

ΑΡΙΣΤΟΤΕΛΕΙΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΟΝΙΚΗΣ
ΕΠΙΣΤΗΜΟΝΙΚΗ ΕΠΕΤΗΡΙΔΑ
ΤΟΥ ΤΜΗΜΑΤΟΣ ΔΑΣΟΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΦΥΣΙΚΟΥ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ
ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ ΑΡ. 1 ΤΟΥ ΚΣΤ ΤΟΜΟΥ

**Προσδιορισμός Ποικιλότητας της Ελάτης της Ελλάδος με
τη Χρήση Χημικών και Μορφολογικών Χαρακτηριστικών**

Διδακτορική Διατριβή

που υποβλήθηκε στο Τμήμα Δασολογίας και Φυσικού Περι-
βάλλοντος του Αριστοτελείου Πανεπιστημίου Θεσ/νίκης

ΔΗΜΗΤΡΙΟΣ Ι. ΜΗΤΣΟΠΟΥΛΟΣ
Δασολόγος, Βοηθός Εργαστηρίου Δασικής
Γενετικής και Βελτίσεως Δασοπ. Ειδών

ΘΕΣΣΑΛΟΝΙΚΗ 1983

007

ΕΙΣΗΓΗΤΗΣ

Ο ΚΑΘΗΓΗΤΗΣ Κ. ΚΩΝΣΤΑΝΤΙΝΟΣ ΠΑΝΕΤΣΟΣ

"Η Έγκριση της παρούσας διδακτορικής διατριβής από τό μῆμα Δασολογίας καί Φυσικοῦ Περιβάλλοντος τοῦ Ἀριστοτελείου Πανεπιστημίου Θεσσαλονίκης δέν ὑποδηλώνει ἀποδοχή τῶν γνώμῶν τοῦ συγγραφέα".
(Ν.5343/32, ἄρθρο 202, παρ.2)

III

ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

Αισθάνομαι την υποχρέωση να ευχαριστήσω θερμά τον Καθηγητή μου κ. Κωνσταντίνο Πανέτσο για την καθοδήγηση και συμβολή του στον προγραμματισμό, τη διεξαγωγή και ολοκλήρωση της εργασίας αυτής.

Ιδιαίτερες ευχαριστίες απευθύνονται προς το Διευθυντή του Εργαστηρίου Γεωργικής Χημείας, Καθηγητή κ. Γεώργιο Μουρκίδη, που διέθεσε πρόθυμα τον αεριοχρωματογράφο και το εργαστήριο για τις σχετικές αναλύσεις της μελέτης.

Οφείλω ιδιαίτερα να ευχαριστήσω τα λοιπά μέλη της επιτροπής παρακολουθήσεως της μελέτης κ.κ. Σπύρο Ντάφη, Καθηγητή του Τμήματος Δασολογίας και Φυσικού Περιβάλλοντος και Γεώργιο Μουρκίδη και Απόστολο Φασούλα, Καθηγητές του Τμήματος Γεωπονίας. Επίσης αυτούς που είχαν την καλοσύνη να διαθέσουν το χρόνο τους για την κριτική ανάγνωση του κειμένου.

Ευχαριστώ επίσης το Σπουδαστήριο Δασικής Πολιτικής που από τη βιβλιοθήκη του μου διέθεσε τα εγχειρίδια χρήσεως τοποθετημένων προγραμμάτων στον ηλεκτρονικό υπολογιστή για τη στατιστική ανάλυση, καθώς και τον Ειδικό Επιστήμονα της Πολυτεχνικής Σχολής, Δημήτριο Κλεφτούρη, για τη βοήθειά του στην προσαρμογή των δεδομένων της έρευνας στα παραπάνω προγράμματα.

Ευχαριστώ το Δασολόγο Χρ. Καραβαγγέλη και τον Τεχνολόγο δασοπονίας Λ. Ρωμανά του Δασαρχείου Λαμίας για τη βοήθειά τους κατά τις μετακινήσεις μου στην πειραματική επιφάνεια και κατά τη συλλογή των δειγμάτων.

Τέλος ευχαριστώ τους δικούς μου για την κατανόηση που έδειξαν στην προσπάθειά μου αυτή.

ΠΙΝΑΚΑΣ ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΩΝ

	σελίδα
ΕΙΣΑΓΩΓΗ	1
1. ΑΝΑΣΚΟΠΗΣΗ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑΣ	6
1.1. Το γένος <i>Abies</i>	6
1.11. Μορφολογικές ενδείξεις υβριδισμού μεταξύ <i>Abies alba</i> και <i>Abies cephalonica</i>	7
1.111. Τεχνητά υβρίδια	9
1.112. Φυσικά υβρίδια	9
1.12. Βοτανική περιγραφή της <i>Abies cephalonica</i> , Loudon	10
1.121. Γεωγραφική εξάπλωση	11
1.122. Μορφολογικοί χαρακτήρες	11
1.13. Βοτανική περιγραφή της <i>Abies alba</i> , Mill.	13
1.131. Γεωγραφική εξάπλωση	13
1.132. Μορφολογικοί χαρακτήρες	14
1.2. Ανάπτυξη της χημειοσυστηματικής	14
1.3. Παραλλακτικότητα τερπενίων στην οικογένεια Pinaceae ..	16
1.31. Χημειοσυστηματική στην οικογένεια Pinaceae	16
1.32. Ποικιλότητα τερπενίων μεταξύ ειδών	18
1.33. Ποικιλότητα τερπενίων μεταξύ δέντρων στη συστάδα	18
1.34. Ποικιλότητα τερπενίων μέσα στο ίδιο το δέντρο	19
1.35. Ποικιλότητα τερπενίων και ηλικία	19
1.36. Ποικιλότητα τερπενίων και εποχή	20
1.37. Ποικιλότητα τερπενίων και προέλευση	21
1.38. Ποικιλότητα τερπενίων και υβριδισμός	22
1.39. Γενετική των τερπενίων	23
1.4. Χημειοσυστηματικές έρευνες στο γένος <i>Abies</i>	25
1.41. Πρώτες έρευνες	25
1.42. Ποικιλότητα τερπενίων στο γένος <i>Abies</i>	26
1.43. Ποικιλότητα τερπενίων και υβριδισμός	29
1.44. Γενετική των τερπενίων στο γένος <i>Abies</i>	30

1.45. Σπουδαιότητα της τερπενικής σύνθεσης στην έρευνα ταξινόμησης και εξέλιξης των ειδών στο γένος <i>Abies</i> ...	30
1.46. Αναλύσεις τερπενίων της <i>Abies cephalonica</i> και της <i>Abies alba</i>	32
1.5. Ανάλυση μονοτερπενίων και αεριοχρωματογραφία	32
1.51. Μονοτερπένια στα κωνοφόρα	32
1.52. Μονοτερπένια και δειγματοληψία	33
1.53. Μονοτερπένια και πηγή ρητίνης	34
1.54. Συλλογή, προετοιμασία και διατήρηση των δειγμάτων	35
1.55. Λειτουργία της αεριοχρωματογραφικής συσκευής	36
1.56. Ποσοτικοί προσδιορισμοί	37
2. ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ	39
2.1. Γενικά	39
2.2. Τρόπος δειγματοληψίας στην πειραματική επιφάνεια	42
2.3. Εργαστηριακή ανάλυση μορφολογικών και ανατομικών χαρακτήρων των βελονών	43
2.4. Εργαστηριακή ανάλυση των μονοτερπενίων της ρητίνης στο φλοιό (cortex)	47
3. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ	50
3.1. Μορφολογικά αποτελέσματα	50
3.11. Πρώτη στατιστική προσέγγιση	50
3.12. Συσχετίσεις μεταξύ μορφολογικών - ανατομικών χαρακτήρων	55
3.13. Ποικιλότητα μορφολογικών - ανατομικών χαρακτήρων μέσα στις προελεύσεις	58
3.14. Γεωγραφική μορφολογική - ανατομική ποικιλότητα	61
3.2. Χημικά αποτελέσματα	83
3.21. Πρώτα ευρήματα	83
3.22. Ποικιλότητα μεταξύ δέντρων	87
3.23. Γεωγραφική ποικιλότητα τερπενίων	92
3.3. Σχέσεις μεταξύ μορφολογικών και χημικών χαρακτήρων	101
4. ΚΡΙΣΕΙΣ - ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ - ΠΡΟΤΑΣΕΙΣ	103

4.1. Φυτογεωγραφία και υβριδιαμός της Κεφαλληνιακής και λευκής ελάτης	103
4.2. Παραλλακτικότητα και διαφοροποίηση προελεύσεων	106
4.21. Μορφολογικοί - ανατομικοί χαρακτήρες	106
4.22. Χημικοί χαρακτήρες	111
ΠΕΡΙΛΗΨΗ	117
SUMMARY	121
ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ	125
ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ	168

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Η ποικιλότητα των ζωντανών οργανισμών αποτελεί-όπως η διαίω-ση και η εξέλιξη-ένα από τα βασικά γνωρίσματα της ζωής με τα οποία ασχολείται η επιστήμη της γενετικής.

Στους φυσικούς πληθυσμούς είναι χαρακτηριστική η ποικιλότητα μεταξύ γεωγραφικών περιοχών ενός είδους, μεταξύ εκθέσεων της ίδιας περιοχής, μεταξύ ατόμων της ίδιας έκθεσης και ακόμη μέσα σ'ένα και το αυτό άτομο.

Όλη αυτή η ποικιλότητα των μορφών δεν μπορεί να αποδοθεί μό-νο στις διαφορές του περιβάλλοντος και τούτο γιατί, μέσα σ'ένα πλη-θυσμό ενός είδους με ομοιόμορφες συνθήκες αναπτύξεως, είναι απίθανο να βρεθούν έστω και δύο άτομα ακριβώς όμοια. Επομένως μέρος της ποικιλότητας πρέπει να είναι έμφυτο, έχει δηλαδή κληρονομική βάση και μεταβιβάζεται από τους γονείς στους απογόνους.

Μέθοδοι υπολογισμού της γενετικής ποικιλότητας αναπτύχθηκαν και εφαρμόστηκαν στην αρχή για τη βελτίωση των ζώων και αργότερα επεκτάθηκαν σε φυτικούς πληθυσμούς. Κατά τη διάρκεια της δεκαετίας του '50 η εκτίμηση γενετικών παραμέτρων στους πληθυσμούς των δασι-κών δέντρων γενικεύεται και τα τελευταία 15 χρόνια σχεδιάζονται ει-δικά πειράματα υπολογισμού γενετικής ποικιλότητας.

Η τόσο μεγάλη έμφαση που δόθηκε στον υπολογισμό της ποικιλότη-τας των δασικών δέντρων οφείλεται στην παραδοχή, από μέρους των γε-νετιστών, του γεγονότος πως η γνώση της γενετικής δομής των πληθυ-σμών ενός είδους είναι το κλειδί στη θεαματική αύξηση της αποτελε-σματικότητας των προγραμμάτων βελτιώσεως.

Είναι βέβαιο πως στους φυσικούς πληθυσμούς υπήρχε πάντα κά-ποια μορφή γενετικής παραλλακτικότητας σε κάθε εποχή και περιβάλ-λον. Η φυσική επιλογή με τον τρόπο δράσης της ευνοούσε ορισμένους

Γεώργιος Νικολαΐδης
11/91

γενότυπους με συνέπεια τη μεταβολή της συχνότητας των γονιδίων στον πληθυσμό. Οι μεταλλάξεις, πηγή δημιουργίας νέων γονιδίων, μεταβάλλουν το γενετικό απόθεμα των πληθυσμών. Επίσης, όταν η γενετική παραλλακτικότητα δύο γειτονικών πληθυσμών δεν είναι ικανή να δώσει γενότυπους, που να μπορούν να προσαρμοστούν και να εποίκησουν σε ένα ενδιάμεσο περιβάλλον, τότε η δημιουργία υβριδίων μεταξύ τους δίνει τη λύση στο πρόβλημα με τη νέα παραλλακτικότητα που δημιουργεί. Τέλος, ο τρόπος πολλαπλασιασμού (εγγενής) των περισσότερων δασικών ειδών ευνοεί την ύπαρξη γενετικής ποικιλότητας (Πανέτσος 1979).

Κάτω από τη δράση των παραπάνω παραγόντων, που συντελούν στη μεταβολή της συχνότητας των γονιδίων και του γενετικού αποθέματος, προκύπτει παραλλακτικότητα που διακρίνεται σε τρία χαρακτηριστικά επίπεδα. Στη γεωγραφική, στη μεταξύ των συστάδων και σ' εκείνη μεταξύ των δέντρων της ίδιας συστάδας.

Η ύπαρξη γεωγραφικής παραλλακτικότητας είναι κοινό φαινόμενο για τα περισσότερα δασικά είδη δέντρων· είναι αποτέλεσμα γενετικών παραγόντων και παραγόντων του περιβάλλοντος καθώς και της αλληλεπίδρασης μεταξύ αυτών. Σ' ένα πρόγραμμα βελτιώσεως ενός είδους - που σκοπός του είναι η ανάπτυξη γενοτύπων που να ικανοποιούν κάποιο επιδιωκόμενο αποτέλεσμα - ο δασογενετιστής πρέπει να γνωρίζει τη φύση και το μέγεθος της παραλλακτικότητας των γενοτύπων για κάθε επίπεδο, που σημαίνει πειραματισμό σύμφωνα με τη μεθοδολογία που εφαρμόζει η δασική γενετική.

Η περίοδος που άρχισε η έρευνα της παραλλακτικότητας στα δασικά δέντρα συμπίπτει με την αρχή της ουσιαστικής δασικής γενετικής ερευνητικής προσπάθειας. Εφαρμόζεται άμεσος και έμμεσος τρόπος μελέτης και προσδιορισμού της φύσης της γενετικής παραλλακτικότητας.

Ο πρώτος τρόπος βασίζεται στη συγκριτική μορφολογική και ανατομική έρευνα δειγμάτων που πάρθηκαν από τους φυσικούς πληθυσμούς του είδους. Ο τρόπος όμως αυτός δεν επιτρέπει τον υπολογισμό των επιδράσεων γενοτύπου και περιβάλλοντος χωριστά.

Στο δεύτερο τρόπο η δειγματοληψία γίνεται από δέντρα συγκριτικών φυτειών προελεύσεων που ιδρύονται στο ίδιο περιβάλλον. Οι συ-

γκριτικές αυτές φυτείες προέρχονται από σπόρους δέντρων που συλλέγονται από αυτοφυείς πληθυσμούς σ' όλη τη γεωγραφική εξάπλωση του είδους που ερευνάται. Η φυτεία αυτή - στην οποία ο παράγοντας περιβάλλον διατηρείται σταθερός - και ο κατάλληλος στατιστικός σχεδιασμός μας επιτρέπουν τον υπολογισμό της συνολικής φαινοτυπικής παραλλακτικότητας μεταξύ πληθυσμών και απ' αυτή τον υπολογισμό των αντίστοιχων ποσοστών που οφείλονται στο περιβάλλον και στην κληρονομικότητα. Ακόμα είναι δυνατό να προσδιοριστούν οι τάσεις κληρονομικής ποικιλότητας μέσα στο είδος σε σχέση με το περιβάλλον, τη γεωγραφική εξάπλωση ή και τη γεωλογική ιστορία της περιοχής εξαπλώσεώς του.

Είναι αλήθεια πως στους κλάδους δασοκομικής και υλοχρηστικής γίνεται μεγάλη προσπάθεια να καθοριστούν μέσες τιμές ή μέσοι όροι χαρακτήρων για κάθε είδος χωριστά. Οι τιμές αυτές είναι πολύ χρήσιμες, όχι μόνο για το σχεδιασμό και τη διαχείριση ενός είδους, αλλά και για τη σύγκριση των μέσων αυτών τιμών κάθε χαρακτήρα με τις αντίστοιχες άλλων ειδών δέντρων. Αντίθετα η έρευνα στη γενετική και βελτίωση των δασοπονικών ειδών επιμένει πολύ στην παραλλακτικότητα των τιμών των χαρακτήρων μέσα στο είδος. Η παραλλακτικότητα αυτή μέσα στο είδος αντιπροσωπεύεται από ομάδες δέντρων ή φυλές συνδεδεμένες με διαφορετική γεωγραφική εξάπλωση, από συστάδες δέντρων και από μεμονωμένα δέντρα μέσα στις συστάδες. Τέτοιες μελέτες παραλλακτικότητας διευκολύνουν τη βαθύτερη κατανόηση των κρίσιμων παραγόντων-γενετικών και περιβάλλοντος - ώστε να μπορούμε να τους ερμηνεύσουμε και να τους χρησιμοποιήσουμε επωφελώς (Dorman 1976).

Τα αποτελέσματα της έρευνας πάνω στη γεωγραφική ποικιλότητα μπορούν να καθορίσουν περιοχές μέσα στη συνολική εξάπλωση του είδους, στις οποίες η επιλογή για βελτίωση να είναι περισσότερο αποτελεσματική.

Τα τελευταία χρόνια μεγάλης σπουδαιότητας έργο είναι η διατήρηση των δασικών γενετικών πόρων *ex situ* και *in situ* (conservation of forest genetics resources). Είναι λοιπόν αποφασιστικής σημασίας να γνωρίζουμε, ποια φυσική συστάδα του είδους θα επιλεγεί για

διατήρηση και τούτο γιατί συνήθως οι φυσικές συστάδες ενός είδους διαφέρουν σημαντικά μεταξύ τους στο μέγεθος και το είδος της γενετικής παραλλακτικότητας που περικλείουν. Απαραίτητη επομένως προϋπόθεση για την επιλογή αυτή είναι η διενέργεια βιοχημικών, μορφολογικών, φυσιολογικών και οικολογικών ερευνών για τον εντοπισμό των φυσικών εκείνων συστάδων που περικλείουν το μεγαλύτερο μέγεθος και επιθυμητό είδος γενετικής παραλλακτικότητας (Sakai et al, 1975).

Πέρα από την κλασική μέθοδο αναλύσεως μορφολογικών και ανατομικών χαρακτήρων, τα τελευταία 25 χρόνια, ένα νέο ταξινομικό εργαλείο, η χημειοταξινομική (chemotaxonomy) ή χημειοσυστηματική (chemo-systematics) μέθοδος αναλύσεως, μας προσφέρει χημικούς τώρα χαρακτήρες, οι οποίοι με μεγάλη επιτυχία χρησιμοποιούνται για την ταξινόμηση των ειδών και τον προσδιορισμό της παραλλακτικότητας των δέντρων μέσα στα είδη.

Από τα 30-40 αναγνωριζόμενα σήμερα είδη του γένους *Abies*, στα βουνά της ελληνικής χερσονήσου φύονται: 1. η κεφαλληνιακή ελάτη (*Abies cephalonica* Loudon), 2. η υβριδογενής ελάτη, (*Abies alba* X *Abies cephalonica*, *populus hybridogenus*, X *Abies Borisii regis*, Mattfeld) και 3. άτομα λευκής ελάτης (*Abies alba* Mill) στα βόρεια σύνορά μας. Καταλαμβάνουν έκταση 230.000 εκτάρια και αποτελούν το 30% περίπου των υψηλών δασών στη χώρα μας. Το 1980 η αξία της πρωτογενούς παραγωγής τους έφθασε τα 187.316.516 δρχ. (Υπ. Γεωργίας, Γεν. Δ/ση Δασών, πίνακες 1980) και χαρακτηρίζονται από την έντονη ανθρώπινη επέμβαση. Κατά τον Μπασιώτη (1956) είναι φυσικά ληλατημένα δάση. Από αιώνες και μέχρι το 1950 περίπου, οπότε άρχισε η έντονη και συστηματική δασοπονική δραστηριότητα στη χώρα μας, βρίσκονταν κάτω από αλόγιστη εκμετάλλευση, κακομεταχείριση και έντονη βόσκηση, χωρίς καμιά φροντίδα για αναγέννηση, προστασία και δασοκομική βελτίωση.

Με την έρευνα της παραλλακτικότητας των πληθυσμών των ελληνικών ελατοσυστάδων έχουν ασχοληθεί διάφοροι ερευνητές. Οι μέθοδοι που εφαρμόστηκαν ήταν περιγραφικές και γιαυτό και υποκειμενικές. Εξαίρεση αποτελούν η μονογραφία για την κεφαλληνιακή ελάτη (Panetsos

1975) καθώς και ο προσδιορισμός της ποικιλότητας χαρακτήρων των κώνων και σπόρων της (Πανέτσος 1976).

Η παρούσα έρευνα σχεδιάστηκε για να εκτιμηθούν με ακρίβεια και σαφήνεια η φύση και το μέγεθος της γενετικής ποικιλότητας των πληθυσμών της ελληνικής ελάτης - προϋπόθεση αναγκαία για ένα πρόγραμμα βελτιώσεως - με τη μελέτη χημικών, μορφολογικών - ανατομικών χαρακτήρων.

Πέρα από τον παραπάνω κύριο σκοπό επιδιώκεται:

- α) να καθοριστεί η έκταση της ροής των γονιδίων (gene flow) σ' ένα από τα κλασικά παραδείγματα υβριδισμού μεταξύ της *Abies alba* και *Abies cephalonica*.
- β) να ερευνηθούν οι σχέσεις μεταξύ των ανιχνευθέντων μονοτερπενίων της ρητίνης (χημικών χαρακτήρων) και οι πιθανοί τρόποι κληρονομησης τούτων.
- γ) να αποκαλυφθούν ενδεχόμενες σχέσεις μεταξύ χημικών και μορφολογικών χαρακτήρων, με σκοπό την κατασκευή μοντέλου προσδιορισμού μορφολογικών φαινοτύπων από χημικά δεδομένα.
- δ) να προσδιοριστούν ποιοτικά και ποσοτικά τα μονοτερπένια της ρητίνης στο φλοιό της *Abies cephalonica* και του υβριδίου "X *Abies Borisii regis*" και
- ε) να κατασκευασθεί ένα μοντέλο με μορφολογικούς-ανατομικούς και χημικούς χαρακτήρες για την ταυτοποίηση των διαφόρων προελεύσεων της ελληνικής ελάτης.

1. ΑΝΑΣΚΟΠΗΣΗ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑΣ

1.1. Το γένος *Abies*

Το γένος *Abies* Miller είναι από τα σπουδαιότερα μέλη της οικογένειας των *Pinaceae*. Τα πολυάριθμα είδη των *Abies* βρίσκονται διασκορπισμένα στα δάση της Ευρώπης, Ασίας, Αμερικής και βόρειας Αφρικής. Στις περισσότερες περιοχές εξαπλώσεώς της η ελάτη συγκροτεί σπουδαία οικονομικά δάση.

Το όνομα "Ελάτη" αναφέρεται για πρώτη φορά από τον Πλίνιο, το 77 μ.χ. στη "Φυσική Ιστορία" του. Όμως ο Miller ήταν εκείνος που περιέγραψε την ελάτη σαν ξεχωριστό γένος το 1754. Από την εποχή του Miller το γένος *Abies* έχει μελετηθεί πολλές φορές. Μονογραφίες για το γένος έχουν γράψει οι Endlicher (1847), Viguié και Gausson (1928-1929), Franco (1950) και Liu (1971). Για την ταξινόμηση των ειδών στο γένος χρησιμοποιήθηκαν κυρίως μορφολογικοί και ανατομικοί χαρακτήρες.

Το γένος *Abies* διαφέρει σε πολλούς μορφολογικούς χαρακτήρες από τα άλλα της οικογένειας των *Pinaceae*. Ο σπουδαιότερος χαρακτήρας του γένους *Abies* είναι οι όρθιοι κώνοι με τα απολεπιζόμενα καρπόφυλλα.

Οι συγγενικές σχέσεις μεταξύ των διαφόρων γενών της οικογένειας *Pinaceae* δεν έχουν κατανοηθεί πλήρως, αλλά ο Liu (1971) υποστηρίζει πως το γένος *Abies* βρίσκεται πλησιέστερα προς το γένος *Keteleeria*.

Αν και το γένος *Abies* έχει πολύ μεγάλη γεωγραφική εξάπλωση και πολλά έχουν γραφεί για τα διάφορα είδη του γένους, η εξελικτική του ιστορία παραμένει ακόμη αδιευκρίνιστη. Συστηματικοί βοτανολόγοι έχουν βρεθεί επανειλημμένα σε διαμετρικά αντίθετες θέσεις στον καθορισμό των ειδών στο γένος. Ο Liu (1971) ανεβάζει τον αριθμό των ειδών στα 70, οι Viguié και Gausson (1928-1929) παραδέχονται 52, οι Dallimore και Jackson (1948) 42 και ο Sargent (1926) αναφέρει 33.

Πολλές από τις παρατηρούμενες αντίθετες απόψεις στην έρευνα του γένους *Abies* προκαλούνται από το σχηματισμό συμπλόκων ειδών (complexes). Δύο τύποι συμπλόκων αναγνωρίζονται σήμερα και περιγράφονται από τον Wang (1961). Ο πρώτος ονομάζεται "πολυτυπικό σύμπλοκο είδος" (polytypic species complex). Σ' αυτή την περίπτωση ένας εκτεταμένος πληθυσμός του είδους περιλαμβάνει μερικούς τύπους περισσότερο ή λιγότερο ευδιάκριτους. Ο δεύτερος τύπος αναφέρεται ως "βαθμιαία διαφοροποιημένο σύμπλοκο είδος" (intergraded species complex). Εδώ δύο ή περισσότερα ευκρινή είδη συμπλέκονται (ενώνονται) και σχηματίζουν με υβριδισμό έναν αριθμό ενδιάμεσων τύπων. Ο πρώτος τύπος, "πολυτυπικό σύμπλοκο είδος" είναι σχετικά σπάνιος, ενώ ο δεύτερος, "βαθμιαία διαφοροποιημένο σύμπλοκο είδος", είναι κοινός και προκαλεί πολλά σφάλματα στην ταξινόμηση των ειδών στο γένος.

Το "βαθμιαία διαφοροποιημένο σύμπλοκο είδος" προκαλεί στους πληθυσμούς μεγάλη ποικιλότητα που δύσκολα περιγράφεται, αν είναι συνεχής ή διακεκομμένη. Παραδείγματα για την ύπαρξη των παραπάνω συμπλόκων αφορούν στην ελάτη. Ο Mattfeld (1925) ανέφερε την παρουσία ενδιάμεσων τύπων μεταξύ της *Abies alba* και *Abies cephalonica* στη χώρα μας. Στην Αμερική η *Abies balsamea* και η *Abies fraseri* (Bacuris and Hansen, 1965) καθώς επίσης η *Abies balsamea* με την *Abies lasiocarpa* (Moss, 1959) κατέχουν περιοχές με ενδιάμεσους τύπους.

1.11. Μορφολογικές ενδείξεις υβριδισμού μεταξύ *Abies alba* και *Abies cephalonica*

Κατά την πλειόκαινο εποχή, λόγω των γεωγραφικών και οικολογικών αποχωρισμών, η βασική μορφή ελάτης που κάλυπτε τον Αιγαϊακό χώρο διαφοροποιήθηκε και η *Abies Nordmanniana* Sprach εποίκησε στον Καύκασο, η *Abies bornmuelleriana* Mattfeld στη Βόρεια Μ. Ασία, η *Abies cephalonica* στην ψηλότερη περιοχή του Αιγαϊακού χώρου (στο νότιο τμήμα της σημερινής Βαλκανικής χερσονήσου) και η *Abies alba* στην ορεινή μεσευρωπαϊκή περιοχή.

Τόσο η λευκή (*Abies alba*) όσο και η κεφαλληνιακή (*Abies cephalonica*) κατά την πλειόκαινο εποχή αποτελούσαν δυο καθαρές γραμμές, είδη σταθερά, συγγενή, χωρίς ποικιλίες (Mattfeld 1930).

Κατά τους Adamovic (1909), Mattfeld (1927, 1930), Turilli (1929), Zoller (1960) και Kral (1979) η εποχή των παγετώνων υποχρέωσε τη λευκή ελάτη να κινηθεί προς νότο, τη δε κεφαλληνιακή από τα μεγάλα υψόμετρα προς χαμηλότερες και θερμότερες θέσεις. Κατά τη διάρκεια των μετακινήσεων αυτών τα δύο είδη ήλθαν σε επαφή και από τις διασταυρώσεις προήλθε υβριδογενής πληθυσμός, *populus hybridogenus* (*X Abies Borisii regis*, Mattfeld 1927, 1930). Η αποχώρηση αργότερα των παγετώνων μετατόπισε προς βορρά τη λευκή ελάτη και ο ενδιάμεσος χώρος καταλήφτηκε από υβρίδια των δύο ειδών.

Τα άτομα των πληθυσμών ελάτης στα βουνά της κεντρικής Ελλάδας ή έχουν χαρακτήρες της κεφαλληνιακής και της λευκής ελάτης ή φέρουν χαρακτήρες ενδιάμεσους των δύο ειδών. Κατά τον τελευταίο αιώνα, βοτανικοί διεκρίναν διάφορα είδη στο χώρο της τυπικής κεφαλληνιακής ελάτης, όπως: *Abies panahaica* Heldr και *Abies reginae* Amalidae Heldr. στην Πελοπόννησο, *Abies Apollinis* Link στον Παρνασσό και *Abies borissii regis* var. *pseudocilicica* (Guinier et Maire) Viguié et Gausson στο Άγιο Όρος. Ο Mattfeld (1927) που επισκέφθηκε τις παραπάνω περιοχές δεν μπόρεσε να βρει σαφείς διαφορές μεταξύ των παραπάνω ειδών και της ελάτης που φύεται στο βουνό Αίνος της Κεφαλληνίας. Ο Liu (1971) στη μονογραφία του γένους *Abies* ταξινομεί την ελάτη του Παρνασσού μαζί με την *Abies equi-trojani* του βουνού Ίδα στη ΒΔ Μ. Ασία.

Τελευταία οι Μπασιώτης (1956), Παναγιωτίδης (1965) και Panetsos (1975) αναφέρουν πως βρήκαν χαρακτήρες της λευκής ελάτης ακόμη και σε πληθυσμούς της νότιας Πελοποννήσου. Ο Stebbins (1950) θεωρεί τους υβριδογενείς πληθυσμούς της βόρειας Ελλάδας σαν την αρχή της δημιουργίας νέας φυλής μέσω του υβριδισμού. Οι Ντάφης (1973) και Αθανασιάδης (1978) κατατάσσουν την κεφαλληνιακή και την υβριδογενή ελάτη σε διαφορετικές φυτοκοινωνικές ζώνες. Σε συγκριτική κυτολογική έρευνα της κεφαλληνιακής ελάτης, της λευκής ελάτης και του υβριδίου δεν βρέθηκαν σημαντικές διαφορές στη δομή των χρωμοσώμων

(Mergen και Burley 1964, Μουταλίας και Ιλλίης 1975).

Στη μονογραφία του για την κεφαλληνιακή ελάτη ο Panetsos (1975), στηριζόμενος σε παρατηρήσεις πειράματος κοινού περιβάλλοντος ελάτης, δεν διακρίνει είδη ή ποικιλίες στους πληθυσμούς της τυπικής κεφαλληνιακής ελάτης και δεν βρίσκει καμιά ομοιότητα της ελάτης του βουνού Παρνασσός με την ελάτη *equi-trojani*.

Επίσης στην εργασία "ποικιλότητας χαρακτήρων των κώνων και σπόρων της ελληνικής ελάτης" (Πανέτσος 1976) υποστηρίζεται πως σε πολλά άτομα ο χαρακτήρας "μήκος βρακτίου των κώνων" είναι περισσότερο γνώρισμα της *Abies cilicica* της Μ. Ασίας, της *Abies pinsapo* της Ισπανίας και της *Abies numidica* της Αλγερίας και όχι της *Abies alba*.

Έτσι από τις αντικρουόμενες πολλές φορές απόψεις πολλών ερευνητών, προκύπτουν πολλά ερωτηματικά γύρω από το όλο θέμα του υβριδισμού και της εξέλιξης της ελληνικής ελάτης.

1.111. Τεχνητά υβρίδια

Ο πίνακας 1 (Panetsos 1975) μας δίνει τις μέχρι σήμερα πετυχημένες διασταυρώσεις της *Abies cephalonica* με άλλα είδη.

1.112. Φυσικά υβρίδια

Το κλασικό υβρίδιο *A. X borissii regis* Mattf. που περιγράφηκε από τον Mattfeld το 1927 και το 1930 και η *A. nebrodensis* θεωρείται υβρίδια μεταξύ της *A. cephalonica* και *A. alba* (Liu 1971).

Η *A. X bornmuelleriana* θεωρήθηκε σαν υβρίδιο μεταξύ της *A. cephalonica* και της *A. nordmanniana* από τον Flous (1963) (κατά Panetsos 1975), αν και ο Mattfeld (1930) το θεωρεί και αυτό υβρίδιο μεταξύ της *A. alba* και *A. cephalonica*.

Στη βορειοδυτική Τουρκία η *Abies equi-trojani* θεωρήθηκε, μετά από μορφολογικές μελέτες και έρευνες πάνω στη γύρη, από τον Aytug (1959) (κατά Panetsos 1975) σαν ενδιάμεσος τύπος της *A. cephalonica* και *A. X bornmuelleriana*.

	Abies cephalonica	A. cephal. var. Apollinis	A. koreana	A. recurvata	A. alba	A. homolepis	Date reported	Author
♂	X ¹				X ²		1964 ¹ 1965 ²	Mergen et al. Bassiotis (Personal communication)
	X		X	X		X	1964	Mergen et al.
	X						1898	Sargent (Klaehn and Winieski)
	X						1949	Harkens (Klaehn and Winieski)
	X						1960	Chiasson
		X					1964	Mergen et al.
		X					1964	Mergen et al.
		X					1964	Mergen et al.

Πίνακας 1. Τα μέχρι σήμερα γνωστά πετυχημένα υβρίδια της *Abies cephalonica* τόσο σαν μητέρα όσο και σαν πατέρας (Panetsos 1975).

1.12. Βοτανική περιγραφή της *Abies cephalonica*, Loudon

Ο Θεόφραστος την ονομάζει "αρσενική ελάτη". "Ελάτη δ' ἔστιν ἢ μὲν ἄρρην, ἢ δὲ θήλεια, διαφορὰν δ' ἔχουσι τοῖς φύλλοις. Ὅξύτερα γὰρ καὶ κεντητικώτερα τοῦ ἄρρενος καὶ ἐπεστραμμένα μᾶλλον, δ' ὃ καὶ οὐλότερον τῆ ὄψει φαίνεται τό δένδρον ὄλον" (Φυτῶν Ἱστορία III 9).

Πρώτος περιέγραψε την κεφαλληνιακή ελάτη το 1838 ο Loudon. Τα δενδρύλλια είχαν προέλθει από σπόρους δασών ελάτης της Κεφαλληνίας που στάλθηκαν στην Αγγλία το 1824. Από τότε μέχρι σήμερα πολλοί ξένοι και Έλληνες Δασολόγοι - Βοτανικοί έχουν περιγράψει την κεφα-

ληνιακή ελάτη.

1.121. Γεωγραφική εξάπλωση

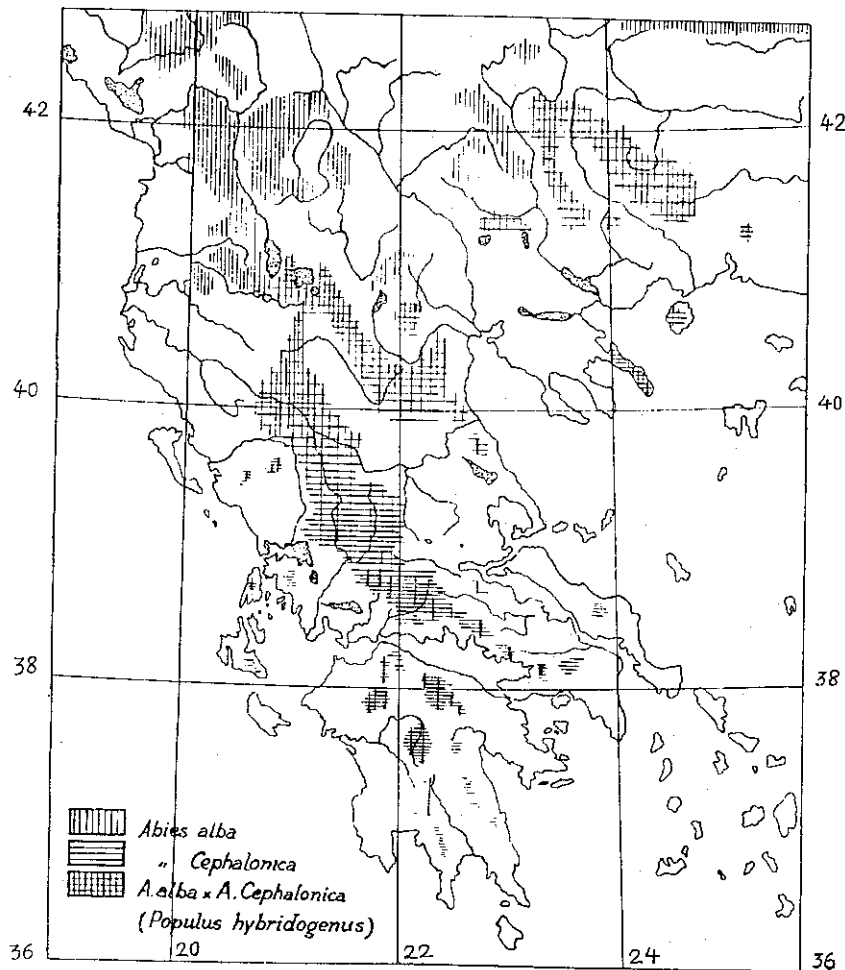
Δεν μπορούν να δοθούν σαφή όρια εξαπλώσεως της κεφαλληνιακής ελάτης λόγω υπάρξεως υβριδίων της με τη λευκή ελάτη.

Η κεφαλληνιακή ελάτη εμφανίζεται στα βουνά από τον Ταύγετο μέχρι την Ὀρθρυ (37^ο μέχρι 39^ο βόρειο γεωγραφικό πλάτος) και από την Κεφαλληνία μέχρι την Εύβοια (20^ο μέχρι 24^ο ανατολικό γεωγραφικό μήκος), χάρτης 1.

1.122. Μορφολογικοί χαρακτήρες

Η κεφαλληνιακή ελάτη είναι είδος με 12 χρωμόσωμα (Tischler 1927, Mergen and Burley 1964).

Κατά τους Μπασιώτη (1956), Panetsos (1975), Πανέτσο (1976) και Τσουμή - Αθανασιάδη (1981) έχει βελόνες μήκους 10 - 35mm και πλάτους 2 - 3mm. Παρατηρούνται διάφορες μορφές (ετεροφυλλία) ανάλογα κυρίως με τις συνθήκες φωτισμού, τη θέση των κλάδων, την ηλικία και κατευθύνονται ακανόνιστα προς τα πάνω και πλάγια. Οι φωτοβελόνες είναι δύσκαμπτες, παχιές, οξύληκτες, με υπόδερμα παχύ και στόματα περισσότερα. Οι σκιοβελόνες είναι σε δύο σειρές διαταγμένες, της κάτω πλευράς του κλάδου μακρύτερες της άνω (ανισοφυλλία), μαλακώτερες, κοντότερες και με λεπτότερο υπόδερμα. Όλες οι βελόνες φέρουν δεξιά και αριστερά της τρίπιδας λευκές γραμμές που η κάθε μια έχει 5 - 9 σειρές στομάτων. Δύο ρητινοφόροι αγωγοί εφάπτονται του κάτω υποδέρματος, πάντοτε στις σκιοβελόνες και συνήθως στις βελόνες των κατωτέρων κλάδων, ενώ στις περισσότερο φωτιζόμενες βελόνες βρίσκονται μέσα στο παρέγχυμα. Για τη θέση των ρητινοφόρων αγωγών ο Panetsos (1975), έπειτα από εκτεταμένη έρευνα, συμπεραίνει πως στην κεφαλληνιακή ελάτη υπάρχουν δύο τύποι δέντρων. Ένας με τους ρητινοφόρους αγωγούς των βελονών πάντοτε εφαπτόμενους σ' όλο το ύψος του δέντρου και ένας με τους αγωγούς των βελονών εφαπτόμενους μέχρι ορισμένο ύψος από τη βάση του δέντρου, πέρα του οποίου οι ρητινοφόροι αγωγοί γίνονται ενδιάμεσοι. Το υπόδερμα συνήθως είναι παχύτοι-



Χάρτης 1. Εξάπλωση της Κεφαλληνιακής και της υβριδογενούς ελάτης στην Ελλάδα (κατά Mattfeld, Μπασιώτη και Πανέτσο).

χο (2-4 σειρές κυττάρων). Η βάση των βελονών ανοιχτοπράσινη, περιεστραμμένη, με ουλές κυκλικές χωρίς να εξέχουν μετά την πτώση των βελονών. Οι Τσουμής και Αθανασιάδης (1981) περιγράφουν ως εξής τους παρακάτω χαρακτήρες:

Οφθαλμοί: Ωσειδείς, οξείς, περιχυμένοι με πολλή ρητίνη, συνήθως ανά τέσσερις, σχηματίζουν πραγματικούς σπονδύλους. Σκεπάζονται από αδρά λέπια με καστανπό χρώμα.

Κλαδίσκοι: Οι ετήσιοι είναι τελείως γυμνοί, στιλπνοί, καστανποί.

Άνθη: Μονογενή. Φυτό μόνοικο. Τα αρσενικά είναι κόκκινοι ίουλοι, στο κάτω μέρος των ετήσιων βλαστών και στις μασχάλες των βελονών. Τα θηλυκά στην άκρη των ετήσιων βλαστών, με μορφή όρθιων, κιτρινοπράσινων κωνίσκων. Άνθηση Μάιο - Ιούνιο.

Κώνιοι: Όρθιοι σαν κεριά, κυλινδρικοί, πρασινοκαστανοί, με κορυφή κωνική (οξεία), μήκους 12-20 εκ., περιχυμένοι με πολλή ρητίνη. Καρπόφυλλα με σφηνοειδή βάση, προς τα πάνω πλατιά στρογγυλεμένα. Καλυπτήρια σφηνοειδή, μακρύτερα από τα καρπόφυλλα, προβάλλουν με την οξύληκτη κορυφή τους. Μετά την ωρίμαση των κώνων, τα καρπόφυλλα πέφτουν αμέσως και παραμένει μόνο ο κεντρικός άξονας. Ωρίμαση Σεπτέμβριο - Οκτώβριο του χρόνου ανθήσεως.

Σπόροι: Τριγωνικά ωσειδείς, ανοιχτά καστανόχρωμοι, με κύστες αιθερίων ελαίων και ξανθόχρωμο πτερύγιο που τους περιβάλλει σαν χλαμύδα (μανδύας).

1.13. Βοτανική περιγραφή της *Abies alba*, Mill.

1.131. Γεωγραφική εξάπλωση

Η *Abies alba* σχηματίζει δάση στη Γαλλία, Ελβετία, Ιταλία, Αυστρία, Γερμανία, Τσεχοσλοβακία, Ρουμανία, Πολωνία, Ουγγαρία, Δυτική Ρωσία και Βαλκανική χερσόνησο μέχρι των βορείων ελληνικών συνόρων, όπου και τα νοτιώτερα όρια εξαπλώσεώς της. (Κοντός 1921, Mattfeld 1930, Μπασιώτης 1956, Παπαϊωάννου 1957, Βολιώτης και Αθανασιάδης 1971, Liu 1971 και Τσουμής - Αθανασιάδης 1981).

1.132. Μορφολογικοί χαρακτήρες

Βελόνες: Ακρόκοιλες, 15-30 mm μήκος, 2-3 mm πλάτος, με αβαθή αύλακα στην πάνω επιφάνεια. Στο κάτω μέρος της κόμης και τους σκιαζόμενους κλάδους οι βελόνες διατάσσονται σε δύο σειρές, με μορφή χτένας (*Abies pectinata*). Οι ρητινοφόροι αγωγοί είναι μέσα στο παρέγχυμα και το υπόδερμα είναι λεπτό. Υπάρχουν δύο ζώνες στομάτων δεξιά και αριστερά της τρίπιδας.

Οφθαλμοί: Ωσειδείς, κωνικοί, χωρίς ρητίνη.

Κλαδίσκοι: Οι κλαδίσκοι του πρώτου έτους είναι φαιοί και φέρουν καστανωπά τριχίδια.

Κώνοι: Όρθιοι σαν κεριά, ανοικτού καστανού χρώματος, κυλινδρικοί, 10-16 cm μήκος, 3-5 cm διάμετρος, χωρίς ρητίνη. Τα καρπόφυλλα σφαινοειδή, πλάτους 20-30 mm. Τα καλυπτήρια λέπια εξέχουν από τα καρπόφυλλα.

Σπόροι: Τριγωνικοί, με κύστεις αιθερίων ελαίων και καστανοϊώδες πτερύγιο που τους περιβάλλει σε χλαμύδα.

1.2. Ανάπτυξη της χημειοσυστηματικής

Τα τελευταία χρόνια, ο κλάδος της χημειοταξινομίας ή χημειοσυστηματικής (chemotaxonomy ή chemosystematics) αναπτύχθηκε σημαντικά. Αυτό έγινε, γιατί ο ενδιαφερόμενος αναλυτής είχε στη διάθεσή του πολλά, μεγάλης ακρίβειας και γρήγορα αναλυτικά όργανα. Η ιδέα για τη χρησιμοποίηση χημικών συστατικών ως ανεξάρτητων χαρακτηρισμών στην ταξινόμηση των φυτών, βασίστηκε στο γεγονός, πως ο σχηματισμός των περισσότερων χημικών ουσιών στα φυτά βρίσκεται κάτω από γενετικό έλεγχο, όπως συμβαίνει με τους μορφολογικούς και ανατομικούς χαρακτήρες. Με βάση λοιπόν αυτή την παράλληλη πορεία θα πρέπει να αναμένεται συμφωνία στις ταξινομήσεις που επιχειρούνται τόσο με μορφολογικούς-ανατομικούς χαρακτήρες όσο και με χημικούς (Erdtman, 1963). Οι Alston και Turner (1963) υποστηρίζουν πως μερικές χημικές ουσίες μπορούν με μεγάλη ακρίβεια να περιγράψουν έναν πληθυσμό και να εντοπίσουν διαφορές τόσο μεταξύ πληθυσμών όσο και

μέσα στους ίδιους τους πληθυσμούς.

Τα μορφολογικά χαρακτηριστικά αποτέλεσαν και αποτελούν την κύρια πηγή πληροφόρησης για συστηματικούς (ταξινομικούς) σκοπούς. Αυτό συμβαίνει για δύο λόγους: (Cronquist 1973)

- α) γιατί εύκολα παίρνουμε τις σχετικές πληροφορίες και
- β) γιατί ο άνθρωπος είναι προσαρμοσμένος να δέχεται πρώτα τα ορατά χαρακτηριστικά.

Όλοι όμως οι μορφολογικοί και ανατομικοί χαρακτήρες έχουν χημική προέλευση. Αυτή η ίδια η ζωή είναι ένα χημικό φαινόμενο.

Τα φύλλα, τα άνθη, οι καρποί ή οποιαδήποτε άλλη μορφολογική δομή που παρατηρούμε είναι αποτέλεσμα σύνθετων χημικών αλληλεπιδράσεων. Αυτοί που τελικά εννοούνται ως χημικοί χαρακτήρες στην ταξινόμηση είναι εκείνοι που δεν έχουν μια συγκεκριμένη -φανερή- μορφολογική έκφραση. Έτσι οι χημικοί χαρακτήρες είναι πλησιέστεροι προς το γονίδιο, (γονίδιο → ένζυμο → χημικοί χαρακτήρες → μορφολογικοί-ανατομικοί χαρακτήρες) και επηρεάζονται πολύ λίγο από το περιβάλλον σε σχέση με τους μορφολογικούς.

Τα πρώτα βήματα της βιοχημικής συστηματικής τοποθετούνται σύγχρονα με την πρώτη ανάπτυξη της Βοτανικής και τη χρήση των φυτών στην ιατρική. Για παράδειγμα, ο John Lindley (1853) χαρακτήριζε την οικογένεια *Gentianaceae* από την πικρή της γεύση. Τέτοιες παρατηρήσεις ήταν πολύ κοινές μέχρι το δεύτερο μισό του 19^{ου} αιώνα, οπότε και άρχισε να εκτιμάται η αξία των χημικών συστατικών στην ταξινόμηση των φυτών. Η Abbott (1887) κατέληξε στο συμπέρασμα πως μέχρι τότε είχε γίνει συγκριτικά πολύ λίγη μελέτη των χημικών συστατικών στα φυτά από βοτανικής καθαρά πλευράς και πως τώρα ένα νέο πεδίο έρευνας ξανοιγόταν που υποσχόταν πολλά.

Πρωτοπόρος στην προσπάθεια εφαρμογής συγκριτικής χημείας στην ταξινόμηση ήταν ο J.B. McNair. Σε μια από τις πρώτες έρευνές του (1929) ανέλυσε πάνω από 300 έλαια, λίπη και ρητίνες που ανήκαν σε 23 οικογένειες και βρήκε πως συγγενή φυτά είχαν σχεδόν και όμοια χημικά συστατικά.

Ο ίδιος το (1935) δημοσιεύει άλλη εργασία με τον τίτλο "Εξελι-

κτική πορεία των αγγειοσπέρμων πάνω σε χημική βάση" και συμπεραίνει πως τα φυτά μπορούν να ταξινομηθούν σύμφωνα με τις χημικές ουσίες που παράγουν. Ακόμη προσθέτει πως η χημική ταξινόμηση μπορεί να συγκριθεί με τη μορφολογική ή να χρησιμοποιηθεί σαν συμπληρωματική αυτής. Στην περίπτωση των αγγειοσπέρμων η χημική ταξινόμηση παίζει σημαντικό ρόλο στο σχεδιασμό του πιθανού φυσικού συστήματος της εξελικτικής τους ιστορίας.

Η αξία και οι εφαρμογές της χημειοσυστηματικής αναλύονται στα βιβλία των Swain (1963) και Aiston and Turner (1963).

Ο Erdtman (1963) συμπεραίνει πως ένα από τα πλεονεκτήματα της ταξινόμησης των φυτών με χημικά χαρακτηριστικά είναι το ότι αυτή βασίζεται σε μοριακά χαρακτηριστικά τα οποία, όχι μόνο βρίσκονται κάτω από γενετικό έλεγχο, αλλά και μπορούν να εκτιμηθούν με ακρίβεια. Ενώ, αντίθετα, πολλοί μορφολογικοί χαρακτήρες όχι μόνο δεν μπορούν να εκτιμηθούν επακριβώς, αλλά υφίστανται και τροποποιήσεις κάτω από την επίδραση του περιβάλλοντος.

Μια επισκόπηση της βιβλιογραφίας (Heegnauer 1962, Aiston και Turner 1963, Swain 1963, Harborne 1967, Turner 1969, Heywood 1973) δείχνει πως τα δευτερεύοντα προϊόντα ή φυτικά εκχυλίσματα, όπως ονομάζονται, είναι τα περισσότερο κατάλληλα για χημικές συστηματικές έρευνες. Τέτοια είναι: οι φαινόλες, οι αρωματικές ενώσεις, τα αλκαλοειδή και τα τερπένια.

Στα δασικά δέντρα τα τερπένια και ιδιαίτερα τα "μονοτερπένια" είναι εκείνα που έχουν ερευνηθεί περισσότερο και που συγκεντρώνουν όλες τις προϋποθέσεις καταλληλότητας (Erdtman 1963), δηλ. ευρεία κατανομή σ' όλο το φυτικό βασίλειο, χημική πολυπλοκότητα, δομική πολικότητα, φυσιολογική σταθερότητα, εύκολη απομόνωση και αναγνώριση.

1.3. Παραλλακτικότητα τερπενίων στην οικογένεια Pinaceae

1.3.1. Χημειοσυστηματική στην οικογένεια Pinaceae

Η ταξινόμηση των κωνοφόρων με χημικούς χαρακτήρες άρχισε στις αρχές του αιώνα μας. Οι πρώτες έρευνες ασχολήθηκαν με τον εντοπι-

σμό και την αναγνώριση τερπενικών ενώσεων στα διάφορα είδη. Οι Simonsen και Rao (1922) πιστοποίησαν την ύπαρξη του μονοτερπενίου "undecane" στην *Pinus excelsa*. Το 1923 ο Simonsen ανίχνευσε δικυκλικά *Sequiterpene*s στην *Pinus gerardiana*. Οι Foot και Miron (1934) βρήκαν "undecane" στην *Pinus monticola*. Ο Uhl (1935) εργαζόμενος με την *Pinus sabiniana* πιστοποίησε "non-heptane" τερπένια. Οι αναλύσεις αυτές υπήρξαν και το πρώτο βήμα στην ανάπτυξη της χημειοσυστηματικής.

Ο Schorger (1913) εξέτασε τα τερπένια της ρητίνης σε μερικά είδη πεύκης και κατέληξε στο συμπέρασμα πως για κάθε είδος πεύκης υπάρχει και χαρακτηριστική σύνθεση τερπενικών σωμάτων που κάνει δυνατή την αναγνώρισή τους. Ο ίδιος ερευνητής χαρακτηρίζει την *P. contorta* σε μια πεύκη με μεγάλη περιεκτικότητα σε "phellandrene", ενώ την *P. ponderosa* με μεγάλη περιεκτικότητα σε "limonene".

Ένας από τους πρώτους υπέρμαχους της συστηματικής (ταξινόμησης) των φυτών με χημικές αναλύσεις ήταν ο H.T. Miron. Το εκτεταμένο του έργο πάνω στα τερπένια της ρητίνης του γένους *Pinus* περιλαμβάνεται σε μια έκδοση της δασικής υπηρεσίας των Η.Π.Α. το 1961. Ενωρίτερα, το 1948, συμπεραίνει πως η βιοχημική ταξινόμηση θα μπορούσε να αναθεωρήσει σε ορισμένες περιπτώσεις τη βοτανική και συγχρόνως οι χημικοί χαρακτήρες θα μπορούσαν να χρησιμοποιηθούν στην ταξινόμηση παράλληλα με τους μορφολογικούς, εκεί που μόνοι οι δεύτεροι αποτυγχάνουν. Ο ίδιος ερευνητής το 1948 αναφέρει περιπτώσεις συγγενών ειδών πεύκης που έχουν και παραπλήσια τερπενική σύνθεση. Για παράδειγμα, η *P. pinea* και η *P. rigida* var. *serotina* συνθέτουν και οι δύο "1-limonene". Υπάρχουν όμως και περιπτώσεις που είδη, αν και θεωρούνται συγγενή, έχουν διαφορετικά τερπένια. Ένα ενδιαφέρον παράδειγμα είναι εκείνο της *P. ponderosa* και της *P. jeffreyi*. Πολλοί θεωρούν την *P. jeffreyi* ποικιλία της *P. ponderosa* ή τουλάχιστο πολύ συγγενές είδος. Όμως ο Miron βρήκε σαν κύριο συστατικό της ρητίνης για την *P. ponderosa* το "α-pinene", ενώ αντίστοιχα για την *P. jeffreyi* το "heptane", το οποίο δεν ανήκει στα τερπενικά σώτα. Έτσι ο Miron έφθασε στο συμπέρασμα πως μερικές αλλαγές στη

μέχρι τότε ταξινόμηση των ειδών στο γένος θεωρούνταν αναγκαίες.

1.32. Ποικιλότητα τερπενίων μεταξύ ειδών

Οι πρώτες αναλύσεις των τερπενίων στην οικογένεια Pinaceae, όπως είδαμε παραπάνω, περιορίστηκαν στον εντοπισμό και ταυτοποίηση μεμονωμένων τερπενίων στα διάφορα είδη. Τα ευρήματα αυτά χρησίμευαν στον καθορισμό μιας χαρακτηριστικής τερπενικής σύστασης για κάθε είδος. Δυστυχώς μια απλή μέτρηση ή απεικόνιση ενός είδους με μια ανάλυση δεν δίνει ρεαλιστική εικόνα της τερπενικής σύνθεσης του είδους. Ο Von Rudloff (1969) βρήκε πως η σύνθεση των τερπενίων της ρητίνης στην οικογένεια Pinaceae παρουσιάζει χαρακτηριστική ποικιλότητα. Το εύρος και η φύση της ποικιλότητας αυτής θεωρούνται καθοριστικής σημασίας παράμετροι για λύσεις σε ταξινομικά αδιέξοδα και θα πρέπει να λαμβάνονται σοβαρά υπόψη στην περιγραφή των διαφόρων ειδών.

1.33. Ποικιλότητα τερπενίων μεταξύ δέντρων στη συστάδα

Πολλά είδη και γένη εμφανίζουν μεγάλη τερπενική ποικιλότητα μεταξύ των δέντρων της ίδιας συστάδας. Σε συστάδα *P. contorta* var. *latifolia* η τερπενική σύνθεση ποίκιλλε πολύ μεταξύ των δέντρων της (Pauly και Von Rudloff, 1971). Οι Squillace και Fisher (1966) βρήκαν ομοίως μεγάλη ποικιλότητα στις συστάδες της *P. elliotii*. Επίσης η *Pseudotsuga menziesii* παρουσιάζει σημαντική τερπενική ποικιλότητα μεταξύ των δέντρων της που αποδίδεται σε υβριδισμό δυο ποικιλιών της (Von Rudloff 1973a, 1973b).

Στο γένος *Picea* και στα περισσότερα είδη, παρατηρείται μικρή ποικιλότητα στους τερπενικούς χαρακτήρες μεταξύ των δέντρων μέσα στις συστάδες (Von Rudloff, 1967a). Αναλύσεις τερπενίων στην *Picea rubens* (Von Rudloff 1966), *Picea glauca* και *Picea mariana* (Von Rudloff 1967b) έδειξαν ασήμαντη ποικιλότητα. Η *Juniperus communis* παρουσιάζει σχεδόν σταθερή τερπενική σύσταση μεταξύ των ατόμων στους πληθυσμούς της (Von Rudloff και Sood, 1969).

1.34. Ποικιλότητα τερπενίων μέσα στο ίδιο το δέντρο

Η ποικιλότητα στη σύνθεση των τερπενίων της ρητίνης διακρίνεται σε 1) ποικιλότητα μεταξύ διαφόρων τύπων ιστών στο ίδιο δέντρο και 2) ποικιλότητα του ίδιου τύπου ιστού αλλά σε διάφορες θέσεις του δέντρου. Η τερπενική ποικιλότητα μεταξύ των διαφόρων τύπων ιστών είναι συνήθως μεγάλη. Ο Roberts (1970) βρήκε μεγάλες διαφορές, αναλύοντας τερπενικούς χαρακτήρες της ρητίνης στις βελόνες, στο φλοιό και στο ξύλο των κλάδων, καθώς και στο ξύλο του κορμού και των ριζών στην *P. elliotii*. Τα ευρήματα αυτά επιβεβαιώνουν τα συμπεράσματα των Squillace και Fisher (1966). Στα ίδια αποτελέσματα κατέληξαν αναλύσεις τερπενίων ρητίνης από βελόνες, οφθαλμούς και ετήσιους βλαστούς της *Picea* (Von Rudloff 1972b).

Στις περισσότερες περιπτώσεις δεν υπάρχει ποικιλότητα στα τερπένια του ίδιου ιστού σε διαφορετικές θέσεις πάνω στο δέντρο. Ο Smith (1968) αναφέρει μόνο ασήμαντες διαφορές, από την ανάλυση της μονοτερπενικής σύνθεσης της ρητίνης του ξύλου, κατά μήκος του κορμού της *P. ponderosa*. Επίσης η τερπενική σύνθεση της ρητίνης του ξύλου από διάφορες θέσεις στον κορμό των *P. radiata* και *P. puricata* έδειξε μόνο μικρές διαφορές (Blight και Mc Donald, 1963). Η *Pinus contorta* var. *latifolia* δεν έδειξε ποιοτικές ή ποσοτικές διαφορές στα τερπένια των μονοετών βλαστών που συλλέχτηκαν από διάφορα ύψη και θέσεις της κόμης ενός δέντρου (Pauly και Von Rudloff, 1971).

Μικρές διαφορές στην τερπενική σύνθεση βρήκε μόνο ο Von Rudloff (1967a), όταν ανέλυσε βελόνες που συλλέχτηκαν από διάφορες πλευρές και διάφορα ύψη ενός δέντρου ερυθρελάτης.

1.35. Ποικιλότητα τερπενίων και ηλικία

Δέντρα διαφορετικής ηλικίας, στις περισσότερες περιπτώσεις, δεν παρουσιάζουν μεγάλες αποκλίσεις στην τερπενική τους σύνθεση. Οι Pauly και Von Rudloff (1971) βρήκαν μικρή ποικιλότητα μεταξύ ατόμων *P. contorta* ηλικίας 5 και 15 ετών. Επίσης μικρή ποικιλότητα μεταξύ δέντρων διαφόρων ηλικιών παρατηρήθηκε σε είδη του γένους

Picea (Von Rudloff 1967a, 1967b).

Αντίθετα μεγάλη ποικιλότητα βρέθηκε στα διάφορα στάδια ωρίμασης μερικών οργάνων. Ο Roberts (1970) βρήκε ευκρινείς διαφορές στην τερπενική σύνθεση της ρητίνης σε φλοιούς κλάδων ενός, δύο και τεσσάρων ετών. Στις ετήσιες βελόνες της *P. ponderosa* η σύνθεση των τερπενίων αλλάζει σταδιακά, μέχρι να ωριμάσουν και να αποκτήσουν το τελικό μήκος τους (Zavarin et al 1971).

Επειδή ο παράγοντας ηλικία μπορεί να προκαλέσει σφάλματα στην τερπενική ανάλυση, ο Von Rudloff (1969) προτείνει η δειγματοληψία να γίνεται σε ώριμους ιστούς ή να περιορίζεται σε ιστούς της ίδιας ηλικίας.

1.36. Ποικιλότητα τερπενίων και εποχή

Οι συνθέσεις των τερπενίων της ρητίνης, από δειγματοληψίες που έγιναν κατά τη διάρκεια της βλαστητικής και της νεκρής περιόδου, έδειξαν μεγάλες διαφορές. Η ρητίνη νεαρών ιστών της *Picea sitchensis* σε διάφορες εποχές έχει και διαφορετική τερπενική σύσταση (Hrutfjord et al 1974). Σε σημαντικές διαφορές κατέληξε ο Adams (1970), αναλύοντας τα τερπένια της *Juniperus pinchotii* το χειμώνα και το καλοκαίρι. Μεγάλες ποσοτικές διαφορές του α-pinene και β-pinene μετρήθηκαν στην *Pseudotsuga menziesii*, όταν οι αναλύσεις έγιναν τον Ιούνιο και τον Οκτώβριο (Hanover και Furniss, 1966). Τα αποτελέσματα των αναλύσεων που γίνονται όχι σε περίοδο βλαστητικής δραστηριότητας παραμένουν σταθερά.

Στην *P. contorta* η ποιοτική και ποσοτική σύνθεση των τερπενίων δεν άλλαξε, όταν οι δειγματοληψίες έγιναν το φθινόπωρο του 1969 και 1970 (Pauly και Von Rudloff, 1971). Στην *Juniperus virginiana* (Von Rudloff και Vinutha, 1968 - Von Rudloff et al, 1969) και στην *Juniperus ashei*, (Von Rudloff, 1968) όταν η δειγματοληψία γινόταν κάθε φθινόπωρο για μερικά χρόνια, η τερπενική σύνθεση παρουσίασε μεγάλη επαναληπτικότητα. Ο Stairs (1969) δε βρήκε στατιστικά σημαντικές διαφορές στα τερπένια της *Larix sibirica*, όταν οι αναλύσεις έγιναν τον Ιούνιο και Νοέμβριο. Στην *Pseudotsuga menziesii* για δύο συνε-

χή χρόνια η τερπενική σύνθεση παρέμεινε σταθερή (Von Rudloff 1972c). Το ίδιο συμβαίνει και για τα περισσότερα είδη ερυθρελάτης (Von Rudloff 1966, 1967a, 1967b, 1972b). Ο ίδιος ερευνητής υποθέτει πως, επειδή η ενεργός σύνθεση της ρητίνης γίνεται συνήθως στα μέσα του καλοκαιριού, την εποχή αυτή η επαναληπτικότητα των αναλύσεων είναι πολύ φτωχή. Αντίθετα, στο τέλος του καλοκαιριού, το φθινόπωρο και το χειμώνα τα συστατικά της ρητίνης δεν παρουσιάζουν ποικιλότητα. Αυτός είναι και ο λόγος που η δειγματοληψία πρέπει να γίνεται εκτός της περιόδου της βλαστητικής δραστηριότητας.

