

Μεταπτυχιακή Διατριβή

Ενδημισμός και Υβριδισμός στα Μεσογειακά
Οικοσυστήματα: Παρατηρούμενα και Αναμενόμενα
Χωρικά Πρότυπα του Γένους *Phlomis*

Μπαριωτάκης Μιχαήλ

Εργαστήριο Οικολογίας Φυτών και Διαχείρισης Χερσαίων
Οικοσυστημάτων
Τμήμα Βιολογίας, Πανεπιστήμιο Κρήτης

Ηράκλειο, 2007

*Αυτή η εργασία είναι το αποτέλεσμα σκέψης.
Αν και η εργασία αφιερώνεται στην επιστήμη,
η σκέψη καθεαυτή αφιερώνεται στον αδελφό μου.*

Ενδημισμός και Υβριδισμός στα Μεσογειακά Οικοσυστήματα: Παρατηρούμενα και Αναμενόμενα Χωρικά Πρότυπα του Γένους *Phlomis*

Μπαριωτάκης Μιχαήλ

Εργαστήριο Οικολογίας Φυτών και Διαχείρισης Χερσαίων Οικοσυστημάτων, Τμήμα Βιολογίας, Πανεπιστήμιο Κρήτης, Τ.Θ. 2208, 71409 Ηράκλειο

Περίληψη: Ο ενδημισμός και ο υβριδισμός στα Μεσογειακά οικοσυστήματα μελετήθηκαν μέσω της ανάδειξης και ανάλυσης των χωρικών προτύπων διανομής των τριών ειδών του γένους *Phlomis* και των υβριδίων τους στην Κρήτη, καθώς και της συγκριτικής ανάλυσης του φαινομένου του υβριδισμού στην Κρήτη και σε άλλες, μη Μεσογειακές, χλωρίδες. Η δημιουργία χαρτών διανομής, που έγινε με τη χρήση μαθηματικών μοντέλων Μπαϋεσιανής ανάλυσης και την ενσωμάτωση πέντε περιβαλλοντικών παραμέτρων (υψόμετρο, μέση ετήσια θερμοκρασία, μέση ετήσια βροχόπτωση, τύπος γεωλογικού υποστρώματος και τύπος ενδιαιτήματος), έγινε εις τρόπον ώστε να προκύψουν χάρτες της αναμενόμενης διανομής των ειδών και υβριδίων, αλλά και χάρτες που προσεγγίζουν την παρατηρούμενη διανομή τους. Η σύγκριση των δύο τύπων χάρτη ανέδειξε συγκεκριμένα πρότυπα που ακολουθούν τα είδη. Το ενδημικό *Phlomis lanata* παρουσίασε τη μεγαλύτερη ομοιότητα ανάμεσα στην παρατηρούμενη και την αναμενόμενη διανομή του, ενώ το *Phlomis cretica* και τα τρία υβρίδια χαρακτηρίστηκαν από μεγάλες αποκλίσεις. Ενδιαφέροντα αποτελέσματα έδωσε και η μελέτη των χωρικών προτύπων του υβριδισμού για το γένος, καθώς για δύο από τα τρία υβρίδια η χωρική διανομή δεν φαίνεται να ακολουθεί τη μορφή ζωνών, όπως προτείνεται στη βιβλιογραφία. Τέλος, από την ανάλυση του υβριδισμού στην Κρήτη προέκυψε ότι η συντριπτική πλειοψηφία των υβριδισόμενων ειδών δεν μπορούν να ενταχθούν ξεκάθαρα σε κάποια από τις κατηγορίες αλλοπατρικού, παραπατρικού ή συμπατρικού υβριδισμού, ενώ και η συχνότητα του υβριδισμού είναι αρκετά χαμηλότερη σε σχέση με άλλες νησιωτικές χλωρίδες. Αυτό μπορεί να υποστηρίξει τον δευτερεύοντα ρόλο του υβριδισμού σε διεργασίες ειδογένεσης στη Μεσόγειο.

Abstract: Endemism and hybridization in Mediterranean ecosystems were studied through analysis of spatial distribution patterns of the three species of genus *Phlomis* and their hybrids in Crete, as well as comparative analysis of hybridization in Crete and other, non-Mediterranean, floras. The creation of distribution maps, through Bayesian mathematical modeling and the use of five environmental factors (altitude, mean annual temperature, mean annual precipitation, geological substrate and habitat type) took place so as to produce maps considering the expected distribution of the species and hybrids, but also maps approximating the observed distribution. Comparison of the two map types resulted in the emerging of certain patterns. The endemic *Phlomis lanata* showed the highest similarity between its observed and expected distribution, while *Phlomis cretica* and the three hybrids were characterized by high dissimilarities. The study of the spatial patterns of hybridization also yielded interesting results, since for two of the three hybrids the spatial distribution does not seem to follow the form of zones, as is proposed in the bibliography. Finally, the analysis of hybridization in Crete showed that the majority of hybridizing species do not fit into any of the sympatric, parapatric or allopatric categories, while the frequency of hybridization is lower than that of other floras. This might support the secondary role of hybridization in speciation processes in the Mediterranean region.

Εισαγωγή

Μοντέλα Διανομής Ειδών (Spatial Distribution Models, SDMs)

Η ανάλυση των σχέσεων ανάμεσα στην αφθονία και διανομή των ειδών και το περιβάλλον τους παραμένει ένα από τα θεμελιώδη ερωτήματα της οικολογίας (Guisan & Zimmermann, 2000). Η ανάγκη επίλυσης ερωτημάτων που σχετίζονται με αυτές τις σχέσεις οδήγησαν στην προσπάθεια ποσοτικοποίησης τους. Από αυτήν την ποσοτικοποίηση προέκυψαν οι πρώτες

απόπειρες μοντελοποίησης της διανομής οργανισμών (Guisan και συν., 2005). Σύμφωνα με τους Guisan και συν. (2005), ένα από τα πρώτα παραδείγματα δημιουργίας ενός μοντέλου συσχέτισης της διανομής ενός είδους με κλιματικούς παράγοντες αφορά ένα είδος κάκτου στην Αυστραλία και κατασκευάστηκε το 1924. Αν και από τότε η μορφή των μοντέλων έχει αλλάξει αρκετές φορές, παραμένουν μέχρι σήμερα ένα πολύ χρήσιμο εργαλείο της οικολογίας.

Σύμφωνα με τους Guisan και συν. (2005), ιστορικά η εξέλιξη των μοντέλων διανομής ειδών (Species Distribution Models, SDMs) έχει περάσει από τρία στάδια: (α) τη μη χωρική στατιστική ποσοτικοποίηση των συσχετίσεων ανάμεσα στα είδη και το περιβάλλον τους βασισμένη σε εμπειρικά δεδομένα, (β) τη μη στατιστική, μη εμπειρική, χωρική μοντελοποίηση της διανομής ειδών και (γ) τη χωρική, στατιστική και εμπειρική μοντελοποίηση της διανομής ειδών.

Με την εισαγωγή τόσο των συστημάτων γεωγραφικών πληροφοριών (Geographic Information Systems, GIS) και τεχνικών τηλεπισκόπησης (remote sensing techniques) όσο και καινούργιων, ισχυρών στατιστικών μεθόδων ως νέων μεθοδολογικών εργαλείων, η μοντελοποίηση τόσο της αφθονίας και διανομής των ειδών όσο και άλλων υπό μελέτη αντικειμένων, όπως η βιοποικιλότητα και ο τύπος βλάστησης, γνώρισε ταχεία ανάπτυξη (Guisan & Zimmermann, 2000; Guisan και συν., 2005). Επιπλέον, η προκύπτουσα δυνατότητα εφαρμογής οικολογικών θεωριών σε πρακτικά ζητήματα μεγάλης κλίμακας (Sperduto & Congalton, 1996; Ortigosa και συν., 2000) αύξησε ακόμα περισσότερο το ενδιαφέρον των οικολόγων για τα χωρικά μοντέλα (Gao, 1996).

Ωστόσο, παρά την εκτεταμένη παραγωγή διαφόρων ειδών χαρτών πρόβλεψης, και ενώ είναι πλέον γνωστή η αλληλεξάρτηση ανάμεσα στη θεωρία, τα δεδομένα και τα στατιστικά μοντέλα (Austin, 2007; Huston, 2002) καθώς και η χρησιμότητα των μοντέλων αυτών στην παραγωγή υποθέσεων προς έλεγχο και την ανάδειξη των μελλοντικών κατευθύνσεων της οικολογικής έρευνας (Wu & Smeins, 2000), ο ρόλος της θεωρίας σε τέτοιου είδους έρευνες είναι στην καλύτερη περίπτωση δευτερεύων (Guisan & Zimmermann, 2000; Austin, 2002; Austin, 2007), αν δεν απουσιάζει πλήρως. Ο Austin (2007) αναφέρει ότι σε μία τυχαία δειγματοληψία 20 πρόσφατων δημοσιεύσεων που χρησιμοποιούσαν στατιστικά μοντέλα για την πρόβλεψη της διανομής ειδών, κανένα δεν περιελάμβανε τον όρο *θεωρία* σε οικολογικό πλαίσιο. Επιπλέον, η σχετική βιβλιογραφία δεν φαίνεται να διέπεται από ενιαία αποδοχή της αναγκαιότητας σαφών οικολογικών θεωριών και ποιες θα μπορούσαν να θεωρηθούν ως τέτοιες στη μελέτη της διανομής των ειδών (Austin, 1999).

Ενδημισμός και Σπανιότητα

Οι λόγοι για τους οποίους κάποια είδη έχουν υψηλό γεωγραφικό εύρος ενώ κάποια άλλα περιορίζονται σε πολύ στενές θέσεις πάντοτε κινούσαν το ενδιαφέρον των επιστημόνων (Lavergne και συν., 2004) και εξακολουθούν να μελετούνται ακόμα. Καθώς τα είδη με περιορισμένη διανομή συχνά τοποθετούνται υπό καθεστώς διαχείρισης (Guisan & Thuiller, 2006), η μελέτη των σπάνιων ειδών αλλά και του ίδιου το φαινομένου της σπανιότητας, εκτός από την αναγκαιότητά της στην παραγωγή θεωριών της οικολογίας, είναι ουσιαστικής σημασίας και στην ανάπτυξη και εφαρμογή αποτελεσματικών διαχειριστικών πρακτικών (Bevill & Louda, 1999).

Ως μια δυνητικά αποτελεσματική ερευνητική μεθοδολογία για την ανάδειξη των πιθανών αιτιών της σπανιότητας και την καλύτερη ανάλυση των διεργασιών που συμμετέχουν σε αυτή έχει προταθεί η συγκριτική μελέτη ειδών περιορισμένης διανομής και των πιο ευρέως εξαπλωμένων συγγενικών τους (Fiedler, 1987; Louda, 1994; Baskin και συν., 1997; Bevill & Louda, 1999). Αν και αυτή η μέθοδος μπορεί πράγματι να αποδειχτεί χρήσιμη στην ανάδειξη κάποιων από τους μηχανισμούς στους οποίους οφείλεται το φαινόμενο, η ασυμβατότητα και αδυναμία παραγωγής γενικών προτύπων των περιπτώσιολογικών εργασιών (Kunin & Gaston 1993) σε συνεργασία με την πολυπλοκότητα του φαινομένου, δεν έχουν ακόμα

επιτρέπει την παραγωγή κάποιας ενοποιητικής θεωρίας (Kunin & Gaston 1993; Gaston, 1994; Beville & Louda, 1999; Debussche & Thompson, 2003).

Υβριδισμός και Ζώνες Υβριδισμού

Η διεργασία του υβριδισμού (hybridization) και οι προκύπτουσες από αυτόν ζώνες (hybrid zones) επικέντρωσαν το ερευνητικό ενδιαφέρον κυρίως λόγω της μη συνοχής τους με την αρχικά κυρίαρχη άποψη των βιολόγων ότι τα είδη είναι ξεκάθαρα διαχωρισμένες οντότητες με σαφή μεταξύ τους όρια (Mallet, 2005, Barton & Hewitt, 1985). Η άποψη αυτή, η οποία ενυπήρχε ήδη στο *Origin of Species* (Darwin, 1859), ενισχύθηκε περαιτέρω από τη Βιολογική Έννοια του Είδους (Mayr, 1942; Mayr, 1963). Ωστόσο, η διαπίστωση ότι ο υβριδισμός απαντάται στη φύση πολύ συχνότερα από ότι είχε αρχικά υποθεθεί, όχι μόνο στα φυτά, αλλά και στα ζώα (Howard και συν., 1993), έθεσε τη διακριτότητα των ειδών υπό έλεγχο ακόμα και από τους ίδιους τους ερευνητές που πρότειναν τη Βιολογική Έννοια του Είδους (Barton & Hewitt, 1985). Οι Barton & Hewitt (1985) προτείνουν η οποιαδήποτε συζήτηση επί των ζωνών υβριδισμού να μην περιορίζεται σε ένα αυστηρό διαχωρισμό των γονικών ειδών από τα υβρίδια, αλλά να βασίζεται σε (ποσοτικοποιήσιμες) γενετικές διαφορές μεταξύ των ατόμων. Αν και οι σύγχρονες απόψεις τόσο σχετικά με την έννοια του είδους όσο και με τον υβριδισμό εξακολουθούν να είναι αντικρουόμενες, έχει γίνει σε ένα βαθμό κατανοητό πως ο διαχωρισμός των ειδών δεν είναι όσο ξεκάθαρος θεωρούταν παλαιότερα.

Επιπλέον, έχει αναδειχθεί η χρησιμότητα των ζωνών υβριδισμού στη μελέτη των διεργασιών της εξέλιξης (Cain και συν., 1999; Arnold & Hodges, 1995; Jiggins & Mallet, 2000), ενώ πολύ σημαντική θεωρείται και η ενσωμάτωσή τους στη λήψη αποφάσεων σχετικά με την εφαρμογή διαχειριστικών πρακτικών (Cain και συν., 1999; Cozzolino και συν., 2006). Η μελέτη των ζωνών υβριδισμού αποτελεί πλέον σημαντικό κομμάτι και της εξέλιξης, ενώ οι εργασίες που σχετίζονται με τις ζώνες υβριδισμού μπορούν αδρά να χωριστούν σε τέσσερις κατηγορίες: (α) γενετική δομή και σύσταση (Harrison, 1986; Durrett και συν., 2000), (β) μετακίνηση (Barton & Hewitt, 1985), (γ) σχετική βιωσιμότητα γονικών ειδών και υβριδίων (Arnold & Hodges, 1995) και (δ) συμβολή σε διαδικασίες ειδογένεσης (Seehausen, 2004) και εξαφάνισης ειδών (Levin και συν., 1996).

Ωστόσο, παρά το μεγάλο αριθμό εργασιών σχετικά με τις ζώνες υβριδισμού (δύο σχετικά εκτενείς επισκοπήσεις είναι αυτές των Barton & Hewitt, 1985 και Hewitt, 1988), η συντριπτική πλειοψηφία των εργασιών αφορά εξελικτικές προσεγγίσεις των ζωνών αυτών μέσα από μοριακή ανάλυση της γενετικής ποικιλότητας, ενώ οι οικολογικές τους ιδιότητες παραμένουν σχετικά άγνωστες (Vila και συν., 2000; Wang και συν., 1998).

Ετερογένεια και Μεσογειακά Οικοσυστήματα

Τα Μεσογειακού τύπου οικοσυστήματα και ιδιαίτερα τα οικοσυστήματα της Μεσογειακής λεκάνης χαρακτηρίζονται από υψηλή ετερογένεια, τόσο σε χωρική όσο και σε χρονική κλίμακα (Blondel & Aronson, 1995; Herrando και συν., 2003). Σε αυτό έχουν συνεισφέρει οι διαδικασίες εδαφογένεσης, οι οποίες έδρασαν και δρουν κυρίως σε ασβεστολιθικά πετρώματα, οδηγώντας στη δημιουργία ενός μωσαϊκού εδαφικών τύπων (Hobbs και συν., 1995), η συνδυασμένη δράση της υψηλής ποικιλότητας άλλων περιβαλλοντικών παραγόντων (π.χ, κλίμα) επί αυτού του μωσαϊκού ακόμα και σε επίπεδο μικροκλίμακας (Blondel & Aronson, 1995), καθώς και οι εναλλασσόμενες και ποικίλες χρήσεις γης (Blondel & Aronson, 1995; di Castri, 1981), σε συνδυασμό με την μακράς διάρκειας τροποποίηση του Μεσογειακού περιβάλλοντος από την ανθρώπινη παρουσία (di Castri, 1981).

Καθώς η ετερογένεια των ενδιαιτημάτων έχει πλέον αναδειχθεί ως ένα από τα πιο σημαντικά περιβαλλοντικά κριτήρια στη διαχείριση των χερσαίων οικοσυστημάτων (Svoray και συν., 2005, Wolf, 2001) και την κατανόηση των διεργασιών της οικολογίας (Wolf, 2001), η υψηλή ετερογένεια και μωσαϊκότητα που χαρακτηρίζει τα Μεσογειακά οικοσυστήματα δεν μπορεί

να αγνοηθεί σε μελέτες που αφορούν τα συστήματα αυτά. Επιπροσθέτως, η αντιμετώπιση των περιβαλλοντικών παραμέτρων ως κλινών (π.χ. Brown και συν., 1996), που συμβαίνει σε εργασίες που αφορούν πιο ομοιογενή συστήματα, ενδέχεται να οδηγήσει σε αντιφατικά αποτελέσματα, καθώς τέτοια κλινή ίσως δεν αποτελούν την κοινότερη διανομή των περιβαλλοντικών παραμέτρων στα Μεσογειακά συστήματα.

Από τα παραπάνω, καθίσταται σαφές πως η κατασκευή μοντέλων διανομής ειδών σε Μεσογειακά οικοσυστήματα απαιτεί μια διαφορετική προσέγγιση, η οποία να αναδεικνύει πιθανές διαφορές στα χωρικά πρότυπα ειδών, οφειλόμενες στην ιδιαιτερότητα των οικοσυστημάτων αυτών. Τα αποτελέσματα μίας τέτοιας προσέγγισης θα αποτελούσαν να αποτελέσουν μία ενδεχόμενη βελτίωση της σημερινής έλλειψης εμπειρικής θεμελίωσης για τη διαχείριση σε ετερογενή περιβάλλοντα (Wolf, 2001).

Ερευνητικοί Στόχοι

Η παρούσα εργασία χρησιμοποιεί τεχνικές χωρικής μοντελοποίησης μέσω ενός μαθηματικού μοντέλου και τη χρήση συστημάτων γεωγραφικών πληροφοριών στην ανάδειξη και ανάλυση χωρικών προτύπων που σχετίζονται με θέματα ενδημισμού και υβριδισμού στο ετερογενές μεσογειακό περιβάλλον. Ερευνητικοί στόχοι της παρούσας εργασίας είναι οι εξής:

1. Η δημιουργία χωρικών χαρτών διανομής (spatial distribution maps) για τα τρία είδη του γένους *Phlomis* στην Κρήτη και τα υβριδιά τους.
2. Η συγκριτική ανάλυση των χαρτών αναμενόμενης και παρατηρούμενης διανομής με σκοπό την αναγνώριση πιθανών διαφορών στα χωρικά πρότυπα των ειδών.
3. Η αναγνώριση και εξέταση των θέσεων υβριδισμού των τριών ειδών του γένους *Phlomis* στην Κρήτη όπως αυτές προκύπτουν από τη διανομή των υβριδίων, καθώς και ο έλεγχος μίας σειράς ερευνητικών υποθέσεων σχετικά με αυτές. Συγκεκριμένα, θα εξεταστούν τα παρακάτω:
 - (α) Το κατά πόσο οι θέσεις υβριδισμού σχηματίζουν μία συνεχή ζώνη, όπως προβλέπουν αρκετά θεωρητικά μοντέλα που περιγράφονται στη βιβλιογραφία.
 - (β) Ο τύπος του υβριδισμού ως προς τις σχετικές θέσεις των τριών υβριδιζόμενων ειδών του γένους *Phlomis* (συμπατρικός, παραπατρικός, αλλοπατρικός).
4. Η συγκριτική εξέταση του φαινομένου του υβριδισμού στην Κρήτη και σε άλλες περιοχές για τις οποίες υπάρχουν στοιχεία, με έμφαση:
 - (α) Στη διανομή του φαινομένου στις διάφορες ταξινομικές ομάδες, και
 - (β) Στις σχετικές θέσεις των διανομών των ειδών που υβριδίζονται (συμπατρικά, αλλοπατρικά, παραπατρικά)

Υλικά και Μέθοδοι

Το Υπό Μελέτη Γένος

Το γένος *Phlomis* L. (Lamiaceae) περιλαμβάνει περισσότερα από 100 είδη, με κύρια διανομή την Ευρασία και τη βορειο-δυτική Αφρική και κέντρα ποικιλότητας στη νότια και ανατολική Ανατολία και το βορειο-δυτικό Ιράν (Azizian & Moore, 1982). Στην Ελλάδα, το γένος εκπροσωπείται από 9 είδη (Πίνακας 1), εκ των οποίων τα *Phlomis cretica* C. Presl in J. & C. Presl, *Phlomis fruticosa* L. και *Phlomis lanata* Willd. απαντώνται στην Κρήτη (Turland και συν., 1993; Καρούσου, 1995). Τα τρία αυτά είδη υβριδίζονται μεταξύ τους, δίνοντας 3 υβρίδια ($P. cretica \times P. fruticosa = P. \times cytherea$, $P. cretica \times P. lanata = P. \times commixta$, $P. fruticosa \times P. lanata = P. \times sieberi$).

