

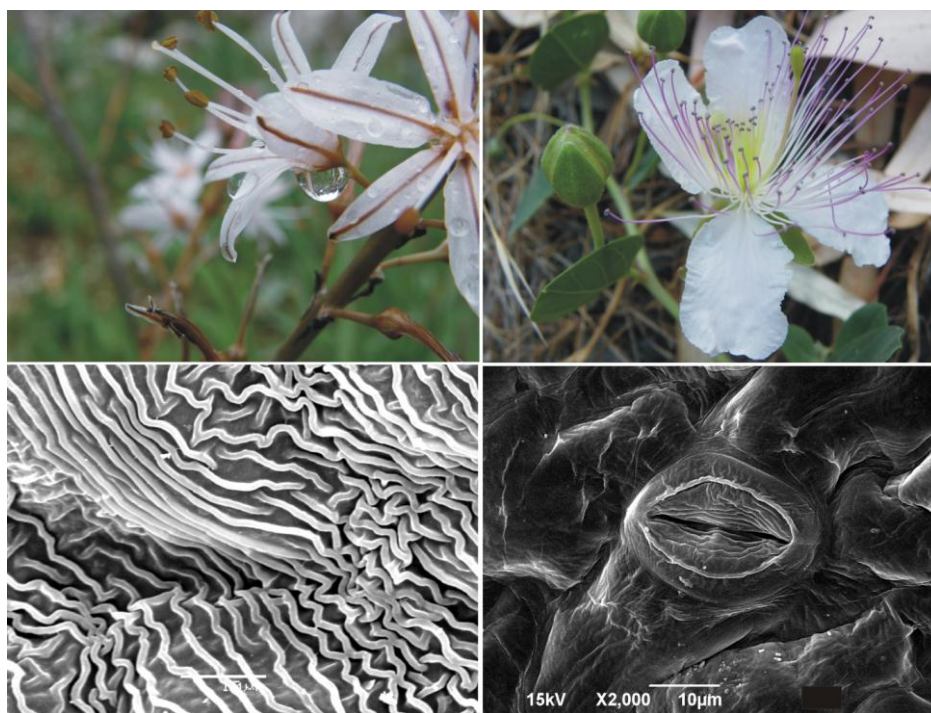
ΕΘΝΙΚΟΝ ΚΑΙ ΚΑΠΟΔΙΣΤΡΙΑΚΟΝ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟΝ

ΑΘΗΝΩΝ

ΤΜΗΜΑ ΒΙΟΛΟΓΙΑΣ

ΤΟΜΕΑΣ ΒΟΤΑΝΙΚΗΣ

Βιομημητική και υδατική κατάσταση φυτικών ιστών

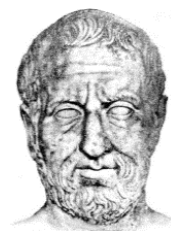


Διδακτορική Διατριβή

Χρυσάνθη Χειμών

Αθήνα 2015

Εικόνες εξωφύλλου. Πάνω αριστερά: Άνθη *Asphodelus ramosus*. Πάνω δεξιά: Ανθικός οφθαλμός και άνθος *Capparis spinosa*. Κάτω αριστερά: Ηλεκτρονιοφωτογραφία λευκής περιοχής τεπάλων *Asphodelus ramosus*. Κάτω δεξιά: Ηλεκτρονιοφωτογραφία επιφάνειας πετάλων *Capparis spinosa* όπου διακρίνεται ένα στόμα.



ΕΘΝΙΚΟΝ ΚΑΙ ΚΑΠΟΔΙΣΤΡΙΑΚΟΝ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟΝ

ΑΘΗΝΩΝ

ΤΜΗΜΑ ΒΙΟΛΟΓΙΑΣ

ΤΟΜΕΑΣ ΒΟΤΑΝΙΚΗΣ

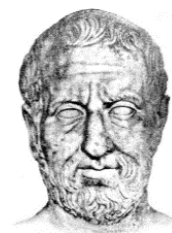
Βιομημητική και υδατική κατάσταση φυτικών ιστών



Διδακτορική Διατριβή

Χρυσάνθη Χειμώνα

Αθήνα 2015



NATIONAL AND KAPODISTRIAN UNIVERSITY OF
ATHENS

FACULTY OF BIOLOGY

DEPARTMENT OF BOTANY

Biomimetics and water status of plant tissues

Ph.D. Thesis

Chrysanthi Chimona

Athens 2015

Τριμελής Συμβουλευτική Επιτροπή

1. Σοφία Ριζοπούλου, Αναπληρώτρια Καθηγήτρια, Τμήμα Βιολογίας, ΕΚΠΑ
(επιβλέπουσα)
2. Παναγιώτης Αποστολάκος, Καθηγητής, Τμήμα Βιολογίας, ΕΚΠΑ
3. Ελένη Σκαλτσά, Καθηγήτρια, Τμήμα Φαρμακευτικής, ΕΚΠΑ

Επταμελής Εξεταστική Επιτροπή

1. Αποστολάκος Παναγιώτης, Καθηγητής, Τμήμα Βιολογίας, ΕΚΠΑ
2. Γεωργίου Κυριάκος, Αναπληρωτής Καθηγητής, Τμήμα Βιολογίας, ΕΚΠΑ
3. Θάνος Κωνσταντίνος, Καθηγητής, Τμήμα Βιολογίας, ΕΚΠΑ
4. Παпасιδέρη Ισιδώρα, Καθηγήτρια, Τμήμα Βιολογίας, ΕΚΠΑ
5. Ριζοπούλου Σοφία, Αναπληρώτρια Καθηγήτρια, Τμήμα Βιολογίας, ΕΚΠΑ
6. Σκαλτσά Ελένη, Καθηγήτρια, Τμήμα Φαρμακευτικής, ΕΚΠΑ
7. Χριστοδουλάκης Νίκος, Αναπληρωτής Καθηγητής, Τμήμα Βιολογίας, ΕΚΠΑ

Η παρούσα έρευνα έχει συγχρηματοδοτηθεί από την Ευρωπαϊκή Ένωση (Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο - ΕΚΤ) και από εθνικούς πόρους μέσω του Επιχειρησιακού Προγράμματος «Εκπαίδευση και Δια Βίου Μάθηση» του Εθνικού Στρατηγικού Πλαισίου Αναφοράς (ΕΣΠΑ) – Ερευνητικό Χρηματοδοτούμενο Έργο: Ηράκλειτος ΙΙ . Επένδυση στην κοινωνία της γνώσης μέσω του Ευρωπαϊκού Κοινωνικού Ταμείου.



«Η έγκριση Διδακτορικής Διατριβής από τη Σχολή Θετικών Επιστημών του Εθνικού και Καποδιστριακού Πανεπιστημίου Αθηνών δεν υποδηλώνει αποδοχή των γνώμων του συγγραφέα»

(Ν. 5343/1932, άρθρο 202)

ΠΡΟΛΟΓΟΣ

Η παρούσα διδακτορική διατριβή πραγματοποιήθηκε στον Τομέα Βοτανικής του Τμήματος Βιολογίας του Εθνικού και Καποδιστριακού Πανεπιστημίου Αθηνών κατά την διάρκεια των ετών 2009-2015. Μεγάλο τμήμα των πειραμάτων και μετρήσεων έλαβε χώρα σε εργαστήρια συνεργαζόμενων ερευνητικών ομάδων, γεγονός που μου προσέφερε την ευκαιρία να γνωρίσω διαφορετικές «σχολές» σκέψης, καθώς και την διαφορετική προσέγγιση των ερευνητικών αντικειμένων.

Η εμπειρία της διεπιστημονικής συνεργασίας δεν θα ήταν εφικτή, αν η Αναπληρώτρια Καθηγήτρια κ. Σοφία Ριζοπούλου, και επιβλέπουσα της διδακτορικής μου διατριβής, δεν ενστερνιζόταν την διαρκή αναζήτηση νέων ερευνητικών πεδίων, προσφέροντας την ευκαιρία σε αρκετούς φοιτητές και φοιτήτριες να επισκεφθούν άλλα εργαστήρια και να καταπιαστούν με καινούρια γι' αυτούς επιστημονικά αντικείμενα. Θέλω λοιπόν να ευχαριστήσω την κ. Ριζοπούλου για την διεύρυνση των οριζόντων μου, για την καθοδήγησή της στα άγνωστα ερευνητικά μονοπάτια, για την υπομονή της στο πέρας των έξι χρόνων και την κατανόησή της στην προσπάθειά μου να ισορροπήσω τις απαιτήσεις της εκπόνησης της διατριβής με τις οικογενειακές μου υποχρεώσεις.

Επίσης θέλω να ευχαριστήσω τον Καθηγητή κ. Παναγιώτη Αποστολάκο, μέλος της τριμελούς συμβουλευτικής επιτροπής, για τις συμβουλές του κατά την επεξεργασία και ερμηνεία των αποτελεσμάτων, ειδικά όσον αφορά τα μορφολογικά δεδομένα. Ευχαριστώ πολύ την κ. Ελένη Σκαλτσά, Καθηγήτρια στο Τμήμα Φαρμακευτικής και μέλος της συμβουλευτικής επιτροπής, για την πολύ καλή συνεργασία που έχουμε αναπτύξει εδώ και χρόνια και για την στήριξή της κατά την διάρκεια εκπόνησης της διατριβής.

Επιπλέον θα ήθελα να ευχαριστήσω την επταμελή εξεταστική επιτροπή για τον χρόνο που διαθέτουν για την κρίση της παρούσας εργασίας. Ιδιαίτερα θα ήθελα να ευχαριστήσω τον Καθηγητή κ. Κώστα Θάνο, και τον Αναπληρωτή Καθηγητή κ. Κυριάκο Γεωργίου, για την παρουσία τους στις παρουσιάσεις των εκθέσεων προόδου της διατριβής, για τις παρατηρήσεις τους και τα σχόλιά τους, τα οποία βοήθησαν στην βελτίωση της εργασίας μου. Θέλω να ευχαριστήσω τον Αναπληρωτή Καθηγητή κ. Νίκο Χριστοδουλάκη, για τις διευκρινήσεις του σε ερωτήματα που ανέκυψαν κατά την εκπόνηση της διατριβής. Ευχαριστώ την Καθηγήτρια κ. Ισιδώρα Παπασιδέρη για τον χρόνο που διαθέτει για την κρίση της διατριβής αυτής.

Ευχαριστώ θερμά την Λέκτορα κ. Μαρία-Σόνια Μελετίου-Χρήστου, για την στήριξή της σε καθημερινή βάση όλα τα χρόνια εκπόνησης της διατριβής, για τις συμβουλές της σε ζητήματα θεωρητικά όσο και πειραματικά. Εκτιμώ ιδιαίτερα την συμβολή της στην εξέλιξη της διδακτορικής μου διατριβής. Ευχαριστώ τον Επίκουρο Καθηγητή κ. Φάνη Κωνσταντινίδη, για τις διευκρινήσεις του σε ζητήματα συστηματικής των φυτών.

Η εργασία αυτή δεν θα είχε πραγματοποιηθεί χωρίς την συνδρομή του Καθηγητή κ. Κώστα Φωτάκη, Διευθυντή του Ιδρύματος Τεχνολογίας και Έρευνας (ΙΤΕ) στο Ηράκλειο, στην Κρήτη. Η στήριξή του στην ανάπτυξη διεπιστημονικών συνεργασιών και το «άνοιγμα» των εργαστηρίων του ΙΤΕ σε φοιτητές και φοιτήτριες άλλων επιστημονικών κλάδων μου έδωσε την ευκαιρία να γνωριστώ με τεχνολογικές εφαρμογές. Ταυτόχρονα ευχαριστώ πολύ τους συνεργάτες στο ΙΤΕ, τον κ. Μανόλη Στρατάκη και τον κ. Μανόλη Σπανάκη, για την βοήθειά τους στην πραγματοποίηση των μετρήσεων. Ευχαριστώ την κ. Σάντρα Σιάκουλη, από το εργαστήριο Ηλεκτρονικής Μικροσκοπίας του Τμήματος Βιολογίας της Κρήτης για την λήψη εικόνων με το SEM. Επίσης ευχαριστώ τον κ. Κ. Φασσέα, Καθηγητή στο Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών, για την λήψη ορισμένων εικόνων με χρήση SEM στο εργαστήριό του. Ευχαριστώ την κ. Β. Ωραιοπούλου, Καθηγήτρια στην Σχολή Χημικών Μηχανικών, για την χρήση του χρωματόμετρου.

Θα ήθελα να ευχαριστήσω τον Δημήτρη Γκίκα και την Δανάη Κούκου, συνοδοιπόρους υποψήφιους διδάκτορες για την βοήθεια, την αλληλεγγύη και την στήριξη το χρονικό διάστημα που πέρασε. Επίσης ευχαριστώ τον Παντελή Λιβανό, συνεργάτη στον Τομέα Βοτανικής για την βοήθειά του σε πειραματικές διαδικασίες, καθώς και την Σοφία Παπαδοπούλου για τις παρατηρήσεις της στο κείμενο της διατριβής.

Τέλος, θέλω να ευχαριστήσω την οικογένειά μου για την υπομονή της, ειδικά κατά τα τελευταία στάδια εκπόνησης της διατριβής, όπου ανέχθηκε να παραμεληθεί από μέρους μου.

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ	1
1.1 Το άνθος	1
1.1.1. Γενικές έννοιες	2
1.1.2. Τα τμήματα και δομή του άνθους	2
1.1.2.1. Τα άγονα τμήματα του άνθους	2
1.1.2.2. Τα αναπαραγωγικά τμήματα του άνθους	3
1.1.3. Η εξέλιξη του άνθους	4
1.1.3.1. Οι τέσσερις εξελικτικές τάσεις	5
1.1.3.2. Συνεξέλιξη ανθέων και εντόμων	6
1.1.3.3. Εξελικτικές επιδράσεις στην μορφή των ανθέων	6
1.1.4. Επαγωγή της άνθισης και οντογένεση του άνθους	7
1.1.5. Οι χρωστικές των ανθέων	10
1.1.5.1. Τα φλαβονοειδή	10
1.1.5.2. Τα καροτενοειδή	11
1.1.5.3. Οι βεταλαΐνες	12
1.1.5.4. Οι χλωροφύλλες	12
1.1.6. Η σχέση με τους επικονιαστές	13
1.1.6.1. Το οπτικό σύστημα των εντόμων	15
1.1.6.2. Η ιδέα του συνδρόμου της επικονίασης	16
1.1.7. Το χρώμα και οι επιφάνειες των άγονων μερών του άνθους	17
1.2. Οπτικές ιδιότητες	20
1.2.1. Οι ιδιότητες του φωτός-Βασικές έννοιες	20
1.2.2. Το χρώμα	23
1.2.2.1. Μέθοδοι περιγραφής του χρώματος	23
1.2.2.2. Το δομικό χρώμα (structural color)	25
1.2.3. Οπτικές ιδιότητες των φυτικών οργάνων: Φύλλα	27
1.2.3.1. Μορφολογία και οπτικές ιδιότητες	27
1.2.3.2. Απορρόφηση	29
1.2.3.3. Ανάκλαση και διαπερατότητα	30
1.2.3.4. Σκέδαση	32
1.2.3.5. Ό,τι συμβαίνει στην επιδερμίδα	33
1.2.3.6. Υπολογιστικά μοντέλα και δείκτες πρόβλεψης οπτικών ιδιοτήτων	35
1.2.4. Οπτικές ιδιότητες φυτικών οργάνων: Άνθη	37
1.3. 'Διαβρεξιμότητα' (wettability) επιφανειών και υδατική κατάσταση	41

1.3.1. Η επιφάνεια των φυτικών ιστών	41
1.3.1.1. Η εφυμενίδα: δομή και βιοσύνθεση	41
1.3.1.2. Ο ρόλος της εφυμενίδας	42
1.3.2. 'Διαβρεξιμότητα' (wettability)	44
1.3.3. Υδατική κατάσταση φυτικών ιστών	48
1.4. Βιομημητική	51
1.4.1. Ιστορική αναδρομή	51
1.4.2. Παραδείγματα από το ζωικό βασίλειο	54
1.4.2.1. Το φαινόμενο του γένους <i>Gecko</i>	54
1.4.2.2. Τα φτερά των τερμιτών <i>Nasutitermes</i> sp. και <i>Microcerotermes</i> sp.	54
1.4.2.3. Οι πεταλούδες του γένους <i>Morpho</i>	55
1.4.2.4. Το δέρμα του καρχαρία	56
1.4.3. Παραδείγματα από το φυτικό βασίλειο	57
1.4.3.1. Το φαινόμενο του λωτού (the Lotus effect)	57
1.4.3.2. Το φαινόμενο <i>Salvinia</i>	58
1.4.3.3. Το φαινόμενο του πετάλου (the petal effect)	59
1.4.3.4. Ο καρπός του φυτού <i>Margaritaria nobilis</i>	60
1.4.3.5. Το περιστόμιο του σαρκοφάγου φυτού <i>Nepenthes alata</i>	61
1.4.4. Εφαρμογές	61
1.5. Φυτά μελέτης	63
1.5.1. <i>Asphodelus ramosus</i> L.	63
1.5.1.1. Γενικά χαρακτηριστικά του γένους <i>Asphodelus</i>	63
1.5.1.2. Το άνθος του ασφόδελου (<i>Asphodelus</i>)	65
1.5.1.3. Η άνθιση του φυτού <i>Asphodelus ramosus</i> L.	66
1.5.1.3.1. Είκοσι τέσσερις ώρες: από το άνοιγμα μέχρι τον μαρασμό ενός άνθους	67
1.5.1.4. Η σχέση με τους επικονιαστές και η αναπαραγωγική επιτυχία	69
1.5.1.5. Ονοματολογία και Συστηματική του είδους <i>Asphodelus ramosus</i> L.: ιστορικές αναφορές.	69
1.5.2. <i>Capparis spinosa</i> L.	70
1.5.2.1. Γενικά στοιχεία, φυλογενετικά χαρακτηριστικά και γεωγραφική εξάπλωση	70
1.5.2.2. Οικοφυσιολογία του είδους <i>Capparis spinosa</i> L.	74
1.5.2.3. Το άνθος της κάππαρης (<i>Capparis spinosa</i> L.)	76
1.6. Σκοπός της διδακτορικής διατριβής	79
2. ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ	81

2.1. Συλλογή υλικού και τομές σε νωπούς ιστούς	81
2.2. Ξήρανση ανθικών τμημάτων	82
2.3. Χρωματόμετρο	82
2.4. Έγκλιση υλικού	84
2.5. Τμήση και χρώση του υλικού	86
2.6. Οπτικό μικροσκόπιο	87
2.7. Ξήρανση κρίσιμου σημείου (critical point drying)	88
2.8. Ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης (SEM)	89
2.9. Μικροσκόπιο ατομικής διακριτικότητας (AFM)	90
2.10. Φασματοφωτόμετρο	91
2.11. Διάταξη μέτρησης γωνιών επαφής (contact angle tension meter)	93
2.12. Μέτρηση υδατικού δυναμικού	94
2.13. Στατιστική επεξεργασία των αποτελεσμάτων	95
3. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ	96
3.1. <i>Asphodelus ramosus</i> L.	96
3.1.1. Συλλογή υλικού-παρατηρήσεις στο πεδίο	96
3.1.2. Χρωματόμετρο	97
3.1.3. Παρατηρήσεις με το οπτικό μικροσκόπιο	98
3.1.3.1. Τομές σε νωπό υλικό	98
3.1.3.2. Τομές σε μονιμοποιημένο υλικό	101
3.1.4. Παρατηρήσεις με το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης (SEM)	106
3.1.5. Μικροσκόπιο ατομικής διακριτικότητας (AFM)	113
3.1.6. Φασματοφωτόμετρο UV-vis-NIR	120
3.1.7. Μέτρηση της γωνίας επαφής (‘διαβρεξιμότητα’)	125
3.1.8. Υδατικό δυναμικό	127
3.2. <i>Capparis spinosa</i> L.	128
3.2.1. Συλλογή υλικού-παρατηρήσεις στο πεδίο	128
3.2.2. Χρωματόμετρο	129
3.2.3. Παρατηρήσεις με το οπτικό μικροσκόπιο	130
3.2.3.1. Τομές σε νωπό υλικό	130
3.2.3.2. Τομές σε μονιμοποιημένο υλικό	134
3.2.4. Παρατηρήσεις με το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης (SEM)	141
3.2.5. Μικροσκόπιο ατομικής διακριτικότητας (AFM)	154
3.2.6. Φασματοφωτόμετρο UV-vis-NIR	172
3.2.7. Μέτρηση της γωνίας επαφής (‘διαβρεξιμότητα’)	181
3.2.8. Υδατικό δυναμικό	183

4. ΣΥΖΗΤΗΣΗ	185
4.1. Μορφολογικά δεδομένα	185
4.2. Οπτικές ιδιότητες και σύνδεση με τα μορφολογικά δεδομένα	190
4.3. Υδατική κατάσταση και σύνδεση με μορφολογικά δεδομένα. -Υδατικό δυναμικό	195
4.4. Βάση και κάτω επιφάνεια ανθικών τμημάτων	198
4.5. Βιομημητικό πρότυπο	200
ΠΕΡΙΛΗΨΗ	202
ABSTRACT	210
ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ	217

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

1.1. Το άνθος

1.1.1. Γενικές έννοιες

Το άνθος είναι η δομή της εγγενούς ή φυλετικής αναπαραγωγής των ανώτερων φυτών (Χριστοδουλάκης 2011). Η δημιουργία του αποβλέπει στη διευκόλυνση του σχηματισμού και της σύντηξης των γαμετών (Γαλάτης et al. 1998). Παρά τα παραδείγματα μονογενών ανθέων, η πλειοψηφία των αγγειοσπέρμων παράγει ερμαφρόδιτα άνθη (Glover 2007). Η καθοριστική δομή του άνθους είναι το καρπόφυλλο. Αυτό περιέχει τις σπερμοβλάστες, οι οποίες αναπτύσσονται σε σπέρματα μετά από τη γονιμοποίηση, ενώ το τοίχωμα του καρπόφυλλου θα δημιουργήσει το τοίχωμα του καρπού (Raven et al. 2014).

Τα άνθη εμφανίζουν ποικιλία μορφών. Διαφέρουν μεταξύ τους σημαντικά στο μέγεθος, στο χρώμα, στη μορφή, στη διεύθετηση και στον αριθμό των μερών τους ανά φυτό (Γαλάτης et al. 1998). Τα άνθη μπορεί να ομαδοποιούνται με διάφορους τρόπους σε συναθροίσεις που ονομάζονται ταξιανθίες. Ο μίσχος μιας ταξιανθίας ή ενός μεμονωμένου άνθους ονομάζεται ποδίσκος και μπορεί να διακριθεί στον ποδίσκο μιας ταξιανθίας (ποδίσκος) ή στον ποδίσκο ενός μοναδιαίου άνθους (πόδας). Το τμήμα του ποδίσκου πάνω στο οποίο είναι προσαρτημένα τα ανθικά σπονδυλώματα ονομάζεται ανθοδόχη και αποτελεί το διογκωμένο άκρο του ανθικού άξονα (Γαλάτης et al. 1998, Χριστοδουλάκης 2011).

Η βιβλιογραφική αναζήτηση με στόχο την συλλογή πληροφορίας για την περιγραφή του άνθους και των τμημάτων του ανέδειξε ότι διαφορετικοί συγγραφείς επιστημονικών δημοσιεύσεων και συγγραμμάτων χρησιμοποιούν διαφορετικούς όρους για να περιγράψουν τα ανθικά μέρη, αλλά και το ίδιο το άνθος. Στον Πίνακα 1.1 παρατίθεται ενδεικτική ορολογία από επιλεγμένα συγγράμματα:

Πίνακας 1.1. Περιγραφή του άνθους και των άγονων τμημάτων από βιβλιογραφικές πηγές.

Βιβλιογραφική αναφορά	Άνθος	Σέπαλα	Πέταλα
Γαλάτης 1998	Σύνθετη δομή Άθροισμα μεταμορφωμένων φύλλων Μικρός αδιακλάδωτος βλαστός	Άμισχα πράσινα «φύλλα», ανθόφυλλα	Ανθόφυλλα
Glover 2007	Αναπαραγωγική δομή	Όργανα όμοια με σπονδύλωμα φύλλων	Όργανα ανάλογα με τα φύλλα, τελικές αποφύσεις μεριστώματος
Χριστοδουλάκης 2011	Όργανο ομόλογο με βλαστό	Μικρά πράσινα φύλλα	Χρωματιστά φύλλα
Taiz & Zeiger 2012	Σύνολο λειτουργικά εξειδικευμένων δομών	Ανθικά όργανα	Ανθικά όργανα
Raven 2014	Αναπαραγωγική δομή	Διαφοροποιημένα φύλλα	Διαφοροποιημένα φύλλα

1.1.2. Τα τμήματα και η δομή του άνθους

Το άνθος αποτελείται από άγονα και γόνιμα (ή αναπαραγωγικά) τμήματα που τοποθετούνται πάνω στην ανθοδόχη και χωρίζονται σε σπονδυλώματα. Τα σπονδυλώματα αποτελούν τους ομόκεντρους κύκλους στους οποίους διευθετούνται τα ανθικά τμήματα της ίδιας ομάδας (Γαλάτης et al. 1998, Χριστοδουλάκης 2011). Τα άνθη μπορεί να έχουν έως τέσσερα σπονδυλώματα με διαφορετικά εξαρτήματα το καθένα (Raven et al. 2014).

1.1.2.1. Τα άγονα τμήματα του άνθους

Πολλά άνθη περιλαμβάνουν δύο ομάδες άγονων εξαρτημάτων, τα σέπαλα και τα πέταλα. Τα άγονα εξαρτήματα προσκολλώνται στην ανθοδόχη κάτω από τα γόνιμα τμήματα του άνθους, τους στήμονες και τα καρπόφυλλα. Τα σέπαλα εμφανίζονται κάτω από τα πέταλα και οι στήμονες κάτω από τα καρπόφυλλα. Στο σύνολό τους, τα σέπαλα σχηματίζουν τον κάλυκα και τα πέταλα σχηματίζουν τη στεφάνη. Σε πολλά άνθη τα μέλη των δύο σπονδυλωμάτων είναι όμοια στο χρώμα και την υφή. Ο κάλυκας και η στεφάνη μαζί σχηματίζουν το περιάνθιο (Raven et al. 2014). Το περιάνθιο που δεν διαφοροποιείται σε κάλυκα και στεφάνη, αλλά αποτελείται από ομοιόμορφα και ομοιόχρωμα τμήματα ονομάζεται περιγόνιο και τα τμήματά

του τέπαλα (Γαλάτης et al. 1998). Σε σπάνιες περιπτώσεις τα τέπαλα μοιάζουν στη δομή τους με σέπαλα.

Τα τυπικά σέπαλα είναι άμισχα, συνήθως πράσινα και σχετικά σαρκώδη και περικλείουν τα υπόλοιπα μέρη του άνθους στον ανθικό οφθαλμό (Γαλάτης et al. 1998, Raven et al. 2014). Ο ρόλος που τους αποδίδεται είναι η προστασία του αναπτυσσόμενου άνθους. Σε μερικά φυτά τα σέπαλα είναι έγχρωμα και μοιάζουν στη δομή τους με πέταλα, ενώ σε κάποια άλλα παράγουν αιθέρια έλαια και νέκταρ (Γαλάτης et al. 1998, Χριστοδουλάκης 2011). Σε αυτές τις περιπτώσεις ο κάλυκας έχει διπλό ρόλο: την προστασία του άνθους και την προσέλκυση των επικονιαστών.

Η στεφάνη αποτελεί συχνά ένα εφήμερο σπονδύλωμα (Γαλάτης et al. 1998). Ο αριθμός των πετάλων συμπίπτει συνήθως με αυτόν των σεπάλων. Τα πέταλα έχουν φωτεινά χρώματα και είναι λεπτότερα από τα σέπαλα (Raven et al. 2014). Στα άνθη που αποτελούνται από ελεύθερα πέταλα διακρίνεται το κύριο πέταλο, που αντιστοιχεί στο επίπεδο, πλατύ τμήμα του και ο όνυχας, που είναι το στενό του άκρο (η βάση του). Τα πέταλα της ίδιας στεφάνης μπορεί να είναι ανόμοια ή άνισα ή να εμφανίζουν ποικίλες διατάξεις (Γαλάτης et al. 1998, Χριστοδουλάκης 2011).

1.1.2.2. Τα αναπαραγωγικά τμήματα του άνθους

Οι στήμονες –το τμήμα του άνθους που φέρει γυρεόκοκκους και ονομάζεται συλλογικά ανδρώνας ή ανδρείο– αποτελούν τα μικροσποριόφυλλα. Σε όλα τα αρτίγονα αγγειόσπερμα εκτός λίγων εξαιρέσεων, ο στήμονας αποτελείται από ένα λεπτό τμήμα, το νήμα, το οποίο φέρει ένα δίλοβο ανθήρα που περιέχει τα μικροσποριάγγεια ή γυρεόσακους σε δύο ζεύγη. Τα καρπόφυλλα –το τμήμα του άνθους που φέρει τις σπερματοβλάστες και είναι συλλογικά γνωστό ως γυναικώνας ή γυναικείο– αποτελούν τα μεγασποριόφυλλα, τα οποία είναι αναδιπλωμένα κατά το μήκος τους και περιέχουν μία ή περισσότερες σπερματοβλάστες. Ένα άνθος μπορεί να περιλαμβάνει ένα ή περισσότερα καρπόφυλλα, τα οποία μπορεί να είναι είτε ανεξάρτητα είτε ενωμένα, μερικώς ή πλήρως μεταξύ τους.

Στα περισσότερα άνθη τα ξεχωριστά καρπόφυλλα ή οι ομάδες των συνενωμένων καρπόφυλλων διαφοροποιούνται σε τρία τμήματα: ένα κατώτερο τμήμα που ονομάζεται ωοθήκη και περικλείει τις σπερματοβλάστες, ένα μεσαίο τμήμα που ονομάζεται στύλος και ένα ανώτερο τμήμα που ονομάζεται στίγμα και το οποίο συλλαμβάνει τους γυρεόκοκκους.

Τα άνθη στην πλειονότητα τους περιλαμβάνουν τόσο στήμονες όσο και καρπόφυλλα. Τέτοια άνθη ονομάζονται τέλεια ή διγενή. Αν λείπει κάποιο από τα γόνιμα τμήματα, τότε το άνθος είναι ατελές ή μονογενές και αναλόγως του μέλους που είναι παρών, τα ατελή άνθη ονομάζονται είτε στημονοφόρα είτε υπεροφόρα. Αν τα ατελή άνθη εμφανίζονται στο ίδιο φυτό, τότε το είδος ονομάζεται μόνοικο. Αν πάλι, εμφανίζονται σε ξεχωριστά φυτά, τότε το

είδος ονομάζεται δίοικο. Τα άνθη που διαθέτουν και τα τέσσερα ανθικά σπονδυλώματα ονομάζονται πλήρη, ενώ αν λείπει κάποιο σπονδύλωμα, τότε το άνθος ονομάζεται ελλιπές.

Στα ανθικά τμήματα μπορεί να παρατηρείται συνένωση μεταξύ των μελών του ίδιου σπονδυλώματος (σύμφυση) ή μελών διαφορετικών σπονδυλωμάτων (πρόσφυση). Αν τα σέπαλα, τα πέταλα και οι στήμονες προσαρτώνται στην ανθοδόχη χαμηλότερα από το σημείο προσάρτησης της ωοθήκης, τότε η ωοθήκη ονομάζεται επιφυής και το άνθος υπόγυνο. Όταν συμβαίνει το αντίθετο και τα σπονδυλώματα αυτά προσαρτώνται σε ένα επίπεδο κοντά στην κορυφή της ωοθήκης, τότε αυτή ονομάζεται υποφυής και το άνθος επίγυνο. Στα περίγυνα άνθη οι στήμονες και τα πέταλα είναι συνδεδεμένα με τον κάλυκα, σχηματίζοντας έναν βραχύ σωλήνα που καλείται υπάνθιο και ξεκινά από τη βάση της ωοθήκης.

1.1.3. Η εξέλιξη του άνθους

Οι πληροφορίες που αφορούν τα άνθη των πρώιμων αγγειοσπέρμων προέρχονται από την συγκριτική μορφολογία ζώντων ειδών και από απολιθώματα (Γαλάτης et al. 1998, Raven et al. 2014). Σύμφωνα με την επικρατούσα θεωρία, το άνθος εξελίχθηκε 135 εκατομμύρια χρόνια πριν, κατά το κατώτερο Κρητιδικό. Η εξέλιξη του άνθους ακολούθησε την εμφάνιση και διαφοροποίηση: αγγείων, άρθρων των ηθμοσωλήνων, δικτυωτής νεύρωσης, υποβαθμισμένων γαμετοφύτων, διπλής γονιμοποίησης, απλών στημόνων και κλειστών καρπόφυλλων (Γαλάτης et al. 1998). Από τις σημαντικότερες καινοτομίες που αναδύθηκαν στην γενεαλογική γραμμή των αγγειοσπέρμων και οδήγησαν στα άνθη, είναι ο συνδυασμός αρσενικών και θηλυκών αναπαραγωγικών οργάνων σε μικρό χώρο στον ίδιο βλαστό, καθώς και η παραγωγή του περιανθίου (Glover 2007). Τα άνθη των πρώιμων αγγειοσπέρμων παρουσίαζαν ποικιλότητα τόσο στον αριθμό, όσο και στη διάταξη των ανθικών μερών. Οι περισσότερες σύγχρονες οικογένειες αγγειοσπέρμων τείνουν να έχουν σταθερότερα ανθικά πρότυπα (floral patterns), των οποίων η βασική δομή δεν ποικίλλει μέσα σε μια οικογένεια.

Τα μέρη του άνθους παρέχουν ενδείξεις για την εξέλιξη των αγγειοσπέρμων. Συγκεκριμένα, το περιάνθιο των πρώιμων αγγειοσπέρμων δεν είχε διακριτά σέπαλα και πέταλα, είτε ήταν ομοιόμορφα είτε το ένα σπονδύλωμα μετατρεπόταν βαθμιαία στο επόμενο (Raven et al. 2014). Σε ορισμένα αγγειόσπερμα, τα πέταλα φαίνεται ότι προέρχονται από τα σέπαλα. Αυτή η ερμηνεία της εξέλιξης των πετάλων τα θεωρεί τροποποιημένα φύλλα, τα οποία έχουν εξειδικευτεί προκειμένου να προσελκύσουν επικονιαστές. Ο Γερμανός φιλόσοφος Johann Wolfgang von Goethe (1790), δημοσίευσε δοκίμιο σχετικά με την μεταμόρφωση των φυτών, στην οποία πρότεινε ότι όλα τα φυτικά όργανα θα μπορούσαν να θεωρηθούν ισοδύναμα ή ανάλογα με έναν τύπο φυτικού οργάνου, το οποίο ονόμασε φύλλο (Arber 1937). Στα περισσότερα αγγειόσπερμα τα πέταλα πιθανόν να προήλθαν από στήμονες οι οποίοι έχασαν τα σποριάγγειά τους και στη συνέχεια τροποποιήθηκαν ανταποκρινόμενοι

στο νέο τους ρόλο (Raven et al. 2014). Η παραπάνω διατύπωση στηρίζεται και από δομικές ομοιότητες των πετάλων με τους στήμονες, όπως για παράδειγμα το γεγονός ότι η πλειονότητα των πετάλων-όπως και οι στήμονες- έχει μόνο μία αγωγό δεσμίδα. Αντίθετα, τα σέπαλα έχουν συνήθως τον ίδιο αριθμό αγωγών δεσμίδων με τα φύλλα του ίδιου φυτικού είδους (τρεις ή περισσότερες). Οι αγωγοί δεσμίδες διακλαδίζονται μέσα στα σέπαλα και τα πέταλα, συνεπώς ο αριθμός των εισερχομένων δεσμίδων δεν μπορεί να προσδιοριστεί από τον αριθμό των νεύρων αυτών των δομών (Raven et al. 2014).

Σύμφυση των πετάλων συνέβη αρκετές φορές κατά τη διάρκεια της εξέλιξης των αγγειοσπέρμων και κατέληξε στη σωληνοειδή στεφάνη που χαρακτηρίζει αρκετές οικογένειες. Σε αυτά τα άνθη, οι στήμονες συχνά συμφύονται με τη στεφάνη. Σε ορισμένες οικογένειες συμφύονται και τα σέπαλα, σχηματίζοντας σωλήνα.

Οι στήμονες των πρώιμων αγγειοσπέρμων διέφεραν ως προς τη δομή και λειτουργία που καταγράφεται στα σύγχρονα είδη, καθώς έπαιζαν ρόλο στην προσέλκυση των επικονιαστών (έγχρωμοι και αρωματικοί ή πρασινωποί και σαρκώδεις). Αντίθετα τα περισσότερα ευδικοτυλήδονα και μονοκοτυλήδονα έχουν στήμονες με λεπτά νήματα και επάκριους, ευμεγέθεις ανθήρες (Raven et al. 2014). Αντίστοιχα, τα καρπόφυλλα πολλών πρώιμων αγγειοσπέρμων έχουν ελεύθερα, φυλλόμορφα καρπόφυλλα, χωρίς εξειδικευμένες περιοχές για την παγίδευση των γυρεοκόκκων.

1.1.3.1. Οι τέσσερις εξελικτικές τάσεις

Η εντομογαμία πιθανότατα επιτάχυνε την πρώιμη εξέλιξη των αγγειοσπέρμων, τόσο μέσω πιθανοτήτων απομόνωσης που παρείχε σε μικρούς πληθυσμούς, όσο και μέσω του ανταγωνισμού που δημιουργήθηκε μεταξύ των πολλών γυρεοκόκκων που αναπτύσσονταν στον ιστό του στίγματος. Ερμαφρόδιτα και μονογενή άνθη εμφανίστηκαν νωρίς στην εξέλιξη των αγγειοσπέρμων. Το μη-διαφοροποιημένο περιάνθιο των πρώιμων αγγειοσπέρμων οδήγησε στη δημιουργία διακριτών πετάλων και σεπάλων. Καθώς τα αγγειόσπερμα συνέχισαν να διαφοροποιούνται και πολλαπλασιάστηκαν οι σχέσεις με εξειδικευμένους επικονιαστές, ο αριθμός και η διάταξη των ανθικών προτύπων ακολουθεί κάποια πρότυπα (Raven et al. 2014). Καταγράφονται τέσσερις γενικές τάσεις (Γαλάτης et al. 1998, Raven et al. 2014):

1. Η εξέλιξη οδήγησε από τα άνθη με λίγα έως πολλά, απροσδιορίστου αριθμού μέρη, σε άνθη με λίγα και συγκεκριμένου αριθμού μέρη.
2. Ο ανθικός άξονας γίνεται βραχύτερος, με αποτέλεσμα να μην είναι πλέον εμφανής η αρχική σπειροειδής διάταξη των ανθικών μερών, τα οποία συχνά συμφύονται.
3. Η ωοθήκη είναι πλέον υποφυής και το περιάνθιο διαφοροποιείται σε διακριτό κάλυκα και στεφάνη.

4. Η ακτινωτή συμμετρία των πρώιμων ανθέων δίνει τη θέση της στην αμφίπλευρη συμμετρία των πλέον εξελιγμένων μορφών.

1.1.3.2. Συνεξέλιξη ανθέων και εντόμων

Τα πρώιμα φυτά που σχημάτιζαν σπέρματα επικονιάζονταν με τον άνεμο. Η προσέλκυση των εντόμων στις ελεύθερες σπερμοβλάστες αυτών των φυτών κατέληγε μερικές φορές σε καταστροφή αυτών. Συνεπώς, ο σχηματισμός κλειστών καρπόφυλλων από ορισμένα σπερματοφύτα προσέδωσε ένα αναπαραγωγικό και άρα επιλεκτικό πλεονέκτημα (Raven et al. 2014).

Ένα άλλο σημαντικό εξελικτικό γεγονός ήταν ο σχηματισμός ερμαφρόδιτων ανθέων. Ο επικονιαστής μπορεί να πάρει και να αποθέσει γύρη σε κάθε του στάση. Αν ένα φυτό επικονιάζεται μόνο από ένα ή λίγα είδη επικονιαστών, η φυσική επιλογή ευνοεί εξειδίκευση σχετιζόμενη με τα χαρακτηριστικά αυτών των επικονιαστών. Οι μέλισσες είναι η πιο σημαντική ομάδα, αφού επικονιάζουν περισσότερους τύπους ανθέων. Φαίνεται οι μέλισσες και τα ανθόφυτα εξελίχθηκαν μαζί κατά τη διάρκεια των τελευταίων 80 εκατομμύρια χρόνων (Raven et al. 2014).

Σε μελέτες για την όραση των αρthropόδων υπάρχουν συμπεράσματα ότι οι πρόγονοι της Καμβρίου περιόδου των σημερινών εντόμων κατείχαν το ίδιο τριχρωματικό σύστημα όρασης με αυτό που χρησιμοποιούν τα σύγχρονα έντομα-επικονιαστές για να διακρίνουν μεταξύ διαφορετικών ανθέων (Chittka 1996). Αυτό σημαίνει ότι αν τα έντομα είχαν προσαρμοστεί εξ αρχής να ξεχωρίζουν τα ανθικά χρώματα, τότε η εμφάνιση των χρωστικών στο περιάνθιο των πρώτων ανθέων μπορεί να οδήγησε γρήγορα σε μια σχέση μεταξύ ανθέων και επικονιαστών (Glover 2007).

1.1.3.3. Εξελικτικές επιδράσεις στην μορφή των ανθέων

Έχει διατυπωθεί ότι και άλλες οικολογικές δυνάμεις, εκτός των επικονιαστών, μπορούν να επιδράσουν την εξέλιξη της ανθικής μορφολογίας (Galen 1999). Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελούν οι αλληλεπιδράσεις των ανθέων με τους θηρευτές και το κόστος σε πόρους που σχετίζεται με την ανθική ανάδειξη. Τα ανθικά όργανα απορροφούν άνθρακα, θρεπτικά και νερό από το βλαστητικό τμήμα του φυτού, όχι μόνο κατά την αρχική τους αύξηση και διόγκωση, αλλά διαρκώς κατά τη ζωή του κάθε άνθους (Nobel 1977). Συνεπώς, όταν το ανθικό σχήμα ή μέγεθος που βελτιστοποιεί την προσέλκυση των επικονιαστών διαφέρει από το σχήμα ή το μέγεθος που αξιοποιεί με τον καλύτερο τρόπο την διαχείριση των πόρων, αντικρουόμενες επιλεκτικές δυνάμεις μπορούν να επηρεάσουν την γενετική απόκλιση της ανθικής μορφής (Galen 1999). Σε περιβάλλον που επικρατούν συνθήκες επαρκούς παροχής

πόρων, το μέγεθος των ανθέων μπορεί να αυξηθεί εξελικτικά ως απόκριση στην καθοδηγούμενη από τους επικονιαστές επιλογή (Galen 1999). Σε ξηρούς βιότοπους, η απώλεια νερού μέσω της ανθικής διαπνοής έχει υποδειχθεί ως αναπαραγωγικό κόστος (Nobel 1977). Όταν υπάρχει μικρή παροχή πόρων, η καταπόνηση που σχετίζεται με την παραγωγή και διατήρηση 'ελκυστικών' ανθέων μπορεί να έχει επιπτώσεις στην αναπαραγωγή ή ακόμη και την επιβίωση. Ολιστική προσέγγιση της ανθικής λειτουργίας προϋποθέτει ενσωμάτωση τόσο των σχέσεων ανθέων-επικονιαστών όσο και των απαιτήσεων σε πόρους για την ανθική ανάπτυξη και διατήρηση (Galen 1999).

1.1.4. Επαγωγή της άνθισης και οντογένεση του άνθους

Το αναπαραγωγικό κόστος παραδοσιακά παρουσιάζεται ως ένας συμβιβασμός στην κατανομή των πόρων (Antlfinger & Wendel 1997). Η διατήρηση των πετάλων κοστίζει σε όρους αναπνευστικής ενέργειας, θρεπτικών και απώλειας νερού (Steadet al. 2006). Το αναπαραγωγικό κόστος μπορεί να είναι μικρό αν το φυτό (1) εξισορροπεί το αναπαραγωγικό κόστος με αυξημένη φωτοσύνθεση των φύλλων, (2) έχει φωτοσυνθετικά ενεργές αναπαραγωγικές δομές, (3) χρησιμοποιεί απόθεμα ουσιών από υπόγεια φυτικά μέρη/τμήματα για να καλύψει το αναπαραγωγικό κόστος (Antlfinger & Wendel 1997).

Υπάρχουν ποικίλοι παράγοντες που επάγουν την άνθιση, η οποία σχετίζεται τόσο με ενδογενείς παράγοντες, όπως ο ημερήσιος ρυθμός, η μεταβολή φάσης και οι φυτοορμόνες (Taiz & Zeiger 2012), καθώς και με εξωτερικούς παράγοντες, όπως η φωτοπερίοδος, δηλαδή η διάρκεια της φωτεινής περιόδου σε ένα 24ωρο και η θερμοκρασία (Taiz & Zeiger 2012). Η άνθιση σε πολλά φυτά προωθείται με προηγούμενη έκθεση των φυτών σε χαμηλή θερμοκρασία, φαινόμενο που ονομάζεται εαρινοποίηση. Πολλά φυτά ανθίζουν αφού φτάσουν σε κάποιο στάδιο ενηλικίωσης. Στα φωτοπεριοδικά φυτά, ένα σήμα μεγάλων αποστάσεων μεταφέρεται από τα φύλλα στην κορυφή του βλαστού, επιτρέποντας έτσι την ανθική εκδήλωση (Taiz & Zeiger 2012). Μικρός αριθμός αγγειοσπέρμων ανθίζει αμέσως μετά τη φύτευση, τα περισσότερα όμως διέρχονται τη νεανική φάση, η οποία διαρκεί από μερικές εβδομάδες έως μερικά χρόνια πριν ανθίσουν.

Έχει πλέον αναγνωριστεί ένα δίκτυο γονιδίων που ελέγχουν την ανθική μορφογένεση (Taiz & Zeiger 2012, Sablowski 2015, Xie et al. 2015). Συγκεκριμένα, έχει καθιερωθεί ένα κεντρικό μοντέλο που εξηγεί τον γενετικό μηχανισμό της ανθικής ανάπτυξης, το οποίο αποκαλείται μοντέλο «ABC» (Yoshida & Nagato 2011). Το μοντέλο ABC καθιερώθηκε από τις παρατηρήσεις πρώιμων ανθικών μεταλλαγμάτων σε δύο φυτά-μοντέλα των ευδικοτυλήδονων, τα είδη *Arabidopsis thaliana* και *Antirrhinum majus* (Coen & Meyerowitz 1991). Η βασική ιδέα του μοντέλου περιγράφει ότι τα άνθη των φυτών που μελετήθηκαν (*A. thaliana*, *A. majus*) αποτελούνται από τέσσερα σπονδυλώματα, σε κάθε ένα εκ των οποίων

ασκούνται λειτουργικοί συνδυασμοί κατηγοριών γονιδίων A-, B, και C και καθορίζουν την ταυτότητα των ανθικών οργάνων (Yoshida & Nagato 2011). Το σέπαλο καθορίζεται από την κατηγορία των γονιδίων A- στο σπονδύλωμα 1, το πέταλο καθορίζεται από τις κατηγορίες γονιδίων A- και B- στο σπονδύλωμα 2, ο στήμονας από τις κατηγορίες γονιδίων B- και C- στο σπονδύλωμα 3 και το καρπόφυλλο από τον τύπο C- στο σπονδύλωμα 4. Αυτό το μοντέλο (ABC) επεκτάθηκε αργότερα σε μοντέλο ABCDE (ή ABCE), όπου περιλαμβάνει την λειτουργία της κατηγορίας γονιδίων E-, που σχετίζονται με την ανάπτυξη του συνόλου των ανθικών δομών (Theißen & Saedler 2001, Rijpkema et al. 2010). Επίσης, τα γονίδια του τύπου D- σχετίζονται στενά με τα γονίδια του τύπου C- και καθορίζουν την ταυτότητα της ωοθήκης (Angenent & Colombo 1996).

Η ανάπτυξη του άνθους αποτελεί μια αλληλουχία γεγονότων, με την επαγωγή της άνθισης την κατάλληλη χρονική στιγμή να ενεργοποιεί τα γονίδια ταυτότητας του ανθικού μεριστώματος (Blázquez & Weigel 2000), τα οποία ακολούθως ενεργοποιούν τα γονίδια ταυτότητας των ανθικών μερών (Glover 2007, Taiz & Zeiger 2012). Τα γονίδια ταυτότητας των ανθικών μερών κωδικοποιούν μεταγραφικούς παράγοντες και πιθανά ενεργοποιούν τα διάφορα δομικά γονίδια που απαιτούνται για τον σχηματισμό των νέων οργάνων (Mouradon et al. 2002), καθώς και λοιπά ρυθμιστικά γονίδια που ελέγχουν διαδικασίες όπως η σύνθεση των χρωστικών (Glover 2007, Taiz & Zeiger 2012). Τα γονίδια ανθικής ταυτότητας δρουν ως μεταφραστικά σύμπλοκα για να εξασφαλίσουν την έκφραση των σωστών δομικών γονιδίων σε κάθε σπονδύλωμα του αναπτυσσόμενου άνθους (Mouradon et al. 2002). Η εκδήλωση της άνθισης απαιτεί από τον ακραίο οφθαλμό να διέλθει πρώτα από δύο αναπτυξιακά στάδια, την κατάσταση ετοιμότητας και την κατάσταση καθορισμού (Taiz & Zeiger 2012).

Η μετάβαση από μια βλαστητική κορυφή του βλαστού σε μια ανθοφόρα κορυφή, συχνά ακολουθείται από την επιμήκυνση των μεσογονατίων διαστημάτων και την πρόωρη ανάπτυξη των πλάγιων οφθαλμών κάτω από την κορυφή του βλαστού (Raven et al. 2014). Το ανθικό μερίστωμα μπορεί να παράγει πολλές καταβολές, ωστόσο διατηρεί την ζώνωση του βλαστητικού μεριστώματος (Γαλάτης et al. 1998). Σε πολλά φυτά τα ανθικά μεριστώματα δεν διέρχονται τη βλαστητική φάση, αλλά δημιουργούνται ως ανθικά. Μετά τη διαμόρφωση του ανθικού μεριστώματος αρχίζει η οντογένεση του άνθους, με την ανάπτυξη των επί μέρους ανθικών μερών από τις αντίστοιχες καταβολές (Γαλάτης et al. 1998). Τα χαρακτηριστικά της παρουσίας ή της απουσίας σύμφυσης των μερών κάθε σπονδυλώματος καθιερώνονται από τα αρχικά στάδια της οντογένεσης του άνθους.

Το τελικό μέγεθος των πετάλων και άρα και της στεφάνης που σχηματίζουν, είναι αποτέλεσμα του συνδυασμού της ποσότητας κυτταρικών διαιρέσεων και κυτταρικής διόγκωσης που λαμβάνει χώρα κατά την ανάπτυξη της δομής. Η κυτταρική διαίρεση είναι η διαδικασία κατά την οποία ένα μοναδικό κύτταρο αντιγράφει το DNA του και έπειτα διαιρείται σε δύο θυγατρικά κύτταρα, διαχωρίζοντας το DNA ισότιμα μεταξύ τους

(Μαργαρίτης et al. 2004). Η κυτταρική διόγκωση είναι η διαδικασία κατά την οποία μετα-μιτωτικά κύτταρα αυξάνονται σε μέγεθος. Πρώιμη κυτταρική αύξηση οδηγείται από αύξηση της κυτταροπλασματικής μάζας, αλλά η πλειοψηφία της αύξησης του κυτταρικού μεγέθους οφείλεται στην μετα-μιτωτική διόγκωση, μέσω της διόγκωσης του χυμοτοπίου (Sugimoto-Shirasu & Roberts 2003). Φαίνεται πως υπάρχουν μηχανισμοί οι οποίοι ελέγχουν την αύξηση των οργάνων, ισορροπώντας τον αριθμό και το μέγεθος των κυττάρων με τον συντονισμό της κυτταρικής διαίρεσης και διόγκωσης (Glover 2007).

Το μέγιστο μέγεθος των οργάνων ελέγχεται από την αποτροπή περεταίρω κυτταρικών διαιρέσεων μέσω της αποδόμησης πρωτεϊνών-κλειδιών. Συγκεκριμένα για τα πέταλα, είναι εντυπωσιακή η ομοιομορφία του σχήματος και του μεγέθους τους εντός ενός είδους, αλλά έχει παρατηρηθεί πως είναι ιδιαίτερα ποικίλα μεταξύ των ειδών (Glover 2007). Αναλύσεις προτύπων κυτταρικής διαίρεσης και διόγκωσης εντός των πετάλων έδειξαν ότι αυτές οι διαδικασίες ελέγχονται με συντονισμένο τρόπο. Έχειδειχθεί ότι η κυτταρική διαίρεση αρχικά κατανέμεται ομοιόμορφα στους μεριστωματικούς ιστούς. Όμως, η ελάττωση της κυτταρικής διαίρεσης ξεκινά από την βάση του πετάλου και εξαπλώνεται προς τον υπόλοιπο ιστό (Reale et al. 2002).

Η ανθική διαφοροποίηση είναι μια πολύπλοκη και ρυθμιζόμενη διαδικασία που περιλαμβάνει αλλαγές στο σχήμα και το χρώμα. Τα άνθη αναπτύσσονται από ανθικά καθορισμένα μεριστώματα, τα οποία με τη σειρά τους πολλαπλασιάζονται σχηματίζοντας τα ανθικά μέρη. Στη διάρκεια αυτών των μορφολογικών αλλαγών, κάθε τμήμα των ανθικών μερών δείχνει ένα διακριτό πρότυπο χρωματικής αλλαγής που είναι εξειδικευμένο ανά φυτικό είδος (Ohmiya et al. 2014). Το σχήμα ενός πέταλου είναι το αποτέλεσμα της κατανομής των κυτταρικών διαιρέσεων και της κατανομής και κατεύθυνσης της κυτταρικής διόγκωσης, οι οποίες λαμβάνουν χώρα κατά την ανάπτυξη του (Glover 2007). Μελέτη στα ασύμμετρου σχήματος πέταλα του φυτού *Antirrhinum* έδειξε ότι το τάχος αύξησης του πετάλου είναι σταθερό και το ασύμμετρο σχήμα προκύπτει από αλλαγές στην κατεύθυνση της αύξησης παρά από τοπικές διαφορές στο τάχος (Rolland-Lagan et al. 2003). Η αύξηση του πετάλου είναι ανισότροπη (ισχυρότερα προς μία κατεύθυνση έναντι μιας άλλης), με κατά μέσο όρο 15% περισσότερες κυτταρικές διαιρέσεις κατά μήκος του κύριου άξονα αύξησης παρά κατά μήκος του κάθετου σε αυτόν άξονα. Η κύρια κατεύθυνση αύξησης περιστρέφεται καθώς αυξάνεται το πέταλο, δίνοντας το τελικό ασύμμετρο σχήμα. Το τελικό σχήμα των πετάλων εξαρτάται επίσης από την δημιουργία καμπυλότητας της επιφάνειας. Αυτή προέρχεται από διαφοροποιημένη αύξηση της περιφέρειας σε σχέση με την κεντρική περιοχή των ιστών (Nath et al. 2003). Η ανάπτυξη «πλατφόρμων προσγείωσης» αποτελεί μια κοινή διαδικασία σε πολλά ζωόγαμα φυτά και περιλαμβάνει αναδίπλωση στο πέταλο.

1.1.5. Οι χρωστικές των ανθέων

Οι χρωστικές στις οποίες οφείλεται το χρώμα των ανθέων των αγγειοσπέρμων είναι εν γένει κοινές σε όλα τα αγγειόφυτα. Ο τρόπος με τον οποίο συγκεντρώνονται στα άνθη-και ειδικά στη στεφάνη- αποτελεί ιδιαίτερο χαρακτηριστικό των ανθοφύτων (Raven et al. 2014). Τα πέταλα πολλών ανθοφύτων περιέχουν χλωροφύλλη στα πρώιμα αναπτυξιακά στάδια. Καθώς τα πέταλα ωριμάζουν, το περιεχόμενο των χλωροφυλλών ελαττώνεται και συσσωρεύονται άλλες χρωστικές (Ohmiya et al. 2014). Ενδιαφέρον προκαλεί εντούτοις η παρουσία χλωροφύλλης σε ώριμα άνθη (Aschan & Pfan 2003, Chimona et al. 2012). Ωστόσο, τα χρώματα των ανθέων παράγονται από μικρό αριθμό χρωστικών. Οι σημαντικότερες χρωστικές των ανθέων είναι τα φλαβονοειδή (ανθοκυανίνες, φλαβονόλες), τα καροτενοειδή και οι βεταλαΐνες. Σε όλα τα ανθόφυτα (εκτός των μελών των Caryophyllales που περιέχουν βεταλαΐνες), διαφορετικά μίγματα φλαβονοειδών και καροτενοειδών (καθώς και αλλαγές του κυτταρικού pH) και διαφορές στα δομικά χαρακτηριστικά των ανθικών μερών παράγουν τα χρώματά τους (Glover 2007, Raven et al. 2014). Η ποσότητα των χρωστικών που απαντώνται σε έναν ιστό συμβάλει επίσης στον καθορισμό του χρώματος που αντιλαμβάνεται ένας παρατηρητής. Φαίνεται πως στην φύση δεν απαντώνται χρωστικές που να εκπέμπουν ή να σκεδάζουν την υπεριώδη ακτινοβολία (Kolle 2011).

1.1.5.1. Τα φλαβονοειδή

Τα φλαβονοειδή είναι μία από τις μεγαλύτερες κατηγορίες φαινολικών ενώσεων. Πρόκειται για συστατικά με δύο εξακυκλικούς δακτυλίους που ενώνονται με γέφυρα τριών ατόμων άνθρακα. Η πλειοψηφία των φλαβονοειδών που υπάρχουν στη φύση είναι γλυκοζίτες (Taiz & Zeiger 2012). Οι ομάδες υδροξυλίου και τα σάκχαρα αυξάνουν τη διαλυτότητα των φλαβονοειδών στο νερό, ενώ άλλες ομάδες όπως οι μεθυλ-αιθέρες ή οι τροποποιημένες μονάδες ισοπεντενυλίου τα καθιστούν λιπόφιλα (Taiz & Zeiger 2012). Φλαβονοειδή πιθανόν να υπάρχουν σε όλα τα αγγειόσπερμα και σποραδικά συναντώνται και σε μέλη άλλων φυτικών ομάδων (Raven et al. 2014). Τα φλαβονοειδή απορροφούν την υπεριώδη ακτινοβολία (UV), η οποία καταστρέφει τα νουκλεϊκά οξέα και τις πρωτεΐνες. Συνήθως επιτρέπουν επιλεκτικά την διέλευση του φωτός στις περιοχές του κυανοπράσινου και του ερυθρού. Όλα τα φλαβονοειδή απορροφούν σε μήκη κύματος 250-270 nm, 330-350 nm και μερικά στο εύρος 520-550 nm (Glover 2007), οπότε εμφανίζονται ως ορατές χρωστικές από ζωικούς οργανισμούς, παρόλο που το χρώμα με το οποίο γίνονται αντιληπτά ποικίλει ανάλογα με την δυνατότητα ενός ζωικού οργανισμού να αντιλαμβάνεται το ανακλώμενο UV. Οι συγκεντρώσεις των φλαβονοειδών ποικίλουν σε μεγάλο βαθμό μεταξύ των ειδών.

Η ευρύτερα διαδεδομένη ομάδα έγχρωμων φλαβονοειδών είναι οι ανθοκυανίνες. Πρόκειται για γλυκοζίτες που περιέχουν διάφορα σάκχαρα ενωμένα στο μόριό τους. Οι αντίστοιχες με τις ανθοκυανίνες ουσίες που δεν περιέχουν σάκχαρα λέγονται ανθοκυανιδίνες (Taiz & Zeiger 2012). Οι ανθοκυανίνες είναι υδατοδιαλυτές και βρίσκονται στα χυμοτόπια. Το χρώμα των ανθοκυανινών επηρεάζεται από πολλούς παράγοντες, όπως τον αριθμό των υδροξυλικών και μεθοξυλικών ομάδων στο δακτύλιο B της ανθοκυανιδίνης, την παρουσία εστεροποιημένων αρωματικών οξέων στον κύριο σκελετό και το pH του χυμοτοπίου. Οι ανθοκυανίνες μπορεί επίσης να βρίσκονται σε υπερ-μοριακά σύμπλοκα όπου σχηματίζουν χηλικές ενώσεις με μεταλλικά ιόντα και συμμετέχουν φλαβόνες (Taiz & Zeiger 2012). Οι ανθοκυανίνες παρέχουν τις περισσότερες ερυθρές και κυανές φυτικές χρωστικές. Υπάρχουν τουλάχιστον 17 γνωστές ανθοκυανίνες, οι οποίες μπορεί να κυμαίνονται από πορτοκαλί/κόκκινο (πελαργονιδίνες), κόκκινο/φούξια (κυανιδίνες) έως μοβ/κυανό (δελφινιδίνες). Σε ορισμένα φυτά τα άνθη αλλάζουν χρώμα μετά την επικονίαση, συνήθως λόγω παραγωγής μεγάλης ποσότητας ανθοκυανινών και γίνονται λιγότερο διακριτά από τα έντομα (Raven et al. 2014).

Δύο άλλες ομάδες φλαβονοειδών που απαντώνται στα άνθη είναι οι φλαβόνες και οι φλαβονόλες. Οι φλαβονόλες είναι πολύ κοινές στα φύλλα και σε πολλά άνθη. Γενικά, αυτά τα φλαβονοειδή απορροφούν φως με μικρότερο μήκος κύματος από αυτό που απορροφούν οι ανθοκυανίνες, και δεν είναι ορατές από το ανθρώπινο μάτι. Αυτές οι δύο κατηγορίες των φλαβονοειδών προστατεύουν τα κύτταρα από τα υψηλά επίπεδα UV-B ακτινοβολίας (280-320 nm), επειδή συσσωρεύονται στα επιδερμικά στρώματα και απορροφούν έντονα σε αυτήν την περιοχή της ακτινοβολίας (Taiz & Zeiger 2012). Αρκετά από αυτά τα συστατικά είναι άχρωμα ή σχεδόν άχρωμα, αλλά μπορεί να συμβάλλουν στον σχηματισμό των υπόλευκων ή λευκών αποχρώσεων ορισμένων ανθέων. Οι φλαβόνες μπορεί να παρέχουν κίτρινο χρωματισμό στα άνθη, αλλά συνηθέστερα θεωρούνται ως συν-χρωστικές. Οι φλαβονόλες συχνά σχηματίζουν συμμετρικά επαναλαμβανόμενα σχέδια με ραβδώσεις, κηλίδες ή συγκεντρικούς δακτυλίους που ονομάζονται οδηγοί νέκταρος (Lunau 1992).

1.1.5.2. Τα καροτενοειδή

Τα καροτενοειδή είναι διαδεδομένες χρωστικές στον φυσικό κόσμο και έχουν τις πιο ποικίλες λειτουργίες μεταξύ των κατηγοριών των χρωστικών. Στα φυτά τα καροτενοειδή είναι ελαιοδιαλυτά και βρίσκονται στα πλαστίδια. Πρόκειται για μια οικογένεια παραγώγων ισοπrenoειδών. Όλοι οι τύποι καροτενοειδών που απαντώνται στους φωτοσυνθετικούς οργανισμούς είναι γραμμικά μόρια με πολλαπλούς συζυγείς δεσμούς 40 ατόμων άνθρακα. Εμφανίζουν ζώνες απορρόφησης στην περιοχή από 400 έως 500 nm, στις οποίες οφείλεται το χαρακτηριστικό τους πορτοκαλί χρώμα (Taiz & Zeiger 2012). Στα άνθη, η ανάκλαση του UV

οφείλεται κυρίως στην παρουσία καροτενοειδών και επομένως τα υπεριώδη χρωματικά πρότυπα είναι πιο κοινά στα κίτρινα άνθη παρά στα υπόλοιπα (Raven et al. 2014). Τα καροτενοειδή αποτελούν ζωτικά συστατικά της μεμβράνης του θυλακοειδούς και συνήθως συνδέονται στενά με αρκετές πρωτεΐνες, που απαρτίζουν την φωτοσυνθετική συσκευή (Taiz & Zeiger 2012). Στα εντομόφιλα φυτά τα καροτενοειδή προστίθενται στον χρωματισμό της γύρης και των ανθέρων, ο οποίος οφείλεται κυρίως στα φλαβονοειδή (Lunau 1992).

1.1.5.3. Οι βεταλαΐνες

Οι βεταλαΐνες αποτελούν μια ομάδα πιο σύνθετων αρωματικών συστατικών που απαντάται σε πολλά μέλη της τάξης Caryophyllales. Είναι υδατοδιαλυτές και περιέχουν στα μόριά τους άζωτο. Πρόκειται για ερυθρώπες χρωστικές και στα φυτά αυτών των οικογενειών δεν υπάρχουν ανθοκυανίνες ούτε άλλη κατηγορία φλαβονοειδών.

1.1.5.4. Οι χλωροφύλλες

Όλοι οι φωτοσυνθετικοί οργανισμοί περιέχουν ένα μίγμα χρωστικών με διαφορετική δομή και οπτικές ιδιότητες. Οι χλωροφύλλες αποτελούν τις τυπικές φωτοσυνθετικές χρωστικές (Taiz & Zeiger 2012). Η χλωροφύλλη *a* συναντάται σε όλους τους ευκαρυωτικούς φωτοσυνθετικούς οργανισμούς, τα κυανοβακτήρια και τα προχλωρόφυτα. Η χλωροφύλλη *b* συναντάται κυρίως στα πράσινα φυτά. Οι χλωροφύλλες χαρακτηρίζονται από μία πολύπλοκη δομή προφυρινικού δακτύλιου. Στον προφυρινικό δακτύλιο συνδέεται μία μακριά υδρογονανθρακική ουρά, η οποία σταθεροποιεί το μόριο της χλωροφύλλης στο υδρόφοβο τμήμα του περιβάλλοντός της. Ο δακτύλιος περιέχει κάποια ασθενώς δεσμευμένα ηλεκτρόνια, αποτελεί δε το τμήμα του μορίου που εμπλέκεται στις ηλεκτρονιακές μεταπτώσεις και τις οξειδοαναγωγικές αντιδράσεις. Η χλωροφύλλη απορροφά ισχυρά στην κυανή (περίπου 430 nm) και την ερυθρή (περίπου 660 nm) περιοχή του φάσματος (Lichtenthaler 1987, Lichtenthaler & Buschmann 2001, Taiz & Zeiger 2012).

Στα αρχικά αναπτυξιακά στάδια των ανθέων, τα πέταλα των περισσότερων ανθοφύτων είναι πράσινα εξαιτίας της παρουσίας της χλωροφύλλης, καθώς τα ώριμα πέταλα συνήθως είναι υπόλευκα ή έγχρωμα, με την χλωροφύλλη να απουσιάζει ή να καλύπτεται από άλλες χρωστικές (Aschan & Pfanz 2003, Lysenko & Varduny 2013). Τα άνθη των περισσότερων ανώτερων φυτών συνήθως απαιτούν την είσοδο των υδατανθράκων για την ανάπτυξή τους από τα γειτονικά φύλλα. Περιοχή ερευνητικού ενδιαφέροντος αποτελεί εντούτοις το κατάλοιπο φωτοσυνθετικής δραστηριότητας και οι επιδράσεις που σχετίζονται με την φωτοσύνθεση στα πέταλα των ανθέων (Weiss et al. 1988, Lysenko & Varduny 2013).

Εκτός των φύλλων, τα οποία θεωρούνται οι πρωτογενείς πηγές της φωτοσυνθετικής παραγωγής, τα ανώτερα φυτά έχουν την δυνατότητα να χρησιμοποιήσουν σχεδόν όλες τις βλαστητικές και αναπαραγωγικές δομές για αφομοίωση του CO₂ (Aschan & Pfan 2003). Φωτοσυνθετικά ανθικά όργανα, συμπεριλαμβανομένων σεπάλων και πετάλων, συνεισφέρουν άμεσα στην παροχή ενέργειας για την αναπαραγωγή σε διάφορα είδη (Galen 1999, Müller et al. 2010), ελαττώνοντας τις απαιτήσεις προϊόντων της φωτοσύνθεσης από τα βλαστητικά όργανα (Raven & Griffiths 2015). Τα πράσινα, άγονα μέρη του άνθους αξιοποιούνται για την πρόσληψη του φωτός και την φωτοσυνθετική απόδοση, όπου χαρακτηρίζονται από φωτοσυνθετική αφομοίωση χρησιμοποιώντας κυρίως διοξείδιο του άνθρακα της ατμόσφαιρας (Weiss et al. 1988, Aschan & Pfan 2003). Στην επιδερμίδα των πετάλων, τεπάλων και σεπάλων απαντώνται στόματα, προκειμένου να ρυθμίσουν ανταλλαγή των αερίων στα άνθη, αλλά η πυκνότητά τους συνήθως είναι μικρότερη από αυτήν των φύλλων (Blanke & Lovatt 1993, Rhizopoulou et al. 2006).

Σύγκριση μεταξύ έγχρωμων (κόκκινων και λευκών), πρασινωπών πετάλων και φύλλων έδειξε ότι διαφοροποιείται τόσο η έκφραση πολλών γονιδίων που κωδικοποιούν την βιοσύνθεση της χλωροφύλλης όσο και γονιδίων που εμπλέκονται στην αποδόμησή της (Ohmiya et al. 2014). Πιθανά εξελικτικά οφέλη της φωτοσύνθεσης στα αναπαραγωγικά όργανα συμπεριλαμβάνουν την αξιοποίηση της απώλειας νερού δια μέσου της διαπνοής, για την διανομή μέσω του ξυλώματος των μη κινούμενων στο φλοιώμα στοιχείων όπως το ασβέστιο και το πυρίτιο [Si(OH)₄] (Raven & Griffiths 2015). Έχει διατυπωθεί επίσης ότι η φωτοσυνθετική ικανότητα της στεφάνης ανθέων εμπλέκεται στην βιοσύνθεση των λοιπών χρωστικών, με τον μεταβολισμό του άνθρακα των πετάλων να είναι μέγιστος κατά το τελικό στάδιο της άνθισης (Müller et al. 2010). Σύμφωνα με άλλους ερευνητές (Ünal et al. 2003) υπάρχει σύνδεση στις παρατηρούμενες διαφορές όσον αφορά στην ποσότητα χλωροφυλλών με αυτή των ανθοκυανινών, όπως αυτές καταγράφηκαν στις χρωματικές ποικιλίες του άνθους του γένους *Primula*. Υποστηρίζουν ότι η αρνητική συσχέτιση της ποσότητας των περιεχόμενων χλωροφυλλών με την ποσότητα των περιεχόμενων ανθοκυανινών υποδεικνύει τη σύνδεση των φωτοσυνθετικών και φωτοπροστατευτικών μηχανισμών με την απορρόφηση του φωτός (Ünal et al. 2003).

1.1.6. Η σχέση με τους επικονιαστές

Τα φυτά δεν μπορούν να μετακινηθούν. Οι ανάγκες των φυτικών οργανισμών ικανοποιούνται με αναπτυξιακές αποκρίσεις ή με το σχηματισμό δομών. Αρκετά αγγειόσπερμα έχουν αναπτύξει χαρακτηριστικά που έχουν ενσωματωθεί στο άνθος, όπου ξεπερνούν την ακινησία τους προσελκύοντας έντομα ή άλλα ζώα ώστε να αυξάνεται η συχνότητα της

διασταυρούμενης επικοινωνίας και επομένως της διασταυρούμενης γονιμοποίησης (Raven et al. 2014).

Η οπτική επικοινωνία μεταξύ των ανθέων και των ζωικών οργανισμών λαμβάνει χώρα σε μία μόνο κατεύθυνση: Τα άνθη μεταδίδουν πληροφορία και ζωικοί οργανισμοί την προσλαμβάνουν (Silberglied 1979). Ένα ανθικό πρότυπο (α) διαφημίζει την παρουσία του άνθους, (β) παρέχει χαρακτηριστικά για την ταυτοποίηση του ανθικού είδους και (γ) κατευθύνει την συμπεριφορά του επισκέπτη με τέτοιον τρόπο που να εξασφαλίζει την μεταφορά της γύρης. Τα ζώα αντιλαμβάνονται τα άνθη ως πηγές τροφής. Η 'αμοιβή' που προσφέρεται είναι συνήθως ένα μίγμα νέκταρος, διαλύματος σακχάρων και η ίδια η γύρη, η οποία είναι πλούσια σε αμινοξέα (Glover 2007). Συλλέγοντας αυτήν την τροφή, οι ζωικοί οργανισμοί εφάπτονται ακούσια με τα αναπαραγωγικά όργανα των φυτών, προκαλώντας την γύρη να μεταφερθεί από τους στήμονες στα σώματά τους και από αυτά στις επιφάνειες των στίγμάτων. Πολλά άνθη επιδεικνύουν δομικά χαρακτηριστικά τα οποία βελτιώνουν αυτήν την ακούσια επαφή (Glover 2007).

Τόσο οι αρσενικές, όσο και οι θηλυκές μέλισσες τρέφονται με νέκταρ και οι θηλυκές επιπλέον συλλέγουν γύρη για να ταΐσουν τις προνύμφες. Τμήματα του στόματος των μελισσών, οι τρίχες του σώματός τους και άλλα προσαρτήματα έχουν προσαρμοστεί κατάλληλα για τη συλλογή και τη μεταφορά γύρης και νέκταρος (Raven et al. 2014). Το νέκταρ, το οποίο εκτίθεται στις μεταβλητές του περιβάλλοντος, μπορεί να αλλάζει τόσο ποιοτικά όσο και ποσοτικά (Dafni et al. 1986). Οι κύριοι παράγοντες που επηρεάζουν αυτές τις αλλαγές είναι η θερμοκρασία και η υγρασία του περιβάλλοντος. Η αρνητική επίδραση της κλιματικής αλλαγής στην παραγωγή του νέκταρος συνδέεται με την ελάττωση των μη δομικών υδατανθράκων των φύλλων και επηρεάζει την αλληλεπίδραση των ανθέων με τους επικονιαστές (Mu et al. 2015). Κατά την διάρκεια διαφόρων σταδίων της άνθισης, οι επικονιαστές μπορεί να συναντήσουν διαφορετικά χαρακτηριστικά των πηγών τροφής (Dafni et al. 1986). Καθώς διαφορετικοί επικονιαστές έχουν διαφορετικές προτιμήσεις (όσον αφορά στη σύσταση, τη συγκέντρωση και τον όγκο του νέκταρος), οι μεταβολές των χαρακτηριστικών του νέκταρος κατά την διάρκεια της ημέρας μπορεί να εκδηλώνονται με διαδοχή των επικονιαστών (Dafni et al. 1986).

Η παρουσία ενός άνθους «διαφημίζεται» στους πιθανούς επισκέπτες μέσω ενός οπτικού σήματος το οποίο ξεχωρίζει από το υπόλοιπο περιβάλλον. Τα φύλλα γενικά απορροφούν ισχυρά στις περιοχές του υπεριώδους, του κυανού και του κιτρινο-κόκκινου φάσματος, παρέχοντας ένα χρωματικά ουδέτερο περιβάλλον στο οποίο παρατάσσονται τα ανθικά σήματα. Δεν υπάρχει όμως ένα γενικευμένο πρότυπο των οπτικών σημάτων. Σε περιβάλλον με υψηλή ανάκλαση στο υπεριώδες φάσμα μπορούν να καταγραφούν άνθη με μεγάλο μέρος της επιφάνειάς τους να απορροφά στο υπεριώδες. Πολλά άνθη δεν παρουσιάζουν χρωματική αντίθεση στο υπεριώδες με το περιβάλλον τους και πολλοί

επικονιαστές δεν απαιτούν πρότυπα ανάκλασης στο υπεριώδες για την αναγνώριση των ανθέων. Ο χρόνος της «διαφήμισης» του άνθους είναι σημαντικός για το φυτό, καθώς επισκέψεις σε μη-κατάλληλες περιόδους μπορεί να βλάψουν το άνθος ή να αποτρέψουν τους επικονιαστές που θα λάβουν αμοιβή από μελλοντικές επισκέψεις.

Η αύξηση της επιδεκτικότητας του άνθους ή η εξειδίκευση κατά κάποιον τρόπο για την έλξη ενός υποσυνόλου επικονιαστών, δεν θα έχει θετική επίδραση στην αρμοστικότητα του φυτού. Καθώς οι χρωστικές και οι περίτεχνες δομές των πετάλων είναι ακριβές με όρους ενέργειας και σημαντικών θρεπτικών όπως το άζωτο, στην περίπτωση που δεν εξασφαλιστεί η αναπαραγωγή του στελέχους, τέτοιες δομές θα έχουν αρνητική επίδραση στην αρμοστικότητα του φυτού. Η ανάπτυξη ανθικών προσελκυστικών δομών ενισχύει την αναπαραγωγική επιτυχία ενός φυτού, αν με αυτόν τον τρόπο εξασφαλίζεται η άφιξη περισσότερης γύρης του φυτού στο κατάλληλο στίγμα ή περισσότερα ωοκύτταρα γονιμοποιούνται από εισερχόμενους γυρεόκοκκους. Όταν υφίσταται ανταγωνισμός για την προσοχή των επικονιαστών, τότε η φυσική επιλογή ευνοεί τα χαρακτηριστικά που ενισχύουν την ελκυστικότητα των ανθέων.

1.1.6.1. Το οπτικό σύστημα των εντόμων

Η όραση των ζωικών οργανισμών εξαρτάται από δύο στοιχεία: την παρουσία δομικών χαρακτηριστικών που επιτρέπουν στα αντικείμενα να γίνονται αντιληπτά και την παρουσία νευρικής επεξεργασίας για να «μεταφράσει» τέτοια σήματα.

Οι μέλισσες, όπως και όλα τα έντομα, έχουν σύνθετους οφθαλμούς. Ο οφθαλμός τους αποτελείται από μερικές χιλιάδες ανεξάρτητες μονάδες, τα ομμάτιδια. Κάθε ομμάτιδιο περιέχει τα δικά του κύτταρα-φωτοδέκτες και τους δικούς του φακούς. Τα υμενόπτερα έχουν τριχρωματική όραση (όπως και οι άνθρωποι). Οι φωτοδέκτες των ομμάτιδιών περιέχουν τις χρωστικές οψίνες, οι οποίες αντιλαμβάνονται πράσινο (540 nm), μπλε (430 nm) και υπεριώδες (340 nm) φως. Τα υμενόπτερα δεν έχουν φωτοδέκτες για την ερυθρή περιοχή του φάσματος, γεγονός που έχει παρερμηνευθεί πως δεν μπορούν να δουν το ερυθρό, το οποίο τείνει να συγχωνευθεί με το υπόβαθρο από τα χρώματα της περιβάλλουσας βλάστησης (Raven et al. 2014). Η φασματική ευαισθησία του πράσινου φωτοδέκτη έχει εκτεταμένη προέκταση και φτάνει ~ 650 nm (Chittka & Waser 1997). Το παραπάνω γεγονός επιτρέπει στις μέλισσες να αντιλαμβάνονται το ερυθρό φως, αν και μπορεί να υπάρχει δυσκολία να το ξεχωρίσουν από πράσινο φως χαμηλής έντασης.

Σε κάποια είδη υμενοπτέρων έχουν καταγραφεί τρεις τύποι ομμάτιδιων: αυτά που περιέχουν φωτοδέκτες πράσινου και μπλε φωτός, αυτά που περιέχουν φωτοδέκτες πράσινου και υπεριώδους φωτός και αυτά που περιέχουν και τους τρεις τύπους (Spaethe & Briscoe 2005). Αυτό σημαίνει ότι διαφορετικά ομμάτιδια μπορεί να αντιλαμβάνονται ένα άνθος ως

διαφορετικά χρώματα. Δεδομένης της μειωμένης αναλυτικής ικανότητας του οπτικού συστήματος των εντόμων σε σχέση με αυτό των σπονδυλωτών, χρειάζονται τουλάχιστον 15 ομματίδια για την αντίληψη του χρώματος ενός άνθους (Chittka & Raine 2006). Το γεγονός αυτό ενισχύει την διατύπωση ότι μεγαλύτερα άνθη είναι αναγνωρίσιμα από απόσταση σε αντίθεση με τα μικρότερα. Τα υμενόπτερα δεν χρησιμοποιούν όμως μόνο το χρώμα για την αναγνώριση των ανθέων, αλλά σε μεγάλες αποστάσεις βασίζονται στην αντίθεση μεταξύ ανθέων και πράσινης βλάστησης (Spaethe et al. 2001).