Γενικά, όταν οι επιδράσεις της εποχής στη σύνθεση των τερπενίων, για ένα συγκεκριμένο είδος που μελετάται, είναι άγνωστες, τότε όλες οι συλλογές που απαιτούνται για την ανάλυση πρέπει να γίνονται σε σχετικά πολύ μικρό χρόνο (Squillace, 1976).

Σημαντικές αλλαγές στη σύνθεση των τερπενίων μπορεί να προκληθούν από μηχανικούς τραυματισμούς των ιστών (Roberts, 1968), από προσβολές εντόμων (Bernard-Dagan et al 1971) ή από ασθένειες (Squillace, 1976). Γι' αυτό, προσβεβλημένα δέντρα πρέπει να αποφεύνται κατά τις δειγματοληψίες.

1.37. Ποικιλότητα τερπενίων και προέλευση

Υπάρχει σημαντική γεωγραφική ποικιλότητα στη σύνθεση των τερπενίων. Οι Coyne και Keith (1972) βρήκαν γεωγραφική ποικιλότητα στις πεύκες *taeda* και *echinata*. Η συγκέντρωση του συστατικού α-pinene ελαττώνεται, όταν μετακινούμαστε από νότια προς βόρεια και από ανατολικά προς δυτικά. Μεγάλη παραλλακτικότητα στα τερπένια έδειξε και η *P. sylvestris* (Thorin και Nonplick, 1974). Οι Flake et al (1973) σ' ένα εκτεταμένο πρόγραμμα έρευνας για τον καθορισμό της χημικής παραλλακτικότητας στην *Juniperus virginiana*, βρήκαν σημαντική ποικιλότητα στην τερπενική σύνθεση και μια διαδοχική διαφοροποίηση των πληθυσμών (clinal). Τα συμπεράσματα αυτά επιτρέπουν ορισμένες υποθέσεις για την εξελικτική ιστορία του είδους, τη σειρά διαδοχής και την προέλευση μερικών απομακρυσμένων πληθυσμών.

Αλλά το ερώτημα είναι: η τερπενική (χημική) παραλλακτικότητα

συσχετίζεται με τα μορφολογικά δεδομένα;

Ο Von Rudloff (1967b) αναλύοντας την τερπενική σύσταση της ρητίνης στην *Picea glauca* και στην *Picea mariana*, δύο είδη μορφολογικά πολύ σταθερά, βρήκε πολύ μικρές χημικές διαφορές για καθένα από αυτά στις διάφορες περιοχές εξαπλώσεώς τους.

Ένα άλλο ερώτημα είναι, αν η τερπενική σύσταση μπορεί να καθορίσει τα όρια γεωγραφικής εξαπλώσεως ενός είδους. Οι Zavarin και Snajberk (1973a) εξέτασαν την *P. aristata* στην νοτιοδυτική Νεβάδα και βρήκαν πολύ μεγάλες τερπενικές διαφορές μεταξύ των βόρειων και νότιων πληθυσμών. Τα ευρήματα αυτά οδήγησαν τους παραπάνω ερευνητές να θεωρήσουν τους βόρειους πληθυσμούς ως *P. longaea* και τους νότιους ως *P. aristata*.

Πολλοί μελετητές έχουν ασχοληθεί με τη χημική ποικιλότητα που παρουσιάζει η *Pseudotsuga menziesii* μέσα στη μεγάλη γεωγραφική εξάπλωσή της. Ο Tusko (1963) βασισμένος πάνω σε μορφολογικές παρατηρήσεις διαιρεί το είδος σε δύο ποικιλίες, στην παράλια (*menziesii*) και στην ηπειρωτική (*glauca*). Οι Zavarin και Snajbeck (1973) διαπίστωσαν σε πληθυσμούς του είδους στον Καναδά έντονη παραλλακτικότητα και τύπους ενδιάμεσους της παράλιας και της ηπειρωτικής. Η έρευνα στηρίχτηκε σε χημικούς χαρακτήρες -ανάλυση των τερπενίων της ρητίνης- και έδωσε αποτελέσματα παραπλήσια με εκείνα της μορφολογικής αναλύσεως. Ο Von Rudloff (1972a, 1972b) βρήκε πως υπάρχει διαδοχική ποικιλότητα (*clinal*) από βορρά προς νότο στους πληθυσμούς της *Pseudotsuga menziesii* και περιέγραψε επτά χημικές φυλές.

1.38. Ποικιλότητα τερπενίων και υβριδισμός

Ο φυσικός υβριδισμός μπορεί θεαματικά να αυξήσει την παραλλακτικότητα μέσα σ'ένα πληθυσμό. Η ποικιλότητα που είναι αποτέλεσμα του υβριδισμού έχει περιγραφεί με επιτυχία με τη χρήση μορφολογικών χαρακτήρων. Το ερώτημα είναι, αν μπορούμε, με την ίδια τουλάχιστο επιτυχία, να περιγράψουμε υβριδογενή πληθυσμό αναλύοντας χημικούς χαρακτήρες.

Ο Stairs (1969) ερευνώντας το πρόβλημα αυτό ανέλυσε πιθανούς

φυσικούς υβριδογενείς πληθυσμούς μεταξύ της *Larix leptolepis* και *Larix decidua*. Ο μέσος όρος των αναλυθέντων μονοτερπενίων της ρητίνης συμφωνούσε με εκείνον των υποτιθέμενων γονέων. Η ερυθρελάτη *Rosendahle* (*Picea glauca* X *Picea mariana*) αναλύθηκε από τους Von Rudloff και Holst (1968). Η τερπενική σύνθεση των υβριδίων, στις περισσότερες περιπτώσεις, βρέθηκε ενδιάμεση των γονέων, φανερώοντας έτσι την υβριδική προέλευση της *Rosendahle*.

Η *Pinus contorta* παρουσιάζει μεγάλο ενδιαφέρον λόγω του υβριδισμού της με την *P. banksiana*. Ο Miron (1956) ήταν ο πρώτος που, αναλύοντας τα τερπένια της ρητίνης τους, διαπίστωσε τον υβριδικό χαρακτήρα πληθυσμών που βρίσκονται στη μεταβατική ζώνη των δύο ειδών. Οι Zavarin et al (1969) ανάλυσαν την επίδραση της *P. banksiana* πάνω στην τερπενική σύνθεση της *P. contorta* σε περιοχές έξω από τις ζώνες επικάλυψης των δύο ειδών. Τα αποτελέσματα έδειξαν σοβαρή επίδραση της τερπενικής σύνθεσης της *P. contorta* πάνω στην αντίστοιχη της *P. banksiana*. Οι Pauly και Von Rudloff (1971), εργαζόμενοι με τα παραπάνω δύο είδη πεύκης, πιστοποίησαν επίδραση τερπενικών χαρακτήρων της *P. banksiana* πολύ βαθύτερα μέσα στην περιοχή εξαπλώσεως της *P. contorta*. Αυτό δείχνει "γονιδιακή εισδοχή" από το ένα είδος στο άλλο μέσω επανειλημμένου υβριδισμού (*Introgression*).

Στην Αλμπέρτα, στη Βρετανική Κολομβία και στη Μοντάνα υπάρχει εκτεταμένος υβριδισμός μεταξύ της *Picea engelmannii* και της *Picea glauca*. Κάθε είδος έχει μια χαρακτηριστική τερπενική σύνθεση. Η ανάλυση στη Βρετανική Κολομβία επιβεβαίωσε την υβριδική προέλευση των τοπικών πληθυσμών (Ogilvie και Von Rudloff, 1968). Οι Habeck και Weaver (1969) αναλύοντας χημικούς χαρακτήρες εντόπισαν υβριδογενείς πληθυσμούς στη Μοντάνα. Λεπτομερής τερπενική ανάλυση από τον Von Rudloff (1968) φανέρωσε "γονιδιακή εισδοχή" (*introgression*) της *Juniperus ashei* μέσα στη *Juniperus virginiana*.

1.39. Γενετική των τερπενίων

Η γνώση της κληρονομικότητας και της γενετικής των τερπενίων είναι πολύ χρήσιμη στις χημειοσύστηματικές (ταξινομικές) μελέτες.

Βασικά ενδιαφερόμαστε να μάθουμε το πόσο ένας χημικός φαινότυπος επηρεάζεται από το περιβάλλον, καθώς επίσης και τον τρόπο κληρονομής των επί μέρους τερπενίων.

Γενικά έχει βρεθεί πως η τερπενική σύνθεση δεν επηρεάζεται σοβαρά από το περιβάλλον. Ο Hanover (1966b) υπολόγισε την ποικιλότητα εκείνη των μονοτερπενίων της *Pinus monticola* που οφείλεται σ'αυτό. Τέσσερις κλώνοι της παραπάνω πέυκης που φυτεύτηκαν σε τρία διαφορετικά περιβάλλοντα είχαν την ίδια μονοτερπενική σύνθεση. Ένα παρόμοιο πείραμα με κλώνους *P. sylvestris*, που αναπτύσσονταν σε διάφορες συγκεντρώσεις μακροστοιχείων, έδειξε πολύ μικρές διαφορές στα μονοτερπένια (Thorin και Nommick, 1974). Επίσης οι Squillace και Fisher (1966) βρήκαν πως τα τερπένια της *P. elliotii* βρίσκονται κάτω από ισχυρό γενετικό έλεγχο. Ο Zavarin et al (1969) κατέληξε στο ίδιο συμπέρασμα, όταν ανέλυσε τα υβρίδια *Pinus contorta* X *Pinus banksiana*.

Ο τρόπος κληρονομής μερικών τερπενίων σε πολλές περιπτώσεις εμφανίζεται να είναι απλός. Οι Wilkinson et al (1971) εξέτασαν, σε 16 πληθυσμούς της *Picea glauca*, τις συχνότητες κατανομής των μονοτερπενίων. Τα περισσότερα από αυτά έδειξαν ασύμμετρη κατανομή. Τούτο αποτελεί ένδειξη πως τα μονοτερπένια ελέγχονται από περιορισμένο αριθμό γονιδίων. Ο Hanover (1966a) δέχεται πως οι συγκεντρώσεις με τις οποίες εμφανίζεται το μονοτερπένιο 3-carene στην *Pinus monticola*, είναι αποτέλεσμα δράσεως δύο αλληλόμορφων γονιδίων με σχέσεις κυριαρχίας - υποτέλειας. Διασταυρώνοντας ανά δύο (mating) γονείς με χαμηλά επίπεδα συγκεντρώσεων σε 3-carene πήρε όμοια απογόνους με χαμηλές τιμές. Σε άλλη του εργασία ο Hanover (1966a) βρήκε πως μερικά από τα τερπένια ελέγχονται από γονίδια που δρουν αθροιστικά. Η Forde (1964) εξέτασε την κληρονομικότητα των τερπενίων στα υβρίδια *P. attenuata* X *P. rigida*. Μέ βάση τη διάσπαση των χαρακτήρων (τερπενίων) στην F_2 και τους απογόνους των αναδιασταυρώσεων (back-cross) κατέληξε στο συμπέρασμα πως υπεύθυνο για τις μεγάλες διαφορές στην ποσότητα του β-pinene, μεταξύ των παραπάνω δύο υβριδίων, ήταν ζευγάρια αλληλόμορφων γονιδίων που δρα με σχέση με-

ρικής κυριαρχίας.

Σε πολλές περιπτώσεις παρατηρούνται συσχετίσεις μεταξύ των συγκεντρώσεων ορισμένων τερπενίων. Ο Hanover (1966a, 1971) έδειξε την ύπαρξη θετικών και αρνητικών συσχετίσεων μεταξύ των μονοτερπενίων της *P. monticola*. Αυτό σημαίνει πως μερικές μοριακές μετατροπές, από τις πολλές που συμβαίνουν στα τερπενοειδή, βρίσκονται κάτω από ισχυρό γενετικό έλεγχο.

1.4. Χημειοσυστηματικές έρευνες στο γένος *Abies*

1.4.1. Πρώτες έρευνες

Όπως αναφέρθηκε στην αρχή οι απαντήσεις σε πολλά προβλήματα, που αφορούν στην ταξινόμηση του γένους *Abies*, παραμένουν ακόμα ασφείς. Αυτό οφείλεται κυρίως στη μορφολογική ποικιλότητα που παρουσιάζουν τα είδη. Η βαθμιαία διαφοροποίηση ειδών ελάτης, που είναι αποτέλεσμα υβριδισμού δύο φαινοτυπικά διαφορετικών πληθυσμών (intergradation, Rieger R. et al 1968) και ο υβριδισμός μεταξύ των ειδών δυσχεραίνουν πολύ την ταξινόμηση τους στο γένος. Για να υπερπηδηθούν οι δυσκολίες αυτές και να λυθούν τα ταξινομικά προβλήματα που προέκυψαν, χρησιμοποιήθηκε μια εναλλακτική μέθοδος, η χημειοσυστηματική (chemosystematics).

Η χημειοσυστηματική στο γένος *Abies* παραλληλίζεται με την όλη σχεδόν ταξινομική προσπάθεια που έγινε στην οικογένεια *Pinaceae*. Οι πρώτες έρευνες περιορίστηκαν στην ποιοτική και αργότερα στην ποσοτική ανάλυση χημικών χαρακτήρων στα είδη.

Οι Bickford et al (1933) ανέλυσαν τη ρητίνη της *Abies grandis* και της *Abies lasiocarpa* σε πληθυσμούς της πολιτείας Idaho. Και στις δυο περιπτώσεις τα κύρια συστατικά που ανιχνεύτηκαν ήταν το α-pinene και το β-phellandrene. Μεγάλες όμως μεταξύ των ειδών ήταν οι ποσοτικές διαφορές στα παραπάνω δύο ανιχνευθέντα συστατικά. Ο Schwartz (1936a, 1936b) εξέτασε τα δύο παραπάνω είδη με δειγματοληψίες που έκανε από την περιοχή της Washington. Τα αποτελέσματα των αναλύσεων συνέπεσαν με εκείνα των Bickford et al αλλά μόνο για

ην *Abies lasiocarpa*. Αντίθετα, σαν κύρια συστατικά της ρητίνης για την *Abies grandis* βρήκε το bornylacetate και το camphene και υπεραιίνει πως αυτές οι έντονες διαφορές δεν μπορεί να οφείλονται μόνο στη γεωγραφική ποικιλότητα.

Οι αυτού του είδους αναλύσεις συνεχίστηκαν, αφού συμπεριέλαβαν αλλά άλλα είδη ελάτης (Shaw 1953). Αν και η αξιοπιστία των πρώτων υτών αναλύσεων αμφισβητείται, γεγονός παραμένει πως μεταξύ των ειδών της ελάτης υπάρχουν σημαντικές διαφορές στην τερπενική σύνθεσή τους.

Έρευνες που έγιναν πριν το 1960 είχαν το μειονέκτημα της χρησιμοποίησης χρονοβόρων και μικρής ακρίβειας αναλυτικών τεχνικών με συνέπεια την ανεπάρκεια του αριθμού των δειγμάτων για μια παραδεκτική στατιστική ανάλυση. Για παράδειγμα, οι Bickford et al (1933) ανέλαβαν 30 άτομα της *Abies lasiocarpa*, από τη βόρεια περιοχή του Idaho και πρότειναν μια τυπική τερπενική σύνθεση για την παραπάνω ελάτη. Όμως, στις περισσότερες περιπτώσεις, πολύ μικρά δείγματα δεν μπορούν να αντιπροσωπεύουν τόσο εκτεταμένους πληθυσμούς. Μόνο μετά το 1960, οι επιστήμονες άρχισαν με σύγχρονες τεχνικές να αναλύουν μεγάλο αριθμό δειγμάτων σε πληθυσμούς. Έτσι πέτυχαν να σχηματίσουν ερσισότερο καθαρή εικόνα για το μέγεθος και τη φύση της ποικιλότητας που παρουσιάζει ένα είδος.

42. Ποικιλότητα τερπενίων στο γένος *Abies*

Η γνώση του τύπου της ποικιλότητας των χημικών χαρακτήρων, που χρησιμοποιούνται για την περιγραφή και τη διάκριση των πληθυσμών, είναι βασικής σημασίας. Γι' αυτό εκτεταμένη έρευνα έγινε για να καθοριστεί όλη αυτή η ποικιλότητα.

Η σύνθεση των τερπενίων της ρητίνης, μεταξύ των διαφόρων ιστών του ίδιο δέντρο, έδωσε αποτελέσματα όμοια με εκείνα που αναφέραμε ξετάζοντας την οικογένεια Pinaceae. Οι Zavarin et al (1971b) εξέλασαν τα μονοτερπένια στο φλοιώμα (cortex) και στο δευτερογενή λλοίο (secondary phloem) της *Abies lasiocarpa*. Ποιοτικά τα ανιευθέντα μονοτερπένια ήταν σταθερά στους παραπάνω δύο ιστούς, αντί-

θετα οι συγκεντρώσεις τους παρουσίασαν σημαντικές διαφορές. Οι διαφορές στην τερπενική σύνθεση μεταξύ των βελονών και του φλοιώματος στην *Abies lasiocarpa*, *Abies concolor*, *Abies balsamea* και *Abies magnifica* είναι μικρές, αλλά ευδιάκριτες (Zavarin, 1968). Ο Lester (1974) βρήκε σταθερή τερπενική σύνθεση μεταξύ των βελονών και των κλάδων της *Abies balsamea* με εξαίρεση μόνο τις συγκεντρώσεις των συστατικών camphene και limonene που διέφεραν σημαντικά στους δύο παραπάνω ιστούς. Έτσι γίνεται φανερό πως για να επεκταθούν τερπενικά δεδομένα από έναν ιστό στον άλλο, πρέπει να γνωρίζουμε, για κάθε είδος χωριστά, τις μεταξύ των ιστών τερπενικές σχέσεις.

Η τερπενική σύνθεση της ρητίνης σ' έναν ιστό παραμένει σταθερή, όταν η δειγματοληψία γίνεται από διάφορες θέσεις σ' ένα και το αυτό δέντρο. Οι Hunt και Von Rudloff (1974) βρήκαν για την *Abies balsamea* και *Abies lasiocarpa* σχεδόν σταθερή τερπενική σύνθεση για τη ρητίνη των κλάδων που προέρχονταν από διάφορα ύψη του δέντρου. Αναλύοντας τα τερπένια του φλοιού (cortical) κατά μήκος του κορμού, ο Zavarin (1968) βρήκε διαφορές που εντοπίζονται μόνο στο νεαρό τμήμα του. Όταν η δειγματοληψία γίνεται μακριά από την πολύ νεαρή ζώνη και σε μεγάλα δέντρα, η τερπενική ποικιλότητα σχεδόν μηδενίζεται. Έτσι μπορεί κανείς να συλλέγει ρητίνη από διάφορες θέσεις του δέντρου και να έχει αξιόπιστες αναλύσεις.

Μελέτες έχουν δείξει πως η ποικιλότητα, μεταξύ των δέντρων μιας συστάδας, είναι σοβαρή παράμετρος και μεταβάλλεται με το είδος της ελάτης. Η *Abies amabilis* δείχνει μια μέτρια ποικιλότητα μεταξύ των δέντρων μέσα στις συστάδες της, αλλά αυτή είναι οπωσδήποτε μεγαλύτερη ή ίση με εκείνη την ποικιλότητα που μετρήθηκε μεταξύ των συστάδων της (Zavarin et al 1973). Η *Abies lasiocarpa* έδειξε σε ορισμένες συστάδες μικρή ποικιλότητα μεταξύ των δέντρων, ενώ σε άλλες μεγάλη (Zavarin et al 1970). Σ' όλες τις παραπάνω περιπτώσεις η ρητίνη που αναλύθηκε προερχόταν από το φλοιό (cortical). Τη ρητίνη των βελονών της *Abies lasiocarpa* και *Abies balsamea* ανέλυσαν οι Hunt και Von Rudloff (1974) και βρήκαν μικρή ποικιλότητα μεταξύ των δέντρων κάθε είδους. Ο Lester (1974), αναλύοντας ρητίνη των

βελονών, προσδιορίζει σημαντική ποικιλότητα μεταξύ των δέντρων μέσα στις προελεύσεις της *Abies balsamea* και συμπεραίνει πως η ακρίβεια υπολογισμού της μέσης τερπενικής σύνθεσης κάθε προέλευσης αυξάνει παράλληλα με τον αριθμό των δέντρων του δείγματος.

Η εποχιακή τερπενική ποικιλότητα φαίνεται πως είναι πολύ μικρή. Ο Von Rudloff προτείνει η δειγματοληψία να μη γίνεται το καλοκαίρι, επειδή η εποχή αυτή συμπίπτει με την ενεργό σύνθεση της ρητίνης. Ο Zavarin (1968) ανέλυσε ρητίνη του φλοιού των *Abies lasiocarpa*, *concolor*, *balsamea* και *magnifica* τον Οκτώβριο του 1963 καθώς επίσης τον Ιανουάριο, Απρίλιο και Ιούλιο του 1964. Δεν βρήκε εποχιακή ποικιλότητα στην τερπενική σύνθεση. Η συμφωνία αυτή των αποτελεσμάτων της παραπάνω έρευνας μας εξασφάλισε τη δυνατότητα να κάνουμε δειγματοληψίες σε διάφορες εποχές έχοντας συγχρόνως και αντιπροσωπευτικές αναλύσεις.

Η ηλικία των ιστών προκαλεί μεγάλη τερπενική ποικιλότητα. Ο Zavarin (1968) βρήκε σημαντική ασυμφωνία στα τερπένια νεαρών και ώριμων ιστών, ενώ προσδιόρισε πολύ μικρή ποικιλότητα σε βελόνες ενός και τριών ετών. Γενικά η δειγματοληψία πρέπει να γίνεται σε ώριμους ιστούς και να αποφεύγεται η ενεργός μεριστωματική ζώνη (Von Rudloff, 1969) ή να διατηρείται σταθερή η ηλικία του ιστού (Thor και Barnett, 1974).

Ο καθορισμός της ποικιλότητας με τη χρήση τερπενικών χαρακτήρων, τα τελευταία χρόνια έχει γενικευθεί. Έτσι η γνώση του μεγέθους και της φύσης της ποικιλότητας τόσο μέσα στα είδη του γένους, όσο και μεταξύ των ειδών, δίνει μια καθαρότερη εικόνα γύρω από την ιστορία τους και τις σημερινές εξελικτικές τους τάσεις.

Τα διάφορα είδη ελάτης παρουσιάζουν και διαφορετικούς τύπους τερπενικής ποικιλότητας. Οι Zavarin et al (1973) δε βρήκαν τάσεις γεωγραφικής ποικιλότητας στην *Abies amabilis*. Στο πείραμα χρησιμοποιήθηκαν 109 δέντρα από 14 προελεύσεις. Τα αποτελέσματα έδειξαν μέτρια ποικιλότητα μεταξύ των προελεύσεων, μεγαλύτερη όμως μεταξύ των δέντρων μέσα σ'αυτές. Αντίθετα η ανάλυση της *Abies lasiocarpa* παρουσίασε έντονη γεωγραφική ποικιλότητα στη σύνθεση των μονοτερπε-

νίων, έτσι που να μπορούμε να χωρίσουμε το είδος σε δύο χημικές φυλές (Zavarin et al 1970).

Ένα μεγάλο ποσοστό ποικιλότητας εισάγεται με τον υβριδισμό δύο ή περισσότερων φαινοτυπικά διαφορετικών ειδών ή πληθυσμών. Ένας τέτοιος σύμπλοκος (complex) πληθυσμός περιλαμβάνει την *Abies fraseri*, *Abies lasiocarpa* και *Abies balsamea*. Εκεί που τα παραπάνω είδη συναντούνται, παρατηρείται μια βαθμιαία διαφοροποίηση (clinal) του τύπου της τερπενικής σύνθεσης (Zavarin et al 1970, Zavarin και Snajberk 1972, Thor και Barnett, 1974). Ο Lester (1974) ξεχώρισε γεωγραφικούς τύπους τερπενικών συνθέσεων στην *Abies grandis* και υποδιείρασε το είδος σε δύο ομάδες, την ανατολική και τη δυτική. Περισσότερα για τη σχέση τερπένια - υβριδισμός θα αναφερθούν στη συνέχεια.

Ο βαθμός συσχέτισης χημικών και μορφολογικών χαρακτήρων μπορεί να είναι υψηλός ή χαμηλός ανάλογα με το είδος που εξετάζεται. Γεωγραφικά η *Abies amabilis* δείχνει μικρή μορφολογική όσο και τερπενική ποικιλότητα (Zavarin et al 1973). Όμως η συμφωνία αυτή μορφολογικών και τερπενικών δεδομένων δεν είναι κανόνας και δεν πρέπει κανένας να περιμένει οι τύποι των τερπενικών συνθέσεων να ακολουθούν εκείνους των μορφολογικών. Για παράδειγμα, οι Zavarin et al (1970), αναλύοντας χημικούς χαρακτήρες, περιγράφουν την ύπαρξη δύο φυλών στην *Abies lasiocarpa* αντίθετα η παράλληλη μορφολογική ανάλυση δεν μπόρεσε να δώσει τον παραπάνω διαχωρισμό.

1.43. Ποικιλότητα τερπενίων και υβριδισμός

Αν και το γένος *Abies* περιέχει πολλά ενδιαφέροντα παραδείγματα υβριδισμού, μόνο δύο μέχρι τώρα έχουν ερευνηθεί και αναλυθεί από χημική άποψη. Το πρώτο περιλαμβάνει το εκτεταμένο κατά μήκος της βόρειας Αμερικής σύμπλοκο των *Abies balsamea*, *Abies lasiocarpa* και *Abies fraseri* (Smedman et al 1969). Τα τρία αυτά, συγγενικά είδη, κατέχουν κοινές περιοχές εξάπλωσης. Σε μια από τις ζώνες επαφής των *Abies lasiocarpa* και *Abies balsamea* στην κεντρική Alberta έχουν βρεθεί και περιγραφεί μορφολογικά ενδιάμεσοι τύποι (Moss, 1959). Οι

Hunt και Von Rudloff (1974) ανέλυσαν τα τερπένια της ρητίνης και των δύο παραπάνω ειδών σ' όλη την περιοχή εξάπλωσής τους. Οι ευκρινείς διαφορές που βρέθηκαν στην τερπενική σύνθεση επέτρεψαν τη διάκριση της *Abies balsamea* σε ανατολική και υπαλπική. Σημαντικές επίσης ποσοτικές διαφορές παρατηρήθηκαν μεταξύ των ανατολικών και δυτικών πληθυσμών· οι τελευταίοι είναι ενδιάμεσοι των ανατολικών και των υπαλπικών. Η ενδιάμεση τερπενική σύνθεση των πληθυσμών της περιοχής Alberta μαρτυρεί γονιδιακή εισδοχή (introgression). Οι Hunt και Von Rudloff, υποστηρίζουν επίσης την ύπαρξη μιας βαθμιαίας διαφοροποίησης (cline) μεταξύ των δύο ειδών, -αποτέλεσμα δράσης της τελευταίας εποχής των παγετώνων- και θεωρούν τους δυτικούς πληθυσμούς της *Abies balsamea* γέφυρα μεταξύ αυτών.

Το δεύτερο σύμπλοκο περιλαμβάνει τα είδη *Abies grandis* και *Abies concolor* και αναλύθηκε λεπτομερικά με χημικούς και μορφολογικούς χαρακτήρες από τον Houcal (1976).

1.44. Γενετική των τερπενίων στο γένος *Abies*

Ο γενετικός έλεγχος των τερπενίων στο γένος *Abies* είναι παρόμοιος με εκείνον που ισχύει και για τα άλλα γένη της οικογένειας Pinaceae. Φαίνεται πως σε πολλές περιπτώσεις πολλά τερπένια ελέγχονται από περιορισμένο αριθμό γονιδίων (Zavarin et al 1970 - Zavarin et al 1973). Αυτό το κάνει φανερό η σημαντική απόκλιση που δείχνει η συχνότητα κατανομής ορισμένων τερπενίων από την κανονική κατανομή του Gauss.

Ισχυρές συσχετίσεις επίσης έχουν βρεθεί μεταξύ ορισμένων τερπενίων (Zavarin et al 1973). Ο ίδιος ερευνητής βρήκε πως μεταξύ τριών τερπενίων στην *Abies lasiocarpa* ισχύει μια σταθερή μαθηματική σχέση: $\% \alpha\text{-pinene} + \% \beta\text{-pinene} + \% \text{limonene} = 78\%$ του συνόλου των τερπενίων. Τέτοιες σχέσεις μαρτυρούν τις βιοσυνθετικές συγγένειες που συνδέουν τα τερπένια.

1.45. Σπουδαιότητα της τερπενικής σύνθεσης στην έρευνα ταξινόμησης και εξέλιξης των ειδών στο γένος *Abies*

Μέχρι σήμερα τα τερπένια πολύ λίγο έχουν χρησιμοποιηθεί ως δεδομένα στην έρευνα της ταξινόμησης και εξέλιξης. Υπάρχουν όμως μαρτυρίες πως μερικές χημικές ομάδες, μαζί και τα τερπένια, είναι πολύ κατάλληλες για έρευνες τέτοιας φύσης (Swain, 1963). Εδώ θα περιοριστούμε στη συζήτηση που αφορά το γένος *Abies*· τα γενικά συμπεράσματα μπορούν να επεκταθούν σ' όλη την οικογένεια Pinaceae.

Οι Zavarin και Snajberk (1965) ανέλυσαν 17 είδη ελάτης και βρήκαν σημαντικές διαφορές στην τερπενική τους σύνθεση. Τέτοιες διαφορές μπορούν με επιτυχία να χρησιμοποιηθούν στην ταξινόμηση και το διαχωρισμό πολύ συγγενών ειδών. Η *Abies concolor* σ' όλη τη γεωγραφική εξάπλωσή της θεωρείται από τους Αμερικανούς βοτανικούς σαν ένα είδος χωρίς ποικιλίες. Η χημική όμως ανάλυση έδειξε ευκρινείς τερπενικές διαφορές μεταξύ δύο μεγάλων ομάδων που προτείνεται να θεωρούνται τουλάχιστον σαν ποικιλίες (*Abies concolor* var. *concolor* και *Abies concolor* var. *lowiana*).

Οι Smedman et al (1969a) έκαναν μια ανάλογη έρευνα σε είδη ελάτης της βόρειας Αμερικής και βρήκαν μεγάλες χημικές διαφορές μεταξύ πολλών ειδών και ποικιλιών. Τα συμπεράσματα των ερευνών αυτών εδραιώνουν και ενθαρρύνουν τη χρήση των τερπενικών δεδομένων σαν χαρακτήρων στην ταξινόμηση.

Σε μερικές περιπτώσεις νέες ταξινομήσεις έχουν προταθεί βασισμένες πάνω σε τερπενικά δεδομένα. Οι Thor και Bennett (1974) βρήκαν μια βαθμιαία διαφοροποίηση (cline) τερπενικών χαρακτήρων μεταξύ της *Abies fraseri*, της *Abies balsamea* και των ενδιάμεσων μορφών. Οι παραπάνω ερευνητές προτείνουν αντί των δύο ξεχωριστών ειδών, ένα σύμπλοκο είδος στο οποίο υπάρχουν τρεις ποικιλίες.

Τα τερπενικά δεδομένα μπορούν επίσης να δώσουν μια καθαρή εικόνα των εξελικτικών σταδίων και των σημερινών τάσεων ενός είδους. Η *Abies amabilis* στους πληθυσμούς της παρουσιάζει μικρή τερπενική ποικιλότητα. Αυτό μαρτυρεί ίσως τη μεγάλη τυχαιοποίηση των γονιδίων κατά τη διάρκεια της εξελικτικής ιστορίας του είδους (Zavarin et al 1973).

1.46. Αναλύσεις τερπενίων της *Abies cephalonica* και της *Abies alba*

Μέχρι σήμερα στην κεφαλληνιακή ελάτη δεν έχει γίνει καμιά ανάλυση των τερπενίων της ρητίνης για ταξινομικούς σκοπούς. Πολύ περισσότερο δεν αναλύθηκε η τερπενική σύνθεση και ποικιλότητα όχι μόνο σε επίπεδο προελεύσεων και πληθυσμών, αλλά ούτε και του ίδιου του είδους.

Οι Zavarin και Snajberk (1965) ανέλυσαν τα τερπένια της *Abies alba* σε μια προσπάθεια ταξινόμησης διαφόρων ειδών του γένους *Abies*. Πολύτιμη συνεισφορά στη μελέτη της χημικής παραλλακτικότητας αποτελούν οι αναλύσεις των μονοτερπενίων της ρητίνης στους σπόρους της *Abies alba* που έγιναν από τους Germak (1975), Germak et al (1968), Penka και Germak (1978), Germak και Penka (1978), (κατά Korpeš 1981).

Επίσης τα τερπένια της ρητίνης της *Abies alba* αναλύθηκαν και εξιολογήθηκαν από βιομηχανίες φαρμάκων και αρωμάτων (Kowalski, J. 1962, Pentegor, A.P., και Girkova, M.A. 1960 κατά Squillace, 1976)

Συμπερασματικά μπορούμε να πούμε πως για την *Abies cephalonica* παρουσιάζουν τελείως όχι μόνο οι χημειοσυστηματικές έρευνες, αλλά και οι απλές αναλύσεις τερπενίων. Αντίθετα η τερπενική σύνθεση της *Abies alba* έχει καθοριστεί σε ταξινομικές έρευνες και έρευνες ποικιλότητας.

1.5. Ανάλυση μονοτερπενίων και αεριοχρωματογραφία

1.51. Μονοτερπένια στα κωνοφόρα

Τα μονοτερπένια είναι του τύπου $C_{10}H_{16}$, παράγωγα του ισοπροπενίου και διακρίνονται σε μονοκυκλικά και δικοκυκλικά. Κατά τα τελευταία 25 χρόνια το ενδιαφέρον για τη σύνθεση των μονοτερπενίων είναι πολύ μεγάλο. Αυτό ήρθε ως αποτέλεσμα της ανάπτυξης της αναλυτικής μεθόδου "αεριο - υγροχρωματογραφίας" και της πετυχημένης εφαρμογής της σε αναλυτικά προγράμματα.

Πριν από την ανάπτυξη της αεριο - υγροχρωματογραφίας η σύνθεση των μονοτερπενίων καθοριζόταν με διαδοχικές αποστάξεις, που απαι-

τούσαν μεγάλες ποσότητες ρητίνης, πολύ χρόνο και σοβαρό περιορισμό του επιθυμητού αριθμού δειγμάτων για ανάλυση. Έτσι οι πρώτες έρευνες περιορίστηκαν σε εμπορικούς σκοπούς και μελέτες ταξινόμησης σε επίπεδο είδους (Miron, 1958, 1961, 1963).

Η ανάπτυξη της αεριο - υγροχρωματογραφίας αύξησε θεαματικά την ταχύτητα και την ακρίβεια των χημικών αναλύσεων, επιτρέποντας συγχρόνως τη χρήση πολλών και μικρών σε ποσότητα δειγμάτων.

Μελέτες γενετικής έχουν δείξει πως η σύνθεση των μονοτερπενίων ποικίλλει πολύ μεταξύ των δέντρων ενός είδους και κληρονομείται σταθερά.

Η απόδειξη, πως η σύνθεση των μονοτερπενίων βρίσκεται κάτω από ισχυρό γενετικό έλεγχο, διευκόλυνε μελέτες γενετικών σχέσεων μεταξύ προελεύσεων, μεταξύ συστάδων και μεταξύ δέντρων της ίδιας συστάδας. Κατά τον Squillace (1976) ο καθορισμός της μονοτερπενικής σύνθεσης της ρητίνης χρησιμεύει:

- α) σε μελέτες ταξινόμησης των ειδών
- β) στον καθορισμό της γενετικής ποικιλότητας φυσικών πληθυσμών, της ομοειξίας, της απομόνωσης, των συγγενικών σχέσεων και του υβριδισμού
- γ) στον καθορισμό "γονιδίων δεικτών" και βάσει τούτων στην επιλογή επιθυμητών γενότυπων από τους φυσικούς πληθυσμούς του είδους
- δ) στην αναγνώριση της προέλευσης του σπόρου και
- ε) στην έμμεση επιλογή (π.χ. συσχέτιση μεταξύ μονοτερπενικής σύνθεσης και αντοχής στις προσβολές από έντομα και ασθένειες).

1.52. Μονοτερπένια και δειγματοληψία

Η επιλογή των δέντρων για τη μελέτη της μονοτερπενικής σύνθεσης και η ένταση της δειγματοληψίας εξαρτώνται κυρίως από το σκοπό της έρευνας (Squillace 1976).

- α. Εάν σκοπός είναι να χαρακτηριστεί ένα είδος, ο ερευνητής θα πρέπει να έχει υπ' όψη του τη μεγάλη ποικιλότητα που υπάρχει τόσο μεταξύ των συστάδων όσο και μεταξύ των δέντρων μέσα στις συστάδες. Γι' αυτό ο πλέον αντιπροσωπευτικός τρόπος δειγματοληψίας,

για να ταξινομηθεί ένα είδος, είναι η τυχαία επιλογή δέντρων από όλη τη γεωγραφική περιοχή εξάπλωσης του είδους, όμοια σε ένταση με εκείνη που χρησιμοποιείται στη μελέτη για γεωγραφική ποικιλότητα.

β. Εάν σκοπός είναι η μελέτη της "γεωγραφικής ποικιλότητας" η δειγματοληψία μπορεί να γίνει σε πειραματική επιφάνεια δοκιμής προελεύσεων ή στα φυσικά δάση του είδους από τις διάφορες περιοχές εξαπλώσεώς του.

Η περιοχή που παρουσιάζει ενδιαφέρον για τον ερευνητή πρέπει να μελετηθεί προσεκτικά. Όσο περισσότερες προελεύσεις περιληφθούν στη δειγματοληψία τόσο μεγαλύτερη η πιθανότητα να αποκαλυφθούν οι αληθινοί τύποι ποικιλότητας που παρουσιάζουν οι πληθυσμοί. Για την P. Elliott και Gansel και Squillace (1976) θεωρούν πολύ ικανοποιητική μια απόσταση 90 km περίπου μεταξύ δύο σημείων (πληθυσμών). Το μέγεθος των δειγμάτων (αριθμός δέντρων σε κάθε προέλευση ή συστάδα) καθορίζεται καλύτερα και ακριβέστερα με προδειγματοληψίες. Γενικά συνιστάται ένας ελάχιστος αριθμός δέντρων, 15 - 20 για κάθε προέλευση. Φυσικά τα δέντρα θα επιλεγούν τυχαία μέσα στην προέλευση ή στη συστάδα.

γ. Εάν ο σκοπός είναι η μελέτη της κληρονομικότητας, τότε απαιτείται ανάπτυξη οικογενειών ή κλώνων. Για το μέγεθος του δείγματος θεωρούνται ικανοποιητικά 20 - 25 άτομα σε κάθε οικογένεια ή κλώνο.

1.53. Μονοτερπένια και πηγή ρητίνης

Ο ερευνητής πρέπει να επιλέξει το τμήμα του δέντρου από όπου θα πάρει τη ρητίνη. Η ρητίνη απαντάται σε διάφορα όργανα του δέντρου, όπως στις ρίζες, στον κορμό, στους κλάδους, στα φύλλα, στους λούλους και στους κώνους. Βρίσκεται δηλ. σε διάφορους ιστούς, όπως στο ξύλο, στο δευτερογενή φλοιό (secondary phloem), στο φλοιώμα (cortex) κ.λ.π.

Καθοριστικός παράγοντας στην επιλογή της πηγής της ρητίνης είναι ο σκοπός για τον οποίο γίνεται η έρευνα. Αν π.χ. ένας γενετι-

στής θέλει να βελτιώσει τη σύνθεση της ρητίνης θα χρησιμοποιήσει σαν πηγή το ξύλο του κορμού. Αλλά αν αυτός ενδιαφέρεται να ταξινομήσει, να περιγράψει και να καθορίσει τη δομή διαφόρων πληθυσμών, τότε θα πρέπει να προτιμήσει τη ρητίνη του φλοιού ή των βελονών. Και τούτο γιατί έχει βρεθεί πως η ρητίνη του φλοιού σε σχέση με εκείνη του ξύλου περιέχει μεγαλύτερο αριθμό μονοτερπενίων (χαρακτῆρων) και σε επαρκείς συγκεντρώσεις, έτσι που να προσφέρει μεγαλύτερες ευκαιρίες για προσδιορισμό γενετικής ποικιλότητας.

Ο ερευνητής επίσης πρέπει να αποφασίσει, αν θα χρησιμοποιήσει ρέουσα ρητίνη ή θα μαζέψει ιστούς που την περιέχουν και θα τους αποστάξει. Πολλά κωνοφόρα δίνουν ρητίνη με τραυματισμό του κορμού, του άκρου των κλάδων ή των βελονών. Ο τραυματισμός είναι πολύ απλός και είναι ο κοινότερος τρόπος συλλογής ρητίνης. Σε μερικά είδη η ρητίνη λαμβάνεται με εκχύλιση από τεμάχια ξύλου, οφθαλμούς, βελόνες κ.λ.π. Η εκχύλιση γίνεται με διάφορους διαλύτες, συνήθως όμως με πεντάνιο ή αιθέρα. Πολλές φορές είναι αναγκαία μια συμπύκνωση του εκχυλίματος. Άλλη εναλλακτική μέθοδος είναι η τοποθέτηση των ιστών, που φέρουν τη ρητίνη, απ'ευθείας μέσα στο όργανο αναλύσεως της ρητίνης, δηλ. τον αεριοχρωματογράφο, χάρη σε μια ειδική επινόηση εισόδου.

Οι παράγοντες, όπως ηλικία, εποχή κ.λ.π., που θα πρέπει να ληφθούν σοβαρά υπ'όψη κατά τη συλλογή των δειγμάτων, αναλύθηκαν σε προηγούμενα κεφάλαια.

1.54. Συλλογή, προετοιμασία και διατήρηση των δειγμάτων

Η ρέουσα ρητίνη του ξύλου συλλέγεται με τη βοήθεια ενός φιαλιδίου με κοχλιώδη λαιμό. Στο ξύλο του κορμού και σε βάθος περίπου 1 εκατοστού ανοίγεται, με τη βοήθεια μιας τρυπάνης, οπή τόσης διαμέτρου όση περίπου ο λαιμός του φιαλιδίου. Το φιαλίδιο εφαρμόζεται σταθερά στην οπή και σε 24 ώρες συλλέγονται μερικά ml ρητίνης. Τέτοιες μεγάλες ποσότητες χρειάζονται μόνο στην περίπτωση που ερευνοούμε σχέσεις μονοτερπενίων και άλλων συστατικών της ρητίνης. Τις περισσότερες φορές 1 - 2 ml ρητίνης είναι αρκετά και συνήθως απαι-

τείται πολύ μικρός τραυματισμός του ιστού.

Η συλλογή ρητίνης του φλοιού (cortical) γίνεται μετά από κοπή ενός κλάδου, με κοφτερό όργανο, 1 εκατοστό περίπου κάτω από τον ακραίο οφθαλμό. Τις περισσότερες φορές από την τομή αυτή βγαίνει μια σταγόνα ρητίνης αρκετή σε ποσότητα για ανάλυση. Εάν η τομή γίνεται πολύ μακριά από τον οφθαλμό, τότε θα πρέπει να προσέξουμε μήπως μαζί με τη ρητίνη του φλοιού συλλεγεί και ρητίνη του ξύλου. Η μίξη είναι ανεπιθύμητη. Ένας μεγεθυντικός φακός δίνει τη δυνατότητα να συλλέξουμε ρητίνη του φλοιού (cortical) από την περιφέρεια της τομής και όχι από το κέντρο που βγαίνει η ρητίνη του ξύλου.

Ένας πολύ καλός τρόπος συλλογής ρητίνης είναι να χρησιμοποιήσουμε μικροπιπέτες. Με τον τρόπο αυτό πετυχαίνουμε ίσες περίπου συγκεντρώσεις διαλυμάτων οι οποίες μας διευκολύνουν πολύ στη ρύθμιση της ευαισθησίας του οργάνου.

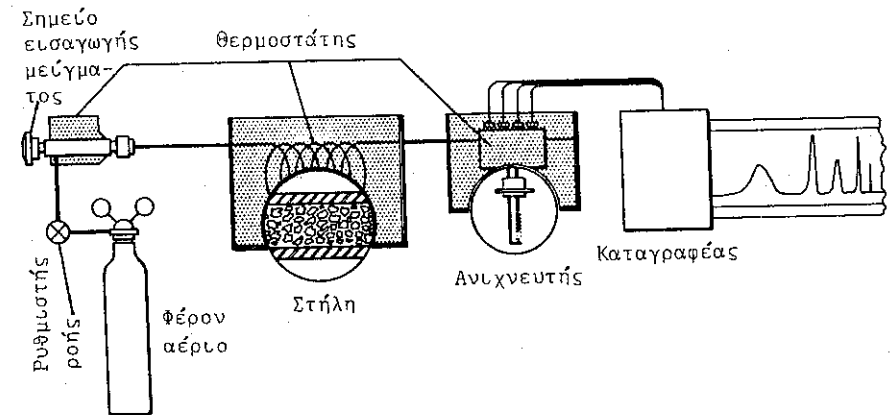
Σε είδη που η έκκριση της ρητίνης, μετά την τομή, είναι πολύ δύσκολη, μπορούμε να τεμαχίσουμε οφθαλμούς ή νεαρούς κλάδους και να τους τοποθετήσουμε σε φιαλίδια που περιέχουν ένα διαλύτη. Όταν ενδιαφερόμαστε για ποσοστά τερπενίων ανά μονάδα βάρους ή όγκου του ιστού, που μας έδωσε τη ρητίνη, τότε απαιτούνται περισσότερα φροντισμένες συλλογές και αποστάξεις (Rudloff 1961, 1964, Junoven 1966, Zavarin et al 1971, Pauly et al 1973). Ο χρόνος διατήρησης των δειγμάτων (5-6 μήνες) σε καταψύκτη φαίνεται πως δεν έχει καμιά επίδραση στη σύνθεση των μονοτερπενίων (Smith 1964, Squillace 1971). Όμως μερικά μονοτερπένια, όπως το myrcene, α -terpinene και β -phellandrene, πολυμερίζονται κατά τη διάρκεια παρατεταμένης διατήρησης η οποία και θα πρέπει να αποφεύγεται.

1.55. Λειτουργία της αεριοχρωματογραφικής συσκευής

Υπάρχει πλούσια βιβλιογραφία πάνω στις αρχές και τον τρόπο λειτουργίας της αεριοχρωματογραφικής συσκευής. Ο καλύτερος όμως τρόπος, για να μάθει κανείς να χειρίζεται τη συσκευή, παράλληλα με το αναγκαίο θεωρητικό υπόβαθρο, είναι η μαθητεία του κοντά σε έναν έμπειρο αναλυτή. Η αεριοχρωματογραφία είναι μια εξαιρε-

τικά χρήσιμη, γρήγορη και ακριβής μέθοδος διαχωρισμού οργανικών κυρίως ουσιών. Η βασική συσκευή αποτελείται από δύο κύρια μέρη: (σχήμ. 1)

- Τη στήλη, που διαχωρίζει τα συστατικά του αναλυμένου δείγματος και
- Τον ανιχνευτή, που προσδιορίζει αυτά.



Σχήμα 1. Τα βασικά μέρη οργάνου αεριοχρωματογραφίας

Η στήλη αποτελεί την καρδιά της αεριοχρωματογραφικής συσκευής και η πετυχημένη επιλογή της, για μια συγκεκριμένη ανάλυση, είναι καθοριστικής σημασίας.

1.56. Ποσοτικοί προσδιορισμοί

Πέρα από την ποιοτική ανάλυση των μονοτερπενίων, ο ερευνητής συνήθως ενδιαφέρεται και για την ποσοτική αναλογία τους. Υπάρχουν βασικά τρεις τύποι ποσοτικών αναλύσεων που δίνουν την επί % περιεκτικότητα κάθε μονοτερπενίου, ο πρώτος στο σύνολο των μονοτερπενίων, ο δεύτερος στο σύνολο των συστατικών της ρητίνης και

ο τρίτος στη μονάδα βάρους ή όγκου του ιστού που έδωσε τη ρητίνη (Squillace 1976).

Ο πρώτος τύπος ποσοτικής αναλύσεως είναι απλός, γρήγορος, πολύ ακριβής και υπόκειται μόνο σε σφάλματα υπολογισμού των κορυφών του χρωματογραφήματος. Η απαιτούμενη για ανάλυση ποσότητα του δείγματος μπορεί να περιοριστεί σε 1-2 μl. Ο τύπος αυτός αναλύσεως έχει μεγάλη εφαρμογή ειδικά σε γενετικές μελέτες που τα μεγέθη των δειγμάτων είναι μεγάλα.

Ανακεφαλαιώνοντας μπορούμε να πούμε πως η σύνθεση των μονοτερπενίων της ρητίνης στα κωνοφόρα βρίσκεται κάτω από ισχυρό γενετικό έλεγχο και μερικά από τα μονοτερπένια ελέγχονται από περιορισμένο αριθμό γονιδίων. Η σύνθεση των μονοτερπενίων μπορεί να καθοριστεί γρήγορα και με μεγάλη ακρίβεια με τη μέθοδο της αεριο-υγροχρωματογραφίας. Χάρη στα δυο αυτά μοναδικά χαρακτηριστικά της μεθόδου, η μελέτη των μονοτερπενίων προσφέρει θαυμάσιες ευκαιρίες να αυξήσουμε τις γνώσεις μας για τις γενετικές σχέσεις, τόσο μεταξύ των ειδών όσο και μεταξύ των δέντρων μέσα στα είδη, με αποτέλεσμα την ανάπτυξη και χρησιμοποίηση βελτιωμένων δέντρων.

2. ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

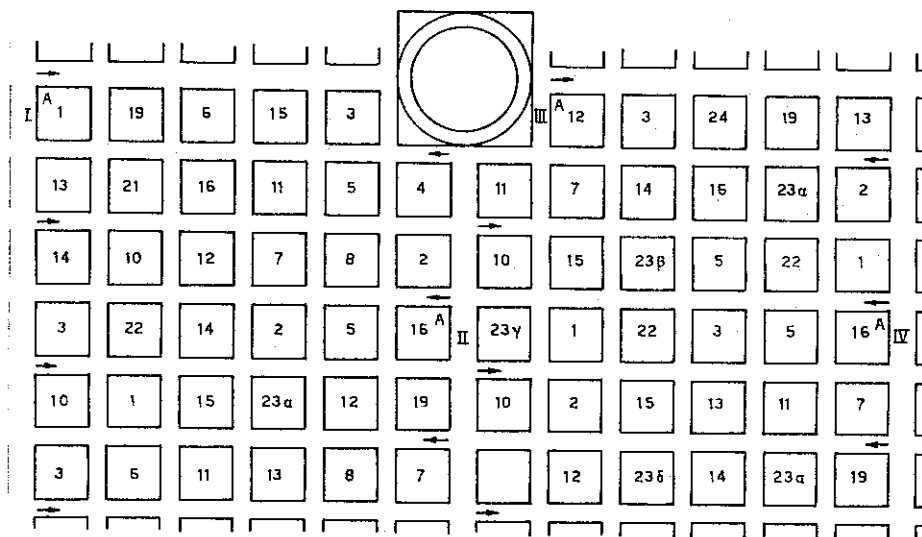
2.1. Γενικά

Στις περισσότερες από αυτές τις μελέτες η δειγματοληψία γίνεται από τους φυσικούς πληθυσμούς των ειδών που ερευνώνται. Στην περίπτωση μας, προσφέρεται μια θαυμάσια ευκαιρία, μοναδική θα λέγαμε, να συνδυαστούν κλασικές και σύγχρονες ταξινομικές μέθοδοι σε μια μελέτη προσδιορισμού της γενετικής παραλλακτικότητας της ελληνικής ελάτης. Η μοναδικότητα προσδιορίζεται από το γεγονός της υπάρξεως μιας συγκριτικής φυτείας προελεύσεων ελάτης -πείραμα κοινού περιβάλλοντος- όπου δίνουμε την ευκαιρία, διατηρώντας σταθερό το περιβάλλον, να εκφρασθεί ο γενότυπος κάθε προέλευσης.

Το Φεβρουάριο του 1974 ο καθηγητής Πανέτσος εγκατέστησε στη Μερκάδα Φθιώτιδας (υψόμετρο 900 μ.) την παραπάνω συγκριτική φυτεία 24 προελεύσεων ελάτης -ελληνικών και ξένων- σε τέσσερις επαναλήψεις (σχήμα 2, φωτογρ. 1). Τα φυτάρια ελάτης ήταν ηλικίας 5 χρόνων και προέρχονταν από σπόρους που μαζεύτηκαν από φυσικά δάση, το φθινόπωρο του 1968. Η επιλογή των μητρικών δέντρων στα δάση αυτά ήταν τυχαία, αλλά πάντοτε τα επιλεγέντα άτομα 1) έφεραν κώνους 2) απείχαν τουλάχιστον 100 μ. μεταξύ τους και 3) είχαν ένα ή περισσότερα δέντρα γύρω τους και σε απόσταση μικρότερη των 30 μέτρων (Panetsos 1975). Στο πολύτιμο τούτο πείραμα ο σχεδιασμός και η εκτέλεση έγιναν πάντοτε σύμφωνα με τις απαιτήσεις ενός πειράματος δοκιμής προελεύσεων, έτσι που κάθε προέλευση να αντιπροσωπεύεται από τη μέση γενοτυπική συχνότητά της. Στο χάρτη 2 σημειώνονται οι 16 ελληνικές προελεύσεις ελάτης που συμμετέχουν στο πείραμα και στον πίνακα 2 τα στοιχεία των περιοχών επιλογής των μητρικών δέντρων.

Πέρα από τις ελληνικές προελεύσεις στην ανάλυση συμπεριελήφθηκαν και 4 ξένες. Η *Abies equi-trojani* της Β.Δ. Τουρκίας, η

Σχήμα 2. Σχέδιο συγκριτικής φυτείας προελεύσεων ελάτης Μερκάδας.



- 1. Αριδαίας 5. Πανατωλικού 10. Πάρνηθας 14. Ασπροπόταμου
- 2. Φουρνά 6. Ελικώνα 11. Βυτίνας 15. Εύβοιας
- 3. Παρνασσού 7. Πιερίας 12. Πάρνωνα 16. Ταύγετου
- 4. Οίτης 8. Κεφαλληνίας 13. Κόνιτσας 17. Αγίου Όρους



Φωτογραφία 1. Άποψη φυτείας ελάτης Μερκάδας.



Χάρτης 2. Ελληνικές προελεύσεις

Πίνακας 2. Γεωγραφικά στοιχεία ελληνικών προελεύσεων και αριθμός μητρικών δέντρων (Πανέτσας 1976).

Προέλευση	Γεωγραφικό πλάτος	Γεωγραφικό μήκος	Αριθμός μητρικών δέντρων
1. Αριδαίας	41° 00'	21° 50'	30
2. Φουρνά	39° 01'	21° 55'	30
3. Παρνασσού	38° 35'	22° 30'	30
4. Οίτης	38° 45'	22° 10'	30
5. Πανατωλικού	38° 43'	21° 36'	30
6. Ελικώνα	38° 18'	22° 55'	30
7. Πιερίας	40° 21'	22° 16'	30
8. Κεφαλληνίας	38° 14'	20° 32'	30
9. Πάρνηθας	38° 11'	23° 41'	30
10. Βυτίνας	37° 33'	22° 15'	30
11. Πάρνωνα	37° 06'	22° 45'	30
12. Κόνιτσας	40° 06'	20° 47'	30
13. Ασπροπόταμου	39° 44'	21° 19'	30
14. Εύβοιας	38° 40'	23° 30'	30
15. Ταύγετου	37° 16'	22° 18'	30
16. Αγίου Όρους	40° 11'	24° 29'	30

Abies alba της Ιταλίας και δύο προελεύσεις *Abies alba* από τη Βουλγαρία. Τα δείγματα των δύο βουλγαρικών προελεύσεων παραχωρήθηκαν στον καθηγητή Πανέτσο κατά την εκεί μετάβασή του το 1980. Οι δύο πρώτες φύονται στην ίδια πειραματική επιφάνεια με τις ελληνικές, ενώ οι δύο τελευταίες, σε ανάλογο πείραμα προελεύσεων, στην περιοχή Judula της Βουλγαρίας.

Στην περιοχή ενδιαφέροντος του ερευνητή θα πρέπει η δειγματοληψία να είναι επαρκής. Όσο πυκνότερη είναι τόσο μεγαλύτερη είναι η πιθανότητα να αποκαλυφθούν οι πραγματικοί τύποι ποικιλότητας που παρουσιάζουν οι πληθυσμοί. Στην περίπτωσή μας οι 16 ελληνικές προελεύσεις καλύπτουν πολύ ικανοποιητικά το χώρο εξάπλωσης της ελάτης στη χώρα μας και ο μέσος αριθμός των μητρικών δέντρων που χρησιμοποιήσαμε κατά προέλευση ξεπερνά τον παραδεκτό αριθμό 15-20 που δίνουν οι Gansel και Squillace (1976) για έρευνες τέτοιας φύσης.

2.2. Τρόπος δειγματοληψίας στην πειραματική επιφάνεια

Το Φεβρουάριο του 1980 τα φυτάρια ελάτης -ελληνικά και ξένα- ήταν όλα 11 χρόνων από σποράς, είχαν υποστεί τον ίδιο χειρισμό και το ύψος τους κυμαινόταν από 1 μ - 1,5 μ.

Η δειγματοληψία έγινε συστηματικά από τη νότια πλευρά της κόμης του δενδρυλλίου και πάντοτε στο ύψος του αναπτυχθέντος σπονδύλου του έτους 1978. Κάθε φορά κοβόταν ένας κλαδίσκος με βλαστούς και βελόνες των ετών 1979 και 1978 (φωτογρ. 2) δηλαδή ενός και δύο ετών συμπληρωμένων, αφού η δειγματοληψία έγινε το Φεβρουάριο του 1980. Οι μορφολογικές και ανατομικές παρατηρήσεις έγιναν στην αύξηση του 1978, -εκτός από το χαρακτήρα πυκνότητα τριχώματος που αξιολογήθηκε στον κλαδίσκο του έτους 1979-, ενώ η ρητίνη για τη χημική ανάλυση των μονοτερπενίων προερχόταν από την αύξηση του 1979. Μέσως μετά την κοπή οι κλαδίσκοι τοποθετούνταν σε πλαστικούς σάκκους που κλείνονταν σχεδόν αεροστεγώς. Σε κάθε σάκκο υπήρχε μια πλαστική ταμπελίτσα στην οποία αναγράφονταν η προέλευση, η επανάληψη και ο αύξοντας αριθμός της σχετικής θέσης του δέντρου στο πεί-

ραμα. Αναλύθηκαν 16 ελληνικές προελεύσεις και 4 ξένες. Από κάθε προέλευση πάρθηκαν 40 δέντρα, δηλαδή 10 δέντρα τυχαία από κάθε επανάληψη και προέλευση. Ο συνολικός αριθμός των αναλυθέντων δέντρων έφθασε τα 722, γιατί οι προελεύσεις της Οίτης και της *A. equi-trojani* αντιπροσωπεύονταν από 25 δέντρα η κάθε μια, του Ελικώνα από 32, ενώ εκείνες της Βουλγαρίας από 20. Μέσα σε μια μέρα έγινε η δειγματοληψία όλων των προελεύσεων και τα δείγματα, αμέσως μετά τη μεταφορά τους στο εργαστήριο, τοποθετήθηκαν σε καταψύκτη στους -30°C .

2.3. Εργαστηριακή ανάλυση μορφολογικών και ανατομικών χαρακτήρων των βελονών

Η ηλικία των βελονών που αναλύθηκαν μορφολογικά και ανατομικά ήταν 2 ετών. Από κάθε δείγμα αναλύονταν 5 βελόνες, οι οποίες παίρνονταν πάντοτε και για όλες τις προελεύσεις από το μέσο της κάτω επιφάνειας του κλαδίσκου που αναπτύχτηκε το έτος 1978. Αναλύθηκαν συνολικά 3.610 βελόνες.

Έγινε προσπάθεια να επιλεγούν για ανάλυση οι χαρακτήρες εκείνοι που παρουσιάζουν διαφορές μεταξύ κεφαλληνιακής και λευκής ελάτης, έτσι ώστε να μπορούμε εύκολα να περιγράψουμε τον μεταξύ τους υβριδογενή πληθυσμό. Χαρακτήρες που δεν διέφεραν σημαντικά στα δύο είδη, μετά από προανάλυση που έγινε, δεν λήφθηκαν υπόψη. Χαρακτήρες που μέχρι σήμερα πολλοί ερευνητές απλώς τους περιέγραφαν -με αναπόφευκτα τα υποκειμενικά κριτήρια- καταβλήθηκε προσπάθεια για πρώτη φορά να μετρηθούν και να εκφραστούν ποσοτικά, έτσι που στη συνέχεια με τη στατιστική ανάλυση να χρησιμοποιηθούν στην εκτίμηση του μεγέθους και της φύσης της ποικιλότητας που παρουσιάζουν.

Οι χαρακτήρες που επιλέχθηκαν και οι τρόποι που αναλύθηκαν παρουσιάζονται παρακάτω.

- (1) Μήκος βελονών: Σχήμα 3. Μετρήθηκε σε mm.
- (2) Πλάτος βελονών: Σχήμα 4. Μετρήθηκε σε mm στο προβολικό μικροσκόπιο σε εγκάρσια τομή που παίρνονταν πάντα από το μέσο της βελόνας. Η μεγέθυνση ήταν X 50.

Πάχος βελονών: Σχήμα 5. Μετρήθηκε σε mm στην ίδια τομή με τον ίδιο τρόπο όπως το πλάτος.

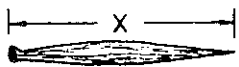
Μορφή τρόπιδας: Το σχήμα 6 παριστάνει εγκάρσια τομή βελόνας.

Η τρόπιδα βρίσκεται στην κάτω επιφάνεια της βελόνας, σημείο Γ. Η μορφή της τρόπιδας αποδόθηκε με την εφαπτομένη της γωνίας ω .

Εφ $\omega = \frac{\Gamma\Delta}{\text{ΒΔ}}$. Το μέγεθος ΓΔ, μετρήθηκε στο προβολικό μικροσκόπιο, όπως ακριβώς το πλάτος ΑΒ (ΒΔ = 1/2 του πλάτους).

Μορφή βελονών: Σχήμα 7. Το τρίγωνο ΑΒΓ παριστάνει σχηματικά τη μισή, προς την κορυφή Β, βελόνα. Έγινε προσπάθεια η μορφή της βελόνας να αποδοθεί με την εφαπτομένη της γωνίας ω .

Εφ $\omega = \frac{\Gamma Z}{Z E}$ όπου: $\Gamma Z = -\frac{\alpha - \beta}{2}$, $\alpha =$ το πλάτος στο μέσον της βελόνας, $\beta =$ το πλάτος, σε απόσταση 1/8 του συνολικού μήκους λ της βελόνας από την άκρη Β αυτής και $Z E = -\frac{3\lambda}{8}$. Τα μεγέθη α και β μετρήθηκαν στο προβολικό μικροσκόπιο.