Το *P. cretica* εξαπλώνεται εκτός από την Κρήτη και στην Πελοπόννησο, τα Κύθηρα, τα νησιά του ανατολικού Αιγαίου και τη νοτιοδυτική Τουρκία (Turland και συν., 1993; Καρούσου, 1995). Το *P. fruticosa*, εν μέρει εξαιτίας της χρήσης του ως καλλωπιστικό, έχει την ευρύτερη αλλά και πιο ασαφή διανομή από τα τρία είδη του γένους που απαντώνται στην Κρήτη. Σύμφωνα με τη *Flora Europaea* (Tutin και συν., 1972), εξαπλώνεται στη Μεσογειακή Λεκάνη και κυρίως στις χώρες Αλβανία, Ελλάδα, Γιουγκοσλαβία, Ιταλία, με πιθανή παρουσία σε περιοχές στη Σαρδηνία, τη Σικελία, τις Αζόρες, τη Βρετανία, τη Γαλλία και τη Ρωσία. Έχει επίσης καταγραφεί και στην Κύπρο (Blamey & Grey-Wilson, 1993). Το *P. lanata* είναι ενδημικό της Κρήτης, και σύμφωνα με τους Turland και συν. (1993) παρουσιάζεται εκτενώς στην Κεντρική και Ανατολική Κρήτη, ενώ στη Δυτική Κρήτη έχει σημειωθεί ένας πληθυσμός βόρεια των Σφακίων.

Πίνακας 1. Τα είδη του γένους *Phlomis* που απαντώνται στον ελλαδικό χώρο.

Είδος	Διανομή
<i>Phlomis cretica</i>	Κρήτη, και η ευρύτερη περιοχή του Αιγαίου
<i>Phlomis floccosa</i>	Κάσος, Κάρπαθος, Τυνησία, Λιβύη, Αίγυπτος
<i>Phlomis fruticosa</i>	Αυτοφύες στη Μεσογειακή Λεκάνη
<i>Phlomis herba-venti</i>	Βουλγαρία, Γαλλία, Ελλάδα, Ισπανία, Ιταλία, Πρώην Γιουγκοσλαβία, Πορτογαλία, Ρουμανία, Πρώην Ε.Σ.Σ.Δ., Σικελία, Δυτική Τουρκία
<i>Phlomis lanata</i>	Ενδημικό της Κρήτης
<i>Phlomis pichleri</i>	Ενδημικό της ομάδας της Καρπάθου
<i>Phlomis pungens</i>	Ισπανία, Μαρόκο, Αλγερία, Τυνησία, Ισραήλ και Ιορδανία, Λίβανο και Συρία, Τουρκία, Αλβανία, Βουλγαρία, Ελλάδα, Πρώην Γιουγκοσλαβία, Ιράν, Ιράκ, Κριμαία, πρώην Ε.Σ.Σ.Δ.
<i>Phlomis samia</i>	Ελλάδα, Τουρκία, Νότια Πρώην Γιουγκοσλαβία
<i>Phlomis tuberosa</i>	Αυστρία, Βουλγαρία, Τσεχοσλοβακία, Γερμανία, Ελλάδα, Ουγγαρία, Πρώην Γιουγκοσλαβία, Ρουμανία, Πρώην Ε.Σ.Σ.Δ.

Εκτενής ανάλυση φειδωλότητας (parsimony analysis) της υποοικογένειας Lamioideae έδειξε ότι το γένος *Phlomis* είναι συγγενικό με μία ευρεία ομάδα ειδών, όπως είδη των γενών *Lamium*, *Lagochilus/Leonurus*, *Ballota/Marrubium* και με ένα ευρύτερο κλαδί που περιλαμβάνει το γένος *Leucas* (Mathiesen, 2006). Η ποικιλότητα του γένους είναι πολύ υψηλή (Mathiesen, 2006) και στο παρελθόν έχει οδηγήσει σε ταξινομική, φυλογενετική και οικογεωγραφική σύγχυση (Albaladejo και συν., 2004; Mathiesen, 2006). Η υψηλή συχνότητα υβριδισμού που παρατηρείται στο γένος (Aparicio, 1997) ενδεχομένως παίζει σημαντικό ρόλο σε αυτή τη σύγχυση. Ας σημειωθεί εδώ ότι και τα τρία είδη είναι διπλοειδή, με χρωμοσωμικό αριθμό $2n = 20$.

Περιοχή Μελέτης

Η Κρήτη είναι το νοτιότερο και μεγαλύτερο νησί της Ελλάδας και το πέμπτο μεγαλύτερο νησί της Μεσογείου, με συνολική έκταση περίπου 8700 km², μήκος 256 km από δυτικά προς τα ανατολικά και πλάτος από 11 km ως 56 km (Turland και συν., 1993). Κατά μήκος ολόκληρου του νησιού επικρατεί μία ορεινή σειρά που αποτελείται από τα Λευκά Όρη στα δυτικά, τον Ψηλορείτη στα κεντρικά και τη Δίκτη και την οροσειρά της Σητείας στα ανατολικά (Higgins & Higgins, 1996).

Ιστορικά, η Κρήτη αποτελεί το κύριο υπόλειμμα του ορεινού τόξου που οριοθετούσε το νοτιότερο άκρο του Αιγαίου όγκου, ενώνοντας τα αντίστοιχα της Πελοποννήσου με την οροσειρά του Ταύρου στη νοτιοδυτική Τουρκία. Η κοινή γεωλογική ιστορία της Κρήτης με την δυτική Ασία είχε ως αποτέλεσμα εκτενείς μεταναστεύσεις, στις οποίες οφείλονται αρκετά κοινά χλωριδικά στοιχεία, όπως τα είδη *Datisca cannabina* και *Lecokia cretica*, των οποίων οι ευρωπαϊκές διανομές περιορίζονται στην Κρήτη, καθώς και τα *Ebenus cretica*, *Ricotia cretica*

και *Zelkova abeliceae*, είδη ενδημικά της Κρήτης τα οποία ανήκουν σε γένη με κέντρο διανομής την Ασία. Αντίστοιχα χλωριδικά στοιχεία αποτελούν ένδειξη σύνδεσης και με τη Βόρεια Αφρική (Turland και συν., 1993). Επιπλέον, η χλωριδική ομάδα της Κρήτης εκτός από την Κρήτη συμπεριλαμβάνει και την Κάρπαθο (Turland και συν., 1993).

Συλλογή Δεδομένων

Για τον προσδιορισμό των τριών ειδών του υπό μελέτη γένους χρησιμοποιήθηκε η κλειδα που προτείνεται από την Καρούσου (1995) (βλ. παράρτημα 1). Λόγω έλλειψης κάποιας μοριακής ανάλυσης των διαφορετικών ατόμων, ως υβρίδια θεωρήθηκαν άτομα με μορφολογικά ενδιάμεσους χαρακτήρες (Gottlieb, 1972; McDade, 1990, 1995; Dibble και συν., 1998; Hawkins *et al.*, 1999), με βάση τους οποίους δεν μπορούσαν να καταταχθούν ξεκάθαρα σε κάποιο από τα γονικά είδη. Τα μορφολογικά ενδιάμεσα άτομα, ανάλογα με τους χαρακτήρες τους, κατατάχθηκαν ως τα αντίστοιχα υβρίδια. Ήμασταν αρκετά συντηρητικοί στην κατάταξη ατόμων ως υβριδίων, το οποίο ενδεχομένως να οδήγησε σε σφάλμα υπέρ των γονικών ειδών. Ωστόσο, παρά την αυστηρότητα στον ορισμό των ενδιάμεσων ατόμων, παρατηρήθηκαν υβρίδια σε θέσεις που δεν είχαν καταγραφεί προηγουμένως (Turland και συν., 1993, Καρούσου, 1995).



Σχήμα 1. Οι 230 θέσεις δειγματοληψίας στην Κρήτη.

Εξετάστηκαν συνολικά 230 θέσεις σε όλη την Κρήτη (Σχήμα 1), ακολουθώντας τυχαία δειγματοληψία. Προκειμένου να αποφευχθεί ο χωρικός αυτόσυσχετισμός (spatial autocorrelation) των δεδομένων, τόσο στα σημεία εκπαίδευσης όσο και στα σημεία αξιολόγησης 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 είδους 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. Για κάθε σημείο δειγματοληψίας καλύφθηκε έκταση ακτίνας τουλάχιστον 200 m γύρω από το σημείο από το οποίο λήφθηκαν συντεταγμένες. Για κάθε σημείο καταγράφηκε επί πλέον, με τη χρήση περιβαλλοντικών στρωμάτων συστημάτων γεωγραφικών πληροφοριών, η μέση ετήσια θερμοκρασία, η μέση ετήσια βροχόπτωση, το είδος ενδιαιτήματος, και το γεωλογικό υπόστρωμα.

Πίνακας 2. Οι 10 τύποι ενδιαιτήματος που χρησιμοποιήθηκαν στο μοντέλο.

Ονομασία Μεταβλητής	Τύπος Ενδιαιτήματος
Acer	Δάση κυπαρρίσου (<i>Acero-Cupression</i>)
Agri	Καλλιέργειες
Dehe	Dehasas
Euph	Διαπλάσεις Κρήτης (<i>Euphorbieto-Verbascion</i>)
Garr	Garrigues της Ανατολικής Μεσογείου
Medp	Μεσογειακά δάση πεύκης
Oleo	Δάση ελιάς και χαρουπιάς
Orom	Ορο-μεσογειακά φρύγανα
Quer	Δάση Αριάς <i>Quercus ilex</i>
Sarco	<i>Sarcopoterium spinosum</i> φρύγανα

Τα είδη ενδιαιτήματος που συμπεριλήφθηκαν στη μελέτη φαίνονται στον Πίνακα 2. Η συγκεκριμένη κατηγοριοποίηση είναι, με ελάχιστες τροποποιήσεις, αυτή που προτείνεται στο δίκτυο NATURA 2000 (Ντάφης και συν., 1997). Κάποιοι τύποι ενδιαιτήματος παραλήφθηκαν λόγω της σπανιότητάς τους, ή της σχετικά μικρής έκτασης που καταλαμβάνουν σε σχέση με την κλίμακα στην οποία πραγματοποιήθηκε η επεξεργασία της εικόνας.

Η κατάταξη των τύπων γεωλογικού υποστρώματος που χρησιμοποιήθηκε (Πίνακας 3) επίσης δεν περιλαμβάνει λεπτομερώς όλους τους τύπους γεωλογικού υποστρώματος που απαντώνται στην Κρήτη. Σπάνια γεωλογικά υποστρώματα δεν συμπεριλήφθηκαν στο μοντέλο.

Πίνακας 3. Οι 10 τύποι γεωλογικού υποστρώματος που χρησιμοποιήθηκαν στο μοντέλο.

Όνομασία Μεταβλητής	Τύπος Γεωλογικού Υποστρώματος
Allu	Αλουβιανές Αποθέσεις
Cong	Συγκαταμερή
Depo	Αποθέσεις
Dolo	Δολομίτες
Flys	Φλόσχη
Lime	Ασβεστόλιθοι
Marl	Μάργες
Meta	Μεταμορφωμένα
Para	Pararocks
Schi	Σχιστόλιθοι

Το Μοντέλο Πρόβλεψης

Για τη δημιουργία του χάρτη πρόβλεψης των υπό μελέτη ειδών και των μεταξύ τους υβριδίων χρησιμοποιήθηκε ένα Γενικευμένο Γραμμικό Μοντέλο (Generalized Linear Model, GLM, Austin & Cunningham, 1981; McCullagh & Nelder, 1989). Τα γενικευμένα γραμμικά μοντέλα αποτελούν προέκταση των απλών μοντέλων πολλαπλής γραμμικής παλινδρόμησης, στα οποία ο predictor μπορεί να είναι οποιαδήποτε συνάρτηση πέρα από τη συνάρτηση ταυτότητας $f(x) = x$. Μαζί με τα Γενικευμένα Προσθετικά Μοντέλα (Generalized Additive Models, GAM, Hastie & Tibshirani, 1990; Yee & Mitchell, 1991) αποτελούν εξαιρετικά χρήσιμα και δημοφιλή μοντέλα της στατιστικής οικολογίας (Franklin, 1995; Guisan & Zimmermann, 2000; Scott et al., 2002). Καθώς η εξαρτημένη μεταβλητή ακολουθεί διωνυμική κατανομή, χρησιμοποιήθηκε συνδετική συνάρτηση τύπου logit (logit link function), η οποία είναι της μορφής:

$$\text{logit}(x) = \ln\left(\frac{x}{1-x}\right)$$

Για τον προσδιορισμό των παραμέτρων ακολουθήθηκε η Μπαϊουσιανή (Bayesian) προσέγγιση, μία μέθοδος η οποία έχει πλέον ευρεία αποδοχή από τους βιολόγους και χρησιμοποιείται κατά κόρον σε προβλήματα της οικολογίας (Ellison, 2004). Η μέθοδος αυτή δεν αποτελεί απλά ένα εναλλακτικό στατιστικό εργαλείο, αλλά μια επιστημολογικά διαφορετική προσέγγιση από την κλασική (frequentist) προσέγγιση. Οι κύριες διαφορές των μεθόδων είναι οι εξής (Ellison, 2004):

(α) Η κλασική στατιστική διαδικασία έγκειται στον υπολογισμό της πιθανότητας να προκύψουν τα συλλεχθέντα δεδομένα δεδομένης μίας υπόθεσης ($P(Y|H)$), ενώ η Bayesian προσέγγιση δίνει μία ποσοτική μέτρηση της πιθανότητας να είναι αληθής μία υπόθεση βασιζόμενη στα δεδομένα ($P(H|Y)$)

(β) Έχουν διαφορετικούς ορισμούς της πιθανότητας. Στην κλασική προσέγγιση, η πιθανότητα ορίζεται ως η μακροπρόθεσμη στατιστική πιθανότητα (όσο το μέγεθος του δείγματος πλησιάζει το άπειρο), ενώ στην Bayesian ορίζεται ως ο βαθμός βεβαιότητας του ερευνητή στην πιθανότητα ενός συμβάντος.

(γ) Στην Bayesian ανάλυση, προηγούμενα δεδομένα ενσωματώνονται στην εξαγωγή συμπερασμάτων, κάτι που δεν συμβαίνει στην κλασική ανάλυση.

(δ) Ενώ στην κλασική προσέγγιση οι παράμετροι του μοντέλου θεωρούνται εκτιμήτριες «αληθινών», αμετάβλητων ποσοτήτων, στην Bayesian θεωρούνται τυχαίες μεταβλητές.

Αν και η υποκειμενικότητα που διέπει την Bayesian προσέγγιση έχει επικριθεί από επιστημολογικής πλευράς (Dixon & Ellison, 1996), αποτελεί από πραγματιστικής άποψης μία πιο ασφαλή οδό, καθώς η επιλογή ενός μοντέλου έναντι των υπολοίπων ενέχει πάντοτε το στοιχείο της υποκειμενικότητας (Hoeting και συν., 1999). Έχουν ωστόσο γίνει προσπάθειες «αντικειμενικοποίησης», και υπάρχουν Bayesian μοντέλα τα οποία δεν χρησιμοποιούν τον υποκειμενικό ορισμό της πιθανότητας (Cox & Hinkley, 1974).

Σχετική με το ρίσκο της επιλογής κάποιου μοντέλου έναντι των υπολοίπων είναι μία ακόμα κεντρική έννοια της Bayesian προσέγγισης, αυτή της αβεβαιότητας (Chatfield, 1995; Draper 1995, η οποία ποσοτικοποιείται ως μέρος της διαδικασίας υπολογισμού των παραμέτρων (Draper, 1995).

Η ενσωμάτωση του μοντέλου έγινε στο πρόγραμμα WinBUGS 1.4 (Spiegelhalter et al., 2003 ένα πρόγραμμα εξειδικευμένο στη χρήση του αλγορίθμου MCMC (Markov Chain Monte Carlo, Brooks, 1998) και του δειγματοληπτή Gibbs (Gibbs sampling) για την Bayesian επίλυση προβλημάτων.

Με βάση τα διαθέσιμα δεδομένα, χρησιμοποιήθηκαν 5 μεταβλητές: τρεις ποσοτικές συνεχείς (υψόμετρο, μέση ετήσια βροχόπτωση, μέση ετήσια θερμοκρασία) και δύο διακριτές ονομαστικές (τύπος γεωλογικού υποστρώματος, τύπος ενδιαιτήματος). Οι ποσοτικές μεταβλητές κανονικοποιήθηκαν πριν την ενσωμάτωση τους στο μοντέλο.

Για το κάθε είδος υπολογίστηκε μόνο το μοντέλο που περιελάμβανε και τις 5 μεταβλητές. Δεν έγινε έλεγχος μοντέλων με μικρότερο αριθμό μεταβλητών και συνεπώς στη μεθοδολογία μας δεν συμπεριλαμβάνεται ανάδρομη αφαίρεση (backward removal) κάποιων μεταβλητών. Αν και από στατιστικής πλευράς είναι ορθότερο να ελεγχθούν περισσότερα του ενός μοντέλα, κρίθηκε σκόπιμο να συμπεριληφθούν αναγκαστικά όλες οι μεταβλητές στην δημιουργία του μοντέλου, καθώς θεωρήθηκε ότι όλες έχουν οικολογικό νόημα. Εξάλλου, το μεγάλο πλήθος των υποψήφιων μοντέλων που προκύπτουν από συνδυασμό των παραμέτρων μας (Ellison, 2004) καθιστά την ξεχωριστή εξέταση κάθε μοντέλου μία διαδικασία ασύμφορη με βάση τους στόχους της εργασίας μας. Λόγω του μεγάλου αριθμού δειγμάτων σε σχέση με το πλήθος των μεταβλητών (200 έναντι 5, αντίστοιχα), δεν υπάρχει σημαντικός κίνδυνος υπερπλήρωσης (overfitting) των δεδομένων. Επιπλέον, κύρια προτεραιότητα της παρούσας εργασίας είναι η διερεύνηση οικολογικών σχέσεων, και όχι η ανάπτυξη και βελτίωση της τρέχουσας προτεινόμενης μαθηματικής μεθοδολογίας.

Το μοντέλο που προέκυψε για το κάθε είδος χρησιμοποιήθηκε για την παραγωγή ενός συνόλου χαρτών πρόβλεψης, μέσω της επέκτασης Spatial Analyst του προγράμματος ArcInfo (έκδοση 9.1, ESRI Corp.). Ο χάρτης που προέκυψε άμεσα από την ενσωμάτωση των παραμέτρων του κάθε μοντέλου έτσι όπως υπολογίστηκαν από το WinBUGS είχε τη μορφή πιθανολογικού προφίλ: σε κάθε κελί ενός χάρτη αντιστοιχήθηκε η πιθανότητα παρουσίας του είδους στο οποίο ο χάρτης αναφέρεται (πιθανολογικός χάρτης). Για τη μετατροπή αυτού του χάρτη σε δυαδικό χάρτη (που αντιστοιχεί σε παρουσία - απουσία του κάθε είδους) χρησιμοποιήθηκε ένα κατώφλι πιθανότητας (probability threshold), κάτω από το οποίο το κελί παίρνει την τιμή μηδέν (δηλαδή απουσία), ενώ για τιμές ίσες ή μεγαλύτερες από αυτό το κελί παίρνει την τιμή ένα (παρουσία). Η επιλογή του κατωφλιού για το κάθε είδος έγινε με βάση την τιμή που ελαχιστοποιεί το δείκτη Kappa (Cohen, 1960), ένα δείκτη που μετράει την καταλληλότητα (fitness) ενός μοντέλου.

Όταν ένα μοντέλο δεν συμπεριλαμβάνει παραμετροποίηση βιολογικών διεργασιών όπως η διασπορά και ο ανταγωνισμός, η απόκλιση των χαρτών πρόβλεψης από την παρατηρούμενη διανομή των ειδών είναι αναμενόμενη (Guisan & Zimmermann, 2000; Herkt, 2007). Όπως διευκρίνισαν και οι Anderson και συν. (2003), αυτή η απόκλιση μπορεί να αξιοποιηθεί σε

συνθετικές εξελικτικές και οικολογικές θεωρίες σχετικά με την αναμενόμενη και την παρατηρούμενη διανομή των ειδών.

Για την παραγωγή χαρτών που αντιπροσωπεύουν την παρατηρούμενη διανομή των ειδών του γένους *Phlomis* και των υβριδίων τους, έγινε διορθωτική επεξεργασία των πιθανολογικών και δυαδικών χαρτών. Για κάθε είδος, δημιουργήθηκε ένα διορθωτικό στρώμα, το οποίο προέκυψε από kriging interpolation των 230 σημείων του μοντέλου μέσω της επέκτασης Spatial Analyst του ArcInfo (έκδοση 9.1, ESRI Corp.). Παρακάτω περιγράφεται αναλυτικότερα η διαδικασία δημιουργίας των διορθωτικών στρωμάτων.

Η μέθοδος του kriging interpolation αποτελεί μια στατιστική μέθοδο δημιουργίας μιας συνεχούς επιφάνειας πρόβλεψης για μία μεταβλητή στο χώρο, από ένα αριθμό χωρικά διατεταγμένων τιμών της μεταβλητής αυτής. Η μέθοδος προτιμήθηκε από άλλες πιθανές μεθόδους interpolation (όπως για παράδειγμα την μέθοδο της Σταθμισμένης Αντίστροφης Απόστασης, Inverse Distance Weighted) καθώς λαμβάνει υπόψη και την πιθανή χωρική αυτοσυσχέτιση (spatial autocorrelation) μεταξύ των σημείων που χρησιμοποιεί στη δημιουργία της επιφάνειας πρόβλεψης.

Τα στρώματα που προέκυψαν από το kriging interpolation των θέσεων δειγματοληψίας χρησιμοποιήθηκαν στον αποκλεισμό συγκεκριμένων κελιών των πιθανολογικών και δυαδικών χαρτών, στα οποία δόθηκε η τιμή 0. Το κατώφλι (threshold) τιμών του διορθωτικού στρώματος κάτω από το οποίο το αντίστοιχο κελί του πιθανολογικού χάρτη μηδενιζόταν ορίστηκε αυθαίρετα ως η τιμή 0.05.

Αν και με τον τρόπο αυτό εισάγεται τεχνητό bias υπέρ της καταλληλότητας του μοντέλου, οι προκύπτοντες, διορθωτικοί χάρτες είναι πιο χρήσιμοι στον έλεγχο των υποθέσεων, καθώς φέρουν καλύτερη αντιστοιχία στην παρατηρούμενη διανομή των ειδών. Επιπροσθέτως, στις αναλύσεις όπου είχε νόημα, χρησιμοποιήθηκαν εκτός από τους διορθωτικούς και οι απλοί χάρτες, προκειμένου να καταστεί εμφανές το αν τα πρότυπα που αναδεικνύονται είναι κοινά και για τους δύο τύπους χάρτη.