Τα άνθη μπορούν να προσελκύσουν τους επικονιαστές από απόσταση και μέσω της οσμής. Οι οσμές που παράγονται από τα άνθη μπορούν να φτάσουν μεγάλες αποστάσεις (Glover 2007). Μελετητές της συμπεριφοράς των εντόμων έδειξαν ότι οι μέλισσες μαθαίνουν εύκολα να αναγνωρίζουν χρώματα, οσμές και περιγράμματα (Raguso 2001, Chittka & Wells 2004). Η οσμή λειτουργεί ως σήμα μακράς απόστασης για τις νυχτοπεταλούδες, τα σκαθάρια και ορισμένες μέλισσες, καθώς και τις πεταλούδες σε μέτριες αποστάσεις (Wright & Schiestl 2009). Τα άνθη που επικονιάζονται από μέλισσες έχουν ζωηρόχρωμα πέταλα και συχνά έχουν διακριτές μορφές, όπως οι οδηγοί νέκταρος (βλ. παράγραφο 1.2.4.). Αφότου τα έντομα βρεθούν πάνω σε ένα άνθος, τα απτικά σήματα μπορεί να είναι σημαντικά για τον γρήγορο χειρισμό του άνθους, κάνοντας έτσι τα άνθη με συγκεκριμένες ιδιότητες της επιφάνειας πιο ελκυστικά. Η γεύση μπορεί να παίζει ρόλο στον διαχωρισμό των ανθέων από τους επικονιαστές αν συγκεκριμένη ποιότητα νέκταρος σχετίζεται με χαρακτηριστικά που διακρίνονται από απόσταση (Glover 2007). Ο συνδυασμός κάποιου διακριτού χαρακτηριστικού με συγκεκριμένη ανταπόδοση (εκπαιδευτική ικανότητα υμενοπτέρων) αυξάνει την επισκεψιμότητα του άνθους (Dyer et al 2006).

1.1.6.2. Η ιδέα του συνδρόμου της επικονίασης

Το σύνδρομο της επικονίασης περιγράφει μια αλληλουχία ανθικών χαρακτηριστικών τα οποία σχετίζονται με την προσέλκυση συγκεκριμένης ομάδας επικονιαστών (Faegri & van der Pijl 2013). Η θεώρηση πίσω από το σύνδρομο της επικονίασης είναι ότι η συνεξέλιξη μεταξύ φυτών και ζώων 'οδήγησε' τα φυτά στην απόκτηση συγκεκριμένων ανθικών χαρακτηριστικών (όπως χρώματα, οσμές και σχήματα), τα οποία μεγιστοποιούν τις πιθανότητές τους να προσελκύουν και να επικονιάζονται από συγκεκριμένους ζωικούς οργανισμούς.

Σύμφωνα με αυτό το σύνδρομο, τα σκαθάρια προτιμούν λευκού/υπόλευκου χρώματος άνθη, σχήματος πιάτου/μπολ, με δυνατή φρουτώδη οσμή, νέκταρ και περίσσεια γύρης. Οι μύγες επισκέπτονται άνθη λευκά/υπόλευκα/ανοιχτά κίτρινα, σχήματος πιάτου ή πιο περίπλοκο, με ελάχιστη οσμή και μικρή ποσότητα νέκταρος. Οι μέλισσες προτιμούν μπλε/κίτρινα/υπεριώδη χρώματα, άνθη σχήματος σωλήνα και ζυγόμορφα, με ελάχιστη ή λίγη

οσμή, περισσότερο νέκταρ και περίσσεια γύρης. Οι πεταλούδες συνήθως σχετίζονται με άνθη κίτρινου/κόκκινου/πορτοκαλί χρώματος, σχήματος βαθιού σωλήνα με «πλατφόρμες προσγείωσης», ελάχιστη οσμή και αναζητούν μόνο νέκταρ. Οι νυχτοπεταλούδες προσελκύονται από άνθη λευκού χρώματος, σχήματος βαθιού σωλήνα και ζυγομορφίας, με δυνατή, γλυκιά οσμή που αναδύεται την νύχτα και μεγάλη ποσότητα νέκταρος. Τα πτηνά προτιμούν κόκκινα/πορτοκαλί άνθη, κρεμαστά, ζυγόμορφα και σχήματος σωλήνα, με ελάχιστη οσμή και πολύ νέκταρ. Τέλος, οι νυχτερίδες σχετίζονται με λευκά, μεγάλα άνθη, σχήματος μικρού πιάτου, με δυνατή οσμή (προερχόμενη από βουτυρικό οξύ) και άφθονα νέκταρ και γύρη (Glover 2007, Faegri & van der Pijl 2013).

Υπάρχει αρκετή συζήτηση στην επιστημονική κοινότητα σχετικά με την ισχύ του συνδρόμου της επικονίασης. Ως αντεπιχείρημα προβάλλεται ότι το σύνολο των διαφορετικών ανθικών χαρακτηριστικών αποτελεί απλώς διαφορετικούς τρόπους που έχουν κατορθώσει τα φυτά να προσελκύσουν μεγαλύτερο φάσμα επικονιαστών (Glover 2007). Αντί να προβάλουν ειδο-ειδικά σήματα, τα διάφορα ανθικά χαρακτηριστικά μπορεί να αντιπροσωπεύουν έναν τεράστιο αριθμό διαφορετικών προβολών. Το σύνδρομο της επικονίασης βασίζεται στην ιδέα της εξειδίκευσης και μπορεί να μην είναι συμβατό με τις περιπτώσεις των ανθέων που είναι έχουν μη-εξειδικευμένα σήματα αμοιβής σε γενικευμένους επικονιαστές. Επιχειρηματολογείται ότι η εξέλιξη των φυτών και των επικονιαστών τους, ακολούθησε έναν ενδιάμεσο δρόμο, όπου ομάδες επικονιαστών συνεξελίσσονται με συγκεκριμένες ομάδες ανθέων, δηλαδή λαμβάνουν χώρα ειδο-ειδικές αλληλεπιδράσεις ενός είδους επικονιαστή με ένα είδος φυτού.

1.1.7. Το χρώμα και οι επιφάνειες των άγονων μερών του άνθους

Ένας από τους πιο προφανείς τρόπους με τους οποίους τα άνθη διαφέρουν το ένα από το άλλο είναι μέσω του χρώματός τους. Το χρώμα των ανθέων παραδοσιακά θεωρείται ως ένας από τους τρόπους με τους οποίους τα φυτά προσελκύουν τους επικονιαστές και υπάρχει αρκετή βιβλιογραφία σχετικά με τις προτιμήσεις διαφορετικών επικονιαστών για διαφορετικά χρώματα (Chittka & Wells 2004, Faegri & van der Pijl 2013). Τα τελευταία χρόνια αυτά τα δεδομένα συχνά επανερμηνεύτηκαν, με την έμφαση να δίνεται στην αντίθεση μεταξύ του ανθικού χρώματος και της περιβάλλουσας βλάστησης παρά σε συγκεκριμένα χρώματα ως τα προτιμητέα συγκεκριμένων ζωικών οργανισμών (Glover 2007).

Τα έντονα χρώματα των ανθέων αποτελούν πρωτίστως ένα σήμα για την προσέλκυση των επικονιαστών (συνήθως εντόμων), δημιουργώντας έναν ανθικό ιστό που μπορεί να διακριθεί έναντι ενός βλαστητικού υπόβαθρου. Ο Δαρβίνος παρατήρησε την σημασία του χρωματισμού των ανθέων και υποστήριξε ότι το χρώμα αποτελεί απλά ένα μέσο που παρέχει στα άνθη την διάκριση (αντίθεση) έναντι του υπόβαθρου της βλάστησης (Δαρβίνος 1859).

Αυτό το επιχείρημα υποστηρίζεται από αναλύσεις της οπτικής οξύτητας των εντόμων, όπου αποδεικνύεται ότι από την οπτική πλευρά ενός εντόμου, η βλάστηση μοιάζει με τους κορμούς των δέντρων, το έδαφος και το πέτρωμα (Kevan et al. 1996).

Πολλές φορές έντονες αλλαγές στο ανθικό χρώμα σχετίζονται με την επικοινωνία και τις μεταβολές στην διαθεσιμότητα νέκταρος (Farzad et al. 2002), καθοδηγώντας τους επικονιαστές προς άνθη που επιδέχονται επικοινωνία και σε φυτά με ταξιανθίες ορατές από απόσταση (Weiss 1991). Επομένως το ανθικό χρώμα μπορεί να δράσει ως ένα πιο συγκεκριμένο σήμα, εκτός από την απλή αντίθεση με την περιβάλλουσα βλάστηση. Τα βιολογικά χρώματα μπορούν να παραχθούν με δύο τρόπους. Μερικοί ζωικοί οργανισμοί παράγουν «δομικά» χρώματα, τα οποία προκαλούνται από την περίθλαση του φωτός από περίπλοκες φυσικές επιφάνειες (Vukusic et al. 2001, Heeso et al. 2010). Τα φυτά συνήθως παράγουν χρώμα συνθέτοντας χρωστικές που απορροφούν υποσύνολα του ορατού φάσματος, ανακλώντας όποιο τμήμα του φάσματος δεν απορροφούν (Glover 2007). Ένα άνθος που γίνεται αντιληπτό ως κόκκινο χρώμα, περιέχει χρωστικές που απορροφούν στο κίτρινο, πράσινο και κυανό φάσμα του φωτός, επιτρέποντας την ανάκλαση μόνο της κόκκινης ακτινοβολίας. Οι λευκοί ιστοί ανακλούν όλα τα ορατά μήκη κύματος.

Τα άνθη στα οποία, το χρώμα τους αποδίδεται στην παρουσία μίας μόνο χρωστικής είναι ελάχιστα, όπως επίσης λίγα πέταλα εμφανίζουν ένα μοναδικό και απaráλλαχτο χρώμα (Glover 2007). Οι χρωστικές αναμιγνύονται και τροποποιούνται εντός των ανθέων, παράγοντας χρώματα που κατανέμονται κατά μήκος του άνθους σε σχέδια τα οποία ποικίλουν ως προς την πολυπλοκότητα και συχνότητά τους μεταξύ διαφορετικών ειδών. Καθώς η αντίθεση του χρώματος είναι σημαντικότερη από το χρωματικό σχέδιο για την προσέλκυση των επικονιαστών από απόσταση, το σχέδιο γίνεται σημαντικότερο σε κοντινές αποστάσεις επιτρέποντας σε ζωικούς οργανισμούς να διακρίνουν τα άνθη διαφορετικών ειδών και να μαθαίνουν να αποκτούν την αμοιβή τους με το λιγότερο δυνατό ενεργειακό κόστος (Kevan et al. 1996).

Ένας τρόπος με τον οποίο μπορεί να ενισχύεται το χρώμα ενός πετάλου είναι η κατανομή ειδικευμένων κυτταρικών τύπων στις επιδερμικές στιβάδες. Σε εκτεταμένη μελέτη διαφορετικών οικογενειών των αγγειοσπέρμων βρέθηκε ότι πολύ μεγάλο ποσοστό των εξεταζόμενων ειδών είχαν στην επιδερμίδα τους θηλώδη κύτταρα που περιγράφονται ως κωνικά-θηλώδη (Kay et al. 1981). Σε πολλά είδη αυτά τα κύτταρα διακοσμούνται περεταιίρω από ποικίλσεις πεπαχυμένης εφυμενίδας. Η συχνότητα αυτής της εξειδικευμένης κυτταρικής μορφολογίας εντός των ανθοφόρων φυτών και ειδικότερα στα πέταλα μπορεί να στηρίξει μια προσαρμοστική εξήγηση που περιλαμβάνει τον ρόλο των πετάλων στην προσέλκυση των επικονιαστών (Glover 2007). Μία σειρά δημοσιεύσεων συσχετίζει τα θηλώδη κύτταρα των πετάλων με την ανάκλασή τους, την παραγωγή οσμών, τις απτικές αλληλεπιδράσεις των εντόμων με τα πέταλα και με την 'διαβρεξιμότητα' των πετάλων (Whitney et al. 2011). Έχει

προταθεί ότι τα κωνικά-θηλώδη κύτταρα αυξάνουν την ποσότητα του φωτός που απορροφάται από τις χρωστικές των ανθέων, ενισχύοντας το χρώμα που αντιλαμβάνεται ο παρατηρητής (Gorton & Vogelmann 1996, Gkikas et al. 2015). Τα παραπάνω επιδερμικά κύτταρα σκεδάζουν το φως που ανακλάται πίσω από τις εσωτερικές στιβάδες του πετάλου πιο ομοιόμορφα σε σχέση με τα επίπεδα κύτταρα, δίνοντας την αίσθηση του στιλπνού ή της βελούδινης υφής στο πέταλο (Noda et al. 1994).

Μια σημαντική συνέπεια του σχήματος των κωνικών-θηλωδών κυττάρων της επιδερμίδας αποδίδει την σκέδαση του φωτός υπό μεγάλη γωνία στο χώρο προκαλώντας «ματ» εμφάνιση που είναι εξίσου ορατή από πολλές πλευρές (Wehner & Bernard 1993, van der Kooi et al. 2015). Δοκιμές που πραγματοποιήθηκαν σε πειράματα με επικονιαστές έδειξαν ότι τα έντομα δεν επιδεικνύουν προτίμηση μεταξύ των χρωματικών αποτελεσμάτων επίπεδων και κωνικών κυττάρων και άρα πρέπει να υπάρχει κάποια άλλη κύρια εξήγηση για την εξελικτική επιτυχία των κωνικών κυττάρων (Dyer et al. 2007). Εντούτοις ένας επιπλέον ρόλος που αποδόθηκε στην παρουσία εξειδικευμένου σχήματος των επιδερμικών κυττάρων των πετάλων έχει σχέση με την υφή των πετάλων (Whitney et al. 2009) που μπορεί να παρέχουν απτικά σήματα στα έντομα-επικονιαστές, τα οποία σήματα οι επικονιαστές αντιλαμβάνονται μέσω των κεραιών τους (Kevan & Lane 1985, Scheiner et al. 2005).

Η επιφάνεια των επιδερμικών κυττάρων των πετάλων και σεπάλων πολλών ανθοφόρων φυτών καλύπτεται με ποικίλσεις εύρους που κυμαίνεται μεταξύ μερικών εκατοντάδων νανομέτρων μέχρι και μερικών μικρομέτρων (Jefree 2006). Οι παραπάνω ποικίλσεις συχνά βρίσκονται σε παράλληλη διάταξη και έχουν αποτελέσει έμπνευση για την ανάπτυξη βιομιμητικών επιφανειών και υλικών (Koch et al. 2008, Bhushan 2009, Kolle et al. 2013). Ο λειτουργικός τους ρόλος δεν είναι σαφώς προσδιορισμένος, αλλά έχει διατυπωθεί ότι συνεισφέρουν στην προσέλκυση των επικονιαστών συγκρατώντας σταγόνες πάχνης (Feng et al. 2008), δημιουργώντας σχέδια ανάκλασης του φωτός (Whitney et al. 2008), παρέχοντας απτικά ερεθίσματα σε άλλους οργανισμούς για την αναγνώριση της επιφάνειας (Koch et al. 2008). Συνεπώς οι ποικίλσεις θα μπορούσαν να είναι ένας ακόμη παράγοντας που να επιδρά στην προσέλκυση των επικονιαστών μαζί με το σχήμα των επιδερμικών κυττάρων και το χρώμα των χρωστικών (Li-Beisson et al. 2009). Επίσης, έχει διατυπωθεί ότι οι ποικίλσεις θα μπορούσαν να επιδράσουν στην μείωση της απώλειας νερού δημιουργώντας μικροκυκλοφορία του αέρα στην επιφάνεια των πετάλων (Li-Beisson et al. 2009, Argiropoulos & Rhizopoulou 2012a)

Υπάρχουν πολλές υποθέσεις για τον βιολογικό ρόλο των επιδερμικών ποικίσεων, όμως αρκετές ερωτήσεις που αφορούν την χημική τους σύσταση και τον μηχανισμό σχηματισμού τους παραμένουν αναπάντητες. Μελέτες με ηλεκτρονικό μικροσκόπιο διέλευσης υποδεικνύουν ότι οι ποικίλσεις σχηματίζονται από αναδιπλώσεις του πολυμερούς υλικού που βρίσκεται στην επιφάνεια του εξωτερικού επιδερμικού κυτταρικού τοιχώματος

(Koch et al. 2008). Για μεγάλο διάστημα παρέμενε άγνωστο το αν η μορφή των ποικίσεων οφείλεται σε μηχανικούς περιορισμούς και την αναδίπλωση του κυτταρικού τοιχώματος κατά την κυτταρική διόγκωση ή αν είναι αποτέλεσμα διαφοροποιημένης σύνθεσης του πολυμερούς κατά μήκος της επιδερμικής επιφάνειας. Πειράματα που πραγματοποιήθηκαν με μεταλλάγματα ανθέων του φυτού *Arabidopsis thaliana* έδειξαν ότι η βιοσύνθεση της υμενίνης είναι απαραίτητη για τον μηχανισμό σχηματισμού του σχεδίου των ποικίσεων (Li-Beisson 2009).

Ένα ενδιαφέρον ερώτημα σχετίζεται με το γεγονός πως υπάρχουν πολλά φυτά με διαφορετικά δομημένες ανθικές επιφάνειες (Argiropoulos & Rhizopoulou 2012b, van der Kooi et al. 2014). Ορισμένοι ερευνητές αποδίδουν αυτές τις δομές στην προσέκλυση των επικονιαστών (Whitney et al. 2009, Fernandes et al. 2013), ενώ άλλοι ισχυρίζονται ότι τέτοια χαρακτηριστικά εξελίχθηκαν εξυπηρετώντας άλλες λειτουργίες (van der Kooi et al. 2014). Δεδομένου ότι όταν το άνθος ξεδιπλώνεται λαμβάνει χώρα κάμψη της εφυμενίδας (Antonίου Kourounioti et al. 2013), εικάζεται ότι μία βασική λειτουργία των επιφανειακών ανθικών δομών σχετίζεται με τις μηχανικές ιδιότητες του άνθους (van der Kooi et al. 2014).

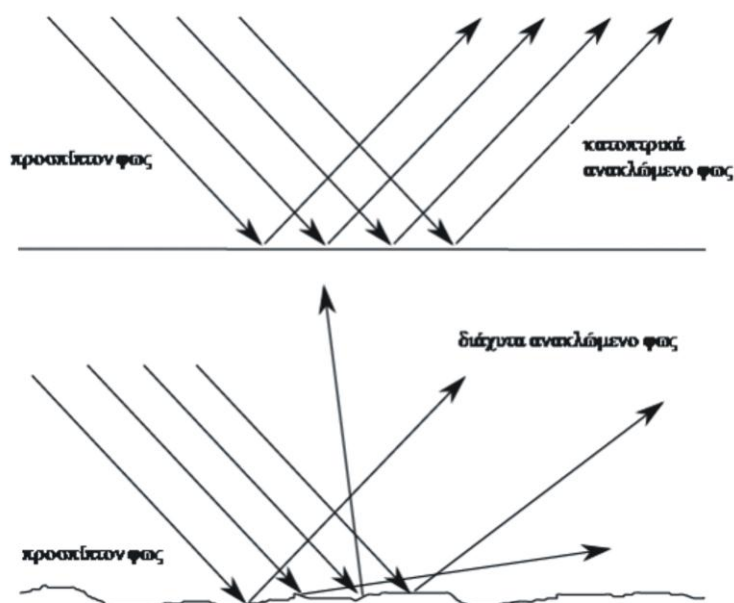
1.2. Οπτικές ιδιότητες

Τα φυτικά όργανα αποτελούνται από πολλούς τύπους ιστών, οι οποίοι περιέχουν ειδικευμένα κύτταρα, διαφορετικά τόσο ως προς την χημική τους σύνθεση όσο ως προς την δομή τους. Η παραπάνω πολυπλοκότητα έχει ως αποτέλεσμα περίπλοκες και ποικίλες αλληλεπιδράσεις μεταξύ της ηλιακής ακτινοβολίας και του φυτικού υλικού. Οι οπτικές συνθήκες εντός των φυτικών επιφανειών συχνά διαφέρουν από αυτές σε εκχυλίσματα των ιστών. Μεταξύ των φυτικών οργάνων καλύτερα μελετημένη είναι η οπτική συμπεριφορά των φύλλων εξαιτίας της σημασίας τους για την διαδικασία της φωτοσύνθεσης (Pfündel et al. 2006). Στο παρόν κεφάλαιο προηγείται η περιγραφή των ευρημάτων σχετικά με τις οπτικές ιδιότητες των φύλλων πριν την αντίστοιχη περιγραφή για τα άνθη.

1.2.1. Οι ιδιότητες του φωτός-Βασικές έννοιες

Το φως είναι ηλεκτρομαγνητικό κύμα. Η διάδοσή του μπορεί να περιγραφεί ως μέτωπο κύματος ή ως φωτεινή ακτίνα. Το φως επιπλέον, εμφανίζει σωματιδιακές όψεις, δηλαδή την κβαντική του μορφή. Στη γεωμετρική οπτική, το φως περιγράφεται ως ακτίνες που οδεύουν ευθύγραμμα σε ένα ομογενές μέσο (Ζενγώλης 2007). Στη διαχωριστική επιφάνεια μεταξύ δύο υλικών, μια ακτίνα υφίσταται εν μέρει ανάκλαση και εν μέρει συνεχίζει τη διάδοση στο δεύτερο υλικό ακολουθώντας κανόνες της οπτικής (Young 1994). Οι εντάσεις των δύο

ακτίνων, ανακλώμενης και διαθλώμενης, εξαρτώνται από την γωνία πρόσπτωσης, τους δύο δείκτες διάθλασης και την πόλωση της προσπίπτουσας ακτίνας. Σε μερικές περιπτώσεις είναι δυνατόν η ακτίνα να υποστεί ολική ανάκλαση. Αν η διαχωριστική επιφάνεια είναι αδρή, τόσο το μεταδιδόμενο όσο και το ανακλώμενο φως σκεδάζονται προς διάφορες διευθύνσεις και υπάρχουν περισσότερες γωνίες διάθλασης ή ανάκλασης. Η ανάκλαση (Εικόνα 1.1) υπό συγκεκριμένη γωνία από μια εντελώς λεία επιφάνεια ονομάζεται κατοπτρική ανάκλαση, ενώ η ανάκλαση λόγω σκέδασης από μια αδρή επιφάνεια ονομάζεται διάχυτη ανάκλαση (Young 1994, Lee 2007). Η σκέδαση αποτελεί μια φυσική διαδικασία όπου ακτινοβολία ή κινούμενα σωματίδια, αναγκάζονται να εκτραπούν από την τροχιά που κινούνται εξαιτίας τοπικών ανομοιομορφιών στο μέσο το οποίο διασχίζουν. Συμβατικά, αυτό περιλαμβάνει παρέκκλιση της ανακλώμενης ακτινοβολίας από την γωνία που προβλέπει ο κανόνας της ανάκλασης (διάχυτη ανάκλαση). Η σκέδαση Rayleigh οφείλεται στα μόρια του υλικού και γίνεται σημαντική όταν το μήκος κύματος της ηλεκτρομαγνητικής ακτινοβολίας είναι αρκετά μεγαλύτερο από τη διάμετρο των μορίων. Η σκέδαση Mie είναι η σκέδαση των ηλεκτρομαγνητικών κυμάτων, το μήκος κύματος των οποίων είναι μικρότερο ή συγκρίσιμο με τη διάμετρο των σκεδαστών.



Εικόνα 1.1. Πορεία ακτίνων φωτός στην περίπτωση κατοπτρικής και διάχυτης ανάκλασης (Magkiradou 2014).

Οι οπτικές ιδιότητες ενός υλικού περιγράφονται από τον δείκτη διάθλασής του, ο οποίος εξαρτάται από το μήκος κύματος (Ζευγώλης 2007). Ο δείκτης διάθλασης ενός οπτικού υλικού με το χαρακτηριστικό σύμβολο n , έχει καθοριστικό ρόλο στη γεωμετρική οπτική. Είναι ο λόγος της ταχύτητας του φωτός c στο κενό ως προς την ταχύτητά του v , στο υλικό. Ο

δείκτης διάθλασης του αέρα υπό κανονικές συνθήκες θερμοκρασίας και πίεσης είναι περίπου 1,0003 (Young 1994). Το φως είναι ένα εγκάρσιο κύμα, όπου μπορεί να φέρει το χαρακτηριστικό γνώρισμα της πόλωσης. Κάθε φωτεινό κύμα μπορεί να περιγραφεί σαν επαλληλία κυμάτων, πολωμένων σε δύο κάθετες διευθύνσεις. Η σκέδαση του φωτός εξαρτάται από το μήκος κύματος, ενώ το φως που υπέστη σκέδαση είναι μερικώς πολωμένο. Η πλήρης ανάλυση της διαδικασίας της σκέδασης αποδεικνύει ότι η ένταση του σκεδαζόμενου φωτός είναι αντιστρόφως ανάλογη προς την τέταρτη δύναμη του μήκους κύματος (Young 1994).

Όταν κύματα από δύο πανομοιότυπες πηγές αλληλεπικαλύπτονται, η διαφορά φάσης που οφείλεται στη διαφορά της απόστασης που διανύουν έχει ως αποτέλεσμα το πλάτος του προκύπτοντος κύματος σε σχέση με το πλάτος του καθενός κύματος να είναι μεγαλύτερο σε μερικές κατευθύνσεις και μικρότερο σε άλλες. Αυτό το φαινόμενο ονομάζεται συμβολή (Ζευγώλης 2007). Φαινόμενα συμβολής παρουσιάζονται σε ανακλάσεις από λεπτά υμένα ως αποτέλεσμα της διαφοράς δρόμου μεταξύ κυμάτων που ανακλώνται από τις δύο επιφάνειες (Young 1994). Για υμένιο πάχους t και φως υπό κάθετη πρόσπτωση, τα ανακλώμενα κύματα από τις δύο επιφάνειες συμβάλλουν ενισχυτικά εάν κανένα ή και τα δύο έχουν μισό κύκλο μετατόπιση φάσης εξ ανακλάσεως, οπότε ισχύει η συνθήκη

$$2t = m\lambda, (m = 0, 1, 2, \dots).$$

Αντίστοιχα αν κανένα κύμα δεν έχει ή και τα δύο έχουν μισό κύκλο μετατόπιση φάσης, η συνθήκη για αναιρετική συμβολή στα ανακλώμενα κύματα είναι

$$2t = (m + \frac{1}{2})\lambda, (m = 0, 1, 2, \dots).$$

Κορυφές ανάκλασης παρουσιάζονται όταν υπάρχει ενισχυτική συμβολή μεταξύ ακτίνων φωτός γειτονικών στρωμάτων (Zamft & Conrado 2015).

Το υπεριώδες φως (UV) αποτελεί ηλεκτρομαγνητική ακτινοβολία σε ένα εύρος μηκών κύματος μεταξύ 40 και 400 nm. Καθώς περίπου 7% της ηλιακής ακτινοβολίας εκπέμπεται σε αυτήν την περιοχή του φάσματος, μόνο περίπου 3% του ηλιακού φωτός που φτάνει στο έδαφος αφορά μήκη κύματος μικρότερα των 400 nm. Αυτή η διαφορά οφείλεται στην ανάκλαση και την απορρόφηση του UV στην ατμόσφαιρα (Silberglied 1979).

Η υπεριώδης ακτινοβολία δεν γίνεται αντιληπτή από τον άνθρωπο και άλλα ζώα εξαιτίας των περιορισμών του οφθαλμού των σπονδυλοζώων. Σε πολλά είδη σπονδυλοζώων, τα μήκη κύματος που είναι μικρότερα των 400 nm εμποδίζονται να φτάσουν τόσο στον ευαίσθητο αμφιβληστροειδή μέσω προστατευτικών χρωστικών στον φακό όσο και στον κερατοειδή χιτώνα. Η αντίληψη του χρώματος των αντικειμένων από τους ζωικούς οργανισμούς εξαρτάται από τους εξής παράγοντες: 1) το περιβάλλον φως, του οποίου η φασματική ποιότητα και ένταση ποικίλει στον χρόνο και το χώρο, 2) τις οπτικές ιδιότητες των φυσικών αντικειμένων, 3) το οπτικό σύστημα του οργανισμού, όπου οι ιδιότητες του οφθαλμού και η φασματική απορρόφηση των χρωστικών-υποδοχέων καθορίζουν ποια

πληροφορία θα μετατραπεί σε ηλεκτρικά σήματα και 4) από τον εγκέφαλο, όπου ερμηνεύονται οι πληροφορίες που λαμβάνονται από τους οπτικούς υποδοχείς (Silberglied 1979).

Το UV φως περιέχει περισσότερη ενέργεια ανά κβάντο (quantum) σε σύγκριση με άλλα τμήματα της ηλιακής ακτινοβολίας που φτάνουν στην επιφάνεια της γης και απορροφάται έντονα από διάφορα οργανικά μόρια, συμπεριλαμβανομένων των πρωτεϊνών και των νουκλεϊκών οξέων, ενώ είναι υπεύθυνο για πολλά βιολογικά φαινόμενα. Διαπερνά και απορροφάται από το νερό και τα περισσότερα βιολογικά υλικά, ενώ το μεγαλύτερο μέρος της χλωρίδας απορροφά 80-90% της προσπίπτουσας υπεριώδους ακτινοβολίας.

Όταν το φως αλληλεπιδρά με τρισδιάστατες δομές- των οποίων οι διαστάσεις βρίσκονται στην ίδια τάξη μεγέθους με το προσπίπτον φως-μπορεί να λάβουν χώρα πιο περίπλοκα φαινόμενα (Zamft & Conrado 2015). Αυτές οι δομές ονομάζονται φωτονικοί κρύσταλλοι και είναι παρόντες σε αρκετά βιολογικά συστήματα, όπως για παράδειγμα σε καρπούς που διατηρούν το χρώμα τους ακόμη και μετά την ωρίμανση αποδίδοντας ανάκλαση της επιφάνειας στο υπεριώδες τμήμα του φάσματος (Vignolini et al. 2013).

1.2.2. Το χρώμα

Το χρώμα μπορεί να αποτελεί απλώς ένα χαρακτηριστικό ενός φυτού, αλλά για λόγους επιστημονικής ταυτοποίησης, το χρώμα μπορεί επίσης να αποτελεί ένα διαγνωστικό, διακριτό μέσο διαχωρισμού ενός φυτού από ένα άλλο είδος του ίδιου γένους. Η αξιόπιστη καταγραφή του χρώματος έχει αποτελέσει ένα πολύ βασικό χαρακτηριστικό της βοτανικής εικονογράφησης (Simpson 2011).

1.2.2.1. Μέθοδοι περιγραφής του χρώματος

Τα χρώματα των ανθέων και των καρπών είναι βραχύβια. Φαίνεται πως τα χρώματα εξελίχθηκαν εξυπηρετώντας την έλξη των επικονιαστών (Δαρβίνος 1859) και των θηρευτών για αποτελεσματική επικοινωνία και διασπορά των σπερμάτων αντίστοιχα, καθώς επίσης την προειδοποίηση για την τοξικότητα των φυτικών ιστών αποτρέποντας ακατάλληλους θηρευτές (Simpson 2011). Όταν τελεστούν αυτοί οι στόχοι, το χρώμα μπορεί να μεταβληθεί. Είναι σημαντική η αναλυτική επιστημονική απεικόνιση ενός φυτού, ώστε να καταγράφονται με ακρίβεια τα χρώματα των υπό μελέτη ιστών, καθώς και οι αλλαγές που λαμβάνουν χώρα σε αυτά στην διάρκεια ζωής του φυτού. Για τους παραπάνω λόγους αναπτύχθηκε η χρήση «κλείδας χρώματος», ως αναπόσπαστο τμήμα ακόμη και ψηφιοποιημένων απεικονίσεων ή κατά την περιγραφή του χρώματος των φυτών (Simpson 2011).

Οι παλαιότερες παραδοσιακές μέθοδοι περιγραφής των φυτικών χρωμάτων περιλαμβάνουν την χρήση επιθέτων που υπόκεινται όμως στους γλωσσικούς περιορισμούς (Μγκελάτζε-Μαρμαρινού 2011), την καταγραφή μέσω αναλυτικών ζωγραφιών, ενώ με την ανάπτυξη της τεχνολογίας αξιοποιήθηκε η έγχρωμη φωτογραφία. Μερικοί καλλιτέχνες που ασχολήθηκαν με τη Βοτανική επιστήμη δημιούργησαν συστήματα χρωμάτων, όπου σε ένα γράφημα γινόταν αντιστοίχιση αποχρώσεων με κώδικες. Για να υπάρχει όμως μια σταθερή αναφορά περιγραφής των χρωμάτων, δημιουργήθηκε το χρωματικό διάγραμμα RHS Colour Chart της Royal Horticultural Society, βασισμένο σε πληροφορίες προερχόμενες από καλλιεργούμενα φυτά (Tucker et al. 1991, Voss 1992, Gonnet 1996, Griesbach & Austin 2005). Ωστόσο, αυτό το έργο δεν αποφεύγει τις υποκειμενικές συνθήκες. Επίσης, υπάρχουν αναφορές σε κώδικες χρωμάτων ζωγραφικής απεικόνισης της χλωρίδας (Lack & Ibáñez 1997).

Το οπτικά ορατό χρώμα είναι αποτέλεσμα σύνθετων φυσικο-χημικών παραμέτρων οι οποίες μπορούν να μετρηθούν με τα χρωματομέτρα (Su et al. 2015). Αξιοποιώντας τις ψηφιακές δυνατότητες, δημιουργήθηκαν διεθνή συστήματα χρωματικής αναφοράς: RGB (red, green, blue), HSB (hue, saturation, brightness), CMY (cyan, magenta, yellow), Lab. Το CIE (L^* , a^* , b^*) ορίστηκε το 1976 από την Διεθνή Επιτροπή για τον Φωτισμό (CIE: Commission Internationale de l'Eclairage) (McLaren 1976), ως ένας ενιαίος χρωματικός χώρος που περιλαμβάνει την απόχρωση και την φωτεινότητα. Πρόκειται για ένα αριθμητικό σύστημα που εξυπηρετεί την ακριβή περιγραφή του χρώματος καθώς και την αναπαραγωγή αυτού σε τεχνολογικές εφαρμογές (Garcia et al. 2015). Στο διάγραμμα χρωματικότητας (chromaticism) CIE, η διάκριση του χρώματος για ένα δείγμα ορίζεται από την προσαρμογή ενός κυκλικού σχήματος με κέντρο στις συντεταγμένες που αντιστοιχούν στο δείγμα αναφοράς. Στο CIE LAB υπολογίζονται οι χρωματικές διαφορές υπό το πλαίσιο τριών κύριων ιδιοτήτων του χρώματος: φωτεινότητα, ένταση και χροιά. Η φωτεινότητα αντιπροσωπεύει την συνολική ένταση του σήματος και υπολογίζεται ως η περιοχή κάτω από την φασματική καμπύλη. Η ένταση αποτελεί μέτρηση της κλίσης των φασμάτων εντός ενός μεσοδιαστήματος των μηκών κύματος. Η χροιά σχετίζεται με το μήκος κύματος της μέγιστης κλίσης της καμπύλης (Garcia et al. 2015). Οι τριμερείς παράμετροι L , a και b έχουν χρησιμοποιηθεί ευρέως για την περιγραφή των χρωματικών αλλαγών σε φυτικά προϊόντα (Su et al. 2015).

Η όραση των ζωικών οργανισμών επιτρέπει την διάκριση των ερεθισμάτων βασιζόμενη στις φασματικές διαφορές ανεξάρτητα από την φωτεινότητα του παρατηρούμενου αντικειμένου. Μια βασική αρχή της χρωματομετρίας αναφέρει ότι μπορεί να υπάρχει ένας αριθμός διαφορετικών φασματικών σημάτων τα οποία έχουν ως αποτέλεσμα την ίδια διέγερση των αντίστοιχων φωτοδεκτών, οπότε οδηγούν σε ερεθίσματα τα οποία δεν γίνονται αντιληπτά ως διαφορετικά (Garcia et al. 2015). Η διατύπωση ότι η αντίληψη του

χρώματος βασίζεται στην μέγιστη ευαισθησία συγκεκριμένων οργανιδίων του αμφιβληστροειδούς οδήγησε στην τριχρωματική θεωρία των Young-Helmholtz-Maxwell (MacAdam 2013. Σύμφωνα με αυτήν, οι τριχρωματικοί οργανισμοί έχουν τρεις δέκτες χρώματος με διαφορετικά φάσματα απορρόφησης. Η φασματοφωτομετρία αποτελεί το πιο αντικειμενικό και ακριβές εργαλείο για την καταγραφή των οπτικών ιδιοτήτων οποιουδήποτε έγχρωμου δείγματος (Garcia et al. 2015). Παρ' όλα αυτά, δοκιμάζονται πιο πρόσφατες μέθοδοι όπου επιτρέπεται η πρακτική καταγραφής των φασμάτων ανάκλασης σε πολλαπλά σημεία εντός ενός δικτύου δειγμάτων. Η πλησιέστερη εφαρμογή για αυτόν τον στόχο είναι η ψηφιακή απεικόνιση (Garcia et al. 2015), όπου οι υπερφασματικές κάμερες προσφέρουν νέες δυνατότητες για την μελέτη της σταθερότητας του χρώματος στη φύση.

Είναι σημαντική η διερεύνηση της χωρικής-χρωματικής ποικιλότητας σε βιολογικά δείγματα καθώς μπορεί να σχετίζονται ή να είναι αποτέλεσμα της υφής, του όγκου και των μικροδομών σε φυτά και ζώα (Garcia et al. 2015). Αυτές οι μικροδομές μπορεί να αλλάζουν κατά γεγονότα φθοράς και κατά την γήρανση, αυξάνοντας την ποικιλία του παραγόμενου σήματος. Η κατανόηση της μεταβολής αυτών των παραγόντων θα παρείχε μεγαλύτερη γνώση στην εξέλιξη του χρώματος ως σήματος (Garcia et al. 2015).

1.2.2.2. Το δομικό χρώμα (structural color)

Ο χρωματισμός στην φύση συνήθως προκύπτει από τα εγγενή χρώματα των υλικών (παρουσία χρωστικών), αλλά κάποιες φορές έχει φυσική προέλευση, όπως με την περίθλαση ή με την συμβολή του φωτός. Όταν μία επιφάνεια παρουσιάζει τυχαία διατεταγμένες ανομοιογένειες στην διάσταση του μήκους κύματος του φωτός, μπορεί να λάβουν χώρα φαινόμενα συμβολής τα οποία αναδεικνύουν δομικά χρώματα: χρώματα τα οποία προέρχονται από την αλληλεπίδραση της μικροδομής του υλικού με το φως και δεν απαιτούν απορροφητικές χρωστικές (Magkiriadou 2014). Κατηγορία δομικού χρώματος αποτελεί ο ιριδισμός και έχει προκαλέσει το ενδιαφέρον της επιστημονικής κοινότητας (Glover & Whitney 2010, Fernandes et al. 2013), επειδή έχει εφαρμογές σε πολλά πεδία που σχετίζονται με την όραση. Ο ιριδισμός λαμβάνει χώρα όταν μία επιφάνεια με περιοδικά διατεταγμένες ανομοιογένειες μπορεί να ανακλά το φως κατοπτρικά, αλλά για συγκεκριμένα μήκη κύματος, τα οποία εξαρτώνται από την γωνία πρόσπτωσης της ακτινοβολίας (Magkiriadou 2014).

Τα περισσότερα δομικά χρώματα προέρχονται από τον συνδυασμό βασικών οπτικών διεργασιών όπως η συμβολή, η περίθλαση, οι φωτονικοί κρύσταλλοι, η σκέδαση κτλ. (Kinoshita & Yoshioka 2005). Κατά την εξέλιξη των οργανισμών έχουν προκύψει διάφορες δομές που αποδίδουν ταυτόχρονα μεγάλα ποσοστά ανάκλασης σε συγκεκριμένο φασματικό εύρος και παραγωγή διάχυτου φωτός σε ένα γωνιακό εύρος. Αν και αυτές οι δύο ιδιότητες φαίνεται να είναι αντικρουόμενες με την συνήθη οπτική έννοια, εντούτοις

πραγματοποιούνται με τον συνδυασμό κατάλληλων ποσοτήτων κανονικότητας και μη κανονικότητας της δομής που τις παράγει (Kinoshita & Yoshioka 2005, Kinoshita et al. 2008).

Υπάρχουν φυτικά είδη που η επιφάνεια κάποιων οργάνων τους παρουσιάζει δομικό χρώμα, όπως φαινόμενα ιριδισμού σε φύλλα αγγειοσπέρμων φυτών, καρπούς, άνθη και σε θαλάσσια φύκη (Lee 1997, Vukusic & Sambles 2003, Whitney et al. 2009). Η περιοδικότητα των σχηματισμών που παρέχουν το δομικό χρώμα οφείλεται σε στρώσεις κυτταρίνης, οι οποίες εντοπίζονται κοντά στο κυτταρικό τοίχωμα των επιδερμικών κυττάρων, καθώς επίσης μπορεί να είναι το αποτέλεσμα ελικοειδούς διάταξης ινιδίων κυτταρίνης (Vukusic & Sambles 2003). Το δομικό χρώμα στο περικάρπιο μειώνει τον αποχρωματισμό κατόπιν της ωρίμανσης και τελικώς βελτιώνει την διασπορά των σπερμάτων (Sun et al. 2013).

Αν οι μηχανισμοί δημιουργίας του δομικού χρώματος θεωρηθούν ως αποτέλεσμα της αλληλεπίδρασης κανονικών και ακανόνιστων δομών με το φως, τότε τα δομικά χρώματα μπορούν να ταξινομηθούν σε δύο κατηγορίες. Η πρώτη κατηγορία δομικού χρώματος αφορά τις περιπτώσεις δομικού χρώματος που προκύπτουν από κανονικές δομές, οι οποίες έχουν διαστάσεις ελάχιστα μικρότερες από το μήκος κύματος του φωτός σε συνδυασμό με ακανόνιστες δομές, οι οποίες είναι πολύ μεγαλύτερες από τις κανονικές και συμβάλλουν στην εκπομπή διάχυτου φωτός (Kinoshita & Yoshioka 2005). Τέτοιες περιπτώσεις αφορούν την περίθλαση και τύπους φωτονικών κρυστάλλων. Η δεύτερη κατηγορία δομικού χρώματος αφορά δομικό χρώμα που προέρχεται από την ακανόνιστη δομή, η οποία γενικά έχει διαστάσεις μικρότερες ή έστω συγκρίσιμες με το μήκος κύματος του φωτός και συμβάλλει στην εκπομπή διάχυτου φωτός (Lee et al. 2011, Kinoshita & Yoshioka 2005). Η κανονική δομή, η οποία εμφανίζει περιοδικότητα ελάχιστα μικρότερη από το μήκος κύματος, επικρατεί σε αρκετά μεγαλύτερη περιοχή ενισχύοντας την ανάκλαση του φωτός σε συγκεκριμένα μήκη κύματος και γωνίες (Kinoshita & Yoshioka 2005). Για να γίνει αντιληπτό το δομικό χρώμα των φυτών από τον οφθαλμό άλλων οργανισμών, χρειάζεται μια ενισχυτική διαδικασία, όπως η συμβολή ή ο φωτονικός κρύσταλλος, όπου λαμβάνουν χώρα πολλαπλές ανακλάσεις.

Η ανάκλαση των φυτικών οργάνων αποτελεί προϊόν τόσο των χημικών όσο και των φυσικών ιδιοτήτων τους. Σε ορισμένες περιπτώσεις, η υψηλή ανάκλαση συνδυάζεται με τον ιριδισμό (Bradshaw et al 2010). Όταν μια φυσική δομή ανακλά φως στενού εύρους μήκους κύματος, τότε παράγεται δομικό χρώμα που σχετίζεται με το μήκος κύματος. Τέτοιο δομικό χρώμα είναι συνήθως πιο έντονο και καθαρό σε σχέση με το χημικό χρώμα, μιας και το χημικό χρώμα απορροφά μεγάλο μέρος του προσπίπτοντος φωτός και ανακλά ευρύτερα μήκη κύματος. Τα βιολογικά δομικά χρώματα παράγονται με διάφορους τρόπους. Πρώτον, μπορούν να παραχθούν από ένα πολύστρωμο στοιχείο, όταν τα διάφορα στρώματα περιέχουν διαφορετικούς δείκτες διάθλασης. Τέτοια χρώματα μπορεί να εμφανίζουν ιριδισμό (Vukusic et al. 2001, Kinoshita et al. 2002). Δεύτερον, δομικά χρώματα μπορούν να παραχθούν από

την επιφανειακή δομή μιας ουσίας είτε μέσω κοίλων μέσων ανάκλασης είτε μέσω φραγμάτων περίθλασης (από ποικίλσεις περιοδικής κατανομής και συγκεκριμένου βάθους). Τρίτον, τα δομικά χρώματα μπορούν να προκύψουν από την συμπερίληψη μικρών σκεδαστικών αντικειμένων που προκαλούν είτε σκέδαση Rayleigh, η οποία είναι επίσης επιλεκτική ως προς το μήκος κύματος είτε κατοπτρική ανάκλαση (Herring 1994).

Αρκετά παραδείγματα φυτών που εμφανίζουν δομικό χρώμα, περιέχουν φωτονικές δομές για τις οποίες δεν έχει διευκρινιστεί ο ρόλος τους (Kolle 2011). Έχει δειχθεί ότι υμενόπτερα μπορούν να ξεχωρίζουν τα ιριδίζοντα άνθη παρά την μεταβαλλόμενη εμφάνιση τους. Τα χαρακτηριστικά ανάκλασης των πετάλων δεν είναι ένα απλό αποτέλεσμα του συνδυασμού της επίδρασης των χρωστικών και των οπτικών αλληλεπιδράσεων των ποικίλων της επιφάνειας. Η αλληλεπίδραση μεταξύ επιφανειακών δομών και χρωστικών είναι πιο περίπλοκη (Kolle 2011).

1.2.3. Οπτικές ιδιότητες των φυτικών οργάνων: Φύλλα

Οι οπτικές ιδιότητες των οργάνων αποτελούν προϊόντα πολλών επιλεκτικών δυνάμεων, συμπεριλαμβανομένων αυτών που καθορίζουν τα δομικά στοιχεία των ιστών και τις φυσιολογικές λειτουργίες των περιεχόμενων ουσιών. Έχουν συλλεχθεί αρκετές πληροφορίες σχετικά με την αλληλεπίδραση φυτικών ιστών και φωτός βάσει μελετών που έχουν πραγματοποιηθεί σε φύλλα διαφορετικών ειδών, γι' αυτό και προηγείται εκτενής παρουσίαση της ως τώρα γνώσης των οπτικών ιδιοτήτων στα φύλλα, πριν από την αντίστοιχη ανάλυση για τα άνθη. Αξίζει να σημειωθεί ότι δεν είναι απαραίτητο να ερμηνευτούν όλα τα φασματικά πρότυπα με όρους εξυπηρέτησης της επικοινωνίας με το έμβιο περιβάλλον.

1.2.3.1. Μορφολογία και οπτικές ιδιότητες

Η ανατομία του φύλλου έχει λειτουργικό ρόλο στην μετάδοση του φωτός δια μέσου του φύλλου. Το πασσαλώδες παρέγχυμα διευκολύνει την μετάδοση του φωτός βαθύτερα στο σπογγώδες. Τα φύλλα δεν αποτελούν απλά στοιχεία της ύλης που απορροφούν το φως, αλλά η κυτταρική τους ανατομία επηρεάζει την κατεύθυνση του φωτός που ταξιδεύει εντός του μεσοφύλλου (McClendon 1984, Vogelmann et al. 1996). Το ακανόνιστο σχήμα των κυττάρων του σπογγώδους παρεγχύματος ενισχύει την σκέδαση του φωτός, όπου η επιμήκυνση της διαδρομής που ακολουθεί το φως έχει σημασία για τα μήκη κύματος που απορροφώνται λιγότερο. Η κυτταρική δομή του φύλλου συγκρίνεται σε μεγάλο βαθμό με το μήκος κύματος του φωτός (Gates et al. 1965). Γενικά, τυπικές διαστάσεις των κυττάρων του φύλλου αποδίδουν 15 μm x 15 μm x 60 μm για το πασσαλώδες παρέγχυμα και 18 μm x 15 μm x 20 μm για τα κύτταρα του σπογγώδους παρεγχύματος. Τα επιδερμικά κύτταρα έχουν

διαστάσεις της ίδιας τάξης μεγέθους με τα κύτταρα του σπογγώδους παρεγχύματος και έχουν ένα κάλυμμα κηρώδους εφυμενίδας που αν και ποικίλει σημαντικά σε πάχος, συχνά εμφανίζεται με πάχος που κυμαίνεται από 3 ως 5 μm (Gates et al. 1965, Vogelmann 1993). Οι χλωροπλάστες έχουν γενικά μήκος 4-6 μm και πλάτος 1-2 μm , με τα grana να έχουν διάμετρο 400 nm. Έτσι, τα grana εμφανίζουν διαστάσεις με τάξη μεγέθους του μήκους κύματος του ορατού φωτός και μπορούν να δημιουργούν σκέδαση του φωτός όταν αυτό εισέρχεται στον χλωροπλάστη (Gates et al. 1965, Vogelmann & Gorton 2014). Οι μεσοκυττάριοι χώροι έχουν διάμετρο 1-15 μm και καταλαμβάνουν 20-55% πολλών ιστών (Vogelmann 1989).

Καθώς οι ακτίνες φωτός διεισδύουν στους ιστούς, τα χαρακτηριστικά του φάσματος αλλάζουν. Αυτές οι αλλαγές επηρεάζονται από την χημική σύνθεση των ιστών, καθώς και από τις ιδιότητες σκέδασης του φωτός, οι οποίες σχετίζονται με το μικροανάλυφο των επιφανειών (Nicolai et al. 2007). Αναλυτικότερα, όταν η ακτινοβολία προσπίπτει στο δείγμα, μπορεί να υποστεί ανάκλαση, απορρόφηση ή διέλευση και η σχετική συνεισφορά κάθε φαινομένου εξαρτάται από την χημική σύνθεση και τις φυσικές παραμέτρους του δείγματος, καθώς και από το μήκος κύματος της φωτεινής ακτίνας (Tucker & Garratt 1977, Nicolai et al. 2007). Τέσσερα βασικά χαρακτηριστικά των φύλλων καθορίζουν το τελικό φάσμα των οπτικών ιδιοτήτων (Tucker & Garratt 1977):

(α) Η εσωτερική δομή του φύλλου και η κατανομή των ιστών και των κυττάρων ευθύνονται εν μέρει για την διάθλαση ή εσωτερική σκέδαση της προσπίπτουσας ακτινοβολίας. Οι τρεις εξεταζόμενες οπτικές ιδιότητες (απορρόφηση, διέλευση, ανάκλαση) καθορίζονται σε μεγάλο βαθμό από το οπτικό μονοπάτι που διανύει η ακτινοβολία.

(β) Η σύνθεση, συγκέντρωση και κατανομή των χρωστικών καθορίζουν την απορρόφηση στην ορατή και υπεριώδη περιοχή του φάσματος.

(γ) Η συγκέντρωση και κατανομή του νερού καθορίζει την απορρόφηση της φωτεινής ακτίνας στην υπέρυθη περιοχή του φάσματος.

(δ) Τα χαρακτηριστικά αδρότητας της επιφάνειας και οι δείκτες διάθλασης των εφυμενιακών κηρών της επιδερμίδας καθορίζουν την ανάκλαση της επιφάνειας.

Τα φύλλα μπορούν να απορροφούν 85% του εισερχόμενου φωτός στο ορατό φάσμα, 10% αυτού ανακλάται με το υπόλοιπο 5% να αντιστοιχεί στην διέλευση. Αυτά τα ποσοστά ποικίλουν ανάλογα με το είδος και περιβαλλοντικούς παράγοντες.

Η εσωτερική δομή των φύλλων, με τον μεγάλο αριθμό ασυνεχειών στους δείκτες διάθλασης μεταξύ των κυτταρικών τοιχωμάτων και των μεσοκυττάρων χώρων, σκεδάζει την προσπίπτουσα ακτινοβολία επιτρέποντας ένα μεγάλο μέρος αυτής να επιστρέψει μέσω της άνω επιδερμίδας και να γίνει αντιληπτή ως ανακλώμενη ακτινοβολία. Οι χρωστικές, το νερό και άλλα βιοχημικά στοιχεία απορροφούν συγκεκριμένα μήκη κύματος, με αποτέλεσμα να μειώνονται τα ποσοστά ανάκλασης σε αυτές τις φασματικές περιοχές (Blackburn 2007a, Sonohat et al. 2002).

1.2.3.2. Απορρόφηση

Τα φυτά απορροφούν αποτελεσματικά στην UV και την ορατή περιοχή του φάσματος, όπου στην τελευταία απαιτείται η ενέργεια για την φωτοσύνθεση (Bushman et al. 2012). Σε περιοχές του φάσματος με μεγάλα μήκη κύματος καταγράφεται μείωση της απορρόφησης. Αυτό συμβαίνει στο εύρος μηκών κύματος όπου το προσπίπτον φως έχει το μεγαλύτερο μέρος της ενέργειάς του. Αν τα φυτά απορροφούσαν αυτήν την ενέργεια με την ίδια αποτελεσματικότητα όπως στο ορατό φάσμα, θα αποκτούσαν θερμότητα που θα επηρέαζε την δομή των πρωτεϊνών (Gates et al. 1965). Στην περιοχή με μήκη κύματος > 2500 nm (άπω υπέρυθρο) τα φυτά απορροφούν αρκετά αποτελεσματικά. Σε μεγαλύτερα μήκη κύματος δεν απομένει επαρκής ηλιακή ενέργεια ώστε να επηρεάσει ουσιαστικά την θερμοκρασία των φυτών. Όμως, έντονη απορρόφηση σημαίνει και έντονη εκπομπή ακτινοβολίας στην ίδια συχνότητα. Η συνολική φωτεινή ενέργεια που απορροφάται από ένα φυτό σε δεδομένο περιβάλλον είναι σημαντική για το φυτό από την σκοπιά της μεταφοράς θερμότητας και της θερμοκρασίας του φυτού. Η θερμοκρασία διαφόρων φυτικών τμημάτων επηρεάζει το τάχος στο οποίο διεξάγονται οι φυσιολογικές διεργασίες. Η ακτινοβολία UV-A και η φωτοσυνθετικά ενεργή ακτινοβολία αξιοποιούνται κατά την φυτική ανάπτυξη, ενώ η UV-B είναι καταστροφική (Grant 1987, Raven et al. 2014). Συνεπώς, τα φυτά απορροφούν αποτελεσματικά όπου απαιτούν ενέργεια, απορροφούν ελάχιστα στο εγγύς υπέρυθρο ώστε να αποφύγουν την υπερθέρμανση και απορροφούν στο άπω υπέρυθρο εκπέμποντας πίσω ακτινοβολία (Gates et al. 1965, Bushman et al. 2012).

Οι συγκεντρώσεις των χρωστικών στο μεσόφυλλο καθορίζουν την απορρόφηση του φωτός εντός του φύλλου στην ορατή περιοχή του φάσματος. Συστατικά που δεν αποτελούν χρωστικές, συμπεριλαμβανομένων του αζώτου, των πρωτεϊνών, της λιγνίνης και της κυτταρίνης, επηρεάζουν άμεσα τις φασματικές ιδιότητες του φύλλου μέσω των απορροφητικών ιδιοτήτων τους, και έμμεσα μέσω της σχέσης τους με δομικά και βιοχημικά χαρακτηριστικά που επηρεάζουν την σκέδαση και την ανάκλαση (Ollinger 2011). Αυτά τα στοιχεία απορροφούν στο υπέρυθρο φάσμα, ως αποτέλεσμα δονήσεων και εκτάσεων των διαφόρων δεσμών άνθρακα, αζώτου, υδρογόνου και οξυγόνου (Ollinger 2011). Για μεγάλα μόρια και σύνθετες δομές, οι πολλαπλές καμπύλες απορρόφησης οδηγούν σε γραφήματα με εκτεταμένες κορυφές. Στο υπέρυθρο φάσμα κυριαρχεί η απορρόφηση των μορίων νερού στα 1450, 1940 και 2500 nm, παρουσιάζοντας δευτερεύουσες κορυφές απορρόφησης στα 980 και 1240 nm (Zwiggelaar 1998, Nicolaï et al. 2007, Jacquemoud & Ustin 2008). Παρακάτω αναφέρονται μερικές από τις χρωστικές των φυτών και τα μήκη κύματος στα οποία παρουσιάζουν κορυφές απορρόφησης:

χλωροφύλλη α: 435, 670-680 nm

χλωροφύλλη β: 480 και 650 nm

α-καροτένιο: 420, 440, 470 nm

β-καροτένιο: 425, 450, 480 nm

ανθοκυάνες: 400-550 nm

λουτεΐνη: 425, 445, 475 nm

βιολαξανθίνη: 425, 450, 475 nm

Καθώς τα φύλλα περιέχουν συνδυασμούς αυτών των ουσιών, σε κάποια μήκη κύματος οι απορροφήσεις αλληλοεπικαλύπτονται. Δεδομένα παλαιότερων μελετών (Gausman & Allen 1973) παρουσιάζουν εκτεταμένες κορυφές απορρόφησης στο ορατό και εγγύς υπέρυθρο φάσμα, στα 400-500 nm (απορρόφηση στο κυανό), 660-680 nm (απορρόφηση από τις χλωροφύλλες). Στο εγγύς υπέρυθρο φάσμα (800-1100 nm) η απορρόφηση περιορίζεται σε αυτήν των δομικών στοιχείων. Το μέσο υπέρυθρο (1100-2500 nm) φάσμα αποτελεί επίσης μια ζώνη ισχυρής απορρόφησης, πρωτίστως από το νερό σε νωπούς ιστούς και δευτερευόντως από τα δομικά στοιχεία (Tucker & Garratt 1977, Jacquemoud & Ustin 2001).

Μελέτες οπτικών ιδιοτήτων σε φύλλα δείχνουν ότι η απορρόφηση στο ορατό φάσμα αυξάνεται από τα ανοιχτόχρωμα προς τα σκουρόχρωμα φύλλα (Gates et al. 1965). Φως μήκους κύματος περίπου 550 nm απορροφάται κατά 75%, καθώς τα φύλλα σκεδάζουν αποτελεσματικά το φως στο εσωτερικό τους αυξάνοντας τη διαδρομή που ακολουθεί και συνεπώς την πιθανότητα να απορροφηθεί από τις χρωστικές. Πολλές φορές η πολυχρωμία (variegation) στα φύλλα ορισμένων ειδών μπορεί να προκληθεί από χαλαρότερη διάταξη του πασσαλώδους μεσόφυλλου, χωρίς αυτό να συνδέεται με χαμηλά επίπεδα χλωροφύλλης. Σε αυτές τις περιπτώσεις, διαφορές στα ποσοστά ανακλώμενου φωτός μπορεί να είναι σημαντικές, χωρίς να συνδέονται με αντίστοιχες διαφορές απορρόφησης (Konoplyova et al. 2008).

1.2.3.3. Ανάκλαση και διαπερατότητα

Το φάσμα ανάκλασης ενός τυπικού πράσινου φύλλου στο ορατό και το εγγύς υπέρυθρο (700-1000 nm) παρουσιάζει χαμηλές τιμές στο ορατό φάσμα, με εξαίρεση μια μικρή κορυφή στο πράσινο τμήμα του φάσματος (~500 nm). Τα ποσοστά ανάκλασης αυξάνονται στο όριο της ερυθρής περιοχής του φάσματος, οδηγώντας σε ένα υψίπεδο μεγάλων ποσοστών ανάκλασης στο εγγύς υπέρυθρο, όπου οι χρωστικές δεν απορροφούν πλέον ακτινοβολία (Blackburn 2007a, Arnold et al. 2010). Τα υλικά που απαρτίζουν τα φύλλα είναι μετρίως διαπερατά στο πράσινο φάσμα, κοντά στα 540 nm, και υψηλά διαπερατά στο υπέρυθρο από τα 700 nm μέχρι τα 2000 nm (Gates et al. 1965). Όταν τα φύλλα ξηραίνονται, παρά την αλλαγή των εσωτερικών δομών, αυξάνονται τα ποσοστά ανάκλασής τους. Σε ιστούς που έχουν υποστεί

ξήρανση, η ανάκλαση και η διαπερατότητα επηρεάζονται από οργανικές ενώσεις όπως η κυτταρίνη και η λιγνίνη, από το άζωτο, τα σάκχαρα και άλλα στοιχεία του φυτού (Jacquemoud & Ustin 2008). Σε αυτήν την περίπτωση, η ευρεία ανάκλαση που καταγράφεται στο υπέρυθρο τμήμα του φάσματος είναι αποτέλεσμα της διάχυτης ανάκλασης των οργανικών ενώσεων σε συνδυασμό με την έλλειψη της απορρόφησης του νερού (Woollet 1971, Zamft και Conrado 2015).

Μετρήσεις των οπτικών ιδιοτήτων φυτικών ιστών που πραγματοποιήθηκαν στο παρελθόν, δείχνουν ότι η ανάκλαση στο εγγύς υπέρυθρο (NIR) εξαρτάται μεταξύ άλλων από το σχήμα και το μέγεθος των κυττάρων, καθώς και τους μεσοκυττάριους χώρους. Η επίδραση αυτή είναι ανάλογη της επιφάνειας των κυττάρων του μεσόφυλλου που εκτίθεται στους μεσοκυττάριους χώρους (Gausman και Allen 1973, Slaton et al. 2001). Έχουν παρατηρηθεί διαφορές στα ποσοστά ανάκλασης σε αναπτυσσόμενα φύλλα, όπου καθώς ωριμάζει το φύλλο, τα κύτταρα αυξάνονται, πληθαίνουν και μειώνουν τους μεσοκυττάριους χώρους. Παρόλα αυτά, φαίνεται πως κατά το τελικό στάδιο ωρίμανσης, η δομή των κυττάρων και η αναλογία των μεσοκυττάριων χώρων είναι ευνοϊκές ως προς την αύξηση των ποσοστών ανάκλασης (Gates et al. 1965). Η ασυμμετρία στην ανατομία του φύλλου αποδίδει διαφορετικές αναλύσεις ανάκλασης και διαπερατότητας για την άνω και την κάτω επιφάνεια. Μελέτες έχουν δείξει μεγαλύτερες τιμές ανάκλασης για την κάτω επιφάνεια σε σχέση με την άνω στην ορατή περιοχή του φάσματος (Woolley 1971), ενώ συχνά στο εγγύς υπέρυθρο τα ποσοστά ανάκλασης τείνουν να εξισώνονται για τις δύο επιφάνειες (Bushman et al. 2012). Αυτό μπορεί να συμβαίνει λόγω των πλαστιδιακών χρωστικών που εντοπίζονται πυκνότερα προς το άνω τμήμα του μεσόφυλλου, παράγοντας μεγαλύτερη απορρόφηση στο φως που εισέρχεται ή μπορεί να προκαλείται από μια εφυμενίδα με περισσότερους κηρούς στην κάτω επιφάνεια.

Η ολική ανάκλαση είναι αποτέλεσμα της κατοπτρικής και της διάχυτης ανάκλασης (Young 1994). Καθώς η ανάκλαση των φύλλων στα ορατά μήκη κύματος φαίνεται να επηρεάζεται από την σκέδαση και την απορρόφηση εντός του φύλλου, η ανάκλαση στα υπεριώδη μήκη κύματος φαίνεται να λαμβάνει χώρα στην εφυμενίδα ή την πρώτη σειρά των επιδερμικών κυττάρων (Grant 1987). Τόσο η κατοπτρική όσο και η διάχυτη ανάκλαση εξαρτώνται από την φυσική και χημική δομή του φύλλου, την γεωμετρία της κατασκευής του εσωτερικού του οργάνου (Baranoski & Rokne 1997) και από την επιφάνειά του, με την τελευταία να αποτελεί τον κύριο παράγοντα που επηρεάζει τις διαφορές στις τιμές ανάκλασης μεταξύ συγκρινόμενων φύλλων (Grant 1987). Μεγαλύτερη ποσότητα φωτός μπορεί να ανακλαστεί στο υπέρυθρο τμήμα του φάσματος σε σύγκριση με το υπεριώδες τμήμα του φάσματος, φτάνοντας σε ορισμένα μήκη κύματος ποσοστά 50% (Woolley 1971, Zamft & Conrado 2015).

Τα φυτά έχουν αναπτύξει διάφορους μηχανισμούς ανάκλασης του φωτός, συμπεριλαμβανομένων των αδρών χαρακτηριστικών της επιφάνειας, των στρωμάτων διαφορετικών δεικτών διάθλασης, των φωτονικών δομών και της ενδοκυτταρικής και διακυτταρικής σκέδασης που επιστρέφει την ακτινοβολία προς την επιφάνεια (Zamft & Conrado 2015). Οι λεπτές κηρώδεις επιεφυμενιακές δομές ενισχύουν την υπεριώδη ανακλαστικότητα, καθώς η ανάκλαση κάτω από την επιφάνεια του φύλλου ελαχιστοποιείται εξαιτίας της απορροφητικής φύσης των κυτταρικών τοιχωμάτων και των χρωστικών στο υπεριώδες τμήμα του φάσματος (Zamft & Conrado 2015).

1.2.3.4. Σκέδαση

Η σκέδαση λαμβάνει χώρα εξαιτίας δομών που υπάρχουν στο εσωτερικό των φύλλων, οι οποίες έχουν διαστάσεις τάξης μεγέθους αντίστοιχες των μηκών κύματος του φωτός. Η σκέδαση αποτελεί ένα περίπλοκο φαινόμενο, το οποίο στα φύλλα προκαλείται από το κυτταροπλασματικό περιεχόμενο, τις διαφορές των δεικτών διάθλασης, τα ακανόνιστα κυτταρικά σχήματα και τα διάφορα γεωμετρικά επίπεδα οργάνωσης των ιστών (Tucker & Garratt 1977). Το κύριο σημείο σκέδασης στους φυτικούς ιστούς είναι η μεσόφαση των κυτταρικών τοιχωμάτων και της εφυμενίδας καθώς προξενούνται απότομες αλλαγές στον δείκτη διάθλασης (Nicolai et al. 2007). Τα οργανίδια εντός των κυττάρων ευθύνονται για λιγότερο από 10% της συνολικής σκέδασης που λαμβάνει χώρα, εξαιτίας των μικρών διαφορών στους δείκτες διάθλασης (Wooley 1971, Tucker & Garratt 1977). Πολλαπλά γεγονότα σκέδασης καθορίζουν σε μεγάλο βαθμό την ένταση του σκεδαζόμενου φωτός. Το φαινόμενο αυτό επηρεάζει περισσότερο το επίπεδο της έντασης του ανακλώμενου φάσματος παρά το σχήμα του, το οποίο σχετίζεται περισσότερο με την απορρόφηση (Nicolai et al. 2007).

Η σκέδαση έχει ως αποτέλεσμα το φως να διανύει μεγαλύτερη διαδρομή, επιτρέποντας μεγαλύτερη πρόσληψη ηλεκτρονίων από μια μικρή συγκέντρωση φωτοσυνθετικών χρωστικών (Tucker & Garratt 1977). Οι κύριοι τύποι σκέδασης που λαμβάνουν χώρα στα φύλλα είναι οι Rayleigh και Mie (Tucker & Garratt 1977). Τέτοιου είδους σκέδαση πραγματοποιείται για σωματίδια με μέγεθος πολύ μικρότερο (Rayleigh) ή ίσο ή μεγαλύτερο (Mie) από το μήκος κύματος του εισερχόμενου φωτός. Στο εσωτερικό των φυλλικών ιστών αυτά τα σωματίδια αντιστοιχούν στα οργανίδια και στα μακρομόρια. Οι διαστάσεις των κυττάρων του πασσαλώδους και του σπογγώδους παρεγχύματος είναι αρκετά μεγάλες σε σύγκριση με το μήκος κύματος του εισερχόμενου φωτός, γεγονός που τις κάνει υπεύθυνες για την σκέδαση τύπου Mie. Το φαινόμενο οξύνεται ή αμβλύνεται από τα ακανόνιστα σχήματα και την οργάνωση των κυττάρων. Επηρεάζεται από την κατανομή των

ιστών και τις διαφορές των δεικτών διάθλασης, κυρίως στη μεσόφαση αέρα-κυτταρικού τοιχώματος (Tucker & Garratt 1977).

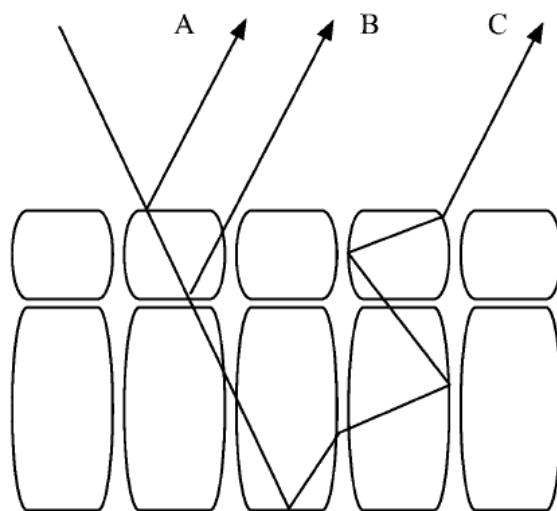
Η απόδοση της σκέδασης στην επιφάνεια του οργάνου ακολουθεί επίσης την θεωρία Mie ή Rayleigh. Εξαρτάται από το σχήμα, την πυκνότητα, τον προσανατολισμό και τις διαστάσεις των αδρών χαρακτηριστικών της επιφάνειας σε σχέση με το μήκος κύματος της προσπίπτουσας ακτινοβολίας (Grant 1987, Grant et al. 2003). Η ακτινοβολία που σκεδάζεται από τα αδρά στοιχεία της επιφάνειας του φύλλου μπορεί να πολωθεί, ανάλογα με το μέγεθος και την κατανομή των στοιχείων αυτών στην επιφάνεια. Το μη πολωμένο, σκεδαζόμενο από την επιφάνεια του φύλλου φως δεν ξεχωρίζει από την διάχυτη ανάκλαση που προέρχεται από την εσωτερική δομή (Vogelmann 1989).

1.2.3.5. Ό,τι συμβαίνει στην επιδερμίδα

Μια αδρή επιφάνεια, όπως αυτή της επιδερμίδας ενός φύλλου, μπορεί να περιέχει πολλές διακριτές κλίμακες αδρότητας (Grant 1987). Οι λεπτομέρειες των εφυμειακών κηρών αντιπροσωπεύουν τα μικρά χαρακτηριστικά της επιφάνειας που σχετίζονται με το μήκος κύματος του εισερχόμενου φωτός. Συνήθως δεν υπάρχουν μεσοκυττάριοι χώροι στους επιδερμικούς ιστούς, και τα κύτταρα συνδέονται μεταξύ τους στενά (Baranoski & Rokne 1997). Σε πολλά φυτικά είδη η άνω επιδερμίδα συνδέεται με το μεσόφυλλο στο μεγαλύτερο μέρος της εσωτερικής της επιφάνειας, έτσι ώστε αφότου περάσει το φως την εξωτερική επιδερμική επιφάνεια (Εικόνα 1.2), μπορεί να διεισδύσει στο κέντρο του φύλλου (Lee 2009, Vogelmann & Gorton 2014). Το φως που εξέρχεται από την κάτω επιφάνεια ενός φύλλου, όμως, πρέπει να περάσει μέσα από δύο μεσοφάσεις: μεταξύ αέρα και κάτω επιδερμίδας και μεταξύ αέρα και αντικλινών τοιχωμάτων. Τα φύλλα τα οποία διαφέρουν στην δομή των δύο επιφανειών τους, δείχνουν και αντίστοιχες διαφορές στις καμπύλες ανάκλασης και διέλευσης (Baranoski & Rokne 1997).

Τα επιδερμικά κύτταρα των φύλλων λειτουργούν ως φακοί, όπου συγκεντρώνουν το φως προς το εσωτερικό των φύλλων (Vogelmann & Björn 1986, Vogelmann et al. 1996). Αυτά τα κύτταρα συνήθως έχουν κυρτό, κωνικό ή σφαιρικό σχήμα και είναι ιδιαίτερα διαδεδομένα στο φυτικό βασίλειο (Brodersen & Vogelmann 2007). Έχουν διατυπωθεί διαφορετικές θεωρίες για την λειτουργία αυτών του σχήματος. Μεταξύ αυτών ξεχωρίζει η άποψη ότι τα κωνικά επιδερμικά κύτταρα αυξάνουν την υδροφοβικότητα της επιφάνειας (Wagner et al. 2003, Bhushan 2006, Kolyva et al. 2012), καθώς επίσης ότι αυτά τα κύτταρα διευκολύνουν την συλλογή του διάχυτου φωτός που κυριαρχεί κάτω από τα φυλλώματα των δέντρων. Τα παραπάνω αναφερόμενα επιδερμικά κύτταρα είναι διαπερατά στο ορατό φως, καθώς περιέχουν ένα μεγάλο χυμοτόπιο και λείπουν οι ώριμοι χλωροπλάστες (Brodersen & Vogelmann 2007). Το πλαίσιο στο οποίο τα επιδερμικά κύτταρα συγκεντρώνουν φως

καθορίζεται από την επιφάνεια κάθε κυττάρου, την καμπυλότητα του εξωτερικού κυτταρικού τοιχώματος, την ομοιομορφία της καμπυλότητας και την διαπερατότητα του κυτταροπλάσματος, του τονοπλάστη, του χυμοτοπίου και του κυτταρικού τοιχώματος. Η συγκέντρωση του φωτός από τα επιδερμικά κύτταρα επηρεάζει τις απορροφητικές ιδιότητες των φύλλων (Vogelmann et al. 1996).



Εικόνα 1.2. Απλοποιημένο σχεδιάγραμμα για την πιθανή πορεία μιας ακτίνας φωτός που προσπίπτει σε μια φυλλική επιφάνεια (Vogelmann et al. 1996). A: προσπίπτει στην επιδερμίδα και ανακλάται, B: εισέρχεται σε επιδερμικά κύτταρα και ανακλάται, C: εισέρχεται στον ιστό, σκεδάζεται και ανακλάται.

Τα κωνικά κύτταρα αυξάνουν την αδρότητα της επιφάνειας, κάτι που βοηθά στην πρόσληψη του φωτός που προσπίπτει υπό μικρή γωνία, αυξάνοντας έτσι ποσοτικά το φως που χρησιμοποιείται για την φωτοσύνθεση (Brodersen & Vogelmann 2007). Σε μετρήσεις που πραγματοποιήθηκαν σε διαφορετικά φυτικά είδη, καταγράφηκε ότι το τυπικό φάσμα διέλευσης των φύλλων παρουσιάζει ελάχιστο στα κυανά μήκη κύματος, κορυφή εντός των μηκών κύματος της πράσινης περιοχής του φάσματος και την μέγιστη διαπερατότητα στα μήκη κύματος του ερυθρού και του υπέρυθρου τμήματος του φάσματος (Brodersen & Vogelmann 2007, Gorton et al. 2010).

Το φως που προσπίπτει στο κυρτό εξωτερικό κυτταρικό τοίχωμα του επιδερμικού κυττάρου, αλλάζει διεύθυνση λόγω διάθλασης, αφού το φως κινείται από τον αέρα (με δείκτη διάθλασης $n = 1,00$), δια μέσου των κυτταρικών τοιχωμάτων (με $n = 1,40-1,50$, (Ollinger 2011) στο εσωτερικό του κυττάρου ($n = 1,36$). Σημειώνεται πως ο δείκτης διάθλασης στο νερό είναι 1,33 (Zwiggelaar 1998). Μεγάλος σχετικά αριθμός διαθλαστικών επιφανειών οδηγεί σε ομοιογενείς ιδιότητες ως προς την κατεύθυνση του φωτός εντός του φύλλου (Ollinger 2011).

Οι τρίχες που υπάρχουν σε φυλλικές επιφάνειες και η παρουσία στρώματος κηρών στην εφυμενίδα επιδρούν στην συνολική ανάκλαση των φύλλων (Levizou et al. 2005,

Vigneron et al. 2005). Τα φύλλα με τρίχες τείνουν να είναι αποτελεσματικότερα στην ανάκλαση μακρύτερων μηκών κύματος σε σχέση με την ανάκλαση της UV. Η έκταση αυτού του φαινομένου εξαρτάται από την κατανομή, το μέγεθος και το σχήμα των τριχών (Grant 1987). Φύλλα με τρίχες ορισμένων θάμνων των ερημικών οικοσυστημάτων ανακλούν ισχυρά στο υπέρυθρο (IR), όταν οι τρίχες είναι πυκνές και γεμάτες με αέρα. Οι επιφανειακοί κηροί ανακλούν αποτελεσματικά τόσο την υπεριώδη ακτινοβολία όσο και μακρύτερα μήκη κύματος (Holmes & Keiller 2002). Πολλά από τα φυτά που έχουν μελετηθεί ως προς τις οπτικές ιδιότητές τους παρουσιάζουν ποσοστά ανάκλασης των φύλλων στο υπεριώδες φάσμα μικρότερα από 10%, αν και υπάρχουν μερικά με ποσοστά ανάκλασης 70%. Μελέτες έχουν δείξει ότι οι επιφανειακοί κηροί και οι τρίχες ορισμένων ειδών περιέχουν στοιχεία που απορροφούν στο UV-B, καθώς και ότι οι τρίχες έχουν την ιδιότητα να σκεδάζουν το φως (Skaltsa et al. 1994). Οι τρίχες και τα αγκάθια λειτουργούν επίσης ως μονωτικός μηχανισμός όπου διατηρείται ένα στρώμα αέρα μεταξύ αυτών και της επιφάνειας του φυτικού ιστού. Οι τρίχες επηρεάζουν την σκέδαση όλων των μηκών κύματος του φωτός, εν μέρει ανακατευθύνοντας την ακτίνα υπό γωνία σε σχέση με την φωτεινή πηγή (Grant et al. 2003). Η παρουσία τριχών αυξάνει την ανάκλαση του φύλλου στο ορατό και το εγγύς υπέρυθρο μήκος κύματος (Grant 1987). Από μετρήσεις προκύπτει ότι επιφανειακοί κηροί σε σχήμα ινών, πλακών και άμορφων σταγόνων σχετίζονται με μεγαλύτερα ποσοστά ανάκλασης στο υπεριώδες σε σχέση με επιφάνειες χωρίς επιφανειακές δομές κηρών (Grant et al. 2003).

1.2.3.6. Υπολογιστικά μοντέλα και δείκτες πρόβλεψης των οπτικών ιδιοτήτων

Υπάρχει ισχυρή συσχέτιση μεταξύ της απορρόφησης, της ανάκλασης και της διέλευσης του φωτός σε σχέση με το μήκος κύματος. Από μετρήσεις που πραγματοποιήθηκαν σε διαφορετικά φυτικά είδη, οι τιμές του δείκτη συσχέτισης μεταξύ διέλευσης και ανάκλασης κυμαίνεται από 0,96 ως 0,99 (Tucker & Garratt 1977). Εξαιτίας αυτής της μεγάλης συσχέτισης, πολλές βιβλιογραφικές αναφορές υποστηρίζουν ότι αυτές οι οπτικές ιδιότητες καθορίζονται από τα ίδια χαρακτηριστικά του φύλλου (Kumar & Silva 1973, Tucker και Garratt 1977). Έτσι έχουν προταθεί μοντέλα που να προβλέπουν τις οπτικές ιδιότητες των φύλλων, όπου βασίζονται στην δομή του οργάνου, την συγκέντρωση των χρωστικών, το υδατικό περιεχόμενο και τις επιδερμικές ιδιότητες (Jacquemoud & Ustin 2008).

