



UPPSALA
UNIVERSITET

Artbildning och diversifiering av anolisödlor - en fallstudie i adaptiv radiering



Matilda Karlsson

Independent Project in Biology
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2016
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Artbildning och diversifiering av anolisödlor – en fallstudie i adaptiv radiering

Matilda Karlsson

Självständigt arbete i biologi 2016

Sammandrag

Adaptiv radiering är den diversifiering av arter som sker när de utvecklas från en gemensam ursprungsart till en mängd olika arter som uppvisar en bred ekologisk anpassning och fenotypisk diversitet. Detta är ett välstuderat fenomen som observerats i stor utsträckning på öar. Syftet med denna litteraturstudie är att beskriva de evolutionära och ekologiska processer som underliggjer adaptiv radiering, och varför det främst sker på öar. Anolisödlorna på Stora Antillerna illustrerar och beskriver de ekologiska processer som är betydande för adaptiv radiering, såsom ekologisk möjlighet, nischteori, resursfördelning och konkurrens mellan arter. I dagsläget tyder forskningen på att dessa processer är speciellt avgörande för arter som koloniserar öar eftersom nya miljöer öppnar upp nya nischer vilket möjliggör artbildning och diversifiering.

Inledning

Öar har sedan länge använts som modellsystem vid studier av evolutionära och ekologiska processer. De har många egenskaper som gör dem lämpade för denna typ av forskning, och kan med sina små ytor och tydliga gränser användas som ”naturliga laboratorier” för studier av en mängd olika biologiska processer (Pinto *et al.* 2008; Warren *et al.* 2015). Vidare kan ögrupper användas som naturliga replikat för att identifiera evolutionära mönster, vilket även gör det möjligt att upptäcka processer som skiljer sig mellan öar (Losos & Ricklefs 2009). Detta var betydande för både Darwin och Wallace vid utvecklingen av evolutionsteorin. Darwin (1859) använde öar som väsentliga redskap för att illustrera olika evolutionära processer kopplade till naturligt urval. Detta var en insikt han delade med Wallace, som i *Island Life* (1880) uppmärksammade hur användbara oceaniska öar är för evolutionsbiologiska studier. Dagens forskning har byggt på dessa principer och givit oss insikter i biologiska processer på såväl fastland som öar. Detta exemplifieras av MacArthur och Wilson (1963) som med sin biogeografiska teori ämnade beskriva grundläggande ekologiska och evolutionära processer såsom spridning, artbildning, konkurrens och utdöenden (Warren *et al.* 2015).

En biologisk process som studerats i stor utsträckning på öar är adaptiv radiering. En adaptiv radiering sker när flera olika arter utvecklas från en gemensam ursprungsart, där de olika arterna uppvisar en fenotypisk diversitet som grundar sig i en ekologisk differentiering (Losos 2007). Detta innebär att en art diversifieras då den anpassar sig till olika ekologiska förhållanden såsom skillnader i habitat och miljö, vilket ger upphov till arter som uppvisar en stor variation i morfologi. Välkända exempel på adaptiv radiering innefattar Hawaiiifinkar, Galápagosfinkar samt *Drosophila* på Hawaii (Losos & Mahler 2010). Begreppet *adaptiv radiering* utvecklades av Simpson (1953) men har sedan dess vidareutvecklats, främst genom

forskningsstudier på öar (Warren *et al.* 2015). Trots att mycket forskning har gjorts inom området är det en process vi än idag inte förstår fullt ut, då det är många evolutionära och ekologiska faktorer som samspelar.

Jag kommer i denna litteraturstudie att fokusera på den adaptiva radieringen av *Anolis* på Stora Antillerna. *Anolis*ödlornas evolution är ett tydligt exempel på adaptiv radiering, i och med att de har diversifierats enskilt på de olika öarna vilket har gett upphov till många arter som uppvisar en stor variation i morfologi såväl som en bred ekologisk anpassning (Losos 2007). Två tydliga processer kan identifieras i en adaptiv radiering: spridningen av arter från en ursprungsart samt anpassningen av arter till olika habitat (Losos & Ricklefs 2009). Jag ämnar därför utröna a) hur den adaptiva radieringen och artbildningen av *Anolis* har skett samt b) vad det är som drivit diversifieringen av *Anolis*. Genom att undersöka dessa problem hoppas jag även kunna klargöra de större, underliggande frågorna – varför är adaptiva radieringar vanligt förekommande på just öar, och vad är det för egenskaper och förutsättningar som krävs för att en adaptiv radiering ska ske?

Adaptiv radiering och artbildning

Vid studier av adaptiv radiering på öar är det flera grundläggande biologiska koncept som behöver behandlas, däribland spridning av individer och arter mellan öar samt artbildning. Det finns flera processer genom vilka artbildning kan ske, vissa mer relevanta än andra då de appliceras på öar. Vid allopatrisk artbildning delas en population upp i flera subpopulationer på grund av en geografisk barriär, vilket förhindrar genflöde mellan populationerna (Reece *et al.* 2011). Eftersom genflödet stoppas och de finner sig i miljöer med olika selektionstryck kan de utvecklas i olika riktning. Om individerna i populationerna vid sekundär kontakt inte längre kan para sig med varandra eller producera fertil avkomma har artbildning skett (Reece *et al.* 2011). Det bör dock poängteras att detta följer definitionen enligt det biologiska artkonceptet. Det definierar en art som en population inom vilken det sker eller potentiellt kan ske genutbyte mellan individer, där denna population är reproduktivt isolerad från andra populationer (Reece *et al.* 2011). Det finns alternativa artbegrepp som fokuserar på andra aspekter av artbildning. Det fylogenetiska artkonceptet definierar en art som en grupp organismer med en eller flera distinkta, gemensamma karaktärer som härstammar från en gemensam ursprungsart (Reece *et al.* 2011). Man bör därför klargöra vilken definition som används.

Allopatrisk artbildning är relevant för terrestra organismer som koloniserar öar, där adaptiv radiering delvis är en konsekvens av allopatrisk artbildning (Glor *et al.* 2005). Spridning av organismer mellan fastland och öar som separeras av hav är en relativt sällsynt händelse, men trots att sannolikheten att en lyckad kolonisation ska inträffa är låg är det ”träffarna” snarare än ”missarna” som räknas (Hedges 2006). När en population väl etablerat sig på en ö kan den vidare diversifiera genom sympatrisk artbildning (Losos & Mahler 2010). I detta fall behöver populationerna inte vara geografiskt isolerade, utan en reproduktiv isolering kan utvecklas inom en population som lever i samma område (Reece *et al.* 2011). När en reproduktiv barriär uppstår utan fysisk isolering kan det resultera i så kallad ekologisk artbildning. Detta kan ske

genom att individerna i arterna utnyttjar olika resurser och anpassar sig till olika ekologiska förhållanden (Reece *et al.* 2011). Artbildning och diversifiering sker dock inte i alla populationer, vilket kan bero på ”genetiska restriktioner eller oförmåga att etablera reproduktiv isolering” (Yoder *et al.* 2010). Artbildningsprocessen försvåras om det finns ett genflöde med ursprungspopulationen som förhindrar bildandet av reproduktiva barriärer, vilket motverkar artbildningen inom ett nytt habitat (Yoder *et al.* 2010; Reece *et al.* 2011).