Για την ποσοτικοποίηση των συγκρίσεων διαφόρων τύπων χάρτη που έγινε στα πλαίσια των ερευνητικών στόχων της μελέτης, χρησιμοποιήθηκε η επί τοις εκατό ανομοιότητα (percent dissimilarity, Bray & Curtis, 1957), η οποία δίνεται από τον παρακάτω τύπο:

$$PD = 100 - \frac{200 \sum_{i=1}^n \min(A_{i,j}, A_{i,k})}{\sum_{i=1}^n (A_{i,j} + A_{i,k})}$$

Για τους πιθανολογικούς χάρτες, η μεταβλητή $A_{i,j}$ αναφέρεται στην τιμή της πιθανότητας παρουσίας του είδους j . Για τους δυαδικούς χάρτες, η συγκεκριμένη μεταβλητή παίρνει την τιμή 1 για παρουσία του είδους j , και 0 για απουσία του. Η ακριβής χρήση του δείκτη στις αναλύσεις περιγράφεται στα Αποτελέσματα και Συζήτηση

Συγκριτική Ανάλυση του Υβριδισμού

Προκειμένου να εξεταστεί αν η διεργασία του υβριδισμού συμβαίνει ομοιογενώς στα διαφορετικά taxa των φυτών της Κρήτης, καταγράφηκαν όλες οι οικογένειες, τα γένη και τα είδη των φυτικών ειδών που είναι είτε αυτόχθονα της Κρήτης, είτε σε μεγάλο βαθμό naturalized. Στην ανάλυση δεν συμπεριλήφθηκαν είδη τα οποία είναι εισαγόμενα και δεν υπάρχει αναφορά για εκτενή naturalization, καθώς και τα είδη των οποίων η παρουσία στην Κρήτη είναι αμφισβητούμενη. Επιπλέον, δεν λήφθηκαν υπόψη υβρίδια μεταξύ υποειδών του ίδιου είδους.

Για την καταγραφή των ειδών χρησιμοποιήθηκαν οι παρακάτω εργασίες σχετικά με τη χλωρίδα της Κρήτης: Blamey & Grey-Wilson (1993), Turland και συν. (1993), Jahn & Schönfelder (1995) και Chilton & Turland (1997).

Παρά τα ενδεχόμενα προβλήματα της συγκεκριμένης μεθόδου, τα οποία περιλαμβάνουν υποεκτίμηση των υβριδίων και έμφαση σε συγκεκριμένες οικογένειες ή γένη ανάλογα με τις

χλωριδικές πηγές που χρησιμοποιήθηκαν (Ellstrand και συν., 1996), σκοπός της ενσωμάτωσης αυτής της διερεύνησης στη μελέτη δεν ήταν η ακριβής παράθεση όλων των ταξινομικών ομάδων και των υβριδίων τους. Αντίθετα, η συγκεκριμένη διερεύνηση στοχεύει στην αναγνώριση μιας πιθανής τάσης στη χλωρίδα της Κρήτης αντίστοιχη ή διαφορετική με αυτή που έχει παρατηρηθεί σε χλωρίδες μη Μεσογειακών συστημάτων (Ellstrand και συν., 1996), καθώς και στην ανάδειξη ενός πιθανού ρόλου του γένους *Phlomis* εντός αυτής της τάσης.

Εκτός από τον έλεγχο της συσσωμάτωσης του υβριδισμού σε συγκεκριμένα taxa, εξετάστηκε για κάθε υβρίδιο η σχετική θέση των γονικών του ειδών με βάση τους χάρτες διανομής των Turland και συν. (1993) και Chilton & Turland (1997). Ανάλογα με την αλληλεπικάλυψη αλλά και τη σχετική θέση τους, τα είδη χωρίστηκαν σε αλλοπατρικά, συμπατρικά και παραπατρικά. Οι μη ξεκάθαρες περιπτώσεις κατηγοριοποιούνταν ως δυσταξινομήτες (misclassified). Τέλος, αν η χωρική διανομή κάποιου είδους δεν ήταν διαθέσιμη, η διανομή των ζευγών που το περιείχαν κατηγοριοποιούνταν με το χαρακτηρισμό «άγνωστη».

Αποτελέσματα και Συζήτηση

Χάρτες Διανομής

Οι πιθανολογικοί χάρτες διανομής που προέκυψαν από τη μαθηματική ανάλυση των δεδομένων για τα 3 είδη και τα υβρίδιά τους παρουσιάζονται στο Σχήμα 2. Οι δυαδικοί χάρτες παρουσίας-απουσίας που προέκυψαν από την εφαρμογή των κατωφλιών στους πιθανολογικούς χάρτες παρατίθενται στο Σχήμα 3. Τέλος, τα Σχήματα 4 και 5 περιέχουν τους διορθωτικούς (detrendent) χάρτες διανομής των ειδών και των υβριδίων τους, όπως προέκυψαν από επεξεργασία των πιθανολογικών και των δυαδικών χαρτών αντίστοιχα.

Η αναμενόμενη διανομή του *P. cretica*, όπως προκύπτει από τον πιθανολογικό του χάρτη, φαίνεται να καλύπτει το μεγαλύτερο μέρος της Κρήτης. Η αναμενόμενη διανομή του *P. fruticosa* αντίστοιχα καλύπτει κυρίως το δυτικό μέρος της Κρήτης με περιοχές υψηλής πιθανότητας παρουσίας, που επεκτείνονται ασυνεχώς και στα νότια παράλια του κεντρικού Λασιθίου. Τέλος, η αναμενόμενη διανομή του *P. lanata* περιλαμβάνει με βάση τους πιθανολογικούς χάρτες το κεντρικό και ανατολικό τμήμα της Κρήτης με υψηλή πιθανότητα παρουσίας, καθώς και κάποιες περιοχές μικρής έκτασης αλλά υψηλής πιθανότητας παρουσίας και στο δυτικό τμήμα. Παρόμοιες παρατηρήσεις για την αναμενόμενη διανομή των ειδών προκύπτουν και από τους αντίστοιχους δυαδικούς χάρτες του Σχήματος 3. Επιπλέον, η πιθανότητα παρουσίας του *P. cretica* φαίνεται να κατανέμεται σχετικά ομοιογενώς με μέτριες τιμές σε όλο σχεδόν το εύρος της αναμενόμενης διανομής του, σε αντίθεση με τα *P. fruticosa* και *P. lanata*, τα οποία παρουσιάζουν κυρίως πολύ υψηλές ή πολύ χαμηλές τιμές στα διάφορα τμήματα της αναμενόμενης διανομής τους.

Η παρατηρούμενη διανομή του *P. cretica*, όπως προκύπτει από τους διορθωτικούς πιθανολογικούς και διορθωτικούς δυαδικούς χάρτες, καλύπτει μέρος της κεντρικής Κρήτης, καθώς και την δυτική Κρήτη και είναι αρκετά πιο περιορισμένη από την αναμενόμενη. Οι παρατηρούμενες διανομές των *P. fruticosa* και *P. lanata*, όπως φαίνονται στους διορθωμένους χάρτες, δεν φέρουν έντονες οπτικά ανιχνεύσιμες διαφορές με τις αντίστοιχες αναμενόμενες.

Από τους πιθανολογικούς και δυαδικούς χάρτες των υβριδίων, παρατηρούμε πως οι διανομές τους καλύπτουν σχεδόν όλο το γεωγραφικό εύρος της Κρήτης, αλλά είναι αρκετά πιο τοπικά περιορισμένες από τις αντίστοιχες παρατηρούμενες για τα γονικά είδη. Τα υβρίδια *P. × commixta* και *P. × sieberi* φαίνεται, τόσο από τους πιθανολογικούς όσο και από τους δυαδικούς χάρτες, να έχουν αρκετά παρόμοιες αναμενόμενες διανομές. Ωστόσο, παρατήρηση των διορθωτικών χαρτών δείχνει ότι υπάρχει διαχωρισμός, με το κύριο μέρος της παρατηρούμενης διανομής του *P. × commixta* να εντοπίζεται στην κεντρική Κρήτη και τη διανομή του *P. × sieberi* να είναι ευρύτερη του *P. × commixta*. Κρίνοντας από τους

διορθωτικούς χάρτες, τα υβρίδια φαίνεται να έχουν γενικά μικρή αλληλεπικάλυψη, με την κοινή ζώνη να βρίσκεται στην κεντρική Κρήτη.

Προκειμένου να ποσοτικοποιηθεί η αλληλεπικάλυψη των περιοχών διανομής των τριών ειδών του γένους *Phlomis*, υπολογίστηκε για τις διανομές κάθε ζεύγους ειδών και για τους 4 τύπους χάρτη η επί τοις εκατό ανομοιότητα (Percent Dissimilarity, PD). Όπως φαίνεται από τις τιμές του δείκτη (Πίνακας 4), η διανομή του *P. lanata* παρουσιάζει πράγματι τη μικρότερη χωρική αλληλεπικάλυψη με τις διανομές των δύο άλλων, ενώ οι διανομές των *P. fruticosa* και *P. cretica* χαρακτηρίζονται από μεγαλύτερη αλληλεπικάλυψη. Σε καμία περίπτωση δεν παρατηρήθηκε ανομοιότητα μικρότερη του 49%.

Ο δείκτης PD χρησιμοποιήθηκε επίσης για την ποσοτικοποίηση της διαφοροποίησης ανάμεσα στις αναμενόμενες και τις παρατηρούμενες διανομές των ειδών. Έτσι, υπολογίστηκε για κάθε είδος η εκατοστιαία ανομοιότητα ανάμεσα στους διορθωτικούς και τους μη διορθωτικούς δυαδικούς χάρτες.

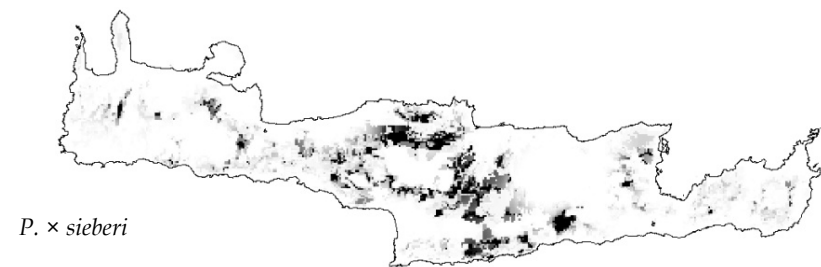
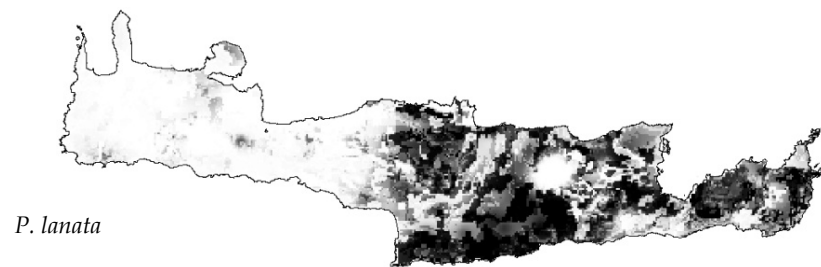
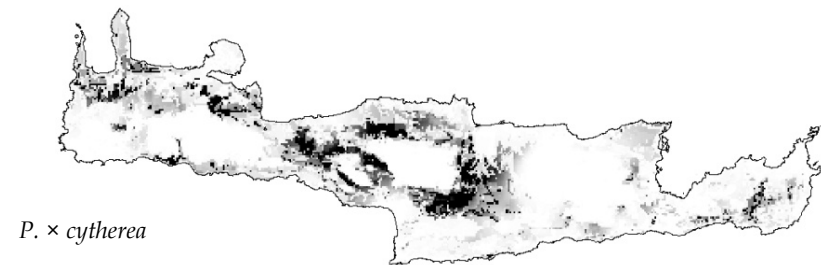
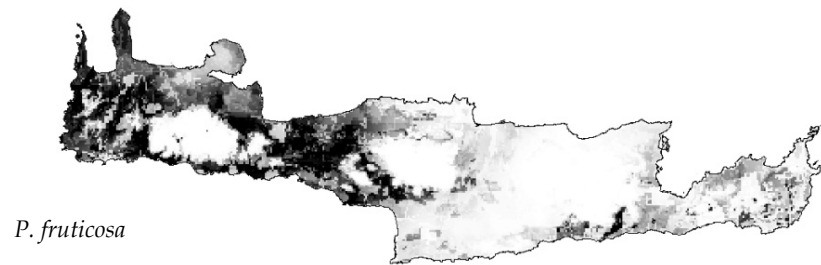
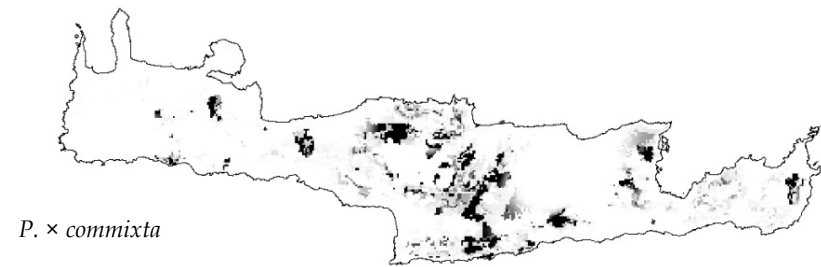
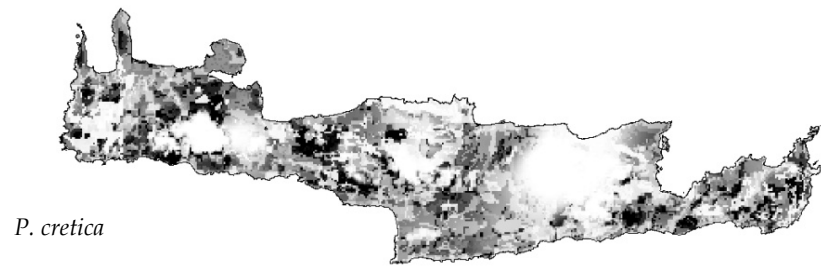
Πίνακας 4. Εκατοστιαία διαφοροποίηση (Percent Dissimilarity, PD) για κάθε ζεύγος ειδών του γένους *Phlomis*. Η πρώτη στήλη αντιστοιχεί στους πιθανολογικούς χάρτες, η δεύτερη στους διορθωτικούς πιθανολογικούς χάρτες και η τρίτη στους διορθωτικούς δυαδικούς χάρτες.

Ζεύγος ειδών	PD _{exp-obs} - πιθαν.	PD _{exp-obs} - διορθ. πιθαν.	PD _{exp-obs} - διορθ. δυαδ.
<i>P. cretica</i> – <i>P. fruticosa</i>	49.0481	55.2305	58.6281
<i>P. cretica</i> – <i>P. lanata</i>	68.547	82.9566	82.4877
<i>P. fruticosa</i> – <i>P. lanata</i>	82.7614	92.6145	97.5483

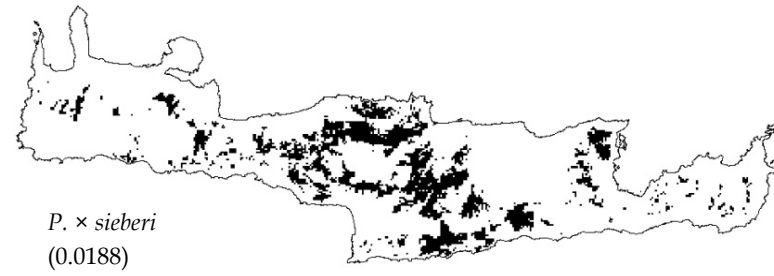
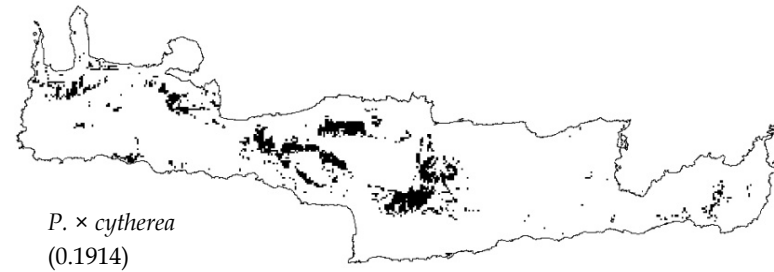
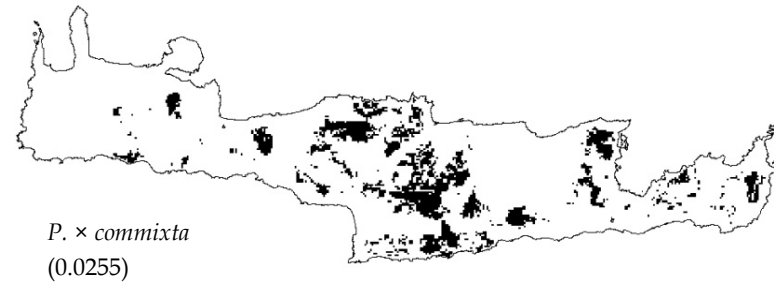
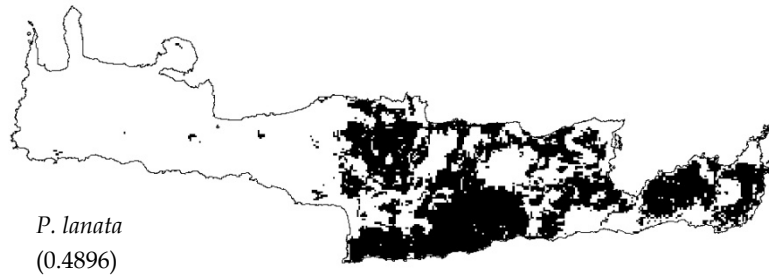
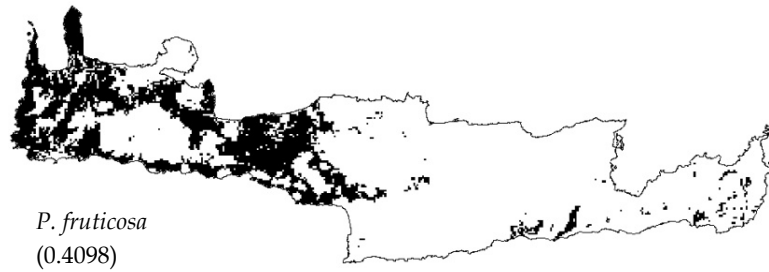
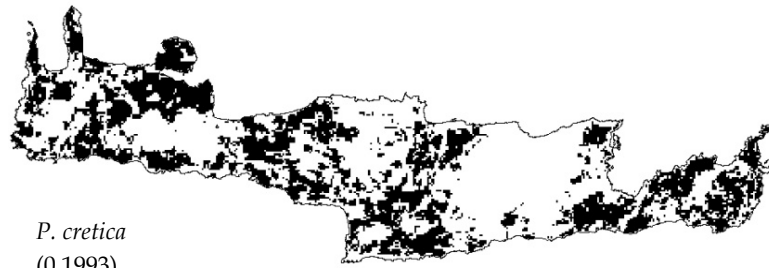
Οι τιμές του δείκτη για κάθε είδος παρατίθενται στον Πίνακα 5. Η μικρότερη ανομοιότητα μεταξύ διορθωτικών και μη διορθωτικών χαρτών παρατηρείται για το ενδημικό *P. lanata*, αμέσως μετά έρχεται το *P. fruticosa*, ενώ η μεγαλύτερη ανομοιότητα μεταξύ προβλεπόμενης και παρατηρούμενης διανομής παρουσιάζεται στο *P. cretica*.

Πίνακας 5. Εκατοστιαία διαφοροποίηση (Percent Dissimilarity, PD) ανάμεσα στους αρχικούς και τους διορθωτικούς χάρτες για όλα τα είδη και τα υβρίδια. Η πρώτη στήλη αντιστοιχεί στους πιθανολογικούς χάρτες και η δεύτερη στους χάρτες παρουσίας-απουσίας.

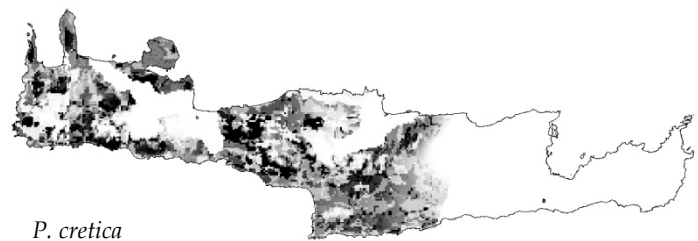
Είδος	PD _{exp-obs} - πιθανολογικοί	PD _{exp-obs} - δυαδικοί
<i>Phlomis cretica</i>	20.2073	20.4828
<i>Phlomis fruticosa</i>	2.2143	6.6355
<i>Phlomis lanata</i>	0.1605	1.2552
<i>Phlomis</i> × <i>commixta</i>	41.9647	44.3431
<i>Phlomis</i> × <i>cytherea</i>	28.6976	31.3026
<i>Phlomis</i> × <i>sieberi</i>	24.8664	26.4381



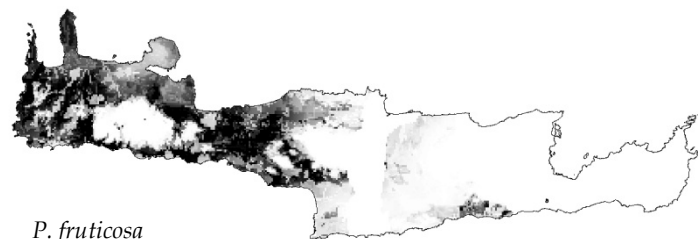
Σχήμα 2. Πιθανολογικοί χάρτες πρόβλεψης για όλα τα είδη του γένους *Phlomis* και τα υβριδία τους, με βάση το μοντέλο πρόβλεψης. Οι σκοτεινές περιοχές αντιστοιχούν σε μεγαλύτερη πιθανότητα παρουσίας του είδους στην αντίστοιχη θέση.



