

ΓΕΩΠΟΝΙΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ  
ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΚΗΣ ΒΙΟΤΕΧΝΟΛΟΓΙΑΣ  
ΤΟΜΕΑΣ ΒΙΟΛΟΓΙΑΣ ΦΥΤΩΝ  
ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΗΛΕΚΤΡΟΝΙΚΗΣ ΜΙΚΡΟΣΚΟΠΙΑΣ



Πολυμορφικότητα των φύλλων του φυτού

*Thymbra capitata* L. Cav.

ΣΜΑΡΑΓΓΑ Μ. ΚΟΛΛΙΑ  
ΔΙΔΑΚΤΟΡΙΚΗ ΔΙΑΤΡΙΒΗ

Επιβλέπων Καθηγητής: Κωνσταντίνος Φασσέας

ΑΘΗΝΑ 2011



**Πολυμορφικότητα των φύλλων του φυτού**

***Thymbra capitata* L. Cav.**

**ΣΜΑΡΑΓΔΑ Μ. ΚΟΛΛΙΑ**

**ΔΙΔΑΚΤΟΡΙΚΗ ΔΙΑΤΡΙΒΗ**

**Επιβλέπων Καθηγητής: Κωνσταντίνος Φασσέας**

**ΑΘΗΝΑ 2011**

Η εικόνα του **εξωφύλλου** προέρχεται από το έργο: Διοσκουρίδης περί ύλης ιατρικής = Dioscurides de materia medica: ο Ελληνικός κώδικας 1 της Εθνικής Βιβλιοθήκης της Νεαπόλεως / εισαγωγικά κείμενα Mauro Ciancaspro, Guglielmo Cavallo, Alain Touwaide; επιστημονική επιμέλεια και παλαιογραφική μεταγραφή Αγαμέμνων Τσελίκας.

Η εικόνα της **σελίδας iii** προέρχεται από το έργο: Flora Graeca το οποίο δημοσιεύθηκε υπό των J. Sibthorp και J. E. Smith από το 1806 έως το 1840 σε 25 αντίτυπα. Η εικονογράφηση έγινε από τον Ferdinand Bauer. Οι εικόνες αντλήθηκαν από την διαδικτυακή Βοδλειανή βιβλιοθήκη του Πανεπιστημίου της Οξφόρδης μέσω της ιστοσελίδας: <http://www.scribd.com/doc/18423701/Flora-Graeca-V-6>

**ΔΙΔΑΚΤΟΡΙΚΗ ΔΙΑΤΡΙΒΗ της ΣΜΑΡΑΓΔΑΣ Μ. ΚΟΛΛΙΑ**

**ΤΙΤΛΟΣ: Πολυμορφικότητα των φύλλων του φυτού**

*Thymbra capitata* L. Cav.

**Τριμελής Επιτροπή Παρακολούθησης**

---

**Επιβλέπων:**

**Κωνσταντίνος Φασσέας, Καθηγητής ΓΠΑ**

**Μέλη:**

**Γεώργιος Καραμπουρνιώτης, Καθηγητής ΓΠΑ**

**Νικόλαος Χριστοδουλάκης, Αναπληρωτής Καθηγητής ΕΚΠΑ**

**Επταμελής Εξεταστική Επιτροπή**

---

**Γιώργιος Καραμπουρνιώτης, Καθηγητής ΓΠΑ**

**Σπυρίδωνας Κίντζιος, Καθηγητής ΓΠΑ**

**Δημήτριος Μπουράνης, Καθηγητής ΓΠΑ**

**Κωνσταντίνος Φασσέας, Καθηγητής ΓΠΑ**

**Γεώργιος Αϊβαλάκης, Αναπληρωτής Καθηγητής ΓΠΑ**

**Νικόλαος Χριστοδουλάκης, Αναπληρωτής Καθηγητής ΕΚΠΑ**

**Χριστίνα Κιτσάκη, Επίκουρος Καθηγήτρια ΓΠΑ**

**ΑΘΗΝΑ 2011**



---

Ἡ ἐγκρισις τῆς παρούσης διδακτορικῆς διατριβῆς ὑπὸ τοῦ  
Γεωπονικοῦ Πανεπιστημίου Ἀθηνῶν δὲν υποδηλώνει  
ἀποδοχὴν τῶν γνώψεων τοῦ συγγραφέως

[Νόμος 5343/1932, ἀρθρο 202]



## ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Το φυτό *Thymbra capitata* L. Cav. είναι φρυγανώδες χαμαίφυτο που εξαπλώνεται ευρέως στο μεσογειακό οικοσύστημα. Η ανταπόκριση των φρυγάνων στις καταπονήσεις του μεσογειακού οικοσυστήματος και κυρίως ο εποχικός διμορφισμός τους, έχει αποτελέσει σημαντικό θέμα της οικοφυσιολογίας. Μακροσκοπικές παρατηρήσεις στη φύση επισημασμένων βλαστών, δείχνουν ότι στο συγκεκριμένο φυτικό είδος, πολλές κατηγορίες φύλλων εμφανίζονται κατά τη διάρκεια του έτους και ανάλογη διαφοροποίηση φαίνεται να παρουσιάζουν και οι βλαστοί που εκπύσσονται. Οι παρατηρήσεις αυτές μας οδηγούν στο συμπέρασμα ότι το φυτό δεν ακολουθεί το διμορφικό αναπτυξιακό πρότυπο αλλά πιθανόν ο όρος πολυμορφικό να περιέγραφε καλύτερα την φαινομορφολογική του εξέλιξη. Οι καλοκαιρινοί βραχυβλάστες εξελίσσονται το φθινόπωρο και κατά τη διάρκεια του χειμώνα η αναπτυξιακή διεργασία συνεχίζεται για να ολοκληρωθεί νωρίς την άνοιξη με την ανάπτυξη των δολιχοβλαστών. Οι διαφορές των φύλλων πέρα από την χρονική περίοδο έκπτυξης, το χρονικό διάστημα που παραμένουν τα φύλλα στο φυτό καθώς και στο χρόνο πτώσης τους, εντοπίζονται: στη θέση που καταλαμβάνουν τόσο στον βραχυβλάστη όσο και στο δολιχοβλάστη, στον προσανατολισμό τους σε σχέση με το βλαστό, στη μορφολογία τους καθώς και στην αντίδραση που παρουσιάζουν στις ιστοχημικές αναλύσεις. Κατά τη διάρκεια της άνοιξης στους δολιχοβλάστες διακρίνονται τα σχεδόν οριζόντια ανοιξιάτικα φύλλα. Η κλίση των φύλλων σε σχέση με το βλαστό βοηθάει στη μεγαλύτερη ένταση της φωτοσύνθεσης. Οι νέοι βραχυβλάστες είναι εμφανείς στις μασχάλες των φύλλων αυτών. Τα ενδιάμεσα ανοιξιάτικα φύλλα εντοπίζονται στο εσωτερικό των ανοιξιάτικων φύλλων και πλευρικά των βραχυβλαστών. Οι συμπαγείς καλοκαιρινοί βραχυβλάστες προστατεύονται εξωτερικά από ένα ζεύγος ενδιάμεσων καλοκαιρινών φύλλων. Η ανάπτυξή τους είναι αργή την περίοδο αυτή και η αρχιτεκτονική δομή τους φαίνεται να αποτελεί προστατευτικό μηχανισμό για τα καλοκαιρινά φύλλα τόσο από την υδατική καταπόνηση όσο και από τις μεγάλες εντάσεις της φωτεινής ακτινοβολίας. Τα καλοκαιρινά φύλλα είναι μικρότερα σε διαστάσεις από τα ανοιξιάτικα όσον αφορά στο μήκος και στο πλάτος τους αλλά όχι στο πάχος των φύλλων και όσον αφορά στη κλίση τους σε σχέση με το βλαστό είναι σχεδόν παράλληλα. Το φθινόπωρο, ο βραχυβλάστης αρχίζει να αναπτύσσεται με ταχύτερους ρυθμούς και φαίνεται πλέον να ανοίγει και να μην είναι τόσο συμπαγής. Σταδιακά τα



φθινοπωρινά φύλλα που εκπτύσσονται από το εσωτερικό του βραχυβλάστη αντικαθιστούν τα καλοκαιρινά φύλλα. Η εικόνα αυτή είναι πιο ευδιάκριτη το χειμώνα όπου πλέον ο βραχυβλάστης αναπτύσσεται με αργό ρυθμό στην αρχή του χειμώνα εμφανίζοντας τα χειμωνιάτικα φύλλα και με ταχύτερο ρυθμό προς το τέλος του όπου εξελίσσεται σε δολιχοβλάστη. Όσον αφορά στο μήκος των φύλλων θα μπορούσαμε να πούμε ότι παρατηρείται μία μείωση στο μήκος από την άνοιξη προς το καλοκαίρι και μία αντίστοιχη αύξηση από το φθινόπωρο προς το χειμώνα. Εκτός από τα φύλλα της άνοιξης, όλες οι άλλες κατηγορίες σχηματίζουν θυσάνους φύλλων.

Τα φύλλα της άνοιξης (μεγάλα ανοιξιάτικα και ενδιάμεσα ανοιξιάτικα φύλλα) παρουσιάζουν μορφολογικές ομοιότητες όσον αφορά την κατανομή και την πυκνότητα των αδενωδών και μη αδενωδών τριχωμάτων. Χαρακτηρίζονται από μεγάλη πυκνότητα επιδερμικών εξαρτημάτων. Στα μεγάλα ανοιξιάτικα φύλλα διακρίνονται στο κράσπεδό τους, μεγάλες πολυκύτταρες τρίχες με μειούμενο μέγεθος κατά μήκος του φύλλου ενώ στα ενδιάμεσα ανοιξιάτικα λόγω της θέσης τους σε σχέση με το βλαστό, δεν διακρίνονται ασπιδοειδείς αδένες στη βάση της προσαξονικής επιφάνειας. Στα βράκτια φύλλα παρουσιάζεται μία παρόμοια κατανομή αδενωδών και μη αδενωδών εξαρτημάτων με τα ανοιξιάτικα φύλλα και πολλές πολυκύτταρες τρίχες στο κατώτερο τμήμα της προσαξονικής επιφάνειας. Τα επιμηκυσμένα καλοκαιρινά και καλοκαιρινά φύλλα παρουσιάζουν μεγάλη πυκνότητα επιδερμικών εξαρτημάτων στην αποαξονική επιφάνειά τους, ενώ στην προσαξονική επιφάνεια τα επιδερμικά εξαρτήματα, εντοπίζονται στο δεύτερο μισό πάνω μέρος των φύλλων εξαιτίας του συμπαγούς βραχυβλάστη. Τα φθινοπωρινά καθώς και τα επιμηκυσμένα χειμωνιάτικα φύλλα παρουσιάζουν σε όλη τους την επιφάνεια, πολύ μικρότερη πυκνότητα επιδερμικών εξαρτημάτων. Ένα άλλο μορφολογικό χαρακτηριστικό των φύλλων είναι ο έντονος κυλινδρισμός που παρουσιάζουν σχεδόν όλα τα είδη των φύλλων εκτός από τα μεγάλα ανοιξιάτικα φύλλα.

Ανατομικά το έλασμα των φύλλων χαρακτηρίζεται από μονή στρώση επιδερμικών κυττάρων, τόσο στην αποαξονική όσο και στην προσαξονική επιφάνεια. Σε όλες τις κατηγορίες των φύλλων διακρίνονται παχιά κυτταρικά τοιχώματα των επιδερμικών κυττάρων και σχετικά λεπτή στρώση εφυμενίδας. Η εφυμενίδα στα φθινοπωρινά και χειμωνιάτικα φύλλα έχει μία λεία εμφάνιση σε σχέση με τα καλοκαιρινά. Το έλασμα των φύλλων χαρακτηρίζεται από μία ή δύο στρώσεις δρυφακτοειδούς παρεγγύματος τόσο στην προσαξονική όσο και στην αποαξονική επιφάνεια ενώ το σπογγώδες

παρέγχυμα περιορίζεται κεντρικά στο έλασμα και περιμετρικά της κεντρικής ηθμαγγειώδους δεσμίδας. Αυτό που διαφοροποιεί το έλασμα των διαφόρων κατηγοριών φύλλων, είναι το πόσο συμπαγές παρουσιάζεται το έλασμα των καλοκαιρινών φύλλων σε σχέση με των φθινοπωρινών και των χειμωνιάτικων φύλλων. Τα στόματα που εντοπίζονται γύρω από τους ασπιδοειδείς αδένες στην αποαξονική επιφάνεια των φύλλων είναι υπερυψωμένα σε αντίθεση με τα στόματα της προσαξονικής επιφάνειας. Σε καμία περίπτωση δεν εντοπίστηκαν βυθισμένα στόματα. Επίσης χαρακτηριστικό των στομάτων είναι ο μεγάλος υποστοματικός χώρος που δημιουργείται. Όσον αφορά τα αδενώδη τριχώματα προσδιορίστηκαν τρία είδη : ασπιδοειδή αδενώδη τριχώματα, κεφαλοειδή τύπου I και κεφαλοειδή τύπου II, με μονοκύτταρο ή και δικύτταρο μίσχο.

Με το Η.Μ.Δ. εντοπίστηκαν εποχικές διαφορές όσον αφορά τη δομή και το μέγεθος των χλωροπλαστών. Οι χλωροπλάστες το καλοκαίρι είναι μικρότεροι σε διαστάσεις αλλά γεμάτοι με πολλούς αμυλόκοκκους.

Όσον αφορά τις ιστοχημικές αναλύσεις, με τη χρήση του Nadi (εντοπισμός τερπενίων) και του Sudan IV (εντοπισμός λιπιδίων, κουτίνης και σουβερίνης) προσδιορίστηκε μία εποχική διαφοροποίηση στην παρουσία και την πυκνότητα σταγονιδίων λιπαρής φύσης. Τα μεγάλα ανοιξιάτικα φύλλα, την εποχή της έκπτυξής τους, νωρίς την άνοιξη καθώς και τα επιμηκυσμένα χειμωνιάτικα, δεν παρουσιάζουν ελαιοσταγονίδια σε αντίθεση με τα φύλλα των άλλων εποχών. Τα ελαιοσταγονίδια παρουσιάζουν χαρακτηριστικά μεγαλύτερη πυκνότητα στην προσαξονική επιφάνεια των ανοιξιάτικων μεγάλων φύλλων και κυρίως στο κράσπεδο των φύλλων, ενώ στα άλλα είδη των φύλλων η κατανομή τους περιμετρικά είναι περισσότερο ομοιόμορφη. Με το Nadi και το Sudan IV ανιχνεύθηκαν επίσης τα εκκρίματα των διαφόρων τύπων των αδένων, τόσο στα εκκριτικά κύτταρα όσο και στα κύτταρα της βάσης και του μίσχου. Δεν εντοπίστηκαν αλκαλοειδή (χρώση με Dragendorff). Σε κάποιους ασπιδοειδείς αδένες εντοπίστηκαν τανίνες με τη χρήση του Θεικού Σιδήρου ( $\text{FeSO}_4$ ). Με τη φλωρογλυκίνη χρωματίστηκαν κόκκινα, τα λιγνινοποιημένα κύτταρα του σκληρεγγύματος της ηθμαγγειώδους δεσμίδας, τα αγγεία του ξύλου καθώς και ο μίσχος των ασπιδοειδών αδένων. Το ερυθρό του ρουθηνίου, χρησιμοποιήθηκε για τον εντοπισμό των πολυσακχαριτών, ενώ η χρώση με 4-νιτροσοφαινόλη σε πυκνό  $\text{H}_2\text{SO}_4$ , αποτέλεσε ένδειξη για την παρουσία καρβακρόλης και όχι θυμόλης στους ασπιδοειδείς αδένες.

Με τη μικροσκοπία φθορισμού, εντοπίστηκαν φλαβόνες και φλαβονόλες, στα κύτταρα των εκκριτικών τριχωμάτων τόσο των ασπιδοειδών όσο και των κεφαλοειδών αδένων.

**Επιστημονική περιοχή της διατριβής:** Βιολογία των φυτών – Προσαρμογή των φυτών στο μεσογειακό οικοσύστημα.

**Λέξεις κλειδιά:** *Thymbra capitata* L. Cav., Lamiaceae, διμορφισμός φύλλων, πολυμορφισμός φύλλων, ασπιδοειδείς αδένες, κεφαλοειδείς αδένες, μη αδενώδη τριχώματα

## ABSTRACT

The plant *Thymbra capitata* L. Cav., a phryganean chamaephyte, is widely spread in the Mediterranean ecosystem. The response of phryganean to Mediterranean ecosystem stresses and especially their seasonal dimorphism has been a major topic of ecophysiology. Macroscopic observations on nature of labeled branches show that in certain plant species, many types of leaves occur during the year and a similar distinction seems to be present by evolved shoots. These observations lead us to conclude that the plant does not follow the dimorphic development model but probably the term polymorphism describes the phenomorphological evolution better.

Summer brachyblasts develop in the autumn and during winter the process continues to complete in early spring with the development of dolichoblast. Several differences in the leaves are found: the period of expansion, the time the leaves remain in the plant, the time of apoptosis, the position they occupy in brachyblast and in dolichoblast, the leaf angle, their morphology and the reaction that occurs in histochemical tests.

During the spring the almost horizontal spring leaves dominate dolichoblasts. The slope of the leaves helps the greater intensity of photosynthesis. New brachyblasts are evident in the axil of these leaves. The intermediate spring leaves are located within the spring leaves and on the side of the brachyblast. The compact summer brachyblasts are protected externally by a pair of intermediate summer leaves.

Their growth is slow during the summer and their architecture of structure seems to be a protective mechanism against water stress and extreme light radiation. The summer leaves are smaller in size than the spring leaves in length and width but not in thickness. The leaves are almost parallel to the stem. In autumn, the brachyblast begins to evolve at a higher rate and appears to be open and not as compact as it is in summer.

Gradually the autumn leaves from the inside of the brachyblast replace the summer leaves. The brachyblast evolves slowly at the beginning of the winter by displaying the winter leaves. At the end of the season the brachyblast turns into dolichoblast. Regarding the length of the leaves it could be said that there is a decrease in length

from spring to summer and a corresponding increase from autumn to winter. Apart from the spring leaves, all the other categories of leaves are formed in tufts.

The leaves of spring (large spring leaves and intermediate spring leaves) show morphologic similarities in the distribution and density of glandular and non-glandular hairs. They are characterized by a high density of epidermal appendages. Large multicellular hairs of decreasing size along the leaf length appear in the spring leaves. The intermediate spring leaves are characterized by the lack of peltate glands at the base of the adaxial surfaces because of the position of the leaves in relation to the stem.

Bracts present a similar distribution of glandular and non-glandular hairs with spring leaves and many multicellular hairs on the lower part of abaxial surfaces. The elongated summer leaves and summer leaves are densely covered by epidermal components in their abaxial surface. The adaxial surfaces are characterized by the presence of hairs on the second half on the top of the leaves. This is the result of the compact brachyblast. The autumn and elongated winter leaves are characterized by a lower density of epidermal components. Another morphological characteristic of all the leaves is the columnar shape with the exception of the bigger spring leaves.

Anatomically the leaf blade is characterized by a single layer of epidermal cells, both on abaxial and on adaxial surface. In all types of leaves thick cell walls of epidermal cells are covered by a relatively thin layer of cuticle. The cuticle of autumn and winter leaves has a smooth appearance compared to summer leaves. The leaf blade is characterized by one or two layers of palisade parenchyma on both abaxial and adaxial surfaces while the spongy parenchyma is limited to the central plate and around the central vascular bundle.

The leaf blade of the summer leaves is more compact than the autumn and winter leaves. Stomata found around the peltate glands in the abaxial leaf surface are elevated in contrast to the stomata of the adaxial surface. In no case sunken stomata are found. Another characteristic of stomata is the large hypostomatic space. Regarding the glandular trichomes three types are identified: peltate glandular hair and capitate glandular hair type I and type II, with single or bicellular stem.

Ultrastructure examination of mesophyll cell chloroplasts in leaves disclosed that the size of chloroplasts and the starch grains they contained were heavily influenced by season. Chloroplasts in the summer leaves are smaller in size but filled with many starch grains.

A seasonal variation is identified in the presence and density of oil droplets according to the histochemical analysis, using Nadi (detection of terpenes) and Sudan IV (lipid detection, cutin and suberin). Large spring leaves in early spring and elongated winter leaves do not have oil droplets, unlike the leaves of the other seasons. The adaxial surface of large spring leaf and especially the edge of the leaves are characterized by a large density of oil droplets, while in the other types of leaves their distribution is more uniform around the surfaces.

Secretions of various types of glands were detected with Nadi and Sudan IV. Alkaloids (stained with Dragendorff) were not identified. In some peltate glands tannins are found using ferrous sulfate (FeSO<sub>4</sub>). With phloroglycine, lignified cells of vascular bundle sclerenchyma, the vessels of xylem and the stalk of the peltate glands were stained red. The ruthenium red was used to detect polysaccharides, while staining with 4-nitrosophenol with dense H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, was an indication of the presence of carvacrol to thymol in the peltate glands.

By fluorescence microscopy, flavones and flavonols were detected in peltate and capitate secretory cells.

**Scientific field:** Biology of plants – Plant adaptation to the Mediterranean ecosystem

**Key words:** *Thymbra capitata* L. Cav., Lamiaceae, leaf dimorphism, leaf polymorphism, peltate glands, capitate glands, non glandular trichomes

## ΑΝΤΙ ΠΡΟΛΟΓΟΥ

Η ολοκλήρωση αυτής της διδακτορικής διατριβής αποτελεί την εκπλήρωση ενός ονείρου πολλών χρόνων. Τώρα που η επίπονη αυτή προσπάθεια έφτασε στο τέλος της, αισθάνομαι την ανάγκη να ευχαριστήσω όλους αυτούς τους ανθρώπους που στάθηκαν δίπλα μου αρωγοί στην ολοκλήρωσή της.

Τον καθηγητή μου κ. Κωνσταντίνο Φασσέα τον γνώρισα από το δεύτερο έτος των προπτυχιακών μου σπουδών. Το εργαστήριο της Ηλεκτρονικής Μικροσκοπίας ήταν από τότε και εξακολουθεί να είναι το δεύτερο σπίτι μου. Το θέμα της πτυχιακής μου μελέτης, ιδέα του καθηγητή μου, αποτέλεσε το έναυσμα για την παρούσα διδακτορική διατριβή. Το «ευχαριστώ» στον καθηγητή και δάσκαλό μου κ. Κωνσταντίνο Φασσέα, είναι μάλλον πολύ λίγο. Τον ευχαριστώ από καρδιάς για τον χρόνο που μου αφιέρωσε, την επιμονή του να συνεχίσω, το ενδιαφέρον του, την υπομονή και την εμπιστοσύνη που μου δείχνει όλα αυτά τα χρόνια. Του χρωστάω ακόμα τις γνώσεις που απέκτησα στην επιστήμη της Βιολογίας και το δρόμο που μου ανοίχθηκε στην επαγγελματική μου πορεία.

Ο κ. Γιάννης Ψαροκωστόπουλος, Ε.Τ.Ε.Π. του Εργαστηρίου Ηλεκτρονικής Μικροσκοπίας, είναι ο ακρογωνιαίος λίθος του εργαστηρίου μας. Πέρα από το γεγονός ότι χωρίς την τεχνική του υποστήριξη τίποτα δεν θα λειτουργούσε, η ειλικρίνεια, η σταθερότητα και η σοβαρότητά του δεν σου αφήνει περιθώρια να μη λαμβάνεις σοβαρά υπόψη τις παρατηρήσεις του. Τον ευχαριστώ πολύ για την αμέριστη βοήθειά του όλα αυτά τα χρόνια.

Ένα μεγάλο ευχαριστώ οφείλω επίσης στον καθηγητή του ΓΠΑ κ. Γεώργιο Καραμπουρνιώτη καθώς και στον αναπληρωτή καθηγητή του ΕΚΠΑ κ. Νικόλαο Χριστοδουλάκη, μέλη της τριμελούς επιτροπής παρακολούθησης. Οι εύστοχες παρατηρήσεις τους ήταν καταλυτικές για την ολοκλήρωση της εργασίας. Τους ευχαριστώ επίσης για το χρόνο που αφιέρωσαν στη μελέτη και διόρθωση του τελικού κειμένου.

Ευχαριστώ επίσης τους καθηγητές κ. Δημήτριο Μπουράνη και κ. Σπυρίδωνα Κίντζιο τον αναπληρωτή καθηγητή κ. Γεώργιο Αϊβαλάκι καθώς και την επίκουρη καθηγήτρια κα. Χριστίνα Κιτσάκη για τη συμμετοχή τους στην επταμελή επιτροπή κρίσης της παρούσας διατριβής.

Θα ήταν παράλειψή μου, να μην ευχαριστήσω ιδιαίτερα τη συνάδελφό μου εκπαιδευτικό κα. Αναστασία Γκούβερη, φιλόλογο, η οποία όχι μόνο διάβαζε τα κείμενά μου και μου τα διόρθωνε συντακτικά και ορθογραφικά αλλά έδειχνε και τόσο ενδιαφέρον στο περιεχόμενο, αντικείμενο βέβαια τόσο διαφορετικό από τη δική της επιστήμη. Το μοίρασμα αυτό τροφοδοτούσε και τον δικό μου ενθουσιασμό για την ολοκλήρωση αυτής της μελέτης.

Ακόμα θα ήθελα να ευχαριστήσω την κα Δανάη-Ευγενία Μαυροειδή, Msc γεωπόνο, για την πολύτιμη βοήθειά της στην ολοκλήρωση πολλών εργαστηριακών βημάτων αλλά και όλους τους φοιτητές, που πέρασαν από το εργαστήριο όλο αυτό το χρονικό διάστημα, για την συνεργασία και για το ευχάριστο κλίμα μέσα στο οποίο όλοι δουλεύαμε.

Τέλος, ευχαριστώ πολύ την οικογένειά μου και τους δικούς μου ανθρώπους που με στήριξαν με κάθε τρόπο στην προσπάθειά μου αυτή.





Αφιερώνεται στα ανίψια μου

Ιωάννα, Αντώνη και Κλεονίκη



## ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

ΠΕΡΙΛΗΨΗ .....	IX
ABSTRACT .....	XIII
ΑΝΤΙ ΠΡΟΛΟΓΟΥ .....	XVI
ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ .....	XXI
<b>ΕΙΣΑΓΩΓΗ.....</b>	<b>1</b>
1. ΕΤΥΜΟΛΟΓΙΑ .....	1
2. ΛΑΟΓΡΑΦΙΚΑ-ΙΣΤΟΡΙΚΑ ΣΤΟΙΧΕΙΑ .....	2
2.1. ΤΟ ΘΥΜΑΡΙ ΣΤΗΝ ΑΡΧΑΙΟΤΗΤΑ .....	2
2.2. ΤΟ ΘΥΜΑΡΙ ΑΠΟ ΤΟΝ ΜΕΣΑΙΩΝΑ ΜΕΧΡΙ ΣΗΜΕΡΑ .....	5
3. ΧΡΗΣΕΙΣ .....	7
4. ΣΤΟΙΧΕΙΑ ΤΑΞΙΝΟΜΙΚΗΣ – ΟΝΟΜΑΤΟΛΟΓΙΑ ΚΑΙ ΒΟΤΑΝΙΚΑ ΧΑΡΑΚΤΗΡΙΣΤΙΚΑ ΤΟΥ ΕΙΔΟΥΣ .....	10
4.1. ΤΑΞΙΝΟΜΗΣΗ - ΟΝΟΜΑΤΟΛΟΓΙΑ .....	10
4.2. ΒΟΤΑΝΙΚΑ ΧΑΡΑΚΤΗΡΙΣΤΙΚΑ .....	11
5. ΠΟΙΚΙΛΟΜΟΡΦΙΑ ΤΡΙΧΩΜΑΤΩΝ ΚΑΙ ΤΑΞΙΝΟΜΗΣΗ ΤΟΥΣ .....	14
5.1. ΜΗ ΑΔΕΝΩΔΗ ΤΡΙΧΩΜΑΤΑ.....	14
5.2. ΑΔΕΝΩΔΗ ΤΡΙΧΩΜΑΤΑ.....	15
5.3. ΤΥΠΟΙ ΕΚΚΡΙΣΗΣ .....	20
5.4. ΤΑΞΙΝΟΜΗΣΗ ΕΚΚΡΙΤΙΚΩΝ ΤΡΙΧΩΜΑΤΩΝ ΣΥΜΦΩΝΑ ΜΕ ΤΙΣ ΟΥΣΙΕΣ ΠΟΥ ΕΚΚΡΙΝΟΥΝ .....	21
5.5. ΚΑΤΑΝΟΜΗ ΤΡΙΧΩΜΑΤΩΝ .....	22
5.6. ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΤΡΙΧΩΜΑΤΩΝ .....	24
6. ΧΗΜΙΚΗ ΣΥΣΤΑΣΗ ΚΑΙ ΑΠΟΔΟΣΗ ΑΙΘΕΡΙΩΝ ΕΛΑΙΩΝ .....	28
6.1. ΟΙΚΟΛΟΓΙΚΗ ΔΙΑΣΤΑΣΗ ΤΗΣ ΠΑΡΟΥΣΙΑΣ ΤΩΝ ΑΙΘΕΡΙΩΝ ΕΛΑΙΩΝ .....	32
7. ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗΣ ΣΤΟ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝ.....	34
7.1. ΑΜΥΝΑ ΕΝΑΝΤΙ ΤΩΝ ΒΙΟΤΙΚΩΝ ΠΑΡΑΓΟΝΤΩΝ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗΣ .....	34
7.2. ΔΕΥΤΕΡΟΓΕΝΕΙΣ ΜΕΤΑΒΟΛΙΤΕΣ.....	36
7.3. ΑΒΙΟΤΙΚΟΙ (ΜΗ ΑΝΘΡΩΠΟΓΕΝΕΙΣ) ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗΣ .....	42
7.4. ΞΗΡΟΜΟΡΦΙΚΑ ΧΑΡΑΚΤΗΡΙΣΤΙΚΑ ΤΟΥ ΦΥΤΟΥ <i>T. capitata</i> L. Cav.....	57
8. ΦΑΙΝΟΜΟΡΦΟΛΟΓΙΚΗ ΑΠΕΙΚΟΝΙΣΗ ΤΟΥ ΕΤΗΣΙΟΥ ΚΥΚΛΟΥ ΤΟΥ ΦΥΤΟΥ. ....	61
<b>2. ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ.....</b>	<b>65</b>
2.1. ΜΟΡΦΟΛΟΓΙΚΑ-ΑΝΑΤΟΜΙΚΑ ΧΑΡΑΚΤΗΡΙΣΤΙΚΑ .....	65
2.1.1. ΠΡΟΕΤΟΙΜΑΣΙΑ ΠΑΡΑΣΚΕΥΑΣΜΑΤΩΝ ΓΙΑ ΠΑΡΑΤΗΡΗΣΗ ΜΕ ΤΟ ΗΛΕΚΤΡΟΝΙΚΟ ΜΙΚΡΟΣΚΟΠΙΟ ΔΙΕΛΕΥΣΗΣ (Η.Μ.Δ.) ΚΑΙ ΗΜΙΛΕΠΤΩΝ ΤΟΜΩΝ ΜΕ ΤΟ ΟΠΤΙΚΟ ΜΙΚΡΟΣΚΟΠΙΟ (Ο.Μ.)	65

2.1.2. ΠΡΟΕΤΟΙΜΑΣΙΑ ΠΑΡΑΣΚΕΥΑΣΜΑΤΩΝ ΓΙΑ ΠΑΡΑΤΗΡΗΣΗ ΜΕ ΤΟ ΗΛΕΚΤΡΟΝΙΚΟ ΜΙΚΡΟΣΚΟΠΙΟ ΣΑΡΩΣΗΣ (Η.Μ.Σ.) . . . . .	67
2.1.3. ΤΜΗΣΗ ΤΟΜΩΝ ΚΑΙ ΧΡΩΣΗ ΜΟΝΙΜΟΠΟΙΗΜΕΝΩΝ ΠΑΡΑΣΚΕΥΑΣΜΑΤΩΝ ΓΙΑ ΠΑΡΑΤΗΡΗΣΗ ΜΕ ΤΟ ΟΠΤΙΚΟ ΜΙΚΡΟΣΚΟΠΙΟ (Ο.Μ.) ΚΑΙ ΤΟ ΗΛΕΚΤΡΟΝΙΚΟ ΜΙΚΡΟΣΚΟΠΙΟ ΔΙΕΛΕΥΣΗΣ (Η.Μ.Δ.) . . . . .	68
2.1.4. ΠΡΟΕΤΟΙΜΑΣΙΑ ΝΩΠΩΝ ΠΑΡΑΣΚΕΥΑΣΜΑΤΩΝ ΓΙΑ ΠΑΡΑΤΗΡΗΣΗ ΜΕ ΤΟ ΟΠΤΙΚΟ ΜΙΚΡΟΣΚΟΠΙΟ (Ο.Μ.) . . . . .	71
2.2. ΙΣΤΟΧΗΜΕΙΑ . . . . .	73
2.3. ΜΙΚΡΟΣΚΟΠΙΑ ΤΑ ΟΠΟΙΑ ΧΡΗΣΙΜΟΠΟΙΗΘΗΚΑΝ ΓΙΑ ΤΙΣ ΜΟΡΦΟΛΟΓΙΚΕΣ, ΑΝΑΤΟΜΙΚΕΣ ΚΑΙ ΙΣΤΟΧΗΜΙΚΕΣ ΠΑΡΑΤΗΡΗΣΕΙΣ. . . . .	76
2.4. ΜΕΤΡΗΣΗ ΣΥΝΟΛΙΚΗΣ ΕΠΙΦΑΝΕΙΑΣ (LA) ΚΑΙ ΤΟΥ ΜΗΚΟΥΣ (LL) ΤΩΝ ΔΙΑΦΟΡΩΝ ΚΑΤΗΓΟΡΙΩΝ ΤΩΝ ΦΥΛΛΩΝ. . . . .	77
2.5. ΦΑΙΝΟΜΟΡΦΟΛΟΓΙΚΗ ΜΕΛΕΤΗ . . . . .	78
<b>3. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ . . . . .</b>	<b>79</b>
3.1. ΜΑΚΡΟΣΚΟΠΙΚΕΣ ΠΑΡΑΤΗΡΗΣΕΙΣ: ΕΤΗΣΙΟΣ ΚΥΚΛΟΣ-ΦΑΙΝΟΜΟΡΦΟΛΟΓΙΚΗ ΑΠΕΙΚΟΝΙΣΗ-ΘΕΣΗ ΤΩΝ ΦΥΛΛΩΝ ΣΤΟΥΣ ΒΛΑΣΤΟΥΣ . . . . .	81
3.2. ΜΟΡΦΟΛΟΓΙΚΗ ΠΕΡΙΓΡΑΦΗ ΦΥΛΛΩΝ . . . . .	89
3.3. ΑΝΑΤΟΜΙΚΗ ΠΕΡΙΓΡΑΦΗ ΤΩΝ ΦΥΛΛΩΝ. . . . .	114
3.4. ΔΙΑΦΟΡΕΣ ΦΥΛΛΩΝ ΣΤΟ ΕΠΙΠΕΔΟ ΤΩΝ ΗΛΕΚΤΡΟΝΙΚΩΝ ΜΙΚΡΟΣΚΟΠΙΩΝ. . . . .	123
3.5. ΤΡΙΧΩΜΑΤΑ -ΜΟΡΦΟΛΟΓΙΑ ΚΑΙ ΛΕΠΤΗ ΔΟΜΗ . . . . .	133
3.6. ΣΤΟΜΑΤΑ . . . . .	160
3.7. ΙΣΤΟΧΗΜΕΙΑ. . . . .	167
<b>4. ΣΥΖΗΤΗΣΗ. . . . .</b>	<b>186</b>
4.1. ΣΥΖΗΤΗΣΗ ΩΣ ΠΡΟΣ ΤΙΣ ΤΕΧΝΙΚΕΣ ΜΙΚΡΟΣΚΟΠΙΑΣ . . . . .	187
4.2. ΕΤΗΣΙΟΣ ΚΥΚΛΟΣ ΦΥΤΟΥ-ΦΑΙΝΟΜΟΡΦΟΛΟΓΙΚΗ ΑΠΕΙΚΟΝΙΣΗ. . . . .	188
4.3. ΚΑΤΗΓΟΡΙΕΣ ΦΥΛΛΩΝ-ΜΑΚΡΟΣΚΟΠΙΚΕΣ ΠΑΡΑΤΗΡΗΣΕΙΣ . . . . .	190
4.4. ΑΝΑΤΟΜΙΚΑ-ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΚΑ ΧΑΡΑΚΤΗΡΙΣΤΙΚΑ ΤΩΝ ΦΥΛΛΩΝ . . . . .	193
<b>ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ. . . . .</b>	<b>220</b>
<b>ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ . . . . .</b>	<b>226</b>

## ΕΙΣΑΓΩΓΗ

### 1. ΕΤΥΜΟΛΟΓΙΑ



Θυμάρι, θρούμπη, θρούμπα, θρώμπη και θρουμπί είναι κάποια από τα κοινά ονόματα του κοινότατου για την Ελλάδα είδους *θύμος ο κεφαλωτός* (Μεγάλη Ελληνική Εγκυκλοπαίδεια, 1960). Σε ένα άλλο κοινό όνομα του φυτού: *φινοκάλλι*, αναφέρεται ο Γκανιάτσας (1967) ενώ η Κουκ (2003) το ονομάζει αγριορίγανη.

Η λέξη «θυμάρι» αποτελεί ένα γενικό όνομα για πολλές πόες κυρίως των γενών *Thymus* και *Thymbra*, φυτά ιθαγενή στην

Ευρώπη και την Ασία. Σύμφωνα δε με τον Δαμανάκη και συν. (1983) το είδος *Thymus capitatus* L. αποδίδεται στα ελληνικά με τη λέξη θυμάρι και μπορεί να αποτελεί και ζιζάνιο.

Ετυμολογικά, το θυμάρι ή θύμος, όπως το ονόμαζαν οι αρχαίοι, προέρχεται από την λέξη θύω, η οποία αρχικά είχε την σημασία του «βγάζω καπνούς» και αργότερα του «θυσιάζω». Από την ίδια ρίζα προέρχονται και οι λέξεις θυμίαμα και θυμιατίζω, ενώ στενή φαίνεται πως είναι και η σχέση με τον θυμό. Θυμός στην αρχαιότητα δεν σημαίνει την οργή, αλλά τη ζωτική δύναμη, τη βούληση, όπως μας επιβεβαιώνουν λέξεις όπως το λιπόθυμος, εύθυμος, πρόθυμος. Για τον Πλάτωνα μάλιστα, ο θυμός αποτελεί ένα από τα τρία μέρη της ψυχής, την κινητήρια δύναμη της ανδρείας, για την οποία πίστευαν ότι τη θρέφει ο θύμος.

Στις περισσότερες Ευρωπαϊκές χώρες, η ονομασία του φυτού προέρχεται από τη λατινική λέξη *thymus* π.χ. στα γερμανικά *Thymian*, στα ιταλικά *timo*, στα φιλανδικά *timjami*, στα Εσθονικά *tiüimian*, στα γερμανικά *tijm*, στα ρωσικά *timyan* [тимьян], στα πορτογαλικά *tomilho* και στα εβραϊκά *timin* [תִּמְיָן]. Πολλά επίσης είναι και τα κοινά ονόματα του φυτού στα αγγλικά: Conehead Thyme, Mediterranean Thyme, Persian Hyssop, με πιο γνωστό το Spanish Oregano.

---

Η φωτογραφία προέρχεται από την ιστοσελίδα: [http://www.maltawildplants.com/LABT/Thymbra\\_capitata.php](http://www.maltawildplants.com/LABT/Thymbra_capitata.php)

## 2. ΛΑΟΓΡΑΦΙΚΑ-ΙΣΤΟΡΙΚΑ ΣΤΟΙΧΕΙΑ

### 2.1. ΤΟ ΘΥΜΑΡΙ ΣΤΗΝ ΑΡΧΑΙΟΤΗΤΑ

Στον πολιτισμό των Σουμερίων εντοπίζεται η πρώτη αναφορά για τη χρήση του θυμαριού ως καρυκεύματος και φαρμάκου, πριν από 5.500 χρόνια. Οι Αιγύπτιοι το ονόμασαν θαμ (*tham*) και μεταχειρίζονταν το αφένημα του για το πλύσιμο των σωμάτων των νεκρών, ως προετοιμασία της μουμιοποίησής τους.

Στην εποχή του Ομήρου, το θυμάρι αποτελούσε σύμβολο δύναμης και ανδρείας και τα αρκετά είδη του που ευδοκούν στη χώρα μας χρησιμοποιούνταν ως ήδυσμα για διάφορα εδέσματα. Η καλή ποιότητα που είχε το θυμαρίσιο αττικό μέλι το είχε κάνει και ιδιαίτερα ακριβό. Είναι χαρακτηριστική η παρακάτω σκηνή από τον Αριστοφάνη: ο Πόλεμος που έχει κατατρομάξει τον ειρηνόφιλο Τρυγαίο, ετοιμάζεται να φτιάξει σε τεράστιο γουδί, πολτό σαν τη δική μας σκορδαλιά, βάζοντας για υλικά τις Πρασιές, τα Μέγαρα, τη Σικελία και μέλι (δηλαδή την Αθήνα).

*«Πόλεμος: εμπρός, ας ρίξω και αυτό το μέλι το αττικό.»*

*Τρυγαίος: Ε, συ. Σου λέω να βάλεις άλλο μέλι. Αυτό στοιχίζει τέσσερις οβολούς. Μην ξοδεύεις το αττικό.»* (Αριστοφάνης, Ειρήνη 251-254)

Με θυμάρι αρωμάτιζαν το κρασί, γι' αυτό και ο «θυμιδίτης οίνος» (Διοσκουρίδης 5,59). Πρέπει να έφτιαχναν και μείγμα από αλάτι και θυμάρι, όπως αναφέρει ο Αριστοφάνης (Αχαρνείς 722). Το ίδιο και στο στίχο 1099 της ίδιας κωμωδίας, όπου ο στρατηγός Λάμαχος ετοιμάζει δείπνο και παραγγέλνει στο δούλο : «παιδί, φέρε κρεμμύδια και αλατοθύμερο». Πρόκειται προφανώς για υπαινιγμό για την πρόχειρη και φτωχική διατροφή των στρατιωτών, σε αντίθεση με το πλούσιο τραπέζι που ετοιμάζει ο Δικαιοπόλις, έχοντας εξασφαλίσει για τον εαυτό του την Ειρήνη. Στο λεξικό Lidd.-Scot. (1996) οι λεξικογράφοι δίνουν την εξής πληροφορία: *«μίγμα θύμου, μέλιτος και ὄξους ἐν μεγίστη χρήσει παρά τοῖς πένησι Ἀθηναίοις»*. Έτσι ο δούλος Καρίων προσκαλεί τον χορό: *«ε εσεῖς που πολλές φορές φάγατε μαζί με τον αφέντη μου το ίδιο θυμάρι»* (Αριστοφάνης, Πλούτος 253). Και στην Ειρήνη πάλι ο χορός ευτυχισμένος για τη λήξη του πολέμου τραγουδάει : *«και λέω αχ, καλοκαιράκι μου, και πίνω ζουμί από τριμμένο θυμαράκι»* (Αριστοφάνης, Ειρήνη 1169). Για τη χρήση του θυμαριού σε συμπληρώματα του φαγητού, καρυκεύματα και σάλτσες, σαφής είναι ο Αθήναιος χρησιμοποιώντας ως πηγή τον Αντιφάνη : *«κάπου ο*

*Αντιφάνης αναφέρει αρτύματα από σταφίδες, αλάτι, πετιμέζι, σίλφιο, τυρί, θυμάρι»* (Αθήναιος, Δειπνοσοφισταί Β, 68,α). Ο Αθήναιος μας δίνει και άλλες πληροφορίες έχοντας ως πηγή του πάντα τον Αντιφάνη. Έτσι μαθαίνουμε ότι ιδιαίτερα φημισμένο ήταν το θυμάρι του Υμηττού : *«ο γλαφυρός Αντιφάνης έτσι κατατάσσει το ιδιαίτερο προϊόν που βγάζει κάθε χώρα...θυμάρι από τις πλαγιές του Υμηττού»* (Αθήναιος, Δειπνοσοφισταί Α. 27,d-28,d). Κατά μία εκδοχή δε, η λέξη Υμηττός προέρχεται από το θύμος που έγινε σιγά - σιγά θυμέτ - Υμέτ - Υμηττός. Ο Θεόφραστος αναφέρει ότι οι αρχαίοι ονόμασαν θύμους τα φρύγανα που αφθονούσαν στον Υμηττό, και που με το δυνατό άρωμά τους έκαναν τις μέλισσες να στροβιλίζονται σαν μεθυσμένες. Το θυμάρι ήταν λοιπόν άφθονο και φθινό, έχαιρε όμως μεγάλης εκτίμησης λόγω των ιδιοτήτων του. Οι ηλικιωμένοι έπιναν τακτικά έγχυμα από θυμάρι για να διατηρήσουν τις πνευματικές τους δυνάμεις, ενώ πολύ δυναμωτικό θεωρούσαν ένα ποτό που παρασκευαζόταν με το σιγοβράσιμο σύκων και θυμαριού σε νερό ή κρασί.

Το θυμάρι ήταν φυτό αφιερωμένο στη θεά του έρωτα Αφροδίτη και κανείς δεν αμφισβητούσε πως προκαλεί ή ενισχύει τον πόθο. Ο τύραννος των Συρακουσών Διονύσιος ο Πρεσβύτερος, ξακουστός στην εποχή του (τέλη του 4ου αι. π.Χ.) για τα συμπόσια που διοργάνωνε, υποστήριζε ότι έφτανε να σκορπίσει στις αίθουσες φρεσκοκομμένο θυμάρι για να κυριευθούν οι καλεσμένοι του από ερωτική διάθεση. Αλλά και ο φιλόσοφος Αριστοτέλης που συνδέθηκε μέχρι το τέλος της ζωής του με την εταίρα Ερπυλλίδα -απέκτησε μάλιστα ένα γιο μαζί της- παραπέμπει στο άγριο θυμάρι (έρπυλλο) και την ερωτική αναζωογόνηση που προκαλεί. Ο Ιπποκράτης ο Κώος στο σύγγραμμά του «Περί Διαίτης» αναφέρει πως το θυμάρι είναι θερμαντικό, υπακτικό και διουρητικό, αποβάλλει το φλέγμα, ενώ στο «Περί Νούσων» το προτείνει ενάντια στη φυματίωση (φθίση) του λάρυγγα. Ο Διοσκουρίδης, ο οποίος θεωρείται ο πιο λαμπρός φαρμακολόγος του αρχαίου κόσμου, στο τρίτο βιβλίο του συγγράμματός «Περί Ύλης Ιατρικής», -όπου πραγματεύεται *“περί ριζών και χυλισμάτων και βοτάνων και σπερμάτων συμφύλων τε και φαρμακωδών επελευσόμεθα”*-περιγράφει λεπτομερώς τρία είδη θυμαριού:



## ΘΥΜΟΣ

ΟΙ ΔΕ ΘΥΜΟΝ. ΟΙ ΔΕ ΘΥΜΟΣ ΛΕΥΚΟΣ. ΟΙ ΔΕ ΚΕΦΑΛΩΤΟΣ. ΟΙ ΔΕ ΕΠΙΘΥΜΙΣ. ΟΙ ΔΕ ΘΥΡΣΙΟΝ. ΔΑΚΟΙ ΜΙΖΗΛΑ. ΘΥΣΚΟΙ ΜΟΥΤΟΥΚΑ. ΡΩΜΑΙΟΙ ΘΟΥΜΟΥΜ'. ΑΙΓΥΠΤΙΟΙ ΣΤΕΦΑΝΟΙ.

ΓΙΓΝΩΣΚΕΤΑΙ ΎΠΟ ΠΑΝΤΩΝ. ΘΑΜΝΙΣΚΙΟΝ ΦΡΥΓΑΝΩΔΕΣ, ΦΥΛΛΑ-  
ΡΙΟΙΣ ΣΤΕΝΟΙΣ ΚΑΙ ΠΟΛΛΟΙΣ ΠΕΡΙΕΙΛΗΜ'ΜΕΝΟΝ, ΕΧΟΝ ΕΠ' ΑΚΡΟΥ ΚΕ-  
ΦΑΛΛΙΑ ΑΝΘΗ ΕΠΙΠΟΡΦΥΡΙΖΟΝΤΑ. ΜΑΛΙΣΤΑ ΔΕ ΦΥΕΤΑΙ ΕΝ ΠΕΤΡΩ-  
ΔΕΣΙ ΤΟΠΟΙΣ ΚΑΙ ΕΝ ΛΕΠΤΟΙΣ.

ΔΥΝΑΜΙΝ ΔΕ ΕΧΕΙ ΠΕΙΝΟΜΕΝΟΝ ΜΕΤΑ ΑΛΩΝ ΚΑΙ ΟΞΟΥΣ ΑΓΕΙΝ  
ΦΛΕΓΜΑΤΩΔΕΣ ΚΑΤΑ ΚΟΙΛΙΑΝ. ΤΟ ΔΕ ΑΦΕΨΗΜΑ ΑΥΤΟΥ ΜΕΤΑ  
ΜΕΛΙΤΟΣ ΟΡΘΟΠΝΟΪΚΟΙΣ ΒΟΗΘΕΙ, ΕΛΜΙΣ ΤΕ ΕΞΙΛΓΕΙ ΚΑΙ ΕΜΜΗΝΑ ΚΑΙ  
ΔΕΥΤΕΡΑ ΚΑΙ ΕΜΒΡΥΑ ΑΓΕΙ. ΕΣΤΙΝ ΔΕ ΟΥΡΗΤΙΚΟΝ. ΜΙΓΕΝ ΔΕ ΜΕ-  
ΛΙΤΙ ΚΑΙ ΕΚ'ΑΙΧΘΕΝ ΕΥΑΝΑΓΩΓΑ ΤΑ ΕΚ ΘΩΡΑΚΟΣ ΠΟΙΕΙ ΟΙΔΗΜΑΤΑ  
ΠΡΟΣΦΑΤΑ ΚΑΙ ΘΡΟΜΒΟΥΣ ΑΙΜΑΤΟΣ ΔΙΑΦΟΡΕΙ, ΘΥΜΟΥΣ ΚΑΙ ΑΚΡΟ-  
ΧΟΡΔΟΝΑΣ ΛΙΡΕΙ, ΊΣΧΙΑΔΙΚΟΥΣ ΤΕ ΜΕΤΑ ΟΙΝΟΥ ΚΑΙ ΑΛΦΙΤΟΥ ΕΠΙ-  
ΤΕΘΕΙΣ ΚΟΥΦΙΖΕΙ, ΑΜΒΛΥΩΠΟΥΝΤΑΣ ΤΕ ΩΦΕΛΕΙ ΕΣΘΙΟΜΕΝΟΝ ΕΝ  
ΤΡΟΦΗ. ΕΥΧΡΗΣΤΟΝ ΔΕ ΚΑΙ ΕΙΣ ΤΟ ΠΕΙΝ<ΕΙΝ> ΕΙΣ ΤΗΝ ΕΝ ΎΓΙΑ  
ΧΡΗΣΙΝ ΑΝΤΙ ΑΡΤΥΜΑΤΟΣ : >>>

«Άλλοι το λένε το φυτό «θύμον», άλλοι «θύμον λευκόν», άλλοι «κεφαλωτόν», άλλοι «επιθυμίδα» και άλλοι «θύρσιον». Οι Δάκες τον λένε «μιζηλά», οι Θύσκοι «μουτουκά», οι Ρωμαίοι «θούρουμ» και οι Αιγύπτιοι «στέφανον».

Αναγνωρίζεται από όλους. Είναι μικρός θάμνος φρυγανώδης, με φύλλα στενά και πολλά άνθη κάπως πορφυρά. Φυτρώνει κυρίως σε εδάφη πετρώδη και λεπτόγαια. Όταν το πίνει κανείς με αλάτι και ζύδι, μπορεί να καταπραΰνει τις φλεγμονές στην κοιλιά. Το αφέψημα του με μέλι βοηθάει τους ασθματικούς, βγάζει τις έλμινθες και βοηθάει στην έμμηνο ρύση και τον τοκετό. Είναι διουρητικό και όταν το πίνει κανείς αναμειγμένο με μέλι αφαιρεί τα οιδήματα του θώρακα και διαλύει τους θρόμβους του αίματος. Περιορίζει την όρεξη και τις κρεατοελιές. Τα επιθέματα με θύμο, οίνο και αλεύρι ανακουφίζουν τους πάσχοντες από ισχιαλγία. Όταν συνοδεύει τη τροφή, κάνει καλό σε όσους έχουν πρόβλημα με την όραση και γενικά κάνει καλό στην υγεία, όταν το πίνουμε αντί για άλλο καρύκευμα».

Λίγο πιο κάτω ο Διοσκουρίδης αναφέρεται σε δύο είδη έρπυλλου. Με βάση την περιγραφή το πρώτο ταυτίζεται με το *Thymus serpyllum*, το οποίο, σύμφωνα πάντοτε με τον Διοσκουρίδη, μυρίζει σαν μαντζουράνα και μπορεί να χρησιμοποιηθεί για στεφάνια. Το άλλο είδος, ο άγριος, που ονομαζόταν τότε και ζυγίς, είναι μάλλον το χαμηλό σε ύψος *Thymus atticus* που για τους αρχαίους υπερέχει φαρμακευτικά του προηγούμενου. Αναφέρεται πως όταν πίνεται και γίνεται κατάπλασμα ωφελεί στα

δαγκώματα των ερπετών, πως αν βραστεί σε ξύδι με την προσθήκη ρόδινου μύρου ανακουφίζει με επάλειψη τον πονοκέφαλο καθώς και ότι ενδείκνυται στο λήθαργο και τη φρενίτιδα.

Την ίδια ακριβώς εποχή, ο Ρωμαίος φυσιολόγος Πλίνιος ο Πρεσβύτερος τονίζει στη «Φυσική Ιστορία» του πως το θυμάρι γαληνεύει τους επιληπτικούς, κατασιγάξει τον πονοκέφαλο, και όταν καίγεται διώχνει όλα τα δηλητηριώδη όντα. Αποτελούσε δε απαραίτητο συστατικό στα amatoria, τα αφροδισιακά φίλτρα που χτυπούσαν στο γουδί οι μάγισσες της αρχαίας Ρώμης και τα πουλούσαν σε άτεκνες γυναίκες. Επίσης οι Ρωμαίοι στρατιώτες έκαναν μπάνιο με νερό αρωματισμένο με θυμάρι για να αποκτήσουν δύναμη.

## **2.2. ΤΟ ΘΥΜΑΡΙ ΑΠΟ ΤΟΝ ΜΕΣΑΙΩΝΑ ΜΕΧΡΙ ΣΗΜΕΡΑ**

Αλλά και στο Μεσαίωνα, το θυμάρι φημίζεται ως σωτήριο φάρμακο για την μελαγχολία, την κατάθλιψη και την επιληψία, με αποτέλεσμα πολύ συχνά τα στρώματα και τα μαξιλάρια να παραγεμίζονται με τα κλαδιά του.

Η πίστη στην ιδιότητα του θυμαριού να χαρίζει θάρρος δεν έχει υποχωρήσει καθόλου. Σε μια εποχή γεμάτη πολέμους, εκστρατείες και σφαγές, η τόλμη αποτελεί περιπόθητη αρετή. Έτσι οι γυναίκες κεντούν την εικόνα του θυμαριού πάνω σε μαντήλια και τα χαρίζουν στους αναχωρούντες για τους Αγίους Τόπους σταυροφόρους (Figueiredo *et al.*, 2008). Το θυμάρι κοσμεί επίσης συχνά ασπίδες ιπποτών ενώ το συναντάμε επίσης σε θρύλους που μιλούν για απλούς ιπποκόμους που αποκοιμήθηκαν σε λόφους κατάφυτους με το ανθισμένο φρύγανο, για να ξυπνήσουν ακατανίκητοι πολεμιστές.

Όταν πάντως ενέσκηπταν οι μεγάλες επιδημίες, με χειρότερη από όλες την πανούκλα, οι εντριβές με ξίδι μέσα στο οποίο είχαν εμποτίσει θυμάρι ή απλώς το κάνημό του μέσα στους χώρους θεωρούνταν αποτελεσματικά προστατευτικά μέτρα. Σε πολλές σλαβικές χώρες εξακολουθούν μέχρι τις μέρες μας να θυμιατίζουν το σπίτι και το στάβλο με θυμάρι για να κρατήσουν μακριά τις μολυσματικές ασθένειες. Μεγάλη χρήση του γινόταν μέχρι πρόσφατα από τους ρώσους πεχλιβάνηδες που ξάπλωναν πάνω σε μαξιλάρια γεμάτα με ξερό θυμάρι για να αντλήσουν δύναμη και θάρρος.

Με αναμμένα ματσάκια θυμαριού που κρυφοκαίουν εξαγνίζονταν σε παλαιότερες εποχές οι ναοί, ενώ στα νοσοκομεία του αραβικού κόσμου το παραπέτασμα καπνού

από το κάψιμο του θυμαριού και του φασκόμηλου κυρίως, εμπόδιζε τις μολυσματικές ασθένειες να εξαπλωθούν. Μέχρι και τα τέλη του 17ου αιώνα τα φαρμακεία της χριστιανικής Ευρώπης εμπορεύονταν ένα μείγμα από θυμάρι, στύρακα, βενζόη και λιβάνι το οποίο «καθάριζε» το μολυσμένο αέρα και προστάτευε από τις επιδημίες. Κατά τη διάρκεια του 1<sup>ου</sup> Παγκοσμίου Πολέμου, το θυμαρέλαιο χρησιμοποιήθηκε ως αντισηπτικό και ακόμα και σήμερα χρησιμοποιείται για την προστασία του χαρτιού από τη μούχλα και για τη διατήρηση δειγμάτων της ανατομίας και της βοτανικής (Figueiredo *et al.*, 2008). Η αιτία όλων των παραπάνω ίσως να μην είναι άλλη από το ότι το θυμάρι περιέχει θυμόλη και καρβακρόλη, ουσίες οι οποίες διαθέτουν ισχυρές αντισηπτικές, αντιβακτηριακές και αναλγητικές ιδιότητες (Hedhili *et al.*, 2002).

Κατά το παρελθόν συσχετίστηκε με το θάνατο καθώς φυτά θυμαριού φυτεύονταν στους τάφους στην Ουαλία. Επίσης μια παλιά δεισιδαιμονία αναφέρει ότι η φύτευση θυμαριού στον κήπο ενός σπιτιού θα φέρει νεράιδες στο σπίτι ή θα επιτρέψει στο άτομο που το φύτεψε να τις δει (Figueiredo *et al.*, 2008).

Υπάρχουν αναφορές ότι ακόμα και σήμερα οι σαμάνοι-θεραπευτές ορισμένων φυλών της Μογγολίας και της Σιβηρίας καίνε μέσα σε κλειστούς χώρους μεγάλες ποσότητες από θυμάρι, ώστε το πνεύμα τους να ταξιδέψει μαζί με τον πυκνό καπνό μακριά απ' την απτή πραγματικότητα. Σκοπό τους έχουν να ανακαλύψουν τον υπαίτιο της αρρώστιας και να επιστρέψουν με το κατάλληλο για την κάθε περίπτωση φάρμακο. Πολλές φορές μάλιστα το φάρμακο δεν αποκλείεται να είναι το ίδιο το θυμάρι. Αυτό τουλάχιστον συμβαίνει στην σύγχρονη αναβίωση του θεραπευτικού υποκαπνισμού και του τελετουργικού θυμιατίσματος, οι ακόλουθοι των οποίων αναγνωρίζουν στο θυμάρι πως ενισχύει τη θέληση και την πεποίθηση, αφυπνίζει τις μύχιες δυνάμεις που είναι απαραίτητες σε περιόδους κρίσης και λειτουργεί θαυμάσια ενάντια στην απάθεια, την κατάθλιψη και την αϋπνία. Υπάρχουν μάλιστα αρκετοί που ισχυρίζονται ότι το θυμάρι είναι ασυναγώνιστο αποτρεπτικό μέσο, διαθέτοντας την ικανότητα να ξορκίζει τους επίμονους εφιάλτες ή, καλύτερα ίσως, να επιτρέπει στους υπόγειους φόβους να αναδυθούν στην συνείδηση όπου μπορούν να αντιμετωπιστούν καλύτερα.

### 3. ΧΡΗΣΕΙΣ

Το θυμάρι βρίσκει πολλές εφαρμογές στη σύγχρονη βιομηχανία φαρμάκων και καλλυντικών λόγω των αντισηπτικών, επουλωτικών, σπασμολυτικών, αντιπυρετικών αποχρεμπτικών και των ανθελμινθικών του ιδιοτήτων. Ως καρδιοτονωτικό δίνεται επίσης ως ρόφημα από τους πρακτικούς θεραπευτές (Σπύρου, 1984). Αποσμητικά σαπούνια, κρέμες που τονώνουν την επιδερμίδα, λοσιόν για την ακμή, σαμπουάν ενάντια στη πιτυρίδα, στοματικά διαλύματα και οδοντόκρεμες, αντιβηχικά σιρόπια, λοσιόν για μετά το ξύρισμα, φάρμακα για τη δυσπεψία, είναι κάποια μόνο από τα προϊόντα που συχνά ενισχύονται με το αιθέριο έλαιό του.

Το θυμάρι χρησιμοποιείται και στη μαγειρική ιδίως στην περιοχή της Μεσογείου από τους Άραβες. Το ζαατάρ (λέξη που στα αραβικά σημαίνει θυμάρι) είναι ένα μείγμα από ξερά φυλλαράκια του θυμαριού, σουμάκ και σουσάμι, με το οποίο σε ολόκληρη την Βόρεια Αφρική και Μέση Ανατολή καρυκεύουν κεφτέδες και λαχανικά ή το ανακατεύουν με λάδι και αλείφουν μ' αυτό τις αραβικές πίττες. Η χρήση του ζαατάρ στην αραβική κουζίνα είναι ευρεία λόγω κυρίως των ορεκτικών, χωνευτικών και αντιφυσηπτικών του ιδιοτήτων. Στο Λίβανο οι μητέρες δίνουν στα παιδιά τους όταν μελετούν για εξετάσεις, ψωμί με λάδι και ζαατάρ για καλύτερες επιδόσεις. Επίσης γνωστό για τη γεύση και το άρωμα του είναι το θυμαρόψωμο ή μανακίς μπιλ-ζαατάρ του Λιβάνου, που ψήνεται σε πέτρινο φούρνο ή σε σάτζ. Παραδόξως το θυμάρι δεν χρησιμοποιείται πολύ στην Ελλάδα, καθώς με το έντονο άρωμα και τη δυνατή του γεύση αρωματίζονται μόνο λάδια, ξίδια, σαλάτες και τουρσιά. Αποτελεί όμως απαραίτητο υλικό της γαλλικής μαγειρικής καθώς συμμετέχει πάντοτε στο μυρωδικό ματσάκι που ονομάζεται μπουκέ γκαρνί. Στην ισπανική και μεξικανική κουζίνα καρυκεύει συνήθως βραστά, σούπες και σάλτσες ενώ για τους Ιταλούς ταιριάζει πολύ σε πίτσες και λαζάνια.

Ένας μεγάλος αριθμός δημοσιευμένων εργασιών αναφέρονται στη δυνατότητα χρήσης των αιθερίων ελαίων του, λόγω των αντιοξειδωτικών, αντιμυκητιακών, αντιβακτηριακών και αντιπρωτοζωικών ιδιοτήτων τους. Τα αιθέρια έλαια του *Thymbra capitata* παρουσιάζουν ισχυρή αντιοξειδωτική καθώς και αντιμικροβιακή δράση τόσο σε ζύμες (*Candida sake*, *Kluyveromyces marxianus*, *Pichia membranaefaciens*, *Saccharomyces cerevisiae*, *Schizosaccharomyces pombe*, *Schizosaccharomyces japonicus*, *Torulaspora delbrueckii*, *Zygosaccharomyces bailii*)

όσο και σε Gram θετικά και Gram αρνητικά βακτήρια και μάλιστα σε χαμηλές συγκεντρώσεις (*Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum*, *Pseudomonas corrugate*, *Pseudomonas fluorescens*, *Pseudomonas savastanoi* pv. *Phaseolicola*, *Pseudomonas syringae* pv. *Atrofaciens*, *Pseudomonas viridiflava*, *Xanthomonas campestris* pv. *Pruni*, *Bifidobacterium breve*, *Bifidobacterium catenulatum*, *Bifidobacterium infantis*, *Bifidobacterium longum*, *Bifidobacterium pseudocatenulatum*, *Clostridium bif fermentans*, *Clostridium butyricum*, *Clostridium sporogenes*, *Clostridium tyrobutyricum*, *Enterococcus faecalis*, *Enterococcus faecium*, *Lactobacillus acidophilus*, *Lactobacillus delbrueckii* subsp. *Bulgaricus*, *Lactobacillus helveticus*, *Lactococcus lactis* subsp. *Diacetilactis*, *Lactococcus lactis* subsp. *lactis*) (Stefanini *et al.*, 2006). Όσον αφορά στις αντιμυκητιακές ιδιότητες τους τα αιθέρια έλαια μπορούν να χρησιμοποιηθούν για την καταπολέμηση στελεχών *Candida*, *Aspergillus* και κυρίως σε δερματόφυτα (Salgueiro *et al.*, 2004). Επίσης μπορούν να χρησιμοποιηθούν για την καταπολέμηση του εντερικού μαστιγοφόρου πρωτοζώου *Giardia lamblia*, καθώς εμποδίζουν την προσκόλλησή του στα κύτταρα του λεπτού εντέρου και αποδιοργανώνουν τις κυτταρικές μεμβράνες του πρωτοζώου χωρίς ταυτόχρονα να επηρεάζονται τα επιθηλιακά κύτταρα του εντερικού συστήματος των θηλαστικών. Οι ιδιότητες αυτές έχουν αποδοθεί στη μεγάλη περιεκτικότητα των αιθερίων ελαίων σε καρβακρόλη (Machado *et al.*, 2010). Τα αιθέρια έλαια του *T. capitata* L. Cav. μπορούν να χρησιμοποιηθούν για την καταπολέμηση του βακτηρίου *Listeria monocytogenes*, το οποίο αποτελεί ένα μεγάλο διατροφικό κίνδυνο για τον άνθρωπο. Υπάρχουν αρκετές έρευνες για την χρησιμοποίηση «πράσινων» προϊόντων (ολόκληρα τα φυτά, τα εκχυλίσματά τους ή τα αιθέρια έλαια λόγω των αντιμικροβιακών και αντιοξειδωτικών ιδιοτήτων τους) για τη διασφάλιση της υγιεινής των τροφίμων και την αντικατάσταση ανάλογων συνθετικών προϊόντων (Faleiro *et al.*, 2005).

Η καρβακρόλη έχει ισχυρή βιοκτόνο δράση και σε στελέχη των ειδών *Lactobacillus plantarum* και *Escherichia coli*. Τα αιθέρια έλαια του *T. capitata* L. Cav. είναι αποτελεσματικά και σε στελέχη του είδους *Pseudomonas putida* τα οποία σχετίζονται με την αλλοίωση του κρέατος (Bounatirou, 2007). Λόγω των αντιοξειδωτικών ιδιοτήτων που παρουσιάζουν τα αιθέρια έλαια έδειξαν πολύ καλά αποτελέσματα στην αποτροπή της οξείδωσης των λιπών του βοείου κρέατος (Mohammed, 2010). Τα αιθέρια έλαια του φυτού, λόγω των μικροβιοκτόνων ιδιοτήτων τους,

χρησιμοποιούνται στην επιμήκυνση του χρόνου ζωής των ψαριών με την κοινή ονομασία γεφύρι (*Pomatomus saltatrix*) που διατηρούνται σε πάγο (Erkan *et al.*, 2010) και των φιλέτων καπνιστής πέστροφας (*Oncorhynchus mykiss*) σε συσκευασία κενού (Erkan, 2010).

Τα αιθέρια έλαια του *T. capitata* L. Cav. παρουσίασαν αντι-ική δράση κατά του ιού του απλού έρπητα τύπου 1 (HSV1), του Echovirus 11 (ECV11) και των αδενοϊών (ADV) (Salah-Fatnassi, 2010).

Το *T. capitata* L. Cav. επίσης χρησιμοποιείται στη διατροφή των αγροτικών ζώων. Η Ευρωπαϊκή Αρχή Ασφάλειας Τροφίμων (EFSA) ανέθεσε στην Επιτροπή για πρόσθετες ύλες και προϊόντα ή ουσίες που χρησιμοποιούνται στις ζωοτροφές (FEEDAP) τη συγγραφή εργασίας σχετική με τις βιολογικές επιδράσεις των βοτανικών προϊόντων και των συστατικών τους σε ζώα (EFSA, 2010). Το αποτέλεσμα είναι εκπόνηση μελέτης (cft/efsa/feedap/2005/01) σχετικά με την εκτίμηση φυτών/βοτάνων, εκχυλισμάτων από φυτά ή βότανα και φυσικά ή συνθετικά παραγόμενα συστατικά τα οποία χρησιμοποιούνται ως πρόσθετα για τη ζωική παραγωγή<sup>1</sup> από ομάδα ερευνητών με επικεφαλής το Πανεπιστήμιο της Κτηνιατρικής στη Βιέννη όπου το συγκεκριμένο φυτικό είδος έχει συμπεριληφθεί στα «sensory additives» (υλικά η προσθήκη των οποίων βελτιώνει ή αλλάζει τις οργανοληπτικές ιδιότητες της τροφής ή τα οπτικά χαρακτηριστικά της). Στην ίδια μελέτη αναφέρεται ότι το είδος χρησιμοποιείται ως «ρίγανη» και μάλιστα θεωρείται από τα είδη με μεγάλη εμπορική αξία αλλά και ως «θυμάρι».

---

1. <http://www.efsa.europa.eu/en/scdocs/scdoc/070828.htm>

#### 4. ΣΤΟΙΧΕΙΑ ΤΑΞΙΝΟΜΙΚΗΣ – ΟΝΟΜΑΤΟΛΟΓΙΑ ΚΑΙ ΒΟΤΑΝΙΚΑ ΧΑΡΑΚΤΗΡΙΣΤΙΚΑ ΤΟΥ ΕΙΔΟΥΣ

##### 4.1. ΤΑΞΙΝΟΜΗΣΗ - ΟΝΟΜΑΤΟΛΟΓΙΑ

Kingdom (Βασίλειο) Plantae – Φυτά

Subkingdom (Υποβασίλειο) Tracheobionta – Αγγειόσπερμα

Superdivision (Υπεράθροισμα) Spermatophyta – Σπορόφυτα

Division (Άθροισμα) Magnoliophyta – Ανθόφυτα

Class (Κλάση) Magnoliopsida – Δικοτυλήδονα

Subclass (Υποκλάση) Asteridae

Order (Τάξη) Lamiales

Family (Οικογένεια) Lamiaceae

Subfamily (υπο-οικογένεια) Nepetoideae

Tribe (τριττός) Mentheae

Subtribe (υποτριττός) Menthinae

Genus (Γένος) *Thymus* L. – thyme

Species (Είδος) *Thymus capitatus* L. Hoffsgg. and Link – thymus

(Brauchler *et al.*, 2010)

Το είδος *Thymbra capitata* L. Cav., Elench. Pl. Horti Matr.: 37 (1803), με αποδεκτά συνώνυμα *Thymus capitatus* L. Hoffmanns. and Link, Fl. Portug. 1: 123 (1809), *Coridothymus capitatus* L. Reichenb. fil., Bot. Wochenbl. 7: 161 (1857) και *Origanum capitatum* L. Kuntze, Revis. Gen. Pl. 2: 528 (1891) (βάση δεδομένων Royal Botanic Gardens Kew, Castroviejo *et al.* 2010), είναι ευρύτατα διαδεδομένο στη Μεσογειακή λεκάνη.

---

Για την ταξινόμηση χρησιμοποιήθηκαν επίσης πληροφορίες από τις ιστοσελίδες:  
<http://plants.usda.gov/java/profile?symbol=THCA10>,  
[http://zipcodezoo.com/Plants/T/Thymbra\\_capitata/](http://zipcodezoo.com/Plants/T/Thymbra_capitata/)  
[http://www.itis.gov/servlet/SingleRpt/SingleRpt?search\\_topic=TSNandsearch\\_value=506023](http://www.itis.gov/servlet/SingleRpt/SingleRpt?search_topic=TSNandsearch_value=506023)

---

Άλλα συνώνυμα που αναφέρονται από διάφορους ερευνητές είναι *Satureja capitata* L. (Hedhili *et al.* 2002, Kokkini *et al.* 2003, Bounatirou 2007, Figueiredo 2008), *Thymus cephalotos* L. (Seidemann, 2005) και *Thymus creticus* (Figueiredo, 2008).

Η ταξινόμηση του φυτού αποτελούσε πρόβλημα και όπως αναφέρουν οι Barberan *et al.* (1986), γεωβοτανικά, μορφολογικά, κυτταρολογικά και χημειοταξινομικά δεδομένα οδήγησαν στο να συμπεριλάβουν το είδος *Thymus capitatus* L. στο γένος *Thymus* αλλά διαχωρίζοντάς το σε ένα ξεχωριστό υπο-γένος (ή γένος σύμφωνα με τους Papageorgiou and Argyriadou, 1981) το *Coridothymus*. Αλλά τελικά, οι μορφολογικές και γενετικές ομοιότητες του με το είδος *Thymbra spicata* οδήγησαν στη μετονομασία του σε *Thymbra capitata* L. Cav.

Τα φλαβονοειδή τα οποία απομονώθηκαν και τα οποία χαρακτηρίζουν το γένος *Thymbra* και δεν έχουν εντοπιστεί στο γένος *Thymus* είναι τα 5,6,4'-trihydroxy-7,3'-dimethoxyflavone και 5,6-dihydroxy-7,3',4'-trimethoxyflavone (Barberan *et al.* 1986, Barberan *et al.* 1988).

Εξαιτίας του προβλήματος της ταξινόμησης, το είδος αναφέρεται στις διάφορες ερευνητικές εργασίες με τα διάφορα συνώνυμά του. Στην παρούσα ερευνητική εργασία θα χρησιμοποιηθεί το όνομα *Thymbra capitata* L. Cav. και με αυτό το όνομα θα αναφέρεται το φυτό, ανεξάρτητα από το όνομα που έχουν χρησιμοποιήσει οι διάφοροι ερευνητές στις βιβλιογραφικές αναφορές τους.

#### **4.2. ΒΟΤΑΝΙΚΑ ΧΑΡΑΚΤΗΡΙΣΤΙΚΑ**

Το γένος *Thymbra* ανήκει στην οικογένεια *Lamiaceae* Martinov (= *Labiatae*, Adans., Χειλανθή ή Χειλοστέφανα). Πρόκειται για οικογένεια με πολυάριθμα είδη (7.200 είδη ταξινομημένα σε 240 περίπου γένη) (Brauchler *et al.*, 2010) με πολλούς αντιπροσώπους σε ξηρές και θερμές κλιματικές περιοχές, όπως οι παραμεσόγειες χώρες. Περιλαμβάνει πολλά αρωματικά, φαρμακευτικά, αρτυματικά, καλλωπιστικά και μελισσοτροφικά φυτά (Ζερλέντης 1981, Βαρδαβάκης 1993, Μπαμπαλώνας και Κοκκίνη 2004). Θεωρείται από τις πιο σημαντικές οικογένειες αρωματικών φυτών στην Ελλάδα καθώς 1. Τα περισσότερα μέλη της, παράγουν αιθέρια έλαια 2. Εξαπλώνονται σε όλες τις διαφορετικές κλιματικά περιοχές της χώρας και 3. Πολλά αποτελούν ενδημικά είδη.



Τριάντα (35) γένη εντοπίζονται στην ελληνική επικράτεια, με τα γένη *Coridothymus* και *Thymbra* να εντοπίζονται στις νότιες περιοχές της χώρας (Kokkini *et al.*, 1988).

Ο γενικός ανθικός τύπος της οικογένειας είναι :  $\overline{\text{K}}_{(5)} \Sigma_{(5)} A_2 \text{ ή } 2+2 \Gamma_{(2)}$ . (Σαρλής, 1999).

Πολλά χαρακτηριστικά γνωρίσματα, την κάνουν ευκολοδιάκριτη, όπως:

- Ο τετράγωνος (σε εντομή) βλαστός με τα αντιθέτως φυόμενα φύλλα.
  - Η διάταξη των ανθέων σε μασχαλιαίους ή ακραίους σπόνδυλους, όπου σχηματίζουν μονοχάσια ή διχάσια.
  - Η συμπέταλη στεφάνη που αποτελείται από δύο χείλη (άνω και κάτω), κατασκευή που εξυπηρετεί την επικονίαση με τα έντομα (εντομογαμία).
  - Ο συχνά δίχειλος, συσσέπαλος κάλυκας, που περικλείει τον σωλήνα της στεφάνης.
  - Οι τέσσερις στήμονες, που είναι άνισοι και σχηματίζουν δύο, συνήθως διαφορετικά σε μήκος, ζεύγη (κοντό και μακρύ).
  - Η επιφυής δικαρποφυλλική ωοθήκη, που μετατρέπεται πολύ νωρίς σε τετράλοβο και παράγει 4 κάρυα, μεταξύ των οποίων φύεται ο στύλος.
  - Ο στύλος είναι απλός και καταλήγει σε ένα δισχιδές στίγμα.
  - Τα αιθέρια έλαια (αλκοολικής, φαινολικής, τερπενικής, κετονικής ή αλδευδικής συστάσεως) που παράγουν σε ειδικούς αδένες του βλαστού, των φύλλων και των ανθέων τα περισσότερα είδη της οικογένειας και στα οποία οφείλεται το άρωμά τους.
- Τα δεδομένα της ανάλυσης του DNA, τόσο σε συγκεκριμένες περιοχές του πυρήνα αλλά και των χλωροπλαστών, οδήγησαν τους ερευνητές Braucler *et al.* (2010), στο συμπέρασμα ότι στην υποτριτύ *Menthinae* υπάρχουν τρία γενεαλογικά δένδρα («*Satureja*», «*Micromeria*», «*Chinopodium*»). Το γένος *Thymbra*, συμπεριλαμβάνεται στο «*Micromeria*», μαζί με είδη των γενών *Micromeria*, *Origanum*, *Pentapleura*, *Saccocalyx*, *Thymus* και *Zataria* με πιθανό τόπο καταγωγής την Ανατολική Μεσόγειο και περιλαμβάνει τα είδη: *T. capitata* (Μεσογειακό θυμάρι), *T. ciliata*, *T. hirsuta*, *T. sintenisii isaurica*, *T. sintenisii* subsp. *isaurica* και το *T. verticillata*.

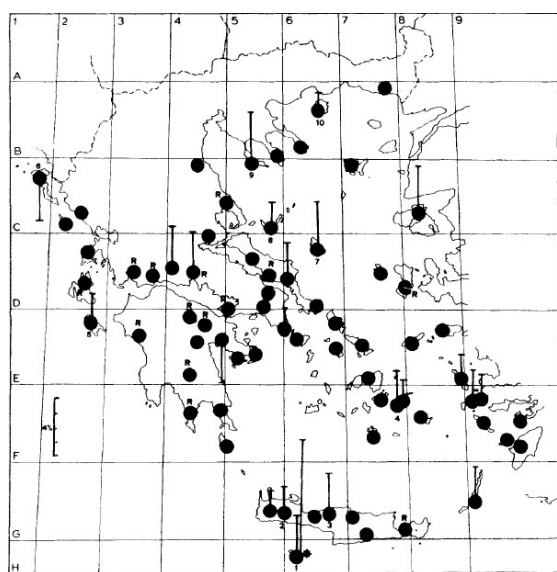
Το είδος *T. capitata* L. Cav., εντοπίζεται στις ΗΠΑ (στις πολιτείες Αριζόνα, Καλιφόρνια, Φλόριντα, Χαβάη, Λουιζιάνα, Νεβάδα, Όρεγκον, Τέξας), στην Κύπρο, στην Ελλάδα, στην Ιταλία, στην Πορτογαλία, στην Ισπανία, στο Μαρόκο και στη Τουρκία (Εικόνα 1).



Εικόνα 1: Παγκόσμια κατανομή του φυτού *T. capitata* L. Cav. (πληροφορίες από την ιστοσελίδα: [http://zipcodezoo.com/Plants/T/Thymbra\\_capitata/#footnote\\_2](http://zipcodezoo.com/Plants/T/Thymbra_capitata/#footnote_2))

Το είδος εξαπλώνεται σε όλη σχεδόν την Ελλάδα, εκτός από το Βόρειο τμήμα της χώρας, καθώς είναι ένα τυπικό μεσογειακό φυτό (Εικόνα 2). Απαντάται σε χαμηλά υψόμετρα (από την επιφάνεια της θάλασσας μέχρι 600 μέτρα) γιατί δεν μπορεί να αντεπεξέλθει στις κλιματικές συνθήκες των μεγαλύτερων υψομέτρων (Kokkini and Vokou, 1989).

Είναι φρύγανο, με ύψος 30-50 εκατοστά, αειθαλές, με επιφυή μικρά γραμμοειδή φύλλα, άνθη ροδόχροα κατά επάκριους ωσειδείς στάχεις. Χαρακτηρίζεται ως φυτό μελιγόνο και αυτοφύεται σε άγονους πετρώδεις τόπους. Ανθίζει κατά την περίοδο Ιουνίου-Αυγούστου (Ζερλέντης 1981, Cainadas 1999, Βάθης 2002)..



Εικόνα 2: Κατανομή του φυτού *T. capitata* L. Cav. στην Ελλάδα

## **5. ΠΟΙΚΙΛΟΜΟΡΦΙΑ ΤΡΙΧΩΜΑΤΩΝ ΚΑΙ ΤΑΞΙΝΟΜΗΣΗ ΤΟΥΣ**

Τα τριχώματα βρίσκονται σε όλα τα τμήματα του φυτού τόσο τα αναπαραγωγικά όσο και τα βλαστητικά (Werker, 2000). Παρουσιάζουν μεγάλη ποικιλομορφία στη μορφολογία τους, στην προέλευση, στο μέγεθος, στη θέση τους, στη λεπτή δομή τους, στην ικανότητα και το τύπο της έκκρισης, στη χρονική περίοδο της εκκριτικής τους δραστηριότητας, στη λειτουργία τους. Γι αυτό το λόγο δεν είναι εύκολη η ταξινόμησή τους και βασίζεται για κάθε οικογένεια σε ένα συνδυασμό χαρακτηριστικών.

Τα τριχώματα ταξινομούνται κυρίως σε αδενώδη και μη αδενώδη. Στα μη αδενώδη τριχώματα η ταξινόμησή τους βασίζεται στη μορφολογία, την ανατομία και τη λεπτή δομή τους, ενώ για τη διάκριση των αδενωδών τριχωμάτων χρησιμοποιούνται κυρίως ως κριτήριο οι ουσίες που εκκρίνουν, συσσωρεύουν ή απορροφούν.

### **5.1. ΜΗ ΑΔΕΝΩΔΗ ΤΡΙΧΩΜΑΤΑ**

Τα μη αδενώδη τριχώματα μπορεί να είναι μονοκύτταρα ή πολυκύτταρα, διακλαδιζόμενα ή μη διακλαδιζόμενα. Τα πολυκύτταρα μη αδενώδη τριχώματα μπορεί να αποτελούνται από μία, δύο ή πολλές σειρές κυττάρων. Μπορεί να διαφέρουν σε μήκος, μέγεθος και σχήμα, να είναι συμμετρικά ή ασύμμετρα, ομοιόμορφα στο πλάτος ή το πλάτος τους να αλλάζει κατά μήκος του τριχώματος, να συγκλίνουν ή να αποκλίνουν οι κορυφές τους. Μπορεί να διαφέρει το πάχος αλλά και η σύσταση του κυτταρικού τοιχώματος με αποτέλεσμα να τα καθιστούν μαλακά, ελικοειδή ή δύσκαμπτα.

Προσφέρουν προστασία όχι μόνο στα φύλλα (ιδίως όταν η πυκνότητά τους είναι μεγάλη) αλλά και στα μικρότερα σε μέγεθος αδενώδη τριχώματα (Werker, 2000). Στα μη αδενώδη τριχώματα κατά τα αρχικά στάδια της ανάπτυξής τους, συσσωρεύονται δευτερογενείς μεταβολίτες, συνήθως φαινολικές ουσίες, οι οποίοι προσφέρουν προστασία όχι μόνο έναντι των παθογόνων αλλά και της υπεριώδους ακτινοβολίας. Επομένως, αφενός αποτελούν φράγματα μηχανικής και χημικής προστασίας έναντι εντόμων και παθογόνων και αφετέρου συνιστούν αποτελεσματικά φίλτρα έναντι της υπεριώδους ακτινοβολίας (Καραμπουρνιώτης, 2003).

Στα φύλλα απαντώνται συχνά περισσότερες από μία κατηγορίες μη αδενωδών τριχωμάτων, διάσπαρτα μερικές φορές σε διαφορετικά μέρη των φύλλων. Στο

υβρίδιο *Thymus mastichina* x *Th. villosus* ssp. *Villosus* καθώς και στα είδη *Th. mastichina*, *Th. caespititius* και *Th. lotocephalus* τα μη αδενώδη τριχώματα μπορεί να είναι κωνικά μονοκύτταρα ή και πολυκύτταρα, με κλίση στο τελείωμά τους.

### 5.1.1 ΜΗ ΑΔΕΝΩΔΗ ΤΡΙΧΩΜΑΤΑ ΣΤΟ ΕΙΔΟΣ *T. capitata* L. Cav.

Οι Figueiredo *et al.* (2008) αναφέρουν ότι στο *T. capitata* L. Cav. απαντώνται τυπικά τριχώματα της οικογένειας Lamiales παρόμοια με αυτά που συναντάμε στα είδη που έχουν μελετηθεί του γένους *Thymus*.

Στο είδος *T. capitata* L. Cav., μπορούμε να διακρίνουμε:

1. Μονοκύτταρα τριχώματα, διαφορετικού μήκους, κατανεμημένα στο μεγαλύτερο τμήμα της επιφάνειας των φύλλων και τα οποία επικαλύπτονται από επιδερμικά επάρματα. Σε αρκετές περιπτώσεις στο κέντρο του φύλλου, επικαλύπτουν τα στόματα τα οποία δεν είναι ορατά.
2. Δεσμίδες δικύτταρων τριχωμάτων στη βάση της προσαξονικής επιφάνειας των χειμερινών φύλλων και απομονωμένα δικύτταρα τριχώματα διάσπαρτα κυρίως στην περιφέρεια των φύλλων ανακατεμένα με
3. μακριά πολυκύτταρα τριχώματα (Economou-Amilli *et al.*, 1982).

### 5.2. ΑΔΕΝΩΔΗ ΤΡΙΧΩΜΑΤΑ

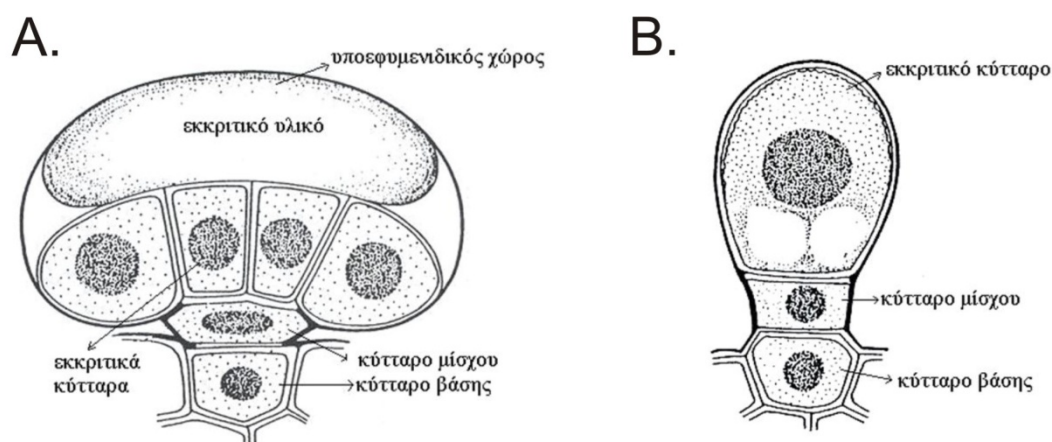
Ο όρος αδενώδη τριχώματα αναφέρεται σε μία μεγάλη ποικιλία αδένων. Οι αδένες διαφέρουν στη χημική σύσταση των ουσιών που εκκρίνουν, συσσωρεύουν ή απορροφούν καθώς και στο τρόπο παραγωγής τους, στη δομή τους, στη θέση που εντοπίζονται στο φυτό (ίδιοι αδένες αλλά σε βλαστητικά ή αναπαραγωγικά όργανα) και βέβαια στη λειτουργία τους. Όλα τα παραπάνω εξυπηρετούν στην ταξινόμηση τους. Όπως ισχύει και για τα μη αδενώδη τριχώματα, υπάρχουν μονοκύτταρα ή πολυκύτταρα με μία ή πολλές σειρές κυττάρων.

Μια τυπική αδενώδης πολυκύτταρη τρίχα αποτελείται από: 1. Μία εκκριτική κεφαλή η οποία περιλαμβάνει ένα ή περισσότερα εκκριτικά κύτταρα 2. Ένα μίσχο μονοκύτταρο ή πολυκύτταρο 3. Ένα ή περισσότερα κύτταρα βάσης και 4. Ένα ή περισσότερα κύτταρα λαιμού ανάμεσα στα κύτταρα του μίσχου και της κεφαλής.

Σε πολλά Lamiales με βάση το σχήμα της εκκριτικής κεφαλής, εντοπίζονται δύο κύριοι τύποι αδενωδών τριχωμάτων:

Τα ασπιδοειδή αδενώδη τριχώματα (peltate) (Εικόνα 3 Α) και

Τα κεφαλοειδή αδενώδη τριχώματα (capitate) (Εικόνα 3 Β) (Fahn 1979, Fahn 2000)



**Εικόνα 3: Αδενώδη τριχώματα οικογένειας Lamiales A. Ασπιδοειδές αδενώδες τρίχωμα B. Κεφαλοειδές αδενώδες τρίχωμα (Fahn, 2000).**

Όπως αναφέρεται στους Ascensão και Pais (1998), οι Abu- Asab και Cantino (1987) καθόρισαν ότι ένας αδένας χαρακτηρίζεται ως κεφαλοειδής, αν και εφόσον το μήκος του μίσχου του είναι πάνω από το μισό του ύψους της κεφαλής του.

Τα ασπιδοειδή αδενώδη τριχώματα αποτελούνται από ένα επιδερμικό κύτταρο βάσης, κοντό μονοκύτταρο μίσχο με εφυμενιωμένα αντικλινή πλευρικά τοιχώματα και μεγάλες κεφαλές, περίπου 60-90 μm σε διάμετρο. Ο μίσχος είναι πολύ κοντός και βυθίζεται ουσιαστικά μέσα στην επιδερμίδα. Η κεφαλή σε πολλά από τα είδη των Lamiales αποτελείται από δύο ευδιάκριτους ομόκεντρους κύκλους κυττάρων, τέσσερα στη μέση σε έναν ενιαίο δίσκο και έναν μεταβλητό αριθμό 12-18 περιφερειακών κυττάρων που τα περιβάλλουν (Werker *et al.*, 1985a, b).

Τα κεφαλοειδή αδενώδη τριχώματα της οικογένειας Lamiales έχουν κατηγοριοποιηθεί σε τρία είδη ανάλογα με τη δομή τους.

Ο τύπος I τρίχας αποτελείται από ένα κύτταρο βάσης, έναν σχετικά κοντό μονοκύτταρο μίσχο και μια ευμεγέθη εκκριτική κεφαλή που αποτελείται από ένα ή δύο κύτταρα, καλυμμένα με μια λεπτή εφυμενίδα.

Ο τύπος II τρίχας αποτελείται από ένα κύτταρο βάσης σχετικά κοντό, έναν μονο- ή δι- κύτταρο μίσχο, ένα βραχύ κύτταρο λαιμού και μια εκκριτική κεφαλή, η οποία

αποτελείται από ένα επίμηκες κύτταρο ίδιας διαμέτρου καλυμμένο με παχιά εφυμενίδα.

Ο τύπος III τρίχας είναι ευμεγέθης, με ένα μακρύ μίσχο που αποτελείται από ένα έως τρία (1-3) κύτταρα με κωνική μορφή, ένα κύτταρο λαιμού και μια μονοκύτταρη κεφαλή.

Ο Μποζαμπαλίδης (2008) διαφοροποιώντας την ονοματολογία, διακρίνει τα αδενώδη τριχώματα στις μακροκέφαλες ελαιοφόρες τρίχες (peltate) και στις μικροκέφαλες ελαιοφόρες τρίχες (capitate). Αυτές με τη σειρά τους διακρίνονται σε τρεις τύπους I, II και III. Η μελέτη της ανατομίας των ελαιοφόρων τριχών έδειξε ότι οι μακροκέφαλες ελαιοφόρες τρίχες αποτελούνται από ένα κύτταρο βάσης και μια δωδεκακύτταρη κεφαλή. Οι μικροκέφαλες ελαιοφόρες τρίχες τύπου I είναι οι πιο κοντές και αποτελούνται από ένα κύτταρο βάσης, ένα κύτταρο μίσχου και ένα κύτταρο κεφαλής που έχει ωοειδές ή σφαιρικό σχήμα. Οι μικροκέφαλες ελαιοφόρες τρίχες τύπου II είναι λίγο πιο ψηλές από τις προηγούμενες και αποτελούνται από ένα κύτταρο βάσης, ένα ως δύο κύτταρα μίσχου και ένα κύτταρο κεφαλής που μοιάζει με ανάποδο γουδοχέρι. Τέλος, οι μικροκέφαλες ελαιοφόρες τρίχες τύπου III είναι λεπτές και μακριές και αποτελούνται από ένα ως τέσσερα κύτταρα βάσης, από δύο ως πέντε επιμήκη κύτταρα μίσχου και από ένα ως τέσσερα κύτταρα κεφαλής. Τα περισσότερα αρωματικά Χειλανθή (δίκταμο, μαντζουράνα, θύμρα, καλαμίνθα, μελισσόχορτο, νεπέτα, θυμάρι κλπ) έχουν μακροκέφαλες τρίχες και μικροκέφαλες ελαιοφόρες τρίχες τύπων I και II. Μερικά φυτά όμως, όπως το φασκόμηλο, το τσάι του βουνού, το τεύκριο κ.α., έχουν και μικροκέφαλες τρίχες τύπου III.

Στα ασπιδοειδή αδενώδη τριχώματα το κύτταρο του μίσχου φαίνεται να επιτελεί ένα πολύ σημαντικό ρόλο ιδίως στα ξηροφυτικά φυτά: εμποδίζει την αντίστροφη ροή των εκκρινόμενων υλικών μέσω του αποπλάστη. Τα κύτταρα της βάσης ή του μίσχου στα αδενώδη τριχώματα είναι παρόμοια με τα κύτταρα της ενδοδερμίδας (Fahn 1979, Fahn 1985, Fahn 1988, Baran 2010). Το μεγάλο μέγεθος του κυττάρου της βάσης και η παρουσία πολυάριθμων πλασμοδεσμών στα ανώτερα και κατώτερα περικλινή κυτταρικά τοιχώματα στο είδος *Origanum dictamnus* L., αποδεικνύουν ότι το κύτταρο αυτό επιτελεί μία ειδική λειτουργία, η οποία σχετίζεται πιθανόν με την αποθήκευση.

Η κύρια λειτουργία των αδενωδών τριχωμάτων είναι η παραγωγή και η απέκκριση δευτερογενών μεταβολιτών, οι οποίοι είτε είναι τοξικοί για τα παθογόνα και τα

φυτοφάγα, είτε μεσολαβούν στην επικονίαση. Τα προϊόντα αυτά είναι συνήθως πτητικά μίγματα (αιθέρια έλαια) μονοτερπενίων και διτερπενίων (Καραμπουρνιώτης, 2003).

Οι δύο τύποι αδένων διαφέρουν πέρα από τη μορφολογία τους:

**1. Στη διάρκεια της εκκριτικής δραστηριότητας.** Στα κεφαλοειδή αδενώδη τριχώματα η έκκριση ξεκινά και σταματά όταν τα φύλλα είναι πολύ νεαρά, ενώ τα ασπιδοειδή συνεχίζουν την εκκριτική τους δραστηριότητα και σε ώριμα φύλλα (Werker *et al.*, 1985 a,b). Σύμφωνα δε με τη λειτουργία και τον χρόνο της εκκριτικής δραστηριότητας, τα αδενώδη τριχώματα μπορούν να διακριθούν σε δύο τύπους: 1. Μικρής διάρκειας αδενώδη τριχώματα τα οποία αντιστοιχούν στα τριχώματα κεφαλοειδούς τύπου και 2. Μακράς διάρκειας αδενώδη τριχώματα τα οποία αντιστοιχούν στα τριχώματα ασπιδοειδούς τύπου (Werker, 1993).

**2. Στον τύπο της έκκρισης.** Στα κεφαλοειδή αδενώδη τριχώματα, τα εκκρινόμενα υλικά εκκρίνονται στον εξωτερικό χώρο, ενώ στα ασπιδοειδή συσσωρεύονται σε έναν υποεφυμενιδικό χώρο και δεν εκκρίνονται, εκτός και αν κάποιος εξωτερικός παράγοντας καταστρέψει τον αδένα.

**3. Στο είδος του εκκρινόμενου υλικού.** Τα ασπιδοειδή αδενώδη τριχώματα περιέχουν τις μεγαλύτερες ποσότητες των αιθερίων ελαίων (Kokkini *et al.*, 1994), αν και οι Ascensão *et al.* (1999) αναφέρουν ότι και κάποιες κατηγορίες εκκριτικών κεφαλοειδών τριχωμάτων φαίνεται να εκκρίνουν επίσης μεγάλες ποσότητες αιθερίων ελαίων. Όμως μόνο τα ασπιδοειδή αδενώδη τριχώματα, σύμφωνα με τους McCaskill *et al.* (1992) και Hallahan (2000) φαίνεται να συσσωρεύουν μονοτερπένια στον υποεφυμενιδικό χώρο. Τα κεφαλοειδή αδενώδη τριχώματα εκκρίνουν μεγάλες ποσότητες πολυσακχαριτών, ενώ ίχνη τους μόνο βρίσκονται στα ασπιδοειδή.

Σε εφαπτομενική τομή του φύλλου στο επίπεδο της επιδερμίδας φαίνεται ότι το κύτταρο βάσης κάθε μακροκέφαλης τρίχας (ασπιδοειδής αδένας) περιβάλλεται ακτινωτά από επιδερμικά κύτταρα, τα οποία ανήκουν λειτουργικά στην ελαιοφόρα τρίχα. Η ακτινωτή διάταξη των επιδερμικών κυττάρων γύρω από το κύτταρο βάσης, το μεγάλο μέγεθος του κυττάρου βάσης, το ογκώδες κεντρικό χυμοτόπιό του και ο μεγάλος αριθμός πλασμοδεσμών στα τοιχώματα ανάμεσα από το κύτταρο βάσης και τα ακτινωτά επιδερμικά κύτταρα, επιτρέπουν να υποθέσει κανείς ότι τα προϊόντα της

φωτοσύνθεσης του χλωροφυλλούχου μεσόφυλλου (τα οποία αποτελούν τις προβαθμίδες βιοσύνθεσης του αιθέριου ελαίου), συλλέγονται από τα ακτινωτά επιδερμικά κύτταρα και διοχετεύονται κεντρομόλα στο κύτταρο βάσης, όπου συγκεντρώνονται στο μεγάλο κεντρικό χυμοτόπιό του. Στη συνέχεια μεταφέρονται στο κύτταρο μίσχου και τελικά στα κύτταρα κεφαλής της ελαιοφόρου τρίχας, όπου με τα κατάλληλα ένζυμα μεταβολίζονται σε αιθέριο έλαιο. Το ανατομικό πρότυπο των διαφόρων ειδών ελαιοφόρων τριχών, η πορεία βιοσύνθεσης του αιθερίου ελαίου και ο μηχανισμός έκκρισής του είναι παράμετροι που ελέγχονται από συγκεκριμένα γονίδια. Παρόλα αυτά είναι δυνατόν παράγοντες του περιβάλλοντος όπως το νερό, η θερμοκρασία, η σύσταση του εδάφους κ.ά. να επηρεάζουν τις παραπάνω παραμέτρους (Μποζαμπαλίδης, 2008).

Σχετικά με τα εκκριτικά τριχώματα των ανθέων πολύ λίγα είναι γνωστά όσον αφορά τη θέση και τη δομή τους στα διάφορα τμήματα του άνθους καθώς και τη χημική σύσταση των εκκρινόμενων ουσιών από τους διάφορους αδένες. Δεν είναι επίσης γνωστό αν οι ίδιοι μορφολογικά αδένες όταν παρουσιάζονται σε διαφορετικά όργανα παράγουν τις ίδιες χημικές ουσίες και στην ίδια αναλογία. Στα άνθη, οι ουσίες που εκκρίνονται από τα αδενώδη τριχώματά τους φαίνεται να εξυπηρετούν τόσο την προσέλκυση των επικονιαστών όσο και την προστασία τους από τους θηρευτές τους. Στα νεαρά άνθη, ο κάλυκας είναι πυκνά καλυμμένος στην αποαξονική επιφάνειά του από όλους τους τύπους των αδένων που απαντώνται και στα βλαστητικά μέρη του φυτού. Κατά τη διάρκεια της άνθησης σε είδη όπως το *Majorana syriaca* L., *Origanum vulgare* L. καθώς και σε κάποια είδη *Salvia*, στη στεφάνη παρατηρούνται κεφαλοειδείς αδένες στην αποαξονική επιφάνεια. Υπάρχει όμως μεγάλη διαφοροποίηση όσον αφορά στη θέση και στον τύπο των αδενωδών τριχωμάτων στην προσαξονική επιφάνεια της στεφάνης (Werker, 1993). Στο είδος *Origanum vulgare* L., το ποσοστό των αιθερίων ελαίων αλλά και ο αριθμός των ασπιδοειδών αδένων είναι μεγαλύτερος στα άνθη από ότι στα φύλλα και μάλιστα αυτό είναι πιο έντονο στο χημειότυπο με μεγάλη συγκέντρωση θυμόλης. Επίσης τα κεφαλοειδή αδενώδη τριχώματα είναι σπάνια στη στεφάνη (Werker *et al.*, 1985a).

### **5.2.1. ΑΔΕΝΩΔΗ ΤΡΙΧΩΜΑΤΑ ΣΤΟ ΕΙΔΟΣ *T. capitata* L. Cav.**

Οι επιδερμικοί αδένες του *T. capitata* L. Cav. ανήκουν στα αδενώδη τριχώματα και αποτελούνται από ένα βασικό κύτταρο, ένα επίμηκες κύτταρο μίσχου και μία κεφαλή στην οποία διακρίνονται αρκετά εκκριτικά κύτταρα. Γενικά παρουσιάζονται



απομονωμένοι και σπανίως σε ομάδες των τριών. Κατανέμονται εξίσου και στις δύο επιφάνειες του φύλλου και από τις δύο πλευρές της κεντρικής ηθμαγγειώδους δεσμίδας. Η πυκνότητά τους είναι μεγαλύτερη στα μεγάλα χειμωνιάτικα φύλλα. Περισσότερο πολυάριθμοι φαίνονται να είναι στην αποαξονική επιφάνεια και των χειμωνιάτικων και των καλοκαιρινών φύλλων. Κάποιοι αδένες φαίνεται να παρουσιάζουν κεφαλοειδή οιδήματα. Επίσης διακρίνονται και αδένες με ορατό μίσχο οι οποίοι διαφέρουν τόσο στη μορφολογία όσο και στο τρόπο διάρρηξής τους (Economou-Amilli *et al.*, 1982).

Οι Werker *et al.* (1985b) περιγράφουν μόνο ένα είδος κεφαλοειδούς αδένα (τύπος I). Τόσο οι κεφαλοειδείς όσο και οι ασπιδοειδείς αδένες βρίσκονται διάσπαρτοι και στις δύο επιφάνειες των φύλλων με τους ασπιδοειδείς να είναι περισσότερο πολυάριθμοι κατά μήκος των ηθμαγγειωδών δεσμίδων.

Στο είδος *T. capitata* L. Cav. απαντώνται και κεφαλοειδή και ασπιδοειδή αδενώδη τριχώματα (Werker, 1993).

Οι Figueiredo *et al.* (2008) αναφέρουν ότι στο *T. capitata* L. Cav. απαντώνται αδενώδη τριχώματα τυπικά της οικογένειας Lamiales: ασπιδοειδή και κεφαλοειδή αδενώδη τριχώματα τύπου I και II. Τα ασπιδοειδή τριχώματα αποτελούνται από ένα κοντό κύτταρο-μίσχο και μία μεγάλη κεφαλή η οποία αποτελείται από 12-14 κύτταρα διατεταγμένα σε δύο ομόκεντρους δακτυλίους (ο εσωτερικός αποτελείται από 4 κύτταρα και ο εξωτερικός από 8 έως 10 κύτταρα). Το εκκρινόμενο υλικό συγκεντρώνεται στον υπο-εφυμενιδικό χώρο και απελευθερώνεται όταν η εφυμενίδα διαρρηχθεί κατά μήκος μίας συγκεκριμένης περιοχής στο κέντρο της αδενώδους κεφαλής. Τα κεφαλοειδή τριχώματα και των δύο τύπων αποτελούνται από ένα μίσχο, ένα κοντό λαιμό και μία μονοκύτταρη κεφαλή, η οποία διαφέρει μόνο στο μέγεθος. Ο τύπος II διαθέτει ένα μεγαλύτερο και ωοειδές κύτταρο κεφαλής συγκρινόμενο με τον τύπο I. Τα εκκρινόμενα προϊόντα κυκλοφορούν σε ένα μικρό υπο-εφυμενιδικό χώρο.

### **5.3. ΤΥΠΟΙ ΕΚΚΡΙΣΗΣ**

Ο Fahn (1979) χρησιμοποιεί τον όρο έκκριση για την απομάκρυνση όλων των ουσιών οι οποίες δεν αποθηκεύονται και δεν συμμετέχουν στις περαιτέρω μεταβολικές διεργασίες. Τέτοιες ουσίες θεωρούνται οι ρητίνες, τα κόμμεα και τα αιθέρια έλαια.

Στον εξωκυττάριο τύπο έκκρισης (extracellular secretion), διακρίνουμε την ενδογενή (endogenous secretion) και εξωγενή (exogenous secretion) έκκριση. Στην ενδογενή έκκριση τα εκκρινόμενα υλικά δεν απομακρύνονται από τους ενδοκυττάριους χώρους εκτός από την περίπτωση των πτητικών ουσιών, ενώ στην εξωγενή έκκριση συμμετέχουν διάφοροι τύποι επιδερμικών κυττάρων οι οποίοι απελευθερώνουν τα εκκρινόμενα υλικά είτε απευθείας στον εξωτερικό χώρο είτε σε αρκετές περιπτώσεις, σε έναν υποεμφυμενιδικό χώρο. Η απομάκρυνση των εκκρινόμενων στοιχείων από το κυτόπλασμα μπορεί να επιτευχθεί με δύο τρόπους:

- οι εκκριτικές ουσίες απελευθερώνονται από τα κύτταρα που τα παράγουν έπειτα από τη διάρρηξή τους και τον θάνατό τους (ολοκρινής έκκριση, holocrine secretion)
- οι εκκριτικές ουσίες εκκρίνονται από το άθικτο κυτόπλασμα (μεροκρινής έκκριση, merocrine secretion). Σε αυτή την περίπτωση διακρίνουμε α. Την κυστοειδή έκκριση (granulocrine secretion) όπου οι εκκριτικές ουσίες απομονώνονται από το κύτταρο μέσα στο κυτόπλασμα, υπό μορφή κυστιδίων, τα οποία συγχωνεύονται με το πλασμάλημμα ή τον τονοπλάστη και β. Την εξωκρινή έκκριση (eccrine secretion) όταν οι εκκριτικές ουσίες διαπερνούν το πλασμάλημμα ή τον τονοπλάστη είτε εξαιτίας της διαφοράς της συγκέντρωσής τους είτε με ενεργή μεταφορά (Thomson and Healey, 1984).