Adaptiv radiering definieras som "en snabb succession av artbildning som leder till en hög ekologisk och fenotypisk diversitet inom ett släkte" (Schluter 2000). Centralt för begreppet är de ”ekologiska skillnader” (eng: *ecological disparity*) och den fenotypiska differentiering som arterna inom ett släkte uppvisar, snarare än hur snabbt radieringen skett eller hur stor artrikedomen inom släktet är (Losos & Mahler 2010). Adaptiva radieringar varierar i sitt omfång, och trots att flertalet radieringar vi känner till idag medföljs av en stor artrikedom är det inte ett kriterium som nödvändigtvis bör vara med i definitionen (Losos & Mahler 2010). Det finns flera exempel på hur adaptiva radieringar skiljer sig åt. *Anolis* på Stora Antillerna och *Drosophila* på Hawaii uppvisar stor artrikedom såväl som en bred ekologisk anpassning. Däremot uppvisar *Cordylus*, ett släkte ödlor i Södra Afrika, en stor fenotypisk diversitet inom de få arter som existerar (Losos & Mahler 2010).

En faktor som tycks vara en förutsättning för adaptiv radiering är förekomsten av ”ekologiska möjligheter” (eng: *ecological opportunity*). Ekologiska möjligheter är ”löst definierat som en mängd evolutionärt tillgängliga resurser som inte används av konkurrerande taxa” (Schluter 2000). Det är således kopplat till ekologiska faktorer såsom nischteori, predation och konkurrens (Losos & Mahler 2010). Ekologiska möjligheter kan förekomma av flera anledningar, såsom att en art sprider sig till ett nytt område, att nya resurser blir tillgängliga eller genom utvecklingen av en ”nyckelinnovation” i form av en speciell egenskap hos organismen (Yoder *et al.* 2010). När en art koloniserar ett nytt område kan de ofta utnyttja resurser och sprida sig till habitat som tidigare var otillgängliga. Detta är ett väldokumenterat händelseförlopp på öar, där avsaknaden av konkurrenter tillåter kolonistörer att ockupera ”tomma” nischer som inte var tillgängliga på fastlandet (Nicholson *et al.* 2005). Dessa nischer kan ha varit otillgängliga genom att de redan var ockuperade (”fyllda”) av en konkurrerande art, eller genom att de inte existerade på fastlandet (Losos 1994). Detta möjliggör nischskiften (eng: *niche shift*) som kan resultera i morfologiska skillnader mellan kolonistör och ursprungspopulation (Pinto *et al.* 2008). Detta är speciellt viktigt på isolerade öar med många tomma eller utforskade nischutrymmen som en koloniserande population kan utnyttja.

Isolerade öar skiljer sig ofta från fastland genom en frånvaro av predatorer, vilket även det öppnar upp nya ekologiska möjligheter (Pinto *et al.* 2008). Ett välkänt exempel är de många fågelfamiljer som koloniserat öar och därefter förlorat sin flygförmåga. Bristen på predatorer (i samband med andra faktorer) tillåter fåglarna att sprida sig till nischer där de inte har lika stor användning för sina vingar, och eftersom flygförmåga är en energimässigt kostsam egenskap att ha sker det ofta en reduktion i vingstorlek (McNab 1994).

Ekologiska möjligheter finns även i andra typer av miljöer och är inte begränsade till öar (Yoder *et al.* 2010). Adaptiv radiering sker även på kontinenter, och är vanligt förekommande

efter massutdöenden (Losos & Mahler 2010). Massutdöenden öppnar upp ekologiska möjligheter genom att nischer som tidigare var fyllda blir tomma, vilket ger övrig taxa möjligheten att överta dessa nischer (Losos & Mahler 2010). Vid massutdöenden uppstår ekologiska möjligheter relativt plötsligt, men de kan även utvecklas sakta som vid förändringar i miljöförhållanden eller artsammansättning. Detta kan påverka takten av adaptiv radiering, och utmanar idén att en radiering bör ske snabbt för att vara adaptiv (Losos & Mahler 2010). Fokus i definitionen bör återigen ligga på den fenotypiska diversifiering som uppstår som en följd av radieringen.

Den evolutionära utvecklingen av ”nyckelinnovationer” kan vara betydande för adaptiv radiering. En innovation i detta fall syftar till utvecklingen av egenskaper som ger åtkomst till resurser som tidigare var otillgängliga (Losos & Mahler 2010). Detta är en intressant teori gällande diversifieringen av just anolisödlor på Stora Antillerna, där utvecklingen av en specialiserad fotstruktur förbättrade möjligheten att utnyttja nya habitat (Pinto *et al.* 2008). Betydelsen av denna fotstruktur för anolisödlornas evolution och utveckling tillsammans med andra ekologiska möjligheter diskuteras mer ingående i nästa avsnitt.