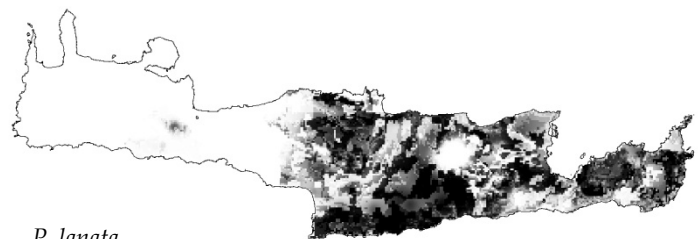
Σχήμα 3. Δυαδικοί χάρτες παρουσίας-απουσίας για όλα τα είδη του γένους *Phlomis* και τα υβριδιά τους, με βάση το μοντέλο πρόβλεψης και τα επιλεγμένα κατώφλια. Σε κάθε χάρτη κάτω από το όνομα του είδους περιλαμβάνεται ο αριθμός που χρησιμοποιήθηκε ως κατώφλι (βλέπε κείμενο). Οι μαύρες περιοχές αντιστοιχούν σε παρουσία του είδους, ενώ οι λευκές σε απουσία.



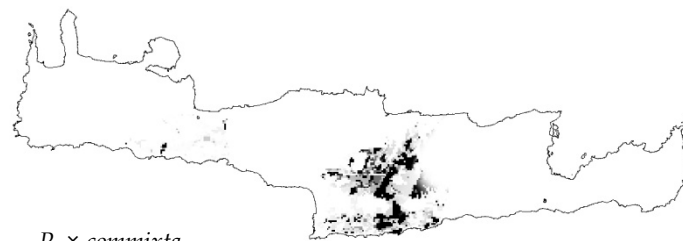
P. cretica



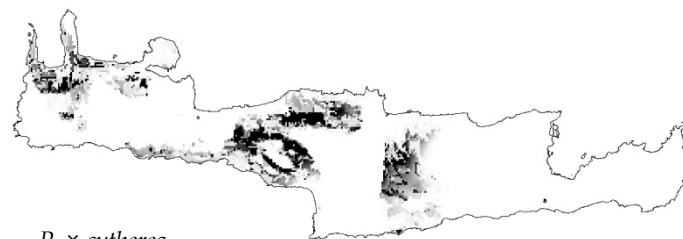
P. fruticosa



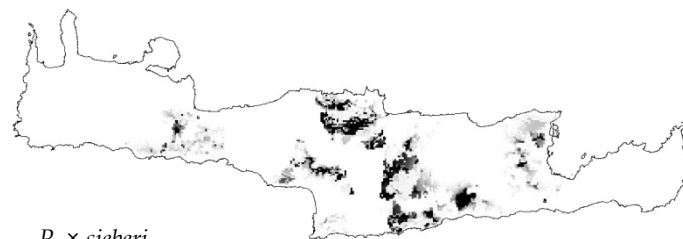
P. lanata



P. x commixta

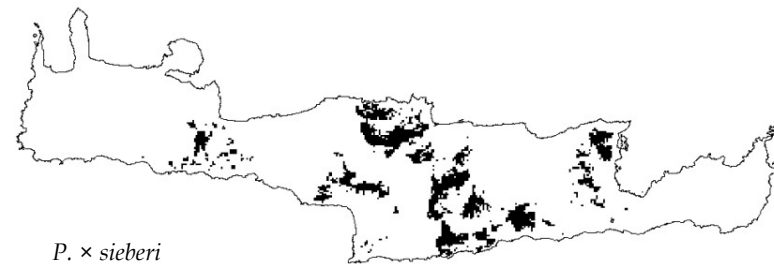
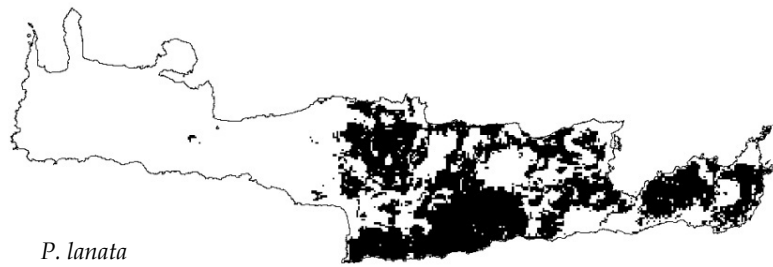
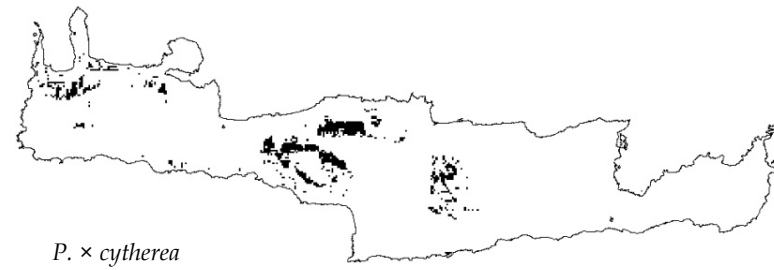
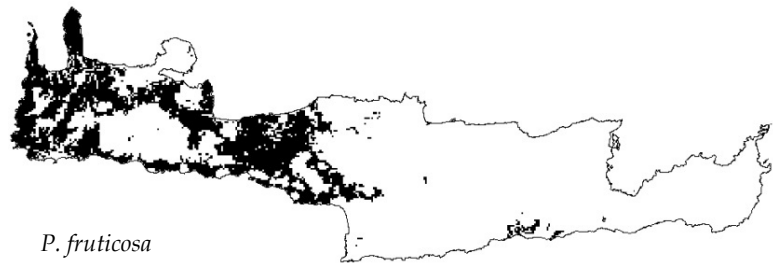
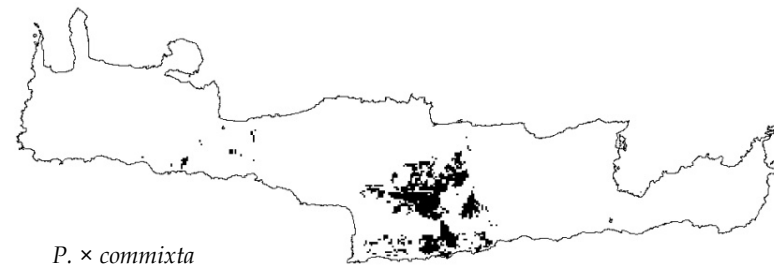
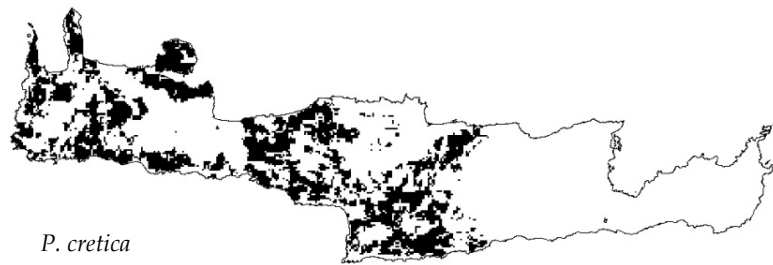


P. x cytherea



P. x sieberi

Σχήμα 4. Διορθωτικοί πιθανολογικοί χάρτες που προέκυψαν από διορθωτική επεξεργασία των χαρτών του σχήματος 2. Οι σκοτεινές περιοχές αντιστοιχούν σε μεγαλύτερη πιθανότητα παρουσίας του είδους στην αντίστοιχη θέση.



Σχήμα 5. Διορθωτικοί δυαδικοί χάρτες που προέκυψαν από διορθωτική επεξεργασία των χαρτών του Σχήματος 3. Οι μαύρες περιοχές αντιστοιχούν σε παρουσία του είδους, ενώ οι λευκές σε απουσία.

Οι δυο παρατηρήσεις που έγιναν για το *P. lanata*, δηλαδή (α) ο υψηλός διαχωρισμός της διανομής του από εκείνες των δύο άλλων ειδών του γένους και (β) η χαμηλή διαφορά που παρατηρείται ανάμεσα στην αναμενόμενη και την παρατηρούμενη του διανομή σε αντιπαραβολή με τα μη ενδημικά *P. cretica* και *P. fruticosa*, μπορούν να ενταχθούν σε ένα ευρύτερο ερευνητικό πλαίσιο που αφορά στη συγκριτική ανάλυση των ενδημικών ειδών και των κοινότερων συγγενικών τους. Το θέμα έχει κινήσει το ενδιαφέρον αρκετών μελετητών (Richards και συν., 2003) και έχει κριθεί ως υψηλής ερευνητικής, όσο και διαχειριστικής αξίας (Bevill & Louda, 1999). Αν και έχουν γίνει αρκετές συγκριτικές μελέτες ενδημικών ειδών με τα κοινότερα συγγενικά τους (οι Bevill & Louda, 1999 αναφέρουν 38 εργασίες), δεν είναι ακόμα γνωστοί οι μηχανισμοί στους οποίους οφείλονται οι διαφορές (Bevill & Louda, 1999; Debussche & Thompson, 2003) στην εξάπλωσή τους, ενώ και η ίδια η ύπαρξη γενικευσιμων προτύπων είναι υπό αμφισβήτηση (Kunin & Gaston, 1993; Bevill & Louda, 1999; Richards και συν., 2003).

Σύμφωνα με τον Brown (1984), η ερμηνεία περιορισμού της διανομής ενός είδους βασίζεται είτε στο μειωμένο εύρος του θώκου του (reduced niche breadth), είτε στη μειωμένη ζώνη φυσιολογικής ανοχής του (reduced physiological tolerance zone), ενώ σύμφωνα με πολλούς ερευνητές αυτό προκύπτει λόγω της σπανιότητας του ενδιαιτήματός του (Drury, 1974; Stebbins, 1980; Kruckeberg & Rabinowitz, 1985; Cody, 1986; Rabinowitz και συν., 1986; Soulé, 1986; Bawa and Ashton, 1991; Rosenzweig and Lomolino, 1997).

Η πρώτη ερμηνεία έχει μορφοποιηθεί ως θεωρία των ανώτερων οργανισμών (superior organism theory, Brown, 1984; Brown και συν., 1995). Η θεωρία αυτή δέχεται πως τα είδη διαφέρουν στην ικανότητά τους να εκμεταλλεύονται το περιβάλλον τους, με κάποια είδη να έχουν ευρύ θεμελιώδη θώκο (fundamental niche) και κάποια στενό. Σύμφωνα με αυτή τη θεωρία, το κέντρο της διανομής ενός είδους είναι το σύνολο των περιοχών στις οποίες μπορεί να εκμεταλλευτεί τον ευρύτερο συνδυασμό πόρων (και συνεπώς ενδιαιτημάτων). Όσο ο οργανισμός απομακρύνεται από αυτό το κέντρο, το περιβαλλοντικό του εύρος μικραίνει και η αφθονία του μειώνεται. Με βάση αυτή τη θεωρία, το είδος με τον ευρύτερο θεμελιώδη θώκο θα έχει και την ευρύτερη διανομή (Rey Benayas και συν., 1999).

Η ποσοτικοποίηση του θεμελιώδους θώκου είναι μια διαδικασία δύσκολη, αν όχι αδύνατη. Αν και θεωρείται πως αρκετά μοντέλα πρόβλεψης της διανομής ειδών στην ουσία βασίζονται στον θεμελιώδη θώκο, εφόσον δεν συμπεριλαμβάνουν βιοτικούς παράγοντες όπως ανταγωνισμό και διασπορά (Anderson και συν., 2003; Herkt, 2007), το μόνο σχετικό παρατηρούμενο πρότυπο είναι αυτό που σχετίζεται με τον πραγματωμένο θώκο (realized niche). Αυτό ήδη αποδυναμώνει την δυνατότητα ελέγχου της θεωρίας. Αν όμως θεωρήσουμε συμβατικά ως θεμελιώδη θώκο αυτόν που σχετίζεται με την διασπορά ενός είδους, όπως αυτή προβλέπεται θεωρητικά από ένα σύνολο περιβαλλοντικών παραγόντων, τότε μπορούμε σε ένα βαθμό να αντιπαραβάλουμε τα αποτελέσματά μας με τις προβλέψεις της θεωρίας αυτής, συγκρίνοντας τις αναμενόμενες και τις παρατηρούμενες διανομές των ειδών του γένους *Phlomis* στην Κρήτη.

Συγκεκριμένα, όπως έχει αναφερθεί, το κοινό *P. cretica* χαρακτηρίζεται από υψηλή ανομοιότητα ανάμεσα στην αναμενόμενη και την παρατηρούμενη διανομή του. Η αντίστοιχη ανομοιότητα για το ενδημικό της Κρήτης *P. lanata* είναι εξαιρετικά χαμηλή. Αυτό έρχεται εκ πρώτης όψεως σε αντίθεση με τη θεωρία του ανώτερου οργανισμού, τουλάχιστον σε επίπεδο γεωγραφικού εύρους. Ωστόσο, καθώς το «κέντρο» της διανομής ενός είδους δεν είναι γνωστό, θα μπορούσε να ειπωθεί ότι η Κρήτη είναι για το *P. cretica* το όριο της διανομής του, και ως εκ τούτου παρουσιάζει μικρότερη εκμετάλλευση του περιβάλλοντος από το *P. lanata*, το οποίο βρίσκεται στο κέντρο της διανομής του. Αν και αυτό θα μπορούσε να αποτελέσει ένα εύλογο αντίλογο, οι παρατηρούμενες αφθονίες των ειδών δεν μπορούν να τον υποστηρίξουν, καθώς κυμαίνονται και για τα τρία είδη του γένους *Phlomis* στην Κρήτη από ένα άτομο ως κυριαρχία σε ένα ενδιαίτημα χωρίς ωστόσο να παρουσιάζουν κάποιο συγκεκριμένο πρότυπο, όπως το «κέντρο» που προτείνεται από τη θεωρία περί ανώτερων

οργανισμών. Αυτό το εύρος στις τοπικές αφθονίες των ειδών φαίνεται να σχετίζεται περισσότερο με την απόκριση των ειδών στην ετερογένεια του μεσογειακού περιβάλλοντος.

Για παρόμοιο λόγο δεν μπορούν να υποστηριχθούν η εναλλακτική θεωρία των γενικών και εξειδικευμένων ειδών (generalist/specialist trade-off, π.χ. Fox & Morrow 1981; Futuyuma & Moreno 1988), καθώς και η θεωρία των καταφυγίων (refugees, Gankin & Major, 1964). Η πρώτη αποδίδει το μικρό εύρος της διανομής κάποιων ειδών στην εξειδίκευσή που παρουσιάζουν σε συγκεκριμένα περιβαλλοντικά χαρακτηριστικά και προβλέπει μεγαλύτερες αφθονίες για τα εξειδικευμένα είδη εντός της περιορισμένης διανομής τους από ότι αναμένεται για τα πιο γενικά συγγενικά τους (Rey Benayas και συν., 1999). Σύμφωνα με τη δεύτερη, ένα ανταγωνιστικά υποδεέστερο είδος καταφεύγει σε ενδιαιτήματα με αρνητική επίδραση στην ανάπτυξη ή/και βιωσιμότητά του, προκειμένου να αποφύγει τα ανταγωνιστικότερά του είδη που αποκλείονται από τα ενδιαιτήματα αυτά. Όπως αναφέρθηκε, κανένα είδος από τα τρία εξεταζόμενα δεν παρουσίασε κάποιο σταθερό πρότυπο τοπικής αφθονίας, κάτι το οποίο θα απαιτούνταν για να καταταχθεί κάποιο είδος ως γενικό ή εξειδικευμένο. Επιπροσθέτως, κανένα από τα είδη αυτά δεν φαίνεται να παρουσιάζει έντονη εξειδίκευση ως προς κάποιον από τις περιβαλλοντικούς παράγοντες που εξετάστηκαν, παρόλο που είχαν διαφορετικές αποκρίσεις σε αυτές.

Η άποψη που ερμηνεύει τη σπανιότητα ενός είδους με βάση τη σπανιότητα του ενδιαιτήματός του δεν αποτελεί στην ουσία ξεχωριστή θεωρία. Αν στη συγκεκριμένη περίπτωση ο όρος «ενδιαιτήμα» αποδοθεί ως ένα σύνολο περιβαλλοντικών χαρακτηριστικών τα οποία καλύπτουν τις απαιτήσεις και ανοχές ενός είδους (potential habitat *sensu* Looijen, 1998), τότε η «σπανιότητα του ενδιαιτήματος» ερμηνεύεται ως «στενός θεμελιώδης θώκος» (fundamental niche *sensu* Brown, 1984) και η θεωρία καλύπτεται από τη θεωρία ανώτερου οργανισμού. Αν αποδοθεί ως μία υπαρκτή τοπογραφική μονάδα με συγκεκριμένα περιβαλλοντικά χαρακτηριστικά (biotope *sensu* Looijen, 1998), τότε το είδος είναι εξ' ορισμού «εξειδικευμένο σε ένα τύπο ενδιαιτήματος» και η θεωρία καλύπτεται από τα μοντέλα εξειδίκευσης, είτε μέσω specialist/generalist trade-off είτε ως refugees. Τέλος, η συγκεκριμένη θεωρία αντιμετωπίζει και το πρόβλημα της αιτιότητας: η συχνότητα παρουσίας κατάλληλου ενδιαιτήματος επηρεάζει και τη συχνότητα παρουσίας του είδους, αλλά και αντιστρόφως, ένα είδος το οποίο για ενδογενείς λόγους (π.χ. δημογραφικά ή γενετικά προβλήματα) παρατηρείται σε περιορισμένο αριθμό θέσεων είναι στατιστικά πολύ πιθανό να παρουσιάζει μικρή ποικιλία περιβαλλοντικών συνθηκών.

Αν και οι θεωρίες που αναπτύχθηκαν δεν καλύπτουν όλες τις περιπτώσεις ειδών, τα οποία ούτως ή άλλως δεν μπορούν να τοποθετηθούν σε ξεκάθαρες κατηγοριοποιήσεις αλλά βρίσκονται σε ένα συνεχές ενδιάμεσο φάσμα που απλά οριοθετείται από τις θεωρίες αυτές (Rey Benayas και συν., 1999), δεν φαίνεται στο σύνολό τους να αρκούν για την περιγραφή σε ικανοποιητικό βαθμό των παρατηρούμενων προτύπων του ενδημικού *P. lanata* και των πιο εξαιλωμένων συγγενικών του. Επιπλέον, η αδρή κατηγοριοποίηση του *P. lanata* ως «ενδημικού» δεν είναι χωρίς προβλήματα, καθώς από μόνη της η παρουσία ενός είδους σε μία περιορισμένη περιοχή (αν η Κρήτη μπορεί να θεωρηθεί ως τέτοια) δεν αρκεί για να εξαχθούν συμπεράσματα για αυτό (Rabinowitz, 1981; Kunin & Gaston, 1993). Απαιτείται λοιπόν μια πιο λεπτομερής κατάταξη του τύπου σπανιότητας του *P. lanata*.

Η εργασία που έχει θεωρηθεί κεντρική στη συζήτηση σχετικά με την ταξινόμηση των μορφών σπανιότητας είναι αυτή της Rabinowitz (1981), η οποία χωρίζει τη σπανιότητα με βάση 3 άξονες: γεωγραφικό εύρος της διανομής (στενό ή μεγάλο), τοπική αφθονία (κάπου υψηλή ή παντού χαμηλή) και εξειδίκευση ενδιαιτήματος (ευρεία ή στενή). Μέσα από αυτή την κατάταξη παράγονται 8 τύποι ειδών, 7 από τους οποίους περιλαμβάνουν είδη τα οποία μπορούν να χαρακτηρισθούν σπάνια. Οι Rey Benayas και συν. (1999) επεκτείνουν αυτή τη θεωρία, προσθέτοντας μία ακόμα παράμετρο, που είναι η κατάληψη ενδιαιτήματος (habitat occupancy), δηλαδή το ποσοστό του κατάλληλου για ένα είδος ενδιαιτήματος που τελικά καταλαμβάνεται από το είδος αυτό. Αυτή η παράμετρος φαίνεται να είναι αρκετά συμβατή με το διαχωρισμό παρατηρούμενης και αναμενόμενης διανομής που έγινε στην παρούσα εργασία.

Οι Rey Benayas και συν. (1999) καταλήγουν ότι οι τέσσερις παράμετροι παρουσιάζουν θετική συσχέτιση, με αποτέλεσμα τα περισσότερα είδη να έχουν είτε υψηλό γεωγραφικό εύρος, χαμηλή εξειδίκευση, υψηλή τοπική αφθονία και υψηλή κατάληψη ενδιαιτήματος, είτε τα ακριβώς αντίθετα χαρακτηριστικά. Τα αποτελέσματα της μελέτης μας έρχονται σε αντίθεση με αυτή τη συσχέτιση, καθώς δύο είδη είχαν αντίθετα χαρακτηριστικά - το *P. lanata*, αν και έχει μικρό γεωγραφικό εύρος, παρουσιάζει πολύ υψηλή κατάληψη ενδιαιτήματος με βάση τους χάρτες αναμενόμενης και παρατηρούμενης διανομής, ενώ το *P. cretica*, παρά το μεγάλο γεωγραφικό του εύρος, χαρακτηρίζεται από σχετικά μικρή κατάληψη ενδιαιτήματος. Ακόμα και το *P. fruticosa*, το οποίο φαίνεται να βρίσκεται σε σχετική συμφωνία με τη θεωρία αφού έχει υψηλό γεωγραφικό εύρος, υψηλή κατάληψη ενδιαιτήματος και χαμηλή εξειδίκευση, παρουσίασε τόσο μεγάλη όσο και πολύ μικρή αφθονία στους τοπικούς πληθυσμούς του.

