

Κοινοφελές Ίδρυμα Ιωάννη Σ. Λάτση – Μελέτες 2010

Τελική Έκθεση

**Τι κρύβεται πίσω από ένα γίγαντα:
η περίπτωση της σαύρας της Σκόρου**



Συντονιστής: Παναγιώτης Παφίλης Επιστ. Υπεύθυνος: Στρατής Βαλάκος
Εθνικό και Καποδιστριακό Πανεπιστήμιο Αθήνας

Ιανουάριος 2011

Κοινοφελές Ίδρυμα Ιωάννη Σ. Λάτση – Μελέτες 2010

ΤΕΛΙΚΗ ΕΚΘΕΣΗ – Ιανουάριος 2011

ΤΙΤΛΟΣ ΜΕΛΕΤΗΣ: Τι κρύβεται πίσω από ένα γίγαντα: η περίπτωση της σαύρας της Σκύρου

ΣΥΝΤΟΝΙΣΤΗΣ: Παναγιώτης Παφίλης, Επίκουρος Καθηγητής Ζωικής Ποικιλότητας, Τμήμα Βιολογίας, Εθνικό και Καποδιστριακό Πανεπιστήμιο Αθήνας

ΕΠΙΣΤΗΜΟΝΙΚΟΣ ΥΠΕΥΘΥΝΟΣ : Στρατής Βαλάκος, Αναπληρωτής Καθηγητής Φυσιολογίας, Τμήμα Βιολογίας, Εθνικό και Καποδιστριακό Πανεπιστήμιο Αθήνας

Μέλη της ομάδας

Shai Meiri, λέκτορας Ζωολογίας, Τμήμα Ζωολογίας, Πανεπιστήμιο του Τελ Αβίβ

Κώστας Σαγώνας, υποψήφιος διδάκτορας Τμήματος Βιολογίας, ΕΚΠΑ

Πρόλογος

Η Ελλάδα διαθέτει ένα μοναδικό γεωγραφικό προνόμιο: βρίσκεται στο σταυροδρόμι τριών διαφορετικών ηπείρων η επίδραση των οποίων στο φυσικό περιβάλλον είναι καταλυτική. Το χαρακτηριστικό αυτό, σε συνδυασμό με το μεγάλο αριθμό νησιών, έχει οδηγήσει στη δημιουργία εκατοντάδων ενδημικών ειδών που εξαπλώνονται μόνο στην πατρίδα μας. Οι ερευνητές μας ασχολούνται ολοένα και πιο επισταμένα με τη μελέτη της ελληνικής πανίδας και χλωρίδας. Σε καιρούς δύσκολους προτάσσουν τη σημαντικότητα της ελληνικής φύσης και αφιερώνουν το έργο τους στην κατανόηση και την προστασία της. Η ηθική και πρακτική ενίσχυση του έργου τους από την ιδιωτική πρωτοβουλία έρχεται να καλύψει τα κενά της κρατικής ενίσχυσης.

Αισθανόμαστε υποχρεωμένοι να ευχαριστήσουμε το Κοινωφελές Ίδρυμα Λάτση όχι μόνο για την έμπρακτη υποστήριξη που με κάθε τρόπο μας παρείχε καθόλη τη διάρκεια της μελέτης αλλά κυρίως για την χειροπιαστή βοήθεια που προσφέρει σε πολλούς επιστήμονες από διαφορετικούς κλάδους. Μακάρι αυτή η προσπάθεια του Ιδρύματος να βρει και άλλους μιμητές. Στη δική μας περίπτωση, χάρη στα προγράμματα για το 2010, καταφέραμε να προχωρήσουμε σημαντικά την έρευνα μας για ένα ενδημικό είδος, την σαύρα της Σκύρου. Συμπτωματικά το 2010 είχε οριστεί ως παγκόσμιο έτος βιοποικιλότητας. Ας ελπίσουμε ότι η ελληνική βιοποικιλότητα θα τύχει της προσοχής που της αξίζει από τους ερευνητές, τους πολίτες και την Πολιτεία.

Ιδιαίτερες ευχαριστίες οφείλουμε στον συνοδοιπόρο και καπετάνιο μας στις εξορμήσεις στη Σκύρο, Κυριάκο Αντωνόπουλο. Υπόδειγμα ευαισθητοποιημένου πολίτη που αγαπά τον τόπο του και σέβεται τη φύση, ο κ. Αντωνόπουλος μας συμπαραστέκεται ενεργά όλα αυτά τα χρόνια που επισκεπτόμαστε το νησί. Οι συνάδελφοι από το τμήμα Βιολογίας του ΕΚΠΑ Δρ. Πηνελόπη Δεληπέτρου (Τομέας Βοτανικής) και Δρ. Γιάννης Μπαζός (Τομέας Οικολογίας Ταξινομικής) έκαναν την αναγνώριση των φυτών από τη νησίδα Διαβατές ενώ ο Δρ. Γιάννης Αναστασίου (Τομέας Ζωολογίας) την ανάλυση των δεδομένων της εδαφοπανίδας. Οι βιολόγοι Erez Maza και Αριάδνη Σκέλλα συμμετείχαν σε δειγματοληψίες και βοήθησαν στις εργασίες πεδίου. Πολύτιμη ήταν η βοήθεια του Αναπληρωτή Καθηγητή της Σχολής Φυσικών Πόρων και Περιβάλλοντος του Πανεπιστημίου του Michigan Johannes Foufopoulos. Τους ευχαριστούμε από καρδιάς.

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

Περίληψη	6
Summary	7
Εισαγωγή	8
Η ζωή στα νησιά	8
Κανόνας του νησιού	10
Σύνδρομο του νησιού	12
Οι σαύρες ως οργανισμοί πρότυπα	13
Η σημασία της θερμορύθμισης στις σαύρες	15
Το σύστημα μελέτης	17
Η σαύρα της Σκύρου	17
Το Αρχιπέλαγος της Σκύρου	19
Πιπέρι	23
Στόχοι της μελέτης	23
Υλικά και Μέθοδοι	26
Δειγματοληψίες	26
Εκτίμηση πυκνότητα πληθυσμού	27
Σύλληψη και σημάδεμα των νεογέννητων σαυρών	28
Επανασύλληψη των νεαρών σαυρών	28
Υπολογισμός τροφικής αφθονίας	28
Αναγνώριση βλάστησης	29
Μορφολογικές μετρήσεις	30
Καταμέτρηση των πτωμάτων των γλάρων	31
Καταγραφή αλληλεπιδράσεων μεταξύ σαυρών και γλάρων	31
Καταμέτρηση των φωλιών των γλάρων	32
Θερμικές μετρήσεις	32
Συλλογή και διατήρηση των ζώων	35

Αναπαραγωγική αποδοτικότητα	36
Ρυθμός ανάπτυξης των νεαρών σαυρών	36
Προσομοίωση κανιβαλισμού	37
Εκτροφή νεαρών σαυρών κάτω από διαφορετικό καθεστώς διατροφής	38
Αποτελέσματα	38
Ευρήματα από τις νησίδες του Αρχιπελάγους	38
Βλάστηση στις Μέσα Διαβατές	39
Ρυθμός ανάπτυξης των νεαρών σαυρών	40
Θερμικά χαρακτηριστικά	42
Αναπαραγωγικά χαρακτηριστικά	46
Τροφική διαθεσιμότητα	51
Προσομοίωση κανιβαλισμού	52
Συζήτηση αποτελεσμάτων	53
Η σημασία του γιγαντισμού	53
Ο γιγαντισμός στο Αρχιπέλαγος της Σκύρου	55
Τροφική διαθεσιμότητα	56
Νύφι (Σκύρος)	57
Μέσα Διαβατές	58
Λακονήσι	64
Βαλάξα	66
Πυκνότητα πληθυσμού	67
Συνέπειες του γιγαντισμού	71
Αναπαραγωγή	71
Θερμορύθμιση	74
Ερμηνεία του φαινομένου του γιγαντισμού στις Διαβατές	78
Βιβλιογραφία	80

Περίληψη

Η Σκύρος είναι γνωστή για το περίφημο αλογάκι της, μια τυπική περίπτωση νανισμού. Στο Αρχιπέλαγος όμως φιλοξενείται και μια εντυπωσιακή περίπτωση γιγαντισμού: η ενδημική σαύρα της Σκύρου (*Podarcis gaigeae*) που παρουσιάζει έναν μεγαλόσωμο πληθυσμό στη νησίδα Μέσα Διαβατές. Εκεί έχουν καταγραφεί υψηλή πληθυσμιακή πυκνότητα, έλλειψη θηρευτών και κανιβαλισμός ενώ φωλιάζει μια ακμαία αποικία γλάρων, στοιχεία που δυνητικά ευνοούν το γιγαντισμό σύμφωνα με την επικρατούσα θεωρία («κανόνας του νησιού»). Στη μελέτη αυτή προσπαθήσαμε να αποσαφηνίσουμε τα αίτια που οδηγούν στον γιγαντισμό καθώς και τις συνέπειές του στη γενική βιολογία των σαυρών.

Δειγματοληψίες σε όλες τις νησίδες του Αρχιπελάγους επιβεβαίωσαν ότι παρά το γεγονός των μεγαλύτερων μεγεθών σώματος που καταγράφηκαν σε όλους τους πληθυσμούς περιφερικά της Σκύρου, το φαινόμενο περιορίζεται στις Διαβατές ενώ μια ενδιάμεση κατάσταση ισχύει στο Λακονήσι. Ο βασικός διαφοροποιός παράγοντας στις Διαβατές είναι η υψηλή τροφική διαθεσιμότητα η οποία στηρίζεται από τους γλάρους που φωλιάζουν σε ικανά νούμερα στη νησίδα και είναι υπεύθυνοι για τη ροή ενέργειας στο οικοσύστημα. Χάρη σε αυτούς και το ιδιαίτερο γεωλογικό υπόβαθρο, η βλάστηση της νησίδας είναι νιτρόφιλη και σαφώς πιο πλούσια, συντηρώντας μια αυξημένη πρωτογενή παραγωγικότητα. Η πλήρης έλλειψη θηρευτών έχει επιτρέψει την ύπαρξη ενός πολύ πυκνού πληθυσμού σαυρών, στοιχείο που οδηγεί σε έντονο ενδοειδικό ανταγωνισμό ο οποίος εκφράζεται και ως κανιβαλισμός. Κάτω από αυτές τις συνθήκες το μεγάλο μέγεθος σώματος αποτελεί πλεονέκτημα τόσο για τα νεαρά άτομα (επιβίωση από τον κανιβαλισμό) όσο και για τα ενήλικα αρσενικά (πρόσβαση σε μια επιπλέον πηγή τροφής μέσω του κανιβαλισμού αλλά και υψηλότερο κοινωνικό status, χωροκρατικότητα και αναπαραγωγική επιτυχία).

Έντονη είναι η επίδραση του γιγαντισμού στην αναπαραγωγή των σαυρών από τις Διαβατές. Ενώ οι κλασσικές αναπαραγωγικές στρατηγικές προβλέπουν τη γέννηση είτε μικρών αλλά πολλών αυγών, είτε μεγάλων αλλά λίγων, τα θηλυκά της νησίδας γεννούν και περισσότερα και μεγαλύτερα αυγά. Καμία επενέργεια δεν παρατηρήθηκε πάντως στην περίπτωση της θερμορύθμισης.

Summary

Skyros island is well known for the famous pony, a typical case of dwarfism. At the same Archipelago though there is an impressive case of gigantism, the endemic lizard of Skyros (*Podarcis gaigeae*), present only in the islet Mesa Diavates. This population is characterized by high density and cannibalism while a numerous sea gull colony nests in the islet. According to the “island rule”, all these features favor gigantism. In this study we tried to clarify the underlying factors of gigantism and its implications to the overall biology of lizards.

We failed to detect another incident of gigantism after sampling all islets of the Archipelago. This finding certifies the uniqueness of the Diavates population, though all insular lizards had larger body size than their Skyros conspecifics while an intermediate case was found at Lakonissi. High food availability is the main factor diversifying Diavates from the rest of the islets, supported by breeding sea gulls that provide nutrients. Thanks to seabird contribution to the energy flow and the particular substrate of the islet, vegetation is lush and has switched to more nitrophilous species, fueling an augmented primary productivity. Minimal predation pressure has increased lizard population densities, which experience stronger intraspecific competition, expressed even as cannibalism. Under these circumstances large body size turns to be an advantage for both juveniles (since they may survive from cannibalism) and male adults (that have access to an extra food resource through cannibalism but also possess higher social status, territoriality and reproductive success)

The impact of gigantism on reproductive output was strong. Contrary to classical life-history strategies that predict for clutches of either many but small eggs or few but larger eggs, in our case females from Diavates lay many and larger eggs. No effect was found regarding thermoregulation. The occurrence of gigantism and unusual reproductive investment in these small island populations is probably best explained by occurrence of two underlying factors: (*i.*) the existence of striking cannibalistic behaviors in the form of attacks to the tail and intense intraspecific predation on juveniles and (*ii.*) substantial marine subsidies by resident seabird colonies.

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Η ζωή στα νησιά

Η επιβίωση των οργανισμών στα νησιά αποτελεί μια ιστορία επιτυχίας κάτω από τις ιδιαίτερες συνθήκες που επικρατούν σε αυτά τα μοναδικά ενδιαίτηματα. Βιοτικοί και αβιοτικοί παράγοντες αποκλίνουν από τις σταθερές που χαρακτηρίζουν τις μεγάλες ηπειρωτικές μάζες και ασκούν μια σαφώς διακριτή επιρροή στους οργανισμούς. Το μικρό μέγεθος, τα αυστηρά καθορισμένα λόγω της θάλασσας όρια τους, τα απλοποιημένα τους συστήματα και η ημερότητα των οργανισμών σε αντίστοιχη με εκείνων της ξηράς κάνουν τους νησιωτικούς πληθυσμούς εύκολους στην παρατήρηση και την ερμηνεία εξελικτικών προτύπων.

Η μελέτη των προσαρμογών τις οποίες έχουν υιοθετήσει οι οργανισμοί προκειμένου να επιβιώσουν και να εποίκισουν με επιτυχία τα νησιωτικά οικοσυστήματα προσέδρασε από πολύ νωρίς το ενδιαφέρον των ερευνητών. Η θεωρία για την καταγωγή των ειδών που διατύπωσε ο Δαρβίνος (1859) βασίστηκε σε μεγάλο βαθμό στις παρατηρήσεις και τις συλλογές που πραγματοποίησε στο νησιωτικό συγκρότημα των Γκαλάπαγκος. Την ίδια περίοδο ο Wallace (1881), συνδημιουργός της θεωρίας της εξέλιξης μέσω της φυσικής επιλογής, κατέδειξε τη σημασία των νησιών υπογραμμίζοντας τα δύο σημαντικά διαφοροποιήσιμα στοιχεία που δεσπόζουν στα εξελικτικά μονοπάτια που λαμβάνουν χώρα στα νησιά. Πρώτον, η ιστορία πολλών νησιών περιλαμβάνει δραματικά γεγονότα όπως ηφαιστειακές εκρήξεις ή κάλυψη από τη στάθμη της θάλασσας για ικανά χρονικά διαστήματα. Τα τελευταία έχουν σαν συνέπεια την εξάλειψη κάθε μορφής ζωής και την επανέναρξη από μηδενικό επίπεδο. Οι νέοι εποίκιστές συναντούν ένα τελείως κενό από άλλες μορφές ζωής περιβάλλον, διαθέσιμο για εγκατάσταση και, συνεπακόλουθα, γενετική διαφοροποίηση (Carlquist 1974). Δεύτερον, ένας μεγάλος αριθμός από αρχιπελάγη είναι πλήρως απομονωμένα από τις γειτονικές ηπειρωτικές μάζες με αποτέλεσμα η εξέλιξη σε αυτά να ακολουθεί μοναδικά πρότυπα (Leigh et al. 2007).

Τα νησιά μπορεί να διαφέρουν μεταξύ τους ως προς την ηλικία, το μέγεθος και το βαθμό της γεωγραφικής απομόνωσής τους από την πλησιέστερη ξηρά. Αυτοί οι

παράμετροι παίζουν καταλυτικό ρόλο στην εξέλιξη των ειδών. Έτσι τα νεότερα νησιά φιλοξενούν λιγότερα είδη και αποτελούν ιδεατό σύστημα για τη μελέτη των εξελικτικών προσαρμογών καθώς και του σταδιακού εποίκισμού από νέα είδη. Επιπλέον η μεγάλη γεωγραφική απομόνωση οδηγεί σε διαμόρφωση διακριτών χαρακτήρων και καταλήγει στην εμφάνιση μοναδικών πανίδων και χλωρίδων που απαντώνται αποκλειστικά σε συγκεκριμένα νησιωτικά οικοσυστήματα. Οι παραπάνω παράγοντες κάνουν τα νησιά το ιδανικό φυσικό εργαστήριο για τη μελέτη της ειδογένεσης και των ακτινωτών προσαρμογών.

Οι ιδιαιτερότητες της ζωής στα νησιά καθώς και η εντυπωσιακή ποικιλία προσαρμογών και αλληλεπιδράσεων έχουν οδηγήσει στη διατύπωση θεωριών που περιγράφουν αποκλειστικά τις εξελικτικές στρατηγικές όπως αυτές εκφράζονται σε νησιωτικά συγκροτήματα (MacArthur και Willson 1967). Δύο από τις πλέον σημαντικές αναφέρονται στην σωματική αύξηση (“κανόνας του νησιού”) και την αναπαραγωγή (“σύνδρομο του νησιού”) των νησιωτικών πληθυσμών.



Εικόνα 1. Η νησίδα Ατσίτσα στο βορειοανατολικό τμήμα της Σκύρου.

Κανόνας του νησιού – Το μέγεθος του σώματος στα ζώα ασκεί ευρεία επίδραση στη μορφολογία, τη φυσιολογία, την αναπαραγωγή, την οικολογία και την εξέλιξη των ειδών (Gould 1975, Bennett και Gorman 1979, Cardillo et al. 2005). Τα τελευταία χρόνια η μελέτη και η διαλεύκανση αυτών των επιδράσεων έχουν μπει στο στόχαστρο της εξελικτικής και της πληθυσμιακής βιολογίας.

Λόγω των ιδιαιτέρων συνθηκών που επικρατούν στα νησιά τα ζώα συχνά παρουσιάζουν μεγαλύτερο (γιγαντισμός) ή μικρότερο (νανισμός) μέγεθος σώματος από τους αντίστοιχους πληθυσμούς της ξηράς. Το 1973 ο Van Valen διατύπωσε το λεγόμενο «κανόνα του νησιού», σύμφωνα με τον οποίο μικρόσωμα είδη θηλαστικών τείνουν να αναπτύξουν μεγάλο μέγεθος σώματος σε νησιωτικούς πληθυσμούς ενώ τα μεγαλόσωμα θηλαστικά εμφανίζουν τάσεις νανισμού. Ο κανόνας αυτός εξετάστηκε για πολλές άλλες ζωικές ομάδες, όπως τα θηλαστικά (Sondaar 1977, Meiri et al. 2005), τα πουλιά (Clegg και Owens, 2002) και τα φίδια (Boback και Guyer, 2003) και υποστηρίχτηκε ότι έχει γενική ισχύ (Lomolino et al. 2005). Οι συνθήκες που διέπουν τον “κανόνα του νησιού” είναι, επιγραμματικά, οι ακόλουθες:

(1) Χαμηλή βιοποικιλότητα. Σύμφωνα με την θεωρία της νησιωτικής βιογεωγραφίας (MacArthur & Wilson 1967) τα νησιά διαθέτουν λιγότερα είδη και μάλιστα όσο μικρότερη είναι η έκταση ενός νησιού, τόσο λιγότερα είδη φιλοξενεί. Συνεπώς θα υπάρχουν λιγότεροι ανταγωνιστές (κάτι που διευκολύνει την εύρεση τροφής) αλλά και θηρευτές (κι έτσι θα είναι πιο περιορισμένα τα ποσά ενέργειας που θα δαπανώνται στην άμυνα ή στην αποφυγή της θήρευσης). Τα στοιχεία αυτά ευνοούν το μεγαλύτερο σωματικό μέγεθος καθώς οι οργανισμοί δεν χρειάζεται να ανταγωνιστούν για την τροφή, όπως συμβαίνει συνήθως στα οικοσυστήματα της ξηράς, ενώ οι οργανισμοί μπορούν να αφιερώνουν περισσότερο χρόνο στην αναζήτηση τροφής, δίχως να έχουν να αντιμετωπίσουν τη διαρκή απειλή της θήρευσης.

(2) Υψηλή πυκνότητα. Η έλλειψη ανταγωνιστών και θηρευτών οδηγεί σε αυξημένης πυκνότητας πληθυσμούς (Rodda και Dean-Bradley 2002). Συνέπεια των πολύ πυκνών πληθυσμών είναι η ανάπτυξη έντονου ενδοειδικού ανταγωνισμού (Case 1978, Pafilis et al. 2008). Οι σκληρές συνθήκες του ανταγωνισμού ανάμεσα στα άτομα του ίδιου είδους, που είναι πολύ πιο οξείες στην περίπτωση των σαυρών οι οποίες είναι στην πλειονότητα τους ζώα χωροκρατικά, ωθούν τα οργανισμούς στην ανάπτυξη μεγαλύτερων

σωματικών μεγεθών (Meiri 2007). Ο γιγαντισμός θεωρείται συγκριτικό πλεονέκτημα στον αγώνα για επιβίωση καθώς τα μεγαλύτερα άτομα διαθέτουν περισσότερες πιθανότητες επιβίωσης (Wu et al. 2006).

(3) Περιορισμένη τροφική διαθεσιμότητα. Τα νησιωτικά οικοσυστήματα χαρακτηρίζονται από μια μειωμένη ροή ενέργειας και θρεπτικών συστατικών λόγω της αυστηρής του απομόνωσης από τη χέρσο (Brown και Pérez-Mellado 1994). Οι ελαττωμένοι τροφικοί πόροι ευθύνονται για τη μείωση στο μέγεθος σώματος των μεγαλόσωμων ζώων επειδή η διαθέσιμη ενέργεια δεν επαρκεί για να ικανοποιήσει τις υψηλές ενεργειακές τους απαιτήσεις (μια τυπική περίπτωση νανισμού λόγω περιορισμένων τροφικών πόρων αλλά και ταχύτερης αναπαραγωγικής ωρίμανσης αποτελούν οι νάνοι νησιωτικοί ελέφαντες της Μεσογείου, Raia et al. 2003).



Εικόνα 2. Θηλυκή σαύρα της Σκύρου ενώ τρέφεται με ανθρώπινα υπολείμματα τροφής.

Ειδικά για τις σαύρες το μέγεθος σώματος των νησιωτικών πληθυσμών έχει μελετηθεί επισταμένα (π.χ. Losos 1994, Miles και Dunham 1996, Petren και Case 1997, Jessop *et al.* 2006). Η γενική πεποίθηση ήταν ότι έχουν την τάση να αναπτύσσουν τις πιο μεγαλόσωμες μορφές σε νησιά ενώ παράλληλα εμφανίζουν μια αυξημένη τάση για

φυτοφαγία (Sokol 1967, Vam Damme 1999, Herrel *et al.* 2004). Το μεγαλύτερο μέγεθος σώματος σε νησιωτικούς πληθυσμούς αποδόθηκε από κάποιους ερευνητές σε προσαρμογή για την επίτευξη αποδοτικότερης πέψης της πιο φτωχής σε θρεπτικά στοιχεία φυτικής τροφής (Olesen και Valido 2003), μια και στα νησιά οι αρθροποπανίδες είναι φτωχότερες σε σύγκριση με αυτές της ξηράς (Szarski 1962). Πράγματι οι μεγαλύτερες μορφές σαυρών - όπως για παράδειγμα ο δράκος του Κόμοντο (*Varanus komodoensis*) ή τα νησιωτικά είδη ιγκουάνας απαντώνται σε νησιά (Palkovacs 2003). Πρόσφατες όμως μελέτες που βασίστηκαν σε ένα μεγάλο όγκο στοιχείων για είδη σαυρών από όλο τον πλανήτη κατέδειξαν ότι ο «κανόνας του νησιού» δεν ισχύει για την ομάδα αυτή (Meiri 2007, 2008).

Σύνδρομο του νησιού – Η αναπαραγωγική απόδοση των οργανισμών εξαρτάται από ένα συνδυασμό περιβαλλοντικών και οικολογικών παραγόντων (όπως το κλίμα, η τροφική διαθεσιμότητα, η πίεση της θήρευσης και ο ανταγωνισμός) και γενετικών πληροφοριών (Niewiarowski και Dunham 1994, Hasegawa 1994, Niewiarowski 2001). Στα ερπετά το μέγεθος της γέννας και των αυγών είναι πολύ σημαντικά στην αναπαραγωγική ιστορία ενός είδους (Dunham *et al.* 1988) και σχετίζονται άμεσα με το μέγεθος σώματος (Congdon και Gibbons 1985, Shanbhag *et al.* 2000). Το αυξημένο μέγεθος σώματος της μητέρας οδηγεί σε επακόλουθη αύξηση στο μέγεθος της γέννας (McGinley 1989, Forsman και Shine, 1995). Πάντως δεν είναι σαφές εάν η αυξημένη αναπαραγωγική επένδυση σε πιο μεγαλόσωμα θηλυκά θα οδηγήσει σε μεγαλύτερες γέννες συμβατικού μεγέθους αυγών (Sinervo *et al.* 2000) ή σε τυπικού μεγέθους γέννες με μεγαλύτερα αυγά (Parker και Begon 1986, Doughty 1997). Σύμφωνα με τη βιβλιογραφία τα πιο μικρόσωμα είδη τείνουν να γεννούν λίγα αυγά μεγαλύτερου μεγέθους ενώ τα μεγαλόσωμα περισσότερα αλλά σχετικά μικρότερου μεγέθους (Doughty και Shine 1997, Bauwens και Diaz-Uriarte 1997).

Σύνθετες γενετικές και περιβαλλοντικές διεργασίες, χαρακτηριστικές των νησιωτικών συστημάτων, δρουν παράλληλα και συνδυαστικά και οδηγούν στη δημιουργία ξεχωριστών αναπαραγωγικών προτύπων τα οποία είναι γνωστά με τον όρο «σύνδρομο του νησιού» (Adler και Levins 1994, Raia *et al.* 2010). Η θεωρία αυτή προβλέπει ότι στα νησιά οι οργανισμοί καταφεύγουν στη γέννηση λιγότερων αλλά

μεγαλύτερων απογόνων σε σχέση με την ξηρά (Smith και Fretwell 1974, Blondel 2000). Αυτή η πτωτική τάση στον αριθμό των απογόνων έχει τεκμηριωθεί σε πολλές ομάδες όπως ερπετά (Adamopoulou και Valakos 2000, Knapp et al. 2006, Ji και Wand 2005), πουλιά (Postma και van Noordwijk 2005), καθώς και σε πλακουντοφόρα (Adler και Levins 1994, Adler 1996, Goltzman et al. 2005) και μαρσιποφόρα θηλαστικά (Sale et al. 2009). Ο ισχυρός ενδοειδικός ανταγωνισμός που παρατηρείται στα νησιά (Wu et al. 2006) έχει σαν συνέπεια την αύξηση της θνησιμότητας ανάμεσα στα νεαρά άτομα (Semlitsch και Reichling 1989; van Buskirk 1989; Wagner και Wise 1996). Επακόλουθα ευνοείται η παραγωγή μεγαλύτερων νεογέννητων σε βάρος του συνολικού μεγέθους της γέννας (Melton 1982). Τα μεγαλύτερα μικρά παρουσιάζουν υψηλότερη φυσιολογική αποδοτικότητα (Olsson et al. 2002), είναι πιο ικανά στις απαιτητικές συνθήκες του ανταγωνισμού (Stamps 1988), έχουν περισσότερες πιθανότητες να βρουν τροφή και να επιβιώσουν (Le Galliard et al. 2005) ενώ πιστεύεται ότι χαρακτηρίζονται από καλύτερη συνολική “ποιότητα” (*sensu* Lack 1954, Doughty 1997).

Οι σαύρες ως οργανισμοί-πρότυπα

Οι ιδιαιτερότητες των ερπετών από νωρίς αποτέλεσαν αντικείμενο μελέτης των βιολογικών επιστημών (Martin 1903, Baldwin 1925, Mosauer 1936, Sergeyeve 1939). Τα βασικά χαρακτηριστικά που διαφοροποιούν τα ερπετά (και συνεπώς και τις σαύρες) από τα θηλαστικά και τα πτηνά, είναι τα ακόλουθα:

- Εξαρτώνται κύρια από εξωτερικές πηγές θερμότητας (εξώθερμία) και ρυθμίζουν τη θερμοκρασία τους μέσω κατάλληλων στρατηγικών συμπεριφοράς αντί για τους πιο δαπανηρούς (με την έννοια του ενεργειακού κόστους) φυσιολογικούς μηχανισμούς που χρησιμοποιούνται από τα ενδόθερμα (Bradshaw 1997). Οι εξώθερμοι οργανισμοί αντλούν την απαιτούμενη θερμότητα κυρίως από εξωτερικές πηγές, συνήθως από τον ήλιο, είτε άμεσα (**ηλιοθερμία**) είτε από θερμαινόμενα υποστρώματα (**θιγμοθερμία**) (Heatwole και Taylor 1987).
- Χάρη στον εξώθερμο χαρακτήρα τους, παρουσιάζουν τυπικά χαμηλούς ρυθμούς κατανάλωσης ενέργειας. Έτσι τα ενδόθερμα ζώα (θηλαστικά και πτηνά) καταναλώνουν περίπου 10 φορές περισσότερη τροφή από ότι ίδιου μεγέθους και

βάρους ερπετά (Cloudsley-Thompson, 1999). Η εκμετάλλευση όμως της καταναλισκόμενης βιομάζας είναι κατά πολύ υψηλότερη από αυτή των ενδόθερμων (Pough *et al.*, 1983). Συγκριτικές μελέτες έχουν δείξει ότι μέσα σε ένα εικοσιτετράωρο, μια μέσου μεγέθους σαύρα καταναλώνει μόλις το 3% της ενέργειας που χρειάζεται ένα θηλαστικό του ίδιου μεγέθους (Pough, 1980). Οι χαμηλές ενεργειακές τους απαιτήσεις προσέλκυσαν το ενδιαφέρον (Bennett και Nagy 1977, Turner *et al.* 1976, Nagy 1982), καθώς ανέδειξαν τον ξεχωριστό και σημαντικό ρόλο τους μέσα στα οικοσυστήματα (Case 1978, Regal 1978, Pough 1980).

- Διαθέτουν την ικανότητα απέκκρισης των αζωτούχων τελικών προϊόντων του μεταβολισμού των πρωτεϊνών με τη μορφή ουρικού οξέος (που είναι αδιάλυτο), περιορίζοντας σημαντικά τις απώλειες νερού που συνεπάγεται η εφαρμογή των κλασσικών προτύπων απέκκρισης, π.χ. ουρία (Minnich 1982; Oftedal *et al.*, 1994).
- Έχουν την δυνατότητα να ανθίστανται σε έντονες μεταβολές του εσωτερικού τους περιβάλλοντος (“milieu intérieur” *sensu* Bernard 1878) που θα απόβαιναν μοιραίες για άλλες ζωικές ομάδες (Moberly 1968, Bennett 1978).

Οι σαύρες χάρη στην εντυπωσιακή τους ποικιλομορφία (πρόκειται για την μεγαλύτερη ομάδα ερπετών με 5.452 είδη), το μέσο έως μικρό μέγεθος των περισσότερων εκπροσώπων τους και την εντυπωσιακή κατανομή τους είναι από τις πρώτες ομάδες της ομοταξίας των ερπετών που μελετήθηκαν εκτενώς. Θεωρούνται ιδεώδη αντικείμενα ελέγχου, μια ζωική λυδία λίθος, των θεωριών που διατυπώνονται για διάφορους κλάδους των βιολογικών επιστημών, όπως για την σεξουαλική επιλογή (Andrews 1971, Stamps 1977, 1995) τις στρατηγικές αναπαραγωγής (Shine 1992, Schwarzkopf 1994, Sinervo 1999, Sinervo *et al.* 2000b), την αναζήτηση τροφής (Schoener 1971, Moermond 1979, Stamps *et al.* 1981), της ενδοκρινολογίας (Crews 1975, Crews και Williams 1977, Greenberg και McLean 1978), της ανοσολογίας (Preest 1993, Valakos *et al.* 2007) και την οικολογία πληθυσμών (Pianka 1977, Roughgarden *et al.* 1982, Pollo και Pérez-Mellado 1991). Ιδιαίτερη μνεία θα πρέπει να γίνει στο ρόλο των σαυρών στη νησιωτική βιογεωγραφία (MacArthur και Wilson, 1967), όπου διερευνήθηκαν σε βάθος οι θεωρίες του νησιωτισμού (Williams 1969, Case 1975, Schoener και Schoener 1980a, 1980b).

Δικαίως στις μέρες μας θεωρούνται οργανισμοί-πρότυπα και προσελκύνουν ολοένα και περισσότερους ερευνητές (Gans 1974; Huey *et al.* 1983; Zera και Harshman, 2001, Camargo *et al.* 2010). Παραφράζοντας το κριτήριο του Krogh όπως το διατύπωσε ο Krebs (1975) μπορούμε να δεχτούμε ότι "για κάθε πρόβλημα υπάρχει μια σαύρα στην οποία μπορεί να μελετηθεί πιο εύκολα".

Σημασία της θερμορύθμισης στις σαύρες

Με τον όρο θερμορύθμιση αποδίδουμε την προσπάθεια του οργανισμού να διατηρήσει την θερμοκρασία του σώματος του σταθερή ανεξάρτητα από τις μεταβολές του περιβάλλοντός του. Είναι γνωστό ότι, εκτός από λίγες εξαιρέσεις, τα ερπετά δεν διαθέτουν την φυσιολογική ικανότητα ανύψωσης της θερμοκρασίας του σώματος τους πάνω από αυτή του περιβάλλοντος, εξαιτίας των πολύ χαμηλών μεταβολικών ρυθμών, που συνδυάζονται με μια υψηλή θερμική αγωγιμότητα σε σχέση με τα θηλαστικά και τα πτηνά (Bartholomew 1982; Fraser και Grigg 1984, Stevenson 1985). Έτσι είναι αναγκασμένα να ρυθμίζουν τη θερμοκρασία τους ανάλογα με εκείνη του περιβάλλοντος ακολουθώντας κατάλληλες συμπεριφορικές τακτικές (Cowles και Bogert 1944) και για το λόγο αυτό χαρακτηρίζονται ως εξώθερμοι οργανισμοί (Gans και Rough 1982). Χάρη στην εξωθερμία τα ερπετά κατορθώνουν και επιβιώνουν σε περιβάλλοντα που χαρακτηρίζονται από χαμηλή και άνισα κατανεμημένη στο χρόνο και το χώρο τροφική διαθεσιμότητα. Επιπλέον επιτυγχάνουν επιμήκη σχήματα σώματος σε συνδυασμό με μικρό μέγεθος κι έτσι μπορούν κι εκμεταλλεύονται μικροενδιαιτήματα που είναι αφιλόξενα για τους ενδόθερμους οργανισμούς. Βέβαια η εξωθερμία δεν είναι άμοιρη μειονεκτημάτων. Το βασικό είναι ότι τα εξώθερμα ζώα δεν μπορούν να πετύχουν την ιδανική θερμοκρασία σώματος κάτω από όλες τις καιρικές συνθήκες. Η άμεση συνέπεια του γεγονότος αυτού είναι ο περιορισμός της δραστηριότητας των ερπετών στο χρόνο και στο χώρο από περιβαλλοντικούς παράγοντες, σε πολύ μεγαλύτερο ποσοστό από ότι συμβαίνει στα θηλαστικά και στα πτηνά.