#### **5.4. ΤΑΞΙΝΟΜΗΣΗ ΕΚΚΡΙΤΙΚΩΝ ΤΡΙΧΩΜΑΤΩΝ ΣΥΜΦΩΝΑ ΜΕ ΤΙΣ ΟΥΣΙΕΣ ΠΟΥ ΕΚΚΡΙΝΟΥΝ**

Τα αδενώδη πολυκύτταρα τριχώματα μπορούν να ταξινομηθούν και με βάση τη χημική σύσταση των ουσιών που εκκρίνουν οι οποίες παρουσιάζουν μεγάλη ποικιλομορφία (πολυσακχαρίτες, σάκχαρα, άλατα, λιπίδια, αιθέρια έλαια, ρητίνες, πρωτεΐνες κλπ). Ο Fahn (1979) ταξινόμησε τους εκκριτικούς ιστούς σε δύο ομάδες:

1. Ιστοί οι οποίοι απελευθερώνουν ουσίες μη ή ελαφρώς τροποποιημένες και εφοδιάζονται άμεσα ή έμμεσα από το αγγειακό σύστημα, όπως νεκτάρια και αλαταδένες
2. Εκκριτικοί ιστοί οι οποίοι συνθέτουν τις ουσίες που εκκρίνουν. Οι ουσίες αυτές μπορεί να είναι υδρόφιλες όπως στις δηκτικές τρίχες ή λιπόφιλες όπως τα εκκριτικά τριχώματα της οικογένειας Lamiaceae.

Η δυσκολία που παρουσιάζεται σε αυτήν την προσπάθεια ταξινόμησης είναι ότι μερικά εκκριτικά τριχώματα εκκρίνουν ουσίες οι οποίες δεν κατατάσσονται σε μία μόνο κατηγορία. (Werker, 2000). Στην οικογένεια Lamiaceae π.χ. εκτός από τις λιπόφιλες ουσίες εκκρίνονται από κάποια κεφαλοειδή (capitate) αδενώδη τριχώματα και μεγάλες ποσότητες πολυσακχαριτών, οι οποίες διαφέρουν σε ποσότητα μεταξύ των ειδών. Επίσης, όπως αναφέρουν οι Ascensão και Pais (1998), τα εκκρίματα των κεφαλοειδών αδενωδών τριχωμάτων του φυτού *Leonotis leonorus* της οικογένειας Lamiaceae είναι ένα σύνθετο μείγμα πρωτεϊνών, ουδέτερων και όξινων πολυσακχαριτών σε συνδυασμό με αιθέρια έλαια και άγλυκα φλαβονοειδή.

Οι Werker *et al.* (1985b) αναφέρει ότι στους ασπιδοειδείς αδένες, τα υλικά που εκκρίνονται είναι λιπόφιλα αλλά, όπως δείχθηκε με τις χρώσεις Sudan IV και Ruthenium Red, υπάρχουν ίχνη από πολυσακχαρίτες, οι οποίοι ανιχνεύονται και στα κυτταρικά τοιχώματα και στο περιεχόμενο των τεσσάρων κεντρικών κυττάρων της εκκριτικής κεφαλής. Η λειτουργία αυτών των πολυσακχαριτών δεν είναι γνωστή. Πιθανόν να βοηθούν ως λιπαντικό για τη διευκόλυνση της επέκτασης του φύλλου (Werker, 1993).

## 5.5. ΚΑΤΑΝΟΜΗ ΤΡΙΧΩΜΑΤΩΝ

Τόσο τα αδενώδη όσο και τα μη αδενώδη τριχώματα παρουσιάζουν μεγάλη ποικιλομορφία στην κάλυψη των διαφόρων τμημάτων του φυτού, όχι μόνο όσον αφορά τη μεταξύ τους αναλογία αλλά και την ποικιλομορφία μεταξύ των ειδών και ακόμα ανάμεσα στις δύο πλευρές των οργάνων όπως στα φύλλα, στα βράκτια, στα σέπαλα και τα πέταλα. Μπορούν να εμφανίζονται σε μία πλευρά των φύλλων μόνο ή και στις δύο, ομοιόμορφα ή και ανομοιόμορφα. Στο φυτό *Leonotis leonorus* για παράδειγμα, και στις δύο πλευρές του φύλλου εντοπίζονται τόσο ασπιδοειδή όσο και κεφαλοειδή αδενώδη τριχώματα. Στην αποαξονική επιφάνεια του φύλλου, η πυκνότητά τους είναι υψηλότερη μεταξύ των αγγειωδών δεσμίδων. Πάνω στις αγγειώδεις δεσμίδες και στην περιφέρεια του φύλλου σπάνια εντοπίζονται τριχώματα ενώ τα μη αδενώδη είναι άφθονα. Στην προσαξονική επιφάνεια τα αδενώδη τριχώματα είναι πυκνά ενώ ανάμεσα τους βρίσκονται διάσπαρτα τα μη αδενώδη. Τα κεφαλοειδή αδενώδη τριχώματα τύπου I είναι άφθονα ενώ τα τύπου II είναι σπάνια. (Ascensão *et al.*, 1995, Ascensão and Pais, 1998). Στο είδος *Mentha X piperita* (κοινώς μέντα), υπάρχουν μεγάλες διαφορές όχι μόνο όσον αφορά την κατανομή των αδένων αλλά και περιοχών όπου οι αδένες είναι ενεργοί. Οι διαφορές αυτές δεν

εστιάζονται μόνο μεταξύ της αποαξονικής και προσαξονικής επιφάνειας των φύλλων αλλά και μεταξύ της κορυφής και της βάσης του φύλλου. Υπάρχουν διπλάσιοι σε αριθμό αδένες στην αποαξονική επιφάνεια και περισσότεροι αδένες στη βάση και στο μέσο του φύλλου σε σχέση με την κορυφή (Turner *et al.*, 2000). Στο είδος *Salvia officinalis* L., παρουσιάζεται μία αρκετά ομοιόμορφη κατανομή των αδενικών τριχωμάτων και στις δύο επιφάνειες, με υψηλότερη πυκνότητα στην αποαξονική επιφάνεια (Venkatachalam *et al.*, 1984). Στο είδος *Plectanthus ornatus*, τα ασπιδοειδή αδενώδη τριχώματα περιορίζονται μόνο στη αποαξονική επιφάνεια ενώ τα κεφαλοειδή αδενώδη τριχώματα κατανέμονται ομοιόμορφα και στις δύο επιφάνειες (Ascensão, 1999). Στο *Origanum vulgare* η πυκνότητα των αδενωδών τριχωμάτων είναι υψηλότερη στην προσαξονική επιφάνεια σε σχέση με την αποαξονική ενώ τα μη αδενώδη τριχώματα είναι πυκνότερα στην αποαξονική σε σχέση με την προσαξονική επιφάνεια σε υψόμετρο 200 m και παρουσιάζουν αυξανόμενη πυκνότητα από τα φύλλα της άνοιξης προς τα φύλλα του φθινοπώρου (Kofidis *et al.*, 2003). Στο θυμάρι οι ελαιοφόρες τρίχες είναι περισσότερο πυκνές (και συνεπώς πιο πολλές) στην αποαξονική επιφάνεια του φύλλου και λιγότερο πυκνές στην προσαξονική (Μποζαμπαλίδης, 2008).

Όπως αναφέρεται από τους Figueiredo *et al.* (2008), η διαφορετική κατανομή και συχνότητα των τριχωμάτων στα είδη του γένους *Thymus* μπορεί εν μέρει να εξηγήσει τη διαφορετική σύσταση των ελαίων και τη διαφορετική απόδοση που παρουσιάζουν, όταν αναλύονται ξεχωριστά τα διάφορα υπέργεια τμήματα του φυτού. Η πυκνότητα των αδενικών τριχών στα φύλλα είναι λειτουργικά συνδεδεμένη με τη διαπνοή, την υπερθέρμανση του φύλλου, τις προσβολές από επιβλαβή έντομα, την υπεριώδη ακτινοβολία. Επίσης σχετίζεται γραμμικά με την απόδοση των φύλλων σε αιθέριο έλαιο. Όσο πιο πολλές οι ελαιοφόρες τρίχες στα φύλλα, τόσο μεγαλύτερη είναι και η ποσότητα του αιθερίου ελαίου που παράγεται από τα φύλλα (Μποζαμπαλίδης, 2008).

Η μικροσκοπική έρευνα της ανατομίας των φύλλων των αρωματικών φυτών έδειξε ότι στα νεαρά νεοσχηματιζόμενα φύλλα συναντώνται ελαιοφόρες τρίχες σε όλα τα στάδια ανάπτυξής τους, δηλαδή τρίχες στην αρχή της δημιουργίας τους (πρώτες κυτταροδιαίρεσεις των αδενικών κυττάρων), τρίχες αναπτυγμένες που εκκρίνουν αιθέριο έλαιο (ολοκλήρωση των κυτταροδιαίρεσεων των αδενικών κυττάρων) και τρίχες γηρασμένες οι οποίες έχουν σταματήσει να εκκρίνουν. Το γεγονός ότι στο ίδιο νεαρό φύλλο βρίσκονται ταυτόχρονα αναπτυσσόμενες, αναπτυγμένες και γηρασμένες

ελαιοφόρες τρίχες υποδηλώνει ότι η διαδικασία της έκκρισης του αιθερίου ελαίου είναι ασύγχρονη (Venkatachalam *et al.* 1984, Μποζαμπαλίδης 2008).

Μια άλλη σημαντική παρατήρηση είναι ότι τα πολύ νεαρά φύλλα (κορυφαίο τμήμα του βλαστού) έχουν μια ιδιαίτερα πυκνή επικάλυψη από αδενικές τρίχες σε σχέση με τα ώριμα φύλλα στα κατώτερα μέρη του βλαστού. Το γεγονός αυτό συνδέεται με το ότι τα πολύ νεαρά φύλλα δεν έχουν μηχανική ενδυνάμωση και συνεπώς είναι περισσότερο ευάλωτα στους εχθρούς (κυρίως στα έντομα). Συνεπώς χρειάζονται μεγαλύτερη προστασία, η οποία εξασφαλίζεται από τα πυκνότερα αδενώδη αλλά και μη αδενώδη τριχώματα. Όταν ξεκινά η επιμήκυνση του φύλλου, βαθμιαία αυξάνει και η απόσταση μεταξύ των αδένων (Werker, 1993).

Ο σχηματισμός πλήρως ανεπτυγμένων ελαιοφόρων τριχών στα πολύ νεαρά φύλλα (μήκους χιλιοστών), στα οποία δεν έχουν σχηματιστεί ακόμη τα στόματα και δεν έχει διαφοροποιηθεί το μεσόφυλλο σε δρυφακτοειδές και σπογγώδες παρέγχυμα, υπογραμμίζει την αναγκαιότητα της προστατευτικής παρουσίας των ελαιοφόρων τριχών από πολύ νωρίς ακόμη (Μποζαμπαλίδης, 2008).

Σε αντιδιαστολή με τα παραπάνω αναφερόμενα, τα ώριμα φύλλα καλύπτονται αποκλειστικά από ανεπτυγμένους αδένες στο είδος *Origanum dictamnus* L. (Bosabalidis and Tsekos 1982, Μποζαμπαλίδης 2008).

## 5.6. ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΤΡΙΧΩΜΑΤΩΝ

Η ανάπτυξη των τριχωμάτων ξεκινά σε ένα πρώιμο στάδιο της ανάπτυξης των φύλλων, συχνά πριν την ανάπτυξη των στομάτων και κάποιες φορές πριν ακόμα να μπορούν να διακριθούν τα εμβρυακά φύλλα (Werker, 2000). Είναι μία διαδικασία σχετικά πολύ γρήγορη και, όπως αναφέρουν οι Turner *et al.* (2000), στο είδος *Mentha X piperita* η όλη διαδικασία ανάπτυξης των ασπιδοειδών αδενωδών τριχωμάτων διαρκεί 60 ώρες από την έναρξη μέχρι και το γέμισμά τους.

Στο πρώτο στάδιο, ένα επιδερμικό κύτταρο διαφοροποιείται, δημιουργώντας έναν μονοκύτταρο, ή πολυκύτταρο αδένα. Το επιδερμικό αυτό κύτταρο, διακρίνεται από τα γειτονικά του, από το γεγονός ότι παρουσιάζει πολύ πυκνό κυτόπλασμα και μεγάλο πυρήνα. Σε όργανα στα οποία συνυπάρχουν αδενώδη και μη αδενώδη τριχώματα, η διάκριση μεταξύ των δύο τύπων, στη συγκεκριμένη αυτή φάση, ενδεχομένως να είναι αδύνατη. Στην οικογένεια Lamiaceae για παράδειγμα, τόσο οι

ασπιδοειδείς όσο και οι κεφαλοειδείς αδένες, προκύπτουν από την αύξηση του μεγέθους ενός πρωτοδερμικού κυττάρου (Bruni and Modenesi 1983, Kolalite 1996, Werker 2000). Κατά το στάδιο αυτό, οι αδενώδεις δομές προετοιμάζονται, τόσο μορφολογικά όσο και γονιδιακά και βιοχημικά, για την παραγωγή εκκριτικών ουσιών. Τα εκκριτικά κύτταρα, στις αρχικές αυτές φάσεις, φαίνεται να μην συσσωρεύουν έλαιο, ενώ η εφυμενίδα παραμένει προσκολλημένη στο κυτταρικό τοίχωμα της κεφαλής. Στο είδος *Salvia officinalis* L., η περικλινής διαίρεση του αρχικού κυττάρου δημιουργεί το κύτταρο του μίσχου το οποίο με τη σειρά του διαιρείται για τη δημιουργία του πρώτου εκκριτικού κυττάρου. Αυτό το κύτταρο υφίσταται αντικλινείς διαιρέσεις παράγοντας την αδενώδη κεφαλή από δύο, τέσσερα, οχτώ ή περιστασιακά δέκα ή δώδεκα κύτταρα (Venkatachalam *et al.*, 1984). Μόνο μετά τις δύο περικλινείς διαιρέσεις και αφού βρίσκεται στο τρίτο κυτταρικό στάδιο είναι δυνατό να διακριθούν τα αδενώδη από τα μη αδενώδη τριχώματα (Bruni and Modenesi, 1983).

Στα αδενώδη τριχώματα, διακρίνονται τρεις αναπτυξιακές φάσεις:

1. Προ-εκκριτική φάση
2. Εκκριτική φάση
3. Μετεκκριτική φάση (Ascensão and Pais 1998, Turner *et al.* 2000).

Η προ-εκκριτική φάση σταματά όταν ο αδένας έχει διαφοροποιηθεί πλήρως, με τις επιμέρους δομές του να είναι ευδιάκριτες και να παρουσιάζουν τα ιδιαίτερα χαρακτηριστικά τους. Για παράδειγμα, στα κύτταρα της βάσης των κεφαλοειδών έχουν σχηματιστεί μεγάλα χυμοτόπια και κυστίδια, στο μίσχο παρουσιάζονται ελαιοσταγονίδια και στην κεφαλή μικρά χυμοτόπια, κυστίδια, μιτοχόνδρια και άλλα οργανίδια. Παρόμοια χαρακτηριστικά εμφανίζονται και στους ασπιδοειδείς αδένες.

Η δεύτερη φάση, είναι η εκκριτική. Κατά τη φάση αυτή, η κεφαλή του αδένος γεμίζει σταδιακά με το απέκκριμα, ενώ η εφυμενίδα παραμένει προσκολλημένη στο κυτταρικό της τοίχωμα. Γίνονται ιδιαίτερα εμφανή τα οργανίδια Golgi και το ενδοπλασμικό δίκτυο, το οποίο πολλές φορές εντοπίζεται γύρω από πλαστίδια και μιτοχόνδρια ή κοντά στην κυτοπλασματική μεμβράνη (Ascensão and Pais 1998, Sharma *et al.* 2003). Από τα συστατικά του αιθέριου ελαίου, τα σεσκιτερπένια παράγονται στο θεμελιώδες πλάσμα, τα δε μονοτερπένια στα πλαστίδια (Bick and

Lange, 2003). Ο χρόνος που απαιτείται από τη δημιουργία του αδένου, μέχρι το εκκριτικό στάδιο, σύμφωνα με τους Turner *et al.* (2000), φτάνει τις 30 ώρες.

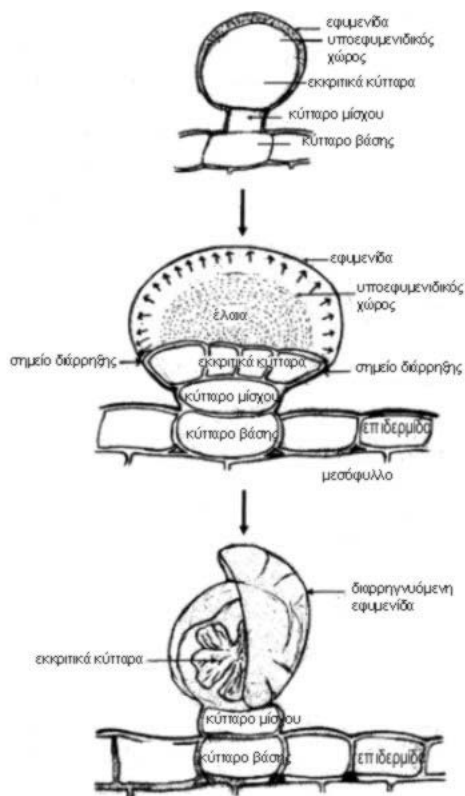
Η μετεκκριτική φάση διακρίνεται σε τρία στάδια: ωρίμαση, διάρρηξη της εφυμενίδας και αποδιάταξη των εκκριτικών κυττάρων, σύμφωνα με τους Sharma *et al.* (2003). Η ωρίμαση αφορά στο διαχωρισμό της εφυμενίδας από το κυτταρικό τοίχωμα, συμπαρασύροντας μαζί της μέρος του κυτταρικού τοιχώματος στο οποίο έχει εναποτεθεί κουτίνη. Δημιουργείται έτσι ένας υποεφυμενιδικός χώρος στον οποίο συγκεντρώνεται το εκκριτικό υλικό. Ο υποεφυμενιδικός χώρος προκειμένου να γεμίσει χρειάζεται 30 ώρες. Ακολουθεί η διάρρηξη της εφυμενίδας, η έκκριση του περιεχομένου του αδένου και η διακοπή της παραγωγής εκκριτικών υλικών (Sharma *et al.* 2003, Turner *et al.* 2000, Werker 2000). Η διάρρηξη είναι ένας μηχανισμός ο οποίος δεν έχει πλήρως μελετηθεί. Παρ' όλα αυτά, εικάζεται ότι οφείλεται στην πίεση που δέχεται η εφυμενίδα από τα συσσωρευμένα υλικά, καθώς το πάχος της, στο πάνω μέρος της εκκριτικής κεφαλής, είναι το μισό από αυτό που παρατηρείται στα πλάγια. Τη διάρρηξη ακολουθεί η αποδιοργάνωση των εκκριτικών κυττάρων και η συρρίκνωσή τους. Στην Εικόνα 4 απεικονίζεται η αλληλουχία των τριών αναπτυξιακών σταδίων του ασπιδοειδούς αδένου σύμφωνα με τους Sharma *et al.* (2003).

Η παρουσία ελεύθερου αιθέριου ελαίου στο θεμελιώδες πλάσμα (όχι μέσα σε κάποιο μεμβρανικό διαμέρισμα) θα μπορούσε να προκαλέσει τη δηλητηρίασή του, γι αυτό και συνήθως αυτό απαντάται με γλυκοζιτική μορφή (ενωμένο με σάκχαρο). Για τους ασπιδοειδείς αδένες του *Origanum dictamnus* L., φάνηκε ότι στο στάδιο της έκκρισης στον υποεφυμενιδικό χώρο σχηματίζονται δύο διαμερίσματα. Το πρώτο είναι σαν μεγάλη κύστη, τοποθετείται στην κορυφή της εκκριτικής κεφαλής και περιέχει αιθέριο έλαιο, ενώ το δεύτερο έχει σχήμα δακτυλίου, βρίσκεται προς τη βάση της κεφαλής και περιέχει πολυσακχαρίτες. Στον κορυφαίο θάλαμο, υπάρχει και ένα μικρό πλευρικό τμήμα που περιέχει αιθέρια έλαια και πολυσακχαρίτες, οι οποίοι φαίνονται με το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο ως ημιδιαφανή σταγονίδια μέσα στο σκούρο αιθέριο έλαιο. Τα σταγονίδια αυτά πιθανώς προκύπτουν, όταν οι γλυκοζίτες υδρολυθούν, αφού περάσουν το κυτταρικό τοίχωμα και το πλασμάλημμα φτάνοντας στο κορυφαίο διαμέρισμα. Έτσι, αυτά τα σταγονίδια πιθανά να είναι τα προϊόντα της υδρόλυσης (το κλάσμα των σακχάρων) ενώ το άγλυκο κλάσμα (αιθέριο έλαιο) συγκεντρώνεται στο ανώτερο μέρος της κεφαλής. Ο δακτυλιοειδής χώρος στη βάση

της κεφαλής πρέπει να σχετίζεται με τον μηχανισμό της διάρρηξης της εφυμενίδας η οποία πραγματοποιείται σε εκείνο το σημείο και πιθανόν η πίεση για την πραγματοποίηση της διάρρηξης να δημιουργείται από τη διαβροχή των πολυσακχαριτών με νερό (Bosabalidis, 2010).

Το παραπάνω μοντέλο δεν αφορά αδιακρίτως όλους τους τύπους αδένων. Για παράδειγμα, δεν έχει αναφερθεί ότι οι κεφαλοειδείς αδένες στην οικογένεια *Lamiaceae* υφίστανται διάρρηξη της εφυμενίδας, αλλά ούτε ότι εκκρίνουν τα παραγόμενα υλικά τους εκτός των εκκριτικών κυττάρων (Fahn, 2000). Γι αυτό το λόγο εξελικτικά, τα κεφαλοειδή αδενώδη τριχώματα μπορεί να θεωρηθούν πρωτόγονα αδενώδη τριχώματα σε σχέση με τα ασπιδοειδή, τα οποία φυλογενετικά προέρχονται από μη αδενώδη τριχώματα (Fahn 1988, Sharma *et al.* 2003).

Επίσης όπως δείχθηκε από τις έρευνες των Turner *et al.* (2000) για το φυτό *Mentha X piperita*, οι ασπιδοειδείς αδένες παρουσιάζουν μία παρατεταμένη περίοδο διαφοροποίησης στη βάση και στο μέσο της αποαξονικής επιφάνειας του φύλλου. Ο πρόωρος τερματισμός της διαφοροποίησης των αδένων στην κορυφή των φύλλων ίσως να αποδεικνύει και μία ασύγχρονη ωρίμαση των διαφόρων περιοχών της επιδερμίδας.



**Εικόνα 4: Προτεινόμενη αλληλουχία των τριών αναπτυξιακών σταδίων του ασπιδοειδούς αδένα (Sharma *et al.*, 2003)**



## 6. ΧΗΜΙΚΗ ΣΥΣΤΑΣΗ ΚΑΙ ΑΠΟΔΟΣΗ ΑΙΘΕΡΙΩΝ ΕΛΑΙΩΝ

Οι Bounatirou *et al.* (2007) απομόνωσαν με υδροαπόσταξη τα αιθέρια έλαια από αποξηραμένα, αυτοφυή, υπέργεια τμήματα του φυτού *T. capitata* L. Cav. τα οποία είχαν συλλεχθεί από τρεις διαφορετικές τοποθεσίες της Τυνησίας, σε διαφορετικές φάσεις ανάπτυξης του φυτού (βλαστητική, άνθησης και μετά την άνθηση). Η απόδοση σε αιθέρια έλαια κυμαίνεται από 1 έως 6% κατά βάρος, με το μεγαλύτερο ποσοστό να σημειώνεται την περίοδο μετά την άνθηση. Ταυτοποιήθηκαν 32 συστατικά, τα οποία αποτελούσαν το 98% με 100% των συνολικών αιθερίων ελαίων. Το κλάσμα των μονοτερπενίων ήταν αυτό που κυριάρχησε (93 με 97%) τόσο στη φάση της άνθησης αλλά και μετά την άνθηση με πιο αντιπροσωπευτική ομάδα τα οξυγονωμένα μονοτερπένια (66-86%). Τα σεσκιτερπένια αποτελούν το 5% στη βλαστητική φάση και το 3% στις φάσεις της άνθησης και μετά την άνθηση.

Τα αποτελέσματα αυτά επιβεβαίωσαν παλαιότερες έρευνες και άλλων ερευνητών και δείχνουν μεγάλη συσχέτιση ανάμεσα στην απόδοση σε αιθέρια έλαια και τη φάση ανάπτυξης του φυτού (Hedhili *et al.* 2002, Figueiredo *et al.* 2008).

Η καρβακρόλη είναι το κύριο συστατικό όλων των αιθερίων ελαίων σε ποσοστά 73% στη βλαστητική φάση, 74% στην άνθηση και 66% μετά την άνθηση. Επίσης τα έλαια χαρακτηρίζονται από υψηλά επίπεδα *p*-κυμενίου (5-17%),  $\gamma$ -τερπινενίου (2-14%) και  $\beta$ -καρνοφυλλενίου (1-4%). Οι διαφορές της ποσοστιαίας ανάλυσης στις διάφορες φάσεις ανάπτυξης αποδεικνύουν ότι το *p*-κυμένιο είναι η πρόδρομη ουσία της καρβακρόλης καθώς το *p*-κυμένιο παρουσιάζει τη μεγαλύτερη συγκέντρωση όταν η καρβακρόλη βρίσκεται στη μικρότερη συγκέντρωσή της. Οι Figueiredo *et al.* (2008), σημειώνουν ότι παρουσιάζονται διαφορές στη σύσταση των αιθερίων ελαίων ανάλογα με το αν έχουν απομονωθεί από τα φύλλα ή τα άνθη ή ανάλογα με την περιεκτικότητα του δείγματος σε άνθη. Η ανάλυση διασποράς στην έρευνα των Bounatirou *et al.* (2007) (cluster analysis) έδειξε μεγάλη ομοιογένεια των αποτελεσμάτων ανεξάρτητα από τα μέρη του φυτού τα οποία αναλύθηκαν (φύλλα, ανθικοί οφθαλμοί, άνθη και γερασμένα άνθη), από τη θέση συλλογής του φυτικού υλικού και τις διαφορετικές κλιματικές συνθήκες των διαφόρων τοποθεσιών συλλογής.

Σε παρόμοια αποτελέσματα κατέληξαν και οι Figueiredo *et al.* (2008), σημειώνοντας ότι, αντίθετα με τα αιθέρια έλαια των ειδών του γένους *Thymus*, το *T. capitata* L.

Cav. παρουσιάζει μία μεγάλη χημική ομοιογένεια, η οποία χαρακτηρίζεται από τις μεγάλες συγκεντρώσεις της καρβακρόλης. Ο χημικός πολυμορφισμός του γένους *Thymus* μπορεί να σχετίζεται, όπως σημειώνουν οι ίδιοι ερευνητές, με την ετερογένεια των περιβαλλοντικών συνθηκών, όπως η διαφορετική υγρασία, το εύρος των θερμοκρασιών και ο διαφορετικός τύπος εδάφους. Ανάλογα συμπεράσματα είχαν δημοσιευθεί και παλιότερα από διάφορους ερευνητές όπως σημειώνεται από τον Stahl-Biskup (2002). Ο ερευνητής παραθέτει τις χημικές αναλύσεις που πραγματοποιήθηκαν σε δείγματα του είδους *T. capitata* L. Cav. στις διαφορετικές γεωγραφικές περιοχές εξάπλωσής του. Τα αποτελέσματα δεν διαφέρουν από αυτά που έχουν ήδη αναφερθεί. Οι Kuštrak *et al.* (1990), αναλύοντας τα αιθέρια έλαια αυτοφυών φυτών του είδους από περιοχές της Γιουγκοσλαβίας, καταλήγουν στο συμπέρασμα ότι η καρβακρόλη αποτελεί το κύριο συστατικό των αιθερίων ελαίων (76–83%). Για την περιοχή της Πορτογαλίας οι Machado *et al.* (2010) σημειώνουν ότι η καρβακρόλη κυριαρχεί στα αιθέρια έλαια σε ποσοστό 74,6% ενώ οι Faleiro *et al.* (2005) για φυτά που συλλέχθηκαν της περιόδου της άνθησης έχουν υπολογίσει το ποσοστό της καρβακρόλης σε 79%.

Οι Hedhili *et al.* (2000), αναφέρουν πως υπάρχουν ερευνητές όπως οι Fleisher *et al.* (1984) και οι Ravid *et al.* (1986), οι οποίοι υποστηρίζουν την ύπαρξη δύο χημειότυπων στο είδος: της καρβακρόλης και της θυμόλης. Σε δύο χημειότυπους αναφέρονται και οι Kokkini *et al.* (2003). Για τον προσδιορισμό των δύο χημειότυπων σε φυτά του είδους, τα οποία είχαν συλλεχθεί από δύο διαφορετικές περιοχές της Κρήτης σε κοντινές όμως χρονικές περιόδους (Αύγουστο και Σεπτέμβριο), κάνουν λόγο και οι Thanos *et al.* (1995).

Για τα ελληνικά δεδομένα οι Kokkini and Vokou (1989) συνέλεξαν αυτοφυή φυτά διαφορετικών πληθυσμών *T. capitata* L. Cav., στην περίοδο της άνθησης. Οι χημικές αναλύσεις των αιθερίων ελαίων οδήγησαν στο συμπέρασμα ότι η περιεκτικότητα σε καρβακρόλη κυμαίνεται από 44,6 έως 81,0% ενώ η απόδοση σε αιθέρια έλαια υπολογίστηκε σε 1,0 έως 3,0%. Επίσης οι Daferera *et al.* (2002), αναλύοντας αυτοφυή φυτά του *T. capitata* L. Cav. προσδιόρισαν την εκατοστιαία χημική σύσταση των αιθερίων ελαίων ως εξής: (Πίνακας 1)

Καρβακρόλη	81,5
$\pi$ -Κυμένιο	5,4
$\beta$ -Καρυοφυλλένιο	2,7
$\gamma$ -Τερπινένιο	2,6
$\beta$ -Μυρκένιο	1,1
$\alpha$ -Πινένιο	0,8
$\alpha$ -Τερπινένιο	0,8
Θουγιένιο	0,5
Τερπινεν-4-όλη	0,5
Λιναλοόλη	0,4
Τερπινολένιο	0,2
Βορνεόλη	0,2
Θυμόλη	0,2
Καμφθένιο	0,1
Σύνολο	96,5

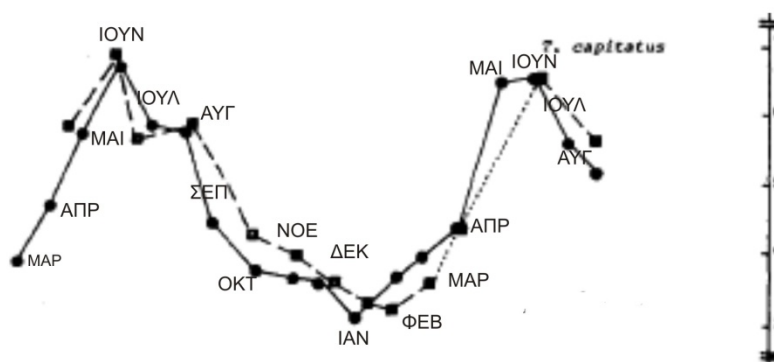
**Πίνακας 1:** Εκατοστιαία χημική σύσταση αιθερίων ελαίων του *T. capitata* L. Cav. (Daferera *et al.*, 2002)

Τα παραπάνω αποτελέσματα έρχονται σε πλήρη συμφωνία με τα αποτελέσματα των ερευνητών που ήδη έχουν αναφερθεί.

Επειδή η οσμή της καρβακρόλης θυμίζει ρίγανη, και το είδος χαρακτηρίζεται από μεγάλη περιεκτικότητα σε καρβακρόλη, αυτό έχει ως αποτέλεσμα να χρησιμοποιούνται στην Ελλάδα οι αυτοφυείς πληθυσμοί του με το εμπορικό όνομα «ρίγανη» (Kokkini και Vokou 1989, Κουκ 2003).

Οι Vokou και Margaris (1986), επίσης μελέτησαν την εποχική διακύμανση της περιεκτικότητας του *T. capitata* L. Cav. σε αιθέρια έλαια και παρατήρησαν μία περιοδικότητα της συγκέντρωσης ανάλογη με την εναλλαγή των εποχών. Μάλιστα σημειώνουν ότι στο συγκεκριμένο είδος, ανεξάρτητα από την περιοχή με κλίμα μεσογειακού τύπου, στην οποία αναπτύσσεται το φυτό, παρουσιάζει πάντα την ίδια περιοδικότητα όσον αφορά στην εποχική διακύμανση σε αιθέρια έλαια. Οι διαφορές που παρουσιάζονται εντοπίζονται μόνο στις απόλυτες τιμές. Οι χαμηλότερες τιμές απαντώνται τους χειμωνιάτικους μήνες. Μετά το Φεβρουάριο οι ποσότητες των αιθερίων ελαίων αυξάνουν και πάλι. Η μεγαλύτερη παραγωγή επομένως αιθερίων ελαίων συμπίπτει με την περίοδο ανάπτυξης (την άνοιξη). Αξιοσημείωτο είναι να παρατηρηθεί ότι την άνοιξη και το φθινόπωρο οι ποσότητες των αιθερίων ελαίων είναι παρόμοιες (Εικόνα 5). Οι ταξιανθίες περιέχουν περισσότερα αιθέρια έλαια σε σχέση με τα φύλλα. Τα αιθέρια έλαια συσσωρεύονται στα φύλλα και μειώνονται κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού εξαιτίας των κλιματικών συνθηκών που ευνοούν την εξάτμισή τους (υψηλές θερμοκρασίες, άνεμος, ξηρασία) και αδρανοποιούν τους αναπτυξιακούς μηχανισμούς και τη νέα παραγωγή αιθερίων ελαίων.

ΣΥΓΚΕΝΤΡΩΣΗ ΑΙΘΕΡΙΩΝ ΕΛΑΙΩΝ  
ml/100 gr ξηρής μάζας



Εικόνα 5: Εποχικές διακυμάνσεις της συγκέντρωσης αιθερίων ελαίων από τα φύλλα του φυτού *T. capitata* L. Cav. Οι κύκλοι αντιστοιχούν στο χρονικό διάστημα 1978-1979 και τα τετράγωνα στο χρονικό διάστημα 1981-1982 (Vokou and Margaris, 1986).

## 6.1. ΟΙΚΟΛΟΓΙΚΗ ΔΙΑΣΤΑΣΗ ΤΗΣ ΠΑΡΟΥΣΙΑΣ ΤΩΝ ΑΙΘΕΡΙΩΝ ΕΛΑΙΩΝ

Τα αιθέρια έλαια των φρυγάνων φαίνεται να επιτελούν σημαντικό έργο καθώς επηρεάζουν αρκετές λειτουργικές δραστηριότητες. Είναι γνωστός ο αντιδιαπνοϊκός τους ρόλος, η προστασία που προσφέρουν από φυτοφάγα ζώα και έντομα, η αλληλεπίδρασή τους με μικροοργανισμούς στις διαδικασίες αποσύνθεσης, ο ρόλος τους στην ευφλεκτότητα των μεσογειακών οικοσυστημάτων καθώς και η επίδρασή τους στη σύνθεση των φυτικών ειδών εξαιτίας της αλληλοπάθειας που παρουσιάζουν.

Έρευνες αποδεικνύουν ότι τα αιθέρια έλαια του *T. capitata* L. Cav. δεν φαίνεται να επηρεάζουν τη φύτευση των σπερμάτων άλλων ειδών, καλλιεργούμενων ή μη, αλλά επηρεάζουν την ανάπτυξη των αρτιβλάστων, ιδίως των καλλιεργούμενων ειδών, καθώς τα άλλα αυτοφυή είδη φαίνεται να έχουν προσαρμοστεί στην παρεμποδιστική τους δράση. Επίσης τα αιθέρια έλαια του *T. capitata* L. Cav., επηρεάζουν τόσο τη φύτευση όσο και την ανάπτυξη των αρτιβλάστων του ίδιου είδους (αυτοαλληλοπάθεια ή αυτοπάθεια) (Vokou, 1992). Το αποτέλεσμα σε ένα ενδιαίτημα είναι, παρά τη μεγάλη φυτρωτικότητα των σπερμάτων, τα αρτίβλαστα να είναι σπάνια. Έτσι αποφεύγεται ο ανταγωνισμός και ρυθμίζεται η πυκνότητα των φυτών. Επίσης το γεγονός αυτό μπορεί να θεωρηθεί ως προσαρμογή στο πολύ συχνό φαινόμενο των πυρκαγιών. Η καταστροφή των τερπενικών φυτοτοξινών από το έδαφος και τη στρωμνή εξαιτίας της φωτιάς επιτρέπει τη φύτευση των σπερμάτων και την ανάπτυξη των αρτιβλαστών με αποτέλεσμα την επιβίωσή τους και την επαναφορά του καμένου οικοσυστήματος (Vokou and Margaritis, 1982).

Τα αιθέρια έλαια φαίνεται να καθιστούν απαγορευτική και τη φύτευση των σπερμάτων μέσα στον κάλυκα, στο είδος *T. capitata* L. Cav. Το φαινόμενο της διασποράς των σπερμάτων μαζί με τους κάλυκες αποτελεί ένα προσαρμοστικό μηχανισμό αποφυγής της φύτευσης σε πρόωρο στάδιο εξαιτίας μιας απρόσμενης βροχής στα πρόωρα στάδια της υγρής περιόδου μέχρι την έκλυση των αιθερίων ελαίων (Thanos *et al.* 1995, Καραμπουρνιώτης και Λιακόπουλος 2009).

Οι Vokou *et al.* (1984), μελετώντας την επίδραση των αιθερίων ελαίων, των ειδών *T. capitata* L. Cav., *Satureja thymbra* και *Rosmarinus officinalis*, χαρακτηριστικών φρυγάνων του μεσογειακού οικοσυστήματος, στους μικροοργανισμούς του εδάφους, κατέληξαν στο συμπέρασμα ότι τα αιθέρια έλαια παρεμποδίζουν τη φύτευση των

σπορίων των μυκήτων και την ανάπτυξη του μυκηλίου, ενώ ταυτόχρονα χρησιμοποιούνται ως θρεπτικό υπόστρωμα κάποιων βακτηρίων τα οποία ενεργοποιούνται. Αυτά τα βακτήρια είναι προσαρμοσμένα να συμβιώνουν με τα φυτά και να ωφελούνται από αυτούς τους δευτερογενείς μεταβολίτες παρά το ότι παρουσιάζουν αντιμικροβιακές ιδιότητες. Συγκεκριμένα μετρήθηκε ότι αργά τον Αύγουστο τα κίτρινα ξερά φύλλα του *T. capitata* L. Cav., περιέχουν 3.5% v/w αιθέρια έλαια, ενώ αρχές Ιανουαρίου στο επιφανειακό στρώμα των φύλλων στο έδαφος η συγκέντρωση είναι ακόμα αρκετά υψηλή (0.5% v/w). Με αυτόν τον τρόπο φαίνεται να επηρεάζονται οι διαδικασίες της αποσύνθεσης καθώς ευνοείται η επικράτηση βακτηρίων σε σχέση με τους μύκητες. Πιθανόν να πρόκειται για έναν προσαρμοστικό μηχανισμό που έχουν αναπτύξει τα φρυγανικά οικοσυστήματα.

## 7. ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗΣ ΣΤΟ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝ

Ο όρος καταπόνηση αναφέρεται στην επίδραση δυσμενών παραγόντων του περιβάλλοντος, οι οποίοι τείνουν να παρεμποδίσουν την εύρυθμη λειτουργία φυσιολογικών μηχανισμών.

Οι παράγοντες καταπόνησης μπορούν να καταχωρηθούν σε δύο κύριες κατηγορίες 1. στους βιοτικούς και 2. στους αβιοτικούς παράγοντες. Στην κατηγορία των βιοτικών παραγόντων συγκαταλέγονται η επικάλυψη, η αλληλοπάθεια και ο παρασιτισμός από άλλα φυτικά είδη, οι προσβολές από διάφορες κατηγορίες παθογόνων και η κατανάλωση ή ο τραυματισμός από διάφορους ζωικούς παράγοντες. Στην κατηγορία των αβιοτικών παραγόντων περιλαμβάνονται η επίδραση της θερμοκρασίας (υπερθέρμανση, ψύχος, παγετός), το υδατικό περιβάλλον (ξηρή ατμόσφαιρα, ξηρό έδαφος, κατάκλιση), οι μηχανικές καταπονήσεις (άνεμος, κάλυψη από χιόνι, τραυματισμοί), η επίδραση της ορατής καθώς και της υπεριώδους ακτινοβολίας, η οξύτητα του εδάφους, η αλατότητα, τα επίπεδα των θρεπτικών παραγόντων, το αέριο περιβάλλον καθώς και διάφοροι ανθρωπογενείς παράγοντες όπως η ρύπανση, τα φυτοφάρμακα, η υποβάθμιση των εδαφών (Καραμπουρνιώτης, 2003).

### 7.1. ΑΜΥΝΑ ΕΝΑΝΤΙ ΤΩΝ ΒΙΟΤΙΚΩΝ ΠΑΡΑΓΟΝΤΩΝ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗΣ

Όπως ήδη έχει αναφερθεί, η σύνθεση των δευτερογενών μεταβολιτών έχει άμεση σχέση με την αντιμετώπιση των βιοτικών παραγόντων καταπόνησης. Τα φυτά αντιμετωπίζουν την ύπαρξη των βιοτικών παραγόντων καταπόνησης στο περιβάλλον τους μέσω δύο κυρίως στρατηγικών:

I. Αποφυγή: Τα φυτικά είδη τα οποία επιλέγουν τη στρατηγική αυτή ενισχύουν αμυντικά τους ιστούς τους, έτσι ώστε να αποκλείσουν την είσοδο των παθογόνων στο εσωτερικό ή να αποτρέψουν την κατανάλωση από τα φυτοφάγα. Η στρατηγική της αποφυγής ταυτίζεται με την ύπαρξη της θεμελιώδους προϋπάρχουσας άμυνας, δηλαδή ένα σύνολο αμυντικών μηχανισμών οι οποίοι έχουν αναλάβει τη μόνιμη προστασία των φυτικών ιστών και οργάνων. Περιλαμβάνει:

1. μορφολογικούς χαρακτήρες. Οι φυτικοί οργανισμοί δίδουν προτεραιότητα στην αμυντική θωράκιση των επιφανειών οι οποίες είναι εκτεθειμένες στο εξωτερικό περιβάλλον (και επομένως και στους εχθρούς). Η επιδερμίδα και τα εξαρτήματά της, η κουτίνη και οι κηροί της εφυμενίδας των υπέργειων οργάνων καθώς και η

σουβερίνη που καλύπτει κυρίως τα υπόγεια όργανα, συνιστούν το βασικό τμήμα της θεμελιώδους άμυνας.

2. ένα εκτεταμένο χημικό οπλοστάσιο δευτερογενών μεταβολιτών. Κατά κανόνα οι δευτερογενείς μεταβολίτες εντοπίζονται σε περιοχές πάνω ή κοντά στην επιφάνεια των φυτικών οργάνων. Κάθε φυτικό είδος έχει στη διάθεσή του περισσότερους του ενός μηχανισμούς άμυνας και ένα μεγάλο αριθμό αμυντικών μεταβολιτών.

Σημαντική συνεισφορά στην άμυνα ενός φυτικού οργανισμού μπορεί να έχουν και απονεκρωμένοι ιστοί, στους οποίους όμως σε ορισμένα στάδια της ανάπτυξής τους έχουν συσσωρευτεί δευτερογενείς μεταβολίτες, συνήθως φαινολικές ουσίες. Χαρακτηριστικά παραδείγματα τέτοιων ιστών αποτελούν το εγκάρδιο ξύλο του κορμού ορισμένων δένδρων, καθώς και ορισμένα επιδερμικά εξαρτήματα όπως οι μη αδενώδεις τρίχες οι οποίες απονεκρώνονται στα τελευταία στάδια της ζωής τους. Στους ιστούς αυτούς κατά τα αρχικά στάδια της ανάπτυξης τους συσσωρεύονται δευτερογενείς μεταβολίτες, συνήθως φαινολικές ουσίες, οι οποίοι προσφέρουν προστασία έναντι παθογόνων αλλά και της υπερϊώδους ακτινοβολίας.

Επίσης οι αδενώδεις τρίχες, οι οποίες απαντώνται σε ένα μεγάλο αριθμό φυτικών ειδών, με χαρακτηριστικούς εκπροσώπους στην οικογένεια Lamiales, εξυπηρετούν την παραγωγή και απέκκριση δευτερογενών μεταβολιτών. Τα προϊόντα αυτά είναι συνήθως πτητικά μίγματα (αιθέρια έλαια) μονοτερπενίων και διτερπενίων. Ένας μεγάλος αριθμός μονοτερπενίων και των παραγώγων τους αποτελούν τοξικούς παράγοντες για τα έντομα.

Η προϋπάρχουσα άμυνα προσαρμόζεται όχι μόνο στην ύπαρξη εχθρών αλλά και στις επικρατούσες συνθήκες του αβιοτικού περιβάλλοντος (συνθήκες φωτισμού, επάρκεια θρεπτικών συστατικών κ.ά.). Το είδος των αμυντικών μεταβολιτών που συντίθενται εξαρτάται, εκτός των άλλων, και από την επάρκεια ορισμένων θρεπτικών συστατικών, όπως του αζώτου. Έλλειψη αζώτου οδηγεί συνήθως στη σύνθεση μεταβολιτών που περιέχουν αποκλειστικά άνθρακα στο μόριό τους (πχ φαινολικές ουσίες), εις βάρος μεταβολιτών που περιέχουν άζωτο (πχ αλκαλοειδή). Η εποχή, το στάδιο της ανάπτυξης και το είδος του οργάνου παίζουν σημαντικό ρόλο στη διαμόρφωση της θεμελιώδους άμυνας. Κατά κανόνα τα νεαρά φύλλα θωρακίζονται με υψηλότερες συγκεντρώσεις δευτερογενών μεταβολιτών, ενώ οι καρποί εμφανίζονται με μειωμένη αμυντική προστασία. Η ικανότητα προσαρμογής των



μηχανισμών της θεμελιώδους προϋπάρχουσας άμυνας διαμορφώνει και την ιδιαίτερη αμυντική «ταυτότητα» του κάθε οργάνου, ή ακόμα ιστού ή κυττάρου: π.χ. η κόμη ενός δένδρου αποτελείται από ένα μεγάλο αριθμό φύλλων κάθε ένα από τα οποία, λόγω των ιδιαίτερων συνθηκών στις οποίες βρίσκεται, διαφέρει από τα υπόλοιπα στο περιεχόμενο σε νερό, σε φαινολικά και θρεπτικά συστατικά, στο βαθμό λιγνινοποίησης, κ.ά. Επομένως κάθε φύλλο διαμορφώνει και ιδιαίτερα αμυντικά χαρακτηριστικά.

II. Ανθεκτικότητα: Τα φυτά τα οποία χαρακτηρίζονται από τη στρατηγική αυτή διαθέτουν την ικανότητα να αντιμετωπίζουν τη βιοτική καταπόνηση στο εσωτερικό πλέον των ιστών τους, ενεργοποιώντας μια σειρά από αμυντικούς μηχανισμούς. Συνήθως στην περίπτωση αυτή χρησιμοποιείται ο όρος επαγόμενη άμυνα, η οποία αφορά σε βιοχημικούς κυρίως μηχανισμούς οι οποίοι εμφανίζονται μόνον όταν εκδηλωθεί προσβολή ή άλλου είδους καταπόνηση.

## **7.2. ΔΕΥΤΕΡΟΓΕΝΕΙΣ ΜΕΤΑΒΟΛΙΤΕΣ**

Τα μόρια του δευτερογενούς μεταβολισμού ή δευτερογενείς μεταβολίτες δεν εμπλέκονται σε ζωτικές λειτουργίες των φυτικών κυττάρων (π.χ. αναπνοή, φωτοσύνθεση). Για πολλές λοιπόν δεκαετίες επικράτησε η αντίληψη ότι αποτελούσαν άχρηστα παραπροϊόντα του πρωτογενούς μεταβολισμού τα οποία αποσύρονται από την κυκλοφορία και συσσωρεύονται σε δομές όπως τα χυμοτόπια ή οι αδένες.

Σήμερα γνωρίζουμε πλέον ότι η σύνθεσή τους σχετίζεται άμεσα:

1. Με την άμυνα έναντι των βιοτικών (όπως φυτοφάγα ζώα, βακτήρια, μύκητες, ιοί ή ανταγωνιστικά φυτά) αλλά και των αβιοτικών παραγόντων καταπόνησης.
2. Με την προσέλκυση των επικονιαστών ή των ζώων διασποράς των σπερμάτων (Wink 1997, Wink 2003).

Είναι σημαντικοί επομένως παράγοντες τόσο για την επιβίωση όσο και την αναπαραγωγική ικανότητα των φυτών και έχουν υποβληθεί σε φυσική επιλογή κατά τη διάρκεια της εξέλιξης των ειδών. Επίσης, λαμβάνοντας υπόψη τον τεράστιο αριθμό τους και ότι 1000 περίπου νέα μόρια καταχωρούνται ετησίως στην ομάδα αυτή, θεωρείται πολύ πιθανό ότι θα ανακαλυφθούν και νέοι ρόλοι τους.

Τα κυριότερα χαρακτηριστικά της ομάδας των δευτερογενών μεταβολιτών είναι τα εξής:

1. Ο συνολικός αριθμός τους υπερβαίνει κατά πολύ εκείνο των πρωτογενών μεταβολιτών.
2. Οι μεταβολίτες αυτοί προέρχονται από ενδιάμεσες ενώσεις του πρωτογενούς μεταβολισμού (π.χ. ακετυλοσυνένζυμο-Α, ορισμένα αμινοξέα, κ.ά.).
3. Η σύνθεση και συσσώρευσή τους αποτελεί μια συντονισμένη και ολοκληρωμένη δραστηριότητα των φυτικών κυττάρων που συνδέεται στενά με την ικανότητα διαφοροποίησης, δηλαδή με το μηχανισμό δημιουργίας εξειδικευμένων κυττάρων και επομένως ακολουθεί συγκεκριμένη πορεία στον τόπο και στο χρόνο. Ως εκ τούτου η σύσταση σε δευτερογενείς μεταβολίτες των κυττάρων ενός συγκεκριμένου ιστού ή οργάνου ή κυττάρων, τα οποία βρίσκονται σε ένα συγκεκριμένο οντογενετικό στάδιο, μπορεί να αποτελεί ένα αποκλειστικό βιοχημικό χαρακτηριστικό.
4. Πολυάριθμα παρακλάδια του δευτερογενούς μεταβολισμού λειτουργούν αποκλειστικά ή ενισχύονται μόνο σε ορισμένες οικογένειες φυτών (Καραμπουρνιώτης, 2003).

Σύμφωνα με τον Wink (2003), σε κάθε ταξινομική μονάδα, κυριαρχεί μία συγκεκριμένη κατηγορία δευτερογενών μεταβολιτών. Επομένως η κατανομή τους μεταξύ των φυτικών ειδών μπορεί να έχει αξία για τη συστηματική ταξινόμησή τους και η παρουσία τους μπορεί να αντικατοπτρίζει προσαρμογές και στρατηγικές επιβίωσης σε ένα δεδομένο φυλογενετικό πλαίσιο.

Οι δευτερογενείς μεταβολίτες κατατάσσονται σε τρεις μεγάλες ομάδες, τις φαινολικές ενώσεις, τα τερπένια και τις αζωτούχες ενώσεις. Η κατάταξή τους γίνεται με κριτήριο τη δομή του μορίου και τη βιοσυνθετική οδό μέσω της οποίας παράγονται (Καραμπουρνιώτης 2003, Καραμπουρνιώτης 2005).

Η ομάδα των φαινολικών ουσιών περιλαμβάνει μεταβολίτες οι οποίοι χαρακτηρίζονται από την ύπαρξη ενός τουλάχιστον αρωματικού δακτυλίου στο μόριο τους (C<sub>6</sub>), ο οποίος φέρει ένα ή περισσότερα υδροξύλια. Όλες οι φαινολικές ουσίες προέρχονται από το αρωματικό αμινοξύ φαινυλαλανίνη (πρωτογενή μεταβολίτη) και συντίθενται κυρίως μέσω των βιοσυνθετικών οδών του σικιμικού ή/και του μαλονικού οξέος. Η ομάδα αυτή διαθέτει πολυάριθμα μέλη, διότι μέσω αντιδράσεων

προσθήκης, συμπύκνωσης και πολυμερισμού προκύπτουν πολυάριθμα παράγωγα της αρχικής μονάδας. Οι φαινολικές ενώσεις έχουν υψηλό ποσοστό συμμετοχής στην κατασκευή φυτικής βιομάζας: Απαρτίζουν το 40% του οργανικού άνθρακα ο οποίος ανακυκλώνεται στη βιόσφαιρα, ενώ η αποδόμησή τους αποτελεί το περιοριστικό βήμα στην ολοκλήρωση του κύκλου του άνθρακα. Μια μεγάλη και σημαντική κατηγορία φαινολικών ουσιών είναι τα φλαβονοειδή. Διάφοροι τύποι φλαβονοειδών πραγματοποιούν πολύ διαφορετικές λειτουργίες, όπως της εμφάνισης χρωστικών, της άμυνας και της προστασίας από την υπεριώδη ακτινοβολία. Ο βασικός ανθρακικός σκελετός ενός φλαβονοειδούς αποτελείται από δύο αρωματικούς δακτυλίους που συνδέονται από μία γέφυρα τριών ατόμων άνθρακα. Η πρόδρομη ένωση των φλαβονοειδών προέρχεται από τη σύντηξη μιας φαινυλοπροπανοειδούς μονάδας (ο αρωματικός δακτύλιος με τη γέφυρα προέρχονται από τη φαινυλαλανίνη, προϊόν της διαδρομής του σικιμικού οξέος), και του δεύτερου αρωματικού δακτυλίου (τα 6 άτομα του οποίου προέρχονται από τη συμπύκνωση 3 μονάδων οξικού οξέος στη διαδρομή του μαλονικού οξέος). Η αντίδραση αυτή καταλύεται από τη συνθάση της χαλκόνης. Η συνθάση της χαλκόνης όπως και το ένζυμο αμμωνιο-λύαση της φαινυλαλανίνης (PAL) είναι σημαντικά ένζυμα στο δευτερογενή φυτικό μεταβολισμό. Θεωρούνται ως σημαντικό εξελικτικό βήμα εποικισμού της ξηράς σε συνδυασμό με τη μηχανική υποστήριξη του κυτταρικού τοιχώματος (άλλα φαινολικά) καθώς και την προσαρμογή του κυτταρικού τοιχώματος σε αέριο περιβάλλον.

Τα φλαβονοειδή ταξινομούνται σε διάφορες ομάδες που βασίζονται κυρίως στο βαθμό οξειδωσης της γέφυρας με τα τρία άτομα άνθρακα. Τέσσερις πολύ βασικές ομάδες είναι οι φλαβονόλες, οι ισοφλαβόνες, οι φλαβόνες και οι φλαβανόλες. Η πλειονότητα των φλαβονοειδών στη φύση απαντάται με τη μορφή γλυκοζιτών (Rice-Evans *et al.*, 1997).

Οι ανθοκυάνες είναι γλυκοζίτες (χωρίς σάκχαρο στη θέση 3 είναι γνωστές σαν ανθοκυανιδίνες), και είναι η πιο εξαπλωμένη ομάδα χρωστικών φλαβονοειδών. Ευθύνονται για τα περισσότερα χρώματα του ερυθρού και του κυανού στα φυτικά μέρη.

Δύο άλλες κύριες ομάδες είναι οι φλαβόνες και οι φλαβανόλες. Αυτά τα φλαβονοειδή απορροφούν στην περιοχή της υπεριώδους ακτινοβολίας και όχι στην περιοχή της ορατής και παρόντα σε άνθη δημιουργούν σχηματισμούς που

απευθύνονται σε έντομα που «βλέπουν» στην υπεριώδη ακτινοβολία για να τα προσελκύσουν. Αυτές οι δύο χρωστικές απαντώνται και στα φύλλα όλων των πράσινων φυτών. Συσσωρεύονται στα επιδερμικά κύτταρα και απορροφούν ισχυρά φώς στην UV-B (280-320 nm) υπεριώδη ακτινοβολία επιτρέποντας στην ορατή να διέλθει. Έτσι, ο επιδερμικός ιστός συμπεριφέρεται σαν εξειδικευμένο διαφανές φίλτρο που συγκρατεί επιλεκτικά τη UV ακτινοβολία και προστατεύει τα κύτταρα.

Ακόμα, διαπιστώθηκε ότι έχουν κάποιο ρόλο στη συμβίωση και την άμυνα. Τα ισοφλαβονοειδή απαντώνται κυρίως στα χεδρωπά και έχουν διάφορους ρόλους, όπως, στην αλληλεπίδραση τους με τα αζωτοδεσμευτικά βακτήρια, δρουν ως φυτοαλεξίνες, ενώ τα ροτενοειδή έχουν ισχυρή εντομοκτόνο δράση, ενώ άλλα έχουν φυτοοιστρογόνο δράση και προκαλούν στειρότητα στα θηλαστικά.

Η λιγνίνη είναι ένα υψηλώς διακλαδισμένο πολυμερές των ομάδων του φαινυλοπροπανοειδούς που παίζει πρωτογενή και δευτερογενή ρόλο. Η εναπόθεση της λιγνίνης στα κυτταρικά τοιχώματα, κυρίως κατά τη δευτερογενή πάχυνση, τα καθιστά ανθεκτικά στις μηχανικές καταπονήσεις και στην διείσδυση παθογόνων, ενώ τα αδιαβροχοποιεί μειώνοντας τις απώλειες νερού. Παράλληλα με την εξασφάλιση μηχανικής στήριξης, η λιγνίνη έχει σημαντικές προστατευτικές λειτουργίες στα φυτά. Η φυσική της σκληρότητα εμποδίζει τη βορά από τα ζώα και η χημική της σταθερότητα την καθιστά σχετικώς άπεπτη από τα φυτοφάγα ζώα. Είναι η πιο άφθονη οργανική ουσία στα φυτά μετά την κυτταρίνη. Η ακριβής χημική δομή της λιγνίνης δεν είναι γνωστή, γιατί είναι πολύ δύσκολο να εκχυλισθεί από τα φυτά, όπου αυτή είναι ομοιοπολικά συνδεδεμένη στην κυτταρίνη και άλλους πολυσακχαρίτες του κυτταρικού τοιχώματος. Η λιγνίνη γενικά σχηματίζεται από τρεις διαφορετικές φαινυλοπροπανοειδείς αλκοόλες: την κωνιφερόλη, την κουμαρόλη και την σιναπυλική αλκοόλη, οι οποίες συντίθενται από τη φαινυλαλανίνη διαμέσου διαφόρων παραγώγων του κινναμωμικού οξέος. Η λιγνίνη απαντάται στα κυτταρικά τοιχώματα διαφόρων τύπων στηρικτικού και αγωγού ιστού, και συγκεκριμένα στις τραχείδες και τα αγγειώδη στοιχεία του ξυλώματος. Αυτή αποτίθεται κυρίως στα παχιά δευτερογενή τοιχώματα, αλλά δύναται να εμφανισθεί επίσης στο πρωτογενές τοίχωμα και τη μέση πλάκα σε στενή επαφή με τις κυτταρίνες και ημικυτταρίνες που ήδη είναι παρούσες. Η μηχανική δυσκαμψία των ενισχυόμενων με λιγνίνη κορμών και αγωγού ιστού επιτρέπει από τη μια μεριά την προς τα άνω αύξηση και από την άλλη μεριά τη μεταφορά του νερού και των ανόργανων αλάτων διαμέσου του

ξυλώματος κάτω από αρνητική πίεση χωρίς την κατάρρευση των ιστών. Επειδή η λιγνίνη είναι ένα τέτοιο συστατικό-κλειδί του ιστού που μεταφέρει το νερό, η ικανότητα να κατασκευάζεται λιγνίνη θα πρέπει να είναι μία από τις πιο σημαντικές προσαρμογές που επέστρεψαν στα αρχέγονα φυτά να εποικίσουν την ξερή στεριά (Καραμπουρνιώτης 2003, Τσέκος 2003).

Τα τερπένια αποτελούν μια κατηγορία λιπιδίων των οποίων ο βασικός σκελετός είναι ένα μόριο υδρογονάνθρακα με 5 άτομα άνθρακα (ισοπεντάνιο). Όπως και στην περίπτωση των φαινολικών ουσιών οι δυνατότητες συνδυασμού ή τροποποίησης της βασικής μονάδας είναι απεριόριστες, συνεπώς η ομάδα περιλαμβάνει πολυάριθμα μέλη με εξαιρετική ποικιλότητα μορφής. Η βιοσύνθεση των τερπενίων πραγματοποιείται μέσω δύο διαφορετικών μεταβολικών οδών. Η βιοσυνθετική οδός του μεβαλονικού (το οποίο αποτελεί ένα σημαντικό ενδιάμεσο μεταβολίτη) οδηγεί στη σύνθεση της βασικής μονάδας με τα πέντε άτομα άνθρακα μέσω της σταδιακής συμπύκνωσης τριών μορίων ακετυλο-συνενζύμου Α. Τα βασικά προϊόντα της οδού αυτής, το πυροφωσφορικό ισοπεντενύλιο (IPP) και το ισομερές του πυροφωσφορικό διμεθυλαλλύλιο (DMAPP), αποτελούν τις ενεργοποιημένες πρόδρομες μορφές μορίων οι οποίες συνδυαζόμενες παράγουν τα διάφορα μόρια των τερπενίων. Τα ένζυμα της βιοσυνθετικής οδού του μεβαλονικού εντοπίζονται στο κυτόπλασμα και το ενδοπλασματικό δίκτυο. Μέσω της οδού αυτής παράγονται κυρίως σεσκιτερπένια, τριτερπένια και πολυτερπένια.

Στα πλαστίδια η βιοσύνθεση των τερπενίων πραγματοποιείται μέσω της οδού φωσφογλυκεριναλδεϋδης/πυροσταφυλικού, η οποία οδηγεί στην παραγωγή ισοπρενίου, μονοτερπενίων, διτερπενίων και τετρατερπενίων.

Στην οικογένεια Lamiaceae έχουν προσδιοριστεί διάφορα τερπενοειδή ιδίως μονοσεσκι-, δι- και τρι-τερπένια. Επίσης αφθονούν διάφορα φαινολικά συστατικά ιδίως φαινολικά οξέα όπως ροσμαρινικό οξύ και φλαβονοειδή. Ιδίως τα μέλη της υποοικογένειας Nepetoideae, στην οποία ανήκει το είδος *T. capitata* L. Cav., χαρακτηρίζονται από την παραγωγή και συσσώρευση μεγάλων ποσοτήτων πτητικών μονο-τερπενίων (Wink, 2003).

Όπως ήδη έχει αναφερθεί, η κύρια λειτουργία των αδενωδών τριχωμάτων είναι η παραγωγή και η απέκκριση δευτερογενών μεταβολιτών κυρίως πτητικών μιγμάτων μονοτερπενίων και διτερπενίων (αιθέρια έλαια). Διάφοροι ερευνητές απέδειξαν ότι

στην οικογένεια Lamiaceae, η βιοσύνθεση και η συσσώρευση των μονοτερπενίων λαμβάνει χώρα στα ασπιδοειδή αδενώδη τριχώματα (Stahl-Biskup, 2002).

Οι Turner *et al.* (1999) εντόπισαν το υπεύθυνο ένζυμο για τη βιοσύνθεση των μονοτερπενίων στο είδος *Mentha × piperita*, στους λευκοπλάστες των αδενωδών τριχωμάτων ενώ οι Turner *et al.* (2000) αναφέρουν ότι στην εκκριτική φάση, στα εκκριτικά κύτταρα των ασπιδοειδών αδένων του ίδιου είδους παρατηρείται ωρίμαση των λευκοπλαστών και σχηματισμός εκτεταμένου λείου ενδοπλασματικού δικτύου στο οποίο λαμβάνουν χώρα τα στάδια της υδροξυλίωσης της βιοσυνθετικής οδού των μονοτερπενίων.

Οι αζωτούχες ενώσεις περιλαμβάνουν στο μόριο τους εκτός από άνθρακα και άζωτο. Τα μέλη της ομάδας αυτής παρουσιάζουν σημαντικές διαφορές μεταξύ τους τόσο στη δομή, όσο και στη βιολογική δράση. Στην κατηγορία των αζωτούχων ενώσεων συμπεριλαμβάνονται:

I. Αλκαλοειδή. Οι ενώσεις αυτές συνήθως περιλαμβάνουν άζωτο σε έναν ετεροκυκλικό δακτύλιο ποικίλων μορφών. Έχουν αλκαλικές ιδιότητες. Είναι ευδιάλυτα στο νερό και αποτελούν ίσως την περισσότερο διαδεδομένη ομάδα αμυντικών μορίων καθώς έχουν αναφερθεί περισσότερα από 50.000 μέλη. Παρουσιάζουν τοξική δράση έναντι κυρίως ζωικών οργανισμών, συμπεριλαμβανομένου και του ανθρώπου. Η τοξική δράση τους εξαρτάται από το είδος του αλκαλοειδούς και τον οργανισμό.

II. Μπεταλαΐνες. Πρόκειται για χρωστικές που δίδουν χαρακτηριστικούς χρωματισμούς σε όργανα και ιστούς οι οποίες έχουν περιορισμένη εξάπλωση, κυρίως σε οικογένειες της τάξης των Caryophyllales. Ο χαρακτηριστικότερος εκπρόσωπος είναι η μπετανιδίνη των κονδύλων των τεύτλων.

III. Τα κυανογόνα γλυκοσίδια. Τα κυανογόνα γλυκοσίδια είναι αζωτούχες ενώσεις ενωμένες με ένα σάκχαρο. Υπό την επίδραση κατάλληλων ενζύμων απελευθερώνουν τη τοξική ρίζα κυανίου.

IV. Οι θειογλυκοζίτες είναι αζωτούχες ενώσεις που περιέχουν θείο στο μόριό τους, το οποίο κάτω από κατάλληλες συνθήκες μπορεί να απελευθερωθεί ως ισοθειοκυανικό ή θειοκυανικό ιόν. Σε υψηλές δόσεις προκαλούν ερεθισμό του στόματος και

γαστρεντερικές διαταραχές (γλυκομπρασισίνη). Η χαρακτηριστική οσμή και γεύση των σταυρανθών (μπρόκολο - ραπανάκι - λάχανο) οφείλεται σε αυτές τις ενώσεις.

V. Αμίνες. Ουσίες οι οποίες περιλαμβάνουν μία τουλάχιστον αμινομάδα στο μόριό τους. Χαρακτηριστικοί εκπρόσωποι η σπερμίνη και η πουτρεσκίνη.

VI. Μη πρωτεϊνικά αμινοξέα. Παρουσιάζουν δομή παραπλήσια εκείνης ενός εκ των απαραίτητων αμινοξέων.

VII. Αμυντικές πρωτεΐνες. Πολυπεπτίδια-εξειδικευμένοι παρεμποδιστές με αμυντικούς ρόλους.

Τα πρόδρομα μόρια μέσω των οποίων γίνεται η σύνθεση των ενώσεων αυτών είναι συνήθως αμινοξέα. Οι Bosabalidis and Tsekos (1982) αναφέρονται σε έρευνες των Thaler and Amelunxen (1975) οι οποίοι υποστηρίζουν πως κρύσταλλοι που εντοπίστηκαν στο κυτόπλασμα των παρεγχυματικών κυττάρων, μπορεί να είναι πρωτεϊνικής φύσης.

Στην οικογένεια Lamiaceae οι δευτερογενείς μεταβολίτες που περιέχουν άζωτο είναι δευτερευούσης σημασίας όπως διάφορα απλά αλκαλοειδή (Wink, 2003). Εξάλλου λόγω της έλλειψης αζώτου, όπως ήδη έχει αναφερθεί, τα μεσογειακά φυτά συνήθως συνθέτουν αμυντικούς δευτερογενείς μεταβολίτες που η κατασκευή τους στηρίζεται σε σκελετούς άνθρακα (τερπένια, φαινολικά) ενώ οι αζωτούχοι μεταβολίτες σπανίζουν (Καραμπουρνιώτης 2003, Τσέκος 2003).

### **7.3. ΑΒΙΟΤΙΚΟΙ (ΜΗ ΑΝΘΡΩΠΟΓΕΝΕΙΣ) ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗΣ**

Τα φυτά αντιδρούν στην ύπαρξη ενός ή περισσότερων παραγόντων καταπόνησης στο περιβάλλον τους μέσω κατάλληλων μηχανισμών οι οποίοι τους επιτρέπουν να επιβιώσουν. Η προσαρμογή και ο εγκλιματισμός είναι δύο τέτοιοι μηχανισμοί αντιμετώπισης οι οποίοι επιτυγχάνονται με τρεις διαφορετικές στρατηγικές:

1. **Διαφυγή.** Τα φυτά τα οποία έχουν επιλέξει τη στρατηγική αυτή αποτελούν ετήσιες μορφές ζωής που ολοκληρώνουν το βιολογικό τους κύκλο μέσα στην ευνοϊκή περίοδο κατά την οποία ο παράγων καταπόνησης δεν υφίσταται (π.χ. θερόφυτα τα οποία στη διάρκεια της χειμερινής περιόδου ψύχους δεν διατηρούν το υπέργειο τμήμα τους, αλλά απαντώνται σε ληθαργικές μορφές π.χ. με τη μορφή σπερμάτων

- ή κονδύλων, θάμνοι οι οποίοι αποβάλλουν τα φύλλα τους στη διάρκεια της δυσμενούς περιόδου της υδατικής καταπόνησης).
2. **Ανθεκτικότητα.** Παρουσία του ή των παραγόντων καταπόνησης τα φυτά διατηρούν υψηλή μεταβολική δραστηριότητα, συγκρίσιμη με εκείνη η οποία παρατηρείται στις βέλτιστες συνθήκες. Επιπροσθέτως, οι συνθήκες οι οποίες επικρατούν στο εσωτερικό του οργανισμού είναι παρόμοιες με εκείνες οι οποίες επικρατούν στο εξωτερικό περιβάλλον. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελούν οι ποικιλοϋδρικοί οργανισμοί, των οποίων τα κύτταρα διατηρούν στοιχειώδη μεταβολική δραστηριότητα, ακόμη και αν το κυτόπλασμα υποστεί μερική αφυδάτωση.
  3. **Αποφυγή.** Παρουσία του ή των παραγόντων καταπόνησης τα φυτά διαθέτουν μηχανισμούς οι οποίοι αμβλύνουν τις επιπτώσεις της καταπόνησης. Π.χ. φυτά τα οποία αντιπαρέρχονται την ξηρασία αναπτύσσοντας ριζικό σύστημα το οποίο εισχωρεί σε μεγάλα βάθη προσεγγίζοντας τον υδροφόρο ορίζοντα. Τα κύτταρα ωστόσο των φυτών αυτών είναι εξαιρετικά ευαίσθητα έναντι της αφυδάτωσης. Επίσης αναπτύσσονται μορφολογικοί χαρακτήρες οι οποίοι παρεμβάλλουν ισχυρή αντίσταση στις διαπνευστικές απώλειες νερού. Ορισμένοι από τους χαρακτήρες αυτούς συμβάλλουν επίσης στην αποφυγή της υπερθέρμανσης του ελάσματος. Σε αυτούς περιλαμβάνονται η ισχυρή και παχιά εφυμενίδα, η κάλυψη των επιφανειών από στρώματα τριχών, η τοποθέτηση των στομάτων σε κρύπτες ή η κάλυψή τους από στρώματα κηρών, κ.α. Σε κάποιες άλλες περιπτώσεις παρατηρείται περιορισμός στο ελάχιστο των επιφανειών των οργάνων τα οποία έρχονται σε επαφή με την ατμόσφαιρα (εξισορρόπηση φυλλικής επιφάνειας) (Καραμπουρνιώτης 2003, Καραμπουρνιώτης και Λιακόπουλος 2009).

### **7.3.1. ΥΔΑΤΙΚΗ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗ ΟΜΑΔΟΠΟΙΗΣΗ ΤΩΝ ΦΥΤΙΚΩΝ ΕΙΔΩΝ ΑΝΑΛΟΓΑ ΜΕ ΤΙΣ ΑΠΑΙΤΗΣΕΙΣ ΤΟΥΣ ΣΕ ΝΕΡΟ**

Τα φυτικά είδη ανάλογα με τη στρατηγική προσαρμογής τους στο επί μέρους υδατικό περιβάλλον, μπορούν να καταχωρηθούν σε τέσσερις κατηγορίες:

1. **Υδρόφυτα.** Τα φυτά αυτά στη διάρκεια της ανάπτυξής τους καλύπτονται, μερικώς ή ολικώς από νερό. Τα φυτά αυτά δεν διαθέτουν αμυντικούς μηχανισμούς προστασίας έναντι των απωλειών νερού. Χαρακτηριστικοί εκπρόσωποι: φυτά ποταμών, λιμνών και θαλασσών. Επιλέγουν τη στρατηγική της διαφυγής.



**2. Υγρόφυτα.** Αποικίζουν περιβάλλοντα των οποίων η ατμόσφαιρα είναι πλούσια σε υδρατμούς και η διαθεσιμότητα του νερού του εδάφους υψηλή. Κατά κανόνα δεν διαθέτουν μηχανισμούς ελέγχου των απωλειών νερού και χαρακτηρίζονται ως σκιάφυτα. Χαρακτηριστικοί εκπρόσωποι: Βρύα, λειχήνες, πτέριδες. Άλλα είδη έχουν επιλέξει τη στρατηγική της διαφυγής και άλλα της ανθεκτικότητας.

**3. Μεσόφυτα.** Αποικίζουν περιβάλλοντα με παροδικά υψηλή ή μέτρια υγρή ατμόσφαιρα και σχετικά επαρκή διαθεσιμότητα νερού. Διαθέτουν μηχανισμούς ελέγχου των απωλειών νερού και οργανωμένο ριζικό σύστημα. Χαρακτηριστικοί εκπρόσωποι: Τα περισσότερα καλλιεργούμενα φυτά εύκρατων και τροπικών περιοχών.

**4. Ξηρόφυτα.** Ως ξηρόφυτα χαρακτηρίζονται φυτικά είδη τα οποία έχουν την ικανότητα να αντεπεξέρχονται στις δυσμενείς επιπτώσεις έλλειψης νερού στο περιβάλλον τους. Εξαπλώνονται σε μέτρια ξηρές ή ξηρές περιοχές στις οποίες η διαθεσιμότητα του νερού είναι περιορισμένη. Επιλέγουν συνήθως τη στρατηγική της ανθεκτικότητας ή της αποφυγής (Καραμπουρνιώτης, 2003).

Ο Parker (1968), επιχειρώντας μία ιστορική αναδρομή στον ορισμό του όρου **Ξηρόφυτα** αναφέρει πολλούς ερευνητές οι οποίοι έχουν ασχοληθεί με φυτά που επιβιώνουν σε ξηρά περιβάλλοντα. Στην εργασία αυτή αναφέρεται ότι ο Stocker (1954) θεωρεί παρωχημένη την ερώτηση : «Ποια φυτά ορίζονται ως ξηρόφυτα;» καθώς πολλά είδη φυτών τα οποία αναπτύσσονται στον ίδιο οικότοπο παρουσιάζουν πολλούς διαφορετικούς τρόπους προσαρμογής, με αποτέλεσμα να μη μπορεί να δοθεί ένας συγκεκριμένος ορισμός. Ο ίδιος ερευνητής υιοθετεί τον ορισμό του Huber (1924): «ως ξηρόφυτα χαρακτηρίζονται όλα τα φυτά τα οποία μπορούν φυσιολογικά να αντέξουν την ξηρασία του εδάφους ή τους υψηλούς ρυθμούς εξάτμισης, χωρίς αναστολή των ζωτικών τους λειτουργιών» (Parker 1968, Parker 1969).

Ο Oppenheimer (1960) αναφέρει διάφορους ορισμούς για τα ξηρόφυτα σημειώνοντας ότι είναι φυτά με μεγάλη ποικιλομορφία χαρακτήρων. Αν ένα φυτό παρουσιάζει αυτούς τους χαρακτήρες ονομάζεται ξηρόμορφο (xeromorhus). Επίσης στις κατηγορίες των ξηροφύτων, συμπεριλαμβάνει τα ξυλώδη φυτά τα οποία ρίχνουν τα φύλλα τους ή τα αντικαθιστούν από μικρότερα και πιο ξηρόμορφα κατά τη διάρκεια της ξηρής περιόδου.

Ο Kummerow (1973) αναφέρει ότι η βλάστηση που επικρατεί σε περιοχές οι οποίες χαρακτηρίζονται από το ιδιόμορφο μεσογειακό κλίμα είναι ξηροφυτική, σύμφωνα με την ορολογία που χρησιμοποίησε ο Schouen (1822) για τα φυτά τα οποία αναπτύσσονται σε συνθήκες ξηρασίας [ξηρόφυτα (xerophytes) από το ελληνικό xero=ξηρός και phyton=φυτό]. Ο Montfort (1918), σύμφωνα με τον ίδιο ερευνητή, επινόησε τον όρο ξηρομορφισμός (xeromorphism) για να περιγράψει τις προσαρμογές οι οποίες παρατηρούνται στα φυτά που αναπτύσσονται σε ξηρά περιβάλλοντα ως μηχανισμοί για τη μείωση της διαπνοής.

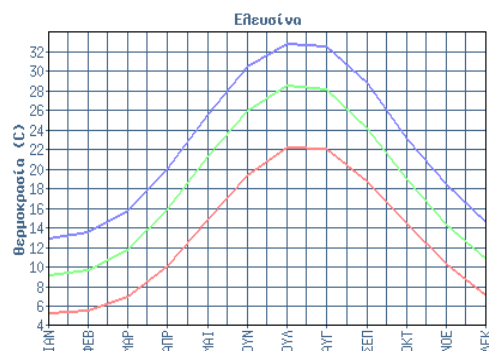
## ΜΕΣΟΓΕΙΑΚΟ ΚΛΙΜΑ

Οι περιοχές με μεσογειακό κλίμα κατανέμονται σε γεωγραφικά πλάτη μεταξύ 30<sup>0</sup> και 45<sup>0</sup> βόρεια και νότια του ισημερινού και καταλαμβάνουν ένα μικρό μόνο ποσοστό της ξηράς του πλανήτη (περίπου το 2%), ενώ η παραμεσόγειος περιοχή καταλαμβάνει περισσότερο από το μισό της συνολικής έκτασης των περιοχών αυτών (Καραμπουρνιώτης και Λιακόπουλος, 2009). Συγκεκριμένα, περιοχές με μεσογειακό κλίμα θεωρούνται οι παραλιακές περιοχές της Χιλής, τα δυτικά παράλια της Βόρειας Αμερικής (Καλιφόρνια), τα νοτιοδυτικά παράλια της Αυστραλίας, το νοτιοδυτικό άκρο της Αφρικής και οι περιοχές γύρω από τη Μεσόγειο. Αν και ως ποσοστό οι μεσογειακές περιοχές καταλαμβάνουν, όπως αναφέρθηκε, ένα ελάχιστο τμήμα της συνολικής επιφάνειας της γης, εντούτοις είναι γνωστές εξαιτίας των ιδιαίτερων κλιματικών συνθηκών τους. Βασικά χαρακτηριστικά του κλίματος αποτελούν οι ήπιοι, βροχεροί χειμώνες, τα ξηρά, θερμά και μακρά καλοκαίρια, οι μεγάλες περίοδοι ηλιοφάνειας (ως ποσοστό κατά τη διάρκεια του έτους) και οι απότομες και συχνά ραγδαίες μεταβολές του καιρού. Τα παραπάνω συνδυαζόμενα με τη μεγάλη γεωμορφολογική ποικιλότητα δημιουργούν πληθώρα μικροπεριβαλλοντικών συνθηκών.

Ειδικότερα στο μεσογειακό κλίμα η βροχερή περίοδος του έτους εντοπίζεται στους χειμερινούς μήνες (Νοέμβριος-Απρίλιος στο βόρειο ημισφαίριο, Μάιος-Οκτώβριος στο νότιο), ενώ κατά τους καλοκαιρινούς μήνες επικρατούν υψηλές θερμοκρασίες και ανομβρία. Τα όρια των μεσογειακών περιοχών καθορίζονται με βάση τη διακύμανση της βροχόπτωσης και της θερμοκρασίας. Η συνολική ετήσια βροχόπτωση κυμαίνεται μεταξύ 275 και 900 mm και τουλάχιστον το 65% της παραπάνω ποσότητας πέφτει κατά τη διάρκεια του χειμώνα, ενώ το υπόλοιπο 35%, το μεγαλύτερο μέρος του συνήθως πέφτει κατά τον Οκτώβριο ή το Μάιο (βόρειο ημισφαίριο). Ο μεσογειακός χειμώνας περιλαμβάνει ένα μήνα με μέση μηνιαία θερμοκρασία κάτω των 15 °C, ενώ οι ώρες ανά έτος κατά τις οποίες η θερμοκρασία πέφτει κάτω από τους 0 °C δεν ξεπερνούν το 3% (Aschmann, 1973). Το υψόμετρο, η απόσταση από τη θάλασσα και η γειτνίαση με βουνά, τα οποία δρουν προστατευτικά, δημιουργούν μεγάλη ποικιλία κλιματικών παραλλαγών μέσα στο γενικό μεσογειακό κλίμα.

## ΤΟ ΚΛΙΜΑ ΣΤΗΝ ΕΛΛΑΔΑ

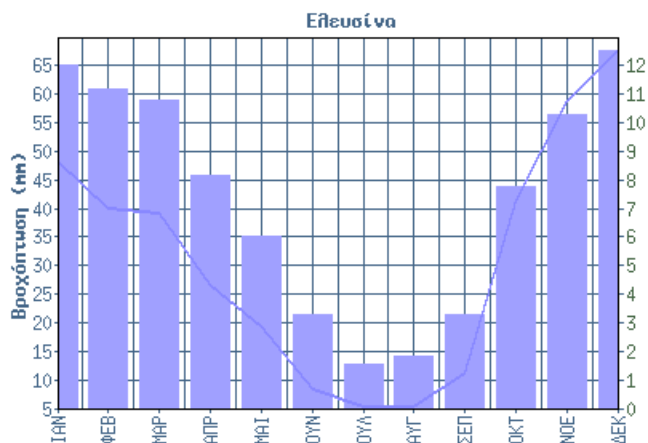
Από τα στοιχεία της Εθνικής Μετεωρολογικής Υπηρεσίας<sup>1</sup> (ΕΜΥ), το κλίμα της Ελλάδας είναι τυπικά μεσογειακό: ήπιοι και υγροί χειμώνες, σχετικά θερμά και ξηρά καλοκαίρια και, γενικά, μακρές περιόδους ηλιοφάνειας κατά την μεγαλύτερη διάρκεια του έτους. Η Ελλάδα βρίσκεται μεταξύ των παραλλήλων 34<sup>0</sup> και 42<sup>0</sup> του Βορείου ημισφαιρίου και βρέχεται από την Ανατολική Μεσόγειο. Από κλιματολογικής πλευράς το έτος μπορεί να χωριστεί κυρίως σε δύο εποχές: Την ψυχρή και βροχερή χειμερινή περίοδο που διαρκεί από τα μέσα του Οκτωβρίου και μέχρι το τέλος Μαρτίου και τη θερμή και άνομβρη εποχή που διαρκεί από τον Απρίλιο έως τον Οκτώβριο. Ιδίως για την περιοχή της Ελευσίνας (η πιο κοντινή περιοχή στο πεδίο της δειγματοληψίας), τα στοιχεία της κλιματολογίας από την Εθνική Μετεωρολογική Υπηρεσία είναι τα παρακάτω: (Εικόνα 6, Εικόνα 7, Εικόνα 8)



1 <sup>ο</sup> Εξάμηνο	ΙΑΝ	ΦΕΒ	ΜΑΡ	ΑΠΡ	ΜΑΙ	ΙΟΥΝ
Ελάχιστη Μηνιαία Θερμοκρασία	5.4	5.6	7.1	10.1	14.9	19.5
Μέση Μηνιαία Θερμοκρασία	9.2	9.7	11.8	15.9	21.4	26.1
Μάγιστη Μηνιαία Θερμοκρασία	13.0	13.6	15.8	20.1	25.7	30.6
2 <sup>ο</sup> Εξάμηνο	ΙΟΥΛ	ΑΥΓ	ΣΕΠ	ΟΚΤ	ΝΟΕ	ΔΕΚ
Ελάχιστη Μηνιαία Θερμοκρασία	22.3	22.2	18.8	14.6	10.4	7.2
Μέση Μηνιαία Θερμοκρασία	28.6	28.2	24.3	19.0	14.4	10.9
Μάγιστη Μηνιαία Θερμοκρασία	32.9	32.7	28.9	23.2	18.5	14.7

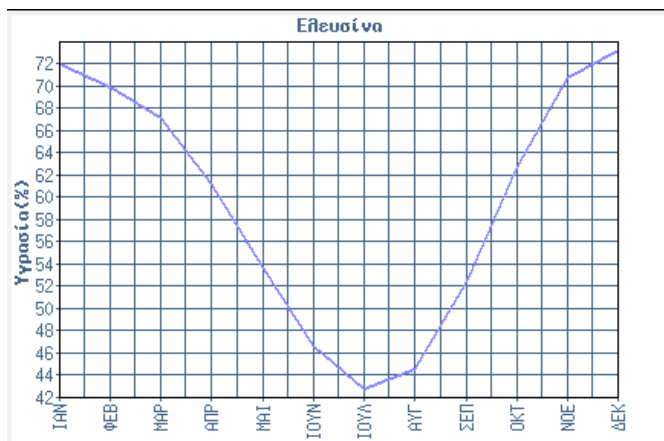
Εικόνα 6: Μηνιαία διαφοροποίηση θερμοκρασίας (περίοδος δεδομένων 1958-1997, στοιχεία ΕΜΥ)

1. [http://www.hnms.gr/hnms/greek/meteorology/full\\_story\\_html?dr\\_url=/docrep/docs/misc/ClimateOfGreece](http://www.hnms.gr/hnms/greek/meteorology/full_story_html?dr_url=/docrep/docs/misc/ClimateOfGreece)



Εικόνα 7: Μηνιαία διαφοροποίηση βροχόπτωσης (περίοδος δεδομένων 1958-1997, στοιχεία ΕΜΥ)

1 <sup>ο</sup> Εξάμηνο	ΙΑΝ	ΦΕΒ	ΜΑΡ	ΑΠΡ	ΜΑΙ	ΙΟΥΝ
Μέση Μηνιαία Βροχόπτωση	48.4	40.1	39.3	26.7	19.5	8.4
Συνολικές Μέρες Βροχής	11.8	11.0	10.6	8.0	5.9	3.2
2 <sup>ο</sup> Εξάμηνο	ΙΟΥΛ	ΑΥΓ	ΣΕΠ	ΟΚΤ	ΝΟΕ	ΔΕΚ
Μέση Μηνιαία Βροχόπτωση	5.5	5.4	11.3	41.6	58.8	67.9
Συνολικές Μέρες Βροχής	1.5	1.8	3.2	7.6	10.1	12.3



Εικόνα 8: Μηνιαία διαφοροποίηση υγρασίας (περίοδος δεδομένων 1958-1997, στοιχεία ΕΜΥ)

1 <sup>ο</sup> Εξάμηνο	ΙΑΝ	ΦΕΒ	ΜΑΡ	ΑΠΡ	ΜΑΙ	ΙΟΥΝ
Μέση Μηνιαία Υγρασία	72.0	69.9	67.2	61.2	53.6	46.6
2 <sup>ο</sup> Εξάμηνο	ΙΟΥΛ	ΑΥΓ	ΣΕΠ	ΟΚΤ	ΝΟΕ	ΔΕΚ
Μέση Μηνιαία Υγρασία	42.8	44.5	52.4	62.7	70.8	73.3

## **Η ΒΛΑΣΤΗΣΗ ΣΤΗ ΜΕΣΟΓΕΙΑΚΗ ΛΕΚΑΝΗ**

Η βλάστηση στη μεσογειακή λεκάνη διακρίνεται κυρίως σε δύο τύπους:

1. Στη μακκία (συνώνυμα: *macchia* Ιταλία, *maquis* Γαλλία, *choresh* Ισραήλ, *monte bajo* Ισπανία, *matorral* Χιλή, *chaparral* ΗΠΑ, *mallee* Αυστραλία, *funbosch* Νότια Αφρική), η οποία καταλαμβάνει τις πιο υγρές περιοχές και
2. Στη φρυγανώδη (συνώνυμα: *tomillares* Ισπανία, *batha* Ισραήλ, *gariga* Ιταλία, *coastal sage* ΗΠΑ, *renosterbos* Νότια Αφρική), χαρακτηριστική βλάστηση των πιο ξηρών περιοχών (Μάργαρης, 1981).

Η τυπική βλάστηση αείφυλλων σκληρόφυλλων (μακκία βλάστηση) αποτελείται από αείφυλλους θάμνους και δένδρα με ύψος άνω των 2 μέτρων και θάμνους μετρίου ύψους (0,6-2 μέτρα), ενώ στους μαλακόφυλλους ημιφυλλοβόλους θάμνους οι οποίοι εκπροσωπούν κατά κύριο λόγο τα φρύγανα περιλαμβάνονται θάμνοι που το ύψος τους δεν ξεπερνά τα 0,6 μέτρα. Αν και η θαμνώδης βλάστηση είναι αυτή που χαρακτηρίζει το μεσογειακό τοπίο, υπάρχει και μία πλούσια χλωρίδα ποωδών φυτών στην οποία επικρατούν ετήσια είδη. Τα φρύγανα είναι περισσότερο άφθονα σε άνυδρες ή διαταραγμένες περιοχές (Καραμπουρνιώτης και Λιακόπουλος, 2009).

Εκτός από την έλλειψη νερού, άλλοι περιβαλλοντικοί παράγοντες που επηρεάζουν τα φυτά είναι οι υψηλές θερμοκρασίες, το έλλειμμα πίεσης των υδρατμών του αέρα (Vapor Pressure Deficit) καθώς και η υψηλή ακτινοβολία κατά τη διάρκεια των καλοκαιρινών μηνών (Mendes *et al.*, 2001).

## **ΞΗΡΟΜΟΡΦΙΚΑ ΧΑΡΑΚΤΗΡΙΣΤΙΚΑ**

Τα κύτταρα των ξηροφύτων, ειδικά του μεσόφυλλου και τα επιδερμικά, είναι μικρότερων διαστάσεων συνήθως από των μεσοφύτων / υδροφύτων (Metcalf and Chalk, 1985). Σε συνθήκες έλλειψης νερού παρεμποδίζεται η διάταση των κυττάρων, ιδιαίτερα των μεριστωματικών ιστών, κάτι που έχει ως αποτέλεσμα και τον περιορισμό της φυλλικής επιφάνειας (Καραμπουρνιώτης, 2003). Οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες φαίνονται «πιο συμπυκνωμένες» και περισσότερες ανά μονάδα επιφάνειας φύλλου (Kummerow, 1973).

Τα φύλλα μπορεί να παρουσιάζουν μειωμένη εξωτερική επιφάνεια σε σχέση με τον όγκο τους (παχιά και σε μικρές διαστάσεις). Αυτό αυξάνει την ειδική μάζα φύλλου έναντι των φύλλων των ποωδών φυτών. Διαθέτουν μεσόφυλλα με πυκνά

διατεταγμένα κύτταρα, και το δρυφακτοειδές παρέγχυμα υπερτερεί σε παρουσία έναντι του σπογγώδους παρεγχύματος. Αύξηση του πάχους του φύλλου με την αύξηση των στοιβάδων του δρυφακτοειδούς παρεγχύματος δε δημιουργεί προβλήματα φωτισμού στα κατώτερα στρώματα και αυτό είναι πολύ σημαντικό για τα ξηρόφυτα, αφού επιτρέπει την αποδοτικότερη φωτοσύνθεση χωρίς μεγάλες απώλειες νερού (Αϊβαλάκις και συν. 2005). Η φωτοπενία των εσωτερικών στρώσεων αντιμετωπίζεται επιτυχώς με τη μεταφορά φωτισμού από κατάλληλα διατεταγμένους σκληρεγχυματικούς ιστούς (Καραμπουρνιώτης και Λιακόπουλος, 2009). Σύμφωνα με τους Fahh and Culter (1992) ίσια και αντικλινή τοιχώματα αντιπροσωπεύουν ένα ξηρομορφικό χαρακτηριστικό ενώ τα κυματιστά ένα μεσομορφικό. Ο έλεγχος των διαπνευστικών απωλειών αναπόφευκτα οδηγεί σε μείωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας και επιδεινώνει το θερμικό ισοζύγιο.

Η ανάπτυξη επίσης των σκληρεγχυματικών ιστών, όπως είναι οι σκληρεΐδες, προστατεύει τους ιστούς από την μηχανική κατάρρευση του ελάσματος σε συνθήκες αφυδάτωσης (Καραμπουρνιώτης, 2003).

Πολλές φορές σχηματίζεται πολύστρωμη άνω επιδερμίδα με παχιά κυτταρικά τοιχώματα (Kummerow, 1973). Τα παχιά κυτταρικά τοιχώματα, κυρίως στα επιδερμικά κύτταρα, είναι συνηθισμένα στα ξηρόφυτα και ερμηνεύεται ως οικολογικής σημασίας και όχι ως ταξινομικής (Metcalf and Chalk, 1985).

Τα ξηρόφυτα συνήθως παρουσιάζουν υψηλή πυκνότητα στομάτων, μικρότερου μεγέθους κυρίως στην αποαξονική πλευρά (Parker 1968, Kummerow 1973, Καραμπουρνιώτης 2003). Ωστόσο αυτό δε συμβαίνει με όλα τα ξηροφυτικά είδη (Metcalf and Chalk, 1985). Πολλές φορές είναι βυθισμένα ή βρίσκονται σε κρύπτες και είναι καλυμμένα από στρώσεις εφυμενίδας και στρώματα κηρών. Τα υποστοματικά και σποραδικά υποαμφιστοματικά φύλλα συνδέονται κατά κανόνα με την εμφάνιση σε συνθήκες ξηρασίας, ασχέτως αν πρόκειται για μεσογειακές, παραμεσόγειες ή μεγάλου υψόμετρου περιβάλλοντα διαβίωσης. Η ύπαρξη στομάτων και στις δύο επιφάνειες του φύλλου βοηθά στην ταχύτερη ανταλλαγή αερίων (αλλά και σε απώλειες νερού) και στην ταχύτερη ψύξη του (Fahn and Cutler, 1992).

Στα ξηρομορφικά χαρακτηριστικά, περιλαμβάνεται επίσης και η ανάπτυξη ισχυρής και παχιάς εφυμενίδας. Η εφυμενίδα μπορεί να είναι λεία ή να έχει πτυχώσεις. Τα περισσότερα ξηρόφυτα γενικά έχουν εφυμενίδα με περισσότερες πτυχώσεις, ενώ στα

περισσότερα μεσόφυτα ή υδροχαρή φυτά η εφυμενίδα είναι λεία (Metcalf and Chalk 1985). Αυτό μπορεί να σχετίζεται με την ανακλαστικότητα της και γίνεται με τη κατάλληλη διεύθυνση των υποεφυμενιδικών κηρών (Καραμπουρνιώτης, 2003). Επίσης είναι πολύ συνηθισμένη η κάλυψη των επιφανειών από επιδερμικά εξαρτήματα, κυρίως στρώματα αδενωδών ή μη τριχωμάτων, που συντελεί με πολλούς τρόπους στην αντιμετώπιση των καταπονήσεων.

Για να αποφευχθεί η υπερθέρμανση συχνά τα φύλλα προσανατολίζονται έτσι ώστε να μην εκτίθενται κάθετα στις ακτίνες του ήλιου ή/και παρουσιάζουν αυξημένο κυλινδρισμό (Parker 1968, Καραμπουρνιώτης 2003).

Σε άλλες περιπτώσεις μπορεί να γίνεται αποθήκευση νερού, σε κατάλληλους ιστούς. Ο δεσμικός κολός μπορεί να είναι περισσότερο ανεπτυγμένος, κάτι που μπορεί να έχει κάποιο ρόλο στην αποθήκευση νερού (Kummerow 1973, Metcalf and Chalk 1985). Ακόμα, αναφέρεται ότι σε ορισμένα ξηροφυτικά είδη παρουσιάζονται κάποια μεγάλα κύτταρα που περιγράφονται σα δομές αποθήκευσης νερού, στην επιδερμίδα ή στην υποδερμίδα. Επίσης, έχει προταθεί ότι απορροφάται νερό από τα φύλλα, από την επιδερμίδα των φύλλων ή τα τριχώματα στις άκρες των φύλλων (Metcalf and Chalk, 1985).

## **ΞΗΡΟΜΟΡΦΙΚΑ ΧΑΡΑΚΤΗΡΙΣΤΙΚΑ ΦΡΥΓΑΝΩΔΟΥΣ ΒΛΑΣΤΗΣΗΣ**

Τα φρύγανα, προκειμένου να αντεπεξέλθουν στις καταπονήσεις του Μεσογειακού οικοσυστήματος, επιστρατεύουν ένα συνδυασμό μεταξύ της στρατηγικής της αποφυγής και της ανθεκτικότητας (Καραμπουρνιώτης και Λιακόπουλος, 2009). Σύμφωνα με τον Καραμπουρνιώτη (2003), αναπτύσσουν ιδιαίτερα μορφολογικά, ανατομικά και φυσιολογικά χαρακτηριστικά:

- Πυκνό τρίχωμα, κυρίως τα νεαρά φύλλα, με αποτέλεσμα να μειώνεται η διαπνοή, να διατηρούνται οι επιθυμητές θερμοκρασίες και να επιτυγχάνεται ικανοποιητική προστασία από την UV-B ακτινοβολία (Parker 1968, Fahn 1986, Savé *et al.* 2000)
- Μερική φυλλόπτωση στο τέλος της υγρής περιόδου (Parker 1968)
- Εποχικό διμορφισμό των φύλλων. Τα καλοκαιρινά φύλλα παρουσιάζουν μικρότερο μέγεθος, μεγαλύτερο πάχος, διαφορετική Ειδική Μάζα Φύλλου (LSM), διαφορετική κλίση ως προς τις ακτίνες του ήλιου και αυξημένο κυλινδρισμό έναντι των χειμερινών φύλλων. Σε ορισμένα είδη όπως στο *Phlomis fruticosa*, τα



καλοκαιρινά φύλλα παρουσιάζουν ανθεκτικότητα σε μερική αφυδάτωση του πρωτοπλάστη.

- Ύπαρξη αδένων οι οποίοι εκκρίνουν αιθέρια έλαια. Ο μηχανισμός αυτός συμβάλλει στον περιορισμό των απωλειών νερού αυξάνοντας τις αντιστάσεις στη διάχυση των υδρατμών προς την ατμόσφαιρα (Margaris 1981, Καραμπουρνιώτης 2003, Καραμπουρνιώτης και Λιακόπουλος 2009). Ο ρυθμός της έκκρισης στο είδος *Salvia mellifera* είναι ανάλογος με τη θερμοκρασία του περιβάλλοντος, την υγρασία και την ποσότητα των ελαίων που υπάρχουν στην επιφάνεια των φύλλων (Dement *et al.*, 1975).

Όσον αφορά στο ριζικό σύστημα, τα φρύγανα διαθέτουν επιφανειακό ριζικό σύστημα σε αντιδιαστολή με τη μακκία βλάστηση, η οποία εκμεταλλεύεται βαθύτερα υδατικά αποθέματα (Margaris 1979, Αϊβαλάκις και συν. 2005). Το πρόβλημα της χαμηλής συγκέντρωσης των θρεπτικών στοιχείων αντιμετωπίζεται με τη δημιουργία πλούσιου ριζικού συστήματος και τη δημιουργία συμβιωτικών σχέσεων με μυκόρριζες (Καραμπουρνιώτης, 2003). Έρευνες έδειξαν ότι τα ξηρομορφικά φυτά ευδοκιμούν σε περιοχές όπου το έδαφος είναι φτωχό σε ανόργανα συστατικά (Metcalf and Chalk, 1985).

Ο Margaris (1979) αναφέρει ότι στα φρυγανικά οικοσυστήματα παρατηρείται μία αξιοσημείωτη πτώση της βιομάζας κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού, η οποία οφείλεται στον μεγάλο ρυθμό της αναπνοής κατά τη θερμή περίοδο και όχι τόσο στην πτώση των φύλλων η οποία παρατηρείται τον Ιούνιο. Άλλα χαρακτηριστικά των εποχικά διμορφικών φυτών που έχουν αναφερθεί είναι η μεγαλύτερη αναδίπλωση των φύλλων κατά μήκος της κεντρικής νεύρωσης, συσσώρευση βλέννας και άλλων δευτερογενών μεταβολιτών στα κύτταρα του μεσοφύλλου, η παρουσία βυθισμένων στομάτων στην επιφάνεια των φύλλων, η τάση για υποστοματικά φύλλα, η ενίσχυση των μηχανικών ιστών (Christodoulakis and Bazos 1990, Savé *et al.* 2000, Yadav *et al.* 2004).

Οι Kofidis and Bosabalidis (2008), μελετώντας τις ανατομικές εποχικές διαφορές των φύλλων του φυτού *Nepeta nuda* L. (Lamiaceae), σημειώνουν ότι τα φύλλα που εκπτύσσονται το φθινόπωρο είναι μικρότερα από τα καλοκαιρινά φύλλα και τα στόματα εντοπίζονται και στις δύο επιφάνειες των φύλλων, με μεγαλύτερη πυκνότητα στην αποαξονική επιφάνεια, χωρίς η πυκνότητα τους να παρουσιάζει εποχικές

διακυμάνσεις. Τα καταφρακτικά κύτταρα των στομάτων είναι υπερυψωμένα σε σχέση με τα επιδερμικά κύτταρα. Μία σταδιακή μείωση της συνολικής επιφάνειας των φύλλων κατά τη διάρκεια της βλαστικής περιόδου (από την άνοιξη μέχρι το φθινόπωρο), παρατηρείται και στο είδος *Clinopodium vulgare* L. (Labiatae), ενώ τα στόματα εντοπίζονται μόνο στην αποαξονική επιφάνεια (Kofidis *et al.*, 2007). Στο είδος *Origanum vulgare* L. τα φυτά κατά τους καλοκαιρινούς μήνες παρουσιάζονται ψηλότερα σε σύγκριση με τα φυτά την άνοιξη, ενώ το φθινόπωρο είναι πιο κοντά από ότι το καλοκαίρι. Επίσης τόσο τα αδενώδη όσο και τα μη αδενώδη τριχώματα παρουσιάζουν μία αύξηση στην πυκνότητά τους από τα ανοιξιάτικα στα φθινοπωρινά φύλλα ενώ ο αριθμός των στομάτων αυξάνει κατά τη διάρκεια της βλαστικής περιόδου (Kofidis *et al.*, 2003).

### **ΕΠΟΧΙΚΟΣ ΔΙΜΟΡΦΙΣΜΟΣ ΤΩΝ ΦΥΛΛΩΝ**

Ο Margaris (1975, 1981) αναφέρει ότι, σύμφωνα με τον Orshan (1964, 1972) ο εποχικός διμορφισμός είναι το πιο κοινό χαρακτηριστικό των φυτών που κυριαρχούν στα φρυγανικά οικοσυστήματα και συνδέεται με την εποχική μείωση των επιφανειών που διαπνέουν. Συνήθως διακρίνουμε δύο τύπους βλαστών: τους δολιχοβλάστες και τους βραχυβλάστες. Οι όροι όμως αυτοί μπορεί να είναι παραπλανητικοί, καθώς ο ίδιος βλαστός μπορεί να ξεκινά ως βραχυβλάστης και να παραμένει κοντός για κάποιο χρονικό διάστημα αλλά στη συνέχεια να επιμηκύνεται και να μετατρέπεται σε δολιχοβλάστη. Η επιμήκυνση παρατηρείται συνήθως την άνοιξη η οποία θεωρείται η κατεξοχήν περίοδος ανάπτυξης, καθώς οι συνθήκες θερμοκρασίας και υγρασίας είναι ιδανικές.

Οι δολιχοβλάστες και οι βραχυβλάστες συσχετίζονται με δύο τύπους φύλλων:

1. τα μεγαλύτερα χειμωνιάτικα φύλλα και
2. τα μικρότερα καλοκαιρινά φύλλα

Ο εποχικός διμορφισμός επομένως επιτυγχάνεται με την πτώση και την ανάπτυξη διαφορετικών βλαστών και φύλλων, σε διαφορετικές εποχές. Ο Margaris (1981), συμπεραίνει ότι τα μικρά φύλλα είναι πιο ξηρομορφικά σε σχέση με τα μεγάλα φύλλα, καθώς διαθέτουν ένα περισσότερο διαφοροποιημένο δρυφακτοειδές παρέγχυμα, χαρακτηριστικό το οποίο συγκαταλέγεται στα ξηρομορφικά χαρακτηριστικά των φύλλων (Shields, 1950). Πάντως το συμπαγές δρυφακτοειδές

παρέγχυμα απαντάται περισσότερο στα αείφυλλα ξηρόφυλλα σε σχέση με τα φρύγανα (Καραμπουρνιώτης 2003, Yadav *et al.* 2004).

Σύμφωνα με τους Christodoulakis and Bazos (1990), τα πιο ξηρομορφικά καλοκαιρινά φύλλα με μεγάλες ποσότητες δευτερογενών μεταβολιτών αντικαθίστανται από φύλλα μάλλον μεσομορφικά τα οποία συνήθως δεν έχουν δευτερογενείς μεταβολίτες. Σε ανάλογα αποτελέσματα καταλήγουν και οι Aronne *et al.* (2001). Οι τελευταίοι δε αναφερόμενοι ερευνητές, μελετώντας τις διαφορές των φύλλων του είδους *Cistus incanus* L. subsp. *incanus*, σε συγκεκριμένες χρονικές περιόδους, πέρα από την εξέλιξη των βραχυβλαστών κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού και των δολιχοβλαστών κατά τη διάρκεια του χειμώνα και τις ανατομικές διαφορές των φύλλων, αναφέρονται στην κλίση που παρουσιάζουν τα φύλλα ανάλογα με την εποχή. Η απότομη κλίση των φύλλων κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού μειώνει την έκθεση του φύλλου στην ηλιακή ακτινοβολία έχοντας ως αποτέλεσμα τη μικρότερη θερμοκρασία των φύλλων, το μικρότερο ρυθμό της διαπνοής και την προστασία του φωτοσυνθετικού μηχανισμού. Σε αντίθεση με τα καλοκαιρινά φύλλα, κατά τη διάρκεια του φθινοπώρου, του χειμώνα και της άνοιξης, όπου η ξηρασία δεν είναι πλέον περιοριστικός παράγοντας, τα οριζόντια φύλλα βελτιστοποιούν την απευθείας έκθεση στην ηλιακή ακτινοβολία.

Στο φυτό *Phlomis fruticosa*, τα χειμωνιάτικα φύλλα είναι αμφιστοματικά με εκτεταμένους μεσοκυττάριους χώρους, λιγοστές τρίχες στην επιδερμίδα, ελάχιστα προϊόντα δευτερογενούς μεταβολισμού και καλά ανεπτυγμένους χλωροπλάστες στα κύτταρά τους. Τα καλοκαιρινά φύλλα έχουν σαφώς ξηροφυτικό χαρακτήρα, είναι συμπαγή, υποστοματικά, με πυκνές τρίχες και μεγάλες ποσότητες προϊόντων δευτερογενούς μεταβολισμού στα κύτταρα του μεσόφυλλου. Με το ηλεκτρονικό Μικροσκόπιο Διέλευσης φαίνονται εντυπωσιακές διαφορές καθώς οι χλωροπλάστες των δύο τύπων φύλλων είναι τελείως διαφορετικοί. Τα χειμωνιάτικα φύλλα διαθέτουν ανεπτυγμένο σύστημα θυλακοειδών και πολυάριθμα grana ενώ στα καλοκαιρινά η δομή τους παραπέμπει σε χλωροπλάστες του κολεού των δεσμίδων των C4 φυτών. Επίσης η παρουσία κρυστάλλων στο χυμοτόπιο των κυττάρων του μεσόφυλλου είναι σημαντική στα καλοκαιρινά φύλλα. Η δυνατότητα δημιουργίας υποστοματικών αλλά και αμφιστοματικών φύλλων από το ίδιο φυτό, ανάλογα με την εποχή, αποτελεί αποδεικτικό στοιχείο για το πλούσιο γενετικό δυναμικό των εποχικά διμορφικών φυτών. Με βάση το δεδομένο αυτό αλλά και τις δομικές διαφορές των

χλωροπλαστών που θα μπορούσαν να αξιολογηθούν με τις διαθέσιμες πληροφορίες για τη λειτουργία των οργανιδίων αυτών, μπορούμε να πούμε ότι τα δύο είδη φύλλων αντιπροσωπεύουν δύο διαφορετικούς "τρόπους ζωής" πάνω στο ίδιο φυτό ενώ προκύπτουν και ενδιαφέροντα ερωτήματα για τη φυσιολογική δραστηριότητα των φύλλων αυτών (Christodoulakis, 1989).

