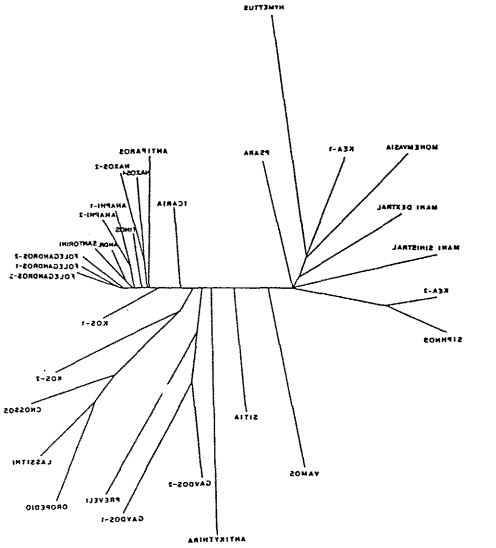
Geographic Structure in the Genetic and Morphological Differences of Populations of the Genus *Albinaria* in the Aegean Region

A. AYOUTANTI*, C.-B. KRIMBAS*, M. MYLONAS** and J. SOURDIS*

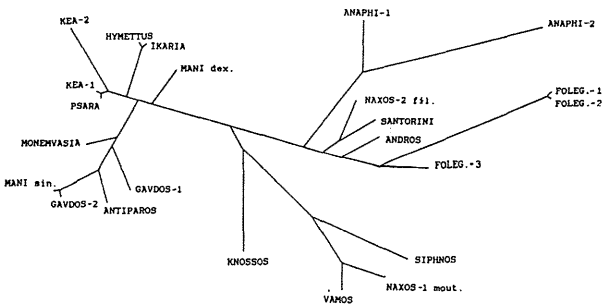
*Department of Genetics, Agricultural University of Athens, Iera Ódos 75, Athens 11855 (Greece)
**Department of Ecology and Systematics, Biology, University of Athens, Panepistimioupolis Ilissia, Athens 15771 (Greece)

The genetic polymorphisms and the morphological variations by which the natural populations of taxa belonging to the polytypic molluscan genus *Albinaria* differ among themselves in the islands of the Aegean archipelago and the adjacent continental lands of eastern Greece have been investigated in order to uncover the patterns of these differences and thus eventually attribute them either to historical (paleogeographical, anthropogenic or due to "recent" dispersion accidents) and/or ecological causes.
An electrophoretic study of 27 genetic markers was carried out in 31 *Albinaria* populations belonging to 15 different species and several



subspecies (their number varying according to the opinion of different taxonomists):14 populations covered the Cyclades, 4 the eastern Aegean islands, 8 Crete and the Gavdos island and 5 the eastern Greece including the Antikythira island. From the data gathered the between populations genetic distances were estimated using Sourdis distance estimator; the application of the Neighbour Joining Method on these distances provided the most reliable dendrogram, depicted above.
This tree is in good accordance in general with the accepted taxonomy of the genus, clustering together populations of the same species found in the same island; furthermore this tree displays an apparent geographic structure (it joins the populations of eastern Greece first with those of Crete and then with those of the east Cyclades). The features of this tree are not easily explained by the advocacy of ecological factors but more easily understood as produced by historic causes. One possibility is that the topology of the tree uncovers the existence of an old land bridge, the Cretan arc, uniting the Peloponnesus through Crete with Asia Minor; another possibility is that the structure is due to more recent migrational events between nearby lands separated by sea barriers, events extremely rare but not of impossible occurrence.
On the contrary the study of 18 quantitative and 10 qualitative characters regarding the external morphology of the shell in 23 of the 31 populations examined electrophoreticaly, does not provide a clear picture, when all characters are considered together, as the electrophoretic markers do. The dendrogram constructed from distances based on these morphological characters and using the same method for tree construction, produces a dendrogram showing a patchiness rather than an overall geographic structure. But the tree constructed when the qualitative characters are only used shows a definite resemblance to the genetic (electrophoretic) tree mentioned earlier. Simulations showed that it is extremely unlikely this resemblance to be the result of mere chance. Thus we may conclude that qualitative characters, some of which are used in the taxonomy, have a distribution governed also mainly by the same historical factors. On the contrary the quantitative characters, responsible for the patchiness displayed by the tree based on the totality of the morphological characters, have a geographic distribution attributed and shaped by selective factors.