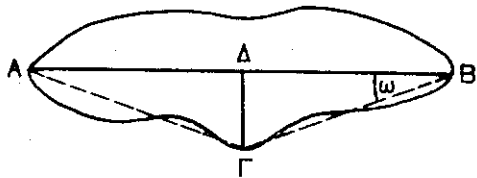
Σχήμ. 3



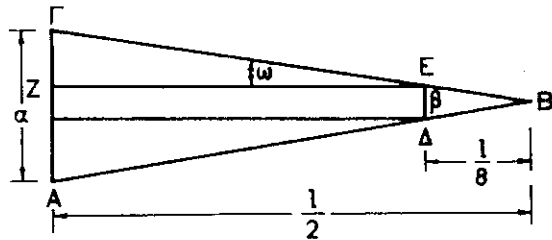
Σχήμ. 4



Σχήμ. 5



Σχήμ. 6



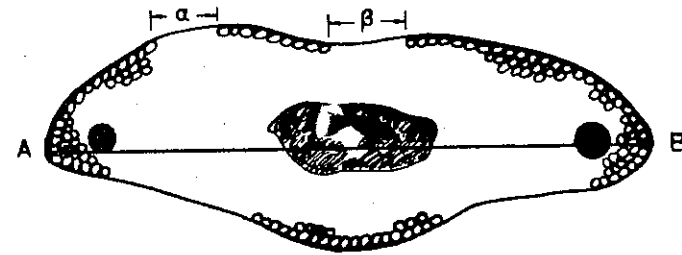
Σχήμ. 7

Αναλογία μήκους πάνω επιφάνειας εγκάρσιας τομής βελονών χωρίς υποδερμικά κύτταρα % του πλάτους. Μια χαρακτηριστική διαφορά μεταξύ των βελονών της κεφαλληνιακής και της λευκής ελάτης είναι η αντοχή τους σε κάμψη. Οι βελόνες της κεφαλληνιακής είναι σχετικά περισσότερο σκληρές και δύσκαμπτες, από εκείνες της λευ-

κής (Μπασιώτης 1956). Σε μια εγκάρσια τομή βελόνας στο μικροσκόπιο μπορούμε να δούμε τα στρώματα των υποδερμικών κυττάρων (σχήμ. 8). Στην κεφαλληνιακή ελάτη υπάρχει πάντοτε σχεδόν ένα συνεχές στρώμα υποδερμικών κυττάρων με σπάνιες διακοπές α , β , (σχήμ. 8) και θέσεις με δεύτερο και τρίτο στρώμα κυττάρων. Αντίθετα στη λευκή ελάτη παρατηρούνται μεγάλες διακοπές στη συνέχεια του πρώτου υποδερμικού στρώματος το οποίο μερικές φορές σχεδόν απουσιάζει, εμφανιζόμενο μόνο στις γωνίες Α και Β. Έτσι φαίνεται πως η συχνότητα και ο αριθμός στρωμάτων των υποδερμικών κυττάρων είναι κυρίως υπεύθυνα για τις διαφορές σκληρότητας και αντοχής σε κάμψη, που παρατηρούνται στις βελόνες.

Στο προβολικό μικροσκόπιο και σε εγκάρσια τομή από το μέσο κάθε βελόνας εκτιμήθηκε η αναλογία του μήκους στην πάνω επιφάνεια που δεν καλύπτεται με υποδερμικά κύτταρα % του πλάτους σε μια προσπάθεια να μετρήσουμε και να εκφράσουμε τις παραπάνω διαφορές.

- (7) Αριθμός θέσεων με διπλή ή τριπλή σειρά υποδερμικών κυττάρων πάνω επιφάνειας εγκάρσιας διατομής βελονών, ανά mm πλάτους: Στην παραπάνω ίδια τομή του χαρακτήρα (6), σχήμ. 8 μετρήθηκαν οι θέσεις που τα υποδερμικά κύτταρα σχηματίζουν διπλή και τριπλή σειρά. Ο αριθμός τους εκφράστηκε στη μονάδα πλάτους της τομής.



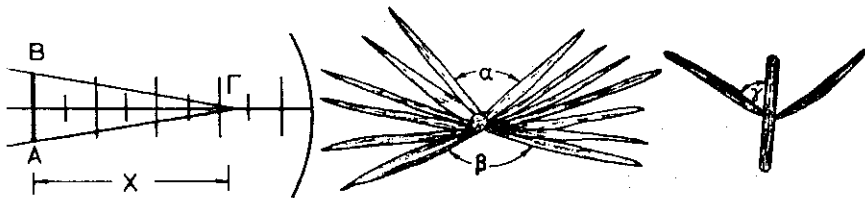
Σχήμ. 8

8) Οξύτητα βελονών: Για το χαρακτηρισμό της μορφής του άκρου των βελονών χρησιμοποιούνται στη βιβλιογραφία πολλοί όροι όπως: αμβλύ, επακανθίζον, οξύληκτο, ακρόκοιλο κ.λ.π. Έγινε προσπάθεια να μετρηθεί και να αποδοθεί παραμετρικά ο χαρακτήρας αυτός. Το σχήμα 9 παριστάνει το άκρο μιας βελόνας κάτω από ένα φακό με μεγέθυνση $\times 15$ και κλίμακα μετρήσεων. Μετακινούμε το άκρο της βελόνας πάνω στην κλίμακα μετρήσεων του φακού, έτσι που να καλύπτει πάντα ένα σταθερό πλάτος 0,5 mm (στο σχήμα μας το AB). Στη συνέχεια μετράμε την απόσταση X από την τομή AB μέχρι την κορυφή Γ της βελόνας με τη βοήθεια της κλίμακας του φακού. Την απόσταση X ονομάζουμε οξύτητα βελονών.

9) Γωνία βελονών πάνω επιφάνειας κλάδου: Το σχήμ. 10 παριστάνει μια κάθετη τομή στον άξονα του κλάδου και συγχρόνως τη διάταξη των βελονών. Με ένα γωνιόμετρο μετρήσαμε τη γωνία $\hat{\alpha}$ σε μοίρες.

10) Γωνία βελονών κάτω επιφάνειας κλάδου: Μετρήθηκε η γωνία $\hat{\beta}$ (σχήμ. 10).

11) Γωνία βελονών με τον άξονα του κλάδου: Μετρήθηκε η γωνία $\hat{\gamma}$ (σχήμ. 11).



Σχήμ. 9

Σχήμ. 10

Σχήμ. 11

12) Πυκνότητα τριχώματος κλαδίσκου: Εξετάστηκε ο κλαδίσκος του τελευταίου έτους στο στερεοσκόπιο. Δεν αποδόθηκε παραμετρικά η πυκνότητα του τριχώματος, αλλά κατ'εκτίμηση σε πέντε κλάσεις: 1. πολύ μεγάλη 2. μεγάλη 3. μέτρια 4. μικρή 5. μηδέν.

13) Μορφή άκρου βελονών: Η παρατήρηση έγινε στο στερεοσκόπιο. Εκτιμήθηκε σε πέντε κλάσεις: 1. ακανθοειδής 2. πολύ οξεία 3. οξεία 4. στρογγυλή 5. κοίλη ή εντεταμημένη.

(14) Πυκνότητα στομάτων πάνω επιφάνειας βελονών: Η εκτίμηση έγινε στο στερεοσκόπιο σε πέντε κλάσεις, ανάλογα με την έκταση που κατελάμβαναν τα στόματα κατά μήκος της πάνω επιφάνειας της βελόνας: 1. χωρίς στόματα 2. λίγα στην κορυφή 3. σε έκταση $< 1/2$ του μήκους της βελόνας 4. σε έκταση $=$ του $1/2$ του μήκους και 5. σε έκταση $> 1/2$ του μήκους.

Στην άρευνα αυτή οι χαρακτήρες (4), (5), (6), (7) και (8) μετρήθηκαν και αποδόθηκαν παραμετρικά για πρώτη φορά στο γένος *Abies*. Επίσης οι (9), (10) και (11) για πρώτη φορά στην κεφαληνιακή ελάτη και το υβρίδιο.

Η εργαστηριακή ανάλυση των παραπάνω 14 μορφολογικών και ανατομικών χαρακτήρων σε 3.610 βελόνες από 20 προελεύσεις ελάτης άρχισε τον Ιούλιο του 1980 και τελείωσε τον Απρίλιο του 1981. Τα όργανα που χρησιμοποιήθηκαν ήταν:

- α) Προβολικό μικροσκόπιο
- β) Στερεοσκόπιο
- γ) Μεγεθυντικός φακός χειρός με κλίμακα $\times 15$.

2.4. Εργαστηριακή ανάλυση των μονοτερπενίων της ρητίνης στο φλοιό (cortex)

Η ρητίνη που χρησιμοποιήθηκε για την ανάλυση πάρθηκε από το φλοιό του βλαστού που αναπτύχθηκε το έτος 1979. Ήταν δηλ. επάκριος βλαστός ενός έτους, αφού η δειγματοληψία έγινε το Φεβρουάριο του 1980. Τα δείγματα σε πλαστικούς σάκκους διατηρούνταν σε καταψύκτη στους -30°C . Αφού το όργανο αναλύσεως, ο αεριοχρωματογράφος, είχε ρυθμιστεί και ήταν έτοιμο να δεχτεί το δείγμα, που έβγαλε από τον καταψύκτη, με ένα ξυραφάκι αποκόπτονταν ο ακραίος οφθαλμός στη βάση του. Από το φλοιώμα (cortex) έβρεε μια σταγόνα ρητίνης μέσα σε 2-3 λεπτά. Η σταγόνα αυτή της ρητίνης, αρκετή σε ποσότητα για ανάλυση, διαλύονταν με 0,1-0,2 ml πεντανίου μεγάλης καθαρότητας (proanalysis). Από το διάλυμα αυτό και με ειδική μικροσύριγγα λαμβάνονταν 0,5-1 ml διαλύματος τα οποία και εισάγονταν στο όργανο για ανάλυση. Τέτοιες μικρές ποσότητες δειγμάτων διευ-

κολύνουν την ανάλυση και αυξάνουν το διαχωρισμό των συστατικών της ρητίνης. Χρησιμοποιήθηκε ο αεριοχρωματογράφος τύπου TRACOR του Εργαστηρίου Γεωργικής Χημείας της Γεωπονικής Σχολής του Α.Π.Θ.

Τα χαρακτηριστικά της στήλης αναλύσεως ήταν:

Διαστάσεις: Μήκος 3,05 μέτρα, διάμετρος εσωτ. 1,6 χιλιοστά
 Σταθερή Φάση: 10 % β', β'οxyδιπροπιονίtrile σε A/W chromosorb W, 60 - 80 mesh.

Οι συνθήκες λειτουργίας του οργάνου:

Τύπος ανιχνευτού: Ιονισμού φλογός

Θερμοκρασία εισόδου: 480⁰ C

" στήλης: 65⁰ C

" ανιχνευτού: 200⁰ C

Ροή φέροντος αερίου (N₂): 10 ml/min

Ροή H₂: 15 ml/min

Ροή ατμοσφαιρικού αέρος: 12 ml/min

Η ταυτοποίηση των ενώσεων που έδωσε η ανάλυση των μονοτερπενίων έγινε με δύο τρόπους:

α) Με σύγκριση των τιμών των σχετικών όγκων συγκρατήσεως γνωστών και αγνώστων ουσιών, κάτω από τις ίδιες συνθήκες λειτουργίας του οργάνου.

β) Με μεγέθυνση της άγνωστης κορυφής, μετά από μίξη με γνωστή πρότυπη ουσία.

Οι παρακάτω πρότυπες ουσίες (standards) μας προσφέρθηκαν ευγενικά από την DRAGOCO C/O GmbH Holzwinden - W. Germany

α - pinene	3 - carene	limonene
β - pinene	α - phellandrene	bornyl acetate
camphene	myrcene	α - terpineol
β - phellandrene	γ - terpinene	

Η ολοκλήρωση των κορυφών -ποσοτική ανάλυση- έγινε ταυτόχρονα με την ποιοτική, χάρη στον αυτόματο μηχανικό ολοκληρωτή που έφερε ο αεριοχρωματογράφος TRACOR. Κάθε μονοτερπένιο εκφράστηκε σαν ένα ποσοστό στο σύνολο των αναλυθέντων μονοτερπενίων.

Συνολικά αναλύθηκαν τα μονοτερπένια 660 δέντρων από 20 προε-

λεύσεις. Κάθε προέλευση αντιπροσωπεύονταν από 36 δέντρα, εκτός από τις προελεύσεις Οίτης και eqmī-trojani που συμμετείχαν με 25 δέντρα η κάθε μια, του Ελικώνα με 30 και των 2 προελεύσεων της Βουλγαρίας με 20. Η ανάλυση άρχισε το Μάρτιο του 1980 και τελείωσε τον Ιούνιο του ίδιου χρόνου.

3. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

3.1. Μορφολογικά αποτελέσματα

3.11. Πρώτη στατιστική προσέγγιση

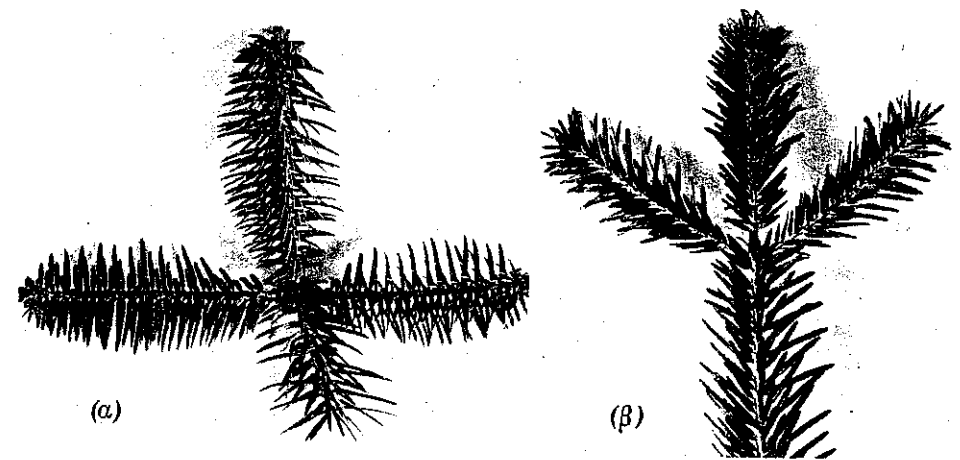
Συνολικά αξιολογήθηκαν δεκατέσσερις (14) μορφολογικοί - ανατομικοί χαρακτήρες. Το μέγεθος της ποικιλότητας των χαρακτήρων διέφερε μεταξύ των προελεύσεων, όπως διέφερε και η σχετική ευκολία με την οποία το μέγεθος αυτό προσδιοριζόταν. Οι φωτογραφίες 2 και 3 δείχνουν "τυπικούς" φαινότυπους Κεφαλληνιακής και Λευκής ελάτης και αποδίδουν τους περισσότερους από τους μορφολογικούς χαρακτήρες που χρησιμοποιήθηκαν στην έρευνα (σελ. 43 έως 47).

Με μια προσεκτική ματιά στον πίνακα 3 -παράλληλα με τις φωτογραφίες- γίνονται έντονα αντιληπτές οι διαφορές της Κεφαλληνιακής και Λευκής ελάτης σ'όλους σχεδόν τους χαρακτήρες που μελετήθηκαν.

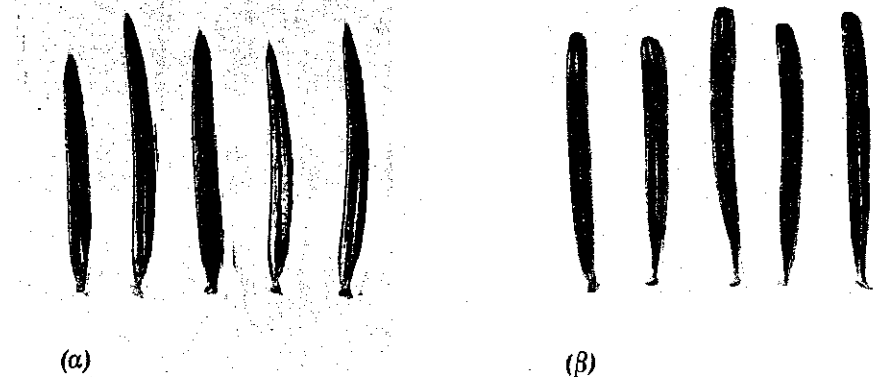
Το πρώτο βήμα ανάλυσης των τιμών των μορφολογικών - ανατομικών χαρακτήρων ήταν ο υπολογισμός μερικών απλών στατιστικών μεγεθών. Αυτά περιλάμβαναν εκτιμήσεις τόσο κεντρικών τάσεων όσο και διασποράς. Τα περιγραφικά αυτά μεγέθη παρουσιάζονται στον πίνακα 4 και βασίζονται σ'ένα σύνολο 722 δέντρων.

Όλοι οι αριθμητικοί υπολογισμοί και οι κάθε είδους στατιστικές αναλύσεις που αναφέρονται παρακάτω, έγιναν στον ηλεκτρονικό υπολογιστή Univac 1106 του Πανεπιστημίου Θεσσαλονίκης με προγράμματα STATJOB (Academic Computing Center - University of Wisconsin, Madison U.S.A.).

Η παραλλακτικότητα των 14 μορφολογικών - ανατομικών χαρακτήρων δίνει ένα μέτρο αξιοπιστίας των δεδομένων. Επειδή μερικοί χαρακτήρες μετρήθηκαν σε διαφορετικές μονάδες, τα τυπικά σφάλματα και οι τυπικές αποκλίσεις δεν είναι μεγέθη συγκρίσιμα. Οι τιμές του συντελεστή παραλλακτικότητας C.V., (coefficient of variation ή co-



Φωτογραφία 2. Κλαδίσκοι Κεφαλληνιακής (α) και Λευκής (β) ελάτης.



Φωτογραφία 3. Βελόνες Κεφαλληνιακής (α) και Λευκής (β) ελάτης.

Χαρακτήρες	Μήκος Βελών (mm)	Πλάτος Βελών (mm)	Πλάχος Βελών (mm)	Μορφή τρύπιδας (Εφώ)	Μορφή Βελών (Εφώ)	Μορφή Βελών (Εφώ)	Μορφή Βελών (Εφώ)	Μορφή Βελών (Εφώ)	Θέσεις με διπλή σειρά υποδερμικών κυττάρων (n)	Υποδερμικά κύτταρα Βελών (%)	Οξύτητα Βελών (0,1 mm)	Ταύτα Βελών πάνω επιφ. κάρου (α°)	Ταύτα Βελών κάτω επιφ. κάρου (β°)	Ταύτα Βελών με τοV (α°)	Πυκνότητα τριχών-ματιος κάρου	Μορφή άκρου Βελών	Πυκνότητα στομάτων πάνω επιφ. Βελών
Κεφαλήνια	18,74	1,84	0,72	0,46	0,056	12,89	1,93	9,62	4,37	46,00	87,37	1,65	1,00	2,70			
Ταύγετος	21,19	1,88	0,69	0,42	0,042	13,32	0,82	9,62	5,25	99,50	84,00	1,03	1,00	1,42			
Πάρωντας	20,44	1,87	0,66	0,40	0,040	10,79	3,96	8,79	30,62	118,87	83,12	1,60	1,07	2,05			
Βυτίνα	20,45	1,85	0,68	0,42	0,045	9,79	2,48	9,62	5,00	95,00	86,12	1,07	1,03	1,55			
Πάρνηθα	20,54	1,79	0,65	0,43	0,040	8,11	6,69	8,74	13,12	90,75	74,87	0,98	1,00	1,06			
Ελικώνας	19,47	1,82	0,65	0,42	0,045	9,56	2,80	9,42	14,68	79,06	88,12	1,50	1,00	1,75			
Παρνασσός	20,89	1,82	0,64	0,40	0,040	8,86	3,60	9,69	22,25	100,87	82,00	1,60	0,97	2,12			
Εύβοια	21,23	1,67	0,60	0,44	0,025	7,63	3,08	7,06	11,87	115,75	67,75	1,07	1,35	2,02			
Πανατωλικό	20,04	1,70	0,59	0,40	0,042	7,84	2,46	10,71	15,75	121,50	70,75	1,62	1,00	1,97			
Όιτη	19,68	1,71	0,61	0,40	0,042	7,25	3,90	11,01	18,60	110,40	77,20	1,56	1,02	1,92			
Φοινιά	19,45	1,77	0,57	0,37	0,043	6,63	6,17	8,48	25,00	127,14	70,87	1,62	1,03	2,47			
Ασπροπόταμος	20,46	1,80	0,57	0,35	0,035	5,14	11,03	7,14	28,00	155,00	61,12	2,67	1,26	3,10			
Κόνιτσα	21,08	1,85	0,52	0,27	0,026	3,66	21,76	4,28	29,75	158,75	58,62	3,77	2,10	2,72			
Άγιο Όρος	27,07	1,78	0,56	0,37	0,012	5,46	9,10	2,79	27,00	151,12	56,87	1,60	3,10	2,32			
Πιέρια	20,57	1,77	0,56	0,36	0,037	3,82	13,29	7,77	42,87	152,50	68,25	3,12	1,08	3,07			
Αριδάια	21,58	1,96	0,52	0,29	0,020	2,30	32,43	1,62	41,25	184,37	59,50	4,45	4,20	3,32			
Βουλγαρία 3	24,28	1,98	0,48	0,26	0,020	1,55	31,77	1,58	15,25	187,25	55,50	4,92	4,92	2,80			
Βουλγαρία 4	26,07	2,04	0,49	0,25	0,019	0,91	55,65	1,70	59,00	184,50	59,00	4,55	4,47	3,00			
A. equi Trojani	24,03	1,76	0,59	0,41	0,011	5,50	11,67	0,93	3,60	178,00	57,20	1,16	4,36	2,28			
A. alba Ιταλίας	20,57	1,99	0,49	0,22	0,019	1,18	42,75	0,83	99,12	178,00	64,75	4,96	5,03	4,90			

Πίνακας 4. Απλά στατιστικά μεγέθη μορφολογικών - ανατομικών χαρακτηρισμών

Χαρακτήρες	Μήκος Βελών (mm)	Πλάτος Βελών (mm)	Πλάχος Βελών (mm)	Μορφή τρύπιδας (Εφώ)	Μορφή Βελών (Εφώ)	Μορφή Βελών (Εφώ)	Μορφή Βελών (Εφώ)	Μορφή Βελών (Εφώ)	Θέσεις με διπλή σειρά υποδερμικών κυττάρων (n)	Υποδερμικά κύτταρα Βελών (%)	Οξύτητα Βελών (0,1 mm)	Ταύτα Βελών πάνω επιφ. κάρου (α°)	Ταύτα Βελών κάτω επιφ. κάρου (β°)	Ταύτα Βελών με τοV (α°)	Μορφή άκρου Βελών	Πυκνότητα στομάτων πάνω επιφ. Βελών		
Στατιστικά	722.0	722.0	722.0	722.0	722.0	722.0	722.0	722.0	722.0	722.0	722.0	722.0	722.0	722.0	722.0	722.0		
Αριθμός παρατηρήσεων	12.0	1.33	0.41	0.13	0.001	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	30.00	0.50	0.50		
Ελάχιστη τιμή	37.7	2.46	0.83	0.57	0.093	24.60	82.37	16.3	150.0	230.0	90.00	5.50	5.50	5.50	5.50	5.50		
Μεγίστη τιμή	25.7	1.13	0.42	0.44	0.092	24.60	82.37	16.3	150.0	230.0	60.00	5.00	5.00	5.00	5.00	5.00		
Εύρος	21.18	1.83	0.60	0.37	0.034	6.88	12.04	6.84	25.70	128.8	71.34	2.24	1.93	2.42	1.93	2.42		
Μέσος όρος	0.14	0.007	0.003	0.003	0.000	0.17	0.60	0.13	1.27	1.78	0.49	0.061	0.057	0.050	0.057	0.050		
Τυπικό σφάλμα	3.83	0.18	0.08	0.08	0.015	4.62	16.28	3.75	34.28	48.04	13.17	1.65	1.55	1.35	1.55	1.35		
Τυπική απόκλιση	0.67	0.19	0.23	-0.59	0.32	0.87	1.85	-0.27	1.29	-0.64	-0.02	0.80	1.19	0.93	1.19	0.93		
Συντελεστής Skewness	3.67	2.98	2.56	2.83	2.91	3.50	6.02	1.94	4.02	3.20	2.04	1.92	2.81	2.15	2.81	2.15		
Συντελεστής Kurtosis	20.7	1.82	0.59	0.39	0.034	5.90	4.98	7.70	0.00	130.0	70.0	1.00	1.00	2.00	1.00	2.00		
Διάμεσος	18.7	1.71	0.54	0.33	0.023	3.46	0.99	3.70	0.00	90.00	60.0	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00		
Τιμή α' τεταρτημορίου	20.7	1.82	0.59	0.39	0.034	5.90	4.98	7.70	0.00	130.0	70.0	1.00	1.00	2.00	1.00	2.00		
Τιμή β' τεταρτημορίου	23.3	1.95	0.65	0.44	0.045	9.55	16.50	9.70	45.00	180.0	80.0	4.00	3.00	3.00	3.00	3.00		
Τιμή γ' τεταρτημορίου	0.18	0.09	0.13	0.21	0.44	0.67	1.35	0.54	1.33	0.37	0.18	0.73	0.80	0.80	0.80	0.80		
Συντελεστής παραλ/τας	61	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	
Συμφωνία με κανονική κατανομή. Δοκιμή χ ²	0.0	0.35	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
Επίπεδο σημαντικ/τας	29	**	81	**	28	**	145	**	2282	**	731	**	1030	**	4532	**	2519	**

efficient of variability) επειδή είναι ανεξάρτητες των μονάδων μέτρησης, έδωσαν μια σοβαρή βάση για συγκρίσεις.

Οι περισσότερες τιμές του C.V. βρίσκονται μέσα σε λογικά όρια. Οριστικοί όμως χαρακτήρες έδειξαν τιμές C.V. πολύ μεγάλες. Αυτό πιθανότατα θα οφείλεται σε γενετικούς μηχανισμούς, που ελέγχουν το συγκεκριμένο υβριδογενή πληθυσμό, αφού η δειγματοληψία έγινε κατά τον ενδεδειγμένο στατιστικά τρόπο.

Σε πολλούς επίσης χαρακτήρες ο μέσος όρος και ο διάμεσος διαφέρουν και οι τιμές των τεταρτημορίων (percentiles) είναι ασύμμετρες.

Όλα τα παραπάνω συγκλίνουν στην υπόθεση πως οι χαρακτήρες που αναλύθηκαν δεν ακολουθούν κανονική κατανομή. Το γεγονός αυτό έχει πολύ μεγάλη σημασία στον καθορισμό του τύπου της στατιστικής ανάλυσης που θα πρέπει να εφαρμοστεί. Για τον λόγο αυτό πρόσθετα στατιστικά μεγέθη υπολογίστηκαν για να ερευνηθεί αν και κατά πόσο τα δεδομένα κατανέμονται κανονικά. Τα σχήματα Π1* έως Π14 παριστάνουν τις κατανομές κατά συχνότητες όλων των μορφολογικών και ανατομικών χαρακτήρων. Συγχρόνως έγινε έλεγχος συμφωνίας μεταξύ των πραγματικών και θεωρητικών συχνοτήτων (test of goodness of fit) με κριτήριο το χ^2 και υπολογίστηκαν για όλους τους χαρακτήρες οι συντελεστές ασυμμετρίας skewness και kurtosis.

Τα αποτελέσματα στον πίνακα 4 δείχνουν πως το σύνολο των χαρακτήρων δεν ακολουθεί κανονική κατανομή και πολλοί από αυτούς παρουσιάζουν μεγάλο βαθμό ασυμμετρίας. Τα παραπάνω τρία στατιστικά μεγέθη, (η χ^2 δοκιμή για κανονική κατανομή, και οι δύο συντελεστές ασυμμετρίας skewness και kurtosis) όταν υπολογίστηκαν χωριστά για κάθε μια από τις 20 προελεύσεις, έδειξαν παραπλήσια αποτελέσματα. Αφού λοιπόν οι μορφολογικές - ανατομικές μετρήσεις δεν ακολουθούν κανονική κατανομή, αποφασίστηκε να χρησιμοποιηθούν για ανάλυση μέθοδοι μη παραμετρικής στατιστικής (non-parametric statistics) που στην εφαρμογή τους δεν προϋποθέτουν κανονικές κατανομές, και δίνουν

* Το γράμμα Π όπου αναφέρεται υπονοεί το παράρτημα.

εξ ίσου πολύ καλά αποτελέσματα.

3.12. Συσχετίσεις μεταξύ μορφολογικών - ανατομικών χαρακτήρων

Οι σχέσεις μεταξύ των μορφολογικών χαρακτήρων μπορούν να δώσουν γενετικές πληροφορίες. Πολλές φορές αποκαλύπτουν τύπους διαχωρισμού (segregation) και σύνδεσης (linkage) των γονιδίων. Επίσης η φύση και τα μεγέθη των συσχετίσεων μεταξύ των χαρακτήρων, δίνουν σημαντικές πληροφορίες για τους χαρακτήρες εκείνους που θα μπορούσαν να επιλεγούν και να χρησιμοποιηθούν στην περιγραφή και αναγνώριση των ενδιάμεσων τύπων της Κεφαλληνιακής και λευκής ελάτης.

Πρώτα έγινε η ανάλυση απλής συσχέτισης (simple correlation analysis). Η μήτρα 14 X 14 των συντελεστών συσχέτισης των μορφολογικών και ανατομικών χαρακτήρων (πίνακας Π1) παρουσιάζει 89 συντελεστές σημαντικούς, από ένα σύνολο 91 ($P=0.95$). Από τους 89 σημαντικούς συντελεστές αξιολογήθηκαν μόνον εκείνοι που έχουν τιμές μεγαλύτερες από 0.5.

Οι συντελεστές συσχέτισης μεταξύ των μελών κάθε ενός από τα ζευγάρια α) πάχος των βελονών - μορφή τρόπιδας β) θέσεις με διπλή ή τριπλή σειρά υποδερμικών κυττάρων πάνω επιφάνειας εγκάρσιας διατομής - αναλογία μήκους πάνω επιφάνειας εγκάρσιας διατομής βελονών χωρίς υποδερμικά κύτταρα % του πλάτους και γ) οξύτητα βελονών - μορφή άκρου βελονών, είναι πολύ σημαντικοί (πίνακας Π1) και πιθανόν οι χαρακτήρες κατά ζεύγη να είναι συνδεδεμένοι (linked).

Ο χαρακτήρας οξύτητα βελονών διακρίνεται και μετριέται πολύ εύκολα και γι' αυτό οι σχέσεις του με άλλους αποβαίνουν πολύ σπουδαίες. Οι χαρακτήρες πάχος βελονών, πυκνότητα τριχώματος κλαδίσκου, γωνία βελονών κάτω επιφάνειας κλάδου και γωνία βελονών με τον άξονα του κλάδου είναι σαφείς, προσδιορίζονται εύκολα και διαφέρουν έντονα στα δύο είδη. Αποτελούν γι' αυτό κλειδιά για την περιγραφή τόσο της Κεφαλληνιακής και λευκής ελάτης όσο και των ενδιάμεσων μορφών. Και οι τέσσερις έδειξαν πολύ σημαντικές συσχετίσεις με το χαρακτήρα οξύτητα βελονών. Μια αύξηση στην τιμή του χαρακτήρα οξύτητα βελονών έχει σα συνέπεια μια παράλληλη αύξηση στις τιμές των

χαρακτήρων πάχος βελονών και γωνία βελονών με τον άξονα του κλάδου και αντίθετα μια μείωση στις τιμές γωνία βελονών κάτω επιφάνειας κλάδου και πυκνότητα τριχώματος κλαδίσκου. Επειδή οι τιμές που παρουσιάζουν οι χαρακτήρες αυτοί διαφέρουν έντονα στα δύο είδη (Κεραλληνιακή και Λευκή) και επειδή υπάρχουν μεταξύ των χαρακτήρων οι σχέσεις που αναφέρθηκαν παραπάνω, με κάθε ανάλυση και εκτίμηση των χαρακτήρων αυτών έχουμε μια πολύ καθαρή από συστηματική άποψη, εικόνα του ατόμου που εξετάζουμε.

Ο σημαντικός χαρακτήρας οξύτητα βελονών παρουσίασε επίσης υψηλή θετική συσχέτιση με τους χαρακτήρες μορφή τρόπιδας, μορφή βελονών και θέσεις με διπλή ή τριπλή σειρά υποδερμικών κυττάρων πάνω επιφάνειας εγκάρσιας διατομής βελονών ανά mm πλάτους και αρνητική με την αναλογία μήκους πάνω επιφάνειας εγκάρσιας διατομής βελονών χωρίς υποδερμικά κύτταρα % του πλάτους και μορφή άκρου βελονών. Οι συσχετίσεις αυτές φαίνονται λογικές, αν ληφθούν υπόψη οι τιμές των χαρακτήρων που οριοθετούν και προσδιορίζουν την Κεραλληνιακή και Λευκή ελάτη. Τέλος, οι χαρακτήρες μήκος, πλάτος, πάχος βελονών και πυκνότητα στομάτων πάνω επιφάνειας βελονών, δεν έδειξαν υψηλές συσχετίσεις.

Επειδή ο συντελεστής απλής συσχέτισης δηλώνει τη σχέση μεταξύ δύο μόνων μεταβλητών, υπάρχει μεγάλη πιθανότητα η σχέση αυτή να μην είναι πάντοτε σωστή. Τούτο οφείλεται στις αλληλεπιδράσεις διαφόρων χαρακτήρων, έτσι που να παραμορφώνεται η πραγματική τους σχέση.

Για να απαλυνθεί το πρόβλημα αυτό έγινε ανάλυση μερικής συσχέτισης (partial correlation analysis). Στην ανάλυση αυτή, αντίθετα με ότι συμβαίνει στην απλή, προσπαθούμε να απομονώσουμε την επίδραση πάνω στην εξηρημένη μεταβλητή ενός μεταξύ των υπολοίπων παραγόντων, όταν οι υπόλοιποι αυτοί παράγοντες θα μπορούσαν να διατηρηθούν σταθεροί (Steel and Torrie 1960 και Αδαμόπουλος 1963).

Ο πίνακας Π2 παρουσιάζει τους συντελεστές μερικής συσχέτισης για τους ίδιους 14 μορφολογικούς και ανατομικούς χαρακτήρες. Από τους 91 συντελεστές οι 50 βρέθηκαν στατιστικά σημαντικοί ($P = 0.95$).

Ο αριθμός των σημαντικών συντελεστών ελαττώθηκε στο μισό περίπου σε σχέση με εκείνους της απλής ανάλυσης. Τούτο υποδηλοί ένα υψηλό βαθμό συγγένειας μεταξύ των 14 χαρακτήρων που αναλύθηκαν. Από τους 50 σημαντικούς συντελεστές οι 30 είναι θετικοί. Αναφέρθηκε στην απλή ανάλυση πως τα ζευγάρια των χαρακτήρων α) πάχος βελονών - μορφή τρόπιδας β) θέσεις με διπλή ή τριπλή σειρά υποδερμικών κυττάρων πάνω επιφάνειας εγκάρσιας διατομής βελονών ανά mm πλάτους - αναλογία μήκους πάνω επιφάνειας εγκάρσιας διατομής βελονών χωρίς υποδερμικά κύτταρα % του πλάτους και γ) οξύτητα βελονών - μορφή άκρου βελονών έχουν σημαντικούς συντελεστές συσχέτισης. Την ίδια υψηλή συσχέτιση έδειξαν οι παραπάνω χαρακτήρες και στην ανάλυση μερικής συσχέτισης. Τούτο ενισχύει την άποψη της σύνδεσης των χαρακτήρων και την ευχέρεια της επιλογής για αξιολόγηση μόνο του ενός από κάθε ζευγάρι και φυσικά του περισσότερου προσιτού στη μέτρηση.

Στην απλή ανάλυση ο χαρακτήρας οξύτητα βελονών παρουσίασε στενή συσχέτιση με τους χαρακτήρες α) πάχος βελονών β) γωνία βελονών κάτω επιφάνειας κλάδου γ) γωνία βελονών με τον άξονα του κλάδου και δ) πυκνότητα τριχώματος κλαδίσκου. Στην μερική ανάλυση μόνο ο χαρακτήρας γωνία βελονών με τον άξονα του κλάδου διατήρησε τη σημαντική στενή σχέση με το χαρακτήρα οξύτητα βελονών, ενώ οι υπόλοιποι τρεις έχασαν τη σημαντικότητά τους. Τούτο δείχνει πως κατά το μεγαλύτερο μέρος τους οι βασικοί, για την περιγραφή της ελάτης, αυτοί χαρακτήρες είναι ασύνδετοι και κληρονομούνται ανεξάρτητα. Έτσι μπορεί να υπάρξει δέντρο ελάτης με μεγάλη τιμή στο χαρακτήρα οξύτητα βελονών και μικρές τιμές στους χαρακτήρες πάχος βελονών, γωνία βελονών κάτω επιφάνειας κλάδου και πυκνότητα τριχώματος κλαδίσκου, όπως και δέντρο ελάτης με μεγάλες τιμές και στους τέσσερις παραπάνω βασικούς χαρακτήρες. Είναι επομένως πολύ χρήσιμο σε μελέτες για την ταυτοποίηση ατόμων ελάτης να μετριοούνται και οι τέσσερις παραπάνω ανεξάρτητοι χαρακτήρες.

Αξιοσημείωτο επίσης στη μερική ανάλυση είναι η εμφάνιση δύο σημαντικών συντελεστών συσχέτισης που αφορούν τα ζευγάρια μήκος βελονών - πλάτος βελονών και πλάτος βελονών - πάχος βελονών, γεγονός

του δεν συμβαίνει στην απλή ανάλυση.

3.13. Ποικιλότητα μορφολογικών - ανατομικών χαρακτήρων μέσα στις προελεύσεις

Μια εικόνα του μεγέθους της ποικιλότητας των 14 μορφολογικών - ανατομικών χαρακτήρων και για τις 20 προελεύσεις μας δίνουν τα σχήματα Π15 - Π28.

Οι συντελεστές παραλλακτικότητας (C.V.) είναι πολύ χρήσιμοι στην εκτίμηση της ποικιλότητας που παρουσιάζουν τα άτομα μέσα στις προελεύσεις. Ο υπολογισμός αυτών των συντελεστών (πίνακας 5) μας δώσει τα παρακάτω αποτελέσματα.

1. Οι τιμές των C.V. στους χαρακτήρες μήκος βελονών, πλάτος βελονών, πάχος βελονών, μορφή βελονών και γωνία βελονών με τον άξονα του κλάδου για όλες τις προελεύσεις είναι ομοιογενείς. Διαφορές των συντελεστών των παραπάνω χαρακτήρων μεταξύ των προελεύσεων μάλλον είναι τυχαίες.
2. Ο βαθμός ποικιλότητας μεταξύ των δέντρων, θεωρητικά αναμενόμενα μεγαλύτερος στις προελεύσεις -Φουρνά, Ασπροπόταμος, Πιέρια, Κόνιτσα- που αποτελούν τη μεταβατική ζώνη (transition zone). Τούτο δεν συμβαίνει, (πίνακας 5) γεγονός που φανερώνει πως ο υβριδισμός μεταξύ της Κεφαλληνιακής και λευκής ελάτης είναι πολύ παλαιός και οι αναμενόμενες μεγαλύτερες τιμές των C.V. στις μεταβατικές ζώνες εξομαλύνθηκαν με το πέρασμα πολλών γενεών.
3. Οι χαρακτήρες αναλογία μήκους πάνω επιφάνειας εγκάρσιας διατομής βελονών χωρίς υποδερμικά κύτταρα % του πλάτους, γωνία βελονών πάνω επιφάνειας κλάδου, γωνία βελονών κάτω επιφάνειας κλάδου, πυκνότητα τριχώματος κλαδίσκου και πυκνότητα στομάτων πάνω επιφάνειας βελονών παρουσίασαν τιμές C.V. με τάση να μεγαλώνουν με την προοδευτική ελάττωση του γεωγραφικού πλάτους.

Μερικές τιμές των C.V. των παραπάνω χαρακτήρων είναι πολύ μεγάλες και πολύ έξω από τα παραδεκτά όρια (πίνακας 5). Σοβαρές ενδείξεις μας οδηγούν να αποδώσουμε τις μεγάλες αυτές τιμές των C.V. στη γονιδιακή εισδοχή (introgression) της λευκής ελάτης σε

Πίνακας 5. Συντελεστές παραλλακτικότητας μορφολογικών - ανατομικών χαρακτήρων

Χαρακτήρες	Μήκος βελονών (mm)	Πλάτος βελονών (mm)	Μορφή τριπίδας (Eφw)	Μορφή βελονών (Eφw)	Θέσεις με διπλή σειρά υποδερμικών κυττάρων (n)	Υποδερμικά κύτταρα βελονών (%)	Οξύτητα βελονών (0,1 mm)	Γωνία βελονών πάνω επιφ. κλάδου (α°)	Γωνία βελονών κάτω επιφ. κλάδου (β°)	Γωνία βελονών με τον άξονα κλάδου (γ°)	Πυκνότητα τριχώματος κλαδίσκου	Μορφή άκρου βελονών	Πυκνότητα στομάτων πάνω επιφ. βελονών
Κεφαλληνία	0.12	0.07	0.09	0.25	0.26	1.43	0.15	3.21	0.89	0.06	0.68	0.28	0.63
Ταϊνέτος	0.12	0.07	0.09	0.17	0.29	2.29	0.15	2.79	0.26	0.09	0.31	0.24	0.52
Πάρναβας	0.14	0.07	0.11	0.22	0.46	1.64	0.27	1.08	0.32	0.10	0.74	0.32	0.61
Βυτίνα	0.18	0.09	0.12	0.23	0.40	1.35	0.20	2.86	0.42	0.07	0.34	0.25	0.58
Πάρνηθα	0.16	0.07	0.10	0.24	0.43	1.03	0.16	2.07	0.32	0.11	0.24	0.25	0.30
Ελικώνας	0.16	0.07	0.12	0.25	0.39	1.46	0.21	1.50	0.46	0.04	0.63	0.28	0.45
Πάρνασας	0.15	0.10	0.11	0.24	0.40	1.32	0.17	1.26	0.25	0.10	0.79	0.25	0.53
Εύβοια	0.16	0.08	0.10	0.24	0.38	1.22	0.20	1.80	0.29	0.12	0.37	0.49	0.50
Παναγιάλικό	0.16	0.09	0.10	0.23	0.49	1.23	0.18	1.99	0.37	0.10	0.71	0.26	0.56
Οίτη	0.11	0.07	0.10	0.20	0.34	1.20	0.20	1.23	0.19	0.08	0.74	0.26	0.56
Φουρνά	0.15	0.09	0.15	0.27	0.41	1.12	0.18	0.95	0.17	0.12	0.67	0.38	0.50
Ασπροπόταμος	0.14	0.09	0.13	0.27	0.41	0.86	0.24	1.13	0.14	0.12	0.61	0.32	0.37
Κόνιτσα	0.17	0.08	0.22	0.27	0.51	0.64	0.24	1.12	0.16	0.13	0.34	0.53	0.39
Άγιο Όρος	0.16	0.10	0.15	0.41	0.42	0.80	0.42	0.96	0.14	0.10	0.70	0.36	0.56
Πιέρια	0.15	0.09	0.09	0.30	0.34	0.56	0.29	0.69	0.14	0.11	0.51	0.41	0.44
Αριδαία	0.15	0.06	0.18	0.28	0.61	0.52	0.61	0.79	0.08	0.10	0.17	0.22	0.23
Βουλαγρία 3	0.14	0.06	0.18	0.22	0.51	0.38	0.38	1.30	0.04	0.11	0.08	0.06	0.21
Βουλαγρία 4	0.10	0.07	0.19	0.33	0.54	0.29	0.46	0.63	0.03	0.11	0.15	0.19	0.28
A. equi Trojani	0.16	0.08	0.12	0.37	0.42	0.66	0.56	2.76	0.17	0.16	0.32	0.22	0.46
A. alba Italica	0.15	0.09	0.21	0.36	0.61	0.36	0.48	0.32	0.07	0.11	0.06	0.05	0.08

περιοχές εξάπλωσης της Κεφαλληνιακής. Τούτο σημαίνει πως χαρακτήρες της Λευκής εισχώρησαν μέσα σε πληθυσμούς της Κεφαλληνιακής ελάτης και λόγω της μικρής συχνότητας (των χαρακτήρων) και των έντονων διαφορών τους έδωσαν μεγάλους C.V. Υπεύθυνη επίσης για τις πολύ μεγάλες τιμές των C.V., των πέντε παραπάνω χαρακτήρων, είναι η ένδειξη πως αυτοί ελέγχονται από μικρό αριθμό γονιδίων - διαγράμματα συχνότητων Π7, Π9, Π10, Π12, Π14 - και επομένως συμπεριφέρονται σαν ποιοτικοί. Έτσι π.χ. στην προέλευση Κεφαλληνίας από ένα δείγμα 40 δέντρων ο χαρακτήρας γωνία βελονών πάνω επιφάνειας κλάδου, εμφανίζεται στα 36 δέντρα με τιμή 0° (χαρακτήρας της Κεφαλληνιακής) και στα υπόλοιπα 4 με τιμές 25° , 25° , 60° και 60° . Οι τέσσερις αυτές τιμές, που σε διαφορετική περίπτωση θα θεωρούνταν σαν λάθος στη δειγματοληψία και θα απορρίπτονταν, είναι πραγματικές, αντιπροσωπεύουν τιμές της Λευκής ελάτης και είναι η αιτία για την τόσο μεγάλη τιμή C.V. (321%) του παραπάνω χαρακτήρα στην Κεφαλληνιακή. Σύμφωνα με τον Anderson (1949) τούτο αποτελεί και τη σοβαρότερη ένδειξη για γονιδιακή εισδοχή.

5. Οι υπόλοιποι τρεις χαρακτήρες μορφή τρόπιδας, θέσεις με διπλή ή τριπλή σειρά υποδερμικών κυττάρων πάνω επιφάνειας εγκάρσιας διατομής βελονών ανά mm πλάτους και οξύτητα βελονών έδειξαν τιμές C.V. με τάση να μικραίνουν με την προσδευτική ελάττωση του γεωγραφικού πλάτους. Παρατηρούνται και εδώ μεγάλες τιμές C.V. και ερμηνεύονται τώρα αντίστροφα, δηλαδή σαν αποτέλεσμα της γονιδιακής εισδοχής της Κεφαλληνιακής ελάτης σε περιοχές εξάπλωσης της Λευκής ελάτης.
6. Γενικά οι 20 πληθυσμοί της ελάτης που αναλύθηκαν παρουσιάζουν μεγάλη παραλλακτικότητα, μέσα στις προελεύσεις, αποτέλεσμα κυρίως ενός εκτεταμένου μακροχρόνιου και επαναλαμβανόμενου υβριδισμού. Η γονιδιακή εισδοχή (introgression) έγινε και προς τις δύο κατευθύνσεις και μπορούμε να πούμε με βεβαιότητα πως καμιά από τις ελληνικές προελεύσεις που αναλύσαμε δε βρέθηκε ανεπηρέαστη από γονίδια λευκής ελάτης.

3.14. Γεωγραφική μορφολογική - ανατομική ποικιλότητα

Ο προσδιορισμός της φύσης και του μεγέθους της γενετικής παραλλακτικότητας των 20 προελεύσεων ελάτης, μας δίνει πληροφορίες για το γενετικό δυναμικό και τις συγγενικές σχέσεις των διαφόρων προελεύσεων. Ο πίνακας 3 και τα σχήματα Π15 - Π28 περιέχουν τις μέσες τιμές κάθε χαρακτήρα για τις 20 προελεύσεις που έχουν διαταχθεί ανάλογα με το γεωγραφικό τους πλάτος.

Με μια πρόχειρη εξέτάσή τους, αμέσως γίνεται φανερή η έντονη τάση της διαδοχικής μεταβολής (clinal) των τιμών από βορρά προς νότο, με εξαίρεση ίσως τους χαρακτήρες μήκος και πλάτος βελονών. Για να ελεγχθεί η σημαντικότητα των διαφορών που παρουσιάζουν οι χαρακτήρες στις διάφορες προελεύσεις, χρησιμοποιήθηκε η στατιστική μη παραμετρική τεχνική Kruskal - Wallis. Ο έλεγχος αυτός βασίζεται στην ταξινόμηση των ατομικών παρατηρήσεων και εφαρμόζεται συνήθως σε δεδομένα που δεν κατανέμονται κανονικά. (Η μηδενική υπόθεση: μέσοι όροι των K δειγμάτων προέρχονται από πληθυσμούς όμοιους. Η αντίθετη υπόθεση: μέσοι όροι προέρχονται από πληθυσμούς όχι όμοιους. Το κριτήριο ελέγχου δίνεται από τον τύπο:

$$H = \frac{12}{n(n+1)} \sum_i \frac{R_i^2}{n_i} - 3(n+1) \text{ όπου } n_i \text{ ο αριθμός των παρατηρήσεων}$$

στο i δείγμα και R_i είναι το άθροισμα των τιμών ταξινόμησης (rank) για το i δείγμα. Εφαρμογή του κριτηρίου Kruskal - Wallis έγινε για τον έλεγχο της ομοιογένειας δειγμάτων υψών δέντρων, ελάτης-Περτουλίου, και έδωσε καλά αποτελέσματα (Αστέρης και Μάτης 1978).

Στην αρχή έγινε η δοκιμή σημαντικότητας των διαφορών μεταξύ των 20 προελεύσεων για κάθε χαρακτήρα χωριστά (πίνακας 6). Πήραμε τιμές H πολύ σημαντικές ($P=0.99$) για όλους τους χαρακτήρες. Τούτο σημαίνει πως υπάρχουν προελεύσεις (τουλάχιστον δύο) των οποίων οι μέσοι όροι προέρχονται από πληθυσμούς όχι όμοιους. Η ανάλυση που έγινε μέχρι εδώ δεν μπορεί να μας δώσει απάντηση στο ερώτημα πόσες και ποιές είναι οι προελεύσεις που διαφέρουν και σε ποιούς χαρακτήρες. Γι' αυτό σχεδιάστηκε να εφαρμοστεί το ίδιο κριτήριο Kruskal - Wallis σε όλα τα δυνατά ζευγάρια των 20 προελεύσεων.

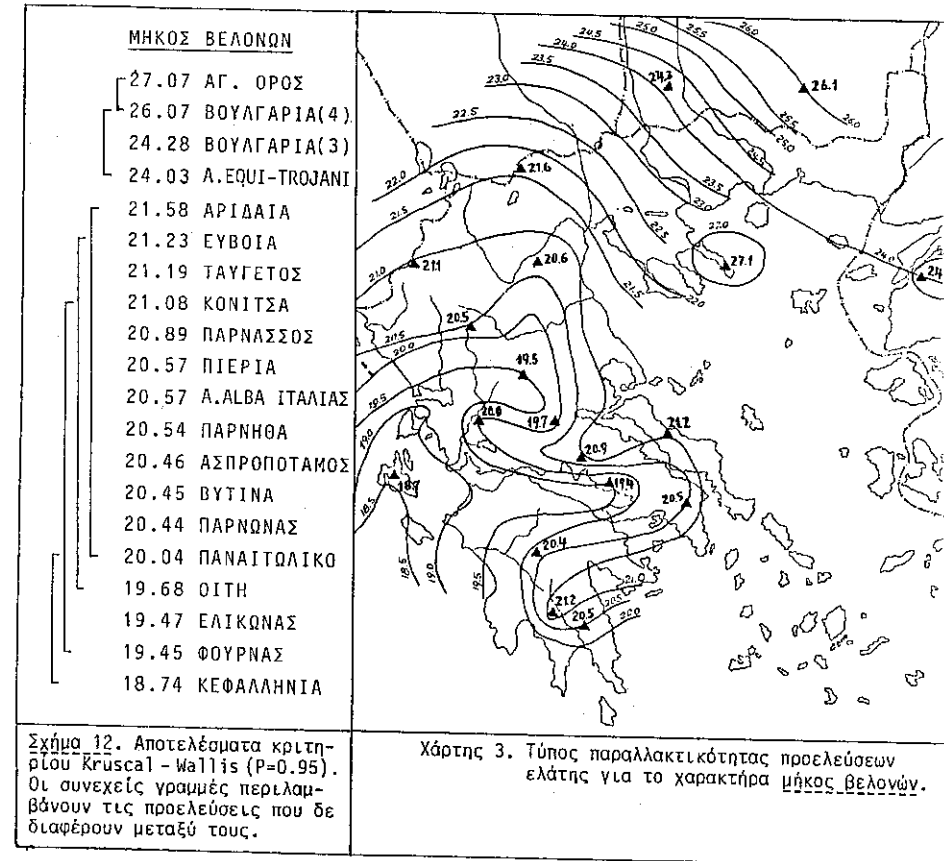
Πίνακας 6. Δοκιμή μέσων όρων 20 προελεύσεων ελάτης για 14 μορφολογικούς - ανατομικούς χαρακτήρες με το κριτήριο KRUSCAL - WALLIS.

Χαρακτήρες	Τιμή Η	Χαρακτήρες	Τιμή Η
1. Μήκος βελονών	125.6**	8. Οξύτητα βελονών	541.8**
2. Πλάτος βελονών	177.5**	9. Γωνία βελονών πάνω επιφάνειας κλάδου	243.8**
3. Πάχος βελονών	513.0**	10. Γωνία βελονών κάτω επιφάνειας κλάδου	494.7**
4. Μορφή τρόπιδας	431.2**	11. Γωνία βελονών με τον άξονα του κλάδου	502.7**
5. Μορφή βελονών	482.2**	12. Πυκνότητα τριχώματος κλαδίσκου	423.3**
6. Θέσεις με διπλή ή τριπλή σειρά υποδερμικών κυττάρων πάνω επιφάνειας εγκάρσιας διατομής βελονών ανά mm πλάτους	482.2**	13. Μορφή άκρου βελονών	492.3**
7. Αναλογία μήκους πάνω επιφάνειας εγκάρσιας διατομής βελονών χωρίς υποδερμικά κύτταρα % του πλάτους	425.8**	14. Πυκνότητα στομάτων πάνω επιφάνειας βελονών	264.4**

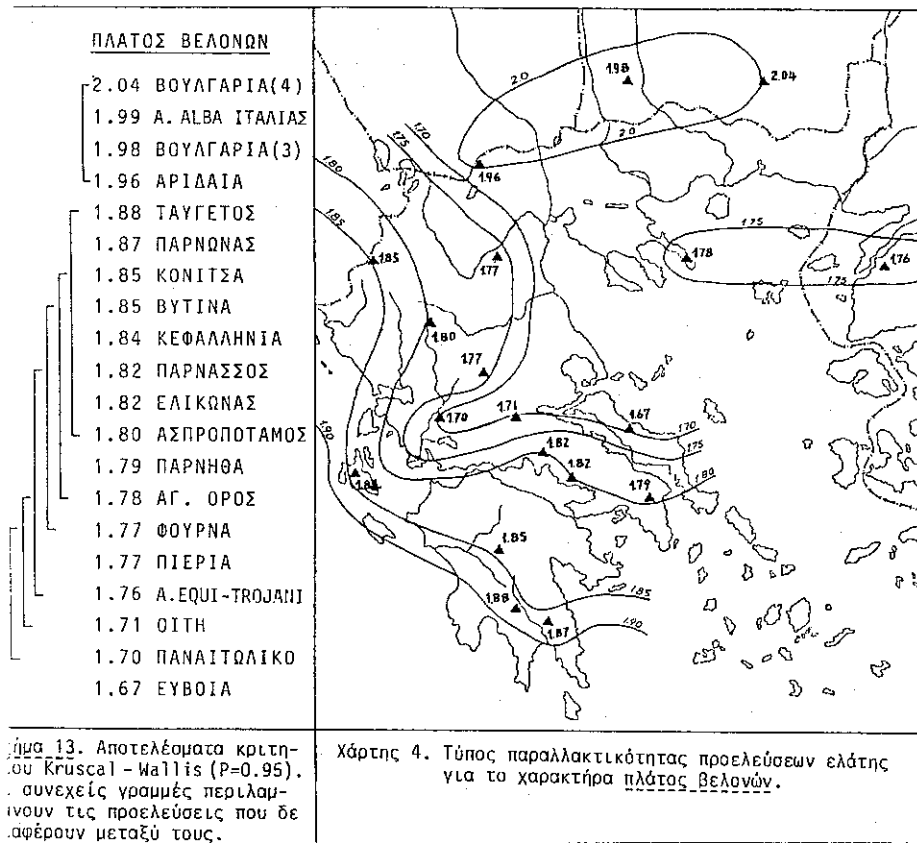
Οι συνδυασμοί των 20 (μ) προελεύσεων ανά 2 (ν) είναι:

$$\binom{\mu}{\nu} = \frac{\mu!}{\nu!(\mu-\nu)!} = \frac{20!}{2!18!} = \frac{19.20}{2} = 190$$

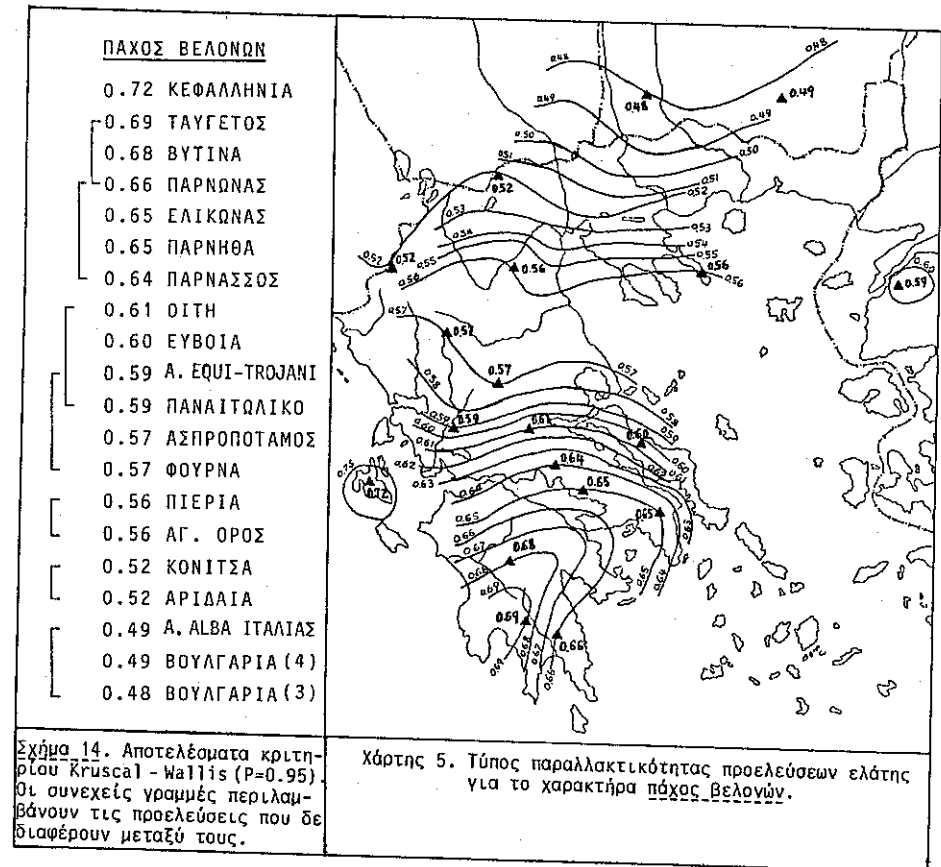
δυνατά ζευγάρια για κάθε χαρακτήρα. Επειδή εξετάστηκαν 14 χαρακτήρες συνολικά, υπολογίστηκαν 2.660 τιμές Η. Τα αποτελέσματα κατά χαρακτήρα φαίνονται στα σχήματα 12 έως 25 και στους χάρτες 3 έως 16 και αναλυτικά έχουν ως εξής:



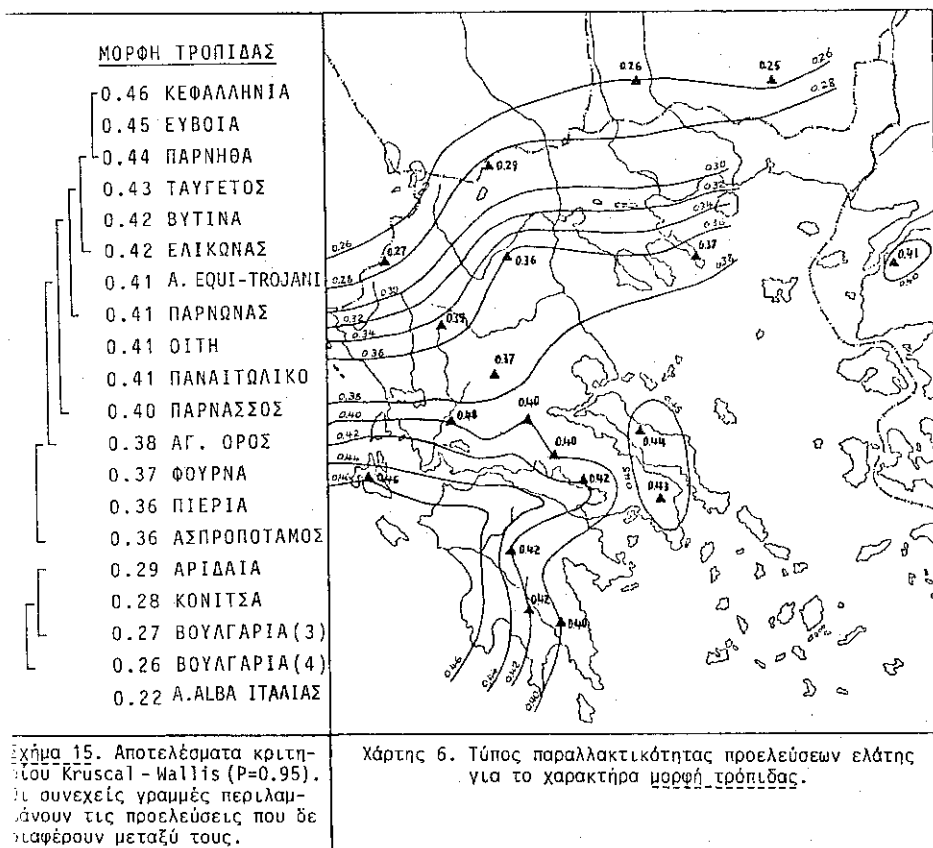
1. Μήκος βελονών. Παρουσιάζει μια μικρή τάση να ελαττώνεται από ανατολάς προς δυσμάς (χάρτης 3). Σαφείς όμως τάσεις διαδοχικής παραλλακτικότητας εμφανίζει ο χαρακτήρας από βορρά προς νότο μέχρι την προέλευση Φουρνά. Οι προελεύσεις της Βουλγαρίας, η equi-trojani και ιδιαίτερα εκείνη του Αγίου Όρους, έδειξαν θεαματικές διαφορές συγκριτικά με τις υπόλοιπες προελεύσεις που μεταξύ τους δεν παρουσίασαν έντονες διαφορές (σχήμα 12). Τούτο είναι ένδειξη πως ο χαρακτήρας μήκος βελονών, ιδιαίτερα για την προέλευση του Αγίου Όρους, έχει επηρεασθεί από πληθυσμούς ελάτης ανατολικά του Αιγαίου (Panetsos, 1975).