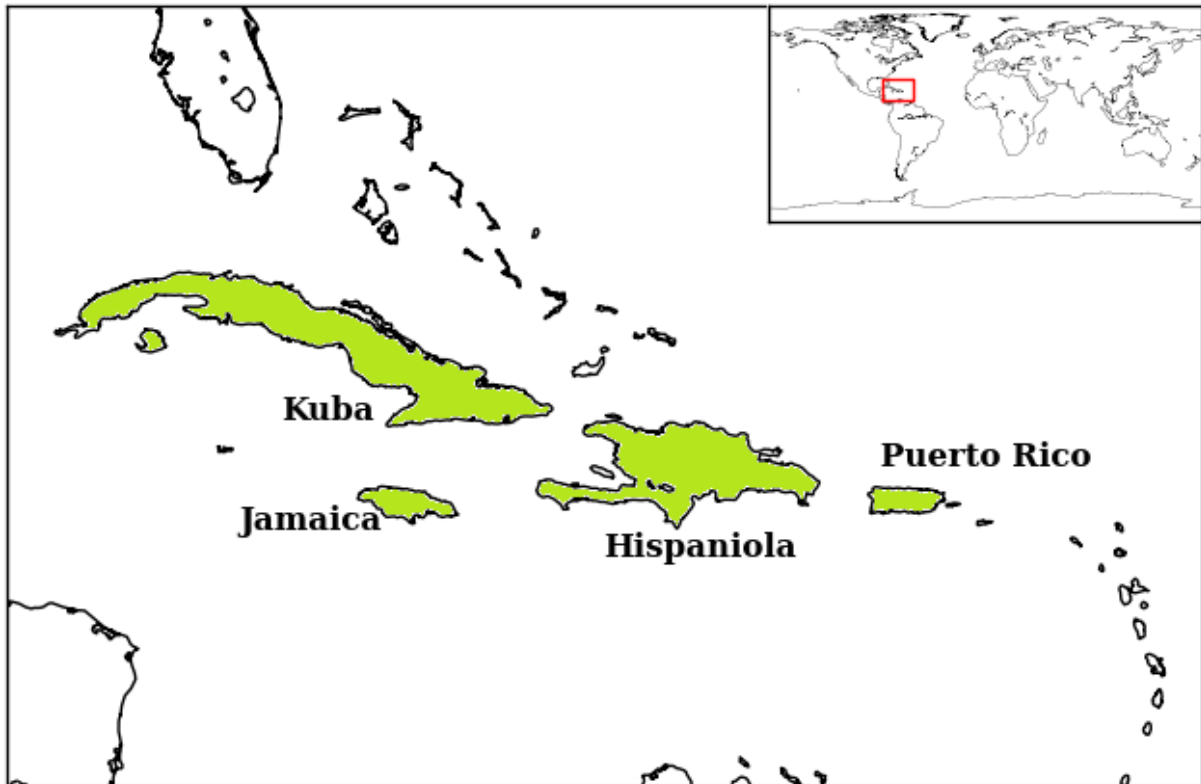
Anolisödlor på Stora Antillerna

Anolis är ett av de mest artrika släktena av vertebrater med 390 kända arter (Moreno-Arias & Calderón-Espinosa 2016). De förekommer främst i Västindien, men återfinns även i Syd- och Centralamerika. Närmare 120 arter lever på Stora Antillerna (Mahler *et al.* 2013), en ögrupp i Västindien bestående av fyra stora öar – Kuba, Puerto Rico, Jamaica samt Hispaniola (Fig. 1). De två mindre öarna Puerto Rico och Jamaica har vardera uppemot 10 arter av anolisödlor medan de större öarna har flera, där det totala artantalet överstiger 40 på både Kuba och Hispaniola (Losos 1994). Anolisödlor karakteriseras av sin fots speciella fästförmåga som underlättar klättrande samt en uttänjbar flik hud under halsen involverad i sexuell selektion. Ödlorna varierar mycket i både kroppsstorlek och form (Mahler *et al.* 2010).

Ekomorfer och evolutionär utveckling

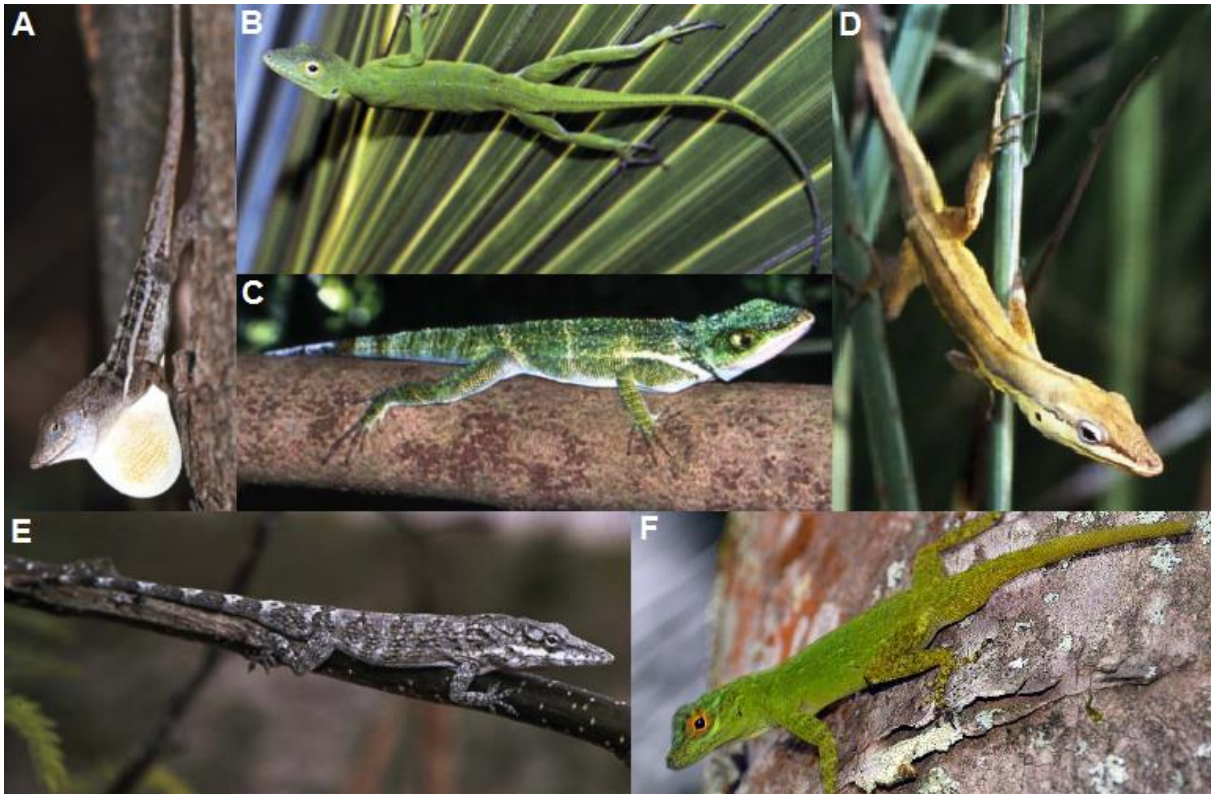
Anolisödlor är habitatspecialister vars utbredning innefattar flera habitat- och miljötyper. De flesta arter är trädlevande men vissa är marklevande (Mahler *et al.* 2010). Anolisödlorna har delats in i grupper utefter vilket mikrohabitat de lever i. Mikrohabitatet innefattar bland annat olika delar av träd (trädkrona, grenar och stam), öppen mark och buskar. De olika grupperna kallas ”ekomorfer”, vilket definieras som ”arter med samma strukturella habitat/nisch, som har liknande morfologi och beteende utan att nödvändigtvis vara nära besläktade” (Williams 1972). Detta innebär att medlemmar inom en ekomorf utnyttjar liknande habitat och uppvisar liknande morfologiska och beteendemässiga egenskaper (Williams 1983). Totalt har sex stycken ekomorfer identifierats: kronmorfen, kronstamsmorfen, trädstamsmorfen, grenmorfen, markmorfen samt buskmorfen (Fig. 2; Williams 1983). De olika arterna inom olika ekomorfer skiljer sig åt i kroppsstorlek och rörelsemönster. Den grenlevande morfen rör sig på smala ytor i förhållande till sin kroppsstorlek (Fig. 2E) vilket kräver bra balans. De har därför kortare ben än den trädstamslevande morfen (Fig. 2F) som rör sig på bredare ytor där de kan röra sig mer fritt och där balans inte är lika avgörande (Irschick *et al.* 1997).

Grenlevande ödlor rör sig främst genom att gå, medan trädstamslevande ödlor med längre ben springer och hoppar oftare (Irschick *et al.* 1997).



Figur 1. Karta över Stora Antillerna (grönfärgade). Skapad i Python version 2.7.9 (Python Software Foundation; www.python.org), med hjälp av *basemap* modulen (<http://matplotlib.org/basemap/>).