Οι μεταβολές του θερμικού περιβάλλοντος και η επίδρασή τους στη γενική βιολογία του οργανισμού είναι ίσως η πλέον σημαντική παράμετρος στη ζωή των σαυρών (Adolph και Porter 1993, Lemos-Espinal *et al.* 1997, Niewiarowski 2001). Η

ακρίβεια της θερμορύθμισης εξαρτάται από την παρουσία ανταγωνιστών ή θηρευτών (Regal και Connolly 1980), από την αφθονία τροφής (Swingland και Frazer 1979), την ώρα της ημέρας (Regal 1967) και την περιβαλλοντική ετερογένεια (Soulé 1963). Τα ερπετά "γνωρίζουν" τις πηγές θερμότητας που είναι διαθέσιμες στα οικοσυστήματα και τις εκμεταλλεύονται με κατάλληλες μετακινήσεις και αλλαγές της θέσης τους κατά τη διάρκεια της ημέρας. Έτσι μια σαύρα μπορεί να επιλέξει διαφορετικό μικροενδιαίτημα με μεταβαλλόμενη αντανακλαστικότητα και θερμοχωρητικότητα του υποστρώματος (Huey *et al.* 1989, Van Damme *et al.* 1989), να περιορίσει τον χρόνο που παραμένει ενεργή (Adolph 1990; Castilla και Bauwens 1991), να αλλάξει κατάλληλα την θέση της, ώστε να εξασφαλίσει ότι όσο το δυνατό μεγαλύτερη ή μικρότερη επιφάνεια κατά περίπτωση, θα έρχεται σε επαφή με τις ηλιακές ακτίνες ή θα είναι περισσότερο ή λιγότερο εκτεθειμένη στον άνεμο (Hertz και Huey 1981, Bauwens *et al.* 1996), να δημιουργεί μεγάλες ομάδες όπου τα άτομα μπορούν και αυξάνουν την θερμοκρασία τους λόγω της μεγάλης τους συγκέντρωσης (Muth 1977, Stevenson 1985) ή τέλος να κρύβεται σε λαγούμια (Bartolomew 1982).

Οι Huey και Slatkin (1976) συσχέτισαν τη θερμοκρασία σώματος των ζώων με αυτή του περιβάλλοντος και μέσα από την ευθεία παλινδρόμησης που προέκυψε, προέβησαν σε εκτίμηση του τρόπου που θερμορυθμίζουν τα μελετούμενα ζώα. Έτσι όταν η κλίση ήταν ίση με την μονάδα, θεώρησαν ότι οι σαύρες θερμορυθμίζουν παθητικά (**θερμοσυμμορφωτές**) ακολουθώντας απλά τις κλιματικές συνθήκες, ενώ όταν η κλίση έπαιρνε τιμή ίση με το μηδέν, διατύπωσαν την άποψη ότι τα ζώα εμφάνιζαν ενεργητική θερμορυθμιστική συμπεριφορά (**θερμορυθμιστές**). Μια ακόμη πληρέστερη απόπειρα περιγραφής των θερμορυθμιστικών προτύπων των σαυρών επιχειρήθηκε από τον Hertz και τους συνεργάτες του (1993) οι οποίοι διατύπωσαν την ακόλουθη εξίσωση:

$$E = 1 - (\text{μέση } db / \text{μέση } de)$$

Όπου db η απόκλιση μεταξύ των θερμοκρασιών σώματος (T_b) και του εύρους των θερμοκρασιών (T_{set}) και de η απόκλιση μεταξύ των λειτουργικών θερμοκρασιών (T_e) και T_{set} . Για την ακρίβεια τα db και de ισούνται με την διαφορά κάθε μέτρησης (είτε T_b είτε T_e) μείον το πλησιέστερο όριο των T_{set} σε απόλυτη τιμή. Προφανώς όταν οι τιμές των T_b και T_e είναι μέσα στα όρια του T_{set} , τα db και τα de είναι μηδενικά. Όταν το E

ισούται με το μηδέν έχουμε τέλεια θερμοσυμμόρφωση, ενώ όταν ισούται με τη μονάδα, η σαύρα χαρακτηρίζεται σαν θερμορυθμιστής.

Θα πρέπει πάντως να υπογραμμιστεί το γεγονός ότι η θερμορύθμιση δεν είναι αυτοσκοπός, αλλά αποτελεί μια φυσιολογική διαδικασία που υποστηρίζει τα ζώα στις βασικές τους λειτουργίες. Πρόκειται για μια πρακτική δραστηριότητα που επηρεάζει έμμεσα την αρμοστικότητα του οργανισμού επιδρώντας άμεσα στην φυσιολογική, αναπαραγωγική και οικολογική του απόδοση (Huey 1982).

Το σύστημα μελέτης

Η σαύρα της Σκύρου - Η σαύρα της Σκύρου (*Podarcis gaigeae*, εικόνα 3) αποτελεί ενδημικό είδος της Ελλάδας. Εξαπλώνεται αποκλειστικά στη Σκύρο και στις περισσότερες από τις βραχονησίδες περιφερικά του κυρίως νησιού καθώς και στο νησί Πιπέρι (Valakos et al. 2008). Ανήκει στην οικογένεια Lacertidae η οποία περιλαμβάνει τους περισσότερους εκπροσώπους στην ευρωπαϊκή ερπετοπανίδα και πιο συγκεκριμένα στο γένος *Podarcis* που εμφανίζει ένα υψηλό ποσοστό ενδημισμού (5 ενδημικά είδη στην Ελλάδα, Valakos et al. 2008). Η λέξη *Podarcis* αποτελεί την εκλατινισμένη μεταφορά του ομηρικού *ποδάρκης* (Ιλιάδα, Α 121), χαρακτηρισμού του Αχιλλέα που σημαίνει ταχύπους (Σταματάκος), φτερόποδος (Πολυλάς), γοργοπόδαρος (Καζαντζάκης) ή στην λατινική του απόδοση "*pedibus celer*". Το δεύτερο συνθετικό του λατινικού ονόματός της δόθηκε από τον Franz Werner (1930) προς τιμήν της Αμερικανίδας ερπετολόγου Helen Gaige του Πανεπιστημίου του Michigan. Πρωτοπεριγράφηκε (Werner 1930) ως υποείδος της βαλκανόσαυρας (*Podarcis taurica gaigeae*) ενώ στη συνέχεια, λόγω των έντονων μορφολογικών και οικολογικών ομοιοτήτων που παρουσίαζε με τη σαύρα της Μήλου (*Podarcis milensis*) θεωρήθηκε υποείδος της τελευταίας (Tiedemann, 1997). Εργασίες που βασίζονται σε ανάλυση και σύγκριση του γενετικού υλικού μεταξύ των συγγενικών ειδών σαυρών του γένους *Podarcis* επιβεβαίωσαν την διακριτότητα του είδους (Poulakakis et al. 2005).

Πρόκειται για μια μικρόσωμη σαύρα (μήκος σώματος 6 εκατοστά, η ουρά μπορεί να φτάσει μέχρι και 10 εκατοστά, βάρος 6,6 γραμμάρια) της οποίας η διατροφή βασίζεται σε αρθρόποδα με κύρια ομάδα τα κολεόπτερα (Adamopoulou et al. 1999).

Παρατηρείται έντονος φυλετικός διμορφισμός με τα αρσενικά να είναι πιο μεγαλόσωμα σε σύγκριση με τα θηλυκά. Το κολάρο που υπάρχει στην κάτω περιοχή του καλοσηματισμένου λαιμού είναι λείο. Η ράχη έχει φωτεινό πράσινο χρώμα που διακοσμείται από πολλά σκούρα σημάδια που συχνά σχηματίζουν σχέδια σε γραμμές. Η κοιλιακή περιοχή είναι γκριζωπή ή υπόλευκη και τα πλευρά έχουν καστανό-λαδί χρώμα με μικρά μαύρα στίγματα. Τα θηλυκά παρουσιάζουν σε γενικές γραμμές έναν πιο ομοιογενή χρωματισμό από τα αρσενικά, χωρίς ιδιαίτερες ποικίλσεις. Κατά την περίοδο αναπαραγωγής τα αρσενικά παρουσιάζουν πορτοκαλί χρώμα στην κοιλιακή πλευρά που ορισμένες φορές μπορεί να είναι πολύ έντονο.



Εικόνα 3. Η σαύρα της Σκύρου (*P. gaigeae*). Αριστερά αρσενικό άτομο και δεξιά έγκυο θηλυκό ενώ θερμορυθμίζουν.

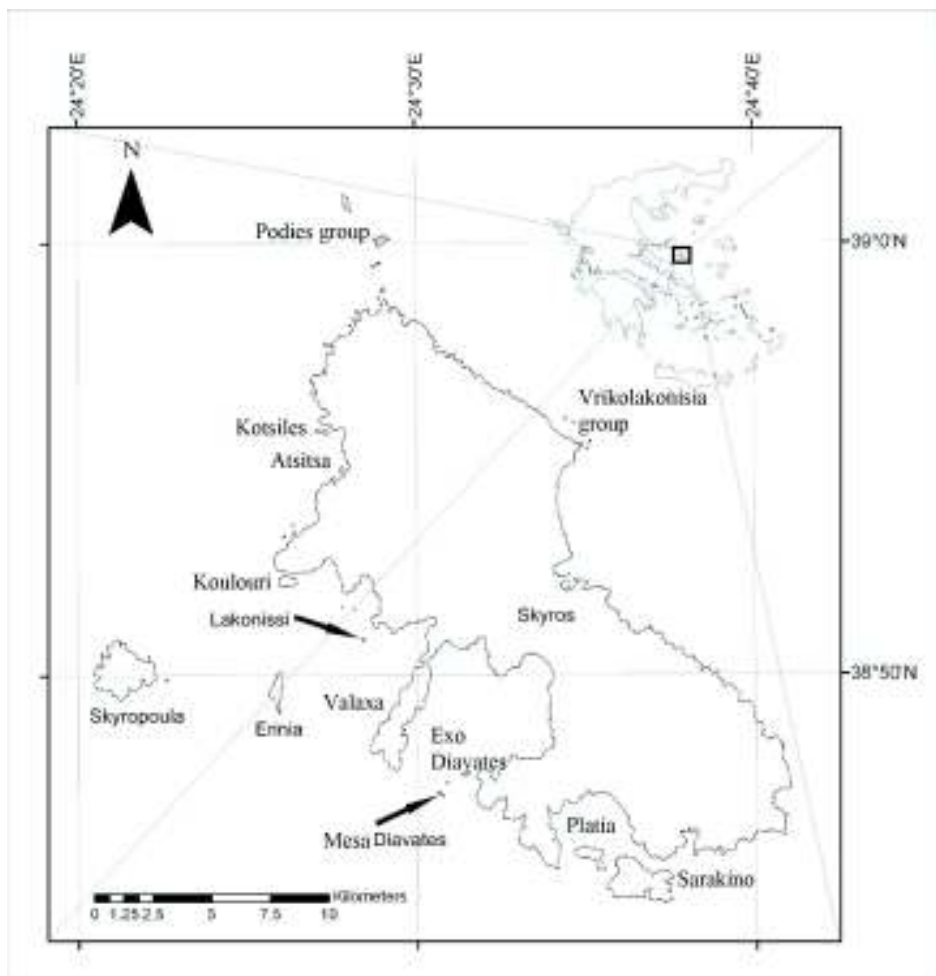
Απαντάται σε φρύγανα, χαμηλές μακκίες, ανοιχτές εκτάσεις με πέτρες, ήπιες πλαγιές με μέτρια βλάστηση και αμμοθίνες. Όσο το υψόμετρο μεγαλώνει, οι πληθυσμοί της ελαττώνονται και θα μπορούσε να χαρακτηριστεί είδος που προτιμά περιοχές στο ύψος της θάλασσας. Η σαύρα της Σκύρου δραστηριοποιείται αποκλειστικά στη διάρκεια

της ημέρας και παραμένει ενεργή καθ' όλη τη διάρκεια του χρόνου, ενώ χάρη στο ήπιο νησιωτικό κλίμα δεν πέφτει σε χειμέρια νάρκη. Τις βροχερές και συννεφιασμένες μέρες κρύβεται σε τρύπες του εδάφους ή σε σχισμές στους βράχους, μέχρι να ξαναβγεί ο ήλιος και η θερμοκρασία να ανέβει. Η περίοδος αναπαραγωγής διαρκεί από τις αρχές Μαρτίου μέχρι και τα μέσα του Αυγούστου. Τα θηλυκά γεννάνε 1-3 μεγάλα αυγά και πραγματοποιούν τουλάχιστον 2 γέννες μέσα στο χρόνο, μία νωρίς την άνοιξη και την άλλη στα μέσα του καλοκαιριού. Τα αυγά εκκολάπτονται σε 20-30 ημέρες. Η διαίτά της αποτελείται από διάφορα χερσαία ασπόνδυλα, όπου το μεγαλύτερο ποσοστό καταλαμβάνουν τα έντομα. Ανάλυση στομαχικού περιεχομένου από πυκνούς πληθυσμούς έδειξε ότι τα φαινόμενα κανιβαλισμού δεν είναι σπάνια (ενήλικα άτομα τρώνε αυγά ή ακόμα και νεογέννητα ή απλώς καταβροχθίζουν τα κομμένα άκρα από τις μεταξύ τους αφιμαχίες).

Σχετικά με το καθεστώς προστασίας του το είδος περιλαμβάνεται στο Παράρτημα III της Σύμβασης της Βέρνης. Στο Κόκκινο Βιβλίο της IUCN (2006) για τα Κινδυνεύοντα Ερπετά και Αμφίβια της Μεσογείου χαρακτηρίζεται ως Τρωτό εξαιτίας της περιορισμένης του κατανομής. Χάρη όμως στο ικανοποιητικό επίπεδο των πληθυσμών της, η σαύρα της Σκύρου αναφέρεται ως σχεδόν απειλούμενο είδος (χαμηλότερη κατηγορία κινδύνου) στην τελευταία έκδοση του Κόκκινου Βιβλίου της Ελληνικής Ζωολογικής Εταιρείας (Legakis και Maragou 2009).

Το Αρχιπέλαγος της Σκύρου – Το νησιωτικό σύστημα της Σκύρου (38° 51' N, 24° 33' E) πέρα από το κυρίως νησί (έκταση 210 τετραγωνικά χιλιόμετρα) περιλαμβάνει πάνω από 20 βραχονησίδες που διαφέρουν μεταξύ τους ως προς το μέγεθος, τη γεωμορφολογία, τη βλάστηση και την απόσταση από τη Σκύρο (εικόνα 4). Τα νησιά του Αρχιπελάγους προέκυψαν κατά το πρώιμο Ολόκαινο (van Andel και Shackleton 1982, Perissoratis και Conispoliatis 2003) όταν η αρχική μάζα ξηράς που είχε αποκοπεί από τη Στερεά Ελλάδα από το Πλειόκαινο (Dermitzakis 1990) κατατμήθηκε εξαιτίας των ευστατικών κινήσεων της Μεσογείου (άνοδος της στάθμης της θάλασσας). Τα νησιά αποτελούνται από ασβεστόλιθο (Melentis 1973) με την εξαίρεση των Μέσα Διαβατών των οποίων το έδαφος χαρακτηρίζεται από ημιμεταμορφικά θραυσματοπαγή πετρώματα (Triantis *et al.* 2005). Το κλίμα είναι τυπικά μεσογειακό με μεγάλα και ξηρά καλοκαίρια

και ήπιους χειμώνες. Το μέσο ετήσιο ύψος βροχής είναι 543 χιλιοστά ενώ η μέση θερμοκρασία 18.1⁰C (Andreacos, 1978). Οι βιότοποι στη Σκύρο περιλαμβάνουν πευκοδάση, καλλιέργειες (ελαιώνες, αμπέλια, οπωροκηπευτικά), μακία, αμμοθίνες και φρύγανα ενώ υπάρχουν και λίγοι, περιορισμένης έκτασης υγρότοποι. Το βορειοδυτικό τμήμα του νησιού έχει σαφώς πλουσιότερη βλάστηση από το νοτιοανατολικό το οποίο χαρακτηρίζεται κυρίως από χαμηλές μακίες και φρύγανα, ταλαιπωρημένα αμφότερα από υπερβόσκηση.



Εικόνα 4. Το Αρχιπέλαγος της Σκύρου (ο χάρτης σχεδιάστηκε από τον Π. Λυμπεράκη, Μουσείο Φυσικής Ιστορίας Κρήτης)

Σε καμία από τις βραχονησίδες δεν βρέθηκε ή έχει αναφερθεί η παρουσία φιδιών και η μοναδική άλλη σαύρα που εντοπίστηκε είναι το σαμιαμίδι (*Cyrtopodion kotschyi*) που όμως δεν ανταγωνίζεται σαύρες που ανήκουν στα Lacertidae (Valakos &

Vlachopoulos 1989). Ωστόσο η πανίδα των βραχονησίδων διαφοροποιείται ουσιαστικά σε σχέση με τη Σκύρο χάρη στην παρουσία ή την απουσία τριών οργανισμών, των γερακιών, των γλάρων, και των κατσικιών.

Οι μαυροπετρίτες (*Falco eleonorae*) φωλιάζουν σε μέρη απομονωμένα και απόκρυμνα. Οι βραχονησίδες σε όλο το Αιγαίο αποτελούν ιδεατή θέση για την κατασκευή της φωλιάς τους μια και είναι προστατευμένες από επίδοξους θηρευτές. Η λεία των συγκεκριμένων γερακιών αποτελείται από μικρότερα πουλιά ή ακόμη και από μικρά θηλαστικά και τη συλλαμβάνουν ενώ πετούν. Δεν υπάρχουν αναφορές για επιθέσεις εναντίον σαυρών. Αντιθέτως οι σαύρες του γένους *Podarcis* φαίνεται ότι ευνοούνται από τη γειννίαση τους με τα γεράκια: την περίοδο αναπαραγωγής των τελευταίων οι σαύρες είναι τακτικοί επισκέπτες στις φωλιές τους χρησιμοποιώντας τα υπολείμματα τροφής των γερακιών (Walter 1967, 1979).

Πολλά είδη γλάρων σε όλη τη Μεσόγειο φωλιάζουν σε απομονωμένες βραχονησίδες, συχνά σε μεγάλες πυκνότητες. Η παρουσία των γλάρων επιδρά σε μεγάλη κλίμακα στη βλάστηση των νησίδων αυτών, είτε έμμεσα είτε άμεσα. Στην πρώτη περίπτωση παρατηρείται δραματική αλλαγή της σύστασης των φυτοκοινοτήτων καθώς οι γλάροι εισάγουν νέα είδη στα κλειστά οικοσυστήματα των νησίδων αλλά και ευθύνονται για την εξαφάνιση ορισμένων από τα γηγενή είδη (Vidal et al. 1998). Η έμμεση επίπτωση των αποικιών των γλάρων έχει να κάνει με τον εμπλουτισμό των βραχονησίδων με θρεπτικά στοιχεία (Sobey και Kenworthy 1979). Έχει αποδειχθεί ότι τα θαλασσοπούλια που φωλιάζουν σε νησιά είναι υπεύθυνα για τη μεταφορά θρεπτικών στοιχείων από τα θαλάσσια προς τα χερσαία οικοσυστήματα (Polis και Hurd 1996). Οι οργανικές ενώσεις προέρχονται από την αποσύνθεση των πτωμάτων τους ενώ τα απεκρίματά τους, το περίφημο γκουάνο, είναι πλούσια σε ενώσεις του αζώτου και του φωσφόρου (Kolb et al. 2010). Το γκουάνο αυξάνει τη γονιμότητα του εδάφους και ευνοεί την ανάπτυξη νιτρόφιλων φυτών, ενώ παράλληλα αυξάνει την πρωτογενή παραγωγικότητα (Anderson και Polis 1998, 1999). Οι αλλαγές αυτές στη βλάστηση έχουν άμεσο αντίκτυπο στις βιοκοινοότητες των βραχονησίδων καθώς παρέχουν ενέργεια και θρεπτικά στοιχεία στους καταναλωτές όλων των τάξεων (Sanchez-Piñero και Polis 2000).

Εκτός από τις παραπάνω σημαντικές αλλαγές που επιφέρουν στα οικοσυστήματα των βραχονησίδων, κάποια είδη γλάρων μπορεί να επιτίθενται περιστασιακά εναντίον

των σαυρών. Το είδος πάντως που φωλιάζει στο Αρχιπέλαγος της Σκύρου, ο ασημόγλαρος (*Larus michahellis*, εικόνα 5), δεν φαίνεται να θηρεύει σαύρες (Cooper et al. 2004 αλλά δεξ και Castilla και Labra 1998). Αντιθέτως έχει εγκαθιδρύσει μια σχέση συμβίωσης με τις σαύρες καθώς, πέρα από την έμμεση συμβολή του στα τροφικά πλέγματα των νησίδων μέσα από τις προαναφερθείσες ενεργειακές εισροές, αποτρέπει ιπτάμενους θηρευτές να πλησιάσουν στις βραχονησίδες (Vervust et al. 2007).



Εικόνα 5. Ασημόγλαροι από τις Μέσα Διαβατές.

Η παρουσία των κατσικιών έχει με τη σειρά της σοβαρή επίδραση στην βλάστηση. Η πρακτική της ελεύθερης βόσκησης κατσικιών σε βραχονησίδες εφαρμόζεται σε όλη τη Μεσόγειο και οι αρνητικές επιδράσεις της στις φυτοκοινότητες είναι καλά τεκμηριωμένες (Vervust et al. 2007). Νησίδες που φιλοξενούν κασίκες επί μακρόν παρουσιάζουν ολοένα και πιο μειωμένους δείκτες βιοποικιλότητας αλλά και φυτοκάλυψης και τελικά καταλήγουν σε φάση ερημοποίησης.

Οι νησίδες της Σκύρου παρουσιάζουν μια έντονη μωσαϊκότητα ως προς την παρουσία των τριών παραπάνω αναφερθέντων ειδών. Έτσι κάποιες από αυτές

φιλοξενούν μόνο γλάρους, κάποιες άλλες μόνο κατσίκες ενώ σε αρκετές περιπτώσεις παρατηρήθηκαν μεικτές καταστάσεις.

Εικόνα 6. Το Πιπέρι ενωμένο με τη Σκύρο



Πιπέρι – Το νησί Πιπέρι δεν ανήκει γεωγραφικά στο Αρχιπέλαγος της Σκύρου αλλά αναφέρεται σε αυτή τη θέση καθώς φιλοξενεί το μοναδικό πληθυσμό της σαύρας εκτός του συστήματος. Βρίσκεται στα βορειοδυτικά της Σκύρου (39° 21' N, 24° 19' E) και αποτελεί το νοητό κέντρο του Θαλάσσιου Πάρκου Βορείων Σποράδων. Στο παρελθόν ήταν ενωμένο με τη Σκύρο (μέχρι πριν

από περίπου 20.000 χρόνια) μέσω μιας

στενής χερσαίας «γέφυρας» (εικόνα 6) χάρη στην οποία η *P. gaigeae* έφτασε μέχρι εκεί. Το εξαιρετικό χαρακτηριστικό του Πιπεριού είναι η σχεδόν πλήρης κάλυψή του από ένα πυκνό πευκοδάσος (εικόνα 7). Παρότι τα πεύκα θεωρούνται φτωχής ποιότητας ενδαιτήματα και οι σαύρες γενικά τα αποφεύγουν, στο Πιπέρι υπάρχει ένας ακμαίος πληθυσμός από τη σαύρα της Σκύρου.

Στόχοι της μελέτης

Το 1996 η ομάδα μας εντόπισε στις ερπετολογικές συλλογές του Μουσείου Φυσικής Ιστορίας Alexander Koenig της Βόννης την ύπαρξη γιγαντισμού στη νησίδα Μέσα Διαβατές (1,4 χιλιόμετρα έξω από τη Σκύρο). Με επιτόπια δειγματοληψία αποδείχθηκε ότι όντως ο συγκεκριμένος πληθυσμός ήταν πολύ διαφορετικός: οι σαύρες έχουν μέγεθος 40% μεγαλύτερο από τα ζώα της Σκύρου ενώ η πληθυσμιακή πυκνότητα είναι σαφώς υψηλότερη (850 άτομα ανά εκτάριο έναντι 185 στη Σκύρο).



Εικόνα 7. Νότια άποψη του Πιπεριού.

Τα τελευταία δύο χρόνια πριν από την έναρξη της παρούσας μελέτης, ασχοληθήκαμε εκτενώς με το φαινόμενο του γιγαντισμού στις Διαβατές εξετάζοντας τις επιμέρους παραμέτρους που αναφέρονται στον “κανόνα του νησιού” (οι οποίες αναλύθηκαν παραπάνω) και συνοπτικά είναι οι εξής: χαμηλή θήρευση και διαειδικός ανταγωνισμός, υψηλή πληθυσμιακή πυκνότητα και ελαττωμένη τροφική διαθεσιμότητα.

Οι δύο πρώτοι παράγοντες είχαν προσεγγιστεί σε ικανοποιητικό βαθμό. Η ένταση της θήρευσης στο Αρχιπέλαγος είναι χαμηλή (Pafilis et al. 2005) και ειδικά στην υπό μελέτη βραχονησίδα μηδενική καθώς δεν υπάρχουν φίδια, οι κύριοι θηρευτές των σαυρών στα μεσογειακά οικοσυστήματα (Pafilis et al. 2009a) ενώ σε μηδενικά επίπεδα κυμαίνεται και ο ανταγωνισμός μεταξύ διαφορετικών ειδών. Η πυκνότητα είναι υψηλή και επάγει έντονο ενδοειδικό ανταγωνισμό με ακραία έκφανση τον κανιβαλισμό, συνεπεία των πυκνών πληθυσμών σαυρών σε νησίδες (Elgar και Crespi 1992). Ο κανιβαλισμός είναι μάλιστα στοχευμένος καθώς τα ενήλικα αρσενικά καταβροχθίζουν τα

νεαρά άτομα (Pafilis et al. 2009b). Με τον τρόπο αυτό αφενός προσλαμβάνουν επιπλέον τροφή και αφετέρου αποκλείουν μελλοντικούς ανταγωνιστές.

Δεν διαθέταμε όμως στοιχεία για τον τρίτο παράγοντα, την τροφική διαθεσιμότητα η οποία γενικά στις μεσογειακές νησίδες είναι πολύ χαμηλή (Brown και Pérez-Mellado 1994). Υποθέσαμε ότι η παροχή τροφής σχετίζεται με την παρουσία γλάρων (Pafilis et al. 2009b). Σύμφωνα με τη βιβλιογραφία, όπως αναφέρθηκε και παραπάνω, οι νησιωτικοί πληθυσμοί διαφόρων ζωικών ειδών βασίζονται ενεργειακά στα θαλασσοπούλια για την εισροή θρεπτικών συστατικών και ενέργειας στα απομονωμένα οικοσυστήματα των βραχονησίδων.

Βασικός σκοπός της παρούσας μελέτης ήταν να αποσαφηνιστούν τα αίτια του γιγαντισμού αλλά και να ελεγχθούν οι πιθανές του επιπτώσεις στη γενική βιολογία των σαυρών. Αφού η γενετική διαφοροποίηση από τον μητρικό πληθυσμό της Σκύρου αποκλείστηκε ως πιθανή αιτία (Runemark et al. 2008, 2010), επικεντρώσαμε την έρευνά μας στην είσοδο και τη ροή ενέργειας στις νησίδες, σε αντιδιαστολή με το τι συμβαίνει στο κυρίως νησί. Έτσι υποθέσαμε ότι στις Μέσα Διαβατές το μεγαλύτερο μέγεθος σώματος θα συντηρείται από την υψηλή ροή ενέργειας που εισέρχεται στο οικοσύστημα από τους γλάρους. Αναμείναμε ότι χάρη στους τελευταίους, η τροφική διαθεσιμότητα θα είναι πιο αυξημένη ως αποτέλεσμα της πλουσιότερης βλάστησης και συνεπώς της μεγαλύτερης πρωτογενούς παραγωγικότητας. Τέλος εικάσαμε ότι το μεγαλύτερο μέγεθος σώματος θα τροποποιεί τόσο την ακρίβεια της θερμορύθμισης όσο και την αναπαραγωγική αποδοτικότητα ενώ οι γιγαντιαίες σαύρες θα πλεονεκτούν έναντι εκείνων με το κανονικό μέγεθος.

Επιγραμματικά οι στόχοι της παρούσας μελέτης ήταν οι ακόλουθοι:

- Η εκτίμηση της τροφικής διαθεσιμότητας στα συστήματα των βραχονησίδων.
- Η συλλογή οικολογικών στοιχείων από τις βραχονησίδες (πυκνότητα πληθυσμών, παρουσία θηρευτών και ανταγωνιστών, μορφολογία ατόμων).
- Η προσομοίωση του κανιβαλισμού στο εργαστήριο και η αποτίμηση της έντασης του φαινομένου.
- Εκτροφή νεαρών σαυρών κάτω από διαφορετικό καθεστώς διατροφής.
- Η καταγραφή των κύριων ομάδων βλάστησης και η συσχέτιση τους με την εισροή θρεπτικών από τους γλάρους.

- Η σχέση μεταξύ γλάρων και γιγαντιαίων σαυρών.
- Η αποσαφήνιση των ιδιοτεροτήτων της αναπαραγωγής στις γιγαντιαίες σαύρες.
- Η ακρίβεια και η αποτελεσματικότητα της θερμορύθμισης στις γιγαντιαίες σαύρες.
- Ο έλεγχος της πιθανότητας γιγαντισμού σε άλλες νησίδες του Αρχιπελάγους.
- Η αποσαφήνιση του συνδυαστικού μηχανισμού αλληλεπίδρασης των διαφορετικών παραγόντων που σχετίζονται με την εμφάνιση του γιγαντισμού.

ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

Δειγματοληψίες

Ένας από τους κύριους στόχους της μελέτης ήταν η επίσκεψη όλων των νησίδων του συμπλέγματος της Σκύρου. Οι επισκέψεις αυτές πραγματοποιήθηκαν τους καλοκαιρινούς μήνες οπότε και οι καιρικές συνθήκες είναι πιο βολικές. Ωστόσο από τον Μάρτιο του 2010 μέχρι και τον Οκτώβριο πραγματοποιήθηκαν μηνιαίες δειγματοληψίες στις νησίδες Μέσα Διαβατές, Λακονήσι και Βαλάξα. Οι λόγοι που εστίασαμε σε αυτές τις νησίδες σχετίζονται αφενός με την εξακριβωμένη παρουσία γιγαντισμού στις Μέσα Διαβατές αλλά και μιας ενδιάμεσης περίπτωσης στο Λακονήσι καθώς και στην έντονη βόσκηση στη Βαλάξα η οποία είναι επιπλέον και η μεγαλύτερη βραχονησίδα του Αρχιπελάγους. Σε κάθε δειγματοληψία τηρούταν σταθερό πρωτόκολλο πεδίου που περιελάμβανε επιγραμματικά τις ακόλουθες μετρήσεις:

1. Εκτίμηση πυκνότητας πληθυσμού.
2. Σύλληψη και σημάδεμα των νεογέννητων σαυρών και επανασύλληψη των ήδη σημαδεμένων.
3. Υπολογισμός τροφικής αφθονίας.
4. Αναγνώριση βλάστησης.
5. Μορφολογικές μετρήσεις.
6. Σύγκριση αναπαραγωγικών στρατηγικών.
7. Θερμικές μετρήσεις.
8. Καταμέτρηση των φωλιών γλάρων.

9. Καταμέτρηση των πτωμάτων γλάρων.
10. Παρατήρηση αλληλεπιδράσεων μεταξύ σαυρών και γλάρων.

Τα παραπάνω στοιχεία καταγράφονταν επί τόπου για κάθε ημέρα πεδίου και στο τέλος της κάθε δειγματοληψίας συγκεντρώνονταν και αποθηκεύονταν ηλεκτρονικά ενώ στη συνέχεια προχωρούσαμε σε στατιστική ανάλυσή τους. Αναλυτικά οι λεπτομέρειες για την κάθε παράμετρο περιγράφονται στη συνέχεια.

Εκτίμηση πυκνότητας πληθυσμού – Η πυκνότητα των πληθυσμών σαυρών μπορεί να παρουσιάζει έντονες διακυμάνσεις σε ετήσια βάση ως συνέπεια των μεταβαλλόμενων κλιματικών συνθηκών που έχουν άμεση (π.χ. περιορισμένη ηλιοφάνεια και συνεπακόλουθες δυσκολίες στη θερμορύθμιση και το ισοζύγιο χρόνου που αφιερώνεται στην αναζήτηση τροφής) και έμμεση (αυξημένη ή μειωμένη πρωτογενή παραγωγικότητα του οικοσυστήματος) επίδραση στα ζώα. Το ίδιο μπορεί να συμβαίνει και σε μηνιαία βάση ως συνέπεια των διαφορετικών συμπεριφορικών προτύπων που ακολουθούν τα άτομα του πληθυσμού ανά εποχή (π.χ. τα θηλυκά τείνουν να υιοθετούν ένα πιο κρυπτικό πρότυπο όταν είναι έγκυα και συνεπώς η παρατήρησή τους είναι λιγότερο συχνή) αλλά και των καιρικών συνθηκών. Τέλος θα πρέπει να αναφερθεί ότι και κατά τη διάρκεια της ημέρας παρατηρούνται διακυμάνσεις στον αριθμό των σαυρών που είναι ενεργές και άρα υποψήφιες για παρατήρηση (π.χ. τις πρωινές ώρες την Άνοιξη λιγότερα ζώα είναι δραστήρια σε σύγκριση με το μεσημέρι). Η μέθοδος που εφαρμόσαμε ήταν η κλασική χρήση *in situ* διαδρόμου παρατήρησης (Jaeger 1994).

Ο παρατηρητής καλύπτει απόσταση 100 μέτρων σε ευθεία γραμμή και μετρά όλες τις σαύρες που βλέπει σε απόσταση δύο μέτρων εκατέρωθεν του μονοπατιού. Πρόκειται δηλαδή για έναν διάδρομο πλάτους τεσσάρων μέτρων. Η διαδρομή αυτή επαναλαμβάνεται τουλάχιστον δύο φορές ανά ώρα σε διαφορετικές θέσεις του βιοτόπου. Για κάθε σαύρα που γίνεται αντιληπτή σημειώνεται και το φύλο της εάν είναι δυνατή η αναγνώριση του. Στο πέρας κάθε ημέρας πεδίου οι μετρήσεις πυκνότητας που έχουν καταγραφεί αθροίζονται και βγαίνει ο μέσος όρος για κάθε βιότοπο. Τέλος γίνεται αναγωγή του μέσου όρου του αριθμού σαυρών για κάθε βιότοπο σε εκτάριο σύμφωνα με την πεπατημένη (Pianka 1975). Θα πρέπει σε αυτό το σημείο να αποσαφηνίσουμε ότι

πολύ σπάνια κάποια από τις μελετούμενες βραχονησίδες είχε έκταση που να πλησίαζε έστω τις διαστάσεις του εκταρίου. Για λόγους όμως σύγκρισης με τη διεθνή βιβλιογραφία ακολουθήσαμε την τυπική αυτή αναγωγή.