Ο Κυπαρίσσης (1995), μελετώντας το αναπτυξιακό πρότυπο του *Phlomis fruticosa*, αναφέρει ότι διακρίνονται δύο είδη φύλλων, χειμωνιάτικα και καλοκαιρινά (διμορφισμός). Τα καλοκαιρινά εκπτύσσονται κατά τη διάρκεια της άνοιξης και καθ' όλη τη διάρκεια του καλοκαιριού ο ρυθμός του μεταβολισμού τους παραμένει σε χαμηλά επίπεδα. Με την έλευση της φθινοπωρινής βροχερής περιόδου, τα φύλλα αυτά απορροφούν νερό, αυξάνονται σε μέγεθος και ανακτούν πλήρως τις φυσιολογικές τους λειτουργίες. Στη νέα τους αυτή μορφή, τα καλοκαιρινά φύλλα προσφέρουν ενέργεια και δομικούς λίθους για την ανάπτυξη των χειμερινών φύλλων στις αρχές του χειμώνα. Τόσο η ανάκαμψη των καλοκαιρινών, όσο και η έκπτυξη των χειμερινών εξαρτώνται χρονικά από την έναρξη της περιόδου των βροχών. Τα δύο είδη φύλλων συνυπάρχουν πάνω στα φυτά έως το τέλος της άνοιξης, οπότε γερνούν και πέφτουν μαζί. Η μαζική αυτή φυλλόπτωση μαζί με τη μικρότερη επιφάνεια, τον υψηλότερο δείκτη ειδικής μάζας φύλλου (LSM) και την υψηλότερη πυκνότητα (πιο συμπαγές μεσόφυλλο) των καλοκαιρινών φύλλων έναντι των χειμωνιάτικων, συμβάλλουν στην ελαχιστοποίηση των απωλειών νερού κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού.

Οι Christodoulakis (1989) καθώς και οι Christodoulakis and Fasseas (1991) αναφερόμενοι στο ίδιο είδος διαπιστώνουν μεγάλη συγκέντρωση φαινολικών στα καλοκαιρινά φύλλα, επιμήκυνση των κυττάρων του δρυφακτοειδούς παρεγχύματος και ύπαρξη στομάτων μόνο στην αποαξονική επιφάνεια σε σχέση με τα χειμωνιάτικα φύλλα τα οποία είναι αμφιστοματικά. Το καλοκαιρινό φύλλο είναι πιο συμπαγές και καλύπτεται από πυκνές τρίχες. Η κάθε κατηγορία φύλλων είναι απόλυτα προσαρμοσμένη στις περιβαλλοντικές πιέσεις κάθε αντίστοιχης χρονικής περιόδου (Nikolakaki *et al.*, 2007).

Ο Margaris (1981) αναφερόμενος σε διάφορους ερευνητές (Berliner and Orshan 1972, Margaris 1975, Margaris and Papadopoulou 1975, Margaris and Papadogianni 1976) θεωρεί πως ο πιο σημαντικός παράγοντας που επάγει τον διμορφισμό είναι

πιθανόν η φωτοπερίοδος τουλάχιστον για τα είδη *Eyphorbia acanthothamnus*, *Phlomis fruticosa*, *Sarcopoterium spinosum*, *T. capitata* L. Cav. Στην επίδραση της φωτοπεριόδου στο διμορφισμό για το είδος το *Sarcopoterium spinosum* αναφέρονται και οι Christodoulakis *et al.* (1990).

### 7.3.2. ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗ ΣΤΗΝ ΑΚΤΙΝΟΒΟΛΙΑ

Στο μεσογειακό οικοσύστημα η υδατική καταπόνηση συνοδεύεται και από άλλους περιοριστικούς παράγοντες όπως η υψηλή ακτινοβολία, η έλλειψη θρεπτικών στοιχείων και η ακτινοβολία (Gratani and Bombeli, 1999). Τα φυτά ανταποκρίνονται στα διαφορετικά περιβάλλοντα φωτισμού είτε μέσω φαινοτυπικού εγκλιματισμού είτε μέσω γενετικής προσαρμογής. Το φωτεινό περιβάλλον μπορεί να αναδειχθεί σε παράγοντα καταπόνησης στο φυσικό περιβάλλον είτε με τη μορφή «φωτοπενίας», είτε με τη μορφή τοξικότητας (π.χ. υψηλή ένταση ορατής ή υπεριώδους ακτινοβολίας). Σε υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας η παραγόμενη ενέργεια από τις φωτοχημικές αντιδράσεις υπερβαίνει κατά πολύ τις ανάγκες χρήσης τους από τις αναβολικές διαδικασίες. Το γεγονός αυτό μπορεί να προκαλέσει διαταραχές στη φωτοσυνθετική λειτουργία. Σε φυτά τα οποία δεν έχουν προσαρμοστεί σε περιβάλλοντα άπλετου φωτισμού, η έκθεση σε υψηλές εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας επιφέρει συνήθως ισχυρή ελάττωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας η οποία συνοδεύεται και από την ελάττωση της απόδοσης ανά φωτόνιο, φαινόμενο το οποίο ονομάζεται φωτοπαρεμπόδιση. Σε μορφολογικό – ανατομικό επίπεδο ορισμένα χαρακτηριστικά δίδουν την ικανότητα αποφυγής της έκθεσης της φωτοσυνθετικής συσκευής σε υπερβολικές εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας. Στα χαρακτηριστικά αυτά περιλαμβάνονται κατάλληλες κινήσεις ή κυλινδρισμός των φύλλων και μετακινήσεις των χλωροπλαστών στα κύτταρα. Η ύπαρξη πυκνού τριχώματος, πεπαχυσμένων κυτταρικών τοιχωμάτων των επιδερμικών και υποδερμικών κυττάρων και κατάλληλων χρωστικών (π.χ. ανθοκυανών), συμβάλλει στην αποφυγή της έκθεσης των υποκείμενων φωτοσυνθετικών ιστών σε υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας. Επίσης τα αυξημένα επίπεδα UV-B ακτινοβολίας μπορεί να προκαλέσουν σημαντικές φυσιολογικές βλάβες σε ευαίσθητα φυτά. Την προστασία των φυτικών ιστών έναντι της υπεριώδους ακτινοβολίας την έχουν αναλάβει κυρίως επιφανειακοί προστατευτικοί ιστοί. Τα χυμοτόπια των επιδερμικών κυττάρων περιέχουν δευτερογενείς μεταβολίτες (κυρίως φλαβονοειδή) τα μόρια των οποίων απορροφούν στην περιοχή της υπεριώδους, όχι όμως και στην περιοχή της ορατού. Επομένως ο

επιδερμικός ιστός συμπεριφέρεται οπτικά ως ένα εξειδικευμένο διαφανές φίλτρο το οποίο συγκρατεί επιλεκτικά την UV ακτινοβολία. Προστατευτικό ρόλο επίσης παίζουν ορισμένοι μορφολογικοί και ανατομικοί χαρακτήρες οι οποίοι συμβάλλουν στην συγκράτηση της υπεριώδους, όπως το πυκνό στρώμα τριχών, οι επιεφυμενιδικοί κηροί και τα παχιά κυτταρικά τοιχώματα των επιδερμικών και υποδερμικών κυττάρων (Καραμπουρνιώτης, 2003).

#### **7.4. ΞΗΡΟΜΟΡΦΙΚΑ ΧΑΡΑΚΤΗΡΙΣΤΙΚΑ ΤΟΥ ΦΥΤΟΥ *T. capitata* L. Cav.**

Ο Oppenheimer (1960) αναφέρει ότι οι βραχώδεις εκτάσεις στη μεσογειακή λεκάνη καλύπτονται από χαμηλούς θάμνους, με επιφανειακό ριζικό σύστημα, οι οποίοι ρίχνουν τα μεγαλύτερα φύλλα της υγρής περιόδου αντικαθιστώντας τα με μικρότερα καλοκαιρινά φύλλα. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελεί το *T. capitata* L. Cav.

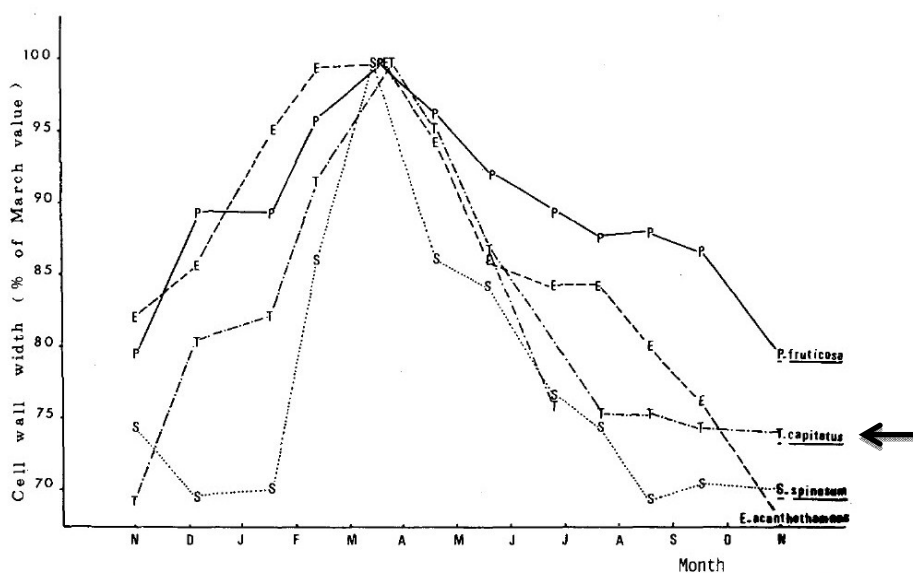
Ο εποχικός διμορφισμός στο συγκεκριμένο είδος ελέγχεται από τη φωτοπερίοδο και συγκεκριμένα, κάτω από συνθήκες φωτισμού μεγάλης ημέρας, τα φυτά παρουσιάζουν καλοκαιρινή εμφάνιση (τα χειμωνιάτικα φύλλα έχουν πέσει και αναπτύσσονται νέοι βραχυβλάστες) (Margaris 1975, Margaris 1981).

Τα μικρά φύλλα του *T. capitata* L. Cav. δύσκολα μπορούν να χαρακτηριστούν ως αμφίπλευρα. Στην προσαξονική επιφάνεια των φύλλων, αν και οι ενδοκυττάριοι χώροι είναι καλά ανεπτυγμένοι, τα φωτοσυνθετικά κύτταρα είναι τόσο επιμηκυσμένα όπως και τα πασσαλώδη. Στα χειμωνιάτικα φύλλα, ο παρεγχυματικός ιστός δεν είναι τόσο συμπαγής. Στα καλοκαιρινά φύλλα συσσωρεύονται μεγάλες ποσότητες φαινολικών. Τα επιδερμικά κύτταρα καλύπτονται από παχιά εφυμενίδα. Στις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες διακρίνονται συμπυκνωμένα φαινολικά, ενώ ο αγωγός ιστός ενισχύεται μηχανικά από σκληροεγχυματικές ίνες. Καλά ανεπτυγμένοι χλωροπλάστες δεν φαίνεται να υπάρχουν στα πασσαλώδη κύτταρα τόσο στα καλοκαιρινά όσο και στα χειμωνιάτικα φύλλα. Όσον αφορά στα στόματα, τα χειμωνιάτικα φύλλα είναι αμφιστοματικά, ενώ στα καλοκαιρινά σπανίως συναντάμε στόματα στις προσαξονικές επιφάνειες. Εκκριτικά τριχώματα απαντώνται περισσότερο στις αποαξονικές επιφάνειες (Christodoulakis and Bazos, 1990).

Στα μεγάλα χειμωνιάτικα φύλλα, τα στόματα είναι μετρήσιμα, ευδιάκριτα και κατανεμημένα χωρίς κάποια ιδιαίτερη τάξη, σε σχέση με τα φύλλα της ξηρής περιόδου, τα οποία χαρακτηρίζονται από στόματα που δύσκολα διακρίνονται και δεν

μπορούν να μετρηθούν εξαιτίας των καλά ανεπτυγμένων τριχωμάτων και των ρυτίδων της επιφάνειας (Economou-Amilli *et al.*, 1982).

Κατά τη διάρκεια του ξηρού και ζεστού καλοκαιριού, η ενέργεια που απαιτείται για τη διατήρηση των βιολογικών λειτουργιών στα φυτά ενός φρυγανικού οικοσυστήματος προέρχεται από μη δομικούς υδατάνθρακες και, πιθανόν, από τις ημικυτταρίνες που εναποτίθενται στο εσωτερικό μέρος των αγγείων του ξύλου κατά τη διάρκεια των ήπιων χειμώνων. Για το λόγο αυτό παρουσιάζεται μία εποχική διακύμανση του πάχους των κυτταρικών τοιχωμάτων των αγγείων του ξύλου και στο είδος *T. capitata* L. Cav., η οποία ίσως να οφείλεται στις ημικυτταρίνες (Margaris, 1979) (Εικόνα 9).

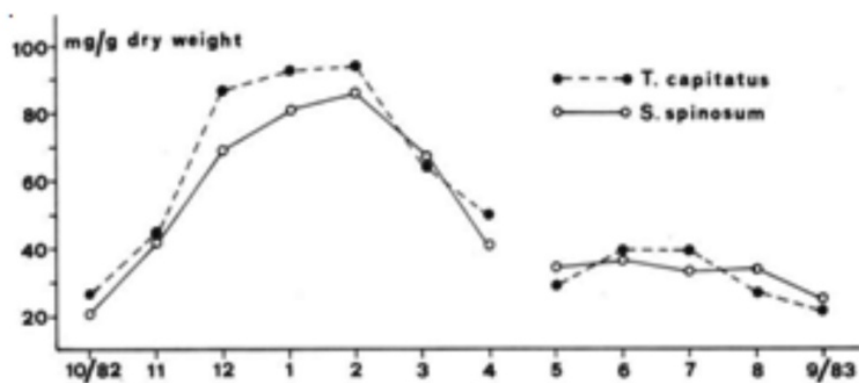


Εικόνα 9: Εποχική διακύμανση του πάχους των αγγείων του ξύλου διάφορων φρυγανικών ειδών (Margaris, 1979). Το μαύρο βέλος επισημαίνει την καμπύλη που αντιστοιχεί στο *T. capitata* L. Cav.

Επίσης οι Καραμπουρνιώτης και Λιακόπουλος (2009), έχοντας δανειστεί στοιχεία από δημοσίευση του Psaras (2000), αναφέρουν ότι το συγκεκριμένο είδος παρουσιάζει μία υψηλή τιμή στην παράμετρο Huber ( $3,84 \text{ mm}^2 \text{ g}^{-1}$ ) σε σχέση με τα άλλα είδη που έχουν συμπεριληφθεί στην έρευνα. Η παράμετρος αυτή αφορά το λόγο της επιφάνειας των αγγείων του ξύλου του μίσχου προς το ξηρό βάρος του αντίστοιχου φύλλου και αντανακλά την ικανότητα μεταφοράς νερού προς τους ιστούς του φύλλου. Υψηλές τιμές της παραμέτρου αντιστοιχούν συνήθως σε φυτά που διαπνέουν έντονα (Πίνακας 2).

Αείφυλλα σκληρόφυλλα	Παράμ. Huber (mm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	φρύγανα	Παράμ. Huber (mm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )
<i>Ceratonia siliqua</i>	0,99	<i>Phlomis fruticosa</i>	1,08
<i>Olea europaea subsp. oleaster</i>	1,27	<i>Ballota acetabulosa</i>	3,04
<i>Pistacia lentiscus</i>	1,46	<i>Cistus creticus</i>	3,62
<i>Quercus coccifera</i>	1,91	<i>Coridothymus capitatus</i>	3,84
<i>Myrtus communis</i>	2,06	<i>Sarcopoterium spinosum</i>	3,84

Πίνακας 2: Τιμές της παραμέτρου Huber (Καραμπουρνιώτης και Λιακόπουλος, 2009 δανεισμένο από: Psaras (2000)).



Εικόνα 10: Εποχική διακύμανση της συνολικής περιεκτικότητας σε λιπίδια των φύλλων των φυτών *T. capitata* L. Cav. και *S. spinosum* (mg/g ξηρού βάρους) (Diamantoglou und Rhizopoulou, 1990).



Ένα άλλο χαρακτηριστικό που αναφέρεται για το φυτό από τους Diamantoglou und Rhizoroulou (1990) και σχετίζεται με την προσαρμογή του στις ξηροφυτικές συνθήκες είναι η μείωση της ποσότητας των συνολικών λιπιδίων στα φύλλα από το τέλος της άνοιξης-αρχή του καλοκαιριού με τις μεγαλύτερες ποσότητες να ανιχνεύονται αρχές της άνοιξης και τις μικρότερες κατά τους καλοκαιρινούς μήνες (Εικόνα 10).

Ανάλογα αποτελέσματα έχουν αναφερθεί και για άλλα διμορφικά φρυγανικά είδη όπως το *Euphorbia acanthothamnus* και το *Phlomis fruticosa* (Meletiou-Christou *et al.*, 1992). Οι ερευνητές αυτοί υποστηρίζουν ότι πριν την πτώση των φύλλων που χαρακτηρίζουν ως χειμωνιάτικα, ένα τμήμα των λιπιδίων καταναλώνεται και ένα άλλο τμήμα μεταβολίζεται σε ενδιάμεσα προϊόντα. Επίσης αναφέρονται σε αποτελέσματα του Christodoulakis (1989) ο οποίος δηλώνει πως στα καλοκαιρινά φύλλα ένα μεγάλο τμήμα του αφομοιώσιμου άνθρακα, χρησιμοποιείται για την παραγωγή δευτερογενών μεταβολιτών. Η μείωση των συνολικών λιπιδίων κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού πέρα από την κατανάλωσή τους μπορεί να σχετίζεται και με τη μετατροπή τους σε ωσμωτικά ενεργά συστατικά όπως διαλυτά σάκχαρα και με αυτό τον τρόπο αν και μειώνεται η διαθεσιμότητα του νερού, το νερό να μπορεί να παρακρατείται από τα κύτταρα. Στο *Phlomis fruticosa* οι συγκεντρώσεις των διαλυτών σακχάρων παρουσιάζουν δύο κορυφές: κατά τη διάρκεια της ξηρασίας και της ψυχρής περιόδου αντίστοιχα. Ένας τέτοιος μηχανισμός μπορεί να περιλαμβάνει και μείωση του δυναμικού των διαλυτών ουσιών στους βλαστούς και στις ρίζες έτσι ώστε το φυτό να μπορεί να διατηρεί το νερό και κατά τη διάρκεια των περιόδων καταπόνησης.

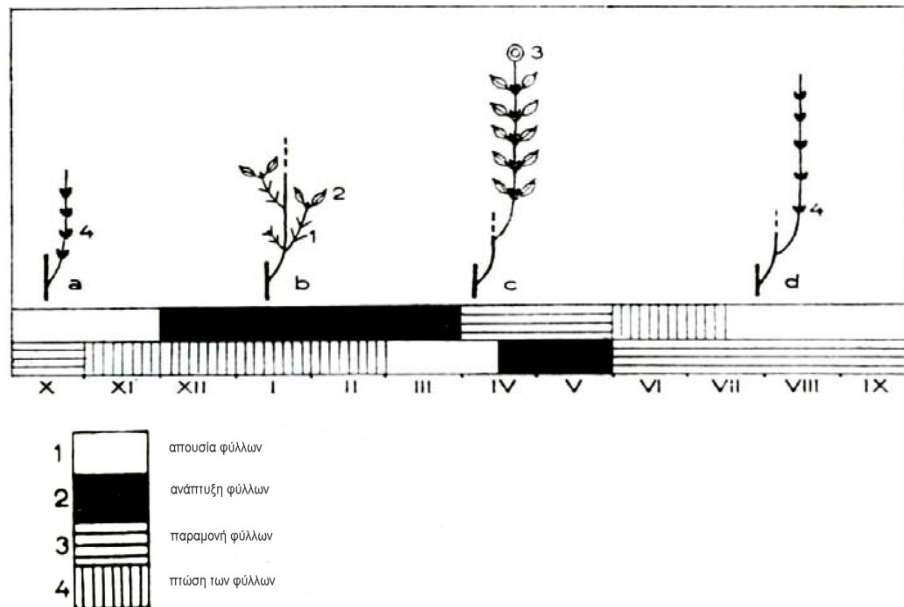
## **8. ΦΑΙΝΟΜΟΡΦΟΛΟΓΙΚΗ ΑΠΕΙΚΟΝΙΣΗ ΤΟΥ ΕΤΗΣΙΟΥ ΚΥΚΛΟΥ ΤΟΥ ΦΥΤΟΥ *T. capitata* L. Cav.**

Η φαινολογία είναι ο επιστημονικός κλάδος που περιλαμβάνει τον προσδιορισμό, την καταγραφή, τη μελέτη και τη διερεύνηση της έναρξης και της λήξης των διαφόρων σταδίων ανάπτυξης των φυτών σε σχέση πάντοτε με τις μεταβολές και αλλαγές του καιρού και του κλίματος. Ο Βρετανός Charles Moran, όπως επισημαίνουν οι Μπαλούτσος και συν. (1996), το 1836 χρησιμοποίησε για πρώτη φορά τον όρο φαινολογία (phenology) για να ορίσει τον επιστημονικό κλάδο που μελετά σε ετήσια βάση τις δραστηριότητες φυτών και ζώων που είναι ορατές (φαίνονται).

Η μελέτη των εποχικών αλλαγών στην ανάπτυξη των φυτών είναι ιδιαίτερα σημαντική στα μεσογειακά οικοσυστήματα ιδίως λόγω της ιδιομορφίας του μεσογειακού κλίματος. Η βλαστική ανάπτυξη επιτυγχάνεται στις περισσότερες περιπτώσεις όταν οι περιβαλλοντικές συνθήκες είναι ευνοϊκές, ενώ η απόρριψη φύλλων και βλαστών η οποία συνδέεται με τον περιορισμό της φυτικής μάζας παρατηρείται σε περιόδους πείσεων. Οι εποχικές διακυμάνσεις στην ανάπτυξη είναι καθοριστικές στον προσδιορισμό της προσαρμογής του φυτού στις εποχικές αλλαγές του περιβάλλοντος. Το μέγεθος και η δομή των φυτικών οργάνων τα οποία αναπτύσσονται σε διαφορετικές εποχές σε πολλές περιπτώσεις είναι σημαντικές μεταβλητές της προσαρμογής του φυτού στις περιβαλλοντικές συνθήκες, καθώς ο περιορισμός της φυτικής μάζας σχετίζεται συχνά με τον εποχικό δι- ή πολυμορφισμό των φύλλων και των βλαστών (Orshan, 1989).

Ιδίως για τη μακκία και τη φρυγανώδη βλάστηση στην ελληνική επικράτεια, οι βλαστοί αναπτύσσονται κατά τη διάρκεια της άνοιξης, αργά το καλοκαίρι και νωρίς το φθινόπωρο, διότι τις περιόδους αυτές δεν υπάρχουν οι περιοριστικοί παράγοντες της θερμοκρασίας και της υγρασίας. Τα φρύγανα, όσον αφορά τα φαινολογικά χαρακτηριστικά τους, χαρακτηρίζονται από το μικρό τους μέγεθος, τους δύο τύπους των βλαστών (βραχυβλάστες: μικροί βλαστοί και δολιχοβλάστες: επιμηκυσμένοι βλαστοί), τον εποχικό διμορφισμό των φύλλων και το μικρό μέγεθος των σπερμάτων οι οποίοι μετά την ωρίμασή τους πέφτουν στο έδαφος πριν την υγρή περίοδο. Τα καλοκαιρινά φύλλα τα οποία χαρακτηρίζουν μόνο τη φρυγανώδη βλάστηση δεν φαίνεται να επιτελούν ένα πολύ παραγωγικό ρόλο, καθώς όλες οι δραστηριότητες συμβαίνουν κατά τη διάρκεια της παρουσίας των ανοιξιάτικων φύλλων (Arianoutsou and Diamantopoulos, 1985).

Ο Orshan (1964) περιγράφοντας την εξέλιξη του *T. capitata* L. Cav., από παρατηρήσεις στην περιοχή του Ισραήλ, αναφέρει ότι οι βραχυβλάστες που δημιουργούνται κατά την περίοδο της άνοιξης επιμηκύνονται τον Ιανουάριο και εξελίσσονται σε δολιχοβλάστες. Κατά τη διάρκεια του Μαρτίου-Απριλίου, ο ρυθμός ανάπτυξης είναι μεγάλος και στο ανώτερο τμήμα εμφανίζονται διακλαδώσεις του βλαστού. Στην κορυφή αυτών των βλαστών αναπτύσσονται οι ταξιανθίες κατά τους μήνες Ιούνιο με Ιούλιο ενώ οι καρποί πέφτουν το Σεπτέμβριο. Οι δολιχοβλάστες εμφανίζουν μεγαλύτερα φύλλα τα οποία σταδιακά, και βασιπεταλικά πέφτουν κατά το χρονικό διάστημα από τα μέσα Μαΐου μέχρι τον Αύγουστο. Από τους οφθαλμούς στις μασχάλες αυτών των φύλλων αναπτύσσονται οι βραχυβλάστες οι οποίοι διαθέτουν μικρά καλοκαιρινά φύλλα. Παραμένουν μικροί σε όλη τη διάρκεια του καλοκαιριού και μόνο μερικοί από αυτούς ιδίως κάποιοι από το κατώτερο τμήμα των δολιχοβλαστών, επιμηκύνονται το καλοκαίρι και εξελίσσονται σε νέους δολιχοβλάστες. Οι υπόλοιποι που δεν εξελίσσονται στη συνέχεια πεθαίνουν και πέφτουν, όπως συμβαίνει και με το ανώτερο τμήμα των δολιχοβλαστών (Εικόνα 11).



**Εικόνα 11:** Φαινομορφολογική απεικόνιση του *T. capitata* L. Cav. (Orshan, 1964)

Η επάνω σειρά αφορά τα χειμωνιάτικα φύλλα και η κάτω τα καλοκαιρινά

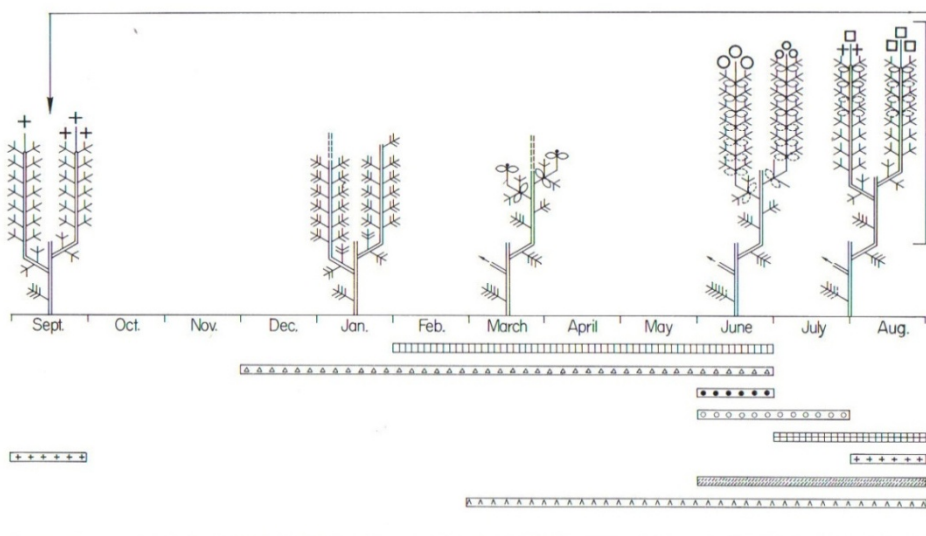
(a) Το κατώτερο τμήμα του δολιχοβλάστη το οποίο αναπτύχθηκε κατά τη διάρκεια της προηγούμενης άνοιξης, φέρει μικρούς απόλυτους βραχυβλάστες (οι οποίοι δεν θα επιμηκυνθούν)

(b) Ένας από τους βραχυβλάστες του ίδιου βλαστού, ο οποίος έχει αρχίσει να επιμηκύνεται (1) καλοκαιρινά φύλλα, (2) χειμωνιάτικα φύλλα

(c) ο επιμηκυσμένος βραχυβλάστης φτάνει στο μέγιστο ύψος του. (3) Η ταξιανθία

(d) ο ίδιος βλαστός, τα χειμωνιάτικα φύλλα έχουν ήδη πέσει και οι νέοι βραχυβλάστες έχουν αναπτυχθεί στις μασχάλες τους (4) αποτελώντας το πράσινο τμήμα του φυτού

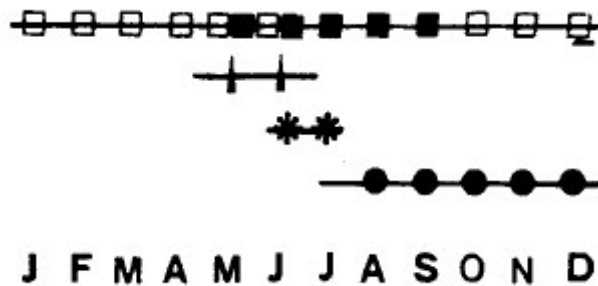
Το 1989, ο Orshan, συμπληρώνοντας την παραπάνω περιγραφή του ετήσιου κύκλου του φυτού (Εικόνα 12), αναφέρει ότι οι βραχυβλάστες που δεν εξελίσσονται πέφτουν το διάστημα Μαρτίου-Απριλίου. Κάποιοι από αυτούς επιμηκύνονται λίγο και μετατρέπονται σε μη μόνιμους βραχυβλάστες, οι οποίοι μπορούν να παραμείνουν στο φυτό για περισσότερο από ένα χρόνο και τελικά μετατρέπονται σε δολιχοβλάστη ή πεθαίνουν.



**Εικόνα 12:** Φαινομορφολογική απεικόνιση του *T. capitata* L. Cav. (Orshan, 1989). Διακρίνονται δύο κατηγορίες βλαστών: δολιχοβλάστες με επάκρια ταξιανθία και απόλυτοι βραχυβλάστες που αναπτύσσονται στις μασχάλες των φύλλων των δολιχοβλαστών. Η πτώση τους είναι βασιπεταλική. Οι βραχυβλάστες αρχίζουν να παράγουν νέα φύλλα το Δεκέμβριο. Κάποιοι από αυτούς το Φεβρουάριο μετατρέπονται σε δολιχοβλάστες οι οποίοι επιμηκύνονται μέχρι τον Ιούνιο. Αυτοί που δεν επιμηκύνονται πέφτουν κατά τους μήνες Μάρτιο και Απρίλιο. Μέρος αυτών των βραχυβλαστών επιμηκύνονται λίγο και μετατρέπονται σε μη μόνιμους βραχυβλάστες οι οποίοι μπορούν να παραμείνουν σε αυτήν την κατάσταση περισσότερο από ένα χρόνο. Στη συνέχεια ή μετατρέπονται σε δολιχοβλάστες ή πεθαίνουν. Η πτώση των φύλλων των δολιχοβλαστών παρατηρείται κατά τους μήνες Ιούνιο με Αύγουστο ενώ των βραχυβλαστών Μάρτιο με Αύγουστο. Τα αποτελέσματα αυτά αφορούν δείγματα από την περιοχή Tel Mond του Ισραήλ, σε υψόμετρο 40 m από την επιφάνεια της θάλασσας και με ετήσια βροχόπτωση 550 mm.

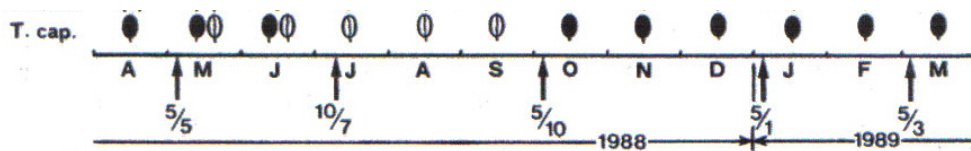
Οι Vokou and Margaris (1986), μελετώντας την εποχική διακύμανση των αιθερίων ελαίων, αναφέρονται στη φαινολογία του φυτού όπως παρουσιάστηκε από τον Διαμαντόπουλο (1983) (Εικόνα 13).

Οι ερευνητές αυτοί αναφέρουν ότι τον Οκτώβριο τα μικρά καλοκαιρινά φύλλα έχουν ήδη πέσει στη στρωμή και το φυτό διαθέτει μόνο τα νέα χειμωνιάτικα φύλλα. Τα αιθέρια έλαια παράγονται στα φύλλα αυτά τα οποία, καθώς αναπτύσσονται περιέχουν την ίδια ποσότητα αιθερίων ελαίων συγκρινόμενα με τα φύλλα που διαθέτει το φυτό τους πρώτους ανοιξιάτικους μήνες (Εικόνα 13). Αυτό διαρκεί μέχρι την άνοιξη όπου η ανάπτυξη είναι μεγάλη και ξεκινά η καμβιακή δραστηριότητα και η ανάπτυξη των βλαστών. Το φυτό διαθέτει τη μεγαλύτερη συγκέντρωση αιθερίων ελαίων στο τέλος των ανοιξιάτικων μηνών.



**Εικόνα 13:** Φαινολογία του φυτού από Διαμαντόπουλο (1983) όπως παρουσιάζεται στους Vokou and Margaris (1986). □ Χειμωνιάτικα φύλλα, ■ Καλοκαιρινά φύλλα

Οι Christodoulakis and Bazos (1990), παρουσίασαν τη διαδοχή χειμερινών και καλοκαιρινών φύλλων όπως φαίνεται στο παρακάτω σχήμα (Εικόνα 14).



**Εικόνα 14:** Φαινομορφολογική απεικόνιση του *T. capitata* L. Cav. (Christodoulakis and Bazos, 1990)

Χειμωνιάτικα φύλλα ○ καλοκαιρινά φύλλα ●

## 2. ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

### 2.1. ΜΟΡΦΟΛΟΓΙΚΑ-ΑΝΑΤΟΜΙΚΑ ΧΑΡΑΚΤΗΡΙΣΤΙΚΑ

#### Συλλογή υλικού

Βλαστοί από διάφορα αυτοφυή φυτά *T. capitata* L. Cav., συλλέγονταν κάθε μήνα και την περίοδο της βλαστικής ανάπτυξης ανά δεκαπενθήμερο για τα χρονικά διαστήματα 1989-1991 και 2009-2010, από την περιοχή του Χαϊδαρίου έξω όμως από τα όρια του οργανωμένου Βοτανικού Κήπου του Διομήδους στις Βόρειες κλιτύες του Όρους Αιγάλεω. Μετά τη συλλογή, το φυτικό υλικό μεταφέρονταν στο Εργαστήριο Ηλεκτρονικής Μικροσκοπίας, και δέχονταν άμεσα τους κατάλληλους χειρισμούς για την παρατήρηση με τα διάφορα είδη μικροσκοπίας. Δείγματα βλαστών από κάθε δειγματοληψία διατηρούνταν σε στερεωτικό διάλυμα FAA<sup>1</sup>.

#### 2.1.1. ΠΡΟΕΤΟΙΜΑΣΙΑ ΠΑΡΑΣΚΕΥΑΣΜΑΤΩΝ ΓΙΑ ΠΑΡΑΤΗΡΗΣΗ ΜΕ ΤΟ ΗΛΕΚΤΡΟΝΙΚΟ ΜΙΚΡΟΣΚΟΠΙΟ ΔΙΕΛΕΥΣΗΣ (Η.Μ.Δ.) ΚΑΙ ΗΜΙΛΕΠΤΩΝ ΤΟΜΩΝ ΜΕ ΤΟ ΟΠΤΙΚΟ ΜΙΚΡΟΣΚΟΠΙΟ (Ο.Μ.)

Τα στάδια της διαδικασίας που ακολουθήθηκε είναι:

- i. Φυτικοί ιστοί μεγέθους 2x3 mm κόπηκαν από το μέσον του φύλλου με ξυραφάκι. Η διαδικασία αυτή έγινε μέσα σε τρυβλίο με μονιμοποιητικό στους 4 °C. Τα μικρότερα φύλλα χρησιμοποιήθηκαν ολόκληρα.
- ii. Μονιμοποίηση (στερέωση, καθήλωση, προσήλωση, fixation) με εμβάπτιση των δειγμάτων, σε μονιμοποιητικό διάλυμα γλουταρικής αλδεϋδης (CHOCH<sub>2</sub>CH<sub>2</sub>CH<sub>2</sub>CHO) 2,5%, χρησιμοποιώντας ως ρυθμιστικό διάλυμα φωσφορικό 0.1M (Sörensen)<sup>2</sup>, σε φιαλίδιο των 5 ml για 24 h στους 4°C. Για την καλύτερη διείσδυση του μονιμοποιητικού στο εσωτερικό των δειγμάτων, έγινε ήπιο κενό με αντλία βρύσης στο φιαλίδιο, για να αφαιρεθεί ο αέρας από τους μεσοκυττάριους χώρους.
- iii. Έκπλυση με ρυθμιστικό διάλυμα 3 φορές από 15 min κάθε φορά.
- iv. Μεταστερέωση με OsO<sub>4</sub> 0,1% σε νερό για 18h.
- v. Έκπλυση με ρυθμιστικό διάλυμα 3 φορές από 15 min κάθε φορά.
- vi. Αφυδάτωση με αιθυλική αλκοόλη 30%, για 15 min.
- vii. Αφυδάτωση με αιθυλική αλκοόλη 50%, για 15 min.
- viii. Αφυδάτωση με 1% οξικό ουρανύλιο σε αιθυλική αλκοόλη 70%, όπου τα δείγματα παρέμειναν όλη τη νύχτα για χρώση en block.

- ix. Αφυδάτωση με αιθυλική αλκοόλη 90%, για 15 min και 100% 3 φορές από 15 min.
- x. Αλλαγή διαλύτη από αιθυλική αλκοόλη σε προπυλενοξείδιο για 1h. Χρησιμοποιείται ως ενδιάμεσος διαλύτης μεταξύ της αιθυλικής αλκοόλης και των εποξικών ρητινών που θα χρησιμοποιηθούν στο επόμενο στάδιο.
- xi. Εμποτισμός με ρητίνη. Στο φιαλίδιο προστίθεται ρητίνη Spurr<sup>3</sup> και προπυλενοξείδιο σε ίσες ποσότητες, και αφήνεται στον απαγωγό, ανοικτό, υπό συνεχή ανάδευση για 18h, ώστε να εξατμιστεί το προπυλενοξείδιο και να μείνουν τα δείγματα σε ρητίνη 100%.
- xii. Έγκλειση των δειγμάτων σε εποξική ρητίνη σε καλούπια σιλικόνης και πολυμερισμός στον κλίβανο, στους 68<sup>0</sup> C για 48-72h.

Για τη μελέτη αυτή χρησιμοποιήθηκαν και παρασκευάσματα από δειγματοληψίες που είχαν πραγματοποιηθεί το χρονικό διάστημα 1998-2001. Τα στάδια της διαδικασίας που ακολουθήθηκαν ήταν ακριβώς ίδια με τη διαφορά ότι η ρητίνη που είχε χρησιμοποιηθεί ήταν Epon/Araldite<sup>4</sup>.

---

1. Στερεωτικό FAA: φορμόλη (37-40%) 10 ml, οξικό οξύ (glacial) 5 ml, αιθανόλη (95%) 50 ml, νερό 35 ml

2. Φωσφορικό ρυθμιστικό διάλυμα 0.1M (Sörensen).

Διάλυμα stock A: Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>\*2H<sub>2</sub>O 17.80 g/l

Διάλυμα stock B: NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>\*H<sub>2</sub>O 13.80 g/l

Τα διαλύματα A και B μπορούν να διατηρηθούν στο ψυγείο για μερικές εβδομάδες. Πριν από τη χρήση για να φτιάξουμε ρυθμιστικό διάλυμα με pH=7.2 ανακατεύουμε 36.0 ml από το A και 14.0 ml από το B.

3. Συστατικά Ρητίνης Spurr

10 g ERL, 7 g DER, 26 g NSA και 0,4 g S-1 (πολυμεριστής). Ανάδευση για αρκετή ώρα των παραπάνω συστατικών σε μαγνητικό αναδευτήρα.

4. Συστατικά Ρητίνης Epon/Araldite

15,45 g Epon 812, 25,50 g DDSA, 10,00 g Araldite CY212, 0,75 g DMP-30

### **2.1.2. ΠΡΟΕΤΟΙΜΑΣΙΑ ΠΑΡΑΣΚΕΥΑΣΜΑΤΩΝ ΓΙΑ ΠΑΡΑΤΗΡΗΣΗ ΜΕ ΤΟ ΗΛΕΚΤΡΟΝΙΚΟ ΜΙΚΡΟΣΚΟΠΙΟ ΣΑΡΩΣΗΣ (Η.Μ.Σ.)**

Ένα παρασκεύασμα για να παρατηρηθεί με το Η.Μ.Σ. πρέπει να είναι αφυδατωμένο, καλός αγωγός του ηλεκτρισμού και να αντέχει σε υψηλό κενό.

Η διαδικασία που ακολουθήθηκε ήταν η εξής:

- I. Ολόκληρα φύλλα αποσπάστηκαν από τους βραχυβλάστες ή τους δολιχοβλάστες. Η διαδικασία αυτή έγινε μέσα σε τρυβλίο με μονιμοποιητικό στους 4 °C. Για την καλύτερη διείσδυση του μονιμοποιητικού στο εσωτερικό των δειγμάτων, έγινε ήπιο κενό στο φιαλίδιο με αντλία βρύσης, για να αφαιρεθεί ο αέρας από τους μεσοκυττάριους χώρους.
- II. Μονιμοποίηση – Στερέωση με γλουταρική αλδεύδη 2,5% σε φωσφορικό ρυθμιστικό διάλυμα 0,1 M (Sörensen) με pH 7,2, σε φιαλίδια των 5 ml για 24h στους 4°C.
- III. Έκπλυση των δειγμάτων με ρυθμιστικό διάλυμα 3 φορές, από 30 min.
- IV. Σταδιακή αφυδάτωση με σειρά ανιούσης συγκέντρωσης ακετόνης 30%, 50%, 70%, 90%, για 30 min και 100%, 3 φορές από 1 h. Στο τελευταίο διάλυμα ακετόνης, τα δείγματα παρέμειναν για 24h. Όλα τα διαλύματα παρασκευάστηκαν από καθαρή ακετόνη.
- V. Ξήρανση στη συσκευή κρίσιμου σημείου (Critical Point Dryer, POLARON 3000). Στη συσκευή αυτή γίνεται αντικατάσταση της ακετόνης με υγρό CO<sub>2</sub>, το οποίο στη συνέχεια απομακρύνεται, αφού μετατρέπεται σε αέριο αδιαβατικά (κρίσιμο σημείο).
- VI. Επικόλληση των δειγμάτων σε υποδοχείς (stubs) είτε με αυτοκόλλητους αγωγίμους δίσκους άνθρακα διπλής όψης (Agar Scientific Ltd.) είτε με κόλλα UHU.
- VII. Επικάλυψη των δειγμάτων με καθαρό χρυσό, με εκκένωση αίγλης σε ατμόσφαιρα αργού (Ar). Η διαδικασία έγινε σε εξαχνωτή Denton - Vacuum DV - 502 εφοδιασμένο με τα κατάλληλα εξαρτήματα.

Μετά από τις παραπάνω διαδικασίες, τα παρασκευάσματα ήταν πλέον έτοιμα για παρατήρηση στο Η.Μ.Σ.. Η φύλαξή τους έπρεπε να γίνεται προσεκτικά σε κλειστά κουτιά, προστατευόμενα από σκόνη και υγρασία.



Επίσης πραγματοποιήθηκε παρατήρηση νωπών παρασκευασμάτων στο Η.Μ.Σ. Τα δείγματα τοποθετήθηκαν απευθείας σε υποδοχείς με αυτοκόλλητους αγωγίμους δίσκους άνθρακα διπλής όψης (Agar Scientific Ltd.) και ακολούθησε άμεση παρατήρηση και φωτογράφιση τους, σε τάση επιτάχυνσης 2-2,5 KV, πριν αρχίσει η συρρίκνωση των ιστών, λόγω αφυδάτωσης.

### **2.1.3. ΤΜΗΣΗ ΤΟΜΩΝ ΚΑΙ ΧΡΩΣΗ ΜΟΝΙΜΟΠΟΙΗΜΕΝΩΝ ΠΑΡΑΣΚΕΥΑΣΜΑΤΩΝ ΓΙΑ ΠΑΡΑΤΗΡΗΣΗ ΜΕ ΤΟ ΟΠΤΙΚΟ ΜΙΚΡΟΣΚΟΠΙΟ (Ο.Μ.) ΚΑΙ ΤΟ ΗΛΕΚΤΡΟΝΙΚΟ ΜΙΚΡΟΣΚΟΠΙΟ ΔΙΕΛΕΥΣΗΣ (Η.Μ.Δ.)**

#### **Οπτικό Μικροσκόπιο (Ο.Μ.)**

Η τμήση των τομών έγινε με τον υπερμικροτόμο, τύπου REICHERT OMU-III. Για το οπτικό μικροσκόπιο, κόβονται ημίλεπτες τομές πάχους 1,5-2  $\mu\text{m}$ , με γυάλινα μαχαίρια, τα οποία κατασκευάζονται πριν τη χρήση στο Εργαστήριο Ηλεκτρονικής Μικροσκοπίας με την ειδική συσκευή (knife-maker της εταιρίας Reicher-Taab). Στη συνέχεια οι τομές τοποθετούνται σε σταγόνα απεσταγμένου νερού πάνω σε αντικειμενοφόρους πλάκες, καλυμμένες με ζελατίνα<sup>1</sup> (Grimstone and Skaer, 1972), ώστε οι τομές να απλώνονται και να επικολλώνται καλύτερα πάνω στην αντικειμενοφόρο.

#### Χρώση με κυανό της τολουιδίνης

Η αντικειμενοφόρος με τις τομές τοποθετήθηκε στη συνέχεια, σε θερμαινόμενη πλάκα στους 70-80 °C και μόλις εξατμιστεί η σταγόνα νερού, γίνεται χρώση των τομών με κυανό της τολουιδίνης 0.5% σε βόρακα 1%.

Ακολουθεί έκπλυση με απεσταγμένο νερό και στέγνωμα της αντικειμενοφόρου σε θερμαινόμενη πλάκα. Τέλος γίνεται η επικόλληση της καλυπτρίδας χρησιμοποιώντας είτε μία σταγόνα από την ίδια την εποξική ρητίνη είτε με Eukitt (Agar Scientific Ltd.), προκειμένου να μονιμοποιηθούν οι τομές.

## Ηλεκτρονικό Μικροσκόπιο Διέλευσης (Η.Μ.Δ.)

Τα μονιμοποιημένα δείγματα, τα οποία έχουν προετοιμαστεί και τα οποία είναι εγκλεισμένα σε εποξική ρητίνη, κόβονται σε υπέρλεπτες τομές, πάχους περίπου 60-80 nm, με υπερμικροτόμο τύπου REICHERT OMU-III, με γυάλινα μαχαίρια, τα οποία κατασκευάζονται πριν τη χρήση με την ειδική συσκευή (knife maker της εταιρείας Reichert-Taab).

Στην περίπτωση αυτή, στα μαχαίρια τοποθετείται ειδική αυτοκόλλητη ταινία (Silver tape της εταιρείας 3M), η οποία στεγανοποιείται με οδοντιατρικό κερί για να σχηματιστεί ένα μικρό δοχείο, το οποίο γεμίζεται με απεσταγμένο νερό, έτσι ώστε οι τομές που κόβονται να επιπλέουν στην ελεύθερη επιφάνεια του νερού, από όπου και συλλέγονται. Με τον τρόπο αυτόν είναι εύκολο να γίνει και μια εκτίμηση του πάχους των τομών, λόγω του φαινομένου της συμβολής του φωτός, εξαιτίας του οποίου οι τομές έχουν διαφορετικό χρώμα ανάλογα με το πάχος τους. Οι τομές με πάχος 60-80 nm, που είναι και οι πλέον κατάλληλες για παρατήρηση στο Η.Μ.Δ., εμφανίζουν χρώμα ασημί. Οι διαδοχικές τομές σχηματίζουν μια ταινία πάνω στο νερό, η οποία στη συνέχεια συλλέγεται πάνω σε ειδικά πλέγματα χαλκού (grids) διαμέτρου 3mm και τύπου ATHENA, hexagonal G75. Τα πλέγματα έχουν προηγουμένως επικαλυφθεί με λεπτή μεμβράνη πυροξυλίνης 2% σε οξικό αμυλεστέρα (Φασσέας, 1999).

### Διπλή Χρώση: Reynolds και οξικό ουρανύλιο 1% σε υδατικό διάλυμα αιθυλικής αλκοόλης 50%

Την τοποθέτηση των τομών πάνω στα grids, ακολουθεί η διπλή χρώση με κιτρικό μόλυβδο<sup>2</sup> ή χρώση Reynolds (Reynolds, 1963), με οξικό ουρανύλιο 1% σε υδατικό διάλυμα αιθυλικής αλκοόλης 50% (Venable and Coggeshall, 1965). Η διαδικασία η οποία ακολουθείται είναι η εξής:

Σταγόνες χρωστικής (40-50  $\mu$ L) τοποθετούνται πάνω σε τρυβλία Petri, επιστρωμένα με σιλικόνη (Silastic της Dow Corning).

Για το οξικό ουρανύλιο, τα grids επιπλεύσθηκαν ένα ανά σταγόνα χρωστικής στο σκοτάδι για 45 min, ενώ για τον κιτρικό μόλυβδο τα grids επιπλεύσθηκαν ένα ανά σταγόνα χρωστικής για 15 min. Για τη χρώση με κιτρικό μόλυβδο, στο τρυβλίο

τοποθετούνται επίσης κρύσταλλοι καυστικού νατρίου, για την απορρόφηση του διοξειδίου του άνθρακα και την αποφυγή κρυστάλλων ανθρακικού μολύβδου.

Τα grids ξεπλένονται με 20-30 σταγόνες απεσταγμένου νερού. Αυτό γίνεται δύο φορές, μία πριν τη μεταφορά στον κιτρικό μολύβδο και μία στο τέλος.

Τα grids τοποθετούνται πάνω σε διηθητικό χαρτί με τις τομές προς τα πάνω, για να στεγνώσουν. Τα δείγματα είναι πλέον έτοιμα για παρατήρηση.

---

1.Επικάλυψη αντικειμενοφόρων με ζελατίνα (Grimstone and Skaer 1972)

1 g ζελατίνας / 1 L γλυκού απεσταγμένου νερού στο οποίο προστίθεται 0,1 g  $\text{CrK}(\text{SO}_4)_2 \cdot 12\text{H}_2\text{O}$ . Σχολαστικά πλυμένες και στεγνωμένες αντικειμενοφόροι, εμβαπτίζονται στο διάλυμα όταν αυτό κρυσταλλώσει και αφήνονται να στεγνώσουν σε κατακόρυφη θέση, σε χώρο χωρίς σκόνη

2.Κιτρικός Μόλυβδος

0,2 g NaOH διαλύονται σε 50 mL απεσταγμένου νερού, όπου και διαλύονται 0,25 g κιτρικός μολύβδος.

#### **2.1.4. ΠΡΟΕΤΟΙΜΑΣΙΑ ΝΩΠΙΩΝ ΠΑΡΑΣΚΕΥΑΣΜΑΤΩΝ ΓΙΑ ΠΑΡΑΤΗΡΗΣΗ ΜΕ ΤΟ ΟΠΤΙΚΟ ΜΙΚΡΟΣΚΟΠΙΟ (Ο.Μ.)**

Η κοπή των τομών για απλή παρατήρηση με το οπτικό μικροσκόπιο και τις ιστοχημικές δοκιμές έγινε σε ψυκτικό μικροτόμο (κρυοτόμο) τύπου Leica CM1850 (Germany).

Για το σκοπό αυτό τμήματα φύλλων τοποθετούνται στον ειδικό δειγματοφορέα μέσα σε ειδικό υγρό ψύξης JUNG (Leica, Germany) κατάλληλο για τον κρυοτόμο, ώστε να συγκρατεί τους ιστούς κατά την κοπή.

Εφόσον το μονιμοποιητικό υλικό και οι ιστοί παγώσουν στους  $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$  κόβονται τομές από τα φύλλα, πάχους 15 - 20  $\mu\text{m}$ , και συλλέγονται σε απεσταγμένο νερό όπου και ξεπλένονται για να απομακρυνθεί το ειδικό υγρό ψύξης.

Οι τομές είναι πλέον έτοιμες για την εφαρμογή ιστοχημικών μεθόδων ή την απευθείας παρατήρηση στο οπτικό μικροσκόπιο και στο μικροσκόπιο φθορισμού.

#### **Μικροσκοπία φθορισμού**

Το οπτικό μικροσκόπιο που χρησιμοποιήθηκε για όλες τις παρατηρήσεις και τη φωτογράφιση (OLYMPUS Bx40) του Εργαστηρίου Ηλεκτρονικής Μικροσκοπίας είναι εφοδιασμένο με τα κατάλληλα εξαρτήματα. Τα φίλτρα που χρησιμοποιήθηκαν ήταν:

- i. φίλτρο διέγερσης που επιτρέπει τη διέλευση ακτινοβολιών μεταξύ 330 και 385 nm
- και ii. φίλτρο φραγμού, που απορροφά όλα τα μήκη κύματος κάτω από 420 nm.

Οι τομές τοποθετούνται σε σταγόνα νερού (αυτοφθορισμός) ή σε επαγωγή φθορισμού ( $\text{AlCl}_3$ ) όταν πρόκειται για την παρατήρηση φλαβονοειδών και παρατηρούνται άμεσα. Με το μικροσκόπιο φθορισμού παρατηρήθηκαν μόνο νωπά παρασκευάσματα.

Για τη μέτρηση της διαμέτρου των ασπιδοειδών αδένων, φύλλα από όλες τις κατηγορίες τυχαία επιλεγμένα από δείγματα φρέσκα ή διατηρημένα σε FAA, μετά το ξέπλυμα με απεσταγμένο νερό, παρατηρήθηκαν στο οπτικό μικροσκόπιο αφού ακτινοβολήθηκαν με δέσμη μπλε φωτός και φωτογραφήθηκαν κάτω από μικρή μεγέθυνση. Τα φίλτρα που χρησιμοποιήθηκαν ήταν:

- i. φίλτρο διέγερσης που επιτρέπει τη διέλευση ακτινοβολιών μεταξύ 420 και 480 nm  
και ii. φίλτρο εκπομπής που επιτρέπει τη διέλευση ακτινοβολιών μήκους κύματος πάνω από τα 515 nm.

### **Αυτοφθορισμός**

Ο αυτοφθορισμός των διαφόρων συστατικών αναγνωρίστηκε βάση των χρωμάτων που αναφέρονται από τον Rost (1992), για φυτικούς ιστούς. Τα χρώματα αυτά, όταν ο ιστός φωτιστεί με υπεριώδη ακτινοβολία (330-385 nm), είναι τα εξής:

*Κυτταρίνη* → *δε φθορίζει*

*Λιγνίνη* → *φωτεινό γαλάζιο*

*Χλωροφύλλη* → *κόκκινο*

*Σουμπερίνη* → *γαλάζιο*

*Κουτίνη* → *γκρι*

*Φαινολικά οξέα* → *κίτρινο*

### **Τριχλωριούχο αργίλιο (AlCl<sub>3</sub>)**

Το διάλυμα τριχλωριούχου αργιλίου (AlCl<sub>3</sub> 5% σε νερό) χρησιμοποιείται στον εντοπισμό φλαβονοειδών με το μικροσκόπιο φθορισμού. Ο φθορισμός που προκύπτει, όταν ο ιστός φωτιστεί με υπεριώδη ακτινοβολία (330-385 nm), είναι ως εξής:

*φλαβόνες* (flavones), *πρασινokίτρινος*

*φλαβονόλες* (flavonols), *κίτρινος και*

*φλαβανόνες* (flavanones), *μπλε*

Το διάλυμα παρασκευάζεται είτε με νερό είτε με αιθυλική αλκοόλη. Το αποτέλεσμα είναι το ίδιο (Guerin *et al.*, 1971). Οι τομές τοποθετούνται σε λίγες σταγόνες διαλύματος και παρατηρούνται άμεσα.

## 2.2. ΙΣΤΟΧΗΜΕΙΑ

Στη μελέτη αυτή εφαρμόστηκαν οι παρακάτω ιστοχημικές μέθοδοι:

### **Αντιδραστήριο Nadi**

Χρησιμοποιείται για τον εντοπισμό *τερπενοειδών*, τα οποία αποκτούν χρώμα *ιώδες - βιολετί*.

Για την παρασκευή του διαλύματος αναμειγνύονται 0,5 mL από 1% *a-naphthol* σε 40% αλκοόλη, με 0,5 mL από 1% *N,N-dimethyl-p-phenylenediamine monohydrochloride* σε απεσταγμένο νερό, και με 49 mL φωσφορικού ρυθμιστικού διαλύματος 0,05 M (pH 7,2)

Το διάλυμα παρασκευάζεται ακριβώς πριν χρησιμοποιηθεί. Επειδή είναι φωτοευαίσθητο διατηρείται σε σκουρόχρωμο μπουκαλάκι και η χρώση των τομών γίνεται στο σκοτάδι (Pasqua *et al.*, 2003).

Οι τομές παραμένουν στο αντιδραστήριο για 1 h και ακολουθεί παρατήρηση σε γλυκερόλη στο οπτικό μικροσκόπιο.

### **Dragendorff**

Χρησιμοποιείται για την ανίχνευση των *αλκαλοειδών*, τα οποία χρωματίζει έντονο πορτοκαλί.

Παρασκευάζονται δύο βασικά διαλύματα: Διάλυμα A: 1.7g βασικού νιτρικού βισμούθιου σε 100 mL διαλύματος οξικού οξέος 20% και Διάλυμα B: 40.0g ιωδιούχου καλίου σε 100 mL νερού τα οποία αναμειγνύονται ως εξής:

5 mL A + 5 mL B + 20 mL οξικού οξέος + 70 mL νερού.

Οι τομές τοποθετούνται στο αντιδραστήριο όπου και παραμένουν 10 λεπτά και ακολουθεί παρατήρηση σε γλυκερόλη στο οπτικό μικροσκόπιο.

### **Θεικός Σίδηρος (FeSO<sub>4</sub>)**

Διάλυμα FeSO<sub>4</sub> μπορεί να χρησιμοποιηθεί για τον εντοπισμό *τανινών*, οι οποίες παίρνουν χρώμα *πορτοκαλί έως μαύρο* (Johansen 1940, Clark 1981).

Το αντιδραστήριο προκύπτει από την προσθήκη 0,25 mL παγόμορφου οξικού οξέος, 10mL 37% φορμαλδεΰδης και 2g FeSO<sub>4</sub> σε 89 mL απεσταγμένου νερού. Στη συνέχεια τοποθετούνται οι τομές στο αντιδραστήριο όπου και παραμένουν 2-4 ή και 18 h. Τέλος, η παρατήρηση γίνεται σε γλυκερόλη με το οπτικό μικροσκόπιο.

#### **Sudan IV**

Χρησιμοποιείται για τον εντοπισμό *λιπιδίων*, *κουτίνης* και *σουβερίνης*, εκτός των φωσφολιπιδίων, τα οποία και χρωματίζονται *κόκκινα*.

Η αντίδραση στηρίζεται στην επιλεκτική διαλυτότητα της χρωστικής στα λιπίδια. Πιο συγκεκριμένα, η χρωστική είναι πιο διαλυτή στα λιπίδια του ιστού από ότι στο διαλύτη, στον οποίο αρχικά διαλύθηκε (εν προκειμένω στην αλκοόλη), και έτσι με την απλή τοποθέτηση του ιστού στη χρωστική, τα λιπίδια την προσλαμβάνουν. Η αποτελεσματικότητα της αντίδρασης στηρίζεται σε πολλούς παράγοντες ανάμεσα στους οποίους και η φυσική κατάσταση των λιπιδίων. Γενικά, η αντίδραση για τα έλαια είναι πολύ πιο αποτελεσματική από ότι στα λίπη, τα οποία και παρουσιάζουν ασθενή αντίδραση (Jensen, 1962). Επειδή χρησιμοποιείται διάλυμα σε αλκοόλη δίνεται προσοχή στους χρόνους, αφού η αλκοόλη είναι διαλύτης των λιπών και μπορεί να χαλάσει τις τομές μετά από μεγάλη παραμονή στο διάλυμα (Johansen, 1940).

Φτιάχνεται διάλυμα 0,5% Sudan IV σε 85% αλκοόλη στο οποίο οι τομές εμβαπτίζονται για 5 min. Ακολουθεί γρήγορη έκπλυση σε απόλυτη αλκοόλη και στη συνέχεια παρατήρηση σε 25% γλυκερόλη στο οπτικό μικροσκόπιο.

#### **Χρώση με κυανό της τολουιδίνης**

Χρησιμοποιείται ως γενική χρωστική (O'Brien *et al.*, 1965). Γενικά χρωματίζει μπλε τους λιγνινοποιημένους ιστούς.

Παρασκευάζεται διάλυμα κυανού της τολουιδίνης 0.1%, σε νερό, στο οποίο τοποθετούνται οι τομές και παραμένουν για 1-5 min. Ακολουθεί παρατήρηση σε νερό με το οπτικό μικροσκόπιο.

## Φλωρογλυκίνη

Χρησιμοποιείται για τον εντοπισμό της *λιγνίνης*. Η αντίδραση είναι ειδική αλλά εμφανίζεται θετική και για πεντοζάνες (ημικυτταρίνες) (Feder and O'Brien 1968, Davidson *et al.* 1995). Τα λιγνινοποιημένα κυτταρικά τοιχώματα χρωματίζονται *βυσσινί-κόκκινα-ροζ*.

Τοποθετούνται οι τομές στην αντικειμενοφόρο, σε σταγόνα διαλύματος φλωρογλυκίνης 1% σε 95% αιθανόλη, και στο πλάι της καλυπτρίδας σταγόνα 25% υδροχλωρικού οξέος (HCl). Η διάχυση του HCl διευκολύνεται, τοποθετώντας ένα κομμάτι διηθητικού χαρτιού στην απέναντι πλευρά της καλυπτρίδας.

## Ερυθρό του Ρουθηνίου (Ruthenium Red)

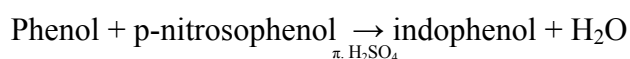
Χρησιμοποιείται για τον εντοπισμό *πολυσακχαριτών*, πλην της κυτταρίνης, οι οποίοι εμφανίζονται *ροζ έως κόκκινοι* (Jensen, 1962).

Παρασκευάζεται διάλυμα 0,05% ερυθρού του ρουθηνίου σε νερό, στο οποίο τοποθετούνται οι τομές και παραμένουν για 1-5 min. Ακολουθεί παρατήρηση σε νερό με το οπτικό μικροσκόπιο.

## Χρώση με 4-νιτροσοφαινόλη σε πυκνό H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>

Το αντιδραστήριο χρησιμοποιείται για τον *in vivo* εντοπισμό *φαινολών* σε φυτικό υλικό και πιο συγκεκριμένα μονοτερπενικών φαινολών.

Βασίζεται στην αντίδραση συμπύκνωσης των φαινολών με την 4-νιτροσοφαινόλη παρουσία πυκνού θεικού οξέος κατά την οποία παράγονται χρωματισμένες ινδοφαινόλες και νερό. Σε περίπτωση θετικής αντίδρασης το χρώμα της παραγόμενης ινδοφαινόλης είναι ενδεικτικό, όχι όμως και οριστικό, της αρχικής μονοτερπενικής φαινόλης, αφού περισσότερες από μία φαινόλες μπορούν να δώσουν το ίδιο χρώμα. Χαρακτηριστικά παραδείγματα: η θυμόλη δίνει κόκκινο και η καρβακρόλη πράσινο χρώμα ινδοφαινόλης (Gersbach *et al.*, 2001). οπτικό μικροσκόπιο.



Μερικές σταγόνες αντιδραστηρίου (0,05% 4-νιτροσοφαινόλη σε πυκνό H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>) προστίθενται στην επιφάνεια, προσαξονική και αποαξονική, του φύλλου. Διακόπτεται η αντίδραση με έκπλυση σε νερό.



Η περίσσεια του αντιδραστηρίου - νερού απορροφάται με διηθητικό χαρτί από την επιφάνεια του φύλλου για να μην παρεμποδίζεται η παρατήρηση και η φωτογράφιση χωρίς έντονες ανακλάσεις του φωτός.

Η παρατήρηση των όποιων αλλαγών στο χρώμα γίνεται αμέσως με στερεοσκόπιο.

### **2.3. ΜΙΚΡΟΣΚΟΠΙΑ ΤΑ ΟΠΟΙΑ ΧΡΗΣΙΜΟΠΟΙΗΘΗΚΑΝ ΓΙΑ ΤΙΣ ΜΟΡΦΟΛΟΓΙΚΕΣ, ΑΝΑΤΟΜΙΚΕΣ ΚΑΙ ΙΣΤΟΧΗΜΙΚΕΣ ΠΑΡΑΤΗΡΗΣΕΙΣ**

#### **Οπτικό μικροσκόπιο (Ο.Μ.)**

Το οπτικό μικροσκόπιο τύπου OLYMPUS BX40 του Εργαστηρίου Ηλεκτρονικής Μικροσκοπίας, εφοδιασμένο με τα κατάλληλα εξαρτήματα για παρατηρήσεις σε φωτεινό ή σκοτεινό πεδίο, αντίθετης φάσης και επιθορισμό. Για το φθορισμό, το φίλτρο διέγερσης που χρησιμοποιήθηκε είναι το BP 330-385, και το φίλτρο εκπομπής είναι το BA 420.

#### **Στερεοσκόπιο**

Στερεοσκόπιο τύπου OLYMPUS SZX12 του Εργαστηρίου Ηλεκτρονικής Μικροσκοπίας.

#### **Ηλεκτρονικό Μικροσκόπιο Διέλευσης (Η.Μ.Δ.)**

Το χρονικό διάστημα 1989-1991, χρησιμοποιήθηκε το Η.Μ.Δ. του Εργαστηρίου Ηλεκτρονικής Μικροσκοπίας, τύπου Hitachi 12A, ενώ το χρονικό διάστημα 2009-2011 το Η.Μ.Δ. του Εργαστηρίου Ηλεκτρονικής Μικροσκοπίας, τύπου Jeol 100S (Jeol, Japan)

#### **Ηλεκτρονικό Μικροσκόπιο Σάρωσης (Η.Μ.Σ.)**

Το χρονικό διάστημα 1999-2001, χρησιμοποιήθηκε το Η.Μ.Σ. του Εργαστηρίου Ηλεκτρονικής Μικροσκοπίας, τύπου Cambridge Stereo Scan 150-S ενώ το χρονικό διάστημα 2009-2011 το Η.Μ.Σ. του Εργαστηρίου Ηλεκτρονικής Μικροσκοπίας, τύπου Jeol 6360 (Jeol, Japan).

#### **Φωτογράφιση**

Το χρονικό διάστημα 1989-1991, όλες οι ασπρόμαυρες φωτογραφίες εμφανίστηκαν και εκτυπώθηκαν στο σκοτεινό θάλαμο του Εργαστηρίου Ηλεκτρονικής

Μικροσκοπίας. Για τις μικροφωτογραφίες με το Η.Μ.Δ. χρησιμοποιήθηκαν ειδικές φωτογραφικές πλάκες τύπου 4489 12X9 cm, της KODAK. Η εμφάνισή τους έγινε με developer D19 για 4 min στους 20° C. Για τις μικροφωτογραφίες με το Η.Μ.Σ. χρησιμοποιήθηκαν films KODAK T-MAX 100. Η εμφάνισή τους έγινε με D76 ή T-MAX για 8 min στους 20° C. Η σάρωση των φωτογραφικών πλακών και των films και η μετατροπή τους σε ψηφιακές φωτογραφίες έγινε με τη χρήση του scanner Epson perfection 3170 PHOTO.

Για το Ο.Μ. και το στερεοσκόπιο η λήψη φωτογραφιών έγινε με ψηφιακή φωτογραφική μηχανή Olympus DP 71 12,5 Mp (Olympus, Tokyo, Japan) και τη χρήση του λογισμικού Cell^A (Olympus Soft imaging System GmbH, Germany).

Το Η.Μ.Σ. Jeol 6360 είναι εφοδιασμένο με ενσωματωμένο σύστημα ψηφιακής απεικόνισης.

Το Η.Μ.Δ. Jeol 100S είναι εφοδιασμένο με ψηφιακή φωτογραφική μηχανή Olympus MegaView G2 η οποία λειτουργεί μέσω του λογισμικού ITEM. Olympus Soft imaging Solution GmbH, Germany).

### **Επεξεργασία Φωτογραφιών**

Η επεξεργασία των ψηφιακών εικόνων έγινε με τα προγράμματα Adobe Photoshop και Corel Photo Paint x4.

### **2.4. ΜΕΤΡΗΣΗ ΣΥΝΟΛΙΚΗΣ ΕΠΙΦΑΝΕΙΑΣ (LA) ΚΑΙ ΤΟΥ ΜΗΚΟΥΣ (LL) ΤΩΝ ΔΙΑΦΟΡΩΝ ΚΑΤΗΓΟΡΙΩΝ ΤΩΝ ΦΥΛΛΩΝ**

Για τη μέτρηση της επιφάνειας των φύλλων καταγράφηκαν φωτογραφίες νωπών φύλλων σε κάμερα SSCD 38P/45 (SONY Corporation, Japan) και αποθηκεύτηκαν σε ψηφιακή μορφή. Με τη βοήθεια του προγράμματος επεξεργασίας ψηφιακής εικόνας Image Pro-Plus, μετρήθηκε η επιφάνεια και το μήκος κάθε φύλλου και εκφράστηκε σε cm<sup>2</sup> και cm αντίστοιχα. Για τη μέτρηση της διαμέτρου και του πάχους του κυτταρικού τοιχώματος των αγγείων καθώς και της διαμέτρου των ασπιδοειδών αδένων, φωτογραφήθηκαν νωπά δείγματα καθώς και δείγματα φύλλων διατηρημένα σε FAA με την ψηφιακή φωτογραφική μηχανή Olympus DP 71 12,5 Mp (Olympus, Tokyo, Japan). Οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν με τη βοήθεια του προγράμματος Cell^A (Olympus Soft imaging System GmbH, Germany).

## Στατιστική ανάλυση

Για την επισήμανση διαφορών μεταξύ των μέσων όρων όλων των παραμέτρων (διάμετρος αδένων προσαξονικής και αποαξονικής επιφάνειας, διάμετρος και πάχος αγγείων, μήκος και εμβαδό φύλλων) για όλες τις κατηγορίες, πραγματοποιήθηκαν απλές συγκρίσεις (*t*-test) και ανάλυση διακύμανσης (ANOVA) σε επίπεδο σημαντικότητας 95% ( $P < 0.05$ ). Οι πολλαπλές συγκρίσεις των μέσων όρων έγιναν σύμφωνα με το κριτήριο Tukey-Kramer HSD (Jmp 7.0, SAS Institute Inc, Cary NC).

### 2.5. ΦΑΙΝΟΜΟΡΦΟΛΟΓΙΚΗ ΜΕΛΕΤΗ

Για τη φαινομορφολογική μελέτη του φυτού, επιλέχθηκαν δύο χαρακτηριστικά φυτά της περιοχής, στα οποία τοποθετήθηκε διακριτικό σήμα σε ένα βλαστό κάθε φυτού. Για χρονικό διάστημα δύο χρόνων και σε μηνιαία βάση, επισκεπτόμασταν την περιοχή και παρακολουθούσαμε την ανάπτυξη των συγκεκριμένων βλαστών. Ιδιαίτερα παρακολουθήσαμε την έκπτυξη και την ανάπτυξη των βραχυβλαστών, την έκπτυξη των διαφόρων φύλλων και την τοπογραφία τους στο βραχυβλάστη, την έκπτυξη και την ανάπτυξη των δολιχοβλαστών καθώς και την άνθηση και τη διασπορά των σπερμάτων.

### 3. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

Το φυτό *T. capitata* L. Cav. είναι ένα πολυετές θαμνώδες χαμαίφυτο με ύψος έως 50 cm, με έντονη οσμή ρίγανης. Έχει βλαστό δυνατό, όρθιο, τετραγωνικό, καλυμμένο με αδενώδη και μη αδενώδη τριχώματα. Τα φύλλα του είναι μικρά σε μέγεθος, άμισχα, γραμμοειδή με μέτριο τρίχωμα και με οξεία κατάληξη. Αυτοφύεται σε λιβάδια και χέρσα μέρη, ανάμεσα σε άλλα φρύγανα και θάμνους, σε χαμηλά και μέσα υψόμετρα. Σε όλη τη διάρκεια του έτους, το φυτό εναλλάσσει τα φύλλα του και είναι πλήρως προσαρμοσμένο στις ξηροφυτικές συνθήκες του μεσογειακού οικοσυστήματος. Στο κεφάλαιο «**Μακροσκοπικές παρατηρήσεις: ετήσιος κύκλος-Φαινομορφολογική απεικόνιση-Θέση των φύλλων στους βλαστούς**» συμπεριλαμβάνεται η απεικόνιση του ετήσιου κύκλου του φυτού. Περιοδικότητα παρουσιάζουν όχι μόνο οι διάφορες κατηγορίες φύλλων που εκπτύσσονται μέσα στο χρόνο αλλά και οι τύποι των βλαστών που παρουσιάζονται. Βραχυβλάστες (μικροί βλαστοί) εξελίσσονται σε δολιχοβλάστες (βλαστοί που επιμηκύνονται) κατά τη διάρκεια της άνοιξης, οι οποίοι φέρουν ταξιανθίες στην κορυφή τους το καλοκαίρι. Στις μασχάλες των φύλλων τους εμφανίζονται οι νέοι βραχυβλάστες. Η εξέλιξη των βραχυβλαστών είναι συνεχής με ρυθμό όμως που διαφέρει εποχικά. Οι διάφορες κατηγορίες φύλλων απαντώνται σε διαφορετικά είδη βλαστών ενώ χαρακτηριστική είναι και η κλίση τους σε σχέση με το βλαστό. Στο κεφάλαιο «**Μορφολογική περιγραφή των φύλλων**», περιγράφονται οι τουλάχιστον επτά (7) κατηγορίες των διαφορετικών φύλλων που προσδιορίστηκαν στο φυτό κατά τη διάρκεια τους έτους μακροσκοπικά και μικροσκοπικά καθώς και η διασπορά αδενωδών και μη αδενωδών τριχωμάτων και στομάτων. Συμπεριλαμβάνονται επίσης η μέτρηση του μήκους και της συνολικής επιφάνειας των φύλλων και η μεταξύ τους σύγκριση καθώς και οι μετρήσεις της διαμέτρου της εκκριτικής κεφαλής των βυθισμένων ασπιδοειδών αδένων (μαζί με τους κεφαλοειδείς αδένες τύπου I και II αποτελούν τα αδενώδη τριχώματα του φυτού) και η κατανομή τους στις επιφάνειες των φύλλων. Στην «**Ανατομική περιγραφή**» αναφέρονται τα μικροσκοπικά αποτελέσματα του οπτικού μικροσκοπίου, του Η.Μ.Σ. και του Η.Μ.Δ., όσον αφορά στην ανατομία των φύλλων. Στο κεφάλαιο αυτό επίσης καταγράφονται τα αποτελέσματα από τις μετρήσεις της διαμέτρου των αγγείων του ξύλου και του πάχους των κυτταρικών τους τοιχωμάτων και η στατιστικές αναλύσεις της σύγκρισής τους. Στη κεφάλαιο «**Διαφορές φύλλων στο επίπεδο των Ηλεκτρονικών Μικροσκοπίων**», συμπεριλαμβάνονται οι εποχικές

διαφοροποιήσεις των χλωροπλαστών και των κυτταρικών τοιχωμάτων των επιδερμικών κυττάρων. Οι μικροσκοπικές μελέτες των κυττάρων του μεσόφυλλου οδήγησαν στον εντοπισμό των χλωροπλαστών, εγκλείστων χλωροπλαστών, μιτοχονδρίων, μικροσωματίων, ελαιοσταγονιδίων και διαφόρων κρυστάλλων. Επίσης αναφέρονται οι διαφοροποιήσεις της εφυμενίδας και του κυτταρικού τοιχώματος των επιδερμικών κυττάρων. Ολόκληρο το φυτό καλύπτεται από αδενώδη και μη αδενώδη τριχώματα τα οποία μελετήθηκαν διεξοδικά, και τα αποτελέσματα συμπεριλαμβάνονται στο κεφάλαιο «**Τριχώματα: Μορφολογία, Λεπτή δομή και ιστοχημικές αντιδράσεις**». Προσδιορίστηκε επίσης η διαδικασία της οντογένεσης των τριχωμάτων. Στο κεφάλαιο «**Στόματα**» καταγράφονται τα αντίστοιχα μορφολογικά, ανατομικά και ιστοχημικά αποτελέσματα καθώς και η διαδικασία της οντογένεσής τους. Τέλος στο κεφάλαιο «**Ιστοχημεία**», παρουσιάζονται οι ιστοχημικές αντιδράσεις των φυτικών ιστών με διάφορες χρωστικές καθώς και ο φθορισμός τους.

### **3.1. ΜΑΚΡΟΣΚΟΠΙΚΕΣ ΠΑΡΑΤΗΡΗΣΕΙΣ: ΕΤΗΣΙΟΣ ΚΥΚΛΟΣ-ΦΑΙΝΟΜΟΡΦΟΛΟΓΙΚΗ ΑΠΕΙΚΟΝΙΣΗ-ΘΕΣΗ ΤΩΝ ΦΥΛΛΩΝ ΣΤΟΥΣ ΒΛΑΣΤΟΥΣ**

Η Εικόνα 15 απεικονίζει τον ετήσιο κύκλο του φυτού. Νωρίς την άνοιξη εκπτύσσονται οι νεαροί βλαστοί (δολιχοβλάστες: επιμηκυσμένοι βλαστοί) στους οποίους διακρίνονται, με αντίθετη διάταξη και σταυρωτά σε σχέση με τους γειτονικούς κόμβους, μεγάλα ανοιξιάτικα φύλλα πεπλατυσμένα (1)<sup>1</sup> (Εικόνα 17 Γ). Τα φύλλα αυτά παρουσιάζουν μία μείωση στο μέγεθός τους κατά μήκος του βλαστού, από τη βάση προς την κορυφή, και επίσης, ενώ τα κατώτερα είναι σχεδόν οριζόντια και κάθετα στο βλαστό, τα φύλλα ιδίως που είναι τοποθετημένα από το μέσο του βλαστού και προς την κορυφή του αλλάζουν προσανατολισμό, παρουσιάζοντας μία μικρή κλίση σε σχέση με τον βλαστό. Τον Ιούνιο οι δολιχοβλάστες έχουν ήδη ξυλοποιηθεί και έχουν αποκτήσει το οριστικό τους μέγεθος. Την εποχή αυτή στη βάση κάποιων δολιχοβλαστών, διακρίνονται ακόμα χειμωνιάτικα φύλλα με εμφανή όμως χλώρωση.

Στις μασχάλες των μεγάλων ανοιξιάτικων φύλλων (1), διακρίνουμε τους καλοκαιρινούς βραχυβλάστες (Εικόνα 17 Α). Σε σταυρωτή διάταξη με τα μεγάλα ανοιξιάτικα φύλλα, και εξωτερικά του καλοκαιρινού βραχυβλάστη, παρουσιάζονται δύο αντίθετα ενδιάμεσα ανοιξιάτικα φύλλα (2), με το πάχος τους σχεδόν ίδιο με το πλάτος του φύλλου σε όλο τους το μήκος και με προσανατολισμό σχεδόν παράλληλο σε σχέση με το βλαστό. Ο προσανατολισμός αυτός χαρακτηρίζει όλες τις υπόλοιπες κατηγορίες φύλλων που εκπτύσσονται στη διάρκεια του έτους. Εξωτερικά του βραχυβλάστη, εντοπίζεται ένα ζεύγος αντίθετων καλοκαιρινών επιμηκυσμένων φύλλων (3), σταυρωτά με τα ενδιάμεσα ανοιξιάτικα φύλλα. Το μήκος τους είναι μικρότερο από το μήκος των ενδιάμεσων ανοιξιάτικων φύλλων και παρουσιάζουν μεγάλη κυρτότητα στη βάση τους καθώς καλύπτουν τον βραχυβλάστη. Η πτώση τους πραγματοποιείται τους ενδιάμεσους καλοκαιρινούς μήνες. Εσωτερικά από τα φύλλα αυτά, νωρίς το καλοκαίρι έχουν εμφανιστεί 1 ή 2 ζεύγη καλοκαιρινών φύλλων (4).

---

1. Οι αριθμοί στις παρενθέσεις δηλώνουν τις κατηγορίες των φύλλων : 1. Ανοιξιάτικο, 2. Ενδιάμεσο ανοιξιάτικο φύλλο, 3. Επιμηκυσμένο καλοκαιρινό, 4. Καλοκαιρινό, 5. Βράκτιο, 6. Φθινοπωρινό και 7. Χειμωνιάτικο φύλλο.

Στην κορυφή των δολιχοβλαστών αργά την άνοιξη, εμφανίζονται βράκτια φύλλα (5), πολύ πιο πεπλατυσμένα από τα ανοιξιάτικα αλλά με μικρότερο μήκος (Εικόνα 17 Δ). Τον Αύγουστο τα βράκτια φύλλα εμφανίζονται αποξηραμένα αλλά παραμένουν στους βλαστούς.

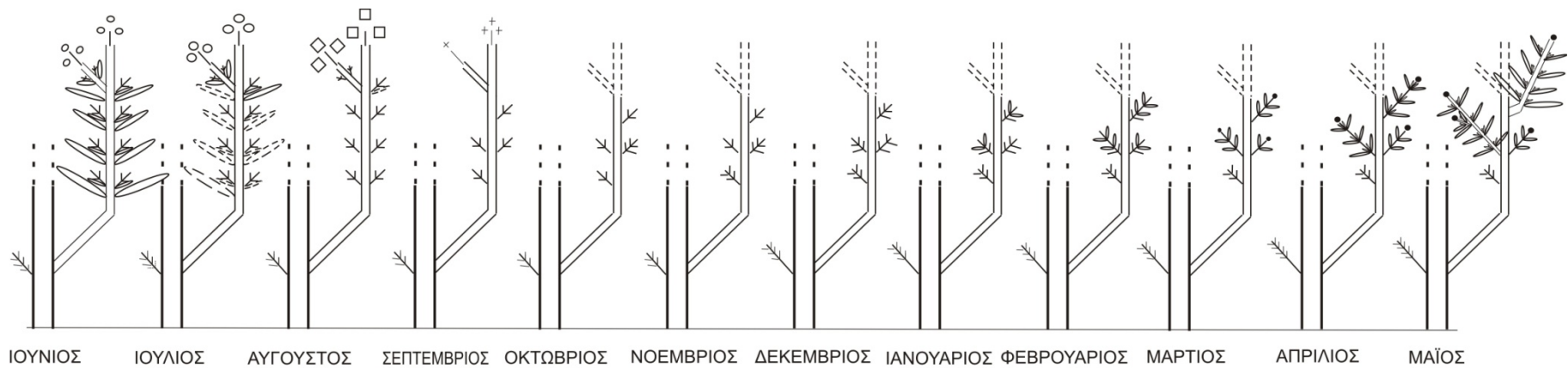
Ο καλοκαιρινός βραχυβλάστης είναι πολύ συμπαγής (Εικόνα 19 Α, Εικόνα 20) και αρκετοί βραχυβλάστες κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού πέφτουν, ιδίως αυτοί που βρίσκονται στο ανώτερο τμήμα των ξυλοποιημένων δολιχοβλαστών (βασιπεταλική πτώση) με αποτέλεσμα, σε συνδυασμό με την πτώση των ανοιξιάτικων καθώς και των πρώτων καλοκαιρινών φύλλων, το φυτό συνολικά να παρουσιάζει μία ξερή-χλωρωτική όψη χάνοντας το πράσινο χρώμα της άνοιξης (Εικόνα 17 Ε). Τα ανώτερα τμήματα των βλαστών νεκρώνονται. Νωρίς το φθινόπωρο, ο βραχυβλάστης δεν είναι πλέον τόσο συμπαγής (Εικόνα 19 Β). Από το εσωτερικό του, εκπτύσσονται μικρά φθινοπωρινά φύλλα (6), με σχήμα παρόμοιο με τα καλοκαιρινά και μήκος ελαφρώς μεγαλύτερο από αυτά (Εικόνα 17 Β). Ο χειμωνιάτικος βραχυβλάστης χαρακτηρίζεται από επιμηκυσμένα χειμωνιάτικα φύλλα (7) τα οποία εκπτύσσονται εσωτερικά από τον βραχυβλάστη, ο οποίος σταδιακά τους ανοιξιάτικους μήνες που ακολουθούν θα εξελιχθεί σε δολιχοβλάστη (Εικόνα 17, Εικόνα 19 Γ).

Βραχυβλάστες που βρίσκονται στη βάση των βλαστών μπορεί να μην εξελιχθούν κατά τη διάρκεια της βλαστητικής περιόδου και να παραμείνουν ανενεργοί. Ένας μικρός αριθμός από αυτούς μπορεί να εξελιχθεί την επόμενη βλαστητική περίοδο ή τελικά να αποκοπούν από τον βλαστό. Οι ανθοφόροι οφθαλμοί εμφανίζονται επάκρια στους δολιχοβλάστες κατά τους μήνες Μάιο με Ιούνιο. Το φυτό ανθίζει τέλος Ιουνίου, τα σπέρματα ωριμάζουν τον Ιούλιο και Αύγουστο και η διασπορά των σπερμάτων πραγματοποιείται κατά τους μήνες Αύγουστο και Σεπτέμβριο. Δεν είναι σπάνιο το φαινόμενο, στον ίδιο δολιχοβλάστη ακόμα και στον ίδιο κόμβο ή σε γειτονικούς κόμβους, η εξέλιξη των βραχυβλαστών κατά τους ανοιξιάτικους μήνες να είναι ασύγχρονη ενώ ακόμα παρατηρείται το φαινόμενο της ανάπτυξης των ανώτερων ιδίως βραχυβλαστών την ίδια χρονική περίοδο με την εμφάνισή τους στον δολιχοβλάστη και όχι την επόμενη βλαστηκή περίοδο, όπως συμβαίνει συνήθως (Εικόνα 18).

Η πτώση των φύλλων από το δολιχοβλάστη παρατηρείται κατά τους μήνες Ιούλιο και Αύγουστο (αναφορά στα μεγάλα ανοιξιάτικα φύλλα και τα ενδιάμεσα ανοιξιάτικα

φύλλα), ενώ του βραχυβλάστη σε όλους τους μήνες από την εμφάνισή του μέχρι την ανάπτυξή του σε δολιχοβλάστη και ιδίως τον Ιούλιο, όσον αφορά τα επιμηκυσμένα καλοκαιρινά φύλλα και τον Σεπτέμβριο, Οκτώβριο, Νοέμβριο, όσον αφορά τα μικρά καλοκαιρινά φύλλα. Τα επιμηκυσμένα χειμωνιάτικα φύλλα παραμένουν στη βάση του δολιχοβλάστη, όταν αυτός αρχίζει να επιμηκύνεται, και πέφτουν, όταν ο δολιχοβλάστης ξυλοποιείται κατά τους μήνες Μάιο και Ιούνιο.





Εικόνα 15: Φαινομορφολογική απεικόνιση ετήσιου κύκλου του φυτού *T. capitata* L. Cav. Οι βραχυβλάστες εκπτύσσονται στις μασχάλες των ανοιξιάτικων φύλλων και αναπτύσσονται όλη τη διάρκεια του έτους. Την άνοιξη εξελίσσονται σε δολιχοβλάστες. Ανθίζει τους μήνες Ιούλιο με Αύγουστο και η διασπορά των σπερμάτων πραγματοποιείται Αύγουστο με Οκτώβριο. Η πτώση των φύλλων του δολιχοβλάστη πραγματοποιείται τους καλοκαιρινούς μήνες, ενώ του βραχυβλάστη όλη τη διάρκεια του έτους

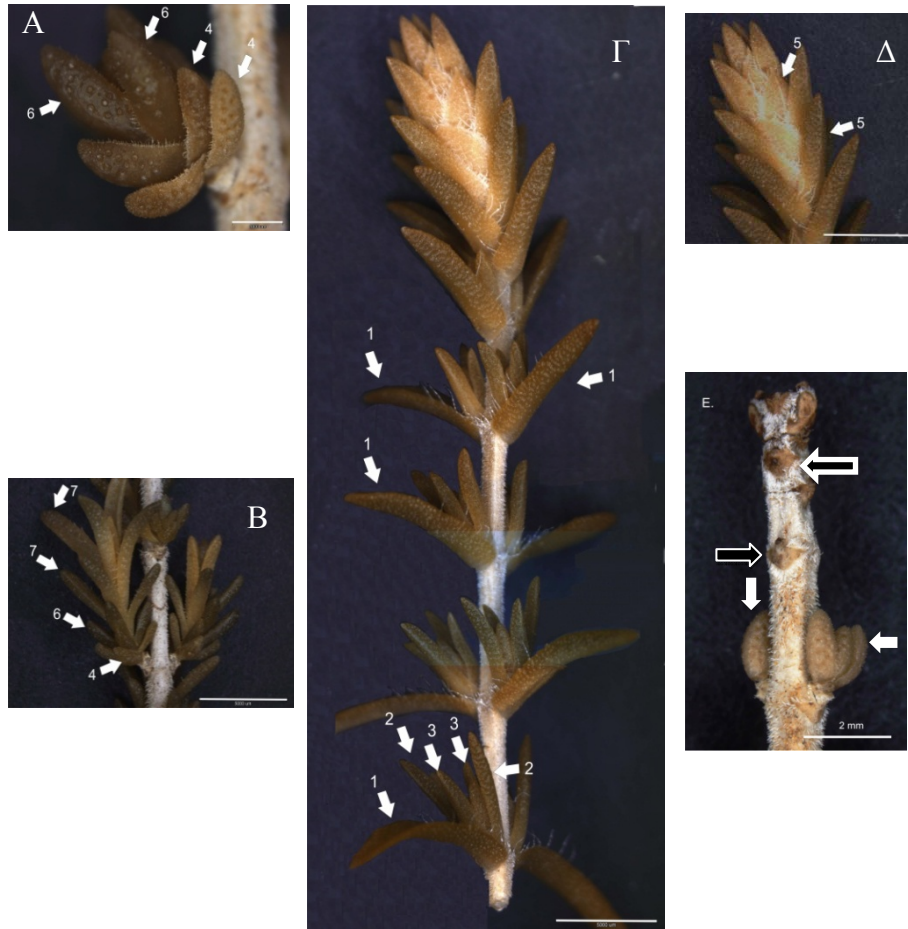
### Φυτικά όργανα

- ☞ μη λιγνινοποιημένος δολιχοβλάστης με ανοιξιάτικο φύλλο
- ☞ λιγνινοποιημένος δολιχοβλάστης με ανοιξιάτικο φύλλο
- ‡ βραχυβλάστης    || νεκρωμένος βλαστός
- ‡ εξελισσόμενος βραχυβλάστης
- |◦ ανθικές καταβολές    ◦|◦ άνθιση
- ◻|◻ ωρίμαση σπερμάτων    †|† διασπορά σπερμάτων
- ☛ βραχυβλάστης εξελισσόμενος σε δολιχοβλάστη την ίδια χρονιά της έκπτυξής του.

### Φαινολογικά στάδια

- \*\*\* Ανάπτυξη δολιχοβλαστών
- ☆☆☆ Ανάπτυξη βραχυβλαστών
- ▼▼▼ Δημιουργία ανθικών καταβολών
- ▽▽▽ Άνθιση
- Ωρίμαση σπερμάτων
- Διασπορά σπερμάτων
- \*\*\* Απόπτωση φύλλων δολιχοβλάστη
- ☼☼☼ Απόπτωση φύλλων βραχυβλάστη

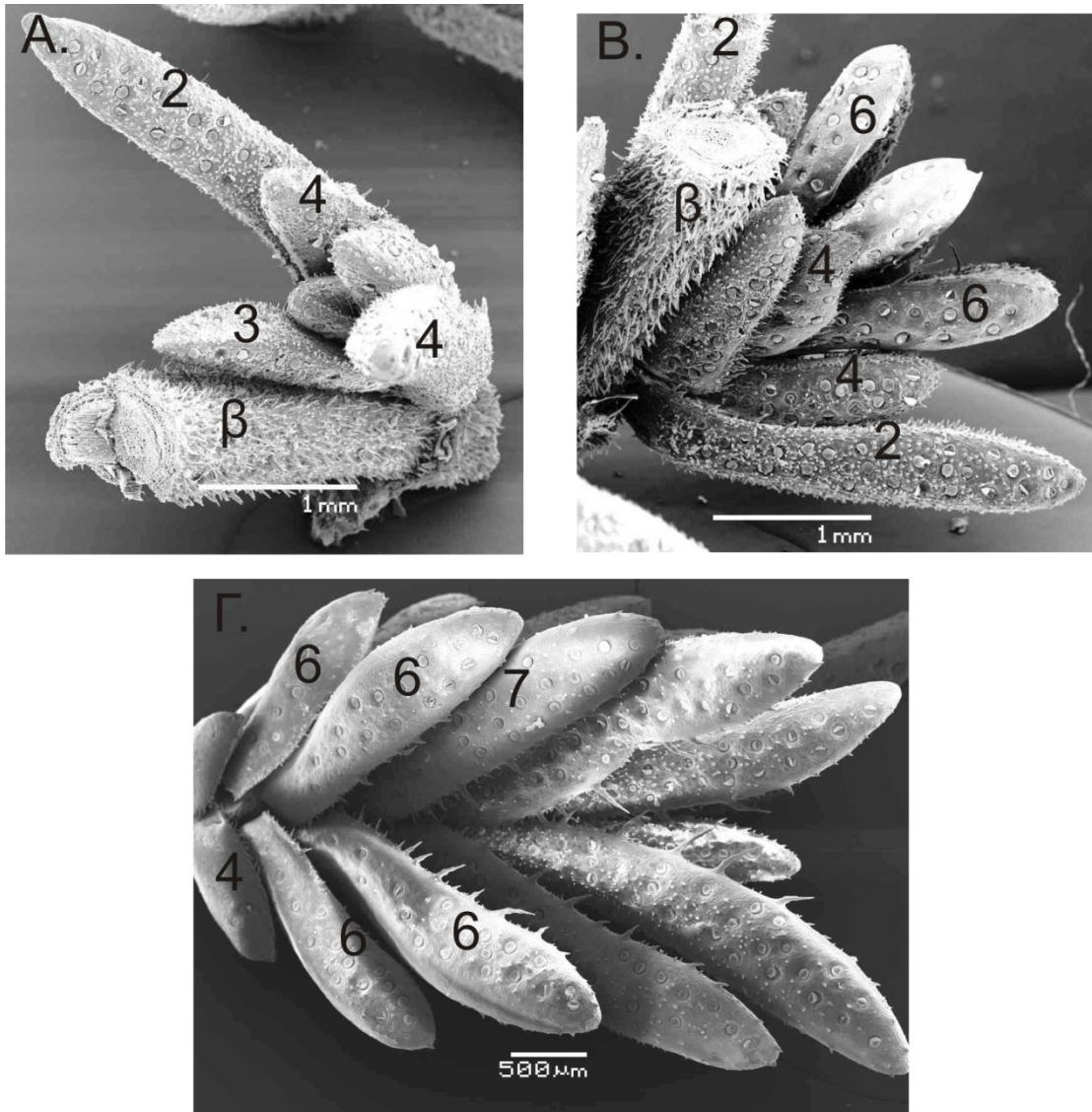
Εικόνα 16: Επεξήγηση των συμβόλων που χρησιμοποιούνται για την απεικόνιση των φυτικών οργάνων και των φαινολογικών σταδίων στη φαινομορφολογική απεικόνιση του ετήσιου κύκλου του φυτού *T. capitata* L. Cav.



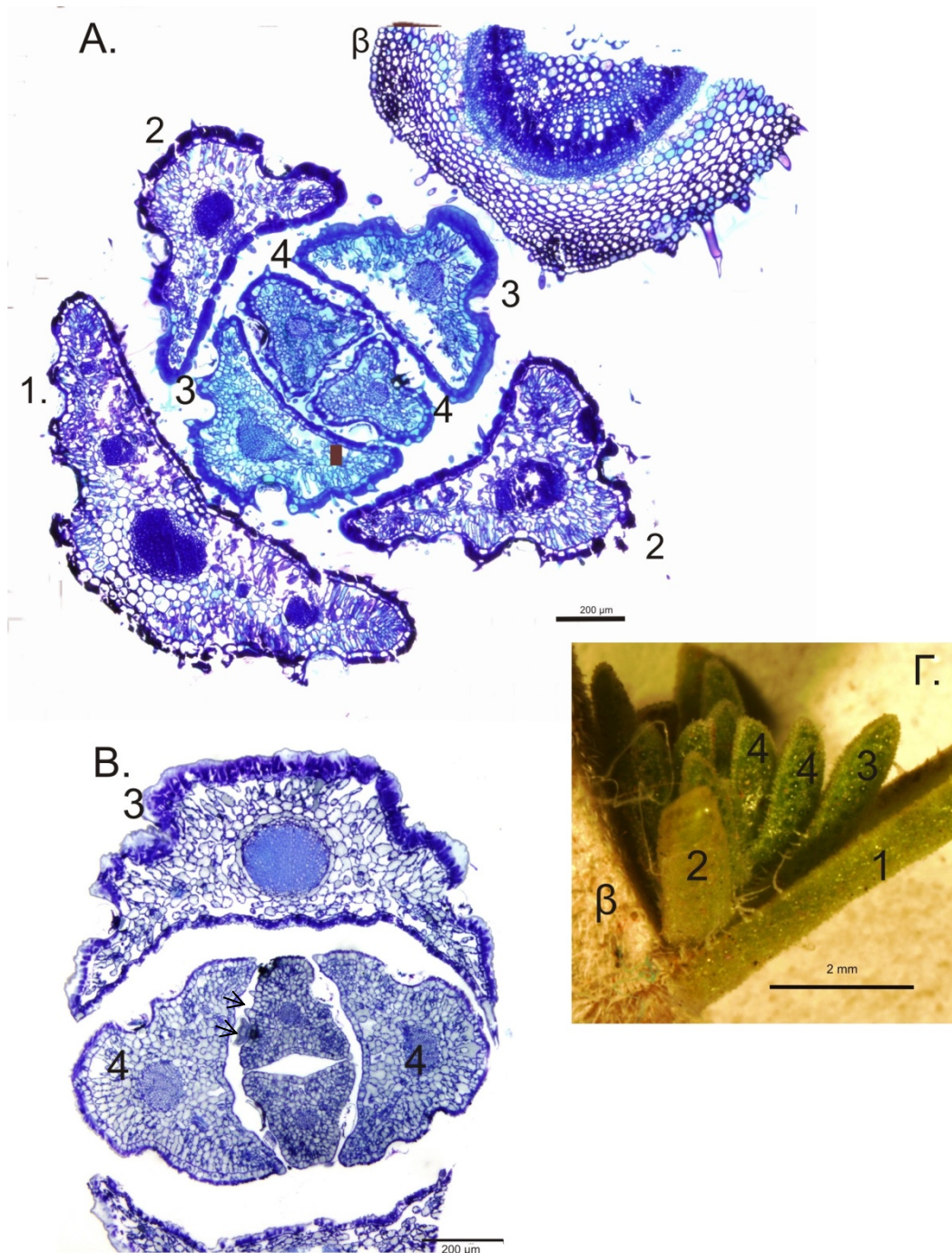
Εικόνα 17 : Α. καλοκαιρινός βραχυβλάστης αρχές φθινοπώρου. Κλίμακα 1 mm Β. βραχυβλάστης, κατά τη διάρκεια του χειμώνα. Κλίμακα 5 mm Γ. δολιχοβλάστης. Στις μασχάλες των ανοιξιάτικων φύλλων έχουν ήδη εκπτυχθεί οι καλοκαιρινοί βραχυβλάστες. Κλίμακα 1 mm. Δ. κορυφή δολιχοβλάστη (βράκτια φύλλα) κλίμακα 5 mm Ε. δολιχοβλάστης το φθινόπωρο. Η πτώση των βραχυβλαστών παρατηρείται από την κορυφή προς τη βάση του βλαστού. Τα μαύρα βέλη δείχνουν τα ίχνη βραχυβλαστών που έχουν ήδη πέσει. Τα λευκά βέλη δείχνουν βραχυβλάστες που είναι έτοιμοι να πέσουν. Κλίμακα 2 mm.



Εικόνα 18 : Δολιχοβλάστης με βραχυβλάστες οι οποίοι έχουν ήδη εξελιχθεί σε νέους δολιχοβλάστες, την ίδια χρονική περίοδο της έκπτυξής τους (λευκά βέλη)



Εικόνα 19: Παρατήρηση βραχυβλαστών με Η.Μ.Σ. Α. καλοκαιρινός συμπαγής βραχυβλάστης. Κλίμακα 1 mm. Β. Βραχυβλάστης το φθινόπωρο. Δεν είναι πλέον τόσο συμπαγής. Κλίμακα 1mm. Γ. βραχυβλάστης που ήδη εξελίσσεται σε δολιχοβλάστη το Φεβρουάριο. Κλίμακα 500 μm. Βλαστός (β), οι αριθμοί υποδηλώνουν τις κατηγορίες των φύλλων.

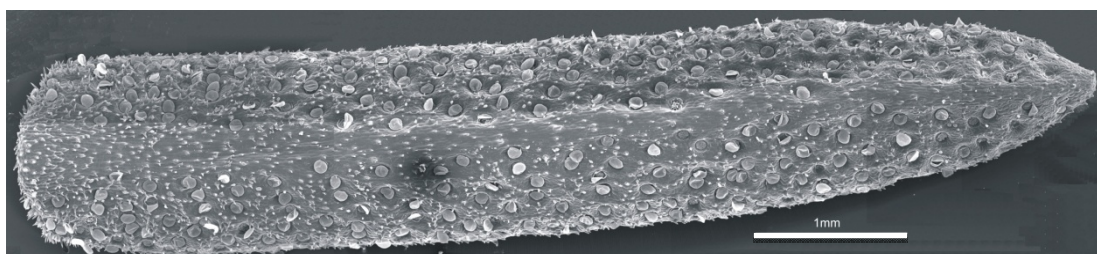


Εικόνα 20: Α και Β παρατήρηση μονιμοποιημένων παρασκευασμάτων με το Ο.Μ. Τομή ολόκληρων καλοκαιρινών βραχυβλαστών. Στην Α, διακρίνεται και η τομή του βλαστού (χαρακτηριστικός τετράγωνος βλαστός των Lamiales). Στα πολύ νερά μη διαφοροποιημένα φύλλα που βρίσκονται κεντρικά στο βραχυβλάστη, μπορούμε να διακρίνουμε ήδη αδενώδη και μη αδενώδη τριχώματα. (μαύρα βέλη) Γ. παρατήρηση νοπού δείγματος καλοκαιρινού βραχυβλάστη. Κλίμακα 2 mm. Σε όλες τις φωτογραφίες φαίνεται πόσο συμπαγής είναι ο καλοκαιρινός βραχυβλάστης. Βλαστός (β), οι αριθμοί υποδηλώνουν τις κατηγορίες των φύλλων.

### 3.2. ΜΟΡΦΟΛΟΓΙΚΗ ΠΕΡΙΓΡΑΦΗ ΦΥΛΛΩΝ

**Ανοιξιάτικα φύλλα:** Τα ανοιξιάτικα φύλλα θεωρούνται τα κατεξοχήν φύλλα των δολιχοβλαστών. Είναι σχεδόν κάθετα προς το βλαστό και είναι γραμμοειδή, άμισχα, αμφιστοματικά, το πλάτος τους είναι σταθερό σε όλο το μήκος της προσαξονικής επιφάνειας και έχουν οξεία κατάληξη στην άκρη τους. Τα ανοιξιάτικα φύλλα είναι τα μεγαλύτερα φύλλα που εμφανίζονται στο φυτό, όσον αφορά το μήκος τους και τη συνολική τους επιφάνεια (Πίνακας 3).

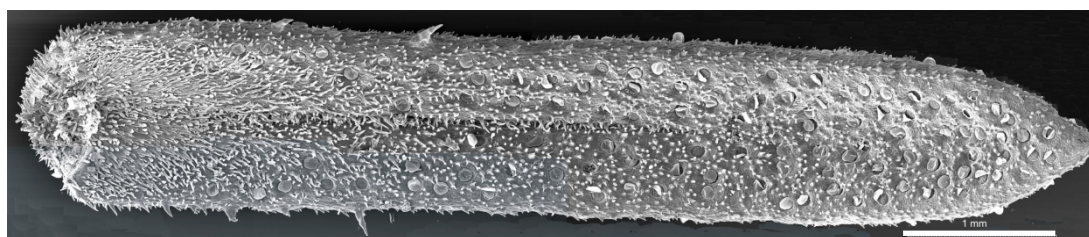
Στην αποαξονική επιφάνεια του φύλλου (Εικόνα 21) διακρίνονται:



**Εικόνα 21:** αποαξονική επιφάνεια ανοιξιάτικου φύλλου. Κλίμακα 1 mm

1. Πολλοί βυθισμένοι ασπιδοειδείς αδένες σχεδόν από τη βάση του φύλλου και σε όλο το μήκος του, πλευρικά πάντα της κεντρικής νεύρωσης.
2. Διάσπαρτοι κεφαλοειδείς αδένες τύπου I, κυρίως στο κράσπεδο του φύλλου.
3. Πιο σπάνιοι είναι οι κεφαλοειδείς αδένες τύπου II.
4. Μικρές μονοκύτταρες μη αδενώδεις τρίχες κατά μήκος της κεντρικής νεύρωσης.
5. Στόματα πλευρικά της κεντρικής νεύρωσης σε όλο το μήκος του φύλλου.

Στην προσαξονική επιφάνεια (Εικόνα 22) διακρίνονται:



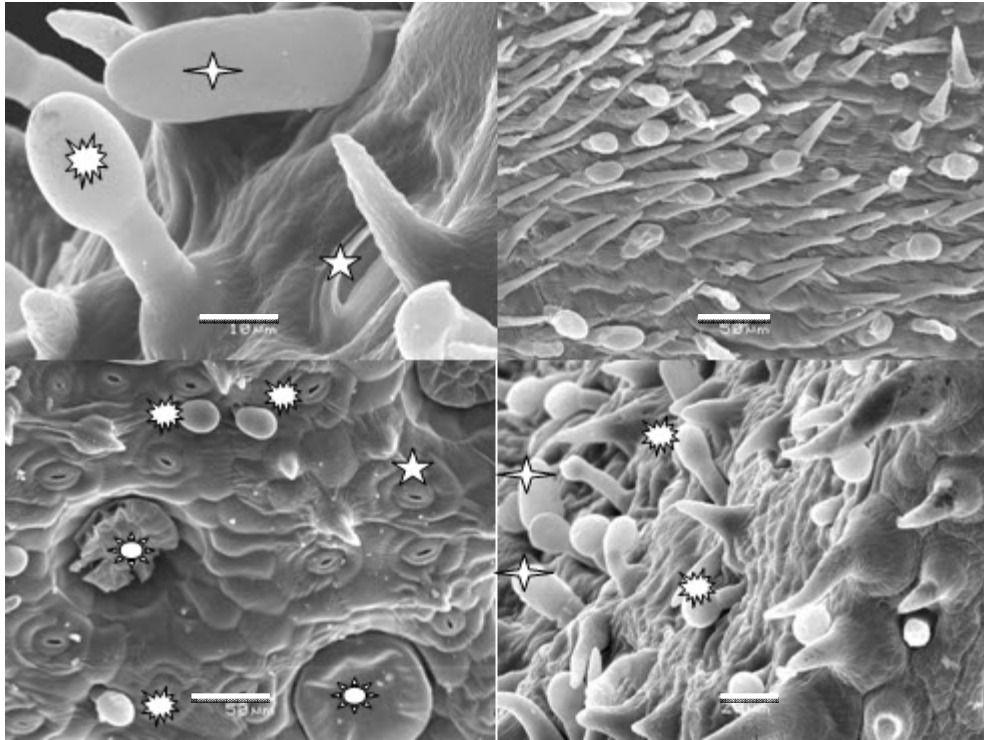
**Εικόνα 22:** Προσαξονική επιφάνεια ανοιξιάτικου φύλλου. Κλίμακα 1 mm





1. Μεγάλος αριθμός βυθισμένων ασπιδοειδών αδένων σε όλο το μήκος του φύλλου εκατέρωθεν της κεντρικής νεύρωσης, εκτός από την περιοχή πλησίον της βάσης του φύλλου.
2. Στη βάση του φύλλου, πολλοί κεφαλοειδείς αδένες τύπου I και II, με του τύπου II να υπερτερούν.
3. Κεφαλοειδείς αδένες τύπου I υπάρχουν διάσπαρτοι σε όλη την επιφάνεια του μεγάλου ανοιξιάτικου φύλλου, χωρίς όμως να παρουσιάζεται μία κανονική κατανομή τους.
4. Πολλές μη αδενώδεις τρίχες μακριές και λεπτές μονοκύτταρες ή δικύτταρες, διάσπαρτες σε όλο το φύλλο με μεγαλύτερη συγκέντρωση στη βάση του φύλλου.
5. Τα στόματα είναι πολλά και κατανεμημένα σε όλη την επιφάνεια (Εικόνα 97).

