



**ΓΕΩΠΟΝΙΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΕΠΙΣΤΗΜΗΣ ΦΥΤΙΚΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ
ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΣΥΣΤΗΜΑΤΙΚΗΣ ΒΟΤΑΝΙΚΗΣ**

Διδακτορική Διατριβή

Βιοσυστηματική μελέτη ειδών του γένους *Fritillaria* L.
(LILIACEAE)

Σοφία Α. Σαμαροπούλου

Επιβλέπων Καθηγητής:

Δημήτριος Μπουράνης, Καθηγητής ΓΠΑ

Τριμελής Συμβουλευτική Επιτροπή:

Δημήτριος Μπουράνης, Καθηγητής ΓΠΑ

Ελευθερία – Περδίκω Μπαρέκα, Επίκουρη Καθηγήτρια ΓΠΑ

Παναγιώτης Τρίγκας, Επίκουρος Καθηγητής ΓΠΑ

**ΑΘΗΝΑ
2021**

**ΓΕΩΠΟΝΙΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΕΠΙΣΤΗΜΗΣ ΦΥΤΙΚΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ
ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΣΥΣΤΗΜΑΤΙΚΗΣ ΒΟΤΑΝΙΚΗΣ**

Διδακτορική Διατριβή

Βιοσυστηματική μελέτη ειδών του γένους *Fritillaria* L.
(LILIACEAE)

“Biosystematic study of species in genus *Fritillaria* L.
(LILIACEAE)”

Σοφία Α. Σαμαροπούλου

Επταμελής Εξεταστική Επιτροπή:

Δημήτριος Μπουράνης, Καθηγητής ΓΠΑ

Ελευθερία – Περδίκω Μπαρέκα, Επίκουρη Καθηγήτρια ΓΠΑ

Παναγιώτης Τρίγκας, Επίκουρος Καθηγητής ΓΠΑ

Στυλιανή Κοκκίνη, Καθηγήτρια ΑΠΘ

Στυλιανή Χωριανοπούλου, Επίκουρη Καθηγήτρια ΓΠΑ

Ρεγγίνα Καρούσου, Επίκουρη Καθηγήτρια ΑΠΘ

Ευφροσύνη Χανλίδου, Επίκουρη Καθηγήτρια ΑΠΘ

Βιοσυστηματική μελέτη ειδών του γένους *Fritillaria* L. (LILIACEAE)

Τμήμα Επιστήμης Φυτικής Παραγωγής
Εργαστήριο Συστηματικής Βοτανικής

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Το γένος *Fritillaria* είναι ένα από τα μεγαλύτερα γένη της οικογένειας των Liliaceae, αφού αποτελείται παγκοσμίως από 165 taxa, τα οποία εξαπλώνονται στις εύκρατες περιοχές του Βόρειου Ημισφαιρίου. Στην Ελλάδα το γένος αντιπροσωπεύεται από 31 taxa (26 είδη και 5 υποείδη), τα οποία ανήκουν στο υπογένος *Fritillaria* και μπορούν να διακριθούν σε οχτώ επιμέρους ομάδες βάσει μορφολογικών και βιογεωγραφικών δεδομένων. Τα 18 (15 είδη και 3 υποείδη) από τα 31 προαναφερθέντα taxa είναι ενδημικά της Ελλάδας, γεγονός που καθιστά τη χώρα μαζί με τη Δ Τουρκία το δευτερογενές κέντρο εξέλιξης του γένους και σίγουρα το πρωτογενές κέντρο εξέλιξης του υπογένους *Fritillaria*.

Η παρούσα Διδακτορική Διατριβή περιλαμβάνει τη μελέτη και την πολυπαραγοντική ανάλυση ποιοτικών και ποσοτικών μορφολογικών παραμέτρων. Καθώς σε αυτές δεν έχουν συμπεριληφθεί σημαντικά ταξινομικά γνωρίσματα όπως το χρώμα ανθέων και βιογεωγραφικά δεδομένα, τα αποτελέσματα δεν είναι σε θέση να στηρίξουν μόνα τους την ομαδοποίηση που προτείνεται, αλλά προσφέρουν νέα στοιχεία για τη σύγκριση μεταξύ taxa που παρουσιάζουν ταξινομικά ερωτήματα.

Αντικείμενο μελέτης αποτέλεσε, επίσης, η ανάλυση και η στατιστική επεξεργασία κυτταρολογικών δεικτών, η οποία δεν είχε πραγματοποιηθεί κατά το παρελθόν, ενώ εφαρμόστηκε χρώση με νιτρικό άργυρο για πρώτη φορά με σκοπό τον εντοπισμό του αριθμού των πυρηνίσκων.

Στα πλαίσια της καρυολογικής μελέτης παρατηρήθηκε διεξοδικά το φαινόμενο του υβριδισμού μεταξύ των *Fritillaria* taxa που συνυπάρχουν στη Χερσόνησο της Αργολίδας. Ως αποτέλεσμα παρουσιάζεται η καρυοτυπική ποικιλότητα μεταξύ των τυπικών ειδών και των υβριδίων τους, ενώ αναφέρεται για πρώτη φορά τριπλοειδία σε συνδυασμό με το φαινόμενο του υβριδισμού.

Επίσης, πραγματοποιήθηκε παλυνολογική μελέτη. Τα περισσότερα taxa που απαντούν στην Ελλάδα δεν είχαν μελετηθεί μέχρι σήμερα, ενώ για αυτά που είχαν ήδη μελετηθεί δεν υπήρχαν δεδομένα από ελληνικούς πληθυσμούς. Παρ' ότι δεν ήταν δυνατή η δημιουργία κλείδας βασισμένη σε παλυνολογικούς χαρακτήρες, επιβεβαιώνεται η ετερογένεια και η ενδοειδική ποικιλότητα του γένους. Οι παλυνολογικοί χαρακτήρες είναι ικανοί, όπως αποδεικνύεται, να συνεισφέρουν στην ταξινόμηση ενδιαφερόντων ειδών, και του γένους διαφοροποιώντας τα taxa εντός των ομάδων.

Επιπρόσθετα, η μελέτη της μορφομετρίας των σπερμάτων σε *Fritillaria* taxa από ελληνικούς πληθυσμούς αποδεικνύει τη μεγάλη αξία αυτών των χαρακτήρων και προσφέρει, σε συνδυασμό με τους μορφολογικούς χαρακτήρες, σημαντικά πρωτότυπα δεδομένα τα οποία βοηθούν στην ταξινόμηση και διαφοροποίηση ενδιαφερόντων ειδών.

Εν συντομία, ένα εκ των σημαντικότερων αποτελεσμάτων είναι η διαπίστωση, μετά από τη σύγκριση των δύο υποειδών της *Fritillaria obliqua*, πως τα taxa είναι παρόμοια μορφολογικά. Με αυτό συμφωνούν και τα αποτελέσματα της καρυομορφομετρικής μελέτης, καθώς και της επεξεργασίας με νιτρικό άργυρο. Παρ' ότι οι γυρεόκοκκοι των δύο υποειδών παρουσιάζουν ελαφρές διαφοροποιήσεις, τα σπέρματά τους έχουν παρόμοια μορφολογία, θέτοντας πάλι το ερώτημα αν οι διαφορές τους είναι αρκετά σημαντικές ώστε να θεωρηθούν ως διακριτά υποείδη. Όμως, η διαφορετική γεωγραφική εξάπλωσή τους μπορεί να ενισχύσει τη διάκρισή τους στο επίπεδο του υποείδους (vicaria taxa).

Στα δύο είδη *Fritillaria sporadum* και *F. theophrasti*, τα οποία θεωρήθηκαν συνώνυμα taxa των *F. ehrhartii* και *F. pontica* αντίστοιχα, η μελέτη των μορφολογικών γνωρισμάτων τους, η παρουσία διαφορετικών marker χρωμοσωμάτων στους καρυοτύπους τους, ο διαφορετικός αριθμός θετικών σημάτων νιτρικού αργύρου, καθώς και η διαφορετική μορφολογία των γυρεοκόκκων και των σπερμάτων τους αποδεικνύει ότι αυτά αποτελούν διακριτά είδη και όχι συνώνυμα.

Τέλος, η *F. spetsiotica*, η οποία, επίσης, θεωρήθηκε συνώνυμο της *F. rhodocanakis* subsp. *argolica*, χαρακτηρίζεται από σταθερούς μορφολογικούς χαρακτήρες, γνώρισμα που δεν είναι ενδεικτικό ενός υβριδίου. Επίσης, η μορφομετρική ανάλυση, αλλά και η μελέτη των σπερμάτων τους δείχνουν ότι η *F. spetsiotica* είναι διακριτό είδος από την *F. rhodocanakis*. Η παρόμοια μορφολογία καρυοτύπου και γυρεοκόκκων, όπως παρουσιάστηκαν στα πλαίσια αυτής της μελέτης, αποτελούν μία πιθανή εξήγηση της ικανότητας των δύο taxa να υβριδίζονται έντονα όταν συνυπάρχουν στους ίδιους πληθυσμούς στην Αργολίδα. Αντιθέτως το subsp. *argolica* δεν μπορεί να γίνει αποδεκτό ως ξεχωριστό υποείδος της *F. rhodocanakis*, καθώς στη χερσόνησο της Αργολίδας βρίσκονται όλες οι ενδιαμέσες μορφές των τριών ειδών (*F. rhodocanakis*, *F. spetsiotica*, *F. graeca*) σε όλους τους πληθυσμούς στους οποίους συνυπάρχουν τα είδη αυτά.

Γενικότερα, το γένος *Fritillaria* είναι πολύ ποικιλόμορφο και βρίσκεται ακόμα υπό εξέλιξη, αλλά τα αποτελέσματα αυτής της μελέτης δίνουν απαντήσεις σε μερικά σημαντικά ερωτήματα σχετικά με την ταξινόμησή του, και τη διαφοροποίηση ενδιαφερόντων ειδών.

Επιστημονική περιοχή: Βιοσυστηματική μελέτη φυτικών ειδών

Λέξεις κλειδιά: Συστηματική Βοτανική, Μορφομετρία, Καρυολογία, Κυτταροταξινόμηση, Μορφολογία καρυοτύπου, Γυρεολογία, Μορφολογία σπερμάτων, SEM, ελληνική χλωρίδα, ενδημικά taxa

Biosystematic study of species in genus *Fritillaria* L. (LILIACEAE)

Faculty of Crop Science

Laboratory of Systematic Botany

ABSTRACT

The genus *Fritillaria* belongs to the family of Liliaceae and comprises of 165 taxa worldwide, which are distributed in the temperate zones of the Northern Hemisphere. The genus is represented in Greece by 31 taxa (26 species and 5 subspecies), that belong to the subgenus *Fritillaria* and can be distinguished into 8 groups based on both morphological and biogeographical data. 18 (15 species and 3 subspecies) out of the 31 aforementioned taxa are Greek endemic ones. This is the reason why Greece, along with W Turkey, constitutes the secondary evolutionary centre of the genus and definitely the primary evolutionary centre of the subgenus *Fritillaria*.

Current thesis contains the study and multivariate analysis of quantitative and qualitative morphological parameters. Since these parameters do not include neither important taxonomic features, such as the colour of the flowers nor biogeographical data, the results are not able to support the proposed grouping. However, they offer new data for the comparison of taxonomically intriguing taxa.

Moreover, statistical analysis of karyomorphological parameters took place for the first time, whilst silver nitrate staining was also applied for the measurement of nucleoli number for the first time too.

In the framework of the karyological study, hybridisation among *Fritillaria* taxa that co-exist in Argolis Peninsula was extensively observed. Consequently, karyotype variation of parental species and their hybrids is presented, while triploidy in combination with hybridisation is mentioned for the first time.

In addition, palynological study was carried out. The majority of the taxa had not been studied in the past and even among those studied before, there were no data from Greek populations until now. Even though no taxonomical key could be provided, palynological parameters ensure the heterogeneity and the intraspecific variation of the genus, and contribute in the taxonomy of the species inside the groups.

Furthermore, seed morphometry of *Fritillaria* taxa from Greek populations proves the systematic importance of these parameters and provides, along with morphological features, original data for the taxonomy of interesting taxa.

In brief, one of the most important findings came out of the comparison of *Fritillaria obliqua* subspecies that are morphologically similar. Results of karyomorphometry, as well as silver nitrate staining agree with those of the morphological study. Even though pollen morphology of the two taxa is slightly differentiated, seed morphology is quite similar. As a result, the question whether the difference between these two taxa is enough to rank them as two distinct subspecies was raised again.

Isolated geographical distribution, though, strengthens their distinction in the subspecies level (vicaria taxa).

Fritillaria sporadum and *F. theophrasti* have been considered synonyms of *F. ehrhartii* and *F. pontica* respectively, but current thesis proves that they differ in morphological features, as well as in marker chromosomes, nucleoli number, pollen and seed morphology. Consequently, the study supports the initial taxonomy of the taxa as distinct species.

Finally, *F. spetsiotica* which is nowadays considered a synonym of *F. rhodocanakis* subsp. *argolica*, is characterised by stable morphological features, a fact that is not indicative of a hybrid. Additionally, both morphology and seed morphometry prove that *F. spetsiotica* is differentiated from *F. rhodocanakis*. The similar karyotype and pollen morphology which is revealed in this study is probable to explain the ability of the taxa to hybridise intensively when they co-exist in populations of Argolis Peninsula. On the other hand, subsp. *argolica* cannot be approved as a distinct subspecies of *F. rhodocanakis*, since all intermediate forms of *F. rhodocanakis*, *F. spetsiotica* and *F. graeca* are found in Argolis Peninsula, where these three species co-exist.

Generally, *Fritillaria* is a variable genus, proved to be still evolving. However, the findings of this thesis provide original data and give answers in some important questions regarding its taxonomy and the differentiation of species.

Scientific area: Biosystematic study plant species

Keywords: Systematic Botany, Morphometry, Karyology, Cytotaxonomy, Karyotype morphology, Palynology, Seed morphology, SEM, Greek flora, endemic taxa

Πρόλογος

Η παρούσα Διδακτορική Διατριβή εκπονήθηκε στο εργαστήριο Συστηματικής Βοτανικής κατά τα έτη 2014-2021. Με την ολοκλήρωσή της, δεν θα μπορούσα παρά να εκφράσω τα θερμά μου ευχαριστώ σε έναν αριθμό ανθρώπων, οι οποίοι συνέβαλαν καθοριστικά στην πραγματοποίηση αυτού του στόχου.

Ιδιαίτερες ευχαριστίες οφείλω αρχικά στην Επίκουρη Καθήγητρια κ. Ελευθερία-Περδίκω Μπαρέκα, η οποία με δέχθηκε στο Γεωπονικό Πανεπιστήμιο και το εργαστήριό της. Υπήρξε δίπλα μου από τα πρώτα βήματα, ήδη από την προπτυχιακή μου διπλωματική και δεν σταμάτησε ποτέ να με καθοδηγεί, να με ενθαρρύνει και να με στηρίζει με όλους τους δυνατούς τρόπους.

Ξεχωριστή παρουσία στην πορεία μου θα παραμένει πάντα η Ομότιμη Καθηγήτρια κ. Γεωργία Καμάρη, αφού είναι ο άνθρωπος που με μύησε στη Βοτανική και την Κυτταρολογία. Την ευχαριστώ για την πρόταση του θέματος της διατριβής, και τη γενναιόδωρη παροχή υλικού, αλλά κυρίως για τη συνεχή καθοδήγηση με τις συμβουλές και τις γνώσεις της.

Εξίσου σημαντική υπήρξε και η παρουσία του Καθηγητή κ. Δημήτριου Μπουράνη, ο οποίος με εμπιστεύθηκε ως επιβλέπων της Διδακτορικής Διατριβής. Η ξεκάθαρη ματιά του στο σύνολο του ερευνητικού έργου και οι συμβουλές του ήταν πάντα κρίσιμες για τη διαχείριση της δουλειάς από μέρους μου.

Επιπλέον θα ήθελα να ευχαριστήσω τον Επίκουρο Καθηγητή κ. Παναγιώτη Τρίγκα, ο οποίος εκτός από την παροχή βοτανικού υλικού, δέχθηκε να είναι μέλος της Τριμελούς Επιτροπής.

Επίσης, ευχαριστώ θερμά,

τα υπόλοιπα μέλη της επταμελούς επιτροπής για τον πολύτιμο χρόνο τους και την αξιολόγηση της διατριβής.

Τον Ομότιμο Καθηγητή κ. Δημήτριο Φοίτο για το ενδιαφέρον που ενελλειπώς εκδηλώνει για την πορεία της δουλειάς μου. Η αφοσίωση στην επιστήμη της Βοτανικής και η μεθοδικότητά του αποτελούν πάντα παράδειγμα προς μίμηση.

Τον προπτυχιακό φοιτητή κ. Άγγελο Κανά για τη συμβολή του στη δημιουργία του δεύτερου κεφαλαίου με την παροχή των μορφολογικών μετρήσεων.

Τον καθηγητή κ. Κωνσταντίνο Φασσέα για τη φιλοξενία του στο εργαστήριο Ηλεκτρονικής Μικροσκοπίας του ΓΠΑ και τη βοήθειά του στην προετοιμασία δειγμάτων γυρεοκόκκων, καθώς και τους ερευνητές κ. Αναστάσιο Τραυλό, κ. Νίκο Μπούκο και κ. Ηλία Σακέλλη για την παρατήρηση των παρασκευασμάτων στο Εργαστήριο Ηλεκτρονικής Μικροσκοπίας και Νανοϋλικών του Ινστιτούτου Δημόκριτος.

Τους κ.κ. Α. Κηπόπουλο, Κ. Ταμβακά, Ν. Καλογιάννη, Θ. Γιαννάκη, Ι. Σιάγκου, Θ. Ζάχο, Σ. Τσιφτσή, Α. Καρύδα, Ν. Τούφα, Δ. Σπανού, Ι. Συλλιγνάκη, Μ. Νικολούζου, Σ. Ισπικούδη, Ε. Κατωπόδη, Α. Ιωάννου, Α. Σαμαρόπουλο, Ι. Πατρίκιο, και ειδικά τον Ι. Κοφινά για την αποστολή βοτανικού/φωτογραφικού υλικού ή/και τη βοήθειά τους στις βοτανικές συλλογές.

Κλείνοντας, χρωστάω φυσικά ένα τεράστιο ευχαριστώ στην οικογένειά μου και τους φίλους που υποστηρίζουν κάθε προσπάθειά μου και πάντα συμβάλουν, ο καθένας με τον τρόπο του, στην επίτευξη των στόχων μου.

Περιεχόμενα

Περίληψη.....	1
Abstract.....	3
Πρόλογος.....	5
Περιεχόμενα.....	7
1. Εισαγωγή.....	11
<i>Το γένος Fritillaria</i> σήμερα.....	15
<i>Το γένος Fritillaria</i> στην Ελλάδα.....	15
Σκοπός της διατριβής.....	18
2. Μορφολογία.....	21
Υλικά και μέθοδοι.....	21
<i>Περιγραφές ειδών του γένους Fritillaria</i>	
<i>Fritillaria</i> taxa με σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη	
<i>Fritillaria davisii</i>	24
<i>Fritillaria obliqua</i> subsp. <i>obliqua</i>	25
<i>Fritillaria obliqua</i> subsp. <i>tuntasia</i>	27
<i>Fritillaria sporadum</i>	29
<i>Fritillaria</i> taxa με εσωτερικά κίτρινα και εξωτερικά σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη	
<i>Fritillaria ehrhartii</i>	32
<i>Fritillaria drenovskii</i>	34
<i>Fritillaria</i> taxa στενοενδημικά του Αργοσαρωνικού Κόλπου	
<i>Fritillaria rhodocanakis</i>	36
<i>Fritillaria spetsiotica</i>	38
<i>Fritillaria</i> taxa σκούρα πορφυρά-καστανά, ασαφώς ψηφιδωτά (tessellated) άνθη	
<i>Fritillaria epirotica</i>	41
<i>Fritillaria montana</i>	43
<i>Fritillaria</i> taxa με χαρακτηριστικά πτερύγια στις κάψες	
<i>Fritillaria pontica</i>	45
<i>Fritillaria gussichiae</i>	47
<i>Fritillaria theophrasti</i>	49
Ανάλυση μορφομετρικών παραμέτρων.....	51

3. Καρυολογία.....	61
Υλικά και μέθοδοι.....	62
Προκατεργασία υλικού.....	63
Καρυομορφομετρική ανάλυση χρωμοσωμάτων.....	63
Χρωμοσωματικές μετρήσεις.....	64
Προσδιορισμός του αριθμού των πυρηνίσκων με χρώση silver nitrate	67
Αποτελέσματα	
<i>Fritillaria taxa</i> με σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη.....	68
Συγκριτική μελέτη των <i>Fritillaria sporadum</i> και <i>Fritillaria</i> <i>ehrhartii</i>	78
<i>Fritillaria taxa</i> στενοενδημικά του Αργοσαρωνικού Κόλπου, <i>Fritillaria graeca</i> και υβρίδια.....	84
<i>Fritillaria taxa</i> με σκούρα πορφυρά-καστανά, ασαφώς ψηφιδωτά (tessellated) άνθη.....	103
Συγκριτική μελέτη των <i>Fritillaria pontica</i> και <i>Fritillaria</i> <i>theophrasti</i>	113
Προσδιορισμός του αριθμού των πυρηνίσκων.....	118
4. Γυρεολογία.....	125
Υλικά και μέθοδοι.....	126
Αποτελέσματα	
Μέγεθος και σχήμα	129
Ανάγλυφο εξίνης.....	132
Άνοιγμα γυρεοκόκκων.....	132
Συμπεράσματα.....	133
5. Μορφολογία σπερμάτων.....	149
Υλικά και μέθοδοι.....	150
Αποτελέσματα.....	154
Συμπεράσματα.....	164
6. Συμπεράσματα – Συζήτηση.....	171
Βιβλιογραφία.....	189
Παράρτημα I — Μελετηθέντα δείγματα.....	203
Παράρτημα II — Χάρτες εξάπλωσης.....	223
Παράρτημα III — Δημοσιεύσεις.....	233

Στον άνθρωπο που περπατάει δίπλα μου...

*“Inside a girl I found a universe
and in her eyes are a thousand stars on a dark sky”*

adapted by My Brightest Diamond

Κεφάλαιο 1ο

Εισαγωγή

Η γεωγραφική θέση της Ελλάδας, η γεωιστορία της, καθώς και η τοπογραφία της έχουν ως αποτέλεσμα τη δημιουργία μεγάλης ποικιλίας βιοτόπων, η οποία τελικά οδηγεί στην έντονη βιοποικιλότητα της χλωρίδας και της πανίδας της (Greuter 1979). Ειδικά η χλωρίδα στην Ελλάδα αριθμεί περισσότερα από 6.500 taxa (Dimopoulos et al. 2013) και καθιστά την Ελλάδα μία από τις πλουσιότερες χώρες της Ευρώπης σε βιοποικιλότητα. Ο ενδημισμός της χώρας σε σχέση με την έκτασή της είναι συγκριτικά ο υψηλότερος στον ευρωπαϊκό χώρο (Phitos et al. 2009a, 2009b).

Το γένος *Fritillaria* L. αποτελεί ένα από τα εκφραστικότερα παραδείγματα της μεγάλης βιοποικιλότητας της ελληνικής χλωρίδας. Έλαβε το όνομά του από την *Fritillaria meleagris* L., το πρώτο είδος που περιγράφηκε από τον Λινναίο (Linnaeus 1753).



Εικόνα 1.1. *Fritillaria meleagris* L.
(πηγή: www.smartseedstore.com)

Η *Fritillaria meleagris* (Εικ. 1.1), της οποίας η κοινή ονομασία στα αγγλικά είναι snake's head (κεφάλι φιδιού), χαρακτηρίζεται από περιάνθιο με σχηματισμένα έντονα τετραγωνίδια (fritillus = ό,τι έχει σχέση με κύβους) και εναλλαγή χρωμάτων σαν σκακιέρα.

Μέχρι και τα μέσα περίπου του 19^{ου} αιώνα (Baker 1874) τα είδη *Fritillaria* αναφέρονταν με διάφορα ονόματα και συχνά συγγεόταν με αυτά του γένους *Tulipa* L. Για παράδειγμα, η "*Tulipa sibthorpiana* Sm.", που αναφέρεται στην "Flora Graeca" των Sibthorp and Smith (1823) ανήκει στο γένος *Fritillaria* και αναγνωρίστηκε αργότερα από τους Baker (1874) και Boissier (1884) ως *Fritillaria sibthorpiana* (Sm.) Baker (Εικ. 1.2).



Εικόνα 1.2. A, *Tulipa sibthorpiana* (από Sibthorp and Smith, 1823) και B, *Fritillaria sibthorpiana* (Φωτ.: Ζ. Αντωνόπουλου από τη νήσο Χάλκη).

Στη διάρκεια των χρόνων έγιναν πολλές απόπειρες διαίρεσης του γένους σε υποομάδες, είτε υπογένη, είτε sections και subsections (Πίνακας 1.1). Πρώτος ο Baker (1874) διέκρινε 10 υπογένη βασισμένος σε χαρακτήρες όπως ο βολβός, ο στύλος, οι βαλβίδες της κάψας και το σχήμα των νεκταρίων. Στη συνέχεια, οι Bentham και Hooker (1883) μείωσαν τις υποδιαίρεσεις σε 5 sections και μετέφεραν το υπογένος *Notholirion* του Baker στο γένος *Lilium*, ενώ ο Boissier (1882) με κριτήριο τον αδιαίρετο ή τρισχιδή στύλο χώρισε την section *Fritillaria*, διακρίνοντας έτσι τις subsections *Trichostyleae* (συμπεριλαμβάνοντας τα υπογένη του Baker *Fritillaria* and *Monocodon*) και *Olostyleae* [με τα υπογένη του Baker *Rhinopetalum* και *Amblirion* εκτός της *F. pudica* (Pursh) Sprengel]. Τα υπογένη *Liliorhiza* και *Goniocarpa* παρέμειναν ως είχαν διότι δεν μελετήθηκαν, καθώς δεν ανήκαν στην περιοχή μελέτης του Boissier. Ο Komarov (1935) αναβάθμισε τα υπογένη του Baker (1874) *Korolkowia* και *Rhinopetalum* στο επίπεδο του γένους. Η ταξινόμηση αυτή διατηρήθηκε για

περίπου έναν αιώνα, ώσπου οι Turrill and Sealy (1980) προχώρησαν σε μία νέα ταξινομική αναθεώρηση του γένους και διαίρεσαν το γένος *Fritillaria* (εκτός της *Korolkowia*) σε τέσσερις sections, αναφέροντας την subsection *Trichostyleae* του Boissier ως subsection *Fritillaria*.

Η τελευταία αναθεώρηση του γένους πραγματοποιήθηκε από τον Rix (2001), ο οποίος διέκρινε 8 υπογένη: *Fritillaria* Rix, *Davidii* Rix, *Liliorhiza* (Kellogg) Benth. & Hooker, *Japonica* Rix, *Rhinopetalum* Fischer, *Petilium* Baker και τα μονοτυπικά *Theresia* K. Koch και *Korolkowia* Rix. Σύμφωνα με τον ίδιο (Rix 1977), αλλά και πιο πρόσφατα από τους Jafari et al. (2014), το Ιράν και οι γειτονικές του χώρες αποτελούν το κέντρο εξέλιξης του γένους γιατί, παρ' ότι φιλοξενεί σχετικά μικρό αριθμό taxa (17 είδη και 4 υποείδη), αντιπροσωπεύεται από τέσσερα εκ των οχτώ υπογένη. Στο Ιράν συναντώνται υπογένη από την Κεντρική Ασία, τη Μεσόγειο και τον Καύκασο.

Πίνακας 1.1. Αναθεωρήσεις του γένους *Fritillaria* (Rønsted et al. 2005).

Baker (1874)	Bentham & Hooker (1883)	Boissier (1882)	Turrill & Sealy (1980)	Rix (2001)
Genus <i>Fritillaria</i>	Genus <i>Fritillaria</i>	Genus <i>Fritillaria</i>	Genus <i>Fritillaria</i>	Genus <i>Fritillaria</i>
<u>Subgenera</u>	Sections	Sections	Sections	<u>Subgenera</u>
<i>Eufritillaria</i>	<i>Eufritillaria</i> (incl. <i>Monocodon</i> & <i>Goniocarpa</i>)	<i>Eufritillaria</i> (incl. <i>Amblirion</i>)		<i>Fritillaria</i>
<i>Monocodon</i>		<u>Subsections</u>	<u>Subsections</u>	Sections
<i>Goniocarpa</i>		<i>Trichostyleae</i>	<i>Fritillaria</i>	<i>Olostyleae</i>
<i>Amblirion</i>	<i>Amblirion</i>	<i>Olostyleae</i> (incl. <i>Rhinopetalum</i>)		<i>Fritillaria</i>
<i>Rhinopetalum</i>			<i>Olostyleae</i>	
				<i>Rhinopetalum</i>
<i>Theresia</i>	<i>Theresia</i> (incl. <i>Rhinopetalum</i>)	<i>Theresia</i>	<i>Theresia</i>	<i>Japonica</i>
<i>Petilium</i>	<i>Petilium</i>	<i>Petilium</i>	<i>Petilium</i>	<i>Theresia</i>
<i>Liliorhiza</i>	<i>Liliorhiza</i> (incl. <i>Korolkowia</i>)	<i>Liliorhiza</i>	<i>Liliorhiza</i>	<i>Petilium</i>
				<i>Liliorhiza</i>
				<i>Davidii</i>
<i>Korolkowia</i>			Genus <i>Korolkowia</i>	
<i>Notholirion</i>	Genus <i>Notholirion</i>			<i>Korolkowia</i>

Το γένος *Fritillaria* σήμερα

Περίπου 165 *Fritillaria* taxa έχουν περιγραφεί παγκοσμίως, καθιστώντας το γένος ένα από τα μεγαλύτερα της οικογένειας των Liliaceae. Πρόκειται για μονοκότυλα φυτά, τα οποία έχουν πιθανότατα προέλθει από το αδελφό γένος *Lilium* L. και έχουν εξάπλωση στις εύκρατες περιοχές του Βόρειου Ημισφαιρίου. Περίπου 20 από αυτά φύονται στη Βόρειο – Δυτική Αμερική με κέντρο την Καλιφόρνια και ανήκουν στο υπογένος *Liliorhiza* (sensu Rix 2001), ενώ τα υπόλοιπα βρίσκονται στην Ευρασία (από την Ιβηρική Χερσόνησο μέχρι την Ιαπωνία). Το μόνο είδος που εμφανίζεται και στις δύο περιοχές γεωγραφικής εξάπλωσης, αποτελώντας τον συνδετικό κρίκο μεταξύ τους, είναι η *F. camschatcensis* (L.) Ker Gawl (Kamari et al. 2017).

Το υπογένος με τα περισσότερα είδη, περισσότερα από 100, είναι το υπογένος *Fritillaria* = *Eufritillaria* sensu Boissier. Στο υπογένος αυτό ανήκουν όλα τα είδη που βρίσκονται στην Ελλάδα.

Μέχρι σήμερα, έχει παραγματοποιηθεί ένας μικρός αριθμός εργασιών για τη φυλογένεση του γένους *Fritillaria* (Rønsted et al. 2005, Celebi et al. 2008, Türktas et al. 2012, Metin et al. 2013, Hao et al. 2013, Khouang et al. 2014, Sharifi-Tehrani and Advay 2015). Παρ' όλα αυτά, οι φυλογενετικές σχέσεις εντός του υπογένους *Fritillaria* δεν έχουν πλήρως διαλευκανθεί (Fay and Chase 2000, Kiani et al. 2017).. Σύμφωνα με τους Day et al. (2014), το υπογένος είναι πολυφυλέτικό και διαιρείται σε δύο κλάδους: clade A, που περιλαμβάνει τα είδη που απαντούν στην Ευρώπη, τη Μέση Ανατολή, τη Βόρεια Αφρική και την Κίνα, και clade B, με είδη από την Κεντρική Ασία, την Κίνα, τη Μέση Ανατολή, καθώς και τα είδη που χρησιμοποιούνται στην Κίνα στην ιατρική.

Το γένος *Fritillaria* στην Ελλάδα

Το γένος χαρακτηρίζεται από μεγάλη ποικιλομορφία στη χώρα και αντιπροσωπεύεται από 31 taxa (26 είδη και 5 υποείδη), τα οποία

διακρίνονται σύμφωνα με μορφολογικά και βιογεωγραφικά δεδομένα σε επιμέρους ομάδες (Kamari 1991a, Samaropoulou et al. 2018). Στα πλαίσια της παρούσας διατριβής και προς διευκόλυνση της μελέτης, τα *Fritillaria* taxa διακρίνονται στις εξής ομάδες:

A. *Fritillaria* taxa με κίτρινα/κιτρινοπράσινα άνθη.

B. *Fritillaria* taxa με σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη.

Γ. *Fritillaria* taxa που φέρουν και τα δύο χρώματα στα άνθη τους.

Εντός των *Fritillaria* taxa με σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη, απομονώνονται σε επιμέρους ομάδες τα taxa με ασαφώς ψηφιδωτά (tessellated) άνθη, καθώς και αυτά του Αργοσαρωνικού Κόλπου, τα οποία τείνουν να υβριδίζονται όταν συνυπάρχουν. Επίσης, μεταξύ των *Fritillaria* taxa με σκούρα πορφυρά-καφέ κωδωνοειδή άνθη με στενή έως πλατιά κίτρινη/κιτρινοπράσινη ζώνη (fascia) μπορούν, περαιτέρω, να διακριθούν τα taxa με γραμμοειδή και κατ' εναλλαγή φύλλα και αυτά με χαρακτηριστικά πτερύγια στις κάψες. Ως αποτέλεσμα, προκύπτουν οι παρακάτω υποομάδες εργασίας:

— ***Fritillaria* taxa με κίτρινα/κιτρινοπράσινα άνθη**

Fritillaria bithynica Baker

F. carica Rix

F. conica Boiss.

F. euboeica Rix

F. forbesii Baker

F. pelinaea Kamari

F. phitosia Kamari, Zahos & Siagou

F. rhodia Hansen

F. sibthorpiana (Sm.) Baker

— ***Fritillaria* taxa με σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη**

Fritillaria davisii Turrill

F. obliqua Ker-Gawler subsp. *obliqua*

F. obliqua subsp. *tuntasia* (Heldr. ex Halácsy) Kamari

F. sporadum Kamari

— ***Fritillaria* taxa με σκούρα πορφυρά-καστανά, ασαφώς ψηφιδωτά (tessellated) άνθη**

Fritillaria epirotica Turrill ex Rix

F. montana Hoppe

— ***Fritillaria* taxa στενοενδημικά του Αργοσαρωνικού Κόλπου**

Fritillaria rhodocanakis Orph.

F. spetsiotica Kamari

— ***Fritillaria* taxa με εσωτερικά κίτρινα και εξωτερικά σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη**

Fritillaria drenovskii Degen & Stoj.

F. ehrhartii Boiss. & Orph.

— ***Fritillaria* taxa με σκούρα πορφυρά-καφέ κωδωνοειδή άνθη με στενή έως πλατιά κίτρινη/κιτρινοπράσινη ζώνη (fascia)**

Fritillaria graeca Boiss. & Spruner

F. ionica Halácsy subsp. *ionica*

F. ionica Halácsy subsp. *reiseri* (Kamari) Kamari

F. ionica Halácsy subsp. *thessala* (Boiss.) Kamari

F. mutabilis Kamari

— ***Fritillaria* taxa με γραμμοειδή και κατ' εναλλαγή φύλλα**

Fritillaria elwesii Boiss.

F. messanensis Rafin. subsp. *messanensis*

F. messanensis Raf. & Turrill subsp. *gracilis* (Ebel) Rix

F. messanensis subsp. *sphaciotica* (Gand.) Kamari & Phitos

— ***Fritillaria* taxa με χαρακτηριστικά πτερύγια στις κάψες**

Fritillaria gussichiae (Degen & Dörfler) Rix

F. pontica Wahlenb.

F. theophrasti Kamari & Phitos

Από τα παραπάνω 31 taxa, τα 18 (15 είδη και 3 υποείδη) είναι ενδημικά της Ελλάδας, ενώ τουλάχιστον 19 (17 είδη και 2 υποείδη) φύονται στην περιοχή του Αιγαίου και τις τριγύρω ηπειρωτικές περιοχές (Kamari and Phitos 2005, Samaropoulou et al. 2016, Kamari et al. 2017). Επιπρόσθετα, η Τουρκία είναι η πλουσιότερη χώρα σε αριθμό *Fritillaria* taxa, αφού φιλοξενεί περισσότερα από 40 taxa (Teksen 2018, Teksen and Aytaç 2011, Advay et al. 2015, Özhatay et al. 2015), από τα οποία τα 12 είναι ενδημικά. Λαμβάνοντας υπόψη τον συνολικό αριθμό των *Fritillaria* taxa και αυτόν των ενδημικών, η Ελλάδα και ιδιαίτερα το Αιγαίο αποτελεί το κέντρο βιοποικιλότητας του υπογένους *Fritillaria*, αφού στην περιοχή φύονται περισσότερα από 21 taxa (Kamari and Phitos 2005), ενώ μαζί με την Δ. Τουρκία (Rix 1984, Özhatay 2000, Teksen 2012), αποτελεί το δευτερογενές κέντρο εξέλιξης ολόκληρου του γένους *Fritillaria*.

Μεγάλο μέρος των ελληνικών taxa βρίσκονται σε καθεστώς προστασίας, δεδομένου ότι 13 από αυτά αναφέρονται στα Βιβλία Ερυθρών Δεδομένων των Σπάνιων και Απειλούμενων Φυτών της Ελλάδας (Phitos et al. 1995, 2009b), 14 στον κατάλογο απειλούμενων ειδών της IUCN (2020), 10 στο Προεδρικό Διάταγμα (67/81) και 5 στην οδηγία 92/43/ΕΟΚ (Natura 2000) για τη διατήρηση των φυσικών οικοτόπων καθώς και της άγριας πανίδας και χλωρίδας (Πίνακας 1.2).

Τα φυτά εκτός από ερευνητικό, έχουν και ευρύ οικονομικό ενδιαφέρον. Πέραν της ευρείας χρήσης τους ως καλλωπιστικά, η παρουσία αλκαλοειδών συστατικών σε διάφορα τμήματα των φυτών τα καθιστά ιδιαίτερα σημαντικά και στην φαρμακευτική βιομηχανία. (Li et al. 2006, Bennett and Leitch 2012)

Σκοπός της διατριβής

Το γένος *Fritillaria* έχει αποτελέσει ιδιαίτερο αντικείμενο μελέτης στην Ελλάδα, ιδιαίτερα όσον αφορά την κυτταρολογία του (Rix 1971, 1974a, 1974b, 1975, 1978, 2001, Kamari 1984a, 1984b, 1986, 1991a, 1991b,

1996, Zaharof 1987b, 1988, 1989a, 1989b, Kamari and Phitos 2000, 2006, Kamari et al. 2017). Παρ' όλα αυτά υπάρχουν ακόμα ερωτήματα σχετικά με την ταξινόμηση και τη φυλογένεσή του, ενώ κάποια είδη βρίσκονται υπό αμφισβήτηση σύμφωνα με την τελευταία καταγραφή των ελληνικών ειδών (Dimopoulos et al. 2013, Strid 2016).

Στόχος της παρούσας διατριβής είναι να συμβάλει στη βιοσυστηματική μελέτη του γένους παρέχοντας πρωτότυπα αποτελέσματα μορφολογικής και καρυομορφομετρικής μελέτης, καθώς και ανάλυσης μικρομορφολογικών στοιχείων σπερμάτων και γυρεοκόκκων. Επίσης, γίνεται προσπάθεια να διευκρινισθούν και να καθορισθούν είδη, τα οποία παρουσιάζουν ερωτήματα σχετικά με την ταξινόμησή τους.

Πίνακας 1.2. Πίνακας των *Fritillaria* taxa που απαντούν στην Ελλάδα και βρίσκονται σε καθεστώς προστασίας.

Taxon	Endemic	RDB 1995	RDB 2009	IUCN 2020	European Red List UN (1991)	EU Council	BERN Convention (1986)	92/43 EEC	Presidential Decree 67/81
<i>F. bithynica</i>	No					R			+
<i>F. carica</i>	No			LC		R			
<i>F. conica</i>	Yes	VU	EN	EN		R	+	IV	+
<i>F. davisii</i>	Yes			NT		R			+
<i>F. drenovskii</i>	No			VU		R	+	IV	
<i>F. ehrhartii</i>	Yes			LC					
<i>F. elwesii</i>	No		EN			R			
<i>F. epirotica</i>	Yes	R	VU	EN		R	+		+
<i>F. euboeica</i>	Yes	R	VU	VU		R	+		+
<i>F. graeca</i>	Yes			DD					
<i>F. gussichiae</i>	No			DD		R	+	IV	
<i>F. montana</i>	No			DD					
<i>F. mutabilis</i>	Yes			LC					
<i>F. obliqua</i> subsp. <i>obliqua</i>	Yes	VU	NT	(EN)		(R)	(+)	(IV)	(+)
<i>F. obliqua</i> subsp. <i>tuntasia</i>	Yes		VU	(EN)		R	+	(IV)	+
<i>F. pelinaea</i>	Yes	VU	EN						
<i>F. pontica</i>	No								+
<i>F. rhodia</i>	Yes	R		NT	R	R			+
<i>F. rhodocanakis</i>	Yes	VU	VU	LC	R	R	+	IV	+
<i>F. spetsiotica</i>	Yes	VU	VU						
<i>F. sporadum</i>	Yes	R	VU						
<i>F. theophrasti</i>	Yes		EN						
<i>F. ionica</i> subsp. <i>reiseri</i>	Yes	VU							

Κεφάλαιο 2ο

ΜΟΡΦΟΛΟΓΙΑ

Τα taxa του γένους *Fritillaria* στην Ελλάδα χαρακτηρίζονται από μικρό βολβό, με λίγα (2 συνήθως) σκέλη. Τα φύλλα τους, πράσινα ή γλαυκά, είναι συχνά διατεταγμένα αντίθετα ή κατ' εναλλαγή. Τα κατανεύοντα άνθη, 1-2 (σπανίως μέχρι 5), είναι τοποθετημένα σε αραιή ταξιανθία φόβη. Το περιάνθιο είναι κωνικό, στενώς ή βραχέως κωδωνοειδές, καστανοπόρφυρο, πρασινωπό ή κίτρινο και διακρίνεται από την απουσία ή παρουσία ζώνης (fascia), με λιγότερο ή περισσότερο έντονες ψηφίδες (tessellated). Τα νεκτάρια είναι μικρά, γραμμοειδή έως ωοειδή, ενώ η θέση τους στη βάση ή όχι των τεπάλων καθορίζει το σχήμα του άνθους. Οι κάψες είναι όρθιες, με ή χωρίς πτερύγια και περιέχουν πολυάριθμα σπέρματα διαφόρων μεγεθών ανάλογα με τη θέση τους εντός αυτών (Kamari 1991b).

Οι βιότοποι στους οποίους απαντούν τα διάφορα taxa του γένους ποικίλουν. Φύονται από την επιφάνεια της θάλασσας μέχρι το υψόμετρο των 2600 m, σε ξηρούς πετρώδεις τόπους, κάτω ή μεταξύ θάμνων *Juniperus* L. ή *Buxus* L., ή σε ανοίγματα και παρυφές δασών *Pinus* L., *Abies* Mill., *Quercus* L. ή *Fagus* L. κ.λπ.

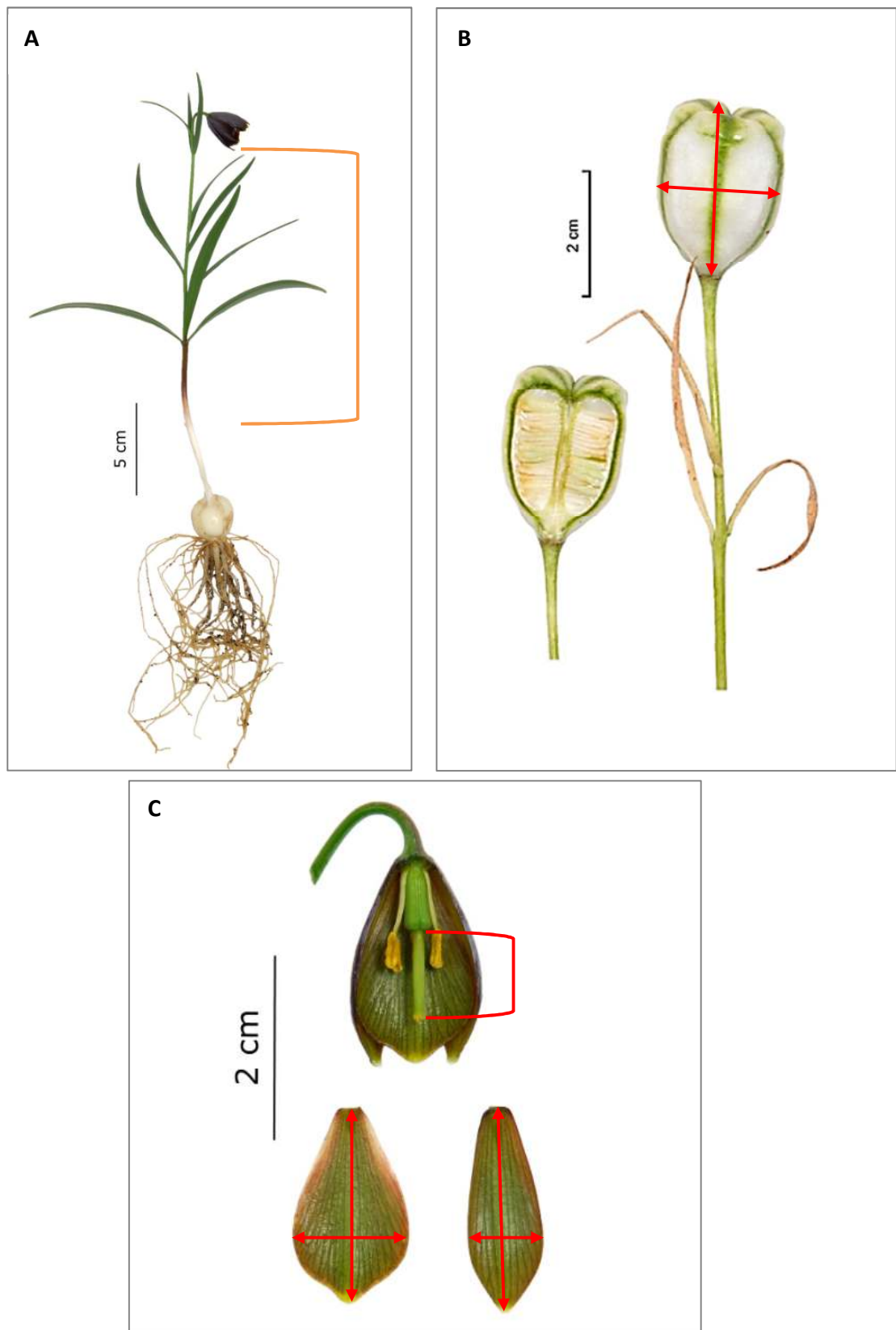
Υλικά και μέθοδοι

Συνολικά μελετήθηκαν μορφολογικά 13 είδη, τα οποία παρουσιάζουν ιδιαίτερο ταξινομικό ενδιαφέρον και συνιστούν τις ομάδες των *Fritillaria* taxa με σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη, με εσωτερικά κίτρινα και εξωτερικά σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη, στενοενδημικά του Αργοσαρωνικού Κόλπου, με σκούρα πορφυρά-καστανά, ασαφώς ψηφιδωτά (tessellated) άνθη και την ομάδα με χαρακτηριστικά πτερύγια στις κάψες. Για τη μορφολογική μελέτη, βάσει της

οποίας πραγματοποιήθηκαν οι περιγραφές των ειδών, παρατηρήθηκαν 10-30 άτομα ανά πληθυσμό. Το σύνολο των μελετηθέντων πληθυσμών περιλαμβάνεται στο Παράρτημα Ι. Κατά κύριο λόγο χρησιμοποιήθηκαν η προσωπική συλλογή της συγγραφέως της παρούσας διατριβής, η οποία έχει κατατεθεί στο Βοτανικό Μουσείο του Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών (ACA), καθώς επίσης και δείγματα από το Herbarium Phitos & Kamari. Ειδικά για το είδος *F. gussichiae* μελετήθηκε και υλικό του Μουσείου Γουλανδρή Φυσικής Ιστορίας. Επιπλέον ελέγχθηκαν οι συλλογές των εξής Βοτανικών Ινστιτούτων ή Μουσείων (ακρωνύμια κατά Thiers 2019): Βοτανικό Μουσείο Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών (ACA), Βοτανικό Μουσείο Berlin-Dahlem (B), Βοτανικό Μουσείο Royal Botanic Gardens, Εδιμβούργου (E), Βοτανικό Μουσείο της Γενεύης (G), Herbarium Linnaeus (LINN), Εθνικό Μουσείο Φυσικής Ιστορίας της Γαλλίας (MNHN), Βοτανικό Μουσείο του Πανεπιστημίου Πατρών (UPA), Βοτανικό Μουσείο του Μουσείου Φυσικής Ιστορίας της Βιέννης (WU), και Sweden's Virtual Herbarium (GB, LD, OHN, S, UME, UPS).

Για τη σύγκριση των μορφομετρικών δεδομένων, υπολογίσθηκε η μέση τιμή και η τυπική απόκλιση κάθε ποσοτικής μορφολογικής παραμέτρου και δημιουργήθηκαν line charts για κάθε παράμετρο ξεχωριστά (Εικ. 2.15-2.19). Independent t-tests διεξήχθησαν με σκοπό να εντοπιστούν στατιστικά σημαντικές διαφορές σε taxa με ερωτήματα σχετικά με την ταξινόμησή τους. Συνολικά 13 ποσοτικές και ποιοτικές παράμετροι (Πίνακας 2.1) αναλύθηκαν πολυπαραγοντικά (PCA analysis, Εικ. 2.20).

Η στατιστική ανάλυση των παραμέτρων και η δημιουργία των line charts πραγματοποιήθηκε με το Microsoft Office Excel, ενώ τα independent t-tests με SPSS Statistics 25 και η πολυπαραγοντική ανάλυση με το πρόγραμμα Past 3.25 (Hammer et al. 2001).



Εικόνα 2.1. Μορφολογικές παράμετροι: Α, Ύψος βλαστού; Β, Διαστάσεις κάψας; C, Μήκος στύλου, μήκος και πλάτος εσωτερικού και εξωτερικού τεπάλου.

Περιγραφές ειδών του γένους *Fritillaria*

— ***Fritillaria* taxa με σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη**

***Fritillaria davisii* Turrill**

in Bull. Misc. Inform. Kew 1940(6): 265 (1940). — Εικόνα 2.2.

Τύπος: [Ελλάς, Πελοπόννησος, Νομός Λακωνίας] “Mani peninsula, near Pyrgos (South of Areopolis)”, 16 Feb. 1940, *Davis PH*, 1152. — **Ολότυπος:** E.



Εικόνα 2.2. *Fritillaria davisii* (Φωτ.: Ι. Κοφινά από την Μάνη).

Περιγραφή: Γεώφυτο, με βολβό διαμέτρου μέχρι 2 cm. Βλαστός ύψους 11-20 (-36) cm. Φύλλα 5-9(-10), τα κατώτερα αντίθετα και τα υπόλοιπα κατ' εναλλαγήν, ωοειδή έως λογχοειδή, (1-)3-9(-14) x (0.2-)0.3-2.5(-4.2) cm, γυαλιστερά πράσινα. Άνθη 1-2(-3) ανά στέλεχος, κωδωνοειδή, βαθέως καστανοπόρφυρα. Τέπαλα εξωτερικά 15-26 x 3-10(-14) mm τα εσωτερικά ελαφρώς πλατύτερα (μέχρι 14 mm). Νεκτάρια λογχοειδή-τριγωνικά, μήκους 2-6 mm, καφέ. Νήματα ανθήρων 7-10 mm, με προεξέχουσες θηλές. Στύλος μήκους 7-9 mm, τρισχιδής, λείος. Κάψα υποσφαιρική, χωρίς πτερύγια. Σπέρματα πεπλατυσμένα, 7.31 x 6.1 mm, με πτερύγιο πλάτους 2.83 mm.

Περίοδος ανθοφορίας: Φεβρουάριος – Μάρτιος.

Γεωγραφική εξάπλωση: Ενδημικό της Ν Πελοποννήσου, της Χερσονήσου της Μάνης — Παραρτήματα Ι και ΙΙ.

Βιότοπος: Πετρώδη εδάφη, με φρύγανα ή ελαιώνες.

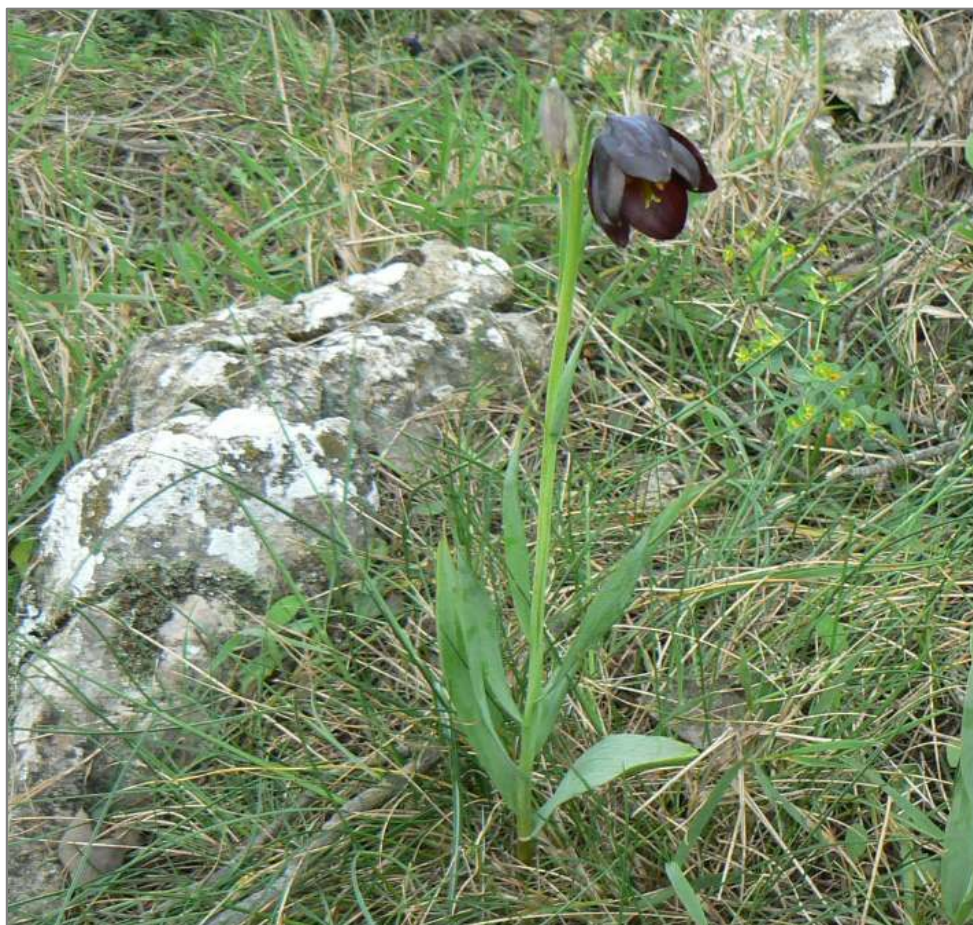
Κατάσταση διατήρησης: Σχεδόν απειλούμενο (NT) με βάση τα κριτήρια B1α και B2α της IUCN (Delipetrou and Bazos 2018a). Περιλαμβάνεται, επίσης, στο Προεδρικό Διάταγμα 67/81 (Πίνακας 1.2). Το είδος φύεται σε περιοχή Natura (GR2540008), (ΖΕΠ), η οποία όμως είναι οδηγία προστασίας μόνο των πουλιών (Birds Directive, 79/409/EOK).

***Fritillaria obliqua* Ker-Gawler**

in Bot. Mag. 22: 857 (1805) subsp. ***obliqua***. — Εικόνα 2.3.

Τύπος: [Ελλάς, Στερεά Ελλάς, Νομός Αττικής] “St Geo: Crefcent”, 1 Aug. 1805, *Curtis*, fig. 857. — **Σύντυπος:** BM.

Περιγραφή: Γεώφυτο, με βολβό διαμέτρου μέχρι 2.5(3) cm. Βλαστός ύψους (10-) 20-35(-50) cm, λείος. Φύλλα 5-11(-19), αντίθετα ή κατ' εναλλαγή, λογχοειδή έως στενώς λογχοειδή, (4.5-)6-14(-16) x (0.2-)1.0-2.5(-3.4) cm, γλαυκοπράσινα, ενίοτε ελικοειδή. Άνθη 1-3(-5) ανά στέλεχος, κωνικά έως κωνικά-κωδωνοειδή, ελαφρώς συγκλίνοντα προς το άνω μέρος, βαθέως καστανέρυθρα ή καστανοπόρφυρα έως καστανόμαυρα, με ελαφρώς γλυκιά οσμή. Τέπαλα εξωτερικά (12-)17-22(-27) x 5-9(-11) mm, τα εσωτερικά ελαφρώς πλατύτερα (μέχρι 15 mm), αμβλέα έως αποστρογγυλωμένα χωρίς ψηφίδες. Νεκτάρια γραμμοειδή-λογχοειδή, μήκους 2-5 mm, κιτρινοπράσινα. Νήματα ανθήρων 6-9 mm, με προεξέχουσες θηλές. Στύλος μήκους 7-13 mm, τρισχιδής, λείος. Κάψα ημισφαιρική, μήκους περίπου 1.5-2.0 cm, χωρίς πτερύγια. Σπέρματα πεπλατυσμένα, 7.06 x 6.14 mm, με πτερύγιο πλάτους 2.46 mm.



Εικόνα 2.3. *Fritillaria obliqua* subsp. *obliqua* (Φωτ.: από τον Μαραθώνα Αττικής).

Περίοδος ανθοφορίας: Από το τέλος Φεβρουαρίου έως τις αρχές Απριλίου, αναλόγως του υψομέτρου.

Γεωγραφική εξάπλωση: Ενδημικό της Α Στερεάς Ελλάδας και Κ Εύβοιας — Παραρτήματα Ι και ΙΙ.

Βióτοπος: Ασβεστολιθικά βραχώδη ή πετρώδη εδάφη με φρύγανα ή αραιή θαμνώδη βλάστηση. Συχνά στις παρυφές δασών *Pinus halepensis* Mill.

Κατάσταση διατήρησης: Κινδυνεύον (EN) σύμφωνα με την IUCN (Delipetrou and Bazos 2018b), με βάση τα κριτήρια B2ab(ii,iii,v). Περιλαμβάνεται στα Βιβλία Ερυθρών Δεδομένων [Kamari 1995a

ως Τρωτό (Vulnerable) και Kamari et al. 2009, ως Σχεδόν Απειλούμενο (NT), σύμφωνα με τα κριτήρια B2a, c και C2b της IUCN (2001)]. Το είδος έχει συμπεριληφθεί σε όλους τους καταλόγους και τα διατάγματα προστασίας απειλούμενων ειδών της Ελληνικής Χλωρίδας (Πίνακας 1.2). Δύο από τις περιοχές στις οποίες φύεται το είδος [Εθνικός Δρυμός Πάρνηθας (GR3000001) και Εθνικό Πάρκο Σχινιά - Μαραθώνα (GR3000003)] ανήκουν στο δίκτυο προστατευόμενων περιοχών Natura 2000.

Fritillaria obliqua Ker-Gawler subsp. *tuntasia* (Heldr. ex Halácsy) Kamari
in Bot. Chron. 10: 259 (1991). — Εικόνα 2.4.

Τύπος: [Ελλάς, Κυκλάδες Νήσοι, Νήσος Κύθνος] “in collibus saxosis inter phrygana in insula Cythnos Cycladum”, 16 Apr. 1901, *Tuntas* 1694. — **Ολότυπος:** W. **Ισότυπος:** ATHU.

Περιγραφή: Γεώφυτο, με βολβό διαμέτρου μέχρι 2.5(3) cm. Βλαστός ύψους (10-) 14-24(-46) cm, λείος. Φύλλα (9-)12-18(-25), κατ' εναλλαγή, στενώς λογχοειδή,

(1.6-)6-10(-17) x 0.5-1.6(-2.5) cm, γλαυκοπράσινα, ελικοειδή έως εντόνως σπειροειδή. Άνθη 1-3(-5) ανά στέλεχος, κωνικά έως κωνικά-κωδωνοειδή, βαθέως καστανέρυθρα έως πορφυροκάστανα, με ελαφρώς γλυκιά οσμή. Τέπαλα εξωτερικά 17-27(-30) x 5-9(-11) mm, τα εσωτερικά ελαφρώς πλατύτερα (μέχρι 13 mm), αμβλέα έως αποστρογγυλωμένα χωρίς ψηφίδες. Νεκτάρια γραμμοειδή-λογχοειδή, μήκους 2-5 mm, κιτρινοπράσινα. Νήματα ανθήρων 7-10 mm, με προεξέχουσες θηλές. Στύλος μήκους 12-13 mm, ελαφρώς τρισχιδής, λείος. Κάψα ημισφαιρική, μήκους περίπου 1.5-2.3 cm, χωρίς πτερύγια. Σπέρματα πεπλατυσμένα, 7.04 x 6.17 mm, με πτερύγιο πλάτους 2.43 mm.



Εικόνα 2.4. *Fritillaria obliqua* subsp. *tuntasia* (Φωτ.: Γ. Καμάρη από τη νήσο Κύθνο).

Περίοδος ανθοφορίας: Από το τέλος Φεβρουαρίου έως τις αρχές Απριλίου, αναλόγως του υψομέτρου.

Γεωγραφική εξάπλωση: Ενδημικό των ΒΔ Κυκλάδων (Κύθνος, Γυάρος, Σέριφος, Φολέγανδρος) — Παραρτήματα I και II.

Βióτοπος: Πετρώδη εδάφη, με φρύγανα ή αραιή θαμνώδη βλάστηση, κυρίως σε σχιστολίθους, σπανίως σε μάρμαρα ή γρανίτες.

Κατάσταση διατήρησης: Περιλαμβάνεται στο Βιβλίο Ερυθρών Δεδομένων (Kamari 2009a) και χαρακτηρίζεται ως Τρωτό (VU), σύμφωνα με την IUCN (Kamari 2011). Το υποείδος έχει συμπεριληφθεί μαζί με το τυπικό (*Fritillaria obliqua* s.l.) σε όλους τους καταλόγους και τα διατάγματα προστασίας ειδών της Ελληνικής Χλωρίδας (Πίνακας 1.2). Δύο από τις περιοχές, στις οποίες φύεται το υποείδος, ανήκουν είτε στο δίκτυο προστατευόμενων περιοχών Natura 2000 (στην ΒΔ Κύθνο = GR4220010), είτε στην Κ και ΔΚ Σέριφο, η οποία μόλις άπτεται της προστατευόμενης περιοχής με Κωδ. GR4220009. Επέκταση της προστατευόμενης περιοχής (GR4220009) προς το κέντρο και δυτικά της νήσου Σερίφου, θα περιελάμβανε και τους δύο ακόμη σημαντικούς υποπληθυσμούς του υποείδους, οι οποίοι φύονται σε εδαφικά υποστρώματα μαρμάρου και γρανίτη, αντιστοίχως.

***Fritillaria sporadum* Kamari.**

in Willdenowia 14: 331 (1984). — Εικόνα 2.5.

Τύπος: [Ελλάς, Βόρειοι Σποράδες, Νήσος Γιούρα] "Island Youra, the top area, alt. 500-750 m", 25 Apr. 1972, *Snogerup* 43378. — **Ολότυπος:** LD. **Ισότυπος:** UPA.



Εικόνα 2.5. *Fritillaria sporadum* (Φωτ.: Γ. Καμάρη από τη νήσο Γιούρα).

Περιγραφή: Γεώφυτο, με βολβό διαμέτρου μέχρι 1.5 cm. Βλαστός ύψους συνήθως μέχρι 20(-32) cm, λείος. Φύλλα 4-9, αντίθετα, τα ανώτερα συνήθως κατ' εναλλαγή, λογχοειδή, πράσινα έως γλαυκοπράσινα. Άνθη 1-2, συνήθως βραχέως κωδωνοειδή, εξωτερικά σκοτεινώς καστανοπόρφυρα, εσωτερικά με ασαφείς ψηφίδες και με μία μικρή κιτρινοπράσινη απόληξη. Τέπαλα εξωτερικά 13-20 x 4-8 mm, αντιλογχοειδή, τα εσωτερικά ευρύτερα, πλάτους μέχρι 23 mm, αντρωοειδή.

Νεκτάρια λογχοειδή, μήκους 3-5 mm, πράσινα. Νήματα ανθήρων 5-7 mm, λεία. Στύλος μήκους 7-11 mm, τρισχιδής έως το ήμισυ, λείος. Κάψα ημισφαιρική, μήκους περίπου 2 cm, χωρίς πτερύγια. Σπέρματα πεπλατυσμένα, 6.72 x 5.31 mm, με πτερύγιο πλάτους 2.05 mm.

Περίοδος ανθοφορίας: Από το τέλος Μαρτίου έως και τον Απρίλιο.

Γεωγραφική εξάπλωση: Ενδημικό των Βορείων Σποράδων (Νήσοι Γιούρα και Κυρά Παναγιά) — Παραρτήματα I και II.

Βιότοπος: Βραχώδεις ή πετρώδεις ασβεστολιθικές θέσεις με φρύγανα ή ανοίγματα δάσους *Quercus coccifera* L.

Κατάσταση διατήρησης: Το είδος αναφέρεται στα Βιβλία Ερυθρών Δεδομένων [Kamari (1995b), ως Σπάνιο (Rare) και Kamari and Phitos (2009d), ως Τρωτό (VU). καθώς πληροί τα κριτήρια B1a,b(i,ii,iv,v)+2a,b(i,ii,iv,v) της IUCN (2001)]. Παρ' όλα αυτά η *Fritillaria sporadum* δεν συμπεριλαμβάνεται σε κανέναν από τους καταλόγους και τα διατάγματα προστασίας, με αποτέλεσμα τη βαθμιαία μείωση του αριθμού των ατόμων της, κυρίως λόγω της ανεξέλεγκτης βόσκησης, η οποία υπάρχει και στα δύο νησιά της εξάπλωσής της.

— *Fritillaria taxa* με εσωτερικά κίτρινα και εξωτερικά σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη

Fritillaria ehrhartii Boiss. & Orph.

in Diagn. Pl. Orient. ser. 2, 4: 105 (1859). — Εικόνα 2.6.

Τύπος: [Ελλάς, Κυκλάδες Νήσοι, Νήσος Σύρος] “in insula Syro prope Coimos”, 30 Mar. 1856, *Orphanides* 845. — **Ολότυπος:** G. Ισότυπος: E. **Σύντυπος:** JE.

Περιγραφή: Γεώφυτο, με βολβό διαμέτρου μέχρι 2 cm. Βλαστός ύψους από 6-25 (-37) cm, λείος. Φύλλα 5-13, αντίθετα στη βάση, τα ανώτερα κατ’ εναλλαγή, λογχοειδή, γλαυκά. Άνθη 1-2(-5), στενώς κωδωνοειδή έως κωνικά, εξωτερικά σκούρα καστανοπόρφυρα, εσωτερικά κιτρινοπράσινα με πορφυρές νευρώσεις. σπανίως κιτρινοπράσινα [var. *prasinantha* Kamari (1991a)]. Τέπαλα εξωτερικά (12-)14-26 x 3-9(-14) mm, στενά ωοειδή, τα εσωτερικά ευρύτερα, πλάτους μέχρι 15 mm, αντωοειδή. Νεκτάρια λογχοειδή, μήκους 1-3 mm. Νήματα ανθήρων 5-8 mm, με προεξέχουσες θηλές. Στύλος μήκους 4-9 mm, λεπτοφυής, αδιαίρετος, λείος. Κάψα υποσφαιρική, χωρίς πτερύγια. Σπέρματα πεπλατυσμένα, 6.25 x 5.23 mm, με πτερύγιο πλάτους 2.16 mm.