Η αντιμετώπιση λοιπόν ενός είδους ως μία ενιαία οντότητα, η οποία επηρεάζεται ομοιογενώς σε όλο το εύρος της διανομής της, φαίνεται πως δεν είναι δόκιμη. Αν και η συγκεκριμένη κατάταξη φαίνεται να λειτουργεί σε ομοιογενή συστήματα, τα οποία χαρακτηρίζονται από την ύπαρξη περιβαλλοντικών κλιμών, φέρει εγγενή προβλήματα τα οποία γίνονται εμφανή όταν επιχειρούμε να την εφαρμόσουμε σε ένα ετερογενές, μωσαϊκό περιβάλλον όπως αυτό της Μεσογείου.

Σε κάθε περίπτωση, από τη σύγκριση των προτύπων των τριών ειδών του γένους *Phlomis* στην Κρήτη και των υβριδίων τους υπό το πρίσμα των αναμενόμενων και παρατηρούμενων διανομών προκύπτει ότι κάποια από τα ζεύγη διανομών παρουσιάζουν μεγαλύτερες και κάποια μικρότερες αποκλίσεις. Αυτό υποδηλώνει πως κάθε ένα από τα είδη μπορεί να προβλεφθεί με διαφορετική επιτυχία, δεδομένου του επλεγμένου συνόλου περιβαλλοντικών παραμέτρων. Η προβλεψιμότητα για το *P. lanata* είναι ιδιαίτερα υψηλή, καθώς και για το *P. fruticosa*, παρά το ότι αποτελούν, από γεωγραφικής άποψης, ένα ιδιαίτερα περιορισμένο και ένα ιδιαίτερα εξαπλωμένο είδος αντίστοιχα. Η προβλεψιμότητα για το *P. cretica* είναι αρκετά πιο χαμηλή, ενώ η πρόβλεψη των διανομών των υβριδίων παρουσίασε τη χαμηλότερη επιτυχία. Έτσι λοιπόν, οι τιμές του δείκτη $PD_{exp-obs}$ ή οποιουδήποτε άλλου στατιστικού μεγέθους που μετράει τη διαφοροποίηση ανάμεσα στα παρατηρούμενα και τα αναμενόμενα πρότυπα, μπορούν να χρησιμοποιηθούν ως ένδειξη της προβλεψιμότητας ενός είδους.

Αν και η μη ενσωμάτωση σημαντικών παραμέτρων σε ένα μοντέλο αποτελεί αναμφισβήτητο ένα σημαντικό πρόβλημα για την προβλεπτική ισχύ ενός μοντέλου, υπάρχουν ορισμένα σημεία που χρειάζονται διευκρίνιση. Πρώτον, είναι αδύνατον να μετρηθούν όλες οι παράμετροι ενός συστήματος. Συχνά, η μέτρηση έστω και μίας παραμέτρου που μπορεί να έχει άμεσα αποτελέσματα σε ένα είδος (άμεσος προβλεπτής, *direct predictor*) ή να αποτελεί πόρο για αυτό (προβλεπτής πόρου, *resource predictor*), καθίσταται αδύνατη, με αποτέλεσμα να χρησιμοποιούνται μεταβλητές που επηρεάζουν έμμεσα τα είδη (έμμεσος προβλεπτής, *indirect predictor*), μέσω της επιρροής επί των πόρων ή άλλων παραμέτρων (Guisan & Zimmermann, 2000). Πραγματολογικά λοιπόν, είναι αναπόφευκτο να πρέπει μία μελέτη να περιοριστεί σε ένα μικρό υποσύνολο παραγόντων, εκτός και αν πρόκειται για ένα έργο πολύ υψηλής χρηματοδότησης. Εξάλλου, ένα πλεονέκτημα των έμμεσων προβλεπτών είναι ότι συχνά περιλαμβάνουν ένα σύνολο αρκετών άμεσων παραγόντων. Έτσι, ο τύπος ενδιαιτήματος για παράδειγμα περιέχει, εκτός από βιοτικούς παράγοντες, και συσχετισμούς με γεωλογικά και κλιματολογικά στοιχεία. Μια πιθανή λύση για την ελαχιστοποίηση του προβλήματος των παραμέτρων είναι η πραγματοποίηση πρόδρομων μελετών, ή ενός μικρού αριθμού δειγματοληψιών και παρατηρήσεων, με σκοπό την ανάδειξη πιθανών παραγόντων, πριν την τελική μελέτη.

Η προβλεψιμότητα των προτύπων ενός είδους εξαρτάται λοιπόν από τους προβλεπτές, αλλά αυτή η εξάρτηση είναι πολυεπίπεδη. Ένας παράγοντας που επηρεάζει τα χωρικά πρότυπα ενός είδους, αν μεταβάλλεται στο χώρο και το χρόνο με προβλέψιμο τρόπο, είναι ιδιαίτερα χρήσιμος, καθώς μπορεί να οδηγήσει σε μία καλή πρόβλεψη για το είδος. Αντίθετα, ένας παράγοντας με απρόβλεπτη, ετερογενή διανομή στο χώρο και δυναμικό, μεταβαλλόμενο στο χρόνο χαρακτηρία, μειώνει αναγκαστικά και την προβλεψιμότητα του είδους που επηρεάζει. Η προβλεψιμότητα των προτύπων λοιπόν δεν έγκειται μόνο στην επιρροή των παραγόντων, αλλά και στην ίδια την προβλεψιμότητα των παραγόντων. Αυτός είναι ο λόγος που

φαινόμενα όπως η χωρική και χρονική ετερογένεια συστημάτων όπως τα μεσογειακά δεν αποτελεί απλά μια ιδιότητα των παραγόντων του συστήματος, αλλά ένα ξεχωριστό παράγοντα, ο οποίος επηρεάζει το σύστημα με ξεχωριστό τρόπο. Αυτή η θεώρηση της ετερογένειας μπορεί εν μέρει να εξηγήσει την αδυναμία μιας σταθερής βάσης για τη διαχείριση σε ετερογενή συστήματα, παρά τον αναπτυσσόμενο αριθμό θεωρητικών μοντέλων (Wolf, 2001).

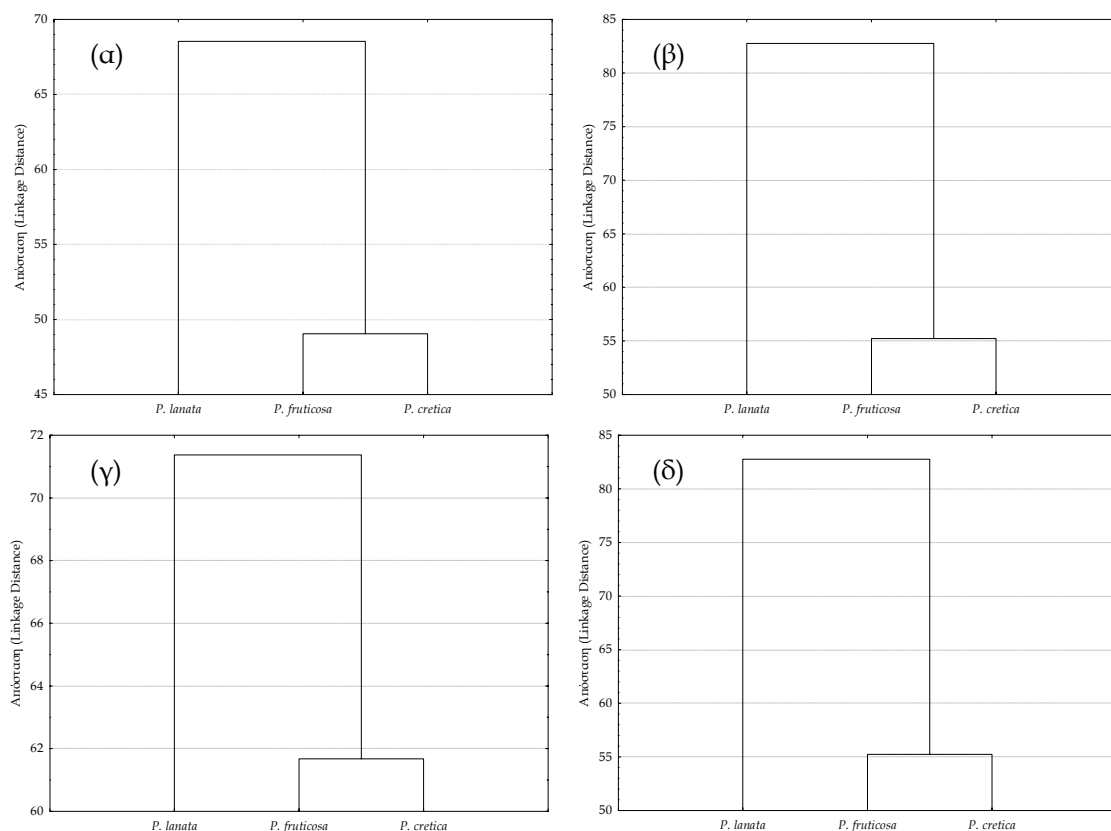
Παρόμοια υψηλή προβλεψιμότητα έχει παρατηρηθεί και στο παρελθόν για ενδημικά είδη (Μπαριτάκη, 2001; Μπαριτωτάκης & Πυρίντος, 2003) σε επίπεδο μικροκλίμακας (micro-scale). Τα στενοενδημικά είδη *Asperula crassula* Greuter & Zaffran (Rubiaceae) και *Limonium creticum* Artelari (Plumbaginaceae) είναι δύο είδη της Κρήτης περιορισμένα σε μία και δύο στενές θέσεις αντίστοιχα. Η μελέτη των χωρικών προτύπων τους με βάση περιβαλλοντικές παραμέτρους του ενδιαιτήματός τους (μηχανική σύσταση εδάφους, άζωτο, οργανικός άνθρακας, φώσφορος, Κάλιο, Νάτριο κ.α.) έδωσε για κάθε ένα από αυτά τα είδη καλή προβλεψιμότητα. Αντίστοιχη προβλεψιμότητα για το *Phlomis lanata* δεν επιτεύχθηκε σε αυτή την κλίμακα, ενδεχομένως λόγω της ευρύτερης διανομής του. Ωστόσο, όπως φάνηκε από τα αποτελέσματά μας, η προσέγγιση μεσοκλίμακας (mesoscale approach) έδωσε πολύ υψηλή προβλεψιμότητα για το είδος αυτό.

Αυτή η διαφορετική προβλεψιμότητα μπορεί να θεωρηθεί και μέσω της αντίστροφής της αβεβαιότητας. Η αβεβαιότητα, η οποία είναι δυνατόν να ποσοτικοποιηθεί για ένα σύστημα μέσω της Μπαϋεσιανής ανάλυσης (Draper, 1995), ενδέχεται να αποτελέσει μια χρήσιμη παράμετρο, τόσο από διαχειριστικής όσο και από ερευνητικής σκοπιάς. Ένα σύστημα που χαρακτηρίζεται από μεγάλη αβεβαιότητα δεν μπορεί να μοντελοποιηθεί και να προβλεφθεί το ίδιο εύκολα με ένα σύστημα μικρής αβεβαιότητας, κάτι που αν και φαίνεται προφανές, αποτελεί ένα σημαντικό στοιχείο για ενσωμάτωση σε διαδικασίες λήψης αποφάσεων της διαχείρισης. Η περιγραφή ενός αβέβαιου, δυναμικού συστήματος συχνά απαιτεί άλλες προσεγγίσεις πέρα από τη δημιουργία μοντέλων, λόγω της παραδοχής όλων των στατικών μοντέλων διανομής περί ισορροπίας ή έστω ψευδο-ισορροπίας (pseudo-equilibrium, Lischke και συν., 1998). Επιπλέον, ακόμα και αν η δημιουργία ενός μοντέλου επιλεγεί ως μέθοδος (π.χ. χρησιμοποιηθεί ένα δυναμικό μοντέλο), το μέγεθος των δεδομένων και ο τρόπος λήψης τους οφείλει να είναι διαφορετικός.

Από την άλλη πλευρά, η μέσω Bayesian analysis ποσοτικοποίηση της αβεβαιότητας ανά παράμετρο και ανά δείγμα μπορεί να χρησιμοποιηθεί στην εξαγωγή συμπερασμάτων για ένα σύστημα. Η αβεβαιότητα μπορεί να είναι σταθερή ή μεταβλητή μεταξύ των διαφόρων υπό μελέτη ειδών και υβριδίων, κάτι το οποίο θα μπορούσε ενδεχομένως να προσφέρει σημαντικές πληροφορίες για τη διαφορετικό τρόπο απόκρισης των συγγενικών ειδών στις ίδιες περιβαλλοντικές συνθήκες. Λόγω περιορισμένου χρόνου, η συγκεκριμένη ανάλυση δεν συμπεριλήφθηκε στη συγκεκριμένη εργασία, αλλά βρίσκεται σε φάση ολοκλήρωσης από το Εργαστήριο Οικολογίας Φυτών και Διαχείρισης Χερσαίων Οικοσυστημάτων του Πανεπιστημίου Κρήτης.

Δεδομένης της συγγένειας των τριών ειδών του γένους *Phlomis* στην Κρήτη, τα χωρικά πρότυπα διανομής τους μπορούν να ειπωθούν και υπό το πρίσμα των φυλογενετικών σχέσεων. Δεν βρέθηκε καμία εργασία που να αποσαφηνίζει το θέμα της φυλογένεσης ανάμεσα στα τρία αυτά είδη. Ο Mathiensen (2006) διαχωρίζει σε ένα βαθμό το *P. lanata* από τα *P. cretica* και *P. fruticosa*, τα οποία έχουν πιο ασαφή όρια, χωρίς όμως να καταλήγει σε συγκεκριμένες φυλογενετικές σχέσεις. Μια παλαιότερη άποψη είναι αυτή του Vierharper (1915), η οποία ωστόσο δεν είναι βασισμένη σε μοριακά δεδομένα. Σύμφωνα με αυτόν, το *P. lanata* προϋπήρχε στην Κρήτη των *P. cretica* και *P. fruticosa*. Η Καρούσου (1995) επέκτεινε αυτή τη θέση, αναφέροντας την περίπτωση τα άτομα που κατατάσσονται ως *P. × sieberi* να μην αποτελούν υβρίδια αλλά εξελικτικά μεταβατικές μορφές ανάμεσα στα *P. lanata* και *P. fruticosa*. Το θέμα της φυλογένεσης, το οποίο αποτελεί ένα κομβικό σημείο στην κατανόηση των διεργασιών που καθοδηγούν τη διαμόρφωση των παρατηρούμενων χωρικών προτύπων των τριών υπό μελέτη ειδών, σε συνδυασμό με την ταξινομική ασάφεια που χαρακτηρίζει τα *P. cretica*, *P. fruticosa* και *P. lanata*, καθιστά τη μελέτη των ειδών αυτών υπό το φυλογενετικό πρίσμα σημαντική. Η ταξινομική αποσαφήνιση των ειδών του γένους *Phlomis* που

απαντώνται στην Κρήτη με τη χρήση μοριακών δεδομένων αποτελεί ένα ερευνητικό στόχο που ήδη βρίσκεται σε φάση υλοποίησης από το Εργαστήριο Οικολογίας Φυτών και Διαχείρισης Χερσαίων Οικοσυστημάτων του Πανεπιστημίου Κρήτης.

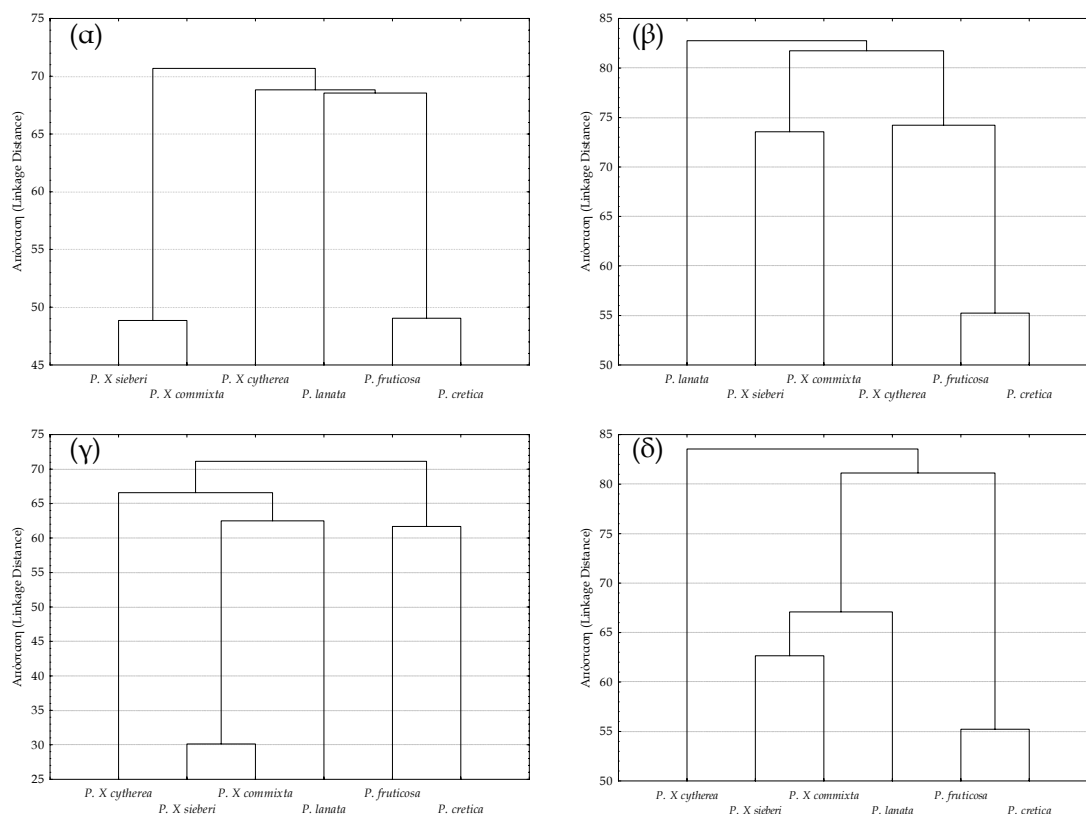


Σχήμα 6. Κλαδογράμματα των τριών υπό μελέτη ειδών του γένους *Phlomis* με βάση την ποσοστιαία ανομοιότητα των διανομών τους, όπως αυτή προέκυψε από τους χάρτες διανομής τους στην Κρήτη: (α) πιθανολογικοί χάρτες, (β) διορθωτικοί πιθανολογικοί χάρτες, (γ) δυαδικοί χάρτες, (δ) διορθωτικοί δυαδικοί χάρτες.

Λόγω έλλειψης μοριακών δεδομένων στην παρούσα φάση, δεν επιχειρήθηκε φυλογενετική ανάλυση των υπό μελέτη ειδών. Ωστόσο, έγινε προσπάθεια να ποσοτικοποιηθούν οι μεταξύ τους σχέσεις χρησιμοποιώντας ως γνώμονα τις ομοιότητες και διαφορές στη διανομή τους. Έτσι, οι τιμές του δείκτη PD που υπολογίστηκαν νωρίτερα για τα *P. cretica*, *P. fruticosa* και *P. lanata*, καθώς και τα τρία υβριδία τους, διατάχθηκαν σε πίνακες ανομοιότητας (dissimilarity matrices), οι οποίοι χρησιμοποιήθηκαν στην κατασκευή κλαδογραμμάτων. Κατασκευάστηκαν με αυτή τη μέθοδο 2 κατηγορίες κλαδογραμμάτων: η πρώτη περιέχει μόνο τα τρία είδη του γένους *Phlomis* (Σχήμα 6), ενώ η δεύτερη περιέχει επιπλέον και τα υβριδία τους (Σχήμα 7). Κάθε κατηγορία περιέχει 4 διαγράμματα, ένα για κάθε κατηγορία χάρτη (πιθανολογικούς και δυαδικούς, διορθωμένους ή μη).

Όπως φαίνεται από το Σχήμα 6, τα τέσσερα κλαδογράμματα που προέκυψαν για τα *P. cretica*, *P. fruticosa* και *P. lanata* είναι παρόμοια, και ομαδοποιούν μαζί τα *P. cretica* και *P. fruticosa*, παρουσιάζοντας το *P. lanata* ως αρκετά απόμακρο. Αυτό είναι σε συμφωνία με τα μοριακά δεδομένα του Mathiensen (2006), που διακρίνουν μεγαλύτερη ασάφεια στα όρια των *P. cretica* και *P. fruticosa* από ότι σε αυτά και το *P. lanata*. Η ομαδοποίηση των *P. cretica* και *P. fruticosa* διατηρείται μάλιστα και στα τέσσερα διαγράμματα που περιέχουν τα υβριδία (Σχήμα 7). Επιπλέον, η κλάση (cluster) που περιέχει τα δύο αυτά είδη διέπεται, σε 3 από τα 4 κλαδογράμματα, από τη χαμηλότερη παρατηρούμενη ανομοιότητα.

Μία άλλη σταθερή ομαδοποίηση είναι αυτή των δύο υβριδίων του *P. lanata*, των *P. × commixta* και *P. × sieberi*, η οποία χαρακτηρίζεται επίσης από πολύ χαμηλές ανομοιότητες σε 3 από τα 4 κλαδογράμματα. Αξίζει να σημειωθεί πως το γονικό *P. lanata* ομαδοποιείται με την κλάση των *P. × commixta* και *P. × sieberi* μόνο σε 2 από τα 4 κλαδογράμματα, συνεπώς η ομαδοποίηση δεν μπορεί να υποστηριχτεί ότι οφείλεται στην κατά το ήμισυ κοινή γονική προέλευση των δύο υβριδίων. Οι οικολογικές σχέσεις λοιπόν ίσως είναι πιο χρήσιμες στη μελέτη των παρατηρούμενων ομαδοποιήσεων.



Σχήμα 7. Κλαδογράμματα των τριών υπό μελέτη ειδών του γένους *Phlomis* και των υβριδίων τους με βάση την ποσοστιαία ανομοιότητα των διανομών τους, όπως αυτή προέκυψε από τους χάρτες διανομής τους στην Κρήτη: (α) πιθανολογικοί χάρτες, (β) διορθωτικοί πιθανολογικοί χάρτες, (γ) δυαδικοί χάρτες, (δ) διορθωτικοί δυαδικοί χάρτες.