Μελέτες σε φύλλα έχουν κατορθώσει να καταγράψουν ποσοτικές μετρήσεις των περιεχόμενων φωτοσυνθετικών χρωστικών, με μη καταστρεπτικές για τους ιστούς μεθόδους (Blackburn 2007a, b, Mustafa et al. 2014). Με την καταγραφή των φασμάτων ανάκλασης στο ορατό (400-750 nm) και εγγύς υπέρυθρο (750-1350 nm) φάσμα του φωτός πραγματοποιείται ποσοτική εκτίμηση των χρωστικών του φυλλώματος των φυτών, χρησιμοποιώντας τεχνικές απομακρυσμένης ανίχνευσης (remote sensing). Αναλυτικότερα, το φάσμα ανάκλασης

φύλλων υγιούς βλάστησης παρουσιάζει κοιλάδα στα 450-670 nm εξαιτίας της ισχυρής απορρόφησης από τις χλωροφύλλες και ανακλά στο πράσινο φάσμα (550 nm). Η απορρόφηση μπορεί να χωριστεί σε δύο κύρια σημεία, δηλαδή στο μπλε τμήμα του φάσματος (450 nm) και στο κόκκινο (670 nm), όπου απορροφούν μέγιστα οι χλωροφύλλες α και β. Στην καταγραφή του φάσματος ανάκλασης του φυλλώματος ενός φυτού *in situ*, υπάρχουν διάφοροι παράγοντες που επηρεάζουν τα χαρακτηριστικά του φάσματος, πριν την μαθηματική του επεξεργασία (Mustafa et al. 2014). Μεταξύ αυτών συγκαταλέγεται το περιεχόμενο νερό, οι στρώσεις του φυλλώματος, η ακτινοβολία που ανακλάται από το περιβάλλον του φυτού και οι συνθήκες φωτισμού. Τα φάσματα ανάκλασης των φύλλων μπορεί να διαφέρουν μεταξύ τους -εκτός των περιεχόμενων χρωστικών- εξαιτίας διαφοροποιήσεων στην κυτταρική δομή, στα χαρακτηριστικά της επιφάνειάς τους (π.χ. τρίχες/κηροί), στο υδατικό περιεχόμενο ή στην υδατική κατάσταση υγρασία και σε άλλα βιοχημικά στοιχεία (Blackburn 2007b).

Προσεγγίσεις των ερευνητών όπως οι προαναφερθείσες έχουν οδηγήσει -μεταξύ άλλων- σε προτάσεις για μοντέλα φασμάτων ανάκλασης και διέλευσης του φωτός σε φύλλα, όπου η κατανόηση των φυσιολογικών διαδικασιών γίνεται μέσω της συσχέτισης των οπτικών ιδιοτήτων με τα βιοφυσικά χαρακτηριστικά (Baranoski & Rokne 1997, Jacquemoud & Ustin 2001). Υπάρχουν αρκετές δημοσιεύσεις που εξετάζουν την ποικιλία των οπτικών ιδιοτήτων των φύλλων σε σχέση με την βιοχημική τους σύνθεση και δομή, οι οποίες αναφέρονται σε παράγοντες όπως το φυτικό είδος, την ύπαρξη καταπόνησης κ.τ.λ. (Jacquemoud & Ustin 2001, Gräff et al. 2014).

Συχνά χρησιμοποιούνται δείκτες ανάκλασης για την εκτίμηση της βιοχημείας του φύλλου -ειδικά των περιεχόμενων χρωστικών- με μη καταστρεπτικές μεθόδους (Levizou et al. 2005, Ollinger 2011). Οι δείκτες έχουν προταθεί από τους ερευνητές ως ένα μέσο λύσης των προβλημάτων που προκύπτουν από την αλληλοεπικάλυψη των φασμάτων απορρόφησης διαφορετικών χρωστικών και των επιδράσεων της δομής των φύλλων και της επιφάνειας των φύλλων. Αυτοί οι δείκτες αφορούν τις τιμές ανάκλασης σε συγκεκριμένα μήκη κύματος και συσχετίζονται με τα βιοχημικά συστατικά του φύλλου (Blackburn 2007a). Η καταλληλότητα του δείκτη που μπορεί να αξιοποιηθεί εξαρτάται από παράγοντες όπως η δομή του οργάνου, η παρουσία τριχών και κηρών κτλ (Levizou et al. 2005). Όμως προκύπτουν πρακτικές δυσκολίες από την ύπαρξη μεγάλης ποικιλίας δεικτών ανάκλασης και την έλλειψη ομοιομορφίας μεταξύ τους για την εκτίμηση των συγκεντρώσεων των χρωστικών (Ollinger 2011).

1.2.4. Οπτικές ιδιότητες φυτικών οργάνων: Άνθη

Ο ανθικός χρωματισμός είναι αποτέλεσμα του φωτός που ανακλάται και σκεδάζεται από ακανόνιστα δομημένα κυτταρικά συμπλέγματα και από χρωστικές, επιλεκτικές ως προς την απορρόφηση ορισμένου μήκους κύματος (van der Kooi et al. 2014). Ο χρωματισμός που προέρχεται από τις χρωστικές οδηγεί γενικά σε μια διάχυτη κατανομή του ανακλώμενου φωτός. Ο δομικός χρωματισμός λαμβάνει χώρα όταν υπάρχουν δομές που παρουσιάζουν ένα μοτίβο με αποστάσεις σε εύρος μικρότερο του μικρομέτρου, δηλαδή στην τάξη μεγέθους των μηκών κύματος του φωτός, προκαλώντας σκέδαση (Kinoshita et al. 2008). Ιδιαίτερο ενδιαφέρον προκαλούν οι δομές στις επιφάνειες των πετάλων, εκεί όπου υπάρχουν κύτταρα με ποικίλσεις της εφυμενίδας ή/και κωνικού σχήματος επιδερμικά κύτταρα (Kay et al. 1981, Argiropoulos and Rhizopoulou 2012a, 2012b 2013). Η περιοδικότητα των ποικίσεων μπορεί να ποικίλει ακόμη και εντός του ίδιου πετάλου (van der Kooi et al. 2014). Οι λείες επιφάνειες των πετάλων έχουν στιλπνή εμφάνιση (Gaisterer et al. 1999, Chimona et al. 2012). Πέταλα με επιδερμικά κύτταρα κωνικού σχήματος σκεδάζουν το φως σε ευρεία γωνία, δημιουργώντας πρόσληψη «ματ» χρωματισμού (van der Kooi et al. 2014). Φαινόμενα περίθλασης που πιθανά να σχετίζονται με τον ιριδισμό μπορούν να ειδωθούν σε ανθικά στοιχεία με επιφανειακές ραβδώσεις (van der Kooi et al. 2014).

Παρατηρώντας τα άνθη μέσα από συσκευές ή φωτογραφίες με φίλτρα UV, πολλά εξ αυτών διακρίνονται από το τοπίο (background). Αρκετά συχνά τα άνθη ανακλούν το υπεριώδες φως ισχυρότερα από το περιβάλλον τους, αλλά μπορεί να συμβαίνει και το αντίστροφο (Silberglied 1979). Πολλά άνθη παρουσιάζουν μοτίβα στο υπεριώδες τα οποία συντίθενται από περιοχές ανάκλασης και απορρόφησης (Richtmyer 1923, Horth et al. 2014). Συχνά τα κεντρικά τμήματα των ανθέων όπως η γύρη και οι ανθήρες απορροφούν το UV, ενώ τα περιφερειακά τμήματα ανακλούν το υπεριώδες (Lunau 1992), παράγοντας ένα χαρακτηριστικό μοτίβο ονομαζόμενο ως «μάτι του ταύρου» (“bull’s eye”) (Εικόνα 1.3) (Garcia et al. 2014). Αυτό το ανθικό μοτίβο απαντάται σε πολλές οικογένειες των Αγγειοσπέρμων (Koski & Ashman 2015). Τέτοια «σημάδια» μπορεί να αντιστοιχούν με ορατά σημεία ή γραμμές που βρίσκονται κοντά σε νεκτάρια ή στο άνοιγμα του ανθικού σωλήνα εντός του οποίου βρίσκονται τα νεκτάρια. Ονομάζονται «οδηγοί νέκταρος», ανεξάρτητα από τις φασματικές τους ιδιότητες στο υπεριώδες και το ορατό. Σε ορισμένες περιπτώσεις ένα πέταλο μπορεί να βρίσκεται σε χρωματική αντίθεση με τα υπόλοιπα ή όλα τα πέταλα μπορεί να εμφανίζονται δίχρωμα μόνο στο υπεριώδες (Silberglied 1979). Εκτός των πετάλων, και άλλα ανθικά τμήματα μπορεί να εμφανίζουν χρωματική αντίθεση με το υπόλοιπο άνθος στο υπεριώδες, όπως οι αδένες, ο στύλος, το στίγμα και οι ανθήρες. Φαίνεται πως η υπεριώδης ανάκλαση είναι πιο κοινή σε μεγάλα άνθη και σε εντομόφιλα είδη (Silberglied 1979). Έχει καταγραφεί ότι το μοτίβο ‘bull’s eye’ αυξάνεται σε συχνότητα

εμφάνισης κοντά στον ισημερινό, καθώς μεγαλύτερα σε μέγεθος μοτίβα (απορρόφηση υπεριώδους ακτινοβολίας) σχετίζονται με μεγαλύτερη ποσότητα εισερχόμενης ακτινοβολίας UVB από το περιβάλλον (Koski & Ashman 2015).



Εικόνα 1.3. Άνθος *Rudbeckia hirta* όπως φαίνεται σε έγχρωμη και σε υπεριώδη φωτογραφία. Διακρίνεται η σκουρόχρωμη περιοχή απορρόφησης του UV, αποδίδοντας το σχέδιο “bull’s eye” (Horth et al. 2014).

Εικόνες ανθέων που ελήφθησαν μέσω φωτογραφίας UV δείχνουν μεγαλύτερη απορρόφηση της υπεριώδους ακτινοβολίας στην βάση των πετάλων ή στο κέντρο της ανθοδόχης, όπου βρίσκονται τα αναπαραγωγικά μέρη, σε σύγκριση με τα κορυφαία και μεσαία τμήματα των πετάλων (Gaisterer et al. 1999, Αργυρόπουλος 2009). Τα έγχρωμα σήματα των ανθέων έχουν σημασία για τον προσανατολισμό των εντόμων τόσο σε μακρινή απόσταση για τον εντοπισμό του άνθους όσο και σε κοντινή, εντός του άνθους. Από μελέτη της ανάκλασης σε άνθη φυτικών ειδών του γένους *Ranunculus* προκύπτει ότι η λεία επιφάνεια της επιδερμίδας ανακλά κατοπτρικά, ενώ το εσωτερικό στρώμα αμύλου ανακλά διάχυτα το φως (Gaisterer et al. 1999).

Τα φυτά αποκτούν πλεονέκτημα με την παραγωγή πολλαπλών σημάτων τα οποία μπορούν να αξιοποιηθούν από τους επικονιαστές. Εκτός των οπτικών σημάτων (χρώμα, σχήμα), της υφής, των πτητικών ενώσεων και της θερμοκρασίας, έχουν επιπλέον καταγραφεί η ανθική υδατική κατάσταση και τα ηλεκτρικά πεδία ως τρόποι διάκρισης των ανθέων (von Arx et al. 2012, Clarke et al. 2013). Η αντίληψη της πόλωσης του φωτός από τα έντομα αποτελεί μια κοινή ιδιότητα της όρασής τους και φαίνεται πως τα σχέδια πόλωσης μπορούν να μαθευτούν και να αναγνωριστούν σε συνδυασμό με άλλα στοιχεία από τους επικονιαστές (Foster et al. 2014). Με τη βοήθεια ψηφιακής απεικόνισης ανθέων με φίλτρα πόλωσηςδείχτηκε ότι τα πέταλα μπορούν να παράγουν πολωμένες ανακλάσεις χάρη στην κυτταρική

οργάνωση της επιδερμίδας τους. Αυτές οι πολωμένες ανακλάσεις σχηματίζουν πρότυπα που είναι ορατά σε επικονιαστές που προσεγγίζουν τα άνθη από χαμηλά. Έτσι αυτά τα πρότυπα μπορούν να παρέχουν πληροφορία σχετικά με το σχήμα και τον προσανατολισμό του άνθους (Foster et al. 2014).

Το χρώμα των φυτικών επιφανειών προκύπτει από την επιλεκτική απορρόφηση των χρωστικών εντός των πετάλων, την διάχυτη σκέδαση του φωτός στους ιστούς κάτω από την εφυμενίδα, από το πάχος του μεσοφύλλου και από την ανάκλαση της ακτινοβολίας στην επιφάνεια (Stavenga & van der Kooi 2015). Μοτίβα που προέρχονται από αντιθέσεις στην ανάκλαση και απορρόφηση του υπεριώδους, προκύπτουν επίσης από τις φυσικές ιδιότητες της επιφάνειας, που μπορούν να επηρεάσουν την ένταση μιας ήδη υπάρχουσας ανάκλασης στο υπεριώδες (Gaisterer et al. 1999). Οι αδρές επιφάνειες των πετάλων ανακλούν το φως διάχυτα, γεγονός που μειώνει την πόλωσή του. Ερευνητές έχουν διατυπώσει πως μια λειτουργία της αδρότητας των επιφανειών των πετάλων αποτελεί η επικράτηση της διάχυτης ανάκλασης κατά την οποία το φως ανακλάται προς όλες τις κατευθύνσεις (Horváth et al. 2002). Σύμφωνα με την ίδια έρευνα, κατά αυτόν τον τρόπο αποφεύγονται οι επιπτώσεις μιας επικρατούσας κατοπτρικής ανάκλασης, η οποία θα κάλυπτε το έγχρωμο φως που σκεδάζεται από τους ανθικούς ιστούς, κάνοντάς το δυσδιάκριτο από τους επικονιαστές (Horváth et al. 2002).

Η απορρόφηση του ορατού φωτός είναι γενικά μικρότερη σε σχέση με την απορρόφηση του UV τόσο στα φύλλα όσο και στα άνθη (Gorton και Vogelmann 1996). Παρουσιάζονται διαφορές μεταξύ παλαιότερων ερευνητών όσον αφορά τον βαθμό επίδρασης του σχήματος των επιδερμικών κυττάρων των πετάλων στις οπτικές ιδιότητές τους σε σχέση με την υπεριώδη ακτινοβολία. Σε μια συνθετική προσέγγιση, οι Gorton και Vogelmann (1996) πρότειναν ότι σε μήκη κύματος που η απορρόφηση είναι αμελητέα, το σχήμα των επιδερμικών κυττάρων ασκεί λιγοστή επίδραση. Όμως, σε μήκη κύματος με ενδιάμεσα ποσοστά απορρόφησης, το κυτταρικό σχήμα μπορεί να επηρεάσει την διέλευση του ορατού φωτός και επομένως τα οπτικά σήματα που παρουσιάζονται στους επικονιαστές (Whitney et al. 2011).

Οι τρίχες προσφέρουν πολλαπλές λειτουργίες, όπως ελάττωση της απώλειας νερού με εξάτμιση, η ρύθμιση των ακραίων θερμοκρασιών, καθώς και άμυνα έναντι των φυτοφάγων (Argyropoulou et al. 2010, Whitney et al. 2012, Christodoulakis et al. 2013, Christodoulakis et al. 2015). Όπως έχει καταγραφεί και στα φύλλα, οι τρίχες μπορεί να συμβάλλουν στην διαμόρφωση των οπτικών ιδιοτήτων. Μελέτη του ινώδους τριχώματος στα βράκτια ενός φυτικού είδους έδειξε ότι η εσωτερική δομή του αποτελεί παράδειγμα φωτονικής κατασκευής (Vigneron et al. 2005). Το τριχώμα αυτό εμφανίζει πτυχώσεις στην επιφάνειά του και απορροφά την υπεριώδη ακτινοβολία πριν φτάσει τα κύτταρα των

παρακείμενων ιστών, χωρίς να εμποδίζει την αναγκαία έκθεση στην ορατή ακτινοβολία για τις βιολογικές διαδικασίες (Vigneron et al. 2005).

Η στιλπνότητα αποτελεί ανθικό χαρακτηριστικό και ποικίλει μεταξύ των ειδών. Προσδιορίζεται ως η κατοπτρική ανάκλαση του φωτός από την επιφάνεια ενός αντικειμένου (Hunter και Harold 1987). Στα φυτά, η στιλπνότητα της επιφάνειας καθορίζεται από τον δείκτη διάθλασης της εφυμενίδας και από την δομή της επιφάνειας (Vogelmann 1993). Η χημική σύνθεση των κηρών της εφυμενίδας καθορίζει τον δείκτη διάθλασης (Charney & Brackett 1961, Pfündel et al. 2006, Lee 2007, Sun et al. 2013, van der Kooi et al. 2014). Εξετάζοντας την στιλπνότητα σε πέταλα ανθέων παρατηρήθηκε ότι τα τμήματα που έχουν μεγαλύτερη στιλπνότητα παρουσιάζουν και μεγαλύτερα ποσοστά κατοπτρικής ανάκλασης (Whitney et al. 2012). Τα άνθη μπορεί να εμφανίζουν ποικιλία επιπέδων στιλπνότητας στα πέτάλά τους, τόσο μεταξύ των ατόμων ενός είδους όσο και μεταξύ διαφορετικών τμημάτων των ίδιων των πετάλων (π.χ. βάση με κορυφή, άνω με κάτω επιφάνεια) (Whitney et al. 2012). Ο βιολογικός ρόλος αυτών των διαφορών αποδίδεται σε διάφορα αίτια, όπως η μίμηση της παρουσίας νέκταρος, που αποτελεί πηγή τροφής για τους επικονιαστές (Whitney et al. 2012). Η στιλπνότητα μπορεί επίσης να ενισχύει την ανθική ανάδειξη, με την κατοπτρική ανάκλαση να οδηγεί σε ένα ορατό στοιχείο από μεγαλύτερη απόσταση ή σε μεγαλύτερη αντίθεση με το περιβάλλον φύλλωμα. (Whitney et al. 2012).

Η περιγραφή του ανθικού χρώματος σύμφωνα με το πώς το χρώμα γίνεται αντιληπτό από τους επικονιαστές πραγματοποιείται με την χρήση παραμέτρων όπως η χροιά και η φωτεινότητα, καθώς και με την διερεύνηση του επικρατέστερου ανακλώμενου μήκους κύματος (Lunau 1992). Η φωτεινότητα διευκολύνει τον προσανατολισμό των νυχτερινών επικονιαστών από απόσταση. Η ανάκλαση στο υπεριώδες ενισχύει την φωτεινότητα των ανθικών ιστών για έναν επικονιαστή με ευαισθησία στο UV (Lunau 1992).

Πολλοί ερευνητές στην προσπάθειά τους να κατανοήσουν την αλληλεπίδραση του φωτός με στοιχεία των πετάλων που επιδρούν στο τελικό χρώμα αυτών, ανέπτυξαν μοντέλα που βασίζονται στην γεωμετρική οπτική (Lee 2009, Gkikas et al. 2015, Stavenga & van der Kooi 2015). Η ανομοιογένεια του εσωτερικού των πετάλων προκαλεί δυσκολίες στην πραγματοποίηση τέτοιων αναλύσεων, καθώς δεν είναι γνωστοί ο δείκτης διάθλασης και ο συντελεστής απορρόφησης κάθε στρώματος και κάθε δομής των πετάλων του άνθους (Stavenga & van der Kooi 2015).

1.3. 'Διαβρεξιμότητα' (wettability) επιφανειών και υδατική κατάσταση

1.3.1. Η επιφάνεια των φυτικών ιστών

1.3.1.1. Η εφυμενίδα: δομή και βιοσύνθεση

Η επιδερμίδα, το εξώτερο στρώμα κυττάρων όλων των υπέργειων τμημάτων του φυτού, περιβάλλεται από μία πολύστρωμη κηρώδη δομή, την εφυμενίδα, η οποία δυσχεραίνει την απώλεια του νερού (Raven et al 2014). Η εφυμενίδα είναι μια σύνθετη δομή, αποτελούμενη από ένα μακρομοριακό βασικό συστατικό, την υμενίνη και από μία ποικιλία οργανικών λιπιδίων που συνολικά ονομάζονται κηροί (Yeats & Rose 2013). Η εφυμενίδα θεωρείται συνήθως ανεξάρτητη του υποκείμενου κυτταρικού τοιχώματος της επιδερμίδας, εντούτοις οι δύο δομές συνδέονται και έχουν αλληλεπικαλυπτόμενες ιδιότητες.

Η μικροσκοπική δομή της εφυμενίδας διαχωρίζεται συχνά σε δύο περιοχές με βάση την ιστοχημεία της και την χημική σύνθεση: μία περιοχή πλούσια σε υμενίνη με ενσωματωμένους πολυσκαχαρίτες και μια υπερκείμενη στοιβάδα η οποία εμπλουτισμένη σε κηρούς (Yeats & Rose 2013, Raven et al. 2014). Οι κηροί είτε αποτίθενται εντός του κυρίως στρώματος της υμενίνης (ενδο-εφυμενιοκοί κηροί) είτε συσσωρεύονται στην επιφάνειά της ως επιεφυμενιοκοί κηροί (κρύσταλλοι ή άμορφη στοιβάδα) (Yeats & Rose 2013). Οι κρυσταλλικοί κηροί είναι τάξης μεγέθους του 1 μm, αν και οι επιεφυμενιοκοί κηροί δεν εμφανίζονται σε όλα τα είδη (Taylor 2011). Οι εφυμενίδες ποικίλουν σημαντικά ως προς την αρχιτεκτονική τους και ανάλογα με το φυτικό είδος και την οντογένεση, και διαφέρουν σημαντικά στο πάχος, από την κλίμακα nm (νανομέτρων) έως την κλίμακα μm (μικρομέτρων) (Jefree 2006).

Διάφορες μελέτες έχουν δείξει ότι οι κηροί της εφυμενίδας αποτελούνται από μακρίες αλυσίδες υδρογονανθράκων, αλκοολών, οξέων και τριτερπενίων, με τη μάζα των ολικών κηρών να κυμαίνεται μεταξύ 2 και 60 mg/cm² (Jetter et al. 2006). Το συνολικό ποσό κάθε μεγάλης χημικής ομάδας ποικίλει μεταξύ των ειδών, καθώς και μεταξύ διαφορετικών αναπτυξιακών σταδίων (Taylor 2011). Η βιοσύνθεση των κηρών πραγματοποιείται με την εκ νέου βιοσύνθεση λιπαρών οξέων C16 (παλμιτικό οξύ) ή C18 (λινολενικό οξύ) στα πλαστίδια των επιδερμικών κυττάρων και κατόπιν μεταφέρονται στο ενδοπλασματικό δίκτυο (Yeats & Rose 2013). Οι πρωτοταγείς αλκοόλες μπορεί να συντεθούν από τα παράγωγα των λιπαρών οξέων. Ελεύθερες πρωτοταγείς αλκοόλες εντοπίζονται στο μίγμα των κηρών ή εστεροποιούνται σε λιπαρά οξέα για να σχηματίσουν εστέρες των κηρών (Jetter et al. 2006). Ένα άλλο τμήμα της βιοσύνθεσης των κηρών οδηγεί στο σχηματισμό των αλδεϋδών και τελικά, των αλκανίων (Yeats & Rose 2013). Τα αλκάνια, εκτός του γεγονότος ότι αποτελούν

ένα σημαντικό συστατικό του μίγματος των κηρών, μπορούν να υποστούν περαιτέρω τροποποίηση για να σχηματίσουν δευτερογενείς αλκοόλες και κετόνες. Η υμενίνη συντίθεται από εστεροποιημένα υδροξυ- λιπαρά οξέα (Kolattukudy 2001).

Οι πρόδρομες ενώσεις των κηρών και της υμενίνης, αφότου συντεθούν, εξέρχονται από το ενδοπλασματικό δίκτυο και δια μέσου της πλασματικής μεμβράνης και του κυτταρικού τοιχώματος αποτίθενται στην σχηματιζόμενη εφυμενίδα (Yeats & Rose 2013). Η μεταφορά των πρόδρομων ενώσεων δια μέσου της πλασματικής μεμβράνης εξαρτάται από μεταφορείς ABC (ATP binding cassette). Ορισμένοι από αυτούς τους μεταφορείς πρωτεϊνικής φύσης απαντώνται και στα άνθη (Panikashvili et al. 2011). Η έξοδος μερικών συστατικών των κηρών φαίνεται να διευκολύνεται από πρωτεϊνικούς-μεταφορείς λιπιδίων (LTPs) γλυκοζυλοφωσφατιδυλοϊνοσιτόλης (GPI). Μένουν ακόμη αρκετά αναπάντητα ερωτήματα σχετικά με την έξοδο των λιπιδιακών ενώσεων της εφυμενίδας, όμως όλες οι πρωτεϊνικοί-μεταφορείς ABC που εμπλέκονται στην βιοσύνθεση της εφυμενίδας μέχρι σήμερα ανήκουν στην ομάδα ABCG (Yeats & Rose 2013). Το τελευταίο βήμα στην διαδικασία σύνθεσης της υμενίνης είναι η ενσωμάτωση του μονομερούς στο πολυμερές, όμως δεν είναι ακόμη γνωστός ο μοριακός μηχανισμός με τον οποίο πραγματοποιείται ο πολυμερισμός. Η χρήση μίας πρωτότυπης μεθόδου όπου αφαιρέθηκαν με μηχανικό τρόπο οι επιεφυμενικοί κηροί από επιφάνειες φύλλων και παρατηρήθηκαν οι επιφάνειες με SEM και AFM έδειξε την άμεση έναρξη της αναγέννησης των κηρών μετά την αφαίρεσή τους (Koch et al. 2004).

Οι μικρο- και νανο-δομές των φυτικών επιφανειών επιδρούν στα χαρακτηριστικά των επιφανειών και δρουν ως μεσοφάσεις. Η μεγάλη ποικιλότητα επιφανειακών δομών προέρχεται από την ποικιλότητα των ειδών, σε συνδυασμό με τις διαφορετικές δομές που διακρίνονται σε κάθε φυτό (Bhushan 2009). Ιεραρχικές δομές εντοπίζονται σε ένα μεγάλο αριθμό φυτικών επιφανειών (Koch et al. 2008). Τόσο οι τρισδιάστατοι επιεφυμενικοί κηροί όσο και η αναδίπλωση της εφυμενίδας είναι στοιχεία ικανά να δημιουργήσουν την ιεραρχική δομή.

1.3.1.2. Ο ρόλος της εφυμενίδας

Η φυτική εφυμενίδα σχετίζεται με την παρεμπόδιση της απώλειας νερού, με την ανταλλαγή των αερίων και την διαπνοή. Επιπλέον, η εφυμενίδα έχει αναπτύξει και μερικές δευτερεύουσες λειτουργίες οι οποίες συνάδουν με την θέση της εφυμενίδας ως εξωτερικής στοιβάδας των πρωτογενών υπέργειων οργάνων: σχηματίζει ένα φυσικό εμπόδιο ενάντια στα παράσιτα και τα παθογόνα. Σε πολλά είδη, περίπλοκοι επιεφυμενικοί κηροί βοηθούν στον σχηματισμό μιας αυτο-καθαριζόμενης επιφάνειας. Σε ορισμένες περιπτώσεις, η εφυμενίδα μπορεί να λειτουργήσει ως προστατευτικό έναντι της υπερϊώδους ακτινοβολίας (Taiz &

Zeiger 2012). Τέλος, η εφυμενίδα, ως ένα καθοριστικό χαρακτηριστικό της επιδερμίδας, έχει σημαντικό ρόλο στην ανάπτυξη των οργάνων, καθορίζοντας τα φυσικά όριά τους (Yeats & Rose 2013). Παρακάτω αναλύονται αυτές οι λειτουργίες.

Σημαντικός ρόλος της εφυμενίδας είναι η παρεμπόδιση της απώλειας νερού. Συγκριτικές μελέτες από διαφορετικά είδη φυτών έδειξαν ότι δεν υπάρχει συσχέτιση μεταξύ του πάχους της εφυμενίδας και της ποσότητας των κηρών με την διαπερατότητά τους στο νερό (Riederer & Schreiber 2001). Ομοίως, δεν διαπιστώνεται ποσοτική συσχέτιση μεταξύ της υμενίνης και της διαπερατότητας της εφυμενίδας στο νερό (Yeats & Rose 2013). Αυτό που φαίνεται να ισχύει είναι η επίδραση συγκεκριμένων κατηγοριών των συστατικών της εφυμενίδας στην ικανότητά της να εμποδίζει την διόδο του νερού. Τα μη πολικά μόρια της εφυμενίδας, όπως τα αλκάνια, τείνουν να σχετίζονται με μειωμένη διαπερατότητα του νερού, ενώ οι μη αλειφατικές ενώσεις των κηρών, όπως τα τριτερπενοειδή, θεωρούνται λιγότερο αποτελεσματικά εμπόδια την διόδο του νερού (Buschhaus & Jetter 2012).

Εκτός από την παρεμπόδιση της απώλειας νερού, η εφυμενίδα εμποδίζει την έκπλυση ιόντων και πολικών διαλυμένων ενώσεων από το εσωτερικό των κυττάρων προς το εξωτερικό περιβάλλον, καθώς και την πρόσληψη πολικών ουσιών από το περιβάλλον (Schreiber 2006). Όταν τα στόματα είναι κλειστά, η εφυμενίδα περιορίζει πλήρως την ανταλλαγή αερίων και υδρατμών από την μεσόφαση φυτού-ατμόσφαιρας (Riederer 2006). Η εφυμενίδα αποτελεί την κύρια μεσόφαση για την ανταλλαγή λιπόφιλων οργανικών συστατικών μεταξύ του περιβάλλοντος και του εσωτερικού των φυτών. Οι λιπόφιλες ουσίες με χαμηλή πτητικότητα ή διαλυμένες ουσίες πρέπει να διαπεράσουν την εφυμενίδα (Schreiber 2006), καθώς το μονοπάτι των στομάτων είτε είναι κλειστό για αυτές (υδατικά διαλύματα οργανικών ενώσεων) είτε είναι πολύ περιορισμένη η διαδρομή ανταλλαγής (ημι-πτητικές ενώσεις).

Η φυτική εφυμενίδα έχει επίσης σημαντικό ρόλο στην αλληλεπίδραση με άλλους οργανισμούς, όπως τα έντομα και οι μικροοργανισμοί. Έχει διαπιστωθεί ότι οι αδρές (σε nm) επιφάνειες που καλύπτονται με κηρούς, εμποδίζουν την προσκόλληση των περισσότερων εντόμων (Voigt et al. 2012). Επίσης, η εφυμενίδα αποτελεί ένα φυσικό εμπόδιο στους παθογόνους οργανισμούς. Υπάρχουν μύκητες οι οποίοι χρησιμοποιούν μηχανική ρήξη για να παραβιάσουν την εφυμενίδα (Yeats & Rose 2013). Τα μονομερή της υμενίνης που απελευθερώνονται κατά την υδρόλυση της υμενίνης μπορεί να δράσουν ως ενεργοποιητές της απόκρισης των αμυντικών μηχανισμών του φυτού και γι' αυτό κατηγοριοποιούνται ως μόρια που σχετίζονται με τις βλάβες των φυτών (Boller & Felix 2009).

Η υπεριώδης (UV) ακτινοβολία αποτελεί σημαντικό τμήμα του φωτός που φτάνει στην επιφάνεια της γης και μπορεί να αποτελέσει κίνδυνο για τα φυτά προξενώντας βλάβες στο DNA, το φωτοσυνθετικό μηχανισμό και τα λιπίδια των μεμβρανών (Rozema et al. 1997). Τα φυτά έχουν αναπτύξει διάφορους μηχανισμούς για την προστασία τους από την UV. Οι

μέθοδοι προστασίας συμπεριλαμβάνουν την παρουσία υδατοδιαλυτών φλαβονοειδών που βρίσκονται στα χυμοτόπια των επιδερμικών κυττάρων, την παρουσία φαινολικών ενώσεων στο κυτταρικό τοίχωμα και την παρουσία λιπόφιλων φαινολικών μορίων τα οποία συνδέονται με την υμενίνη ή με τους κηρούς (Pfündel et al. 2006).

Ένας ακόμη ρόλος της εφυμενίδας είναι ο καθορισμός των ορίων των φυτικών οργάνων κατά την ανάπτυξή τους. Φυτά που η εφυμενίδα τους εμφανίζει αυξημένη διαπερατότητα παρουσιάζουν διάφορες συμφύσεις των οργάνων (Smirnova et al. 2013). Οι ζώνες σύμφυσης χαρακτηρίζονται συχνά από δύο γειτονικά κυτταρικά τοιχώματα, χωρίς εμφανή εφυμενίδα να διαχωρίζει τα δύο όργανα, παρόλο που οι συμφυείς επιδερμικές στοιβάδες διατηρούν την ακεραιότητα τους (Sieber et al. 2000).

Διαπιστώνεται μεγάλη ποικιλότητα προτύπων αναδιπλώσεων στα φυτά (Bringmann & Kühn 1955, Voigt et al. 2012). Έχουν αποδοθεί διάφορες λειτουργίες στις αναδιπλώσεις της φυτικής εφυμενίδας: (α) η σταθεροποίηση των λεπτών κυτταρικών τοιχωμάτων (β) η μείωση της 'διαβρεξιμότητας' με το νερό, (γ) η επίδραση στις ιδιότητες ανάκλασης της επιφάνειας, (δ) η αλληλεπίδραση με τα έντομα που προσπαθούν να προσκολληθούν στην επιφάνεια (Poppinga et al. 2010). Σε ορισμένες περιπτώσεις αναφέρεται ότι η εφυμενίδα προστατεύει την υπερθέρμανση των ιστών ανακλώντας την επικίνδυνη ακτινοβολία ή/και μεταφέροντας θερμότητα μέσω ταραχώδους ροής του αέρα.

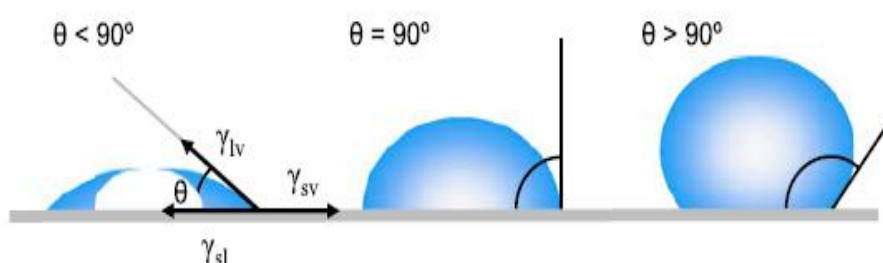
1.3.2. 'Διαβρεξιμότητα' (wettability)

Μια μικρή σταγόνα ενός υγρού που τοποθετείται επάνω σε μια επιφάνεια είτε σχηματίζει ένα σφαιρικό σχήμα με μια καθορισμένη γωνία επαφής (θ°) με το στερεό, είτε απλώνεται κατά μήκος της επιφάνειας μέχρι να σχηματιστεί μια υγρή ταινία. Το σχήμα της σταγόνας περιγράφεται μέσω της ισορροπίας που προκύπτει μεταξύ των επιφανειακών τάσεων (γ) στην τριφασική γραμμή επαφής που σχηματίζεται κατά μήκος της ενδιάμεσης φάσης στερεού-υγρού, υγρού-αερίου και στερεού-αερίου. Η 'διαβρεξιμότητα' (wettability) μιας επίπεδης επιφάνειας εκφράζεται από την προαναφερθείσα γωνία επαφής (θ) (Young 1805). Η κατάσταση ισορροπίας εκφράζεται από την εξίσωση του Young:

$$\gamma_{LG} \cos\theta_0 = \gamma_{SG} - \gamma_{SL}$$

όπου, γ_{SL} , γ_{SV} , γ_{LV} είναι η διεπιφανειακή ενέργεια στερεού-υγρού (γ_{sl}), στερεού-αερίου (γ_{sv}) και υγρού-αερίου (γ_{lv}) αντιστοίχως (όπου s, l και v, αντιστοιχούν solid, liquid και vapor). Η γωνία στην οποία η ενδιάμεση φάση υγρού-αερίου συναντά την στερεή επιφάνεια ονομάζεται γωνία ισορροπίας ή γωνία Young (θ_0) και για την συγκεκριμένη γωνία, η ενέργεια του συστήματος είναι ελάχιστη (McHale et al. 2004). Η γωνία επαφής αποτελεί ποσοτική έκφραση της έξης του νερού από ένα στερεό υλικό (Taiz & Zeiger 2012).

Όταν υγρό τοποθετηθεί σε επαφή με μια στερεή επιφάνεια (Εικόνα 1.4), εξαιτίας των τριχοειδών δυνάμεων η ενδιάμεση φάση φέρεται αυθόρμητα προς την ισορροπία. Καθώς η σταγόνα απλώνει, η γωνία επαφής σταθεροποιείται από την αρχική τιμή της, που είναι 180° την στιγμή της επαφής, μέχρι την γωνία (θ), όπου επέρχεται η ισορροπία στην περίπτωση της μερικής 'διάβρεξης' ή 0° στην περίπτωση της πλήρους 'διάβρεξης'. Συγκεκριμένα, αν η διαφορά ($\gamma_{SV} - \gamma_{SL}$) είναι μεγαλύτερη από την τιμή γ_{LV} , η σταγόνα τείνει να απλωθεί εντελώς ($\theta=0^\circ$) και διαβρέχει το στερεό. Αντίστροφα, αν ικανοποιείται η ίδια συνθήκη, ένα λεπτό στρώμα υγρού που καλύπτει ένα στερεό θα είναι σταθερό. Αυτό εξηγεί γιατί υγρά με μικρή επιφανειακή τάση διαβρέχουν τις περισσότερες επιφάνειες. Στην περίπτωση που η διαφορά ($\gamma_{SV} - \gamma_{SL}$) έχει μεγαλύτερη τιμή από την γ_{LV} , η σταγόνα αναμένεται να βρίσκεται σε μια υπερυδρόφοβη κατάσταση ($\theta=180^\circ$), αλλά δεν υπάρχει φυσικό σύστημα που να καταγράφει αυτήν την απόλυτη κατάσταση (Quére 2002).



Εικόνα 1.4. Απεικόνιση γωνιών επαφής που σχηματίζονται από σταγόνες υγρού πάνω σε μία ομοιογενή στερεή επιφάνεια (Yuan & Lee 2013).

Η μαθηματική έκφραση της 'διαβρεξιμότητας' (wettability) μιας στερεής επιφάνειας είναι η γωνία επαφής (contact angle, CA) μιας σταγόνας νερού (ή άλλου υγρού) στην επιφάνεια αυτή. Η τιμή της γωνίας επαφής καθορίζει τον χαρακτηρισμό της επιφάνειας ως υδρόφοβη, αν έχει γωνία επαφής $CA > 90^\circ$ και υδρόφιλη, αν έχει γωνία επαφής $CA < 90^\circ$. Οι επιφάνειες στερεού με γωνίες επαφής μεγαλύτερες από 150° καλούνται υπερυδρόφοβες επιφάνειες, ενώ γωνίες επαφής $< 10^\circ$ αντιστοιχούν σε υπερ-υδρόφιλες επιφάνειες. Οι επιφάνειες αυτές χρίζουν ιδιαίτερου ενδιαφέροντος εξαιτίας των ιδιοτήτων τους, που είναι συνοπτικά: αντικολλητικές ιδιότητες (antisticking), αντι-μολυντικές ιδιότητες (anti-contamination) και ιδιότητες αυτοκαθαρισμού (self-cleaning). Η 'διαβρεξιμότητα' της επιφάνειας σχετίζεται ευθέως με την επιφανειακή ενέργεια.

Υπάρχουν πολλά είδη των οποίων οι επιφάνειες έχουν $CA > 150^\circ$, όπως για παράδειγμα τα φύλλα του φυτού *Nelumbo nucifera* (λωτός), τα πόδια του εντόμου *Aquarius remigis* που περπατά σε υδάτινες επιφάνειες (water strider's legs), τα φτερά του εντόμου *Cicada orni* κ.ά. Τα παραπάνω παραδείγματα ζωντανών οργανισμών, έχουν ιστούς που απωθούν το νερό με τέτοιο τρόπο ώστε η σταγόνα του νερού να κυλά πάνω στην επιφάνεια τους όταν αυτές βρίσκονται σε μικρή κλίση και συνακόλουθα να παρασύρουν σωματίδια που

επικάθονται σε αυτήν. Η υπερυδροφοβή επιφάνεια λαμβάνει χώρα με τη συνέργεια δύο παραγόντων: της επιφανειακής ενέργειας που καθορίζεται από την χημική σύνθεση και από την τοπογραφία της επιφάνειας (Sun et al. 2005). Τα φύλλα του λωτού που έχουν μελετηθεί ευρέως και άλλα παραδείγματα από το φυτικό βασίλειο αντιπροσωπεύουν μία ακραία εκδοχή ιδιοτήτων από το εύρος ‘διαβρεξιμότητας’ των φυλλικών (και λοιπών) επιφανειών, καθώς πολλά είδη διαβρέχονται εύκολα (Taylor 2011).

Ο συντελεστής επιφανειακής τάσης (γ), ή απλά η επιφανειακή τάση αποτελεί έκφραση των διαμοριακών δυνάμεων που ασκούνται σε μια επιφάνεια (ή ενδιάμεση φάση) και εκφράζει το έργο (W) που χρειάζεται για την αύξηση της επιφάνειας που καταλαμβάνει το υγρό (A) κατά μια μονάδα:

$$\gamma = dW/dA$$

Ο συντελεστής γ στο σύστημα S.I. έχει μονάδες $J \cdot m^{-2}$. Όμως η επιφανειακή τάση μπορεί να θεωρηθεί ότι ισούται με την δύναμη που ασκείται εφαπτομενικά στην επιφάνεια του υγρού, ανά μονάδα μήκους της διαχωριστικής γραμμής. Ο συντελεστής γ , εκφράζεται έτσι στο σύστημα S.I. και σε $N \cdot m^{-1}$. Η επιφανειακή τάση συνήθως ορίζεται σαν η ελεύθερη ενέργεια ανά μονάδα επιφάνειας, αλλά μπορεί να ορισθεί και σαν δύναμη ανά μονάδα μήκους. Οι μονάδες της επιφανειακής τάσης στο σύστημα SI είναι: $J \cdot m^{-2}$ ή $N \cdot m^{-1}$. Συνήθως, οι τιμές επιφανειακής τάσης κυμαίνονται μεταξύ 20 και $1000 \text{ mJ} \cdot m^{-2}$. Μεγάλη επιφανειακή ενέργεια στη μεσόφαση μεταξύ υγρού-στερεού έχει ως αποτέλεσμα μεγάλη γωνία επαφής, δηλαδή όσο μεγαλύτερη είναι η επιφανειακή τάση του υγρού (ή όσο μικρότερη είναι η επιφανειακή ενέργεια του υποστρώματος) τόσο μεγαλύτερη η γωνία επαφής. Στην επιστήμη των υλικών όταν χρησιμοποιείται ως υγρό το νερό, τα πιο υδρόφοβα επίπεδα στερεά μπορούν να έχουν μέχρι $\theta \sim 120^\circ$. Η δημιουργία μιας ακόμη πιο υδρόφοβης επιφάνειας απαιτεί δομές που θα αυξήσουν την συνολική αδρότητα (Wenzel 1936).

Η επίδραση της μακροσκοπικής επιφανειακής αδρότητας στην ‘διαβρεξιμότητα’ (wettability) των επιφανειών έχει προσεγγιστεί θεωρητικά από δύο διαφορετικά μοντέλα. Σύμφωνα με το μοντέλο Wenzel (Wenzel 1936), το υγρό θεωρείται ότι εισχωρεί εντός ολόκληρης της αδρής επιφάνειας χωρίς να παρασύρει μόρια αέρα κάτω από αυτό. Η βασική υπόθεση της θεωρίας του Wenzel είναι ότι το υγρό ακολουθεί την τοπογραφία/αδρότητα της επιφάνειας. Στην κατάσταση αυτή και σε θερμοδυναμική ισορροπία, υπάρχει γραμμική συσχέτιση μεταξύ της φαινομενικής CA της επιφάνειας και του παράγοντα αδρότητας της επιφάνειας αυτής. Σύμφωνα με το μοντέλο του Wenzel ισχύει η σχέση:

$$\cos \theta_w = r \cdot \cos \theta_o,$$

όπου θ_w αντιστοιχεί στην φαινομενική γωνία επαφής, r είναι ο συντελεστής αδρότητας, και το σύμβολο θ_o αναφέρεται στην γωνία Young (δηλαδή η γωνία επαφής CA σε μια επίπεδη επιφάνεια της ίδιας φύσης όπως και η αδρή). Ο συντελεστής της αδρότητας r ορίζεται από τον λόγο του εμβαδού της ξεδιπλωμένης επιφάνειας ως προς το εμβαδόν της φαινομενικής

περιοχής επαφής που βρίσκεται κάτω από την σταγόνα. Συνεπώς, για μια αδρή επιφάνεια θα ισχύει $r > 1$, οπότε από το μοντέλο Wenzel προκύπτει ότι η αδρότητα της επιφάνειας αυξάνει την υδρόφοβη κατάσταση της αντίστοιχης λείας επιφάνειας. Σύμφωνα με την πρόβλεψη του Wenzel, για μια υδρόφοβη επιφάνεια ισχύει: $\theta_w > \theta_0 > 90^\circ$, ενώ για μια υδρόφιλη επιφάνεια ισχύει: $\theta_w < \theta_0 < 90^\circ$. Η αδρότητα ενισχύει είτε την υδρόφοβη κατάσταση είτε την υδρόφιλη κατάσταση με την γωνία επαφής να εξαρτάται από την φύση της αρχικής, επίπεδης επιφάνειας. Για κάποιες επιφάνειες, όπως επιφάνειες με μεγάλες τιμές αδρότητας και πορώδεις δομές, το μοντέλο Wenzel δεν επαρκεί για την περιγραφή του φαινομένου αλληλεπίδρασης των επιφανειών με σταγόνες υγρού (Zhang et al. 2012).

Οι Cassie και Baxter υπέθεσαν ότι το υγρό δεν εισχωρεί εντελώς στην αδρή επιφάνεια επειδή παγιδεύεται αέρας κάτω από αυτό (Cassie & Baxter 1944). Μια σταγόνα θα σχηματίσει μια σύνθετη ενδιάμεση φάση στερεού/υγρού-αέρα/υγρού με το υπό εξέταση δείγμα και η δραστική επιφανειακή ενέργεια κάτω από το νερό θα κυριαρχείται από αέρα. Όταν η ενδιάμεση φάση υγρού-αερίου είναι μεγαλύτερη από την ενδιάμεση φάση υγρού-στερεού, τότε οι σταγόνες εφάπτονται μόνο στα σημεία των προεκβολών της επιφάνειας, γεγονός που έχει ως αποτέλεσμα το υγρό να κυλίσσει αν η επιφάνεια βρεθεί υπό μικρή κλίση (Zhang et al. 2012). Στο μοντέλο Cassie-Baxter, η φαινομενική γωνία επαφής θ_{CB} είναι ο μέσος όρος των γωνιών επαφής της επίπεδης επιφάνειας θ_0 , και της τιμής θ σε γωνία 180° . Περιγράφεται από την παρακάτω εξίσωση:

$$\cos\theta_{CB} = -1 + f + r_f \cdot f \cdot \cos\theta_0$$

Στην παραπάνω μαθηματική παράσταση το f εκφράζει το κλάσμα της στερεής επιφάνειας που διαβρέχεται ως προς την κάτοψη και το r_f εκφράζει τον λόγο της πραγματικής διαβρεγμένης περιοχής προς την κάτοψή της. Το μοντέλο Cassie-Baxter διατυπώνει ότι καθώς το $f < 1$, προβλέπεται ενίσχυση της υδρόφοβης κατάστασης, ανεξάρτητα από την τιμή της αρχικής γωνίας επαφής θ_0 . Όσο μικρότερη είναι η τιμή του f τόσο μεγαλύτερη θα είναι η γωνία επαφής που μετράται. Αν ισχύει $f=1$ και $r_f = r$, τότε προκύπτει η εξίσωση Wenzel.

Η βασική διαφορά των δύο μοντέλων επί της ουσίας αφορά την ικανότητα δημιουργίας δυνάμεων συνάφειας μεταξύ στερεού και υγρού (Zhang et al. 2012). Στο μοντέλο Wenzel, το υγρό γεμίζει πλήρως τις αυλακώσεις της αδρής επιφάνειας στην ενδιάμεση φάση. Το γεγονός αυτό έχει ως αποτέλεσμα την συνεχόμενη τριφασική γραμμή επαφής, την μεγέθυνση της ενδιάμεσης φάσης μεταξύ υγρού-στερεού και την συνεπακόλουθη αύξηση της συνάφειας στη ενδιάμεση φάση υγρού-στερεού. Στο μοντέλο Cassie-Baxter, εξαιτίας του σχηματισμού θυλάκων αέρα κάτω από την σταγόνα, η τριφασική γραμμή επαφής είναι διακεκομμένη και η ενδιάμεση φάση υγρού-στερεού είναι μικρότερη από την αντίστοιχη της κατάστασης Wenzel. Συνεπώς, η συνάφεια στην ενδιάμεση φάση υγρού-στερεού θα ελαττωθεί.

Την τελευταία δεκαετία έχουν διεξαχθεί θεωρητικές και πειραματικές μελέτες στην κατανόηση της 'διαβρεξιμότητας' των φυτικών επιφανειών (Barthlott et al. 2010, Zhang et al. 2012, Koch et al. 2013). Οι Liu et al. (2010) ανέλυσαν με τη συμβολή της θερμοδυναμικής (Li & Amirfazli 2008) την επίδραση της ιεραρχικής δομής μιας υπερυδρόφοβης επιφάνειας σε μια σταγόνα νερού, από την σκοπιά της ελεύθερης ενέργειας της ενδιάμεσης φάσης, συμπεραίνοντας ότι η μικρο- και νανοδομή αποτελεί τον βασικό δομικό παράγοντα για την σταθεροποίηση σε κατάσταση Cassie-Baxter (όπως προαναφέρθηκε).

Στα φυτά υπάρχει ένα μεγάλο εύρος επιφανειακών δομών, οι οποίες επηρεάζουν την 'διαβρεξιμότητά' τους (Taiz & Zeiger 2012). Σε υδρόβια φυτά και σε φυτά των υδάτινων οικοσυστημάτων εντοπίζονται επιφάνειες που εμφανίζουν μικρή ή μεγάλη 'διαβρεξιμότητα' (Barthlott et al. 2010). Φυτά που αναπτύσσονται βυθισμένα στο νερό, όπως επίσης και ορισμένα τροπικά και υποτροπικά φυτά, έχουν υδρόφιλη εφυμενίδα, και η επιφάνεια των προαναφερθέντων φυτών είναι μονίμως υγρή ή το νερό απλώνεται κατά μήκος της επιφάνειας (Bhushan 2009). Λίγες μελέτες έχουν διεξαχθεί για την κατανόηση του ερωτήματος: γιατί οι βιολογικές επιφάνειες με μικρο- και νανοδομές εμφανίζουν 'διαβρεξιμότητα' και ποιοι είναι οι μηχανισμοί που καθορίζουν την επίδραση της κλίμακας μεγέθους των δομών στην 'διαβρεξιμότητα' (Zhang et al. 2012);

1.3.3. Υδατική κατάσταση φυτικών ιστών

Το νερό είναι ένας κύριος περιβαλλοντικός παράγοντας, συχνά περιοριστικός για την ανάπτυξη των χερσαίων φυτών. Το διαθέσιμο νερό, αποτέλεσε βασικό παράγοντα της κατανομής των φυτικών ειδών στη γη, ενώ παράλληλα η εξελικτική πορεία των φυτικών κυττάρων συνέβαλε στην ανάπτυξη ικανών μηχανισμών αντοχής ή προσαρμογής των φυτικών οργανισμών στις αλλαγές του περιβάλλοντος, χωρίς να βλάπτεται ο μεταβολισμός τους (Ριζοπούλου 1986). Στην ύπαρξη κυτταρικών τοιχωμάτων οφείλεται η πίεση σπαργής, η οποία συμβάλλει στην ακαμψία και την μηχανική σταθερότητα των φυτικών ιστών στους οποίους δεν παρατηρείται εναπόθεση λιγνίνης (Taiz & Zeiger 2012). Η πίεση σπαργής είναι η πίεση που αναπτύσσεται σε ένα φυτικό κύτταρο ως αποτέλεσμα της υδατικής του κατάστασης. Ίση και αντίθετη προς την πίεση σπαργής είναι η μηχανική πίεση που ασκεί το κυτταρικό τοίχωμα κάθε στιγμή προς το εσωτερικό του κυττάρου, η οποία ονομάζεται πίεση τοιχώματος (Raven et al. 2014).

Η υδατική κατάσταση των φυτικών οργανισμών καθορίζεται από τη μεταφορά του νερού στο σύνθετο συνεχές έδαφος-φυτό-ατμόσφαιρα (Raven 2014). Βασικές μεταβλητές σε αυτή τη μεταφορά είναι η ποσότητα του νερού και η ταχύτητα ροής του (Ριζοπούλου 1986). Η πρόσληψη CO₂ συνδυάζεται με την απώλεια H₂O δια μέσου μιας κοινής πορείας διάχυσης. Η κινούσα δύναμη για την έξοδο νερού από τα φύλλα είναι πολύ μεγαλύτερη από την

κινούσα δύναμη για την πρόσληψη CO₂ (Taiz & Zeiger 2012). Το ατμοσφαιρικό περιβάλλον, σαν τμήμα του υδρολογικού κύκλου, είναι μια μεγάλη δεξαμενή έμμεσης αποδοχής νερού και παροχής νερού στις φυτοκοινωνίες, ενώ το εδαφικό περιβάλλον έχει, το δικό του ρόλο της πηγής νερού για τα φυτά και του αποδέκτη της παροχής νερού (Ριζοπούλου 1986). Μόνο ένα μικρό ποσοστό από το νερό που απορροφούν οι ρίζες παραμένει στο φυτικό σώμα για να υποστηρίξει την αύξηση (~2%) ή να συμμετάσχει σε βιοχημικές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης και άλλες μεταβολικές διεργασίες (~1%) (Taiz & Zeiger 2012).

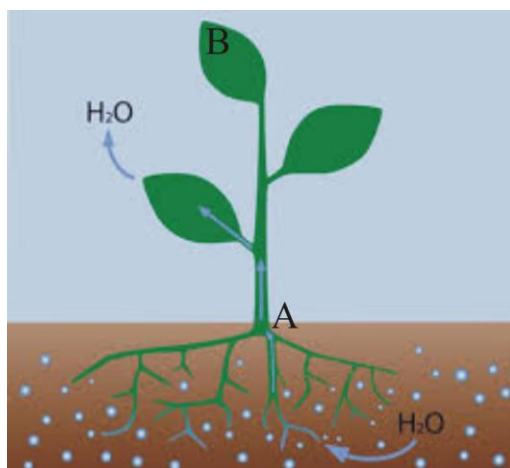
Όταν το διαθέσιμο νερό στο περιβάλλον είναι περιορισμένο, οι οργανισμοί αποκρίνονται σε αυτήν την κατάσταση με ανάπτυξη μηχανισμών που ελαχιστοποιούν την καταπόνηση και τις βλάβες που υφίστανται οι φυτικοί ιστοί, σε συνθήκες ποικίλης ή μεταβαλλόμενης διαθεσιμότητας νερού από το περιβάλλον (Ριζοπούλου 1986). Η κατανόηση της επίδρασης του νερού στις φυσιολογικές δραστηριότητες των φυτών προϋποθέτει, τη γνώση των επί μέρους χαρακτηριστικών των κυττάρων και των ιστών.

Οι δεσμοί υδρογόνου είναι υπεύθυνοι για δύο ιδιότητες του νερού, τη συνοχή και τη συνάφεια. Η συνοχή είναι η αμοιβαία έλξη μεταξύ μορίων νερού και η συνάφεια είναι η έλξη που αναπτύσσεται μεταξύ του νερού και ενός στερεού (Taiz & Zeiger 2012). Η επιφανειακή τάση είναι η δύναμη που ασκείται από τα μόρια νερού στην μεσόφαση αέρα-νερού και είναι αποτέλεσμα των ιδιοτήτων συνοχής και συνάφειας των μορίων νερού. Η πίεση σπαργής ενός υγρού εκφράζει την δύναμη ανά μονάδα επιφανείας και μετράται σε μονάδες πίεσης που ονομάζονται Pascal ή MegaPascal (MPa). Στα φυτικά κύτταρα, η πίεση σπαργής ωθεί την πλασματική μεμβράνη προς το άκαμπτο κυτταρικό τοίχωμα και αποτελεί την δύναμη που προκαλεί την κυτταρική επέκταση (Cosgrove 1993, 1997, 2005, Taiz & Zeiger 2012).

Οι υδατικές σχέσεις περιγράφουν την κινητική της πρόσληψης νερού από το φυτό (Dainty 1976). Το χημικό δυναμικό εκφράζει την ελεύθερη ενέργεια μιας ουσίας και εξαρτάται από το μέσο τάχος κίνησης και τη συγκέντρωση των μορίων (Raven et al. 2014). Θερμοδυναμικά το υδατικό δυναμικό (Ψ) είναι η μέτρηση της ικανότητας του νερού, σε ένα σημείο συστήματος, να παράγει έργο συγκρινόμενο με το έργο του απεσταγμένου νερού σε συγκεκριμένες συνθήκες και υπό σταθερή ατμοσφαιρική πίεση. Το υδατικό δυναμικό με άλλα λόγια ορίζεται ως το χημικό δυναμικό του νερού διαιρούμενο με τον μερικό μοριακό όγκο του (Ριζοπούλου 1986, Taiz & Zeiger 2012). Το υδατικό δυναμικό αποτελεί μέτρο της ελεύθερης ενέργειας του νερού ανά μονάδα όγκου (J m⁻³) και υπολογίζεται σε μονάδες πίεσης (MPa). Συνήθως το υδατικό δυναμικό προσδιορίζεται ως (ή είναι ισοδύναμο με) το μέγεθος της πίεσης που απαιτείται για να σταματήσει η μετακίνηση του νερού (Raven et al. 2014).

Το υδατικό δυναμικό καθορίζει την μετακίνηση του νερού δια μέσου των μεμβρανών των κυττάρων και χρησιμοποιείται για την εκτίμηση της υδατικής κατάστασης ενός φυτού (Taiz & Zeiger 2012). Το υδατικό δυναμικό (Ψ) είναι μέτρο της ενέργειας που καταναλώνει ένας οργανισμός για να ανεβάσει το νερό που χρειάζεται από κάποιο υπόστρωμα ως έναν

συγκεκριμένο ιστό (Ριζοπούλου 1986 και όπως αναφέρεται από Myrland et al. 1981). Το Ψ των φυτικών ιστών είναι αρνητική ποσότητα, επειδή το Ψ του απεσταγμένου σε θερμοκρασία 25 °C και υπό πίεση 101,325 Pa ισούται εξ' ορισμού με 0 και κατά συνέπεια η συσσώρευση διαλυμένων ουσιών στους ζωντανούς ιστούς μειώνει την ελεύθερη ενέργεια του νερού ή τη δυνατότητα του νερού να μετακινηθεί (Εικόνα 1.5) από μια θέση-A σε μια θέση-B (Γεωργίου et al. 2012).



Εικόνα 1.5. Μετακίνηση του νερού από την ρίζα προς τα φύλλα. Το υδατικό δυναμικό (Ψ) στην θέση A έχει μεγαλύτερη τιμή (λιγότερο αρνητική) σε σχέση με το Ψ στην θέση B.

Ο όρος σχετική υδατοπεριεκτικότητα (Relative Water Content) εκφράζει την ποσότητα του νερού που περιέχεται στον ιστό σε συγκεκριμένη χρονική στιγμή, με αναφορά το νερό που θα περιέχει ο ιστός σε κατάσταση πλήρους σπαργής (Ριζοπούλου 1986). Η μεταβλητή RWC περιγράφει και τις μεταβολές της υδατικής ισορροπίας του ιστού (Ριζοπούλου 1986 και όπως αναφέρεται από Zur & Jones 1981). Επίσης, ο όρος υδατικό έλλειμμα (water saturation deficit) αποτελεί ποσοτική έκφραση της διαφοράς μεταξύ της υδατικής κατάστασης του ιστού σε συγκεκριμένη χρονική στιγμή και της υδατικής κατάστασης σε συνθήκες πλήρους διάβρεξης του αντίστοιχα (Ριζοπούλου 1986).

Η πρόσληψη νερού από το φυτό και η άνοδός του στα φύλλα ή τα άνθη σχετίζεται με την μεταβολή και τη διαβάθμιση των τιμών του υδατικού δυναμικού από την ατμόσφαιρα ως το φύλλο ή το άνθος και δια μέσου του φυτού ως το έδαφος (Raven et al. 2014). Μία σειρά οικοφυσιολογικών κριτηρίων που συσχετίζεται με την πρόσληψη νερού από τα φυτά (Ριζοπούλου 1986 και όπως αναφέρεται από τον Rundel 1982) είναι: α) η ύπαρξη μίας διαβαθμισμένης συγκέντρωσης του υδατικού διαλύματος, από το φυτό (ή το έδαφος) ως την περιοχή της εξόδου υδρατμών από το φυτό στην ατμόσφαιρα, β) το τάχος πρόσληψης νερού εξαρτάται από τα μορφολογικά και ανατομικά χαρακτηριστικά του φύλλου ή του άνθους, γ)

η απορρόφηση και η διανομή αρκετής ποσότητας νερού, δ) το υδατικό δυναμικό του φύλλου ή του άνθους μπορεί να αυξάνεται σημαντικά από άμεσες επιδράσεις.

Στο επίπεδο των φύλλων ή των ανθέων, στα στόματα πραγματοποιείται η έξοδος του νερού με μορφή υδρατμών και η ανταλλαγή αερίων. Η πρόσληψη CO₂ για την αφομοίωση του άνθρακα που είναι απαραίτητος για ανάπτυξη, αναπαραγωγή, άμυνα και διατήρηση συνοδεύεται από την απώλεια νερού (Asbjornsen et al. 2011). Η διαπνοή εκφράζει την απώλεια νερού με την μορφή υδρατμών από φυτικά τμήματα προς την ατμόσφαιρα, κυρίως μέσω των στομάτων (Raven et al. 2014). Η διαπνοή μέσω των στομάτων περιλαμβάνει δύο στάδια: (α) εξάτμιση νερού από επιφάνειες των κυτταρικών τοιχωμάτων που συνορεύουν με μεσοκυττάριους χώρους του φύλλου και (β) διάχυση των υδρατμών που προκύπτουν στους μεσοκυττάριους χώρους προς την ατμόσφαιρα, μέσω των στομάτων. Το τάχος της διαπνοής υπαγορεύεται από περιβαλλοντικούς παράγοντες, όπως το διαθέσιμο νερό του εδάφους που υποδεικνύεται από το υδατικό δυναμικό του φυτού, καθώς και από την διαφορά της πίεσης των υδρατμών μεταξύ του εσωτερικού και του εξωτερικού του φύλλου ή του άνθους (Buckley 2005).

1.4. Βιομιμητική

1.4.1. Ιστορική αναδρομή

Σύμφωνα με τον Αριστοτέλη «η τέχνη μιμείται την φύση» (Polymeni et al. 2010). Η «φύση» για τον Αριστοτέλη θεωρείται το πρωτογενές υλικό από το οποίο αποτελείται οποιοδήποτε φυσικό αντικείμενο (Polymeni et al. 2010). Ο Αριστοτέλης μελέτησε μερικά μορφολογικά χαρακτηριστικά των ζωντανών οργανισμών, τα οποία σχετίζονται με τον τρόπο ζωής τους.

Το πέρασμα 3,8 δισεκατομμυρίων ετών εξέλιξης έχει ως αποτέλεσμα την παρουσία οργανισμών που παρουσιάζουν ενοποίηση μεταξύ δομής και λειτουργίας, δείχνοντας μεγάλο εύρος ιδιοτήτων (Meyers et al. 2008). Οι ιδιότητες των βιολογικών υλικών και των επιφανειών προέρχονται από την σύνθετη αλληλεπίδραση μεταξύ της μορφολογίας της επιφάνειας και των φυσικών και χημικών της ιδιοτήτων (Bhushan 2009). Η εικόνα των οργανισμών στη φύση μπορεί να παρέχει παραδείγματα για την κατανόηση της σχέσης δομών της επιφάνειας και των ιδιοτήτων αυτής, τα οποία παραδείγματα παρέχουν μια κατεύθυνση για την βιομιμητική μελέτη θεωρητικών και πρακτικών προσεγγίσεων (Zhang et al. 2012). Οι ερευνητές, μέσω της βιομιμητικής, αναζητούν τα εργαλεία για την ανάπτυξη βιολογικά εμπνευσμένων υλικών (Meyers et al. 2008, Bixler & Bhushan 2012, Kolyva et al. 2012, Guan et al. 2015, Yang & Guo 2015).

Η βιομιμητική αφορά ένα βιολογικά εμπνευσμένο σχέδιο ή προσαρμογή ή προέλευση από την φύση (Bhushan 2009). Ο όρος επινοήθηκε από τον Otto Schmitt (1957), ο οποίος στη διδακτορική του διατριβή ανέπτυξε μια συσκευή που μπορούσε να μιμηθεί την ηλεκτρική δράση του νεύρου (Bhushan 2009). Ο όρος biomimetic εμφανίστηκε πρώτη φορά σε λεξικό το 1974 (Webster's dictionary), όπου ορίζεται ως η μελέτη του σχηματισμού, της δομής ή της λειτουργίας βιολογικά παραγόμενων ουσιών και υλικών (όπως τα ένζυμα ή το μετάξι), των βιολογικών μηχανισμών και διαδικασιών (όπως η σύνθεση των πρωτεϊνών ή η φωτοσύνθεση), και ειδικά για την σύνθεση όμοιων προϊόντων με τεχνητούς μηχανισμούς που μιμούνται τους φυσικούς μηχανισμούς (Bhushan 2009).

Το πεδίο της βιομιμητικής είναι διεπιστημονικό. Η κατανόηση των βιολογικών λειτουργιών, δομών και αρχών πραγματοποιείται με την συνεργασία Βιολόγων, Φυσικών, Χημικών και Επιστημόνων των υλικών στον σχεδιασμό και την κατασκευή διαφόρων υλικών και συσκευών εμπορικού ενδιαφέροντος (Bhushan 2009). Χρησιμοποιώντας εξελιγμένη τεχνολογία είναι εφικτή η μελέτη των επιφανειών διαφόρων βιολογικών δειγμάτων και ακολούθως η συσχέτιση των χαρακτηριστικών των επιφανειών με την «τέχνη», όπως αυτή αναφέρεται και στον Αριστοτέλη (Polymeni et al. 2010, Μακρογιάννη 2012, Zhang et al. 2014). Ο Νεύτωνας ήταν ο πρώτος που πρότεινε ότι τα λαμπερά, ιριδίζοντα χρώματα των πτηνών και των εντόμων μπορεί να οφείλονται στην παρουσία λεπτών υμενίων, καθώς είχε παρατηρήσει τις ιδιότητες τέτοιων λεπτών υμενίων (Newton 1704).

Έχουν ανακαλυφθεί στη φύση οπτικές δομές μικρομετρικών διαστάσεων, συμπεριλαμβανομένων πολύστοιβων ανακλαστικών κατόπτρων μίας διάστασης, φραγμάτων περίθλασης δύο διαστάσεων και τρισδιάστατων υγρών κρυστάλλων (Parker & Townley 2007). Μερικές οπτικές δομές που ανακαλύπτονται στην φύση έχουν τόσο περίπλοκη αρχιτεκτονική στην νανομετρική κλίμακα, που είτε είναι αδύνατη η αντιγραφή της με τις διαθέσιμες μηχανολογικές τεχνικές είτε είναι πολύ μεγάλο το κόστος για την κατασκευή συσκευών σε εμπορικό επίπεδο (Parker & Townley 2007). Μια εναλλακτική προσέγγιση για την λύση του παραπάνω προβλήματος είναι η εκμετάλλευση του γεγονότος ότι οι ίδιοι οι οργανισμοί μπορούν να κατασκευάσουν τις αντίστοιχες δομές, οπότε μπορεί να αξιοποιηθεί η δημιουργία οπτικών δομών με χρήση κυτταροκαλλιιεργειών (McPhedran & Parker 2015).

Αφότου ανακαλύφθηκαν φυτά που στην επιφάνειά τους παρουσιάζουν ιδιαίτερα στοιχεία 'διαβρεξιμότητας' (wettability), ολοένα και περισσότεροι ερευνητές ασχολούνται με την διερεύνηση αντίστοιχων ιδιοτήτων (Xue et al. 2012, Azad et al. 2015). Η παραπάνω αναζήτηση οδήγησε τους επιστήμονες στην ανακάλυψη των ιεραρχικών δομών, όπου ο συνδυασμός μικρο- και νάνο- δομών επηρεάζει την 'διαβρεξιμότητα' μιας επιφάνειας (Xue et al. 2012, Bae et al. 2014). Οι παραπάνω δομές έχουν μεγάλες ειδικές επιφάνειες και μεγάλες τιμές ελεύθερης επιφανειακής ενέργειας, παρέχοντας στα υλικά ποικιλία ιδιοτήτων (Zhang et al. 2012). Παραδείγματα ιδιοτήτων που περιγράφηκαν από ζωντανούς οργανισμούς

περιλαμβάνουν το φαινόμενο αυτό-καθαρισμού των φύλλων του λωτού (Barthlott & Neinhuis 1997, Feng et al. 2002), την ανισοτροπική συμπεριφορά ‘απο-διάβρεξης’ (dewetting) των φύλλων του ρυζιού και των φτερών της πεταλούδας (Mei et al. 2011, Feng et al. 2012), τις υπερ-υδρόφοβες δυνάμεις που ασκούνται από τα πόδια ορισμένων ημίπτερων εντόμων της οικογένειας Gerridae (Shi et al. 2007), τον μηχανισμό προσκόλλησης των σαυρών *Gkeko* (Kamperman et al. 2010), τα χρώματα των φτερών των παγωνιών, των πεταλούδων και ορισμένων σκαθαριών (Sirinivasarao 1999), καθώς και το δομικό χρώμα των πετάλων του τριαντάφυλλου (Feng et al. 2010).

Η μεταφορά της γνώσης σχετικά με τις παραπάνω δομές σε τεχνητά βιομιμητικά υλικά προσέλκυσε το ενδιαφέρον εξαιτίας των μεγάλων πλεονεκτημάτων που προσφέρουν σε εφαρμογές ανθρώπινων κατασκευών, όπως η κατασκευή αυτό-καθαριζόμενων υφασμάτων, σε αντιστοιχία με τις ιδιότητες του φυτού *Nelumbo nucifera* Gaertn. (Koch et al. 2009, Bhushan 2012, Bhushan & Nosonovsky 2012, Bittoun & Marmur 2012). Σύμφωνα με τις βασικές αρχές της επιστήμης των υλικών, οι δομές και η σύνθεση των υλικών καθορίζουν πρωτίστως τις ιδιότητές τους (Zhang et al. 2012). Συνεπώς, οι μικρο- και νανοδομές που ανακαλύπτονται στην φύση αποτελούν ένα πρότυπο για την κατασκευή εξαιρετικών υλικών, καθώς οι δομές στην φύση δείχνουν μεγάλο αριθμό λειτουργιών, όπως ‘διαβρεξιμότητα’, δυνάμεις συνάφειας, δομικό χρώμα, αντι-ανακλαστικότητα κ.ά.

Οι λειτουργικές επιφάνειες με συγκεκριμένη ‘διαβρεξιμότητα’ έχουν προκαλέσει το ενδιαφέρον της ερευνητικής κοινότητας εξαιτίας των πλεονεκτημάτων που παρέχουν σε διάφορες εφαρμογές (Bhushan 2012). Για παράδειγμα, μια υπερυδρόφοβη επιφάνεια μπορεί να αποφύγει την επιμόλυνση, την προσκόλληση του χιονιού και την διάβρωση (Zhang et al. 2012). Οι σύνθετες δομές στις οποίες καταγράφονται νανοδομές επάνω σε μικροδομές αυξάνουν αποτελεσματικά την επιφάνεια και την αδρότητά της και διευρύνουν την επιφάνεια επαφής στερεού-υγρού.

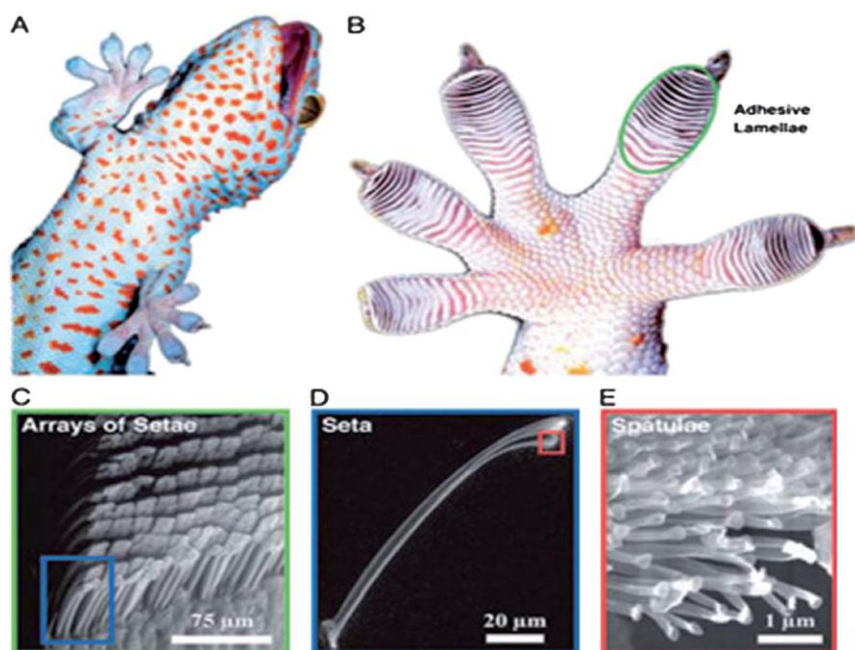
Με βάση το διεθνές ερευνητικό ενδιαφέρον για τη μελέτη υδρόφιλων και υδρόφοβων επιφανειών έχει αναπτυχθεί παράλληλα η διερεύνηση επιφανειών με ελαιόφοβες και υπερ-ελαιόφοβες ιδιότητες (Steele et al. 2008, Huang & Zacharia 2015). Έχουν σχεδιαστεί και κατασκευαστεί υπερ-ελαιόφοβες επιφάνειες συγκεκριμένων διατάξεων με διαφορετικές μεθόδους και δείχνουν ότι η γεωμετρία των μικρο- και νανοδομών έχει σημαντικό ρόλο για την ανάπτυξη των ιδιοτήτων της επιφάνειας (Liu et al. 2010, Zhao et al. 2011).

Η αναλυτική διερεύνηση των επιφανειών παρείχε γνώση σχετικά με μηχανικές ιδιότητες των οργανισμών (Zhang et al. 2012). Οι υπερ-υδρόφοβες επιφάνειες με συνάφεια στερεού-υγρού διακρίνονται σε δύο κατηγορίες: μικρής συνάφειας με το νερό και μεγάλης συνάφειας με το νερό.

1.4.2. Παραδείγματα από το ζωικό βασίλειο

1.4.2.1. Το φαινόμενο του γένους *Gecko*

Πολλοί ζωικοί οργανισμοί έχουν την ικανότητα να προσκολλώνται και να αποκολλώνται από τοίχους αξιοποιώντας τα αντίστοιχα συστήματα των ποδιών τους. Οι σαύρες *Gecko* είναι γνωστές για την εξαιρετικές τους ικανότητες να σκαρφαλώνουν τοίχους και να περπατούν στα ταβάνια. Αυτό το φαινόμενο αποδίδεται στην μεγάλη δύναμη συνάφειας που προέρχεται από τις ιεραρχικές μικρο- και νανοδομές στα πόδια τους. Τα πόδια των γκέκο αποτελούνται από στοιχισμένες μικροσκοπικές κεράτινες τρίχες (Εικόνα 1.6) που ονομάζονται *setae* (κοντό τρίχωμα), με μήκος 30-130 μm και διάμετρο 5 μm , οι οποίες διαιρούνται σε εκατοντάδες μικρότερα άκρα διαμέτρου 0,2-0,5 μm , ονομαζόμενα *spatulae* (Boesel et al. 2010). Η επαφή μεταξύ των *spatulae* και μια στερεή επιφάνεια δημιουργεί δυνάμεις van der Waals, οι οποίες αρκούν για να μπορέσει μια σαύρα *Gecko* να σκαρφαλώσει κάθετους τοίχους (Autumn 2007, Bartlett et al. 2012, Autumn et al. 2014).



Εικόνα 1.6. Τα πόδια της σαύρας *Gecko* και οι δομές της επιφάνειάς τους (Autumn et al. 2002).

Εκτός από την ιδιότητα προσκόλλησης σε επιφάνειες, τα πόδια των *Gecko* εμφανίζουν επίσης ιδιότητες υπερ-υδρόφοβες και ιδιότητες αυτο-καθαρισμού (Hansen & Autumn 2005).

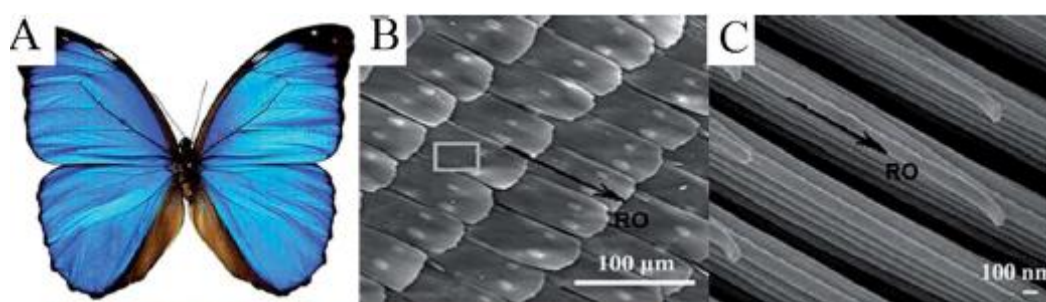
1.4.2.2. Τα φτερά των τερμιτών *Nasutitermes sp.* και *Microcerotermes sp.*

Σε μελέτη που διεξήχθη στους τερμίτες των γενών *Nasutitermes* και *Microcerotermes* βρέθηκε ότι τα φτερά τους αποτελούνται από μια μεμβρανική δομή που δεν διαβρέχεται και

απαρτίζεται από μια διάταξη μικροδομών σχήματος αστεριού, η οποία ελαχιστοποιεί την αλληλεπίδραση με μικρές σταγόνες νερού (Watson et al. 2010). Η περίπλοκη μικρο- και νανο- ιεραρχική δομή στην μεμβράνη των φτερών των *Nasutitermes* και *Microcerotermes* έχει ως αποτέλεσμα όχι μόνο την μικρή 'διαβρεξιμότητα', αλλά υποδεικνύει επίσης ένα «σχεδιασμό» για την ελαχιστοποίηση του βάρους και των υλικών για την επίτευξη αυτής της κατάστασης.

1.4.2.3. Οι πεταλούδες του γένους *Morpho*

Μερικά από τα πιο χαρακτηριστικά παραδείγματα δομών που παράγουν χρώμα εντοπίζονται στα Λεπιδόπτερα και ειδικά στα είδη του γένους *Morpho*, πεταλούδων των τροπικών περιοχών (Meyers et al. 2008). Τα αρσενικά του είδους *Morpho menelaus* εμφανίζουν λαμπερό κυανό χρωματισμό στην ραχιαία πλευρά των φτερών τους και καμουφλαρισμένο καφέ χρώμα στην κοιλιακή πλευρά των φτερών. Ενδεχομένως, αυτοί οι σχηματισμοί εξυπηρετούν τις πεταλούδες να διαφύγουν από πιθανούς θηρευτές. Όταν πετούν, οι άνω επιφάνειες των φτερών αλλάζουν διαρκώς χρώμα από (μεταλλικό) λαμπερό κυανό σε θολό καφέ, καθώς αλλάζει η γωνία με την οποία το φως προσπίπτει στο φτερό.



Εικόνα 1.7. Η πεταλούδα *Morpho* (A) και οι φολίδες (B, C) στις οποίες οφείλεται το κυανό χρώμα των φτερών της (Lee et al. 2011).