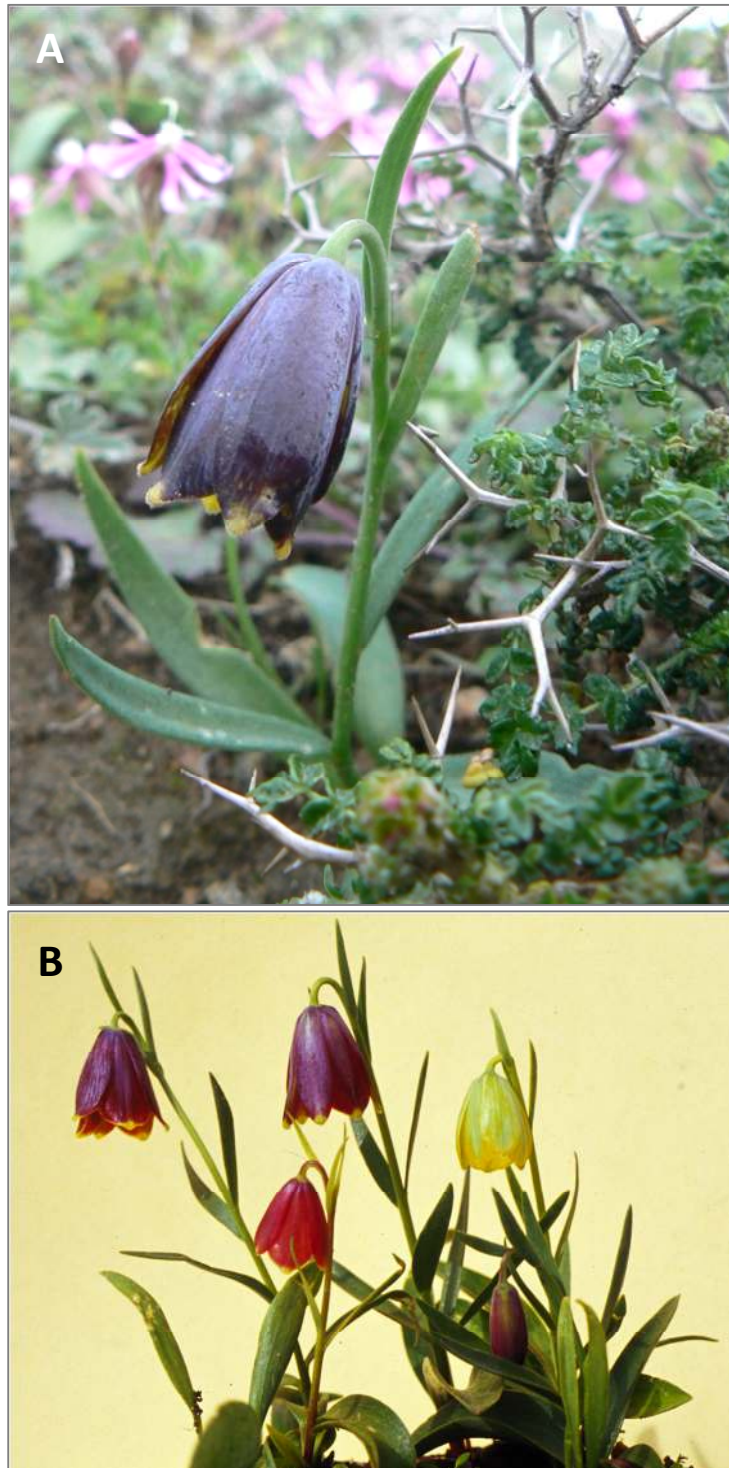
Περίοδος ανθοφορίας: Από Μάρτιο έως Απρίλιο.

Γεωγραφική εξάπλωση: Ενδημικό των Κυκλάδων, (Σύρος Άνδρος, Τήνος, Μύκονος), της Ν Εύβοιας, της νήσου Σκύρου και των περιξ αυτών μικρών νησίδων — Παραρτήματα I και II.

Βιότοπος: Πετρώδεις θέσεις με φρύγανα, συνήθως σε ασβεστολίθους.

Κατάσταση διατήρησης: Δεν συμπεριλαμβάνεται σε κανέναν από τους καταλόγους και τα διατάγματα προστασίας, Δεκαπέντε από τις περιοχές στις

οποίες φύεται στην Εύβοια, τη Σκύρο, την Άνδρο, την Τήνο και την Σύρο ανήκουν στο δίκτυο περιοχών Natura 2000.



Εικόνα 2.6. A, *Fritillaria ehrhartii* (από τη νήσο Τήνο) και B, *Fritillaria ehrhartii* var. *prasinantha* (Φωτ.: Γ. Καμάρη από τη νήσο Τήνο).

***Fritillaria drenovskii* Degen & Stoj.**

in Izv. Tsarsk. Prir. Inst. Sofiya 4: 142 (1931). — Εικόνα 2.7.

Τύπος: [Ελλάς, Μακεδονία, Οροσειρά Όρβηλου] Jun. 1931, *Drenovsky* 845.
— **Τύπος:** SOM, **Λεκτότυπος:** SOA.

Περιγραφή: Γεώφυτο, με βολβό διαμέτρου μέχρι 2 cm. Βλαστός ύψους συνήθως μέχρι 20 cm, λείος. Φύλλα 4-5, κατ' εναλλαγή, γραμμοειδή-λογχοειδή, γλαυκά. Άνθη 1-2(-3), στενώς κωδωνοειδή, εξωτερικά καστανοπόρφυρα με μικρή κίτρινη απόληξη, εσωτερικά κιτρινοπράσινα, με πορφυρές νευρώσεις. Τέπαλα εξωτερικά 14-18 x 4-5 mm, λογχοειδή, τα εσωτερικά ευρύτερα, πλάτους μέχρι 7 mm, ωοειδή. Νεκτάρια γραμμοειδή, μήκους 3-5 mm, καφέ. Νήματα ανθήρων 6-9 mm, με προεξέχουσες θηλές. Στύλος μήκους 8-9 mm, τρισχιδής μέχρι το 1/3, τριχωτός. Κάψα υποσφαιρική, χωρίς πτερύγια. Σπέρματα πεπλατυσμένα, 7.41 x 6.23 mm, με πτερύγιο πλάτους 2.56 mm.

Περίοδος ανθοφορίας: Μάιος.

Γεωγραφική εξάπλωση: Όρη Ανατολικής Μακεδονίας (Παγγαίο, Μενίκιο, Όρβηλος, Φαλακρό) και ΝΔ Βουλγαρία — Παραρτήματα I και II.

Βιότοπος: Βραχώδη ορεινά και υποαλπικά λιβάδια.

Κατάσταση διατήρησης: Τρωτό (VU) σύμφωνα με την IUCN (Petrova and Bazos 2011) με βάση τα κριτήρια B2ab(iii). Το είδος περιλαμβάνεται στο Παράρτημα I της Σύμβαση της Βέρνης για τη διατήρηση της άγριας ζωής και του φυσικού περιβάλλοντος της Ευρώπης (Πίνακας 1.2). Στην Ελλάδα απαντάται σε τέσσερις περιοχές Natura 2000 (GR1140004, GR1140009, GR1150005, GR1150011), αλλά δεν προστατεύεται από κανένα διάταγμα, ούτε

περιλαμβάνεται σε κανένα από τα Βιβλία Ερυθρών Δεδομένων (Phitos et al. 1995, 2009b).



Εικόνα 2.7. *Fritillaria drenovskii* (Φωτ.: Κ. Β. Σιμόγλου από το όρος Παγγαίο).

— *Fritillaria taxa* στενοενδημικά του Αργοσαρωνικού Κόλπου

Fritillaria rhodocanakis Orph. ex Baker

in J. Bot. 16: 323 (1878). — Εικόνα 2.8.

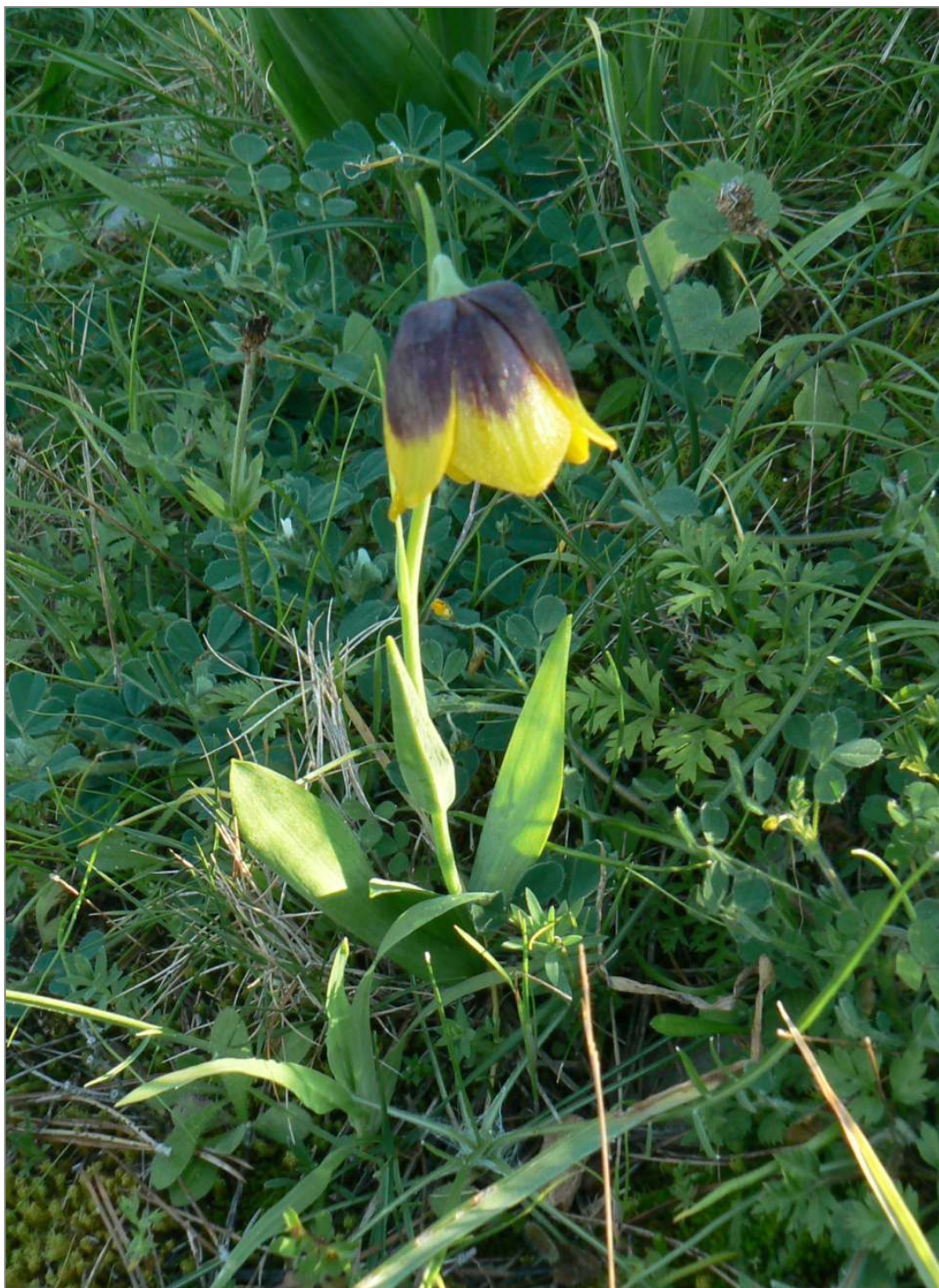
Τύπος: [Ελλάς, Νήσος Ύδρα] “in insula Hydra”, 3-10 Apr. 1876, *Heldreich* s.n. —
Ισότυποι: ATHU, K, MB.

Περιγραφή: Γεώφυτο, με βολβό διαμέτρου μέχρι 2.5 cm. Βλαστός ύψους 11-25, λείος. Φύλλα 4-7(-8), κατ’ εναλλαγή, λογχοειδή έως στενώς λογχοειδή, (2.5-)3.2-8.5 x (0.2-)0.8-2.0 cm, γλαυκοπράσινα. Άνθη 1-2(-3) ανά στέλεχος, κωδωνοειδή έως βραχέως κωδωνοειδή, βαθέως καστανέρυθρα έως καστανοπόρφυρα στη βάση, κίτρινα έως χρυσοκίτρινα, περίπου στο κατώτερο εξωτερικό ήμισυ. Τέπαλα 15-20(-22) x 3-10 mm, τα εσωτερικά ελαφρώς πλατύτερα (μέχρι 14 mm), οξύληκτα έως αμβλέα, τα εσωτερικά με ελαφρές ψηφίδες, εντονότερες στην εσωτερική τους επιφάνεια. Νεκτάρια γραμμοειδή-λογχοειδή, μήκους 3-5 mm, καστανά έως βαθυπράσινα. Νήματα ανθήρων 7-8 mm, με προεξέχουσες θηλές. Στύλος μήκους 7-10 mm, τρισχιδής, συνήθως λείος. Κάψα ημισφαιρική, χωρίς πτερύγια, συχνά με έντονο καστανέρυθρο χρώμα στην κορυφή. Σπέρματα πεπλατυσμένα, 6.63 x 5.57 mm, με πτερύγιο πλάτους 2.43 mm.

Περίοδος ανθοφορίας: Τέλος Φεβρουαρίου έως αρχές Απριλίου.

Γεωγραφική εξάπλωση: Ενδημικό της νήσου Ύδρας και των νησίδων μεταξύ αυτής και της ΒΑ Πελοποννήσου, όπου υβριδίζεται με την εκεί υπάρχουσα *F. spetsiotica* — Παραρτήματα I και II.

Βιότοπος: Ασβεστολιθικά, βραχώδη ή πετρώδη εδάφη με φρύγανα ή αραιή θαμνώδη βλάστηση, παρυφές δασών *Pinus halepensis*, ελαιώνων ή αμπελώνων.



Εικόνα 2.8. *Fritillaria rhodocanakis* (από τη νήσο Ύδρα).

Κατάσταση διατήρησης: Η *Fritillaria rhodocanakis* περιλαμβάνεται στα Βιβλία Ερυθρών Δεδομένων (Phitos et al. 1995, 2009b) ως Τρωτό (VU). Σύμφωνα με την IUCN (Trigas and Delipetrou 2017) το είδος χαρακτηρίζεται ως Χαμηλού Κινδύνου (Least Concern), παρ' ότι περιλαμβάνεται σε όλους τους καταλόγους και τα διατάγματα προστασίας ειδών της Ελληνικής Χλωρίδας (Πίνακας 1.2). Επιπρόσθετα, καμία από τις περιοχές στις οποίες φύεται το είδος δεν βρίσκεται σε καθεστώς προστασίας.

***Fritillaria spetsiotica* Kamari**
in Bot. Chron. (Patras) 10: 259 (1991). — Εικόνα 2.9.

Τύπος: [Ελλάς, Νήσος Σπέτσες] “Ins. Spetses, ad locum Zagoria, in apertis silvae *Pinus halepensis*, alt. ca 50 m”, 10 Mar. 1972, *Phitos & Kamari* 18942. —
Ολότυπος: Herb. Phitos & Kamari.

Περιγραφή: Γεώφυτο, με βολβό διαμέτρου μέχρι 2.0 cm, σπανίως μέχρι 2.5 cm. Βλαστός ύψους 10-27(-32) cm, λείος. Φύλλα 5-7, αντίθετα ή κατ' εναλλαγή, όρθια, γλαυκά, τα κατώτερα ωοειδή-λογχοειδή, (2.5-)7-10(-13.6) x (0.2-)1.35-2 (-2.5) cm, τα μεσαία και τα ανώτερα ελλειπτικά-λογχοειδή, οξύληκτα έως επιμήκως λογχοειδή, οξέα. Άνθη 1-2, σπανίως 3 ανά στέλεχος, κωδωνοειδή, βαθέως πορφυροκάστανα. Τέπαλα εξωτερικά 18-30(-32) x 6-10 mm, με μόλις διακρινόμενες ψηφίδες, εντονότερες στην εσωτερική τους επιφάνεια και σπανίως με μόλις διακρινόμενη πράσινη λωρίδα κατά μήκος. Τέπαλα εσωτερικά ελαφρώς πλατύτερα (μέχρι 14 mm) των εξωτερικών, αμβλέα. Νεκτάρια 4-6 x 3-5 mm, ωοειδή έως ελλειπτικώς ωοειδή, φαιά. Στύλος μήκους 9-11 mm, τρισχιδής περίπου, ενίοτε αδενώδης. Κάψα ημισφαιρική, χωρίς πτερύγια. Σπέρματα πεπλατυσμένα, 7.26 x 6.11 mm, με πτερύγιο πλάτους 2.57 mm.

Περίοδος ανθοφορίας: Τέλος Φεβρουαρίου έως αρχές Απριλίου.



Εικόνα 2.9. *Fritillaria spetsiotica* (από το Ναύπλιο).

Γεωγραφική εξάπλωση: Ενδημικό των Σπετσών και της απέναντι περιοχής της Πελοποννήσου (Νομός Αργολίδας), όπου συναντάται με την *F. rhodocanakis* και υβριδίζονται — Παραρτήματα I και II.

Βιότοπος: Ασβεστολιθικά πετρώδη εδάφη με φρύγανα ή αραιή θαμνώδη βλάστηση, παρυφές δασών *Pinus halepensis* ή ελαιώνων και ακαλλιέργητων αγρών.

Κατάσταση διατήρησης: Η *Fritillaria spetsiotica* χαρακτηρίζεται ως Τρωτό (VU) στα Βιβλία Ερυθρών Δεδομένων (Phitos et al. 1995, 2009b), αλλά δεν έχει συμπεριληφθεί σε κανέναν άλλο κατάλογο προστατευόμενων ειδών.

— *Fritillaria* taxa με σκούρα πορφυρά-καστανά, ασαφώς ψηφιδωτά (tessellated) άνθη

Fritillaria epirotica Turrill ex Rix

in Kew Bull. 30(1): 160 (1975). — Εικόνα 2.10.

Τύπος: [Ελλάς, Νομός Ιωαννίνων] “Mt. Smolikas”, 30 Jun. 1937, *Balls* 3434. —
Ολότυπος: Ε, Ισότυπος: Κ.



Εικόνα 2.10. *Fritillaria epirotica* (Φωτ.: Ι. Κοφινά από τη Βασιλίτσα, Β. Πίνδος).

Περιγραφή: Γεώφυτο, με βολβό διαμέτρου μέχρι 2 cm. Βλαστός ύψους μέχρι 6-10(-13) cm. Φύλλα 7-10(-13), τα κατώτερα αντίθετα, λογχοειδή έως γραμμοειδή-λογχοειδή, (1.2-)2-5.6(-7.3) x (0.5-)0.7-1.1(-1.4) cm, γλαυκά, συνήθως συνεστραμμένα. Άνθη 1-2(-3), κωδωνοειδή, βαθέως καστανέρυθρα, με μη ευκρινείς ψηφίδες και χωρίς πράσινες λωρίδες, ενώ εσωτερικά συχνά με ευκρινείς κιτρινοπράσινες και καστανέρυθρες ψηφίδες. Τέπαλα εξωτερικά στενώς ωοειδή, ελαφρώς οξύληκτα, 21-23 x 7-10 mm, τα εσωτερικά ευρύτερα, μέχρι 12 mm, αντωοειδή, συνήθως αμβλέα. Νεκτάρια μήκους 10-15 mm, γραμμοειδή έως ωοειδή-λογχοειδή, κιτρινοπράσινα ή κιτρινοκάστανα. Νήματα ανθήρων 8-10 mm, με προεξέχουσες θηλές. Στύλος μήκους 8-11 mm, τρισχιδής, μέχρι το 1/3 του μήκους του, λείος. Κάψα αντωοειδής, χωρίς πτερύγια. Σπέρματα πεπλατυσμένα, 6.57 x 5.80 mm, με πτερύγιο πλάτους 2.09 mm.

Περίοδος ανθοφορίας: Από τον Μάιο έως και τον Ιούνιο, αναλόγως του υψομέτρου.

Γεωγραφική εξάπλωση: Ενδημικό της Β Πίνδου (Διάσελο Κατάρας, Μέτσοβο, Μηλιά, Μπουχέσι, Σαμαρίνα, Σμόλικας) — Παραρτήματα I και II.

Βιότοπος: Σερπεντινικά εδάφη, σε βραχώδεις θέσεις και ασταθείς σάρες, καθώς και σε ανοίγματα δασών *Abies*, *Pinus* ή *Quercus*.

Κατάσταση διατήρησης: Περιλαμβάνεται στα Βιβλία Ερυθρών Δεδομένων (Phitos et al. 1995, 2009b) ως Τρωτό (VU), αλλά και στη λίστα της IUCN (Kamari and Phitos 2011) ως Κινδυνεύον (EN) σύμφωνα με τα κριτήρια C2a(i), αλλά κυρίως λόγω της έντονης βόσκησης της περιοχής εξάπλωσής της. Η *F. epirotica* προστατεύεται από τη Σύμβαση της Βέρνης και στην Ελλάδα από το Προεδρικό Διάταγμα 67/81 (Πίνακας 1.2.). Τμήμα του πληθυσμού του είδους ανήκει σε περιοχές Natura 2000 (GR1310001, GR1310003).

Fritillaria montana Hoppe ex WDJ Koch
in Flora 15: 476 (1832). — Εικόνα 2.11.

Τύπος: [ITALY, Friuli-Venezia Giulia: Monte Spaccato bei Trieste] s.d., Hoppe s.n.
— **Λεκτότυπος:** L!^l, specimen on the left.



Εικόνα 3.11. *Fritillaria montana* (Φωτ.: Γ. Καμάρη από το όρος Μπούτσι).

Περιγραφή: Γεώφυτο, με βολβό διαμέτρου μέχρι 2 cm. Βλαστός ύψους συνήθως μέχρι 31(-48) cm. Φύλλα 6-13(-16), τα κατώτερα συνήθως αντίθετα, τα μεσαία κατ' εναλλαγή, τα ανώτερα μερικές φορές σε σπόνδυλο των τριών, (1.4-)2-5 (-9.3) x (0.1-)0.2-2.2 cm, γραμμοειδή, γλαυκά. Άνθη 1-3, κωδωνοειδή, καστανοπόρφυρα, με σαφείς πρασινωπές ψηφίδες (tessellated). Τέπαλα εξωτερικά 19-20(-33) x 6-13 mm, στενώς ωοειδή, συνήθως οξύληκτα, τα εσωτερικά ευρύτερα, πλάτους μέχρι 16 mm, αμβλεία. Νεκτάρια γραμμοειδή, μήκους (10-)15 x 1.5(-2) mm, κιτρινοπράσινα. Νήματα ανθήρων 6-9 mm, με προεξέχουσες θηλές. Στύλος μήκους 7-9.5 mm, τρισχιδής, λείος. Κάψα κυλινδρική, χωρίς πτερύγια. Σπέρματα πεπλατυσμένα, 5.48 x 4.81 mm, με πτερύγιο πλάτους 2.29 mm.

Περίοδος ανθοφορίας: Από το τέλος Απριλίου έως και τον Μάιο.

Γεωγραφική εξάπλωση: Ευρύτοπο, ευρωπαϊκό είδος με νοτιότερο όριο εξάπλωσης την Ελλάδα. Στην Ελλάδα απαντάται από την Δ Μακεδονία (όρος Τρικλάριο-Μπούτσι) σε όλα σχεδόν τα διασυννοριακά βουνά της Μακεδονίας μέχρι το όρος Όρβιλος. Το νοτιότερο όριο εξάπλωσης της *F. montana* στην Ελλάδα είναι στα όρη Βούρινος και Κάτω Όλυμπος — Παραρτήματα I και II.

Βιότοπος: Απότομες βραχώδεις, συνήθως ασβεστολιθικές πλαγιές με φρύγανα ή *Juniperus communis* L. ή σε ανοίγματα δάσους *Fagus*, *Quercus* κ.λπ.

Κατάσταση διατήρησης: Σύμφωνα με την IUCN (Bilz 2011), πρόκειται για ένα Ανεπαρκώς Γνωστό είδος (DD). Η *F. montana* έχει περιληφθεί στο Παράρτημα I της Σύμβαση της Βέρνης. Στην Ελλάδα, τμήματα των πληθυσμών της εντοπίζονται σε περιοχές του δικτύου Natura 2000, αλλά συχνά συγχέεται με άλλα είδη με τα οποία έχει αρκετές μορφολογικές ομοιότητες, όπως είναι τα: *F. epirotica*, *F. messanensis* subsp. *gracilis*, *F. orientalis*, *F. tenella* κ.λπ.

— *Fritillaria* taxa με χαρακτηριστικά πτερύγια στις κάψες

***Fritillaria pontica* Wahlenb.**

in J. Bergg. Resor 2 (Bihang): 27 (1826). — Εικόνα 2.12.

Τύπος: [Turkey] *Berggren* s.n. (S).



Εικόνα 2.12. *Fritillaria pontica* (Φωτ.: Ι. Κοφινά από το Άγιο Όρος).

Περιγραφή: Γεώφυτο, με βολβό διαμέτρου μέχρι 1.5 cm. Βλαστός ύψους 15-35 cm. Φύλλα 5-10(-13), κατ' εναλλαγή, τα ανώτερα σε σπόνδυλο των τριών, (2.1-) 4.2-11 x (0.1-)0.3-1.7 cm, στενώς λογχοειδή, γλαυκά. Περιάνθιο πλατέως κωδωνοειδές. Τέπαλα πράσινα, καστανοπόφυρα εσωτερικά στα χείλη, εξωτερικά 20-47 x 5-19 mm, οξύληκτα, τα εσωτερικά ευρύτερα, πλάτους μέχρι 27 mm, αμβλεία. Νεκτάρια ωοειδή, μήκους 2-6 mm, καφέ. Νήματα ανθέρων 7-11 mm, με προεξέχουσες θηλές. Στύλος μήκους 9-12 mm, τρισχιδής, λείος. Κάψα κυλινδρική, με πτερύγια. Σπέρματα πεπλατυσμένα, 6.13 x 5.06 mm, με πτερύγιο πλάτους 2.12 mm.

Περίοδος ανθοφορίας: Από Απρίλιο έως Μάιο.

Γεωγραφική εξάπλωση: Από τον Πόντο έως τη Θράκη, Α Μακεδονία, τη νήσο Θάσο και δυτικά μέχρι το Άγιο Όρος και τα όρη Χολωμόντα, Βερτίσκο, και Κρούσια. Φύεται, επίσης, στα χαμηλά υψόμετρα της Β και ΒΔ Τουρκίας και στις νότιες περιοχές της Βουλγαρίας — Παραρτήματα I και II.

Βιότοπος: Ανοίγματα δασών *Fagus* ή *Carpinus orientalis* Mill.

Κατάσταση διατήρησης: Το είδος βρίσκεται υπό καθεστώς προστασίας στην Ελλάδα σύμφωνα με το Προεδρικό Διάταγμα 67/81 (Πίνακας 1.2). Πληθυσμοί της βρίσκονται σε αρκετές ελληνικές προστατευόμενες περιοχές του δικτύου Natura 2000.

Fritillaria gussichiae (Degen & Dörfl.) Rix

in Bot. J. Linn. Soc. 76(4): 356 (1978). — Εικόνα 2.13.

Τύπος: [Macedonia, ex FYROM], 23 May 1893, *Dörfler* 360. — **Σύντυπος:** *Fritillaria graeca* Boiss. & Spruner var. *gussichiae* Degen & Dörfl. Verified by J. Müller (JE).



Εικόνα 2.13. *Fritillaria gussichiae* (Φωτ.: Ι. Συλλιγνάκη από το όρος Κερκίνη).

Περιγραφή: Γεώφυτο, με βολβό διαμέτρου μέχρι 2.5 cm. Βλαστός ύψους 17-28.5(-39) cm, λείος. Φύλλα 4-7, κατ' εναλλαγή, (3-)4.7-6.9(-8.1) x (0.3-)0.5-1.7 cm, τα κατώτερα ωοειδή, τα υπόλοιπα στενότερα, γλαυκά. Άνθη 1-2(-3), πλατέως κωδωνοειδή, πράσινα, περιφερειακά εξωτερικά και εσωτερικά πορφυρά. Τέπαλα εξωτερικά 23-28 x 5-8 mm, τα εσωτερικά ευρύτερα, πλάτους μέχρι 10 mm. Νεκτάρια ωοειδή, μήκους 3-6 mm, πράσινα. Νήματα ανθέρων 8-12 mm, με προεξέχουσες θηλές. Στύλος μήκους 10-39 mm, τρισχιδής, λείος. Κάψα κυλινδρική με πτερύγια. Σπέρματα πεπλατυσμένα, 7.12 x 6.05 mm, με πτερύγιο πλάτους 2.61 mm.

Περίοδος ανθοφορίας: Από Απρίλιο έως Μάιο.

Γεωγραφική εξάπλωση: Ενδημικό της Βαλκανικής Χερσονήσου (Δ και Κ Μακεδονία, Ν Σερβία, Ν Βουλγαρία). Στην Ελλάδα απαντά στα όρη Βαρνούς, Σινιάτσικο, Βόρας, Πίνοβο, Μπέλες, Χορτιάτης καθώς και σε μερικούς λόφους του Νομού Θεσσαλονίκης — Παραρτήματα Ι και ΙΙ.

Βιότοπος: Βραχώδεις πλαγιές σε διάκενα δάσους *Fagus* ή πετρώδεις θέσεις με *Quercus coccifera* και *Pteridium* Scop.

Κατάσταση διατήρησης: Η *Fritillaria gussichiae* χαρακτηρίζεται ως είδος Ανεπαρκών Δεδομένων (DD) σύμφωνα με την IUCN (Petrova et al. 2011). Περιλαμβάνεται όμως στην Οδηγία 92/43/ΕΟΚ, καθώς και στο παράρτημα IV της Σύμβαση της Βέρνης (Πίνακας 1.2). Μέρος των πληθυσμών της εντοπίζεται σε περιοχές του δικτύου Natura 2000 (GR1210001, GR1240001, GR1240002, GR1240003).

Fritillaria theophrasti Kamari & Phitos

in Biol. Gall.-Hell., Suppl. 26: 70 (2000). — Εικόνα 2.14.

Τύπος: [Ελλάς, Νήσος Λέσβος] “Insula Lesbos, in olivetis”, 11 Apr. 1957, *Pinatzi* 14136. — **Ολότυπος:** Herb. Phitos & Kamari, **Ισότυπος:** Herb. L.C. Pinatzi.



Εικόνα 2.14. *Fritillaria theophrasti* (Φωτ.: Γ. Καμάρη από τη νήσο Λέσβο).

Περιγραφή: Γεώφυτο, με κύριο βολβό διαμέτρου μέχρι 1.5 cm και με πολυάριθμα μικρά βολβίδια. Βλαστός ύψους μέχρι (11.5-)15-33(-36.5) cm, εύρωστος, λείος. Φύλλα (5-)8-11(-15), διαστάσεων (2.5-)4-7 x (0.2-)0.5-1.4 cm, συνήθως αντίθετα ή σχεδόν αντίθετα, ευρέως λογχοειδή, γλαυκοπράσινα.

Ανώτερα φύλλα, όπως και τα μεσαία, συχνά σε σπονδύλους ανά τρία. Άνθη 1-2 (-3), κωδωνοειδή, πρασινοκίτρινα χωρίς ψηφίδες, με πλατεά λωρίδα, πορφυροκάστανη στην απόληξη. Τέπαλα εξωτερικά επιμήκως αντλιογχοειδή, αμβλέα, 29-46 x 8-17 mm, εντόνως καμπτόμενα προς την απόληξη, τα εσωτερικά πλατύτερα (μέχρι 20) mm, ευρέως αντωοειδή, αμβλέα ως αποστρογγυλωμένα. Νεκτάρια λογχοειδή, μεγέθους 0.9 x 0.3 cm, πράσινα, στη βάση τους μαυροπράσινα, σε απόσταση περίπου 5-7 mm από τη βάση των τεπάλων. Νήματα ανθήρων 10-13 mm, με προεξέχουσες θηλές. Στύλος μήκους 10-12 mm, τρισχιδής, λείος, λεπτοφυής. Κάψα μήκους κυλινδρική με 6 πτερύγια. Σπέρματα πεπλατυσμένα, 7.63 x 6.06 mm, με πτερύγιο πλάτους 3.01 mm.

Περίοδος ανθοφορίας: Από το τέλος Μαρτίου έως και τον Μάιο.

Γεωγραφική εξάπλωση: Ενδημικό είδος της νήσου Λέσβου — Παραρτήματα I και II.

Βιότοπος: Δάση *Castanea sativa* Mill., *Pinus halepensis* subsp. *brutia* (Ten.) Holmboe, *Platanus orientalis* L. και σε ακαλλιέργητους ελαιώνες και θαμνώνες.

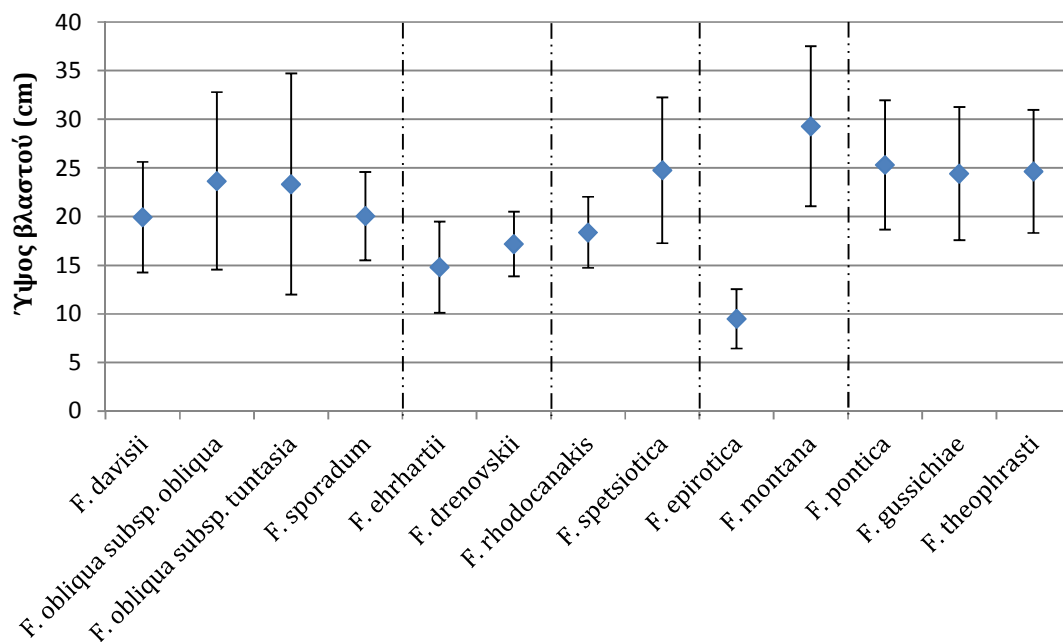
Κατάσταση διατήρησης: Το είδος περιλαμβάνεται στο Βιβλίο Ερυθρών Δεδομένων (Phitos et al. 2009b), όπου χαρακτηρίζεται ως Κινδυνεύον (EN), αλλά δεν έχει συμπεριληφθεί σε καταλόγους προστατευόμενων ειδών, λόγω του ότι περιγράφηκε μετά την έκδοσή τους (Kamari and Phitos 2000). Η καταστροφή και η υποβάθμιση των βιοτόπων της, καθώς και η υπερβολική βόσκηση αποτελούν τις μεγαλύτερες απειλές για την *Fritillaria theophrasti*.

Ανάλυση μορφομετρικών παραμέτρων

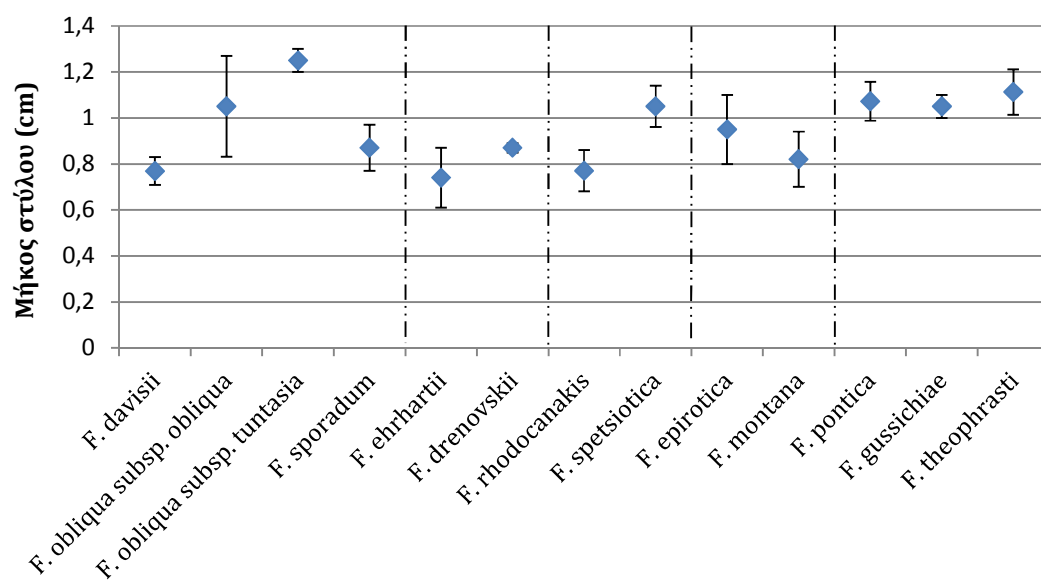
Συνολικά συγκρίθηκαν δέκα ποσοτικές μορφολογικές παράμετροι: ύψος βλαστού, μήκος στύλου, μήκος και πλάτος κατώτερου και ανώτερου φύλλου, μήκος και πλάτος εσωτερικών και εξωτερικών τεπάλων. Τα line charts που προέκυψαν από τις μετρήσεις των ανωτέρω χαρακτήρων παρουσιάζονται στις εικόνες 2.15-2.19. Στην πολυπαραγοντική ανάλυση (PCA analysis) που πραγματοποιήθηκε προστέθηκαν άλλες τρεις ποιοτικές παράμετροι: το σχήμα των νεκταρίων, η διαίρεση του στύλου και παρουσία πτερυγίων στις κάψες (Πίνακας 2.1). Τα αποτελέσματα της μορφομετρίας που αναλύθηκαν δεν είναι σε θέση να στηρίξουν μόνα τους την ομαδοποίηση που προτείνεται, καθώς δεν έχουν συμπεριληφθεί ποιοτικά ταξινομικά γνωρίσματα, όπως το χρώμα των ανθέων, καθώς και βιογεωγραφικά δεδομένα. Παρ' όλα αυτά, τα αποτελέσματα μπορούν να προσφέρουν νέα στοιχεία για τη σύγκριση μεταξύ των taxa που παρουσιάζουν ταξινομικά ερωτήματα.

Τα δύο υποείδη της *Fritillaria obliqua*, *F. obliqua* subsp. *obliqua* και *F. obliqua* subsp. *tuntasia*, στο παρελθόν θεωρούνταν συνώνυμα μεταξύ τους (Kamari 1984a). Σήμερα διαχωρίζονται (Kamari 1991a) κυρίως λόγω της γεωγραφικής τους εξάπλωσης (Α Στερεά Ελλάδα και Κ Εύβοια για το τυπικό είδος και μερικά νησιά των ΒΔ Κυκλάδων για το υποείδος *tuntasia*) και δευτερευόντως για τη διαίρεση του στύλου, το σχήμα και τον αριθμό των φύλλων (Kamari 2009a, Kamari et al. 2009). Όπως αποδεικνύεται από τη μορφομετρική ανάλυση, τα υποείδη διαφέρουν ως προς το μήκος του στύλου (Εικ. 2.15B) με το τυπικό είδος να έχει μέσο μήκος 1.05 cm και το υποείδος *tuntasia* 1.25 cm (Πίνακας 2.1). Επίσης, τα είδη διαφοροποιούνται ως προς το μήκος του κατώτερου φύλλου (Εικ. 2.16) Παρ' όλα αυτά οι διαφορές μεταξύ τους είναι μη στατιστικά σημαντικές και τα taxa έχουν κοντινή κατανομή στην πολυπαραγοντική ανάλυση (Εικ. 2.20), επιβεβαιώνοντας την κατάταξή τους το πολύ στο επίπεδο του υποείδους.

A

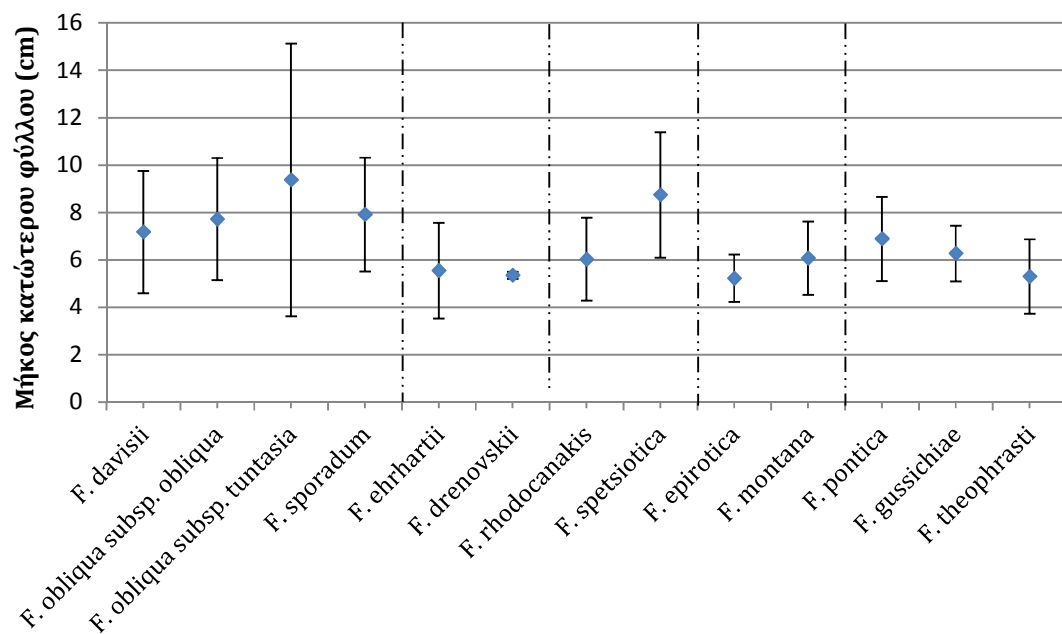


B

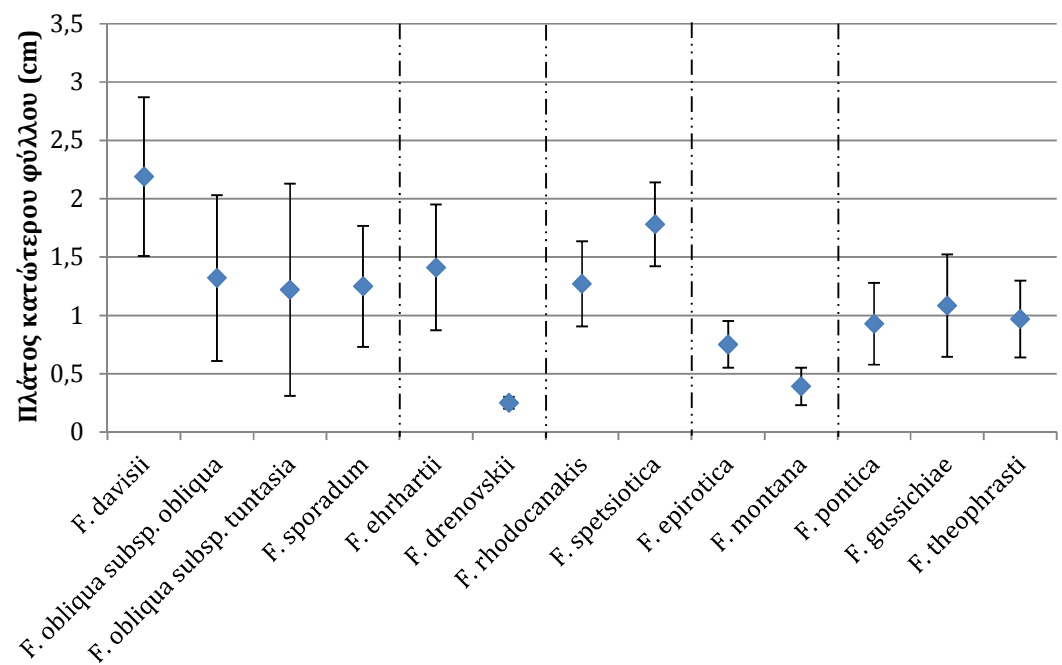


Εικόνα 2.15. Μέση τιμή και τυπική απόκλιση (Line charts) των παραμέτρων:
A, Ύψος βλαστού (cm) και B, Μήκος στύλου (cm).

A

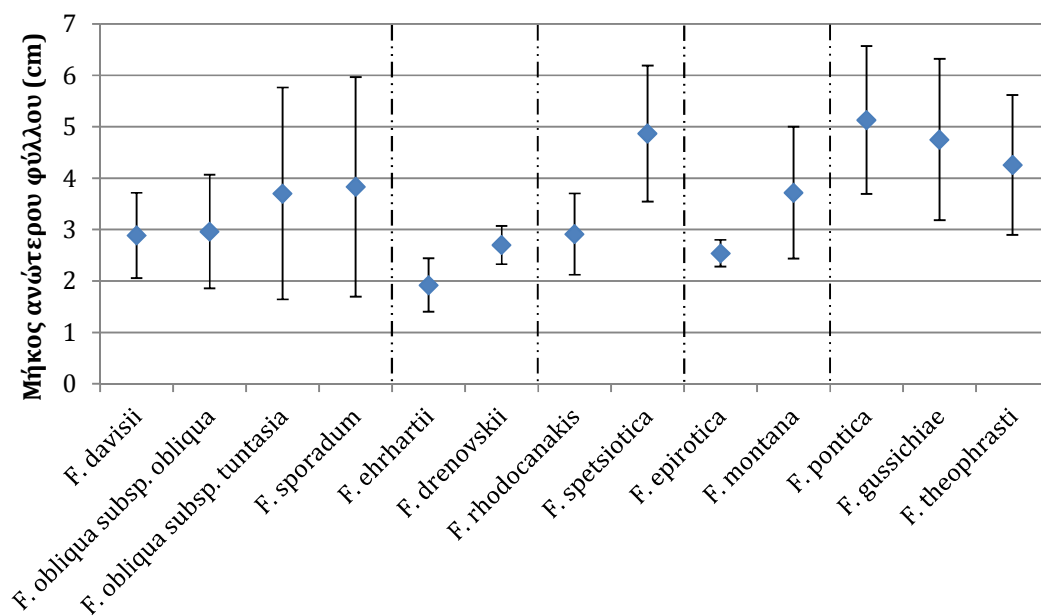


B

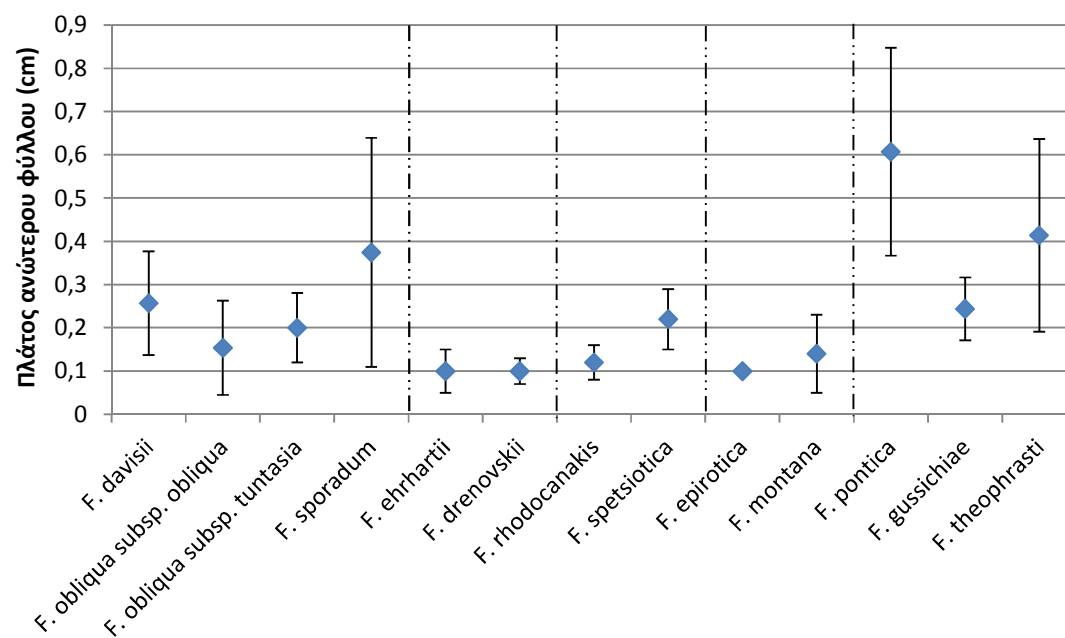


Εικόνα 2.16. Μέση τιμή και τυπική απόκλιση (Line charts) των παραμέτρων:
Α, Μήκος (cm) και Β, Πλάτος (cm) του κατώτερου φύλλου.

A

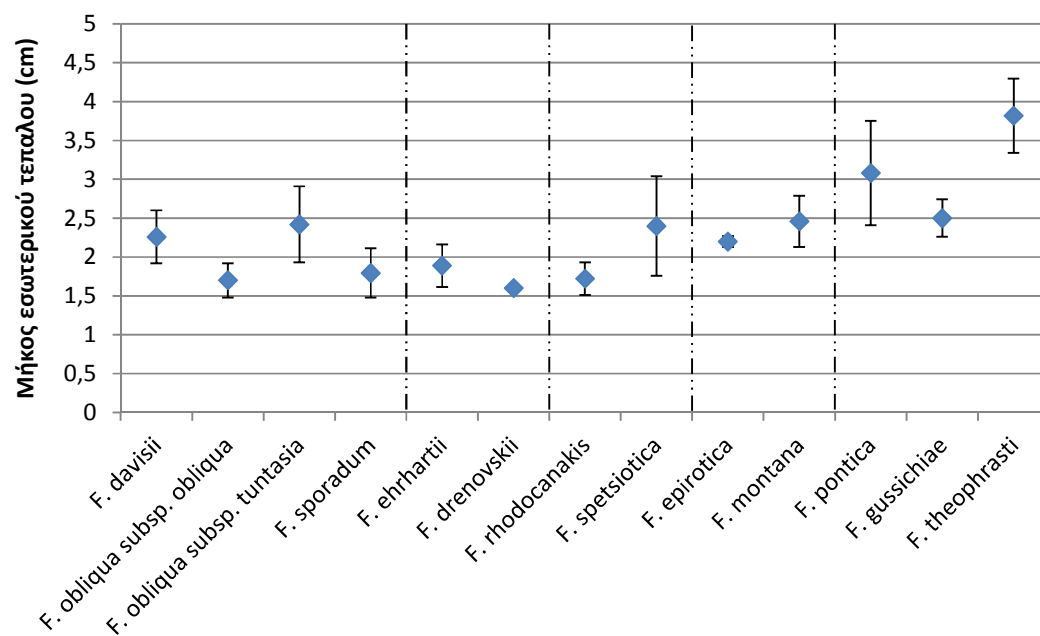


B

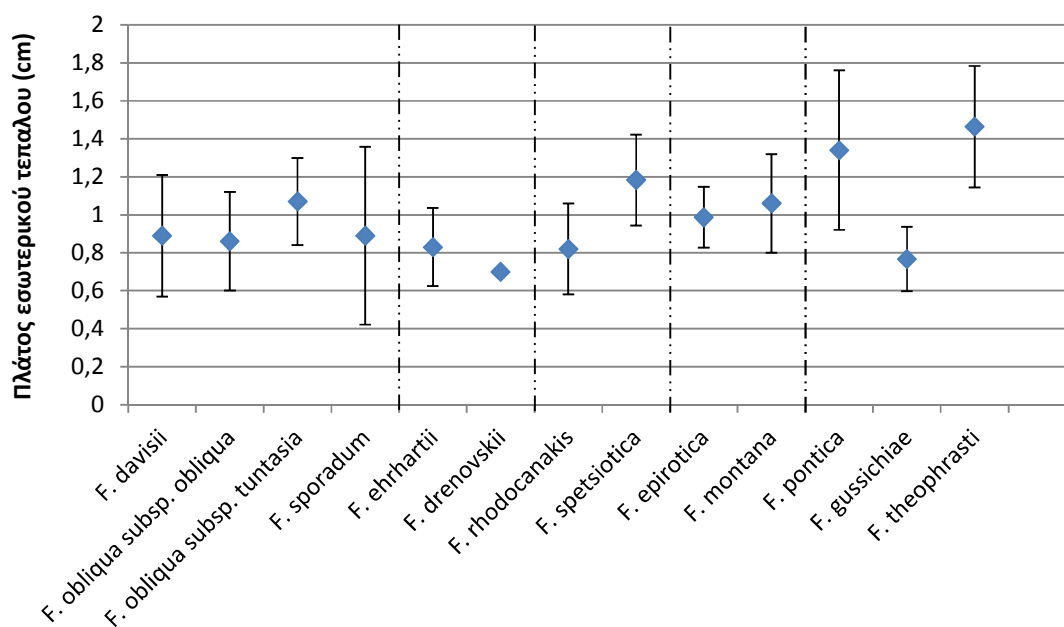


Εικόνα 2.17. Μέση τιμή και τυπική απόκλιση (Line charts) των παραμέτρων:
A, Μήκος (cm) και B, Πλάτος (cm) ανώτερου φύλλου.

A

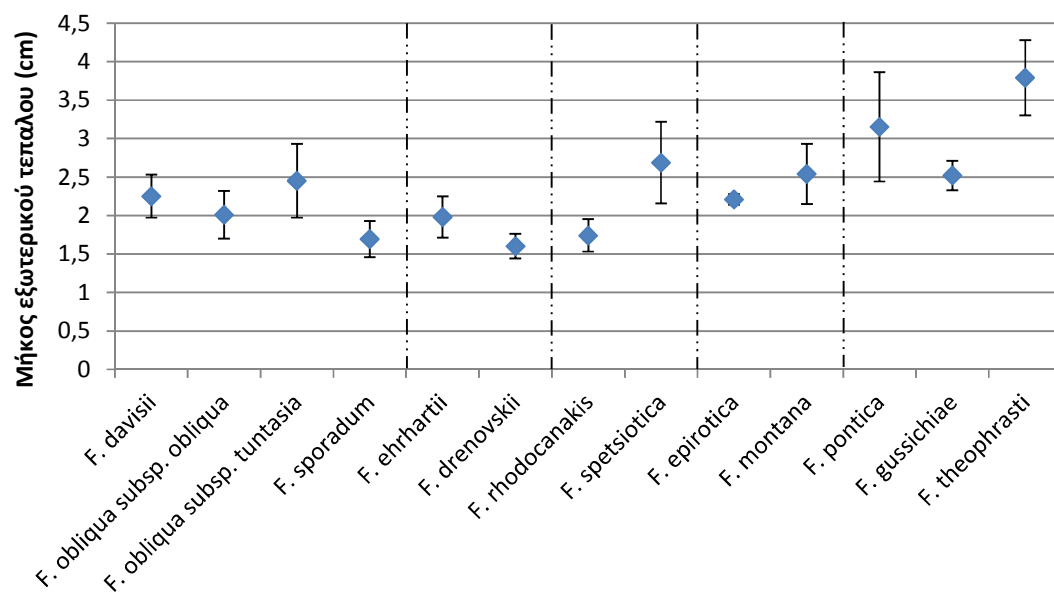


B

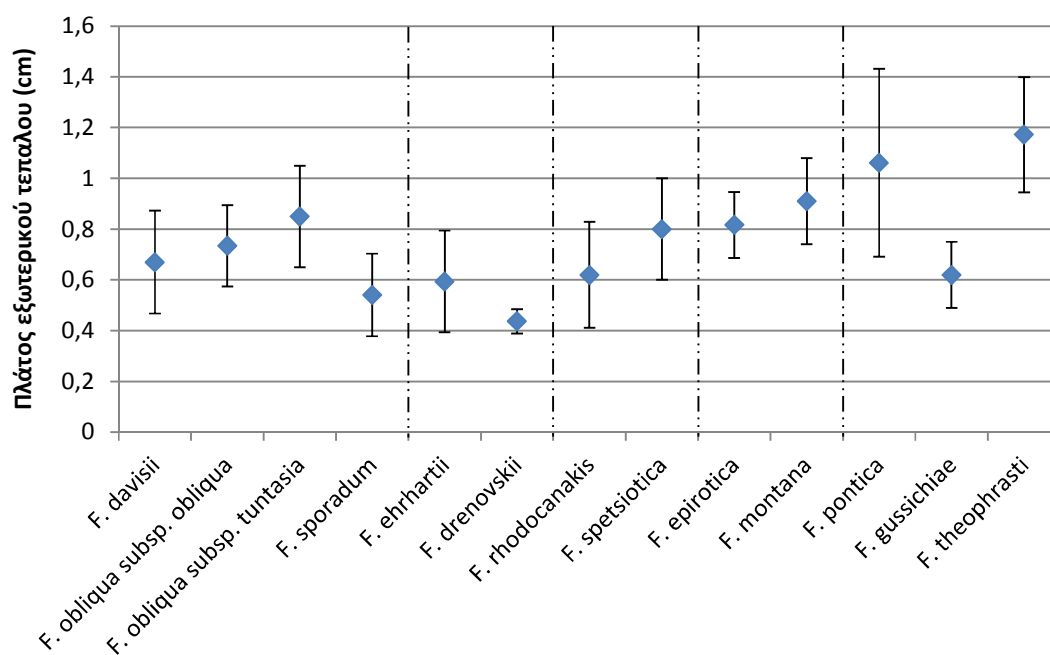


Εικόνα 2.18. Μέση τιμή και τυπική απόκλιση (Line charts) των παραμέτρων: A, Μήκος (cm) και B, Πλάτος (cm) εσωτερικού τεπάλου.

A



B



Εικόνα 2.19. Μέση τιμή και τυπική απόκλιση (Line charts) των παραμέτρων:
A, Μήκος (cm) και B, Πλάτος (cm) εξωτερικού τεπαλίου.

Η *Fritillaria sporadum* στα πλαίσια της παρούσας διατριβής κατατάχθηκε στην ομάδα των *Fritillaria* taxa με σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη, και διαφοροποιήθηκε από την *F. ehrhartii*, η οποία ομαδοποιήθηκε μαζί με την *F. drenovskii* στα *Fritillaria* taxa με εσωτερικά κίτρινα και εξωτερικά σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη. Πρόσφατα τα δύο πρώτα είδη θεωρήθηκαν συνώνυμα από τους Dimopoulos et al. (2013) και Strid (2016), παρ' ότι οι μορφολογικές τους διαφορές έχουν σημειωθεί ήδη από το 1984 από την Kamari (1984b). Εκτός από τη διαφορετική διαίρεση του στύλου (τρισχιδής στην περίπτωση της *F. sporadum* και μονοσχιδής στην *F. ehrhartii*), ένα σημαντικό ταξινομικό γνώρισμα με βάση το οποίο ο Boissier (1882) κατέτασσε τα είδη σε διαφορετικές sections, αποδεικνύεται ότι οι *F. sporadum* και *F. ehrhartii* παρουσιάζουν στατιστικές σημαντικές διαφορές στο ύψος του βλαστού [P (Sig 2-tailed) = 0.000, Εικ. 2.15A], στο μήκος του κατώτερου φύλλου [P (Sig 2-tailed) = 0.000, Εικ. 2.16A], το μήκος και πλάτος του ανώτερου φύλλου [P (Sig 2-tailed) = 0.000, Εικ. 2.17A και 2.17B αντίστοιχα], καθώς και το σχήμα και θέση των νεκταρίων (Πίνακας 2.1), γνωρίσματα αρκετά ώστε τα δύο είδη να είναι διακριτά μεταξύ τους.

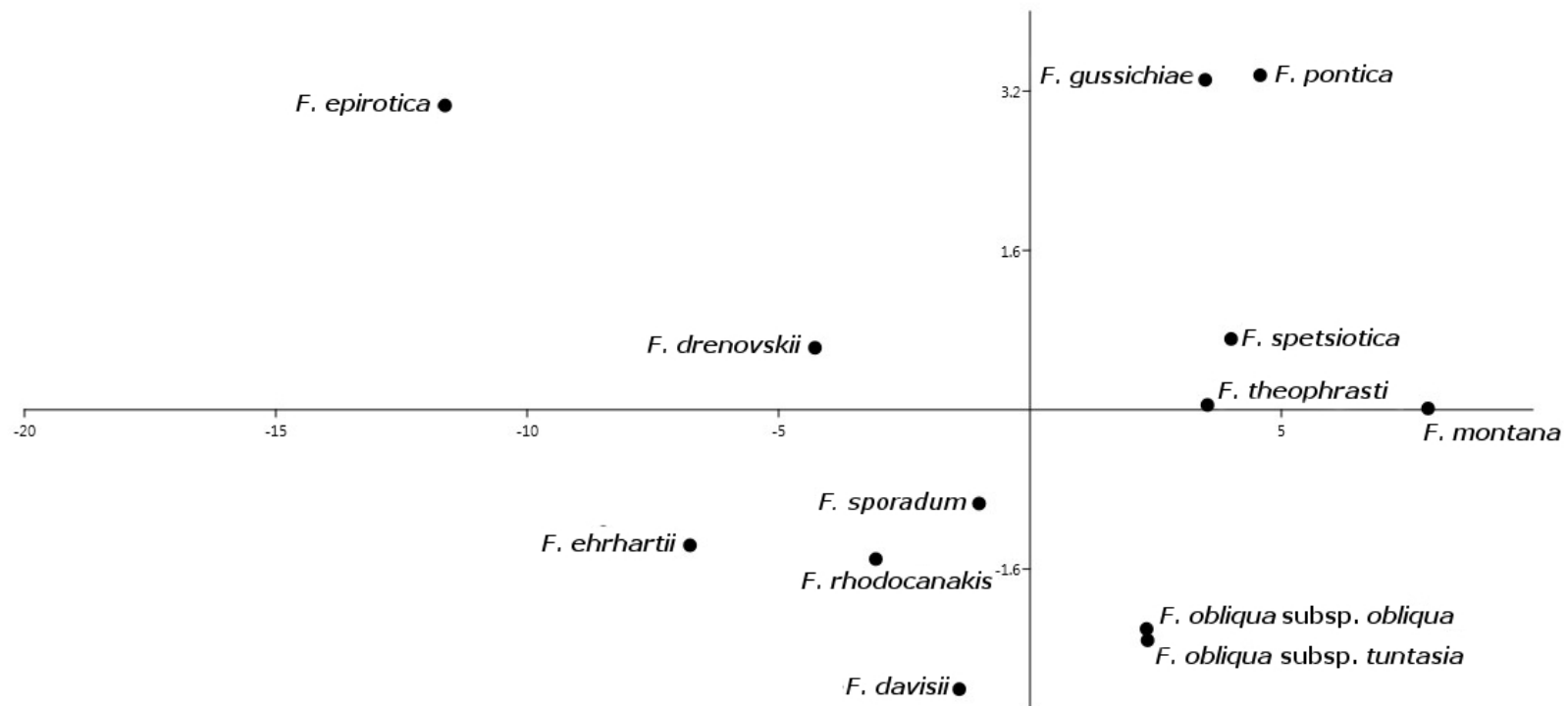
Οι *F. rhodocanakis* και *F. spetsiotica* συνιστούν την ομάδα των στενοενδημικών του Αργοσαρωνικού Κόλπου. Τα δύο είδη έχουν την ικανότητα να υβριδοποιούνται μεταξύ τους, αλλά και με την *F. graeca*, όταν συνυπάρχουν στη Χερσόνησο της Αργολίδας, με αποτέλεσμα τη δημιουργία υβριδογενών πληθυσμών με μορφολογικά ενδιάμεσες φόρμες (Kamari 2009b, Kamari and Phitos 2009c, Samaropoulou et al. 2019a). Το 1987 η Zaharof (1987a) περιέγραψε ένα τέτοιο υβρίδιο μεταξύ των *F. graeca* και *F. rhodocanakis* ως υποείδος *Fritillaria rhodocanakis* subsp. *argolica*. Επιπρόσθετα, οι Dimopoulos et al. (2013) και Strid (2016) θεώρησαν την *F. spetsiotica* συνώνυμο της *F. rhodocanakis* subsp. *argolica*, παρά τα σταθερά μορφολογικά χαρακτηριστικά της, τα οποία διατηρήθηκαν στην καλλιέργεια για περισσότερο από 15 χρόνια (Kamari 1991a, Samaropoulou et al. 2019a, 2019b). Όπως, όμως, παρατηρείται σε όλα τα line charts (Εικ. 2.15-2.19), η *F. spetsiotica* διαφέρει από την *F. rhodocanakis* παρουσιάζοντας μεγαλύτερες τιμές σε όλες τις μορφολογικές

παραμέτρους (Πίνακας 2.1), ενώ τα δύο είδη έχουν επιπλέον απομακρυσμένη κατανομή και στην πολυπαραγοντική ανάλυση (Εικ. 2.20).

Παρομοίως, τα φυτά που βρίσκονται στη νήσο Λέσβο είχαν αρχικά αναγνωρισθεί ως *F. pontica*, παρ' ότι μορφολογικές διαφορές είχαν παρατηρηθεί ήδη από τον Candargy από το 1897. Για να τα διαχωρίσουν, οι Kamari and Phitos (2000) περιέγραψαν το είδος *Fritillaria theophrasti*, το οποίο όμως αργότερα θεωρήθηκε πό τους Dimopoulos et al. (2013) και Strid (2016) συνώνυμο της *F. pontica*. Όμως, και σε αυτήν την περίπτωση, η μορφομετρική ανάλυση έδειξε ότι τα δύο είδη παρουσιάζουν απόκλιση ως προς το σχήμα των νεκταρίων (Πίνακας 2.1) και το μήκος του ανώτερου φύλλου (Εικ. 2.17A), αλλά και στατιστικά σημαντικές διαφορές στο πλάτος του ανώτερου φύλλου [P (Sig 2-tailed) = 0.001] και το μήκος του εσωτερικού [P (Sig 2-tailed) = 0.000] και του εξωτερικού τεπάλου [P (Sig 2-tailed) = 0.000]. Αυτή η διαφοροποίηση αντικατοπτρίζεται κι από τη διαχωρισμένη κατανομή τους στην πολυπαραγοντική ανάλυση (Εικ. 2.20). Έτσι η *F. theophrasti* μπορεί να θεωρηθεί ένα καλά διακριτό είδος από την *F. pontica*.

Πίνακας 2.1. Μέσες τιμές των ποσοτικών (cm) και ποιοτικών μορφολογικών παραμέτρων από τα μελετηθέντα *Fritillaria* taxa. Τύπος σχήματος νεκταρίων (I) λογχοειδή-τριγωνικά, (II) γραμμοειδή-λογχοειδή, (III) λογχοειδή, (IV) γραμμοειδή, (V) ωοειδή έως ελλειπτικώς ωοειδή, (VI) γραμμοειδή έως ωοειδή-λογχοειδή, (VII) ωοειδή.