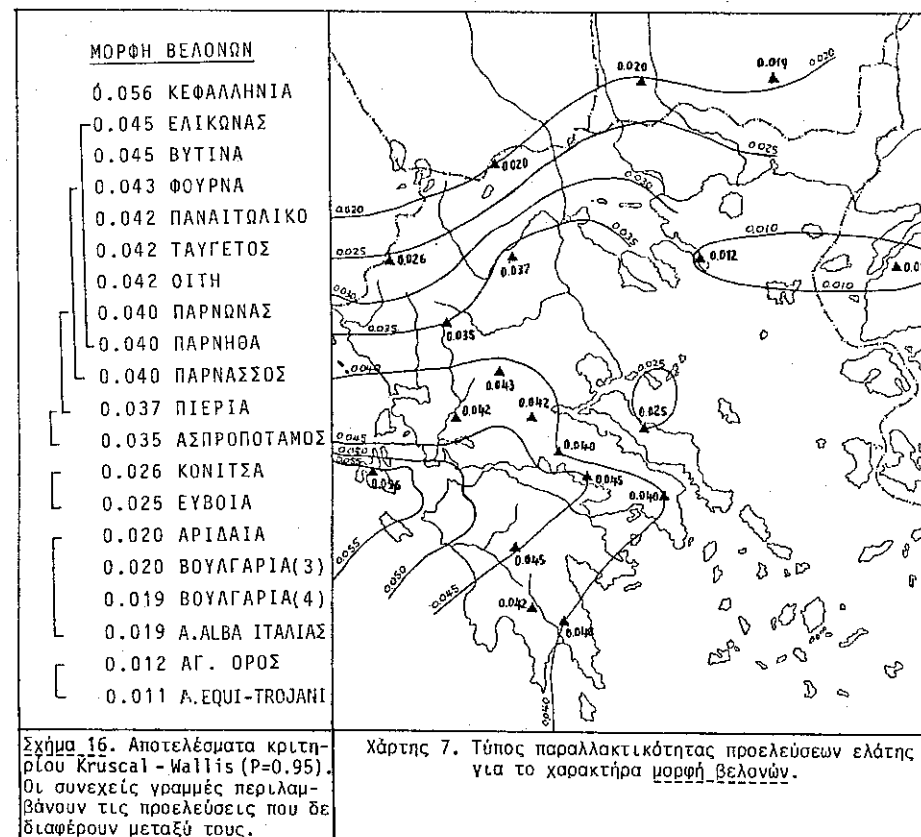
2. Πλάτος βελονών. Οι προελεύσεις της Λευκής, οι δύο της Βουλγαρίας και η της Αριδαίας, διαφέρουν σημαντικά των υπολοίπων, οι οποίες, αν και παρουσιάζουν έντονες διαφορές μεταξύ τους, επικαλύπτονται (σχήμα 13). Γι' αυτό και ο χαρακτήρας αυτός δεν είναι πολύ κατάλληλος για την ταξινόμηση των προελεύσεων του υβριδογενούς πληθυσμού. Ο χάρτης 4 δίνει μόνο ενδείξεις για συνεχή παραλλακτικότητα από ανατολάς προς δυσμάς με σαφείς περιπτώσεις ασυνεχειών.



3. Πάχος βελονών. Έδωσε τα καλύτερα αποτελέσματα στην ταξινόμηση των προελεύσεων (σχήμα 14). Διαχώρισε τις περισσότερες προελεύσεις, γι' αυτό προτείνεται σαν πολύ καλός αναλυτικός χαρακτήρας. Μικραίνει με την αύξηση του γεωγραφικού πλάτους (χάρτης 5) και δείχνει καθαρά διαδοχική παραλλακτικότητα (clinal) από βορρά προς νότο.



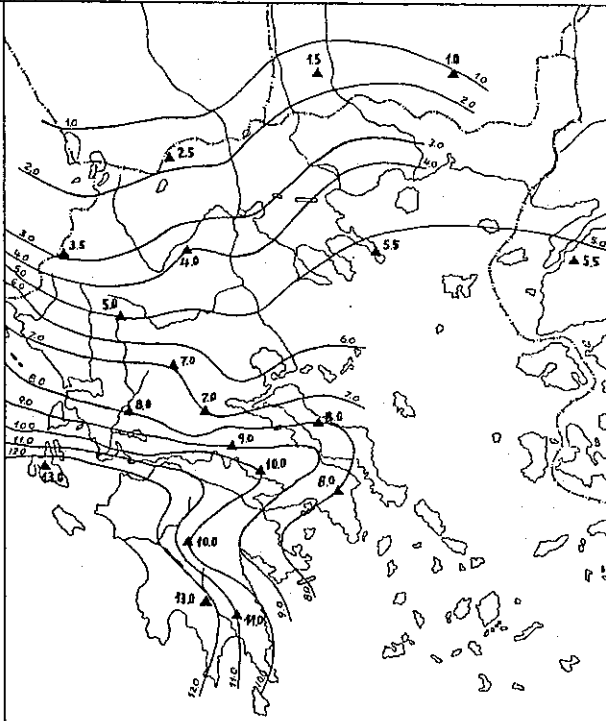
5. Μορφή τροπίδας. Παρουσιάζει μεγάλη συσχέτιση με το πάχος, αλλά δεν εμφανίζει την έντονη διαχωριστική ικανότητά του. Χωρίζει με σαφήνεια τις προελεύσεις μόνο στη ζώνη του έντονου υβριδισμού, (Πιέρια - Κόνιτσα) ενώ οι υπόλοιπες προς νότο παρουσιάζουν επικαλύψεις (σχήμα 15). Παρουσιάζει δύο κατευθύνσεις διαδοχικής παραλλακτικότητας. Μεταβάλλεται α) από βορρά προς νότο μέχρι την προέλευση Φουρνά και β) από ανατολή προς δύση για όλες τις υπόλοιπες προελεύσεις κάτω του γεωγραφικού πλάτους της προέλευσης Φουρνά (χάρτης 6).



5. Μορφή βελονών. Η προηγούμενη χαρακτηριστική εικόνα των δύο τάσεων διαδοχικής παραλλακτικότητας εμφανίζεται και εδώ (χάρτης 7). Ασυνέχειες παρουσιάζουν οι προελεύσεις της Εύβοιας, του Αγίου Όρους και equi-trojani. Σα χαρακτήρας έχει καλή διαχωριστική ικανότητα που εντοπίζεται κυρίως σε γεωγραφικό πλάτος μεγαλύτερο της προέλευσης Φουρνά (σχήμα 16).

ΣΕΙΣ ΜΕ ΔΙΠΛΗ Η ΤΡΙΠΛΗ
ΙΡΑ ΥΠΟΔΕΡΜ. ΚΥΤΤΑΡΩΝ

13.3	ΤΑΥΓΕΤΟΣ
12.8	ΚΕΦΑΛΛΗΝΙΑ
10.7	ΠΑΡΝΩΝΑΣ
9.7	ΒΥΤΙΝΑ
9.5	ΕΛΙΚΩΝΑΣ
8.8	ΠΑΡΝΑΣΣΟΣ
8.1	ΠΑΡΝΗΘΑ
7.8	ΠΑΝΑΙΤΩΛΙΚΟ
7.6	ΕΥΒΟΙΑ
7.2	ΟΙΤΗ
6.6	ΦΟΥΡΝΑ
5.5	Α. ΕΚΥΙ-ΤΡΟΙΑΝΙ
5.4	ΑΓ. ΟΡΟΣ
5.1	ΑΣΠΡΟΠΟΤΑΜΟΣ
3.8	ΠΙΕΡΙΑ
3.6	ΚΟΝΙΤΣΑ
2.3	ΑΡΙΔΑΙΑ
1.6	ΒΟΥΛΓΑΡΙΑ(3)
1.2	Α. ΑΛΒΑ ΙΤΑΛΙΑΣ
0.9	ΒΟΥΛΓΑΡΙΑ(4)



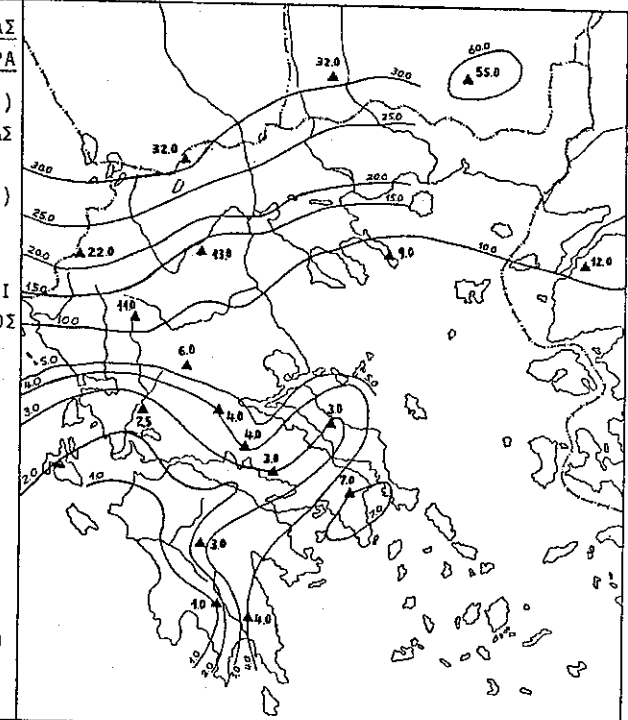
Σχῆμα 17. Αποτελέσματα κριτηρίου Kruscal - Wallis ($P=0.95$). Οι συνεχείς γραμμές περιλαμβάνουν τις προελεύσεις που δε κφέρουν μεταξύ τους.

Χάρτης 8. Τύπος παραλλακτικότητας προελεύσεων ελάτης για το χαρακτήρα θέσεις με διπλή ή τριπλή σειρά υποδερμικών κυττάρων.

6. Θέσεις με διπλή ή τριπλή σειρά υποδερμικών κυττάρων πάνω επιφάνειας εγκάρσιας διατομής βελονών ανά mm πλάτους. Στο χαρακτήρα αυτό υπάρχουν οι δύο τάσεις ποικιλότητας όπως ακριβώς εμφανίζονται παραπάνω (χάρτης 8). Ο χαρακτήρας πρέπει να θεωρείται σαν πολύ καλός σε ταξινομικές μελέτες, γιατί η διαχωριστική του ικανότητα είναι μεγάλη στις περισσότερες προελεύσεις (σχῆμα 17).

ΜΗΚΟΣ ΠΑΝΩ ΕΠΙΦΑΝΕΙΑΣ
ΧΩΡΙΣ ΥΠΟΔΕΡΜ. ΚΥΤΤΑΡΑ

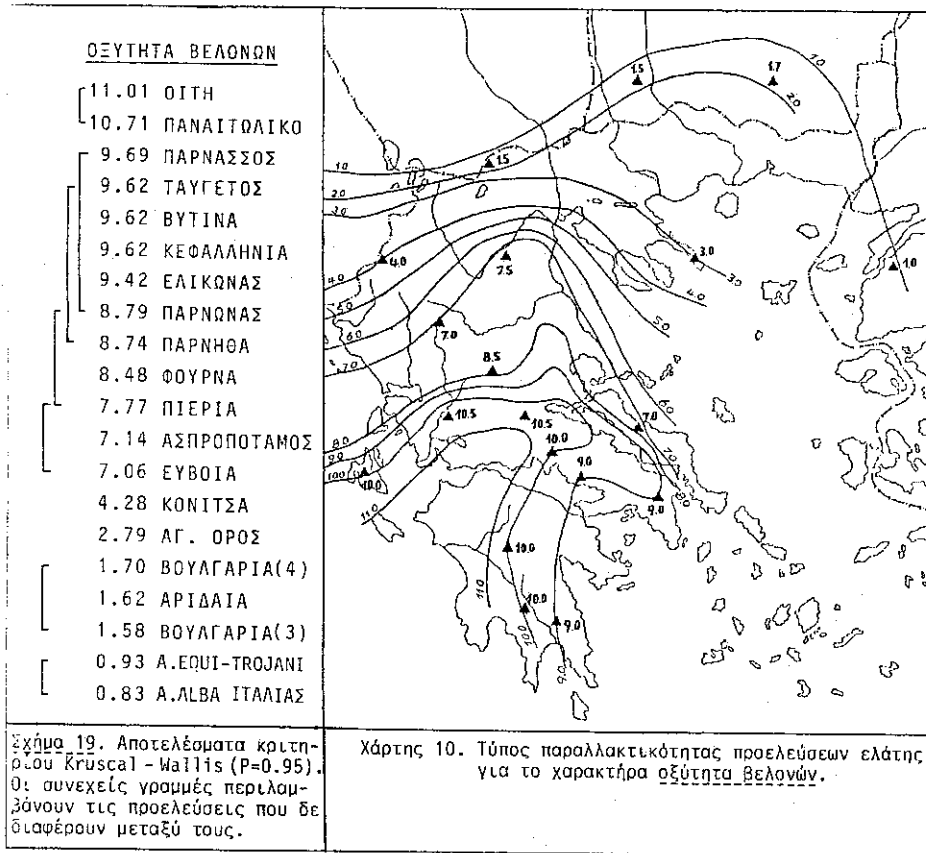
55.65	ΒΟΥΛΓΑΡΙΑ(4)
42.70	Α. ΑΛΒΑ ΙΤΑΛΙΑΣ
32.43	ΑΡΙΔΑΙΑ
31.77	ΒΟΥΛΓΑΡΙΑ(3)
21.76	ΚΟΝΙΤΣΑ
13.29	ΠΙΕΡΙΑ
11.67	Α. ΕΚΥΙ-ΤΡΟΙΑΝΙ
11.03	ΑΣΠΡΟΠΟΤΑΜΟΣ
9.10	ΑΓ. ΟΡΟΣ
6.69	ΠΑΡΝΗΘΑ
6.17	ΦΟΥΡΝΑ
3.90	ΟΙΤΗ
3.90	ΠΑΡΝΩΝΑΣ
3.60	ΠΑΡΝΑΣΣΟΣ
3.08	ΕΥΒΟΙΑ
2.80	ΕΛΙΚΩΝΑΣ
2.48	ΒΥΤΙΝΑ
2.46	ΠΑΝΑΙΤΩΛΙΚΟ
1.93	ΚΕΦΑΛΛΗΝΙΑ
0.82	ΤΑΥΓΕΤΟΣ



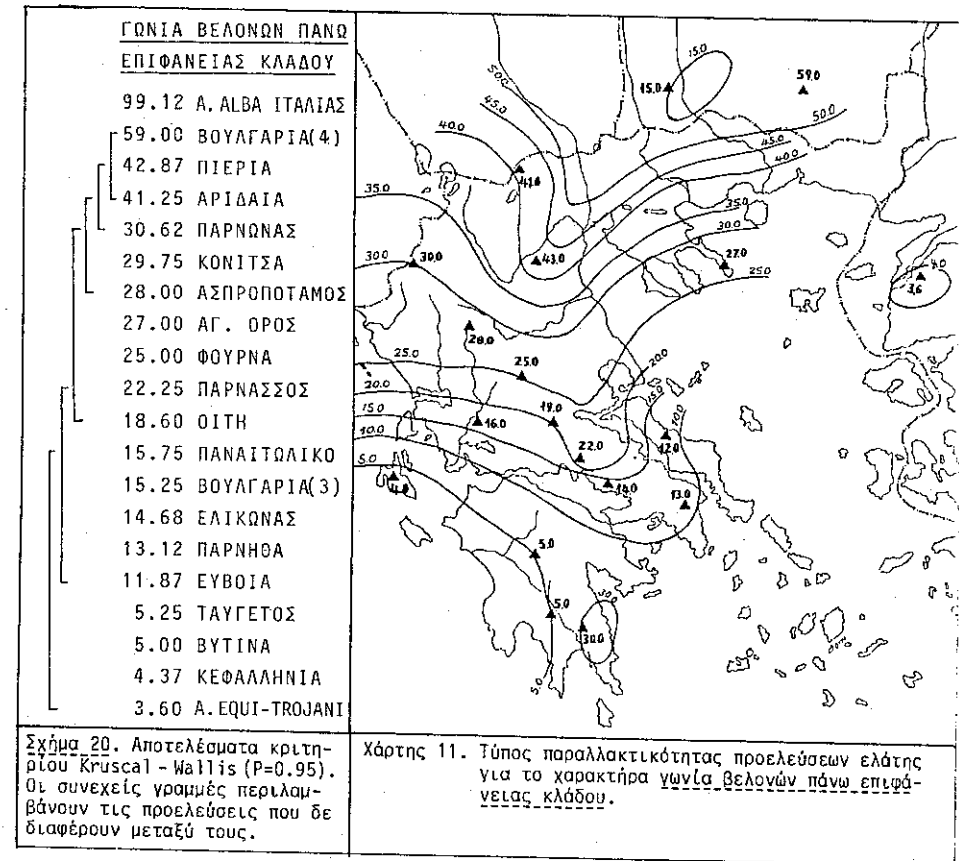
Σχῆμα 18. Αποτελέσματα κριτηρίου Kruscal - Wallis ($P=0.95$). Οι συνεχείς γραμμές περιλαμβάνουν τις προελεύσεις που δε διαφέρουν μεταξύ τους

Χάρτης 9. Τύπος παραλλακτικότητας προελεύσεων ελάτης για το χαρακτήρα μήκος πάνω επιφάνειας χωρίς υποδερμικά κύτταρα.

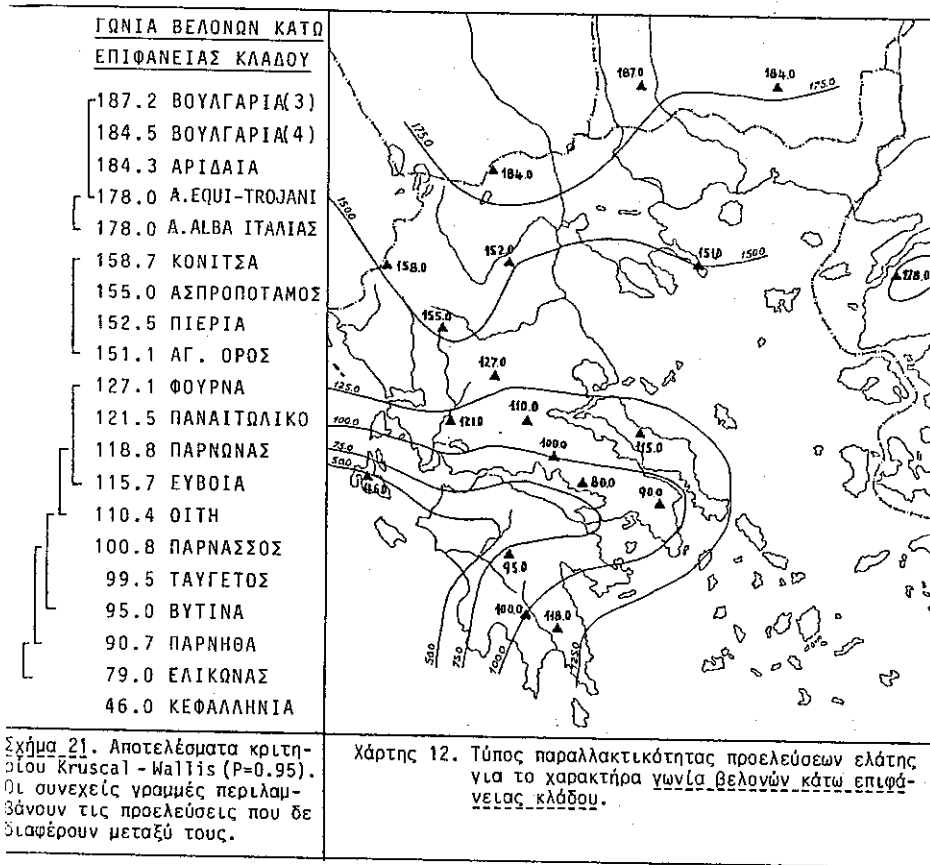
7. Αναλογία μήκους πάνω επιφάνειας εγκάρσιας διατομής βελονών χωρίς υποδερμικά κύτταρα % του πλάτους. Η εικόνα των δύο τάσεων διαδοχικής ποικιλότητας εμφανίζεται και εδώ (χάρτης 9). Πολύ καλή η διαχωριστική του ικανότητα για τις προελεύσεις με γεωγραφικό πλάτος μεγαλύτερο από εκείνο του Φουρνά (σχῆμα 18).



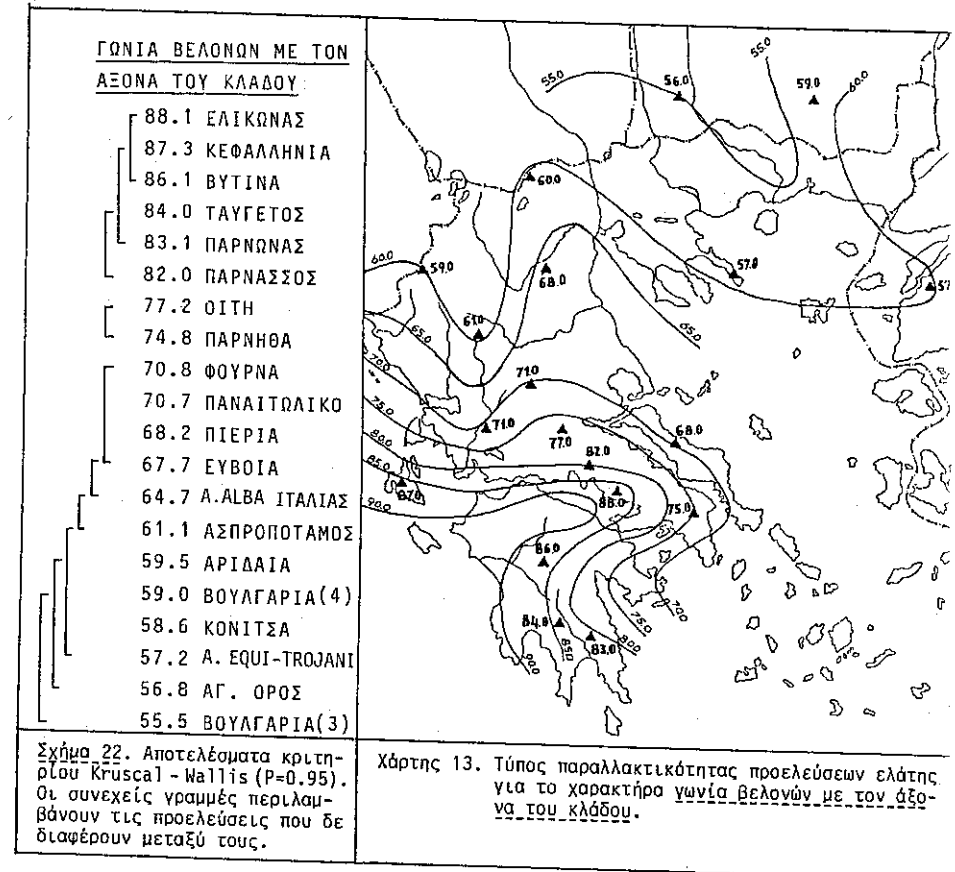
8. Οξύτητα βελονών. Οι δύο τάσεις ποικιλότητας εμφανίζονται και σ' αυτόν το χαρακτήρα (χάρτης 10). Έχει πολύ καλή διαχωριστική ικανότητα στη ζώνη του έντονου υβριδισμού (σχήμα 19) με μικρές επικαλύψεις νοτιότερα.



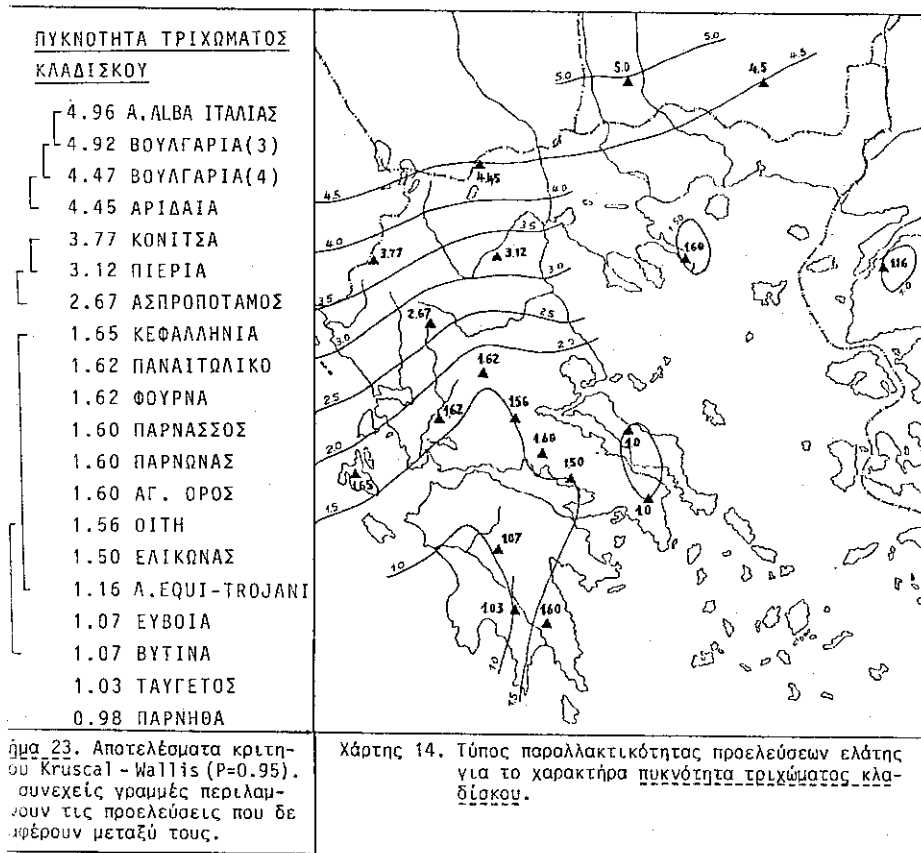
9. Γωνία βελονών πάνω επιφάνειας κλάδου. Εμφανίζει μάλλον διαδοχική ποικιλότητα από βορρά προς νότο, με μια ασυνέχεια, την προέλευση Πάρνωννα (χάρτης 11). Παρουσιάζει έντονες επικαλύψεις και γι' αυτό δεν έχει πολύ μεγάλη διαχωριστική ικανότητα (σχήμα 20).



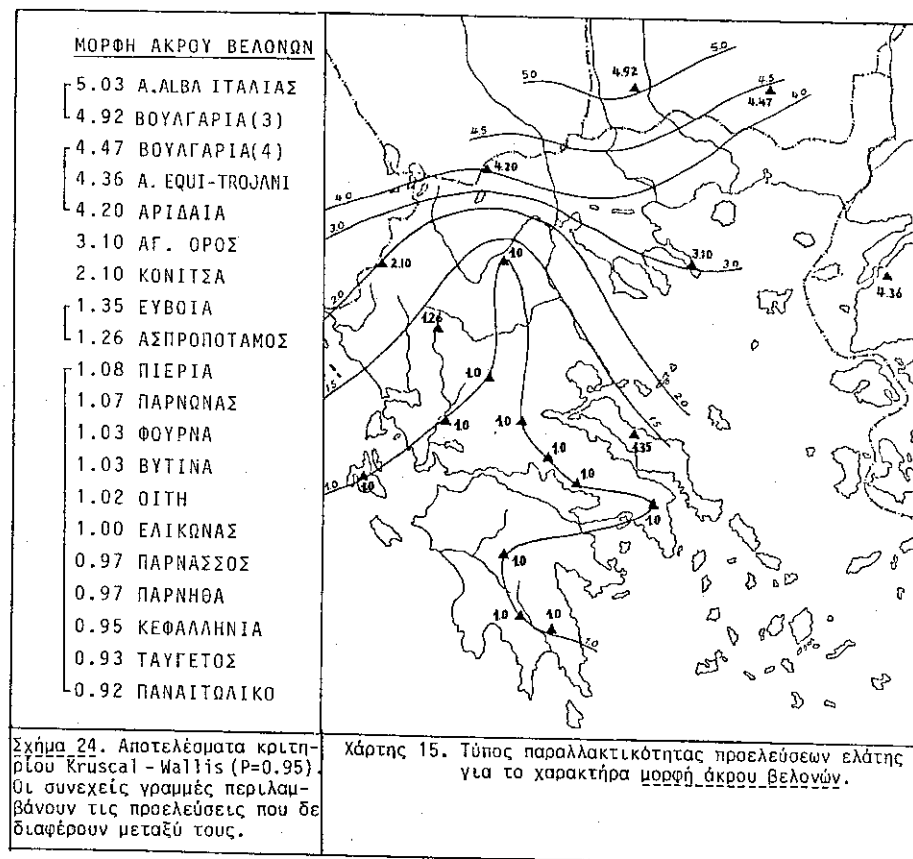
10. Γωνία βελονών κάτω επιφάνειας κλάδου. Ο χαρακτήρας εμφανίζει τις δύο κατευθύνσεις διαδοχικής παραλλακτικότητας όπως περιγράφηκαν παραπάνω (χάρτης 12). Έχει πολύ καλύτερη ικανότητα διαχωρισμού συγκριτικά με τον προηγούμενο χαρακτήρα (σχήμα 21).



11. Γωνία βελονών με τον άξονα του κλάδου. Η χαρακτηριστική εικόνα (χάρτης 13) των δύο τάσεων παραλλακτικότητας είναι εμφανής. Πολύ καλή διαχωριστική ικανότητα σ' όλες σχεδόν τις προελεύσεις (σχήμα 22).



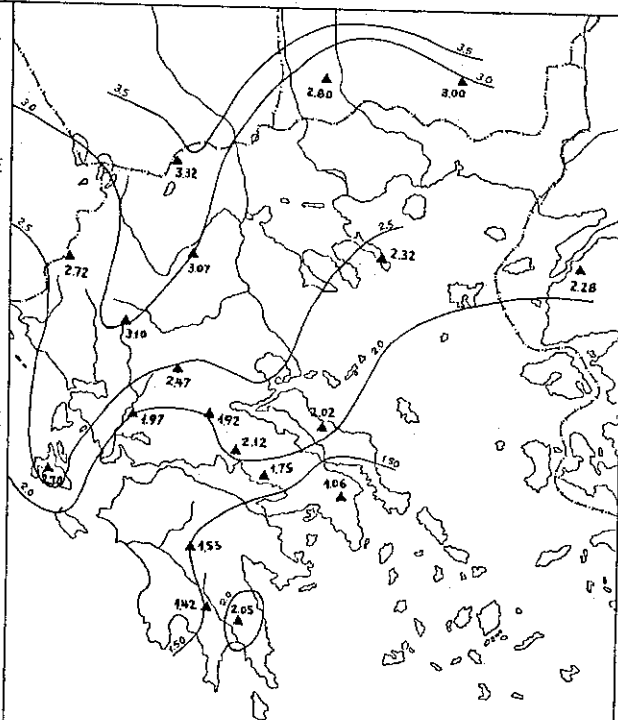
12. Πυκνότητα τριχώματος κλαδίσκου. Ο χαρακτήρας αυτός εμφανίζει μάλλον διαδοχική ποικιλότητα από βορρά προς νότο με τρεις ασυνέχειες (Πάρνηθα - Εύβοια - Άγιο Όρος) (χάρτης 14). Η διαχωριστική ικανότητά του χαρακτήρα είναι μεγάλη πάνω από το γεωγραφικό πλάτος της προέλευσης Φουρνά, ενώ κάτω από αυτό παρατηρούνται σοβαρές επικαλύψεις (σχήμα 23).



13. Μορφή άκρου βελονών. Μόνο στην περιοχή του έντονου υβριδισμού παρατηρήθηκε μια τάση διαδοχικής παραλλακτικότητας, η οποία χάνεται κάτω από το γεωγραφικό πλάτος της προέλευσης Φουρνά (χάρτης 15). Η διαχωριστική ικανότητα μόνο στην περιοχή του έντονου υβριδισμού (σχήμα 24) είναι ικανοποιητική.

ΠΥΚΝΟΤΗΤΑ ΣΤΟΜΑΤΩΝ ΠΑΝΩ
ΕΠΙΦΑΝΕΙΑΣ ΒΕΛΟΝΩΝ

- 4.90 Α.ΑΛΒΑ ΙΤΑΛΙΑΣ
- 3.32 ΑΡΙΔΑΙΑ
- 3.10 ΑΣΠΡΟΠΟΤΑΜΟΣ
- 3.07 ΠΙΕΡΙΑ
- 3.00 ΒΟΥΛΓΑΡΙΑ(4)
- 2.80 ΒΟΥΛΓΑΡΙΑ(3)
- 2.72 ΚΟΝΙΤΣΑ
- 2.70 ΚΕΦΑΛΛΗΝΙΑ
- 2.47 ΦΟΥΡΝΑ
- 2.32 ΑΓ. ΟΡΟΣ
- 2.28 Α. ΕΚΥΙ-ΤΡΟΙΑΝΙ
- 2.12 ΠΑΡΝΑΣΣΟΣ
- 2.05 ΠΑΡΝΩΝΑΣ
- 2.02 ΕΥΒΟΙΑ
- 1.97 ΠΑΝΑΙΤΩΛΙΚΟ
- 1.92 ΘΙΤΗ
- 1.75 ΕΛΙΚΩΝΑΣ
- 1.55 ΒΥΤΙΝΑ
- 1.42 ΤΑΥΓΕΤΟΣ
- 1.06 ΠΑΡΝΗΘΑ



μα 25. Αποτελέσματα κριτη-
ριού Kruskal - Wallis ($P=0.95$).
συνεχείς γραμμές περιλαμ-
βάνουν τις προελεύσεις που δε
φέρουν μεταξύ τους.

Χάρτης 16. Τύπος παραλλακτικότητας προελεύσεων ελάτης
για το χαρακτήρα πυκνότητα στομάτων πάνω
επιφάνειας βελονών.

14. Πυκνότητα στομάτων πάνω επιφάνειας βελονών. Από βορρά προς νό-
το έδειξε διαδοχική παραλλακτικότητα με ασυνέχεια την προέλευ-
ση Πάρνωνας (χάρτης 16). Μέτρια είναι, λόγω επικαλύψεων, η δια-
χωριστική ικανότητά του (σχήμα 25).

Συμπερασματικά μπορούμε να πούμε πως όλοι σχεδόν οι χαρακτή-
ρες παρουσίασαν διαδοχική παραλλακτικότητα (clinal) από βορρά προς
νότο. Παράλληλα όμως, οκτώ από τους χαρακτήρες έδειξαν και διαδο-
χική παραλλακτικότητα από δυτικά προς ανατολικά, μόνο για τις προ-
ελεύσεις που βρίσκονται σε γεωγραφικό πλάτος, μικρότερο της προέ-
λευσης Φουρνά. Επίσης σε επτά χαρακτήρες παρατηρήθηκαν λίγες, αλ-
λά εμφανείς, περιπτώσεις προελεύσεων με ασυνέχειες.

Στη ζώνη του έντονου υβριδισμού (γεωγραφικό πλάτος μεγαλύτερο
της προέλευσης Φουρνά) όλοι σχεδόν οι χαρακτήρες έδειξαν μεγάλη
διαχωριστική ικανότητα. Αντίθετα, οι περισσότεροι χαρακτήρες δεν
μόρεσαν να διαχωρίσουν με σαφήνεια τις προελεύσεις που βρίσκονται
κάτω του γεωγραφικού πλάτους της προέλευσης Φουρνά.

Παρά την τόσο λεπτομερή ανάλυση που έγινε σ' όλους τους χαρα-
κτήρες, δεν μπορέσαμε να έχουμε μια πολύ καθαρή εικόνα για τις συγ-
γενικές σχέσεις μεταξύ των διαφόρων προελεύσεων. Και τούτο γιατί
κάθε χαρακτήρας ταξινομούσε τις προελεύσεις κατά τρόπο όχι ακριβώς
όμοιο ή ακόμη και διάφορο.

Προέκυψε έτσι η ανάγκη μιας δυναμικότερης ανάλυσης με συνολι-
κή θεώρηση και μεταχείριση των χαρακτήρων. Στο πρόβλημα έδωσε λύ-
ση η πολυμεταβλητή ανάλυση (Multivariate analysis) με την επιλογή
της μεθόδου Mahalanobis (D^2 , generalized distance function). Το
θεωρητικό υπόβαθρο του στατιστικού D^2 , - γενικευμένη απόσταση με-
ταξύ ομάδων -, και η χρησιμοποίησή του έχει συζητηθεί κριτικά σε
μια σειρά από δημοσιεύσεις, όπως των Rao (1948, 1952), Hotelling
(1954), Sneath και Sokal (1973). Η μέθοδος έχει εφαρμοστεί επιτυ-
χώς σε ανθρωπολογικές, παλαιοντολογικές, αρχαιολογικές και οικολο-
γικές έρευνες (Hughes και Lindley, 1955), καθώς επίσης και σε συστη-
ματικές (Lee και Kaltsikes, 1973).

Ο Namkoong (1963) εφάρμοσε και συνέκρινε την παραπάνω μέθοδο
με άλλες πολυμεταβλητές μεθόδους και βρήκε πως για ένα φυσικό υβρι-
δογενή πληθυσμό, όπως η περίπτωση μας, η πολυμεταβλητή μέθοδος Ma-
halanobis έδωσε πολύ καλά αποτελέσματα.

Η συνάρτηση D^2 , εκφράζει το βαθμό συγγένειας μεταξύ δύο πλη-

θυσμών και υπολογίζεται, αφού χειριστούμε τους χαρακτήρες, που επιλέξαμε, όλους μαζί σαν μια ενιαία ομάδα. Για δύο χαρακτήρες (X_1 και X_2) ο τύπος είναι:

$$D^2 = \frac{(\bar{X}_{11} - \bar{X}_{12})^2}{S_1^2} + \frac{(\bar{X}_{11} - \bar{X}_{12})(\bar{X}_{21} - \bar{X}_{22})}{S_{12}} + \frac{(\bar{X}_{21} - \bar{X}_{22})^2}{S_2^2}$$

όπου \bar{X}_{11} και \bar{X}_{12} είναι οι μέσοι όροι του χαρακτήρα X_1 για τον πρώτο και δεύτερο πληθυσμό αντίστοιχα.

X_{21} και X_{22} είναι οι μέσοι όροι του χαρακτήρα X_2 για τους ίδιους πληθυσμούς.

S_1^2 και S_2^2 οι κοινές αποκλίσεις των χαρακτήρων X_1 και X_2 και S_{12} η συνδιακύμανση (covariance) των χαρακτήρων X_1 και X_2 .

Όπως φαίνεται, το μέγεθος του D^2 , για κάθε δύο πληθυσμούς, αυξάνει με την αύξηση των διαφορών των μέσων όρων κάθε χαρακτήρα και μικραίνει με την αύξηση των αποκλίσεων και συνδιακυμάνσεων των πληθυσμών.

Για περισσότερους από δύο χαρακτήρες, έστω P, ο τύπος είναι:

$$D^2 = \sum_i^P \sum_j^P S_{ij}^{-1} d_i d_j$$

όπου: d_i = η διαφορά των μέσων όρων των δύο πληθυσμών για το χαρακτήρα i
 d_j = η διαφορά των μέσων όρων των δύο πληθυσμών για το χαρακτήρα j και
 S_{ij}^{-1} = η αντίστροφη τιμή στον πίνακα της συνδιακύμανσης που αντιστοιχεί στους χαρακτήρες i και j.

Αναλύθηκαν οι 14 μορφολογικοί και ανατομικοί χαρακτήρες. Για τις 20 προελεύσεις υπολογίστηκε ένα σύνολο $\frac{20 \cdot 19}{2} = 190$ τιμές D^2 (πίνακας 7).

Για την εξέταση των συγγενικών σχέσεων μεταξύ των προελεύσεων εφαρμόστηκε η τεχνική της ομαδοποίησης (cluster technique) του Rao (1952). Στην αρχή έγινε η επιλογή ζευγαριών γειτονικών προελεύσεων που παρουσίαζαν σχετικά μικρές τιμές D^2 . Τα ζευγάρια αυτά αποτέλεσαν και τους πυρήνες για τις προελεύσεις εκείνες που θα κατα-

Πίνακας 7. Τιμές D^2 για όλα τα δυνατά ζευγάρια των 20 προελεύσεων (Μορφολογικοί - ανατομικοί χαρακτήρες).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
ΑΡ ΙΔΙΑ																				
ΦΟΥΡΝΑ	76.3																			
ΠΑΡΝΑΣΣΟΣ	96.6	8.2																		
ΠΑΝΑΙΤΩΛΙΚΟ	90.1	3.0	5.6																	
ΠΙΕΡΙΑ	33.5	5.1	17.1	9.9																
ΚΕΦΑΛΛΗΝΙΑ	181.7	46.8	14.2	38.2	76.3															
ΠΑΡΝΗΘΑ	138.7	14.8	7.4	18.1	24.9	13.8														
ΒΥΤΤΙΝΑ	151.0	22.7	3.6	16.9	36.7	8.2	6.9													
ΠΑΡΚΩΝΑΣ	49.0	8.8	1.6	9.2	9.1	10.9	9.01	2.8												
ΚΟΝΙΤΣΑ	16.0	22.8	41.9	35.3	10.0	102.3	48.5	65.3	18.3											
ΑΣΠΡΟΠΟΤΑΜΟΣ	34.3	5.2	16.6	11.9	2.7	77.7	21.0	37.1	11.1	9.9										
ΕΥΒΟΙΑ	88.0	10.3	13.4	13.6	16.9	41.2	11.7	23.9	14.2	31.4	12.2									
ΤΑΥΓΕΤΟΣ	194.3	19.8	4.5	13.7	40.1	10.3	7.7	2.0	2.17	74.4	36.3	24.1								
ΑΓΙΟ ΟΡΟΣ	32.8	42.6	67.6	64.1	26.1	177.0	58.3	98.0	36.7	18.0	25.1	32.9	31.2							
ΑΒΙΕΣ ΑΛΒΑ	14.9	228.9	371.3	413.8	198.5	426.0	521.2	497.3	254.6	34.6	239.8	231.2	544.3	74.3						
ΕΛΙΚΩΝΑΣ	123.7	17.2	2.1	17.5	28.2	4.8	6.8	2.2	2.76	42.7	31.1	17.9	3.0	92.7	365.3					
ΟΙΤΗ	148.7	7.9	2.9	3.3	19.5	20.9	8.7	7.78	5.2	41.5	16.8	10.5	8.4	72.3	243.4	7.4				
ΑΒΙΕΣ ΕQUITROJANI	40.5	74.1	72.9	72.5	35.9	131.9	86.6	104.5	48.5	33.9	34.1	41.9	124.6	11.3	190.1	84.4	69.1			
ΒΟΥΛΓΑΡΙΑ 3	6.2	157.4	181.9	213.2	89.2	243.9	266.2	238.5	128.1	15.8	104.9	117.6	267.1	29.3	32.9	214.0	194.9	71.4		
ΒΟΥΛΓΑΡΙΑ 4	4.9	85.3	101.7	96.3	48.3	204.6	119.1	150.9	59.0	14.1	45.7	125.1	192.4	37.5	21.0	106.5	108.7	65.1		
ΑΒΙΕΣ ΕQUITROJANI																				
ΟΙΤΗ																				
ΕΛΙΚΩΝΑΣ																				
ΑΒΙΕΣ ΑΛΒΑ																				
ΑΓΙΟ ΟΡΟΣ																				
ΤΑΥΓΕΤΟΣ																				
ΑΣΠΡΟΠΟΤΑΜΟΣ																				
ΚΟΝΙΤΣΑ																				
ΠΑΡΚΩΝΑΣ																				
ΠΑΡΝΗΘΑ																				
ΚΕΦΑΛΛΗΝΙΑ																				
ΠΑΡΝΑΣΣΟΣ																				
ΦΟΥΡΝΑ																				
ΑΡ ΙΔΙΑ																				

τάσσονταν στην ίδια ομάδα. Η καταλληλότητα μιας προέλευσης για την ένταξη της σ'έναν τέτοιο πυρήνα κρινόταν από το μέγεθος της μεταβολής του αριθμητικού μέσου όρου των τιμών D^2 , την οποία προκαλούσε η ένταξη αυτή. Κάθε προέλευση εντασσόταν σε εκείνο τον πυρήνα στον οποίο επέφερε τη μικρότερη δυνατή αύξηση του μέσου όρου των τιμών D^2 . Κατά τη διαδικασία αυτή κάθε ένταξη μιας επί πλέον προέλευσης σε συγκεκριμένη ομάδα επέφερε πάντα κάποια αύξηση στο μέσο όρο των τιμών D^2 . Τούτο αποτελεί και τη σοβαρότερη ένδειξη της ύπαρξης διαδοχικής παραλλακτικότητας.

Τα αποτελέσματα της ομαδοποίησης φαίνονται στον πίνακα 8. Σχηματίστηκαν οι παρακάτω 3 ομάδες (Α, Δ, Η) προελεύσεων που διαφέρουν σημαντικά μεταξύ τους, όχι όμως και οι προελεύσεις μέσα σε κάθε ομάδα.

Α: Πάρωνας, Ταύγετος, Βυτίνα, Πάρνηθα, Ελικώνας, Παρνασσός, Οίτη

Δ: Πιέρια, Ασπροπόταμος, Φουρνά, Πανατιωλικό

Η: Αριδαία, Βουλγαρία (3), Βουλγαρία (4).

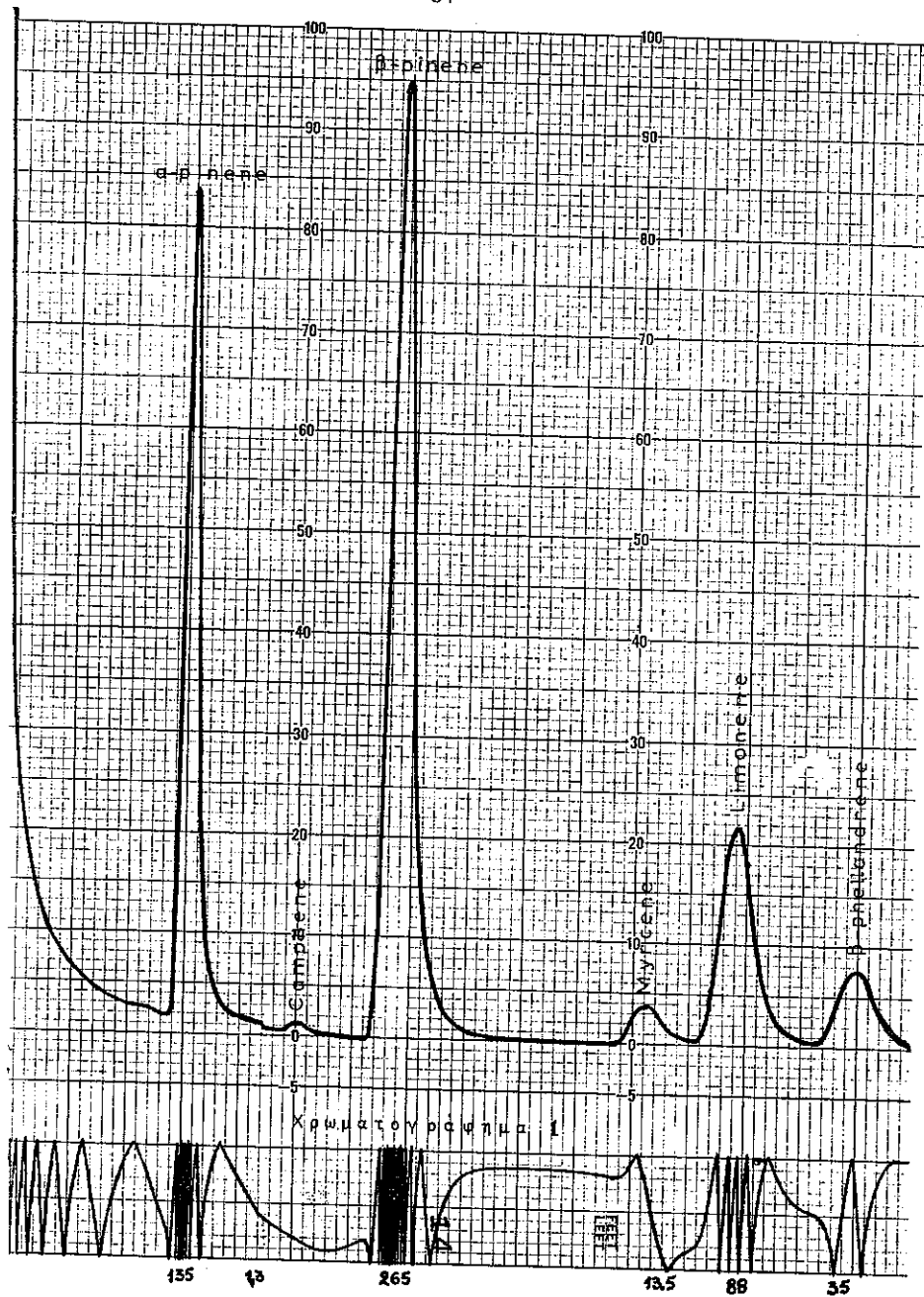
Η μέση τιμή των D^2 των μελών κάθε ομάδας είναι μικρότερη από εκείνη μεταξύ των μελών των ομάδων ανά δύο. Τούτο είναι δείκτης της αποτελεσματικότητας του τρόπου που έγινε η ομαδοποίηση. Χαρακτηριστικό είναι πως έξι από τις προελεύσεις Κεφαλληνία, Εύβοια, Κόνιτσα, Άγιο Όρος, equi-trojani και alba, δεν μπόρεσαν να ενταχθούν σε ομάδες (πίνακας 8). Τούτο θεωρείται ένδειξη ασυνέχειας της παραλλακτικότητας.

Από τις τρεις ομάδες προελεύσεων (Α, Δ, Η) που σχηματίστηκαν, η ομάδα Δ, Πιέρια, Ασπροπόταμος, Φουρνά, Πανατιωλικό, παρουσιάζει τη μεγαλύτερη συγκριτικά μέση τιμή των D^2 (8.53) σε σχέση με τις ομάδες Α (4.30) και Η (4.70). Τούτο φανερώνει πως οι προελεύσεις της ομάδας Δ, επειδή βρίσκονται στη ζώνη του έντονου υβριδισμού, παραλλάσσουν μεταξύ τους περισσότερο από όσο οι προελεύσεις στις ομάδες Α και Η.

Ο βαθμός ομοιότητας μεταξύ των ομάδων φαίνεται στο χάρτη 17 ο οποίος βασίζεται πάνω σε δεδομένα του πίνακα 8. Θα πρέπει να σημειωθεί πως ο χάρτης 17 δεν μπορεί να συμπεριλάβει όλες τις δυ-

Πίνακας 8. Μέσες τιμές D^2 μέσα στις ομάδες και μεταξύ των ομάδων σύμφωνα με τον Rao (1952).

	A	B	Γ	Δ	E	ΣΤ	Z	H	θ
A. Πάρωνας-Ταύγετος-Βυτίνα-Πάρνηθα-Ελικώνας-Παρνασσός-Οίτη	4.30								
B. Κεφαλληνία	11.87	-							
Γ. Εύβοια	16.53	41.2							
Δ. Πιέρια-Ασπροπόταμος-Πανατιωλικό-Φουρνά	18.90	59.75	13.25	8.53					
E. Κόνιτσα	47.51	102.3	31.40	19.5					
ΣΤ. Άγιο Όρος	75.67	177.0	32.90	39.48	18.00				
Z. Abies Equi-trojani	84.37	131.90	41.9	54.15	33.90	11.30			
H. Βουλγαρία (3)-Βουλγαρία (4)-Αριδαία	151.95	210.07	110.23	89.54	15.30	33.20	59.00	4.7	
θ. Abies alba	399.63	426.00	231.2	270.25	34.60	74.30	190.10	22.93	-



Πίνακας 9. Απλά στατιστικά μεγέθη χημικών χαρακτήρων

Χαρακτήρες Στατιστικά	α - pinene	β - pinene	myrcene	limonene	β-phellandrene
Αριθμός παρατηρήσεων	660	660	660	660	660
Ελαχίστη τιμή	2.48	0.34	0.27	0.06	0.11
Μεγίστη τιμή	79.41	62.95	24.48	94.09	26.26
Εύρος	76.93	62.61	24.21	94.03	26.15
Μέσος όρος	26.91	30.61	2.42	34.00	5.92
Τυπικό σφάλμα	0.56	0.58	0.07	1.02	0.16
Τυπική απόκλιση	14.46	14.88	1.79	26.30	3.99
Συντελεστής Skewness	0.68	-0.17	4.77	0.32	1.63
Συντελεστής Kurtosis	3.30	2.11	46.50	1.98	7.49
Διάμεσος	25.23	31.63	2.08	31.94	5.23
Τιμή α' τεταρτημορίου	14.93	19.13	1.42	8.87	3.25
Τιμή β' τεταρτημορίου	25.23	31.63	2.08	31.94	5.23
Τιμή γ' τεταρτημορίου	36.42	42.42	2.82	54.06	7.51
Συντελεστής παραλλακτικότητας	0.54	0.49	0.74	0.77	0.67
Συμφωνία με κανονική κατανομή. Δοκιμή χ^2	70.80	96.18	188.3	652.3	132.7
Επίπεδο σημαντικότητας	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

Σαν πρώτο βήμα στην ανάλυση των ποσοτικών δεδομένων των μονοτερπενίων έγινε ο υπολογισμός μερικών απλών στατιστικών μεγεθών (πίνακας 9). Οι εκτιμήσεις βασίστηκαν πάνω στα δεδομένα και των 20 προελεύσεων μαζί, σ' ένα σύνολο 660 παρατηρήσεων.

Για τον προσδιορισμό της ποικιλότητας χρησιμοποιήθηκε ο συντελεστής παραλλακτικότητας C.V. κάθε μονοτερπενίου. Όλοι οι συντε-

λεστές έδειξαν μεγάλες τιμές με πρώτο του limonene, 77%. Τέτοιες μεγάλες τιμές C.V. βρέθηκαν και από άλλους ερευνητές. Οι Thor και Barnett (1974) βρήκαν τιμές C.V. από 26 έως 125, όταν μελέτησαν τα 5 μονοτερπένια της *Abies balsamea*. Τα 8 μονοτερπένια της *Pinus Kesiya* παρουσίασαν τιμές C.V. από 16 έως 89 (Hiltunen R. et al. 1978). Στην *Pinus elliotii* τα 7 μονοτερπένια έδειξαν C.V. από 24 έως 141 (Squillace 1971).

Η ανασκόπηση της βιβλιογραφίας σε θέματα σχετικά με την αξιολόγηση των συχνοτήτων κατανομών των μονοτερπενίων, μας επιτρέπει να διατυπώσουμε υποθέσεις για τη γενετική τους συμπεριφορά.

Η συχνότητα κατανομών των 5 μονοτερπενίων για μέγεθος δείγματος 660 φαίνεται στα σχήματα Π29 έως Π33. Η σύγκριση των κατανομών που πήραμε με τις θεωρητικές που αναμέναμε έγινε με το κριτήριο χ^2 . Επίσης υπολογίστηκαν οι συντελεστές ασυμμετρίας skewness και kurtosis (πίνακας 9). Τα αποτελέσματα τόσο του κριτηρίου χ^2 , όσο και των τιμών skewness και kurtosis, παράλληλα με τις συχνότητες κατανομών, μας οδηγούν στο συμπέρασμα πως υπάρχει έντονα η τάση μη κανονικής κατανομής των δεδομένων. Τούτο είναι σοβαρή ένδειξη πως μερικά τουλάχιστον από τα μονοτερπένια που ανιχνεύσαμε ελέγχονται από μικρό αριθμό γονιδίων. Για να συμβαίνει όμως αυτό, θα πρέπει, πέρα από την ασύμμετρη κατανομή, να παρουσιάζονται καθαρά δύο ή περισσότερα μέγιστα (Squillace 1976). Η ασύμμετρη κατανομή σε δεδομένα που έχουν εκφραστεί σε ποσοστά - όπως στην περίπτωση μας - είναι συνηθισμένη. Οι κατανομές των α -pinene, myrcene, β -phellandrene είναι ασύμμετρες χωρίς όμως να παρουσιάζουν περισσότερα από ένα μέγιστα. Δεν μπορούμε έτσι να μιλήσουμε με κάποια ασφάλεια για έλεγχο των παραπάνω μονοτερπενίων από περιορισμένο αριθμό γονιδίων, όταν τα συμπεράσματα αυτά δεν υποστηρίζονται επιπρόσθετα από αναλύσεις οικογενειών. Για να γίνει λεπτομερής έλεγχος και προσδιορισμός των κατανομών που προέκυψαν, εκλέγουμε τις κατανομές εκείνες που δείχνουν καθαρά δύο ή περισσότερα μέγιστα. Στην περίπτωσή μας μόνο η κατανομή του limonene, πέρα από την έντονη ασυμμετρία, παρουσιάζει δύο μέγιστα (σχήμα Π32), ένδειξη ισχυρή

για την ύπαρξη μικρού αριθμού γονιδίων. Τέλος η κατανομή του β -pinene εκτός της ασυμμετρίας εμφανίζει και δύο σαφή μέγιστα (σχήμα Π30). Για να προσδιοριστεί, αν πράγματι ο αριθμός των γονιδίων που ελέγχουν την έκφραση του β -pinene είναι περιορισμένος, ακολουθείται η μέθοδος των Gansel και Squillace (1976). Η μήτρα των συντελεστών απλής συσχέτισης (πίνακας 10) μας έδωσε πολύ υψηλές αρνητικές συσχετίσεις μεταξύ των μονοτερπενίων α -pinene - limonene και β -pinene - limonene. Παρά το γεγονός πως τα αποτελέσματα της απλής συσχέτισης τα δεχόμαστε με επιφύλαξη, λόγω της ποσοστιαίας έκφρασης των δεδομένων (Mosimann 1962), παραμένει ισχυρή η τάση των ατόμων με μικρές συγκεντρώσεις limonene να έχουν αντίστοιχα μεγάλες α -pinene και β -pinene, ενώ των ατόμων με μεγάλες συγκεντρώσεις limonene να παρουσιάζουν μικρές αντίστοιχα συγκεντρώσεις α -pinene και β -pinene (χρωματογραφήματα 2, 3).

Έτσι χωρίστηκαν τα 660 δέντρα σε δύο ομάδες. Η πρώτη περιλάμβανε δέντρα με χαμηλές συγκεντρώσεις (0 - 10%) και η δεύτερη με υψηλές συγκεντρώσεις (> 10%), limonene. Οι συχνότητες κατανομών του β -pinene και για τις δύο παραπάνω ομάδες δέντρων φαίνονται στο σχήμα 27. Και στις δύο κατανομές εξακολουθούν να εμφανίζονται μέγιστα, όχι όμως σαφή, γεγονός που αποτελεί μόνο ένδειξη πως το β -pinene ελέγχεται από περιορισμένο αριθμό γονιδίων.

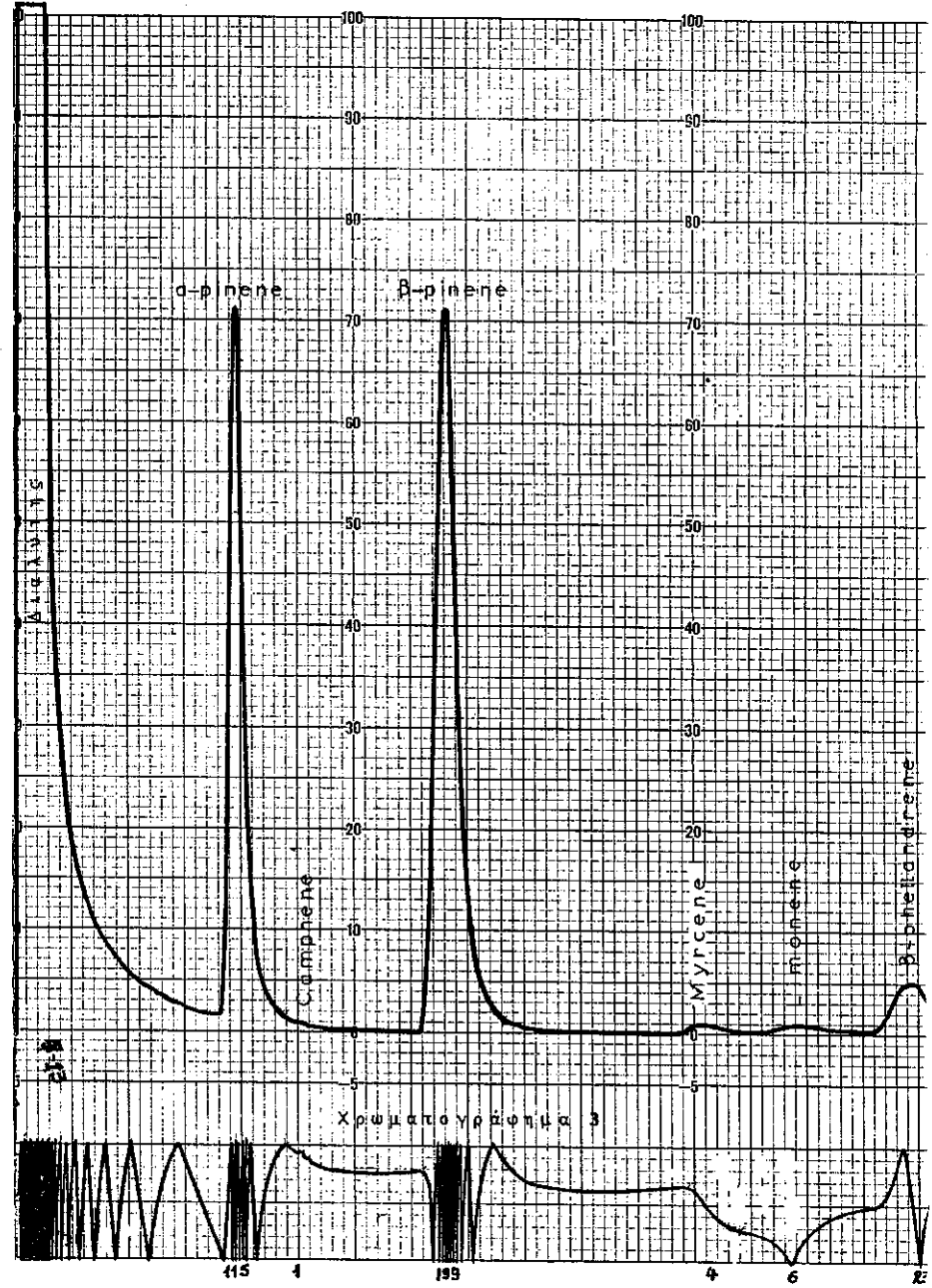
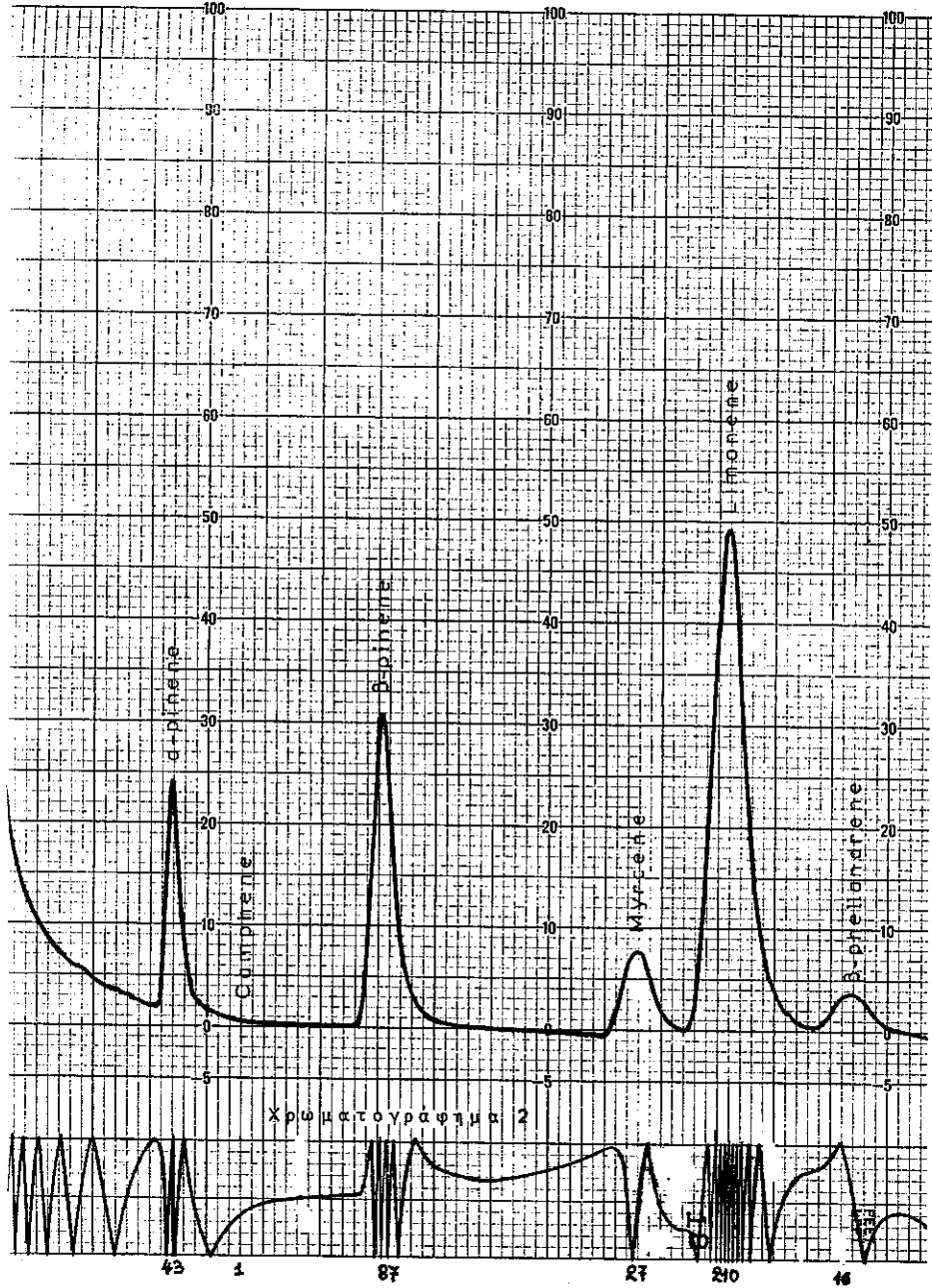
3.22. Ποικιλότητα μεταξύ δέντρων

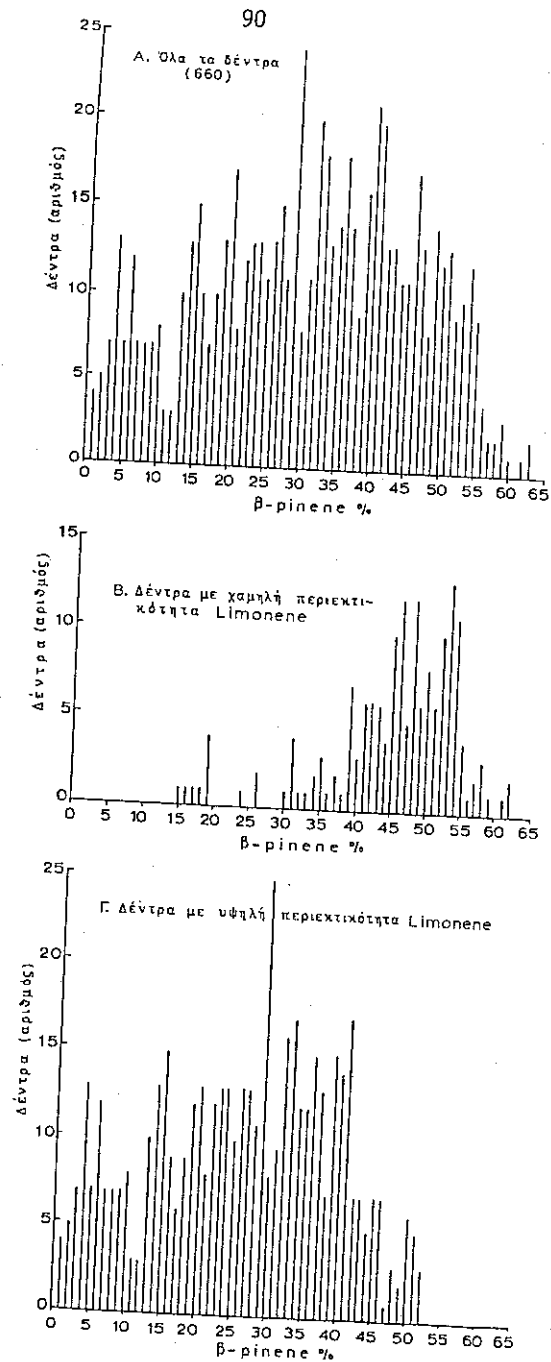
Τα μονοτερπένια που ανιχνεύτηκαν παρουσίασαν πολύ μεγάλη ποικιλότητα μεταξύ των δέντρων (πίνακας 11 και σχήματα Π34 έως Π38). Στο συμπέρασμα αυτό κατέληξαν όλοι σχεδόν οι ερευνητές που ασχολήθηκαν με αναλύσεις τερπενίων κωνοφόρων.

