

ΤΟ ΔΑΣΟΣ

Μια Ολοκληρωμένη Προσέγγιση

Επιμέλεια: Αριστοτέλης Χ. Παπαγεωργίου, Γεώργιος Καρέτσος,
Γεώργιος Κατσαδωράκης

Επιστημονική Επιμέλεια Έκδοσης: Αριστοτέλης Χ. Παπαγεωργίου,
Γεώργιος Καρέτσος, Γεώργιος Κατσαδωράκης

Συντονισμός Έκδοσης: Ευαγγελία Κορακάκη, Ηλίας Τζηρίτης

Γλωσσική Επιμέλεια: Αριάδνη Χατζηανδρέου

Φωτογραφία εξώφυλλου: © WWF Ελλάς/Andrea Bonetti

Σχεδιασμός-Παραγωγή: ΚΕΘΕΑ Σχήμα-Χρώμα

ISBN: 978-960-7506-28-3

Copyright: WWF Ελλάς

Προτεινόμενη αναφορά: Όνομα συγγραφέα-ων. 2012. Τίτλος κεφαλαίου.
Σελ. 000-000 στο Α.Χ. Παπαγεωργίου, Γ. Καρέτσος και Γ. Κατσαδωράκης
(επιμ. έκδοση). Το δάσος: Μια ολοκληρωμένη προσέγγιση.
WWF Ελλάς, Αθήνα.

Το βιβλίο έχει τυπωθεί σε χαρτί Soporset Premium Offset/100 gr
πιστοποιημένο κατά FSC (Cert. no SW-COC-1783).

Διατίθεται δωρεάν και απαγορεύεται οποιαδήποτε εμπορική χρήση.

Η παρούσα έκδοση πραγματοποιήθηκε στο πλαίσιο του προγράμματος
«Το Μέλλον των Δασών», με την συγχρηματοδότηση των κοινωφελών
ιδρυμάτων Ι.Σ. Λάτση, Α.Γ. Λεβέντη και Μποδοσάκη, καθώς και με την
υποστήριξη ιδιωτών.


Κοινωφελές Ίδρυμα
Ιωάννη Σ. Λάτση




ΙΔΡΥΜΑ ΜΠΟΔΟΣΑΚΗ

2. Η εξελικτική ιστορία της ελληνικής χλωρίδας

Ανδρέας Δρούζας

Aν και η έρευνα της εξέλιξης των οργανισμών επικεντρώνεται στον άνθρωπο και στα ζώα, τα φυτά έχουν τη δική τους εξελικτική πορεία, που συνέβαλε σε μεγάλο βαθμό τόσο στη διαμόρφωση του σύγχρονου γήινου περιβάλλοντος, όσο και στη διαμόρφωση της χλωρίδας και στην εξέλιξη πολλών ζώων. Στο κεφάλαιο αυτό γίνεται αναφορά στις κύριες φάσεις εξέλιξης των φυτικών οργανισμών και δίνεται έμφαση στους παράγοντες που επηρέασαν την εξελικτική πορεία και, τελικά, διαμόρφωσαν τη χλωρίδα της Ελλάδας. Παράλληλα, αναφέρονται παραδείγματα φυτικών ειδών που χαρακτηρίζουν τις εκάστοτε γεωλογικές εποχές καθώς και ειδών της σημερινής χλωρίδας της Ελλάδας με ιδιαίτερη εξελικτική ιστορία και σημασία διατήρησης.

Λέξεις κλειδιά: εξέλιξη, χλωρίδα, δασικά είδη, παγετώνες, καταφύγια

Η εξέλιξη των φυτικών οργανισμών

Η σημερινή μορφή και εξάπλωση των φυτικών οργανισμών δεν είναι παρά ένας προσωρινός σταθμός στη μακρόχρονη εξελικτική διαδικασία της χλωρίδας διαμέσου των γεωλογικών αιώνων. Τα φυτικά είδη, μετά την εμφάνισή τους, υπέστησαν σημαντικές τροποποιήσεις και μεταβολές για να φτάσουν στη σημερινή τους μορφή. Παράλληλα, η σημερινή γεωγραφική εξάπλωση των χλωριδικών taxa εξηγείται βάσει της επίδρασης ενός πλέγματος βιοτικών και αβιοτικών παραμέτρων που περιλαμβάνουν αφενός τη γενετική τους ιδιαιτερότητα, η οποία καθορίζει τις οικολογικές απαιτήσεις και τη δυνατότητα ανταγωνισμού ενός είδους, και αφετέρου τις συνθήκες του περιβάλλοντος σήμερα, αλλά και σε παλαιότερες γεωλογικές εποχές.

Η μελέτη της εξέλιξης των φυτικών οργανισμών αποτελεί ενδιαφέρον πεδίο συνενύρεσης κλάδων όπως η Συστηματική Βοτανική (Φυλογένεση), η Γεωβοτανική, η Παλαιοβοτανική και, πιο πρόσφατα, η Γενετική. Συναντά αρκετούς περιορισμούς,

ωστόσο, λόγω της σπανιότητας των τεκμηρίων από προγενέστερες εποχές. Το φυτικό σώμα αποτελείται εξ ολοκλήρου από οργανικές ενώσεις που αποδομούνται εύκολα και καταστρέφονται, γεγονός που συμβαίνει ειδικότερα στα μαλακά τμήματα των φυτών, π.χ. άνθη, φύλλα, κλαδίσκους. Για το λόγο αυτόν, τα υπολείμματα¹ των φυτικών οργανισμών διατηρούνται πιο δύσκολα από αυτά των ζωικών (Γερασιμίδης 1988, Δρόσος 1996, Willis and McElwain 2002).