Taxon	Ύψος βλαστού	Μήκος στύλου	Κατώτερο φύλλο Μήκος Πλάτος	Ανώτερο φύλλο Μήκος Πλάτος	Εσωτερικό τέπαλο Μήκος Πλάτος	Εξωτερικό τέπαλο Μήκος Πλάτος	Σχήμα νεκταρίων	Διαίρεση στύλου	Πτερύγια κάψας
<i>Fritillaria</i> taxa με σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη									
<i>F. davisii</i>	19.94	0.77	7.17 2.19	2.89 0.26	2.26 0.89	2.25 0.67	I	Τρισχιδής	-
<i>F. obliqua</i> subsp. <i>obliqua</i>	23.66	1.05	7.72 1.32	2.96 0.15	2 0.86	2.01 0.73	II	Τρισχιδής	-
<i>F. obliqua</i> subsp. <i>tuntasia</i>	23.33	1.25	9.37 1.22	3.7 0.2	2.42 1.07	2.45 0.85	II	Τρισχιδής	-
<i>F. sporadum</i>	20.1	0.86	7.91 1.25	3.83 0.37	1.70 0.89	1.69 0.54	III	Τρισχιδής	-
<i>Fritillaria</i> taxa με εσωτερικά κίτρινα και εξωτερικά σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη									
<i>F. ehrhartii</i>	14.8	0.74	5.55 1.41	1.92 0.13	1.89 0.83	1.98 0.59	II	Μονοσχιδής	-
<i>F. drenovskii</i>	17.17	0.87	5.35 0.25	2.7 0.1	1.6 0.7	1.6 0.44	IV	Τρισχιδής	-
<i>Fritillaria</i> taxa στενοενδημικά του Αργοσαρωνικού Κόλπου									
<i>F. rhodocanakis</i>	18.39	0.77	6.02 1.27	2.91 0.12	1.72 0.82	1.74 0.62	II	Τρισχιδής	-
<i>F. spetsiotica</i>	24.77	1.05	8.74 1.79	4.87 0.23	2.4 1.18	2.69 0.8	V	Τρισχιδής	-
<i>Fritillaria</i> taxa με σκούρα πορφυρά-καστανά, ασαφώς ψηφιδωτά (tessellated) άνθη									
<i>F. epirotica</i>	9.5	0.95	5.22 0.75	2.54 0.1	2.2 0.99	2.21 0.82	VI	Τρισχιδής	-
<i>F. montana</i>	29.29	0.82	6.07 0.39	3.72 0.14	2.46 1.06	2.54 0.91	IV	Τρισχιδής	-
<i>Fritillaria</i> taxa με χαρακτηριστικά πτερύγια στις κάψες									
<i>F. pontica</i>	25.31	1.07	6.88 0.93	5.13 0.61	3.08 1.34	3.15 1.06	VII	Τρισχιδής	+
<i>F. gussichiae</i>	24.41	1.05	6.27 1.08	4.75 0.24	2.5 0.77	2.52 0.62	VII	Τρισχιδής	+
<i>F. theophrasti</i>	24.65	1.11	5.29 0.97	4.25 0.41	3.82 1.46	3.79 1.17	III	Τρισχιδής	+



Εικόνα 2.20. Πολυπαραγοντική ανάλυση (PCA analysis) βασισμένη σε δεκατρείς ποιοτικές και ποσοτικές μορφολογικές παραμέτρους των μελετηθέντων ειδών *Fritillaria*.

Κεφάλαιο 3ο

ΚΑΡΥΟΛΟΓΙΑ

Η κυτταρολογία του γένους *Fritillaria* έχει αποτελέσει αντικείμενο ερευνητικού ενδιαφέροντος και μελέτης εδώ και πολλά χρόνια κυρίως λόγω του ιδιαίτερα μεγάλου μεγέθους του γονιδιώματος και των χρωμοσωμάτων του (Darlington 1935, 1937, Frankel 1940). Τα *Fritillaria* taxa άλλωστε χαρακτηρίζονται από 1C (τιμή που υποδηλώνει την ποσότητα του DNA της απλοειδούς σειράς πριν την αντιγραφή) μεταξύ των μεγαλύτερων που έχουν βρεθεί σε όλα τα αγγειόσπερμα (Bennett and Smith 1976, Sharma and Raina 2005).

Η μορφολογία του καρυστύπου είναι σχετικά σταθερή μεταξύ των ειδών *Fritillaria*. Πρόκειται συνήθως για διπλοειδείς, ασύμμετρους καρυστύπους με βασικό χρωμοσωματικό αριθμό $x = 12$. Εξάιρεση αποτελούν λίγα είδη με βασικό χρωμοσωματικό αριθμό $x = 9$ (3 είδη), 11 (2 είδη) και 13 (2 είδη). Αυτοί οι αριθμοί, όμως, θεωρείται πως έχουν προκύψει από σύντηξη (fusion) ή διάσπαση (fission) των χρωμοσωμάτων (La Cour 1978a, Kamari 1991a).

Οι καρυστύποι των ελληνικών *Fritillaria* taxa ακολουθούν το σύννηθες πρότυπο, δηλαδή αποτελούνται από $2n = 2x = 24$ χρωμοσώματα, με εξάιρεση την *F. montana* με $2n = 2x = 18$ χρωμοσώματα.

Η παρουσία και μορφολογία δορυφορικών χρωμοσωμάτων ποικίλει μεταξύ των ειδών ή και μεταξύ διαφορετικών πληθυσμών του ίδιου είδους (Runemark 1970, Bentzer et al. 1971, Mehra and Sachdeva 1976, Koul and Wafai 1980, Kamari 1984a, 1991a, 1996, Zaharof 1987b, Kamari and Phitos 2006, Samaropoulou et al. 2016, 2019a). Επιπρόσθετα, παρατηρούνται συχνά δευτερογενείς περισφίξεις και υπεράριθμα B-χρωμοσώματα (La Cour 1978b, 1978c, Kamari 1984a, 1991a, 1991b, Zaharof 1987b, 1989b, Kamari and Phitos 2006). Συνεπώς, κατά τη μελέτη του καρυστύπου στο συγκεκριμένο γένος δίνεται έμφαση σε τέτοιου είδους διαφοροποιήσεις και συγκεκριμένα ζεύγη χρωμοσωμάτων μελετώνται ως markers με σκοπό τον εντοπισμό διαφορών

μεταξύ των σχετικά σταθερών καρυοτύπων των ειδών (Kamari 1984b, Zaharof 1989b, Kamari and Phitos 2000, 2006). Τέλος, έχουν αναφερθεί μερικές περιπτώσεις τριπλοειδίας με $2n = 3x = 36$ χρωμοσώματα (Fedorov 1969, La Cour 1978a, Moore 1982, Marchant and Macfarlane 1980, Zaharof 1987b, Peruzzi et al. 2009) ή με $2n = 3x = 27$ χρωμοσώματα (Cesca 1986, Kamari 1991a).

Στους περισσότερους από τους αντιπροσώπους του γένους έχει ήδη πραγματοποιηθεί η κλασική κυτταρολογική μελέτη, η οποία όμως, εξαιτίας της προαναφερθείσας σχετικά σταθερής μορφολογίας καρυοτύπου μεταξύ των ειδών, δεν επαρκεί πάντα για να απαντηθούν ερωτήματα που αφορούν τις ταξινομικές σχέσεις μεταξύ των *Fritillaria* taxa. Στα πλαίσια της παρούσας Διδακτορικής Διατριβής πραγματοποιείται καρυομορφομετρική ανάλυση και στατιστική επεξεργασία κυτταρολογικών δεικτών, η οποία δεν είχε πραγματοποιηθεί κατά το παρελθόν.

Υλικά και μέθοδοι

Τα υπό μελέτη είδη καλλιεργήθηκαν μετά τη συλλογή τους στο Εργαστήριο Βοτανικής του Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών. Τα αποξηραμένα δείγματά τους κατατέθηκαν στο Βοτανικό Μουσείου του ίδιου Πανεπιστημίου (ACA). Τα στοιχεία συλλογής των μελετηθέντων δειγμάτων περιλαμβάνονται στο Παράρτημα Ι.

Δύο έως έξι άτομα από κάθε πληθυσμό μελετήθηκαν κυτταρολογικά. Οι αριθμοί καλλιέργειας που δόθηκαν αντιστοιχούσαν στους αριθμούς συλλογής. Οι βολβοί ως επί των πλείστων αποθηκεύονταν στους 4 °C κατά τους θερινούς μήνες και φυτεύονταν πάλι τους φθινοπωρινούς.

– **Προκατεργασία υλικού**

- i) Ακρορρίζια μήκους 1-2(-3) cm συνελέγησαν από καλλιεργημένα άτομα στη διάρκεια της έντονης βλαστητικής ανάπτυξης των φυτών (Φεβρουάριο — Μάιο), όταν και πραγματοποιούνται οι περισσότερες μιτωτικές διαιρέσεις. Οι συλλογές έγιναν κατά τις πρωινές ώρες (8:00-8:45 π.μ.), όταν ο αριθμός των μιτώσεων στα κύτταρά τους ήταν ο μέγιστος.
- ii) Τα ακρορρίζια τοποθετήθηκαν σε διάλυμα κολχικίνης με συγκέντρωση 0.05 % w/v ώστε να παρεμποδιστεί ο σχηματισμός της μιτωτικής ατράκτου κατά την πυρηνική διαίρεση, να συσπειρωθούν τα χρωμοσώματα και να καταστεί ευκρινής η μορφολογία και η θέση της πρωτογενούς και των δευτερογενών περισφίξεων.
- iii) Τα ακρορρίζια παρέμειναν στο διάλυμα της κολχικίνης για 6 ώρες σε θερμοκρασία δωματίου και καθ' όλη τη διάρκεια της νύχτας στους 4 °C.
- iv) Στη συνέχεια, τα ακρορρίζια μεταφέρθηκαν σε διάλυμα Carnoy (απόλυτη αιθυλική αλκοόλη:παγόμορφο οξικό οξύ σε αναλογία 3:1) για τη στερέωση των φάσεων της μίτωσης, όπου και παρέμειναν στους 4 °C για 24 ώρες.
- v) Μέχρι το επόμενο στάδιο επεξεργασίας, τα ακρορρίζια αποθηκεύθηκαν σε διάλυμα αλκοόλης 70-75% και διατηρήθηκαν σε χαμηλή θερμοκρασία (-20 °C).

– **Καρυομορφομετρική ανάλυση χρωμοσωμάτων**

Η μελέτη των καρυοτύπων έγινε σε ημιμόνιμα παρασκευάσματα σύμφωνα με την τεχνική σύνθλιψης (squash technique) των Östergren and Heneen (1962) και Kamari (1976).

- i) Τα ακρορρίζια υδρολύθηκαν στους 60 °C σε διάλυμα 1N HCl για 7-10 min ανάλογα με το taxon.
- ii) Για τη χρώση τα ακρορρίζια τοποθετήθηκαν στο αντιδραστήριο Feulgen (Feulgen's stain των Darlington and La Cour 1969) όπου παρέμειναν για 2.5 ώρες σε σκοτεινό μέρος. Το αντιδραστήριο βάφει επιλεκτικά το DNA κατά την διάρκεια αντίδρασης με την δεσοξυριβόζη στον πυρήνα. Η περιοχή της

πρωτογενούς περίσφιξης χρωματίζεται αχνά, ενώ το κυτταρόπλασμα είναι αρνητικό στη χρώση Feulgen.

- iii) Το ακραίο τμήμα των ακρορριζίων με πιο έντονη χρώση, το οποίο αντιστοιχεί στην περιοχή της μεριστωματικής ζώνης (με τον μεγαλύτερο αριθμό μιτωτικών διαιρέσεων), αποκόπηκε και τοποθετήθηκε σε αντικειμενοφόρο πλάκα με μια σταγόνα υδατικού διαλύματος οξικού οξέος 45%. Εκεί κατατεμαχίστηκε και καλύφθηκε με υάλινη καλυπτρίδα. Με διηθητικό χαρτί απομακρύνθηκε η περίσσεια του οξικού οξέος. Το ριζίδιο συνθλίφθηκε με μηχανικό τρόπο κάτω από στεγνό διηθητικό χαρτί που κάλυπτε την καλυπτρίδα. Ασκώντας ισχυρή μηχανική πίεση (με τον αντίχειρα σε κατακόρυφη θέση), το υλικό προς παρατήρηση τοποθετήθηκε σε ένα οπτικό επίπεδο.
- iv) Τα παρασκευάσματα παρατηρήθηκαν σε μικροσκόπιο AXIOLAB Zeiss με καταδυτικό planapo φακό X40, X63 και X100, και η φωτογράφιση των καρυοτύπων έγινε με ψηφιακή φωτογραφική μηχανή Canon EOS 600D.
- v) Για την ανάλυση της μορφολογίας των χρωμοσωμάτων παρατηρήθηκαν όσον το δυνατό περισσότεροι πυρήνες (τουλάχιστον 5 για κάθε άτομο που μελετήθηκε) στο στάδιο της μετάφασης, με τον ίδιο περίπου βαθμό συσπείρωσης και με την ίδια πάντοτε κλίμακα (10 μm).

– Χρωμοσωματικές μετρήσεις

Κατά την καρυομορφομετρική μελέτη πραγματοποιήθηκε μέτρηση των χρωμοσωμάτων για την εξακρίβωση του χρωμοσωματικού αριθμού και του βαθμού πολυπλοκειδίας κάθε taxon. Με την μέτρηση του μήκους των μικρών και μεγάλων βραχιόνων έγινε εφικτή η κατάταξη των χρωμοσωμάτων σε κατηγορίες, με βάση τη θέση της πρωτογενούς περίσφιξης (κεντρομέρος) και την αναλογία των βραχιόνων (r-index). Αναλόγως προέκυψε ο χαρακτηρισμός της μορφολογίας των χρωμοσωμάτων (Πίνακας 3.1) σύμφωνα με τους Levan et al. (1965), Stebbins (1971) και Kamari (1976) και ακολουθώντας τις τροποποιήσεις των Sybenga (1959), Bentzer et al. (1971) και Favarger (1978). Επακόλουθα δόθηκε η μορφολογία καρυοτύπου (karyotype formula) για κάθε taxon.

Πίνακας 3.2. Καθορισμός της μορφολογίας των χρωμοσωμάτων με βάση την αναλογία των βραχιόνων (Stebbins 1971, Kamari 1976).

Συμβολισμός	Ορολογία	Θέση Κεντρομέρους	Αναλογία βραχιόνων $r - index = l/s$
M, m	Μετακεντρικό	Μέση περιοχή	1.0 – 1.7
sm	Υπομετακεντρικό	Υπομέση περιοχή	1.7 – 3.0
st	Ακροκεντρικό	Υποτελική περιοχή	3.0 – 7.0
t	Υποτελοκεντρικό	Τελική περιοχή	7.0 - ∞
T	Τελοκεντρικό	Τελικό σημείο	∞

Για κάθε taxon υπολογίστηκαν, επίσης, το μέσο ελάχιστο (min) και μέγιστο (max) μήκος χρωμοσώματος, το συνολικό μήκος όλων των χρωμοσωμάτων (Total Chromosome Length, TCL), το συνολικό μήκος της απλοειδούς σειράς (Total Haploid Length, THL), καθώς και ο μέσος όρος του μήκους των χρωμοσωμάτων (Average Chromosome Length, ACL).

Για τη σύγκριση των marker – χρωμοσωμάτων μετρήθηκαν επιπλέον (Πίνακας 3.2): η αναλογία των βραχιόνων (r-index), το σχετικό μήκος (Relative length), ο κεντρομερικός δείκτης (centromeric index) και η αναλογία της διαφοράς των βραχιόνων (arm difference ratio). Στην περίπτωση που χρωμοσώματα με μικρούς δορυφόρους (SAT-χρωμοσώματα) θεωρήθηκαν markers, δεν ελήφθησαν υπόψη το μέγεθος του δορυφόρου και η διαφορετική κάθε φορά απόστασή του από τον βραχίονα. Αντίθετα, στην περίπτωση που οι δορυφόροι ήταν μεγαλύτερου μεγέθους από αυτό του βραχίονα, το μέγεθος τους συνυπολογίστηκε και το χρωμόσωμα χαρακτηρίστηκε ως φέρον δευτερογενή περίσφιξη.

Όσον αφορά τη μελέτη της ασυμμετρίας των καρυοτύπων (Πίνακας 3.2), υπολογίστηκαν οι δείκτες interchromosomal asymmetry (CV_{CL}), και intrachromosomal asymmetry (M_{CA}), που υποδηλώνουν την ασυμμετρία στο μέγεθος και την παρουσία κυρίως υποτελοκεντρικών και τελοκεντρικών χρωμοσωμάτων αντίστοιχα, σύμφωνα με τους Paszko (2006), Watanabe et al. (1999), Peruzzi and Eroğlu (2013), Peruzzi and Altinordu (2014). Η ετερογένεια

της θέσης του κεντρομέρους (coefficient of variation of centromeric index, CV_{CI}) μελετήθηκε σύμφωνα με τους Paszko (2006), Peruzzi and Altinordu (2014).

Για τη σύγκριση μεταξύ των καρυοτύπων διαφορετικών taxa πραγματοποιήθηκε πολυπαραγοντική ανάλυση με βάση έξι κυτταρολογικές παραμέτρους: $2n$, x , THL , CV_{CL} , CV_{CI} και M_{CA} (Peruzzi and Altinordu 2014).

Οι καρυομορφομετρικοί δείκτες (Πίνακας 3.2) αναλύθηκαν με τη βοήθεια των προγραμμάτων Microsoft Office Excel 2007, IBM SPSS Statistics version 22 and Past 3.03.

Πίνακας 3.2. Καρυομορφομετρικοί δείκτες.

r-index	$\frac{l \text{ (μεγάλος βραχίονας)}}{s \text{ (μικρός βραχίονας)}}$
R-length	$\frac{l + s}{\Sigma n(l + s)/2}$
Centromeric index	$\frac{l}{l + s}$
Arm difference ratio	$\frac{l - s}{l + s}$
min	min $l+s$
max	max $l+s$
TCL	$\Sigma n(l+s)$
ACL	mean $l+s$
THL	$\Sigma n(l+s)/2$
CV_{CL}	$\frac{SD}{\text{mean } l+s} \times 100$
M_{CA}	$\text{mean } \frac{l-s}{l+s} \times 100$
CV_{CI}	$\frac{SD}{\text{mean } \frac{s}{l+s}} \times 100$

– **Προσδιορισμός του αριθμού των πυρηνίσκων με χρώση *silver nitrate***

Η χρώση με νιτρικό άργυρο (*silver nitrate*) αποτελεί την πιο κοινή και αποτελεσματική μέθοδο για τον εντοπισμό των περιοχών οργανωτών των πυρηνίσκων (NORs - nucleolar organizer regions). Οι NORs εντοπίζονται κυρίως στις δευτερογενείς περισφίξεις των χρωμοσωμάτων (Bareka 2007) και ο προσδιορισμός τους αποτελεί σημαντικό εργαλείο στις εξελικτικές και κυτταρογενετικές μελέτες (Galetti 1998).

Στα πλαίσια της παρούσας διατριβής παρατηρήθηκε ο αριθμός των πυρηνίσκων σε μεσοφασικούς πυρήνες χρησιμοποιώντας για πρώτη φορά ένα τροποποιημένο πρωτόκολλο, βασισμένο σε αυτό των Kavalco and Pazza (2004). Η τροποποιημένη πειραματική διαδικασία οδήγησε στη μείωση του χρόνου αναμονής και παρακολούθησης, αλλά και την ταυτόχρονη προετοιμασία πολλαπλών παρασκευασμάτων. Επιπρόσθετα, με το νέο αυτό πρωτόκολλο αποφεύχθηκε η κατακρήμνιση θραυσμάτων αργύρου.

- i) Τα ακρορρίζια υδrolύθηκαν στους 60 °C σε διάλυμα 1N HCl για 8 λεπτά και εμβαπτίστηκαν σε ζεστό νερό.
- ii) Στη συνέχεια τοποθετήθηκαν σε αντικειμενοφόρο πλάκα με δύο σταγόνες υδατικού διαλύματος ζελατίνης (1%) και τέσσερις σταγόνες υδατικού διαλύματος AgNO₃ (25% μαζί με δύο σταγόνες φορμικού οξέος).
- iii) Μετά από ελαφριά μηχανική σύνθλιψη, τα ακρορρίζια παρέμειναν στους 60 °C για 30 λεπτά.
- iv) Η παρατήρηση έγινε σε μικροσκόπιο AXIOLAB Zeiss με καταδυτικό planapo φακό X40, X63 και X100, και η φωτογράφιση των καρυστύπων με ψηφιακή φωτογραφική μηχανή Canon EOS 600D.

Αποτελέσματα

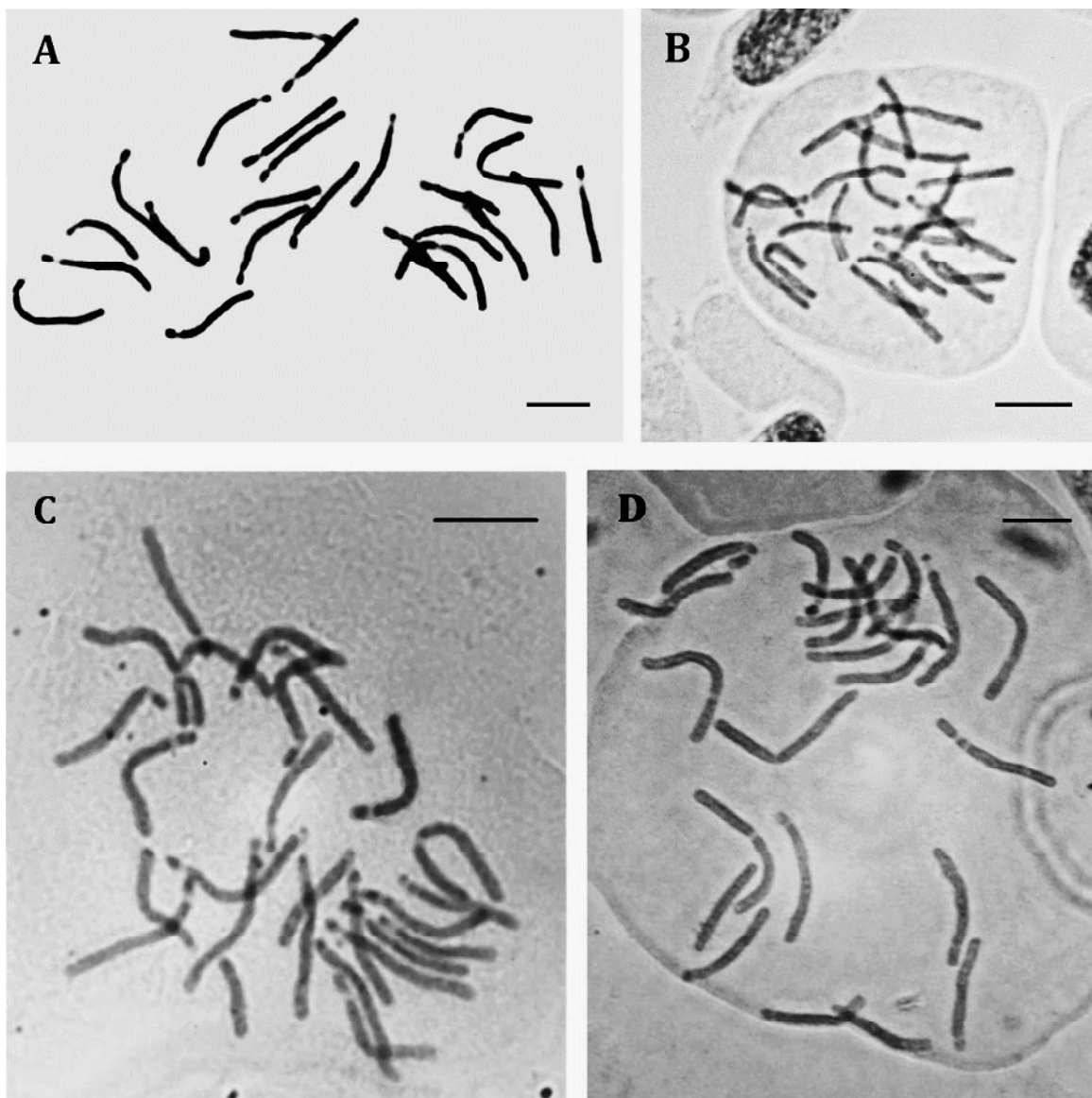
— *Fritillaria* taxa με σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη (Πίνακας 3.3)

Fritillaria davisii — $2n = 2x = 24$

Το είδος είναι διπλοειδές με $2n = 2x = 24$ χρωμοσώματα, των οποίων το μέγεθος κυμαίνεται από 13.28 έως 22.40 μm , ενώ το μέσο μήκος των χρωμοσωμάτων (ACL) ισούται με 16.62 μm (Πίνακας 3.4). Η *F. davisii* παρατηρήθηκε με το μεγαλύτερο συνολικό μήκος χρωμοσωμάτων στην ομάδα των taxa με σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη (TCL = 398.82 μm). Ο καρυότυπος του είδους είναι ασύμμετρος ως προς τη μορφολογία των χρωμοσωμάτων ($M_{CA} = 63.85$), αλλά συμμετρικός ως προς το μέγεθός τους ($CV_{CL} = 16.55$), ενώ παρουσιάζει ετερογένεια στη θέση του κεντρομέρους ($CV_{CI} = 52.70$). Τρία χρωμοσωματικά ζεύγη χαρακτηρίζονται ως markers: το μεγαλύτερο σε μέγεθος ζεύγος μετακεντρικών, το δεύτερο σε μέγεθος ζεύγος υπομετακεντρικών χρωμοσωμάτων, το οποίο φέρει δευτερογενή περισφιξη κοντά στο κεντρομέρος και το πέμπτο ακροκεντρικό ζεύγος χρωμοσωμάτων με δορυφόρο στον μικρό βραχίονα (Πίνακας 3.5). Δευτερογενείς περισφίξεις κοντά στο κεντρομέρος παρατηρούνται και σε άλλα χρωμοσώματα, παρ' όλα αυτά η παρουσία τους δεν είναι σταθερή.

Πίνακας 3.3. Προέλευση και αριθμός καταχώρησης των μελετηθέντων *Fritillaria* taxa.

Taxon	Πληθυσμός	Αριθμός καταχώρησης
<i>F. davisii</i>	Peloponnisos, Lakonia, Mani	F201
	Peloponnisos, Lakonia, Vatheia	F7
<i>F. obliqua</i> subsp. <i>obliqua</i>	Stereia Ellas, Attiki, Tourkovounia Hills	F54
	Stereia Ellas, Attiki, Marathonas	SF1052
	Stereia Ellas, Attiki, Mt. Parnitha	SF1060
<i>F. obliqua</i> subsp. <i>tuntasia</i>	Aegean Isl., Kiklades Isl., Giaros	F53
	Aegean Isl., Kiklades Isl., Serifos	SF1065
<i>F. sporadum</i>	Aegean Isl., North Sporades Isl., Gioura	F19



Εικόνα 3.1. Μιτωτικές μεταφάσεις ειδών *Fritillaria*: A, *F. davisii* ($2n = 2x = 24$); B, *F. obliqua* subsp. *obliqua* ($2n = 2x = 24$); C, *F. obliqua* subsp. *tuntasia* ($2n = 2x = 24$); D, *F. sporadum* ($2n = 2x = 24$).
Κλίμακα = 10 µm.

***Fritillaria obliqua* subsp. *obliqua* — $2n = 2x = 24$**

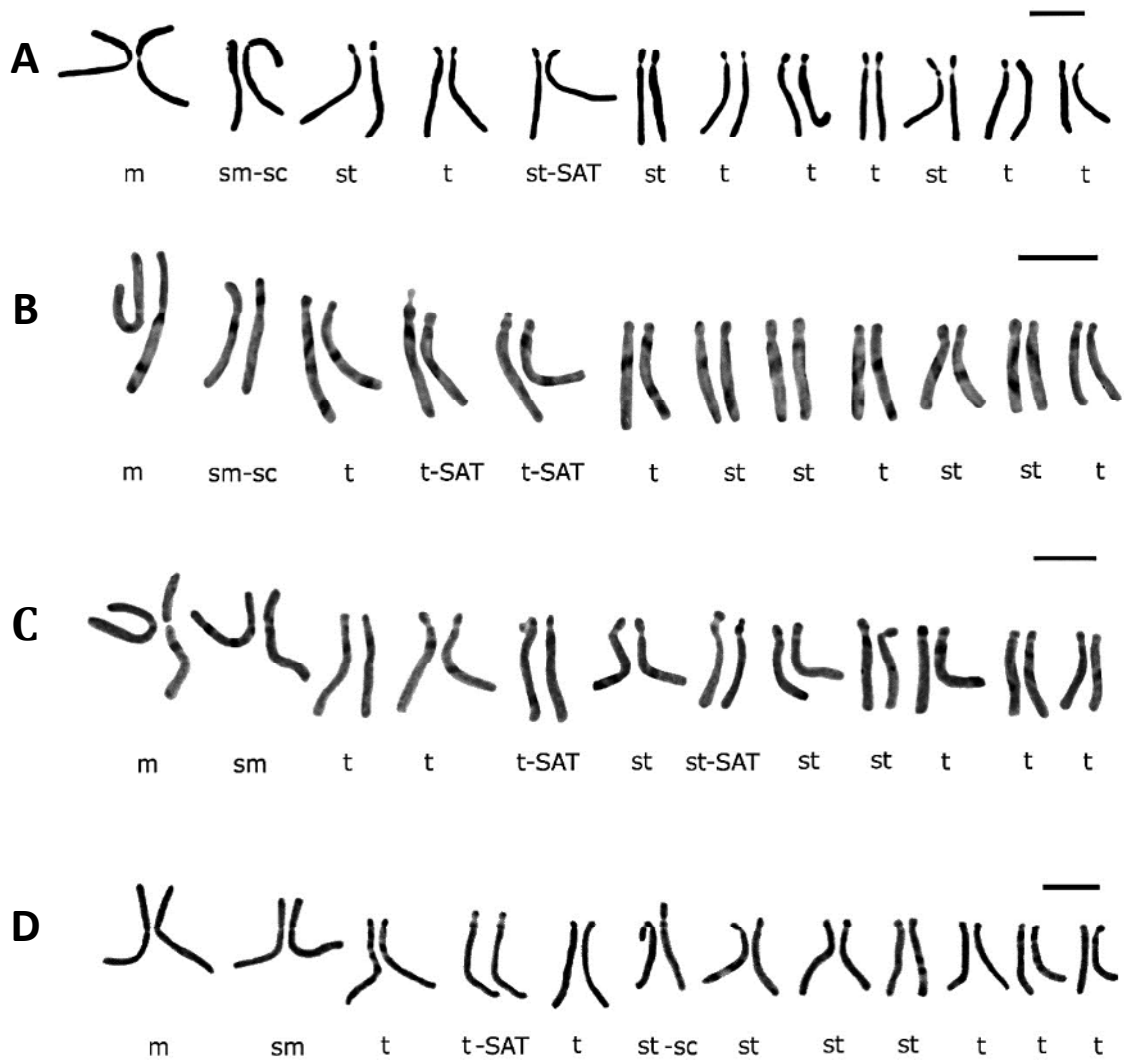
Ο καρυότυπος της *F. obliqua* subsp. *obliqua* χαρακτηρίζεται από τον κοινό χρωμοσωματικό αριθμό $2n = 2x = 24$ (Εικ. 3.1B). Τα χρωμοσώματα κυμαίνονται σε μέγεθος από 11.32 έως 18.61 μm , ενώ το συνολικό και το μέσο μήκος χρωμοσωμάτων ισούνται με 341.06 και 14.21 μm αντιστοίχως. Ο καρυότυπος είναι συμμετρικός ως προς το μέγεθος των χρωμοσωμάτων ($CV_{CL} = 14.91$) και ασύμμετρος ως προς τη μορφολογία τους ($M_{CA} = 67.70$). Η ετερογένεια στη θέση του κεντρομέρους ποικίλει, επίσης, μεταξύ των χρωμοσωμάτων ($CV_{CI} = 62.01$). Ως markers παρατηρούνται τέσσερα χρωμοσωματικά ζεύγη: το πρώτο και το δεύτερο μεγαλύτερο σε μέγεθος ζεύγος χρωμοσωμάτων, μετακεντρικό και υπομετακεντρικό με δευτερογενή περίσφιξη αντίστοιχα, καθώς και το τέταρτο και πέμπτο ζεύγος υποτελοκεντρικών χρωμοσωμάτων με δορυφόρο στον μικρό βραχίονα (Πίνακας 3.5).

***Fritillaria obliqua* subsp. *tuntasia* — $2n = 2x = 24$**

Ο καρυότυπος του υποείδους είναι διπλοειδής με $2n = 2x = 2m + 2sm-sc + 8t + 4t-SAT + 8st = 24$ χρωμοσώματα (Πίνακας 3.4). Το ελάχιστο και μέγιστο χρωμοσωματικό μήκος που παρατηρείται είναι 11.58 και 20.66 μm αντίστοιχα. Το TCL ισούται με 360.25 μm και το ACL με 15.01 μm (Πίνακας 3.4). Το μέγεθος των χρωμοσωμάτων καθιστά τον καρυότυπο συμμετρικό ($CV_{CL} = 16.04$), ενώ η μορφολογία τους ασύμμετρο ($M_{CA} = 67.69$). Ο καρυότυπος είναι, επίσης, ασύμμετρος ως προς το CV_{CI} (58.67). Τα marker χρωμοσώματα στην περίπτωση της *Fritillaria obliqua* subsp. *tuntasia* είναι κατά σειρά μεγέθους τα εξής: το πρώτο μετακεντρικό (m) ζεύγος, το δεύτερο υπομετακεντρικό (sm) ζεύγος, το πέμπτο υποτελοκεντρικό (t) δορυφορικό ζεύγος και το έβδομο ακροκεντρικό (st) δορυφορικό ζεύγος χρωμοσωμάτων (Πίνακας 3.5).

***Fritillaria sporadum* — $2n = 2x = 24$**

Η *Fritillaria sporadum* χαρακτηρίζεται από διπλοειδή καρυότυπο με $2n = 24$ χρωμοσώματα (Εικ. 3.1D), των οποίων το μέγεθος κυμαίνεται μεταξύ των 12.06 και 20.51 μm , ενώ το μέσο μήκος τους ισούται με 14.99 μm . Το TCL του καρυοτύπου υπολογίζεται ίσο με 359.81 μm . Ως προς τη συμμετρία του (Πίνακας 3.4), ο καρύτυπος ακολουθεί το πρότυπο των υπολοίπων σε αυτή την ομάδα, δηλαδή παρουσιάζει συμμετρία ως προς το μέγεθος των χρωμοσωμάτων ($CV_{CL} = 16.88$), ασυμμετρία ως προς τη μορφολογία των χρωμοσωμάτων ($M_{CA} = 66.51$) και ετερογένεια στη θέση του κεντρομέρους ($CV_{CI} = 58.74$). Τέσσερα ζεύγη χρωμοσωμάτων μπορούν να διακριθούν ως markers: τα δύο μεγαλύτερα σε μέγεθος ζεύγη, μετακεντρικών (m) και υπομετακεντρικών (sm) χρωμοσωμάτων, το τέταρτο σε μέγεθος ζεύγος υποτελοκεντρικών (t) με δορυφόρο στον μικρό βραχίονα και το έκτο ζεύγος ακροκεντρικών (st) με δευτερογενή περίσφιξη κοντά στο κεντρομέρος (Εικ. 3.2D).



Εικόνα 3.2. Καρυογράμματα ειδών *Fritillaria*: A, *F. davisii*; B, *F. obliqua* subsp. *obliqua*; C, *F. obliqua* subsp. *tuntasia*; D, *F. sporadum*. Κλίμακα = 10 μm. SAT = δορυφόρος (satellite), sc = δευτερογενής περίσφιξη (secondary constriction).

Πίνακας 3.4. Καρυομορφομετρικοί δείκτες των *Fritillaria* taxa της ομάδας με σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη: χρωμοσωματικός αριθμός (2n), ολικό (TCL) και μέσο (ACL) χρωμοσωματικό μήκος (μm), συνολικό μήκος απλοειδούς σειράς [THL (μm)], μέγιστο (max l+s) και ελάχιστο (min l+s) χρωμοσωματικό μήκος (μm), δείκτες ασυμμετρίας καρυοτύπου (CV_{CL} και M_{CA}), δείκτης ετερογένειας της θέσης του κεντρομέρους (CV_{CL}).

Taxon	2n	Karyotype formula	max (SD)	min (SD)	TCL (SD)	THL (SD)	ACL (SD)	CV _{CL} (SD)	CV _{CL} (SD)	M _{CA} (SD)
<i>F. davisii</i>	24	2m + 2sm-sc + 12t + 6st+ 2st-SAT	22.40 (1.15)	13.28 (1.08)	398.82 (38.06)	199.41 (19.03)	16.62 (1.59)	52.70 (0.68)	16.55 (0.89)	63.85 (2.03)
<i>F. obliqua</i> subsp. <i>obliqua</i>	24	2m + 2sm-sc + 8t + 4t-SAT + 8st	18.61 (1.37)	11.32 (0.69)	341.06 (16.12)	170.53 (8.06)	14.21 (0.67)	62.01 (2.71)	14.91 (1.27)	67.70 (0.96)
<i>F. obliqua</i> subsp. <i>tuntasia</i>	24	2m + 2sm + 10t + 2t-SAT + 6st + 2st-SAT	20.66 (1.92)	11.58 (1.35)	360.25 (40.72)	180.13 (20.36)	15.01 (1.7)	58.67 (3.14)	16.04 (0.36)	67.69 (0.95)
<i>F. sporadum</i>	24	2m + 2sm + 10t + 2t-SAT + 6st + 2st-sc	20.51 (2.08)	12.06 (0.43)	359.81 (13.08)	179.91 (6.54)	14.99 (0.55)	58.74 (3.75)	16.88 (0.41)	66.51 (0.72)

SAT = δορυφόρος (satellite), sc = δευτερογενής περίσφιξη (secondary constriction), SD = τυπική απόκλιση (standard deviation).

Πίνακας 3.5. Καρυομορφομετρικοί δείκτες των marker χρωμοσωμάτων των *Fritillaria* taxa της ομάδας με σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη: marker χρωμοσωματικά ζεύγη, μήκος μεγάλου (l) και μικρού (s) βραχίονα (μm), μήκος χρωμοσώματος (l+s), r-index, Centromeric index, Arm difference ratio, R-length.

Taxon	Marker χρωμοσώματα	l (SD)	s (SD)	l+s (SD)	r- index (SD)	Centromeric index (SD)	Arm difference ratio (SD)	R-length (SD)
<i>F. davisii</i>	m	12.94 (0.95)	9.46 (0.68)	22.4 (1.15)	1.38 (0.153)	0.58 (0.03)	1.16 (0.05)	0.06 (0.002)
	sm - sc	14.41 (1.95)	6.86 (0.64)	21.27 (2.34)	2.11 (0.246)	0.68 (0.03)	0.35 (0.05)	0.05 (0.002)
	st - SAT	15.39 (1.72)	2.25 (0.17)	17.65 (1.79)	6.84 (0.736)	0.87 (0.01)	0.74 (0.030)	0.04 (0.0003)
<i>F. obliqua</i> <i>subsp. obliqua</i>	m	10.61 (0.83)	8.01 (0.75)	18.61 (1.38)	1.33 (0.11)	0.57 (0.02)	0.14 (0.04)	0.06 (0.003)
	sm - sc	11.42 (0.67)	4.57 (0.41)	15.99 (0.99)	2.51 (0.17)	0.71 (0.01)	0.43 (0.03)	0.05 (0.002)
	t-SAT	13.74 (1.34)	1.53 (0.45)	15.27 (1.48)	9.6 (2.67)	0.9 (0.03)	0.8 (0.05)	0.05 (0.004)
	t-SAT	11.58 (1.75)	1.36 (0.40)	12.94 (1.58)	9.13 (3.06)	0.89 (0.04)	0.78 (0.07)	0.04 (0.003)
<i>F. obliqua</i> <i>subsp. tuntasia</i>	m	12.5 (1.11)	8.16 (0.89)	20.66 (1.92)	1.54 (0.1)	0.61 (0.02)	0.21 (0.03)	0.06 (0.002)
	sm	11.97 (1.47)	5.47 (0.52)	17.44 (1.86)	2.19 (0.19)	0.69 (0.02)	0.37 (0.04)	0.05 (0.001)
	t-SAT	14.88 (2.19)	1.67 (2.22)	16.55 (2.19)	8.93 (1.31)	0.9 (0.01)	0.8 (0.03)	0.05 (0.001)
	st-SAT	11.62 (1.41)	2.14 (0.67)	13.76 (2.08)	5.6 (1.1)	0.85 (0.03)	0.69 (0.05)	0.04 (0.001)
<i>F. sporadum</i>	m	12.18 (1.5)	8.33 (0.66)	20.51 (2.08)	1.46 (0.11)	0.59 (0.02)	0.19 (0.04)	0.06 (0.004)
	sm	12.75 (1.09)	5.72 (0.41)	18.47 (1.27)	2.24 (0.21)	0.69 (0.02)	0.38 (0.04)	0.05 (0.004)
	t-SAT	14.46 (0.17)	1.48 (0.04)	15.95 (0.14)	9.75 (0.35)	0.01 (0.003)	0.81 (0.01)	0.04 (0.002)
	st - sc	11.88 (0.75)	2.72 (0.19)	14.6 (0.85)	4.38 (0.29)	0.81 (0.01)	0.63 (0.02)	0.04 (0.002)

SAT = δορυφόρος (satellite), sc = δευτερογενής περίσφιξη (secondary constriction), SD = τυπική απόκλιση (standard deviation).

Συμπεράσματα

Όλα τα είδη της ομάδας των *Fritillaria* taxa με σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη φέρουν καρυότυπους με τον τυπικό χρωμοσωματικό αριθμό $2n = 2x = 24$, ενώ σε καμία περίπτωση δεν παρατηρήθηκε το φαινόμενο της πολυπλοειδίας. Επιπλέον, όλοι οι καρυότυποι χαρακτηρίζονται από τέσσερα χρωμοσωματικά ζεύγη - markers, εκτός από αυτόν της *F. davisii*, στον οποίο παρατηρούνται τρία marker ζεύγη (Πίνακας 3.5). Η παρουσία δύο μετακεντρικών και δύο υπομετακεντρικών χρωμοσωμάτων παραμένει σταθερή μεταξύ των markers σε όλους τους καρυότυπους.

Στον καρυότυπο της *F. davisii* το τρίτο marker ζεύγος είναι ακροκεντρικό, με μικρό δορυφόρο στον μικρό βραχίονα. Επίσης, στο υπομετακεντρικό ζεύγος παρατηρείται μία δευτερογενής περίσφιξη κοντά στο κεντρομέρος. Μελέτη για την καρυολογία του είδους έχει πραγματοποιηθεί στο παρελθόν από την Zaharof (1989a), η οποία, επίσης, παρατήρησε την παρουσία της δευτερογενούς περίσφιξης στα υπομετακεντρικά χρωμοσώματα σε μερικά άτομα, αλλά και τριών ή τεσσάρων δορυφορικών ακροκεντρικών χρωμοσωμάτων.

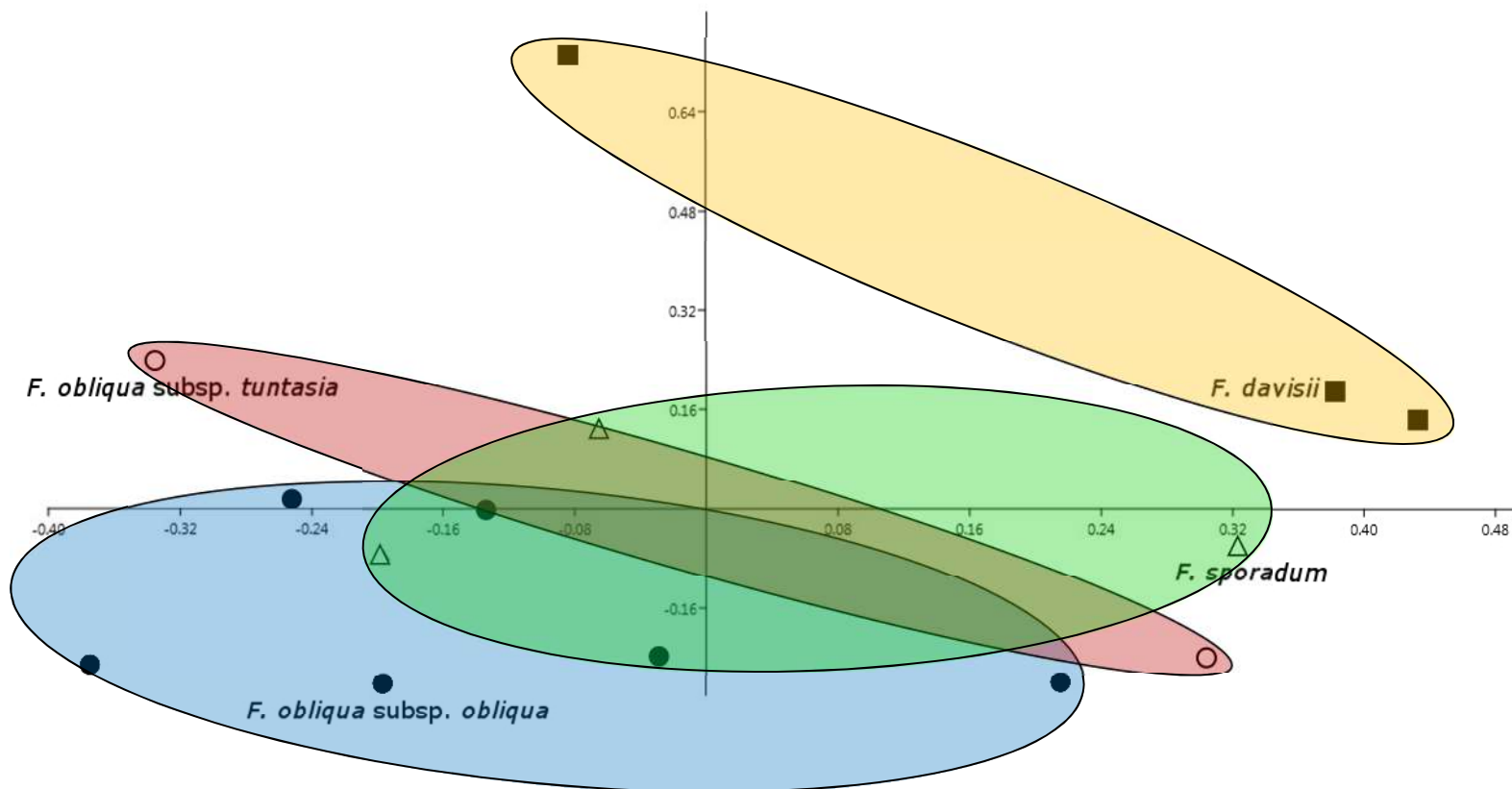
Το τυπικό υποείδος της *F. obliqua*, εκτός από τα μετακεντρικά και υπομετακεντρικά, φέρει, επίσης, τέσσερα υποτελοκεντρικά χρωμοσώματα με δορυφόρο. Τα υπομετακεντρικά χρωμοσώματα, και στην περίπτωση της *F. obliqua* subsp. *obliqua* χαρακτηρίζονται από δευτερογενή περίσφιξη κοντά στο κεντρομέρος. Ο χρωμοσωματικός αριθμός $2n = 24$ δόθηκε για πρώτη φορά για το είδος *F. obliqua* s.l. από τον Phitos (1982), αλλά η μορφολογία του καρυότυπου μελετήθηκε από την Kamari (1984a), η οποία παρατήρησε, επίσης, τέσσερα υποτελοκεντρικά δορυφορικά χρωμοσώματα, αλλά και δευτερογενείς περισφίξεις σε περισσότερα ζεύγη χρωμοσωμάτων, καθώς και 2-3 B-χρωμοσώματα, μικρού μεγέθους, με ή χωρίς κεντρομέρος. Η *F. obliqua* αποτέλεσε αργότερα αντικείμενο μελέτης και για την Zaharof (1989b), η οποία εκτός από τα δύο ζεύγη ακροκεντρικών χρωμοσωμάτων με δορυφόρο, χαρακτήρισε ως marker και ένα ζεύγος ακροκεντρικών με δευτερογενή περίσφιξη στον μικρό βραχίονα.

Δορυφόροι παρατηρούνται και στον καρυτότυπο του υποείδους *F. obliqua* subsp. *tuntasia* στον μικρό βραχίονα δύο χρωμοσωματικών ζευγών, ενός ακροκεντρικού και ενός υποτελοκεντρικού. Τα αποτελέσματα διαφοροποιούνται από αυτά της Zaharof (1989b), η οποία ανέφερε την παρουσία δύο ή τριών υποτελοκεντρικών δορυφορικών χρωμοσωμάτων, καθώς και δευτερογενούς περίσφιξης στον μικρό βραχίονα, κοντά στο κεντρομέρος του μετακεντρικού χρωμοσώματος.

Τέλος, ο καρυτότυπος της *F. sporadum* εκτός από τα μετακεντρικά και υπομετακεντρικά χρωμοσωματικά ζεύγη, χαρακτηρίζεται και από δύο υποτελοκεντρικά χρωμοσώματα με σφαιρικούς δορυφόρους στον μικρό βραχίονα και δύο ακροκεντρικά με δευτερογενή περίσφιξη, επίσης, στον μικρό βραχίονα. Τις ίδιες παρατηρήσεις είχε αναφέρει και η Kamari (1984b) κατά τη δημοσίευση της για την περιγραφή του είδους.

PCoA ανάλυση κυτταρολογικών παραμέτρων

Όταν οι έξι κυτταρολογικοί δείκτες αναλύονται πολυπαραγοντικά (PCoA), η *F. davisii* είναι το μόνο ομαδοποιημένο είδος (Εικ. 3.3). Αντίθετα, οι τιμές όλων των υπόλοιπων taxa αλληλοεπικαλύπτονται. Παρ' όλα αυτά, η πολυπαραγοντική ανάλυση βασίζεται μόνο σε ποσοτικούς χαρακτήρες, μη λαμβάνοντας υπόψη ποιοτικές παραμέτρους. Έτσι, παρ' ότι οι τιμές αλληλοεπικαλύπτονται, οι καρυτότυποι της ομάδας των *Fritillaria* taxa με σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη μπορούν να διακριθούν μεταξύ τους με βάση τα marker χρωμοσώματα.



Εικόνα 3.3. Πολυπαραγοντική ανάλυση (PCoA) βασισμένη σε 6 ποσοτικές καρυολογικές παραμέτρους των *Fritillaria* taxa της ομάδας με σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη.

— Συγκριτική μελέτη των *Fritillaria sporadum* και *Fritillaria ehrhartii*
(Πίνακας 3.6)

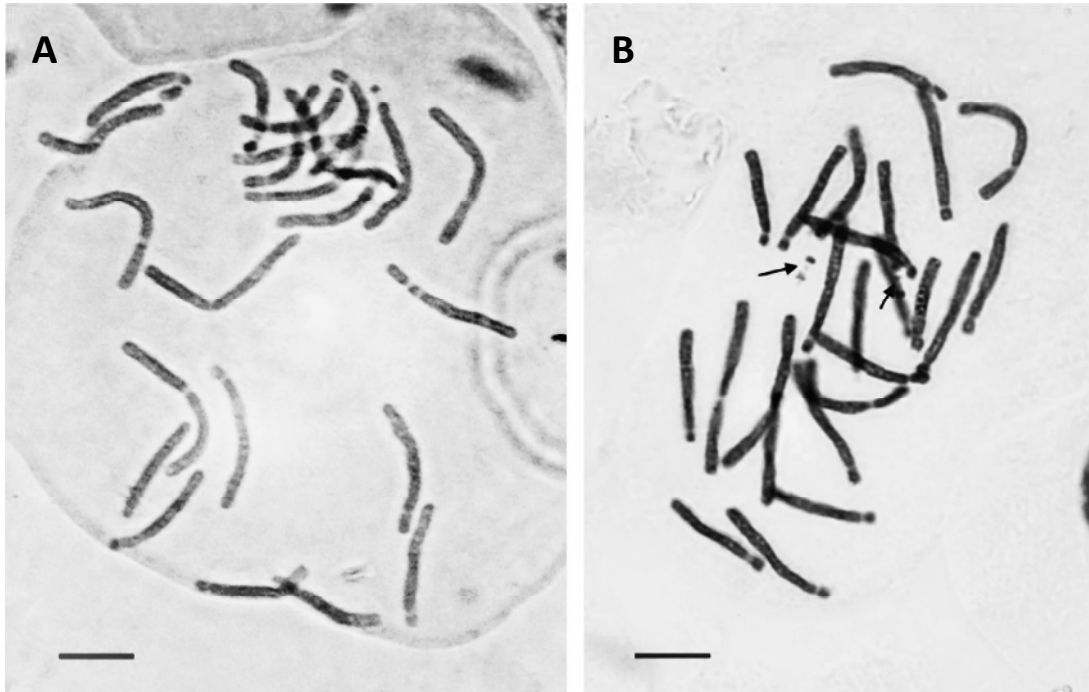
Η μορφολογία του καρυοτύπου της *Fritillaria ehrhartii* μελετήθηκε και στη συνέχεια συγκρίθηκε ειδικά με αυτήν της *F. sporadum*, διότι τα δύο είδη θεωρήθηκαν σαν συνώνυμα (Dimopoulos et al. 2013, Strid 2016), παρ' όλο που διαφέρουν σημαντικά σε αρκετούς μορφολογικούς χαρακτήρες, όπως συζητήθηκε στο Κεφάλαιο 2.

***Fritillaria ehrhartii* — $2n = 2x = 24$**

Το είδος έχει $2n = 2x = 2m + 2sm + 10t + 2t\text{-SAT} + 6st + 2st\text{-SAT} = 24$ χρωμοσώματα με μέγεθος από 9.79 έως 17.55 μm (Πίνακας 3.7). Το συνολικό, καθώς και το μέσο μέγεθος των χρωμοσωμάτων ισούται με $\text{TCL} = 309.55 \mu\text{m}$ και $\text{ACL} = 12.89 \mu\text{m}$ αντίστοιχα. Οι δείκτες ασυμμετρίας και ετερογένειας στη θέση κεντρομέρους, ακολουθούν το κοινό πρότυπο ($\text{CV}_{\text{CL}} = 16.58$, $\text{M}_{\text{CA}} = 67.67$, $\text{CV}_{\text{CI}} = 60.9$). Ως markers παρατηρούνται οχτώ χρωμοσώματα. Εκτός από τα τέσσερα μεγαλύτερα σε μέγεθος μετακεντρικά (m) και υπομετακεντρικά (sm) ζεύγη ομολόγων, ο καρυότυπος χαρακτηρίζεται από το έκτο ζεύγος ακροκεντρικών (st) και το δέκατο σε μέγεθος ζεύγος υποτελοκεντρικών (t) ομόλογων χρωμοσωμάτων. Τα δύο τελευταία ζεύγη φέρουν διπλούς μικρούς δορυφόρους στον μικρό βραχίονα (Εικ. 3.4B).

Πίνακας 3.6. Προέλευση και αριθμός καταχώρησης των μελετηθέντων *Fritillaria* taxa.

Taxon	Πληθυσμός	Αριθμός καταχώρησης
<i>F. sporadum</i>	Aegean Isl., Sporades Isl., Gioura	F19
<i>F. ehrhartii</i>	Aegean Isl., Kiklades Isl., Andros	F52b
	Aegean Isl., Kiklades Isl., Skiros	F52a



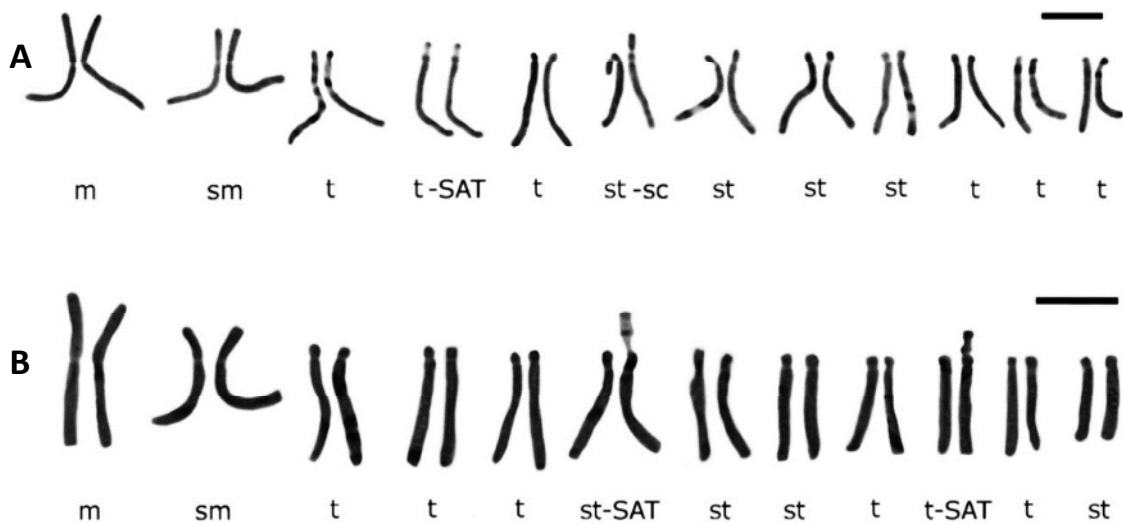
Εικόνα 3.4. Μιτωτικές μεταφάσεις ειδών *Fritillaria*: A, *F. sporadum* ($2n = 2x = 24$) και B, *F. ehrhartii* ($2n = 2x = 24$). Κλίμακα = 10 μm .

Συμπεράσματα

Όπως προαναφέρθηκε, η *F. ehrhartii* εκτός από τα μετακεντρικά και υπομετακεντρικά, φέρει ένα ακροκεντρικό και ένα υποτελοκεντρικό ζεύγος με διπλούς σφαιρικούς δορυφόρους στον μικρό βραχίονα (Εικ. 3.5B). Η Kamari (1984a) παρατήρησε, επίσης, ένα ακροκεντρικό ζεύγος με ποικιλότητα στη μορφολογία των διπλών δορυφόρων, ένα υποτελοκεντρικό ζεύγος με μικρούς δορυφόρους στον μικρό βραχίονα, την παρουσία δευτερογενών περισφίξεων σε πολλά ζεύγη, καθώς και B-χρωμοσωμάτων σε πληθυσμό της Σκύρου. Τη μεγάλη ποικιλομορφία των markers και ιδιαιτέρως των SAT-χρωμοσωμάτων της *F. ehrhartii* είχαν μελετήσει και οι Bentzer et al. (1971), καθώς και η Zaharof (1989b), η οποία ανέφερε τη μεγάλη ποικιλότητα στη μορφολογία των χρωμοσωμάτων, αλλά και τον ετερομορφισμό εντός και μεταξύ πληθυσμών του είδους. Συγκεκριμένα, σε υλικό από Εύβοια, Τήνο, Σύρο και Σκύρο, παρατήρησε δευτερογενείς περισφίξεις κοντά στο κεντρομέρος του υπομετακεντρικού χρωμοσώματος και υποτελοκεντρικά χρωμοσώματα, των οποίων ο μικρός

βραχίονας έφερε είτε δευτερογενείς περισφίξεις είτε δορυφόρους, μονούς ή διπλούς.

Παρ' ότι τα δύο είδη θεωρούνται συνώνυμα από τους Dimopoulos et al. (2013) και Strid (2016), το γονιδίωμα της *F. ehrhartii* είναι συγκριτικά μικρότερο (Πίνακας 3.7) από αυτό της *F. sporadum*. Επίσης, η μορφολογία των καρυοτύπων των δύο taxa διαφέρει (Εικ. 3.5), αφού ο αυτός της *F. sporadum* εκτός των μετακεντρικών και υπομετακεντρικών, χαρακτηρίζεται, όπως προαναφέρθηκε, από ένα ζεύγος υποτελοκεντρικών χρωμοσωμάτων με σφαιρικούς δορυφόρους στον μικρό βραχίονα (το τέταρτο σε μέγεθος) και ένα ζεύγος ακροκεντρικών (το έκτο σε μέγεθος) με δευτερογενή περίσφιξη στον μικρό βραχίονα επίσης (Πίνακας 3.8).



Εικόνα 3.5. Καρυογράμματα ειδών *Fritillaria*: A, *F. sporadum* και B, *F. ehrhartii*. Κλίμακα = 10 μ m. SAT = δορυφόρος (satellite), sc = δευτερογενής περίσφιξη (secondary constriction).

Πίνακας 3.7. Καρυομορφομετρικοί δείκτες των ειδών *Fritillaria sporadum* και *F. ehrhartii*: χρωμοσωματικός αριθμός (2n), ολικό (TCL) και μέσο (ACL) χρωμοσωματικό μήκος (μm), συνολικό μήκος απλοειδούς σειράς [THL (μm)], μέγιστο (max l+s) και ελάχιστο (min l+s) χρωμοσωματικό μήκος (μm), δείκτες ασυμμετρίας καρυοτύπου (CV_{CL} και M_{CA}), δείκτης ετερογένειας της θέσης του κεντρομέρους (CV_{CI}).

Taxon	2n	Karyotype formula	max (SD)	min (SD)	TCL (SD)	THL (SD)	ACL (SD)	CV _{CI} (SD)	CV _{CL} (SD)	M _{CA} (SD)
<i>F. sporadum</i>	24	2m + 2sm + 10t + 2t-SAT + 6st + 2st-sc	20.51 (2.08)	12.06 (0.43)	359.81 (13.08)	179.91 (6.54)	14.99 (0.55)	58.74 (3.75)	16.88 (0.41)	66.51 (0.72)
<i>F. ehrhartii</i>	24	2m + 2sm + 10t + 2t-SAT + 6st + 2st-SAT	17.55 (1.97)	9.79 (1.51)	309.55 (42.11)	154.77 (21.06)	12.89 (1.77)	60.9 (3.05)	16.58 (1.21)	67.67 (1.03)

Πίνακας 3.8. Καρυομορφομετρικοί δείκτες των marker χρωμοσωμάτων των ειδών *Fritillaria sporadum* και *F. ehrhartii*: marker χρωμοσωματικά ζεύγη, μήκος μεγάλου (l) και μικρού (s) βραχίονα (μm), μήκος χρωμοσώματος (l+s), r-index, Centromeric index, Arm difference ratio, R-length.

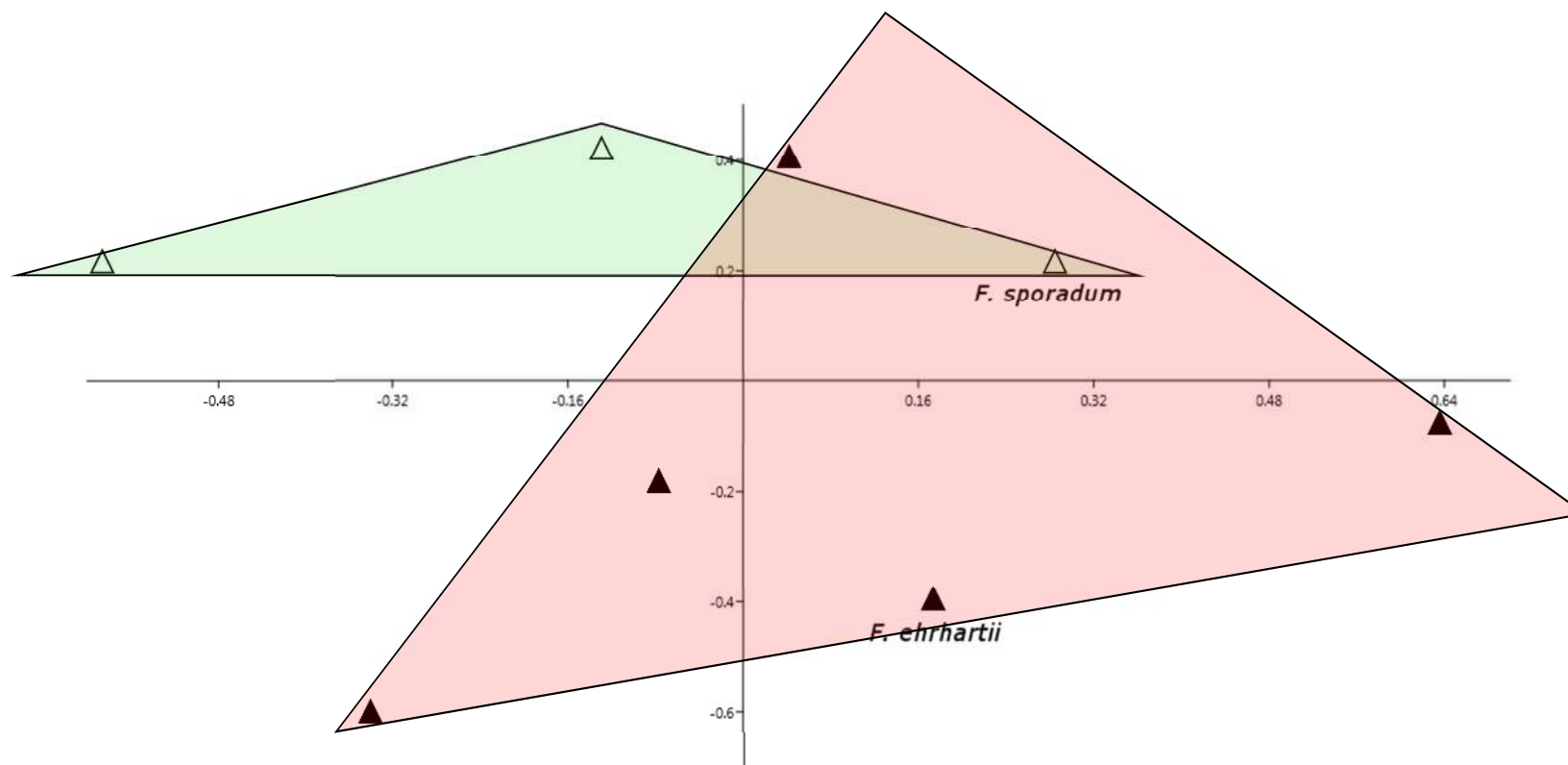
Taxon	Marker χρωμοσώματα	l (SD)	s (SD)	l+s (SD)	r- index (SD)	Centromeric index (SD)	Arm difference ratio (SD)	R-length (SD)
<i>F. sporadum</i>	m	12.18 (1.5)	8.33 (0.66)	20.51 (2.08)	1.46 (0.11)	0.59 (0.02)	0.19 (0.04)	0.06 (0.004)
	sm	12.75 (1.09)	5.72 (0.41)	18.47 (1.27)	2.24 (0.21)	0.69 (0.02)	0.38 (0.04)	0.05 (0.004)
	t-SAT	14.46 (0.17)	1.48 (0.04)	15.95 (0.14)	9.75 (0.35)	0.01 (0.003)	0.81 (0.01)	0.04 (0.002)
	st - sc	11.88 (0.75)	2.72 (0.19)	14.6 (0.85)	4.38 (0.29)	0.81 (0.01)	0.63 (0.02)	0.04 (0.002)
<i>F. ehrhartii</i>	m	10.05 (1.23)	7.49 (0.90)	17.55 (1.97)	1.35 (0.12)	0.57 (0.02)	0.15 (0.04)	0.06 (0.003)
	sm	10.45 (1.51)	4.34 (0.94)	14.79 (2.35)	2.45 (0.30)	0.71 (0.03)	0.42 (0.05)	0.05 (0.004)
	st-SAT	11.69 (1.55)	2.07 (0.28)	13.75 (1.80)	5.69 (1.15)	0.85 (0.01)	0.81 (0.02)	0.04 (0.002)
	t-SAT	11.5 (1.34)	1.22 (0.22)	12.7 (1.53)	9.5 (0.5)	0.9 (0.01)	0.81 (0.02)	0.04 (0.003)

SAT = δορυφόρος (satellite), sc = δευτερογενής περίσφιξη (secondary constriction), SD = τυπική απόκλιση (standard deviation).

Όταν έξι κυτταρολογικοί δείκτες αναλύονται πολυπαραγοντικά (PCA), τα taxa έχουν μία ευρεία κατανομή και δεν είναι δυνατή η ομαδοποίησή τους (Εικ. 3.6.). Παρ' όλα αυτά, εκτός από τα διαφορετικά marker χρωμοσώματα, τα paired t-tests για τις παραμέτρους TCL, ACL, CV_{CL} και M_{CA} (Πίνακας 3.9) αποκάλυψαν ότι οι καρυότυποι των δύο taxa διαφέρουν και στατιστικά σημαντικά ως προς το συνολικό μέγεθος των χρωμοσωμάτων (TCL).

