδος με μεγάλη επαναληψιμότητα.

Εν συνεχείᾳ, προσδιορίστηκαν δείκτες ενδεικτικοί των ειδών (species-specific markers). Δείκτες ως πολυμορφικά τμήματα DNA,

χαρακτηριστικοί για τα δύο γονικά taxa (*O. onites* και *O. vulgare* subsp. *hirtum*) αναγνωρίσθηκαν μέσω της σύγκρισης των γενοτυπικών συχνοτήτων εμφάνισης τους ανάμεσα στα δύο taxa για τους αλλοπατρικούς και τους συμπατρικούς πληθυσμούς αυτών. Συγκεκριμένα, για να θεωρηθεί ένας δείκτης ως χαρακτηριστικός ενός είδους θα πρέπει να ισχύουν οι εξής δύο παραδοχές: i) η γενοτυπική συχνότητα εμφάνισης του στο ένα είδος θα πρέπει να διαφέρει από την αντίστοιχη στο άλλο είδος, τουλάχιστον κατά 0.85 και ii) ο δείκτης που μπορεί να είναι χαρακτηριστικός για ένα είδος θα πρέπει να βρίσκεται σε υψηλή γενοτυπική συχνότητα (0.80) στο είδος αυτό (Minder και συν. 2007). Οι ίδιες παραδοχές έγιναν και κατά την σύγκριση αλλοπατρικών και συμπατρικών ατόμων του ίδιου είδους, με σκοπό την εύρεση δεικτών που χαρακτηρίζουν τα άτομα αυτά.

Ακολούθησε στατιστική ανάλυση της γενετικής δομής των πληθυσμών μέσω του προγράμματος STRUCTURE 2.3.3 (Hubisz και συν. 2009, Pritchard συν. 2010). Το πρόγραμμα αυτό χρησιμοποιεί μια μέθοδο ομαδοποίησης βασισμένη σε ένα Μπαϊεστανό (Bayesian) μοντέλο, χρησιμοποιώντας τον αλγόριθμο Markov Chain Monte Carlo (Pritchard και συν. 2000, Falush και συν. 2003a,b) με σκοπό τη συναγωγή συμπερασμάτων σχετικά με τη γενετική δομή των πληθυσμών. Σύμφωνα με τη μέθοδο αυτή, θεωρείται ένα μοντέλο στο οποίο υπάρχουν K ομάδες ατόμων (όπου ο αριθμός των ομάδων K μπορεί να είναι και άγνωστος), όπου κάθε ομάδα χαρακτηρίζεται από ένα σύνολο συχνοτήτων αλληλομόρφων ανά γενετικό τόπο. Τα άτομα κάθε πληθυσμού εντάσσονται σε μια ή περισσότερες ομάδες (clusters) ανάλογα με την το ποσοστό πρόσμιξης του γενοτύπου τους. Για το σκοπό αυτό χρησιμοποιούνται γενοτυπικά δεδομένα που αποτελούνται από μη συνδεδεμένους δείκτες, αλλά το σύνολο των δεικτών κάθε ομάδας (K) χαρακτηρίζεται από την ισορροπία Hardy-Weinberg και την ισορροπία σύνδεσης (linkage equilibrium). Επειδή στην περίπτωση των AFLP οι δείκτες είναι κυρίαρχοι και δεν υπάρχει διαχωρισμός αλληλομόρφων, το μοντέλο αυτό χρησιμοποιήθηκε σύμφωνα με Falush και συν. (2007) και Evanno και συν. (2005).

Οι παράμετροι του προγράμματος STRUCTURE που επιλέχθηκαν ήταν το μοντέλο πρόσμιξης (admixture model), η επιλογή των συσχετιζόμενων συχνοτήτων των αλληλομόρφων (correlated allele frequencies) στις ομάδες (K), ενώ ο βαθμός πρόσμιξης άλφα (degree of admixture-alpha) επιλέχθηκε

να συνάγεται από τα δεδομένα. Για κάθε τιμή  $K$  έγιναν 10.000 προκαταρτικές επαναλήψεις (burn-in iterations) ενώ ακολούθησαν άλλες 90.000 επαναλήψεις του προγράμματος.

Η επιλογή του αριθμού των ομάδων ( $K$ ) που εξηγούν καλύτερα τα δεδομένα μας έγινε σύμφωνα με Evanno και συν. (2005). Συγκεκριμένα, για κάθε  $K=1$  έως  $K=8$ , το πρόγραμμα επαναλήφθηκε 10 φορές με τις παραμέτρους που αναφέρθηκαν προηγουμένως και καταγράφηκαν οι τιμές του  $\text{InPr}(X|K)$  (posterior probabilities of  $K$ ). Από αυτές τις τιμές υπολογίσθηκε το  $\Delta K$  σύμφωνα με Evanno και συν. (2005) και βρέθηκε ότι ο βέλτιστος αριθμός ομάδων (clusters) που περιγράφει τα γενοτυπικά δεδομένα είναι  $K=2$ . Στη συνέχεια από τα αποτελέσματα του STRUCTURE, υπολογίσθηκε για κάθε δείγμα ο συντελεστής συμμετοχής της κάθε ομάδας  $K$  σε αυτό ( $Q$ ). Οπότε η γενετική δομή κάθε δείγματος διαμορφώνεται από το συντελεστή συμμετοχής της πρώτης ομάδας ( $q_1$ ) και το συντελεστή συμμετοχής της δεύτερης ομάδας ( $q_2$ ) στο γενότυπο του δείγματος, με άθροισμα σταθερά ίσο με τη μονάδα.

Η κάθε μία από αυτές τις δύο ομάδες συμπίπτει με τη γενοτυπική υπογραφή ενός εκ των δύο γονικών ταχα, και έτσι ο συντελεστής συμμετοχής (membership coefficient)  $q_2$  του κάθε ατόμου στη μία από αυτές μπορεί να αποτελέσει μία ένδειξη για τη γενοτυπική του θέση στο συνεχές. Συγκεκριμένα, ο δείκτης  $q_2$  παίρνει τιμές ανάμεσα στο 0, που αντιστοιχεί σε καθαρό *O. vulgare* subsp. *hirtum* και 1 που αντιστοιχεί σε καθαρό *O. onites*. Οι γενετικές αναλύσεις που περιγράφονται σε αυτή την ενότητα πραγματοποιήθηκαν από την Κουτρούμπα (2014).

Εν συνεχείᾳ, τα άτομα χωρίστηκαν σε πέντε γενοτυπικές κλάσεις, με βάση το συντελεστή  $q_2$  του κάθε ατόμου. Συγκεκριμένα, οι κλάσεις αυτές ονομάστηκαν HIR ( $q_2$  0-0.1), HIRBC ( $q_2$  0.1-0.4), INT ( $q_2$  0.4-0.6), ONIBC ( $q_2$  0.6-0.9) και ONI ( $q_2$  0.9-1). Κάθε μία από αυτές τις γενοτυπικές κλάσεις αντιμετωπίστηκε ως ξεχωριστή οντότητα, και έτσι οι αναλύσεις που έγιναν για τα μορφολογικά ταχα και περιγράφονται παρακάτω έλαβαν χώρα και για τις κλάσεις αυτές. Στο εξής λοιπόν, κάθε μεθοδολογία που αναφέρεται στο υβριδικό σύστημα *Origanum* θα αναφέρεται τόσο στα μορφολογικά ταχα, όσο και στις γενοτυπικές κλάσεις, εκτός και αν επισημαίνεται το αντίθετο.

### 2.3.3 Δειγματοληψίες Πεδίου για το υβριδικό σύστημα *Phlomis*

Οι δειγματοληψίες έγιναν από 279 τυχαίες θέσεις στο πεδίο, στις οποίες καταγράφηκαν, εκτός από τις συντεταγμένες κάθε θέσης, η παρουσία ή απουσία για κάθε ένα από τα 6 ταχα του υπό μελέτη γένοντος. Για τον προσδιορισμό των ταχα του υπό μελέτη γένοντος χρησιμοποιήθηκαν οι κλειδες και οι περιγραφές που διδονται από την Καρούσου (1995). Ως μορφολογικά υβρίδια θεωρήθηκαν άτομα με μορφολογικά ενδιάμεσους χαρακτήρες (Gottlieb 1972, McDade 1990, Dibble και συν. 1998, Hawkins και συν. 1999), που περιγράφονται στην Καρούσου (1995) με βάση τους οποίους δεν μπορούσαν να καταταχθούν ξεκάθαρα σε κάποιο από τα γονικά είδη.

Όπως και στην περίπτωση του υβριδικού συστήματος *Origanum*, προκειμένου να αποφευχθεί η χωρική αυρούσυχέτιση (spatial autocorrelation) των δεδομένων τηρήθηκε ελάχιστη απόσταση 500 m, όπως προτάθηκε από τους Guisan και συν. (2006). Για κάθε σημείο, εκτός από τις γεωγραφικές συντεταγμένες καταγράφηκε το υψόμετρο και η παρουσία ή απουσία κάθε ενός από τα τρία είδη *Phlomis* και τα υβρίδιά τους. Επειδή συχνά η παρουσία ενός ταχον ήταν δύσκολο να διαπιστωθεί, λόγω ύπαρξης μόνο ενός ατόμου ή λόγω ανάπτυξης σε δυσπρόσιτη θέση εντός μίας δειγματοληπτικής μονάδας, δόθηκε ιδιαίτερη προσοχή ώστε να αποφευχθεί η καταγραφή εσφαλμένων απουσιών (false negative). Έτσι για κάθε σημείο δειγματοληψίας καλύφθηκε έκταση ακτίνας τουλάχιστον 200 m γύρω από το σημείο από το οποίο ελήφθησαν συντεταγμένες.

### 2.3.4 Περιβαλλοντικά δεδομένα

Τα περιβαλλοντικά δεδομένα που συλλέχθηκαν και χρησιμοποιήθηκαν για την κατασκευή των μοντέλων και τους ελέγχους ήταν τεσσάρων κατηγοριών: τοπογραφικά, κλιματικά, εδαφικά και δεδομένα εδαφοκάλυψης.

Τα τοπογραφικά δεδομένα ελήφθησαν από το ψηφιακό υψομετρικό μοντέλο SRTM 90M DEM (<http://www.cgiar-csi.org>) σε ανάλυση 90m και κάθετο σφάλμα μικρότερο των 16m. Το μοντέλο βασίζεται σε δεδομένα που συλλέχθηκαν με το διαστημικό λεωφορείο Endeavor στην αποστολή SRTM (Shuttle Radar Topography Mission) της Εθνικής Υπηρεσίας Γεωχωρικών Πληροφοριών (National Geospatial-Intelligence Agency, NGA) και της Εθνικής Υπηρεσίας Αεροναυτικής και Διαστήματος (National Aeronautics and Space Administration, NASA) των Ηνωμένων Πολιτειών της Αμερικής. Για να αποφευχθούν προβλήματα κυκλικότητας, η μεταβλητή των

δεδομένων που αφορούσε στον προσανατολισμό (aspect) του εδάφους διαχωρίστηκε σε δύο συνιστώσες, τη βόρεια (northness) και την ανατολική (eastness).

Τα κλιματικά δεδομένα που χρησιμοποιήθηκαν αποκτήθηκαν από την Εθνική Μετεωρολογική Υπηρεσία και τη Διαχείριση Υδάτων Περιφέρειας Κρήτης, ενώ τα εδαφικά δεδομένα αποκτήθηκαν από την Παγκόσμια Εναρμονισμένη Βάση Εδαφικών Δεδομένων (Harmonized World Soil Data Base, <http://webarchive.iiasa.ac.at/Research/LUC/External-World-soil-database>) σε ανάλυση 30'', που παρέχεται από το Διεθνές Ινστιτούτο Ανάλυσης Εφαρμοσμένων Συστημάτων (International Institute for Applied Systems Analysis, IIASA), τον Οργανισμό Τροφίμων και Γεωργίας των Ηνωμένων Εθνών (Food and Agriculture Organization of the United Nations, FAO), το Διεθνές Κέντρο Αναφορών και Στοιχείων για το Έδαφος (International Soil Reference and Information Centre, ISRIC), το Δίκτυο Ευρωπαϊκών Γραφείων Εδαφών (European Soil Bureau Network, ESBN) το Ινστιτούτο Επιστήμης του Εδάφους της Κινέζικης Ακαδημίας Επιστημών (Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences) και το JRC της Ευρωπαϊκής Επιτροπής. Τέλος, τα δεδομένα εδαφοκάλυψης σε χωρική ευκρίνεια 250m (<http://glcf.umd.edu>) προέκυψαν από τον δορυφόρο Terra (αρχικό όνομα EOS AM-1) της NASA, μέσω του φασματοραδιομέτρου μεσαίας ευκρίνειας MODIS (MODerate resolution Imaging Spectroradiometer). Το συγκεκριμένο όργανο λαμβάνει δεδομένα από ένα πολύ μεγάλο εύρος μηκών κύματος, τα οποία οργανώνονται σε κανάλια (bands). Κάθε κανάλι περιέχει δεδομένα που αφορούν ένα συγκεκριμένο εύρος μηκών κύματος, και ως εκ τούτου σχετίζεται με συγκεκριμένη πληροφορία. Τα επτά πρώτα κανάλια του MODIS, τα οποία καλύπτουν διάφορα εύρη μηκών κύματος που κυμαίνονται από 620 μέχρι 2155 nm, σχετίζονται με εδαφικά χαρακτηριστικά. Μετά από επεξεργασία των δεδομένων που λαμβάνονται και από τα επτά αυτά κανάλια του συγκεκριμένου οργάνου, προκύπτουν τρία συμπληρωματικά μεταξύ τους θεματικά στρώματα που αφορούν την εδαφοκάλυψη (Vegetation Continuous Fields, VCF): trees (ποσοστιαία κάλυψη από δενδρώδη βλάστηση), herbs (ποσοστιαία κάλυψη από μη δενδρώδη βλάστηση), bare (ποσοστό που δεν καλύπτεται από βλάστηση και στην ουσία χαρακτηρίζεται ως γυμνά εδάφη). Καθώς οι τρεις αυτές μεταβλητές αθροίζουν σε κάθε κελί στο 100%, για λόγους βαθμών ελευθερίας των

μοντέλων σε κανένα μοντέλο της παρούσας μελέτης δεν χρησιμοποιήθηκαν και οι τρεις αυτές κατηγορίες ταυτόχρονα.

## 2.4 Μοντέλα Περιβαλλοντικού Θώκου

### 2.4.1 Αλγόριθμος Μέγιστης Εντροπίας

Η χωρική ανάλυση του θώκου των γονικών ταχα και των υβριδίων έλαβε χώρα με τη χρήση Μοντέλων Μέγιστης Εντροπίας (Maximum Entropy Models, Philips και συν. 2006). Η γενική αρχή της μέγιστης εντροπίας, όταν προσπαθούμε να προσεγγίσουμε μια άγνωστη κατανομή, εκφράζει πως η καλύτερη προσέγγιση είναι να εξασφαλίσουμε ότι η προσέγγισή μας πληροί όλους τους γνωστούς περιορισμούς της άγνωστης κατανομής και, με βάση αυτούς, η κατανομή θα πρέπει να έχει τη μέγιστη εντροπία (Jaynes 1957). Στην περίπτωσή μας, η άγνωστη κατανομή  $\pi$  είναι η πιθανότητα παρουσίας είδους επί ενός πεπερασμένου συνόλου,  $X$ , το οποίο στην ουσία αποτελείται από όλα τα κελιά της περιοχής μελέτης. Η κατανομή  $\pi$  αναθέτει μια μη αρνητική πιθανότητα  $\pi(x)$  σε κάθε κελί  $x$ , και αυτές οι πιθανότητες αθροιζούν στο 1. Η προσέγγισή μας για το  $\pi$  είναι και αυτή μια κατανομή πιθανοτήτων, την οποία ονομάζουμε  $\hat{\pi}$ . Η εντροπία της συγκεκριμένης κατανομής είναι:

$$H(\hat{\pi}) = - \sum_{x \in X} \hat{\pi}(x) \ln \hat{\pi}(x)$$

Η μέθοδος στην οποία βασίζεται η μεγιστοποίηση της εντροπίας για τη συγκεκριμένη κατανομή ανήκει στις τεχνικές εκμάθησης μηχανών (Machine Learning Techniques). Ουσιαστικά, ξεκινάει θέτοντας μια ομοιόμορφη κατανομή πιθανοτήτων σε όλα τα κελιά, και εν συνεχείᾳ μέσω επαναλαμβανόμενων βημάτων προσπαθεί να αποδώσει διαφορετικά βάρη σε κάθε κελί με σκοπό τη μεγιστοποίηση της εντροπίας.

Κατά την εισαγωγή τους (Philips και συν. 2006) τα μοντέλα διανομής ειδών μέσω του αλγορίθμου μέγιστης εντροπίας δείχθηκε ότι είχαν υψηλότερη διακριτική ικανότητα από όλες αντίστοιχες τεχνικές που βασίζονται μόνο σε σημεία παρουσίας (π.χ. GARP), με αποτέλεσμα να αρχίσουν να χρησιμοποιούνται κατά κόρον σε οικολογικές μελέτες. Πλέον, η μέθοδος αυτή είναι ίσως η πιο δημοφιλής μέθοδος πρόβλεψης της διανομής ειδών, όταν είναι διαθέσιμα μόνο δεδομένα παρουσίας.

Η συγκεκριμένη μέθοδος επιλέχθηκε για τις ανάγκες της παρούσας εργασίας λόγω συγκεκριμένων πλεονεκτημάτων που σχετίζονται με τους στόχους της παρούσας μελέτης. Πρώτον, μπορεί να λειτουργήσει καλύτερα από άλλες μεθόδους και να δώσει ακριβή αποτελέσματα ακόμα και όταν ο αριθμός των σημείων δειγματοληψίας είναι εξαιρετικά χαμηλός (Wisz και συν. 2008). Δεύτερον, χρησιμοποιεί μόνο δεδομένα παρουσίας και όχι απουσίας, με συνέπεια τα αποτελέσματα να είναι πιο άμεσα συνδεδεμένα με την δυνητική διανομή (potential distribution) των ταχα και όχι την πραγματική διανομή τους (realized distribution) (Philips και συν. 2006). Τέλος, επιτρέπει τον ορισμό ενός περιβαλλοντικού "φόντου" (environmental background) αντί για τη χρήση απουσιών, το οποίο επιτρέπει τον ακριβέστερο προσδιορισμό του περιβάλλοντος που είναι διαθέσιμο στο είδος.

#### 2.4.2 Προβλεπτικές μεταβλητές

Από τα διαθέσιμα περιβαλλοντικά δεδομένα χρησιμοποιήθηκαν 43 μεταβλητές (Πίνακας 2.1). Αν και ο αλγόριθμος του MaxEnt γενικά επηρεάζεται λιγότερο από τις αλληλεπιδράσεις των μεταβλητών σε σχέση με άλλες αντίστοιχες μεθόδους (Elith και συν. 2011), έχει γενικά προταθεί ως ορθή τακτική ο περιορισμός του συνόλου των μεταβλητών, με τον αποκλεισμό μεταβλητών που έχουν πολύ υψηλή συγγραμμικότητα ή χαμηλή βιολογική σημασία για το υπό μελέτη ταχον, καθώς ο υψηλός αριθμός μεταβλητών αυξάνει το ρίσκο πολυσυγγραμμικότητας (multicollinearity), δυσχεραίνοντας την ερμηνεία (Parolo και συν.. 2008). Για το σκοπό αυτό, ο αριθμός των μεταβλητών μειώθηκε βάσει δύο κριτηρίων. Το πρώτο κριτήριο αφορούσε το συσχετισμό κάθε ζεύγους μεταβλητών από το αρχικό σύνολο, ο οποίος υπολογίστηκε με τη χρήση του δείκτη συσχέτισης του Pearson (Pearson product-moment correlation coefficient). Το δεύτερο κριτήριο αφορούσε τη σχετική επιρροή της κάθε μεταβλητής επι την ενός προκαταρκτικού μοντέλου (ανά ταχον) που περιελάμβανε και τις 43 μεταβλητές.

Οι μεταβλητές που βρέθηκαν να έχουν υψηλή συσχέτιση με μεγάλο αριθμό άλλων μεταβλητών ή/και χαμηλή συμμετοχή στα προκαταρκτικά μοντέλα αφαιρέθηκαν, με αποτέλεσμα να προκύψει για το κάθε γένος ένα μειωμένο σετ 13 μεταβλητών (Πίνακας 2.1). Ο μέγιστος συσχετισμός ζεύγους μεταβλητών στο κάθε ένα από τα δύο αυτά σετ, όπως προκύπτει από το δείκτη του Pearson, δεν ξεπερνούσε σε απόλυτη τιμή το 0.70.

Καθώς οι μεταβλητές ανακτήθηκαν από διαφορετικές βάσεις δεδομένων και η χωρική τους ευκρίνευσα δεν ήταν κοινή, έλαβε χώρα γεωαναφορά και χωρική επεξεργασία των αρχικών στρωμάτων ώστε να αναχθούν όλα στην κοινή ανάλυση  $600 \times 600$  m. Τα αποτελέσματα των μοντέλων, καθώς και οι χάρτες που τα απεικονίζουν, αντιστοιχούν επίσης σε αυτή την ανάλυση.

**Πίνακας 2.1** Προβλεπτικές μεταβλητές. Οι μεταβλητές που χρησιμοποιήθηκαν στα τελικά μοντέλα που αφορούν τα ταχα του κάθε οβριδικού συστήματος οημειώνονται με το σύμβολο  $\times$  στις αντίστοιχες στήλες.

Μεταβλητή	Περιγραφή	<i>Phlomis</i>	<i>Origanum</i>
alt	υψόμετρο	$\times$	$\times$
east	ανατολική συνιστώσα της κλίσης του υποστρώματος	$\times$	$\times$
north	βόρεια συνιστώσα της κλίσης του υποστρώματος	$\times$	$\times$
slope	κλίση του υποστρώματος	$\times$	$\times$
rmean	μέση επήσια βροχόπτωση	$\times$	$\times$
rmax	μέση βροχόπτωση του υγρότερου μήνα		
rmin	μέση βροχόπτωση του ξηρότερου μήνα	$\times$	$\times$
tmean	μέση επήσια θερμοκρασία		
tmax	μέση θερμοκρασία του θερμότερου μήνα		$\times$
tmin	μέση θερμοκρασία του ψυχρότερου μήνα	$\times$	
meta	παρουσία μεταμορφικών πετρωμάτων στο γεωλογικό υπόστρωμα	$\times$	
bare	εδαφοκάλυψη - απουσία βλάστησης		$\times$
herbs	εδαφοκάλυψη - χαμηλή βλάστηση	$\times$	
trees	εδαφοκάλυψη - δενδρώδης βλάστηση	$\times$	$\times$
s.OR	έδαφος - παρεμπόδιση ριζών (obstacle to roots)		
s.IL	έδαφος - αδιαπέρατο στρώμα (impermeable layer)		$\times$
s.AWC	έδαφος - χωρητικότητα κατακράτησης νερού		
s.TSAND	έδαφος - ποσοστό άμμου		

## Υλικά και Μέθοδοι

s.TSILT	έδαφος - ποσοστό πηλού	
s.TCLAY	έδαφος - ποσοστό αργίλου	
s.TGRAV	έδαφος - ποσοστό χονδρόκοκκων σωματιδίων	
s.TOC	έδαφος - ποσοστό οργανικού άνθρακα	
s.TrH	έδαφος - pH	
s.TCECcl	έδαφος - χωρητικότητα ιοντοανταλλαγής του πηλού (cation exchange capacity)	
s.TCECs	έδαφος - χωρητικότητα ιοντοανταλλαγής	
s.TTEB	έδαφος - συνολικές βάσεις ιοντοανταλλαγής (cation exchange bases, K, Ca, Mg, Na)	
s.TCC	έδαφος - περιεκτικότητα σε ανθρακικό ασβέστιο ( $\text{CaCO}_3$ )	
s.TGYPs	έδαφος - περιεκτικότητα σε θειικό ασβέστιο ( $\text{CaSO}_4$ )	
s.TSOD	έδαφος - περιεκτικότητα σε ιόντα $\text{Na}^+$	
s.TSAL	έδαφος - αλατότητα	
s.SSAND	υπέδαφος - ποσοστό άμμου	×
s.SSILT	υπέδαφος - ποσοστό πηλού	
s.SCLAY	υπέδαφος - ποσοστό αργίλου	
s.SGRAV	υπέδαφος - ποσοστό χονδρόκοκκων σωματιδίων	
s.SMETA	υπέδαφος - παρουσία μεταμορφωμένων	×
s.SOC	υπέδαφος - ποσοστό οργανικού άνθρακα	×
s.SpH	υπέδαφος - pH	
s.SCECcl	υπέδαφος - χωρητικότητα ιοντοανταλλαγής του πηλού (cation exchange capacity)	
s.SCECs	υπέδαφος - χωρητικότητα ιοντοανταλλαγής	
s.STEB	υπέδαφος - συνολικές βάσεις ιοντοανταλλαγής (cation exchange bases, K, Ca, Mg, Na)	
s.SCC	υπέδαφος - περιεκτικότητα σε ανθρακικό ασβέστιο ( $\text{CaCO}_3$ )	×
s.SGYPS	υπέδαφος - περιεκτικότητα σε θειικό ασβέστιο ( $\text{CaSO}_4$ )	×

s.SSOD υπέδαφος - περιεκτικότητα σε ιόντα  $\text{Na}^+$

s.SSAL υπέδαφος - αλατότητα

×

Τέλος, χρησιμοποιήθηκε και μια παράγωγη μεταβλητή, η προβλεπόμενη αλληλεπικάλυψη των γονικών taxon κάθε υβριδίου, που προέκυψε από τα πρωτογενή μοντέλα των γονικών taxon και χρησιμοποιήθηκε σε δευτερογενή μοντέλα για τα υβρίδια. Η μεταβλητή αυτή υπολογίστηκε για κάθε υβρίδιο μέσω πολλαπλασιασμού των πιθανοτήτων παρουσίας των δύο γονικών του taxon. Ο ρόλος των δευτερογενών μοντέλων των υβριδίων ήταν να εξεταστεί η σημαντικότητα της αλληλεπικάλυψης των γονικών taxon σε σχέση με τις εξεταζόμενες περιβαλλοντικές μεταβλητές, κάτι που καθίσταται δυνατό λόγω της ικανότητας του MaxEnt να εκτιμά τη σχετική συνεισφορά κάθε προβλεπτικής μεταβλητής στο μοντέλο.

#### 2.4.3 Επιλογή περιβαλλοντικού υποβάθρου

Καθώς ο αλγόριθμος μέγιστης εντροπίας δεν χρησιμοποιεί δεδομένα πραγματικών απουσιών, απαιτείται ο ορισμός μιας περιοχής η οποία αποτελεί το περιβαλλοντικό υπόβαθρο (environmental background) του κάθε taxon. Η περιοχή αυτή χρησιμοποιείται για να ενημερώσει το μοντέλο για το σύνολο των περιβαλλοντικών συνθηκών που είναι διαθέσιμες στο taxon, ανεξάρτητα από το αν αυτές είναι κατάληξης ή όχι (Elith και συν. 2011). Με τον όρο διαθέσιμες εννοείται πως ο οργανισμός έχει τη φυσική δυνατότητα να βρεθεί στα αντίστοιχα γεωγραφικά σημεία, το οποίο βιβλιογραφικά έχει συσχετιστεί κυρίως με την ικανότητα διασποράς (Barve και συν. 2011). Έχει δειχθεί ότι η επιλογή του περιβαλλοντικού υποβάθρου μπορεί να έχει σημαντικές συνέπειες στην εκπαίδευση (trainning), αξιολόγηση και συγκρισιμότητα των μοντέλων (Sobek & Peterson 2005, Barve και συν. 2011) και για το λόγο αυτό πρέπει να γίνεται πολύ προσεκτικά.

Στην παρούσα εργασία, η επιλογή του περιβαλλοντικού υποβάθρου έχει ακόμα πιο κεντρικό ρόλο, καθώς η χρήση των μοντέλων έχει ως σκοπό των ορισμό του αβιοτικού μέρους των περιβαλλοντικών αναγκών (και περιορισμών) του κάθε taxon, πριν τη δράση του βιοτικού περιβάλλοντος και των περιορισμών διασποράς. Για το σκοπό αυτό, κατασκευάστηκαν στρώματα που αφορούσαν τη διασπορά του κάθε taxon, ενώ για τα

υβρίδια κατασκευάστηκαν και στρώματα που αφορούσαν το βιοτικό περιορισμό, όπως θα περιγραφεί παρακάτω.