Οι συντελεστές παραλλακτικότητας C.V. (σχήμα 28) για κάθε μια από τις προελεύσεις χωριστά, υπολογίστηκαν, αφού έγινε γωνιακή μετατροπή των δεδομένων (transformation) με τη σχέση: τοξ. ημ.τ.

$$\sqrt{\% \text{ μονοτερπενίων.}}$$

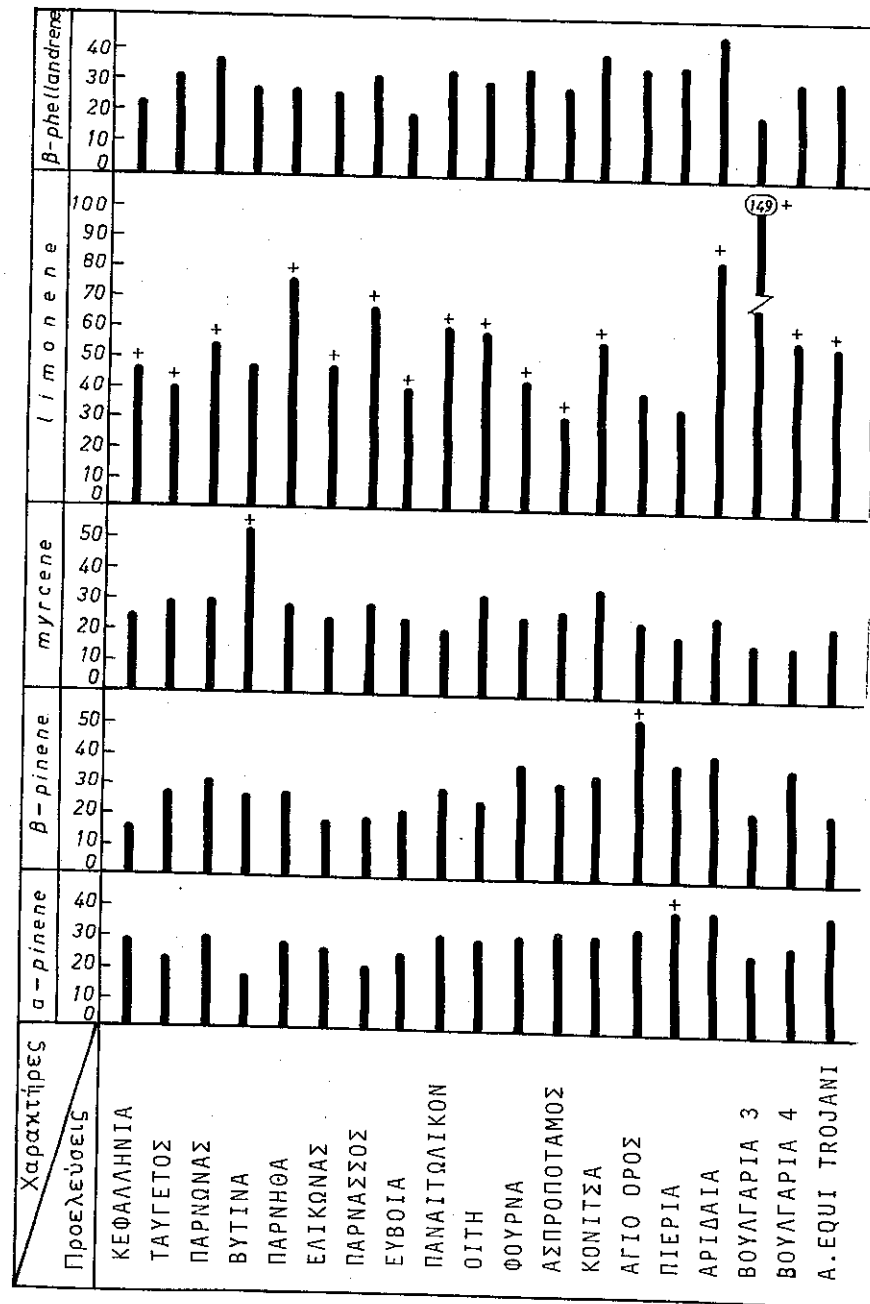
Το μονοτερπένιο limonene έδειξε τη μεγαλύτερη ποικιλότητα. Τα χρωματογραφήματα 2 και 3 ανήκουν αντίστοιχα σε δύο δέντρα της προέ-





Σχήμα 27. Συχνότητες κατανομών για το β-pinene

Σχήμα 28. Συντελεστές παραλλακτικότητας (C.V.) για τα πέντε κύρια μονοτερπένια στη ρητίνη του φλοιού των 20 προελεύσεων.
+ Σημειώνει το μονοτερπένιο με το μεγαλύτερο C.V. σε κάθε προέλευση.



λευσης Παρνασσού και παρουσιάζουν συγκεντρώσεις σε Limonene 1,7% και 54,7%. Σε 17 από τις 20 προελεύσεις που αναλύθηκαν το μονοτερπένιο Limonene έδειξε τους μεγαλύτερους συντελεστές παραλλακτικότητας (σχήμα 28). Η μεγάλη αύξηση του μεγέθους του δείγματος - από 40 σε 660 - δεν είχε σαν αποτέλεσμα την ελάττωση των συντελεστών αυτών.

Από όλα τα παραπάνω μπορούμε να πούμε ότι α) η ποικιλιότητα που παρουσιάζουν τα ανιχνευθέντα μονοτερπένια είναι σημαντική. β) η παραλλακτικότητα μεταξύ των δέντρων μέσα στις προελεύσεις είναι πολύ μεγάλη. γ) το μονοτερπένιο Limonene παρουσιάζει ασύμμετρη κατανομή και τη μεγαλύτερη ποικιλιότητα μεταξύ των μονοτερπενίων, σοβαρές ενδείξεις περιορισμένου αριθμού γονιδίων και δ) οι πολύ μεγάλες τιμές C.V. του Limonene στις δυτικές, βόρειες και νότιες προελεύσεις είναι ένδειξη γονιδιακής εισδοχής (introgression) από ανατολικά.

3.23. Γεωγραφική ποικιλιότητα τερπενίων

Οι μέσοι όροι των μονοτερπενίων α-pinene, β-pinene, myrcene, limonene και β-phellandrene για τις 20 προελεύσεις φαίνονται στα σχήματα Π34 - Π38.

Λόγω της ασύμμετρης κατανομής των δεδομένων επιλέχθηκε να εφαρμοστεί, για τη γεωγραφική διαφοροποίηση των 20 προελεύσεων, η μη παραμετρική τεχνική Kruskal-Wallis. Στην αρχή η μέθοδος εφαρμόστηκε για να ερευνηθεί αν υπάρχουν διαφορές μεταξύ των 20 προελεύσεων, χωριστά για κάθε ένα χημικό χαρακτήρα. Ο πίνακας 12 μας δίνει τις τιμές H, οι οποίες είναι στατιστικά πολύ σημαντικές ($P=0.99$) για όλα τα μονοτερπένια. Τούτο σημαίνει πως τουλάχιστον 2 προελεύσεις από τις 20 διαφέρουν πολύ σημαντικά σε κάθε ένα χημικό χαρακτήρα.

Όταν όμως το Kruskal-Wallis κριτήριο εφαρμόστηκε για να διαφοροποιήσει ανά δύο τις προελεύσεις μεταξύ τους, δεν έδωσε πάντοτε πολύ καλά αποτελέσματα, γιατί σε ορισμένες περιπτώσεις δεν ξεχώρισε ικανοποιητικά προελεύσεις που γεωγραφικά απέχουν πολύ μεταξύ τους και μορφολογικά - ανατομικά παρουσιάζουν έντονες διαφορές. Έτσι π.χ.

Πίνακας 10. Μήτρα 5 X 5 απλών συντελεστών συσχέτισης χημικών χαρακτήρων

	α-pinene	β-pinene	myrcene	limonene	β-phellandrene
α-pinene	1.000				
β-pinene	0.516	1.000			
myrcene	-0.267	-0.330	1.000		
limonene	-0.829	-0.888	0.274	1.000	
β-phellandrene	0.020	0.385	-0.056	-0.376	1.000

Πίνακας 11. Μέσοι όροι, εύρος και C.V. τιμές μονοτερπενίων ρητίνης φλοιού ελάτης

Μονοτερπένια	Μέσος_όρος %	Εύρος %	C.V. %
α-pinene	26.91	2.48 - 79.41	54
β-pinene	30.61	0.34 - 62.95	49
myrcene	2.42	0.27 - 24.48	74
limonene	34.00	0.06 - 94.09	77
β-phellandrene	5.92	0.11 - 26.26	67

Πίνακας 12. Δοκιμή μέσων όρων 20 προελεύσεων ελάτης με το κριτήριο Kruskal-Wallis.

Χαρακτήρες	α-pinene	β-pinene	myrcene	limonene	β-phellandrene
Τιμή H	141.7**	116.6**	118.0**	141.7**	97.1**

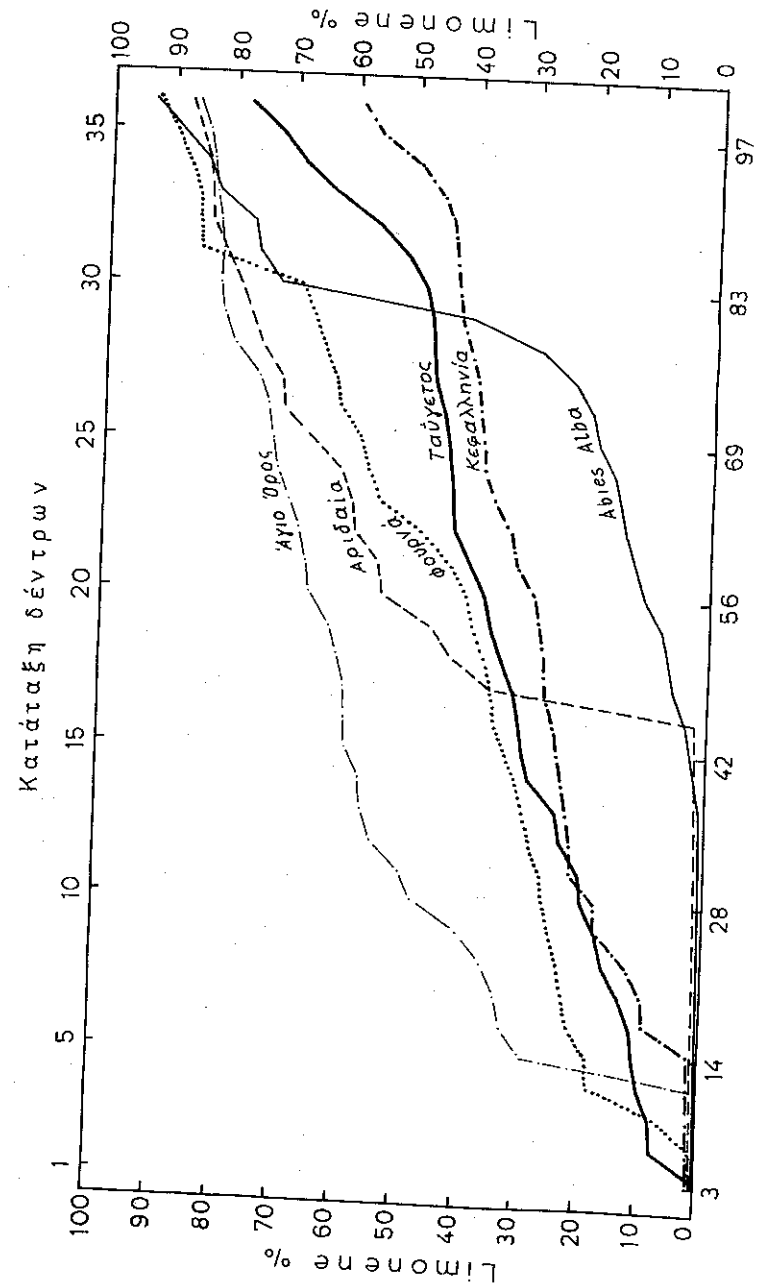
η εφαρμογή της Kruskal - Wallis μεθόδου για το μονοτερπένιο limonene και για τα ζευγάρια των προελεύσεων Αριδαίας - Ταυγέτου και Αριδαίας - Κεφαλληνίας έδωσε δύο μη σημαντικές τιμές H (0.02 και 1.05 αντίστοιχα).

Αφού λοιπόν μέσοι όροι χημικών χαρακτήρων δεν μπόρεσαν σε μερικές περιπτώσεις να ξεχωρίσουν προελεύσεις, για να έχουμε μια περισσότερο καθαρή εικόνα των μονοτερπενίων σ'αυτές - πέρα από τα απλά στατιστικά μεγέθη και τις κατανομές συχνότητων - έγινε μέσα σε κάθε μια προέλευση κατάταξη όλων των δέντρων, με βάση το μέγεθος της εκατοστιαίας περιεκτικότητάς τους στο μονοτερπένιο limonene. Ο χαρακτήρας limonene επελέγη λόγω της ποιοτικής συμπεριφοράς του.

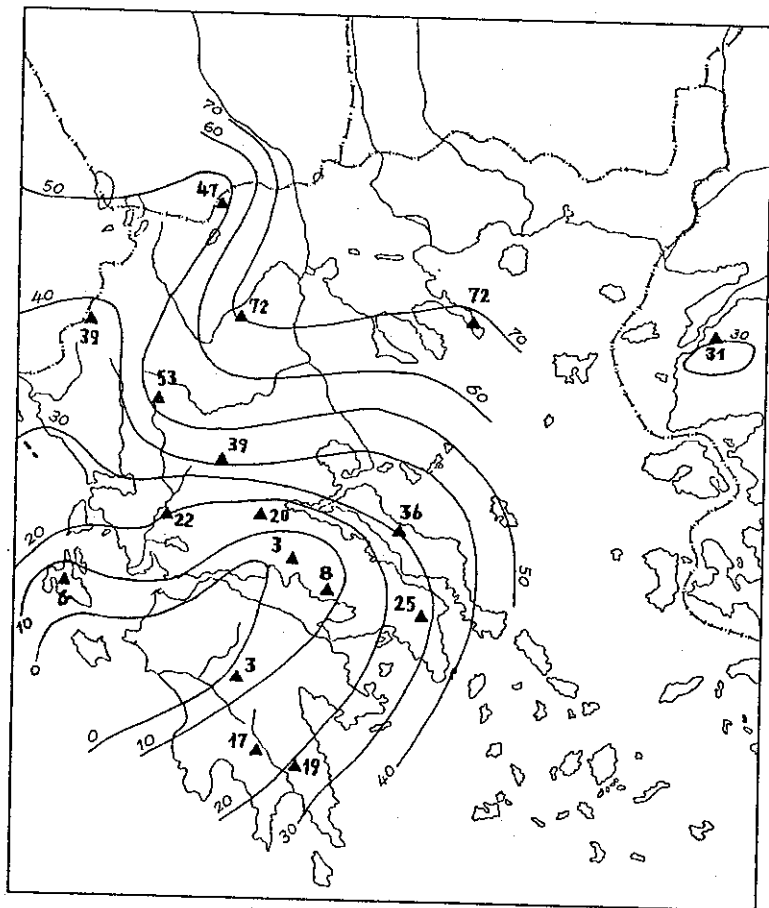
Το σχήμα 29 δείχνει την παραπάνω κατάταξη των δέντρων και το άθροισμα αυτών % και περιλαμβάνει τις προελεύσεις Abies alba Ιταλίας, Κεφαλληνίας, Ταυγέτου, Φουρνά, Αριδαίας και Αγίου Όρους με μέγεθος δείγματος 36 δέντρα για κάθε προέλευση. Τα μέλη των ζευγαριών Αριδαίας - Ταυγέτου και Αριδαίας - Κεφαλληνίας, που η τεχνική Kruskal - Wallis δεν μπόρεσε να ξεχωρίσει, διαχωρίστηκαν έντονα στο σχήμα 29, που βασίζεται στην παραπάνω τεχνική, και το οποίο έδειξε καθαρά πόσο διαφορετικές είναι οι συχνότητες των γονιδίων που ελέγχουν την παρουσία του μονοτερπενίου limonene στα παραπάνω ζευγάρια προελεύσεων. Στην προέλευση π.χ. της Αριδαίας, 16 από τα 36 δέντρα, (ποσοστό 45%), περιείχαν limonene = 0%, ενώ τα υπόλοιπα 20 δέντρα (ποσοστό 55%) έδειξαν περιεκτικότητα μεγαλύτερη από 50%. Αντίθετα στις προελεύσεις Ταυγέτου και Κεφαλληνίας μόνο ένα 10% των δέντρων παρουσίασε περιεκτικότητα limonene = 0% και ένα 15% περιεκτικότητα μεγαλύτερη από 50%.

Συμπερασματικά μπορούμε να πούμε πως η κατάταξη των δέντρων μέσα στις προελεύσεις με κριτήριο το μέγεθος της περιεκτικότητάς τους σε limonene εκφράζει έντονα τις διαφορές που παρατηρούνται στις συχνότητες των γονιδίων μεταξύ των διαφόρων προελεύσεων.

Επίσης μια προσεκτικότερη μελέτη του σχήματος 29 μας έδωσε το καταλληλότερο επίπεδο περιεκτικότητας του μονοτερπενίου limonene (50%), βάσει του οποίου διαφοροποιήθηκαν οι προελεύσεις μεταξύ τους,



Σχήμα 29. Κατάταξη δέντρων, ορισμένων προελεύσεων, και άθροισμα αυτών % κατά σειρά αύξουσας περιεκτικότητας σε limonene.



Χάρτης 18. Ποσοστά δέντρων με περιεκτικότητα limonene > 50%.

αφού υπολογίστηκε το ποσοστό των δέντρων, μέσα σε κάθε προέλευση, που παρουσίαζαν περιεκτικότητα limonene > 50%. Ο χάρτης 18 δείχνει καθαρά μια διαδοχική παραλλακτικότητα (clinal) από ΒΑ προς ΝΔ, με εξαίρεση ίσως τις προελεύσεις Πιέρια και Άγιο Όρος, στις οποίες οι συχνότητες των γονιδίων, που είναι υπεύθυνες για συγκεντρώσεις του limonene σε επίπεδα > 50% του συνόλου των μονοτερπενίων, είναι πολύ μεγάλες.

Οι μεγάλες συγκεντρώσεις limonene στις παραπάνω προελεύσεις είναι ίσως ένδειξη γονιδιακής εισδοχής από ανατολικά ή αποτέλεσμα γενετικής εκτροπής ή αποτέλεσμα μακροχρόνιας επιλογής σ' ένα συγκεκριμένο περιβάλλον που σήμερα δεν υπάρχει. Τα τρία μονοτερπένια α-pinene, β-pinene και limonene αποτελούν μαζί περίπου το 90-95% των ανιχνευθέντων μονοτερπενίων. Με βάση και πάλι το limonene, όπως ακριβώς παραπάνω, έγινε ταξινόμηση των δέντρων σύμφωνα με το μέγεθος της περιεκτικότητάς τους, χωριστά για κάθε προέλευση. Σε κάθε δέντρο προστέθηκαν και τα αντίστοιχα ποσοστά α-pinene και β-pinene. Έγιναν έτσι τα σχήματα Π39 έως Π58 τα οποία είναι χαρακτηριστικά "προφίλ" για κάθε προέλευση. Με τα ιδιόμορφα αυτά για κάθε προέλευση "προφίλ", που εκφράζουν τις συχνότητες των γονιδίων των παραπάνω τριών χημικών χαρακτήρων, εντοπίζονται ομοιότητες και διαφορές μεταξύ των διαφόρων γεωγραφικών προελεύσεων και γίνονται επίσης, με ικανοποιητική προσέγγιση, ταυτοποιήσεις φυτών άγνωστης προέλευσης.

Τέλος η μέθοδος πολυμεταβλητής ανάλυσης Mahalanobis (Discriminant analysis, περιγράφηκε στην εξέταση των μορφολογικών - ανατομικών αποτελεσμάτων) εφαρμόστηκε για το διαχωρισμό των προελεύσεων εκείνων που διαφέρουν μεταξύ τους στην ποσοτική έκφραση των πέντε μονοτερπενίων που αξιολογήθηκαν. Η εκατοστιαία έκφραση και το εύρος των χημικών χαρακτήρων επέβαλε τη γωνιακή μετατροπή των δεδομένων. Τα αποτελέσματα της μεθόδου φαίνονται στους πίνακες 13 και 14 και στο χάρτη 19.

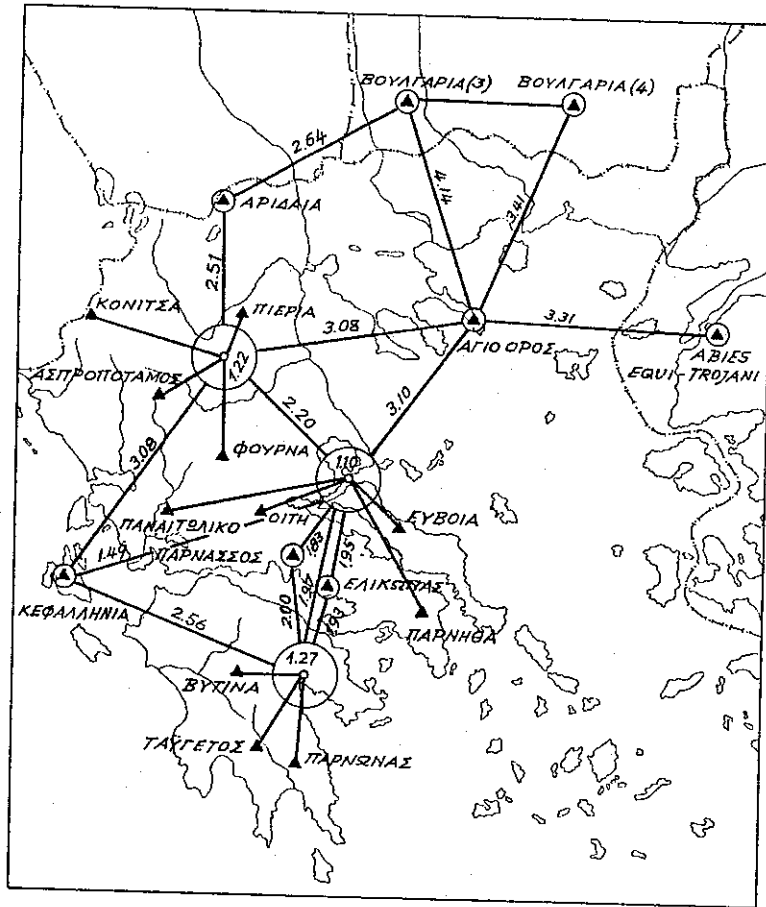
Η μέθοδος έδωσε τρεις ομάδες προελεύσεων που διαφέρουν σημαντικά μεταξύ τους: α) Βυτίνα - Ταύγετος - Πάρνωνας β) Παναγιωτικό -

Πίνακας 13. Δ^ο τιμές, χημικών χαρακτηρισμών για όλα τα θύνατά ζευγάρια των 20 προσέλευσεων.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
1 ΑΡΙΔΑΙΑ	6.58																				
2 ΦΟΥΡΝΑ	10.08	7.89																			
3 ΠΑΡΝΑΣΣΟΣ	4.80	1.58	3.34																		
4 ΠΑΝΑΤΙΛΙΑΚΟ	5.15	1.88	17.08	4.03																	
5 ΠΙΕΡΙΑ	10.20	8.14	4.21	2.15	14.82																
6 ΚΕΦΑΛΛΗΝΙΑ	7.28	3.93	1.49	0.76	8.39	2.74															
7 ΠΑΡΦΩΒΑ	21.78	4.60	2.59	4.95	12.34	6.74	3.59														
8 ΒΥΤΙΝΑ	9.60	3.41	3.60	3.15	6.14	6.66	2.26	1.65													
9 ΠΑΡΦΩΒΑΣ	5.58	0.66	5.62	0.89	1.87	5.41	2.24	4.35	1.49												
10 ΚΟΝΙΤΣΑ	7.91	1.23	14.87	2.50	1.57	9.46	6.12	9.95	6.59	1.81											
11 ΕΥΒΟΙΑ	12.95	3.75	6.37	1.45	7.02	1.78	3.01	7.20	6.26	3.51	3.36										
12 ΤΑΥΓΕΤΟΣ	18.27	2.73	5.85	3.73	7.54	6.27	4.84	1.60	1.62	2.70	5.39	3.83									
13 ΑΓΙΟ ΟΡΟΣ	8.78	10.95	21.71	8.36	8.86	12.42	10.83	26.44	13.16	8.72	9.39	10.64	16.90								
14 ΑΒΙΕΣ ΑΛΒΑ	6.67	14.77	10.77	11.62	16.90	17.78	8.35	20.50	13.68	13.10	18.92	22.29	25.38	9.71							
15 ΕΛΙΚΩΝΑΣ	21.20	4.46	2.71	4.40	13.05	5.53	3.61	2.41	2.83	5.68	8.91	5.02	5.96	15.81	11.57						
16 ΟΙΤΗ	7.85	1.49	2.19	0.39	4.97	2.16	0.35	2.59	1.44	1.14	3.06	1.35	2.38	8.62	7.93	2.17					
17 ΑΒΙΕΣ ΕΚΟΥ-ΤΡΟΙΑΝΙ	20.30	2.30	8.80	4.30	7.56	13.44	3.63	5.88	1.34	3.77	3.49	6.54	4.71	10.97	10.34	6.56	2.48				
18 ΒΟΥΛΓΑΡΙΑ 3	6.97	14.92	9.99	11.84	21.02	16.95	6.34	17.12	10.73	11.21	20.64	21.16	22.77	17.17	3.04	14.35	6.70	13.35			
19 ΒΟΥΛΓΑΡΙΑ 4	11.40	3.18	6.62	7.85	7.48	9.75	4.93	5.83	7.90	3.34	3.88	6.70	6.57	11.66	5.40	5.90	2.38	4.80	4.44		
20 ΑΒΙΕΣ ΕΚΟΥ-ΤΡΟΙΑΝΙ																					

Πίνακας 14. Μέσες τιμές Δ^ο μέσα στις ομάδες και μεταξύ των ομάδων, σύμφωνα με τον Rao (1952).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1. Βυτίνα-Ταυγετός-Πάρφωβας	1.62											
2. Κεφαλληνία	6.56	-										
3. Παρνασσός	4.01	4.21	-									
4. Ελικώνας	3.73	5.53	2.71	-								
5. Πανατιλικό-Οίτη Πάρνηθα-Εύβοια	3.89	2.21	3.35	3.80	1.22							
6. Κόνιτσα-Ασπροπόταμος-Φουρνά-Πιέρια	5.60	9.46	11.32	8.03	4.83	1.50						
7. Άγιο Όρος	18.83	12.42	21.71	15.81	9.59	9.48	-					
8. Αρίδαλα	16.55	10.20	10.08	21.20	8.22	6.31	8.78	-				
9. Βουλγαρία (3)	16.87	16.95	9.99	14.35	11.51	16.95	17.17	6.97	-			
10. Βουλγαρία (4)	6.77	9.75	6.62	5.90	5.47	4.42	11.66	11.40	4.44	-		
11. Abies Equi-trojani	3.98	13.44	8.80	6.56	4.24	4.28	10.97	20.30	13.35	4.80	-	
12. Abies alba	19.85	17.76	10.77	11.57	12.55	15.92	9.71	6.67	3.04	5.40	10.34	-



Χάρτης 19. Σύνθεση ομάδων και βαθμός ομοιότητας D μεταξύ των ομάδων, καθώς και μεταξύ των προελεύσεων σύμφωνα με τα δεδομένα του πίνακα 14.

Οίτη - Πάρνηθα - Εύβοια και γ) Κόνιτσα - Ασπροπόταμος - Φουρνά - Πιέρια. Οι προελεύσεις μέσα στις ομάδες παρουσίασαν παραπλήσιες τιμές D^2 και θεωρούνται πως δε διαφέρουν σημαντικά μεταξύ τους.

Χαρακτηριστικό είναι πως 9 από τις 20 προελεύσεις δεν μπόρεσαν να ενταχθούν σε ομάδες, αφού το μέγεθος των τιμών D^2 που υπολογίστηκε, τόσο μεταξύ τους όσο και μεταξύ των προελεύσεων και των παραπάνω ομάδων, ήταν τέτοιο που δεν επέτρεπε την ένταξή τους σε καμία από αυτές. Αυτό είναι ένδειξη ασυνέχειας της παραλλακτικότητας (ecotype).

Όμως κατά τη διαδικασία του σχηματισμού των ομάδων, κάθε ένταξη μιας επί πλέον προέλευσης σε συγκεκριμένη ομάδα επέφερε πάντα αύξηση στο μέσο όρο των τιμών D^2 . Τούτο αποτελεί και τη σοβαρότερη ένδειξη της ύπαρξης της γεωγραφικής παραλλακτικότητας (clinal). Στο χάρτη 19 επιχειρείται μια διαγραμματική αναπαράσταση του βαθμού ομοιότητας μεταξύ ομάδων, καθώς και μεταξύ των προελεύσεων και προκύπτει πως γειτονικές γεωγραφικά προελεύσεις ή ομάδες δεν απέχουν σε τιμές D πολύ μεταξύ τους, γεγονός που αποτελεί μια ακόμη ένδειξη διαδοχικής παραλλακτικότητας.

3.3. Σχέσεις μεταξύ μορφολογικών και χημικών χαρακτήρων

Η κατανόηση των σχέσεων μεταξύ των μορφολογικών και χημικών χαρακτήρων είναι πολύ σπουδαία, γιατί μας δίνει πληροφορίες για τη φύση των γονιδίων που ελέγχουν τις δύο αυτές διαφορετικές ομάδες.

Σαν πρώτο βήμα στη στατιστική ανάλυση των σχέσεων μεταξύ των μορφολογικών - ανατομικών και χημικών χαρακτήρων έγινε η ανάλυση απλής συσχέτισης. Τα αποτελέσματα φαίνονται στον πίνακα Π3. Από τους 70 συντελεστές απλής συσχέτισης οι 15 παρουσίασαν τιμές στατιστικά σημαντικές και αφορούν κυρίως τα μονοτερπένια myrcene (12 συντελεστές) και α -pinene (3 συντελεστές). Όλοι οι παραπάνω συντελεστές έδειξαν τιμές πολύ μικρές (< 0.5) και δεν αξιολογήθηκαν.

Επειδή οι συντελεστές απλής συσχέτισης φανερώνουν κάθε φορά τη σχέση μεταξύ δύο μόνο μεταβλητών, χωρίς να λαμβάνουν υπ' όψη τους υπόλοιπους παράγοντες (χαρακτήρες), υπολογίστηκαν οι συντελεστές

μερικής συσχέτισης (partial correlation coefficient) πίνακας Π4.

Από τους 70 συντελεστές της μερικής συσχέτισης οι 36 είναι σημαντικοί ($P = 0,95$). Παρατηρείται δηλ. μια δραστική αύξηση σε σχέση με τους 15 σημαντικούς συντελεστές της απλής συσχέτισης, γεγονός που αποτελεί σοβαρή ένδειξη του μεγάλου βαθμού αλληλεπίδρασης μεταξύ των χαρακτήρων που εξετάζονται. Από τους 36 σημαντικούς συντελεστές αξιολογούνται πέντε (5) που αναφέρονται στα ζευγάρια που σχηματίζουν οι χαρακτήρες α - $\rho\eta\eta\eta\eta$ και β - $\rho\eta\eta\eta\eta$ με το χαρακτήρα μορφή τρύπιδας και οι χαρακτήρες α - $\rho\eta\eta\eta\eta$, β - $\rho\eta\eta\eta\eta$ και $\lambda\eta\eta\eta\eta$ με το χαρακτήρα γωνία βελονών κάτω επιφάνειας. Όλοι οι μερικοί συντελεστές των παραπάνω ζευγαριών είναι πολύ σημαντικοί ($P = 0,99$), θετικοί και μεγαλύτεροι της τιμής 0.4.

Η μεγάλη περιεκτικότητα σε α - $\rho\eta\eta\eta\eta$ και β - $\rho\eta\eta\eta\eta$, που είναι κύρια χαρακτηριστικό της Κεφαλληνιακής ελάτης, συνδυάζεται με τη μεγάλη γωνία βελονών στην κάτω επιφάνεια του κλάδου που είναι περισσότερο χαρακτήρας της Λευκής ελάτης· αυτό, αν και εκ πρώτης όψεως φαίνεται παράδοξο, ίσως να οφείλεται στους επαναλαμβανόμενους για μακρό χρόνο ανασυνδυασμούς των δύο ειδών, με αποτέλεσμα τη μεγάλη ποικιλία συνδυασμού των χαρακτήρων στους απογόνους.

4. ΚΡΙΣΕΙΣ - ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ - ΠΡΟΤΑΣΕΙΣ

4.1. Φυτογεωγραφία και υβριδισμός της Κεφαλληνιακής και Λευκής ελάτης

Πριν διατυπωθούν οι κρίσεις και τα συμπεράσματα, κρίνεται σκόπιμη μια σύντομη παράθεση εδώ της μέχρι σήμερα παραδεκτής εξελικτικής φυτογεωγραφίας της ελάτης στον ελληνικό χώρο.

Τα κωνοφόρα έκαναν την πρώτη εμφάνισή τους κατά τη διάρκεια του παλαιοζωϊκού αιώνα, εδώ και 300 εκατομμύρια χρόνια (Campbell, 1940). Σπουδαίο όμως στοιχείο στη σύνθεση της βλάστησης έγιναν κατά το Ιουρασικό, δηλ. 150 εκατομμύρια χρόνια μετά. Ειδικότερα η εμφάνιση του γένους *Abies* τοποθετείται πριν 65 εκατομμύρια χρόνια, κατά το τριτογενές του καινοζωϊκού αιώνα (Stebbins, 1971).

Ο Γκανιάτσας (1967) αναφέρει πως κατά το τέλος του τριτογενούς, δηλ. κατά το πλειόκαινο του νεογενούς (πριν 1 - 10 εκατομμύρια χρόνια), τα κωνοφόρα αποτελούσαν στην Ελλάδα την κυρίαρχη βλάστηση. Κατά το διλούβιο (τρίτη παγετώδης περίοδος, Riss, πριν 200 - 300 χιλιάδες χρόνια) πολλά είδη εξαφανίστηκαν και έτσι περιορίστηκε σημαντικά ο αριθμός τους.

Αν και δεν έχουμε μαρτυρίες, πέρα από την υπόθεση του Mattfeld (1930), είναι πολύ πιθανόν η ελληνική ελάτη κατά την προπαγετώδη περίοδο, που η κυριαρχία των κωνοφόρων είναι αναμφισβήτητη, να είχε πολύ μεγαλύτερη εξάπλωση στη χώρα μας και κατά τη διάρκεια των παγετώνων να διασώθηκε, αφού βρήκε καταφύγιο και ανέπτυξε προσαρμοστικούς τύπους στη Νότια Αιγαίδα.

Η κάθοδος των παγετώνων έφερε μεγάλες αναστατώσεις στη χλωρίδα ολόκληρης της Βαλκανικής και της Ελλάδας από την πτώση της θερμοκρασίας κατά $5 - 7^{\circ} \text{C}$, παρά το γεγονός πως στην Ελλάδα οι αιώνιοι πάγοι περιορίστηκαν στις κορυφές των βουνών και σε υψόμετρο μεγαλύτερο των 1500 μ. (Adamovic 1909, Βαβλιάκης 1981).

Η μετανάστευση της Ευρωπαϊκής χλωρίδας προς νότο έφερε σε επα-

φή τις μέχρι εκείνη την εποχή γεωγραφικά απομονωμένες ελάτες, Κεφαλληνιακή και Λευκή, με αποτέλεσμα τη δημιουργία υβριδίων (Mattfeld, 1930). Τα δύο είδη παρουσίαζαν μόνο γεωγραφική απομόνωση, χωρίς να έχουν αναπτυχθεί μορφές γενετικής απομόνωσης που δεν θα επέτρεπε τη δημιουργία υβριδίων (Stebbins, 1950).

Ποιά όμως ήταν η τύχη των υβριδίων και γιατί η Κεφαλληνιακή ελάτη περιορίστηκε στις νότιες περιοχές;

Στα καινούργια περιβάλλοντα της εποχής των παγετώνων, τα υβρίδια, φορείς νέων γονιδιακών συνδυασμών, - συνδυασμών δηλαδή που περιείχαν γονίδια και από τους δύο γονείς - προσαρμόστηκαν και επέζησαν πιέζοντας και εξαφανίζοντας συγχρόνως την Κεφαλληνιακή ελάτη, που τελικά περιορίστηκε στη νότια Ελλάδα, όπου η επίδραση των παγετώνων ήταν σαφώς ηπιότερη. Το ηπιότερο της επίδρασης των παγετώνων εκεί οφείλεται στο γεγονός πως οι αιώνιοι πάγοι στη βορειοδυτική Ελλάδα άρχιζαν από ένα υψόμετρο 1600 - 1800 μ., ενώ στη νότιο από 1900 - 2200μ. (Hagedorn 1969, χάρτης 20). Αργότερα η υποχώρηση των παγετώνων και η βαθμιαία μεταβολή του κλίματος προς το ηπιότερο είχε ως συνέπεια την ισχυροποίηση και επικράτηση των τύπων Κεφαλληνιακής στα κατ'εξοχήν καταφύγια της στη νότια Ελλάδα (Πελοπόννησο, Κεφαλληνία). Η αποτυχία διεύδυσης της Κεφαλληνιακής ελάτης βορειότερα οφείλεται ίσως στο αζεπέραστο φράγμα του υβριδογενούς πληθυσμού, ο οποίος, με το μεγαλύτερο γενετικό του απόθεμα και κάτω από την πίεση της φυσικής επιλογής για προσαρμογή (μεταπαγετώδης περίοδος), δημιούργησε νέα γονιδιακά σύμπλοκα προσαρμογής. Τα νέα αυτά σύμπλοκα κάλυψαν με μεγαλύτερη, από ότι η Κεφαλληνιακή και Λευκή ελάτη, επιτυχία όλα τα νεοδημιουργηθέντα ποικίλα περιβάλλοντα στην κεντρική και βόρεια Ελλάδα όπου και επικράτησε.

Έτσι μπορεί να εξηγηθούν η μεγάλη παραλλακτικότητα μεταξύ των προελεύσεων, στο σύνολο σχεδόν των μελετηθέντων χαρακτήρων, που παρατηρήσαμε στη ζώνη του έντονου υβριδισμού - γεωγραφικό πλάτος μεγαλύτερο της προέλευσης Φουρνά - και η σχετικά μικρή παραλλακτικότητα που βρέθηκε για τις προελεύσεις με μικρότερο γεωγραφικό πλάτος από την προέλευση Φουρνά (σχήματα 12 έως 25).



Χάρτης 20. Τα όρια των αιώνιων χιόνων στη δυτική, κεντρική και νότιο Ελλάδα (Hagedorn 1969).

4.2. Παραλλακτικότητα και διαφοροποίηση προελεύσεων

4.21. Μορφολογικοί - ανατομικοί χαρακτήρες

Θα μπορούσε να χαρακτηριστεί σα μοναδική για την ελάτη της χώρας μας η ύπαρξη της πειραματικής συγκριτικής φυτείας απ'όπου έγινε και η δειγματοληψία των προελεύσεων που μελετήθηκαν και τούτο γιατί όλα τα φυτάρια, που έχουν υποστεί μέχρι σήμερα τον ίδιο χειρισμό, έχουν την ίδια ηλικία και μεγαλώνουν σε κοινό περιβάλλον, έτσι ώστε οι σχετικές διαφορές που ανιχνεύτηκαν μεταξύ τους να θεωρούνται σαν εκφράσεις του γενοτύπου τους. Αυτό είναι ιδιαίτερα σημαντικό, γιατί αποφεύγονται τα μειονεκτήματα ανάλογων εργασιών σε φυσικά δάση (Squillace 1966, Housal 1966 και άλλων) που είναι: α) η έντονη επίδραση των διαφόρων περιβαλλόντων και β) το περιορισμένο μέγεθος του δείγματος.

Από τους 14 μορφολογικούς - ανατομικούς χαρακτήρες που αναλύθηκαν, οκτώ (σελ. 47) χρησιμοποιήθηκαν για πρώτη φορά στην Κεφαλληνιακή ελάτη και το υβρίδιο, και η ανάλυσή τους απέδειξε πως λειτουργούν πολύ αποδοτικά τόσο στο διαχωρισμό της Κεφαλληνιακής και Λευκής ελάτης, όσο και στην περιγραφή των ενδιάμεσων μορφών.

Η κατά 50% ελάτωση των σημαντικών συντελεστών συσχέτισης, που παρατηρήθηκε μεταξύ της απλής και μερικής ανάλυσης (συσχετίσεως), δείχνει τη μεγάλη αλληλεπίδραση και σχέση των χαρακτήρων. Η σταθερή σύνδεση (link) των χαρακτήρων α) πάχος βελονών - μορφή τρύπιδας β) αριθμός θέσεων με διπλή ή τριπλή σειρά υποδερμικών κυττάρων πάνω επιφάνειας εγκάρσιας τομής βελονών ανά mm πλάτους - αναλογία μήκους πάνω επιφάνειας εγκάρσιας τομής βελονών χωρίς υποδερμικά κύτταρα % του πλάτους και γ) οξύτητα βελονών - μορφή άκρου βελονών, μας δίνει την ευχέρεια της χρησιμοποίησης σε μελέτες μόνο του ενός χαρακτήρα από κάθε ζευγάρι και μάλιστα του περισσότερο απλού στη μέτρηση, χωρίς να χάνουμε σε ακρίβεια ταξινόμησης και αξιολόγησης της ποικιλότητας των πληθυσμών.

Οι χαρακτήρες οξύτητα άκρου βελονών, πάχος βελονών, γωνία βελονών κάτω επιφάνειας κλάδου και πυκνότητα τριχώματος κλαδίσκου

παρουσιάζονται ασύνδετοι (not linked) και γι'αυτό το λόγο στο σύνολό τους θεωρούνται πολύ σπουδαίοι και προτείνονται σα χαρακτήρες κλειδιά για την περιγραφή και τον προσδιορισμό της ποικιλότητας τόσο της Κεφαλληνιακής όσο και των υβριδογενών πληθυσμών.

Η ποικιλότητα μέσα στις προελεύσεις εκτιμήθηκε με τους συντελεστές παραλλακτικότητας (C.V.) σχήματα Π15 έως Π28. Μεταξύ των δέντρων παρατηρήθηκε μεγάλη παραλλακτικότητα, σαν αποτέλεσμα α) της προσαρμογής τους στα διάφορα μικροπεριβάλλοντα, β) του εκτεταμένου, μακροχρόνιου και επαναλαμβανόμενου υβριδισμού και γ) της εξελικτικής πορείας που βρίσκονται ακόμη οι πληθυσμοί.

Αξιοσημείωτο είναι πως όλες οι προελεύσεις βρέθηκαν επηρεασμένες από χαρακτήρες της λευκής ελάτης, ακόμη και εκείνες, σε μικρό βέβαια βαθμό, της Πελοποννήσου (Βυτίνα, Ταύγετος, Πάρνωνας) και της Κεφαλληνίας. Αυτό σημαίνει πως η έκταση της ροής των γονιδίων της λευκής μέσα στους πληθυσμούς της Κεφαλληνιακής ελάτης, κατά την εποχή των παγετώνων, κάλυψε όλη την Πελοπόννησο μέχρι το νοτιότερό της άκρο. Η παραδοχή όμως αυτή προϋποθέτει την ανυπαρξία των σημερινών γεωγραφικών απομονώσεων, κατά την προς νότο μετακίνηση της λευκής ελάτης την εποχή του δειλούβιου. Η ανυπαρξία αυτή επιβεβαιώθηκε μετά από γεωλογικές έρευνες στην Κέρκυρα, όπου οι Μαρίνος και Σακελλαρίου - Μανέ (1964) τοποθετούν κατηγορηματικά τις τελευταίες βυθίσεις του Ιονίου Πελάγους πολύ πρόσφατα και μάλιστα μετά τη αρχή της Νεολιθικής περιόδου. Άλλη σχετική έρευνα του Philippson (1958) για τα νησιά του Ιονίου Πελάγους καταλήγει στο συμπέρασμα πως η σημερινή μορφολογία τους είναι νέα και, προκειμένου για το χώρο μεταξύ των νησιών και απέναντι ξηράς, υπήρχε "ενούσα ξηρά" κατά την αρχή του Πλειστοκαίνου η οποία βυθίστηκε αργότερα σταδιακά. Έτσι μόνο δικαιολογείται, γιατί μερικοί χαρακτήρες έδειξαν πολύ μεγάλες, έξω από τα παραδεκτά όρια, τιμές συντελεστού παραλλακτικότητας (C.V.). Πρόκειται για τιμές C.V. χαρακτήρων της λευκής ελάτης σε νότιες προελεύσεις, όπου κυριαρχεί η Κεφαλληνιακή ελάτη. Το ίδιο όμως μεγάλες τιμές C.V. παρουσίασαν και χαρακτήρες της Κεφαλληνιακής σε βόρειες προελεύσεις όπου κυριαρχεί η Λευκή. Τα αποτε-

λέσματα αυτά είναι και η μεγαλύτερη απόδειξη για γονιδιακή εισδοχή (introgression) και προς τις δύο κατευθύνσεις, αν ληφθούν υπ' όψη τόσο οι μετακινήσεις της Κεφαλληνιακής και Λευκής ελάτης κατά την παγετώδη και μεταπαγετώδη περίοδο όσο και η απουσία γενετικών απομονώσεων μεταξύ των δύο αυτών ειδών ελάτης. Αντίστοιχη γονιδιακή εισδοχή αναφέρει ο Panetsos (1981) για τη χαλέπιο και τραχεία πεύκη στη χώρα μας. Μπορεί όμως μερικοί από τους μεγάλους C.V. να είναι και αποτέλεσμα γενετικής εκτροπής (genetic drift), γεγονός που είναι πολύ πιθανό, λόγω των μεγάλων καταστροφών που υπέστησαν κατά το πρόσφατο παρελθόν τα ελατοδάση της χώρας μας και του τρόπου που αυτά αναγεννήθηκαν.

Η ποικιλότητα μεταξύ των προελεύσεων, για κάθε χαρακτήρα χωριστά, αναλύθηκε σε βάθος με τη μη παραμετρική τεχνική Kruscal-Wallis, (σχήματα 12 έως 25).

Για όλους σχεδόν τους χαρακτήρες, οι προελεύσεις κάτω του γεωγραφικού πλάτους της προέλευσης Φουρνά δεν παρουσιάζουν - εκτός από εξαιρέσεις - μεγάλες διαφορές μεταξύ τους. Πάνω από την προέλευση Φουρνά οι τιμές των χαρακτήρων παρουσιάζονται έντονα ενδιάμεσες εκείνων της Κεφαλληνιακής και Λευκής ελάτης, ένδειξη υβριδογενών πληθυσμών. Στο χώρο αυτό πολλές προελεύσεις δείχνουν μεταξύ τους σημαντικές διαφορές και ο διαχωρισμός των προελεύσεων αυτών από τις υπόλοιπες προς νότο εμφανίζεται πολύ έντονος. Με βάση το κριτήριο Kruscal-Wallis τη μεγαλύτερη διαχωριστική ικανότητα έδειξαν οι χαρακτήρες α) πάχος βελονών β) οξύτητα βελονών γ) γωνία βελονών κάτω επιφάνειας κλάδου και δ) γωνία βελονών με τον άξονα του κλάδου (σχήματα 5,9,10,11.) οι οποίοι και προτείνονται σαν πολύ σπουδαίοι χαρακτήρες για ανάλυση, επειδή μπόρεσαν να διαχωρίσουν πολλές προελεύσεις μεταξύ τους, ακόμη και στην περισσότερο ομοιογενή περιοχή νότια της προέλευσης Φουρνά.

Η Κεφαλληνιακή ελάτη λοιπόν κυριαρχεί νότια της προέλευσης Φουρνά. Τούτο σημαίνει πως τα υβρίδια στη ζώνη Fagetalia, υποζώνη Abietion Cephalonicae (Ντάφης 1972, 1973 και Αθανασιάδης 1982) δεν μπόρεσαν να ισχυροποιηθούν και να επικρατήσουν, λόγω της μικρής συ-

χνότητάς τους, σ' ένα χώρο που κυριαρχούσε η Κεφαλληνιακή ελάτη και η φυσική επιλογή ευνοούσε τους γενοτύπους της. Αυτό είναι φυσικό (Stebbins 1971), γιατί σ' ένα περιβάλλον, που ορισμένες συνθήκες διατηρήθηκαν για πολύ χρόνο, (στη νότια Ελλάδα η επίδραση των παγετώνων δεν ήταν τόσο έντονη όσο στη βόρεια) κάθε διατιθέμενο μικροπεριβάλλον κυριαρχούνταν από την Κεφαλληνιακή ελάτη που είχε προσαρμοστεί τέλεια στο χώρο της. Έτσι τα υβρίδια που δημιουργήθηκαν με νέους συνδυασμούς χαρακτήρων, δεν είχαν χώρο και ευκαιρίες να εδραιωθούν.

Βορειότερα της προέλευσης Φουρνά, ζώνη Fagetalia, υποζώνη Fagion poesiaca (Ντάφης 1972, 1973 και Αθανασιάδης 1982) τα νέα διατιθέμενα και έντονα μεταβαλλόμενα περιβάλλοντα ευνοούσαν τα υβρίδια που είχαν μια γρήγορη αύξηση στο μέγεθος του γενετικού αποθέματος, το οποίο, κάτω από την πίεση της φυσικής επιλογής για προσαρμογή, είχε σα συνέπεια τη δημιουργία νέων γονιδιακών συμπλόκων προσαρμογής. Τα τελευταία ερμηνεύουν και την αυξημένη παραλλακτικότητα που βρέθηκε μεταξύ των προελεύσεων στην υποζώνη Fagion poesiaca και στους αυξητικούς χώρους Abietum Borisii regis.

Η διαδοχική (clinal) παραλλακτικότητα που παρατηρήθηκε σ' όλους σχεδόν τους χαρακτήρες έχει γενική κατεύθυνση από Βορρά προς Νότο (χάρτες 3 έως 16) και ερμηνεύεται σα φυσική συνέπεια της διαδοχικής μεταβολής των κλιματικών συνθηκών και της κατεύθυνσης που κινήθηκε η Λευκή ελάτη. Στις προελεύσεις νότια εκείνης του Φουρνά, το εύρος της παραλλακτικότητας είναι μικρό, οι περισσότερες προελεύσεις δεν διαφέρουν σημαντικά μεταξύ τους και το σπουδαιότερο, η κατεύθυνση της διαδοχικής παραλλακτικότητας, σε πολλούς χαρακτήρες, μεταβλήθηκε σε Ανατολική προς Δυτική. Όλα τα παραπάνω μαρτυρούν τη μετάβασή μας σε πληθυσμούς διάφορους από εκείνους βόρεια της προέλευσης Φουρνά. Ένα ακόμη σπουδαίο γεγονός που παρατηρείται στην περιοχή αυτή είναι η εμφάνιση ασυνεχειών στη διαδοχική παραλλακτικότητα και συγκεκριμένα στις προελεύσεις της Εύβοιας, της Πάρνηθας και του Πάρωνα (χάρτες 6,7,9,11,14,16). Οι μεγάλες καταστροφές που υπέστησαν τα ελληνικά ελατοδάση στις περιοχές αυτές εί-

χαν ως συνέπεια η σημερινή συγκρότησή τους να προκύψει από σχετικά μικρό αριθμό ατόμων. Η γενετική αυτή εκτροπή ερμηνεύει την εμφάνιση αυτών των ασυνεχειών.

Αντίθετα το εύρος της διαδοχικής παραλλακτικότητας, βόρεια της προέλευσης Φουρνά, είναι σημαντικό και ερμηνεύεται περισσότερο σαν αποτέλεσμα έντονου υβριδισμού και της μετέπειτα προσαρμογής των υβριδίων στα διαθέσιμα ποικίλλα περιβάλλοντα.

Εδώ οι διαφορές σε πολλούς χαρακτήρες είναι μεγάλες, έτσι που πολλές προελεύσεις παρουσιάζουν μεταξύ τους ασυνέχειες στην παραλλακτικότητά τους και εμφανίζονται σαν οικότυποι (ecotypes).

Εντυπωσιακή είναι η εμφάνιση της προέλευσης του Αγίου Όρους. Διαφέρει πολύ σημαντικά όλων των άλλων προελεύσεων στους χαρακτήρες μήκος βελονών, πάχος βελονών, μορφή βελονών, οξύτητα βελονών και μορφή άκρου βελονών. Ενισχύεται έτσι η άποψη του Panetsos (1975) πως η ελάτη του Αγίου Όρους έχει επηρεαστεί από γονίδια πληθυσμών της Μ. Ασίας. Επίσης παρουσιάζει ασυνεχή παραλλακτικότητα σε 4 χαρακτήρες (χάρτες 3,4,7,14). Μπορεί όμως να θεωρηθεί και αποτέλεσμα μακροχρόνιας γεωγραφικής απομόνωσης του πληθυσμού από άλλους πληθυσμούς ελάτης ή αποτέλεσμα μακροχρόνιας φυσικής επιλογής σ' ένα περιβάλλον που κάποτε υπήρχε και τώρα δεν υπάρχει ή αποτέλεσμα γενετικής εκτροπής ή και των τριών. Τέλος μπορεί και αυτός τούτος ο υβριδισμός να είναι υπεύθυνος για την εμφάνιση των παραπάνω χαρακτήρων (Stebbins 1971): α) με την "υπερβατική διάσπαση" (transgressive segregation) κατά την οποία μερικές φορές ένας ξεχωριστός γενότυπος, που προέκυψε από ένα πλήθος διασταυρώσεων (στις διασπώμενες γενεές F₂ κ.λ.π., Φασούλας 1971), μπορεί να υπερέχει των δύο γονέων σε έναν ή περισσότερους χαρακτήρες και β) με τη δημιουργία νέου γενετικού αποθέματος (new genetic background) πάνω στο οποίο αυξάνεται η συχνότητα μιας μεταλλαγής, η οποία (συχνότητα) για τους τύπους των γονέων θεωρείται συγκριτικά πάρα πολύ μικρότερη.

Παρατηρήθηκε πως κάθε χαρακτήρας, χωριστά, ταξινομούσε με τρόπο όχι ακριβώς όμοιο τις προελεύσεις και καθόριζε διαφορετικά κάθε

φορά τις συγγενικές τους σχέσεις (σχήματα 12 έως 25). Και τούτο γιατί οι συχνότητες των γονιδίων, που είναι υπεύθυνες για την ποσοτική έκφραση κάθε χαρακτήρα, δεν παρουσιάζονταν με τις ίδιες αναλογικά μεταβολές σε κάθε προέλευση. Το πρόβλημα της συνολικής θέωσης των χαρακτήρων και της στατιστικής αντιμετώπισής του, σαν ενιαίου συνόλου, κάλυψε με επιτυχία η πολυμεταβλητή μέθοδος (Maha-Tanobis D²).

Οι προελεύσεις μέσα στις ομάδες A($\bar{D}=2.07$) και H($\bar{D}=2.17$) παραλλάσσουν μεταξύ τους λιγότερο απ' ό,τι οι προελεύσεις της ομάδας Δ($\bar{D}=2.92$) (χάρτης 17) και τούτο ερμηνεύεται σαν αποτέλεσμα του έντονου υβριδισμού και της μετέπειτα προσαρμογής των υβριδίων στα διατιθέμενα νέα περιβάλλοντα της περιοχής που καλύπτουν οι προελεύσεις της ομάδας Δ. Από τον πίνακα 7 φαίνεται πως οι γειτονικές γεωγραφικά προελεύσεις δεν απέχουν σχετικά σε τιμές D² πολύ μεταξύ τους, γεγονός που αποτελεί σοβαρή ένδειξη διαδοχικής παραλλακτικότητας.

Άλλα χαρακτηριστικά αποτελέσματα της πολυμεταβλητής ανάλυσης είναι α) η διαφοροποίηση της προέλευσης Κεφαλληνίας από τις προελεύσεις της ομάδας Α και β) η έντονη διαφοροποίηση της προέλευσης του Αγίου Όρους από όλες τις υπόλοιπες ελληνικές προελεύσεις (μεγάλες τιμές D²) εκτός από την προέλευση της ελάτης equi-trojanī της Μ. Ασίας (σχετικά μικρή τιμή D²). Η προσέγγιση αυτή της προέλευσης του Αγίου Όρους με την ελάτη equi-trojanī ενισχύει την άποψη της ροής των γονιδίων από ανατολικά.

4.22. Χημικοί χαρακτήρες

Η χρωματογραφική ανάλυση της ρητίνης του φλοιού έδωσε έξι μονοτερπένια: α-pinene, camphene, β-pinene, myrcene, limonene και β-phellandrene. Τα μονοτερπένια αυτά ανιχνεύτηκαν τόσο στις ελληνικές προελεύσεις όσο και στις προελεύσεις equi-trojanī και λευκής ελάτης, αλλά με μεγάλες ποσοτικές διαφορές.

Η παραπάνω σταθερή ποιοτική σύνθεση της ρητίνης των προελεύσεων της Κεφαλληνιακής, του υβριδίου και της λευκής ελάτης - παράλ-

ληλα με την πολύ σπάνια ασυμβατότητα που παρατηρείται μέσα στο γένος *Abies*, -σε αντίθεση με εκείνη στο γένος *Pinus* - δείχνει πως το γένος *Abies* είχε μια ξεχωριστή εξελικτική πορεία (Wright 1962, Klathn - Winieski 1962) και ενισχύει την άποψη πως τα διάφορα είδη ελάτης είναι αποτέλεσμα περισσότερο γεωγραφικών παρά γενετικών απομόνωσεων.

Από τη λεπτομερή επεξεργασία των δεδομένων της ποσοτικής ανάλυσης των μονοτερπενίων προέκυψε πως το limonene ελέγχεται από μικρό αριθμό γονιδίων, είναι ποιοτικός χαρακτήρας και έτσι αποτελεί το σπουδαιότερο χημικό χαρακτήρα για γενετικές μελέτες. Ακόμη προέκυψαν ενδείξεις για έλεγχο από περιορισμένο αριθμό γονιδίων και του μονοτερπενίου β -pinene, ενώ το α -pinene, το myrcene και το β -phellandrene εμφανίζονται περισσότερο σα χαρακτηριστές ποσοτικοί.