Πίνακας 3.9. Paired t-tests μεταξύ των καρυοτύπων των ειδών *Fritillaria sporadum* και *F. ehrhartii* σχετικά με τους δείκτες TCL, ACL, CV_{CL} και M_{CA} μαζί με τους βαθμούς ελευθερίας (df) και σημαντικότητας (Sig) κάθε παραμέτρου. Με έντονους χαρακτήρες υποδεικνύονται οι τιμές πιθανότητας (Sig 2-tailed) υπό του 0.01, οι οποίες υποδηλώνουν σημαντικές στατιστικές διαφορές.

Δείκτης	t	df	Sig (2-tailed)
TCL	-52.648	6	0.000
ACL	-1.951	6	0.099
CV_{CL}	-0.331	5	0.754
M_{CA}	1.705	6	0.139



Εικόνα 3.6. Πολυπαραγοντική ανάλυση (PCA) βασισμένη σε 6 ποσοτικές καρυολογικές παραμέτρους για τα είδη *Fritillaria sporadum* και *F. ehrhartii*.

— *Fritillaria taxa* στενοενδημικά του Αργοσαρωνικού Κόλπου, *Fritillaria graeca* και υβρίδια (Πίνακας 3.10) — Παράρτημα III

Η χερσόνησος της Αργολίδας είναι μία ζώνη υβριδισμού για τρία *Fritillaria taxa* (*Fritillaria rhodocanakis*, *F. spetsiotica* και *F. graeca*) και στα πλαίσια αυτής της Διδακτορικής Διατριβής, πραγματοποιήθηκε μία διεξοδική μελέτη της καρυοτυπικής ποικιλότητας μεταξύ των τυπικών ειδών και των υβριδίων τους, τα αποτελέσματα της οποίας έχουν δημοσιευθεί (Samaropoulou et al. 2019a — Παράρτημα III).

Fritillaria rhodocanakis — $2n = 2x = 24$

Το είδος είναι διπλοειδές με $2n = 2x = 2m + 2sm + 8st + 10t + 2t\text{-SAT} = 24$ χρωμοσώματα, μεγέθους μεταξύ των 9.81 και 18.53 μm . Το TCL είναι 319.36 μm και το ACL 13.31 μm (Πίνακας 3.11). Ως συνήθως, τα δύο μεγαλύτερα χρωμοσωματικά ζεύγη είναι markers, ένα μετακεντρικό (m) και ένα υπομετακεντρικό (sm). Μία δευτερογενής περίσφιξη παρατηρήθηκε στον μικρό βραχίονα των μετακεντρικών χρωμοσωμάτων πολύ κοντά στο κεντρομέρος (Εικ. 3.7.B). Επιπρόσθετα, ένα υποτελοκεντρικό χρωμοσωμικό ζεύγος φέρει μικρούς δορυφόρους στον μικρό βραχίονα (t-SAT) και ένα ακροκεντρικό ζεύγος (st) χαρακτηρίζεται από μία έντονη δευτερογενή περίσφιξη κοντά στο κεντρομέρος, στον μικρό βραχίονα, η οποία πολύ συχνά οδηγεί σε απομάκρυνση τμήματος λόγω της τεχνικής σύνθλιψης και είναι πιθανή η σύγχυση των τμημάτων αυτών με B-χρωμοσώματα (Εικ. 3.9.B). Η μορφολογία των χρωμοσωμάτων καθιστά τον καρυότυπο ασύμμετρο ($M_{CA} = 67.89$). Το μέγεθος των χρωμοσωμάτων δεν ποικίλλει ($CV_{CL} = 17.42$), σε αντίθεση με τη θέση του κεντρομέρους ($CV_{CI} = 66.69$).

***Fritillaria spetsiotica* — $2n = 2x = 24$**

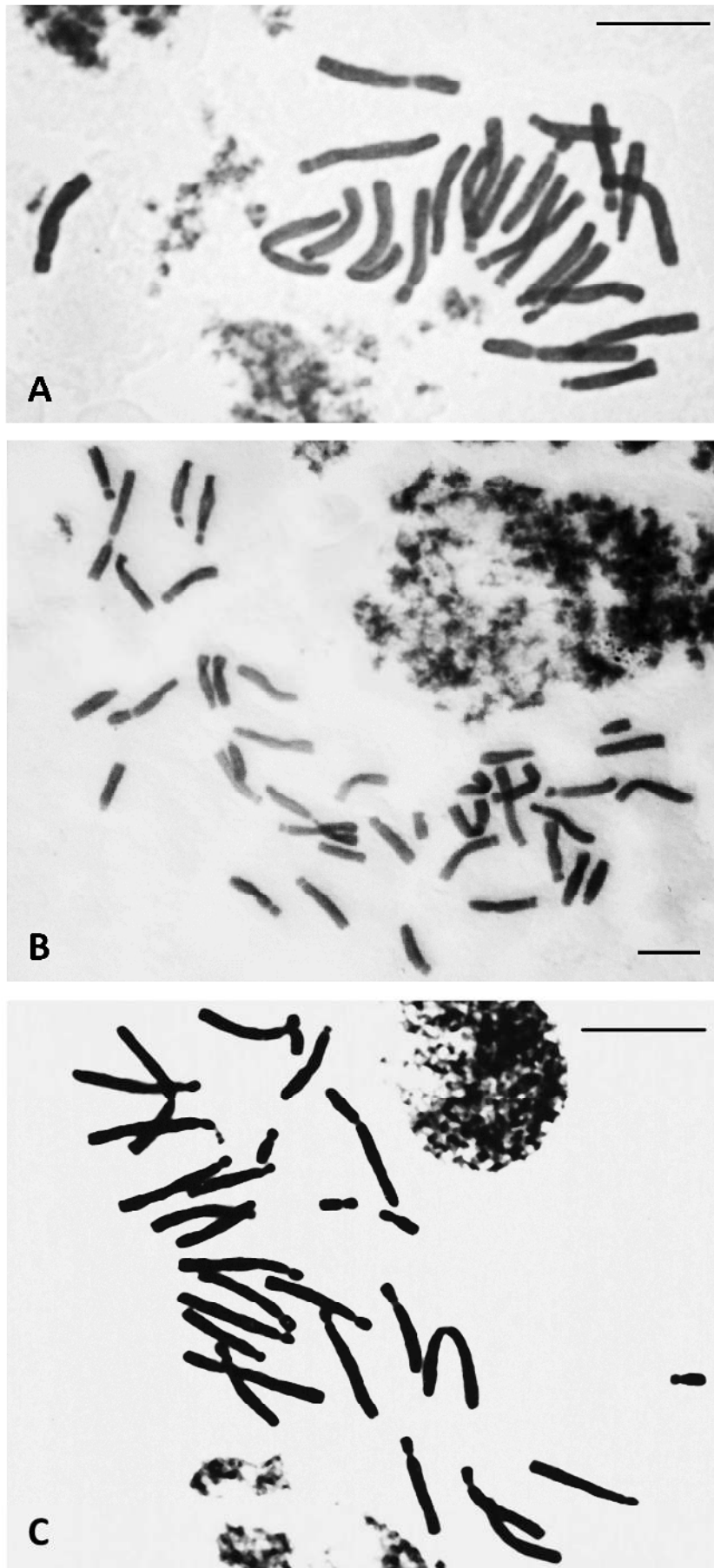
Ο καρύοτυπος αποτελείται από $2n = 2x = 2m + 2sm + 8st + 10t + 2t\text{-SAT} = 24$ χρωμοσώματα (Εικ. 3.7.C). Το συνολικό (TCL) και το μέσο (ACL) μήκος των χρωμοσωμάτων ισούνται αντίστοιχα με 309.58 μm και 12.9 μm (Πίνακας 3.11). Ο καρύοτυπος έχει μεγαλύτερη ασυμμετρία στη μορφολογία των χρωμοσωμάτων ($M_{CA} = 65.67$) και ποικιλία στη θέση του κεντρομέρους ($CV_{CI} = 65.34$), παρά στο μέγεθος των χρωμοσωμάτων ($CV_{CL} = 17.63$). Τέσσερα ζεύγη χρωμοσωμάτων ξεχωρίζουν ως markers (Εικ. 3.9.C). Όπως και στην *F. rhodocanakis*, markers είναι τα μεγαλύτερα και μετακεντρικά χρωμοσώματα (m) με μία δευτερογενή περίσφιξη, κοντά στην πρωτογενή (κεντρομέρος), τα δεύτερα σε μέγεθος υπομετακεντρικά (sm) χρωμοσώματα, ένα ζεύγος ακροκεντρικών χρωμοσωμάτων (st) με δευτερογενή περίσφιξη κοντά στο κεντρομέρος και ένα ζεύγος υποτελοκεντρικών με μικρούς δορυφόρους στον μικρό βραχίονα (t-SAT). Συνήθως, όμως, μόνο ο ένας από τους δύο αυτούς δορυφόρους είναι ορατός (Πίνακας 3.12).

Πίνακας 3.10. Προέλευση και αριθμός καταχώρησης των μελετηθέντων *Fritillaria* taxa.

Taxon	Πληθυσμός	Αριθμός καταχώρησης
<i>F. rhodocanakis</i>	Stereia Ellas, Attiki, Isl. Dokos	F185
	Stereia Ellas, Attiki, Isl. Idra	16748
	Stereia Ellas, Attiki, Isl. Poros	SF1104
<i>F. spetsiotica</i>	Stereia Ellas, Attiki, Isl. Spetses	F34
	Peloponnisos, Argolida, Nafplio	18942
	Peloponnisos, Argolida, Nafplio	SF1098
<i>F. graeca</i>	Stereia Ellas, Attiki, Salamina	2695
		19585
		SF1051
	Stereia Ellas, Attiki, Mt. Imittos	1661
		SF1062
	Stereia Ellas, Attiki, Mt. Parnitha	SF1063
	Stereia Ellas, Attiki, Mt. Pateras	F187
	Stereia Ellas, Attiki, Mt. Gerania	5509
	Stereia Ellas, Attiki, Hill Perati	SF1056
	Stereia Ellas, Attiki, Hill Palati	SF1057
	Stereia Ellas, Attikis, Mt. Kithaironas	F1066
	Stereia Ellas, Viotia, Mt. Parnassos	F66
	Stereia Ellas, Viotia, Mt. Elikonas	F25
	Aegean Isl., Evvia, Chalkida	20395
	Aegean Isl., Evvia, Mt. Mavrovouni	SF1124
	Peloponnisos, Achaia, Mt. Klokos	9943
	Peloponnisos, Achaia, Mt. Panachaikon	21774
	Peloponnisos, Achaia, Mt. Chelmos	24687
	Peloponnisos, Achaia, Mt. Chelmos	SF1078
	Peloponnisos, Arcadia, Mt. Parnonas	16489
	Peloponnisos, Arcadia, Mt. Menalon	1212
	Peloponnisos, Korinthia, Mt. Killini	SF1073
<i>F. spetsiotica</i> × <i>F. rhodocanakis</i>	Peloponnisos, Argolida, Nea Epidavros	19432
	Peloponnisos, Argolida, Nea Epidavros	19430
	Peloponnisos, Argolida, Iera Moni	19431
	Peloponnisos, Argolida, Tolo	19433
	Peloponnisos, Argolida, Moni Agnountos	SF1099
<i>F. spetsiotica</i> × <i>F. graeca</i>	Peloponnisos, Argolida, Didima	SF1100
	Peloponnisos, Korinthia, Sofiko	19434
		SF1115



Εικόνα 3.7. Μιτωτικές μεταφάσεις ειδών *Fritillaria*: A, *F. graeca* ($2n = 2x = 24$); B, *F. rhodocanakis* ($2n = 2x = 24$); C, *F. spetsiotica* ($2n = 2x = 24$). Κλίμακα = 10 μm .



Εικόνα 3.8. Μιτωτικές μεταφάσεις υβριδίων των ειδών *Fritillaria*:
A, *F. spetsiotica* × *F. rhodocanakis* ($2n = 2x = 24$); B, *F. spetsiotica* × *F. rhodocanakis*
($2n = 3x = 36 + 2B$); C, *F. spetsiotica* × *F. graeca* ($2n = 2x = 24 + 5B$). Κλίμακα = 10 μm .

***Fritillaria spetsiotica* × *F. rhodocanakis* — $2n = 2x = 24$ & $2n = 3x = 36$**

Τα υβρίδια των δύο ειδών χαρακτηρίζονται από διάφορες μορφολογίες καρυότυπων, ακόμα και διαφορετικά επίπεδα πλοειδίας. Ο καρυότυπος των διπλοειδών πληθυσμών που εξετάσθηκαν αποτελείται από $2n = 2x = 2m + 2sm + 6st + 2st-SAT + 12t = 24$ χρωμοσώματα (Εικ. 3.8.A), τα οποία ποικίλλουν σε μέγεθος μεταξύ 10.15 και 17.73 μm , ενώ το μέσο μέγεθός τους είναι 12.98 μm . Το συνολικό χρωμοσωματικό μήκος ισούται με 245.05 μm και οι δείκτες ασυμμετρίας έχουν ως ακολούθως: $M_{CA} = 65.33$ και $CV_{CL} = 17.8$. Ο δείκτης CV_{CI} ισούται με 63.29 (Πίνακας 3.11). Σχετικά με τα χρωμοσώματα markers, υπάρχουν δύο μετακεντρικά (m), τα μεγαλύτερα σε μέγεθος χρωμοσώματα, με μία δευτερογενή περίσφιξη κοντά στο κεντρομέρος και δύο υπομετακεντρικά (sm), όπως στα πατρικά είδη. Επίσης, παρατηρήθηκαν δύο ακροκεντρικά (st) χρωμοσώματα με δευτερογενή περίσφιξη στον μικρό βραχίονα, κοντά στο κεντρομέρος (Πίνακας 3.12).

Επιπρόσθετα, ένα πληθυσμός από τα Δίδυμα βρέθηκε τριπλοειδής με $2n = 3x = 3m + 3sm + 15st + 15t = 36 + 0-2$ B-χρωμοσώματα. Έξι χρωμοσώματα παρατηρήθηκαν ως markers (Πίνακας 3.12): τρία μετακεντρικά (m) με τη συνήθη δευτερογενή περίσφιξη στον μικρό βραχίονα, κοντά στο κεντρομέρος και τρία υπομετακεντρικά (sm). Όπως ήταν αναμενόμενο, το συνολικό μήκος των χρωμοσωμάτων είναι μεγαλύτερο, $TCL = 433.91 \mu m$ με μέσο μήκος 12.05 μm . Το μεγαλύτερο χρωμόσωμα έχει μέσο μήκος 17.81 μm και το μικρότερο 8.59 μm . Το μέσο μήκος των B-χρωμοσωμάτων, τα οποία είναι είτε υπομετακεντρικά (sm) ή ακροκεντρικά (st), είναι 4.57 μm . Τα υπεράριθμα χρωμοσώματα είναι ευχρωματικά και εκτός της πρωτογενούς περίσφιξης, φέρουν και δευτερογενείς (Εικ. 3.8.B). Ο καρυότυπος είναι φυσικά ασύμμετρος από μορφολογικής απόψεως, με δείκτες M_{CA} ίσον με 64.44 και CV_{CI} με 58.65, αλλά περισσότερο συμμετρικός ως προς το μέγεθος των χρωμοσωμάτων, $CV_{CL} = 23.46$ (Πίνακας 3.11).



Εικόνα 3.9. Καρυογράμματα ειδών και υβιδίων των ειδών *Fritillaria*: A, *F. graeca*; B, *F. rhodocanakis*; C, *F. spetsiotica*; D, *F. spetsiotica* × *F. rhodocanakis* ($2n = 2x$); E, *F. spetsiotica* × *F. rhodocanakis* ($2n = 3x$); F, *F. spetsiotica* × *F. graeca*. Κλίμακα = 10 μm . SAT = δορυφόρος (satellite), sc = δευτερογενής περίσφιξη (secondary constriction).

Fritillaria graeca — $2n = 2x = 24$

Το είδος μοιράζεται τον κοινό χρωμοσωματικό αριθμό $2n = 24$ και συνήθως έχει $2m + 2sm + 6st + 10t + 4t\text{-SAT}$ χρωμοσώματα. Ο καρυότυπος είναι διπλοειδής και ασύμμετρος σχετικά με τη μορφολογία των χρωμοσωμάτων ($M_{CA} = 67.02$), σε αντίθεση με το συμμετρικό μέγεθος

($CV_{CL} = 17.46$). Η ετερογένεια στη θέση του κεντρομέρους είναι, επίσης, μεγάλη ($CV_{CI} = 65.17$). Τα χρωμοσώματα έχουν μέγεθος από 10.94 έως 19.44 μm . Το συνολικό μέγεθος των χρωμοσωμάτων είναι 350.01 μm , ενώ το μέσο μέγεθός τους 14.58 μm (Πίνακας 3.11). Τέσσερα χρωμοσωμικά ζεύγη ξεχωρίζουν ως markers (Εικ. 3.9.A): το πρώτο σε μέγεθος, το οποίο είναι μετακεντρικό (m) με μία δευτερογενή περίσφιξη στον μεγάλο βραχίονα και κοντά στο κεντρομέρος, το δεύτερο σε μέγεθος υπομετακεντρικό ζεύγος (sm), καθώς και δύο υποτελοκεντρικά ζεύγη (t-SAT) με μικρούς δορυφόρους στον μικρό βραχίονα (Πίνακας 3.12). Συνήθως τρεις από τους τέσσερις δορυφόρους είναι ορατοί (Εικ. 3.7.A).

***Fritillaria spetsiotica* × *F. graeca* — $2n = 2x = 24$**

Τα υβρίδια των *Fritillaria spetsiotica* × *F. graeca* χαρακτηρίζονται από τα συνήθη μετακεντρικά και υπομετακεντρικά markers, καθώς και ένα τρίτο ζεύγος marker χρωμοσωμάτων, ακροκεντρικών με μικρό, διπλό δορυφόρο στον μικρό βραχίονα (Εικ. 3.9.F). Μέχρι πέντε B-χρωμοσώματα (Εικ. 3.8.C) παρατηρήθηκαν με μέγεθος περί τα 4.05 μm και με μία έντονη πρωτογενή περίσφιξη που τα καθιστά μετακεντρικά (m) ή υπομετακεντρικά (sm). Η μορφολογία του καρυστύπου είναι συνήθως $2n = 2x = 2m + 2sm + 10st + 2st-SAT + 8t = 24$ χρωμοσώματα με τους εξής δείκτες ασυμμετρίας: $M_{CA} = 63.45$ και $CV_{CL} = 17.14$. Η ετερογένεια στη θέση του κεντρομέρους (CV_{CI}) είναι ίση με 57.05 (Πίνακας 3.11). Τα χρωμοσώματα ποικίλλουν σε μέγεθος από 7.35 έως 12.82 μm και το μέσο μέγεθός τους υπολογίσθηκε στα 9.39 μm . Το συνολικό χρωμοσωμικό μήκος ισούται με 225.32 μm .

Πίνακας 3.11. Καρυομορφομετρικοί δείκτες των *Fritillaria* taxa της ομάδας των στενοενδημικών του Αργοσαρωνικού Κόλπου, *F. graeca* και υβριδίων: χρωμοσωματικός αριθμός (2n), ολικό (TCL) και μέσο (ACL) χρωμοσωματικό μήκος (μm), συνολικό μήκος απλοειδούς σειράς [THL (μm)], μέγιστο (max l+s) και ελάχιστο (min l+s) χρωμοσωματικό μήκος (μm), δείκτες ασυμμετρίας καρυοτύπου (CV_{CL} και M_{CA}), δείκτης ετερογένειας της θέσης του κεντρομέρους (CV_{CI}).

Taxon	2n	Karyotype formula	max (SD)	min (SD)	TCL (SD)	THL (SD)	ACL (SD)	CV _{CI} (SD)	CV _{CL} (SD)	M _{CA} (SD)
<i>F. graeca</i>	24	2m-sc + 2sm + 6st + 10t + 4t-SAT	19.44 (1.91)	10.94 (0.79)	350.01 (22.75)	175.01 (11.38)	14.58 (0.95)	65.17 (9.03)	17.46 (2.29)	67.02 (1.27)
<i>F. rhodocanakis</i>	24	2m-sc + 2sm + 6st + 2st-sc + 10t + 2t-SAT	18.53 (1.45)	9.81 (0.71)	319.36 (22.77)	159.68 (12.47)	13.31 (0.95)	66.69 (3.76)	17.42 (0.90)	67.89 (1.67)
<i>F. spetsiotica</i>	24	2m-sc + 2sm + 6st + 2st-sc + 10t + 2t-SAT	18.06 (3.82)	9.32 (1.58)	309.58 (62.9)	154.79 (35.16)	12.9 (2.62)	65.34 (2.87)	17.63 (1.36)	65.67 (1.97)
<i>F. s petsiotica</i> × <i>F. rhodocanakis</i>	24	2m-sc + 2sm + 6st + 2st-sc + 12t	17.73 (2.48)	10.15 (1.46)	311.58 (47.32)	155.79 (21.6)	12.98 (1.97)	63.29 (3.17)	17.8 (1.21)	65.33 (1.49)
	36 + 0-2B	3m-sc + 3sm + 15st + 15t	17.81 (1.57)	8.59 (0.89)	433.91 (17.54)	144.64 (5.23)	12.05 (0.49)	58.65 (1.72)	23.46 (3.69)	64.44 (1.28)
<i>F. spetsiotica</i> × <i>F. graeca</i>	24 + 0-5B	2m-sc + 2sm + 10st + 2st-SAT + 8t	16.26 (2.72)	9.38 (1.09)	286.89 (37.98)	143.44 (16.45)	11.95 (1.58)	57.05 (3.55)	17.14 (1.99)	63.45 (1.1)

SAT = δορυφόρος (satellite), sc = δευτερογενής περίσφιξη (secondary constriction), SD = τυπική απόκλιση (standard deviation).

Πίνακας 3.12. Καρυομορφομετρικοί δείκτες των marker χρωμοσωμάτων των *Fritillaria* taxa της ομάδας των στενοενδημικών του Αργοσαρωνικού Κόλπου, *F. graeca* και υβριδίων: marker χρωμοσωματικά ζεύγη, μήκος μεγάλου (l) και μικρού (s) βραχίονα (μm), μήκος χρωμοσώματος (l+s), r-index, Centromeric index, Arm difference ratio, R-length.

Taxon	Marker χρωμοσώματα	l (SD)	s (SD)	l+s (SD)	r- index (SD)	Centromeric index (SD)	Arm difference ratio (SD)	R-length (SD)
<i>F. graeca</i>	m-sc	11.61 (1.18)	7.87 (1.11)	19.45 (1.7)	1.51 (0.3)	0.6 (0.08)	0.2 (0.004)	0.06 (0.004)
	sm	11.78 (0.78)	5.47 (0.93)	17.25 (1.58)	2.2 (0.29)	0.68 (0.03)	0.37 (0.06)	0.05 (0.003)
	t-SAT	14.80 (1.85)	1.38 (0.56)	17.01 (1.67)	12.36 (5.22)	0.92 (0.03)	0.83 (0.05)	0.05 (0.006)
	t-SAT	11.73 (1.62)	1.67 (0.46)	13.39 (1.53)	7.67 (2.75)	0.87 (0.04)	0.75 (0.04)	0.04 (0.005)
<i>F. rhodocanakis</i>	m-sc	10.85 (1.31)	7.42 (0.83)	18.27 (1.9)	1.47 (0.16)	0.59 (0.03)	0.19 (0.05)	0.06 (0.003)
	sm	11.17 (0.57)	5.48 (0.34)	16.65 (0.61)	2.05 (0.18)	0.67 (0.02)	0.34 (0.04)	0.05 (0.003)
	t-SAT	13.78 (1.23)	1.45 (0.08)	15.23 (1.32)	9.47 (0.31)	0.9 (0.003)	0.81 (0.006)	0.04 (0.002)
	st-sc	9.52 (1.33)	2.71 (0.31)	12.23 (1.27)	3.56 (0.72)	0.78 (0.035)	0.55 (0.07)	0.04 (0.002)
<i>F. spetsiotica</i>	m-sc	9.87 (3.02)	7.59 (1.56)	17.47 (4.52)	1.28 (0.18)	0.56 (0.035)	0.12 (0.07)	0.06 (0.004)
	sm	9.85 (1.8)	5.19 (1.02)	15.05 (2.76)	1.91 (0.17)	0.66 (0.02)	0.31 (0.04)	0.05 (0.002)
	t-SAT	12.22 (2.25)	1.27 (0.48)	13.49 (2.34)	10.45 (3.88)	0.9 (0.03)	0.8 (0.06)	0.04 (0.004)
	st-sc	9.16 (2.76)	2.47 (0.72)	11.63 (3.28)	3.86 (1.26)	0.79 (0.04)	0.6 (0.09)	0.04 (0.004)
<i>F. spetsiotica</i> × <i>F. rhodocanakis</i> 2n = 2x	m-sc	10.58 (1.63)	7.15 (1.06)	17.73 (2.48)	1.49 (0.17)	0.59 (0.09)	0.19 (0.18)	0.06 (0.007)
	sm	10.02 (1.76)	5.17 (0.87)	15.19 (2.55)	1.94 (4.55)	0.66 (0.11)	0.31 (0.22)	0.05 (0.005)
	st-sc	9.87 (1.95)	2.52 (0.35)	12.38 (1.98)	3.99 (1.06)	0.79 (0.03)	0.59 (0.07)	0.04 (0.003)
<i>F. spetsiotica</i> × <i>F. rhodocanakis</i> 2n = 3x	m-sc	10.32 (1.12)	7.48 (0.87)	17.81 (1.57)	1.39 (0.19)	0.58 (0.03)	0.16 (0.07)	0.04 (0.003)
	sm	9.50 (1.04)	5.01 (0.56)	14.51 (1.36)	1.91 (0.25)	0.65 (0.03)	0.31 (0.05)	0.03 (0.004)
<i>F. spetsiotica</i> × <i>F. graeca</i> 2n = 2x	m-sc	9.27 (1.36)	6.99 (1.34)	16.26 (2.54)	1.35 (0.18)	0.57 (0.03)	0.16 (0.08)	0.06 (0.004)
	sm	9.65 (1.28)	4.68 (0.61)	14.33 (1.86)	2.06 (0.08)	0.67 (0.009)	0.35 (0.02)	0.05 (0.002)
	st-SAT	11.26 (1.96)	1.64 (0.35)	12.89 (2.3)	6.92 (0.32)	0.87 (0.005)	0.75 (0.01)	0.04 (0.003)

SAT = δορυφόρος (satellite), sc = δευτερογενής περίσφιξη (secondary constriction), SD = τυπική απόκλιση (standard deviation).

Συμπεράσματα

Ο υβριδισμός στο γένος *Fritillaria* θεωρείται σπάνιος, παρ' όλο που έχουν αναφερθεί τουλάχιστον 16 τέτοιες περιπτώσεις (Hill 2011). Η Αργολίδα είναι μία περιοχή υβριδισμού στην οποία *Fritillaria* taxa καταλήγουν με μία μεγάλη ποικιλία μορφολογικών χαρακτήρων (Εικ. 3.10, 3.11). Αρχικά ο υβριδισμός της *F. spetsiotica* ήταν γνωστός είτε με την *F. rhodocanakis* είτε με την *F. graeca*. Μετά από χρόνια παρατήρησης και καλλιέργειας, όμως, εκτός από τα υβρίδια με ενδιάμεσους χαρακτήρες των δύο πατρικών τους ειδών, βρέθηκαν άτομα με συνδυασμένους χαρακτήρες και των τριών ειδών, καθώς τα υβρίδια εξακολουθούν να γονιμοποιούνται μεταξύ τους. Παρ' όλα αυτά, κατά τη διάρκεια αυτής της μελέτης, δεν βρέθηκαν πληθυσμοί με ενδιάμεσες μορφές των *F. rhodocanakis* με την *F. graeca*. Η καρυολογική μελέτη έδειξε ότι οι καρυότυποι ποικίλουν κυρίως στη μορφολογία των marker χρωμοσωμάτων.

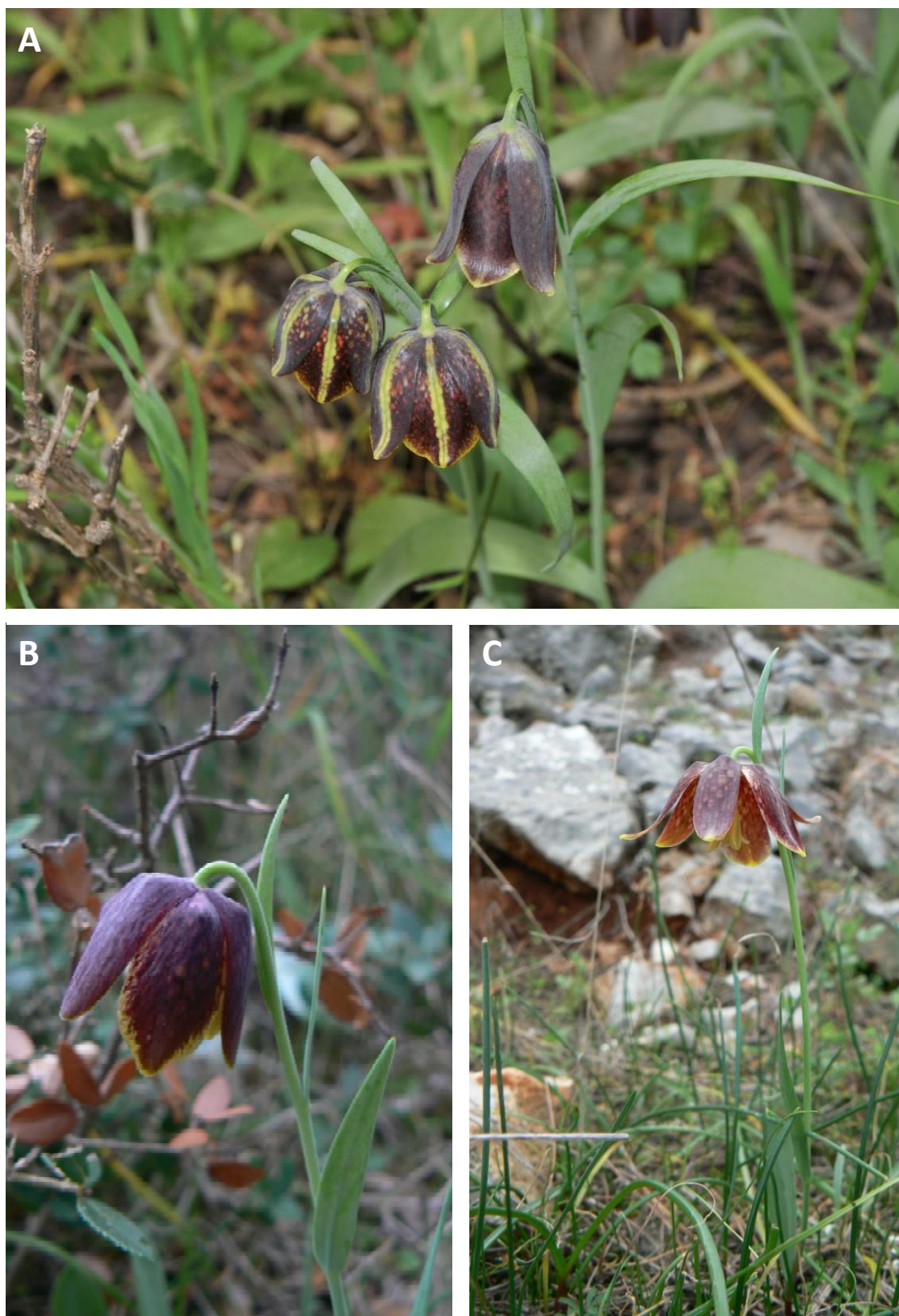
Καρυομορφομετρική μελέτη

Παρ' ότι οι χρωμοσωματικοί αριθμοί των μελετημένων ειδών έχουν ήδη αναφερθεί στο παρελθόν, η καρυομορφομετρική τους μελέτη πραγματοποιείται για πρώτη φορά. Ο καρυότυπος της *F. graeca* παρατηρήθηκε με τέσσερα marker χρωμοσωματικά ζεύγη. Όπως σε όλες τις περιπτώσεις, τα δύο μεγαλύτερα σε μήκος ζεύγη είναι μετακεντρικά και υπομετακεντρικά. Το μετακεντρικό ζεύγος φέρει δευτερογενή περίσφιξη κοντά στο κεντρομέρος. Τα υπόλοιπα marker χρωμοσώματα είναι t-SAT, με μικρούς σφαιρικούς δορυφόρους στους μικρούς βραχίονες. Ο τέταρτος δορυφόρος δεν είναι πάντα ορατός.

Οι *Fritillaria rhodocanakis* και *F. spetsiotica* είναι δύο μορφολογικά διακριτά taxa. Παρ' όλα αυτά, εμφανίζουν την ίδια μορφολογία καρυοτύπου. Και τα δύο είδη έχουν τα ίδια marker χρωμοσώματα: δύο m με δευτερογενή περίσφιξη στον μικρό βραχίονα δίπλα στο κεντρομέρος, δύο sm, δύο t-SAT με μικρούς δορυφόρους και δύο st με δευτερογενείς περισφίξεις στους μικρούς βραχίονες (Εικ. 3.9B, 3.9C).



Εικόνα 3.10. Άτομα των τυπικών ειδών: A, *F. graeca*; B, *F. rhodocanakis*; C, D, *F. spetsiotica*.



Εικόνα 3.11. Ενδιάμεσες μορφές των υβριδίων :A, B, *F. spetsiotica* × *F. graeca*
και C, *F. spetsiotica* × *F. rhodocanakis*.

Στην περίπτωση της *F. rhodocanakis*, η περίσφιξη των st marker χρωμοσωμάτων είναι πιο έντονη και μπορεί να οδηγήσει στην απομάκρυνση των μικρών βραχιόνων μετά την τεχνική σύνθλιψης. Τα υπομετακεντρικά (sm) χρωμοσώματα, επίσης, φέρουν δευτερογενή περίσφιξη δίπλα στην πρωτογενή, στον μικρό βραχίονα, αλλά αυτή δεν είναι τόσο εμφανής όσο στα μετακεντρικά (m) χρωμοσώματα.

Όσον αφορά τα υβρίδια, όλοι οι καρυότυποι φέρουν την ίδια δευτερογενή περίσφιξη δίπλα στο κεντρομέρος των μετακεντρικών χρωμοσωμάτων, όπως και τα πατρικά είδη. Επίσης, όλα τα υβρίδια χαρακτηρίζονται από λιγότερα ζεύγη marker χρωμοσωμάτων, δύο ή τρία ζεύγη, συγκριτικά με τα πατρικά τους είδη, τα οποία έχουν τέσσερα ζεύγη. Η *F. spetsiotica* × *F. rhodocanakis* συναντάται με δύο βαθμούς πλοειδίας. Τα διπλοειδή άτομα έχουν έξι marker χρωμοσώματα: δύο m, δύο sm, και δύο st με δευτερογενείς περισφίξεις (Εικ. 3.9.D), ενώ τα τριπλοειδή, τα οποία παρατηρήθηκαν για πρώτη φορά, έχουν μόνο τρία μετακεντρικά και τρία υπομετακεντρικά marker χρωμοσώματα, καθώς και 0-2 B-χρωμοσώματα (Εικ. 3.9.E). Αντίθετα, η *F. spetsiotica* × *F. graeca* φέρει τα κοινά m και sm ζεύγη, ένα χαρακτηριστικό st ζεύγος με διπλό δορυφόρο στον μικρό βραχίονα και 0-5 B-χρωμοσώματα με εμφανείς πρωτογενείς, και μερικές φορές και δευτερογενείς, περισφίξεις (Εικ. 3.9.F).

Η ποικιλότητα των marker χρωμοσωμάτων στα υβρίδια μελετάται για πρώτη φορά στα πλαίσια αυτής της διατριβής, ενώ πρώτη φορά αναφέρονται και διαφορετικοί βαθμοί πλοειδίας. Οι χρωμοσωματικοί αριθμοί συμφωνούν με την υπάρχουσα βιβλιογραφία, παρ' όλο που η Zaharof (1987a, 1987b) ανέφερε επιπρόσθετα την παρουσία δύο B-χρωμοσωμάτων στην *F. rhodocanakis* από την Ύδρα, ενώ οι Kamari (1986) και Kamari and Phitos (2009c) σημείωσαν την ύπαρξη 0-3 B-χρωμοσωμάτων με πρωτογενείς και δευτερογενείς περισφίξεις στην *F. spetsiotica*. Σχετικά με την *F. graeca*, τα αποτελέσματα συμφωνούν με την Kamari (1991a), η οποία ανέφερε δύο χρωμοσωμικά ζεύγη με δορυφόρους, ενώ η Zaharof (1989a), παρατήρησε μέχρι έξι B-χρωμοσώματα σε πληθυσμό της *F. graeca* var. *guicciardii* από τον Ταΰγετο. Τέλος, η Kamari (1991a) ανέφερε την παρουσία 1-5 B-χρωμοσωμάτων σε πληθυσμούς που η *F. graeca* συνυπάρχει με

άλλα taxa, συμπεραίνοντας ότι η παρουσία B-χρωμοσωμάτων στα *Fritillaria* taxa συνδέεται με το φαινόμενο του υβριδισμού.

Πολυπλοειδία

Η πολυπλοειδία παρατηρείται στα περισσότερα φυτικά taxa (70% των αγγειόσπερμων και 95% των πτεριδόφυτων) παίζοντας σημαντικό ρόλο στην εξέλιξή τους (Soltis and Soltis 1999). Σύμφωνα με τους Peruzzi et al. (2009), η οικογένεια των Liliaceae χαρακτηρίζεται από χαμηλό ποσοστό πολυπλοειδίας (16%). Το γένος *Fritillaria* δεν ανήκει ούτε στα αποκλειστικά διπλοειδή γένη ούτε βρίσκεται μεταξύ των τριών γενών που έχουν περισσότερα από 50% πολυπλοειδή (*Amana* Honda, *Clintonia* Raf., *Gagea* Salisb.). Πρόκειται για ένα γένος στο οποίο οι πολυπλοειδίες είναι σπάνιες, ενώ μόνο τριπλοειδή άτομα έχουν αναφερθεί (Peruzzi et al. 2009, Ambrozova et al. 2011, Day et al. 2014). Για παράδειγμα, τριπλοειδία σε μερικά taxa με $x = 12$ και $2n = 3x = 36$ χρωμοσώματα έχουν μετρηθεί στην *F. affinis* (Schult.) Sealy (Darlington 1936, Schweizer 1973, Marchant and Macfarlane 1980 με το όνομα *F. lanceolata* Pursh, La Cour 1978a με το όνομα *F. phaeanthera* Purdy), *F. bithynica* (Rix 1971), *F. camschatcensis* (Matsuura 1934, Nishikawa 1986, Yamagishi et al. 2010), *F. elwesii* (Rix 1971), *F. ionica* subsp. *ionica* (Zaharof 1987b, 1989a με το όνομα *F. graeca* subsp. *ionica* (Halácsy) Zaharof, *F. latifolia* Willd. (Rix 1971), *F. recurva* Benth. (Darlington 1936) και *F. uva-vulpis* Rix (Leitch et al. 2007). Επιπρόσθετα, τριπλοειδή άτομα με $x = 9$ ($2n = 3x = 27$) έχουν αναφερθεί, όπως στην *F. montana* (Cesca 1986 με το όνομα *F. tenella* M. Bieb., Kamari 1991a, Samaropoulou et al. 2016) και *F. legionensis* Llamas & J. Andrés (Fernández-Arias and Devesa 1991), καθώς και άτομα με $x = 13$ ($2n = 3x = 39$), όπως στην *F. pudica* (Pursh) Spreng. (Darlington 1936). Όλα τα παραπάνω είδη είναι κατά βάση διπλοειδή και τα τριπλοειδή είναι μεμονωμένα άτομα ή κλώνοι μέσα στο είδος (Rix 1971, 1974a). Χαρακτηριστικό αυτού είναι η βλαστητική αναπαραγωγή με στολώνια που διαπιστώθηκε στα τριπλοειδή άτομα της *F. montana* ($2n = 3x = 27$) από το όρος Μπούτσι (Τρικλάριο), γεγονός που υποδηλώνει τη διατήρηση και την εξάπλωση των τριπλοειδών ατόμων-κλώνων εντός των πληθυσμών (Καμάρη προσ. επικοινων.).

Παρ' ότι ο Zonneveld (2010) δημοσίευσε τη μέτρηση του μεγέθους του DNA στην τετραπλοειδή *F. assyriaca* από τους McLeish and La Cour το 1971 (cited in Bennett and Smith 1976), εξέφρασε τις αμφιβολίες του και σε συμφωνία με τον Rix (1974a) υπέθεσε ότι το υλικό μελέτης των McLeish and La Cour ανήκε στην *F. uva-vulpis*. Αργότερα, οι Marchant and Macfarlane (1980) δήλωσαν ότι η μόνη τετραπλοειδής χρωμοσωματική μέτρηση που έχει πραγματοποιηθεί, έχει παρατηρηθεί σε μιτώσεις γυρεοκόκκων της *F. lanceolata* από τον Beetle (1944) και ότι κανένα τετραπλοειδές σωματικό κύτταρο δεν είχε παρατηρηθεί μέχρι τότε.

Στην Ελλάδα, το φαινόμενο της τριπλοειδίας του γένους θεωρείται σπάνιο. Ειδικά, όμως, η περίπτωση της *Fritillaria spetsiotica* × *F. rhodocanakis* από τον πληθυσμό των Διδύμων με $2n = 3x = 36$ χρωμοσώματα αποτελεί την πρώτη αναφορά τριπλοειδίας σε συνδυασμό με το φαινόμενο του υβριδισμού.

B-χρωμοσώματα

Όπως προαναφέρθηκε, 0-2 ευχρωματινικά, υπομετακεντρικά (sm) ή ακροκεντρικά (st) B-χρωμοσώματα παρατηρήθηκαν στους καρυοτύπους τριπλοειδών ατόμων της *F. spetsiotica* × *F. rhodocanakis* και 0-5 μετακεντρικά (m) ή υπομετακεντρικά (sm) υπεράριθμα B-χρωμοσώματα στους καρυοτύπους της *F. spetsiotica* × *F. graeca*. B-χρωμοσώματα έχουν περιγραφεί σε πολλά είδη ζώων, μυκήτων και φυτών, καλλιεργημένων ή αυτοφυών (Camacho et al. 2000, Marques et al. 2013). Τέτοια χρωμοσώματα έχουν αναφερθεί και για είδη του γένους *Fritillaria* ήδη από το 1944 από τον Beetle, ο οποίος μελέτησε taxa από τη βόρεια Αμερική. Τα B-χρωμοσώματα θεωρείται πως έχουν προέλθει από τα A-χρωμοσώματα μέσω χρωμοσωματικών ανακατατάξεων και ο αριθμός τους ποικίλλει μεταξύ των πληθυσμών, των ατόμων, ακόμα και μεταξύ κυττάρων του ίδιου ιστού (Battaglia 1964, Camacho et al. 2000). Τα B-χρωμοσώματα μπορούν να περιέχουν μεγάλες ποσότητες επαναλαμβανόμενου DNA, όμοιου μεταξύ συγγενικών ειδών ή ριβοσωμικού DNA (NOR region), το οποίο συνήθως εντοπίζεται στις δευτερογενείς περισφίξεις και μπορεί εύκολα να απομακρυνθεί από τα A-χρωμοσώματα. Αυτές οι ανακατατάξεις του καρυοτύπου και ο

σχηματισμός των Β-χρωμοσωμάτων είναι πολύ συχνός κατά τον υβριδισμό (Houben et al. 1997, Mitchell McGrath and Helgeson 1998).

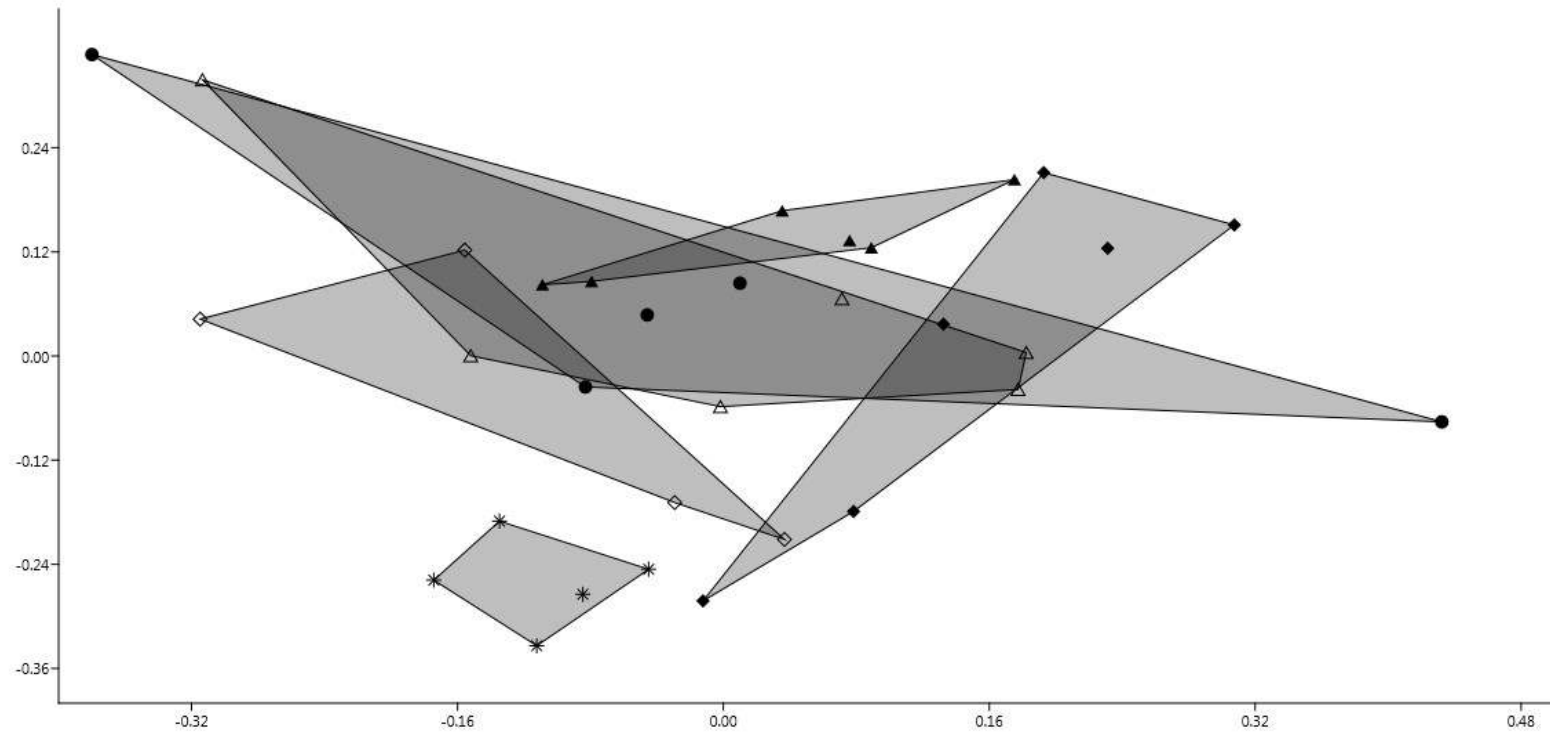
Στην Ελλάδα, η παρουσία των Β-χρωμοσωμάτων στο γένος *Fritillaria* είναι κοινή σε άτομα από πληθυσμούς, όπου οι περιοχές εξάπλωσης δύο ή περισσότερων taxa αλληλοεπικαλύπτονται (Kamari and Phitos 2006). Ανάλογα παραδείγματα αποτελούν η *F. ehrhartii* (Kamari 1984a, Zaharof 1989b), *F. epirotica* (Zaharof 1987b, Kamari 1991a, Kamari and Phitos 2009b), *F. graeca* Boiss. & Sprun. var. *guicciardii* (Heldr. & Sart.) Boiss. (Zaharof 1989a ως "*F. graeca* subsp. *guicciardii*"), *F. gussichiae* (Zaharof 1989b), *F. ionica* subsp. *ionica* (Zaharof 1989a ως "*F. graeca* subsp. *ionica*"), *F. ionica* subsp. *thessala* (Zaharof 1989a ως "*F. graeca* subsp. *thessala*"), *F. messanensis* subsp. *messanensis* and subsp. *gracilis* (Kamari and Phitos 2006), *F. montana* (Kamari 1991a, Samaropoulou et al. 2016), *F. obliqua* (Rix 1971, La Cour 1978a, Kamari 1984a, Zaharof 1987b), *F. rhodocanakis* (La Cour 1953, 1978a, Rix 1971, Kamari 1986, Zaharof 1987a), *F. spetsiotica* (Kamari 1986) and *F. mutabilis* (Kamari 1991b). Συνεπώς, η παρατήρηση των Β-χρωμοσωμάτων στον καρυότυπο των υβριδίων δεν προκαλεί έκπληξη. Σύμφωνα με τους Jones and Houben (2003), ο διαειδικός υβριδισμός και η αλλοπολυπλοειδία προκαλούν πληθώρα χρωμοσωματικών ανακατατάξεων και Β-χρωμοσώματα προκύπτουν εξαιτίας «λαθών» κατά τη διάρκεια της μείωσης.

PCoA ανάλυση κυτταρολογικών παραμέτρων

Σύμφωνα με την πολυπαραγοντική ανάλυση (PCoA) έξι κυτταρολογικών δεικτών (Εικ. 3.12), οι τιμές όλων των υβριδίων αλληλοεπικαλύπτονται με αυτές των πατρικών τους ειδών, εκτός από τα τριπλοειδή άτομα, τα οποία ομαδοποιούνται ξεχωριστά λόγω του διαφορετικού βαθμού πολυπλοειδίας. Οι τιμές της *Fritillaria spetsiotica* επικαλύπτουν την *F. graeca*, την *F. rhodocanakis* και όλα τα διπλοειδή υβρίδια. Η *F. spetsiotica* έχει αποδειχθεί ότι έχει όμοια μορφολογία καρυότυπου με την *F. rhodocanakis*, γεγονός που πιθανό εξηγεί την ικανότητά τους για έντονο υβριδισμό. Παρ' όλα αυτά, η πολυπαραγοντική ανάλυση βασίζεται σε ποσοτικούς χαρακτήρες και δεν λαμβάνει υπόψη

σημαντικές ποιοτικές παραμέτρους, όπως τα δορυφορικά χρωμοσώματα και οι δευτερογενείς περισφίξεις των marker χρωμοσωμάτων ή τα B-χρωμοσώματα.

Έτσι, παρ' ότι η PCoA ανάλυση παρουσιάζει τις τιμές να αλληλοεπικαλύπτονται, τα πατρικά είδη και τα υβρίδιά τους διαφέρουν σημαντικά όσον αφορά τα marker χρωμοσώματα, ενώ οι *F. spetsiotica*, *F. rhodocanakis* και *F. graeca* είναι μορφολογικά διακριτά είδη, βασισμένα σε χαρακτήρες, οι οποίοι θεωρούνται ταξινομικά σημαντικοί στο επίπεδο του είδους, όπως το χρώμα και το σχήμα των τμημάτων του περιανθίου και των νεκταρίων, την παρουσία ή απουσία ζώνης (fascia) κατά μήκος των τεπάλων, καθώς και το σχήμα των φύλλων.



Εικόνα 3.12. Πολυπαραγοντική ανάλυση (PCoA) βασισμένη σε 6 ποσοτικές καρυολογικές παραμέτρους των *Fritillaria* taxa της ομάδας των στενοενδημικών του Αργοσαρωνικού Κόλπου, *F. graeca* και υβριδίων: (◆) *F. graeca*, (▲) *F. rhodocanakis*, (●) *F. spetsiotica*, (◇) *F. spetsiotica* × *F. graeca*, (△) *F. spetsiotica* × *F. rhodocanakis* ($2n = 2x$), (*) *F. spetsiotica* × *F. rhodocanakis* ($2n = 3x$).

— *Fritillaria* taxa με σκούρα πορφυρά-καστανά, ασαφώς ψηφιδωτά (tessellated) άνθη (Πίνακας 3.13) — Παράρτημα III

Fritillaria montana — $2n = 2x = 18 + 0-3B$

Η *Fritillaria montana* είναι το μόνο είδος στην Ελλάδα με βασικό χρωμοσωματικό αριθμό $x = 9$ και $2n = 18$ χρωμοσώματα (Εικ. 3.13A). Ο καρυότυπός του περιέχει δύο ζεύγη ομολόγων που χαρακτηρίζονται ως markers, το μεγαλύτερο σε μέγεθος μετακεντρικό (m) χρωμοσωματικό ζεύγος, καθώς και το μικρότερο, (Πίνακας 3.15, ζεύγη no. 1 και no. 5, αριθμημένα κατά σειρά ελαττωμένου μεγέθους). Τα ζεύγη χαρακτηρίζονται ως markers επειδή φέρουν έντονες δευτερογενείς περισφίξεις κοντά στο άκρο του μικρού βραχίονα (Εικ. 3.13A). Δευτερογενείς περισφίξεις παρατηρήθηκαν, επίσης, και στα υπόλοιπα μετακεντρικά χρωμοσώματα, αλλά δεν ήταν πάντα ορατές.

Ο καρυότυπος του είδους (Πίνακας 3.15) αποτελείται από $2n = 2x = 10m + 2st + 6t = 18$ χρωμοσώματα (Εικ. 3.14A). Το μέγεθος των χρωμοσωμάτων κυμαίνεται από 24.41 μm έως 11.26 μm και το συνολικό μήκος χρωμοσωμάτων ισούται με 316.34 μm . Ο καρυότυπος είναι συμμετρικός (Πίνακας 3.14) όσον αφορά το μέγεθος ($CV_{CL} = 25.2$), σε αντίθεση με τη μορφολογία των χρωμοσωμάτων ($M_{CA} = 41.42$), ενώ η τιμή της παραμέτρου CV_{CI} είναι ακόμα μεγαλύτερη ($CV_{CI} = 56.21$). Επίσης, παρατηρήθηκαν μέχρι και τρία B-χρωμοσώματα, τα οποία ήταν ακροκεντρικά (st).

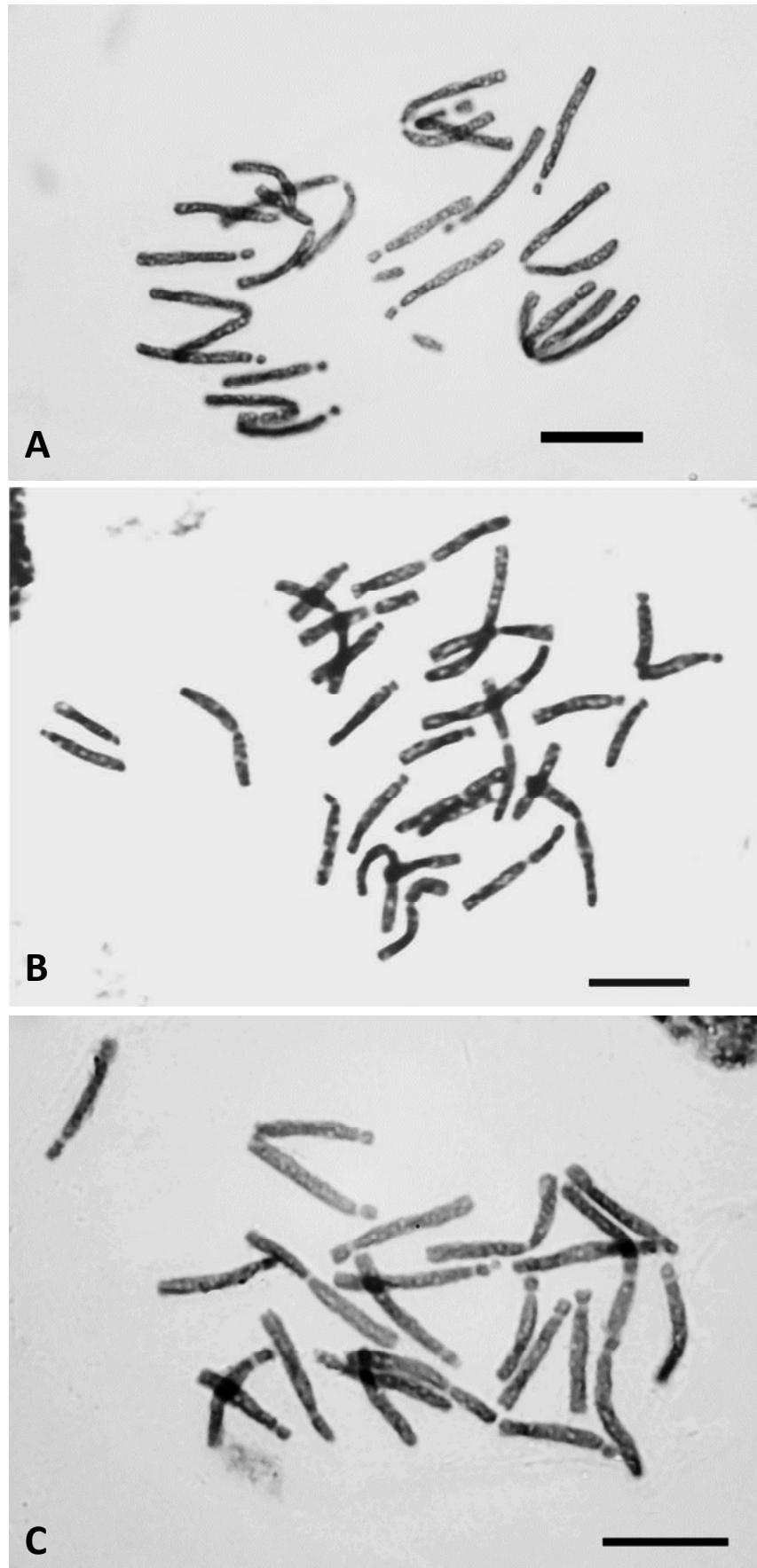
Fritillaria montana — $2n = 3x = 27$ & $2n = 2x = 18$ (1 άτομο)

Ο τριπλοειδής πληθυσμός από το όρος Μπούτσι που είχε αναφερθεί για πρώτη φορά από την Kamari (1991a) μελετήθηκε εκτενέστερα. Ο καρυότυπος αποτελείται από $2n = 3x = 15m + 3st + 9t = 27$ (Εικ. 3.13B) και το μήκος των χρωμοσωμάτων είναι μεταξύ 22.86 μm και 8 μm , ενώ το συνολικό τους μήκος ισούται με 363.23 μm (Πίνακας 3.14). Η διαχρωμοσωματική ασυμμετρία του τριπλοειδούς καρυοτύπου ($CV_{CL} = 31.07$) είναι μεγαλύτερη από αυτή του διπλοειδούς, αλλά η ενδοχρωμοσωματική χαμηλότερη ($M_{CA} = 40.41$). Η

ετερογένεια στη θέση του κεντρομέρους είναι μικρότερη από ότι στον διπλοειδή ($CV_{CI} = 54.79$). Παρ' όλο που παρατηρήθηκαν πάλι δευτερογενείς περισφίξεις, ο αριθμός και η θέση τους ποικίλει, δυσχεραίνοντας τον χαρακτηρισμό των marker χρωμοσωμάτων.

Πίνακας 3.13. Προέλευση και αριθμός καταχώρησης των μελετηθέντων *Fritillaria* taxa.

Taxon	Πληθυσμός	Αριθμός καταχώρησης
<i>F. montana</i>	W Macedonia, Mt. Vourinos	16765
	Thessalia, Mt. Kato Olympos	SF1089
		F253
	NW Macedonia, Mt. Boutsis	SF1092
<i>F. epirotica</i>		19865
	Epirus, Katara Pass	21348
		7919
	N Pindos, Mt. Vasilitsa	SF1076
	N Pindos, Mt. Smolikas	SF1097
	W Thessalia, Mt. Kratsovo	F255



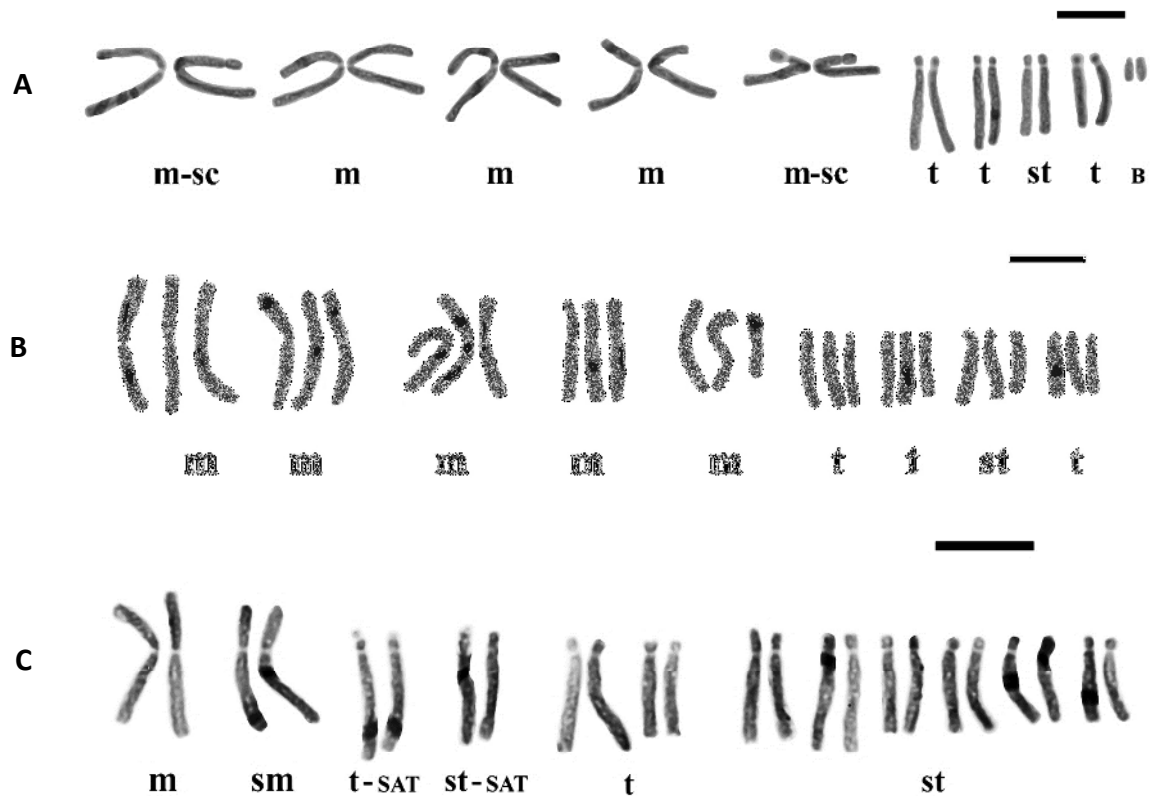
Εικόνα 3.13. Μιτωτικές μεταφάσεις ειδών *Fritillaria*: A, *F. montana* ($2n = 2x = 18$); B, *F. montana* ($2n = 3x = 27$); C, *F. epirotica* ($2n = 2x = 24$). Κλίμακα = 10 μm .

Πίνακας 3.14. Καρυομορφομετρικοί δείκτες των *Fritillaria* taxa της ομάδας με σκούρα πορφυρά-καστανά, ασαφώς ψηφιδωτά (tessellated) άνθη: χρωμοσωματικός αριθμός ($2n$), συνολικό (TCL) και μέσο (ACL) χρωμοσωματικό μήκος (μm), συνολικό μήκος απλοειδούς σειράς [THL (μm)], μέγιστο (max l+s) και ελάχιστο (min l+s) μήκος χρωμοσωμάτων (μm), δείκτες ασυμμετρίας καρυοτύπου (CV_{Cl} και M_{CA}) και δείκτης ετερογένειας της θέσης του κεντρομέρους (CV_{CL}).

Taxon	<i>F. montana</i>		<i>F. epirotica</i>
$2n$	$2x = 18$	$3x = 27$	$2x = 24$
Karyotype formula	4m-sc+ 6m + 2st + 6t	15m + 3st + 9t (10m + 4st + 4t, 1 άτομο)	2m + 2sm + 12st + 2st-SAT + 4t + 2t-SAT
TCL (SD)	316.34 (30.22)	363.23 (53.47)	324.39 (51.12)
THL (SD)	158.17 (15.11)	121.08 (17.82)	162.2 (25.56)
ACL (SD)	17.57 (1.68)	13.45 (1.98)	13.52 (2.13)
max l+s	24.41	22.86	18.44
min l+s	11.26	8.00	10.00
CV_{CL} (SD)	25.26 (1.12)	31.07 (3.61)	16.85 (2.43)
CV_{Cl} (SD)	56.21 (0.99)	54.79 (3.57)	51.66 (2.99)
M_{CA} (SD)	41.42 (0.35)	40.41 (1.18)	63.33 (1.25)

SAT = δορυφόρος (satellite), sc = δευτερογενής περίσφιξη (secondary constriction), SD = τυπική απόκλιση (standard deviation).

Επίσης, αξιοσημείωτη είναι η παρουσία διπλοειδούς ατόμου της *F. montana*, το οποίο αναφέρεται για πρώτη φορά στον μέχρι σήμερα γνωστό ως τριπλοειδή πληθυσμό της από το όρος Μπούτσι (Τρικλάριο όρος). Ο καρυότυπος αυτός αποτελείται από $2n = 10m + 4st + 4t = 18$ χρωμοσώματα, με ένα περισσότερο ακροκεντρικό χρωμοσωματικό ζεύγος σε σύγκριση με άλλους διπλοειδείς πληθυσμούς που μελετήθηκαν, χωρίς κανένα B-χρωμόσωμα σε αντίθεση με τον πληθυσμό από το όρος Βούρινος. Οι δευτερογενείς περισφίξεις ήταν, επίσης, μη διακριτές όπως στους τριπλοειδείς καρυοτύπους.



Εικόνα 3.14. Καρυογράμματα ειδών *Fritillaria*: A, *F. montana* ($2n = 2x$); B, *F. montana* ($2n = 3x$); C, *F. epirotica*. Κλίμακα = 10 μm . SAT = δορυφόρος (satellite), sc = δευτερογενής περίσφιξη (secondary constriction).

***Fritillaria epirotica* — $2n = 2x = 24$**

Σε αντίθεση με την *Fritillaria montana*, η *F. epirotica* έχει τον ίδιο βασικό χρωμοσωματικό αριθμό, $x = 12$, με τα υπόλοιπα *Fritillaria* taxa που εμφανίζονται στην Ελλάδα (Εικ. 3.13C). Ο καρυότυπός της αποτελείται από $2n = 2x = 2m + 2sm + 14st + 6t = 24$ χρωμοσώματα (Εικ. 3.14C), των οποίων το μέγεθος ποικίλει από 10 έως 18.44 μm , ενώ το TCL ισούται με 324.39 μm (Πίνακας 3.14). Ο δείκτης διαχρωμοσωματικής ασυμμετρίας είναι χαμηλός ($CV_{CL} = 16.85$), σε αντίθεση με τον υψηλό δείκτη ενδοχρωμοσωματικής ασυμμετρίας ($M_{CA} = 63.33$), ενώ η ετερογένεια στη θέση του κεντρομέρους (CV_{CI}) υπολογίσθηκε ίση με 51.66. Δορυφόροι, επίσης, παρατηρήθηκαν στον μικρό βραχίονα ενός τελοκεντρικού (t) και ενός ακροκεντρικού (st) ζεύγους χρωμοσωμάτων (Πίνακας 3.15,

χρωμοσωματικά ζεύγη no. 3 και no. 5). Παρ' όλα αυτά, στις περισσότερες μεταφάσεις τρεις δορυφόροι ήταν ορατοί.