Denna indelning i ekomorfer är baserad på specifika morfologiska egenskaper som jämförts mellan arter. Begreppet ekomorf myntades av Ernest E. Williams på 70-talet, och inkluderade då jämförelser mellan ödlornas kroppsstorlek och form såväl som position och rörelsemönster i habitatet (Williams 1983). Begreppet har sedan dess utvidgats och man har idag funnit flera egenskaper som skiljer sig mellan ekomorfer såsom huvudstorlek och bäckenform (Losos 2009). Bevisen för att dessa ekomorfer existerar grundar sig i olika typer av morfometriska analyser. Dessa analyser utgår från ett urval av specifika egenskaper (storleksmått, vikt etc.) som uppskattas hos ett visst antal individer inom olika arter. I den morfometriska analysen summeras denna information för varje art i komprimerade variabler som motsvarar punkter i en graf. Arterna kan därefter jämföras med avseende på dessa egenskaper genom att de plottas i ett så kallat "morphospace", där arter som liknar varandra kommer grupperas nära varandra. Därefter kan man med hjälp av statistiska analyser avgöra om dessa grupperingar är statistiskt signifikanta eller slumpartade (Losos 2009). Dessa analyser visar uteslutande att arter grupperas utefter ekomorfer, där en art är mer lik arter inom sin egen ekomorf än arter inom andra ekomorfer, oavsett fylogenetiskt ursprung (Losos *et al.* 1998; Mahler *et al.* 2013).



Figur 2. Sex stycken artexempel på ekomorfer som har identifierats utefter vilket habitat ödlorna lever i. A) markmorfen, *Anolis lineatopus* från Jamaica; B) kronstamsmorfen, *Anolis grahami* från Jamaica; C) kronmorfen, *Anolis luteogularis* från Kuba; D) buskmorfen, *Anolis pulchellus* från Puerto Rico; E) grenmorfen, *Anolis angusticeps* från Kuba; F) trädstamsmorfen, *Anolis distichus ignigularis* från Hispaniola. Foton A-E av Jonathan B. Losos. Bilder reproducerade med tillstånd från BioScience. Foto F av David Amsler.

Ekomorfbegreppet används oftast för att beskriva olika arter som har en liknande morfologi. Det kan även användas för beskrivning av individer eller populationer eftersom morfologiska skillnader kan förekomma inom samma art som lever i olika habitat. På grund av morfologisk variation inom arter och populationer kan begreppet vara något problematiskt. De flesta trädlevande arterna har individer med korta ben, men det finns även trädlevande individer med längre ben. Dessa individer kan med avseende på benlängden likna en art inom en annan ekomorf mer än vad de liknar en art inom sin egen ekomorf (Losos 2009). En annan sak att beakta är att det även finns unika arter som faller utanför dessa sex ekomorfer. Av de 120 arter anolisödlor på Stora Antillerna finns det ca 25 unika arter som är endemiska för de olika öarna (Mahler *et al.* 2013).

De sex olika ekomorferna finns på alla fyra öar i Stora Antillerna, med enstaka undantag. Trädstamsmorfen saknas på Jamaica och Puerto Rico, och buskmorfen saknas på Jamaica (Williams 1983; Losos 1994). Den evolutionära utvecklingen av ekomorferna har studerats i stor utsträckning. Det formulerades tidigt två alternativa hypoteser som beskriver hur utvecklingen av ekomorferna på de olika öarna kan ha skett (Losos *et al.* 1998). Den första hypotesen förutsätter ett enstaka, gemensamt ursprung för de sex ekomorferna. De antas alla ha utvecklats från en gemensam ursprungsekomorf på en ö, för att sedan ha spridit sig till de andra öarna. Den andra hypotesen föreslår istället en ”upprepad evolution” av ekomorferna, där de olika ekomorferna har utvecklats flera gånger oberoende av varandra (Losos *et al.*

1998). Flera studier ger stöd för den andra hypotesen (Williams 1983; Losos *et al.* 1998; Mahler *et al.* 2013). Detta grundar sig i fylogenetiska studier som kartlägger släktskapet mellan arter på de fyra öarna, som sedan jämförs med morfometriska analyser över ekomorfer. Sammanslaget indikerar dessa analyser att ”medlemmar i samma ekomorfgrupp från olika öar inte är närbesläktade” (Losos *et al.* 1998). Hade arter inom en ekomorf varit nära besläktade hade det istället tytt på ett gemensamt, monofyletiskt ursprung för ekomorferna, men släktskapsanalyser visar det motsatta. Arter som lever på samma ö är nära besläktade oberoende av vilken ekomorf de tillhör (Losos *et al.* 1998). En grenlevande ödla på Kuba är inte nära släkt med grenlevande ödlor på Jamaica, utan är närmare släkt med ödlor inom andra ekomorfer på sin egen ö. Detta beror på att öarna i Stora Antillerna är relativt isolerade från varandra och att ödlor sällan spridits mellan dem (Alföldi *et al.* 2011). Eftersom det skett ett begränsat genflöde mellan öarna är det i dagsläget allmänt vedertaget att de olika ekomorferna har utvecklats enskilt på de fyra öarna.

Detta fenomen, där organismer som finner sig i lika miljöer uppvisar liknande fenotypiska egenskaper, är ett klassiskt exempel på konvergent evolution (Losos *et al.* 1998; Mahler *et al.* 2013). Detta är en välstuderad företeelse som inte är unik för ö-levande organismer. Arter inom en ekomorf utnyttjar samma strukturella mikrohabitat som återfinns på de olika öarna, och anpassar sin morfologi och sitt beteende efter habitat- och resursanvändning (Williams 1983). Detta ger upphov till konvergenta morfer med analoga egenskaper, såsom kortare ben hos grenmorfen och mer upprätt hållning hos trädstamsmorfen (Fig. 3). Konvergent evolution tyder på att organismerna har anpassat sig till de ekologiska förhållanden som omger dem, vilket är en grundförutsättning för adaptiv radiering (Losos 2007). Denna konvergenta evolution bekräftas även av fylogenetiska studier. Dessa studier indikerar att anolisödlor sällan spridits mellan öarna i Stora Antillerna, utan snarare utvecklats enskilt på varje ö genom konvergent evolution (Alföldi *et al.* 2011).

Dessa fylogenetiska studier har även klargjort skillnader i utvecklingen av ekomorfer mellan öar. Trots att de olika ekomorferna utvecklats genom konvergent evolution har de inte utvecklats i samma ordning på varje ö (Losos *et al.* 1998). Ekomorfernas evolution har alltså inte följt en gemensam utvecklingslinje, utan en ekomorf på en ö kan ha utvecklats tidigare än samma ekomorf på en annan ö. Dessa studier indikerar att diversifiering av anolisödlorna inleddes på Kuba och Hispaniola innan ödlorna ens hade etablerats på de mindre öarna Puerto Rico och Jamaica. De spred sig sedan till Puerto Rico, och därefter till Jamaica, och började snabbt diversifiera. Detta innebär att diversifieringen till en början var ”heterogen” vilket var kopplat till enstaka spridningstillfällen av ödlor mellan öar (Mahler *et al.* 2010).



Figur 3. Ett urval av 6 olika arter anolisödlor inom 3 olika ekomorfer som återfinns på de fyra öarna i Stora Antillerna. Arter inom samma ekomorf uppvisar liknande morfologiska och beteendemässiga egenskaper. Detta är ett tydligt exempel på konvergent evolution. Övre raden visar grenmorfen på Kuba och Puerto Rico; andra raden visar markmorfen på Hispaniola och Jamaica; tredje raden visar buskmorfen på Hispaniola och Kuba. Bilder reproducerade med tillstånd från D. Luke Mahler.

Vad driver den evolutionära radieringen av anolisödlor?