Σύλληψη και σημάδεμα των νεογέννητων σαυρών – Όπως αναφέρθηκε παραπάνω οι υψηλές πληθυσμιακές πυκνότητες εντείνουν τον ενδοειδικό ανταγωνισμό και συχνά ωθούν στον κανιβαλισμό (Melton 1982). Στο υπό μελέτη σύστημα η πρακτική του κανιβαλισμού έχει διαπιστωθεί (Adamoroulou et al. 1999). Προκειμένου να εκτιμηθεί η ένταση του φαινομένου, προχωρήσαμε σε σύλληψη όσων περισσότερων νεαρών ατόμων ήταν δυνατό και σε σημάδεμα τους. Το μαρκάρισμα γίνεται με αποκοπή ενός δακτύλου του πίσω ποδιού (εκτός από το μεγάλο μεσαίο) το οποίο είναι το ίδιο για κάθε μήνα. Έτσι όλα τα ζώα που αιχμαλωτίστηκαν τον Μάρτιο θα έχουν κομμένο το ίδιο δάχτυλο ενώ εκείνα που θα συλληφθούν τον Απρίλιο θα μαρκαριστούν σε άλλο δάχτυλο (το ίδιο όμως για όλα τα ζώα του Απριλίου). Στη συνέχεια τα ζώα αφήνονται ελεύθερα στο πεδίο. Να τονίσουμε ότι η αποκοπή δακτύλου δεν προκαλεί προβλήματα στην κίνηση των σαυρών (όσο αποφεύγεται το μεσαίο μεγάλο δάχτυλο που είναι το σημαντικότερο για την αναρρίχηση) και η αιμορραγία, που είναι ούτως ή άλλως ιδιαίτερα περιορισμένη, παύει ακαριαία.

Επανασυλλήψεις των νεαρών ατόμων – Σκοπός αυτής της μεθόδου είναι να εντοπιστούν τα άτομα εκείνα που είχαν σημαδευτεί σε προηγούμενες δειγματοληψίες. Η πρακτική της σύλληψης-επανασύλληψης χρησιμοποιείται συνήθως ως εναλλακτική μέθοδος για την εκτίμηση της πυκνότητας πληθυσμών (Pianka 1975). Στην προκείμενη περίπτωση όμως εφαρμόζεται στην προσπάθεια να εξακριβωθούν πόσα νεαρά άτομα πέφτουν τελικά θύματα κανιβαλισμού. Όσα ζώα επανασυλληφθούν έχουν προφανώς διασωθεί των επιθέσεων από τα ενήλικα αρσενικά. Η εκτίμηση της έντασης του φαινομένου βασίζεται σε εκείνες τις σαύρες που δεν επαναιχμαλωτίζονται.

Υπολογισμός τροφικής αφθονίας – Στη διεθνή βιβλιογραφία έχουν προταθεί δύο διαφορετικές μέθοδοι για την εκτίμηση της τροφικής διαθεσιμότητας οικοσυστημάτων. Επειδή όμως η συγκεκριμένη μέτρηση αποτελεί την πλέον σημαντική προτεραιότητα για

τη συγκεκριμένη μελέτη επιλέξαμε να εφαρμόσουμε αμφότερες για μια πιο πλήρη προσέγγιση της παραμέτρου.

Η πρώτη μέθοδος βασίζεται στην τοποθέτηση παγίδων εδάφους για αρθρόποδα (Ausden 1996, McIntyre et al. 2001). Οι παγίδες είναι απλά πλαστικά ποτήρια τα οποία τοποθετούνται σε συγκεκριμένες θέσεις στον βίοτοπο που να είναι όσο το δυνατόν πιο αντιπροσωπευτικές των διαφορετικών μικροενδιαιτημάτων που υπάρχουν στην υπό μελέτη περιοχή. Καθώς η όλη μέθοδος συνίσταται στην τυχαία πτώση των ατόμων της εδαφοπανίδας, η ορθή τοποθέτηση των παγίδων, με τα χείλη του ποτηριού να εφάπτονται της επιφάνειας του εδάφους, είναι πρωταρχικής σημασίας. Οι παγίδες τοποθετούνται σε σειρές των δέκα έτσι ώστε να είναι ευκολότερη η ανεύρεση τους. Αφού μπουν στην κατάλληλη διάταξη, τα ποτήρια πληρούνται μέχρι τα μέσα τους με αιθυλενογλυκόλη, ουσία που διατηρεί σε καλή κατάσταση τα αρθρόποδα μέχρι να συλληχθεί η παγίδα. Οι παγίδες συλλέγονται και αλλάζονται κάθε μήνα και στη συνέχεια στο εργαστήριο γίνεται ο προσδιορισμός των αρθροπόδων που έχουν πέσει μέσα στα ποτήρια αιθυλενογλυκόλης. Για τις ανάγκες της έρευνάς μας προχωρήσαμε σε αναγνώριση μέχρι το επίπεδο της τάξης.

Η δεύτερη μέθοδος είναι αυτή των τετραγώνων (Diaz και Carrascal 1990). Πρόκειται για μια κλασσική μέθοδο στην οικολογία εδάφους κατά την οποία ένα τετράγωνο ξύλινο πλαίσιο πλευράς 20 εκατοστών ρίπτεται τυχαία και στη συνέχεια καταγράφονται και αναγνωρίζονται όλα τα ασπόνδυλα που υπάρχουν στην θέση που περικλείεται από το πλαίσιο καθώς και όσα άτομα έχουν την ικανότητα να διαφύγουν, π.χ. ακρίδες. Η όλη διαδικασία λαμβάνει χώρα για διάστημα ενός λεπτού ενώ κανένα από τα αρθρόποδα δεν συλλαμβάνεται. Η μέθοδος των τετραγώνων επαναλαμβάνεται τουλάχιστον 30 φορές στον ίδιο βίοτοπο (φυσικά καθένα από τα 30 τετράγωνα είναι διαφορετικό λόγω τυχαιότητας).

Και στις δύο περιπτώσεις τα αποτελέσματα επεξεργάζονται στατιστικά και σε επόμενο στάδιο εξάγονται δείκτες ομοιότητας ανάμεσα στις διαφορετικές περιοχές (βλέπε παρακάτω).

Αναγνώριση βλάστησης – Ο τύπος της βλάστησης στις νησίδες παίζει πρωταρχικό ρόλο καθώς επηρεάζει την πρωτογενή παραγωγικότητα και τελικά, μέσω των τροφικών

πλεγμάτων, όλους τους οργανισμούς στον βιότοπο. Για τις ανάγκες της μελέτης δεν δημιουργήθηκε πλήρες φυτολόγιο αλλά συλλέχθηκαν τα πέντε κυρίαρχα φυτά της κάθε βραχονησίδας τα οποία αποξηράνθηκαν και στη συνέχεια μεταφέρθηκαν προς αναγνώριση στον Τομέα Βοτανικής του Τμήματος Βιολογίας του Πανεπιστημίου της Αθήνας. Οι πιο σημαντικοί μήνες είναι ο Μάρτιος και ο Απρίλιος οπότε τα περισσότερα φυτά είναι σε άνθηση και συνεπώς η αναγνώριση τους είναι πιο εύκολη.

Μορφολογικές μετρήσεις - Πέρα από τα νεαρά άτομα αιχμαλωτίστηκαν και ενήλικα αμφότερων των φύλων. Η σύλληψη των σαυρών πραγματοποιήθηκε με την τεχνική της θηλείας (Pianka 1975). Για κάθε ζώο, αφού αναγνωριζόταν το φύλο, καταγράφηκε μια σειρά από μετρήσεις:

Μήκος κεφαλοκορμού (SVL). Όπως έχει ήδη αναφερθεί, το μέγεθος του σώματος έχει μια καθοριστική σημασία σε πολλούς κλάδους της Βιολογίας. Το σώμα των σαυρών μεγαλώνει καθόλη τη διάρκεια της ζωής τους (Meiri 2008). Για κάθε ζώο που συλλαμβάνονταν καταγράφονταν το μήκος του σώματος από την άκρη του ρύγχους μέχρι την αμάρα.

Μήκος και κατάσταση ουράς (αναγεννημένη ή όχι). Η κατάσταση της ουράς στις σαύρες παρέχει πολύτιμες πληροφορίες καθώς παραδοσιακά θεωρείται ως δείκτης της θηρευτικής πίεσης (Schall και Pianka 1980, Vitt 1983). Η αυτοτομία συνίσταται στην εκούσιο ακρωτηριασμό της ουράς μπροστά από τη θέση όπου ασκείται πίεση από το θηρευτή, με κατάλληλη σύσπαση των μυών (Arnold 1984). Το τμηθέν κομμάτι της ουράς συνεχίζει να κινείται έντονα προσελκύνοντας την προσοχή του θηρευτή ενώ η σαύρα αποδρά (Dial και Fitzpatrick 1983, 1984). Η στρατηγική αυτή χρησιμοποιείται ευρύτατα στις σαύρες της οικογένειας Lacertidae (Arnold 1988). Ο μηχανισμός ατονεί και τελικά εξαφανίζεται σε περιβάλλοντα όπου η πίεσης της θήρευσης είναι πολύ χαμηλή, όπως για παράδειγμα στα νησιά (Pérez-Mellado *et al.* 1997). Παρότι στην περίπτωση των Μέσα Διαβατών, όπου δεν υπάρχει κανένας θηρευτής, θα ήταν αναμενόμενο να εμφανίζονται χαμηλά επίπεδα αυτοτομίας, τα ποσοστά αναγεννημένων ουρών στη νησίδα είναι μακράν τα υψηλότερα σε όλο το Αρχιπέλαγος (Pafilis *et al.* 2009a). Πιστεύουμε ότι το στοιχείο αυτό δικαιολογείται από τον έντονο ενδοειδικό ανταγωνισμό (Vitt *et al.* 1974,

Pafilis et al. 2008). Για την επιβεβαίωση της παραπάνω άποψης, λαμβάνονταν σημειώσεις για την κατάσταση της ουράς σε κάθε συλληφθέν άτομο.

Βάρος. Παρότι το βάρος σε μια σαύρα μπορεί να παρουσιάζει έντονες διακυμάνσεις (Huey et al. 2001) ως συνέπεια διαφόρων παραγόντων (π.χ. η ποσότητα της λείας μπορεί να αντιπροσωπεύει ένα σημαντικό μέρος της συνολικής μάζας του σώματος του ζώου, η ουρά συχνά αποκόπτεται και συνεπώς ικανή ποσότητα ιστού χάνεται, η συχνότητα τροφοληψίας είναι απρόβλεπτη και μη κανονική), ο υπολογισμός του παρέχει πολύτιμα στοιχεία για οικοφυσιολογικές και μακροοικολογικές έρευνες (Meiri 2010). Γιγαντισμός δεν σημαίνει μόνο μεγαλύτερο μέγεθος σώματος αλλά και μεγαλύτερο βάρος. Για τον λόγο αυτό καταγράφηκε η μάζα του σώματος για κάθε ζώο που συλλήφθηκε.

Πιθανές απώλειες σε δάχτυλα ή ακόμα και πόδια. Ο ενδοειδικός ανταγωνισμός δεν περιορίζεται μόνο στον κανιβαλισμό, όπου ενήλικα άτομα καταβροχθίζουν νεαρά, αλλά εκφράζεται και με επιθέσεις μεταξύ των ατόμων της ίδιας ηλιακιακής κλάσης. Αποτέλεσμα αυτών των αναμετρήσεων είναι ο ακρωτηριασμός μελών. Για τον ίδιο λόγο που πραγματοποιήθηκε καταγραφή της κατάστασης της ουράς, κρατήθηκαν σημειώσεις για πιθανά κομμένα δάχτυλα ή πόδια.

Καταμέτρηση των πτωμάτων των γλάρων – Οι γλάροι συχνά πεθαίνουν πάνω στις βραχονησίδες όπου φωλιάζουν. Τα μικρά τους, που για διάφορους λόγους δεν καταφέρνουν να πετάξουν και να εγκαταλείψουν τη νησίδα, επίσης βρίσκουν θάνατο μέσα ή δίπλα στη φωλιά. Τα πτώματα των θαλασσοπουλιών λιπαίνουν φυσικά τα νησιωτικά οικοσυστήματα και εμπλουτίζουν με θρεπτικά στοιχεία τον βιότοπο (Sobey και Kenworthy 1979). Για αυτό το λόγο επιχειρήθηκε η καταγραφή όλων των πτωμάτων από γλαροπούλια, ιδίως στις αρχές του καλοκαιριού οπότε και παρατηρείται η υψηλότερη θνησιμότητα μεταξύ των νεοσσών.

Καταγραφή αλληλεπιδράσεων μεταξύ γλάρων και σαυρών – Όπως αναφέρθηκε δεν φαίνεται ότι οι ασημόγλαροι θηρεύουν τις σαύρες (Cooper et al. 2004) αλλά μάλλον έχουν αναπτύξει συμβιωτικές σχέσεις. Στις επισκέψεις μας στις βραχονησίδες κατά την περίοδο που οι γλάροι φωλιάζουν και τα νεαρά γλαροπούλια παραμένουν στη φωλιά

(τέλη Μαρτίου με μέσα Ιουνίου) έγιναν επιτόπιες παρατηρήσεις (με χρήση κυαλιών) των κινήσεων των σαυρών γύρω από τις φωλιές.

Καταμέτρηση των φωλιών των γλάρων – Έχει γίνει ήδη λόγος για τη σημασία που μπορεί να έχει η παρουσία θαλασσοπουλιών σε μια νησίδα. Παραδοσιακά η πυκνότητα των πουλιών σε μια περιοχή εκτιμάται βάσει του πλήθους των φωλιών που παρατηρούνται. Σε κάθε βραχονησίδα επιχειρήθηκε να καταγραφεί με τη μέγιστη δυνατή ακρίβεια ο αριθμός των φωλιών.



Εικόνα 8. Φωλιά γλάρων από τις Μέσα Διαβατές.

Θερμικές μετρήσεις – Η θερμορύθμιση είναι ίσως η σημαντικότερη φυσιολογική λειτουργία των ερπετών. Επίσης αποτέλεσε έναν από τους βασικούς άξονες της μελέτης. Έτσι στις επισκέψεις που πραγματοποιήθηκαν στις βραχονησίδες επιχειρήθηκε η σκιαγράφιση του θερμικού περιβάλλοντος των βιοτόπου. Συνοπτικά λήφθηκαν

μετρήσεις για τις θερμοκρασίες πεδίου, τις λειτουργικές και τις επιλεγόμενες θερμοκρασίες.

Θερμοκρασίες πεδίου. Κατά τη διάρκεια των δειγματοληψιών πραγματοποιήθηκε και λήψη των θερμοκρασιών σώματος (T_b), για όλα τα ζώα που συλλαμβάνονταν. Έτσι σε κάθε περίπτωση καταγράφηκαν πέρα από την T_b, η θερμοκρασία του υποστρώματος στο οποίο συλλέχθηκε το ζώο, καθώς και η θερμοκρασία του αέρα 5 εκατοστά πάνω από το σημείο όπου συλλέχθηκε το ζώο (θερμόμετρο υπό σκιά, Lemos-Espinal *et al.* 1997). Επιπλέον χαρακτηρίστηκε το υπόστρωμα και σημειώθηκαν τα στοιχεία ταυτότητας για το κάθε ζώο (είδος, φύλο, ηλικιακή κλάση).

Η λήψη των T_b έγινε με σεβασμό στους περιορισμούς που έθεσε ο Avery (1982) για την συλλογή θερμικών δεδομένων στο πεδίο. Για τις μετρήσεις χρησιμοποιήθηκε ειδικό υδραργυρικό θερμόμετρο (Cloacal quick reader thermometer, Miller & Co., New York).

Λειτουργικές θερμοκρασίες. Για τον υπολογισμό των λειτουργικών θερμοκρασιών (T_e) χρησιμοποιήθηκαν χάλκινοι σωλήνες οι άκρες των οποίων ήταν καλυμμένες με πλαστελίνη. Είναι γνωστό ότι παρόμοια μοντέλα εμφανίζουν ταχύτερους ρυθμούς θέρμανσης και ψύξης από τις ίδιες τις σαύρες (Hertz 1992, Bauwens *et al.* 1996). Προκειμένου να ενισχυθεί η θερμοχωρητική τους ικανότητα έτσι ώστε να προσομοιάζουν περισσότερο στις θερμικές ιδιότητες των εξεταζόμενων ζώων, προστέθηκε μικρή ποσότητα νερού (2,5-3 ml) στο εσωτερικό τους πριν από την τοποθέτησή τους στο πεδίο (Bakken 1992, Grbac και Bauwens 2001)

Οι σωλήνες τους οποίους χρησιμοποιήσαμε είχαν μήκος 4,5 εκατοστά. Σε όλες τις περιπτώσεις η διάμετρος ήταν 112 χιλιοστά, μέγεθος που ταιριάζει στην πλειοψηφία των ελληνικών *Lacertidae*. Προκειμένου να αποσαφηνιστεί η ακριβής θερμική σχέση μοντέλου-σαύρας, εφαρμόστηκε η ακόλουθη διαδικασία: το ομοίωμα και η σαύρα (ζωντανή και δεμένη πάνω σε ειδική ξύλινη βάση έτσι ώστε να μην μπορεί να κινείται) τοποθετούνταν σε αποστάσεις που διέφεραν κατά 5 εκατοστά από σταθερή πηγή θέρμανσης (ηλεκτρικός λαμπτήρας 150W). Κάθε 5 λεπτά λαμβάνονταν η θερμοκρασία σώματος της σαύρας καθώς και η θερμοκρασία του εσωτερικού του σωλήνα. Από τον συσχετισμό των δεδομένων κατασκευάστηκε ευθεία παλινδρόμησης της οποίας τα

χαρακτηριστικά περιγράφουν την ακριβή σχέση της θερμικής προσομοίωσης. Για τη σαύρα της Σκύρου η σχέση αυτή είναι $T_b=1,043T_e-1,47$.

Η τοποθέτηση των μοντέλων στον βιότοπο έγινε με γνώμονα την κάλυψη όσο το δυνατόν περισσότερων μικροκλιματικών συνθηκών όπως αυτές διαμορφώνονται σε ένα οικοσύστημα. Το πρωτόκολλο που ακολουθήθηκε στην τοποθέτηση των μοντέλων περιελάμβανε τρεις καταστάσεις σε σχέση με τον φωτισμό πάνω στο μοντέλο - άμεση έκθεση στον ήλιο (FL), ημίφως (SL) και σκοτάδι (D)- και τρεις χαρακτηριστικούς τύπους υποστρώματος των βιοτόπων - στρωμή (L), χώμα (G), βράχος (R) και άμμος (S) στην περίπτωση οικοσυστημάτων σε αμμοθίνες. Έτσι τελικά προέκυψαν τα ακόλουθα 9 ζεύγη συνδυασμού συνθηκών φωτισμού-υποστρώματος: FL-G, FL-L, FL-R, SL-G, SL-L, SL-R, D-G, D-L, D-R. Η τοποθέτηση έγινε εμπειρικά, επιλέγοντας τις θέσεις όπου συνήθως βρίσκονται οι σαύρες, αλλά δεν παραλείψαμε να βάλουμε μοντέλα και εκεί όπου σπάνια απαντώνται, ώστε να υπάρξει ένας αρνητικός μάρτυρας στο πειραματική διαδικασία.

Η λήψη των θερμοκρασιών έγινε με την χρήση συστήματος ηλεκτρονικών θερμοκρασιακών καταγραφών (Hobo electronical thermometers) που παρέμεναν συνδεδεμένοι καθόλη την διάρκεια της δειγματοληψίας με τα μοντέλα. Οι τιμές των T_e λαμβάνονταν κάθε μισή ώρα και σε κάθε περίπτωση σημειώνονταν τόσο η θερμοκρασία του αέρα όσο και η κατάσταση του φωτισμού στο μοντέλο. Το τελευταίο στοιχείο είναι ιδιαίτερα σημαντικό καθώς μέσα στον ημερήσιο κύκλο οι συνθήκες φωτισμού σε μια συγκεκριμένη θέση αλλάζουν. Έτσι μοντέλο που κατά την τοποθέτηση του καθορίστηκε σαν SL το μεσημέρι μπορεί να είναι σε κατάσταση FL κοκ.

Σε κάθε βιότοπο τοποθετήθηκαν 16 μοντέλα για μια ημέρα και οι θερμοκρασίες καταγράφονταν, από τις πρώτες ώρες δραστηριότητας των ζώων (07.30-10.30 ανάλογα με την εποχή), έως και μια ώρα από την εμφάνιση της τελευταίας σαύρας (17.00-20.00 ανάλογα με την εποχή).

Επιλεγόμενες θερμοκρασίες. Ορισμένες σαύρες μεταφέρθηκαν στις εκτροφές ερπετών του Τμήματος Βιολογίας του ΕΚΠΑ για την εκτίμηση των επιλεγόμενων θερμοκρασιών. Για τον υπολογισμό των τελευταίων χρησιμοποιήθηκε ειδικά διαμορφωμένος διάδρομος θερμοκρασιακής κλίσης. Οι διαστάσεις του διαδρόμου ήταν 100cm x 25cm x 25cm το δάπεδό του ήταν καλυμμένο με χώμα ενώ τα πλευρικά

τοιχώματα είχαν προηγουμένως καλυφθεί με αδιαφανές πλαστικό χρώμα προκειμένου να εξασφαλιστεί η παρεμπόδιση οπτικής επαφής μεταξύ ημών και του ζώου.

Στην μια άκρη του διαδρόμου τοποθετήθηκαν συγκεντρωτικοί ηλεκτρικοί λαμπτήρες ισχύος 45 W και 150 W σε ύψος 35 εκατοστά από το δάπεδο, ενώ στην άλλη προσαρτήθηκαν στο εξωτερικό τοίχωμα της στενής πλευράς του διαδρόμου παγοκύστες. Οι θερμοκρασίες αέρα κατά μήκος του διαδρόμου κυμαίνονταν από 50°C έως 10 °C.

Στην λήψη των θερμοκρασιών χρησιμοποιήθηκε το ίδιο θερμόμετρο με τις μετρήσεις πεδίου (Castilla και Bauwens, 1991). Οι θερμοκρασίες λαμβάνονταν από τα ζώα με τον ίδιο τρόπο όπως και στο πεδίο. Η λήψη των θερμοκρασιών γίνονταν κάθε 30 min επί 5 ώρες σε ημερήσια βάση. Παράλληλα καταγράφονταν και η θερμοκρασία του αέρα στο σημείο όπου βρίσκονταν η σαύρα τη δεδομένη χρονική στιγμή.

Θα πρέπει να τονιστεί ότι στην στατιστική επεξεργασία των δεδομένων χρησιμοποιήθηκαν μόνο οι τιμές των θερινών επιλεγόμενων θερμοκρασιών. Από τους περισσότερους ερευνητές που έχουν καταπιαστεί με θερμικές μελέτες σαυρών, έχει θεωρηθεί ότι το καλοκαίρι είναι η περίοδος που οι σαύρες των εύκρατων κλιμάτων μπορούν και θερμορυθμίζουν με τη μεγαλύτερη ακρίβεια λόγω της ελαχιστοποίησης των περιοριστικών παραγόντων. Αυτό σημαίνει ότι σε γενικές γραμμές υπάρχει αφθονία τροφής, αλλά ακόμη και στην περίπτωση των μεσογειακών νησιών σίγουρα δεν παρατηρείται έλλειψη (Fuentes 1984). Επιπλέον επικρατεί ένα πλούσιο θερμικό μωσαϊκό που προσφέρει μια μεγάλη ποικιλία επιλογών (Huey 1982). Έτσι στις περισσότερες μελέτες έχουν χρησιμοποιηθεί για την εκτίμηση των θερμορυθμιστικών προτύπων οι θερινές επιλεγόμενες θερμοκρασίες (Bauwens *et al.* 1995, Grbac και Bauwens 2001, Gvozdkic και Castilla 2001).

Συλλογή και διατήρηση των ζώων

Για τις ανάγκες της έρευνας (πείραμα προσομοίωσης κανιβαλισμού, γέννηση νεαρών σαυρών στο εργαστήριο για τη μελέτη της αναπαραγωγής των γιγαντιαίων ατόμων από τις Μέσα Διαβατές) χρειάστηκε κάποια ζώα να μεταφερθούν στις εγκαταστάσεις του Τμήματος Βιολογίας του Πανεπιστημίου της Αθήνας. Όλα τα ζώα συλλέχθηκαν από το πεδίο κατά τη διάρκεια εκπόνησης της μελέτης.

Για όσο καιρό παρέμεναν ζωντανές οι σαύρες εκτρέφονταν σε ειδικά διαμορφωμένο χώρο στις εκτροφές ερπετών του Τμήματος Βιολογίας, με σταθερή θερμοκρασία (25⁰ C), υγρασία (80%) καθώς και προρυθμισμένη φωτοπερίοδο (12 ώρες φως: 12 ώρες σκοτάδι από λάμπα ψυχρού φωτισμού). Επιπλέον για 8 ώρες κάθε ημέρα ήταν αναμμένες λάμπες θέρμανσης (60W) ώστε οι σαύρες να διευκολύνονται στη θερμορύθμιση.

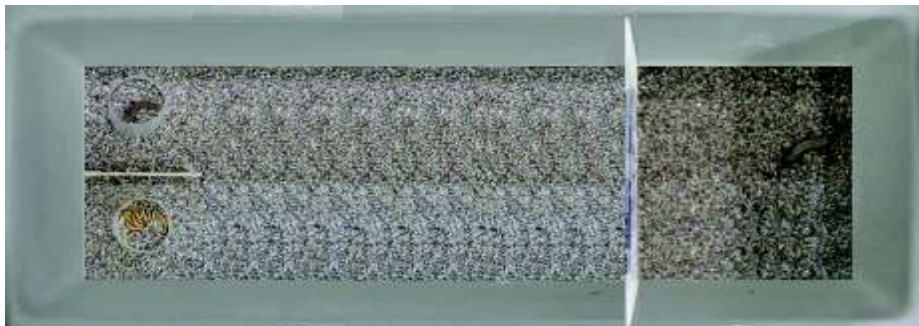
Οι σαύρες καθόλη τη διάρκεια παραμονής τους στο θάλαμο εκτροφών στεγάζονταν μεμονωμένα σε γυάλινα terraria διαστάσεων 20cm x 25cm x 15 cm στα οποία το πάτωμα ήταν καλυμμένο με άμμο θαλάσσης, έτσι ώστε να εξασφαλίζεται η όσο το δυνατό καλύτερη θερμομόνωση (η άμμος διατηρεί τη θερμοκρασία). Σε κάθε terrarium υπήρχαν τούβλα και πέτρες τα οποία χρησίμευσαν σαν καταφύγια για τα ζώα. Οι σαύρες είχαν πρόσβαση *ad libitum* σε νερό. Τα ζώα ταΐζονταν κάθε δύο μέρες με προνύμφες κολεοπτέρων της οικογένειας Tenebrionidae, ενώ συχνά η διαίτά τους εμπλουτιζονταν με ενήλικους γρύλους εκτροφών (οικογένεια Gryllidae) καθώς και με ειδικά για ερπετά πολυβιταμινούχα συμπληρώματα (Reptivite).

Αναπαραγωγική αποδοτικότητα – Κάθε terrarium που φιλοξενούσε κι από μια έγκυο θηλυκή σαύρα ελεγχόταν καθημερινά για παρουσία αυγών. Αμέσως μόλις διαπιστωνόταν ότι το θηλυκό γέννησε το αυγό τοποθετούταν σε επωαστήριο αφού προηγουμένως καταγραφόταν το μέγεθος του αυγού και της γέννας. Ο όγκος του αυγού υπολογίστηκε μετρώντας τη μεγαλύτερη και τη μικρότερη διάμετρο με ακρίβεια 0,1 χιλιοστού και στη συνέχεια χρησιμοποιώντας την εξίσωση που αποδίδει τον όγκο για ένα ελλειψοειδές: $(4/3) \pi ab^2$, όπου a = το ήμισυ της μεγαλύτερης διαμέτρου και b = το ήμισυ της μικρότερης διαμέτρου (Mayhew 1963). Ο όγκος της γέννας υπολογίστηκε ως το αποτέλεσμα του πολλαπλασιασμού του μεγέθους της γέννας με τον όγκο του αυγού.

Ρυθμός ανάπτυξης των νεογέννητων σαυρών – Σε ατομικά terraria τοποθετήθηκαν οι σαύρες που γεννήθηκαν στο εργαστήριο ή που συλλέχθηκαν στο πεδίο και σε εβδομαδιαία βάση καταγραφόταν ο ρυθμός ανάπτυξής τους σε επίπεδο ακρίβειας χιλιοστού με χρήση ηλεκτρονικού μετρητή Wernier.

Προσομοίωση κανιβαλισμού - Για τη προσομοίωση του κανιβαλισμού χρησιμοποιήθηκαν 12 αρσενικά ζώα από τις Διαβατές και 12 από τη Σκύρο. Η διαδικασία που ακολουθήσαμε ήταν παραλλαγή της μεθοδολογίας που προτάθηκε από τους Castilla και Van Damme (1996).

Το πείραμα έλαβε χώρα σε δωμάτιο με σταθερή θερμοκρασία 25°C σε γυάλινο terrarium (μήκος 120cm, πλάτος 30 cm και ύψος 35 cm, εικόνα 9). Στα 40 cm από το ένα άκρο του διαδρόμου τοποθετήθηκε ένα γυάλινο διαχωριστικό, ενώ στο άλλο άκρο εγκαταστάθηκαν δύο διαφανή δοχεία τα οποία διαχωρίζονταν από ένα αδιαφανές διάφραγμα. Στο ένα από αυτά τοποθετούσαμε προνύμφες κολεοπτέρων του γένους *Tenebrio* ενώ στο άλλο μια νεαρή σαύρα με μήκος κεφαλοκορμού 30-35 χιλιοστών. Η παραπάνω διαδικασία εξασφαλίζει ότι ο θηρευτής θα έχει μόνο οπτική επαφή με το θήραμα και όχι οσφρητική καθώς οι σαύρες επηρεάζονται σε μεγάλη κλίμακα από οσφρητικά ερεθίσματα (Cooper και Alberts 1991). Πριν το πείραμα δεν χορηγήθηκε τροφή στα αρσενικά για μια εβδομάδα. Πρόσβαση σε νερό ήταν απρόσκοπτη.



Εικόνα 9. Terrarium προσομοίωσης κανιβαλισμού. Στην αριστερή πλευρά διακρίνονται οι προνύμφες και η νεαρή σαύρα ενώ στη δεξιά ενήλικο αρσενικό από τις Διαβατές.

Τα αρσενικά τοποθετούνταν στην πλευρά του διαδρόμου που ορίζεται από το γυάλινο διαχωριστικό, έχοντας οπτική επαφή με τη λεία. Ύστερα από 30 min το διαφανές διαχωριστικό αφαιρούταν και παρακολουθήσαμε την πορεία της σαύρας. Αν κατευθυνόταν άμεσα στο γυάλινο δοχείο και προσπαθούσε να συλλάβει τη νεαρή σαύρα η συμπεριφορά καταγραφόταν ως κανιβαλιστική, αν επιτίθονταν στις προνύμφες θεωρούταν μη κανιβαλιστική συμπεριφορά, ενώ αν δεν κατευθυνόταν προς τα δοχεία αλλά προς άλλες κατευθύνσεις το θεωρούσαμε ανεξάρτητη συμπεριφορά. Κάθε ζώο συμμετείχε στο πείραμα μία φορά. Το πείραμα επαναλήφθηκε δύο φορές σε διάστημα 25

ημερών. Αξίζει να προσθέσουμε ότι για τις ανάγκες του πειράματος κατασκευάστηκαν τρεις διάδρομοι και η «λεία» τοποθετούνταν τότε αριστερά και τότε δεξιά του διαφράγματος. Στο επαναληπτικό πείραμα οι συνθήκες για κάθε ζώο ήταν διαφορετικές σε σχέση με το πρώτο πείραμα (terrarium, θέση λείας).

Εκτροφή νεαρών σαυρών κάτω από διαφορετικό καθεστώς διατροφής – Με το συγκεκριμένο πείραμα σκοπός μας ήταν να εκτιμήσουμε τη σημασία της ποσότητας του καθημερινού σιτηρέσιου στην ανάπτυξη των νεογέννητων σαυρών. Μια ομάδα σαυρών από τις Διαβατές και μια από τη Σκύρο θα τρέφονταν κανονικά ενώ άλλες δύο (μια από κάθε βιότοπο) θα ελάμβαναν μειωμένη ποσότητα τροφής. Το πείραμα θα πραγματοποιούταν στις εγκαταστάσεις του Ζωολογικού Κήπου του Πανεπιστημίου του Τελ Αβίβ. Δυστυχώς δεν κατέστη εφικτή η εφαρμογή του πειράματος λόγω αντικειμενικών δυσκολιών. Συγκεκριμένα καμία από τις αεροπορικές εταιρείες που συνδέουν την Ελλάδα με το Ισραήλ δεν μεταφέρει ζώα άλλα από τα κατοικίδια ως φορτίο. Ήρθαμε σε επαφή με τους υπεύθυνους cargo της El Al οι οποίοι εξετάζουν το ενδεχόμενο εξαίρεσης καθώς πρόκειται για ερευνητικό υλικό που αποστέλλεται από Πανεπιστήμιο σε άλλο Πανεπιστήμιο. Ελπίζουμε ότι θα βρεθεί τρόπος ώστε το πείραμα να γίνει τελικά μέσα στο 2011.

ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

Ευρήματα από τις νησίδες του Αρχιπελάγους - Κατά τη διάρκεια της μελέτης πραγματοποιήθηκαν δειγματοληψίες στα περισσότερα νησιά του Αρχιπελάγους της Σκύρου με σκοπό την ανακάλυψη πιθανών φαινομένων γιγαντισμού. Σε κάθε επίσκεψη λαμβάνονταν οικολογικές και μορφολογικές μετρήσεις σύμφωνα με το πρωτόκολλο πεδίου που υιοθετήσαμε. Συνολικά επισκεφθήκαμε 14 νησίδες ενώ πραγματοποιήθηκαν 6 δειγματοληψίες (λόγω δυσμενών καιρικών συνθηκών δεν στάθηκε δυνατό το σκάφος να προσεγγίσει τις βραχώδεις Μέσα Διαβατές κατά τις φθινοπωρινές επισκέψεις). Το μέγεθος σώματος ήταν σε όλες τις νησίδες μεγαλύτερο από εκείνο των σαυρών της Σκύρου. Πέραν όμως από τις ήδη γνωστές περιπτώσεις των Μέσα Διαβατών και του Λακονησιού, σε κανένα άλλο νησάκι δεν εντοπίστηκε γιγαντισμός. Για τον λόγο αυτό

επικεντρώσαμε την προσοχή μας στους πληθυσμούς αυτούς σε σύγκριση πάντα με εκείνους της Σκύρου. Τα αποτελέσματα των δειγματοληψιών από τις διάφορες νησίδες αποδίδονται στον Πίνακα 1.