Πίνακας 3.15. Καρυομορφομετρικοί δείκτες των marker χρωμοσωμάτων των *Fritillaria* taxa της ομάδας με σκούρα πορφυρά-καστανά, ασαφώς ψηφιδωτά (tessellated) άνθη: μήκος μεγάλου (l) και μικρού (s) βραχίονα (μm), συνολικό μήκος (l+s) χρωμοσώματος (μm), ελάχιστο (min) και μέγιστο (max) μήκος χρωμοσώματος (μm), r-index, Centromeric index, Arm difference ratio, R-length. Χρωμοσωμικά ζεύγη αριθμημένα κατά σειρά ελαττούμενου μεγέθους.

Taxon	<i>Fritillaria montana</i>			<i>Fritillaria epirotica</i>		
2n	18			24		
markers	Pair no. 1	Pair no. 5	Pair no. 1	Pair no. 2	Pair no. 3	Pair no. 5
l	12.84	10.71	9.68	10.51	12.19	10.87
(SD)	(1.00)	(1.09)	(1.05)	(1.04)	(1.07)	(1.23)
s	11.15	6.93	6.86	5.27	1.60	1.82
(SD)	(0.79)	(0.67)	(0.82)	(0.63)	(0.44)	(0.36)
l+s	23.99	17.65	16.53	15.77	13.79	12.42
(SD)	(1.71)	(1.66)	(1.73)	(1.49)	(1.18)	(1.51)
r-index	1.15	1.54	1.40	2.03	8.06	6.24
Centromeric index	0.54	0.61	0.58	0.67	0.88	0.85
Arm difference ratio	0.70	0.21	0.17	0.34	0.77	0.71
R-length	0.08	0.06	0.05	0.05	0.04	0.04

SD = τυπική απόκλιση (standard deviation).

Σύμφωνα με τα paired t-tests, τα δύο είδη παρουσιάζουν ενδιαφέρουσα ομοιότητα στο συνολικό μήκος χρωμοσωμάτων (Πίνακας 3.16), ενώ οι δείκτες ενδο- και διαχρωμοσωματικής ασυμμετρίας (Πίνακας 3.17) αποκαλύπτουν ότι τα είδη είναι εντελώς διαφοροποιημένα. Η μόνη μη σημαντική διαφορά παρατηρήθηκε μεταξύ των δύο καρυοτύπων της *Fritillaria montana*, $2n = 18$ και $2n = 27$, η οποία ήταν αναμενόμενη, καθώς και οι δύο περιέχουν πολλά μετακεντρικά χρωμοσώματα (Robertsonian συντήξεις).

Πίνακας 3.16. Paired t-tests μεταξύ καρυοτύπων των *Fritillaria* taxa της ομάδας με σκούρα πορφυρά-καστανά, ασαφώς ψηφιδωτά (tessellated) άνθη σχετικά με τους δείκτες TCL και ACL, μαζί με τους βαθμούς ελευθερίας (df) και σημαντικότητας (Sig) κάθε παραμέτρου. Με έντονους χαρακτήρες υποδεικνύονται οι τιμές πιθανότητας (Sig 2-tailed) υπό του 0.01, οι οποίες υποδηλώνουν σημαντικές στατιστικές διαφορές.

Συγκρινόμενα taxa		TCL			ACL		
		t	df	Sig (2-tailed)	t	df	Sig (2-tailed)
<i>F. epirotica</i> $2n = 2x = 24$	<i>F. montana</i> $2n = 2x = 18$	0.379	18	0.709	-4.347	18	0.000
<i>F. epirotica</i> $2n = 2x = 24$	<i>F. montana</i> $2n = 3x = 27$	-1.427	16	0.173	0.057	16	0.955
<i>F. montana</i> $2n = 2x = 18$	<i>F. montana</i> $2n = 3x = 27$	-1.947	10	0.080	3.898	10	0.003

Πίνακας 3.17. Paired t-tests μεταξύ καρυοτύπων των *Fritillaria* taxa της ομάδας με σκούρα πορφυρά-καστανά, ασαφώς ψηφιδωτά (tessellated) άνθη σχετικά με τους δείκτες ασυμμετρίας CV_{CL} and M_{CA}, μαζί με τους αντίστοιχους βαθμούς ελευθερίας (df) και σημαντικότητας (Sig) κάθε παραμέτρου. Με έντονους χαρακτήρες υποδεικνύονται οι τιμές πιθανότητας (Sig 2-tailed) υπό του 0.01, οι οποίες υποδηλώνουν σημαντικές στατιστικές διαφορές.

Συγκρινόμενα taxa		CV _{CL}			M _{CA}		
		t	df	Sig (2-tailed)	t	df	Sig (2-tailed)
<i>F. epirotica</i> $2n = 2x = 24$	<i>F. montana</i> $2n = 2x = 18$	-8.598	18	0.000	44.847	18	0.000
<i>F. epirotica</i> $2n = 2x = 24$	<i>F. montana</i> $2n = 3x = 27$	-9.754	16	0.000	34.473	16	0.000
<i>F. montana</i> $2n = 2x = 18$	<i>F. montana</i> $2n = 3x = 27$	-4.066	10	0.002	1.995	10	0.074

Συμπεράσματα

Χαρακτηριστικά (marker) χρωμοσώματα παρατηρήθηκαν στην *F. epirotica* με $2n = 2x = 24$ και στην *F. montana* με $2n = 2x = 18$ χρωμοσώματα. Παρ' όλα αυτά, ο αριθμός και η θέση των δευτερογενών περισφίξεων δεν ήταν σταθερά στους τριπλοειδείς καρυοτύπους του είδους.

Η *Fritillaria epirotica* ($2n = 24$) έχει τέσσερα marker χρωμοσωματικά ζεύγη. Τα δύο πρώτα ζεύγη, τα οποία είναι τα μεγαλύτερα σε μήκος, έχουν διαφορετική μορφολογία από τα υπόλοιπα χρωμοσώματα, τα οποία είναι ακροκεντρικά (st) και υποτελοκεντρικά (t). Το μεγαλύτερο σε μήκος ζεύγος (no. 1) είναι μετακεντρικό (m), ενώ το δεύτερο μεγαλύτερο σε μήκος (no. 2) υπομετακεντρικό (sm). Το τρίτο marker ζεύγος (no. 3) είναι υποτελοκεντρικό και φέρει μικρούς και σφαιρικούς δορυφόρους στους μικρούς βραχίονες των ομόλογων χρωμοσωμάτων (t-SAT). Το τελευταίο marker ζεύγος είναι το πέμπτο κατά σειρά ελαττούμενου μήκους και αποτελείται από δύο ακροκεντρικά χρωμοσώματα με δορυφόρους (st-SAT). Τα αποτελέσματα συμφωνούν με προηγούμενη μελέτη της Kamari (1991a). Η Zaharof (1989b) ανέφερε την ετερομορφία στο μήκος των δορυφόρων σε ένα από τα δύο δορυφορικά χρωμοσωματικά ζεύγη.

Η *Fritillaria montana* ($2n = 18$) έχει δύο marker χρωμοσωματικά ζεύγη με δευτερογενείς περισφίξεις. Η karyotype formula που δίνεται στην παρούσα εργασία ($2n = 2x = 10m + 2st + 6t = 18$) διαφέρει από την προαναφερθείσα από τη Zaharof (1989b) $2n = 2x = 10m + 8t = 18$ χρωμοσώματα. Η *Fritillaria montana* είναι το μόνο είδος στην Ελλάδα με 18 χρωμοσώματα και η μείωση στον αριθμό των χρωμοσωμάτων έχει θεωρηθεί ως αποτέλεσμα χρωμοσωματικών συντήξεων (Robertsonian fusion) έξι ακροκεντρικών χρωμοσωμάτων προς δημιουργία τριών μετακεντρικών (Darlington 1936, La Cour 1978a, 1978b, 1978c, Kamari 1991a). Η Zaharof (1989b) ερμήνευσε, επίσης, με βάση την παραπάνω θεωρία την παρουσία των δευτερογενών περισφίξεων, οι οποίες παρατηρήθηκαν και στα πλαίσια αυτής της διατριβής. Πρόσφατα, οι Peruzzi et al. (2016) μελέτησαν έναν ιταλικό πληθυσμό του είδους με $2n = 2x = 18$ χρωμοσώματα, επιβεβαιώνοντας τον αριθμό για την *F. montana*, ενώ η παρουσία

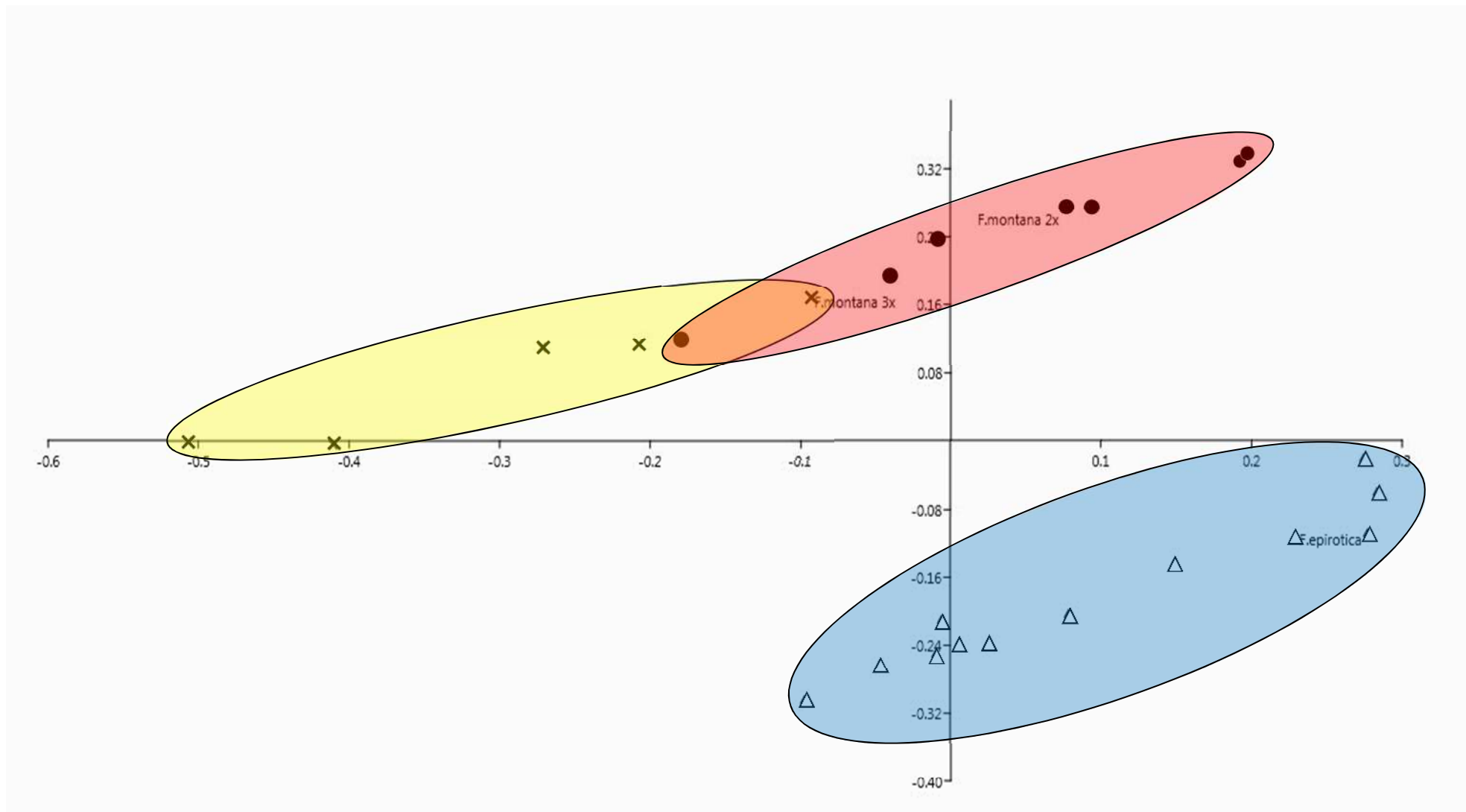
μέχρι τριών B-χρωμοσωμάτων έχει αναφερθεί ήδη από την Kamari (1991a, 1991b).

Ο τριπλοειδής καρυότυπος της *F. montana* ($2n = 3x = 27$) είναι γνωστός μέχρι σήμερα από έναν μόνο πληθυσμό στην Ελλάδα, αλλά έχει δοθεί και από την Νότια Ιταλία, από έναν πληθυσμό της Καλαβρίας από τον Cesca (1986), με το όνομα *F. tenella* Marschall von Bieberstein, 1808.

Τα paired t-tests αποκάλυψαν ομοιότητες μεταξύ των τριών καρυοτύπων. Συγκεκριμένα, η ομοιότητα στο συνολικό μήκος χρωμοσωμάτων (TCL) μεταξύ των διπλοειδών *F. epirotica* $2n = 24$ και *F. montana* $2n = 18$ ενισχύει την υπόθεση ότι το δεύτερο είδος προέρχεται από Robertsonian συντήξεις. Οι λιγότερο όμοιοι δείκτες TCL μεταξύ των *F. montana* $2n = 2x = 18$ και *F. montana* $2n = 3x = 27$ μπορούν, επίσης, να εξηγηθούν, καθώς η πολυπλοειδία συνήθως συνοδεύεται από απώλεια γονιδίων και μείωση του μεγέθους του γονιδιώματος (Kamari 1992, Leitch and Bennett 2004, Adams and Wendel 2005, Buggs et al. 2009). Μία άλλη απόδειξη για την απώλεια γονιδίων είναι το γεγονός ότι ο τριπλοειδής καρυότυπος της *F. montana* έχει την μικρότερη τιμή THL.

Τα αποτελέσματα που αφορούν τους δείκτες CV_{CI} και M_{CA} είναι τα αναμενόμενα. Σύμφωνα με τους Zuo and Yuan (2011), η υψηλότερη τιμή CV_{CI} ανήκει στην *Fritillaria montana*, αφού ο καρυότυπος αποτελείται κυρίως από μετακεντρικά χρωμοσώματα. Σε αντίθεση, η υψηλότερη τιμή M_{CA} ανήκει στην *F. epirotica*, καθώς έχει τυπικό ασύμμετρο καρυότυπο, όπως αυτός ορίζεται από τον Stebbins (1971).

Συνολικά, η πολυπαραγοντική ανάλυση (PCoA) επιβεβαιώνει όλα τα προαναφερθέντα αποτελέσματα. Οι δύο καρυότυποι της *Fritillaria montana* αλληλοεπικαλύπτονται, ενώ τα είδη είναι εμφανώς διαχωρισμένα (Εικ. 3.15).



Εικόνα 3.15. Πολυπαραγοντική ανάλυση (PCoA) βασισμένη σε 6 ποσοτικές καρυολογικές παραμέτρους των *Fritillaria* taxa της ομάδας με σκούρα πορφυρά-καστανά, ασαφώς ψηφιδωτά (tessellated) άνθη.

— Συγκριτική μελέτη των *Fritillaria pontica* και *Fritillaria theophrasti* (Πίνακας 3.18)

Η μορφολογία των καρυοτύπων των *Fritillaria pontica* και *F. theophrasti* μελετήθηκε συγκριτικά διότι τα είδη σήμερα αναφέρονται ως συνώνυμα από τους Dimopoulos et al. (2013) και Strid (2016), παρ' ότι παρουσιάζουν σημαντικές διαφορές σε βασικούς μορφολογικούς χαρακτήρες. Εκτός του ότι τα άτομα της *F. theophrasti* είναι περισσότερο εύρωστα από αυτά της *F. pontica* με πολλά, συνήθως αντίθετα ή σε σπονδύλους φύλλα, τα είδη διαφέρουν, επίσης, στο σχήμα και το χρώμα των ανθών και των νεκταρίων τους (Kamari and Phitos 2000).

***Fritillaria pontica* — $2n = 2x = 24$**

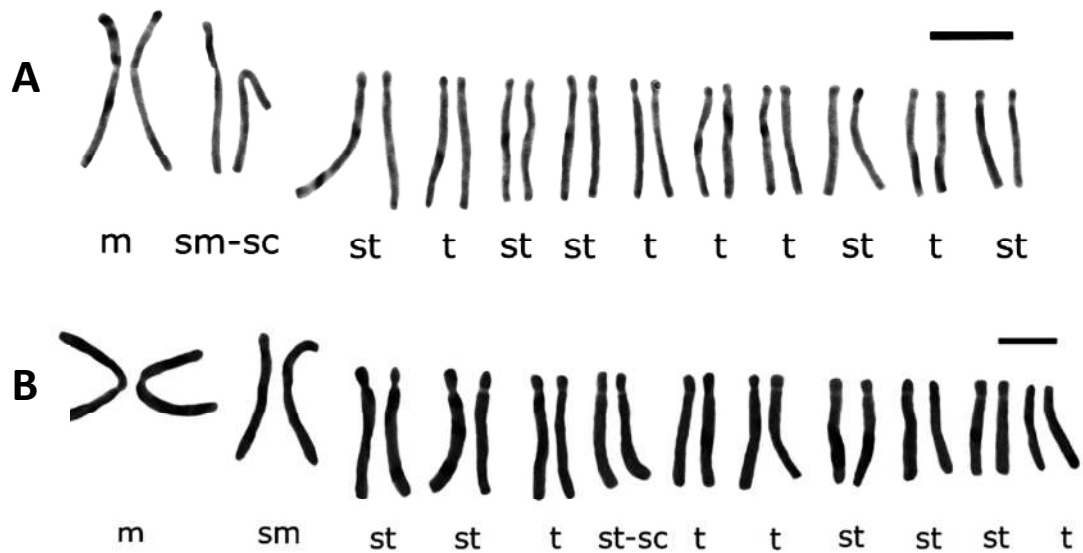
Ο καρυότυπος του είδους αποτελείται από 24 χρωμοσώματα (Εικ. 3.16Α), το μέγεθος των οποίων κυμαίνεται από 9.83 έως 17.1 μm (Πίνακας 3.19), ενώ το μέσο μέγεθος τους ισούται με 12.58 μm . Ο καρυότυπος, επίσης, είναι συμμετρικός ως προς το μέγεθος των χρωμοσωμάτων ($CV_{CL} = 19$), αλλά ασύμμετρος όσον αφορά τη θέση του κεντρομέρους ($M_{CA} = 68.21$). Ο δείκτης ετερογένειας του κεντρομέρους υπολογίζεται ίσος με $CV_{CI} = 65.15$. Δύο ζεύγη χρωμοσωμάτων αναγνωρίζονται ως markers, το μεγαλύτερο σε μέγεθος ζεύγος μετακεντρικών χρωμοσωμάτων, και το δεύτερο σε μέγεθος υπομετακεντρικών χρωμοσωμάτων, το οποίο φέρει μία δευτερογενή περίσφιξη στον μικρό βραχίονα, κοντά στο κεντρομέρος (Εικ. 3.17Α).

Πίνακας 3.18. Προέλευση και αριθμός καταχώρησης των μελετηθέντων *Fritillaria* taxa.

Taxon	Πληθυσμός	Αριθμός καταχώρησης
<i>F. pontica</i>	North Aegean Isl., Thasos Isl.	F17
<i>F. theophrasti</i>	East Aegean Isl., Lesvos Isl.	F15
	East Aegean Isl., Lesvos Isl.	F16



Εικόνα 3.16. Μιτωτικές μεταφάσεις ειδών *Fritillaria*: A, *F. pontica* ($2n = 2x = 24$) και B, *F. theophrasti* ($2n = 2x = 24$). Κλίμακα = 10 μm .



Εικόνα 3.17. Καρυογράμματα ειδών *Fritillaria*: A, *F. pontica* και B, *F. theophrasti*. Κλίμακα = 10 μm . sc = δευτερογενής περίσφιξη (secondary constriction).

***Fritillaria theophrastii* — $2n = 2x = 24$**

Η *F. theophrastii* αποτελείται από $2n = 2x = 2m + 2sm + 10st + 2st-sc + 8t = 24$ χρωμοσώματα. Το συνολικό και μέσο μέγεθός τους ισούται με $TCL = 333.68 \mu m$ και $ACL = 13.9 \mu m$ αντίστοιχα (Πίνακας 3.19). Οι δείκτες ασυμμετρίας και ετερογένειας της θέσης του κεντρομέρους ακολουθούν το κοινό πρότυπο ($CV_{CL} = 18$, $M_{CA} = 65.86$, $CV_{CI} = 13.9$). Έξι χρωμοσώματα χαρακτηρίζονται ως markers: τα τέσσερα μεγαλύτερα σε μέγεθος μετακεντρικά και υπομετακεντρικά χρωμοσώματα, καθώς και ένα ζεύγος ακροκεντρικών χρωμοσωμάτων με δευτερογενή περίσφιξη στον μικρό βραχίονα (Εικ. 3.16B, 3.17B).

Συμπεράσματα

Η *Fritillaria pontica* στα πλαίσια της διατριβής μελετήθηκε από το νησί της Θάσου. Το είδος έχει μελετηθεί στο παρελθόν από τον La Cour (1978a), ο οποίος μελέτησε το πρότυπο της ετεροχρωματίας, τους Zaharof (1989b) και Bâsak (1991). Σύμφωνα με τους δύο τελευταίους, ο καρυότυπος του είδους δεν φέρει δορυφορικά χρωμοσώματα σε κανέναν από τους πληθυσμούς που μελέτησαν.

Από την άλλη, ο καρυότυπος *F. theophrastii* μελετήθηκε από τους Kamari and Phitos (2000), μαζί με την περιγραφή του είδους. Σύμφωνα με τους συγγραφείς, ένα από τα δύο υπομετακεντρικά χρωμοσώματα, καθώς επίσης δύο ακροκεντρικά και δύο υποτελοκεντρικά χρωμοσώματα φέρουν έναν μικρό δορυφόρο στον μικρό βραχίονα. Οι δορυφόροι σε όλες τις περιπτώσεις είναι μικροί και σφαιρικοί, αλλά όχι πάντοτε ορατοί. Επιπρόσθετα, οι Kamari and Phitos (2000) αναφέρουν για τον καρυότυπο του είδους την παρουσία αρκετών δευτερογενών περισφίξεων.

Παρ' ότι οι καρυότυποι των taxa χαρακτηρίζονται από διαφορετικά marker χρωμοσώματα, τα paired t-tests μεταξύ των δεικτών TCL , ACL , CV_{CL} και M_{CA} δεν αποκάλυψαν στατιστικά σημαντικές διαφορές (Πίνακας 3.21). Παρ' όλα αυτά, η πολυπαραγοντική ανάλυση των καρυολογικών παραμέτρων $2n$, x , THL , CV_{CI} , CV_{CL} και M_{CA} κατέληξε σε μία σχετικά διακριτή κατανομή των taxa (Εικ. 3.18).

Πίνακας 3.19. Καρυομορφομετρικοί δείκτες των *Fritillaria* taxa *F. pontica* και *F. theophrasti*: χρωμοσωματικός αριθμός (2n), ολικό (TCL) και μέσο (ACL) χρωμοσωματικό μήκος (μm), συνολικό μήκος απλοειδούς σειράς [THL (μm)], μέγιστο (max l+s) και ελάχιστο (min l+s) χρωμοσωματικό μήκος (μm), δείκτες ασυμμετρίας καρυοτύπου (CV_{CL} και M_{CA}), δείκτης ετερογένειας της θέσης του κεντρομέρους (CV_{CI}).

Taxon	2n	Karyotype formula	max (SD)	min (SD)	TCL (SD)	THL (SD)	ACL (SD)	CV _{CI} (SD)	CV _{CL} (SD)	M _{CA} (SD)
<i>F. pontica</i>	24	2m + 2sm-sc + 10st + 10t	17.1 (4.13)	9.83 (2.06)	301.82 (70.93)	150.91 (35.47)	12.58 (2.96)	65.15 (9.6)	19 (0.29)	68.21 (1.93)
<i>F. theophrastii</i>	24	2m + 2sm + 10st + 2st-sc + 8t	18.72 (0.83)	10.54 (0.94)	333.68 (28.09)	166.84 (14.04)	13.9 (1.17)	61.62 (5.4)	18 (1.23)	65.86 (1.31)

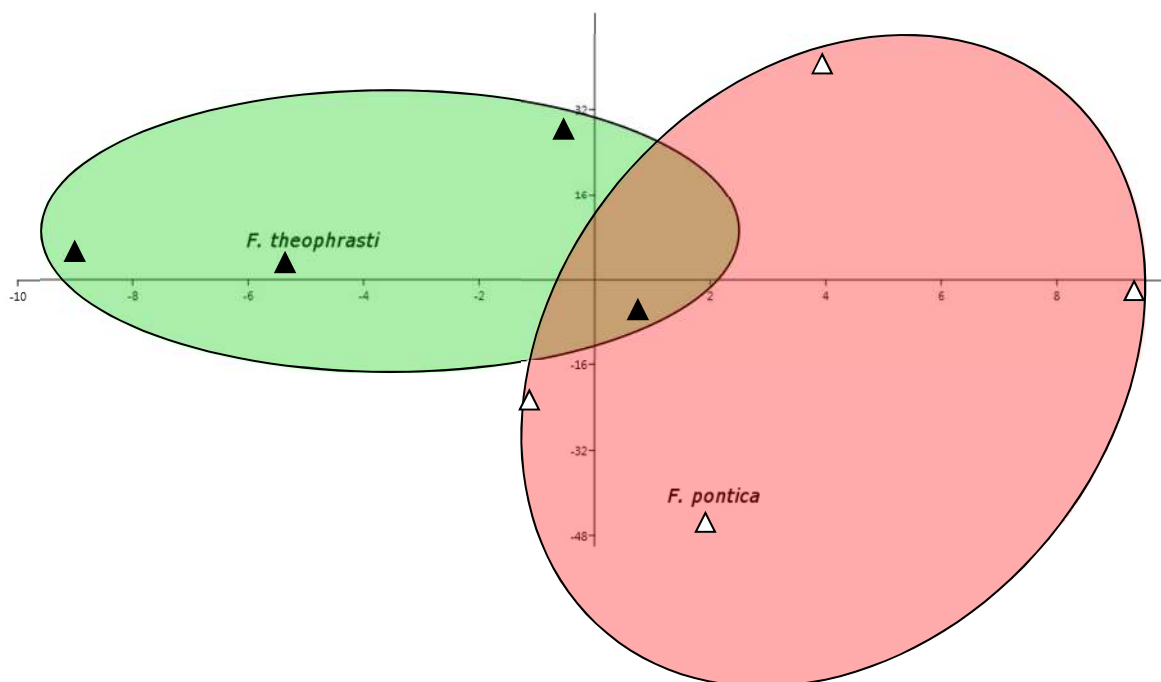
Πίνακας 3.20. Καρυομορφομετρικοί δείκτες των marker χρωμοσωμάτων των *Fritillaria* taxa *F. pontica* και *F. theophrasti*: marker χρωμοσωματικά ζεύγη, μήκος μεγάλου (l) και μικρού (s) βραχίονα (μm), μήκος χρωμοσώματος (l+s), r-index, Centromeric index, Arm difference ratio, R-length.

Taxon	Marker χρωμοσώματα	l (SD)	s (SD)	l+s (SD)	r- index (SD)	Centromeric index (SD)	Arm difference ratio (SD)	R-length (SD)
<i>F. pontica</i>	m	10.11 (2.1)	6.99 (2.25)	17.1 (4.13)	1.5 (0.23)	0.6 (0.04)	0.19 (0.08)	0.06 (0.003)
	sm-sc	10.11 (1.11)	5.34 (1.18)	15.45 (2.17)	1.94 (0.28)	0.66 (0.03)	0.31 (0.06)	0.05 (0.004)
<i>F. theophrastii</i>	m	10.41 (0.83)	8.31 (0.97)	18.72 (1.38)	1.26 (0.16)	0.56 (0.03)	0.11 (0.06)	0.06 (0.004)
	sm	11.11 (1.4)	5.51 (1.38)	16.62 (1.38)	2.07 (0.16)	0.67 (0.03)	0.34(0.06)	0.05 (0.004)
	st-sc	10.6 (1.91)	2.1 (0.2)	12.7 (2)	5.12 (0.97)	0.83 (0.02)	0.67 (0.03)	0.04 (0.006)

sc = δευτερογενής περίσφιξη (secondary constriction), SD = τυπική απόκλιση (standard deviation).

Πίνακας 3.21. Paired t-tests μεταξύ καρυστύπων των *Fritillaria* taxa *F. pontica* και *F. theophrasti* σχετικά με τους δείκτες TCL, ACL, CV_{CL} και M_{CA} μαζί με τους βαθμούς ελευθερίας (df) και σημαντικότητας (Sig) κάθε παραμέτρου. Με έντονους χαρακτήρες υποδεικνύονται οι τιμές πιθανότητας (Sig 2-tailed) υπό του 0.01, οι οποίες υποδηλώνουν σημαντικές στατιστικές διαφορές.

Δείκτης	t	df	Sig (2-tailed)
TCL	-0.835	6	0.435
ACL	-0.835	6	0.435
CV _{CL}	1.236	6	0.782
M _{CA}	2.02	6	0.09



Εικόνα 3.18. Πολυπαραγοντική ανάλυση (PCA) βασισμένη σε 6 ποσοτικές καρυολογικές παραμέτρους για τα είδη *Fritillaria pontica* (△) και *F. theophrasti* (▲).

Προσδιορισμός του αριθμού των πυρηνίσκων στο γένος *Fritillaria*

Ο αριθμός των πυρηνίσκων υπολογίστηκε σε 15 taxa του γένους κι ένα υβρίδιο με δύο βαθμούς πλοειδίας, τα οποία αναφέρονται στον Πίνακα 3.22, μαζί με την προέλευση και τον αριθμό καταχώρησής τους. Όλα τα είδη μελετώνται για πρώτη φορά ως προς τον αριθμό των θετικών σημάτων μετά από προκατεργασία με νιτρικό άργυρο (AgNO₃).

Πίνακας 3.22. Προέλευση και αριθμός καταχώρησης των μελετηθέντων *Fritillaria* taxa.

Taxon	Πληθυσμός	Αριθμός καταχώρησης
<i>F. drenovskii</i>	Macedonia, Drama, Mt. Falakron	SF1106
<i>F. ehrhartii</i>	Aegean Isl., Kiklades Isl., Tinos	SF1109
<i>F. elwesii</i>	Aegean Isl., Kastellorizo, Agios Georgios	17521
<i>F. graeca</i>	Stereia Ellas, Attiki, Isl. Salamina	SF1051
<i>F. messanensis</i> subsp. <i>messanensis</i>	Macedonia, Pieria, Mt. Olympus	SF1084
	Peloponnisos, Ilia, Iraklia	F4
<i>F. messanensis</i> subsp. <i>gracilis</i>	Ionian Isl., Kefalonia	SF1053
<i>F. messanensis</i> subsp. <i>sphaciotica</i>	Aegean Isl., Kriti, Mt. Psiloritis	F32
<i>F. mutabilis</i>	Ionian Isl., Kefalonia	SF1070
<i>F. obliqua</i> subsp. <i>obliqua</i>	Stereia Ellas, Attiki, Marathonas	SF1052
<i>F. obliqua</i> subsp. <i>tuntasia</i>	Aegean Isl., Serifos	SF1064
<i>F. pontica</i>	Thraki, Komotini	SF1077
<i>F. rhodocanakis</i>	Stereia Ellas, Attiki, Isl. Idra	SF1104
<i>F. spetsiotica</i>	Peloponnisos, Argolida, Nafplio	SF1098
<i>F. spetsiotica</i> × <i>F. rhodocanakis</i>	Peloponnisos, Argolida, Epidavros	SF1099
	Peloponnisos, Argolida, Didima	SF1100
<i>F. sporadum</i>	West Aegean Isl., Sporades Isl. Yioura	SF1107
<i>F. theophrasti</i>	East Aegean Isl., Lesvos	SF1071

Πίνακας 3.23. Ελάχιστος, συνήθης και μέγιστος αριθμός θετικών σημάτων νιτρικού αργύρου (AgNO₃) στα μελετηθέντα *Fritillaria* taxa.

Taxon		Αριθμός θετικών σημάτων AgNO ₃
<i>F. drenovskii</i>		(1-) 2-3 (-5)
<i>F. ehrhartii</i>		(1-) 2 (-3)
<i>F. elwesii</i>		(4-) 5-6
<i>F. graeca</i>		2 (-3)
<i>F. messanensis</i> subsp. <i>messanensis</i>	SF1084	1-4
	F4	1-2
<i>F. messanensis</i> subsp. <i>gracilis</i>		1-2 (-3)
<i>F. messanensis</i> subsp. <i>sphaciotica</i>		(1-) 2-4
<i>F. mutabilis</i>		2-3
<i>F. obliqua</i> subsp. <i>obliqua</i>		(2-) 3-4 (-6)
<i>F. obliqua</i> subsp. <i>tuntasia</i>		(1-) 2-3 (-4)
<i>F. pontica</i>		(2-) 6-7 (-8)
<i>F. rhodocanakis</i>		2-4
<i>F. spetsiotica</i>		0-5
<i>F. spetsiotica</i> × <i>F. rhodocanakis</i>	SF1099, 2n = 2x	(1-) 2-3 (-5)
	SF1100, 2n = 3x	2-3 (-5)
<i>F. sporadum</i>		(2-) 3-5 (-6)
<i>F. theophrasti</i>		(1-) 2-5 (-7)

Τα αποτελέσματα παρουσιάζονται στις εικόνες 3.19–3.21 και συνοψίζονται στον Πίνακα 3.23. Όπως παρατηρείται, τα είδη *Fritillaria sporadum* και *F. ehrhartii*, των οποίων η ταξινόμηση ως διακριτά είδη έχει αμφισβητηθεί (Dimopoulos et al. 2013, Strid 2016), παρουσιάζουν σημαντική διαφορά και στον αριθμό των πυρηνίσκων (θετικών σημάτων μετά την επεξεργασία με νιτρικό άργυρο). Συγκεκριμένα, η *F. sporadum* φέρει έως και διπλάσιο αριθμό πυρηνίσκων (3-5) από την *F. ehrhartii* (2 θετικά σήματα). Στην παρόμοια περίπτωση των *F. pontica* και *F. theophrasti*, και τα δύο είδη χαρακτηρίζονται από τον μεγαλύτερο αριθμό πυρηνίσκων που παρατηρήθηκαν στα πλαίσια της διατριβής (μέχρι 7 ή 8

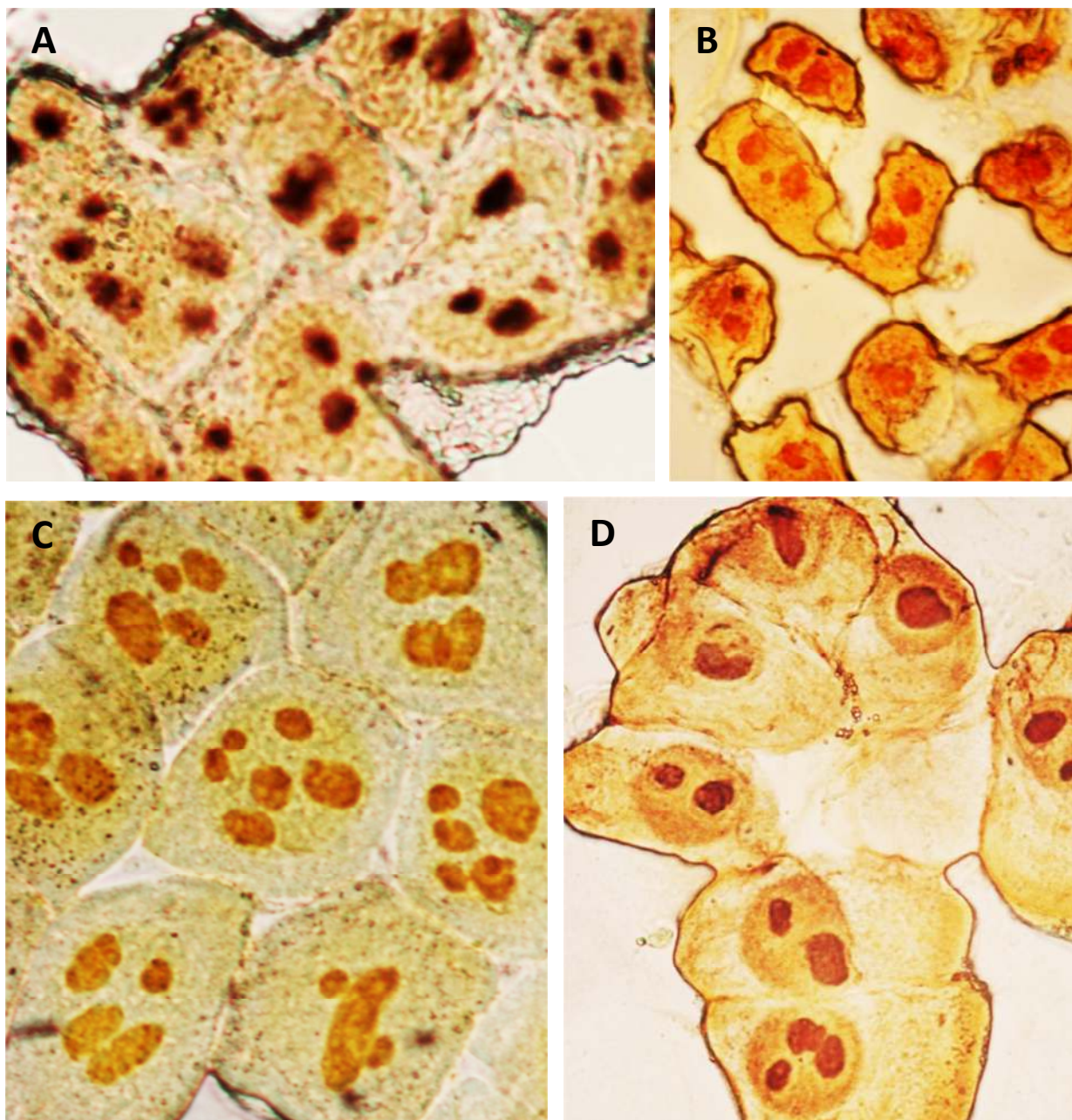
θετικά σήματα), παρ' όλα αυτά, ο συνήθης αριθμός των πυρηνίσκων στην *F. theophrasti* είναι σταθερά μικρότερος.

Τα δύο υποείδη της *F. obliqua* (*F. obliqua* subsp. *obliqua* και *F. obliqua* subsp. *tuntasia*) έχουν συνήθως παρόμοιο συνήθη αριθμό θετικών σημάτων στον νιτρικό άργυρο, παρά ταύτα το τυπικό υποείδος φέρει περισσότερους πυρηνίσκους.

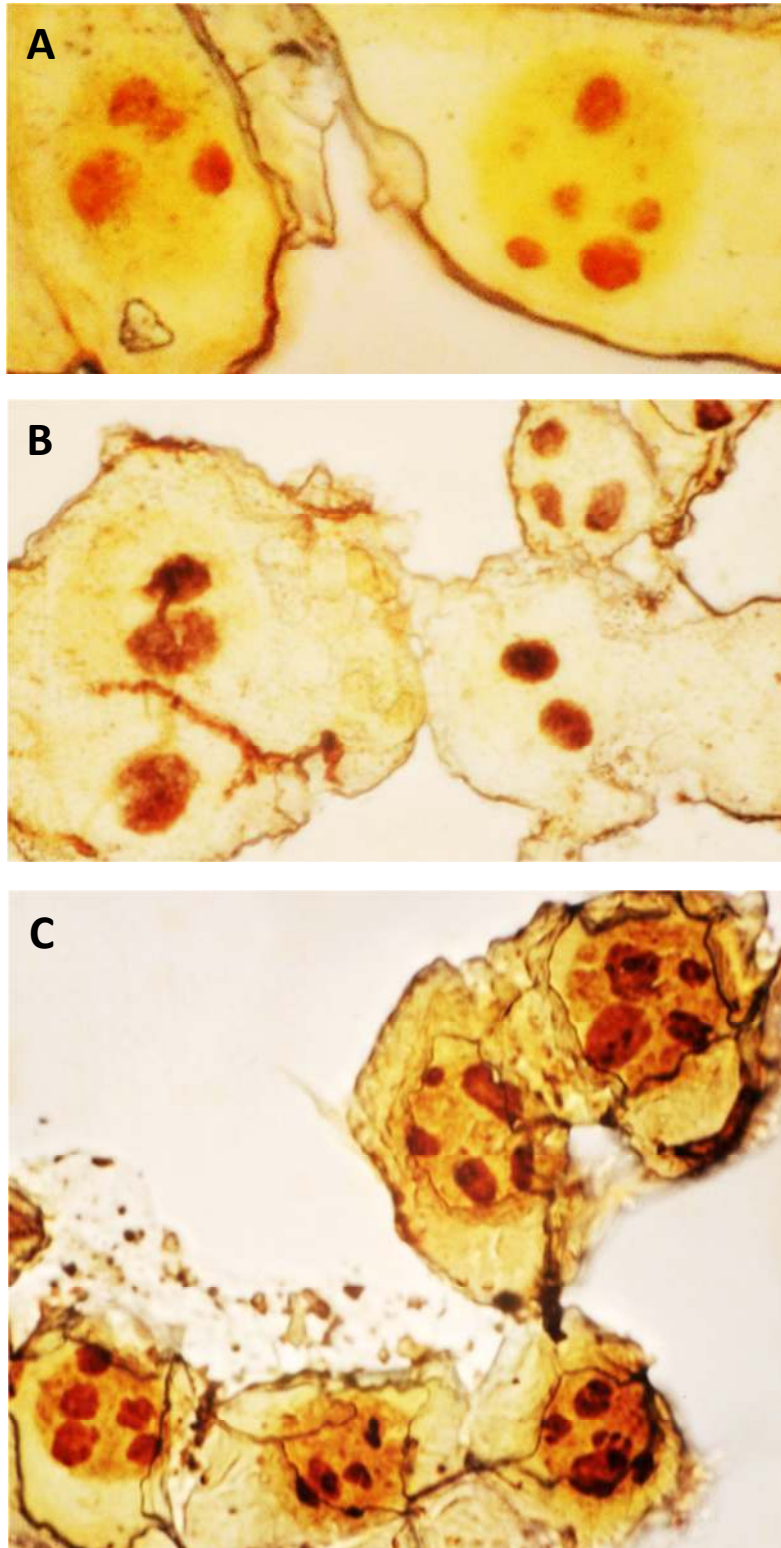
Επιπρόσθετα, τα τρία υποείδη της *F. messanensis* (*F. messanensis* subsp. *messanensis*, *F. messanensis* subsp. *gracilis* και *F. messanensis* subsp. *sphaciotica*) χαρακτηρίζονται από όμοιο αριθμό πυρηνίσκων. Παρατηρείται, όμως, διαφορά μεταξύ των πληθυσμών του τυπικού υποείδους. Οι πυρηνίσκοι σε άτομα από τον πληθυσμό του Ολύμπου κυμαίνονται από 1 έως 4, ενώ από 1 έως 2 από τον πληθυσμό της Ηράκλειας Ηλίας. Αυτή η διαφοροποίηση συμφωνεί με προηγούμενες παρατηρήσεις, οι οποίες αναφέρουν ποικίλο αριθμό δορυφορικών χρωμοσωμάτων μεταξύ των συγκεκριμένων πληθυσμών (Zaharof 1989b, Kamari and Phitos 2006).

Η *F. mutabilis*, ένα καλά αποδεκτό σήμερα είδος (Dimopoulos et al. 2013), εμφανίζει τον ίδιο αριθμό πυρηνίσκων με την *F. graeca*. Το γεγονός αυτό πιθανώς να οφείλεται στο ότι η *F. mutabilis* θεωρείται ότι είναι ένα παλιό υβρίδιο της *F. graeca* με την *F. ionica* s.l. (Kamari 1991a).

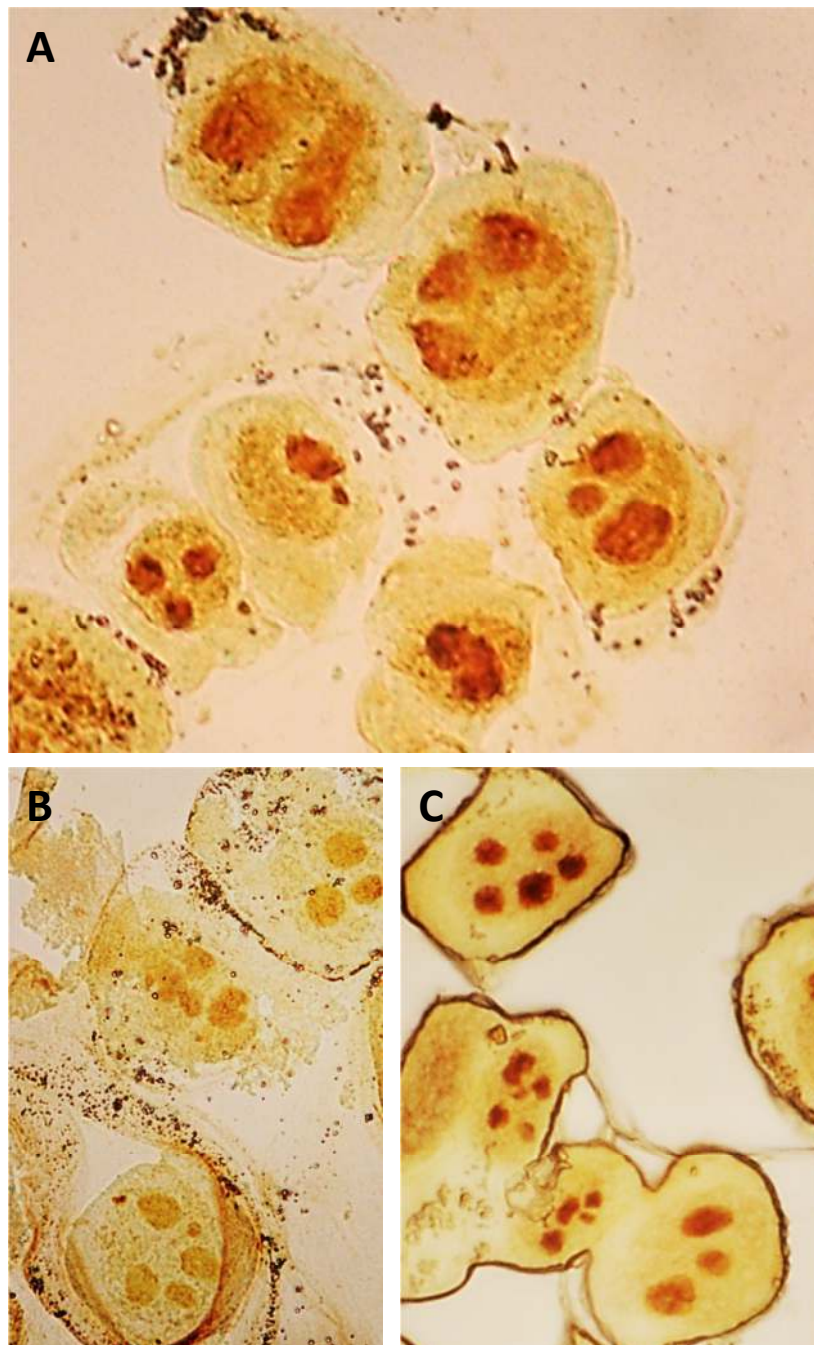
Τέλος, τα δύο είδη *F. spetsiotica* και *F. rhodocanakis*, όπως έχει ήδη αναφερθεί, έχουν την τάση να υβριδίζονται όταν συνυπάρχουν στους ίδιους πληθυσμούς (Kamari 2009b, Kamari and Phitos 2009c, Samaropoulou et al. 2019a) και εμφανίζουν την ίδια μορφολογία καρυοτύπου. Παρ' ότι και ο αριθμός των πυρηνίσκων τους συμπίπτει, η *F. spetsiotica* χαρακτηρίζεται από μεγαλύτερο εύρος σημάτων (0-5) σε σχέση με την *F. rhodocanakis* (2-4).



Εικόνα 3.19. Φωτογραφίες προκατεργασμένων με νιτρικό άργγυρο μεσοφασικών πυρήνων:
A, *F. drenovskii*; B, *F. graeca*; C, *F. elwesii*; D, *F. messanensis* subsp. *messanensis* (SF1084).



Εικόνα 3.20. Φωτογραφίες προκατεργασμένων με νιτρικό άργυρο μεσοφασικών πυρήνων:
A, *F. obliqua* subsp. *obliqua*; B, *F. obliqua* subsp. *tuntasia*; C, *F. pontica*.



Εικόνα 3.21. Φωτογραφίες προκατεργασμένων με νιτρικό άργυρο μεσοφασικών πυρήνων: A, *F. spetsiotica* × *F. rhodocanakis* ($2n = 2x$); B, *F. spetsiotica* × *F. rhodocanakis* ($2n = 3x$); C, *F. sporadum*.

Κεφάλαιο 4ο

Γυρεολογία

Οι μορφολογικοί χαρακτήρες των γυρεοκόκκων έχουν μεγάλη ταξινομική αξία και έχουν χρησιμοποιηθεί για τη διάκριση στενά συγγενικών taxa εντός της οικογένειας των Liliaceae (Tekşen et al. 2010, Kameshwari 2011, Masoumi 2012, Güven et al. 2014).

Η μορφολογία των γυρεοκόκκων έχει αποδειχθεί ότι αποτελεί έναν σημαντικό ταξινομικό χαρακτήρα και για το γένος *Fritillaria* (Schulze 1980, Kosenko 1991, 1992, 1999, Tekşen and Aytaç 2004, 2008, Ozler and Pehlivan 2007, Tekşen et al. 2010, Hosseini 2018), παρ' ότι πρόκειται για το πιο ετερογενές γένος στην οικογένεια των Liliaceae (Kosenko 1999).

Γυρεολογικές μελέτες στο γένος *Fritillaria* έχουν πραγματοποιηθεί στο παρελθόν με σκοπό τη χρήση περισσότερων μορφολογικών δεδομένων για την επίλυση ταξινομικών προβλημάτων, κυρίως όμως σε αντιπροσώπους από χώρες της Μέσης Ανατολής (Hosseini 2018). Καμία από τις μελέτες αυτές δεν έχει συμπεριλάβει *Fritillaria taxa* από ελληνικούς πληθυσμούς.

Στα πλαίσια αυτής της Διδακτορικής Διατριβής πραγματοποιήθηκε η μελέτη της μορφολογίας των γυρεοκόκκων σε *Fritillaria taxa* προκειμένου να διευκρινιστούν διάφορα ταξινομικά ερωτήματα και να εξαχθούν συμπεράσματα για την εξέλιξη και φυλογένεση των ειδών του γένους από την Ελλάδα. Τα περισσότερα από τα είδη μελετώνται για πρώτη φορά. Τα αποτελέσματα της μελέτης βρίσκονται υπό κρίση για δημοσίευση (Samaropoulou et al. 2021 under review).

Υλικά και μέθοδοι

Ανθήρες απομονώθηκαν από φυτικά δείγματα του Βοτανικού Μουσείου ACA και οι γυρεόκοκκοι τους απλώθηκαν σε κολλώδεις ταινίες άνθρακα (Agar Scientific Ltd., Essex, UK), οι οποίες ήταν τοποθετημένες πάνω σε stubs αλουμινίου διαμέτρου 1.3 cm. Τα δείγματα επικαλύφθηκαν με περίπου 25 nm χρυσού. Η παρατήρηση και η φωτογράφιση πραγματοποιήθηκε σε FEI Quanta Inspect SEM, στο Εργαστήριο Ηλεκτρονικής Μικροσκοπίας και Νανοϋλικών του Ινστιτούτου Δημόκριτος.

Συνολικά παρατηρήθηκαν γυρεόκοκκοι από 19 taxa του γένους (16 είδη και 3 υποείδη) και 2 υβρίδια από 25 πληθυσμούς (Πίνακας 4.1). Η ορολογία είναι σύμφωνη με τους Kosenko (1999), Punt et al. (2007) και Teksen et al. (2010).

Διαστάσεις [μεγάλος άξονας (long axis – LA) και μικρός άξονας (short axis – SA)] μετρήθηκαν σε τουλάχιστον 25 γυρεόκοκκους ανά δείγμα, ενώ η στατιστική επεξεργασία (Πίνακας 4.3) των ποσοτικών παραμέτρων (μεγάλος άξονας, μικρός άξονας, αναλογία μεγάλου/μικρό άξονα) πραγματοποιήθηκε με Microsoft Office Excel. Η πολυπαραγοντική ανάλυση (PCA analysis) των ποσοτικών παραμέτρων (Εικ. 4.7) δημιουργήθηκε με το πρόγραμμα PAST 3.25 (Hammer et al. 2001), και independent t-tests διεξήχθησαν με SPSS Statistics 25 σε taxa από διαφορετικούς πληθυσμούς ή/και με διαφορετικούς βαθμούς πλοειδίας (Πίνακας 4.5)

Πίνακας 4.3. Προέλευση και αριθμός καταχώρησης των μελετηθέντων *Fritillaria* taxa.

Taxon	Πληθυσμός	Αριθμός καταχώρησης
<i>F. davisii</i>	Peloponnisos, Lakonia, Mt. Itilon	20742
<i>F. drenovskii</i>	Macedonia, Drama, Mt. Falakron	SF1106
<i>F. ehrhartii</i>	Aegean Isl., Kiklades Isl., Tinos	SF1102
<i>F. elwesii</i>	Aegean Isl., Kastellorizo, Agios Georgios	17521
<i>F. epirotica</i>	Macedonia, Mountain Range Pindos, Mt. Vasilitsa	SF1076
<i>F. graeca</i>	Stereia Ellas, Attiki, Isl. Salamina	SF1051
	Stereia Ellas, Attiki, Mt. Parnitha	SF1063
<i>F. gussichiae</i>	Macedonia, Thessaloniki, Mt. Hortiatiss	SF1121
<i>F. messanensis</i> subsp. <i>gracilis</i>	Ionian Isl., Leukada, Hortata	SF1061
<i>F. messanensis</i> subsp. <i>messanensis</i>	Macedonia, Pieria, Mt. Olympus	SF1084
<i>F. messanensis</i> subsp. <i>sphaciotica</i>	Aegean Isl., Kriti, Thripti	SF1118
<i>F. montana</i>	Thessalia, Pieria, Kallipefki	SF1116
	Macedonia, Kastoria, Mt. Boutsis	19865
<i>F. mutabilis</i>	Ionian Isl., Kefalonia, Mt. Roudi	SF1070
<i>F. obliqua</i> subsp. <i>obliqua</i>	Stereia Ellas, Attiki, Mt. Parnitha	SF1060
	Aegean Isl., Evvia, Mt. Ohtonia	SF1059
<i>F. obliqua</i> subsp. <i>tuntasia</i>	Aegean Isl., Kiklades Isl., Serifos	SF1065
<i>F. pontica</i>	Macedonia, Drama, Mt. Menikio	SF1111
<i>F. rhodocanakis</i>	Stereia Ellas, Attiki, Isl. Idra	SF1104
<i>F. spetsiotica</i>	Peloponnisos, Argolida, Nafplio	SF1098
<i>F. sporadum</i>	West Aegean Isl., Sporades Isl. Yioura	SF1107
<i>F. theophrasti</i>	East Aegean Isl., Lesvos	SF1071
Hybrids	<i>F. spetsiotica</i> × <i>F. graeca</i>	Peloponnisos, Korinthos. Sofiko
	<i>F. spetsiotica</i> × <i>F. rhodocanakis</i>	Peloponnisos, Argolida, Epidavros
	<i>F. spetsiotica</i> × <i>F. rhodocanakis</i>	Peloponnisos, Argolida, Didima

Πιο συγκεκριμένα, η μέτρηση του μεγέθους των γυρεοκόκκων πραγματοποιήθηκε με βάση την κατηγοριοποίηση του Πίνακα 4.2 (Hesse et al. 2009), ενώ για την αναγνώριση του σχήματος χρησιμοποιήθηκε ο λόγος της πολικής προς την ισημερινή απόσταση (Πίνακας 4.2).

Πίνακας 4.4. Κατηγοριοποίηση μεγέθους και σχήματος γυρεοκόκκων.

Μέγεθος	Μήκος γυρεοκόκκου	Σχήμα	Πολική/Ισημερινή απόσταση
Πολύ μικρό	<10 μm	Σφαιρικό (spherical)	1.00
Μικρό	10-25 μm	Επίμηκες προς σφαιροειδές (prolate-spheroidal)	1.01-1.14
Μεσαίο	26-50 μm	Υπο-επίμηκες (subprolate)	1.15-1.33
Μεγάλο	51-100 μm	Επίμηκες (prolate)	1.34-2.00
Πολύ μεγάλο	>100 μm	Έντονα επίμηκες (perprolate)	>2

Τέλος, για την περιγραφή του ανάγλυφου της εξίνης και της μεμβράνης του κόλπου (Hesse et al. 2009, Simpson 2010) χρησιμοποιήθηκαν οι εξής όροι:

- Πτυχωτό (rugulate): ανάγλυφο επιφάνειας με αυλακοειδή στοιχεία
- Δικτυωτό (reticulate): ανάγλυφο επιφάνειας με επάρματα διατεταγμένα σε δίκτυο που παρουσιάζει ενδοχώρους
- Διάτρητο (perforate): ανάγλυφο επιφάνειας με ανοίγματα διαμέτρου μικρότερης του 1 μm
- Ετερόβροχο (heterobrochate): ανάγλυφο επιφάνειας δικτυωτό με «μάτια» διχτυού-lumina διαφορετικών μεγεθών
- Ψιλοδαποειδές (psilate): ανάγλυφο επιφάνειας τελείως ομαλή
- Ακροχορδοειδές (verrucate): ανάγλυφο επιφάνειας με μικρές προεξοχές
- Κοκκώδες (granulate): ανάγλυφο επιφάνειας με στοιχεία διάφορου μεγέθους και σχήματος, μικρότερα του 1 μm
- Λιθοειδές (gemmate): ανάγλυφο επιφάνειας με gemmae, στοιχεία με διάμετρο μεγαλύτερη του 1 μm

Αποτελέσματα

— Μέγεθος και σχήμα

Τα *Fritillaria* taxa που μελετήθηκαν χαρακτηρίζονται από συμμετρικούς και ετεροπολικούς γυρεόκοκκους (Εικ. 4.1-4.6). Ο μεγάλος άξονας (long axis – LA) κυμαίνεται από 40.85 μm έως 72.99 μm και ο μικρός (short axis – SA) από 24.86 μm μέχρι 32.82 μm (Πίνακας 4.3).

Το μέγεθος είναι μεγάλο (L), στην περίπτωση των *F. gussichiae*, *F. messanensis* subsp. *gracilis*, *F. messanensis* subsp. *messanensis*, *F. montana* (διπλοειδής), *F. obliqua* subsp. *obliqua*, *F. obliqua* subsp. *tuntasia*, *F. pontica*, *F. rhodocanakis*, *F. sporadum*, *F. theophrasti*, καθώς και των υβριδίων *F. spetsiotica* $\times$ *F. rhodocanakis*, ή μεσαίο (M), στις *F. davisii*, *F. drenovskii*, *F. ehrhartii*, *F. elwesii*, *F. epirotica*, *F. messanensis* subsp. *sphaciotica*, *F. montana* (τριπλοειδής), *F. mutabilis*, *F. spetsiotica* και *F. spetsiotica* $\times$ *F. graeca*. Οι γυρεόκοκκοι της *F. graeca* από τον πλυθισμό της Σαλαμίνας έχουν μεγάλο μέγεθος, ενώ από τον πληθυσμό της Πάρνηθας έχουν μεσαίο μέγεθος.

Το σχήμα τους (Πίνακας 4.3) είναι είτε επίμηκες, όπως στα: *F. davisii*, *F. drenovskii*, *F. ehrhartii*, *F. elwesii*, *F. epirotica*, *F. graeca* (από τον πληθυσμό της Πάρνηθας), *F. messanensis* subsp. *sphaciotica*, *F. montana* (τριπλοειδή άτομα), *F. mutabilis*, *F. rhodocanakis*, *F. spetsiotica* και *F. theophrasti*, ή έντονα επίμηκες, όπως στα: *F. graeca* (από τη Σαλαμίνα), *F. gussichiae*, *F. messanensis* subsp. *gracilis*, *F. messanensis* subsp. *messanensis*, *F. montana* (διπλοειδή άτομα), *F. obliqua* subsp. *obliqua*, *F. obliqua* subsp. *tuntasia*, *F. pontica* και *F. sporadum*.

Οι γυρεόκοκκοι των υβριδίων *F. spetsiotica* $\times$ *F. graeca* παρατηρούνται με επίμηκες σχήμα, αλλά όσον αφορά τα υβρίδια *F. spetsiotica* $\times$ *F. rhodocanakis*, οι γυρεόκοκκοι των διπλοειδών ατόμων είναι επιμήκεις, ενώ των τριπλοειδών έντονα επιμήκεις.

Πίνακας 4.3. Μετρήσεις μορφολογικών χαρακτήρων γυρεοκόκκων (τιμές σε μm).

Taxon	Μικρός άξονας (SA)			Μεγάλος άξονας (LA)			LA/SA ratio	Μέγεθος	Σχήμα
	min	max	mean	min	max	mean			
Fritillaria taxa με σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη									
F. davisii	26.8	35.37	31.53	36.56	62.2	43.90	1.42	M	Επίμηκες
F. obliqua subsp. obliqua	20.51	33.33	27.18	56.41	74.36	65.64	2.45	L	Έντονα επίμηκες
F. obliqua subsp. tuntasia	25.64	30.77	28.38	56.41	74.36	65.64	2.31	L	Έντονα επίμηκες
F. sporadum	25.64	35.9	30.09	66.67	74.36	71.62	2.4	L	Έντονα επίμηκες
Fritillaria taxa με εσωτερικά κίτρινα και εξωτερικά σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη									
F. drenovskii	22.03	35.9	29.45	58.97	40.68	46.71	1.6	M	Επίμηκες
F. ehrhartii	23.21	35.9	29.84	38.46	56.41	48.02	1.65	M	Επίμηκες
Fritillaria taxa με γραμμοειδή και κατ'εναλλαγή φύλλα									
F. messanensis subsp. gracilis	23.08	33.33	27.86	64.1	79.49	72.99	2.63	L	Έντονα επίμηκες
F. messanensis subsp. messanensis	23.08	30.77	27.52	56.41	69.23	61.54	2.25	L	Έντονα επίμηκες
F. messanensis subsp. sphaciotica	28.21	35.9	32.82	41.03	53.85	48.38	1.48	M	Επίμηκες
F. elwesii	25.64	30.77	29.06	35.9	46.15	40.85	1.41	M	Επίμηκες
Fritillaria taxa με πτερύγια στις κάψες									
F. gussichiae	23.08	33.33	29.74	53.85	66.67	60.17	2.03	L	Έντονα επίμηκες
F. pontica	25.64	33.33	29.06	58.97	76.92	70.6	2.45	L	Έντονα επίμηκες
F. theophrasti	23.08	33.33	29.23	66.67	51.28	56.41	1.95	L	Επίμηκες

L = μεγάλο μέγεθος (large), LA = long axis, M = μεσαίο μέγεθος (medium), SA = short axis.

Συνέχεια Πίνακα 4.3. Μετρήσεις μορφολογικών χαρακτήρων γυρεοκόκκων (τιμές σε μm).

Taxon		Μικρός άξονας (SA)			Μεγάλος άξονας (LA)			LA/SA ratio	Μέγεθος	Σχήμα
		min	max	mean	min	max	mean			
Fritillaria taxa με σκούρα πορφυρά-καστανά, ασαφώς ψηφιδωτά (tessellated) άνθη										
F. epirotica		23.07	48.72	28.89	41.03	48.72	44.44	1.59	M	Επίμηκες
F. montana	SF1116, 2n = 2x	23.08	30.77	26.15	46.15	58.97	54.36	2.09	L	Έντονα επίμηκες
	19865, 2n = 3x	23.08	33.33	29.27	46.15	51.28	48.08	1.65	M	Επίμηκες
Fritillaria taxa με σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη με στενή έως πλατιά κίτρινη/κιτρινοπράσινη ζώνη										
F. mutabilis		30.13	35.9	32.61	39.74	48.72	44.95	1.38	M	Επίμηκες
F. graeca	SF1063	25.64	35.9	30.2	41.03	51.28	45.87	1.54	M	Επίμηκες
	SF1051	22.03	30.51	26.73	42.37	64.41	54.76	2.07	L	Έντονα επίμηκες
Fritillaria taxa στενοενδημικά του Αργοσαρωνικού κόλπου										
F. rhodocanakis		23.86	37.5	30.91	51.14	71.59	60.45	1.98	L	Επίμηκες
F. spetsiotica		24.36	39.74	32.61	41.03	53.85	47.68	1.50	M	Επίμηκες
Fritillaria υβρίδια										
F. spetsiotica × F. rhodocanakis	SF1099, 2n = 2x	23.08	35.9	30.43	48.72	66.67	56.24	1.87	L	Επίμηκες
	SF1100, 2n = 3x	18.64	32.2	24.86	45.76	57.63	53.67	2.23	L	Έντονα επίμηκες
F. spetsiotica × F. graeca		20.51	33.33	29.49	38.46	46.15	43.08	1.49	M	Επίμηκες

L = μεγάλο μέγεθος (large), LA = long axis, M = μεσαίο μέγεθος (medium), SA = short axis.

— Ανάγλυφο εξίνης

Οχτώ τύποι ανάγλυφων εξίνης παρατηρήθηκαν στα taxa που μελετήθηκαν (Πίνακας 4.4): i. πτυχωτό-δικτυωτό (*F. davisii*), ii. πτυχωτό-διάτρητο (*F. ehrhartii*, *F. rhodocanakis*, *F. spetsiotica*), iii. ψιλοδαποειδές-διάτρητο (*F. obliqua* subsp. *obliqua*, *F. obliqua* subsp. *tuntasia*), iv. διάτρητο-δικτυωτό (*F. drenovskii*, *F. epirotica*, *F. graeca* από τη Σαλαμίνα), v. δικτυωτό (*F. elwesii*, *F. graeca* από την Πάρνηθα, *F. messanensis* subsp. *sphaciotica*, τριπλοειδής *F. montana*, *F. sporadum*, *F. theophrasti*, *F. spetsiotica* × *F. graeca*, *F. spetsiotica* × *F. rhodocanakis*) vi. διάτρητο (*F. messanensis* subsp. *gracillis*, *F. mutabilis*), vii. δικτυωτό-ετερόβροχο (*F. gussichiae*, *F. messanensis* subsp. *messanensis*, *F. pontica*), viii. ψιλοδαποειδές-δικτυωτό (διπλοειδής *F. montana*).

— Άνοιγμα γυρεοκόκκων

Ο τύπος του ανοίγματος (Πίνακας 4.4) στους γυρεόκοκκους όλων των taxa που μελετήθηκαν ήταν πάντα κόλπος και ένας στον αριθμό (monosulcate). Παρ' όλα αυτά, η μεμβράνη παρουσίαζε διαφοροποιήσεις μεταξύ των taxa και συγκεκριμένα: πτυχωτή-κοκκώδης, ψιλοδαποειδής-κοκκώδης, λιθοειδής, ή συνηθέστερα, ακροχορδοειδής. Τα taxa *Fritillaria davisii*, *F. graeca* (από τη Σαλαμίνα), *F. obliqua* subsp. *obliqua*, *F. sporadum* και το υβρίδιο *F. spetsiotica* × *F. rhodocanakis* (διπλοειδές) παρατηρήθηκαν με πτυχωτή-κοκκώδη μεμβράνη. Η *Fritillaria pontica* έχει ψιλοδαποειδή-κοκκώδη, ενώ τα είδη *F. epirotica* και *F. graeca* (από την Πάρνηθα) έχουν λιθοειδή μεμβράνη. Τα υπόλοιπα taxa που μελετήθηκαν (*F. drenovskii*, *F. ehrhartii*, *F. elwesii*, *F. gussichiae*, *F. messanensis* subsp. *gracilis*, *F. messanensis* subsp. *messanensis*, *F. messanensis* subsp. *sphaciotica*, διπλοειδής και τριπλοειδής *F. montana*, *F. mutabilis*, *F. obliqua* subsp. *tuntasia*, *F. rhodocanakis*, *F. spetsiotica*, *F. theophrasti*, *F. spetsiotica* × *F. graeca* και το τριπλοειδές υβρίδιο *F. spetsiotica* × *F. rhodocanakis*) έχουν ακροχορδοειδή μεμβράνη κόλπου.