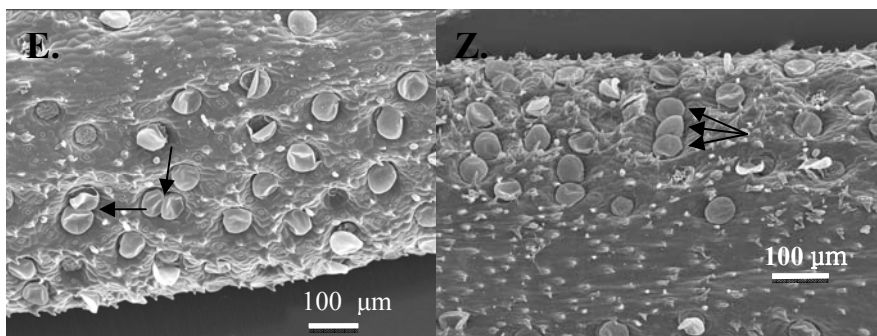
Στο κράσπεδο του φύλλου εντοπίζονται πολυκύτταρες ή και δικύτταρες μη αδενώδεις τρίχες, με το μήκος τους να βαίνει μειούμενο από τη βάση προς την κορυφή του φύλλου. Πολλές φορές οι τρίχες αυτές έχουν αρκετά πλατιά βάση. Οι ασπιδοειδείς αδένες στην αποαξονική επιφάνεια εμφανίζονται σπανίως σε ομάδες των δύο ή των τριών (Εικόνα 24).

Κατά μήκος της κεντρικής νεύρωσης από το μέσο του ελάσματος και προς τη βάση του φύλλου, εντοπίζεται κοιλότητα στην προσαξονική επιφάνεια του φύλλου στο εσωτερικό της οποίας συγκεντρώνεται μεγάλος αριθμός κεφαλοειδών αδένων κυρίως τύπου I και μη αδενωδών τριχωμάτων (Εικόνα 25).

Σε όλες τις κατηγορίες των φύλλων, στο σημείο έκπτυξης του φύλλου από το βλαστό, παρατηρείται συστάδα πολυκύτταρων τριχών (Εικόνα 27).

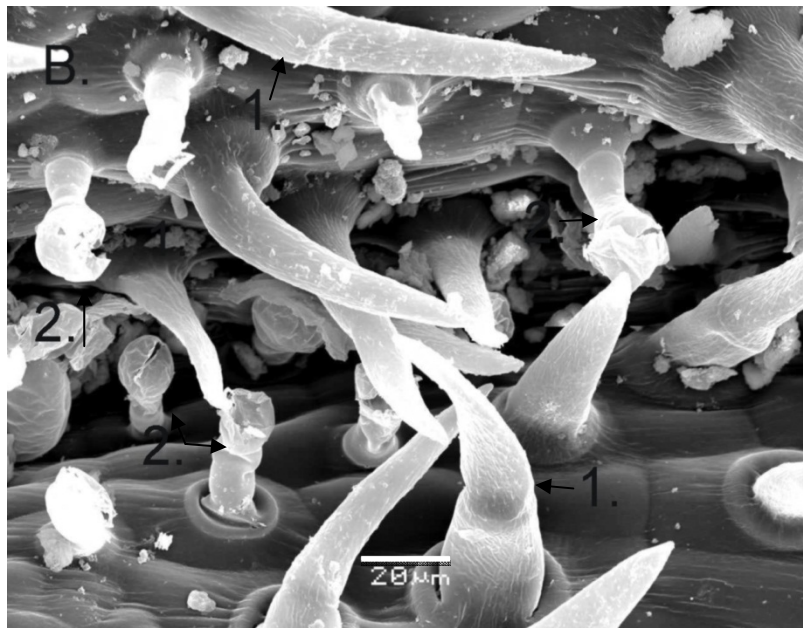
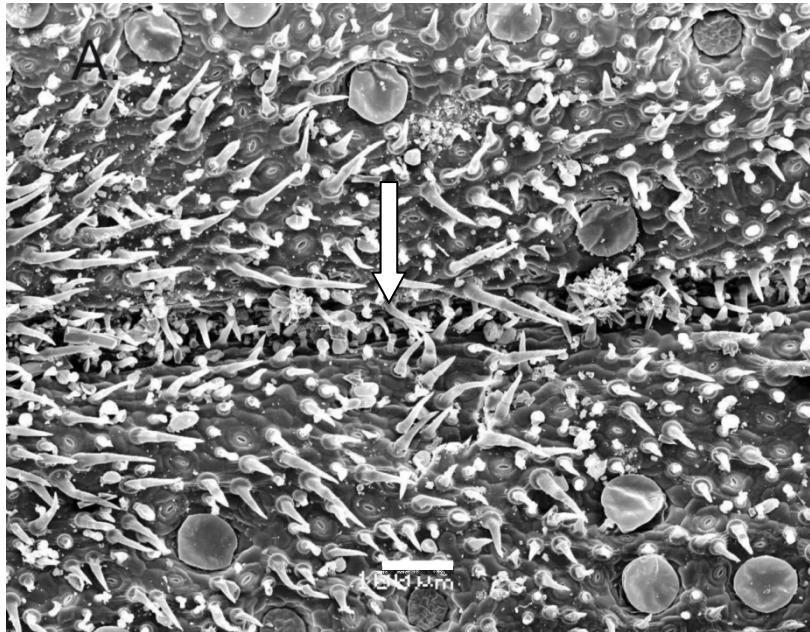


Εικόνα 23: Α. κεφαλοειδής αδένας τύπου I  κεφαλοειδής αδένας τύπου II  στόμα   
 Κλίμακα: 10 μm. Β. Λεπτομέρεια από τη βάση της προσαξονικής επιφάνειας με διάσπαρτους κεφαλοειδείς αδένες τύπου I και II. Γ. διάσπαρτοι κεφαλοειδείς αδένες τύπου I και ασπιδοειδείς αδένες  κλίμακα: 50 μm. Δ. Κεφαλοειδείς αδένες τύπου I σε μεγαλύτερη πυκνότητα προς το κράσπεδο του φύλλου Κλίμακα 20 μm



Εικόνα 24 : Ε και Ζ ασπιδοειδείς αδένες στην αποαξονική επιφάνεια των ανοιξιάτικων φύλλων, σε ομάδες των δύο ή και τριών αδένων (μαύρα βέλη) κλίμακα: 100 μm

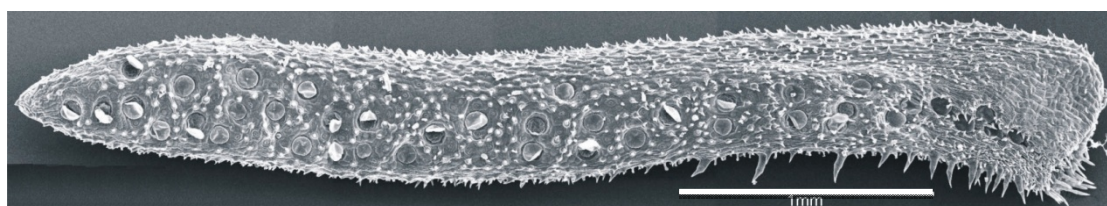




Εικόνα 25: Α. Κοιλότητα της φυλλικής επιφάνειας κατά μήκος της ηθμαγγειώδους δεσμίδας (λευκό βέλος). Κλίμακα: 100 μm Β. λεπτομέρεια της κοιλότητας στο οποίο διακρίνονται 1. μη αδενώδεις τρίχες και 2. κεφαλοειδείς αδένες τύπου Ι. Κλίμακα: 20 μm

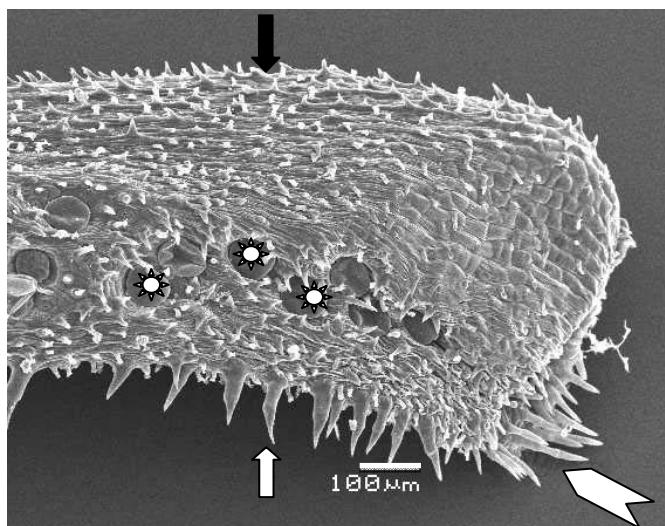
**Ενδιάμεσα ανοιξιάτικα φύλλα:** Είναι τα πρώτα φύλλα που εμφανίζονται νωρίς την άνοιξη, σταυρωτά με τα ανοιξιάτικα φύλλα και παρεμβάλλονται ανάμεσα στο βραχυβλάστη και τα ανοιξιάτικα φύλλα του δολιχοβλάστη. Δεν αποτελούν φύλλα του νέου βραχυβλάστη και είναι σχεδόν παράλληλα με το βλαστό. Στη μορφολογία τους μοιάζουν πολύ με τα ανοιξιάτικα φύλλα αλλά είναι μικρότερα όσον αφορά το μήκος και τη συνολική επιφάνειά τους (Πίνακας 3). Είναι άμισχα, αμφιστοματικά, το πλάτος τους είναι ίδιο σχεδόν σε όλο το μήκος τους και έχουν και αυτά οξεία κατάληξη.

Στην αποαξονική επιφάνεια (Εικόνα 26, Εικόνα 27) διακρίνονται:



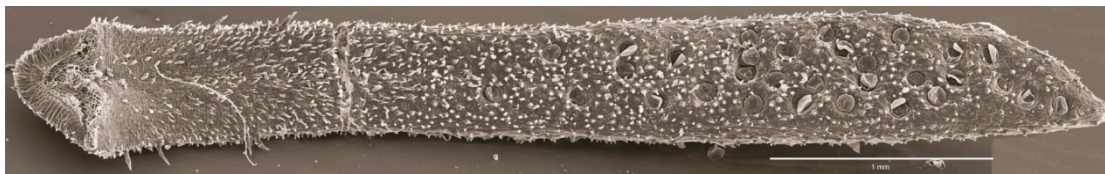
Εικόνα 26: Πλαϊνή άποψη αποαξονικής επιφάνειας ενδιάμεσου ανοιξιάτικου φύλλου. Κλίμακα 1 mm

1. Βυθισμένοι ασπιδοειδείς αδένες σχεδόν από τη βάση του φύλλου και σε όλο το μήκος του, πλευρικά πάντα της κεντρικής νεύρωσης.
2. Ελάχιστοι κεφαλοειδείς αδένες τύπου I τις περισσότερες φορές στο κράσπεδο του φύλλου.
3. Δεν εντοπίστηκαν οι κεφαλοειδείς αδένες τύπου II.
4. Μικρές μονοκύτταρες μη αδενώδεις τρίχες κατά μήκος της κεντρικής νεύρωσης.
5. Στόματα πλευρικά της κεντρικής νεύρωσης σε όλο το μήκος του φύλλου.



Εικόνα 27: Λεπτομέρεια από τη βάση της αποαξονικής επιφάνειας του ενδιάμεσου ανοιξιάτικου φύλλου. Διακρίνονται οι βυθισμένοι ασπιδοειδείς αδένες \* καθώς και οι πολυκύτταρες τρίχες στο κράσπεδο του φύλλου (λευκό βέλος) και οι μονοκύτταρες τρίχες κατά μήκος της κεντρικής νεύρωσης (μαύρο βέλος). Χαρακτηριστικό όλων των φύλλων είναι και η συστάδα πολυκύτταρων τριχών στη βάση τους, στο σημείο έκπτυξής τους από το βλαστό (μεγάλο άσπρο βέλος). Κλίμακα 100 μm

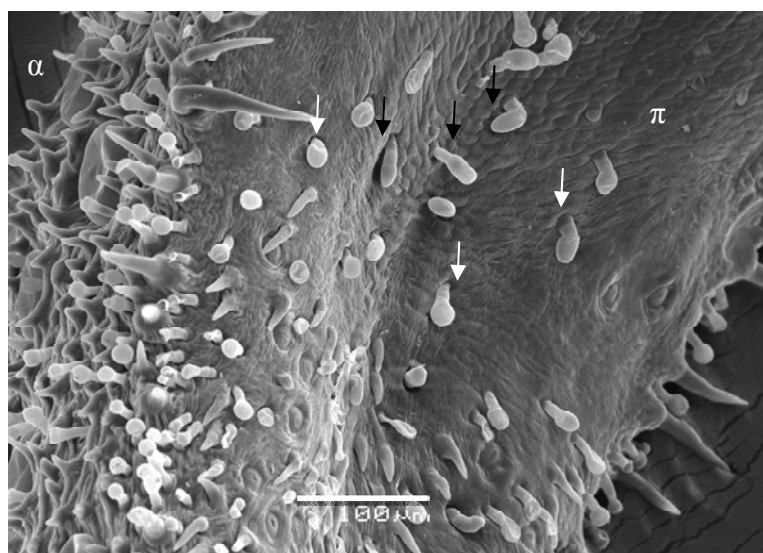
Στην προσαξονική επιφάνεια (Εικόνα 28, Εικόνα 29) διακρίνονται:



Εικόνα 28: Προσαξονική επιφάνεια ενδιάμεσου ανοιξιάτικου φύλλου. Κλίμακα 1 mm

1. Αρκετοί βυθισμένοι ασπιδοειδείς αδένες στο μισό περίπου τμήμα του φύλλου που βρίσκεται προς την κορυφή του, κατανεμημένοι ομοιόμορφα.
2. Στη βάση του φύλλου διακρίνονται διάσπαρτοι κεφαλοειδείς αδένες τύπου I και II (Εικόνα 29).
3. Κεφαλοειδείς αδένες τύπου I εντοπίζονται κυρίως στο κράσπεδο του φύλλου.
4. Αρκετές μονοκύτταρες τρίχες, οι οποίες λιγοστεύουν προς την κορυφή.
5. Τα στόματα είναι αρκετά πυκνά σε όλη την επιφάνεια εκτός από τη βάση του φύλλου.

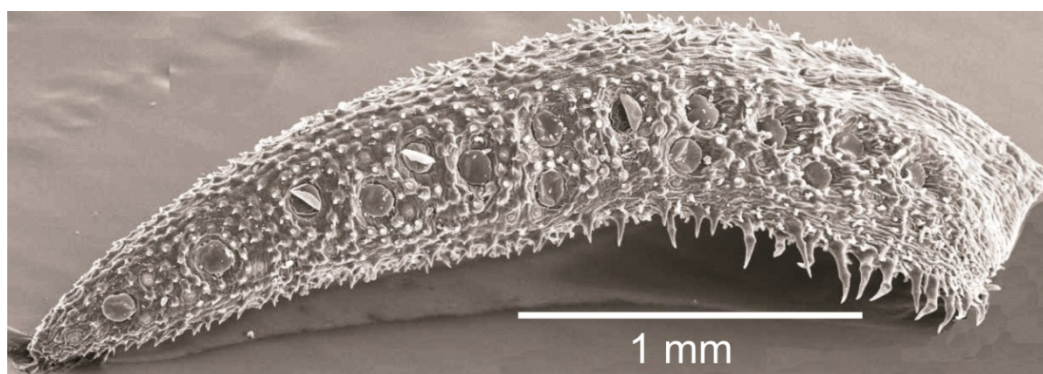
Πολυκύτταρες τρίχες εντοπίζονται στο κράσπεδο του φύλλου και κυρίως στο κατώτερο σημείο της βάσης, στο σημείο πρόσβασης με το βλαστό.



Εικόνα 29: Λεπτομέρεια από τη βάση της προσαξονικής επιφάνειας (π). Διακρίνονται κεφαλοειδείς αδένες τύπου I (λευκά βέλη) και II (μαύρα βέλη). Στη φωτογραφία παρουσιάζεται και μικρό τμήμα της αποαξονικής επιφάνειας (α) όπου διακρίνεται το τελείως διαφορετικό ανάγλυφο των επιφανειών. Κλίμακα 100 μm

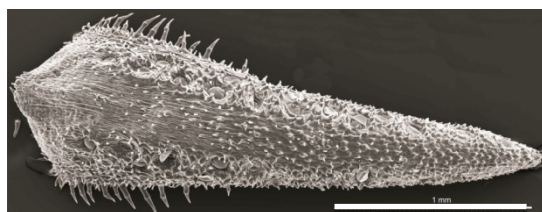
**Επιμηκυσμένα καλοκαιρινά φύλλα:** Είναι τα εξωτερικά φύλλα των βραχυβλαστών στις αρχές του καλοκαιριού. Παρουσιάζονται σταυρωτά σε σχέση με τα ενδιάμεσα ανοιξιάτικα φύλλα. Χαρακτηρίζονται από μεγάλη κυρτότητα για να καλύπτουν το βραχυβλάστη. Το μήκος του φύλλου καθώς και η συνολική επιφάνειά του δεν παρουσιάζουν στατιστικά σημαντικές διαφορές σε σχέση με τα καλοκαιρινά φύλλα, αν και μακροσκοπικά φαίνονται μεγαλύτερα (Πίνακας 3). Είναι άμισχα, αμφιστοματικά και η βάση του είναι αρκετά πιο πλατιά από την κορυφή του η οποία έχει οξεία κατάληξη (Εικόνα 31).

Στην αποαξονική επιφάνεια (Εικόνα 30, Εικόνα 33) διακρίνονται:



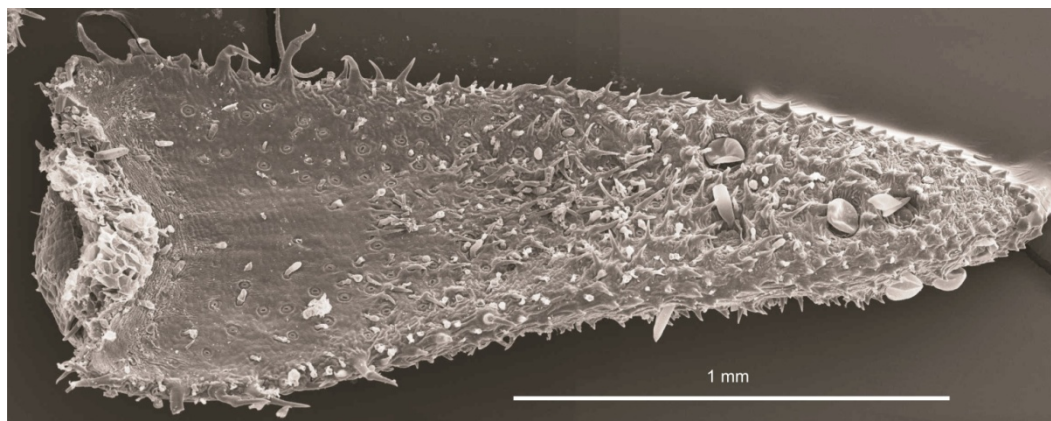
**Εικόνα 30:** αποαξονική πλευρική επιφάνεια του επιμηκυσμένου καλοκαιρινού φύλλου. Χαρακτηριστική η κυρτότητα του φύλλου. Κλίμακα 1 mm

1. Βυθισμένοι ασπιδοειδείς αδένες σχεδόν από τη βάση του φύλλου αραιά κατανομημένοι σε όλο το μήκος του, πλευρικά πάντα της κεντρικής νεύρωσης.
2. Ελάχιστοι κεφαλοειδείς αδένες τύπου I στην πλευρική επιφάνεια και στο κράσπεδο του φύλλου, συγκεντρωμένοι προς τη βάση του φύλλου (Εικόνα 35).
3. Δεν εντοπίστηκαν κεφαλοειδείς αδένες τύπου II.
4. Μικρές μονοκύτταρες μη αδενώδεις τρίχες κατά μήκος της κεντρικής νεύρωσης οι οποίες δεν εντοπίζονται στη βάση του φύλλου, ενώ η πυκνότητά τους μεγαλώνει προς την κορυφή του φύλλου.
5. Στόματα πλευρικά της κεντρικής νεύρωσης σε όλο το μήκος του φύλλου.



**Εικόνα 31:** αποαξονική επιφάνεια επιμηκυσμένου καλοκαιρινού φύλλου. Η βάση του φύλλου είναι αρκετά πλατιά σε σχέση με την κορυφή του. Κλίμακα 1 mm

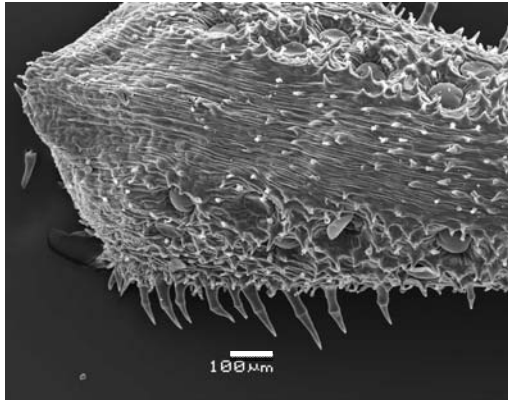
Στην προσαξονική επιφάνεια (Εικόνα 32, Εικόνα 34) διακρίνονται:



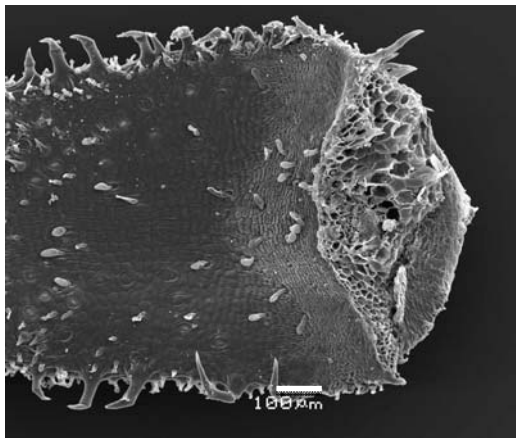
**Εικόνα 32: προσαξονική επιφάνεια επιμηκυμένου καλοκαιρινού φύλλου. Κλίμακα 1 mm**

1. Ελάχιστοι βυθισμένοι ασπιδοειδείς αδένες προς την κορυφή του φύλλου.
2. Στη βάση του φύλλου υπάρχουν μόνο ελάχιστοι διάσπαρτοι κεφαλοειδείς αδένες τύπου II.
3. Κεφαλοειδείς αδένες τύπου I εντοπίζονται ελάχιστοι προς την κορυφή του φύλλου και κυρίως στο κράσπεδό του.
4. Πυκνές μη αδενώδεις μονοκύτταρες τρίχες οι οποίες εντοπίζονται στο δεύτερο πάνω μισό τμήμα του φύλλου. Στη βάση του φύλλου δεν υπάρχουν μη αδενώδη τριχώματα.
5. Τα στόματα είναι αρκετά πυκνά σε όλη την επιφάνεια εκτός από τη βάση του φύλλου.

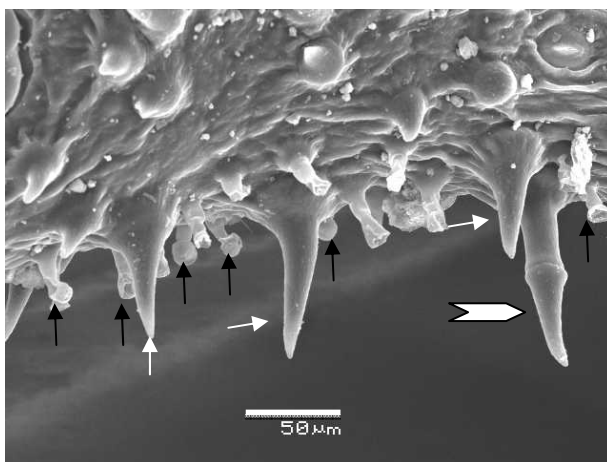
Δικύτταρες τρίχες εντοπίζονται στο κράσπεδο του φύλλου κυρίως στο κατώτερο σημείο της βάσης, στο σημείο πρόσβασης με το βλαστό.



**Εικόνα 33:** Βάση της αποαξονικής επιφάνειας του επιμηκυμένου καλοκαιρινού φύλλου. Διακρίνονται βυθισμένοι ασπιδοειδείς αδένες πλευρικά της κεντρικής νεύρωσης του φύλλου. Κλίμακα 100 μm.



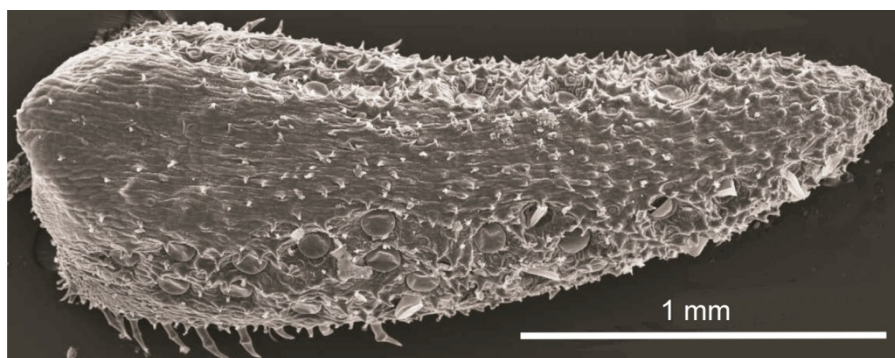
**Εικόνα 34:** Βάση της προσαξονικής επιφάνειας. Διακρίνονται ελάχιστοι κεφαλοειδείς αδένες τύπου I και II καθώς και δικύτταρες τρίχες στο κράσπεδο του φύλλου. Κλίμακα 100 μm.



**Εικόνα 35:** Λεπτομέρεια από το κράσπεδο του φύλλου. Διακρίνονται κεφαλοειδείς αδένες τύπου I (μαύρα βέλη) καθώς και δικύτταρες (λευκό μεγάλο βέλος) και μονοκύτταρες (λευκά λεπτά βέλη) τρίχες. Κλίμακα 50 μm

**Καλοκαιρινά φύλλα:** Είναι τα κατεξοχήν φύλλα του «καλοκαιρινού» βραχυβλάστη. Αν και μακροσκοπικά φαίνονται μικρότερα από τα επιμηκυσμένα καλοκαιρινά φύλλα, δεν παρουσιάζουν στατιστικά σημαντικές διαφορές όσον αφορά το μήκος και τη συνολική τους επιφάνεια σε σχέση με τα εξωτερικά φύλλα του βραχυβλάστη (Πίνακας 3). Το σχήμα τους συγκριτικά με τα άλλα φύλλα που παρουσιάζονται την ίδια χρονική περίοδο είναι πιο στρογγυλοποιημένο. Είναι άμισχα, αμφιστοματικά και η άκρη του φύλλου τους είναι στρογγυλοποιημένη και δεν έχουν τόσο οξεία κατάληξη. Ο καλοκαιρινός βραχυβλάστης είναι πολύ συμπαγής και τα φύλλα αυτά είναι σχεδόν παράλληλα με το βλαστό (Εικόνα 38).

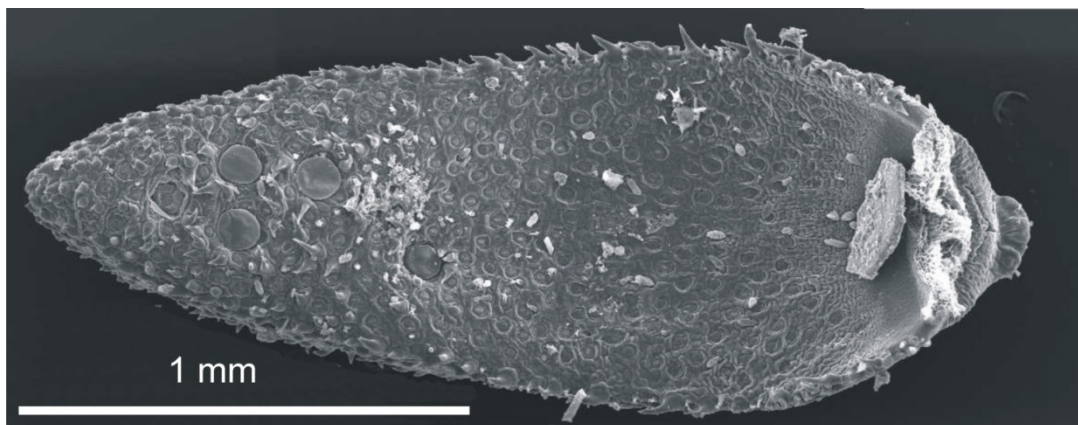
Στην αποαξονική επιφάνεια (Εικόνα 36) διακρίνονται :



Εικόνα 36: αποαξονική επιφάνεια καλοκαιρινού φύλλου. Κλίμακα 1 mm

1. Βυθισμένοι ασπιδοειδείς αδένες σχεδόν από τη βάση του φύλλου αραιά κατανεμημένοι σε όλο το μήκος του, πλευρικά πάντα της κεντρικής νεύρωσης.
2. Ελάχιστοι κεφαλοειδείς αδένες τύπου I στο κράσπεδο του φύλλου, συγκεντρωμένοι προς τη βάση του φύλλου.
3. Δεν εντοπίστηκαν κεφαλοειδείς αδένες τύπου II.
4. Μικρές μονοκύτταρες μη αδενώδεις τρίχες κατά μήκος της κεντρικής νεύρωσης οι οποίες δεν εντοπίζονται στη βάση του φύλλου, ενώ η πυκνότητά τους μεγαλώνει προς την κορυφή του φύλλου.
5. Στόματα πλευρικά της κεντρικής νεύρωσης σε όλο το μήκος του φύλλου. Σπάνια εντοπίζονται στόματα και κατά μήκος της κεντρικής νεύρωσης (Εικόνα 39).

Στην προσαξονική επιφάνεια (Εικόνα 37) διακρίνονται:

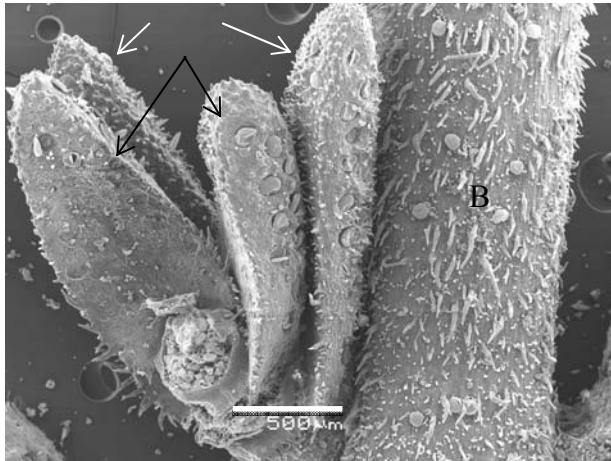


Εικόνα 37: προσαξονική επιφάνεια καλοκαιρινού φύλλου. Κλίμακα 1 mm

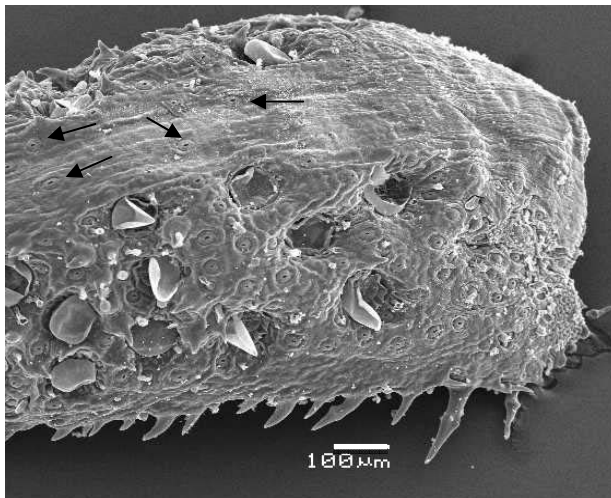
1. Ελάχιστοι βυθισμένοι ασπιδοειδείς αδένες προς την κορυφή του φύλλου.
2. Στη βάση του φύλλου υπάρχουν μόνο ελάχιστοι διάσπαρτοι κεφαλοειδείς αδένες τύπου II.
3. Κεφαλοειδείς αδένες τύπου I εντοπίζονται ελάχιστοι στο κράσπεδο του φύλλου.
4. Μη αδενώδεις μονοκύτταρες τρίχες εντοπίζονται στο δεύτερο πάνω μισό τμήμα του φύλλου. Στη βάση του φύλλου δεν υπάρχουν μη αδενώδεις τρίχες. Στο σημείο αυτό η σύμφυση με τα γειτονικά φύλλα είναι πολύ στενή.
5. Τα στόματα είναι αρκετά πυκνά σε όλη την επιφάνεια εκτός από τη βάση του φύλλου.

Πολυκύτταρες τρίχες εντοπίζονται στο κράσπεδο του φύλλου κυρίως στο κατώτερο σημείο της βάσης, στο σημείο πρόσβασης με το βλαστό.





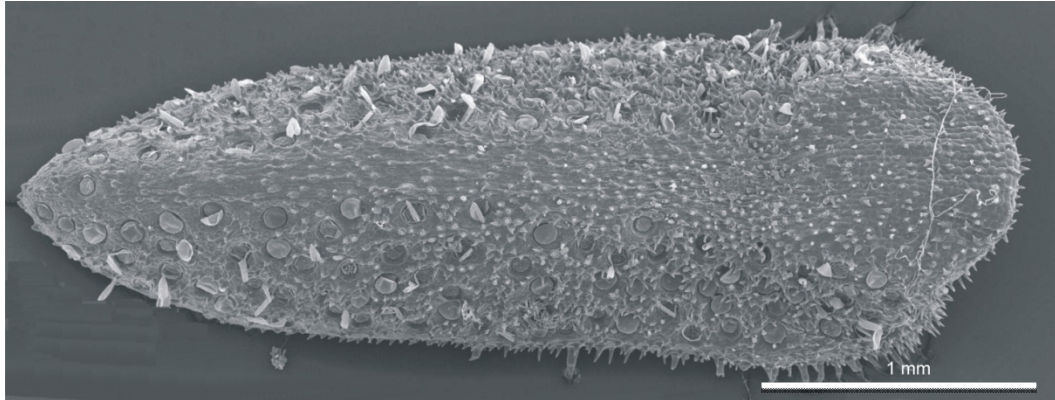
**Εικόνα 38:** Καλοκαιρινός συμπαγής βραχυβλάστης από τον οποίο έχει αφαιρεθεί ένα μέρος των κεντρικών φύλλων. Τα φύλλα είναι παράλληλα με το βλαστό (B). Καλοκαιρινά φύλλα μαύρα βέλη –επιμηκυσμένα καλοκαιρινά φύλλα λευκά βέλη. Κλίμακα 500 μm



**Εικόνα 39:** Στόματα (μαύρα βέλη) στην αποαξονική επιφάνεια κατά μήκος της κεντρικής νεύρωσης. Κλίμακα 100 μm

**Βράκτια φύλλα:** Είναι τα φύλλα που καλύπτουν τις ταξιανθίες. Είναι άμισχα, αμφιστοματικά και η μορφολογία τους μοιάζει πολύ με τα ανοιξιότικα φύλλα αλλά είναι πιο συμμετρικά, με μικρότερο μήκος και αρκετά πιο πλατιά, με όχι και τόσο οξεία κατάληξη (Πίνακας 3).

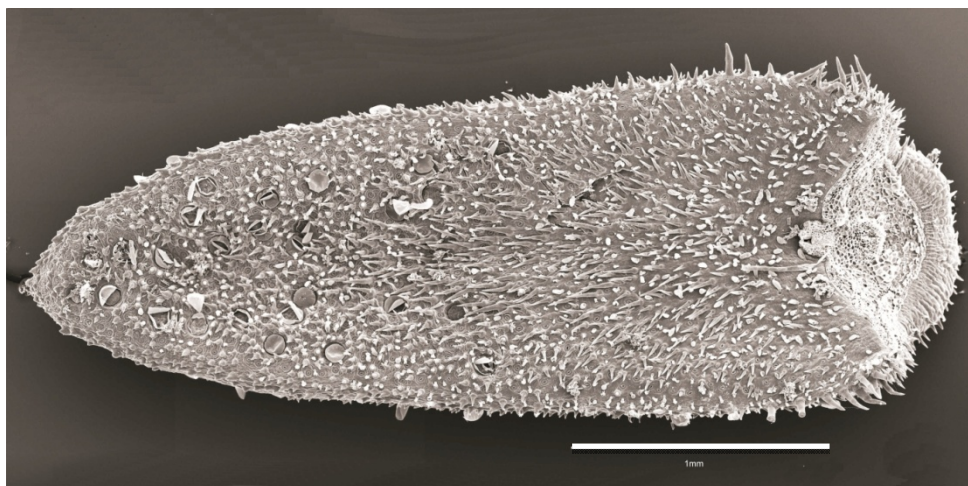
Στην αποαξονική επιφάνεια (Εικόνα 40) του φύλλου διακρίνονται :



**Εικόνα 40:** αποαξονική επιφάνεια βράκτιου φύλλου. Κλίμακα 1 mm

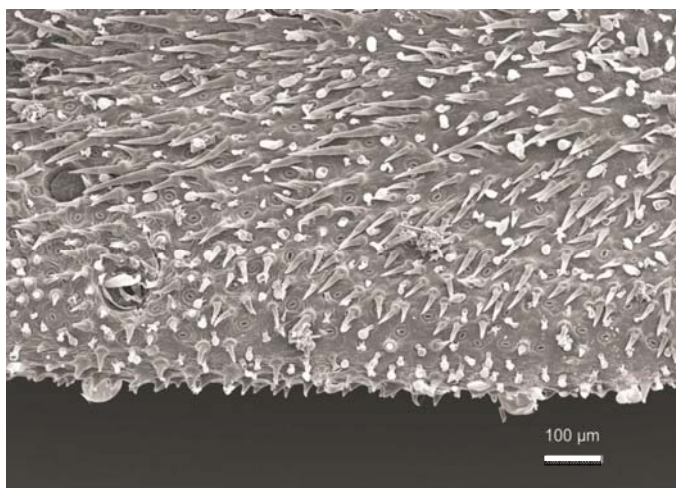
1. Πολλοί βυθισμένοι ασπιδοειδείς αδένες σχεδόν από τη βάση του φύλλου και σε όλο το μήκος του, πλευρικά πάντα της κεντρικής νεύρωσης.
2. Διάσπαρτοι κεφαλοειδείς αδένες τύπου I στο κράσπεδο του φύλλου.
3. Πιο σπάνιοι είναι οι κεφαλοειδείς αδένες τύπου II.
4. Μικρές μονοκύτταρες μη αδενώδεις τρίχες κατά μήκος της κεντρικής νεύρωσης και σε όλη την επιφάνεια του φύλλου.
5. Στόματα πλευρικά της κεντρικής νεύρωσης σε όλο το μήκος του φύλλου.

Στην προσαξονική επιφάνεια (Εικόνα 41) διακρίνονται:



**Εικόνα 41: προσαξονική επιφάνεια βράκτιου φύλλου. Κλίμακα 1 mm**

1. Αρκετοί βυθισμένοι ασπιδοειδείς αδένες εντοπισμένοι στο πάνω δεύτερο μισό του φύλλου από τις δύο πλευρές της κεντρικής νεύρωσης, εκτός από τη βάση του φύλλου.
2. Στη βάση, πολλοί κεφαλοειδείς αδένες τύπου I και II, με του τύπου I να υπερτερούν.
3. Κεφαλοειδείς αδένες τύπου I υπάρχουν διάσπαρτοι σε όλη την επιφάνεια και κυρίως στο κράσπεδο του φύλλου.
4. Πολλές μη αδενώδεις τρίχες λεπτές και μακριές, μονοκύτταρες συνήθως, σε όλη την επιφάνεια του φύλλου (Εικόνα 42).
5. Τα στόματα είναι πολλά και κατανεμημένα σε όλη την επιφάνεια.



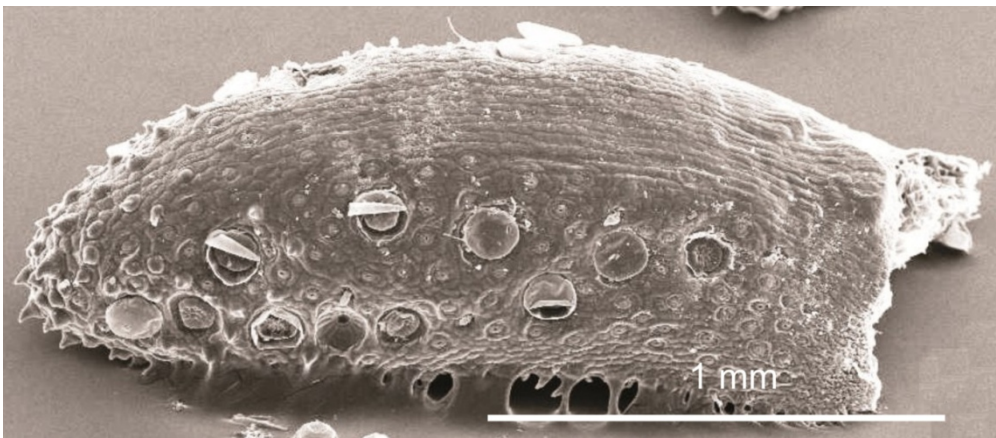
**Εικόνα 42: Λεπτομέρεια προσαξονικής επιφάνειας. Χαρακτηριστικό ανάγλυφο βράκτιου φύλλου με πυκνό και ποικίλο τρίχωμα. Κλίμακα 100 μm**



**Εικόνα 43: Βράκτια φύλλα στην κορυφή του δολιχοβλάστη. Στο κράσπεδο των φύλλων διακρίνεται δίκτυο πολυκύτταρων τριγών. Κλίμακα 5 mm**

**Φθινοπωρινά φύλλα:** Είναι τα μικρά εξωτερικά φύλλα του «καλοκαιρινού» βραχυβλάστη το φθινόπωρο. Το σχήμα τους δε διαφέρει από τα μικρά καλοκαιρινά φύλλα. Επίσης το μήκος τους δε διαφέρει στατιστικά σημαντικά από τα καλοκαιρινά φύλλα, αλλά η συνολική επιφάνειά τους είναι ελαφρώς μεγαλύτερη από αυτά (Πίνακας 3). Είναι άμισχα, αμφιστοματικά και η βάση τους είναι στρογγυλοποιημένη χωρίς να παρουσιάζουν τόσο οξεία κατάληξη. Ο βραχυβλάστης δεν είναι τόσο συμπαγής και τα φύλλα παρουσιάζονται με μικρή κλίση σε σχέση με το βλαστό (Εικόνα 17 Α).

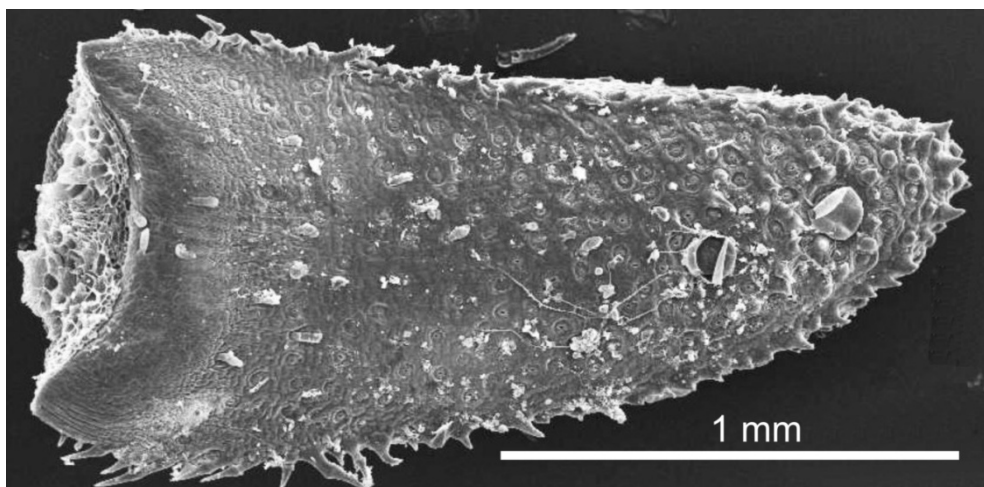
Στην αποαξονική επιφάνεια (Εικόνα 44, Εικόνα 46) διακρίνονται :



**Εικόνα 44:** Αποαξονική (πλευρική) επιφάνεια φθινοπωρινού φύλλου. Κλίμακα 1 mm

1. Βυθισμένοι ασπιδοειδείς αδένες αραιά κατανεμημένοι, πλευρικά πάντα της κεντρικής νεύρωσης.
2. Κεφαλοειδείς αδένες τύπου II δεν εντοπίζονται.
3. Δεν εντοπίστηκαν κεφαλοειδείς αδένες τύπου I.
4. Δεν εντοπίζονται μικρές μονοκύτταρες μη αδενώδεις τρίχες όχι μόνο κατά μήκος της κεντρικής νεύρωσης αλλά και σε όλη την επιφάνεια (Εικόνα 46) εκτός από την κορυφή των φύλλων.
5. Αραιά στόματα κυρίως πλευρικά της κεντρικής νεύρωσης σε όλο το μήκος του φύλλου.

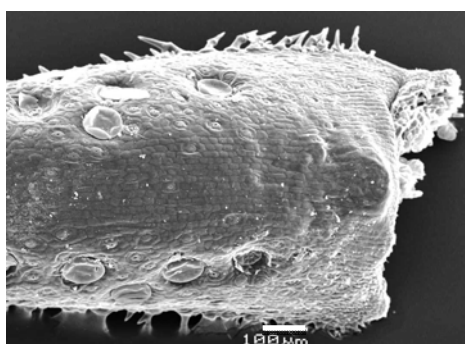
Στην προσαξονική επιφάνεια (Εικόνα 45) διακρίνονται:



Εικόνα 45: Προσαξονική επιφάνεια φθινοπωρινού φύλλου. Κλίμακα 1mm

1. Ελάχιστοι και στα περισσότερα φύλλα δεν εμφανίζονται καθόλου βυθισμένοι ασπιδοειδείς αδένες στην κορυφή του φύλλου.
2. Στη βάση του φύλλου υπάρχουν μόνο ελάχιστοι διάσπαρτοι κεφαλοειδείς αδένες τύπου II.
3. Κεφαλοειδείς αδένες τύπου I δεν εντοπίζονται.
4. Μη αδενώδεις μονοκύτταρες τρίχες εντοπίζονται ελάχιστες στο δεύτερο πάνω μισό τμήμα του φύλλου. Στη βάση του φύλλου δεν υπάρχουν μη αδενώδη τριχώματα.
5. Τα στόματα είναι αρκετά πυκνά σε όλη την επιφάνεια εκτός από τη βάση του φύλλου.

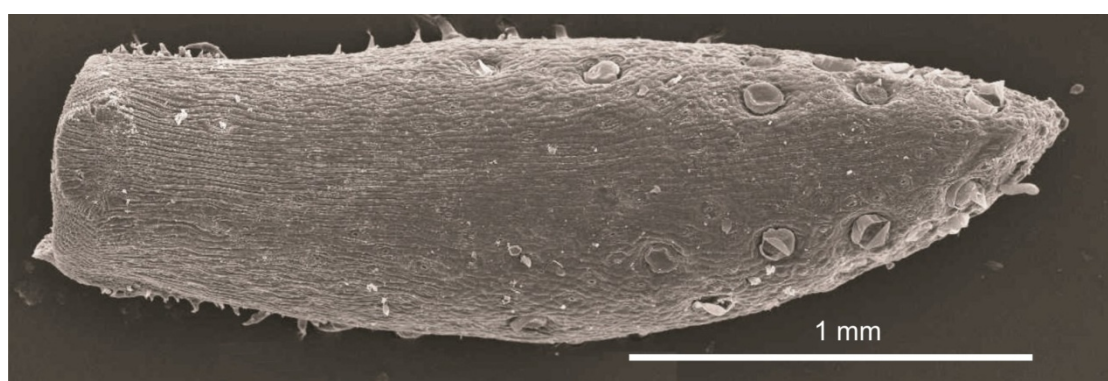
Λίγες πολυκύτταρες τρίχες εντοπίζονται στο κράσπεδο του φύλλου κυρίως στο κατώτερο σημείο της βάσης, στο σημείο σύνδεσης με το βλαστό.



Εικόνα 46: Αποαξονική επιφάνεια φθινοπωρινού φύλλου. Χαρακτηριστική λεία επιφάνεια σε σχέση με τις άλλες κατηγορίες των φύλλων. Κλίμακα 100 μm.

**Χειμωνιάτικα επιμηκυσμένα φύλλα:** Είναι τα εσωτερικά φύλλα του «χειμωνιάτικου» βραχυβλάστη. Εμφανίζονται από το εσωτερικό του φθινοπωρινού βραχυβλάστη τους χειμωνιάτικους μήνες. Το μήκος τους είναι μεγαλύτερο από τα φθινοπωρινά φύλλα αλλά η συνολική επιφάνειά τους δεν παρουσιάζει στατιστικά σημαντική διαφορά συγκρινόμενη με αυτά. Το μήκος και η συνολική επιφάνειά τους είναι παρόμοια συγκρινόμενα με τα ενδιάμεσα ανοιξιάτικα φύλλα (Πίνακας 3). Είναι άμισχα και αμφιστοματικά. Ο βραχυβλάστης την περίοδο αυτή δεν είναι καθόλου συμπαγής και νέα φύλλα εκπτύσσονται συνέχεια από το εσωτερικό του (Εικόνα 17 Β).

Στην αποαξονική επιφάνεια (Εικόνα 47) διακρίνονται:

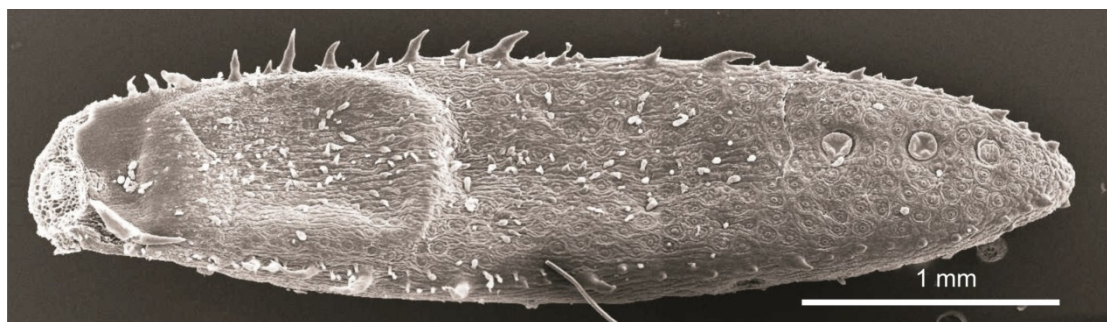


Εικόνα 47: Αποαξονική επιφάνεια χειμωνιάτικου φύλλου. Κλίμακα 1 mm

1. Βυθισμένοι ασπιδοειδείς αδένες αραιά κατανεμημένοι στο δεύτερο μισό πάνω τμήμα του φύλλου, πλευρικά πάντα της κεντρικής νεύρωσης.
2. Ασπιδοειδείς αδένες τύπου II δεν εντοπίζονται.
3. Δεν εντοπίστηκαν οι ασπιδοειδείς αδένες τύπου I.
4. Δεν εντοπίζονται μικρές μονοκύτταρες μη αδενώδεις τρίχες όχι μόνο κατά μήκος της κεντρικής νεύρωσης αλλά και σε όλη την επιφάνεια.
5. Αραιά στόματα κυρίως πλευρικά της κεντρικής νεύρωσης σε όλο το μήκος του φύλλου.

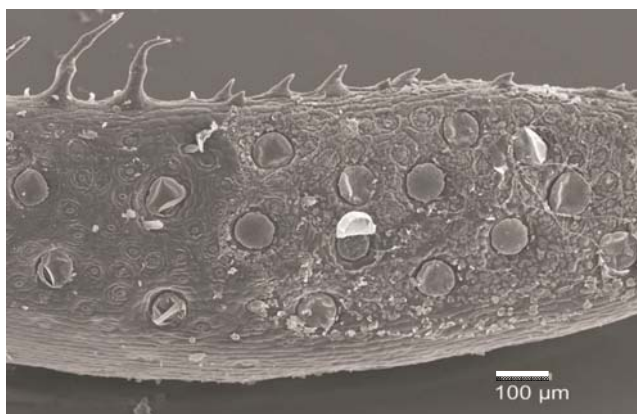
Αρκετές φορές παρουσιάζεται, όπως απεικονίζεται στην Εικόνα 49, διαφοροποίηση στο ανάγλυφο του φύλλου μεταξύ του κατώτερου τμήματος (λεία επιφάνεια η οποία καλύπτεται από τα γειτονικά φύλλα) και του ανώτερου τμήματος (η επιφάνεια δεν είναι τόσο λεία γι αυτό το λόγο έχει συγκρατήσει διάφορα ξένα σωματίδια).

Στην προσαξονική επιφάνεια (Εικόνα 48) διακρίνονται:



Εικόνα 48: Προσαξονική επιφάνεια χειμωνιάτικου φύλλου. Κλίμακα 1mm

1. Ελάχιστοι ή, σπανίως, και καθόλου βυθισμένοι ασπιδοειδείς αδένες προς την κορυφή του φύλλου.
2. Ελάχιστοι διάσπαρτοι κεφαλοειδείς αδένες τύπου II εντοπίζονται κυρίως στη βάση του φύλλου αλλά και στην κορυφή.
3. Κεφαλοειδείς αδένες τύπου I ελάχιστοι εντοπίζονται κυρίως στο κράσπεδο του φύλλου.
4. Μη αδενώδεις μονοκύτταρες τρίχες εντοπίζονται ελάχιστες στο δεύτερο πάνω μισό τμήμα του φύλλου. Στη βάση του φύλλου δεν υπάρχουν μη αδενώδη τριχώματα.
5. Τα στόματα είναι αρκετά πυκνά σε όλη την επιφάνεια εκτός από τη βάση του φύλλου. Λίγες πολυκύτταρες τρίχες εντοπίζονται στο κράσπεδο του φύλλου.



Εικόνα 49: Λεπτομέρεια πλευρικής αποαξονικής επιφάνειας χειμωνιάτικου φύλλου. Φαίνεται η διαφορά στο ανάγλυφο του φύλλου μεταξύ του κατώτερου τμήματος (λεία επιφάνεια η οποία καλύπτεται από τα γειτονικά φύλλα) και του ανώτερου τμήματος (η επιφάνεια δεν είναι τόσο λεία γι αυτό το λόγο έχει συγκρατήσει διάφορα ξένα σωματίδια). Κλίμακα 100 μm



**ΜΕΤΡΗΣΗ ΣΥΝΟΛΙΚΗΣ ΕΠΙΦΑΝΕΙΑΣ (LA) ΚΑΙ ΜΗΚΟΥΣ (LL) ΤΩΝ ΔΙΑΦΟΡΩΝ ΚΑΤΗΓΟΡΙΩΝ ΤΩΝ ΦΥΛΛΩΝ ΚΑΙ ΜΕΤΑΞΥ ΤΟΥΣ ΣΥΓΚΡΙΣΗ**

<b>ΚΑΤΗΓΟΡΙΑ ΦΥΛΛΩΝ</b>	<b>LA (cm<sup>2</sup>)</b>	<b>LL (cm)</b>
ΑΝΟΙΞΙΑΤΙΚΑ	0.166±0.021 <sup>A</sup>	0.993±0.0043 <sup>A</sup>
ΕΝΔΙΑΜΕΣΑ ΑΝΟΙΞΙΑΤΙΚΑ	0.025±0.002 <sup>C</sup>	0.423±0.037 <sup>C</sup>
ΕΠΙΜΗΚΥΣΜΕΝΑ ΚΑΛΟΚΑΙΡΙΝΑ	0.017±0.0005 <sup>C</sup>	0.26±0.01 <sup>D</sup>
ΚΑΛΟΚΑΙΡΙΝΑ	0.017±0.001 <sup>C</sup>	0.23±0.015 <sup>D</sup>
ΒΡΑΚΤΙΑ	0.081±0.008 <sup>B</sup>	0.603±0.012 <sup>B</sup>
ΦΘΙΝΟΠΩΡΙΝΑ	0.027±0.004 <sup>C</sup>	0.353±0.029 <sup>CD</sup>
ΧΕΙΜΩΝΙΑΤΙΚΑ	0.035±0.006 <sup>C</sup>	0.456±0.02 <sup>C</sup>

**Πίνακας 3: Μέτρηση συνολικής επιφάνειας (LA) και μήκους (LL) των διαφόρων κατηγοριών φύλλων και μεταξύ τους σύγκριση**

Στον παραπάνω πίνακα παρουσιάζονται οι μέσοι όροι τριών επαναλήψεων ± τυπικό σφάλμα από τις μετρήσεις του μήκους και της συνολικής επιφάνειας από τις διάφορες κατηγορίες των φύλλων που έχουν εντοπιστεί. Οι μέσοι όροι κάθε παραμέτρου οι οποίοι παρουσιάζουν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των κατηγοριών συμβολίζονται με διαφορετικά γράμματα ( $P < 0.05$ ).

Τα ανοιξιάτικα φύλλα είναι τα μεγαλύτερα φύλλα που εμφανίζονται στο φυτό, όσον αφορά το μήκος τους (LL), και ακολουθούν, με φθίνουσα σειρά, τα βράκτια, τα χειμωνιάτικα, τα ενδιάμεσα ανοιξιάτικα, τα φθινοπωρινά, τα επιμηκυσμένα καλοκαιρινά και τα καλοκαιρινά φύλλα. Το μήκος των φύλλων των χειμωνιάτικων και των ενδιάμεσων ανοιξιάτικων, καθώς και των επιμηκυσμένων καλοκαιρινών και

των καλοκαιρινών φύλλων δεν φαίνεται να παρουσιάζουν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ τους.

Σχετικά με τη συνολική επιφάνεια (LA), μεγαλύτερη επιφάνεια παρουσιάζουν τα ανοιξιάτικα φύλλα και ακολουθούν τα βράκτια, τα χειμωνιάτικα, τα φθινοπωρινά, τα ενδιάμεσα ανοιξιάτικα, τα επιμηκυσμένα καλοκαιρινά και τα καλοκαιρινά φύλλα. Εκτός από τα ανοιξιάτικα και τα βράκτια, οι άλλες κατηγορίες δεν φαίνεται να παρουσιάζουν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ τους.

Πάντως πρέπει να σημειωθεί ότι παρουσιάζεται μεγάλη ποικιλομορφία στο μέγεθος των φύλλων της ίδιας κατηγορίας, όχι μόνο ανάμεσα σε γειτονικά φυτά αλλά ακόμα και σε φύλλα του ίδιου φυτού.

## ΚΑΤΑΝΟΜΗ ΑΣΠΙΔΟΕΙΔΩΝ ΑΔΕΝΩΝ ΣΤΑ ΦΥΛΛΑ ΤΟΥ ΦΥΤΟΥ ΚΑΙ ΣΥΓΚΡΙΣΗ ΤΗΣ ΔΙΑΜΕΤΡΟΥ ΤΗΣ ΕΚΚΡΙΤΙΚΗΣ ΚΕΦΑΛΗΣ

Οι ασπιδοειδείς αδένες παρουσιάζονται τόσο στην προσαξονική όσο και στην αποαξονική επιφάνεια, σχεδόν σε όλες τις κατηγορίες των φύλλων που εμφανίζονται στις διάφορες εποχές. Εντοπίστηκαν εποχικές διαφορές στους συγκεκριμένους αδένες όσον αφορά τη πυκνότητά τους και το συνολικό αριθμό τους και στις δύο επιφάνειες των φύλλων (Εικόνα 50, Εικόνα 51). Επίσης διαφορές εντοπίστηκαν και στη διάμετρο της εκκριτικής κεφαλής.

Τα φύλλα της άνοιξης (μεγάλα ανοιξιάτικα και ενδιάμεσα φύλλα) χαρακτηρίζονται από μεγάλο αριθμό ασπιδοειδών αδένων και στις δύο επιφάνειες. Η κατανομή τους είναι ομοιόμορφη στην αποαξονική επιφάνεια, ενώ στην προσαξονική η πυκνότητά τους είναι μεγαλύτερη προς την κορυφή του φύλλου σε σχέση με τη βάση του. Στα φύλλα των άλλων εποχών παρουσιάζεται μεγάλη διαφοροποίηση στο συνολικό αριθμό των αδένων κυρίως στην προσαξονική επιφάνεια. Τα φύλλα του καλοκαιριού (επιμηκυσμένα καλοκαιρινά και καλοκαιρινά φύλλα) έχουν συγκριτικά με τα ανοιξιάτικα πολύ μικρό αριθμό ασπιδοειδών αδένων. Η πλειονότητα των φθινοπωρινών φύλλων χαρακτηρίζεται από την απουσία ασπιδοειδών αδένων στην προσαξονική επιφάνεια, ενώ στα χειμωνιάτικα η προσαξονική επιφάνεια χαρακτηρίζεται, όπως και των καλοκαιρινών, από πολύ μικρό αριθμό ασπιδοειδών αδένων. Κατά μήκος των ηθμαγγειωδών δεσμίδων δεν εντοπίζονται αδένες σε καμία κατηγορία φύλλων και στις δύο επιφάνειες. Στην αποαξονική επιφάνεια δεν παρουσιάζονται αυτές οι αριθμητικές διαφοροποιήσεις. Εκτός από τα φύλλα της άνοιξης, στις άλλες κατηγορίες των φύλλων, δεν εντοπίζονται αδένες στη βάση της αποαξονικής επιφάνειας.

Όσον αφορά τη διάμετρο της εκκριτικής κεφαλής, οι ασπιδοειδείς αδένες των ανοιξιάτικων φύλλων έχουν τη μεγαλύτερη διάμετρο τόσο στην αποαξονική ( $110.52 \pm 2.13 \mu\text{m}$ ) όσο και στην προσαξονική επιφάνεια ( $112.00 \pm 1.10 \mu\text{m}$ ). Η διάμετρος των αδένων της αποαξονικής επιφάνειας μικραίνει καθώς τα φύλλα που επικρατούν την άνοιξη (ανοιξιάτικα και ενδιάμεσα ανοιξιάτικα) αντικαθίστανται από τα επιμηκυσμένα καλοκαιρινά και καλοκαιρινά φύλλα. Τα βράκτια όπως και τα φθινοπωρινά φύλλα διαθέτουν αδένες ποικίλης διαμέτρου, ενώ τα χειμωνιάτικα χαρακτηρίζονται από αδένες με μικρότερη διάμετρο ( $81.20 \pm 1.94 \mu\text{m}$ ) σε σχέση με τις

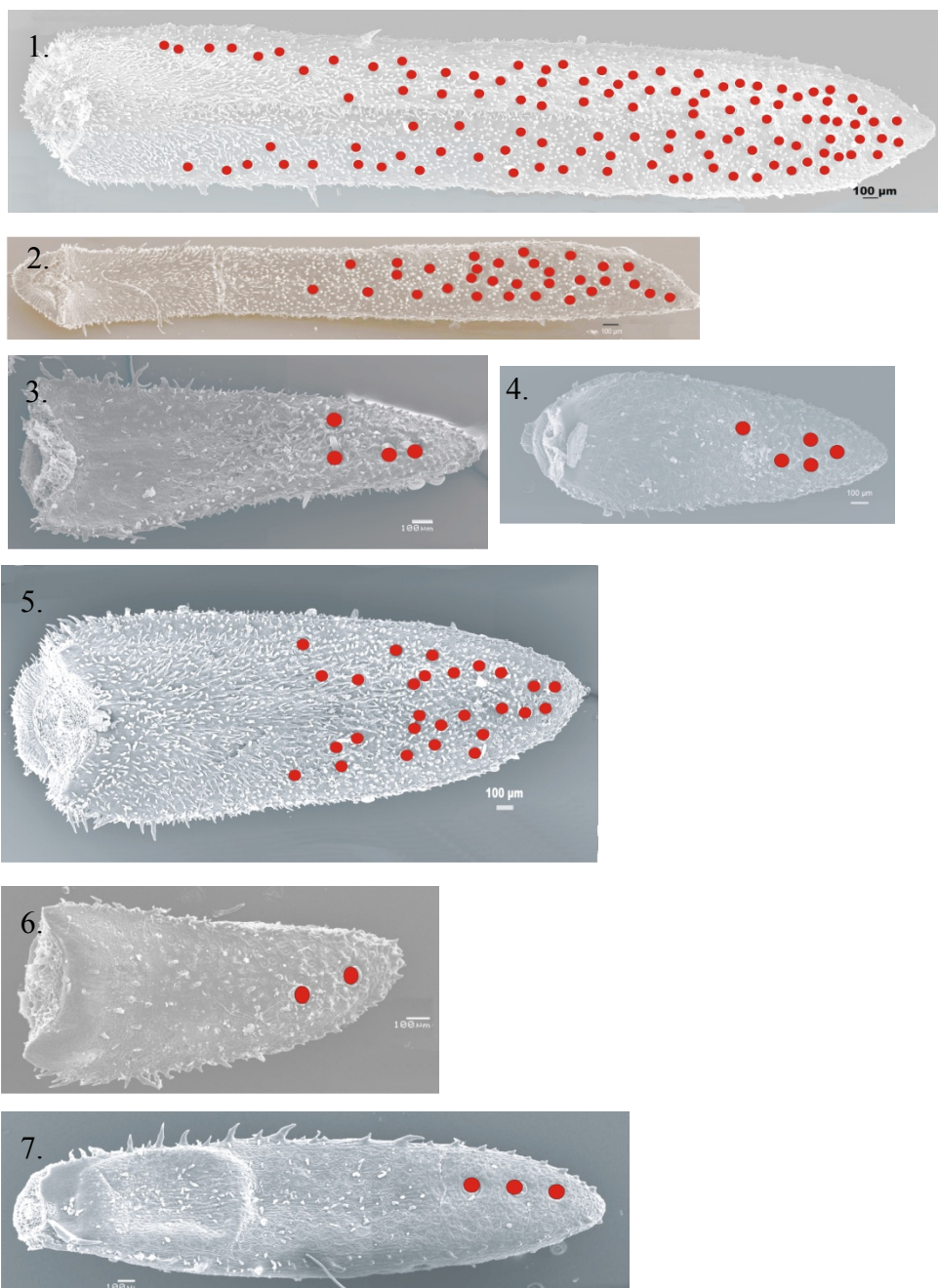
άλλες κατηγορίες των φύλλων. Στην προσαξονική επιφάνεια η διάμετρος των αδένων των ανοιξιάτικων, ενδιάμεσων ανοιξιάτικων, επιμηκυσμένων καλοκαιρινών και των βράκτιων φύλλων δεν παρουσιάζει στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ τους. Το ίδιο παρατηρείται και μεταξύ καλοκαιρινών και χειμωνιάτικων φύλλων με τα χειμωνιάτικα φύλλα να παρουσιάζουν σε απόλυτες τιμές τη μικρότερη διάμετρο ασπιδοειδών αδένων ( $73.18 \pm 2.05 \mu\text{m}$ ) (Πίνακας 4).

Κατά τη σύγκριση των μέσων όρων (t-test) μεταξύ των  $GD_{ab}$  και  $GD_{ad}$  για κάθε κατηγορία διαπιστώθηκαν στατιστικά σημαντικές διαφορές μόνο για τα επιμηκυσμένα καλοκαιρινά και χειμωνιάτικα φύλλα.

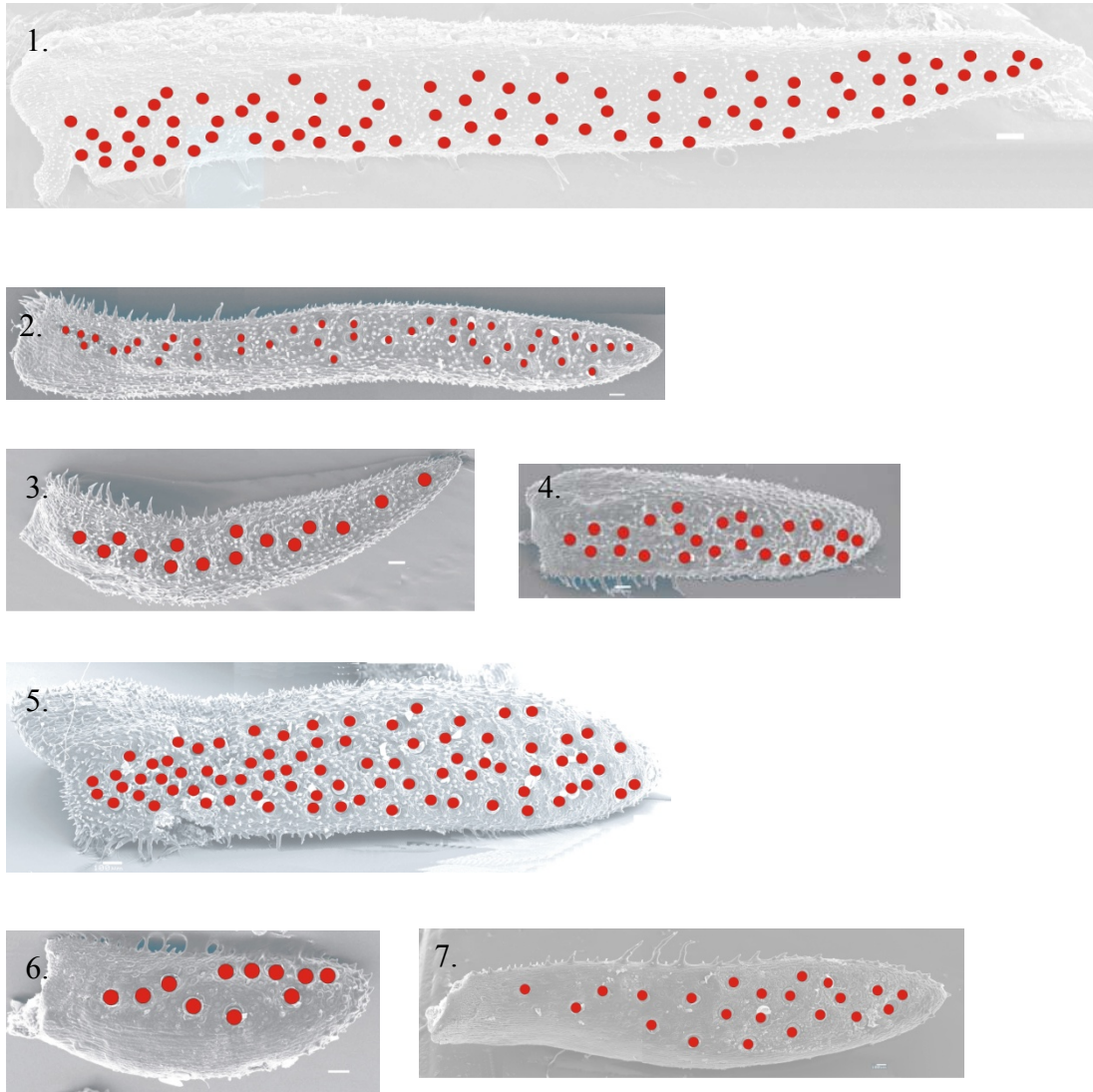
ΚΑΤΗΓΟΡΙΑ ΦΥΛΛΩΝ	$GD_{ab}$ ( $\mu\text{m}$ )	$GD_{ad}$ ( $\mu\text{m}$ )
ΑΝΟΙΞΙΑΤΙΚΑ	$110.52 \pm 2.13^A$	$112.00 \pm 1.10^A$
ΕΝΔΙΑΜΕΣΑ ΑΝΟΙΞΙΑΤΙΚΑ	$105.93 \pm 0.95^{AB}$	$99.48 \pm 3.18^A$
ΕΠΙΜΗΚΥΣΜΕΝΑ ΚΑΛΟΚΑΙΡΙΝΑ	$79.04 \pm 2.73^{BC}$	$60.19 \pm 8.61^A$
ΚΑΛΟΚΑΙΡΙΝΑ	$85.33 \pm 1.64^C$	$95.01 \pm 3.07^B$
ΒΡΑΚΤΙΑ	$96.83 \pm 12.22^{ABC}$	$99.60 \pm 1.37^A$
ΦΘΙΝΟΠΩΡΙΝΑ	$90.9 \pm 2.16^{ABC}$	$0^C$
ΧΕΙΜΩΝΙΑΤΙΚΑ	$81.20 \pm 1.94^C$	$73.18 \pm 2.05^B$

Πίνακας 4: Σύγκριση διαμέτρου αδένων αποαξονικής ( $GD_{ab}$ ) και προσαξονικής ( $GD_{ad}$ ) επιφάνειας στις διάφορες κατηγορίες των φύλλων. Παρουσιάζονται οι μέσοι όροι τριών επαναλήψεων  $\pm$  τυπικό σφάλμα. Οι μέσοι όροι κάθε παραμέτρου οι οποίοι παρουσιάζουν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των κατηγοριών συμβολίζονται με διαφορετικά γράμματα. ( $P < 0.05$ ).

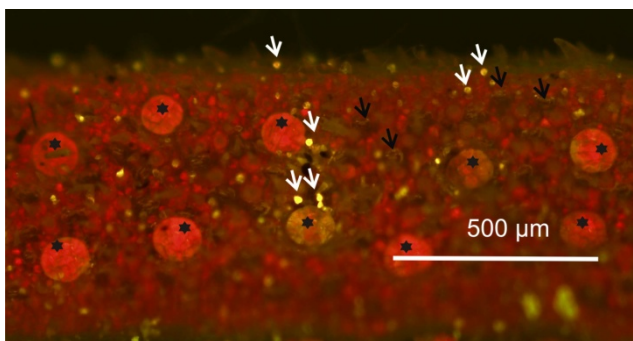
Για τη μέτρηση της διαμέτρου των ασπιδοειδών αδένων, ολόκληρα νωπά ή και διατηρημένα σε FAA ολόκληρα φύλλα, παρατηρήθηκαν με το μικροσκόπιο φθορισμού. Οι ασπιδοειδείς αδένες φθορίζουν κόκκινοι, σε αντιδιαστολή με τους κεφαλοειδείς οι οποίοι φθορίζουν λευκοί (Εικόνα 52).



**Εικόνα 50:** Κατανομή των ασπιδοειδών αδένων στην προσαξονική επιφάνεια των διαφόρων κατηγοριών των φύλλων. 1. Ανοιξιάτικο φύλλο 2. Ενδιάμεσο ανοιξιάτικο 3. Επιμηκυσμένο καλοκαιρινό 4. Καλοκαιρινό 5. Βράκτιο 6. Φθινοπωρινό 7. Χειμωνιάτικο. Ο αριθμός των αδένων βαίνει μειούμενος καθώς τα ανοιξιάτικα φύλλα αντικαθίστανται από τα καλοκαιρινά και αυτά με τη σειρά τους από τα φθινοπωρινά και τα χειμωνιάτικα. Ασπιδοειδείς αδένες δεν εντοπίζονται στη βάση των φύλλων και κατά μήκος της κεντρικής νεύρωσης. Κλίμακα 100 μm



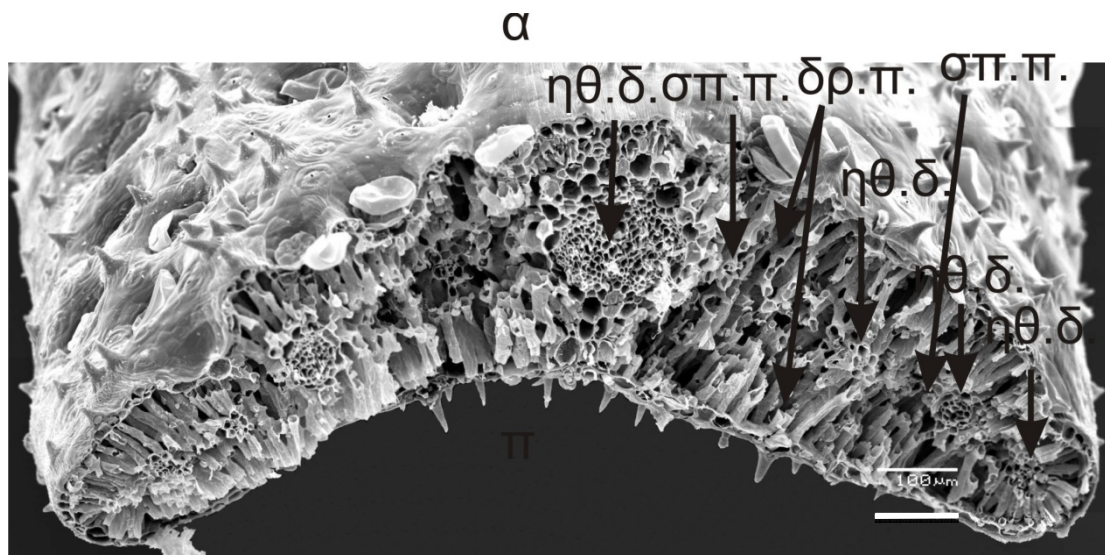
**Εικόνα 51:** Κατανομή των ασπιδοειδών αδένων στην αποαξονική επιφάνεια των διαφόρων κατηγοριών φύλλων. 1. Ανοιξιότικο φύλλο 2. Ενδιάμεσο ανοιξιότικο 3. Επιμηκυσμένο καλοκαιρινό 4. Καλοκαιρινό 5. Βράκτιο 6. Φθινοπωρινό 7. Χειμωνιάτικο. Ασπιδοειδείς αδένες δεν εντοπίζονται στη βάση των φύλλων εκτός από τα μεγάλα ανοιξιότικα φύλλα και κατά μήκος της κεντρικής νεύρωσης. Κλίμακα 100 μm



**Εικόνα 52:** Παρατήρηση νοπών ή και διατηρημένων σε FAA ολόκληρων φύλλων με μικροσκόπιο φθορισμού. Το φύλλο ακτινοβολήθηκε με δέσμη μπλε φωτός και φωτογραφήθηκε κάτω από μικρή μεγέθυνση. Μέτρηση διαμέτρου ασπιδοειδών αδένων οι οποίοι φθορίζουν ανοικτοί κόκκινοι (μαύροι αστερίσκοι). Οι κεφαλοειδείς αδένες φθορίζουν λευκοί (λευκά βέλη). Με μαύρα βέλη εντοπίζονται τα στόματα. Ο κόκκινος φθορισμός προέρχεται από τα φωτοσυνθετικά κύτταρα που περιέχουν χλωροφύλλη. Κλίμακα 500 μm

### 3.3. ΑΝΑΤΟΜΙΚΗ ΠΕΡΙΓΡΑΦΗ ΤΩΝ ΦΥΛΛΩΝ

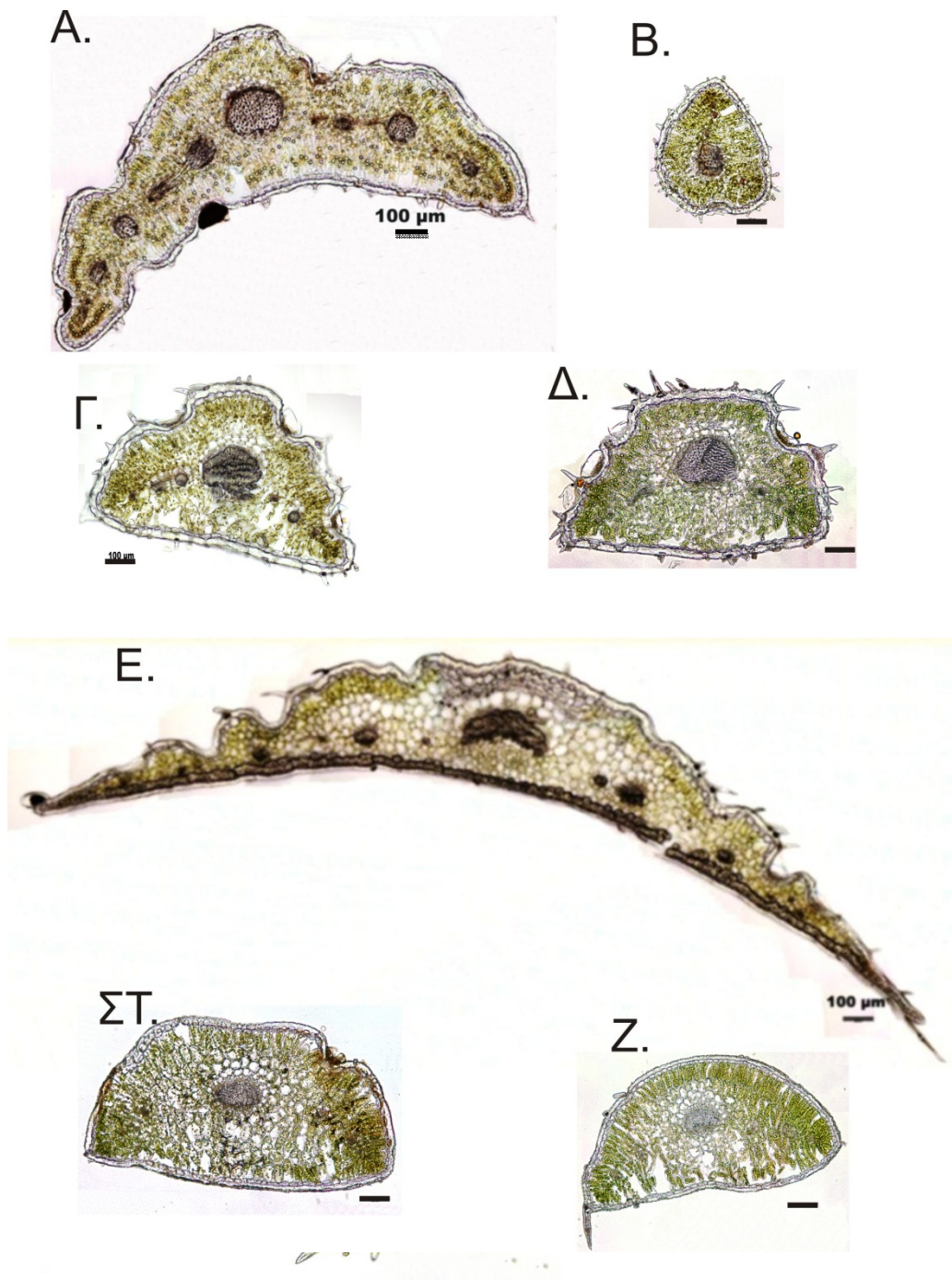
Όλα τα φύλλα που εκπτύσσονται στο φυτό είναι αμφίπλευρα. Το δρυφακτοειδές παρέγχυμα καταλαμβάνει και τις δύο πλευρές του ελάσματος, ενώ το σπογγώδες παρέγχυμα ή απουσιάζει ή περιορίζεται στη μέση του φύλλου γύρω από την ηθμαγγειώδη δεσμίδα (Εικόνα 53, Εικόνα 57, Εικόνα 58).



Εικόνα 53 : εγκάρσια τομή ανοιξιότακου φύλλου στο μέσο του ελάσματος. Διακρίνονται το δρυφακτοειδές παρέγχυμα (δρ.π) στην αποαξονική (α) και προσαξονική (π) επιφάνεια (από μία στρώση κυττάρων) καθώς και το ελάχιστο σπογγώδες παρέγχυμα (σπ.π) στο μέσο του ελάσματος κοντά στις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες (ηθ.δ.). Φωτογραφία από Η.Μ.Σ. Κλίμακα 100 μm

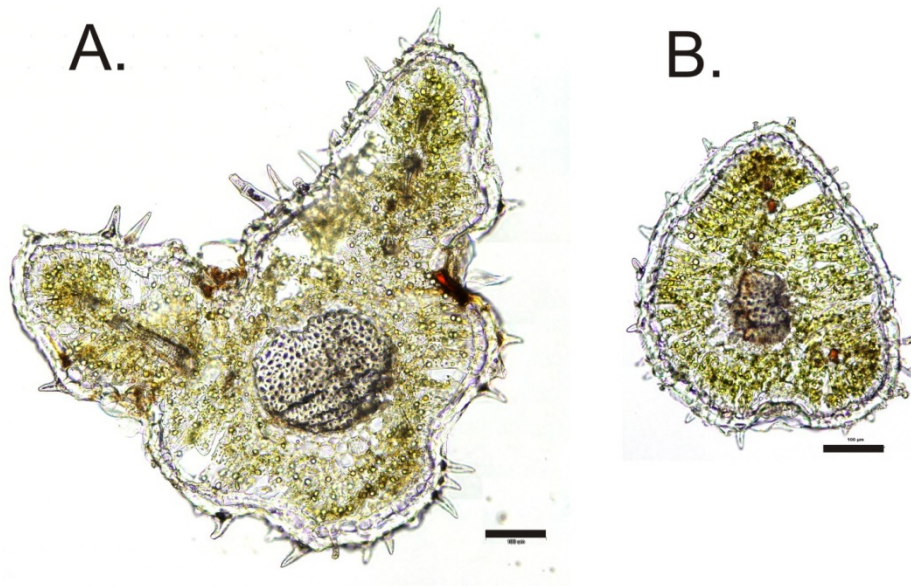
Οι εγκάρσιες τομές των ελασμάτων παρουσιάζουν μία διαφορετική εικόνα στις διάφορες κατηγορίες των φύλλων. Ενώ όλα τα φύλλα χαρακτηρίζονται ως γραμμοειδή, εντούτοις τα ανοιξιότακα φύλλα και κυρίως τα βράκτια φύλλα είναι πιο πεπλατυσμένα σε σχέση με τις άλλες κατηγορίες. Τα φύλλα του καλοκαιριού είναι περισσότερο κυλινδρικά και αντικαθίστανται από τα φθινοπωρινά και χειμωνιάτικα φύλλα τα οποία είναι πιο πλατιά (Εικόνα 54). Ενδιαφέρον παρουσιάζουν τα ενδιάμεσα ανοιξιότακα φύλλα στα οποία η βάση τους είναι τελείως διαφορετική από το μέσο του ελάσματος. Στο μεγαλύτερο μήκος τους το έλασμα των ενδιάμεσων ανοιξιότακων φύλλων εμφανίζει σχεδόν κυκλική διατομή (Εικόνα 55).

Το μεσόφυλλο των φύλλων του καλοκαιριού παρουσιάζεται περισσότερο συμπαγές σε σχέση με το μεσόφυλλο των φθινοπωρινών και χειμωνιάτικων φύλλων. Στην προσαξονική επιφάνεια των φύλλων είναι ευδιάκριτοι μεγάλοι μεσοκυττάριοι χώροι (Εικόνα 56).

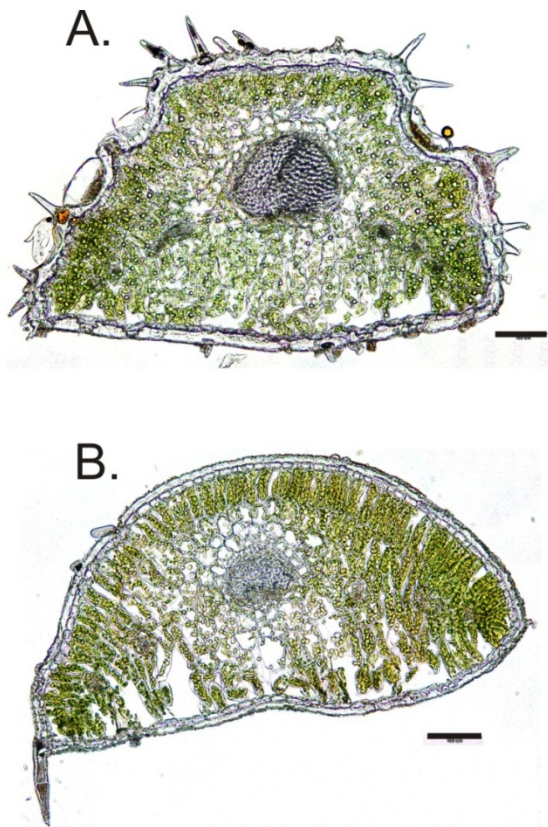


Εικόνα 54: Νοσπές εγκάρσιες τομές του ελάσματος όλων των κατηγοριών των φύλλων χωρίς χρώση. Παρατήρηση με το Ο.Μ. Α. μεγάλο ανοιζιάτικο φύλλο Β. ενδιάμεσο ανοιζιάτικο Γ. επιμηκυσμένο καλοκαιρινό Δ. καλοκαιρινό Ε. βράκτιο ΣΤ. φθινοπωρινό Ζ. χειμωνιάτικο φύλλο Στα ανοιζιάτικα και καλοκαιρινά φύλλα είναι ευδιάκριτα τα ελαιοσταγονίδια (σφαιρικές δομές του μεσόφυλλου). Κλίμακα 100 μm

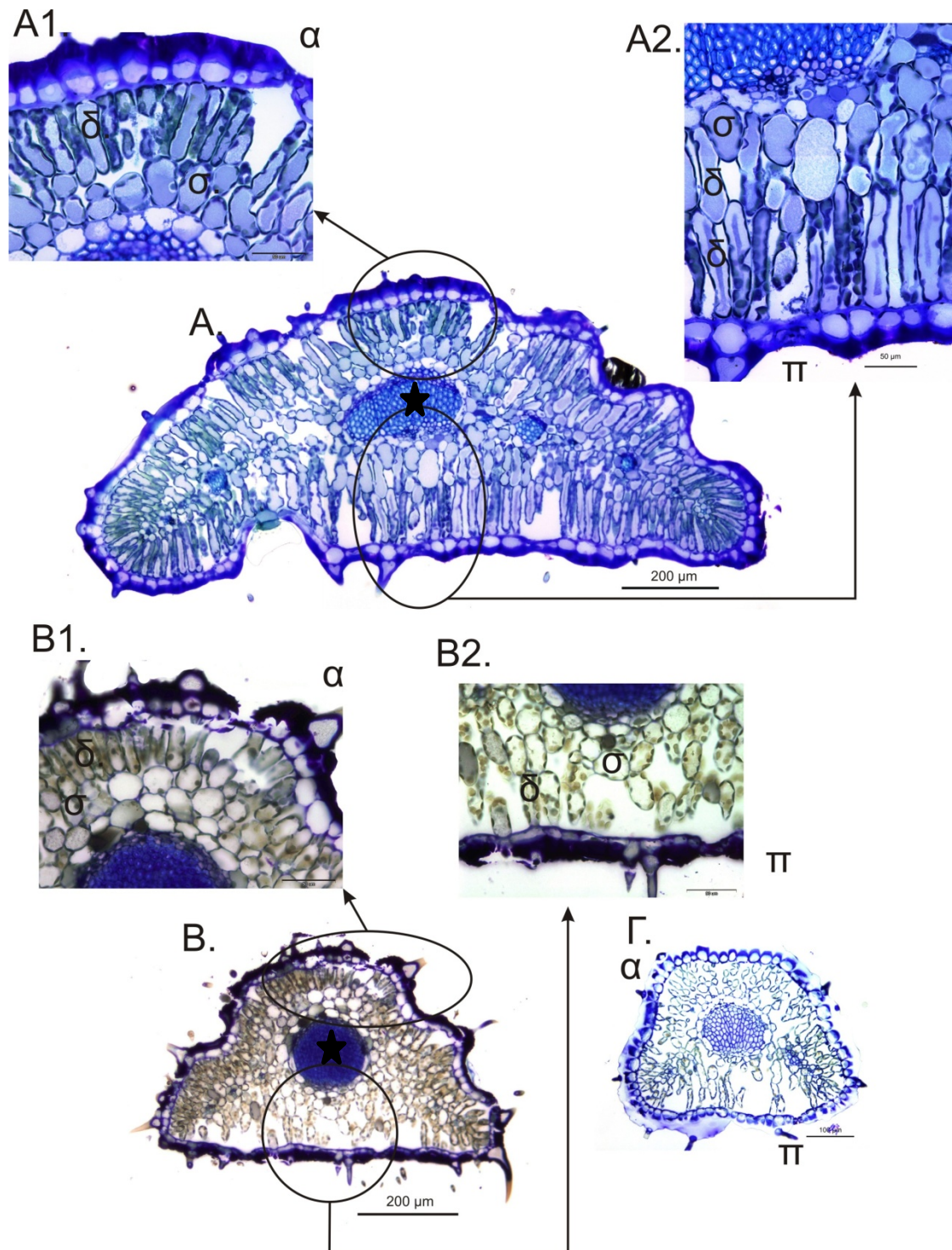




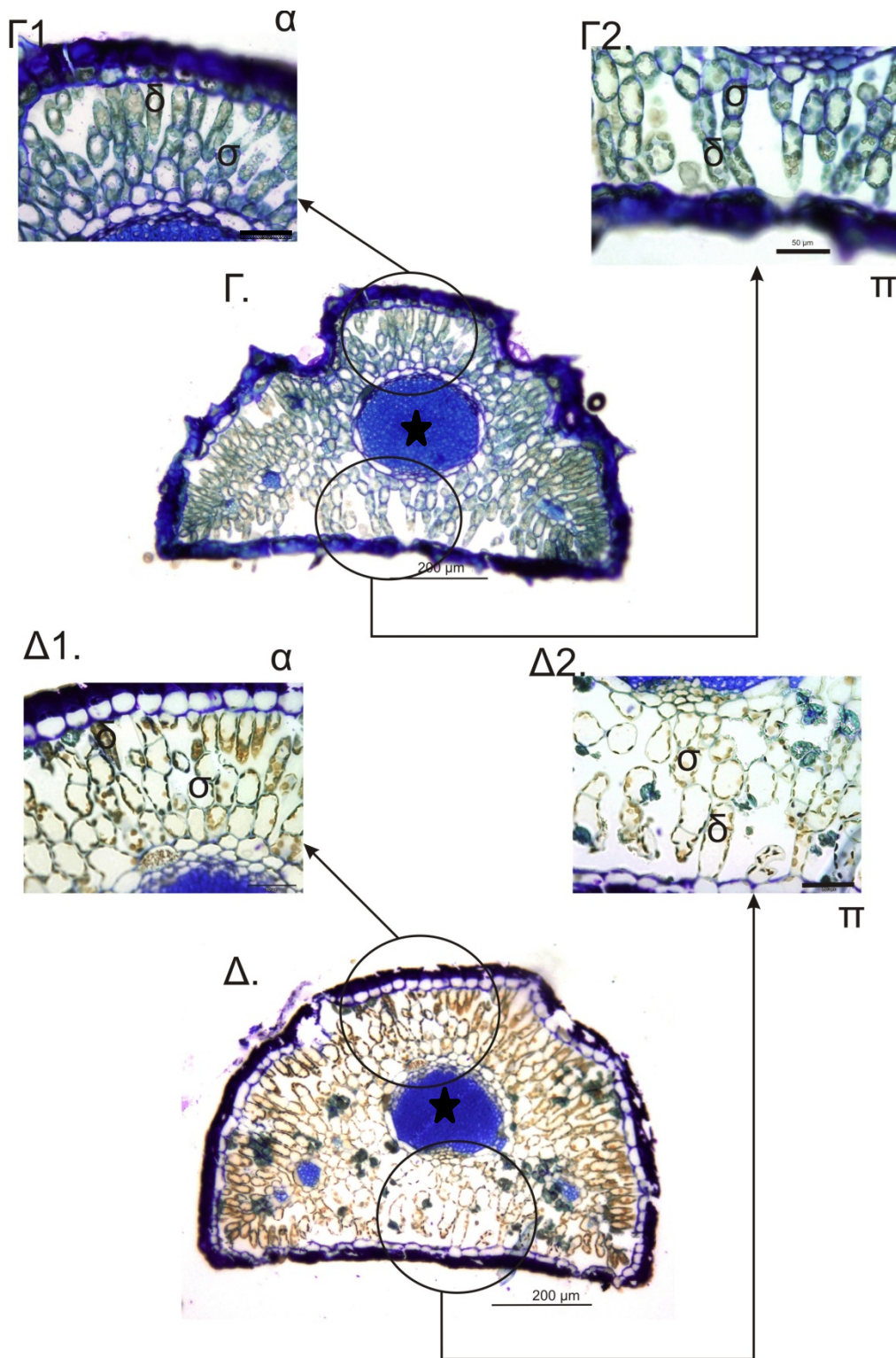
Εικόνα 55 : Νωπές εγκάρσιες τομές ελάσματος ενδιάμεσου ανοιξιότικου φύλλου. Α. Η βάση του ελάσματος. Β. Από την κορυφή του ελάσματος. Κλίμακα 100 µm



Εικόνα 56: Εγκάρσιες νωπές τομές ελάσματος Α. καλοκαιρινού και Β. χειμωνιάτικου φύλλου. Διακρίνεται το συμπαγές μεσόφυλλο του καλοκαιρινού φύλλου και οι μεγάλοι μεσοκυττάριοι χώροι ιδίως στην προσαξονική επιφάνεια του χειμωνιάτικου φύλλου. Κλίμακα 100 µm



Εικόνα 57: Εγκάρσιες ημίλεπτες τομές Α. ανοιξιάτικου φύλλου Β. ενδιάμεσου ανοιξιάτικου φύλλου. Α1, Β1 αποαζονικές επιφάνειες (α), και Α2, Β2 προσαζονικές επιφάνειες (π) [μεγεθύνσεις των επιφανειών που οριοθετούνται με την έλλειψη]. Διακρίνονται από μία στρώση δρυφακτοειδούς παρεγχύματος και στις δύο επιφάνειες, ενώ το σπογγώδες περιορίζεται γύρω από την ηθμαγγειώδη δεσμίδα (μαύρος αστερίσκος). Γ. εγκάρσια ημίλεπτη τομή ανοιξιάτικου ενδιάμεσου φύλλου προς την κορυφή του. Η ανατομία του φύλλου δεν διαφέρει. Χρώση με κυανό της τολουιδίνης. Κλίμακα Α και Β 200 μm, Α1, Α2, Β1, Β2 50 μm, Γ 100 μm. α αποαζονική επιφάνεια, π προσαζονική επιφάνεια.

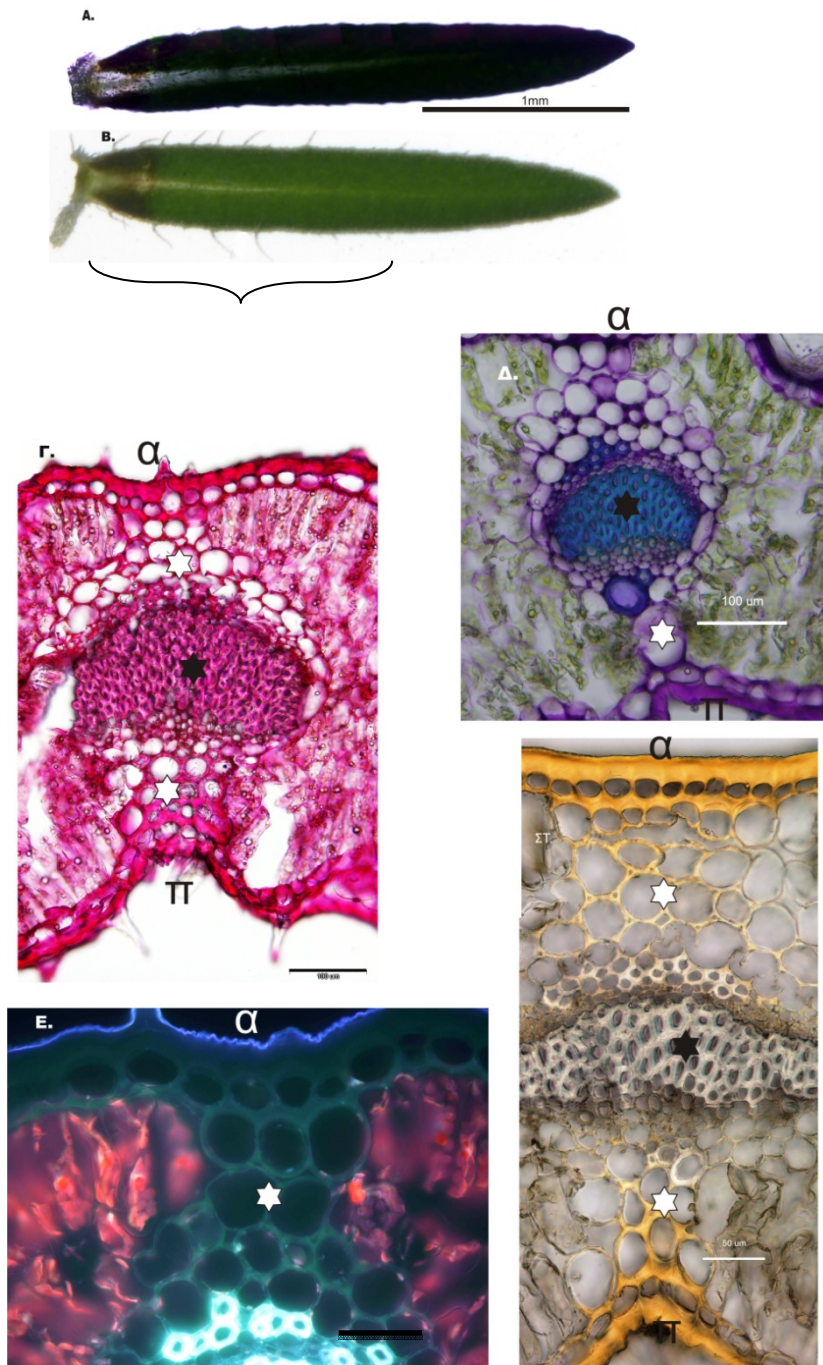


Εικόνα 58: Εγκάρσιες ημίλεπτες τομές Γ. καλοκαιρινού φύλλου Δ. χειμωνιάτικου φύλλου. Γ1, Δ1 αποαζονικές επιφάνειες (α) και Γ2, Δ2 προσαζονικές επιφάνειες (π) [μεγεθύνσεις των επιφανειών που οριοθετούνται με την έλλειψη]. Διακρίνονται από μία στρώση δρυφακτοειδούς παρεγγύματος και στις δύο επιφάνειες, ενώ το σπογγώδες περιορίζεται γύρω από την ηθμαγγειώδη δεσμίδα (μαύρος αστερίσκος). Χρώση με κυανό της τολουιδίνης. Κλίμακα Γ και Δ 200 μm, Γ1, Γ2, Δ1, Δ2 50 μm. α αποαζονική επιφάνεια, π προσαζονική επιφάνεια.

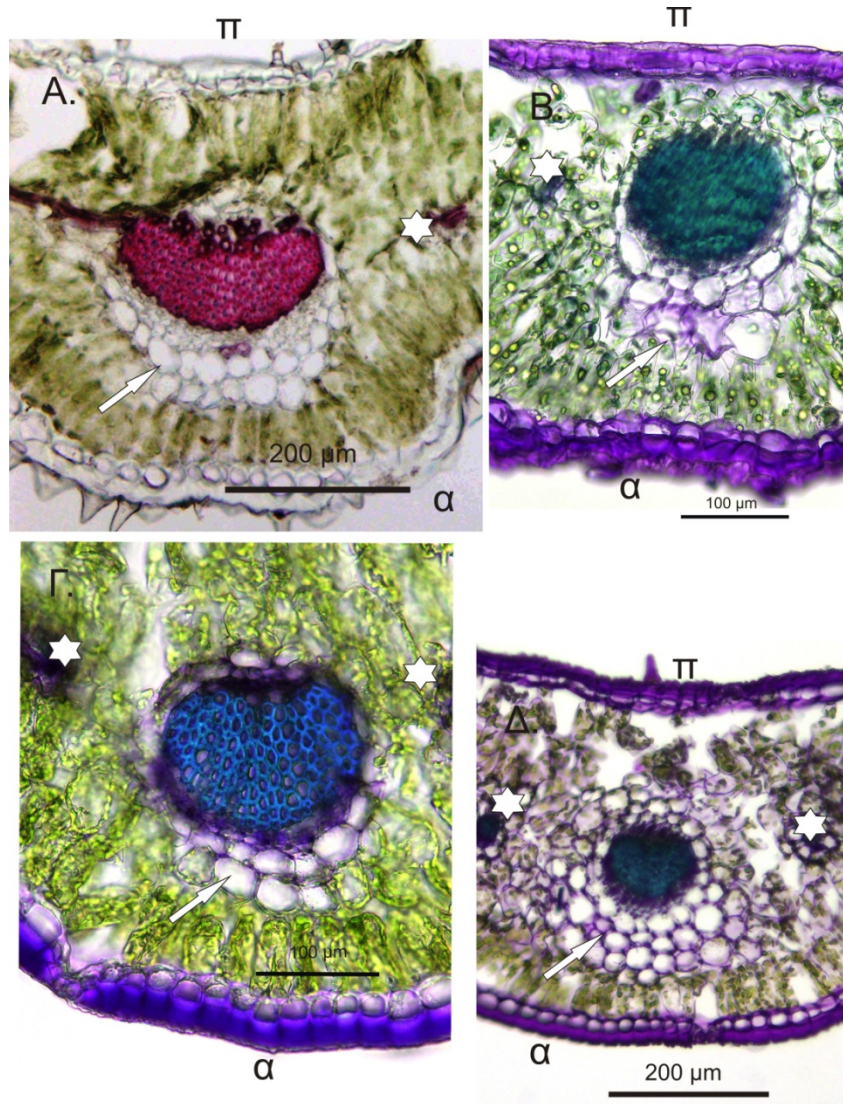
Σχετικά με τις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες, όπως αυτές συνήθως παρατηρούνται σε εγκάρσιες τομές των ελασμάτων, στις περισσότερες κατηγορίες των φύλλων, διακρίνεται μία κεντρική και μοναδική ηθμαγγειώδης δεσμίδα. Η ηθμαγγειώδης δεσμίδα προστατεύεται από σκληροεγχυματικές ίνες και περιβάλλεται από παρεγχυματικά κύτταρα του δεσμικού κολεού (Εικόνα 59 Γ, Δ, ΣΤ). Στα ανοιξιάτικα φύλλα, είναι συνηθισμένο το φαινόμενο να διακρίνονται και δευτερεύουσες ηθμαγγειώδεις δεσμίδες. Στις άλλες κατηγορίες φύλλων παρατηρήθηκαν δευτερεύουσες ηθμαγγειώδεις δεσμίδες μόνο στη βάση του ελάσματος (Εικόνα 60).

Επίσης παρατηρήθηκε ότι τα ανοιξιάτικα φύλλα είναι ετεροβαρή από το μέσο του ελάσματος και προς τη βάση του φύλλου, στο σημείο που δημιουργείται η κοιλότητα. Ο δεσμικός κολεός σχηματίζει προεκτάσεις οι οποίες εφάπτονται των δύο επιδερμίδων του φύλλου. Οι προεκτάσεις αυτές περιλαμβάνουν μεγάλα, παχύτοιχα, μη λιγνινοποιημένα κύτταρα, τα οποία δεν διαθέτουν χλωροπλάστες. Η έκταση του δεσμικού κολεού είναι μεγαλύτερη στη βάση του φύλλου και λεπταίνει προς το μέσο του ελάσματος. Στα σημεία αυτά το φύλλο παρουσιάζεται διαφανές (Εικόνα 59 Α, Β)

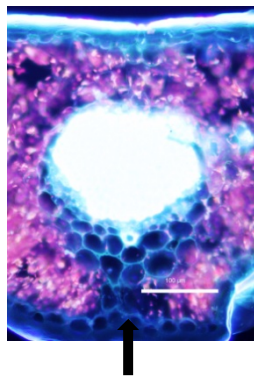
Ανάλογο φαινόμενο έχει παρατηρηθεί και στη βάση του ελάσματος και άλλων κατηγοριών φύλλων με τα κύτταρα του δεσμικού κολεού να φαίνεται ότι προεκτείνονται περισσότερο προς την αποαξονική επιφάνεια των φύλλων (Εικόνα 60) και λιγότερο προς την προαξονική επιφάνεια. Επίσης μπορεί τα κύτταρα αυτά να εφάπτονται των κυττάρων της αποαξονικής επιδερμίδας (Εικόνα 61).