Η μεγάλη παραλλακτικότητα των χημικών χαρακτήρων μεταξύ των δέντρων (τιμές C. V., σχ. 28) συμφωνεί με εκείνη των μορφολογικών. Η εφαρμογή του κριτηρίου Kruscal - Wallis στους χημικούς χαρακτήρες, για την εκτίμηση της παραλλακτικότητας μεταξύ των προελεύσεων, δεν έδωσε τόσο ικανοποιητικά αποτελέσματα όσο στους μορφολογικούς. Γι' αυτό έγινε ταξινόμηση όλων των δέντρων, με βάση το μέγεθος της εκατοστιαίας περιεκτικότητάς τους σε limonene και συντάχθηκε χωριστή γραφική παράσταση των δέντρων για κάθε μια από τις προελεύσεις Ταυγέτου, Βυτίνας, Φουρνά, Αγίου Όρους, Αριδαίας και Λευκής ελάτης (σχήμα 29). Η ταξινόμηση αυτή διαφοροποίησε σαφώς τις πιο πάνω προελεύσεις μεταξύ τους και συγχρόνως έδωσε μια καθαρότερη, συγκριτικά με το Kruscal - Wallis κριτήριο, εικόνα των διαφορών στις συχνότητες των γονιδίων που ελέγχουν το μονοτερπένιο limonene των προελεύσεων αυτών.

Τα χαρακτηριστικά διαγράμματα (σχήματα Π39 έως Π58), τα οποία έγιναν με βάση τον παραπάνω χειρισμό και με την προσθήκη των χαρακτήρων α -pinene και β -pinene, είναι αντιπροσωπευτικά "προφίλ" της συχνότητας των γονιδίων μέσα σε κάθε προέλευση. Συνδυάζοντας τα "προφίλ" αυτά με τις μέσες τιμές εκείνων των μορφολογικών χαρακτήρων που έδειξαν την καλύτερη διαχωριστική ικανότητα, δηλ. πάχος

βελονών, γωνία βελονών κάτω επιφάνειας κλάδου, γωνία βελονών με τον άξονα του κλάδου και οξύτητα βελονών, μπορούμε με μεγάλη πιθανότητα να προσδιορίσουμε την προέλευση του σπόρου μιας άγνωστης φυτείας ελάτης ή να επιβεβαιώσουμε την προέλευση άλλης σε περίπτωση αμφιβολιών.

Το παράδοξο της έντονης διαφοροποίησης της προέλευσης του Αγίου Όρους, που παρουσιάστηκε στους μορφολογικούς χαρακτήρες, εμφανίστηκε πολύ έντονο και στους χημικούς, αφού το 72% των δέντρων του Αγίου Όρους έδειξε συγκεντρώσεις του μονοτερπενίου limonene > 50%. Για τον ίδιο χημικό χαρακτήρα και την ίδια συκέντρωση τα ποσοστά των δέντρων, των προελεύσεων Κεφαλληνίας και Λευκής ελάτης, ήταν μόνο 6% και 19% αντίστοιχα (χάρτης 18). Αυτό σημαίνει πως τα γονίδια, τα υπεύθυνα για τις μεγάλες συγκεντρώσεις του μονοτερπενίου limonene, έχουν πολύ μικρές συχνότητες στην Κεφαλληνιακή και λευκή ελάτη. Οι μεγάλες επομένως συγκεντρώσεις limonene στην προέλευση του Αγίου Όρους ενισχύουν και εδώ σαν πολύ πιθανή την άποψη της ροής των γονιδίων από ανατολικά.

Επίσης η από ανατολικά προς δυτικά κατεύθυνση της διαδοχικής παραλλακτικότητας του limonene (χάρτης 18) συνηγορεί προς την παραπάνω άποψη. Μελλοντική παράλληλη μορφολογική - ανατομική και χημική ανάλυση προελεύσεων ελάτης της Μ. Ασίας θα ερμήνευε σαφέστερα τα αίτια της διαφοροποίησης της προέλευσης του Αγίου Όρους.

Η πολυμεταβλητή μέθοδος Mahalanobis (D^2), όταν εφαρμόστηκε στα χημικά δεδομένα, έδωσε παραπλήσια αποτελέσματα με εκείνα των μορφολογικών (χάρτης 19, πίνακες 13,14).

Η ανάλυση εδώ εμφανίζεται περισσότερο δυναμική, αφού ξεχώρισε τις τρεις προελεύσεις της Πελοποννήσου (Βυτίνα - Ταυγέτος - Πάρνηνας) από εκείνες της Στερεάς Ελλάδας (Παρνασσός - Οίτη - Ελικώνας - Πάρνηθα) και έδειξε διακεκομμένη παραλλακτικότητα σε εννέα προελεύσεις και όχι σε έξι, που έδειξε η αντίστοιχη ανάλυση των μορφολογικών - ανατομικών δεδομένων. Γενικά όμως, όπως και στους μορφολογικούς χαρακτήρες, οι τιμές D^2 είναι σχετικά μικρές στις γειτονικές γεωγραφικά προελεύσεις, ένδειξη διαδοχικής παραλλακτικότητας.

Η απλή και μερική ανάλυση συσχέτισεως έδειξε πως υπάρχουν ορισμένες σημαντικές σχέσεις μεταξύ χημικών και μορφολογικών χαρακτήρων. Θα ήταν πάρα πολύ σπουδαίο σ'ένα πρόγραμμα βελτιώσεως της ελάτης, αν ανάλογες συσχέτισεις, σαν αυτές που παρατηρήθηκαν εδώ, μπορούσαν να διαπιστωθούν μεταξύ των μορφολογικών - ανατομικών και χημικών χαρακτήρων από τη μια μεριά και των επιθυμητών χαρακτήρων, όπως αύξηση, απόδοση, ειδικό βάρος, αντοχή στις ασθένειες κ.λ.π. από την άλλη.

Η αξιοποίηση της ανάλυσης των μορφολογικών - ανατομικών και χημικών χαρακτήρων μας οδηγεί συνοπτικά στα εξής συμπεράσματα - προτάσεις.

α) Εμφάνιση διαδοχικής (clinal) παραλλακτικότητας, μικρής σε μέγεθος, για τις προελεύσεις εκείνες κάτω του γεωγραφικού πλάτους της προέλευσης Φουρνά και ύπαρξη μεγάλης ποικιλότητας μεταξύ των δέντρων μέσα σε κάθε προέλευση. Μερικές προελεύσεις εμφάνισαν "ασυνέχειες" οι οποίες και ερμηνεύτηκαν σαν γενετική εκτροπή.

Ένα πρόγραμμα λοιπόν βελτιώσεως για τον παραπάνω χώρο μπορεί να συμπεριλάβει την ίδρυση σποροπαραγωγού κήπου με επιλογή άριστων φαινοτύπων (plus trees) από όλες τις προελεύσεις κάτω του γεωγραφικού πλάτους της προέλευσεως Φουρνά. Οι βελτιωμένοι σπόροι, που θα δώσει ο κήπος, θα προέρχονται από διασταυρώσεις μεταξύ των άριστων φαινοτύπων που δεν συνδέονται με οποιονδήποτε βαθμό υγγένειας και ακόμα αντιπροσωπεύουν ένα ευρύ οικολογικό φάσμα. Συγχρόνως θα έχουν διευρυμένη γενετική βάση, πολύ αναγκαία για τον εμπλουτισμό, με νέους γονιδιακούς σχηματισμούς, των σημερινών ελληνικών δασών της ελάτης, που επανέλημμένα καταστράφησαν και αναγεννήθηκαν από λίγα άτομα.

β) Εμφάνιση διακεκομμένης παραλλακτικότητας (ecotype) για τις προελεύσεις βορειότερα εκείνης του Φουρνά, οι οποίες ξεχώρισαν πολύ καθαρά από τις υπόλοιπες προς νότο, γεγονός που συμφωνεί περίπου με τις ζώνες δασικής βλάστησης που διακρίνουν οι Ντάφης (1972, 1973) και Αθανασιάδης (1982).

Θα πρέπει λοιπόν να μας προβληματίζει κάθε μεταφορά σ'αυτές

σπόρου ελάτης νοτίων προελεύσεων.

Θα χρειαστεί ίσως εδώ, στη ζώνη του έντονου υβριδισμού, μια προσεκτικότερη διαχείριση των δασών ελάτης. Γιατί η μακροχρόνια προσαρμογή των υβριδογενών πληθυσμών στα διάφορα περιβάλλοντα έχει δημιουργήσει ποικίλλους υβριδογενείς γονιδιακούς συνδυασμούς, που άλλοτε πλησιάζουν προς την Κεφαλληνιακή και άλλοτε προς τη λευκή ελάτη, ανάλογα με το ειδικότερο μικροπεριβάλλον ανάπτυξής τους. Μια μελλοντική λεπτομερής μελέτη των υβριδογενών τούτων πληθυσμών, σε σχέση με το γεωγραφικό πλάτος, υψόμετρο, έκθεση, κλίμα και έδαφος, θα έδινε ασφαλέστερα στοιχεία μελλοντικής διαχείρισής τους.

γ) Η βαθμιαία νέκρωση των δασών της λευκής ελάτης (Tannensterben, wasting-away), η οποία πήρε ανησυχητικές διαστάσεις τα τελευταία χρόνια, προβληματίσε έντονα τους δασολόγους της κεντρικής Ευρώπης. Για την αντιμετώπιση του προβλήματος η προσοχή τους στράφηκε, εκτός των άλλων, τις τελευταίες δεκαετίες στην ίδρυση πειραμάτων προελεύσεων ελάτης. Η μεγάλη παραλλακτικότητα που βρέθηκε από την έρευνά μας στους πληθυσμούς της Ελληνικής ελάτης και η υβριδογενής προέλευσή τους κάνει επιτακτική την ανάγκη της ίδρυσης πειραμάτων προελεύσεων που να καλύπτουν ομοιόμορφα όλη τη χώρα - πέρα από το μοναδικό που υπάρχει σήμερα στη Μερκάδα-Φθιώτιδας (Panetsos 1975) -. Με αυτό τον τρόπο θα έχουμε στο μέλλον απαντήσεις που θα συμβάλουν ουσιαστικά στην αντιμετώπιση μιας ενδεχόμενης κρίσης, παρόμοιας με εκείνης της ελάτης στην κεντρική Ευρώπη. Συγχρόνως δε, θα έχουμε πολύτιμες πληροφορίες για την ικανότητα προσαρμογής στο περιβάλλον, για την ποιοτική και ποσοτική αύξηση και για θέματα θεωρητικής αξίας.

δ) Οι χημικοί χαρακτήρες (μονοτερπένια), που χρησιμοποιήθηκαν για πρώτη φορά στον προσδιορισμό της παραλλακτικότητας της Ελληνικής ελάτης, έδωσαν αποτελέσματα ανάλογα με εκείνα των μορφολογικών. Οι χημικοί χαρακτήρες υπερέχουν των μορφολογικών, γιατί βρίσκονται κάτω από ισχυρό γενετικό έλεγχο, δεν επηρεάζονται από το περιβάλλον και έτσι η δειγματοληψία μπορεί να γίνει από

τους φυσικούς πληθυσμούς του είδους που αναλύεται. Το μονοτερπένιο limonene της ρητίνης του φλοιού της Ελληνικής ελάτης και το β-pinene (πιθανώς) ελέγχονται από μικρό αριθμό γονιδίων, συμπεριφέρονται σαν ποιοτικοί χαρακτήρες και γι' αυτό είναι πολύτιμοι σαν γονίδια δείκτες (gene markers) σε έρευνες γενετικής. Επίσης η ανάλυση των μονοτερπενίων αυτών - όπως και όλων γενικά των μονοτερπενίων - γίνεται σχετικά γρήγορα και με μεγάλη ακρίβεια με τη μέθοδο της αεριοχρωματογραφίας. Χάρη σ' αυτά τα μοναδικά χαρακτηριστικά η ανίχνευση μονοτερπενίων με ποιοτική συμπεριφορά - και σε άλλα δασοπονικά είδη - προσφέρει μια θαυμάσια δυνατότητα, να αυξήσουμε τις γνώσεις μας για τις γενετικές σχέσεις των δέντρων, τόσο μεταξύ των ειδών όσο και μέσα στο ίδιο το είδος και να λύσουμε προβλήματα σχετικά με τη βελτίωση των δέντρων και τη γενετική έρευνα. Τέτοια προβλήματα περιλαμβάνουν την αναγνώριση συγγενικών ατόμων και προέλευσης σπόρου, τον καθορισμό του βαθμού ομομιξίας, και τον έλεγχο της μόλυνσης των σποροπαραγωγών κήπων με ξένη γύρη.

Επίσης η μονοτερπενική σύνθεση προσφέρει δυνατότητες για έμμεση επιλογή αρίστων ατόμων με επιθυμητούς χαρακτήρες, όπως είναι η αντοχή σε ασθένειες, η ταχύτητα αύξησης, η παραγωγή ρητίνης κ.λ.π.

ε) Επειδή η ανάλυση έδωσε μεγάλη μορφολογική - ανατομική και χημική ποικιλότητα στους πληθυσμούς της Ελληνικής ελάτης και η παραλλακτικότητα που εμφανίστηκε ήταν κύρια διαδοχική και σε ορισμένες περιπτώσεις διακεκομμένη, μπορούμε κατά προέκταση να αναμένουμε την ύπαρξη μεγάλου εύρους ποικιλότητας σε ορισμένους από τους ενδιαφέροντες χαρακτήρες της (π.χ. ρυθμός αύξησης, ποιότητα ξύλου, αντοχή στις ασθένειες κ.λ.π.) και επομένως και την ύπαρξη μεγάλων περιθωρίων βελτιώσεώς της.

στ) Τέλος, πέρα από αυτό τούτο τον προσδιορισμό της φύσης και του μεγέθους της ποικιλότητας τα συμπεράσματα αυτής εδώ της έρευνας συμβάλλουν ουσιαστικά στον επιτυχή σχεδιασμό και τη σωστή εκτέλεση προγραμμάτων γενετικής βελτιώσεως της ελάτης στη χώρα μας.

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Η έρευνα αυτή σχεδιάστηκε κυρίως για να εκτιμηθούν η φύση και το μέγεθος της παραλλακτικότητας που υπάρχει στους πληθυσμούς της ελληνικής ελάτης. Χρησιμοποιήθηκαν δεκατέσσερις μορφολογικοί-ανατομικοί χαρακτήρες και έξι χημικοί (μονοτερπένια της ρητίνης του φλοιού). Τα δεδομένα αξιολογήθηκαν στατιστικά με ανάλυση παραλλακτικότητας, ιδιαίτερα δε με εφαρμογή μεθόδων πολυμεταβλητής ανάλυσης.

Η δειγματοληψία έγινε από συγκριτική φυτεία προελεύσεων ελάτης (πείραμα κοινού περιβάλλοντος) και συμπεριέλαβε 16 ελληνικές προελεύσεις (Κεφαλληνία, Πάρωνας, Ταΰγετος, Βυτίνα, Πάρνηθα, Ελικώνας, Παρνασσός, Οίτη, Εύβοια, Παναιτωλικό, Ασπροπόταμος, Φουρνά, Πιέρια, Κόνιτσα, Άγιο Όρος, Αριδαία) και 4 ξένες (Βουλγαρία 3, Βουλγαρία 4, *Abies alba* Ιταλίας, *Abies equi-trojani*).

Οι μορφολογικοί - ανατομικοί χαρακτήρες έδειξαν μεγάλη παραλλακτικότητα μεταξύ των δέντρων μέσα σε κάθε προέλευση, που αποδόθηκε κυρίως α) στην προσαρμογή των δέντρων στα διάφορα μικροπεριβάλλοντα, β) στον εκτεταμένο, μακροχρόνιο και επαναλαμβανόμενο υβριδισμό μεταξύ της Κεφαλληνιακής και λευκής ελάτης και γ) στην εξελικτική πορεία που βρίσκονται ακόμη οι περισσότεροι από τους πληθυσμούς που περιγράφηκαν.

Επειδή η κατανομή των μορφολογικών - ανατομικών χαρακτήρων παρουσίαζε απόκλιση από εκείνη της κανονικής, η παραλλακτικότητα μεταξύ των προελεύσεων, για κάθε χαρακτήρα χωριστά, αναλύθηκε με τη μη παραμετρική τεχνική Kruskal - Wallis.

Οι χαρακτήρες οξύτητα άκρου βελονών, πάχος βελονών, γωνία βελονών κάτω επιφάνειας κλάδου, πικνότητα τριχώματος και limonene είναι ασύνδετοι και έχουν πολύ μεγάλη διαχωριστική ικανότητα, γι' αυτό το λόγο προτείνονται σα χαρακτήρες κλειδιά για την περιγραφή και τον προσδιορισμό της ποικιλότητας τόσο της Κεφαλληνιακής

όσο και των υβριδογενών πληθυσμών.

Επειδή κάθε χαρακτήρας, χωριστά, (τεχνική Kruscal - Wallis) ταξινομούσε με τρόπο όχι ακριβώς όμοιο τις προελεύσεις, για να έχουμε μια συνολική θεώρηση των χαρακτήρων, επιλέχθηκε η πολυμεταβλητή ανάλυση Mahalanobis (D^2). Αυτή έδωσε τις τρεις παρακάτω ομάδες προελεύσεων:

- A. Πάρννας, Ταΰγετος, Βυτίνα, Πάρνηθα, Ελικώνας, Παρνασσός, Οίτη
 Δ. Πιέρια, Ασπροπόταμος, Φουρνά, Παναϊτωλικό
 Η. Αριδαία, Βουλγαρία 3, Βουλγαρία 4.

Οι ομάδες αυτές διαφέρουν μεταξύ τους σημαντικά, όχι όμως και οι προελεύσεις μεταξύ τους μέσα σε κάθε ομάδα, ενώ οι υπόλοιπες προελεύσεις (Κεφαλληνία, Εύβοια, Κόνιτσα, Άγιο Όρος, equi-trojanί και alba), επειδή δεν μπόρεσαν να ενταχθούν σε ομάδες, διαφέρουν σημαντικά τόσο από τις παραπάνω ομάδες όσο και μεταξύ τους. Τα αποτελέσματα της εφαρμογής της πολυμεταβλητής αυτής ανάλυσης - που έχει σαν κύριο χαρακτηριστικό τη συνολική μεταχείριση των χαρακτήρων - οδήγησαν σε μία αντικειμενικότερη ταξινόμηση των υβριδογενών πληθυσμών.

Η ποικιλότητα που παρατηρήθηκε σ' όλους σχεδόν τους χαρακτήρες ήταν κυρίως διαδοχική (clinal) και είχε γενική κατεύθυνση από βορρά προς νότο, μέχρι την προέλευση Φουρνά, ενώ νοτιότερα, σε πολλούς χαρακτήρες παρατηρήθηκε μεταβολή της παραπάνω κατεύθυνσης σε ανατολική προς δυτική, γεγονός που μαρτυρεί τη μετάβασή μας σε διαφορετικούς πληθυσμούς.

Ένα σπουδαίο γεγονός που παρατηρήθηκε στον καθορισμό του τύπου (pattern) της παραλλακτικότητας είναι η εμφάνιση ασυνεχειών (ecotypes). Οι περισσότερες (νότια Ελλάδα), ερμηνεύτηκαν σαν γενετική εκτροπή (genetic drift) και αποδόθηκαν κύρια στον τρόπο που αναγεννήθηκαν τα ελληνικά ελατοδάση, έπειτα από τις εκτεταμένες καταστροφές που υπέστηκαν από ληστρικές εκμεταλλεύσεις, φωτιές και βόσκηση κατά το πρόσφατο παρελθόν. Αξιοσημείωτη είναι η εμφάνιση της προέλευσης του Αγίου Όρους που έδειξε μεγαλύτερη συγγένεια με την equi-trojanί, ελάτη της Μ. Ασίας, ένδειξη ροής γονιδίων από

ανατολικά.

Η χρωματογραφική ανάλυση της ρητίνης του φλοιού (cortical) έδωσε, για όλες τις προελεύσεις, τα ίδια 6 μονοτερπένια (α -pinene, camphene, β -pinene, myrcene, limonene και β -phellandrene) με πολύ μεγάλες όμως ποσοτικές διαφορές τόσο μεταξύ των δέντρων μέσα σε κάθε προέλευση όσο και μεταξύ των προελεύσεων. Η σταθερή ποιοτική σύνθεση της ρητίνης δείχνει τη μεγάλη συγγένεια της Κεφαλληνιακής και Λευκής ελάτης.

Από τη λεπτομερή μελέτη των δεδομένων της ποσοτικής ανάλυσης βρέθηκε πως το limonene και το β -pinene (πιθανώς) ελέγχονται από μικρό αριθμό γονιδίων, και είναι πολύτιμοι χαρακτήρες σαν γονίδια δείκτες σε έρευνες γενετικής. Τα υπόλοιπα ανιχνευθέντα μονοτερπένια συμπεριφέρονται σαν ποσοτικοί χαρακτήρες.

Το limonene διαφοροποίησε με σαφήνεια τις προελεύσεις μεταξύ τους, όταν υπολογίστηκαν οι συχνότητες των γονιδίων που ελέγχουν την παρουσία μεγάλων και μικρών συγκεντρώσεών του.

Η εφαρμογή εδώ της πολυμεταβλητής ανάλυσης Mahalanobis (D^2) έδωσε περίπου τα ίδια αποτελέσματα με εκείνα των μορφολογικών-ανατομικών χαρακτήρων.

Οι χημικοί χαρακτήρες - που αναλύθηκαν και αξιολογήθηκαν για πρώτη φορά - έδωσαν αποτελέσματα ανάλογα με εκείνα των μορφολογικών* υπερέχουν όμως από αυτούς, γιατί τα μονοτερπένια βρίσκονται κάτω από ισχυρό γενετικό έλεγχο και έτσι οι δειγματοληψίες μπορούν να γίνουν από τους φυσικούς πληθυσμούς του είδους που μελετάται. Ακόμη, η πολύ μεγάλη ακρίβεια που έδωσε η αεριοχρωματογραφία στην ανάλυση και η συμπεριφορά των χημικών χαρακτήρων, ανοίγουν μεγάλες δυνατότητες για περισσότερη προσέγγιση και καλύτερη κατανόηση των δέντρων ελάτης - καθώς και άλλων δασοπονικών ειδών - προσφέροντας έτσι ουσιαστική βοήθεια στην ανάπτυξη και χρησιμοποίηση βελτιωμένων δέντρων.

Όλες οι προελεύσεις της Πελοποννήσου και εκείνη της Κεφαλληνίας βρέθηκαν επηρεασμένες από γονίδια της Λευκής ελάτης (introgression). Αυτό σημαίνει πως η έκταση της ροής των γονιδίων της

λευκής ελάτης κάλυψε όλη την Πελοπόννησο μέχρι το νοτιότερο άκρο της. Αντίστροφα παρατηρήθηκε ροή γονιδίων Κεφαλληνιακής ελάτης στις βόρειες προελεύσεις (Αριδαία και Βουλγαρία).

Το μεγάλο μέγεθος της παραλλακτικότητας, που έδειξαν οι μορφολογικοί - ανατομικοί και χημικοί χαρακτήρες μέσα και μεταξύ των προελεύσεων της ελληνικής ελάτης, προδικάζει - κατά προέκταση - την ύπαρξη μεγάλης ποικιλότητας και σε ενδιαφέροντες χαρακτήρες, όπως ρυθμό αυξήσεως, ποιότητα ξύλου, αντοχή σε ασθένειες κ.λ.π., πράγμα που υπόσχεται ουσιαστική πρόοδο από ένα πρόγραμμα επιλογής. Παράλληλα παρέχονται από την έρευνα αυτή οι βασικές γνώσεις που συμβάλλουν ουσιαστικά στον επιτυχή σχεδιασμό και στη σωστή εκτέλεση προγραμμάτων βελτιώσεως της ελάτης στη χώρα μας.

DETERMINATION OF THE VARIATION IN GREEK PROVENANCES OF FIR BY USING CHEMICAL AND MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS
by Dimitrios I. Mitsopoulos

Teaching and research assistant, Lab. of Forest Genetics, Section of Forestry and Natural Environment, University of Thessaloniki, Greece.

SUMMARY

The main objective of this study was to estimate the nature and magnitude of variability that exists within the populations of the greek fir. Fourteen morphological - anatomical and six chemical (monoterpenes of the cortical oleoresin) characters were used.

Samplings were done from a comparative provenance plantation of firs (common environment test) and comprised sixteen greek provenances (Cephalonia, Parnon, Taygetos, Vytina, Parnetha, Elicon, Parnassos, Oete, Euboea, Panaetolicon, Aspropotamos, Fourni, Pieria, Konitsa, Agion Oros, Aridaea) and four exotics (Bulgaria 3, Bulgaria 4, Abies alba from Italy, and Abies equi-trojani).

The morphological and anatomical characters showed a large intra-provenance variability which was attributed mainly to: (a) the adaptation of trees to particular microenvironments, (b) the extensive, long-term and repeated hybridization between A. Cephalonica and A. alba, and (c) the evolutionary process which is still operating on most of the populations described.

The inter-provenance variation of the morphological - anatomical characters was analyzed by the Kruskal - Wallis test because the values of these characters did not follow the normal distribution.

No differences were found, with a few exceptions, in almost all characters tested among the provenances coming from latitudes south of Fourni. In provenances originated from latitudes greater than that of Fourni the values of characters showed a strong indermediacy between those of A. Cephalonica and A. alba. The differences between these provenances were significant and their differentiation from those originated from lower latitudes was clear and strong.

Classification of provenances was done according to a group

of traits by the use of Mahalanobis (D^2) multivariate analysis. According to the results of this analysis the provenances were classified in the following three groups:

- A. Parnon, Taygetos, Vytina, Parnetha, Elicon, Parnassos, Oete
- D. Pieria, Aspropotamos, Fournna, Panaetolicon
- H. Aridea, Bulgaria 3, Bulgaria 4.

The rest of the provenances, Cephalonia, Euboea, Konitsa, Agion Oros, Equi-trojani, and Abies alba from Italy, were not included in any of the above groups because they differed from any one of the groups as well as among them.

The variance observed in all characters was mainly clinal and had a general direction from North to South, whereas in many characters of the provenances originated south of Fournna the direction was from East to West, a fact which is an indication of a transition to different populations.

Determination of the pattern of variance has shown an important fact, namely the appearance of ecotypes. Most of them (South Greece) were interpreted as a genetic drift and were attributed mainly to the mode of regeneration of the greek fir-forest after the severe damage from continuous and heavy exploitation, fires, and grazing they suffered during the recent past. Noteworthy is the fact that the mount Athos provenance was best fitted with A. equi-trojani, a fir of Asia Minor, which is an indication of a gene-flow from the East.

Chemical analysis of the cortical oleoresin by gas-liquid-chromatography (GLC) revealed that all provenances contained the same six monoterpenes (α -pinene, camphene, β -pinene, myrcene, limonene, and β -phellandrene) but with great quantitative differences between and within the provenances. The stable qualitative composition of oleoresin is a strong indication of the close relationship between Cephalonica and white fir.

The detailed study of the quantitative analysis data has shown that limonene and probably β -pinene are controlled by few

genes and therefore are useful characters to be used as gene-markers in genetic research. The rest of the monoterpenes behave as polygenic characters. When the percentages of trees having "high" or "low" of limonene concentrations were computed, the differences between the provenances became more clear. The application of the Mahalanobis (D^2) multivariate analysis to these data gave similar results with those obtained with the morphological-anatomical characters.

An introgression of white fir genes to all provenances of Peloponesus and Cephalonia was found. This finding proves that the white fir gene-flow covered all Peloponesus area. Another gene-flow of A. Cephalonica to provenances from northern regions (Aridea and Bulgaria) was observed.

The needle tip sharpness, needle thickness, needle angle of lower branchlet surface, density of pubescens on branchlets and limonene content are not-linked characters with a great differentiation ability (Kruskal-Wallis test). For this reason it is proposed that they can be used as key-characters for the description and variance estimation of A. Cephalonica and hybrid populations.

The establishment of a seed orchard by the selection of the best phenotypes (plus trees) is proposed for regions south of Fournna provenance. The enrichment of these heavily exploited and degraded Cephalonica fir forests with new gene combinations, supplied from the proposed seed orchard, would result in an enhancement of the adaptability and stability of these populations. Forest management in areas north of Fournna provenance should be practised with a great care because of the existence of hybrid populations of the two species (A. Cephalonica and A. alba) which show various combinations of diagnostic characters with various degrees of intermediacy between the two species. A detailed study of these populations is needed before a sound and safe forest management plan can be proposed.

The gradual wasting away of A. alba from the european forests

on one hand, and the great variability found in the populations of the greek forests on the other hand, create the necessity of establishing provenances' tests all over the country in order to develop solutions if we are faced with a crisis similar to that occurred in central Europe.

The chemical characters, which were analyzed and evaluated for the first time, gave results similar to those of the anatomical-morphological characters. The chemical characters are better fitted for this kind of research because they are under strong genetic control and therefore samplings can be done directly from the natural populations of the species studied. Furthermore, the great analytical accuracy of gas-chromatography facilitates the study of the mode of inheritance of these characters and open up great possibilities for a better approach and understanding of fir trees and other forest species, offering at the same time a useful tool for the development of superior trees.

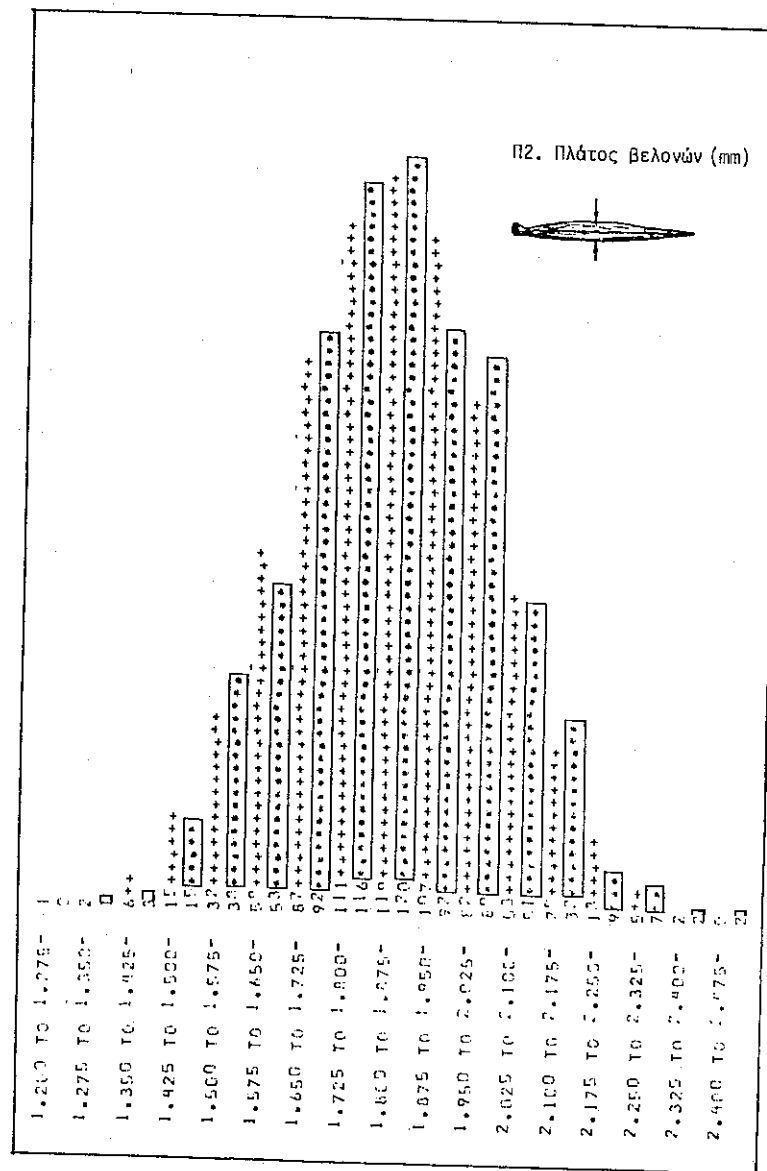
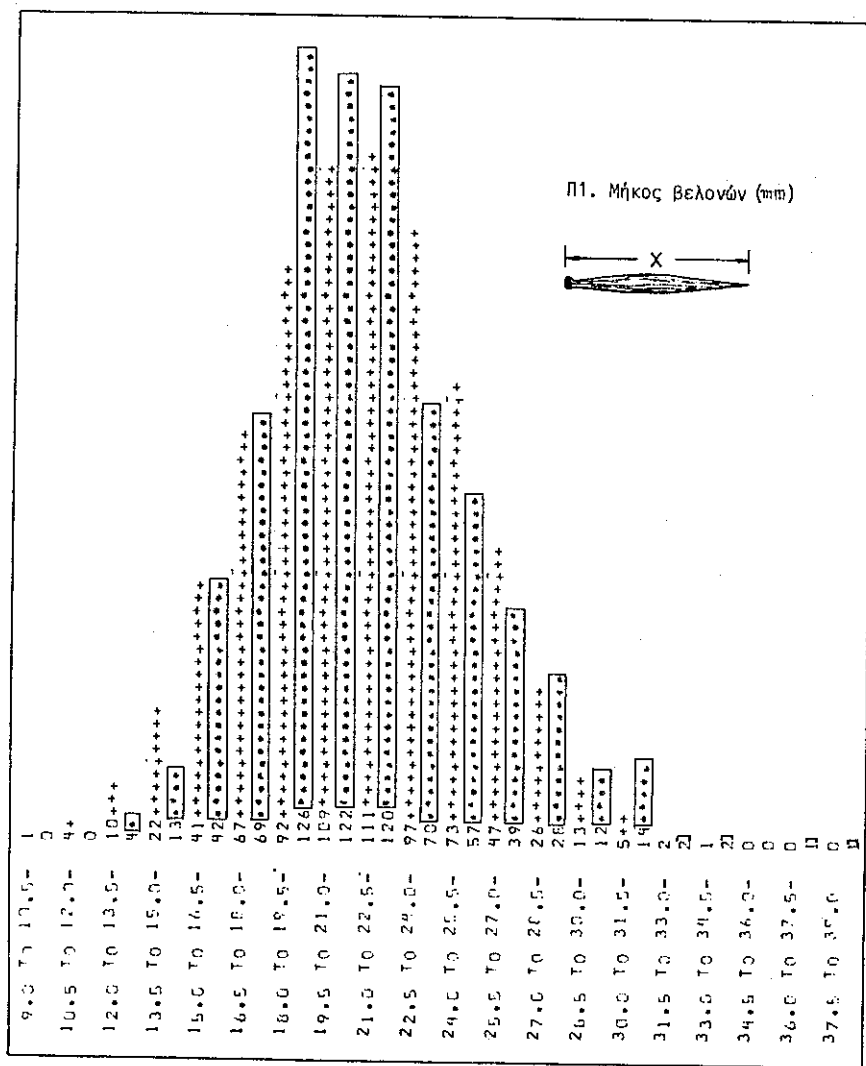
The great magnitude of intra and inter-provenance variation of the chemical as well as the anatomical-morphological characters of the greek fir attests to the presence, by extrapolation, of similar variation in other interesting characters such as, rate of growth, wood quality, resistance to diseases etc. The existence of such variation is a necessary prerequisite for progress in a breeding program. Finally, the results of this study contribute significantly to a successful planning and carrying out of fir breeding programs in our country.

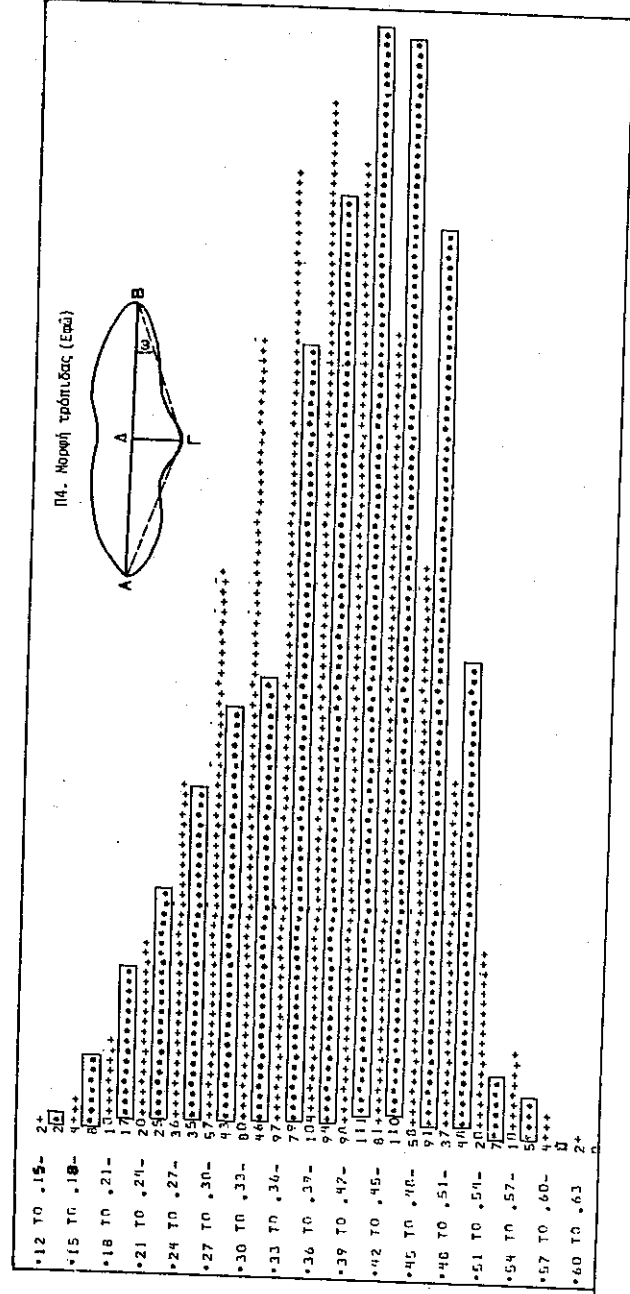
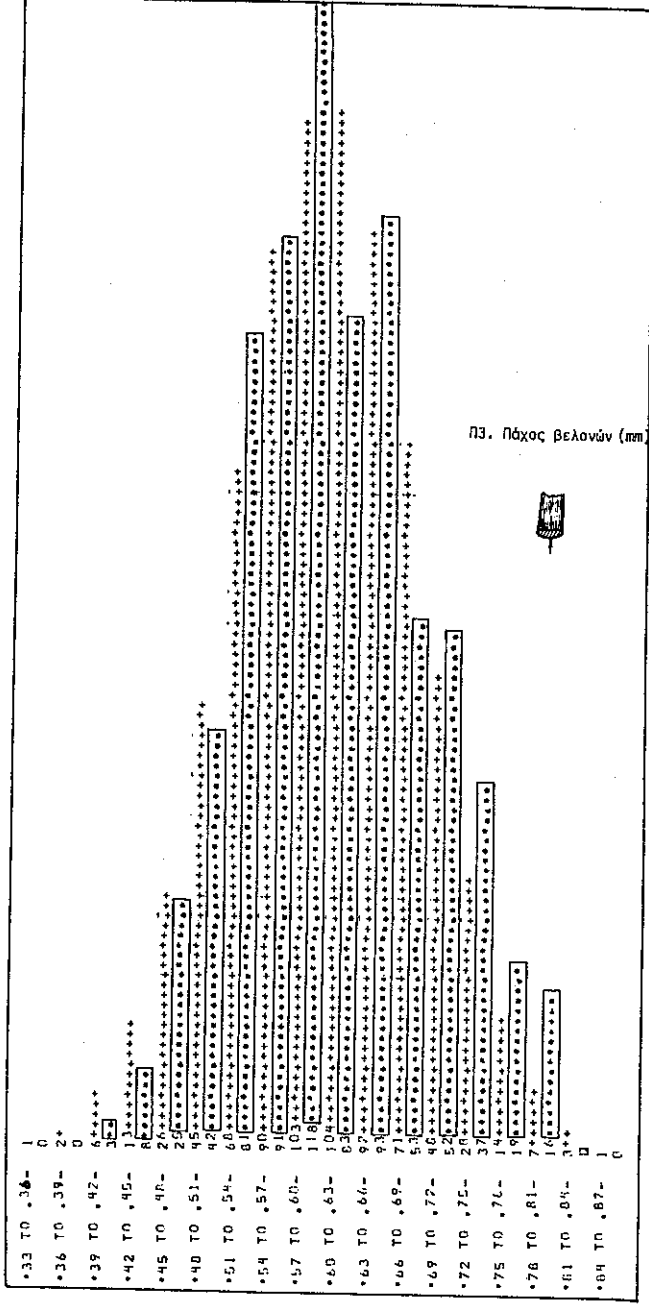
ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ

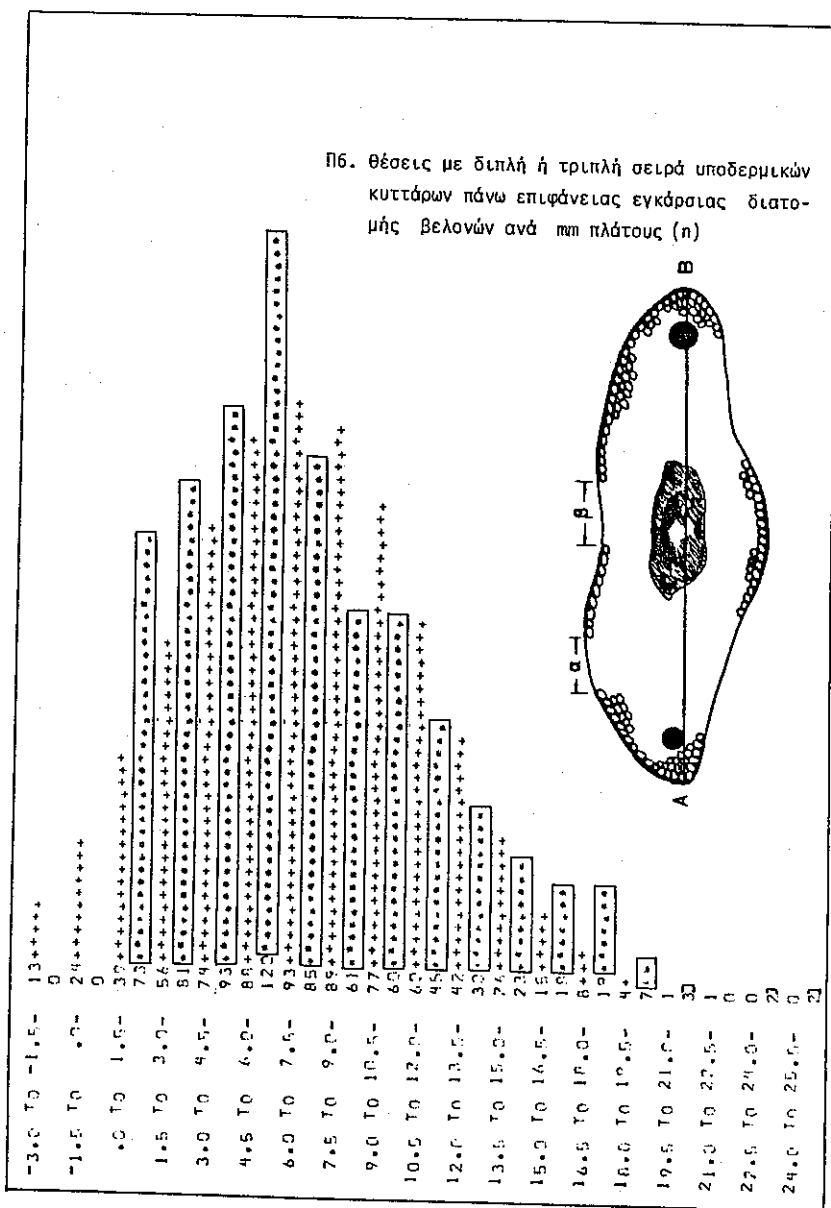
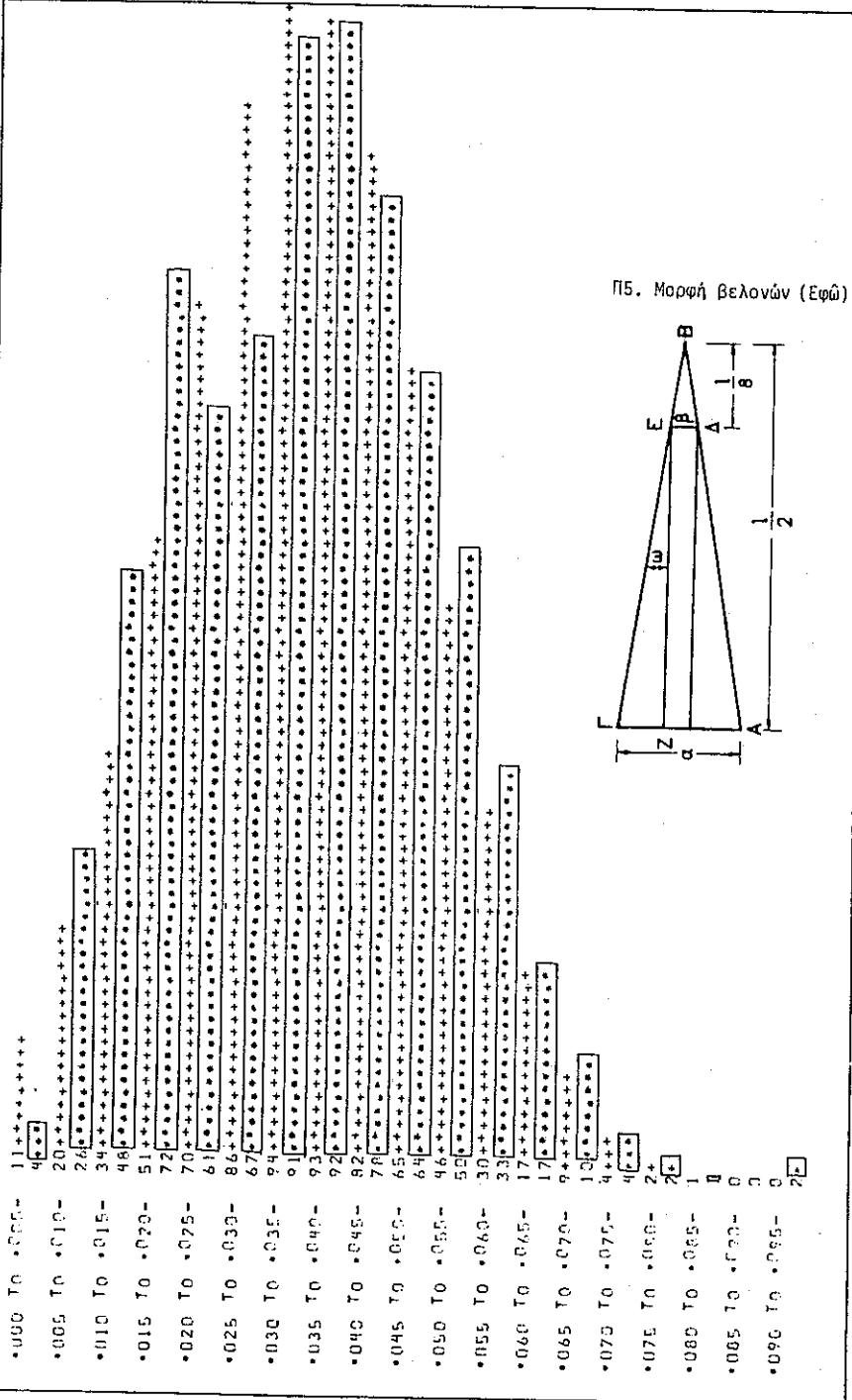
Σχήματα Π1 έως Π14. Συχνότητες κατανομών μορφολογικών - ανατομικών χαρακτήρων ελάτης (αριθμός δέντρων: 722).

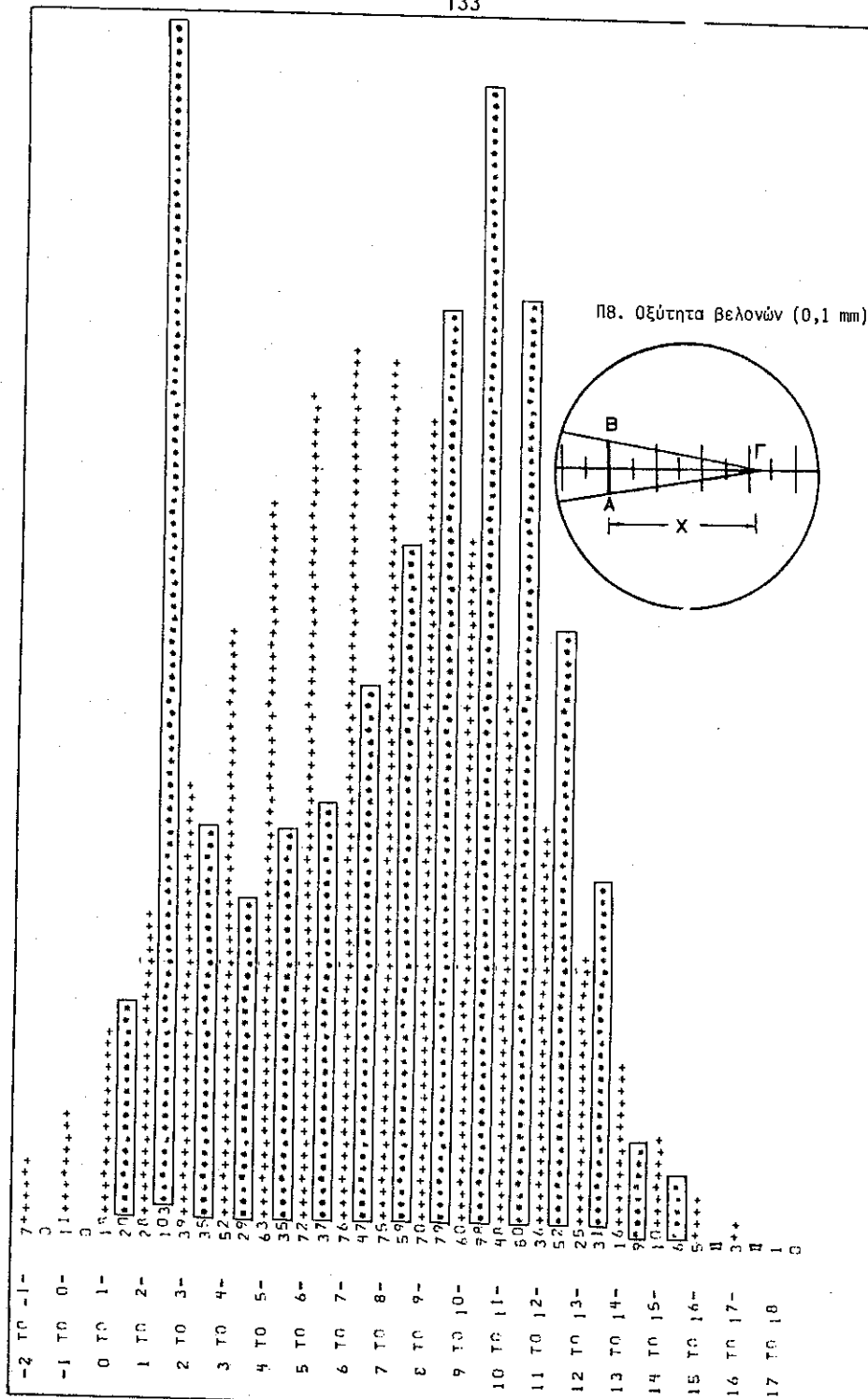
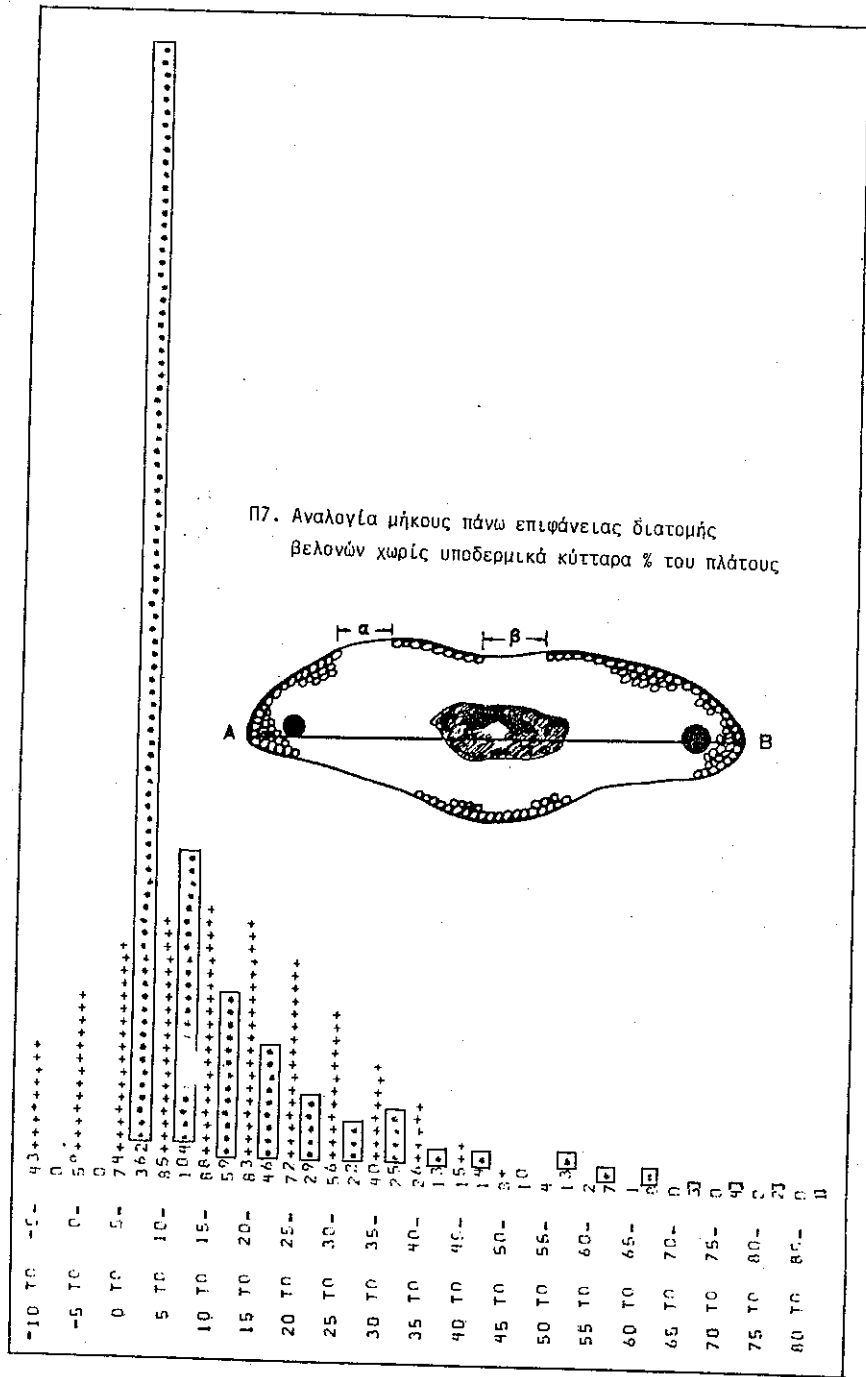
* Πραγματικές τιμές

+ Αναμενόμενες τιμές για συμφωνία με κανονική κατανομή.