Det finns endast två fall där en ekomorf har utvecklats två gånger på samma ö (Losos *et al.* 1998). Detta är väldigt intressant, och är avslöjande för förståelsen om hur adaptiv radiering och diversifiering av anolisödlorna skett. En mängd studier styrker att mellanartskonkurrens och nischteori är betydande för den ekologiska struktureringen av anolissamhällen på Stora Antillerna (Williams 1983; Losos *et al.* 2006; Yoder *et al.* 2010). Losos (1994) identifierar flera viktiga faktorer som tyder på att interaktioner mellan ödlorna ligger till grund för adaptiv radiering. Jag kommer i detta delavsnitt gå igenom några av dessa faktorer där jag lyfter fram hans argument och bevis, men även inkorporerar andra studier som både stärker och motbevisar dessa.

I. Konkurrens och resursanvändning

Det har sedan länge observerats att interaktioner mellan olika arter av anolisödlor beror på hur lika arterna är (Williams 1983; Losos 1994). Kroppsstorlek är en viktig faktor som varierar beroende på om en art samlever med ”ekologiskt lika” arter (Losos 1994). Ekologiskt lika i detta fall definieras som arter som utnyttjar samma resurser och lever i liknande mikrohabitat. I ett samhälle med arter som inte är ekologiskt lika kommer de flesta arter ha liknande kroppsstorlek. Arter som lever med ekologiskt lika arter skiljer sig mer i storlek (Losos 1994). Detta kan bero på att det finns en ”optimal kroppsstorlek” som arter i ett konkurrerande samhälle tvingas avvika ifrån (Losos 1994). Konkurrensen mellan arter som liknar varandra är starkare än konkurrensen mellan arter som är olika, vilket driver deras morfologiska utveckling i skilda riktningar. Konkurrens sker mellan arter som lever sympatriskt och delar resurser, där en fördelning av resurser möjliggör samlevnad. Konkurrensen minskar genom fördelning av resurser (Losos *et al.* 2006). Om arter i ett organismsamhälle skiljer sig i resursanvändning, som anolisödlorna på Stora Antillerna bevisligen gör, kan det tyda på att ”konkurrens pågår eller har pågått tidigare” (Losos 1994).

Detta är något som har illustreras med studier på introducerade arter. Arter som introduceras på öar har ofta en förödande effekt på den endemiska faunan. Ett flertal studier har gjorts där olika arter av anolisödlor har introducerats till öar där de inte tidigare fanns. Anolisödlor har även oavsiktligt introducerats till öar. I en studie utförd av Losos *et al.* (1993) utvärderades effekten av dessa oavsiktliga introduktioner. Studien kan delas upp i två delar. I den första delen undersöktes introduktionen av 11 arter till öar där de inte liknade de endemiska arterna. Av de introducerade arterna lyckades 7 stycken etablera sig, och ingen art dog ut. I den andra delen undersöktes introduktionen av 12 arter till öar där de liknade de endemiska arterna. Ingen introducerad art lyckades etablera sig och 2 arter dog ut. Detta tolkas som att konkurrensen är större mellan liknande arter som utnyttjar samma resurser. En introducerad art som inte behöver konkurrera med den endemiska faunan kan lättare etablera sig (Losos *et al.* 1993; Losos 1994).

Detta för oss tillbaka till upptäckten att det är ytterst sällan en ekomorf utvecklats flera gånger på samma ö (Losos *et al.* 1998). Detta kan förklaras av konkurrens mellan arter. När en art specialiserar sig inom ett visst habitat hindrar det andra arter att ockupera samma nisch (Losos *et al.* 2006), vilket har begränsat utvecklingen av ekomorfer på varje ö. En ursprunglig population som koloniserar en ö kommer fördela resurser genom konkurrens. Allteftersom specialiserar de sig inom olika nischer genom att de anpassar sig till olika strukturella habitat. Detta resulterar i att flera arter som är anpassade till olika delar av miljön har utvecklats från en ursprungsart (Losos *et al.* 2006). Tillgängligheten av nischer och resursfördelning var avgörande för morfologisk differentiering av anolisödlor på Stora Antillerna (Williams 1983; Hertz *et al.* 2013).

II. Ekologisk möjlighet

Som nämdes tidigare är ”en klassisk förklaring till adaptiv radiering på öar att en ursprungsart som finner sig på en plats med mycket ekologisk möjlighet kan diversifiera brett” (Pinto *et al.* 2008). Detta är ett troligt scenario för anolisödlorna som spreder till Stora

Antillerna där de relativt snabbt började diversifiera (Mahler *et al.* 2010). Adaptiv radiering tycks påbörjas genom att nischer som presenteras i form av ekologisk möjlighet snabbt fylls upp och blir ”mättade”, vilket resulterar i att diversifieringen avtar allteftersom dessa nischer fylls (Pinto *et al.* 2008). Detta styrks av det faktum att de flesta ekomorfer utvecklades relativt tidigt i anolisödlornas evolutionära historia (Losos *et al.* 2006). Samtidigt kan ekologiska möjligheter uppstå flera gånger i den evolutionära utvecklingen vilket kan leda till tillfälliga ”spurter” av diversifiering senare i utvecklingen (Pinto *et al.* 2008).

Ekologiska möjligheter kan även skapas genom utvecklingen av en nyckelinnovation. Anolisödlor har en speciell fotstruktur där det på undersidan av tårna finns en serie flikar (”lameller”) som består av tunna hår. Dessa förbättrar fotfästet till underlaget vilket är extremt viktig för trädlevande arter (Glossip & Losos 1997). Detta kan ha ”gett dem åtkomst till resurser som tidigare var otillgängliga” vilket vidare tillåtit dem att utöka sin ekologiska utbredning (Pinto *et al.* 2008). Samtidigt finns det kritik mot idén att tillskriva en nyckelinnovation inom ett släkte som grunden för adaptiv radiering. Man löper risken att välja ut ”den egenskap som karaktäriserar en grupp” och dra slutsatsen att eftersom denna egenskap utmärker gruppen bör det även vara denna som orsakade diversifieringen (Slowinski & Guyer 1993).

Yoder *et al.* (2010) framlägger att det finns få studier som direkt länkar ekologisk möjlighet med adaptiv radiering. De menar att det finns ”svagare länkar i kedjan [...] mellan ekologiska möjligheter och adaptiv radiering” som framtida studier bör fokusera på. Ekologisk möjlighet följer inte en direkt linje till adaptiv radiering, och att utreda tydliga orsakssamband i detta händelseförlopp är svårt. Detta är kopplat till begreppet ”ekologisk frigivning” (eng: *ecological release*), som beskriver en populations respons på ekologisk möjlighet (Yoder *et al.* 2010). En ekologisk möjlighet i form av nytt habitat kan leda till att en art utökar sin utbredning och/eller resursanvändning, och det är denna respons på den nya möjligheten som benämns ekologisk frigivning (Yoder *et al.* 2010). Vad denna studie poängterar är inte att ekologisk möjlighet är en faktor som bör bortses ifrån, utan att fokus bör skifta från vad det är som orsakar ekologiska möjligheter till organismernas respons på förändringen (Yoder *et al.* 2010).

Har anolisödlorna nått slutet på sin adaptiva radiering?