Το κυανό χρώμα των πεταλούδων *Morpho* (Εικόνα 1.7A) προέρχεται από την δομή των φτερών (Εικόνες 1.7B, C). Πρόκειται για ένα ακόμη παράδειγμα ιεραρχικής δομής που ανευρίσκεται στην φύση (από τις νανο-διαστάσεις, στις μικρο-διαστάσεις και ακολούθως σε διαστάσεις χιλιοστούμετρων) (Vukusic & Sambles 2003). Τα φτερά των πεταλούδων έχουν μια ημιδιαφανή μεμβράνη που καλύπτεται από μια στοιβάδα φολίδων που αποτελούνται από χιτίνη (Ghiradella 1991). Οι φολίδες αλληλεπικαλύπτονται και καλύπτουν πλήρως την μεμβράνη. Κάθε φολίδα καλύπτεται από επιμήκεις ποικίλσεις που ενώνονται στα μεσοδιαστήματα από κάθετες συνδέσεις (Ghiradella 1991). Οι ποικίλσεις και οι κάθετες συνδέσεις πλαισιώνουν χώρους προς το εσωτερικό της φολίδας, όπου βρίσκονται τα μόρια των χρωστικών. Οι ποικίλσεις έχουν σχισμές κατανεμημένες σε απόσταση 200 nm η μία από

την άλλη. Το φαινόμενο της συμβολής λαμβάνει χώρα όταν κύματα φωτός προσπίπτουν στο φτερό και αλληλεπιδρούν με τα κύματα που ανακλώνται από το φτερό (Meyers et al. 2008). Η περιοδικότητα της νανοδομής καθορίζει την ανάκλαση φωτός στο κυανό φάσμα, από 400 έως 480 nm.

1.4.2.4. Το δέρμα του καρχαρία

Πολλά υδρόβια ζώα μπορούν να κινηθούν στο νερό με μεγάλη ταχύτητα και μικρή συνεισφορά ενέργειας (Bhushan 2009). Η αντίσταση του νερού αποτελεί τροχοπέδη στην κίνηση των σωμάτων. Τα περισσότερα είδη καρχαρία κινούνται στο νερό αποτελεσματικά και διατηρούν την άνωση. Μέσω ενός ευφυούς σχεδίου, το δέρμα του καρχαρία διαπιστώθηκε ότι επικουρεί σε αυτήν την κινητική συμπεριφορά ελαττώνοντας την αντίσταση του νερού κατά 5-10% και ταυτόχρονα αυτό-καθαρίζει εξωτερικά παράσιτα από την επιφάνεια (Bechert et al. 2000). Οι πολύ μικρές φολίδες στο δέρμα του καρχαρία φέρουν ραβδώσεις από επιμήκεις αυλακώσεις, οι οποίες στοιχίζονται παράλληλα με την τοπική κατεύθυνση της ροής του νερού. Οι παραπάνω δομές έχουν ως αποτέλεσμα την αποτελεσματική κίνηση του νερού στην επιφάνεια του ζώου. Η λεπτομερής δομή ποικίλει μεταξύ των τοποθεσιών σε κάθε καρχαρία.

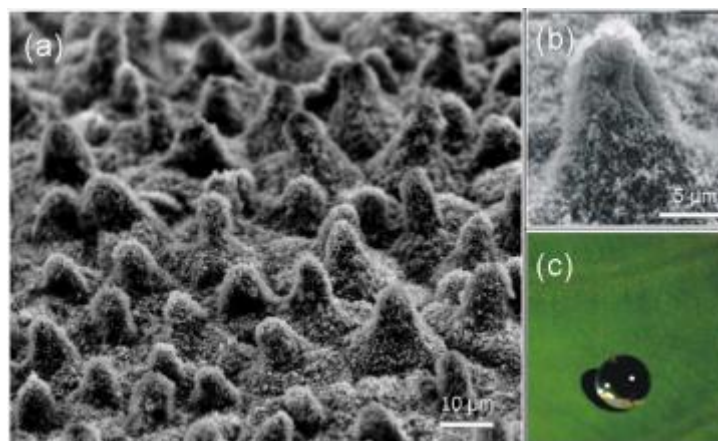
Σε λείες επιφάνειες, το ταχέως κινούμενο νερό σχηματίζει ταραχώδεις δίνες, εν μέρει επειδή το νερό που ρέει σε μία επιφάνεια κινείται πιο αργά σε σχέση με το νερό που ρέει πιο μακριά από την επιφάνεια. Οι αυλακώσεις των φολίδων του καρχαρία μειώνουν την δημιουργία δίνης με πολλαπλούς τρόπους.

Μια άλλη ιδιότητα του δέρματος του καρχαρία είναι η παρεμπόδιση των θαλάσσιων οργανισμών στο να προσκολληθούν πάνω του. Το φαινόμενο αυτό δεν είναι αντίστοιχο με το φαινόμενο του λωτού (βλ. παράγραφο 4.3.1), καθώς το δέρμα του καρχαρία είναι υδρόφιλο και διαβρέχεται. Οι παράγοντες που διατηρούν την επιφάνεια καθαρή είναι (α) η επιταχυνόμενη ροή του νερού, καθώς μειώνεται ο χρόνος επαφής των προσκολλώμενων οργανισμών με το σώμα του καρχαρία, (β) το αδρό μικρο-ανάγλυφο, το οποίο μειώνει την διαθέσιμη επιφάνεια προσκόλλησης και (γ) οι δερμικές φολίδες αλλάζουν διαρκώς στοίχιση ή κάμπτονται αποκρινόμενες σε αλλαγές της εσωτερικής και εξωτερικής πίεσης, καθώς ο καρχαρίας κινείται στο νερό.

1.4.3. Παραδείγματα από το φυτικό βασίλειο

1.4.3.1. Το φαινόμενο του λωτού (the Lotus effect)

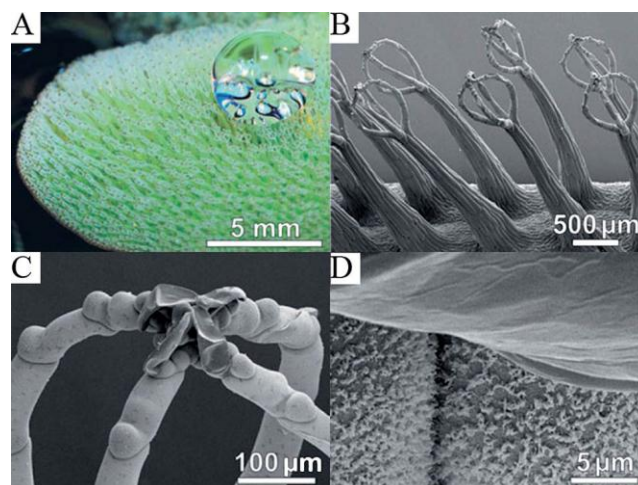
Τα φύλλα του λωτού (*Nelumbo nucifera*) είναι γνωστά για το φαινόμενο αυτο-καθαρισμού τους (self-cleaning effect) (Zhang et al. 2012). Τα φύλλα του λωτού σχηματίζουν μεγάλες γωνίες επαφής με σταγόνες νερού $>160^\circ$ (Barthlott & Neinhuis 1997). Σύμφωνα με τους Barthlott & Neinhuis (1997), αυτή η ιδιότητα προέρχεται πρωτίστως από την συνεργατική δράση των θηλωδών δομών μικρομετρικής κλίμακας των αδρών επιφανειών των φύλλων και των υδροφοβικών επι-εφυμενδιακών κηρών (Εικόνα 1.8). Η επιφάνεια των φύλλων καλύπτεται με ένα εύρος κηρών που αποτελούνται από ένα μίγμα υδρογονανθράκων μακριάς αλυσίδας, οι οποίοι έχουν υδρόφοβη ιδιότητα (Bhushan 2009). Αργότερα, άλλη επιστημονική ομάδα έδειξε την παρουσία νανοδομών επάνω στις μικροδομές (Feng et al. 2002). Οι θηλώδεις μικροδομές κατανέμονται τυχαία, έχουν διάμετρο 5-9 μm και οι διακλαδισμένες νανοδομές παρουσιάζουν μέση διάμετρο 124 nm. Αυτή η περίπλοκη μικρο- και νανοδομή θεωρείται η κύρια αιτία για το φαινόμενο του λωτού (Zhang et al. 2012, Wang et al. 2013, Yamamoto et al. 2015). Οι σταγόνες νερού επικάθονται στην κορυφή των νανοδομών, καθώς φυσαλίδες αέρα γεμίζουν τις κοιλάδες της δομής κάτω από την σταγόνα.



Εικόνα.1.8. Ηλεκτρονιοφωτογραφία της επιφάνειας ενός φύλλου λωτού (Stratakis et al. 2009). a: Όψη της επιφάνειας με τα κωνικά-θηλώδη κύτταρα. b: Μεγέθυνση κυττάρου. Διακρίνονται οι ιεραρχικές δομές. c: Μία σταγόνα νερού επάνω στην επιφάνεια του φύλλου αποκτά σχεδόν σφαιρικό σχήμα.

1.4.3.2. Το φαινόμενο *Salvinia*

Τα γένη *Salvinia* και *Pistia* υδρόβια φυτά, τα φύλλα των οποίων εμφανίζουν υπερ-υδρόφοβες ιδιότητες αλλά δεν εμφανίζουν αυτό-καθαρισμό, εξαιτίας των μεγάλων διαστάσεων των επιφανειακών δομών τους (Barthlott et al. 2010). Όταν τμήμα της επιφάνειας του φυτού βυθιστεί κάτω από το νερό, τότε η επιφάνεια αυτή μπορεί να παγιδέψει αέρα και να διατηρηθεί ένα στρώμα αέρα γύρω από την επιφάνεια για μεγάλο χρονικό διάστημα (μέρες έως μήνες).



Εικόνα 1.9. Οι πολυκύτταρες τρίχες του είδους *Salvinia molesta* (Barthlott et al. 2010). A: σχηματισμός σταγόνας στην υπερυδρόφοβη επιφάνεια του φύλλου. B: Οι τρίχες του φυτού όπου διακρίνεται η περίπλοκη δομή τους. C: Λεπτομέρεια από την κορυφή μιας τρίχας. D: Η επιφάνεια του φύλλου καλύπτεται στο σύνολό της από νανοδομές.

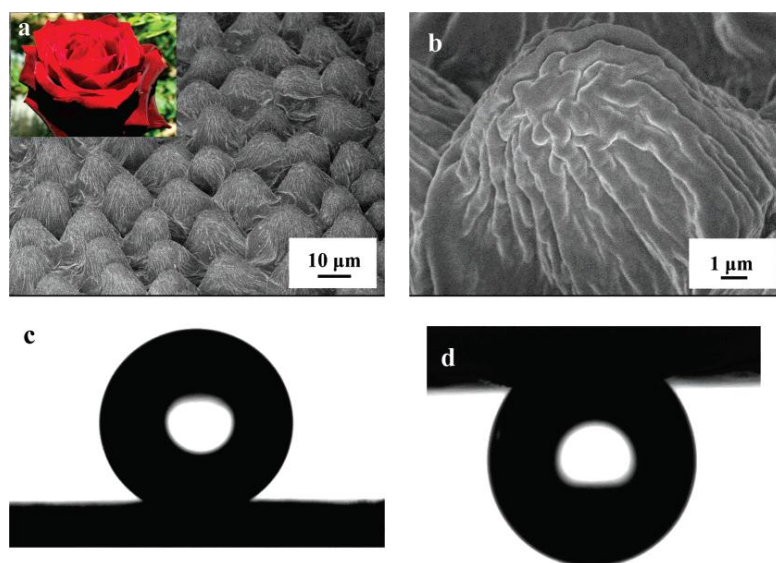
Ως αποτέλεσμα αυτού του φαινομένου, οι επιφάνειες της φτέρης παρουσιάζουν ανάκλαση που παρομοιάζεται με το χρώμα του ασημιού (Zhang et al. 2012). Βρέθηκε ότι η άνω επιφάνεια των επιπλεόντων φύλλων του είδους *Salvinia molesta* καλύπτεται με πυκνό τρίχωμα από περίπλοκες πολυκύτταρες τρίχες (Εικόνα 1.9B) (Koch et al. 2009). Τέτοιες δομές ελαττώνουν αποτελεσματικά την επιφάνεια επαφής στερεού-υγρού. Αυτό το φαινόμενο οφείλεται στην επιφάνεια του στερεού (φύλλου) που προέρχεται από τις μικρο- και νανοδομές. Τα κύτταρα της κορυφής των τριχών δεν φέρουν κρυστάλλους κηρών και σχηματίζουν υδρόφιλες επιφάνειες, καλύπτοντας περίπου 2% της κατά τα άλλα υπερυδρόφοβης επιφάνειας του φύλλου (Barthlott et al. 2010). Τα παραπάνω υδρόφιλα τμήματα σταθεροποιούν το στρώμα αέρα και περιορίζουν την μεσόφαση νερού-αέρα στην κορυφή των τριχών. Ο συνδυασμός υδρόφιλων τμημάτων με υπερυδρόφοβες επιφάνειες ονομάστηκε φαινόμενο *salvinia* και αποτελεί την βάση για την προσέγγιση κατασκευής επικαλύψεων με μακροπρόθεσμες ιδιότητες συγκράτησης του αέρα (Koch et al. 2009).

1.4.3.3. Το φαινόμενο του πετάλου (the petal effect)

Ένα παράδειγμα δομικού χρώματος καταγράφεται στα πέταλα των τριαντάφυλλων, όπου διαπιστώθηκε η παρουσία μιας στενής διάταξης μικροθηλών στην επιφάνεια των ερυθρών πετάλων (*Rosa spp.*) και ταυτόχρονα η παρουσία πολλών νανο-ποικίσεων στην κορυφή κάθε θηλώδους δομής (Feng et al. 2008, 2011). Οι παραπάνω μικρο- και νανοδομές των πετάλων επιδρούν στην 'διαβρεξιμότητα' των επιφανειών. Βρέθηκε ότι παρέχουν υπερυδρόφοβες ιδιότητες στην επιφάνεια των πετάλων, σχηματίζοντας γωνίες επαφής μεγαλύτερες των 150° και ταυτόχρονα σχηματίζουν μεγάλες δυνάμεις συνάφειας με το νερό. Ο συνδυασμός των παραπάνω ιδιοτήτων ονομάστηκε φαινόμενο του πετάλου (Bhushan & Nosonovsky 2012).

Επιπλέον, η ιεραρχική δομή της επιφάνειας των πετάλων επάγει την διαμόρφωση ανάκλασης σε συγκεκριμένα μήκη κύματος (Feng et al. 2008, 2011). Τα παραπάνω φαινόμενα έχουν ως αποτέλεσμα τον ιριδισμό (Kinoshita & Yoshioka 2005). Η μελέτη των πετάλων μπορεί να βοηθήσει στην κατανόηση της σχέσης μεταξύ επιφανειακών δομών και επιφανειακών ιδιοτήτων, οι οποίες με την σειρά τους παρέχουν μια κατεύθυνση βιομιμητικής μελέτης τόσο σε θεωρητικές όσο και πρακτικές προσεγγίσεις (Zhang et al. 2012, Yeh et al. 2014, Sun & Wang 2015, Kato et al. 2015).

Όταν μια σταγόνα νερού τοποθετηθεί επάνω στο πέταλο ενός κόκκινου τριαντάφυλλου, συγκρατείται και δεν κυλάει όταν βρεθεί υπό κλίση. Το πέταλο του τριαντάφυλλου (Εικόνα 1.10) εμφανίζει υπερυδρόφοβη ιδιότητα με υψηλή συνάφεια στο νερό, όταν οι σταγόνες νερού προσκολλώνται στην επιφάνεια του πετάλου ακόμα και όταν αυτό αναποδογυριστεί. Το φαινόμενο αυτό οφείλεται στις μικρο- και νανοδομές των πετάλων του τριαντάφυλλου, οι οποίες είναι μεγαλύτερων διαστάσεων από αυτές των φύλλων του λωτού (*Nelumbo nucifera*), παρέχοντας μεγαλύτερες αυλακώσεις στις οποίες διεισδύουν οι σταγόνες του νερού (Feng et al 2008). Αντίστοιχα, μεγάλη συνάφεια υπάρχει στη μεσόφωση μεταξύ στερεών επιφανειών, όπως η προσκόλληση και αποκόλληση των ποδιών των σαυρών γκέκο (*Gecko*).



Εικόνα 1.10. Η επιφάνεια των πετάλων του ερυθρού τριαντάφυλλου (a, b) και η διαμόρφωση της συνάφειας με την σταγόνα νερού (c) ακόμη και όταν η επιφάνεια αντιστραφεί (d) (Feng et al. 2008).

Κατασκευάστηκαν βιομιμητικά πολυμερή υμένια διπλασιάζοντας την ιεραρχική δομή των πετάλων, τα οποία εμφανίζουν λειτουργίες δομικού χρώματος μόνο στο υπεριώδες φάσμα (Feng et al. 2010). Αργότερα κατασκευάστηκαν αντίγραφα ανάλογα με την ιεραρχία των μικρο-και νανο-δομών του πετάλου του τριαντάφυλλου (Lee et al. 2010). Η μέτρηση της ανάκλασης των πετάλων του φυτού και των αντιγράφων της επιφάνειάς τους υποδεικνύει ότι η παρατηρούμενη ιεραρχία των δομών της επιφάνειας μπορεί να επάγει την διαμόρφωση της ανάκλασης σε συγκεκριμένα μήκη κύματος. Η αξιοποίηση μιας ποικιλίας μεγεθών για τις δομές της επιφάνειας των πετάλων μπορεί να οδηγήσει στην εναρμόνιση της ανάκλασης μιας επιφάνειας.

1.4.3.4. Ο καρπός του φυτού *Margaritaria nobilis*

Ο καρπός του φυτού *Margaritaria nobilis*, που αναπτύσσεται στα τροπικά δάση της Κεντρικής και Νότιας Αμερικής, έχει λαμπερή κυανο-πράσινη απόχρωση. Η διασπορά των σπερμάτων του φυτού πραγματοποιείται εν μέρει από πτηνά, τα οποία μπορεί να προσελκύονται από την πολύχρωμη εμφάνιση των καρπών (Cazetta et al. 2008). Τα κύτταρα του κυανού περικαρπίου είναι επιμήκη και φαίνονται κυανά ή πράσινα. Αρκετές στρώσεις κυττάρων στοιβάζονται με ποικιλία ως προς το επίπεδο προσανατολισμού του κάθε κυτταρικού στρώματος (Kolle et al. 2013). Το εσωτερικό των κυττάρων αυτών παρουσιάζει μια περιοδική συγκεντρική μορφολογία στοιβάδων με περιοδικότητα 180 nm. Φωτεινή ακτινοβολία που προσπίπτει στην επιφάνεια του καρπού υπόκειται συμβολή εντός των

περιοδικών δομών κάθε κυττάρου, οπότε προκύπτει ανάκλαση κυανού φωτός (Kolle et al. 2013).

1.4.3.5. Το περιστόμιο του σαρκοφάγου φυτού *Nepenthes alata*

Ορισμένα φυτά μπορεί να έχουν ολισθηρές επιφάνειες αξιοποιώντας υγρά λεπτά στρώματα (Gorb & Gorb 2011, Hsu et al. 2015). Καθώς οι αναδιπλώσεις της εφυμενίδας και οι κρύσταλλοι των κηρών συνήθως απωθούν το νερό, οι επιφάνειες-παγίδες του περιστόμιου του είδους *Nepenthes alata* είναι υπερ-υδρόφιλες (Whitney & Federle 2013, Wang & Zhou 2014). Όταν διαβρέχονται από την βροχή, την υγρασία ή το νέκταρ, οι παραπάνω επιφάνειες καλύπτονται από λεπτά, συνεχόμενα στρώματα στα οποία τα έντομα γλιστρούν (Zhang et al. 2015). Τα υδάτινα στρώματα σταθεροποιούνται από την περιοδική μικροδομή του περιστομίου (Bauer & Federle 2009).

1.4.4. Εφαρμογές

Τα περισσότερα βιολογικά υλικά αποτελούν σύνθετες δομές με εξαιρετικές μηχανικές ιδιότητες (Meyers et al. 2008). Αυτές οι σύνθετες δομές, οι οποίες έχουν προκύψει από εκατομμύρια χρόνια εξέλιξης, εμπνέουν τους ερευνητές της Επιστήμης των Υλικών στον σχεδιασμό νέων υλικών (Samaha et al. 2012). Καθοριστικά χαρακτηριστικά για τις μηχανικές ιδιότητες θεωρούνται η ιεραρχία των δομών, η πολλαπλή λειτουργικότητα και η ικανότητα αυτο-ίασης. Υπάρχουν δύο προσεγγίσεις στην δημιουργία βιομιμητικά εμπνευσμένων υλικών και δομών: (α) η παραδοσιακή προσέγγιση χρησιμοποιεί συνθετικά υλικά για την παραγωγή προϊόντων με απόδοση που μιμείται αυτήν των βιολογικών υλικών και (β) η νεότερη προσέγγιση αξιοποιεί βιο-εμπνευσμένες διαδικασίες σε μοριακό επίπεδο για να παράγει νέα υλικά και δομές (Meyers et al. 2008). Στις περισσότερες εργασίες βιομιμητικής, οι υπερυδρόφοβες επιφάνειες παράγονται με την κατασκευή μιας αδρής δομής σε μία υδρόφοβη επιφάνεια (γωνία επαφής $> 90^\circ$) (Feng et al. 2002).

Μερικά παραδείγματα δομών και ιδιοτήτων που ανευρίσκονται στην φύση και έχουν εμπορικό ενδιαφέρον είναι: υπερυδρόφοβες επιφάνειες, αυτό-καθαρισμός, μείωση της αντίστασης κατά την ροή των υγρών, μετατροπή και διατήρηση της ενέργειας, υψηλή συνάφεια, αναστρέψιμη συνάφεια, αεροδυναμική ανύψωση, υλικά και ίνες με μεγάλη μηχανική ισχύ, αντι-ανακλαστικές ιδιότητες, δομικό χρώμα, θερμική μόνωση, μηχανισμοί αυτό-ίασης και αισθητηριακής ενίσχυσης (Bhushan 2009).

Τα αποτελέσματα των μελετών που συνδέουν την ιεραρχική δομή μιας επιφάνειας (συνδυασμός μικρο- και νανοδομών) με την 'διαβρεξιμότητα' της επιφάνειας οδήγησαν στην αξιοποίηση αυτού του φαινομένου για την ενίσχυση μιας κατάστασης όπου οι υδρόφοβες

επιφάνειες μετατρέπονται σε υπερυδρόφοβες και οι υδρόφιλες επιφάνειες σε υπερυδρόφιλες (Zhang et al. 2012). Χρησιμοποιώντας φωτολιθογραφικές (photolithographic) τεχνικές, οι Wu et al. (2010) σχημάτισαν μικροδομές σε υπόστρωμα πυριτίου ελέγχοντας με ακρίβεια το σχηματισμό των μικροδομών. Δημιουργήθηκαν έτσι διπλής κλίμακας επιφάνειες με μικρο- και νανοδομές επιλεγμένων διαστάσεων, μέσω των οποίων μελετήθηκε η συμπεριφορά της επιφάνειας σε αλληλεπίδραση με σταγόνες νερού.

Αξιοποιώντας το πρότυπο των δομών των φύλλων του λωτού (*Nelumbo nucifera*), κατασκευάστηκαν δομές χρησιμοποιώντας ως υπόστρωμα ίνες βαμβακιού (Liu et al. 2007). Τα βαμβακερά υφάσματα που δημιουργήθηκαν, που υπό κανονικές συνθήκες απορροφούν νερό, είχαν υδρόφοβες ιδιότητες. Η παραπάνω μέθοδος παρέχει μια νέα στρατηγική για την κατασκευή αυτό-καθαριζόμενων υφασμάτων χρησιμοποιώντας τα νανο-υλικά ως θεμέλια.

Η χρήση μιας υδροθερμικής μεθόδου για την δημιουργία τρισδιάστατων ιεραρχικών διατάξεων από νανοσωματίδια, οδήγησε στην κατασκευή ενός προϊόντος με ιδιότητες αυτοκαθαρισμού και ταυτόχρονη φωτοκαταλυτική δράση, αποτελώντας την βάση για την κατασκευή αυτό-καθαριζόμενων φωτοβολταϊκών επικαλύψεων (Gao et al. 2011).

Με την αξιοποίηση της μεθόδου υπερταχείας ακτινοβολίας laser, οι Zorba et al. (2008) κατασκεύασαν επιφάνειες πυριτίου που απωθούν το νερό. Οι επιφάνειες αυτές μιμούνται τόσο ποιοτικά όσο και ποσοτικά τα χαρακτηριστικά των φύλλων του λωτού (*Nelumbo nucifera*). Εξέλιξη αυτής της μεθόδου αποτελεί η ακτινοβολία με laser μιας επιφάνειας πυριτίου υπό ατμόσφαιρα δραστικού αερίου, ακολουθούμενη από απόθεση μίας στρώσης υλικού (Stratakis et al. 2009). Τα αποτελέσματα αυτής της μεθόδου είναι πολύ αξιόπιστα τόσο στη μορφολογία της επιφάνειας που μιμούνται όσο και στις ιδιότητες που σχετίζονται με το ανάγλυφο αυτής.

Η γνώση της αλληλεπίδρασης μεταξύ μορφολογίας, σύνθεσης και οπτικής εμφάνισης των βιολογικών φωτονικών συστημάτων μπορεί να παρέχει έμπνευση για νέα τεχνητά φωτονικά στοιχεία (Parker & Townley 2007). Έτσι, έχουν παραχθεί σχεδιαστικά πρότυπα οπτικής τεχνολογίας (Chung et al. 2012). Το περικάρπιο του φυτού *Margaritaria nobilis* αποτελείται από ιεραρχική φωτονική δομή, η οποία ευθύνεται για την απόχρωση του καρπού. Συμβολή του φωτός λαμβάνει χώρα εντός μιας συγκεντρικά στρωματοποιημένης αρχιτεκτονικής εντός του κάθε κυττάρου των εξωτερικών ιστών (Kolle et al. 2013). Η παραπάνω φυσική δομή εμφανίζει δύο αλληλοεξαρτώμενα χαρακτηριστικά, τα οποία μπορούν να αξιοποιηθούν τεχνολογικά για την διαχείριση του φωτός και του χρώματος. Συγκεκριμένα, στον καρπό αυτό παρατηρείται κανονικότητα των δομών στην κλίμακα των νανοδομών, οι οποίες είναι τοποθετημένες πάνω από τις μικροδομές. Τα παραπάνω έχουν ως αποτέλεσμα την επιλεκτική σκέδαση του φωτός σε ένα μεγάλο εύρος κατευθύνσεων (Kolle et al. 2013), γεγονός που αποτελεί το θεμέλιο για την κατασκευή νέων μαλακών βιο-εμπνευσμένων φωτονικών ινών, με συνδυαστικές ιδιότητες φασματικής επιλεκτικότητας και

γωνιακής σκέδασης. Οι παραπάνω πολύστρωμες ίνες συμβολής εξοπλίζονται με διαφανή και ελαστικά υλικά με δυνατότητα υψηλών ποσοστών ανάκλασης. Ο σχεδιασμός και η κατασκευή μαλακών φωτονικών ινών τέτοιας μορφής είναι το πρώτο βήμα για την δημιουργία φωτονικών υλικών και υφασμάτων με χρώματα από όλο το ορατό φάσμα (Kolle et al. 2013).

Ένα από τα πιο επιτυχημένα εμπορευματοποιημένα βιομιμητικά υλικά ανακαλύφθηκε τυχαία, όταν σπέρματα του φυτού *Arctium lappa* (κολλιτισίδα) (Asteraceae) προσκολλήθηκαν στο παντελόνι του George de Mestral το 1948. Ο de Mestral εξέτασε στο μικροσκόπιο του τις φυτικές δομές και παρατήρησε μικροσκοπικές προεκβολές του πάππου που μοιάζουν με γάντζους, χάρη στις οποίες προσκολλάται σε διάφορες επιφάνειες. Από αυτήν την παρατήρηση προέκυψε το βιομηχανικό προϊόν Velcro (Meyers et al. 2008).

Έχει παραχθεί αυτο-καθαριζόμενη μπογιά υπό το εμπορικό όνομα Lotusan (Bhushan 2009). Η παραπάνω μπογιά αποτελείται από σωματίδια με ελεγχόμενο μέγεθος ώστε να παρέχουν συγκεκριμένη επιφανειακή δομή, στα οποία εφαρμόζεται οξείδιο του τιτανίου για παροχή υδρόφοβης ιδιότητας.

Η εταιρία Speedo κατασκεύασε στολή κολύμβησης (Fastskin) η οποία αποτελείται από ύφασμα πολυουρεθανίου με υφή που βασίζεται στη δομή που έχουν οι φολίδες του καρχαρία (βλ. παράγραφο 1.4.2.4). Οι κατασκευαστές πλεούμενων προσπαθούν να μιμηθούν τη δομή του δέρματος του καρχαρία ώστε να μειώσουν την αντίσταση του νερού και να ελαχιστοποιήσουν την προσκόλληση οργανισμών στα πλεούμενα (Bhushan 2009).

1.5. Φυτά μελέτης

1.5.1. *Asphodelus ramosus* L.

1.5.1.1. Γενικά χαρακτηριστικά του γένους *Asphodelus*

Τα φυτά του γένους *Asphodelus* είναι μονοκοτυλήδονα και ανήκουν στην οικογένεια Asphodelaceae. Η περιοχή εξάπλωσης του γένους *Asphodelus* περιλαμβάνει την νότια Ευρώπη, την δυτική Ασία, την βόρεια Αφρική και περιβάλλει όλη την περιοχή της Μεσογείου (Narducci 1957, Heneidy & Bidak, 2004, Bauer & Bergmeier 2011). Το είδος *Asphodelus ramosus* είναι πολυετές φυτό ύψους 1-1,5 m με ρίζες ατρακτοειδείς κονδυλώδεις και με ισχυρό ανθοφόρο άξονα (Παντής 1986).

Ο ασφόδελος (*Asphodelus*) είναι πολυετές γεώφυτο. Όταν πλησιάζουν οι δυσμενείς συνθήκες υδατικού ελλείμματος, το υπέργειο τμήμα ξηραίνεται, ενώ το υπόγειο τμήμα διατηρείται σε όλη τη διάρκεια του έτους. Όλα τα είδη του γένους *Asphodelus*

πολλαπλασιάζονται με εγγενή αναπαραγωγή, η συχνότητα της οποίας ποικίλλει κάθε χρόνο και σε κάθε πληθυσμό, ενώ διαπιστώνεται η ταυτόχρονη παρουσία της αγενούς αναπαραγωγής.

Τα φύλλα εμφανίζουν κοιλότητα γύρω από το κεντρικό νεύρο και έτσι βοηθούν στη συλλογή και μεταφορά του νερού της βροχής απευθείας στο ριζικό σύστημα (Παντής 1986). Επιπλέον, τα φύλλα αυτής τη μορφής βοηθούν το φυτό να συλλέγει στο ριζικό του σύστημα μικρές ποσότητες H_2O πάχνης και πρωινής υγρασίας. Η μορφή αυτή των φύλλων είναι χαρακτηριστική σε φυτά που φύονται σε ξηρό κλίμα με έλλειμμα νερού (Παντής 1986).

Ο ασφόδελος (*Asphodelus*) είναι γεώφυτο με ριζοκόνδυλους (Παντής 1986). Οι ριζοκόνδυλοι αποτελούνται κυρίως από αποταμιευτικό ιστό, ο οποίος περιέχει ιδιοβλάστες με πολυάριθμες ραφίδες οξαλικού ασβεστίου (Sawidis et al. 2005). Οι ριζοκόνδυλοι των ασφόδελων (*Asphodelus*) εκτείνονται στο έδαφος σε βάθος 10-20 cm (Sawidis et al. 2005). Επίσης, ο αγενής πολλαπλασιασμός αποτελεί μια διαδικασία από την οποία προκύπτουν νέα άτομα μέσω της ανάπτυξης οφθαλμών που προέρχονται από ριζοκόνδυλους (Díaz Lifante 1992). Αρχικά βλαστοί προσκολλημένοι στους ριζοκόνδυλους σχηματίζουν μια αποικία θυγατρικών φυτών γύρω από το μητρικό στέλεχος. Κατόπιν μερικά από τα θυγατρικά φυτά αποκολλούνται και αποκτούν το ίδιο μέγεθος με το μητρικό φυτό (Schuster et al. 1993). Η αγενής αναπαραγωγή ευνοείται αφότου ολοκληρωθεί η περίοδος άνθισης, από Φεβρουάριο μέχρι Απρίλιο, και έχει ως αποτέλεσμα την ομαδοποίηση γενετικά όμοιων φυτών.

Το είδος *Asphodelus ramosus* L. χαρακτηρίζεται από δύο κύριες φάσεις ζωής κατά τη διάρκεια του έτους. Την ενεργή φάση, δηλαδή από την εμφάνιση των φύλλων κατά τους φθινοπωρινούς μήνες μέχρι την γήρανση των υπέργειων δομών αργά την άνοιξη και την ληθαργική φάση που διαρκεί κατά το παρατεταμένο ξηρό καλοκαίρι (Pantis et al. 1994). Το υπόγειο τμήμα του φυτού *A. aestivus* φαίνεται πως είναι λιγότερο ευάλωτο σε σχέση με το υπέργειο τμήμα στην κλιματική καταπόνηση και είναι αποτελεσματικό στην αποταμίευση νερού κατά την θερινή ξηρασία (Rhizopoulou et al. 1997). Οι μεταβολές της υπόγειας βιομάζας και πιθανά των θρεπτικών στοιχείων που αυτή περιέχει συμπίπτουν με τις διακριτές φάσεις του βιολογικού κύκλου του ασφοδέλου (εμφάνιση νέων φύλλων, άνθιση, θερινός λήθαργος) (Παντής 1986). Έχει διαπιστωθεί ότι οι διακυμάνσεις της βιομάζας των φύλλων, της ταξιανθίας και των ριζοκονδύλων συγχρονίζονται με τις κλιματικές αλλαγές (Pantis et al. 1994). Επιπλέον, το φυτό φαίνεται να αποκρίνεται σε ελάχιστονες τυχαίες κλιματικές διακυμάνσεις (Pantis et al. 1994).

Ο ασφόδελος (*Asphodelus*) συμμετέχει στη χλωριδική σύσταση τόσο των ερημικών οικοσυστημάτων όσο και των ξηρών και ημίξηρων μεσογειακών οικοσυστημάτων. Το γεγονός αυτό υποδεικνύει την ικανότητά του να αντιμετωπίζει την ξηρασία και τις υψηλές θερμοκρασίες και να αποκρίνεται αποτελεσματικά ακόμη και τις χαμηλές εδαφικές υγρασίες (Παντής 1986). Ο όρος «έρημος ασφοδέλων» έχει χρησιμοποιηθεί προκειμένου να

χαρακτηρίσει τα οικοσυστήματα που κυριαρχούνται από ασφόδελους και θεωρούνται ως ερημοποιημένα ή ημιερημικά συστήματα (Arianoutsou-Faraggitaki & Margaris 1982). Τα παραπάνω οικοσυστήματα έχουν προκύψει από τη σύνθετη επίδραση κλιματικών και εδαφικών παραγόντων, της υπερβόσκησης, των συχνών πυρκαγιών και της αποψίλωσης της βλάστησης (Pantis & Margaris 1988). Τα 'ασφοδελικά' οικοσυστήματα έχουν χάσει με τρόπο μη-αντιστρεπτό ολικώς ή μερικώς τη δυνατότητα αναβάθμισης τους (Arianoutsou-Faraggitaki & Margaris 1982. Ο ασφόδελος αναφέρεται ως πηγή τροφής (*Περί Φυτών Ιστορίας* Η' XIII 1-3) από τον Θεόφραστο, καθώς και ότι χρησιμοποιούνταν στους τάφους (*Περί Φυτών Ιστορίας* Ζ' VI 2), ενώ ο Διοσκουρίδης τον αναφέρει ως φυτό με θεραπευτικές ιδιότητες (κεφάλαιο 169). Σύμφωνα με τον Διοσκουρίδη, η ρίζα του ασφόδελου χρησιμοποιήθηκε για την θεραπεία διαφόρων δερματολογικών φλεγμονών, εγκαυμάτων και αναπνευστικών παθήσεων (Διοσκουρίδης 1^{ος} αι. μ.Χ., Leonti et al. 2009).

Η ικανότητα αφομοίωσης νιτρικών μπορεί να ειπωθεί ως ένας σημαντικός παράγοντας στην κυριαρχία του γένους *Asphodelus* ως προς την βλαστητική κάλυψη σε ερήμους ασφοδέλων υποβαθμισμένων περιοχών του μεσογειακού περιβάλλοντος. Τα νιτρικά που συσσωρεύονται κυρίως στα φύλλα, αλλά κι άλλα τμήματα του φυτού συμμετέχουν με αυτόν τον τρόπο στην βελτίωση της ικανότητας του είδους να εξαπλώνεται στις υποβαθμισμένες περιοχές (Selcen Sakar et al. 2010). Έχει διατυπωθεί ότι οι κονδυλώδεις ρίζες του *A. aestivus* μπορούν να αξιοποιηθούν για την παραγωγή καυσίμου βιο-αιθανόλης (Polycarpou 2009).

Η παρουσία των χρωστικών ανθοκυανινών είναι διαδεδομένη μεταξύ των μονοκοτυλήδων (Harborne & Williams 1994). Οι ανθρακινόνες αποτελούν μία ομάδα χρωστικών κινόνης που έχουν εντοπιστεί και στο γένος *Asphodelus* (Harborne & Williams 1994, Van Wyk et al. 1995), όπως για παράδειγμα στο είδος *A. ramosus* όπου έχει ταυτοποιηθεί ένα C-γλυκοζίδιο ανθρόνης (Adinolfi et al. 1991). Σε διαφορετικά είδη του γένους *Asphodelus* έχουν βρεθεί ουσίες με αντιμικροβιακή δράση (Peksel et al. 2012, Ghoneim et al. 2014).

1.5.1.2. Το άνθος του ασφόδελου (*Asphodelus*)

Τα άνθη του φυτού *Asphodelus* είναι ακτινόμορφα και έχουν μέγεθος που κυμαίνεται μεταξύ 10-20 mm (Díaz Lifante 1992). Τα τέπαλα περιγράφονται ως χρώματος λευκού με μια επιμήκη έγχρωμη περιοχή στο κέντρο των τεπάλων χρώματος μοβ ή μερικώς μοβ (Díaz Lifante 1992). Η ωοθήκη περιέχει έξι ωάρια (Schuster et al. 1993). Ο στύλος είναι πιο μακρύς από τους στήμονες (Schuster et al. 1993), με μια διαφορά μήκους περίπου 8 mm. Το στίγμα, μικρό, βρίσκεται σε αρκετή απόσταση πάνω από τους ανθήρες, μειώνοντας τις πιθανότητες αυτογονιμοποίησης. Οι γυρεόκοκκοι του γένους *Asphodelus* παρουσιάζουν ποικιλία ως προς

τη συμμετρία, το σχήμα, το μέγεθος και το ανάγλυφο του εξωτερικού κυτταρικού τοιχώματος. Αυτή η ποικιλία οδηγεί στην αναγνώριση τεσσάρων καθορισμένων τύπων γύρης (Díaz Lifante 1996).

Τρία σχισμοφόρα νεκτάρια βρίσκονται στην ωοθήκη του άνθους του *A. ramosus* (Fahn 1982, Weryszko-Chmielewska et al. 2006, Sawidis et al. 2008). Στα σημεία επαφής των καρπόφυλλων υπάρχει μια κατά μήκος αβαθής αυλακιά, στην οποία εντοπίζεται μια οπή από την οποία εκκρίνεται το νέκταρ (Μποζαμπαλίδης 2008). Στα κύτταρα των επιθηλιακών κυττάρων των νεκταρίων διακρίνονται λίγοι αμυλοπλάστες και ο κύριος όγκος των προδρόμων του νέκταρος προέρχονται από τον υποδερμικό παρεγχυματικό ιστό και από την μεταφορά ουσιών μέσω του φλοιώματος (Μποζαμπαλίδης 2008, Sawidis et al. 2008). Τα νήματα των στημόνων είναι διευρυμένα στη βάση τους και σχηματίζουν μία κοιλότητα όπου συσσωρεύεται το νέκταρ (Fahn 1982). Η έκκριση νέκταρος ξεκινά τις πρώτες ώρες του πρωινού και συνεχίζεται κατά τη διάρκεια της μέρας (10:00-17:00), φτάνοντας ένα μέγιστο ποσοστό παραγωγής σακχάρων μετά το μεσημέρι και στη συνέχεια η παραγωγή μειώνεται λίγο πριν από το κλείσιμο του άνθους (Díaz Lifante 1992). Το μεσημέρι, όταν η θερμοκρασία είναι πιο υψηλή, η συγκέντρωση των σακχάρων του νέκταρος καταγράφει υψηλές τιμές, ενώ ο όγκος του νέκταρος τιμές χαμηλές. Οι στήμονες, οι οποίοι περικλείουν στην βάση τους την ωοθήκη, φέρουν πολυάριθμες θηλώδεις προεκβολές (Sawidis et al. 2008). Οι θηλώδεις προεκβολές αποτελούν οσμοφόρα, δηλαδή αδένες όπου βιοσυντίθενται, εκκρίνονται και διασπείρονται τερπένια (Sawidis et al. 2008).

Η μορφομετρία των τεπάλων του φυτού *A. ramosus* σε μικρο- και νανο- επίπεδο μπορεί να συνδεθεί με την αντίληψη του χρώματος του φυτού αυτού στα αρχαία κείμενα (Rhizopoulou et al. 2008).

1.5.1.3. Η άνθιση του φυτού *Asphodelus ramosus* L.

Η έναρξη της άνθισης του ασφοδέλου καταγράφεται τους μήνες Ιανουάριο ή Φεβρουάριο και ολοκληρώνεται μέχρι το τέλος του Μαρτίου ή τις πρώτες ημέρες του Απριλίου (Narducci 1957, Schuster et al. 1993 και δικές σου παρατηρήσεις). Η περίοδος της άνθισης διαρκεί περίπου ενός μήνα. Το γεγονός αυτό σημαίνει ότι ο ασφόδελος ανήκει στα φυτά που ανθίζουν νωρίς στο Μεσογειακό οικοσύστημα, δηλ. στο τέλος της χειμερινής περιόδου. Ο ασφόδελος σχηματίζει ταξιανθία σύνθετου βότρυ, ενώ οι πληθυσμοί εμφανίζονται με πολυάριθμα άτομα ανθισμένα. Η άνθιση του *Asphodelus* φαίνεται να εξαρτάται κατά κύριο λόγο από τις κλιματικές συνθήκες και λιγότερο από την φωτοπερίοδο (Παντής 1986). Η επίδραση των κλιματικών συνθηκών στην άνθιση ενός πληθυσμού φαίνεται από τον μεγάλο αριθμό στελεχών που ανθίζουν στις περιοχές όπου ευνοείται η συσσώρευση αποταμιευτικών

υλικών λόγω αυξημένης φωτοσυνθετικής δραστηριότητας (Díaz Lifante 1992). Η εποχή της άνθισης σχετίζεται με την κλιματολογία της περιοχής που κατανέμονται τα είδη.

Η χωρική κατανομή και η πυκνότητα του πληθυσμού ασφοδέλων επηρεάζουν τόσο την αύξηση όσο και την άνθιση αυτών (Pantis & Stamou 1991). Συγκεκριμένα, το ποσοστό των φυτών που ανθίζουν ελαττώνεται γραμμικά σε σχέση με την πυκνότητα του πληθυσμού και αυτό αποδίδεται στον ανταγωνισμό για τα θρεπτικά (Pantis & Stamou 1991). Η εγγενής αναπαραγωγή επιτρέπει στο φυτό *Asphodelus* να αποικεί εύκολα νέες θέσεις, όπου λαμβάνει χώρα συγκέντρωση θρεπτικών. Αντίθετα, η αγενής αναπαραγωγή επιτρέπει στο φυτό *Asphodelus* να σχηματίζει σταθερές συστάδες εκεί όπου μπορεί να προσληφθεί οργανικό και ανόργανο υλικό από το έδαφος (Pantis & Stamou 1991).

Η εμφάνιση των φύλλων και του ανθοφόρου άξονα εξαρτάται από τις αποθηκευμένες ουσίες των κονδύλων, ενώ η επιμήκυνσή τους όπως και η άνθιση εξαρτώνται από την φωτοσυνθετική δραστηριότητα του φυτού (Pantis et al. 1994). Το αποταμιευτικό τμήμα των κονδύλων φέρεται να έχει ρυθμιστικό ρόλο, χάρη στον οποίο η παραγωγικότητα του ασφόδελου συγχρονίζεται με την εποχικότητα του Μεσογειακού κλίματος (Pantis et al. 1994). Αρκετό χρονικό διάστημα πριν από την γήρανση, τα προϊόντα της φωτοσύνθεσης μεταφέρονται στο υπόγειο σύστημα, όπου αποταμιεύονται (Rhizopoulou et al. 1997). Πριν από την εμφάνιση του ανθοφόρου άξονα διαπιστώνονται δραστικές αλλαγές στις αποταμιευτικές ουσίες, πολύ μεγαλύτερες, σε σύγκριση, με τις παρατηρούμενες πριν από την εμφάνιση των φύλλων (Rhizopoulou et al. 1997).

Η συχνότητα άνθισης στον πληθυσμό, και συνεπώς η συχνότητα της εγγενούς αναπαραγωγής είναι μεγαλύτερη σε σχέση με την συχνότητα της αγενούς αναπαραγωγής (Díaz Lifante 1992). Ο συνολικός αριθμός ανθέων που καταμετρώνται ανά ταξιανθία του *A. ramosus* κυμαίνεται από 200-400 άνθη και η μέση ημερήσια τιμή ανοιχτών ανθέων ανά ταξιανθία είναι 20-30 άνθη (Díaz Lifante 1992) ή 1-4 ανοιχτά άνθη ανά κλάδο (Schuster et al. 1993). Το ύψος του ανθοφόρου άξονα είναι περίπου 80 cm, αλλά σε περιοχές με μεγάλη υγρασία εδάφους έχουν καταγραφεί ύψη μέχρι 160 cm. Αν και έχει αναφερθεί ότι το ύψος του ανθοφόρου άξονα θα μπορούσε να έχει θετική συσχέτιση με την προσέλκυση επικονιαστών, δεν διαπιστώθηκε συσχέτιση του ύψους του ανθοφόρου άξονα με ποσοστά αναπαραγωγικής επιτυχίας στο πεδίο (Παντής 1986).

1.5.1.3.1. Είκοσι τέσσερις ώρες: από το άνοιγμα μέχρι τον μαρασμό ενός άνθους

Ένας ανθοφόρος άξονας φέρει μια ταξιανθία σύνθετου βότρυ (φόβη), αποτελούμενη από δεκάδες μέχρι εκατοντάδες άνθη. Η άνθιση στο είδος *Asphodelus ramosus* ξεκινά στη βάση κάθε κλαδιού της φόβης και συνεχίζει προς την κορυφή (Schuster et al. 1993). Το άνοιγμα του άνθους ξεκινά πάντα από την προηγούμενη νύχτα με τον διαχωρισμό των άκρων των

τεπάλων, όπου παραμένουν σε αυτό το στάδιο μέχρι το ξημέρωμα, κατά το οποίο λαμβάνει χώρα η οριστική διαδικασία του ανοίγματος (Díaz Lifante 1992). Ο στύλος αναδύεται πρώτος σε σχέση με το περιάνθιο και, διερχόμενος μεταξύ των τεπάλων, εξέρχεται από το άκρο του ανθικού οφθαλμού. Αργότερα εξέρχονται οι στήμονες.

Η διαδικασία επιμήκυνσης του στύλου και των στημόνων κατά την έναρξη της άνθισης ολοκληρώνεται μέχρι το πρωί. Το ανθικό άνοιγμα λαμβάνει χώρα συντονισμένα για όλα τα άνθη της ίδιας ταξιανθίας, παρόλο που δεν ισχύει αυτό για τα υπόλοιπα στελέχη του ίδιου πληθυσμού, καθώς μπορεί να παρατηρηθεί μεταξύ τους χρονική διαφορά περίπου μιας ώρας (Díaz Lifante 1992). Το άνοιγμα των ανθίων και η απελευθέρωση της γύρης διενεργούνται το πρωί. Η μέγιστη έκθεση της γύρης πραγματοποιείται τις ύστερες πρωινές ώρες, ενώ μέχρι το μεσημέρι έχει απομακρυνθεί όλη η γύρη. Η ανάπτυξη των γυρεοσωλήνων δεν λαμβάνει χώρα πριν περάσουν μερικές ώρες, συμπίπτοντας με το κλείσιμο και την γήρανση του άνθους (Díaz Lifante 1992). Τα άνθη παραμένουν ανοιχτά καθ' όλη τη διάρκεια της ημέρας και αρχίζουν να κλείνουν το απόγευμα. Η διάρκεια άνθισης κάθε άνθους είναι συγχρονισμένη κατά κάποιο τρόπο με την θερμοκρασία, δηλαδή τις ζεστές ημέρες (με θερμοκρασία $> 13^{\circ}\text{C}$), αρχίζει το απόγευμα και διαρκεί περίπου 24 ώρες. Τις κρύες ημέρες, η άνθιση μπορεί να διαρκέσει μέχρι και 48 ώρες (Schuster et al. 1993). Κατά το κλείσιμο των ανθέων, τα τέπαλα ενώνονται σιγά-σιγά σχηματίζοντας ένα σωλήνα, δηλαδή κλείνουν πρώτα τα τέπαλα του εσωτερικού σπονδυλώματος. Από τα εσωτερικά σπονδυλώματα, οι στήμονες είναι οι πρώτοι που μαραίνονται. Ο στύλος διατηρείται σε ορισμένη απόσταση πάνω από το περιγόνιο, διατηρώντας αιωρούμενο το στίγμα, εξωτερικά του σωλήνα των τεπάλων που γηράσκουν. Η γήρανση του στύλου λαμβάνει χώρα κατά το επόμενο πρωί. Συνεπώς, κάθε άνθος παραμένει ανοιχτό κατά τις φωτεινές ώρες για μία μόνο ημέρα (Díaz Lifante 1992).

Η υπολογισθείσα καρποφορία σε πληθυσμούς ασφοδέλων φανερώνει μια σχετικά χαμηλή αναπαραγωγική ικανότητα, μικρότερη από 44% (Díaz Lifante 1992). Η παραγωγή σπερμάτων ανά κάψα είναι περίπου 52%. Σε πειράματα αυτοεπικονίασης διαπιστώθηκε ποσοστό καρποφορίας μέχρι 67% (Díaz Lifante 1993). Η ασυμβατότητα γύρης-στίγματος δεν είναι απόλυτη, με κάποια πιθανότητα παραγωγής σπερμάτων μέσω αυτοεπικονίασης (Schuster et al. 1993). Συμπερασματικά, ο μεγάλος αριθμός ανθέων που παράγονται ανά ταξιανθία, το ανθικό περιβάλλον που ευνοεί τις επισκέψεις των επικονιαστών, η υψηλή τιμή αναλογίας γύρης προς ωάρια (P/O), η υψηλή παραγωγή νέκταρος και η μικρή καρποφορία ανθέων σε ελεγχόμενους πληθυσμούς, υποδεικνύουν ένα σύστημα αναπαραγωγής μέσω σταυρωτής γονιμοποίησης με μερικό βαθμό ασυμβατότητας (Díaz Lifante 1992). Η εξέλιξη ενός τέτοιου συστήματος αναπαραγωγής μπορεί να αποτελεί εξελικτικό πλεονέκτημα για το φυτό *Asphodelus*, εξισορροπώντας πιθανή αρνητική επίδραση από την περιορισμένη μεταφορά της γύρης (Schuster et al. 1993). Το ποσοστό φύτευσης των σπερμάτων παρουσιάζει διαφορές μεταξύ των ποικιλιών του φυτού *Asphodelus ramosus*, χαρακτηρίζεται

όμως γενικά από γρήγορη φύτευση, με ποσοστά φύτευσης 70-75% (Díaz Lifante 1993, Crosti et al. 2006).

1.5.1.4. Η σχέση με τους επικονιαστές και η αναπαραγωγική επιτυχία

Με την πρώιμη άνθιση, το μεγάλο ύψος του ανθοφόρου άξονα και τον μεγάλο αριθμό ανοιχτών ανθέων ανά ημέρα, ο ασφόδελος προσελκύει τους επικονιαστές και αποτελεί για ένα χρονικό διάστημα σημαντική πηγή τροφής για αυτούς. Με τον τρόπο αυτό ο ασφόδελος εξασφαλίζει την επικονιάσή του σε μια χρονική περίοδο κατά την οποία δεν υπάρχει μεγάλος ανταγωνισμός όσον αφορά στους επικονιαστές (Παντής 1986), οι οποίοι συλλέγουν νέκταρ και γύρη (Schuster et al. 1993).

Οι συχνότερα παρατηρούμενοι επικονιαστές του είδους ανήκουν στην ομάδα των Υμενοπτέρων (Schuster et al. 1993) και μάλιστα το είδος *Apis mellifera* καλύπτει την πλειοψηφία των επισκέψεων, κάτι που μπορεί να αποδοθεί στην παρουσία γειτονικών κυψελών σε πολλά πεδία καταγραφής. Το μέγεθος της *Apis mellifera* μοιάζει μικρότερο σε σχέση με αυτό του άνθους του ασφόδελου και του μήκους του στύλου, αλλά είναι αναμφίβολη η ικανότητα επικονίασης του είδους καθώς μετακινείται από άνθος σε άνθος (Díaz Lifante 1992). Άλλα υμενόπτερα, των οποίων η επίσκεψη έχει καταγραφεί σε άνθη του φυτού *Asphodelus* είναι τα είδη *Xylocopa violaea*, *Eucera* sp. (Díaz Lifante 1992) και *Chalicodoma parientina nestorea* (Petanidou et al. 2008). Σε μικρότερη αναλογία επισκέψεων, έχουν παρατηρηθεί μερικά λεπιδόπτερα και περιστασιακά δίπτερα, καθώς και μερικές σφήκες μεγάλου μεγέθους, τα οποία όμως δεν επηρεάζουν την επικονίαση των ανθέων. Κατά κανόνα οι επικονιαστές επισκέπτονται περισσότερα του ενός άνθη μιας ταξιανθίας, οπότε μεγάλο μέρος των επικονιάσεων πραγματοποιούνται μεταξύ γειτονικών ανθέων. Η δραστηριότητα των επικονιαστών ξεκινά τις πρώτες πρωινές ώρες και συνεχίζεται κατά την διάρκεια της ημέρας, αν και παρουσιάζει μείωση προς το μεσημέρι.

1.5.1.5. Ονοματολογία και Συστηματική του είδους *Asphodelus ramosus* L.: ιστορικές αναφορές

Το γένος *Asphodelus* ήταν γνωστό από την αρχαιότητα. Ο Διοσκουρίδης στο *Περί ύλης ιαστρικής* (βιβλίο II, κεφάλαιο 199), αναφέρεται στον ασφόδελο ως φυτό με θεραπευτική αξία (Leonti et al. 2009). Οι Έλληνες χρησιμοποίησαν το όνομα *ασφόδελος* (*asphodelus*), το οποίο αξιοποιήθηκε νωρίς από την πλειοψηφία των συγγραφέων (Díaz Lifante 1992).

Η βαθύτερη γνωριμία με τους ασφόδελους ξεκινά με τον Κάρολο Κλούσιο (Clusius, 16^{ος} αιώνας). Η εμπειρία του από το πεδίο, μέσω των ταξιδιών του, τον οδήγησε στο να διαχωρίσει την ομάδα σε 3 τύπους ασφόδελου (Clusius 1576): *Asphodelus I primus*

(*Asphodelus maior*), τον οποίο περιγράφει ως διακλαδισμένο στέλεχος, *Asphodelus II ater* (*Asphodelus albus*), τον οποίο διαφοροποιεί εξ αρχής από το απλό του στέλεχος και το *Asphodelus III Tertius* (*Asphodelus minor*).

Ο Bauhin (1623) αναγνώρισε τους τρεις τύπους του Clusius, αλλά τους μετονόμασε ως *Asphodelus albus ramosus mas* (= *Asphodelus primus maius* Clus.), *A. albus non ramosus* (= *A. alter* Clus.) και *A. foliis fistulosus* (= *A. minor* ('*minimus*' Clus.).

Ο Λινναίος (1753), ο οποίος εμπνεύστηκε και καθιέρωσε το δυαδικό σύστημα της ονοματολογίας των ζωντανών οργανισμών, αναγνώρισε μόνο τρία είδη *Asphodelus* και στο τρίτο είδος, το *A. ramosus* L., συμπεριέλαβε τα *Asphodelus I* και *II* του Clusius: *Asphodelus albus ramosus mas* Bauh. και *A. albus non ramosus* Bauh. Ο Λινναίος συμπεριέλαβε έτσι, μέσα στο ίδιο είδος φυτά τα οποία είχαν διαχωριστεί από τους δύο προηγούμενους συγγραφείς ως διαφορετικά είδη. Αυτή ήταν η αρχή της σύγχυσης και των διαφόρων ερμηνειών του ονόματος του *A. ramosus*, τα οποία επηρέασαν την ταξινομική και ονοματολογική αντιμετώπιση του είδους από επόμενους/ες συγγραφείς (Narducci 1957).

Στην παρούσα εργασία, όσον αφορά την ονοματολογία του *A. ramosus*, ακολουθείται ο κατάλογος αναφοράς των Αγγειοσπέρμων της Ελλάδας (Dimopoulos et al. 2013) σε συνδυασμό με τα ευρήματα και τις διευκρινήσεις που παρουσιάζονται στη διδακτορική διατριβή της Díaz Lifante (1992) σχετικά με την συστηματική του γένους *Asphodelus*, καθώς και από μετέπειτα εργασίες (Díaz Lifante & Valdés 1994, Chase et al. 2000, López 2010). Αξίζει να διευκρινιστεί ότι το όνομα του είδους που μελετήθηκε είναι *Asphodelus ramosus* L. και όχι *Asphodelus aestivus* Brot. Το είδος *A. aestivus* Brot. χαρακτηρίζεται από στρογγυλές κάψουλες και καρποφόρους μίσχους πάχους 0,6-0,7 mm και η εποχή ανθοφορίας του είναι θερινή, κατά τους μήνες Ιούλιο και Αύγουστο. Σε κάποιες περιοχές μπορεί να εντοπιστούν ανθισμένα άτομα τον Απρίλιο ή αντίθετα τον Σεπτέμβριο. Κατά την έναρξη της άνθισης, τα φυτά έχουν ολοκληρώσει την βλαστική περίοδο και τα φύλλα βρίσκονται ήδη στο στάδιο της γήρανσης. Σύμφωνα με την Díaz Lifante (1992) το είδος *Asphodelus aestivus* Brot. παρουσιάζει έτσι χρονικό διαχωρισμό μεταξύ της βλαστικής και της αναπαραγωγικής φάσης. Τα προαναφερθέντα δείχνουν διαφορές μεταξύ των δύο ειδών και σύμφωνα με τα περιγραφέντα στοιχεία, το είδος που συλλέχτηκε και μελετήθηκε είναι το *Asphodelus ramosus* L.

1.5.2. *Capparis spinosa* L.

1.5.2.1. Γενικά στοιχεία, φυλογενετικά χαρακτηριστικά και γεωγραφική εξάπλωση

Η οικογένεια *Capparaceae* αποτελείται από περίπου 40-45 γένη και 700-900 είδη, τα οποία παρουσιάζουν ποικιλότητα ως προς τα ενδιαιτήματά τους, καθώς και τα χαρακτηριστικά

ανθέων και καρπών (Mabberley 1997). Το γένος *Capparis* αποτελείται από 80-200 είδη, πολλά ενδημικά τροπικών και υποτροπικών περιοχών, ενώ άλλα φύονται σε εύκρατες περιοχές στις περιοχές της Μεσογείου και της Νοτιοανατολικής Ασίας (Fici 2004, Lansky et al. 2014). Το γένος *Capparis* δείχνει προσαρμοστικότητα στα διαφορετικά περιβάλλοντα στα οποία έχει εντοπιστεί.

Capparis spp.: Πρόκειται για μικρούς θάμνους, συχνά έρποντα φυτά, ημικρυπτόφυτα ή μερικές φορές χαμαίφυτα, με ή χωρίς μικρά, συχνά ανακυρτόμενα αγκάθια (Stoudt 1941, Lansky et al. 2014). Σύμφωνα με τον Θεόφραστο πρόκειται για ενδιαφέροντα φυτά (Ζ' V 2) με αγκάθια (Ζ' I 3). Μπορεί να φέρουν τρίχες απλές έως αστεροειδείς, ειδικά στα νεαρά κλαδιά. Τα φύλλα του γένους *Capparis* εμφανίζονται κατ' εναλλαγή, είναι απλά, συχνά δερματώδη, με καλά ανεπτυγμένους μίσχους. Το μήκος τους κυμαίνεται 2-5 cm, το σχήμα τους είναι ωοειδές ή ελλειπτικό με στρογγυλεμένη βάση (Tlili et al. 2011). Η ανθική ποικιλία των *Capparaceae* περιλαμβάνει μεγάλο εύρος αριθμού στημόνων (1-250), καθώς και έντονες βασικές ζώνες επιμήκυνσης του μεριστώματος οι οποίες μπορεί να παράγουν γυνοφόρα, ανδρογυνοφόρα και επιμηκυσμένους στήμονες (Endress 1992). Τα άνθη είναι ερμαφρόδιτα, απαντώνται δε και ανδρομόνοικα είδη, μεμονωμένα ή σε ταξιανθίες σύνθετου βότρου ή κόρυμβου. Τα άνθη αποτελούνται από 4 σέπαλα ελεύθερα ή συμφυή στην βάση τους, με το ένα σέπαλο να είναι μεγαλύτερο ή πιο κοίλο από τα υπόλοιπα. Τα πέταλα συνήθως είναι 4, λεπτά, με τα δύο πέταλα να συνενώνονται σχηματίζοντας μια νεκταροφόρα σαρκώδη προεκβολή ή κοιλότητα στην πεπαχυμένη βάση τους (Chimona et al. 2012, Lansky et al. 2014). Οι στήμονες μπορεί να είναι πολυάριθμοι, ακτινωτοί και να υπερβαίνουν τα πέταλα. Η ωοθήκη βρίσκεται στην κορυφή του υπέρου. Ο στύλος γενικά έχει μήκος αντίστοιχο των στημόνων, επιμηκυνόμενος ελάχιστα κατά τον σχηματισμό του καρπού και συχνά εμφανίζεται παχύτερος. Η ωοθήκη είναι ελλειψοειδής ή κυλινδρική, με 2-8 πλακούντες και λίγα έως πολλά ωάρια. Έχει υποδειχθεί ότι έχει λάβει χώρα αύξηση στον αριθμό των καρπόφυλλων των *Capparaceae* προερχόμενη από προηγούμενη κατάσταση με δύο καρπόφυλλα (de Craene & Smets 1997). Τα ανθικά νεκτάρια ποικίλουν μεταξύ των ειδών του γένους *Capparis* τόσο σχήμα όσο και σε μέγεθος και αξιοποιούνται μαζί με άλλα ανθικά χαρακτηριστικά για την διάκριση μεταξύ των ειδών (Inocencio et al. 2001, Chimona et al. 2012). Απαντώνται σε μια συνεχή και ομοιόμορφη δακτυλοειδή ζώνη της ανθοδόχης που περικυκλώνει την περιοχή των προεκβολών των στημόνων ως ένας ή περισσότεροι χωριστοί αδένες (Stoudt 1941). Μερικά είδη περιέχουν εξωανθικά νεκτάρια (Di Sapio et al. 2001). Ο καρπός είναι ελλειψοειδής ή επιμήκης, με λεπτό, λείο ή αυλακωτό περικάρπιο και συχνά είναι διαφορετικού χρώματος όταν ωριμάζει. Τα σπέρματα είναι πολυάριθμα σε κάθε καρπό, με σχήμα νεφροειδές έως σχεδόν πολυγωνικό. ο συνηθέστερος τύπος διασποράς των σπερμάτων της κάππαρης είναι η μυρμηκοχωρία (Li Vigni & Melati 1999).

Η κάππαρη (*Capparis*) χρησιμοποιείται από τον άνθρωπο για διατροφικούς λόγους, όπου ανώριμοι ανθικοί οφθαλμοί διατηρούνται σε άλμη, καθώς και για φαρμακευτικούς λόγους (Tlili et al. 2011). Η μέση ετήσια παραγωγή υπολογίζεται στους περίπου 10000 τόνους (Tlili et al. 2011). Η χρήση του γένους *Capparis* από τον άνθρωπο μπορεί να αναζητηθεί ιστορικά στους αρχαίους πολιτισμούς (Rivera et al. 2002). Ανθρακωμένα σπέρματα κάππαρης έχουν ανακτηθεί από αρχαιολογικά πλαίσια της Μεσογείου και της Δυτικής Ασίας (van Zeist & Bakker-Heeres 1985), τα οποία θεωρείται ότι αποθηκεύονταν ως μπαχαρικό (Tlili et al. 2011). Σπέρματα του είδους *Capparis spinosa* ξεθάφτηκαν από αρχαιολογικό χώρο της Κίνας (Jiang et al. 2007). Η ταυτόχρονη παρουσία των σπερμάτων με τμήματα του φυτού *Cannabis sativa* οδήγησε στο συμπέρασμα ότι η κάππαρη χρησιμοποιούνταν για θεραπευτικούς σκοπούς πριν από 2800 χρόνια (Jiang et al. 2007).

Φυτά του γένους *Capparis* καλλιεργήθηκαν από την αρχαιότητα, καθώς τοπικές ποικιλίες εντοπίστηκαν σε πολλές και διαφορετικές περιοχές. Έλαβε χώρα ο υβριδισμός των ειδών *C. sicula* και *C. orientalis* και ταυτόχρονα ανέκυψαν πολλοί ενδιάμεσοι τύποι καλλιέργειας, από τους οποίους προέκυψε μια μεγάλη συλλογή καλλιεργητικών ποικιλιών, οι περισσότερες από τις οποίες ανήκουν στο είδος *C. spinosa* (Barbera et al. 1991). Ο Θεόφραστος τον 4ο αι. π.Χ. περιγράφει την κάππαρη ως είδος ακατάλληλο για καλλιέργεια (*Περί Φυτών Ιστορίας* Γ' II 1). Σε κείμενο του 16ου αι. περιγράφεται η αναπαραγωγή των καλλιεργούμενων ειδών με την μέθοδο των τμήσεων των ριζών (Rivera et al. 2002). Αρχαιολογικά ευρήματα στην Συρία υποδεικνύουν την διατήρηση των ανθικών οφθαλμών σε άλμη από την εποχή του Χαλκού (Inocencio et al. 2002). Το διακεκομμένο πρότυπο εξάπλωσης πολλών σύγχρονων ειδών *Capparis* ερμηνεύεται από την πιθανή μεταφορά καρπών και σπερμάτων των φυτών σε μακρινές αποστάσεις (Jacobs 1960). Το γεγονός αυτό επέτρεψε την τυχαία εμφάνιση ειδών κάππαρης σε τοποθεσίες μακρινές ως προς την αρχική τους εξάπλωση (Rivera et al. 2002). Η αξιοποίηση των φυτού από τον άνθρωπο έχει οδηγήσει και στην ανάπτυξη μεθόδων πολλαπλασιασμού των στελεχών κάππαρης, όπως ο βλαστητικός πολλαπλασιασμός με την βοήθεια φυτικών ορμονών (Carra et al. 2012).

Το γένος *Capparis* που απαντάται στην Μέση Ανατολή χαρακτηρίζεται ως κατάλοιπο ξυλώδους, ξηρο-τροπικής χλωρίδας που παρουσίαζε ευρεία εξάπλωση στην Αφρική και τη νοτιο-δυτική Ασία κατά την Τεταρτογενή περίοδο (Zohary 1960). Οι αντιπρόσωποι του γένους *Capparis* διατήρησαν μερικώς τα τροπικά χαρακτηριστικά, εμφανίζοντας επίσης εξω-τροπικά παράγωγα εντός της πολυμορφικής ομάδας του είδους *C. spinosa*.

Οι φυλογενετικές σχέσεις εντός των *Capparaceae* δείχνουν την πολυφυλετική καταγωγή του γένους *Capparis* (Hall et al. 2002). Η κατηγοριοποίηση του γένους *Capparis* δημιουργήθηκε από τον Λινναίο (Linnaeus 1753, Jarvis et al. 1993). Ο Zohary (1960) διαίρεσε τα είδη, υποείδη και τις ποικιλίες του γένους *Capparis* της Μεσογείου και της Εγγύς

Ανατολής σε έξι κατηγορίες. Οι δύο από αυτές τις κατηγορίες (*C. spinosa*, *C. ovata* Desf.) περιείχαν έξι ποικιλίες η κάθε μία, ενώ μία ομάδα (*C. leucophylla* DC) περιείχε μόνο δύο ποικιλίες. Οι υπόλοιπες τρεις ομάδες (*C. cartilaginea* Decne, *C. mucronifolia* Boiss, *C. decidua* (Forsk) Edgew) δεν περιείχαν ποικιλίες (Safadi et al. 2014). Αργότερα προτάθηκε μία ευρύτερη προσέγγιση σχετικά με τα είδη του γένους *Capparis*, όπου όλα τα είδη της περιοχής της Μεσογείου συμπεριλήφθηκαν σε ένα είδος, ονομαζόμενο *C. spinosa* (Jacobs 1965). Ακολούθως το είδος *C. spinosa* διαιρέθηκε σε δύο υποείδη: subsp. *spinosa* και subsp. *rupestris* (Sm) Nyman (Saadaoui et al. 2013). Χρησιμοποιώντας μοριακά δεδομένα, το γένος *Capparis* υποδιαιρέθηκε σε δέκα είδη της Κεντρικής και Δυτικής Ασίας, της Βόρειας Αφρικής και της Ευρώπης (Inocencio et al. 2006). Πέντε από αυτά τα είδη καταγράφηκαν στην περιοχή της Μεσογείου (*C. spinosa* L., *Capparis sicula* Veill, *Capparis aegyptia* (Lam.) Boiss, *Capparis orientalis* Veill. and *Capparis ovata* Desf.) (Inocencio et al. 2006, Safadi et al. 2014).

Το είδος *Capparis spinosa* είναι ένας αγκαθωτός, ξυλώδης, πολυετής θάμνος. Πρόκειται για ένα ημικρυπτόφυτο με ευρεία εξάπλωση: από την νότια Ευρώπη, Βόρεια και Ανατολική Αφρική, Μαδαγασκάρη, Νοτιοδυτική και Κεντρική Ασία ως την Αυστραλία και Ωκεανία (Fici 2001). Η παραπάνω γεωγραφική εξάπλωση περιλαμβάνει Μεσογειακές, ερημικές και εύκρατες-ξηρές περιοχές (Fici 2001). Στην περιοχή της Μεσογείου αναπτύσσεται σε διαπλάσεις φρυγάνων και σε τοποθεσίες παράλιων γκρεμών (Petanidou et al. 1996, Rhizopoulou et al. 2006). Η εξάπλωση του είδους *C. spinosa* στην Ευρώπη συμπυκνώνεται στις νότιες χερσονήσους, ιδιαίτερα στην Ελλάδα και την Ιταλία (Jalas 1991). Αναπτύσσεται συχνά σε αργιλικά εδάφη και δείχνει αξιοσημείωτη ενδοπληθυσμιακή ποικιλότητα. Το είδος *Capparis spinosa* χαρακτηρίζεται από αναπαραγωγικές και βλαστητικές περιόδους, υψηλό τάχος αύξησης του βλαστού και των φύλλων από τον Μάιο έως τον Σεπτέμβριο, ενώ το υπέργειο σύστημα αποξηραίνεται κατά τον χειμώνα.

Το φυτό *C. spinosa* χαρακτηρίζεται από βιογεωγραφική και φυλογενετική σκοπία από ένα διακεκομμένο παλαιотροπικό εύρος και από πλησειομορφικά χαρακτηριστικά, όπως απλές τρίχες, μασχαλιαία άνθη, μεγάλη ωοθήκη με αρκετά καρπόφυλλα και ωοειδείς γυρεόκοκκους (Fici 2001, 2004). Τα φύλλα του είδους χαρακτηρίζονται επίσης από δικτυωτή έως κυματώδη εφυμενίδα και ανομοκυκτικού τύπου στόματα (Fici 2004). Ενδοειδικές συγκρίσεις του είδους *C. spinosa* δείχνουν ότι τα φυτά εμφανίζουν σταθερά χαρακτηριστικά του τριχώματος, αλλά διαφέρουν ως προς τα σχέδια της εφυμενίδας και το μέγεθος των στομάτων (Fici 2004).

Τα χημικά και βιοενεργά συστατικά των διαφόρων τμημάτων της κάππαρης έχουν εξεταστεί και ταυτοποιηθεί από πολλές ερευνητικές ομάδες (Tlili et al. 2011, Lansky et al. 2014, Gull et al. 2015). Έχει απομονωθεί π-μεθοξυ βενζοϊκό οξύ από το επίγειο τμήμα του φυτού *C. spinosa* με αντι-ηπατοτοξική δραστηριότητα (Gadgoli & Mishra 1999). Επίσης

έχουν απομονωθεί γλυκοζίδια φλαβονοειδών, όπως γλυκοζίδια κερσετίνης, καμφερόλης, απιγενίνης κ.ά. (Sharaf et al. 2000), γλυκοζινολικά προϊόντα (Matthaus & Özcan 2002), καθώς και αλκαλοειδή (Yang et al. 2010). Τα φύλλα, οι ανθικοί οφθαλμοί και τα άνθη του είδους *C. spinosa* είναι πλούσια σε τοκοφερόλες και καροτενοειδή (Tlili et al. 2009). Το φυτό περιέχει επίσης πτητικές ενώσεις, όπως βενζυλ-αλκοόλη, οκτανοϊκό οξύ και διάφορους τύπους αλδευδών (Aliyazicioglu et al. 2015). Πολλά από τα συστατικά που έχουν απομονωθεί από φυτά του γένους *Capparis* έχουν αποκαλύψει αντιοξειδωτικές, αντιφλεγμονώδεις, αντιδιαβητικές κ.ά. ιδιότητες (Tlili et al. 2011).

1.5.2.2. Οικοφυσιολογία του είδους *Capparis spinosa* L.

Η έναρξη της βλαστητικής περιόδου έχει παρατηρηθεί από την άνοιξη, με την πλειοψηφία των παρατηρούμενων ειδών να καταγράφει τη βλαστητική περίοδο από τον Μάιο ως τον Σεπτέμβριο, με μια ακόλουθη απότομη διαδικασία απόπτωσης των φύλλων τους μήνες Οκτώβριο-Νοέμβριο (Fici 2001). Η παραγωγή ανθικών οφθαλμών του είδους *C. spinosa* καταγράφει μέγιστο μεταξύ των μηνών του Ιουνίου και Ιουλίου/Αυγούστου (Fici 2001). Την άνοιξη εμφανίζονται ταχέως αναπτυσσόμενοι, πράσινοι βλαστοί, οι οποίοι διακλαδίζονται από την βάση τους και αυξάνονται κοντά στο έδαφος. Οι βλαστοί αρχικά είναι ορθότροποι, ακολούθως έρποντες και κατά το φθινόπωρο υπόκεινται σε απότομη διαδικασία αποξήρανσης και κλαδόπτωσης (Fici 2001). Το βαθύ και πυκνό ριζικό σύστημα αυξάνεται δια μέσου μικρών ρηγμάτων σε πετρώματα, κυρίως με την έκκριση όξινων συστατικών (Oppenheimer 1960, Rhizopoulou & Kapolas 2015).

Η κάππαρη (*C. spinosa*) έχει προσαρμοστεί σε φτωχά εδάφη και παρουσιάζει ευρεία εξάπλωση σε βραχώδεις περιοχές και αναπτύσσεται σε διάφορους τύπους εδάφους. Τα υπέργεια όργανα ρίχνουν τα φύλλα τους κατά το τέλος της βλαστητικής περιόδου, ενώ στελέχη που αναπτύσσονται σε βραχώδεις επιφάνειες και σε τοίχους αναπτύσσουν ένα λιγνοποιημένο επίγειο σύστημα (Fici 2001). Η κάππαρη χαρακτηρίζεται από βαθύ ριζικό σύστημα, ανθεκτικότητα στην αλατότητα και ξηρασία και αντιμετωπίζει ελάχιστες ασθένειες ή εισβολή παθογόνων (Suleiman et al. 2009). Στην Μεσογειακή περιοχή το κύριο ενδιαίτημα του είδους *C. spinosa* αντιπροσωπεύεται από ασβεστολιθικό πέτρωμα (Fici 2001). Στελέχη *C. spinosa* χρησιμοποιούνται για την αποτροπή της διάβρωσης του εδάφους σε πλαγιές (Barbera et al. 1991). Έχει διαπιστωθεί ότι τα υψηλότερα ποσοστά παραγωγής ανθικών οφθαλμών κάππαρης καταγράφονται όταν λαμβάνουν χώρα μέγιστες θερμοκρασίες (40,8-41,1°C) και υπάρχει έλλειψη βροχόπτωσης (0 mm) (Aytaç et al. 2009).

Το νεαρό φύλλο του φυτού *C. spinosa* χαρακτηρίζεται από ένα ελλειψοειδές και τριχωτό έλασμα. Το ώριμο φύλλο δείχνει υψηλή ενδοπληθυσμιακή ποικιλότητα. Το έλασμα των φύλλων του είδους *C. spinosa* αναφέρεται ως ωοειδές ή ελλειπτικό και τα αγκάθια του

φυτού είναι ευδιάκριτα (Fici 2001). Τα προαναφερθέντα αγκάθια περιγράφονται ως προσαρμοστικό χαρακτηριστικό υπό την πίεση των θηρευτών σε πεδινά περιβάλλοντα. Είναι γενικά αποδεκτό ότι ο συγχρονισμός διαφόρων γεγονότων όπως η διάνοιξη των οφθαλμών, η άνθιση και η απόπτωση των φύλλων, μπορεί να καθοριστεί από την φυσική επιλογή με αβιοτικούς και βιοτικούς παράγοντες (Estabrook et al. 1982). Η παραπάνω διαπίστωση συνδέεται με το γεγονός ότι το είδος *C. spinosa* δείχνει βραχύτερες δραστηριότητες σε σχέση με συγγενή φυτά, έχοντας προσαρμοστεί σε ενδιαιτήματα με χαρακτηριστική εποχικότητα (Fici 2001). Τα ποσοστά φύτρωσης των σπερμάτων του φυτού *C. spinosa* σε φυσικές συνθήκες είναι περιορισμένα, όπως διαπιστώνεται από μελέτες διαφορετικών ερευνητικών ομάδων (Orphanos 1983, Barbera & Di Lorenzo 1984, Soyler & Khawar 2007) καθότι πρόκειται για ληθαργικά σπέρματα και τα σπερματικά περιβλήματά τους περιέχουν λιγνινοποιημένες δομές στο κυτταρικό τους τοίχωμα (Sozzi 1995).

Το φυτό *C. spinosa* αποτελείται από παχιά, αμφιστοματικά φύλλα με πολύστρωμο μεσόφυλλο, παχύ κυτταρικό τοίχωμα στα επιδερμικά κύτταρα (Rhizopoulou & Psaras 2003). Το μεσόφυλλο περιέχει έναν αυξημένο αριθμό φωτοσυνθετικών κυττάρων ανά μονάδα φυλλικής επιφάνειας, μεγάλη επιφάνεια των κυττάρων του μεσόφυλλου που βρίσκεται σε επαφή με μεσοκυττάρους χώρους και περιέχει επίσης μικρό ποσοστό μεσοκυττάρων χώρων ανά όγκο ιστού (Rhizopoulou & Psaras 2003). Τα φύλλα του φυτού *C. spinosa* δεν παρουσιάζουν προεκτάσεις των ηθμαγγειωδών δεσμίδων, περιέχουν ομοιογενές μεσόφυλλο και τα στόματά τους κατανέμονται ομοιόμορφα μεταξύ των φυλλικών επιφανειών (Rhizopoulou & Psaras 2003). Η πυκνότητα των στομάτων είναι υψηλότερη στην κάτω επιφάνεια σε σχέση με την άνω. Τα παραπάνω χαρακτηριστικά των φύλλων της κάππαρης συνιστούν χαρακτηριστικά των ξηροφύτων (Fahn & Cutler 1992). Η φυσιολογική απόκριση του φυτού *C. spinosa* στην ξηρασία βασίζεται στην ωσμωτική ρύθμιση, στην ρύθμιση του ανοίγματος των στομάτων, στην τροποποίηση των ιδιοτήτων των κυτταρικών τοιχωμάτων και το εκτεταμένο ριζικό σύστημα (Rhizopoulou 1990). Τα ανατομικά χαρακτηριστικά του αγωγού ιστού της κάππαρης (*C. spinosa*) ευνοούν την υψηλή υδραυλική αγωγιμότητα, η οποία είναι απαραίτητη για την διατήρηση της υψηλής στοματικής αγωγιμότητας και του τάχους φωτοσύνθεσης που παρατηρούνται σε αυτό το φυτό (Psaras & Sofronίου 1999).