Για τη δημιουργία του στρώματος που αφορά τον περιορισμό διασποράς, χρησιμοποιήθηκε ένα φίλτρο βασισμένο στην κανονική κατανομή, το οποίο υπολογίζεται για κάθε κελί από τη σχέση

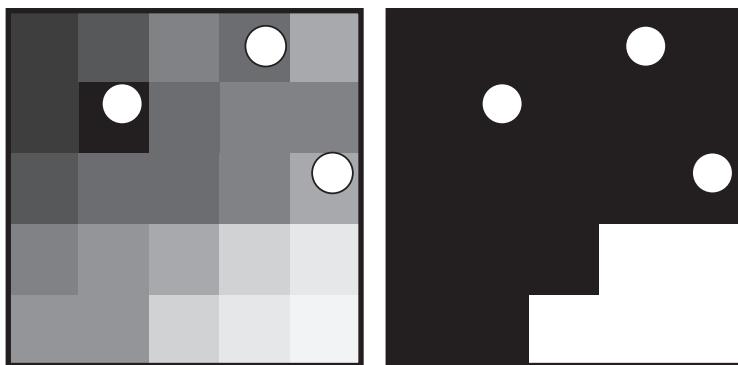
$$S_i = \sum_{j \in P} G(i, j) = \sum_{j \in P} \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma^2}} e^{-\frac{(D(i,j))^2}{2\sigma^2}}$$

όπου  $S_i$  είναι η τιμή του φίλτρου στο κελί  $i$ ,  $P$  είναι το σύνολο των σημείων που χρησιμοποιούνται για τη δημιουργία του φίλτρου (εν προκειμένω, το σύνολο των σημείων παρουσίας του taxon),  $D(i,j)$  είναι η Ευκλείδεια απόσταση του κέντρου του κελιού  $i$  και του σημείου  $j$ , και  $\sigma^2$  είναι η παράμετρος διασποράς του φίλτρου. Η επιλογή του συγκεκριμένου φίλτρου για την ποσοτικοποίηση των περιορισμών διασποράς βασίστηκε σε δύο κριτήρια. Πρώτον, το συγκεκριμένο φίλτρο συνυπολογίζει αθροιστικά για κάθε κελί όλα τα σημεία παρουσίας, σταθμίζοντάς τα με την απόστασή τους από το κάθε κελί. Αυτό σημαίνει ότι η δυνητική επιρροή μιας θέσης παρουσίας στην πιθανότητα διασποράς δεν μηδενίζεται ποτέ, ενώ η ύπαρξη πολλαπλών γειτνιαζόντων σημείων παρουσίας φέρει μεγαλύτερη βαρότητα από την ύπαρξη ενός μοναδικού σημείου, ιδιότητες που είναι θεμιτές στην κλίμακα της παρούσας μελέτης. Δεύτερον, μελέτη σχετικά με την επιρροή διαφορετικών φίλτρων επί της ακριβείας των μοντέλων διανομής ανέδειξε το συγκεκριμένο φίλτρο ως εκείνο που γενικά δίνει την υψηλότερη ακρίβεια (Allouche και συν. 2008). Η επιλογή της παραμέτρου διασποράς για το κάθε taxon επιλέχθηκε με βάση τη μεγιστοποίηση της ευαισθησίας (sensitivity) του προκύπτοντος στρώματος κατά τη διάρκεια πρώιμων αναλύσεων.

Καθώς η παρούσα μελέτη δεν επικεντρώνεται σε βιοτικές αλληλεπιδράσεις μεταξύ των υπό μελέτη taxon και στη διεθνή βιβλιογραφία δεν βρέθηκαν αναφορές σχετικά με το βιοτικό αποκλεισμό τους από την παρουσία ή απουσία άλλων οργανισμών, ο ορισμός του γεωγραφικού στρώματος που αφορά το βιοτικό περιορισμό απαιτεί να γίνει μια παραδοχή. Συγκεκριμένα, ως κυρίαρχης επιρροής επί της παρουσίας των υβριδίων επελέγη η παρουσία των γονικών taxon. Με τη συγκεκριμένη παραδοχή, ο βιοτικός περιορισμός κάθε υβριδίου σχετίζεται με την απουσία ενός ή και των δύο γονικών taxon. Έτσι, η δημιουργία του συγκεκριμένου φίλτρου

βασίστηκε στον πολλαπλασιασμό στρωμάτων που κατασκευάστηκαν για τον περιορισμό διασποράς.

Για τη μετατροπή των στρωμάτων περιορισμού σε μια μάσκα ορισμού του περιβαλλοντικού υποβάθρου, απαιτείται η χρήση ενός κατώφλιού (threshold). Το κατώφλι που χρησιμοποιήθηκε ήταν το κατώφλι ελάχιστης ύπαρξης εκπαίδευσης (Least Training Presence, LTP), δηλαδή η ελάχιστη τιμή του κάθε στρώματος η οποία αντιστοιχούσε σε παρουσία (Διάγραμμα 2.1). Το κατώφλι αυτό χρησιμοποιήθηκε σε όλες τις περιπτώσεις που το περιβαλλοντικό υπόβαθρο έπρεπε να οριστεί ως δυαδικό.



**Διάγραμμα 2.1** Το κατώφλι LTP. Κατά την εφαρμογή του συγκεκριμένου κατώφλιού, ένα στρώμα που εκφράζει την πιθανότητα εύρεσης ενός ταχον (αριστερά), ή οποιοδήποτε άλλο στρώμα που βασίζεται σε μία συνεχή μεταβλητή, μετατρέπεται σε δυαδικό (δεξιά) μέσω των εξής κανόνα: η χαμηλότερη τιμή της συνεχούς μεταβλητής που αντιστοιχεί σε σημείο παρουσίας του ταχον (λευκοί κύκλοι) ορίζεται ως όριο, και σε όσα κελιά ξεπερνούν αριθμητικά αυτό το όριο, αποδίδεται η τιμή 1 (παρουσία), ενώ στα υπόλοιπα αποδίδεται η τιμή 0 (απουσία).

#### 2.4.4 Αξιολόγηση των μοντέλων

Το MaxEnt υπολογίζει αυτόματα το εμβαδό κάτω από την καμπύλη λειτουργικού χαρακτηριστικού δέκτη (AUC, Area Under the receiver operating Curve), που αποτελεί ένα μέτρο αξιολόγησης της ικανότητας ενός μοντέλου να διαφοροποιεί ανάμεσα στα σημεία παρουσίας και εκείνα του υποβάθρου (background points). Κύριο πλεονέκτημα του AUC είναι ότι δεν εξαρτάται από τον ορισμό ενός κατωφλιού για τη μετατροπή των προβλέψεων από πιθανότητες σε παρουσία-απουσία (Guisan & Thuiller 2005) και συνεπώς δεν επηρεάζεται από την επικράτηση (prevalence) του κάθε taxon. Το πλεονέκτημα αυτό κρίνεται ως σημαντικό για την παρούσα ανάλυση, καθώς περιλαμβάνει ταχα πολύ ανομοιόμορφα ως προς τη σπανιότητα.

Η εσωτερική αξιολόγηση των μοντέλων έγινε με τη χρήση της μεθόδου bootstrap του προγράμματος MaxEnt. Πρόκειται για μια πρακτική υπολογισμού των ιδιοτήτων ενός εκτιμητή με τη μέτρηση εκείνων των ιδιοτήτων που δειγματοληπτούνται από μια κατά προσέγγιση κατανομή που τις περισσότερες φορές είναι η εμπειρική κατανομή των παρατηρηθέντων δεδομένων. Η μέθοδος μπορεί να εφαρμοστεί κατασκευάζοντας έναν αριθμό δειγμάτων εκ νέου από το παρατηρηθέν σύνολο (και ίσου μεγέθους με το παρατηρηθέν σύνολο δεδομένων), κάθε ένα από τα οποία λαμβάνεται από τυχαία δειγματοληψία με επανατοποθέτηση από το αρχικό σύνολο δεδομένων. Στην συγκεκριμένη περίπτωση καταγράφηκαν αντίστοιχα η μέση τιμή και η τυπική απόκλιση από 100 επαναλήψεις.

Στην περίπτωση των μορφολογικών ταχα του υβριδικού συστήματος *Origanum*, έλαβε χώρα και εξωτερική αξιολόγηση του κάθε μοντέλου με τη χρήση του σετ δεδομένων που συλλέχθηκε για το σκοπό αυτό. Αυτή η αξιολόγηση δεν έλαβε χώρα για τα μοντέλα που αφορούσαν τις γενοτυπικές κλάσεις, καθώς τέτοια δεδομένα δεν μπορούσαν να είναι διαθέσιμα *a priori*.

#### 2.5 Συγκριτική Ανάλυση Θώκου

Προκειμένου να εξεταστούν οι σχέσεις των υβριδίων με τα γονικά είδη, χρησιμοποιήθηκαν συγκεκριμένοι στατιστικοί έλεγχοι που αφορούν τη θέση και το εύρος του περιβαλλοντικού θώκου. Οι έλεγχοι αυτοί έλαβαν χώρα τόσο στο γεωγραφικό χώρο (Geographical space, G-space), με τη

χρήση των αποτελεσμάτων των ENM, όσο και στο περιβαλλοντικό χώρο (Environmental space, E-space), με τη χρήση συμπληρωματικών τεχνικών.

### 2.5.1 Γεωγραφικός χώρος

Ο έλεγχος της ομοιότητας θώκου ανάμεσα στα υπό μελέτη ταχα στο Γεωγραφικό Χώρο έγινε με χρήση του ελέγχου ομοιότητας θώκου (*niche similarity*) των Warren και συν. (2008). Ο έλεγχος αυτός χρησιμοποιεί τη μηδενική υπόθεση ότι οι διαφορές ανάμεσα στα δύο είδη οφείλονται στα διαφορετικά περιβαλλοντικά υπόβαθρα (environmental backgrounds) των δύο ειδών. Η διαδικασία του ελέγχου περιλαμβάνει τον υπολογισμό της αλληλεπικάλυψης θώκων ανάμεσα στα ένα εκ των δύο ειδών και τυχαίων σημείων επιλεγμένων από το περιβαλλοντικό υπόβαθρο του δεύτερου είδους. Αυτή η διαδικασία επαναλαμβάνεται 100 φορές και στη συνέχεια πραγματοποιείται η ίδια διαδικασία και για το δεύτερο είδος. Αυτός ο έλεγχος απαιτεί τον ορισμό ενός περιβαλλοντικού υποβάθρου για το κάθε taxon. Τα περιβαλλοντικά υπόβαθρα που χρησιμοποιήθηκαν για αυτόν, καθώς και για όλους τους άλλους ελέγχους που απαιτούν τον ορισμό υποβάθρου (βλ. παρακάτω), ήταν για κάθε ταχον το σύνολο των κελιών που δεν ανήκαν στο στρώμα μετακινησιακού (γονικά και υβριδικά ταχα) ή βιοτικού (υβριδικά ταχα) περιορισμού.

Τα δύο μέτρα αλληλεπικάλυψης θώκου που χρησιμοποιήθηκαν στους δύο αυτούς ελέγχους είναι το μέτρο D (Schoener, 1968) και η τροποποιημένη απόσταση Hellinger, I (Warren και συν. 2008). Τα δύο αυτά μέτρα, που χρησιμοποιούν τις πιθανότητες παρουσίας του κάθε είδους ανά κελί όπως προκύπτουν από τα μοντέλα, είναι τα δύο πιο συχνά χρησιμοποιούμενα μέτρα για αντίστοιχους ελέγχους.

Για τον έλεγχο που αφορά το εύρος του θώκου υιοθετήθηκε η μέθοδος των Mandle και συν. (2010), που χρησιμοποιεί το μετρικό δείκτη αντίστροφης συγκέντρωσης (Inverse Concentration Metric) του Levins (1968). Η μέθοδος εκτιμάει την μηδενική κατανομή (null distribution) του δείκτη λαμβάνοντας τυχαία δείγματα από το περιβαλλοντικό υπόβαθρο κάθε ταχον και στη συνέχεια υπολογίζει τη διαφορά ανάμεσα στο παρατηρούμενο εύρος και την κατανομή αυτή. Για να υπολογιστεί η στατιστική σημαντικότητα ανάμεσα στις διαφορές κάθε ταχον, χρησιμοποιήθηκαν έλεγχοι Wilcoxon.

### 2.5.2 Περιβαλλοντικός Χώρος

Η ομοιότητα θώκου στον περιβαλλοντικό χώρο ελέγχθηκε χρησιμοποιώντας τη μέθοδο των Broennimann και συν. (2012), η οποία αποτελεί επέκταση του ελέγχου των Warren και συν. (2008) στον περιβαλλοντικό χώρο, όπως αυτός ορίζεται από μια ανάλυση κύριων συνιστώσων (Principal Component Analysis, PCA) των περιβαλλοντικών μεταβλητών που χρησιμοποιήθηκαν για τη δημιουργία των μοντέλων. Η αλληλεπικάλυψη των θώκων μετρήθηκε, όπως και στο Γεωγραφικό Χώρο, με τη χρήση των δεικτών D και I.

Η σύγκριση των εύρους του θώκου στον περιβαλλοντικό χώρο επίσης βασίστηκε στα αποτελέσματα της PCA. Ο δείκτης που χρησιμοποιήθηκε ήταν το τετράγωνο της μέσης απόστασης (Mean Square Distance, Carnes & Slade 1982), που αναφέρεται στη μέση απόσταση των σημείων παρούσιας ενός ταχού από το κεντροειδές (centroid) τους στο επίπεδο (plane) της PCA. Η τιμή του μέτρου ανδένει καθώς ανδένεται το εύρος του θώκου. Όπως και στην περίπτωση του εύρους θώκου στο Γεωγραφικό Χώρο, η μηδενική κατανομή του δείκτη εκτιμήθηκε με τρόπο παρόμοιο με τη μέθοδο των Mandle και συν. (2010), παίρνοντας τυχαία σημεία από το υπόβαθρο του taxon.

### 2.6 Ανάλυση Απουσιών στο πλαίσιο BAM

Τόσο τα μοντέλα θώκου όσο και η συγκριτική ανάλυση θώκου χρησιμοποιούν τα δεδομένα που αφορούν την παρουσία των υπό μελέτη taxa. Ωστόσο, οι περιοχές από τις οποίες απουσιάζει ένα ταχον ενδέχεται να περιέχουν εξίσου σημαντικές πληροφορίες σχετικά με τους παράγοντες που επηρεάζουν τη διανομή του (Lobo και συν. 2010).

Πριν αναλυθούν τα δεδομένα απουσιών υπό το πλαίσιο BAM, καθίσταται απαραίτητος ο ορισμός των γεωγραφικών στρωμάτων που θα εκπροσωπούν τους βιοτικούς, αβιοτικούς και μετακινησιακούς περιορισμούς του κάθε ταχού. Το στρώμα που αφορά τον αβιοτικό περιορισμό ουσιαστικά προκύπτει από τα μοντέλα θώκου, καθώς τα μοντέλα αυτά έχουν δομηθεί ακριβώς με τρόπο που οι προβλέψεις τους να αντιπροσωπεύουν την επιρροή του αβιοτικού περιβάλλοντος δεδομένης της περιβαλλοντικής διαθεσιμότητας. Για το βιοτικό περιορισμό και τον περιορισμό μετακίνησης χρησιμοποιήθηκαν τα στρώματα που δημιουργήθηκαν κατά την επιλογή περιβαλλοντικού υποβάθρου (βλ. ενότητα 2.4.3).

Καθώς τα τρία στρώματα περιορισμών που δημιουργήθηκαν για κάθε υβριδικό ταχον μπορούν να πάρουν οποιαδήποτε τιμή από 0 έως 1, η περαιτέρω ανάλυση των αποτελεσμάτων στο πλαίσιο BAM προϋποθέτει τη μετατροπή τους σε δυαδικά, με τη χρήση ενός κατωφλιού (threshold). Επειδή πρόκειται για στρώματα περιορισμού, είναι σημαντικό να μην περιλαμβάνεται κανένα σημείο παρουσίας σε κάποιο από τα στρώματα. Για το σκοπό αυτό, χρησιμοποιήθηκαν κατώφλια ελάχιστης όπαρξης εκπαίδευσης (Least Training Presence, LTP), δηλαδή οι ζώνες που δεν ασκούν περιορισμό (για την κάθε μία κατηγορία περιορισμού) οριοθετήθηκαν με βάση τη χαμηλότερη τιμή που ανήκει σε σημείο παρουσίας.

**Πίνακας 2.2** Πακέτα (packages) του προγράμματος R που χρησιμοποιήθηκαν για τις ανάγκες των αναλύσεων της παρούσας εργασίας.

Όνομα πακέτου	Χρήση
ade4	Εφαρμογή Κανονικής Ανάλυσης Αντιστοιχιών (Principal Component Analysis, PCA) για τη δημιουργία του Περιβαλλοντικού Χώρου
dismo	Χρήση μοντέλων MaxEnt μέσα από το περιβάλλον του R, καθώς και ανάλυση και απεικόνιση των αποτελεσμάτων
SDMTools	Χρήση βιοηθητικών συναρτήσεων που αφορούν τα γεωγραφικά δεδομένα και τα μοντέλα διανομής ειδών
sp	Γεωαναφορά, απεικόνιση και ανάλυση όλων των χωρικά δομημένων δεδομένων (σημειά παρουσίας/απουσίας, περιβαλλοντικά δεδομένα, στρώματα περιορισμού κτλ)

## 2.7 Λογισμικό

Για τη δημιουργία των μοντέλων περιβαλλοντικών θώκων χρησιμοποιήθηκε το λογισμικό MaxEnt 3.3.3k (Philips και συν. 2006). Για τους ελέγχους ομοιότητας θώκων στο Γεωγραφικό Χώρο χρησιμοποιήθηκε το λογισμικό ENMTools (Warren και συν. 2010). Για όλες τις υπόλοιπες αναλύσεις, καθώς και για τη γεωαναφορά, τη χωρική επεξεργασία των περιβαλλοντικών στρώματων και τη δημιουργία των χαρτών χρησιμοποιήθηκε το στατιστικό πρόγραμμα R 2.15.0 (R CoreTeam 2013).

## Υλικά και Μέθοδοι

Στον πίνακα 2.2 περιλαμβάνεται η λίστα όλων των πακέτων που χρησιμοποιήθηκαν μαζί με το R για την πραγματοποίηση των επί μέρους διεργασιών.

### 3. Αποτελέσματα

#### 3.1 Δυνητικά χωρικά πρότυπα των υπό μελέτη υβριδικών συστημάτων

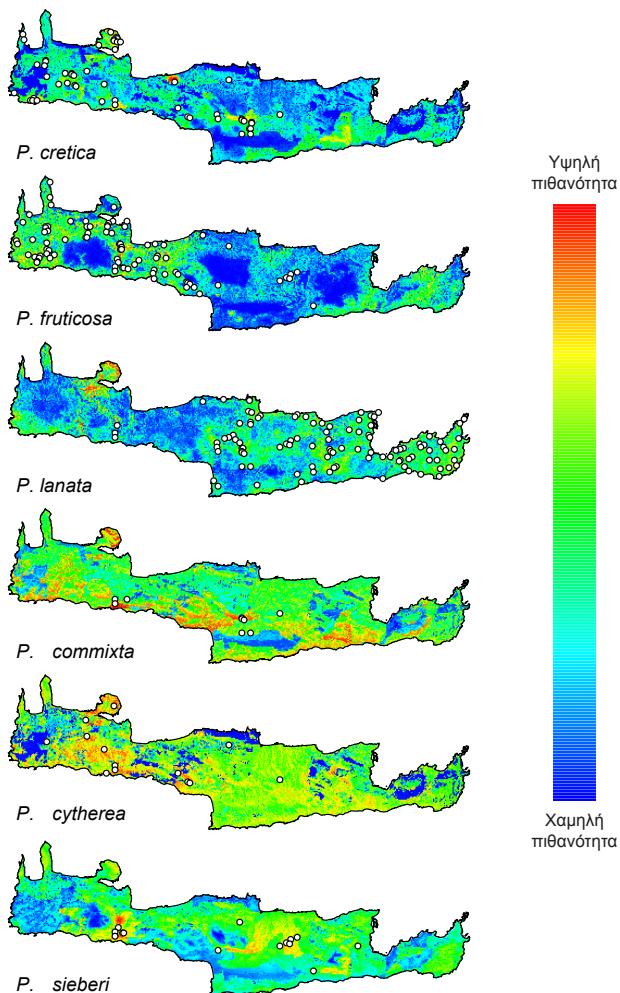
Η αξιολόγηση των μοντέλων θώκου και για τα δύο υβριδικά συστήματα έδωσε υψηλές τιμές του δείκτη AUC (Πίνακας 3.1), με τη χαμηλότερη τιμή να παρουσιάζεται στην εξωτερική αξιολόγηση του *O. onites* (0.754) και τις υπόλοιπες να βρίσκονται πάνω από το 0.8. Σε όλες τις περιπτώσεις ο δυνητικός θώκος όπως προβλέπεται από τα μοντέλα περιλαμβάνει τις παραπτηρούμενες διανομές των μελετηθέντων ταχα, ενώ σε μερικές περιπτώσεις περιλαμβάνει και περιοχές εκτός αυτών.

**Πίνακας 3.1** Αποτελέσματα αξιολόγησης των μοντέλων. Για τη στήλη της διασταυρωμένης επικύρωσης, οι αριθμοί εκφράζουν τη μέση τιμή AUC των δειγμάτων  $\pm$  μία τοπική απόκλιση, ενώ για τη στήλη της εξωτερικής αξιολόγησης, οι αριθμοί αντιστοιχούν στις προκύπτουσες τιμές AUC.

Taxon	Διασταυρωμένη επικύρωση	Εξωτερική αξιολόγηση
<i>P. cretica</i>	0.902 $\pm$ 0.015	
<i>P. fruticosa</i>	0.932 $\pm$ 0.011	
<i>P. lanata</i>	0.915 $\pm$ 0.014	
<i>P. × commixta</i>	0.842 $\pm$ 0.056	
<i>P. × cytherea</i>	0.843 $\pm$ 0.046	
<i>P. × sieberi</i>	0.887 $\pm$ 0.03	
<i>O. vulgare</i> ssp. <i>hirtum</i>	0.92 $\pm$ 0.011	0.864
<i>O. × intercedens</i>	0.944 $\pm$ 0.023	0.926
<i>O. onites</i>	0.871 $\pm$ 0.033	0.754

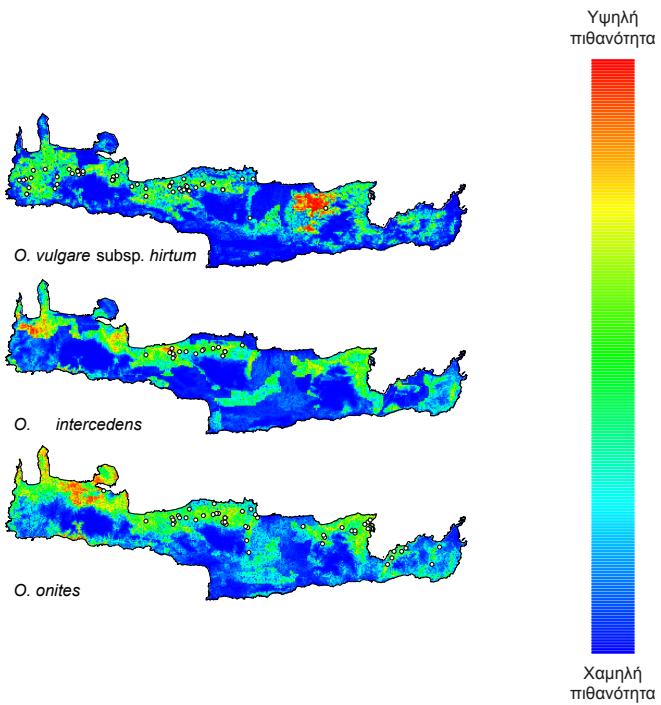
Η απεικόνιση των προβλέψεων των μοντέλων σχετικά με την πιθανότητα εύρεσης των ταχα των δύο υβριδικών συστημάτων (Διάγραμμα 3.1 και 3.2) επιτρέπει τον οπτικό προσδιορισμό συγκεκριμένων προτύπων. Για το υβριδικό σύστημα *Phlomis*, παρατηρείται εξάπλωση της πιθανότητας παρουσίας του κάθε taxon και σε περιοχές εκτός των ορίων καταγραφής. Αυτό είναι ιδιαίτερα έντονο στην περίπτωση των υβριδίων για τα οποία παρατηρείται υψηλή πιθανότητα παρουσίας σε μεγάλο κομμάτι της περιοχής μελέτης. Αυτή η επέκταση των υψηλών πιθανοτήτων παρουσίας πέρα από τα όρια καταγραφής των υβριδίων αποτελεί μια ένδειξη ότι πράγματι το αβιοτικό περιβάλλον (όπως αυτό ορίζεται από τα μοντέλα) δεν αποτελεί το μοναδικό παράγοντα που περιορίζει την εξάπλωση των υβριδικών ταχα. Επιπλέον, η άμβλυνση της κατανομής πιθανότητας

## Αποτελέσματα



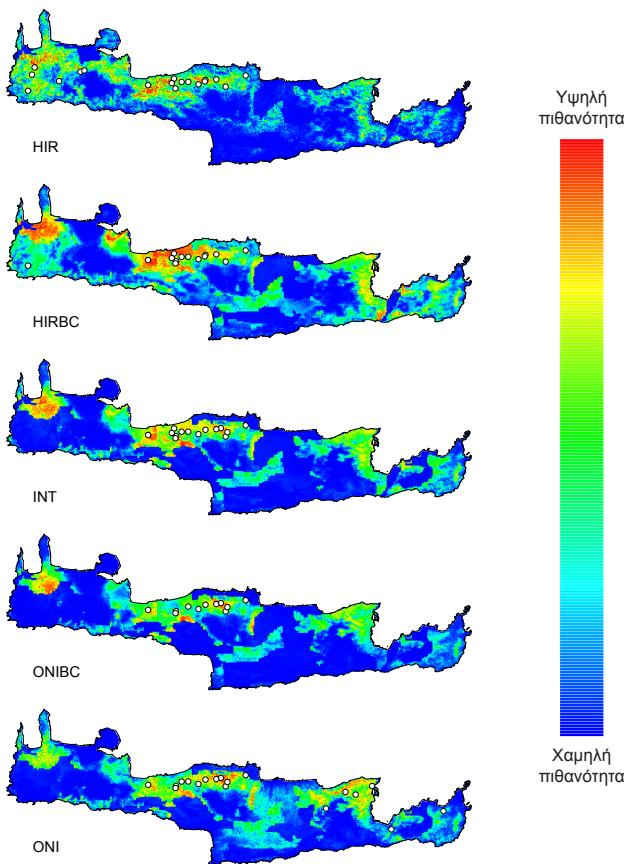
**Διάγραμμα 3.1** Δυνητικές διανομές των τριών ειδών και τριών υβριδίων του υβριδικού συστήματος *Phlomis* στην περιοχή μελέτης. Οι λευκοί κύκλοι αντιστοιχούν στις περιοχές παρονοίας της κάθε οντότητας, όπως αυτές χρησιμοποιήθηκαν στα μοντέλα. Οι χρωματικές διαφανήσεις αντιστοιχούν στην προβλεπόμενη πιθανότητα παρονοίας, όπως φαίνεται στην πλευρική μπάρα.

## Αποτελέσματα



**Διάγραμμα 3.2** Δυνητικές διανομές των δύο γονικών taxα και του νεβριδίου του νεβριδικού συστήματος *Origanum* στην περιοχή μελέτης. Οι λευκοί κύκλοι αντιστοιχούν στις περιοχές παρονοίας της κάθε οντότητας, όπως αντές χρησιμοποιήθηκαν στα μοντέλα. Οι χρωματικές διαβαθμίσεις αντιστοιχούν στην προβλεπόμενη πιθανότητα παρονοίας, όπως φαίνεται στην πλευρική μπάρα.

## Αποτελέσματα



**Διάγραμμα 3.3.** Δυνητικές διανομές των πέντε γενοτυπικών κλάσεων του υβριδικού συστήματος *Origanium* στην περιοχή μελέτης. Οι λευκοί κύκλοι αντιστοιχούν στις περιοχές παρουσίας της κάθε οντότητας, όπως αυτές χρησιμοποιήθηκαν στα μοντέλα. Οι χρωματικές διαβαθμίσεις αντιστοιχούν στην προβλεπόμενη πιθανότητα παρουσίας, όπως φαίνεται στην πλεορική μπάρα. Οι πέντε κλάσεις προέκυψαν από γενοτυπική ανάλυση του υβριδικού συστήματος με τη χρήση τεχνικών AFLP και επεξεργασίας στο λογισμικό STRUCTURE. Ο χωρισμός των κλάσεων έγινε με βάση το συντελεστή συμμετοχής  $\pi_2$ , ο οποίος πέρνει τιμές από 0 (γενοτυπική ομοιότητα με καθαρό *O. onites*) έως 1 (γενοτυπική ομοιότητα με καθαρό *O. vulgare* subsp. *hirtum*). Συγκεκριμένα, η αντιστοιχία των κλάσεων με τις τιμές του  $\pi_2$  έχει ως εξής: ONI 0-0.1, ONIBC 0.1-0.4, INT 0.4-0.6, HIRBC 0.6-0.9, HIR 0.9-1.

παρουσίας του κάθε υβριδικού ταξον σε σχέση με τη σχετικά συσσωματική κατανομή των σημείων παρουσίας στο επίπεδο του νησιού υποδεικνύει την πιθανότητα επιρροής των χωρικών τους προτύπων από περιορισμούς διασποράς ή/και βιοτικών αλληλεπιδράσεων.