Flertalet studier undersöker även huruvida adaptiv radiering avtar med tiden eller om det fortskrider. Detta relaterar till MacArthur och Wilson (1963) vars jämviktsteori har applicerats på en mängd olika ö-system för att studera balansen mellan artbildning och utdöende och dess inverkan på artdiversitet. Jämviktsteorin beskriver hur biologiska system strävar mot jämvikt i artrikedom. Denna teori har motsatts med icke-jämviktsmodeller som istället antar att jämviktsdynamik inte råder i biologiska system. Båda teorier tycks vara betydande för artrikedom och diversitet på öar (Warren *et al.* 2015).

En omfattande studie på Stora Antillerna utvärderade rådande jämviktsförhållanden för anolisödlornas artbildning och artdiversitet. De fann att artbildning har avtagit på alla fyra öar, och att tre av fyra öar har nått en jämvikt i artdiversitet (Rabosky & Glor 2010). Endast Kuba,

den största av de fyra öarna, har ännu inte uppnått jämvikt. Vidare fann de att detta är starkt kopplat till öns area, där artbildning avtar snabbare på öar med mindre area (Rabosky & Glor 2010). Dessa resultat tolkas som att ”den ikoniska adaptiva radieringen av Karibiska anolisödlor kan ha nått sin slutpunkt” (Rabosky & Glor 2010).

Denna evolutionära forskning grundar sig främst i fylogenetiska studier. Eftersom få fossiler av anolisödlor är bevarade är det svårt att bekräfta dessa teorier genom jämförelser med paleobiologiska fynd. I en studie av Sherratt *et al.* (2015) studerades 20 fossiler från Hispaniola som bevarats i bärnsten. Denna jämförelse mellan fossila och nutida arter ger bevis för en ”relativt konserverad” morfologisk evolution av ekomorfer, där fyra av dagens ekomorfer finns representerade i exemplaren. Fossilerna delades in i ekomorfgrupper genom morfometriska analyser av bland annat kroppsstorlek och antal lameller på tårna. Exempelvis har den trädstamslevande morfen ett brett huvud, långa ben och ett intermediärt antal lameller på de bakre tårna (Losos 2009; Sherratt *et al.* 2015), ett morfologiskt mönster som återfanns hos två exemplar. Detta ger ytterligare bevis för att dessa organismsamhällen varit stabila, där varianter av dagens ekomorfer har existerat i minst 20 miljoner år (Sherratt *et al.* 2015).

Anolisödlor på fastlandet

Det har även skett en kraftig radiering av anolisödlor på fastlandet. I Central- och Sydamerika finns det ca 250 arter av anolisödlor, vilket utgör ca 60 % av det totala artantalet på öar och fastland sammanlagt (Irschick *et al.* 1997; Moreno-Arias & Calderón-Espinosa 2016). Dessa arter har dock utvecklats i en annorlunda riktning, där få arter tillhör de ekomorfer som finns på Stora Antillerna (Irschick *et al.* 1997). Detta innebär att det finns många arter som är unika för fastlandet. Jag kommer i detta avsnitt kort undersöka hur och varför fastlandets radiering skiljer sig från Stora Antillerna.

Tidiga studier jämförde ekomorfologiska förhållanden hos ödlor på både ö och fastland. De fokuserade på specifika karaktärer, såsom benlängd och fotstruktur, och hur dessa relaterar till andra morfologiska och ekologiska egenskaper (Irschick *et al.* 1997). De fann tydliga förhållanden mellan morfologi och ekologi, men dessa skilde sig mellan ö och fastlandsödlor. Exempelvis fann de en positiv korrelation mellan benlängd och bredd på underlaget hos ödlor på öar, ett förhållande som inte gällde ödlor på fastlandet. Detta indikerar att det är olika ekologiska faktorer som styr diversifieringen i de två områdena (Irschick *et al.* 1997). Senare studier har gjort liknande jämförelser. En studie identifierade tio ”morfotyper” i Sydamerika baserat på kroppsstorlek och andra morfologiska egenskaper hos arter (Moreno-Arias & Calderón-Espinosa 2016). Jämförelseanalyser indikerar att endast ett fåtal av dessa morfotyper motsvarar de sex ekomorferna från Stora Antillerna. Utbredningen av arter och artsammansättningen skiljer sig mellan ö och fastland, men överlag tyder studien på att det är liknande biologiska processer som styr båda radieringar (Moreno-Arias & Calderón-Espinosa 2016).

Ekologiska faktorer som skiljer sig mellan ö och fastland är viktiga att kartlägga för att bättre förstå hur de påverkar den adaptiva radieringen av anolisödlorna. Biotiska faktorer såsom konkurrens och predation skiljer sig tydligt mellan ö och fastland och har en stor betydelse för

de ekologiska och evolutionära mönster vi observerar idag (Irschick *et al.* 1997; Moreno-Arias & Calderón-Espinosa 2016). Predation utgör ett större selektionstryck på fastlandet (Irschick *et al.* 1997) medan mellanartskonkurrens är den drivande faktorn på öar (Losos 1994). Detta har visat sig ha en stor inverkan på vilka ”morfologiska eller ekologiska karaktärer som gynnas av selektionen” och driver evolutionen i olika riktningar (Irschick *et al.* 1997).

Även abiotiska faktorer är betydande för diversifieringen (Williams 1983). Dessa faktorer innefattar bland annat födotillgång, habitatdiversitet och klimat (Irschick *et al.* 1997). Landskapet på fastlandet är relativt heterogent, där arter som lever i de mer extrema miljöerna är speciellt anpassade för dessa miljöer. Många höglandsarter i Sydamerika tål lägre tryck än låglandsarter och har även bredare fjäll (Moreno-Arias & Calderón-Espinosa 2016). Abiotiska och biotiska filter tycks därför vara av stor betydelse för den evolutionära diversifieringen på såväl fastland som öar (Moreno-Arias & Calderón-Espinosa 2016).

Radieringen på Stora Antillerna har uppmärksammats eftersom att den har skett enskilt på de fyra öarna, där ekomorferna har utvecklats genom konvergent evolution. Samtidigt finns det starka bevis för att denna ”morfologiska likhet som är oberoende av fylogenetiskt släktskap” även förekommer på fastlandet (Pinto *et al.* 2008). Adaptiv radiering beror av ekologisk möjlighet. Men ekologisk möjlighet är inte exklusivt för öar. En studie föreslår att ekologisk möjlighet är kopplat till stabiliteten av miljön (Pincheira-Donoso *et al.* 2015). De konstaterar att ”öar oftast är mer instabila, medan fastland (som ett resultat av en större area) är mer stabila över tid. Följaktligen är uppkomsten av ekologiska möjligheter snarare en funktion av landarea, och bör därför vara mindre frekvent på kontinenter” (Pincheira-Donoso *et al.* 2015). Detta innebär inte att det aldrig uppstår ekologisk möjlighet på kontinenter, bara att de inte sker lika ofta eftersom kontinenter överlag är mer stabila. Trots detta kan ekologisk möjlighet vara en viktig faktor för adaptiv radiering på fastlandet (Pincheira-Donoso *et al.* 2015).