Σήμερα γνωρίζουμε ότι οι πρώτοι μονοκύτταροι φωτοσυνθετικοί οργανισμοί αναπτύχθηκαν μέσα σε θαλάσσιο περιβάλλον κατά τον Ηωφυτικό αιώνα (Αρχαϊκό), δηλαδή πριν από περίπου 3,5 δισεκατομμύρια έτη. Μετά το σχηματισμό του πρώτου κυττάρου, η εξέλιξη των φυτικών οργανισμών προχώρησε με σχετικά γοργά βήματα. Δεν είναι γνωστές όλες οι πτυχές και λεπτομέρειες της εξέλιξης αυτής, κυρίως λόγω της δυσκολίας ανεύρεσης απολιθωμάτων, που αναφέρθηκε παραπάνω. Ωστόσο, με βάση τα γνωστά στοιχεία, στην εξελικτική πορεία των φυτικών οργανισμών μπορούν να διακριθούν τέσσερις κύριες φάσεις:

¹ Τα υπολείμματα (fossils) φυτικών και ζωικών οργανισμών που έζησαν στο παρελθόν επικράτησε να ονομάζονται αδιακρίτως «απολιθώματα», ανεξάρτητα της κατάστασης που βρίσκονται σήμερα. Τα υπολείμματα μπορεί να έχουν υποστεί διατήρηση, απολίθωση, ενανθράκωση, απανθράκωση ή να αποτελούν αποτυπώματα και εκμαγεία σε πετρώματα (Γερασιμίδης 1988).

1η φάση: εμφάνιση των φυτικών οργανισμών και αποικισμός της ξηράς

Οι πρώτοι φυτικοί οργανισμοί σχηματίστηκαν στη θάλασσα. Στη συνέχεια, με την πάροδο δισεκατομμυρίων ετών, και αφού είχαν προηγηθεί οι διαδικασίες σχηματισμού της ξηράς και ευνοϊκών περιβαλλοντικών συνθηκών, τα φυτά κατόρθωσαν να αποικήσουν τα χερσαία τμήματα της γης (περίπου πριν 415 εκατομμύρια έτη). Για να γίνει αυτό, πέρασαν μια σειρά διαδοχικών σταδίων (υδρόβια-αμφίβια-υδροχαρή-χερσαία).

2η φάση: ανάπτυξη των τραχεοφύτων (αγγειοφύτων)

Ο αποικισμός της ξηράς ήταν η αρχή μιας μεγάλης εξελικτικής πορείας των φυτικών οργανισμών. Με την αύξηση και την εξάπλωση των πληθυσμών, για την κατάλληλη αξιοποίηση της ηλιακής ακτινοβολίας, ήταν απαραίτητη η ανάπτυξη στηρικτικού ιστού και ισχυρών κυτταρικών τοιχωμάτων, έτσι ώστε να επιτευχθεί η καθ' ύψος αύξηση των βλαστικών τμημάτων. Επιπλέον, για τη μεταφορά των θρεπτικών στοιχείων και του νερού σε όλα τα κύτταρα του οργανισμού, αναπτύχθηκε εξειδικευμένο αγωγό σύστημα μεταφοράς με ξύλωμα και φλοίομα, ενώ η επιδερμίδα, καλυμμένη με παχύ ή λεπτό στρώμα εφυμενίδας, δρούσε προστατευτικά στις εξωτερικές επιδράσεις και έφερε εξειδικευμένα καταφρακτικά κύτταρα (στόματα) για την ανταλλαγή αερίων με την ατμόσφαιρα. Για τη σταθεροποίηση των φυτών στην ξηρά, όσο και για την πρόσληψη θρεπτικών στοιχείων, αναπτύχθηκε το ριζικό σύστημα.

3η φάση: σχηματισμός σπερμάτων

Στις πρώιμες φυτικές μορφές η αναπαραγωγή γινόταν με μονοκύτταρα σπόρια που εξαρτώνταν από την ύπαρξη νερού ή υγρασίας για την ολοκλήρωση του κύκλου της ζωής τους. Με την ανάπτυξη υψηλών βλαστών σταμάτησε η εξάρτηση από το νερό για τη γονιμοποίηση. Περίπου πριν 380 εκατομμύρια έτη εμφανίστηκαν τα πρώτα δένδρα, ενώ την ίδια εποχή εμφανίστηκαν τα σπερματοφύτα που με το σχηματισμό πολυκύτταρων σπερμάτων εξασφάλιζαν τη διασπορά και διαιώνιση του είδους. Με τη δημιουργία σπερμάτων, μεταξύ άλλων, γίνεται πλέον δυνατή η προστασία και η θρέψη του εμβρύου.

4η φάση: σχηματισμός ανθέων

Μετά την εξασφάλιση της αναπαραγωγής των ειδών με τα σπέρματα, το επόμενο σημαντικό εξελικτικό βήμα ήταν η εξειδίκευση των αναπαραγωγικών οργάνων. Αυτή ξεκίνησε πριν από περίπου 140 εκατομμύρια έτη, όταν σχηματίστηκαν τα πρώτα άνθη και καρποί σε σπερματοφύτα. Αυτά, στη συνέχεια, παρουσιάζουν εντυπωσιακή μορφολογική και λειτουργική ποικιλότητα. Πλέον, η επικονίαση δεν γίνεται μόνο με το νερό και τον άνεμο, αλλά και με τα ζώα, και η εξέλιξη φτάνει στο σημείο της ισχυρής και άμεσης αλληλεξάρτησης κάποιων φυτικών ειδών με αντίστοιχα ζωικά (συνεξέλιξη). Η εμφάνιση των ανθοφόρων φυτών και ο σχηματισμός των ανθέων αποτέλεσε τόσο σημαντικό όσο και δυσερμήνευτο στάδιο στην εξέλιξη των φυτών, που ο ίδιος ο Δαρβίνος το χαρακτήρισε *απεχθές μυστήριο* (*abominable mystery*), αφού δεν μπόρεσε να εντοπίσει ακριβώς πώς προέκυψε.