Νησίδα	SVL αρσενικών	SVL θηλυκών	Πυκνότητα πληθυσμού	Φωλιές γλάρων	Παρουσία κατσεικιών
Μέσα Διαβατές	85.28 (69)	70.34 (43)	850	50	-
Έξω Διαβατές	66.12 (46)	57.98 (25)	110	8	+
Λακονήσι	71.95 (64)	62.27 (25)	350	10	+
Βαλάζα	64.55 (33)	57.07 (19)	95	5	+
Σαρακηνό	64.86 (15)	54.7 (6)	70	0	+
Πλατειά	64.2 (6)	54.35 (5)	83	0	+
Ατσιτσα	63.72 (19)	55.17 (7)	88	7	-
Κοτσιίλες	Αποτυχία σύλληψης σαυρών			6	+
Κουλούρι	64.12 (4)	54.1 (6)	78	6	+
Ρήνεια	64.59 (13)	56.2 (9)	85	0	+
Σκυροπούλα	64.86 (15)	56.62 (7)	90	0	+
Βρικολακονήσια	Μη εντοπισμός σαυρών			0	-
Ποδιές 1	63.8 (3)	55.9 (4)	40	4	-
Ποδιές 2	64.23 (38)	56.33 (40)	178	23	-
Ποδιές 3	Λόγω καιρικών συνθηκών η προσέγγιση του νησιού κατέστη αδύνατη				
Πιπέρι	62.2 (34)	55.87 (29)	123	0	+
Νύφι (Σκύρος)	61.36 (185)	55.65 (101)	185	0	+

Πίνακας 1. Σε παρένθεση αποδίδεται το μέγεθος δείγματος.

Βλάστηση στις Μέσα Διαβατές - Αναφέρθηκε ότι ο τύπος βλάστησης παίζει ρυθμιστικό ρόλο στην ροή ενέργειας μέσα στα οικοσυστήματα. Όλες οι νησίδες που επισκεφθήκαμε παρουσιάζουν την τυπικά φρυγανική χλωρίδα των νησιών του Αιγαίου η οποία υποστηρίζεται από το ασβεστολιθικό πέτρωμά τους. Οι Διαβατές με το διαφορετικό γεωλογικό τους υπόβαθρο (Triantis et al. 2005) παρουσιάζουν και μια

τελείως διακριτή βλάστηση με περισσότερα ποώδη, πλατύφυλλα και «πράσινα» φυτά (σε αντίθεση με τα πιο ξυλοποιημένα φρύγανα) κάποια εκ των οποίων είναι ισχυρά νιτρόφιλα, έχουν δηλαδή αυξημένες απαιτήσεις σε άζωτο. Το επιπλέον αυτό άζωτο χορηγείται στην υπό μελέτη νησίδα από την παρουσία της αποικίας των γλάρων (βλέπε παρακάτω). Τα επικρατή είδη στις Διαβατές είναι τα ακόλουθα: *Allium ampeloprasum*, *Anthemis wernerii insularis* (εικόνα 10), *Malcolmia flexuosa*, *Convolvulus oleifolius*, *Mercurialis annua* (νιτρόφιλο), *Lavatera arborea* (νιτρόφιλο).

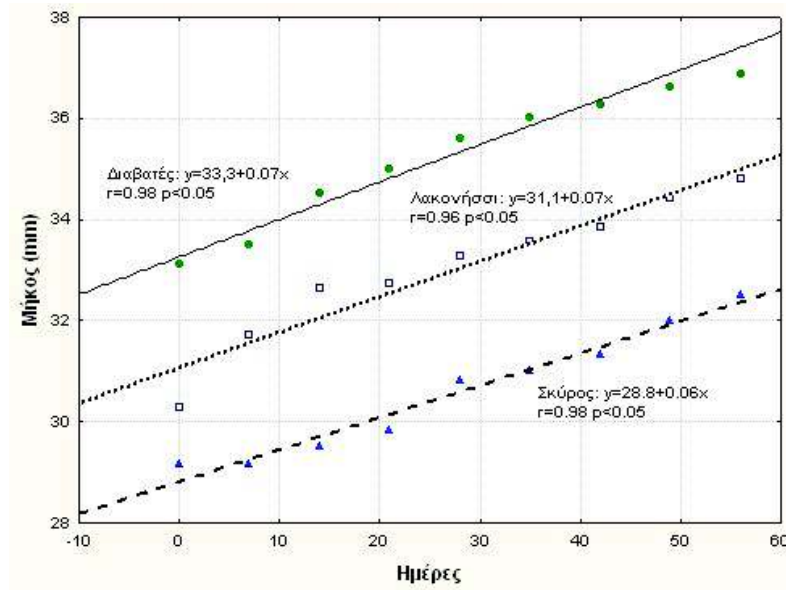


Εικόνα 10. Η βόρεια πλευρά των Διαβατών το Μάρτιο με *Anthemis wernerii insularis*

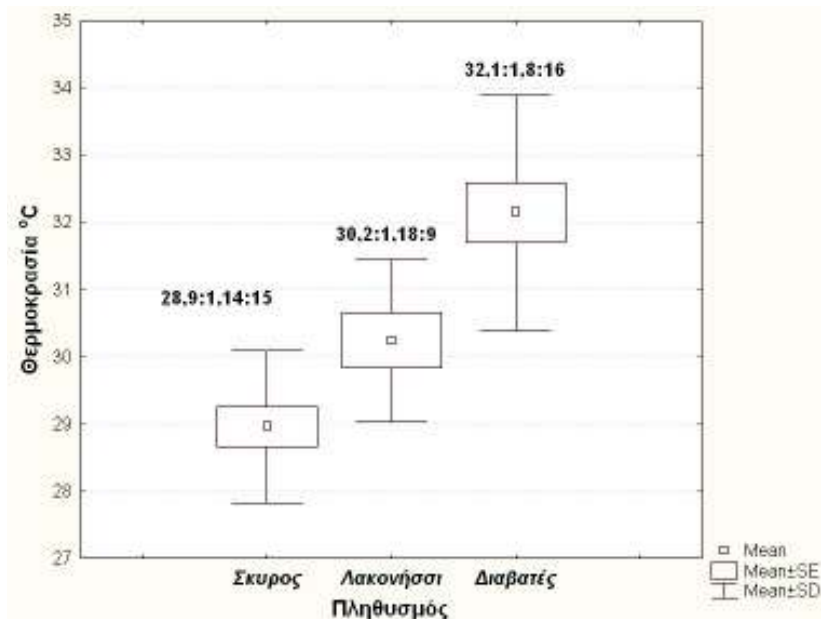
Ρυθμός ανάπτυξης των νεογέννητων σαυρών - Παρατηρήθηκε σημαντική διαφορά στο μέγεθος των νεοεκκολαπτόμενων σαυρών ανάμεσα στους τρεις πληθυσμούς (Kruskall-Wallis test: $\chi^2=14,42$, $df=2$, $P<0,05$). Η μετανάλυση έδειξε ότι η διαφορά εντοπίζεται ανάμεσα στη Σκύρο και τις Διαβατές ($P < 0,05$), ενώ τα νεογέννητα από το Λακκονήσι δεν διαφέρουν από αυτά των άλλων δύο πληθυσμών ($P < 0,05$).

Στην εικόνα 11 δίνονται οι καμπύλες αύξησης των νεογέννητων 9 εβδομάδες μετά την εκκόλαψη τους. Τα ζώα είχαν γεννηθεί στο τέλος Μαΐου και από κάθε πληθυσμό επιλέχθηκαν 8 νεογέννητα. Στην ανάλυση συμπεριλήφθηκαν μόνο ζώα που

δεν παρουσίασαν προβλήματα κατά τη διάρκεια του πειράματος (απώλεια βάρους, αιφνίδιος θάνατος). Από τις κλίσεις των ευθειών αύξησης φαίνεται ότι ο ρυθμός ανάπτυξης για τα ζώα από τις Διαβατές και το Λακονήσι είναι ίδιος (0.07). Αντίθετα οι σαύρες από τη Σκύρο παρουσιάζουν μικρότερο ρυθμό ανάπτυξης (0.06) όπως φαίνεται στην εικόνα 12.



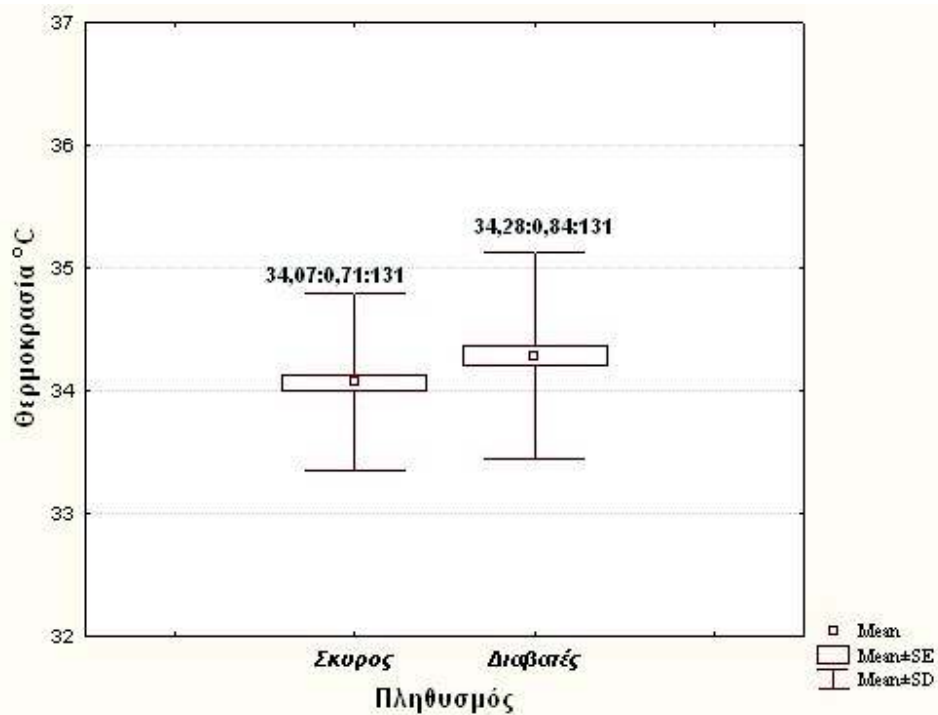
Εικόνα 11. Ρυθμός αύξησης για τα νεαρά άτομα στο εργαστήριο.



Εικόνα 12. Το μέσο μήκος των νεαρών σαυρών στους τρεις μελετούμενους πληθυσμούς.

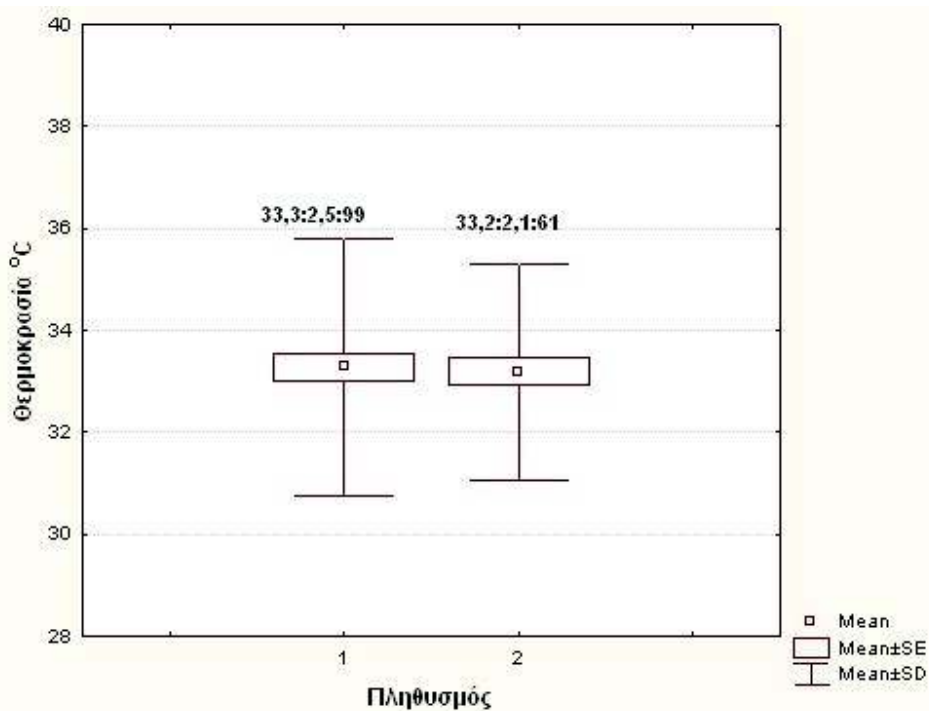
Θερμικά χαρακτηριστικά – Εξετάστηκαν οι ακόλουθοι επί μέρους παράμετροι της θερμικής φυσιολογίας των σαυρών:

Επιλεγόμενες θερμοκρασίες. Στην εικόνα 13 αποδίδονται οι επιλεγόμενες θερμοκρασίες των σαυρών από τη Σκύρο και τις Διαβατές. Στη Σκύρο το εύρος των επιλεγόμενων θερμοκρασιών κυμαίνεται από 32,8 °C έως 35 °C, ενώ στις Διαβατές οι αντίστοιχες τιμές κυμαίνονται από 33 °C έως 35,8 °C. Υπάρχει στατιστικά σημαντική διαφορά ανάμεσα στους δύο πληθυσμούς (t-test, $t = 2,2$, $df = 260$, $P < 0,05$).



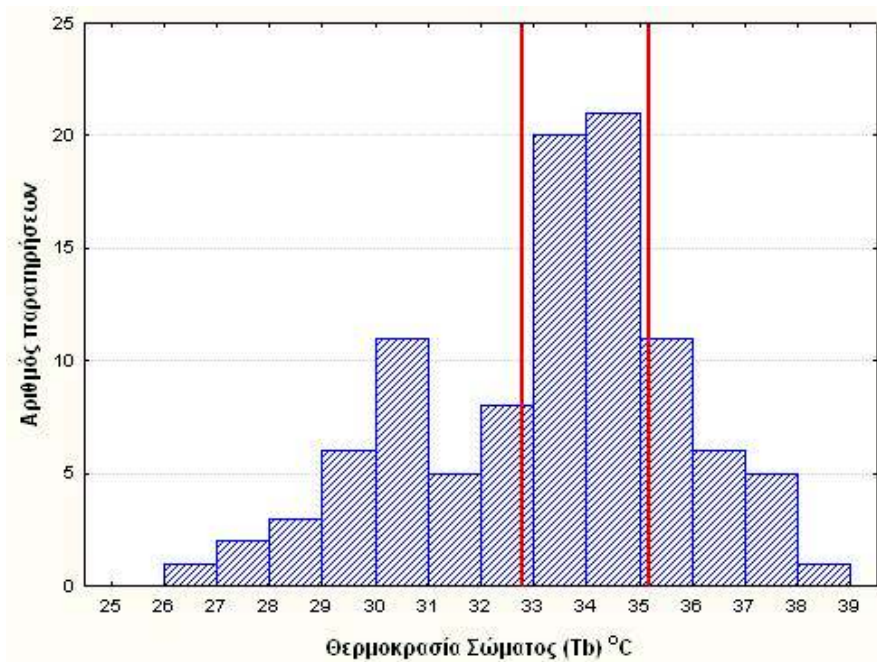
Εικόνα 13. Επιλεγόμενες θερμοκρασίες στους μελετούμενους πληθυσμούς. Mean: μέση τιμή, SE: τυπικό σφάλμα, SD: Τυπική Απόκλιση. Τα νούμερα πάνω από τις γραμμές αντιπροσωπεύουν τη μέση τιμή, την τυπική απόκλιση και τον αριθμό ατόμων.

Θερμοκρασίες πεδίου. Οι θερμοκρασίες σώματος που επετύγχαναν τα ζώα κατά τη διάρκεια των δειγματοληψιών δίνονται στην εικόνα 14. Δεν φαίνεται να υπάρχει σημαντική διαφορά ανάμεσα στους δύο πληθυσμούς (t-test, $t = 0,22$, $df = 158$, $P > 0,05$). Στη Σκύρο τα δραστήρια ζώα είχαν θερμοκρασία σώματος από 26,8 °C έως 38,8 °C, ενώ στις Διαβατές οι αντίστοιχες θερμοκρασίες σώματος κυμαίνονταν από 27,4 °C έως 37 °C.

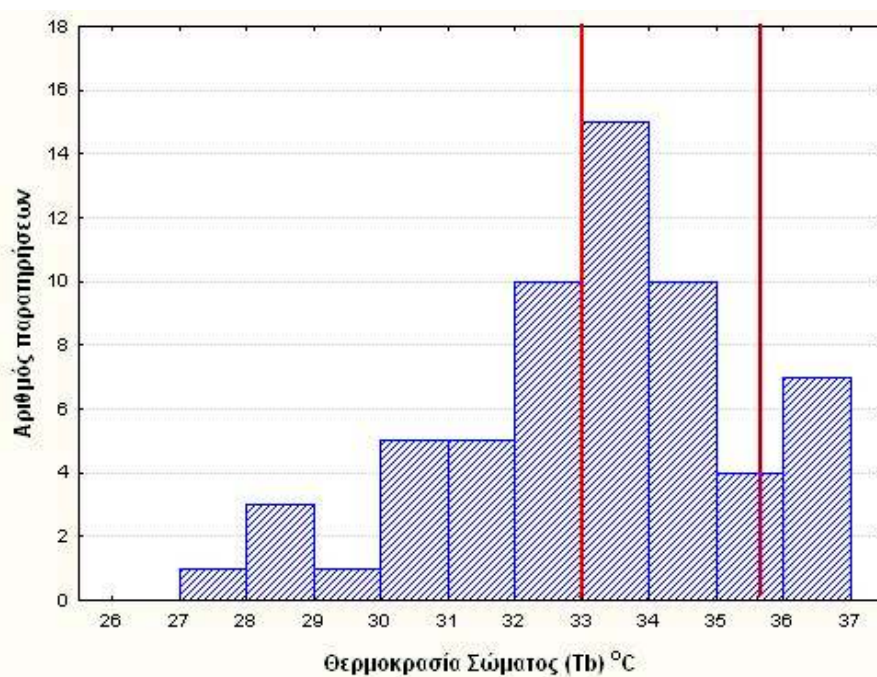


Εικόνα 14. Θερμοκρασίες σώματος που οι σαύρες επιτυγχάνουν στο πεδίο.

Από την ανάλυση των στοιχείων φαίνεται ότι η θερμοκρασία σώματος των σαυρών και στις δύο περιπτώσεις, μπορεί να βρίσκεται και εκτός των επιλεγόμενων θερμοκρασιών. Η απόλυτη απόκλιση των θερμοκρασιών σώματος από τις επιλεγόμενες θερμοκρασίες είναι για τη Σκύρο $|T_b - T_s| = |db| = 1,09$, ενώ για τις Διαβατές είναι $|T_b - T_s| = |db| = 0,83$. Δεν υπάρχει σημαντική διαφορά στις αποκλίσεις ανάμεσα στους δύο πληθυσμούς (t-test, $t = 0,22$, $df = 158$, $P > 0,05$).

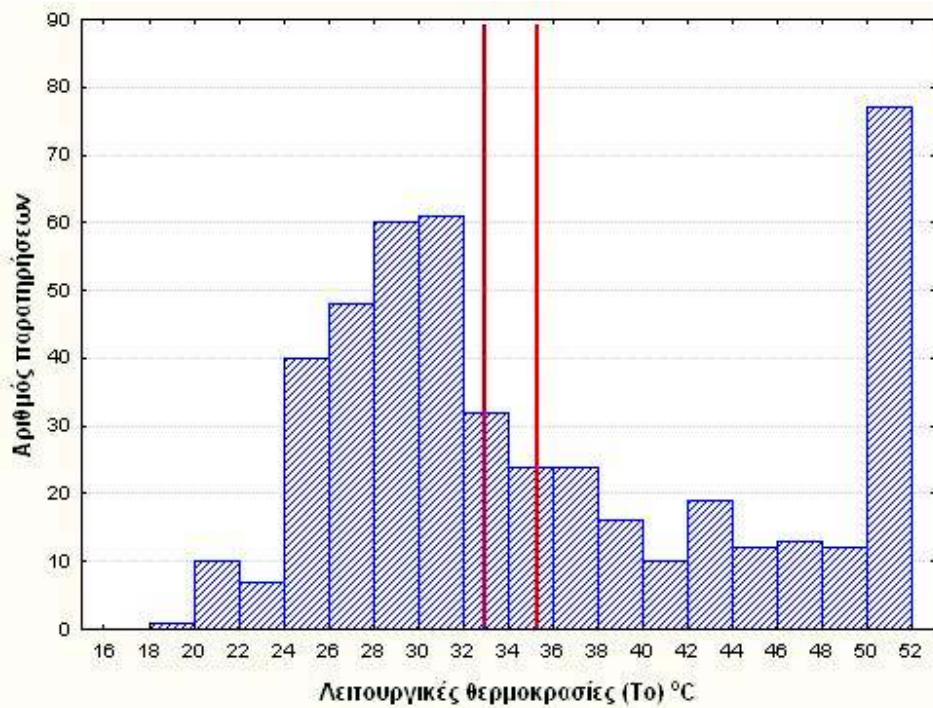


Είκονα 15. Κατανομή των θερμοκρασιών σώματος στο πεδίο για τις σαύρες από τη Σκύρο. Οι κόκκινες γραμμές δείχνουν το εύρος των επιλεγόμενων θερμοκρασιών.

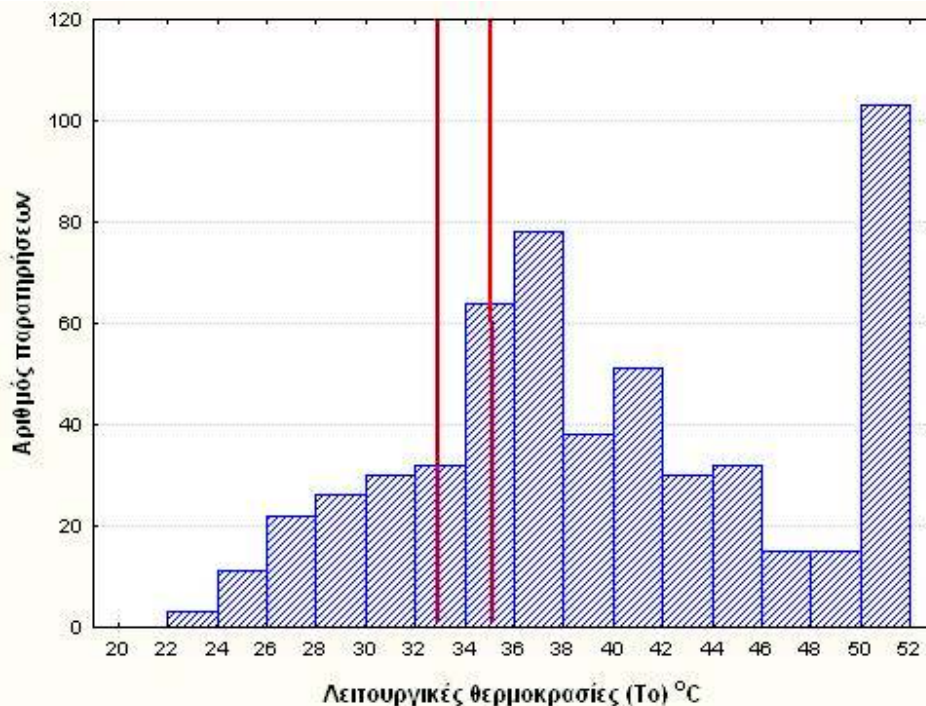


Είκονα 16. Κατανομή των θερμοκρασιών σώματος στο πεδίο για τις σαύρες από τις Μέσα Διαβατές. Οι κόκκινες γραμμές δείχνουν το εύρος των επιλεγόμενων θερμοκρασιών.

Λειτουργικές θερμοκρασίες. Στα εικόνες 17 και 18 φαίνονται οι κατανομές των λειτουργικών θερμοκρασιών (T_e) και το εύρος των επιλεγόμενων θερμοκρασιών (T_s) για τη Σκύρο και τις Διαβατές αντίστοιχα. Οι θερμοκρασίες πάνω από $50\text{ }^\circ\text{C}$ ομαδοποιήθηκαν για λόγους ευκολίας της επεξεργασίας. Άλλωστε σε αυτές τις θερμοκρασίες περιβάλλοντος τα ζώα δεν δραστηριοποιούνται. Η απόλυτη απόκλιση των λειτουργικών θερμοκρασιών από τις επιλεγόμενες θερμοκρασίες είναι για τη Σκύρο $|T_e - T_s| = |d_o| = 6,8$, ενώ για τις Διαβατές είναι $|T_e - T_s| = |d_b| = 6,33$. Δεν υπάρχει σημαντική διαφορά ανάμεσα στους δύο πληθυσμούς (t-test, $t = 1,3$, $df = 1014$, $P > 0,05$).



Εικόνα 17. Κατανομή των λειτουργικών θερμοκρασιών στο πεδίο για τις σαύρες στη Σκύρο. Οι κόκκινες γραμμές δείχνουν το εύρος των επιλεγόμενων θερμοκρασιών.



Εικόνα 18. Κατανομή των λειτουργικών θερμοκρασιών στο πεδίο για τις σαύρες στις Μέσα Διαβατές. Οι κόκκινες γραμμές δείχνουν το εύρος των επιλεγόμενων θερμοκρασιών.

Πρότυπα θερμορύθμισης. Για την εύρεση του θερμορυθμιστικού προτύπου που ακολουθούν οι σαύρες στους δύο εξεταζόμενους πληθυσμούς εφαρμόστηκε ο κλαστικός τύπος της θερμορύθμισης κατά Hertz et al. 1993. Ο δείκτης για τις σαύρες τις Σκύρου βρέθηκε $E=0.84$ ενώ για τις Διαβατές ο αντίστοιχος δείκτης είναι $E=0.83$. Και στις δύο περιπτώσεις οι σαύρες θερμορυθμίζουν ενεργά ακολουθώντας το ίδιο πρότυπο. Αυτό άλλωστε γίνεται φανερό από τις χαμηλές τιμές των db και τις υψηλές τιμές των de . Το συγκεκριμένο πρότυπο θα μπορούσε να χαρακτηριστεί μάλλον αναμενόμενο καθώς το κόστος της θερμορύθμισης είναι χαμηλό εξαιτίας της απουσίας θηρευτών.

Αναπαραγωγικά χαρακτηριστικά - Στο πείραμα χρησιμοποιήθηκαν 85 θηλυκά άτομα. Συγκεκριμένα χρησιμοποιήθηκαν 33 άτομα από το νησί της Σκύρου (μέσο SVL: $56,9 \pm 0,9$), 26 άτομα από το Λακονήσι (μέσο SVL: $62,1 \pm 1,0$) και 26 άτομα από τις Διαβατές (μέσο SVL: $72,2 \pm 1,0$). Υπάρχει σημαντική διαφορά στο μέσο μήκος του

κεφαλοθώρακα (SVL) των θηλυκών ανάμεσα στους τρεις πληθυσμούς (ANOVA, $F_{2,82}=66,8$ $P<0.05$). Τα συγκεντρωτικά στοιχεία για την αναπαραγωγή αποδίδονται στον Πίνακα 2.

	Σκύρος	Λακονήσι	Μέσα Διαβατές
SVL αρσενικών	61.43±4.92; 185; (51.7-73.3)	72.13±5.3; 64; (57.3-79.7)	85.34±2.9; 69; (77.9-90.3)
SVL θηλυκών	55.7±4.2; 102; (45.1-65)	62.35±3.9; 38; (51-69.4)	69.8±5.5; 43; (53.7-79.3)
Μέγεθος γέννας	1.96±0.6; 33; (1-3)	2.35±0.8; 26; (1-4)	2.81±1.0; 26; (1-5)
Όγκος αυγών	369.7± 152.2; 33; (179.8-975.0)	468.3±177.8; 26; (234.3-1146.9)	515.6± 120.7; 26; (289.4-715.58)
Όγκος γέννας	706.5± 317.0; 33; (344.1-1653.0)	1083.9±466.3; 26; (360.8-1940.8)	1515.8± 774.1; 26; (406.6-2905.1)
Θηρευτές	Φίδια: 1, 2, 3 Πουλιά: 1, 2, 3, 4, 5, 6	-	Πουλιά: 3
Κανιβαλισμός	1.15%; 87	4.54%; 22	21.42%; 14
Αναγεννημένες ουρές	31.92%; 285	68.62%; 102	88.39%; 112

Πίνακας 2. Απεικονίζονται οι μέσοι όροι των υπό μέτρηση μεγεθών, η απόκλιση και το μέγεθος δείγματος. Σε παρένθεση αποδίδονται οι μέγιστες και οι ελάχιστες τιμές.

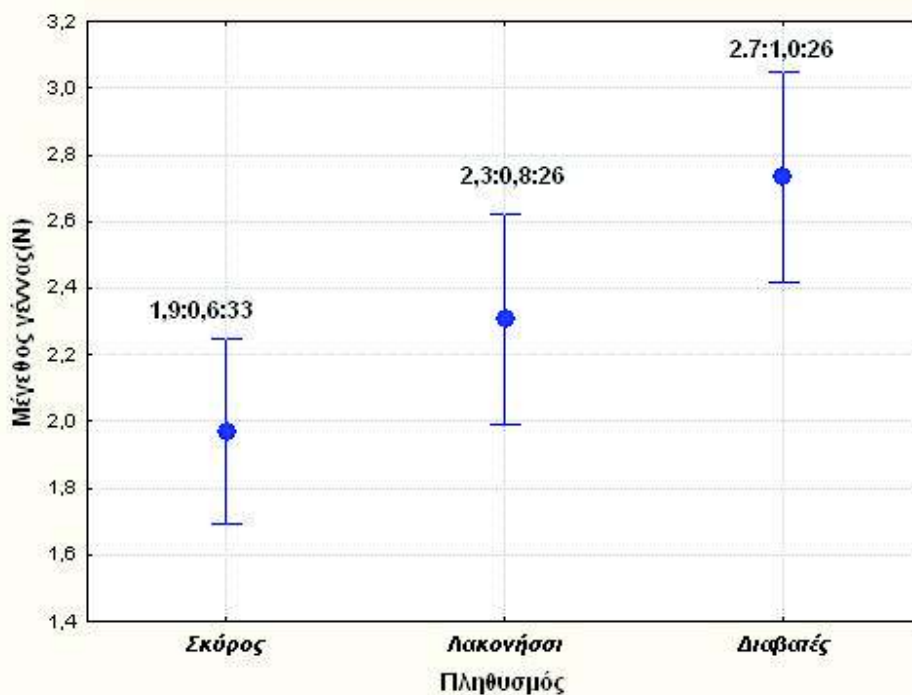
Φίδια: (1)-*Zamenis situlus*; (2)-*Elaphe quatuorlineata*; (3)-*Telescopus fallax*

Πουλιά: (1)-*Buteo buteo*; (2)-*Falco tinnunculus*; (3)-*Falco eleonora*; (4)-*Athene noctua*; (5)-*Lanius senator*; (6)-*Corvus* sp.

Πηγές για τους θηρευτές: Cattaneo 1998, Handrinos και Akriotis 1997, Watson 1964

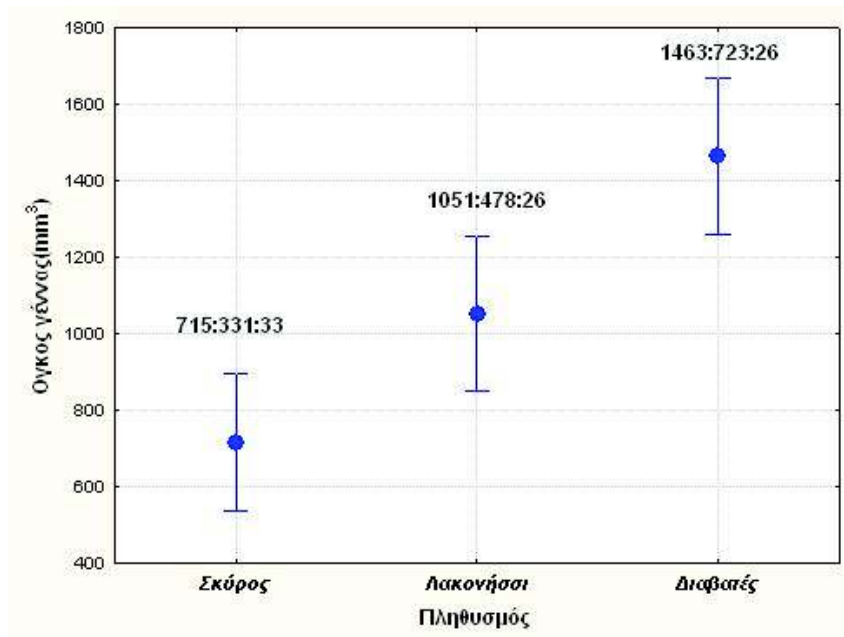
Πηγή αυτοτομίας και κανιβαλισμού: Pafilis et al. 2009a

Μέγεθος της γέννας. Το μέγεθος της γέννας κυμαίνεται από 1 έως 3 αυγά για την Σκύρο και το Λακονήσι ενώ στις Διαβατές από 1 έως 5 αυγά. Υπάρχει σημαντική διαφορά ανάμεσα στους τρεις πληθυσμούς (εικόνα 19) όσον αφορά το μέσο μέγεθος γέννας (ANOVA, $F_{2,82}=6,44$ $P<0,05$). Αν όμως στην ανάλυση συμπεριληφθεί το μέγεθος των ζώων ως συμμεταβλητή τότε αυτή η διαφορά εξαλείφεται (ANCOVA, $F_{2,82}=0,12$ $P>0,05$).



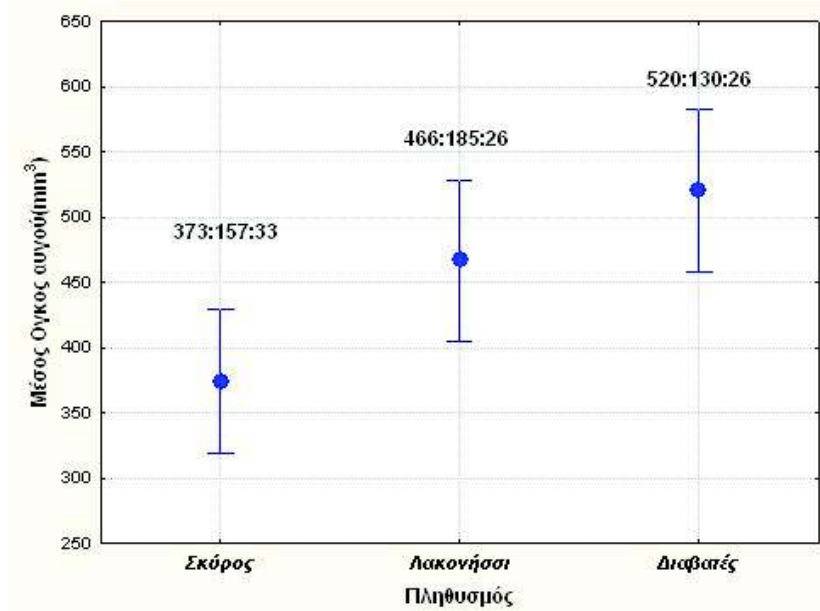
Εικόνα 19. Μέγεθος της γέννας στους τρεις μελετούμενους πληθυσμούς. Οι κουκίδες δείχνουν την μέση τιμή, ενώ οι κάθετες γραμμές το τυπικό σφάλμα (S.E.).