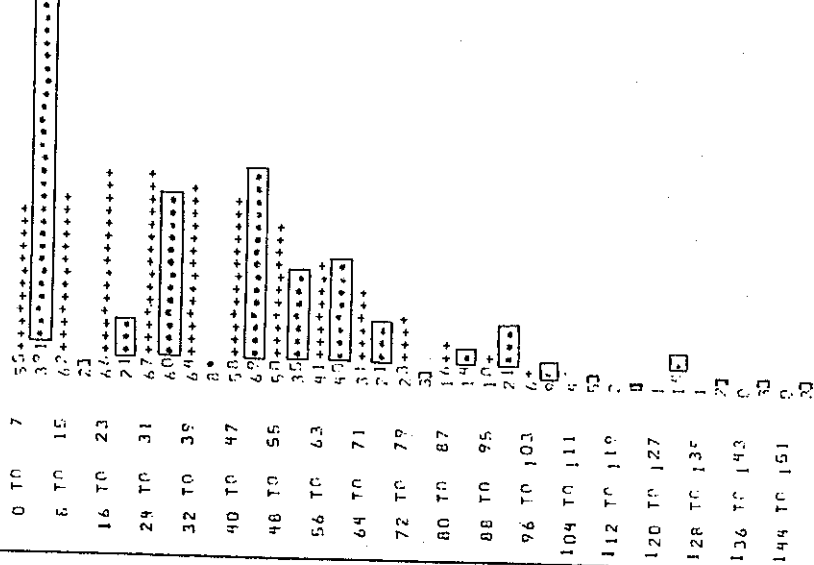
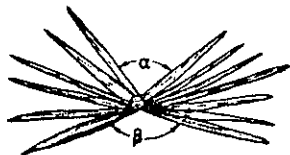




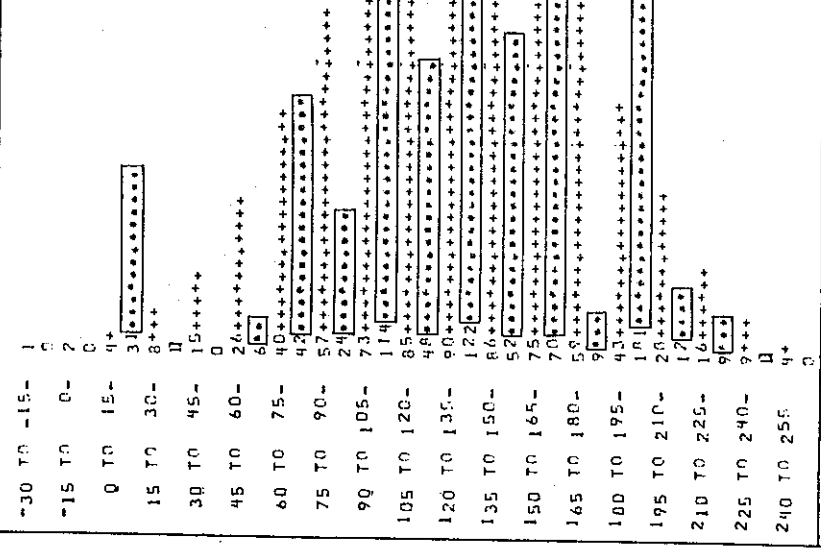
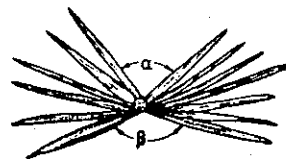




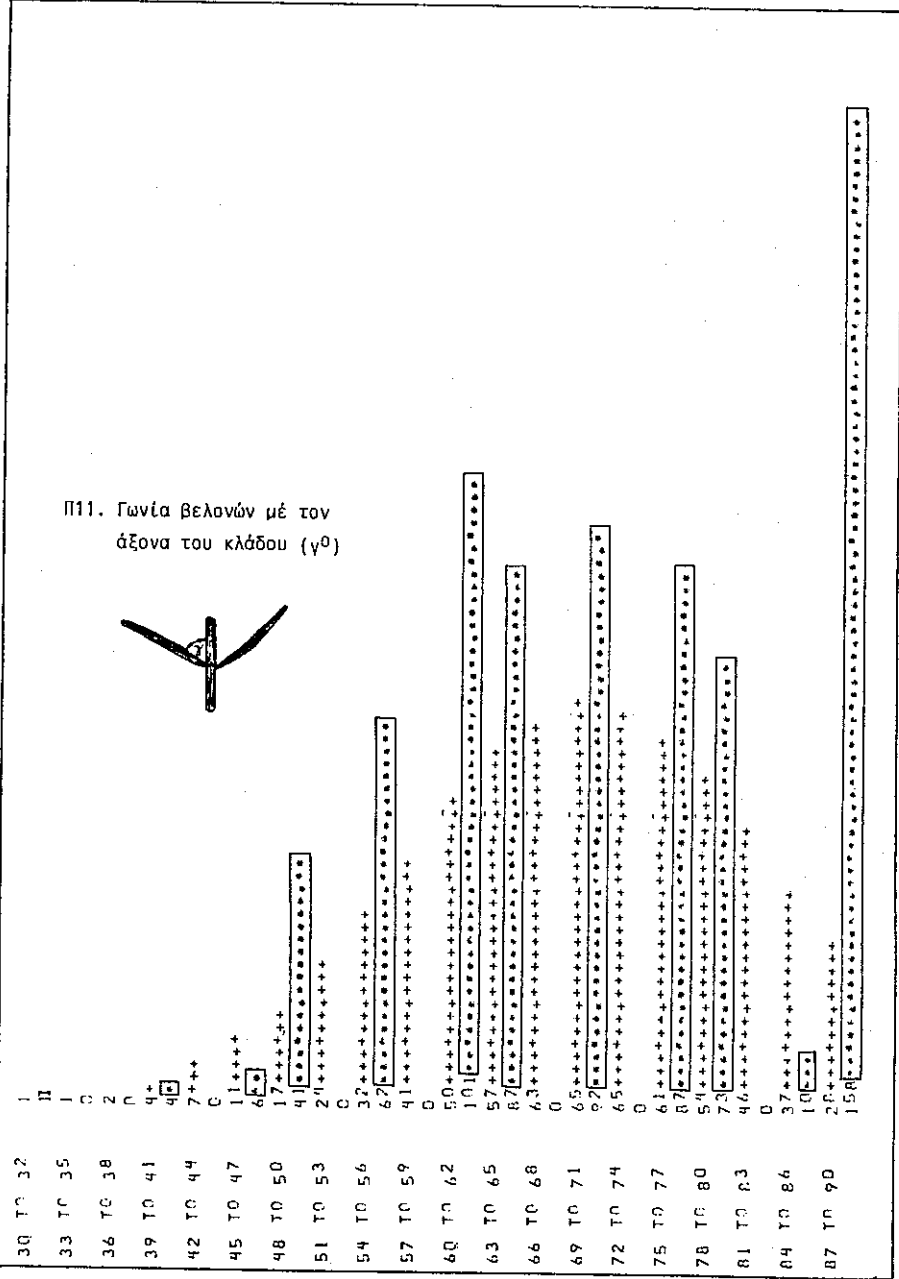
Π9. Γωνία βελονών πάνω επιφάνειας κλάδου (α°)



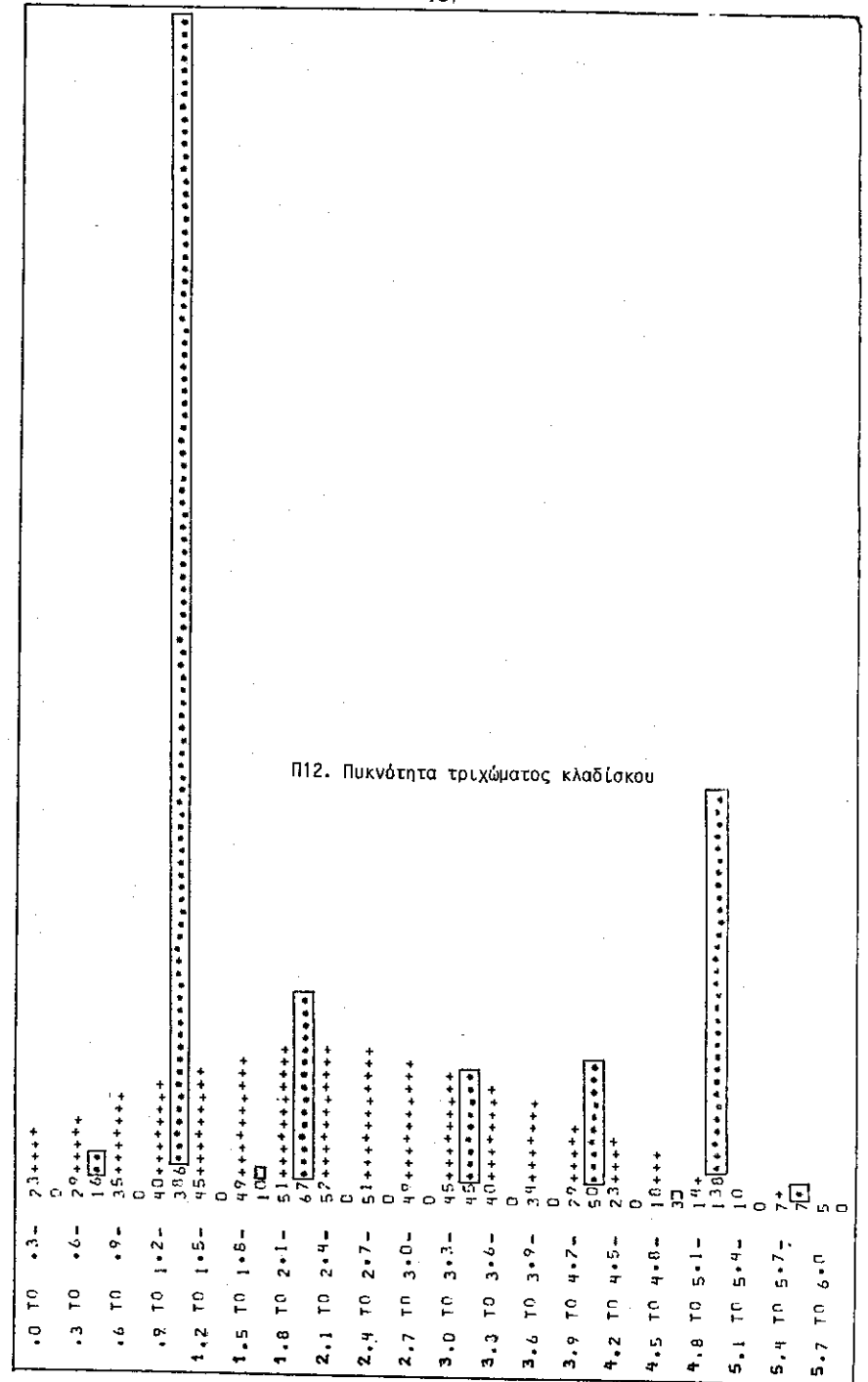
Π10. Γωνία βελονών κάτω επιφάνειας κλάδου (β°)



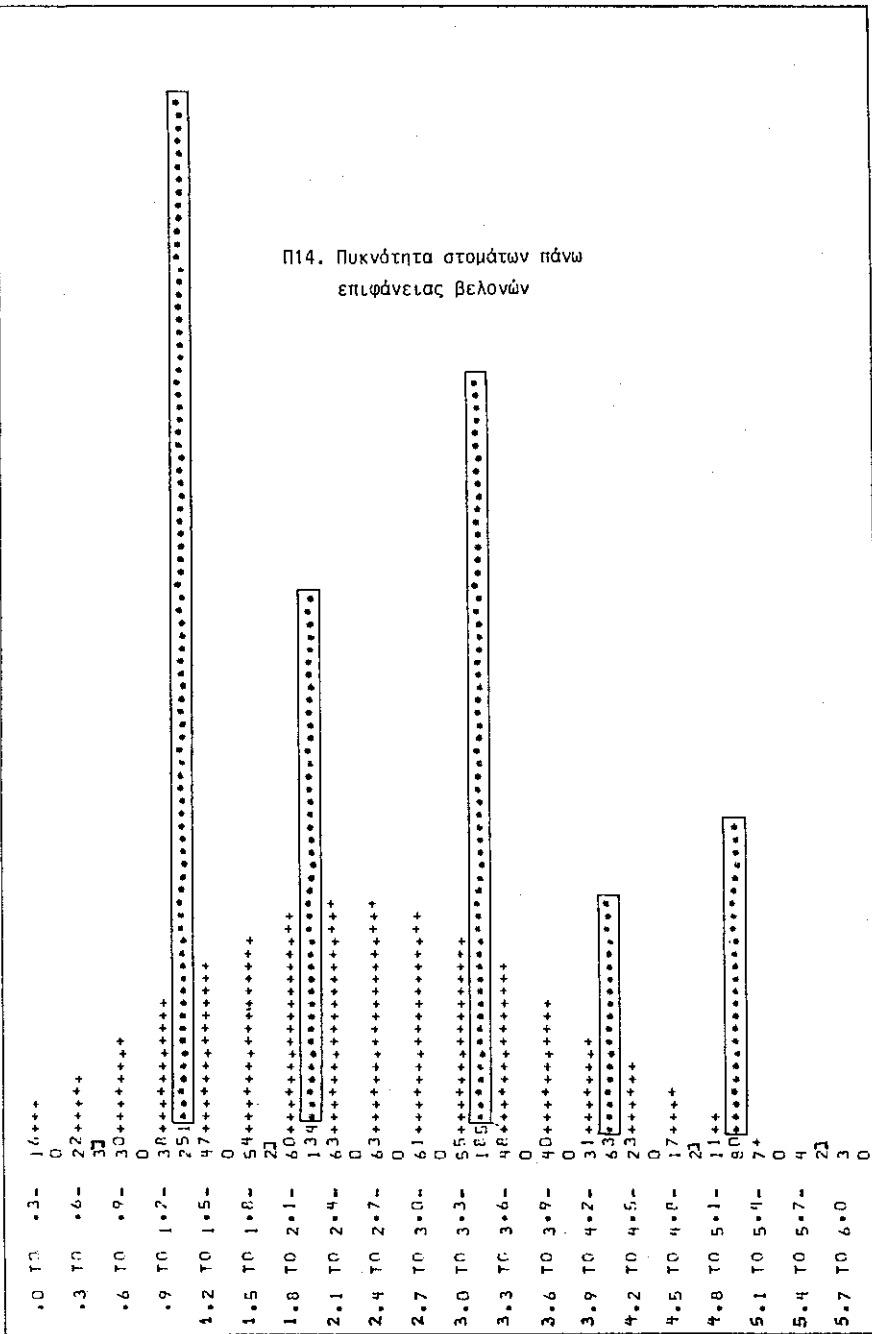
Π11. Γωνία βελονών με τον άξονα του κλάδου (γ^0)



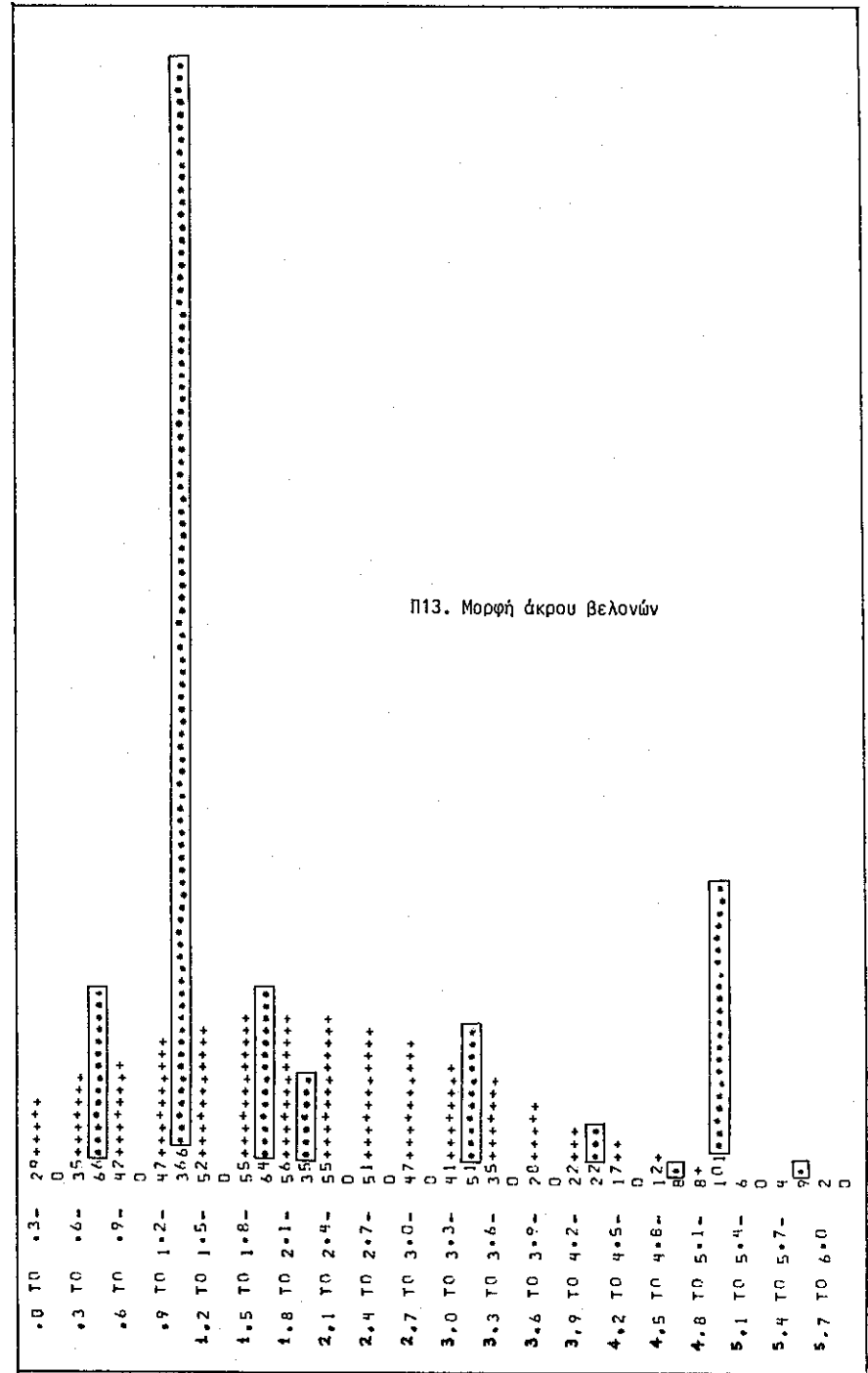
Π12. Πικνότητα τριχώματος κλαδίσκου



Π14. Πυκνότητα στομάτων πάνω επιφάνειας βελονών



Π13. Μορφή άκρου βελονών



Πίνακας Π1. Μήτρα 14 X 14 απλών συντελεστών συσχέτισης των μορφολογικών - ανατομικών χαρακτηρισμών

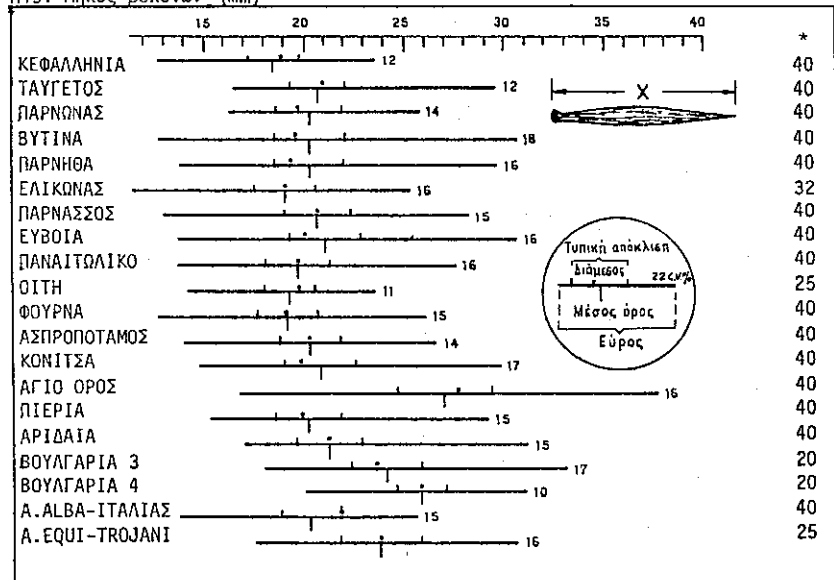
Χαρακτήρες	Μήκος Βελών (mm)	Πλάτος Βελών (mm)	Πάχος Βελών (mm)	Μορφή τρήθρας (Εμφ)	Μορφή Βελών (Εμφ)	Βέσεις με διπλή σειρά υποβερμικών κυττάρων (n)	Υποβερμικά κύτταρα Βελών (%)	Οξύτητα Βελών (0,1 mm)	Γαλα Βελών πάνω επιφ. κάρδου (α ⁰)	Γαλα Βελών κάτω επιφ. κάρδου (β ⁰)	Γαλα Βελών με τον άξονα κάρδου (γ ⁰)	Πυκνότητα τρήθρα-Βελών	Μορφή άκρου Βελών	Πυκνότητα στοιβάδων πάνω επιφ. Βελών
Χαρακτήρες	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	(11)	(12)	(13)	(14)
(1)	1.000**													
(2)	0.385*	1.000												
(3)	-0.103*	0.090*	1.000**											
(4)	-0.171**	-0.472**	0.680**	1.000**										
(5)	-0.613**	-0.056	0.559**	0.391**	1.000**									
(6)	-0.181**	-0.095**	0.737**	0.583**	0.450**	1.000**								
(7)	0.182**	0.337**	-0.641**	-0.715**	-0.452**	-0.665**	1.000**							
(8)	-0.296**	-0.300**	0.604**	0.595**	0.735**	0.532**	-0.651**	1.000**						
(9)	0.136**	0.248**	-0.426**	-0.490**	-0.257**	-0.430**	-0.503**	-0.334**	1.000**					
(10)	0.188**	0.107*	-0.643**	-0.529**	-0.542**	-0.578**	-0.530**	-0.624**	0.361**	1.000**				
(11)	-0.345**	-0.033**	0.634**	0.450**	0.630**	0.569**	-0.454**	-0.174**	-0.618**	-0.618**	1.000**			
(12)	0.092**	0.260**	-0.584**	-0.619**	-0.357**	-0.503**	0.630**	-0.538**	0.398**	0.506**	-0.427**	1.000**		
(13)	0.288**	0.313**	-0.596**	-0.598**	-0.648**	-0.532**	0.686**	-0.866**	0.372**	0.592**	-0.528**	0.558**	1.000**	
(14)	0.049	0.156	-0.434**	-0.464**	-0.269**	-0.374**	0.429**	-0.403**	0.405**	0.333**	-0.267**	0.463**	0.349**	1.000**

Πίνακας Π2. Μήτρα 14 X 14 μερικών (partial) συντελεστών συσχέτισης μορφολογικών - ανατομικών χαρακτηρισμών

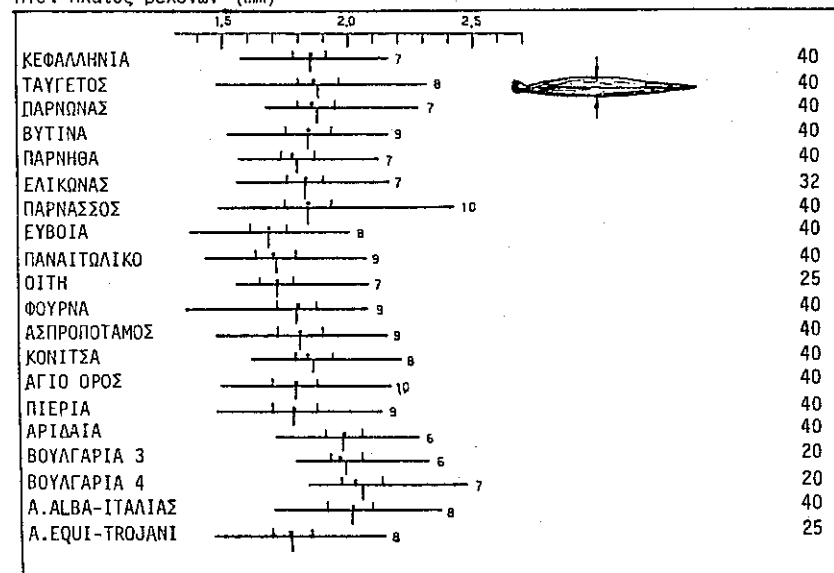
Χαρακτήρες	Μήκος Βελών (mm)	Πλάτος Βελών (mm)	Πάχος Βελών (mm)	Μορφή τρήθρας (Εμφ)	Μορφή Βελών (Εμφ)	Βέσεις με διπλή σειρά υποβερμικών κυττάρων (n)	Υποβερμικά κύτταρα Βελών (%)	Οξύτητα Βελών (0,1 mm)	Γαλα Βελών πάνω επιφ. κάρδου (α ⁰)	Γαλα Βελών κάτω επιφ. κάρδου (β ⁰)	Γαλα Βελών με τον άξονα κάρδου (γ ⁰)	Πυκνότητα τρήθρα-Βελών	Μορφή άκρου Βελών	Πυκνότητα στοιβάδων πάνω επιφ. Βελών
Χαρακτήρες	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	(11)	(12)	(13)	(14)
(1)	1.000**													
(2)	0.654**	1.000												
(3)	-0.010	0.602**	1.000											
(4)	0.265**	-0.498**	0.653**	1.000**										
(5)	-0.736**	0.482**	0.065**	0.086*	1.000**									
(6)	-0.086**	-0.073	0.345**	-0.129**	-0.089*	1.000**								
(7)	-0.020	0.126**	-0.028	-0.141**	0.003	-0.312**	1.000**							
(8)	0.430**	-0.257**	0.019	0.071	0.538**	-0.030	-0.029	1.000**						
(9)	0.024	0.057	-0.102*	-0.096*	-0.041*	-0.085*	0.140**	0.048	1.000**					
(10)	-0.062	0.263**	-0.098*	0.267**	-0.097*	-0.162**	0.004	0.050	0.088*	1.000**				
(11)	-0.185**	0.202**	0.172**	0.165**	0.025**	-0.145**	0.079	0.236**	0.198**	-0.159**	1.000**			
(12)	-0.066	0.182**	-0.139**	0.017	0.012	0.036	0.206**	0.053	0.004	0.167**	-0.038**	1.000**		
(13)	0.064	0.135**	-0.089*	0.150**	-0.017	0.008	0.223**	-0.552**	-0.016**	0.161**	0.169**	0.097**	1.000**	
(14)	-0.009	0.065	-0.026	0.014	0.007	-0.039	0.007	-0.031	0.179**	0.065	0.077	0.211**	0.042	1.000**

Σχήματα Π15 έως Π28. Ποικιλότητα μορφολογικών - ανατομικών χαρακτήρων ελάτης μεταξύ προελεύσεων και μεταξύ δέντρων μέσα στις προελεύσεις.

Π15. Μήκος βελονών (mm)

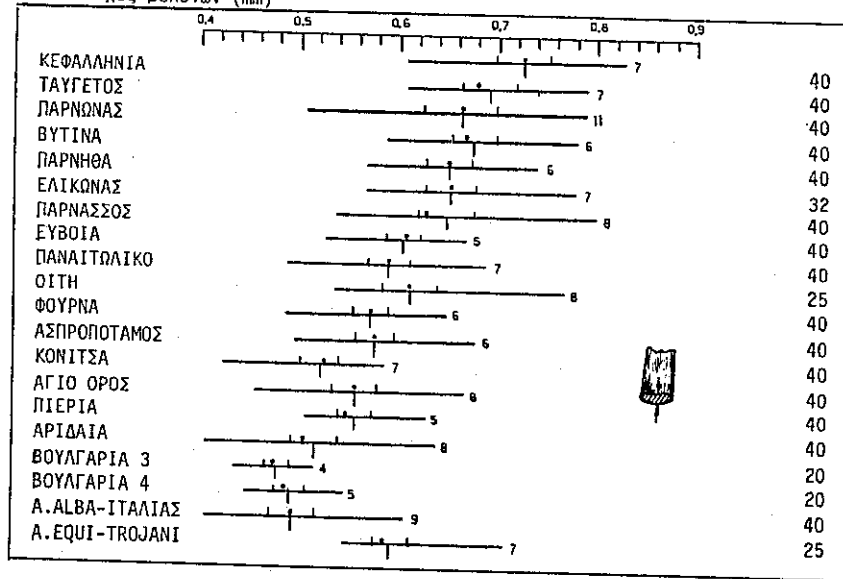


Π16. Πλάτος βελονών (mm)

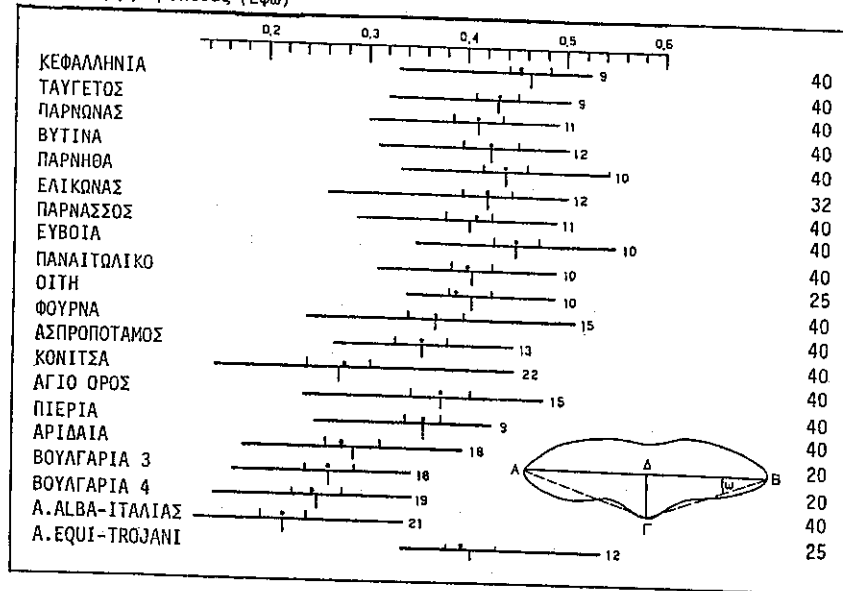


*Οι αριθμοί αναφέρονται στο μέγεθος του δείγματος

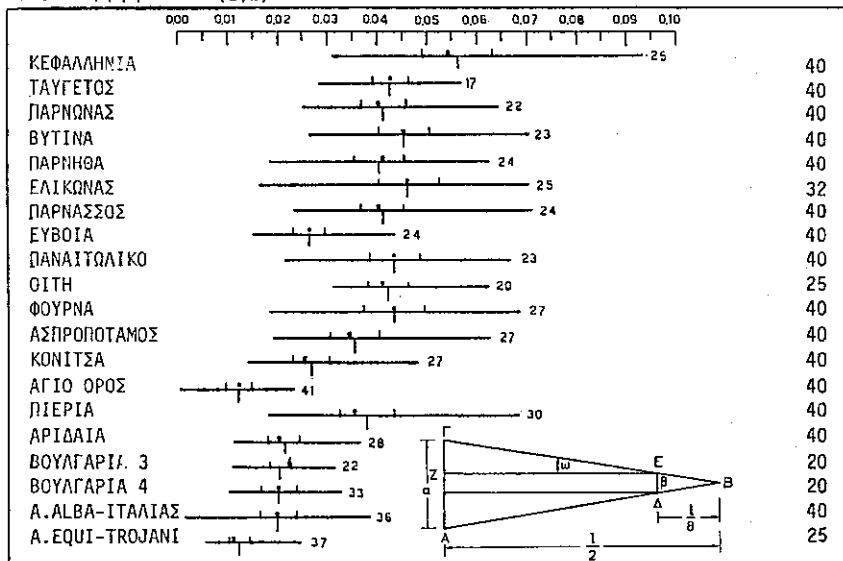
Π17. Πάχος βελονών (mm)



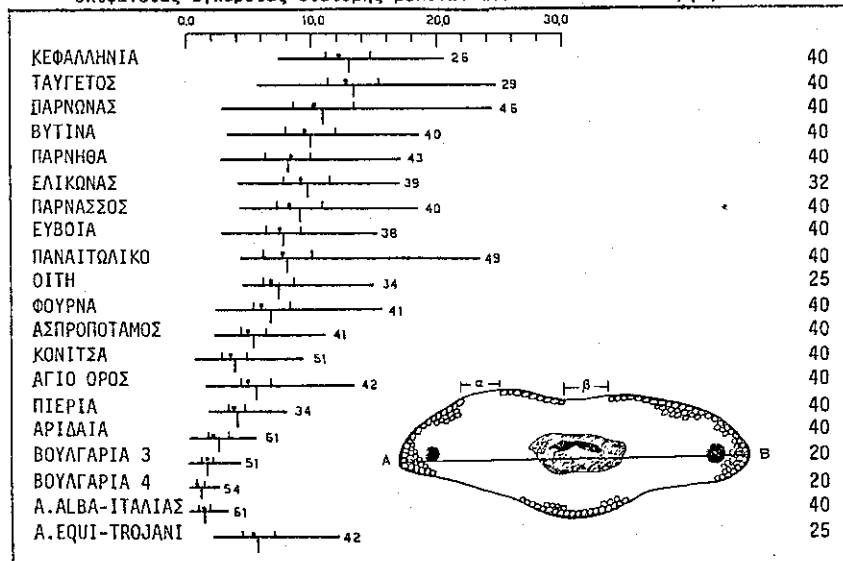
Π18. Μορφή τρόπιδας (Εφώ)



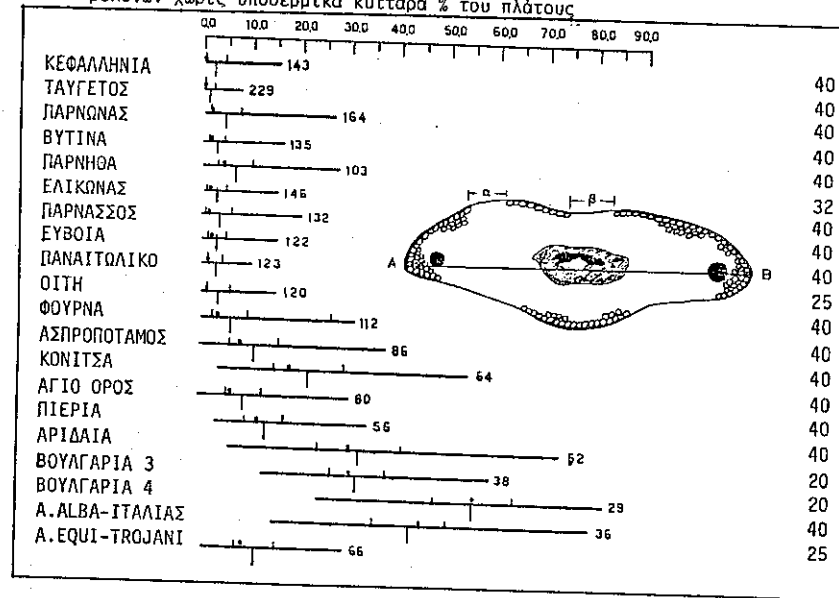
Π19. Μορφή βελονών (Εφώ)



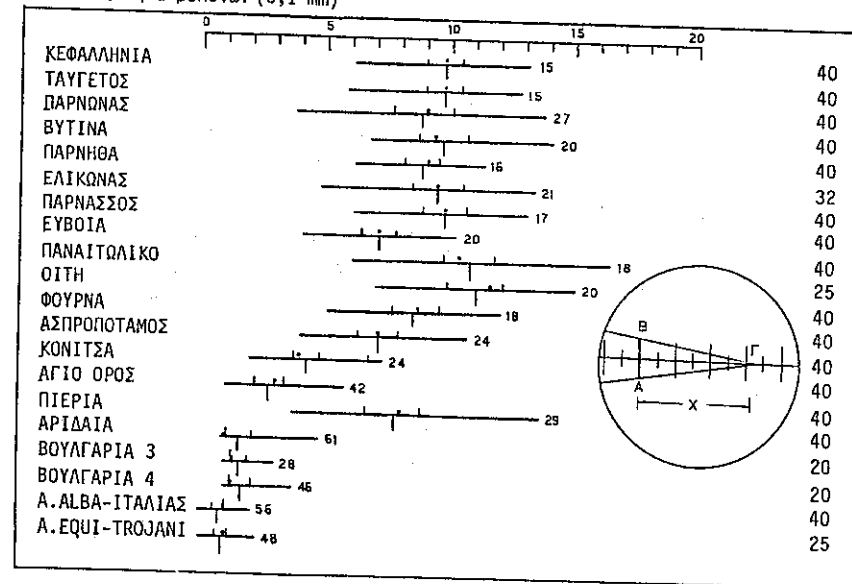
Π20. Θέσεις με διπλή ή τριπλή σειρά υποδερμικών κυττάρων πάνω επιφάνειας εγκάρσιας διατομής βελονών ανά mm του πλάτους (η)



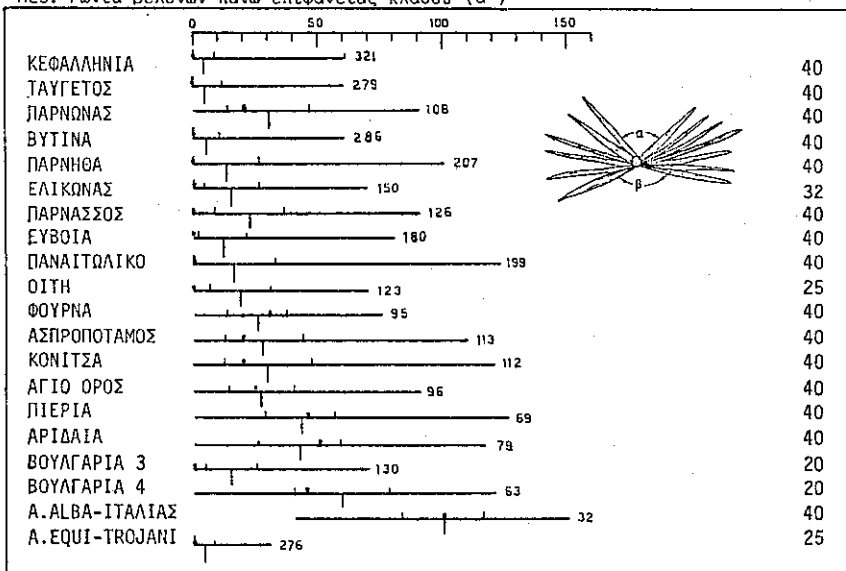
Π21. Αναλογία μήκους πάνω επιφάνειας διατομής βελονών χωρίς υποδερμικά κύτταρα % του πλάτους



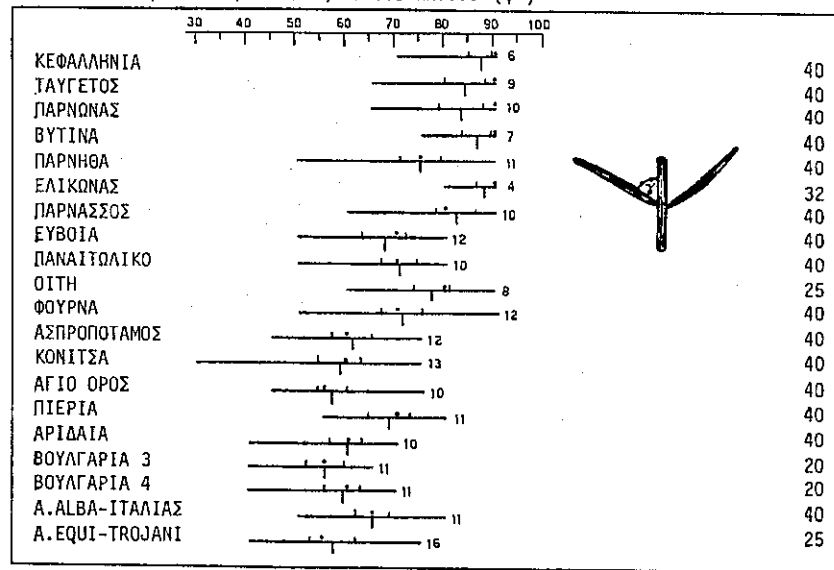
Π22. Οξύτητα βελονών (0,1 mm)



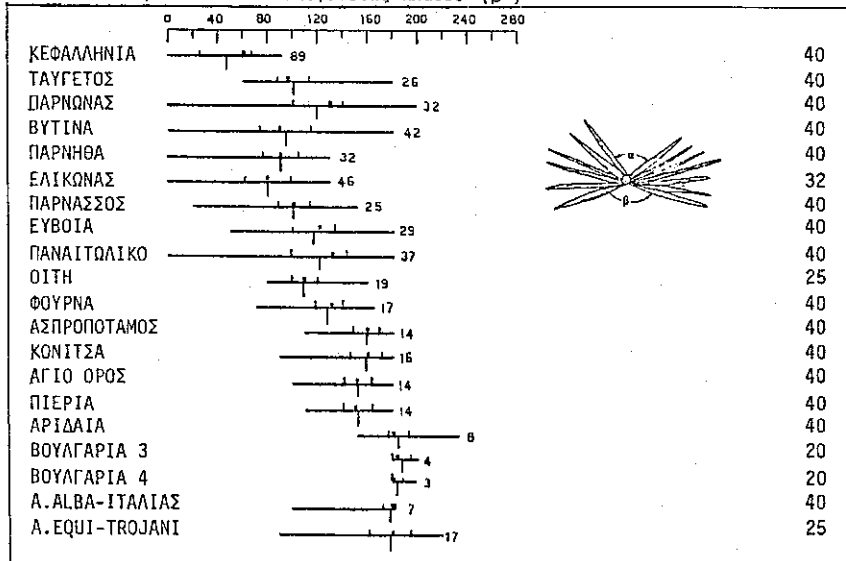
Π23. Γωνία βελονών πάνω επιφάνειας κλάδου (α°)



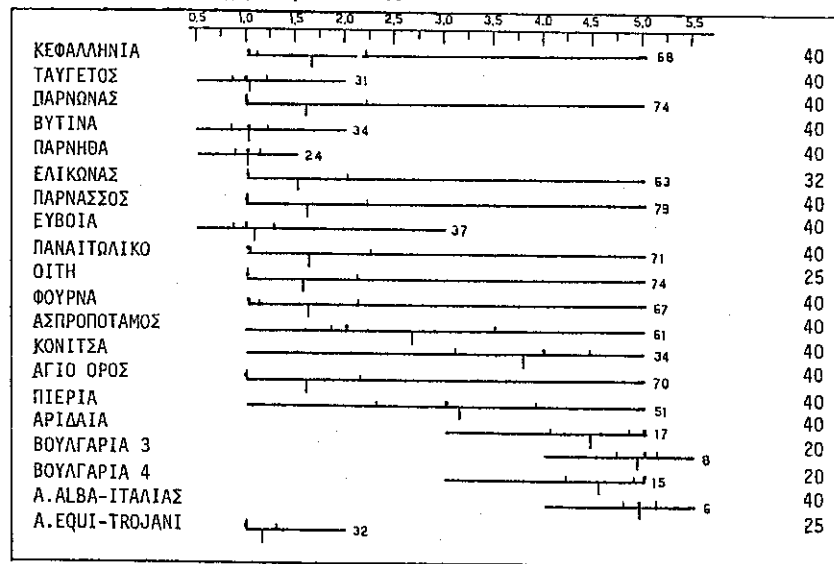
Π25. Γωνία βελονών με τον άξονα του κλάδου (γ°)



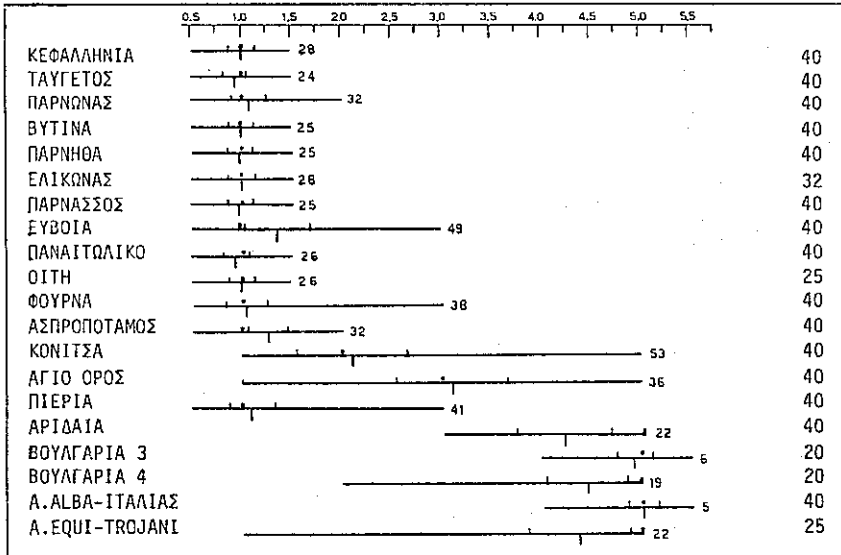
Π24. Γωνία βελονών κάτω επιφάνειας κλάδου (β°)



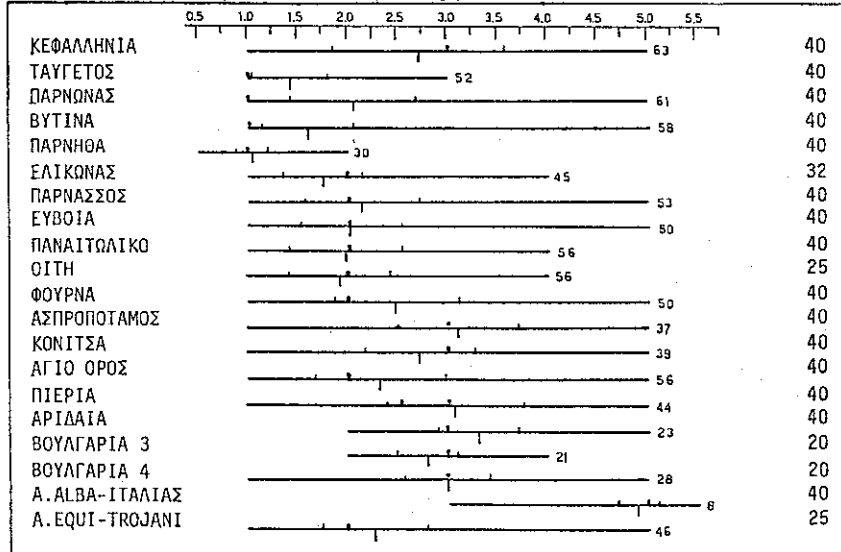
Π26. Πυκνότητα τριχώματος κλαδέσκου



Π27. Μορφή άκρου βελονών



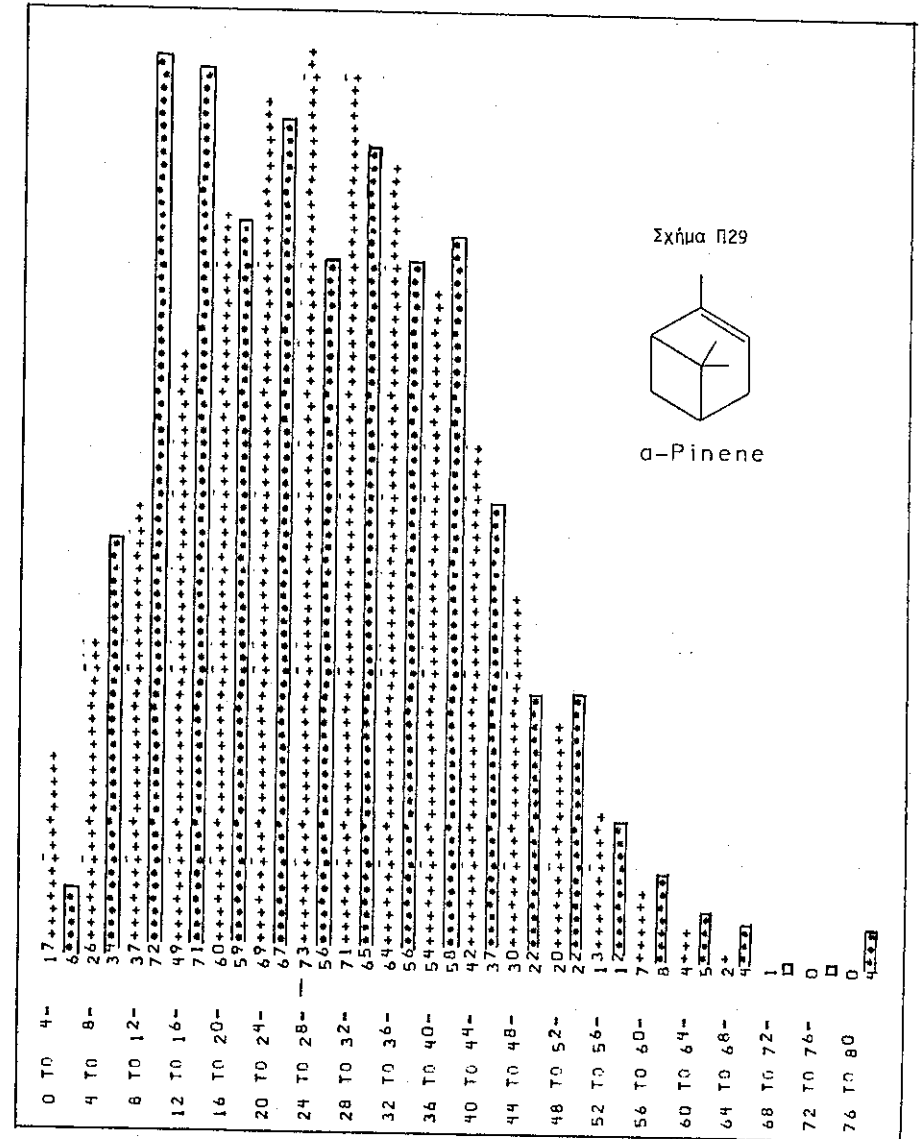
Π28. Πυκνότητα στομάτων πάνω επιφάνειας βελονών



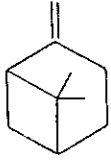
Σχήματα Π29 έως Π33. Συχνότητες κατανομών χημικών χαρακτήρων ρητίνης φλοιού ελάτης (αριθμός δέντρων 660).

* Πραγματικές τιμές

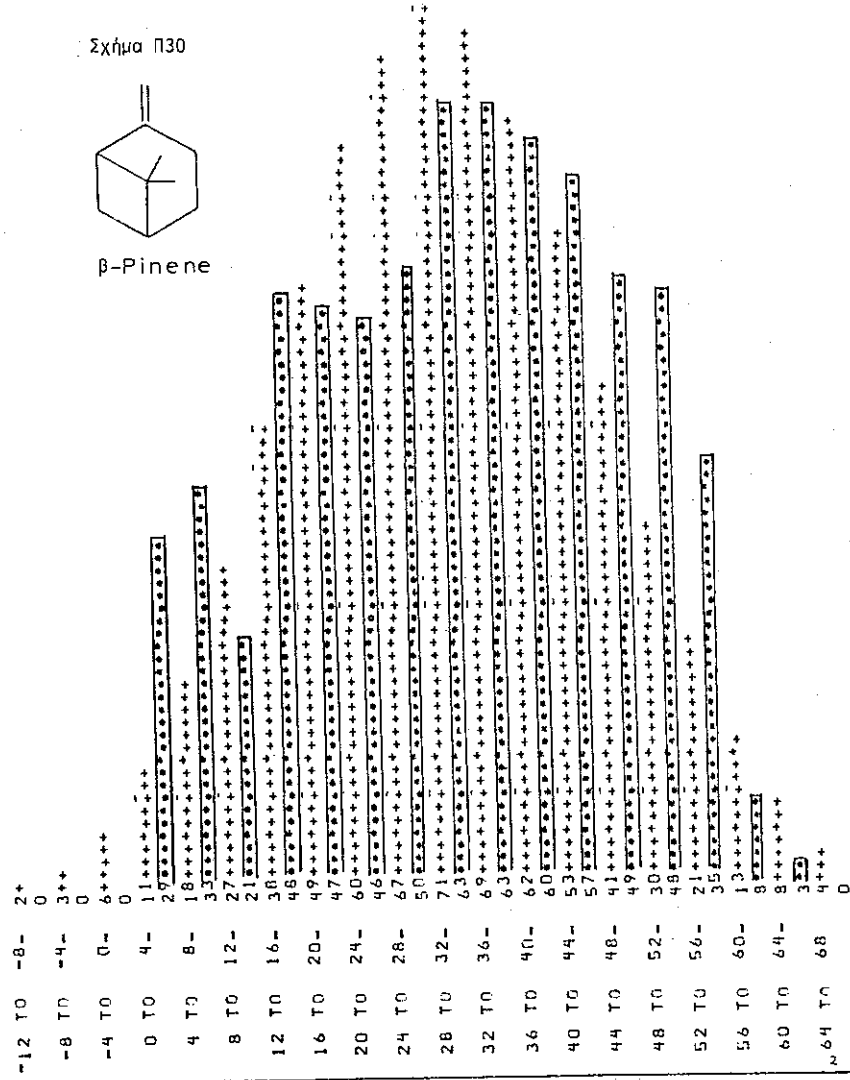
+ Αναμενόμενες τιμές για συμφωνία με κανονική κατανομή.



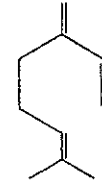
Σχήμα Π30



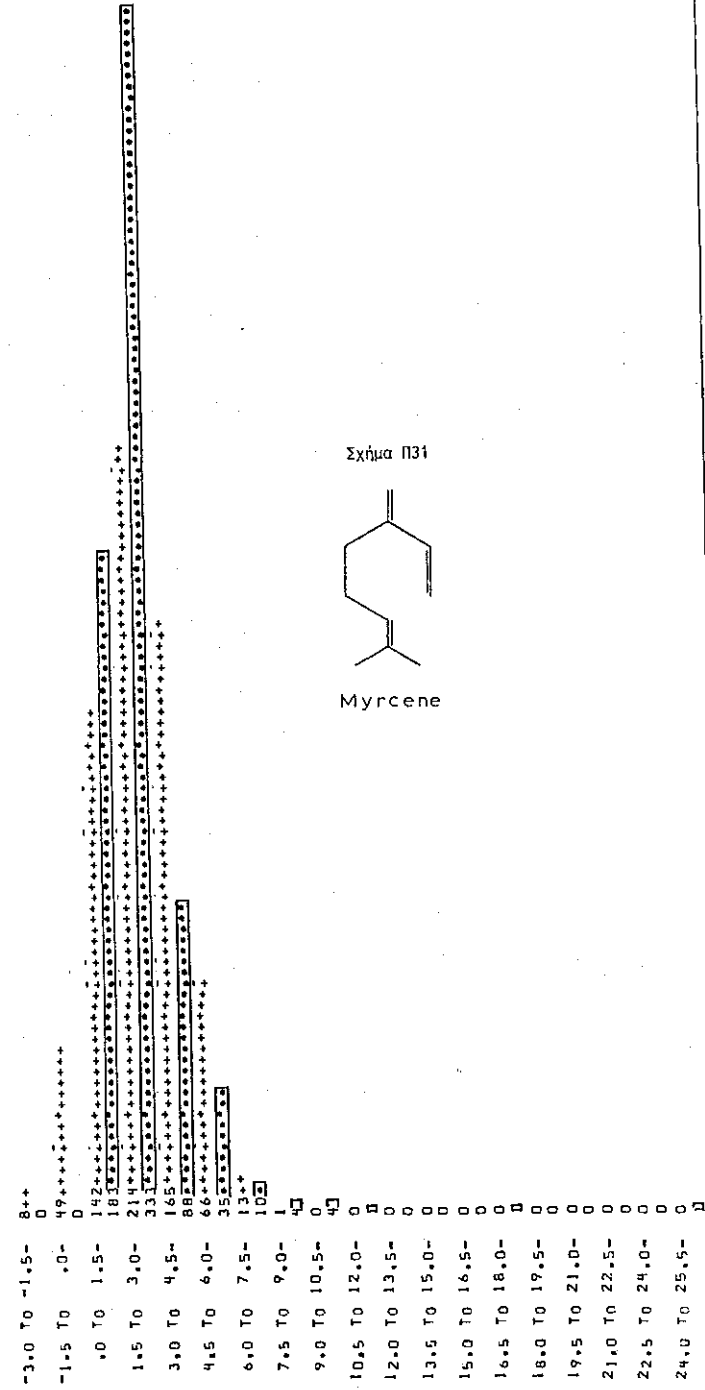
β-Pinene



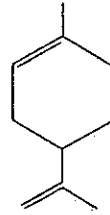
Σχήμα Π31



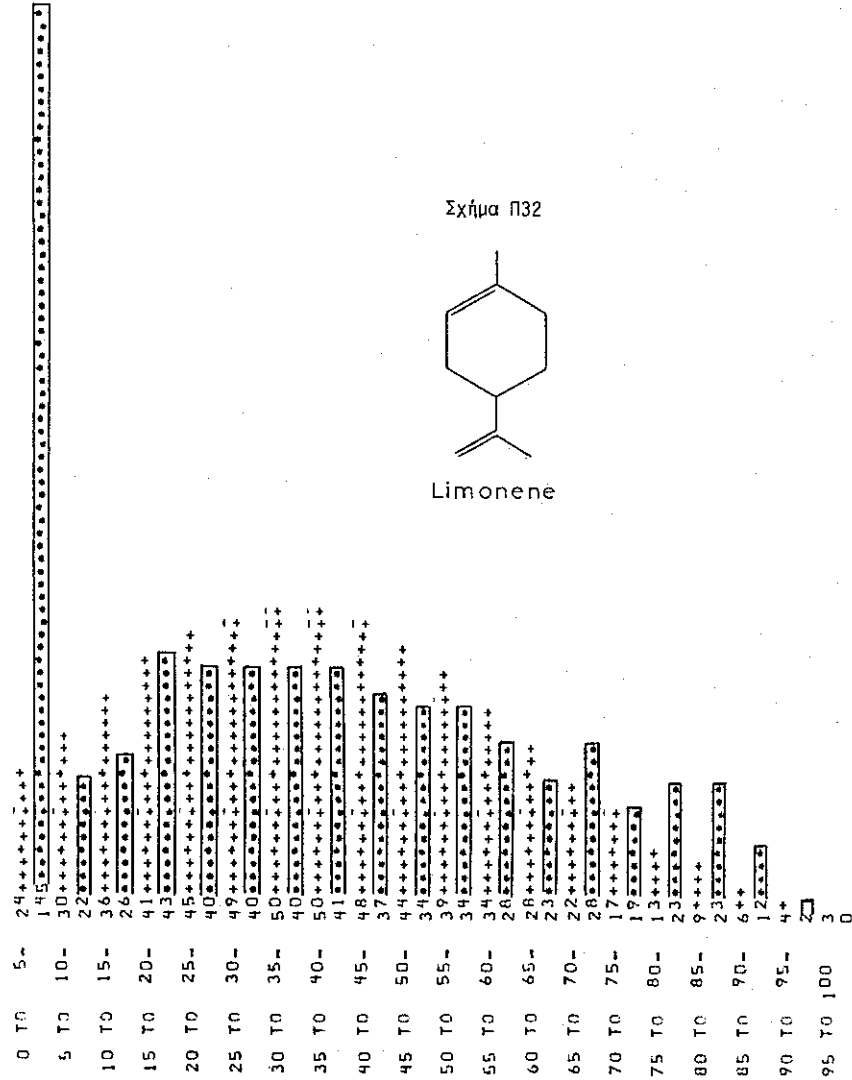
Myrcene



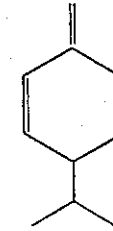
Σχήμα Π32



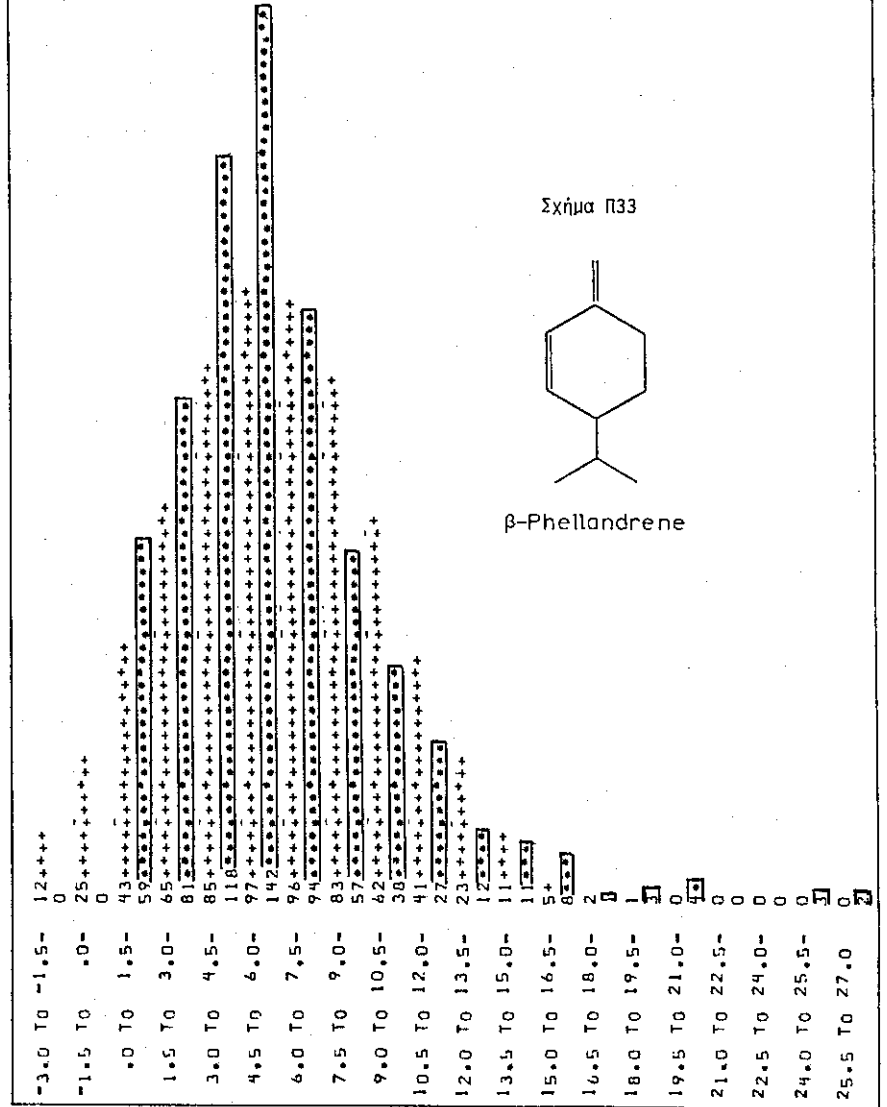
Limonene



Σχήμα Π33

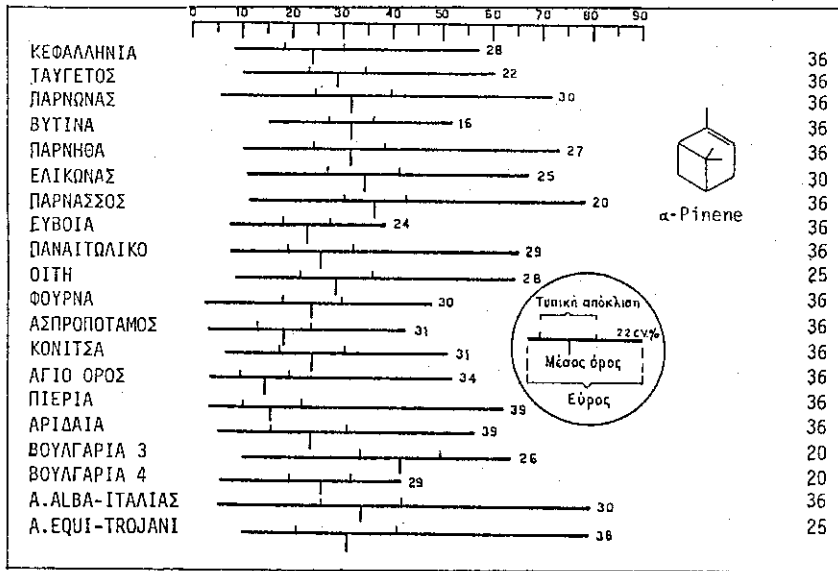


β-Phellandrene

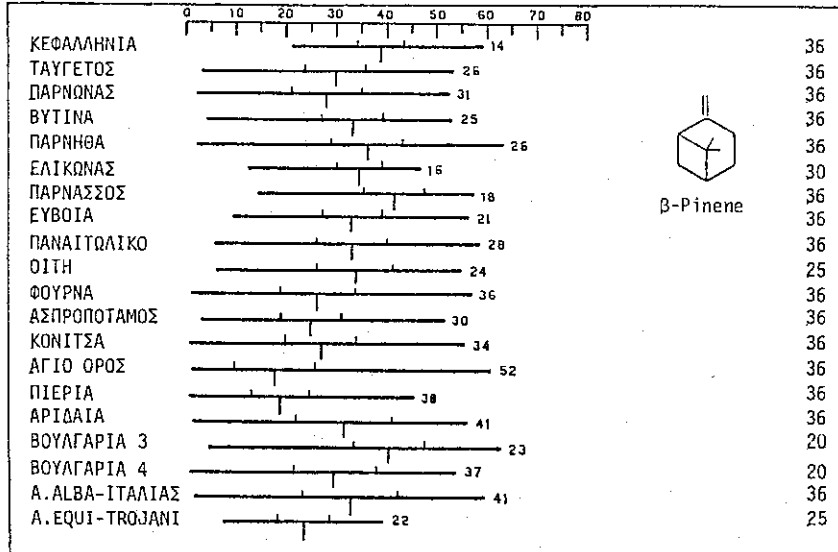


Σχήματα Π34 έως Π38. Ποικιλότητα χημικών χαρακτήρων φλοιού ελάτης μεταξύ προελεύσεων και μεταξύ δέντρων μέσα στις προελεύσεις.

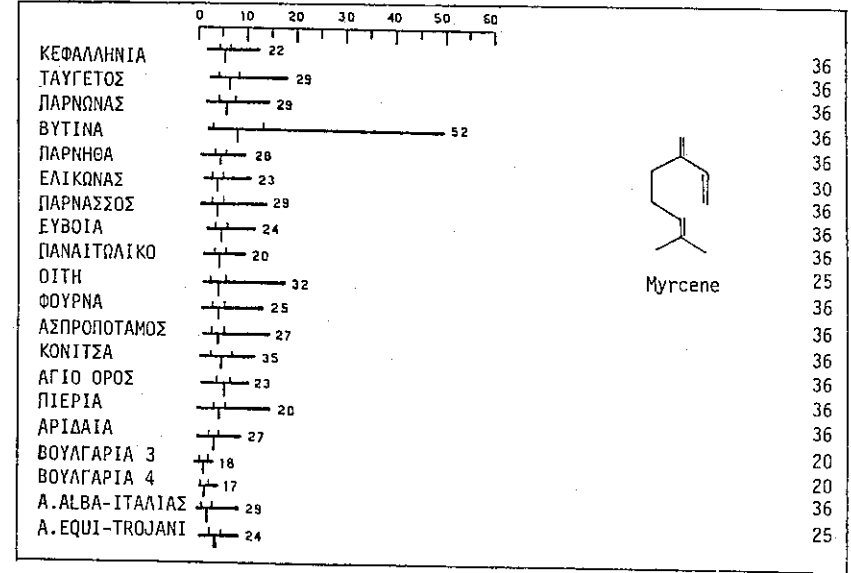
Σχήμα Π34



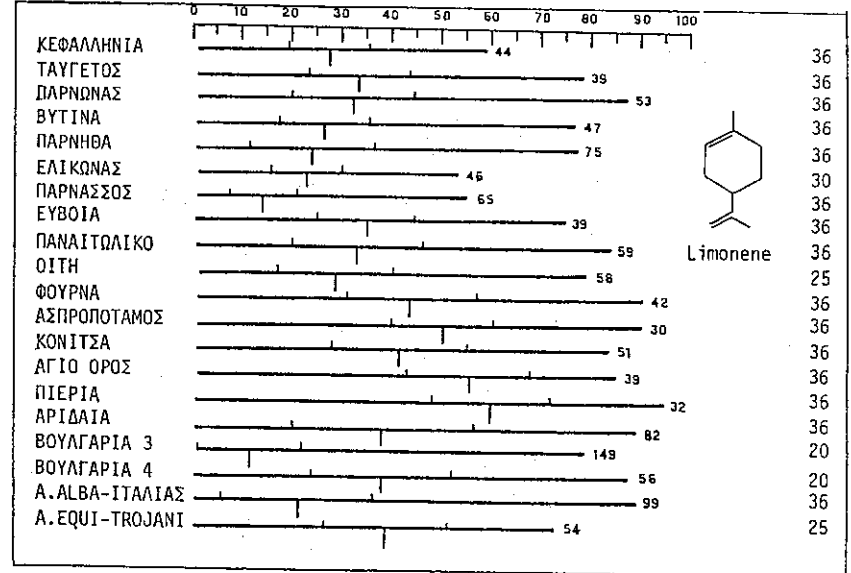
Σχήμα Π35



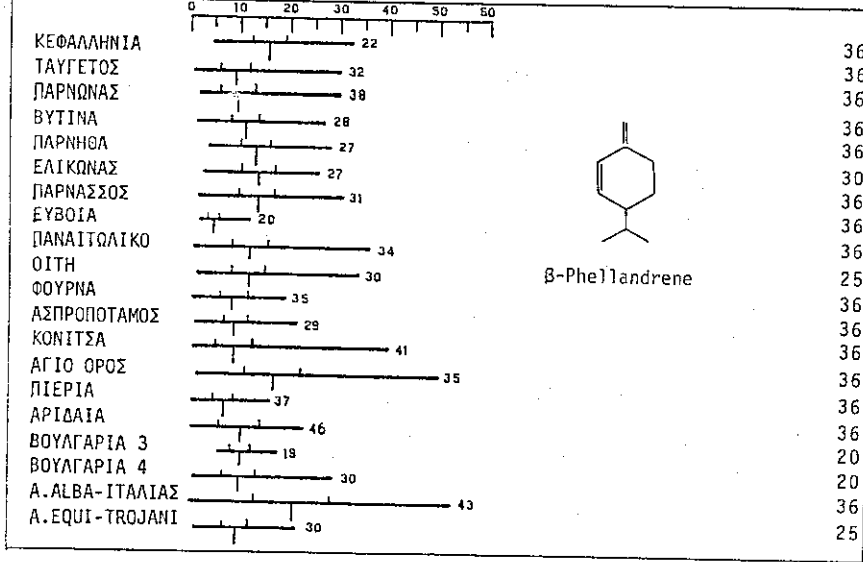
Σχήμα Π36



Σχήμα Π37



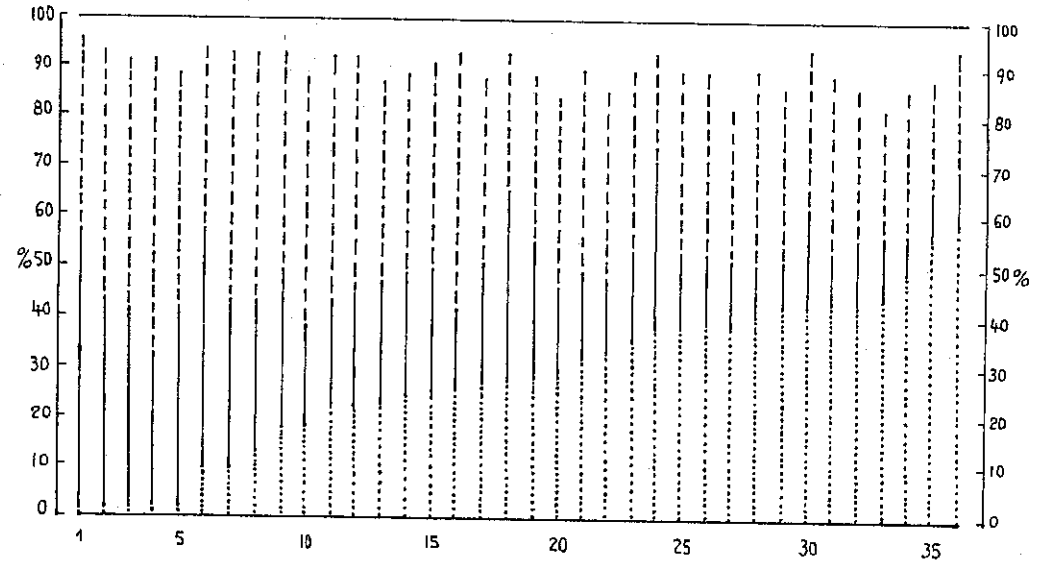
Σχήμα Π38



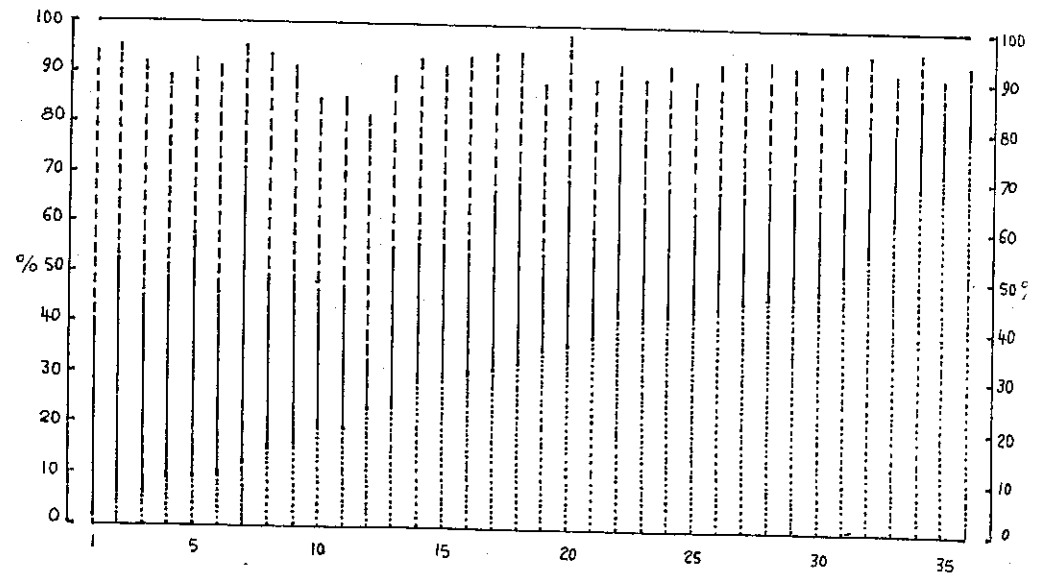
Σχήματα Π39 έως Π58. "Προφίλ" περιεκτικότητας των χημικών χαρακτήρων limonene, α-pinene, β-pinene σε κάθε μια από τις 20 προελεύσεις.