Τα νεαρά φύλλα του είδους *C. spinosa* εμφανίζουν πλαστικότητα υπό ξηρές συνθήκες, παράγοντας φύλλωμα εντός μικρής χρονικής περιόδου και χαμηλώνοντας το υδατικό δυναμικό (Rhizopoulou 1990). Είναι πιθανό η κάππαρη να είναι ένα στενο-υδρικό φυτό, ελεύθερο από τον ανταγωνισμό για νερό, σε σχέση με τα υπόλοιπα είδη της Μεσογειακής περιοχής (Rhizopoulou et al. 1997, Suleiman et al. 2009). Οι ρίζες της κάππαρης (*C. spinosa*) αποκρίνονται στην υδατική καταπόνηση με την εξάπλωσή τους και αλλάζοντας τον μεταβολισμό τους, και με την εξάπλωση προς μεγαλύτερα βάθη (Rhizopoulou 1990, Rhizopoulou & Kapolas 2015). Έχει καταγραφεί μείωση των διαλυτών

σακχάρων και της ελεύθερης προλίνης στα φύλλα του φυτού *Capparis spinosa* τους μήνες Ιούνιο-Αύγουστο (Rhizopoulou et al. 1997). Το γεγονός αυτό μπορεί να σχετίζεται με την αύξηση της μεταφοράς των αφομοιωτικών προϊόντων στα νεότερα φύλλα που αυξάνονται σε μέγεθος, καθώς επίσης προς τα άνθη και τους καρπούς. Μπορεί να σχετίζεται επίσης με τη μεταφορά προλίνης προς τα άνθη (Rhizopoulou et al. 1997). Προς το τέλος της αυξητικής περιόδου (Σεπτέμβριος προς Νοέμβριος), εμφανίζονται λιγότερο αρνητικές τιμές του υδατικού και ωσμωτικού δυναμικού συνοδευόμενες από αύξηση του περιεχομένου σε διαλυτά σάκχαρα και στην συγκέντρωση προλίνης (Rhizopoulou et al. 1997). Η υψηλή στοματική αγωγιμότητα και η έλλειψη επίδρασης του υδατικού ελλείμματος δείχνουν ότι το φυτό *C. spinosa* ανακάμπτει δυναμικά ακόμη και τις θερμότερες ώρες της ημέρας, υπό συνθήκες ξηρασίας. Έτσι, το είδος *C. spinosa* έχει χαρακτηριστεί ως κατάλληλο για την προστασία υποβαθμισμένων περιοχών (Sackali et al. 2008) και για τον εμπλουτισμό με φυτικά είδη ερημικών περιοχών (Suleiman et al. 2009). Το αποτελεσματικό σύστημα της κάππαρης για πρόσληψη νερού απομπλέκει την ρύθμιση της υδατικής ισορροπίας από τον έλεγχο του ανοίγματος των στομάτων. Συνεπώς, τα στόματα διατηρούνται ανοιχτά κατά την διάρκεια της ημέρας και κατά την περίοδο αύξησης, και αυτό έχει ως αποτέλεσμα την ενίσχυση της εξατμισοδιαπνοής, με ισχυρή επίδραση στην ψύξη του φύλλου και την ελάττωση της θερμοκρασίας του φύλλου (Levizou et al. 2004).

1.5.2.3. Το άνθος της κάππαρης (*Capparis spinosa*)

Το άνθος του φυτού *C. spinosa* είναι ζυγομορφικό, με τέσσερα πράσινα σέπαλα και δύο ζεύγη πετάλων, λευκούς ή ιώδεις ανθήρες και μια ωοθήκη ανυψωμένη (Zhang & Tan 2009, Chimona et al. 2012). Η στεφάνη του άνθους αποτελείται από δύο ζεύγη πετάλων (μήκος 3-5 cm) (Rhizopoulou et al. 2006), με το ένα ζεύγος να διακρίνεται από λευκά πέταλα και το άλλο ζεύγος να αποτελείται από δύο δίχρωμα πέταλα λευκού και πράσινου χρώματος, τα οποία είναι συμφυή στη βάση τους (Chimona et al. 2012). Τα νεκτάρια του είδους *C. spinosa* είναι τριγωνικού σχήματος, με στρογγυλεμένες γωνίες και άκρα και σχεδόν ίσια περιθώρια. Η επιφάνεια του νεκταρίου είναι σχεδόν στρογγυλή (Inocencio et al. 2001). Έχει βρεθεί ότι ο αριθμός των καρπόφυλλων στην οικογένεια των Capparaceae έχει αυξηθεί σε σχέση με προηγούμενα εξελικτικά στάδια της οικογένειας, όπου καταγράφονται δύο καρπόφυλλα (Ronse Decraene & Smets 1997). Ειδικά για το είδος *C. spinosa* αναφέρεται δευτερογενής αύξηση των στημόνων που ακολουθείται από αύξηση του αριθμού των καρπόφυλλων (Ronse Decraene & Smets 1997).

Διακρίνονται δύο τύποι ανθέων κάππαρης: (α) τέλεια άνθη με αναπτυγμένη ωοθήκη και επιμήκη στύλο λίγο μακρύτερο από τους στήμονες και (β) αρσενικά άνθη με μια υποανάπτυκτη ωοθήκη και έναν στύλο πιο κοντό από τους στήμονες (Zhang & Tang 2009).

Τα αρσενικά άνθη έχουν μικρότερη βιομάζα σε σχέση με τα τέλεια άνθη, αλλά παράγουν μεγαλύτερους σε μέγεθος γυρεόκοκκους (Zhang & Tan 2009). Ο ολικός αριθμός αρσενικών ανθέων είναι συνήθως μεγαλύτερος από αυτόν των τέλειων ανθέων εντός του πληθυσμού. κάθε μέρα (Zhang & Tan 2008). Η διάρκεια ζωής των στημόνων (μήκος 2-4 cm) (Rhizopoulou et al. 2006) είναι 18-20 ώρες και η διάρκεια της δεκτικότητας του στίγματος 16-18 ώρες (Zhang & Tan 2008). Η εμφάνιση των ανθικών οφθαλμών είναι συνεχόμενη και διαδοχική, ώστε όλα τα μεταβατικά στάδια ανάπτυξης, από τους ανθικούς οφθαλμούς έως τους καρπούς, μπορούν να παρατηρηθούν ταυτόχρονα (Tlili et al. 2011).

Όπως περιγράφηκε παραπάνω, το φυτό *C. spinosa* είναι ένα ανδρομόνικο είδος (Zhang & Tan 2008, 2009). Παλαιότερα το φυτό *Capparis spinosa* είχε θεωρηθεί ερμαφρόδιτο (Eisikowitch et al. 1986, Dafni et al. 1987). Το αναπαραγωγικό σύστημα των ανδρομόνικων φυτών περιλαμβάνει άτομα που παράγουν τόσο ερμαφρόδιτα όσο και αρσενικά άνθη και είναι ευρέως διαδεδομένο σε 33 οικογένειες και περίπου 4000 είδη των αγγειοσπέρμων (Vallejo-Marín & Rauscher 2007). Έχει προταθεί ότι η εμφάνιση των ανδρομόνικων φυτών εξελίχθηκε από τον ερμαφροδιτισμό με την απώλεια της θηλυκής αναπαραγωγικής δομής, η οποία αποτελεί το πρώτο βήμα στην εξέλιξη ενός αναπαραγωγικού συστήματος για την εμφάνιση μόνοικων, ανδροδίοικων και δίοικων φυτών (Bertin 1982). Πλεονέκτημα των ανδρομόνικων φυτών θεωρείται ο βέλτιστος επιμερισμός των πόρων μεταξύ αρσενικής και θηλυκής λειτουργίας. Τα αρσενικά άνθη ελαττώνουν την επένδυση σε πόρους με αποτέλεσμα την αναδιανομή των πόρων προς άλλα χαρακτηριστικά που ενισχύουν την αρμοστικότητα του φυτού (Bertin 1982).

Το είδος *C. spinosa* ανθίζει κατά τους καλοκαιρινούς μήνες και η ζωή κάθε άνθους διαρκεί περίπου 16 ώρες (Rhizopoulou et al. 2006, Zhang & Tan 2008). Τα άνθη ανοίγουν νωρίς το βράδυ περίπου στις 19:00 και μαραίνονται το επόμενο πρωί περίπου στις 12:00 (Πετανίδου 1991, Αργυρόπουλος 2009). Η μικρή διάρκεια ζωής των ανθέων του φυτού *C. spinosa* υποδεικνύει μικρό κόστος διατήρησης όσον αφορά στο νερό, το νέκταρ και την αναπνοή (Rhizopoulou et al. 2006).

Τα άνθη της κάππαρης παρουσιάζουν ακροπέταλη ανάπτυξη. Όταν ένα τελικό άνθος αναπτύσσεται στο υπέργειο άκρο ενός στελέχους, στον ίδιο κλάδο βρίσκονται 8-10 ανθικοί οφθαλμοί σε διαδοχικά στάδια ανάπτυξης (Rhizopoulou et al. 2006). Το γρήγορο άνοιγμα των ανθικών μερών του φυτού *C. spinosa* λαμβάνει χώρα εντός μίας ώρας, γεγονός που έχει συσχετισθεί με την αυξημένη αναπνοή και την ύπαρξη εξπανσινών (Galen et al. 1993, Ioannidi et al. 2001, Ιωαννίδη 2002, Ιωαννίδη et al. 2003, Νικήτας 2004).

Τόσο στα αρσενικά όσο και στα τέλεια άνθη, το νέκταρ εκκρίνεται από την επιφάνεια ενός νεκταρίου κατά την έναρξη της άνθισης και έπειτα συγκεντρώνεται ως μορφή σταγόνας στην βάση του σεφάλου (Zhang & Tan 2009). Το τάχος συγκέντρωσης του νέκταρος αυξάνεται από 06:00 π.μ. και ελαττώνεται σταδιακά από 11:00 π.μ. Ο όγκος, η συγκέντρωση

και η αναλογία σακχαρόζης/εξόζης του νέκταρος ποικίλει με την τοποθεσία, το έτος και μεταξύ διαφορετικών ατόμων κάππαρης (Petanidou et al. 1996). Η συγκέντρωση των αμινοξέων του νέκταρος του φυτού *C. spinosa* ποικίλει με την τοποθεσία που απαντάται το φυτό. Η αναλογία σακχαρόζης/εξόζης ελαττώνεται με την ηλικία του άνθους, καθώς η αναλογία γλυκόζης/φρουκτόζης παραμένει σταθερή (Petanidou et al. 1996). Η παραπάνω διαπίστωση αιτιολογείται από την διάσπαση της σακχαρόζης του νέκταρος της *C. spinosa* κατά την πορεία της άνθισης. Η διάσπαση των σακχάρων αυξάνεται με το υδατικό περιεχόμενο του νέκταρος, ενώ τα αμινοξέα εξαρτώνται αυστηρά από την ηλικία του άνθους. Συγκεκριμένα, η συγκέντρωση των αμινοξέων του νέκταρος του είδους *C. spinosa* είναι μικρή στα νεαρά άνθη και πολύ μεγάλη στα γηράσκοντα άνθη (Petanidou et al. 1996). Η μεγαλύτερη ποσότητα νέκταρος εκκρίνεται κατά την διάρκεια της νύχτας. Η νυχτερινή έκκριση νέκταρος πιθανώς να είναι αποτέλεσμα του ανταγωνισμού μεταξύ εφήμερων ανθέων για τους πρωινούς επικονιαστές (Petanidou et al. 1996). Η γήρανση των ανθέων ξεκινά νωρίς μετά το άνοιγμά τους και τα πρωτεολυτικά φαινόμενα που λαμβάνουν χώρα κατά το στάδιο της ανθικής γήρανσης σχετίζονται με την αυξημένη συγκέντρωση αμινοξέων στο στάδιο αυτό (Petanidou et al. 1996).

Έχει διαπιστωθεί ότι στο φυτό *C. spinosa* λαμβάνει χώρα αυτογονιμοποίηση σε ποσοστό 10% (Zhang & Tan 2009). Στο θερμό και ξηρό περιβάλλον στο οποίο απαντάται η κάππαρη, η επικονίαση μπορεί να μην είναι διασφαλισμένη, οπότε η αυθόρμητη αυτογονιμοποίηση μπορεί να εξυπηρετεί ως ένας μηχανισμός αναπαραγωγικής διασφάλισης (Fausto et al. 2001). Τα αρσενικά άνθη, σε σχέση με τα τέλεια άνθη, μπορούν να παράγουν περισσότερη γύρη και έτσι να συνεισφέρουν περισσότερο στην παραγωγή σπερμάτων (Zhang & Tan 2009). Οι ανθικοί επισκέπτες του φυτού *C. spinosa* περιλαμβάνουν υμενόπτερα και λεπιδόπτερα έντομα (Zhang & Tan 2008). Τα άνθη του φυτού *C. spinosa* έχουν χαρακτηριστικά προσέλκυσης νυχτοπεταλούδων, όμως δεν έχουν καταγραφεί ως επικονιαστές από την ομάδα των λεπιδοπτέρων (Eisikowitch et al. 1986, Dafni et al. 1987, Καντσά et al. 2012), ενώ η νυχτερινή επικονίαση να λαμβάνει χώρα στο φυτό από το είδος *Proxyllocopa olivieri* (είδος μοναχικής μέλισσας). Σε άλλες περιοχές έχουν καταγραφεί τέσσερα είδη εντόμων ως πιθανοί επικονιαστές (*Herse convolvuli* L., *Halictus* sp., *Apis mellifera*, και *Myrmica* sp.) (Zhang & Tan 2009). Στην Ελλάδα έχει διαπιστωθεί ότι οι κύριοι επισκέπτες των ανθέων της κάππαρης ανήκουν στα Υμενόπτερα (Πετανίδου 1991).

Μελέτες στο άνθος του φυτού *C. spinosa* έχουν δείξει την παρουσία στομάτων στις επιφάνειες των σεπάλων και των πετάλων αυτών (Rhizopoulou et al. 2006, Chimona et al. 2012). Τα νήματα και ο στύλος αποτελούνται από μικρά κύτταρα, πυκνά τοποθετημένα, τα οποία περιέχουν πυκνό κυτταρικό τοίχωμα, που παρέχει ισχύ. Τα παρεγχυματικά κύτταρα των πετάλων περιέχουν χυμοτοπικά συστατικά. Η πίεση σπαργής των πετάλων διατηρείται κυρίως εξαιτίας της ελάττωσης του οσμωτικού δυναμικού κατά την διάρκεια της νύχτας και

εξαιτίας της αύξησης του υδατικού δυναμικού και του ωσμωτικού δυναμικού κατά την ανατολή του ηλίου, με την ακόλουθη ελάττωση της συγκέντρωσης διαλυμένων ουσιών (Rhizopoulou et al. 2006). Το υδατικό και ωσμωτικό δυναμικό των πετάλων του φυτού *C. spinosa* είναι πιο αρνητικό σε σχέση με αυτό των πετάλων (Rhizopoulou et al. 2006). Τα ολικά σάκχαρα των ανθικών ιστών είναι έως και εκατό φορές υψηλότερα από αυτά της συγκέντρωσης προλίνης στα διάφορα στάδια των ανθικών οφθαλμών. Η παρουσία σακχάρων προσδίδει πλεονέκτημα, καθώς με την ελάττωση του ωσμωτικού δυναμικού μειώνονται οι απαιτήσεις σε νερό κατά την διάρκεια περιόδων έλλειψης νερού (Rhizopoulou et al. 2006). Η συγκέντρωση προλίνης ποικίλλει μεταξύ των διαφορετικών ανθικών μερών, με την υψηλότερη τιμή να εντοπίζεται στα πέταλα (Rhizopoulou et al. 2006). Οι υψηλότερες τιμές ολικών σακχάρων και ελεύθερης προλίνης απαντώνται στους απογευματινούς (νεαρότερους) ιστούς (Rhizopoulou et al. 2006). Τα ακόρεστα λιπαρά οξέα αποτελούν τα κύρια συστατικά λιπιδίων στα πέταλα, επηρεάζοντας την ρευστότητα των μεμβρανών (Rhizopoulou et al. 2006, Urchurch 2008). Έχει διαπιστωθεί η παρουσία χλωροφύλλης στο πράσινο τμήμα των δίχρωμων πετάλων, η συγκέντρωση της οποίας είναι τρεις φορές μικρότερη από την μετρούμενη συγκέντρωση στα σέπαλα του άνθους (Chimona et al. 2012). Τα πέταλα του άνθους, τόσο τα λευκά όσο και τα δίχρωμα, παρουσιάζουν υψηλή ποσότητα σακχάρων (Chimona et al. 2012). Έχει καταγραφεί η συχνότητα των στομάτων στα ανθικά μέρη της κάππαρης, με τα πέταλα να παρουσιάζουν την μικρότερη τιμή, ακολουθούμενα από τα σέπαλα και τέλος τα φύλλα (Rhizopoulou et al. 2006).

1.6. Σκοπός της διδακτορικής διατριβής

Σκοπός της παρούσας διδακτορικής διατριβής είναι η μελέτη, η περιγραφή και η παρατήρηση της μορφολογίας και των επιφανειακών δομών των τμημάτων του περιάνθιου των φυτών *Asphodelus ramosus* και *Capparis spinosa* και η σύγκριση της μορφολογίας και του ανάγλυφου των εξεταζόμενων ανθικών τμημάτων: λευκές έναντι έγχρωμων περιοχών, άνω έναντι κάτω επιφάνειας, καθώς και βάσης έναντι κορυφής των τεπέλων, πετάλων και σεπέλων των υπό μελέτη φυτών. Οι μορφολογικές παρατηρήσεις αναμένεται να συμβάλλουν στην κατανόηση της δομής του άνθους.

Παράλληλα εξετάζονται οι οπτικές ιδιότητες και η 'διαβρεξιμότητα' (wettability) των παραπάνω αναφερθέντων περιοχών των ανθέων μελέτης. Στην παρούσα εργασία διερευνάται αν υπάρχει σχέση των μορφολογικών δεδομένων με τις οπτικές ιδιότητες και την 'διαβρεξιμότητα' των ανθικών ιστών. Επιπλέον διερευνάται αν η πιθανή συσχέτιση των μορφολογικών δεδομένων με τις καταγραφείσες ιδιότητες είναι αξιοποιήσιμη για τον σχεδιασμό βιομιμητικού προτύπου.

Η πραγματοποίηση της παρούσας μελέτης έγινε κυρίως με την χρήση μεθόδων μικροσκοπίας διαφορετικού επιπέδου ανάλυσης, καθώς και με την χρήση φασματοφωτομέτρου και διάταξης μέτρησης γωνιών επαφής σταγόνων νερού με τις ανθικές επιφάνειες. Μερικές από τις μεθόδους που αξιοποιούνται είναι κοινές για τις φυσικές επιστήμες, οπότε αναδεικνύεται η διεπιστημονική προσέγγιση της παρούσας διατριβής.

2. ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

Για την ανάλυση των επιφανειών των ανθικών ιστών και των ιδιοτήτων τους, αξιοποιήθηκε μια σειρά μεθόδων οι οποίες βοήθησαν στην σύνθεση της πληροφορίας λειτουργώντας συμπληρωματικά η μία με την άλλη. Συγκεκριμένα, αρχικά πραγματοποιήθηκαν τομές με νυστέρι σε νωπό υλικό για την άμεση παρατήρηση της μορφολογίας τεπάλων, πετάλων και σεπάλων. Παράλληλα, νωπό υλικό τοποθετήθηκε σε χρωματόμετρο για τον προσδιορισμό του χρώματος του υπό μελέτη υλικού με αντικειμενικά κριτήρια. Σε επόμενο στάδιο ανθικοί ιστοί συλλέχθηκαν και υπέστησαν επεξεργασία ώστε να μελετηθούν σε οπτικό μικροσκόπιο οι εγκάρσιες τομές τους και σε ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης οι επιφάνειές τους. Για λήψη εικόνων της επιφάνειας σε αναλυτικότερο επίπεδο χρησιμοποιήθηκε μικροσκόπιο ατομικής διακριτικότητας. Οι οπτικές ιδιότητες των ανθικών τμημάτων καταγράφηκαν με φασματόμετρο και η διαβρεξιμότητα των επιφανειών με γωνιόμετρο επιφανειακής τάσης. Ακολουθεί η περιγραφή των αρχών λειτουργίας κάθε μεθόδου που χρησιμοποιήθηκε.

2.1. Συλλογή υλικού και τομές σε νωπούς ιστούς

Τα άνθη συλλέχθηκαν από την αρχή έως το τέλος της περιόδου άνθισης κάθε υπό μελέτη φυτού. Περιοχή συλλογής ορίστηκε το δάσος του Υμηττού, στα όρια της Πανεπιστημιούπολης (37°57,6' N, 23°47,1'E, υψόμετρο 250m). Τα κλιματικά δεδομένα της περιοχής έρευνας συλλέχθηκαν από το Υδρολογικό Παρατηρητήριο της Αθήνας (<http://hoa.ntua.gr>). Η μέση θερμοκρασία των ψυχρότερων μηνών (Ιανουάριος και Φεβρουάριος), περίοδο μελέτης της άνθισης του φυτού *Asphodelus ramosus*, είναι 10,4±0,5 °C και η μέση θερμοκρασία των θερμότερων μηνών (Ιούλιος και Αύγουστος), περίοδος μελέτης της άνθισης του φυτού *Capparis spinosa*, είναι 26,2±0,3°C. Κατά την διάρκεια της ξηρής περιόδου, από την αρχή του Ιουνίου έως το τέλος του Αυγούστου, η συνολική βροχόπτωση είναι περίπου 12 mm, όπου ανέρχεται περίπου 113 mm το φθινόπωρο και 153 mm τον χειμώνα. Τα κλιματικά δεδομένα που παρατίθενται στον Πίνακα 2.1 συλλέχθηκαν από το σύστημα που ανέπτυξε ο Kavalagios (2000), σε έναν μετεωρολογικό σταθμό σε απόσταση περίπου 1 km από την περιοχή έρευνας (<http://hoa.ntua.gr/stations/d/356>).

Πίνακας 2.1. Μέσες μηνιαίες τιμές των κλιματικών παραμέτρων, συλλεχθέντων κατά την περίοδο μελέτης. (<http://hoa.ntua.gr/stations/d/356>, http://hoa.ntua.gr/charts/ntua_station/?last=year)

Μήνας	Θερμοκρασία αέρα (°C)	Υγρασία (%)	Βροχόπτωση (mm)
Μάιος	20,7	59,0	15,2
Ιούλιος	23,8	47,0	5,2
Οκτώβριος	15,6	62,1	47,8
Ιανουάριος	10,6	78,8	48,3

Στόχος μελέτης είναι αποκλειστικά τα ώριμα άνθη, γι' αυτό δεν παρουσιάζονται πληροφορίες για πρώιμα αναπτυξιακά στάδια, παρά μόνο στην μέτρηση του υδατικού δυναμικού. Τα άνθη κατά τη συλλογή τους βρίσκονταν ως πλήρως ανοιγμένα. Οι ώρες συλλογής ήταν σταθερά πρωινές (09.00 π.μ.) καθ' όλη την περίοδο πραγματοποίησης πειραμάτων για την διατριβή. Η επιλογή των ατόμων από τα οποία πραγματοποιήθηκε λήψη υλικού ήταν τυχαία, με μοναδικό κριτήριο διάκρισης την παρουσία υγιών ανθέων.

Νωπό υλικό χρησιμοποιήθηκε αμέσως μετά την συλλογή του για παρατήρηση στο οπτικό μικροσκόπιο. Οι τομές πραγματοποιήθηκαν με την χρήση ανοξείδωτου ξυραφιού ανατομίας τόσο για επιμήκεις όσο και για εγκάρσιες τομές. Οι τομές τοποθετήθηκαν σε αντικειμενοφόρο πλάκα η οποία έφερε σταγόνες απεσταγμένου νερού. Κατόπιν τα δείγματα σκεπάστηκαν με καλυπτρίδα και παρατηρήθηκαν στο οπτικό μικροσκόπιο (αναλυτικότερα βλ. σχετικά παρακάτω). Παρόλο που οι τομές με το χέρι δεν προσφέρουν την ακρίβεια των λεπτομερειών που καταγράφονται έπειτα από την επεξεργασία του υλικού για τμήση με μικροτόμο, η παρατήρηση του πειραματικού υλικού κατά αυτόν τον τρόπο προσφέρει άμεσα και χωρίς κόστος την γενική εικόνα των ιστών και βοηθά για την πορεία της έρευνας στα επόμενα στάδια.

2.2. Ξήρανση ανθικών τμημάτων

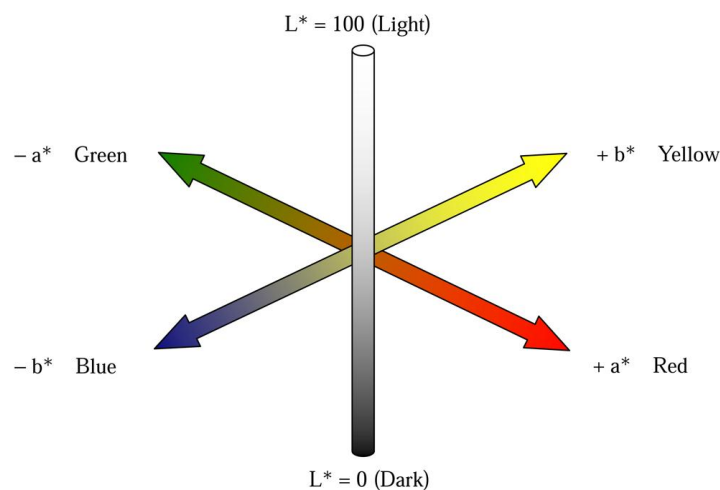
Τα συλλεγμένα άνθη διαχωρίστηκαν στα μη γόνιμα μέρη τους και το υλικό αυτό τοποθετήθηκε σε κλίβανο για 48 h, στους 60°C. Το ξηρό υλικό αποθηκεύτηκε ώστε να υποστεί πειραματική επεξεργασία σε μελλοντικό χρόνο, όταν δεν θα υπάρχουν πλέον διαθέσιμοι νωποί ιστοί, μετά το πέρας της εκάστοτε ανθικής περιόδου.

2.3. Χρωματόμετρο

Το 1976, η Διεθνής Ένωση για τον Φωτισμό (International Commission on Illumination, CIE) πρότεινε το CIE L*a*b (ή αλλιώς CIELAB) ως μια χρωματική κλίμακα. Σκοπός ήταν η παροχή μιας σταθερής, κατά προσέγγιση ενιαίας χρωματικής κλίμακας, ώστε να είναι εύκολα συγκρίσιμα τα χρωματικά μεγέθη. Το σύστημα αυτό παρέχει μια τρισδιάστατη αναπαράσταση για την αντίληψη χρωματικών ερεθισμάτων σε έναν σταθερό παρατηρητή και υπό αυστηρά τυποποιημένες πηγές φωτός (Liew et al. 2008). Σε μια ενιαία χρωματική κλίμακα όπως είναι η CIELAB, οι διαφορές μεταξύ των σημείων που απεικονίζονται στον χρωματικό χώρο οργανώνονται στη μορφή κύβου (Εικόνα 2.1).

Ο άξονας L* έχει κατακόρυφο προσανατολισμό και εκφράζει τις συντεταγμένες της φωτεινότητας. Η μέγιστη τιμή για τον L* είναι 100, η οποία αντιπροσωπεύει το λευκό. Η ελάχιστη τιμή για τον άξονα L* ισούται με 0, το οποίο αντιπροσωπεύει το μαύρο. Οι άξονες

a^* και b^* δεν έχουν συγκεκριμένα αριθμητικά όρια. Θετικές τιμές του άξονα a^* σχετίζονται με το ερυθρό. Αρνητικές τιμές του a^* αντιστοιχούν στο πράσινο. Θετικές τιμές του άξονα b^* αφορούν το κίτρινο, ενώ αρνητικές τιμές του b^* αντιστοιχούν στο κυανό.



Εικόνα 2.1. Ο χρωματικός χώρος του CIELAB (Li et al. 2005).

Η τιμή 0 για τους άξονες a^* και b^* αντιστοιχεί σε ουδέτερο γκρι. Αν δύο σημεία στον χρωματικό χώρο που αντιπροσωπεύουν δύο ερεθίσματα, συμπίπτουν, τότε δεν υπάρχει χρωματική διαφορά μεταξύ των δύο ερεθισμάτων. Καθώς η λαμβάνουσα χρωματική διαφορά των δύο ερεθισμάτων αυξάνει, η απόσταση στον χρωματικό χώρο μεταξύ αυτών των δύο σημείων αυξάνεται αντίστοιχα. Μία μέτρηση της συνολικής διαφοράς χρώματος μεταξύ δύο ερεθισμάτων αποτελεί η ΔE^* (Wyszecki & Styles 2000). Η τιμή ΔE^* αποτελεί μοναδική τιμή που συνυπολογίζει τις διαφορές μεταξύ των L^* , a^* και b^* του δείγματος και του δείγματος αναφοράς. Υπάρχουν επίσης οι τιμές ΔC^* και ΔH^* . Η παράμετρος ΔC^* εκφράζει την διαφορά χρώματος και η παράμετρος ΔH^* εκφράζει την διαφορά στην χροιά μεταξύ του δείγματος και του δείγματος αναφοράς, όπως περιγράφεται σε ένα πολικό σύστημα συντεταγμένων.

Στην παρούσα εργασία χρησιμοποιήθηκε χρωματόμετρο Minolta CR-200. Η συσκευή αυτή καταγράφει τις συντεταγμένες χρώματος ενός αντικειμένου (ανθικοί ιστοί) από δέσμη φωτός που ανακλάται από αυτό. Το όργανο αξιοποιεί επιφάνεια μέτρησης 8 mm^2 και διάχυτο φωτισμό που προέρχεται από μία παλλόμενη λυχνία τόξου με ξένο. Έξι φωτοκύτταρα πυριτίου χρησιμοποιούνται για την μέτρηση του εισερχόμενου και του ανακλώμενου φωτός. Για την καταγραφή των χρωματικών μετρήσεων η συσκευή βαθμονομείται με μια λευκή πλάκα αναφοράς.

Τα υπό μελέτη άγονα τμήματα των ανθέων τοποθετήθηκαν σε λευκό υπόβαθρο και ακολούθως η συσκευή τοποθετείται πάνω από τις προς μέτρηση επιφάνειες. Για κάθε επιφάνεια πραγματοποιήθηκαν τρεις επαναλήψεις, από τις οποίες υπολογίσθηκε ο μέσος

όρος. Τα αποτελέσματα της μέτρησης περιλαμβάνουν τις παραμέτρους L^* , a^* , b^* . Από την επεξεργασία των αποτελεσμάτων μετρώνται και οι παράμετροι E^* και C^* . Μέσω αυτής της διαδικασίας έγινε εφικτή η αντικειμενική χρωματική περιγραφή των υπό μελέτη ανθέων.

2.4. Έγκλιση υλικού

Η παρατήρηση των βιολογικών παρασκευασμάτων σε φωτονικό μικροσκόπιο με τη χρήση λεπτών τομών πραγματοποιείται αφότου προηγηθεί η διαδικασία της έγκλισης (Μαργαρίτης et al. 2004).

Αρχικά πραγματοποιείται η μονιμοποίηση, όπου ακινητοποιούνται όλες οι διεργασίες του μεταβολισμού των κυττάρων με σκοπό να μη γίνουν αυτολυτικές αντιδράσεις από τα υδρολυτικά ένζυμα. Κατά το επόμενο στάδιο της μονιμοποίησης σχηματίζονται δεσμοί ανάμεσα στα βιομόρια οπότε το κυτταρόπλασμα μετατρέπεται σε πήκτωμα για να μη συμβεί διαλυτοποίηση ή αλλαγή στο σχήμα, τον όγκο και τη θέση των διαφόρων οργανιδίων. Στους χημικούς τρόπους μονιμοποίησης χρησιμοποιούνται διάφορες χημικές ενώσεις (οξειδωτικές ή αναγωγικές) που εξυπηρετούν όσο γίνεται περισσότερο τις συνθήκες ακινητοποίησης των διαδικασιών και σχηματισμού δεσμών ανάμεσα στα βιομόρια. Οι χημικές αυτές ενώσεις διακρίνονται σε δύο κατηγορίες: σε εκείνες που έχουν στο μόριό τους άτομα μεγάλου ατομικού αριθμού (ικανά για αύξηση της ηλεκτρονικής πυκνότητας των βιομορίων μετά τη δέσμευσή τους επάνω σε αυτά) και σε εκείνες που δεν έχουν τέτοια δυνατότητα.

Η γλουταρική αλδεϋδη και το τετροξείδιο του οσμίου που χρησιμοποιήθηκαν κατά την έγκλιση των υπό μελέτη ανθικών ιστών της παρούσας διδακτορικής διατριβής αποτελούν δύο από τις κυριότερες χημικές ενώσεις που χρησιμοποιούνται στην μονιμοποίηση. Οι αλδεϋδες συνδέουν τις πρωτεΐνες μεταξύ τους, σταθεροποιώντας την λεπτή δομή. Σε συνδυασμό με το τετροξείδιο του οσμίου βελτιώνουν την εικόνα που λαμβάνεται με χρήση αυτού του μονιμοποιητή. Διαφορετικές αλδεϋδες εμφανίζουν διαφορετική ικανότητα διατήρησης της λεπτής δομής σε σχέση με τη διατήρηση της ενζυμικής δραστηριότητας.

Η γλουταρική αλδεϋδη ($\text{CHO} \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CHO}$) αντιδρά με τις ομάδες SH , NH_2 , NH με τον ένα διπλό δεσμό. Με τη μια αλδεϋδική ομάδα της δεσμεύεται από το γλυκογόνο και στη συνέχεια μπορεί να ανιχνευθεί η άλλη ομάδα με τη βοήθεια αργύρου. Η γλουταρική αλδεϋδη δεν αντιδρά καθόλου με τα λιπίδια. Στα πειράματα της παρούσας διατριβής χρησιμοποιήθηκε για την στερέωση, διάλυμα γλουταρικής αλδεϋδης 3% σε φωσφορικό ρυθμιστικό διάλυμα 0,025M με pH 6,8-7,0 (Sabatini et al. 1963). Το διάλυμα γλουταρικής αλδεϋδης 3% προέρχεται από την ανάμιξη 12 mL διαλύματος γλουταρικής αλδεϋδης 25% και 88ml mL ρυθμιστικού διαλύματος. Για την παρασκευή του φωσφορικού ρυθμιστικού, αρχικά παρασκευάζονται επιμέρους υδατικά διαλύματα 0,025 M Na_2HPO_4 (3,54 mg/ml mL) και NaH_2PO_4 (3,0 mg/ml mL), τα οποία αναμειγνύονται σε αναλογία 9:1.

Το τετροξειδίο του οσμίου (OsO_4) είναι χημική ένωση, στην οποία τα άτομα του οξυγόνου βρίσκονται σε ζεύγη και δεν απέχουν εξίσου από το όσμιο. Αντιδρά με τα πιο πολλά συστατικά των κυττάρων, ακινητοποιεί τις ενζυμικές αντιδράσεις, σταθεροποιεί τη λεπτή δομή και είναι συγχρόνως και χρωστική, επειδή ο μεγάλος ατομικός αριθμός του οσμίου προκαλεί σημαντική αύξηση της ηλεκτρονικής πυκνότητας. Το τετροξειδίο του οσμίου αντιδρά με τα βιομόρια ως εξής: Αντιδρά με τις πρωτεΐνες αφού ανάγεται από τις ομάδες SH και SS, αντιδρά με τα αμινοξέα τρυπτοφάνη και ιστιδίνη σχηματίζοντας γέφυρες μεταξύ των μορίων χωρίς όμως να διατηρεί μεγάλο ποσοστό των πρωτεϊνών του κυττάρου. Εισχωρεί σε βάθος 0,25 mm μέσα στους ιστούς με ταχύτητα 8 $\mu\text{m}/\text{min}$. Το OsO_4 είναι αδρανές στο DNA και το RNA, ανάγεται από τους διπλούς δεσμούς των ακόρεστων λιπαρών οξέων σχηματίζοντας διεστέρες με διασύνδεση γειτονικών λιπιδικών μορίων, αλλά δεν είναι βέβαιο αν αντιδρά με τους πολυσακχαρίτες.

Στην παρούσα εργασία πραγματοποιήθηκαν τομές στους ανθικούς ιστούς με ανοξειδωτο ξυράφι ανατομίας διαχωρίζοντας επιφάνειες εμβαδού περίπου 4 mm^2 . Τα σημεία τομής επιλέχθηκαν έτσι ώστε να διαχωριστούν τα υπό μελέτη τέπαλα, πέταλα και σέπαλα σε βάση και κορυφή. Επόμενο κριτήριο επιλογής των σημείων τομής αποτέλεσε ο χρωματικός διαχωρισμός μεταξύ λευκών και έγχρωμων περιοχών, όπου αυτές παρατηρούνται. Οι ιστοί βυθίζονται για στο παρασκευασθέν διάλυμα γλουταρικής αλδεϋδης (3%) για 2 h. Ακολουθεί ξέπλυμα των ιστών με ρυθμιστικό φωσφορικό διάλυμα τρεις φορές, με ανανέωση του διαλύματος κάθε 30 min. Για την ολοκλήρωση του σταδίου της στερέωσης, το φυτικό υλικό τοποθετείται για μεταστερέωση στο διάλυμα OsO_4 (1%) για 12 h σε θερμοκρασία 4°C. Στη συνέχεια οι ανθικοί ιστοί ξεπλένονται με ρυθμιστικό διάλυμα τρεις φορές, με ανανέωση του διαλύματος κάθε 30 min.

Τη χημική μονιμοποίηση ακολουθεί αφυδάτωση, δηλαδή αντικατάσταση των μορίων νερού του μονιμοποιημένου βιολογικού υλικού από ένα μέσο αφυδάτωσης, συνήθως αιθυλικής αλκοόλης ή ακετόνης. Στο στάδιο αυτό μπορεί επίσης να προκληθούν τεχνητές αλλοιώσεις, να χαθούν μακρομόρια ή να συμπυκνωθεί πυρηνικό υλικό και κυρίως DNA. Στην διαδικασία που ακολουθήθηκε για την λήψη τομών με μικροτόμο και παρατήρηση στο οπτικό μικροσκόπιο, ως μέσο αφυδάτωσης χρησιμοποιήθηκε ακετόνη. Το υλικό βυθίζεται σε διαλύματα ακετόνης αυξανόμενης συγκέντρωσης (70%, 90%, 100%, δύο φορές από 100% ακετόνη, από 1 h σε κάθε διάλυμα). Οι σωλήνες Eppendorf με το βυθισμένο υλικό σε 100% ακετόνη τοποθετούνται σε δοχείο με CuSO_4 , για διατήρηση άνυδρων συνθηκών. Ακολουθεί η αντικατάσταση του μέσου αφυδάτωσης από το μέσο έγκλισης, το οποίο τελικά θα πολυμεριστεί δίνοντας ένα συμπαγές «μπλοκ» από το οποίο μπορούν να γίνουν λεπτές τομές. Υλικά έγκλισης είναι συνήθως διεποξείδια, πολύ-αρυλ-εστέρες της γλυκερίνης που έχουν ακραίες εποξυ-ομάδες. Αυτά τα υλικά πολυμερίζονται με τη βοήθεια ουσιών σύζευξης σε θερμοκρασία 37-60°C. Το υλικό έγκλισης (ρητίνη) είναι συνήθως σταθερό στη δέσμη των

ηλεκτρονίων και αδρανές στις χρωστικές και τις ιστοχημικές αντιδράσεις. Στην παρούσα διατριβή ως μέσο έγκλισης χρησιμοποιήθηκε η ρητίνη SPURR (Serva). Το μείγμα της ρητίνης αποτελείται από τέσσερα μονομερή (ERL, DER, NSA και S-1) και η παρασκευή του γίνεται με ανάμειξη 10 g ERL, 6 g DER, 26 g NSA και 0,4 g S-1. Τα συστατικά προστίθενται σταδιακά και ανακατεύονται καλά πριν την προσθήκη του επόμενου. Το τελικό μίγμα αναδεύεται για μερικές ώρες στο μαγνητικό αναδευτήρα πριν χρησιμοποιηθεί. Το προπυλενοξείδιο είναι ο καταλληλότερος διαλύτης των ρητινών εμπότισης, οπότε το αφυδατωμένο πλέον υλικό που βρίσκεται βυθισμένο σε διάλυμα ακετόνης 100%, τοποθετείται σε προπυλενοξείδιο. Ο συγκεκριμένος διαλύτης αφαιρεί το αφυδατικό μέσο κατόπιν δύο επαναλήψεων της εμβάπτισης διάρκειας 30 min η κάθε μία. Το πειραματικό υλικό τοποθετείται σε διάλυμα 1:1 προπυλενοξειδίου/ρητίνης για 24 h σε μισάνοιχτους σωλήνες Eppendorf, μέσα σε ξηραντήρα και σε θερμοκρασία δωματίου. Με αυτό τον τρόπο αυξάνεται σταδιακά η συγκέντρωση της ρητίνης, αφού το προπυλενοξείδιο, το οποίο χρησιμοποιείται ως διαλύτης, είναι ιδιαίτερα πτητικό και σταδιακά εξατμίζεται. Στη συνέχεια το πειραματικό υλικό τοποθετείται σε καθαρή ρητίνη, υπό συνεχή ανάδευση για 5 h. Μετά το πέρας της ανάδευσης το υλικό τοποθετείται σε δισκία γεμάτα με ρητίνη, τα οποία τοποθετούνται σε κλίβανο υπό θερμοκρασία 65°C για 48 h.

2.5. Τμήση και χρώση του υλικού

Η πολυμερισμένη ρητίνη έχει εισχωρήσει σε όλο τον χώρο των κυττάρων όπου προηγουμένως υπήρχε νερό (50-95%) και έτσι παράγονται με χρήση μικροτόμου λεπτές τομές πάχους 1-2 μm χρησιμοποιώντας τη μηχανική προώθηση της ράβδου. Οι τομές πραγματοποιούνται με την χρήση γυάλινων ράβδων τριγωνικού σχήματος. Στην παρούσα εργασία χρησιμοποιήθηκε ο υπερμικροτόμος Ultratome III (LKB) και για τον σχηματισμό των μαχαιριών χρησιμοποιήθηκε μαχαιροτόμος της ίδιας εταιρίας. Οι τομές συλλέγονται και τοποθετούνται σε αντικειμενοφόρο πλάκα, όπου προστίθεται χρώση. Η παρατήρηση των ιστών στην παρούσα διατριβή πραγματοποιήθηκε με χρήση διαλύματος 1% κυανού της τολουιδίνης (Toluidin blue) σε 1% υδατικό διάλυμα βόρακα με ήπια θέρμανση της αντικειμενοφόρου κατά τη διάρκεια της χρώσης. Το κυανό της τολουιδίνης χρησιμοποιείται ως γενική χρωστική παρατήρησης φυτικών παρασκευασμάτων που έχουν προετοιμαστεί για παρατήρηση σε οπτικό και ηλεκτρονικό μικροσκόπιο. Χρησιμοποιήθηκε επίσης 0,5 % διαλύματος σαφρανίνης. Η σαφρανίνη είναι ένα αντιδραστήριο που χρησιμοποιείται για την χρώση των κυτταρικών τοιχωμάτων, τα οποία χρωματίζονται κόκκινα.

Οι παραπάνω διαδικασίες, αν συγκριθούν με την παρατήρηση τομών που πραγματοποιήθηκαν σε νωπό υλικό με το χέρι, κοστίζουν σε χρόνο και υλικά. Αν ένα στάδιο από αυτά που αναφέρονται παραπάνω δεν γίνει με ευνοϊκές συνθήκες για τους ιστούς, τότε

στο τελικό αποτέλεσμα υπάρχουν τεχνητές αλλοιώσεις. Κατά αυτόν τον τρόπο παρέχεται όμως σταθερότητα στο πάχος των τομών και ακρίβεια για την λήψη καθαρότερων εικόνων και καταγραφή των λεπτομερειών. Ένα ακόμη πλεονέκτημα της στερέωσης του υλικού αποτελεί η δυνατότητα αποθήκευσης των εγκλισμένων δειγμάτων για μετέπειτα χρήση, γεγονός πολύ σημαντικό για την μελέτη ανθέων, τα οποία παρουσιάζονται για συγκεκριμένες χρονικές περιόδους στην φύση και περιορίζουν το διάστημα πειραματισμού με νωπό υλικό σε 1-2 μήνες.

2.6. Οπτικό μικροσκόπιο

Ως φωτονικά ή οπτικά αναφέρονται τα μικροσκόπια που χρησιμοποιούν το τμήμα του ηλεκτρομαγνητικού φάσματος που είναι ορατό. Η ιστορία του μικροσκοπίου ξεκινά από τον 17ο αι. Όμως, στον 20ο αι. το απλό και πρωτόγονο μικροσκόπιο με το μοναδικό φακό εξελίχθηκε σε όργανο με πολλούς φακούς και πολλές δυνατότητες (Μαργαρίτης et al, 2004). Ωστόσο, οι κατασκευαστές των φακών, οι μικροσκοπιστές και οι γνώστες της θεωρίας της οπτικής κατάλαβαν ότι υπάρχει κάποιο όριο στις λεπτομέρειες που μπορεί να αποκαλύψει το οπτικό μικροσκόπιο. Στο οπτικό μικροσκόπιο χρησιμοποιούνται δύο συστήματα φακών. Το πρώτο (ο αντικειμενικός φακός) δημιουργεί ένα πραγματικό, μεγεθυμένο είδωλο στο εσωτερικό του κυλινδρικού περιβλήματος (σωλήνα) του οργάνου. Το δεύτερο (ο προσοφθάλμιος φακός) σχηματίζει ένα τελικό μεγεθυμένο φανταστικό είδωλο (Young 1994). Η μεγέθυνση ενός οπτικού μικροσκοπίου δίνεται από το γινόμενο των εγκάρσιων μεγεθύνσεων του προσοφθάλμιου και του αντικειμενικού φακού. Υπάρχει μια μέγιστη χρήσιμη μεγέθυνση που είναι συνάρτηση του διακριτικού ορίου του οργάνου και ορίζεται ως η ικανότητά του να διακρίνει δυο σημειακές φωτεινές πηγές που βρίσκονται πολύ κοντά η μία με την άλλη. Η διακριτική ικανότητα (d) μιας οπτικής διάταξης εξαρτάται από το μήκος κύματος της ακτινοβολίας και το δείκτη διάθλασης του μέσου που παρεμβάλλεται μεταξύ φακού και αντικειμένου. Η διακριτική ικανότητα του οπτικού μικροσκοπίου δεν μπορεί να ξεπεράσει τα $d = 200 \text{ nm}$ και η "χρήσιμη μεγέθυνση" δεν ξεπερνά την τιμή $1600 \times$.

Το φως εστιάζεται πάνω στο δείγμα μέσω του συγκεντρωτικού φακού και στη συνέχεια συλλέγεται από τον αντικειμενικό φακό του μικροσκοπίου. Το αριθμητικό άνοιγμα ορίζεται από τη γωνία του κώνου του φωτός που εισέρχεται στον αντικειμενικό φακό και από τον συντελεστή διάθλασης του μέσου (που συνήθως είναι αέρας ή κεδρέλαιο) (Cooper & Hausman 2011). Ο δείκτης διάθλασης του υλικού κατασκευής των φακών είναι 1,512. Η απόσταση αντικειμένου-μετώπου φακού ταυτίζεται με την εστιακή απόσταση του φακού και είναι αντιστρόφως ανάλογη με τη μεγέθυνση (Μαργαρίτης et al. 2004). Οι αντικειμενικοί φακοί είναι τα πιο σημαντικά εξαρτήματα του συστήματος σχηματισμού εικόνας του μικροσκοπίου γιατί από αυτούς εξαρτάται η τελική διακριτική ικανότητα και η αρχική

μεγέθυνση. Στους φακούς μεγάλης μεγέθυνσης παρεμβάλουμε μέσο που λέγεται κεδρέλαιο με $n = 1,512$. Ο μεγαλύτερος ελαιοκαταδυτικός φακός έχει μεγέθυνση 100x.

Η παρατήρηση των τομών των ανθέων έλαβε χώρα με τη χρήση του οπτικού μικροσκοπίου Zeiss AxioPlan II, υψηλής διακριτικής ικανότητας, του Τομέα Βοτανικής. Η λήψη των εικόνων πραγματοποιήθηκε με ψηφιακή φωτογραφική μηχανή (Zeiss AxioCam MRc5) προσαρτημένη στο μικροσκόπιο με ακόλουθη αποθήκευση αυτών σε ηλεκτρονικό υπολογιστή συνδεδεμένο με το σύστημα παρατήρησης. Η επεξεργασία των εικόνων πραγματοποιήθηκε με την χρήση του λογισμικού AxioVision Rel 4.4 της κατασκευάστριας εταιρίας. Το μικροσκόπιο αυτό διαθέτει προσοφθάλμιους φακούς μεγέθυνσης 10x και αντικειμενικούς φακούς μεγεθύνσεων 20X x, 40X x και 100X x. Παρατηρήσεις πραγματοποιήθηκαν σε νωπά και μόνιμα παρασκευάσματα.

2.7. Ξήρανση κρίσιμου σημείου (critical point drying)

Η παρατήρηση στο ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης προϋποθέτει ότι το παρασκεύασμα έχει περάσει από τις φάσεις ξήρανσης και στην συνέχεια κάλυψης με Au-Pd για να γίνει αγωγίμο. Η πρώτη φάση μπορεί να γίνει μόνο με ξήρανση στον αέρα, όταν το παρασκεύασμα είναι ανθεκτικό σε μεταβολές επιφανειακής τάσης. Σε όλες τις άλλες περιπτώσεις, όπου το υλικό περιέχει ποσότητα νερού, τότε η διαδικασία που ακολουθείται είναι η εξής: Μονιμοποίηση με γλουταρική αλδεϋδη, OsO_4 και αφυδάτωση όπως περιγράφηκε παραπάνω. Στην παρούσα εργασία, στα παρασκευάσματα που προορίζονταν για παρατήρηση με το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης ή το μικροσκόπιο ατομικής διακριτικότητας, χρησιμοποιήθηκε ως μέσο αφυδάτωσης αιθυλική αλκοόλη αντί ακετόνης. Την αφυδάτωση ακολουθεί αντικατάσταση της αλκοόλης με υγρό CO_2 σε συσκευή ξήρανσης με τη μέθοδο κρίσιμου σημείου. Χρησιμοποιήθηκε η συσκευή Bal-tec CPD 030 του Εργαστηρίου Ηλεκτρονικής Μικροσκοπίας του Τμήματος Βιολογίας του Πανεπιστημίου Κρήτης. Το υλικό τοποθετείται στον θάλαμο της συσκευής, όπου σε μικρό χρονικό διάστημα γεμίζει με υγρό CO_2 . Στη συνέχεια με κατάλληλους χειρισμούς εξαερώνεται το CO_2 , που με αργό ρυθμό αφήνεται να διαρρεύσει έξω από το θάλαμο. Έτσι οι δομές παρατηρούνται αναλλοίωτες χωρίς τις καταστρεπτικές επιπτώσεις της επιφανειακής τάσης όπως αυτές εκδηλώνονται κατά την ξήρανση του δείγματος στον αέρα. Το τελευταίο στάδιο της διαδικασίας περιλαμβάνει την τοποθέτηση του υλικού σε ειδικούς υποδοχείς και την κάλυψή του με στρώμα Au-Pd πάχους 10-50 nm σε ειδική συσκευή που λειτουργεί υπό κενό. Στην παρούσα διατριβή τα ανθικά δείγματα καλύφθηκαν με στρώση Au πάχους 20 nm σε συσκευή sputter coater Bal-tec SCP 050 του ίδιου εργαστηρίου.

2.8. Ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης (SEM)

Το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης κατασκευάστηκε από την ανάγκη παρατήρησης και χημικής ανάλυσης επιφανειών, όπως αυτή προέκυπτε από την πρόοδο των επιστημονικών ερευνών (Μαργαρίτης et al. 2004). Παράγει καλά εστιασμένες εικόνες με μεγάλη λεπτομέρεια. Το SEM στηρίζεται στην αρχή λειτουργίας ενός καθοδικού σωλήνα και περιέχει πηνία για απόκλιση της δέσμης ηλεκτρονίων η οποία σαρώνει την επιφάνεια του παρασκευάσματος. Τα ηλεκτρόνια που εκπέμπονται από την πηγή εστιάζονται στο παρασκεύασμα αφού περάσουν από την άνοδο, το συγκεντρωτικό φακό, τον αντικειμενικό φακό αφού υποστούν περιοδική απόκλιση με την επίδραση του πεδίου των πηνίων απόκλισης. Η αλληλεπίδραση των ηλεκτρονίων με το παρασκεύασμα μπορεί να έχει ως αποτέλεσμα α) την ανάκλαση των ηλεκτρονίων αυτών, β) την έξοδο ηλεκτρονίων από την επιφάνεια του παρασκευάσματος, και γ) την ελευθέρωση ηλεκτρομαγνητικής ακτινοβολίας που χαρακτηρίζει τη σύσταση του παρασκευάσματος.

Η συλλογή των πληροφοριών αυτών, που γίνεται με κατάλληλους ανιχνευτές, διαμορφώνει την ηλεκτρονική δέσμη ενός καθοδικού σωλήνα. Τα δευτερογενή ηλεκτρόνια, που προέρχονται από την επιφάνεια του παρασκευάσματος έχουν μικρή σχετικά ενέργεια που σχετίζεται με τη τοπογραφία του. Αυτά τα δευτερογενή ηλεκτρόνια συλλέγονται και στέλνονται σαν ένα ηλεκτρονικό σήμα μέσω ενός ενισχυτή εικόνας σ' ένα καθοδικό σωλήνα όπου γίνεται η παρατήρηση και η φωτογράφιση του δείγματος. Για να παραχθούν δευτερογενή ηλεκτρόνια από την επιφάνεια του δείγματος, αυτό θα πρέπει να είναι αγωγίμο. Επειδή τα βιολογικά παρασκευάσματα δεν είναι αγωγίμα γίνεται επικάλυψη με στρώμα Au-Pd (πάχους περίπου 10 nm), που όμως αυξάνει το πραγματικό μέγεθος των λεπτομερειών. Το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο επιτυγχάνει πολύ καλύτερη διακριτική ικανότητα σε σχέση με το φωτονικό μικροσκόπιο (Cooper & Hausman 2011). Η διακριτική ικανότητα ενός ηλεκτρονικού μικροσκοπίου σάρωσης περιορίζεται από τη διάμετρο της δέσμης ηλεκτρονίων σάρωσης και από τους κόκκους του υλικού κάλυψης (Au-Pd). Στα συμβατικά όργανα αυτού του είδους είναι της τάξης των 2,5 nm. Έχει πραγματοποιηθεί θεαματική βελτίωση του διακριτικού ορίου στα 0,6 nm χρησιμοποιώντας ψυχρή κάθοδο (πηγή) ηλεκτρονίων και μαγνητικούς φακούς υψηλής ποιότητας.

Οι εικόνες των επιφανειών των υπό μελέτη ανθέων ελήφθησαν στο Εργαστήριο Ηλεκτρονικής Μικροσκοπίας του Τμήματος Βιολογίας του Πανεπιστημίου Κρήτης σε μικροσκόπιο JEOL JSM-6390LV με αποθήκευση των ηλεκτρονιογραφιών μέσω ειδικού λογισμικού στον συνδεδεμένο με το SEM υπολογιστή.

2.9. Μικροσκόπιο ατομικής διακριτικότητας (AFM)

Το μικροσκόπιο ατομικής διακριτικότητας (Atomic Force Microscopy, AFM) αναπτύχθηκε για τη μελέτη επιφανειών σε ατομική κλίμακα (Binnig et al. 1985). Το AFM στηρίζεται σε μια τεχνική σάρωσης για να παράγει τρισδιάστατες εικόνες των επιφανειών πολύ υψηλής ανάλυσης. Το μικροσκόπιο ατομικής διακριτικότητας στηρίζεται στην αρχή της άντλησης ποικιλίας πληροφοριών από επιφανειακά αγώγιμα στρώματα του παρασκευάσματος με τη βοήθεια της αντίστοιχης ποικιλίας ηλεκτρονίων που σαρώνουν την επιφάνεια δημιουργώντας ισχυρό ηλεκτρικό πεδίο (Μαργαρίτης et al. 2004). Η ανάλυση του οργάνου φτάνει μεγέθη 0,1 nm. Το AFM, μετά από μια περίοδο αποκλειστικής χρήσης από τις επιστήμες των υλικών, χρησιμοποιείται και σε επιλεγμένα βιολογικά παρασκευάσματα.

Μια ακίδα σαρώνοντας την επιφάνεια του δείγματος αναγκάζεται και μετακινείται κατακόρυφα ανάλογα με τη μορφολογία της επιφάνειας. Οι μετακινήσεις αυτές μεταφέρονται μέσω ανακλώμενης δέσμης laser σε φωτοδίοδο. Το ρεύμα από τη φωτοδίοδο διαμορφώνει την εικόνα στην οθόνη μέσω του ηλεκτρονικού υπολογιστή. Μετρά πολύ μικρές δυνάμεις (<1 nN) μεταξύ της επιφάνειας της ακίδας του οργάνου -που βρίσκεται τοποθετημένη σε έναν εύκαμπτο βραχίονα (cantilever)- και της μελετούμενης επιφάνειας του δείγματος. Μειονεκτήματα της μεθόδου αποτελούν η μικρή ταχύτητα σάρωσης, η ανάγκη απομόνωσης από εξωτερικές δονήσεις και η ειδική προετοιμασία για υλικά που μπορεί να παραμορφωθούν από το μικροσκόπιο λόγω της δύναμης που εμφανίζεται. Δεν υπάρχει γενική μέθοδος κάθε υλικό απαιτεί ξεχωριστή μελέτη.

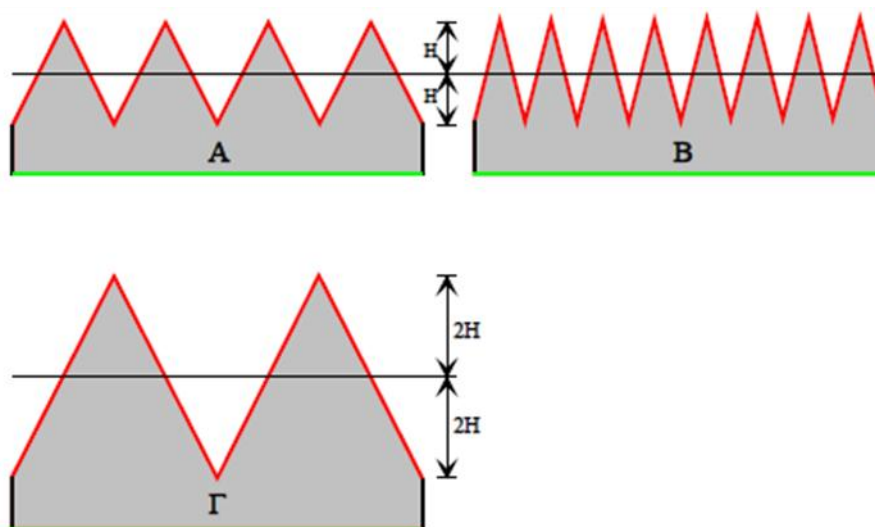
Το ανθικό υλικό είναι εύθραυστο, οπότε για την πραγματοποίηση της χαρτογράφησης του ανάγλυφου της επιφάνειάς του δεν είναι δυνατή η άμεση επαφή του νωπού υλικού με την ακίδα του μικροσκοπίου χωρίς αλλοίωση των ιστών. Το φυτικό υλικό υπόκειται σε επεξεργασία στερέωσης, αφυδάτωσης και ξήρανσης κρίσιμου σημείου, ακολουθώντας τα ίδια στάδια που περιγράφηκαν για το SEM (Αργυρόπουλος 2009). Το όργανο μέτρησης είναι AFM-Nanoscope IIIA, Veeco, USA. Χρησιμοποιήθηκε η μέθοδος Tapping mode, όπου η τοπογραφία της επιφάνειας επιτυγχάνεται προκαλώντας ελαφριές δονήσεις στην ακίδα κατά τη διάρκεια της μέτρησης. Η μέθοδος αυτή βρίσκει εφαρμογή κυρίως σε υλικά με μαλακές επιφάνειες. Το λογισμικό που χρησιμοποιήθηκε για την ανάλυση των εικόνων του μικροσκοπίου είναι το WsXM (Horcas et al. 2007).

Οι εικόνες που συλλέγονται από το AFM μπορούν να αναλυθούν αυτοματοποιημένα μέσω του WsXM. Η ανάλυση και σύγκριση των επιφανειών των ανθικών μερών πραγματοποιήθηκαν με την χρήση των παρακάτω παραμέτρων: την αδρότητα της επιφάνειας (roughness), την οριζόντια απόσταση (horizontal distance) μεταξύ διαδοχικών κορυφών του ανάγλυφου, την κατακόρυφη απόσταση (vertical distance) μεταξύ διαδοχικών κορυφών και

κοιλάδων του ανάγλυφου και την αναλογία της πραγματικής επιφάνειας (S_r : surface area ratio) (Εικόνα 2.6.2).

Η αδρότητα αποτελεί έκφραση της μεταβλητότητας των ανυψώσεων μιας επιφάνειας, δηλαδή δείχνει τη μέση απόσταση του κάθε μετρούμενου ύψους (και βάθους) της επιφάνειας από το μέσο ύψος αυτής και μετράται σε μονάδες μήκους, συνήθως nm. Ο λόγος S_r υπολογίζεται έμμεσα από την διαίρεση της επιφάνειας που έχει διαγράψει συνολικά η ακίδα του AFM κατά τη σάρωση του δείγματος προς την προβολή της στο οριζόντιο επίπεδο (Εικόνα 2.2). Ο λόγος S_r κατά αυτόν τον τρόπο αποτελεί δείκτη εκτίμησης της πραγματικής επιφάνειας του δείγματος. Η παραπάνω αναφερόμενη παράμετρος εκφράζεται ως καθαρός αριθμός. Λείες επιφάνειες εμφανίζουν $S_r \approx 1$.

Ο μετασχηματισμός Fourier αποτελεί ένα μαθηματικό εργαλείο που μπορεί να αξιοποιηθεί για την ανάλυση εικόνων (Howell 2001). Αυτό ισχύει ιδιαίτερα για την ανάλυση επαναλαμβανόμενων μοτίβων. Οι εικόνες ανάλυσης Fourier αποτυπώνουν τα επαναλαμβανόμενα μοτίβα ως στενές κορυφές, οι συντεταγμένες των οποίων περιγράφουν την περιοδικότητά τους. Ο μετασχηματισμός Fourier θεωρείται έτσι το άθροισμα ημιτονοειδών συναρτήσεων, η κάθε μία από τις οποίες περιγράφεται από μια συχνότητα, ένα πλάτος και μια φάση. Το πρόγραμμα WsXM παρέχει την δυνατότητα να μετασχηματίζει σε σειρές Fourier πολυάριθμες εγκάρσιες τομές μιας επιφάνειας μέσω αλγόριθμου.



Εικόνα 2.2. Σχεδιάγραμμα που αποδίδει την σημασία των παραμέτρων R και S_r . Το δείγμα B έχει το ίδιο R με το A ($R=H$) αλλά διπλάσιο S_r (κόκκινη / πράσινη γραμμή) από το A. Το δείγμα Γ έχει το ίδιο S_r με το A αλλά διπλάσιο R ($R=2H$) από το A (Αργυρόπουλος 2009).

2.10. Φασματοφωτόμετρο

Η καταγραφή των οπτικών ιδιοτήτων των άγονων τμημάτων των ανθέων πραγματοποιήθηκε με την χρήση φασματοφωτόμετρου Perkin Elmer Lambda 950, το οποίο λειτουργεί στο

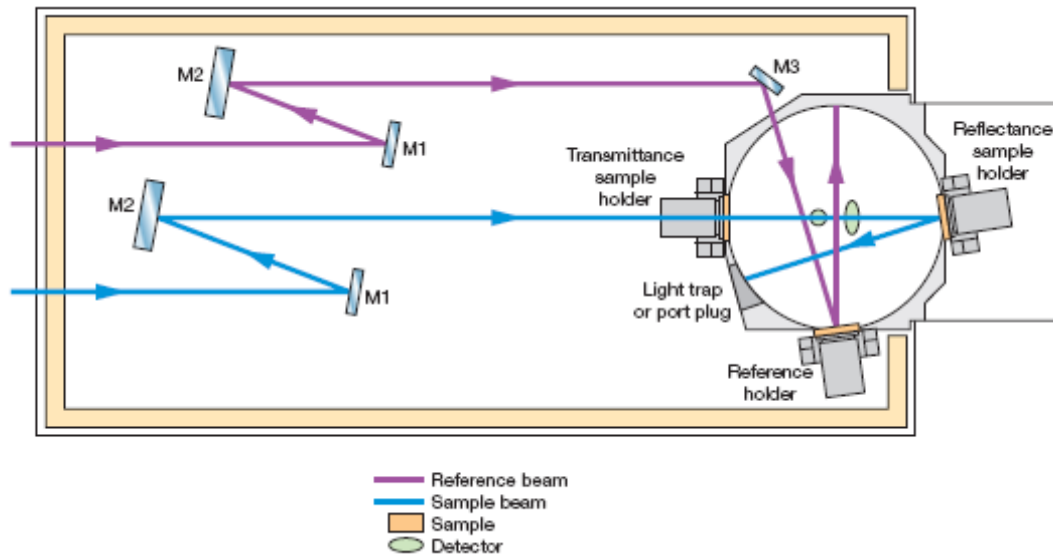
υπεριώδες, ορατό και εγγύς υπέρυθρο φάσμα (UV/Vis/NIR). Το όργανο αυτό φέρει οπτικό σύστημα διπλής δέσμης φωτός, διπλού μονοχρωμάτορα. Δύο πηγές ακτινοβολίας –μία λάμπα δευτερίου και μία λάμπα βολφραμίου-αλογόνου– χρησιμοποιούνται για να καλύψουν διαφορετικές περιοχές του φάσματος (Εικόνα 2.3). Ο φωτισμός στο NIR και το ορατό πηγάζει από την λάμπα αλογόνου, ενώ ο φωτισμός στο UV πηγάζει από την λάμπα δευτερίου. Διαδοχικοί καθρέφτες ανακλούν την ακτινοβολία προς τους μονοχρωμάτορες και ακολούθως προσπίπτουν σε φράγματα περίθλασης για την παραγωγή φάσματος. Η περιστροφική θέση των φραγμάτων περίθλασης καθορίζει το τμήμα του φάσματος που ανακλάται μέσω διαδοχικών καθρεφτών στην σχισμή εξόδου προς το δείγμα. Η δέσμη φωτός προσπίπτει στο δείγμα και έπειτα καταλήγει σε έναν ανιχνευτή, όπου χρησιμοποιείται ένας φωτοπολλαπλασιαστής στην περιοχή UV-Vis και ένας ανιχνευτής PbS χρησιμοποιείται στην NIR περιοχή.

Χρησιμοποιείται σφαίρα ολοκλήρωσης διαμέτρου 150 mm. Πρόκειται για ένα εξάρτημα που εσωτερικά επικαλύπτεται με υλικό αδρής (matt, ματ) επένδυσης (Spectralon), που διαχέει την ακτινοβολία. Αυτή η μέθοδος εξασφαλίζει ότι το φως που εισέρχεται στη σφαίρα μπορεί να σκεδαστεί ομοιόμορφα στο εσωτερικό της μέσω πολλαπλών ανακλάσεων, πριν ανιχνευθεί (Pfündel et al. 2006, Vukusic & Stavenga 2009). Η μέτρηση της ανάκλασης του νωπού υλικού λαμβάνει χώρα ως εξής: το δείγμα τοποθετείται στη σφαίρα και καταμετράται όλη η ανακλώμενη ακτινοβολία, η οποία προσπίπτει κάθετα στην επιφάνεια των ιστών. Στην περίπτωση καταγραφής της διέλευσης του δείγματος, το ανθικό υλικό τοποθετείται πριν από τη σφαίρα ολοκλήρωσης έτσι ώστε η ακτινοβολία που το διαπερνά να εισέρχεται στη σφαίρα και να καταγράφεται. Στις δύο παραπάνω περιπτώσεις χρησιμοποιείται ειδικός φακός εστίασης της δέσμης φωτός επάνω στο δείγμα. Οι ανιχνευτές βρίσκονται στο εσωτερικό της σφαίρας. Η βαθμονόμηση του οργάνου πραγματοποιείται με την χρήση λευκών κεραμικών δίσκων της κατασκευάστριας εταιρίας. Η βαθμονόμηση γίνεται τόσο ως προς τον οριζόντιο άξονα-των μηκών κύματος στα φάσματα- όσο και στον κατακόρυφο, ο οποίος σχετίζεται με τις τιμές έντασης ανακλώμενου φωτός. Το πρότυπο αναφοράς καταγράφεται ως πρότυπο ανάκλασης 100%.

Η καταγραφή των οπτικών ιδιοτήτων των υπό μελέτη ανθέων πραγματοποιήθηκε στο φάσμα 250-2500 nm. Στα σχετικά γραφήματα εμφανίζεται θόρυβος του μηχανήματος κατά την αλλαγή μονοχρωμάτορα (~850 nm) και στην περιοχή του εγγύς υπέρυθρου. Η απορρόφηση του νωπού ιστού προκύπτει έμμεσα από τις παραπάνω μετρήσεις σύμφωνα με τη σχέση:

$$\text{Απορρόφηση } A(\%) = 100 - \text{Ανάκλαση } R(\%) - \text{Διέλευση } T(\%).$$

Οι μετρήσεις αναπαραστάθηκαν σε γραφήματα με την χρήση του προγράμματος Microsoft Excel, όπου ακολούθησε λεπτομερής παρατήρηση και ανάλυση των γραφημάτων των οπτικών ιδιοτήτων του ανθικού υλικού.



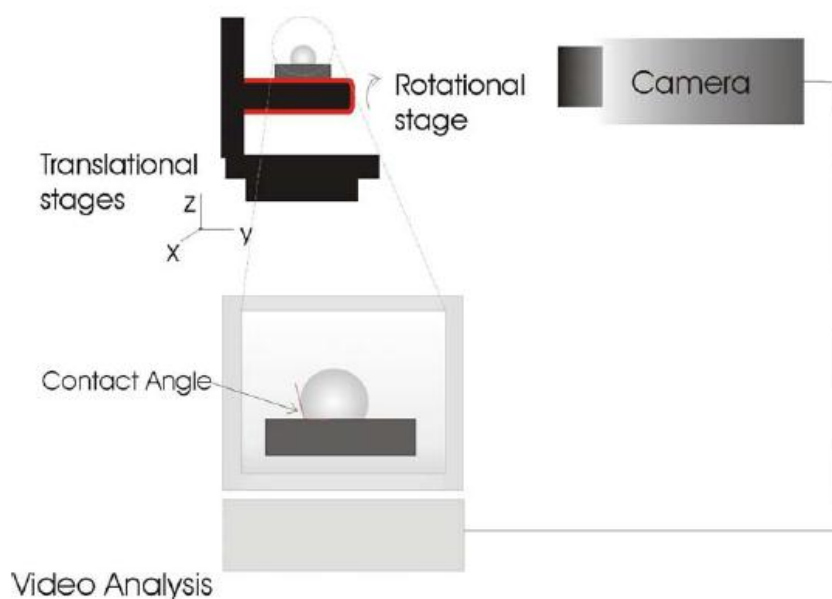
Εικόνα 2.3. Σχέδιο της οπτικής διάταξης φασματοφωτόμετρου που είναι εξοπλισμένο με σφαίρα ολοκλήρωσης (Ζορμπά 2009).

2.11. Διάταξη μέτρησης γωνιών επαφής (contact angle tension meter)

Η ‘διαβρεξιμότητα’ (wettability) μιας επίπεδης επιφάνειας εκφράζεται από την γωνία επαφής θ^0 (contact angle) μιας σταγόνας νερού στην επιφάνεια αυτή. Με την διάταξη μέτρησης των γωνιών επαφής σταγόνων υγρών σε στερεές επιφάνειες γίνεται εφικτή η μελέτη της ‘διαβρεξιμότητας’ των υπό μελέτη επιφανειών. Για μια επίπεδη επιφάνεια, η στατική γωνία επαφής είναι η κοντινότερη στην γωνία Young. Οι στατικές γωνίες επαφής λαμβάνονται από μετρήσεις στις οποίες μια σταγόνα εναποτίθεται στην επιφάνεια.

Στην παρούσα διατριβή χρησιμοποιήθηκε μία διάταξη μέτρησης γωνιών επαφής (Material Interface Associates Inc.), για τον καθορισμό της γωνίας επαφής των σταγόνων νερού με την φυτική επιφάνεια βασιζόμενη σε μια συλλογή ψηφιακών εικόνων στατικών σταγόνων. Επάνω σε ειδική μεταλλική πλάκα τοποθετείται κολλητική ταινία διπλής όψευς, στην οποία τοποθετείται το ανθικό υλικό (Εικόνα 2.4). Η σταγόνα αποτίθεται απαλά στα δείγματα χρησιμοποιώντας μικρο-σιφόνιο Transferpette-BR& (1-10μl). Οι σταγόνες έχουν όγκο 3 μL. Η διάταξη μέτρησης γωνιών επαφής είναι συνδεδεμένη με ηλεκτρονικό υπολογιστή, από τον οποίο λαμβάνονται οι εικόνες. Οι εικόνες έπειτα αναλύονται με τη βοήθεια της ειδικής εφαρμογής Brugnara του προγράμματος ImageJ (Williams et al. 2010), όπου και υπολογίζονται οι γωνίες επαφής με την προσέγγιση του καταλληλότερα εφαρμοσμένου κύκλου (Ζορμπά 2009). Η παραπάνω προσέγγιση μπορεί να χρησιμοποιηθεί με ασφάλεια για τον καθορισμό της γωνίας επαφής μεταξύ στερεής και υγρής επιφάνειας, καθώς για μικρούς όγκους των σταγόνων (<5 μl), η επίδραση των δυνάμεων της βαρύτητας είναι αμελητέες και δεν παραμορφώνεται το σχήμα της σταγόνας (Ζορμπά 2009).

Πραγματοποιήθηκαν μετρήσεις για κάθε περιοχή μελέτης των ανθικών ιστών με δεκαπέντε επαναλήψεις συνολικά. Από τον μέσο όρο των μετρήσεων των γωνιών επαφής των αντίστοιχων περιοχών, πραγματοποιήθηκαν στατιστικοί υπολογισμοί για τις διαφορές 'διαβρεξιμότητας' (wettability) μεταξύ βάσης, κέντρου και κορυφής τεπάλων, σεπάλων και πετάλων, καθώς και στην άνω και την κάτω επιφάνεια των αντίστοιχων τμημάτων. Η τιμή της γωνίας επαφής καθορίζει τον χαρακτηρισμό της επιφάνειας ως υδρόφοβη, αν έχει γωνία επαφής $\theta > 90^\circ$ και υδρόφιλη, αν έχει γωνία επαφής $\theta < 90^\circ$. Τέλος, εξετάστηκε αν τα αποτελέσματα των τιμών γωνιών επαφής συσχετίζονται με τις παραμέτρους των επιφανειών που καταγράφηκαν με το AFM.



Εικόνα 2.4. Διάταξη μέτρησης των γωνιών επαφής σταγόνων νερού με στερεές επιφάνειες (Ζορμπά 2009).

2.12. Μέτρηση υδατικού δυναμικού

Το υδατικό δυναμικό των ιστών μετρήθηκε με τη συσκευή Dew Point Microvoltmeter HR-33T (Wescor), όπου προσδιορίζεται το υδατικό δυναμικό του δείγματος χρησιμοποιώντας τη μέθοδο σημείου υγροποίησης (dew point) ή την ψυχρομετρική μέθοδο. Στα ψυχρόμετρα λαμβάνεται υπόψη το πλεονέκτημα της μεγάλης λανθάνουσας πίεσης των υδρατμών σε συνθήκες εξισορρόπησης του δείγματος (Taiz & Zeiger 2012). Το όργανο περιέχει κύκλωμα ελέγχου το οποίο διατηρεί αυτόματα την θερμοκρασία του θερμοαισθητήρα στην θερμοκρασία πήξης.

Κόπηκαν δίσκοι ανθικών ιστών διαμέτρου 6 mm και τοποθετήθηκαν σε θαλάμους δειγμάτων (sample chambers) C-52, οι οποίοι αποτελούν τους θερμοαισθητήρες (Richter 1997). Αφού τα δείγματα παραμείνουν 1,5 h στους θαλάμους με το διακόπτη λειτουργίας

(function) στην θέση ανάγνωσης (read), ακολουθείται η παρακάτω διαδικασία για την λήψη του υδατικού δυναμικού: Το εύρος (range) μέτρησης τίθεται στα 100 μvolts και ο διακόπτης λειτουργίας στην θέση ψύξης (cool) για 30 sec, ώστε το νερό να συμπυκνωθεί στην σύνδεση. Κατόπιν ο διακόπτης λειτουργίας τίθεται στην θέση του σημείου υγροποίησης (dew point), όπου η θερμοκρασία συγκλίνει στο σημείο αυτό. Ο δείκτης του οργάνου σταθεροποιείται στην τιμή αυτή, η οποία καταγράφεται σε μονάδες μV .

Η μετατροπή των αποτελεσμάτων σε μονάδες υδατικού δυναμικού (MPa) πραγματοποιείται με την κατασκευή πρότυπης καμπύλης με δείγματα διαλυμάτων της κατασκευάστριας εταιρίας. Δίσκοι διηθητικού χαρτιού διαμέτρου 6 mm απορροφούν διαλύματα γνωστής συγκέντρωσης και ακολουθείται η διαδικασία που περιγράφηκε παραπάνω για τη μέτρηση του υδατικού δυναμικού στους ιστούς. Κατόπιν πραγματοποιείται αντιστοίχιση των μετρούμενων τιμών με τις δεδομένες από δείγματα διαλυμάτων της εταιρίας για την κατασκευή πρότυπης καμπύλης και την αντιστοίχισης τιμών που αποδίδει το όργανο με τιμές υδατικού δυναμικού. Οι τιμές στην πρότυπη καμπύλη αξιοποιούνται για την καταγραφή των τιμών υδατικού δυναμικού των ανθικών ιστών. Πραγματοποιήθηκαν πέντε επαναλήψεις για κάθε ανθικό τμήμα.

2.13. Στατιστική επεξεργασία των αποτελεσμάτων

Η στατιστική επεξεργασία για τα ποσοτικά δεδομένα αφορά την διερεύνηση για το αν υπάρχουν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των δειγμάτων. Ο έλεγχος t (t-test) χρησιμοποιήθηκε για την σύγκριση των μέσων ανά δύο ομάδες δειγμάτων και ακολούθως χρησιμοποιήθηκε η ανάλυση διακύμανσης κατά ένα παράγοντα (one-way ANOVA) για τον έλεγχο της διαφοράς των διακυμάνσεων των συγκρινόμενων δειγμάτων, για $P < 0,05$. Επιπλέον διερευνήθηκε αν εκφράζεται συσχέτιση μεταξύ των παραμέτρων που περιγράφουν το μικρο-ανάγλυφο και των μετρούμενων ιδιοτήτων με γραμμική παλινδρόμηση (linear regression) και με τον συντελεστή συσχέτισης Pearson (correlation coefficient). Η επεξεργασία των δεδομένων πραγματοποιήθηκε με το πρόγραμμα SPSS (IBM, v. 21).

3. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

3.1. *Asphodelus ramosus* L.