Diskussion

I dagsläget är de flesta forskare eniga om att faktorer såsom ekologisk möjlighet, nischteori, predator, resursfördelning och konkurrens mellan arter är och har varit betydande för den adaptiva radieringen av anolisödlorna. Dessa faktorer är viktiga för adaptiv radiering överlag, men i synnerhet på öar. Arters kolonisering av öar är sällsynta tillfällen som ger dem möjligheten att utforska nya habitat och nischer, vilket främjar artbildning och diversifiering.

Den mesta av forskningen i denna litteraturstudie grundar sig på fylogenetiska och ekologiska studier. Flera av dessa studier baserar sina slutsatser på studier med få arter. Studier som skiljer sig i antal arter kan ge olika resultat (Irschick *et al.* 1997), vilket försvårar tolkning och analys av resultaten. I framtida studier bör fler arter inkluderas för att få ett så brett urval som möjligt som bättre representerar artsammansättningen. Dessutom är arter från fastlandet underrepresenterade i vetenskapliga samlingar vilket begränsar fylogenetiska studier (Pinto *et al.* 2008).

Vid studier av ekomorfer utfördes morfologiska mätningar på ödlor i fält eller på bevarade exemplar. Dessa studier mätte endast hanar, med motivationen att hanar är lättare att hitta och uppvisar den största morfologiska variationen i bland annat kroppsstorlek (Losos 2009). De använder sedan dessa data för att dra slutsatser om hela arter och populationer, vilket kan vara missvisande. Honor är trots allt också en del av populationen och bör därför representeras i morfologiska studier. Även om könen skiljer sig i sin användning av strukturella habitat och utsätts för olika selektionstryck (Losos 2009) kan de inte helt och hållet bortses från i jämförelser mellan arter.

Adaptiv radiering kan bäst undersökas genom en sammanvägning av ekologiska studier (som studerar nuvarande mönster) och fylogenetiska studier (som kartlägger tidigare utveckling), för att på så sätt bilda en bättre uppfattning om vilka ekologiska och evolutionära faktorer som är betydande för diversifiering. Trots att adaptiv radiering är ett välstuderat fenomen är det en process vi ännu inte förstår fullt ut. Jämförande studier på fastland är nödvändiga för att utröna om samma ekologiska faktorer är delaktiga i den adaptiva radiering som sker i olika miljöer (Moreno-Arias & Calderón-Espinosa 2016). Studier av anolisödlor och andra organismer som finns på både ö och fastland ger unika tillfällen att jämföra radieringar inom ett släkte. Jag får även intrycket att adaptiv radiering främst studerats ur ett ekologiskt perspektiv. För att bättre förstå de genetiska och utvecklingsbiologiska förändringar som underliggert adaptiv radiering bör fler genetiska studier utföras, något som tycks bli allt vanligare gällande anolisödlornas utveckling (Losos & Schneider 2009).

Tack

Jag vill tacka Ingrid Ahnesjö för god handledning. Ett stort tack till min återkopplingsgrupp för värdefulla kommentarer, med speciellt tack till Anton Gårdman och Johanna Widstrand. Jag vill även tacka Linn Karlsson för råd och stöd.

Referenser

- Alföldi J, Di Palma F, Grabherr M, Williams C, Kong L, Mauceli E, Russell P, Lowe CB, Glor RE, Jaffe JD, Ray DA, Boissinot S, Shedlock AM, Botka C, Castoe TA, Colbourne JK, Fujita MK, Moreno RG, ten Hallers BF, Haussler D, Heger A, Heiman D, Janes DE, Johnson J, de Jong PJ, Koriabine MY, Lara M, Novick PA, Organ CL, Peach SE, Poe S, Pollock DD, de Queiroz K, Sanger T, Searle S, Smith JD, Smith Z, Swofford R, Turner-Maier J, Wade J, Young S, Zadissa A, Edwards SV, Glenn TC, Schneider CJ, Losos JB, Lander ES, Breen M, Ponting CP, Lindblad-Toh K. 2011. The genome of the green anole lizard and a comparative analysis with birds and mammals. *Nature* **477**: 587-591.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection or, The Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. Omtryckning publicerad 2004 av Collector's Library, London.
- Glor RE, Losos JB, Larson A. 2005. Out of Cuba: overwater dispersal and speciation among lizards in the *Anolis carolinensis* subgroup. *Molecular Ecology* **14**: 2419-2432.

- Glossip D, Losos JB. 1997. Ecological Correlates of Number of Subdigital Lamellae in Anoles. *Herpetologica* **53**: 192-199.
- Hedges SB. 2006. Paleogeography of the Antilles and Origin of West Indian Terrestrial Vertebrates. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **93**: 231-244.
- Hertz PE, Arima Y, Harrison A, Huey RB, Losos JB, Glor RE. 2013. Asynchronous Evolution of Physiology and Morphology in *Anolis* Lizards. *Evolution* **67**: 2101-2113.
- Irschick DJ, Vitt LJ, Zani PA, Losos JB. 1997. A comparison of evolutionary radiations in mainland and caribbean *Anolis* lizards. *Ecology* **78**: 2191-2203.
- Losos JB, Marks JC, Schoener TW. 1993. Habitat Use and Ecological Interactions of an Introduced and a Native Species of *Anolis* lizard on Grand Cayman, With a Review of the Outcomes of Anole Introductions. *Oecologia* **95**: 525-532.
- Losos JB. 1994. Integrative Approaches to Evolutionary Ecology: *Anolis* Lizards as Model Systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* **25**: 467-493.
- Losos JB. 2007. Detective Work in the West Indies: Integrating Historical and Experimental Approaches to Study Island Lizard Evolution. *BioScience* **57**: 585-597.
- Losos JB. 2009. Five Anole Faunas, Part One, Greater Antillean Ecomorphs. I: Greene HW (red.). *Lizards in an Evolutionary Tree: Ecology and Adaptive Radiation of Anoles*, ss. 29-57. University California Press, Berkeley.
- Losos JB, Jackman TR, Larson A, de Queiroz K, Rodríguez-Schettino L. 1998. Contingency and Determinism in Replicated Adaptive Radiations of Island Lizards. *Science* **279**, 2115-2118.
- Losos JB, Glor RE, Kolbe JJ, Nicholson K. 2006. Adaptation, Speciation, and Convergence: A Hierarchical Analysis of Adaptive Radiation in Caribbean *Anolis* Lizards. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **93**: 24-33.
- Losos JB, Ricklefs RE. 2009. Adaptation and diversification on islands. *Nature* **457**, 830-836.
- Losos JB, Schneider CJ. 2009. *Anolis* lizards. *Current Biology* **19**, doi 10.1016/j.cub.2009.02.017.
- Losos JB, Mahler DL. 2010. Adaptive Radiation: The Interaction of Ecological Opportunity, Adaptation, and Speciation. I: Bell MA, Futuyma DJ, Eanes WF, Levinton JS (red.). *Evolution Since Darwin: The First 150 Years*, ss. 381-420. Sinauer Associates, Sunderland.
- MacArthur RH, Wilson EO. 1963. An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography. *Evolution* **17**: 373-387.
- Mahler DL, Ingram T, Revell LJ, Losos JB. 2013. Exceptional Convergence on the Macroevolutionary Landscape in Island Lizard Radiations. *Science* **341**: 292-295.
- Mahler DL, Revell LJ, Glor RE, Losos JB. 2010. Ecological Opportunity and the Rate of Morphological Evolution in the Diversification of Greater Antillean Anoles. *Evolution* **64**: 2731-2745.
- McNab B. 1993. Energy Conservation and the Evolution of Flightlessness in Birds. *The American Naturalist* **144**: 628-642.
- Moreno-Arias RA, Calderón-Espinosa ML. 2016. Patterns of morphological diversification of mainland *Anolis* lizards from northwestern South America. *Zoological Journal of the Linnean Society* **176**: 632-647.