Qualitative characters



L'Insularité : qu'est-ce que cela veut dire au juste ? (Propositions émanant de faits qui se rapportent aux Iles de la Mer Egée)

J. MATSAKIS

Département de Biologie (Ecologie-Taxonomie), Université d'Athènes, Athènes (Grèce)

Où en est-on aujourd'hui avec le "concept" de l'Insularité? Peut-on affirmer que le sens que les biologistes - zoologistes, écologistes, biogéographes, en particulier - attriobuent a ce terme et qui se rattache essentiellement à un isolement-confinement "physique", ait pu voir sa dimension biologique mieux degagée qu'il y a quelques années? Et surtout: - Dans quelle mesure pourrait-on prétendre que tous les aspects, évoqués par les uns et les autres, apparaissent actuellement mieux reliés les uns avec les autres, viennent constituer un ensemble suffisamment cohérent et s'inscrire sur un fond biologique, plus ou moins particulier le cas échéant, mais qui s'articule clairement avec les notions fondamentales adoptées a priori par chaque specialiste?

En nous restreignant au départ à des faits relevés dans le secteur géographique égéen, nous discuterons tout d'abord de la portée de "l'isolement et du confinement" et développerons ensuite une série de propositions qui nous semblent ramener les choses à leurs justes proportions.

L'Isolement-barrière. 1/ En Egée la barrière marine (quelques km à quelques dizaines de km) n'est jamais absolue, loin s'en faut: ainsi si l'aire de répartition de certaines espèces, voire des représentants d'un genre, admet quelquefois des limites définies par la "barrière" marine séparant une île du continent ou deux îles entre elles*, il ne se trouve pas un seul cas où cette même "barrière" ne soit absolument ignorée par divers autres taxons zoologiques**. (La répartition insulaire des lézards et serpents suffit en elle-même pour réaliser la difficulté d'une interprétation univoque des faits). 2/ Remplacer le terme "barrière" par celui du "filtre" - évoqué couramment par les paléontologistes - présente parfois des avantages, mais n'est pas suffisant, non plus, pour expliquer la majorité des phénomènes relevés. 3/ Enfin, la présence d'espèces endémiques sur chaque île de l'Egée pratiquement, ne veut nullement dire que l'on ne rencontre pas d'endémiques partagées par deux, trois ou davantage d'îles différentes, pas forcément voisines immédiates! (Nous nous permettons de rappeler à ce sujet que nous avions déjà insisté sur le fait qu'il n'y a pas un seul cas où l'aire de répartition de deux espèces endémiques, parmi les centaines connues en Egée, coïncide exactement).

Le Confinement-aire disponible de "petites" dimensions. 1/ En considérant la gamme allant de quelques dizaines à 1000 jusqu'à 2000 km2 env. de superficie (autrement dit, la très grande majorité d'îles sur lesquelles on possède des données suffisantes de comparaison), on ne saurait trouver des incès de déséquilibre flagrant des biocénoses et des faunes, au niveau des invertébrés, voire de petits vertébrés. (Le cas d'un écosystème relativement suivi, celui d'un maquis clair à Naxos, a revelé une richesse et une diversité faunistique très peu différentes de celles d'écosystèmes analogues du continent. Naxos, dans son ensemble, possède une faune reptilienne composée de 10 espèces appartenant à 10 genres différents!). Ce n'est qu'au niveau des plus grands mammifères, connus des paléontologistes, que la faune n'a pu être "équilibrée". 2/ S'il est certain qu'au-dessous d'une valeur, le paramètre superficie influe qualitativement et sous plusieurs rapports sur la composition, la richesse de la faune, des biocénoses et des réseaux écologiques et sur les caractères adaptatifs des espèces participant, on ne saurait mettre en évidence un caractère commun valant pour l'ensemble des îles et pouvant être explicitement associé à l'insularité.