3.1.1. Συλλογή υλικού-παρατηρήσεις στο πεδίο

Η συλλογή των ανθέων πραγματοποιήθηκε στην περιοχή της Πανεπιστημιούπολης. Τα φυτά παρατηρήθηκαν στο πεδίο ως προς τα χαρακτηριστικά της άνθισής τους για όλη την διάρκεια της ανθοφορίας, τουτέστιν τους μήνες Φεβρουάριο-Απρίλιο. Οι ανθοφόροι άξονες των φυτών ενός πληθυσμού που ανθίζουν πρώτα εμφανίζονται από τα τέλη Ιανουαρίου (Εικόνα 3.1Δ). Τα άνθη της ταξιανθίας ανοίγουν διαδοχικά, ξεκινώντας από την βάση των κλάδων, με ανοιχτά 1-2 άνθη ανά κλάδο κάθε μέρα (Εικόνα 3.1Β). Οι κορυφές των τεπάλων αρχίζουν να διαχωρίζονται από την προηγούμενη νύχτα και το πρωί πλέον (~09:00) το ώριμο άνθος είναι ανοιχτό. Ο μαρασμός του εκάστοτε άνθους ξεκινάει το απόγευμα της ίδιας ημέρας. Έτσι, ο μέσος χρόνος ζωής κάθε άνθους είναι μικρότερος από 24h. Παρατηρήθηκε ότι τις μέρες που η θερμοκρασία του περιβάλλοντος είναι χαμηλή (~10°C) και καταγράφεται βροχόπτωση, τα άνθη καθυστερούν το άνοιγμά τους και ο χρόνος ζωής τους παρατείνεται σε ~48h. Κατά τη διάρκεια των επισκέψεων στο πεδίο παρατηρήθηκαν τόσο μέλισσες-πιθανοί επικονιαστές όσο και σκαθάρια-θηρευτές που κατανάλωναν τα άνθη. Δείγμα του είδους *Asphodelus ramosus* διατηρήθηκε στο ερμπάριο του Πανεπιστημίου Αθηνών, στον τομέα Οικολογίας και Ταξινομικής, με το κωδικό όνομα UoA CR-14.



Εικόνα 3.1. Το πεδίο συλλογής του φυτού *Asphodelus ramosus*. Α. Τμήμα ενός πληθυσμού στην περιοχή του Υμηττού. Β. Τμήμα της ταξιανθίας. Γ. Επίσκεψη εντόμου στα άνθη. Δ. Αναπτυσσόμενος ανθοφόρος άξονας.

3.1.2. Χρωματόμετρο

Με το χρωματόμετρο καταγράφηκε το χρώμα των ανθέων του φυτού *Asphodelus ramosus*, όπου μετρήθηκαν ξεχωριστά οι δύο χρωματικές περιοχές των τεπάλων, η λευκή και η έγχρωμη. Για την περιγραφή του χρώματος χρησιμοποιήθηκαν οι παράμετροι του χρωματικού χώρου CIELAB L^* , a^* , b^* , όπως αυτές ορίζονται από την διεθνή επιτροπή για των φωτισμό (CIE). Επίσης αξιοποιήθηκε η παράμετρος E , η οποία εκφράζει τη συνολική διαφορά χρώματος δύο συγκρινόμενων επιφανειών. Τα αποτελέσματα από τις μετρήσεις με το χρωματόμετρο καταγράφονται στον Πίνακα 3.1.

Πίνακας 3.1. Αποτελέσματα μετρήσεων με το χρωματόμετρο. Μέση τιμή παραμέτρων $\pm$ S.E., $n=5$.

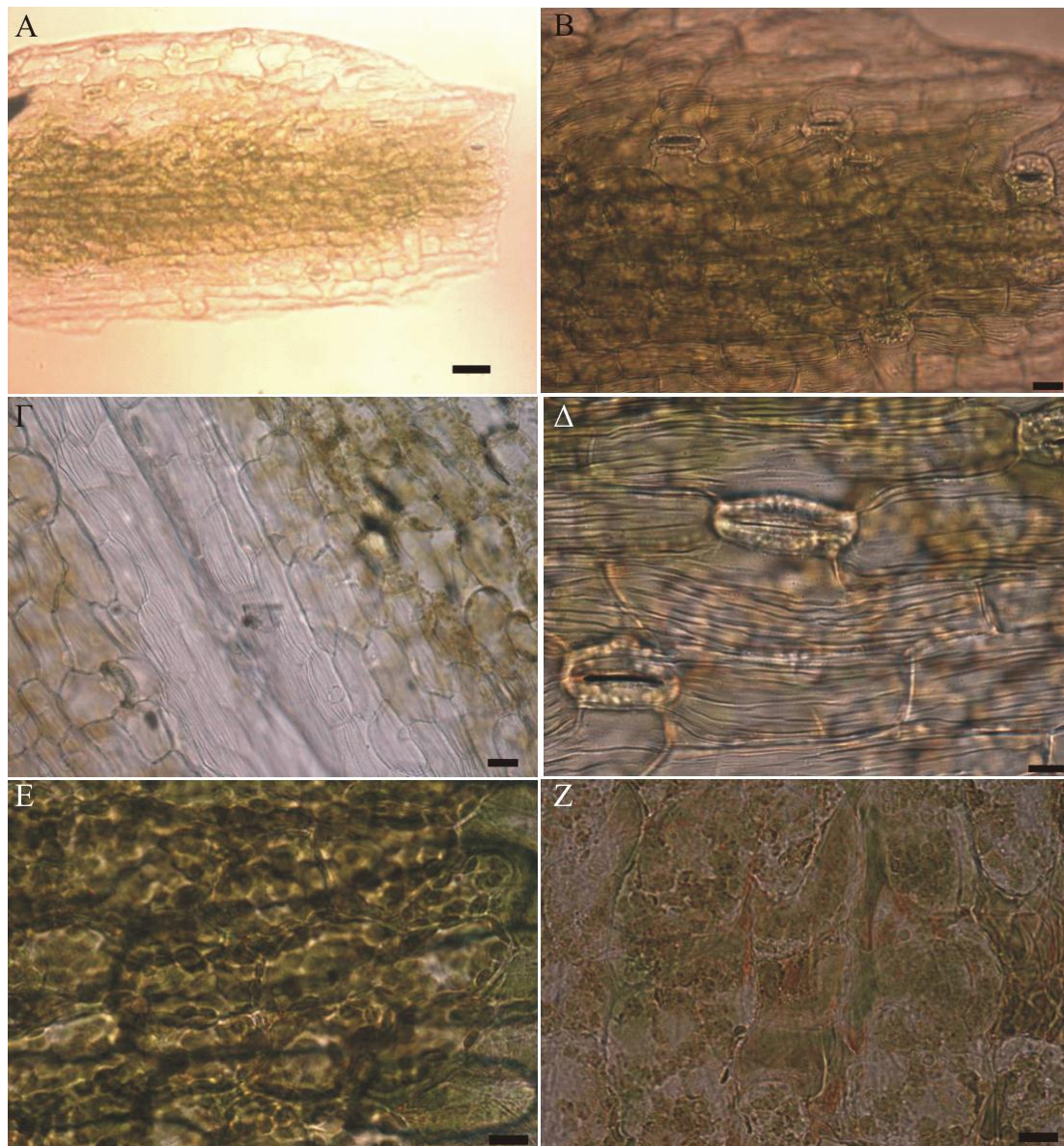
Ανθικό τμήμα	L^*	a^*	b^*	E^*
Λευκή περιοχή	$87,34 \pm 1,63$	$-1,13 \pm 0,16$	$-1,73 \pm 0,49$	$87,37 \pm 1,22$
Έγχρωμη περιοχή	$64,89 \pm 2,71$	$33,62 \pm 2,83$	$27,41 \pm 3,41$	$78,04 \pm 3,18$

Από τα αποτελέσματα φαίνεται ότι η λευκή περιοχή είναι φωτεινότερη από την έγχρωμη και οι παράμετροι χρωματικής χροιάς (a^* , b^*) παρουσιάζουν τιμές κοντά στην αρχή των αξόνων. Η έγχρωμη περιοχή εμφανίζει στον άξονα a τιμές πλησιέστερες στο ερυθρό χρώμα σε σύγκριση με το πράσινο και στον άξονα b εμφανίζει τιμές πλησιέστερες στο κίτρινο, σε σχέση με το κυανό.

3.1.3. Παρατηρήσεις με το οπτικό μικροσκόπιο

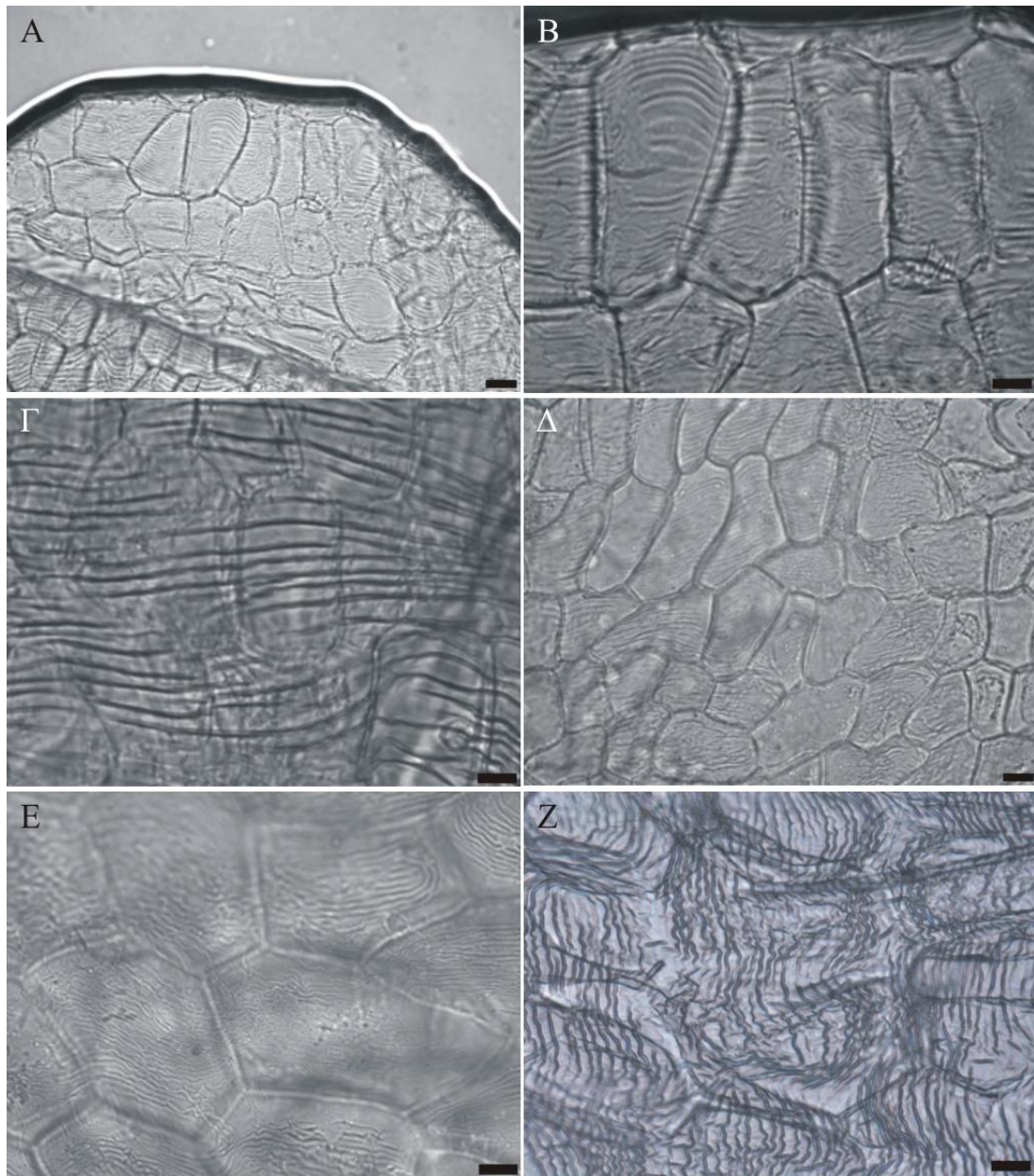
3.1.3.1. Τομές σε νωπό υλικό

Αρχικά πραγματοποιήθηκαν τομές σε νωπό υλικό με την χρήση ξυραφιού. Οι παρατηρήσεις σε νωπό υλικό συνέβαλαν στην κατανόηση των πιθανών διαφορών των συγκρινόμενων περιοχών των τεπάλων, καθώς παρέχουν άμεσα πληροφορία για την μορφολογία των ιστών. Η παρατήρηση σε νωπό υλικό έγινε χωρίς χρήση χρώσης, οπότε είναι ευδιάκριτα τα χρωματικά στοιχεία των ιστών, τα οποία προέρχονται από τις χρωστικές των πλαστιδίων και του χυμοτοπίου.



Εικόνα 3.2. Επιμήκεις τομές στην έγχρωμη περιοχή νωπών τεπάλων *Asphodelus ramosus*. Α-Β: Κάτω επιφάνεια τεπάλων. Γ: Άνω επιφάνεια. Δ: Επιμήκη επιδερμικά κύτταρα της έγχρωμης περιοχής, στην κάτω επιφάνεια των τεπάλων. Διακρίνονται στόματα. Ε-Ζ: Πλαστίδια στις κυτταρικές στοιβάδες του μεσοφύλλου. Διακρίνονται πράσινα και πορτοκαλί χρώματα από τις χρωστικές των κυττάρων. Δείκτης μεγέθους: Α: 50 μm , Β: 20 μm , Γ: 10 μm , Δ-Ζ: 10 μm .

Οι εικόνες των νωπών τεπάλων στην έγχρωμη περιοχή (Εικόνα 3.2) αποκαλύπτουν την παρουσία πολυάριθμων πλαστιδίων στα κύτταρα του μεσοφύλλου, ξεκινώντας από τις υποδερμικές στοιβάδες. Διαπιστώνεται η απουσία πλαστιδίων ή χρωστικών του χυμοτοπίου στα επιδερμικά κύτταρα. Διακρίνεται η παρουσία στομάτων στην έγχρωμη περιοχή των τεπάλων. Από την Εικόνα 3.2Α διαπιστώνεται η παρουσία στομάτων και σε ένα τμήμα της λευκής περιοχής, όμως αραιώνουν προς την περιφέρεια των τεπάλων.

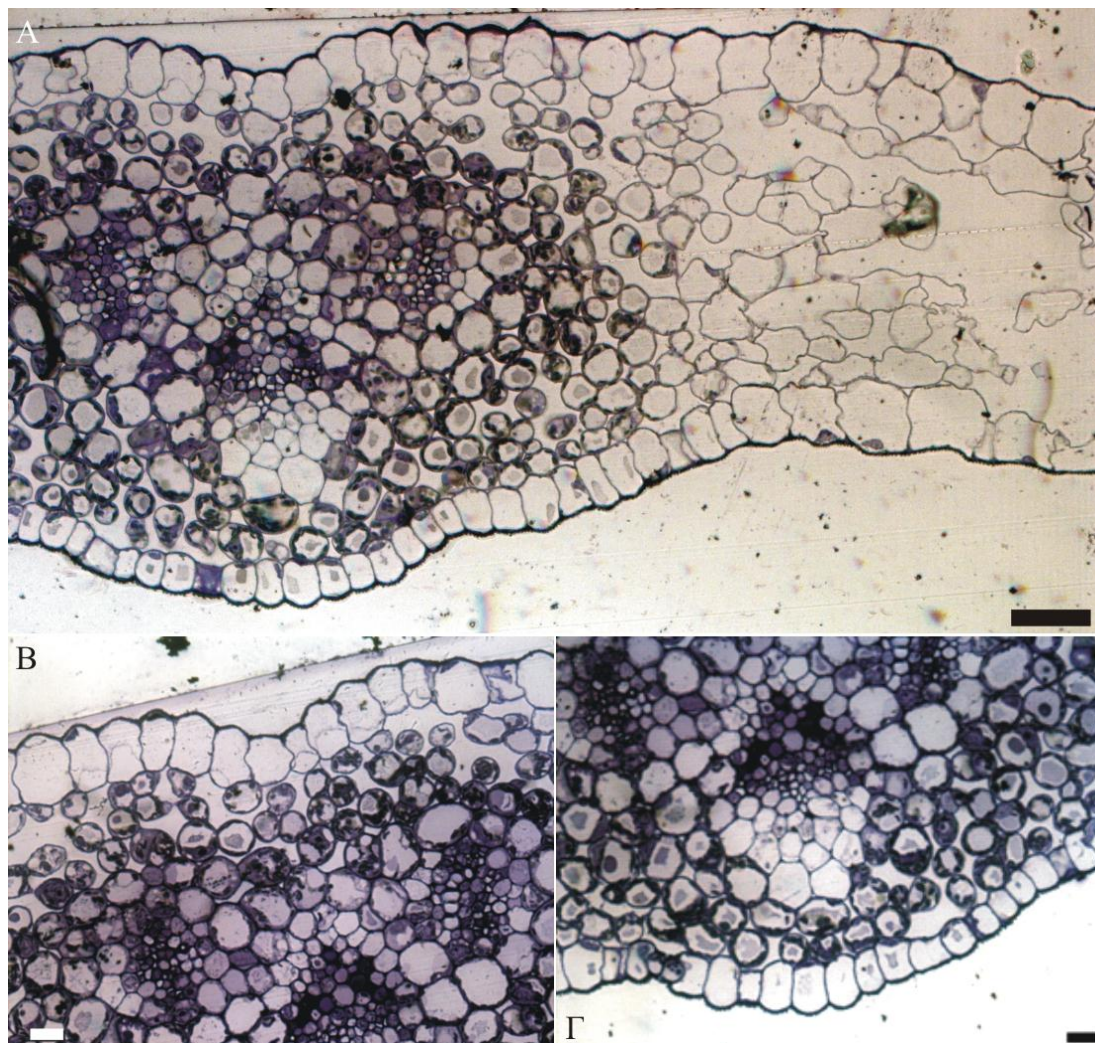


Εικόνα 3.3. Επιμήκεις τομές σε νωπά τέπαλα *Asphodelus ramosus*, λευκή περιοχή. Α-Γ: Άνω επιφάνεια. Δ-Ζ: Κάτω επιφάνεια. Διακρίνεται το εντονότερο ανάγλυφο των επιδερμικών κυττάρων. Δείκτης μεγέθυνσης: Α: 20 μm , Β, Γ: 10 μm , Δ: 20 μm , Ε, Ζ: 10 μm .

Οι εικόνες της λευκής περιοχής (Εικόνα 3.3) σε τομές νωπών τεπάλων αποκαλύπτουν το διαφορετικό σχήμα των επιδερμικών κυττάρων της περιοχής αυτής σε σύγκριση με την έγχρωμη περιοχή. Διαπιστώνεται ότι τα επιδερμικά κύτταρα της λευκής περιοχής λιγότερο επίμηκες-τετράγωνο έως πεντάπλευρο σχήμα. Επίσης διακρίνεται το ανάγλυφο των επιδερμικών κυττάρων, το οποίο φαίνεται εντονότερο στην κάτω επιφάνεια (Εικόνα 3.3Ζ) της λευκής περιοχής σε σχέση με την άνω (Εικόνα 3.3Ε).

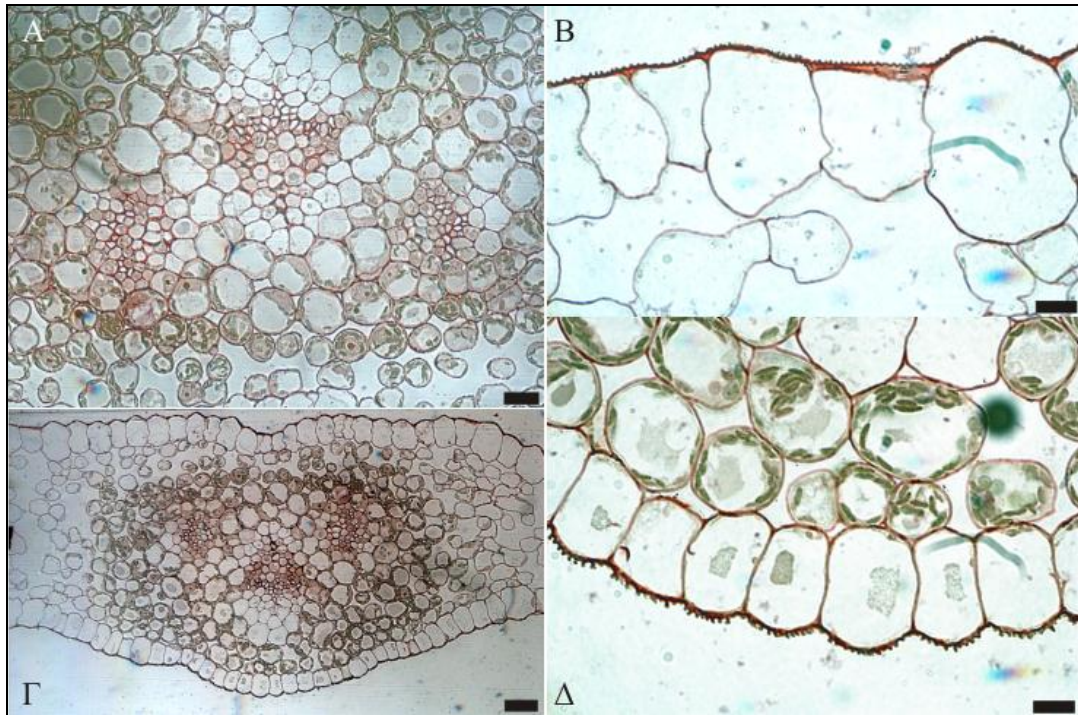
3.1.3.2. Τομές σε μονιμοποιημένο υλικό

Τα τέπαλα του φυτού *A. ramosus*, αφότου διαχωρίστηκαν ως προς τα τμήματα μελέτης και υπέστησαν επεξεργασία μονιμοποίησης και τμήσης, παρατηρήθηκαν στο οπτικό μικροσκόπιο με τη χρήση των χρώσεων κυανό της τολουιδίνης και σαφρανίνη.



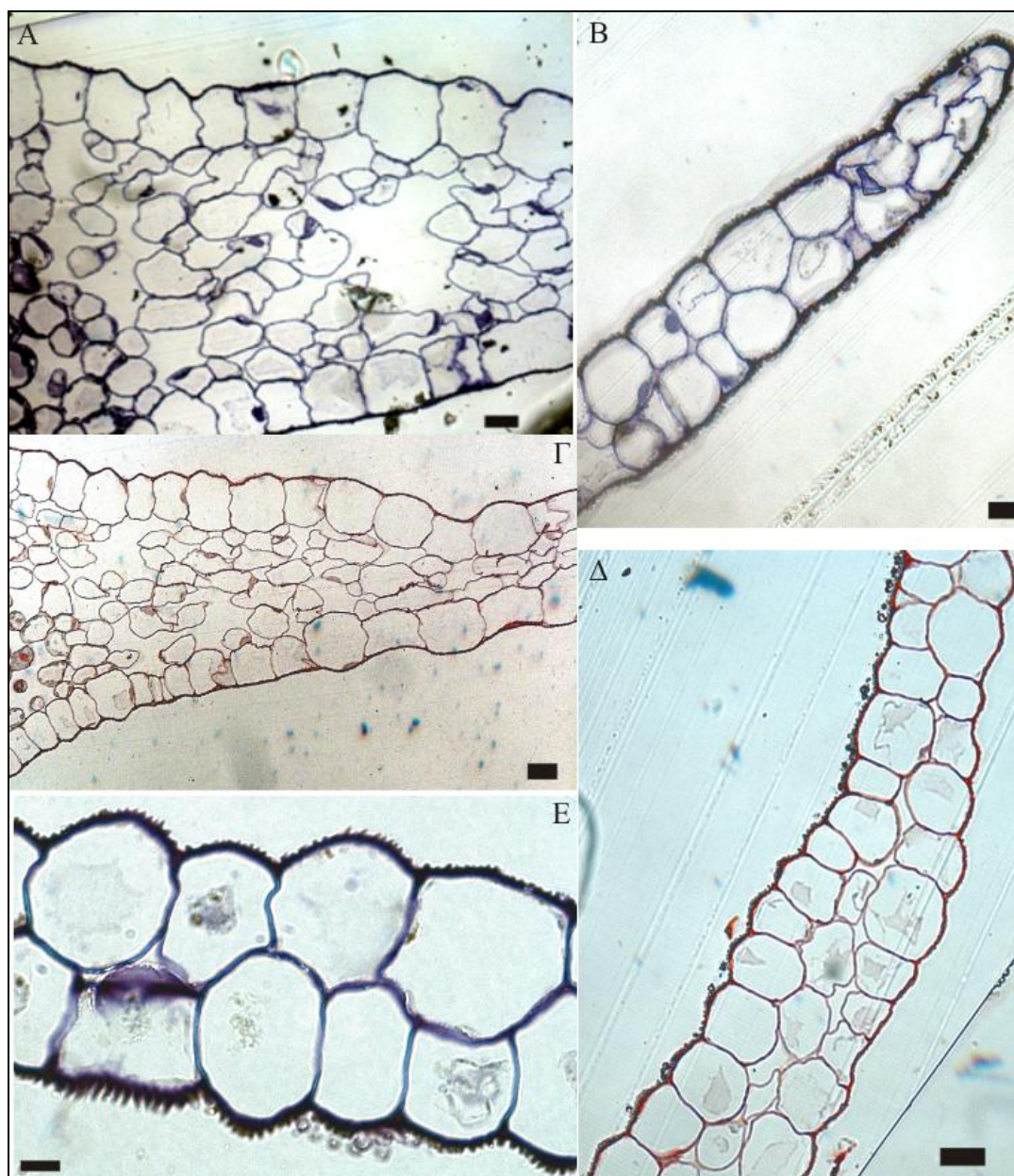
Εικόνα 3.4. Εγκάρσια τομή στο κέντρο του τεπάλου στην έγχρωμη περιοχή με χρώση κυανό της τολουιδίνης. Α: Διακρίνονται τρεις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες και μέρος της λευκής περιοχής. Β: Άνω επιδερμίδα και μέρος των κυττάρων του μεσοφύλλου. Γ: Κάτω επιδερμίδα. Διακρίνεται η παρουσία στόματος Δείκτης μεγέθυνσης: Α: 50 μm , Β: 20 μm , Γ: 20 μm .

Η έγχρωμη περιοχή (Εικόνες 3.4, 3.5) χαρακτηρίζεται από την παρουσία αγωγού ιστού, στομάτων και στις δύο επιδερμίδες και κυττάρων μεσοφύλλου που περιέχουν χρωστικές και πλαστίδια. Τα κύτταρα του μεσοφύλλου στην περιοχή γύρω από τις τρεις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες είναι πυκνά διατεταγμένα. Οι μεσοκυττάριοι χώροι παρατηρούνται στην περιφέρεια της έγχρωμης περιοχής και αυξάνονται προς την λευκή περιοχή. Διαπιστώνεται η παρουσία στομάτων τόσο στην άνω όσο και στην κάτω επιφάνεια.



Εικόνα 3.5. Εγκάρσια τομή τεφάλου στην έγχρωμη περιοχή. Χρώση με σαφρανίνη. Α: Λεπτομέρεια του αγωγού ιστού και των κυττάρων του μεσοφύλλου. Β: Άνω επιδερμίδα. Διακρίνονται οι ποικίλσεις της επιφάνειας. Γ: Η έγχρωμη περιοχή στο σύνολό της: διακρίνονται τα κύτταρα της επιδερμίδας, του μεσοφύλλου, οι τρεις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες και η αρχή της λευκής περιοχής, με τους μεγαλύτερους μεσοκυττάριους χώρους. Δ. Κάτω επιδερμίδα. Διακρίνονται οι εντονότερες ποικίλσεις σε σχέση με την άνω. Τα υποδερμικά κύτταρα περιέχουν πλαστίδια. Παρουσία μεσοκυττάριων χώρων. Δείκτης μεγέθους: Α: 10 μm , Β: 10 μm , Γ: 20 μm , Δ: 10 μm .

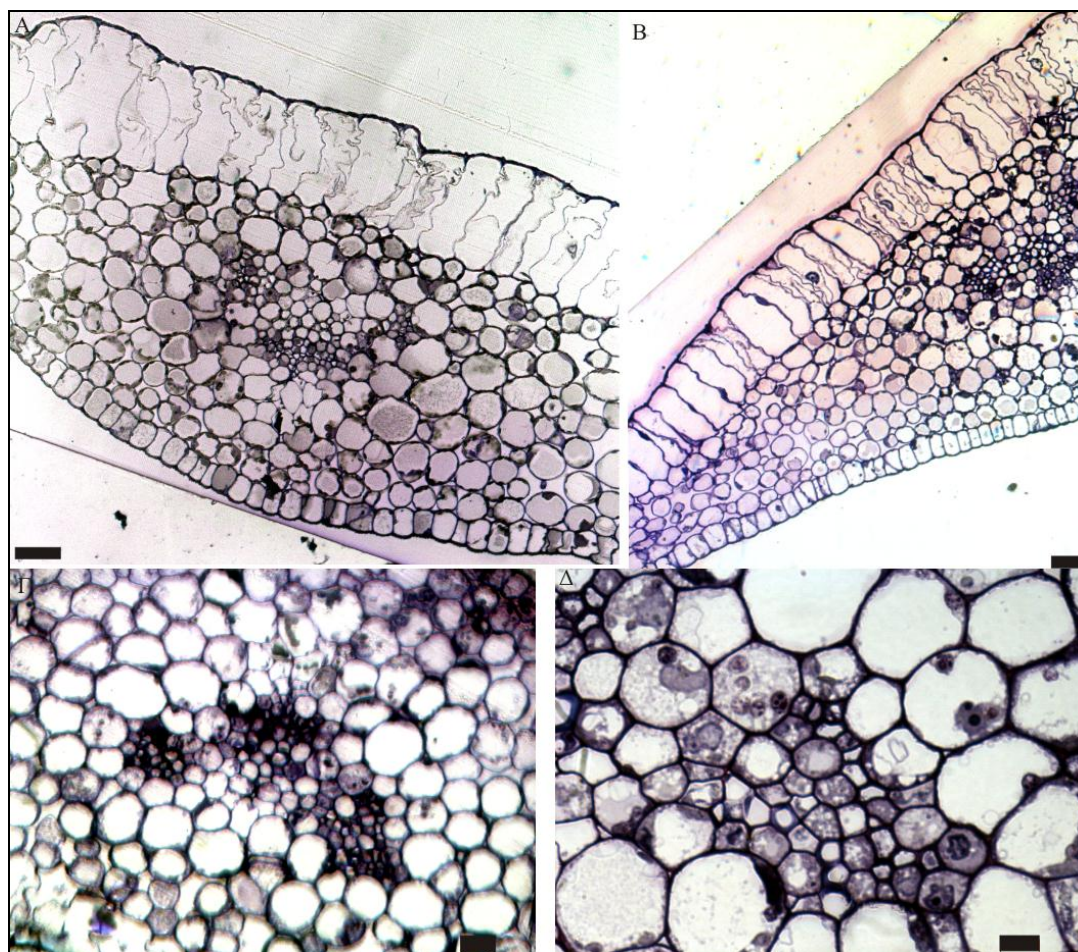
Οι εγκάρσιες τομές στην λευκή περιοχή των τεφάλων (Εικόνα 3.6) του φυτού *Asphodelus ramosus* αποκαλύπτουν την παρουσία μεγαλύτερων μεσοκυττάριων χώρων σε σχέση με την έγχρωμη περιοχή, καθώς και την μείωση του πάχους του μεσοφύλλου. Το πάχος του μεσοφύλλου ελαττώνεται προς την περιφέρεια του τεφάλου, έως ότου μηδενιστεί. Στην περιφέρεια τα τέπαλα αποτελούνται μόνο από δύο σειρές κυττάρων, των επιδερμικών (Εικόνα 3.6B). Τα κύτταρα του μεσοφύλλου δεν εμφανίζουν ενδοκυτταρικό περιεχόμενο (πλαστίδια και χρωστικές) στην λευκή περιοχή. Τα επιδερμικά κύτταρα της λευκής περιοχής των τεφάλων παρουσιάζουν ποικίλσεις, οι οποίες είναι εντονότερες στα κύτταρα της κάτω επιφάνειας σε σχέση με την άνω (Εικόνα 3.6E).



Εικόνα 3.6. Εγκάρσια τομή στη λευκή περιοχή των τεπάλων του φυτού *A. ramosus*. Χρώση με κυανό της τολουιδίνης (Α, Β, Ε) και με σαφρανίνη (Γ, Δ). Α: Αρχή της λευκής περιοχής. Διακρίνονται τα όρια με την έγχρωμη περιοχή, όπου υπάρχουν κύτταρα με πλαστίδια, ενώ αυξάνονται οι μεσοκυττάριοι χώροι. Β: Περιφέρεια τεπάλου, όπου αποτελείται από δύο σειρές επιδερμικών κυττάρων. Γ: Διακρίνεται η ελάττωση του πάχους του μεσοφύλλου προς την περιφέρεια του τεπάλου. Δ: Συνέχεια του (Γ). Διακρίνεται η μείωση του πάχους του μεσοφύλλου μέχρι την παρουσία δύο κυτταρικών σειρών (επιδερμικών). Ε: Λεπτομέρεια των δύο επιδερμικών σειρών που σχηματίζουν την περιφέρεια των τεπάλων. Διακρίνονται οι εντονότερες ποικίλσεις της κάτω επιδερμίδας. Α: 20 μm , Β: 10 μm , Γ: 20 μm , Δ: 20 μm , Ε: 10 μm .

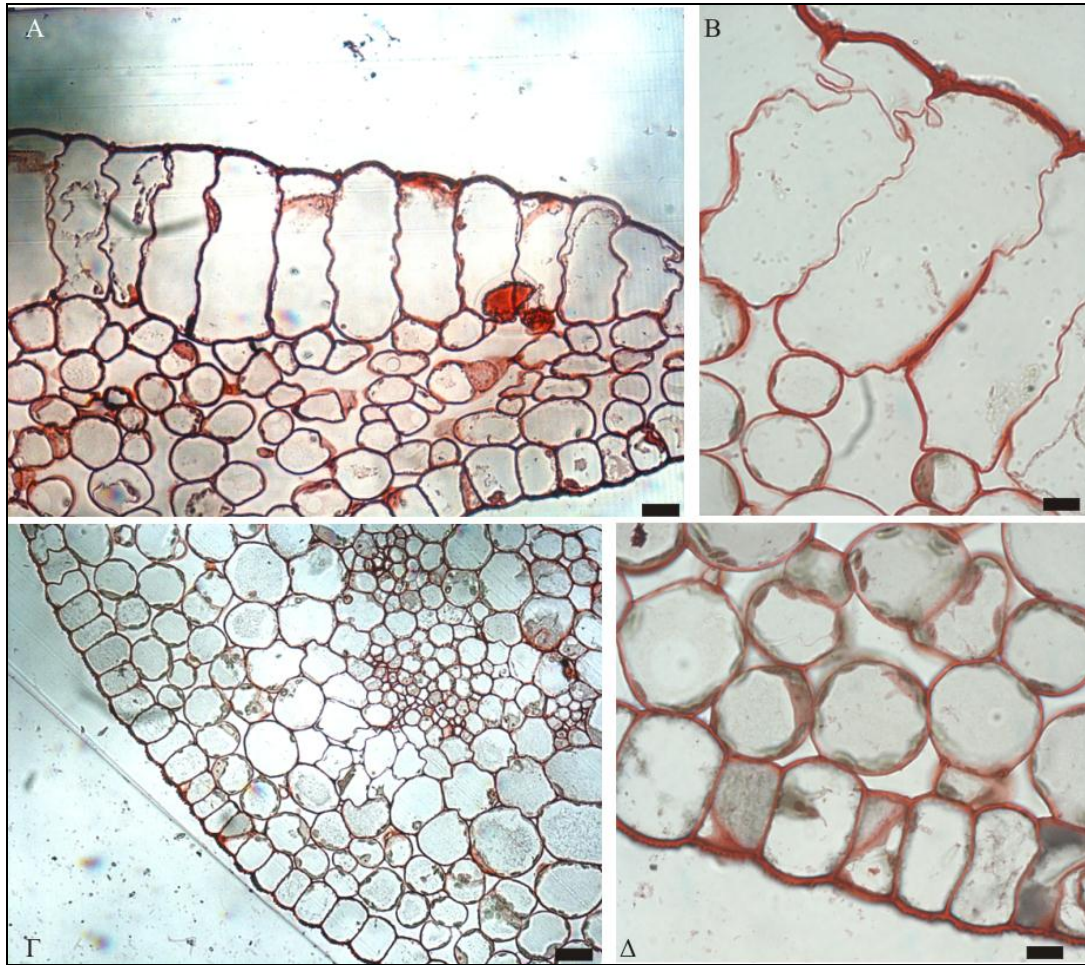
Οι εγκάρσιες τομές στη βάση των τεπάλων (Εικόνες 3.7, 3.8) του φυτού *Asphodelus ramosus* αποκαλύπτουν το διαφορετικό ύψος των κυττάρων της άνω επιδερμίδας σε σχέση τόσο με την κάτω επιδερμίδα της βάσης όσο και με την άνω επιδερμίδα στα υπόλοιπα εξεταζόμενα τμήματα των τεπάλων. Τα κύτταρα της άνω επιδερμίδας έχουν κυματοειδή αντικλινή

κυτταρικά τοιχώματα. Το εξωτερικό περικλινές τοίχωμα των κυττάρων τόσο της άνω όσο και της κάτω επιδερμίδας είναι επίπεδο προς θολωτό. (Εικόνες 3.8B, Δ). Διαπιστώνεται η μείωση του ύψους των κυττάρων της άνω επιδερμίδας προς την λευκή περιοχή (Εικόνα 3.8A).



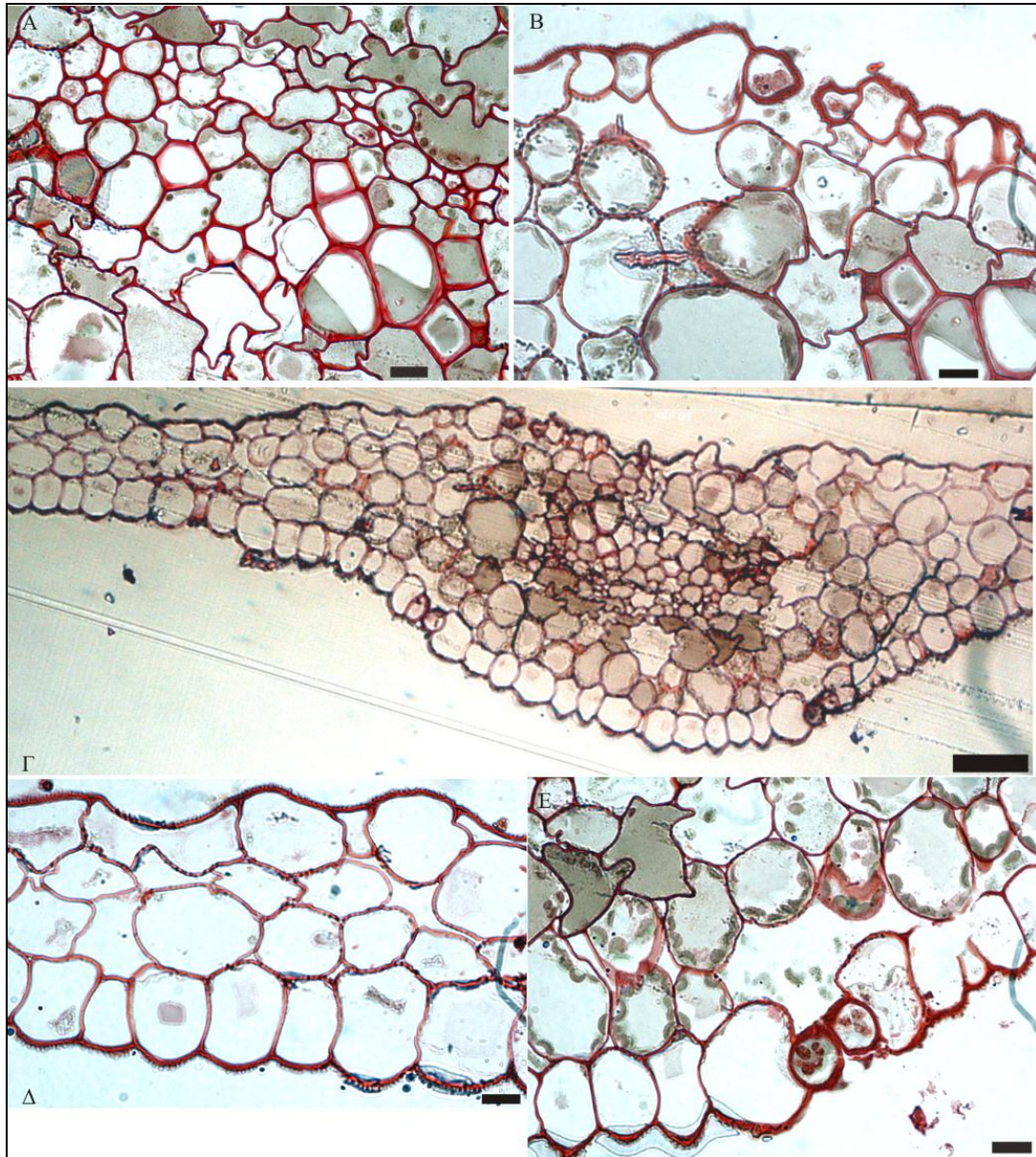
Εικόνα 3.7. Εγκάρσια τομή της βάσης των τεπάλων του φυτού *A. ramosus*. Χρώση με κυανό της τολουιδίνης. Α: Εγκάρσια τομή στο κεντρικό νεύρο. Διακρίνεται η διαφορά ύψους των κυττάρων άνω και κάτω επιδερμίδας. Β: Διακρίνεται η αρχή της λευκής περιοχής. Γ: Οι τρεις δεσμίδες του αγωγού ιστού. Δ: Λεπτομέρεια ηθμαγγειώδους δεσμίδας. Δείκτης μεγέθυνσης: Α: 50 μm , Β: 50 μm , Γ: 10 μm , Δ: 5 μm .

Οι τρεις δεσμίδες του αγωγού ιστού στην βάση των τεπάλων βρίσκονται σε κοντινότερη απόσταση μεταξύ τους σε σχέση με τις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες του κέντρου και της κορυφής.



Εικόνα 3.8. Εγκάρσιες τομές στη βάση των τεπάλων του φυτού *A. ramosus*. Χρώση με σαφρανίνη. Α: Αρχή λευκής περιοχής. Διακρίνεται η ελάττωση του πάχους του μεσοφύλλου και οι διαστάσεις των επιδερμικών κυττάρων άνω και κάτω επιφάνειας. Β: Λεπτομέρεια από κύτταρα της άνω επιδερμίδας. Γ: Κάτω επιδερμίδα και τμήμα του μεσοφύλλου με τον αγωγό ιστό. Δ: Λεπτομέρεια από την κάτω επιδερμίδα. Διακρίνονται τα πλαστίδια των κυττάρων της υποδερμικής στοιβάδας. Δείκτης μεγέθυνσης: Α: 20 μm , Β: 10 μm , Γ: 20 μm , Δ: 10 μm .

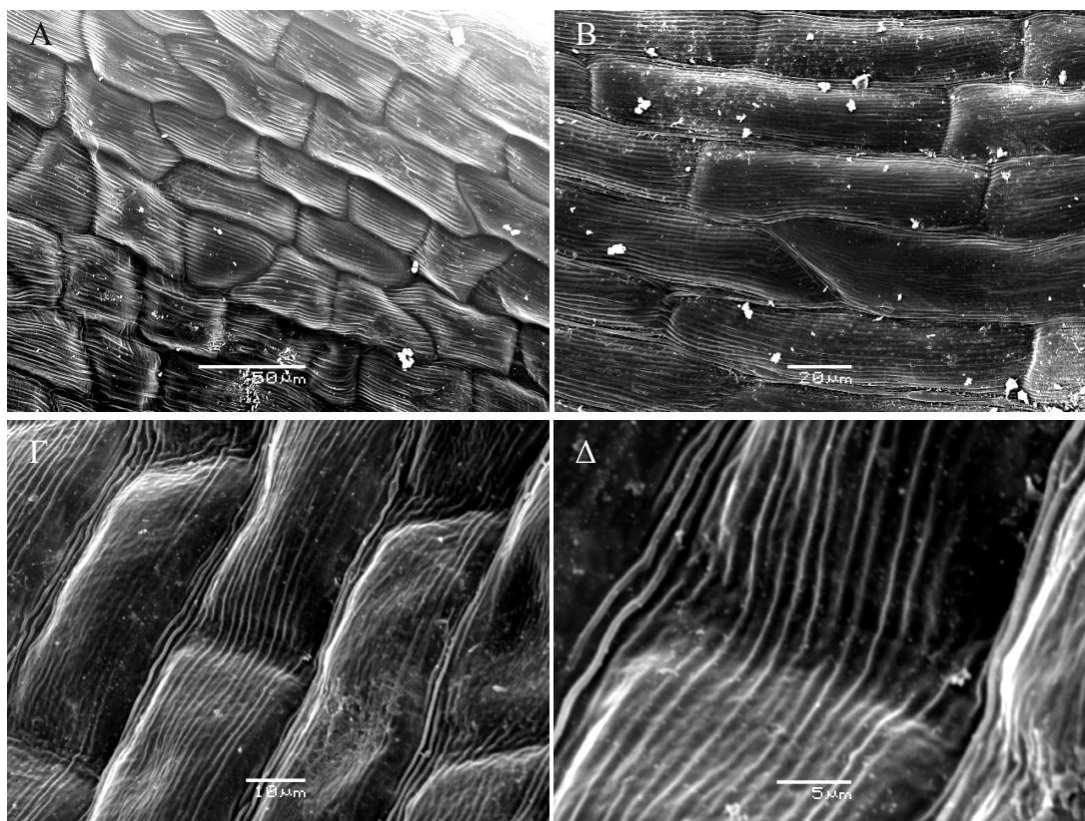
Οι εγκάρσιες τομές από την κορυφή των τεπάλων του *A. ramosus* (Εικόνα 3.9) παρουσιάζουν όμοια μορφολογία με το κέντρο των τεπάλων (Εικόνα 3.5). Τα ύψη των κυττάρων της άνω και της κάτω επιδερμίδας δεν διαφέρουν τόσο έντονα όσο στη βάση (Εικόνες 3.7, 3.8). Διαπιστώνεται η παρουσία στομάτων τόσο στην άνω όσο και στην κάτω επιφάνεια των τεπάλων, οπότε τα τέπαλα του *A. ramosus* χαρακτηρίζονται ως αμφιστοματικά.



Εικόνα 3.9. Εγκάρσιες τομές της κορυφής των τεπάλων του είδους *A. ramosus*. Χρώση με σαφρανίνη. Α: Λεπτομέρεια του αγωγού ιστού. Β: Άνω επιδερμίδα. Διακρίνεται στόμα ανοιχτό. Γ: Έγχρωμη περιοχή και αρχή της λευκής περιοχής. Τα τέπαλα του ασφόδελου (*A. ramosus*) είναι αμφιστοματικά. Δ: Λευκή περιοχή. Ε: Κάτω επιδερμίδα. Διακρίνεται στόμα κλειστό και ο παρακείμενος υποκυττάριος χώρος. Διακρίνονται επίσης τα κύτταρα της υποδερμικής στοιβάδας με πλαστίδια και κυτταρικό περιεχόμενο. Δείκτης μεγέθυνσης: Α: 10 μm , Β: 10 μm , Γ: 50 μm , Δ: 10 μm , Ε: 10 μm .

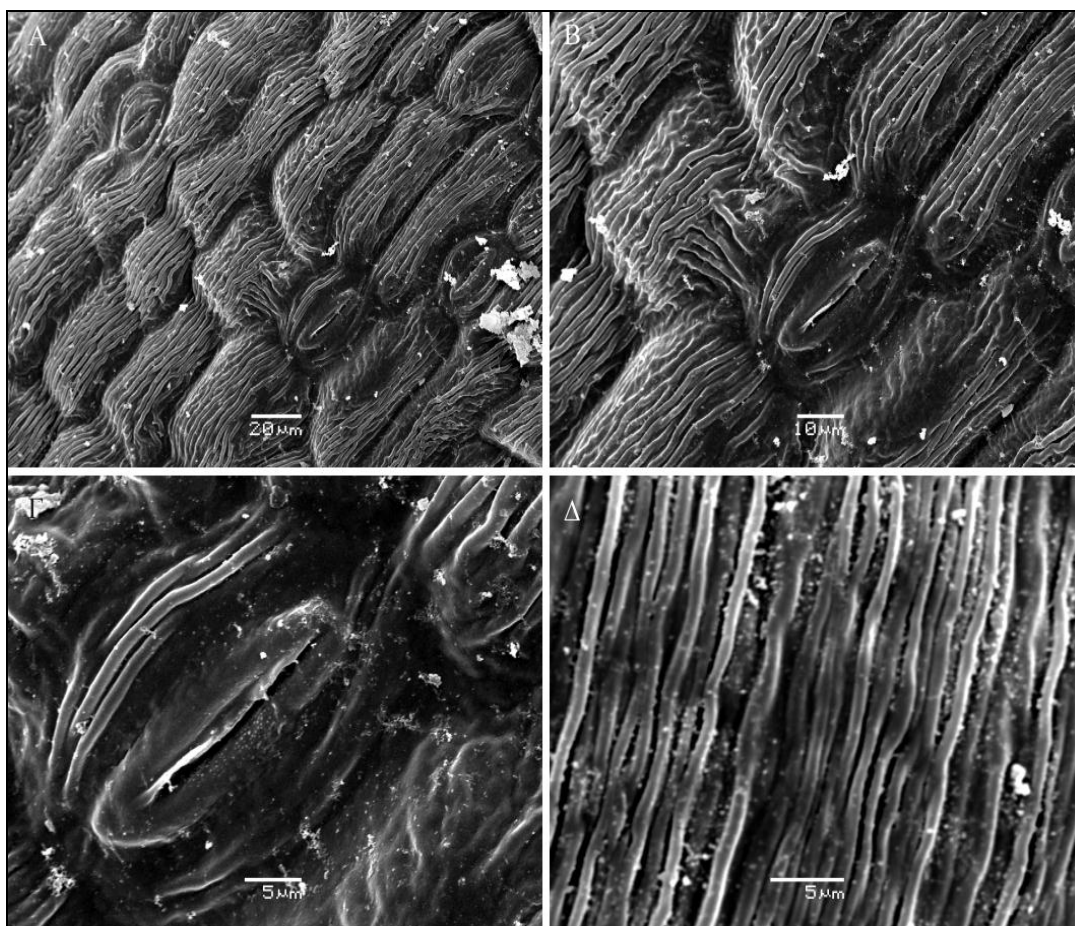
3.1.4. Παρατηρήσεις με το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης (SEM)

Με τη χρήση του ηλεκτρονικού μικροσκοπίου σάρωσης γίνεται δυνατή η λεπτομερής παρατήρηση των επιφανειών των τεπάλων και συγκεκριμένα της μορφολογίας των επιδερμικών κυττάρων, των στομάτων και των ποικίλων αυτών.



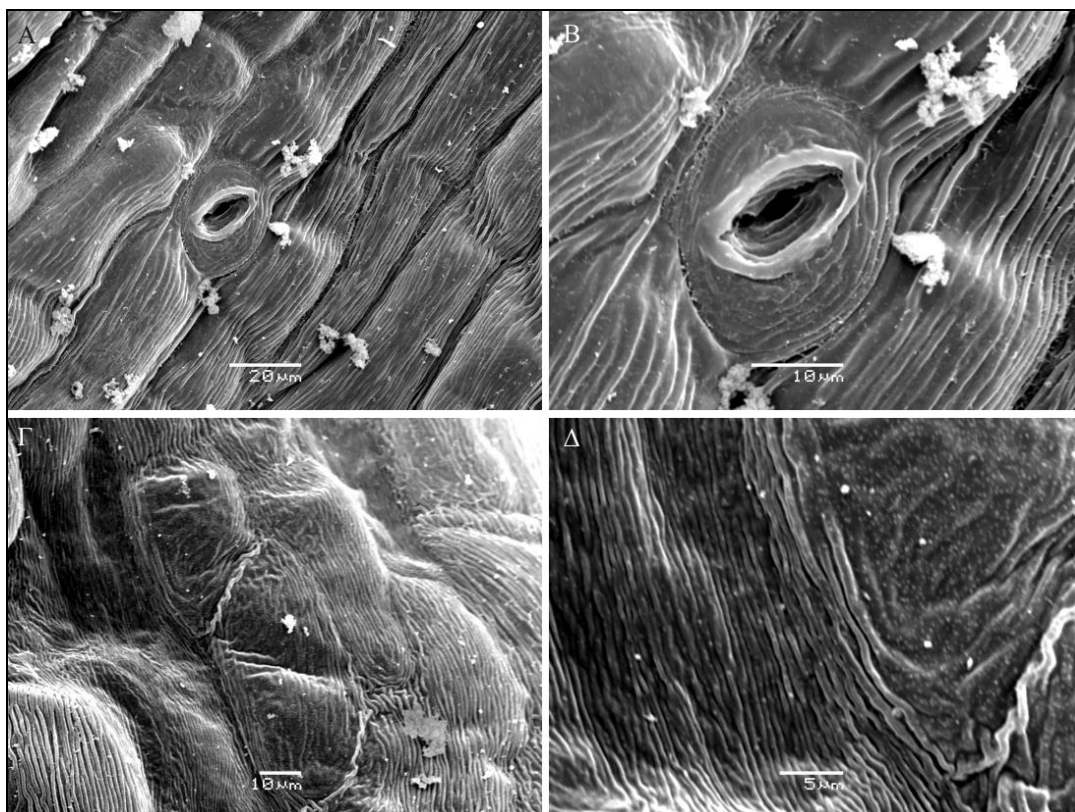
Εικόνα 3.10. Ηλεκτρονιοφωτογραφίες των επιδερμικών κυττάρων της άνω επιφάνειας στη βάση των τεπάλων του φυτού *A. ramosus*. A-B: Διακρίνονται τα επιμήκη κύτταρα της έγχρωμης περιοχής. Γ: Οι ποικίλλσεις έχουν προσανατολισμό παράλληλο με τον κύριο άξονα των κυττάρων. Δ: Λεπτομέρεια του ανάγλυφου.

Τα επιδερμικά κύτταρα στην έγχρωμη περιοχή εμφανίζουν προσανατολισμό παράλληλο με τον κύριο άξονα των τεπάλων (Εικόνες 3.10-3.13). Οι ποικίλλσεις των επιδερμικών κυττάρων της έγχρωμης περιοχής εμφανίζουν προσανατολισμό παράλληλο με τον κύριο άξονα των κυττάρων, ενώ απουσιάζουν από τα κύτταρα των στοματικών συμπλόκων (Εικόνες 3.11Γ, 3.13Γ). Η πυκνότητα των στομάτων είναι μεγαλύτερη στην κάτω επιφάνεια (Εικόνες 3.11Α, 3.13Α) σε σχέση με την άνω (Εικόνα 3.10Α). Στο σύνολο των τεπάλων η πυκνότητα των στομάτων είναι 30 ± 3 στόματα/ mm^{-2} στην άνω επιφάνεια και 82 ± 5 στόματα/ mm^{-2} στην κάτω επιφάνεια. Η βάση των τεπάλων (Εικόνα 3.11) εμφανίζει στην κάτω επιφάνειά της εντονότερο ανάγλυφο σε σχέση με την άνω επιφάνεια (Εικόνα 3.10).



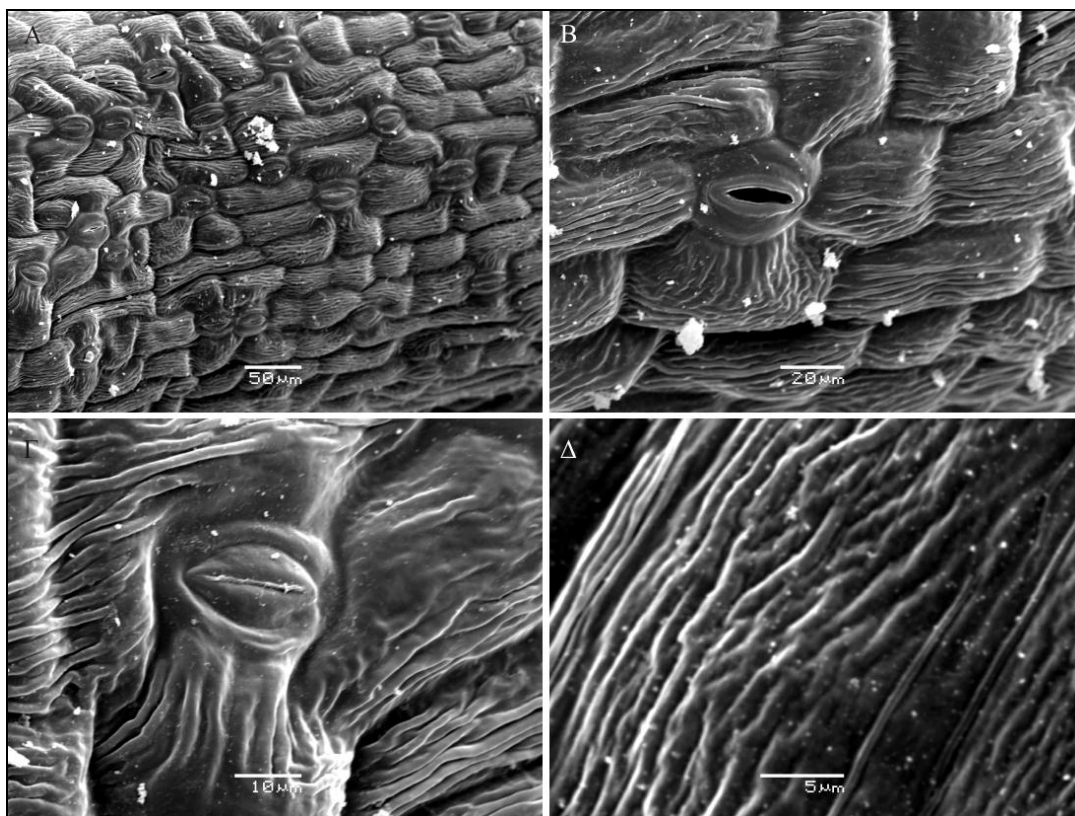
Εικόνα 3.11. Ηλεκτρονιοφωτογραφίες της κάτω επιφάνειας της βάσης των τεπάλων του φυτού *A. ramosus*. A: Διάταξη επιδερμικών κυττάρων και στομάτων. B: Ο προσανατολισμός των ποικίσεων των επιδερμικών κυττάρων αλλάζει όταν γειτνιάζουν στο στοματικό σύμπλοκο. Γ: Στόμα με κλειστό τον στοματικό πόρο. Οι ποικίσεις που παρατηρούνται στα γειτονικά επιδερμικά κύτταρα δεν εμφανίζονται στα κύτταρα του στοματικού συμπλόκου. Δ: Λεπτομέρεια από το ανάγλυφο των επιδερμικών κυττάρων.

Η κορυφή των τεπάλων (Εικόνες 3.12, 3.13) ακολουθεί το γενικό πρότυπο που περιγράφηκε παραπάνω για την έγχρωμη περιοχή, με τα επιμήκη κύτταρα και τον παράλληλο προσανατολισμό των ποικίσεων με τον κύριο άξονα των κυττάρων. Στην άνω επιφάνεια, το ανάγλυφο των επιδερμικών κυττάρων της κορυφής εμφανίζει πυκνότερη διάταξη (Εικόνα 3.12Δ) σε σχέση με το ανάγλυφο της επιδερμίδας της άνω επιφάνειας της βάσης (Εικόνα 3.10Δ).

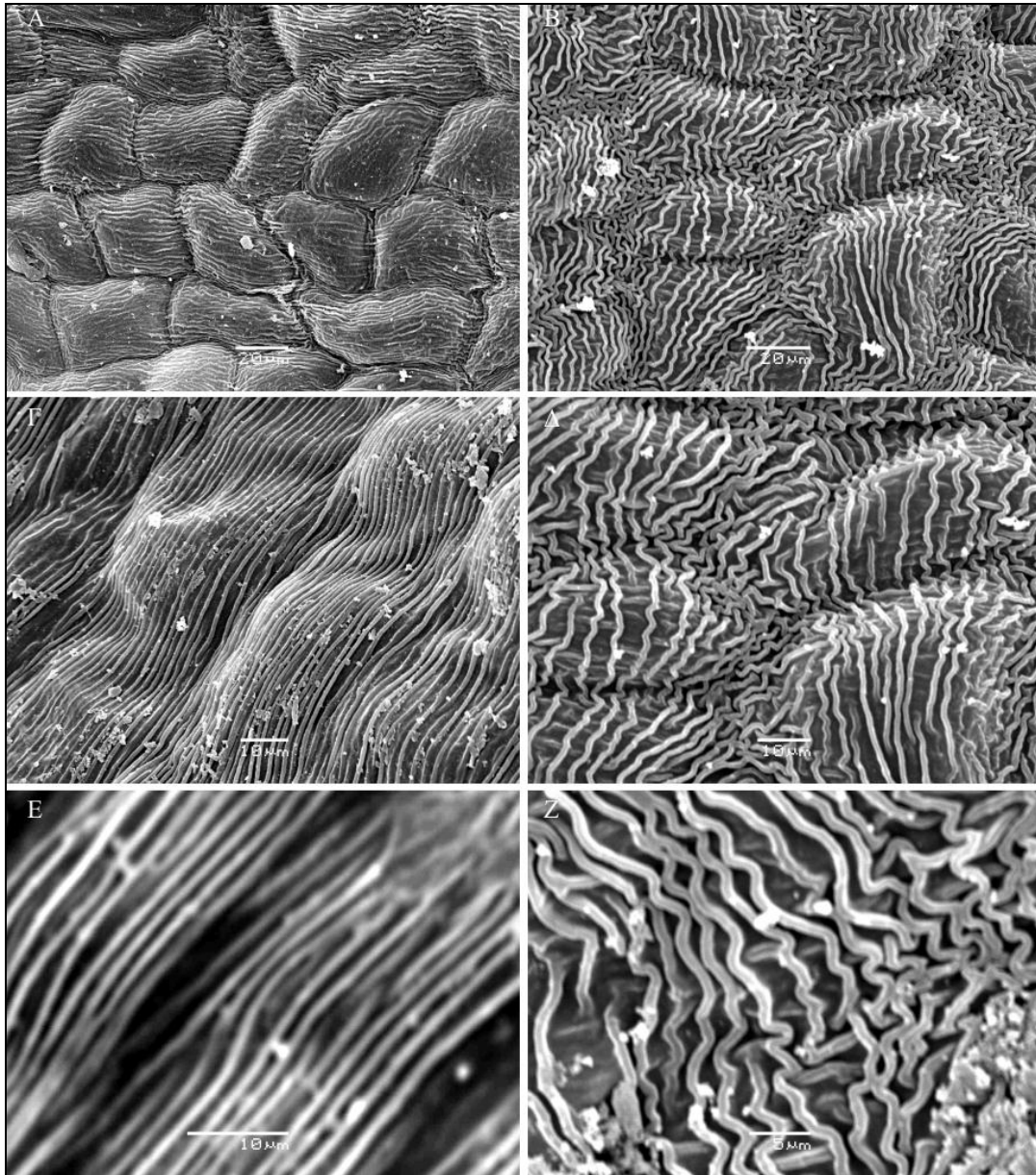


Εικόνα 3.12. Ηλεκτρονιοφωτογραφίες της άνω επιφάνειας της κορυφής των τεπάλων του φυτού *A. ramosus*. Α-Β: Στόμα μεταξύ επιδερμικών κυττάρων. Διακρίνεται ο στοματικός πόρος. Γ-Δ: Διακρίνεται η πυκνή διάταξη του ανάγλυφου των επιδερμικών κυττάρων.

Η λευκή περιοχή των τεπάλων του φυτού *A. ramosus* αποτελείται από επιδερμικά κύτταρα τετράγωνου σχήματος (Εικόνα 3.14). Οι ποικίλσεις στην άνω επιφάνεια των επιδερμικών κυττάρων έχουν προσανατολισμό κάθετο προς τον κύριο άξονα των κυττάρων. Η λευκή περιοχή στην κάτω επιφάνεια παρουσιάζει ανάγλυφο με περίπλοκη διάταξη, με ποικίλσεις που προσανατολίζονται σε δύο άξονες: αρχικά παρατηρούνται ποικίλσεις κατά μήκος των κυττάρων και έπειτα, πολύ πιο έντονες, κάθετα στον κύριο άξονά τους. Το ανάγλυφο των επιδερμικών κυττάρων της κάτω επιφάνειας της λευκής περιοχής έχει κυματοειδή εμφάνιση και διακρίνεται τόσο σε σύγκριση με το ανάγλυφο της άνω επιφάνειας της λευκής περιοχής όσο και με το ανάγλυφο των επιδερμικών κυττάρων της έγχρωμης περιοχής.



Εικόνα 3.13. Ηλεκτρονιοφωτογραφίες της κάτω επιφάνειας της κορυφής των τεπάλων του φυτού *A. ramosus*. Α: Πυκνή παρουσία στομάτων μεταξύ των επιδερμικών κυττάρων. Β-Γ: Τα παραστοματικά κύτταρα παρουσιάζουν τροποποίηση του προσανατολισμού του ανάγλυφού τους στην περιοχή που γειτνιάζει με το στοματικό σύμπλοκο. Δ: Λεπτομέρεια από το ανάγλυφο ενός επιδερμικού κυττάρου.



Εικόνα 3.14. Ηλεκτρονιοφωτογραφίες της επιδερμίδας της λευκής περιοχής. Α, Γ, Ε: Άνω επιφάνεια Β, Δ, Ζ: Κάτω επιφάνεια.

Οι εικόνες που ελήφθησαν με το οπτικό μικροσκόπιο και το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης αξιοποιήθηκαν για την μέτρηση των διαστάσεων των επιδερμικών κυττάρων και του πάχους του μεσοφύλλου και την σύγκριση μεταξύ των εξεταζόμενων τμημάτων των τεπάλων (Πίνακας 3.2).

Πίνακας 3.2. Διαστάσεις των επιδερμικών κυττάρων και πάχος μεσοφύλλου των συγκρινόμενων τμημάτων των τεπάλων του φυτού *A. ramosus*. Μέση τιμή μετρήσεων $\pm$ S.E., n=30. Οι ίδιοι εκθέτες ανά στήλη υποδηλώνουν τιμές χωρίς στατιστικά σημαντικές διαφορές. Οι τιμές που δεν συνοδεύονται από εκθέτη διαφέρουν με όλες τις συγκρινόμενες τιμές. $P<0,05$.

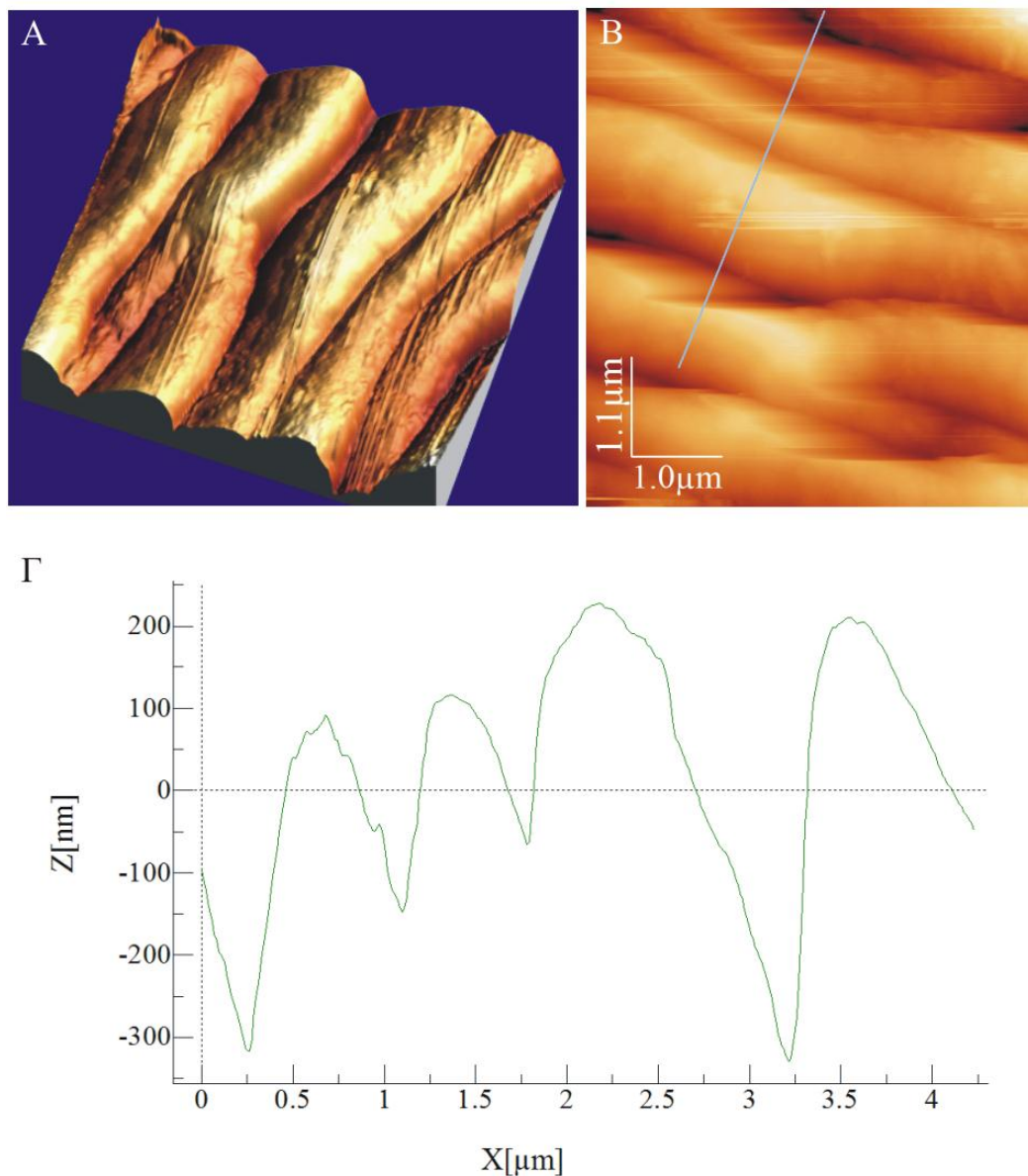
Τμήμα τεπάλων	μήκος (μm)	πλάτος (μm)	μήκος / πλάτος	ύψος (μm)	πάχος μεσοφύλλου (μm)
Κορυφή, άνω επιφάνεια	54,67 ^a $\pm$ 6,84	24,33 ^c $\pm$ 3,46	2,25 ^e $\pm$ 0,19	25,65 ^g $\pm$ 7,53	347,36 ^h $\pm$ 20,28
Κορυφή, κάτω επιφάνεια	54,25 ^a $\pm$ 5,37	22,14 ^c $\pm$ 3,74	2,45 ^e $\pm$ 0,34	24,21 ^g $\pm$ 5,59	
Βάση, άνω επιφάνεια	56,03 ^a $\pm$ 4,72	21,84 ^c $\pm$ 2,98	2,56 ^e $\pm$ 0,63	52,47 $\pm$ 2,87	360,24 ^h $\pm$ 18,63
Βάση, κάτω επιφάνεια	55,11 ^a $\pm$ 5,93	23,05 ^c $\pm$ 3,49	2,39 ^e $\pm$ 0,41	21,74 ^g $\pm$ 1,08	
Λευκό, άνω επιφάνεια	40,14 ^b $\pm$ 3,25	34,40 ^d $\pm$ 4,36	1,17 ^f $\pm$ 0,18	23,17 ^g $\pm$ 4,58	108,75 $\pm$ 16,93
Λευκό, κάτω επιφάνεια	41,07 ^b $\pm$ 4,18	34,90 ^d $\pm$ 4,87	1,18 ^f $\pm$ 0,23	26,19 ^g $\pm$ 4,15	

Ο υπολογισμός των διαστάσεων των επιδερμικών κυττάρων επιβεβαιώνει μετρικά τις παρατηρήσεις από τις εικόνες του οπτικού μικροσκοπίου και τις ηλεκτρονιοφωτογραφίες του SEM. Συγκεκριμένα, το μήκος των επιδερμικών κυττάρων της έγχρωμης περιοχής είναι μεγαλύτερο από το μήκος των επιδερμικών κυττάρων της λευκής περιοχής. Αντίθετα, το πλάτος των επιδερμικών κυττάρων της λευκής περιοχής είναι μεγαλύτερο από το πλάτος των επιδερμικών κυττάρων της έγχρωμης περιοχής. Οι παραπάνω διαφορές έχουν ως αποτέλεσμα το διαφορετικό σχήμα των επιδερμικών κυττάρων των δύο χρωματικών περιοχών των τεπάλων, με την έγχρωμη περιοχή να αποτελείται από επιμήκη κύτταρα (το μήκος των κυττάρων είναι υπερδιπλάσιο από το πλάτος τους), ενώ η λευκή περιοχή αποτελείται από επιδερμικά κύτταρα που το σχήμα τους προσεγγίζει το τετράγωνο (το μήκος των κυττάρων έχει κοντινές τιμές με το πλάτος τους). Οι τιμές του ύψους των επιδερμικών κυττάρων υποδεικνύουν πως σε όλα τα εξεταζόμενα τμήματα το ύψος των επιδερμικών κυττάρων είναι σταθερό εκτός από την άνω επιφάνεια της βάσης των τεπάλων, όπου το ύψος των κυττάρων εμφανίζει κατά μέσο όρο διπλάσιες τιμές από αυτές των υπολοίπων τμημάτων. Το πάχος του

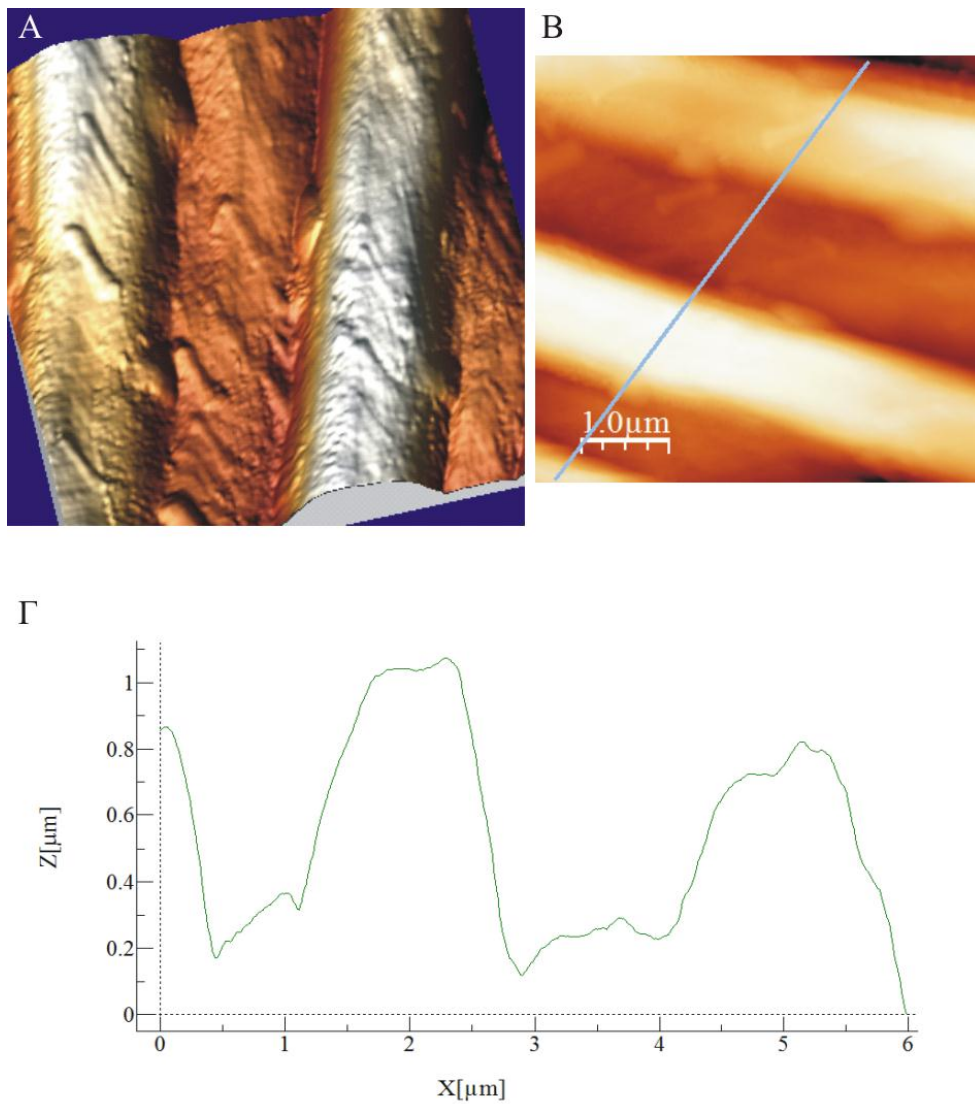
μεσοφύλλου είναι σταθερό στην έγχρωμη περιοχή, ενώ στην λευκή περιοχή υπολογίζεται ελαττωμένο.

3.1.5. Μικροσκόπιο ατομικής διακριτικότητας (AFM)

Το μικροσκόπιο ατομικής διακριτικότητας καταγράφει λεπτομέρειες του ανάγλυφου των εξεταζόμενων επιφανειών των τεπάλων. Τα αποτελέσματα αποδίδονται στις Εικόνες 3.15-3.20.

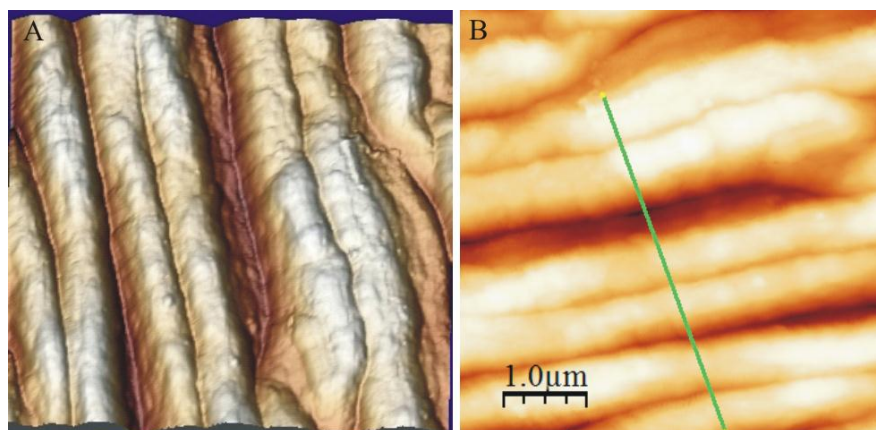


Εικόνα 3.15. Ανάγλυφο της άνω επιφάνειας της βάσης των τεπάλων του φυτού *A. ramosus*. Περιοχή $25 \mu\text{m}^2$. A: Τρισδιάστατη απεικόνιση του ανάγλυφου με το AFM. B: Η ίδια επιφάνεια σε δισδιάστατη απεικόνιση. Γ: Ανάλυση της επιφάνειας στην τομή που ορίζεται από την Εικόνα B.

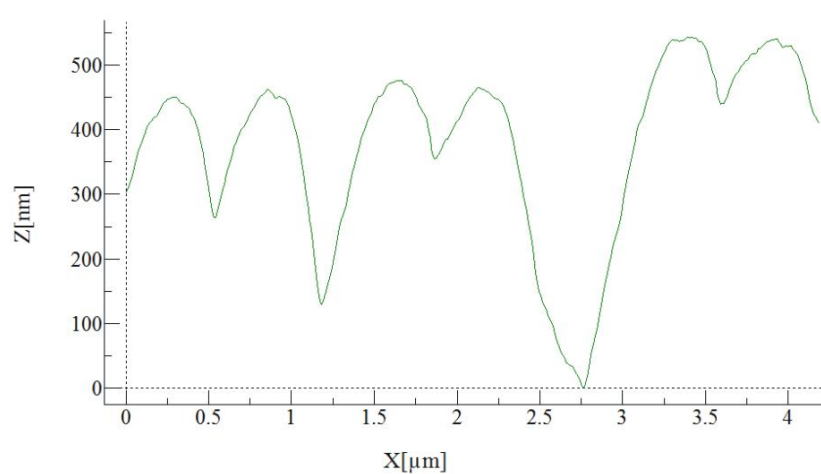


Εικόνα 3.16. Ανάγλυφο της κάτω επιφάνειας της βάσης των τεπάλων του φυτού *A. ramosus*. Περιοχή 25 μm^2 . A: Τρισδιάστατη απεικόνιση του ανάγλυφου με το AFM. Διακρίνονται σχηματισμοί πάνω στο ανάγλυφο. B: Η ίδια επιφάνεια σε δισδιάστατη απεικόνιση. Γ: Ανάλυση της επιφάνειας στην τομή που ορίζεται από την Εικόνα B.