Ο Mathiensen (2006) καταλήγει πως η γενετική διαφοροποίηση των ειδών του γένους *Phlomis*, η οποία ούτως ή άλλως βρέθηκε να είναι πολύ χαμηλή, δεν συμβαδίζει πάντοτε με τις μορφολογικές διαφοροποιήσεις που έχουν προταθεί για την ταξινόμησή τους (π.χ. Bentham, 1832-1836; Kamelin & Makhmedov, 1990a, 1990b). Μορφολογικοί χαρακτήρες που σχετίζονται με τα φύλλα και τα άνθη (χαρακτήρες που χρησιμοποιήθηκαν και στη δική μας μελέτη, βλ. παράρτημα 1), λέει ο Mathiensen, είναι πιθανότερο να σχετίζονται με την οικολογική διαφοροποίηση των ειδών, παρά να έχουν κάποια γενετική βάση. Αυτό υποστηρίζεται από τα αποτελέσματά μας για την περίπτωση των *P. cretica*, *P. fruticosa* και *P. lanata*. Η μοριακή ανάλυση των ειδών αυτών και των υβριδίων τους στην Κρήτη υπό το πρίσμα των φυλογενετικών σχέσεων, η οποία αναμένεται να ολοκληρωθεί από το Εργαστήριο Οικολογίας Φυτών και Διαχείρισης Χερσαίων Οικοσυστημάτων, θα διαλευκάνει περαιτέρω το ρόλο της οικολογικής διαφοροποίησης τόσο για τα γονικά είδη, όσο και για τα υβρίδια.

Πέρα από τις μεταξύ τους σχέσεις, μια άλλη παρατήρηση σχετικά με τα χωρικά πρότυπα των υβριδίων είναι οι μεγάλες αποκλίσεις ανάμεσα στην αναμενόμενη και την παρατηρούμενη διανομή τους, μεγαλύτερες από τις αντίστοιχες των τριών γονικών ειδών (Πίνακας 5). Σε αντίθεση λοιπόν με τα γονικά τους είδη και κυρίως το *P. lanata*, που όπως αναφέρθηκε

χαρακτηρίζεται από σχεδόν πλήρη ταύτιση της πραγματικής με την αναμενόμενη διανομή του, υποδηλώνοντας μια καλή εξάπλωση στις θέσεις που έχουν τις αρμόζουσες για αυτό περιβαλλοντικές συνθήκες, τα υβρίδια απουσιάζουν από πληθώρα θέσεων οι οποίες φαίνεται να είναι κατάλληλες και μέχρι στιγμής δεν παρατηρείται αντιστοιχισή περιβαλλοντικών μεταβλητών και διανομής υβριδίων.

Η μελέτη όμως των χωρικών προτύπων των υβριδίων θα είναι σε κάθε περίπτωση ελλιπής από μόνη της αν δεν ενσωματώνει στοιχεία που σχετίζονται με τη διεργασία του υβριδισμού, δεδομένης της άμεσης σχέσης των υβριδίων με τα πρότυπα διανομής και διασταύρωσης των γονικών ειδών. Για το λόγο αυτό, καθίσταται αναγκαίο κάθε συζήτηση για τα υβρίδια να γίνεται και υπό το πρίσμα των διεργασιών σχηματισμού των υβριδίων, ιδιαίτερα σε ένα γένος όπως το *Phlomis*, το οποίο παρουσιάζει πολύ υψηλά επίπεδα υβριδισμού (Aparicio, 1997).

Θέσεις Υβριδισμού

Εκτός από την επιβεβαίωση των θέσεων στις οποίες τα υβρίδια είχαν καταγραφεί στο παρελθόν, οι δειγματοληψίες μας ανέδειξαν και νέες θέσεις παρουσίας των υβριδίων. Αξίζει να σημειωθεί ότι οι νέες αυτές θέσεις βρισκόταν εντός του αναμενόμενου εύρους διανομής αυτών με βάση τους χάρτες πρόβλεψης.

Από τους διορθωτικούς χάρτες διανομής προκύπτουν τα εξής χωρικά πρότυπα υβριδισμού:

P. commixta: Προκύπτει ως υβρίδιο σε μία σαφώς οριοθετημένη ζώνη υβριδισμού όπου έχουμε αλληλεπικάλυψη των διανομών του *P. lanata* και *P. cretica*. Η περιοχή αλληλεπικάλυψης φαίνεται να οριοθετεί ζώνη της οποίας το βόρειο και νότιο τμήμα περιορίζεται από τα όρια ξηράς και θάλασσας, ενώ το δυτικό και ανατολικό από τα όρια αλληλεπικάλυψης. Η συγκεκριμένη ζώνη δεν αποτελεί συνεχή ζώνη υβριδισμού αλλά εμφανίζεται με έντονη μωσαϊκότητα και ασυνέχειες. Ο χαρακτηρισμός της λοιπόν ως ζώνη είναι θέμα κλίμακας.

P. sieberi: Προκύπτει ως υβρίδιο τόσο σε θέσεις αλληλεπικάλυψης των *P. lanata* και *P. fruticosa*, όσο και σε θέσεις μη αλληλεπικάλυψης στις οποίες όμως υπάρχει κυρίως μόνο το *P. lanata* και σπάνια μόνο το *P. fruticosa*. Αξίζει να τονιστεί ότι η αλληλεπικάλυψη των δύο πατρικών ειδών είναι πάρα πολύ μικρή, με μία ζώνη επαφής. Με βάση τους διορθωτικούς δυαδικούς χάρτες το *P. fruticosa* δεν παρατηρείται στις περισσότερες θέσεις υβριδισμού που βρίσκονται εντός της περιοχής διανομής του *P. lanata* ενώ αναμένεται με βάση τους πιθανολογικούς. Προκύπτει λοιπόν ότι το *P. sieberi* υβριδίζεται κυρίως στη ζώνη διανομής του *P. lanata* απουσία του *P. fruticosa*, χωρίς να σχηματίζει σαφή ζώνη υβριδισμού.

P. cytherea: Προκύπτει ως υβρίδιο εντός των ορίων διανομής *P. cretica* και *P. fruticosa* χωρίς να σχηματίζει σαφή ζώνη υβριδισμού.

Προκειμένου να εξαχθούν περαιτέρω συμπεράσματα σχετικά με την εκδήλωση του φαινομένου του υβριδισμού στο χώρο, έγινε έλεγχος της συσσωμάτωσης (clustering) των διανομών των τριών υβριδίων χρησιμοποιώντας τους διορθωτικούς, δυαδικούς χάρτες διανομής. Η συσσωμάτωση ελέγχθηκε με το εργαλείο autocorrelation του ArcInfo, και χρήση του δείκτη I του Moran, ένα στατιστικό δείκτη της χωρικής συσσωμάτωσης στοιχείων με παρόμοιες τιμές. Η αρχική υπόθεση για έλεγχο ήταν ότι «τα στοιχεία είναι κατανομημένα τυχαία». Με επεξεργασία του δείκτη από το πρόγραμμα, υπολογίζεται και το στατιστικό Z, που αναφέρεται στην τυπική κανονική κατανομή (κανονική κατανομή με μέσο 0 και τυπική απόκλιση 1), ως δείκτη σημαντικότητας του ελέγχου της μηδενικής υπόθεσης. Πολύ μικρή τιμή του στατιστικού Z σημαίνει ότι τα στοιχεία είναι διάσπαρτα (dispersed), ενώ πολύ μεγάλη τιμή σημαίνει συσσωματωμένα (clustered) στοιχεία.

Οι τιμές του δείκτη Z (Πίνακας 6) έδειξαν για τη μέθοδο των αντιστρόφων αποστάσεων υψηλή συσσωμάτωση και για τα τρία υβρίδια, ενώ για τη μέθοδο των τετραγώνων των αντιστρόφων αποστάσεων έδειξαν υψηλή συσσωμάτωση για το *P. × commixta*, σχετικά υψηλή συσσωμάτωση για το *P. × sieberi* και τυχαία διανομή για το *P. × cytherea*. Φαίνεται λοιπόν ότι

η συσσωμάτωση των θέσεων υβριδισμού, η οποία καταγράφεται ακόμη και στη ζώνη υβριδισμού του *P. commixta*, υποστηρίζεται και από τα αποτελέσματα αυτής της ανάλυσης. Το συγκεκριμένο πρότυπο κατέστη ήδη εμφανές από τις δειγματοληψίες, καθώς μεταξύ των σημείων παρουσίας των υβριδίων παρεμβάλλονταν πάντα θέσεις στις οποίες αυτά απουσίαζαν. Προκύπτει λοιπόν το συμπέρασμα ότι ο υβριδισμός εκδηλώνεται στο μωσαϊκό μεσογειακό περιβάλλον σε ψηφίδες που σε διάφορες κλίμακες χώρου παράγουν συσσωματώματα τα οποία σε κάποιες μόνο περιπτώσεις σχηματίζουν μωσαϊκές ζώνες υβριδισμού.

Πίνακας 6. Αποτελέσματα της ανάλυσης συσσωμάτωσης για τα τρία υβρίδια του γένους *Phlomis* στην Κρήτη. Αρνητικές τιμές του στατιστικού Z υποδηλώνουν διάσπαρτες (dispersed) διανομές, ενώ θετικές υποδηλώνουν συσσωματωμένες (clustered). Η τιμή του p-value εκφράζει την πιθανότητα το παρατηρούμενο πρότυπο να οφείλεται στην τυχαιότητα. Για τις τιμές που αντικαθίστανται από αστερίσκο (*) ισχύει p-value < 0.001.

Υβρίδιο	Inverse Distance		Inverse Distance Squared	
	Z	p-value	Z	p-value
<i>P. × commixta</i>	8.12	*	5.47	*
<i>P. × cytherea</i>	5.12	*	0.67	0.318737
<i>P. × sieberi</i>	6.36	*	2.34	0.025817

Ο υβριδισμός στην περίπτωση του γένους *Phlomis* στην Κρήτη, έτσι όπως προέκυψε από την ανάλυση των δεδομένων μας, μερικώς μόνο ακολουθεί το πρότυπο των τυπικών περιγραφόμενων ζωνών υβριδισμού, που ορίζονται ως «στενές περιοχές στις οποίες γενετικά απόμακροι πληθυσμοί συναντώνται, διασταυρώνονται και παράγουν υβρίδια» (Barton & Hewitt, 1985; Hewitt, 1988), ή απλά ως «στενές περιοχές φαινοτυπικής ή γενοτυπικής μεταβολής, που χωρίζουν κατά τα άλλα ομοιογενή taxa» (Jiggins & Mallet, 2000). Το συγκεκριμένο πρότυπο ακολουθείται στην περίπτωση του *P. commixta* όπου έχουμε σχηματισμό ζώνης σε σαφή περίπτωση συμπάτριου υβριδισμού καθώς και τα δύο πατρικά είδη συνυπάρχουν στην περιοχή υβριδισμού.

Το συγκεκριμένο πρότυπο δεν φαίνεται να ακολουθείται στην περίπτωση του *P. sieberi*, όπου δεν σχηματίζεται σαφής ζώνη υβριδισμού, καθώς οι διανομές των δύο πατρικών ειδών συναντώνται σε μια ζώνη επαφής δίνοντας χαρακτηριστικά παραπάτριου υβριδισμού. Τέλος το συγκεκριμένο πρότυπο δεν ακολουθείται και στην περίπτωση του *P. cytherea* όπου παρ' όλο που έχουμε περίπτωση συμπάτριου υβριδισμού με αλληλεπικάλυψη των πατρικών ειδών έχουμε ευρεία διανομή των θέσεων υβριδισμού.

Η προτελευταία παρατήρηση, για μη σχηματισμό ζώνης σε περίπτωση παραπατρικού υβριδισμού, είναι σε ασυμφωνία με τον Hewitt (1988), που αναφέρει ότι οι ζώνες υβριδισμού αναφέρονται σε είδη που είναι παραπατρικά με την αυστηρή έννοια, δηλαδή έχουν διανομές σαφώς διαχωρισμένες, με μία λεπτή ζώνη επαφής.

Η τελευταία παρατήρηση για μη σχηματισμό ζώνης υβριδισμού σε περίπτωση συμπάτριας ειδογένεσης φαίνεται να καθορίζεται άμεσα από το γεγονός ότι η περιοχή αλληλεπικάλυψης των πατρικών ειδών δεν σχηματίζει ζώνη, όπως συμβαίνει στην περίπτωση του *P. commixta*.

Στα πλαίσια της εξέτασης των τύπων υβριδισμού για το γένος *Phlomis* στην Κρήτη, θεωρήθηκε σκόπιμο να συμπεριληφθεί μια ποσοτικοποίηση της συσχέτισης ανάμεσα στην παρουσία των υβριδίων και τη συνεύρεση των γονικών ειδών. Για το σκοπό αυτό, δημιουργήθηκαν χάρτες συνεύρεσης των γονικών ειδών, οι οποίοι χωρίζονται σε δύο κατηγορίες: Χάρτες πιθανότητας συνεύρεσης των γονικών ειδών, που προέκυψαν με απλό πολλαπλασιασμό των πιθανολογικών χαρτών και διορθωμένων πιθανολογικών χαρτών των *P. cretica*, *P. fruticosa* και *P. lanata* ανά ζεύγη, και δυαδικοί χάρτες συνεύρεσης (με τιμές 1 – συνεύρεση και 0 – μη συνεύρεση) που προέκυψαν από αντίστοιχη διαδικασία μέσω των δυαδικών και διορθωτικών δυαδικών χαρτών. Στη συνέχεια υπολογίστηκε ο δείκτης PD ανάμεσα στους 8 χάρτες που προέκυψαν και τους αντίστοιχους χάρτες διανομής των υβριδίων. Τα αποτελέσματα φαίνονται στον Πίνακα 7.

Πίνακας 7. Επί τοις εκατό ανομοιότητα ανάμεσα στους χάρτες διανομής των υβριδίων του γένους *Phlomis* στην Κρήτη και τους αντιστοιχούς χάρτες συνεύρεσης των γονικών τους ειδών. Κάθε υβρίδιο αντιπαραβάλλεται μόνο με το ζεύγος των γονικών του ειδών.

Υβρίδια	PD _{hyb-pco} (πιθανολογικοί)	PD _{hyb-pco} (διορθ. πιθανολογικοί)	PD _{hyb-pco} (δυσάδικοι)	PD _{hyb-pco} (διορθωτικοί δυσάδικοι)
<i>P. × commixta</i>	61.14978	62.3823	61.00438	61.8327
<i>P. × cytherea</i>	60.78446	66.96545	75.79929	80.50718
<i>P. × sieberi</i>	67.33804	68.80093	92.66738	92.25352

Οι μικρότερες τιμές του δείκτη PD αντιστοιχούν στο *P. × commixta* στις 3 από τις 4 περιπτώσεις. Αυτό έρχεται σε συμφωνία με τις παρατηρήσεις που έγιναν νωρίτερα σχετικά με την παρουσία του *P. × commixta* εντός της περιοχής αλληλεπικάλυψης των γονικών του ειδών. Το *P. × cytherea* παρουσιάζει σχετικά μεγαλύτερες τιμές του δείκτη, ενώ τις μεγαλύτερες τιμές παρουσιάζει το *P. × sieberi*. Η μικρή αλληλεπικάλυψη των *P. fruticosa* και *P. lanata* σε συνδυασμό με την ύπαρξη του *P. × sieberi* κυρίως εντός της διανομής του *P. lanata* μπορούν να δικαιολογήσουν τα υψηλά ποσοστά ανομοιότητας για αυτό το υβρίδιο. Αντίστοιχα, το μωσαϊκό πρότυπο διανομής του *P. × cytherea* φαίνεται να είναι υπεύθυνο για τα μεγάλα ποσοστά ανομοιότητάς του με τα πρότυπα συνεύρεσης των γονικών ειδών.

Τα αποτελέσματα αυτά επιβεβαιώνουν την υπό μια κλίμακα συμπατρική μορφή του υβριδισμού για το *P. × commixta*. Φαίνεται λοιπόν ότι από τα τρία υβρίδια, αυτό που προέκυψε μέσω συμπατρικού υβριδισμού παρουσιάζει ένα χωρικό πρότυπο πλησιέστερα σε εκείνο της ζώνης υβριδισμού. Τα δύο άλλα είδη, που περιγράφονται από μεγαλύτερη διαφοροποίηση σε σχέση με τις θέσεις συνεύρεσης των γονικών τους ειδών, έχουν λιγότερο συνεχείς διανομές, που χαρακτηρίζονται από έντονη μωσαϊκότητα.

Γενικά, τα μωσαϊκά πρότυπα (mosaic patterns) είναι πολύ κοινά στα μεσογειακά οικοσυστήματα, που χαρακτηρίζονται από έντονη χωρική ετερογένεια. Αντίστοιχες περιπτώσεις με ασυνεχή, τοπικά πρότυπα υβριδισμού έχουν αναφερθεί για ζωικά είδη από τον Woodruff (1973), ο οποίος τα συνδέει με διεργασίες τροποποίησης του ενδιαιτήματος, όπως είναι οι διαταραχές. Όπως έχει προαναφερθεί, στα μεσογειακά οικοσυστήματα διαταραχές διαφόρων ειδών, όπως φωτιά και βόσκηση, είναι πολύ συχνές (Rackham & Moody, 1996), αποτελώντας χαρακτηριστικό στοιχείο της ιδιαιτερότητας του μεσογειακού τοπίου.

Με εξαίρεση την εργασία του Woodruff (1973), η εξάρτηση της δομής της ζώνης υβριδισμού από την ετερογένεια του ενδιαιτήματος έχει αναφερθεί στη βιβλιογραφία στην άμεση μορφή της: ένας γενότυπος που είναι καλύτερα προσαρμοσμένος σε μια θέση με συγκεκριμένα περιβαλλοντικά χαρακτηριστικά θα εγκατασταθεί σε αυτήν, και με αυτό τον τρόπο η γενετική μωσαϊκότητα αντικατοπτρίζει την περιβαλλοντική (Freeman και συν., 1999). Σε αυτή τη θεωρία βασίστηκε το μοντέλο της μωσαϊκής ζώνης υβριδισμού (Harrison, 1986; Howard, 1986), το οποίο προβλέπει περιβαλλοντικές μεταβολές εντός της υβριδικής ζώνης, με τις οποίες σχετίζεται η γενετική δομή του υβριδικού πληθυσμού.

Παρόλο που το συγκεκριμένο μοντέλο θα μπορούσε εκ πρώτης όψεως, σε ένα ετερογενές περιβάλλον όπως είναι το μεσογειακό, να είναι το πλέον κατάλληλο ως μοντέλο ελέγχου του υβριδισμού, στην περίπτωση του γένους *Phlomis* δεν φαίνεται να είναι αρκετά δόκιμο να ελεγχθεί δίχως τροποποίηση και αυτό πρώτον διότι ο υβριδισμός δεν εκδηλώνεται σ' όλες τις περιπτώσεις σε ζώνες, άρα δεν έχουμε πάντα ζώνες υβριδισμού, και δεύτερον διότι η οποιαδήποτε επικείμενη αντιστοιχία περιβαλλοντικών παραγόντων με μεταβολές γενετικής ποικιλότητας θα πρέπει να εντάξει και τα χωρικά πρότυπα διανομής των πατρικών ειδών.

Επιπλέον, η ετερογένεια και μωσαϊκότητα που χαρακτηρίζει τα μεσογειακά οικοσυστήματα είναι πολυεπίπεδη, τόσο αναφορικά στην κλίμακα, στη διανομή των βιοτικών και αβιοτικών παραγόντων, όσο και στη χρονική και χωρική διανομή των διαταραχών, όπως βόσκηση και φωτιά. Αυτό πρακτικά ανάγει την ίδια την δυναμική του ετερογενούς συστήματος σε ένα

ξεχωριστό περιβαλλοντικό παράγοντα, ο οποίος μπορεί να επηρεάζει τη διανομή των υβριδίων ασύμμετρα.

Πέρα από τη θεωρία της μωσαϊκής ζώνης υβριδισμού, έχει προταθεί και η θεωρία της δυναμικής ισορροπίας υβριδίων (dynamic hybrid equilibrium, Freeman και συν., 1999), που έχει τις ρίζες της στις θεωρίες των Moore (1977) και Barton & Hewitt (1985). Συγκεκριμένα, οι Barton & Hewitt (1985) υποστηρίζουν τη θέση ότι η πλειοψηφία των υβριδικών ζωνών είναι στην ουσία κινή που διατηρούνται από μία ισορροπία ανάμεσα στη διασπορά και την μέσω γενετικών ανωμαλιών επιλογή κατά των υβριδίων. Αυτή η άποψη αναφέρεται σε ζώνες τάσης (tension zones), οι οποίες δεν συντηρούνται ως απόκριση περιβαλλοντικών συνθηκών και ως εκ τούτου μπορούν να κινούνται (συνήθως εις τρόπον ώστε να ελαχιστοποιούν το μήκος τους, Key, 1968). Η θεωρία αυτή και η προκύπτουσα γενικευμένη θεωρία δυναμικής ισορροπίας αποτελούν υπό μία έννοια ένα εναλλακτικό μοντέλο του μωσαϊκού, λόγω του αποκλεισμού του περιβάλλοντος ως σημαντικού παράγοντα.

Οι μεγάλες αποκλίσεις που παρατηρούνται ανάμεσα στις μέσω περιβαλλοντικών παραγόντων αναμενόμενες και τις τελικά παρατηρούμενες διανομές των υβριδίων του γένους *Phlomis* στην Κρήτη θα μπορούσε εν μέρει να δικαιολογεί τον αποκλεισμό του περιβάλλοντος ως καθοριστικού παράγοντα στη διαμόρφωση των προτύπων του υβριδισμού. Ωστόσο, το μοντέλο των ζωνών τάσης δεν μπορεί να υποστηριχθεί αυτούσιο, καθώς τα υβρίδια στην περίπτωση μας δεν σχηματίζουν, όπως αναφέρθηκε νωρίτερα, σαφείς ζώνες. Εξάλλου, καθώς το μοντέλο προβλέπει ελεύθερη μετακίνηση της ζώνης τάσης μέχρι αυτή να παγιδευτεί σε θέσεις μικρής αφθονίας των γονικών ειδών, ένας εκτενέστερος έλεγχος της θεωρίας στην ολότητά της προϋποθέτει μετρήσεις αφθονίας. Σύγκριση της αφθονίας των γονικών ειδών εντός και εκτός των θέσεων υβριδισμού μπορεί να αναδείξει πιθανή συμφωνία των παρατηρούμενων προτύπων με τη θεωρία των Barton & Hewitt (1985).