Όσον αφορά στο υβριδικό σύστημα *Origanum*, επίσης παρατηρείται μια εξάπλωση της πιθανότητας παρουσίας του κάθε ταξον και σε περιοχές εκτός των ορίων καταγραφής. Αυτό όμως που έχει ενδιαφέρον και δεν παρατηρείται τόσο έντονα στα γονικά ταξα του υβριδικού συστήματος *Phlomis* είναι ότι το κάθε γονικό ταξον του υβριδικού συστήματος *Origanum*, παρ όλο που έχει σαφώς διαφοροποιημένη καταγραφείσα κατανομή από το άλλο (Ανατολική Κρήτη για το *O. onites* και Δυτική για το *O. vulgare* subsp. *hirtum*) εμφανίζει περιοχές υψηλής πιθανότητας εύρεσης του εντός των ορίων του άλλου. Επιπλέον, η δυνητική διανομή του υβριδίου *O. x intercedens* εκτείνεται εντός των παραπτηρούμενων διανομών και των δύο γονικών ταχα. Ετσι, για το υβριδικό σύστημα *Origanum* προκύπτει ότι δεν εμφανίζει ιδιαίτερη διαφοροποίηση στα χωρικά πρότυπα δυνητικής διανομής των τριών υπό μελέτη οντοτήτων.

Με εξαίρεση το *P. × cytherea*, οι δυνητικοί θώκοι των υβριδίων του συστήματος *Phlomis* απαντώνται σε ελάχιστες περιοχές που τα αντίστοιχα γονικά είδη απουσιάζουν, ενώ απουσιάζουν από αρκετές από τις περιοχές που απαντάται τουλάχιστον ένα εκ των γονικών τους ειδών (Διάγραμμα 3.1). Συγκεκριμένα, ενώ περίπου το 24% των δυνητικού θώκου του *P. × cytherea* προβλέπεται σε θέσεις που δεν αντιστοιχούν στους δυνητικούς θώκους των γονικών του ειδών *P. cretica* και *P. lanata*, στα υπόλοιπα υβρίδια το ποσοστό αυτό δεν ξεπερνά το 7%. Ισοδύναμα, ο λόγος των νέων θέσεων του κάθε υβριδίου προς την περιοχή παρουσίας τουλάχιστον ενός γονικού του είδους δεν ξεπερνάει το 0.038, ενώ στην περίπτωση του *P. × cytherea* βρίσκεται λίγο πάνω από το 0.233.

Κατά παρόμοιο τρόπο τα χωρικά πρότυπα δυνητικής διανομής των διαφορετικών γενοτυπικών κλάσεων που προέκυψαν από την μελέτη του υβριδικού συστήματος *Origanum* που αναλύθηκαν παρουσιάζονται στο Διάγραμμα 3.3. Η γενική ομοιότητα των χωρικών προτύπων των διαφορετικών κλάσεων είναι εμφανής, ενώ μπορεί να παρατηρηθεί μία σταδιακά διαβαθμισμένη μεταβολή, καθώς περνάμε από την κλάση που βρίσκεται γενετικά πλησιέστερα στο *O. vulgare* subsp. *hirtum* προς την κλάση που προσεγγίζει το *O. onites*. Αυτή η μεταβολή προσομοιάζει ένα

συνεχές, το οποίο καλύπτει το εύρος των προτύπων των δύο γονικών οντοτήτων, καλύπτοντας και τις ενδιάμεσες περιπτώσεις.

Τα αποτελέσματα των δευτερογενών μοντέλων (Πίνακας 3.2) παρουσιάζουν διαφορές ανάμεσα στα τέσσερα υβρίδια που εξετάστηκαν. Συγκεκριμένα, στο *O. × intercedes* η μεταβλητή που εκφράζει τη γονική παρουσία παρουσιάζει εξαιρετικά υψηλή σημαντικότητα, ενώ στα *P. × cytherea* και *P. × sieberi* παρουσιάζει σχετικά χαμηλή, και στο *P. × commixta* ενδιάμεση. Αξιζει ωστόσο να αναφερθεί, ότι ακόμα και η χαμηλότερη τιμή, που παρουσιάζεται στην περίπτωση του *P. × sieberi*, προσεγγίζει το 50%, κάτι που είναι ενδεικτικό της σύγκλισης των προτύπων γονικής αλληλεπικάλυψης με τα χωρικά πρότυπα δυνητικής διανομής των υβριδίων.

**Πίνακας 3.2** Ποσοστιαία σημαντικότητα των προβλεπτικών μεταβλητών όπως υπολογίστηκε από πολλαπλές μεταλλαγές των μοντέλων (variable permutation importance). Η μεταβλητή *par.cooc* αναφέρεται στη γονική παρουσία, η οποία συμπεριλήφθηκε για συγκριτικούς λόγους σε αυτά τα μοντέλα και υπολογίστηκε από το γινόμενο των πιθανοτήτων παρουσίας των δύο γονικών ειδών κάθε υβριδίου. Τα ονόματα των υπόλοιπων μεταβλητών ακολουθούν την καθικοποίηση του Πίνακα 2.1. Η υψηλότερη τιμή σημαντικότητας για κάθε υβρίδιο σημειώνεται με έντονη γραφή.

Γένος <i>Phlomis</i>			Γένος <i>Origanum</i>		
Μεταβλητή	<i>P. × commixta</i>	<i>P. × cytherea</i>	<i>P. × sieberi</i>	Μεταβλητή	<i>O. × intercedens</i>
alt	0	0	6.4	alt	0
east	0	4.2	0	bare	0
herbs	0	0.2	0	east	0.3
s.SMETA	0	21.6	0	north	0.9
north	32.8	0	1.8	par.cooc	<b>95.4</b>
par.cooc	<b>67.2</b>	23.9	<b>46.9</b>	rmean	0.2
rmean	0	0.8	0	rmin	2.1
rmin	0	0.6	0	s.IL	0
s.SCC	0	0.4	18.9	s.SCC	0
s.SSAL	0	0	6.3	s.SOC	0
s.SSAND	0	0.1	4.8	s.TGYPS	0
slope	0	0	3.6	slope	1.2
tmin	0	0	0.3	tmax	0
trees	0	<b>48.3</b>	11	trees	0.1

### 3.2 Συγκριτική ανάλυση θώκων

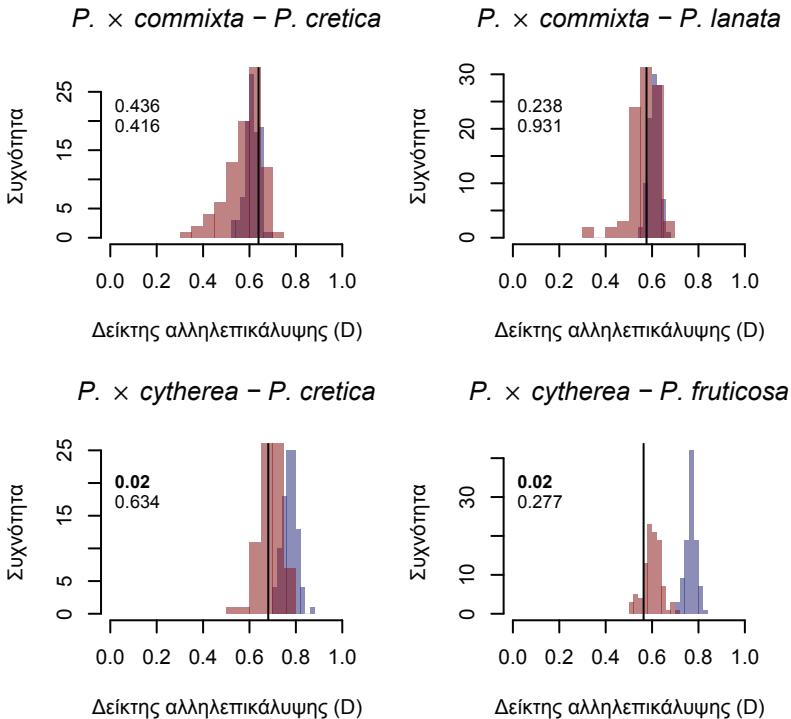
Τα αποτελέσματα των ελέγχων ομοιότητας θώκων τόσο στο Γεωγραφικό όσο και στον Περιβαλλοντικό Χώρο παρουσιάζονται συνοπτικά στον Πίνακα 3.3, ενώ στα Διαγράμματα 3.4 και 3.5 περιλαμβάνονται αναλυτικά τα ιστογράμματα όλων των ελέγχων με το δείκτη D και στα Διαγράμματα 3.6 και 3.7 περιλαμβάνονται τα αντίστοιχα ιστογράμματα με το δείκτη I. Τα αποτελέσματα των ελέγχων ομοιότητας θώκων για τις γενοτοπικές κλάσεις του υβριδικού συστήματος *Origanum* στον Γεωγραφικό και τον Περιβαλλοντικό Χώρο παρουσιάζονται αναλυτικά στα διαγράμματα 3.8 και 3.9 αντίστοιχα.

**Πίνακας 3.3** Αποτελέσματα των ελέγχων ομοιότητας θώκου στο Γεωγραφικό και Περιβαλλοντικό Χώρο, με βάση το δείκτη D. Το σύμβολο της ισότητας (=) αντιστοιχεί σε στατιστικά σημαντικά (95% όρια εμπιστοσύνης) υψηλότερη παρατηρούμενη ομοιότητα σε σχέση με εκείνη που παράχθηκε από τη διαδικασία τυχαιοποίησης του εκάστοτε ελέγχου. Το σύμβολο της μη ισότητας (#) ισοδυναμεί σε στατιστικά σημαντικά χαμηλότερη παρατηρούμενη ομοιότητα, ενώ η παύλα (-) αντιστοιχεί σε περιπτώσεις μη στατιστικά σημαντικής διαφοράς. Σε περιπτώσεις που παρατίθενται δύο σύμβολα, χωρίσμενα με κάθετο, το πρώτο αντιστοιχεί στον έλεγχο του αρχικού μοντέλου του υβριδικού ταχον στο περιβαλλοντικό υπόστρωμα του γονικού ταχον, ενώ το δεύτερο στον αντίστροφο έλεγχο. Ο δείκτης I έδωσε τα ίδια αποτελέσματα με εξαίρεση το ζεύγος *P. × sieberi* - *P. lanata* στο Γεωγραφικό Χώρο, όπου δεν έχουμε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση.

Ζεύγος	Γεωγραφικός Χώρος	Περιβαλλοντικός Χώρος
<i>P. × commixta</i> - <i>P. cretica</i>	-	=
<i>P. × commixta</i> - <i>P. lanata</i>	-	=
<i>P. × cytherea</i> - <i>P. cretica</i>	# / -	=
<i>P. × cytherea</i> - <i>P. fruticosa</i>	# / -	=
<i>P. × sieberi</i> - <i>P. fruticosa</i>	# / -	=
<i>P. × sieberi</i> - <i>P. lanata</i>	# / -	=
<i>O. × intercedens</i> -	=	= / -
<i>O. vulgare</i> subsp. <i>hirtum</i>		
<i>O. × intercedens</i> - <i>O. onites</i>	= / -	=

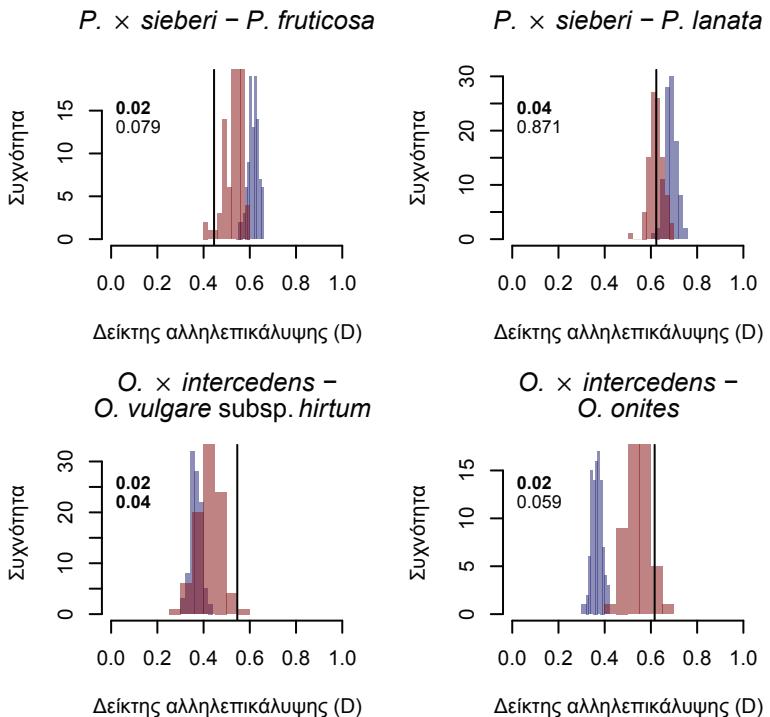
Το εμφανέστερο κυρίαρχο πρότυπο που προκύπτει από τα αποτελέσματα των ελέγχων της θέσης θώκου που αφορούν το υβριδικό σύστημα *Phlomis*

## Αποτελέσματα



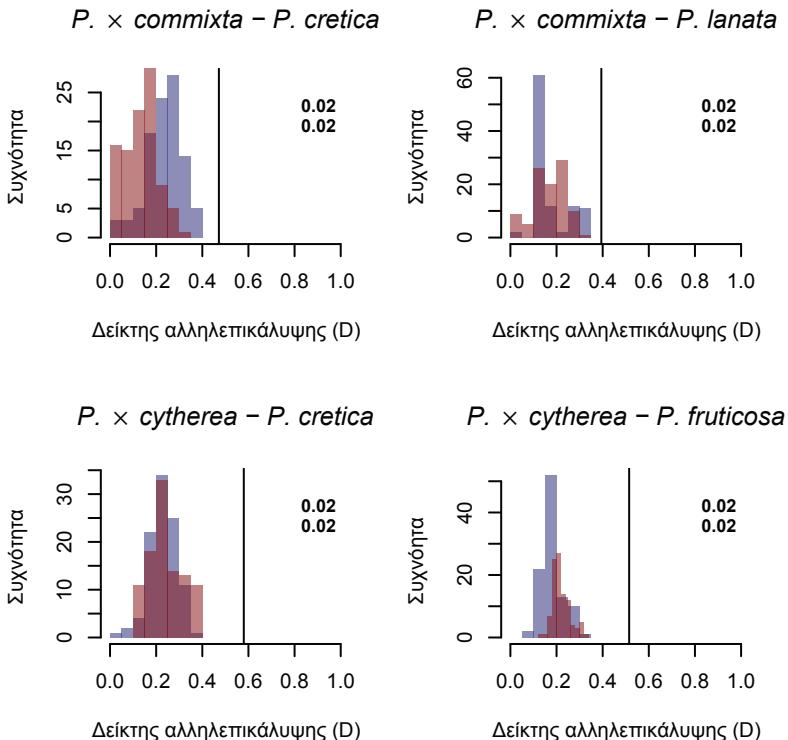
**Διάγραμμα 3.4** Ιστογράμματα των ελέγχων ομοιότητας της θέσης θώκου στο Γεωγραφικό Χώρο μέσω του δείκτη D. Σε κάθε πλαίσιο περιέχονται 2 ιστογράμματα: με κυανό χρώμα είναι το ιστόγραμμα που αντιστοιχεί στον έλεγχο του υβριδίου στο περιβαλλοντικό υπόβαθρο του γονικού είδους, ενώ με ερυθρό είναι το ιστόγραμμα που αντιστοιχεί στον έλεγχο του γονικού στο περιβαλλοντικό υπόβαθρο του υβριδίου. Η κατακόρυφη γραμμή αντιστοιχεί στην παραπροόμενη τιμή του δείκτη D, υπολογισμένου από τις πιθανότητες παρονοίας των οντοτήτων όπως αντές προέκυψαν από το MaxEnt. Οι δύο τιμές αντιστοιχούν στα p-value των αντίστοιχων ελέγχων, με την άνω τιμή να αντιστοιχεί στον έλεγχο του υβριδίου στο περιβαλλοντικό υπόβαθρο του γονικού ταχον και την κάτω τιμή στον έλεγχο του γονικού ταχον στο περιβαλλοντικό υπόβαθρο του υβριδίου. Τιμές p-value μικρότερες του 0.05 ομηριώνονται με έντονη γραφή.

## Αποτελέσματα



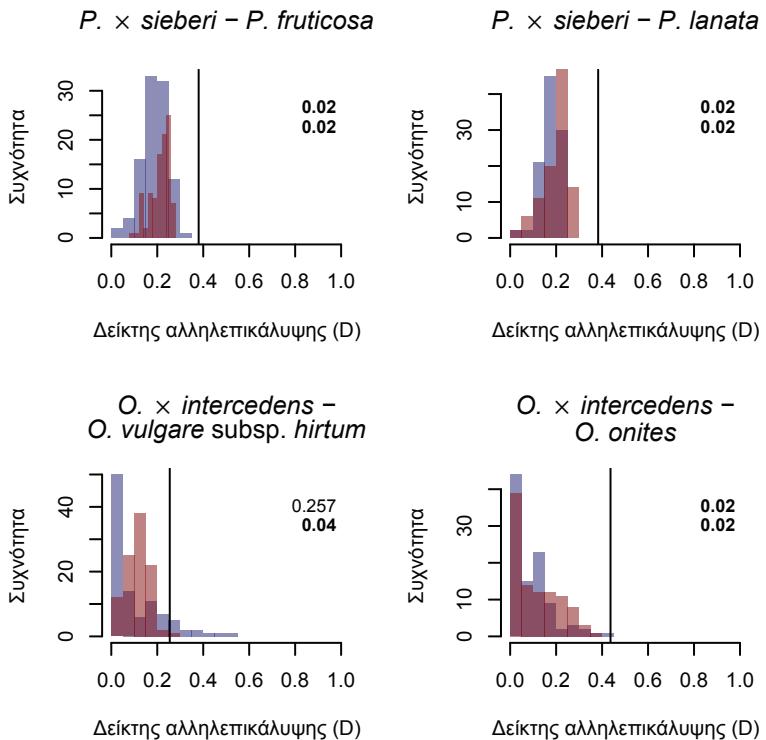
Διάγραμμα 3.4 (συνέχεια)

## Αποτελέσματα



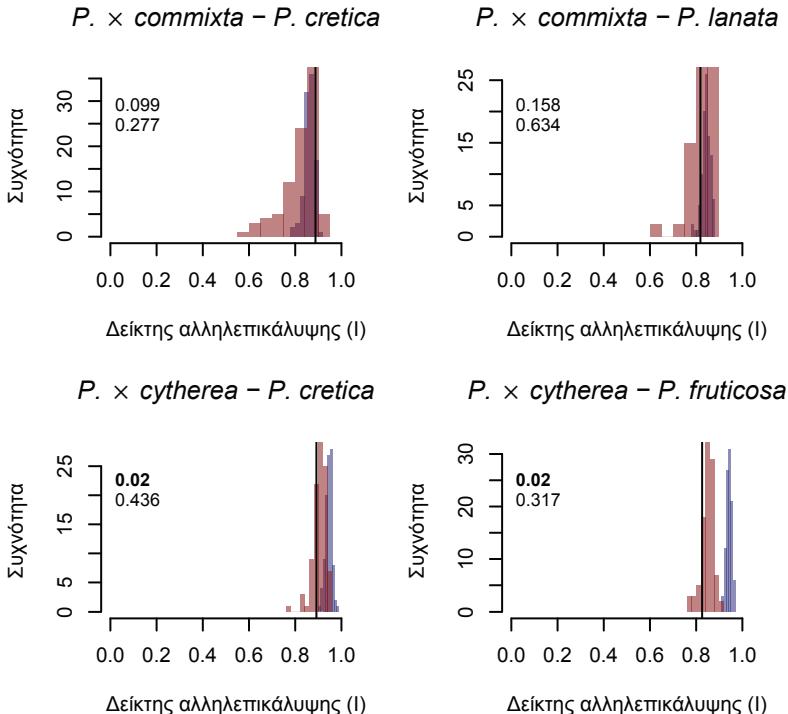
**Διάγραμμα 3.5** Ιστογράμματα των ελέγχων ομοιότητας της θέσης θώκου στον Περιβαλλοντικό Χώρο μέσω του δείκτη D. Σε κάθε πλαίσιο περιέχονται 2 ιστογράμματα: με κοινό χρώμα είναι το ιστόγραμμα που αντιστοιχεί στον έλεγχο του υβριδίου στο περιβαλλοντικό υπόβαθρο του γονικού είδους, ενώ με ερυθρό είναι το ιστόγραμμα που αντιστοιχεί στον έλεγχο του γονικού στο περιβαλλοντικό υπόβαθρο του υβριδίου. Η κατακόρυφη γραμμή αντιστοιχεί στην παρατηρούμενη τιμή του δείκτη I, υπολογισμένου στον Περιβαλλοντικό Χώρο όπως αντός εκφράζεται από εφαρμογή Κανονικής Ανάλυσης Αντιστοιχιών στις περιβαλλοντικές μεταβλητές, και βάσει των ομηριών παρουσίας του κάθε ταχον. Ο δύο τιμές αντιστοιχούν στα p-value των αντιστοιχών ελέγχων, με την άνω τιμή να αντιστοιχεί στον έλεγχο του γονικού ταχον στο περιβαλλοντικό υπόβαθρο του γονικού ταχον και την κάτω τιμή στον έλεγχο του γονικού ταχον στο περιβαλλοντικό υπόβαθρο του υβριδίου. Τιμές p-value μικρότερες του 0.05 ομηριώνονται με έντονη γραφή.

## Αποτελέσματα



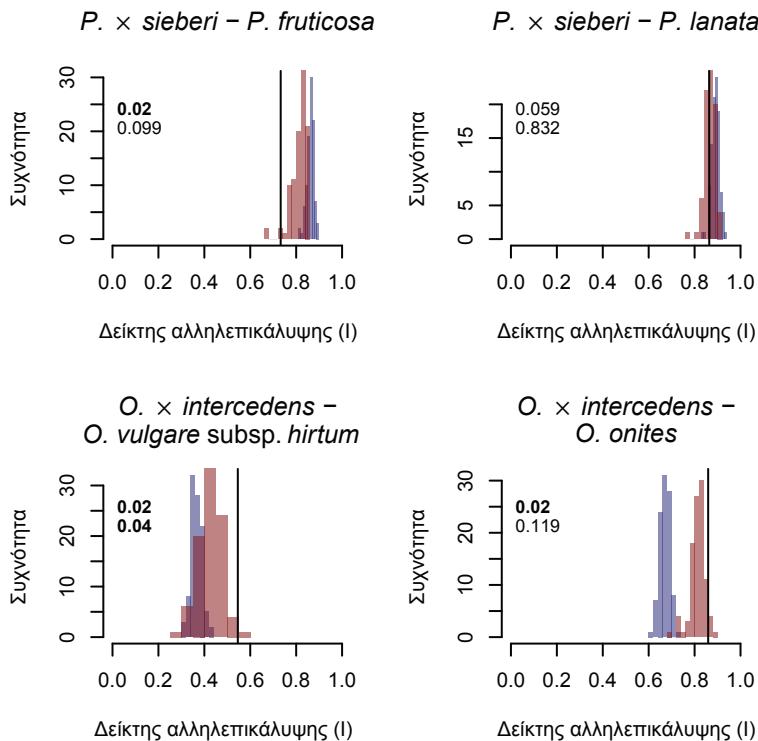
Διάγραμμα 3.5 (συνέχεια)

## Αποτελέσματα



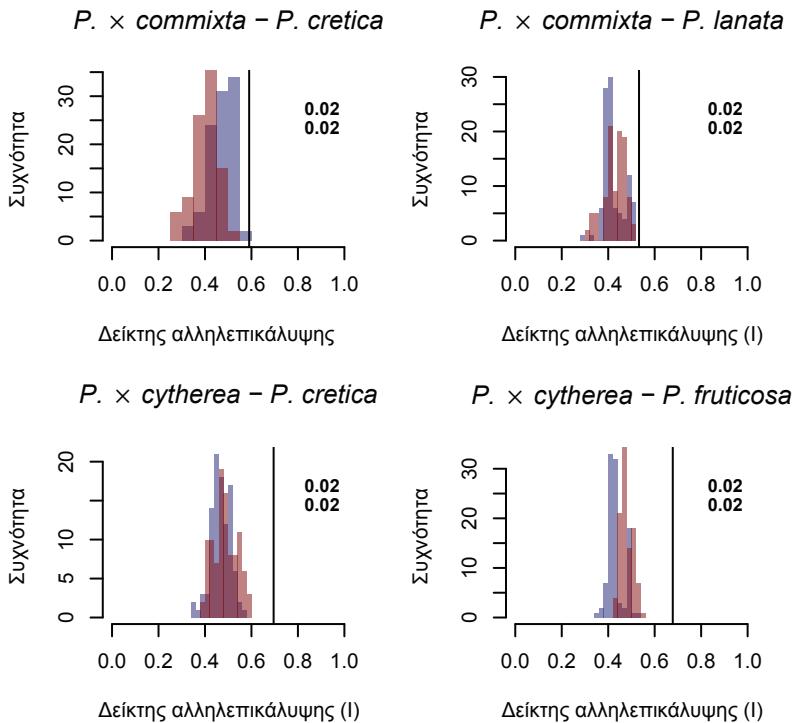
**Διάγραμμα 3.6** Ιστογράμματα των ελέγχων ομοιότητας της θέσης θώκου στο Γεωγραφικό Χώρο μέσω του δείκτη I. Σε κάθε πλαίσιο περιέχονται 2 ιστογράμματα: με κυανό χρώμα είναι το ιστόγραμμα που αντιστοιχεί στον έλεγχο του υβριδίου στο περιβαλλοντικό υπόβαθρο του γονικού είδους, ενώ με ερυθρό είναι το ιστόγραμμα που αντιστοιχεί στον έλεγχο του γονικού στο περιβαλλοντικό υπόβαθρο του υβριδίου. Η κατακόρυφη γραμμή αντιστοιχεί στην παρατηρούμενη τιμή του δείκτη I, υπολογισμένου από τις πιθανότητες παρουσίας των οντοτήτων όπως αυτές προέκυψαν από το MaxEnt. Οι δύο τιμές αντιστοιχούν στα p-value των αντιστοιχων ελέγχων, με την άνω τιμή να αντιστοιχεί στον έλεγχο του υβριδίου στο περιβαλλοντικό υπόβαθρο του γονικού ταξον και την κάτω τιμή στον έλεγχο του γονικού ταξον στο περιβαλλοντικό υπόβαθρο του υβριδίου. Τιμές p-value μικρότερες του 0.05 οημειώνονται με έντονη γραφή.