Εικόνα 59: Α. φωτογραφία από Ο.Μ. Β. φωτογραφία από στερεοσκόπιο. Κλίμακα 1 mm. Η αγκύλη δείχνει το τμήμα του φύλλου που χαρακτηρίζεται ως ετεροβαρές. Παρατήρηση με Ο.Μ. εγκάρσιας τομής ανοιξιάτικου φύλλου Γ. Χρώση με ερυθρό του ρουθίνιου, Δ. χρώση με κυανό της τολουιδίνης, Ε. χρώση με  $AlCl_3$  και παρατήρηση με μικροσκόπιο φθορισμού, ΣΤ. χρώση με θεικό σίδηρο. Διακρίνονται τα σκληρογυματικά κύτταρα (μαύρος αστερίσκος) που περιβάλλουν την ηθμαγγειώδη δεσμίδα και οι προεκτάσεις του δεσμικού κολεού οι οποίες περιλαμβάνουν μεγάλα, παχύτοιχα, μη λιγνινοποιημένα κύτταρα, χωρίς χλωροπλάστες (άσπρος αστερίσκος). Τα κύτταρα αυτά προεκτείνονται και προς τις δύο επιφάνειες των φύλλων. Κλίμακα Γ. και Δ. 100  $\mu m$ , Ε. και ΣΤ. 50  $\mu m$ . α αποαξονική επιφάνεια, π προσαξονική επιφάνεια



Εικόνα 60: Παρατήρηση εγκάρσιας τομής φύλλου α. ανοιξιάτικου (χρώση ερυθρό του ρουθηνίου), Β. καλοκαιρινού, Γ. φθινοπωρινού και Δ. χειμωνιάτικου (χρώση κυανό της τολουιδίνης) κοντά στη βάση του. Η ηθμαγγειώδης δεσμίδα περιβάλλεται από μεγάλα κύτταρα με αρκετά παχιά κυτταρικά τοιχώματα, χωρίς χλωροπλάστες (λευκά βέλη). Τα κύτταρα αυτά φαίνονται να προεκτείνονται περισσότερο προς την αποαξονική επιφάνεια (α) των φύλλων και λιγότερο προς την προσαξονική επιφάνεια (π). Οι λευκοί αστερίσκοι δείχνουν τη θέση δευτερευουσών ηθμαγγειωδών δεσμίδων. Κλίμακα Α και Δ 200 μm, Β και Γ 100 μm.



Εικόνα 61: Παρατήρηση με μικροσκόπιο φθορισμού εγκάρσιας τομής καλοκαιρινού φύλλου από το ύψος της βάσης του. Τα κύτταρα της προέκτασης του δεσμικού κολεού εφάπτονται των επιδερμικών κυττάρων της αποαξονικής επιφάνειας. (μαύρο βέλος). Κλίμακα 100 μm

## ΠΑΡΑΜΕΤΡΟΙ ΑΓΓΕΙΩΝ ΞΥΛΟΥ

### Σύγκριση της διαμέτρου των αγγείων του ξύλου (VD) και του πάχους των κυτταρικών τοιχωμάτων (VT) των αγγείων του ξύλου

Ο πίνακας που ακολουθεί (Πίνακας 5) περιλαμβάνει μετρήσεις της διαμέτρου των αγγείων του ξύλου (VD) καθώς και του πάχους των κυτταρικών τους τοιχωμάτων (VT) των διαφορετικών κατηγοριών φύλλων που εμφανίζονται στο φυτό κατά τη διάρκεια του έτους.

ΚΑΤΗΓΟΡΙΑ ΦΥΛΛΩΝ	VD ( $\mu\text{m}$ )	VT ( $\mu\text{m}$ )
ΑΝΟΙΞΙΑΤΙΚΑ	6.41 $\pm$ 0.10	1.63 $\pm$ 0.10 <sup>B</sup>
ΕΝΔΙΑΜΕΣΑ	5.42 $\pm$ 0.50 <sup>AB</sup>	2.07 $\pm$ 0.02 <sup>A</sup>
ΚΑΛΟΚΑΙΡΙΝΑ	5 $\pm$ 0.66 <sup>AB</sup>	2.2 $\pm$ 0.12 <sup>A</sup>
ΦΘΙΝΟΠΩΡΙΝΑ	3.82 $\pm$ 0.30 <sup>B</sup>	1.18 $\pm$ 0.03 <sup>C</sup>
ΧΕΙΜΩΝΙΑΤΙΚΑ	5.34 $\pm$ 0.11 <sup>AB</sup>	1.18 $\pm$ 0.10 <sup>C</sup>

Πίνακας 5: Σύγκριση της διαμέτρου των αγγείων του ξύλου (VD) και του πάχους των κυτταρικών τοιχωμάτων (VT) των αγγείων του ξύλου. Παρουσιάζονται οι μέσοι όροι τριών επαναλήψεων  $\pm$  τυπικό σφάλμα. Οι μέσοι όροι κάθε παραμέτρου οι οποίοι παρουσιάζουν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των κατηγοριών συμβολίζονται με διαφορετικά γράμματα. ( $P < 0.05$ ).

Τα αγγεία του ξύλου των ανοιξιάτικων φύλλων διαθέτουν τη μεγαλύτερη διάμετρο η οποία βαίνει μειούμενη καθώς τα φύλλα αυτά αντικαθίστανται από τα καλοκαιρινά και στη συνέχεια από τα φθινοπωρινά φύλλα. Τη μικρότερη διάμετρο διαθέτουν τα αγγεία του ξύλου των φθινοπωρινών φύλλων, ενώ τα χειμωνιάτικα δεν παρουσιάζουν στατιστικά σημαντικές διαφορές σε σύγκριση με τα καλοκαιρινά φύλλα. Σχετικά με το πάχος των κυτταρικών τοιχωμάτων των αγγείων του ξύλου, τα ενδιάμεσα ανοιξιάτικα και τα καλοκαιρινά παρουσιάζουν το μεγαλύτερο πάχος των κυτταρικών τοιχωμάτων και ακολουθούν τα ανοιξιάτικα με τα φθινοπωρινά και χειμωνιάτικα φύλλα να παρουσιάζουν το μικρότερο πάχος χωρίς να παρουσιάζουν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ τους.

### 3.4. ΔΙΑΦΟΡΕΣ ΦΥΛΛΩΝ ΣΤΟ ΕΠΙΠΕΔΟ ΤΩΝ ΗΛΕΚΤΡΟΝΙΚΩΝ ΜΙΚΡΟΣΚΟΠΙΩΝ

Οι χλωροπλάστες διατάσσονται περιμετρικά των φωτοσυνθετικών κυττάρων έτσι ώστε να βρίσκονται σε επαφή με τους μεσοκυττάριους χώρους του μεσόφυλλου (Εικόνα 63, Εικόνα 64 Α).

Με το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο διέλευσης παρατηρούνται χαρακτηριστικές εποχικές αλλαγές στους χλωροπλάστες, τουλάχιστον όσον αφορά το μέγεθός τους και τους αμυλόκοκκους που σχηματίζονται στο στρώμα. Την άνοιξη τα φωτοσυνθετικά φύλλα του μεσόφυλλου εμφανίζονται με σχετικά μεγάλους χλωροπλάστες με πολύ λίγους αμυλόκοκκους (Εικόνα 64 Α). Δείγματα από ανοιξιότικα φύλλα στο τέλος της άνοιξης παρουσίασαν μεγάλους χλωροπλάστες και εξαιρετικά μεγάλους αμυλόκοκκους (Εικόνα 64 Γ). Στα καλοκαιρινά φύλλα εντοπίζονται μικρότεροι χλωροπλάστες με πολλούς και μεγάλους αμυλόκοκκους να καταλαμβάνουν το μεγαλύτερο μέρος του στρώματος (Εικόνα 65 Α). Οι αμυλόκοκκοι αυτοί είναι πολλοί και μεγάλοι στο μέγεθος σε σχέση με το μέγεθος των χλωροπλάστων, με αποτέλεσμα οι χλωροπλάστες να παρουσιάζονται διογκωμένοι (Εικόνα 65 Β). Τα γрана των χλωροπλάστων αποτελούνται από πολυάριθμες συστοιχίες τους καλοκαιρινούς μήνες (Εικόνα 65 Γ, Δ). Την άνοιξη και το χειμώνα τα θυλακοειδή που σχηματίζουν τα γрана δεν φαίνεται να δημιουργούν τόσο πολυάριθμες συστοιχίες (Εικόνα 64 Β). Το χειμώνα τα φωτοσυνθετικά φύλλα του μεσόφυλλου εμφανίζονται με σχετικά μεγάλους χλωροπλάστες με πολύ λίγους αμυλόκοκκους (Εικόνα 66), όπως και στα ανοιξιότικα φύλλα (Εικόνα 64 Α), στην αρχή της άνοιξης.

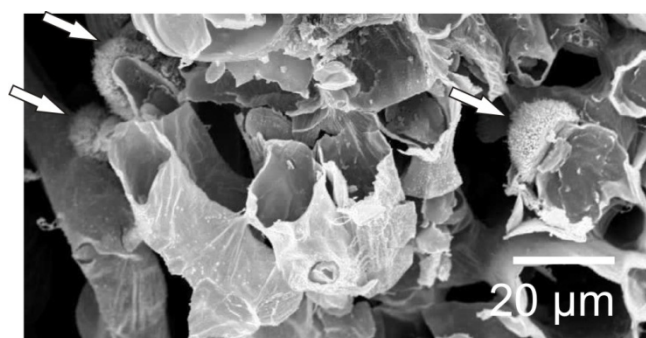
Στο στρώμα των χλωροπλάστων εντοπίστηκαν και χαρακτηριστικά κυκλικά (σε τομή) έγκλειστα, τα οποία χρωματίζονται ελαφρά, και φαίνεται να έχουν λειτουργική σχέση με τους αμυλόκοκκους (Εικόνα 64 Γ, Εικόνα 67, Εικόνα 68). Τα έγκλειστα αυτά φαίνεται να αποβάλλονται στο κυτόπλασμα και να συγκεντρώνονται πολύ κοντά στον τονοπλάστη. Σε επαφή με τους χλωροπλάστες παρατηρούνται επίσης πολλά μικροσωμάτια καθώς και μιτοχόνδρια (Εικόνα 67 Β).

Επίσης αργά την άνοιξη και τους καλοκαιρινούς μήνες μέσα στο στρώμα των χλωροπλάστων εμφανίζεται αυξημένη συγκέντρωση ελαιοσταγονιδίων (Εικόνα 67Δ). Ελαιοσταγονίδια εντοπίστηκαν και στο μεσόφυλλο πολύ κοντά σε χλωροπλάστες και μικροσωμάτια. Τα ελαιοσταγονίδια αυτά πιθανόν να περιβάλλονται από υλικό



διαφορετικής χημικής σύστασης, το οποίο δημιουργεί περιμετρικά δακτύλιο. Με τη μικροσκοπία φθορισμού παρατηρήθηκε ότι κάποια ελαιοσταγονίδια πρέπει να περιβάλλονται από υλικό το οποίο φθορίζει διαφορετικά και το οποίο στην εικόνα φαίνεται ως περιμετρικός δακτύλιος (Εικόνα 68).

Τους ανοιξιάτικους μήνες παρατηρήθηκαν πολλοί κρύσταλλοι στο χυμοτόπιο των κυττάρων του μεσόφυλλου (Εικόνα 64 Α). Κρυσταλλικές θυσανώδεις δομές έχουν ανιχνευθεί επίσης στους μεσοκυττάριους χώρους (Εικόνα 62) και στα επιδερμικά κύτταρα μη αδενωδών τριχωμάτων (Εικόνα 73).

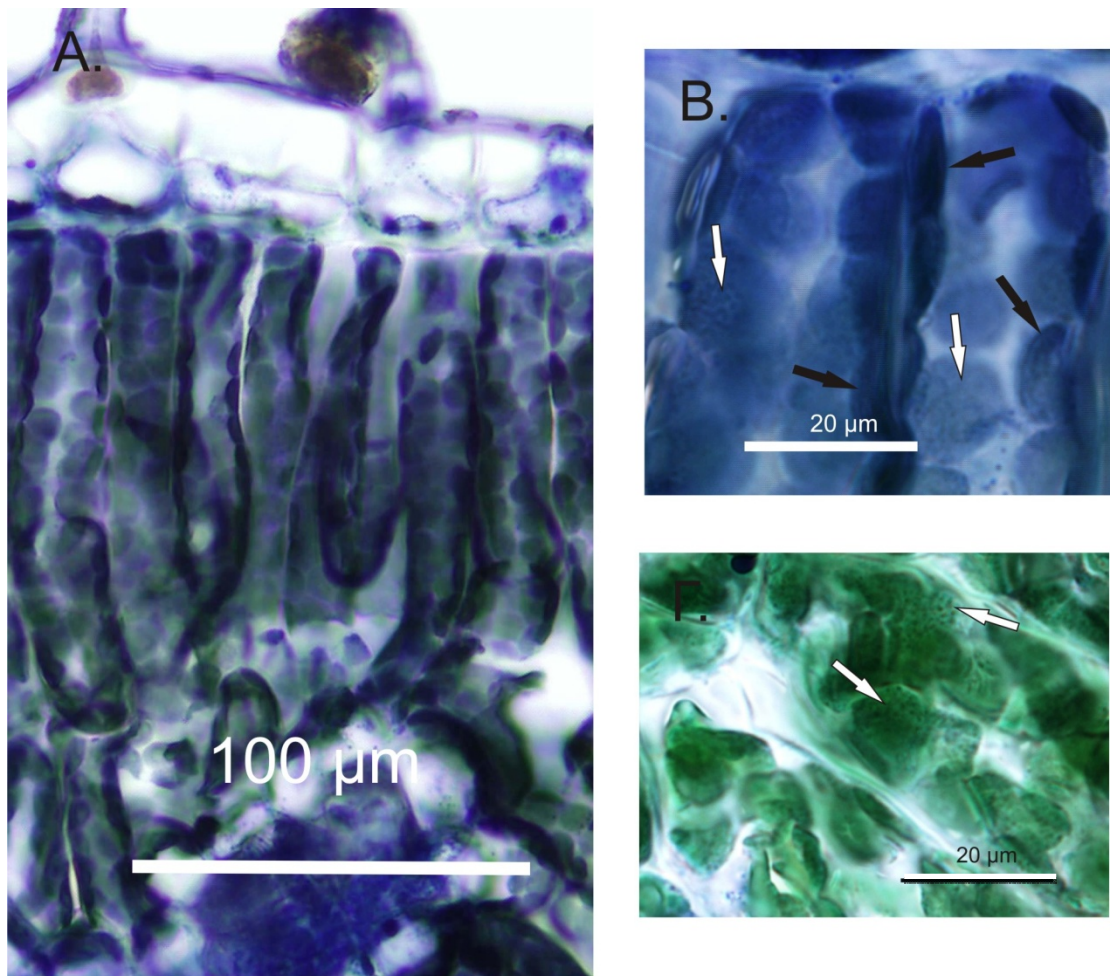


**Εικόνα 62:** Παρατήρηση μεσόφυλλου με το Η.Μ.Σ. Διακρίνονται κρυσταλλικές θυσανώδεις δομές στους μεσοκυττάριους χώρους. Κλίμακα 20 μm

Παρατηρώντας την επιδερμίδα στις διάφορες κατηγορίες των φύλλων, και με το Η.Μ.Δ. αλλά και με το Ο.Μ. και το μικροσκόπιο φθορισμού (φωτογραφίες από το κεφάλαιο της ιστοχημείας), φαίνεται να αποτελείται μόνο από μία στρώση επιδερμικών κυττάρων τόσο στην αποαξονική όσο και στην προσαξονική επιφάνεια. Τα περικλινή κυτταρικά τοιχώματα προς την εξωτερική επιφάνεια είναι αρκετά παχιά, ενώ τα εσωτερικά περικλινή κυτταρικά τοιχώματα των επιδερμικών κυττάρων είναι λιγότερο παχιά. Τα αντικλινή κυτταρικά τοιχώματα είναι συνήθως πολύ πιο λεπτά (Εικόνα 69 Γ, Ζ, Εικόνα 93, Εικόνα 98, Εικόνα 99Α, Β). Η επιδερμίδα κυρίως των καλοκαιρινών φύλλων και λιγότερο των ανοιξιάτικων χαρακτηρίζεται από ραβδώσεις της εφυμενίδας (Εικόνα 69 Β, Γ, Δ). Οι ραβδώσεις αυτές επικαλύπτουν χαρακτηριστικές προεκτάσεις του κυτταρικού τοιχώματος των επιδερμικών κυττάρων που μοιάζουν με δοκίδες. Επίσης στην εφυμενίδα διακρίνεται το εφυμενιδικό κλάσμα (εξωτερική στοιβάδα) καθώς και η εφυμενιδική στοιβάδα (εσωτερική στοιβάδα) με

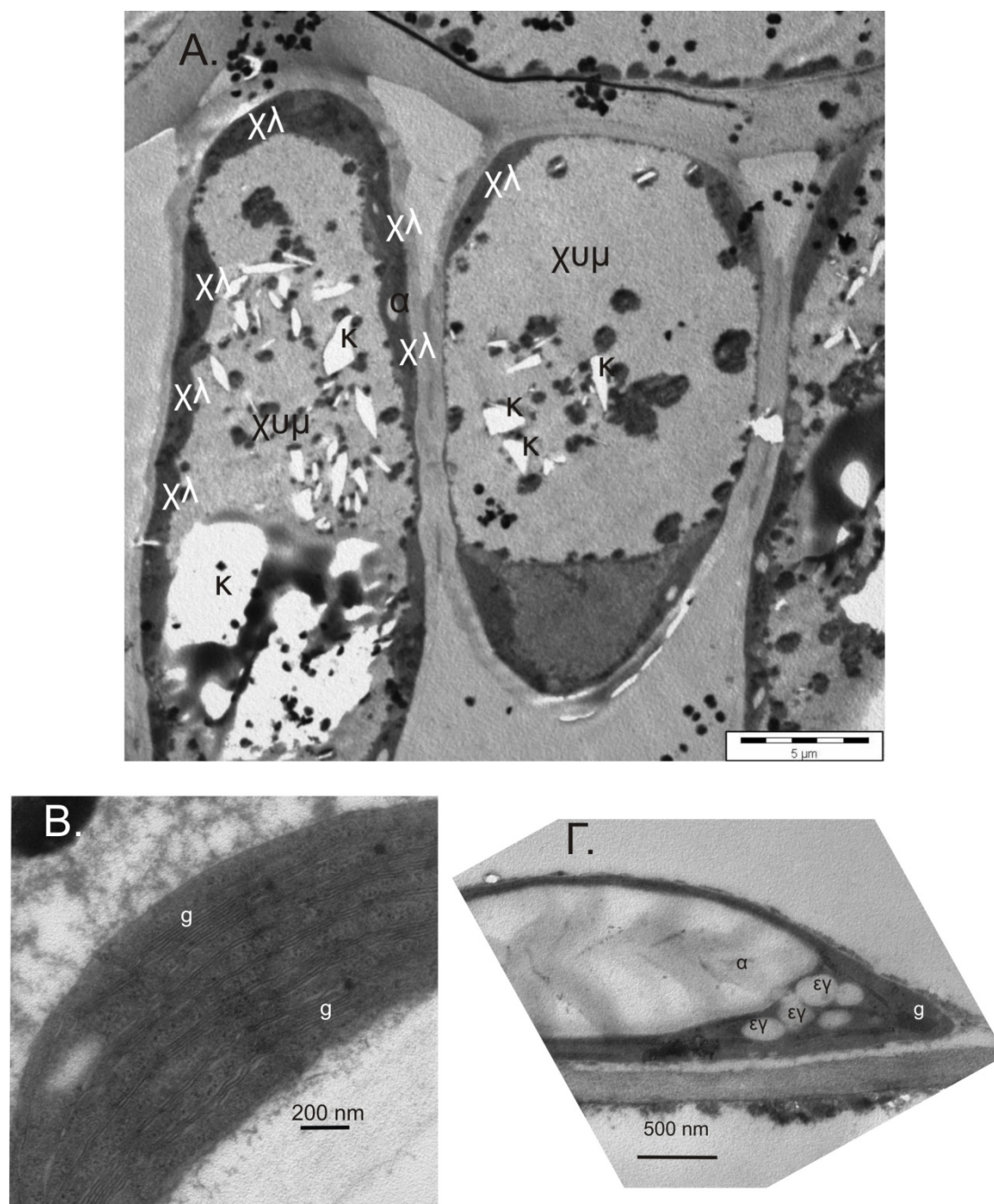
εναποθέσεις πολυσακχαριτών. Οι κηροί της εφυμενίδας δεν σχηματίζουν κυτταρικές προεκβολές και φαίνεται να είναι άμορφοι (Εικόνα 69 Γ).

Η επιδερμίδα καλύπτεται από στρώμα αδενωδών και μη αδενωδών τριχωμάτων τα οποία θα αναλυθούν στη συνέχεια, όπως και τα στόματα.



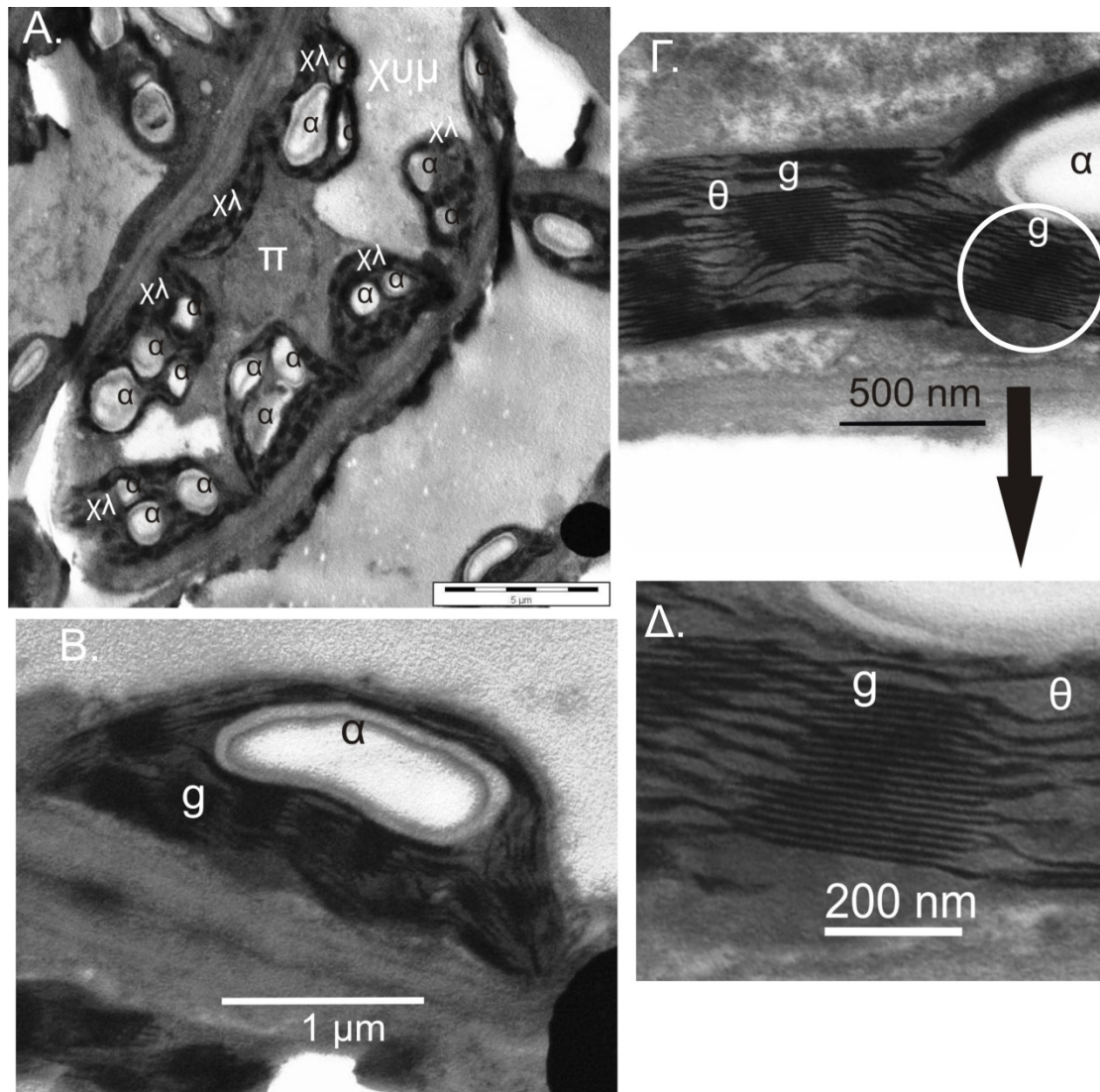
Εικόνα 63: Παρατήρηση χλωροπλαστών με το Ο.Μ. έπειτα από χρώση με Nadi. Α. Οι χλωροπλάστες διατάσσονται περιμετρικά των φωτοσυνθετικών κυττάρων σε επαφή με τους μεσοκυττάρους χώρους του μεσόφυλλου. Κλίμακα 100  $\mu\text{m}$ . Β. και Γ. Λεπτομέρεια κυττάρου του μεσόφυλλου. Τα μαύρα στίγματα (λευκά βέλη) και οι σκιές (μαύρα βέλη) υποδηλώνουν τη θέση των grana. Κλίμακα 20  $\mu\text{m}$

## Άνοιξη



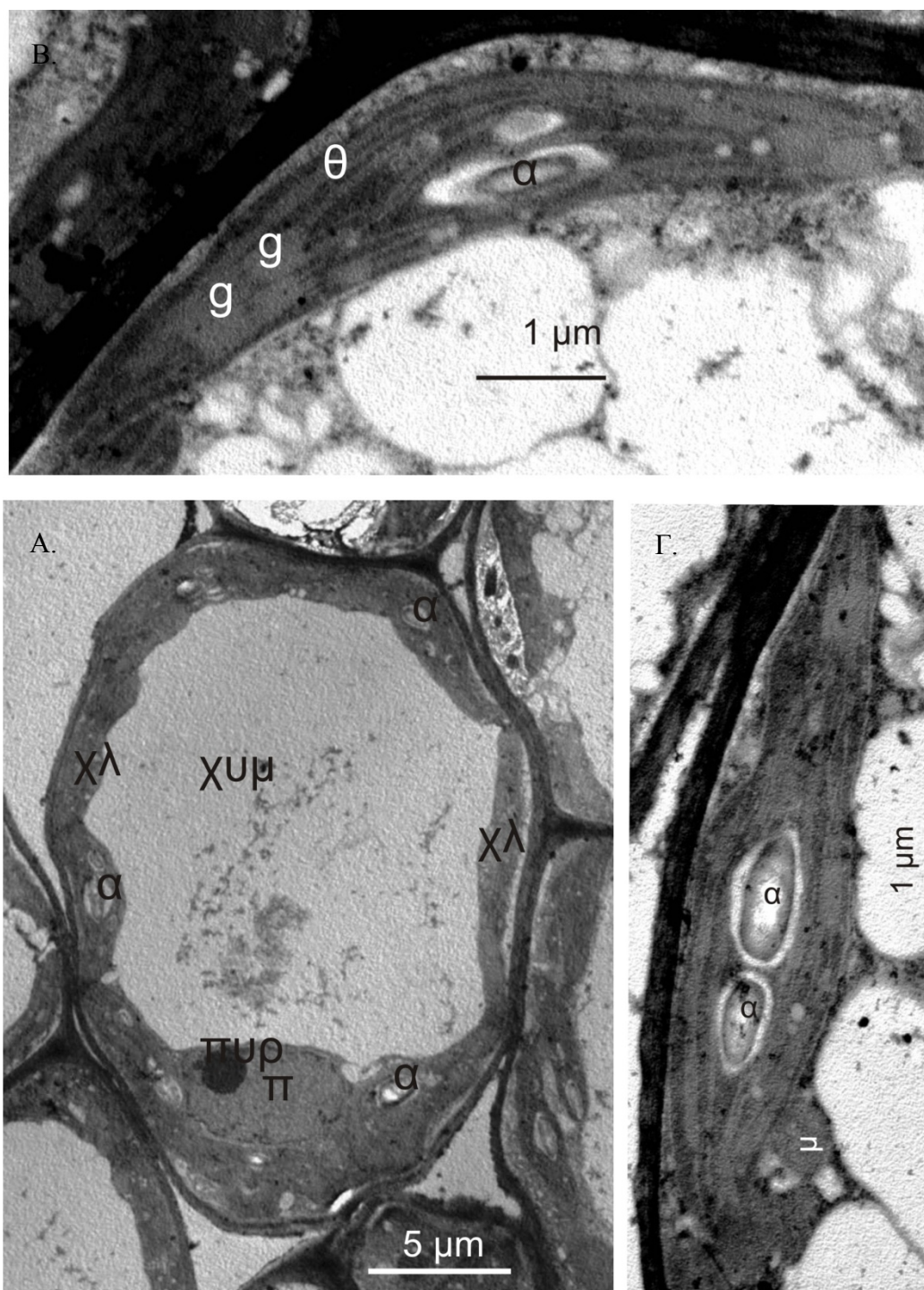
Εικόνα 64: Παρατήρηση εγκάρσιας τομής ανοιξιότικου φύλλου με το Η.Μ.Δ. Α. Περιμετρική διάταξη των χλωροπλάστων έτσι ώστε να βρίσκονται σε επαφή με τους μεσοκυττάριους χώρους του μεσόφυλλου. Οι χλωροπλάστες είναι αρκετά μεγάλοι. Στην αρχή της άνοιξης ανιχνεύονται ελάχιστοι αμυλόκοκκοι. Στο χυμοτόπιο εντοπίζονται κρύσταλλοι. Κλίμακα 5 μm. Β. Λεπτομέρεια λεπτής δομής χλωροπλάστη. Διακρίνονται τα grana. Κλίμακα 200 nm. Γ. Στους χλωροπλάστες αργά την άνοιξη εντοπίζονται μεγάλοι αμυλόκοκκοι. Επίσης εντοπίζονται και άλλα έγκλειστα στους χλωροπλάστες. Κλίμακα 500 nm. α αμυλόκοκκοι, εγ έγκλειστα, g grana, κ κρύσταλλοι, χλ χλωροπλάστες, χυμ χυμοτόπιο.

## Καλοκαίρι

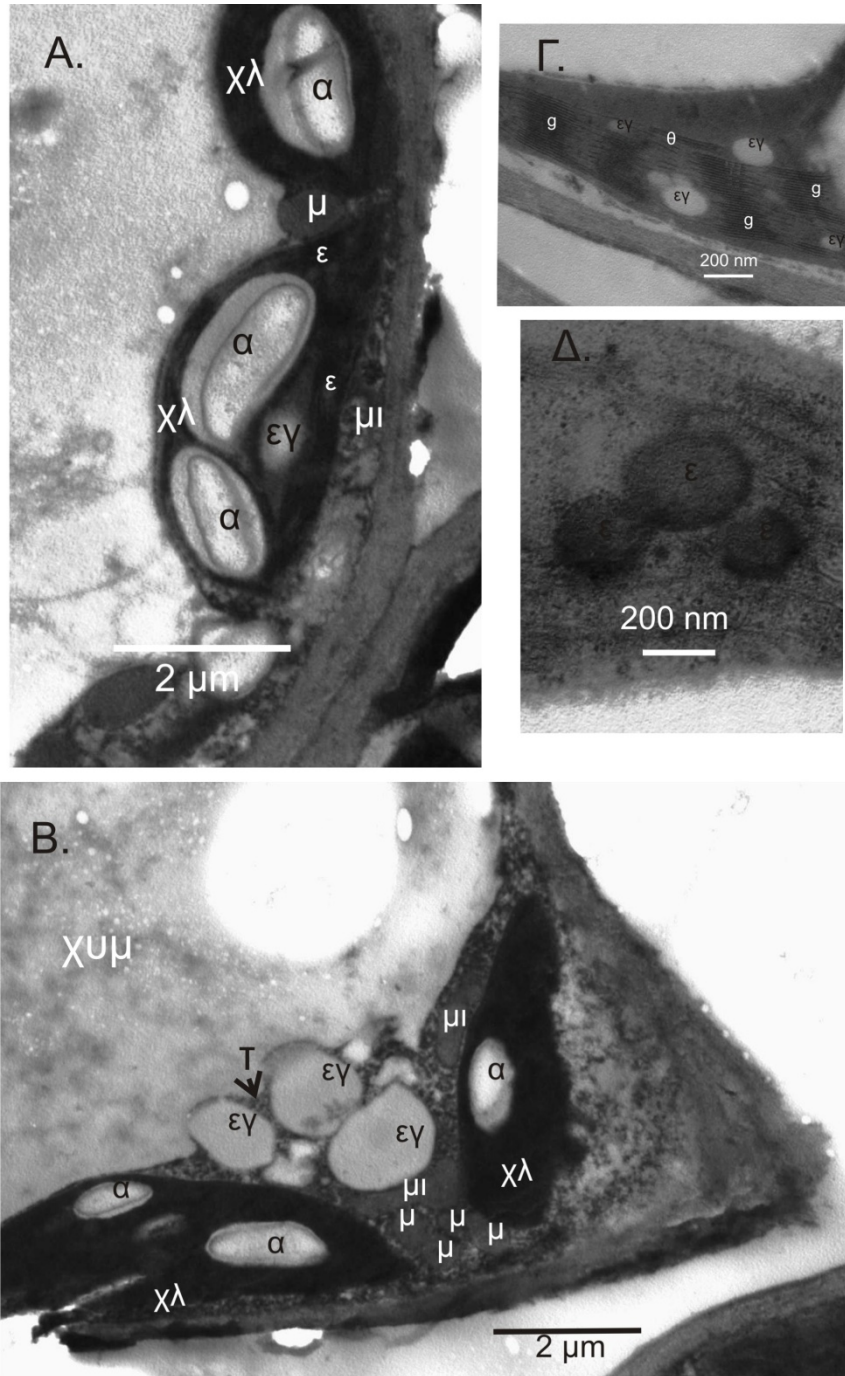


Εικόνα 65: Παρατήρηση εγκάρσιας τομής καλοκαιρινού φύλλου με το Η.Μ.Α. Α. Περιμετρική διάταξη των χλωροπλάστων έτσι ώστε να βρίσκονται σε επαφή με τους μεσοκυττάριους χώρους του μεσόφυλλου. Οι χλωροπλάστες είναι αρκετά μικρότεροι σε σύγκριση με τους χλωροπλάστες των ανοιξιότικων φύλλων. Εντοπίζονται πολλοί και μεγάλοι αμυλόκοκκοι να καταλαμβάνουν το μεγαλύτερο μέρος του στρώματος και να διογκώνουν τους χλωροπλάστες. Κλίμακα 5 μm. Β. Λεπτή δομή χλωροπλάστη. Ένας μεγάλος αμυλόκοκκος καταλαμβάνει το στρώμα. Τα grana αποτελούνται από πολυάριθμες συστοιχίες θυλακοειδών. Κλίμακα 1 μm. Γ. Στον χλωροπλάστη διακρίνονται ένας μεγάλος αμυλόκοκκος, καλά διαμορφωμένα grana και θυλακοειδή. Κλίμακα 500 nm. Δ. Μεγέθυνση της περιοχής μέσα στον κύκλο της εικόνας Γ. Διακρίνονται τα grana και τα θυλακοειδή. Κλίμακα 200 nm α αμυλόκοκκοι, θ θυλακοειδή, g grana χλ χλωροπλάστες, χμ χυμοτόπιο.

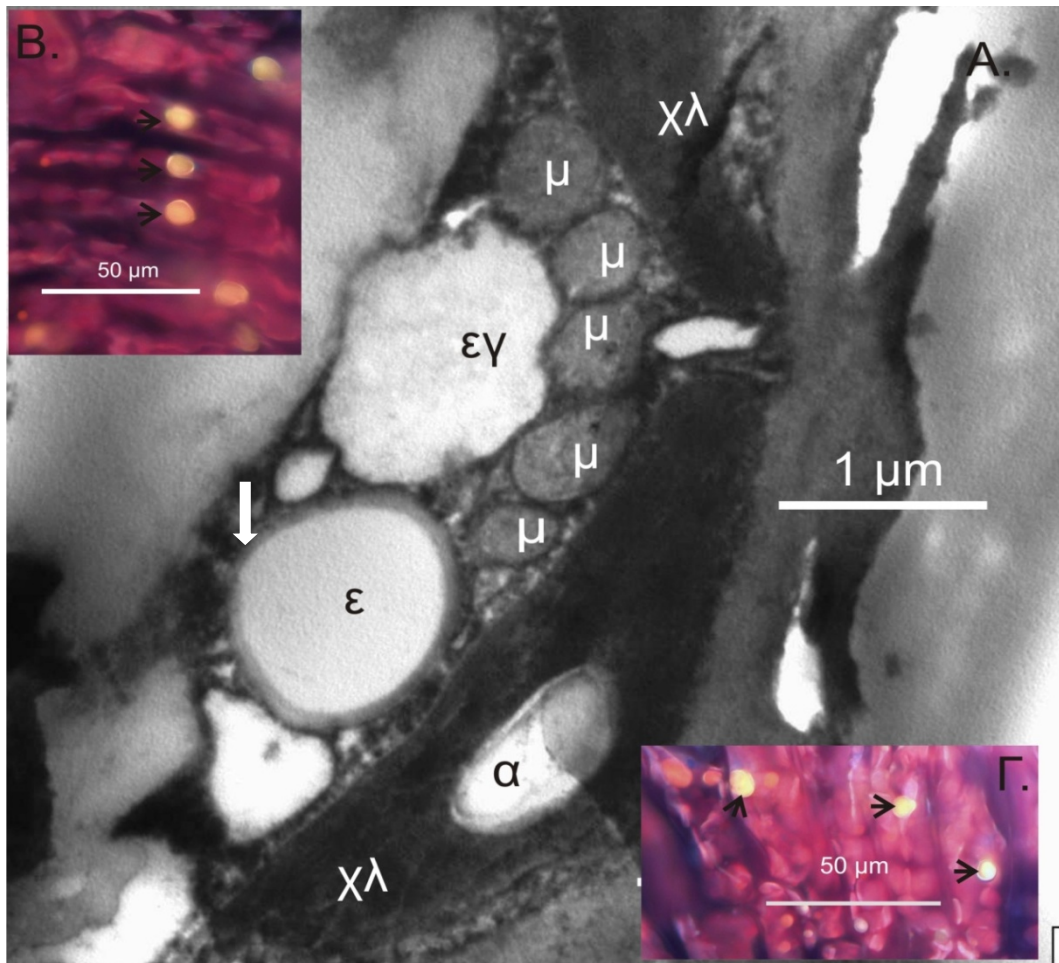
## Χειμώνας



Εικόνα 66: Α. Παρατήρηση εγκάρσιας τομής χειμωνιάτικου φύλλου με το Η.Μ.Α. Περιμετρική διάταξη των χλωροπλαστών έτσι ώστε να βρίσκονται σε επαφή με τους μεσοκυττάριους χώρους του μεσόφυλλου. Μεγάλοι χλωροπλάστες με λίγους αμυλόκοκκους. Κλίμακα 1 μm Β. Λεπτή δομή χλωροπλάστη. Διακρίνονται τα θυλακοειδή. Κλίμακα 1 μm Γ. Λεπτή δομή χλωροπλάστη. Διακρίνονται τα θυλακοειδή και μικροί αμυλόκοκκοι Δίπλα στον χλωροπλάστη διακρίνεται ένα μιτοχόνδριο. Κλίμακα 1 μm. α αμυλόκοκκοι, g grana, μ μιτοχόνδριο, π πυρήνας, πρ πρ ηνίσκος, χ λ χλωροπλάστες, χυμ χυμοτόπιο.

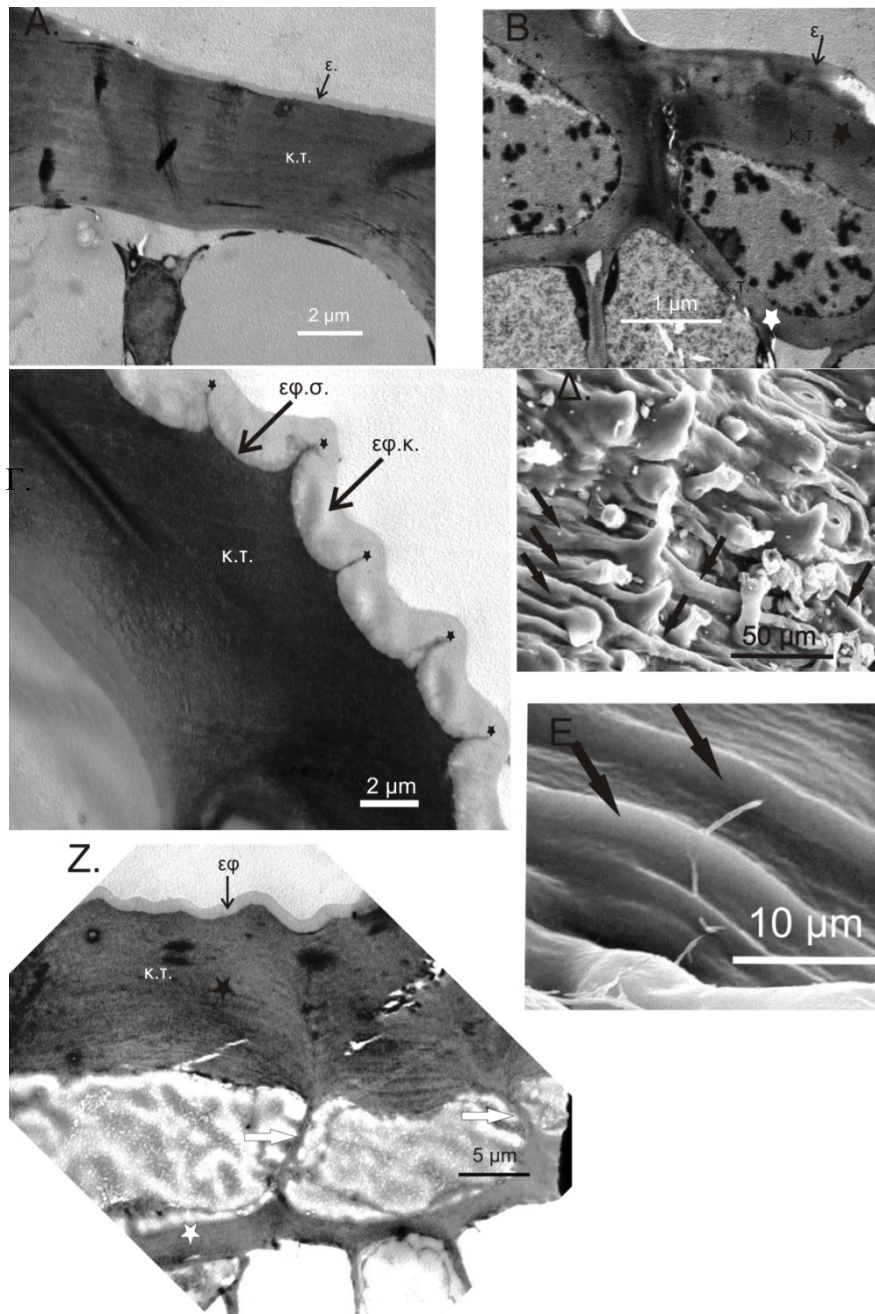


Εικόνα 67: Παρατήρηση με Η.Μ.Α. Α. Στο στρώμα των χλωροπλαστών εντοπίστηκαν έγκλειστα τα οποία χρωματίζονται ελαφρά και φαίνεται να έχουν λειτουργική σχέση με τους αμυλόκοκκους. Κλίμακα 2 μm. Β. Σε επαφή με τους χλωροπλάστες παρατηρούνται πολλά μικροσωμάτια καθώς και μιτοχόνδρια. Τα έγκλειστα των χλωροπλαστών φαίνεται να αποβάλλονται στο κυτόπλασμα και να συγκεντρώνονται πολύ κοντά στον τονοπλάστη. Κλίμακα 2 μm. Γ. έγκλειστα μέσα στο στρώμα χλωροπλάστη κυττάρου από ανοιξιόφυτο φύλλο. Κλίμακα 200 nm Δ. Ελαιοσταγονίδια στο στρώμα χλωροπλάστη κυττάρου από ανοιξιόφυτο φύλλο. Κλίμακα 200 nm α αμυλόκοκκοι, εγ έγκλειστο ε ελαιοσταγονίδιο, g grana, θ θυλακοειδή, μ μικροσωμάτιο, μι μιτοχόνδριο, χλ χλωροπλάστη, χυμ χυμοτόπιο



Εικόνα 68: Παρατήρηση με Η.Μ.Α. Α. Ελαιοσταγονίδια εντοπίστηκαν στο μεσόφυλλο πολύ κοντά σε χλωροπλάστες και μικροσωμάτια. Τα ελαιοσταγονίδια πιθανόν να περιβάλλονται από υλικό διαφορετικής χημικής σύστασης, το οποίο δημιουργεί περιμετρικά δακτύλιο (λευκό βέλος). Κλίμακα 1  $\mu\text{m}$ . Β. και Γ. Με τη μικροσκοπία φθορισμού παρατηρήθηκε ότι κάποια ελαιοσταγονίδια πρέπει να περιβάλλονται από υλικό το οποίο φθορίζει διαφορετικά και το οποίο στην εικόνα φαίνεται ως περιμετρικός δακτύλιος (μαύρα βέλη). Κλίμακα 50  $\mu\text{m}$





Εικόνα 69: Α. παρατήρηση επιδερμίδας ανοιξιότικου φύλλου με το Η.Μ.Δ. Διακρίνεται η λεπτή εφυμενίδα (μαύρο βέλος) και το εξωτερικό περικλινές κυτταρικό τοίχωμα. Κλίμακα 2  $\mu\text{m}$ . Β. παρατήρηση επιδερμίδας ανοιξιότικου φύλλου με το Η.Μ.Δ. Διακρίνεται η λεπτή εφυμενίδα (μαύρο βέλος), το παχύ εξωτερικό περικλινές κυτταρικό τοίχωμα (μαύρος αστερίσκος) και το λιγότερο παχύ εσωτερικό περικλινές κυτταρικό τοίχωμα (λευκός αστερίσκος). Κλίμακα 1  $\mu\text{m}$ . Γ. παρατήρηση επιδερμίδας καλοκαιρινού φύλλου με το Η.Μ.Δ. Διακρίνονται το εφυμενιδικό κλάσμα (εξωτερική στοιβάδα) καθώς και η εφυμενιδική στοιβάδα (εσωτερική στοιβάδα) με εναποθέσεις πολυσακχαριτών. Χαρακτηριστική της εφυμενίδας είναι οι ραβδώσεις που παρουσιάζει και οι οποίες επικαλύπτουν χαρακτηριστικές δοκίδες-προεκτάσεις του κυτταρικού τοιχώματος των επιδερμικών κυττάρων. Κλίμακα 2  $\mu\text{m}$ . Δ. και Ε. Παρατήρηση των ραβδώσεων της εφυμενίδας (μαύρα βέλη) με το Η.Μ.Σ. Δ. Κλίμακα 50  $\mu\text{m}$ . Ε. Κλίμακα 10  $\mu\text{m}$ . Ζ. παρατήρηση επιδερμίδας χειμωνιάτικου φύλλου με το Η.Μ.Δ. Διακρίνεται η λεπτή εφυμενίδα (μαύρο βέλος), το παχύ εξωτερικό περικλινές κυτταρικό τοίχωμα (μαύρος αστερίσκος) και το λιγότερο παχύ εσωτερικό περικλινές κυτταρικό τοίχωμα (λευκός αστερίσκος). Το λευκό βέλος δείχνει τα λεπτότερα αντικλινής κυτταρικά τοιχώματα. Η επιδερμίδα αποτελείται από μονή στρώση κυττάρων. Κλίμακα 5  $\mu\text{m}$

### 3.5. ΤΡΙΧΩΜΑΤΑ ΣΤΟ *T. capitata* L. Cav. -ΜΟΡΦΟΛΟΓΙΑ ΚΑΙ ΛΕΠΤΗ ΔΟΜΗ

Το στρώμα των τριχών (indumentum) του *T. capitata* L. Cav. περιλαμβάνει μη αδενώδη και αδενώδη τριχώματα κατανεμημένα στα βλαστητικά (φύλλα και βλαστούς) και αναπαραγωγικά (άνθη) όργανα.

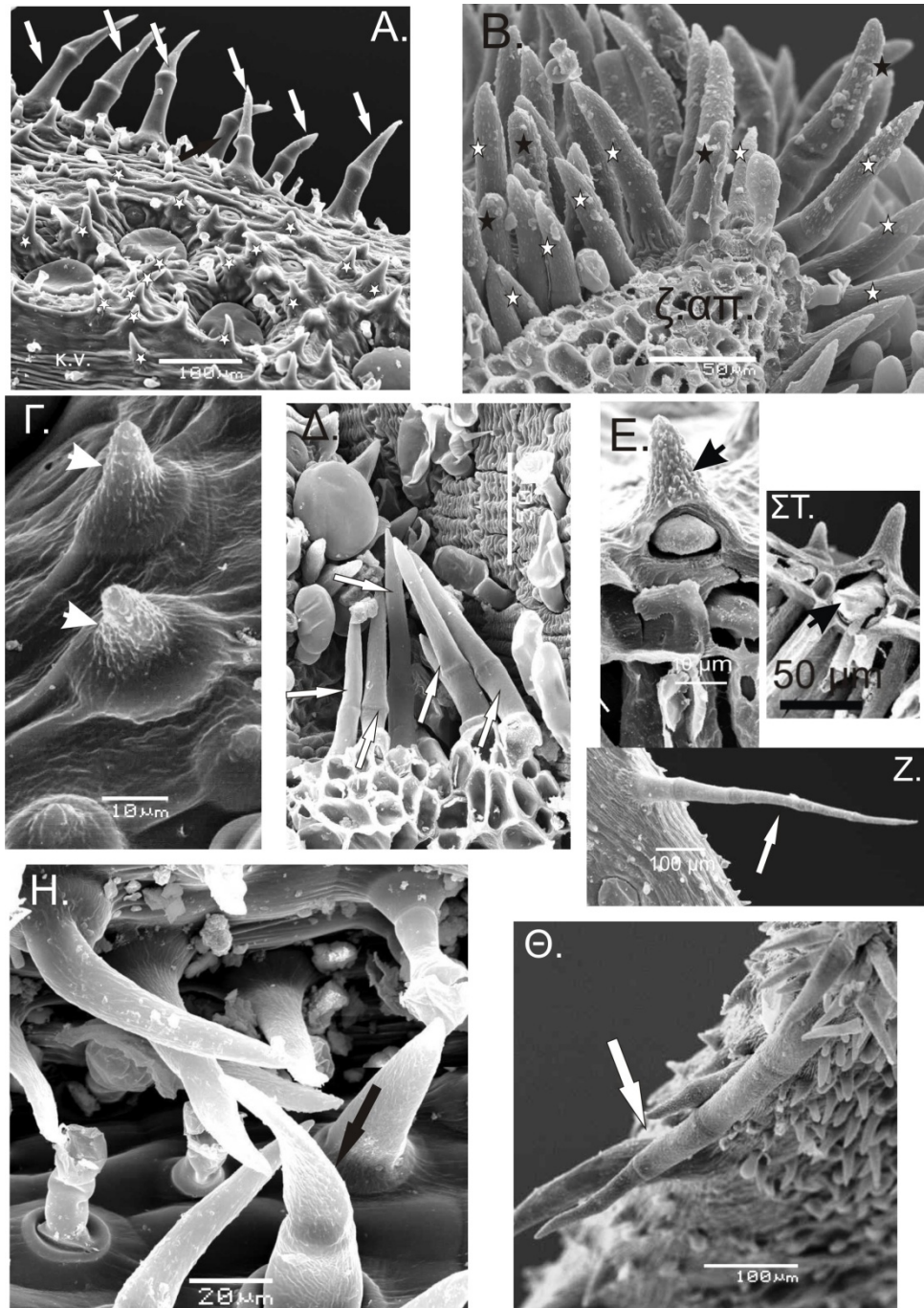
#### **Μη αδενώδη τριχώματα-Λεπτή δομή**

Τα μη αδενώδη τριχώματα του φυτού διακρίνονται σε μικρού μεγέθους μονοκύτταρα τριχώματα (Εικόνα 70 Γ, Ε, ΣΤ), μεσαίου μεγέθους δικύτταρα (Εικόνα 70 Δ, Η) και μεγάλου μεγέθους πολυκύτταρα τριχώματα (Εικόνα 70 Ζ, Θ). Τα δικύτταρα ή και τα πολυκύτταρα τριχώματα είναι μη διακλαδιζόμενα και μονόσειρα. Τα μικρού μεγέθους τριχώματα είναι διάσπαρτα στη φυλλική επιφάνεια τόσο στην αποαξονική όσο και στην προσαξονική επιφάνεια και κατά μήκος της ηθμαγγειώδους δεσμίδας σε όλες τις κατηγορίες των φύλλων εκτός από τα φθινοπωρινά και χειμωνιάτικα φύλλα, στα οποία, αν υπάρχουν τέτοια τριχώματα, εντοπίζονται στο ανώτερο τμήμα των φύλλων (Εικόνα 37, Εικόνα 38, Εικόνα 39, Εικόνα 40, Εικόνα 41, Εικόνα 46, Εικόνα 54 ΣΤ, Ζ, Εικόνα 56 Β). Τα μονοκύτταρα τριχώματα που καλύπτουν τα ελάσματα των φύλλων είναι κωνικά, κοντά, καλυμμένα με επάρματα με το μέγεθός τους να ποικίλλει (Εικόνα 70 Γ, Ε, Εικόνα 71 ΣΤ). Τα δικύτταρα και πολυκύτταρα τριχώματα εντοπίζονται στο κράσπεδο των φύλλων, στο σημείο πρόσφυσης των φύλλων με τους βλαστούς και στο κατώτερο τμήμα της προσαξονικής επιφάνειας των ανοιξιάτικων φύλλων καθώς και των βρακτίων (Εικόνα 25, Εικόνα 34, Εικόνα 35, Εικόνα 42, Εικόνα 43).

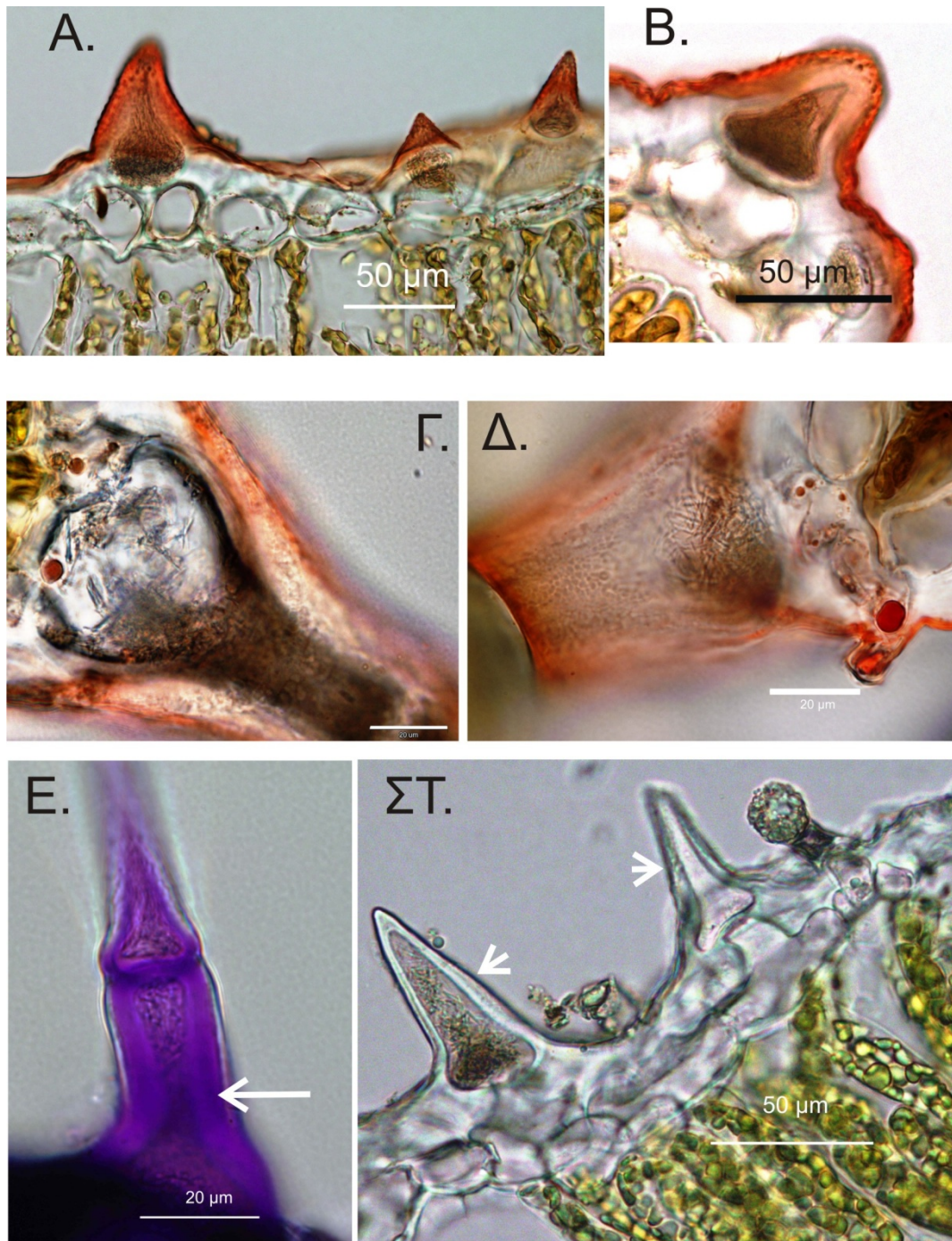
Συνήθως έχουν οξυκατάληκτη άκρη (Εικόνα 70 Α, Β), αν και έχουν εντοπιστεί και τριχώματα με στρογγυλοποιημένα άκρα, ιδίως στο βλαστό (Εικόνα 70 Β). Επίσης σε κάποιες περιπτώσεις παρατηρείται να σχηματίζεται αγκύλη στο άκρο τους (Εικόνα 70 Η).

Το επιδερμικό κύτταρο της βάσης είναι ευμέγεθες σε σχέση με τα γειτονικά επιδερμικά κύτταρα (Εικόνα 70 ΣΤ, Εικόνα 71 Γ, Εικόνα 72 Β) και παρουσιάζει σε κάποια σημεία παχύνσεις του κυτταρικού τοιχώματος, οι οποίες φθορίζουν έντονα πράσινες (Εικόνα 72 Α, Εικόνα 73). Το κύτταρο του τριχώματος στο σημείο αυτό στενεύει αρκετά (Εικόνα 71 Ε, Εικόνα 72 Α) και τα κυτταρικά τοιχώματα φθορίζουν έντονα πράσινα (Εικόνα 72 Α, Β). Όλα τα τριχώματα καλύπτονται από εφυμενίδα, οι

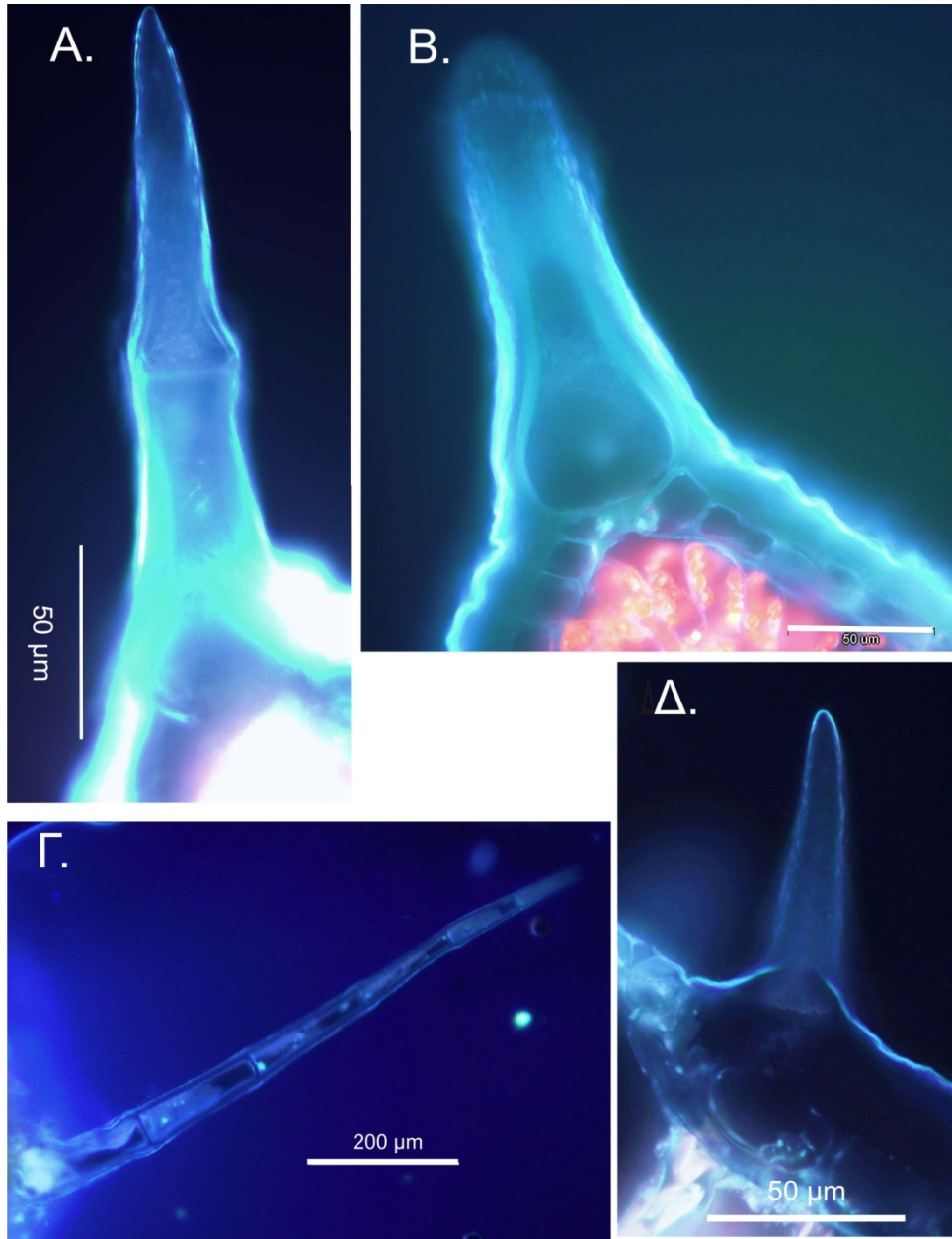
εναποθέσεις της οποίας δημιουργεί κατά διαστήματα τα επάρματα (Εικόνα 71 Α, Β, Γ, Δ, Εικόνα 73). Το μεγαλύτερο μέρος του κυττάρου καταλαμβάνεται από μεγάλο χυμοτόπιο στο οποίο εναποτίθενται διάφοροι κρύσταλλοι. Το κυτόπλασμα είναι πολύ πυκνό και διακρίνονται μιτοχόνδρια και ενδοπλασμικό δίκτυο. Στο επιδερμικό κύτταρο παρατηρούνται πλαστίδια (Εικόνα 73).



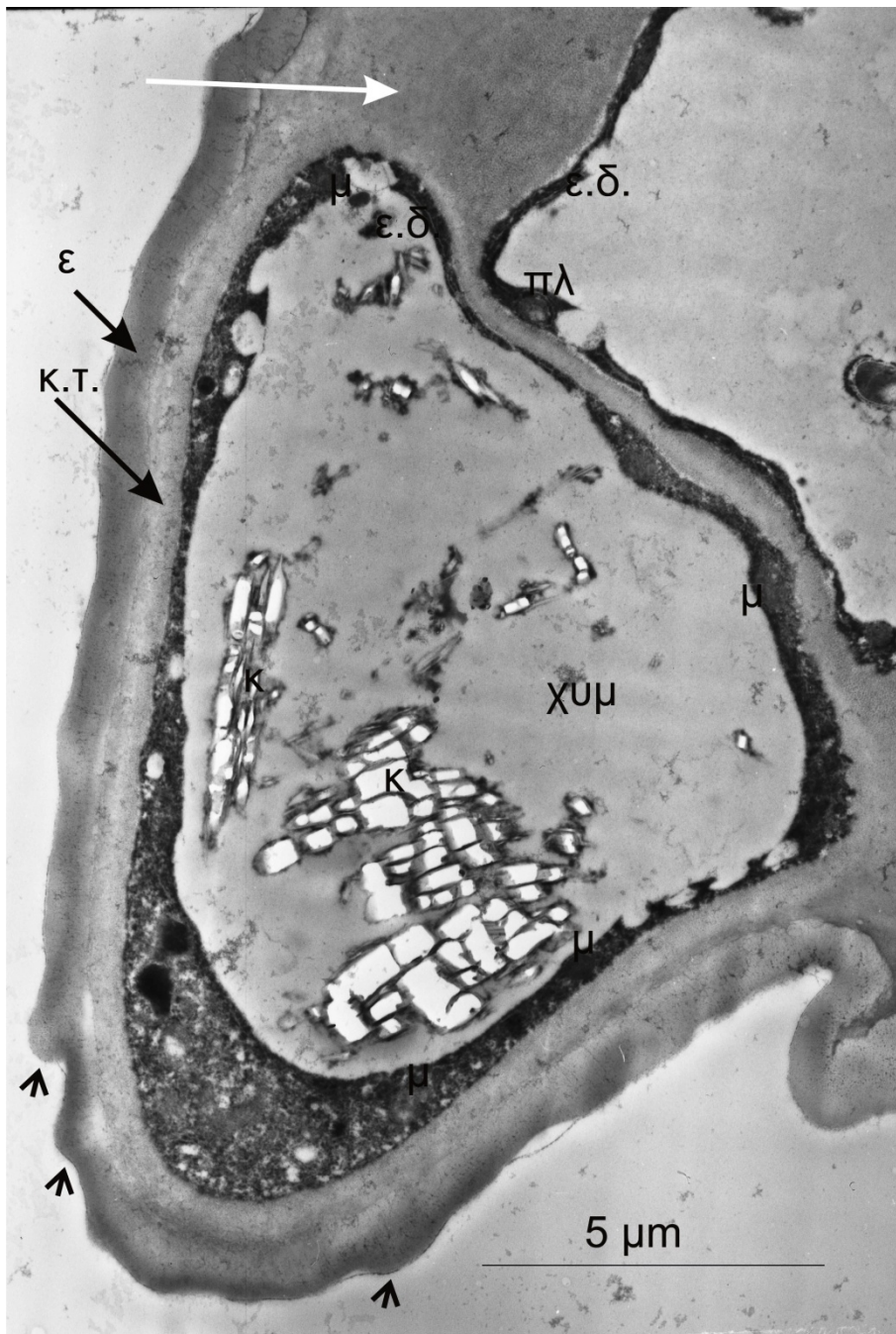
Εικόνα 70: Παρατήρηση μη αδενωδών τριχωμάτων με το Η.Μ.Σ. Α. μη αδενώδη τριχώματα στο κράσπεδο και το έλασμα φύλλου. Διακρίνονται δικύτταρες τρίχες (λευκά βέλη) και μονοκύτταρες ποικίλου μεγέθους (αστερίσκοι) ακόμα και πάνω στην κεντρική νεύρωση (κ.ν.). Μία δικύτταρη τρίχα (μαύρο βέλος) είναι αγκυλωτή στην άκρη της. Κλίμακα 100 μm. Β. τριχώματα στη βάση του φύλλου (στο σημείο της ζώνης αποκοπής, ζ.α.π.) και στο βλαστό. Κάποια τριχώματα έχουν οξεία κατάληξη (λευκοί αστερίσκοι) και κάποια άλλα είναι στρογγυλοποιημένα (μαύροι αστερίσκοι). Κλίμακα 50 μm. Γ. κωνικά, κοντά και καλυμμένα με επάρματα τριχώματα. Κλίμακα 10 μm. Δ. Δικύτταρα τριχώματα στη βάση της προσάξονικής επιφάνειας ανοιξιάτικου φύλλου (λευκά βέλη). Κλίμακα 50 μm. Ε. Κωνική τρίχα με επάρματα (μαύρο βέλος). Διακρίνεται το εσωτερικό του κυττάρου της τρίχας. Κλίμακα 10 μm. ΣΤ. Κωνική τρίχα με επάρματα. Διακρίνεται το ευμέγεθες επιδερμικό κύτταρο της βάσης (μαύρο βέλος). Κλίμακα 50 μm. Ζ. πολυκύτταρη τρίχα στο κράσπεδο φύλλου. Κλίμακα 100 μm. Η. δικύτταρα και πολυκύτταρα τριχώματα καλύπτουν την κοιλότητα που δημιουργείται στην προσάξονική επιφάνεια των ανοιξιάτικων φύλλων. Κάποια τριχώματα στο τελείωμα τους είναι αγκυλωτά. Κλίμακα 20 μm. Θ. Μονόσειρη πολυκύτταρη τρίχα πέντε κυττάρων στη βάση ανοιξιάτικου φύλλου (λευκό βέλος). Κλίμακα 100 μm



Εικόνα 71: Α. και Β. παρατήρηση στο Ο.Μ. μονοκύτταρων τριχωμάτων καλυμμένων με επάρματα έπειτα από χρώση με Sudan IV. Έχει χρωματιστεί η εφουμενίδα των τριχωμάτων με το χαρακτηριστικό κόκκινο χρώμα της χρωστικής. Κλίμακα 50 μμ. Γ και Δ. παρατήρηση στο Ο.Μ. πολυκύτταρων τριχωμάτων στο κράσπεδο του φύλλου έπειτα από χρώση με Sudan IV. Τα τριχώματα είναι καλυμμένα με εφουμενίδα (χρωματισμένη κόκκινη). Διακρίνεται επίσης το ευμέγεθες κύτταρο της βάσης στο οποίο εντοπίζονται κρύσταλλοι. Κλίμακα 20 μμ. Ε. Παρατήρηση με το Ο.Μ. δικύτταρου τριχωμάτος έπειτα από χρώση με κυανό της τολουιδίνης. Το λευκό βέλος δείχνει την πάχυνση των κυτταρικών τοιχωμάτων στο επιδερμικό κύτταρο της βάσης. Κλίμακα 20 μμ. ΣΤ. Παρατήρηση στο Ο.Μ. μονοκύτταρων τριχωμάτων χωρίς χρώση. Το μέγεθος τους ποικίλλει. (λευκά βέλη). Κλίμακα 50 μμ



Εικόνα 72: Α και Β. Χρώση με τριχλωριούχο αργίλιο όπως φαίνεται με το μικροσκόπιο φθορισμού. Δικύτταρα τριχώματα στο κράσπεδο του φύλλου. Η εφυμενίδα φθορίζει μπλε, ενώ τα κυτταρικά τοιχώματα, ιδίως στα σημεία της πάχυνσης, φθορίζουν έντονα πράσινα. Στη Β διακρίνεται επίσης το ευμέγεθες κύτταρο της βάσης. Α και Β κλίμακα 50 μm. Γ. εγκάρσια τομή μονόσειρης πολυκύτταρης τρίχας με έξι κύτταρα όπως φαίνεται με το μικροσκόπιο φθορισμού (αυτοφθορισμός). Η εφυμενίδα φθορίζει γαλάζια. Γ κλίμακα 200 μm, Δ κλίμακα 50 μm



Εικόνα 73: Παρατήρηση τριχώματος με Η.Μ.Δ. Το κυτταρικό τοίχωμα (κ.τ.) καλύπτεται από αρκετά παχύ στρώμα εφυμενίδας (ε), οι εναποθέσεις της οποίας δημιουργεί κατά διαστήματα τα επάρματα (μαύρα βέλη). Το μεγαλύτερο μέρος του κυττάρου καταλαμβάνεται από μεγάλο χυμοτόπιο (χυμ) στο οποίο εναποτίθενται διάφοροι κρύσταλλοι (κ). Το κυτόπλασμα είναι πολύ πυκνό και διακρίνονται μιτοχόνδρια (μ) και ενδοπλασματικό δίκτυο (ε.δ.). Στο επιδερμικό κύτταρο παρατηρούνται πλαστίδια. Το λευκό βέλος δείχνει την πάχυνση του κυτταρικού τοιχώματος του επιδερμικού κυττάρου. Κλίμακα 5 μm

### **Αδενώδη τριγώματα-Λεπτή δομή**

Οι αδένες οι οποίοι απαντώνται στα φύλλα του φυτού ανήκουν σε δύο κατηγορίες: τους ασπιδοειδείς και τους κεφαλοειδείς. Οι δε κεφαλοειδείς που εντοπίστηκαν ανήκουν στον τύπο I και II.

Οι ασπιδοειδείς αδένες αποτελούνται από τρία τμήματα: ένα κύτταρο βάσης, ένα κύτταρο μίσχου και μία εκκριτική κεφαλή, η οποία περιλαμβάνει τέσσερα κύτταρα κεντρικά και οχτώ κύτταρα διατεταγμένα ακτινωτά (Εικόνα 74, Εικόνα 75 Α, Β, Εικόνα 77).

Πριν αρχίσει η έκκριση συστατικών από τα κύτταρα της κεφαλής, η εφυμενίδα η οποία περιβάλλει όλο τον αδένα εφάπτεται σε αυτά (Εικόνα 75 Ε, Ζ, Εικόνα 76 Α). Κατά την ωρίμαση του αδένα δημιουργείται ένας υποεφυμενιδικός χώρος, στον οποίο συσσωρεύονται τα εκκριτικά προϊόντα (Εικόνα 75 Γ, Δ, Εικόνα 76 Β, Γ, Δ). Ο υποεφυμενιδικός χώρος προκύπτει από την ανύψωση της εφυμενίδας, η οποία συμπαρασύρει μέρος του κυτταρικού τοιχώματος. Σε κάποιο σημείο πλευρικά των εκκριτικών κυττάρων, η εφυμενίδα/κυτταρικό τοίχωμα που καλύπτει τα εκκριτικά κύτταρα λεπταίνει πάρα πολύ και δημιουργείται η ζώνη ευαισθησίας ( Εικόνα 80 Β, Εικόνα 80 Γ). Όταν ο αδένας διαρρηχθεί, η εφυμενίδα που καλύπτει τον αδένα, περιελίσσεται στα άκρα της (Εικόνα 75 Δ, Εικόνα 107).

Το κύτταρο της βάσης του αδένα διαφέρει από τα παρακείμενα επιδερμικά κύτταρα, ως προς τη δομή και τη σύστασή του (Εικόνα 76 Α). Εμφανίζει ένα μεγάλο χυμοτόπιο, λίγο περιφερειακό κυτόπλασμα, ενώ στον πλωτοπλάστη του εντοπίζονται μεγάλα πλαστίδια, τα οποία περιέχουν άμυλο και ένα ή περισσότερα έγκλειστα (Εικόνα 75 ΣΤ, Εικόνα 76 Α, Δ). Τα έγκλειστα αυτά πιθανόν περιέχουν πρόδρομες ενώσεις των φαινολικών. Επίσης διακρίνονται διάφορα κυστίδια, ενδοπλασματικό δίκτυο και μιτοχόνδρια (Εικόνα 78).

Το κύτταρο του μίσχου διαθέτει μεγάλο χυμοτόπιο και πολλά πλαστίδια και κυστίδια στο κυτόπλασμα (Εικόνα 79 Α). Στα σημεία επαφής του κυττάρου του μίσχου και της βάσης εντοπίζονται πλασμοδέσμες (Εικόνα 78 Β). Η εναπόθεση της σουμπερίνης στα κυτταρικά τοιχώματα του κυττάρου του μίσχου, η οποία δημιουργεί φραγμό στην αντίστροφη ροή των εκκρινόμενων υλικών μέσω του αποπλάστη, έχει ως αποτέλεσμα τη διαφορετική εικόνα του κυτταρικού τοιχώματος του μίσχου σε σχέση με τα

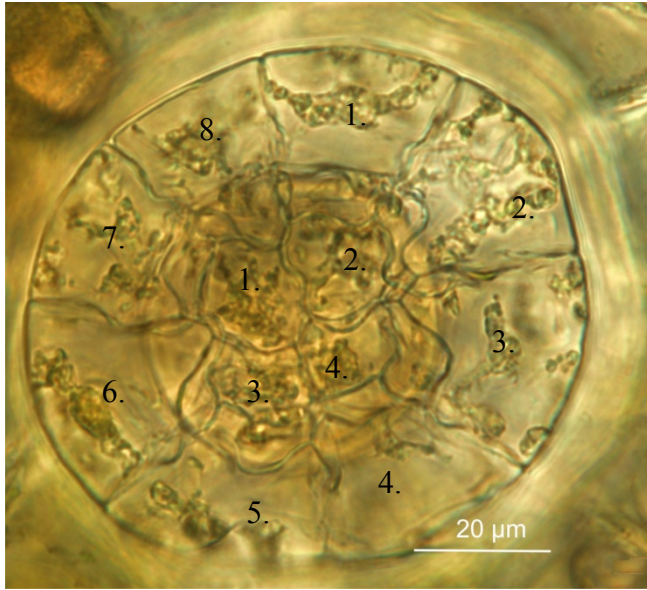


κυτταρικά τοιχώματα των εκκριτικών κυττάρων της κεφαλής (Εικόνα 79 Β). Διακρίνονται ακόμα σφαιρικές δομές λιπιδικής φύσης (ελαιοσταγονίδια), όπως διαπιστώνεται από τις ιστοχημικές αντιδράσεις (Εικόνα 102, Εικόνα 104).

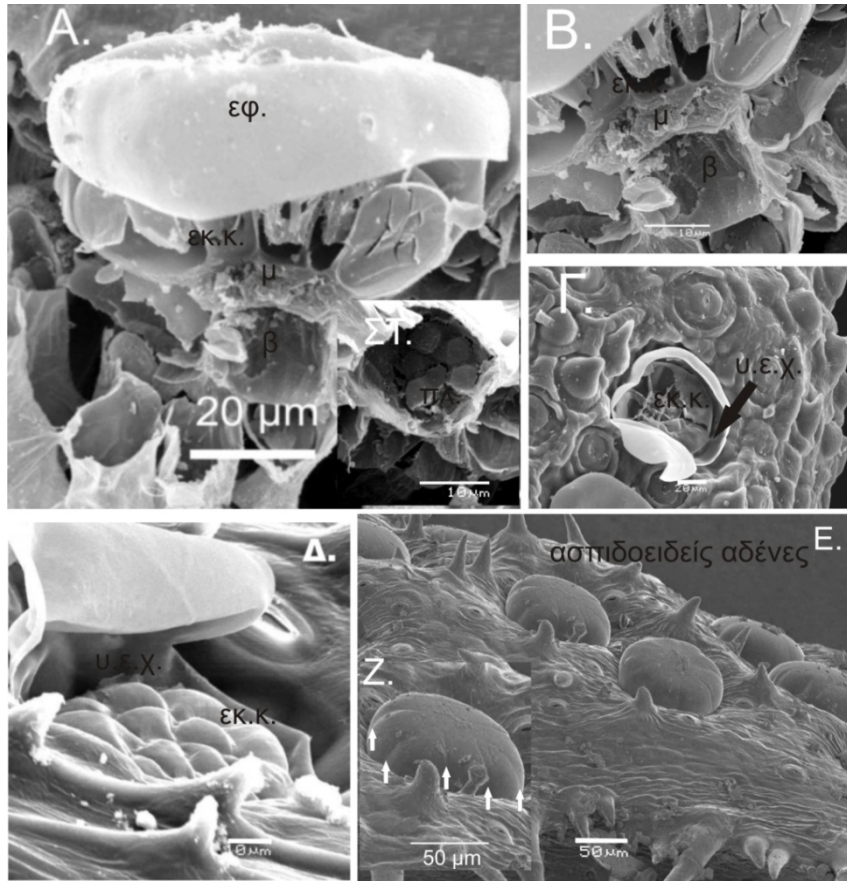
Στα κύτταρα της κεφαλής εντοπίζονται χυμοτόπια, πυκνό κυτόπλασμα με πολλά πλαστίδια, τα οποία διαθέτουν ηλεκτρονιακά πυκνά έγκλειστα, έντονα χρωματισμένα για παρατήρηση στο Η.Μ.Δ., πλήθος κυστιδίων, ιδίως στο ανώτερο τμήμα των εκκριτικών κυττάρων, και μεγάλοι πυρήνες, οι οποίοι επίσης είναι τοποθετημένοι στο ανώτερο τμήμα των κυττάρων. Ο υποεφυμενιδικός χώρος φαίνεται να γεμίζει από συστατικά τα οποία, με τη μορφή των εκκριτικών κυστιδίων εξέρχονται της κυτταρικής μεμβράνης των κυττάρων της κεφαλής, μέσω εξωκύτωσης. Το αποθηκευμένο υλικό στον υποεφυμενιδικό χώρο έχει παρόμοια ηλεκτρονιακή πυκνότητα με το υλικό που εντοπίζεται στα χυμοτόπια των εκκριτικών κυττάρων (Εικόνα 80 Α). Στη βάση της κεφαλής εντοπίζεται ένας δεύτερος υποεφυμενιδικός χώρος, με μορφή δακτυλίου (Εικόνα 79 Β, Εικόνα 80 Γ).

Στα άνθη εντοπίστηκαν μόνο ασπιδοειδείς αδένες, οι οποίοι έχουν την ίδια μορφολογία με τους ασπιδοειδείς αδένες των φύλλων. Οι αδένες αυτοί εντοπίζονται διάσπαρτοι στην εξωτερική επιφάνεια της στεφάνης, ενώ εσωτερικά της στεφάνης δεν εντοπίζονται αδένες (Εικόνα 81).

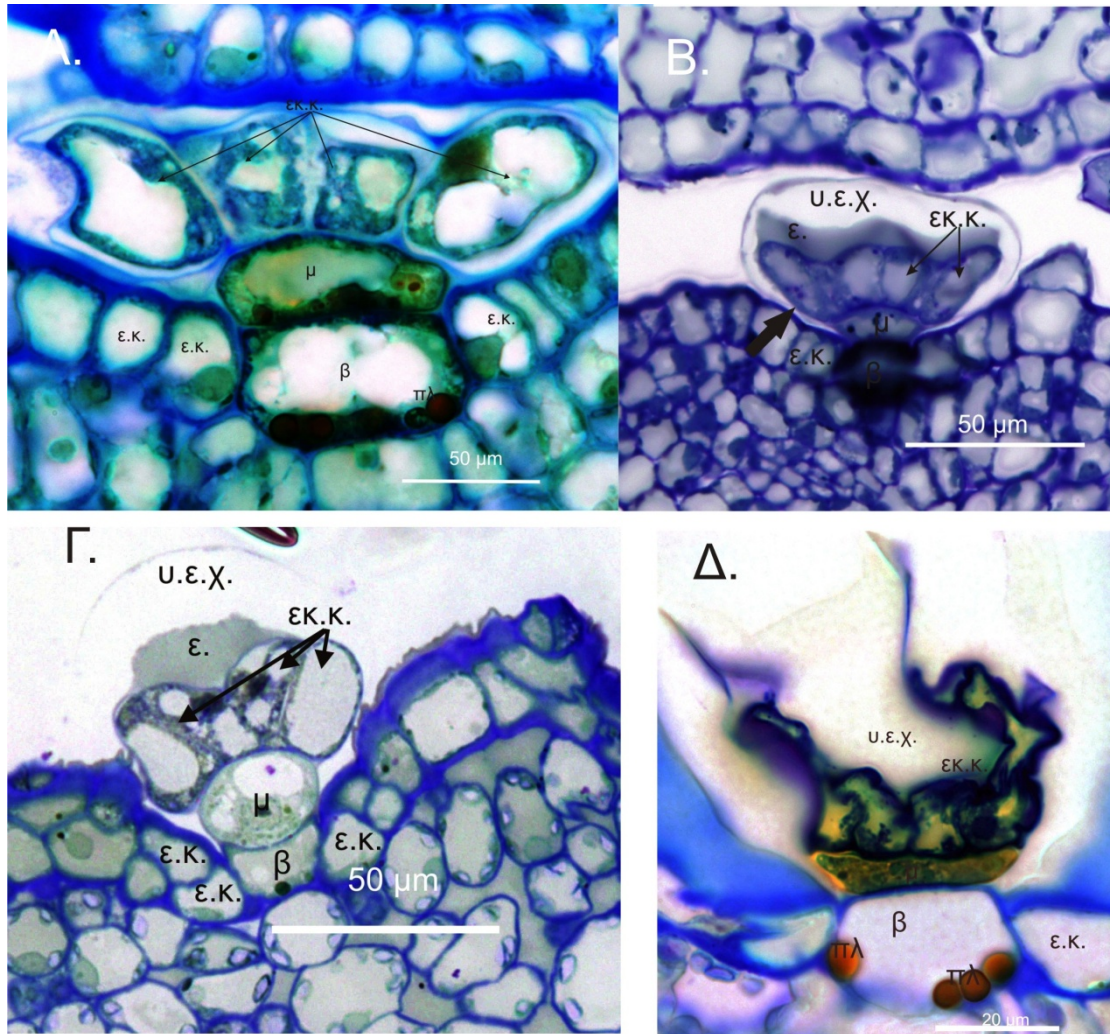
Ασπιδοειδείς αδένες εντοπίστηκαν και στους βλαστούς (Εικόνα 82).



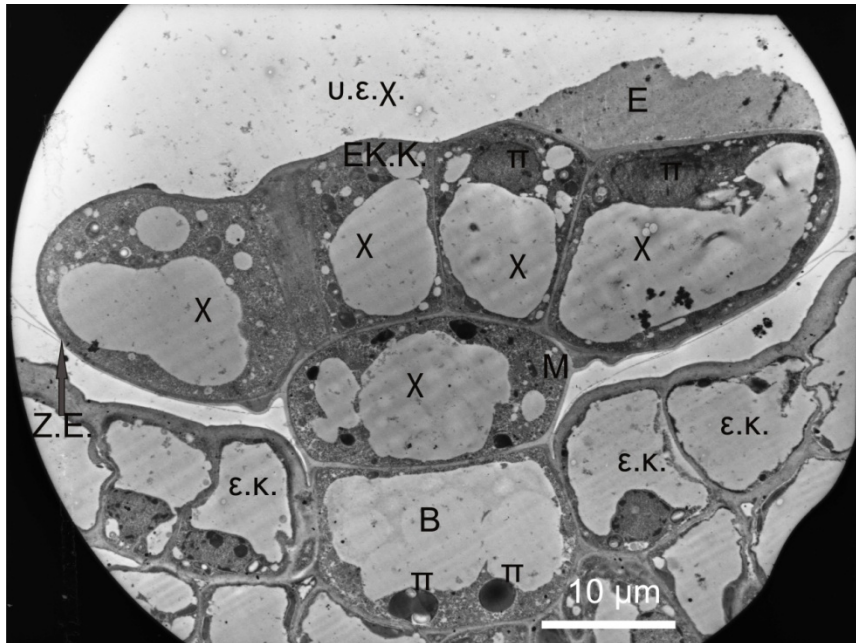
Εικόνα 74 : Τομή ασπιδοειδούς αδένος κάθετη προς το μίσχο του, όπως φαίνεται με το Ο.Μ. έπειτα από χρώση με Sudan IV. Διακρίνονται 4 κεντρικά κύτταρα και 8 περιφερειακά. Κλίμακα 20 μm



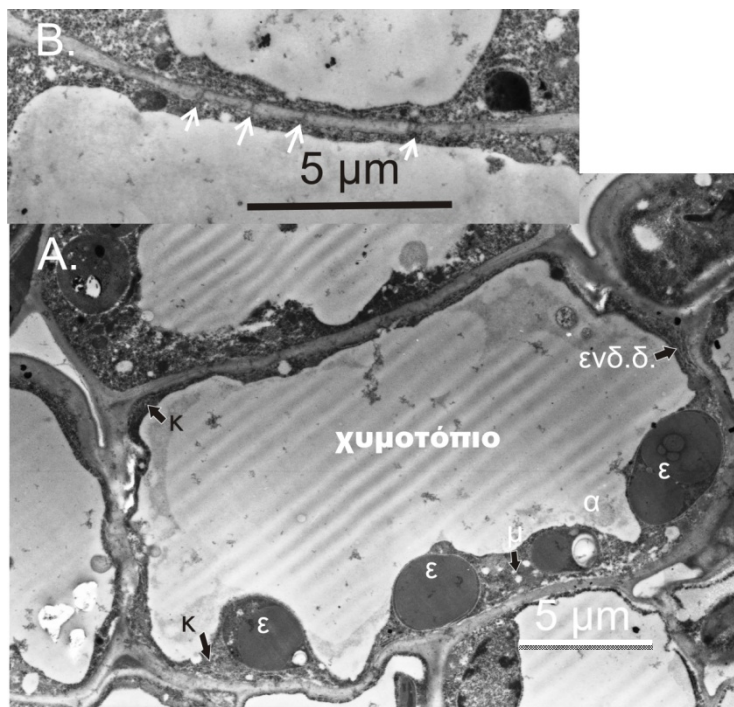
Εικόνα 75: Παρατήρηση ασπιδοειδών αδένων με το Η.Μ.Σ. Α. εγκάρσια τομή ασπιδοειδούς αδένος. Διακρίνονται το κύτταρο της βάσης (β), ο μίσχος (μ), τα εκκριτικά κύτταρα (εκ.κ.) και η εφυμενίδα (ε) που καλύπτει τον αδένος. Κλίμακα 20 μm. ΣΤ. Λεπτομέρεια από κύτταρο βάσης στο οποίο διακρίνονται πλαστίδια. Κλίμακα 10 μm Β. ασπιδοειδής αδένος σε μεγαλύτερη μεγέθυνση. Διακρίνονται η διαφορετική μορφή και δομή των κυττάρων που απαρτίζουν τον αδένος. Κλίμακα 10 μm. Γ. Διαρρηγμένος ασπιδοειδής αδένος. Διακρίνονται τα εκκριτικά κύτταρα (εκ.κ.). Το βέλος δείχνει τον υποεφυμενιδικό χώρο (υ.ε.χ.). Κλίμακα 20 μm. Δ. Διαρρηγμένος ασπιδοειδής αδένος σε μεγαλύτερη μεγέθυνση. Διακρίνονται τα 4 εκκριτικά κύτταρα (εκ.κ.) στο κέντρο και τα 8 περιφερειακά. Επίσης διακρίνεται η περιέλιξη της εφυμενίδας που καλύπτει τον αδένος. Κλίμακα 10 μm Ε. νεαροί ασπιδοειδείς αδένες. Κλίμακα 50 μm. Ζ. Λεπτομέρεια νεαρού ασπιδοειδή αδένος. Ο υποεφυμενιδικός χώρος δεν έχει δημιουργηθεί ακόμα και διακρίνονται τα εκκριτικά κύτταρα (λευκά βέλη). Κλίμακα 50 μm



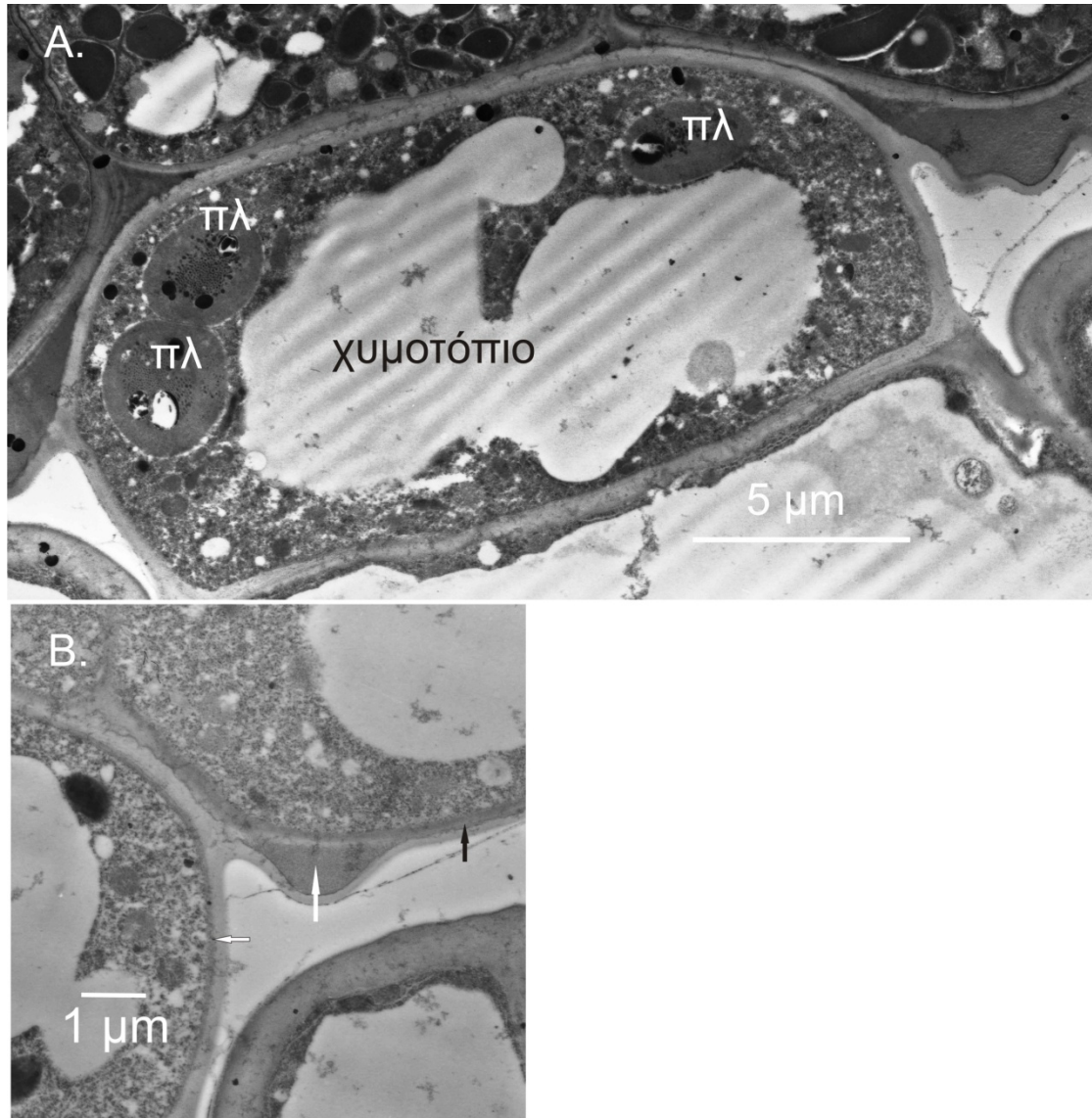
Εικόνα 76: Παρατήρηση εγκάρσιας τομής ασπιδοειδών αδένων, μονιμοποιημένων παρασκευασμάτων με το Ο.Μ. Α. Νεαρός αδένας στον οποίο δεν έχει διαμορφωθεί ακόμα ο υποεφυμενιδικός χώρος. Διακρίνονται τα εκκριτικά κύτταρα, ο μίσχος, η βάση και τα επιδερμικά κύτταρα. Το κύτταρο της βάσης διαφέρει από τα παρακείμενα επιδερμικά ως προς το μέγεθος και τη δομή. Στο κύτταρο αυτό διακρίνονται πλαστίδια (πλ). Κλίμακα 50 μm. Β. Ωριμος ασπιδοειδής αδένας από νεαρό φύλλο. Διακρίνονται τα εκκριτικά κύτταρα, ο υποεφυμενιδικός χώρος, ο μίσχος, η βάση, το έκκριμα του αδένου και τα επιδερμικά κύτταρα. Κλίμακα 50 μm. Γ. Μεταγενέστερο στάδιο ώριμου ασπιδοειδή αδένου από νεαρό φύλλο. Διακρίνονται τα εκκριτικά κύτταρα, ο μεγάλος υποεφυμενιδικός χώρος, ο μίσχος, η βάση, το έκκριμα του αδένου και τα επιδερμικά κύτταρα. Κλίμακα 50 μm. Δ. Διαρρηγμένος ασπιδοειδής αδένος. Διακρίνονται πλαστίδια στο κύτταρο της βάσης. Το κύτταρο του μίσχου παρουσιάζεται με διαφορετική δομή σε σχέση με τα άλλα κύτταρα του αδένου. Κλίμακα 20 μm β βάση, εκ.κ. εκκριτικά κύτταρα, ε.κ. επιδερμικά κύτταρα, μ μίσχος, πλ πλαστίδια, υ.ε.χ. υποεφυμενιδικός χώρος.



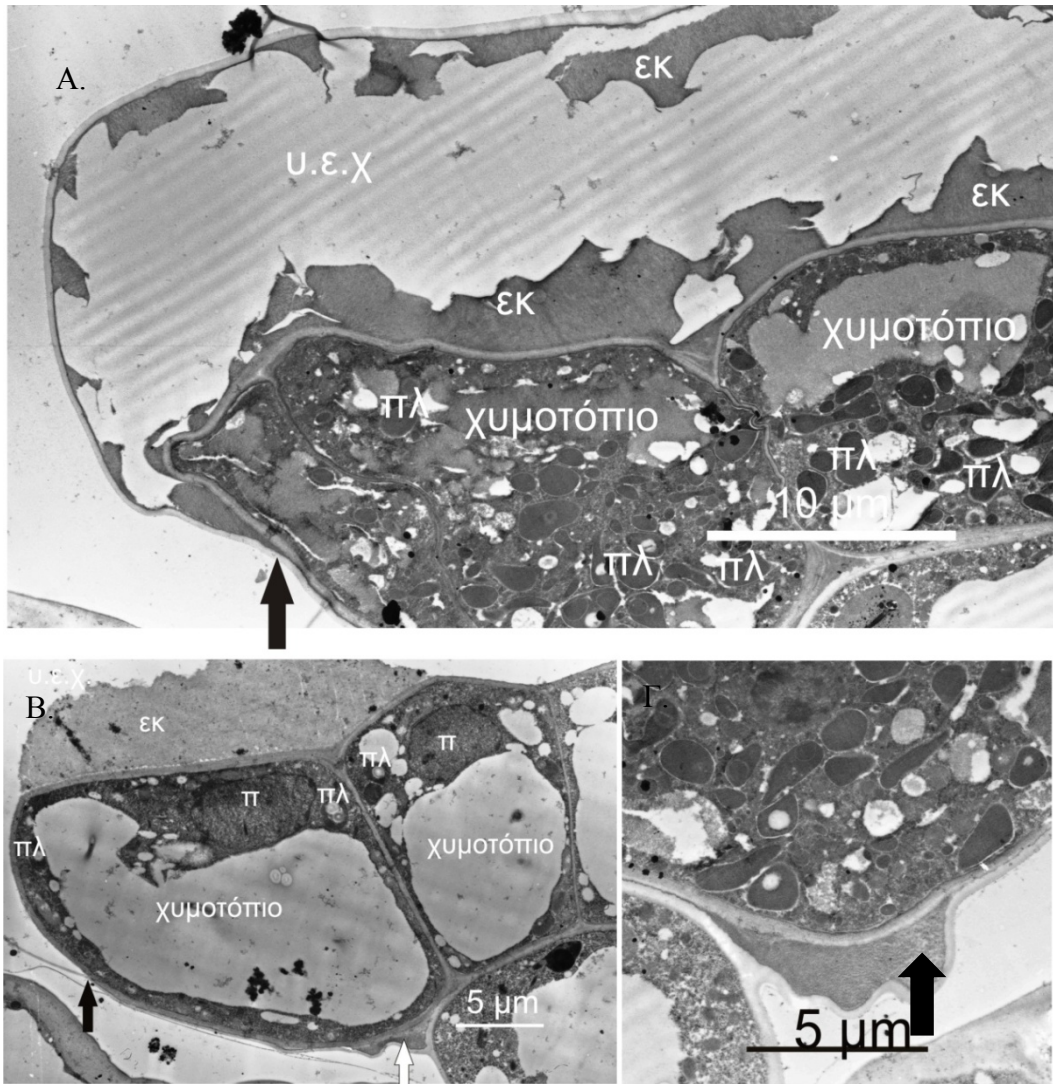
Εικόνα 77: γενική άποψη ασπιδοειδούς αδένα-παρατήρηση με το Η.Μ.Δ. Διακρίνονται το κύτταρο της βάσης (Β), το κύτταρο του μίσχου (Μ), τα εκκριτικά κύτταρα (ΕΚ.Κ), τα χυμοτόπια (χ), οι πυρήνες (π), ο υποεμφυμενιδικός χώρος (υ.ε.χ), το έκκριμα (ε), τα πλαστίδια (π), τα επιδερμικά κύτταρα (ε.κ.), η ζώνη ευαισθησίας (Ζ.Ε.) Κλίμακα 10 μm



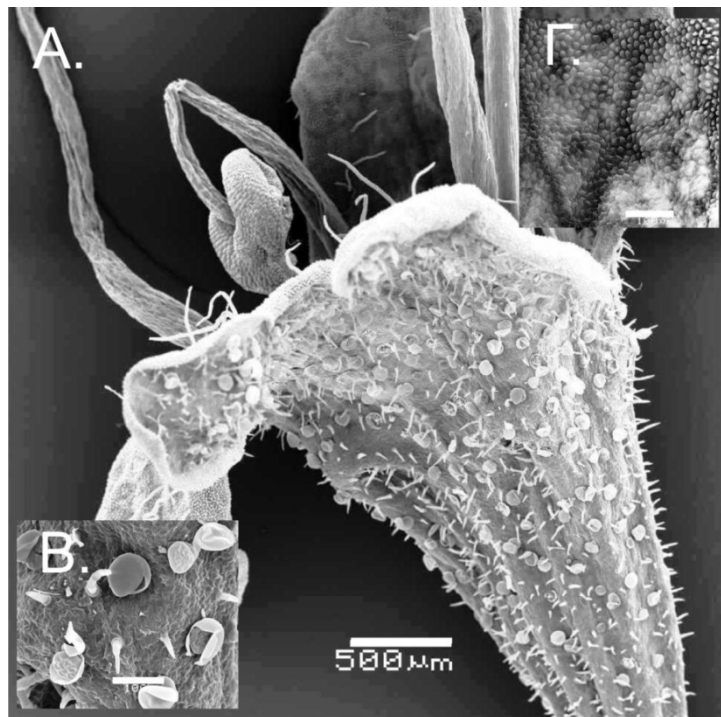
Εικόνα 78: Α. Κύτταρο βάσης ασπιδοειδή αδένα όπως φαίνεται με το Η.Μ.Δ. Διακρίνονται ένα μεγάλο χυμοτόπιο, λίγο περιφερειακό κυτόπλασμα (κ), μεγάλα πλαστίδια τα οποία περιέχουν άμυλο (α) και ένα ή περισσότερα έγκλειστα (ε), ενδοπλασματικό δίκτυο (ενδ.δ.), μιτοχόνδρια (μ). Κλίμακα 5 μm Β. Πλασμοδέσμες μεταξύ κυττάρου μίσχου και βάσης (λευκά βέλη). Κλίμακα 5 μm



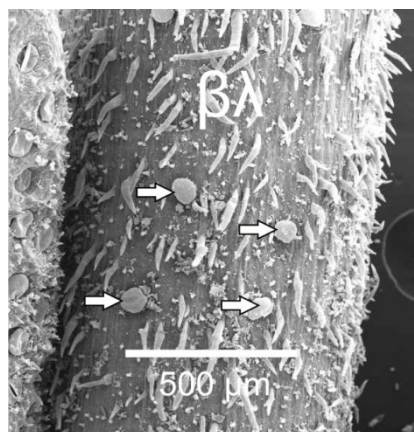
Εικόνα 79: Α. κύτταρο μίσχου ασπιδοειδή αδένα όπως φαίνεται με το Η.Μ.Α. Διαθέτει μεγάλο χυμοτόπιο πολλά πλαστίδια (πλ) και κυστίδια στο κυτόπλασμα. Κλίμακα 5 μm. Β. Λεπτομέρεια κυτταρικών τοιχωμάτων μίσχου (λευκό βέλος) και εκκριτικών κυττάρων (μαύρο βέλος). Η διαφορετικότητά τους παρουσιάζεται με τη διαφορετική απόχρωση που έχουν. Το μεγάλο λευκό βέλος εντοπίζει το δεύτερο διαμέρισμα του υποεφυμενιδικού χώρου στη βάση της κεφαλής. Κλίμακα 1 μm



Εικόνα 80: Παρατήρηση εκκριτικών κυττάρων με το Η.Μ.Α. Α Διακρίνονται χυμοτόπια, πυκνό κυτόπλασμα με πολλά πλαστίδια τα οποία διαθέτουν ηλεκτρονικά πυκνά έγκλειστα έντονα χρωματισμένα για παρατήρηση στο Η.Μ.Α., καθώς και πλήθος κυστιδίων στο ανώτερο τμήμα των εκκριτικών κυττάρων. Το αποθηκευμένο υλικό στον υποεφυμενιδικό χώρο έχει παρόμοια ηλεκτρονιακή πυκνότητα με το υλικό που εντοπίζεται στα χυμοτόπια. Κλίμακα 10 μm. Β. Διακρίνονται επίσης και μεγάλοι πυρήνες εντοπισμένοι στο ανώτερο τμήμα των εκκριτικών κυττάρων. Το μαύρο βέλος δείχνει τη ζώνη ευαισθησίας, όπου η εφυμενίδα/κυτταρικό τοίχωμα που καλύπτει τα εκκριτικά κύτταρα λεπταίνει πάρα πολύ. Κλίμακα 5 μm. Γ. Στη βάση της κεφαλής εντοπίζεται δεύτερος υποεφυμενιδικός χώρος. Κλίμακα 5 μm. εκ έκκριμα, πλ πλαστίδια, π πυρήνας, υ.ε.χ. υποεφυμενιδικός χώρος.



Εικόνα 81: Οι ασπιδοειδείς αδένες στα άνθη έχουν την ίδια μορφολογία με τους ασπιδοειδείς αδένες των φύλλων. Α. η εξωτερική επιφάνεια της στεφάνης. Διακρίνονται διάσπαρτοι ασπιδοειδείς αδένες. Κλίμακα 500 μm. Β. μεγαλύτερη μεγέθυνση ασπιδοειδών αδένων από το εξωτερικό τμήμα της στεφάνης. Κλίμακα 100 μm- Γ. στο εσωτερικό της στεφάνης δεν εντοπίζονται αδένες. Κλίμακα 100 μm. Παρατήρηση με το Η.Μ.Σ.



Εικόνα 82: Ασπιδοειδείς αδένες εντοπίστηκαν και σε νεαρούς βλαστούς . (λευκά βέλη). βλ Βλαστός. Κλίμακα 500 μm

**Οι κεφαλοειδείς αδένες** οι οποίοι εντοπίστηκαν στα φύλλα του φυτού ανήκουν σε δύο κατηγορίες:

1. κεφαλοειδής αδένας τύπου I και
2. κεφαλοειδής αδένας τύπου II.

Και στις δύο κατηγορίες διακρίνουμε ένα κύτταρο βάσης, ένα ή δύο κύτταρα μίσχου και μία εκκριτική κεφαλή η οποία αποτελείται από ένα εκκριτικό κύτταρο. Στον κεφαλοειδή αδένα τύπου I το κύτταρο της κεφαλής είναι στρογγυλό, ενώ στον κεφαλοειδή αδένα τύπου II διακρίνουμε ένα επίμηκες κύτταρο ίδιας διαμέτρου με το κύτταρο του μίσχου (Εικόνα 83, Εικόνα 84, Εικόνα 85).