Οι δύο εναλλακτικές θεωρίες που έχουν προταθεί στη βιβλιογραφία, λοιπόν, αν και φέρουν αρκετές ομοιότητες με τα παρατηρούμενα πρότυπα, δεν είναι σε θέση να τα ερμηνεύσουν στην ολότητά τους. Αν προσπαθήσουμε να επεκτείνουμε τα παραπάνω μοντέλα για εφαρμογή στο μεσογειακό περιβάλλον θα πρέπει να ενσωματώσουμε επιπλέον οικολογικές διεργασίες στην γενετική και εξελικτική θεώρηση του υβριδισμού (Wang και συν., 1998).

Στο πλαίσιο αυτής της προσπάθειας, εξετάστηκε το κατά πόσο η παρουσία των υβριδίων σχετίζεται με την ικανότητα των γονικών ειδών να εποικίσουν κατάλληλες για αυτά θέσεις. Αν βρεθεί συσχέτιση, τότε ενδεχομένως ο υβριδισμός για κάποια είδη του γένους *Phlomis* στην Κρήτη θα μπορούσε να αποτελεί ένα τρόπο φραγμού της διείσδυσης ενός είδους στη διανομή κάποιου άλλου.

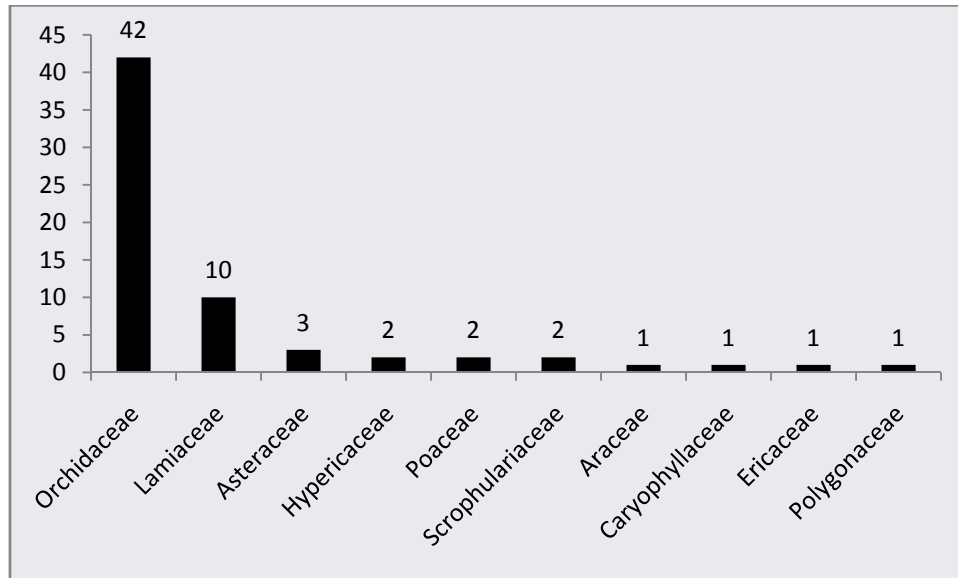
Για κάθε είδος, δημιουργήθηκε ένας χάρτης απόκλισης της αναμενόμενης από την παρατηρούμενη διανομή, που εξέφραζε τη χωρική διανομή των διαφορών των δυαδικών και διορθωτικών δυαδικών χαρτών διανομής του. Στη συνέχεια υπολογίστηκε ο δείκτης PD για την ανομοιότητα ανάμεσα στο διορθωτικό δυαδικό χάρτη διανομής κάθε υβριδίου και το χάρτη απόκλισης των γονικών του ειδών (Πίνακας 8).

Πίνακας 8. Επί τοις εκατό ανομοιότητα ανάμεσα στους διορθωτικούς δυαδικούς χάρτες διανομής των τριών υβριδίων του γένους *Phlomis* στην Κρήτη και τους χάρτες απόκλισης αναμενόμενης-παρατηρούμενης διανομής των γονικών τους ειδών. Παύλα (-) σημαίνει ότι το συγκεκριμένο είδος δεν είναι γονικό του αντιστοιχού για το κελί υβριδίου.

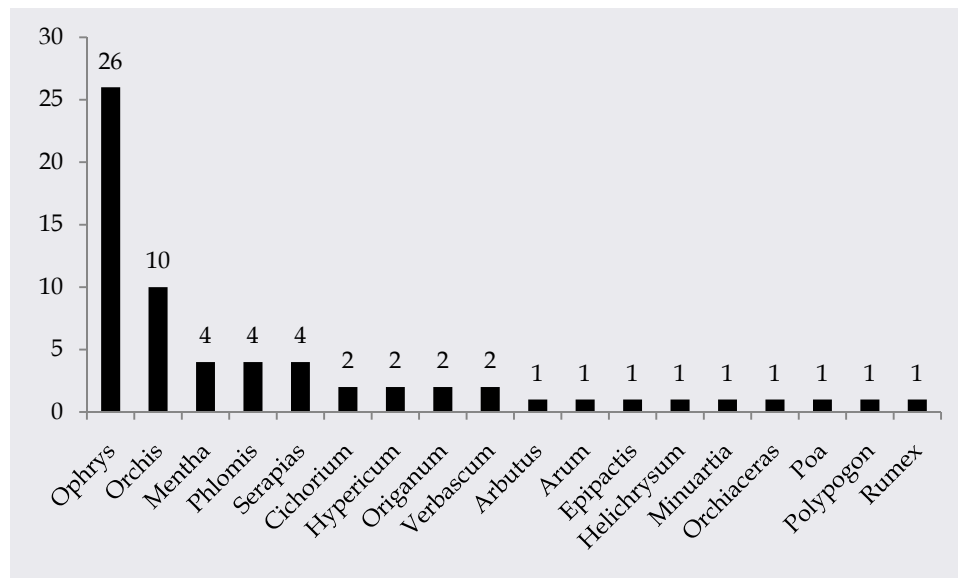
Είδος / Υβρίδιο	<i>P. × commixta</i>	<i>P. × cytherea</i>	<i>P. × sieberi</i>
<i>P. cretica</i>	99.80741	98.58978	-
<i>P. fruticosa</i>	-	100	99.74414
<i>P. lanata</i>	100	-	100

Για όλα τα υβρίδια βρέθηκαν μεγάλες τιμές ανομοιότητας σε σχέση με τους χάρτες απόκλισης των διανομών των γονικών τους ειδών. Αυτό, αν και οι τιμές του δείκτη εξαρτώνται από την παραγωγή τόσο των χαρτών διανομής όσο και των χαρτών απόκλισης και συνεπώς μόνο συγκριτικά μπορούν να αντιμετωπιστούν, δεν δικαιολογεί κάποιο αποκλεισμό των γονικών

ειδών από τις θέσεις στις οποίες υπάρχουν τα υβρίδια, συνεπώς δεν μπορεί να υποστηριχθεί ότι ο μελετώμενος υβριδισμός έχει το χαρακτήρα φραγμού στη διείσδυση κάποιου είδους. Ακόμα και στην περίπτωση του ζεύγους *P. fruticosa* – *P. lanata*, για το οποίο παρατηρήθηκε υβριδισμός κυρίως εντός της περιοχής του *P. lanata*, αναδεικνύοντας ένα χωρικό πρότυπο προς ερμηνεία, οι ανομοιότητες της παρατηρούμενης διανομής του *P. × sieberi* με τους χάρτες απόκλισης των γονικών του είναι πολύ ψηλές και δεν επιτρέπουν την απόδοση του προτύπου σε κάποια τέτοια διεργασία.



Σχήμα 8. Οικογένειες αγγειοσπέρμων της Κρήτης που περιέχουν τουλάχιστον 1 υβρίδιο. Ο αριθμός που βρίσκεται πάνω από κάθε στήλη αναφέρεται στον αριθμό υβριδίων που περιλαμβάνει η αντίστοιχη οικογένεια. Η διάταξη των οικογενειών είναι σε φθίνουσα σειρά με βάση τον αριθμό υβριδίων.



Σχήμα 9. Γένη αγγειοσπέρμων της Κρήτης που περιέχουν τουλάχιστον 1 υβρίδιο. Ο αριθμός που βρίσκεται πάνω από κάθε στήλη αναφέρεται στον αριθμό υβριδίων που περιλαμβάνει το αντίστοιχο γένος. Η διάταξη των γενών είναι σε φθίνουσα σειρά με βάση τον αριθμό υβριδίων.

Η συγκριτική μελέτη του υβριδισμού μεταξύ μεσογειακού και μη περιβάλλοντος δίνει ενδιαφέροντα στοιχεία. Συγκεκριμένα, στο Σχήμα 8 παρατίθενται όλες οι οικογένειες αγγειοσπέρμων της Κρήτης που περιέχουν υβρίδια, με τον αντίστοιχο αριθμό υβριδίων, ενώ στο Σχήμα 9 παρατίθενται τα αντίστοιχα δεδομένα για το επίπεδο γένους. Όπως φαίνεται, η οικογένεια που έχει τα περισσότερα υβρίδια είναι αυτή των *Orchidaceae* με 42 υβρίδια, ενώ το αντίστοιχο γένος είναι το *Ophrys*, με 26 υβρίδια, που ανήκει στην ίδια οικογένεια. Δεύτερη οικογένεια είναι τα *Labiatae* (*Lamiaceae*), με 10 υβρίδια και υψηλότερα σε υβριδισμό γένη τα *Mentha* και *Phlomis* (4 υβρίδια το καθένα).

Ο αριθμός των υβριδίων που έχουν καταγραφεί στην Κρήτη είναι αρκετά μικρός (65 υβρίδια σε 1613 είδη, 4%). Τόσο αριθμητικά, όσο και σε ποσοστό του συνόλου της χλωρίδας των αγγειοσπέρμων, είναι μικρότερος από τον αντίστοιχο παρατηρούμενο σε άλλες χλωρίδες (π.χ. Ηνωμένο Βασίλειο, 642 υβρίδια σε 2950 είδη (21.8%), Σκανδιναβία, 207 σε 2172 (9.5%), Χαβάη, 169 σε 1817 (9.3%), Great Plains 168 σε 2778 (6%), Intermountain, 134 σε 2316 (5.8%) (Ellstrand και συν., 1996). Φαίνεται ότι ο αριθμός των υβριδίων δεν ακολουθεί την υψηλή χλωριδική ποικιλότητα του νησιού σε αριθμό ειδών ανά επιφάνεια εδάφους.

Πίνακας 9. Αριθμός υβριδίων ανά οικογένεια και ανά γένος για τη χλωρίδα της Κρήτης και τις 5 χλωρίδες που εξετάστηκαν από τους Ellstrand και συν. (1996).

Χλωρίδα	Οικογένειες		Γένη	
	Σύνολο	Με υβρίδια (%)	Σύνολο	Με υβρίδια (%)
Κρήτη	110	9 (8.2)	631	18 (2.9)
Βρετανικοί Νήσοι	164	56 (34)	918	143 (16)
Σκανδιναβία	134	42 (31)	661	91 (14)
Χαβάη	146	23 (16)	650	37 (6)
Great Plains	171	36 (21)	855	72 (8)
Intermountain	64	20 (31)	492	57 (12)

Επιπλέον, ο αριθμός των ειδών που υβριδίζονται φαίνεται να είναι επίσης μικρότερος από άλλους αντίστοιχους (π.χ. το 25% των ανώτερων φυτών του UK υβριδίζονται με τουλάχιστον άλλο ένα είδος (Mallet, 2005), ενώ στην Κρήτη υβριδίζεται μόλις το 4.4% των ειδών, δηλαδή 71 είδη). Ωστόσο, το φαινόμενο της συσσωμάτωσης των υβριδίων σε συγκεκριμένα taxa παρατηρείται και εδώ. Όπως φαίνεται στον Πίνακα 9, από τις 110 οικογένειες φυτών που απαντώνται στην Κρήτη, μόνο οι 9 (8.2%) έχουν τουλάχιστον ένα υβρίδιο. Επιπλέον, τα υβρίδια είναι ακόμα πιο περιορισμένα στο επίπεδο του γένους, αφού από τα 631 γένη, μόνο τα 18 (2.9%) έχουν τουλάχιστον ένα υβρίδιο. Φαίνεται λοιπόν πως η συσσωμάτωση των υβριδίων σε συγκεκριμένες οικογένειες και συγκεκριμένα γένη είναι πιο έντονη στη χλωρίδα της Κρήτης από ότι σε άλλες χλωρίδες. Περισσότερο από 50% του συνολικού αριθμού των υβριδίων αντιστοιχεί σε 2 μόνο γένη (*Orchis*, *Ophrys*) της ίδιας οικογένειας (*Orchidaceae*).

Πριν την εξαγωγή συμπερασμάτων σχετικά με τη συσσωμάτωση του υβριδισμού σε συγκεκριμένα taxa, εξετάστηκε αν υπάρχει συσχέτιση ανάμεσα στα υβρίδια που περιλαμβάνει ένα taxon και τον αριθμό ειδών που έχει αυτό το taxon στην Κρήτη. Για το σκοπό αυτό υπολογίστηκε ο δείκτης συσχέτισης τάξης του Spearman (Spearman's rank correlation index). Ο δείκτης υπολογίστηκε αρχικά για τις οικογένειες που περιείχαν τουλάχιστον ένα υβρίδιο, και στη συνέχεια για όλες τις οικογένειες. Τόσο στο υποσύνολο των οικογενειών που παρουσιάζουν υβριδισμό όσο και στο σύνολο των οικογενειών που απαντώνται στην Κρήτη(/Κάρπαθο), ο δείκτης Spearman έδειξε στατιστικά σημαντική συσχέτιση του αριθμού υβριδίων με το μέγεθος της οικογένειας (η τιμή του p-value ήταν 0.0122 και μικρότερη του 0.001, αντίστοιχα).

Οι Ellstrand και συν. (1996) κατέληξαν ότι οι περισσότερες ομάδες που παρουσιάζουν υψηλό αριθμό υβριδίων αποτελούνται από ετεροδιασταυρούμενα πολυετή φυτά με αναπαραγωγικούς τύπους που σταθεροποιούν τον υβριδισμό, όπως αγαμοσπερμία, βλαστική αύξηση, ή μόνιμη πολυπλοειδία. Πράγματι, η πολυπλοειδία αποτελεί τον κανόνα

στα Orchidaceae (Cozzolino και συν., 2006), κάτι που δικαιολογεί σε ικανοποιητικό βαθμό το μεγάλο αριθμό υβριδίων που απαντώνται στην οικογένεια.

Γενικά, ο λειτουργικός ρόλος των υβριδίων και του υβριδισμού είναι διαφορετικός σε κάθε οικογένεια, με αποτέλεσμα η παρουσία υβριδίων σε μια οικογένεια να μην αρκεί για την εξαγωγή κάποιου ασφαλούς συμπεράσματος. Εκτός του λειτουργικού ρόλου, και η εμφάνιση και εγκατάσταση υβριδίων μπορεί να ακολουθήσει αρκετές οδούς. Καθίσταται λοιπόν σαφές ότι ο υβριδισμός αποτελεί ένα πολυπαραμετρικό σύστημα, μία εκ των ιδιοτήτων του οποίου είναι η συσσωμάτωση σε συγκεκριμένα taxa.

Η ανάλυση των χωρικών προτύπων υβριδισμού του γένους *Phlomis* στην Κρήτη με τα έως τώρα αποτελέσματα ανέδειξε ότι τα χωρικά πρότυπα διανομής των πατρικών ειδών έχουν σημαντικό ρόλο στην κατανόηση των υπό εξέταση προτύπων. Ως αποτέλεσμα αυτού και για την καλύτερη κατανόηση του υβριδισμού στην Κρήτη με βάση αυτό το συμπέρασμα εξετάστηκαν οι διανομές των αγγειοσπέρμων που υβριδίζονται στην Κρήτη με βάση τους διαθέσιμους από τη βιβλιογραφία χάρτες διανομής των φυτικών ειδών.

Πίνακας 10. Τύποι σχετικών θέσεων των υβριδιζόμενων ειδών στην Κρήτη και των αντιστοιχών υβριδίων. Οι αριθμοί στις παρενθέσεις αντιστοιχούν στα ποσοστά επί των συνολικών υβριδιζόμενων ειδών και υβριδίων αντιστοιχία.

Σχετική θέση γονικών ειδών	Γονικά είδη (%)	Υβρίδια (%)
Αλλοπατρία	4 (5.6)	2 (3.1)
Παραπατρία	0 (0)	0 (0)
Συμπατρία		10 (15.4)
Δυσταξινόμητη		47 (72.3)
Άγνωστη	8 (11.3)	6 (9.2)

Τα αποτελέσματα της ανάλυσης φαίνονται στον Πίνακα 10. Από τα 65 υβρίδια της Κρήτης, υπήρχαν διαθέσιμοι χάρτες για τα 59, ενώ για 6 από αυτά δεν βρέθηκαν. Από τα υβρίδια που εξετάστηκαν, δεν βρέθηκε κανένα που να προέκυψε από υβριδισμό ξεκάθαρα παραπατρικών ειδών με βάση τις διαθέσιμες διανομές, κάτι που έρχεται σε αντίθεση με την πολύ υψηλή συχνότητα παραπατρικών ειδών που έχουν απαντηθεί σε άλλες περιοχές (π.χ. Hewitt, 1988). Αλλοπατρικά γονικά είδη παρατηρήθηκαν σε 2 περιπτώσεις, και συμπατρικά σε 10. Η συντριπτική πλειοψηφία των περιπτώσεων όμως (47 υβρίδια) αφορούσαν γονικά είδη με διανομές οι οποίες αλληλεπικαλύπτονται σε αρκετές θέσεις, χωρίς να υπάρχει ξεκάθαρη ζώνη αλληλεπικάλυψης ή επαφής.

Ο συγκεκριμένος τρόπος διερεύνησης των σχέσεων γειτνίασης των ειδών δεν είναι χωρίς προβλήματα. Οι χάρτες διανομής που ελέγχθηκαν είναι πολύ μικρής κλίμακας και ακόμα και αν δεν θεωρηθούν ανακριβείς, έχουν κατασκευαστεί υπό ένα πρίσμα οδηγού ταξινομικών επισκέψεων στο πεδίο μάλλον παρά ως δεδομένα κατάλληλα για οικολογική μελέτη του υβριδισμού. Δεν είναι γνωστό αν τα γονικά είδη συνυπάρχουν σε επίπεδο ενδιαιτήματος, καθώς και αν οι αποστάσεις μεταξύ των ειδών που φαίνονται να συνυπάρχουν είναι πράγματι μικρές σχετικά με τη διασπορά τους ή αν διέπονται από περιβαλλοντικούς φραγμούς. Ωστόσο, αυτή η προσέγγιση αποτελεί μια πρώτη προσπάθεια να προταθεί ένα ερμηνευτικό πλαίσιο για τα μέχρι τώρα αποτελέσματα που φαίνονται να διαφοροποιούν τον υβριδισμό στην Κρήτη, ως μεσογειακής νήσου, σε σχέση με άλλες περιοχές.

Η απουσία ειδών που να μπορούν σαφώς να χαρακτηριστούν ως παραπατρικά με τη στενή έννοια, ήτοι με διαφορετικές διανομές που έχουν μια λεπτή ζώνη αλληλεπικάλυψης, αποτελεί μία εξήγηση της έλλειψης ζωνών υβριδισμού για την περίπτωση του υπό μελέτη γένους. Η ετερογένεια και έντονη μωσαϊκότητα του μεσογειακού περιβάλλοντος, σε συνδυασμό με την έλλειψη περιβαλλοντικών κλινών, έχουν οδηγήσει σε παρόμοια πρότυπα διανομής των φυτικών ειδών, με πολλαπλά σημεία αλληλεπικάλυψης. Αυτή η ετερογενής διανομή των ειδών, σε συνδυασμό με την υπάρχουσα περιβαλλοντική ετερογένεια, επηρεάζει τα πρότυπα υβριδισμού εις τρόπον ώστε να επικρατούν τελικά τα πρότυπα που παρατηρούμε. Επιπλέον,

η ελαφρώς υψηλότερη συχνότητα του συμπατρικού υβριδισμού μπορεί να αποτελεί μία ένδειξη ανάδρομης διασταύρωσης (backcrossing) των υβριδίων με τα γονικά είδη, που οδηγεί σε διείσδυση του υβριδίου στις περιοχές διανομής των γονικών ειδών.

Τέλος, τα χαμηλά ποσοστά υβριδισμού που παρατηρήθηκαν σε σχέση με άλλες περιοχές, σε αντιπαράθεση με την υψηλή χλωριδική ποικιλότητα που χαρακτηρίζει την Κρήτη, μπορεί να αποτελεί μια ένδειξη για τη θέση του υβριδισμού ως διεργασία ειδογένεσης στο μεσογειακό χώρο. Δεδομένης της έλλειψης ξεκάθαρα παραπατρικού υβριδισμού, ο οποίος φαίνεται να αποτελεί τυπική περίπτωση δημιουργίας υβριδικών ζωνών που οδηγούν σε ειδογένεση (π.χ. Barton & Hewitt, 1985; Hewitt, 1988; Freeman και συν., 1999, αλλά βλέπε και Woodruff, 1973), θα μπορούσε να υποστηριχθεί ότι στη Μεσόγειο, η ειδογένεση ακολουθεί συχνά άλλες οδούς, πέρα του υβριδισμού. Διεργασίες όπως απομόνωση και διαφοροποίηση ως απόκριση στο ετερογενές περιβάλλον ενδέχεται να αποτελούν μια πιο συνήθη οδό. Πρέπει ωστόσο να σημειωθεί πως απομεικτικά φαινόμενα, όπως αυτά που παρατηρούνται σε αρκετά γένη της Κρήτης (π.χ. *Limonium*, *Taraxacum*, και *Hieracium*), μπορούν επίσης να λειτουργούν ως εμπόδια σε μια χλωριδική προσέγγιση του υβριδισμού, καθώς μειώνουν τον αριθμό των taxa που θεωρούνται υβρίδια. Οι διαδικασίες που συμβάλουν στη σταθεροποίηση ενός υβριδίου, εξάλλου, δεν είναι ακόμα επαρκώς κατανοητές.