Όγκος της γέννας. Ο συνολικός όγκος της γέννας όπως φαίνεται στην εικόνα 20 διαφέρει ανάμεσα στους εξεταζόμενους πληθυσμούς (ANOVA, $F_{2,82}=14,96$ $P<0,05$). Και σε ετούτη την περίπτωση αν χρησιμοποιηθεί το μέγεθος των ζώων ως συμμεταβλητή αυτή η διαφορά εξαφανίζεται (ANCOVA, $F_{2,82}=0,49$ $P>0,05$).



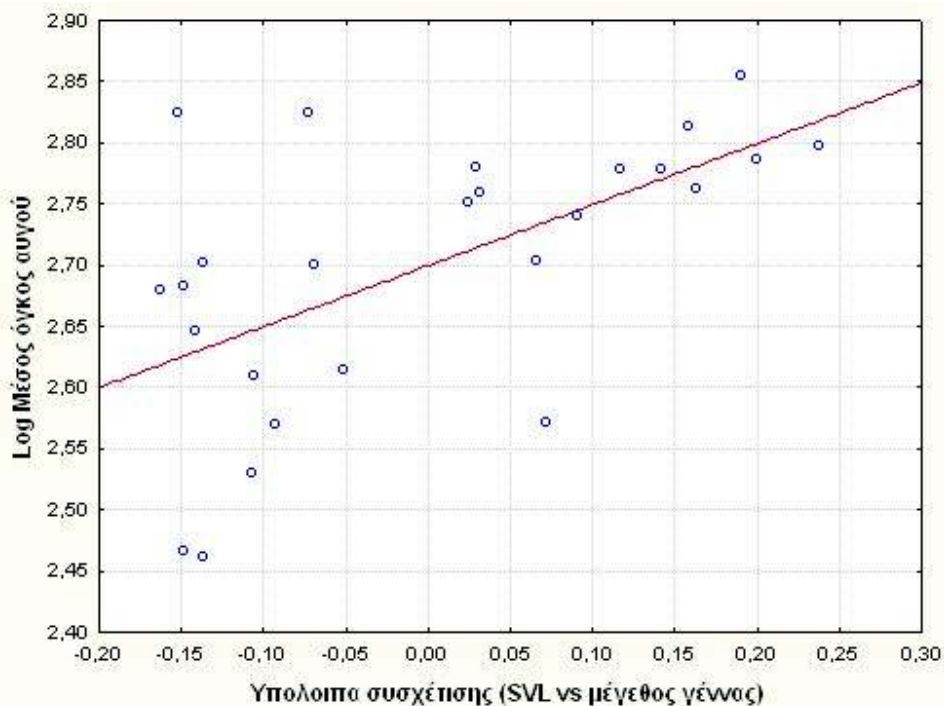
Εικόνα 20. Μέσος όγκος της γέννας στους τρεις μελετούμενους πληθυσμούς.

Μέγεθος αυγών. Το μέσο μέγεθος αυγού διαφέρει ανάμεσα στους τρεις πληθυσμούς όπως φαίνεται στην εικόνα 21 (ANOVA, $F_{2,82}=6,44$ $P<0,05$). Όπως και στις προηγούμενες περιπτώσεις αν το μέγεθος του σώματος χρησιμοποιηθεί ως συμμεταβλητή τότε η διαφορά αυτή εξαφανίζεται (ANCOVA, $F_{2,82}=0,75$ $P>0,05$).



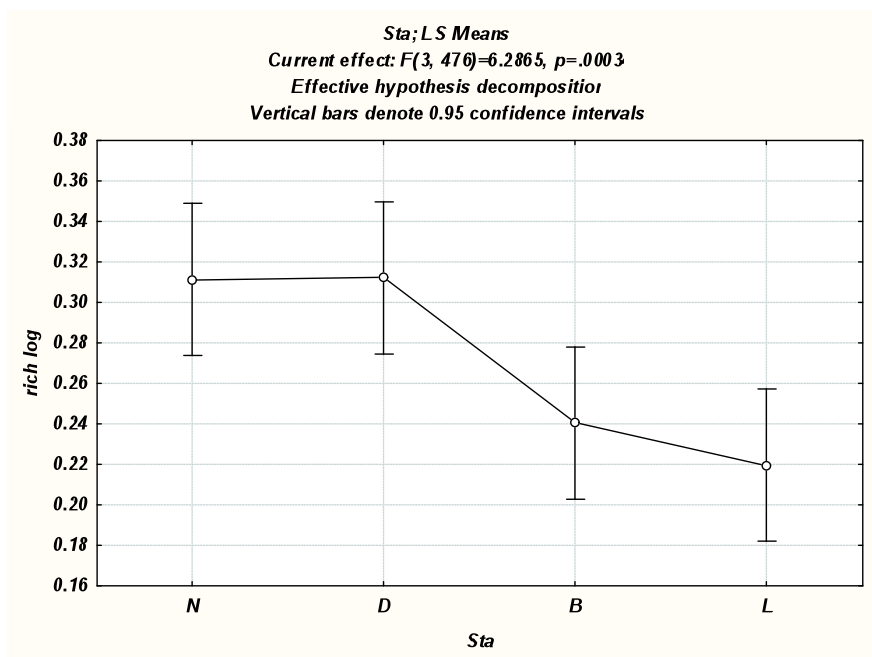
Εικόνα 21. Μέσος μέγεθος αυγού στους τρεις μελετούμενους πληθυσμούς

Συσχετίσεις ανάμεσα στις μεταβλητές της γέννας. Δεν βρέθηκε καμιά συσχέτιση ανάμεσα στο μήκος του σώματος των θηλυκών και στο μέγεθος της γέννας σε κανέναν από τους εξεταζόμενους πληθυσμούς (Σκύρος: $R=0,07$ $P>0,05$; Λακονήσι: $R=0,31$ $P>0,05$; Διαβατές: $R=0,17$ $P>0,05$). Όπως θα αναμενόταν, σε όλες τις περιπτώσεις το μέγεθος της γέννας σχετίζεται με τον συνολικό της όγκο (Σκύρος: $R=0,53$ $P<0,05$; Λακονήσι: $R=0,70$ $P<0,05$; Διαβατές: $R=0,88$ $P<0,05$). Δεν βρέθηκε καμιά συσχέτιση ανάμεσα στο μέσο μέγεθος αυγού και στο μέγεθος της γέννας (Σκύρος: $R=0,27$ $P>0,05$; Λακονήσι: $R=0,13$ $P>0,05$; Διαβατές: $R=0,37$ $P>0,05$). Αν όμως εξαλειφθεί η επίδραση του μεγέθους, χρησιμοποιώντας ως ανεξάρτητη μεταβλητή τα υπόλοιπα των αποστάσεων των τετραγώνων (residuals) από την ευθεία της συσχέτισης μεταξύ μεγέθους σώματος και μέγεθος γέννας, τότε στην περίπτωση των Διαβατών έχουμε αποδεκτή θετική συσχέτιση ($R=0,59$, $P<0,05$) (εικόνα 22). Στην περίπτωση των άλλων δύο πληθυσμών υπάρχει αρνητική συσχέτιση η οποία όμως δεν είναι στατιστικά αποδεκτή (Σκύρος: $R=-0,28$ $P>0,05$; Λακονήσι: $R=-0,29$ $P>0,05$). Το παραπάνω γεγονός υποδηλώνει ότι στις Διαβατές ανάμεσα σε θηλυκά του ίδιου μήκους αυτό με το μεγαλύτερο μέγεθος γέννας έχει και μεγαλύτερα αυγά.

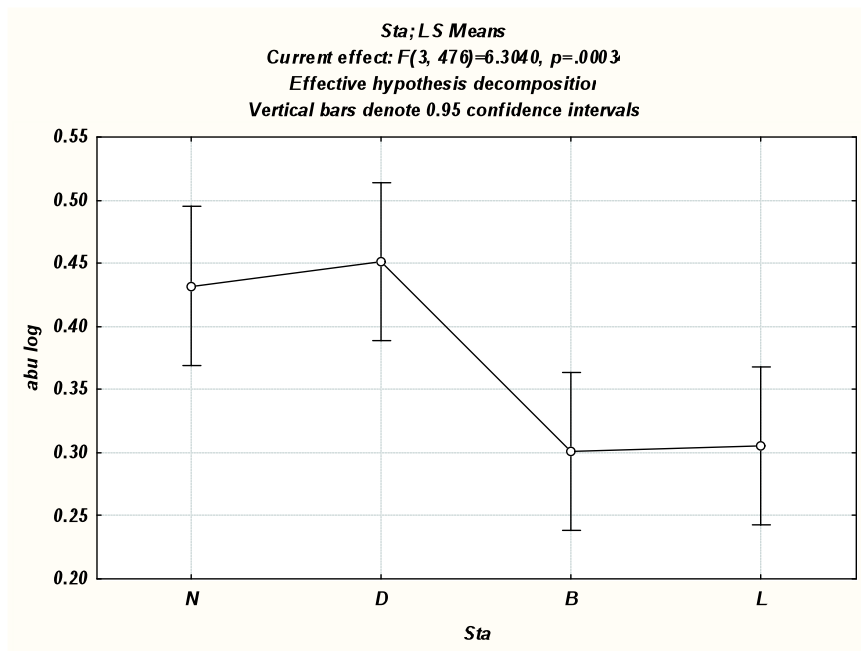


Εικόνα 22. Συσχέτιση ανάμεσα στο μέσο όγκο αυγού και στα υπόλοιπα συσχέτισης της ευθείας μεγέθους σώματος και μεγέθους γέννας για τα ζώα από τις Διαβατές.

Τροφική διαθεσιμότητα – Η ανάλυση των αποτελεσμάτων και από τις δύο μεθόδους εκτίμησης της ποικιλότητας της εδαφόβιων ασπονδύλων (τετράγωνα και παγίδες) κατέληξε στα ίδια ευρήματα. Η ποικιλότητα (αριθμός ειδών εδαφοπανίδας) στις Μέσα Διαβατές είναι ίδια με αυτή της Σκύρου (εικόνα 23) Το ίδιο ισχύει και στην περίπτωση της αφθονίας (πλήθος ατόμων που ανήκει στο κάθε είδος) όπου μάλιστα οι τιμές για τις Διαβατές παρουσιάζονται υψηλότερες ακόμη και από εκείνες του κυρίως νησιού (εικόνα 24). Τα στοιχεία αυτά σίγουρα δεν ήταν αναμενόμενα. Σύμφωνα με την κλασική θεωρία η κατά πολλές φορές μεγαλύτερη Σκύρος (η έκταση των Μέσα Διαβατών είναι μόλις 0,019 τετραγωνικά χιλιόμετρα ενώ το κυρίως νησί έχει επιφάνεια 210 τετραγωνικών χιλιομέτρων) θα έπρεπε να είχε μια πλουσιότερη και πιο άφθονη αρθροποπανίδα. Πιστεύουμε ότι η συγκεκριμένη κατάσταση οφείλεται στην εξωτερική εισροή ενέργειας από τους γλάρους. Η σημασία του ευρήματος αναλύεται στη συζήτηση. Οι σχέσεις μεγέθους δεν φαίνεται να σχετίζονται με την τροφική διαθεσιμότητα ούτε στην περίπτωση των νησίδων Βαλάξα και Λακονήσι. Ενώ η πρώτη είναι πολύ μεγαλύτερη από το τελευταίο, εξαιτίας της υπερβόσκησης παρουσιάζει τις ίδιες τιμές ποικιλότητας και αφθονίας. Τα στατιστικά στοιχεία που υποστηρίζουν τις παραπάνω αναλύσεις απεικονίζονται στο πάνω μέρος των διαγραμμάτων.



Εικόνα 23. Η ποικιλότητα ασπονδύλων στις υπό μελέτη νησίδες.



Εικόνα 24. Η αφθονία ασπονδύλων στις υπό μελέτη νησίδες.

Προσομοίωση κανιβαλισμού – Οι σαύρες που επέδειξαν κανιβαλιστική συμπεριφορά προέρχονταν αποκλειστικά από τις Διαβατές. Συγκεκριμένα το 30% των γιγαντιαίων σαυρών επιτέθηκε στο νεαρό άτομο, το 20% στις προνύμφες ενώ το 50% δεν δραστηριοποιήθηκε επιθετικά. Καμμία σαύρα από τη Σκύρο δεν έδειξε κανιβαλιστική συμπεριφορά ενώ το 25% επιτέθηκε στις προνύμφες (Πίνακας 3). Υπάρχει στατιστικά σημαντική διαφορά στην κανιβαλιστική συμπεριφορά ανάμεσα στους δύο πληθυσμούς (χ^2 test, $\chi^2=6,8$ $df=1$, $P<0,05$). Στον Πίνακα 4 δίνονται τα στατιστικά στοιχεία των σαυρών (αρσενικά) που χρησιμοποιήθηκαν στο πείραμα. Υπάρχει σημαντική διαφορά στο μήκος κεφαλοκορμού (SVL) ανάμεσα στους δύο πληθυσμούς (t-test $t=8,8$, $df=22$ $P<0,05$)

Πληθυσμός	N	Προσπάθειες	Κανιβαλισμός	Προνύμφες	Αδιαφορία
Διαβατές	12	24	7	5	12
Σκύρος	12	24	0	6	18

Πίνακας 3. Αριθμητικά δεδομένα για το πείραμα προσομοίωσης του κανιβαλισμού.

Πληθυσμός	N	Μέσο SVL ,mm	Τυπική απόκλιση	Εύρος mm
Διαβατές	12	82,6	5,2	73,3-91,3
Σκύρος	12	63,9	5,2	54,4-71,1

Πίνακας 4. Στατιστικά στοιχεία των σαυρών που χρησιμοποιήθηκαν στο πείραμα.

ΣΥΖΗΤΗΣΗ ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΩΝ

Η σημασία του γιγαντισμού

Η ζωή στα νησιά προϋποθέτει μια σειρά από προσαρμογές, απαραίτητες για την επιτυχή εποίκιση των ιδιαίτερων αυτών οικοσυστημάτων (Losos και Ricklefs 2009). Τέτοιες προσαρμογές περιλαμβάνουν κατάλληλες τροποποιήσεις σε βασικές φυσιολογικές και συμπεριφορικές διεργασίες αλλά επεκτείνονται ακόμα και σε μορφολογικές μεταβολές, όπως το μέγεθος του σώματος. Το τελευταίο έχει μεγάλη επίδραση στην φυσιολογία και την οικολογία των οργανισμών ενώ σχετίζεται και με τις διαδικασίες ειδογέννεσης και εξαφάνισης αλλά και με τους ίδιους τους ρυθμούς της εξέλιξης (Stanley 1973, Cardillo *et al.* 2005; Olden *et al.* 2007, Meiri 2008). Σύμφωνα με τον «κανόνα του νησιού» πολλά είδη οργανισμών τείνουν να αναπτύσσουν μεγαλύτερες (γιγαντισμός) ή μικρότερες (νανισμός) μορφές σε νησιωτικά περιβάλλοντα (Lomolino 1985). Το πρότυπο αυτό είχε υποστηριχτεί ότι έχει καθολική ισχύ αλλά εσχάτως αποδείχθηκε ότι δεν ισχύει για τις σαύρες (Meiri 2008). Στην περίπτωση αυτή φαίνεται ότι οι νησιωτικοί πληθυσμοί των μικρόσωμων ειδών παρουσιάζουν ακόμη πιο μικρό μέγεθος σώματος ενώ οι πληθυσμοί μεγάλωμων ειδών γίνονται μεγαλύτεροι (Meiri 2007). Στην τελευταία περίπτωση, λόγω της έλλειψης θηρευτών, οι σαύρες λαμβάνουν τη θέση του κορυφαίου καταναλωτή στις τροφικές αλυσίδες και τείνουν να γίνουν μεγαλύτερες.

Υποθέσαμε ότι το μεγαλύτερο μέγεθος θα προσφέρει κάποια πλεονεκτήματα στους φορείς του στις ιδιαίτερες συνθήκες που επικρατούν στη συγκεκριμένη νησίδα. Η παντελής έλλειψη θηρευτών έχει επιτρέψει την ανάπτυξη ενός πολύ πυκνού πληθυσμού. Είναι γνωστό ότι συνέπεια της υψηλής πυκνότητας είναι ο οξύς ενδοειδικός ανταγωνισμός (Svensson και Sinervo 2000) ο οποίος χαρακτηρίζεται ως σημαντικός παράγοντας στην οικολογία πληθυσμών. Ο ανταγωνισμός μεταξύ ατόμων του ίδιου είδους μπορεί να εκφραστεί στην ακραία του μορφή ως κανιβαλισμός (Melton 1982). Ο

κανιβαλισμός έχει τη δυνατότητα να επηρεάσει σε μεγάλο βαθμό τις ανταγωνιστικές αλληλεπιδράσεις και τη δημογραφία των πληθυσμών, ιδίως σε απομονωμένα συστήματα, και μπορεί να αποτελεί έναν σημαντικό παράγοντα την οικολογία πολλών ειδών (Polis και Myer 1985). Πράγματι στις Μέσα Διαβατές έχει εντοπιστεί ισχυρός κανιβαλισμός ο οποίος μάλιστα είναι συγκεκριμένης κατεύθυνσης καθώς ασκείται μόνο από τα ενήλικα αρσενικά προς τα νεαρά άτομα (Pafilis et al. 2009a). Το μεγαλύτερο μέγεθος στα νεαρά άτομα μπορεί να αποτελεί τη λύση στο πρόβλημα της αυξημένης θνησιμότητας λόγω κανιβαλισμού.

Το μέγεθος των νεογέννητων στα ερπετά συσχετίζεται με την μετέπειτα γενική τους απόδοση ως ενήλικα άτομα (Dunham και Miles 1985) αλλά και με την αρμοστικότητα τους ως νεαρά (Sinervo 1993). Είναι γνωστό από την βιβλιογραφία ότι οι νεογέννητες σαύρες με μεγαλύτερο μήκος κεφαλοκορμού είναι πιο ανθεκτικές (Ferguson και Fox 1984) και καταφέρνουν να ανταγωνιστούν με επιτυχία τους πιο μικρόσωμους συνομήλικούς τους (Stamps 1988). Αυτό συμβαίνει διότι διαθέτουν καλύτερη γενική φυσιολογική απόδοση (Olsson et al. 2002), είναι ταχύτεροι και ανθεκτικότεροι δρομείς, ζωτική ικανότητα για την αποφυγή της θήρευσης, (Sinervo 1990, Sinervo και Huey 1990), μπορούν να βρίσκουν ευκολότερα τροφή (Avery et al. 1982, Sinervo και McEdward 1988) και εμφανίζουν κυριαρχία έναντι των υπολοίπων ατόμων της ίδιας ηλικιακής κλάσης (Garland et al. 1990). Γενικά κάτω από συνθήκες υψηλής θηρευτικής πίεσης προκρίνεται η παραγωγή μεγαλύτερων νεογέννητων που θα έχουν την ικανότητα ταχύτερης διαφυγής (Sinervo 1990).

Τα πλεονεκτήματα του γιγαντισμού όμως δεν περιορίζονται στα νεαρά άτομα άλλα ευνοούν και τα ενήλικα. Και σε αυτή την περίπτωση τα πιο μεγαλόσωμα ζώα ευνοούνται στον ανταγωνισμό καθώς το μεγάλο μέγεθος σώματος αυξάνει την φυσική δύναμη και την αγωνιστική ικανότητα (Langkilde and Shine 2007) ενώ επιπλέον είναι και πιο επιθετικά (Fox and Rostker 1982). Επίσης τα πιο ρωμαλέα αρσενικά σημειώνουν μεγαλύτερη αναπαραγωγική επιτυχία καθώς ζευγαρώνουν με περισσότερα θηλυκά αφού αντιπροσωπεύουν ένα φορέα ιδιοτήτων υψηλότερης ποιότητας (Stuart-Smith et al. 2007). Αυτό το στοιχείο δικαιολογεί και τον πιο έντονο φυλετικό διμορφισμό (πρόκειται για την διαφορά μεταξύ των δύο φύλων στην εμφάνιση και τη μορφολογία) στα νησιωτικά οικοσυστήματα (Ghiselin 1974, Dunham et al. 1978). Σαν αποτέλεσμα τα μεγαλόσωμα

αρσενικά ελέγχουν μεγαλύτερες περιοχές όπου δραστηριοποιούνται περισσότερα θηλυκά με τα οποία και ζευγαρώνουν αυξάνοντας την αναπαραγωγική τους αποδοτικότητα (Jenssen and Nunez 1998).

Ο γιγαντισμός λοιπόν αποτελεί μια επιλογή επιβίωσης στο απαιτητικό περιβάλλον της βραχονησίδας. Για να συντηρηθεί όμως το μεγαλύτερο μέγεθος σώματος θα πρέπει να υπάρχει και αυξημένη τροφική διαθεσιμότητα. Σύμφωνα με την υπόθεση εργασίας μας σε νησίδες με υψηλότερη τροφική διαθεσιμότητα θα απαντώνται και γιγαντιαίες σαύρες. Υποθέσαμε ακόμα ότι αυτή η αφθονία τροφής θα σχετίζεται με την παρουσία φωλιών γλάρων η οποία επάγει αλλαγές στη βλάστηση και αύξηση της πρωτογενούς παραγωγικότητας.

Γιγαντισμός στο Αρχιπέλαγος της Σκύρου - Στο νησιωτικό σύμπλεγμα της Σκύρου διαπιστώθηκε η παρουσία ενός πληθυσμού σαυρών *P. gaigeae* που παρουσιάζει το φαινόμενο του γιγαντισμού (Pafilis et al. 2009a, εικόνα 25). Θα πρέπει να αναφέρουμε ότι από τη βιβλιογραφική έρευνα που πραγματοποιήθηκε κατά τους πρώτους μήνες της μελέτης εντοπίστηκε παλαιότερη εργασία που μιλάει για το γιγαντιαίο πληθυσμό των Μέσα Διαβατών (Gruber και Schultze-Westrum 1971). Ύστερα από δειγματοληψίες σε όλες τις νησίδες του συστήματος διαπιστώθηκε ότι ενώ οι σαύρες σε αυτούς τους βιοτόπους είναι πάντα μεγαλύτερες από εκείνες του κυρίως νησιού, σε μια μόνο περίπτωση (Λακονήσι) η διαφορά αυτή είναι αρκετά μεγάλη, χωρίς όμως τα ζώα του πληθυσμού να μπορούν να χαρακτηριστούν τυπικά γιγαντιαία. Έτσι ενώ οι σαύρες από τις Μέσα Διαβατές είναι κατά 40% μεγαλύτερες από εκείνες τις Σκύρου, τα ζώα από το Λακονήσι είναι κατά 18% μεγαλύτερα ενώ το μέγεθος σώματος των ατόμων από τις υπόλοιπες νησίδες είναι μεγαλύτερο κατά περίπου 7%. Όπως διατυπώθηκε και στο κεφάλαιο των αποτελεσμάτων, εστίασαμε τη μελέτη μας στην εξέταση των συγκεκριμένων πληθυσμών.



Εικόνα 25. Περιπτώσεις διαφορετικών μεγεθών σώματος. Αριστερά τα γιγαντιαία άτομα των Μέσα Διαβατών, στο μέσο μεγάλοςωμα άτομα από το Λακονήσι και στα δεξιά το κανονικό μέγεθος από το κυρίως νησί της Σκύρου.

Τροφική διαθεσιμότητα

Η ποιότητα και η ποσότητα της τροφής σχετίζονται άμεσα με το μέγεθος σώματος (Raia και Meiri 2006). Σε περιβάλλοντα όπου παρατηρείται γιγαντισμός η διαθεσιμότητα τροφικών πόρων είναι υψηλή και δεν αποτελεί περιοριστικό παράγοντα (Meiri 2007). Θα πρέπει όμως να αναφερθεί ότι ακόμη και σε περίπτωση μειωμένης τροφικής διαθεσιμότητας, ο ανταγωνισμός για την εξασφάλιση τροφής ωθεί προς ένα μεγαλύτερο μέγεθος σώματος (Palkovacs 2003).

Τα νησιωτικά οικοσυστήματα χαρακτηρίζονται από πιο περιορισμένη βιοποικιλότητα (MacArthur και Wilson 1967) η οποία εξαρτάται από το μέγεθος, την ηλικία και το βαθμό απομόνωσής τους (Losos και Ricklefs 2009). Η αρθροποπανίδα, και ιδιαίτερα τα έντομα που είναι η κύρια πηγή τροφής για μικρόσωμες σαύρες (Case και Schwaner, 1993), είναι σαφώς μειωμένη στα νησιά (Olesen και Valido 2003). Ειδικά στα μεσογειακά οικοσυστήματα η διαθεσιμότητα τροφής είναι χαμηλή, στοιχείο που

εντείνεται κατά τους θερινούς μήνες (Fuentes 1984; Brown and Pérez-Mellado 1994).

Στα πλαίσια της μελέτης εκτιμήθηκε η τροφική διαθεσιμότητα τεσσάρων διαφορετικών βιοτόπων που επιλέχθηκαν βάση των ιδιοτεροτήτων τους: των νησίδων Μέσα Διαβατές (λόγω του γιγαντισμού), Λακονήσι (εξαιτίας του μεγάλου μεγέθους σώματος των σαυρών που είναι ενδιάμεσο μεταξύ εκείνου των Διαβατών και του κυρίως νησιού) και Βαλάξα (η μεγαλύτερη σε μέγεθος βραχονησίδα του συμπλέγματος και η κοντινότερη στη Σκύρο) και της θέσης Νύφι στο κυρίως νησί (κοντινότερη θέση της Σκύρου στις Διαβατές).

Νύφι (Σκύρος) – Οι τιμές βιοποικιλότητας και αφθονίας είναι υψηλές, κάτι απόλυτα αναμενόμενο λόγω του μεγέθους και της παλαιότητας της Σκύρου σε σχέση με τις νησίδες που μελετήθηκαν. Όλες οι βασικές ομάδες ασπονδύλων που τυπικά απαντώνται σε μεσογειακά συστήματα του Αιγαίου ήταν παρούσες.

Από τη στατιστική ανάλυση της μεθόδου των τετραγώνων σημειώθηκε η σαφώς υψηλή παρουσία των ακάρεων στη περιοχή δειγματοληψιών. Πιστεύουμε ότι η παρουσία της συγκεκριμένης ομάδας σχετίζεται με την βόσκηση. Τα ακάρεα είναι τυπικά εξωπαράσιτα που βρίσκονται ακόμη και σε υψηλές συγκεντρώσεις σε κατσίκια και πρόβατα ενώ συχνά απαντώνται και σε σαύρες. Στο Νύφι, όπως γενικά σε όλο το νότιο τμήμα της Σκύρου, υπάρχει μεγάλος αριθμός κοπαδιών. Είναι συνεπώς λογικό τα παράσιτα των αμνοεριφίων να αντιπροσωπεύονται και στην ασπονδυλοπανίδα της περιοχής.



Εικόνα 26. Δίδραχμο από τη Σκύρο

Στη θέση ετούτη θα ήταν χρήσιμο να γίνει λόγος για τη σημαντικότητα της βόσκησης ως οικολογικού παράγοντα στο κυρίως νησί της Σκύρου. Η πρακτική της ελεύθερης βόσκησης αμνοεριφίων ακολουθείται στο νησί από την αρχαιότητα. Στην Ιλιάδα η Σκύρος αποκαλείται *πολύαιγος* λόγω του μεγάλου αριθμού κατσικιών που υπήρχαν στο νησί. Η έντονη βόσκηση αποδίδεται

σε δίδραχμο του 4ου αιώνα π.Χ. που κόπηκε στη Σκύρο, όπου απεικονίζονται δύο κατσίκες που βοσκούν (εικόνα 26). Το νότιο τμήμα του νησιού που παρουσιάζει μια τυπική βλάστηση φρυγάνων και μακίας έχει κυριολεκτικά σημαδευτεί από την βόσκηση. Μεγάλες περιοχές είναι σε σχεδόν ημερημικό στάδιο ενώ σε άλλες τα φυτά έχουν σμιλευτεί από την ακόρεστη όρεξη των κατσικικών (εικόνα 27). Αντίθετα στο βόρειο, δασωμένο με πεύκα, μέρος της Σκύρου η βόσκηση είναι ήπια ή ακόμη και μηδενική. Τα οικοσυστήματα βρίσκονται σε πολύ καλύτερη κατάσταση, η βιοποικιλότητα παρουσιάζει υψηλούς δείκτες ενώ οι πληθυσμοί των σαυρών εμφανίζονται πιο πυκνοί (βλέπε παρακάτω).



Εικόνα 27. Φωτογραφία από το νότιο υπερβοσκημένο τμήμα της Σκύρου. Σε πρώτο πλάνο ταλαιπωρημένοι από τη βόσκηση θάμνοι και στο βάθος η επίσης ταλαιπωρημένη από τις κατσίκες Βαλάξα.

Μέσα Διαβατές - Οι Μέσα Διαβατές έχουν την πλέον άφθονη εδαφοπανίδα ασπονδύλων η οποία υπερβαίνει ακόμη και εκείνη της Σκύρου ενώ η ποικιλότητα της παρουσιάζεται

ίδια με το κυρίως νησί (εικόνες 23 και 24). Το εντυπωσιακό αυτό στοιχείο πιστεύουμε ότι ερμηνεύεται από την παρουσία μιας πολυάριθμης αποικίας γλάρων που φωλιάζουν στη νησίδα από το Μάρτιο μέχρι τον Ιούνιο. Η επίδραση των θαλασσοπουλιών στα νησιά όπου φωλιάζουν έχει μελετηθεί εκτενώς και έχει αποδειχτεί ότι μέσω της ενέργειας και των θρεπτικών συστατικών που εισάγουν στα νησιωτικά οικοσυστήματα, συντηρούν πυκνούς πληθυσμούς ασπονδύλων αλλά και σπονδυλωτών (Sanchez-Piñero και Polis 2000). Τα θαλασσοπούλια θεωρούνται οι ενδιάμεσοι κρίκοι που συνδέουν τα θαλάσσια με τα χερσαία οικοσυστήματα (Polis et al. 2004, Ellis et al. 2006, Towns et al. 2009). Συγκεκριμένα προμηθεύουν με ενώσεις του άνθρακα τα νησιά χάρη στα ψάρια που μεταφέρουν στα νησιά για να φαν, αλλά και από τα ίδια τους τα πτώματα μέσω της διαδικασίας της αποικοδόμησης (Kolb et al. 2010). Η σημαντικότερη όμως συμβολή τους στα νησιωτικά οικοσυστήματα είναι η προσθήκη φωσφόρου και ιδίως αζώτου (Wait et al. 2005, Ellis 2005). Το άζωτο θεωρείται ότι αποτελεί τον κύριο περιοριστικό παράγοντα στην ανάπτυξη των χερσαίων καταναλωτών (Stadler και Michalzik 1998, Huberty και Denno 2006). Πάντως και οι συγκεντρώσεις φωσφόρου μπορεί να είναι σημαντικές σε τοπικό επίπεδο για την ανάπτυξη των οργανισμών (Elser et al. 2007). Το άζωτο και ο φώσφορος προέρχονται από τα περιττώματα των θαλασσοπουλιών, το περίφημο γκούανο. Τα πτηνά για να περιορίσουν τις απώλειες νερού αποβάλλουν το άζωτο με τη μορφή ουρικού οξέος. Έτσι το γκούανο έχει πολύ υψηλές συγκεντρώσεις σε άζωτο με αποτέλεσμα να αυξάνει την γονιμότητα του εδάφους και την πρόσληψη των θρεπτικών συστατικών από τα φυτά. Η τελική εικόνα είναι μια πλούσια βλάστηση με υψηλή παραγωγικότητα που μπορεί και συντηρεί τους φυτοφάγους καταναλωτές και μέσω των τροφικών αλυσίδων και τους σαρκοφάγους (Polis και Hurd 1996, Anderson και Polis 1999, Sánchez-Piñero και Polis 2000).

Η παρουσία των θαλασσοπουλιών επηρεάζει και τη σύσταση της βλάστησης (Vidal et al. 1998). Τα νησιά που φιλοξενούν θαλασσοπούλια έχουν συνήθως λιγότερα είδη φυτών και διαφορετική σύνθεση βλάστησης από τα νησιά χωρίς φωλιές (Ellis 2005). Ειδικά για τις μεσογειακές βραχονησίδες οι γλάροι έχουν ενοχοποιηθεί ότι αλλοιώνουν τη φυσική σύσταση των φυτοκοινοτήτων προκαλώντας εξαφάνιση ενδημικών φυτών και αντικαθιστώντας τα με νιτρόφιλα είδη (Vidal et al. 2000). Σε πολύ υψηλές συγκεντρώσεις φωλιών η υπερβολική εναπόθεση αζώτου λειτουργεί αρνητικά καθώς

αποκτά τοξική δράση με αποτέλεσμα οι βιοκοινότητες να γνωρίζουν κάθετη πτώση (Ellis et al. 2006).

Στις Μέσα Διαβατές μετρήθηκαν περί τις 65 φωλιές για την αναπαραγωγική περίοδο του 2010 ενώ ο μέσος όρος από το 2005 υπερβαίνει τις 55 φωλιές. Η παρουσία τους είναι έντονη στη νησίδα: πέρα από το γκουάνο, πτώματα γλάρων και γλαροπουλιών βρέθηκαν σε κάθε δειγματοληψία. Πτωματοφάγα και σαπροφάγα εδαφοασπόνδυλα τρέφονται άμεσα από τα πτώματα αυτά και με τη σειρά τους αποτελούν τροφή για τις σαύρες. Στις επιτόπιες παρατηρήσεις στο πεδίο συχνά σαύρες θεάθηκαν να παραμονεύουν εδαφόβια ή και ιπτάμενα έντομα γύρω ή κάτω από πτώματα γλάρων (εικόνα 28). Επίσης γύρω από τις φωλιές των γλάρων σαύρες περιπολούσαν στην περιφέρεια και μόλις τους δινόταν η ευκαιρία εφορούσαν στη φωλιά για να αρπάξουν υπολείμματα τροφής των γλαροπουλιών ή να επιτεθούν σε παρασιτικά έντομα των γλάρων.



Εικόνα 28. Μπροστά από το πτώμα του γλάρου διακρίνεται νεαρό θηλυκό που παραμονεύει για έντομα.

Κατά την εκτίμηση της τροφικής διαθεσιμότητας με τη μέθοδο των τετραγώνων είχαμε την ευκαιρία να διαπιστώσουμε ότι πλήθος οστών από γλάρους αλλά και ψαροκόκαλα είναι διασπαρμένα σε όλη την έκταση της νησίδας, στοιχείο που καταδεικνύει την συνεχή τους παρουσία. Καθώς οι Μέσα Διαβατές δεν δέχονται παρά ελάχιστους επισκέπτες μέσα στο χρόνο, δεν θα ήταν υπερβολή να πούμε ότι κυριολεκτικά ανήκουν στους γλάρους, τουλάχιστον την περίοδο φωλιάσματος. Αξίζει να αναφερθεί ότι στις δειγματοληψίες που πραγματοποιήθηκαν κατά τους μήνες που τα νεαρά γλαροπούλια είχαν γεννηθεί, η πρόσβαση στο εσωτερικό της νησίδας ήταν σχεδόν αδύνατη εξαιτίας των επιθέσεων των γλάρων οι οποίοι πραγματοποιώντας κάθετες εφορμήσεις σε απόσταση λίγων μόνο εκατοστών από το κεφάλι μας προσπαθούσαν να αποκρούσουν την ιδιότυπη εισβολή μας.