Ο κόλπος στο υλικό που μελετήθηκε εκτείνεται πάντα μέχρι τους πόλους του γυρεοκόκκου. Η απόληξή του όμως μπορεί να είναι στρογγυλοποιημένη (*F. elwesii*, *F. epirotica*, *F. graeca* από την Πάρνηθα, *F. gussichiae*, *F. messanensis* subsp. *sphaciotica*, τριπλοειδής *F. montana*, *F. mutabilis*, *F. obliqua* subsp. *obliqua*, *F. rhodocanakis*, *F. spetsiotica*, *F. spetsiotica* × *F. graeca*, διπλοειδής *F. spetsiotica* × *F. rhodocanakis*) ή οξεία (*F. davisii*, *F. drenovksii*, *F. ehrhartii*, *F. graeca* από τη Σαλαμίνα, *F. messanensis* subsp. *gracilis*, *F. messanensis* subsp. *messanensis*, διπλοειδής *F. montana*, *F. obliqua* subsp. *tuntasia*, *F. pontica*, *F. sporadum*, *F. theophrasti*, τριπλοειδής *F. spetsiotica* × *F. rhodocanakis*).

Συμπεράσματα

Στην παρούσα μελέτη δίνονται δεδομένα σχετικά με την μορφολογία των γυρεοκόκκων για 19 taxa από ελληνικούς πληθυσμούς (13 ελληνικά ενδημικά) και 2 υβρίδια (Πίνακες 4.3 και 4.4). Τα περισσότερα από τα taxa μελετήθηκαν για πρώτη φορά.

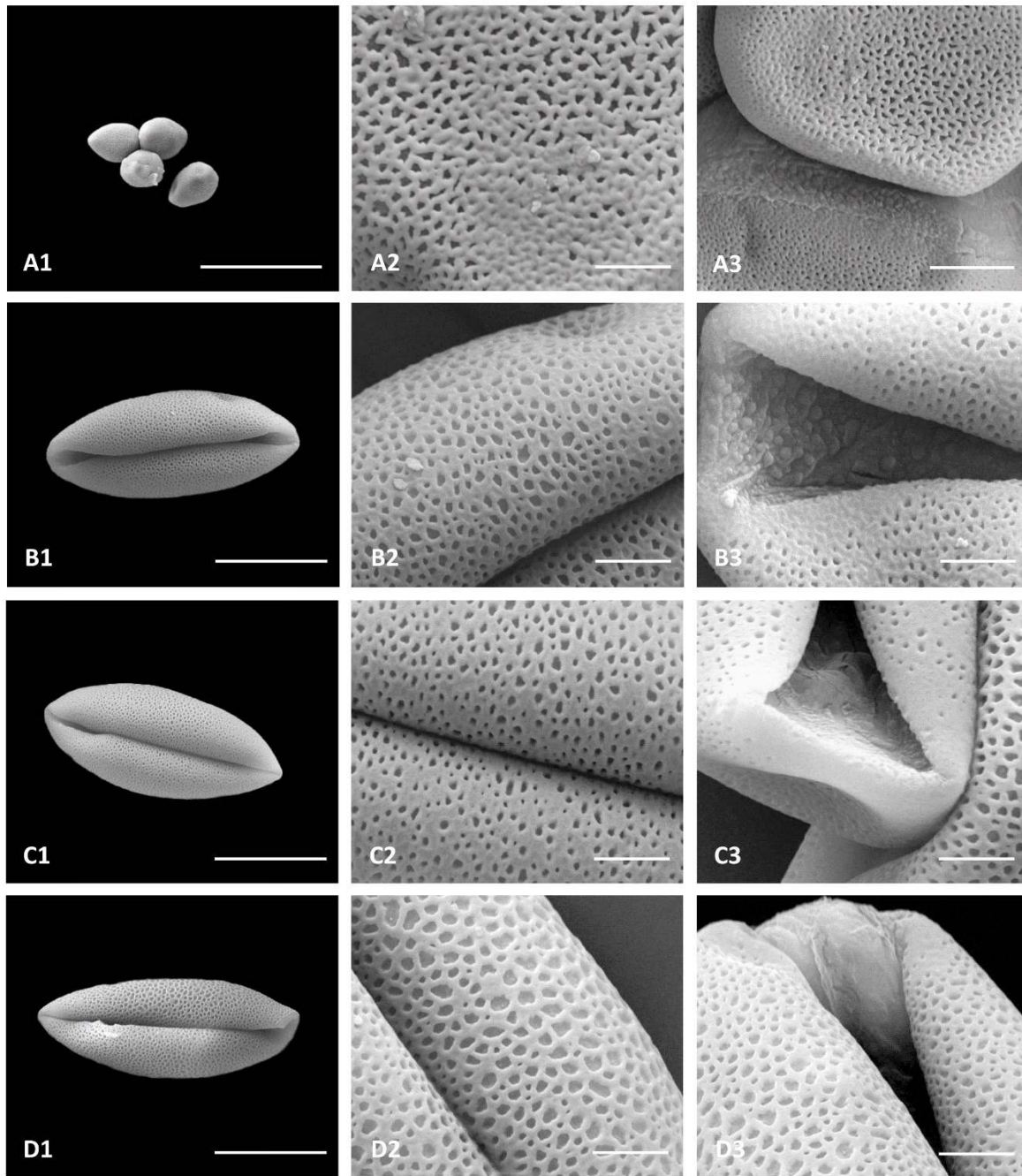
Διαφορές παρατηρούνται στις διαστάσεις και το σχήμα των γυρεοκόκκων, στο ανάγλυφο της εξίνης και της μεμβράνης του κόλπου. Παρ' ότι τα μορφολογικά γνωρίσματα των γυρεοκόκκων δεν υποστηρίζουν από μόνα τους τη διαίρεση των *Fritillaria* taxa σε ομάδες, όπως αυτές προκύπτουν από τα μορφολογικά και βιογεωγραφικά δεδομένα, συμβάλλουν στην ταξινόμηση ενδιαφερόντων ειδών.

Πίνακας 4.4. Μορφολογικοί χαρακτήρες γυρεοκόκκων.

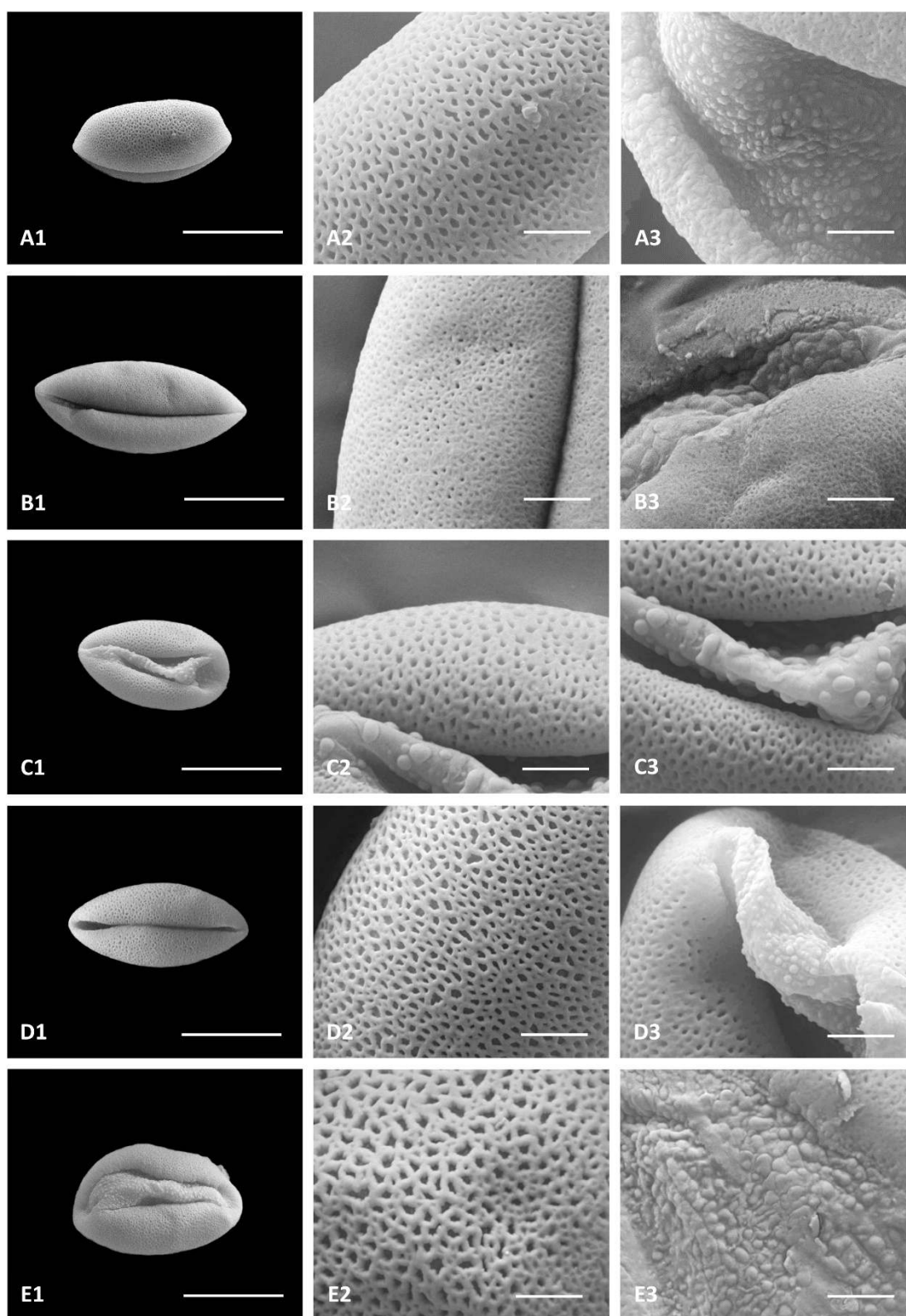
Taxon	Ανάγλυφο εξίνης	Απόληξη κόλπου	Ανάγλυφο μεμβράνης κόλπου
<i>Fritillaria</i> taxa με σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη			
<i>F. davisii</i>	Πτυχωτό-Δικτυωτό	Οξεία	Πτυχωτή-Κοκκώδης
<i>F. obliqua</i> subsp. <i>obliqua</i>	Ψιλοδαποειδές-Διάτρητο	Στρογγυλοποιημένη	Πτυχωτή-Κοκκώδης
<i>F. obliqua</i> subsp. <i>tuntasia</i>	Ψιλοδαποειδές-Διάτρητο	Οξεία	Ακροχορδοειδής
<i>F. sporadum</i>	Δικτυωτό	Οξεία	Πτυχωτή-Κοκκώδης
<i>Fritillaria</i> taxa με εσωτερικά κίτρινα και εξωτερικά σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη			
<i>F. drenovskii</i>	Διάτρητο-Δικτυωτό	Οξεία	Ακροχορδοειδής
<i>F. ehrhartii</i>	Πτυχωτό-Διάτρητο	Οξεία	Ακροχορδοειδής
<i>Fritillaria</i> taxa με γραμμοειδή και κατ'εναλλαγή φύλλα			
<i>F. messanensis</i> subsp. <i>gracilis</i>	Διάτρητο	Οξεία	Ακροχορδοειδής
<i>F. messanensis</i> subsp. <i>messanensis</i>	Δικτυωτό-Ετερόβροχο	Οξεία	Ακροχορδοειδής
<i>F. messanensis</i> subsp. <i>sphaciotica</i>	Δικτυωτό	Στρογγυλοποιημένη	Ακροχορδοειδής
<i>F. elwesii</i>	Δικτυωτό	Στρογγυλοποιημένη	Ακροχορδοειδής
<i>Fritillaria</i> taxa με πτερύγια στις κάψες			
<i>F. gussichiae</i>	Δικτυωτό-Ετερόβροχο	Στρογγυλοποιημένη	Ακροχορδοειδής
<i>F. pontica</i>	Δικτυωτό-Ετερόβροχο	Οξεία	Ψιλοδαποειδής-Κοκκώδης
<i>F. theophrasti</i>	Δικτυωτό	Οξεία	Ακροχορδοειδής

Συνέχεια Πίνακα 4.4. Μορφολογικοί χαρακτήρες γυρεοκόκκων.

Taxon		Ανάγλυφο εξίνης	Απόληξη κόλπου	Ανάγλυφο μεμβράνης κόλπου
<i>Fritillaria</i> taxa με σκούρα πορφυρά-καστανά, ασαφώς ψηφιδωτά (tessellated) άνθη				
<i>F. epirotica</i>		Διάτρητο-Δικτυωτό	Στρογγυλοποιημένη	Λιθοειδής
<i>F. montana</i>	SF1116, 2n = 2x	Ψιλοδαποειδές-Δικτυωτό	Οξεία	Ακροχορδοειδής
	19865, 2n = 3x	Δικτυωτό	Στρογγυλοποιημένη	Ακροχορδοειδής
<i>Fritillaria</i> taxa με σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη με στενή έως πλατιά κίτρινη/κιτρινοπράσινη ζώνη				
<i>F. mutabilis</i>		Διάτρητο	Στρογγυλοποιημένη	Ακροχορδοειδής
<i>F. graeca</i>	SF1063	Δικτυωτό	Στρογγυλοποιημένη	Λιθοειδής
	SF1051	Διάτρητο-Δικτυωτό	Οξεία	Πτυχωτή-Κοκκώδης
<i>Fritillaria</i> taxa στενοενδημικά του Αργοσαρωνικού κόλπου				
<i>F. rhodocanakis</i>		Πτυχωτό-Διάτρητο	Στρογγυλοποιημένη	Ακροχορδοειδής
<i>F. spetsiotica</i>		Πτυχωτό-Διάτρητο	Στρογγυλοποιημένη	Ακροχορδοειδής
<i>Fritillaria</i> υβρίδια				
<i>F. spetsiotica</i> × <i>F. rhodocanakis</i>	SF1099, 2n = 2x	Δικτυωτό	Στρογγυλοποιημένη	Πτυχωτή-Κοκκώδης
	SF1100, 2n = 3x	Δικτυωτό	Οξεία	Ακροχορδοειδής
<i>F. spetsiotica</i> × <i>F. graeca</i>		Δικτυωτό	Στρογγυλοποιημένη	Ακροχορδοειδής



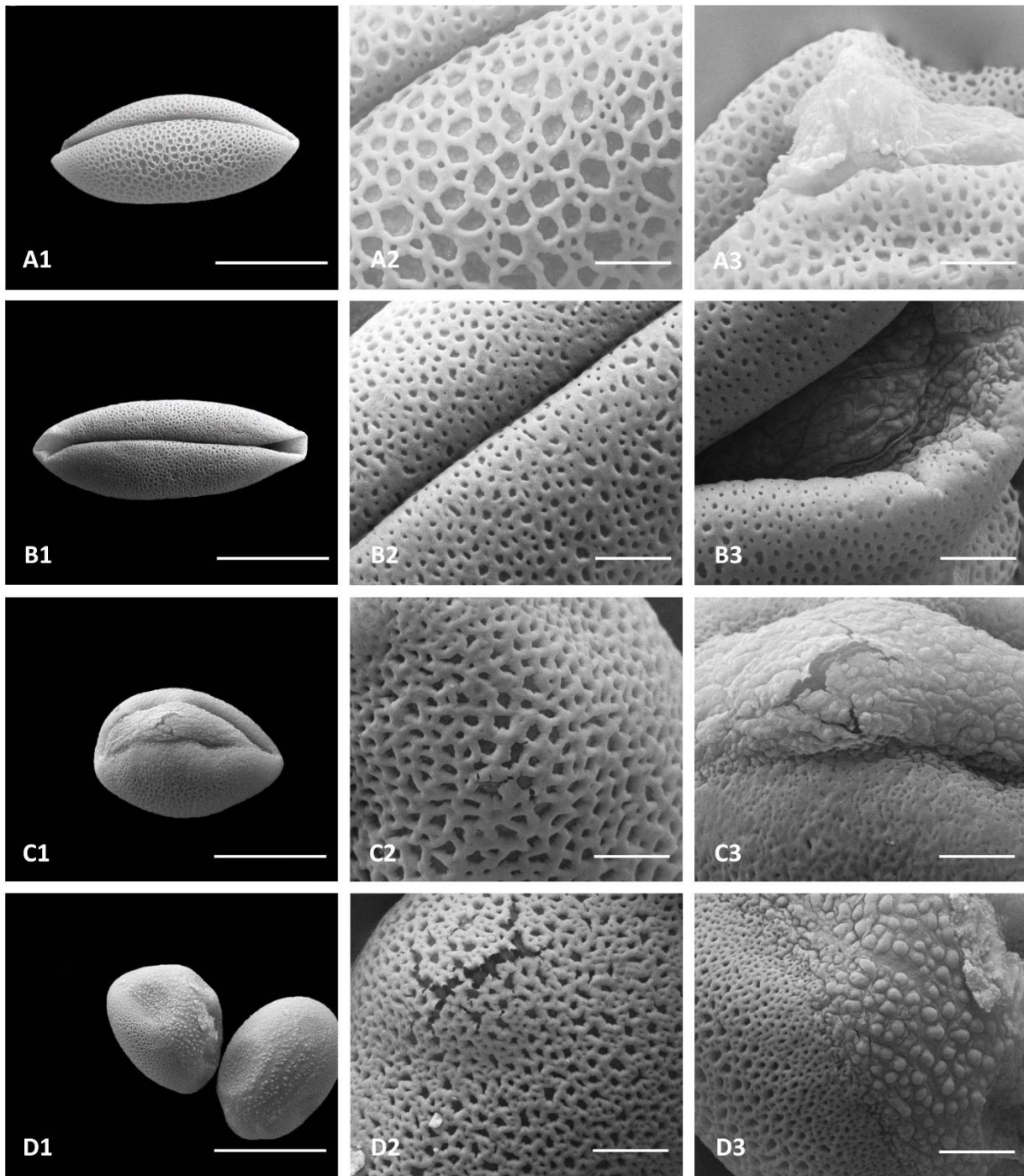
Εικόνα 4.1. Φωτογραφίες SEM γυρεοκόκκων: A, *F. davisii*;
 B, *F. obliqua* subsp. *obliqua*; C, *F. obliqua* subsp. *tuntasia*; D, *F. sporadum*.
 1 = απεικόνιση γυρεοκόκκου, 2 = ανάγλυφο εξίνης, 3 = μεμβράνη κόλπου.
 Κλίμακα = 100 μm (A1), 30 μm (B1, C1, D1), 10 μm (A3), 5 μm (A2, B2, C2, D2, B3, C3, D3).



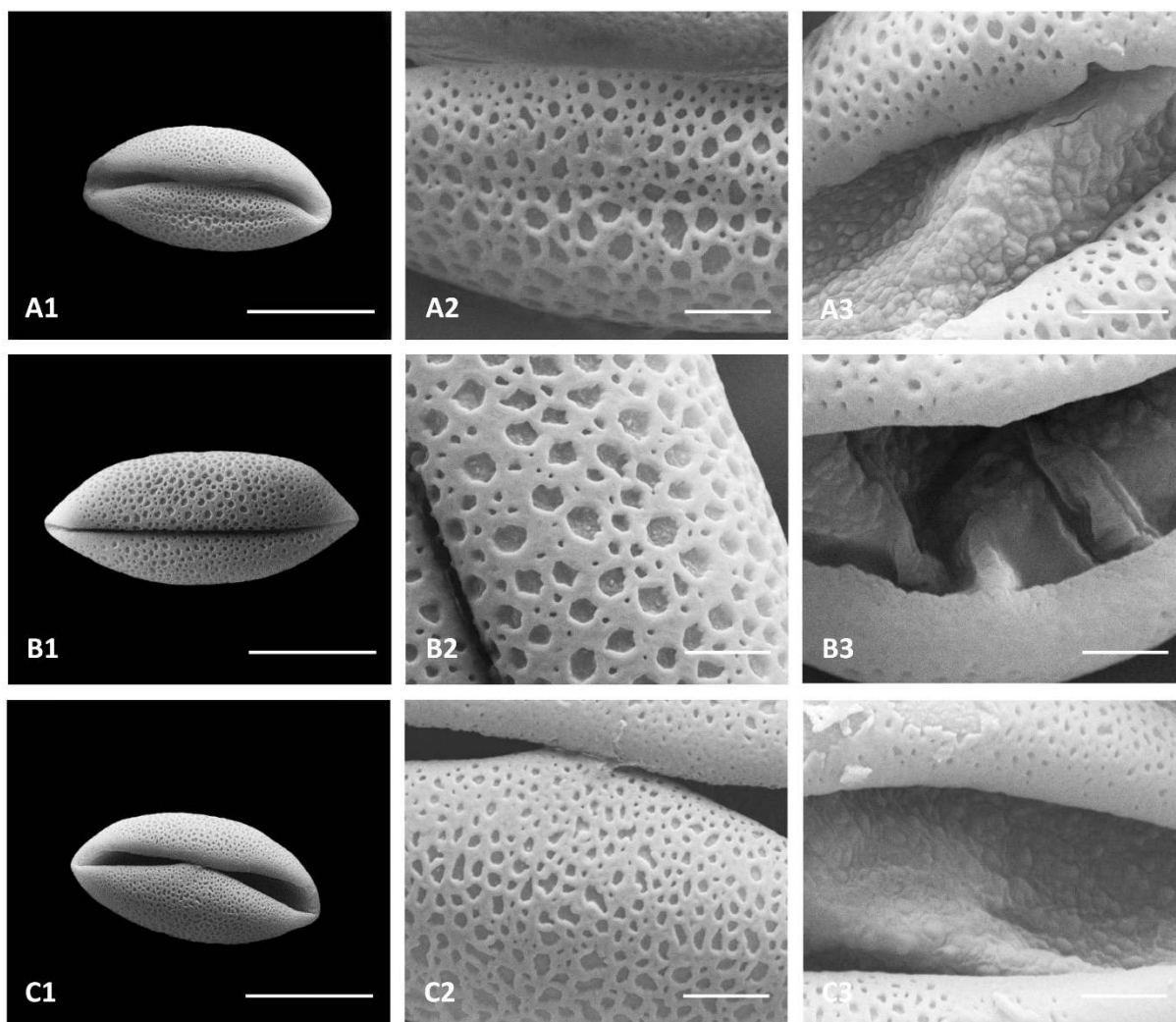
Εικόνα 4.2. Φωτογραφίες SEM γυρεοκόκκων: A, *F. drenovskii*; B, *F. ehrhartii*; C, *F. epirotica*; D, *F. montana* (SF1116); E, *F. montana* (19865).

1 = απεικόνιση γυρεοκόκκου, 2 = ανάγλυφο εξίνης, 3 = μεμβράνη κόλπου.

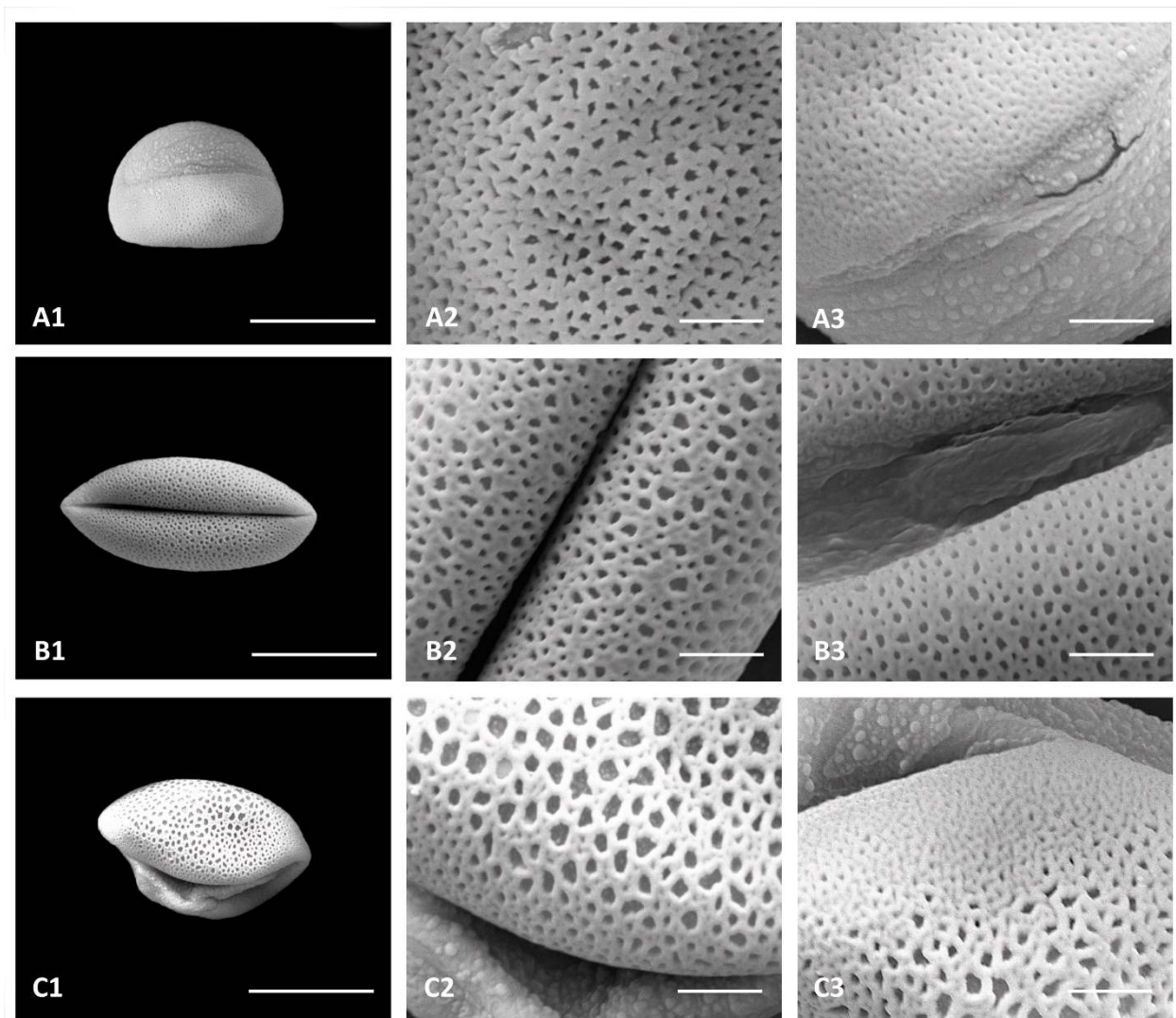
Κλίμακα = 30 μm (A1, B1, C1, D1, E1), 5 μm (A2, B2, C2, D2, E2, A3, B3, C3, D3, E3).



Εικόνα 4.3. Φωτογραφίες SEM γυρεοκόκκων: A, *F. messanensis* subsp. *messanensis*; B, *F. messanensis* subsp. *gracilis*; C, *F. messanensis* subsp. *sphaciotica*; D, *F. elwesii*.
1 = απεικόνιση γυρεοκόκκου, 2 = ανάγλυφο εξίνης, 3 = μεμβράνη κόλπου.
Κλίμακα = 30 μm (A1, B1, C1, D1), 5 μm (A2, B2, C2, D2, A3, B3, C3, D3).



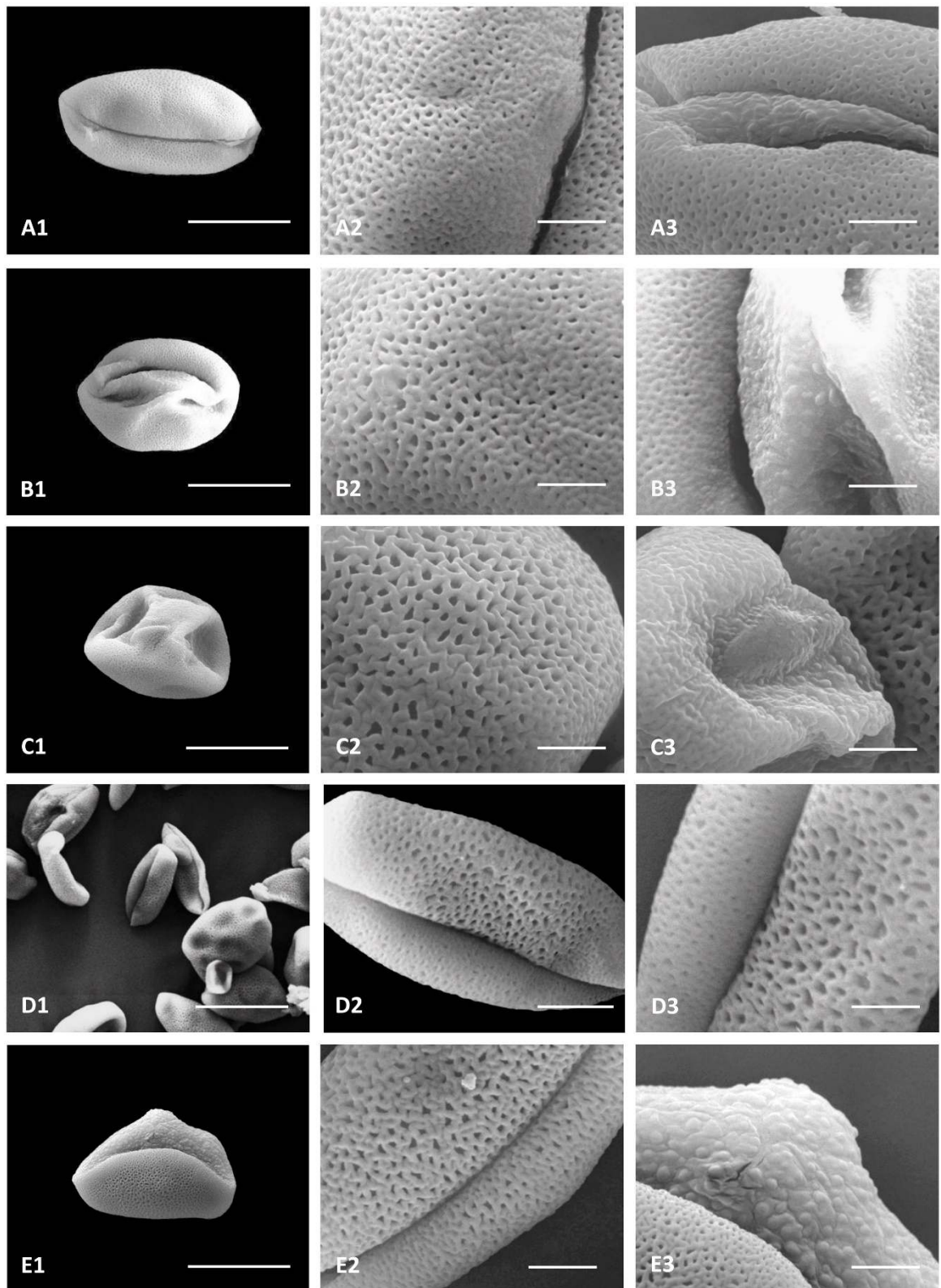
Εικόνα 4.4. Φωτογραφίες SEM γυρεοκόκκων: A, *F. gussichiae*; B, *F. pontica*; C, *F. theophrasti*.
 1 = απεικόνιση γυρεοκόκκου, 2 = ανάγλυφο εξίνης, 3 = μεμβράνη κόλπου.
 Κλίμακα = 30 μm (A1, B1, C1), 5 μm (A2, B2, C2, A3, B3, C3).



Εικόνα 4.5. Φωτογραφίες SEM γυρεοκόκκων: A, *F. mutabilis*; B, *F. graeca* (SF1051); C, *F. graeca* (SF1063).

1 = απεικόνιση γυρεοκόκκου, 2 = ανάγλυφο εξίνης, 3 = μεμβράνη κόλπου.

Κλίμακα = 30 μm (A1, B1, C1), 5 μm (A2, B2, C2, A3, B3, C3).



Εικόνα 4.6. Φωτογραφίες SEM γυρεοκόκκων: A, *F. rhodocanakis*; B, *F. spetsiotica*; C, *F. spetsiotica* × *F. rhodocanakis* (SF1099); D, *F. spetsiotica* × *F. rhodocanakis* (SF1100); E, *F. spetsiotica* × *F. graeca*.

1 = απεικόνιση γυρεοκόκκου, 2 = ανάγλυφο εξίνης, 3 = μεμβράνη κόλπου.

Κλίμακα = 50 μ m (D1), 30 μ m (A1, B1, C1, E1), 10 μ m (D2), 5 μ m (A2, B2, C2, E2, A3, B3, C3, D3, E3).

— ***Fritillaria* taxa με σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη**

Οι γυρεόκοκκοι των υποειδών της *Fritillaria obliqua* (Εικ. 4.1.B και 4.1.C) διαφέρουν στη μεμβράνη του κόλπου (πτυχωτή-κοκκώδης για το τυπικό υποείδος και ακροχορδοειδής για το υποείδος *tuntasia*) και την απόληξή του (στρογγυλοποιημένη στο subsp. *obliqua* και οξεία στο subsp. *tuntasia*). Οι γυρεόκοκκοι του είδους *F. davisii* (Εικ. 4.1.A) διαφέρουν στο μέγεθος (μεσαίο) και το σχήμα (επίμηκες), ενώ παρουσιάζει μία απομακρυσμένη κατανομή από τα υπόλοιπα taxa της ομάδας στην πολυπαραγοντική ανάλυση των ποσοτικών μορφολογικών χαρακτήρων (Εικ. 4.7). Η *F. sporadum* έχει μεγάλους γυρεόκοκκους με έντονα επίμηκες σχήμα, δικτυωτό ανάγλυφο εξίνης και πτυχωτή-κοκκώδη μεμβράνη κόλπου (Εικ. 4.1.D). Σε αντίθεση, η *F. ehrhartii*, της οποίας η *F. sporadum* αναφέρεται ως συνώνυμο είδος (Dimopoulos et al. 2013, Strid 2016), έχει μεσαίου μεγέθους, επιμήκεις γυρεόκοκκους, με πτυχωτό διάτρητο ανάγλυφο εξίνης και ακροχορδοειδή μεμβράνη κόλπου (Εικ. 4. 2.B). Τα δύο taxa έχουν, επίσης, απομακρυσμένη κατανομή στην PCA analysis (Εικ. 4.7).

— ***Fritillaria* taxa με εσωτερικά κίτρινα και εξωτερικά σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη**

Η *F. drenovskii* χαρακτηρίζεται από γυρεόκοκκους που διαφέρουν από αυτούς της *F. ehrhartii*, μαζί με την οποία απαρτίζουν την ομάδα των *Fritillaria* taxa με κίτρινα εσωτερικά και σκούρα πορφυρά-καφέ εξωτερικά άνθη, μόνο στο ανάγλυφο της εξίνης, το οποίο είναι διάτρητο-δικτυωτό για την πρώτη και πτυχωτό-διάτρητο για τη δεύτερη (Εικ. 4.2.A και 4.2.B). Επιπρόσθετα τα είδη έχουν κοντινή κατανομή μεταξύ τους στην ανάλυση PCA (Εικ. 4.7).

— *Fritillaria* taxa με γραμμοειδή και κατ' εναλλαγή φύλλα

Τα τρία υποείδη της *F. messanensis* στην Ελλάδα παρουσιάζουν μεγάλη ποικιλομορφία σε μορφολογικούς, καρυολογικούς (Kamari 1991a, Kamari and Phitos 2006), αλλά και παλυνολογικούς χαρακτήρες. Οι γυρεόκοκκοι του τυπικού και του υποείδους *gracilis* είναι μεγάλου μεγέθους, ενώ του υποείδους *sphaciotica* μεσαίου, αλλά όλοι φέρουν ακροχορδοειδή μεμβράνη κόλπου. Παρ' όλα αυτά, το ανάγλυφο της εξίνης είναι δικτυωτό-ετερόβροχο στην *F. messanensis* subsp. *messanensis*, διάτρητο στην *F. messanensis* subsp. *gracilis* και δικτυωτό στην *F. messanensis* subsp. *sphaciotica*. Επίσης, η απόληξη του κόλπου είναι στρογγυλοποιημένη στους γυρεόκοκκους της *F. messanensis* subsp. *sphaciotica* και οξεία στα άλλα δύο υποείδη (Εικ. 4.3.A-4.3.C).

Στην ίδια ομάδα ανήκει και η *F. elwesii*, η οποία, όπως η *F. messanensis* subsp. *sphaciotica*, έχει επιμήκεις γυρεόκοκκους μεσαίου μεγέθους (Εικ. 4.3.D), με στρογγυλοποιημένη απόληξη κόλπου και δικτυωτό ανάγλυφο εξίνης. Τα αποτελέσματα διαφέρουν από την υπάρχουσα βιβλιογραφία για το είδος από την Αντάλυα (Τουρκία) ως προς το ανάγλυφο της εξίνης, το οποίο σύμφωνα με τους Teksen et al. (2010) και Ozler and Pehlivan (2007) είναι πτυχωτό-δικτυωτό. Οι τελευταίοι διαπίστωσαν, επίσης, ότι οι γυρεόκοκκοι του πληθυσμού της Αντάλυα έχουν λιθοειδή μεμβράνη κόλπου.

— *Fritillaria* taxa με χαρακτηριστικά πτερύγια στις κάψες

Όπως έχει ήδη αναφερθεί, σύμφωνα με τον τελευταίο κατάλογο αγγειοφύτων της Ελλάδας (Dimopoulos et al. 2013), η *F. theophrasti* θεωρείται συνώνυμο της *F. pontica*, παρ' ότι έχουν καταγραφεί μορφολογικές διαφορές τους ήδη από το 1897 από τον Candargy (Kamari and Phitos 2000). Τα δύο taxa μαζί με την *F. gussichiae* αποτελούν την ομάδα των taxa με χαρακτηριστικά πτερύγια στις κάψες.

Η μελέτη της μορφολογίας των γυρεοκόκκων των *F. theophrasti* και *F. pontica* αποκάλυψε ότι τα δύο taxa διαφέρουν, επίσης, στο ανάγλυφο της εξίνης (Πίνακας 4.4), αλλά και στο σχήμα και τον τύπο της μεμβράνης του κόλπου (Εικ. 4.4.B και 4.4.C).

Οι γυρεοκόκκοι της *F. gussichiae* εμφανίζονται διαφορετικοί από αυτούς των δύο άλλων taxa αυτής της ομάδας, καθώς χαρακτηρίζονται από δικτυωτό-ετερόβροχο ανάγλυφο εξίνης και στρογγυλοποιημένη απόληξη κόλπου (Εικ. 4.4.A).

Η ενδοειδική ποικιλότητα του γένους όσον αφορά τους παλυνολογικούς χαρακτήρες έχει συζητηθεί ήδη από τους Teksen et al. (2010). Ανάλογο παράδειγμα αποτελεί η *F. pontica*, η οποία στην Ελλάδα έχει γυρεόκοκκους με έντονα επίμηκες σχήμα, δικτυωτό-ετερόβροχο ανάγλυφο εξίνης και οξεία απόληξη του κόλπου, του οποίου η μεμβράνη είναι ψιλοδαποειδής-κοκκώδης (Εικ. 4.4.B). Αντίθετα, οι γυρεόκοκκοι του είδους από το Bolu της Τουρκίας είναι υποεπιμήκεις, με υπερδικτυωτό ανάγλυφο εξίνης, ακροχορδοειδή μεμβράνη και στρογγυλοποιημένη απόληξη κόλπου (Teksen et al. 2010).

— ***Fritillaria* taxa με σκούρα πορφυρά-καστανά, ασαφώς ψηφιδωτά (tessellated) άνθη**

Τα δύο είδη της ομάδας (*F. montana* και *F. epirotica*) διαφέρουν ως προς τη μορφολογία των γυρεοκόκκων. Συγκεκριμένα, η *F. montana* παρουσιάζει διαφορές ανάλογα με τον βαθμό πολυπλοκειδίας της. Άτομα από τον διπλοειδή πληθυσμό έχουν μεγάλους, έντονα επιμήκεις γυρεόκοκκους με ψιλοδαποειδή-δικτυωτή εξίνη και οξεία απόληξη κόλπου (Εικ. 4.2.D), ενώ τριπλοειδή άτομα παρατηρούνται με μεσαίου μεγέθους, επιμήκεις γυρεοκόκκους, δικτυωτή εξίνη και στρογγυλοποιημένη απόληξη κόλπου (Εικ. 4.2.E). Σύμφωνα με τα ανεξάρτητα t-tests (Πίνακας 4.5), οι διαφορές στο σχήμα και το μέγεθος είναι στατιστικά σημαντικές. Από την άλλη, η *F. epirotica* διαφέρει τόσο από τα τριπλοειδή όσο και από τα διπλοειδή άτομα της *F. montana* κυρίως στο ανάγλυφο της εξίνης και της μεμβράνης του κόλπου (Εικ. 4.2.C). Παρ' όλα αυτά, η πολυπαραγοντική ανάλυση των ποσοτικών χαρακτήρων αποδεικνύει ότι οι γυρεόκοκκοι της *F. epirotica* είναι περισσότερο όμοιοι με αυτούς των τριπλοειδών ατόμων της *F. montana* (Εικ. 4.7).

— *Fritillaria* taxa με σκούρα πορφυρά-καφέ κωδωνοειδή άνθη με στενή έως πλατιά κίτρινη/κιτρινοπράσινη ζώνη (fascia)

Η *F. graeca* αποτελεί άλλο ένα παράδειγμα ενδοειδικής ποικιλότητας παλυνολογικών χαρακτήρων. Οι γυρεόκοκκοι του είδους παρατηρήθηκαν από δύο πληθυσμούς, στη Σαλαμίνα και την Πάρνηθα (Πίνακας 4.1). Το σχήμα τους είναι είτε επίμηκες είτε έντονα επίμηκες και το μέγεθος τους μεγάλο ή μεσαίο. Οι γυρεόκοκκοι από τον πληθυσμό της Σαλαμίνας έχουν διάτρητο-δικτυωτό ανάγλυφο εξίνης και πτυχωτή-κοκκώδη μεμβράνη κόλπου με οξεία απόληξη (Εικ. 4.5.B), ενώ από την Πάρνηθα έχουν δικτυωτό ανάγλυφο εξίνης και λιθοειδή μεμβράνη κόλπου με στρογγυλοποιημένη απόληξη (Εικ. 4.5.C). Οι παράμετροι μεγάλος άξονας και αναλογία μεγάλου/μικρό άξονα διαφέρουν στατιστικά σημαντικά μεταξύ των γυρεοκόκκων των ατόμων από τους δύο πληθυσμούς (Πίνακας 4.5). Η *Fritillaria mutabilis*, παρ' ότι θεωρείται παλιό υβρίδιο της *F. graeca* (Kamari 1991b), είναι διακριτό είδος με διαφοροποιημένους μορφολογικούς χαρακτήρες. Χαρακτηρίζεται από μεσαίου μεγέθους γυρεόκοκκους, με επίμηκες σχήμα, αλλά διαφέρει κυρίως από την *F. graeca* στο διάτρητο ανάγλυφο της εξίνης, την ακροχορδοειδή μεμβράνη του κόλπου (Εικ. 4.2.A) και τους ποσοτικούς μορφολογικούς χαρακτήρες (Εικ. 4.7).

— *Fritillaria* taxa στενοενδημικά του Αργοσαρωνικού Κόλπου

Η μορφολογία των γυρεοκόκκων μελετήθηκε και στις *F. rhodocanakis* και *F. spetsiotica*, οι οποίες εντοπίζονται στον Αργοσαρωνικό Κόλπο και τείνουν να υβριδίζονται όταν συνυπάρχουν στη χερσόνησο της Αργολίδας (Samaropoulou et al. 2019a). Η *F. rhodocanakis* παρατηρείται με παρόμοια μορφολογία γυρεοκόκκων με την *F. spetsiotica* (Εικ. 4.6.A, 4.6.B και 4.7), αλλά διαφέρουν στο μέγεθος, το οποίο είναι μεγάλο (L) στην περίπτωση της *F. rhodocanakis* και μεσαίο (M) στην *F. spetsiotica* (Πίνακας 4.3). Τα υβρίδιά τους όμως παρουσιάζουν διαφορές μεταξύ τους και με τα πατρικά είδη. Η διπλοειδής *F. spetsiotica* × *F. rhodocanakis* έχει μεγάλου μεγέθους και επιμήκους σχήματος γυρεόκοκκους, με δικτυωτό ανάγλυφο εξίνης και πτυχωτή-κοκκώδη μεμβράνη κόλπου με στρογγυλοποιημένη απόληξη (Εικ. 4.6.C). Αντίθετα, το τριπλοειδές υβρίδιο *F.*

spetsiotica × *F. rhodocanakis* χαρακτηρίζεται από μεγάλους γυρεόκοκκους με έντονα επίμηκες σχήμα, δικτυωτό ανάγλυφο εξίνης και ακροχορδοειδή μεμβράνη κόλπου με οξεία απόληξη (Εικ. 4.6.D). Παρ' ότι η αναλογία μεγάλου/μικρό άξονα δεν διαφέρει σημαντικά μεταξύ των διπλοειδών και τριπλοειδών ατόμων, δεν ισχύει το ίδιο για το μήκος του μικρού άξονα (Πίνακας 4.5). Επιπλέον, όταν αναλύονται πολυπαραγοντικά οι ποσοτικές μορφολογικές παράμετροι, το διπλοειδές υβρίδιο *F. spetsiotica* × *F. rhodocanakis* έχει κοντινότερη κατανομή στα πατρικά είδη απ' ότι το τριπλοειδές (Εικ. 4.7).

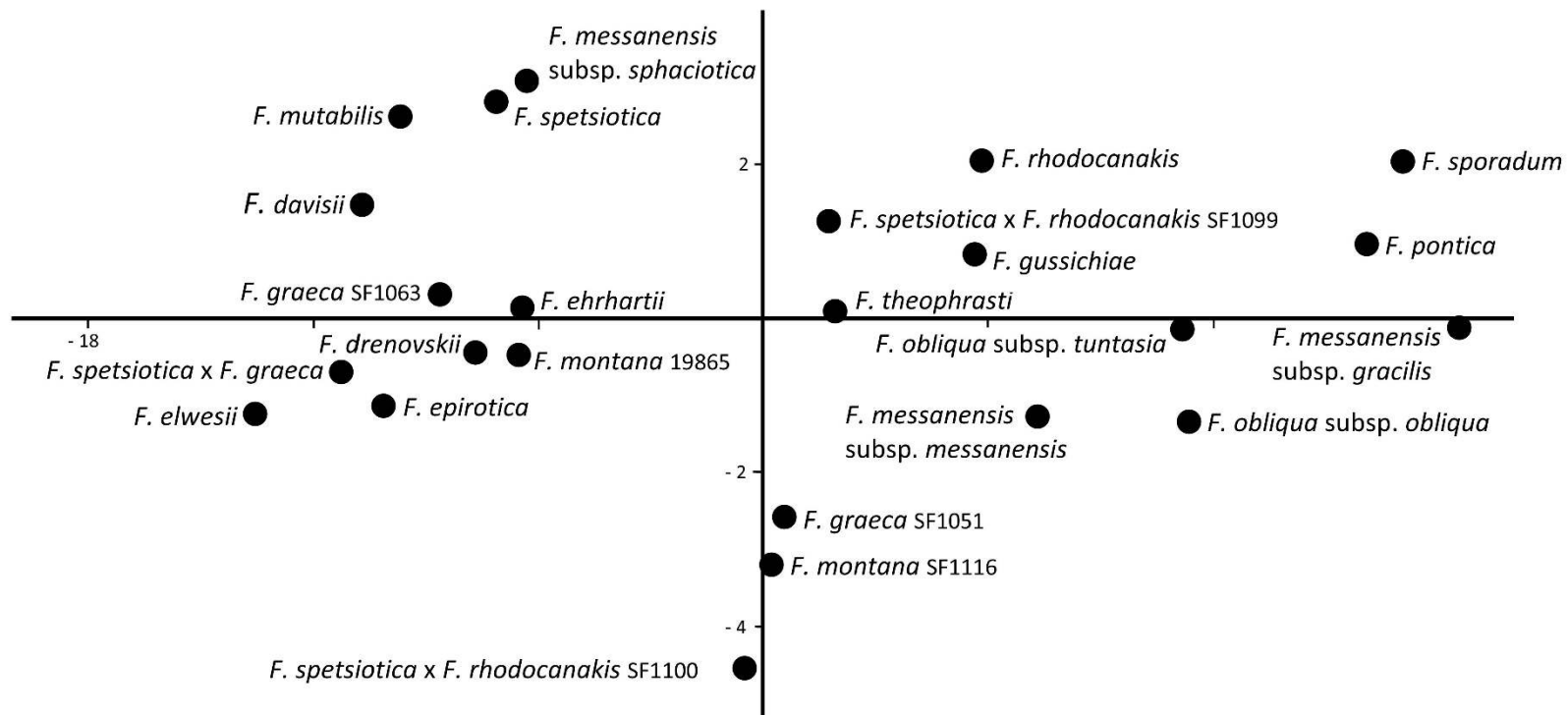
Πίνακας 4.5. Independent t-tests μεταξύ *Fritillaria* taxa, μαζί με βαθμούς ελευθερίας (df) και σημαντικότητα (Sig) για κάθε παράμετρο. P (Sig 2-tailed) < 0.01 υποδηλώνει στατιστικά

Taxon		Παράμετρος	t	df	Sig. (2-tailed)	σημ αντι κή διαφ ορά. LA = long axis, SA = shor t axis
<i>F. graeca</i>		SA	-2.291	20	0.033	
		LA	4.892	20	0.000	
SF1051	SF1063	LA / SA ratio	5.253	20	0.000	
<i>F. montana</i>		SA	-3.402	25	0.002	
		LA	4.961	25	0.000	
SF1116	19865	LA / SA ratio	7.132	25	0.000	
<i>F. spetsiotica</i> × <i>F. rhodocanakis</i>		SA	3.594	25	0.001	
SF1099	SF1100	LA	1.503	25	0.145	
		LA / SA ratio	-2.624	25	0.015	

Τα αποτελέσματα της παλυνολογικής μελέτης, που πραγμα-τοποιήθηκε στα πλαίσια της παρούσας διατριβής, συμβάλουν σημαντικά στη βιοσυστηματική μελέτη του γένους *Fritillaria* στην Ελλάδα.

Η μορφολογία των γυρεοκόκκων μελετήθηκε για πρώτη φορά από τα περισσότερα taxa που απαντούν στην Ελλάδα, ενώ για αυτά που έχουν ήδη μελετηθεί δίνονται για πρώτη φορά δεδομένα από ελληνικούς πληθυσμούς.

Τα αποτελέσματα συμφωνούν και επιβεβαιώνουν την υπάρχουσα βιβλιογραφία που υποστηρίζει την ετερογένεια του γένους *Fritillaria* όσον αφορά την παλυνολογία, με πολλούς τύπους ανάγλυφων της εξίνης να παίζουν σημαντικό ρόλο στην ταξινόμηση του γένους (Kosenko 1999, Ozler and Pehlivan 2007, Tekşen et al. 2010). Παρ' ότι δεν ήταν δυνατή η δημιουργία κλείδας, οι παλυνολογικοί χαρακτήρες μπορούν να συνεισφέρουν στην ταξινόμηση του γένους διαφοροποιώντας τα taxa εντός των ομάδων.



Εικόνα 4.7. Πολυπαραγοντική ανάλυση (PCA analysis) της μορφολογίας των γυρεοκόκκων βασισμένη σε ποσοτικές παραμέτρους.

Κεφάλαιο 5ο

Μορφολογία Σπερμάτων

Η μορφολογία των σπερμάτων μελετήθηκε σε *Fritillaria* taxa στην Ελλάδα με σκοπό να εξετασθεί αν οι παράμετροι που αναλύονται συμφωνούν με τη σημερινή ταξινόμηση του γένους. Ιδιαίτερη έμφαση δόθηκε σε ταξινομικά ενδιαφέροντα είδη. Στόχος της μελέτης ήταν να αποδειχθεί αν η μορφολογία των σπερμάτων μπορεί να αποτελέσει ένα επιπλέον ταξινομικό εργαλείο, ικανό να διαλευκάνει τις ταξινομικές και εξελικτικές σχέσεις μεταξύ των ειδών του γένους *Fritillaria*.

Μέχρι σήμερα, σπέρματα των ειδών *Fritillaria* έχουν μελετηθεί κυρίως με σκοπό τη δημιουργία πρωτοκόλλων για τη φύτευσή τους (βλ. Çakmak et al. 2016 για βιβλιογραφία), εξαιτίας της οικονομικής -είτε φαρμακευτικής είτε καλλιεργητικής- σημασίας τους. Μελέτη μορφολογικών χαρακτήρων των σπερμάτων και η σημασία τους για την ταξινόμηση του γένους έχει πραγματοποιηθεί σε αντιπροσώπους του γένους από το Ιράν (Khaniki 2003), αλλά σύμφωνα με τον συγγραφέα η μορφολογία της κάψας είναι ταξινομικά σημαντικότερη από αυτή των σπερμάτων στο επίπεδο του υπογένους. Ο Khaniki (2003) παρατήρησε διαφορές μεταξύ των ειδών στο σχήμα και το μέγεθος των κυττάρων της επιφάνειας των σπερμάτων, τις οποίες όμως χαρακτήρισε ταξινομικά ασήμαντες. Επίσης, πληροφορίες έχουν δημοσιευθεί για τα είδη *F. montana* από την Ιταλία (Mancuso et al. 2012) και *F. tubiformis* Gren. & Godr. subsp. *moggridgei* (Boiss. & Reuter ex Planch.) Rix (Carasso et al. 2012). Τα χαρακτηριστικά που μελετήθηκαν κατά κύριο λόγο στις προαναφερθείσες εργασίες ήταν το μέγεθος των σπερμάτων (μήκος και πλάτος), το σχήμα, το βάρος και το πάχος τους. Τέλος, ο Hill (*Fritillaria Icones* 2011–2018) έχει δημοσιεύσει έναν μεγάλο αριθμό φωτογραφιών σπερμάτων, στα οποία περιλαμβάνονται και 26 ελληνικά *Fritillaria* taxa.

Η μορφομετρία των σπερμάτων σε *Fritillaria* taxa από ελληνικούς πληθυσμούς πραγματοποιείται για πρώτη φορά στα πλαίσια της παρούσας διατριβής και τα αποτελέσματα έχουν ήδη δημοσιευθεί (Samaropoulou et al 2019b – Παράρτημα III).

Υλικά και μέθοδοι

Σπέρματα απομονώθηκαν από ώριμες κάψες, οι οποίες αποξηράνθηκαν με λάμπες θερμότητας. Τα αντίστοιχα φυτικά δείγματα έχουν κατατεθεί στο Herbarium ACA (acronym follows Thiers 2019) και Herbarium Phitos & Kamari. Συνολικά μελετήθηκαν 25 taxa από 59 ελληνικούς πληθυσμούς (Πίνακας 5.1). Τουλάχιστον 5 κάψες επιλέχθηκαν τυχαία σε κάθε πληθυσμό, ενώ από κάθε κάψα μελετήθηκαν τουλάχιστον 10 σπέρματα.

Η παρατήρηση των σπερμάτων πραγματοποιήθηκε με Zeiss Stemi 2000-c stereomicroscope και η φωτογράφισή τους με ψηφιακή φωτογραφική μηχανή Canon EOS 600D (Εικ. 5.1).

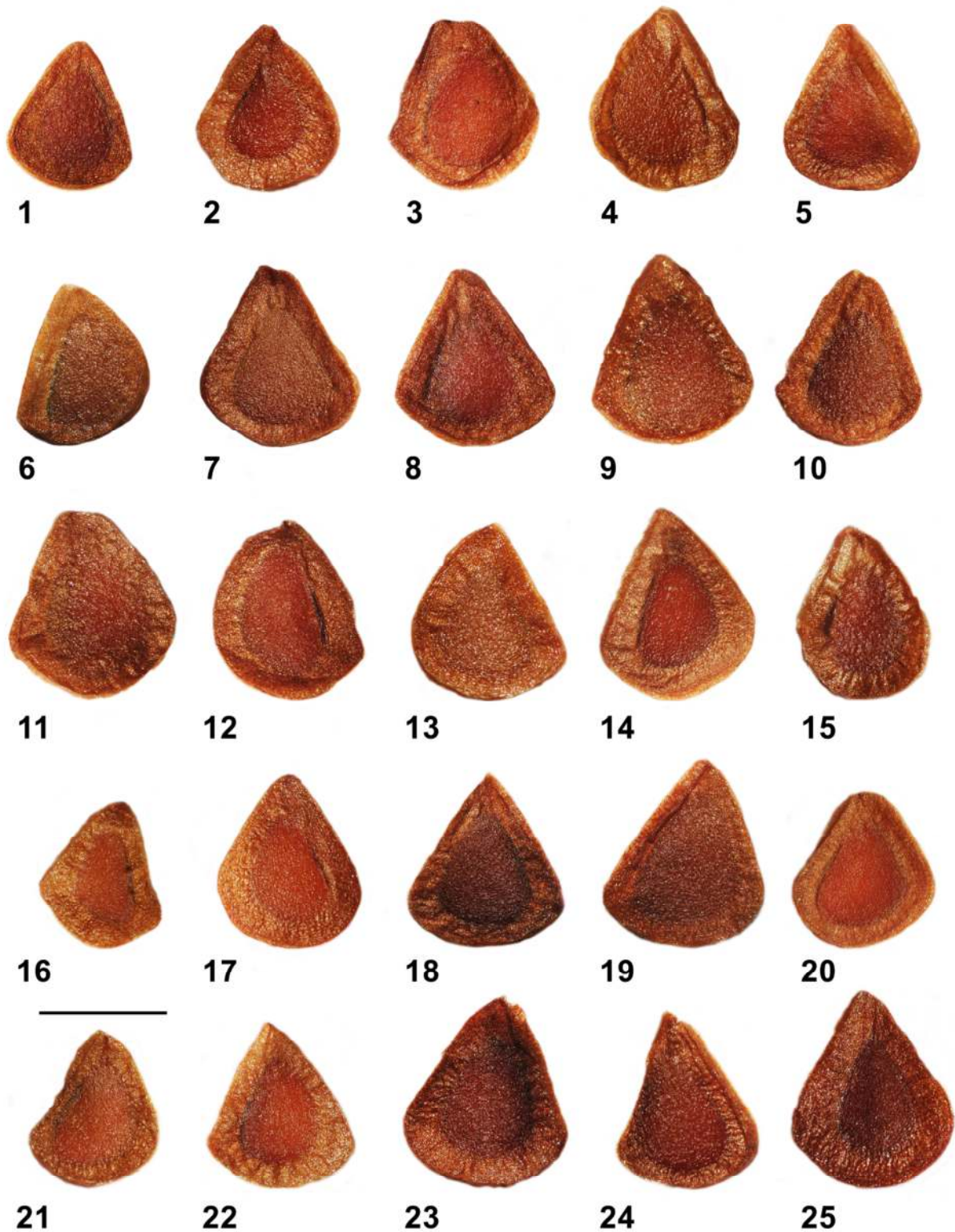
Η μορφομετρική μελέτη περιλαμβάνει 11 παραμέτρους (Εικ. 5.2): **συνολικό μήκος** (σπέρματος και πτερυγίου, TL), **συνολικό πλάτος** (σπέρματος και πτερυγίου, TW), **λόγος συνολικού μήκους/πλάτους** (TL/TW), **μήκος σπέρματος** (SL), **πλάτος σπέρματος** (SW), **πλάτος κάλυψης πτερυγίου** (WW), **λόγος μήκους/πλάτους σπέρματος** (SL/SW), **λόγος πλάτους σπέρματος/πτερυγίου** (SW/WW), **απόσταση του σημείου τομής των αξόνων μήκους και πλάτους από το πλησιέστερο άκρο του σπέρματος** (CPL), **λόγος συνολικού μήκους/σημείου τομής** (TL/CPL) και **βάρος** (WT). Για τον υπολογισμό του ξηρού βάρους, τα σπέρματα μελετήθηκαν σε ομάδες των 15. Για την παρουσίαση και σύγκριση των αποτελεσμάτων, δημιουργήθηκαν line charts για κάθε παράμετρο ξεχωριστά (Εικ. 5.3-5.6).

Πίνακας 5.5. Τοποθεσίες και αριθμός καταχώρησης των μελετηθέντων *Fritillaria* taxa.

Taxon	Πληθυσμός	Αριθμός καταχώρησης
<i>F. bithynica</i>	East Aegean Isl., Samos, Mt. Kerkis, close to Moni Kimiseos Theotokou	F12
	East Aegean Isl., Samos, Mt. Kerkis, above the village Drakei	F13
<i>F. conica</i>	Peloponnisos, Messinia, Sapientza islet, north part of the island	F150
	Peloponnisos, Messinia, Pylos, Agios Nikaolas hill	F9
<i>F. davisii</i>	Peloponnisos, Lakonia, Mani Peninsula, Village Pagia	F201
	Peloponnisos, Lakonia, Between the villages Vathia and Achillion	F7
<i>F. drenovskii</i>	Macedonia, Drama, Mt. Falakron	F128
	Macedonia, Drama, Mt. Falakron towards the ski resorts	F129
<i>F. ehrhartii</i>	Kyklades Isl., Andros, above the village Batsi	SF1127
	Kyklades Isl., Tinos, between the villages Isternia and Katapoliani	F75
	Kyklades Isl., Tinos, above the village Katapoliani towards Stavria	F74
	Sporades Isl., Skyros, Mt. Kochilas, NE slopes, at Agios Artemios	F51
<i>F. epirotica</i>	Macedonia, Grevena, Mt. Smolikas, close to Drakolimni	SF1097
<i>F. euboeica</i>	Aegean Isl., Evvia, Mt. Kandili, at the summit area	F20
	Aegean Isl., Evvia, Mt. Kandili, above the village Prokopi	F57
<i>F. graeca</i>	Peloponnisos, Achaia, Mt. Chelmos, above the village Kalavryta	F8
	Peloponnisos, Argolida, Nafplio, Mt. Arachneon	F182
	Peloponnisos, Arkadia, Mt. Menalon, Ostrakina	F130
	Peloponnisos, Korinthos, Akrokorinthos hill	F5
	Peloponnisos, Lakonia, Mt. Parnonas, above the village Agios Petros	F3
	Stereia Ellas, Attiki, Mt. Imittos, radar area	F41
	Stereia Ellas, Attiki, Mt. Imittos, W slopes, above Argiroupoli	F152
	Stereia Ellas, Attiki, Mt. Pateras, south of the summit	F39
	Stereia Ellas, Attiki, Salamina isl., Selini	F38
	Macedonia, Florina, Mt. Triklario, Boutsia	F133
<i>F. gussichiae</i>	Macedonia, Florina, Mt. Triklario, Boutsia, NW of Vatochori	F166
<i>F. ionica</i> <i>subsp. ionica</i>	Macedonia, Florina, Prespes Lake, towards the village Psarades	F144
<i>F. ionica</i> <i>subsp. reiseri</i>	Stereia Ellas, Etoloakarnania, Mt. Koutsilaris	F1
<i>F. ionica</i> <i>subsp. thessala</i>	Epirus, Ioannina, Katara pass	F135
	Macedonia, Kastoria, Mt. Voion, above the village Pentalofos	F100
<i>F. messanensis</i> <i>subsp. messanensis</i>	Peloponnisos, Ilia, Above the village Iraklia	F4
	Peloponnisos, Ilia, Above the village Vasai	F121
<i>F. messanensis</i> <i>subsp. gracilis</i>	Ionian Isl., Kefalonia, Mt. Roudi	F84
	Ionian Isl., Zakynthos, above the village Keri, Pharos area	F108
	Ionian Isl., Zakynthos, above the village Korithi	F204
	Ionian Isl., Zakynthos, above the village Veronika	F45
<i>F. messanensis</i> <i>subsp. sphaciotica</i>	Kriti, Chania, Samaria gorge	F31
	Kriti, Rethymn, Mt. Psiloritis, above the forest Rouvas	F32

Συνέχεια Πίνακα 5.6. Τοποθεσίες και αριθμός καταχώρησης των μελετηθέντων *Fritillaria* taxa.

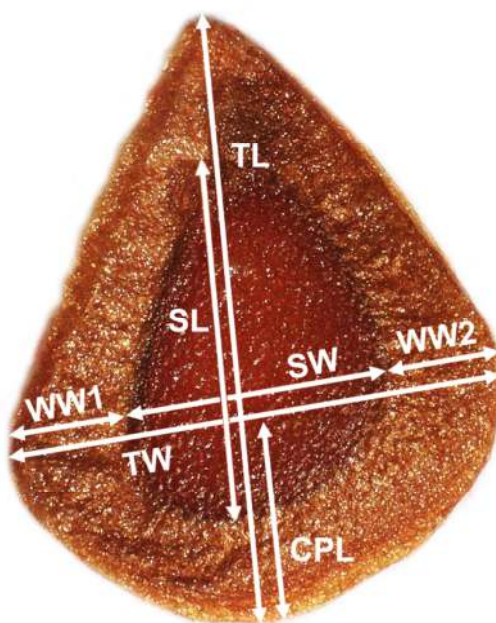
Taxon	Πληθυσμός	Αριθμός καταχώρησης
<i>F. montana</i>	Thessalia, Larissa, Mt. Kato Olympos, Livadaki, N of Kallipefki	F253
	Thessalia, Trikala, Kalambaka, Mts. Chasia (Mt. Kratsovon)	F256
<i>F. mutabilis</i>	Stereia Ellas. Etoloakarnania, Mt. Bardousia, above the village Athanasios Diakos	F105
	Stereia Ellas. Etoloakarnania, Mt. Boumistos, above the village Komboti	F132
	Ionian Isl. Lefkada, Radar area (Atrakli)	F27
<i>F. obliqua</i> subsp. <i>obliqua</i>	Aegean Isl. Evvia. Mt. Ochtonia	F167
	Stereia Ellas, Attiki, Athens, Tourkovounia hills	SF55
	Stereia Ellas, Attiki, Marathonas, Kinosoura Peninsula	F192
	Stereia Ellas, Attiki, Mt. Parnitha, Agios Merkourios	F56
<i>F. obliqua</i> subsp. <i>tuntasia</i>	Aegean Isl., Kiklades Isl., Kithnos, above the port Merichas	F58
	Aegean Isl., Kiklades Isl., Serifos, cross road towards mega Chorio and Avyssalo	F169
	Aegean Isl., Kiklades Isl., Serifos, towards Chora	F168
<i>F. pelinaea</i>	East Aegean Isl., Chios, Mt. Pelineon, W facing slopes, above Spartounda	F14
<i>F. pontica</i>	Macedonia, Chalkidiki, Athos Peninsula, close to the Moni Agias Lavras	A157
<i>F. rhodocanakis</i>	Stereia Ellas, Attiki, Dokos	F185
	Stereia Ellas, Attiki, Idra	F33
	Stereia Ellas, Attiki, Poros	F34
<i>F. spetsiotica</i>	Stereia Ellas, Attiki, Spetses isl., above the village Zagoria	F35
<i>F. sporadum</i>	Sporades Isl., Gioura, at place Tragorema	F112
	Sporades Isl., Kira Panagia, Bay Agios Petros	F109
<i>F. theophrasti</i>	East Aegean Isl., Lesvos, Mt. Olympos, between the villages Agiassos and Prof. Ilias	F16



Εικόνα 5.1. Χαρακτηριστικοί αντιπρόσωποι των μελετηθέντων σπερμάτων ανά είδος *Fritillaria*:
1, *F. bithynica*; 2, *F. conica*; 3, *F. davisii*; 4, *F. drenovskii*; 5, *F. ehrhartii*; 6, *F. epirotica*; 7, *F. euboeica*;
8, *F. graeca*; 9, *F. gussichiae*; 10, *F. ionica* subsp. *ionica*; 11, *F. ionica* subsp. *reiseri*; 12, *F. ionica* subsp. *thessala*;
13, *F. messanensis* subsp. *messanensis*; 14, *F. messanensis* subsp. *gracilis*; 15, *F. messanensis* subsp. *sphaciotica*; 16, *F. montana*; 17, *F. mutabilis*; 18, *F. obliqua* subsp. *obliqua*; 19, *F. obliqua* subsp. *tuntasia*; 20, *F.*

Το σύνολο των παραμέτρων αναλύθηκε πολυπαραγοντικά (PCA analysis, Εικ. 5.7). Σε περιπτώσεις διαφοροποίησης των αποτελεσμάτων σε σχέση με τη σημερινή ταξινομική κατάσταση των ειδών, paired t-tests πραγματοποιήθηκαν με σκοπό να εντοπισθούν οι στατιστικά σημαντικές διαφορές (Πίνακας 5.3).