Συμπεράσματα

Τα αποτελέσματα της παρούσας εργασίας φαίνεται να διαφέρουν σε αρκετά σημεία από αντίστοιχα αποτελέσματα άλλων εργασιών σε μη Μεσογειακά Οικοσυστήματα. Από τη μελέτη των χωρικών προτύπων των ειδών του γένους *Phlomis* και των υβριδίων τους στην Κρήτη προκύπτει μια σειρά από συμπεράσματα τόσο για τον ενδημισμό όσο και για τον υβριδισμό στα Μεσογειακά συστήματα.

Το ενδημικό *P. lanata* παρουσίασε τη μεγαλύτερη ομοιότητα ανάμεσα στην παρατηρούμενη και την αναμενόμενη διανομή του, ενώ το *Phlomis cretica* και τα τρία υβρίδια χαρακτηρίστηκαν από μεγάλες αποκλίσεις.

Δύο από τα τρία υβρίδια που μελετήθηκαν δεν παρουσίασαν σαφή ζώνωση στη διανομή τους, σε αντίθεση με τις θεωρίες των ζωνών υβριδισμού. Ένα από αυτά, το *P. × sieberi*, απαντάται κυρίως εντός της διανομής του ενός γονικού του, του *P. lanata*, χωρίς όμως να μπορεί να υποστηριχθεί κάποια διεργασία αποκλεισμού του άλλου γονικού λόγω της παρουσίας του. Το *P. × commixta*, αντιθέτως, το οποίο φαίνεται να προέκυψε από συμπατρικό υβριδισμό των γονικών του ειδών, διανέμεται σε μια ζώνη που σχεδόν συμπίπτει με τη ζώνη αλληλεπικάλυψής τους.

Τέλος, από την ανάλυση του υβριδισμού στην Κρήτη προέκυψε ότι η συντριπτική πλειοψηφία των υβριδιζόμενων ειδών δεν μπορούν να ενταχθούν ξεκάθαρα σε κάποια από τις κατηγορίες αλλοπατρικού, παραπατρικού ή συμπατρικού υβριδισμού, ενώ και η συχνότητα του υβριδισμού είναι αρκετά χαμηλότερη σε σχέση με άλλες χλωρίδες. Το τελευταίο μπορεί να υποστηρίζει τον δευτερεύοντα ρόλο του υβριδισμού σε διεργασίες ειδογένεσης στη Μεσόγειο.

Ευχαριστίες

Θα ήθελα να ευχαριστήσω τον επιβλέποντα καθηγητή Στέργιο Αργ. Πυρίντσο για την πολύτιμη συμβολή του στην σύλληψη των ερευνητικών υποθέσεων και την ανάλυση των αποτελεσμάτων της παρούσας μελέτης. Επιπλέον, η συμμετοχή των Julia Blaha, Luciana Georgescu και Βάιου Καλογριά σε αρκετές από τις δειγματοληψίες πεδίου ήταν σημαντική για την επιτυχή ολοκλήρωσή τους εντός του χρονοδιαγράμματος της εργασίας. Τέλος, θα

ήθελα να ευχαριστήσω την Κωνσταντίνα Σκαλτσά, για τις δόκιμες παρατηρήσεις αναφορικά στο μαθηματικό κομμάτι της μεθοδολογίας.

Βιβλιογραφία

- Albaladejo, R.G., Aparicio, A., Silvestre, S. 2004. Variation patterns in the *Phlomis* × *composita* (Lamiaceae) hybrid complex in the Iberian Peninsula. *Botanical Journal of the Linnean Society* 145:97-108.
- Anderson, R.P., Lew, D., Townsend Peterson, A. 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* 162:211-232.
- Aparicio, A. 1997. Fitness components of the hybrid *Phlomis* × *margaritae* Aparicio & Silvestre (Lamiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 124:331-343.
- 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.
- Austin, M. 2007. Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modeling* 200:1-19.
- Austin, M.P. 1999. The potential contribution of vegetation ecology to biodiversity research. *Ecography* 22:465-484.
- Austin, M.P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modeling. *Ecological Modeling* 157:101-118.
- Austin, M.P., Cunningham, R.B. 1981. Observational analysis of environmental gradients. *Proceeding of the Ecological Society of Australia* 11:109-119.
- Azevedo, J.C.M., Jack, S.B., Coulson, R.N., Wunneburger, D.F. 2000. Functional heterogeneity of forest landscapes and the distribution and abundance of the red-cockaded woodpecker. *Forest Ecology and Management* 127:271-283.
- Azizian, D., Moore, D.M. 1982. Morphological and palynological studies in *Phlomis* L. and *Emerostachys* Bunge (Labiatae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 85:225-248.
- Barton, N.H., Hewitt, G.M. 1985. Analysis of hybrid zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:113-148.
- Baskin, J.M., Snyder, K.M., Walck, J. L., Baskin., C.C. 1997. The comparative autecology of endemic, globally-rare, and geographically-widespread, common plant species: three case studies. *The Southwestern Naturalist* 42:384-399.
- Bawa, K.S., Ashton, P.S. 1991. Conservation of rare trees in tropical rain forests: A genetic perspective. In: Falk, D.A., Holsinger, K.E. (eds.). *Genetics and Conservation of Rare Plants*. New York, Oxford University Press Inc.
- Bentham, G. 1832-1836. *Labiatarum Genera et Species*. London, James Ridgeway and Sons.
- Bevill, R.L., Louda, S.M. 1999. Comparisons of Related Rare and Common Species in the Study of Plant Rarity. *Conservation Biology* 13:493-498.
- Blamey, M., Grey-Wilson, C. 1993. *Mediterranean wild flowers*. London, HarperCollins.
- Blondel, J., Aronson, J. 1995. Biodiversity and Ecosystem Function in the Mediterranean Basin: Human and Non-Human Determinants. In: Davis, G.W., Richardson, D.M. (eds.). *Mediterranean-type ecosystems: the function of biodiversity*. Berlin, Springer-Verlag.
- Bray, J.R. and Curtis, J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27:325-349.
- Brooks, S.P. 1998. Markov chain Monte Carlo method and its application. *The Statistician* 47:69-100.
- Brown, J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist* 124:255-279.
- Brown, J.H., Stevens, G.C., Kaufman, D.M. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:597-623.
- Cain, M.L., Andreassen, V., Howard, D.J. 1999. Reinforcing selection is effective under a relatively broad set of conditions in a mosaic hybrid zone. *Evolution* 53:1343-1353.
- Chatfield, C. 1995. Model uncertainty, data mining and statistical inference. *Journal of the Royal Statistical Society* A158:419-466.
- Chilton, L., Turland, N.J. 1997. *Flora of Crete. A supplement*. London, Marengo Publications.
- Cody, M.L. 1986. Diversity, rarity, and conservation in Mediterranean-climate regions. In: Soulé, M.E. (ed.). *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Massachusetts, Sinauer Associates Inc.
- Cox, D. R., Hinkley, D.V. 1974. *Theoretical statistics*. Chapman and Hall, London.

- Cozzolino, S., Nardella, A.M., Impagliazzo, S., Widmer, A., Lexer, C. 2006. Hybridization and conservation of Mediterranean orchids: Should we protect the orchid hybrids or the orchid hybrid zones? *Biological Conservation* 129:14-23.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favored races in the struggle for life*. London.
- Debussche, M., Thompson, J.D. 2003. Habitat differentiation between two closely related Mediterranean plant species, the endemic *Cyclamen balearicum* and the widespread *C. repandum*. *Acta Oecologica* 24:35-45.
- di Castri, F. 1981. Mediterranean-type shrublands of the world. In: di Castri, F., Goodall, D.W., Specht, R.L. (eds.). *Mediterranean-type shrublands*. Amsterdam, Elsevier.
- 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.
- Dixon, P., Ellison, A.M. 1996. Introduction: Ecological Applications of Bayesian Inference. *Ecological Applications* 6:1034-1035.
- Draper, D. 1995. Assessment and propagation of model uncertainty. *Journal of the Royal Statistical Society* B57:45-97.
- Drury, W.H. 1974. Rare species. *Biological Conservation* 6:162-169.
- Durret, R., Buttel, L., Harisson, R.G. 2000. Spatial Models for Hybrid Zones. *Heredity* 84:9-19.
- Ellison, A.M. 2004. Bayesian inference in ecology. *Ecology Letters* 7:509-520.
- Ellstrand, N.C., Whitkus, R., Rieseberg, L.H. 1996. Distribution of spontaneous plant hybrids. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA* 93:5090-5093.
- Fiedler, P.L. 1987. Life history and population dynamics of rare and common mariposa lilies (*Calochortes* Pursh: Liliaceae). *Journal of Ecology* 75:977-995.
- Franklin, J. 1995. Predictive vegetation mapping: geographic modelling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. *Progress in Physical Geography* 19:474-499.
- Freeman, D.C., 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.
- Gankin, R., Major, J. 1964. *Arctostaphylos rnyrtillifolia*, its biology and relationship to the problem of endemism. *Ecology* 45:792-808.
- Gao, Q. 1996. Dynamic modeling of ecosystems with spatial heterogeneity. A structured approach implemented in Windows environment. *Ecological Modeling* 85:241-252.
- Gaston, K.G. 1994. *Rarity*. London, Chapman and Hall.
- Gottlieb, L.D. 1972. Levels of confidence in the analysis of hybridization in plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 59:315-328.
- Guisan, A., Broennimann, O., Engler, R., Vust, M., Yoccoz, N.G., Lehmann, A., Zimmermann, N.E. 2006. Using niche-based models to improve the sampling of rare species. *Conservation Biology* 20:501-511.
- Guisan, A., Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8:993-1009.
- 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 Modeling* 135:147-186.
- Harrison, R.G. 1986. Pattern and process in a narrow hybrid zone. *Heredity* 56:337-349.
- Hastie, T., Tibshirani, R. 1990. *Generalised Additive Models*. Chapman & Hall, London.
- 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.
- Herkt, M. 2007. *Modelling Habitat Suitability to Predict the Potential Distribution of Erhard's Wall Lizard Podarcis erhardii on Crete*. MSc Thesis, International Institute for Geo-Information Science and Earth Observation.
- Herrando, S., Brotons, L., Llacuna, S. 2003. Does fire increase the spatial heterogeneity of bird communities in Mediterranean landscapes? *Ibis* 145:30-317.
- 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*. Great Britain, Cornell University Press.
- Hobbs, R.J., Richardson, D.M., Davis, G.W. 1995. Mediterranean-Type Ecosystems: Opportunities and Constraints for Studying the Function of Biodiversity. In: Davis, G.W., Richardson, D.M. (eds.). *Mediterranean-type ecosystems: the function of biodiversity*. Berlin, Springer-Verlag.
- Hoeting, J.A., Madigan, D., Raftery, A.E., Volinsky, C.T. 1999. Bayesian Model Averaging: A Tutorial. *Statistical Science* 14:382-401.

- Howard, D.J. 1986. A zone of overlap and hybridization between two ground cricket species. *Evolution* 40:34-43.
- Howard, D.J., Waring, G.L., Tibbets, A., Gregory, P.G. 1993. Survival of hybrids in a mosaic zone. *Evolution* 47:789-800.
- Huston, M.A., 2002. Introductory essay: critical issues for improving predictions. In: Scott, J.M., Heglund, P.J., Samson, F., Haufler, J., Morrison, M., Raphael, M., Wall, B. (eds.). *Predicting Species Occurrences: Issues of Accuracy and Scale*. Island Press, Covelo, California.
- Jahn, R., Schönfelder, P. 1995. *Exkursionsflora für Kreta*. Hohenheim, Eugen Ulmer GmbH & Co.
- Jiggins, C.D., Mallet, J. 2000. Bimodal hybrid zones and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 15:250-255
- Kamelin, R.V., Makhmedov, A.M. 1990a. The system of the genus *Phlomoides* (Lamiaceae). *Botaniceskij Zurnal* 75:241-250. (In Russian)
- Kamelin, R.V., Makhmedov, A.M. 1990b. A new system of the genus *Phlomis* (Lamiaceae). *Botaniceskij Zurnal* 75:1163-1167. (In Russian)
- Key, K.H.L. 1968. The concept of stasipatric speciation. *Systematic Zoology* 17:14-22.
- Kolasa, J., Rollo, C.D. 1991. The heterogeneity of heterogeneity: a glossary. In: Kolasa, J., Pickett, S.T.A. (Eds.). *Ecological Heterogeneity*. Springer, New York.
- Kruckeberg, A.R., Rabinowitz, D. 1985. Biological aspects of endemism in higher plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:447-479.
- Kunin, W.E., Gaston, K. J. 1993. The biology of rarity: patterns, causes and consequences. *Trends in Ecology and Evolution* 8:298-301.
- Lavergne, S., Thompson, J.D., Garnier, E., Debussche, M. 2004. The biology and ecology of narrow endemic and widespread plants: a comparative study of trait variation in 20 congeneric pairs. *Oikos* 107:505-518.
- Levin, D.A., Francisco-Ortega, J., Jansen, R.K. 1996. Hybridization and extinction of rare species. *Conservation Biology* 10:10-16.
- Lische, H., Guisan, A., Fischlin, A., Bugmann, H. 1998. Vegetation responses to climate change in the Alps-Modeling studies. In: Cebon, P., Dahinden, U., Davies, H., Imboden, D., Jaeger, C. (eds.). *A View from the Alps: Regional Perspectives on Climate Change*. Boston, MIT Press.
- Louda, S. M. 1994. Experimental evidence for insect impact on populations of short-lived, perennial plants, and its application in restoration ecology. In: Bowles, M.L., Whelan, C.J. (eds). *Restoration of endangered species*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Mallet, J. 2005. Hybridization as an invasion of the genome. *Trends in Ecology and Evolution* 20:229-237.
- Mathiensen, C. 2006. *Phylogeny and biogeography of the lamioid mint genus Phlomis L.* PhD Thesis, University of Oslo.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Boston.
- McCullagh, P., Nelder, J.A. 1989. *Generalized Linear Models, second edition*. Chapman & Hall, London.
- McDade, L. 1990. Hybrids and phylogenetic systematics I. Patterns of character expression in hybrids and their implications for cladistic analysis. *Evolution* 44:1685-1700.
- Meyer, S.E. 1986. The Ecology of Gypsophile Endemism in the Eastern Mojave Desert. *Ecology* 67:1303-1313.
- Moore, W.S. 1977. An evaluation of narrow hybrid zones in vertebrates. *Quarterly Reviews of Biology* 52:263-277.
- Ortigosa, G.R., De Leo, G.A., Gatto, M. 2000. VVF: integrating modelling and GIS in a software tool for habitat suitability assessment. *Environ. Modelling Software* 15:1-12.
- Bevill, R.L., Louda, S. M. 1999. Comparisons of Related Rare and Common Species in the Study of Plant Rarity. *Conservation Biology* 13:493-498.
- Rabinowitz, D. 1981. Seven forms of rarity. In: Synge, H. (ed.). *The biological aspects of rare plants conservation*. John Wiley, Chichester.
- Rabinowitz, D., Cairns, S., Dillon, T. 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. In: Soulé, M.E. (ed.). *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Massachusetts, Sinauer Associates.
- Rackham, O., Moody, J. 1996. *The making of the Cretan landscape*. Wiltshire, Manchester University Press.
- Rey Benayas, J.M., Scheiner, S.M., Sánchez-Colomer, M.G., Levassor, C. 1999. Commonness and Rarity: Theory and Application of a New Model to Mediterranean Montane Grasslands. *Conservation Ecology* [online] 3:5
- Richards, A.E., Shapcott, A., Playford, J., Morrison, B., Critchley, C., Schmidt, S. 2003. Physiological profiles of restricted endemic plants and their widespread congeners in the North Queensland wet tropics, Australia. *Biological Conservation* 111:41-52.

- Rosenzweig, M.L., Lomolino, M.V. 1997. Who gets the short bits of the broken stick? In: Kunin, W.E., Gaston, K.J. (eds.). *The Biology of Rarity: Causes and Consequences of Rare-common Differences*. London, Chapman and Hall.
- Scott, J.M., Heglund, P.J., Samson, F., Haufler, J., Morrison, M., Raphael, M., Wall, B. 2002. *Predicting Species Occurrences: Issues of Accuracy and Scale*. Covelo, Island Press.
- Seehausen, O. 2004. Hybridization and adaptive radiation. *Trends in Ecology and Evolution* 19:198-207.
- Soulé, M.E. 1986. *Conservation biology: The science of scarcity and diversity*. Massachusetts, Sinauer Associates.
- Sperduto, M.B., Congalton, R.G. 1996. Predicting rare orchid (small whorled pogonia) habitat using GIS. *Photogramm. Eng. Rem. S.* 62:1269-1279.
- Spiegelhalter, D., Thomas, A., Best, N., Lunn, D. (2003). WinBUGS version 1.4 User Manual. <http://www.mrc-bsu.cam.ac.uk/bug>.
- Stebbins, G.L. 1980. Rarity of plant species: a synthetic viewpoint. *Rhodora* 82:77-86.
- Svoray, T., Kutiel, P.B., Bannet, T. 2005. Urban land-use allocation in a Mediterranean ecotone: Habitat heterogeneity model incorporated in a GIS using a multi-criteria mechanism. *Landscape and Urban Planning* 72: 337-351.
- Turland, N.J., Chilton, L., Press, J.R. 1993. *Flora of the Cretan area*. London, The Natural History Museum.
- 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, Cambridge University Press.
- Vierharper, F. 1915. Beiträge zur Kenntnis der flora Kretas (I, II). *Ost. Bot. Zeitschr.* 65:205-236, 253-265.
- Vilà, M., Weber, E., D'Antonio, C.M. 2000. Conservation implications of invasion by plant hybridization. *Biological Invasions* 2:207-217.
- Wang, H., Byrd, D.W., Howard, J.L., McArthur, E.D., Graham, J.H., Freeman, D.C. 1998. Narrow hybrid zone between two subspecies of big sagebrush (*Artemisia tridentata*: Asteraceae). V. Soil Properties. *International Journal of Plant Science* 159:139-147.
- Wolf, A. 2001. Conservation of endemic plants in serpentine landscapes. *Biological Conservation* 100:35-44.
- Woodruff, D.S. 1973. Natural Hybridization and Hybrid Zones. *Systematic Zoology* 22:213-218.
- Wu, X.B., Smeins, F.E. 2000. Multiple-scale habitat approach for rare plant conservation. *Landscape and Urban Planning* 51:11-28.
- Yee, T.W., Mitchell, N.D. 1991. Generalized additive models in plant ecology. *Journal of Vegetation Science* 2:587-602.
- Καρούσου, Ρ.Β. 1995. Ταξινόμηση προσέγγιση της οικογένειας Labiatae στην Κρήτη. Εξάπλωση, μορφολογία και αιθέρια έλαια. Διδακτορική Διατριβή, Αριστοτέλειο Πανεπιστήμιο Θεσσαλονίκης.
- Μπαρισιτάκης, Μ., Πυρίντος, Σ. 2003. Χωρική Ετερογένεια του Ενδημικού Είδους *Limonium creticum* Artelari (Plumbaginaceae) και πιθανές Διαχειριστικές Εφαρμογές. *Πρακτικά Πανελληνίου Συνεδρίου Ένωσης Ελλήνων Οικολόγων*.
- Μπαριτάκη, Χ. 2001. Χωρική Ετερογένεια Ενδιαιτήματος του Ενδημικού Είδους *Asperua crassula* Greuter & Zaffran (Rubiaceae) και Διαχειριστικές Εφαρμογές. Μεταπτυχιακή Διατριβή, Πανεπιστήμιο Κρήτης.
- Ντάφης, Σ., Παπαστεργιάδου, Ε., Γεωργίου, Κ., Μπαμπαλώνα, Δ., Γεωργιάδης, Θ., Παπαγεωργίου, Μ., Λαζαρίδου, Θ., Τσιαούση, Β. 1997. Οδηγία 92/43/ΕΟΚ. Το Έργο Οικοτόπων στην Ελλάδα: Δίκτυο Φύση 2000. Συμβόλαιο αριθμός Β4-3200/84/756, Γεν. Διεύθυνση XI Επιτροπή Ευρωπαϊκών Κοινοτήτων, Μουσείο Γουλανδρή Φυσικής Ιστορίας - Ελληνικό Κέντρο Βιοτόπων Υγροτόπων.

Παράρτημα 1: Κλείδα ταξινομικού προσδιορισμού των ειδών του γένους *Phlomis* στην Κρήτη

1. Βρακτίδια γραμμοειδή-βελονοειδή. Φυτά καλυπτόμενα από εριώδες τρίχωμα..... *P. cretica*
 - Βρακτίδια λογχοειδή ή αντιστρόφως λογχοειδή. Φυτά καλυπτόμενα από πυκνό τρίχωμα..... 2
2. Βρακτίδια λογχοειδή, 10-20 × 3-6 mm. Σπόνδυλοι ταξιανθίας αποτελούμενοι από (10-)15-30 άνθη. Φύλλα λογχοειδή ή λογχοειδώς ωοειδή βάση αποστρογγυλεμένη, σπάνια απότομα κομμένη..... *P. fruticosa*
 - Βρακτίδια αντιστρόφως λογχοειδή, ακιδωτά, (5-)6-12 × (1-)2-4 mm. Σπόνδυλοι ταξιανθίας αποτελούμενοι από (2-)6-8 άνθη. Φύλλα ωοειδή-ελλειψοειδή έως σχεδόν κυκλικά: βάση αποστρογγυλεμένη έως σφηνοειδής..... *P. lanata*