Το εκκριτικό κύτταρο χαρακτηρίζεται από μεγάλη μεταβολική δραστηριότητα, καθώς αποτελείται από πυκνό κυτόπλασμα με πολλά μιτοχόνδρια, ελάχιστα πλαστίδια, πολλά και εκτεταμένα δικτυοσώματα (οργανίδια Golgi) καθώς και πολλές μεμβράνες αδρού ενδοπλασματικού δικτύου. Μεγάλος χώρος του πρωτοπλάστη καταλαμβάνεται από κυστίδια που το περιεχόμενό τους εμφανίζει ανομοιογένεια, με ηλεκτρονιακά πυκνές και αραιές περιοχές (Εικόνα 86, Εικόνα 87). Το έκκριμα περνάει μέσω του κυτταρικού τοιχώματος του εκκριτικού κυττάρου και συσσωρεύεται στον υποεφυμενιδικό χώρο, ο οποίος δημιουργείται με την απόσπαση της εφυμενίδας η οποία συμπαρασύρει και μέρος του κυτταρικού τοιχώματος (Εικόνα 84 Α, Δ, Εικόνα 85 Β, Γ, Εικόνα 86). Το εκκριτικό κύτταρο έχει χαρακτηριστική μορφή κυττάρου μεταφοράς, καθώς εντοπίστηκαν λαβυρινθώδεις εσοχές του κυτταρικού τοιχώματος του εκκριτικού κυττάρου της κεφαλής, με αποτέλεσμα να αυξάνεται η επιφάνεια της κυτοπλασματικής μεμβράνης. Μεταξύ κυττάρου του μίσχου και εκκριτικής κεφαλής δεν εντοπίζονται πλασμοδέσμες (Εικόνα 86). Στους κεφαλοειδείς αδένες δεν εντοπίζεται η χαρακτηριστική ζώνη ευαισθησίας των ασπιδοειδών αδένων. Επίσης δεν εντοπίστηκαν μικροπόροι στο ανώτερο τμήμα του εκκριτικού κυττάρου, οι οποίοι να δικαιολογούν την έξοδο του εκκρίματος. Με το Η.Μ.Σ. σε κάποιους αδένες εντοπίστηκε ρήξη της εφυμενίδας/κυτταρικού τοιχώματος (Εικόνα 84 Β, Γ).

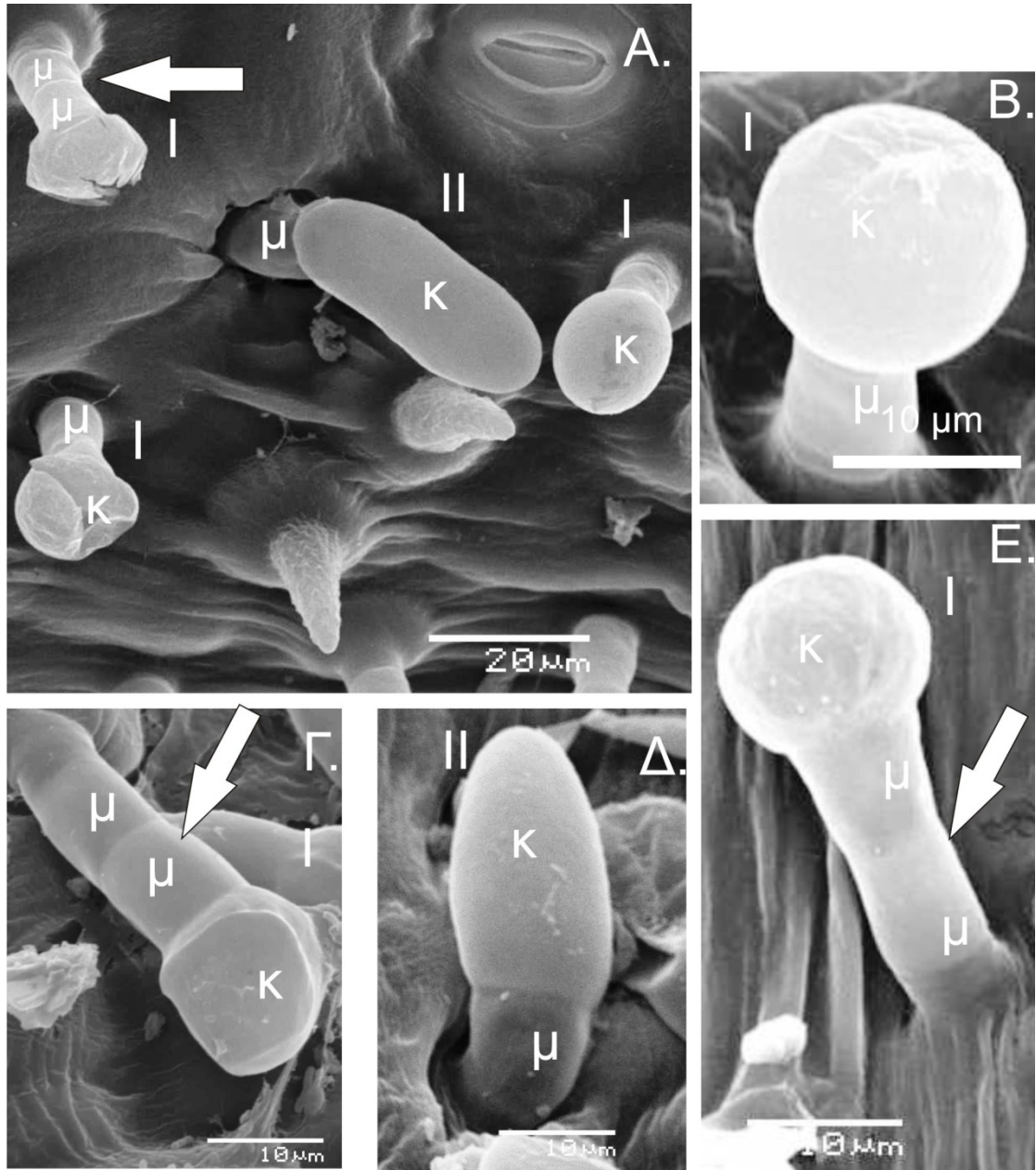
Στο κύτταρο του μίσχου διακρίνουμε πυκνό κυτόπλασμα, εκτεταμένο ενδοπλασματικό δίκτυο, μιτοχόνδρια και μεγάλα χυμοτόπια. Μεταξύ του κυττάρου του μίσχου και του κυττάρου της βάσης εντοπίζονται πλασμοδέσμες. Επίσης χαρακτηριστική είναι η εναπόθεση κουτίνης ή σουμπερίνης στα αντικλινή κυτταρικά τοιχώματα, η οποία εμποδίζει την αντίστροφη ροή των εκκριμάτων που συσσωρεύονται στον



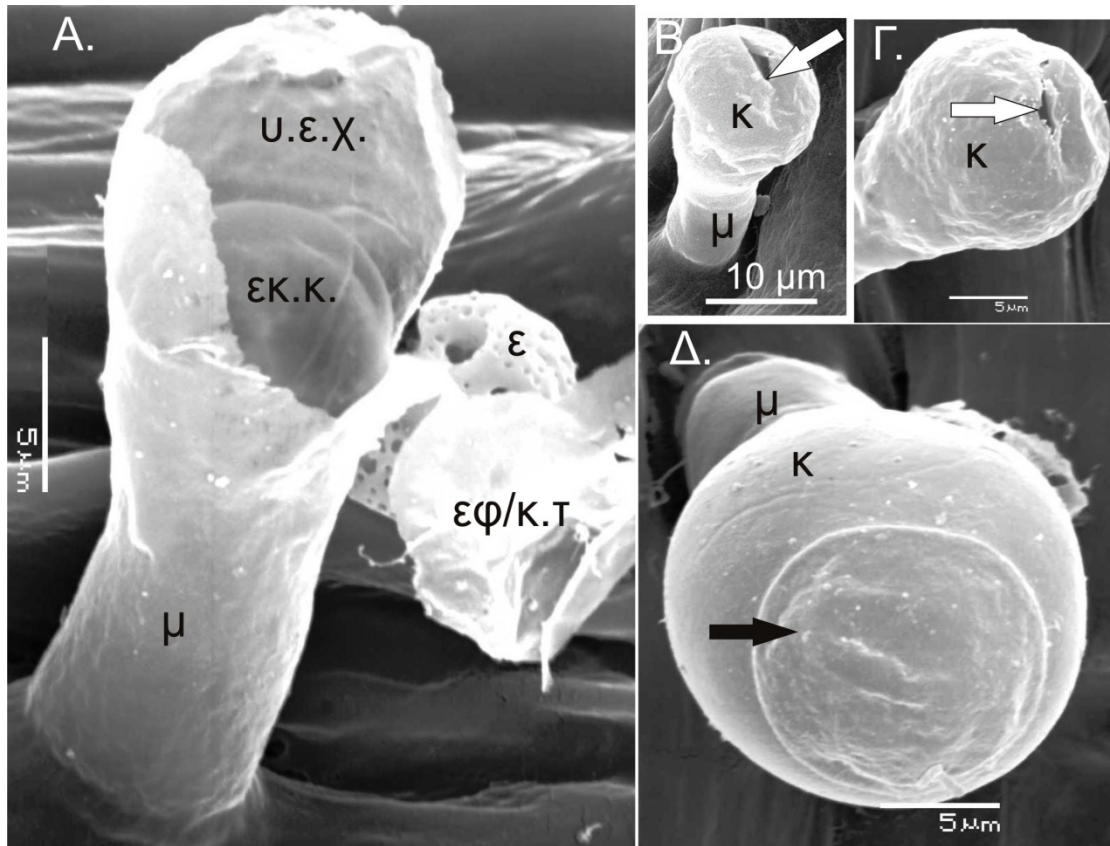
υποεφυμενιδικό χώρο μέσω των ινιδίων του κυτταρικού τοιχώματος (Εικόνα 88 Α). Στο κυτόπλασμα των κυττάρων αυτών στα σημεία της εναπόθεσης της κουτίνης ή σουμπερίνης ανιχνεύονται μικροσωληνίσκοι (Εικόνα 88 Β).

Το επιδερμικό κύτταρο της βάσης διαφέρει από τα γειτονικά επιδερμικά κύτταρα με τα οποία επικοινωνεί μέσω πλασμοδεσμών. Μεγάλα χυμοτόπια καλύπτουν ένα μεγάλο μέρος του πυκνού κυτοπλάσματος. Διακρίνουμε ακόμα μεγάλους ευδιάκριτους πυρήνες με πυρηνικά έγκλειστα, μιτοχόνδρια, ενδοπλασμικό δίκτυο και πλαστίδια. Η εφυμενίδα που καλύπτει τον αδένα είναι συνέχεια της εφυμενίδας των επιδερμικών κυττάρων (Εικόνα 89).

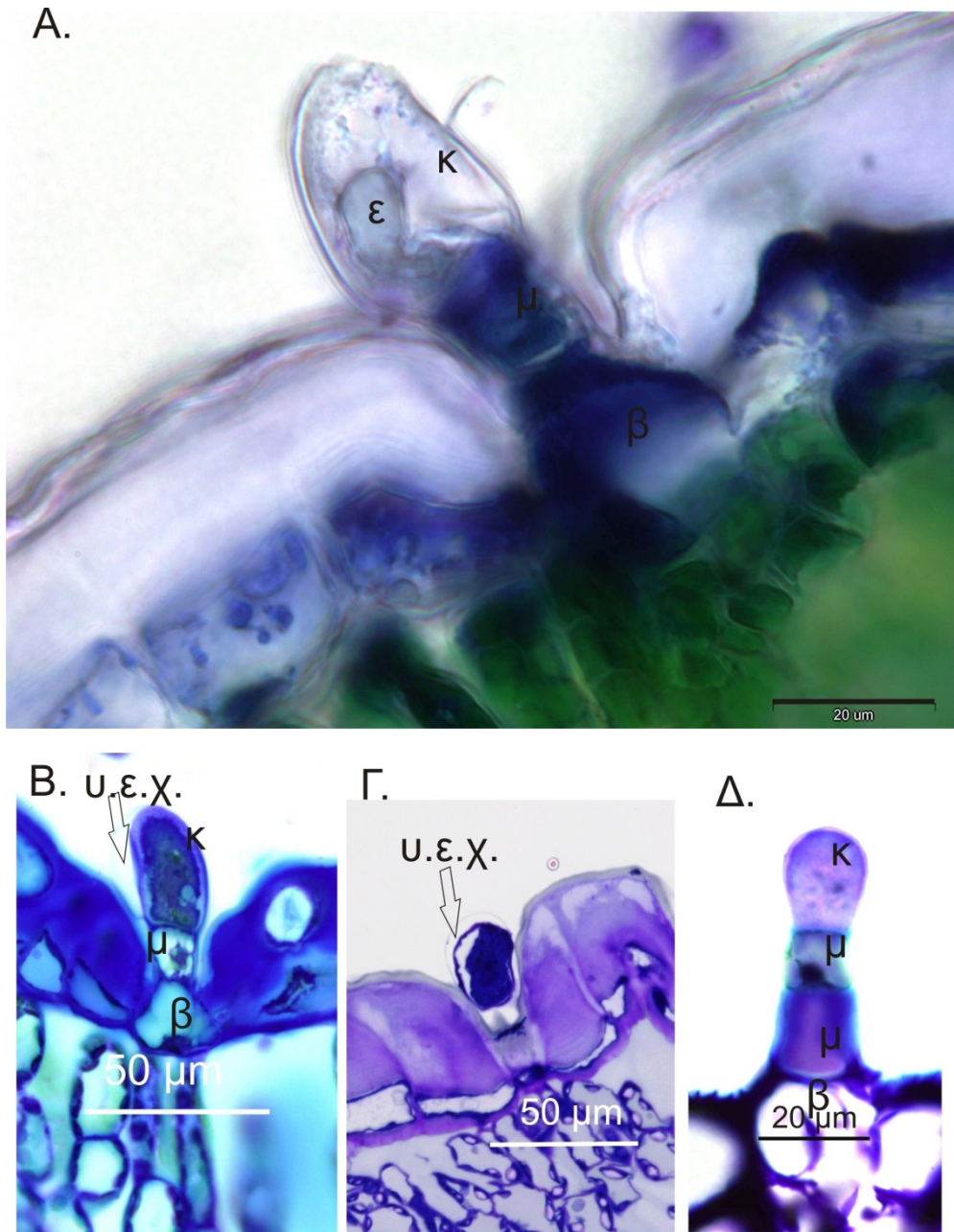
Κεφαλοειδείς αδένες τύπου Ι εντοπίστηκαν και στους νεαρούς βλαστούς του φυτού (Εικόνα 85 Δ).



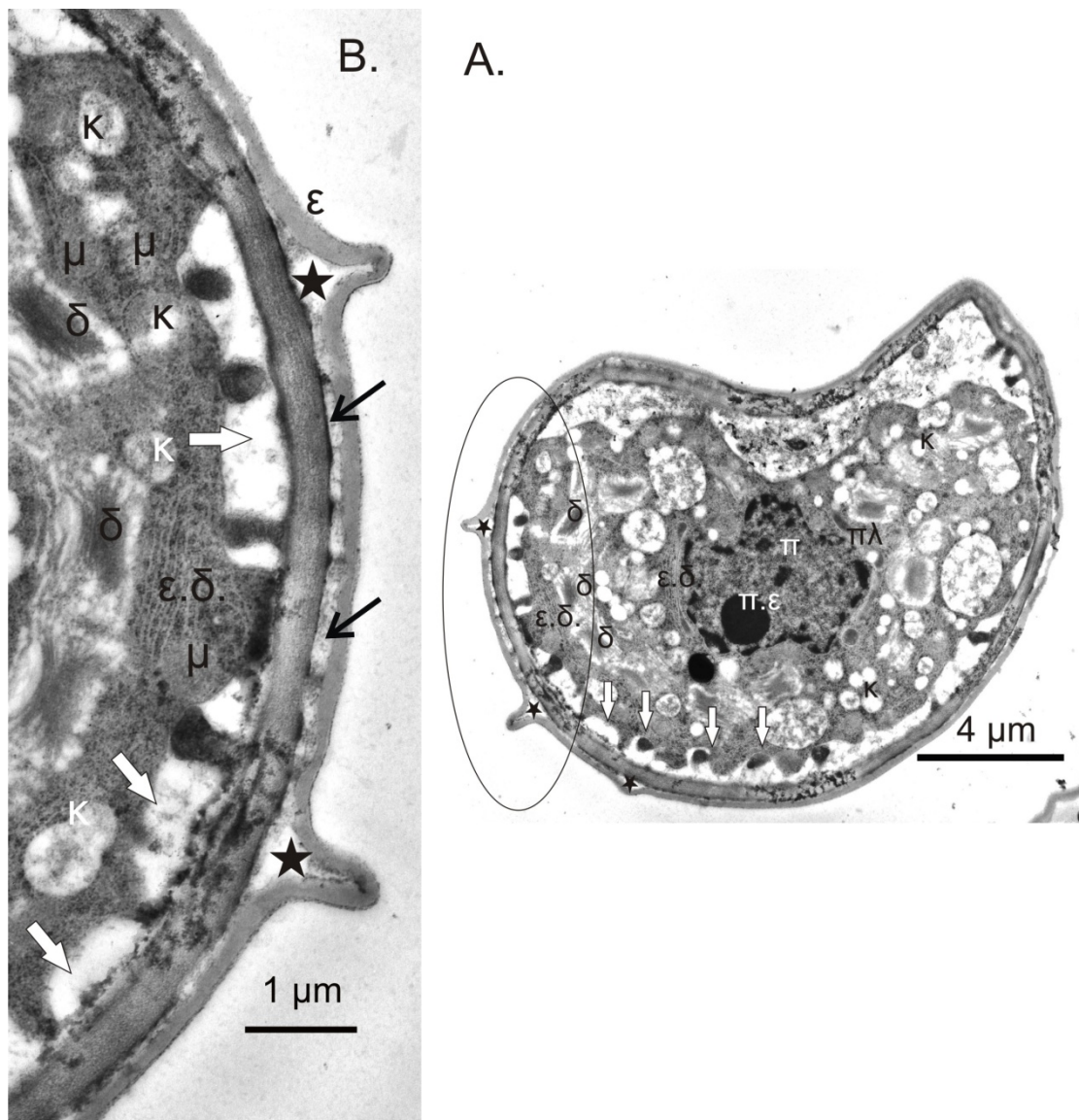
Εικόνα 83: Παρατήρηση κεφαλοειδών αδένων με το Η.Μ.Σ. Α. κεφαλοειδής αδένες τύπου I και τύπου II. Το λευκό βέλος δείχνει το δικότταρο μίσχο ενός κεφαλοειδή αδένος τύπου I. Κλίμακα 20 μm. Β. κεφαλοειδής αδένος τύπου I. Διακρίνονται ο μίσχος και η εκκριτική κεφαλή. Κλίμακα 20 μm. Γ. κεφαλοειδής αδένος τύπου I με δικότταρο μίσχο (λευκό βέλος). Κλίμακα 10 μm. Δ. κεφαλοειδής αδένος τύπου II Κλίμακα 10 μm. Ε. κεφαλοειδής αδένος τύπου I με δικότταρο μίσχο (λευκό βέλος) και εκκριτική κεφαλή μεγαλύτερης διαμέτρου. Κλίμακα 10 μm. κ εκκριτική κεφαλή, μ μίσχος, I κεφαλοειδής αδένος τύπου I και II κεφαλοειδής αδένος τύπου II.



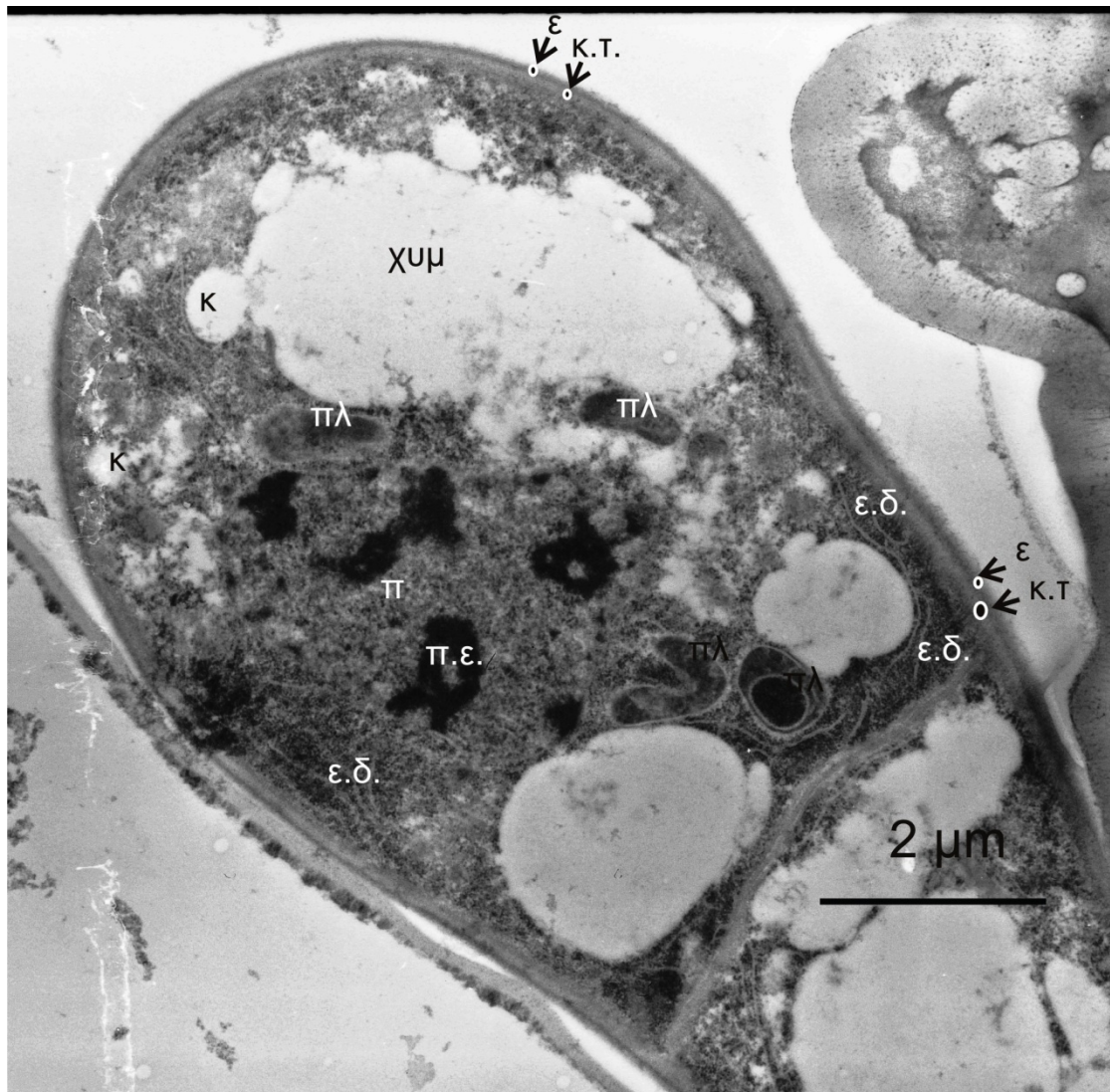
Εικόνα 84: Παρατήρηση κεφαλοειδών αδένων με το Η.Μ.Σ. Α. Διαρρηγμένος κεφαλοειδής αδένας τύπου Π. Διακρίνονται το εκκριτικό κύτταρο, ο υποεφυμενιδικός χώρος, τμήμα της εφυμενίδας/κυτταρικού τοιχώματος, το οποίο έχει αποκοπεί από την εκκριτική κεφαλή, και το έκκριμα. Κλίμακα 5  $\mu\text{m}$ . Β. Ρήξη της εφυμενίδας/κυτταρικού τοιχώματος (λευκό βέλος) Κλίμακα 10  $\mu\text{m}$ . Γ. Λεπτομέρεια από την εκκριτική κεφαλή, όπου φαίνεται η ρήξη της εφυμενίδας/κυτταρικού τοιχώματος (λευκό βέλος) Κλίμακα 5  $\mu\text{m}$ . Δ. Συσώρευση εκκρίματος στον υποεφυμενιδικό χώρο. (μαύρο βέλος) Κλίμακα 5  $\mu\text{m}$ . ε έκκριμα, , εκ.κ. εκκριτικό κύτταρο, εφ/κ.τ. εφυμενίδα/κυτταρικό τοίχωμα, κ κεφαλή, μ μίσχος, υ.ε.χ. υποεφυμενιδικός χώρος.



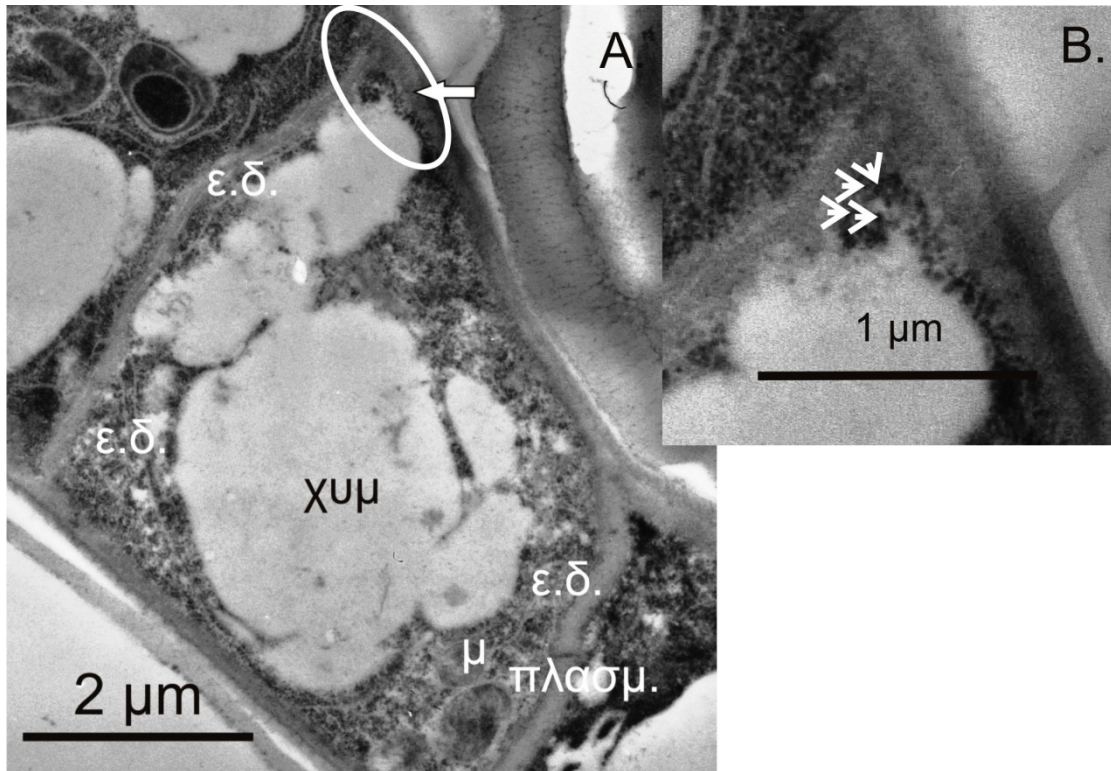
Εικόνα 85: Παρατήρηση εγκάρσιας τομής ασπιδοειδών αδένων, μονιμοποιημένων παρασκευασμάτων με το Ο.Μ έπειτα από χρώση με κυανό της τολουιδίνης. Α. κεφαλοειδής αδένας τύπου ΙΙ. Διακρίνονται το επιδερμικό κύτταρο της βάσης, ο μονοκύτταρος μίσχος, η κεφαλή του αδένος και το έκκριμα. Κλίμακα 20 μm. Β. κεφαλοειδής αδένας τύπου ΙΙ. Διακρίνεται ο υποεφυμενιδικός χώρος (λευκό βέλος). Κλίμακα 50 μm. Γ. κεφαλοειδής αδένας τύπου Ι. Διακρίνεται ο υποεφυμενιδικός χώρος (λευκό βέλος). Κλίμακα 50 μm. Δ. Κεφαλοειδής αδένας τύπου Ι με δικύτταρο μίσχο από νεαρό βλαστό. Κλίμακα 20 μm. β βάση, ε έκκριμα, κ εκκριτική κεφαλή, μ μίσχος, υ.ε.χ. υποεφυμενιδικός χώρος.



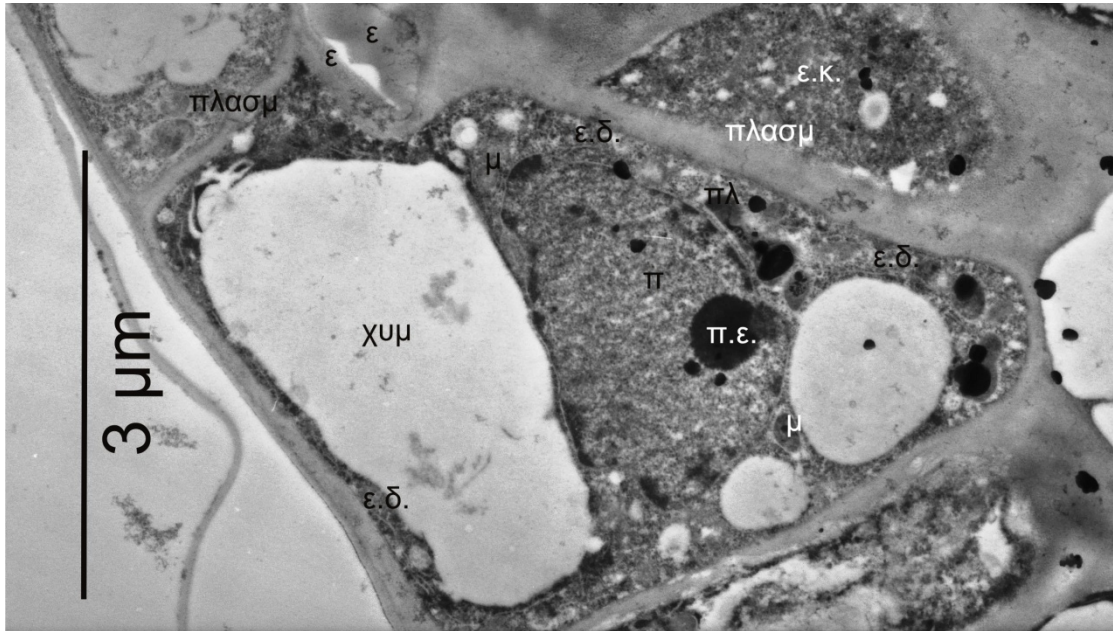
Εικόνα 86: Παρατήρηση εγκάρσιας τομής εκκριτικού κυττάρου νεαρού κεφαλοειδούς αδένου με το Η.Μ.Α. Α. Διακρίνεται πυκνό κυτόπλασμα με πολλά μιτοχόνδρια, ελάχιστα πλαστίδια, πολλά και εκτεταμένα δικτυοσώματα (οργανίδια Golgi), πολλές μεμβράνες αδρού ενδοπλασματικού δικτύου, ευδιάκριτος πυρήνας με πυρηνικά έγκλειστα. Κλίμακα 4  $\mu\text{m}$ . Β. μεγέθυνση της επιφάνειας που οριοθετείται με την έλλειψη. Ο υποεφυμενιδικός χώρος (μαύρα αστεράκια) δημιουργείται με την απόσπαση της εφυμενίδας (μαύρα βέλη) η οποία συμπαρασύρει και μέρος του κυτταρικού τοιχώματος. Επίσης εντοπίστηκαν λαβυρινθώδεις εσοχές του κυτταρικού τοιχώματος του εκκριτικού κυττάρου της κεφαλής, με αποτέλεσμα να αυξάνεται η επιφάνεια της κυτοπλασματικής μεμβράνης (λευκά βέλη). Κλίμακα 1  $\mu\text{m}$ . δ δικτυοσώματα, ε.δ. ενδοπλασματικό δίκτυο, κ κυστίδια (πυκνά με λευκό γράμμα, αραιά με μαύρο γράμμα, μ μιτοχόνδρια, π πυρήνας, π.ε. πυρηνικά έγκλειστα, πλ. πλαστίδια



Εικόνα 87: Παρατήρηση επιμήκους τομής εκκριτικού κυττάρου νεαρού κεφαλοειδούς αδένου με το Η.Μ.Δ. Εντοπίζονται πυρήνας (π) με πυρηνικά έγκλειστα (π.ε.), εκτεταμένο ενδοπλασματικό δίκτυο (ε.δ.), πλαστίδια (πλ), διάφορα κυστίδια (κ), χυμοτόπια (χυμ). Η εφυμενίδα (ε) καλύπτει το κυτταρικό τοίχωμα (κ.τ.). Στη βάση του εκκριτικού κυττάρου το κυτταρικό τοίχωμα παρουσιάζει μεγαλύτερο πάχος (τα βέλη δείχνουν την εφυμενίδα (ε) και το κυτταρικό τοίχωμα (κ.τ.) και το μέγεθος των κύκλων τη διαφορά του πάχους τους στην κορυφή του εκκριτικού κυττάρου και στη βάση του αντίστοιχα). Κλίμακα 2 μm



Εικόνα 88: Α. Παρατήρηση επιμήκους τομής κυττάρου μίσχου νεαρού κεφαλοειδούς αδένου με το Η.Μ.Δ. Διακρίνουμε πυκνό κυτόπλασμα, εκτεταμένο ενδοπλασματικό δίκτυο (ε.δ.), μιτοχόνδια (μ) και μεγάλα χυμοτόπια (χυμ). Μεταξύ του κυττάρου του μίσχου και του κυττάρου της βάσης εντοπίζονται πλασμοδέσμες (πλασμ.). Η εναπόθεση κουτίνης ή σουμπερίνης στα αντικλινή κυτταρικά τοιχώματα έχει ξεκινήσει (λευκό βέλος) Κλίμακα 2 μm. Β. Μεγέθυνση της περιοχής που οριοθετείται με την έλλειψη στην εικόνα Α. Τα βέλη δείχνουν τη θέση των μικροσωληνίσκων. Κλίμακα 1 μm



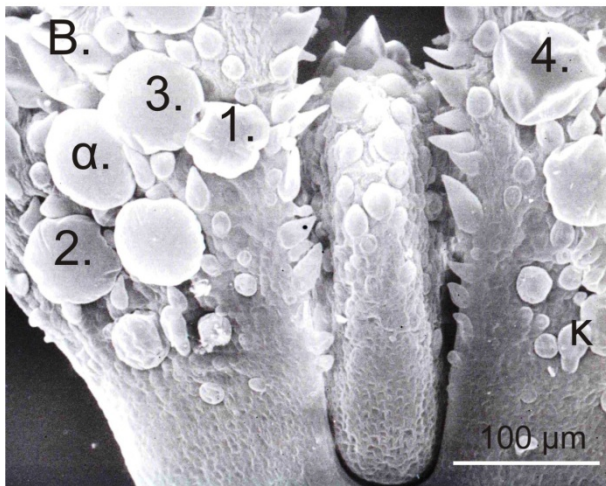
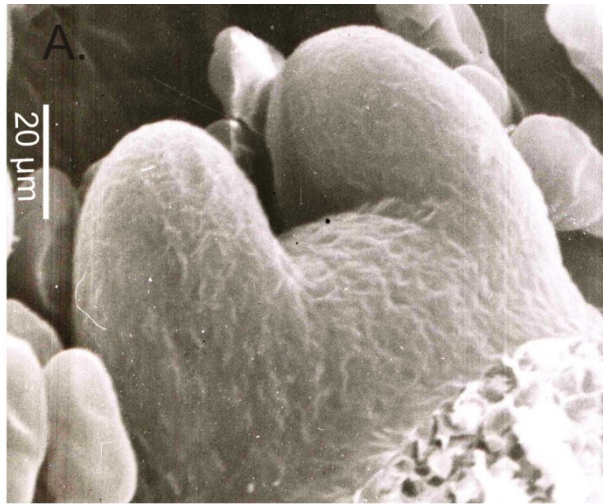
Εικόνα 89: Παρατήρηση επιμήκους τομής κυττάρου βάσης νεαρού κεφαλοειδούς αδένου με το Η.Μ.Δ. Εντοπίζονται μεγάλα χυμοτόπια (χυμ), πυρήνας (π) με πυρηνικά έγκλειστα (π.ε.), μιτοχόνδρια (μ), ενδοπλασματικό δίκτυο (ε.δ) και πλαστίδια (πλ). Η εφυμενίδα που καλύπτει τον αδένου είναι συνέχεια της εφυμενίδας των επιδερμικών κυττάρων. Το κύτταρο διαφέρει από τα γειτονικά επιδερμικά (ε.κ.) και επικοινωνεί με αυτά με πλασμοδέσμες (πλασμ). Κλίμακα 3 μm



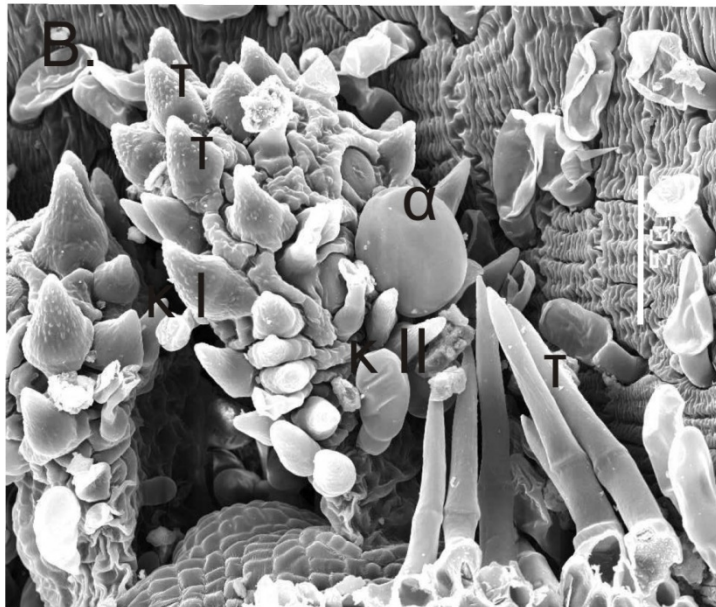
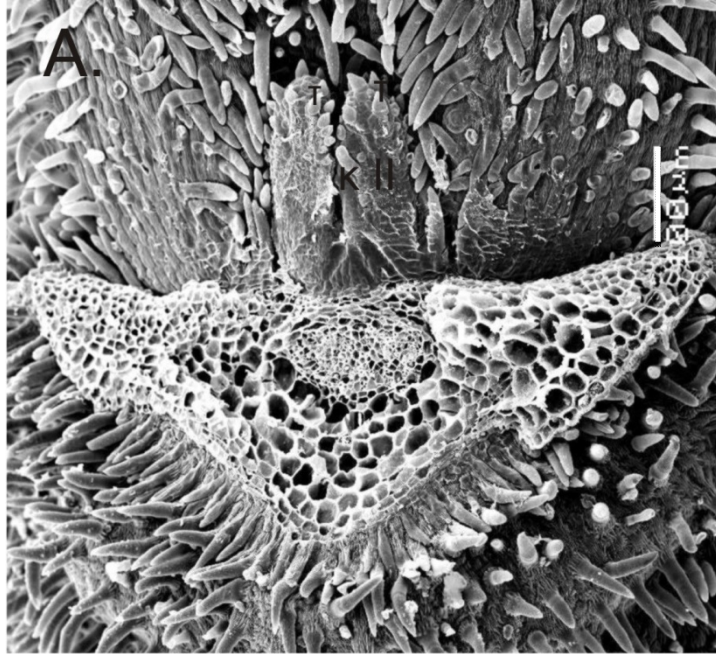
### **Οντογένεση τριχωμάτων**

Η ανάπτυξη των τριχωμάτων ξεκινάει σε ένα πολύ αρχικό στάδιο της ανάπτυξης του φύλλου, πριν από την ανάπτυξη των στομάτων. Στα εμβρυακά φύλλα διακρίνονται ασπιδοειδείς αδένες όλων των ηλικιών, από πολύ νεαρούς μέχρι πλήρως ανεπτυγμένους, καθώς και κεφαλοειδείς αδένες τύπου I και II. Στα φύλλα αυτά η πυκνότητα των αδένων είναι πολύ μεγάλη (Εικόνα 90, Εικόνα 91).

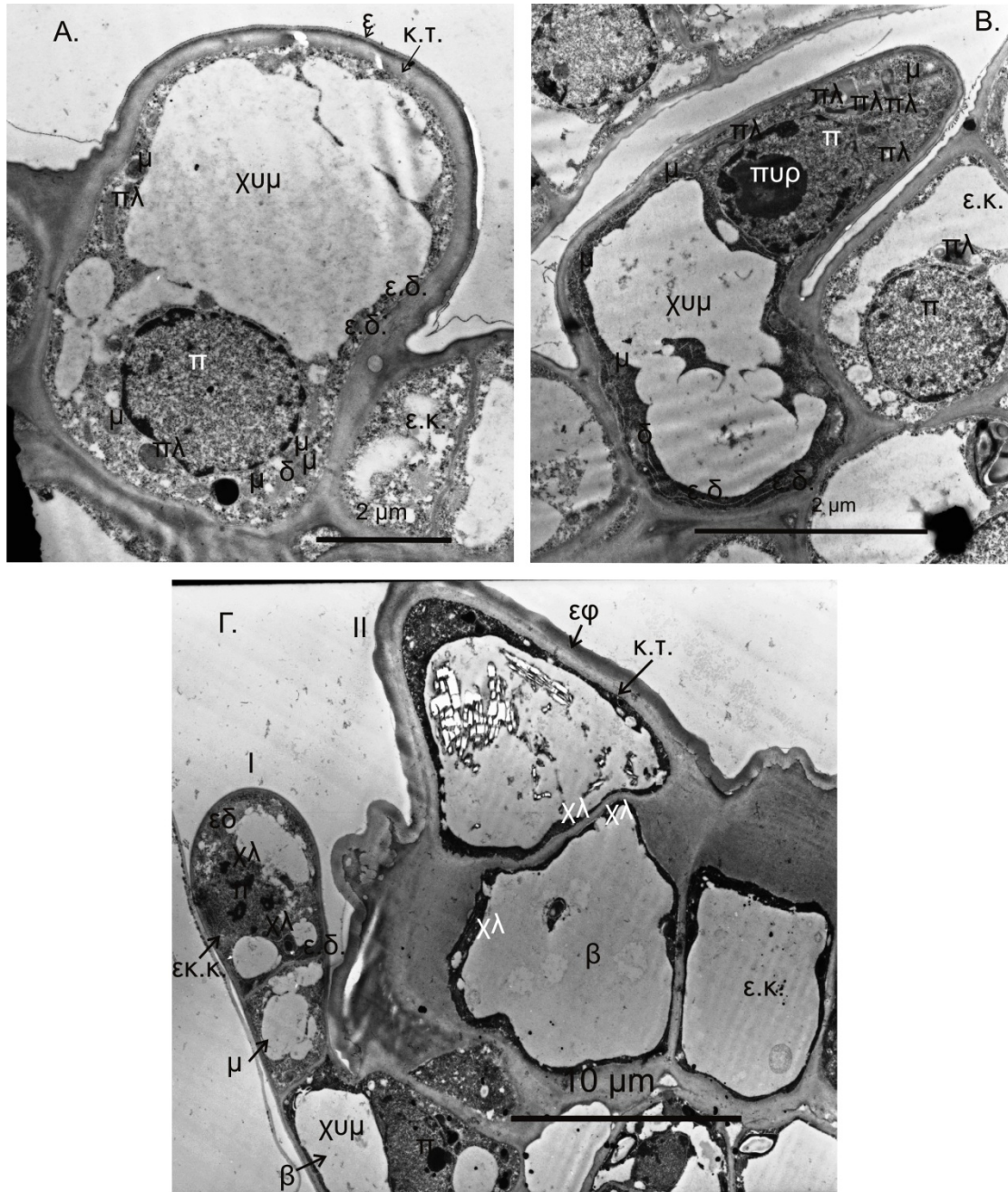
Η οντογένεση τόσο των αδενωδών όσο και των μη αδενωδών τριχωμάτων ξεκινά από ένα επιδερμικό κύτταρο, το οποίο διαφέρει από τα γειτονικά, διότι διαθέτει πυκνό κυτόπλασμα και μεγάλο πυρήνα (Εικόνα 92 Α). Το κύτταρο αυτό όχι μόνο μεγαλώνει σε διαστάσεις αλλά αναδιοργανώνεται, με το κατώτερο σημείο του να γεμίζει με χυμοτόπια και το ανώτερο, στο οποίο μεταφέρεται ο πυρήνας, να χαρακτηρίζεται από πυκνό κυτόπλασμα. Στο κυτόπλασμα εντοπίζονται ελάχιστα πλαστίδια, πολλά μιτοχόνδρια και εκτεταμένο αδρό ενδοπλασμικό δίκτυο (Εικόνα 92 Β). Στη φάση αυτή δεν είναι δυνατό να γίνει αντιληπτό αν πρόκειται για αδενώδη ή μη αδενώδη τρίχα. Οι περικλινείς διαιρέσεις του κυττάρου αυτού δημιουργούν το κύτταρο του μίσχου, το οποίο με τη σειρά του διαιρείται αντικλινώς για να δημιουργηθούν τα εκκριτικά κύτταρα, αν πρόκειται για αδενώδες τρίχωμα (Εικόνα 92 Γ).



Εικόνα 90: Παρατήρηση εμβρυακών φύλλων με το Η.Μ.Σ. Α. νεαρά τελείως αδιαφοροποίητα εμβρυακά φύλλα. Κλίμακα 20  $\mu\text{m}$ . Β. Τα εσωτερικά εμβρυακά φύλλα μόλις αρχίζουν να διαφοροποιούνται. Τα εξωτερικά εμβρυακά φύλλα είναι ήδη διαφοροποιημένα. Διακρίνονται ασπιδοειδείς ( $\alpha$ ) και ένας κεφαλοειδής αδένας ( $\kappa$ ). Οι αριθμοί υποδηλώνουν το βαθμό ωρίμασης των ασπιδοειδών αδένων. 1 νεαρός ασπιδοειδής αδένας (διακρίνονται τα εκκριτικά κύτταρα κάτω από την εφυμενίδα, 2-3 ώριμοι αδένες, 4 ήδη έχει διαρρηχτεί. Κλίμακα 100  $\mu\text{m}$ . Γ. Δύο ζεύγη διαφοροποιημένων εμβρυακών φύλλων. Με μαύρους αστερίσκους οι νεαροί ασπιδοειδείς αδένες, στους οποίους διακρίνονται, κάτω από την εφυμενίδα τα εκκριτικά κύτταρα, με άσπρους αστερίσκους οι ώριμοι αδένες. Κλίμακα 100  $\mu\text{m}$ . Σε καμία φωτογραφία δεν διακρίνονται στόματα.



Εικόνα 91: Παρατήρηση  
 εμβρυακών φύλλων με το Η.Μ.Σ.  
 Α. Εμβρυακά φύλλα τα οποία δεν  
 έχουν ακόμα διαφοροποιηθεί.  
 Διακρίνονται τρίχες και ένας  
 κεφαλοειδής (κ) αδένας τύπου ΙΙ.  
 Κλίμακα 100 μm. Β. Διαφοροποιημένα  
 εμβρυακά φύλλα. Διακρίνονται  
 τρίχες (τ) και κεφαλοειδείς (κ)  
 αδένες τύπου Ι και ΙΙ καθώς και  
 ασπιδοειδείς (α). Κλίμακα 50 μm.  
 Δεν διακρίνονται στόματα.



Εικόνα 92: Στάδια οντογένεσης τριχωμάτων. Παρατήρηση με το Η.Μ.Α. Α. Η οντογένεση τόσο των αδενωδών όσο και των μη αδενωδών τριχωμάτων ξεκινά από ένα επιδερμικό κύτταρο με πυκνό κυτόπλασμα και μεγάλο πυρήνα. Στο κυτόπλασμα εντοπίζονται πλαστίδια, μιτοχόνδρια και εκτεταμένο ενδοπλασματικό δίκτυο. Κλίμακα 2 μm. Β. Το επιδερμικό κύτταρο αναδιοργανώνεται, με το κατώτερο σημείο του να γεμίζει με χυμοτόπια και το ανώτερο, στο οποίο μεταφέρεται ο πυρήνας, να χαρακτηρίζεται από πυκνό κυτόπλασμα. Οι περικλινείς διαρρέσεις του επιδερμικού κυττάρου δημιουργούν το κύτταρο του μίσχου, το οποίο με τη σειρά του διαιρείται αντικλινώς, για να δημιουργηθούν ή το μη αδενώδες τρίχωμα ή τα εκκριτικά κύτταρα, αν πρόκειται για αδενώδες τρίχωμα. Κλίμακα 2 μm. Γ. Διακρίνονται ένας ώριμος κεφαλοειδής αδένας (I) και μία μη αδενώδης τρίχα (II). Κλίμακα 10 μm β βάση, ε.δ. ενδοπλασματικό δίκτυο, ε.κ. εκκριτικό κύτταρο, ε.κ. επιδερμικά κύτταρα, ε φυμενίδα, κ.τ. κυτταρικό τοίχωμα, μ μίσχος, π πυρήνας, πυρ πυρηνίσκος, χλ χλωροπλάστης, χυμ χυμοτόπιο.

### 3.6. ΣΤΟΜΑΤΑ

Στόματα εντοπίζονται και στις δύο επιφάνειες των φύλλων. Επομένως το φυτό χαρακτηρίζεται αμφιστοματικό. Αν και πολλές φορές δημιουργείται σύγχυση μεταξύ του διακυτικού (diacytic) και του παρακυτικού (paracytic) τύπου στομάτων, το φυτό διαθέτει στόματα διακυτικά, με τα δύο παραστοματικά κύτταρα να έχουν τα κοινά τους τοιχώματα κάθετα προς τον κατά μήκος άξονα των καταφρακτικών κυττάρων (Εικόνα 95 Α, Γ, Ε).

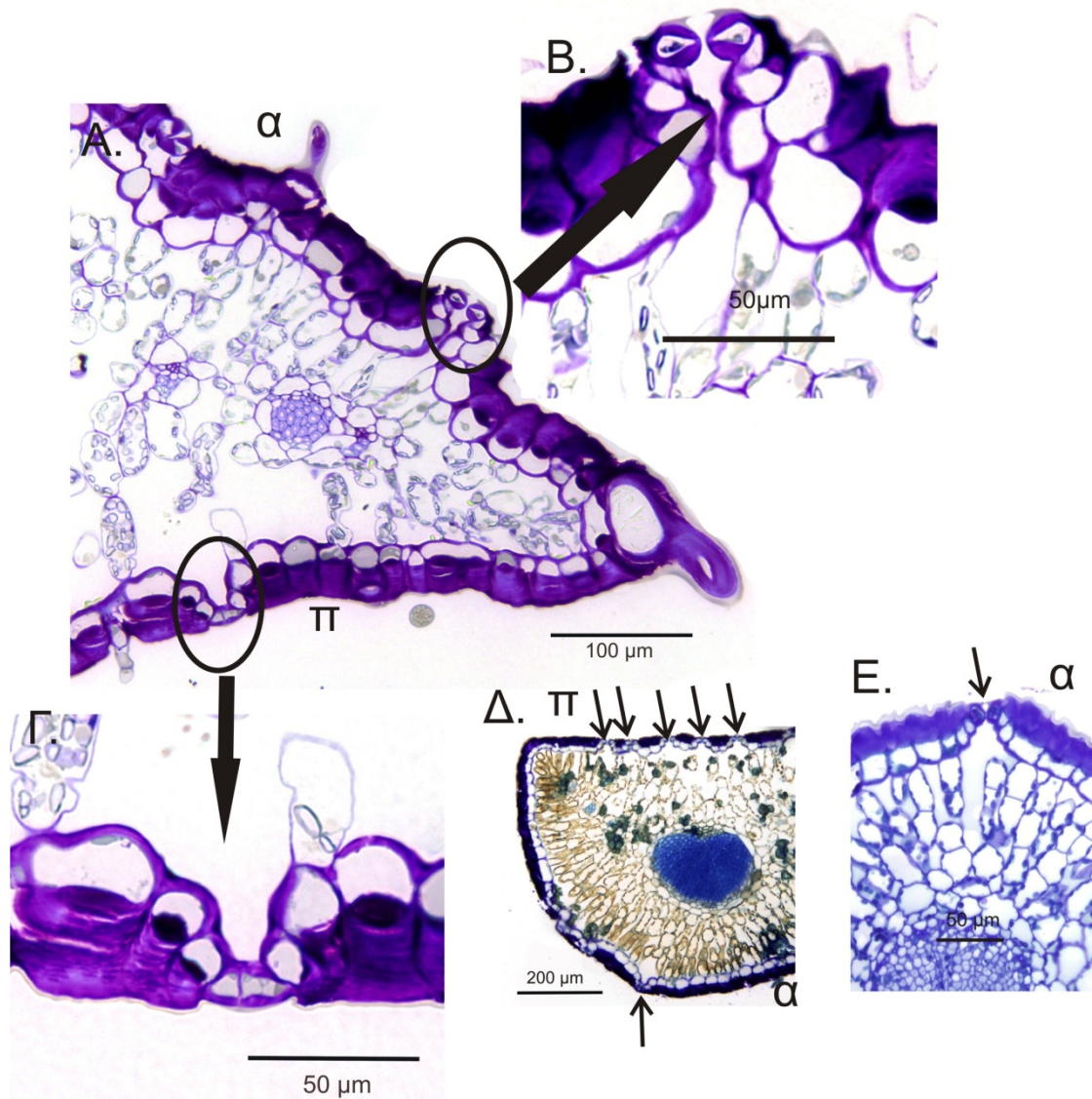
Παρατηρήθηκε ότι τα στόματα στην προσαξονική επιφάνεια όλων των κατηγοριών των φύλλων είναι στο ίδιο επίπεδο με τα επιδερμικά. Τα στόματα στην αποαξονική επιφάνεια είναι ανορθωμένα προς τα πάνω (Εικόνα 93 Α, Β, Γ). Επίσης εντοπίστηκαν στόματα και κατά μήκος της κεντρικής νεύρωσης των φύλλων (Εικόνα 39, Εικόνα 93 Ε).

Τα καταφρακτικά κύτταρα έχουν σχήμα νεφροειδές (Εικόνα 94 Δ), έχουν ανισοπαχή κυτταρικά τοιχώματα (Εικόνα 94 Ε) και οι παχύνσεις τους σχηματίζουν οφρύες (μικρές προεξοχές), τόσο εξωτερικά του στοματικού πόρου όσο και εσωτερικά προς το μεγάλο υποστοματικό θάλαμο (Εικόνα 94 Β, Γ, Ε, Εικόνα 95 Β). Λεπτή εφυμενίδα καλύπτει τα καταφρακτικά κύτταρα αλλά και τον υποστοματικό θάλαμο (Εικόνα 94 Α, Β). Έχει παρατηρηθεί το φαινόμενο τα στόματα να περιβάλλουν περιμετρικά τα ασπιδοειδή αδενώδη τριχώματα (Εικόνα 94 Γ, Εικόνα 95 Δ).

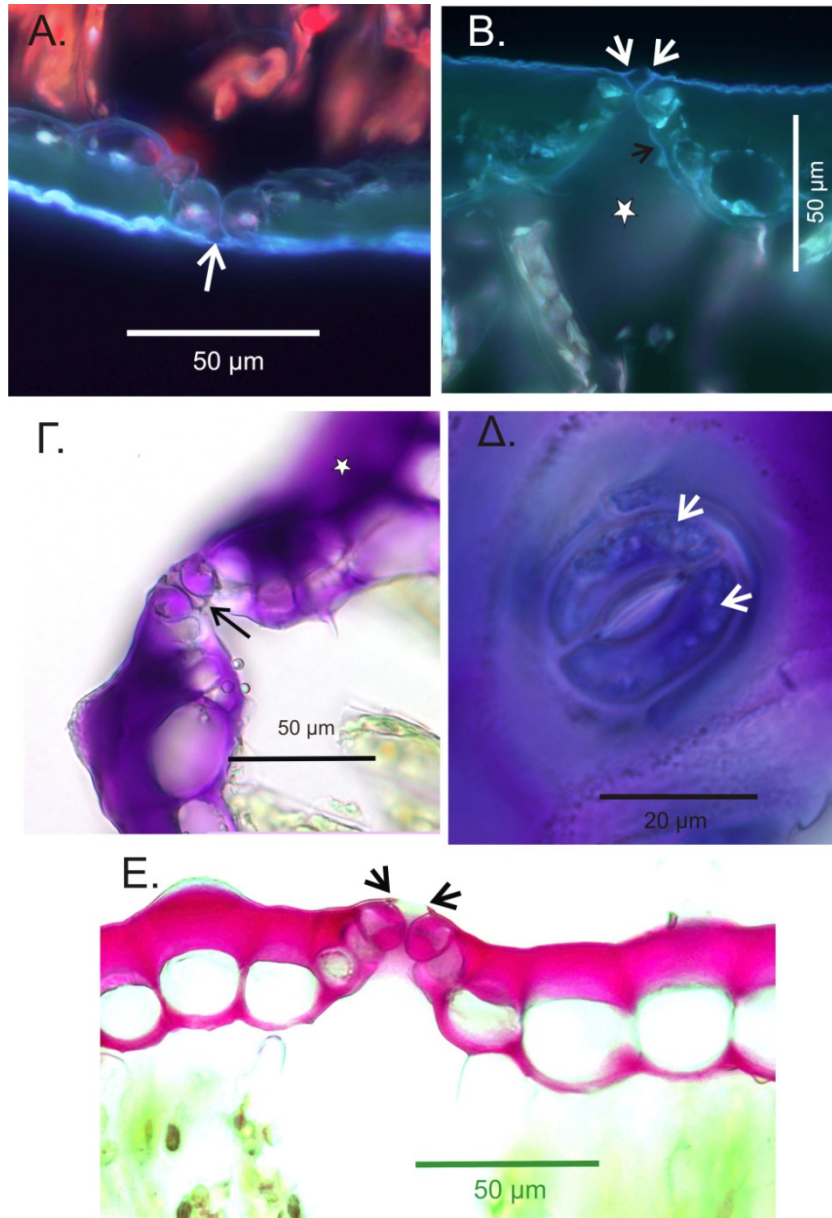
Η οντογένεση των στομάτων χρονικά ακολουθεί την οντογένεση των τριχωμάτων. Στα εμβρυακά φύλλα, ενώ διακρίνονται τριχώματα με ποικίλο βαθμό ωρίμασης, δεν διακρίνονται στόματα (Εικόνα 90, Εικόνα 91). Η συμμετρική διαίρεση του μητρικού κυττάρου στόματος παράγει τα δύο καταφρακτικά κύτταρα. Τα κύτταρα αυτά διαθέτουν πολλά μιτοχόνδρια, δικτυοσώματα, αδρό ενδοπλασμικό δίκτυο, χλωροπλάστες με μεγάλους αμυλόκοκκους και κυστίδια διαφόρων μεγεθών (Εικόνα 96 Α). Τα καταφρακτικά κύτταρα χαρακτηρίζονται από ανισοπαχή κυτταρικά τοιχώματα εξαιτίας της εναπόθεσης κυτταρίνης και πηκτίνης. Τα κυτταρικά τοιχώματα των καταφρακτικών προς τα γειτονικά επιδερμικά κύτταρα δεν παρουσιάζουν παχύνσεις. Επίσης δεν ανιχνεύθηκαν πλασμοδέσμες (Εικόνα 96 Β).

Σχετικά με την κατανομή των στομάτων στις διάφορες κατηγορίες φύλλων, δεν ήταν δυνατή η με ακρίβεια αποτύπωσή τους, καθώς πολλά στόματα είναι κρυμμένα κάτω

από αδενώδη και μη αδενώδη τριχώματα. Το δεδομένο είναι ότι δεν ανιχνεύονται στόματα, τουλάχιστον στη βάση της προσαξονικής επιφάνειας των φύλλων (Εικόνα 97), ενώ κατά μήκος της κεντρικής νεύρωσης είναι ελάχιστα (Εικόνα 93 Ε, Εικόνα 39).

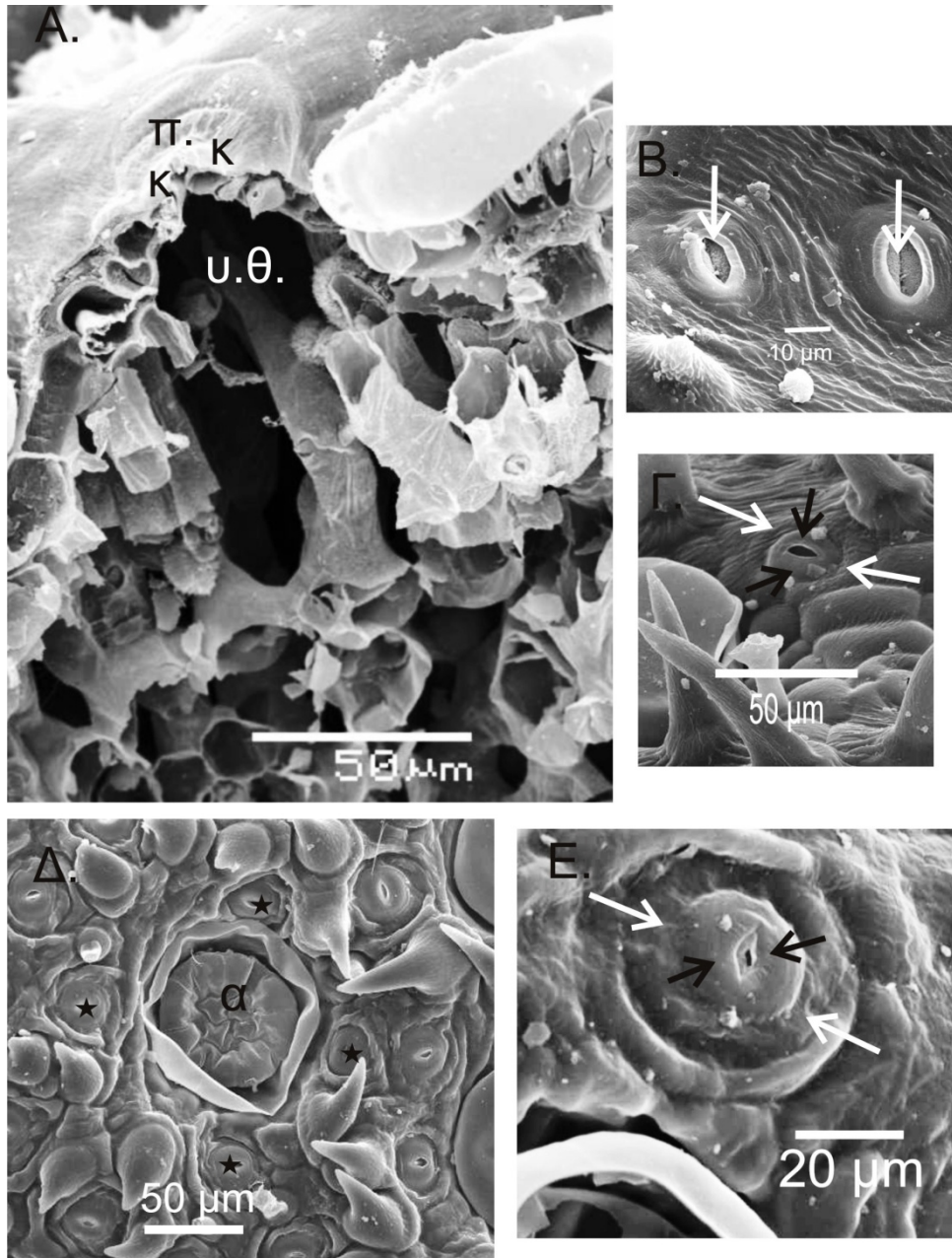


Εικόνα 93: Παρατήρηση εγκάρσιας τομής μονιμοποιημένων παρασκευασμάτων έπειτα από χρώση με τολουιδίνη με το Ο.Μ. Α. ανοιξιότιο φύλλο. Διακρίνονται τα υπερυψωμένα στόματα της αποαζονικής επιφάνειας (σε μεγέθυνση στη φωτογραφία Β. Κλίμακα 50 μm) καθώς και τα στόματα της προσαζονικής επιφάνειας (σε μεγέθυνση στη φωτογραφία Γ. Κλίμακα 50 μm) τα οποία βρίσκονται στο ίδιο επίπεδο με τα επιδερμικά κύτταρα. Κλίμακα 100 μm. Δ. Χειμωνιάτικο φύλλο. Η ίδια διαφορά στη θέση των στομάτων σε σχέση με τα επιδερμικά κύτταρα στην προσαζονική και αποαζονική επιφάνεια των φύλλων παρατηρείται και στις άλλες κατηγορίες φύλλων (μαύρα βέλη). Ε. στόματα παρατηρήθηκαν και κατά μήκος της κεντρικής νεύρωσης (μαύρο βέλος). Κλίμακα 50 μm α Αποαζονική επιφάνεια, π προσαζονική επιφάνεια. Χαρακτηριστική είναι και η μονή στρώση κυττάρων τόσο στην αποαζονική όσο και στην προσαζονική επιφάνεια.

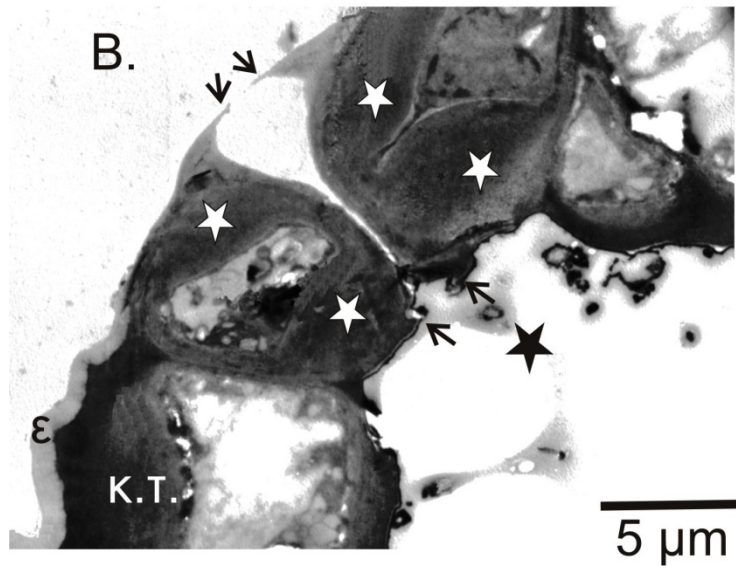
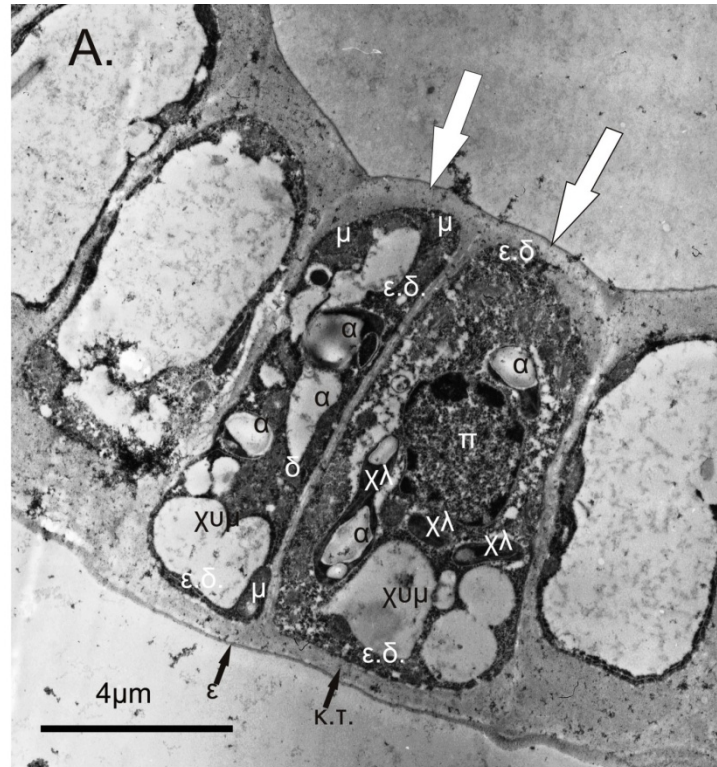


Εικόνα 94: Παρατήρηση εγκάρσιας τομής στόματος έπειτα από χρώση με  $AlCl_3$  και παρατήρηση στο μικροσκόπιο φθορισμού. Το βέλος δείχνει τις οφρύνες που καλύπτουν τα καταφρακτικά κύτταρα εξωτερικά. Ο λευκός αστερίσκος δείχνει τον υποστοματικό θάλαμο. Κλίμακα 50  $\mu m$ . Παρατήρηση εγκάρσιας τομής στόματος με μικροσκόπιο φθορισμού (αυτοφθορισμός). Τα βέλη δείχνουν τις οφρύνες οι οποίες είναι καλυμμένες με εφυμενίδα (γαλάζιος φθορισμός). Κλίμακα 50  $\mu m$ . Γ. Παρατήρηση εγκάρσιας τομής στόματος από νωπό παρασκεύασμα, έπειτα από χρώση με κυανό της τολουιδίνης. Τα στόματα συνήθως περιβάλλουν τα ασπιδοειδή αδενώδη τριχώματα (λευκός αστερίσκος). Το μαύρο βέλος δείχνει τις οφρύνες που καλύπτουν εσωτερικά τον στοματικό πόρο. Κλίμακα 50  $\mu m$ . Επιφανειακή τομή φύλλου (στο ύψος της επιδερμίδας) από νωπό παρασκεύασμα και παρατήρηση έπειτα από χρώση με κυανό της τολουιδίνης. Τα λευκά βέλη δείχνουν τα καταφρακτικά κύτταρα. Κλίμακα 20  $\mu m$ . Ε. Παρατήρηση νωπού παρασκευάσματος έπειτα από χρώση με ερυθρό του ρουθηνίου. Τα μαύρα βέλη δείχνουν τις εξωτερικές οφρύνες. Παρατηρούνται τα παχιά κυτταρικά τοιχώματα των επιδερμικών κυττάρων και τα ανισόπαχα κυτταρικά τοιχώματα των καταφρακτικών κυττάρων. Κλίμακα 50  $\mu m$

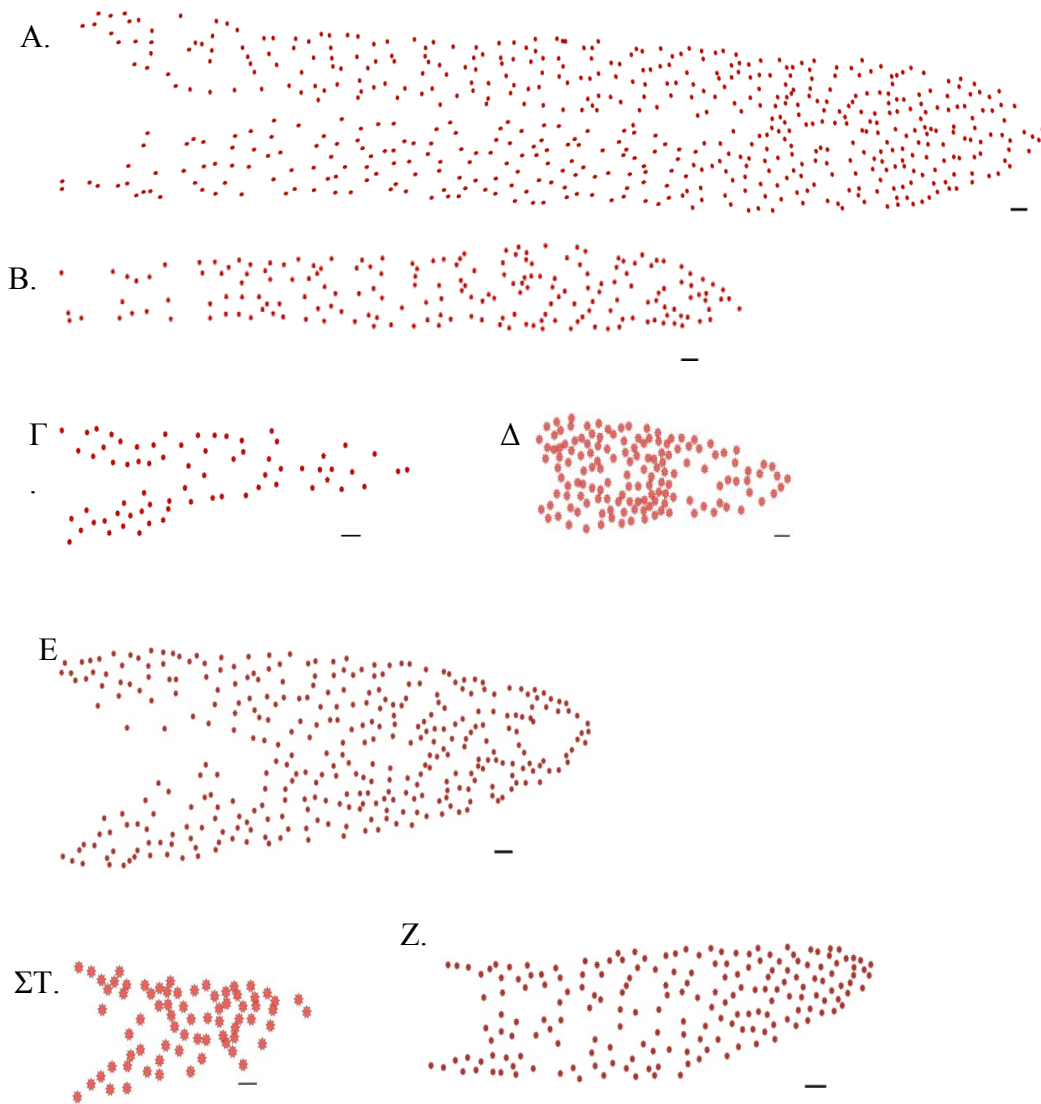




Εικόνα 95: Παρατήρηση στομάτων με Η.Μ.Σ. Εγκάρσια τομή στόματος. Διακρίνονται ο μεγάλος υποστοματικός θάλαμος (υ.θ.), τα καταφρακτικά κύτταρα (κ) καθώς και τα παραστοματικά (π) κάθετα προς τα καταφρακτικά (Διακτυτικός τύπος στόματος). Κλίμακα 50 μm. Β. Τα λευκά βέλη δείχνουν το κλειστό στοματικό πόρο. Το λευκό δαχτυλίδι που καλύπτει το στοματικό πόρο είναι οι οφρύνες. Κλίμακα 10 μm. Γ. θέση των παραστοματικών κυττάρων σε σχέση με τα καταφρακτικά (διακτυτικός τύπος στόματος) Κλίμακα 50 μm. Δ. τα στόματα (μαύροι αστερίσκοι) περιβάλλουν περιμετρικά τους ασπιδοειδείς αδένες. Κλίμακα 50 μm. Ε. θέση των παραστοματικών κυττάρων σε σχέση με τα καταφρακτικά. (διακτυτικός τύπος στόματος) Κλίμακα 20 μm



Εικόνα 96: Παρατήρηση με Η.Μ.Α. Α. οντογένεση στόματος. Τα λευκά βέλη δείχνουν τα δύο καταφρακτικά κύτταρα τα οποία έχουν δημιουργηθεί από τη συμμετρική διαίρεση του μητρικού των καταφρακτικών κυττάρων. Ο στοματικός πόρος δεν έχει ακόμα ανοίξει. Στα κύτταρα αυτά διακρίνονται πυκνό κυτόπλασμα, μεγάλος πυρήνας (π), χλωροπλάστες (χλ) με μεγάλους αμυλόκοκκους (α), διάσπαρτα χυμοτόπια (χυμ), μιτοχόνδρια (μ), αδρό ενδοπλασματικό (ε.δ.), δικτυοσώματα (δ). Κλίμακα 4 μm Β. Ωριμο στόμα σε τομή κάθετη προς την επιφάνεια του φύλλου. Τα βέλη δείχνουν τις οφρύνες που καλύπτουν το στοματικό πόρο. Ο μαύρος αστερίσκος υποδηλώνει τη θέση του υποστοματικού θαλάμου. Λεπτή εφυμενίδα (ε) καλύπτει τα καταφρακτικά. Τα καταφρακτικά κύτταρα χαρακτηρίζονται από ανισοπαχή κυτταρικά τοιχώματα με την εναπόθεση κυτταρίνης και πηκτίνης (λευκοί αστερίσκοι). Τα κυτταρικά τοιχώματα των καταφρακτικών προς τα γειτονικά επιδερμικά κύτταρα δεν παρουσιάζουν παχύνσεις. Επίσης δεν ανιχνεύθηκαν πλασμοδέσμες με τα γειτονικά επιδερμικά κύτταρα. Κλίμακα 5 μm



Εικόνα 97: Κατανομή στομάτων στην προσαξονική επιφάνεια των διαφόρων κατηγοριών φύλλων. Τα στόματα παρουσιάζονται με κόκκινους αστερίσκους Α. Ανοιξιάτικο φύλλο, Β. ενδιάμεσο ανοιξιάτικο, Γ. επιμηκυσμένο καλοκαιρινό, Δ. καλοκαιρινό, Ε. βράκτιο, ΣΤ. φθινοπωρινό, Ζ. χειμωνιάτικο. Δεν ανιχνεύονται στόματα στη βάση των φύλλων, ενώ κατά μήκος της κεντρικής νεύρωσης είναι πολύ λίγα. Το μέγεθος του συμβόλου που χρησιμοποιήθηκε (κόκκινοι αστερίσκοι) δεν υποδηλώνει το μέγεθος των στομάτων. Κλίμακα 100  $\mu\text{m}$

### 3.7. ΙΣΤΟΧΗΜΕΙΑ

Με τις διάφορες ιστοχημικές δοκιμές έχουμε ενδείξεις ότι στα φύλλα του φυτού συγκεντρώνονται αρκετοί δευτερογενείς μεταβολίτες.

#### Αντιδραστήριο Nadi

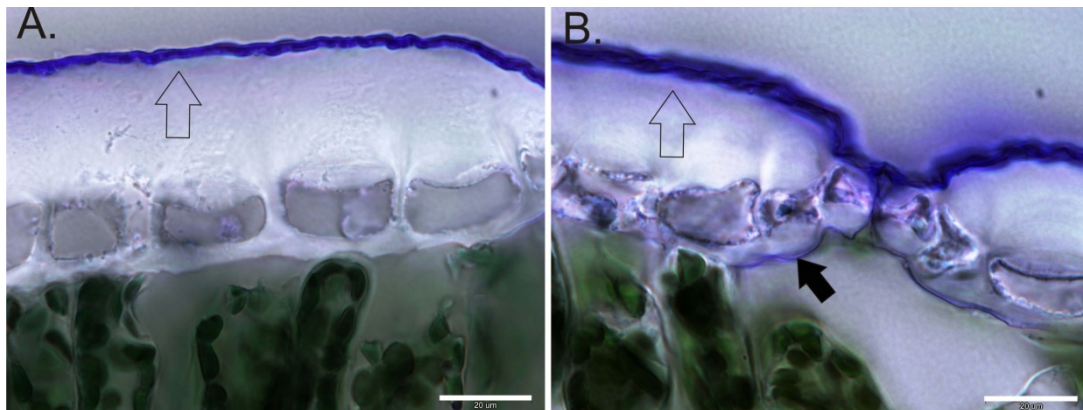
Με το αντιδραστήριο Nadi, εντοπίζονται τερπένια τα οποία χρωματίζονται μπλε-ιώδη. Σε εγκάρσιες τομές νωπών και ώριμων φύλλων, προκύπτουν τα παρακάτω αποτελέσματα:

Η εφυμενίδα και τα επιδερμικά κύτταρα τόσο της αποαξονικής όσο και της προσαξονικής επιφάνειας των φύλλων όλων των εποχών, χρωματίζονται μπλε-ιώδη (Εικόνα 98, Εικόνα 99, Εικόνα 101).

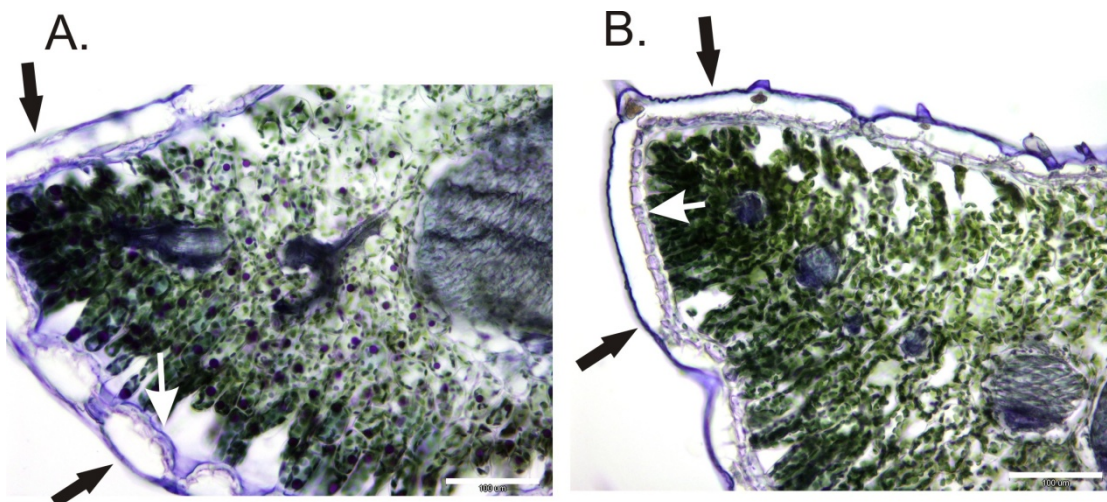
Τα κύτταρα του μεσοφύλλου δεν αντιδρούν με τη συγκεκριμένη χρωστική, εκτός από τις σφαιρικές δομές μέσα στα κύτταρα του παρεγγύματος οι οποίες χρωματίζονται έντονα μπλε-ιώδη (Εικόνα 100). Αυτές οι σφαιρικές δομές είναι ορατές με ή χωρίς τη βοήθεια των ιστοχημικών μεθόδων. Το γεγονός ότι χρωματίζονται εκλεκτικά με τα αντιδραστήρια Nadi και Sudan IV (Εικόνα 104) οδηγεί στο συμπέρασμα ότι είναι τερπένια λιπιδικής φύσης (ελαιοσταγονίδια). Παρουσιάζουν δε μία εποχική διακύμανση καθώς τα ανοιξιάτικα φύλλα, στην αρχή της εμφάνισής τους, νωρίς την άνοιξη δεν εμφανίζουν τέτοιες δομές. Η εικόνα αυτή αλλάζει από τα μέσα της άνοιξης, καθώς τα ενδιάμεσα ανοιξιάτικα, τα επιμηκυσμένα καλοκαιρινά, τα καλοκαιρινά αλλά και τα φθινοπωρινά φύλλα είναι γεμάτα ελαιοσταγονίδια. Σχετικά με τον τοπικό προσδιορισμό τους στο μεσόφυλλο, στα ανοιξιάτικα φύλλα, τα οποία είναι και τα μοναδικά με κάθετο προσανατολισμό ως προς το βλαστό, εμφανίζουν μεγαλύτερη συγκέντρωση ελαιοσταγονιδίων στην προσαξονική επιφάνεια των φύλλων και ιδίως στο κράσπεδό τους. Στις άλλες κατηγορίες των φύλλων τέτοιου είδους ελαιοσταγονίδια με θετική αντίδραση στο Nadi εντοπίστηκαν περιμετρικά στο μεσόφυλλο και διάσπαρτα στο παρέγχυμα (Εικόνα 101).

Πέρα από το μεσόφυλλο, τέτοιου είδους ελαιοσταγονίδια εντοπίστηκαν στον υποεφυμενιδικό χώρο της κεφαλής του ασπιδοειδούς αδένου, στην κεφαλή των κεφαλοειδών αδένων και στα κύτταρα των μίσχων τόσο των κεφαλοειδών όσο και των ασπιδοειδών αδένων. Το εσωτερικό της κεφαλής τόσο των ασπιδοειδών όσο και των κεφαλοειδών αδένων δεν χρωματίζεται. Τα κύτταρα όμως της κεφαλής των

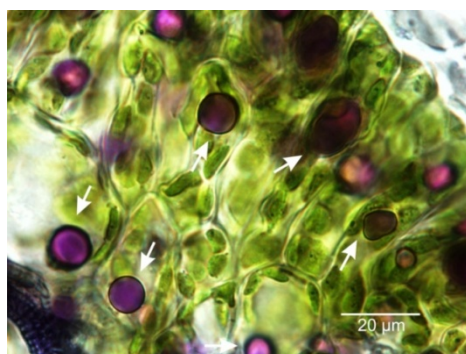
ασπιδοειδών, η εφυμενίδα που την περιβάλλει καθώς και ο μίσχος των κεφαλοειδών και ασπιδοειδών αδένων παρουσιάζουν θετική αντίδραση (Εικόνα 102).



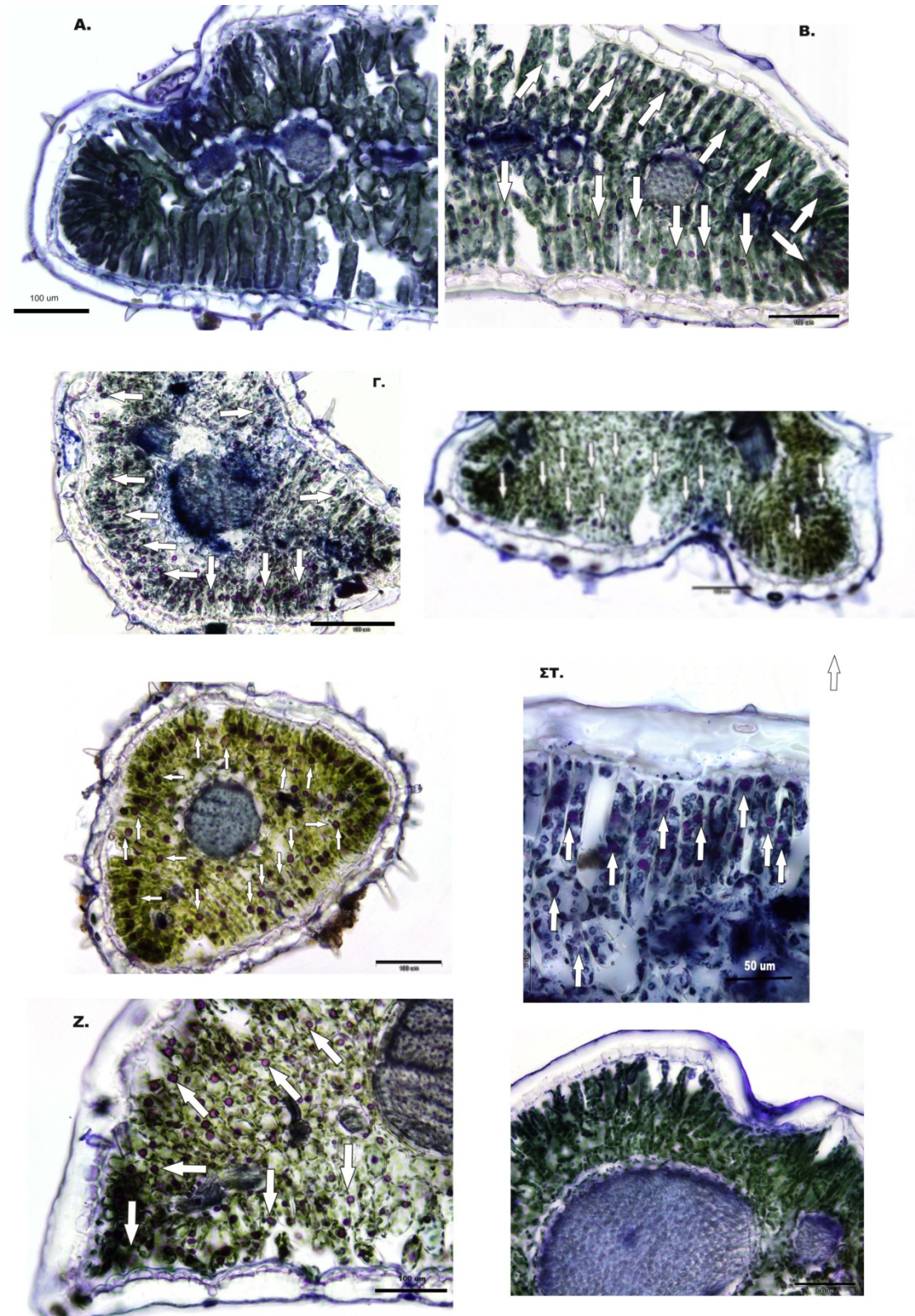
Εικόνα 98: Χρώση με αντιδραστήριο NADI όπως φαίνεται με το Ο.Μ. Α. Λεπτομέρεια από την εφυμενίδα (λευκό βέλος) Β. η εφυμενίδα τόσο των εξωτερικών περικλινών κυτταρικών τοιχωμάτων (λευκό βέλος) όσο και των εσωτερικών περικλινών κυτταρικών τοιχωμάτων στον υποστομάτιο χώρο (μαύρο βέλος) αντιδρούν στη χρωστική. Επίσης διακρίνεται το πολύ παχύ κυτταρικό τοίχωμα σε σχέση με την εφυμενίδα. Κλίμακα 20 μm



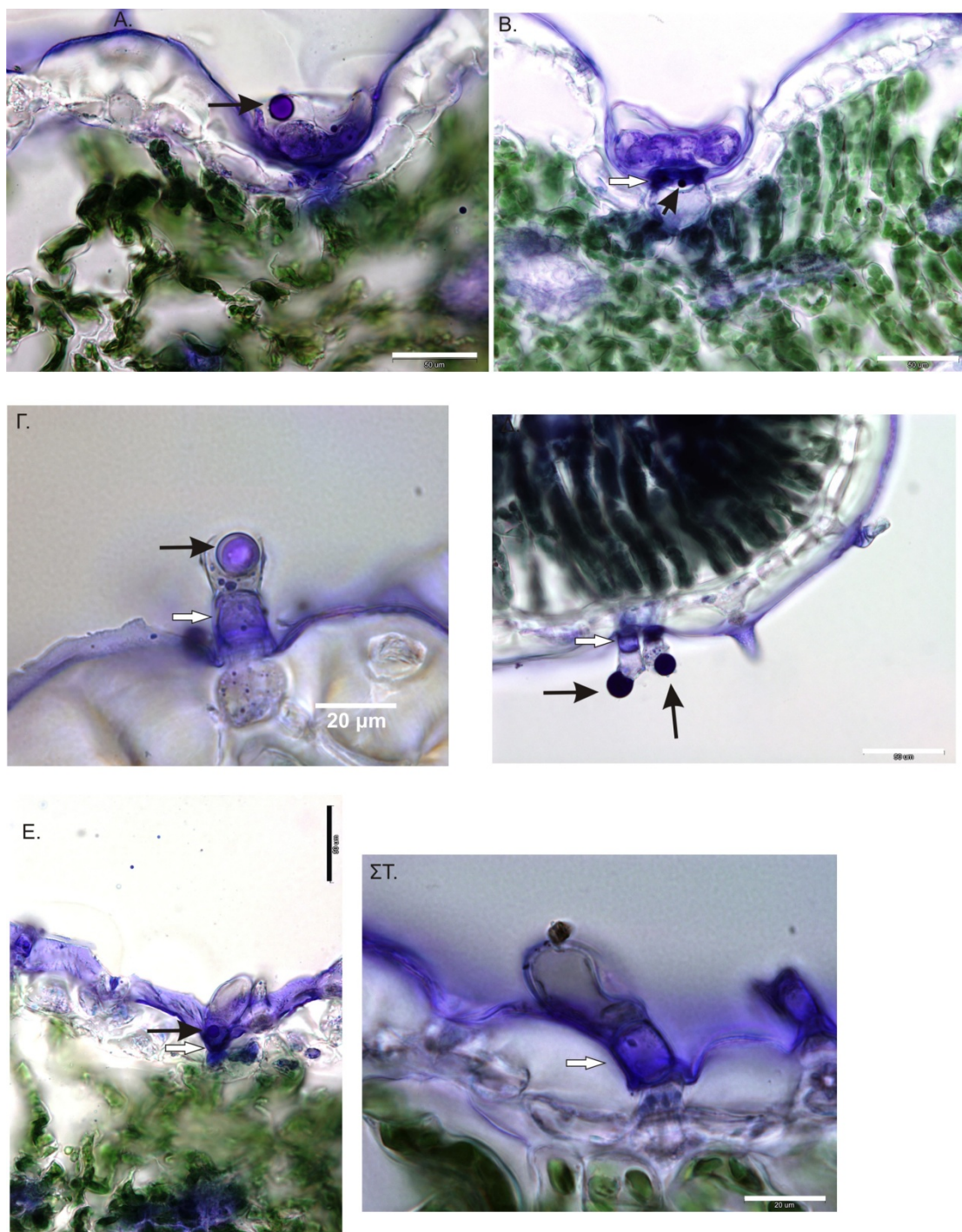
Εικόνα 99: Χρώση με αντιδραστήριο NADI όπως φαίνεται με το Ο.Μ. Η εφυμενίδα (μαύρος βέλος) και τα κύτταρα της επιδερμίδας (άσπρο βέλος) τόσο της αποαξονικής όσο και της προσαξονικής χρωματίζονται μπλε-ιώδη. Η επιδερμίδα αποτελείται από μονή στρώση κυττάρων. Α. φθινοπωρινό φύλλο Β. χειμωνιάτικο φύλλο Κλίμακα 100 μm



Εικόνα 100: Χρώση με αντιδραστήριο NADI όπως φαίνεται με το Ο.Μ. Τα κύτταρα του μεσοφύλλου δεν χρωματίζονται εκτός από τα ελαιοσταγονίδια (λευκά βέλη). Κλίμακα 20 μm



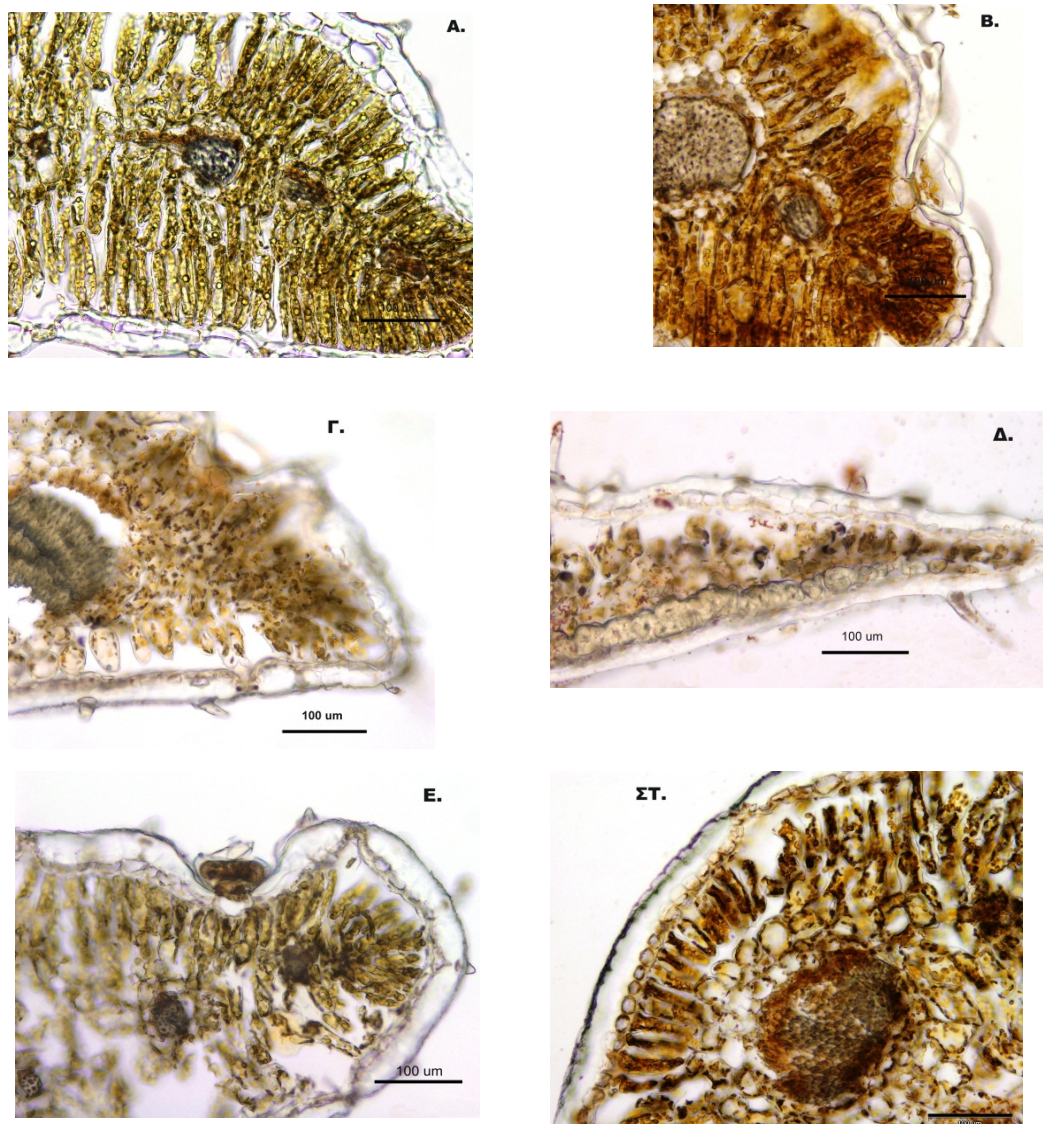
Εικόνα 101: Χρώση με αντιδραστήριο NADH όπως φαίνεται με το Ο.Μ. Α. ανοιξιάτικο φύλλο αρχή της άνοιξης. Δεν εντοπίζονται ελαιοσταγονίδια. Β. ανοιξιάτικο φύλλο από τα μέσα της άνοιξης. Γ. ενδιάμεσο ανοιξιάτικο Δ. επιμηκυμένο καλοκαιρινό Ε. καλοκαιρινό ΣΤ. βράκτιο Ζ. φθινοπωρινό Η. χειμωνιάτικο φύλλο. Στη τελευταία κατηγορία δεν ανιχνεύονται ελαιοσταγονίδια. Τα βέλη δείχνουν τη θέση των ελαιοσταγονιδίων. Η εφυμενίδα και τα επιδερμικά κύτταρα χρωματίζονται μπλε-ιώδη. Κλίμακα 100 μm



Εικόνα 102: Χρώση με αντιδραστήριο NAD1 όπως φαίνεται με το Ο.Μ. Α και Β. ασπιδοειδής αδένας. Διακρίνεται ελαιοσταγονίδιο στον υποεμφυμενιδικό χώρο και στο κύτταρο του μίσχου (μαύρα βέλη). Θετική αντίδραση παρουσιάζουν τα εκκριτικά κύτταρα της κεφαλής και το κύτταρο του μίσχου (λευκά βέλη). Γ και Δ. κεφαλοειδείς αδένες τύπου Ι. Ελαιοσταγονίδια εντοπίζονται στην κεφαλή. Θετική αντίδραση δείχνει το κύτταρο του μίσχου. Ε. και ΣΤ. κεφαλοειδείς αδένες τύπου ΙΙ. Ελαιοσταγονίδια εντοπίζονται στο κύτταρο του μίσχου το οποίο παρουσιάζει και θετική αντίδραση. Κλίμακα: Α, Β, Δ, Ε 50 μm Γ, ΣΤ 20 μm

## Dragendorff

Χρησιμοποιείται για την ανίχνευση των αλκαλοειδών, τα οποία χρωματίζει έντονο πορτοκαλί. Το αντιδραστήριο δεν έδωσε θετική αντίδραση στους ιστούς του φύλλου σε καμία εποχή (Εικόνα 103).



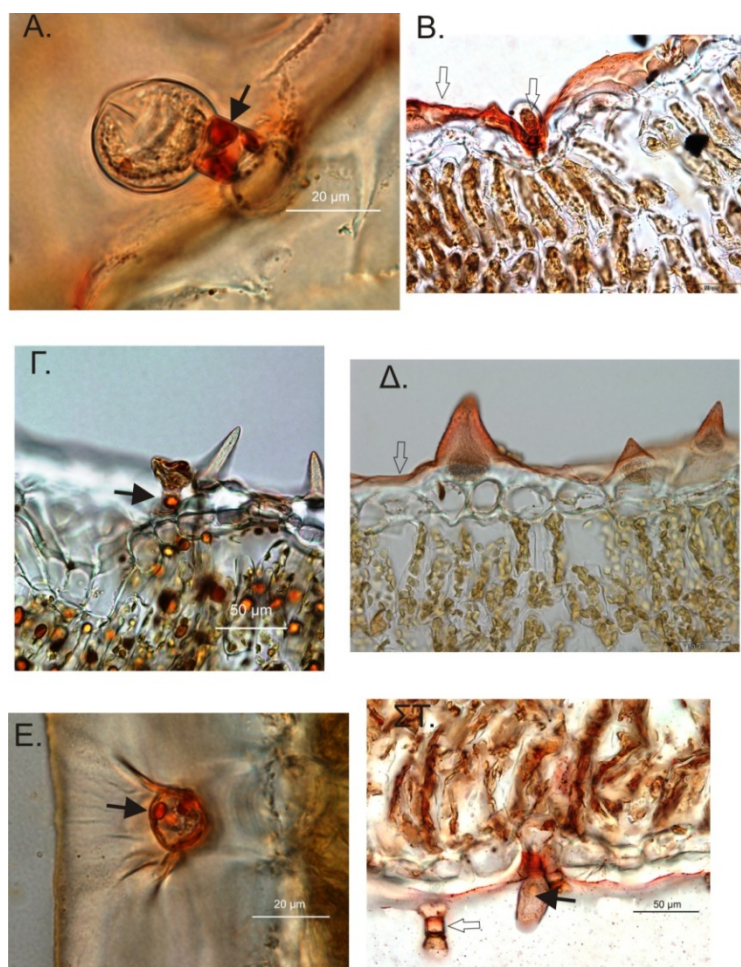
Εικόνα 103: Χρώση με αντιδραστήριο Dragendorff όπως φαίνεται με το Ο.Μ. Δεν αντέδρασαν θετικά ούτε τα κύτταρα του μεσοφύλλου σε καμία κατηγορία φύλλων αλλά ούτε και οι αδένες. Α. ανοιξιόφυτο φύλλο Β. ενδιάμεσο ανοιξιόφυτο Γ. καλοκαιρινό Δ. βράκτιο Ε. φθινοπωρινό ΣΤ. χειμωνιάτικο φύλλο. Κλίμακα 100 μm



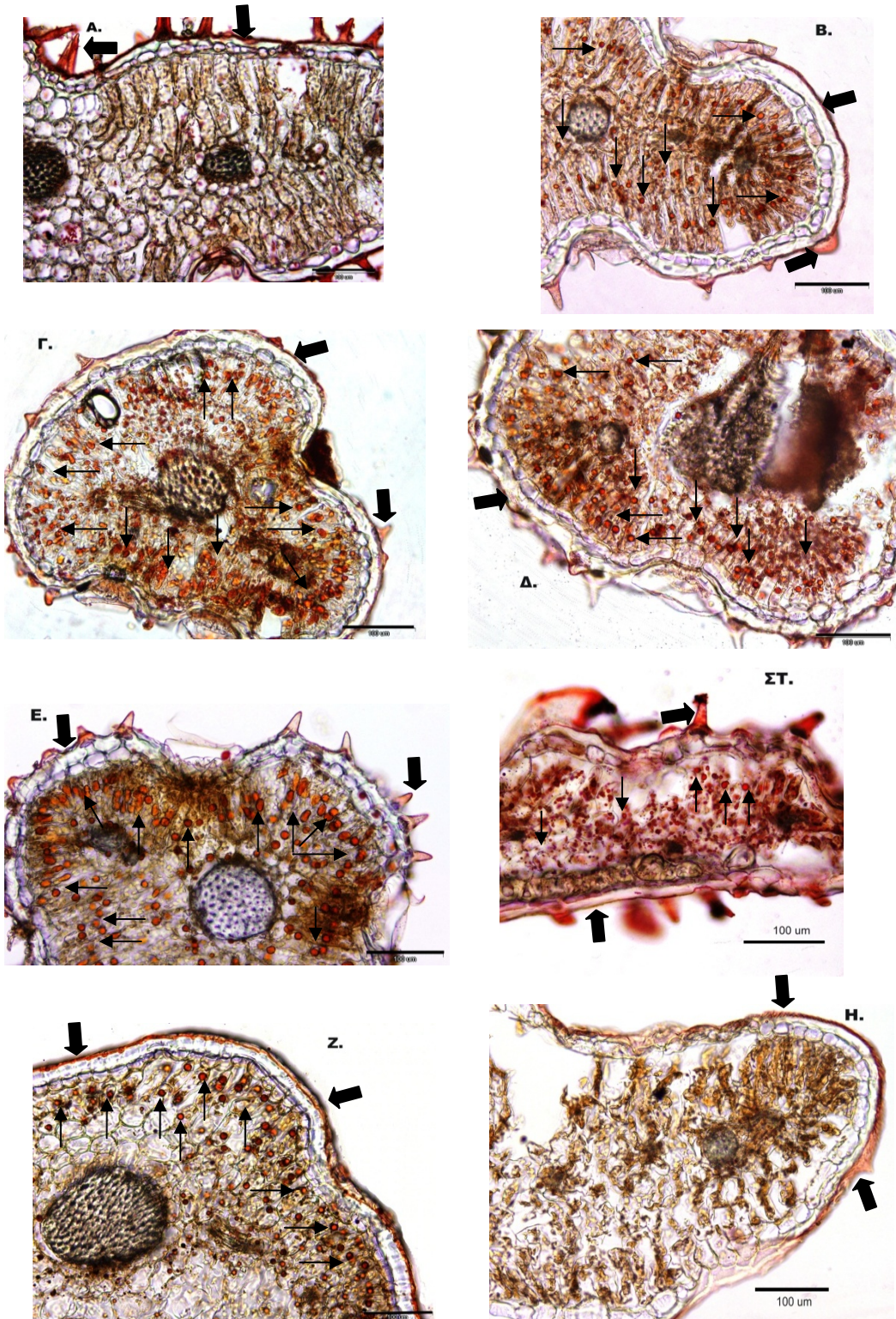
## Sudan IV

Χρησιμοποιείται για τον εντοπισμό λιπιδίων, κουτίνης και σουβερίνης, τα οποία χρωματίζονται έντονα κόκκινα. Θετική χρώση έδωσαν τα ελαιοσταγονίδια των κυττάρων του μεσοφύλλου και των αδένων τόσο των ασπιδοειδών όσο και των κεφαλοειδών καθώς και η εφυμενίδα (Εικόνα 104).