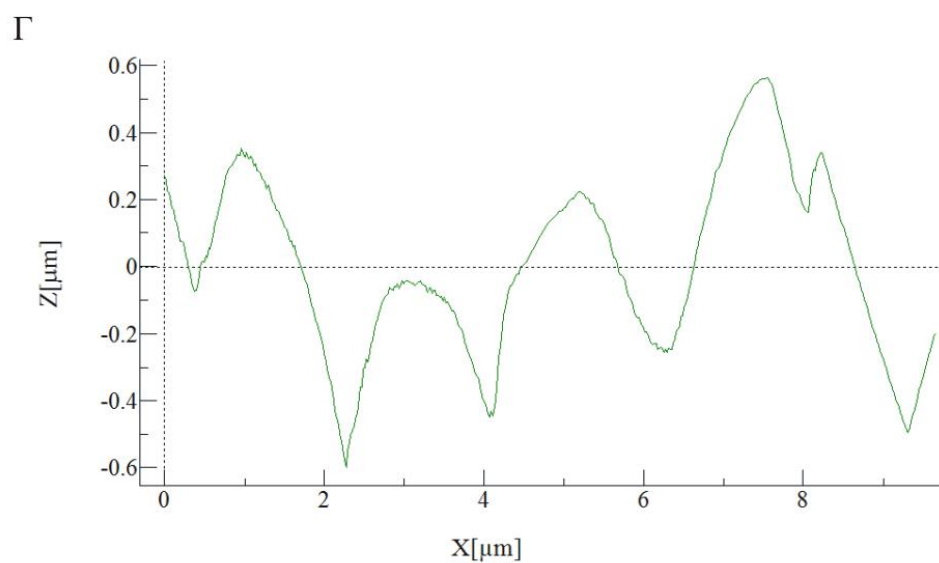
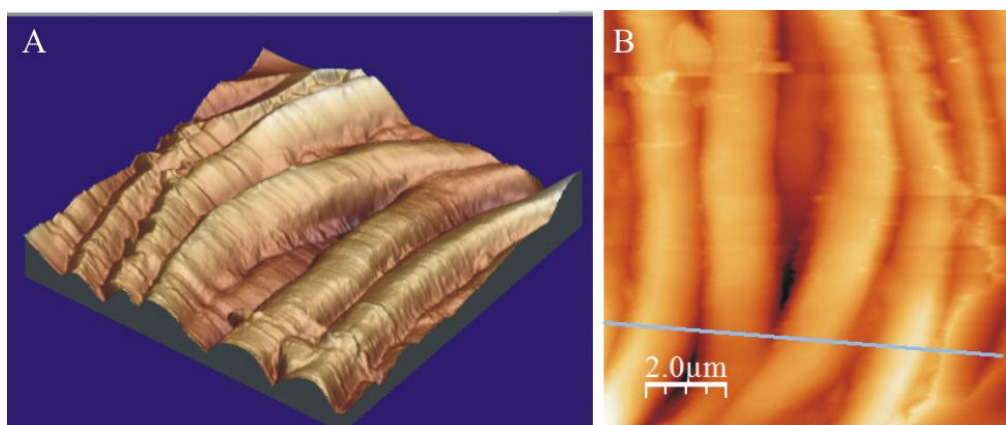
Στις ποικίλσεις της βάσης στην κάτω επιφάνεια των τεπάλων παρατηρούνται σχηματισμοί μήκους 642 nm, πλάτους 100-150 nm και ύψους 65 nm. Οι παραπάνω αναφερθείσες δομές δεν εντοπίζονται σε καμία από τις υπόλοιπες περιοχές μελέτης των τεπάλων. Οι σχηματισμοί αυτοί είναι κατανεμημένοι παράλληλα μεταξύ τους και υπό γωνία ως προς τον κύριο άξονα των ποικίσεων.



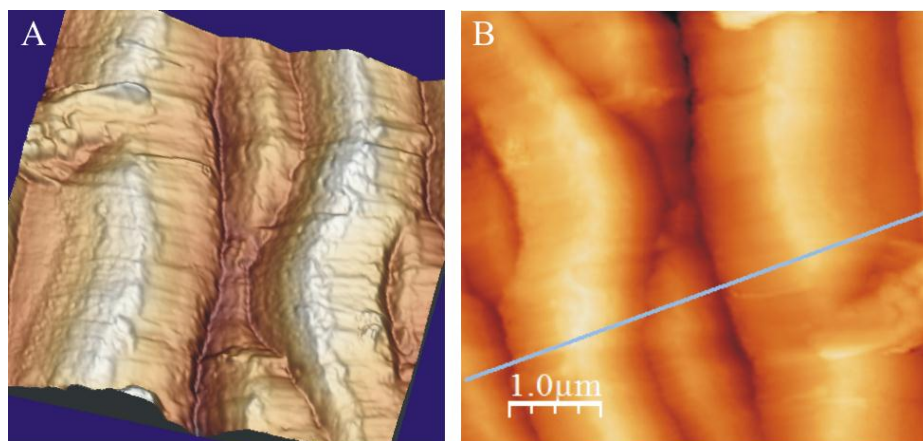
Γ



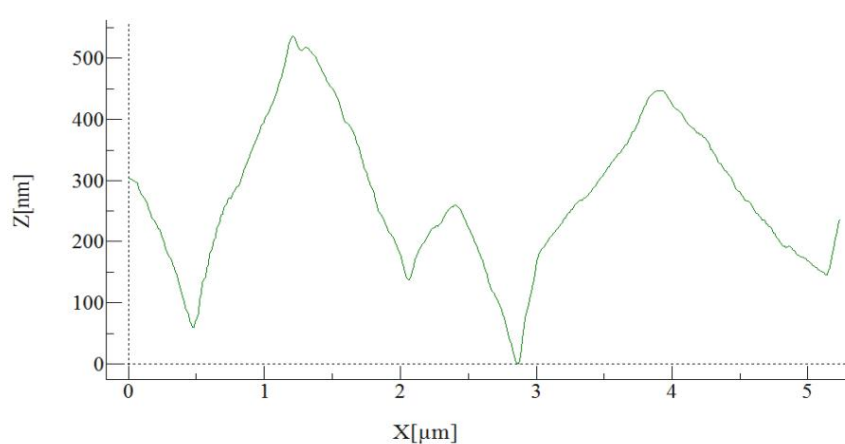
Εικόνα 3.17. Ανάγλυφο της άνω επιφάνειας της κορυφής των τεπάλων του φυτού *A. ramosus*. Περιοχή $25 \mu\text{m}^2$. Α: Τρισδιάστατη απεικόνιση του ανάγλυφου με το AFM. Β: Η ίδια επιφάνεια σε δισδιάστατη απεικόνιση. Γ: Ανάλυση της επιφάνειας στην τομή που ορίζεται από την Εικόνα Β.



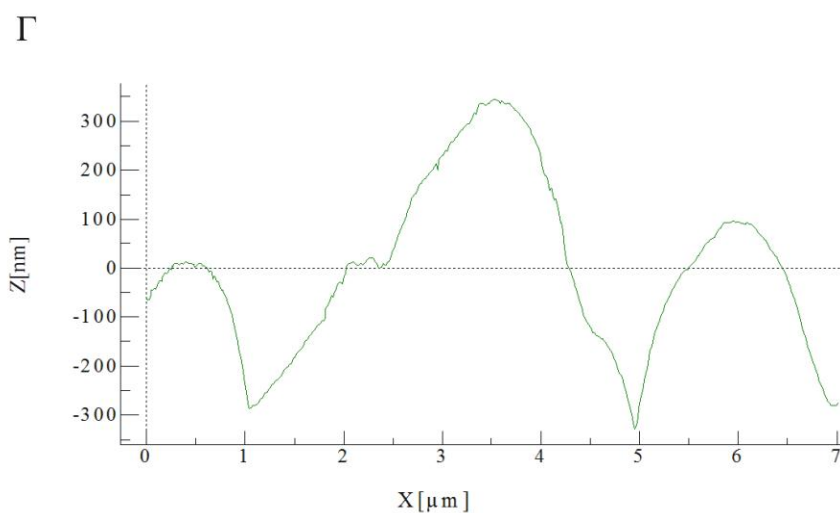
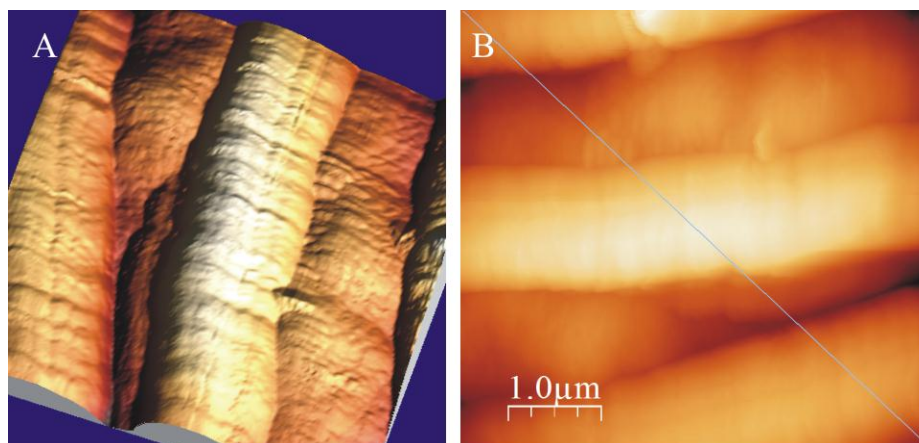
Εικόνα 3.18. Ανάγλυφο της κάτω επιφάνειας της κορυφής των τεπάλων του φυτού *A. ramosus*. Περιοχή $100 \mu\text{m}^2$. Α: Τρισδιάστατη απεικόνιση του ανάγλυφου με το AFM. Β: Η ίδια επιφάνεια σε δισδιάστατη απεικόνιση. Γ: Ανάλυση της επιφάνειας στην τομή που ορίζεται από την Εικόνα Β.



Γ



Εικόνα 3.19. Ανάγλυφο της άνω επιφάνειας της λευκής περιοχής των τεπάλων του φυτού *A. ramosus*. Περιοχή $25 \mu\text{m}^2$. Α: Τρισδιάστατη απεικόνιση του ανάγλυφου με το AFM. Β: Η ίδια επιφάνεια σε δισδιάστατη απεικόνιση. Γ: Ανάλυση της επιφάνειας στην τομή που ορίζεται στην Εικόνα Β.



Εικόνα 3.20. Ανάγλυφο της κάτω επιφάνειας της λευκής περιοχής των τεπάλων του φυτού *A. ramosus*. Περιοχή $25 \mu\text{m}^2$. Α: Τρισδιάστατη απεικόνιση του ανάγλυφου με το AFM. Β: Η ίδια επιφάνεια σε δισδιάστατη απεικόνιση. Γ: Ανάλυση της επιφάνειας στην τομή που ορίζεται στην Εικόνα Β.

Τα αποτελέσματα των υπολογισμών των διαστάσεων του δομών του ανάγλυφου (οριζόντια απόσταση διαδοχικών κορυφών H_d , κάθετη απόσταση διαδοχικών κορυφών και κοιλάδων V_d) καθώς και των παραμέτρων σύγκρισης των επιφανειών (αδρότητα R , surface area ratio S_r) αποδίδονται συνοπτικά στον Πίνακα 3.3.

Πίνακας 3.3. Τιμές παραμέτρων περιγραφής του μικροανάλυφου του φυτού *A. ramosus*, όπως προκύπτουν από την ανάλυση των αποτελεσμάτων με το AFM. Μέση τιμή $\pm$ S.E. Για R, Sr: n=10. Για Hd, Vd: n=40. Οι ίδιοι εκθέτες ανά στήλη υποδεικνύουν τις τιμές που δεν εμφανίζουν στατιστικά σημαντικές διαφορές. Οι τιμές που δεν συνοδεύονται από εκθέτη διαφέρουν με όλες τις συγκρινόμενες τιμές. $P<0,05$.

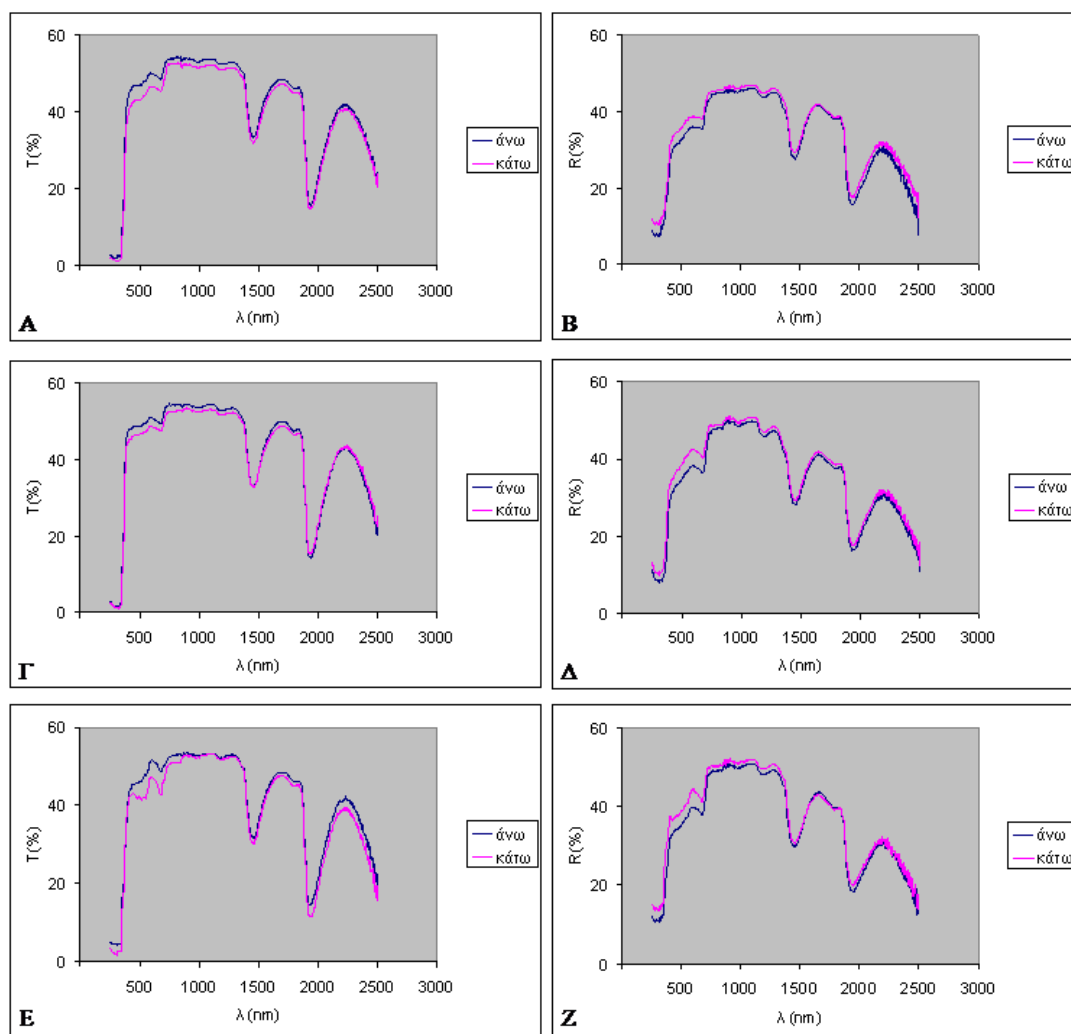
Τμήμα τεπάλων	R (nm)	Sr	Hd (μ m)	Vd (nm)
Κορυφή, άνω επιφάνεια	124 ^a $\pm$ 3	1,28 ^c $\pm$ 0,02	0,73 $\pm$ 0,01	312 $\pm$ 6
Κορυφή, κάτω επιφάνεια	244 $\pm$ 6	1,36 $\pm$ 0,03	1,85 $\pm$ 0,01	553 $\pm$ 8
Βάση, άνω επιφάνεια	146 $\pm$ 5	1,32 ^c $\pm$ 0,02	1,33 $\pm$ 0,02	363 ^e $\pm$ 4
Βάση, κάτω επιφάνεια	270 ^b $\pm$ 4	1,45 $\pm$ 0,04	2,54 ^d $\pm$ 0,01	781 $\pm$ 10
Λευκό, άνω επιφάνεια	124 ^a $\pm$ 4	1,23 $\pm$ 0,02	1,10 $\pm$ 0,01	362 ^e $\pm$ 7
Λευκό, κάτω επιφάνεια	264 ^b $\pm$ 6	1,31 ^c $\pm$ 0,02	2,69 ^d $\pm$ 0,02	430 $\pm$ 9

Τα αποτελέσματα δείχνουν ότι η κάτω επιφάνεια των τεπάλων στο σύνολό της εμφανίζει υψηλότερες τιμές αδρότητας (R) σε σχέση με την άνω επιφάνεια των τεπάλων. Επίσης τα τέπαλα στη βάση τους παρουσιάζουν μεγαλύτερες τιμές αδρότητας σε σύγκριση με την κορυφή τους. Η λευκή περιοχή στην άνω επιφάνεια εμφανίζει τιμές αδρότητας συγκρίσιμες με τις τιμές R της κορυφής των τεπάλων, ενώ στην κάτω επιφάνεια εμφανίζει τιμές R συγκρίσιμες με τιμές που καταγράφονται στην βάση των τεπάλων. Επιπλέον, μέσω του δείκτη Sr διαπιστώνεται ότι την μεγαλύτερη προσαύξηση επιφάνειας την παρέχουν τα στοιχεία της κάτω επιφάνειας των τεπάλων. Τα στοιχεία με τις μεγαλύτερες τιμές Sr παρουσιάζουν ταυτόχρονα και τις μεγαλύτερες διαστάσεις. Η κορυφή της άνω επιφάνειας των τεπάλων παρουσιάζει την πυκνότερη κατανομή των ποικίλων (μικρότερη απόσταση μεταξύ διαδοχικών κορυφών), με μέση Hd = 0,73 μ m. Η κορυφή της άνω επιφάνειας παρουσιάζει ταυτόχρονα και την μικρότερη μέση Vd (312 nm), εμφανίζοντας έτσι και μικρότερο δείκτη S_r σε σχέση με την βάση και την κάτω επιφάνεια. Η τοπογραφία της βάσης στην κάτω επιφάνεια του τεπάλου εμφανίζει την μεγαλύτερη τιμή Vd (781 nm) του ανάγλυφου της επιφάνειας των τεπάλων, με το ύψος των ποικίλων σε αυτήν την περιοχή να είναι σχεδόν διπλάσιο από τις τιμές που μετρήθηκαν στις υπόλοιπες περιοχές μελέτης, ειδικά της άνω επιφάνειας των τεπάλων.

Οι σειρές Fourier επιτρέπουν την ανάπτυξη ενός σήματος (εν προκειμένω το ανάγλυφο μιας επιφάνειας) σε άπειρες σειρές ημιτονοειδών σημάτων. Χρησιμοποιώντας ως μαθηματικό εργαλείο τον μετασχηματισμό Fourier, εξετάστηκε αν οι τοπογραφίες παρουσιάζουν περιοδικότητα που να ενισχύει την ανάκλαση συγκεκριμένης ακτινοβολίας, μέσω του φαινομένου της συμβολής. Έτσι προκύπτει ότι στη βάση επικρατούν δομές που ενισχύουν την ανάκλαση στην κυανή περιοχή του ορατού φάσματος (μήκος κύματος 408 nm).

3.1.6. Φασματοφωτόμετρο UV-vis-NIR

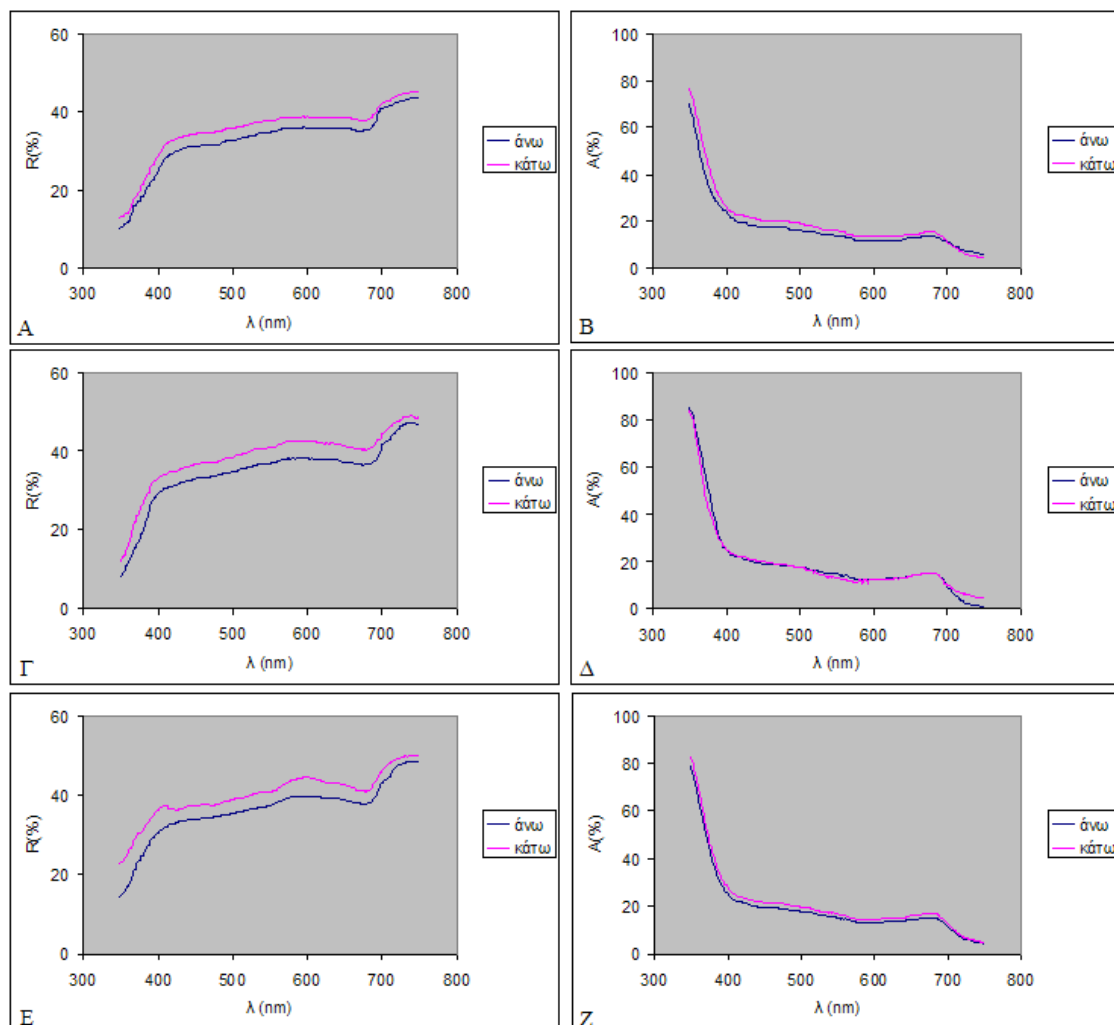
Οι μετρήσεις με το φασματοφωτόμετρο δείχνουν διαφορές στα ποιοτικά και ποσοτικά χαρακτηριστικά των οπτικών ιδιοτήτων μεταξύ των εξεταζόμενων τμημάτων (βάση-κορυφή, άνω-κάτω επιφάνεια, λευκή-έγχρωμη περιοχή) των τεπάλων του φυτού *Asphodelus ramosus*.



Εικόνα 3.21. Διαγράμματα διέλευσης (T) και ανάκλασης (R) της έγχρωμης περιοχής άνω και κάτω επιφάνειας των τεπάλων *A. ramosus* σε εύρος μηκών κύματος 250-2500 nm. A-B: Κορυφή τεπάλων. Γ-Δ: Κέντρο τεπάλων. E-Z: Βάση τεπάλων.

Στα γραφήματα διέλευσης (T) (Εικόνες 3.21A, Γ, E) διαπιστώνεται η σχεδόν μηδενική διέλευση του φωτός της περιοχής του υπεριώδους φάσματος και η απότομη αύξηση των ποσοστών διέλευσης των ιστών στην ορατή περιοχή του φάσματος. Στην ορατή περιοχή του φάσματος η άνω επιφάνεια καταγράφει μεγαλύτερα ποσοστά διέλευσης σε σχέση με την κάτω επιφάνεια. Στα γραφήματα ανάκλασης (R) (Εικόνες 3.21B, Δ, Z) η κάτω επιφάνεια εμφανίζει μεγαλύτερα ποσοστά ανάκλασης σε σύγκριση με την άνω στο ορατό φάσμα. Τα γραφήματα ανάκλασης στο εγγύς υπέρυθρο φάσμα (700-1100 nm) παρουσιάζουν ευρείες

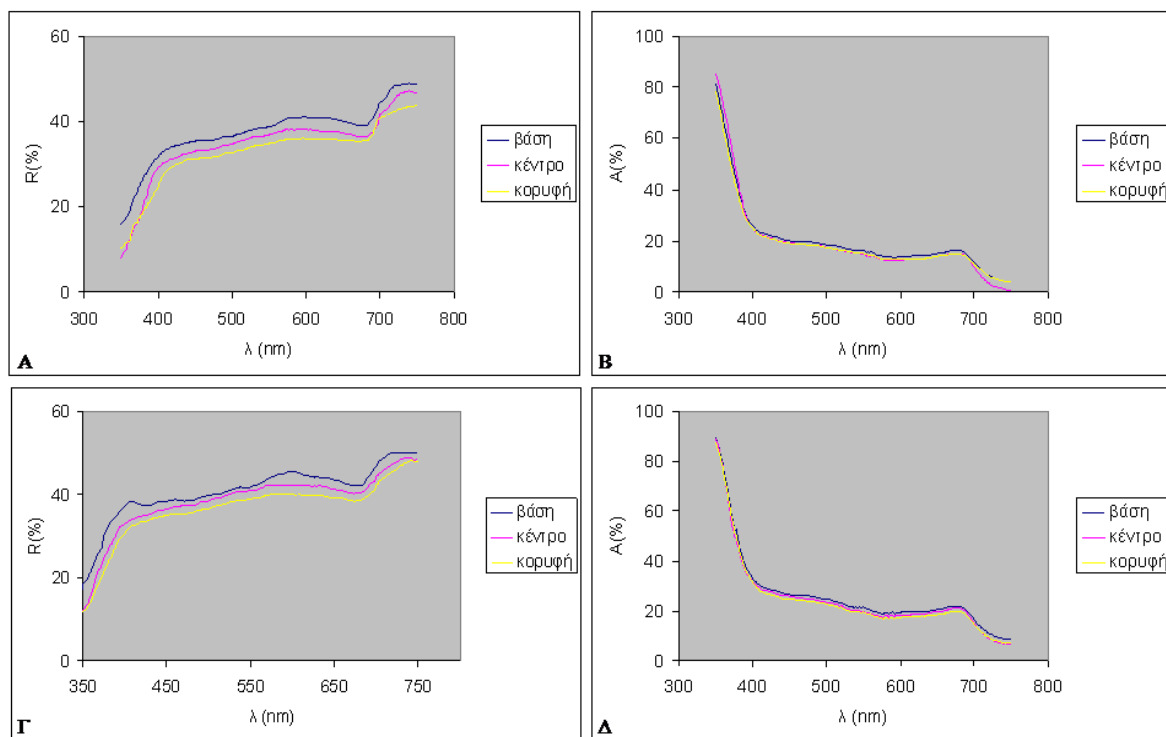
κορυφές, όπου η ανάκλαση κυμαίνεται σε υψηλά ποσοστά. Τα χαρακτηριστικά των γραφημάτων στο παραπάνω αναφερόμενο φάσμα μηκών κύματος προκύπτουν από την παρουσία δομικών στοιχείων όπως η κυτταρίνη και άλλοι υδατάνθρακες. Ακολουθούν ελάχιστα διέλευσης και ανάκλασης (μέγιστα απορρόφησης) στα 1456, 1803 και 1938 nm που προκύπτουν από την παρουσία του νερού.



Εικόνα 3.22. Γραφήματα ανάκλασης (R) και απορρόφησης (A) της έγχρωμης περιοχής των τεπάλων του φυτού *A. ramosus* στο ορατό τμήμα του φάσματος. A-B: Κορυφή τεπάλων. Γ-Δ: Κέντρο τεπάλων. E-Z: Βάση τεπάλων. Οι συγκρινόμενες τιμές στα γραφήματα A, B διαφέρουν στατιστικά μεταξύ τους, για $P < 0.05$.

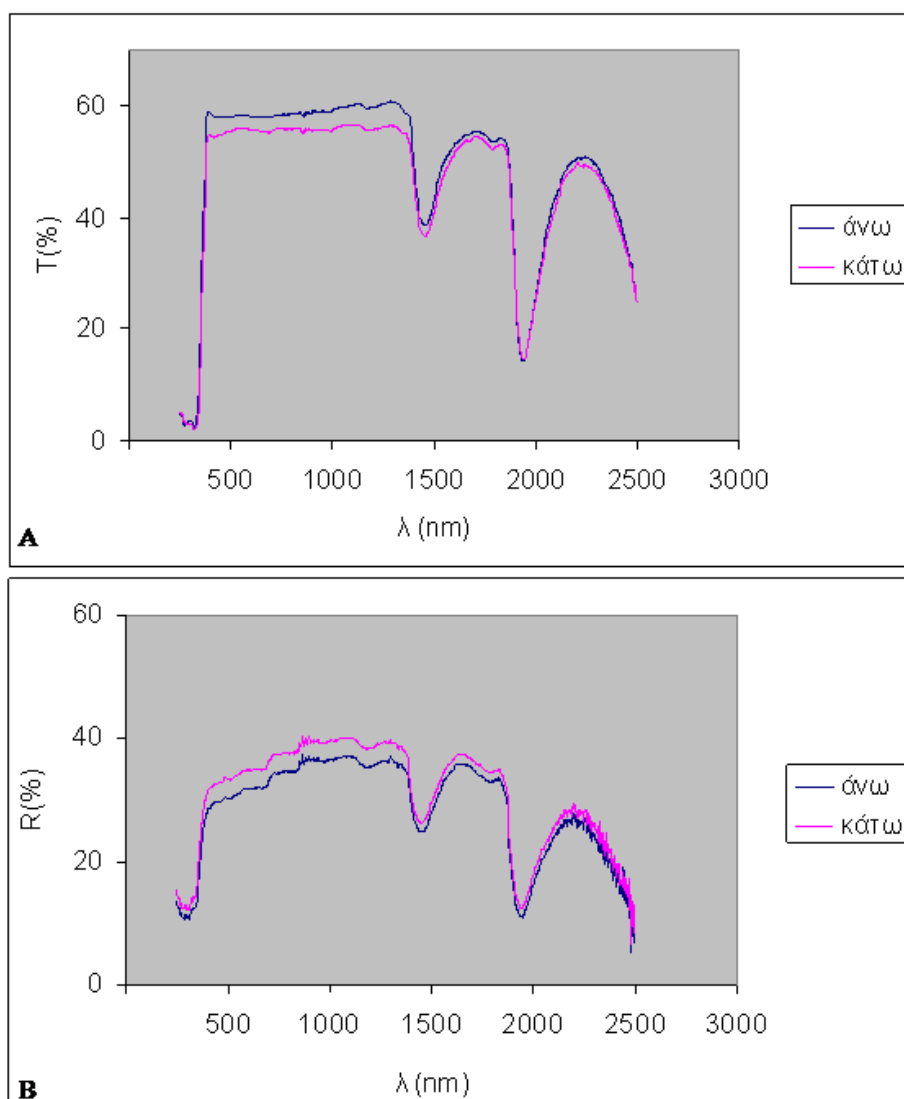
Τα ποσοστά ανάκλασης της βάσης των τεπάλων είναι μεγαλύτερα ($P < 0.05$) σε σχέση με την κορυφή των τεπάλων (Εικόνες 3.22A, Γ). Επίσης τα ποσοστά ανάκλασης της κάτω επιφάνειας είναι μεγαλύτερα ($P < 0.05$) σε σχέση με την άνω (Εικόνες 3.22A, Γ, E). Στην έγχρωμη περιοχή των τεπάλων, όλα τα εξεταζόμενα τμήματα παρουσιάζουν μέγιστο ανάκλασης στην πορτοκαλί περιοχή του φάσματος (600 nm), με την βάση των τεπάλων τόσο στην άνω (Εικόνα 3.23A) όσο και στην κάτω (Εικόνα 3.23Γ) επιφάνεια να καταγράφει

εντονότερη κορυφή σε σχέση με το κέντρο και την κορυφή των τεπάλων. Η κάτω βάση των τεπάλων εμφανίζει κορυφή ανάκλασης στην κυανή περιοχή του φάσματος (408 nm), η οποία δεν καταγράφεται σε κανένα άλλο τμήμα των τεπάλων.



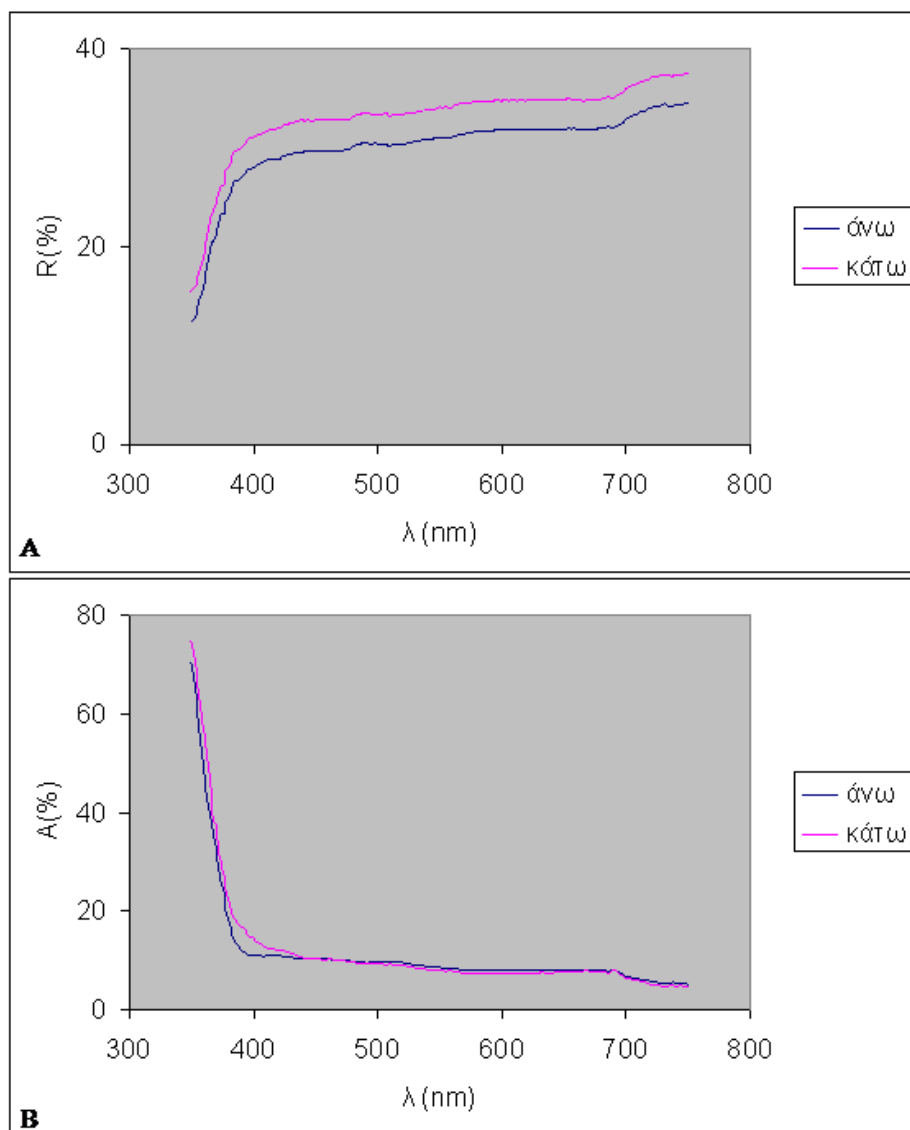
Εικόνα 3.23. Γραφήματα ανάκλασης (R) και απορρόφησης (A) στην έγχρωμη περιοχή των τεπάλων του φυτού *A. ramosus*. A-B: Πρόσπτωση ακτινών φωτός στην άνω επιφάνεια των τεπάλων. Γ-Δ: Πρόσπτωση ακτινών φωτός στην κάτω επιφάνεια των τεπάλων. Οι συγκρινόμενες τιμές στα γραφήματα A, B διαφέρουν στατιστικά μεταξύ τους, για $P < 0.05$.

Τα ποσοστά απορρόφησης (A) μεταξύ των συγκρινόμενων τμημάτων δεν παρουσιάζουν στατιστικά σημαντικές διαφορές ούτε διαπιστώνονται διαφορές στα ποιοτικά τους χαρακτηριστικά. Η έγχρωμη περιοχή των τεπάλων του *A. ramosus* παρουσιάζει κορυφές και υψηλά ποσοστά απορρόφησης στην υπεριώδη περιοχή του φάσματος (Εικόνες 3.22B, Δ και 3.23B, Δ). Στην ορατή περιοχή του φάσματος καταγράφεται μέγιστο απορρόφησης στο ερυθρό τμήμα του φάσματος (674 nm), κορυφή που δεν εμφανίζεται στη λευκή περιοχή των τεπάλων (Εικόνες 3.24, 3.25).



Εικόνα 3.24. Γραφήματα διέλευσης (T) και ανάκλασης (R) ακτινών φωτός εύρους 250-2500 nm της λευκής περιοχής των τεπάλων του *A. ramosus*. A: Γράφημα διέλευσης όπου οι ακτίνες φωτός προσπίπτουν είτε στην άνω είτε στην κάτω επιφάνεια των τεπάλων. B: Γράφημα ανάκλασης.

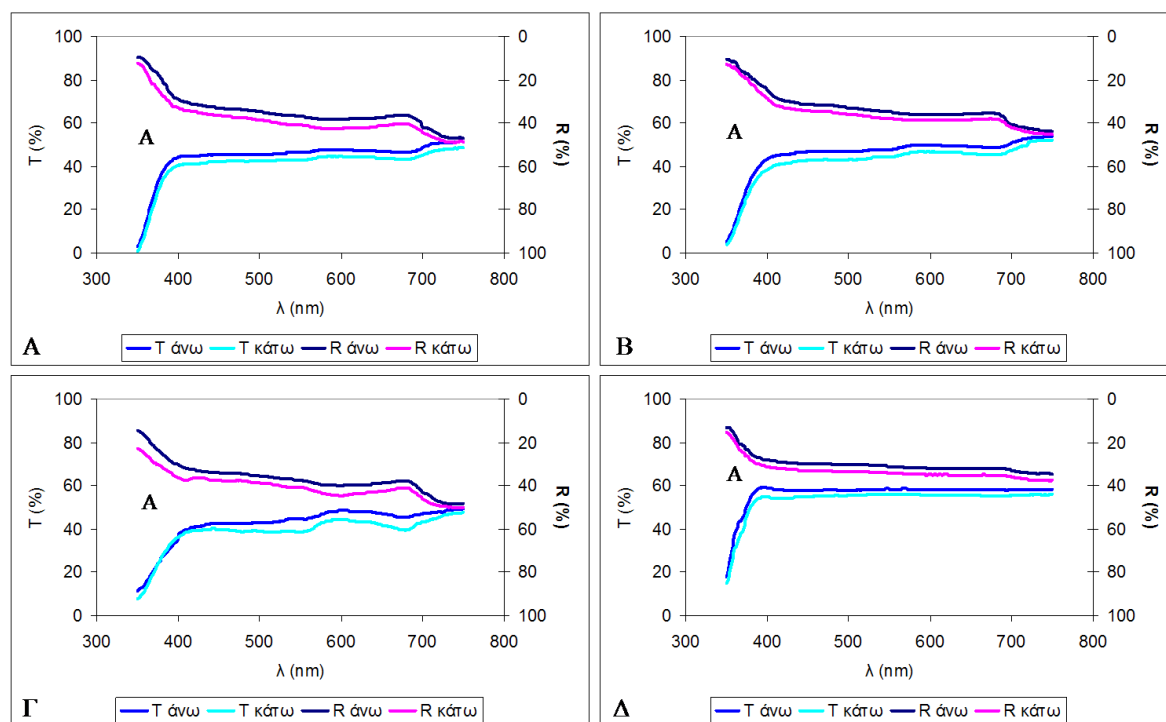
Η λευκή περιοχή των τεπάλων του φυτού *A. ramosus* εμφανίζει σχεδόν μηδενικά ποσοστά διέλευσης στο υπεριώδες τμήμα του φάσματος, ενώ στην ορατή περιοχή του φάσματος τα ποσοστά διέλευσης αυξάνονται απότομα και ακολούθως σταθεροποιούνται μέχρι και την περιοχή του εγγύς υπέρυθρου φάσματος. Η λευκή περιοχή των τεπάλων παρουσιάζει μεγαλύτερες τιμές διέλευσης (Εικόνα 3.24A) σε σύγκριση με την έγχρωμη (Εικόνες 3.21A, Γ, E), ενώ η έγχρωμη περιοχή των τεπάλων εμφανίζει μεγαλύτερα ποσοστά ανάκλασης (Εικόνες 3.21B, Δ, E) σε σχέση με την λευκή περιοχή (Εικόνα 3.24B).



Εικόνα 3.25. Γραφήματα ανάκλασης (R) και απορρόφησης (A) της λευκής περιοχής των τεπάλων του φυτού *A. ramosus* στο ορατό τμήμα του φάσματος φωτός. Α: Γράφημα ανάκλασης όπου οι ακτίνες φωτός προσπίπτουν είτε στην άνω είτε στην κάτω επιφάνεια των τεπάλων. Β: Γράφημα απορρόφησης. Οι συγκρινόμενες τιμές στο γράφημα Α διαφέρουν στατιστικά μεταξύ τους, για $P < 0.05$.

Τα γραφήματα ανάκλασης της λευκής περιοχής (Εικόνα 3.25B) των τεπάλων εμφανίζουν χαμηλά ποσοστά στο υπεριώδες τμήμα του φάσματος. Τα ποσοστά ανάκλασης της λευκής περιοχής αυξάνονται απότομα κοντά στην αρχή της ορατής περιοχής του φάσματος και ακολούθως παρουσιάζουν σταθερά ανοδική πορεία. Η κάτω επιφάνεια των τεπάλων στην λευκή περιοχή παρουσιάζει στατιστικά σημαντικά ($P < 0.05$) μεγαλύτερα ποσοστά ανάκλασης σε σχέση με την άνω επιφάνεια των τεπάλων. Τα ποσοστά απορρόφησης της λευκής περιοχής (Εικόνα 3.25B) των τεπάλων του *A. ramosus* είναι μεγάλα στο υπεριώδες τμήμα του

φάσματος και μειώνονται απότομα στο ορατό τμήμα του φάσματος, όπου διατηρούνται σταθερά.

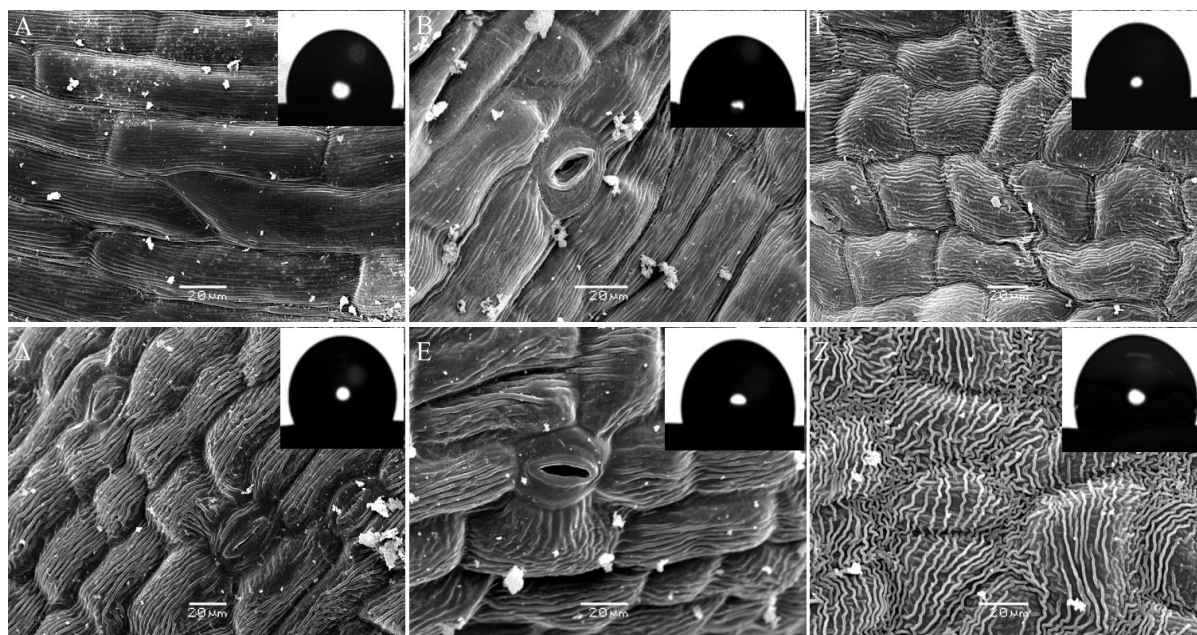


Εικόνα 3.26. Συγκεντρωτικά γραφήματα των οπτικών ιδιοτήτων των τεπάλων του φυτού *A. ramosus* στην ορατή περιοχή του φάσματος. Ο αριστερός άξονας Y αντιστοιχεί στα ποσοστά διέλευσης (T). Ο δεξιός άξονας Y αντιστοιχεί στα ποσοστά ανάκλασης (R). Η περιοχή μεταξύ των γραφικών παραστάσεων T και R αντιστοιχεί στα ποσοστά απορρόφησης και σημειώνεται με A. A: Κέντρο της έγχρωμης περιοχής. B: Κορυφή της έγχρωμης περιοχής. Γ: Βάση της έγχρωμης περιοχής. Δ: Λευκή περιοχή.

Τα συγκεντρωτικά γραφήματα (Εικόνα 3.26) των οπτικών ιδιοτήτων των τεπάλων του φυτού *A. ramosus* φανερώνουν το κοινό πρότυπο που ακολουθείται στις οπτικές ιδιότητες των τμημάτων της έγχρωμης περιοχής (Εικόνες 3.26Α-Γ) έναντι της λευκής περιοχής (Εικόνα 3.26Δ). Επιπλέον, διαφαίνονται οι εντονότερες κορυφές ανάκλασης στην περιοχή της βάσης των τεπάλων (Εικόνα 3.26Γ) σε σχέση με τις αντίστοιχες κορυφές στην περιοχή του κέντρου (Εικόνα 3.26Α) και της κορυφής (Εικόνα 3.26Β) της έγχρωμης περιοχής των τεπάλων. Η κλίμακα στον άξονα Y φτάνει σε ποσοστά 100% λόγω των μεγάλων ποσοστών απορρόφησης σε ορισμένες περιοχές του φάσματος. Ως εκ τούτου, λεπτομέρειες των γραφημάτων διέλευσης (T) και ανάκλασης (R) έχουν αμβλυνθεί.

3.1.7. Μέτρηση της γωνίας επαφής ('διαβρεξιμότητα')

Η μέτρηση των γωνιών επαφής (Εικόνα 3.27) των ανθικών ιστών με σταγόνες νερού αποδίδεται συνοπτικά στον Πίνακα 3.



Εικόνα 3.27. Τμήματα των τεπάλων του φυτού *A. ramosus* και οι αντίστοιχες σταγόνες νερού που τοποθετήθηκαν στις επιφάνειές τους. Α-Γ: Άνω επιφάνεια. Δ-Ζ: Κάτω επιφάνεια. Α, Δ: Βάση τεπάλων. Β, Ε: Κορυφή τεπάλων. Γ, Ζ: Λευκή περιοχή τεπάλων.

Πίνακας 3.4. Τιμές γωνιών επαφής σταγόνων νερού με την επιφάνεια των εξεταζόμενων τμημάτων του φυτού *A. ramosus*. Μέση τιμή $\pm$ S.E., $n=15$. Οι ίδιοι εκθέτες ανά στήλη υποδηλώνουν τιμές χωρίς στατιστικά σημαντικές διαφορές. $P<0,05$.

Τμήμα τεπάλων	Γωνία επαφής άνω επιφάνειας ($^{\circ}$)	Γωνία επαφής κάτω επιφάνειας ($^{\circ}$)
Βάση	$101,8^a \pm 1,7$	$115,4^c \pm 0,5$
Κέντρο	$101,3^{a,e} \pm 1,9$	$105,0^{c,d,e} \pm 1,7$
Κορυφή	$86,7^b \pm 3,8$	$103,2^d \pm 1,7$
Λευκή περιοχή	$88,9^b \pm 3,2$	$110,7^c \pm 0,9$

Τα τέπαλα του ασφόδελου (*A. ramosus*) εμφανίζουν οριακά υδρόφιλες επιφάνειες στην λευκή περιοχή ($\theta = 88,9^{\circ}$) και στην κορυφή της έγχρωμης περιοχής ($\theta = 86,7^{\circ}$), στην άνω επιφάνεια. Οι επιφάνειες των υπόλοιπων ανθικών τμημάτων έχουν υδρόφοβα χαρακτηριστικά, με τις κάτω επιφάνειες της λευκής περιοχής ($\theta = 110,7^{\circ}$) και της βάσης των τεπάλων ($\theta = 115,4^{\circ}$) να εμφανίζουν τις μεγαλύτερες τιμές γωνιών επαφής.

3.1.8. Υδατικό δυναμικό

Το υδατικό δυναμικό (Ψ) των τεπάλων μετρήθηκε με χρήση ψυχομέτρου (dew point microvoltmeter). Οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν σε διαδοχικές ημέρες καθ' όλη την περίοδο ανθοφορίας του *A. ramosus*. Τα αποτελέσματα των μετρήσεων συνοψίζονται στον Πίνακα 3.5.

Πίνακας 3.5. Αποτελέσματα μετρήσεων υδατικού δυναμικού των τεπάλων του φυτού *A. ramosus*. Μέση τιμή $\pm$ S.E., $n=5$. Οι ίδιοι εκθέτες υποδηλώνουν τιμές χωρίς στατιστικά σημαντικές διαφορές. $P<0,05$.

Ημερομηνία συλλογής	Ψ (MPa)
28/02	-0,71 ^a $\pm$ 0,03
12/03	-0,69 ^a $\pm$ 0,03
15/03	-0,43 ^b $\pm$ 0,02
21/03	-0,53 ^b $\pm$ 0,03
26/03	-0,47 ^b $\pm$ 0,02
01/04	-0,48 ^b $\pm$ 0,03
03/04	-1,06 ^c $\pm$ 0,06
07/04	-0,91 ^c $\pm$ 0,05
09/04	-1,01 ^c $\pm$ 0,06
10/04	-0,97 ^c $\pm$ 0,05

Το υδατικό δυναμικό των τεπάλων κυμαίνεται από -1,06 έως -0,43 MPa, με τις μεγαλύτερες τιμές να εμφανίζονται κατά την αρχή της άνθισης και τις μικρότερες (πιο αρνητικές) προς το τέλος της περιόδου ανθοφορίας.

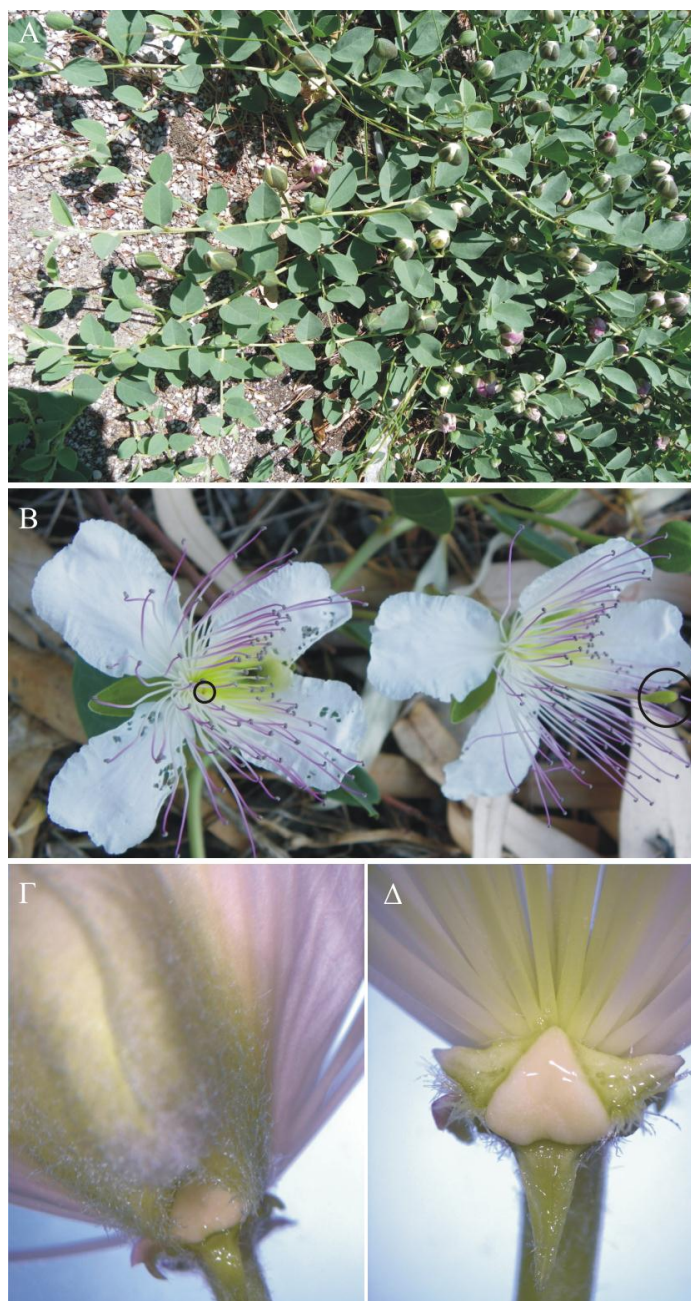
3.2. *Capparis spinosa* L.



3.2.1. Συλλογή υλικού-παρατηρήσεις στο πεδίο

Ο βλαστός του φυτού *Capparis spinosa* είναι διακλαδισμένος (Εικόνα 3.28Α) και σε κάθε κλάδο εντοπίζονται οι ανθικοί οφθαλμοί σε διαδοχικά στάδια ωριμότητας. Το τέλος της περιόδου ανθοφορίας ανευρίσκεται με τους ανθικούς οφθαλμούς να παραμένουν στο ανώριμο στάδιο μέχρι τον μααρασμό τους. Το υπέργειο τμήμα του φυτού *C. spinosa* διατηρείται μέχρι την αρχή της χειμερινής περιόδου, οπότε και ξηραίνεται.

Τα άγωνα τμήματα του άνθους (Εικόνα 3.28) του φυτού *C. spinosa* (κάππαρης) διακρίνονται σε τέσσερα σέπαλα και σε τέσσερα πέταλα, τα δύο εκ των οποίων είναι λευκά και τα υπόλοιπα δύο παρουσιάζουν διχρωμία (πράσινος και λευκός ιστός). Η βάση του ενός σεφάλου, καθώς και το πράσινο τμήμα των δίχρωμων πετάλων καλύπτουν το νεκτάριο του άνθους (Εικόνες 3.28Γ, Δ).



Εικόνα 3.28. Το φυτό *Capparis spinosa*. Α: Βλαστός κάππαρης. Β: Άρσενικό άνθος (αριστερά) και ερμαφρόδιτο άνθος (δεξιά). Σε κύκλο σημειώνεται το γυνοφόρο, όπου είναι ανεπτυγμένο μόνο στο ερμαφρόδιτο άνθος. Γ: Το πράσινο τμήμα των δίχρωμων πετάλων περικλείει το νεκτάριο. Δ: Το νεκτάριο του άνθους, κατόπιν αφαίρεσης των πετάλων και των σεπάλων.

3.2.2. Χρωματόμετρο

Τα άγωνα τμήματα του άνθους του φυτού *Capparis spinosa* προσδιορίστηκαν ως προς τον χρωματικό χώρο CIELAB. Τα αποτελέσματα συνοψίζονται στον Πίνακα 3.6.

Πίνακας 3.6. Παράμετροι φωτεινότητας (L*) και χροιάς (a*, b*) του χρωματικού χώρου CIELAB.

Ανθικό τμήμα	L*	a*	b*	E*
Λευκά πέταλα	91,12 ±1,18	-1,21 ±0,37	0,59 ±0,47	91,20 ±0,96
Πράσινα πέταλα	71,19 ±3,37	-15,38 ±1,25	28,58 ±1,87	77,65 ±3,31
Σέπαλα	57,28 ±3,80	-14,95 ±2,08	27,19 ±3,02	65,04 ±3,12

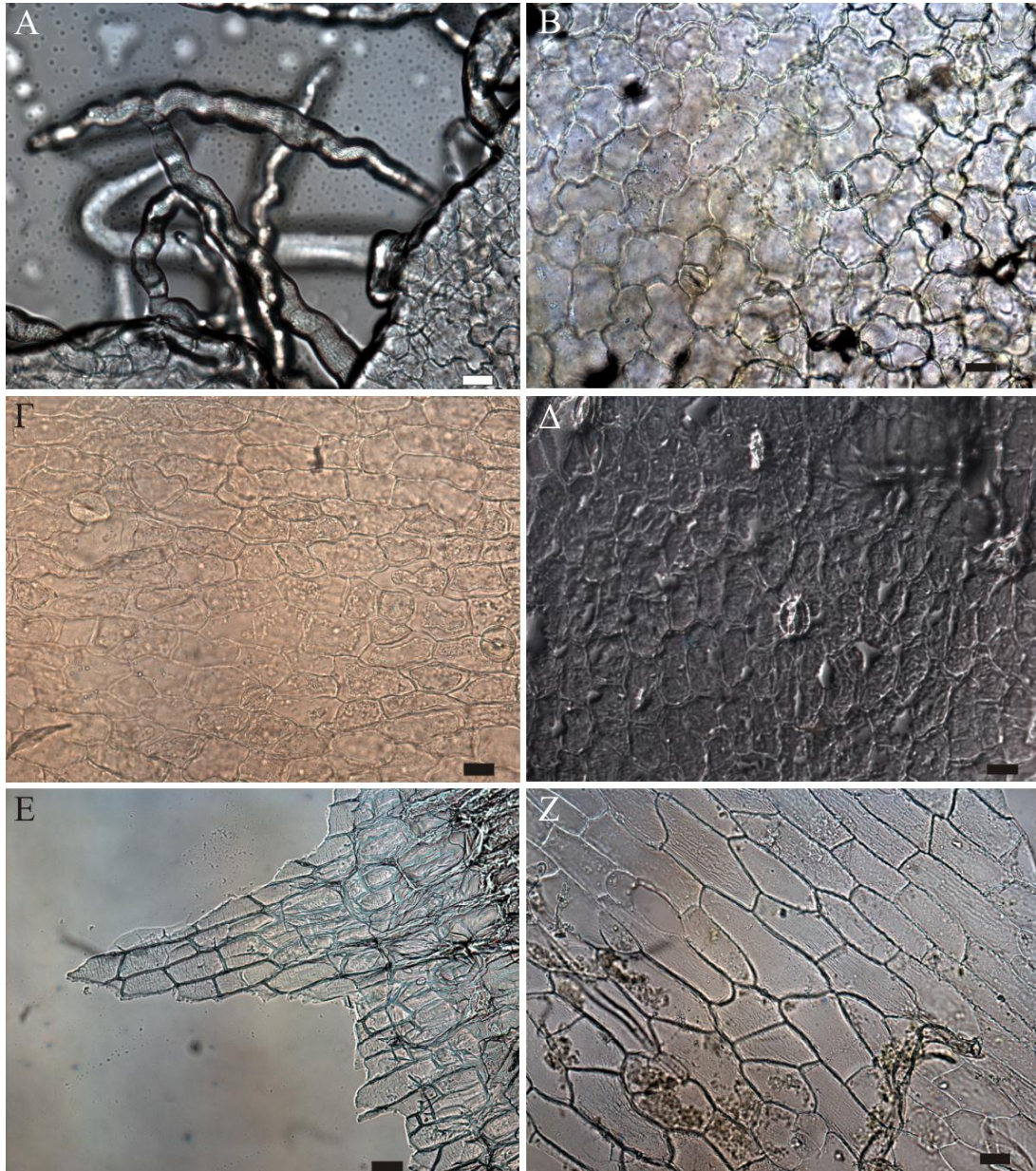
Οι μετρήσεις με το χρωματόμετρο δείχνουν ότι τα λευκά πέταλα εμφανίζουν την μεγαλύτερη τιμή της παραμέτρου φωτεινότητας (L*) σε σχέση με τα πράσινα πέταλα και τα σέπαλα. Οι παράμετροι χροιάς (a*, b*) καταγράφουν στα λευκά πέταλα τιμές κοντά στην αρχή των αξόνων (0), ενώ στο πράσινο τμήμα των δίχρωμων πετάλων και στα σέπαλα προσεγγίζουν την πράσινη (a*) και την κίτρινη περιοχή (b*) των αντίστοιχων αξόνων.

3.2.3. Παρατηρήσεις με το οπτικό μικροσκόπιο

3.2.3.1. Τομές σε νωπό υλικό

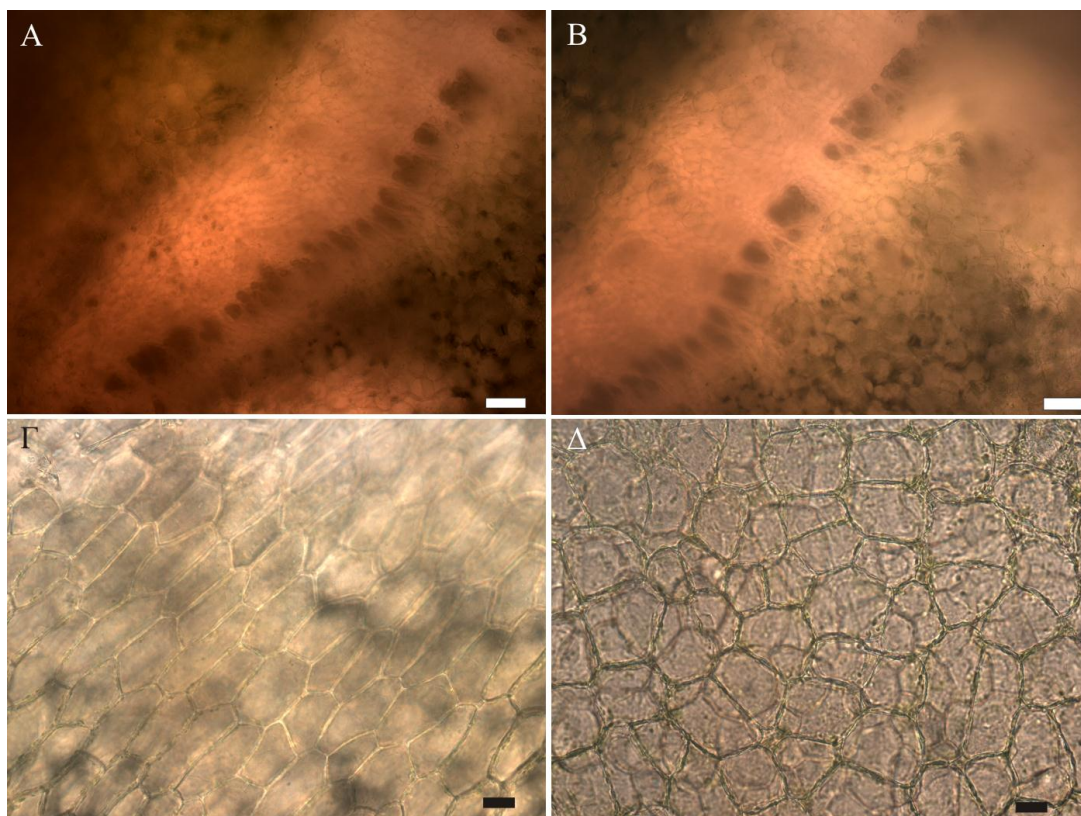
Η πρώτη προσέγγιση εξέτασης της μορφολογίας των άγονων τμημάτων του άνθους του φυτού *C. spinosa* πραγματοποιήθηκε με την παρατήρηση εικόνων νωπού υλικού στο οπτικό μικροσκόπιο. Η πλειοψηφία των τομών είναι επιφανειακές, εκτός από τις εγκάρσιες τομές που πραγματοποιήθηκαν στο πράσινο τμήμα των δίχρωμων πετάλων (Εικόνες 3. 30Α, Β).

Οι τομές σε νωπό υλικό του άνθους του φυτού *C. spinosa* φανερώνουν μορφολογικές διαφορές μεταξύ των επιδερμικών κυττάρων βάσης και κορυφής στα λευκά πέταλα (Εικόνα 3.29), στα πράσινα πέταλα (Εικόνα 3.30), καθώς και στα σέπαλα (Εικόνα 3.31). Επιπλέον διαπιστώνεται η παρουσία στομάτων τόσο στην άνω όσο και στην κάτω επιφάνεια όλων των παραπάνω αναφερόμενων τμημάτων του άνθους.



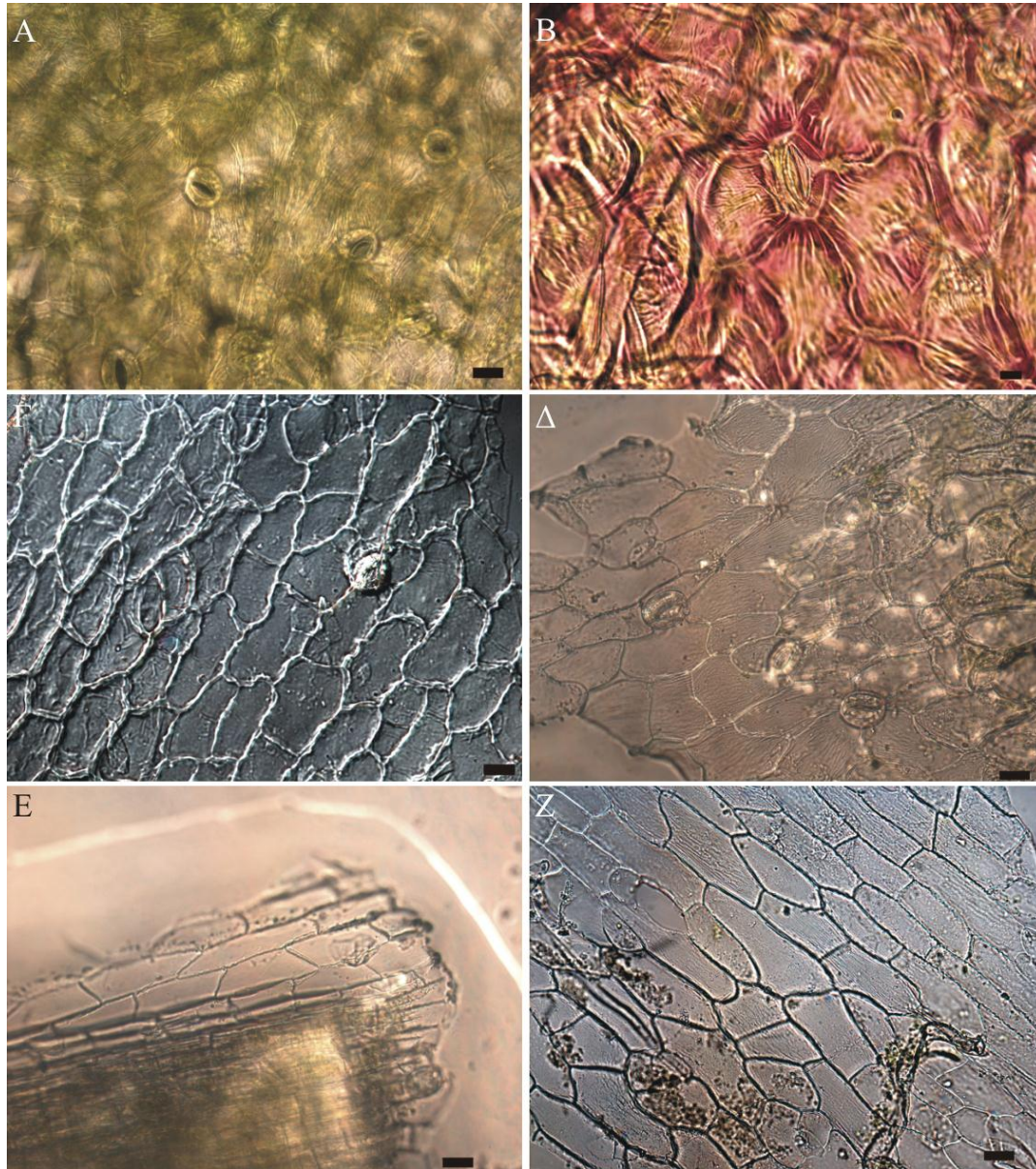
Εικόνα 3.29. Επιμήκεις τομές σε λευκά πέταλα *C. spinosa*. Α: Κορυφή, άνω επιφάνεια. Διακρίνονται τριχες. Β: Κορυφή, κάτω επιφάνεια. Διακρίνονται στόματα. Γ: Κέντρο, άνω επιφάνεια. Δ: Κέντρο, κάτω επιφάνεια. Ε: Βάση, άνω επιφάνεια. Ζ: Βάση, κάτω επιφάνεια. Δείκτης μεγέθυνσης: Α-Ε: 20 μm , Ζ: 10 μm .

Οι εικόνες από τις τομές σε νωπά λευκά πέταλα του φυτού *C. spinosa* αποκαλύπτουν τα επιμήκη επιδερμικά κύτταρα στην βάση των πετάλων (Εικόνες 3.29Ε, Ζ). Αντίθετα, στην κορυφή των λευκών πετάλων παρατηρούνται κύτταρα με κυματοειδή αντικλινή τοιχώματα (Εικόνα 3.29Β). Επιπλέον διαπιστώνεται η παρουσία πολυκύτταρων τριχών (Εικόνα 29Α). Τα λευκά πέταλα του φυτού *C. spinosa* είναι αμφιστοματικά (Εικόνες 3.29Γ, Δ).



Εικόνα 3.30. Τομές σε νωπό υλικό πράσινων πετάλων *C. spinosa*. Α-Β: Εγκάρσιες τομές. Γ: Επιμήκης τομή στην βάση, άνω επιφάνεια. Δ: Επιμήκης τομή στο κέντρο, άνω επιφάνεια. Δείκτης μεγέθυνσης: Α-Β: 50 μm . Γ-Δ: 20 μm .

Οι εγκάρσιες τομές στο πράσινο τμήμα των δίχρωμων πετάλων του φυτού *C. spinosa* αποκαλύπτουν την παρουσία κυττάρων του μεσοφύλλου που περιέχουν χλωροπλάστες (Εικόνες 3.30Α, Β). Οι επιμήκειες τομές στα πράσινα πέταλα φανερώνουν τα επιμήκη επιδερμική κύτταρα της βάσης (Εικόνα 3.30Γ), σε αντίθεση με το τετράγωνο σχήμα των επιδερμικών κυττάρων του κέντρου (Εικόνα 3.30Δ).

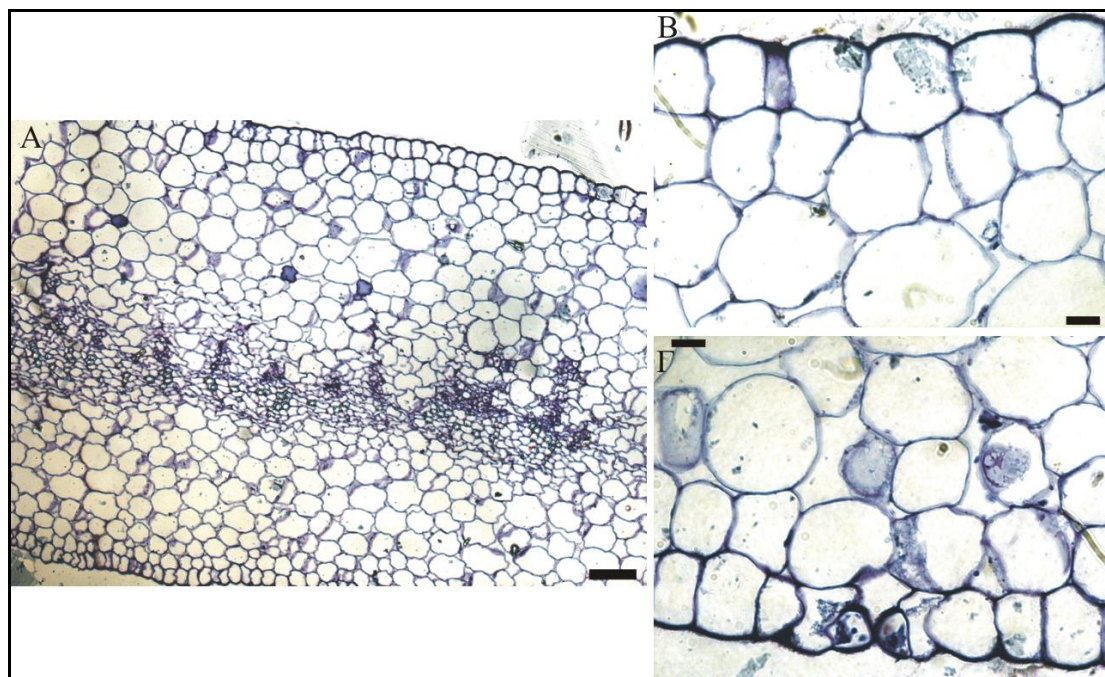


Εικόνα 3.31. Επιμήκεις τομές σεφάλων *C. spinosa*. Α: Κορυφή, κάτω επιφάνεια. Διακρίνονται στόματα. Β: Κορυφή, κάτω επιφάνεια. Διακρίνεται στόμα, καθώς και τα χρώματα από τις χρωστικές των κυττάρων. Γ: Κέντρο, άνω επιφάνεια. Δ: Κέντρο, κάτω επιφάνεια. Ε: Βάση, άνω επιφάνεια. Ζ: Βάση, κάτω επιφάνεια. Δείκτης μεγέθυνσης: Α: 20 μm . Β: 5 μm . Γ-Ζ: 20 μm .

Τα σέπαλα του φυτού *C. spinosa* είναι αμφιστοματικά. Η βάση των σεφάλων αποτελείται από επιμήκη επιδερμικά κύτταρα (Εικόνες 3.31Ε, Ζ), ενώ τα επιδερμικά κύτταρα της κορυφής των σεφάλων έχουν πολυγωνικό σχήμα (Εικόνες 3.31Α, Β). Τα επιδερμικά κύτταρα του κέντρου των σεφάλων εμφανίζουν επίμηκες σχήμα με κυματοειδή αντικλινή τοιχώματα (Εικόνες 3.31Γ, Δ).

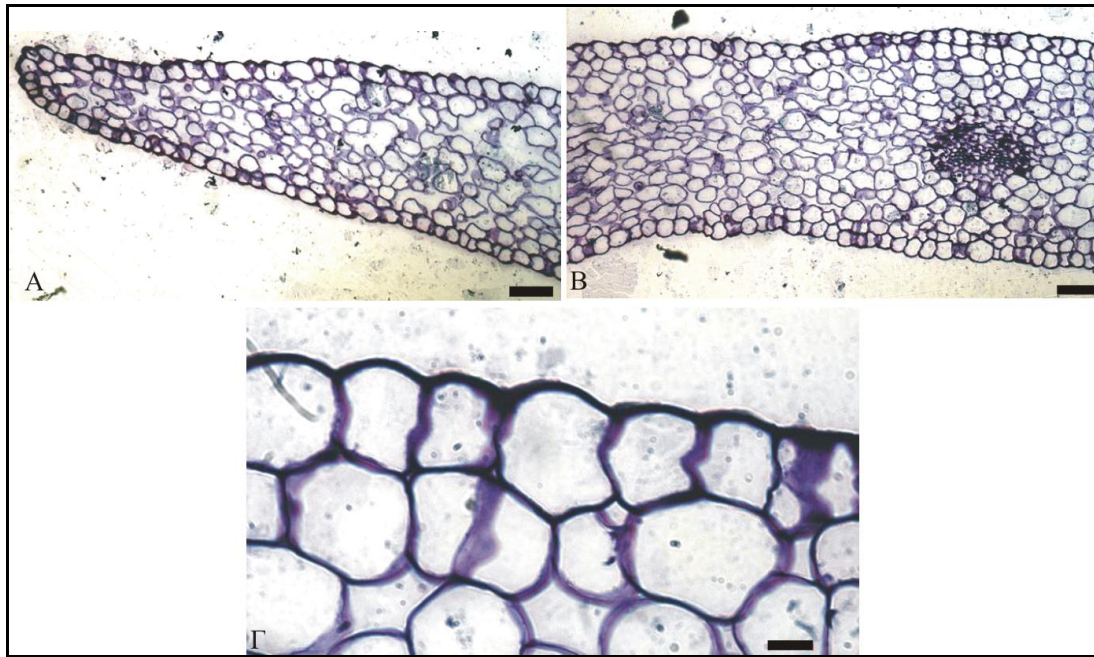
3.2.3.2. Τομές σε μονιμοποιημένο υλικό

Τα άγονα τμήματα του άνθους του φυτού *C. spinosa* υπέστησαν επεξεργασία μονιμοποίησης. Κατόπιν τμήσης του υλικού, τα πέταλα και τα σέπαλα παρατηρήθηκαν στο οπτικό μικροσκόπιο.



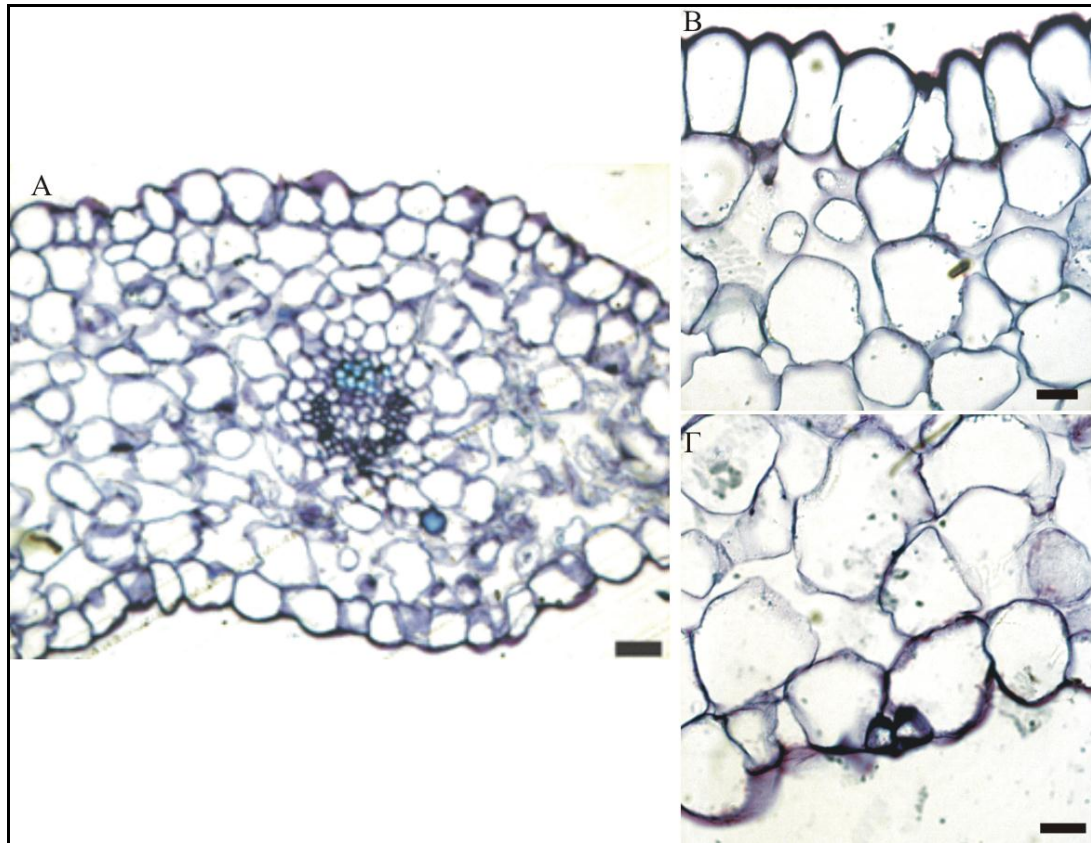
Εικόνα 3.32. Εγκάρσιες τομές στην βάση των λευκών πετάλων του φυτού *C. spinosa*. Α: Πυκνή παρουσία αγωγών δεσμίδων και πυκνή διάταξη των κυττάρων του μεσοφύλλου. Β: Άνω επιδερμίδα και υποδερμικά κύτταρα. Γ: Κάτω επιδερμίδα και υποδερμικά κύτταρα. Διακρίνεται η παρουσία στόματος και μεσοκυττάρων χώρων. Δείκτης μεγέθυνσης: Α: 50 μm , Β: 10 μm , Γ: 10 μm .