Σύμφωνα με τα παραπάνω, είναι σαφές ότι οι πιο πρωτόγονες, εξελικτικά, μορφές φυτικών οργανισμών ήταν απλούστατης δομής και οργάνωσης, και σήμερα τις συναντάμε σε μονοκύτταρα ή πολυκύτταρα φύκη, βρύα και λειχήνες. Εξελικτικά νεώτεροι φυτικοί οργανισμοί είναι τα πτεριδόφυτα, που είναι τραχεόφυτα ποώδους ή, σπάνια, δενδρώδους μορφής (οι αντιπρόσωποί τους σήμερα φτάνουν μέχρι 15 μ. ύψος). Ελάχιστα πιο νέα, εξελικτικά, θεωρούνται τα γυμνόσπερμα, που αποτελούν την πρώτη και πιο πρωτόγονη ομάδα των σπερματοφύτων. Αυτά είναι, κατά κανόνα, δενδρώδη ή, σπάνια, θαμνώδη φυτά που παράγουν γύρη και επικονιάζονται με τον άνεμο (σημαντικότεροι αντιπρόσωποι σήμερα είναι τα κωνοφόρα). Η κορωνίδα της εξέλιξης στο φυτικό βασίλειο καταλαμβάνεται από τα αγγειόσπερμα ή ανθοφόρα φυτά. Πρόκειται, όπως προαναφέρθηκε, για την πιο πρόσφατα εμφανισμένη φυτική ομάδα, που παρουσίασε εκρηκτική διαφοροποίηση και μεγάλη προσαρμοστικότητα. Αποτέλεσμα ήταν τα αγγειόσπερμα να εξαπλωθούν σε όλη, σχεδόν, την επιφάνεια του πλανήτη, αναπτύσσοντας πλήθος αυξητικών μορφών² και καταλαμβάνοντας όλα τα δυνατά ενδιαιτήματα, ακόμα και σε ακραίες κλιματικές συνθήκες.

Η εξελικτική πορεία της ελληνικής χλωρίδας

Η εξέλιξη της χλωρίδας αλλά και της βλάστησης ενός τόπου είναι μια δυναμική διαδικασία που συμβαίνει ακατάπαυστα και επηρεάζεται σημαντικά από τις διαχρονικές γεωκλιματικές μεταβολές. Στη διαδικασία αυτή πρέπει να προστεθεί η αυξανόμενη επίδραση του ανθρώπου, που τις τε-

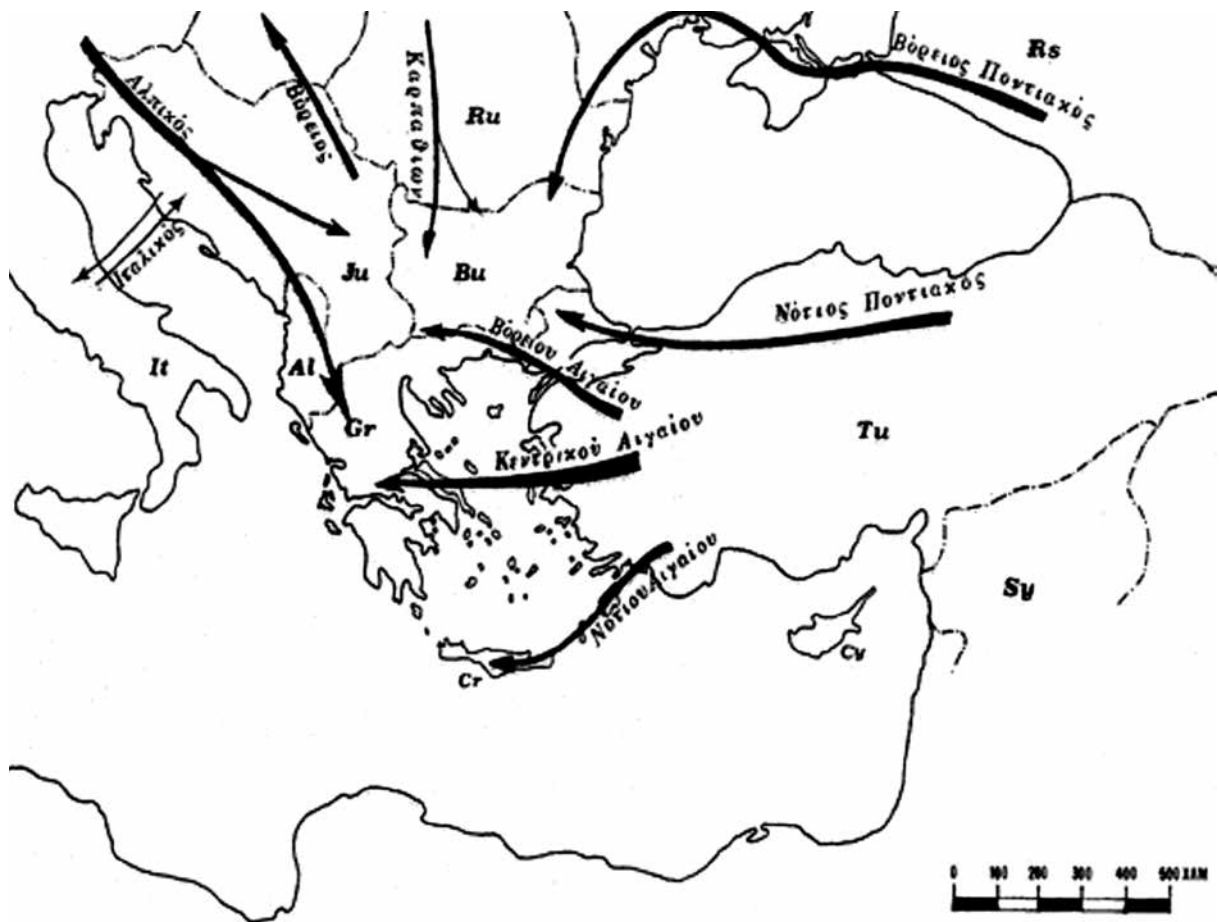
² Χερσαία, υδρόβια, δένδρα, θάμνοι, πάες, αναρριχώμενα, επίφυτα, παράσιτα, χασμόφυτα κ.λπ.

λευταίες χλιετηρίδες ανέπτυξε κοινωνίες, σε κάποιες περιοχές ιδιαίτερα εξελιγμένες, συνήθως σε βάρος του φυσικού περιβάλλοντος.