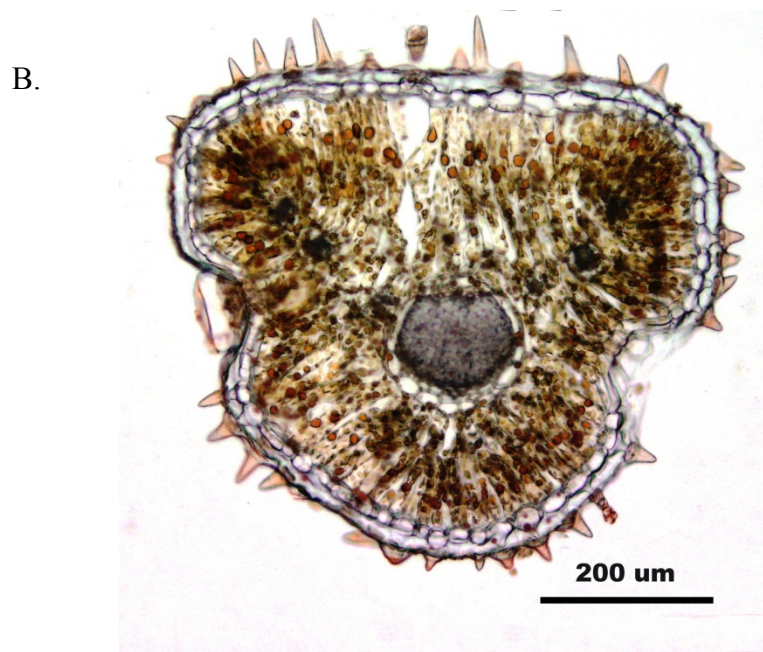
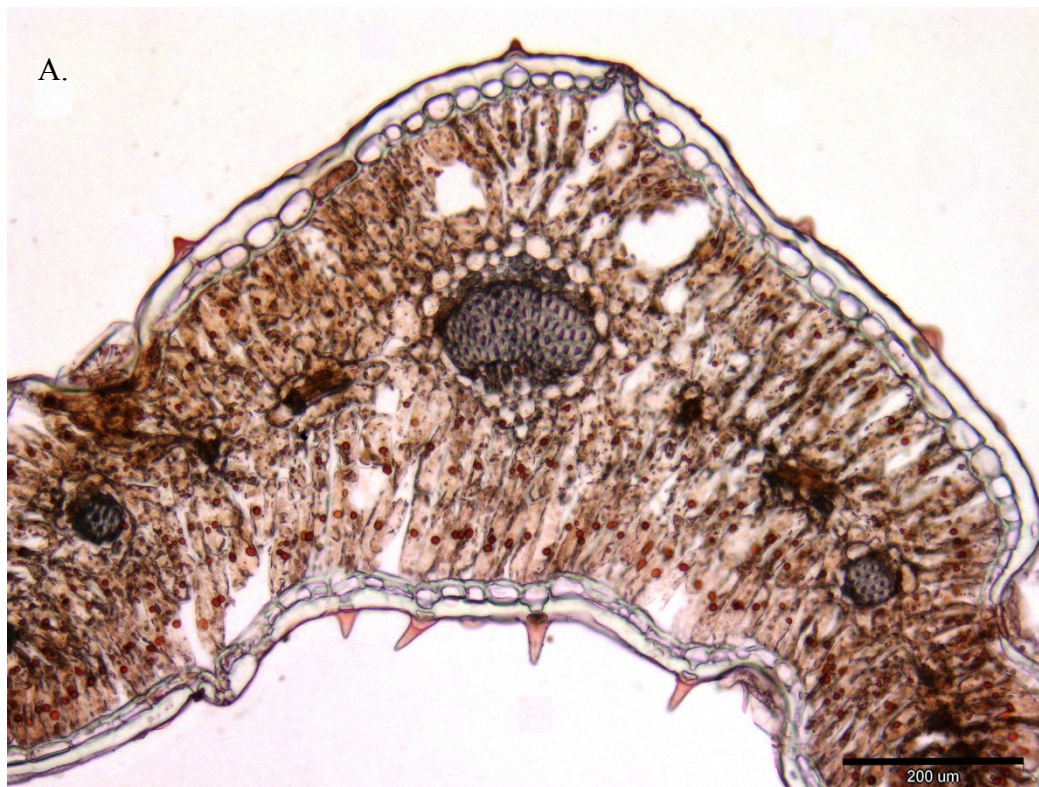
Όπως και με τη χρώση με το Nadi έτσι και με το Sudan IV τα ελαιοσταγονίδια φαίνεται να παρουσιάζουν εποχική διακύμανση. Νωρίς την άνοιξη δεν ανιχνεύονται στο μεσόφυλλο, εμφανίζονται όμως αργότερα και χάνονται μόνο στα χειμωνιάτικα φύλλα (Εικόνα 105). Αξιοσημείωτη είναι η κατανομή τους στο μεσόφυλλο. Διατάσσονται περιμετρικά των φύλλων σε όλες τις κατηγορίες αλλά στα ανοιξιόφυλλα φύλλα η συγκέντρωσή τους είναι πολύ μεγαλύτερη στην προσαξονική επιφάνεια καθώς και στα κράσπεδα των φύλλων (Εικόνα 105, Εικόνα 106). Επίσης χαρακτηριστική είναι και η αντίδραση των τοιχωμάτων του κυττάρου του μίσχου του ασπιδοειδούς αδένος αλλά και των κεφαλοειδών αδένων, τα οποία χρωματίζονται κόκκινα όπως και η εφυμενίδα (Εικόνα 104, Εικόνα 107).



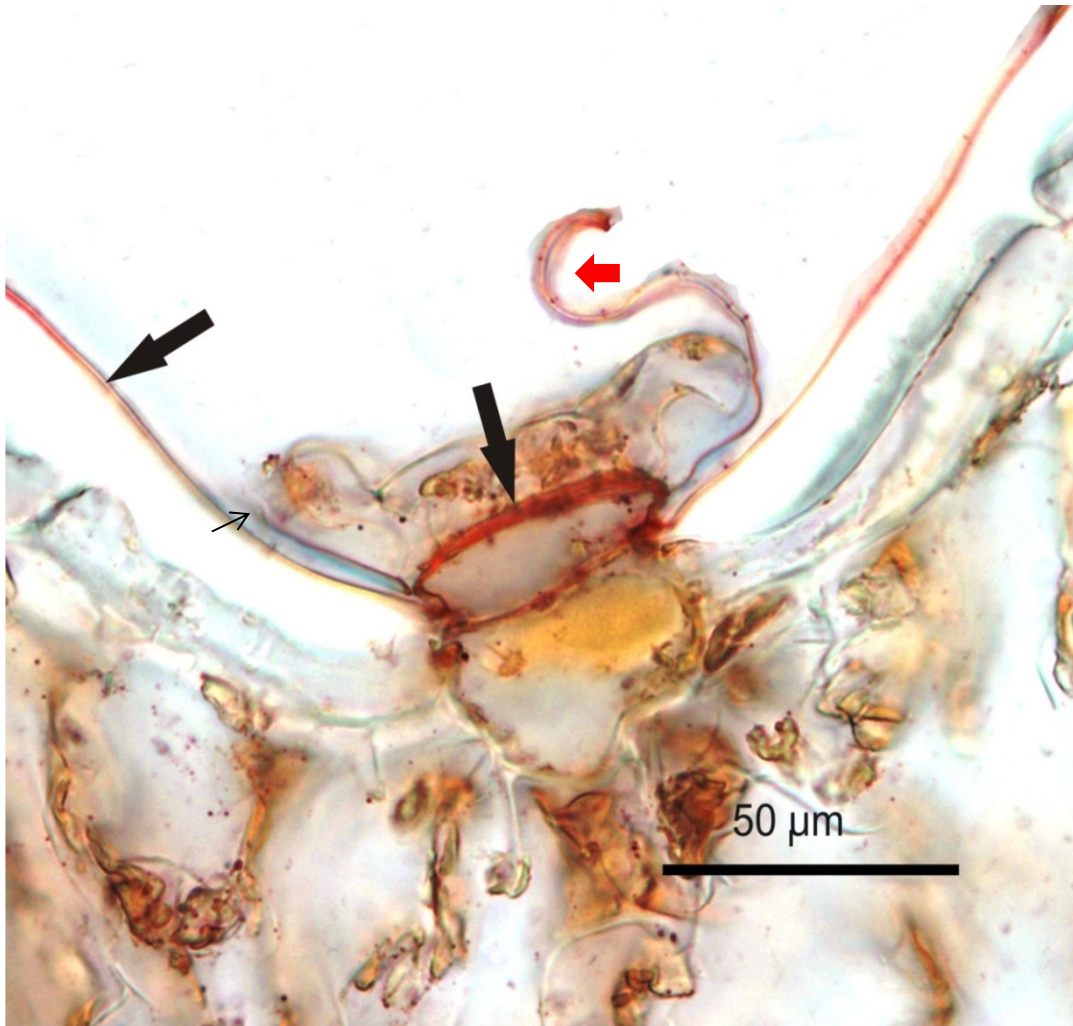
Εικόνα 104: Χρώση με Sudan IV (O.M.). Α. Κεφαλοειδής αδένος τύπου Ι. Διακρίνονται ελαιοσταγονίδια (μαύρα βέλη) στο κύτταρο του μίσχου. Β. Τα κύτταρα του κεφαλοειδούς αδένος τύπου ΙΙ αντιδρούν θετικά στη χρώση όπως και η εφυμενίδα (λευκό βέλος) Γ. ελαιοσταγονίδιο στο μίσχο κεφαλοειδούς αδένος Δ. η εφυμενίδα αντιδρά θετικά και χρωματίζεται κόκκινη Ε. κομμένος μίσχος ασπιδοειδούς αδένος με ελαιοσταγονίδια ΣΤ. ελαιοσταγονίδιο στην εκκριτική κεφαλή κεφαλοειδούς αδένος ΙΙ. Το κύτταρο του μίσχου του κεφαλοειδούς αδένος Ι έχει αντίδραση θετικά στη χρώση. Κλίμακα Α και Ε 20 μm, Β, Γ, Δ, ΣΤ 50 μm



**Εικόνα 105:** Χρώση με αντιδραστήριο Sudan IV όπως φαίνεται με το Ο.Μ. Α. ανοιξιάτικο φύλλο αρχή της άνοιξης. Δεν εντοπίζονται ελαιοσταγονίδια. Β. ανοιξιάτικο φύλλο από τα μέσα της άνοιξης. Τα μαύρα βέλη δείχνουν τη θέση των ελαιοσταγονιδίων. Γ. ενδιάμεσο ανοιξιάτικο Δ. επιμηκυσμένο καλοκαιρινό Ε. καλοκαιρινό ΣΤ. βράκτιο Ζ. φθινοπωρινό Η. χειμωνιάτικο φύλλο. Στη τελευταία κατηγορία δεν ανιχνεύονται ελαιοσταγονίδια. Μεγάλο μαύρο βέλος εφυμενίδα, λεπτά μαύρα βέλη ελαιοσταγονίδια. Κλίμακα 100 μm



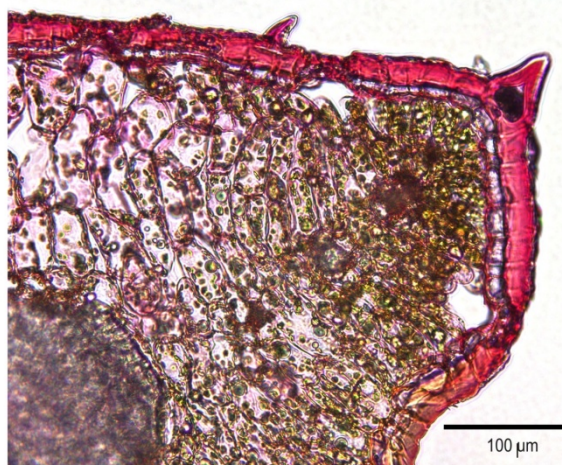
Εικόνα 106: Χρώση με αντιδραστήριο Sudan IV όπως φαίνεται με το Ο.Μ. Κατανομή των ελαιοσταγονιδίων σε ένα ανοιζιάτικο (A) και σε ένα ενδιάμεσο ανοιζιάτικο φύλλο (B). Διακρίνεται η χαρακτηριστική διάταξη των ελαιοσταγονιδίων στην προσαξονική επιφάνεια των ανοιζιάτικων φύλλων, ενώ στα ενδιάμεσα ανοιζιάτικα διατάσσονται περιμετρικά στο μεσόφυλλο. Κλίμακα 200 μm



Εικόνα 107: Χρώση με αντιδραστήριο Sudan IV όπως φαίνεται με το Ο.Μ. Ασπιδοειδής αδένας. Διακρίνεται το κύτταρο του μίσχου το οποίο έχει αντιδράσει θετικά στην χρώση και τα κυτταρικά τοιχώματά του έχουν χρωματιστεί κόκκινα όπως και η εφυμενίδα (μαύρο βέλος). Επίσης διακρίνεται η περιέλιξη της εφυμενίδας που καλύπτει τον αδένα (κόκκινο βέλος). Το λεπτό μαύρο βέλος δείχνει τη ζώνη ευαισθησίας. Κλίμακα 50 μm

### Ερυθρό του Ρουθηνίου (Ruthenium Red)

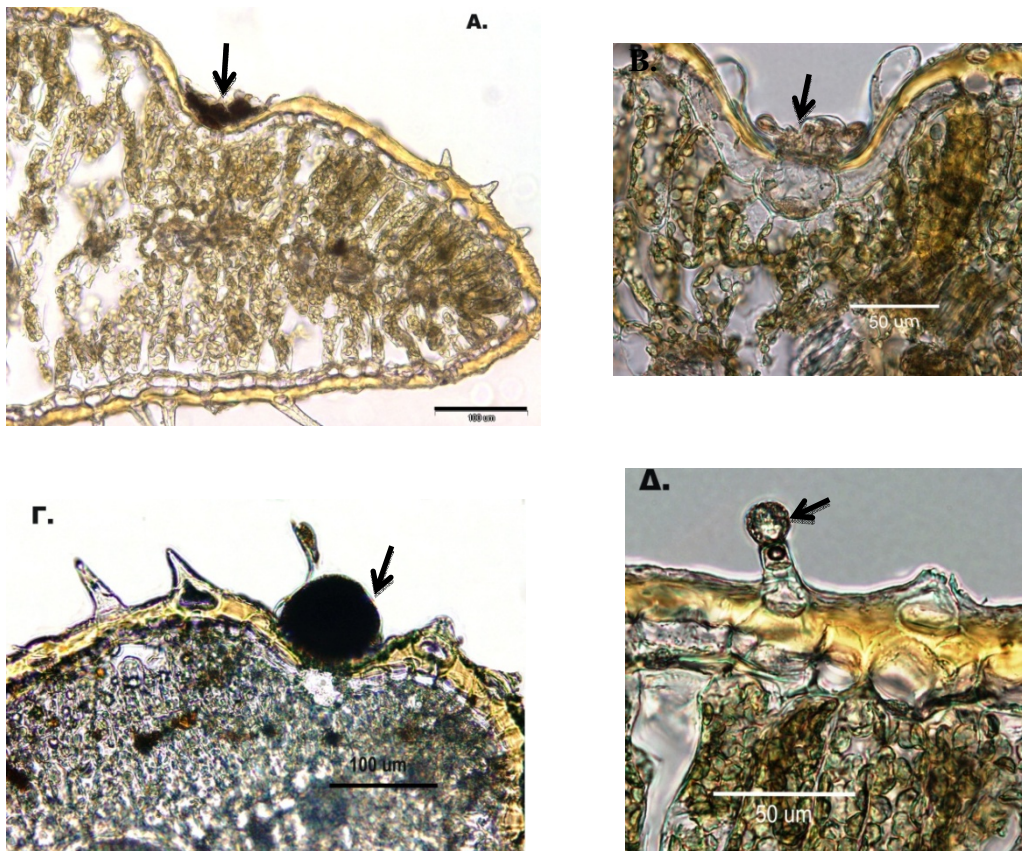
Χρησιμοποιείται για τον εντοπισμό πολυσακχαριτών, πλην της κυτταρίνης, οι οποίοι εμφανίζονται ροζ έως κόκκινοι. Με αυτή τη χρώση παρατηρούνται, εκτός των άλλων, ο ηθμός και τα κυτταρικά τοιχώματα γενικά. Διακρίνονται τα παχιά κυτταρικά τοιχώματα των επιδερμικών κυττάρων καθώς και των κυττάρων του δεσμικού κολεού (Εικόνα 108).



Εικόνα 108: Χρώση με ερυθρό του ρουθηνίου όπως φαίνεται στο Ο.Μ. Διακρίνονται τα παχιά κυτταρικά τοιχώματα των επιδερμικών κυττάρων καθώς και των κυττάρων του δεσμικού κολεού. Α. ανοιξιάτικο φύλλο Κλίμακα 200 μm Β. χειμωνιάτικο φύλλο Κλίμακα 100 μm

### Θεικός Σίδηρος ( $\text{FeSO}_4$ )

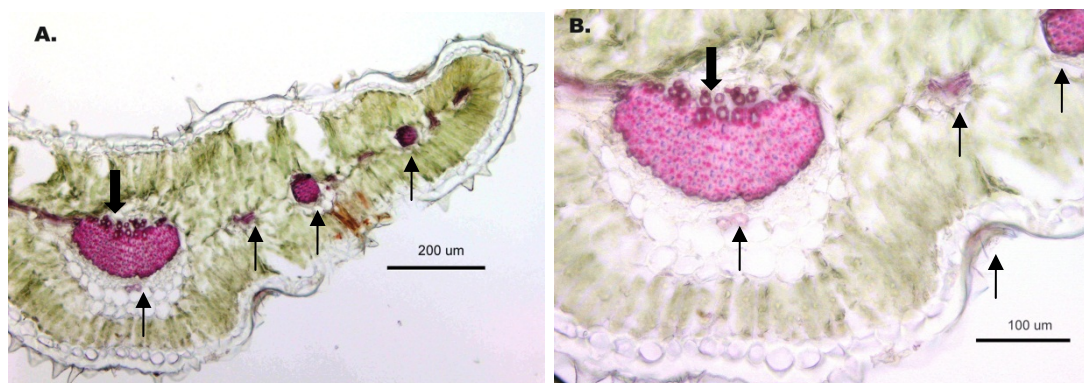
Διάλυμα  $\text{FeSO}_4$  χρησιμοποιείται για τον εντοπισμό τανινών, οι οποίες παίρνουν χρώμα πορτοκαλί έως μαύρο. Με το  $\text{FeSO}_4$  χρωματίζονται μαύρα τα κύτταρα της κεφαλής ορισμένων ασπιδοειδών αδένων. Αρνητική αντίδραση εμφανίζουν οι κεφαλοειδείς αδένες, η εφυμενίδα, το μεσόφυλλο και τα κύτταρα των επεκτάσεων του δεσμικού κολεού ακόμα και έπειτα από παρατεταμένη παραμονή στη χρωστική (πάνω από 18 ώρες) (Εικόνα 109).



Εικόνα 109: Χρώση με θεικό σίδηρο όπως φαίνεται με το Ο.Μ. Α. τα κύτταρα του ασπιδοειδούς αδένου έχουν αντιδράσει θετικά και έχουν χρωματιστεί μαύρα. Β. ο ασπιδοειδής αδένος δεν έχει αντιδράσει. Γ. όλη η κεφαλή του ασπιδοειδούς αδένου έχει χρωματιστεί μαύρη. Δ. οι κεφαλοειδείς αδένες δεν αντιδρούν. Κλίμακα Α και Γ 100  $\mu\text{m}$ , Β και Δ 50  $\mu\text{m}$

## Φλωρογλυκίνη-HCL

Χρησιμοποιείται για τον εντοπισμό της λιγνίνης. Τα λιγνινοποιημένα κυτταρικά τοιχώματα χρωματίζονται κόκκινα-ροζ. Θετική χρώση έδωσαν τα αγγεία του ξύλου και τα σκληροεγχυματικά κύτταρα που περιβάλλουν την ηθμαγγειώδη δεσμίδα (Εικόνα 110). Επίσης θετική αντίδραση παρουσίασε και το κύτταρο του μίσχου του ασπιδοειδούς αδένου (Εικόνα 111).



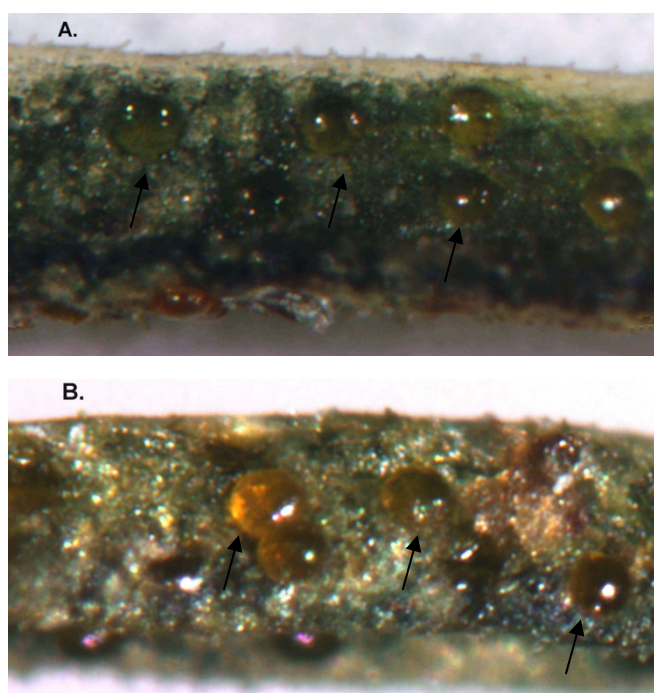
Εικόνα 110: Χρώση με φλωρογλυκίνη εγκάρσιας τομής ανοιξιάτικου φύλλου. Α. γενική άποψη του φύλλου. Θετική αντίδραση παρουσίασαν τα αγγεία του ξύλου (μεγάλα μαύρα βέλη) και τα σκληροεγχυματικά κύτταρα που περιβάλλουν την ηθμαγγειώδη δεσμίδα (μικρά μαύρα βέλη). Κλίμακα 200 µm Β. Λεπτομέρεια από την ηθμαγγειώδη δεσμίδα. Θετική αντίδραση παρουσίασαν τα αγγεία του ξύλου. Κλίμακα 100 µm



Εικόνα 111: Λεπτομέρεια από ασπιδοειδή αδένου. Θετική αντίδραση στη φλωρογλυκίνη παρουσίασε το κύτταρο του μίσχου. Κλίμακα 50 µm

### Χρώση με 4-νιτροσοφαινόλη σε πυκνό H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>

Το αντιδραστήριο χρησιμοποιείται για τον *in vivo* εντοπισμό φαινολών σε φυτικό υλικό και πιο συγκεκριμένα μονοτερπενικών φαινολών. Οι ασπιδοειδείς αδένες μετά τη χρώση απέκτησαν μία πράσινη απόχρωση, ένδειξη παρουσίας καρβακρόλης και όχι θυμόλης. Το πράσινο χρώμα γρήγορα εξασθενεί σε κίτρινο και το φύλλο καταστρέφεται πολύ γρήγορα εξαιτίας της χρήσης του πυκνού H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>. Για το λόγο αυτό η παρατήρηση γίνεται άμεσα με το στερεοσκόπιο (Εικόνα 112).

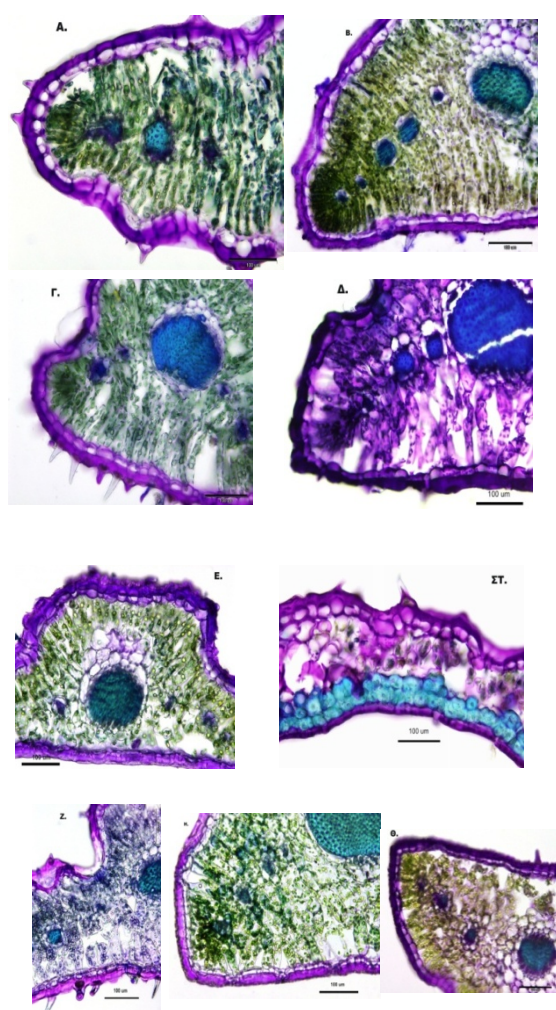


Εικόνα 112: Χρώση με 4-νιτροσοφαινόλη σε πυκνό H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> όπως φαίνεται στο στερεοσκόπιο. Οι ασπιδοειδείς αδένες (μαύρα βέλη) εμφανίζουν θετική αντίδραση (πράσινο χρώμα-φωτ. Α.) το οποίο εξασθενεί πολύ γρήγορα σε κίτρινο (φωτ. Β), ενώ το φύλλο καταστρέφεται από το H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>.



### Χρώση με κυανό της τολουιδίνης

Πρόκειται για γενική μεταχρωματική χρωστική με την οποία χρωματίζονται διαφορετικά η κυτταρίνη (χρωματίζεται ιώδης) και η λιγνίνη (χρωματίζεται μπλε-πράσινη). Τα κύτταρα των προεκτάσεων του δεσμικού κολεού και τα επιδερμικά κύτταρα αποκτούν κυανο-ιώδεις αποχρώσεις, ενώ τα σκληρεγχοματικά κύτταρα χρωματίζονται πράσινα και τα τοιχώματα των ξυλωδών αγγείων μπλε. Ενδιαφέρον παρουσιάζει η στρώση των σκληρεγχοματικών κυττάρων στη βάση των βράκτιων φύλλων (Εικόνα 113).

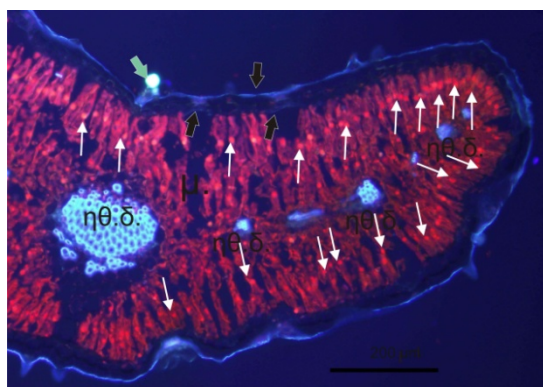


Εικόνα 113: Χρώση με κυανό της τολουιδίνης εγκάρσιων τομών Α.Β. ανοιξιιάτικου Γ. ενδιάμεσου Δ. επιμηκυσμένου καλοκαιρινού Ε. καλοκαιρινού ΣΤ. βάσης βράκτιου Ζ.βράκτιου Η. φθινοπωρινού Θ. χειμωνιάτικου φύλλου Τα κύτταρα των προεκτάσεων του δεσμικού κολεού και τα επιδερμικά κύτταρα αποκτούν κυανό-ιώδεις αποχρώσεις, ενώ τα σκληρεγχοματικά κύτταρα χρωματίζονται πράσινα και τα τοιχώματα των ξυλωδών αγγείων μπλε. Ενδιαφέρον παρουσιάζει η στρώση των σκληρεγχοματικών κυττάρων στη βάση των βράκτιων φύλλων. Κλίμακα 100 μm

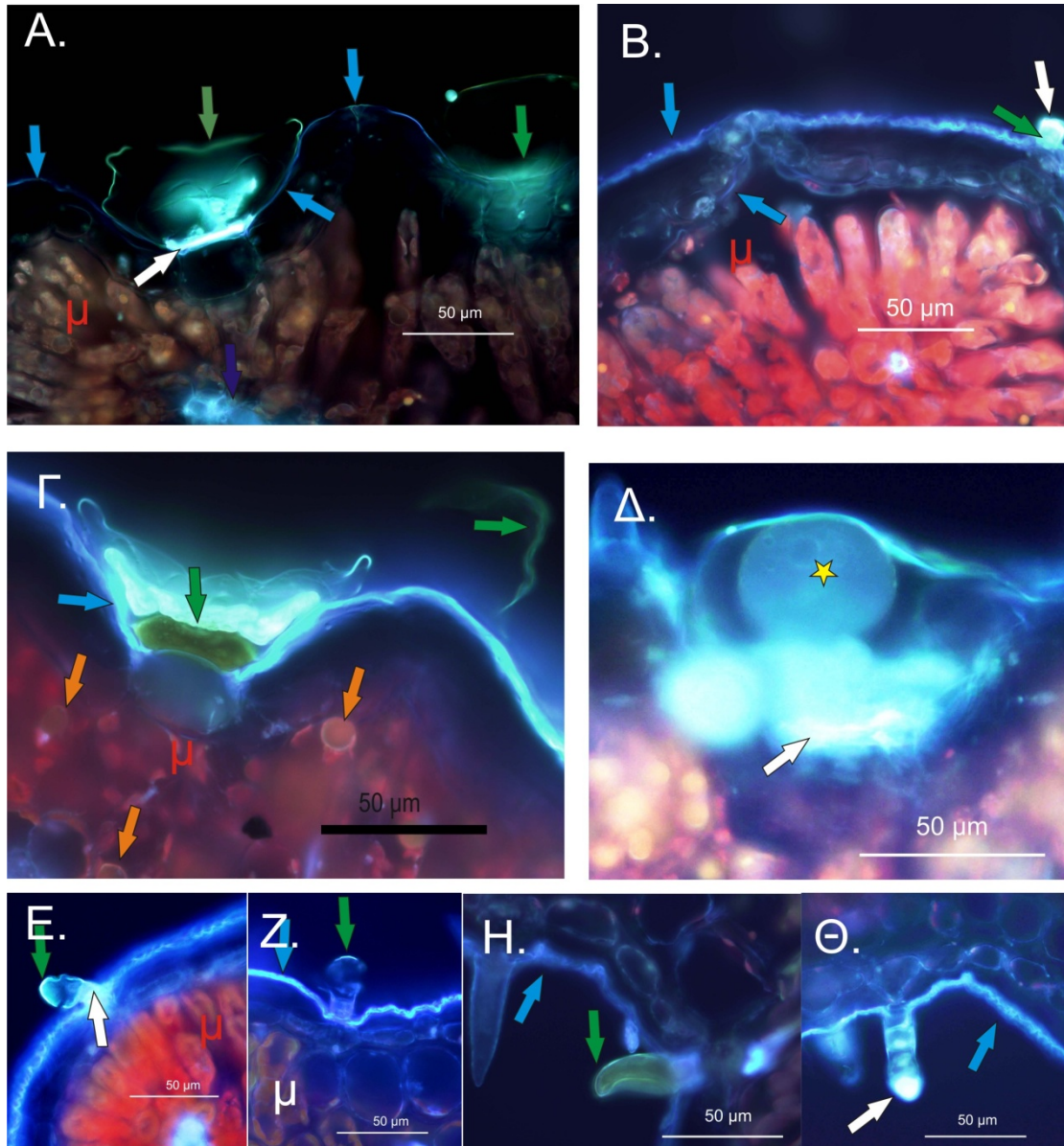
## Μικροσκοπία φθορισμού

### Χωρίς χρώση

Οι παρατηρήσεις νωπών τομών σε σταγόνα νερού με μικροσκόπιο φθορισμού (αυτοφθορισμός) έδωσε τη δυνατότητα παρατήρησης των διαφόρων συστατικών με βάση τα διαφορετικά φάσματα εκπομπής τους όταν οι ιστοί εκτεθούν σε υπεριώδη ακτινοβολία (330-385 nm). Η χλωροφύλλη παρουσιάζεται κόκκινη, η λιγνίνη φωτεινή γαλάζια, η κυτταρίνη δεν φθορίζει, η κουτίνη γκρι, η σουμπερίνη γαλάζια (κουτίνη και σουμπερίνη αποκτούν αργυροειδής αποχρώσεις), τα φαινολικά εκτός από τη λιγνίνη μπορούν να εμφανίζονται από πράσινα έως μπλε (Εικόνα 114, Εικόνα 115). Η εφυμενίδα των εκκριτικών κυττάρων των ασπιδοειδών αλλά και των κεφαλοειδών αδένων φθορίζει πράσινη (Εικόνα 115 Α, Γ, Ε και Ζ) ενώ το έκκριμα στον υποεφυμενιδικό χώρο των ασπιδοειδών αδένων δεν φθορίζει (Εικόνα 115 Δ). Το κύτταρο του μίσχου των αδένων λόγω της κουτίνης ή σουμπερίνης φθορίζει πάρα πολύ έντονα (Εικόνα 115 Α, Δ και Ε). Σε κάποιες περιπτώσεις φθορίζει πάρα πολύ έντονα, ο υποεφυμενιδικός χώρος των κεφαλοειδών αδένων (Εικόνα 115 Θ). Επίσης παρατηρήθηκε το κύτταρο του μίσχου ασπιδοειδούς αδένου (Εικόνα 115 Γ) καθώς και ο υποεφυμενιδικός χώρος κεφαλοειδούς αδένου (Εικόνα 115 Η) να φθορίζουν πράσινα. Ο κόκκινος φθορισμός της χλωροφύλλης εξασθενίζει με τη συνεχόμενη έκθεση στην υπεριώδη ακτινοβολία (Εικόνα 115 Α). Τα ελαιοσταγονίδια φθορίζουν έντονα κόκκινα πιθανόν λόγω της προσρόφησης των χλωροφυλλών. Οι φωτογραφίες με το μικροσκόπιο φθορισμού επιβεβαιώνουν την πολύ λεπτή εφυμενίδα σε όλες τις επιφάνειες όλων των τύπων φύλλων η οποία επεκτείνεται και στο εσωτερικό των υποστομάτων χώρων (Εικόνα 115 Β).



Εικόνα 114: Παρατήρηση εγκάρσιας τομής ανοιξιάτικου φύλλου με μικροσκόπιο φθορισμού (αυτοφθορισμός). Διακρίνεται το μεσόφυλλο (μ.) με κόκκινο χρώμα εξαιτίας της χλωροφύλλης, το σκληρόγχομα των ηθμαγγειωδών δεσμίδων (ηθ.δ.) με γαλάζιο λόγω της λιγνίνης, η εφυμενίδα με γαλάζιο (μαύρα βέλη), ο ασπιδοειδής αδένος πράσινος εξαιτίας των φαινολικών (πράσινο βέλος). Τα ελαιοσταγονίδια φθορίζουν κόκκινα από την προσρόφηση της χλωροφύλλης (λευκά βέλη). Κλίμακα 200 μm

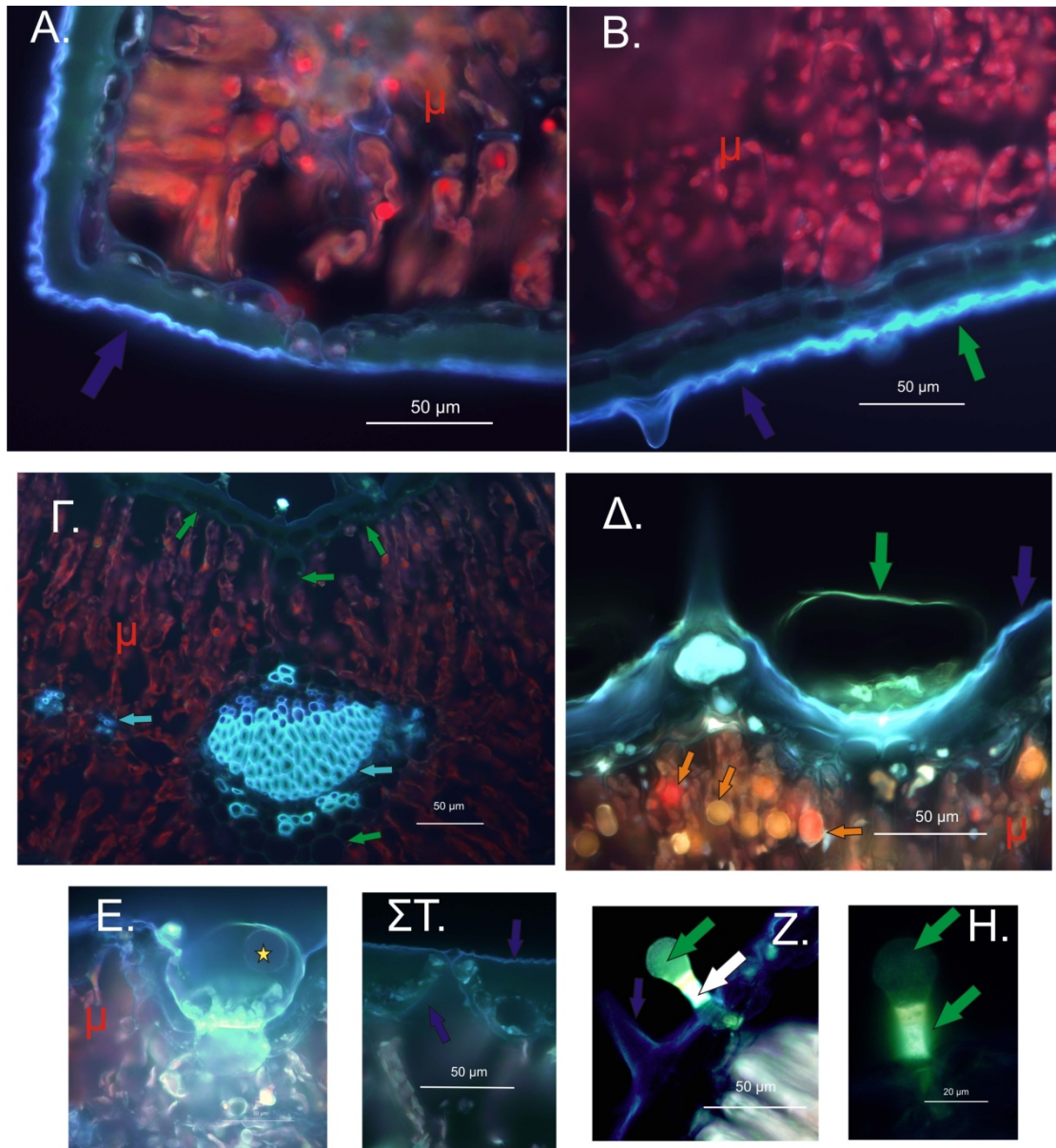


Εικόνα 115: παρατήρηση με μικροσκόπιο φθορισμού (αυτοφθορισμός). Α. ασπιδοειδείς αδένες. Η εφυμενίδα φθορίζει γαλάζια, το σκληρέγχυμα μπλε, η εφυμενίδα των εκκριτικών κυττάρων πράσινη, ο μίσχος φθορίζει έντονα λευκός πιθανόν εξαιτίας της σουμπερίνης. Μεταξύ των δύο ασπιδοειδών αδένων, διακρίνονται τα καταφρακτικά κύτταρα ενός στόματος. Ο κόκκινος φθορισμός της χλωροφύλλης εξασθενίζει με τη συνεχόμενη έκθεση στην υπεριώδη ακτινοβολία Β. παρατήρηση στοματικού πόρου. Η εφυμενίδα (μπλε βέλος) καλύπτει τον υποστοματικό χώρο. Ο μίσχος του κεφαλοειδούς αδένος φθορίζει πράσινο ενώ η εκκριτική κεφαλή φθορίζει πολύ έντονα (λευκό βέλος). Γ. ασπιδοειδής αδένος. Η εφυμενίδα των εκκριτικών κυττάρων φθορίζει πράσινη, όπως επίσης και το κύτταρο του μίσχου, η εφυμενίδα γαλάζια, το μεσόφυλλο (μ) κόκκινο, ενώ τα ελαιοσταγονίδια διακρίνονται από το κόκκινο-πορτοκαλί χρώμα. Δ. Ενώ ο μίσχος του ασπιδοειδούς αδένος φθορίζει πολύ έντονα (λευκό βέλος), το έκκριμα στον υποεφυμενιδικό χώρο δεν φθορίζει (κίτρινος αστερίσκος). Ε. το έκκριμα του κεφαλοειδούς αδένος στον υποεφυμενιδικό χώρο φθορίζει έντονα (πράσινο βέλος), όπως και ο μίσχος (λευκό βέλος). ΣΤ. η εφυμενίδα φθορίζει γαλάζια, ενώ η εφυμενίδα του κεφαλοειδούς αδένος, πράσινη. Ζ. η εκκριτική κεφαλή του κεφαλοειδούς αδένος φθορίζει πράσινη. Η. η εφυμενίδα φθορίζει γαλάζια ενώ πολύ έντονα φθορίζει η εκκριτική κεφαλή. Κλίμακα 50 μm

### **Τριγλωριούχο Αργίλιο**

Χρησιμοποιείται ως ενισχυτικό φλαβονών, φλαβονολών και φλαβονονών, δίνοντας πρασινοκίτρινο, κίτρινο ή μπλε φθορισμό αντίστοιχα.

Τα κυτταρικά τοιχώματα των επιδερμικών κυττάρων (Εικόνα 116 Α, Β) όπως και των κυττάρων του δεσμικού κολεού (Εικόνα 116 Γ), φθορίζουν πράσινα, η εφυμενίδα μπλε (Εικόνα 116 Α, Β), αν και παρατηρήθηκε και πράσινος εντοπισμένος φθορισμός της εφυμενίδας (μπορεί να οφείλεται σε εκκρίματα αδένων). Το μεσόφυλλο φθορίζει κόκκινο εξαιτίας της χλωροφύλλης (Εικόνα 116 Α, Β, Γ), τα σκληρογχοματικά κύτταρα εξαιτίας της λιγνίνης, φθορίζουν γαλάζια (Εικόνα 116 Γ), τα ελαιοσταγονίδια παρουσιάζονται κόκκινα-πορτοκαλί λόγω της πιθανής απορρόφησης χλωροφύλλης κατά την τμήση των τομών (Εικόνα 116 Δ). Η εφυμενίδα των ασπιδοειδών αδένων φθορίζει πράσινη (Εικόνα 116 Δ), ενώ το έκκριμά τους δεν φθορίζει (Εικόνα 116 Ε). Τα εκκριτικά κύτταρα των κεφαλοειδών αδένων φθορίζουν πράσινα ενώ ο μίσχος φθορίζει πολύ έντονα πιθανόν λόγω της σουμπερίνης (Εικόνα 116 Ζ, Η). Όπως και με τον αυτοφθορισμό έτσι και η παρατήρηση με το μικροσκόπιο φθορισμού, έπειτα από τη χρώση με τριγλωριούχο αργίλιο, οδηγεί στο συμπέρασμα της ύπαρξης πολύ λεπτής εφυμενίδας σε όλες τις επιφάνειες όλων των τύπων φύλλων η οποία επεκτείνεται και στο εσωτερικό των υποστομάτων χώρων (Εικόνα 116 ΣΤ).



Εικόνα 116: Χρώση με τριχλωριούχο αργίλιο όπως φαίνεται με το μικροσκόπιο φθορισμού. Α., Β. Φθορίζει η εφυμενίδα μπλε και σε κάποια σημεία πράσινη. Το μεσόφυλλο φθορίζει κόκκινο εξαιτίας της χλωροφύλλης. Τα κυτταρικά τοιχώματα των επιδερμικών κυττάρων φθορίζουν πράσινα. Γ. Το σκληρόγχομα των ηθμαγγειωδών δεσμίδων φθορίζει γαλάζιο. Τα κύτταρα του δεσμικού κολεού φθορίζουν πράσινα. Δ. Τα εκκριτικά κύτταρα των ασπιδοειδών αδένων φθορίζουν πράσινα. Ε. το έκκριμα των ασπιδοειδών αδένων δεν φθορίζει (κίτρινος αστερίσκος) ΣΤ. Η εφυμενίδα (μπλε βέλος) καλύπτει και τον υποστομάτιο χώρο. Ζ. και Η. Τα εκκριτικά κύτταρα των κεφαλοειδών αδένων φθορίζουν πράσινα ενώ ο μίσχος φθορίζει πολύ έντονα πιθανόν λόγω της σουμπερίνης.

<b>ΧΡΩΣΤΙΚΗ</b>	<b>ΕΝΩΣΕΙΣ ΠΟΥ ΧΡΩΜΑΤΙΖΕΙ</b>	<b>ΙΣΤΟΙ ΚΑΙ ΚΥΤΤΑΡΙΚΕΣ ΔΟΜΕΣ ΠΟΥ ΑΝΤΙΔΡΟΥΝ</b>
NADI	Τερπενοειδή	τα ελαιοσταγονίδια των κυττάρων του μεσοφύλλου- τις εποχές που σχηματίζονται- ελαιοσταγονίδια στον υποεφυμενιδικό χώρο ασπιδοειδών και κεφαλοειδών αδένων καθώς και στο μίσχο των αδένων αυτών. Τα κύτταρα της κεφαλής των ασπιδοειδών, η εφυμενίδα που την περιβάλλει καθώς και ο μίσχος των κεφαλοειδών
Dragendorff	αλκαλοειδή	κανένας-
SUDAN IV	λιπίδια	τα ελαιοσταγονίδια των κυττάρων του μεσοφύλλου- τις εποχές που σχηματίζονται-η εφυμενίδα, τα εκκρίματα των αδένων
Ερυθρό του Ρουθηνίου	πολυσακχαρίτες	Κυτταρικά τοιχώματα επιδερμικών κυττάρων και των κυττάρων του δεσμικού κολεού
FeSO <sub>4</sub>	τανίνες	τα κύτταρα της κεφαλής ορισμένων ασπιδοειδών αδένων
φλωρογλυκίνη-HCL	λιγνίνη	τα αγγεία του ξύλου, το σκληρέγγυμα και ο μίσχος των ασπιδοειδών αδένων
4-νιτροσοφαινόλη σε πυκνό H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>	Μονοτερπενικές φαινόλες	Ασπιδοειδείς αδένες
κυανό της τολουιδίνης	Κυτταρίνη και λιγνίνη	Κυτταρικά τοιχώματα των επιδερμικών κυττάρων καθώς και των κυττάρων των προεκτάσεων του δεσμικού κολεού, το σκληρέγγυμα
Τριγλωριούχο αργίλιο	φλαβόνες, φλαβονόλες και φλαβονόνες	Εφυμενίδα, κυτταρικά τοιχώματα, μεσόφυλλο, σκληρέγγυμα, εκκριτικά κύτταρα και μίσχος αδένων, εφυμενίδα εκκριτικής κεφαλής

#### 4. ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Το είδος *T. capitata* L. Cav. θεωρείται από τα πιο χαρακτηριστικά φυτά της ελληνικής χλωρίδας. Αν και υπάρχουν πλήθος εργασιών που αναφέρονται στη χημική σύσταση και στις χρήσεις των δευτερογενών μεταβολιτών του (Vokou and Margaris 1986, Kokkini and Vokou 1989, Kuštrak *et al.* 1990, Thanos *et al.* 1995, Daferera *et al.* 2002, Hedhili *et al.* 2002, Kokkini *et al.* 2003, Bounatirou *et al.* 2007, Figueiredo *et al.* 2008), είναι πολύ λίγες οι εργασίες που αφορούν την ανατομία του φυτού και τα τριχώματα που διαθέτει (Economou-Amilli *et al.* 1982, Werker *et al.* 1985, Christodoulakis and Bazos 1990, Werker 1993, Werker 2000, Rodrigues *et al.* 2006, Figueiredo *et al.* 2008). Το γεγονός σημειώνεται και από τον Figueiredo (2008) για τα τριχώματα του συγκεκριμένου είδους το οποίο είναι εξίσου κοινό στην Πορτογαλία. Αλλά και οι Kofidis *et al.* (2003) επισημαίνουν την έλλειψη ανάλογων μελετών που σχετίζονται με εποχικές ανατομικές διαφορές ιδίως για τα αρωματικά φυτά.

#### 4.1. ΣΥΖΗΤΗΣΗ ΩΣ ΠΡΟΣ ΤΙΣ ΤΕΧΝΙΚΕΣ ΜΙΚΡΟΣΚΟΠΙΑΣ.

Η προετοιμασία των παρασκευασμάτων για παρατήρηση είτε με το Ο.Μ. σε ημίλεπτες τομές είτε με το Η.Μ.Δ. σε υπέρλεπτες τομές, παρουσίασε αρκετές δυσκολίες. Η παρουσία υδρόφοβων ουσιών, όπως η κουτίνη και η σουβερίνη, στην εφυμενίδα των επιδερμικών κυττάρων εμπόδιζε τη διείσδυση των υδατικών μονιμοποιητικών διαλυμάτων στους ιστούς και στα κύτταρα. Για το σκοπό αυτό πειραματικά χρησιμοποιήθηκε Tween 20 σε πολύ μικρή συγκέντρωση (<0,1%) για την ελάττωση της επιφανειακής τάσης των υδατικών διαλυμάτων, δίνοντας ικανοποιητικό αποτέλεσμα ως προς τη διείσδυση του αρχικού μονιμοποιητικού διαλύματος. Εξαιτίας των παχίων κυτταρικών τοιχωμάτων των φύλλων υπήρξε δυσκολία στην εμπότιση των δειγμάτων με εποξική ρητίνη. Για το λόγο αυτό, χρησιμοποιήθηκε στα αρχικά στάδια της εμπότισης ρητίνη χωρίς πολυμεριστή, προκειμένου να παραταθεί κατά μία ή περισσότερες ημέρες η παραμονή των δειγμάτων σε αυτήν, πριν αρχίσει να πολυμερίζεται κάτι το οποίο συμβαίνει ακόμα και σε θερμοκρασία περιβάλλοντος κυρίως κατά τους θερινούς μήνες. Στη συνέχεια τα δείγματα εμποτίστηκαν σε ρητίνη που περιείχε τον καταλύτη ακολουθώντας το πρωτόκολλο που περιγράφεται στο κεφάλαιο 2.1.1. Τα φαινολικά και τα τερπένια στους ιστούς των φύλλων εμποδίζουν τη μονιμοποίηση των μεμβρανών, με αποτέλεσμα τη, σε πολλές περιπτώσεις, μη ικανοποιητική ποιότητα της εικόνας από το Η.Μ.Δ. όπως για παράδειγμα η «αρνητική» χρώση των χλωροπλαστών. Αυτός εξάλλου φαίνεται να είναι και ο λόγος για τον οποίο τέτοιες φωτογραφίες δεν δίνονται σε αντίστοιχες δημοσιεύσεις ή αυτές που δίνονται είναι της ίδιας ποιότητας με αυτές που έχουν συμπεριληφθεί εδώ (Bosabalidis and Tsekos 1982, Turner *et al.* 1999, Turner *et al.* 2000, Bosabalidis 2010). Επίσης πρόβλημα αποτέλεσε και το πολύ μικρό μέγεθος ιδίως των καλοκαιρινών φύλλων στην παρατήρηση των νωπών παρασκευασμάτων και στη χρώση τους με τις διάφορες χρωστικές της ιστοχημείας. Επειδή δεν ήταν δυνατό να προσδιοριστεί μακροσκοπικά το μέσο του φύλλου, κοβόταν στον ψυκτικό μικροτόμο όλο το φύλλο και από τις παρατηρήσεις όλων των τομών στο μικροσκόπιο προσδιοριζόταν η κατάλληλη τομή. Για τις ιστοχημικές επεμβάσεις, επειδή οι τομές ήταν πολύ μικρές και λεπτές, όλες οι εκπλύσεις γίνονταν στην ίδια αντικειμενοφόρο.



## 4.2. ΕΤΗΣΙΟΣ ΚΥΚΛΟΣ ΦΥΤΟΥ-ΦΑΙΝΟΜΟΡΦΟΛΟΓΙΚΗ ΑΠΕΙΚΟΝΙΣΗ

Ένας από τους τρόπους με τους οποίους τα φρύγανα θεωρείται ότι αντιμετωπίζουν το πρόβλημα της καλοκαιρινής ξηρασίας είναι και η σημαντική ελάττωση της διαπνέουσας επιφάνειας. Ο στόχος αυτός επιτυγχάνεται είτε με τη μερική ή ολική πτώση των φύλλων είτε με την αντικατάσταση των χειμερινών από καλοκαιρινά φύλλα, τα οποία είναι μικρότερου μεγέθους και με διαφορετικά ανατομικά και φυσιολογικά χαρακτηριστικά (διμορφισμός των φύλλων) (Αϊβαλάκης και συν., 2005). Το είδος *T. capitata* L. Cav. αποτελεί το πλέον χαρακτηριστικό παράδειγμα φρυγάνου και πολλοί ερευνητές αναφέρονται στο αναπτυξιακό του πρότυπο εξετάζοντας τον εποχικό διμορφισμό όχι μόνο του συγκεκριμένου είδους αλλά και άλλων μεσογειακών ειδών (Margaris 1975, Margaris 1981, Vokou and Margaris 1982, Vokou *et al.* 1984, Economou-Amilli *et al.* 1982, Vokou and Margaris 1986, Christodoulakis 1989, Christodoulakis *et al.* 1990, Christodoulakis and Bazos 1990, Christodoulakis and Fasseas 1991, Κυπαρίσσης 1995, Monokrousos *et al.* 2004).

Ο ετήσιος κύκλος του φυτού, όπως απεικονίζεται στην Εικόνα 15 και Εικόνα 16, όσον αφορά στους μικρούς βλαστούς-βραχυβλάστες (την έκπτυξή τους και περαιτέρω ανάπτυξή τους σε δολιχοβλάστες κατά τη διάρκεια των ανοιξιάτικων μηνών και τέλος την πτώση τους), δεν διαφέρει από τον ετήσιο κύκλο που περιγράφεται από τον Orshan (1964, 1989) (Εικόνα 11, Εικόνα 12). Νεαροί βραχυβλάστες εκπύσσονται στις μασχάλες των ανοιξιάτικων φύλλων των δολιχοβλαστών (επιμηκυσμένων βλαστών) κατά τη διάρκεια των ανοιξιάτικων μηνών. Ένας αριθμός από αυτούς τους βραχυβλάστες θα παραμείνουν τελικά στο φυτό και θα εξελιχθούν σε δολιχοβλάστες την επόμενη άνοιξη.

Μια πιο λεπτομερής παρατήρηση των βραχυβλαστών, όπως εξελίσσονται μέσα στον χρόνο μας οδηγεί στο συμπέρασμα ότι θα πρέπει να γίνει διάκριση ανάμεσα στους βραχυβλάστες που διαθέτει το φυτό τους καλοκαιρινούς μήνες και εκείνων που εμφανίζονται κατά τους φθινοπωρινούς-χειμερινούς μήνες. Η μακροσκοπική τους εικόνα δεν διαφέρει πολύ, καθώς η συνολική επιφάνεια των φύλλων που συγκροτούν τους βραχυβλάστες το καλοκαίρι και το φθινόπωρο δεν παρουσιάζει στατιστικά σημαντικές διαφορές, ενώ και οι ελάχιστες διαφορές στο μήκος τους δεν επιτρέπει τη μακροσκοπική διαφοροποίησή τους (Πίνακας 3). Ο καλοκαιρινός βραχυβλάστης όμως είναι πολύ συμπαγής, με αποτέλεσμα τα καλοκαιρινά φύλλα φαίνεται να

προστατεύονται όχι μόνο από την ακτινοβολία αλλά και από τον περιορισμό των απωλειών νερού, καθώς δημιουργείται ένα ιδιαίτερο μικροπεριβάλλον ανάμεσά τους. Από το εσωτερικό του βραχυβλάστη δεν σταματά ποτέ η έκπτυξη νέων καλοκαιρινών φύλλων με αργό όμως ρυθμό (την περίοδο αυτή αναπτύσσονται ένα ή δύο ζεύγη καλοκαιρινών φύλλων). Το φθινόπωρο (από τα μέσα Σεπτεμβρίου και μετά) η εικόνα αλλάζει. Νέα φθινοπωρινά φύλλα (2 με 3 ζεύγη) εκπτύσσονται από το εσωτερικό του βραχυβλάστη ο οποίος φαίνεται να ανοίγει. Στην αρχή του χειμώνα ο βραχυβλάστης αναπτύσσεται και άλλο, οπότε εμφανίζονται 2 με 3 ζεύγη χειμωνιάτικων φύλλων. Η ανάπτυξη αυτού του βραχυβλάστη σε δολιχοβλάστη πραγματοποιείται στο τέλος του χειμώνα-αρχές της άνοιξης. Παρατηρούμε, επομένως, πως η εξέλιξη του βραχυβλάστη είναι συνεχής μέσα στο χρόνο αλλά με διαφορετικό ρυθμό ανάλογα με την εποχή. Στα συμπεράσματα αυτά καταλήξαμε έπειτα από τη συνεχή παρακολούθηση και μακροφωτογράφιση (για ένα έτος) των ίδιων βλαστών που είχαν σημειωθεί για το σκοπό αυτό (εικόνα παραρτήματος). Ανάλογες είναι και οι παρατηρήσεις μας για το χρονικό διάστημα 1988-1991.

Οι Meletiou *et al.* (1992) θεωρούν ότι η περίοδος του καλοκαιριού είναι περίοδος ληθάργου για τα φρύγανα σε αντιδιαστολή με την περίοδο του χειμώνα. Σύμφωνα με τον Orshan (1989), η ανάπτυξη των βραχυβλαστών για το συγκεκριμένο είδος στο Ισραήλ περιορίζεται για το χρονικό διάστημα από αρχές Δεκεμβρίου μέχρι τέλος Ιουνίου. Επομένως, θεωρεί ότι οι βραχυβλάστες είναι σε λήθαργο τους καλοκαιρινούς και φθινοπωρινούς μήνες. Στα τελικά συμπεράσματά του σχετικά με τη βλαστική ανάπτυξη, έχοντας συμπεριλάβει όλα τα είδη που μελέτησε στη συγκριμένη περιοχή (32 φυτικά είδη), αναφέρει ότι η ανάπτυξη των δολιχοβλαστών και η άνθηση πραγματοποιούνται την άνοιξη (εποχή που, σύμφωνα με τον συγγραφέα, στο Ισραήλ η διαθεσιμότητα του νερού και η θερμοκρασία δεν αποτελούν περιοριστικούς παράγοντες). Η βλαστική όμως ανάπτυξη των βραχυβλαστών η οποία παρατηρείται καθ' όλη τη διάρκεια του έτους προφανώς δεν επηρεάζεται από τη διαθεσιμότητα του νερού και τη θερμοκρασία. Αυτό το γεγονός θεωρεί ότι μπορεί να αποτελεί ένα από τα γνωρίσματα της προσαρμογής των φυτών που μελέτησε στην υδατική καταπόνηση και πιθανόν και στην καταπόνηση από υψηλές θερμοκρασίες. Το τελικό συμπέρασμά του φαίνεται να ταιριάζει απόλυτα με την προσαρμογή του είδους που μελετήσαμε στις δικές μας κλιματικές συνθήκες.

### 4.3. ΚΑΤΗΓΟΡΙΕΣ ΦΥΛΛΩΝ-ΜΑΚΡΟΣΚΟΠΙΚΕΣ ΠΑΡΑΤΗΡΗΣΕΙΣ

Όπως έχει αναφερθεί, πολλοί ερευνητές χαρακτηρίζουν το φυτό ως διμορφικό. Οι Economidou-Amilli *et al.* (1982) περιγράφουν στο συγκεκριμένο είδος δύο κατηγορίες φύλλων ανάλογα με τη διαθεσιμότητα του νερού: μικρά φύλλα την ξηρή περίοδο του χρόνου και μεγάλα φύλλα την υγρή. Αυτό θεωρήθηκε από τον Orshan (1964) μηχανισμός προσαρμογής των φρυγάνων στο μεσογειακό κλίμα. Ο εποχικός διμορφισμός επιτυγχάνεται με την πτώση και την αύξηση διαφορετικών τύπων βλαστών και φύλλων στις διάφορες εποχές. Μεγαλύτερα χειμωνιάτικα και ανοιξιάτικα φύλλα εκπτύσσονται στους δολιχοβλάστες, ενώ τα μικρά καλοκαιρινά φύλλα απαντώνται στους βραχυβλάστες (Margaris 1981). Όσοι ασχολήθηκαν με τη φαινομορφολογία του φυτού αναφέρθηκαν ακριβώς στη διαδοχή χειμωνιάτικων και καλοκαιρινών φύλλων (Orshan 1964, 1989, Διαμαντόπουλος (1983), όπως παρουσιάστηκε από τους Vokou and Margaris 1986, Christodoulakis and Bazos 1990).

Μελετώντας διεξοδικά τις διάφορες κατηγορίες φύλλων που εκπτύσσει το φυτό όλο το χρόνο, δημιουργείται το ερώτημα ως προς το τι θεωρούν οι ερευνητές αυτοί «καλοκαιρινά» ή «χειμωνιάτικα», «μικρά» ή «μεγάλα» φύλλα. Οι Diamantoglou *et al.* (1990), αναφερόμενοι στην εποχική διαφοροποίηση της συνολικής περιεκτικότητας σε λιπίδια στα φύλλα του *T. capitata* L. Cav., διαχωρίζουν τους μήνες του χρόνου σε δύο ομάδες: από Οκτώβριο μέχρι Απρίλιο («μεγάλα»-«χειμωνιάτικα» φύλλα) και από Μάιο μέχρι Σεπτέμβριο («μικρά»-«καλοκαιρινά» φύλλα) (Εικόνα 10).

Σύμφωνα με τις δικές μας παρατηρήσεις η ανάπτυξη των πρώτων βραχυβλαστών σε δολιχοβλάστες ξεκινά από τον Ιανουάριο. Από αυτή τη χρονική περίοδο και μετά το φυτό διαθέτει μεγάλα φύλλα. Ο Φεβρουάριος είναι ο κατεξοχήν μήνας της έναρξης της βλαστικής ανάπτυξης των δολιχοβλαστών, περίοδος που ολοκληρώνεται με τη λιγνινοποίησή τους τον Ιούνιο. Την περίοδο αυτή των ανοιξιάτικων μηνών στο φυτό διακρίνουμε, παράλληλα με τα μεγάλα ανοιξιάτικα φύλλα (1), και τα ενδιάμεσα ανοιξιάτικα (2) και τα επιμηκυσμένα καλοκαιρινά (3) και τα πρώτα καλοκαιρινά φύλλα (4), καθώς με την ανάπτυξη των δολιχοβλαστών ήδη έχουν εμφανιστεί οι νέοι βραχυβλάστες. Τον Οκτώβριο, στο φθινοπωρινό πλέον βραχυβλάστη εντοπίζονται καλοκαιρινά φύλλα στη βάση του παράλληλα με τα φθινοπωρινά (6). Ενώ από τον

Νοέμβριο και μετά εμφανίζονται τα χειμωνιάτικα φύλλα (7). Την περίοδο επομένως Μαΐου-Σεπτεμβρίου το φυτό διαθέτει τέσσερις (4) διαφορετικές και ευδιάκριτες μακροσκοπικά κατηγορίες φύλλων στα οποία δεν συμπεριλαμβάνονται τα βράκτια, ενώ την περίοδο Οκτωβρίου-Απριλίου τουλάχιστον τρεις (3) κατηγορίες.

Αν παρατηρήσουμε μέσα στο χρόνο τις διακυμάνσεις τόσο της φυλλικής επιφάνειας όσο και του μήκους των φύλλων, εξετάζοντας όμως τα στοιχεία αυτά μεμονωμένα, παρατηρούμε ότι το μήκος καθώς και η επιφάνεια των φύλλων κάθε κατηγορίας που εκπτύσσονται στη διάρκεια της άνοιξης και του καλοκαιριού βαθμιαία μειώνονται και από το φθινόπωρο και έπειτα τα φύλλα αυξάνουν πάλι τόσο σε μήκος όσο και σε επιφάνεια. Θα μπορούσαμε, επομένως, να πούμε ότι παρατηρείται μία μείωση στο μήκος και τη φυλλική επιφάνεια από την άνοιξη προς το καλοκαίρι και μία αντίστοιχη αύξηση από το φθινόπωρο προς το χειμώνα. Δεν πρέπει όμως να παραβλέψουμε το γεγονός ότι, εκτός από τα ανοιξιότικα μεγάλα φύλλα και τα ενδιάμεσα ανοιξιότικα, όλες οι άλλες κατηγορίες βρίσκονται πάνω σε βραχυβλάστες και, επομένως, δεν διαθέτουμε ποτέ μεμονωμένα φύλλα στο φυτό αλλά θυσάνους φύλλων. Επομένως, η εναλλαγή «χειμωνιάτικων» και «καλοκαιρινών» φύλλων δεν φαίνεται να οδηγεί στον περιορισμό της συνολικής φυλλικής επιφάνειας, και άρα στην ελάττωση των διαπνευστικών απωλειών. Η αρχιτεκτονική του καλοκαιρινού βραχυβλάστη όμως και η αλληλοεπικάλυψη των φύλλων φαίνεται να διαμορφώνει το κατάλληλο μικροκλίμα και να αποτελεί έναν από τους μηχανισμούς για την εξοικονόμηση και τη διαφύλαξη του νερού στο μεσόφυλλο. Επίσης σημειώνεται ότι ο περιορισμός του μεγέθους των φύλλων τους καλοκαιρινούς μήνες είναι και μία από τις στρατηγικές αποφυγής των υψηλών θερμοκρασιών που επικρατούν την χρονική αυτή περίοδο (Καραμπουρνιώτης, 2003).

Βέβαια, η πτώση των γηραιότερων φύλλων, κάτι που εντοπίζεται καθόλη τη διάρκεια του έτους και ιδίως τους καλοκαιρινούς μήνες (το φυτό αποβάλλει μέσα στο καλοκαίρι τα φύλλα της άνοιξης και τα επιμηκυσμένα καλοκαιρινά των νέων βραχυβλαστών), οδηγεί δραστικά στη μείωση των επιφανειών που διαπνέουν και στην εξοικονόμηση νερού (εξισορρόπηση φυλλικής επιφάνειας) (Καραμπουρνιώτης, 2003). Επίσης και η πτώση των ανώτερων νέων βραχυβλαστών του λιγνινοποιημένου δολιχοβλάστη (Εικόνα 17 Ε), σε συνδυασμό με την απώλεια των φύλλων, οδηγεί στη ξερή-χλωρωτική όψη του φυτού τους καλοκαιρινούς μήνες. Το ίδιο φαινόμενο της πτώσης κορυφαίων βλαστών παρατηρήθηκε και από τους Werner *et al.* (1998) σε διάφορα είδη *Cistus* spp.

Η ίδια ομάδα ερευνητών, επίσης, θεωρεί ότι η πτώση των οριζόντιων φύλλων κατά τη διάρκεια της ξηρασίας μπορεί να οφείλεται στη μεγάλη βλάβη που παθαίνουν από την υψηλή φωτοπαρεμπόδιση.

Μία άλλη ενδιαφέρουσα μακροσκοπική παρατήρηση αφορά τον προσανατολισμό των φύλλων σε σχέση με το βλαστό. Όταν παρατηρήσουμε τα ανοιξιάτικα μεγάλα φύλλα στο δολιχοβλάστη (Εικόνα 17 Γ), διαπιστώνουμε χαρακτηριστικά τον σχεδόν κάθετο προσανατολισμό ως προς το βλαστό των κατώτερων φύλλων σε σχέση με τα ανώτερα, που παρουσιάζουν μικρότερη κλίση. Το γεγονός αυτό πρέπει να οφείλεται στη σκίαση που υφίστανται τα κατώτερα φύλλα από τα ανώτερά τους και από τους γειτονικούς δολιχοβλάστες, καθώς την περίοδο της άνοιξης στο φυτό διακρίνουμε πολλούς νέους βλαστούς και φύλλα. Είναι η περίοδος της έντονης βλαστικής δραστηριότητας και, επομένως, υπάρχει ανάγκη για μεγάλη φωτοσυνθετική δραστηριότητα. Τα ανώτερα φύλλα του δολιχοβλάστη έχουν τέτοια κλίση, έτσι ώστε ο προσανατολισμός τους να είναι παράλληλος προς τις προσπίπτουσες ακτίνες και, σε συνδυασμό με την αμφίπλευρη αρχιτεκτονική του φύλλου, να είναι πιο αποτελεσματική η απορρόφηση της φωτεινής ακτινοβολίας. Είναι επίσης γνωστό ότι όσο πιο ξηροφυτικό είναι το περιβάλλον τόσο μικρότερη είναι και η κλίση των φύλλων σε σχέση με το βλαστό. Προσαρμοστικά στην υδατική καταπόνηση η φυσική επιλογή ευνοεί χαρακτηριστικά που οδηγούν στη μείωση της απορροφούμενης ηλιακής ακτινοβολίας. Δύο πιθανές προσαρμογές είναι η μείωση της απορρόφησης από τα φύλλα και η αλλαγή της κλίσης των φύλλων. Η τελευταία προσαρμοστική επιλογή παρουσιάζει πλεονεκτήματα, καθώς θεωρείται πιο οικονομική και ταυτόχρονα αναστρέψιμη στη διάρκεια ζωής των φύλλων (Ehleringer, 1988). Γι αυτό το λόγο τα καλοκαιρινά φύλλα είναι σχεδόν παράλληλα με το βλαστό, ενώ η κλίση των φθινοπωρινών και των χειμωνιάτικων φύλλων είναι μεγαλύτερη. Η απότομη κλίση των φύλλων κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού πιθανόν να μειώνει την έκθεση του φύλλου στην ηλιακή ακτινοβολία, με αποτέλεσμα τη χαμηλότερη θερμοκρασία των φύλλων, το μικρότερο ρυθμό της διαπνοής και την προστασία του φωτοσυνθετικού μηχανισμού. Ανάλογο φαινόμενο παρατήρησαν οι Werner *et al.* (1998), σημειώνοντας ότι για το είδος *Cistus monspeliensis* τα φύλλα με τη μικρότερη κλίση ως προς το βλαστό επηρεάζονται λιγότερο από τη φωτοπαρεμπόδιση σε σχέση με τα φύλλα που είναι οριζόντια προσανατολισμένα. Οι Gratani and Bombelli (1999) για τα είδη *Quercus ilex* και *Phillyrea latifolia* θεωρούν ότι η απότομη κλίση των

φύλλων είναι μηχανισμός προστασίας από τη φωτοπαρεμπόδιση. Οι Aronne *et al.* (2001), μελετώντας τις διαφορές των φύλλων του είδους *Cistus incanus* L. subsp. *incanus* σε συγκεκριμένες χρονικές περιόδους, παρατήρησαν ότι τα φύλλα του χειμώνα είναι οριζόντια ως προς το βλαστό σε σχέση με τα καλοκαιρινά που η κλίση τους είναι μικρότερη. Τα ανορθωμένα καλοκαιρινά φύλλα, μεγιστοποιούν την απορρόφηση των ηλιακών ακτίνων νωρίς το πρωί και αργά το απόγευμα, διατηρώντας τη μεσημεριανή απορρόφηση σε χαμηλά επίπεδα. Το φυτό, επομένως, αποφεύγει με αυτό τον τρόπο τον μεσημεριανό ήλιο. Αντίθετα, κατά τη διάρκεια του φθινοπώρου, του χειμώνα και της άνοιξης που η ξηρασία δεν είναι περιοριστικός παράγοντας, τα οριζόντια φύλλα μεγιστοποιούν την απευθείας έκθεση στην ηλιακή ακτινοβολία.

#### 4.4. ΑΝΑΤΟΜΙΚΑ-ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΚΑ ΧΑΡΑΚΤΗΡΙΣΤΙΚΑ ΤΩΝ ΦΥΛΛΩΝ

Τόσο τα καλοκαιρινά όσο και τα χειμωνιάτικα φύλλα πολλών εποχικά διμορφικών χαμηλών θάμνων παρουσιάζουν ένα πολύστρωμο και καλώς αναπτυγμένο δρυφακτοειδές παρέγχυμα (Christodoulakis and Bazos, 1990). Εντούτοις, τους καλοκαιρινούς μήνες το δρυφακτοειδές παρέγχυμα αυξάνει σε έκταση, κάτι που πιστεύεται ότι είναι αναγκαίο για να αυξάνεται η επιφάνεια απορρόφησης του CO<sub>2</sub> στο μεσόφυλλο στα ξηρόφυτα (Rhizopoulou and Psaras, 2003).

Από τις δικές μας παρατηρήσεις τα φύλλα όλων των κατηγοριών εμφανίζονται ως αμφίπλευρα ή ισοδιπλευρικά (Εικόνα 54, Εικόνα 55, Εικόνα 56). Το ότι τα μικρά φύλλα δύσκολα μπορούν να χαρακτηριστούν ως αμφίπλευρα επιβεβαιώνεται και στην παρούσα εργασία, κάτι το οποίο αναφέρεται και από τους Christodoulakis and Bazos (1990), καθώς είναι πολύ δύσκολο να γίνει διάκριση μεταξύ δρυφακτοειδούς και σπογγώδους παρεγχύματος στα φύλλα αυτά. Στα μεγάλα ανοιξιάτικα φύλλα η διαμόρφωση του αμφίπλευρου φύλλου είναι πολύ χαρακτηριστική και στα κράσπεδα των φύλλων, στα σημεία δηλαδή που είναι περισσότερο εκτεθειμένα στην ηλιακή ακτινοβολία, καθώς στις μασχάλες των φύλλων αυτών εκπτύσσονται οι νέοι βραχυβλάστες, και επομένως, στο κεντρικό σημείο των φύλλων υπάρχει σκίαση. Στα κράσπεδα των φύλλων το μεσόφυλλο είναι πολύ συμπαγές.

Η πιο σημαντική ανατομική διαφοροποίηση των διαφόρων κατηγοριών φύλλων είναι το διαφορετικό σχήμα που παρουσιάζουν οι εγκάρσιες τομές των ελασμάτων. Τα ανοιξιάτικα φύλλα καθώς και τα βράκτια παρουσιάζονται πεπλατυσμένα σε σχέση με

όλες τις άλλες κατηγορίες φύλλων. Τα καλοκαιρινά και φθινοπωρινά στις μακροσκοπικές παρατηρήσεις φαίνονται μικρότερα σε διαστάσεις και φαίνονται σαν να εμφανίζουν μεγαλύτερο πάχος ελάσματος σε σχέση με τα χειμωνιάτικα. Με την εικόνα αυτή θα μπορούσαμε να υποθέσουμε ότι τα φύλλα μπορεί να παρουσιάζουν μειωμένη εξωτερική επιφάνεια σε σχέση με τον όγκο τους.

Επίσης βιβλιογραφικά αναφέρεται ότι στα ξηρόφυτα η αύξηση του πάχους των φύλλων λόγω αύξησης των στοιβάδων του δρυφακτοειδούς παρεγχύματος επιτρέπει αποδοτικότερη φωτοσύνθεση με περιορισμό των απωλειών του νερού (Αϊβαλάκις και συν., 2005). Οι διαφορές που εντοπίζονται στα ξηρόφυτα όσον αφορά το πάχος του φύλλου μπορούν να συγκριθούν με τις διαφορές που παρουσιάζουν τα φύλλα «σκιάς και φωτός» σύμφωνα με τους Terashima *et al.* (2005, 2006, 2011). Τα φύλλα που εκτίθενται σε υψηλή ηλιακή ακτινοβολία είναι πιο παχιά από αυτά που αναπτύσσονται στη σκιά, τα οποία είναι πιο λεπτά και με πιο λεπτούς χλωροπλάστες. Η αντίσταση στη διάχυση του CO<sub>2</sub> στο φύλλο είναι σημαντικός παράγοντας, ώστε η συγκέντρωση του CO<sub>2</sub> στους χλωροπλάστες να μην είναι χαμηλή. Σύμφωνα με αυτό, τα φύλλα που εκτίθενται σε υψηλή ηλιακή ακτινοβολία και έχουν υψηλό φωτοσυνθετικό μεταβολισμό χρειάζονται μεγαλύτερη ποσότητα Rubisco ανά μονάδα φυλλικής επιφάνειας και, επομένως, μεγαλύτερη επιφάνεια μεσόφυλλου εκτεθειμένη σε μεσοκυττάρους χώρους ανά μονάδα επιφάνειας φύλλου και μεγαλύτερους μεσοκυττάρους χώρους. Για να επιτευχθεί αυτό, δεδομένου ότι ούτε η διάμετρος των κυττάρων διαφέρει αλλά ούτε και η πυκνότητά τους μεταξύ των φύλλων «σκιάς και φωτός», αυξάνεται το μήκος των κυττάρων, κάτι που εξηγεί τη διαφορά στο πάχος μεταξύ των φύλλων. (Παρόμοια αύξηση του μήκους των κυττάρων του δρυφακτοειδούς παρεγχύματος έχει αναφερθεί από τους ερευνητές Christodoulakis and Fasseas (1991) για τα καλοκαιρινά φύλλα του φυτού *Phlomis fruticosa*). Εναλλακτικά, στα ξηρόφυτα η αύξηση των μεσοκυττάρων χώρων επιτυγχάνεται με τη μείωση του μεγέθους των κυττάρων. Επίσης σημειώνεται ότι η αντίσταση στη διάχυση του CO<sub>2</sub> στους μεσοκυττάρους χώρους των αμφιστοματικών φύλλων είναι το ένα τρίτο με ένα τέταρτο της αντίστοιχης στα υποστοματικά φύλλα με το ίδιο πάχος.

Μια πιο προσεκτική παρατήρηση όμως της ανατομίας των φύλλων οδηγεί στο συμπέρασμα ότι το πάχος του ελάσματος δεν φαίνεται να διαφέρει στις διάφορες κατηγορίες των φύλλων. Μονή στρώση δρυφακτοειδούς παρεγχύματος

καταλαμβάνει τόσο την αποαξονική όσο και την προσαξονική επιφάνεια, ενώ το σπογγώδες παρέγχυμα περιορίζεται στη μέση του φύλλου γύρω από την ηθμαγγειώδη δεσμίδα. Επομένως, κατά τη διάρκεια των καλοκαιρινών μηνών, με την έντονη ηλιακή ακτινοβολία, το φυτό διαθέτει επικαλυπτόμενα καλοκαιρινά φύλλα στους βραχυβλάστες, πολύ μικρότερα στο μήκος και στο πλάτος όχι όμως στο πάχος (κυλινδρικά φύλλα) συγκρινόμενα με τα ανοιξιότικα, με την ίδια όμως ανατομική δομή. Αυτό που μπορεί επίσης να παρατηρηθεί είναι μία πιθανή μείωση του μεγέθους των κυττάρων η οποία, όπως προαναφέρθηκε, μπορεί να οδηγήσει σε αύξηση των μεσοκυττάρων χώρων του μεσόφυλλου. Οι Metcalfe and Chalk (1985) αναφέρονται στις μικρότερες διαστάσεις των κυττάρων των ξηροφύτων, ειδικά του μεσόφυλλου και των επιδερμικών σε σχέση με των μεσοφύτων / υδροφύτων. Αλλά και η Esau (1976) συμπεριλαμβάνει στα χαρακτηριστικά των ξηροφυτικών ειδών το μικρό μέγεθος των κυττάρων. Επίσης ο κυλινδρισμός των καλοκαιρινών φύλλων σε σχέση με τα ανοιξιότικα ευνοεί την αποφυγή της έκθεσης της φωτοσυνθετικής συσκευής σε υπερβολικές εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας (Καραμπουρνιώτης, 2003). Οι Kofidis *et al.* (2003) παρατήρησαν ότι το *Origanum vulgare* L, το οποίο ανήκει στην ίδια οικογένεια με το *T. capitata* L. Cav. σε υψόμετρο 200 m φαίνεται να παρουσιάζει εποχική διακύμανση ως προς το μέγεθος της φυλλικής επιφάνειας (μεγαλύτερη το καλοκαίρι και στη συνέχεια βαίνει μειούμενη) καθώς και στην αναλογία πλάτους φύλλου προς το μήκος του (παρατήρησαν μείωση από την άνοιξη προς το καλοκαίρι και στη συνέχεια πάλι αύξηση), ενώ το πάχος του φυλλικού ελάσματος δεν παρουσιάζει τέτοιες αυξομειώσεις μέσα στο χρόνο. Οι Olmos *et al.* (2006) αναφέρονται στον περιορισμό των μεσοκυττάρων χώρων στο μεσόφυλλο σε φυτά *Rosmarinus officinalis* καταπονημένα από την ξηρασία, με την παρατήρηση ότι το γεγονός αυτό πιθανόν να επηρεάζει τη διάχυση του CO<sub>2</sub> από τις υποστοματίες κοιλότητες στις θέσεις της καρβοξυλίωσης.

Επίσης το μεσόφυλλο των καλοκαιρινών φύλλων είναι πιο συμπαγές από αυτό των χειμωνιάτικων (Εικόνα 54, Εικόνα 56, Εικόνα 58). Η παρατήρηση αυτή επιβεβαιώνει τα αποτελέσματα των Christodoulakis and Bazos (1990). Μεγάλοι μεσοκυττάριοι χώροι διακρίνονται στην προσαξονική επιφάνεια των φύλλων αυτών και αντιστοιχούν σε υποστοματικούς χώρους. Ο προσανατολισμός των καλοκαιρινών φύλλων και η επικάλυψή τους από τα γειτονικά φύλλα καθώς και το βλαστό προστατεύει την προσαξονική επιφάνεια από τη μεγάλη έκθεση στην ηλιακή ακτινοβολία.



Τα ανοιξιάτικα φύλλα χαρακτηρίζονται από τις **προεκτάσεις του δεσμικού κολεού**, οι οποίες όμως δεν εντοπίζονται σε όλο το μήκος του φύλλου αλλά από το μέσο του φύλλου και προς τη βάση του. Έχει αναφερθεί ότι οι προεκτάσεις αυτές φαίνεται να βοηθούν στη μεταφορά νερού στο μεσόφυλλο μέσω της επιδερμίδας, μεταφέρουν ηλιακή ακτινοβολία στα κατώτερα στρώματα του μεσόφυλλου παίζοντας το ρόλο των διάφανων παραθύρων που μεταφέρουν το φωτισμό και προστατεύουν το έλασμα από μαρασμό έπειτα από μεγάλη ξηρασία ή πιθανές άλλες καταπονήσεις (Karabourniotis *et al.* 2000, Καραμπουρνιώτης 2003, Αϊβαλάκις και συν. 2005, Liakoura *et al.* 2009). Οι προεκτάσεις του δεσμικού κολεού απαντώνται και περιορίζονται μόνο στο τμήμα του φύλλου στο οποίο σχηματίζεται η κοιλότητα που έχει περιγραφεί στο αντίστοιχο κεφάλαιο της ανατομίας των φύλλων στην προσαξονική επιφάνεια. Επομένως, αυτό μας οδηγεί στο συμπέρασμα ότι οι προεκτάσεις του δεσμικού κολεού πιθανόν να εξυπηρετούν στη μεταφορά της ηλιακής ακτινοβολίας στα χαμηλότερα στρώματα του μεσόφυλλου. Στην κοιλότητα αυτή δεν έχουν εντοπιστεί στόματα, χαρακτηρίζεται όμως από μεγάλη πυκνότητα κεφαλοειδών αδένων και τριχών. Η παρουσία του πυκνού δικτύου των τριχών στο σημείο αυτό πιθανόν να εμποδίζει την εγκατάσταση εντόμων και την ωτοκία τους στην κοιλότητα αυτή και να αυξάνει τις αντανακλαστικές επιφάνειες για τη φωτεινή ακτινοβολία, εμποδίζοντας ταυτόχρονα την απώλεια νερού. Ο ρόλος αυτός των τριχών έχει αναφερθεί και για άλλα φυτικά είδη, όπως το *Xysmalobium undulatum* L. R. Br. της οικογένειας Apocynaceae (subfamily Asclepiadoideae), το οποίο διαθέτει μη αδενώδες τρίχωμα παρόμοιο με της οικογένειας Lamiaceae (Naidoo, 2009).

Προεκτάσεις του δεσμικού κολεού παρατηρήθηκαν και στις άλλες κατηγορίες φύλλων πάντα όμως εντοπισμένες στη βάση του φύλλου. Πρέπει επίσης να σημειωθεί ότι χωροταξικά, στα σημεία που εντοπίζονται οι προεκτάσεις αυτές, υπάρχει σκίαση από τα γειτονικά φύλλα σε όλες τις κατηγορίες των φύλλων. Ακόμα και στο ανοιξιάτικο φύλλο η έκταση του δεσμικού κολεού είναι μεγαλύτερη στη βάση του φύλλου και λεπταίνει προς το μέσο του ελάσματος, γεγονός που επιβεβαιώνει ακόμα περισσότερο την αναγκαιότητά του στη μεταφορά των ηλιακών ακτίνων προσδίδοντας ένα προσαρμοστικό πλεονέκτημα στις ξηροφυτικές συνθήκες. Οι Karabourniotis *et al.* (2000) αναφέρονται σε έρευνες του Wylie (1951) σχετικά με τη μεγαλύτερη έκταση του δεσμικού κολεού σε φύλλα σκιάς σε σχέση με παχύτερα φύλλα φωτός. Η μεγαλύτερη έκταση που καταλαμβάνει στα ανοιξιάτικα φύλλα σε σχέση με τις άλλες κατηγορίες

φύλλων πιθανόν να βοηθά και στη προστασία αυτών των μεγάλων φύλλων από μαρασμό σε περίπτωση μεγάλης ξηρασίας κατά τη διάρκεια της άνοιξης (Εικόνα 59, Εικόνα 60, Εικόνα 61).

Ένα άλλο χαρακτηριστικό που μελετήθηκε είναι η **ανάπτυξη εκτεταμένου σκληροεγχυματικού ιστού** που περιβάλλει τις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες προς την αποαξονική επιφάνεια. Φαίνεται ότι ο ρόλος του είναι να προστατεύει τους ιστούς από την μηχανική κατάρρευση του ελάσματος σε συνθήκες αφυδάτωσης. Αυτό ίσως να εξηγεί την ύπαρξη μεγαλύτερου αριθμού δευτερευουσών ηθμαγγειωδών δεσμίδων στα ανοιξιάτικα φύλλα, τα οποία είναι μεγαλύτερα σε μήκος και πλάτος, καθώς και στη βάση των άλλων κατηγοριών φύλλων.

Μελετώντας την **επιδερμίδα** διαπιστώθηκε η ύπαρξη μονής στρώσης επιδερμικών κυττάρων όπως και στο είδος *Sarcopoterium spinosum* (Christodoulakis *et al.*, 1990). Χαρακτηριστική είναι η λεπτή εφυμενίδα σε σχέση με το παχύ κυτταρικό τοίχωμα. Ο Kummerow (1973) διέκρινε δύο κατηγορίες σκληροφύλλων στη μεσογειακή ζώνη: είδη με λεπτή εφυμενίδα και παχιά κυτταρικά τοιχώματα, όπως παρουσιάζει και το συγκεκριμένο φυτικό είδος (αν και φρύγανο), και είδη με παχιά εφυμενίδα και λεπτά κυτταρικά τοιχώματα. Τα παχιά κυτταρικά τοιχώματα είναι χαρακτηριστικό ξηροφυτικής προσαρμογής (Καραμπουρνιώτης, 2003). Επίσης οι ραβδώσεις της εφυμενίδας, οι οποίες είναι πιο χαρακτηριστικές στα καλοκαιρινά φύλλα, αυξάνουν την αντανακλαστικότητα της επιφάνειας γεγονός που συντελεί στη θερμοκρασιακή ρύθμιση (Εικόνα 69).

Όσον αφορά τα **στόματα**, το φυτό είναι αμφιστοματικό και διακυτικό όπως αρκετά είδη στην οικογένεια Lamiaceae. Ο Cantino (1990), μελετώντας 127 είδη της οικογένειας, εντόπισε και υποστοματικά και αμφιστοματικά είδη, με τα αμφιστοματικά να υπερέχουν ελαφρώς αριθμητικά. Η αμφιστοματικότητα βοηθάει, όπως αναφέρθηκε, στη μείωση της αντίστασης στη διάχυση του CO<sub>2</sub> στους μεσοκυττάριους χώρους (Terashima *et al.*, 2006). Εξάλλου, η αμφιστοματικότητα βοηθά στην ταχύτερη ανταλλαγή αερίων (αλλά και σε απώλειες νερού) και στην ταχύτερη ψύξη του (Fahn and Cutler 1992). Τα αποτελέσματα της παρούσας εργασίας έρχονται να επιβεβαιώσουν τα αποτελέσματα των Economou-Amilli *et al.* (1982), όσον αφορά τον τύπο των στομάτων και τη δυνατότητα διάκρισης των στομάτων στις διάφορες κατηγορίες φύλλων. Τα στόματα

είναι διακυκτικά (μη δημοσιευμένη εργασία του Μάργαρη, όπως αναφέρουν οι Economidou-Amilli *et al.*, 1982). Ιδίως στα καλοκαιρινά φύλλα υπάρχει μία δυσκολία καταμέτρησης των στομάτων, καθώς πολλά από αυτά καλύπτονται από τα πολυάριθμα αδενώδη και μη αδενώδη τριχώματα. Αυτό που εντοπίστηκε είναι η κατανομή των στομάτων γύρω από τους ασπιδοειδείς αδένες (Εικόνα 95 Δ), γεγονός που πιθανόν να σχετίζεται με το ρόλο των αιθέριων ελαίων στον περιορισμό των απωλειών νερού, καθώς αυξάνουν τις αντιστάσεις στη διάχυση των υδρατμών προς την ατμόσφαιρα και γνωρίζοντας ότι το συγκεκριμένο φυτικό είδος χαρακτηρίζεται από σχετικά μεγάλη τιμή της παραμέτρου Huber η οποία αποτελεί ένδειξη έντονης διαπνοής και ικανοποιητικής μεταφοράς νερού προς τους ιστούς των φύλλων (Καραμπουρνιώτης και Λιακόπουλος, 2009).

Άλλο χαρακτηριστικό που πρέπει να αναφερθεί είναι η θέση των στομάτων σε σχέση με τα επιδερμικά κύτταρα. Όπως φαίνεται και στην Εικόνα 93, υπάρχουν στόματα κυρίως στην αποαξονική επιφάνεια, τα οποία είναι υπερυψωμένα σε σχέση με τα επιδερμικά κύτταρα, χαρακτηριστικό κυρίως των υδροχαρών φυτών (Ψαράς και συν., 2002). Υπάρχουν όμως και άλλα φυτικά είδη, όπως του γένους *Satureja* L., τα οποία διαθέτουν υδρόμορφους ή και μεσόμορφους τύπους στομάτων, δηλαδή υπερυψωμένα στόματα (Satil and Kaya, 2007). Επίσης για το *T. capitata* L. Cav. υπάρχει αναφορά των Dafni *et al.* (1988) για υπερυψωμένα στόματα στα νεκτάρια, όπως σημειώνεται από τους Mačukanović-Jocić *et al.* (2007). Πάντως, τα κατεχοχήν ξηροφυτικά είδη χαρακτηρίζονται από στόματα βυθισμένα σε κρύπτες (Esau 1976, Ψαράς 2002). Δεν είναι όμως όλα τα στόματα του φυτού υπερυψωμένα όπως φαίνεται από την Εικόνα 93. Υπάρχουν και στόματα των οποίων τα καταφρακτικά κύτταρα είναι στο ίδιο ύψος με τα επιδερμικά κύτταρα. Δεν βρέθηκαν όμως στο φυτό στόματα βυθισμένα, αν και γενικά στην οικογένεια Lamiaceae είναι σπάνια η αναφορά σε τέτοιου είδους δομές, όπως τα στόματα στην προσαξονική επιφάνεια του είδους *Pogostemon stellatus* (Tahir *et al.*, 1995) ή τα στόματα του είδους *Salvia sclarea*, όπως αναφέρεται από τους Mačukanović-Jocić *et al.* (2007). Νεότερες βέβαια έρευνες θέτουν υπό αμφισβήτηση την χρησιμότητα των βυθισμένων στομάτων σε κρύπτες που καλύπτονται από τρίχες όσον αφορά στην εξοικονόμηση νερού (Roth-Nebelsick *et al.*, 2009). Επίσης, σε καμμία κατηγορία φύλλων δεν εντοπίστηκαν υπερυψωμένα στόματα στην προσαξονική επιφάνεια των φύλλων αλλά μόνο στην αποαξονική. Αυτό πρέπει να σχετίζεται με τη μείωση του ρυθμού της διαπνοής, καθώς αυτή η επιφάνεια στις περισσότερες

κατηγορίες φύλλων είναι η πιο εκτεθειμένη, ενώ τα υπερυψωμένα στόματα κυρίως στην αποαξονική επιφάνεια των ανοιξιάτικων φύλλων (επιφάνεια η οποία δεν δέχεται άμεσα ηλιακή ακτινοβολία) μπορεί να συνδέονται με την αύξηση του ρυθμού της φωτοσύνθεσης εξαιτίας της μείωσης της αντίστασης στη διάχυση του CO<sub>2</sub>. Η μορφολογία των στομάτων δεν παρουσιάζει κάποια ιδιαιτερότητα. Οφρύες απαντώνται τόσο στην εξωτερική επιφάνεια όσο και στην εσωτερική των καταφρακτικών κυττάρων, πιθανόν για τον πιο αποτελεσματικό έλεγχο των υδάτινων απωλειών λόγω της διαπνοής (Εικόνα 93, Εικόνα 94, Εικόνα 95, Εικόνα 96, Εικόνα 97).

**Οι μη αδενώδεις τρίχες** είναι διάσπαρτες σχεδόν σε όλες τις επιφάνειες των φύλλων και των βλαστών. Χαρακτηριστική είναι η μείωση της πυκνότητας του τριχώματος από τα ανοιξιάτικα προς τα χειμωνιάτικα φύλλα, καθώς και η μεγαλύτερη πυκνότητα στην αποαξονική επιφάνεια σε σχέση με την προσαξονική στα φύλλα που απαντώνται στους βραχυβλάστες. Στη βάση των φύλλων αυτών στην προσαξονική επιφάνεια διακρίνονται μόνο κεφαλοειδείς αδένες ακόμα και στα καλοκαιρινά φύλλα. Αξιοσημείωτη είναι η πολύ μικρή πυκνότητα στα φθινοπωρινά φύλλα και ακόμα μικρότερη στα χειμωνιάτικα φύλλα, όπου μη αδενώδεις τρίχες εντοπίζονται μόνο στο κράσπεδο των φύλλων και στην άκρη τους, περιοχή εκτεθειμένη στην ηλιακή ακτινοβολία. Επομένως, μη αδενώδεις τρίχες εντοπίζονται σε μεγαλύτερη πυκνότητα στα σημεία που δέχονται πιο έντονη ηλιακή ακτινοβολία. Κάτι ανάλογο έχει αναφερθεί και από τους Liakouga *et al.* (1997) για το είδος *Quercus ilex*. Μη αδενώδεις τρίχες εντοπίζονται και στις κοιλότητες των μεγάλων ανοιξιάτικων φύλλων. Ιδίως οι μεγάλες μονοκύτταρες και οι δικύτταρες τρίχες που εντοπίζονται στα κράσπεδα των φύλλων διακρίνονται από τα πολύ παχιά κυτταρικά τοιχώματα που διαθέτουν. Κάποιες από αυτές τις τρίχες φθορίζουν έντονα πράσινα έπειτα από επεξεργασία με AlCl<sub>3</sub> και παρατήρηση με μικροσκόπιο φθορισμού (Εικόνα 72 Α και Β), γεγονός που αποτελεί ένδειξη παρουσίας φλαβονοειδών. Όσον αφορά την ανατομία τους, στο φυτό συναντάμε μονοκύτταρες και πολυκύτταρες μονόσειρες, μη διακλαδιζόμενες τρίχες, όπως αναφέρουν οι Abu-Asab and Cantino (1987) για την οικογένεια Lamiaceae. Στα κράσπεδα των φύλλων εντοπίστηκαν μονόσειρες πολυκύτταρες τρίχες με πέντε (5) και έξι (6) κύτταρα (Εικόνα 70 Θ, Εικόνα 72 Δ).

Οι μη αδενώδεις τρίχες, όπως σημειώνεται στη βιβλιογραφία, αποτελούν φράγματα μηχανικής και χημικής προστασίας έναντι εντόμων και παθογόνων, και συνιστούν

αποτελεσματικά φίλτρα έναντι της υπερϊόδους ακτινοβολίας εξαιτίας των φαινολών που εντοπίζονται σε αυτά (Karabourniotis and Fasseas 1996, Καραμπουρνιώτης 2003). Η ύπαρξη τριχώματος στα φύλλα και τους βλαστούς θεωρείται ξηροθερμική προσαρμογή, η οποία συμβάλλει στην εξοικονόμηση νερού. Ένα πυκνό στρώμα τριχών τροποποιεί το ανάγλυφο και αυξάνει το πάχος του οριακού στρώματος με αποτέλεσμα τη μείωση της διαπνοής. Λόγω της ανάκλασης και σκέδασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας βελτιώνεται το θερμικό ισοζύγιο και μειώνεται η θερμοκρασία της φυλλικής επιφάνειας. Επίσης συντελούν στην αποφυγή της ωοτοκίας από τα έντομα και στην προστασία από τα φυτοφάγα (Naidoo, 2009). Η προστασία από τα φυτοφάγα σχετίζεται με την ύπαρξη τανινών οι οποίες προκαλούν ανάσχεση της ανάπτυξης ή ακόμα και το θάνατο, με την ιδιότητά τους να αντιδρούν και να κατακρημνίζουν αδιακρίτως πρωτεΐνες (Καραμπουρνιώτης, 2003). Βέβαια στο *T. capitata* L. Cav. δεν απαντάται πυκνό δίκτυο διακλαδιζόμενων τριχών όπως σε άλλα είδη της οικογένειας Lamiaceae (*Phlomis fruticosa*, *Teucrium polium*), υπάρχουν τρίχες που καλύπτονται από επάρματα (Εικόνα 70 Γ, Εικόνα 71 Α, Β), τα κυτταρικά τοιχώματα δεν είναι λιγνινοποιημένα (Εικόνα 71 Ε), είναι οξυκατάληκτα (Εικόνα 70) και δεν εντοπίστηκαν τανίνες (Εικόνα 109).

Σύμφωνα με τα παραπάνω, το είδος των τριχωμάτων και η εποχική διαφοροποίηση της πυκνότητάς τους στο έλασμα του *T. capitata* L. Cav. φαίνεται να συντελεί στη ρύθμιση των απωλειών του νερού κατά τη διάρκεια των ανοιξιότικων και καλοκαιρινών μηνών, σε συνδυασμό με τη ρύθμιση της θερμοκρασίας της φυλλικής επιφάνειας, κυρίως λόγω της ανάκλασης και της σκέδασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας εξαιτίας της ύπαρξης πολλών ανακλαστικών επιφανειών, οι οποίες μεγαλώνουν και λόγω των επαρμάτων των τριχών. Η παρουσία τους στα κράσπεδα των φύλλων, και μάλιστα, όπως έχει παρατηρηθεί, με μειούμενο μέγεθος από τη βάση του φύλλου προς την κορυφή λόγω των οξυκατάληκτων άκρων που διαθέτουν, φαίνεται να παρεμποδίζει την εγκατάσταση των εντόμων προστατεύοντας ιδιαίτερα τον νεαρό βραχυβλάστη και, επομένως, τη βλαστική εξέλιξη του φυτού. Ιδίως η ύπαρξη τριχωμάτων στην κοιλότητα των ανοιξιότικων φύλλων πιθανόν να σχετίζεται με την παρεμπόδιση της ωοτοκίας διαφόρων εντόμων, όπως έχει ήδη ειπωθεί. Άλλα χαρακτηριστικά των τριχών με τα οποία φαίνεται να βοηθούν στην προστασία του φυτού από διάφορα φυτοφάγα είναι τα πολύ παχιά κυτταρικά τοιχώματα αυτών των επιδερμικών εξαρτημάτων. Τα αδενώδη και μη αδενώδη τριχώματα είναι από τις

πρώτες δομές που εμφανίζονται στα εμβρυακά φύλλα του φυτού, υποδηλώνοντας έτσι ότι η παρουσία τους είναι απαραίτητη πριν ακόμα τη διαφοροποίηση του μεσόφυλλου (Εικόνα 90, Εικόνα 91).

Επίσης στα επιδερμικά κύτταρα των τριχών τα οποία είναι διογκωμένα εντοπίστηκαν **θυσανώδεις κρυσταλλικές δομές**, όπως και στους μεσοκυττάριους χώρους του μεσόφυλλου αλλά και στα χυμοτόπια των ώριμων παρεγχυματικών κυττάρων (Εικόνα 62, Εικόνα 64 Α, Εικόνα 71, Εικόνα 73). Οι παραπάνω παρατηρήσεις συμφωνούν με τη σχετική βιβλιογραφία, όπου αναφέρεται ότι κρύσταλλοι μπορεί να εντοπίζονται σε οποιοδήποτε μέρος του φύλλου αλλά συχνότερα απαντώνται στην επιδερμίδα και ότι πολλές φορές η παρουσία κρυσταλλών γίνεται περισσότερο συχνή, όσο το φυτό αναπτύσσεται (Metcalf and Chalk, 1985).

Οι κρύσταλλοι στα αγγειόσπερμα συνήθως αποτελούνται από οξαλικό ασβέστιο. Η ουσία αυτή μπορεί να περιέχει προσμίξεις ή οι κρύσταλλοι μπορεί να αποτελούνται εξ ολοκλήρου από άλλα άλατα ασβεστίου, όπως μηλικού ασβεστίου (σφαιρικοί κρύσταλλοι) και φωσφορικού ασβεστίου (κυβικοί ή σφαιρικοί κρύσταλλοι). Απαντώνται όμως και κρύσταλλοι διαφορετικής χημικής φύσεως, ορισμένοι από τους οποίους είναι οργανικοί. Τέτοιες είναι οι κρυσταλλικές ουσίες εσπεριδίνη και διοσμίνη που ανήκουν στα φλαβονοειδή. Η διοσμίνη είναι γλυκοζίτης της φλαβόνης διοσμετίνης. Αν και ως καθарές ουσίες αποτελούνται από βελόνες σε σχήμα κρυστάλλων, απαντώνται σε φυτικά κύτταρα ως εξειδικευμένες μορφές κρυσταλλικών συμπλεγμάτων. Κρύσταλλοι εσπεριδίνης ή διοσμίνης έχουν αναφερθεί σε ορισμένα Lamiaceae όπως *Mentha piperita* L. και το *Teucrium montanum* L. (Metcalf and Chalk, 1985). Επίσης οι Cornara *et al.* (2009) αναφέρονται σε κρυστάλλους εσπεριδίνης και διοσμίνης στο μεσόφυλλο του είδους *Crithmum maritimum* L. κοντά στις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες. Πρωτεϊνικοί κρύσταλλοι απαντώνται στα φυτά τόσο σε άμορφη όσο και σε κρυσταλλική μορφή. Οι πρωτεϊνικοί κρύσταλλοι είναι συνήθως μικροί και ατρακτοειδούς σχήματος ή κυβικοί. Οι κρύσταλλοι μπορούν να ταξινομηθούν και βάση του σχήματος (Metcalf and Chalk, 1985).

Υπάρχουν διάφορες απόψεις σχετικά με την παρουσία και τον ρόλο των κρυστάλλων του οξαλικού ασβεστίου στα φυτά. Ορισμένοι υποστηρίζουν ότι οι κρύσταλλοι, αναλαμβάνουν την προστασία των φυτών κατά των ζώων ή ότι παρέχουν μηχανική

υποστήριξη στους ιστούς, ότι στους κρυστάλλους οξαλικού ασβεστίου «εναποθέτουν» τα φυτά το ανεπιθύμητο οξαλικό οξύ, ότι λειτουργούν ως απόθεμα ασβεστίου που επανεπεντάσσεται στο μεταβολικό κύκλο κατά περίπτωση, ότι βοηθούν στη συλλογή του φωτός και στην αντανάκλασή του ή ότι βοηθούν το φυτό στην καταπόνησή του από τα άλατα (Harslan *et al.*, 2001). Επίσης ο Ryding (2010) σημειώνει ότι τα φυτά της υπο-οικογένειας *Nepetoideae* στην οποία ανήκει το *T. capitata* L. Cav. διαθέτουν συγκριτικά λιγότερους κρυστάλλους στο μεσόφυλλο, γεγονός που πρέπει να σχετίζεται με τη μεγαλύτερη συγκέντρωση των κρυστάλλων στην εσωτερική επιδερμίδα. Φαίνεται πως το οξαλικό ασβέστιο μεταφέρεται στην επιδερμίδα αντί για τα κύτταρα του μεσοφύλλου, γεγονός που ίσως εξηγεί και τα δικά μας αποτελέσματα της συγκέντρωσης των κρυστάλλων στα επιδερμικά κύτταρα των τριχωμάτων.

Τα αποτελέσματα της παρούσας εργασίας επιβεβαιώνουν προηγούμενες έρευνες σχετικά με τους τύπους των αδενωδών τριχωμάτων που μπορούν να εντοπιστούν στα φύλλα, στους βλαστούς και τα άνθη του φυτού (Economou-Amilli *et al.* 1982, Werker *et al.* 1985, Werker 1993, Rodrigues *et al.* 2006, Figueiredo *et al.* 2008). Δύο κατηγορίες αδένων έχουν περιγραφεί που χαρακτηρίζουν την οικογένεια *Lamiaceae*: οι ασπιδοειδείς και οι κεφαλοειδείς.

**Οι ασπιδοειδείς αδένες** αποτελούνται από ένα κοντό μίσχο και μία εκκριτική κεφαλή με τα εκκριτικά κύτταρα κατανεμημένα σε δύο ομόκεντρους κύκλους (4 εκκριτικά κύτταρα κεντρικά και 8 περιφερειακά). Βιβλιογραφικά αναφέρεται ότι ο αριθμός των εκκριτικών κυττάρων κυμαίνεται από 8-12, κατανεμημένων σε ένα ή δύο ομόκεντρους κύκλους (Rodrigues *et al.*, 2006), ή 12-14 κατανεμημένων σε δύο ομόκεντρους κύκλους (Figueiredo *et al.*, 2008). Το επιδερμικό κύτταρο της βάσης του αδένου είναι βυθισμένο σε σχέση με τα γειτονικά του επιδερμικά κύτταρα, γεγονός το οποίο πιθανόν να βοηθάει στην προστασία τους (Werker, 2003). Σχετικά με την πυκνότητα των ασπιδοειδών αδένων, τόσο οι Economou-Amilli *et al.* (1982) όσο και οι Rodrigues *et al.* (2006) αλλά και ο Μποσαμπαλίδης (2008) αναφέρονται στην μεγαλύτερη πυκνότητά τους στην αποαξονική επιφάνεια των φύλλων σε σχέση με την προσαξονική επιφάνεια. Παρατηρώντας την Εικόνα 51 και την Εικόνα 52, όσον αφορά την κατανομή των αδένων στις δύο επιφάνειες καθόλο το μήκος όλων των κατηγοριών των φύλλων, διαπιστώνεται ότι, ενώ η κατανομή των αδένων είναι σχεδόν κανονική στην αποαξονική επιφάνεια και πάντα πλευρικά του κεντρικού

νεύρου, υπάρχουν περιοχές της προσαξονικής επιφάνειας στις οποίες δεν υπάρχουν ασπιδοειδείς αδένες, όπως η βάση των φύλλων. Χαρακτηριστική είναι η παρουσία αδένων στην προσαξονική επιφάνεια μόνο στα σημεία που εκτίθενται στην ηλιακή ακτινοβολία, όπως η κορυφή των φύλλων. Επίσης παρατηρείται μία μείωση του αριθμού των αδένων από τα ανοιξιάτικα προς τα φθινοπωρινά φύλλα. Στα φθινοπωρινά φύλλα, στην προσαξονική επιφάνεια, στις περισσότερες περιπτώσεις δεν εντοπίζονται ασπιδοειδείς αδένες. Στα χειμωνιάτικα φύλλα ο αριθμός των αδένων αρχίζει να αυξάνει πάλι. Οι παρατηρήσεις αυτές μας οδηγούν στο συμπέρασμα ότι ασπιδοειδείς αδένες εντοπίζονται στις περιοχές των φύλλων που είναι εκτεθειμένες ή έχουν τη δυνατότητα να εκτεθούν στην ηλιακή ακτινοβολία, γι αυτό το λόγο η προσαξονική επιφάνεια ακόμα και των καλοκαιρινών φύλλων, τα οποία όμως σκιάζονται το ένα από το άλλο στο βραχυβλάστη, στερούνται αδένων. Αυτό πρέπει να εξηγεί και το γεγονός της έλλειψης των αδένων στη βάση της προσαξονικής επιφάνειας όλων των άλλων κατηγοριών φύλλων. Η αποαξονική επιφάνεια σε όλα τα φύλλα είναι περισσότερο εκτεθειμένη σε σχέση με την προσαξονική, ακόμα και στα φθινοπωρινά και χειμωνιάτικα φύλλα, όπου ο βραχυβλάστης δεν είναι πλέον τόσο συμπαγής. Σε διαφοροποίηση της πυκνότητας των αδένων όσον αφορά στην αποαξονική επιφάνεια των φύλλων αναφέρονται και οι Turner *et al.* (2000), παρατηρώντας ότι στο είδος *Mentha X piperita* διακρίνονται περισσότεροι αδένες στη βάση και στο μέσο του φύλλου.

Εποχική διαφοροποίηση στην πυκνότητα των αδένων και διαφοροποίηση στην πυκνότητα όσον αφορά τις δύο επιφάνειες έχει παρατηρηθεί και στο είδος *Origanum vulgare*. Στο είδος αυτό έχει παρατηρηθεί μεγαλύτερη πυκνότητα αδένων στην προσαξονική επιφάνεια σε σχέση με την αποαξονική, και επίσης, παρουσιάζουν αυξανόμενη πυκνότητα από τα φύλλα της άνοιξης προς τα φύλλα του φθινοπώρου, κάτι που οι συγγραφείς το ταυτίζουν με τη μεγαλύτερη απόδοση σε αιθέρια έλαια το καλοκαίρι (Kofidis *et al.*, 2003). Στο είδος *Nepeta nuda* L., σπάνια παρατηρούνται ασπιδοειδείς αδένες στην προσαξονική επιφάνεια σε σχέση με την αποαξονική και η πυκνότητά τους, σε υψόμετρο 950 m είναι μεγαλύτερη νωρίς το καλοκαίρι από ότι είναι τις άλλες εποχές, στοιχείο που οι συγγραφείς το συσχετίζουν με τη μεγαλύτερη έκκριση των αιθερίων ελαίων τη συγκεκριμένη χρονική περίοδο (Kofidis and Bosabalidis, 2008). Πάντως σε πολλά Lamiaceae συναντάμε μεγαλύτερη πυκνότητα



ασπιδοειδών αδένων στην αποαζονική επιφάνεια σε σχέση με την προσαζονική (Ascensão *et al.* 1995, Ascensão and Pais 1998).