## Αποτελέσματα



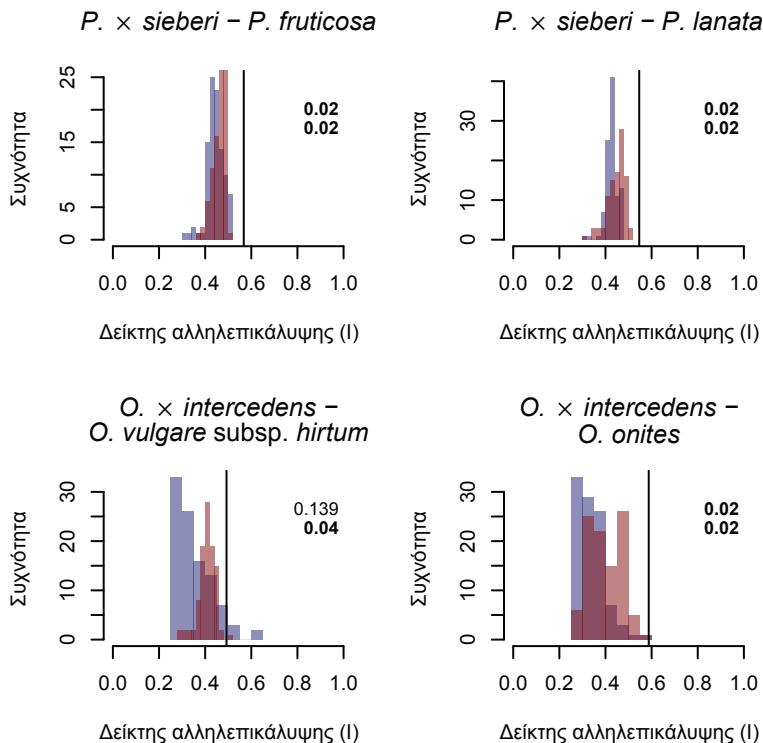
Διάγραμμα 3.6 (συνέχεια)

## Αποτελέσματα



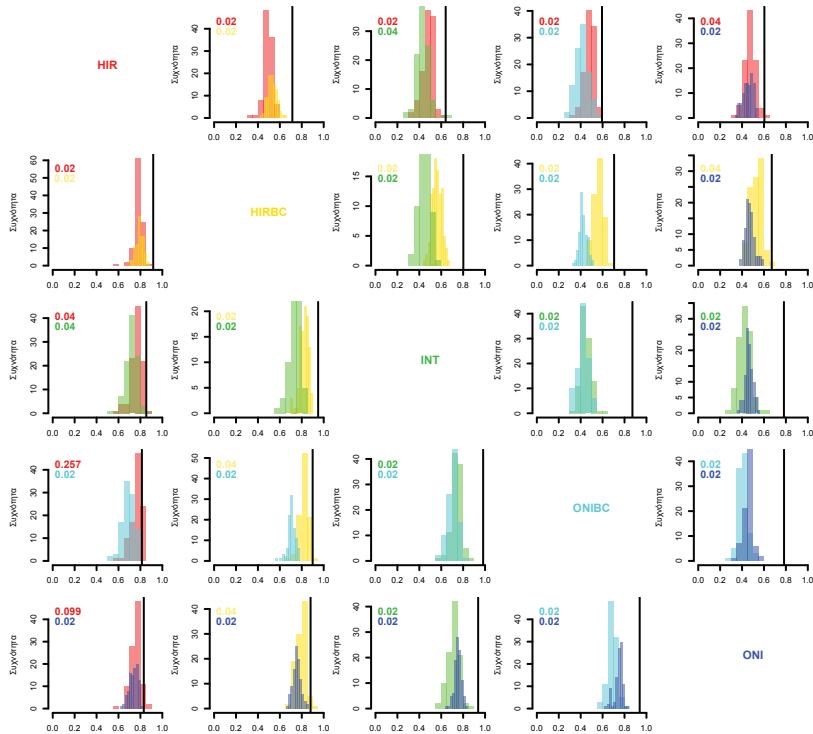
**Διάγραμμα 3.7** Ιστογράμματα των ελέγχων ομιοιότητας της θέσης θώκου στον Περιβαλλοντικό Χώρο μέσω του δείκτη I. Σε κάθε πλαίσιο περιέχονται 2 ιστογράμματα: με κνανό χρώμα είναι το ιστόγραμμα που αντιστοιχεί στον έλεγχο του υβριδίου στο περιβαλλοντικό υπόβαθρο του γονικού είδους, ενώ με ερυθρό είναι το ιστόγραμμα που αντιστοιχεί στον έλεγχο του γονικού στο περιβαλλοντικό υπόβαθρο του υβριδίου. Η κατακόρυφη γραμμή αντιστοιχεί στην παραπροσύμβινη τιμή του δείκτη I, υπολογισμένου στον Περιβαλλοντικό Χώρο όπως αυτός εκφράζεται από εφαρμογή Κανονικής Ανάλυσης Αντιστοιχιών στις περιβαλλοντικές μεταβλητές, και βάσει των ομηρίων παρουσίας του κάθε ταχον. Ο δύο τιμές αντιστοιχούν στα p-value των αντίστοιχων ελέγχων, με την άνω τιμή να αντιστοιχεί στον έλεγχο του γονικού ταχον στο περιβαλλοντικό υπόβαθρο του γονικού ταχον και την κάτω τιμή στον έλεγχο του γονικού ταχον στο περιβαλλοντικό υπόβαθρο του υβριδίου. Τιμές p-value μικρότερες του 0.05 ομηρώνονται με έντονη γραφή.

## Αποτελέσματα



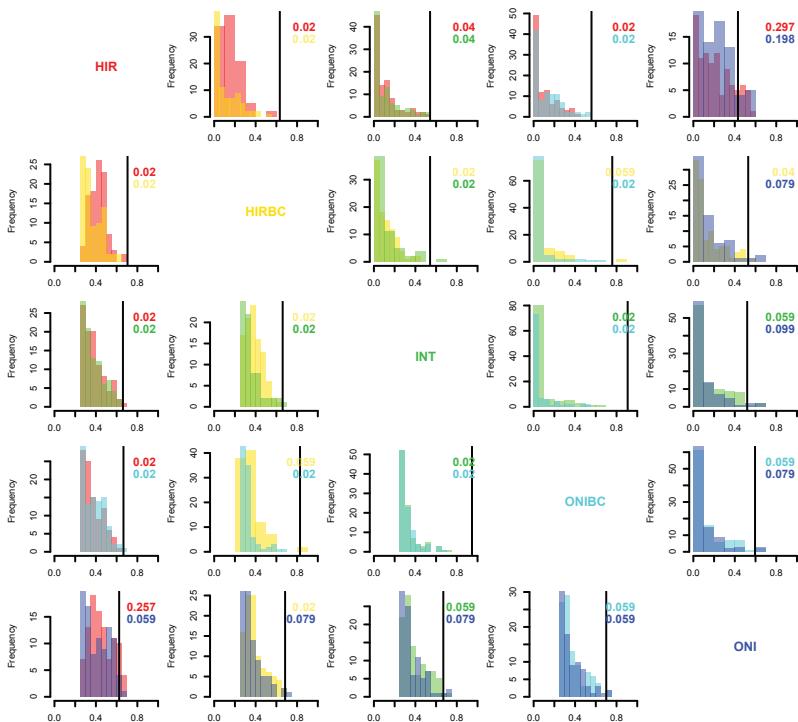
Διάγραμμα 3.7 (συνέχεια)

## Αποτελέσματα



**Διάγραμμα 3.8** Ιστογράμματα των ελέγχων ομοιότητας της θέσης θώκου στο Γεωγραφικό Χώρο για τις γενοτυπικές κλάσεις του υβριδικού συστήματος *Origanipt*. Κάθε γραμμή και στήλη της διάταξης αντιστοιχεί σε μία γενοτυπική κλάση, της οποίας το όνομα φαίνεται στην αντίστοιχη θέση της διαγωνίου. Κατ' επέκταση, κάθε πλαίσιο αναφέρεται στον έλεγχο ανάμεσα στις γενοτυπικές ομάδες που αντιστοιχούν στη γραμμή και τη στήλη του συγκεκριμένου πλαισίου. Τα πλαίσια που βρίσκονται δεξιά και πάνω από τη διαγώνιο αφορούν έλεγχον που έχουν γίνει με το δείκτη D, ενώ αριστερά και κάτω από τη διαγώνιο βρίσκονται οι έλεγχοι που έχουν γίνει με το δείκτη I. Σε κάθε πλαίσιο περιέχονται 2 ιστογράμματα: το ιστόγραμμα που αντιστοιχεί στον έλεγχο μίας υβριδικής κλάσης στο περιβαλλοντικό υπόβαθρο της άλλης, φέρει το ίδιο χρώμα που φέρει και το όνομα της κλάσεις επί της διαγωνίου. Η κατακόρυφη γραμμή αντιστοιχεί στην παραπροόμνην τιμή του δείκτη, υπολογισμένου από τις πιθανότητες παρούσιας των οντοτήτων όπως αυτές προέκυψαν από το MaxEnt. Οι δύο τιμές αντιστοιχούν στα p-value των αντίστοιχων ελέγχων, με το χρώμα τις κάθε τιμής να επιδεικνύει τον έλεγχο στον οποίο αναφέρεται. Τιμές p-value μικρότερες του 0.05 σημειώνονται με έντονη γραφή.

## Αποτελέσματα



**Διάγραμμα 3.9** Ιστογράμματα των ελέγχων ομοιότητας της θέσης θώκου στον Περιβαλλοντικό Χώρο για τις γενοτυπικές κλάσεις του υβριδικού συστήματος *Origanium*. Κάθε γραμμή και στήλη της διάταξης αντιστοιχεί σε μία γενοτυπική κλάση, της οποίας το όνομα φαίνεται στην αντίστοιχη θέση της διαγώνιου. Κατ' επέκταση, κάθε πλαίσιο αναφέρεται στον έλεγχο ανάμεσα στις γενοτυπικές οράδες που αντιστοιχούν στη γραμμή και τη στήλη του συγκεκριμένου πλαισίου. Τα πλαίσια που βρίσκονται δεξιά και πάνω από τη διαγώνιο αφορούν ελέγχουν που έχουν γίνει με το δείκτη D, ενώ αριστερά και κάτω από τη διαγώνιο βρίσκονται οι έλεγχοι που έχουν γίνει με το δείκτη I. Σε κάθε πλαίσιο περιέχονται 2 ιστογράμματα: το ιστογράμμα που αντιστοιχεί στον έλεγχο μίας υβριδικής κλάσης στο περιβαλλοντικό υπόβαθρο της άλλης, φέρει το ίδιο χρώμα που φέρει και το όνομα της κλάσεις επί της διαγώνιου. Η κατακόρυφη γραμμή αντιστοιχεί στην παρατηρούμενη τιμή του δείκτη υπολογισμένου από τις πιθανότητες παρουσίας των οντοτήτων όπως αυτές προέκυψαν από το MaxEnt. Οι δύο τιμές αντιστοιχούν στα p-value των αντίστοιχων ελέγχων, με το χρώμα της τιμής να επιδεικνύει τον έλεγχο στον οποίο αναφέρεται. Τιμές p-value μικρότερες του 0.05 σημειώνονται με έντονη γραφή.

είναι η διαφοροποίηση ανάμεσα στο Γεωγραφικό και τον Περιβαλλοντικό Χώρο. Αν και η κυρίαρχη τάση στον Περιβαλλοντικό Χώρο είναι η ομοιότητα των υβριδίων με τα γονικά taxα, στο Γεωγραφικό χώρο αυτή η ομοιότητα υποχωρεί, ενώ σε κάποιες περιπτώσεις αντιστρέφεται, όπως συμβαίνει στην περίπτωση των *P. × cytherea* και *P. × sieberi* τα οποία, σε αντιπαραβολή με τα περιβαλλοντικά υπόβαθρα των γονικών τους ειδών, παρουσιάσαν τιμές ομοιότητας θώκου με τα γονικά τους είδη στατιστικά σημαντικά χαμηλότερες από τις παρατηρούμενες για τον Γεωγραφικό Χώρο.

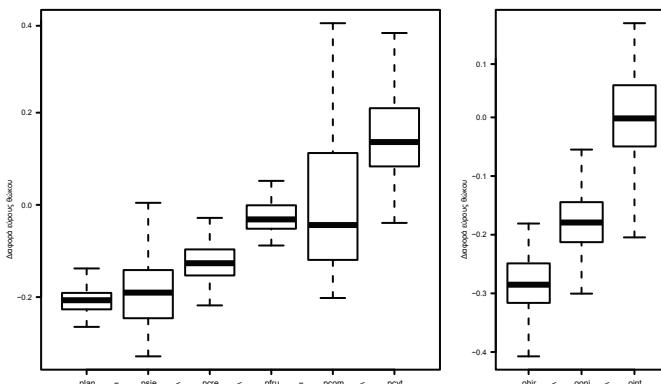
Επιπλέον, αξιοσημείωτη είναι και η διαφοροποίηση ανάμεσα στα αποτελέσματα των ελέγχων που αφορούν το ίδιο ζεύγος στο Γεωγραφικό Χώρο, καθώς σε 4 περιπτώσεις το υβρίδιο φαίνεται να διαφέρει σημαντικά από το μοντέλο που παράγεται από το περιβαλλοντικό υπόβαθρο του γονικού είδους, ενώ ο αντίστροφος έλεγχος (τα γονικά είδη σε αντιπαραβολή με το περιβαλλοντικό υπόβαθρο των υβριδίων) δεν έδωσε στατιστικά σημαντικό αποτέλεσμα. Για παράδειγμα, το *P. × cytherea* παρουσιάζει, στο Γεωγραφικό Χώρο, στατιστικά σημαντικά χαμηλότερη ομοιότητα με το γονικό του *P. cretica*, από την αναμενόμενη ομοιότητα βάσει του περιβαλλοντικού υποβάθρου του *P. cretica* (Διάγραμμα 3.4). Ωστόσο, το *P. cretica* δεν παρουσιάζει αντίστοιχες στατιστικά σημαντικές διαφορές ως προς την αναμενόμενη ομοιότητα βάσει του περιβαλλοντικού υποβάθρου του *P. × cytherea*. Αυτό το πρότυπο της σημαντικής διαφοροποίησης του υβριδίου ως προς το γονικό taxon που δεν συνοδεύεται από αντίστοιχη διαφοροποίηση του γονικού taxon ως προς το υβρίδιο εμφανίζεται επίσης και στα ζεύγη *P. × cytherea* - *P. fruticosa*, *P. sieberi* - *P. fruticosa* και *P. sieberi* - *P. lanata*, ενώ διατηρείται και στον δύο δείκτες, Δ και Ι. Αυτή η φαινομενική αντίθεση στις δύο κατευθύνσεις του ελέγχου έχει προταθεί ότι οφείλεται στη διαφορετικότητα των ενδιατημάτων στα οποία βρίσκονται τα taxα που εξετάζονται, συμβαίνει δηλαδή όταν τα δύο taxα βρίσκονται σε διαφορετική θέση της περιβαλλοντικής διαβάθμισης που περιλαμβάνεται στο θώκο τους (Nakazato και συν. 2010). Αξίζει ωστόσο να αναφερθεί ότι η κατεύθυνση των αποτελεσμάτων ήταν πάντοτε η ίδια, δηλαδή η παρατηρούμενη ομοιότητα στο Γεωγραφικό Χώρο για τα προαναφερθέντα taxα ήταν πάντα χαμηλότερη από την αναμενόμενη, ακόμα και στις περιπτώσεις που δεν υπήρχε στατιστικά σημαντική διαφορά.

Από την άλλη πλευρά, στο υβριδικό σύστημα *Origanum* φαίνεται πώς η κυριαρχη τάση για το υβρίδιο *O. × intercedens* είναι η ομοιότητα με τα γονικά taxa, τόσο στο Γεωγραφικό όσο και στον Περιβαλλοντικό Χώρο. Η τάση αυτή, που έρχεται σε συμφωνία και με τα παρατηρούμενα χωρικά πρότυπα διανομής των τριών taxa του γένους, όπως αυτά προέκυψαν από τις προβλέψεις του αβιοτικού μοντέλου (Διάγραμμα 3.2), φαίνεται ακόμα εντονότερα στην περίπτωση των γενοτυπικών κλάσεων (Διαγράμματα 3.8 και 3.9). Συγκεκριμένα, από τους 40 ελέγχους των γενοτυπικών κλάσεων που αφορούν το Γεωγραφικό Χώρο (2 έλεγχοι ανά ζεύγος, 10 συνδυασμοί ζευγών, 2 δείκτες) μόνο 2 δεν έδωσαν στατιστική σημαντικότητα σε επίπεδο σημαντικότητας 0.05 (ζεύγη HIR-ONI και HIR-ONIBC), ενώ όλοι οι υπόλοιποι κατέληξαν σε στατιστικά σημαντική ομοιότητα. Στον Περιβαλλοντικό Χώρο η ομοιότητα ήταν επίσης αρκετά έντονη, με 26 από τους ελέγχους να επιδεικνύουν στατιστικά σημαντική ομοιότητα και τους υπόλοιπους να μη δίνουν στατιστικά σημαντικά αποτελέσματα. Τα αποτελέσματα αυτά είναι επίσης συμβατά με την εικόνα των δυνητικών προτύπων των γενοτυπικών κλάσεων (Διάγραμμα 3.3).

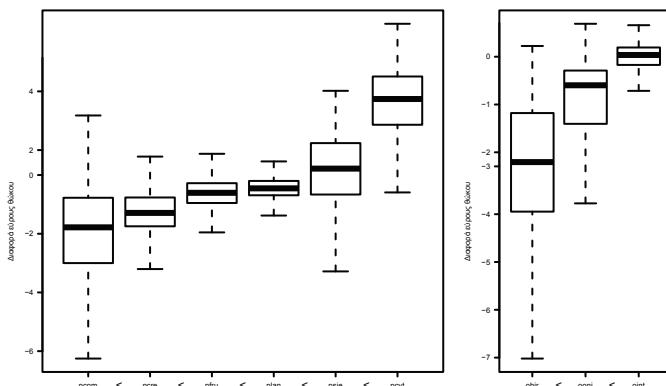
Αναφορικά στο εύρος θώκου (Διαγράμματα 3.10 και 3.11), τα αποτελέσματα παρουσιάζουν σχετική ομοιογένεια στα δύο υπό μελέτη υβριδικά συστήματα και στους δύο Χώρους (Γεωγραφικό και Περιβαλλοντικό). Με την εξαίρεση του *P.× commixta* στον Περιβαλλοντικό Χώρο, τα υβρίδια πάντοτε παρουσιάζουν στατιστικά σημαντικά μεγαλύτερο εύρος θώκου από τα γονικά τους taxa. Επιπλέον, αξίζει να αναφερθεί για τα γονικά taxa του γένους *Phlomis* ότι ενώ στο Γεωγραφικό Χώρο τα εύρη τους κατατάσσονται κατ' αντιστοιχία με το εύρος της παγκόσμιας τους εξάπλωσης (το *P. fruticosa* έχει το μεγαλύτερο εύρος εξάπλωσης ακολουθούμενο από το *P. cretica*, ενώ το *P. lanata* είναι τελευταίο), στον Περιβαλλοντικό Χώρο αυτή η σχέση αντιστρέφεται.

Εξετάζοντας τους αντίστοιχους ελέγχους του εύρους θώκου για τις γενοτυπικές κλάσεις του υβριδικού συστήματος *Origanum* (Διάγραμμα 3.12), παρατηρείται μια αντιστοιχία των αποτελεσμάτων. Η ενδιάμεση κλάση (INT) έχει το υψηλότερο εύρος τόσο στον Περιβαλλοντικό όσο και στο Γεωγραφικό Χώρο. Μια επιπλέον παρατήρηση που μπορεί να γίνει για την περίπτωση των γενοτυπικών κλάσεων είναι ότι, στον Περιβαλλοντικό Χώρο, οι δύο κλάσεις που ενδέχεται να αντιστοιχούν σε επαναδιασταυρώσεις (HIRBC και ONIBC) παρουσιάζουν μεγαλύτερο

## Αποτελέσματα

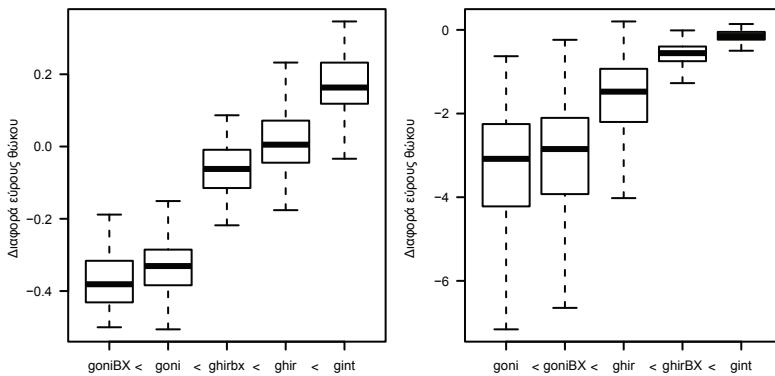


**Διάγραμμα 3.10** Θηκογράμματα των διαφορών ανάμεσα στο παραπτρούμενο εύρος θάλκου και εκείνο που υπολογίστηκε μέσω των εξομοιώσεων στο Γεωγραφικό Χώρο, για όλα τα ταχα του υβριδικού συστήματος *Phlomis* (αριστερά) και εκείνου του *Origanum* (δεξιά). Αρνητικές τιμές διαφοράς ερμηνεύονται ως μικρότερο παραπτρούμενο εύρος από το αναμενόμενο δεδομένου του περιβαλλοντικού υποβάθρου, ενώ θετικές τιμές ερμηνεύονται ως μεγαλύτερο. Οι συντομογραφίες έχουν ως εξής: pcre - *P. cretica*, pfru - *P. fruticosa*, plan - *P. lanata*, pcom - *P. × commixta*, pcyt - *P. × cytherea*, psie - *P. × sieberi*, ohir - *O. vulgare* subsp. *hirtum*, ooni - *O. onites*, oint - *O. × intercedens*. Τα σύμβολα μεταξύ των συντομογραφιών υποδεικνύουν τα αποτελέσματα των ελέγχων Wilcoxon ανάμεσα στα αντίστοιχα ζεύγη, με το σύμβολο του μικρότερου (<) να υποδεικνύει ότι η οντότητα στα αριστερά είναι στατιστικά οημαντικά μικρότερη από εκείνη στα δεξιά του συμβόλου, ενώ το σύμβολο της ισότητας υποδεικνύει μη στατιστική διαφορά.



**Διάγραμμα 3.11** Θηκογράμματα των διαφορών ανάμεσα στο παραπτρούμενο εύρος θάλκου και εκείνο που υπολογίστηκε μέσω των εξομοιώσεων στον Περιβαλλοντικό Χώρο, για όλα τα ταχα του υβριδικού συστήματος *Phlomis* (αριστερά) και εκείνου του *Origanum* (δεξιά). Αρνητικές τιμές διαφοράς ερμηνεύονται ως μικρότερο παραπτρούμενο εύρος από το αναμενόμενο δεδομένου του περιβαλλοντικού υποβάθρου, ενώ θετικές τιμές ερμηνεύονται ως μεγαλύτερο. Οι συντομογραφίες και τα σύμβολα ταυτίζονται με εκείνα του διαγράμματος 3.8.

## Αποτελέσματα



**Διάγραμμα 3.12** Θηκογράμματα των διαφορών ανάμεσα στο παραπτηρούμενο εύρος θώκου και εκείνο που υπολογίστηκε μέσω των εξομοιώσεων στο Γεωγραφικό (αριστερά) και τον Περιβαλλοντικό (δεξιά) Χώρο, για όλες τις γενοτυπικές κλάσεις του υβριδικού συστήματος *Origanum*. Αρνητικές τιμές διαφοράς ερμηνεύονται ως μικρότερο παραπτηρούμενο εύρος από το αναμενόμενο δεδομένον του περιβαλλοντικού υποβάθρου, ενώ θετικές τιμές ερμηνεύονται ως μεγαλύτερο. Τα σύμβολα μεταξύ των ονομάτων των κλάσεων υποδεικνύουν τα αποτελέσματα των ελέγχων Wilcoxon ανάμεσα στα αντίστοιχα ζεύγη, με το σύμβολο του μικρότερου (<) να υποδεικνύει ότι η οντότητα στα αριστερά είναι στατιστικά σημαντικά μικρότερη από εκείνη στα δεξιά του συμβόλου, ενώ το σύμβολο της ισότητας υποδεικνύει μη στατιστική διαφορά.

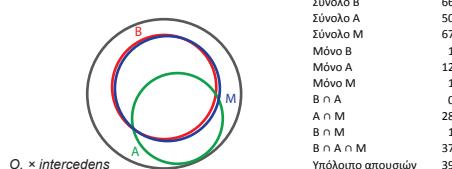
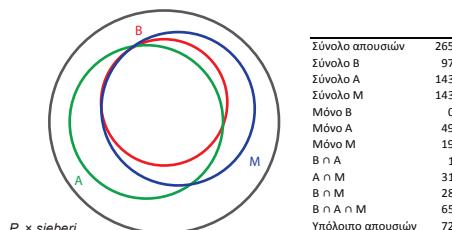
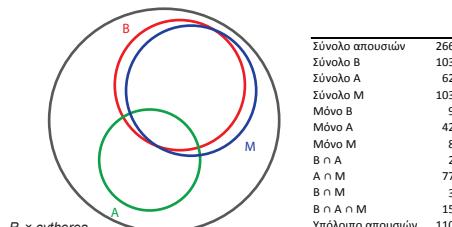
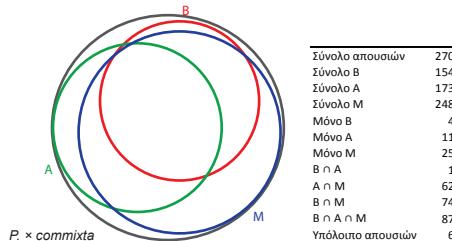
εύρος από τις αντίστοιχες καθαρές μορφές (HIR και ONI, αντίστοιχα), πρότυπο όμως που αντιστρέφεται στο Γεωγραφικό Χώρο.

### 3.3 Ανάλυση Απονοιάων στο Πλαίσιο BAM

Η κατανομή των απονοιών στις διάφορες μορφές περιορισμού σύμφωνα με το πλαίσιο BAM παρουσιάζεται με τη μορφή διαγραμμάτων Venne στο Διάγραμμα 3.13, ενώ στο Διάγραμμα 3.14 απεικονίζεται η χωρική κατανομή τους στην περιοχή μελέτης.

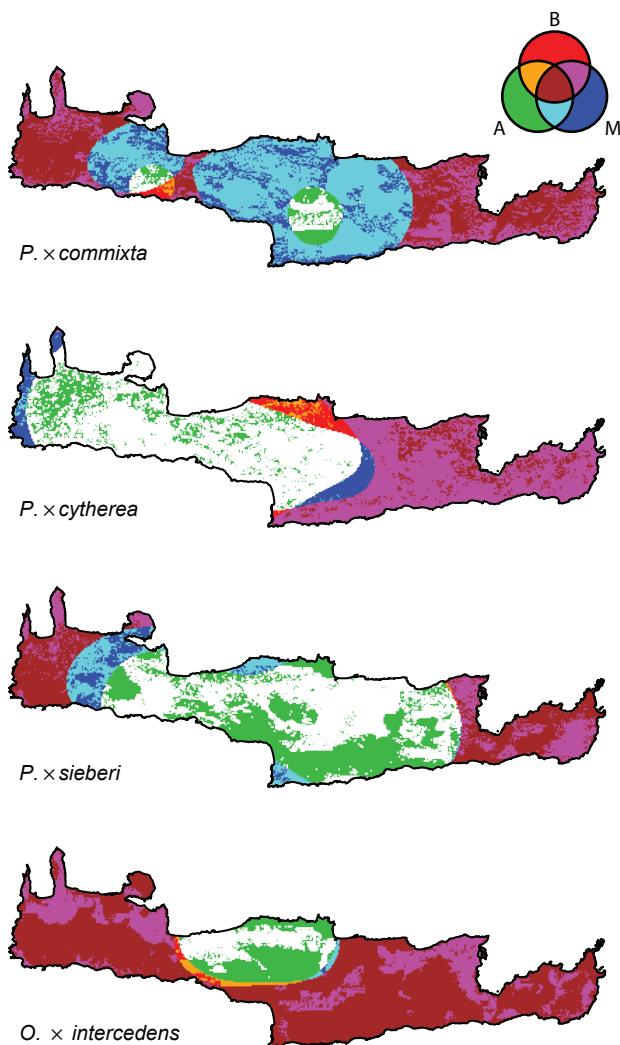
Τα τέσσερα υβριδικά ταχα παρουσιάζουν έντονες διαφορές, τόσο στην αριθμητική όσο και στη χωρική κατανομή των απονοιών στις τρεις κατηγορίες περιορισμού. Αρχικά, το ποσοστό των συνολικών δεδομένων απονοίας που μπορούν να ερμηνευτούν στο πλαίσιο BAM ποικίλει από taxon σε taxon (από 58.6% για το *P. × cytherea* μέχρι 97.8% για το *P. × commixta*, και 67.2% για το *O. × intercedens*), αν και γενικά είναι αρκετά υψηλό. Επιπλέον, η αλληλεπικάλυψη των κατηγοριών παρουσιάζει αρκετά

## Αποτελέσματα



**Διάγραμμα 3.13** Αποτελέσματα της ανάλυσης απουσιών στο πλαίσιο BAM. Οι πίνακες (δεξιά στηλή) περιέχουν το πλήθος των σημείων απουσιάς του κάθε οιβρίδιου οι οποίες εμπίπτουν στην κάθε κατηγορία περιορισμού (Βιοτικό, Αβιοτικό και Μετακινητικό) όπως αντοί ορίστηκαν στη μεθοδολογία. Η κατηγορία “υπόλοιπο απουσιών” αντιστοιχεί σε δεδομένα απουσιάς που δεν εμπίπτουν σε καμία από τις τρεις κατηγορίες. Τα διαγράμματα Venn αποτελούν γραφική απεικόνιση των αποτελεσμάτων αυτών, με τρόπο ώστε τα εμβάθυντα κύκλων και των περιοχών αλληλεπικάλυψης να αντικατοπρίζουν κατά προσέγγιση τα πλήθη απουσιών που αντιστοιχούν σε κάθε κατηγορία.

## Αποτελέσματα



**Διάγραμμα 3.14** Χάρτες γεωγραφικής απεικόνησης της κατανομής των τριών στρωμάτων αποκλεισμού (Βιοτικό, Αβιοτικόν, Μετακινησιακόν) για το κάθε υβρίδιο, με βάση τη μεθοδολογία που ακολουθήθηκε. Σε κάθε κελί έχει αποδοθεί ένα χρώμα με βάση την ή τις κατηγορίες περιορισμού που ανήκει. Τα κελιά με λευκό χρώμα δεν αντιστοιχούν σε κάποια από τις κατηγορίες περιορισμού.

## Αποτελέσματα

υψηλή διακύμανση μεταξύ των υβριδίων, αφού το ποσοστό των απουσιών που κατατάσσονται σε μία μόνο κατηγορία περιορισμού κυμαίνεται από 11.7% στο *O. × intercedens* έως 25.7% *P. × sieberi*.