Ενώ όλα τα νησιά του Αρχιπελάγους χαρακτηρίζονται από την τυπική βλάστηση φρυγάνων, κοινή στις βραχονησίδες του Αιγαίου, στις Μέσα Διαβατές τα φυτά είναι διαφορετικά (βλέπε Αποτελέσματα – Βλάστηση). Όπως αναφέρθηκε τα μητρικά πετρώματα στις Μέσα Διαβατές διαφέρουν από όλες τις άλλες νησίδες του συμπλέγματος, στοιχείο που δικαιολογεί ως ένα βαθμό το διαφορετικό χαρακτήρα της βλάστησης. Ο ουσιαστικός όμως διαφοροποιός παράγοντας πιστεύουμε ότι είναι οι γλάροι και η εισροή αζώτου. Τα φυτά στις Μέσα Διαβατές είναι λίγο ή πολύ νιτρόφιλα είδη, πολύ πιο «πράσινα» από τα φρύγανα που εμφανίζονται περισσότερο ξυλοποιημένα, με ικανότητα υψηλότερης πρωτογενούς παραγωγικότητας (εικόνα 29).



Εικόνα 29. Το νιτρόφιλο είδος *Lavatera arborea* σε μεγάλες συγκεντρώσεις στο πίσω μέρος της φωτογραφίας και στο κέντρο, καθώς και το *Allium ampelossim* (μπροστά).

Η πλούσια αυτή βλάστηση καταλαμβάνει ολόκληρη την επιφάνεια του νησιού μην αφήνοντας γυμνά παρά ελάχιστα σημεία στην περιφέρεια του νησιού (ζώνη ψεκασμού από τη θάλασσα). Η εισροή αζώτου μέσω του γκούανο παρέχει τα απαραίτητα θρεπτικά συστατικά για την ανάπτυξη αυτής της διαφορετικής χλωρίδας. Με τη σειρά τους τα φυτά συντηρούν τα φυτοφάγα αρθρόποδα και μέσα από τα τροφικά πλέγματα και τα σαρκοφάγα έντομα (Stapp και Polis 2003), αμφότερα εκ των οποίων αποτελούν την τροφή των σαυρών της οικογένειας Lacertidae. Εκτός όμως από την παροχή τροφής η ιδιαίτερη ετούτη βλάστηση προσφέρει και άλλο ένα πλεονέκτημα στις γιγαντιαίες σαύρες: ευκαιρίες για αποτελεσματική θερμορύθμιση το καλοκαίρι. Ακόμη και ξερά τα φυτά το καλοκαίρι λειτουργούν σαν καλαμωτές (και μάλιστα συνεχείς καθώς η βλάστηση καλύπτει την μεγαλύτερη έκταση της νησίδας) που προστατεύουν τις σαύρες από την άμεση έκθεση στον ήλιο ενώ τους δίνουν την ευκαιρία να παραμένουν ενεργές και να ψάχνουν τροφή την ώρα που οι σαύρες στην Σκύρο ή τις άλλες νησίδες κρύβονται για να αποφύγουν τις υψηλές θερμοκρασίες. Παράλληλα οι γιγαντιαίες σαύρες έχουν καταφύγει σε μια εντυπωσιακή προσαρμογή: σκαρφαλώνουν επάνω στα ξερά φυτά και εκμεταλλευόμενες το θαλασσινό αεράκι ρυθμίζουν τη θερμοκρασία τους στην επιθυμητή τιμή (εικόνα 30).



Εικόνα 30. Αρσενική σαύρα ανεβασμένη επάνω σε ξεραμένο φυτό.

Η τελική τροφική διαθεσιμότητα διαμορφώνεται από την παρουσία πολλών ασπονδύλων που αν και παρουσιάζουν διαφορετικές διατροφικές προτιμήσεις (φυτοφάγα, σαρκοφάγα, σαπροφάγα, πτωματοφάγα και παρασιτικά), τα περισσότερα συμπεριλαμβάνονται στη συνήθη λεία των γιγαντιαίων σαυρών. Σε αυτή την εικόνα θα πρέπει να προστεθούν και οι θερινές πληθυσμιακές εκρήξεις των ορθοπτέρων. Όπως αναφέρθηκε παραπάνω, η δύσκολη περίοδος για τους τροφικούς πόρους των σαυρών είναι το καλοκαίρι. Τον Ιούλιο όμως περισσότερο, και λιγότερο τον Αύγουστο, παρατηρήθηκαν εντυπωσιακές συγκεντρώσεις ορθοπτέρων (ακρίδες) στη νησίδα. Οι σαύρες καταβρόχθιζαν μεγάλες ποσότητες από αυτή την λεία και παρέμεναν ενεργές το μεγαλύτερο μέρος της ημέρας, παρά τις υψηλές θερμοκρασίες (εικόνα 31). Σε αυτό το σημείο θα πρέπει να αναφερθεί και ένα άλλο πλεονέκτημα του γιγαντισμού: χάρη στο μεγαλύτερο μέγεθός τους οι σαύρες των Μέσα Διαβατών μπορούν και καταπίνουν μεγαλύτερων διαστάσεων τροφές από ότι τα άτομα της Σκύρου. Πράγματι ενώ και στη Σκύρο (αλλά όχι στις άλλες νησίδες) καταγράφηκαν οι πληθυσμιακές εκρήξεις των ορθοπτέρων, οι πιο μικρόσωμες σαύρες, οι οποίες έχουν και μικρότερο άνοιγμα στόματος, δεν μπόρεσαν να εκμεταλλευθούν αυτήν την άφθονη πηγή τροφής. Θα πρέπει να τονιστεί σε αυτό το σημείο ότι η συγκεντρώσεις των ακρίδων ήταν μεγαλύτερες στις Μέσα Διαβατές από τη Σκύρο. Εικάζουμε ότι η αιτία είναι για μια ακόμη φορά ο ιδιαίτερος τύπος βλάστησης.



Εικόνα 31. Ενήλικο αρσενικό που έχει μόλις συλλάβει ένα ορθόπτερο.

Ένα ακόμη ξεχωριστό εύρημα από την ανάλυση της βιοποικιλότητας της εδαφοπανίδας των Διαβατών είναι η υψηλή συγκέντρωση χειλοπόδων (σκολόπενδρες). Σε κανένα άλλο βιότοπο η παρουσία τους δεν ήταν τόσο συχνή αλλά ούτε και το μέγεθός τους τόσο μεγάλο. Τα χειλόποδα είναι σαπροφάγα (Schaefer 1990) και η ανάπτυξη τους βασίζεται σε μεγάλο βαθμό στην παρουσία φωσφόρου και αζώτου στο οικοσύστημα όπου διαβιούν (Judás 1989, Poser 1991). Ο εμπλουτισμός του εδάφους με αζωτούχα θρεπτικά συστατικά έχει αποδειχτεί ότι προκαλεί αύξηση στις πυκνότητες πληθυσμού των χειλοπόδων (Scheu και Schaefer 1998). Αυτό φαίνεται να ισχύει και στην περίπτωση των Διαβατών όπου η υψηλή συγκέντρωση αζώτου υποστηρίζει μεγάλες πυκνότητες χειλοπόδων.

Ένα σημαντικό στοιχείο που καθορίζει την ισορροπία ζωής στις Διαβατές είναι η απουσία κατσικιών. Η βόσκηση, όπως έχει ήδη αναφερθεί, έχει αρνητικές συνέπειες στην φυτοκάλυψη και την ποικιλότητα της βλάστησης. Επιπλέον η παρουσία κατσικιών σε ένα πολύ περιορισμένων διαστάσεων βιότοπο όπως είναι οι μικρές βραχονησίδες σαν τις Μέσα Διαβατές, έχει ως συνέπεια την παρενόχληση των γλάρων και την καταστροφή των φωλιών τους. Ο μοναδικός χαρακτήρας των Διαβατών οφείλεται ακριβώς στον συνδυασμό της αποικίας των γλάρων και του διαφορετικού εδαφικού υποβάθρου που επιτρέπουν την ανάπτυξη μιας ξεχωριστής βλάστησης. Η εισαγωγή ελάχιστων μόνο κατσικιών θα ήταν αρκετή για την καταστροφή του ευάλωτου αυτού οικοσυστήματος, όπως δείχνουν και τα στοιχεία για το Λακονήσι.

Λακονήσι - Σύμφωνα με τα αποτελέσματά μας η νησίδα αυτή φιλοξενεί μια μάλλον περιορισμένη σε ποικιλότητα και ποσότητα βιοκοινότητα ασπονδύλων. Το εύρημα αυτό ήταν μάλλον αναμενόμενο και συνάδει με αντίστοιχες μελέτες. Μάλιστα το πολύ μικρό μέγεθος της νησίδας (0,016 τετραγωνικά χιλιόμετρα) θα δικαιολογούσε μια ακόμη φτωχότερη βιοποικιλότητα αρθροπόδων. Πιστεύουμε ότι η πιο αυξημένη τροφική διαθεσιμότητα οφείλεται στην παρουσία λιγοστών φωλιών από γλάρους. Η ολιγάριθμη αποικία γλάρων οφείλεται αφενός στο μικρό μέγεθος του νησιού κι αφετέρου στο γεωμορφολογικό ανάγλυφό του. Το Λακονήσι είναι μια χαμηλή νησίδα με μέγιστο ύψος τα 5 μέτρα, χωρίς προστατευμένες θέσεις που να μπορούν να χρησιμεύσουν σαν καταφύγια στους γλάρους.

Από το 2005 που εργαζόμαστε στο Αρχιπέλαγος της Σκύρου έχουμε καταγράψει ότι στο νησί φωλιάζουν περί τα 10 ζεύγη γλάρων. Κάποιες χρονιές η νησίδα υπενοικιάζεται ως βοσκότοπος από το Δήμο Σκύρου και φιλοξενεί τρεις με τέσσερις κατσίκες (εικόνα 32). Τις χρονιές αυτές δεν βρήκαμε καμία φωλιά γλάρων και τέτοια ήταν η περίπτωση και για το 2010. Η μη συνεχής παρουσία γλάρων έχει άμεσο αντίκτυπο στη βλάστηση του νησιού η οποία παρουσιάζει έναν ενδιάμεσο χαρακτήρα μεταξύ εκείνης των Μέσα Διαβατών και των υπολοίπων βραχονησίδων που φέρουν φρύγανα. Έτσι απαντώνται νιτρόφιλα φυτά αλλά σε μικρούς αριθμούς. Η μεταβολή της βλάστησης μέσα στα χρόνια οφείλεται και στη βόσκηση. Οι Snogerup και Snogerup (2004) που μελέτησαν την χλωρίδα στο Λακονήσι για πάνω από 30 χρόνια, αναφέρουν ότι η παρουσία και η απουσία κατσικιών ευθύνεται για την εξαφάνιση ή επανεμφάνιση διαφόρων ειδών.

Οι σαύρες στο Λακονήσι είναι οι δεύτερες πιο μεγάλωσμες σε όλο το Αρχιπέλαγος, σε ένα όμως μέγεθος που δεν μπορεί να χαρακτηριστεί γιγαντιαίο (Πίνακας 1). Πιστεύουμε ότι η συγκεκριμένη εικόνα δικαιολογείται σε ένα σημαντικό βαθμό από την περιορισμένη, σε πλήθος αλλά και σε χρονική διάρκεια, παρουσία των γλάρων. Η λίπανση του εδάφους δεν είναι συνεχής και δεν πραγματοποιείται σε ικανή έκταση. Έτσι η βλάστηση δεν έχει την εντυπωσιακή σύσταση και ανάπτυξη που συναντάμε στις Μέσα Διαβατές. Βέβαια δεν θα πρέπει να λησμονείται το διαφορετικό γεωλογικό υπόβαθρο της νησίδας. Το Λακονήσι, όπως όλα τα νησιά του συστήματος, αποτελείται από ασβεστολιθικά πετρώματα (Triantis et al. 2005) που συντηρούν φρυγανικής σύστασης χλωρίδα. Φαίνεται λοιπόν ότι η χλωριδική σύσταση και κατ'έκταση η ροή ενέργειας στη βιοκοινότητα της νησίδας περιορίζονται τόσο από τη μη συνεχή παρουσία γλάρων όσο και από τη γεωλογία του νησιού.



Εικόνα 32. Κατσίκες από τη γειτονική στο Λακονήσι βραχονησίδα Κουλούρι.

Στο σημείο αυτό αξίζει να πούμε ότι η μόνιμη εγκατάσταση για φώλιασμα των γλάρων στο Λακονήσι φαίνεται ότι παρεμποδίζεται αποκλειστικά από την παρουσία κατσικιών. Καθώς τα πουλιά έχουν θεαθεί να φωλιάζουν σε διαφορετικές χρονιές, συμπεραίνουμε ότι η νησίδα, ακόμα και σε περιορισμένο βαθμό, μπορεί να υποστηρίξει τον αριθμό των 10 φωλιών. Εάν έπαυε το Λακονήσι να χρησιμοποιείται ως βοσκότοπος, πολύ σύντομα το οικοσύστημα θα άλλαζε. Η επίδραση των θαλασσοπουλιών φαίνεται γρήγορα και αρκούν λίγα μόλις χρόνια για να επηρεαστούν τα νησιωτικά οικοσυστήματα (Kolb et al. 2010).

Βαλάξα - Χάρη στο μέγεθος της Βαλάξας (4.33 τετραγωνικά χιλιόμετρα) και στην άμεση γειτνίαση της με τη Σκύρο θα ανέμενε κανείς μια σαφώς πλουσιότερη πανίδα ασπονδύλων. Η συγκεκριμένη νησίδα όμως είναι πεδίο εντονότατης βόσκησης που έχει υποβαθμίσει πολύ την βλάστηση με συνεπακόλουθη μείωση της αρθροποπανίδας. Η Βαλάξα χρησιμοποιείται ως βοσκότοπος, λόγω της εγγύτητάς της με το κυρίως νησί και

συνεπώς την ευκολότερη μεταφορά αμνοεριφίων, από τα ομηρικά χρόνια. Η βλάστηση στο νησί αποτελείται σχεδόν αποκλειστικά από θάμνους φρυγάνων και μακίας, σε πολύ κακή κατάσταση λόγω της συνεχούς βόσκησης. Ελάχιστα δένδρα ολοκληρώνουν τη χλωριδική αποτύπωση του νησιού.

Σε καμία από τις επισκέψεις που πραγματοποιήθηκαν στη Βαλάξα δεν εντοπίσαμε φωλιές γλάρων. Αυτό θα πρέπει να αποδοθεί στα εκατοντάδες κατσίκια και πρόβατα που ζουν στο νησί και βρίσκονται κυριολεκτικά παντού. Η διαταραχή που επιφέρουν στο οικοσύστημα λειτουργεί προφανώς αποτρεπτικά για την εγκατάσταση και τη δημιουργία φωλιών στην επιφάνεια της νησίδας. Καταγράφηκαν πάντως δύο φωλιές γερακιών σε πολύ απόκρυμες θέσεις.

Ένα στοιχείο που παρουσιάζει ενδιαφέρον είναι η υψηλή παρουσία ακάρεων στην εδαφοπανίδα της Βαλάξας. Το ίδιο εύρημα σημειώθηκε και στην περίπτωση του Νυφίου στη Σκύρο. Όπως και σε εκείνο το βιότοπο, πιστεύουμε ότι η παρουσία τους θα πρέπει να αποδοθεί στην ύπαρξη μεγάλου αριθμού αμνοεριφίων στην περιοχή. Πέραν αυτής της ομάδας, οι δείκτες βιοποικιλότητας παρουσιάζονται χαμηλοί ενώ το ίδιο συμβαίνει και με τους δείκτες αφθονίας. Η αιτία της μη αναμενόμενης αυτής πενίας σε όρους ειδών θα πρέπει να αναζητηθεί στην υπερβόσκηση. Η τελευταία, αλλοιώνοντας δραματικά τη βλάστηση έχει προκαλέσει την υποβάθμιση των βιοκοινοτήτων και μοιραία και την πιο ελαττωμένη ροή ενέργειας.

Ποκνότητα πληθυσμού

Οι νησιωτικοί πληθυσμοί πολύ συχνά εμφανίζουν υψηλές πυκνότητες, κυρίως λόγω της χαλαρής θηρευτικής πίεσης η οποία οδηγεί σε μεγάλους αριθμούς ζώων, ακόμη και σε νησιά πολύ μικρού μεγέθους (Rodda και Dean-Bradley 2002). Οι πλέον πυκνοί πληθυσμοί σαυρών έχουν περιγραφεί από νησιωτικά οικοσυστήματα, με κορυφαίο παράδειγμα τους πληθυσμούς σαμιαμιδιών σε νησιά του Ινδικού Ωκεανού που φτάνουν τα 20.000 άτομα ανά εκτάριο, μέγεθος υπερπολλαπλάσιο από εκείνο των ενδιαιτημάτων της ενδοχώρας (Rodda *et al.* 2001). Οι αυξημένες πληθυσμιακές πυκνότητες έχουν ως συνέπεια μια σειρά από νέα οικολογικά χαρακτηριστικά στο οικοσύστημα. Συνήθως η υψηλή πυκνότητα, σε συνδυασμό με τη έλλειψη ανταγωνιστών, ελαττώνει τους ήδη μειωμένους τροφικούς πόρους των νησιών (Brown και Pérez-Mellado 1994) και οδηγεί

σε έντονο ενδοειδικό ανταγωνισμό (Case 1978, Wu et al. 2006). Ο τελευταίος έχει αποδειχθεί ότι προκαλεί αύξηση της θνησιμότητας μεταξύ των νεαρών ατόμων ως αποτέλεσμα του κανιβαλισμού που ασκείται από τα ενήλικα άτομα (Semlitsch και Reichling 1989, van Buskirk 1989, Wagner και Wise 1996).

Η πιο μεγάλη πυκνότητα σαυρών καταγράφηκε στις Μέσα Διαβατές ενώ η μικρότερη στο Σαρακηνό και την Ατσίτσα (Πίνακας 1). Τα 850 άτομα ανά εκτάριο αποτελούν μια από τις πυκνότερες κατανομές στον ελλαδικό χώρο όπως προκύπτει από συγκρίσεις με άλλες μελέτες. Έτσι οι πυκνότητες ανά εκτάριο για την σαύρα της Μήλου (*P. milensis*) υπολογίστηκαν σε 395 άτομα (Αδαμοπούλου 1999), για την αιγαιόσαυρα (*P. erhardii*) σε 76 άτομα (Βαλάκος 1990), για την πελοποννησιακή γουστέρα (*P. peloponnesiacus*) σε 110 άτομα (Μαραγκού 1997) και για τη βαλκανόσαυρα (*P. tauricus*) σε 118-247 άτομα (ανάλογα με την περιοχή, Chondropoulos και Lykakis 1983). Σε άλλες νησιωτικές περιοχές της Μεσογείου όμως έχουν αναφερθεί ακόμη υψηλότερες πυκνότητες. Έτσι στις βραχονησίδες που βρίσκονται περιφερικά της Μινόρκας στην Ισπανία (συγκρότημα των Βαlearίδων) Aire, Colom και Sargantana οι πυκνότητες φτάνουν τα 4.100, 1.600 και 690 άτομα αντίστοιχα (Pérez-Mellado 1998).

Από τα αποτελέσματά μας φαίνεται καθαρά ότι δεν είναι το μέγεθος του νησιού που είναι υπεύθυνο για την πυκνότητα των πληθυσμών, καθώς το πολύ μεγαλύτερο Σαρακηνό έχει μια από τις χαμηλότερες πυκνότητες. Ο κύριος παράγοντας στον οποίο θα πρέπει να αναζητηθεί η εξήγηση για τις υψηλές πυκνότητες είναι η τροφική διαθεσιμότητα. Τα ευρήματά μας σε σχέση με τους τροφικούς πόρους επιβεβαιώνουν όντως αυτή την υπόθεση. Έτσι οι νησίδες που εμφάνισαν την μεγαλύτερη τροφική διαθεσιμότητα ήταν εκείνες στις οποίες σημειώθηκαν οι πιο αυξημένες πυκνότητες. Και σε αυτή την περίπτωση πιστεύουμε ότι τον πλέον σημαίνοντα ρόλο παίζουν οι γλάροι και η συνεπακόλουθη ροή ενέργειας. Η παρουσία θαλασσοπουλιών έχει αναφερθεί ότι ευνοεί την δημιουργία πυκνών πληθυσμών σαυρών (Case 1978, Barrett et al. 2005) και το ίδιο φαίνεται να ισχύει και στο Αρχιπέλαγος της Σκύρου.

Μια άμεση συνέπεια της υψηλής πυκνότητας είναι ο έντονος ενδοειδικός ανταγωνισμός που εκφράζεται είτε με επιθέσεις στις ουρές άλλων ατόμων (Salvador 1986) είτε ακόμα και με κανιβαλισμό. Οι νησιωτικές σαύρες έχουν μεγαλύτερες ενεργειακές απαιτήσεις από τους πληθυσμούς της ξηράς (Brown et al. 1992).

Προκειμένου να καλύψουν αυτές τους τις ανάγκες στρέφονται στα άτομα του ίδιου είδους.

Οι σαύρες διαθέτουν την ικανότητα αυτοτομίας της ουράς, την εσκεμμένη δηλαδή αποκοπή τμήματος της ουράς όταν ασκηθεί σε αυτήν πίεση από κάποιο θηρευτή (Arnold 1988). Η αυτοτομία πραγματοποιείται χάρη σε ένα μηχανισμό κατά τον οποίο ενεργοποιούνται οι μύες των ουραίων σπονδύλων και αποκόπτουν το όπισθεν από αυτούς μέρος της ουράς (Arnold 1984). Η αιμορραγία παύει σχεδόν αμέσως και η σαύρα διαφεύγει του εχθρού της χωρίς άλλο πρόβλημα (Dial και Fitzpatrick 1983). Έτσι δεν πρόκειται για έναν επίπονο ακρωτηριασμό αλλά για μια μάλλον συνηθισμένη αμυντική στρατηγική.

Πολλά είδη σαυρών αποθηκεύουν λίπος στους ιστούς της ουράς στο οποίο στρέφονται όταν οι περιβαλλοντικές συνθήκες γίνουν δύσκολες και οι τροφικοί πόροι ελαττωθούν (Vitt και Cooper, 1986). Η ουρά λοιπόν χρησιμεύει σαν αποθήκη ενέργειας και η επίθεση, απόσπαση και κατάποση αυτής της αποθήκης είναι πολύτιμη για τα ανταγωνιστικά άτομα. Σε πολλά είδη είναι γνωστό ότι πραγματοποιείται αυτοτομία της ουράς ως αποτέλεσμα του ενδοειδικού ανταγωνισμού (Jennings και Thompson 1999, Langkilde και Shine 2007). Στη συνέχεια οι επιτιθέμενοι καταβροχθίζουν το έπαθλό τους (το τμηθέν κομμάτι της ουράς) κερδίζοντας ένα μεγάλο ποσό ενέργειας. Στις νησιωτικές σαύρες της οικογένειας Lacertidae φαίνεται ότι η συγκεκριμένη πρακτική χρησιμοποιείται αρκετά (Chondropoulos et al. 1993, Adamopoulou et al. 1999).

Η αυτοτομία θεωρείται παραδοσιακά ως μέτρο της πίεσης της θήρευσης σε μια περιοχή (Pianka, 1970; Turner et al. 1982). Οι αραιοί πληθυσμοί των ούτως ή άλλως λίγων θηρευτών που εξαπλώνονται στο νησιωτικό σύμπλεγμα της Σκύρου ασκούν μια πολύ χαμηλή θήρευση (Pafilis et al. 2005) η οποία αντικατοπτρίζεται στα χαμηλά ποσοστά αυτοτομίας από το κυρίως νησί (Pafilis et al. 2009b). Ενώ όμως η αυτοτομία στη Σκύρο και σε άλλες νησίδες κυμαίνεται γύρω στο 30%, τα ποσοστά αναγεννημένων ουρών από τις Μέσα Διαβατές αγγίζουν το υψηλότερο 88% ενώ στο Λακονήσι το 75% (Pafilis et al. 2009a). Οι παρατηρήσεις μας κατά τη διάρκεια της μελέτης αύξησαν το μέγεθος δείγματος και επιβεβαίωσαν τα προηγούμενα αποτελέσματα (Πίνακας 2, εικόνα 33). Μια και η θηρευτική πίεση είναι μηδενική (Πίνακας 2), πιστεύουμε ότι η αιτία των τόσο υψηλών ποσοστών είναι ο ενδοειδικός ανταγωνισμός. Οι σαύρες στις Διαβατές

στην προσπάθειά τους να κερδίσουν ενέργεια επιτίθενται στις ουρές των ανταγωνιστών τους, στοιχείο που παρατηρήθηκε και στο πεδίο. Το ίδιο συμβαίνει και στη σαύρα των Βαlearίδων (*P. lilfordi*) που ζει σε νησίδες με πολύ χαμηλή θηρευτική πίεση αλλά προχωρά σε αυτοτομία σε ποσοστό 75% (Pafilis et al. 2008).



Εικόνα 33. Ενήλικο αρσενικό από τις Μέσα Διαβατές με αναγεννημένη ουρά.

Ο κανιβαλισμός παρατηρείται σε διάφορα είδη σαυρών της οικογένειας Lacertidae (Sadek 1981) αλλά είναι πολύ περισσότερο κοινός σε νησιωτικούς πληθυσμούς (Arnold 1988; Castilla και Van Damme 1996, Pérez-Mellado 1998). Στο σύστημά μας εφαρμόζεται σε μεγάλη κλίμακα και μάλιστα είναι στοχευμένος καθώς ασκείται από ενήλικα αρσενικά άτομα έναντι των νεαρών ατόμων (Pafilis et al. 2009a). Το πείραμα εκτίμησης του κανιβαλισμού στο εργαστήριο έδειξε ότι οι γιγαντιαίες σαύρες παρουσιάζουν σαφώς υψηλότερη επιθετικότητα απέναντι σε νεαρά άτομα από τον πληθυσμό της Σκύρου. Προτιμούν μάλιστα να επιτεθούν σε νεαρά άτομα του ίδιου τους του είδους παρά να φαν προνύμφες κολεοπτέρων, την τυπική τροφή των σαυρών που διατηρούνται σε εργαστηριακές συνθήκες. Αυτό σημαίνει ότι μέσα στο ρεπερτόριο που έχουν υιοθετήσει για την αναζήτηση τροφής, ο κανιβαλισμός κατέχει μια υψηλή θέση. Τα πλεονεκτήματα από την κατάποση μιας νεογέννητης σαύρας είναι δύο: ένα γεύμα

υψηλής ενεργειακής ποιότητας και η εξαφάνιση ενός εν δυνάμει ανταγωνιστή που στο περιβάλλον των Διαβατών αποτελεί σημαντικό κίνδυνο για την επιβίωση.

Με τη σειρά τους τα μικρά αναπτύσσουν μεγαλύτερο μέγεθος σώματος ως συνέπεια του κανιβαλισμού (Polis and Myers 1985), προκειμένου να βελτιώσουν τις πιθανότητές τους για επιβίωση (Melton 1982, Sinervo 1993). Όσο νωρίτερα τα νεαρά άτομα φτάσουν σε ένα μέγεθος σώματος που δεν θα τα κάνει εύκολους στόχους για τα ενήλικα αρσενικά, τόσο πιο πολλές πιθανότητες έχουν για να επιβιώσουν. Στο εργαστήριο μετρήθηκαν οι ρυθμοί ανάπτυξης των νεογέννητων σαυρών από τις Μέσα Διαβατές και την Σκύρο. Οι νεαρές σαύρες από τις Διαβατές μεγάλωσαν ταχύτερα από εκείνες του κυρίως νησιού όπως παρουσιάστηκε στην αντίστοιχη παράγραφο στα αποτελέσματα. Η φυσική σημασία αυτού του ευρήματος είναι η επιτάχυνση του ρυθμού ανάπτυξης ως μέσο απόδρασης από τον ενδοειδικό ανταγωνισμό.

Συνέπειες του γιγαντισμού

Αναπαραγωγή – Η ικανότητα των οργανισμών για αναπαραγωγή στα διάφορα οικοσυστήματα αποτελεί το μέτρο της επιτυχίας επιβίωσης και σχετίζεται με τη συνολική αρμοστικότητα του οργανισμού. Ειδικά στις σαύρες οι πλέον σημαντικοί παράμετροι που σκιαγραφούν την αναπαραγωγική αποδοτικότητα είναι το μέγεθος της γέννας (συνολικός αριθμός αυγών) και ο όγκος των αυγών και της γέννας (Sinervo 1993). Έτσι παραδοσιακά η μελέτη των συγκεκριμένων χαρακτήρων θεωρείται ότι περιγράφει την ικανότητα επιτυχούς εποίκισης ενός βιοτόπου.

Σύμφωνα με την θεωρία του «συνδρόμου του νησιού» τα ζώα τείνουν να κάνουν είτε μεγαλύτερες γέννες που αποτελούνται από μικρότερα αυγά, είτε μικρές γέννες που περιλαμβάνουν μεγαλύτερα αυγά (Blondel 2000). Η λογική της στρατηγικής αυτής είναι απλή: στην πρώτη περίπτωση η μητέρα επιλέγει να μοιράσει την ενέργεια που θα κληροδοτήσει σε περισσότερους απογόνους οι οποίοι όμως θα έχουν μικρότερο μέγεθος. Μπορεί οι πιο μικρόσωμοι απόγονοι να έχουν χαμηλότερη «ποιότητα» (*sensu* Lack 1954) αλλά το αυξημένο τους πλήθος εγγυάται ότι κάποιοι από αυτούς θα καταφέρουν να επιβιώσουν. Αντίθετα στη δεύτερη περίπτωση η μητέρα προικίζει με επιπλέον ενέργεια λίγους μόνο απογόνους. Το μεγαλύτερο μέγεθός τους τους κάνει περισσότερο ικανούς (Melton 1982).

Στα ερπετά το μέγεθος της ίδιας της μητέρας σχετίζεται με τη συνολική αναπαραγωγική επένδυση (Doughty 1996, Du et al. 2005). Ο συνολικός όγκος της γέννας είναι μεγαλύτερος για πιο μεγαλόσωμα θηλυκά (Vitt και Congdon 1978, Shine 1992) ενώ το ίδιο ισχύει τόσο για το μέγεθος της γέννας (Castilla & Bauwens, 1989; Shanhbag *et al.* 2000) όσο και για το μέγεθος του αυγού (Calder 1984, Brown και Shine 2009). Θα ήταν αναμενόμενη λοιπόν η διαφοροποίηση των παραπάνω αναφερθέντων αναπαραγωγικών χαρακτήρων στην περίπτωση του γιγαντισμού όπου το μέγεθος των θηλυκών παρουσιάζει ένα κλινές ανάμεσα στους διαφορετικούς πληθυσμούς του υπό μελέτη συστήματος.

Στην ανάλυση των αναπαραγωγικών χαρακτηριστικών επικεντρώσαμε σε τρεις πληθυσμούς που ορίζουν το κλινές: στο γιγαντιαίο πληθυσμό των Διαβατών, στον ενδιάμεσο πληθυσμό του Λακονησιού και στον μητρικό πληθυσμό (με το μικρότερο μέγεθος σώματος) της Σκύρου. Σε κάθε περίπτωση οι κλασσικές προβλέψεις της βιβλιογραφίας επιβεβαιώθηκαν: τα θηλυκά από τις Μέσα Διαβατές γεννούσαν μεγαλύτερα αυγά, ο συνολικός όγκος της γέννας ήταν μεγαλύτερος ενώ και το μέγεθος της γέννας ήταν μεγαλύτερο. Η ικανοποίηση και των τριών παραμέτρων όμως οδηγεί σε μια εντυπωσιακή παρέκλιση από το «σύνδρομο του νησιού». Αντί του τυπικού διπόλου «λίγα και μεγάλα αυγά» έναντι «πολλών και μικρών αυγών», τα θηλυκά των Διαβατών παρουσιάζουν έναν υβριδικό χαρακτήρα στην αναπαραγωγική τους στρατηγική και γεννούν πολλά **και** μεγάλα αυγά (σε σύγκριση πάντα με τον πληθυσμό της Σκύρου).

Το εύρημα αυτό δεν έχει αναφερθεί προηγουμένως σε άλλα νησιωτικά είδη όπου ακολουθείται το γενικό πρότυπο της ελάττωσης της γέννας από την ξηρά στα νησιά (Chondropoulos και Lykakis 1984, Galán 1997, Castilla και Bauwens 2000a,b, Galán 2003, Galán και Vicente 2003) που είναι το τίμημα για την παραγωγή μεγαλύτερων (και λιγότερων) αυγών (Sinervo & Huey 1990; Stearns 1992). Παρότι ο πληθυσμός της Σκύρου συμπεριφέρεται όπως άλλα είδη στη Μεσόγειο που έχουν υιοθετήσει μια σταθερού μεγέθους γέννα που αποτελείται από μικρό αριθμό αυγών (Adamopoulou και Valakos 2000), οι πληθυσμοί των Διαβατών και λιγότερο του Λακονησιού, εκμεταλλευόμενοι το μεγαλύτερο μέγεθος σώματος αυξάνουν ταυτόχρονα το μέγεθος της γέννας και εκείνο των αυγών.

Πιστεύουμε ότι η φυσική σημασία της προσαρμογής αυτής έχει να κάνει με τις ιδιαίτερες συνθήκες που επικρατούν στη βραχονησίδα. Ο πρώτος παράγοντας είναι η βιοποικιλότητα της εδαφοπανίδας, της τροφής δηλαδή των σαυρών. Στις σαύρες οι τροφικοί πόροι επηρεάζουν άμεσα το μέγεθος του αυγού (Sinervo και Licht 1991, Sinervo 1994, Doughty 1996). Η υψηλή τροφική διαθεσιμότητα στις Μέσα Διαβατές εγγυάται την απρόσκοπτη παροχή ενέργειας, απαραίτητη για αυξημένη επένδυση ενέργειας που προϋποθέτει η γέννηση μεγαλύτερων και περισσότερων αυγών.



Εικόνα 34. Οι Μέσα Διαβατές τον Απρίλιο.