Ο πλούτος και η ποικιλία τής σύγχρονης ελληνικής χλωρίδας σε μεγάλο βαθμό οφείλεται στη θέση και στην πολυτάραχη γεωιστορία του ελληνικού χώρου. Για μεγάλη περίοδο, κατά τον Παλαιozoϊκό και Μεσοζωϊκό αιώνα (εποχή που διήρκεσε έως πριν 65 εκατομμύρια έτη), η ελληνική γη αποτέλεσε τμήμα ωκεάνιου πυθμένα³. Τα απολιθωμένα ή μη λείψανα φυτών αυτής της ηλικίας που βρέθηκαν στην Ελλάδα αφορούν κυρίως φύκη (Γερασιμίδης 1988).

Η ελληνική χέρσος αναδύθηκε σταδιακά με την αλπική ορογένεση που ακολούθησε και ολοκληρώθηκε στο Τριτογενές (εποχή που ξεκίνησε πριν 65 εκατομμύρια έτη περίπου). Κατά την περίοδο του Μειόκαινου (πριν 25 εκατομμύρια έτη), η ανάδυση είχε ολοκληρωθεί και, εκτός από τη ση-

μερινή, η χερσαία έκταση της Ελλάδας περιελάμβανε και ολόκληρη την έκταση του Αιγαίου Πελάγους, γνωστή ως *Αιγαίδα*. Ο σχηματισμός της Αιγαίδας είχε πολύ σημαντική επίδραση στη χλωρίδα της Ελλάδας και στην εξέλιξή της. Εξασφάλισε την επικοινωνία με την ασιατική ήπειρο και, συγκεκριμένα, με τη σημερινή Μικρά Ασία, επιτρέποντας τη μετανάστευση φυτικών ειδών από ανατολικές και βορειοανατολικές περιοχές. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελεί το ροδόδενδρο της Μυτιλήνης (*Rhododendron luteum*) που απαντά στην Ελλάδα μόνο στη Λέσβο και προέρχεται από την προς τα δυτικά μετανάστευσή του από τη Μ. Ασία. Ανάλογη περίπτωση είναι και η παρουσία του είδους *Liquidambar orientalis* στη Ρόδο και στη ΝΔ Μ. Ασία. Εκτός, όμως, από την περιοχή του Αιγαίου, για μεγάλο διάστημα και το μεγαλύτερο μέρος της Μεσογείου ήταν χέρσο, επιτρέποντας, έτσι, την επικοινωνία της ελληνικής ηπειρωτικής περιοχής με την αφρικανι-



Σχήμα 1. Δρόμοι μετανάστευσης των φυτών στην Ελλάδα (πηγή: Turrill 1929, τροποποιημένο από Ιατρού 1986).

³ Στο Μεσοζωϊκό αιώνα η ελληνική γη αποτέλεσε τμήμα του πυθμένα της αρχαίας θάλασσας Τηθύος.

κή ήπειρο και την αντίστοιχη μετανάστευση φυτικών ειδών. Στην επικοινωνία μεταξύ του ελλαδικού χώρου και της αφρικανικής ηπείρου οφείλεται η παρουσία του φοίνικα *Phoenix theophrasti* στη νότια Κρήτη και στη ΝΔ Μ. Ασία. Έτσι, η Ελλάδα έγινε το «σταυροδρόμι» συνάντησης πολλών διαφορετικών δρόμων μετανάστευσης, γεγονός το οποίο εξηγεί την παρουσία σημαντικού ποσοστού φυτικών taxa που υπάρχουν σήμερα στη χώρα (Σχήμα 1).

Στην περίοδο του Μειόκαινου και Πλειόκαινου (πριν 25 έως 2 εκατομμύρια έτη) που ακολουθεί, σημειώνεται επίκλιση της Μεσογείου θάλασσας στα νότια της Αιγαίδας, ενώ το κλίμα του ελληνικού χώρου παρουσιάζει έντονες διακυμάνσεις μεταξύ υγρού-υποτροπικού και ξηρού-στεπικού, με αντίστοιχη χλωρίδα. Στην περίοδο αυτή εμφανίζονται τα πρώτα φυτικά είδη με χαρακτηριστικά προσαρμογής στο μεσογειακό κλιματικό τύπο. Από την περίοδο αυτή είναι το απολιθωμένο δάσος στο Σίγρι της Λέσβου, στο οποίο έχουν βρεθεί κυρίως κωνοφόρα είδη, όπως τα *Sequoia abietina*, *Taxodioxylon* sp., που αποτελούν taxa συγγενικά με το είδος *Sequoia sempervirens* που σήμερα υπάρχει αυτοφυές μόνο στην Καλιφόρνια. Επίσης, στην Κύμη έχουν βρεθεί υπολειμματα από 70 γένη σπερματοφύτων, από τα οποία τα 49 δεν υπάρχουν σήμερα αυτοφυή στην Ελλάδα (π.χ. *Sequoia* sp., *Taxodium* sp., *Cycas* sp., *Tsuga* sp., *Pinus megaloeus*, *P. neptunus*, *P. turgata*), ενώ βρέθηκαν και υπολειμματα γενών που εξακολουθούν να υπάρχουν και σήμερα (π.χ. *Olea* sp., *Juglans* sp., *Quercus* sp., *Populus* sp.).

Πολλά φυτικά taxa που κατά την περίοδο αυτή (Τριτογενές) είχαν εκτεταμένη εξάπλωση, απομονώθηκαν σε μία ή λιγοστές ορεινές περιοχές, λόγω των ορεογραφικών ανακατατάξεων στη διαμόρφωση του ελλαδικού χώρου, της έντονης ανόδου της στάθμης της θάλασσας και των δυσμενών κλιματικών συνθηκών που ακολούθησαν κατά το Πλειστόκαινο. Αυτά, σήμερα, είναι παλαιοενδημίτες και είναι γνωστά ως λείψανα του Τριτογενούς. Τα είδη της τροπικής οικογένειας Gesneriaceae αποτελούν χαρακτηριστικά παραδείγματα της περιπτώσεως αυτής: η *Janakaea heldreichii* φύεται μόνο στον Όλυμπο, η *Ramonda serbica* και η *Ramonda nathaliae* σε μερικά όρη της βόρειας Ελλάδας και των Βαλκανίων (Rechinger 1965).