A la suite de cela, nous nous permettrons d'affirmer que les composantes "horizontales" - espace, discontinuité relative, passée ou présente, plus ou moins longue, etc - sont absolument insuffisantes (et pourraient même être trompeuses!) pour saisir ce qui se passe ne serait-ce que dans le cas de la faune d'une seule île ou dans le cas d'un seul groupe zoologique considéré dans l'ensemble des îles. Les phénomènes sont indiscutablement moins simples et il est évident qu'il faut élargir l'optique en prenant aussi en considération les composantes "verticales", autrement dit les relations entre constituants des biocénoses et des faunes. Ceci paraît d'autant plus indispensable qu'il semble offrir des possibilités consistantes d'introduire dans ce même débat les manifestations les plus" impressionantes" après tout de l'Insularité, telles le nanisme et le gigantisme et maintes adaptations inattendues et variées que présentent d'espèces ou formes vivant dans les îles.

Les deux développements qui suivent aideront à préciser notre point de vue quant à l'importance réciproque des composantes "horizontales" et "verticales".

1/ Il nous semble que l'on oublie trop la discontinuité fondamentale de l'aire de répartition de toute espèce ou taxon et de la tendance générale à une diversité maximale, "en tout point" si l'on puis dire, et c'est ainsi que l'on tend à surestimer la discontinuité entre terres et mers (l'insularité notamment), etc. En fait, cette dernière se superpose à celle-là, peut accentuer plus ou moins localement ses implications, mais ne saurait changer au fond la nature des choses.

2/ A notre avis, l'enseignement essentiel et fondamental de "l'insularité" consiste bien moins dans les particularités, en elles-mêmes, de maintes espèces et populations vivant dans les îles (aussi attrayantes qu'elles puissent paraître), qu'au fait qu'elle nous aide à saisir: - d'une part, la portée des processus dynamiques et les interdépendances qui sont en oeuvre dans les conditions "banales" et normales, non-insulaires; - et, d'autre part, la souplesse et les potentialités formidables des organismes. Sous ce rapport, l'insularité nous fait toucher du doigt la complexité du réseau fonctionnel (les composantes "verticales") auquel est integré chaque constituant dans un système normal, épanoui, en même temps que des interdépendances entre régulations à tout niveau (cycle biologique, taille d'individus, rôle dans les biocénoses, adaptabilités diverses, voire "compatibilités" taxonomiques!). Ce serait l'épanouissement insuffisant du système, l'amoindrissement ou le relâchement du réseau qui permettraient la manifestation de telle ou telle autre "particularité" - plus ou moins aléatoire et plus ou moins transitoire le plus souvent.

En fin de compte, le problème le plus crucial qui se pose est de comprendre comment les interdépendances-régulations multiples et réciproques - dont la réalité ne fait aucun doute - jouent. Notamment, comment la strure faunistique et biocénotique se met en place, elle se reconstitue sans cesse et tend toujours à un étalement et à une diversité maxima. Il ne saurait s'agir de "niches" pré-existantes qui attendent de se remplir, mais plutôt d'un système de positions taxonomiques-faunistiques qui se crée et se met en place, étant rapidement induit par les potentialités des éléments concrets qui se trouvent impliqués à chaque phase. C'est là un problème central, celui-là même auquel on se heurte encore dès que l'on essaie de pousser la synthèse, que ce soit en partant de la biogéographie et de la diversité faunistique, ou de l'écologie, voire de l'évolution au sens large...

---

* Parmi les cas controversés, rappelons celui de Rhodes par rapport au continent et par rapport a Karpathos ou celui d'Ikarie par rapport aux Cyclades et par rapport à Samos, etc.
** Les interprétations biogéographiques apparaissent fréquemment contradictoires suivant le groupe considéré, p.ex. orthoptères ou mollusques, divers autres groupes d'insectes ou isopodes, diplopodes etc.