Η γέννηση μεγαλύτερων σαυρών αποτελεί συγκριτικό πλεονέκτημα για την επιβίωσή τους (Sinervo et al. 1992). Μεγαλύτερα άτομα θα προκύψουν από μεγαλύτερα αυγά (Ferguson and Brockman 1980) και όσο περισσότερα είναι, τόσο πιο πολλά θα διασωθούν. Συνεπώς η φυσική επιλογή προκρίνει την παραγωγή μεγάλων αυγών σε περιβάλλοντα όπου αυτό απαιτείται (Sinervo 1993). Και στις Διαβατές σίγουρα το μεγαλύτερο μέγεθος σώματος είναι κάτι που απαιτείται. Ο λόγος είναι ο υψηλός ενδοειδικός ανταγωνισμός που εκφράζεται με τον κανιβαλισμό των νεαρών ατόμων, στοιχείο συνηθισμένο και σε νησιωτικού πληθυσμούς (Polis και Myers 1985, Castilla και Van Damme 1996, Pafilis et al. 2008). Ο κανιβαλισμός έχει διαπιστωθεί σε μικρό βαθμό

και στους πληθυσμούς του κυρίως νησιού (Adamopoulou *et al.* 1999) αλλά στην περίπτωση των Διαβατών εμφανίζεται ιδιαίτερα έντονος (Pafilis *et al.* 2009a). Όπως έχει αναφερθεί αλλού, τα πιο μεγαλόσωμα νεαρά άτομα θα έχουν καλύτερες πιθανότητες για να ξεφύγουν από τους διώκτες τους (Stamps 1988; Sinervo & Huey 1990). Συνεπώς η γέννηση μεγαλύτερων νεαρών σαυρών στις Διαβατές αποτελεί επιλογή επιβίωσης.

Θερμορύθμιση – Όπως αναφέρθηκε η ικανότητα των ερπετών να ρυθμίζουν τη θερμοκρασία τους είναι πρωταρχικής σημασίας για την επιβίωσή τους (Hertz *et al.* 1993). Η ακρίβεια της θερμορύθμισης παρέχει το βαθμό επιτυχίας εποίκισης και εγκατάστασης σε ένα ενδιαίτημα. Οι επιλεγόμενες θερμοκρασίες, οι θερμοκρασίες που τα ζώα επιτυγχάνουν στο πεδίο και τέλος οι λειτουργικές θερμοκρασίες, δεν είναι παρά οι τρεις βασικές συνιστώσες που μας επιτρέπουν να εκτιμήσουμε την αποτελεσματικότητα της θερμορύθμισης ενός είδους (Pough *et al.* 1998). Οι επιμέρους πληροφορίες που μας παρέχει μεμονωμένα το καθένα από τα παραπάνω μεγέθη έχουν μερική μόνο σημασία. Η περιγραφή του θερμικού περιβάλλοντος ενός βιότοπου, με ανάλυση μόνο των θερμοκρασιών σώματος, έχει αποδειχθεί ότι είναι τουλάχιστον ανεπαρκής (Peterson *et al.* 1993). Η συσχέτιση και των τριών αυτών παραμέτρων παρέχει μια ικανοποιητική περιγραφή της θερμορυθμιστικής στρατηγικής που ένα είδος έχει επιλέξει να ακολουθήσει (Firth *et al.* 1989; Christian και Weavers, 1996).

Οι επιλεγόμενες θερμοκρασίες μπορεί να διαφέρουν αισθητά ακόμη και ανάμεσα στα άτομα ενός πληθυσμού (Gvozdik και Castilla 2001). Προκειμένου να αμβλύνουμε σφάλματα που ίσως να οφείλονταν στις ατομικές προτιμήσεις, χρησιμοποιήσαμε πολλά διαφορετικά άτομα για τον υπολογισμό των επιλεγόμενων θερμοκρασιών (Potvin *et al.* 1990).

Οι επιλεγόμενες θερμοκρασίες που τα ζώα έδωσαν στο εργαστήριο προσομοιάζουν με εκείνες από το συγγενικό είδος *P. tauricus* (Harris και Arnold 1999). Οι γενικά πιο ψηλές τιμές Ts, που καταλαμβάνουν οι γιγαντιαίες σαύρες σε σύγκριση με τις σαύρες από τη Σκύρο, θα πρέπει να αποδοθούν στον τύπο των βιοτόπων από όπου προήλθαν τα ζώα. Μπορεί η βλάστηση να είναι πλούσια όμως τα θερμικά καταφύγια είναι λιγότερα σε σχέση με την ξηρά. Οι σαύρες έχουν προσαρμοστεί σε αυτά τα σχετικά αφιλόξενα περιβάλλοντα και δείχνουν να έχουν "συνηθίσει" τις υψηλές θερμοκρασίες.

Ανάλογη συμπεριφορά παρατηρείται και στον *Psammodromus hispanicus* (Carretero και Llorente 1993), στον οποίο άτομα που προέρχονται από αμμώδεις βιότοπους με περιορισμένη φυτοκάλυψη παρουσιάζουν υψηλότερες Ts σε σχέση με ζώα από πληθυσμούς που διαβιούν σε πιο προφυλαγμένες τοποθεσίες.

Έχει διατυπωθεί η άποψη ότι στις μικρόσωμες σαύρες, οι υψηλές τιμές του λόγου της επιφάνειας του σώματος προς τον όγκο του, έχουν ως φυσική συνέπεια μια μικρότερη θερμική αδράνεια σε σχέση με πιο μεγάλωμα άτομα (Stevenson 1985, Schmidt-Nielsen 1997). Κάτι τέτοιο συνεπάγεται υψηλότερους ρυθμούς θέρμανσης και ψύξης του ζώου (Hailey 1982) αλλά και μεγαλύτερης κλίμακας θερμικές απώλειες λόγω μεταγωγής (Muth 1977, Crawford *et al.* 1983). Η επίδραση στις επιλεγόμενες θερμοκρασίες είναι προφανής. Μικρότερα είδη μπορούν να επιτύχουν υψηλότερες θερμοκρασίες σε σχέση με πιο μεγάλωμα, στο ιδεατό θερμικό περιβάλλον της θερμικής κλίσης, όπου κάθε περιοριστικός παράγοντας εκμηδενίζεται (Hertz *et al.* 1993, Pough *et al.* 1998).

Οι θερμοκρασίες σώματος (Tb) που παρουσιάζουν τα ζώα στο πεδίο, είναι συνήθως διαφορετικές από τις επιλεγόμενες (DeWitt 1967). Είναι απολύτως λογικό στις πραγματικές συνθήκες, όπου πάμπολλοι περιοριστικοί παράγοντες επηρεάζουν την συνολική δραστηριότητα του οργανισμού, οι σαύρες να μην μπορούν να προσεγγίσουν την ιδανική θερμοκρασία σώματος, εξαιτίας του σημαντικού κόστους που συνεπάγεται μια τέτοια προσπάθεια (Huey και Slatkin 1976; Magnuson *et al.* 1979).

Οι θερμοκρασίες που επιτυγχάνουν οι μελετηθέντες πληθυσμοί της *P. gaigeae* δεν διαφέρουν στατιστικά μεταξύ τους αλλά ούτε μεταβάλλονται εντυπωσιακά κατά τη διάρκεια του χρόνου και ουσιαστικά δίνουν την εικόνα μιας θερμικής συντηρητικότητας. Το περιβάλλον που διαβιούν χαρακτηρίζεται από ήπιες θερμοκρασιακές αλλαγές και από ένα αδρό θερμικό ανάγλυφο. Τα ζώα δεν είναι αναγκασμένα να αντιμετωπίσουν παρατεταμένες ψυχρές περιόδους και τα ακραία καιρικά φαινόμενα είναι βραχύχρονα, σποραδικά και σπάνια.

Η ευρυθερμία είναι χαρακτηριστικό που αποδίδεται τόσο στην φυλογενετική ιστορία των ειδών (Huey και Webster 1976, Pough *et al.* 1998), όσο και στον ανταγωνισμό και την θερμική ετερογένεια των περισσότερων βιοτόπων (Ruibal και Philibosian 1970). Έχει μεγάλη σημαντικότητα, αφού προσφέρει στις σαύρες την

δυνατότητα επιβίωσης σε φτωχά ή σε ασταθή θερμικά περιβάλλοντα (Huey *et al.* 1977, Huey 1978). Η σαύρα της Σκύρου έχει υιοθετήσει το μοντέλο της ευρυθερμίας, όπως και άλλα νησιωτικά είδη σαν την *P.erhardii* (στη Νάξο, Βαλάκος 1990) και την *P.milensis* στη Μήλο (Αδαμοπούλου 1999). Πιστεύουμε ότι η έλλειψη ανταγωνιστών, που συνεπάγεται μια υψηλή διαθεσιμότητα ενδαιτημάτων, αποτελεί την κύρια αιτία της παρατηρούμενης ευρυθερμίας. Πράγματι στην Σκύρο εξαπλώνεται μόνο η *P.gaigae*, ενώ το άλλο μέλος των *Lacertidae* που υπάρχει είναι η *L.trilineata*, η οποία λόγω διαστάσεων έχει μια τελείως διαφορετική οικολογία και συνεπώς δεν υπεισέρχεται σε διαειδικό ανταγωνισμό με τα είδη *Podarcis*.

Σε καμία περίπτωση δεν παρατηρήθηκε διαφορά μεταξύ των φύλων, στοιχείο σύνηθες σε ανάλογες μελέτες (Pianka 1986). Παρά τις όποιες διαφορές στην γενική τους βιολογία, τα αρσενικά και τα θηλυκά "καταλήγουν" στις ίδιες θερμοκρασίες, στοιχείο που αποτελεί μια ακόμη ένδειξη για ενεργό θερμορύθμιση (Wikramanayake και Dryden 1993). Να αναφέρουμε σε αυτό το σημείο ότι και σε προηγούμενες μελέτες που πραγματοποιήθηκαν για τα ελληνικά *Lacertidae*, δεν βρέθηκαν διαφορές ανάμεσα στα φύλα (Βαλάκος 1990, Μαραγκού 1997, Αδαμοπούλου 1999, Παφίλης 2003).

Οι λειτουργικές θερμοκρασίες (T_e) παρουσιάζουν μια πολύ μεγάλη διακύμανση μέσα στο χρόνο, αλλά και κατά τη διάρκεια της μέρας, σε όλους τους βιότοπους που μελετήθηκαν. Η έντονη αυτή κλιμάκωση είναι απολύτως αναμενόμενη αφού εξ ορισμού οι λειτουργικές θερμοκρασίες ακολουθούν παθητικά τις μεταβολές της θερμοκρασίας του αέρα, σε μεγαλύτερη ή μικρότερη κλίμακα, ανάλογα με το υπόστρωμα όπου είναι τοποθετημένα τα μοντέλα. Η μεταβλητότητα των λειτουργικών θερμοκρασιών, καθώς και των θερμοκρασιών του αέρα, είναι κατά πολύ μεγαλύτερες από την μεταβολή στις θερμοκρασίες σώματος των σαυρών, κάτι που συνηγορεί στην ύπαρξη ενεργούς θερμορύθμισης εκ μέρους των εξετασθέντων πληθυσμών (Huey και Slatkin 1976).

Η σαύρα της Σκύρου παραμένει ενεργή όλο τον χρόνο. Πιστεύουμε ότι το θερμικό της περιβάλλον είναι τέτοιο που επιτρέπει την απρόσκοπτη δραστηριοποίηση των σαυρών χωρίς κάποια παύση μέσα στον ετήσιο κύκλο. Η *P.erhardii* στη Νάξο έχει βρεθεί ότι είναι ενεργή καθόλη τη διάρκεια του έτους (Βαλάκος 1990), ενώ το ίδιο ισχύει και για το στενό συγγενικό είδος της *P.gaigae*, *P.milensis* (Αδαμοπούλου 1999). Άλλωστε τα συνεχούς δραστηριότητας πρότυπα δεν είναι σπάνια σε *Lacertidae* της

ευρύτερης περιοχής της Μεσογείου όπως η *P.hispanica* (Pérez-Mellado 1983), η *P.sicula* (Tosini *et al.* 1992), η *P.bocagei* (Galan 1995) και ο *Psammodromus hispanicus* (Carretero και Llorente 1993). Οι γενικές συνθήκες και το κλίμα των συγκρινόμενων βιοτόπων στη Σκύρο δεν παρουσιάζουν σημαντικές διαφορές.

Σύμφωνα με τον τύπο που προτάθηκε από τον Hertz και τους συνεργάτες του (1993) για την εκτίμηση του θερμορρυθμιστικού προφίλ, ένα είδος χαρακτηρίζεται ως τέλειος θερμοσυμμορφωτής όταν η αποτελεσματικότητα της θερμορύθμισης (E) ισούται με το μηδέν. Σε αυτή την περίπτωση η θερμοκρασία σώματος ταυτίζεται πάντοτε με ακρίβεια με τη θερμοκρασία του αέρα. Αντίθετα για τον τέλειο θερμορρυθμιστή το E ισούται με τη μονάδα και το ζώο παρουσιάζει μια σταθερή θερμοκρασία σώματος ανεξάρτητα από της θερμοκρασιακές μεταβολές του περιβάλλοντος του. Εφαρμόζοντας τις παραπάνω αρχές στην παρούσα μελέτη, διαπιστώθηκε πως το E κυμαίνεται μεταξύ της μονάδας και του μηδενός για όλους τους πληθυσμούς που μελετήθηκαν. Κάτι τέτοιο υποδηλώνει περιστασιακή θερμορύθμιση. Η συγκεκριμένη στρατηγική έχει περιγραφεί και για άλλα μεσογειακά Lacertidae (Carretero και Llorente 1993, Martin-Vallejo *et al.* 1995, Παφίλης 2003).

Τα στοιχεία που έχουμε στην διάθεση μας, μας ωθούν να διατυπώσουμε την άποψη ότι η σαύρα της Σκύρου είναι περιστασιακός θερμορρυθμιστής αφού η αποτελεσματικότητα της θερμορύθμισης μεταβάλλεται μέσα στο χρόνο και κυμαίνεται ανάμεσα στις δύο ακραίες τιμές της κλίμακας, χωρίς να πλησιάζει κάποια από τις δύο. Ο Βαλάκος το 1990 κατέληξε στο ίδιο συμπέρασμα μελετώντας τη θερμική βιολογία της *P.erhardii* στη Νάξο, ενώ η Αδαμοπούλου (1999) περιέγραψε την ίδια στρατηγική για το αδερφό είδος *P.milensis* στη Μήλο. Και οι δύο ερευνητές εφάρμοσαν την θεωρία των Huey και Slatkin (1976). Οφείλουμε να αναφέρουμε ότι η *P.gaiageae* θεωρείται ως η πλησιέστερη φυλογενετικά στην *P.milensis* (Harris και Arnold, 1999), τόσο που μέχρι πολύ πρόσφατα θεωρούνταν ότι ανήκαν στο ίδιο είδος (Mayer και Tiedemann, 1980, 1981, Tiedemann και Mayer, 1980). Το κοινό θερμικό πρότυπο δείχνει να αντικατοπτρίζει τους στενούς δεσμούς τους. Και τα τρία είδη που αναφέρονται σε αυτή την παράγραφο διαφοροποιήθηκαν εξολοκλήρου στις μεσογειακές συνθήκες της Αιγιακής περιοχής και η εξέλιξη της θερμικής τους φυσιολογίας αντανακλά τα ιδιαίτερα χαρακτηριστικά της περιοχής.

Με εξαίρεση τις επιλεγόμενες θερμοκρασίες όπου οι σαύρες από τις Μέσα Διαβατές παρουσιάζουν υψηλότερες τιμές, όλες οι υπόλοιπες θερμικές παράμετροι δεν διαφοροποιούνται ανάμεσα στους πληθυσμούς που εξετάσαμε. Φαίνεται λοιπόν ότι το μεγαλύτερο μέγεθος σώματος δεν είχε καμία επίδραση πάνω στις θερμορυθμιστικές και θερμοχωρητικές ιδιότητες των ατόμων. Επειδή η θερμική φυσιολογία είναι ένας συντηρητικός χαρακτήρας, φαίνεται ότι τα επιτυχημένα μοντέλα «κλειδώνουν» εξελικτικά και δεν τροποποιούνται.

Ερμηνεία του φαινομένου του γιγαντισμού

Η μελέτη των φαινομένων των νανισμού και του γιγαντισμού σε νησιωτικά οικοσυστήματα έχει προσελκύσει το ενδιαφέρον πολλών ερευνητών. Από πολύ νωρίς έγινε φανερό ότι δεν μπορεί να δοθεί μια μόνο εξήγηση που να περιγράφει το μηχανισμό ο οποίος οδηγεί σε αυτές τις καταστάσεις (Case 1978). Το πιο πιθανό είναι ότι τα ακραία φαινόμενα μορφολογικών αποκλίσεων οφείλονται σε μια αλληλουχία παραγόντων που συνδυάζονται μεταξύ τους. Μάλιστα οι παράμετροι μπορούν να ποικίλλουν από βίοτοπο σε βίοτοπο όπως επίσης και ο τρόπος συνδυασμού τους.

Ο γιγαντισμός που διαπιστώθηκε στις Μέσα Διαβατές πιστεύουμε ότι προέκυψε ως αποτέλεσμα του σκληρού ενδοειδικού ανταγωνισμού και της υψηλής τροφικής διαθεσιμότητας. Πιο συγκεκριμένα ο μηχανισμός που οδηγεί στο γιγαντισμό μπορεί να εξηγηθεί από τρεις παράγοντες:

(1) Το μεγάλο μέγεθος στα νεαρά άτομα. Τα μεγαλύτερα νεαρά άτομα, που θα ωριμάσουν προφανώς σε μεγαλύτερα ενήλικα, είναι πιο πιθανό να αποφύγουν τον κανιβαλισμό και να επιβιώσουν.

(2) Το μεγάλο μέγεθος στα ενήλικα αρσενικά. Οι αυξημένες διαστάσεις σώματος εξασφαλίζουν αυξημένη εισροή τροφής (μέσω κανιβαλισμού και ουρών των αντιπάλων) αλλά και υψηλότερο κοινωνικό status, χωροκρατικότητα και αναπαραγωγική επιτυχία (Jenssen και Nuñez 1998).

(3) Η υψηλή τροφική διαθεσιμότητα. Η αφθονία τροφής υποστηρίζει ενεργειακά την ανάπτυξη μεγαλύτερου μεγέθους σώματος (Goltsman et al. 2005, Raia και Meiri 2006).



Εικόνα 35. Φωλιά ασημόγλαρων από τις Διαβατές με νεοσσό ενώ ένας ακόμα έχει μόλις σπάσει το κέλυφος του αυγού με το ράμφος του και ετοιμάζεται να βγει (μέσον).

Η παρουσία θαλασσοπουλιών σχετίζεται άμεσα με την εμφάνιση γιγαντισμού (Case και Schwaner 1993, Boback 2003). Στις Διαβατές η παρουσία της θαλερής αποικίας γλάρων που φωλιάζουν στη νησίδα εγγυάται την απρόσκοπτη ροή ενέργειας στο οικοσύστημα.

Σε νησιά που δεν φιλοξενούν θηρευτές οι σαύρες εμφανίζουν υψηλές πυκνότητες και τείνουν να αναπτύξουν μεγαλύτερο μέγεθος προκειμένου να διαφύγουν από τον ενδοειδικό ανταγωνισμό (Case 1978, Meiri 2008). Στην περίπτωση του γιγαντιαίου πληθυσμού των Μέσα Διαβατών πιστεύουμε ότι η παρουσία των γλάρων και η συνεπακόλουθη αυξημένη τροφική διαθεσιμότητα, η πυκνότητα του πληθυσμού και ο κανιβαλισμός είναι οι λόγοι που οδηγούν στην εμφάνιση μεγαλύτερων μεγεθών. Έτσι οι αποικίες των γλάρων επιτρέπουν στην ύπαρξη πυκνών πληθυσμών σαυρών μέσα στις οποίες ο ενδοειδικός ανταγωνισμός είναι ισχυρός. Τα νεαρά άτομα αναπτύσσουν μεγάλο μέγεθος σώματος για να αποφύγουν την θήρευση χάρη στην επιπλέον τροφή που παρέχεται (Stamps και Tanaka 1981). Κάποια νησιά διαθέτουν τροφικούς πόρους που δεν υπάρχουν στην ξηρά (Meiri 2007) και στις Μέσα Διαβατές οι γλάροι αντιπροσωπεύουν, κυριολεκτικά, το μάννα εξ ουρανού.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Αδαμοπούλου ΧΑ (1999) Δομή και λειτουργία ζωικών βιοκοινωνιών του εδάφους, με έμφαση στη σαύρα *Podarcis milensis* (Sauria: Lacertidae) σε νησιωτικά οικοσυστήματα του Αιγαίου. Διδακτορική διατριβή. Εθνικό και Καποδιστριακό Πανεπιστήμιο Αθηνών.
- Adamopoulou C, Pafilis P, Valakos E (1999) Diet composition of *Podarcis milensis*, *Podarcis gaigeae* and *Podarcis erhardii* (Sauria: Lacertidae) during summer. *Bonner Zoologische Beiträge*, 48, 275-282.
- Adamopoulou C, Valakos ED (2000) Small clutch size in a Mediterranean endemic lacertid (*Podarcis milensis*). *Copeia*, 2, 610-614.
- Adler GH (1996) The island syndrome in isolated populations of a tropical forest rodent. *Oecologia*, 108, 694-700.
- Adler GH, Levins R (1994) The Island Syndrome in Rodent Populations. *Quarterly Review of Biology*, 69, 473-490.
- Adolph SC (1990) Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceleporus* lizards. *Ecology*, 71, 315-327.
- Adolph SC, Porter WP (1993) Temperature, activity and lizard life histories. *American Naturalist*, 142, 273-295.
- Anderson WB, Polis GA (1998) Marine subsidies of island communities in the Gulf of California: evidence from stable carbon and nitrogen isotopes. *Oikos*, 81, 75-80.
- Anderson WB, Polis GA (1999) Nutrient fluxes from water to land: seabirds affect plant nutrient status on Gulf of California islands. *Oecologia*, 118, 324-332.
- Andreakos K (1978) Climatic elements of the Greek Network (1930–1975). Climate Department, Ministry of Defense, Athens.
- Andrews RM (1971) Structural habitat and time budget of *Anolis polylepis* (Iguanidae). *Ecology*, 52, 262-270.
- Arnold EN (1984) Evolutionary aspects of tail shedding in lizards and their relatives. *Journal of Natural History*, 18, 127-169.
- Arnold EN (1988) Caudal autotomy as a defense. In: *Biology of the Reptilia 16. Ecology B: Defense and life history* (Editors: Gans C, Huey RB), New York: Alan R. Liss, pp 235-273.

- Ausden M, (1996) Invertebrates. In: Ecological Census Techniques: A Handbook. (Editor: Sutherland WJ), Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 139-177.
- Avery RA (1982) Field studies of body temperatures and thermoregulation. In: Biology of the Reptilia, Physiology C, Physiological Ecology (Editors: Gans C, Pough FH). Academic Press, New York, 12, pp. 93-166.
- Avery RA, Bedford JD (1982) The role of thermoregulation in lizard biology: Predatory efficiency in a temperate diurnal basker. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 11, 261-424.
- Βαλάκος ΕΔ (1990) Η οικολογία της σαύρας *Podarcis erhardii* (Bedriaga, 1882) (Sauria: Lacertidae) σε τυπικό νησιωτικό οικοσύστημα στη Νάξο. Διδακτορική Διατριβή, Εθνικό και Καποδιστριακό Πανεπιστήμιο Αθηνών.
- Bakken GS, Gates DM (1975) Heat transfer analysis of animals: some implications for field ecology, physiology and evolution. In: Perspectives of biophysical ecology, (Editors: Gates DM, Schmerl RB). Springer-Verlag, New York, New York, pp. 255-290.
- Baldwin FM (1925) The relation of body to environmental temperatures in turtles, *Chrysemys marginata belli* (Gray) and *Chelydra serpentina* (Linnaeus). *Biological Bulletin*, 48, 432-445.
- Barrett K, Anderson WB, Wait AD, Grismer LL, Polis GA, Rose MD (2005) Marine subsidies alter the diet and abundance of insular and coastal lizard populations. *Oikos*, 109, 145-153.
- Bartholomew GA (1982) Physiological control of body temperatures. In: Biology of the Reptilia, (Editors: Gans C, Pough FC). Academic Press, New York, 12, pp. 167-211.
- Bauwens D, Garland T, Castilla AM, Van Damme R (1995) Evolution of sprint speed in lacertid lizards: morphological, physiological and behavioral covariation. *Evolution*, 49, 848-863.
- Bauwens D, Hertz PE, Castilla AM (1996) Thermoregulation in a lacertid lizard: the relative contributions of distinct behavioral mechanisms. *Ecology*, 77(6), 1818-1830.
- Bauwens D, Diaz-Uriarte R (1997) Covariation of life-history traits in Lacertid lizards: a comparative study. *American Naturalist*, 149, 91-111.

- Bennett AF, Nagy KA (1977) Energy expenditure in free-ranging lizards. *Ecology*, 58, 697-700.
- Bennett PM, Owens IPF (1997) Variation among birds in vulnerability to extinction: chance or evolutionary predisposition? *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 264, 401–408.
- Bennett AF (1978) Activity metabolism of the lower vertebrates. *Annual Reviews of Physiology*, 40, 447-469.
- Bennett AF, Gorman, GC (1979) Population density and energetics of lizards on a tropical island. *Oecologia*, 42, 339–358.
- Bernard C (1878) *Lecons sur les phenomenes de la vie commune aux animaux et aux vegetaux*. Balliers et Fils, Paris.
- Blondel J (2000) Evolution and ecology of birds on islands: Trends and prospects. *Vie et Milieu*, 50, 205-220.
- Boback SM (2003) Body size evolution in snakes: evidence from island populations. *Copeia*, 1, 81-94.
- Boback, SM, Guyer C (2003) Empirical evidence for an optimal body size in snakes. *Evolution*, 57, 345–351.
- Bradshaw SD (1997) *Homeostasis in desert reptiles*. Springer-Verlag, Heidelberg.
- Brown RP, Perez-Mellado V, Diego-Rasilla J, Garcia JA, Naranjo A, Speakman JR (1992) Individual and population energetics of a lizard on a Mediterranean islet. *Oecologia (Berlin)*, 91, 500-504.
- Brown JH, Marquet PA, Taper ML (1993) Evolution of body size: consequences of an energetic definition of fitness. *American Naturalist*, 142, 574-584
- Brown RP, Pérez-Mellado V (1994) Ecological energetics and food acquisition in dense Menorcan islet populations of the lizard *Podarcis lilfordi*. *Functional Ecology*, 8, 427-434.
- Brown GP, Shine R (2009) Beyond size-number trade-offs: clutch size as a maternal effect. *Philosophical Transactions of the Royal Society B - Biological Sciences*, 364, 1097-1106.
- Calder WA (1984) *Size, function, and life history*. Harvard University Press, Cambridge MA, pp. 421.

- Camargo A, Sinervo B, Sites JW (2010) Lizards as model organisms for linking phylogeographic and speciation studies *Molecular Ecology*, 19, 3250-3270
- Cardillo M, Mace GM, Jones KE, Bielby J, Bininda-Emonds ORP, Sechrest W, Orme CDL, Purvis A (2005) Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science*, 309, 1239-1241.
- Carlquist S. (1974) *Island Biology*. Columbia University Press, Columbia.
- Carretero MA, Llorente GA (1993) Ecología termica y actividad en una población costera de *Psammodromus hispanicus*. *Revista Espanola de Herpetologia*, 7, 21-32.
- Case TJ (1975) Species numbers, density compensation and colonizing ability of lizards on islands in the Gulf of California. *Ecology*, 56, 3-18.
- Case TJ (1978) A general explanation for insular body size trends in terrestrial vertebrates. *Ecology*, 59, 1-18.
- Castilla AM, Bauwens D (1991) Thermal biology, microhabitat selection and conservation of the insular lizard *Podarcis hispanica atrata*. *Oecologia*, 85, 366-374.
- Castilla AM, Van Damme R (1996) Cannibalistic propensities in the lizard *Podarcis hispanica atrata*, *Copeia*, 4, 991-994.
- Castilla AM, Labra A (1998) Predation and spatial distribution of the lizard *Podarcis hispanica atrata*: an experimental approach. *Acta Oecologica*, 19, 107-114.
- Castilla AM, Bauwens D (2000a) Reproductive characteristics of the lacertid lizard *Podarcis atrata*. *Copeia*, 3, 748-756.
- Castilla AM, Bauwens D (2000b) Reproductive characteristics of the island lacertid lizard *Podarcis lilfordi*. *Journal of Herpetology*, 34, 390-396.
- Cattaneo A, (1998) The amphibians and reptiles of the Greek islands of Skyros, Skopelos and Alonissos (Northern Sporades). *Atti della Societa Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, 139, 127-149.
- Chondropoulos BP, Lykakis JJ (1983) Ecology of the Balkan wall lizard, *Podarcis taurica* (Sauria, Lacertidae) from Greece. *Copeia*, 991-1001.
- Chondropoulos BP, Maragou P, Valakos ED (1993) Food consumption of *Podarcis taurica ionica* (Lehrs, 1902) in the Ionian islands (Greece). In *Lacertids of the Mediterranean Region: A Biological Approach*. (Editors: Valakos ED, Boehme W, Pérez -Mellado V, Maragou P), Hellenic Zoological Society, Athens, pp. 173-182.

- Christian KA, Weavers BW (1996) Thermoregulation of monitor lizards in Australia: an evaluation of methods in thermal biology. *Ecological Monographs*, 66, 139-157.
- Clegg SM, Owens IPF (2002) The “island rule” in birds: medium body size and its ecological explanation. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 269, 1359–1365.
- Cloudlsey-Thompson JL (1999) The diversity of amphibians and reptiles, an introduction. Springer-Verlag, Heidelberg.
- Congdon JD, Gibbons JW (1985) Egg components and reproductive characteristics of turtles: relationships to body size. *Herpetologica*, 41, 194-205.
- Cooper WE, Alberts AC (1991) Gue flicking and biting in response to chemical food stimuli by an iguanid lizard (*Dipsosaurus dorsalis*) having sealed vomeronasal ducts-vomerolfaction may mediate these behavioral-responses. *Journal of Chemical Ecology*, 17, 135-146.
- Cooper WE, Pérez-Mellado V, Vitt LJ (2004) Ease and effectiveness of costly autotomy vary with predation intensity among lizard populations. *Journal of Zoology*, 262, 243–255.
- Cooper WE, Pérez-Mellado V, Vitt LJ (2004) Ease and effectiveness of costly autotomy vary with predation intensity among lizard populations. *Journal of Zoology*, 262, 243–255.
- Cowles RB, Bogert CM (1944) A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *American Museum of Natural History Bulletin*, 83, 267-296.
- Crawford KM, Sporila JR, Standora EA (1983) Operative environmental temperatures and basking behavior of the turtle *Pseudemys scripta*. *Ecology*, 64, 989-999.
- Crews D (1975) Psychobiology of reptilian reproduction. *Science*, 189, 1059-1065.
- Crews D, Williams EE (1977) Hormones, reproductive behavior and speciation. *American Zoologist*, 17, 271-286.
- Darwin C (1859) *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favored races in the struggle for life*. Murray, London.
- Dermitzakis MD (1990) Paleogeography, geodynamic processes and event stratigraphy during the Late Cenozoic of the Aegean area. *Accademia Nazionale dei Lincei*, 85, 263–288.

- DeWitt CB (1967) Behavioural thermoregulation in the desert iguana. *Science*, 158, 809-810.
- Dial BE, Fitzpatrick LC (1983) Lizard tail autotomy: Function and energetics of postautotomy tail movement in *Scincella lateralis*. *Science*, 219, 391-393.
- Dial BE, Fitzpatrick LC (1984) Predator escape success in tailed versus tailless *Scincella lateralis* (Sauria: Scincidae). *Animal Behaviour*, 32, 301-302.
- Diaz JA, Carrascal LM (1991) Prey Size and Food Selection of *Psammodromus algirus* (Lacertidae) in Central Spain. *Journal of Herpetology*, 24, 342-347.
- Doughty P (1996) Allometry of reproduction in two species of gekkonid lizards (Gehyra): effects of body size miniaturization on clutch and egg sizes. *Journal of Zoology*, 260, 703-715.
- Doughty P (1997) The effects of “fixed” clutch sizes on lizard life-histories: reproduction in the Australian velvet gecko, *Oedura lesueurii*. *Journal of Herpetology*, 31, 266-272.
- Doughty P, Shine R (1997) Detecting life-history trade-offs: Measuring energy stores in “capital” breeders reveals costs of reproduction. *Oecologia*, 110, 508-513.
- Du W, Ji X, Shine R (2005) Does body volume constrain reproductive output in lizards? *Biology Letters*, 1, 98–100.
- Dunham AE, Miles DB (1985) Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles: The effects of size and phylogeny reconsidered. *American Naturalism*, 126, 231-257.
- Dunham AE, Miles DB, Reznick DN (1988) Life history patterns in squamate reptiles. *Biology of the Reptilia* 16, Ecology B: Defense and life history (Editors: Gans C, Huey RB), New York Academic Press, pp. 441–552.
- Dunham AE, Tinkle DW, Gibbons JW (1978) Body size in island lizards: A cautionary tale. *Ecology*, 59, 1230–1238
- Elgar MA, Crespi BJ (1992) *Cannibalism: ecology and evolution among diverse taxa*. Oxford University Press, Oxford.
- Ellis JC (2005) Marine birds on land: a review of plant biomass, species richness, and community composition in seabird colonies. *Plant Ecology*, 181, 227–41.
- Ellis JC, Farina JM, Witman JD (2006) Nutrient transfer from sea to land: the case of gulls and cormorants in the Gulf of Maine. *Journal of Animal Ecology*, 75, 565–74.

- Elser JJ, Matthew MES, Cleland EE, Gruner DS, Harpole WS, Hillebrand H, Ngai JT, Seabloom EW, Shurin JB, Smith JE (2007) Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10, 1135–42.
- Ferguson GW, Brockman T (1980) Geographic differences of growth-rate of *Sceloporus* lizards (Sauria, Iguanidae). *Copeia*, 2, 259-264.
- Ferguson W, Fox SF (1984) Annual variation and survival advantage of large juvenile sideblotched lizards, *Uta stansburiana*: Its causes and evolutionary significance. *Evolution*, 38, 342-349.
- Firth BT, Turner JS, Ralph CL (1989) Thermoregulatory behaviour in two species of iguanid lizards, *Crotaphytus collaris* and *Sauromalus obesus*: diel variation and the effects of pinealectomy. *Journal of Comparative Physiology*, 159B, 13-20.
- Forsman A, Shine R (1995) Parallel geographic variation in body shape and reproductive life history within the Australian scincid lizard *Lampropholis delicata*. *Functional Ecology*, 9, 818-828.
- Fox SF, Rostker MA (1982) Social cost of tail loss in *Uta stansburiana*. *Science* (Washington DC), 218, 692-693.
- Fraser S, Grigg GC (1984) Control of thermal conductance is insignificant to thermoregulation in small reptiles. *Physiological Zoology*, 57, 392-400.
- Fuentes JA (1984) Evolution of lizard niches in Mediterranean habitats. In: *Mediterranean Type Shrublands: Ecosystems of the World*. (Editors: Di Castri F, Goodall DW, Specht R). Elsevier Science Publishing Co, Amsterdam, 11, pp 417–444.
- Galán P (1995) Ciclos de actividad de *Podarcis bocagei* en el noroeste ibérico. *Revista Española de Herpetología*, 9, 37-47.
- Galán P (1997) Reproductive ecology of the lacertid lizard *Podarcis bocagei*. *Ecography*, 20, 197-209.
- Galán P (2003) Reproductive characteristics of an insular population of the lizard *Podarcis hispanica* from Northwest Spain (Cies Islands, Galicia). *Copeia*, 3, 657-665.
- Galán P, Vicente L (2003) Reproductive characteristics of the insular lacertid *Teira dugesii*. *Herpetological Journal*, 13, 149-154.