Για τη στατιστική ανάλυση των παραμέτρων και τη δημιουργία των line charts χρησιμοποιήθηκε Microsoft Office Excel, ενώ η πολυπαραγοντική ανάλυση πραγματοποιήθηκε με το πρόγραμμα Past 3.25 (Hammer et al. 2001). Τα paired t-tests εξήχθησαν από το SPSS Statistics 25.



Εικόνα 5.2. Μορφολογικές παράμετροι που μελετήθηκαν:

TL = συνολικό μήκος, TW = συνολικό πλάτος, SL = μήκος σπέρματος, SW = πλάτος σπέρματος,
WW = WW1 + WW2 = πλάτος κάλυψης πτερυγίου και CPL = απόσταση του σημείου τομής
των αξόνων TL και TW από το πλησιέστερο άκρο του σπέρματος.

Αποτελέσματα

Όλες οι κάψες των *Fritillaria* taxa περιέχουν πολυάριθμα σπέρματα, τα οποία είναι πεπλατυσμένα, ωοειδούς έως ευρέως ωοειδούς-τριγωνικού

σχήματος και χαρακτηρίζονται από την παρουσία πτερυγίου, το οποίο πιθανότατα εξυπηρετεί στην ανεμοχωρία (Εικ. 5.1).

Η *Fritillaria theophrasti* παρατηρήθηκε με τη μεγαλύτερη μέση τιμή TL (Πίνακας 5.2), ενώ η *F. conica* με το μεγαλύτερο μέσο TW (Εικ. 5.3). Παρ' όλα αυτά, το μεγαλύτερο σε μήκος και πλάτος σπέρμα ανήκει στην *F. drenovskii*. Η *F. montana* έχει τα μικρότερα σπέρματα όλων (5.481×4.805 mm), καθώς και τη μικρότερη τιμή SL. Αντίθετα, στην *F. obliqua* subsp. *tuntasia* παρατηρείται το μεγαλύτερο SL (Εικ. 5.5).

Παρ' ότι η παρουσία περιφερειακού πτερυγίου είναι κοινή σε όλους τους αντιπροσώπους *Fritillaria* στην Ελλάδα, το πλάτος του (Εικ. 5.2) ποικίλει πολύ μεταξύ των ειδών (Πίνακας 5.2). Η *F. conica* έχει την μεγαλύτερη τιμή WW (3.391 mm), πλάτος που είναι μεγαλύτερο κι από αυτό του σπέρματος (2.867 mm), καταλήγοντας στον μικρότερο λόγο SW/WW (0.875). Αντίθετα, η *F. bithynica* έχει το στενότερο πτερύγιο όλων και SW ίσο με 1.835 mm (Εικ. 5.4).

Όσον αφορά το βάρος (Πίνακας 5.2), τα σπέρματα της *F. ionica* subsp. *reiseri* έχουν το μεγαλύτερο WT και αυτά της *F. montana* το μικρότερο. Η μεγαλύτερη, όμως, ποικιλότητα μεταξύ των σπερμάτων παρατηρήθηκε στην *F. drenovskii*.

Ο μεγαλύτερος λόγος TL/TW ανήκει στην *F. messanensis* subsp. *sphaciotica*, η οποία έχει το πιο εμφανώς ωοειδές σχήμα (Εικ. 5.3). Η *F. ionica* subsp. *reiseri* έχει το μεγαλύτερη μέση τιμή CPL, αλλά τον μικρότερο λόγο TL/CPL (Εικ. 5.6), με αποτέλεσμα το ευρέως ωοειδές της σχήμα (Εικ. 5.2).

Πίνακας 5.2. Μορφολογικές παράμετροι των σπερμάτων από τα μελετηθέντα *Fritillaria* taxa: συνολικό μήκος (TL), συνολικό πλάτος (TW), συνολικό μήκος/πλάτος (TL/TW), πλάτος σπέρματος (SW), πλάτος κάλυψης πτερυγίου (WW), πλάτος σπέρματος/πτερυγίου (SW/WW), μήκος σπέρματος (SL), μήκος/πλάτος σπέρματος (SL/SW), βάρος (WT), απόσταση του σημείου τομής από το πλησιέστερο άκρο (CPL), συνολικό μήκος/απόσταση σημείου τομής (TL/CPL).

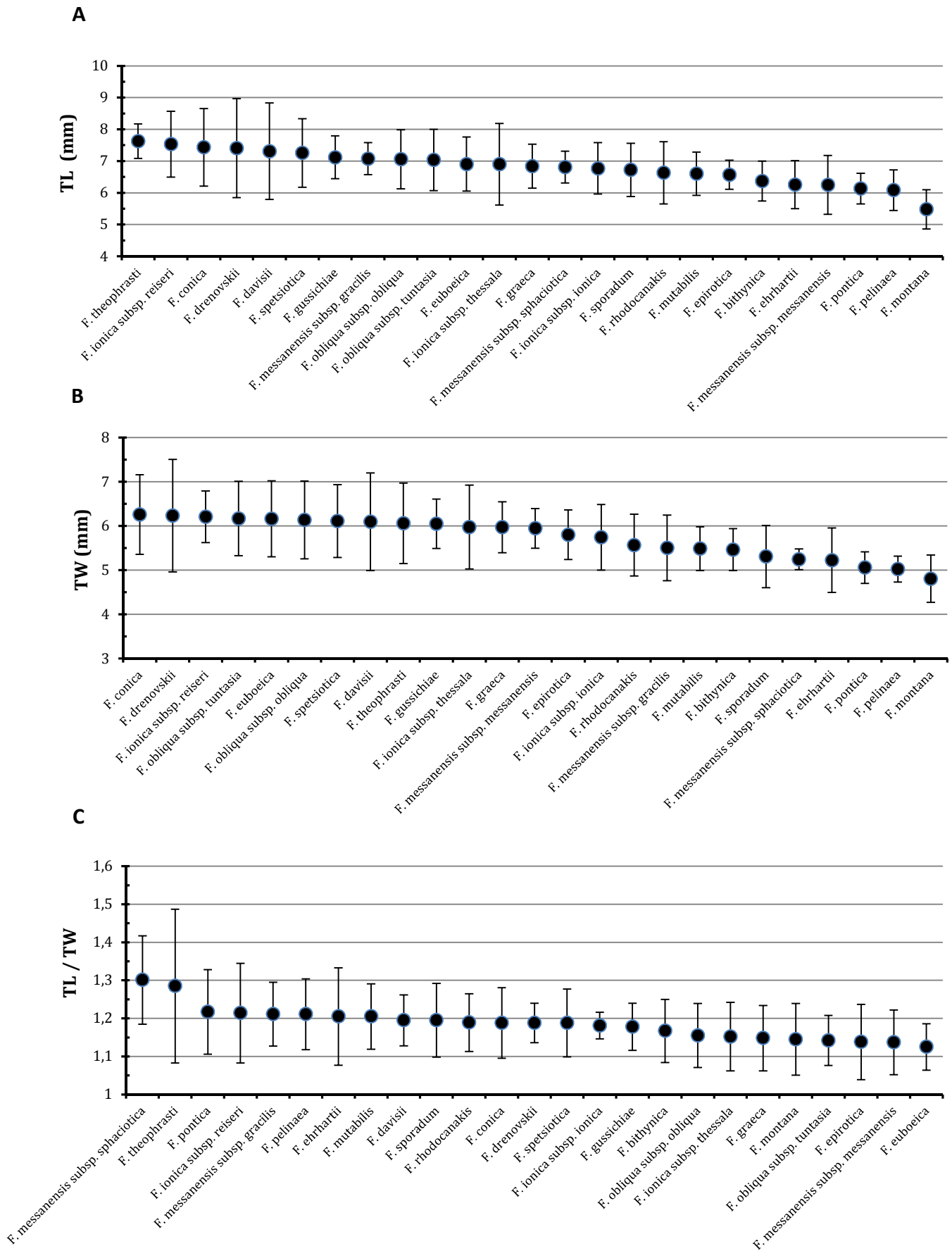
Taxon	Μορφολογικές Παράμετροι (SD)										
	TL (mm)	TW (mm)	TL/TW	SW (mm)	WW (mm)	SW/WW	SL (mm)	SL/SW	WT (gr)	CPL (mm)	TL/CPL
<i>F. bithynica</i>	6.370 (0.627)	5.465 (0.473)	1.167 (0.083)	3.630 (0.403)	1.835 (0.221)	2.007 (0.337)	4.375 (0.705)	1.203 (0.112)	0.0560 (0.0020)	1.782 (0.357)	3.661 (0.529)
<i>F. conica</i>	7.433 (1.224)	6.257 (0.901)	1.188 (0.093)	2.867 (0.529)	3.391 (0.701)	0.875 (0.19)	3.905 (0.700)	1.399(0.336)	0.0480 (0.0120)	1.923 (0.287)	3.911 (0.684)
<i>F. davisii</i>	7.310 (1.519)	6.095 (1.103)	1.195 (0.067)	3.270 (0.473)	2.825 (0.768)	1.215 (0.257)	4.7 (1.081)	1,429 (0.227)	0.049 (0.0110)	2.058 (0.412)	3.572 (0.413)
<i>F. drenovskii</i>	7.406 (1.558)	6.233 (1.274)	1.188 (0.052)	3.678 (0.766)	2.556 (0.634)	1.469 (0.236)	4.888 (1.008)	1.334 (0.125)	0.0640 (0.0460)	2.085 (0.458)	3.563 (0.21)
<i>F. ehrhartii</i>	6.254 (0.756)	5.225 (0.732)	1.205 (0.128)	3.067 (0.492)	2.158 (0.782)	1.320 (0.657)	4.177 (0.597)	1.376 (0.171)	0.0470 (0.0120)	1.743 (0.293)	3.635 (0.439)
<i>F. epirotica</i>	6.567 (0.458)	5.800 (0.561)	1.138 (0.099)	3.707 (0.563)	2.093 (0.788)	2.019 (0.839)	4.5 (0.535)	1.225 (0.139)	0.0630 (0.0001)	1.656 (0.204)	4.016 (0.52)
<i>F. euboeica</i>	6.905 (0.855)	6.162 (0.862)	1.125 (0.061)	3.833 (0.785)	2.329 (0.300)	1.670 (0.374)	4.786 (0.799)	1.262 (0.134)	0.0810 (0.0001)	1.714 (0.231)	4.057 (0.453)
<i>F. graeca</i>	6.839 (0.691)	5.971 (0.577)	1.148 (0.086)	3.291 (0.528)	2.680 (0.437)	1.269 (0.330)	4.521 (0.8)	1.379 (0.160)	0.0560 (0.0080)	1.886 (0.311)	3.705 (0.604)
<i>F. gussichiae</i>	7.119 (0.675)	6.050 (0.559)	1.178 (0.062)	3.442 (0.459)	2.612 (0.378)	1.346 (0.274)	4.673 (0.616)	1.366 (0.157)	0.0670 (0.0060)	1.917 (0.289)	3.759 (0.39)
<i>F. ionica</i> <i>subsp. ionica</i>	6.771 (0.807)	5.743 (0.742)	1.181 (0.035)	3.286 (0.696)	2.457 (0.217)	1.344 (0.287)	4.428 (0.958)	1.353 (0.122)	0.0600 (0.0001)	1.65 (0.337)	4.228 (0.878)
<i>F. ionica</i> <i>subsp. reiseri</i>	7.533 (1.039)	6.207(0.586)	1.214 (0.131)	3.180 (0.563)	3.027 (0.423)	1.079 (0.268)	4.367 (0.812)	1.387 (0.202)	0.0890 (0.0001)	2.293 (0.209)	3.296 (0.455)
<i>F. ionica</i> <i>subsp. thessala</i>	6.900 (1.288)	5.975 (0.950)	1.152 (0.090)	3.287 (0.619)	2.687 (0.496)	1.244 (0.256)	4.583 (1.10)	1.390 (0.199)	0.0610 (0.0130)	1.861 (0.48)	3.844 (0.697)

SD = τυπική απόκλιση (standard deviation).

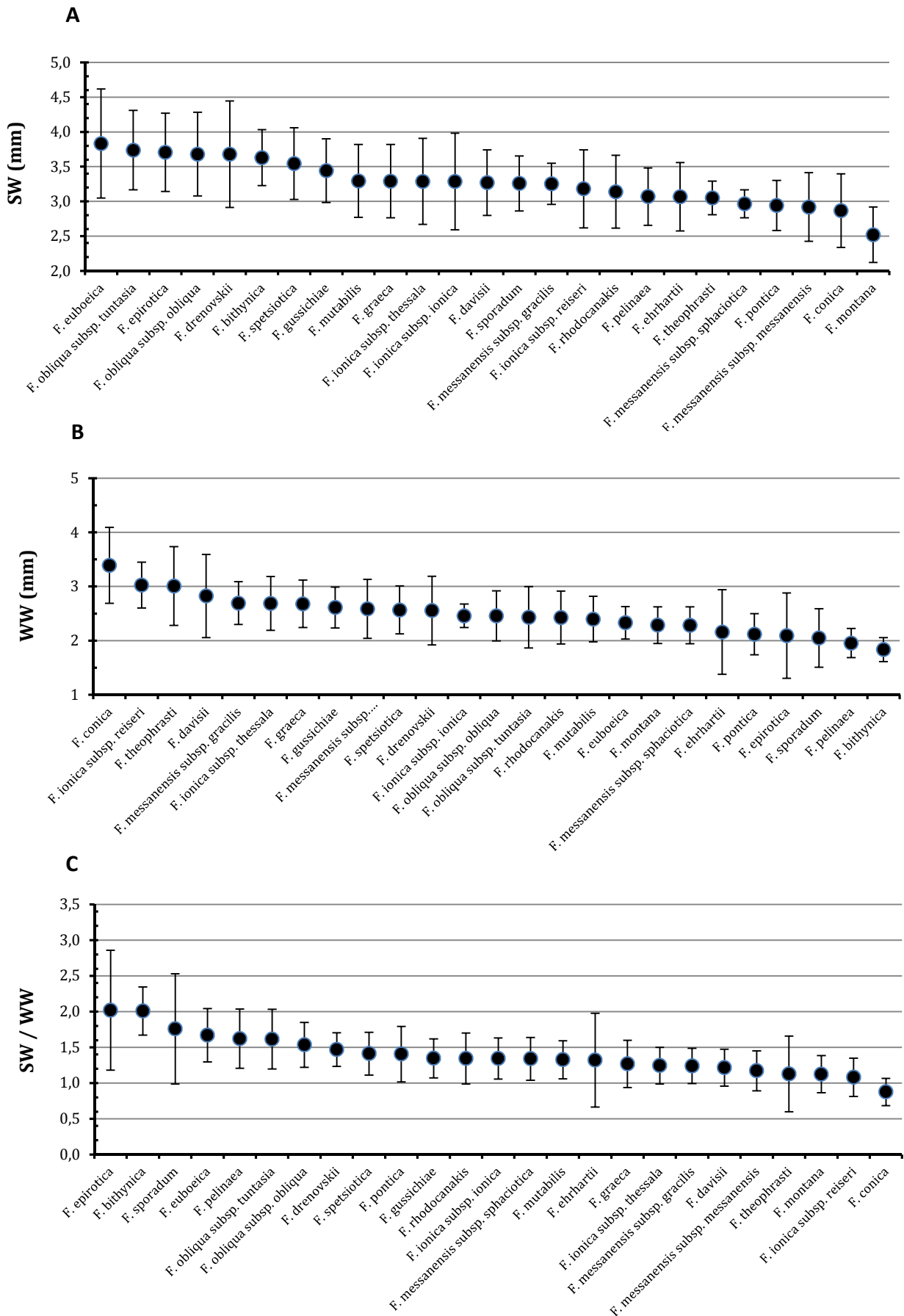
Συνέχεια Πίνακα 5.2. Μορφολογικές παράμετροι των σπερμάτων από τα μελετηθέντα *Fritillaria* taxa: συνολικό μήκος (TL), συνολικό πλάτος (TW), συνολικό μήκος/πλάτος (TL/TW), πλάτος σπέρματος (SW), πλάτος κάλυψης πτερυγίου (WW), πλάτος σπέρματος/πτερυγίου (SW/WW), μήκος σπέρματος (SL), μήκος/πλάτος σπέρματος (SL/SW), βάρος (WT), απόσταση του σημείου τομής από το πλησιέστερο άκρο (CPL), συνολικό μήκος/απόσταση σημείου τομής (TL/CPL).

Taxon	Μορφολογικές Παράμετροι (SD)										
	TL (mm)	TW (mm)	TL/TW	SW (mm)	WW (mm)	SW/WW	SL (mm)	SL/SW	WT (gr)	CPL (mm)	TL/CPL
<i>F. messanensis</i> subsp. <i>messanensis</i>	6.252 (0.927)	5.505 (0.743)	1.137 (0.085)	2.919 (0.495)	2.586 (0.545)	1.172 (0.280)	3.881 (0.74)	1.333 (0.164)	0.0490 (0.0120)	1.737 (0.361)	3.657 (0.394)
<i>F. messanensis</i> subsp. <i>gracilis</i>	7.075 (0.506)	5.945 (0.447)	1.211 (0.084)	3.253 (0.296)	2.692 (0.395)	1.240 (0.247)	4.425 (0.397)	1.368 (0.149)	0.0630 (0.0130)	2.060 (0.262)	3.472 (0.365)
<i>F. messanensis</i> subsp. <i>sphaciotica</i>	6.809 (0.503)	5.245 (0.234)	1.301 (0.116)	2.964 (0.201)	2.282 (0.340)	1.339 (0.300)	4.227 (0.344)	1.435 (0.178)	0.0700 (0.0001)	1.901 (0.195)	3.606 (0.327)
<i>F. montana</i>	5.481 (0.618)	4.805 (0.536)	1.145 (0.094)	2.519 (0.400)	2.286 (0.339)	1.124 (0.260)	3.548 (0.522)	1.424 (0.198)	0.0260 (0.0040)	1.586 (0.276)	3,514 (0.454)
<i>F. mutabilis</i>	6.603 (0.681)	5.486 (0.496)	1.205 (0.086)	3.294 (0.524)	2.397 (0.422)	1.326 (0.267)	4.542 (0.498)	1.478 (0.158)	0.0550 (0.0150)	2.048 (0.779)	3.448 (0.638)
<i>F. obliqua</i> subsp. <i>obliqua</i>	7.057 (0.933)	6.137 (0.879)	1.155 (0.084)	3.680 (0.602)	2.457 (0.461)	1.535 (0.314)	5.08 (0.772)	1.39 (0.147)	0.0720 (0.0040)	1.97 (0.326)	3.65 (0.633)
<i>F. obliqua</i> subsp. <i>tuntasia</i>	7.036 (0.968)	6.168 (0.842)	1.142 (0.066)	3.738 (0.571)	2.430 (0.565)	1.614 (0.418)	5.149 (0.667)	1.387 (0.113)	0.0730 (0.0160)	2.045 (0.405)	3.517 (0.559)
<i>F. pelinaea</i>	6.085 (0.640)	5.023 (0.295)	1.211 (0.093)	3.069 (0.413)	1.954 (0.270)	1.621 (0.415)	4.423 (0.572)	1.453 (0.181)	0.0570 (0.0001)	1.884 (0.424)	3.311 (0.454)
<i>F. pontica</i>	6.133 (0.485)	5.058 (0.358)	1.217 (0.111)	2.942 (0.360)	2.117 (0.379)	1.405 (0.388)	4.167 (0.389)	1.439 (0.254)	0.0370 (0.0001)	1.704 (0.386)	3.728 (0.658)
<i>F. rhodocanakis</i>	6.630 (0.983)	5.567 (0.697)	1.189 (0.076)	3.139 (0.524)	2.427 (0.489)	1.345 (0.357)	4.545 (0.804)	1.455 (0.182)	0.0440 (0.0090)	1.752 (0.346)	3.851 (0.525)
<i>F. spetsiotica</i>	7.256 (1.081)	6.111 (0.823)	1.188 (0.089)	3.544 (0.515)	2.567 (0.441)	1.412 (0.300)	4.197 (0.827)	1.391 (0.159)	0.0640 (0.0001)	1.884 (0.367)	3.928 (0.667)
<i>F. sporadum</i>	6.723 (0.838)	5.307 (0.705)	1.195 (0.097)	3.259 (0.396)	2.048 (0.542)	1.759 (0.772)	4.222 (0.560)	1.299 (0.122)	0.0624 (0.0180)	1.547 (0.333)	4.209 (0.741)
<i>F. theophrasti</i>	7.625 (0.543)	6.058 (0.911)	1.285 (0.202)	3.050 (0.243)	3.008 (0.729)	1.127 (0.530)	4.917 (0.417)	1.615 (0.113)	0.0470 (0.0001)	2.024 (0.217)	3.796 (0.376)

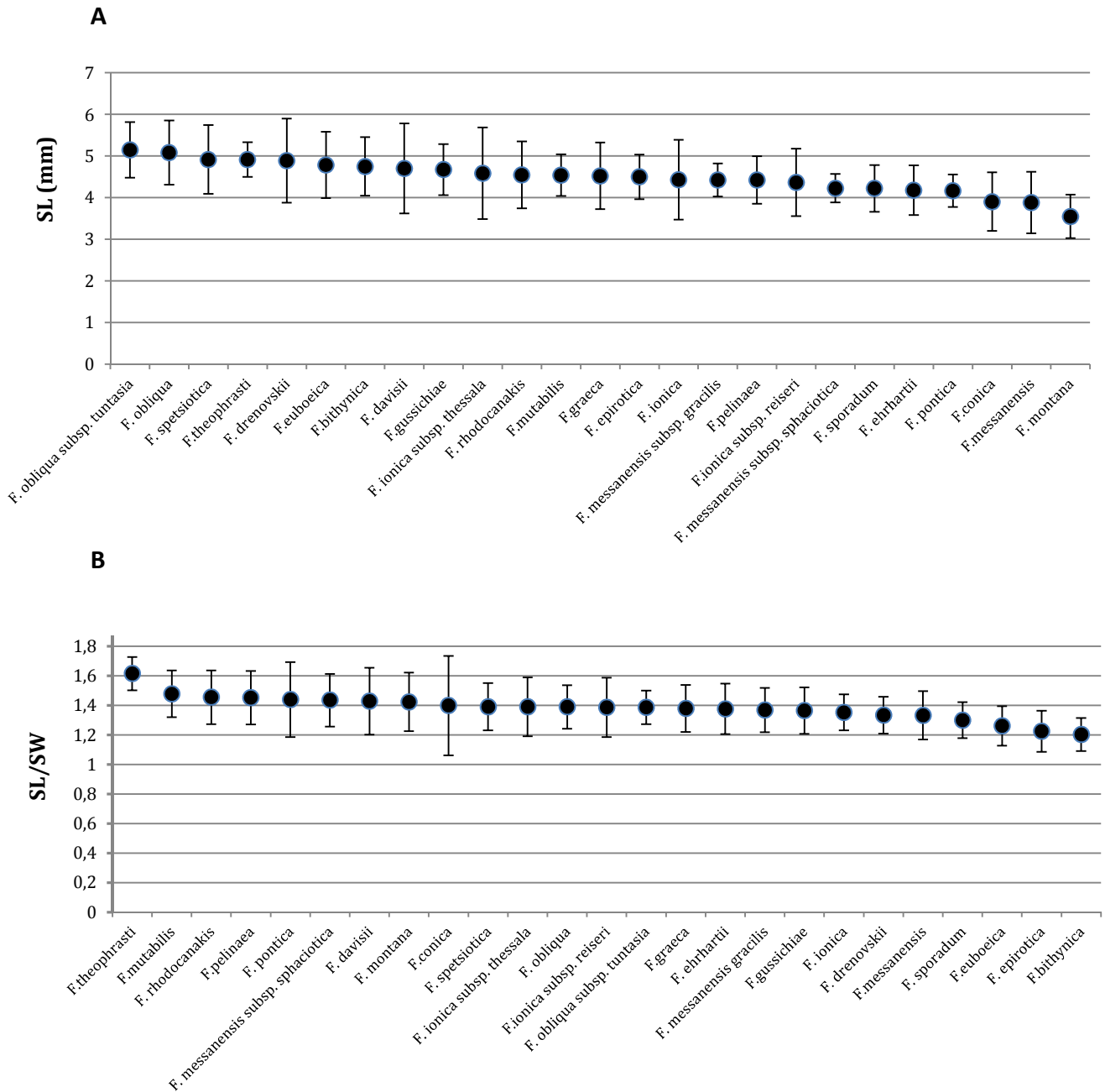
SD = τυπική απόκλιση (standard deviation).



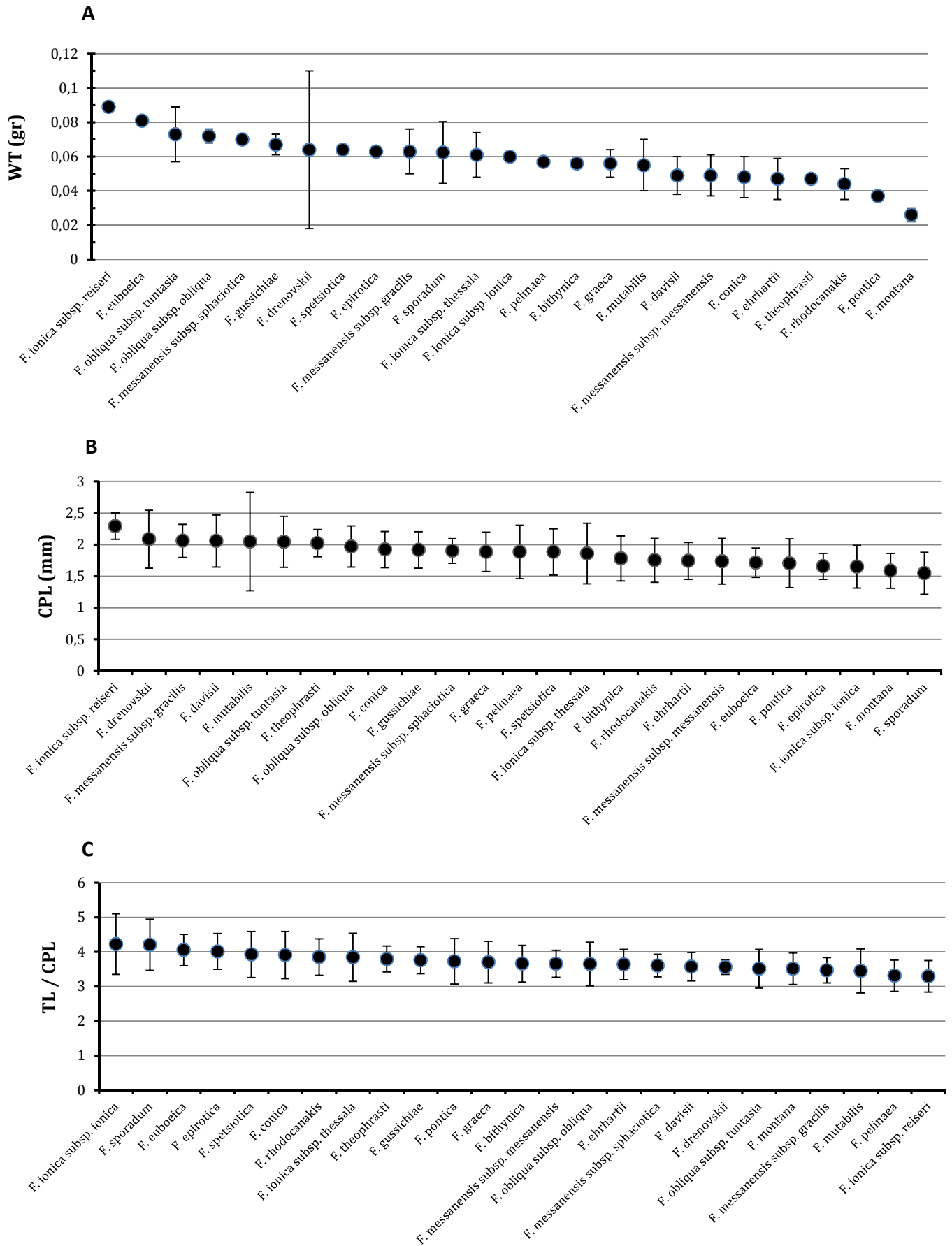
Εικόνα 5.3. Μέση τιμή και τυπική απόκλιση (Line charts) των παραμέτρων: A, TL; B, TW; C, TL/TW. Το σημείο υποδηλώνει τη μέση τιμή και τα διαστήματα την τυπική απόκλιση.



Εικόνα 5.4. Μέση τιμή και τυπική απόκλιση (Line charts) των παραμέτρων: A, SW; B, WW; C, SW/WW. Το σημείο υποδηλώνει τη μέση τιμή και τα διαστήματα την τυπική απόκλιση.

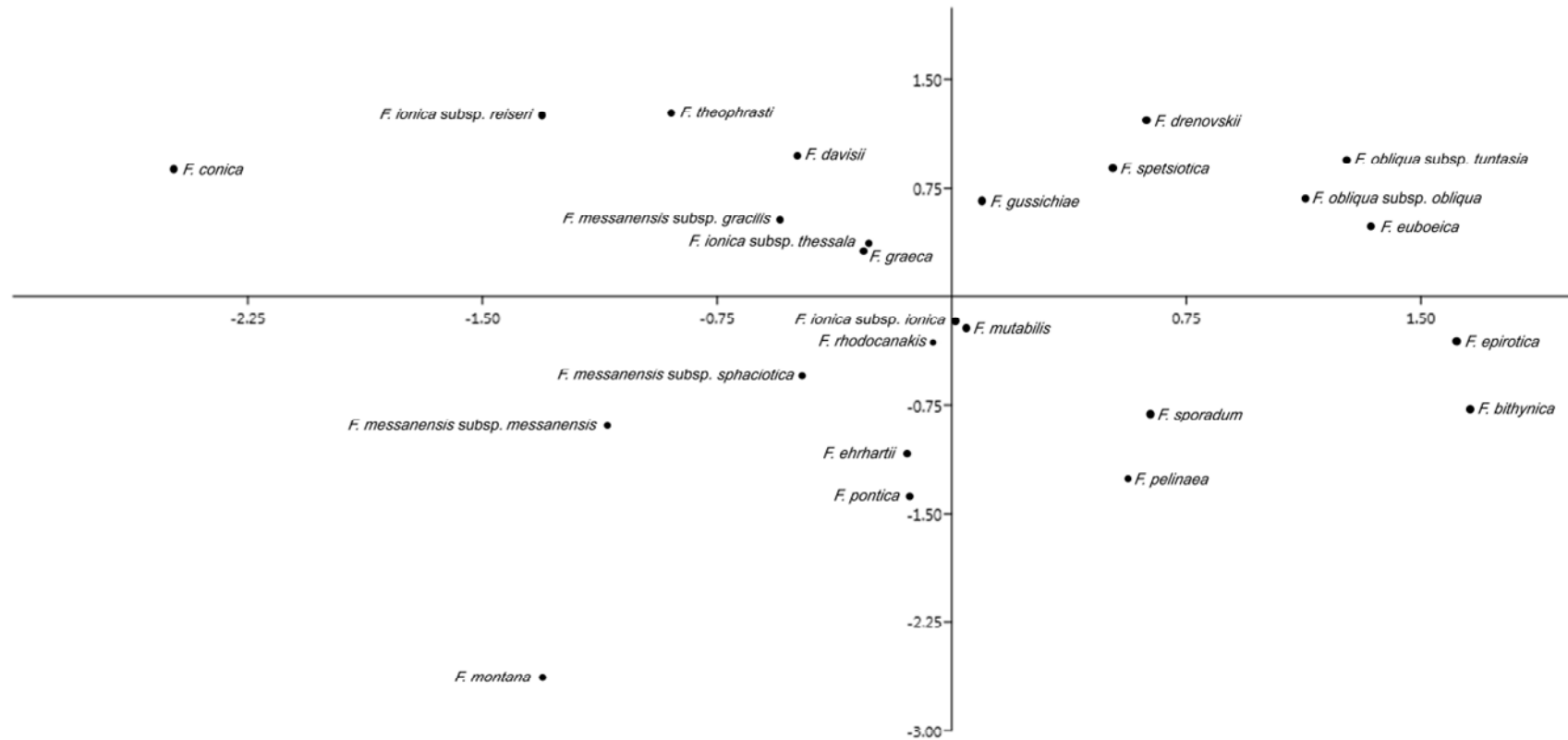


Εικόνα 5.5. Μέση τιμή και τυπική απόκλιση (Line charts) των παραμέτρων: A, SL και B, SL/SW. Το σημείο υποδηλώνει τη μέση τιμή και τα διαστήματα την τυπική απόκλιση.



Εικόνα 5.6. Μέση τιμή και τυπική απόκλιση (Line charts) των παραμέτρων: A, WT; B, CPL; C, TL/CPL. Το σημείο υποδηλώνει τη μέση τιμή και τα διαστήματα την τυπική απόκλιση.

Σύμφωνα με την πολυπαραγοντική ανάλυση (Εικ. 5.7), taxa με άνθη κίτρινου/κιτρινοπράσινου χρώματος, όπως οι *F. bithynica*, *F. pelinaea* και *F. euboeica* βρίσκονται περιμετρικά των taxa που φέρουν και κίτρινο και πορφυρό-καφέ χρώμα στα άνθη τους, είτε ως κίτρινη/κιτρινοπράσινη ζώνη (fascia) σε σκούρα πορφυρά-καφέ κωδωνοειδή άνθη (π.χ. *F. graeca*, *F. messanensis*, *F. ionica*, και *F. mutabilis*), είτε είναι πορφυρά-καφέ από τη βάση μέχρι το μέσο και κίτρινα από το μέσο και πάνω (π.χ. *F. rhodocanakis*) ή εσωτερικά κίτρινα και εξωτερικά σκούρα πορφυρά-καφέ (π.χ. *F. ehrhartii* και *F. drenovskii*).



Εικόνα 5.7. Πολυπαραγοντική ανάλυση (PCA analysis) βασισμένη σε έντεκα μορφολογικές παραμέτρους των σπερμάτων. Το αθροιστικό ποσοστό διακύμανσης είναι 80%.

Συμπεράσματα

Η μορφομετρία των σπερμάτων αποδεικνύει ότι οι παράμετροι που μελετήθηκαν δεν μπορούν να αξιοποιηθούν ως μεμονωμένοι χαρακτήρες ταξινόμησης (κλείδας) για την αναγνώριση των taxa. Παρ' όλα αυτά, όταν αυτές αναλύονται στατιστικά (Line charts, PCA, paired t-tests) μπορούν να οδηγήσουν στην εξαγωγή ενδιαφερόντων ταξινομικών συμπερασμάτων και σε συνδυασμό με άλλους μορφολογικούς χαρακτήρες μπορούν να βοηθήσουν στον διαχωρισμό των taxa.

— Διάκριση μεταξύ των ειδών *Fritillaria conica*, *F. bithynica* και *F. euboeica*

Η *Fritillaria conica* έχει απομονωμένη γεωγραφική εξάπλωση στην Ν Πελοπόννησο. Παλαιότερα υπήρχε σύγχυση στη διάκρισή της με τα είδη *F. bithynica* και *F. euboeica*, αλλά σήμερα θεωρείται ένα διακριτό είδος (Kamari and Phitos 2009a) μεταξύ όλων των ειδών *Fritillaria*, κυρίως λόγω του χρώματος και της διάταξης των φύλλων, της διαίρεσης του στύλου και του σχήματος των καρπών (καψών) της (Kamari 1996). Τα σπέρματά της, όπως διαπιστώθηκε, είναι εντελώς διαφοροποιημένα. Η *F. conica* χαρακτηρίζεται από το πλατύτερο πτερύγιο όλων των ελληνικών *Fritillaria* taxa που μελετήθηκαν στην παρούσα διατριβή.

— Διάκριση μεταξύ των ειδών *Fritillaria epirotica* και *F. montana*

Στο παρελθόν, η *Fritillaria epirotica* θεωρείτο ένα taxon που είχε προέλθει από την *F. messanensis* (Rix 1974b, 1975) ή ένα είδος συγγενικό της *F. graeca* (Zaharof 1988). Σήμερα, η *F. epirotica* ομαδοποιείται μαζί με την *F. montana* αφού και οι δύο έχουν σκούρα πορφυρά-καστανά, ασαφώς ψηφιδωτά (tessellated) άνθη, καθώς και ίδιο σχήμα νεκταρίων και διάταξη φύλλων (Kamari 1991a, Kamari and Phitos 2006). Παρ' όλα αυτά, είναι δύο πολύ καλά διαφοροποιημένα είδη που επιπλέον προτιμούν και διαφορετικά

ενδιαιτήματα (η *F. epirotica* εντοπίζεται σε σερπεντινικά ή οφιολιθικά υποστρώματα, ενώ η *F. montana* σε ασβεστολιθικά εδάφη). Επιπρόσθετα, η *F. montana* είναι ένα πολύ εύρωστο φυτό, σε αντίθεση με την *F. epirotica*, της οποίας τα άνθη ακουμπούν σχεδόν το έδαφος. Οι μορφολογικές παράμετροι των σπερμάτων τους είναι, επίσης, διακριτές, καθώς αυτά της *F. epirotica* έχουν περισσότερο ημισφαιρικό σχήμα, ενώ εκείνα της *F. montana* το μικρότερο μέγεθος όλων των μελετηθέντων ειδών *Fritillaria* (Εικ. 5.1).

Τα δύο είδη, όπως έχει ήδη αναφερθεί, έχουν, επίσης, διαφορετικό χρωμοσωματικό αριθμό αφού η *F. montana* είναι το μόνο ελληνικό taxon με βασικό χρωμοσωματικό αριθμό $x = 9$ και $2n = 18$ και 27 χρωμοσώματα (Zaharof 1989b, Kamari 1991a, 1991b, Samaropoulou et al. 2016), σε αντίθεση με τον συνήθη χρωμοσωματικό αριθμό $x = 12$ και $2n = 24$, ο οποίος χαρακτηρίζει όλα τα υπόλοιπα ελληνικά *Fritillaria* είδη, όπως και την *F. epirotica*. Τα σπέρματα από τους ελληνικούς πληθυσμούς της *F. montana* που μελετήθηκαν έχουν παρόμοιο μέγεθος με αυτά που μελετήθηκαν από την Ιταλία (Mancuso et al. 2012).

— Διάκριση μεταξύ των ειδών *Fritillaria sporadum* και *F. ehrhartii*

Η *Fritillaria sporadum* είναι ένα taxon που περιγράφηκε για πρώτη φορά το 1984 (Kamari 1984b) και το οποίο εμφανίζεται μόνο στις Βόρειες Σποράδες (νησίδες Γιούρα και Κυρά Παναγιά). Πρόσφατα, το είδος θεωρήθηκε συνώνυμο της *F. ehrhartii* (Dimopoulos et al. 2013, Strid 2016), παρ' όλο που τα δύο είδη διαφέρουν σημαντικά σε αρκετούς μορφολογικούς χαρακτήρες όπως στο σχήμα του άνθους, τη διαίρεση του στύλου, το μέγεθος, το σχήμα και τη διάταξη των φύλλων (Kamari 1984b). Εκτός όλων των ανωτέρω σημαντικών μορφολογικών διαφορών, η μορφολογία των σπερμάτων τους αποδεικνύεται ως μία ακόμα διαφορά, που διακρίνει τα δύο taxa, γεγονός που επιβεβαιώνει την ταξινόμησή τους σε δύο διακεκριμένα είδη.

Πίνακας 5.3. Paired t-tests μεταξύ ειδών *Fritillaria*, μαζί με βαθμούς ελευθερίας (df) και σημαντικότητα (Sig) για κάθε παράμετρο. Αναφέρονται μόνο τα ζεύγη με στατιστικά σημαντική διαφορά και P (Sig 2-tailed) < 0.01.

Συγκρινόμενα ζεύγη		Παράμετρος	T	df	Sig (2-tailed)
<i>F. conica</i>	<i>F. bithynica</i>	TL	-3.474	39	0.001
		TW	-3.497	39	0.001
		SW	5.182	39	0.000
		WW	-9.485	39	0.000
		SW/WW	13.334	39	0.000
<i>F. conica</i>	<i>F. euboeica</i>	SW	-4.681	40	0.000
		WW	6.384	40	0.000
		SW/WW	-8.645	40	0.000
<i>F. sporadum</i>	<i>F. ehrhartii</i>	TL/CPL	-4.222	73	0.000
<i>F. theophrasti</i>	<i>F. pontica</i>	TL	-7.098	22	0.000
		TW	-3.539	22	0.002
		WW	-3.759	22	0.001
<i>F. epirotica</i>	<i>F. montana</i>	TW	5.388	34	0.000
		SW	7.410	34	0.000
		SW/WW	4.608	34	0.000
		WT	9.519	3	0.002
		TL/CPL	3.081	34	0.004

— Διάκριση μεταξύ των ειδών *Fritillaria theophrasti* και *F. pontica*

Η *Fritillaria theophrasti* περιγράφηκε από τους Kamari and Phitos (2000) για φυτά που απαντώνται μέχρι σήμερα μόνο στη νήσο Λέσβο. Τα φυτά αρχικά είχαν αναφερθεί ως *F. pontica*. Ήδη, όμως, από το 1897, ο Candargy παρατήρησε μορφολογικές διαφορές και ονόμασε το φυτά της Λέσβου ως *F. pontica* var. *substipetala*. Αργότερα, ο Pinatzi ανέφερε στις ετικέτες των δειγμάτων του από τη νήσο Λέσβο το όνομα "*F. lesbia*" (Herb. Pinatzi specimen nos 4204, 7920, 14136) και ο Broussalis (1978) σημείωσε τη διάταξη των φύλλων σε σπόνδυλο ως έναν επιπρόσθετο, ενδιαφέρον χαρακτήρα που δεν εμφανίζεται ποτέ στην *F. pontica* (φύλλα κατ'εναλλαγή). Το είδος σύμφωνα με τους Dimopoulos et al. (2013) και Strid (2016) θεωρήθηκε ως συνώνυμο της *F. pontica*, σύμφωνα με παρατηρήσεις που έγιναν σε καλλιεργημένα φυτά από τον Strid. Η μορφολογία των

σπερμάτων των δύο ειδών αποδεικνύει ότι αυτά είναι διακριτά, επιβεβαιώνοντας την περιγραφή της *F. theophrasti* ως ξεχωριστό είδος.

Η *F. gussichiae* που ομαδοποιείται με τις *F. theophrasti* και *F. pontica* εξαιτίας της παρουσίας πτερυγίων στις κάψες του, διακρίνεται εμφανώς από τα άλλα δύο είδη, καθώς και από την *F. graeca* (Εικ. 5.7), παρ' ότι παλαιότερα είχε ταξινομικά καταταχθεί ως "*F. graeca* var. *gussichiae*" (Turrill and Sealy 1980).

— **Διάκριση μεταξύ των υποειδών της *Fritillaria obliqua*.**

Η *Fritillaria obliqua* Ker Gawl. θεωρείτο παλαιότερα διαφορετικό είδος από την "*F. tuntasia*". Σήμερα, περιλαμβάνει δύο υποείδη, την τυπική *F. obliqua* subsp. *obliqua* και την *F. obliqua* subsp. *tuntasia*, τα οποία είναι μορφολογικά παρόμοια, με αποτέλεσμα να ταξινομηθούν αρχικά ως συνώνυμα (Kamari 1984a), αλλά αργότερα διαχωρίστηκαν ως δύο καλά διακριτά υποείδη, εξαιτίας κυρίως της γεωγραφικής τους εξάπλωσης (Kamari 1991a). Τα σπέρματά τους επιβεβαιώνουν την παρόμοια μορφολογία τους, και δικαιολογούν την κατάταξή τους, το πολύ, στο επίπεδο του υποείδους.

— **Διάκριση μεταξύ των *Fritillaria* taxa με σκούρα πορφυρά-καφέ κωδωνοειδή άνθη με στενή έως πλατιά κίτρινη/κιτρινοπράσινη ζώνη (fascia) και taxa με γραμμοειδή και κατ' εναλλαγή φύλλα**

Τα τρία υποείδη που μελετήθηκαν της *F. messanensis* (*F. messanensis* subsp. *messanensis*, *F. messanensis* subsp. *gracilis* και *F. messanensis* subsp. *sphaciotica*) και αυτά της *F. ionica* (*F. ionica* subsp. *ionica*, *F. ionica* subsp. *reiseri* και *F. ionica* subsp. *thessala*) είναι πολύ καλά διαχωρισμένα μεταξύ τους και σε ό,τι αφορά τη μορφολογία των σπερμάτων τους. Παρ' όλα αυτά, τα δύο taxa *F. messanensis* subsp. *gracilis* και *F. ionica* subsp. *thessala* έχουν κοντινή κατανομή μεταξύ τους και με την *F. graeca* στην PCA analysis (Εικ. 5.7). Πρόκειται για ένα σχετικά αναμενόμενο αποτέλεσμα αφού τα

συγκεκριμένα taxa έχουν προβληματίσει τους ειδικούς και στο παρελθόν. Αρχικά, η *F. ionica* subsp. *thessala* είχε περιγραφεί ως *F. graeca* var. *thessala* από τον Boissier (1884), *F. graeca* subsp. *thessala* από τον Rix (1978) κι επίσης ως *F. pontica* var. *ionica* από τον Turrill (1948), έως ότου η Kamari περιέγραψε το taxon κατ' αρχάς ως *F. thessala* (1991b) και αργότερα ως *F. ionica* subsp. *thessala* (Kamari 2016) σημειώνοντας τις διαφορές από την *F. graeca* στο χρώμα του άνθους, το σχήμα των νεκταρίων, το σχήμα και τη διάταξη των φύλλων. Η *F. ionica* subsp. *thessala* ξεχωρίζει εύκολα από την *F. pontica* μόνο όταν μελετήθηκαν οι κάψες τους, με τη δεύτερη να φέρει πτερύγια (Turrill and Sealy 1980). Τα σπέρματά τους διαφέρουν, επίσης, όπως φαίνεται στην πολυπαραγοντική ανάλυση (Εικ. 5.7).

Παρομοίως, η *F. mutabilis* δεν ήταν διακριτή από την *F. ionica* subsp. *thessala* μέχρι το 1991, όταν η Kamari (1991b) περιέγραψε την ποικιλότητα στο χρώμα των ανθέων και των αριθμό των ανώτερων φύλλων, αλλά σημείωσε τις μορφολογικές διαφορές συγκριτικά με τις *F. ionica* subsp. *thessala* και *F. graeca* (χρώμα, διάταξη και σχήμα των φύλλων, χρώμα των ανθέων και σχήμα των νεκταρίων). Σύμφωνα με τους Dimopoulos et al. (2013), η *F. mutabilis* είναι αποδεκτό είδος, αλλά αμφίβολα διακριτό από την *F. ionica* s.l. Πιθανή εξήγηση μπορεί να αποτελεί το γεγονός ότι η *F. mutabilis* θεωρείται ένα παλιό υβρίδιο των *F. ionica* και *F. graeca*, όταν τα δύο taxa συνυπήρχαν στην ίδια περιοχή, πριν τον διαχωρισμό της Πελοποννήσου από τη Στερεά Ελλάδα. Η πολυπαραγοντική ανάλυση, επίσης, φαίνεται να επιβεβαιώνει την σημερινή ταξινόμηση (Εικ. 5.7), παρ' όλο που καμία από τις παραμέτρους δεν έχει στατιστικά σημαντική διαφορά όταν πραγματοποιούνται paired t-tests.

Όσον αφορά την *F. messanensis* subsp. *gracilis* και όπως αναφέρουν οι Kamari and Phitos (2006), στο παρελθόν έχει λανθασμένα αναγνωρισθεί και αναφερθεί ως *F. thessala*, πιθανόν επειδή αφενός οι εξαπλώσεις των δύο taxa στην Αδριατικό-Ιόνια ζώνη και τα Ιόνια νησιά επικαλύπτονται κι αφετέρου επειδή και τα δύο έχουν τη χαρακτηριστική διάταξη των ανώτερων φύλλων συνήθως σε σπόνδυλο των τριών. Εκτός αυτών, έχουν παρόμοια μορφολογία σπερμάτων. Επιπρόσθετα, η *F. messanensis* subsp.

gracilis είχε τοποθετηθεί στην ίδια ομάδα με την *F. montana* (Zaharof 1988), η οποία όμως διαφέρει σημαντικά σε πολλούς μορφολοφικούς χαρακτήρες (σχήμα άνθους, μορφή και μέγεθος νεκταρίων κ.λπ.), καθώς και στη μορφολογία των σπερμάτων από όλα τα μελετηθέντα είδη *Fritillaria* (Εικ. 5.7).

— **Διάκριση μεταξύ των ειδών *Fritillaria rhodocanakis* και *F. spetsiotica***

Τέλος, άλλο ένα ζεύγος taxa που αξίζει να συγκριθεί είναι τα *F. rhodocanakis* και *F. spetsiotica*. Η *F. spetsiotica* έχει μία απομονωμένη γεωγραφική εξάπλωση στη νήσο Σπέτσες και την περιοχή του Ναυπλίου, ενώ στην υπόλοιπη Αργολίδα συνυπάρχει με την *F. rhodocanakis* και βορειότερα με την *F. graeca*, καταλήγοντας σε υβριδογενείς πληθυσμούς με πολυάριθμες μορφολογικά ενδιάμεσες φόρμες και καρυοτύπους (Kamari 2009b, Kamari and Phitos 2009c, Samaropoulou et al. 2019a). Σύμφωνα με τους Dimopoulos et al. (2013) και Strid (2016), η *F. spetsiotica* θεωρείται συνώνυμο της *F. rhodocanakis* subsp. *argolica*, το οποίο όμως στην πραγματικότητα είναι ένα υβρίδιο μεταξύ των *F. graeca* και *F. rhodocanakis* (Zaharof 1987a). Παρ' όλο που η *F. spetsiotica* έχει παρόμοια μορφολογία καρυοτύπου με την *F. rhodocanakis*, ξεχωρίζει για τα σταθερά μορφολογικά χαρακτηριστικά της (σχήμα και χρώμα ανθέων, φύλλων κ.λπ.). Όσον αφορά τη μορφολογία των σπερμάτων, τα δύο είδη έχουν απομακρυσμένη κατανομή στην PCA analysis, παρ' ότι δεν παρατηρείται στατιστικά σημαντική διαφορά σύμφωνα με τα paired t-tests.

Κεφάλαιο 6ο

Συμπεράσματα – Συζήτηση

Το γένος *Fritillaria* αντιπροσωπεύεται στην Ελλάδα από 31 taxa (26 είδη και 5 υποείδη), τα οποία ανήκουν στο υπογένος *Fritillaria* = *Eufritillaria* sensu Boissier και μπορούν να διακριθούν σε επιμέρους ομάδες βάσει μορφολογικών και βιογεωγραφικών δεδομένων (Kamari 1991a, Samaropoulou et al. 2018). Τα 18 από τα 31 *Fritillaria* taxa (15 είδη και 3 υποείδη) είναι ενδημικά της Ελλάδας, γεγονός που καθιστά τη χώρα μαζί με τη Δ Τουρκία δευτερογενές κέντρο εξέλιξης του γένους *Fritillaria* και σίγουρα το πρωτογενές κέντρο εξέλιξης του υπογένοους *Fritillaria* (Kamari and Phitos 2005, Samaropoulou et al. 2016, Kamari et al. 2017). Επιπρόσθετα, η πλειονότητα των ελληνικών taxa βρίσκονται σε καθεστώς προστασίας.

Τα φυτά αυτά έχουν ευρύ ερευνητικό, αλλά και οικονομικό ενδιαφέρον (Li et al. 2006, Bennett and Leitch 2012) και παρ' ότι έχουν αποτελέσει ιδιαίτερο αντικείμενο μελέτης στην Ελλάδα (Rix 1971, 1974a, 1974b, 1975, 1978, 2001, Kamari 1984a, 1984b, 1986, 1991a, 1991b, 1996, Zaharof 1987b, 1988, 1989a, 1989b, Kamari and Phitos 2000, 2006, Kamari et al. 2017), υπάρχουν ακόμα ερωτήματα σχετικά με την ταξινόμηση και τη φυλογένεσή τους, ενώ κάποια είδη βρίσκονται υπό αμφισβήτηση σύμφωνα με την τελευταία καταγραφή των ελληνικών ειδών (Dimopoulos et al. 2013, Strid 2016).

Σκοπός της παρούσας διατριβής είναι να συμβάλει στη βιοσυστηματική μελέτη του γένους παρέχοντας πρωτότυπα δεδομένα.

Μορφολογία

Τα taxa του γένους *Fritillaria* στην Ελλάδα χαρακτηρίζονται από μικρό βολβό, πράσινα ή γλαυκά φύλλα, συχνά διατεταγμένα αντίθετα ή κατ'

εναλλαγή. Τα κατανεύοντα άνθη, 1-2 (σπανίως μέχρι 5), είναι τοποθετημένα σε αραιή ταξιανθία φόβη και το περιάνθιο είναι κωνικό, στενώς ή βραχέως κωδωνοειδές, καστανοπόρφυρο, πρασινωπό ή κίτρινο, διακρινόμενο από την απουσία ή παρουσία ζώνης (fascia), με λιγότερο ή περισσότερο έντονες ψηφίδες (tessellated). Οι κάψες είναι όρθιες, με ή χωρίς πτερύγια.

Ποσοτικές και ποιοτικές μορφολογικές παράμετροι μελετήθηκαν και αναλύθηκαν στατιστικά για είδη με ιδιαίτερο ταξινομικό ενδιαφέρον που συνιστούν τις ομάδες των *Fritillaria* taxa με σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη, με εσωτερικά κίτρινα και εξωτερικά σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη, στενοενδημικά του Αργοσαρωνικού Κόλπου, με σκούρα πορφυρά-καστανά, ασαφώς ψηφιδωτά (tessellated) άνθη και την ομάδα με χαρακτηριστικά πτερύγια στις κάψες.

Τα αποτελέσματα της στατιστικής επεξεργασίας των μορφολογικών παραμέτρων προσθέτουν νέους μορφολογικούς χαρακτήρες για τη μορφολογική διαφοροποίηση *Fritillaria* taxa που παρουσιάζουν ταξινομικά ερωτήματα:

- Τα δύο παρόμοια μορφολογικά υποείδη της *Fritillaria obliqua*, *F. obliqua* subsp. *obliqua* και *F. obliqua* subsp. *tuntasia*, διαχωρίζονταν μέχρι σήμερα (Kamari 1991a) κυρίως λόγω της γεωγραφικής τους εξάπλωσης (Παράρτημα II) και δευτερευόντως για τη διαίρεση του στύλου, το σχήμα και τον αριθμό των φύλλων (Kamari 2009a, Kamari et al. 2009). Σύμφωνα με τη μορφομετρική ανάλυση που πραγματοποιήθηκε στα πλαίσια αυτής της Διδακτορικής Διατριβής, στις διαφορές που παρατηρούνται μεταξύ των υποειδών προστίθενται το μήκος του στύλου και του κατώτερου φύλλου. Η παραπλήσια κατανομή τους, όμως, στην PCA analysis συμφωνεί με το διαχωρισμό τους το πολύ στο επίπεδο του υποείδους.
- Εκτός από το σχήμα του άνθους, τη διαίρεση του στύλου, το μέγεθος, το σχήμα και τη διάταξη των φύλλων, μορφολογικές διαφορές με βάση τις οποίες η *Fritillaria sporadum* περιγράφηκε ως νέο είδος, διακριτό από

την *F. ehrhartii* (Kamari 1984b), τα αποτελέσματα της μελέτης αποκαλύπτουν στατιστικά σημαντικές διαφορές στο ύψος του βλαστού, στο μήκος του κατώτερου φύλλου, το μήκος και πλάτος του ανώτερου φύλλου και το σχήμα και θέση των νεκταρίων, το οποίο καθορίζει και το σχήμα του άνθους. Τα αποτελέσματα αυτά επιβεβαιώνουν τη διάκριση των δύο taxa κι έρχονται σε αντίθεση με την τελευταία καταγραφή της ελληνικής χλωρίδας που τα θεωρεί συνώνυμα (Dimopoulos et al. 2013, Strid 2016).

- Η *Fritillaria spetsiotica* θεωρήθηκε συνώνυμο της *F. rhodocanakis* subsp. *argolica* (Dimopoulos et al. 2013, Strid 2016). Η *F. rhodocanakis* subsp. *argolica* (Zaharof 1987a), όμως, είναι στην πραγματικότητα ένα από τα πολλά υβρίδια που συνυπάρχουν στη χερσόνησο της Αργολίδας, μεταξύ των ειδών *F. rhodocanakis*, *F. spetsiotica* και *F. graeca*, τα οποία εμφανίζουν όλα τα ενδιάμεσα μορφολογικά γνωρίσματα. Αντιθέτως, η *F. spetsiotica* διαθέτει ξεχωριστή γεωγραφική εξάπλωση (στη νήσο Σπέτσες και στην απέναντι περιοχή του Ναυπλίου), αλλά κυρίως σταθερά μορφολογικά χαρακτηριστικά (Kamari 1991a, Samaropoulou et al. 2019a, 2019b), τα οποία, σύμφωνα με την παρούσα μορφομετρική ανάλυση, παρουσιάζουν μεγαλύτερες τιμές συγκριτικά με αυτά της *F. rhodocanakis*. Επιπρόσθετα, η απομακρυσμένη κατανομή των δύο taxa στην PCA analysis με βάση το σύνολο σχεδόν των μορφολογικών τους χαρακτήρων, υποστηρίζει την ταξινόμησή τους ως διακριτά είδη.
- Τα φυτά που βρίσκονται στη νήσο Λέσβο είχαν αρχικά αναγνωρισθεί ως *Fritillaria pontica*, αλλά λόγω μορφολογικών διαφορών περιγράφηκαν ως *F. theophrasti* (Kamari and Phitos 2000). Παρ' όλα αυτά, τα δύο taxa αναφέρονται σαν συνώνυμα στον τελευταίο κατάλογο της χλωρίδας στην Ελλάδα (Dimopoulos et al. 2013, Strid 2016). Τα αποτελέσματα, όμως, της μορφομετρικής ανάλυσης αποδεικνύουν την απόκλιση της *F. theophrasti* από την *F. pontica* ως προς το σχήμα των νεκταρίων και το μήκος του ανώτερου φύλλου, αλλά και τη στατιστικά σημαντική διαφορά στο πλάτος του ανώτερου φύλλου και το μήκος του εσωτερικού και εξωτερικού τεπάλου. Η

διαφοροποίησή τους αντικατοπτρίζεται, επίσης, στη διαχωρισμένη κατανομή τους στην πολυπαραγοντική ανάλυση, και υποστηρίζει τη διάκριση των δύο taxa ως δύο διακριτά είδη.

Καρυολογία

Στην Ελλάδα, οι καρυότυποι των *Fritillaria* taxa είναι ως επί των πλείστων διπλοειδείς, ασύμμετροι με βασικό χρωμοσωματικό αριθμό $x = 12$. Εξαίρεση αποτελεί η *F. montana* με βασικό χρωμοσωματικό αριθμό $x = 9$ και $2n = 18$ χρωμοσώματα, τα οποία έχουν προέλθει από Robertsionian fusions, γεγονός που καταδεικνύει πως η *F. montana* είναι ένα νεότερο εξελικτικά είδος. Η μορφολογία των καρυστύπων είναι σχετικά σταθερή, γι' αυτό η μελέτη τους βασίζεται στη σύγκριση marker χρωμοσωμάτων, όπως χρωμοσώματα που φέρουν δορυφόρους ή/και δευτερογενείς περισφίξεις (Kamari 1984b, Zaharof 1989b, Kamari and Phitos 2000, 2006, Samaropoulou et al. 2016, 2019a).

Στα πλαίσια της Διδακτορικής Διατριβής πραγματοποιήθηκε καρυολογική μελέτη (με χρώση Feulgen) και καρυομορφομετρική ανάλυση σε taxa, τα οποία ανήκουν στις ομάδες των *Fritillaria* taxa με σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη, με εσωτερικά κίτρινα και εξωτερικά σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη, στενοενδημικά του Αργοσαρωνικού Κόλπου μαζί με την *F. graeca* και τα υβρίδιά τους, με σκούρα πορφυρά-καστανά, ασαφώς ψηφιδωτά (tessellated) άνθη και την ομάδα με χαρακτηριστικά πτερύγια στις κάψες. Επίσης, δημιουργήθηκε ένα νέο τροποποιημένο πρωτόκολλο (με χρώση silver nitrate), με βάση το οποίο υπολογίσθηκε ο αριθμός των περιοχών οργανωτών των πυρηνίσκων (NORs) σε 15 taxa κι ένα υβρίδιο με δύο βαθμούς πλοειδίας. Ο προσδιορισμός των NORs αποδεικνύεται ότι αποτελεί ένα επιπλέον γνώρισμα για τη διαφοροποίηση μεταξύ ταξινομικά ενδιαφερόντων taxa. Οι χρωμοσωματικοί αριθμοί των taxa ήταν ήδη γνωστοί από προηγούμενες μελέτες (Rix 1971, 1974a, 1974b, 1975, 1978, 2001, Kamari 1984a, 1984b, 1986, 1991a, 1991b, 1996, Zaharof 1987b, 1988, 1989a, 1989b, Kamari and Phitos 2000, 2006, Kamari et al. 2017),

αλλά η στατιστική επεξεργασία κυτταρολογικών δεικτών, καθώς και η χρώση με νιτρικό άργυρο εφαρμόστηκαν για πρώτη φορά.

- Τα είδη της ομάδας των *Fritillaria* taxa με σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη φέρουν καρυότυπους με τον τυπικό αριθμό $2n = 2x = 24$ χρωμοσώματα και karyotype formulas ως εξής: $2n = 2x = 2m + 2sm-sc + 12t + 6st + 2st-SAT = 24$ για την *F. davisii*, $2n = 2x = 2m + 2sm-sc + 8t + 4t-SAT + 8st = 24$ για την *F. obliqua*, $2n = 2x = 2m + 2sm + 10t + 2t-SAT + 6st + 2st-SAT = 24$ στην περίπτωση της *F. obliqua* subsp. *tuntasia* και $2n = 2x = 2m + 2sm + 10t + 2t-SAT + 6st + 2st-sc = 24$ σε αυτή της *F. sporadum*. Όλοι οι καρυότυποι χαρακτηρίζονται από τέσσερα χρωμοσωματικά ζεύγη που διακρίνονται ως markers, εκτός από αυτόν της *F. davisii*, στον οποίο παρατηρούνται τρία marker ζεύγη. Η παρουσία δύο μετακεντρικών και δύο υπομετακεντρικών χρωμοσωμάτων παραμένει σταθερή μεταξύ των markers σε όλους τους καρυότυπους.

Ο καρυότυπος της *F. davisii*, χαρακτηρίζεται από μία δευτερογενή περίσφιξη κοντά στο κεντρομέρος του υπομετακεντρικού ζεύγους, ενώ το τρίτο marker ζεύγος είναι ακροκεντρικό, με μικρό δορυφόρο στον μικρό βραχίονα. Τα αποτελέσματα συμφωνούν με αυτά της Zaharof (1989a), όσον αφορά τη δευτερογενή περίσφιξη στα υπομετακεντρικά χρωμοσώματα σε μερικά άτομα. Παρ' όλα αυτά, η Zaharof (1989a) ανέφερε την παρουσία τριών ή τεσσάρων δορυφορικών ακροκεντρικών χρωμοσωμάτων.

Ο καρυότυπος της *F. obliqua* subsp. *obliqua*, φέρει δύο μετακεντρικά και δύο υπομετακεντρικά χρωμοσώματα με δευτερογενή περίσφιξη κοντά στο κεντρομέρος, καθώς και τέσσερα υποτελοκεντρικά χρωμοσώματα με δορυφόρο. Η μορφολογία του καρυότυπου μελετήθηκε αρχικά από την Kamari (1984a), η οποία παρατήρησε, επίσης, τέσσερα υποτελοκεντρικά δορυφορικά χρωμοσώματα, αλλά και δευτερογενείς περισφίξεις σε περισσότερα ζεύγη χρωμοσωμάτων, καθώς και 2-3 Β-χρωμοσώματα, μικρού μεγέθους, με ή χωρίς κεντρομέρος. Αργότερα, η Zaharof (1989b) χαρακτήρισε ως markers

δύο ζεύγη ακροκεντρικών χρωμοσωμάτων με δορυφόρο, και ένα ζεύγος ακροκεντρικών με δευτερογενή περίσφιξη στον μικρό βραχίονα. Όσον αφορά τον καρυότυπο του υποείδους *F. obliqua* subsp. *tuntasia*, δορυφόροι παρατηρούνται στον μικρό βραχίονα δύο χρωμοσωματικών ζευγών, ενός ακροκεντρικού και ενός υποτελοκεντρικού. Τα αποτελέσματα διαφέρουν από εκείνα της Zaharof (1989b), η οποία ανέφερε την παρουσία δύο ή τριών υποτελοκεντρικών δορυφορικών χρωμοσωμάτων, καθώς και δευτερογενούς περίσφιξης στον μικρό βραχίονα, κοντά στο κεντρομέρος του μετακεντρικού χρωμοσώματος. Τα δύο υποείδη της *F. obliqua*, εκτός από παρόμοια μορφολογία καρυοτύπου, έχουν και παρόμοιο συνήθη αριθμό θετικών σημάτων στον νιτρικό άργυρο.

Τέλος, ο καρυότυπος της *F. sporadum* εκτός από τα μετακεντρικά και υπομετακεντρικά χρωμοσωματικά ζεύγη, χαρακτηρίζεται και από δύο υποτελοκεντρικά χρωμοσώματα με σφαιρικούς δορυφόρους στον μικρό βραχίονα και δύο ακροκεντρικά με δευτερογενή περίσφιξη, επίσης, στον μικρό βραχίονα. Τις ίδιες παρατηρήσεις είχε αναφέρει και η Kamari (1984b) κατά τη δημοσίευσή της για την περιγραφή του είδους.

Όταν οι έξι κυτταρολογικοί δείκτες αναλύονται πολυπαραγοντικά (PCoA), η *F. davisii* είναι το μόνο ομαδοποιημένο είδος. Αντίθετα, οι τιμές όλων των υπόλοιπων taxa αλληλοεπικαλύπτονται.

- Η *F. sporadum* συγκρίθηκε περαιτέρω καρυομορφομετρικά με την *F. ehrhartii*, η οποία χαρακτηρίζεται από την παρουσία $2n = 2x = 2m + 2sm + 10t + 2t\text{-SAT} + 6st + 2st\text{-SAT} = 24$ χρωμοσωμάτων. Οι δορυφόροι και των υποτελοκεντρικών και των ακροκεντρικών χρωμοσωμάτων είναι διπλοί, μικροί, σφαιρικοί και εντοπίζονται στον μικρό βραχίονα. Η Kamari (1984a) παρατήρησε, επίσης, ένα ακροκεντρικό ζεύγος με ποικιλότητα στη μορφολογία των διπλών δορυφόρων, ένα υποτελοκεντρικό ζεύγος με μικρούς δορυφόρους στον μικρό βραχίονα, την παρουσία δευτερογενών περισφίξεων σε πολλά ζεύγη, καθώς και B-χρωμοσωμάτων σε πληθυσμό της Σκύρου. Τη μεγάλη ποικιλομορφία

των markers και ιδιαιτέρως των SAT-χρωμοσωμάτων της *F. ehrhartii* είχαν μελετήσει και οι Bentzer et al. (1971), καθώς και η Zaharof (1989b), η οποία ανέφερε, επίσης, τη μεγάλη ποικιλότητα στη μορφολογία των χρωμοσωμάτων, αλλά και τον ετερομορφισμό εντός και μεταξύ πληθυσμών του είδους. Εκτός από τα διαφορετικά marker χρωμοσώματα, η *F. ehrhartii* διακρίνεται κι από το στατιστικώς σημαντικά μικρότερο σε μέγεθος γονιδιώμά της (TCL), όπως αποδεικνύεται από τα paired t-tests. Επιπρόσθετα, η *F. sporadum* φέρει έως και διπλάσιο αριθμό πυρηνίσκων. Τα αποτελέσματα της καρυομορφομετρικής μελέτης συμβαδίζουν με αυτά της μορφομετρικής ανάλυσης και υποστηρίζουν τον διαχωρισμό των taxa ως διαφορετικά είδη.