Η περίοδος του Τεταρτογενούς που ακολουθεί, χαρακτηρίζεται από την επιδείνωση του κλίματος και την εμφάνιση παγετώνων κατά το Πλειστόκαινο.

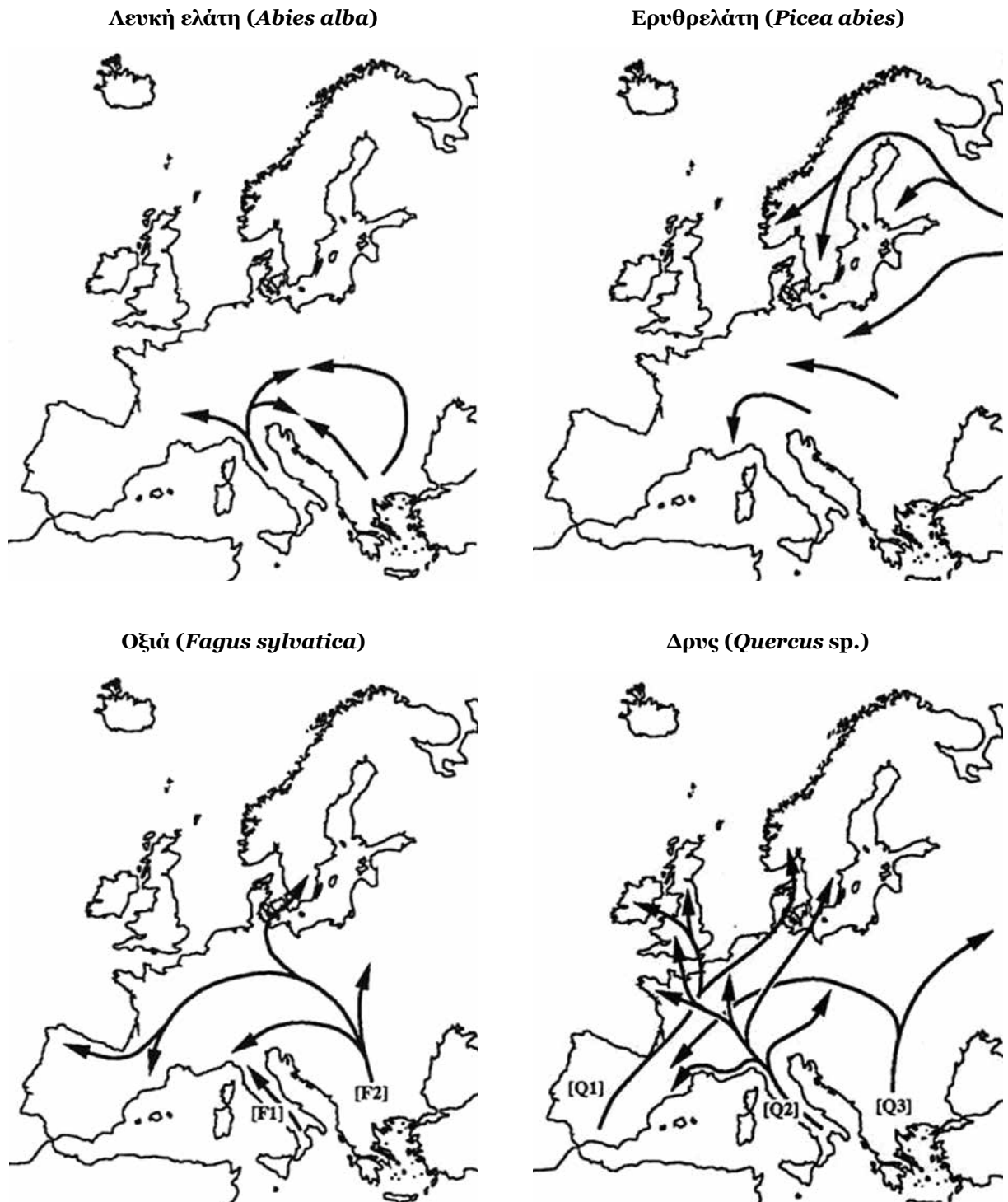
Έξι αλληλοδιαδεχόμενες ψυχρές (παγετώδεις) και θερμές (μεσοπαγετώδεις) περίοδοι χαρακτηρίζουν τη διάρκεια του Πλειστόκαινου. Στον ελλαδικό χώρο οι παγετώνες περιορίστηκαν σε ορισμένες θέσεις μεγάλου υψομέτρου, ενώ η βασική μεταβολή του κλίματος ήταν η εναλλαγή υγρών και ξηρών περιόδων που αντιστοιχούσαν στις παγετώδεις και μεσοπαγετώδεις εποχές. Η άμεση επίπτωση των παγετώνων στους πληθυσμούς των φυτών της Ευρώπης ήταν η (όχι πάντοτε πετυχημένη) μετανάστευση των ειδών προς το νότο, σε μια προσπάθεια να αντεπεξέλθουν στη μείωση της θερμοκρασίας και να επιβιώσουν. Στις αρνητικές για την ελληνική χλωρίδα επιδράσεις που είχαν οι παγετώνες, ήταν ο αφανισμός ειδών, και ιδιαίτερα κωνοφόρων δένδρων, που μέχρι τις αρχές του Πλειστόκαινου σχημάτιζαν εκτεταμένα δάση, με κυριότερο αντιπρόσωπο την πεύκη (Γερασιμίδης 1988). Από τα πολυάριθμα είδη *Pinus* του Τριτογενούς κατόρθωσε να επιβιώσει μόνο η Βαλκανική πεύκη (*Pinus peuce*), που σήμερα σχηματίζει υπολειμματικές συστάδες σε λίγες μόνο θέσεις της βαλκανικής χερσονήσου και στην Ελλάδα μόνο σε όρη της βόρειας χώρας. Εντούτοις, οι δυσμενείς κλιματικές συνθήκες κατά τις παγετώδεις περιόδους είχαν και θετική επίδραση στη χλωρίδα της Ελλάδας. Είδη που μετανάστευσαν προερχόμενα από την κεντρική και βόρεια Ευρώπη, παρέμειναν στον ελλαδικό χώρο, εμπλουτίζοντας την ιθαγενή χλωρίδα⁴. Τα είδη αυτά μπόρεσαν να επιβιώσουν στην Ελλάδα και πολλά από αυτά επέστρεψαν στην κεντρική και βόρεια Ευρώπη μετά το τέλος των παγετώνων (Σχήμα 2). Χαρακτηριστικά παραδείγματα αποτελούν η δασική πεύκη (*Pinus sylvestris*) και η ερυθρελάτη (*Picea abies*), που σήμερα εξαπλώνονται σε όλη, σχεδόν, την Ευρώπη. Στην Ελλάδα υπάρχουν είτε μερικοί απομονωμένοι πληθυσμοί στα βόρεια (*Pinus sylvestris*), είτε ένας μόνο πληθυσμός στην οροσειρά της Ροδόπης (*Picea abies*).