- Gans C (1974c) Analysis by comparison: burrowing in Amphisbaenians, In: Biomechanics: an approach to vertebrate biology. (Editor: Lippincott JP), Philadelphia, pp. 117–191.
- Gans C, Pough FH (1982) Physiological ecology: its debt to reptilian studies, its value to students of reptiles. In: Biology of the Reptilia, (Editors: Gans C, Pough FH) Academic Press, New York, 12, pp. 1-13.
- Garland T Jr, Hankins E, Huey RB (1990) Locomotor capacity and social dominance in male lizards. *Functional Ecology*, 4, 243–250.
- Ghiselin MT (1974) *The Economy of Nature and the Evolution of Sex*. University California Press, Berkeley.
- Goltsman ME, Kruchenkova P, Sergeev S, Volodin I, Macdonald DW (2005) “Island syndrome” in a population of Arctic foxes (*Alopex lagopus*) from Mednyi Island. *Journal of Zoology*, 267, 405–418.
- Gould SJ (1975) On the scaling of tooth size in mammals. *American Zoologist*, 15, 351–362.
- Grbac I, Bauwens D (2001) Constraints on temperature regulation in two sympatric *Podarcis* lizards during autumn. *Copeia*, 1, 178-186.
- Greenberg N, McLean PD (1978) *Behavior and neurology of lizards*. Rockville, Maryland, National Institute of Mental Health.
- Gruber U (1986) *Podarcis erhardii* (Bedriaga, 1876) Ägäische Mauereidechse. In: Böhme W (ed) *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Echsen 3*. Aula, Wiesbaden, pp 25-49.
- Gruber U, Schultze-Westrum T (1971) Zur Taxonomie und Ökologie der Cycladen-Eidechse (*Lacerta erhardii*) von der Nördlichen Sporaden. *Bonner Zoologische Beiträge* 22: 101–130.
- Gvozdik L, Castilla AM (2001) A comparative study of preferred body temperatures and critical thermal tolerance limits among populations of *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) along an altitudinal gradient. *Journal of Herpetology*, 35(3), 486-492.
- Hailey A (1982) Choice of substrate and heating rate in *Lacerta vivipara*. *British Journal of Herpetology*, 6, 207-213.
- Handrinos G, Akriotis T (1997) *Birds of Greece*. C. Helm & C. Black, London.

- Harris DJ, Arnold EN (1999) Relationships of Wall Lizards, *Podarcis* (Reptilia: Lacertidae) based on mitochondrial DNA sequences. *Copeia*, 3, 749-754.
- Hasegawa M (1994) Insular radiation in life-history of the lizard *Eumeces okadae* in the Izu Islands, Japan. *Copeia* 3, 732-747.
- Heatwole H, Taylor G (1987). *Ecology of Reptiles*. Surrey Beatty & Sons Ltd, Australia.
- Herrel A, Vanhooydonck B, Joachim R, Irschick DJ (2004) Frugivory in polychrotid lizards: effects of body size. *Oecologia*, 140, 160–168.
- Hertz PE, Huey RS (1981) Compensation for altitudinal changes in the thermal environment by some *Anolis* lizards of Hispaniola. *Ecology*, 62, 515-521.
- Hertz PE, Huey RB, Stevenson SR (1993) Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *American Naturalist*, 142, 796-818.
- Huberty AF, Denno RF (2006) Consequences of nitrogen and phosphorus limitation for the performance of two planthoppers with divergent life-history strategies. *Oecologia*, 149, 444–55.
- Huey RB, Webster TP (1975) Thermal biology of a solitary lizard: *Anolis marmoratus* of Guadeloupe, Lesser Antilles. *Ecology*, 56, 445-452.
- Huey RB, Slatkin M (1976) Cost and benefit of lizard thermoregulation. *Quarterly Review of Biology*, 51, 363-383.
- Huey RB (1978) Latitudinal pattern of between altitude similarity: mountains might be "higher" in the tropics. *American Naturalist*, 112, 225-229.
- Huey RB (1982) Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In: *Biology of the Reptilia*, (Editors: Gans C, Pough Fh). Academic Press, New York, 12, pp. 25-91.
- Huey RB, Pianka ER, Schoener TW (1983) *Lizard Ecology: studies of a model organism*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Huey RB, Peterson CR, Arnold SJ, Porter WP (1989) Hot rocks and not-so-hot rocks: retreat-site selection by garter snakes and its thermal consequences. *Ecology*, 70, 931-944.
- Huey RB, Pianka ER, Vitt LJ (2001) How often do lizards “run on empty”? *Ecology*, 82, 1–7.
- Jaeger RG (1994) Transect sampling. In: *Measuring and monitoring biological diversity*,

- (Editors: Heyer WR, Donnelly MA, McDiarmid RW, Hayek LC, Foster MC)
Smithsonian Institution Press, Washington and London, pp 103–107.
- Jennings WB, Thompson GG (1999) Territorial behavior in the Australian scincid lizard *Ctenotus fallens*. *Herpetologica*, 55, 352-361.
- Jenssen TA, Nunez SC (1998) Spatial and breeding relationships of the lizard, *Anolis carolinensis*: evidence of intra-sexual selection. *Behavior*, 135, 981–1003.
- Jessop TS, Madsen T, Sumner J, Rudiharto H, Phillips JA, Ciofi C (2006) Maximum body size among insular Komodo dragon populations covaries with large prey density. *Oikos*, 112, 422–429.
- Ji X, Wang ZW (2005) Geographic variation in reproductive traits and trade-offs between size and number of eggs of the Chinese cobra (*Naja atra*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 85, 27–40.
- Judas M (1989) Predator pressure on earthworms: field experiments in a beechwood. *Pedobiologia*, 33, 339-354.
- Knapp CR, Iverson JB, Owens AK (2006) Geographic variation in nesting behavior and reproductive biology of an insular iguana (*Cyclura cyclura*). *Canadian Journal of Zoology*, 84, 1566-1575.
- Kolb GS, Jerling L, Hambäck PA (2010) The Impact of Cormorants on Plant–Arthropod Food Webs on Their Nesting Islands. *Ecosystems*, 13, 353–366.
- Krebs HA (1975) The August Krogh principle: "for many problems there is an animal on which it can be most conveniently studied". *Journal of Experimental Zoology*, 194, 309-344.
- Lack D (1954) *The natural regulation of animal numbers*. Clarendon Press, Oxford pp. 141-153.
- Langkilde T, Shine R (2007) Interspecific conflict in lizards: social dominance depends upon an individual's species not its body size. *Austral Ecology*, 32, 869–877.
- Le Galliard JF, Ferrière R, Clobert J (2005) Juvenile growth and survival under dietary restriction: are males and females equal? *Oikos*, 111, 368-376.
- Legakis A, Maragou P (2009) *The Red Data Book of threatened vertebrates of Greece*. Hellenic Zoological Society, Athens.
- Leigh EG Jr, Hladik A, Hladik MC, Jolly A (2007) *The biogeography of large islands, or*

- how does the size of the ecological theater affect the evolutionary play? *Revue d'Écologie*, 62, 105–168.
- Lemos-Espinal JA, Smith GR, Ballinger RE (1997) Temperature relationships of the tropical tree lizard (*Urosaurus bicarinatus*) from the Canon del Zopilote, Guerrero, Mexico. *Herpetological Journal*, 7, 26-27.
- Lomolino MV (1985) Body size of mammals on islands: the island rule reexamined. *American Naturalist*, 125, 310–316.
- Lomolino MV, Riddle BR, Brown JH (2005) *Biogeography*, 3rd Edition. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Losos JB (1994) Integrative approaches to evolutionary ecology: *Anolis* lizards as a model system. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25, 467–493.
- Losos JB, Ricklefs RE (2009) Adaptation and diversification on islands. *Nature*, 457, 830-836.
- Μαραγκου Π (1997) Συγκριτική μελέτη της οικολογίας των συμπατρικών ενδημικών ειδών σαυρών την Πελοποννήσου *Lacerta graeca* (Bedriaga, 1986) και *Podarcis peloponnesiaca* (Bibron & Borry, 1833). Διδακτορική διατριβή, Πανεπιστήμιο Πατρών.
- MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Magnuson JJ, Crowder LB, Medvick PA (1979) Temperature as an ecological resource. *American Zoologist*, 19, 331-343.
- Martin CJ (1903) Thermal adjustment and respiratory exchange in monotremes and marsupials - A study in the development of homoeothermism. *Philosophical Transactions of the Royal Society Series B*, 195, 1-37.
- Martin-Vallejo J, Garcia-Fernandez J, Perez-Mellado V, Vicente-Villardón JL (1995) Habitat selection and thermal ecology of the sympatric lizards *Podarcis muralis* and *Podarcis hispanica* in a mountain region of central Spain. *Herpetological Journal*, 5, 181-188.
- Mayer W, Tiedemann F (1980) Elektrophoretische Untersuchungen an europäischen Arten der Gattungen *Lacerta* und *Podarcis*, I. Die *Podarcis* -Formen den griechischen

- Inseln Milos und Skyros. Zoologische Systematische Evolutionsforschung, 18, 147-152.
- Mayhew WW (1963) Reproduction in the granite spiny lizard, *Sceloporus orcutti*. Copeia, 144-152.
- McGinley M (1989) The influence of a positive correlation between clutch size and offspring fitness on the optimal offspring size. Evolutionary Ecology, 3, 150-156.
- McIntyre NE, Rango J, Fagan WF, Faeth SH (2001) Ground arthropod community structure in a heterogeneous urban environment. Landscape and Urban Planning, 52, 57-274.
- Meiri S, Dayan T, Simberloff D (2005a) Area, isolation and body size evolution in insular carnivores. Ecology Letters, 8, 1211-1217.
- Meiri S, Simberloff D, Dayan T (2005b) Insular carnivore biogeography: island area and mammalian optimal body size. The American Naturalist, 165, 505–514.
- Meiri S (2007) Size evolution in island lizards. Global Ecology and Biogeography, 16, 702-708.
- Meiri S (2008) Evolution and ecology of lizard body sizes. Global Ecology and Biogeography, 17, 724-724.
- Meiri S (2010) Length–weight allometries in lizards. Journal of Zoology, 281, 218–226.
- Melton RH (1982) Body size and island *Peromyscus*: a pattern and a hypothesis. Evolutionary Theory, 6, 113–126.
- Miles DB, Dunham AE (1996) The paradox of the phylogeny: character displacement of analyses of body size in island *Anolis*. Evolution, 50, 594–603.
- Minnich JE (1982) The use of water. In: Biology of the Reptilia, (Editors: Cans C, Pough FH). Academic Press, London, UK, 12, pp. 325-395.
- Moberly WR (1968) The metabolic responses of the common iguana, *Iguana iguana*, to walking and diving. Comparative Biochemistry and Physiology, 27, 21-32.
- Moermond TC (1979) Habitat constraints on the behavior, morphology and community structure of *Anolis* lizards. Ecology, 60, 152-164.
- Mosauer W (1936) The toleration of solar heat in desert reptiles. Ecology, 17, 56-66.
- Muth A (1977) Body temperature and associated postures of the zebra-tailed lizard, *Callisaurus dorsalis*. Copeia, 122-125.

- Nagy KA (1982) Energy requirements of free-living iguanid lizards. In: Iguanas of the World: Their Behaviour, Ecology and Conservation, (Editors: Burghardt GM and Rand AS), Noyes Publications, Park Ridge, New Jersey, pp. 49–59.
- Niewiarowski PH, Dunham AE (1994) The evolution of reproductive effort in squamate reptiles - costs, trade-offs, and assumptions reconsidered. *Evolution*, 48, 137-145.
- Niewiarowski P (2001) Energy budgets, growth rates, and thermal constraints: Toward an integrative approach to the study of life-history variation. *American Naturalist*, 157, 421-433.
- Niewiarowski PH (2001) Energy budgets, growth rates and thermal constraints: toward an integrative approach to the study of life-history variation. *American Naturalist*, 157, 421-433.
- Oftedal OT, Allen ME, Chung AL, Reed RC, Ulrey DE (1994) Nutrition, urates and desert survival: potassium and the desert tortoise (*Gopherus agassizii*). In: Proceedings of the Association of Reptilian and Amphibian veterinarians and American Association of Zoo Veterinarians. Pittsburgh, PA., pp. 308-313.
- Olden JD, Hogan ZS, Zanden MJV (2007) Small fish, big fish, red fish, blue fish: size-biased extinction risk of the world's freshwater and marine fishes. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 694–701.
- Olesen JM, Valido A (2003) Lizards as pollinators and seed dispersers: an island phenomenon. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 177–181.
- Olsson M, Wapstra E, Olofsson C (2002) Offspring size-number strategies: experimental manipulation of offspring size in a viviparous lizard (*Lacerta vivipara*). *Functional Ecology*, 16, 135-140.
- Παφίλης Π (2003). Προσαρμογές σαυρών της οικογένειας Lacertidae βάση της θερμικής τους βιολογίας, του μεταβολικού ρυθμού και της φυλογενετικής τους ιστορίας. Διδακτορική διατριβή. Εθνικό και Καποδιστριακό Πανεπιστήμιο Αθηνών.
- Pafilis P, Valakos ED, Foufopoulos J (2005) Comparative postautotomy tail activity in six Mediterranean lacertid species. *Physiological Biochemical Zoology*, 78, 828-838.
- Pafilis P, Pérez-Mellado V, Valakos ED (2008) Post autotomy tail activity in Balearic wall lizard, *Podarcis lilfordi*. *Naturwissenschaften*, 95, 217-221.

- Pafilis P, Valakos ED (2008) Restriction of caudal autotomy during life in Balkan green lizard (*Lacerta trilineata*). *Journal of Natural History*, 42, 409-419.
- Pafilis P, Foufopoulos J, Poulakakis N, Lymberakis P, Valakos ED (2007) Digestive performance in five Mediterranean lizard species: effects of temperature and insularity. *Journal of Comparative Physiology B*, 177, 49-60.
- Pafilis P, Foufopoulos J, Poulakakis N, Lymberakis P, Valakos ED (2009a) Tail shedding in island lizards [Lacertidae, Reptilia]: Decline of antipredator defenses in relaxed predation environments. *Evolution*, 63, 1262-1278.
- Pafilis P, Meiri S, Foufopoulos J, Valakos E (2009b) Intraspecific competition and high food availability drive insular gigantism in a lizard. *Naturwissenschaften* 96, 1107-1113.
- Palkovacs EP (2003) Explaining adaptive shifts in body size on islands: a life history approach. *Oikos*, 103, 37-44.
- Parker GA, Begon M (1986) Optimal egg size and clutch size: effects of environment and maternal phenotype. *American Naturalist*, 128, 573-592.
- Perez-Mellado V (1983) Activity and thermoregulation patterns in two species of Lacertidae: *Podarcis hispanica* and *Podarcis bocagei*. *Ciência Biológica. Ecology and Systematics*, 5, 5-12.
- Perez-Mellado V, Corti C (1993) Dietary adaptations and herbivory in lacertid lizards of the genus *Podarcis* from western Mediterranean islands (Reptilia: Sauria). *Bonner Zoologische Beiträge*, 44, 193–220.
- Perez-Mellado V, Corti C, Lo Cascio P. (1997) Tail autotomy and extinction in Mediterranean lizards. A preliminary study of continental and insular populations. *Journal of Zoology (London)*, 243, 553-541.
- Pérez-Mellado V (1998) *Podarcis lilfordi* (Günther, 1874) In: *Fauna Ibérica, Reptiles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid (Editors Ramos MA et al.), 10, pp. 272-282.
- Perissoratis C, Conispoliatis N (2003) The impacts of sea-level changes during latest Pleistocene and Holocene times on the morphology of the Ionian and Aegean seas (SE Alpine Europe). *Marine Geology*, 196, 45–156.
- Peters HR (1983) *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press,

New York.

- Peterson CR, Gibson AR, Dorcas ME (1993) Snake thermal ecology; the causes and consequences of body-temperature variation. In: Snakes, ecology and Behavior. (Editors: Seigel RA, Collins JT). McGraw-Hill Inc., New York, pp. 241-314.
- Petren K, Case TJ (1997) A phylogenetic analysis of body size evolution in chuckwallas (*Sauromalus*) and other iguanines. *Evolution*, 51, 206–219.
- Pianka ER (1970) Comparative autecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. *Ecology*, 51, 703-720.
- Pianka ER (1975) Niche relation of desert lizards. In: Ecology and evolution of communities. (Editors: Gody M, Diamond J), Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 12 pp. 292-314.
- Pianka ER (1977) Reptilian species diversity. *American Naturalist*, 109, 453-464.
- Pianka ER, (1986) Ecology and natural history of desert lizards. Analyses of the ecological niche and community structure. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Polis GA, Myers CA (1985) A survey of intraspecific predation among reptiles and amphibians. *Journal of Herpetology*, 19, 99-107.
- Polis GA, Hurd SD (1996) Linking marine and terrestrial food webs: allochthonous input from the ocean supports high secondary productivity on small islands and coastal land communities. *American Naturalist*, 147, 396-423.
- Polis GA, Sanchez-Pinero F, Stapp PT, Anderson WB, Rose MR (2004) Trophic flows from water to land: marine input affects food webs of island and coastal ecosystems worldwide. In: Food webs—at the landscape level. (Editors: Polis GA, Power ME, Huxel GR), The University of Chicago Press, Chicago pp. 201–16.
- Pollo CJ, Perez-Melado V (1991) An analysis of a Mediterranean assemblage of three small lacertid lizards in Central Spain. *Acta Oecologica*, 12, 655-671.
- Poser G (1991) Die Hundertfüßler (Myriapoda, Chilopoda) eines Kalkbuchenwaldes: Populationsökologie, Nahrungsbiologie und Gemeinschaftsstruktur. *Berichte des Forschungszentrums Waldeck Systeme Gottingen A*, 71, 1-21.
- Postma E, van Noordwijk AJ (2005) Gene flow maintains a large genetic difference in clutch size at a small spatial scale. *Nature*, 433, 65-68.

- Potvin C, Lechowicz MJ, Tardif S (1990) The statistical analysis of ecophysiological response curves obtained from experiments involving repeated measures. *Ecology*, 71, 1389-1400.
- Pough FH (1980) The advantages of ectothermy for tetrapods. *American Naturalist*, 115, 92-112.
- Pough FH (1980) The advantages of ectothermy for tetrapods. *American Naturalist*, 115, 92-112.
- Pough FH, Taigen TL, Stewart MM, Brussard PF (1983) Behavioral modification of evaporative water loss by a Puerto Rican frog. *Ecology*, 64, 244-252.
- Pough FH, Andrews RM, Cadle JE, Crump ML, Savitzky AH, Wells KD (1998) *Herpetology*, Prentice Hall, New Jersey.
- Poulakakis N, Lymberakis P, Zouros E, Pafilis P, Valakos ED, Mylonas M (2005) Phylogeography of Balkan wall lizard (*Podarcis taurica*) and its relatives inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Ecology*, 14, 2433-2443.
- Preest MR (1993) Environmental and physiological correlates of organismal performance. PhD Dissertation, Cornell University, Ithaca, New York.
- Raia P, Barbera C, Conte M (2003) The fast life of a dwarfed giant. *Evolutionary Ecology*, 17, 293–312.
- Raia P, Meiri S (2006) The island rule in large mammals: paleontology meets ecology. *Evolution*, 60, 1731–1742.
- Raia P, Guarino FM, Turano M, Polese G, Rippha D, Carotenuto F, Monti D, Cardi M, Fulgione D (2010) The blue lizard spandrel and the island syndrome. *Evolutionary Biology*, 37, 177-186.
- Regal PJ (1967) Voluntary hypothermia in reptiles. *Science*, 155, 1551-1553.
- Regal PJ (1978) Behavioral differences between reptiles and mammals: an analysis of activity and mental capabilities. In: *Behavior and neurology of lizards*. (Editors: Greenberg N, McLean PD), Rockville, Maryland, National Institute of Mental Health, pp. 183-202.
- Regal PJ, Connolly MS (1980) Social influences on biological rhythms. *Behaviour*, 72, 171-199.

- Rodda GH, Dean-Bradley K (2002) Excess density compensation of island herpetofaunal assemblages. *Journal of Biogeography*, 29, 623–632.
- Rodda GH, Perry G, Rondeau RJ, Lazell J (2001) The densest terrestrial vertebrate. *Journal of Tropical Ecology*, 17, 331–338.
- Roughgarden J, Rummel JD, Pacala SW (1983b) Experimental evidence of strong present-day competition between the *Anolis* populations of the Anguilla Bank – a preliminary report. *Advances in herpetology and evolutionary biology – essays in honor of Ernest Williams* (Editors: Rhodin A, Miyata K). Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, pp. 499–506.
- Ruibal R, Philibosian R (1970) Eurythermy and niche expansion in lizards. *Copeia*, 645–653.
- Runemark A, Gabirot M, Bensch S, Svensson E, Martin X, Pafilis P, Valakos ED, Hansson B (2008) Identification of polymorphic microsatellite loci in *Podarcis gaigeae* and *Podarcis hispanica* (Squamata: Lacertidae) and assessment of their utility in three other *Podarcis* species. *Molecular Ecology Resources*, 8, 1367–1370.
- Runemark A, Hansson B, Pafilis P, Valakos ED, Svensson E (2010) Island biology and morphological divergence of the Skyros wall lizard *Podarcis gaigeae*: a combined role for local selection and genetic drift on color morph frequency divergence? *BMC Evolutionary Biology*, 10:269.
- Sadek RA (1981) The diet of the Madeiran lizard *Lacerta dugesii*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 73, 313–341.
- Sale MG, Wilson BA, Arnould JPY (2009) Comparison of life-history characteristics of island and mainland populations of the swamp antechinus. *Journal of Zoology*, 277, 119–125.
- Salvador A (1986) *Podarcis lilfordi* (Gunther, 1874)- Balearen- Eidechse. In: (Editor: Boehme W) *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas* 2, Echsen 3. Aula, Wiesbaden, pp. 83–110.
- Sanchez-Piñero F, Polis GA (2000) Bottom-up dynamics of allochthonous input: direct and indirect effects of seabirds on islands. *Ecology*, 81, 3117–3132.
- Schaefer M (1990) The soil fauna of a beech forest on limestone: trophic structure and energy budget. *Oecologia*, 82, 128–136.

- Schall JJ, Pianka ER (1980) Evolution of escape behavior diversity. *American Naturalist*, 115, 551-566.
- Scheu S, Schafer M (1998) Bottom-up control of the soil macrofauna community in a beechwood on limestone: Manipulation of food resources. *Ecology*, 79, 1573-1585.
- Schmidt-Nielsen K (1997) *Animal physiology, adaptation and environment*. 5th Edition, Cambridge University Press.
- Schoener TW (1971) Theory of feeding strategies. *Annual Reviews of Ecology and Systematic*, 2, 369-404.
- Schoener TW, Schoener A (1980a) Ecological and demographic correlates of injury rates in some Bahamian *Anolis* lizards. *Copeia*, 839-850.
- Schoener TW, Schoener A (1980b) Intraspecific variation in home-range size in some *Anolis* lizards. *Ecology*, 63, 809-823.
- Schwarzkopf L (1994) Measuring trade-offs: a review of studies of costs of reproduction in lizards. In: *Lizard ecology. Historical and experimental perspectives* (Editors: Vitt LJ, Pianka ER), Princeton University Press, Princeton, pp 7-29.
- Semlitsch RD, Reichling SB (1989) Density-dependent injury in larval salamanders. *Oecologia*, 81, 100-103.
- Sergeyev A (1939) The body temperature of reptiles in natural surroundings. *Doklady Akademia Nauk SSSR*, 22, 49-52.
- Shanbhag BA, Radder RS, Saidapur SK (2000) Maternal size determines clutch mass, whereas breeding timing influences clutch and egg sizes in the tropical lizard, *Calotes versicolor* (Agamidae). *Copeia*, 4, 1062-1067.
- Shine R (1992) Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: is reproductive investment constraint or optimized? *Evolution*, 46, 828-833.
- Sinervo B, McEdward LR (1988) Developmental consequences of an evolutionary change in egg size: An experimental test. *Evolution*, 42, 885-899.
- Sinervo B (1990) The evolution of maternal investment in lizards: an experimental and comparative analysis of egg size and its effects on offspring performance. *Evolution*, 44, 279-294.
- Sinervo B, Huey RB (1990) Allometric engineering: An experimental test of the causes of interpopulational differences in locomotor performance. *Science*, 248, 1106-1109.

- Sinervo B, Licht P (1991) Proximate constraints on the evolution of egg size, number, and total clutch mass in lizards. *Science*, 252,1300-1302.
- Sinervo B (1993) The effect of offspring size on physiology and life history: Manipulation of size using allometric engineering. *Bioscience*, 43, 210-218.
- Sinervo B (1994) Experimental tests of reproductive allocation paradigms. *Lizard ecology, historical and experimental perspectives* (Editors: Vitt LJ, Pianka ER), Princeton University Press, Princeton, NJ. pp. 73-90.
- Sinervo B, Doughty P (1996) Interactive effects of offspring size and timing of reproduction on offspring reproduction: experimental, maternal and quantitative aspects. *Evolution*, 50, 1314-1327.
- Sinervo B (1999) Mechanistic analysis of natural selection and a refinement of Lack's and William's principles. *American Naturalist*, 154, 26-42.
- Sinervo B, Svensson E, Comendant T (2000a) Density cycles and an offspring quantity and quality game driven by natural selection. *Nature*, 406, 985-988.
- Sinervo B, Miles DB, De Nardo DF, Frankino WA, Klukrowski M (2000b) Testosterone, endurance and Darwinian fitness: natural and sexual selection on the physiological basis of alternative male behaviors in side-blotched lizards. *Hormonal Behavior*, 38, 222-233.
- Smith CC, Fretwell SD (1974) The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist*, 108, 499-506.
- Snogerup S, Snogerup B (2004) Changes in the flora of some Aegean islets 1968-2000. *Plant Systematics and Evolution*, 245, 169-213.
- Sobey DG, Kenworthy JB (1979) The relationship between herring gulls and the vegetation of their breeding colonies. *Journal of Ecology*, 67, 469-496.
- Sokol OM (1967) Herbivory in lizards. *Evolution*, 21, 192-194.
- Sondaar PY (1977) Insularity and its effects on mammal evolution. In: *Major Patterns of Vertebrate Evolution* (Editors: Hecht MK, Goody PC, Hecht BM). Plenum Press, New York, NY, pp. 671-707.
- Soule M (1963) Aspects of thermoregulation in nine species of lizard from Baja California. *Copeia*, 107-115.
- Stadler B, Michalzik B (1998) Linking aphid honeydew, throughfall, and forest floor

- solution chemistry of Norway spruce. *Ecology Letters*, 1, 13–16.
- Stamps JA (1975) Using growth-based models to study behavioral factors influencing sexual size dimorphism. *Herpetological Monographs*, 9, 75-87.
- Stamps JA (1977) The relationships between resource competition, risk and aggression in a tropical territorial lizard. *Ecology*, 58, 344-358.
- Stamps JA, Tanaka S (1981) The influence of food and water on growth rates in a tropical lizard (*Anolis aeneus*). *Ecology*, 62, 33-40.
- Stamps JA, Tanaka S, Krishnam VV (1981) The relationship between selectivity and food abundance in a juvenile lizard. *Ecology*, 62, 1079-1092.
- Stamps JA (1988) The effect of body size on habitat and territory choice in juvenile lizards. *Herpetologica*, 44, 369-376.
- Stamps JA (1995) Using growth-based models to study behavioral factors influencing sexual size dimorphism. *Herpetological Monographs*, 9, 75-87.
- Stanley SM (1973) An explanation for Cope's rule. *Evolution*, 27, 1–26.
- Stapp P, Polis GA (2003) Marine resources subsidize insular rodent populations in the Gulf of California, Mexico. *Oecologia*, 134, 496–504.
- Stearns SC (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford UK.
- Stevenson RD (1985) The relative importance of behavioral and physiological adjustments controlling body temperature in terrestrial ectotherms. *American Naturalist*, 126, 362-386.
- Stuart-Smith J, Swain R, Stuart-Smith RD, Wapstra E (2007) Is fecundity the ultimate cause of female-biased size dimorphism in the dragon lizard? *Journal of Zoology*, 273, 266-272.
- Svensson E, Sinervo B (2000) Experimental excursions on adaptive landscapes: Density-dependent selection on egg size *Evolution*, 54, 1396-1403.
- Swingland IR, Fraser JG (1979) The conflict between feeding and overheating in the Aldabran giant tortoise. In: *A handbook on biotelemetry and radio tracking*. (Editors: Amlaner CJ, MacDonald DW), Pergamon Press, Oxford and New York, pp 611-615.
- Szarski H (1962) Some remarks on herbivorous lizards. *Evolution*, 16, 529.

- Tiedemann F, Mayer W (1980) Ein Beitrag zur systematischen Stellung der Skiroseidechse. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien (Serie B)*, 83, 543-546.
- Tiedemann F (1997) *Podarcis milensis*. In: Atlas of amphibians and reptiles in Europe, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, pp. 284-285.
- Tosini G, Foà A, Avery RA (1992) Body temperatures and exposure to sunshine of ruin lizards *Podarcis sicula* in central Italy. *Amphibia-Reptilia*, 13, 169-175.
- Towns DR, Wardle DA, Mulder CPH, Yeates GW, Fitzgerald BM, Parrish GR, Bellingham PJ, Bonner KI (2009) Predation of seabirds by invasive rats: multiple indirect consequences for invertebrate communities. *Oikos*, 118, 420–30.
- Triantis KA, Mylonas M, Weiser MD, Lika K, Vardinoyannis K. (2005) Species richness, environmental heterogeneity and area: a case study based on land snails in Skyros Archipelago (Aegean Sea, Greece). *Journal of Biogeography*, 32, 1727–1735.
- Turner FB, Medica PA, Kowalewsky BW (1976) Energy utilization by a desert lizard (*Uta stansburiana*). *Desert Biome (US/IBP) Monograph*, 1, Logan: Utah State University Press.
- Turner FB, Medica PA, Jennrich RI, Maza BG (1982) Frequencies of broken tails among *Uta stansburiana* in southern Nevada and a test of the predation hypothesis. *Copeia*, 4, 835-840.
- Valakos ED, Kourkouli A, Skopeliti M, Pafilis P, Poulakakis N, Voutsas I, Lymberakis P, Simou C, Voelter W, Tsitsilonis OE (2007) Combining immunological and molecular data to assess phylogenetic relations of some Hellenic *Podarcis* species. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 147, 1-10.
- Valakos ED, Pafilis P, Sotiropoulos K, Lymberakis P, Maragou P, Foufopoulos J (2008) *The Amphibians and Reptiles of Greece*. Edition Chimaira, Frankfurt am Main.
- Valakos ED, Vlachopoulos A (1989) Notes on the ecology of *Cyrtodactylus kotschyi* (Reptilia-Gekkonidae) in an insular ecosystem of the Aegean. *Biologia Gallo-Hellenica*, 15, 179-184.
- Van Andel TH, Shackleton J (1982) Late Paleolithic and Mesolithic coastlines of Greece and the Aegean. *Journal of Field Archaeology*, 9, 445–454.

- Van Buskirk J (1989) Density-dependent cannibalism in larval dragonflies. *Ecology*, 70, 1442-1449.
- Van Damme R, Bauwens D, Castilla AM, Verheyen RF (1989) Altitudinal variation of the thermal biology and running performance in the lizard *Podarcis tiliguerta*. *Oecologia*, 80, 516-524.
- Van Damme R (1999) Evolution of herbivory in lacertid lizards: effects of insularity and body size. *Journal of Herpetology*, 33, 663–674.
- Van Valen LM (1973) A new evolutionary law. *Evolutionary Theory*, 1, 1–30.
- Vervust B, Grbac I, Van Damme R (2007) Differences in morphology, performance and behaviour between recently diverged populations of *Podarcis sicula* mirror differences in predation pressure. *Oikos*, 116, 1343-1352.
- Vidal E, Médail F, Tatoni T, Roche P, Bonnet V (2000) Seabirds drive plant species turnover on small Mediterranean islands at the expense of native taxa. *Oecologia*, 122, 427–434.
- Vidal E, Médail F, Tatoni T, Roche P, Vidal P (1998) Impact of gull colonies on the flora of the Riou archipelago (Mediterranean islands of S.E. France). *Biology Conservation*, 84, 235–243.
- Vitt LJ, Congdon JD, Hulse AC, Platz JE (1974) Territorial aggressive encounters and tail breaks in the lizard *Sceleporus magister*. *Copeia*, 990-993.
- Vitt LJ, Congdon JD (1978) Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *American Naturalist*, 112, 595–608.
- Vitt LJ (1983) Tail loss in lizards: the significance of foraging and predator escape modes. *Herpetologica*, 39, 151-162.
- Vitt LJ, Cooper WE (1986) Tail loss, tail color, and predator escape in *Eumeces* (Lacertilia: Scincidae): age-specific differences in costs and benefits. *Canadian Journal of Zoology*, 64, 583-592.
- Wagner JD, Wise DH (1996) Cannibalism regulates densities of young wolf spiders: evidence from field and laboratory experiments. *Ecology*, 77, 639-652.
- Wait DA, Aubrey DP, Anderson WB (2005) Seabird guano influences on desert islands: soil chemistry and herbaceous species richness and productivity. *Journal of Arid Environments*, 60, 681–95.

- Wallace AR (1880) *Island life or, the phenomena and causes of insular faunas and floras, including a revision and attempted solution of the problem of geological climates.* MacMillan, London.
- Walter H (1967) Zur Lebensweise von *Lacerta erhardii*. *Bonner Zoologische Beiträge*, 18, 216-220.
- Walter H (1979) *Eleonora's falcon, adaptations to prey and habitat in a social raptor.* Wildlife behaviour and ecology series. University of Chicago Press.
- Watson GE (1964) Ecology and evolution of passerine birds on the islands of the Aegean Sea. PhD. Thesis. Yale University.
- Werner F (1930) Contribution to the knowledge of the reptiles and amphibians of Greece, especially the Aegean islands. *Occasional papers of the University of Michigan Museum of Zoology*, 211, 1-47.
- Whittaker RJ, Fernandez-Palacios JM (2007) *Island Biogeography: Ecology, Evolution, and Conservation.* Oxford University Press, Oxford.
- Wikramanayake ED, Dryden GL (1993) Thermal ecology of habitat and microhabitat use by sympatric *Varanus begalensis* and *V.salvator* in Sri Lanka. *Copeia*, 709-714.
- Williams EE (1969) The ecology of colonization as seen in the zoogeography of anoline lizards on small islands. *Quarterly Review of Biology*, 44, 345-389.
- Wu Z, Li Y, Murray BR (2006) Insular shifts in body size of rice frogs in the Zhoushan Archipelago, China. *Journal of Animal Ecology*, 75, 1071-1080.
- Wu Z, Li Y, Murray BR (2006) Insular shifts in body size of rice frogs in the Zhoushan Archipelago, China. *Journal of Animal Ecology*, 75, 1071-1080.
- Zera AL, Harshman LG (2001) The physiology of life history trade-offs in animals. *Annual Reviews of Ecological Systems*, 32, 95-126.