- Οι *Fritillaria rhodocanakis* και *F. spetsiotica*, αν και μορφολογικά διακριτά μεταξύ τους taxa, εμφανίζουν ίδιο συνήθη αριθμό πυρηνίσκων και ίδια μορφολογία καρυοτύπου, $2n = 2x = 2m-sc + 2sm + 6st + 2st-sc + 10t + 2t-SAT = 24$ χρωμοσώματα. Στην περίπτωση της *F. rhodocanakis*, η περίσφιξη των st marker χρωμοσωμάτων είναι πιο έντονη και μπορεί να οδηγήσει στην απομάκρυνση των μικρών βραχιόνων μετά την τεχνική σύνθλιψης. Τα υπομετακεντρικά χρωμοσώματα, επίσης, φέρουν δευτερογενή περίσφιξη κοντά στην πρωτογενή, αλλά δεν είναι τόσο εμφανής όσο στα μετακεντρικά χρωμοσώματα. Η όμοια μορφολογία καρυοτύπου των δύο ειδών είναι σε θέση να εξηγήσει την ικανότητά τους για έντονο υβριδισμό. Στο παρελθόν, η Zaharof (1987a, 1987b) ανέφερε επιπρόσθετα την παρουσία δύο B-χρωμοσωμάτων στην *F. rhodocanakis* από την Ύδρα, ενώ οι Kamari (1986) και Kamari and Phitos (2009c) σημείωσαν την ύπαρξη 0-3 B-χρωμοσωμάτων με πρωτογενείς και δευτερογενείς περισφίξεις στην *F. spetsiotica*.

Ο καρυότυπος της *F. graeca* φέρει τέσσερα marker χρωμοσωματικά ζεύγη, τα δύο μεγαλύτερα σε μήκος μετακεντρικά και υπομετακεντρικά ζεύγη, και δύο μικρότερα t-SAT ζεύγη, με μικρούς σφαιρικούς δορυφόρους στους μικρούς βραχίονες. Το μετακεντρικό

ζεύγος φέρει, επίσης, δευτερογενή περίσφιξη κοντά στο κεντρομέρος. Τα αποτελέσματα συμφωνούν με την Kamari (1991a), η οποία ανέφερε δύο χρωμοσωματικά ζεύγη με δορυφόρους, ενώ η Zaharof (1989a), παρατήρησε μέχρι έξι B-χρωμοσώματα σε πληθυσμό της *F. graeca* var. *guicciardii* από τον Ταΰγετο.

Στα πλαίσια της καρυολογικής μελέτης παρατηρήθηκε διεξοδικά και το φαινόμενο του υβριδισμού μεταξύ των ειδών αυτών και διαπιστώθηκε ότι το γένος βρίσκεται ακόμα υπό εξέλιξη. Τα υβρίδια, εκτός από ποικίλες ενδιάμεσες μορφές, παρουσιάζουν μεγάλη ποικιλότητα και στη μορφολογία καρυοτύπων, με διαφορετικό αριθμό και είδος marker χρωμοσωμάτων, αλλά και βαθμό πολυπλοειδίας μεταξύ τους και με τα πατρικά είδη. Πιο αναλυτικά, οι καρυότυποι των υβριδίων φέρουν την ίδια δευτερογενή περίσφιξη δίπλα στο κεντρομέρος των μετακεντρικών χρωμοσωμάτων, όπως και τα πατρικά είδη, αλλά λιγότερα ζεύγη marker χρωμοσωμάτων. Η *F. spetsiotica* × *F. rhodocanakis* συναντάται με δύο βαθμούς πλοειδίας. Τα διπλοειδή άτομα έχουν έξι marker χρωμοσώματα: δύο μετακεντρικά (m), δύο υπομετακεντρικά (sm), και δύο ακροκεντρικά (st) με δευτερογενείς περισφίξεις, ενώ τα τριπλοειδή έχουν μόνο τρία μετακεντρικά και τρία υπομετακεντρικά marker χρωμοσώματα, καθώς και 0-2 B-χρωμοσώματα. Το φαινόμενο του υβριδισμού σε συνδυασμό με τριπλοειδία αναφέρεται εδώ για πρώτη φορά. Η *F. spetsiotica* × *F. graeca* φέρει τα κοινά m και sm ζεύγη, ένα χαρακτηριστικό st ζεύγος με διπλό δορυφόρο στον μικρό βραχίονα και 0-5 B-χρωμοσώματα με εμφανείς πρωτογενείς, μερικές φορές και δευτερογενείς, περισφίξεις. Η παρουσία των B-χρωμοσωμάτων μαρτυρά τις χρωμοσωματικές ανακατατάξεις που λαμβάνουν χώρα κατά τον υβριδισμό.

Σύμφωνα με την πολυπαραγοντική ανάλυση (PCoA), οι τιμές όλων των υβριδίων αλληλοεπικαλύπτονται με αυτές των πατρικών τους ειδών, εκτός από τα τριπλοειδή άτομα, τα οποία ομαδοποιούνται ξεχωριστά λόγω του διαφορετικού βαθμού πλοειδίας. Οι τιμές της *Fritillaria spetsiotica* επικαλύπτουν την *F. graeca*, την *F. rhodocanakis*

και όλα τα διπλοειδή υβρίδια, γεγονός που πιθανόν εξηγεί την ικανότητά τους για έντονο υβριδισμό.

- Εντός της ομάδας των *Fritillaria* taxa με σκούρα πορφυρά-καστανά, ασαφώς ψηφιδωτά (tessellated) άνθη, η *F. epirotica* έχει $2m + 2sm + 12st + 2st-SAT + 4t + 2t-SAT = 24$ χρωμοσώματα. Τα 2 τελοκεντρικά και 2 υποτελοκεντρικά χρωμοσώματα φέρουν δορυφόρους στους μικρούς βραχίονες. Τα αποτελέσματα συμφωνούν με προηγούμενη μελέτη της Kamari (1991a), ενώ η Zaharof (1989b) ανέφερε την ετερομορφία στο μήκος των δορυφόρων σε ένα από τα δύο δορυφορικά χρωμοσωματικά ζεύγη. Η *F. montana* είναι το μόνο είδος στην Ελλάδα με βασικό χρωμοσωματικό αριθμό $x = 9$ και απαντά με δύο βαθμούς πλοειδίας, $2n = 2x = 18$ και $2n = 3x = 27$ χρωμοσώματα. Ο διπλοειδής καρυότυπος περιέχει 0-3 ακροκεντρικά B-χρωμοσώματα και τέσσερα χρωμοσώματα markers, τα δύο μεγαλύτερα και τα δύο μικρότερα μετακεντρικά χρωμοσωματικά ζεύγη, με δευτερογενείς περισφίξεις κοντά στο τέλος του μικρού βραχίονα ($4m-sc + 6m + 2st + 6t$). Η μορφολογία καρυοτύπου που δίνεται στην παρούσα μελέτη διαφέρει από την προαναφερθείσα από τη Zaharof (1989b), $2n = 2x = 10m + 8t = 18$ χρωμοσώματα. Στον τριπλοειδή καρυότυπο, παρ' ότι υπάρχουν χρωμοσώματα με δευτερογενείς περισφίξεις, ο αριθμός και η θέση τους ποικίλει μεταξύ των ατόμων, δυσχεραίνοντας τον χαρακτηρισμό των marker χρωμοσωμάτων ($15m + 3st + 9t$). Paired t-tests μεταξύ των τριών καρυοτύπων αποκάλυψαν την ομοιότητα στο συνολικό μήκος χρωμοσωμάτων (TCL) μεταξύ των διπλοειδών *F. epirotica* $2n = 24$ και *F. montana* $2n = 18$, ενισχύοντας την υπόθεση ότι το δεύτερο είδος προέρχεται από Robertsonian συντήξεις των $st + t$ χρωμοσωμάτων προς δημιουργία m χρωμοσωμάτων. Παρ' όλα αυτά τα δύο είδη διαφοροποιούνται πλήρως και παρουσιάζουν στατιστικά σημαντικές διαφορές στους δείκτες CV_{CI} και M_{CA} . Σύμφωνα με την πολυπαραγοντική ανάλυση (PCoA), οι δύο καρυότυποι με διαφορετικά επίπεδα πολυπλοειδίας της *Fritillaria montana* αλληλοεπικαλύπτονται, ενώ τα δύο είδη είναι εμφανώς διαχωρισμένα.

- Ο καρυότυπος της *Fritillaria pontica* συγκρίθηκε με αυτόν της *F. theophrasti* και παρ' ότι δεν παρατηρήθηκαν στατιστικά σημαντικές διαφορές στους δείκτες TCL, ACL, CV_{CL} και M_{CA}, τα είδη χαρακτηρίζονται από διαφορετικά marker χρωμοσώματα. Σύμφωνα με την παρούσα μελέτη, η μορφολογία του καρυοτύπου στην περίπτωση της *F. pontica* δίνεται ως $2n = 2x = 2m + 2sm-sc + 10st + 10t = 24$. Τα αποτελέσματα συμφωνούν με τους Zaharof (1989b) και Bâsak (1991), οι οποίοι ανέφεραν ότι ο καρυότυπος του είδους δεν φέρει δορυφορικά χρωμοσώματα σε κανέναν από τους πληθυσμούς που μελέτησαν. Αντιθέτως, ο καρυότυπος της *F. theophrastii* χαρακτηρίζεται από $2n = 2x = 2m + 2sm + 10st + 2st-sc + 8t = 24$ χρωμοσώματα, ενώ σύμφωνα με τους Kamari and Phitos (2000), ένα από τα δύο υπομετακεντρικά χρωμοσώματα, καθώς επίσης δύο ακροκεντρικά και δύο υποτελοκεντρικά χρωμοσώματα, φέρουν από έναν μικρό δορυφόρο στον μικρό βραχίονα. Επίσης, τα taxa έχουν μία σχετικά διακριτή κατανομή στην πολυπαραγοντική ανάλυση. Όσον αφορά τα θετικά σήματα στον νιτρικό άργυρο, και τα δύο είδη χαρακτηρίζονται από τον μεγαλύτερο αριθμό πυρηνίσκων που παρατηρήθηκαν στα πλαίσια της διατριβής (μέχρι 7 ή 8 θετικά σήματα). Παρ' όλα αυτά, ο συνήθης αριθμός των πυρηνίσκων είναι μικρότερος στην *F. theophrasti*. Οι κυτταρολογικές διαφορές μεταξύ των δύο taxa υποστηρίζουν, επίσης, τον διαχωρισμό της *F. theophrasti* ως διακριτό είδος από την *F. pontica*.
- Επιπλέον σημαντικά ευρήματα που προέκυψαν μετά την επεξεργασία με AgNO₃ αφορούν τα taxa της ομάδας με γραμμοειδή και κατ' εναλλαγή φύλλα και συγκεκριμένα στα τρία υποείδη της *F. messanensis* (*F. messanensis* subsp. *messanensis*, *F. messanensis* subsp. *gracilis* και *F. messanensis* subsp. *sphaciotica*), τα οποία χαρακτηρίζονται από όμοιο αριθμό πυρηνίσκων. Ωστόσο, οι πυρηνίσκοι στο τυπικό υποείδος κυμαίνονται σε αριθμό από 1 έως 4 σε άτομα από τον πληθυσμό του Ολύμπου, αλλά 1 έως 2 από τον πληθυσμό της Ηράκλειας Ηλίας. Αυτή η διαφοροποίηση συμφωνεί με προηγούμενες δημοσιεύσεις για το υποείδος, οι οποίες αναφέρουν ποικίλο αριθμό δορυφορικών

χρωμοσωμάτων μεταξύ των συγκεκριμένων πληθυσμών (Zaharof 1989b, Kamari and Phitos 2006).

Μικρομορφολογία γυρεοκόκκων

Η μορφολογία των γυρεοκόκκων μελετήθηκε σε 19 taxa του γένους *Fritillaria* (16 είδη και 3 υποείδη) και 2 υβρίδια από 25 πληθυσμούς. Τα περισσότερα από τα taxa μελετήθηκαν για πρώτη φορά στην παρούσα διατριβή, ενώ για κανένα από αυτά δεν είχαν δημοσιευθεί δεδομένα μέχρι σήμερα για πληθυσμούς από την Ελλάδα.

Οι γυρεόκοκκοι όλων των ειδών που μελετήθηκαν είναι συμμετρικοί και ετεροπολικοί, με επίμηκες ή έντονα επίμηκες σχήμα και μεσαίο ή μεγάλο μέγεθος. Ο μεγάλος άξονας (long axis – LA) κυμαίνεται από 40.85 μm έως 72.99 μm και ο μικρός (short axis – SA) από 24.86 μm μέχρι 32.82 μm .

Οχτώ τύποι ανάγλυφων εξίνης παρατηρήθηκαν: i) πτυχωτό-δικτυωτό, ii) πτυχωτό-διάτρητο, iii) ψιλοδαποειδές-διάτρητο, iv) διάτρητο-δικτυωτό, v) δικτυωτό, vi) διάτρητο, vii) δικτυωτό-ετερόβροχο, και viii) ψιλοδαποειδές-δικτυωτό. Ο τύπος του ανοίγματος είναι πάντα κόλπος που εκτείνεται μέχρι τους πόλους του γυρεοκόκκου, ένας στον αριθμό (monosulcate) και μπορεί να έχει στρογγυλοποιημένη ή οξεία απόληξη. Η μεμβράνη του κόλπου παρουσιάζει διαφοροποιήσεις και μπορεί να είναι πτυχωτή-κοκκώδης, ψιλοδαποειδής-κοκκώδης, λιθοειδής ή, συνηθέστερα, ακροχορδοειδής.

Τα αποτελέσματα συμφωνούν και επιβεβαιώνουν την υπάρχουσα βιβλιογραφία που αναφέρει την ετερογένεια του γένους *Fritillaria* όσον αφορά την παλυνολογία και την ενδοειδική ποικιλότητα μεταξύ πληθυσμών και ατόμων με διαφορετικό βαθμό πολυπλοειδίας, με πολλούς τύπους ανάγλυφων της εξίνης να παίζουν σημαντικό ρόλο στην ταξινόμηση του γένους (Kosenko 1999, Ozler and Pehlivan 2007, Teksen et al. 2010). Παρ' ότι τα μορφολογικά γνωρίσματα των γυρεοκόκκων δεν είναι σε θέση να διακρίνουν τα *Fritillaria* taxa σε ομάδες, όπως αυτές προκύπτουν από τα μορφολογικά και βιογεωγραφικά δεδομένα, υποστηρίζουν ότι τα taxa εντός

των ομάδων είναι σαφώς διαχωρισμένα και συμβάλουν στην ταξινόμηση ενδιαφερόντων ειδών:

- Οι γυρεόκοκκοι του είδους *Fritillaria davisii* διαφέρουν από όλους εντός της ομάδας των taxa με σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη στο μέγεθος και το σχήμα, ενώ οι γυρεόκοκκοι των υποειδών της *Fritillaria obliqua* διαφέρουν μεταξύ τους στη μεμβράνη (πτυχωτή-κοκκώδης για το τυπικό υποείδος και ακροχορδοειδής για το υποείδος *tuntasia*) και την απόληξή του κόλπου (στρογγυλοποιημένη στο subsp. *obliqua* και οξεία στο subsp. *tuntasia*). Η *F. sporadum* έχει μεγάλους γυρεόκοκκους με έντονα επίμηκες σχήμα, δικτυωτό ανάγλυφο εξίνης και πτυχωτή-κοκκώδη μεμβράνη κόλπου, σε αντίθεση με την *F. ehrhartii*, η οποία έχει μεσαίου μεγέθους, επιμήκεις γυρεόκοκκους, με πτυχωτό διάτρητο ανάγλυφο εξίνης και ακροχορδοειδή μεμβράνη κόλπου.

Οι *Fritillaria sporadum* και *F. ehrhartii* έχουν, επίσης, απομακρυσμένη κατανομή στην PCA analysis των ποσοτικών μορφολογικών παραμέτρων. Τα ευρήματα της παλυνολογικής μελέτης έρχονται και πάλι σε συμφωνία με τα υπόλοιπα δεδομένα που υποστηρίζουν ότι τα δύο taxa είναι δύο διακριτά μεταξύ τους είδη και δεν μπορούν να θεωρηθούν ως συνώνυμα (Dimopoulos et al. 2013, Strid 2016).

- Η *Fritillaria drenovskii*, η οποία μαζί με την *F. ehrhartii* απαρτίζουν την ομάδα των *Fritillaria* taxa με εσωτερικά κίτρινα και εξωτερικά σκούρα πορφυρά-καφέ άνθη, χαρακτηρίζεται από γυρεόκοκκους που διαφέρουν από αυτούς της *F. ehrhartii* μόνο στο ανάγλυφο της εξίνης, το οποίο είναι διάτρητο-δικτυωτό για την πρώτη και πτυχωτό-διάτρητο για τη δεύτερη. Επιπρόσθετα τα δύο είδη έχουν κοντινή κατανομή μεταξύ τους στην PCA analysis.
- Τα τρία υποείδη της *F. messanensis* στην Ελλάδα παρουσιάζουν μεγάλη ποικιλομορφία στους παλυνολογικούς χαρακτήρες. Οι γυρεόκοκκοι του τυπικού και του υποείδους *gracilis* είναι μεγάλου μεγέθους, ενώ του υποείδους *sphaciotica* μεσαίου, αλλά όλοι φέρουν ακροχορδοειδή

μεμβράνη κόλπου. Παρ' όλα αυτά, το ανάγλυφο της εξίνης είναι δικτυωτό-ετερόβροχο στην *F. messanensis* subsp. *messanensis*, διάτρητο στην *F. messanensis* subsp. *gracilis* και δικτυωτό στην *F. messanensis* subsp. *sphaciotica*. Επίσης, η απόληξη του κόλπου είναι στρογγυλοποιημένη στους γυρεόκοκκους της *F. messanensis* subsp. *sphaciotica* και οξεία στα άλλα δύο υποείδη.

Στην ίδια ομάδα ανήκει και η *Fritillaria elwesii*, η οποία, όπως η *F. messanensis* subsp. *sphaciotica*, έχει επιμήκεις γυρεόκοκκους μεσαίου μεγέθους, με στρογγυλοποιημένη απόληξη κόλπου και δικτυωτό ανάγλυφο εξίνης. Τα αποτελέσματα διαφέρουν από την υπάρχουσα βιβλιογραφία για το είδος από την Αντάλνα (Τουρκία) ως προς το ανάγλυφο της εξίνης, το οποίο σύμφωνα με τους Teksen et al. (2010) και Ozler and Pehlivan (2007) είναι πτυχωτό-δικτυωτό. Οι τελευταίοι, επίσης, διαπίστωσαν ότι οι γυρεόκοκκοι των ατόμων από τον πληθυσμό της Αντάλνα έχουν λιθοειδή μεμβράνη κόλπου.

- Η μελέτη της μορφολογίας των γυρεόκοκκων αποκάλυψε ότι οι *Fritillaria theophrasti* και *F. pontica*, εκτός των μορφολογικών και καρυολογικών, παρουσιάζουν και παλυνολογικές διαφορές. Συγκεκριμένα διαφέρουν στο σχήμα (επίμηκες στην περίπτωση της *F. theophrasti* και έντονα επίμηκες στην *F. pontica*) και τον τύπο της μεμβράνης του κόλπου (ακροχορδοειδής και ψιλοδαποειδής-κοκκώδης αντίστοιχα). Επιπροσθέτως, οι γυρεόκοκκοι της *Fritillaria pontica* έχουν δικτυωτό-ετερόβροχο ανάγλυφο εξίνης και οξεία απόληξη του κόλπου. Προηγούμενες μελέτες για το είδος, και συγκεκριμένα για αντιπροσώπους του είδους από το Bolu της Τουρκίας, αναφέρουν υποεπιμήκεις γυρεόκοκκους, με υπερδικτυωτό ανάγλυφο εξίνης, ακροχορδοειδή μεμβράνη και στρογγυλοποιημένη απόληξη κόλπου (Teksen et al. 2010). Τα αποτελέσματα επιβεβαιώνουν την ενδοειδική ποικιλότητα του είδους στους παλυνολογικούς χαρακτήρες, γεγονός που έχει συζητηθεί ήδη από τους Teksen et al. (2010).

Και τα δύο προαναφερθέντα taxa διαφέρουν από την *F. gussichiae* (το τρίτο είδος της ομάδας με τα χαρακτηριστικά πτερύγια στις κάψες),

οι γυρεόκοκκοι της οποίας έχουν δικτυωτό-ετερόβροχο ανάγλυφο εξίνης και στρογγυλοποιημένη απόληξη κόλπου.

- Οι *Fritillaria montana* και *F. epirotica* διαφέρουν μεταξύ τους και ως προς τη μορφολογία των γυρεοκόκκων, αλλά περισσότερο αξιοσημείωτη είναι η ενδοειδική ποικιλότητα που επιδεικνύει η *F. montana* ανάλογα με τον βαθμό πλοειδίας. Άτομα από τον διπλοειδή πληθυσμό έχουν μεγάλους, έντονα επιμήκεις γυρεόκοκκους με ψιλοδαποειδή-δικτυωτή εξίνη και οξεία απόληξη κόλπου, ενώ τριπλοειδή άτομα παρατηρούνται με μεσαίου μεγέθους, επιμήκεις γυρεοκόκκους, δικτυωτή εξίνη και στρογγυλοποιημένη απόληξη κόλπου. Σύμφωνα με τα independent t-tests, οι διαφορές στο σχήμα και το μέγεθος είναι στατιστικά σημαντικές. Η *F. epirotica* διαφέρει τόσο από τα τριπλοειδή όσο και από τα διπλοειδή άτομα της *F. montana* κυρίως στο ανάγλυφο της εξίνης και της μεμβράνης του κόλπου. Παρ' όλα αυτά, η πολυπαραγοντική ανάλυση των ποσοτικών χαρακτήρων αποδεικνύει ότι οι γυρεόκοκκοι της *F. epirotica* μοιάζουν περισσότερο με αυτούς των τριπλοειδών ατόμων της *F. montana*.
- Ένα άλλο παράδειγμα ενδοειδικής ποικιλότητας αποτελεί η *F. graeca*, η οποία παρουσιάζει διαφορετικούς παλυνολογικούς χαρακτήρες μεταξύ διαφορετικών πληθυσμών. Οι γυρεόκοκκοι από τον πληθυσμό της Σαλαμίνας έχουν μεγάλο μέγεθος και έντονα επίμηκες σχήμα, διάτρητο-δικτυωτό ανάγλυφο εξίνης και πτυχωτή-κοκκώδη μεμβράνη κόλπου με οξεία απόληξη, ενώ από την Πάρνηθα έχουν μεσαίο μέγεθος και επίμηκες σχήμα, δικτυωτό ανάγλυφο εξίνης και λιθοειδή μεμβράνη κόλπου με στρογγυλοποιημένη απόληξη. Οι παράμετροι μεγάλος άξονας και αναλογία μεγάλου/μικρό άξονα διαφέρουν στατιστικά σημαντικά μεταξύ των γυρεοκόκκων των ατόμων από τους δύο πληθυσμούς.

Η *Fritillaria mutabilis*, παρ' ότι θεωρείται παλιό υβρίδιο της *F. graeca* (Kamari 1991b), είναι διακριτό είδος με διαφοροποιημένους μορφολογικούς χαρακτήρες. Χαρακτηρίζεται από μεσαίου μεγέθους γυρεόκοκκους, με επίμηκες σχήμα, αλλά κυρίως διαφέρει από την *F. graeca* στο διάτρητο ανάγλυφο εξίνης, την ακροχορδοειδή μεμβράνη

του κόλπου και τους ποσοτικούς μορφολογικούς χαρακτήρες.

- Τα είδη *Fritillaria rhodocanakis* και *F. spetsiotica* εκτός από καρυολογικές ομοιότητες παρατηρήθηκαν και με παρόμοιους παλυνολογικούς χαρακτήρες, εκτός από το μέγεθος, το οποίο είναι μεγάλο (L) στην περίπτωση της *F. rhodocanakis* και μεσαίο (M) στην *F. spetsiotica*. Η παρόμοια μορφολογία των γυρεοκόκκων πιθανότατα ενισχύει την ικανότητα των δύο taxa για υβριδισμό.

Τα υβρίδιά τους, όμως, παρουσιάζουν διαφορές τόσο μεταξύ τους όσο και με τα πατρικά είδη. Η διπλοειδής *F. spetsiotica* × *F. rhodocanakis* έχει μεγάλου μεγέθους και επιμήκους σχήματος γυρεόκοκκους, με πτυχωτό-διάτρητο ανάγλυφο εξίνης και πτυχωτή-κοκκώδη μεμβράνη κόλπου με στρογγυλοποιημένη απόληξη, ενώ το τριπλοειδές υβρίδιο *F. spetsiotica* × *F. rhodocanakis* χαρακτηρίζεται από μεγάλους γυρεόκοκκους με έντονα επίμηκες σχήμα, δικτυωτό ανάγλυφο εξίνης και ακροχορδοειδή μεμβράνη κόλπου με οξεία απόληξη. Παρ' ότι η αναλογία μεγάλου/μικρό άξονα δεν διαφέρει σημαντικά μεταξύ των διπλοειδών και τριπλοειδών ατόμων, δεν ισχύει το ίδιο για το μήκος του μικρού άξονα. Επιπλέον, όταν οι ποσοτικές μορφολογικές παράμετροι αναλύονται πολυπαραγοντικά, το διπλοειδές υβρίδιο *F. spetsiotica* × *F. rhodocanakis* έχει κοντινότερη κατανομή στα πατρικά είδη απ' ότι το τριπλοειδές.

Μικρομορφολογία σπερμάτων

Η μορφομετρία των σπερμάτων πραγματοποιήθηκε για πρώτη φορά στα πλαίσια της παρούσας διατριβής σε 25 *Fritillaria* taxa από 59 ελληνικούς πληθυσμούς και αποδείχθηκε ότι αποτελεί ένα επιπλέον εργαλείο για τη διαλεύκανση των ταξινομικών και εξελικτικών σχέσεων μεταξύ των ειδών του γένους *Fritillaria*. Η μελέτη περιλαμβάνει 11 παραμέτρους, οι οποίες αναλύθηκαν στατιστικά και πολυπαραγοντικά.

Όλες οι κάψες των *Fritillaria* taxa περιέχουν πολυάριθμα σπέρματα, τα οποία είναι πεπλατυσμένα, ωοειδούς έως ευρέως ωοειδούς-τριγωνικού

σχήματος και χαρακτηρίζονται από την παρουσία πτερυγίου, το οποίο πιθανότατα εξυπηρετεί στην ανεμοχωρία. Το μέγεθός τους ποικίλει ανάλογα με τη θέση τους εντός της κάψας. Όπως και η μορφολογία των γυρεοκόκκων, η μορφομετρία των σπερμάτων αποδεικνύει ότι οι παράμετροι που μελετήθηκαν δεν μπορούν να αξιοποιηθούν από μόνες τους ως κλείδα για την αναγνώριση των taxa, αλλά όταν αναλύονται στατιστικά (Line charts, PCA, paired t-tests) είναι σε θέση να προάγουν ενδιαφέροντα ταξινομικά συμπεράσματα:

- Τα σπέρματα της *Fritillaria conica*, όπως διαπιστώθηκε, είναι εντελώς διαφοροποιημένα από αυτά των *F. bithynica* και *F. euboica*. Τα αποτελέσματα επιβεβαιώνουν την ταξινόμηση της *F. conica* ως διακριτό είδος (Kamari and Phitos 2009a), παρ' ότι στο παρελθόν υπήρχε σύγχυση στη διάκριση μεταξύ αυτών των τριών taxa. Η *F. conica* χαρακτηρίζεται από το πλατύτερο πτερύγιο όλων των ελληνικών *Fritillaria* taxa που μελετήθηκαν στην παρούσα διατριβή.
- Οι μορφολογικές παράμετροι των σπερμάτων των *Fritillaria epirotica* και *F. montana* είναι διακριτές, όπως ακριβώς οι μορφολογικές, καρυολογικές και παλυνολογικές. Τα σπέρματα της *F. epirotica* έχουν περισσότερο ημισφαιρικό σχήμα, ενώ εκείνα της *F. montana* το μικρότερο μέγεθος όλων των μελετηθέντων ειδών *Fritillaria*. Επίσης, τα σπέρματα από τους ελληνικούς πληθυσμούς της *F. montana* που μελετήθηκαν έχουν παρόμοιο μέγεθος με αυτά που μελετήθηκαν από την Ιταλία (Mancuso et al. 2012).
- Η μελέτη της μορφολογίας των σπερμάτων αποκάλυψε έναν ακόμα συστηματικό χαρακτήρα που διαφέρει μεταξύ των *Fritillaria sporadum* και *F. ehrhartii* που έρχεται σε αντίθεση με την ταξινόμησή τους ως συνώνυμα taxa (Dimopoulos et al. 2013, Strid 2016). Συγκεκριμένα τα είδη διαφέρουν στατιστικά σημαντικά στην παράμετρο TL/CPL και παρουσιάζουν μία απομακρυσμένη κατανομή στην πολυπαραγοντική ανάλυση.

- Τα αποτελέσματα της μελέτης είναι ανάλογα και για τις *Fritillaria theophrasti* και *F. pontica*, οι οποίες παρουσιάζουν στατιστικά σημαντικές διαφορές στις παραμέτρους TL, TW και WW.

Η *F. gussichiae* που ομαδοποιείται με τις *F. theophrasti* και *F. pontica* εξαιτίας της παρουσίας πτερυγίων στις κάψες της, διακρίνεται εμφανώς από τα άλλα δύο είδη στην πολυπαραγοντική ανάλυση, καθώς και από την *F. graeca*, παρ' ότι παλαιότερα είχε ταξινομικά καταταχθεί ως "*F. graeca* var. *gussichiae*" (Turrill and Sealy 1980).

- Τα σπέρματα των δύο υποειδών της *F. obliqua* βρέθηκαν με παρόμοια μορφολογία και πολύ κοντινή κατανομή στην πολυπαραγοντική ανάλυση, η οποία επιβεβαιώνει την παρόμοια μορφολογία τους, και δικαιολογεί την κατάταξή τους, το πολύ, στο επίπεδο του υποείδους.
- Τα τρία υποείδη της *F. messanensis* (*F. messanensis* subsp. *messanensis*, *F. messanensis* subsp. *gracilis* και *F. messanensis* subsp. *sphaciotica*) που μελετήθηκαν, όπως και αυτά της *F. ionica* (*F. ionica* subsp. *ionica*, *F. ionica* subsp. *reiseri* και *F. ionica* subsp. *thessala*) είναι πολύ καλά διαχωρισμένα μεταξύ τους και σε ό,τι αφορά τη μορφολογία των σπερμάτων τους. Παρ' όλα αυτά, τα δύο taxa *F. messanensis* subsp. *gracilis* και *F. ionica* subsp. *thessala* έχουν κοντινή κατανομή μεταξύ τους και με τις *F. graeca* και *F. pontica* στην PCA analysis, μία παρατήρηση που δικαιολογεί τον προβληματισμό που είχαν ειδικοί στο παρελθόν για την ταξινόμηση και την προέλευση αυτών των taxa (Boissier 1884, Turrill 1948, Rix 1978, Turrill and Sealy 1980, Kamari 1991b, 2016).

Η πολυπαραγοντική ανάλυση, επίσης, επιβεβαιώνει τη σημερινή ταξινόμηση της *F. mutabilis*, παρ' όλο που καμία από τις παραμέτρους δεν έχει στατιστικά σημαντική διαφορά όταν πραγματοποιούνται paired t-tests. Τα αποτελέσματα έρχονται σε αντίθεση με τους Dimopoulos et al. (2013), οι οποίοι θεώρησαν την *F. mutabilis* αποδεκτό μεν είδος, αλλά αμφίβολα διακριτό από την *F. ionica* s.l.

- Τέλος, στην περίπτωση των *F. rhodocanakis* και *F. spetsiotica*, οι οποίες αποτελούν δύο μορφολογικά διακριτά είδη, η μορφομετρία των σπερμάτων οδηγεί στην απομακρυσμένη κατανομή των δύο taxa στην PCA analysis, παρ' όλο που τα paired t-tests δεν αποδεικνύουν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ τους.

Το γένος *Fritillaria* είναι ένα πάρα πολύ ενδιαφέρον, πολύτιμο και ποικιλόμορφο γένος. Όπως έχει ήδη αναφέρει από το 1937 ο Turrill: "*it is often impossible to draw hard and fast lines, since many of them overlap in various characters in a most perplexing manner*". Παρά τον μεγάλο αριθμό μελετών που έχουν πραγματοποιηθεί η ποικιλότητα στους μορφολογικούς χαρακτήρες συχνά εγείρει αμφιβολίες και ερωτήματα. Επιπλέον, η κυτταρολογική ποικιλότητα και τα φαινόμενα του υβριδισμού και της πολυπλοειδίας αποδεικνύουν ότι το γένος βρίσκεται ακόμα υπό εξέλιξη (Johnson 2003) και μπορεί να οδηγηθεί στη δημιουργία νέων taxa, περισσότερο προσαρμοσμένων στις εκάστοτε οικολογικές συνθήκες από τα πατρικά τους είδη (Barton 2001, Siljak-Yakovlev et al. 2010).

Η γενικότερη παρατήρηση αυτής της μελέτης είναι πως η εξαγωγή ασφαλών συμπερασμάτων για την ταξινόμηση του γένους *Fritillaria* μπορεί μόνο να πραγματοποιηθεί με τη μελέτη διαφόρων παραμέτρων και τη δημιουργία πολλών datasets. Τα αποτελέσματα της διατριβής δίνουν απαντήσεις σε σημαντικά ερωτήματα σχετικά με την ταξινόμηση του γένους και τη διαφοροποίηση ειδών που παρουσιάζουν ταξινομικά ερωτήματα, παρέχοντας πρωτότυπα δεδομένα μορφολογικής και καρυομορφομετρικής μελέτης, καθώς και ανάλυσης μικρομορφολογικών στοιχείων σπερμάτων και γυρεοκόκκων. Όταν αυτές οι παράμετροι μελετώνται στο σύνολό τους, τα αποτελέσματα τείνουν να συγκλίνουν προς την ίδια κατεύθυνση.

Για την περαιτέρω διερεύνηση της φυλογένεσης και της εξέλιξης του γένους στην Ελλάδα κρίνεται ιδιαίτερα σημαντική η προσθήκη κι άλλων μεθόδων και τεχνικών, όπως η χρήση της κυτταρογενετικής και της μοριακής κυτταρογενετικής. Συγκεκριμένα προτείνεται η χρώση με χρωμομυκίνη, η οποία καταδεικνύει τις πλούσιες σε GC περιοχές, καθώς και

η in situ υβριδοποίηση φθορισμού (FISH) ριβοσωμικού DNA, με τη βοήθεια της οποίας είναι δυνατή η μελέτη της οργάνωσης του γονιδιώματος και η αποκάλυψη του τύπου των πολυπλοειδικών περιπτώσεων ως άλλο- ή αυτοπολυπλοειδία. Επιπρόσθετα, η κυτταρομετρία ροής μπορεί να χρησιμοποιηθεί για τον ποσοτικό προσδιορισμό του γενετικού υλικού και τη σύγκριση του μεγέθους του γονιδιώματος μεταξύ ειδών του γένους.

Βιβλιογραφία

- Adams KL, Wendel JF. 2005. Polyploidy and genome evolution in plants. *Curr. Opin. Plant Biol.* 8: 135–141.
- Advay M, Tekşen M, Maroofi H. 2015. *Fritillaria avromanica* sp. nov. (Liliaeceae) from Iran and notes on *F. melananthera* in Turkey. *Nord. J. Bot.* 33: 526–531.
- Ambrozova K, Mandakova T, Bures P, Neumann P, Leitch IJ, Kobylzkova A, Macas J, Lysak MA. 2011. Diverse retrotransposon families and an AT-rich satellite DNA revealed in giant genomes of *Fritillaria* lilies. *Ann. Bot.* 107: 255–268.
- Baker JG. 1874. Revision of the genera and species of Tulipeae. *Bot. J. Linn. Soc.* 14: 211–310.
- Baker JG. 1878. *Fritillaria rhodocanakis*. *J. Bot.* 16. London, 323 pp.
- Bareka EP. 2007. A biosystematic study of *Bellevalia* taxa (Hyacithaceae). Ph.D. Thesis, University of Patras, Patras, Greece [In Greek].
- Barton NH. 2001. The role of hybridization in evolution. *Mol. Ecol.* 10(3): 551–568.
- Bâsak N. 1991. The genus *Fritillaria* (Liliaceae) in European Turkey. *Bot. Chron.* 10: 841–844.
- Battaglia E. 1964. Cytogenetics of B chromosomes. *Caryologia* 17(1): 245–299.
- Beetle DE. 1944. A monograph of the North American species of *Fritillaria*. *Madroño* 7: 133–159.
- Bennett MD, Leitch IJ. 2012. *Angiosperm DNA C-values database* (release 6.0, October 2012) <http://www.kew.org/cvalues/>
- Bennett MD, Smith JB. 1976. Nuclear DNA amounts in angiosperms. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 274(933): 227–274.
- Bentham G, Hooker JD. 1883. *Genera Plantarum* 3: 817–818.
- Bentzer B, von Bothmer R, Engstrand L, Gustafsson M, Snogerup S. 1971. Some sources of error in the determination of arm ratios of chromosomes. *Bot. Notiser* 124: 65–74.

- Bilz M. 2011. *Fritillaria montana*. The IUCN Red List of Threatened Species 2011: e.T165151A5983026.
- Boissier PE. 1859. *Fritillaria ehrhartii* Boiss. & Orph. *Diagn. Pl. Orient.* 2(4), Lipsiae [Leipzig]: B. Hermann, 146 pp.
- Boissier PE. 1882. *Flora Orientalis*, 5. Geneve, Basel, 868 pp.
- Boissier PE. 1884. *Flora Orientalis*, 5. Genevae, Basel, 868 pp.
- Broussalis P. 1978. Greek species of *Fritillaria* (Liliaceae). *Ann. Mus. Goulandris* 4: 13–18.
- Buggs RJA, Doust AN, Tate JA, Koh J, Soltis K, Feltus FA, Paterson AH, Soltisand PS, Soltis DE. 2009. Gene loss and silencing in *Tragopogon miscellus* (Asteraceae): comparison of natural and synthetic allotetraploids. *Heredity* 103: 73–81.
- Çakmak D, Karaoğlu C, Aasim M, Sancak C, Özcan S. 2016. Advancement in protocol for in vitro seed germination, regeneration, bulblet maturation, and acclimatization of *Fritillaria persica*. *Turk. J. Biol.* 40: 878–888.
- Camacho JPM, Sharbel TF, Beukeboom LW. 2000. B-chromosome evolution. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 355(1394): 163–178.
- Candargy MP. 1897. Flore de l'île de Lesbos. *Bull. Soc. Bot. France* 44: 449–462.
- Carasso V, Fusconi A, Hay FR, Dho S, Gallino B, Mucciarelli M. 2012. A threatened alpine species, *Fritillaria tubiflormis* subsp. *moggridgei*: seed morphology and temperature regulation of embryo growth. *Plant Biosyst.* 146: 74–83.
- Çelebi A, Tekşen M, Açık L, Aytaç Z. 2008. Taxonomic relationships in genus *Fritillaria* (Liliaceae): Evidence from RAPD-PCR and SDS-PAGE of seed proteins. *Acta Bot. Hung.* 50: 325–343.
- Cesca G. 1986. Note fitogeografiche e citotassonomiche su *Adoxa moschatellina* L., *Tulipa sylvestris* L., *Fritillaria tenella* Bieb. *Biogeographia* (N.S.) 10(1984): 109–139.

- Darlington CD. 1935. The internal mechanics of the chromosomes I. The nuclear cycle in *Fritillaria*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 118: 33–59.
- Darlington CD. 1936. The external mechanics of chromosomes. *Proc. R. Soc. Lond. B* 121: 264–319.
- Darlington CD. 1937. *Recent Advances in Cytology*. Churchill, London, UK, 671 pp.
- Darlington CD, La Cour LF. 1969. *The handling of chromosomes*. London: George Allen & Unwin Ltd.
- Day PD, Berger M, Hill L, Fay MF, Leitch AR, Leitch IJ, Kelly LJ. 2014. Evolutionary relationships in the medicinally important genus *Fritillaria* L. (Liliaceae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 80: 11–19.
- Delipetrou P, Bazos I. 2018a. *Fritillaria davisii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T13137033A18614055.
- Delipetrou P, Bazos I. 2018b. *Fritillaria obliqua*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T162277A89334464.
- Degen AF, Stojanov NA. 1931. *Fritillaria drenovskii*. *Izvestiya na Tsarskite Prirodonauchni Instituti v Sofiya*. 4: 142.
- Dimopoulos P, Raus T, Bergmeier E, Constantinidis T, Iatrou G, Kokkini S, Strid A, Tzanoudakis D. 2013. *Vascular plants of Greece: an annotated checklist*. Berlin: Botanic Garden and Botanical Museum Berlin-Dahlem/Athens: Hellenic Botanical Society. [Englera 31].
- Favarger C. 1978. Philosophie des comptages de chromosome. *Taxon* 27(5/6): 441–448.
- Fay MF, Chase MW. 2000. Modern concepts of Liliaceae with a focus on the relationships of *Fritillaria*. *Curtis's Bot. Mag.* 17: 146–149.
- Fedorov A. 1969. *Chromosome numbers of flowering plants*. Leningrad, 926 pp [In Russian].
- Fernández-Arias MI, Devesa JA. 1991. Estudio cariológico del género *Fritillaria* L. (Liliaceae) en la Península Ibérica. *Stud. Bot. Univ. Salamanca* 9: 85–107.
- Frankel OH. 1940. The causal sequence of meiosis. I. Chiasma formation and the order of pairing in *Fritillaria*. *J. Genet.* 41: 9–34.

- Galetti JrPM. 1998. Chromosome diversity in Neotropical fishes: NOR studies. *Ital. J. Zool.* 65: 53–56.
- Greuter W. 1979. The origin and evolution of Island floras as exemplified by the Aegean archipelago. In: Bramwell D. (Ed), *Plants and Islands*. London, New York: Academic Press, 87–106 pp.
- Güven S, Okur S, Demirel M, Coskuncelebi K, Makbul S, Beyazoglu O. 2014. Pollen morphology and anatomical features of *Lilium* (Liliaceae) taxa from Turkey. *Biologia* 69(9): 1122–1133.
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontol. Electronica* 4(1): 1–9.
- Hao DD, Gu XJ, Xiao PG, Peng Y. 2013. Phytochemical and biological research of *Fritillaria* medicinal resources. *CJNM* 11: 330–344.
- Hesse M, Halbritter H, Weber M, Buchner R, Frosch-Radivo A, Ulrich S, Zetter R. 2009. *Pollen Terminology: An illustrated handbook*. Austria: Springer Wien New York.
- Hill L. 2011. A taxonomic history of Japanese endemic *Fritillaria* (Liliaceae). *Kew Bull.* 66(2): 227–240.
- Hill L. 2011–2018. *Fritillaria* Icones – *Fritillaria* seeds.
http://www.fritillariaicones.com/info/Fritillaria_seeds.pdf
- Hosseini S. 2018. Pollen morphology of some *Fritillaria* L. species (Liliaceae) from Iran. *Pak. J. Bot.* 50 (6): 2311–2315.
- Houben A, Leach CR, Verlin D, Rofo R, Timmis JN. 1997. A repetitive DNA sequence common to the different B chromosomes of the genus *Brachycome*. *Chromosoma* 106(8): 513–519.
- IUCN. 2001. IUCN Red List categories and criteria, version 3.1.
- IUCN. 2020. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-2.
- Jafari H, Babaei A, Karimzadeh G. 2014. Cytogenetic study on some *Fritillaria* species of Iran. *Plant Syst. Evol.* 300: 1373–1383.
- Johnson M. 2003. Polyploidy and karyotype variation in Turkish *Bellevallia* (Hyacinthaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 143(1): 87–98.

- Jones N, Houben A. 2003. B chromosomes in plants: escapees from the A chromosome genome? *Trends Plant Sci.* 8(9): 417–423.
- Kamari G. 1976. Cytotaxonomic study of the *Crepis neglecta* L. complex in Greece. Ph.D. Thesis, University of Patras, Patras, Greece [In Greek].
- Kamari G. 1984a. Caryosystematic studies on "*Fritillaria*" L. (Liliaceae) in Greece. 1. *Webbia* 38: 723–731.
- Kamari G. 1984b. *Fritillaria sporadum* (Liliaceae), a new species from N Sporades (Greece). *Willdenowia* 14: 331–333.
- Kamari G. 1986. Karyosystematic studies on *Fritillaria* L. (Liliaceae) in Greece. 3. Abstract of Poster, V OPTIMA Meeting; Sep 8–15; Istanbul.
- Kamari G. 1991a. The genus *Fritillaria* L. in Greece: taxonomy and karyology. *Bot. Chron.* 10: 253–270.
- Kamari G. 1991b. *Fritillaria* L. In: Strid A, Tan K. (Eds), *Mountain flora of Greece*, 2. Edinburgh: Edinburgh University Press, 672–683 pp.
- Kamari G. 1992. Karyosystematic studies on three *Crepis* species (Asteraceae) endemic to Greece. *Plant Syst. Evol.* 182: 1–19.
- Kamari G. 1995a. *Fritillaria obliqua* Ker-Gawler subsp. *obliqua*. In: Phitos D, Strid A, Snogerup S, Greuter W. (Eds) *Rare and Threatened Plants of Greece*. World Wide Fund for Nature, Athens, Greece, 276–277.
- Kamari G. 1995b. *Fritillaria sporadum* Kamari. In: Phitos D, Strid A, Snogerup S, Greuter W. (Eds) *Rare and Threatened Plants of Greece*. World Wide Fund for Nature, Athens, Greece, 286–287.
- Kamari G. 1996. *Fritillaria* species (Liliaceae) with yellow or yellowish green flowers in Greece. *Bocconeia* 5: 221–238.
- Kamari G. 2009a. *Fritillaria obliqua* Ker-Gawler subsp. *tuntasia* (Heldr. ex Halácsy) Kamari. In: Phitos D, Constantinidis T, Kamari G. (Eds) *The Red Data Book of rare and threatened plants of Greece, Vol. II (E–Z)*. Patras: Hellenic Botanical Society, 46–48 pp.
- Kamari G. 2009b. *Fritillaria rhodocanakis* Orph. ex Baker. In: Phitos D, Constantinidis T, Kamari G. (Eds) *The Red Data Book of rare and threatened plants of Greece, Vol. II (E–Z)*. Patras: Hellenic Botanical Society, 52–54 pp.

- Kamari G. 2011. *Fritillaria obliqua* subsp. *tuntasia*. The IUCN Red List of Threatened Species 2011: e.T165116A5974740.
- Kamari G. 2016. *Liliaceae*. In: Raab-Straube E von, Raus T. (Ed) The Euro+Med-Checklist Notulae 6 (Notulae ad floram euro-mediterraneam pertinentes No. 35). *Willdenowia* 46 (3): 429.
- Kamari G, Andrikopoulos P, Arianoutsou M. 2009. *Fritillaria obliqua* Ker-Gawler subsp. *obliqua*. In: Phitos D, Constantinidis Th, Kamari G. (Eds) The Red Data Book of Rare and Threatened Plants of Greece 2 (E-Z). Hellenic Botanical Society, Patras, Greece, 42–45 pp.
- Kamari G, Phitos D. 2000. *Fritillaria theophrasti*, a new species from Lesbos, East Aegean islands, Greece. *Biol. Gallo-Hell. Suppl.* 26: 69–76.
- Kamari G, Phitos D. 2005. Biodiversity of the genus *Fritillaria* (Liliaceae) in the Aegean region. In: Karamanos AJ, Thanos CA. (Eds), Proceedings of the conference “Theophrastos 2000”. Athens: Agricultural University of Athens, 150–160 pp.
- Kamari G, Phitos D. 2006. Karyosystematic study of *Fritillaria messanensis* s.l. (Liliaceae). *Willdenowia* 36(1): 217–233.
- Kamari G, Phitos D. 2009a. *Fritillaria conica* Boiss. In: Phitos D, Constantinidis T, Kamari G. (Eds) The Red Data Book of rare and threatened plants of Greece, Vol. II (E-Z). Patras: Hellenic Botanical Society, 30–33 pp.
- Kamari G, Phitos D. 2009b. *Fritillaria epirotica* Turill ex Rix. In: Phitos D, Constantinidis Th, Kamari G (Eds) The Red Data Book of Rare and Threatened Plants of Greece, Vol. II (E-Z), Hellenic Botanical Society, Patras, Greece, 37–38 pp.
- Kamari G, Phitos D. 2009c. *Fritillaria spetsiotica* Kamari. In: Phitos D, Constantinidis T, Kamari G. (Eds) The Red Data Book of rare and threatened plants of Greece, Vol. II (E-Z). Patras: Hellenic Botanical Society, 55–57 pp.
- Kamari G, Phitos D. 2009d. *Fritillaria sporadum* Kamari. In: Phitos D, Constantinidis T, Kamari G. (Eds) The Red Data Book of rare and

- threatened plants of Greece, Vol. II (E–Z). Patras: Hellenic Botanical Society, 58–60 pp.
- Kamari G, Phitos D. 2011. *Fritillaria epirotica*. The IUCN Red List of Threatened Species 2011: e.T165171A5985848.
- Kamari G, Zahos A, Siagou I. 2017. A new yellow-flowered *Fritillaria* species (Liliaceae) from Mt. Tisseon, continental Greece. *Phytotaxa* 328(3): 227–242.
- Kameshwari MN. 2011. Pollen Morphology in some members of Liliaceae. *Int. J. Eng. Sci. Technol.* 3: 3825–3830.
- Kavalco KF, Pazza R. 2004. A rapid alternative technique for obtaining patterns in chromosomes. *Genet. Mol. Biol.* 27(2): 196–198.
- Ker Gawler JB. 1805. *Fritillaria obliqua* Ker Gawl. *Bot Mag.* 22: t. 857.
- Khaniki GB. 2003. Fruit and seed morphology in Iranian species of *Fritillaria* subgenus *Fritillaria* (Liliaceae). *Pak. J. Bot.* 35(3): 313–322.
- Khourang M, Babaei A, Sefidkon F, Naghavi MR, Asgari D, Potter D. 2014. Phylogenetic relationship in *Fritillaria* spp. of Iran inferred from ribosomal ITS and chloroplast trnL-trnF sequence data. *Biochem. Syst. Ecol.* 57: 451–457.
- Kiani M, Mohammadi S, Babaei A, Sefidkon F, Naghavi MR, Ranjbar M, Razavi SS, Saeidi K, Jafari H, Asgari D, Potter D. 2017. Iran supports a great share of biodiversity and floristic endemism for *Fritillaria* spp. (Liliaceae): A review. *Plant Divers.* 39: 245–262.
- Koch WDJ. 1832. II Correspondenz. Auszug aus einem Schreiben des Hrn. Hofrath Dr. Koch in Erlangen and Prof. Hoppe über *Fritillaria montana* Hpp. *Flora* 15: 476–480.
- Komarov VL. 1935. *Flora URSS*, 4, USSR Academy of Sciences, Leningrad, 302–320 [In Russian].
- Kosenko VN. 1991. Pollen Morphology in the Genus *Fritillaria* (Liliaceae). *Bot. Zhurn.* 76: 1201–1210.

- Kosenko VN. 1992. Pollen morphology and systematic problems of the Liliaceae family. *Bot. Zhurn.* 77: 1–15.
- Kosenko VN. 1999. Contributions to the pollen morphology and taxonomy of the Liliaceae. *Grana* 38: 20–30.
- Koul KA, Wafai BA. 1980. Chromosome polymorphism and nucleolar organization in some species of *Fritillaria*. *Cytologia* 45: 675–682.
- La Cour LF. 1953. Chromosome numbers in *Fritillaries*. In: Beck C. (Ed), *Fritillaries: a gardener's introduction to the genus Fritillaria*. London: Faber & Faber, 77 p.
- La Cour LF. 1978a. The constitutive heterochromatin in chromosomes of *Fritillaria* sp., as revealed by Giemsa banding. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 285(1004): 61–71.
- La Cour LF. 1978b. Notes and comments. Differential Giemsa staining of B-chromosomes of *Fritillaria tenella*. *Heredity* 41: 101–103.
- La Cour LF. 1978c. Two types of constitutive heterochromatin in the chromosomes of some *Fritillaria* species. *Chromosoma* 67: 67–75.
- Leitch IJ, Beaulieu JM, Cheung K, Hanson L, Lysak MA, Fay MF. 2007. Punctuated genome size evolution in Liliaceae. *J. Evol. Biol.* 20(6): 2296–2308.
- Leitch IJ, Bennett MD. 2004. Genome downsizing in polyploidy plants. *Biol. J. Linn. Soc.* 82: 651–663.
- Levan A, Fredga K, Sandberg A. 1965. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas* 52(2): 201–220.
- Li HJ, Jiang Y, Li P. 2006. Chemistry, bioactivity and geographical diversity of steroidal alkaloids from the Liliaceae family. *Nat. Prod. Rep.* 23(5): 735–752.
- Linnaeus C. 1753. *Species Plantarum*. Laurentius Salvius, Holmiae, 1200 pp.
- Mancuso E, Bedini G, Peruzzi L. 2012. Morphology, germination, and storage behaviour in seeds of Tuscan populations of *Fritillaria montana* (Liliaceae), a rare perennial geophyte in Italy. *Turk. J. Bot.* 36: 161–166.

- Marchant CJ, MacFarlane RM. 1980. Chromosome polymorphism in triploid populations of *Fritillaria lanceolata* Pursh (Liliaceae) in California. *Bot. J. Linn. Soc.* 81(2): 135–154.
- Marques A, Banaei-Moghaddam AM, Klemme S, Blattner FR, Niwa K, Guerra M, Houben A. 2013. B chromosomes of rye are highly conserved and accompanied the development of early agriculture. *Ann. Bot.* 112(3): 527–534.
- Masoumi SM. 2012. Pollen morphology of *Erythronium* L. (Liliaceae) and its systematic relationships. *J. Basic Appl. Sci.* 2 (2): 1833–1838.
- Matsuura H. 1934. On karyo-ecotypes of *Fritillaria camschatcensis* (L.) Ker Gawler. *J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. Ser. 5 Bot.* 3(5): 219–204.
- Mehra PN, Sachdeva SK. 1976. Cytological observations on some W. Himalayan monocots. II. Smilacaceae, Liliaceae and Trilliaceae. *Cytologia* 41: 5–22.
- Metin OK, Turktas M, Aslay M, Kaya E. 2013. Evaluation of the genetic relationship between *Fritillaria* species from Turkey's flora using fluorescent-based AFLP. *Turk. J. Bot.* 37: 273–279.
- Mitchell McGrath J, Helgeson JP. 1998. Differential behavior of *Solanum brevidens* ribosomal DNA loci in a somatic hybrid and its progeny with potato. *Genome* 41(3): 435–439.
- Moore DM. 1982. *Flora europaea. Checklist and chromosome index*. Cambridge, UK, 423 pp.
- Nishikawa T. 1986. Chromosome counts of flowering plants of Hokkaido (10). *J. Hokkaido Univ. Educ. Sect. 2B* 37: 5–17.
- Östergren G, Heneen WK. 1962. A squash technique for chromosome morphological studies. *Hereditas* 48(1–2): 332–341.
- Özhatay N. 2000. *Fritillaria* L. In: Güner A, Özhatay N, Ekim T, Başer KHC. (Eds), *Flora of Turkey and the East Aegean Islands* (Supp. 2), 11. Edinburgh University Press. Edinburgh, UK, 243–246 pp.
- Özhatay N, Wallis R, Wallis RB, Kocyigit M. 2015. A new *Fritillaria* species from Mediterranean region of Turkey; *Fritillaria asumaniae*. *Flora Medit.* 25 (Special Issue): 199–208.

- Ozler H, Pehlivan S. 2007. Comparison of pollen morphological structures of some 7 taxa belonging to *Asparagus* L. and *Fritillaria* L. (Liliaceae) from Turkey. *Bangladesh J. Bot.* 36(2): 111–120.
- Paszko B. 2006. A critical review and a new proposal of karyotype asymmetry indices. *Plant Syst. Evol.* 258(1–2): 39–48.
- Peruzzi L, Altinordu F. 2014. A proposal for a multivariate quantitative approach to infer karyological relationships among taxa. *Comp. Cytogenet.* 8(4): 337–349.
- Peruzzi L, Astuti G, Bartolucci F, Conti F, Rizzotto M, Roma-Marzio F. 2016. Chromosome numbers for the Italian flora. *Italian Botanist I*: 39–53.
- Peruzzi L, Eroğlu HE. 2013. Karyotype asymmetry: again, how to measure and what to measure? *Comp. Cytogen.* 7(1): 1–9.
- Peruzzi L, Leitch IJ, Caparelli KF. 2009. Chromosome diversity and evolution in Liliaceae. *Ann. Bot. (London)* 103: 459–475.
- Petrova A, Bazos I. 2011. *Fritillaria drenovskii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2011: e.T161845A5503349.
- Petrova A, Bazos I, Stevanović V. 2011. *Fritillaria gussichiae*. The IUCN Red List of Threatened Species 2011: e.T162018A5531594.
- Phitos D. 1982. In: Moore DM. (Ed) *Flora Europaea Check-list and Chromosome Index*. Cambridge Univ. Press, 297 pp.
- Phitos D, Strid A, Snogerup S, Greuter W. (Eds) 1995. *The Red Data Book of Rare and Threatened Plants of Greece*. World Wide Fund for Nature, Athens, Greece, 527 pp.
- Phitos D, Constantinidis Th, Kamari G. (Eds) 2009a. *The Red Data Book of rare and threatened plants of Greece, Vol. I (A–D)*. Patras: Hellenic Botanical Society, 406 pp.
- Phitos D, Constantinidis Th, Kamari G. (Eds) 2009b. *The Red Data Book of Rare and Threatened Plants of Greece, Vol. II (E–Z)*. Patras: Hellenic Botanical Society, 413 pp.
- Punt W, Hoen PP, Blackmore S, Nilsson S, Le Thomas A. 2007. Glossary of Pollen and Spore Terminology. *Rev. Palaeobot. Palyno.* 143(1–2): 1–81.

- Rix EM. 1971. The taxonomy of the genus *Fritillaria* in the Eastern Mediterranean region. Ph.D. thesis, Cambridge University, Cambridge, UK.
- Rix EM. 1974a. Notes on *Fritillaria* (Liliaceae) in the eastern Mediterranean region, I & II. *Kew Bull.* 29(4): 633–654.
- Rix EM. 1974b. *Fritillaria graeca*, *F. messanensis* and related species in Greece and Bulgaria. *Lilies* 1973/74: 75–79.
- Rix EM. 1975. Notes on *Fritillaria* in the eastern Mediterranean region III. *Kew Bull.* 30: 153–162.
- Rix EM. 1977. *Fritillaria* L. (Liliaceae) in Iran. *Iran J. Bot.* 1(2): 75–95.
- Rix EM. 1978. Short notes (Liliaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 76: 356.
- Rix EM. 1984. *Fritillaria* L. In: Davis PH. (Ed) Flora of Turkey and the East Aegean Islands, 8. Edinburgh University Press, Edinburgh, UK, 284–302 pp.
- Rix EM. 2001. *Fritillaria*. A revised classification. Edinburgh: The *Fritillaria* Group of the Alpine Garden Society, UK, 14 pp.
- Rønsted N, Law S, Thornton H, Fay MF, Chase MW. 2005. Molecular phylogenetic evidence for the monophyly of *Fritillaria* and *Lilium* (Liliaceae; Liliales) and the infrageneric classification of *Fritillaria*. *Mol. Phylogenet. Evol.* 35: 509–527.
- Runemark H. 1970. The role of small populations for the differentiation in plants. *Taxon* 19: 196–201.
- Samaropoulou S, Bareka P, Kamari G. 2016. Karyomorphometric analysis of *Fritillaria montana* group in Greece. *Comp. Cytogenet.* 10(4): 679–695.
- Samaropoulou S, Bareka P, Kamari G. 2018. Biodiversity of the genus *Fritillaria* L. (Liliaceae) in Greece. International Symposium "Botany at the intersection of Nature, Culture, Art and Science"; Jun 28-30; Selinunte, Sicily, Italy.
- Samaropoulou S, Bareka P, Kamari G. 2019a. Hybridization and karyotype variability of three endemic *Fritillaria* L. (Liliaceae) in Argolis Peninsula (Greece). *Plant Biosyst.* 154(3): 348–360.

- Samaropoulou S, Bareka P, Bouranis D, Kamari G. 2019b. Seed morphology in the genus *Fritillaria* from Greece. *Phytotaxa* 416(4): 223–237.
- Samaropoulou S, Bareka P, Bouranis D, Kamari G. 2021. Studies on the pollen morphology of *Fritillaria* L. (Liliaceae) taxa from Greece. *Plant Biosyst.* under review.
- Schulze W. 1980. Beiträge zur Taxonomie der Liliifloren VI. Der Umfang der 10 Liliaceae. Wissenschaftliche Zeitschrift der Friedrich-Schiller Universität Jena. *Math-Naturwiss Reihe.* 29: 607–636.
- Schweizer D. 1973. Differential staining of plant chromosomes with giemsa. *Chromosoma* 40(3): 307–320.
- Sharma S, Raina SN. 2005. Organization and evolution of highly repeated satellite DNA sequences in plant chromosomes. *Cytogenet. Genome Res.* 109: 15–26.
- Sharifi-Tehrani M, Advay M. 2015. Assessment of relationships between Iranian *Fritillaria* (Liliaceae) species using chloroplast trnH-psbA sequences and morphological characters. *J. Genet. Resour.* 1: 89–100.
- Sibthorp J, Smith JE. 1823. *Flora Graeca: sive Plantarum rariorum historia, quas in provinciis aut insulis Graeciae* 4(1). R. Taylor, London.
- Siljak-Yakovlev S, Pustahija F, Šolić EM, Bogunić F, Muratović E, Bašić N, Catrice O, Brown SC. 2010. Towards a genome size and chromosomes number database of Balkan flora: C-values in 343 taxa with novel values for 242. *Adv. Sci. Lett.* 3(2): 190–213.
- Simpson MG. 2010. *Plant Systematics, Second Edition.* Academic Press Publications, 754 pp.
- Soltis DE, Soltis PS. 1999. Polyploidy: recurrent formation and genome evolution. *Trends Ecol. Evol. (Amst.)* 14(9): 348–352.
- Stebbins GL. 1971. *Chromosomal evolution in higher plants.* London: Edward Arnold (Publishers) Ltd, 220 pp.
- Strid A. 2016. *Atlas of the Aegean Flora (Text & Plates).* Englera 33. Publication of Botanic Garden & Botanical Museum Berlin, Freie University Berlin, 878 pp.

- Sybenga J. 1959. Some sources of error in the determination of chromosome length. *Chromosoma* 10(1-6): 355-364.
- Tekşen M. 2018. *Fritillaria* L. In: Güner A, Kandemir A, Menemen Y, Yıldırım H, Aslan S, Ekşi G, Güner I, Çimen AÖ. (Eds) Resimli Türkiye Florası, vol. 2. ANG Vakfı Nezahat Gökyiğit Botanik Bahçesi Yayınları, İstanbul, pp. 800-876.
- Tekşen M, Aytac Z. 2004. New *Fritillaria* L. taxa from Turkey. *Isr. J. Plant Sci.* 52 (4): 347-355.
- Tekşen M, Aytac Z. 2008. *Fritillaria mughlae* (Liliaceae), a new species from Turkey. *Ann. Bot. Fenn.* 45: 141-147.
- Tekşen M, Aytac Z, Pinar NM. 2010. Pollen morphology of the genus *Fritillaria* L. (Liliaceae) in Turkey. *Turk. J. Bot.* 34: 397-416.
- Tekşen M, Aytac Z. 2011. The revision of the genus *Fritillaria* L. (Liliaceae) in the Mediterranean region (Turkey). *Turk. J. Bot.* 35: 447-478.
- Tekşen M. 2012. *Fritillaria* L. In: Güner A, Aslan S, Ekim T, Vural M, Babaç MT (Eds), Türkiye Bitkileri Listesi (Damarlı Bitkiler). Nezahat Gökyiğit Botanik Bahçesi ve Flora Araştırmaları Derneği Yayını, Turkey, 604-607 pp.
- Thiers B. 2019. *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih/>
- Trigas P, Delipetrou P. 2017. *Fritillaria rhodocanakis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T162170A89338335.
- Türktaş M, Aslay M, Kaya E, Ertuğrul F. 2012. Molecular characterization of phylogenetic relationships in *Fritillaria* species inferred from chloroplast trnL trnF sequences. *Turk. J. Bot.* 36: 552-560.
- Turrill WB. 1937. The genus *Fritillaria* in the Balkan Peninsula and Asia Minor. *Jour. Royal Hort. Soc.* 72(8): 329-335.
- Turrill WB. 1940. On the flora of the Nearer East. XXII. New records and new species from Greece and Greek islands. *Bull. Misc. Inform. Kew* 1940(6): 265.

- Turrill WB. 1948. *F. pontica* Wahlenb. var. *ionica* (Halácsy) Turrill. *Bot. Mag.* 165(1): tab. 8.
- Turrill WB, Sealy R. 1980. *Studies in the genus Fritillaria (Liliaceae)*. Bentham – Moxon Trustees. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Wahlenberg G. 1826. *Végétaux recueillis en Orient*. In: Berggen J. (Ed), *Resor i Europa och. Österländerne*, 2 suppl. 1. Stokholm, 27 pp.
- Watanabe K, Yahara T, Denda T, Kosuge K. 1999. Chromosomal evolution in the genus *Brachyscome* (Asteraceae, Astereae): Statistical tests regarding correlation between changes in karyotype and habit using phylogenetic information. *J. Plant Res.* 112: 145–161.
- Yamagishi M, Nishioka M, Kondo T. 2010. Phenetic diversity in the *Fritillaria camschatcensis* population grown on the Sapporo campus of Hokkaido University. *Landscape Ecol. Eng.* 6(1): 75–79.
- Zaharof E. 1987a. *Fritillaria rhodocanakis* subsp. *argolica* (Liliaceae), a new subspecies from Peloponnese. Greece. *Willdenowia* 16: 343–348.
- Zaharof E. 1987b. Biometrical and cytological studies of the genus *Fritillaria* L. in Greece. Ph.D. Thesis, Thessaloniki: University of Thessaloniki [In Greek].
- Zaharof E. 1988. A phenetic study of *Fritillaria* (Liliaceae) in Greece. *Plant Syst. Evol.* 161: 23–34.
- Zaharof E. 1989a. Karyotype variation of *Fritillaria graeca* and *F. davisii* from Greece. *Nordic J. Bot.* 9: 367–373.
- Zaharof E. 1989b. Karyological studies of twelve *Fritillaria* species from Greece. *Caryologia* 43: 91–102.
- Zonneveld B. 2010. New record holders for maximum genome size in Eudicots and Monocots. *J. Bot.* 2010. Article ID 527357, 4 pp.
- Zuo J, Yuan G. 2011. The difference between the heterogeneity of the centromeric index and intrachromosomal asymmetry. *Plant Syst. Evol.* 297: 141–145.