Πέρα από τις γενικές διαφορές που παρατηρούνται, το κάθε υβρίδιο φαίνεται να εμφανίζει μια συγκεκριμένη υπογραφή στο πρότυπο κατανομής των απουσιών του. Στο *P. × cytherea*, ο Βιοτικός και ο Μετακινησιακός περιορισμός συγκλίνουν έντονα, ενώ ο Αβιοτικός περιορισμός αποκλίνει αισθητά. Επιπλέον, το συγκεκριμένο υβρίδιο είχε το υψηλότερο ποσοστό απουσιών που δεν εμπίπτουν σε κάποια από τις τρεις κατηγορίες περιορισμού όπως αυτές ορίστηκαν στο πλαίσιο της συγκεκριμένης εργασίας. Στον αντίποδα του *P. × cytherea* βρίσκεται το *P. × commixta*, η απουσίες του οποίου είχαν εξαιρετικά υψηλή ερμηνευσιμότητα, με τις τρεις κατηγορίες περιορισμού να παρουσιάζουν υψηλή αλληλεπικάλυψη σε όλους τους συνδυασμούς ζευγών (A-B, B-A, A-M). Στην περίπτωση του *P. × sieberi* ο Βιοτικός περιορισμός αποτελεί ουσιαστικά υποσύνολο του Μετακινησιακού περιορισμού, ενώ και οι δύο αυτές κατηγορίες περιορισμού έχουν έντονη αλληλεπικάλυψη με τον Αβιοτικό, και παραρητείται ένα ενδιάμεσο ποσοστό απουσιών που δεν εμπίπτει σε κάποια από τις κατηγορίες που ορίστηκαν. Τέλος, στο *O. × intercedens* ο Βιοτικός και ο Μετακινησιακός περιορισμός σχεδόν ταυτίζονται, παρουσιάζοντας παράλληλα και υψηλή αλληλεπικάλυψη με τον Αβιοτικό, και το ποσοστό απουσιών που δεν εμπίπτει σε κάποια από τις κατηγορίες που ορίστηκαν είναι επίσης ενδιάμεσο.

Ωστόσο, παρά τις διαφορές που παρατηρούνται μεταξύ των υβριδίων, υπάρχουν κάποιες γενικές τάσεις στα αποτελέσματα. Γενικά, ο αβιοτικός περιορισμός φαίνεται να ερμηνεύει το μικρότερο ποσοστό των απουσιών, ενώ αντίθετα η μετακίνηση ερμηνεύει το μεγαλύτερο ποσοστό. Αυτή η παρατήρηση έρχεται σε συμφωνία με τις προβλέψεις των αβιοτικών μιοντέλων, με βάση τις οποίες τα περισσότερα ταχα έχουν μια πολύ ευρύτερη δυνητική διανομή από την παρατηρούμενη.

Επιπλέον, ο βιοτικός περιορισμός και ο περιορισμός μετακίνησης παρουσιάζουν έντονη αλληλοεπικάλυψη, ενώ στην περίπτωση του υβριδίου *P. × sieberi* ο βιοτικός αποτελεί σχεδόν εξολοκλήρου υποσύνολο του περιορισμού μετακίνησης. Αυτό ενισχύει την άποψη ότι οι δύο μορφές περιορισμού που αφορούν την πρόσβαση των υβριδίων στο περιβάλλον δρουν συνεργατικά. Από την άλλη πλευρά, ο αβιοτικός περιορισμός

παρουσιάζει διάφορους βαθμούς επικάλυψης με τις άλλες δύο μορφές περιορισμού, από περιπτώσεις που είναι έντονος ο διαχωρισμός του (π.χ. *P. × cytherea*) μέχρι περιπτώσεις που και οι τρεις μορφές περιορισμού παρουσιάζουν ισχυρή επικάλυψη (π.χ. *P. ×commixta*). Τέλος, πρέπει να αναφερθεί ότι ακόμα και στις περιπτώσεις τον υβριδίων που το ένα εκ των δύο γονικών ταχα είναι κοινό, ο βιοτικός περιορισμός που προκύπτει μπορεί να είναι τελείως διαφορετικός, καθώς είναι η συνδυασμένη παρουσία και των δύο γονικών ταχα που παράγει το βιοτικό περιορισμό.

Γενικά, όπως φαίνεται και από τους χάρτες χωρικής κατανομής των διαφόρων μορφών περιορισμού, στο συγκεκριμένο σύστημα οι βιοτικοί και μετακινησιακοί περιορισμοί θέτουν τα αδρά όρια εντός των οποίων δρα ο αβιοτικός περιορισμός. Για παράδειγμα, στην περίπτωση του *P. × commixta*, η διαθέσιμη περιοχή είναι τόσο περιορισμένη που η δράση του αβιοτικού περιβάλλοντος λαμβάνει χώρα εντός ενός πολύ περιορισμένου υποστρώματος, οδηγώντας στην αμβλεία κατανομή πιθανοτήτων που παρατηρήθηκε από τα αποτελέσματα του αβιοτικού μοντέλου (Διάγραμμα 3.1). Αντίθετα, η περιβαλλοντική διαθεσιμότητα του *P. × sieberi*, όπως αυτή προκύπτει πριν τη δράση των αβιοτικών περιορισμών, είναι σαφώς υψηλότερη, οδηγώντας σε πιο ξεκάθαρα χωρικά κατανεμημένη πυκνότητα πιθανότητας παρουσίας (Διάγραμμα 3.1). Τέλος, το *O. × intercedens*, το οποίο έχει στενότερο περιβάλλοντικό υπόβαθρο αλλά ισχυρή ταύτιση ανάμεσα στο βιοτικό και τον περιορισμό μετακίνησης και χαρακτηρίζεται από υψηλή ομοιότητα με τα γονικά ταχα, παρουσιάζει μια ακόμα πιο ξεκάθαρα κατανεμημένη πιθανότητα παρουσίας με βάση το αβιοτικό μοντέλο (Διάγραμμα 3.2).

## 4. Συζήτηση

### 4.1 Χωρικά Πρότυπα Υβριδισμού

#### 4.1.1 Η Υβριδική Ζώνη του Γένους *Origanum*

Μέχρι πρόσφατα, ο υβριδισμός ανάμεσα στα *O. vulgare* subsp. *hirtum* και *O. onites* θεωρείτο ένα σπάνιο φαινόμενο, ενώ η διανομή του *O. × intercedens* θεωρείτο σποραδική, με τέσσερις μόνο πληθυσμούς σε θέσεις όπου υπάρχει αλληλεπικάλυψη των διανομών των γονικών ειδών (Karousou & Kokkini 2003). Τόσο από τις δειγματοληψίες της παρούσας εργασίας όσο και μέσω των μοντέλων διανομής, η γνωστή κατανομή του υβριδίου επεκτάθηκε σημαντικά, και πλέον περιλαμβάνει 15 πληθυσμούς οι οποίοι σχηματίζουν μια σαφή υβριδική ζώνη στο βόρειο κεντρικό τμήμα της Κρήτης. Η ζώνη αυτή συμπίπτει με την περιοχή αλληλεπικάλυψης των διανομών των δύο γονικών ειδών, *O. vulgare* subsp. *hirtum* και *O. onites*. Αντό δύμας που έχει ακόμα περισσότερο ενδιαφέρον, είναι ότι αυτή η αλληλεπικάλυψη των δυνητικών διανομών των γονικών ειδών, όπως υπολογίστηκαν από τα μοντέλα διανομής, δεν περιορίζεται στη ζώνη υβριδισμού, αλλά είναι εξαιρετικά εκτεταμένη. Αυτή η παρατήρηση επεκτείνεται και στη δυνητική διανομή του *O. × intercedens*, που χαρακτηρίζεται από έντονη αλληλεπικάλυψη με τα γονικά του ειδη.

Η χρήση μοντέλων για την ανάδειξη των χωρικών προτύπων δυνητικής διανομής των γενοτυπικών κλάσεων του γένους, η οποία εφαρμόζεται, πιθανότατα, για πρώτη φορά στην παρούσα εργασία, ανέδειξε μια ακόμα εντονότερη εικόνα. Οι διαφορετικές γενοτυπικές κλάσεις χαρακτηρίζονται από μια ομαλή μετάβαση από τα χωρικά πρότυπα του ενός γονικού είδους σε αυτά του άλλου, πρότυπα τα οποία συμπίπτουν με τη γενετική συμμετοχή της κάθε μορφής στις γενετικές υπογραφές των δύο γονικών μορφών. Όμως, οι οπιτικές αυτές διαφορές, βάσει των ελέγχων ομοιότητας, δεν αντικατοπτρίζουν κάποια στατιστικά σημαντική διαφορά στο Γεωγραφικό ή τον Περιβαλλοντικό Χώρο, αν ληφθούν υπόψη και οι διαφορές των αντίστοιχων περιβαλλοντικών υποβάθρων.

Ο εντοπισμός υβριδισμού σε ζώνες στις περιοχές επαφής των *taxa* που υβριδίζονται αποτελεί ένα από τα πλέον συχνά παρατηρούμενα πρότυπα (Barton & Hewitt 1985), γεγονός που εν μέρει δικαιολογεί και το πλήθος των εργασιών που αφορούν ζώνες υβριδισμού. Οι παράγοντες όμως που επηρεάζουν τη θέση και τη δομή της ζώνης υβριδισμού εξακολουθούν να

## Συζήτηση

αποτελούν τον πυρήνα πολλών ερωτημάτων, τα οποία μπορεί να απαντηθούν μέσα από αρκετά διαφορετικά μεταξύ τους θεωρητικά μοντέλα. Συγκεκριμένα, το κυρίαρχο ερώτημα που απασχολεί τις εργασίες επί των υβριδικών ζωνών αφορά το σχετικό ρόλο του περιβάλλοντος (Arnold 1997), με τις δύο ακραίες θέσεις να υποστηρίζουν την περιβαλλοντική ανεξαρτησία (πρβλ. ζώνες τάσεις, Barton & Hewitt 1985) και την περιβαλλοντική εξάρτηση (πρβλ. φραγμένη υπεροχή υβριδίου, Moore 1977) αντίστοιχα. Από τα αποτελέσματα που αφορούν στα μελετηθέντα υβριδικά συστήματα σκιαγραφείται μια εικόνα του υβριδικού συστήματος που δείχνει ότι οι συσχετισμοί είναι σαφώς πολυπλοκότεροι.

Σύμφωνα με το Swenson (2006, 2008), αν ένα υβριδικό σύστημα εμπίπτει στην κατηγορία των ζωνών τάσης, είναι αναμενόμενο οι προβλέψεις των μοντέλων να αποκλίνουν από τα παρατηρούμενα πρότυπα των γονικών ειδών και των υβριδίων, καθώς αυτά δέπονται από περιβαλλοντική ανεξαρτησία. Αντίθετα, αν έχουμε φραγμένη υπεροχή υβριδίων, τότε η δυνητική διανομή τουλάχιστον ενός εκ των γονικών ειδών προβλέπεται να επεκτείνεται εντός της υβριδικής ζώνης, ενώ οι δυνητικές διανομές των υβριδίων δεν θα πρέπει να εκτείνονται εκτός της ζώνης. Τέλος, μια μωσαϊκή ζώνη θα πρέπει να αναδειχθεί μέσω της κοινής απεικόνισης των χωρικών προτύπων δυνητικής διανομής των ειδών και υβριδίων που συμμετέχουν στη ζώνη.

Στην περίπτωση των μελετηθέντων τάχα του υβριδικού συστήματος *Origanum*, παρά την επέκταση των διανομών των γονικών ειδών εντός της υβριδικής ζώνης, δεν μπορεί να υποστηρίχει η φραγμένη υπεροχή υβριδίων για δύο λόγους. Αφενός, οι πραγματικές διανομές των ειδών περιλαμβάνουν τη ζώνη υβριδισμού, και μάλιστα στην πλειοψηφία των θέσεων δειγματοληψίας τα υβρίδια συνυπήρχαν με τουλάχιστον ένα γονικό είδος, συνεπώς ο ανταγωνιστικός αποκλεισμός των γονικών ειδών από τα υβρίδια, όπως προβλέπεται από το μοντέλο της φραγμένης υπεροχής δεν φαίνεται πιθανός. Αφετέρου, η δυνητική διανομή του *O. × intercedens* δεν περιορίζεται στη ζώνη υβριδισμού, αλλά αντίθετα καλύπτει και μεγάλες περιοχές από τα κέντρα διανομής των γονικών ειδών.

Η επέκταση των δυνητικών διανομών των τάχα του υβριδικού συστήματος *Origanum* έχει από τις παρατηρούμενες διανομές τους θα μπορούσε εν μέρει να δικαιολογηθεί από μια ζώνη τάσης. Επιπλέον, το μοντέλο του *O. × intercedens* που περιείχε την γονική παρουσία ως προβλεπτική μεταβλητή

την ανέδειξε ως τη συντριπτικά σημαντικότερη προβλεπτική μεταβλητή, το οποίο αποτελεί ισχυρή ένδειξη εξάρτησης των χωρικών προτύπων των υβριδικών μορφών από τις θέσεις παρούσιας των γονικών ειδών, κάτι που συνάδει με την εξάρτηση των ζώνων τάσης από τη διασπορά εντός της ζώνης. Ακόμα, αξιζει να αναφερθεί πως τα αποτελέσματα γενετικών αναλύσεων του υβριδικού συστήματος *Origanum* (Κουτρούμπα 2014) έδειξαν χαμηλή γενετική ποικιλότητα μεταξύ των πληθυσμών, ουσιαστικά το μεγαλύτερο ποσοστό της συνολικής μεταβλητότητας της γενετικής ποικιλότητας (85.07%), όπως προέκυψε από την Ανάλυση Μοριακής Ποικιλότητας (AMOVA, Analysis of Molecular Variance) οφείλεται σε διαφορές εντός των πληθυσμών, το οποίο επίσης υποστηρίζει την ύπαρξη ζώνης τάσης, καθώς θεωρείται ένδειξη ότι υπάρχει γενετική ροή μεταξύ πληθυσμών και συνεπώς εντός της ζώνης. Τέλος, η στατιστικά σημαντική ανισορροπία σύνδεσης (linkage disequilibrium), βασισμένη στο δείκτη  $I_A$  (Index of Association), που επιβεβαιώθηκε για όλους τους πληθυσμούς εντός της ζώνης, επιδεικνύει πως οι τυχαίες διασταυρώσεις δεν αποτελούν ακόμα τον κανόνα του υβριδικού συστήματος, και συνεπώς ο υβριδισμός μπορεί να είναι οχετικά πρόσφατος (Rubidge & Taylor, 2004).

Ωστόσο, η ζώνη τάσης προϋποθέτει την ενδογενώς χαμηλή βιωσιμότητα των υβριδίων. Αν και στην παρούσα εργασία δεν έλαβε χώρα συγκριτική ανάλυση της βιωσιμότητας των υβριδικών μορφών, προηγούμενη εργασία έδειξε πως η βιωσιμότητα των σπερμάτων του *O. × intercedens* δεν είναι σημαντικά χαμηλότερη από εκείνη των γονικών του ειδών (Κουτρούμπα 2014), γεγονός που δεν επιτρέπει μια άμεση απόδοση των παραπτηρούμενων προτύπων στη χαμηλή βιωσιμότητα των υβριδίων. Επιπλέον, στην εν λόγω εργασία αναδείχθηκε ένα μεγάλο εύρος γενοτύπων που περιλαμβάνει ενδιάμεσα υβρίδια πιθανότατα F1 γενεάς, άτομα από επαναδιαστάρωση και υβρίδια κατοπινών γενεών με σημαντικά ποσοστά συμμετοχής, γεγονός που επίσης δεν δικαιολογεί κάποιο ενδογενή μεταζυγωτικό φραγμό στη βιωσιμότητα των υβριδίων. Σ' αυτό συνηγορεί και το ότι η κάθε γενοτύπική κλάση εμφανίζει βιώσιμα σπέρματα.

Η παρούσα ζώνη λοιπόν παρουσιάζει μια ενδιαφέρουσα ιδιαιτερότητα. Ενώ τα χωρικά πρότυπα των επιφέρους ταχα που συμμετέχουν σε αυτή επηρεάζονται από το τις περιβαλλοντικές συνθήκες, η υβριδική ζώνη καθεαυτή δείχνει να μην επηρεάζεται άμεσα από τις περιβαλλοντικές παραμέτρους που εξετάστηκαν, αλλά αντίθετα εξαρτάται από τα πρότυπα αλληλεπικάλυψης των γονικών *O. vulgare subsp. hirtum* και *O. onites*. Αυτό

## Συζήτηση

το εύρημα δικαιολογείται αν ληφθεί υπόψη η έλλειψη διαφοροποίησης θώκου τόσο ανάμεσα στο υβρίδιο και τις γονικές μορφές, όσο και ανάμεσα στις διαφορετικές γενοτυπικές κλάσεις που εξετάστηκαν. Μπορούμε λοιπόν να διατυπώσουμε την υπόθεση ότι ελλείψει ικανής διαφοροποίησης θώκου, η εξάρτηση από το περιβάλλον μπορεί να μην έχει τον καθοριστικό ρόλο στη διαμόρφωση της υβριδικής ζώνης, ακόμα και αν επηρεάζει τα χωρικά πρότυπα των συμμετεχόντων taxa.

Ωστόσο, στην περίπτωσή μας η θέση της υβριδικής ζώνης θα μπορούσε εν μέρει να αποδοθεί και στην ανθρώπινη κινητικότητα, δεδομένου ότι η ρίγανη αποτελεί βασικό προσθετικό στη διατροφή των κατοίκων του νησιού. Η θέση αποτελεί σημείο συνάντησης των βασικών μετακινήσεων ανάμεσα στα δυτικά και ανατολικά πληθυσμιακά κέντρα του νησιού, μέσω του κύριου βόρειου οδικού άξονα. Αυτός ο βόρειος άξονας, η κύρια οδός που βρίσκεται στο βόρειο τμήμα του νησιού και διανέιι όλο το μήκος του, συνδέοντας τα μέρη του, δεν έχει νότιο ομόλογο, καθώς η εξυπρέτηση των εκεί κατοίκων γίνεται κυρίως με κάθετους δρόμους. Επίσης, κατά τους Ρωμαϊκούς Χρόνους, η θέση της υβριδικής ζώνης φαίνεται ότι αντιστοιχούσε σε ένα κόμβο και του τότε αντίστοιχου δικτύου μετακινήσεων και κινητικότητας, όπως επιβεβαιώνεται από την *Tabula Peutingeriana*, ένα αντιρροσωπευτικό χαρτογραφικό εύρημα της Ρωμαϊκής Εποχής που χρονολογείται στον 4ο αιώνα μ.Χ. (335-366) (Pazarli και συν. 2007). Αυτή η ερμηνεία βρίσκεται σε συμφωνία και με τη γενική θέση του Ieswaart (1980), ο οποίος υποστήριξε πως στο γένος *Origanum* δεν φαίνονται να υπάρχουν ιδιαίτεροι αναπαραγωγικοί φραγμοί, και συνεπώς όταν δύο είδη φύονται στην ίδια περιοχή αναμένεται η παρουσία υβριδίων. Αυτή η ερμηνεία είναι σε συμφωνία με τη υψηλή γενετική ροή μεταξύ των πληθυσμών που αναφέρθηκε παραπάνω.

Τέλος, ένας ακόμα παράγοντας που μπορεί να επηρεάζει την υβριδική ζώνη, αν και δεν υπάρχουν ακόμα πειραματικά δεδομένα για αυτό, είναι και η παραδοσιακή μέθοδος συλλογής ρίγανης κατά τους καλοκαιρινούς μήνες. Συγκεκριμένα, η παρουσία υβριδίων κατοπινών γενεών δεν προβλέπεται από τα μοντέλα ζώνης τάσης, σύμφωνα με τα οποία η ζώνη τάσης αποτελείται κυρίως από υβρίδια πρώτης γενεάς (Jiggins & Mallet 2000, Gay και συν. 2008). Όπως αναφέρθηκε παραπάνω, τα αποτελέσματα της Κουτρούμπα (2014) δεν επαληθεύουν ένα τέτοιο πρότυπο, καθώς υπάρχει υψηλή αναλογία ατόμων που προκύπτουν από επαναδιασταύρωση υβριδίων και τα καθαρά ενδιάμεσα υβρίδια (από τα

οποία κάποια τουλάχιστον είναι υβρίδια F1 γενεάς) ελαφρά ξεπερνούν το 50% όλων των ατόμων *O. x intercendens*. Συνεπώς, η εγκατάστασή τους και η γενοτυπική σύσταση των ατόμων *O. x intercendens* στη ζώνη υβριδισμού πιθανότατα ενισχύεται και από άλλους παράγοντες εντός των οποίων δεν μπορεί να αποκλειστεί ότι συμπεριλαμβάνεται και η ανθρώπινη δραστηριότητα. Συγκεκριμένα, η παραδοσιακή συλλογή που ακολουθείται από τους ντόπιους, οι οποίοι κατά τη διάρκεια της ανθοφορίας συλλέγουν μόνο ένα μέρος των όρθιων βλαστών και κατά τη διάρκεια της καρποφορίας φροντίζουν ώστε να γίνει η διασπορά των σπερμάτων του φυτού τοπικά πριν από τη συλλογή, συμβάλει στη συντήρηση των τοπικών πληθυσμών. Η στρατηγική αυτή συμπεριλαμβάνεται και στις οδηγίες του Παγκόσμιου Οργανισμού Υγείας (World Health Organization, WHO) περί ορθών γεωργικών πρακτικών και πρακτικών συλλογής φαρμακευτικών φυτών (Good Agricultural and Collection Practices, GACP, WHO 2003). Κατά συνέπεια, παρόλο που το μοντέλο ζώνης τάσης προβλέπει περιβαλλοντική ανεξαρτησία του υβριδίου, στην περίπτωση του υβριδικού συστήματος *Origanum* η έμμεση επιρροή του περιβάλλοντος δεν μπορεί να αποκλειστεί, αλλά αντίθετα συμβάλει στη δημιουργία ενός αρκετά πολύπλοκου υβριδικού συστήματος το οποίο ξεπερνά τις θεωρητικές προβλέψεις που υπάρχουν έως τώρα.

#### 4.1.2 Η Απονοία Υβριδικής Ζώνης των Γενούς *Phlomis*

Αυτό που αποτελεί ένα ενδιαφέρον εύρημα στην περίπτωση των υβριδίων του γένους *Phlomis* είναι ότι παρόλο που η κατανομή τους έχει επεκταθεί σημαντικά με προσθήκη νέων θέσεων από τις δειγματοληψίες της παρούσας εργασίας σε σχέση με προηγούμενες καταγραφές (Turland και συν. 1993, Καρούσου 1995), για κανένα από τα υβριδικά *taxa* δεν προέκυψε σχηματισμός σαφούς υβριδικής ζώνης. Αντιθέτως, τα τρία υβρίδια παρουσιάζουν διάσπαρτους πληθυσμούς διαφορετικών πυκνοτήτων, οι οποίοι συμπίπτουν ή γειτνιάζουν με θέσεις αλληλεπικάλυψης των αντίστοιχων γονικών ειδών.

Το υβριδικό σύστημα *Phlomis* εντάσσεται σε μια σειρά υβριδικών συστημάτων με τρία ή πλέον των τριών είδη, τα περισσότερα εκ των οποίων υβριδίζονται ανά ζεύγη. Παρότι υβριδικά συστήματα στα οποία εμπλέκονται περισσότερα των δύο ειδών είναι σχετικά πιο σπάνια (Kaplan & Fehrer 2007), τέτοια συστήματα έχουν αποτελέσει το αντικείμενο αρκετών μελετών στο παρελθόν (dePamphilis & Wyatt 1990, Arnold, 1993,

Dodd & Afzal-Rafii 2004, Kaplan & Fehrer 2007, Hersch-Green & Cronn 2009, Penalosa-Ramirez και συν. 2010, Oberprieler και συν. 2014). Ωστόσο, έως τώρα δεν κατέστη δυνατό να εξαχθούν γενικά συμπεράσματα από αυτές τις μελέτες, κυρίως διότι το κάθε σύστημα έχει διαφορετικές ιδιαιτερότητες και δεν ακολουθήθηκε σ' αυτές τις μελέτες κάποια κοινή μεθοδολογία, ούτως ώστε να καθιστά τα αποτελέσματα συγκρίσιμα σε θέματα διανομής των υβριδίων. Αυτό που θα μπορούσε όμως κανείς να διαγνώσει από μια προσεκτική ανάγνωση των αποτελεσμάτων είναι ότι σε κάποιες από τις παραπάνω περιπτώσεις που επιχειρήθηκε να αποδοθεί η διανομή του υβριδίου σε ζώνη υβριδισμού, τα αποτελέσματα δεν ήταν ξεκάθαρα. Παρ' όλο που η γενικότερη τάση των αποτελεσμάτων οδηγούσε σε κάποιον χαρακτηρισμό, όπως για παράδειγμα μωσαϊκή ζώνη, διατηρήθηκε από τους συγγραφείς η επιφύλαξη ότι πιθανότατα να πρόκειται για πιο σύνθετη υβριδική ζώνη ή το σύστημα να αφορά μια πολυπλοκότερη κατάσταση (Dodd & Afzal-Rafii 2004, Penalosa-Ramirez και συν. 2010). Σε καμία περίπτωση όμως από αυτές δεν επιχειρήθηκε ούτε τεκμηριώθηκε η αμφισθήτηση της επάρκειας των διαθέσιμων μοντέλων ή θεωριών υβριδικής ζώνης και σε καμία περίπτωση δεν χρησιμοποιήθηκε συνδυαστικά η μεθοδολογία που ακολουθήθηκε στην παρούσα μελέτη.

Παρόμοια με του υβριδικού συστήματος *Phlomis* τοπικά περιορισμένη (localized) διανομή των υβριδίων εντός μιας περιοχής αλληλεπικάλυψης πρωτοπεριγράφηκε από τον Woodruff (1973), ο οποίος συσχέτισε τέτοια χωρικά πρότυπα με έντονες μεταβολές του ενδιαιτήματος αλλά και την κατάρρευση μηχανισμών απομόνωσης που λειτουργούν πριν τη διασταύρωση (premating reproductive isolating mechanisms). Έκτοτε η ανεξάρτητη προσέγγιση αυτού του χωρικού προτύπου εγκαταλείφτηκε, κυρίως λόγω της ενσωμάτωσής του στην πιο γενική έννοια της ζώνης υβριδισμού. Στα πλαίσια των μετέπειτα θεωριών υβριδικών ζωνών, το μοντέλο που καλύτερα περιέγραφε την παρούσα υβριδίων με τη μορφή κηλίδων και την γεωγραφική σύγκλιση με τη χωρική ετερογένεια του περιβάλλοντος είναι εκείνο των μωσαϊκών ζωνών (Harrison 1986, Rand & Harrison 1989). Στην πραγματικότητα, λεπτομερής εξέταση των χαρακτηριστικών αυτής της μωσαϊκής "ζώνης" αποκαλύπτει μια εσωτερική δομή η οποία προσομοιάζει περισσότερο ένα πρότυπο διάσπαρτων κηλίδων παρά μια γεωγραφικά συνεχή υβριδική ζώνη.

Εδώ φαίνεται χαρακτηριστικά πώς η κλίμακα στην οποία λαμβάνει χώρα μια μελέτη ενδέχεται να παίζει καθοριστικό ρόλο στην αντίληψη των

## Συζήτηση

χωρικών προτύπων που ακολουθεί ο υβριδισμός, δεδομένου ότι και μία μωσαϊκή κηλίδα θα μπορούσε να χαρακτηριστεί υβριδική ζώνη ή και το αντίστροφο, αν η απόσταση μεταξύ κηλίδων ξεπεράσει κάποιο όριο να μην μπορεί να διαγνωστεί ο χαρακτηρισμός της ζώνης στο μωσαϊκό πρότυπο. Πράγματι, οι Rand & Harrison (1989) σχολιάζουν το ζήτημα της κλίμακας, τονίζοντας ότι σε διαφορετικά χωρικά επίπεδα παρατηρούνται διαφορετικές συμπεριφορές της "ζώνης". Συγκεκριμένα, παρατηρούν ότι σε μεγαλύτερη κλίμακα, η υβριδική ζώνη ανάμεσα σε δύο είδη ακρίδων που μελέτησαν προσομοιάζει περισσότερο σε μοντέλα κλινούς (*sensu* Endler 1973), ενώ σε μεσαία κλίμακα αναδεικνύεται η μωσαϊκότητα των χωρικών προτύπων και μια ασυμμετρία στη συχνότητα των υβριδικών επιαναδιασταυρώσεων, η οποία παρατηρείται και σε μικρο-κλίμακα.

Το θέμα της κλίμακας στην ερμηνεία των χωρικών προτύπων των ζωνών υβριδισμού απασχόλησε και σε μεταγενέστερες εργασίες. Οι Ross & Harrison (2002) συνηγορούν με τους Rand & Harrison (1989) στο ότι ζώνες που αναγνωρίζονται ως κλινή σε μεγάλη κλίμακα κρύβουν μωσαϊκά πρότυπα σε ενδιάμεσες κλίμακες, ενώ οι περιβαλλοντικοί παράγοντες που παίζουν καθοριστικό ρόλο στη διαμόρφωση των προτύπων μεταβάλλονται (σε μεγάλες κλίμακες το κλίμα είναι συνήθως καθοριστικό, ενώ παράγοντες όπως το έδαφος αποκτούν υψηλότερη ισχύ σε ενδιάμεσες κλίμακες). Ο Swenson (2008) επίσης αναφέρει το θέμα της κλίμακας στην αναγνώριση του τύπου μιας ζώνης υβριδισμού, προσθέτοντας ότι η διαθέσιμη ανάλυση των γεωγραφικών δεδομένων μπορεί να αποτελεί περιοριστικό παράγοντα στην αναγνώριση προτύπων που εμφανίζονται σε πιο λεπτομερείς κλίμακες.