Από τις δικές μας παρατηρήσεις ο συνολικός αριθμός αδένων της αποαζονικής επιφάνειας βαίνει μειούμενος από τα ανοιξιάτικα προς τα χειμωνιάτικα φύλλα, γεγονός μάλλον αναμενόμενο εξαιτίας των διαφορών του μήκους και της επιφάνειας των φύλλων. Αλλά και στην πυκνότητα το ίδιο φαίνεται να παρατηρείται. Σε διάφορες εργασίες έχει αναφερθεί ότι υπάρχει μεγάλη συσχέτιση ανάμεσα στην απόδοση σε αιθέρια έλαια και τη φάση ανάπτυξης του φυτού *T. capitata* L. Cav. (Hedhili *et al.* 2002, Bounatirou *et al.* 2007, Figueiredo *et al.* 2008). Σε αυτές τις εργασίες αναφέρεται ότι η απόδοση σε αιθέρια έλαια είναι μεγαλύτερη την περίοδο μετά την άνθηση. Επίσης έρευνες που έχουν μετρήσει τη συγκέντρωση των αιθερίων ελαίων σε διάφορα τμήματα του φυτού δείχνουν τη πολύ μεγαλύτερη συγκέντρωση των αιθερίων ελαίων στις ταξιανθίες σε σχέση με τα φύλλα (Vokou and Margaris, 1986). Ο Fahn (1988) θεωρεί ότι τα αιθέρια έλαια παράγονται στους ασπιδοειδείς αδένες των φυτών. Οι Mcskill *et al.* (1992) και οι Turner and Croteau (2004) για το είδος *Mentha piperita* L. εντοπίζουν ως θέση παραγωγής ικανοποιητικών ποσοτήτων μονοτερπενίων τους ασπιδοειδείς αδένες. Ο Μποζαμπαλίδης (2008) αναφέρει ότι πολλές ελαιοφόρες τρίχες στα φύλλα οδηγούν σε μεγαλύτερη παραγόμενη ποσότητα αιθερίου ελαίου από τα φύλλα. Συνδυάζοντας τα παραπάνω μπορούμε να συμπεράνουμε ότι η μεγάλη απόδοση σε αιθέρια έλαια την περίοδο μετά την άνθηση μπορεί να αποδοθεί στην παρουσία πολυάριθμων αδένων στα βράκτια φύλλα του φυτού και να δικαιολογήσει τη μεγαλύτερη απόδοση της συγκέντρωσης στα φύλλα που απαντώνται στο φυτό Μάιο και Ιούνιο, σε σχέση με τα φύλλα του Ιανουαρίου όπως παρουσιάζεται από τους Vokou and Margaris (1986).

Τα αιθέρια έλαια διαδραματίζουν ένα σημαντικό χημειοοικολογικό ρόλο στην αλληλεπίδραση του φυτού με το περιβάλλον του. Έχει ήδη αναφερθεί η προστασία που προσφέρουν από φυτοφάγα ζώα, έντομα και παθογόνα (Hallahan, 2000), ο ρόλος τους στην προσέλκυση εντόμων για την επικονίαση (Dudareva and Pichersky, 2000) και ο ρόλος τους στην προσαρμογή των φυτών στις ξηροφυτικές συνθήκες με τον περιορισμό των απωλειών νερού, αυξάνοντας τις αντιστάσεις στη διάχυση των υδρατμών προς την ατμόσφαιρα (Margaris 1981, Καραμπουρνιώτης 2003, Καραμπουρνιώτης και Λιακόπουλος 2009).

Και στο *T. capitata* L. Cav. παρατηρήθηκε η ιδιαίτερα πυκνή κάλυψη από αδενικές τρίχες των εμβρυακών φύλλων σε σχέση με τα ώριμα φύλλα. Τα πολύ νεαρά φύλλα είναι περισσότερο ευάλωτα στους εχθρούς (κυρίως στα έντομα) και χρειάζονται μεγαλύτερη προστασία, η οποία εξασφαλίζεται από τα πυκνότερα αδενώδη αλλά και, όπως ήδη έχει αναφερθεί, μη αδενώδη τριχώματα. Όταν ξεκινά η επιμήκυνση του φύλλου, βαθμιαία αυξάνει και η απόσταση μεταξύ των αδένων (Werker, 1993). Στα εμβρυακά φύλλα διακρίνονται αδένες με διαφορετικό βαθμό ωρίμασης (Εικόνα 90, Εικόνα 91), γεγονός που μας επιτρέπει να υποθέσουμε και εμείς την ασύγχρονη διαδικασία της έκκρισης του αιθερίου ελαίου (Venkatachalam *et al.* 1984, Μποζαμπαλίδης 2008). Επίσης για το είδος *Mentha X piperita* οι Turner *et al.* (2000) σημειώνουν ότι η έναρξη της διαδικασίας ωρίμασης των ασπιδοειδών αδένων αντανακλά τη βασιπεταλική ωρίμαση των φύλλων, με αποτέλεσμα να υπάρχουν στη βάση του φύλλου αδένες σχετικά ανώριμοι που εξακολουθούν να παράγουν αιθέρια έλαια αντίθετα με τους αδένες της κορυφής όπου η διαδικασία έχει ήδη σταματήσει.

Και ο Μποζαμπαλίδης (2008) αναφέρεται στη μεγάλη αναγκαιότητα της προστατευτικής παρουσίας των ελαιοφόρων τριχών από πολύ νωρίς ακόμη, πριν ξεκινήσει η διαφοροποίηση του μεσόφυλλου. Τα ώριμα φύλλα καλύπτονται αποκλειστικά από ανεπτυγμένους αδένες όπως αναφέρεται και για άλλα συγγενικά είδη (Bosabalidis and Tsekos 1982, Μποζαμπαλίδης 2008).

Όσον αφορά τη διάμετρο της εκκριτικής κεφαλής, φαίνεται ότι όσο μεγαλύτερο είναι το φύλλο τόσο μεγαλύτερο είναι και το μέγεθος των αδένων και στις δύο επιφάνειες με τα ανοιξιάτικα φύλλα να διαθέτουν τους μεγαλύτερους αδένες (Πίνακας 4). Αυτό μπορεί να σχετίζεται με το χώρο που διαθέτουν οι αδένες για να εκπτυχθούν και πιθανόν με τη μεγαλύτερη ποσότητα αιθερίων ελαίων που μπορούν να παράγουν και να αποθηκεύσουν.

Με το Η.Μ.Δ. εντοπίστηκαν και αναγνωρίστηκαν διάφορες κυτταρικές δομές όπως πυρήνες, μιτοχόνδρια, πλαστίδια. Δεν εντοπίστηκαν χλωροπλάστες που έχουν παρατηρηθεί σε παρόμοιους αδένες άλλων φυτικών ειδών (Heinrich, 2002). Μεταξύ του κυττάρου του μίσχου και του κυττάρου της βάσης υπάρχει επικοινωνία μέσω των πλασμοδεσμών. Όπως αναφέρεται στη βιβλιογραφία, ενέργεια και πρόδρομες ενώσεις απαραίτητες για την παραγωγή δευτερογενών μεταβολιτών μεταβιβάζονται στα κύτταρα αυτά από το μεσόφυλλο (Ascensão and Pais, 1998). Στο κύτταρο της

βάσης εντοπίστηκαν μεγάλα πλαστίδια, τα οποία περιέχουν άμυλο, και ένα ή περισσότερα έγκλειστα (πιθανόν πρόδρομες ενώσεις των φαινολικών), κυστίδια, ενδοπλασμικό δίκτυο και μιτοχόνδρια (Εικόνα 76, Εικόνα 77, Εικόνα 78). Αυτές οι κυτταρικές δομές είναι απαραίτητες για την παραγωγή των δευτερογενών μεταβολιτών (Sacchetti *et al.*, 1999).

Δεν εντοπίστηκαν πλασμοδέσμες μεταξύ του κυττάρου του μίσχου και των εκκριτικών κυττάρων της κεφαλής όπως επίσης και μεταξύ των εκκριτικών κυττάρων της κεφαλής (Εικόνα 78). Αυτό ίσως να αποδεικνύει την αυτοδυναμία κάθε εκκριτικού κυττάρου για την παραγωγή εκκριτικών συστατικών. Υπάρχουν όμως αναφορές για άλλα φυτικά είδη στα οποία έχουν εντοπιστεί σε αυτά τα σημεία πλασμοδέσμες (Turner *et al.*, 2000). Η αποτροπή της αποπλασμικής μεταφοράς προϊόντων από τον αδένα προς τα κύτταρα της επιδερμίδας εξασφαλίζεται με την ενίσχυση των κυτταρικών τοιχωμάτων με σουμπερίνη, γεγονός που αποδεικνύεται με τη διαφορετική εικόνα στο Η.Μ.Δ. του κυτταρικού τοιχώματος του μίσχου σε σχέση με τα κυτταρικά τοιχώματα των εκκριτικών κυττάρων (Εικόνα 79 Β). Η ενίσχυση των κυτταρικών τοιχωμάτων με σουμπερίνη αποδεικνύεται και με την ιστοχημική αντίδραση του κυττάρου του μίσχου με Sudan IV (Εικόνα 107) και με τον έντονο φθορισμό τους, όταν παρατηρούνται με το μικροσκόπιο φθορισμού (αυτοφθορισμός, Εικόνα 115 Α, Δ). Επίσης σε κάποιες περιπτώσεις το κύτταρο του μίσχου φαίνεται πιθανόν να λιγνινοποιείται (Εικόνα 111).

Στα εκκριτικά κύτταρα εντοπίστηκαν πλαστίδια, μεγάλοι πυρήνες και, στο ανώτερο τμήμα τους, πάρα πολλά κυστίδια. Δεν παρατηρήθηκαν δικτυοσώματα, σε αντίθεση με τις παρατηρήσεις άλλων ερευνητών σε άλλα φυτικά είδη (Bosabalidis and Tsekos, 1982, Ascensão and Pais, 1998). Η απέκκριση συστατικών στα αδενικά κύτταρα αρχικά γίνεται από το κυτόπλασμα στον περιπλασμικό χώρο, ο οποίος διογκώνεται, καθώς οι ουσίες που απεκκρίνονται συνεχώς αυξάνουν, με αποτέλεσμα το πλασμάλημμα να απομακρύνεται αρκετά από το εξωτερικό κυτταρικό τοίχωμα. Τα απεκκρινόμενα συστατικά εξέρχονται από τη κυτοπλασματική μεμβράνη στον περιπλασμικό χώρο, με τη μορφή κυστιδίων, με εξωκύτωση, γεγονός το οποίο επιβεβαιώνεται από τους Ascensão and Pais (1998) και δικαιολογεί την ύπαρξη των πολλών κυστιδίων που παρατηρήθηκαν. Στη συνέχεια τα εκκριτικά συστατικά περνούν στον υποεφυμενιδικό χώρο, μέσα από το κυτταρικό τοίχωμα των κυττάρων της κεφαλής (Εικόνα 115 Δ). Οι Turner *et al.* (2000) αναφέρουν ότι η εφυμενίδα από

το προ-εκκριτικό ακόμα στάδιο, έχει ικανοποιητικό πάχος και ελαστικότητα, ιδιότητες που της επιτρέπουν την επέκτασή της χωρίς την περαιτέρω εναπόθεση κουτίνης, γεγονός το οποίο καταγράφηκε και από την παρούσα έρευνα για τα εκκριτικά κύτταρα. Με το Η.Μ.Σ. εντοπίστηκαν νεαροί αδένες πριν ξεκινήσει ακόμα η έκκριση, στους οποίους είναι ευδιάκριτα ακόμα τα εκκριτικά κύτταρα κάτω από την εφυμενίδα (Εικόνα 75 Ε, Ζ, Εικόνα 91). Δεν εντοπίστηκαν πόροι με τις παρατηρήσεις με το Η.Μ.Σ. και Η.Μ.Δ., γεγονός που ενισχύει την άποψη της απελευθέρωσης των απεκκριμάτων μέσω διάρρηξης της εφυμενίδας πιθανόν με την επίδραση εξωτερικού παράγοντα όπως η υψηλή θερμοκρασία ή οι φυτοφάγοι οργανισμοί. Επίσης δεν φαίνεται η διάρρηξη να είναι αποτέλεσμα φυσιολογικής ωρίμασης, καθώς ακόμα και σε ώριμα φύλλα υπάρχουν αδένες που δεν είναι διαρρηγμένοι.

Στη βάση της εκκριτικής κεφαλής εντοπίστηκε ένας δεύτερος υποεφυμενιδικός χώρος με μορφή δακτυλίου όπως ακριβώς και στο είδος *Origanum dictamnus* L. (Εικόνα 80 Γ). Η παρούσα έρευνα δεν απέδειξε το ρόλο αυτού του χώρου στη διάρρηξη της εφυμενίδας, όπως αναφέρει ο Bosabalidis (2010) για τους ασπιδοειδείς αδένες του είδους *Origanum dictamnus* L. Συγκρίνοντας εικόνες διαρρηγμένων αδένων με το οπτικό μικροσκόπιο και με το ΗΜΣ εντοπίστηκε ζώνη ευαισθησίας, όπου η εφυμενίδα/κυτταρικό τοίχωμα που καλύπτει τα εκκριτικά κύτταρα λεπταίνει πολύ και μπορεί σε αυτό το σημείο να προκληθεί η διάρρηξη του αδένα (Εικόνα 75 Γ, Δ, Εικόνα 107), η οποία γίνεται με κατεύθυνση οριζόντια, όπως επισημαίνεται και από τους Rodrigues *et al.* (2006). Η ζώνη ευαισθησίας προσδιορίζεται στη μέση περίπου του αδένα, όπως έχει διαπιστωθεί και από τους Figueiredo *et al.* (2008). Επίσης, όπως παρατηρήθηκε και για το *Origanum dictamnus* L. (Bosabalidis and Tsekos, 1982), παρατηρείται μία ελαφριά διάταση της εφυμενίδας που καλύπτει τους αδένες, καθώς στους διαρρηγμένους αδένες παρατηρείται στην άκρη της μία χαρακτηριστική περιέλιξη (Εικόνα 75 Δ, Εικόνα 107).

Από τα αποτελέσματα της ιστοχημείας με το αντιδραστήριο Nadi εντοπίστηκαν τερπένια λιπιδικής φύσης στον υποεφυμενιδικό χώρο και στο κύτταρο του μίσχου (Εικόνα 102 Α, Β), λιπίδια σε μορφή σταγονιδίων στα κύτταρο του μίσχου (Εικόνα 104 Γ) και τανίνες σε ορισμένους ασπιδοειδείς αδένες ιδίως φύλλων που απαντώνται τους ανοιξιιάτικους μήνες, γεγονός το οποίο μπορεί να βοηθά στην προστασία των φύλλων από διάφορους βιοτικούς παράγοντες. Οι τανίνες, εάν συμπεριληφθούν στη

τροφή φυτοφάγων, προκαλούν ανάσχεση της ανάπτυξής τους και πιθανόν ακόμα και το θάνατο. Η δράση τους αυτή σχετίζεται με την ιδιότητά τους να αντιδρούν και να κατακρημνίζουν αδιακρίτως πρωτεΐνες (Καραμπουρνιώτης, 2003). Η αντίδραση στη χρώση με 4-νιτροσοφαινόλη σε πυκνό H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> έδειξε αυτό που ήδη έχει αναφερθεί βιβλιογραφικά για την παρουσία καρβακρόλης και όχι τόσο θυμόλης στο συγκεκριμένο φυτικό είδος (Kokkini and Vokou 1989, Kuštrak *et al.* 1990, Daferera *et al.* 2002, Faleiro *et al.* 2005, Rodrigues *et al.* 2006, Machado *et al.* 2010). Για τα ελληνικά δεδομένα έχει αναφερθεί και χημειότυπος με θυμόλη (Thanos *et al.* 1995, Kokkini *et al.* 2003). Έχει διαπιστωθεί ότι όμοια μορφολογικά φυτά μπορεί να διαθέτουν διαφορετικά αιθέρια έλαια. Η ενδοειδική αυτή ποικιλότητα στα αιθέρια έλαια τους αναφέρεται ως «χημικός πολυμορφισμός». Πιστεύεται ότι η ύπαρξη των διαφορετικών χημειοτύπων δημιουργήθηκε κατά την πάροδο των χρόνων ως απόκριση στις ποικίλες γεωγραφικές και οικολογικές συνθήκες που το κάθε φυτό αντιμετωπίζει, όπως ο βαθμός υγρασίας, το θερμοκρασιακό εύρος και ο εδαφικός τύπος. Οι χημειότυποι υποδηλώνουν διαφορές και σε γενετικό επίπεδο. Οι Rodrigues *et al.* (2006) και οι Figueiredo *et al.* (2008) δεν παραλείπουν να αναφερθούν στη μεγάλη χημική ομοιογένεια που χαρακτηρίζει το φυτικό είδος σε αντιδιαστολή με το γένος *Thymus*, το οποίο χαρακτηρίζεται από μεγάλο χημικό πολυμορφισμό.

Με το μικροσκόπιο φθορισμού (αυτοφθορισμός) εντοπίστηκαν φαινολικά στην εφυμενίδα της εκκριτικής κεφαλής καθώς και στο περιεχόμενο του κυττάρου του μίσχου, και έπειτα από χρώση με AlCl<sub>3</sub>, προσδιορίστηκαν φλαβόνες στα ίδια σημεία (Εικόνα 115, Εικόνα 116). Το έκκριμα στον υποεφυμενιδικό χώρο δεν φαίνεται να φθορίζει (Εικόνα 115 Δ).

**Οι κεφαλοειδείς αδένες** στο φυτό διακρίνονται σε δύο τύπους: κεφαλοειδείς αδένες τύπου I και κεφαλοειδείς αδένες τύπου II, όπως ήδη έχει αναφερθεί σε διάφορες εργασίες (Rodrigues *et al.* 2006, Figueiredo *et al.* 2008). Σε παλαιότερες ερευνητικές εργασίες όπως των Economou-Amilli *et al.* (1982) είχε εντοπιστεί η παρουσία και άλλων αδενωδών τριχωμάτων εκτός από τους ασπιδοειδείς, οι οποίοι θεωρήθηκε ότι παίρνουν μέρος στην έκκριση, ενώ η Werker (1993) αναφέρεται μόνο σε έναν τύπο κεφαλοειδών αδένων (τύπου I) στο συγκεκριμένο φυτικό είδος.

Και στους δύο τύπους αδένων διακρίνουμε ένα κύτταρο βάσης, ένα ή δύο κύτταρα μίσχου και μία εκκριτική κεφαλή η οποία αποτελείται από ένα εκκριτικό κύτταρο. Στον κεφαλοειδή αδένα τύπου I, το κύτταρο της κεφαλής είναι στρογγυλό, ενώ στον κεφαλοειδή αδένα τύπου II διακρίνουμε ένα επίμηκες κύτταρο ίδιας διαμέτρου με το κύτταρο του μίσχου (Εικόνα 83, Εικόνα 84, Εικόνα 85). Στις μέχρι τώρα δημοσιευμένες ερευνητικές εργασίες για το συγκεκριμένο φυτικό είδος, δεν έχει αναφερθεί η παρουσία και δικύτταρου μίσχου. Αυτοί οι αδένες εντοπίστηκαν στη βάση των φύλλων, γεγονός που ίσως να δικαιολογεί γιατί χρειάζονται μεγαλύτερο μίσχο, δεδομένου του γεγονότος ότι σε όλες τις κατηγορίες των φύλλων η βάση τους καλύπτεται από τα γειτονικά φύλλα. Το εκκρινόμενο υλικό φαίνεται να συσσωρεύεται σε ένα μικρό υποεφυμενιδικό χώρο, ο οποίος δημιουργείται με την αποκόλληση της εφυμενίδας παρασέρνοντας και τμήμα του κυτταρικού τοιχώματος (Εικόνα 84, Εικόνα 85), όπως έχει εντοπιστεί και από τους Figueiredo *et al.* (2008). Η Werker (1993) αναφέρει πως αυτού του τύπου οι αδένες διαθέτουν πόρους στην εφυμενίδα μέσω των οποίων γίνεται η απέκκριση των υλικών αμέσως μόλις παραχθούν ή, εναλλακτικά, τα εκκρίματα κυκλοφορούν στον υποεφυμενιδικό χώρο ο οποίος δημιουργείται από την εφυμενίδα που έχει ανασηκωθεί και η οποία διαρρηγνύεται από την πίεση των εκκρινόμενων υλικών. Ο Fahn (2000) δηλώνει ότι δεν έχει αναφερθεί για τους κεφαλοειδείς αδένες στην οικογένεια *Lamiaceae* ότι υφίστανται διάρρηξη της εφυμενίδας αλλά ούτε ότι εκκρίνουν τα παραγόμενα υλικά τους εκτός των εκκριτικών κυττάρων. Με το Η.Μ.Σ. όμως εντοπίστηκαν κάποιοι αδένες κεφαλοειδείς κυρίως τύπου I που παρουσιάζουν διάρρηξη της εφυμενίδας/κυτταρικού τοιχώματος (Εικόνα 84). Οι Economou-Amilli *et al.* (1982) αναφέρουν ότι αυτοί οι αδένες συνήθως παρουσιάζονται με διαρρηγμένη εκκριτική κεφαλή, κάτι που δεν επιβεβαιώνεται από την παρούσα έρευνα.

Οι κεφαλοειδείς αδένες σύμφωνα με τους Rodrigues *et al.* (2006) είναι ομοιόμορφα κατανεμημένοι και στις δύο επιφάνειες των φύλλων. Από τις δικές μας παρατηρήσεις φαίνεται ότι οι αδένες αυτοί είναι διάσπαρτοι στις επιφάνειες των φύλλων με μεγαλύτερη συνήθως πυκνότητα εκεί που απαντώνται πιο πυκνά μη αδενώδη τριχώματα. Οι κεφαλοειδείς τύπου I εντοπίζονται συνήθως στο κράσπεδο των φύλλων ενώ οι κεφαλοειδείς τύπου II είναι πιο συχνά εμφανίζονται στη βάση της προσαξονικής επιφάνειας των φυλλικών επιφανειών. Κεφαλοειδείς αδένες έχουν εντοπιστεί και στα εμβρυακά φύλλα μαζί με ασπιδοειδείς και μη αδενώδη τριχώματα,

πριν ακόμα διαμορφωθεί το μεσόφυλλο (Εικόνα 91). Σύμφωνα με τους Werker *et al.* (1985) η απέκκριση συστατικών από τους κεφαλοειδείς σταματά όταν τα φύλλα είναι ακόμα νεαρά, γεγονός το οποίο δεν επιβεβαιώνεται από την παρούσα ερευνητική εργασία.

Όσον αφορά τα υλικά που εκκρίνονται από αυτούς τους αδένες, οι Ascensão and Pais (1998) αναφέρουν ότι οι κεφαλοειδείς αδένες του είδους *Leonotis leonorous* εκκρίνουν μικρές ποσότητες αιθερίων ελαίων και φλαβονοειδή μαζί με πρωτεΐνες και πολυσακχαρίτες με τη μορφή βλέννας. Η χρησιμότητα των πολυσακχαριτών δεν είναι γνωστή. Πιθανόν να λειτουργούν ως λιπαντικό για να διευκολύνουν την επέκταση της φυλλικής επιφάνειας. Αυτό ίσως να δικαιολογεί και τη χωροταξική κατανομή αυτών των αδένων στη φυλλική επιφάνεια. Η μεγαλύτερη πυκνότητά τους εντοπίζεται στη βάση των φύλλων και στα κράσπεδα, στα σημεία δηλαδή που τα φύλλα βρίσκονται σε μεγάλη εγγύτητα μεταξύ τους.

Με τις ιστοχημικές αντιδράσεις με το αντιδραστήριο Nadi διαπιστώθηκε η παρουσία τερπενίων λιπιδικής φύσης (Εικόνα 102 Γ, Δ, Ε, ΣΤ). Στον υποεφυμενιδικό χώρο και πάνω από τον αδένα του τύπου Ι παρουσιάζονται με μορφή ελαιοσταγονιδίων, ενώ θετική αντίδραση παρουσίασε και ολόκληρο το κύτταρο του μίσχου και στους δύο τύπους των αδένων. Στο μίσχο των αδένων εντοπίστηκαν ελαιοσταγονίδια και με το Sudan IV (Εικόνα 104). Αλλά και τα κυτταρικά τοιχώματα του κυττάρου του μίσχου αντέδρασαν θετικά, στοιχείο που αποτελεί ένδειξη παρουσίας κουτίνης ή σουβερίνης οι οποίες, όπως και στους ασπιδοειδείς αδένες, εμποδίζουν την αντίστροφη ροή των εκκριμάτων. Η αδιαβροχοποίηση αυτή των κυττάρων διαπιστώθηκε και από τις παρατηρήσεις με το Η.Μ.Δ. (Εικόνα 89 Α) αλλά και με το μικροσκόπιο φθορισμού. Ανάλογη διαπίστωση έχουν κάνει και οι Modenesi *et al.* (1984) μελετώντας την ανάπτυξη και την εξέλιξη των κεφαλοειδών αδένων στο είδος *Thymus vulgaris* L και οι Ascensão and Pais (1998) για το είδος *Leonotis leonorum*.

Από τα αποτελέσματα της ιστοχημείας εντοπίστηκαν τερπένια λιπιδικής φύσης στον υποεφυμενιδικό χώρο και στο κύτταρο του μίσχου (Εικόνα 102 Α, Β), και λιπίδια σε μορφή σταγονιδίων στα κύτταρα του μίσχου (Εικόνα 104 Γ). Τανίνες δεν ανιχνεύθηκαν. Με το μικροσκόπιο φθορισμού επιβεβαιώθηκε η παρουσία φαινολικών (Εικόνα 115). Ιδίως έπειτα από χρώση με  $AlCl_3$ , κάποιοι από τους

κεφαλοειδείς αδένες φθορίζουν πολύ έντονα πράσινα, ένδειξη παρουσίας φλαβονών (Εικόνα 116).

Ένδειξη της διαφορετικής χημικής σύστασης των εκκριμάτων των κεφαλοειδών και των ασπιδοειδών αδένων αποτελεί και ο διαφορετικός φθορισμός τους όταν τα φύλλα ακτινοβολήθηκαν με δέσμη μπλε φωτός και παρατηρήθηκαν με το μικροσκόπιο φθορισμού (Εικόνα 52). Ενώ οι ασπιδοειδείς αδένες φθορίζουν κόκκινοι, οι κεφαλοειδείς είναι άσπροι.

Αλλά και οι παρατηρήσεις της λεπτής δομής των κυττάρων που αποτελούν αυτές τις κατηγορίες των αδένων αποδεικνύουν τις διαφορετικές μεταβολικές πορείες που πραγματοποιούνται σε αυτά τα επιδερμικά εξαρτήματα.

Στο εκκριτικό κύτταρο εντοπίστηκαν πυκνό κυτόπλασμα με πολλά μιτοχόνδρια, ελάχιστα πλαστίδια, πολλά και εκτεταμένα δικτυοσώματα (οργανίδια Golgi) καθώς και πολλές μεμβράνες αδρού ενδοπλασμικού δικτύου. Μεγάλος χώρος του πρωτοπλάστη καταλαμβάνεται από κυστίδια που το περιεχόμενό τους εμφανίζει ανομοιογένεια, με ηλεκτρονικά πυκνές και αραιές περιοχές (Εικόνα 86, Εικόνα 87). Ο υποεφυμενιδικός χώρος δημιουργείται με την απόσπαση της εφυμενίδας η οποία συμπαρασύρει και μέρος του κυτταρικού τοιχώματος. (Εικόνα 84 Α, Δ, Εικόνα 85 Β, Γ, Εικόνα 86) Το εκκριτικό κύτταρο έχει χαρακτηριστική μορφή κυττάρου μεταφοράς, καθώς εντοπίστηκαν λαβυρινθώδεις εσοχές του κυτταρικού τοιχώματος του εκκριτικού κυττάρου της κεφαλής, με αποτέλεσμα να αυξάνεται η επιφάνεια της κυτοπλασματικής μεμβράνης, γεγονός που συμφωνεί με υπάρχοντα βιβλιογραφικά δεδομένα. Τα κύτταρα αυτά μοιάζουν με αυτά που περιγράφονται από τους Pate and Gunning (1972) και Gunning and Steer (1975) ως κύτταρα μεταφοράς (transfer cells). Ο Fahn (1979, 1990) αναφέρει ότι κύτταρα μεταφοράς συναντώνται επίσης σε διάφορους εκκριτικούς ιστούς, όπως νεκτάρια, υδατώδη και αδένες, και φαίνονται να συνδέονται με την ενεργό έκκριση συστατικών, καθώς οι εσοχές του κυτταρικού τοιχώματος αυξάνουν την επιφάνεια της πλασματικής μεμβράνης μέσω της οποίας γίνεται η απέκκριση.

Μεταξύ κυττάρου του μίσχου και εκκριτικής κεφαλής δεν εντοπίζονται πλασμοδέσμες (Εικόνα 86), όπως εντοπίστηκαν μεταξύ του κυττάρου της βάσης και του μίσχου καθώς και του επιδερμικού κυττάρου της βάσης και των γειτονικών του κυττάρων.



Στο κύτταρο του μίσχου διακρίνουμε πυκνό κυτόπλασμα, εκτεταμένο ενδοπλασμικό δίκτυο, μιτοχόνδρια και μεγάλα χυμοτόπια. Στο κυτόπλασμα των κυττάρων αυτών στα σημεία της εναπόθεσης της κουτίνης ή σουμπερίνης ανιχνεύονται μικροσωληνίσκοι (Εικόνα 89 Β) που συνδέονται με τη διαδικασία αυτή.

Στο επιδερμικό κύτταρο της βάσης διακρίνονται μεγάλα χυμοτόπια τα οποία καλύπτουν ένα μεγάλο μέρος του πυκνού κυτοπλάσματος. Διακρίνουμε ακόμα μεγάλους ευδιάκριτους πυρήνες με πυρηνικά έγκλειστα, μιτοχόνδρια, ενδοπλασμικό δίκτυο και πλαστίδια.

Το χαρακτηριστικό των κεφαλοειδών αδένων που τους διακρίνει σε σχέση με τους ασπιδοειδείς είναι η παρουσία εκτεταμένου δικτύου αδρού ενδοπλασμικού δικτύου και δικτυοσωμάτων.

Ο Kollalite (1997), συνοψίζοντας τις δημοσιευμένες εργασίες και άλλων ερευνητών διακρίνει τους κεφαλοειδείς αδένες σε δύο τύπους ανάλογα με τον συνδυασμό των κυτταρικών οργανιδίων που διαθέτουν: ο ένας τύπος αδένων διαθέτει καλά ανεπτυγμένο ενδοπλασμικό δίκτυο και λευκοπλάστες συχνά καλυμμένους από λείο ενδοπλασμικό δίκτυο (όπως αναφέρουν οι Bosabalidis and Tsekos (1982) για το είδος *Origanum dictamnus*), ενώ ο άλλος τύπος χαρακτηρίζεται από καλά ανεπτυγμένο αδρό ενδοπλασμικό δίκτυο και δικτυοσώματα (όπως αναφέρει ο Kollalite (1997) για το είδος *Nepeta cataria*). Ο ερευνητής αναφέρει επίσης ότι για την οικογένεια *Lamiaceae* είναι χαρακτηριστική η παρουσία αδενωδών τριχωμάτων και των δύο τύπων οι οποίοι πιθανόν εκκρίνουν τόσο λιπόφιλα όσο και υδρόφιλα συστατικά. Οι κεφαλοειδείς αδένες που εντοπίστηκαν στο *T. capitata* L. Cav. ανήκουν στο δεύτερο τύπο και δεν εντοπίστηκαν αδένες του πρώτου τύπου, γεγονός όμως που δεν μπορεί να αποκλείσει την ύπαρξή τους. Οι Ascensão and Pais (1998) για το είδος *Leonotis leonorum* σχολιάζουν ότι οι κεφαλοειδείς αδένες δεν διαθέτουν τη λεπτή δομή κυττάρων που εκκρίνουν τερπενοειδή. Διαθέτουν ανεπτυγμένο ενδοπλασμικό δίκτυο και πολυάριθμα ενεργά δικτυοσώματα. Και τα δύο οργανίδια παίρνουν μέρος στη σύνθεση και τη μεταφορά των βλεννωδών εκκρίσεων. Μάλιστα υποστηρίζουν ότι οι πρωτεΐνες και οι πολυσακχαρίτες φτάνουν στην πλασματική μεμβράνη μέσω των κυστιδίων των δικτυοσωμάτων, ενώ τα λιπόφιλα συστατικά μεταφέρονται μέσω του ενδοπλασμικού δικτύου. Οι παρατηρήσεις αυτές, σε συνδυασμό με τη μεγάλη διαμερισματοποίηση που παρατηρήθηκε και στο *T. capitata* L. Cav., μπορούν να

οδηγήσουν και εμάς στην υπόθεση ότι οι κεφαλοειδείς αδένες δεν εκκρίνουν μόνο αιθέρια έλαια και δεν παράγουν μόνο διάφορες φαινολικές ενώσεις που πιθανόν σχετίζονται με την προστασία του φυτού από βιοτικούς και αβιοτικούς παράγοντες αλλά παράγουν και ποσότητες πρωτεϊνών και υδατανθράκων. Η δε χωροταξική κατανομή τους, όπως ήδη έχει αναφερθεί, δικαιολογεί την υπόθεση ότι οι πολυσακχαρίτες μπορούν να λειτουργούν ως λιπαντικό και βοηθούν και στο συγκεκριμένο φυτικό είδος την επέκταση των φύλλων και την ελάττωση της τριβής μεταξύ εφαπτόμενων φυλλικών επιφανειών. Ίσως αυτό να εξηγεί και το γεγονός της ύπαρξης μεγάλου αριθμού κεφαλοειδών αδένων στην κοιλότητα που έχει εντοπιστεί στην προσαξονική επιφάνεια του ανοιξιάτικου φύλλου, καθώς στο συγκεκριμένο σημείο ο χώρος είναι αρκετά περιορισμένος και γεμάτος με μη αδενώδη τριχώματα.

Η διαδικασία της οντογένεσης των επιδερμικών εξαρτημάτων (αδενωδών και μη αδενωδών τριχωμάτων) στο συγκεκριμένο φυτικό είδος (Εικόνα 92) δεν φαίνεται να διαφέρει από τις διαδικασίες που έχουν περιγραφεί και για άλλα φυτικά είδη. Η οντογένεση τόσο των αδενωδών όσο και των μη αδενωδών τριχωμάτων ξεκινά από ένα επιδερμικό κύτταρο. Οι περικλινείς διαιρέσεις του επιδερμικού κυττάρου δημιουργούν το κύτταρο του μίσχου, το οποίο με τη σειρά του διαιρείται αντικλινώς, για να δημιουργηθούν ή το μη αδενώδες τρίχωμα ή τα εκκριτικά κύτταρα, αν πρόκειται για αδενώδες τρίχωμα (Modenesi *et al.* 1984, Kolalite 1997, Ascensão *et al.* 1998, Turner *et al.* 2000).

Κατά τη διαδικασία της οντογένεσης των στομάτων επίσης δεν παρατηρήθηκαν διαφοροποιήσεις σε σχέση με άλλα φυτικά είδη (Εικόνα 96). Τα δύο καταφρακτικά κύτταρα δημιουργούνται από τη συμμετρική διαίρεση του μητρικού των καταφρακτικών κυττάρων (Ψαράς και συν., 2002).

Μια σημαντική διαφορά που παρατηρήθηκε κυρίως με τις ιστοχημικές μεθόδους είναι μια εποχική διακύμανση **στα ελαιοσταγονίδια** των κυττάρων του μεσόφυλλου, τα οποία την άνοιξη και το καλοκαίρι είναι ευδιάκριτα ακόμα και χωρίς χρώση (Εικόνα 54). Ιδίως με το Nadi και Sudan IV, είναι χαρακτηριστική όχι μόνο η εποχική διακύμανση (εντοπίζονται σε μεγάλες ποσότητες στα κύτταρα του μεσόφυλλου την άνοιξη και το καλοκαίρι, από το φθινόπωρο αρχίζουν να μειώνονται, το χειμώνα και αρχές της άνοιξης δεν ανιχνεύονται παρά σε ελάχιστες ποσότητες, ενώ ο αριθμός τους αρχίζει να αυξάνει πάλι στα όψιμα ανοιξιάτικα φύλλα) αλλά και η

διάταξή τους στα κύτταρα του μεσόφυλλου. Εκτός του ότι ανιχνεύονται διάσπαρτα στα παρεγχυματικά κύτταρα στο μεσόφυλλο, είναι χαρακτηριστική και η διάταξή τους στα κύτταρα που βρίσκονται κάτω ακριβώς από τα επιδερμικά, σχηματίζοντας σχεδόν ένα συνεχόμενο στρώμα πάντα κάτω από την επιδερμίδα που δέχεται τις μεγαλύτερες ποσότητες ηλιακής ακτινοβολίας. Γι αυτό το λόγο στα ανοιξιάτικα φύλλα, τα οποία είναι σχεδόν οριζόντια, είναι χαρακτηριστική η μεγάλη πυκνότητά τους στην προσανατολική επιφάνεια, ενώ στις άλλες κατηγορίες φύλλων τα οποία έχουν τέτοιο προσανατολισμό ώστε να μπορούν να δέχονται την ηλιακή ακτινοβολία περιμετρικά, η κατανομή των ελαιοσταγονιδίων είναι επίσης περιμετρική. Επίσης, παρατηρώντας με το μικροσκόπιο φθορισμού τα ελαιοσταγονίδια αυτά φθορίζουν κόκκινα, πιθανόν εξαιτίας της προσρόφησης της χλωροφύλλης, η οποία είναι λιποδιαλυτή, κατά την τμήση των τομών (Εικόνα 104, Εικόνα 105, Εικόνα 106, Εικόνα 114).

Σύμφωνα με τους Lersten *et al.* (2006), πρόκειται για ουδέτερα αποθηκευτικά «ελαιοσωμάτια» που απαντώνται σε κύτταρα του μεσόφυλλου πολλών αγγειοσπέρμων αλλά είναι κάπως ξεχασμένα από τη βιβλιογραφία. Τα ουδέτερα έλαια δε συμπυκνώνονται ούτε εξατμίζονται στον αέρα, δεν είναι αρωματικά και έχουν ήπια γεύση. Συνθέτονται από τριγλυκερίδια που είναι τριεστέρες λιπαρών οξέων γλυκερόλης. Τα τελευταία αποτελούν την συνηθέστερη μορφή αποθήκευσης λιπιδίων στα φυτά (Facciotti and Knauf, 1998 όπως αναφέρεται από τους Lersten *et al.* 2006). Τα τριγλυκερίδια συναντώνται και ως ανεξάρτητα ελαιοσωμάτια (oil bodies, μερικές φορές λέγονται και oleosomes) στο κυτόπλασμα ή ως αποθήκες μέσα στα πλαστίδια. Ένα ελαιοσωμάτιο είναι μία σφαίρα από τριγλυκερίδια που περιβάλλονται και καλύπτονται από συγκεκριμένες πρωτεΐνες, οι οποίες ονομάζονται ελαιοσίνες. Ο Lidforss (1893), όπως αναφέρεται από τους Lersten *et al.* (2006), περισσότερο από έναν αιώνα πριν, ανέφερε ήδη ότι, ενώ είναι γνωστός ο αποθηκευτικός ρόλος των ελαίων για τα σπέρματα, εντούτοις έχει δοθεί πολύ μικρή σημασία στις αποθήκες ελαίων στα κύτταρα του μεσόφυλλου, με εξαίρεση τις σταγόνες ελαίου που βρίσκονται στους χλωροπλάστες.

Τα ελαιοσωμάτια στα κύτταρα του μεσόφυλλου των φύλλων του σιταριού έχει αναφερθεί ότι ποικίλλουν όσον αφορά τη διάμετρο, και ότι παραμένουν κατά την ωρίμαση και τη γήρανσή τους. Η ανάλυσή τους έδειξε ότι η σύσταση αυτών των ελαιοσωμάτων είναι 50–60% τριγλυκερίδια και 15–40% εστέρες κηρών (Lersten *et*

*al.*, 2006). Οι Oliver *et al.* (2009), με χημικές αναλύσεις των λιπιδίων που βρίσκονται στα φύλλα, έχουν τεκμηριώσει ότι πρόκειται για τριγλυκερίδια και αυτά τα λιπαρά οξέα που συνδέονται με την κατηγορία αυτή των λιπιδίων έχουν μικρότερο μήκος αλυσίδας. Σύγκριση με την ανάλυση των τριγλυκεριδίων των Lin and Oliver (2008), στα φύλλα διάφορων φυτικών ειδών έδειξε ότι υπάρχουν διαφορετικά επίπεδα ανάμεσα στα διάφορα φυτικά είδη αλλά και ότι η σύνθεσή τους ενδέχεται να ποικίλλει μεταξύ διαφορετικών ιστών και οργάνων. Τα λιπαρά οξέα φάνηκαν να είναι παρόμοια με εκείνα που βρέθηκαν στις τριακυλογλυκερόλες των σπερμάτων, παρά με αυτά των λιπιδίων των μεμβρανών των φύλλων, στα ίδια τα φυτά.

Πολλά φύλλα περιέχουν τριγλυκερίδια αλλά δεν υπάρχει αρκετή πληροφόρηση για το ρόλο τους. Οι Lin and Oliver (2008) προτείνουν ότι τα τριγλυκερίδια λειτουργούν μαζί με τους υδατάνθρακες ως ημερήσια φωτοσυνθετική αποθήκη στα φυτά. Οι Pihakaski *et al.* (1987) έδειξαν ότι το *Diapensia lapponica* (Diapensiaceae), ένα σκληρόφυλλο αειθαλές φυτό υποαρκτικών περιοχών, έχει ένα μόνο μεγάλο λιποσταγονίδιο σε κάθε κύτταρο του μεσόφυλλου τους πιο θερμούς καλοκαιρινούς μήνες, και πολλά μικρότερα κατά τη διάρκεια του ψυχρού χειμώνα. Η ποσότητα των συνολικών λιπιδίων είναι μικρότερη τον Ιούνιο, όταν η συνολική ποσότητα των υδατανθράκων έχει την υψηλότερη τιμή. Αναφέρεται στη βιβλιογραφία ότι αυτή η συγκέντρωση σε έλαια στα κύτταρα του μεσόφυλλου υπόκειται σε εποχική διακύμανση. Ωστόσο, για το συγκεκριμένο φυτικό είδος οι ερευνητές αυτοί αναφέρουν ως πιθανή λειτουργία των ελαιοσωμάτων την προσαρμογή του φυτού σε χαμηλές θερμοκρασίες. Υποθέτουν ότι βοηθάει στο να μειωθεί το σημείο πήξης των κυττάρων. Δεν παρατηρήθηκαν ελαιοσώματα στα επιδερμικά κύτταρα σε κάποιο από τα είδη σε αυτή την έρευνα, ενώ ούτε και στην έρευνα των Lersten *et al.* (2006) αναφέρεται κάτι αντίστοιχο.

Δεν έχει ακόμα διευκρινιστεί για το ποιος είναι ο μοριακός μηχανισμός που ελέγχει αυτό το φαινόμενο. Δεν είναι ξεκάθαρο το γιατί τα συγκεκριμένα φυτά χρησιμοποιούν τόσο τα λιπίδια όσο και τους υδατάνθρακες ως αποθέματα ενέργειας. Είναι πιθανό ότι τα τριγλυκερίδια των φύλλων μπορεί να αποτελούν τα ημερήσια αποθέματα ενέργειας και άνθρακα, εν μέρει συμπληρώνοντας το ρόλο που πιστεύεται ότι έχει το άμυλο σε αυτά τα φυτά. Οι Oliver *et al.* (2009), υπολογίζοντας τις διαφορές στα επίπεδα των λιπιδίων στα φύλλα του ξινόμηλου κατά τη διάρκεια της ημέρας, αναφέρουν ότι περίπου το 5% του συνόλου της φωτοσύνθεσης

ενσωματώνεται ως τριακυλογλυκερόλες και αυτό φαίνεται να είναι ένα ενδιαφέρον εύρημα που θα μπορούσε να δώσει ένα νέο ρόλο στα λιπίδια που υπάρχουν στα φύλλα.

Δημοσιευμένες έρευνες για τα φρύγανα αναφέρονται στο ρόλο των λιπιδίων στη υδατική ισορροπία του φυτού σε συνθήκες καταπόνησης, με τη μετατροπή τους σε διαλυτά σάκχαρα (Diamantoglou und Rhizoroulou 1990, Meletiou-Christou *et al.* 1992). Οι μετρήσεις όμως της περιεκτικότητας των φύλλων του *T. capitata* L. Cav. σε συνολικά λιπίδια από τους Diamantoglou und Rhizoroulou (1990), όπως παρουσιάζονται στην Εικόνα 10, δεν συμπίπτουν με τις δικές μας παρατηρήσεις όσον αφορά στην εποχική διαφοροποίηση της συγκέντρωσης των ελαιοσταγονιδίων. Τους χειμωνιάτικους μήνες και αρχές της άνοιξης δεν ανιχνεύονται ελαιοσταγονίδια παρά μόνο σε ελάχιστες ποσότητες, ενώ τους καλοκαιρινούς μήνες στα φύλλα παρατηρούνται σε αφθονία.

Παρόλα αυτά, η αυξημένη συγκέντρωση των ελαιοσταγονιδίων την άνοιξη, που το φυτό χαρακτηρίζεται από μεγάλη μεταβολική δραστηριότητα, θα μπορούσε πιθανόν να συσχετιστεί με την αποθήκευση ενέργειας σε συνδυασμό με το άμυλο, οι ποσότητες του οποίου επίσης παρουσιάζουν αύξηση σε σχέση με το χειμώνα. Τους καλοκαιρινούς μήνες της ξηρασίας, ίσως πέρα από την αποθήκευση ενέργειας να βοηθά το φυτό και στον υδατικό έλεγχο μέσω της παραγωγής μεταβολικού νερού (μια στρατηγική που ακολουθούν και τα ζώα της ερήμου). Οι Olmos *et al.* (2006) παρατήρησαν επίσης στο κυτόπλασμα καταπονημένων από την ξηρασία φυτών *Rosmarinus officinalis* ελαιοσταγονίδια που αυξάνουν σε μέγεθος ανάλογα με τη διάρκεια της καταπόνησης. Μάλιστα σημειώνουν ότι στη βάση των ελαιοσταγονιδίων είναι ανεπτυγμένο λείο ενδοπλασματικό δίκτυο. Πιθανόν να χρησιμοποιούνται ως αποθέματα ενέργειας σε ακραίες συνθήκες ξηρασίας και να μεταβολίζονται στα υπεροξειδισώματα μέσω β-οξειδωσης. Τα ελαιοσταγονίδια που εντοπίστηκαν στο μεσόφυλλο φαίνεται να περιβάλλονται από διαφορετικό υλικό που ίσως να είναι οι ελαιοσίνες που ήδη έχουν αναφερθεί. Επίσης, ο τρόπος που παρατάσσονται κάτω από τα επιδερμικά κύτταρα και κυρίως στις περιοχές των φύλλων που εκτίθενται στην ηλιακή ακτινοβολία μας επιτρέπει να υποθέσουμε ότι μπορεί να προσφέρουν και κάποιο άλλο είδος προστασίας, όπως προστασία από την υπεριώδη ακτινοβολία.

Οι παρατηρήσεις των Kofidis *et al.* (2003) σχετικά με το **μέγεθος των χλωροπλαστών και των αμυλοκόκκων** δεν επιβεβαιώνονται από τις δικές μας παρατηρήσεις για το συγκεκριμένο φυτικό είδος που μελετάμε. Για το φυτό *Origanum vulgare* L., φαίνεται ότι, σε υψόμετρο 200 m, παρατηρείται αύξηση του μεγέθους των χλωροπλαστών και των αμυλοκόκκων από τον Ιούνιο προς τον Αύγουστο, ενώ τον Οκτώβριο οι χλωροπλάστες και οι αμυλόκοκκοι είναι μικρότεροι. Στο φυτό *Clinopodium vulgare* L. (Kofidis *et al.* 2007), σε υψόμετρο 200 m, οι χλωροπλάστες διαθέτουν τον Ιούνιο περισσότερους και μικρότερους αμυλόκοκκους σε σχέση με τον Οκτώβριο. Στο *T. capitata* L. Cav. οι χλωροπλάστες στις αρχές της άνοιξης είναι πολύ μεγάλοι αλλά με λίγους αμυλόκοκκους. Η εικόνα αλλάζει κατά το τέλος της άνοιξης, οπότε οι χλωροπλάστες γεμίζουν με μεγάλους αμυλόκοκκους. Το καλοκαίρι στα μικρότερων διαστάσεων φύλλα σε σχέση με τις άλλες εποχές, οι χλωροπλάστες είναι μικρότεροι αλλά γεμάτοι με αμυλόκοκκους με αποτέλεσμα να παρουσιάζονται διογκωμένοι. Τους χειμωνιάτικους μήνες, που τα φύλλα αρχίζουν πάλι να αυξάνονται σε μέγεθος, οι χλωροπλάστες είναι και αυτοί μεγάλοι αλλά με πολύ μικρότερους αμυλόκοκκους (Εικόνα 64, Εικόνα 65, Εικόνα 66).

Όσον αφορά στη διαμόρφωση των grana, τα θυλακοειδή φαίνεται να δημιουργούν πολυάριθμες συστοιχίες τους καλοκαιρινούς μήνες περισσότερες σε σχέση με την άνοιξη και το χειμώνα (Εικόνα 64, Εικόνα 65, Εικόνα 66). Βιβλιογραφικά αναφέρεται ότι καλά οργανωμένα grana διαθέτουν οι χλωροπλάστες φυτών που αναπτύσσονται σε συνθήκες περιορισμένης φωτεινής ακτινοβολίας, ενώ σημαντικές ποσότητες αμύλου εμφανίζουν συνήθως οι χλωροπλάστες φυτών που εκτίθενται σε υψηλή ένταση φωτεινής ακτινοβολίας (Osmond and Chow 1988, Akoumianaki-Ioannidou *et al.* 2004, Pfeiffer and Krupinska 2005).

Σε ορισμένες περιπτώσεις οι χλωροπλάστες εμφάνισαν «αρνητική χρώση», γεγονός που οφείλεται στην ατελή μονιμοποίηση των μεμβρανών τους. Επίσης τα ελαιοσταγονίδια που εντοπίστηκαν στο εσωτερικό ορισμένων χλωροπλαστών μας οδηγούν στο συμπέρασμα ότι το άμυλο δεν αποτελεί τη μοναδική αποταμιευτική ουσία των φυτών. Μάλιστα οι Meletiou-Christou *et al.* (1992) αναφέρουν ότι στα λιπίδια αποθηκεύονται οι μεγαλύτερες ποσότητες ενέργειας.

Σχετικά με το **πάχος των κυτταρικών τοιχωμάτων** των αγγείων του ξύλου δεν επιβεβαιώνονται τα αποτελέσματα του Margaris (1979), ο οποίος υποστήριξε ότι,

λόγω της εναπόθεσης των ημικυτταρινών, τα «χειμωνιάτικα» φύλλα έχουν μεγαλύτερο πάχος αγγείων του ξύλου. Παρατηρώντας την Εικόνα 9, εντοπίζουμε το μεγαλύτερο πάχος τους ανοιξιάτικους μήνες, παρατήρηση που δεν συμφωνεί με τα δικά μας αποτελέσματα. Τα καλοκαιρινά φύλλα διαθέτουν το μεγαλύτερο πάχος των κυτταρικών τοιχωμάτων των αγγείων του ξύλου και αυτό το γεγονός πρέπει να συνδυαστεί και με τη μικρή τους διάμετρο. Τα ανοιξιάτικα φύλλα πάντως διαθέτουν τη μεγαλύτερη διάμετρο των αγγείων του ξύλου, δεδομένου ότι η μεταβολική δραστηριότητα των φύλλων της άνοιξης αλλά και η διαθεσιμότητα νερού είναι πολύ μεγάλες. Η μικρότερη σε απόλυτες τιμές διάμετρος των αγγείων των φθινοπωρινών φύλλων φαίνεται να αντισταθμίζεται από το μικρότερο πάχος των κυτταρικών τοιχωμάτων συγκρινόμενα τα φύλλα αυτά με τα καλοκαιρινά.

Οι χλωροπλάστες διατάσσονται περιμετρικά των φωτοσυνθετικών κυττάρων, έτσι ώστε να βρίσκονται σε επαφή με τους μεσοκυττάριους χώρους του μεσόφυλλου, όπως αναφέρεται και από τους Psaras *et al.* (1996) (Εικόνα 63).

Τα χαρακτηριστικά έγκλειστα των χλωροπλαστών δεν φαίνεται να είναι λιπιδικής φύσης, εφόσον δεν έχουν τη χαρακτηριστική, πολύ ηλεκτρονιακά πυκνή εμφάνιση και, κατά την άποψή μας, μπορεί να θεωρηθεί ότι αποτελούν πρόδρομες ενώσεις στο μεταβολικό μονοπάτι του σικιμικού για την παραγωγή των φαινολικών. Αυτό ενισχύεται και από την πιθανή λειτουργική σχέση που φαίνεται να έχουν με τους αμυλόκοκκους. Στη συνέχεια τα σωματίδια αυτά φαίνεται να αποβάλλουν το περιεχόμενό τους στο χυμοτόπιο, όπως αυτό φαίνεται στην Εικόνα 65 Β. Η υπόθεση αυτή ενισχύεται και από την από βιοχημικής πλευράς βιοσύνθεση των φαινολικών μέσω του μονοπατιού του σικιμικού (Καραμπουρνιώτης, 2003). Στο κυτόπλασμα λαμβάνει χώρα η γλυκόλυση από την οποία παράγεται φωσφο-ενολο-πυροσταφυλικό (PEP), ενώ μέσα στον χλωροπλάστη αποθηκεύονται οι υδατάνθρακες ως αμυλόκοκκοι. Στη συνέχεια πραγματοποιείται το μονοπάτι της φωσφορικής πεντόζης, προϊόν της οποίας είναι η 4-φωσφορική ερυθρόζη, η οποία υποθέτουμε ότι βρίσκεται στα έγκλειστα των χλωροπλαστών. Αυτό στη συνέχεια φαίνεται να αποβάλλεται από το στρώμα του χλωροπλάστη στο κυτόπλασμα, όπου και αντιδρά με το PEP και το χωριστικό και πραγματοποιείται το μονοπάτι του σικιμικού οξέος. Από το μονοπάτι αυτό προκύπτουν οι φαινόλες οι οποίες βγαίνουν στο χυμοτόπιο. Παρόμοιες παρατηρήσεις έχουν γίνει και σε άλλα φυτά που παράγουν φαινολικές ενώσεις, όπως το *Vitis vinifera* (Διακοπούλου, 2008) και *Teucrium polium*

(Μαυροειδή, 2011), οι οποίες συγκλίνουν στην ίδια υπόθεση, που χρειάζεται όμως περαιτέρω διερεύνηση.



## ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Το είδος *T. capitata* L. Cav. παρουσιάζει έναν συνδυασμό διάφορων προσαρμοστικών στρατηγικών οι οποίες συμβάλλουν στην αντίσταση στις καταπονήσεις από βιοτικούς και αβιοτικούς παράγοντες. Τα φυτά προσαρμόζονται στις ιδιαιτερότητες του μεσογειακού οικοσυστήματος, εμφανίζοντας μία εποχική περιοδικότητα στην έκπτυξη πολλών διαφορετικών κατηγοριών φύλλων και βλαστών τα οποία και επιτρέπουν στο φυτό να ανταπεξέρχεται στις ιδιαίτερες ξηροφυτικές συνθήκες του μεσογειακού οικοσυστήματος.

Κατά τη διάρκεια του έτους οι βλαστοί του εξελίσσονται και τα φύλλα του εναλλάσσονται συνεχώς. Ο καλοκαιρινός συμπαγής βραχυβλάστης μεταμορφώνεται στον λιγότερο συμπαγή φθινοπωρινό ο οποίος σταδιακά νωρίς την άνοιξη εξελίσσεται σε δολιχοβλάστη. Η εξέλιξη των βραχυβλαστών είναι συνεχής μέσα στο έτος ενώ η εξέλιξη του δολιχοβλάστη επηρεάζεται από τις συνθήκες υγρασίας και θερμοκρασίας που επικρατούν την άνοιξη.

Στους διαφορετικούς βλαστούς εκπτύσσονται και διαφορετικές κατηγορίες φύλλων όσον αφορά στα μορφολογικά και ανατομικά χαρακτηριστικά τους. Κατά τη διάρκεια του έτους το μήκος αλλά και η συνολική επιφάνεια των μεμονωμένων φύλλων παρουσιάζει εποχική περιοδικότητα. Οι διαφορετικές κατηγορίες φύλλων χαρακτηρίζονται από διαφορετικό μήκος και πλάτος όχι όμως και πάχος με αποτέλεσμα εκτός από τα ανοιξιάτικα όλες οι άλλες κατηγορίες φύλλων να παρουσιάζουν κυλινδρισμό και συνεπώς μειωμένη εξωτερική επιφάνεια σε σχέση με τον όγκο τους αυξάνοντας την ειδική μάζα φύλλου. Πάντως τα καλοκαιρινά φύλλα είναι αυτά που παρουσιάζουν τις μικρότερες διαστάσεις.

Τα ανοιξιάτικα φύλλα είναι τα μόνα που προσανατολίζονται κάθετα στο βλαστό. Όλες οι άλλες κατηγορίες εμφανίζουν μικρότερη κλίση με τα καλοκαιρινά φύλλα να προσανατολίζονται σχεδόν παράλληλα με το βλαστό. Τα φύλλα της άνοιξης είναι τα μοναδικά φύλλα που δεν ανήκουν σε βραχυβλάστες. Ο συμπαγής καλοκαιρινός βραχυβλάστης διαμορφώνει ένα ιδιαίτερο μικροκλίμα για τα φύλλα της εποχής μειώνοντας κατά πολύ τις εκτεθειμένες επιφάνειες στην ηλιακή ακτινοβολία. Ο φθινοπωρινός βραχυβλάστης δεν είναι συμπαγής και η κλίση των φύλλων είναι μεγαλύτερη σε σχέση με το καλοκαίρι ενώ στα χειμωνιάτικα φύλλα παρατηρείται μία σταδιακή αύξηση της κλίσης καθώς ξεκινά και η ανάπτυξη των δολιχοβλαστών.

Η ανατομία των φύλλων όλων των κατηγοριών δεν διαφέρει από την ανατομία φύλλων διάφορων φυτών που αναπτύσσονται σε ξηροφυτικές συνθήκες. Τα φύλλα είναι αμφίπλευρα με το δρυφακτοειδές να υπερτερεί έναντι του σπογγώδους παρεγχύματος όλες τις εποχές. Κατά τη διάρκεια των καλοκαιρινών μηνών δεν αυξάνονται οι στρώσεις του δρυφακτοειδούς παρεγχύματος. Αυτό που παρατηρείται είναι μία μείωση των διαστάσεων των κυττάρων σε σχέση με τις άλλες κατηγορίες φύλλων. Κοινό χαρακτηριστικό των φύλλων είναι η πολύ λεπτή στρώση της εφυμενίδας συγκριτικά με τα πολύ παχιά κυτταρικά τοιχώματα των επιδερμικών κυττάρων. Εποχική διαφοροποίηση παρουσιάζουν όμως οι ραβδώσεις της εφυμενίδας, οι οποίες είναι πιο χαρακτηριστικές στα καλοκαιρινά φύλλα, αυξάνοντας την αντανακλαστικότητα της επιφάνειας γεγονός που συντελεί στη θερμοκρασιακή ρύθμιση. Τα χειμωνιάτικα και φθινοωρινά φύλλα χαρακτηρίζονται από σχεδόν λεία επιφάνεια.

Οι προεκτάσεις δεσμικού κολεού που εντοπίζονται στα ανοιξιάτικα φύλλα σε μεγαλύτερη έκταση του φύλλου και σε πολύ μικρότερη έκταση στις άλλες κατηγορίες εξυπηρετούν στη μεταφορά της ηλιακής ακτινοβολίας στα χαμηλότερα στρώματα του μεσόφυλλου σε περιοχές των φύλλων που ο φωτισμός είναι ανεπαρκής.

Στόματα υπάρχουν και στις δύο επιφάνειες των φύλλων αλλά υπερυψωμένα εντοπίζονται στην αποαξονική επιφάνεια η οποία είναι και η περισσότερο εκτεθειμένη στον μεγαλύτερο αριθμό φύλλων.

Εποχικές διαφοροποιήσεις παρουσιάζονται και όσον αφορά στην κατανομή και στο μέγεθος των ασπιδοειδών αδένων. Οι εκτεθειμένες στην ηλιακή ακτινοβολία επιφάνειες χαρακτηρίζονται από μεγαλύτερη πυκνότητα των αδένων αυτών. Ανάλογη παρατήρηση έχει γίνει και για τα μη αδενώδη τριχώματα.

Οι κεφαλοειδείς αδένες παρουσιάζουν τελείως διαφορετική δομή σε σχέση με τους ασπιδοειδείς γεγονός που αποτελεί ένδειξη για τη διαφορετική ποιοτικά έκκριση που παρουσιάζουν. Η παρατήρηση αυτή ενισχύεται και από τη χωροταξική κατανομή τους.

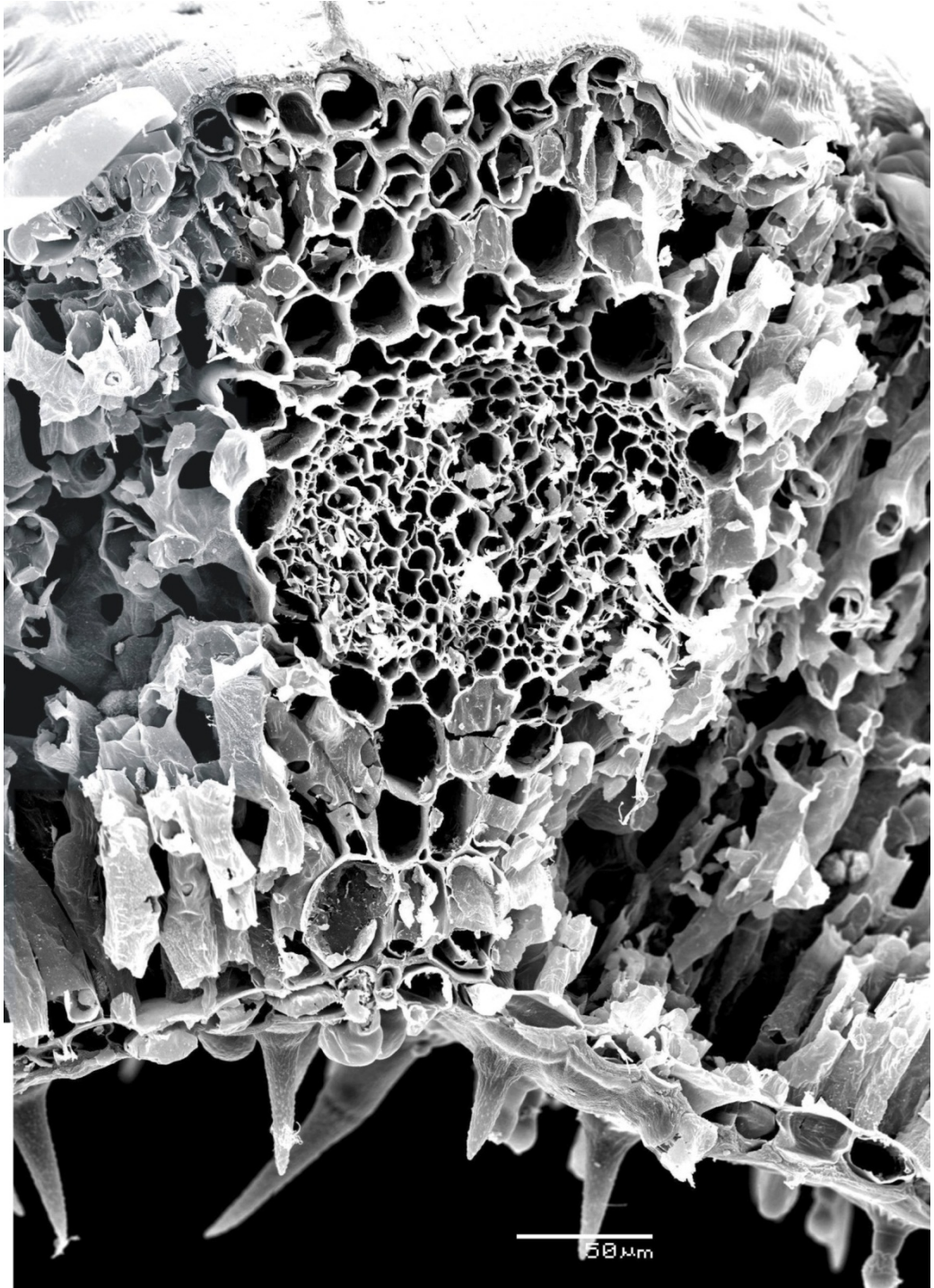
Η λεπτή δομή των χλωροπλαστών παρουσιάζει σημαντικές εποχικές διαφοροποιήσεις.

Εποχική διακύμανση επίσης παρουσιάζεται και στη συσσώρευση ελαιοσταγονιδίων στα κύτταρα του μεσόφυλλου με τον αριθμό τους να αυξάνεται σημαντικά, τους ζεστούς μήνες του έτους. Η χωροταξική κατανομή τους στις εκτεθειμένες επιφάνειες στην ηλιακή ακτινοβολία αποτελεί ένδειξη του προστατευτικού τους ρόλου.

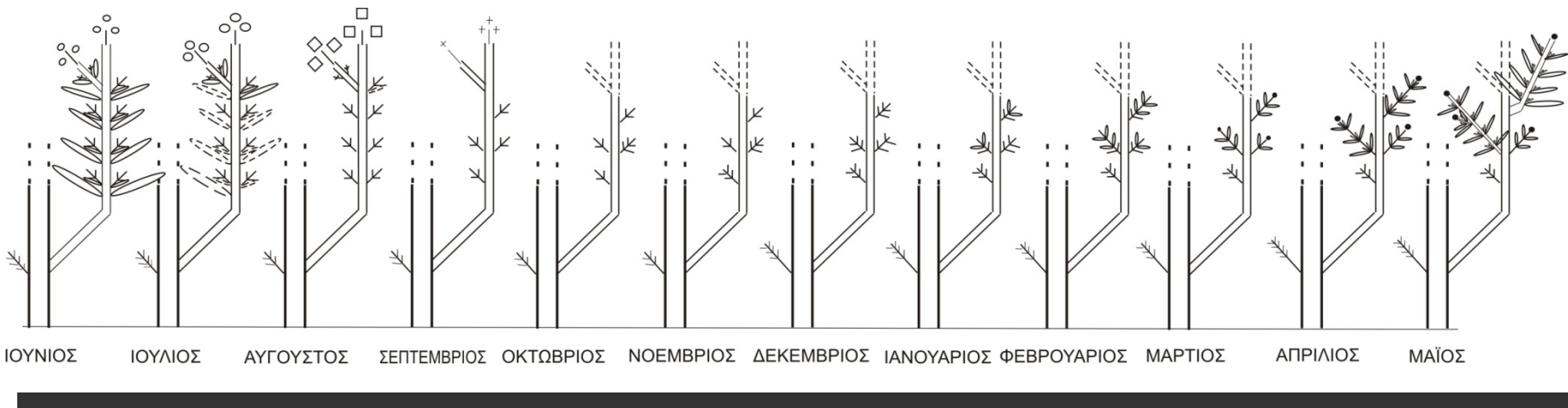
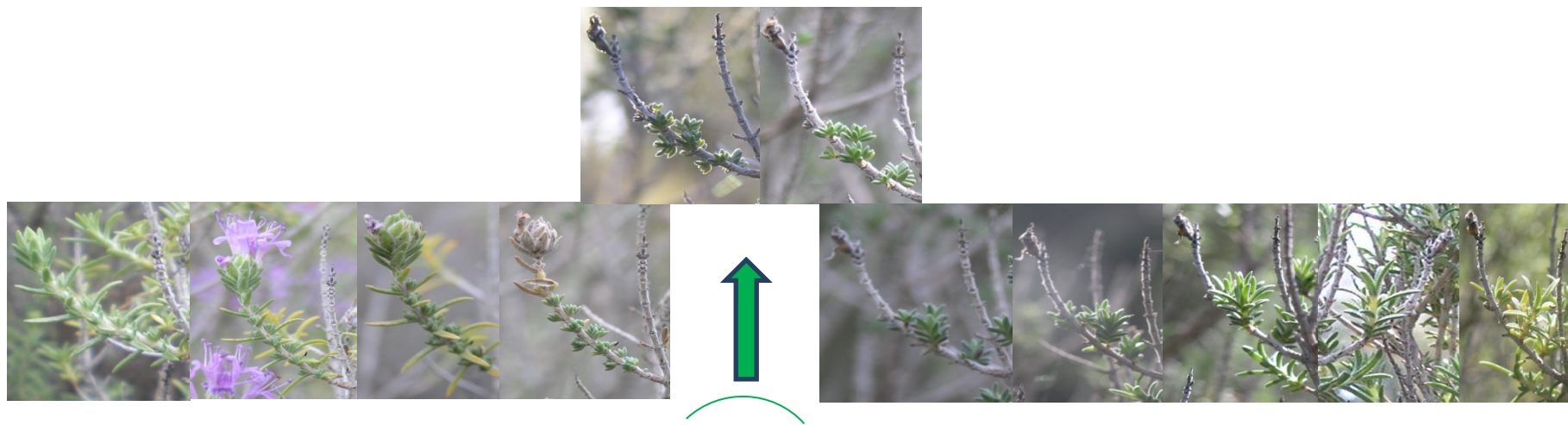
Εν κατακλείδι οι εποχικές διαφοροποιήσεις των φύλλων, μπορούν να μας οδηγήσουν στο συμπέρασμα ότι ορισμένα φρύγανα όπως το *Thymbra capitata* L. Cav. είναι **πολυμορφικά** φυτά και αυτό να αποτελεί ένδειξη όχι μόνο για το πλούσιο γενετικό δυναμικό που διαθέτουν αλλά και για ένα νέο πρότυπο ανάπτυξης που ακολουθούν πιθανόν και άλλα φρύγανα σε αντιδιαστολή με το αναπτυξιακό πρότυπο του διμορφισμού που θεωρούσαμε ότι ακολουθούν.

---

Η φωτογραφία στη διπλανή σελίδα παρουσιάζει την εγκάρσια τομή μεγάλου ανοιξιάτικου φύλλου στο σημείο της κεντρικής ηθμαγγειώδους δεσμίδας. Παρατήρηση με το Η.Μ.Σ. Κλίμακα 50 μm



# ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ



Μακροφωτογραφίες επισημασμένου βλαστού. Εξέλιξη βραχυβλαστών και δολιχοβλαστών – έκπτυξη φύλλων κατά τη διάρκεια του έτους.

## ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Abu-Asab, M.S. and Cantino, P.D. (1987). Phylogenetic implications of leaf anatomy in subtribe melittidinae (Labiatae) and related taxa. *Journal of the Arnold Arboretum* **68**: 1.
- Akoumianaki-Ioannidou, A., Georgakopoulos, J.H., Fasseas, C., Argyroudi-Akoyunoglou, J.H. (2004) Photoacclimation in *Spathiphyllum*. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* **73**: 149–158.
- Arianoutsou M. and Diamantopoulos, J. (1985). Comparative Phenology of Five Dominant Plant Species in Maquis and Phrygana Ecosystems in Greece. *Phyton (Austria)* **25**, Fasc. 1:77-85.
- Aronne, G. and De Micco, V. (2001). Seasonal dimorphism in the Mediterranean *Cistus incanus* L. subsp. *incanus*. *Annals of Botany* **87**(6): 789-794.
- Ascensão, L., Marques, N., and Pais, M.S. (1995). Glandular trichomes on vegetative and reproductive organs of *Leonotis leonorus* (Lamiaceae). *Annals of Botany* **75**, 619-626.
- Ascensão, L., and Pais, M.S. (1998). The leaf Capitulate Trichomes of *Leonotis leonorus* : Histochemistry, Ultrastructure and Secretion. *Annals of Botany* **81**: 263-271.
- Ascensão, L., Mota, L. and Castro, M. de M. (1999). Glandular Trichomes on the Leaves and Flowers of *Plectranthus ornatus*: Morphology, Distribution and Histochemistry. *Annals of Botany* **84**: 437-447.
- Aschmann, H. (1973). Distribution and peculiarity of mediterranean ecosystems. In : Di Castri F. And Mooney H.A., eds., *Mediterranean type ecosystems*, Springer-Verlang, Berlin, 11-19.
- Barberán, F.A.T., Hernández, L. and Tomás F. (1986). A chemotaxonomic study of flavonoids in *Thymbra capitata*. *Phytochemistry* **25**(2):561-562.
- Barberán, F.A.T., Husain, S. and Gil, M.I. (1988). The Distribution of Methylated Flavones in the Lamiaceae. *Biochemical Systematics and Ecology* **16**(1): 43-46
- Baran, P., Aktaş, K., and Özdemir, C. (2010). Structural investigation of the glandular trichomes of endemic *Salvia smyrnea* L. *South African Journal of Botany* **76** (3): 572-578.
- Bruni, A. and Modenesi, P. (1983). Development, oil storage and dehiscence of peltate trichomes in *Thymus vulgaris* (Lamiaceae). *Nordic Journal of Botany* **3**: 245-251.
- Bosabalidis, A.M. (2010). Ultrastructure, development and histochemistry of the polysaccharide-containing subcuticular compartments in *Origanum dictamnus* L. peltate glandular hairs. *Flavour Fragr. J.* **25**: 202–205.
- Bosabalidis, A., and Tsekos, I. (1982). Glandular scale development and essential oil secretion in *Origanum dictamnus* L. *Planta* **156**: 496-504.
- Bounatirou, S., Smiti S., Miguel M.G., Faleiro, L., Rejeb, M.N., Neffati, M., Costa, M.M., Figueiredo, A.C., Barroso J.G., Pedro, L.G. (2007). Chemical composition, antioxidant and antibacterial activities of the essential oils isolated from Tunisian *Thymus capitatus* Hoff. et Link. *Food Chemistry* **105**: 146–155.
- Brauchler, C., Meimberg, H., Heubl, G. (2010). Molecular phylogeny of Menthinae (Lamiaceae, Nepetoideae, Mentheae) –Taxonomy, biogeography and conflicts. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **55**: 501–523.
- Cainadas, E., Margaris, N., Theodorakis, M. (1999) Flowers of Athens. A field guide. Εκδόσεις Πατάκη, Αθήνα.

- Cantino, P.D. (1990). The phylogenetic significance of stomata and trichomes in the Labiatae and Verbenaceae. *Journal of the Arnold Arboretum* **71**: 323–370.
- Castroviejo, S. (eds.) (2010). Flora Iberica 12: 1-650. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid.
- Christodoulakis, N.S. (1989). An anatomical study of seasonal dimorphism in the leaves of *Phlomis fruticosa*. *Annals of Botany* **63**:389-394.
- Christodoulakis, N., Tsimbani, H. and Fasseas, C. (1990). Leaf structural peculiarities in *Sarcopoterium spinosum*, a seasonally dimorphic subshrub. *Ann Bot* **65** (3): 291-296.
- Christodoulakis, N. and Bazos, J. (1990). Leaf anatomy of three seasonally dimorphic subshrubs. *Acta Oecologica* **11** (2): 291-296.
- Christodoulakis, N.S. and Fasseas, C. (1991). Seasonal dimorphism of *Phlomis fruticosa* under controlled environmental conditions. *Acta Oecologica* **12**(3): 323-330.
- Clark, G. (1981). Staining Procedures. 4th Edition. Williams and Wilkins.
- Cornara, L., Arrigo, C.D., Pioli, F., Borghesi, B., Bottino, B., Patrone, E. and Mariotti, MG. (2009). Micromorphological investigation on the leaves of the rock samphire (*Crithmum maritimum* L.): Occurrence of hesperidin and diosmin crystals. *Plant Biosystems* **143** (2): 283–292.
- Craker E. L. and J.E. Simon (Editors). (1986). Herbs, Spices and Medical Plants: Recent Advances in Botany, Horticulture and Pharmacology, Volume 1. Food Product Press. New York.
- Daferera, D. J., Tarantilis, P. A. and Polissiou M. G.(2002). Characterization of Essential Oils from Lamiaceae Species by Fourier Transform Raman Spectroscopy. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* **50**: 5503-5507.
- Davidson, R., Choudhury, H., Origgi, S., Castellan, A., Trichet, V. and Capretti, G. (1995). The reaction of phloroglucinol in the presence of acid with lignin-containing materials. *Journal of Photochemistry and Photobiology A: Chemistry* **91**:87-93.
- Diamantoglou, S., und Rhizopoulou, S. (1990). The lipid content and fatty acid composition of leaves, twigs and roots of *Thymus (Coridothymus) capitatus* L. and *Sarcopoterium spinosum* Spach during the course of the year. *Flora* **184**: 221-229.
- Dement, W., Tyson, B. and Mooney, H., (1975). Mechanism of monoterpene volatilization in *Salvia mellifera*. *Phytochemistry* **14**: 2555-2557.
- Dudareva, N., Pichersky, E. (2000). Biochemical and Molecular Genetic Aspects of Floral Scents. *Plant physiol* **122**: 627-633.
- Economou-Amilli, A., Vokou, D., Anagnostidis, K. and Margaris, N. S. (1982). Leaf morphology of *Thymus capitatus* (Labiatae) by scanning electron microscopy. In «*Aromatic Plants : Basic and Applied Aspects*» (N. Margaris, A. Koedam and D. Vokou, eds), pp. 13-24. Martinus Nijhoff Publishers, The Hague.
- EFSA *Journal* (2010) **8**(7):1694.
- Ehleringer, J. (1988). Changes in leaf characteristics of species along elevational gradients in the Wasatch Front, Utah. *Amer. J. Bot.* **75** (5) 680-689.
- Erkan, N., Tosun, Ş., Ulusoy, Ş. and Üretener, G. (2010). The use of thyme and laurel essential oil treatments to extend the shelf life of bluefish (*Pomatomus saltatrix*) during storage in ice. *Journal für Verbraucherschutz und Lebensmittelsicherheit*.
- Erkan, N. (2010). The Effect of Thyme and Garlic Oil on the Preservation of Vacuum-Packaged Hot Smoked Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Food and Bioprocess Technology* DOI: 10.1007/s11947-010-0412-7.



- Esau, K.(1976). Plant Anatomy-Anatomy of seed plants. (second edition).John Wiley and Sons, New York.
- Fahn, A. (1979). Secretory Tissues in Plants. Academic Press London, New York, San Francisco.
- Fahn, A. (1982).Plant anatomy. (third edition). Pergamon Press, Oxford.
- Fahn, A. (1986). Structural and Functional Properties of trichomes of xeromorphic leaves. *Annals of Botany* **57**: 631-637.
- Fahn, A. (1988). Secretory tissues in vascular plants. *New Phytologist* **108**: 229–257
- Fahn, A. (2000). Structure and Function of Secretory Tissue. *Advances in Botanical Research* 31: 37-75.
- Fahn, A., and Cutler, D.F. (1992). Xerophytes. In: Braun HJ, Carlquist S, Ozenda D, Roth I, eds. *Encyclopedia of plant anatomy*, Vol. XIII, 3. Gebruder Borntraeger, Berlin-Stuttgart: 58-84.
- Faleiro, L., Miguel, G., Gomes, S., Costa, L., Venâncio, F., Teixeira, A., Figueiredo, A.C., Barroso, J.G and Pedro, L.G. (2005). Antibacterial and Antioxidant Activities of Essential Oils Isolated from *Thymbra capitata* L. (Cav.) and *Origanum vulgare*. *L. J. Agric. Food Chem.* **53** (21): 8162–8168.
- Feder, N., and O'Brien, T.P. (1968). Plant Microtechnique. Some principles and new methods. *American Journal of Botany* **55** (1):123-142.
- Figueiredo, A.C., Barroso, J.G., Pedro, L.G., Salgueiro, L., Miguel, M.G., and Faleiro M.L. (2008). Portuguese *Thymbra* and *Thymus* Species Volatiles: Chemical Composition and Biological Activities. *Current Pharmaceutical Design*, **14**: 3120-3140.
- Gersbach, P.V., Wyllie, S.G., and Sarafis, V. 2001. A new histochemical method for localization of the site of monoterpene phenol accumulation in plant secretory structures. *Annals of Botany* **88**: 521-525.
- Gratani, L. and Bombelli, A. (1999). Leaf Anatomy, Inclination, and Gas Exchange Relationships in Evergreen Sclerophyllous and Drought Semideciduous Shrub Species. *Photosynthetica* **37** (4): 573-585.
- Grimstone, A., and Skaer, R. (1972). A guidebook to microscopical methods. Cambridge University Press, London.
- Guerin, H., Delaveau, P., and Paris, R. (1971). Localisations histochimiques.II : Procedes simples de localization de pigments flavoniques. Application a quelques Phanerogames. *Societe Botanique de France* 118: 29-36.
- Gunning, B.E. and Steer, M.W. (1975). Ultrastructure and the biology of plant cells. Edward Arnold Ltd., London.
- Hallahan, D.L. (2000). Monoterpenoid Biosynthesis in Grandular trichomes of Labiatae plants.In: *Advances in Botanical Research* 31: 77-120.
- Hedhili, L., Romdhane, M., Abderrabba, A., Planche, H. and Cherif, I. (2002). Variability in essential oil composition of Tunisian *Thymus capitatus* L. Hoffmanns. et Link. *Flavour and Fragrance Journal* **17**:26–28.
- Heinrich, G., Pfeifhofer, HW., Stabentheiner, E., Sawidis, T. (2002). Glandular hairs of *Sigesbeckia jorullensis* Kunth (Asteraceae): morphology, histochemistry and composition of essential oil. *Annals of Botany* **89**: 459–469.
- Ilarlan, H., Palmer, R. G. and Horner, H. T. (2001). Calcium Oxalate Crystals in Developing Seeds of Soybean. *Annals of Botany* **88**: 243-257.
- Jensen, W. (1962). Botanical Histochemistry\_Principles and Practice. 1st Edition, W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- Johansen, D. (1940). Plant Microtechnique. Edition I. Mc Graw-Hill.

- Karabourniotis, G. and Fasseas, C. (1996). The dense indumentum with its polyphenol content may replace the protective role of the epidermis in some young xeromorphic leaves. *Canadian Journal of Botany* **74**: 347-351.
- Karabourniotis, G., Bornman, J.F. and Nikolopoulos, D. (2000). A possible optical role of the bundle sheath extensions of the heterobaric leaves of *Vitis vinifera* and *Quercus coccifera*. *Plant, Cell and Environment* **23**:423-430.
- Kofidis, G. and Bosabalidis, A. (2008). Effects of altitude and season on glandular hairs and leaf structural traits of *Nepeta nuda* L. *Botanical Studies* **49**: 363-372
- Kofidis, G, Bosabalidis, A., Moustakas, M. (2003). Contemporary Seasonal and altitudinal Variations of leaf Structural Features in Oregano (*Origanum vulgare* L.). *Annals of Botany* **92**: 635-645.
- Kofidis, G, Bosabalidis, A., Moustakas, M. (2007). Combined effects of altitude and season on leaf characteristics of *Clinopodium vulgare* L. (Labiatae). *Environmental and Experimental Botany* **60**: 69-76.
- Kokkini, S., Karagiannakidou, V., Hanlidou, E., and Vokou, D. (1988). Geographical and altitudinal Distribution of the Lamiaceae in Greece. *Phyton* (Austria), Vol. **28**, Fasc. 2, 215-228.
- Kokkini, S., Vokou, D. (1989). Carvacrol-rich Plants in Greece. *Flavour and Fragrance Journal* **4**: 1-7.
- Kokkini, S., Karousou, R., and Vokou, D. (1994). Pattern of Geographic Variation of *Origanum vulgare* Trichomes and Essential Oil Content in Greece. *Biochemical Systematics and Ecology* **22** (5): 517-528.
- Kokkini, S., Karousou, R. and Hanlidou, E. (2003). Herbs of the Labiatae. In: Cabarello, B. Trugo, L. and Finglas, P. (eds.), *Encyclopaedia of Food Sciences and Nutrition* III, 3082-3090. Academic Press, London.
- Kolalite, M. R. 1998. Comparative analysis of ultrastructure of glandular trichomes in two *Nepeta cataria* chemotypes (*N. cataria* and *N. cataria* var. *citriodora*). - *Nord. J.Bot.* **18**: 589-598.
- Kummerow, J. (1973). Comparative Anatomy of Sclerophylls of Mediterranean Climatic Areas In : *Mediterranean type ecosystems* Di Castri F. And Mooney H.A., eds., Spriger-Verlang, Berlin, 11-19.
- Kuštrak, D., Martinis, Z., Kuflinec, J. and Blažević, N. (1990). Composition of the essential oils of some *Thymus* and *Thymbra* species. *Flavour and Fragrance Journal* **5**:227–231.
- Lersten, N.R., Czapinski, A.R., Curtis, J., D., Freckmann, R., and Horner, H.T. (2006). Oil bodies in leaf mesophyll cells of angiosperms: overview and a selected survey. *American Journal of Botany* **93** (12): 1731-1739.
- Liakoura, V., Stefanou, M., Manetas, Y., Cholevas, C. and Karabourniotis, G. (1997). Trichome density and its UV-B protective potential are affected by shading and leaf position on the canopy. *Environmental and Experimental Botany* **38** (3): 223-229.
- Liakoura, V., Fotelli, M.N., Rennenberg, H. and Karabourniotis, G. (2009). Should structure – function relations be considered Separately for homobaric vs. Heterobaric leaves? *American Journal of Botany* **96**(3): 612–619.
- Liddell, G. and Scott, R. (1996). A Greek-English Lexicon revised and augmented throughout by Sir Henry Stuart Jones, with the assistance of Roderick Mckenzie, *έναντη έκδοση* (πρώτη το 1843). With a revised supplement, edited by P.G.W. Glare, with the assistance of A.A. Thomson, Oxford.
- Lin, W., Oliver, D. J. (2008). Role of triacylglycerols in leaves. *Plant Science* **175**: 233-237.

- Maćukanović-Jocić, Rančić, D.V., Dajić Stevanović Z.P. (2007). Floral nectaries of basil (*Ocimum basilicum*): Morphology, anatomy and possible mode of secretion *South African Journal of Botany* **73**: 636–641.
- Margaris, N.S. (1974). Effect of photoperiod on seasonal dimorphism of some mediterranean plants. *Ben. Schweiz. Ges.* **85** (2): 96-102.
- Margaris, N.S. (1979). Non-structural Carbohydrate status in a Phryganic (East Mediterranean) Ecosystem. *Int. J. Biometeor.* vol. **4**: 337-342.
- Margaris, N.S. (1981). Adaptive strategies in plants dominating Mediterranean-type Ecosystems, in : *Mediterranean Type Shrublands*, F. Di Castri et al (Eds), Elsevier, The Netherlands.
- Machado, M, Dinis, A.M., Salgueiro, L., Cavaleiro, C., Custódio, J.B.A., Sousa M.C. (2010). Anti-Giardia activity of phenolic-rich essential oils: effects of *Thymbra capitata*, *Origanum virens*, *Thymus zygis* subsp. *sylvestris*, and *Lippia graveolens* on trophozoites growth, viability, adherence, and ultrastructure. *Parasitol Res* **106**: 1205-1215.
- McCaskill, D., Gershenzon, J. and Croteau, R. (1992). Morphology and monoterpene biosynthetic capabilities of secretory cell clusters isolated from glandular trichomes of peppermint (*Mentha piperita* L.). *Planta* **187**: 445-454.
- Meletiου-Christou, M.S., Rhizopoulou, S. and Diamantoglou, S. (1992). Seasonal changes in carbohydrates, lipids and fatty acids of two Mediterranean dimorphic phrygana species. *Biochem. Physiol. Pflanzen* **188**: 247-259.
- Mendes M.M., Gazarini L.C., Rodrigues M.L. (2001). Acclimation of *Myrtus communis* to contrasting Mediterranean light environments-effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations. *Environmental and experimental botany* **45**: 165-178.
- Metcalf, C. R. and Chalk, L. (1985). Anatomy of the dicotyledons Vol. 2 (2nd ed.). Wood structure and conclusion of the general introduction. Clarendon Press. Oxford.
- Modenesi, P., Serrato-Valenti, G., Bruni, A. (1984). Development and secretion of clubbed trichomes in *Thymus vulgaris* L. *Flora* **173**: 211-219.
- Mohammed, A.D., Miguel, M.G, Antunes, M.D, Figueiredo, A.C., Pedro, L.G., Barroso, J.G. (2010). Antioxidant activity of *Thymbra capitata* essential oil in meat treated oil. *Acta Hort. (ISHS)* **853**:319-322.
- Monokrousos, N., Papatheodorou, E.M., Diamantopoulos J.D. and Stamou G.P.(2004). Temporal and spatial variability of soil chemical and biological variables in a Mediterranean shrubland. *Forest Ecology and Management* **202**, Issues 1-3.
- Naidoo, Y., Samuels, J.N., Nicholas, A and Rampersad, E. (2009). Leaf Micromorphology of the African Medicinal Plant *Xysmalobium undulatum*. *Microsc Microanal* **15** (Suppl 2): 884 – 885.
- Nikolakaki, A. and Christodoulakis, N. (2007). Secretory structures and cytochemical investigation of the leaf of *Phlomis fruticosa*, a seasonally dimorphic subshrub. Secretory activity of the leaf's originating calluses. *Flora* **202**: 429-436.
- O'Brien, T.P., Feder N. and McCully, M.E. (1965). Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma* **59**: 368–373.
- Oliver, D. J., Nikolau B. J., Wurtele, E.S.(2009). Acetyl-CoA-Life at the metabolic nexus. *Plant Science* **176**: 597-601.
- Olmos, E., Sanchez-Blanco, M.J., Ferrandez, T., and Alocron, J.J. (2006). Subcellular Effects of Drought Stress in *Rosmarinus officinalis*. *Plant biol.* **9**: 77-84.

- Oppenheimer, H.R. (1960). Adaptation to drought: Xerophytism. Plant-water relationships in arid and semiarid conditions.. Reviews of research, UNESCO Paris Arid zone Res. XV 105-138.
- Orshan, G. (1964). Seasonal dimorphism of desert and mediterranean chamaephytes and its significance as a factor in their water economy In : *The water relations of plants, A Symposium of British Ecological Society*, Rutter, A.J.and Whitehead, F.H. (eds) Blackwells, Oxford, 206-222.
- Orshan, G. (1989) (editor). Plant Pheno-morphological studies in mediterranean Type Ecosystems. Geobotany 12. Kluwer Academic Publishers. Netherlands
- Osmond, C. B., Chow, W.S. (1988). Ecology of Photosynthesis in the Sun and Shade: Summary and Prognostications. *Aust. J. Plant Physiol.* **15**: 1-9.
- Parker, J. (1968). Drought Resistance mechanisms. In: *Water Stresses in Plants* ed. by T. T. Kozłowski, Academic Press Inc., New York, 195-234.
- Parker, J. (1969). Further studies of drought resistance in woody plants, *The Botanical Review*, Vol. 35 (4), 317-371.
- Papageorgiou, V.P. and Argyriadou, N. (1981). Trace constituents in the essential oil of *Thymus capitatus*. *Phytochemistry* **20** (9): 2295-2297.
- Pasqua, G., Monacelli, B., and Silvestrini, A. (2003). Accumulation of essential oils in reaction to root differentiation in *Angelica archangelica* L. *European Journal of Histochemistry* **47** (1): 87-90.
- Pate, J.S. and Gunning, B.E.S. (1972). Transfer cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **23**: 173-196.
- Pfeiffer, S., and Krupinska, K. (2005). New Insights in Thylakoid Membrane Organization. *Plant Cell Physiol.* **46**(9): 1443–1451.
- Psaras, G. K., Diamantopoulos, G. S. (1996). Chloroplast arrangement along intercellular air spaces. *Israel Journal of Plant Sciences* **44**(1): 1-9.
- Pihakaski, K., Pihakaski, S., Karunen, P., Kallio, P. (1987). Seasonal changes in leaf lipids of *Diapensia lapponica*, with special reference to storage lipid bodies. *Nordic Journal of Botany* **7**: 281–292. doi: 10.1111/j.1756-1051.1987.tb00945.x
- Reynolds, E. S., (1963). The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain for electron microscopy. *J. Cell Biol.* **17**: 208.
- Rice-Evans, C., A., Miller, N. J., and Paganga G. (1997). Antioxidant properties of phenolic compounds. Trends in plant science, vol 2, No 4.
- Rhizopoulou, S., Psaras, G.K. (2003). Development and structure of drought-tolerant leaves of the Mediterranean shrub *Capparis spinosa* L. *Annals of Botany* **92**: 377-383.
- Roth-Nebelsick, A., Hassiotou, F. and Veneklaas E.J.(2009). Stomatal Crypts Have Small Effects on Transpiration: A Numerical Model Analysis. *Plant Physiology*, **151**: 2018–2027.
- Ryding, O. (2010). Crystals in calyces of Lamiaceae and their phylogenetic and adaptive significance. *Plant Syst Evol* **290**:201–215.
- Sacchetti G, Romagnoli, C., Nicoletti M, Di Fabio A, Bruni A and Poli, F. (1999). Glandular trichomes of *Calceolaria olckmanni* (Scrophulariaceae). Histochemistry, Development and ultrastructure. *Annals of Botany* **83**: 87-92.
- Salah-Fatnassi, K.B.H., Slim-Bannour, A., Harzallah-Skhiri, F., Mahjoub, M.A., Mighri, Z., Chaumont, J.-P., Aouni, M. (2010). *In vitro* antiviral and antioxidant activities of Tunisian *Thymus capitatus* L. Hoffmans. and Link essential oils. *Acta Botanica Gallica* **157** (3): 433-444.
- Salgueiro, L. R., Pinto, E., Gonçalves, M. J., Pina-Vaz, C., Cavaleiro, C., Rodrigues, A G , Palmeira, A, Tavares, C., Costa-De-Oliveira, S., Martinez-De-Oliveira, J.

- (2004). Chemical composition and antifungal activity of the essential oil of *Thymbra capitata*. *Planta Med.* **70** (6):572.
- Satil, F., Kaya, A. (2007). Leaf Anatomy and Hairs of Turkish *Satureja* L. (Lamiaceae). *acta biologica cracoviensia Series Botanica* **49**/1: 67–76.
- Savé R, Biel C, de Herralde F, 2000. Leaf pubescence, water relations and chlorophyll fluorescence in two subspecies of *Lotus creticus* L. *Biologia plantarum* **43**:239-244.
- Seidemann, J. (2005). World spice plants, economic usage, botany, taxonomy. Springer-Verlag, Berlin.
- Sharma, S., Sangwan, N.S. and Sangwan, R.S. (2003). Developmental process of essential oil glandular trichome collapsing in menthol mint. *research communications. Current Science* **84** (4): 544-550.
- Shields, L.M., 1950. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *Bot. Rev.* **16**: 399-447.
- Stahl-Biskup, E., (2002). Essential oil chemistry of the genus *Thymus*-a global view In: *Thyme. The Genus Thymus*, Stahl-Biskup, E., Sa'ez, F. (Eds.), CRC Press, London.
- Stefanini, I., Piccaglia, R., Marotti, M., and Biavati, B. (2006). Characterization and biological activity of essential oils from 14 Labiatae species. INTERNATIONAL SYMPOSIUM The Labiatae: Advances in Production, Biotechnology and Utilization - Sanremo, Italy.
- Tahir, S., Khanam, M., Husain, S.Z. (1995). A micromorphological study of *Pogostemon* Desf. Species (Lamiaceae) from Bangladesh. *Pak.J.Bot.* **27** (1): 73-82.
- Terashima I, Araya T, Miyazawa S-I, Sone K, Yano S. (2005). Construction and maintenance of the optimal photosynthetic systems of the leaf, herbaceous plant and tree: an eco-developmental treatise. *Annals of Botany* **95**: 507–519.
- Terashima I, Hanba YT, Tazoe Y, Vyas P, Yano S (2006). Irradiance and phenotype: comparative eco-development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO<sub>2</sub> diffusion. *J Exp Bot* **57**: 343–354.
- Terashima I, Hanba Y.T., Tholen, D. and Niinemets, U. (2011). Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis. *Plant Physiology* **155**: 108-116.
- Thanos, C., Kadis, C. and Skarou, F. (1995). Ecophysiology of germination in the aromatic plants thyme, savory and oregano (Labiatae). *Seed Science Research* **5**: 161-170.
- Thomson, W. and Healey, P. (1984). Cellular basis of trichome secretion. In : *Biology and Chemistry of Plant Trichomes*. E. Rodriguez, P. Healy and I. Mehta (eds.) Plenum Press, New York, 95-111.
- Turner G. W, Gershenzon J., Nielson, E.E., Froehlich, J.E. and Croteau R.B. (1999). Limonene Synthase, the Enzyme Responsible for Monoterpene Biosynthesis in Peppermint is localized to leucoplasts of oil gland secretory cells. *Plant Physiology* **120**: 879-886.
- Turner G. W, Gershenzon J. and Croteau R.B. (2000). Development of peltate glandular trichomes on developing leaves of peppermint. *Plant Physiol* **124**: 655–679.
- Turner G. W, Jonathan, G. and Croteau R.B (2000). Distribution of peltate glandular trichomes on developing leaves of peppermint. *Plant Physiol* **124**: 655–663.
- Turner G. W. and Croteau R.B. (2004). Organization of Monoterpene Biosynthesis in *Mentha*. Immunocytochemical Localizations of Geranyl Diphosphate

- Synthase, Limonene-6-Hydroxylase, Isopiperitenol Dehydrogenase and Pulegone Reductase. *Plant Physiology* **136**: 4215-4227.
- Werker, E. (1993). Function of Essential Oil-Secreting Glandular Hairs in *Aromatic Plants of the Lamiaceae-A Review*. *Flavour and Fragrance Journal* Vol. **8**: 249-255.
- Werker, E. (2000). Trichome Diversity and Development. In: *Advances in Botanical Research* **31**: 1-35.
- Werker, E., Putievsky, E. and Ravid, U. (1985a). The Essential Oils and Glandular Hairs in Different Chemotypes of *Origanum vulgare* L. *Annals of Botany* **55**: 793-801.
- Werker, E., Ravid, U. and Putievsky, E. (1985b). Structure of glandular hairs and identification of the main components of their secreted material in some species of the Labiatae. *Israel Journal of Botany* **34**: 31-45.
- Werner, C., Correia, O., Beyschlag, W. (1999). Two different strategies of Mediterranean macchia plants to avoid photoinhibitory damage by excessive radiation levels during summer drought. *Acta Oecologica* **20** (1): 15-23.
- Wink, M., (1997). Compartmentation of Secondary Metabolites and Xenobiotics in Plant Vacuoles In: *Advances in Botanical Research Volume 25 The Plant Vacuole*, 141-169.
- Wink, M. (2003). Evolution of secondary metabolites from an ecological and molecular phylogenetic perspective. *Phytochemistry* **64**: 3-19.
- 'World Checklist of Selected Plant Families. (DATE). The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet; <http://www.kew.org/wcsp/> accessed.
- Yadav, R.K.P., Bosabalidis, A.M., Vokou, D. (2004). Leaf structural features of Mediterranean perennial species: plasticity and life form specificity. *Journal of Biological Research* **2**: 21-34.
- Venable, J. H. and Coggeshall, R. (1965). A simplified lead citrate stain for use in electron microscopy. *J Cell Biol*, **25**(2): 407-408.
- Venkatachalam K.V, Kjonaas R, Croteau R. (1984). Development and essential oil content of secretory glands of sage (*Salvia officinalis*). *Plant Physiology* **76**: 148-150.
- Vokou, D. (1992) The allelopathic potential of aromatic shrubs in phryganean East Mediterranean ecosystems. In : *Allelopathy: Basic and applied aspects*. Rizvi, S.J.H. and Rizvi, V. (Eds) London, Chapman and Hall: 303-320.
- Vokou, D., Margaritis, N.S. (1982). volatile oils as allelopathic agents, in *Aromatic Plants: Basic and Applied Aspects*, (eds N.S. Margaritis. A. Koedam and D. Vokou) Martinus Nijhoff, The Hague, pp. 59-72.
- Vokou, D., Margaritis, N.S. and Lynch J.M. (1984). Effects of volatile oils from aromatic shrubs on soil microorganisms. *Soil Biol. Biochem.* **16** (5): 509-513.
- Vokou, D., and Margaritis, N.S. (1986). Variation of Volatile Oil Concentration of Mediterranean Aromatic Shrubs *Thymus capitatus* Hoffm. et Link, *Satureja thymbra* L., *Teucrium polium* L. and *Rosmarinus officinalis*. *Int. J. Biometeor.* **30** (2): 147-155.

## Ελληνική Βιβλιογραφία

- Αϊβαλάκης, Γ., Καραμπουρνιώτης, Γ., Φασσέας, Κ. (2005). Γενική Βοτανική. Εκδόσεις Έμβρυο.
- Βάθης, Ε., (2004). Τα φυτά του πάρκου της αρχαίας αγοράς. Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών, Αθήνα.
- Βαρδαβάκης, Μ. (1993). Συστηματική Βοτανική (Κρυπτόγαμα-Σπερματόφυτα) Τόμος Ι, Εκδόσεις Σαλονικίδης, Θεσσαλονίκη.
- Γκανιάτσας, Κ., (1967). Συστηματική Βοτανική, Θεσσαλονίκη.
- Δαμανάκης, Μ., Γιαννοπολίτης Κ.Ν., Γιαννίτσαρος, Α. και Πινάτσης, Κ. (1983). Προτεινόμενα κοινά ονόματα ζιζανίων της Ελλάδας. Ζιζανιολογία 1:119-126.
- Διοσκουρίδης Πεδάνιος. Ciancaspro, Mauro. Cavallo, Guglielmo. Touwaide, Alain. Τσελίκας, Αγαμέμνων. Διοσκουρίδης περί ύλης ιατρικής = Dioscurides de materia medica : ο Ελληνικός κώδικας 1 της Εθνικής Βιβλιοθήκης της Νεαπόλεως / εισαγωγικά κείμενα Mauro Ciancaspro, Guglielmo Cavallo, Alain Touwaide; επιστημονική επιμέλεια και παλαιογραφική μεταγραφή Αγαμέμνων Τσελίκας.
- Ζερλέντης, Κ. (1981). Συστηματική Βοτανική Μέρος 2ον (Αγγειόσπερμα). Ανωτάτη Γεωπονική Σχολή Αθηνών-Εργαστήριο Συστηματικής Βοτανικής, Αθήνα.
- Καραμπουρνιώτης, Γ. Α. (2003). Φυσιολογία Καταπονήσεων των Φυτών. Οι λειτουργίες των φυτών κάτω από αντίξοες συνθήκες. Εκδόσεις Έμβρυο.
- Καραμπουρνιώτης, Γ.Α., Λιακόπουλος, Γ. (2009). Οικοφυσιολογία Μεσογειακών Φυτικών Ειδών. Σημειώσεις Εργαστηρίου Φυσιολογίας και Μορφολογίας Φυτών.
- Κουκ, Κ.Μ. (2003). Ελληνικά Αρωματικά Φυτά-Χρήσεις και Έρευνα. *Αγροτική Έρευνα και Τεχνολογία* 14: 21-24.
- Κυπαρίσσης, Α. (1995). *Phlomis fruticosa* L. : Το πρότυπο του εποχιακού διμορφισμού των φύλλων και το προσαρμοστικό δυναμικό τους στις ιδιαίτερες συνθήκες του μεσογειακού κλίματος. Διδακτορική Διατριβή. Πανεπιστήμιο Πατρών.
- Λιακοπούλου, Β. (2008). Μορφολογικές και ανατομικές αλλοιώσεις των φύλλων του αμπελιού που οφείλονται στην προσβολή από το άκαρι *Colomerus vitis*. Μεταπτυχιακή μελέτη, Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών, Αθήνα.
- Μαυροειδή, Δ.Ε. (2011). Ανατομικές και ιστοχημικές διαφορές στα φύλλα του *Teucrium polium* L. κατά τη διάρκεια του έτους και χημική ανάλυση των αιθερίων ελαίων του. Μεταπτυχιακή μελέτη, Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών, Αθήνα.
- Μπαλούτσος, Γ., Μπουρλέτσικας, Α., Καούκης Κ. (1996). Η φαινολογία και οι εφαρμογές της στο περιβάλλον και στην αλλαγή κλίματος. *Αγροτική Έρευνα και Τεχνολογία* 23: 12-16.
- Μπαμπαλώνας, Δ. και Κοκκίνη, Σ. (2004) Συστηματική Βοτανική: Φυλογενετική-Φαινετική της Ταξινόμησης των φυτικών Οργανισμών, Εκδόσεις Αϊβάζη, Αθήνα.
- Μποζαμπαλίδης, Α. (2008). Οι αδένες των φυτών, Θεσσαλονίκη 2008.
- Σαρλής, Γ. (1999) Συστηματική Βοτανική. Εφαρμογές Κορμοφύτων, Εκδόσεις Σταμούλης, Αθήνα.
- Σπύρου, Λ., (1984). Τα βότανα και οι θεραπευτικές τους ιδιότητες. Αγροτικός Εκδοτικός οίκος Σπύρος Σπύρου, Αθήνα.
- Τσέκος, Ι. (2003). Φυσιολογία Φυτών, τόμοι 1,2. Εκδοτικός Οίκος Αδελφών Κυριακίδη Α.Ε.

Φασσέας, Κ. (1999). Λεπτή Δομή Κυττάρου. Μικροσκοπία Εφαρμοσμένη στη Γεωπονία. Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών, Τμήμα Γεωπονικής Βιοτεχνολογίας, Εργαστήριο Ηλεκτρονικής Μικροσκοπίας, Αθήνα.

#### Πληροφορίες από τον ιστό

Ιστορικά-Λαογραφικά στοιχεία:

[http://www.iama.gr/ethno/thymus\\_files/thymus\\_Orestis\\_Davias.pdf](http://www.iama.gr/ethno/thymus_files/thymus_Orestis_Davias.pdf) (30/08/2011)

<http://www.karaberopoulos.gr/karaberopoulos/ergasies/51.asp> (30/08/2011)

<http://botanologia.blogspot.com/search/label/%CE%B8%CF%85%CE%BC%CE%AC%CF%81%CE%B9> (30/08/2011)

<http://users.otenet.gr/~mictop/hymeto.htm> (30/08/2011)

[http://www.arxaiologia.gr/assets/media/PDF/migrated/99\\_43-47.pdf](http://www.arxaiologia.gr/assets/media/PDF/migrated/99_43-47.pdf) (30/08/2011)

θεραπευτικές ιδιότητες:

[http://www.tmth.edu.gr/aet/thematic\\_areas/p334.html](http://www.tmth.edu.gr/aet/thematic_areas/p334.html) (30/08/2011)

ετυμολογία και ονομασία σε άλλες γλώσσες:

[http://www.uni-graz.at/~katzner/engl/spice\\_photo.html#top](http://www.uni-graz.at/~katzner/engl/spice_photo.html#top) (30/08/2011)

Σχετικά με την χρήση του ως πρόσθετο στις ζωοτροφές:

<http://www.efsa.europa.eu/en/scdocs/scdoc/070828.htm> (30/08/2011)

Σχετικά με την ταξινόμηση:

<http://plants.usda.gov/java/profile?symbol=THCA10> (30/08/2011)

[http://zipcodezoo.com/Plants/T/Thymbra\\_capitata/](http://zipcodezoo.com/Plants/T/Thymbra_capitata/) (30/08/2011)

[http://www.itis.gov/servlet/SingleRpt/SingleRpt?search\\_topic=TSNandsearch\\_value=506023](http://www.itis.gov/servlet/SingleRpt/SingleRpt?search_topic=TSNandsearch_value=506023) (30/08/2011)

<http://botanydictionary.org/raunkiaer-system-of-classification.html/> (σύστημα ταξινόμησης κατά Raunkiaer) (30/08/2011)

Πληροφορίες από Εθνική Μετεωρολογική Υπηρεσία (Ε.Μ.Υ.):

[http://www.hnms.gr/hnms/greek/meteorology/full\\_story\\_html?dr\\_url=/docrep/docs/misc/ClimateOfGreece](http://www.hnms.gr/hnms/greek/meteorology/full_story_html?dr_url=/docrep/docs/misc/ClimateOfGreece) (30/08/2011)

φωτογραφίες του φυτού:

[http://www.maltawildplants.com/LABT/Thymbra\\_capitata.php](http://www.maltawildplants.com/LABT/Thymbra_capitata.php) (30/08/2011)