Σε κάποιες περιπτώσεις, η επιστροφή των ειδών στις περιοχές της βόρειας Ευρώπης δεν ήταν εφικτή, λόγω της ύπαρξης φραγμών στους δρόμους επιστροφής (π.χ. υψηλών οροσειρών). Το αποτέλεσμα ήταν τα είδη αυτά να διατηρηθούν σε μικρούς πληθυσμούς και σε ορισμένες περιοχές στις οποίες ήταν δυνατή η επιβίωσή τους. Χαρακτηριστικό παράδειγμα είναι η ιπποκαστανιά (*Aesculus hippocastanum*), που μετανάστευσε στην Ελλάδα από τη βόρεια Ευρώπη κατά την τελευταία παγετώδη περίοδο. Μετά το τέλος των παγετώνων, περιορίστηκε σε λίγες ορεινές θέσεις στην Ελλάδα και στην κεντρική Βαλκανική.

⁴ Μάλιστα, η Ελλάδα αποτελούσε «χλωριδικό αδιέξοδο», όπως χαρακτηριστικά αναφέρει ο Turrill (1929), αφού δεν υπήρχε δυνατότητα περαιτέρω μετανάστευσης προς το νότο.

Εκτός, όμως, των περιπτώσεων εμπλουτισμού της ελληνικής χλωρίδας με νέα είδη προερχόμενα από το βορρά, οι παγετώδεις περίοδοι (και ιδιαίτερα η τελευταία) προκάλεσαν τη δημιουργία νέων taxa σε ζώνες διεισδυτικού υβριδισμού (introgression). Χαρακτηριστικό παράδειγμα των περιπτώσεων

αυτών αποτελούν η ελάτη και η οξιά. Συγκεκριμένα, η λευκή ελάτη (*Abies alba*) μετανάστευσε κατά την τελευταία παγετώδη περίοδο προς το νότο, όπου οι πληθυσμοί της στην Ελλάδα συναντήθηκαν με τους πληθυσμούς της κεφαλληνιακής ελάτης (*Abies cephalonica*). Αποτέλεσμα



Σχήμα 2. Δρόμοι εποίκισης νέων περιοχών μετά τους παγετώνες: *Abies alba*, *Picea abies*, *Fagus sylvatica*, *Quercus* sp. (πηγή: Taberlet et al. 1998).

της διασταύρωσης των πληθυσμών των δύο ειδών ήταν η δημιουργία του πληθυσμού της υβριδογενούς ελάτης (*Abies borisii-regis*), που εξαπλώνεται σε μεγάλο μέρος της Ελλάδας (Strid and Tan 1997, 2002). Ανάλογη είναι και η περίπτωση της οξιάς, όπου η δασική οξιά (*Fagus sylvatica* subsp. *sylvatica*) στην περιοχή συνάντησης με την ανατολική οξιά (*Fagus sylvatica* subsp. *orientalis*) δημιουργεί εκτεταμένους, ενδιάμεσους μορφολογικά, υβριδογενείς πληθυσμούς, γνωστούς παλαιότερα με το όνομα μοισιακή οξιά (*Fagus moesiaca*) (Αθανασιάδης 1986).

Καταφύγια

Η επιβίωση των φυτικών ειδών κατά την περίοδο των παγετώνων με την προς νότο μετανάστευση επιτεύχθηκε τόσο σε ευρείες περιοχές των χωρών της Μεσογείου, όσο και σε συγκεκριμένες, περιορισμένης έκτασης, θέσεις όπου υπήρχαν οι κατάλληλες συνθήκες για τα είδη αυτά. Οι θέσεις αυτές είναι γνωστές ως *καταφύγια* (*refugia*) και αποτελούν θέσεις επιβίωσης της χλωρίδας παλαιότερων εποχών. Με τη μελέτη τους μπορούν να αντληθούν πληροφορίες για την εξελικτική και τη μεταπαγετώδη πορεία των ειδών. Η ύπαρξη δυνητικών καταφυγίων έχει προταθεί για πολλές περιοχές της Ελλάδας (κυρίως στην Ήπειρο και κατά μήκος των βορείων συνόρων) και για πολλά είδη, συμπεριλαμβανομένων της ελάτης και της οξιάς που προαναφέρθηκαν. Τα καταφύγια ειδικότερα των χωρών της Μεσογείου χαρακτηρίζονται ως «καταφύγια μακράς διαρκείας» (*long-term refugia*), εξαιτίας του επαναλαμβανόμενου ρόλου τους ως καταφυγίων σε περισσότερες από μία παγετώδεις περιόδους (Thomson 2005). Οι δρόμοι εποίκησης νέων περιοχών μετά τους παγετώνες, όπως έχουν προταθεί για τα κυριότερα δασοποινικά είδη της Ευρώπης, φαίνονται στο Σχήμα 2.