Με βάση τα παραπάνω και με βάση τα αποτελέσματα θα μπορούσε να ειπωθεί ότι τα τρία ζεύγη του υβριδικού συστήματος *Phlomis* δημιουργούν χωρικά πρότυπα που στα γεωγραφικά όρια του νησιού, δεν ακολουθούν σαφή ζωνικά πρότυπα τα οποία να μπορούν να ανιχνευτούν. Η απουσία σχηματισμού σαφούς ζώνης υβριδισμού από τα δεομένα των δειγματοληψιών, δηλαδή τις παρατηρούμενες διανομές, ξεκάθαρα αποκλείει τα μοντέλα της φραγμένης υπεροχής υβριδίων και της ζώνης τάσης, δεδομένου ότι και στα δύο απαιτείται η ύπαρξη σαφούς ζώνης υβριδισμού, ενώ στο μοντέλο μωσαϊκών ζωνών υβριδισμού τα χωρικά πρότυπα του συστήματος *Phlomis* φαίνεται να εναρμονίζονται με την μωσαϊκότητα η οποία όμως στην κλίμακα των γεωγραφικών ορίων του νησιού δεν περιορίζεται εντός κάποιας ζώνης.

Το γεγονός αυτό, δηλαδή το ότι τα χωρικά πρότυπα του υβριδικού συστήματος *Phlomis* δεν εναρμονίζονται με κάποιο από τα υπάρχοντα μοντέλα για τον υβριδισμό, ως ένα βαθμό θα μπορούσε να αντιμετωπισθεί ως μία από τις ιδιαιτερότητες του υβριδισμού σε νησιωτικές περιοχές. Ο υβριδισμός σε νησιωτικές περιοχές έχει φανεί ότι χαρακτηρίζεται από ιδιαιτερότητες, οι οποίες περιλαμβάνουν μεταξύ άλλων τη γενετική απορρόφηση ειδών μέσω υβριδισμού (genetic assimilation, Rieseberg 1991) την κατάρρευση αναπαραγωγικών φραγμών (Pellegrino και συν. 2005), το ρόλο της ιστορικότητας (Dapporto και συν. 2009) αλλά και τη συχνότητα του φαινομένου (Rhymey & Simberloff 1996).

Ωστόσο, η απόκλιση των ταχα του υβριδικού συστήματος *Phlomis* από την κατηγορία των μωσαϊκών ζωνών υβριδισμού είναι μια πιο σύνθετη υπόθεση και δεν προκύπτει μόνο από τα παρατηρούμενα πρότυπα διανομής. Το κύριο στοιχείο που έχει προταθεί ότι οδηγεί στη δημιουργία μωσαϊκών υβριδικών προτύπων είναι η υπαρξη αντίστοιχης μωσαϊκότητας στο περιβάλλον, η οποία ανακλάται στα χωρικά πρότυπα των υβριδίων (Harrison 1986, Rand & Harrison 1989, Howard και συν. 1993, Ross & Harrison 2002, Swenson 2008). Κάτι τέτοιο δεν έχει προκύψει, αν δει κανείς τα αποτελέσματα που αφορούν στην προβλεπόμενη κατανομή των υβριδίων του υβριδικού συστήματος *Phlomis*. Συγκεκριμένα, τα χωρικά πρότυπα της προβλεπόμενης διανομής των υβριδίων δεν εμφανίζουν μωσαϊκότητα, καθώς δεν υπάρχει αντίστοιχη μωσαϊκότητα στο περιβάλλον. Επιπλέον, είναι σημαντικό να λαμβάνεται υπόψη ότι και το μοντέλο μωσαϊκών ζωνών υβριδισμού αποτελεί μοντέλο όπου τα υβρίδια θεωρείται ότι εμφανίζουν σαφή προσαρμοστική διαφοροποίηση από τα γονικά ταχα στις θέσεις τους και συνεπώς είναι μοντέλο όπου το περιβάλλον έχει κυριαρχο ρόλο διότι επιλέγει. Κάτι τέτοιο όμως δεν φαίνεται να είναι σε συμφωνία με τα αποτελέσματα για το υβριδικό σύστημα *Phlomis*, διότι αν και στο Γεωγραφικό Χώρο παρατηρήθηκε κάποια ασθενής διαφοροποίηση της θέσης του θώκου των υβριδίων *P. × cytherea* και *P. × sieberi* από τα γονικά τους ταχα, η ομοιότητα που παρατηρήθηκε στον Περιβαλλοντικό Χώρο και για τα τρία υβρίδια δεν επιτρέπει να υποθέσουμε ότι τα μωσαϊκά πρότυπα που παρατηρούνται για το εν λόγω υβριδικό σύστημα οφείλονται σε προσαρμοστική διαφοροποίηση σε διαφορετικά περιβάλλοντα σε σχέση με τα γονικά ταχα.

Συνεπώς τα αποτελέσματα από το υβριδικό σύστημα του *Phlomis* μας δείχνουν την πολυπλοκότητα ενός μη ζωνικού υβριδικού συστήματος και

## Συζήτηση

επίσης αυτό, όπως και το υβριδικό σύστημα του *Origanum* ξεπερνά τις θεωρητικές προβλέψεις που υπάρχουν έως τώρα.

### 4.2 Ανάλυση Απονοιών στο Πλαίσιο BAM

Όπως φάνηκε από την προηγούμενη ενότητα, οι συμβατικές θεωρίες υβριδικών ζωνών δεν επαρκούν για την περιγραφή των αναδειχθέντων προτύπων στα μελετηθέντα ταχα. Αφενός, το υβριδικό σύστημα *Origanum* τατιράζει μόνο εν μέρει στο μοντέλο των ζωνών τάσης και η άμεση επιρροή του περιβάλλοντος δεν φαίνεται να παίζει τον κυρίαρχο ρόλο στη διαμόρφωσή της, ενώ η έμμεση επιρροή του περιβάλλοντος δεν μπορεί να αποκλειστεί. Αφετέρου, στο υβριδικό σύστημα *Phlomis* ο υβριδισμός δεν εντοπίζεται σε ζώνες, ενώ τα μωσαϊκά πρότυπα που παρατηρούνται στο πλαίσιο των σημείων παρουσίας των εμπλεκόμενων δεν συνάδουν με τα προβλεπόμενα πρότυπα δυνητικής παρουσίας τους, ούτε μπορούν να δικαιολογηθούν μέσα από διαφορές στη θέση του περιβαλλοντικού θώκου. Αυτό το οποίο, με βάση τα αποτελέσματα της συγκεκριμένης μελέτης μπορεί να επιβεβαιώνεται ότι, σε διαφορετικό βαθμό το καθένα, δύο τα υβρίδια επιτρέπονται χωρικά από τις περιοχές αλληλεπικάλυψης των γονικών τους ειδών. Αυτή η συσχέτιση ανάμεσα στα υβρίδια και τα γονικά τους είδη μπορεί να εξεταστεί περαιτέρω, μελετώντας τις θέσεις απονοιών των υβριδίων εντός του πλαισίου BAM.

#### 4.2.1 Ανάλυση απονοιών των *O. × intercedens*

Το υβρίδιο *O. × intercedens*, του οποίου τα χωρικά πρότυπα μπορούν, περισσότερο από τα τρία υβρίδια του συστήματος *Phlomis*, να χαρακτηριστούν ως ζωνικά, παρουσιάσεις μιας έντονη σύγκλισης, σχεδόν ταύτιση, ανάμεσα στους Βιοτικούς και τους Μετακινησιακούς περιορισμούς. Η ζώνη υβριδισμού συμπίπτει γεωγραφικά με τη ζώνη όπου είναι ανεπηρέαστη από τους δύο αυτούς τύπους περιορισμού, δίνοντας τη σαφή εικόνα ότι η διανομή του *O. × intercedens* είναι πρωτίστως εξαρτώμενη από τη γειτνίαση των γονικών των taxα, και εντός των περιοχών που ικανοποιούν αυτή τη συνθήκη έχουμε επίδραση του αβιοτικού περιβάλλοντος. Ενώ αυτή η εικόνα φαίνεται να προσεγγίζει τις θέσεις του μοντέλου υβριδικής ζώνης τάσης, στην οποία η γονική γειτνίαση και διασταύρωση παίζουν καθοριστικό ρόλο στη διατήρηση της ζώνης και τα χωρικά πρότυπα των υβριδίων (Barton & Hewitt 1985), η διαφορά είναι ότι στην περίπτωσή μας δεν υπάρχει η προϋπόθεση της χαμηλότερης βιωσιμότητας των υβριδίων σε σχέση με τα γονικά ταχα. Επιπλέον, παρά το

ξεκάθαρο ρόλο που παίζει το περιβάλλον στη διαμόρφωση των χωρικών προτύπων των εμπλεκόμενων οντοτήτων (μορφολογικών ταχα αλλά και γενοτυπικών ομάδων), δεν υπάρχουν ενδείξεις διαφοροποίησης της θέσης του θώκου ή υποψίες υψηλότερης ή έστω διαφορετικής επιλεξιμότητας των υβριδίων από το περιβάλλον, όπως θα απαιτούσε μια ζώνη φραγμένης υπεροχής υβριδίων (Moore 1977) ή μια μωσαϊκή ζώνη (Harrison 1986). Αντίθετα, τα δυνητικά χωρικά πρότυπα του υβριδίου με βάση το αβιοτικό περιβάλλον δεν αποκλίνουν από εκείνα των γονικών ταχα (τα οποία επίσης συγκλίνουν σε μεγάλο βαθμό, παρά τις γεωγραφικές αποκλίσεις των διανομών τους).

Αυτό λοιπόν που τονίζεται μέσα από αυτή την προσέγγιση είναι ότι η εξάρτηση των χωρικών προτύπων των υβριδίων από τη γονική γειτνίαση είναι ενδογενής, σχετίζεται δηλαδή με τον τρόπο που λαμβάνει χώρα ο υβριδισμός ως διασταύρωση, και δεν εξαρτάται αναγκαστικά από διαφοροποιήσεις στο θώκο των υβριδίων και των γονικών ταχα. Λαμβάνοντας υπόψη την ομοιότητα στις θέσεις των θώκων του υβριδίου και των γονικών του ταχα, καθώς και τη σύγκλιση των Βιοτικών και Μετακινησιακών περιορισμών του, τα χωρικά πρότυπα διανομής του *O. × intercedens* μπορούν να μεταφραστούν ως μια άμεση συνάρτηση του θώκου που τον "κληροδοτείται" και της γεωγραφίας που τον "επιβάλλεται". Φυσικά, με την πάροδο του χρόνου, και δεδομένης της ικανοποιητικής βιωσιμότητας των σπερμάτων του, δεν μπορεί να αποκλειστεί η επέκτασή του σε νέες θέσεις που το αβιοτικό περιβάλλον είναι κατάλληλο, κάτι τέτοιο όμως απαιτεί διεργασίες που θα λειτουργήσουν δευτερογενώς, επί των ήδη διαμορφωμένων χωρικών προτύπων.

#### 4.2.2 Ανάλυση απονοσιών των υβριδίων του συστήματος *Phlomis*

Τα υβρίδια *P. × commixta*, *P. × cytherea* και *P. × sieberi* παρουσιάσαν έντονες διαφορές ως προς το ποσοστό ερμηνείας απονοσιών στο πλαίσιο ΒΑΜ, ως προς την κατανομή των απονοσιών τους στις τρεις κατηγορίες περιορισμού, αλλά και ως προς τα γεωγραφικά πρότυπα των στρωμάτων περιορισμού.

Η διαφοροποίηση ως προς το ποσοστό ερμηνείας απονοσιών προφανώς ανακλά στο ρόλο άλλων παραγόντων που υποκρύπτονται των οποίων οι επιπτώσεις στη διαμόρφωση απονοσιών είναι μικρότερες στην περίπτωση του *P. × commixta* και μεγαλύτερες στην περίπτωση του *P. × cytherea*. Αυτό φαίνεται να παραλληλίζεται με το βαθμό διαφοροποίησης του θώκου των υβριδικών ταχα σε σχέση με τα γονικά. Το κατά πόσο όμως ερμηνεύεται

από μια τέτοια διαφοροποίηση, δηλαδή το κατά πόσο η διαφοροποίηση θώκου διαμορφώνει την απόκλιση των απουσιών από τον BAM περιορισμός, είναι ένα ανοιχτό θέμα και θέτει μελλοντικές υποθέσεις προς έλεγχο.

Από την άλλη πλευρά, η διαφοροποίηση ως προς την κατανομή των απουσιών τους στις τρείς κατηγορίες περιορισμού ανακλά το βαθμό εξάρτησης του υβριδίου από την συνύπαρξη των γονικών taxon, ο οποίος είναι υψηλότερος στην περίπτωση του *P. × comixta* και μικρότερος στην περίπτωση του *P. × sieberi*. Αυτό πιθανότατα συνδέεται και με την ικανότητα διασποράς, που σε μεγάλο βαθμό διαμορφώνει την σύγκλιση του Βιοτικού με τον Μετακινησιακό παράγοντα. Υψηλή εξάρτηση του υβριδίου από την συνύπαρξη των γονικών taxon σε συνδυασμό με μικρή ικανότητα διασποράς συνδιαμορφώνουν υψηλή αλληλεπικάλυψη των δύο περιορισμών.

Τέλος η διαφοροποίηση ως προς τα γεωγραφικά πρότυπα των στρωμάτων περιορισμού ανακλά την ετερογένεια του συστήματος που συνδιαμορφώνεται απ' όλα τα παραπάνω, και προσδίδει μια άλλη διάσταση στην έννοια της κλίμακας στην Οικολογία που έχει πλέον ως βάση τις απουσίες.

### 4.3 Λανθάνοντα Καινοτομία

Αν και ο υβριδισμός μπορεί να θεωρηθεί σπάνιος σε επίπεδο ατόμων, είναι αρκετά κοινός σε επίπεδο είδους (Abbot και συν. 2013). Περίπου το 10-30% των πολυκύτταρων φυτικών και ζωικών ειδών υβριδίζονται, ενώ σε περιπτώσεις συμπατρικού υβριδισμού, από 1 στα 100 έως 1 στα 10000 άτομα είναι υβρίδια (Mallet 2005). Από την άλλη πλευρά, η εξαιρετικά χαμηλή συχνότητα μεταλλαγών ( $10^{-9}$  -  $10^{-8}$  ανά γενιά ανά ζεύγος βάσεων, Abbot και συν. 2013), και η ανακρίβεια που διέπει την μέσω μεταλλαγών παραγωγή γενετικής ποικιλότητας (Björklund 2013) έχουν οδηγήσει σε μια σταδιακή εκθρόνιση της μεταλλαγής από τη θέση του απόλυτου ηγέτη της εξέλιξης. Ως εκ τούτου, ο υβριδισμός, και ιδιαίτερα ο διαιεδικός, αποτελεί εδώ και αρκετά χρόνια αναγνωρισμένο μηχανισμό παραγωγής εξελικτικής καινοτομίας (Grant 1981, Abbot 1992, Arnold 1997, Rieseberg και συν. 2003, Costedoat και συν. 2007, Soltis 2013).

Βιβλιογραφικά, η καινοτομία (novelty) που παράγεται από τον υβριδισμό έχει αντιμετωπιστεί από αρκετές σκοπιές. Ωστόσο, σε γενικές γραμμές, είτε

## Συζήτηση

αναφέρεται σε νέα ενδιαιτήματα (π.χ. Wang και συν. 1990, Raybould και συν. 1991, Cruzan & Arnold 1993, Rieseberg και συν. 2003), είτε σε μορφολογικές και φυσιολογικές καινοτομίες (Rieseberg και συν. 1999, Pereira και συν. 2014), είτε σε πιο πολύπλοκες καινοτομίες, όπως οι συμπεριφορικές (Overington και συν. 2011). Η καινοτομία περιγράφεται συνήθως είτε με τα νέα χαρακτηριστικά των υβριδίων που δεν απαντώνται στα γονικά είδη, είτε με χαρακτήρες οι οποίοι βρίσκονται έξω από το εύρος τιμών των αντίστοιχων χαρακτήρων για τα γονικά είδη. Ο ορισμός του επικλυσιγενούς διαχωρισμού (*transgressive segregation*), που είναι "το ποσοστό των ατόμων που φέρουν τιμές για ένα χαρακτήρα οι οποίες ξεπερνούν, είτε στη θετική είτε στην αρνητική κατεύθυνση, τις αντίστοιχες των γονικών ειδών" (Rieseberg και συν. 1999), είναι χαρακτηριστικός της εικόνας που επικρατεί για την καινοτομία.

Υπό αυτό το πρίσμα, τα υβριδικά συστήματα που μελετήθηκαν εδώ δύσκολα μπορούν να χαρακτηριστούν ως προς την καινοτομία, δεδομένου ότι δεν ακολουθήθηκε κάποια από τις παραπάνω προσεγγίσεις, δηλαδή κάποια προσέγγιση στη βάση χαρακτήρων ή κάποια προσέγγιση στη βάση εποικισμού νέου ενδιαιτήματος. Παρ' όλα αυτά όμως, τα συστήματα που μελετήθηκαν μπορούν να μας βοηθήσουν να προσεγγίσουμε το θέμα της καινοτομίας στον υβριδισμό από μία άλλη οπτική, συγκεκριμένα αυτή του οικολογικού θώκου.

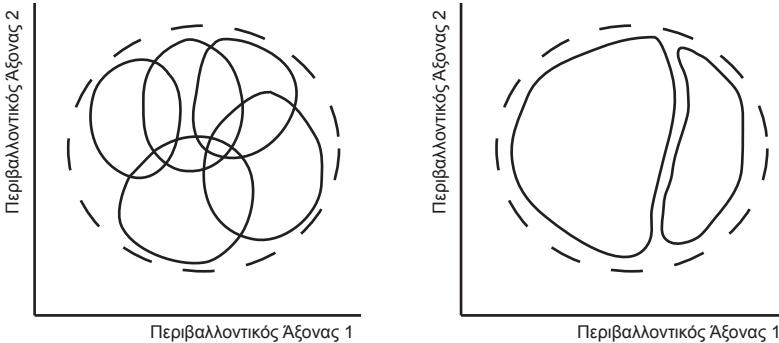
Στα υβριδικά συστήματα που μελετήθηκαν, αφενός μεν η πλειοψηφία των αποτελεσμάτων που αφορούν τη θέση του θώκου στο Γεωγραφικό Χώρο προτείνουν την ομοιότητα ή αμελητέα διαφοροποίηση των υβριδίων από τα γονικά τους είδη, αφετέρου δε τα όποια αποτελέσματα υποστηρίζουν τη διαφοροποίηση του θώκου με αναφορά στη γεωγραφία δεν μεταφέρονται στον Περιβαλλοντικό Χώρο, στον οποίο ο κανόνας της ομοιότητας δεν εμφανίζει εξαιρέσεις. Έτσι, και τα μεν και τα δε συνηγορούν στην αποψη της μη εμφανούς καινοτομίας.

Ωστόσο, τα αποτελέσματα που αφορούν το εύρος του θώκου των υβριδικών ταχα που μελετήθηκαν παρουσιάζουν μια αρκετά διαφορετική εικόνα. Στη συντριπτική πλειοψηφία των ελέγχων, τα υβρίδια παρουσιάζουν μεγαλύτερο εύρος θώκου από τα γονικά τους είδη τόσο στο Γεωγραφικό, όσο και στον Περιβαλλοντικό Χώρο. Αυτό η παρατήρηση, εκτός από την έντονη αντίθεση που δημιουργεί με την έλλειψη εμφανούς καινοτομίας στη θέση του θώκου, φαίνεται να μην υποστηρίζει τη σχετικά περιορισμένη

## Συζήτηση

παρατηρούμενη διανομή των υβριδίων στην περιοχή μελέτης. Αν και ιστορικοί λόγοι, όπως μια ενδεχόμενη πρόσφατη επαφή των γονικών ειδών, δεν μπορούν να αποκλεισθούν από το σύστημα, κάτι που θα μπορούσε να δικαιολογήσει μια χρονική υστέρηση στην επέκταση της παρατηρούμενης διανομής των υβριδίων στην περιοχή, η έντονη απόκλιση που παρατηρείται ανάμεσα στη διαφοροποίηση του εύρους του θώκου με τα γονικά taxa και τα παρατηρούμενα προτυπα χωρικής διανομής χρίζει περαιτέρω ερμηνείας. Εύλογα λοιπόν ανακύπτει το ερώτημα του κατά πόσο, συζητώντας με όρους μοντέλων διανομής ειδών, η οικολογική καινοτομία που παράγεται από τον υβριδισμό αφορά διαφοροποίηση της θέσης του θώκου, ή αποτελεί μια πιο σύνθετη διεργασία, στην οποία το εύρος του θώκου κατέχει κάποιο εξίσου κεντρικό ρόλο. Συγκεκριμένα, οφείλουμε να εξετάσουμε αν το εύρος του θώκου των υβριδίων συνδέεται με την ανάπτυξη καινοτομίας.

Αρχικά, πρέπει να αναφερθεί ότι το μεγαλύτερο εύρος θώκου, όπως υπολογίστηκε στην παρούσα εργασία, τόσο στο Γεωγραφικό όσο και στον Περιβαλλοντικό Χώρο, είναι πλήρως συμβατό με τη θέση των Barton & Hewitt (1985), που τονίζουν την υψηλή ετερογένεια, μορφολογική, γενετική, και οικολογική, των υβριδικών μορφών. Καθώς ομαδοποιούμε όλες τις υβριδικές μονάδες σε μία ενιαία οντότητα, είναι σε μεγάλο βαθμό αναμενόμενη η ανάδειξη ενός μεγαλύτερου περιβαλλοντικού εύρους από την οντότητα αυτή, αφού είναι φυσικό το κάθε άτομο του συνόλου να φέρει ελαφρώς διαφορετικές προσαρμογές (Van Valen 1965). Αυτό μπορεί επιπλέον να δικαιολογήσει και την ελαφρώς μειωμένη προβλεπτική ισχύ των μοντέλων που αφορούν τα υβρίδια (βλ. Διάγραμμα 4.1), ενώ η δομημένη αβεβαιότητα που προκύπτει από τέτοια μοντέλα μπορεί να είναι ιδιαίτερα χρήσιμη στην εξαγωγή συμπερασμάτων για την ανάλυση της ποικιλότητας, αλλά και της πλαστικότητας του θώκου τους (Peterson & Holt 2003, Μπαριωτάκης & Πυρίντος 2009). Περνώντας λοιπόν από το επίπεδο ατόμου στο επίπεδο του είδους ή οποιασδήποτε άλλης μονάδας κατά τη μελέτη του θώκου, κάνουμε ταυτόχρονα ένα πέρασμα από την ετερογένεια των υβριδικών μορφών των Barton & Hewitt (1985) και τις διαφοροποιημένες προσαρμογές των ατόμων του Van Valen (1965) στο εύρος του θώκου, ή καλύτερα συνδέουμε την έννοια της ποικιλότητας με την έννοια του εύρους του θώκου.



**Διάγραμμα 4.1** Διαγραμματική απεικόνηση της ενδοειδικής διαφοροποίησης θώκου. Αντό το οποίο αντιλαμβανόμαστε ως περιβαλλοντικό θώκο (διακεκομένες γραμμές) ενός είδους, υβριδίου, ή οποιουδήποτε ταχού ενδέχεται να αποτελείται από υποομάδες, οι οποίες φέρουν τους δικούς τους περιβαλλοντικούς θώκους (συνεχείς γραμμές). Αντοί οι θώκοι μπορούν να διαφοροποιούνται μερικώς (αριστερά) ή και πλήρως (δεξιά), εισάγοντας αβεβαιότητα σε στατιστικές μεθόδους όπως τα μοντέλα διανομής ειδών. Τροποποιημένο, από Peterson & Holt (2003).

Έχοντας συνδέσει το εύρος του θώκου με την ποικιλότητα που διέπει τα υβριδια, είναι ένα εύλογο επόμενο βήμα να διερευνηθεί ο πιθανός εξελικτικός και οικολογικός ρόλος αυτών και, τελικά, να δειχθεί αν συνδέονται με την καινοτομία. Γενικά, η ποικιλότητα που συχνά παράγεται από τον υβριδισμό έχει, τόσο παλαιότερα όσο και πιο πρόσφατα, προταθεί ότι μπορεί να οδηγήσει σε νέες προσαρμογές (Barton 2001), καθώς προσφέρει ένα υπόστρωμα από το οποίο μπορούν να επιλεχθούν οι γενότυποι που θα επιτρέψουν την προσαρμογή σε νέες συνθήκες (Lotsy 1916, Stebbins 1959, Lewontin & Birch 1966, Seehausen 2004, Barrett & Schlüter 2008). Οι Rius & Darling (2014) μάλιστα, συνδέουν άμεσα τον υβριδισμό (ως παράγοντα αύξησης της γενετικής ποικιλότητας) με την προσαρμοστικότητα σε νέα περιβάλλοντα, υποστηρίζοντας ότι υπάρχει άμεση σύνδεση ανάμεσα στο βαθμό πρόσμιξης (degree of admixture) και την ικανότητα εποικισμού νέων θέσεων. Η άποψη αυτή έρχεται σε συμφωνία με το επαναλαμβανόμενο φαινόμενο ανάπτυξης της ικανότητας εισβολής σε νέα περιβάλλοντα μέσω υβριδισμού, το οποίο έχει αποδοθεί, μεταξύ άλλων, στην καινοτομία και την υψηλή ποικιλότητα των υβριδίων (Ellstrand & Schierenbeck 2000, Schierenbeck & Ellstrand 2009).

## Συζήτηση

Επιπροσθέτως, η εισβολή σε νέα περιβάλλοντα μέσω υβριδισμού παρουσιάζει ένα χαρακτηριστικό το οποίο ενδεχομένως να εξυπηρετεί στην ανάδειξη του ρόλου του περιβαλλοντικού εύρους. Συγκεκριμένα, έχει παρατηρηθεί επανειλημμένα ότι κάποια ειδη-εισβολείς δεν επεκτείνονται σταθερά στη διάρκεια του χρόνου, αλλά αντιθέτως περνούν από μία λανθάνουσα φάση (lag phase), κατά την οποία υπάρχει αμελητέα χωρική επέκταση του είδους, την οποία όμως ακολουθεί μια ραγδαία αύξηση της διανομής τους (Robinson 1965, Mack 1981, Usher 1986, Lonsdale 1993, Vilà και συν. 2000). Το φαινόμενο αυτό είναι τόσο έντονο, καθώς έχουν βρεθεί λανθάνουσες φάσεις μέχρι και 150 ετών σε ξυλώδη είδη (Kowarik 1995) και μέχρι 180 ετών σε ποώδη (Pyšek & Prach 1993), ώστε να γίνεται λόγος για "χρέος εισβολής" (invasion debt), όπου μια εισβολή μπορεί να βρίσκεται εν εξελίξει και να εκδηλωθεί αρκετά χρόνια αργότερα, ακόμα και αν παύσει η περαιτέρω εισαγωγή απόμων του είδους-εισβολέα (Richardson και συν. 2011). Παραδοσιακά, έχουν αναπτυχθεί διάφορες θεωρίες για την ερμηνεία αυτού του φαινομένου, χωρίς όμως να υπάρχει απόλυτη κατάληξη σε κάποια από αυτές, τόσο λόγω έλλειψης δεδομένων, όσο και λόγω μεθοδολογικών αναντιστοιχιών στις προσεγγίσεις που ακολουθήθηκαν (Pyšek & Hulme 2005).

Πρόσφατα, προτάθηκε ότι για τις περιπτώσεις εισβολών στις οποίες ο υβριδισμός αποτελεί την κινητήριο δύναμη, η λανθάνουσα φάση μπορεί να ερμηνευτεί σχετικά εύκολα (Ellstrand & Schierenbeck 2000, Schierenbeck & Ellstrand 2009). Η συγκεκριμένη ερμηνεία που προτείνεται είναι ότι η λανθάνουσα φάση ενδέχεται να αποτελεί το χρονικό διάστημα που απαιτείται ώστε οι διαφορετικοί πληθυσμοί (είτε είδη, σε περιπτώσεις δια-ειδικού υβριδισμού) να έρθουν σε επαφή και να γίνει η διασταύρωση.