- Nicholson KE, Glor RE, Kolbe JJ, Larson A, Hedges SB, Losos JB. 2005. Mainland colonization by island lizards. *Journal of Biogeography* **32**: 929-938.
- Pincheira-Donoso D, Harvey LP, Ruta M. 2015. What defines an adaptive radiation? Macroevolutionary diversification dynamics of an exceptionally species-rich continental lizard radiation. *BMC Evolutionary Biology* **15**:153.
- Pinto G, Mahler DL, Harmon LJ, Losos JB. 2008. Testing the Island Effect in Adaptive Radiation: Rates and Patterns of Morphological Diversification in Caribbean and Mainland *Anolis* Lizards. *Proceedings of the Royal Society of London B* **275**: 2749-2757.
- Rabosky DL, Glor RE. 2010. Equilibrium speciation dynamics in a model adaptive radiation of island lizards. *PNAS* **107**: 22187-22783.
- Reece JB, Urry LA, Cain ML, Wasserman SA, Minorsky PV, Jackson RB. 2011. *Campbell Biology*. 9:e upplagan. Pearson Education.
- Sherratt E, del Rosario Castañeda M, Garwood RJ, Mahler DL, Sanger TJ, Herrel A, de Queiroz K, Losos JB. 2015. Amber Fossils Demonstrate Deep-time Stability of Caribbean Lizard Communities. *PNAS* **112**: 9961-9966.
- Schluter, D. 2000. *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford University Press, Oxford.
- Simpson GG. 1953. *The Major Features of Evolution*. Columbia University Press, New York.
- Slowinski JB, Guyer C. 1993. Testing Whether Certain Traits Have Caused Amplified Diversification: An Improved Method Based on a Model of Random Speciation and Extinction. *The American Naturalist* **142**: 1019-1024.
- 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*. 2:a upplagan. Macmillan and co, London.
- Warren BH, Simberloff D, Ricklefs RE, Aguilée R, Condamine FL, Gravel D, Morlon H, Mouquet N, Rosindell J, Casquet J, Conti E, Cornuault J, Fernández-Palacios JM, Hengl T, Norder SJ, Rijdsdijk KF, Sanmartín S, Strasberg D, Triantis KA, Valente LM, Whittaker RJ, Gillespie RG, Emerson BC, Thébaud C. 2015. Islands as model systems in ecology and evolution: prospects fifty years after MacArthur-Wilson. *Ecology Letters* **18**: 200-217.
- Williams, EE. 1972. The Origin of Faunas. Evolution of Lizard Congeners in a Complex Island Fauna: A Trial Analysis. *Evolutionary Biology* **6**: 47-89.
- Williams, EE. 1983. Ecomorphs, Faunas, Island Size, and Diverse Endpoints in Island Radiations of *Anolis*. I: Huey RB, Pinaka ER, Shoener TW (red.). *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*, ss. 326-370. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Yoder JB, Clancey E, Des Roches S, Eastman JM, Gentry L, Godsoe W, Hagey TJ, Jochimsen D, Oswald BP, Robertson J, Sarver BAJ, Schenk JJ, Spear SF, Harmon LJ. 2010. Ecological opportunity and the origin of adaptive radiations. *Journal of Evolutionary Biology* **23**, 1581-1596.

Artbildning och diversifiering av anolisödlor – en fallstudie i adaptiv radiering: etisk bilaga

Matilda Karlsson

Självständigt arbete i biologi 2016

Etiska frågeställningar

Min litteraturstudie fokuserar på de evolutionära och ekologiska processer som är en grundläggande del i artbildning och diversifiering av arter. Jag har mer specifikt undersökt hur den adaptiva radieringen av anolisödlorna på Stora Antillerna har skett, och vilka biologiska processer det är som styr denna diversifiering. Jag finner det svårt att identifiera etiska aspekter inom detta specifika forskningsområde eftersom de flesta grundartiklar jag baserat mitt arbete på främst innefattar fylogenetiska studier med information hämtade från databaser. Resultatet av denna forskning har inga etiska konsekvenser i samhället som stort eftersom studien behandlar teoretiska biologiska processer. Resultaten från studierna kan inte heller användas i andra, mer riskabla syften – det innefattar ingen ”dual use” mer än i den utsträckning att forskningen ger oss djupare insikter i biologiska processer som vidare kan appliceras inom biologiska studier.

En etisk aspekt är metoderna med vilka vissa morfologisk mätdata inhämtas. De ekologiska studier som använt denna typ av mätdata har antingen återanvänt data från tidigare studier, tagit mätdata i fält eller utnyttjat konserverade exemplar av ödlor. Huruvida dessa exemplar dött naturligt eller avlivats och konserverats i forskningssyfte är oklart, dock tycks de flesta vara tagna från museisamlingar. I ett fåtal studier har även DNA extraherats från infångade individer i fält, som därefter släppts ut.

Dessa former av djurförsök medför etiska och moraliska implikationer. Är det verkligen moraliskt berättigat att fånga in och studera organismer, trots att de inte direkt skadas av behandlingen? Jag anser att insamling av exemplar för identifiering och taxonomisk klassificering är viktigt för att kartlägga arter och populationer, speciellt där insamlad data görs tillgänglig för framtida studier. Samtidigt bör dessa insamlingsmetoder utvärderas utefter hur de kan påverka organismen i fråga, eftersom infångandet kan vara ett stressmoment som har en negativ inverkan på individer såväl som populationer. I detta fall kan infångandet liknas med naturliga stressmoment som inte stressar ödlorna utöver det normala. Det kan även ifrågasättas om djurförsök inom grundforskning är nödvändigt, eftersom denna typ av forskning inte bidrar med direkt nytta i samhället. Jag anser att grundforskning är betydande just för att det ger oss kunskap om grundläggande biologiska processer. Man vet aldrig vad forskning kan leda till för upptäckter – grundforskning som drivs av ren nyfikenhet kan även den revolutionera vetenskapen.

Forskningsetik

Jag har i min litteratursökning använt tillförlitliga källor, kritiskt granskade och hämtade från välkända databaser där de genomgått referentgranskning. Jag har försökt använda artiklar från olika forskargrupper, men eftersom det finns en ledande forskare/forskargrupp på just anolisödlornas evolution och adaptiva radiering har det i vissa fall varit svårt att bredda sig då

den grundläggande forskningen främst utförts av denna forskargrupp. I dessa fall har jag försökt att diskutera alternativa infallsvinklar från nyare forskning. Jag har varit tydlig med att referera till källor där jag använt andras argument och slutsatser, vilket även förtydligar när det är mina egna åsikter som framförs.