Ανθρωπογενείς επιδράσεις

Εκτός των φυτικών ειδών που βρέθηκαν στην Ελλάδα με τις παραπάνω φυσικές διαδικασίες, πολλά επιπλέον είδη μεταφέρθηκαν εκούσια ή ακούσια από τον άνθρωπο. Η εκούσια μεταφορά αφορά κυρίως είδη που έχουν κάποια χρήση (π.χ. είδη με διατροφική αξία όπως ρύζι, πατάτα, ντομάτα κ.ά.), ενώ η ακούσια αφορά την εκ παραδρομής μεταφορά με πλοία ή άλλα μέσα, μαζί με σπέρματα άλλων επιθυμητών φυτικών ειδών (Γερασιμίδης 1995). Κατά την προϊστορική και ιστορική περίοδο έγιναν μεταφορές αναπαραγωγικού υλικού πολλών δασικών ειδών από λαούς της Μεσογείου κυρίως. Χαρακτηριστικά παραδείγματα αποτελούν το κυπαρίσσι (*Cupressus sempervirens*) και η κουκουναριά (*Pinus pinea*), είδη δένδρων που σχηματίζουν πληθυσμούς σε όλες τις μεσογεια-

κές χώρες, ενώ η φυσική τους προέλευση βρίσκεται, πιθανότατα, σε χώρες της ανατολικής Μεσογείου. Τα γεγονότα της ίδρυσης των νέων δασών είναι τόσο παλαιά στο χρόνο, που σε πολλές περιπτώσεις υπάρχει αμφιβολία για την προέλευση των πληθυσμών των ειδών αυτών σε πολλές περιοχές των χωρών της Μεσογείου.

Εκτός της μεταφοράς φυτικών ειδών και ίδρυσης νέων πληθυσμών, ο άνθρωπος έχει επηρεάσει τη χλωρίδα στη Μεσόγειο εδώ και χιλιάδες χρόνια μέσα από τις ποικίλες δραστηριότητές του. Έχοντας αναπτύξει τη γεωργία και τους οργανωμένους οικισμούς από τα τέλη της τελευταίας παγετώδους περιόδου, επέκτεινε τη μόνιμη του παρουσία στο χώρο σε μεγάλο βαθμό, καταλαμβάνοντας και αξιοποιώντας τα φυσικά οικοσυστήματα. Προχώρησε σε εκχερσώσεις για την εγκατάσταση πόλεων και την ανάπτυξη της αγροτικής τους οικονομίας και διαμόρφωσε τους φυσικούς χώρους για τις δικές του ανάγκες. Αυτό είχε ως αποτέλεσμα τον έντονο κατακερματισμό των φυσικών πληθυσμών πολλών φυτών και τον περιορισμό της εξάπλωσής τους στα ορεινά, κυρίως, τμήματα. Ταυτόχρονα, όμως, διαμορφώθηκε και εξελίχθηκε ένας μεγάλος αριθμός πληθυσμών φυτών που φύονται σε χώρους όπου δραστηριοποιείται ο άνθρωπος, έχοντας προσαρμοστεί στις ιδιαίτερες συνθήκες που προέκυψαν (Καραγιαννακίδου 2006). Σήμερα, η βιοποικιλότητα στην Ελλάδα και στη Μεσόγειο, γενικότερα, είναι σε πολύ μεγάλο βαθμό συνδεδεμένη με τον άνθρωπο και τις δραστηριότητές του.

Μελέτη της εξελικτικής ιστορίας της χλωρίδας και της βλάστησης

Τα τελευταία χρόνια, ο συνδυασμός παλαιο-οικολογικής και φυτοκοινωνιολογικής έρευνας με γενετικές αναλύσεις έχει συμβάλει σημαντικά στην κατανόηση της βλάστησης περασμένων χιλιετιών, καθώς και στην άντληση πληροφοριών σχετικά με τον τρόπο απόκρισης των ειδών στις αλλαγές του κλίματος (π.χ. Magri et al. 2006, Hu et al. 2009). Για την Ελλάδα αξίζει να αναφερθούν πρόσφατες εργασίες με συνδυασμό φυτοκοινωνιολογικής έρευνας και γενετικών αναλύσεων χλωροπλαστικού DNA, που έδωσαν σημαντικές πληροφορίες για την εξελικτική ιστορία και την προέλευση της οξιάς στο όρος Παγγαίο (Μουρατίδης 2009) και στο όρος Μενοίκιο (Σταμέλλου 2011). Πολύτιμες πληροφορίες για τη σύνθεση και τη χωρολογία της ελληνικής χλωρίδας προηγούμενων χιλιετιών έχουν εξαχθεί με τη χρήση παλυνολογικής έρευνας και, συγκεκριμένα, από εργασίες ανάλυσης γύρης (Γερασιμίδης 1985, Tzedakis 1993, Tzedakis 2000, Tzedakis et al. 2002, Gerasimidis 2005, Gerasimidis et al. 2008).

Επιπλέον αυτών, όμως, τα τελευταία χρόνια, σημαντικές πληροφορίες για την εξελικτική ιστορία των δασικών ειδών έχουν εξαχθεί από τη μελέτη του DNA (αρχαιοDNA, ancient DNA) που προέρχεται από μέρη/όργανα των φυτών ηλικίας αρκετών χιλιάδων ετών και λαμβάνεται από δείγματα πυρήνων (cores) εδάφους (π.χ. Gugerli et al. 2005, Magyari et al. 2011). Για τα δασικά είδη χρησιμοποιείται συνήθως η γύρη, η οποία μπορεί να διατηρηθεί πολύ καλά και βρίσκεται σε μεγάλες ποσότητες στο έδαφος. Πιο σπάνια ευρήματα είναι οι κώνοι και τα σπέρματα κωνοφόρων ειδών. Παράδειγμα μελέτης με αρχαιοDNA είναι η εργασία των Parducci et al. (2005) για τη δασική πεύκη (*Pinus sylvestris*), που μελετώντας DNA γύρης από πυρήνες και υπαρχόντων πληθυσμών έδειξε την ύπαρξη κοινής γενετικής σύστασης.

Η Ελλάδα, με την πληθώρα των (μικρο-) περιβαλλόντων της και την πολύ πλούσια (και ακόμα μη πλήρως εξερευνημένη) χλωρίδα της, προσφέρει εξαιρετικές δυνατότητες για τη μελέτη της (επίσης ανεξερεύνητης) εξελικτικής ιστορίας πολυάριθμων taxa με διαφορετικές ιδιαιτερότητες και επιρροές κατά τη διάρκεια των γεωλογικών αιώνων. Η τεκμηριωμένα μεγάλη ποικιλότητα (ειδών και γενετική) της ελληνικής χλωρίδας είναι ένα μόνο στοιχείο προς αυτήν την κατεύθυνση.