Με βάση όμως τα αποτελέσματα της παρούσας μελέτης για τα υβριδικά συστήματα που εξετάστηκαν, και παρ' όλο που δεν έχει προσεγγιστεί στην παρούσα μελέτη η διάσταση της εισβολής, μπορεί να τεθεί μια υπόθεση, μια εξίσου πιθανή ερμηνεία, που μπορεί να λειτουργήσει και ως ουμπληρωματική, στην ερμηνεία της λανθάνουσας φάσης. Η υπόθεση που τίθεται βασίζεται στο ότι τα υβρίδια στον Περιβαλλοντικό χώρο παρουσιάζουν σταθερά μεγαλύτερο εύρος θώκου από τα γονικά ταχα και μάλιστα στατιστικά σημαντικό, κάτι που μεταφράζεται στο ότι τα υβρίδια φέρουν ένα νέο λανθάνον κομμάτι στο πλήρες εύρος του θώκου τους, ήτοι ένα μέρος θώκου το οποίο δεν εκφράζεται στις παρούσες περιβαλλοντικές συνθήκες. Αυτό το μέρος θώκου αποτελεί ένα αποθηκευμένο εύρος

δυνατοτήτων το οποίο δίνει τη δυνατότητα εποικισμού νέων θέσεων στο Γεωγραφικό Χώρο, όταν αυτές εμφανιστούν. Πρόκειται δηλαδή για μια λανθάνουσα καινοτομία (*latent novelty*), που ενώ δημιουργείται με τον υβριδισμό, δεν εκφράζεται, αλλά υπάρχει δυνατότητα έκφρασης αυτής σε περιπτώση αλλαγής των περιβαλλοντικών συνθηκών. Η σημασία αλλά και η ερμηνευτική ικανότητα αυτής της λανθάνουσας καινοτομίας στην χρονική υστέρηση της εισβολής σε νέα περιβάλλοντα είναι προφανής, καθώς η υστέρηση μπορεί να σχετίζεται με μια χρονική υστέρηση διαθεσιμότητας στο Γεωγραφικό χώρο των περιβαλλοντικών συνθηκών που αντιστοιχούν στις νέες δυνατότητες των υβριδίων. Φυσικά, εξίσου προφανής είναι και η σημασία της λανθάνουσας καινοτομίας σε ένα μεγάλο εύρος θεμάτων που αφορούν στην απόκριση των υβριδίων σε περιβαλλοντικές αλλαγές, συμπεριλαμβανομένης της κλιματικής αλλαγής.

Ετοι ο θώκος, στην εννοιολογική εξάρτησή του από τον Περιβαλλοντικό Χώρο, ένα χώρο ο οποίος φέρει μεγάλα κενά, δηλαδή περιοχές που δεν εκπροσωπούνται στον πραγματικό κόσμο μια συγκεκριμένη χρονική στιγμή (Jackson & Overpeck 2000), μπορεί να διαφοροποιηθεί, προσθέτοντας στο εύρος του νέους συνδυασμούς, δηλαδή καινοτομία, χωρίς κάτι τέτοιο να γίνει αισθητό στον πραγματικό κόσμο, έως ότου κάποια μεταβολή στον Γεωγραφικό χώρο εκπροσωπήσει αυτά τα κενά.. Η πολύ δημοφιλής θέση του Anderson (1948) ότι η διαταραχή και τα "υβριδικά ενδιαιτήματα" υποστηρίζουν τον υβριδισμό ή/και την εγκατάσταση των υβριδίων υποστηρίζει την υπόθεση της λανθάνουσας καινοτομίας, υπό αυτή την έννοια, ότι οποιαδήποτε δύναμη μπορεί να αναδειχεί στον πραγματικό κόσμο (το Γεωγραφικό Χώρο) νέους συνδυασμούς περιβαλλοντικών συνθηκών μπορεί να λειτουργήσει ως εξαργύρωση ενός "χρέους καινοτομίας" που φέρουν κάποιες υβριδικές μορφές. Επίσης, τα εμπειρικά δεδομένα που υπάρχουν είναι σε συμφωνία και δεν αντιβαίνουν με την παραπάνω υπόθεση, καθώς σχεδόν ομόφωνα υποστηρίζουν ότι η διαταραχή αποτελεί μια από τις διεργασίες που οδηγεί σε εισβολές, οι οποίες μάλιστα σε κάποιες περιπτώσεις είναι εντονότερες όταν τα ενδιαιτήματα είναι «ξένα» (Gray 1879, Elton 1958, D'Antonio και συν. 1999, Lockwood και συν. 2007).

Μία ακόμα τοποθέτηση που συνάδει με την υπόθεση της λανθάνουσας καινοτομίας είναι αυτή των Schlute και συν. (2012), που μελέτησαν διάφορες φυλογενετικές γραμμές ειδών, στις οποίες κάποια είδη μπορούσαν να χαρακτηριστούν ως εισβολείς. Αυτό που παρατήρησαν

## Συζήτηση

ήταν ότι είδη σε φυλογενετικές γραμμές με χαμηλό πραγματωμένο περιβαλλοντικό εύρος μπορούσαν να εισβάλουν επιτυχώς σε θέσεις πέρα από τη διανομή τους, και κατέληξαν ότι οι παραπτηρούμενες διαφορές στους πραγματωμένους θώκους των ειδών σε διαφορετικές φυλογενετικές γραμμές είναι στην ουσία αποτέλεσμα της διαφορετικής πραγμάτωσης του περιβάλλοντος και δεν ανάγονται σε διαφορές των θεμελιωδών τους θώκων, φαινόμενο που ονόμασαν κρυφή συντηρητικότητα θώκου (*cryptic niche conservatism*).

Θα μπορούσε ο όμως ο μηχανισμός της λανθάνουσας καινοτομίας να υποστηριχθεί συγκεκριμένα στην περίπτωση των υβριδίων των γενών *Phlomis* και *Origanum* στην Κρήτη; Το περιβαλλοντικό υπόστρωμα της περιοχής μελέτης, που είναι μια περιοχή της Μεσογείου, φαίνεται πρόσφορο για τη λειτουργία ενός τέτοιου μηχανισμού: καθώς στα μεσογειακά οικοσυστήματα τόσο η έντονη χωρική ετερογένεια (Geri και συν. 2010) όσο και οι συχνές διαταραχές (Rundel και συν., 1998) αποτελούν σημαντικούς παράγοντες που ιστορικά έχουν διαμορφώσει και εξακολουθούν να διαμορφώνουν το τοπίο, μεταβάλλοντας χωρικά και χρονικά τις περιβαλλοντικές συνθήκες, τη διαθεσιμότητα πόρων και την αλληλεπίδραση αντών. Έτσι, με σημαντικό βαθμό ευκολίας θα μπορούσε να επικαλεστεί κανείς ότι μια στρατηγική επένδυσης στην λανθάνουσα καινοτομία αποτελεί σημαντικό πλεονέκτημα σε τέτοια περιβάλλοντα, καθιστώντας την λανθάνουσα καινοτομία ένα χρήσιμο εννοιολογικό πλαίσιο και στην κατανόηση της ποικιλότητας των μεσογειακών οικοσυστημάτων.

## 5. Συμπεράσματα

Στην παρούσα εργασία εξετάστηκαν δύο ανεξάρτητα υβριδικά συστήματα. Το ένα αφορά δύο taxα του γένους *Origanum*, τα οποία αλλεπικαλύπτονται στην κεντρική Κρήτη δημιουργώντας μία ζώνη υβριδισμού. Το δεύτερο αφορά τα τρία είδη του γένους *Phlomis* που αυτοφύονται στην Κρήτη, τα οποία υβριδίζονται ανά ζεύγη. Για την προσέγγιση των δύο συστημάτων προτάθηκε μία νέα μεθοδολογία, η οποία συνδυάζει στοιχεία που έχουν χρησιμοποιηθεί στο παρελθόν μεμονωμένα αλλά και καινοτόμες προσεγγίσεις, με σκοπό την ολοκληρωμένη προσέγγιση ερωτημάτων που αφορούν τον υβριδισμό και σχετίζονται με τις έννοιες του θώκου. Η συγκεκριμένη μεθοδολογία είναι πολυδιάστατη, καλύπτοντας αναλύσεις που αφορούν τα χωρικά πρότυπα δυνητικής διανομής των ταχα, τη συγκριτική ανάλυση των θώκων με διερεύνηση της διαφοροποίησης της θέσης και του εύρους τόσο στο Γεωγραφικό όσο και στον Περιβαλλοντικό Χώρο, και την ανάλυση δεδομένων απουσίας και των διαφόρων περιορισμών στο πλαίσιο BAM, ενώ εκτός από μορφολογικά ταχα, περιλαμβάνει και γενοτυπικές ομάδες.

Από την εφαρμογή της προτεινόμενης μεθοδολογίας για την μελέτη των προτύπων υβριδισμού προέκυψε ότι η πολυπλοκότητα των υβριδικών συστημάτων που εξετάστηκαν ξεπερνά τις θεωρητικές προβλέψεις που υπάρχουν έως τώρα, και συγκειμένα τις προβλέψεις των κλασικών μιοντέλων υβριδισμού που είναι η ζώνη τάσης, η φραγμένη υπεροχή υβριδίων και η μωσαϊκή ζώνη. Αυτό επίσης προέκυψε μέσω της ανάλυσης των Βιοτικών, Αβιοτικών και Μετακινησιακών περιορισμών που διαμορφώνουν τις απουσίες καθώς και η χωρική διαφοροποίηση αυτής της πολυπλοκότητας. Τέλος, η εφαρμογή της προτεινόμενης μεθοδολογίας οδήγησε στο να διατυπωθεί η υπόθεση της λανθάνουσας καινοτομίας (*latent novelty*), ενός θεωρητικού πλαισίου που πέρα από την κατανόηση της διαφοροποίησης του θώκου των υβριδίων συμβάλλει στην κατανόηση των αποκρίσεων των υβριδίων σε μεταβαλλόμενα περιβάλλοντα, αλλά και ευρύτερα στην κατανόηση της ποικιλότητας των οικοσυστημάτων.

## 6. Βιβλιογραφία

- Abbot, R.J. 1992. Plant invasions, interspecific hybridization and the evolution of new plant taxa. *Trends in Ecology and Systematics* 7: 401-405.
- Abbot, R.J., Albach, D., Ansell, S., Arntzen, J.W., Baird, S.J.E., Bierne, N., Boughman, J., Brelsford, A., Buerkle, C.A., Buggs, R., Butlin, R.K., Dieckmann, U., Eroukhmanoff, F., Grill, A., Cahan, S.H., Hermansen, J.S., Hewitt, G., Hudson, A.G., Jiggins, C., Jones, J., Keller, B., Marczewski, T., Mallet, J., Martinez-Rodriguez, P., Möst, M., Mullen, S., Nichols, R., Nolte, A.W., Parisod, C., Pfennig, K., Rice, A.M., Ritchie, M.G., Seifert, B., Smadja, C.M., Stelkens, R., Szymura, J.M., Väinölä, R., Wolf, J.B.W., Zinner, D. 2013. Hybridization and speciation. *Journal of Evolutionary Biology* 26: 229-246.
- Allendorf, F.W., Leary, R.F., Spruell, P., Wenburg, J.K. 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology and Evolution* 16:613-622.
- Allouche, O., Steinitz, O., Rotem, D., Rosenfeld, A., Kadmon, R. 2008. Incorporating distance constraints into species distribution models. *Journal of Applied Ecology* 45: 599-609.
- Anderson, E. 1948. Hybridization of the habitat. *Evolution* 2: 1-9.
- Anderson, E., Stebbins, G.L. 1954. Hybridization as an evolutionary stimulus. *Evolution* 8: 378-388.
- Aparicio, A., 1997. Fitness components of the hybrid *Phlomis margaritae* Aparicio & Silvestre (Lamiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 124: 331-343
- Araújo, M.B., Guisan, A. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 33: 1677-1688.
- Arnold, M.L. 1993. *Iris nelsonii* (Iridaceae): Origin and genetic composition of a homoploid hybrid species. *American Journal of Botany* 80: 577-583.
- Arnold, M.L. 1997. *Natural hybridization and evolution*. Oxford University Press, Oxford.

Βιβλιογραφία

- Arnold, M.L., Ballerini, E.S., Brothers, A.N. 2012. Hybrid fitness, adaptation and evolutionary diversification: lessons learned from Louisiana Irises. *Heredity* 108: 159-166.
- Arnold, M.L., Bulger, M.R., Burke, J.M., Hempel, A.L., Williams, J.H. 1999. Natural hybridization: how low can you go and still be important? *Ecology* 80: 371-381.
- Arnold, M.L., Hodges, S.A. 1995. Are natural hybrids fit or unfit relative to their parents? *Trends in Ecology and Evolution* 10: 67-71.
- Aureli, P., Costantini, A., Zolea, S. 1992. Antimicrobial activity of some plant essential oils against *Listeria monocytogenes*. *Journal of Food Protection* 55: 344-348.
- Austin, M.P. 1984. Problems of vegetation analysis for nature conservation. In: Myers, K., Margules, C.R., Musto, I. (eds.) *Survey methods for nature conservation*. CSIRO Division of Water and Land Resources, Canberra.
- Austin, M.P., Nicholls, A.O., Margules, C.R. 1990. Measurement of the realized qualitative niche: environmental niches of five *Eucalyptus* species. *Ecological Monographs* 60: 161-177.
- Austin, M.P. 1992. Modelling the environmental niche of plants: implications for plant community response to elevated CO<sub>2</sub> levels. *Australian Journal of Botany* 40: 615-630.
- Austin, M.P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* 157: 101-118.
- Azizian, D., Moore, D.M. 1982. Morphological and palynological studies in *Phlomis* L., *Eremostachys* Bunge and *Paraphlomis* Prain (Labiatae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 85: 225-248.
- Barluenga, M., Stölting, K. N., Salzburger, W., Muschick, M., Meyer, A. 2006. Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish. *Nature*, 439: 719-723.
- Barrett, R.D.H., Schlüter, D. 2008. Adaptation from standing genetic variation. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 38-44.

## Βιβλιογραφία

- Barton, N.H. 2001. The role of hybridization in evolution. *Molecular Ecology* 10: 551-568.
- Barton, N.H., Hewitt, G.M. 1985. Analysis of hybrid zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:113-148.
- Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriegaa, A., Mahera, S.P., Peterson, A.T., Soberón, J., Villalobos, F. 2011. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling* 222: 1810-1819.
- Biondi, D., Cianci, P., Geraci, C., Ruberto, G., Piattelli, M. 1993. Antimicrobial activity and chemical composition of essential oils from Sicilian aromatic plants. *Flavour and Fragrance Journal* 8: 331-337.
- Björklund, M. 2013. The unpredictable impact of hybridization. *Journal of Evolutionary Biology* 26: 274-275.
- Blamey, M., Grey-Wilson, C. 1993. *Mediterranean wild flowers*. Harper Collins, London.
- Booth, T.H. 1988. Nix, H.A., Hutchinson, M.F., Jovanovic, T. 1988. Niche analysis and tree species introduction. *Forest Ecology and Management* 23: 47-59.
- Booth, T.H., Nix, H.A., Rusby, J.R., Hutchinson, M.F. 2014. BIOCLIM: the first species distribution modelling package, its early applications and relevance to most current MAXENT studies. *Diversity and Distributions* 20: 1-9.
- Bothmer, R. 1970. Studies in the Aegean Flora XV, Chromosome numbers in Labiateae. *Botanical Notes* 123: 52-60.
- Boulangeat, I., Gravel, D., Thuiller, W. 2012. Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle the drivers of species distributions and their abundances. *Ecology Letters* 15: 584-593.
- Bray, J.R., Curtis, J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27:325-349.
- Brennan, A.C., Bridle, J.R., Wang, A., Hiscock, S.J., Abbot, R.J. 2009. Adaptation and selection in the *Senecio* (Asteraceae) hybrid zone on Mount Etna, Sicily. *New Phytologist* 183: 702-717.

## Βιβλιογραφία

- Broennimann, O., Fitzpatrick, M.C., Pearman P.B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N.G., Thuiller, W., Fortin, M., Randin, C., Zimmermann, N.E., Graham, C.H., Guisan, A. 2012. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography* 21: 481-497.
- Broennimann, O., Treier, U.A., Müller-Schärer, H., Thuiller, W., Peterson, A.T., Guisan, A. 2007. Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters* 10: 701-709.
- Brown, J.H., Stevens, G.C., Kaufman, D.M. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries and internal structure. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 27: 597-623.
- Burgman, M.A., Lindenmayer, D.B., Elith, J. 2005. Managing landscapes for conservation under uncertainty. *Ecology* 86: 2007-2017.
- Cain, A.J. 1953. Geography, ecology and coexistence in relation to the biological definition of the species. *Evolution* 7: 76-83.
- Calderone, N.W., Shimanuki, H., Allen-Wardell, G. 1994. An in vitro evaluation of botanical compounds for the control of the honeybee pathogens *Bacillus larvae* and *Ascospaera apis*, and the secondary invader *B. alvei*. *Journal of Essential Oil Research* 6: 279-287.
- Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F.I., Newingham, B., Aschehoug, E.T., Armas, C., Kikodze, D., Cook, B.J. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417: 844-848.
- Callaway, R.M., Walker, L.R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78: 1958-1965.
- Carlström, A. 1984. New species of *Alyssum*, *Consolida*, *Origanum* and *Umbilicus* from the SE Aegean Sea. *Willdenowia* 14: 15-26.
- Carnes, B.A., Slade, N.A. 1982. Some comments on niche analysis in canonical space. *Ecology* 63: 888-893.
- Chase, J.M., Leibold, M.A. 2003. *Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches*. The University of Chicago Press, Chicago.

Βιβλιογραφία

- Chatfield, M.W.H., Kozak, K.H., Fitzpatrick, B.M., Tucker, P.K. 2010. Patterns of differential introgression in a salamander hybrid zone: inferences from genetic data and ecological niche modelling. *Molecular Ecology* 19: 4265-4282.
- Cicero, C. 2004. Barriers to sympatry between avian sibling species (Paridae: *Baeolophus*) in local secondary contact. *Evolution* 58: 1573-1587.
- Costedoat, C., Chappaz, R., Gilles, A. 2007. Novelties in hybrid zones: crossroads between population genomic and ecological approaches. *PLoS ONE* 4: e357.
- Couladis, M., Tzakou, O., Verykokidou, E., Harvala, C. 2003. Screening of some Greek aromatic plants for antioxidant activity. *Phytotherapy Research* 17: 194-195.
- Cracraft, J. 1989. Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. In: Otte, D., Endler, J.A. (eds.) *Speciation and its consequences*. Sinauer, Sunderland, MA.
- Cruzan, M.B., Arnold, M.L. 1993. Ecological and genetic associations in an *Iris* hybrid zone. *Evolution* 47: 1432-1445.
- Danin, A. 1990. Two new species of *Origanum* (Labiatae) from Jordan. *Wildenowia* 20: 15-38.
- D'Antonio, C. M., Dudley, T.L., Mack, M. 1999. Disturbance and biological invasions: direct effects and feedbacks. In: Walker, L.R., (ed.) *Ecosystems of disturbed ground*. Elsevier, Amsterdam.
- Darwin, C. 1859. *The origin of species by means of natural selection*. Murray, London.
- dePamphilis, C.W., Wyatt, R. 1990. Electrophoretic confirmation of interspecific hybridization in *Aesculus* (Hippocastanaceae) and the genetic structure of a broad hybrid zone. *Evolution* 44: 1295-1317.
- Dibble, A.C., Wright, W.A., Campbell, C.S., Greene, C.W. 1998. Quantitative morphology of the *Amelanchier* agamic complex (Rosaceae) at a Maine site. *Systematic Botany* 23:31-41.

- Diggle, P.J. 1983. *Statistical analysis of spatial point patterns. Mathematics in Biology*, Vol. 2. Academic Press, London.
- Dimopoulos, P., Bergmeier, E., Kokkini, S. 2013. *Vascular plants of Greece: an annotated checklist*. Botanic Garden and Botanical Museum Berlin-Dahlem, Berlin & Hellenic Botanical Society, Athens.
- Dittrich-Reed, D.R., Fitzpatrick, B.M. 2013. Transgressive hybrids as hopeful monsters. *Evolutionary biology* 40: 310-315.
- Dobzhansky, T. 1937. *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press, Columbia.
- Dodd, R.S., Afzal-Rafii, Z. 2004. Selection and dispersal in a multispecies oak hybrid zone. *Evolution* 58: 261-269.
- Elith, J., Leathwick, J. 2007. Predicting species distributions from museum and herbarium records using multiresponse models fitted with multivariate adaptive regression splines. *Diversity and Distributions* 13: 265-275.
- Elith, J., Phillips, S.J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y.E., Yates, C.J. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions* 17: 43-57.
- Ellstrand, N.C., Schierenbeck, K.A. 2000. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97: 7043-7050.
- Ellstrand, N.C., Whitkus, R., Rieseberg, L.H. 1996. Distribution of spontaneous plant hybrids. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 93: 5090-5093.
- Elton, C. 1927. *Animal ecology*. The Macmillan Company, New York.
- Elton, C. S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London.
- Emms, S.K., Arnold, M.L. 1997. The effect of habitat on parental and hybrid fitness: transplant experiments with Louisiana Irises. *Evolution* 51: 1112-1119.
- Endler, J.A. 1973. Gene flow and population differentiation. *Science* 179: 243-250.

## Βιβλιογραφία

- Endler, J.A. 1977. *Geographic variation, speciation, and clines*. Princeton University Press, Princeton.
- Engler, J.O., Rödder, D., Elle, O., Hochkirch, A., Second, J. 2013. Species distribution models contribute to determine the effect of climate and interspecific interactions in moving hybrid zones. *Journal of Evolutionary Biology* 26: 2487-2496.
- Evanno, G., Regnaut, S., Goudet, J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology* 14: 2611-2620.
- Falush, D., Stephens, M., Pritchard, J.K. 2003a. Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics* 164: 1567-1587.
- Falush, D., Stephens, M., Pritchard, J.K. 2007. Inference of population structure using multilocus genotype data: dominant markers and null alleles. *Molecular Ecology Notes* 7: 574-578.
- Falush, D., Wirth, T., Linz, B., Pritchard, J. K., Stephens, Kidd, M., Blaser, M.J., Graham, D.Y., Vacher, S., Perez-Perez, G.I., Yamaoka, Y., Mégraud, F., Otto, K., Reichard, U., Katzowitsch, E., Wang, X., Achtman, M., Suerbaum, S. 2003b. Traces of human migrations in *Helicobacter pylori* populations. *Science* 299: 1582-1585.
- Feliner, G.N., Aquilar, J.F. 1998. Hybrids and hybrid zones. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 282.
- Fielding, A.H., Bell, J.F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24: 38-49.
- Fielding, J., Turland, N.J., Turland, N. 2005. *Flowers of Crete*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Freeman, C.D., Wang, H., Sanderson, S., McArthur, E.D. 1999. Characterization of a narrow hybrid zone between two subspecies of big sagebrush (*Artemisia tridentata*, Asteraceae): VII. Community and demographic analyses. *Evolutionary Ecology Research* 1: 487-502.
- Gauch, H.G., Whittaker, R.H. 1972. Coenocline simulation. *Ecology* 53: 446-451.

## Βιβλιογραφία

- Gause, G.F. 1934. *The struggle for existence*. Williams & Wilkins, Baltimore.
- Gay, L., Crochet, P.A., Bell, D.A., Lenormand, T. 2008. Comparing clines on molecular and phenotypic traits in hybrid zones: a window on tension zone models. *Evolution* 62: 2789-2806.
- Gerard, P.R., Temunović, M., Sannier, J., Bertolino, P., Dufour, J., Frascaria-Lacoste, N., Fernández-Manjarrés, J.F. 2013. Chilled but not frosty: understanding the role of climate in the hybridization between the Mediterranean *Fraxinus angustifolia* Vahl and the temperate *Fraxinus excelsior* L. (Oleaceae) ash trees. *Journal of Biogeography* 40: 835-846.
- Geri, F., Amici, V., Rocchini, D. 2010. Human activity impact on the heterogeneity of a Mediterranean landscape. *Applied Geography* 30: 370-379.
- Godsoe, W. 2010. I can't define the niche but I know it when I see it: a formal link between statistical theory and the ecological niche. *Oikos* 119: 53-60.
- Goldman, D.H., Jansen, R.K., van den Berg, C., Leitch, I.J., Fay, M.F., & Chase, M.W., 2004. Molecular and cytological examination of Calopogon (Orchidaceae, Epidendroideae): circumscription, phylogeny, polyploidy, and possible hybrid speciation. *American Journal of Botany* 91: 707-723.
- Gortzi, O., Lala, S., Chinou, I., Tsaknis, J. 2007. Evaluation of the antimicrobial and antioxidant activities of *Origanum dictamnus* extracts before and after encapsulation in liposomes. *Molecules* 12: 932-945.
- Gottlieb, L.D. 1972. Levels of confidence in the analysis of hybridization in plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 59: 315-328.
- Graham, C.H., Ron, S.R., Santos, J.C., Schneider, C.J., Moritz, C. 2004. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution* 58: 1781-1793.
- Grant, V. 1981. *Plant Speciation*. Columbia University Press, New York.
- Gray, A. 1879. The predominance and pertinacity of weeds. *American Journal of Science and Arts* 118: 161-167.

- Greuter, W., Burdet, H. M., Long, G. (eds.) 1986. *Med-Checklist*, vol. 3. Geneva/Berlin Conservatoire et Jardin botanique de la Ville Genève/ Botanischer Garten & Botanisches Museum Berlin-Dahlem.
- Grinnel, J. 1917. The niche-relationships of the California thrasher. *Auk* 34: 427-433.
- Gross, B.L., Rieseberg, L.H. 2005. The ecological genetics of homoploid hybrid speciation. *Journal of Heredity* 96: 241-252.
- Guisan, A., Broennimann, O., Engler, R., Vust, M., Yoccoz, G., Lehmann, A., Zimmermann, N.E. 2006. Using niche-based models to improve sampling of rare species. *Conservation Biology* 20: 501-511.
- Guisan, A., Petitpierre, B., Broennimann, O., Daehler, C., Kueffer, C. 2014. Unifying niche shift studies: insights from biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 29: 260-269.
- Guisan, A., Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993-1009.
- Guisan, A., Zimmermann, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147-186.
- Haldane, J.R.S. 1948. The theory of a cline. *Journal of Genetics* 48: 277-284.
- Harrison, R.G. 1986. Pattern and process in a narrow hybrid zone. *Heredity* 56: 337-349.
- Harvey, P.H., Pagel, M.D. 1991. The comparative method in evolutionary biology. Oxford University Press, Oxford.
- Hawkins, J.A., Olascoaga, L.W., Hughes, C.E., Contreras Jiménez, J.R., Mercado Ruaro, P. 1999. Investigation and documentation of hybridization between *Parkinsonia aculeata* and *Cercidium praecox* (Leguminosae: Cesalpinoideae). *Plant Systematics and Evolution* 216: 49-68.
- Heikkinen, R.K., Luoto, M., Kuussaari, M., Toivonen, T. 2007. Modelling the spatial distribution of a threatened butterfly: Impacts of scale and statistical technique. *Landscape and Urban Planning* 79: 347-357.
- Hersch-Green, E.I., Cronn, R. 2009. Tangled trios? Characterizing a hybrid zone in *Castilleja* (Orobanchaceae). *American Journal of Botany* 96: 1519-1531.

- Hewitt, G.M. 1988. Hybrid zones - natural laboratories for evolutionary studies. *Trends in Ecology and Evolution* 3: 158-167.
- Higgins, M.D., Higgins, R. 1996. *A geological companion to Greece and the Aegean*. Cornell University Press, Great Britain.
- Hirzel, A.H., Le Lay, G., Helfer, V., Randin, C., Guisan, A. 2006. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presence. *Ecological Modelling* 199: 142-152.
- Hochkirch, A. 2013. Hybridization and the origin of species. *Journal of Evolutionary Biology* 26: 247-251.
- Holt, R.D. 2009. Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 19659-19665.
- Howard, D.J., Waring, G.L., Tibbets, C.A., Gregory, P.G. 1993. Survival of hybrids in a mosaic hybrid zone. *Evolution* 47: 789-800.
- Hubbel, S.P. 2001. *The unified theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Hubisz, M.J., Falush, D., Stephens, M., Pritchard, J.K. 2009. Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. *Molecular Ecology Resources*, 9: 1322-1332.
- Huston, M.A. 2002. Critical issues for improving predictions. In: Scott, J.M., Heglund, P.J., Morrison, M.L., Raphael, M.G., Wall, W.A. (eds.) *Predicting Species Occurrences: Issues of Accuracy and Scale*. Island Press, Covelo, CA.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 22: 415-42.
- Ietswaart, J.H. 1980. A Taxonomic Revision of the Genus *Origanum* (Labiatae). In: *Leiden Botanical Series*, 4. Leiden University Press, Edinburgh.
- Ietswaart, J.H. 1982. *Origanum L.* In: Davis, P.H. (Ed.) *Flora of Turkey and East Aegean Islands*, vol.7. Edinburgh University Press, Edinburgh.