..... limonene
 ——— α-pinene
 - - - - β-pinene

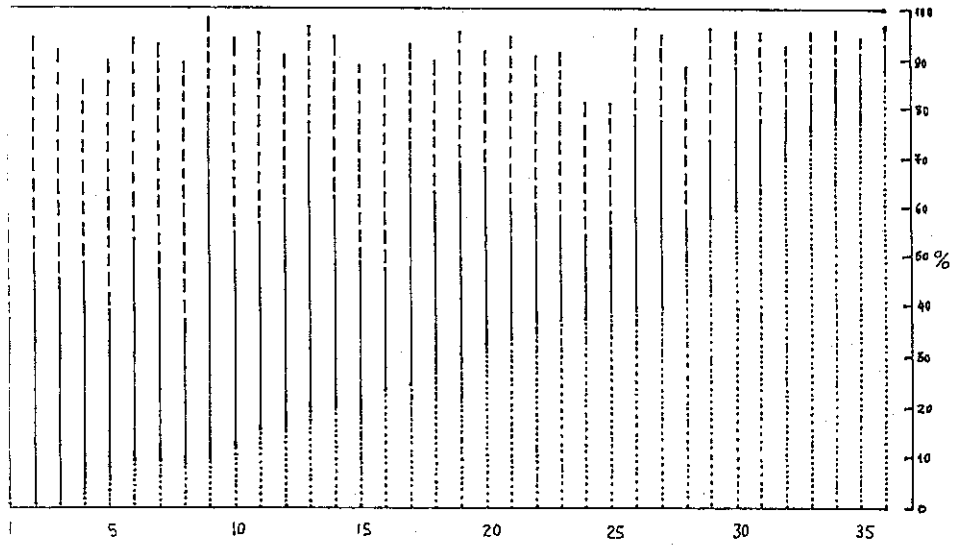
Σχήμα Π39. Κεφαλληνία



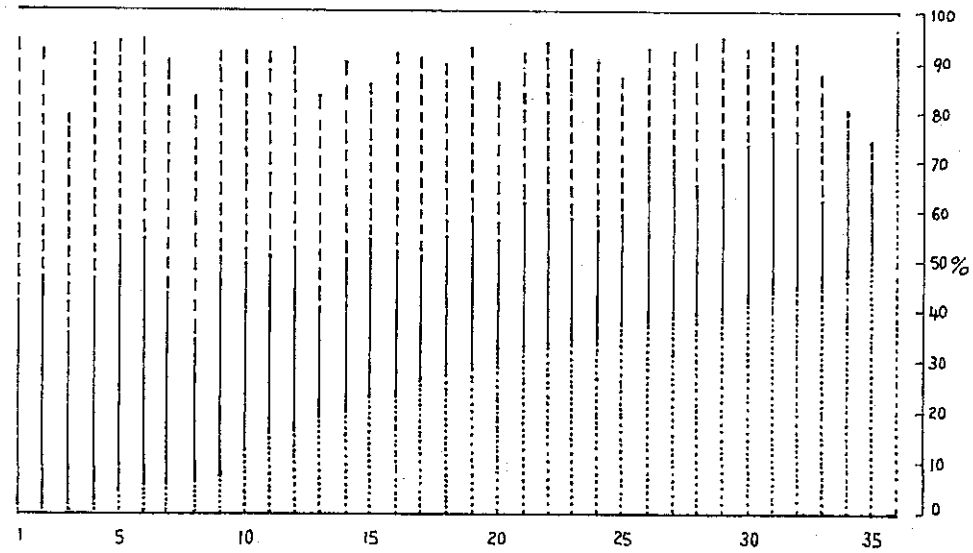
Σχήμα Π40. Ταυγετος



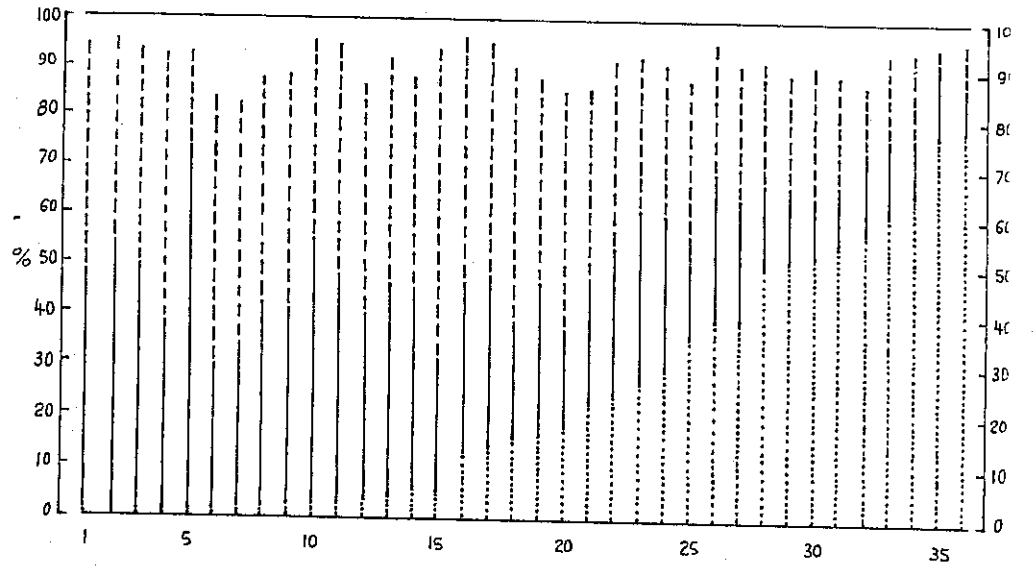
Σχήμα Π41. Πάρωνας



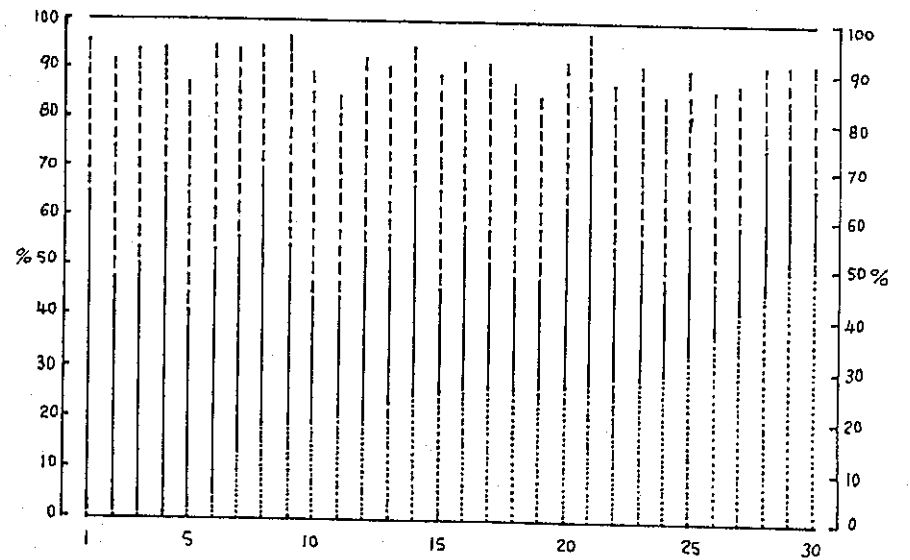
Σχήμα Π42. Βυτίνα



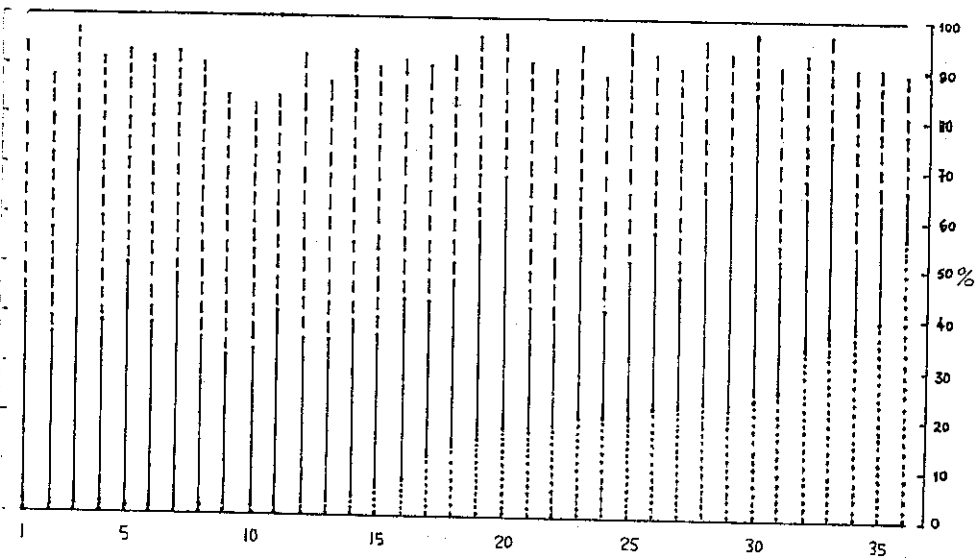
Σχήμα Π43. Πάρνηθα



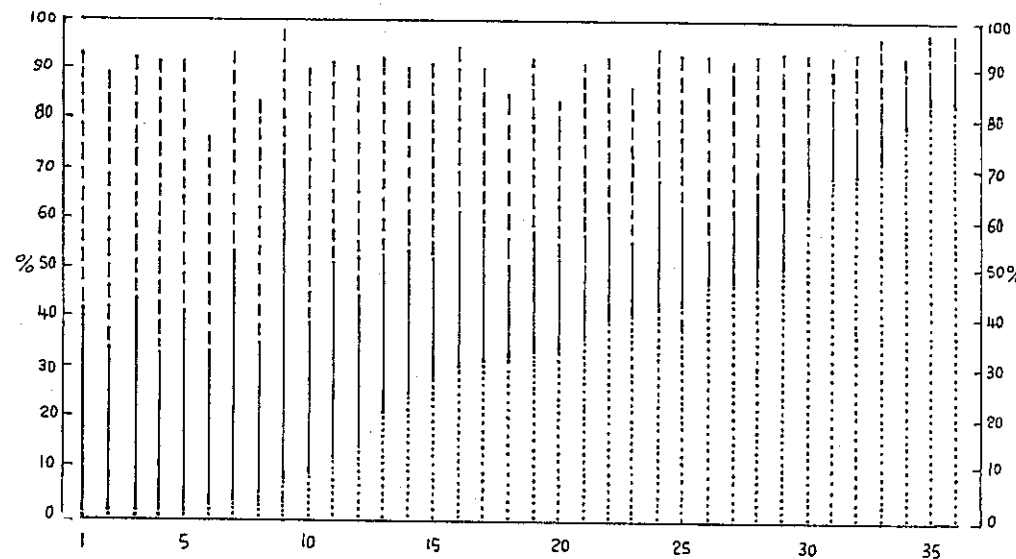
Σχήμα Π44. Ελικώνας



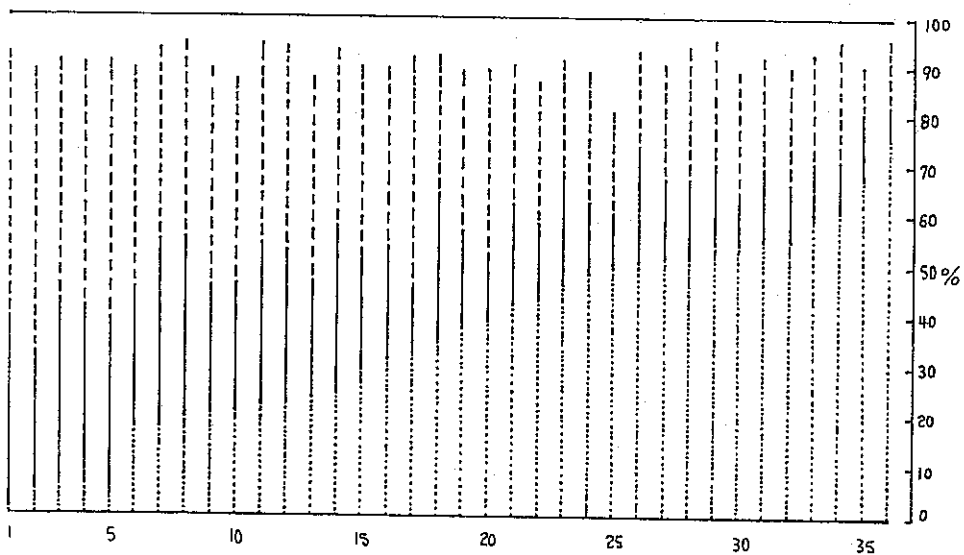
Σχήμα Π45. Παρνασσός



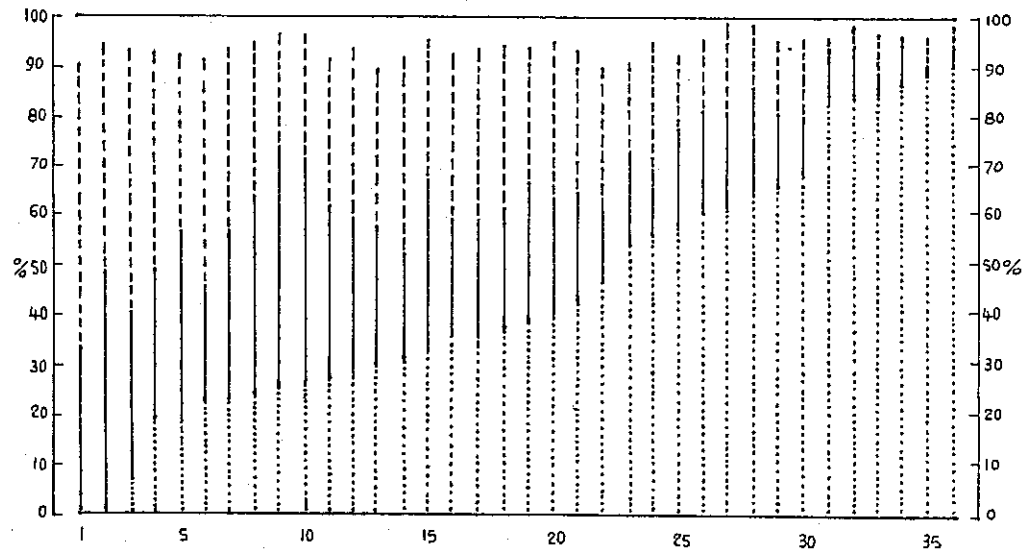
Σχήμα Π47. Παναιτωλικό



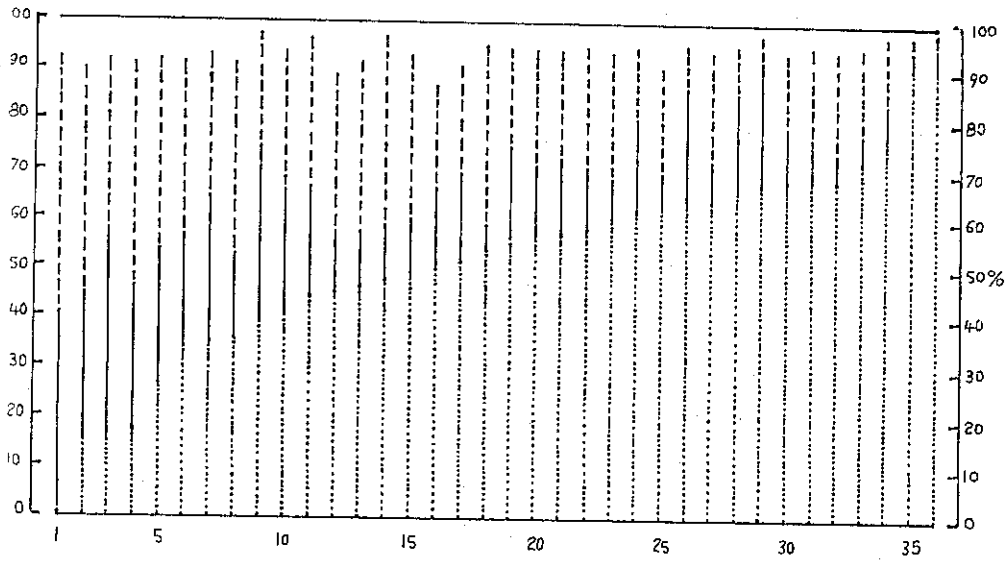
Σχήμα Π46. Εύβοια



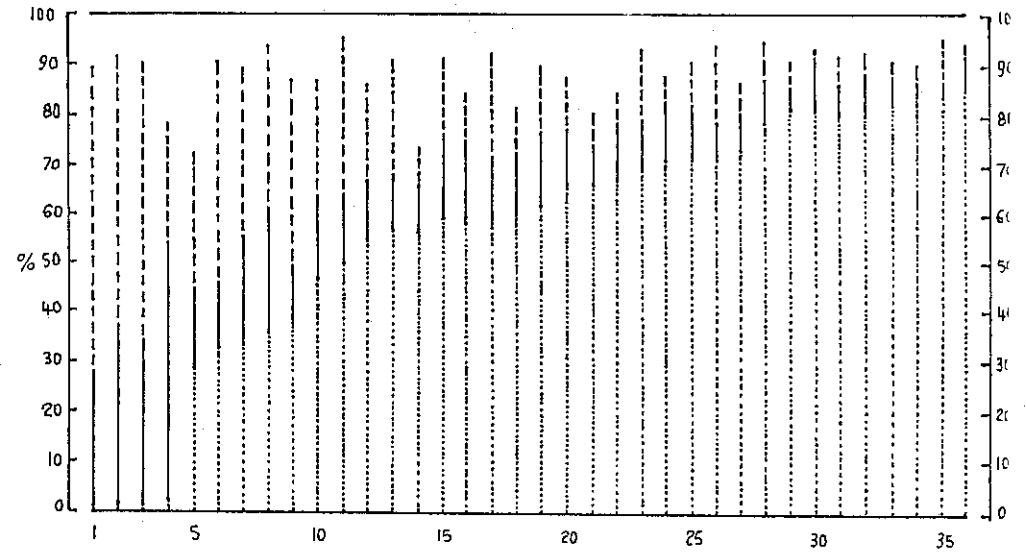
Σχήμα Π48. Φουρνά



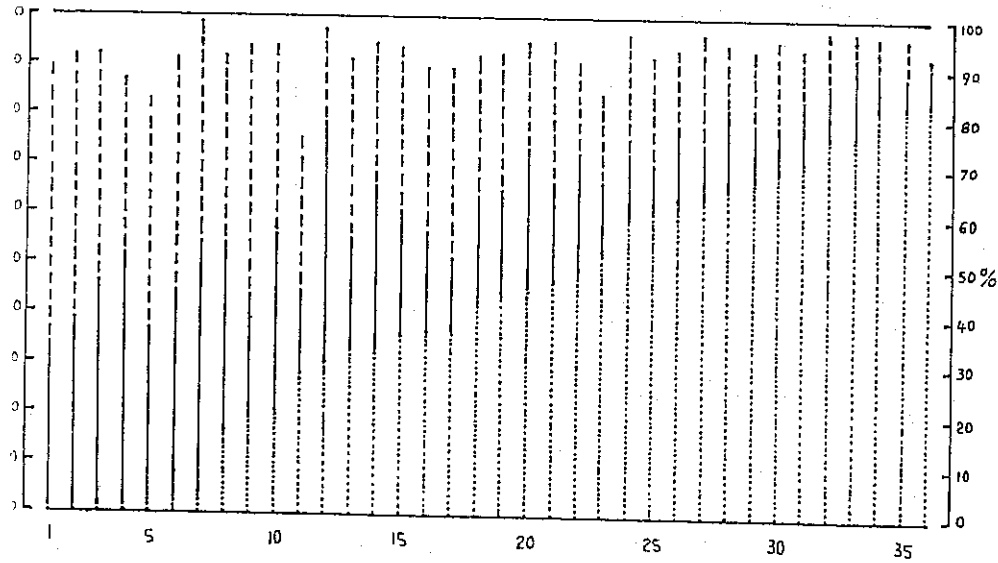
Σχήμα Π49. Ασπροπόταμος



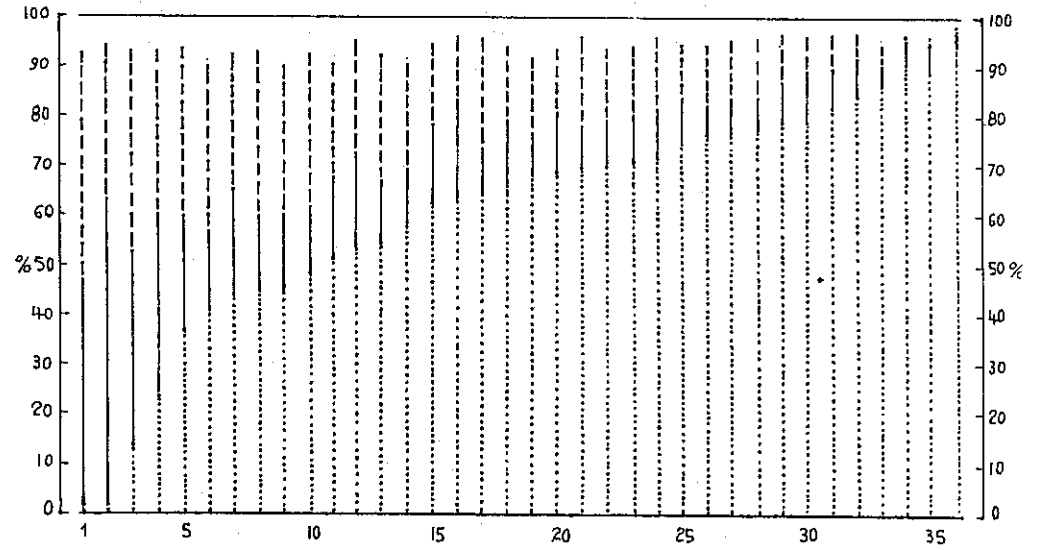
Σχήμα Π51. Άγιο Όρος



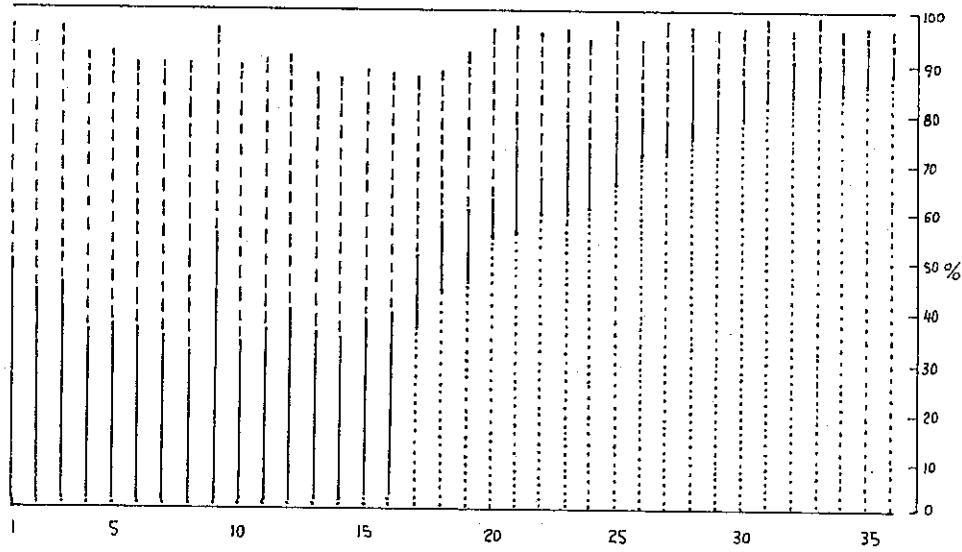
Σχήμα Π50. Κόνιτσα



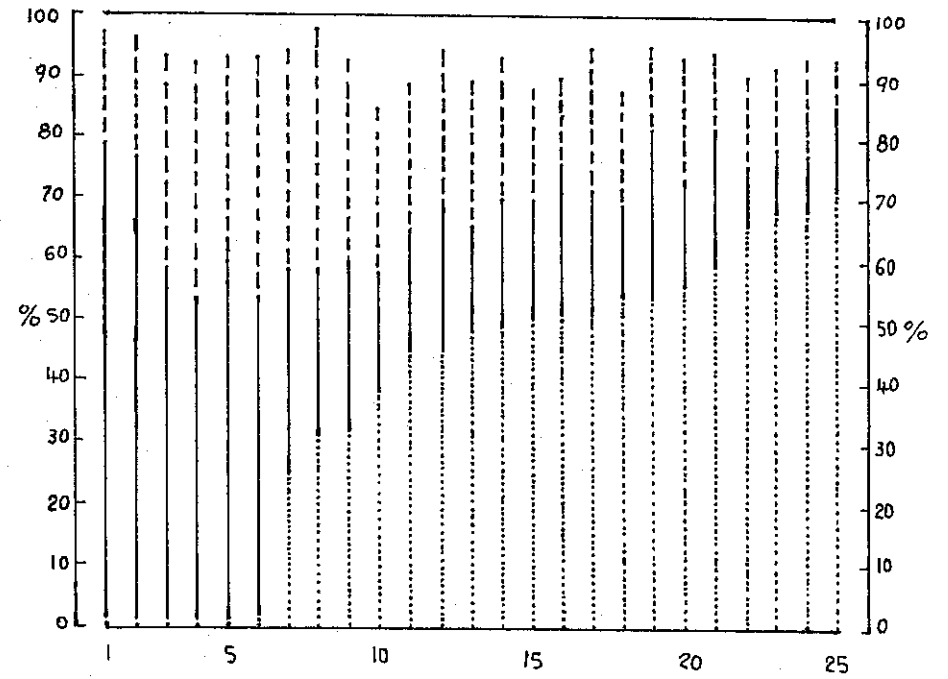
Σχήμα Π52. Πιέρια



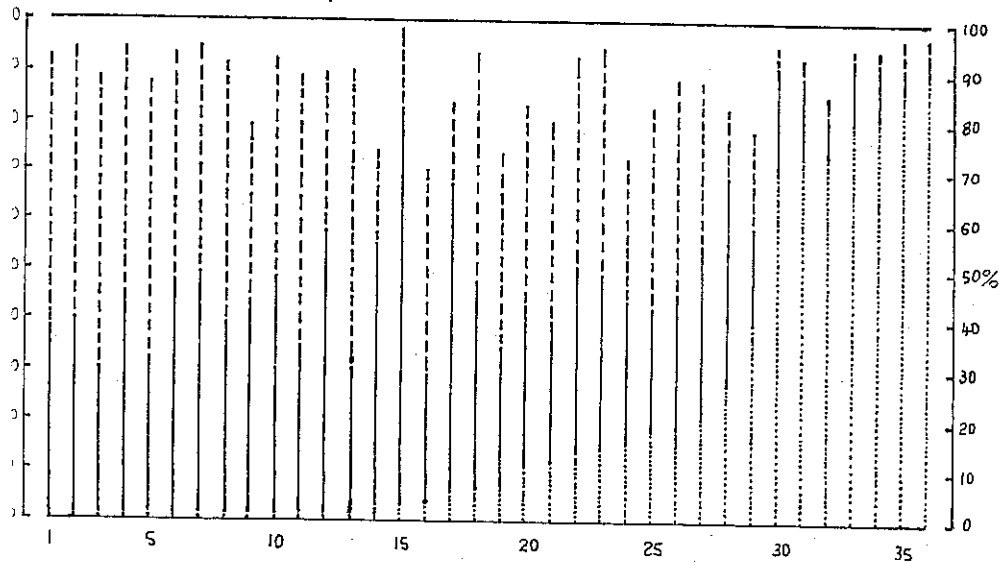
Σχήμα Π53. Αριδαία



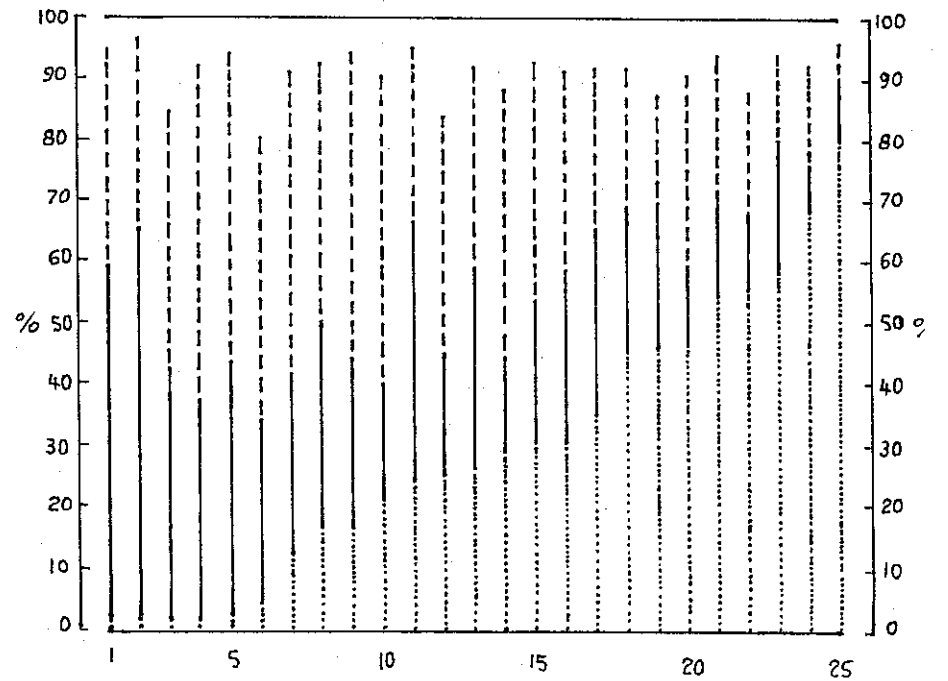
Σχήμα Π55. Equi - Trojani



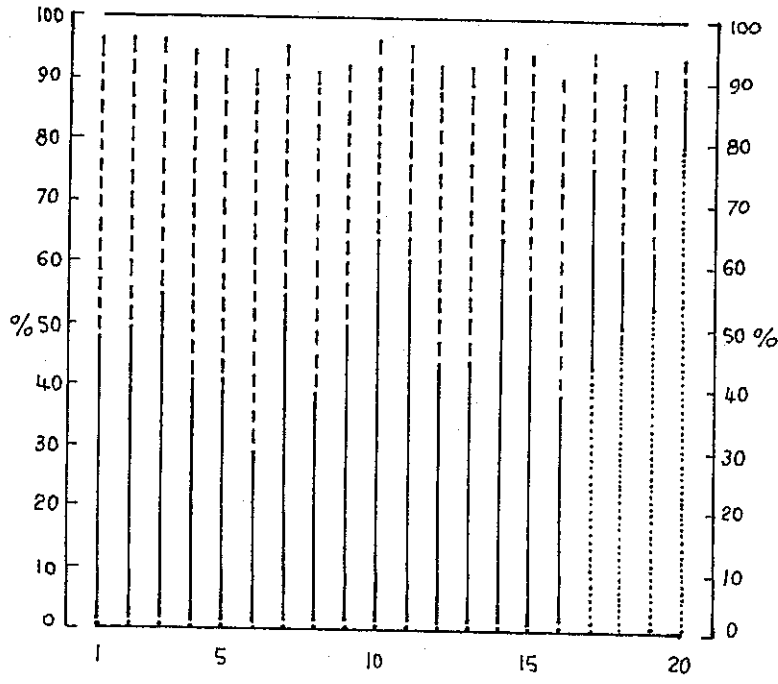
Σχήμα Π54. Abies alba Ιταλίας



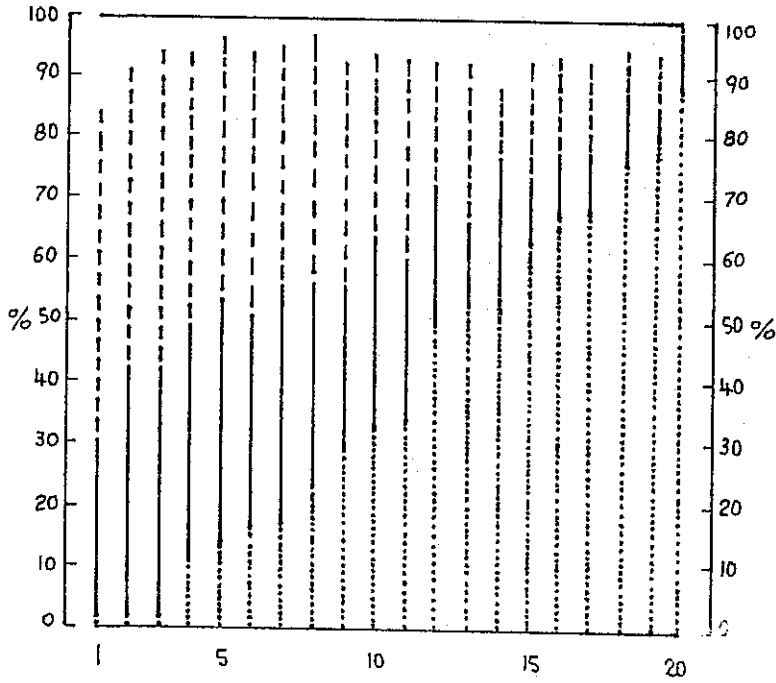
Σχήμα Π56. Οίτη



Σχήμα Π57. Βουλγαρία 3



Σχήμα Π58. Βουλγαρία 4



Πίνακας Π3. Μήτρα 14 X 5 απλών συντελεστών συσχέτισης μορφολογικών και χημικών χαρακτηρισμών

Μορφολογικοί χαρακτήρες	Μήκος βελών (mm)	Πλάτος βελών (mm)	Πάχος βελών (mm)	Μορφή τριπόδας (εφδ)	Μορφή βελών (εφδ)	Βέρες με διπλή σειρά υποβερμικών κνίτρων (n)	Υποβερμικά κνίτρα σε βελών (%)	Οξύτητα βελών (0,1 mm)	Γωνία βελών κάτω επιφ. κάρδου (β°)	Γωνία βελών με τον άξονα κάρδου (α°)	Πυκνότητα τριχών ματος κάρδων	Μορφή άκρου βελών	Πυκνότητα στοιχείων ματος επιφ. βελών
α - pinene	0.009	0.199	-0.002	-0.156	0.045	0.026	0.054	-0.079	-0.004	0.297	0.135	0.166	0.091
β - pinene	-0.026	0.032	0.051	-0.014	0.045	0.073	0.028	0.015	-0.021	0.202	0.055	0.073	0.069
myrcene	-0.120	-0.134	0.245	0.270	0.212	0.217	-0.294	0.295	-0.150	0.088	-0.329	-0.353	-0.223
limonene	0.022	-0.118	-0.057	0.060	-0.069	-0.086	-0.023	0.010	0.071	0.088	-0.078	-0.110	-0.073
β - phellandrene	-0.019	0.004	0.080	0.101	0.020	0.109	-0.008	0.023	-0.030	0.126	-0.025	0.027	0.005

Πίνακας Π4. Μήτρα 14 X 5 συντελεστών μερικής συσχέτισης μορφολογικών και χημικών χαρακτηρισμών

Μορφολογικοί χαρακτήρες	Μήκος βελών (mm)	Πλάτος βελών (mm)	Πάχος βελών (mm)	Μορφή τριπόδας (εφδ)	Μορφή βελών (εφδ)	Βέρες με διπλή σειρά υποβερμικών κνίτρων (n)	Υποβερμικά κνίτρα σε βελών (%)	Οξύτητα βελών (0,1 mm)	Γωνία βελών κάτω επιφ. κάρδου (β°)	Γωνία βελών με τον άξονα κάρδου (α°)	Πυκνότητα τριχών ματος κάρδων	Μορφή άκρου βελών	Πυκνότητα στοιχείων ματος επιφ. βελών
α - pinene	0.176	0.258	0.153	0.366	0.144	-0.236	-0.125	0.102	0.139	0.297	0.167	0.158	0.220
β - pinene	0.166	0.201	0.220	0.402	0.114	-0.227	-0.028	0.148	0.127	0.202	0.171	0.138	0.287
myrcene	0.083	0.085	0.046	0.117	0.067	-0.072	-0.061	0.050	0.015	0.243	-0.040	-0.036	0.033
limonene	0.182	0.253	0.188	0.435	0.137	-0.252	-0.078	0.112	0.164	0.244	0.184	0.122	0.263
β - phellandrene	0.067	0.194	0.115	0.354	0.073	-0.071	-0.038	0.098	0.239	0.126	0.123	0.152	0.161

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Abbott, Helen C. de S. 1887. Comparative chemistry of higher and lower plants. *Amer. Nat.* 21: 719-800.
- Αδαμόπουλος, Α. 1963. Στατιστική. Πανεπιστημιακά παραδόσεις, τεύχος β', Θεσ/νίκη.
- Adams, R.P. 1970. Seasonal variation of terpenoid constituents in natural populations of Juniperus pinchotti Sudw. *Phytochemistry* 9: 397-402.
- Adamović, L. 1909. Die vegetation der erde XI.
- Αλεξάνδρου, Ν., και Γ. Βάρβογλης. 1973. Μαθήματα Οργανικής Χημείας, Θεσ/νίκη.
- Alston, R.E., and B.L. Turner. 1963. Biochemical systematics. Prentice-Hall Inc., New Jersey. 402 pp.
- Anderson, E. 1949. Ingressive hybridization. John Wiley and Sons. Inc., New York. 109 pp.
- Αστέρης, Κ., και Κ. Μάτης. 1978. Η δυνατότης χρησιμοποίησεως του κριτηρίου KRUSCAL - WALLIS εις την δασικήν έρευναν.
- Αθανασιάδης, Ν. 1982. Δασική Φυτοκοινωνιολογία. Γεωπ. και Δασ. Σχολή. Θεσ/νίκη.
- Βαβλιάκης, Ε. 1981. Μελέτη των επιφανειών διάβρωσης καρστικών παγετωδών και περιπαγετωδών μορφών του όρους Μενοικίου στην Α. Μακεδονία από γεωμορφολογικής και μορφογενετικής πλευράς. Διδακτορική διατριβή, Φυσικομαθηματική Σχολή, Α.Π.Θ.
- Bacuzis, E.V., and H.L. Hansen. 1965. Balsam fir; a monographic review. Univ. Minn. Press, Minneapolis. 455 pp.
- Bernard-Dagan, C., C. Fillon, G. Pauly, P. Bararat, and G. Illy. 1971. Les terpenes de Pin maritime: aspects biologiques et genetiques. I. Variabilite de la composition monoterpénique dans un individu, entre individus et entre provenances. *Ann. Sci. For.* 28, 223-258.

- Bickford, C.A., S.C. Clarke, and E.C. Jahn. 1933. A study of the nature of certain firs (Abies) oleoresins. Proceedings of the V Pacific Science Congress. 3941-8.
- Blight, M.M., and I.R.C. McDonald. 1963. Sample reproducibility in Pinus essential oil studies. *New Zealand. J.Sci.* 7: 212-220.
- Βολιώτης, και Ν. Αθανασιάδης. 1971. Δένδρα και θάμνοι. Θεσ/νίκη.
- Campbell, D. 1940. The evolution of the land plants (Embryophyta). Stanford Univ. Press, Stanford Univ. Calif. 731 pp.
- Γκανιάτσας, Κ. 1967. Φυτογεωγραφία. Θεσ/νίκη.
- Coyne, J.F., and G.C. Kieth. 1972. Geographic survey of monoterpenes in loblolly and shortleaf pines. *South Forest Exp. Sta., New Orleans, La.* 12 pp. (U.S. Dep. Agric. Forest Serv. Res. Pap. So-79).
- Cronquist, A. 1973. Chemical plant taxonomy: A generalist's view of a promising specialty, pages 29-40 in: *Chemistry in Botanical Classification*, Academic Press, London 320 pp.
- Dallimore, W., and A.B. Jackson. 1948. A handbook of Coniferae, including Cinkgoaceae. 3rd ed. Edward Arnold and Co., London. 682 pp.
- Dorman, K.W. 1976. The genetics and breeding of southern pines. U.S.D.A., Agric. Handb. 471, 407 p.
- Endlicher, S.F. 1847. Synopsis coniferarum. Scheitlin and Zollikofer, Sangalli 368 pp.
- Erdtman, H. 1963. Some general principles of chemotaxonomy pages 89-125. in T. Swain ed. *Chemical plant taxonomy*. Academic Press. London. 543 pp.
- Φασούλας, Α. 1971. Θεωρία και Προβλήματα Γενετικής. Θεσ/νίκη.
- Flake, R.H., E. Von Rudloff, and B.L. Turner. 1973. Confirmation of a clinal pattern of chemical differentiation in Juniperus virginiana from terpenoid in *Recent Advances in Phytochem.* vol. 6.
- Foote, P.A., and N.T. Mirov. 1934. A photochemical investigation

of the oleoresin of *Pinus monticola* Dougl. J. Amer. Assoc. Sci. Ed. 22: 828-834.

171

- orde, M. B. 1964. Inheritance of turpentine composition in *Pinus attenuata* X *radiata* hybrids. New Zealand J. Botany 2, 53-59.
- Franco, J. de Amaral. 1950. Abetos. An. Inst. Agron. (Lisboa) 17: 1-260.
- Gansel, Ch.R., and A.E. Squillace. 1976. Geographic variation of monoterpene in cortical oleoresin of slash pine. *Silvae Genetica* 25, (5-6) 149-232.
- Habeck, J.R., and T.W. Weaver. 1969. A chemosystematic analysis of some hybrid spruce (*Picea*) populations in Montana. Can. J. Bot. 47: 1565-1570.
- Hagedorn, J. 1969. Beiträge zur Quartärmorphologie griechischer Hochgebirge. Göttinger geographische abhandlungen, H. 50.
- lanover, J.W., and M.M. Furniss. 1966. Monoterpene concentration in Douglas-fir in relation to geographic location and resistance to attack by the Douglas-fir beetle. U.S.F.S. Res. Paper NC-6, 23-28. North Central For. Exp. Sta.
- _____. 1966a. Genetics of terpenes. I. Gene control of monoterpene levels in *Pinus monticola* Dougl. Heredity 21: 73-84.
- _____. 1966b. Environmental variation in the monoterpenes of *Pinus monticola* Dougl. *Pytochemistry* 5: 713-717.
- _____. 1966c. Inheritance of 3-carene concentrations in *Pinus monticola*. *Forest Sci.* 12 (4): 447-450.
- _____. 1971. Genetic variances and interrelationships of monoterpene concentration in *Pinus monticola* Dougl. *Heredity* 27 (2): 237-245.
- larborne, J.B. 1967. Comparative Biochemistry of the Flavonoids, London, Academic Press, Inc.
- leegnauer, R. 1962. Chemotaxonomy der Pflanzen, Basel and Stuttgart Birkhauser Verlag.
- leywood, V.H. 1973. The role of chemistry in plant systematics. Pure and appl. chem. 34 (355).
- iltunen, R. et al. 1978. Monoterpene composition of needle oil in *Pinus Kesiya* Roule ex Gordon. *Commun. Inst. For. Fenn.* 94 (1): 1-9.
- Hotelling, H. 1954. Multivariate analysis. In: Statistics and mathematics in biology. p.67-80. Iowa State college Press, Amer. Iowa.
- Houcal, D. 1976. Terpene and morphological variation in the grand fir hybrid complex. University of Idaho, Ph.D. Thesis, 207pp.
- Hrutfiord, B.F., and S.W. Hopley, and R.I. Gora. 1974. Monoterpenes in Sitka spruce: within tree and seasonal variation. *Phytochemistry* (Oxf.) 13 (10): 2167-2170.
- Hughes, R., and D. Lindley. 1955. Application of biometric methods to problems of classification in ecology. *Nature, land.* 175: 806-807.
- Hunt, R.S., and E. Von Rudloff. 1974. Chemosystematic studies in the genus *Abies*. I. Leaf and twig oil analysis of alpine and balsam firs. *Can.J.Bot.* 52 (3): 477-483.
- Juvonen, S. 1966. Über die terpenbiosynthese-beeinflussenden Faktoren in *Pinus sylvestris* L. *Acta Fenn.* 71, 1-92.
- Klaehn, F., and J. Winieski. 1962. Interspecific hybridization in the genus *Abies*. *Silvae Genetica* 11 (5-6) 130-142.
- Κοντός, Π. 1921. Ελληνική δασοκομία. Αθήναι
- Lee, J., and P. Kaltsikes. 1973. The application of Mahalanobis's generalized distance to measure genetic divergence in durum wheat. *Euphytica* 22: 124-131.
- Lester, D.T. 1974. Geographic variation in leaf and twig monoterpenes of Balsam fir. *Can.J.For.Res.* 4: 55-60.
- Liu, Tang-Shui. 1971. A monograph of the genus *Abies*. Dept. For. Coll. Agric. Nat. Taiwan Univ. Taipei, Taiwan, China. 608 pp.
- Μαρίνος, Γ., και Ελ. Σακελλαρίου-Μανέ. 1964. Δελτίον της Ελληνικής Γεωλογικής Εταιρίας. Τόμος 6 (1) Αθήνα 1965.
- Mattfeld, J. 1925. Die in Europa und dem Mittelmeergebiet wilmachsenden Tannen. *Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges.* 35: 1-37.
- Mattfeld, J. 1927. Aus Wald und Macchie in Griechenland. *Mitt. d. Deutsch. Dendrol. Ges.*
- Mattfeld, J. 1930. Über hybridogene Sippen der Tannen, nachgewiesen

- an den Formen der Balkan Halbinsel. Stuttgart.
- McNair, J.B. 1929. The taxonomic and climatic distributions of oils, fats, and waxes in plants. *Amer. J. Bot.* 16, 832 pp.
- . 1935. Angiosperm phylogeny on a chemical basis. *Bull. Torrey Bot. Club.* 62. 515 pp.
- Mergen, F., and J. Butley. 1964. *Abies* Karyotype Analysis. *Silvae Genetica* 13: 63 - 68.
- Mirov, N.T. 1948. The terpenes (in relation to the biology of genus *Pinus*). *Amer. Rev. Biochem.* 17: 521 - 540.
- Mirov, N.T. 1956. Composition of turpentines of Lodgepole X jack pine hybrids. *Can. J. Bot.* 34: 443 - 457.
- Mirov, N.T. 1958. Distribution of turpentine components among species of the genus *Pinus*. In: *The physiology of Forest Trees.* pp. 251 - 268. New York: Ronald Press.
- Mirov, N.T. 1961. Composition of gum turpentines of pines. U.S. Dept. Agric. Forest Service Techn. Bull. 1239, 158 pp.
- Mirov, N.T. 1963. Chemistry and plant taxonomy. *Lloydia* 26, 117-124.
- Mosimann, J. 1962. On the compound multinomial distribution, the multivariate β -distribution, and correlations among proportions. *Biom.* 49 (1 and 2), 65 - 82.
- Moss, E.H. 1959. *Flora of Alberta.* Univ. Toronto Press, Toronto. 546 pp.
- Moulalis, D., and M. Illies. 1975. Vergleichende zytologische Untersuchungen der Chromosomenstruktur von *Abies borissii regis* Mattf., *A. Cephalonica* Loud. und *alba* Mill. *Silvae Genetica* 24 (4): 115 - 118.
- Μουλόπουλος, Χρ. 1951. Ειδική Δασοκομική. Γεωπ. και Δασολ. Σχολή, Θεσ/νίκη.
- Μπασιώτης, Κ.Β. 1956. Τα Δάση Ελάτης εν Ελλάδι. Επιστ. Επετ. Γεωπ. και Δασολ. Σχολής, Παράρτημα: 1 - 89. Θεσ/νίκη.
- Namkoong G. 1963. Comparative analyses of introgression in two pine species. North Carolina St. Col. Ph.D. Thesis 76 pp.
- Ντάφης, Σπ. 1972. Δασική Φυτοκοινωνιολογία. Θεσ/νίκη.
- Ντάφης, Σπ. 1973. Ταξινόμησης της δασικής βλαστήσεως της Ελλάδος. Επιστ. Επετ. Γεωπ. και Δασολ. Σχολής, Τόμος ΙΕ' (3): 75 - 90.
- Ogilvie, R.T., and E.Von Rudloff. 1968. Chemosystematic studies in the genus *Piceae* (Pinaceae). IV. The introgression of white and Engelmann spruce as found along the Bow River. *Can. J. Bot.* 46: 901 - 908.
- Panagiotidis, N.D. 1965. Tannenplender wälder in Griechenland. *Forstwissen shaftliche. Forschungen, Heft* 21: 1 - 97.
- Panetsos, K.P. 1975. Monograph of *Abies cephalonica* Loudon. Yugosl. Academy of Science, *Annales Forestales* Vol. V11/1: 1 - 22.
- Πανέτσος, Κ.Π. 1976. Ποικιλότης χαρακτήρων των κώνων και σπόρων της Ελληνικής ελάτης (*Abies cephalonica* Loudon). *Το Δάσος* 73-74: 17 - 23.
- Πανέτσος, Κ.Π. 1979. Γενετική και βελτίωση δασοπονικών ειδών. Θεσ/νίκη.
- Panetsos, K.P. 1981. Monograph of *Pinus halepensis* (Mill) and *P. Brutia* (Ten.) *Annales Forestales, Zagreb.*
- Παπαϊωάννου, Ι. 1957. Το μοσχοέλατο (*Pinus heldreichii* Christ). *Το Βουνό:* 97 - 110.
- Pauly, G., and E.Von Rudloff. 1971. Chemosystematic studies in the genus *Pinus*: The leaf oil of *Pinus contorta* var. *latifolia*. *Can. J. Bot.* 49: 1201 - 1210.
- Pauly, G., M. Gleizes, and C. Bernard-Dagan. 1973. Identification des constituants de l'essence des aiguilles de *Pinus pinaster*. *Phytochemistry* 12, 1395 - 1398.
- Philippson, A. 1958. *Die Griechischen Landschaften* 2 (2) Frankfurt.
- Rao, C.R. 1948. The utilization of multiple measurements in problems of biological classification. *J. R. Statist. Soc., Ser. B* (10): 159.
- Rao, C.R. 1952. *Advanced statistical methods in biometric research.* Wiley, New York. 390 pp.
- Rieger, R., A. Michaelis, M.M. Green. 1968. *A Glossary of Genetics and Cytogenetics.* Third edition, Springer Verlag, Berlin, New York 507 pp.

- Roberts, D.R. 1968. Effect of wounding on the composition of slash pine oleoresin: a preliminary report. Assoc. Southeast. Biol. Bull. 15, 53 (Abstr.).
- Roberts, D.R. 1970. Within tree variation of monoterpene hydrocarbon composition of slash pine oleoresin. *Phytochemistry* 9: 809-815.
- Rudloff, von E. 1961. Gas-liquid chromatography of terpenes. Part IV. The analysis of the volatile oils of the leaves of eastern white cedar. *Can. J. Chem.* 39, 1200-1206.
- Rudloff, von E. 1962. Gas-liquid chromatography of terpenes. Part V. The volatile oils of the leaves of black, white and Colorado spruce. *Tappi, J. Tech. Assoc. Pulp Paper Ind.* 45:181-184.
- _____. 1964. Gas-liquid chromatography of terpenes. Part X. The volatile oils of the leaves of Sitka and Engelmann spruce. *Can. J. Chem.* 42, 1057-1062.
- _____. 1966. Gas-liquid chromatography of terpenes. Part XIV. The chemical composition of the volatile oils of the leaves of *Picea rubens* Sarg. and chemotaxonomic correlations with other North American spruce species. *Phytochemistry* 5:331-341.
- _____. 1967a. Chemosystematic studies in the genus *Picea* (Pinaceae). I. Introduction. *Can. J. Bot.* 45: 891-901.
- _____. 1967b. Chemosystematic studies in the genus *Picea* (Pinaceae). II. The leaf oil of *P. glauca* X *P. mariana*. *Can. J. Bot.* 45: 1703
- _____ and A.R. Vinutha. 1968. Gas-liquid chromatography of terpenes. Part XVII. The volatile oil of the leaves of *Juniperus virginiana* L. *Can. J. Chem.* 46: 3743-3750.
- _____. 1968. Gas-liquid chromatography of terpenes. Part XVI. The volatile oil of the leaves of *Juniperus ashei* Buckholtz. *Can. J. Chem.* 46: 679-683.
- _____ and M.J. Holst. 1968. Chemosystematic studies in the genus *Picea* (Pinaceae). III. The leaf oil of a *Picea glauca* x *mariana* hybrid (Rosendahl spruce). *Can. J. Bot.* 46: 1-4.

- Rudloff, von E., and V.K. Sood. 1969. Gas-liquid chromatography of terpenes. XVIII. The volatile oil of the leaves of *Juniperus communis* L. *Can. J. Chem.* 47: 2081-2086.
- _____. 1969. Scope and limitations of gas chromatography of terpenes in chemosystematic studies. Pages 127-162. in M.K. Seikel and V.C. Runeckles, ed. *Recent advances in Phytochemistry*. Vol. 2. Appenlton-Century-Crofts. New York.
- _____, R.M. Flake, and B.L. Turner. 1969. Quantitative studies of clinal variation in *Juniperus virginiana* using terpenoid data. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 64 (2): 487-494.
- _____. 1972a. Chemosystematic studies in the genus *Pseudotsuga*. I. Leaf oil analysis of the coastal and Rocky Mountain varieties of Douglas fir. *Can. J. Bot.* 50: 1025-1040.
- _____. 1972b. Seasonal variation in the composition of the volatile oil of the leaves, buds and twigs of white spruce (*Picea glauca*). *Can. J. Bot.* 50: 1595-1603.
- _____. 1972c. Chemosystematic studies in the genus *Pseudotsuga*. II. Variation in the terpene composition of the volatile oil of Douglas fir. *Pure Appl. Chem.* 34 (3): 172-188.
- _____. 1973a. Chemosystematic studies in the genus *Pseudotsuga*. III. Population differences in British Columbia as determined by the volatile leaf oil analysis. *Can. J. For. Res.* 3 (3): 443-452.
- _____. 1973b. Geographical variation in the terpenes composition of the leaf oil of Douglas fir. *Pure Appl. Chem.* 34: 401-410.
- Sakai, K.I., S. Hayashi, and K. Tomita. 1975. Genetics in natural stands of forest trees. *Sabrao Journal* 7 (2): 137-146.
- Sargent, C.S. 1926. *Manual of the trees of North America*. Vol. 12. Houghton, Mifflin Co., Boston. 910 pp.
- Schorger, A.W. 1913. An examination of the oleoresin of some western pines. *U.S.F.S. Bull.* 119, 36 pp.

- Schwartz, C.J. 1936a. The leaf oil of Washington conifers: Abies grandis. Amer. J. Pharm. 108 (4): 152 - 156.
- Schwartz, C.J. 1936b. The leaf oil of Washington conifers: Abies lasiocarpa. Amer. J. Pharm. 108 (5): 197 - 200.
- Shaw, A.C. 1953. The essential oil of Abies balsamea (1.) Mill. Can. J. Chem. 31: 193 - 199
- Simonson, J.L., and M.G. Rau. 1922. The essential oil from oleoresin of Pinus excelsa. Indian Forest Records 9(4): 116 - 122.
- Simonson, J.L., and M.G. Rau. 1923. The essential oil from the oleoresin of Pinus gerardiana Wall. Indian. Forest Records 9(10): 345 - 348.
- Smedman, L.A., K. Snajberk, and E. Zavarin. 1969. Oxygenated monoterpenoids and sesquiterpenoid hydrocarbons of the cortical turpentine from different Abies species. Phytochemistry 8: 1471 - 1479.
- Smedman, L.A., E. Zavarin, and R. Teranishj. 1969. Composition of oxygenated monoterpenoids and sesquiterpenoid hydrocarbons from the cortical oleoresin of Abies magnifica A. Munn. Phytochemistry 8:1456 - 1470.
- Smith, R.H. 1964. Perennial constancy of the monoterpene synthesis in the wood oleoresin of Pinus ponderosa. Nature 202 (4927) 107 - 108.
- Smith, R.H. 1968. Intra-tree measurement of the monoterpene composition of Ponderosa pine xylen resin. For. Sci.14 (4):418 - 419.
- Sneath, P., and R. Socal. 1973. Numerical taxonomy. W.H. Freeman and Co., 573 pp.
- Stairs, G.R. 1969. Monoterpene composition in Larix. Silva Genet. 17: 182 - 186.
- Stebbins, G.L. 1950. Variation and Evolution in Plants. Columbia Univ. Press. New York 643 pp.
- Stebbins, G.L. 1971. Processes of organic evolution. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, N. Jersey, 3rd edition.
- Steel, R., and J. Torrie. 1960. Principles and Procedures of statistics. MacGraw-Hill Book Co.Inc. N.Y. 481 pp.
- Squillace, A.E., and G.S. Fisher. 1966. Evidence of the inheritance of turpentine composition in Slash pine. U.S. For. Serv. Paper NC - 6, 53 - 60. North Central For. Exp. Station.
- Squillace, A.E. 1971. Inheritance of monoterpene composition in cortical oleoresin of slash pine. Forest Sci. 17, 381 - 387.
- Squillace, A.E. 1976. Analyses of monoterpenes of conifers by gas-liquid chromatography. In: Modern Methods in Forest Genetics. Ed. J. P. Miksche. Springer Verlag, New York, Chapter 6. (pp.120 - 157) 288 pp.
- Swain, T. 1963. Chemical plant taxonomy. Acad. Press, London. 543 pp.
- Theophrastus. 1948. Enquiry into Plants. Vol. I and II. Harvart Un. Press and W. Heinemann LTD London. (Greek with English translation).
- Thor, E., and P.E. Barnett. 1974. Taxonomy of Abies in the southern Appalachians: Variation in balsam monoterpenes and wood properties. For. Sci. 20 (1): 32 - 40.
- Thorin, J., and H. Nommik. 1974. Monoterpenes composition of cortical oleoresin from different clones of Pinus sylvestris. Phytochemistry. (Oxf) 13 (9): 1879 - 1882.
- Tischler, G. 1927. Pflanzliche Chromosomen - Zahlen. Tab. Biol. Berlin.
- Τσουμής, Γ. και Ν. Αθανασιάδης. 1981. Συστηματική Δασική Βοτανική. Θεσσαλονίκη.
- Turner, B.L. 1969. Chemosystematics: recent developments. Taxon, 18, 134
- Turrill, W.B. 1929. The plant life of Balkan Peninsula. Oxford.
- Tusko, F.F. 1963. A study of variability of certain Douglas - fir populations in British Columbia. Ph.D. thesis. Dept. Biol. Bot. Univ. B.C., Vancouver. b.c.
- Uhl, A.H. 1935. Non-heptane constituents of digger pine (P. sabiniana). Amer. Phar. Assoc. Jour. 24: 380 - 82.

- Viguie, M., and H. Gaussen. 1928 - 29. Revision du genre *Abies*. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse 57: 369 - 434; 58: 245 - 564.
- Wang, Chi - Wu. 1961. The forest of China, with a survey of grasslands and desert vegetation. Publ. Maria Moore Cabot Found. Harvard Univ. 5. 313 pp.
- Wilkinson, R.C., J.W. Hanover, J.W. Wright, and R.H. Flake. 1971. Genetic variation in the monoterpene composition of white spruce. For. Sci. 17 (1): 83 - 90.
- Wright, J.W. 1962. The genetics of forest tree improvement. FAO, Rome.
- Zavarin, E., and K. Snajberk. 1965. Chemotaxonomy of the genus *Abies*. I. Survey of the terpenes present in *Abies balsam*. Phytochemistry 4: 141 - 148.
- Zavarin, E. 1968. Chemotaxonomy of the genus *Abies* - II. Within tree variation of the terpenes in cortical oleoresin. Phytochemistry 7: 92 - 107.
- _____, W.B. Critchfield, and K. Snajberk. 1969. Turpentine composition of *Pinus contorta* x *Pinus banksiana* hybrids and hybrid derivative. Can. J. Bot. 47: 1443 - 1453.
- _____, K. Snajberk, T. Reichert, and E. Tsien. 1970. On the geographic variability of the monoterpenes from the cortical blister oleoresins of *Abies lasiocarpa*. Phytochemistry 9: 377 - 395.
- _____, L. Lawrence, and M.C. Thomas. 1971. Compositional variations of leaf monoterpenes in *Cupressus macrocarpa*, *C. pygmaea*, *C. goveniana*, *C. abramsiana* and *C. sargentii*. Phytochemistry 10, 379 - 393.
- _____, F.W. Cobb, J. Borget, and H.W. Barber. 1971. Variation of the *Pinus ponderosa* needle oil with season and needle age. Phytochemistry 19: 3107 - 3114.
- _____, W.B. Critchfield, and K. Snajberk. 1971. Composition of the cortical and phloem monoterpenes of *Abies lasiocarpa*. Phytochemistry 10: 3229 - 3237.

- _____, and K. Snajberk. 1972. Geographic variability of monoterpenes from *Abies balsamea* and *Abies fraseri*. Phytochemistry 11: 1407 - 1421.
- _____, and K. Snajberk. 1973a. Variability of the wood monoterpenes from *Pinus aristata*. Biochem. Sys. 1(1): 39 - 44.
- Zavarin, E., and K. Snajberk. 1973b. Geographic variability of the monoterpenes from cortex of *Pseudotsuga menziessii*. Pure Appl. Chem. 34 (3/4): 411 - 433.
- Zavarin, E., K. Snajberk, and W.B. Critchfield. 1973. Monoterpene variability of *Abies amabilis* cortical oleoresin. Biochem. System. 1: 87 - 93.
- Zoller, H. 1960. Pollenanalytische Untersuchungen zur Vegetationsgeschichte der insubrischen Schweiz. Denkschr. schweiz. naturforsch. Ges. 83(2), Zurich.