Βιβλιογραφία

Α. Ελληνική

Αθανασιάδης, Ν. 1986. Δασική Βοτανική. Μέρος II. Εκδόσεις Γιαχούδη-Γιαπούλη.

Γερασιμίδης, Α.Μ. 1985. Σταθμολογικές συνθήκες και μεταπαγετώδης εξέλιξη της βλάστησης στα δάση Λαϊλιά Σερρών και Καταφυγίου Περίων. Διδακτορική διατριβή. Τμ. Δασολογίας & Φυσικού Περιβάλλοντος, ΑΠΘ, Θεσσαλονίκη.

Γερασιμίδης, Α.Μ. 1988. Ιστορία Δασικής Βλάστησης. Πανεπιστημιακές Σημειώσεις. Τμήμα Δασολογίας & Φυσικού Περιβάλλοντος, ΑΠΘ, Θεσσαλονίκη.

Γερασιμίδης, Α.Μ. 1995. Ανθρωπογενείς επιδράσεις στην εξέλιξη της δασικής βλάστησης στην Ελλάδα. Στοιχεία από διαγράμματα γύρης. Επιστημονική Επετηρίδα του Τμήματος Δασολογίας & Φυσικού Περιβάλλοντος, ΑΠΘ ΛΗ:169-203.

Δρόσος, Ε. 1996. Φυτογεωγραφία. Πανεπιστημιακές Σημειώσεις, Τμήμα Εκδόσεων, ΑΠΘ, Θεσσαλονίκη.

Ιατρού, Γ. 1986. Συμβολή στη μελέτη του ενδημισμού της χλωρίδας της Πελοποννήσου. Διδακτορική Διατριβή. Πανεπιστήμιο Πατρών, Πάτρα.

Καραγιαννακίδου, Β. 2006. Ελληνική Χλωρίδα - Ιδιαιτερότητες - Προστασία. Πανεπιστημιακές Σημειώσεις. Τμήμα Εκδόσεων ΑΠΘ, Θεσσαλονίκη.

Μουρατίδης, Θ. 2009. Γενετική ανάλυση της οξιάς στο Παγγαίο όρος με τη χρήση μοριακών δεικτών και μορφολογικών χαρακτηριστικών. Μεταπτυχιακή Διπλωματική Εργασία. Τμήμα Δασολογίας και Διαχείρισης Περιβάλλοντος & Φυσικών Πόρων, ΔΠΘ, Ορεστιάδα.

Σταμέλλου, Σ. 2011. Φυτοκοινωνίες και μοριακή ποικιλότητα της οξιάς (*Fagus sylvatica* L.) στο όρος Μενοίκιο. Μεταπτυχιακή Διπλωματική Εργασία, Τμήμα Βιολογίας ΑΠΘ, Θεσσαλονίκη.

Β. Ξενόγλωσση

Gerasimidis, A. 2005. Deciduous oak forest vegetation history in Greece with emphasis on the effects of human impact as reflected by pollen diagrams. *Botanika Chronika* 18:117-133.

Gerasimidis, A., S. Panajiotidis, G. Fotiadis, and G. Korakis. 2008. Review of the Late Quaternary vegetation history of Epirus (NW Greece). *Phytologia Balcanica* 15:19-27.

Gugerli, F., L. Parducci, and R.J. Petit. 2005. Ancient plant DNA - review and prospects. Review article. *New Phytologist* 166:409-418.

Hu, F.S., A. Hampe, and R.J. Petit. 2009. Paleoeecology meets genetics: deciphering past vegetational dynamics. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7:371-379.

Magri, D., G.G. Vendramin, B. Comps, I. Dupanloup, T. Geburek, D. Gomory, M. Latalova, T. Litt, L. Paule, J.M. Roure, I. Tantau, W.O. van der Knaap, R.J. Petit, and J.L. de Beaulieu. 2006. A new scenario for the quaternary history of European beech populations: paleobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytology* 171:199-221

Magyari, E.K., A. Major, M. Bálint, J. Nédli, M. Braun, I. Rácz, and L. Parducci. 2011. Population dynamics and genetic changes of *Picea abies* in the South Carpathians inferred from pollen and ancient DNA analyses. *BMC Evolutionary Biology* 11:66.

Parducci, L., Y. Suyama, M. Lascoux, and K.D. Bennett. 2005. Ancient DNA from pollen: a genetic record of plant population history. *Molecular Ecology* 14:2873-2882.

Rechinger, K.H. 1965. Der Endemismus in der griechischen Flora. *Revue Roumaine de Biologie Serie de Botanique* 10:135-138.

- Strid, A., and K. Tan. 1997. *Flora Hellenica 1*. Koeltz Scientific Books, Königstein.
- Strid, A., and K. Tan. 2002. *Flora Hellenica 2*. A.R.G. Gantner Verlag, K.G. Ruggell, Liechtenstein.
- Taberlet, P., L. Fumagalli, A.G. Wust-Saucy, and J.F. Cosson. 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* 7:453-64.
- Thompson, J.D. 2005. *Plant evolution in the Mediterranean*. Oxford University Press, Oxford.
- Turrill, W.B. 1929. *The plant-life of the Balkan peninsula: A phytogeographical study*. Clarendon Press.
- Tzedakis, P.C., I.T. Lawson, M.R. Frogley, G.M. Hewitt, and R.C. Preece. 2002. Buffered Tree Population Changes in a Quaternary Refugium: Evolutionary Implications. *Science* 297:2044-2047.
- Tzedakis, P.C. 1993. Long-term tree populations in northwest Greece through multiple Quaternary climatic cycles. *Nature* 364:437-440.
- Tzedakis, P.C. 2000. Vegetation variability in Greece during the Last Interglacial. *Geologie en Mijnbouw. Netherlands Journal of Geosciences* 79:355-367.
- Willis, K.J., and J.C. McElwain. 2002. *The evolution of plants*. Oxford University Press, Oxford.