## Βιβλιογραφία

- Jackson, S.T., Overpeck, J.T. 2000. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the Late Quaternary. *Paleobiology* 26: 194-220.
- Jacquemyn, H., Brys, R., Lievens, B., Wiegand, T. 2012. Spatial variation in below-ground seed germination and divergent mycorrhizal associations correlate with spatial segregation of three co-occurring orchid species. *Journal of Ecology* 100: 1328-1337.
- James, F.C., Johnston, R.F., Wamer, N.O., Niemi, G.J., Boecklen, W.J. 1984. The Grinnellian Niche of the Wood Thrush. *The American Naturalist* 124: 17-47.
- Jaynes, E.T. 1957. Information theory and statistical mechanics. *Physics Reviews* 106: 620-630.
- Jiggins, C.D., Mallet, J. 2000. Bimodal hybrid zones and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 250-255.
- Jiménez-Valverde, A., Lobo, J.M., Hortal, J. 2008. Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and Distributions* 14: 885-890.
- Jiménez-Valverde, A., Peterson, A.T., Soberón, J., Overton, J.M., Aragón, P., Lobo, J.M. 2011. Use of niche models in invasive species risk assessments. *Biological Invasions* 13: 2785-2797.
- Kaplan, Z., Fehrer, J. 2007. Molecular evidence for a natural primary triple hybrid in plants revealed from direct sequencing. *Annals of Botany* 99: 1213-1222.
- Karousou R., Hanlidou E., Kokkini S. 2002. Distribution of the hybrid *Origanum x intercedens* Rech. fil. and its parental taxa *O. vulgare* L. and *O. onites* L. *Proceedings of the 9th Scientific Conference of the Hellenic Botanical Society* 1: 152-157 (abstract).
- Karousou, R., Kokkini, S. 2003. The genus *Origanum* (Labiatae) in Crete: distribution and essential oils. *Bocconeia* 16: 717-721.
- Kearney, M. 2006. Habitat, environment and niche: what are we modelling? *Oikos* 115: 186-191.

## Βιβλιογραφία

- Key, K.H. 1968. The concept of stasipatric speciation. *Systematic Zoology* 17: 14-22.
- Kohlmann, B., Nix, H., Shaw, D.D. 1988. Environmental predictions and distributional limits of chromosomal taxa in the Australian grasshopper *Caledia captiva* (F.). *Oecologia* 75: 483-493.
- Kokkini, S., Vokou, D., Karousou, R. 1991. Morphological and chemical variation of *Origanum vulgare* L. in Greece. *Botanica Chronica* 10: 337-346.
- Kokkini, S., Karousou, R., Vokou, D. 1994. Pattern of geographic variations of *Origanum vulgare* trichomes and essential oil content in Greece. *Biochemical Systematics and Ecology* 22: 517-528.
- Kokkini, S., Vokou, D. 1989. Carvacrol-rich plants in Greece. *Flavour and Fragrance Journal*, 4: 1-7.
- Kokkini, S., Vokou, D. 1993. The hybrid *Origanum × intercedens* from the island of Nisyros (SE Greece) and its parental taxa; comparative study of essential oils and distribution. *Biochemical Systematics and Ecology* 21: 397-403.
- Kowarik, I. 1995. Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. In: Pyšek, P., Prach, K., Rejmánek, M., Wade, M. (eds.) *Plant invasions: general aspects and special problems*. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Kozak, K.H., Wiens, J.J. 2006. Does niche conservatism promote speciation? A case study in North American Salamanders. *Evolution* 60: 2604-2621.
- LaFrance, R. 1972. Sampling and ordination characteristics of computer-simulated individualistic communities. *Ecology* 53: 387-397.
- Leibold, M.A. 1995. The niche concept revisited: Mechanistic models and community context. *Ecology* 76: 1371-1382.
- Levin, D.A., Franscisco-Ortega, J., Jansen, R.K. 1996. Hybridization and the extinction of rare plant species. *Conservation Biology* 10: 10-16.
- Levins, R. 1968. *Evolution in changing environments*. Princeton University Press, Princeton.
- Lewontin, R.C., Birch, L.C. 1966. Hybridization as a source of variation for adaptation to new environments. *Evolution* 20: 315-336.

## Βιβλιογραφία

- Littlejohn, M.J., Watson, G.F. 1973. Mating-call variation across a narrow hybrid zone between *Crinia laevis* and *C. victoriana* (Anura: Leptodactylidae). *Australian Journal of Zoology* 21:277-284.
- Lobo, J.M., Jiménez-Valverde, A., Hortal, J. 2010. The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. *Ecography* 33: 103-114.
- Lockwood, J.L., Hoopes, M.F., Marchetti, M.P. 2007. *Invasion Ecology*. Blackwell, Oxford.
- Lonsdale, W.M. 1993. Rates of spread of an invading species - *Mimosa pigra* in northern Australia. *Journal of Ecology* 81: 513-521.
- Lotsy, J.P. 1916. *Evolution by means of hybridization*. M. Nijhoff, The Hague.
- MacArthur, R.A. 1957. On the abundance of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 43: 293-295.
- MacArthur, R.A., Levins, R. 1967. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist* 101: 377-385.
- Mack, R.N. 1981. Invasion of *Bromus tectorum* L. into western North America: an ecological chronicle. *Agro-Ecosystems* 7:145-165.
- Maguire, B. 1973. Niche response structure and analytical potentials of its relationship to habitat. *American Naturalist* 107: 213-246.
- Malanson, G.P., Westman, W.E., Yan, Y. 1992. Realized versus fundamental niche functions in a model of chaparral response to climatic change. *Ecological Modelling* 64: 261-277.
- Mallet, J. 2005. Hybridization as an invasion of the genome. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 229 - 237.
- Mallet, J. 2007. Hybrid speciation. *Nature* 446: 279-283.
- Mallet, J. 2008. Hybridization, ecological races and the nature of species: empirical evidence for the ease of speciation. *Philosophical Transaction of the Royal Society B* 363: 2971-2986.
- Mandl, L., Warren, D.L., Hoffmann, M.H., Peterson, A.T., Schmitt, J., von Wettberg, E.J. 2010. Conclusions about niche expansion in introduced

## Βιβλιογραφία

- Impatiens walleriana* populations depend on method of analysis. *PLoS ONE* 5: e15297.
- Mao, J., Wang, X. 2011. Distinct niche divergence characterizes the homoploid hybrid speciation of *Pinus densata* on the Tibetan Plateau. *The American Naturalist* 177: 424-439.
- Mariette, S., Le Corre, V., Austerlitz, F., Kremer, A. 2002. Sampling within the genome for measuring within - population diversity: trade - offs between markers. *Molecular Ecology* 11: 1145-1156.
- Martínez-Freiría, F., Sillero, N., Lizana, M., Brito, J.C. 2008. GIS-based niche models identify environmental correlates sustaining a contact zone between three species of European vipers. *Diversity and Distributions* 14: 452-461.
- Mathiessen, C., Scheen, A.C., Lindqvist, C. 2011. Phylogeny and biogeography of the lamoid genus *Phlomis* (Lamiaceae). *Kew Bulletin* 66: 83-99.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and origin of species*. Columbia University Press, Columbia.
- Mayr, E. 1992. Species concepts and their application. In: Ereshefsky, M. (ed.) *The units of evolution*. MIT Press, Cambridge.
- McDade, L. 1990. Hybrids and phylogenetic systematics I. Patterns of character expression in hybrids and their implications for cladistic analysis. *Evolution* 44: 1685-1700.
- McInerny, G., Etiene, R.S. 2012. Ditch the niche - is the niche a useful concept in ecology or species distribution modelling? *Journal of Biogeography* 39: 2096-2102.
- Milne, R.I., Abbott, R.J., Wolff, K., Chamberlain, D.F. 1999. Hybridization among sympatric species of *Rhododendron* (Ericaceae) in Turkey: morphological and molecular evidence. *American Journal of Botany* 86: 1776-1785.
- Minder, A.M., Rothenbuhler, C., Widmer, A. 2007. Genetic structure of a hybrid zone between *Silene latifolia* and *S. dioica* (Caryophyllaceae): evidence for introgressive hybridization. *Molecular Ecology* 16: 2504-2516.

## Βιβλιογραφία

- Moench, C. 1794. *Methodus plantas horti botanici et agri Marburgensis a straminum situ describendi*. Marburgi Cattorum.
- Moore, W.S. 1977. An evaluation of narrow hybrid zones in vertebrates. *The Quarterly Review of Biology* 52: 263-277.
- Morelli, F., Tryjanowski, P. 2015. No species is an island: testing the effects of biotic interactions on models of avian niche occupation. *Ecology and Evolution* 5: 759-768.
- Muller, R. F., Bergen, B., Yegen, O., 1995. Chemical composition of fungi-toxic properties to phytopathogenic fungi of essential oils of selected aromatic plants growing wild in Turkey. *Journal of Agriculture and Food Chemistry* 43: 2262-2266.
- Nakazato, T., Warren, D.L., Moyle, L.C. 2010. Ecological and geographic modes of species divergence in wild tomatoes. *American Journal of Botany* 97: 680-693.
- Nakiboglu, M., Urek, R.O., Kayali, H.A., Tarhan, L. 2007. Antioxidant capacities of endemic *Sideritis sipylea* and *Origanum sipyleum* from Turkey. *Food Chemistry* 104: 630-635.
- Nybom, H. 2004. Comparison of different nuclear DNA markers for estimating intraspecific genetic diversity in plants. *Molecular Ecology* 13: 1143-1155.
- O'Brien, S.J., Mayr, E. 1991 Bureaucratic mischief: recognizing endangered species and subspecies. *Science* 251: 1187-1188.
- Oberprieler, C., Greiner, R., Konowalik, K., Vogt, R. 2014. The reticulate evolutionary history of the polyploid NW Iberian *Leucanthemum pluriflorum* clan (Compositae, Anthemideae) as inferred from nrDNA ETS sequence diversity and eco-climatological niche-modelling. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 70: 478-491.
- Oká, Y., Nacar, S., Putievsky, E., Ravid, U., Yaniv, Z., Spiegel, Y. 2000. Nematicidal activity of essential oils and their components against the root-knot nematode. *Phytopathology* 90: 710-715.
- Orloci, C., Rao, R., Stiteler, W.M. 1979. *Multivariate methods in ecological work*. International Cooperative Publishing House, Fairland, Maryland.

## Βιβλιογραφία

- Ortego, J., Gugger, P.F., Riordan, E.C., Victoria, L.S. 2014. Influence of climatic niche suitability and geographical overlap on hybridization patterns among southern Californian oaks. *Journal of Biogeography* 41: 1895-1908.
- Overington, S.E., Griffin, A.S., Sol, D., Lefebvre, L. 2011. Are innovative species ecological generalists? A test in North American birds. *Behavioral Ecology* 22: 1286-1293.
- Ozkan, G., Sagdic, O., Ekici, L., Ozturk, I., Ozcan, M. 2007. Phenolic compounds of *Origanum syriacum* L. extract, and its antioxidant and antibacterial activities. *Journal of Food Lipids*, 14: 157-169.
- Palmé, A.E., Su, Q., Palsson, S., Lascoux, M. 2004. Extensive sharing of chloroplast haplotypes among European birches indicates hybridization among *Betula pendula*, *B. pubescens* and *B. nana*. *Molecular Ecology* 13: 167-178.
- Panzacchi, M., Moorter, B.V., Strand, O., Loe, L.E., Reimers, E. 2014. Searching for the fundamental niche using individual-based habitat selection modelling across populations. *Ecography* 38: 1-11.
- Parolo, G., Rossi, G., Ferrarini, A. 2008. Toward improved species niche modelling: *Arnica montana* in the Alps as a case study. *Journal of Applied Ecology* 45: 1410-1418.
- Paster, N., Menasherov, M., Ravid, U., Juven, B. 1995. Antifungal activity of oregano and thyme essential oils applied as fumigants against fungi attacking stored grain. *Journal of Food Protection* 58: 81-85.
- Paterson, H.E.H. 1985. The recognition concept of species. In: Vrba, E.S. (ed.) *Species and speciation*. Transvaal Museum, Pretoria.
- Pavlova, A., Selwood, P., Harrisson, K.A., Murray, N., Quin, B., Menkhorst, P., Smales, I., Sunnucks, P. 2014. Integrating phylogeography and morphometrics to assess conservation merits and inform conservation strategies for an endangered subspecies of a common bird species. *Biological Conservation* 174: 136-146.
- Pazarli, M., Livieratos, E., Boutoura, C. 2007. Road network of Crete in *Tabula Peutingeriana*. *e-Perimetron* 2: 245-260.

## Βιβλιογραφία

- Pearman, P.B., Guisan, A., Broennimann, O., Randin, C.F. 2008. Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 149-158.
- Peers, M.J.L., Thornton, D.H., Murray, D.L. 2012. Reconsidering the Specialist-Generalist Paradigm in Niche Breadth Dynamics: Resource Gradient Selection by Canada Lynx and Bobcat. *PLoS ONE* 7: e51488.
- Penaloza-Ramírez, J.M., González-Rodríguez, A., Mendoza-Cuenca, L. Caron, H., Kremer, A., Oyama, K. 2010. Interspecific gene flow in a multispecies oak hybrid zone in the Sierra Tarahumara of Mexico. *Annals of Botany* 105: 389-399.
- Pereira, R.J., Barreto, F.S., Burton, R.S. 2014. Ecological novelty by hybridization: experimental evidence for increased thermal tolerance by transgressive segregation in *Tigriopus californicus*. *Evolution* 68: 204-215.
- Peterson, A.T. 2003. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *The Quarterly Review of Biology* 79: 419-433.
- Peterson, A.T. 2011. Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography* 38: 817-827.
- Peterson, A.T., Holt, R.D. 2003. Niche differentiation in Mexican birds: using point occurrences to detect ecological innovation. *Ecology Letters* 6: 774-782.
- Peterson, A.T., Matrínez-Meyer, E., González-Salazar, C. 2004. Reconstructing the Pleistocene geography of the Aphelocoma jays (Corvidae). *Diversity and Distributions* 10: 237-246.
- Peterson, A.T., Papes, M., Eaton, M. 2007. Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and Maxent. *Ecography* 30: 550-560.
- Peterson, A.T., Soberón, J. 2012a. Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling: getting the concepts right. *Natureza & Conservação* 10: 102-107.
- Peterson, A.T., Soberón, J. 2012b. Integrating fundamental concepts of ecology, biogeography, and sampling into effective ecological niche modeling and species distribution modeling. *Plant Biosystems* 146: 789-796.

## Βιβλιογραφία

- Petitpierre, B., Kueffer, C., Broennimann, O., Randin, C., Daehler, C., Guisan, A. 2012. Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders. *Science* 335: 1344-1348.
- Philips, S.J. Dudik, M. Schapire, R.E. 2004. A maximum entropy approach to species distribution modelling. *Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine Learning*, pp. 655-662.
- Philips, S.J., Anderson, R.P., Schapire, R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231-259.
- Prentice, I.C., Cramer, W., Harrison, S.P., Leemans, R., Monserud, R.A., Solomon, A.M. 1992. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography* 19: 117-134.
- Pritchard, J.K., Stephens, M., Donnelly, P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945-959.
- Pritchard, J.K., Wen, X., Falush, D. 2010. Documentation for structure software: Version 2.3. Software <http://pritch.bsd.uchicago.edu/structure.html> University of Chicago, University of Oxford.
- Pulliam, H.R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3: 349-361.
- Pyšek, P., Hulme, P.E. 2005. Spatio-temporal dynamics of plant invasions: linking pattern to process. *Ecoscience* 12: 302-315.
- Pyšek, P., Prach, K. 1993. Plant invasions and the role of riparian habitats: A comparison of four species alien to central Europe. *Journal of Biogeography* 20: 413-420.
- R Development Core Team. 2012. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.R-project.org/>.
- Rand, D.M., Harrison, R.G. 1989. Ecological genetics of a mosaic hybrid zone: mitochondrial, nuclear, and reproductive differentiation of crickets by soil type. *Evolution* 43: 432-449.

## Βιβλιογραφία

- Raybould, A.F., Gray, A.J., Lawrence, M.J., Marshall, D.F. 1991. The evolution of *Spartina anglica* C. E. Hubbard (Gramineae): genetic variation and status of the parental species in Britain. *Biological Journal of the Linnean Society* 44: 369-380.
- Rechinger, K.H., 1961. Die Flora von Euboea. *Botanische Jahrbücher* 80: 395-396.
- Regier, H.A., Loftus, K.H. 1972. Effects of fisheries exploitation on salmonid communities in oligotrophic lakes. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 29: 959-968.
- Remmal, A., Bouchikhi, T., Rhayour, K., Ettayebi, M., Tantaoui-Elaraki, A. 1993. Improved method for the determination of antimicrobial activity of essential oils in agar medium. *Journal of Essential Oil Research*, 5: 179-184.
- Rhymer, J.M., Simberloff, D. 1996. Extinction by hybridization and introgression. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 27: 83-109.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., and Carlton, J.T. 2011. A compendium of essential concepts and terminology in biological invasions. In: Richardson, D.M. (ed.) *Fifty Years of Invasion Ecology: The Legacy of Charles Elton*. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Rieseberg, L.H. 1991. Homoploid reticulate evolution in *Helianthus* (Asteraceae): evidence from ribosomal genes. *American Journal of Botany* 78: 1218-1237.
- Rieseberg, L.H., Archer, M.A., Wayne, R.K. 1999. Transgressive segregation, adaptation and speciation. *Heredity* 83: 363-372.
- Rieseberg, L.H., Raymond, O., Rosenthal, D.M., Lai, Z., Livingstone, K., Nakazato, T., Durphy, J.L., Schwarzbach, A.E., Donovan, L.A., Lexer, C. 2003. Major ecological transitions in wild sunflowers facilitated by hybridization. *Science* 301: 1211-1216.
- Rius, M., Darling, J.A. 20014. How important is intraspecific genetic admixture to the success of colonising populations? *Trends in Ecology and Evolution* 29: 233-241.

## Βιβλιογραφία

- Robinson, T.W. 1965. Introduction, spread and areal extent of saltcedar (*Tamarix*) in the western states. In: *Studies of evapotranspiration*. US Geological Survey Professional Paper, Washington.
- Rosenthal, D.M., Schwarzbach, A.E., Donovan, L.A., Raymond, O., Rieseberg, L.H. 2002. Phenotypic differentiation between three ancient hybrid taxa and their parental species. *Plant Science* 163: 387-398.
- Ross, C.L., Harrison, R.G. 2002. A fine-scale spatial analysis of the mosaic hybrid zone between *Gryllus firmus* and *Gryllus pennsylvanicus*. *Evolution* 56: 2296-2312.
- Rubidge E.M., Taylor, E.B. 2004. Hybrid zone structure and the potential role of selection in hybridizing populations of native west slope cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki lewisi*) and introduced rainbow trout (*O. mykiss*). *Molecular Ecology* 13: 3735-3749.
- Rundel P.W., Montenegro G. and Jaksi F.M. (Eds.). 1998. *Landscape Disturbance and Biodiversity in Mediterranean – Type Ecosystems*. Springer, Berlin.
- Saetre, G.P. 2013. Hybridization is important in evolution, but is speciation? *Journal of Evolutionary Biology* 26: 256-258.
- Schemske, D.W. 2000. Understanding the origin of species. *Evolution* 54: 1069-1073.
- Schierenbeck, K.A., Ellstrand, N.C. 2009. Hybridization and the evolution of invasiveness in plants and other organisms. *Biological Invasions* 11:1093-1105.
- Schlute, U., Hochkirch, A., Lötters, S., Rödder, D., Schweiger, S., Weimann, T., Veith, M. 2012. Cryptic niche conservatism among evolutionary lineages of an invasive lizard. *Global Ecology and Biogeography* 21: 198-211.
- Schoener, T.W. 1968. Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* 49: 704-726.
- Schoener, T.W. 2009. The niche. In: Levin, S. (Ed.) *Princeton guide to Ecology*. Princeton University Press, Princeton.

## Βιβλιογραφία

- Seehausen, O. 2004. Hybridization and adaptive radiation. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 198-207.
- Shelford, V.E. 1916. *Animal communities in temperate America*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Shimoni, M. 1993. Growth inhibition of plant pathogenic fungi by essential oils. *Hassadeh* 74: 306-308.
- Short, L.L. 1969. Taxonomic aspects of avian hybridization. *Auk* 86: 84-105.
- Short, L.L. 1970. A reply to Uzzell and Ashmole. *Systematic Zoology* 19: 199-202.
- Silvertown, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 605-611.
- Slatkin, M. 1973. Gene flow and selection in a cline. *Genetics* 75: 733-756.
- Sobel, J.M., Grace F. Chen, G.F., Watt, L.R., Schemske, D.W. The biology of speciation. *Evolution* 64: 295-315.
- Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10: 1115-1123.
- Soberón, J., Nakamura, M. 2009. Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 19644-19650.
- Soberón, J., Peterson, A.T. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1-10.
- Soltis, P.S. 2013. Hybridization, speciation and novelty. *Journal of Evolutionary Biology* 26: 291-293.
- Soltis, P.S., Soltis, D.E. 2009. The role of hybridization in plant speciation. *Annual Reviews of Plant Biology* 60: 561-588.
- Stebbins, G.L. 1959. The role of hybridization in evolution. *Proceedings of the American Philosophical Society* 103: 231-251.
- Stefanakis, M.K., Touloupakis, E., Anastasopoulos, E., Ghanotakis, D., Katerinopoulos, H.E., Makridis, P. 2013. Antibacterial activity of

## Βιβλιογραφία

- essential oils from plants of the genus *Origanum*. *Food Control* 34: 539-546.
- Steiner, F.M., Schlick-Steiner, B.C., VanDerWal, J., Reuther, K.D., Christian, E., Stauffer, C., Suarez, A.V., Williams, S.E., Crozier, R.H. 2008. Combined modelling of distribution and niche in invasion biology: a case study of two invasive *Tetramorium* ant species. *Diversity and Distributions* 14: 538-545.
- Steinmann, K., Linder, H.P., Zimmermann, N.E. 2009. Modelling species richness using functional groups. *Ecological Modelling* 220: 962-967.
- Stockwell, D.R.B., and I.R. Noble. 1992. Induction of sets of rules from animal distribution data: A robust and informative method of analysis. *Mathematics and Computers in Simulation* 33: 385-390.
- Swenson, N.G. 2006. Gis-based niche models reveal unifying climatic mechanisms that maintain the location of avian hybrid zones in a North American suture zone. *Evolution* 19: 717-725.
- Swenson, N.G. 2008. The past and future influence of geographic information systems on hybrid zone, phylogeographic and speciation research. *Journal of Evolutionary Biology* 421-434.
- Tantaoui-Elaraki, A., Ferhout, H., Errifi, A. 1993. Inhibition of the fungal asexual reproduction stages by three Moroccan essential oils. *Journal of Essential Oil Research* 5: 535-545.
- Templeton, A.R. 1989. The meaning of species and speciation: a genetic perspective. In: Otte, D., Endler, J.A. (eds.) *Speciation and its consequences*. Sinauer, Sunderland, MA.
- Tepe, B., Daferera, D., Sökmen, M., Polissiou, M., Sökmen, A. 2004. The *in vitro* antioxidant and antimicrobial activities of the essential oil and various extracts of *Origanum syriacum* L. var *bevanii*. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 84: 1389-1396.
- Theodoridis, S., Randin, C., Broennimann, O., Patsiou, T., Conti, E. 2013. Divergent and narrower climatic niches characterize polyploid species of European primroses in *Primula* sect. *Aleuritia*. *Journal of Biogeography* 40: 1278-1289.

- Thomas, C.D., Alison Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., de Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L., Williams, S.E. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427: 145-148
- Thuiller, W. 2004. Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biology* 10: 2020-2027.
- Thuiller, W., Alberta, C., Araújo, M.B., Berry, P.M., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T., Midgley, G.F., Paterson, J., Schurr, F.M., Sykes, M.T., Zimmermann, N.E. 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 137-152.
- Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Travis, J.M.J., Brooker, R.W., Dytham, C. 2005. The interplay of positive and negative species interactions across an environmental gradient: insights from an individual based simulation model. *Biology Letters* 1: 5-8.
- Turland, N.J., Hilton, L., Press, J.R. 1993. *Flora of the Cretan area. Annotated checklist & atlas*. HMSO, London.
- Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M., Webb, D.A. 1972. *Flora Europaea. Volume 3. Diapensiaceae to Myoporaceae*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Underwood, A.J. 1981. Techniques of analysis of variance in experimental marine biology and ecology. *Oceanography and Marine Biology - An Annual Review* 19: 513-605.
- Usher, M.B. 1986. Invasibility and wildlife conservation: invasive species in nature reserves. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 314: 695-710.
- Václavík, T., Meentemeyer, R.K. 2009. Invasive species distribution modeling (iSDM): Are absence data and dispersal constraints needed to predict actual distributions? *Ecological Modelling* 220: 3248-3258.

## Βιβλιογραφία

- Van Valen, L. 1965. Morphological variation and the width of ecological niche. *American Naturalist* 99: 377-390.
- Vilà, M., Weber, E., D'Antonio, C.M. 2000. Conservation implications of invasion by plant hybridization. *Biological Invasions* 2: 207-27.
- Vos, P., Hogers, R., Bleeker, M., Reijans, M., van De Lee, T., Hornes, M., Frijters, A., Pot, J., Peleman, J., Kuiper, M., Zabeau, M. 1995. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research*, 23: 4407-4414.
- Vrochidou, A., Tsanis, I.K. 2012. Assessing precipitation distribution impacts on droughts on the island of Crete. *Natural Hazards and Earth System Sciences* 12: 1159-1171.
- Wagner, W.H. 1970. Biosystematics and evolutionary noise. *Taxon* 19: 146-151.
- Wang, X.R., Szmidt, A.E., Lewandowski, A., Wang, Z.R. 1990. Evolutionary analysis of *Pinus densata* Masters, a putative Tertiary hybrid. *Theoretical and Applied Genetics* 80: 635-640.
- Warren, D.L. 2012. In defense of 'niche modeling'. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 497-500.
- Warren, D.L., Glor, R.E., Turelli, M. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62: 2868-2883.
- Whitney, K.D., Ahern, J.R., Campbell, L.G., Albert, L.P., King, M.S. 2010. Patterns of hybridization in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12: 175-182.
- Whitney, K.D., Broman, K.W., Kane, N.C., Hovick, S.M., Randel, R.A., Rieseberg, L.H. 2015. Quantitative trait locus mapping identifies candidate alleles involved in adaptive introgression and range expansion in a wild sunflower. *Molecular Ecology* 24: 2194-2211.
- Whittaker, R.H. 1973. Niche, habitat and ecotope. *American Naturalist* 107: 321-338.
- WHO. 2003. *WHO guidelines on good agricultural and collection practices (GACP) for medicinal plants*. World Health Organization, Geneva.

## Βιβλιογραφία

- Wisz, M.S., Hijmans, R.J., Li, J., Peterson, A.T., Graham, C.H., Guisan, A. 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions* 14: 763-773.
- Wisz, M.S., Pottier, J., Kissling, W.D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C.F., Dormann, C.F., Forchhammer, J.G., Guisan, A., Heikkinen, R.K., Høye, T.T., Ingolf, K., Luoto, M., Maiorano, L., Nilsson, M., Normand, S., Öckinger, E., Schmidt, N.M., Termansen, M., Timmermann, A., Wardle, D.A., Aastrup, P., Svenning, J. 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews* 88: 15-30.
- Woodhead, M., Russell, J., Squirrell, J., Hollingsworth, P.M., Mackenzie, K., Gibby, M., Powell, W. 2005. Comparative analysis of population genetic structure in *Athyrium distentifolium* (Pteridophyta) using AFLPs and SSRs from anonymous and transcribed gene regions. *Molecular Ecology* 14: 1681-1695.
- Woodruff, D.S. 1973. Natural hybridization and hybrid zones. *Systematic zoology* 22: 213-218.
- Wu, X.B., Smeins, F.E. 2000. Multiple-scale habitat modeling approach for rare plant conservation. *Landscape and Urban Planning* 51: 11-28.
- Yamamura, N., Higashi, M., Behera, N., Wakaon, J.Y. 2004. Evolution of mutualism through spatial effects. *Journal of Theoretical Biology* 226: 421-428.
- Zohary, M. 1973. *Geobotanical Foundations of the Middle East 1 &2*. Fischer, Stuttgart, Swets & Zeitlinger, Amsterdam.
- Καρούσου, Ρ. 1995. *Ταξινομική προσέγγιση της οικογένειας Labiateae στην Κρήτη, εξάπλωση, χωρολογία και αιθέρια έλαια*. Διδακτορική διατριβή, Αριστοτελείο Πανεπιστήμιο Θεσσαλονίκης.
- Κουντρούμπα, Κ. 2014. *Γενετική σύσταση πληθυσμών των νηματίδιων ρίγανης Origanum × intercedens Rech.* στην Κρήτη. Μεταπτυχιακή διατριβή, Πανεπιστήμιο Κρήτης.
- Μπαριωτάκης, Μ., Πιερίντσος, Σ. 2009. Μοντέλα διανομής ειδών στη μελέτη των χωρικών προτύπων διανομής του γένους *Phlomis* στην

## Βιβλιογραφία

Κρήτη. Εντός: 11ο Πανελλήνιο Επιστημονικό Συνέδριο Ελληνικής Βοτανικής Εταιρείας - Τόμος Περιλήψεων. Ελληνική Βοτανική Εταιρεία, Αθήνα.