Οι εικόνες από το οπτικό μικροσκόπιο αποκαλύπτουν την πυκνή διάταξη των κυττάρων του μεσοφύλλου στην βάση των λευκών πετάλων (Εικόνα 3.32Α). Τα κύτταρα του μεσοφύλλου είναι ομοιόμορφα. Οι κυτταρικές σειρές κάτω από την επιδερμίδα έχουν μικρότερο μέγεθος από τα κύτταρα του μεσοφύλλου (Εικόνα 3.32). Τα λευκά πέταλα στη βάση τους παρουσιάζουν εκτεταμένο δίκτυο αγωγού ιστού (Εικόνα 3.32Α), το οποίο διακλαδίζεται προς την κορυφή των πετάλων (Εικόνες 3.33Β και 3.4Α). Τα επιδερμικά κύτταρα έχουν επίπεδα έως θολωτά περικλινή τοιχώματα (Εικόνες 3.32Β, Γ).



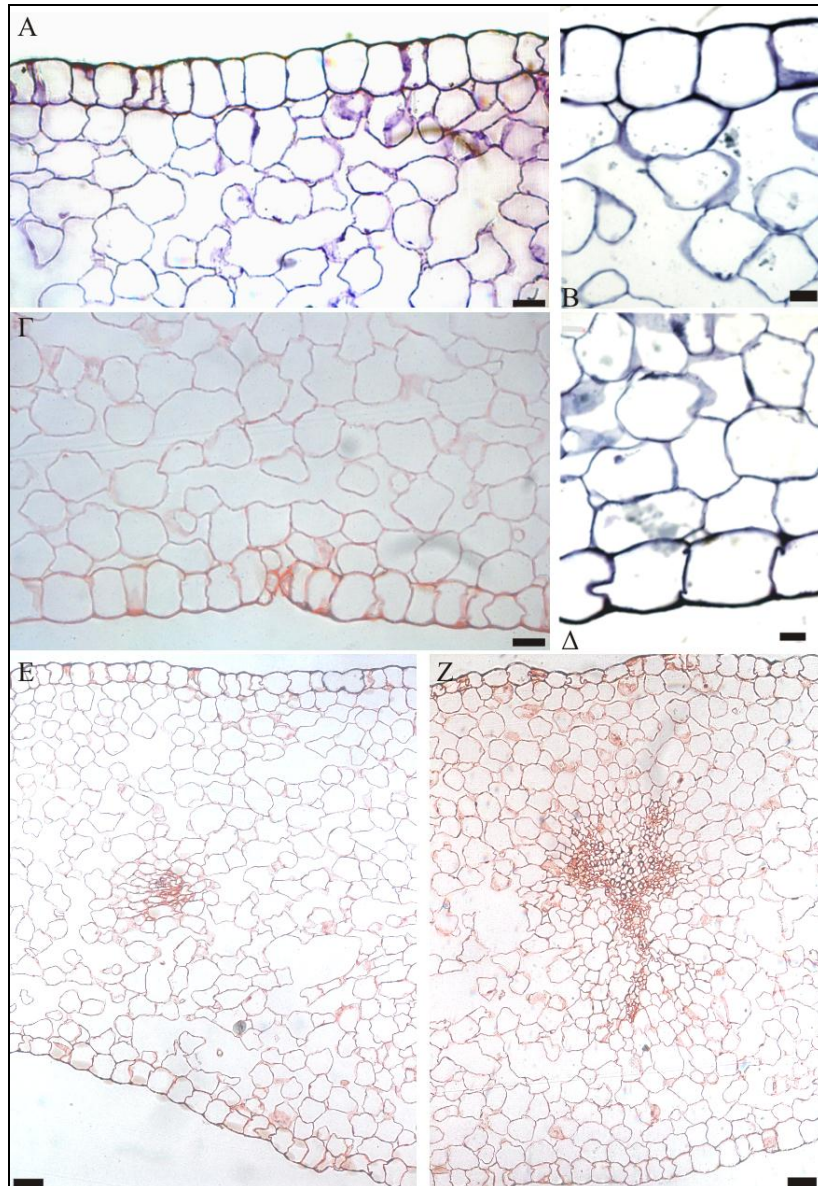
Εικόνα 3.33. Εγκάρσιες τομές στο κέντρο των λευκών πετάλων του φυτού *C. spinosa*. Α: Τομή στην περιφέρεια του πετάλου. Β: Διακρίνεται η αγωγός δεσμίδα. Γ: Άνω επιδερμίδα και υποδερμικά κύτταρα. Δείκτης μεγέθυνσης: Α: 50 μm , Β: 50 μm , Γ: 10 μm .

Το κέντρο των λευκών πετάλων του φυτού *C. spinosa* έχει λιγότερες κυτταρικές σειρές μεσοφύλλου (Εικόνα 3.33Β) και περισσότερους μεσοκυττάριους χώρους σε σχέση με την βάση των πετάλων. Προς την περιφέρεια των πετάλων το πάχος του μεσοφύλλου μειώνεται (Εικόνα 3.33Α). Οι δεσμίδες του αγωγού ιστού έχουν αραιότερη διάταξη (Εικόνα 3.33Β) σε σχέση με τις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες που απαντώνται στην βάση των λευκών πετάλων (Εικόνα 3.32Α). Τα περικλινή κυτταρικά τοιχώματα των επιδερμικών κυττάρων είναι επίπεδα έως θολωτά (Εικόνα 3.33Γ).



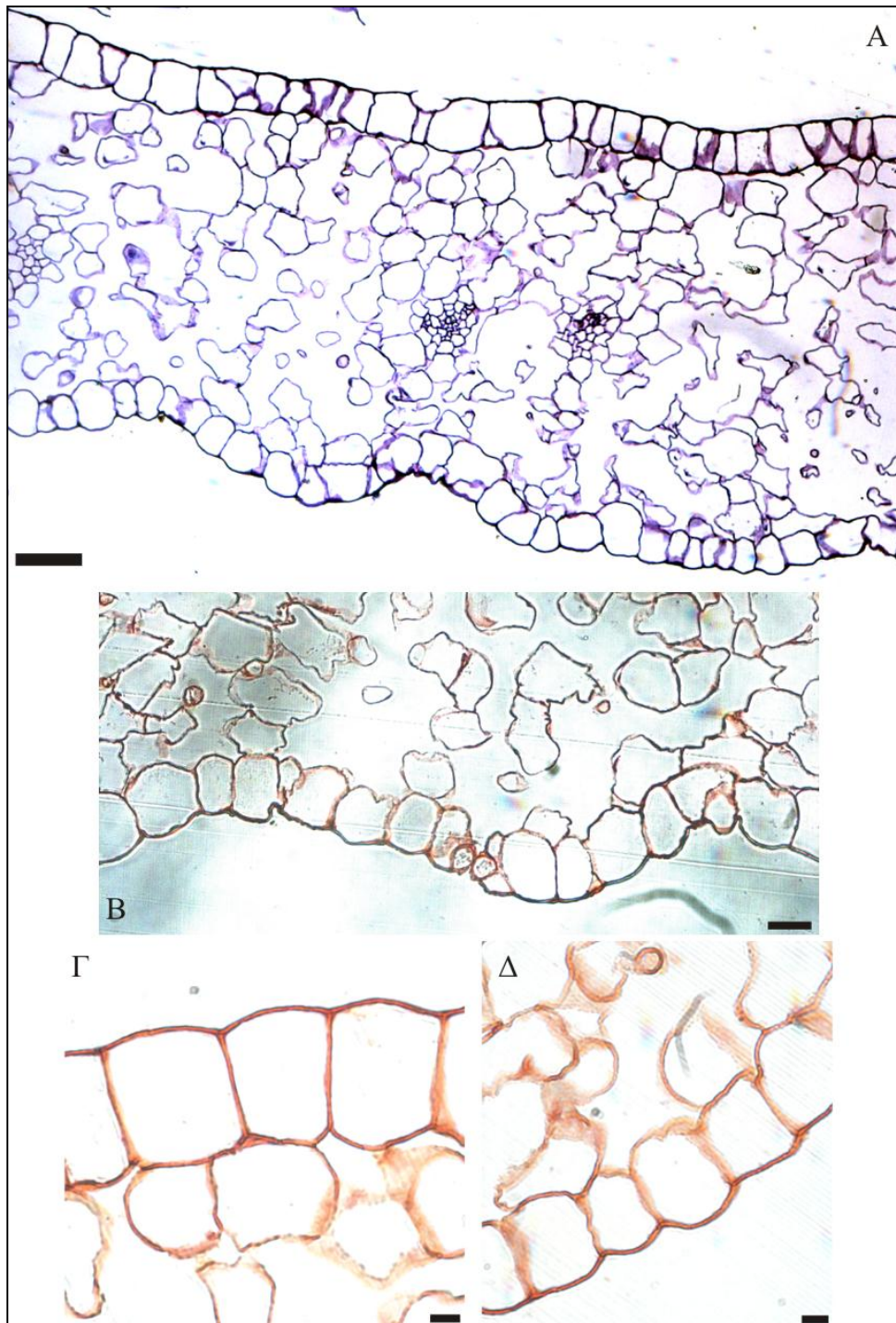
Εικόνα 3.34. Εγκάρσιες τομές στην κορυφή των λευκών πετάλων του φυτού *C. spinosa*. Α: Διακρίνονται οι μεσοκυττάριοι χώροι και η αγωγός δεσμίδα. Β: Άνω επιδερμίδα. Παρουσία μεσοκυττάρων χώρων. Γ: Κάτω επιδερμίδα. Δείκτης μεγέθυνσης: Α: 20 μm , Β: 10 μm , Γ: 10 μm .

Τα λευκά πέταλα στην κορυφή τους εμφανίζουν χαρακτηριστική καμπυλότητα, η οποία διακρίνεται και στις εγκάρσιες τομές αυτών (Εικόνα 3.34Α). Οι αγωγοί δεσμίδες (Εικόνα 3.34Α) παρουσιάζουν την αραιή διάταξη που καταγράφεται και στο κέντρο των λευκών πετάλων (Εικόνα 3.33Β). Τα επιδερμικά κύτταρα έχουν θολωτά περικλινή τοιχώματα.



Εικόνα 3.35. Εγκάρσιες τομές στη βάση των πράσινων πετάλων του φυτού *C. spinosa*. Α, Β, Δ: Χρώση με κυανό της τολουιδίνης. Γ, Ε, Ζ: Χρώση με σαφρανίνη. Α, Β: Άνω επιδερμίδα. Γ: Κάτω επιδερμίδα. Διακρίνεται στόμα. Δ: Κάτω επιδερμίδα και υποδερμικά κύτταρα. Ε,Ζ. Διακρίνεται η αγωγός δεσμίδα και το μεσόφυλλο με τους μεσοκυττάριους χώρους. Δείκτης μεγέθυνσης: Α: 20 μm , Β: 10 μm , Γ: 20 μm , Δ: 10 μm , Ε, Ζ: 50 μm .

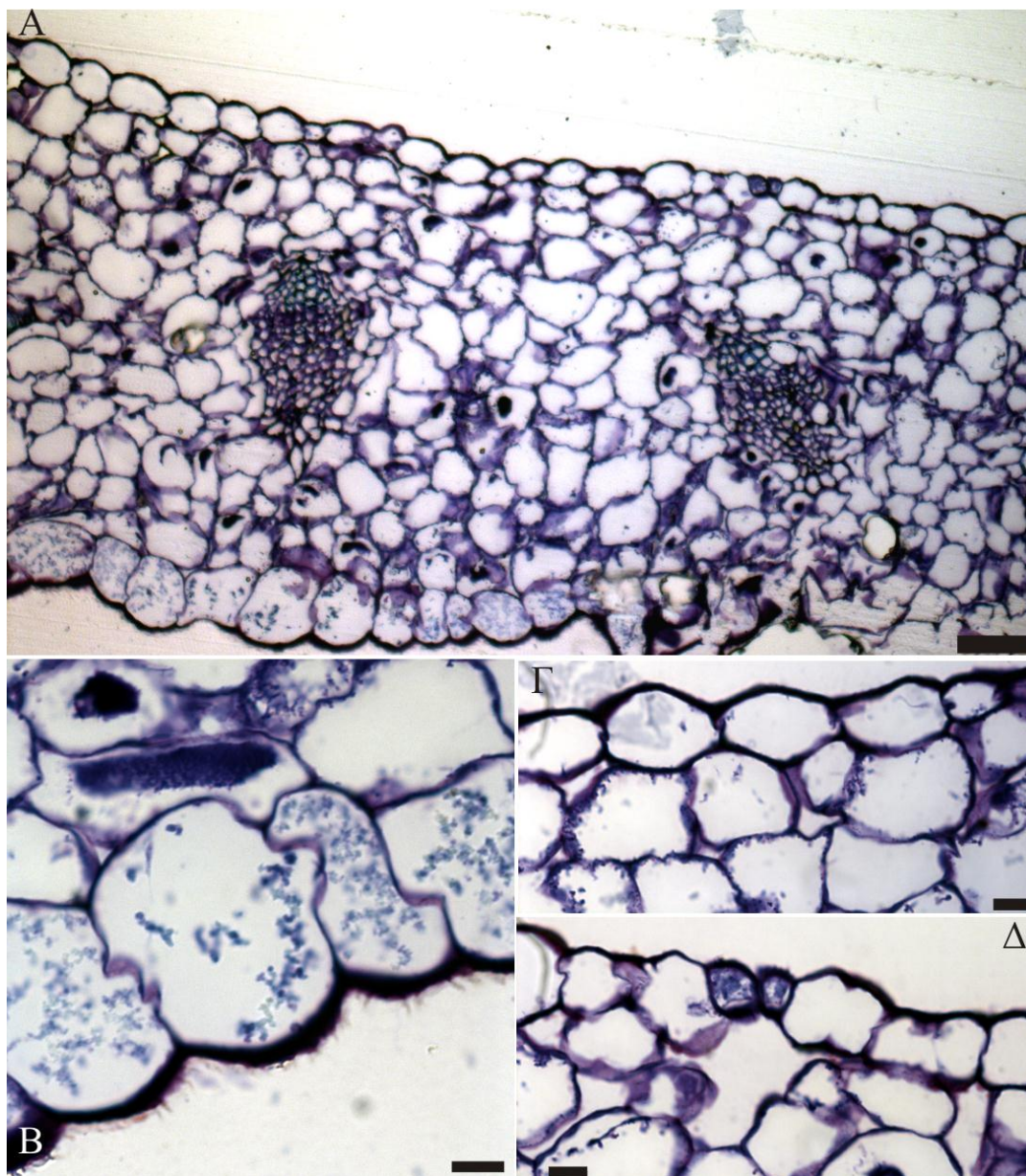
Η βάση του πράσινου τμήματος των δίχρωμων πετάλων έχει μεσόφυλλο με μεσοκυττάριους χώρους. Ο αγωγός ιστός βρίσκεται σε αραιότερη διάταξη σε σχέση με την βάση των λευκών πετάλων. Τα περικλινή τοιχώματα των επιδερμικών κυττάρων είναι επίπεδα προς θολωτά (Εικόνες 3.35Β, Δ).



Εικόνα 3.36. Εγκάρσιες τομές στο κέντρο του πράσινου τμήματος των δίχρωμων πετάλων του φυτού *C. spinosa*. Α: Χρώση με κυανό της τολουιδίνης. Διακρίνεται η καμπυλότητα του ιστού στην κάτω επιφάνειά του. Β-Δ. Χρώση με σαφρανίνη. Β: Λεπτομέρεια της κάτω επιδερμίδας του πετάλου. Διακρίνεται στόμα. Γ: Άνω επιδερμίδα. Δ: Κάτω επιδερμίδα. Δείκτης μεγέθυνσης: Α: 50 μm, Β: 20 μm, Γ: 10μm, Δ: 10 μm.

Το πράσινο τμήμα των δίχρωμων πετάλων του φυτού *C. spinosa* παρουσιάζει καμπυλότητα (Εικόνα 3.36Α) στην κάτω επιφάνειά του, αντίστοιχη με την καμπυλότητα που παρατηρείται στην κορυφή των λευκών πετάλων (Εικόνα 3.34Α). Τα περικλινή τοιχώματα των

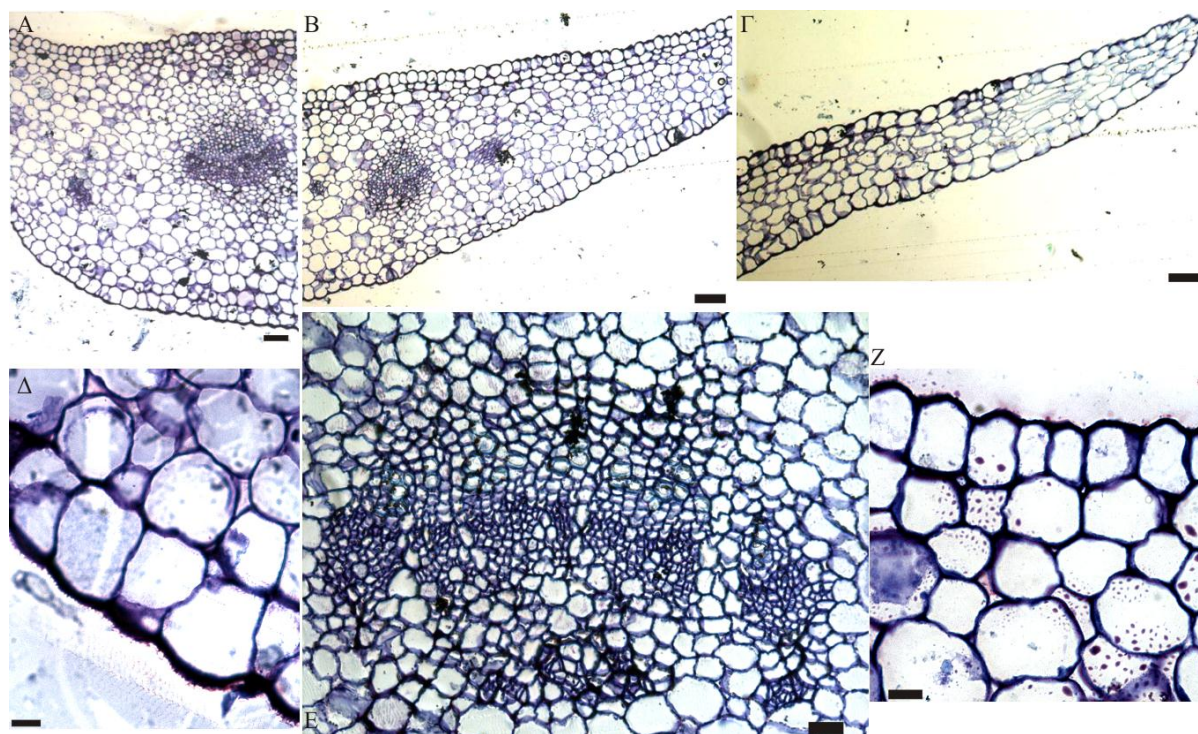
επιδερμικών κυττάρων είναι επίπεδα προς θολωτά (Εικόνες 3.36Γ, Δ). Η ιδιαίτερη δομή των πράσινων πετάλων (σχεδόν τριγωνικό σχήμα που καλύπτει το νεκτάριο) είναι η αιτία για την εμφάνιση του μεσοφύλλου και των αγωγών δεσμίδων στις εγκάρσιες τομές, όπου δεν διακρίνονται όλα τα κύτταρα στο επίπεδο της τομής (Εικόνα 3.36Α).



Εικόνα 3.37. Εγκάρσιες τομές στην βάση των σепάλων των φυτού *C. spinosa*. Α: Διακρίνεται η διάταξη των αγωγών δεσμίδων. Β: Κάτω επιδερμίδα. Διακρίνονται περιεχόμενοι κρύσταλλοι. Γ-Δ: Άνω επιδερμίδα. Δείκτης μεγέθυνσης: Α: 50 μm , Β-Δ: 10 μm .

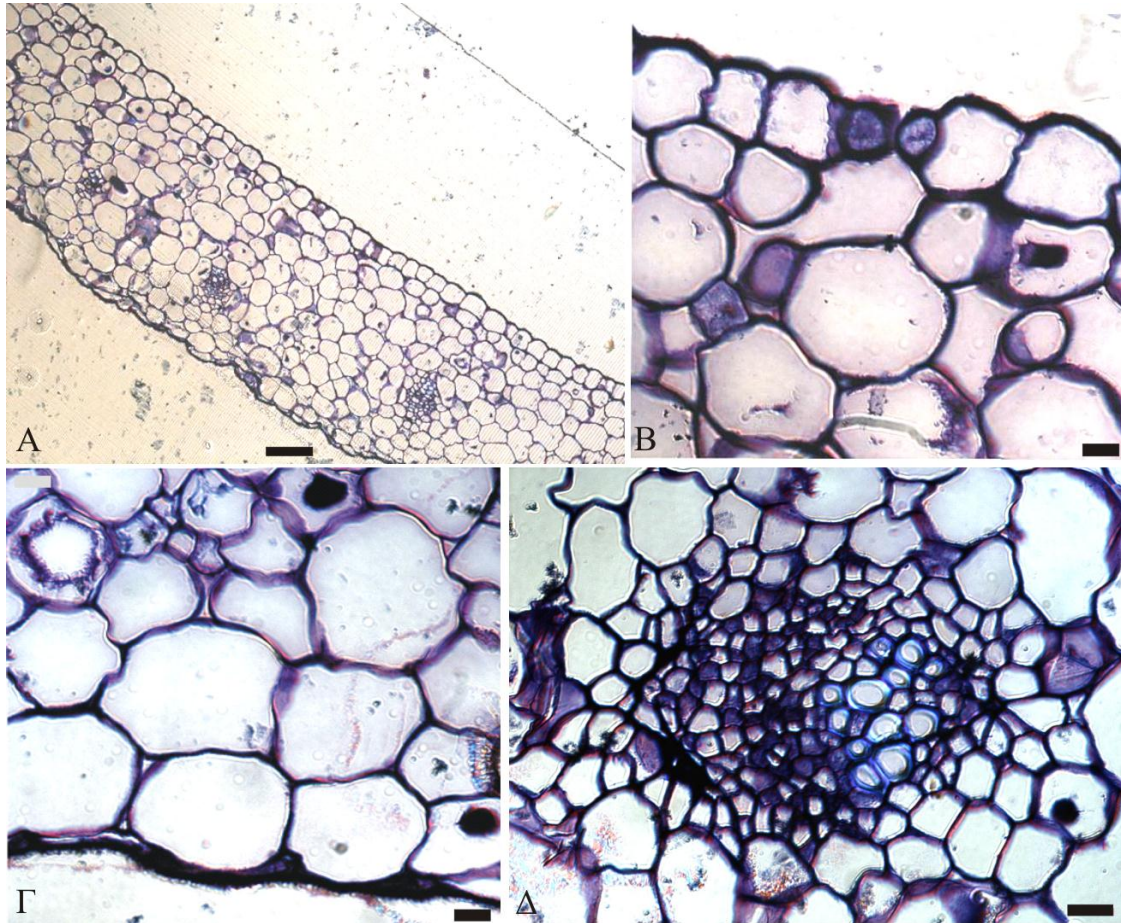
Οι εγκάρσιες τομές της βάσης των σепάλων (Εικόνα 3.37) αποκαλύπτουν το διαφορετικό ύψος των επιδερμικών κυττάρων μεταξύ άνω (Εικόνα 3.37Γ) και κάτω επιδερμίδας (Εικόν 3.37Β), με τα κύτταρα της κάτω επιδερμίδας να έχουν μεγαλύτερο ύψος. Τα κύτταρα του μεσοφύλλου έχουν πυκνή διάταξη και μεσοκυττάριοι χώροι απαντώνται κοντά στην

επιδερμίδα και κυρίως κάτω από τα στόματα (Εικόνα 3.37Δ). Στο εσωτερικό των κυττάρων της κάτω επιδερμίδας διακρίνονται κρύσταλλοι. (Εικόνα 3.37B).



Εικόνα 3.38. Εγκάρσιες τομές στο κέντρο των σεπάλων του φυτού *C. spinosa*. Α-Γ: Διαδοχικές Εικόνες από την μέση ως την περιφέρεια των σεπάλων. Δ: Κάτω επιδερμίδα και υποδερμικές σειρές κυττάρων. Ε: Αγωγός δεσμίδα. Ζ: Άνω επιδερμίδα. Δείκτης μεγέθυνσης: Α-Γ: 50 μm , Δ: 10 μm , Ε: 20 μm , Ζ: 10 μm .

Το κέντρο των σεπάλων εμφανίζει μεγαλύτερο πάχος μεσοφύλλου (Εικόνα 3.38Α) στη μέση του ιστού σε σχέση με της βάσης (Εικόνα 3.37Α). Το πάχος του μεσοφύλλου ελαττώνεται προς την περιφέρεια του ιστού (Εικόνες 3.38Β, Γ). Ο αγωγός ιστός εντοπίζεται σε τρεις μεγάλες δεσμίδες και άλλες τέσσερις μικρότερες, πιθανώς αποτέλεσμα διακλάδωσης αυτού. Το ύψος των επιδερμικών κυττάρων στο κέντρο των σεπάλων εμφανίζει μικρότερες διαφορές μεταξύ άνω (Εικόνα 3.38Ζ) και κάτω επιδερμίδας (Εικόνα 3.38Δ) σε σχέση με τις διαφορές που διαπιστώθηκαν στην βάση των σεπάλων (Εικόνες 3.37Β, Γ). Τα κύτταρα του μεσοφύλλου έχουν πυκνή διάταξη, με μικρή έκταση μεσοκυττάρων χώρων.

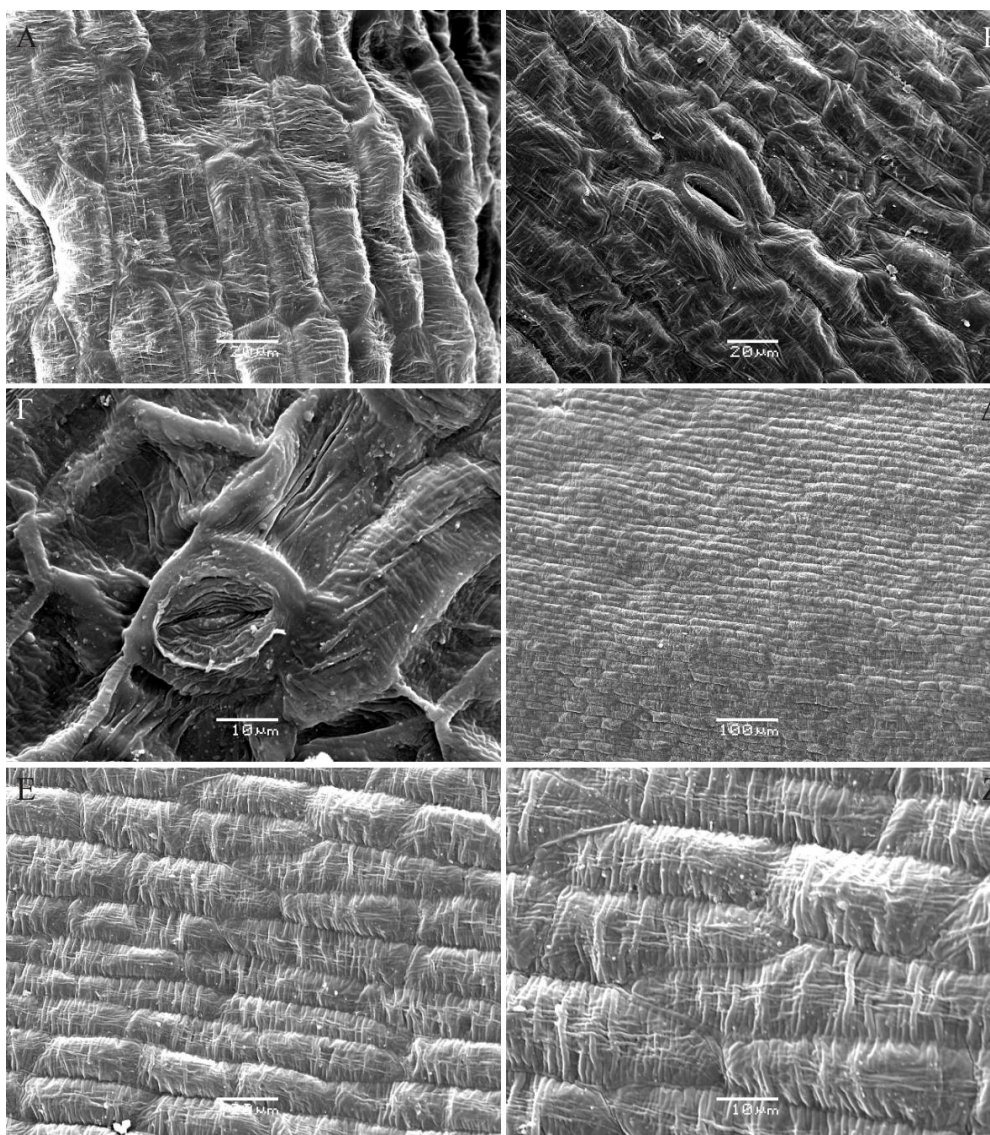


Εικόνα 3.39. Εγκάρσιες τομές στην κορυφή των σεπάλων του φυτού *C. spinosa*. Α: Διακρίνονται τα διαδοχικά τμήματα αγωγών δεσμίδων. Β: Άνω επιδερμίδα. Διακρίνεται στόμα. Γ: Κάτω επιδερμίδα. Δ: Ηθμαγγειώδης δεσμίδα. Δείκτης μεγέθυνσης: Α: 50 μm , Β-Δ: 10 μm .

Η κορυφή των σεπάλων εμφανίζει μικρότερες δεσμίδες αγωγού ιστού (Εικόνα 3.39Δ) σε σχέση με αυτές που καταγράφηκαν στο κέντρο των σεπάλων (Εικόνα 3.38Ε). Τα παρεγχυματικά κύτταρα του μεσοφύλλου διατηρούν την πυκνή διάταξη που διαπιστώθηκε στην βάση και το κέντρο των σεπάλων. Το ύψος των επιδερμικών κυττάρων (Εικόνες 3.39Β, Γ) διατηρεί διαφορές που παρατηρούνται και στο κέντρο των σεπάλων

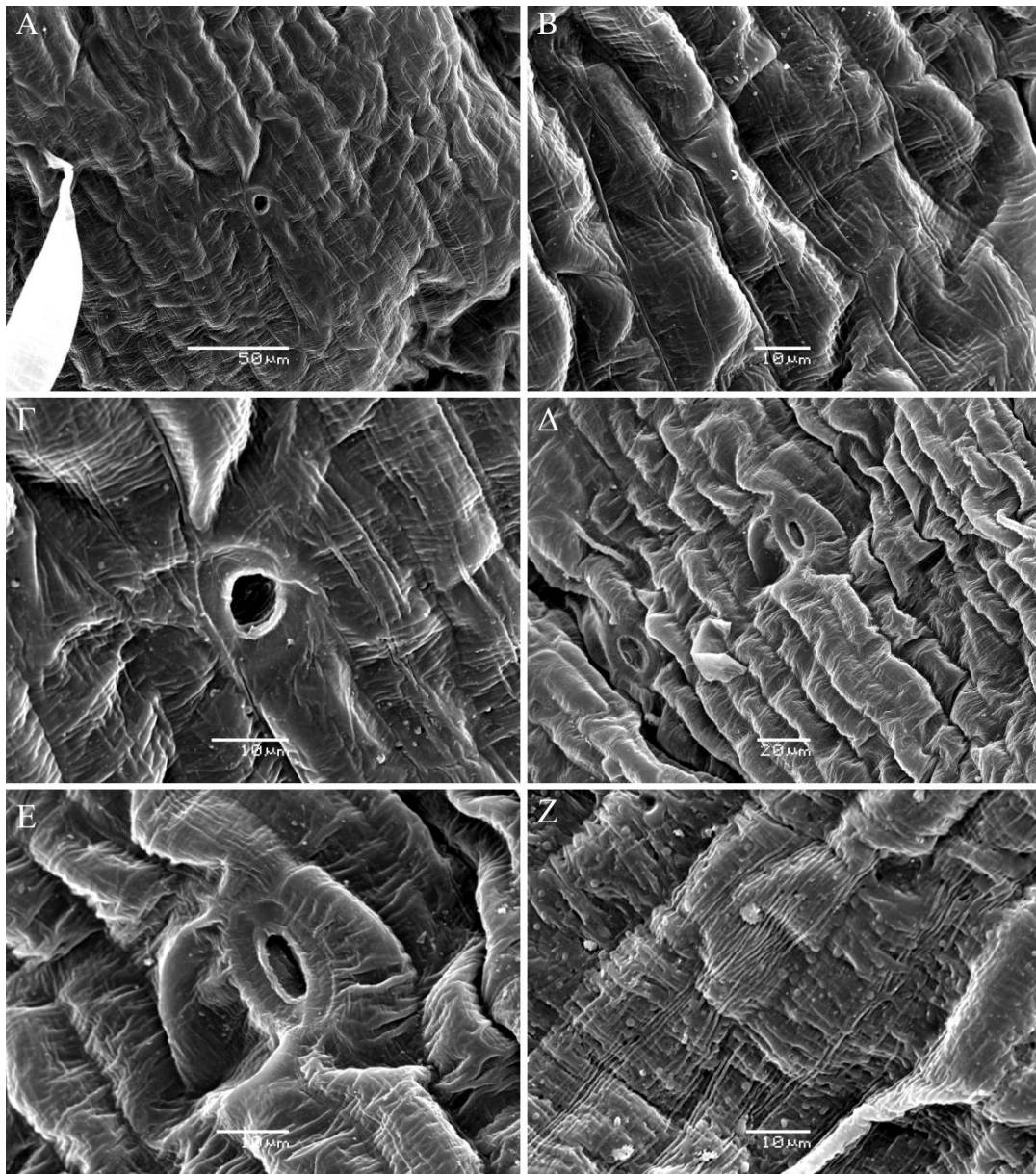
3.2.4. Παρατηρήσεις με το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης (SEM)

Οι Εικόνες με το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης συνεισφέρουν στην σύγκριση των επιφανειών των συγκρινόμενων τμημάτων των πετάλων και σεπάλων του φυτού *Capparis spinosa*.



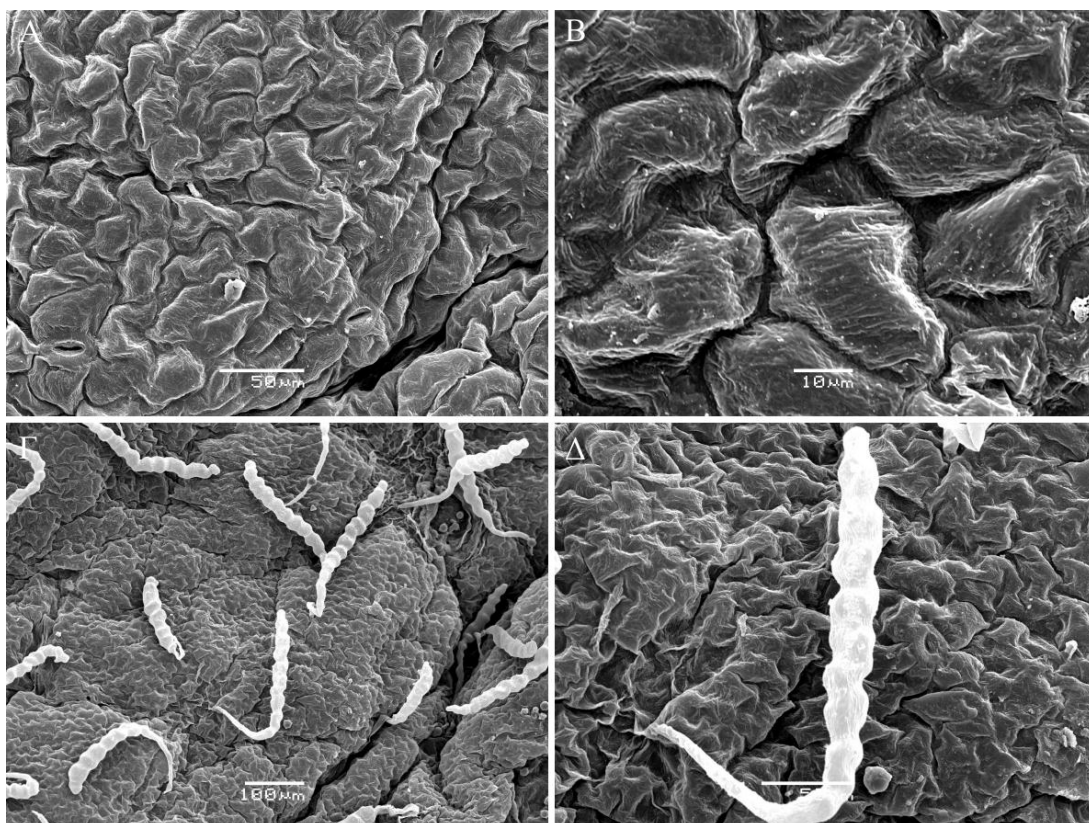
Εικόνα 3.40. Ηλεκτρονιοφωτογραφίες της βάσης των λευκών πετάλων του φυτού *C. spinosa*. Α-Γ: Άνω επιφάνεια. Δ-Ζ: Κάτω επιφάνεια.

Η βάση των λευκών πετάλων αποτελείται από επιμήκη κύτταρα (Εικόνα 3.40), με τον κύριο άξονά τους προσανατολισμένο παράλληλα με τον κύριο άξονα του πετάλου, οι δε ποικίλσεις που σχηματίζονται στην επιφάνειά τους αναπτύσσονται σε δύο διαστάσεις, έχουν όμως κύριο προσανατολισμό κάθετα ως προς τον κύριο άξονα των κυττάρων (Εικόνες 3.40Γ, Ζ). Το ανάγλυφο της κάτω επιφάνειας είναι εντονότερο σε σχέση με το ανάγλυφο της άνω επιφάνειας της βάσης.



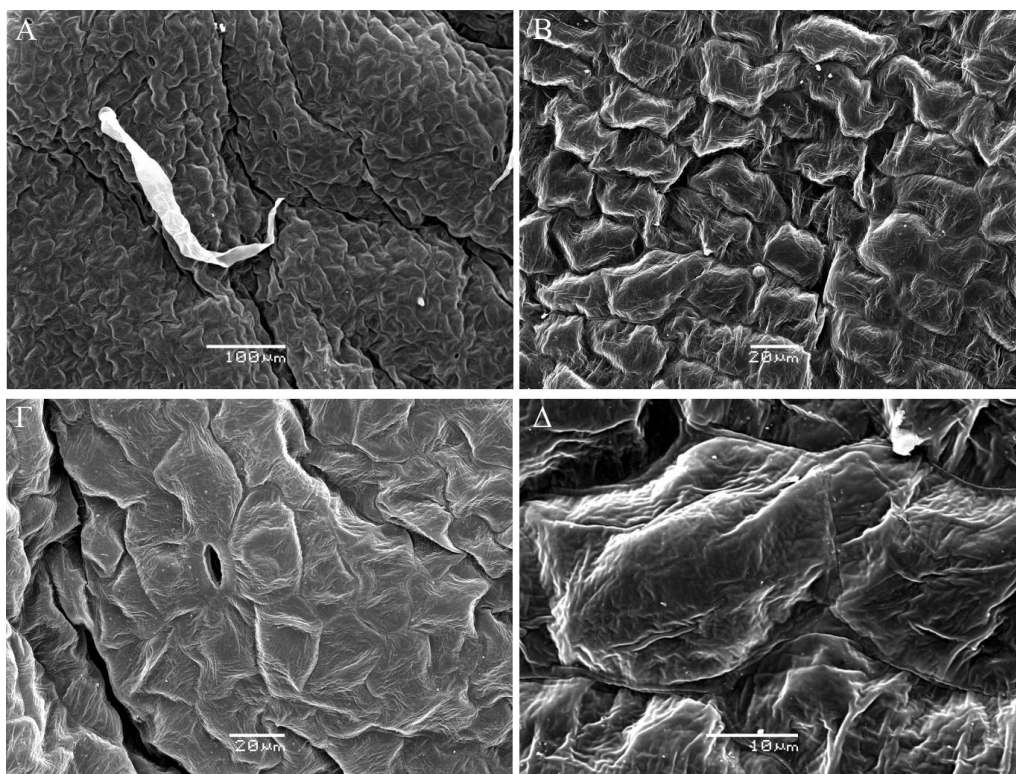
Εικόνα 3.41. Ηλεκτρονιοφωτογραφίες από το κέντρο των λευκών πετάλων του φυτού *C. spinosa*. Α-Γ: Άνω επιφάνεια. Δ-Ζ: Κάτω επιφάνεια.

Το κέντρο (Εικόνα 3.41) των λευκών πετάλων του φυτού *C. spinosa* αποτελείται από επιμήκη κύτταρα, τα οποία έχουν μικρότερο μήκος σε σχέση με τα επιδερμικά κύτταρα της βάσης (Εικόνα 3.40) των λευκών πετάλων. Οι ποικίλσεις της επιφάνειας των επιδερμικών κυττάρων εμφανίζουν διττό προσανατολισμό, τόσο παράλληλο όσο και κάθετο με τον κύριο άξονα των κυττάρων, με κύριο προσανατολισμό παράλληλο με τον επιμήκη άξονα των κυττάρων.



Εικόνα 3.42. Ηλεκτρονιοφωτογραφίες της άνω επιφάνειας της κορυφής των λευκών πετάλων του φυτού *C. spinosa*. Α: Άνω επιδερμίδα. Διακρίνονται στόματα. Β: Λεπτομέρεια επιδερμικών κυττάρων. Γ: Αραιή διάταξη τριχών. Δ: Τρίχα. Δείκτης μεγέθυνσης Δ: 50 μm .

Τα επιδερμικά κύτταρα στην κορυφή των λευκών πετάλων (Εικόνες 3.42, 3.43) είναι πολυγωνικά, με κυματοειδή αντικλινή τοιχώματα, τα δε περικλινή τοιχώματα είναι θολωτά. Ο προσανατολισμός των επιδερμικών κυττάρων είναι διάχυτος ως προς τον κύριο άξονα του πετάλου και το ίδιο ισχύει και για το πρότυπο των ποικίσεων ως προς τον κύριο άξονα του κυττάρου. Διακρίνεται η αραιή διάταξη τριχώματος. Οι τρίχες είναι πολυκύτταρες.



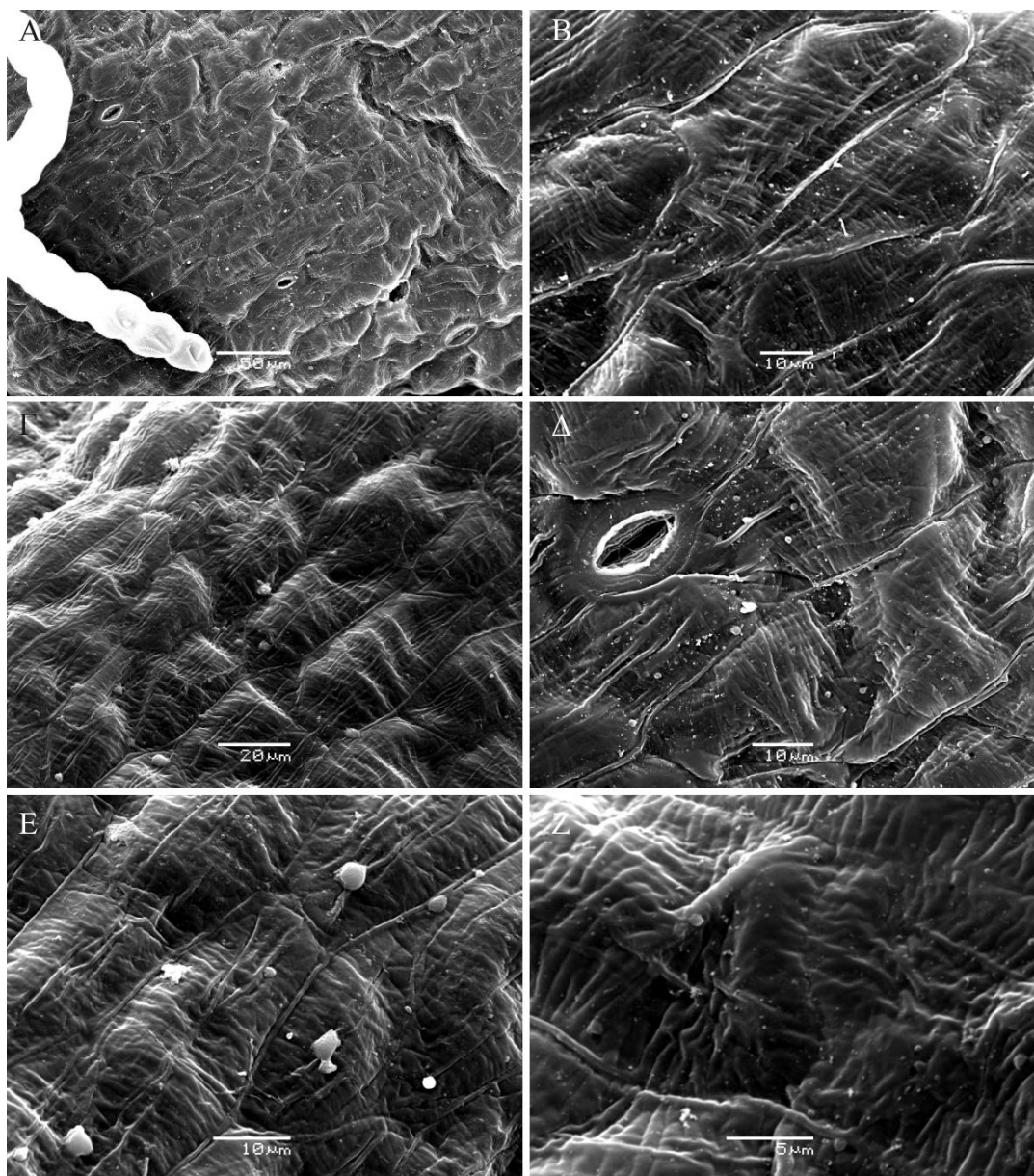
Εικόνα 3.43. Κάτω επιφάνεια της κορυφής των λευκών πετάλων του φυτού *C. spinosa*. Α-Β: Διάταξη των επιδερμικών κυττάρων. Γ: Στόμα. Δ: Λεπτομέρεια επιδερμικού κυττάρου.

Οι πληροφορίες που συλλέχθηκαν από τις εικόνες του SEM και του οπτικού μικροσκοπίου και αφορούν τις διαστάσεις των επιδερμικών κυττάρων των εξεταζόμενων τμημάτων των λευκών πετάλων συνοψίζονται στον Πίνακα 3.7.

Πίνακας 3.7. Διαστάσεις των επιδερμικών κυττάρων και πάχος μεσοφύλλου των συγκρινόμενων τμημάτων των λευκών πετάλων του φυτού *C. spinosa*. Μέση τιμή $\pm$ S.E., n=30. Οι ίδιοι εκθέτες ανά στήλη υποδηλώνουν τιμές χωρίς στατιστικά σημαντικές διαφορές. Οι τιμές που δεν συνοδεύονται από εκθέτη διαφέρουν με όλες τις συγκρινόμενες τιμές. $P<0,05$.

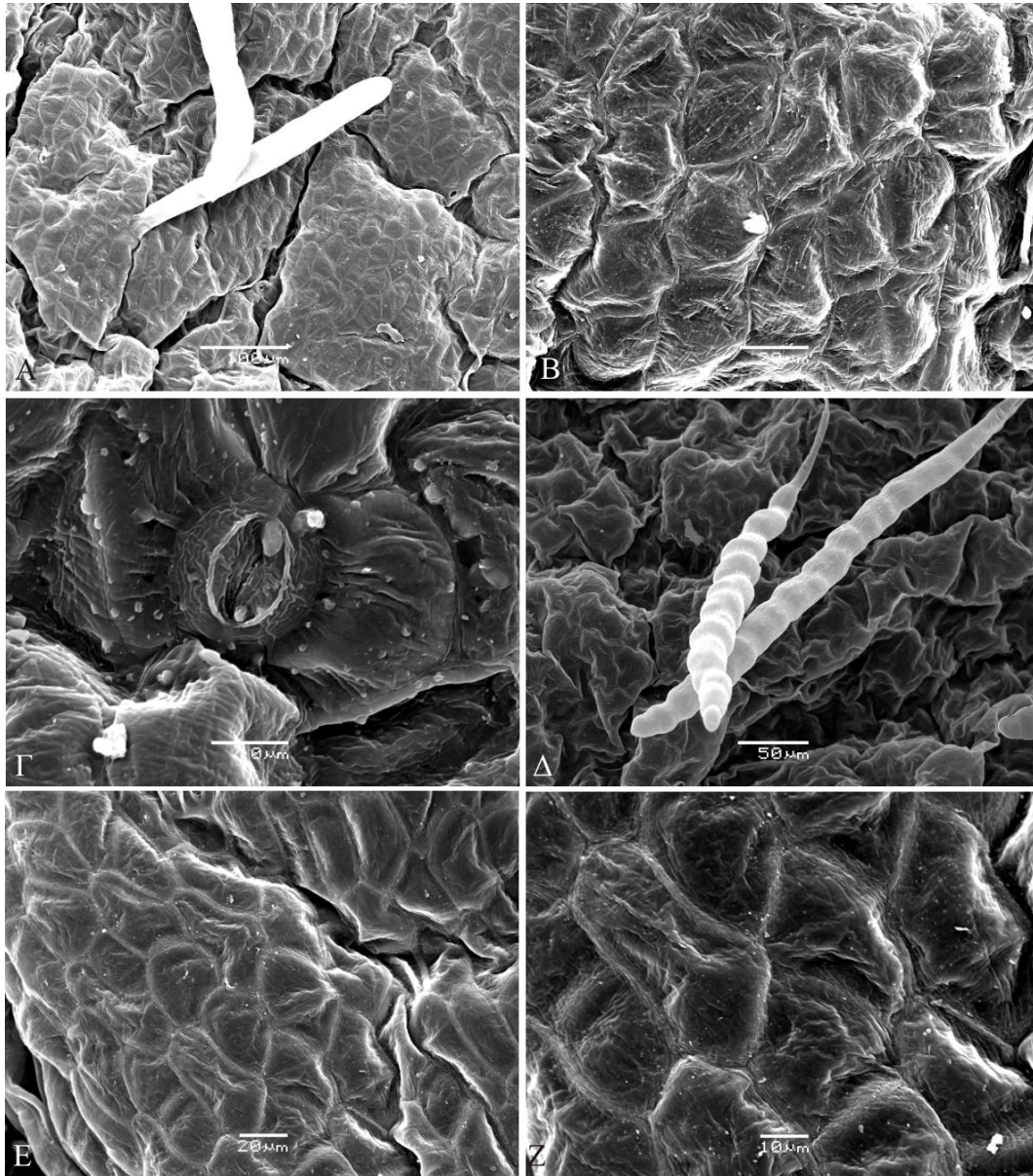
Τμήμα λευκών πετάλων	μήκος (μm)	πλάτος (μm)	μήκος/πλάτος	ύψος (μm)	πάχος μεσόφυλλου (μm)
κορυφή άνω επιφάνεια	47,05 ^a $\pm$ 8,32	23,96 ^c $\pm$ 6,61	1,96 ^f $\pm$ 0,12	28,10 ^h $\pm$ 4,78	277,6 $\pm$ 16,83
κορυφή κάτω επιφάνεια	46,51 ^a $\pm$ 5,35	21,97 ^{c,d} $\pm$ 7,67	2,11 ^f $\pm$ 0,26	19,87 ⁱ $\pm$ 3,18	
κέντρο άνω επιφάνεια	44,57 ^a $\pm$ 3,71	18,78 ^{d,e} $\pm$ 2,63	2,37 ^f $\pm$ 0,22	26,87 ^h $\pm$ 3,21	349,2 $\pm$ 19,75
κέντρο κάτω επιφάνεια	45,10 ^a $\pm$ 7,13	20,40 ^{c,d,e} $\pm$ 4,47	2,21 ^f $\pm$ 0,34	17,78 ⁱ $\pm$ 1,49	
βάση άνω επιφάνεια	56,15 ^b $\pm$ 11,76	16,60 ^e $\pm$ 4,18	3,38 ^g $\pm$ 0,46	24,03 ^h $\pm$ 3,76	506,1 $\pm$ 21,43
βάση κάτω επιφάνεια	56,89 ^b $\pm$ 11,21	17,76 ^e $\pm$ 3,94	3,20 ^g $\pm$ 0,49	18,77 ⁱ $\pm$ 2,11	

Το ύψος των επιδερμικών κυττάρων της άνω επιφάνειας είναι μεγαλύτερο σε σχέση με το ύψος των κυττάρων της κάτω επιδερμίδας. Επίσης, τα επιδερμικά κύτταρα της βάσης των λευκών πετάλων εμφανίζουν τόσο στην άνω όσο και στην κάτω επιφάνεια μεγαλύτερο μήκος σε σχέση με τα κύτταρα του κέντρου και της κορυφής των λευκών πετάλων. Το πλάτος των επιδερμικών κυττάρων της βάσης διαφέρει από το πλάτος των κυττάρων της κορυφής, ενώ τα επιδερμικά κύτταρα στο κέντρο των λευκών πετάλων εμφανίζουν στο πλάτος τους τιμές ενδιάμεσες των κυττάρων της βάσης και της κορυφής.



Εικόνα 3.44. Ηλεκτρονιοφωτογραφίες της βάσης του πράσινου τμήματος των δίχρωμων πετάλων του φυτού *C. spinosa*. Α-Γ: Άνω επιφάνεια. Δ-Ζ: Κάτω επιφάνεια.

Τα επιδερμικά κύτταρα του πράσινου τμήματος των δίχρωμων πετάλων εμφανίζουν διττή μορφολογία, δηλαδή τα κύτταρα της βάσης έχουν επίμηκες σχήμα (Εικόνα 3.44) και τα κύτταρα του κέντρου (Εικόνα 3.45) των πράσινων πετάλων έχουν σχήμα πεντάπλευρο ή εξάπλευρο. Οι ποικίλσεις των κυττάρων στη βάση των πετάλων έχουν προσανατολισμό σε δύο διατάξεις: τόσο κατά μήκος όσο και κάθετα ως προς τον κύριο άξονα των κυττάρων (Εικόνα 3.44B). Το ανάγλυφο των επιδερμικών κυττάρων του κέντρου των πράσινων πετάλων σχηματίζει ακανόνιστο δίκτυο (Εικόνες 3.45B, Z).



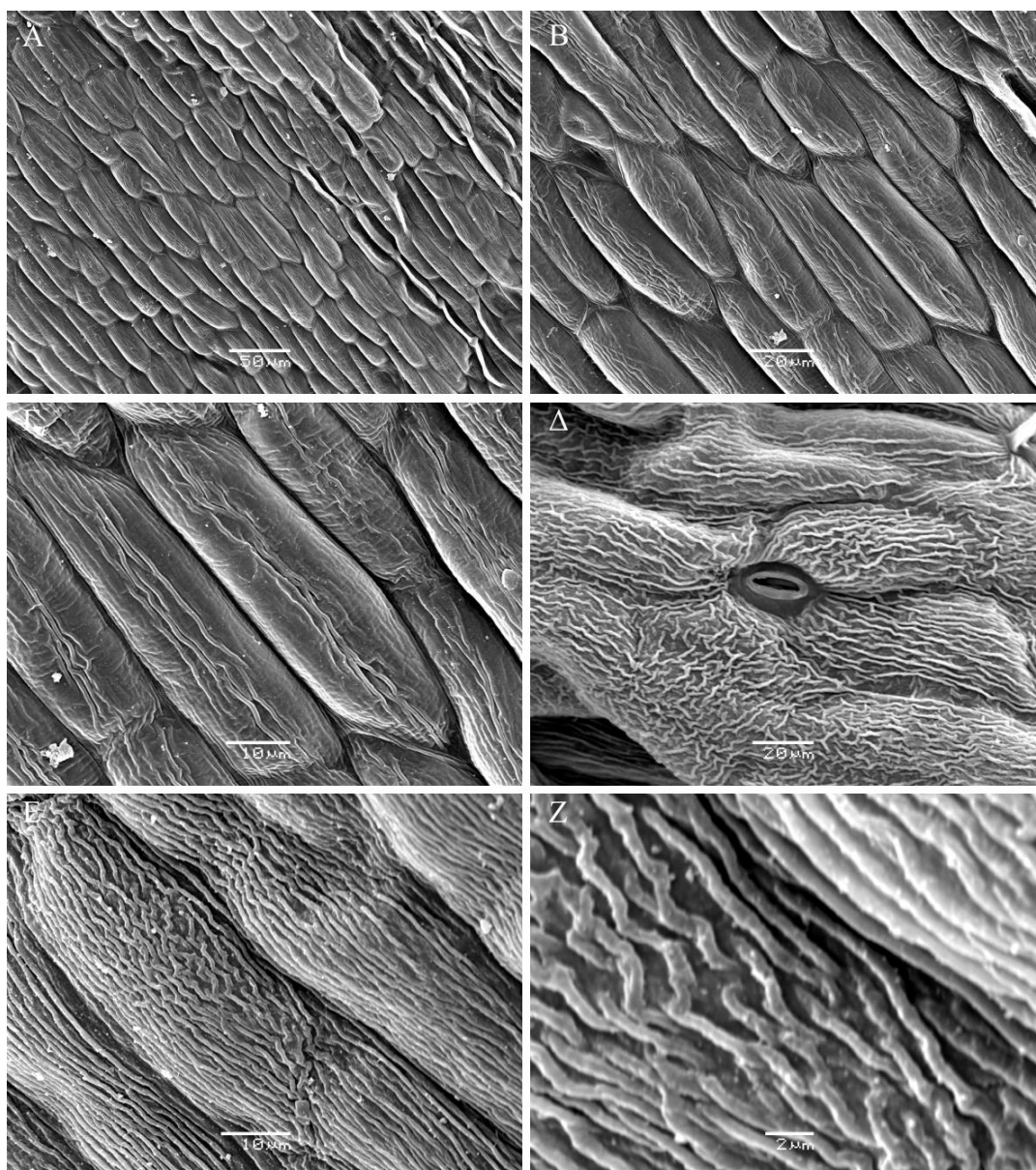
Εικόνα 3.45. Ηλεκτρονιοφωτογραφίες του κέντρου του πράσινου τμήματος των δίχρωμων πετάλων. Α-Γ: Άνω επιφάνεια. Δ-Ζ: Κάτω επιφάνεια.

Τα μετρικά στοιχεία των επιδερμικών κυττάρων του πράσινου τμήματος των δίχρωμων πετάλων, όπως αυτά προκύπτουν από τον συνδυασμό των εικόνων του SEM και του οπτικού μικροσκοπίου, συνοψίζονται στον Πίνακα 3.8.

Πίνακας 3.8. Διαστάσεις των επιδερμικών κυττάρων και πάχος μεσοφύλλου των συγκρινόμενων τμημάτων των πράσινων πετάλων του φυτού *C. spinosa*. Μέση τιμή $\pm$ S.E., n=30. Οι ίδιοι εκθέτες ανά στήλη υποδηλώνουν τιμές χωρίς στατιστικά σημαντικές διαφορές. Οι τιμές που δεν συνοδεύονται από εκθέτη διαφέρουν με όλες τις συγκρινόμενες τιμές. $P < 0,05$.

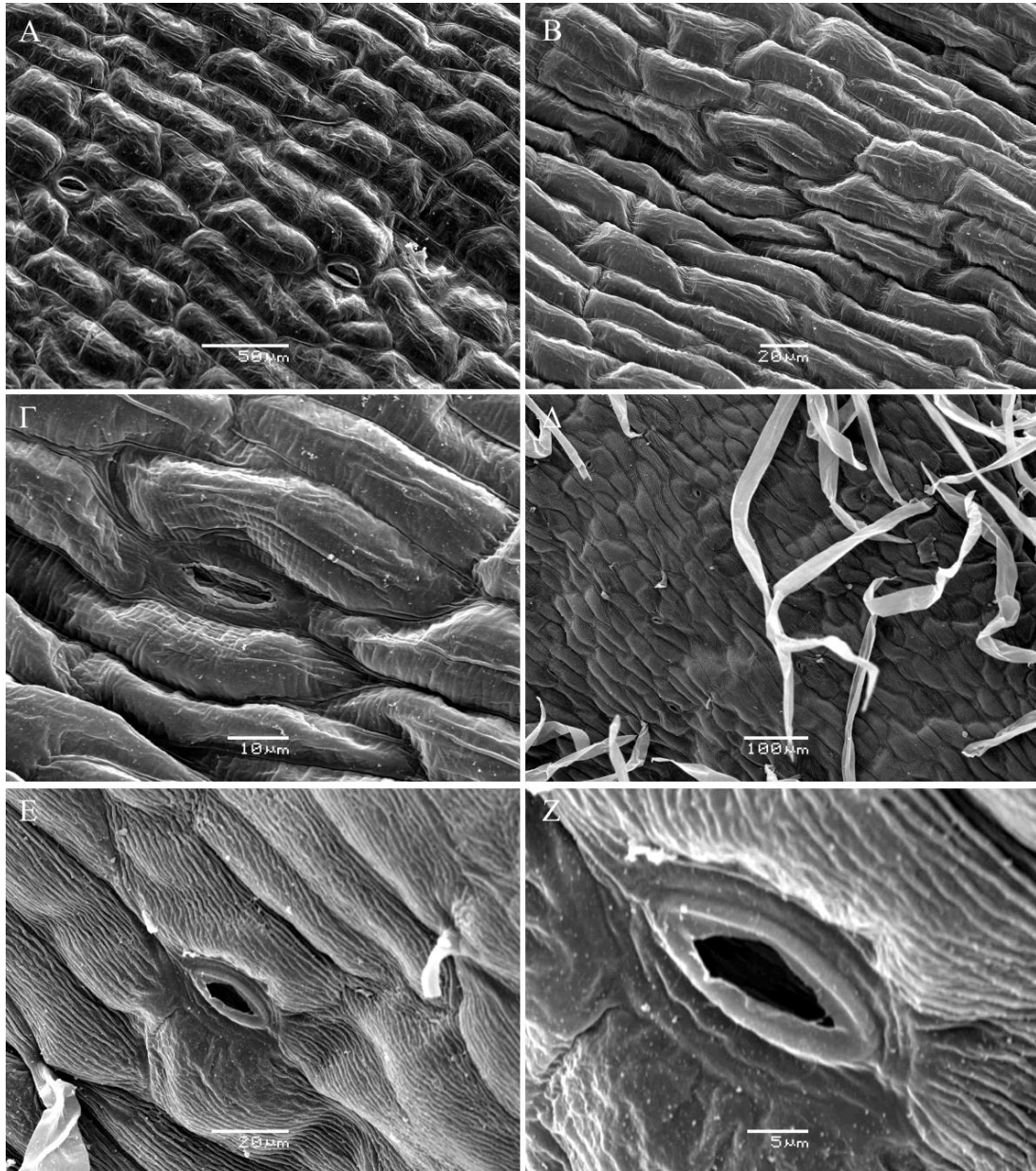
Τμήμα πράσινων πετάλων	μήκος (μm)	πλάτος (μm)	μήκος/πλάτος	ύψος (μm)	πάχος μεσόφυλλου (μm)
κέντρο άνω επιφάνεια	54,84 ^a $\pm$ 2,09	27,13 ^c $\pm$ 7,46	2,02 ^d $\pm$ 0,19	27,59 ^f $\pm$ 6,14	435,0 $\pm$ 22,64
κέντρο κάτω επιφάνεια	50,62 ^a $\pm$ 9,86	26,25 ^c $\pm$ 6,18	1,93 ^d $\pm$ 0,13	24,19 ^f $\pm$ 3,54	
βάση άνω επιφάνεια	62,28 ^b $\pm$ 7,03	22,36 ^c $\pm$ 4,49	2,78 ^e $\pm$ 0,26	29,74 ^f $\pm$ 3,52	567,1 $\pm$ 27,51
βάση κάτω επιφάνεια	64,07 ^b $\pm$ 8,15	23,27 ^c $\pm$ 3,84	2,75 ^e $\pm$ 0,28	26,69 ^f $\pm$ 3,09	

Η βάση και το κέντρο του πράσινου τμήματος των δίχρωμων πετάλων διαφέρουν ως προς το μήκος των επιδερμικών κυττάρων και ως προς το πάχος του μεσοφύλλου. Η βάση των πράσινων πετάλων εμφανίζει μεγαλύτερες τιμές στα παραπάνω αναφερόμενα στοιχεία.



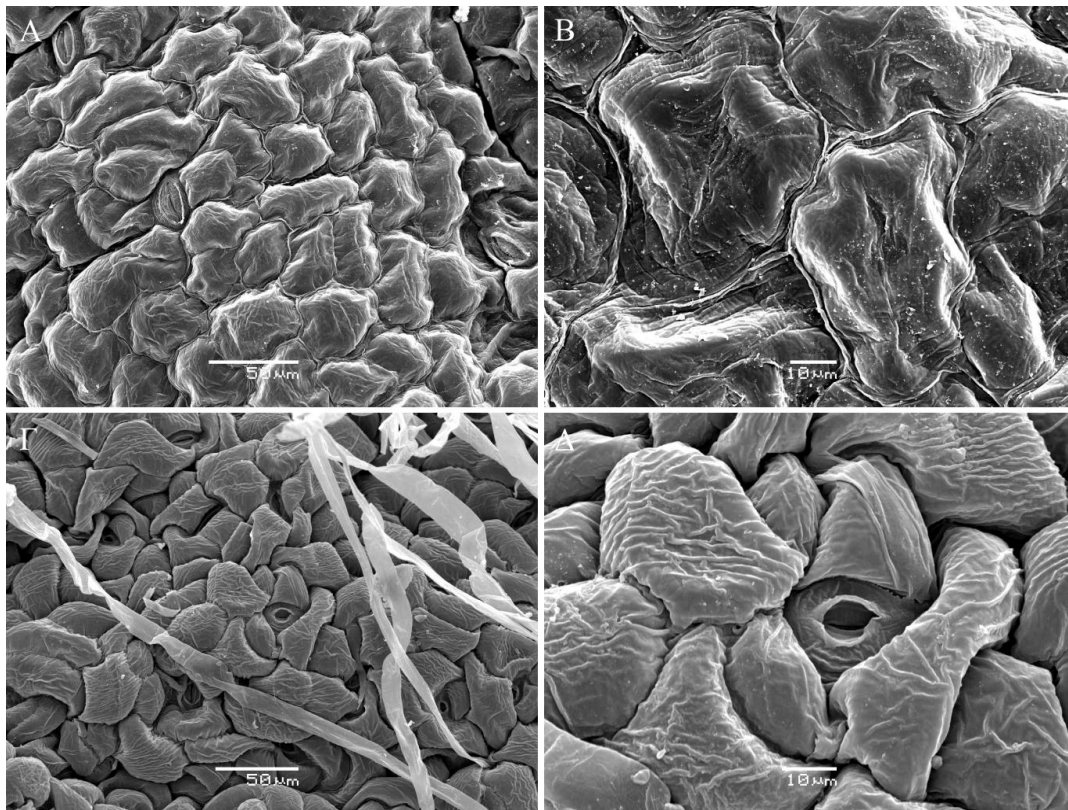
Εικόνα 3.46. Ηλεκτρονιοφωτογραφίες της βάσης των σεφάλων. Α-Γ: Άνω επιφάνεια. Δ-Ζ: Κάτω επιφάνεια.

Τα επιδερμικά κύτταρα στη βάση των σεφάλων (Εικόνα 3.46) είναι επιμήκη με τον κύριο άξονά τους προσανατολισμένο παράλληλα με τον κύριο άξονα του ιστού και τις ποικίλσεις της επιφάνειας παράλληλες με τον κύριο άξονα των κυττάρων. Το ανάγλυφο της κάτω επιφάνειας (Εικόνα 3.46Ε) είναι εντονότερο σε σχέση με το ανάγλυφο της άνω επιφάνειας (Εικόνα 3.46Γ).



Εικόνα 3.47. Ηλεκτρονιοφωτογραφίες του κέντρου των σεπάλων. Α-Γ: Άνω επιφάνεια. Δ-Ζ: Κάτω επιφάνεια.

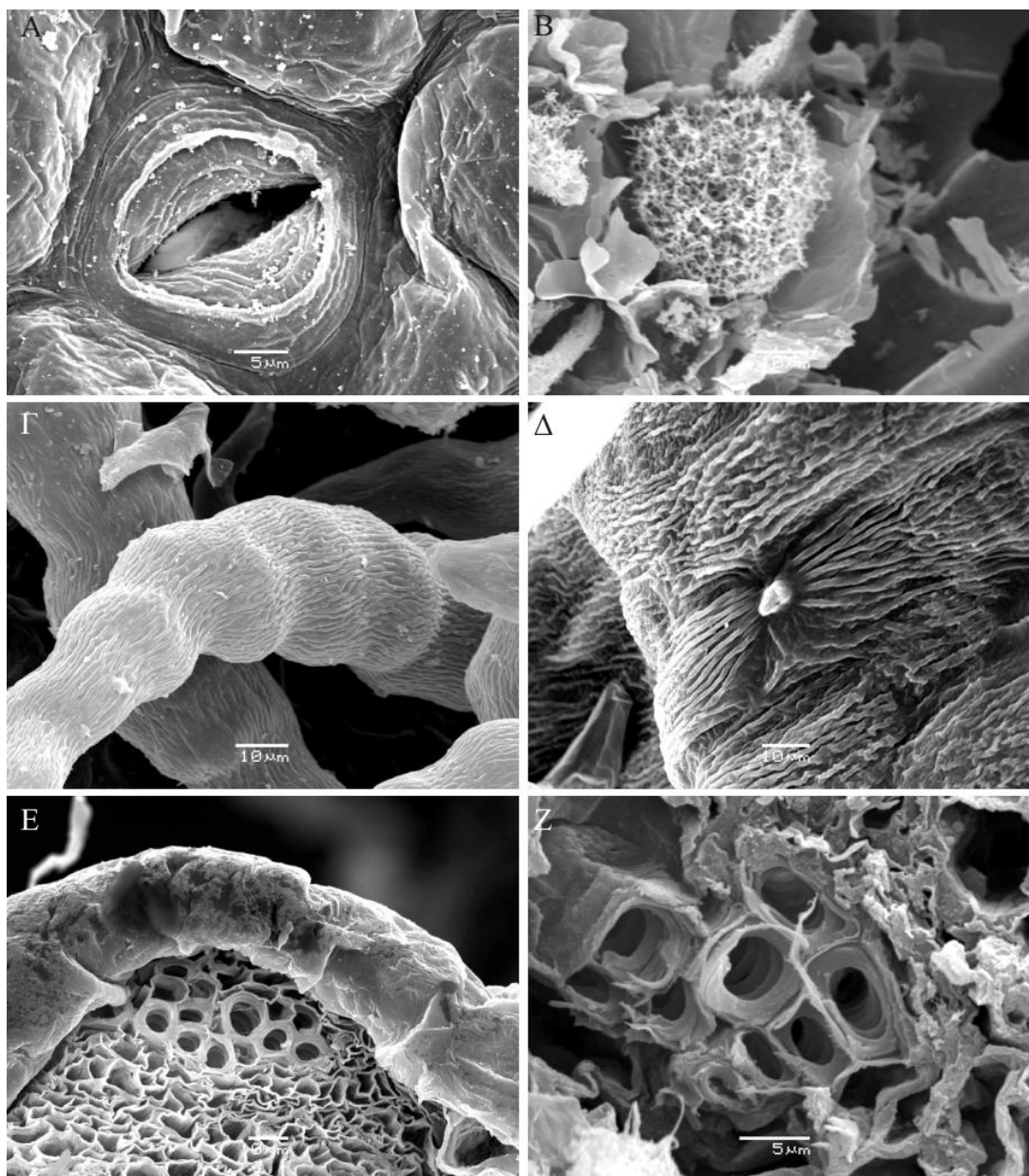
Τα επιδερμικά κύτταρα στο κέντρο των σεπάλων είναι επιμήκη και παράλληλα προσανατολισμένα με τον κύριο άξονα του ιστού (Εικόνα 3.47). Ο κύριος προσανατολισμός των ποικίσεων είναι παράλληλος με τον επιμήκη άξονα των κυττάρων. Το ανάγλυφο της κάτω επιφάνειας (Εικόνα 3.47Ε) είναι εντονότερο σε σχέση με την άνω επιφάνεια (Εικόνα 3.47Γ).



Εικόνα 3.48. Ηλεκτρονιοφωτογραφίες της κορυφής των σεφάλων. Α-Β: Άνω επιφάνεια. Γ-Δ: Κάτω επιφάνεια.

Τα επιδερμικά κύτταρα στην κορυφή των σεφάλων (Εικόνα 3.48) έχουν μικρότερο μήκος σε σχέση με τα επιδερμικά κύτταρα της βάσης και του κέντρου των σεφάλων. Το εξωτερικό περικλινές τοίχωμα της άνω επιδερμίδας παρουσιάζει θολωτό σχήμα, ενώ τα αντικλινή τοιχώματα είναι κυματοειδή (Εικόνα 3.48Β). Τα στόματα είναι βυθισμένα σε σχέση με τα γειτονικά επιδερμικά κύτταρα (Εικόνα 3.48Δ).

Παρατηρώντας τις αλλαγές της μορφολογίας των επιδερμικών κυττάρων από τη βάση προς την κορυφή των σεφάλων, διαπιστώνεται μείωση του μήκους των κυττάρων, εμφάνιση κυματοειδών αντικλινών τοιχωμάτων και μωσαϊκό πρότυπο ανάπτυξης (δεν επικρατεί ο επιμήκης άξονας αύξησης). Επιπλέον, οι ποικύλσεις προς την κορυφή παρουσιάζουν ακανόνιστο δίκτυο, ακολουθώντας κυρίως τον κατά μήκος άξονα των κυττάρων. Το ανάγλυφο της κάτω επιδερμίδας των σεφάλων είναι εντονότερο σε σχέση με το ανάγλυφο της άνω επιδερμίδας.



Εικόνα 3.49. Μορφολογικά στοιχεία των άγονων τμημάτων του άνθους του φυτού *C. spinosa*. Α: Στόμα. Διακρίνεται ο στοματικός πόρος. Β: Σχηματισμός κρυστάλλων στο εσωτερικό κυττάρου του μεσοφύλλου. Γ: Λεπτομέρεια τρίχας. Διακρίνεται η παρουσία ποικίσεων στην επιφάνεια. Δ: Βάση τρίχας. Διακρίνεται ο προσανατολισμός των ποικίσεων των γειτονικών κυττάρων προς την βάση της τρίχας. Ε-Ζ: Τμήμα ηθμαγγειώδους δεσμίδας.

Τα πέταλα και τα σέπαλα του φυτού *C. spinosa* έχουν στην επιφάνειά τους τρίχες (Εικόνα 3.49Γ). Από τις ηλεκτρονιοφωτογραφίες διαπιστώνεται ότι το ανάγλυφο των επιδερμικών κυττάρων που γειτνιάζουν σε στόματα ή τρίχες αλλάζει προσανατολισμό και κατευθύνεται προς τα στόματα ή την βάση των τριχών (Εικόνες 3.45Γ, 3.46Δ και 3.49Γ). Πολλά κύτταρα του είδους *C. spinosa* περιέχουν κρυστάλλους (Εικόνα 3.49Β).

Οι διαστάσεις των επιδερμικών κυττάρων των σεφάλων συνοψίζονται στον Πίνακα 3.9.

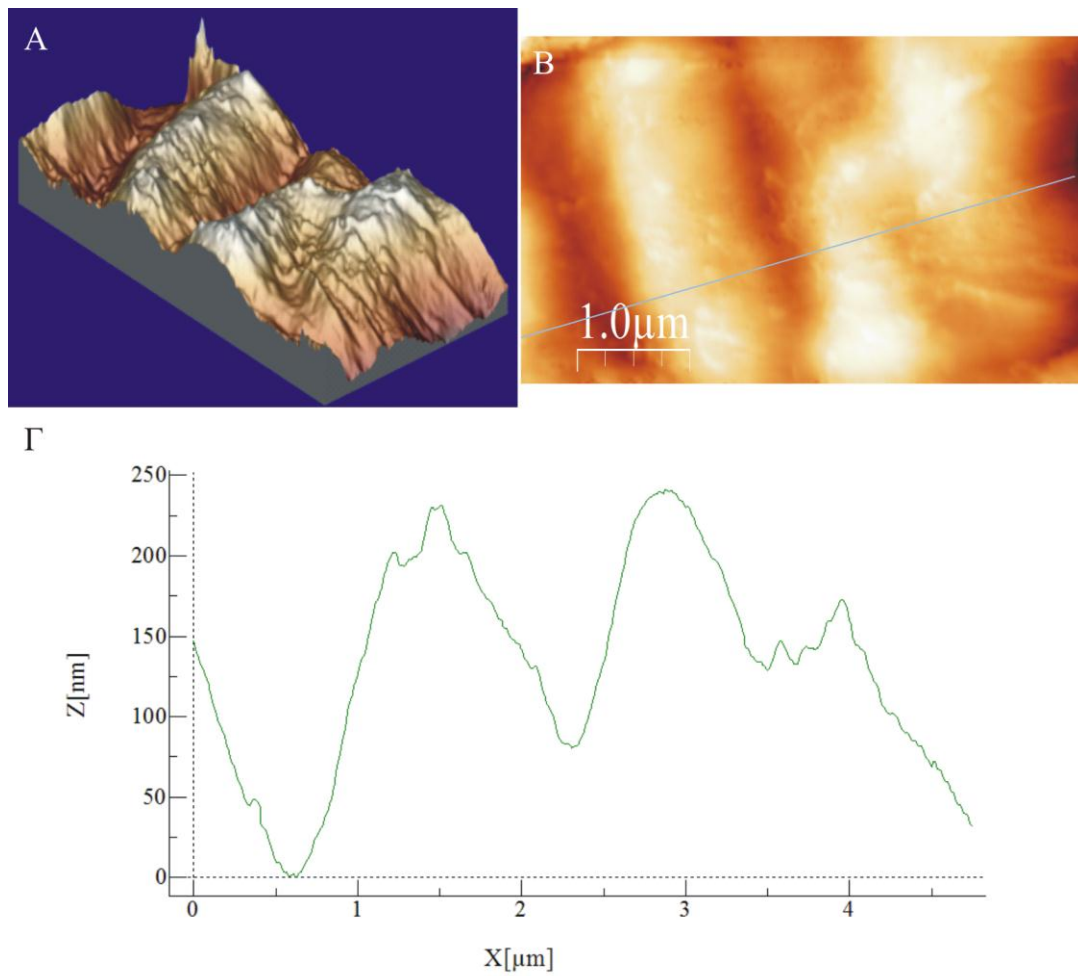
Πίνακας 3.9. Διαστάσεις των επιδερμικών κυττάρων και πάχος μεσοφύλλου των συγκρινόμενων τμημάτων των σεπάλων του φυτού *C. spinosa*. Μέση τιμή $\pm$ S.E., n=30. Οι ίδιοι εκθέτες ανά στήλη υποδηλώνουν τιμές χωρίς στατιστικά σημαντικές διαφορές. Οι τιμές που δεν συνοδεύονται από εκθέτη διαφέρουν με όλες τις συγκρινόμενες τιμές. $P<0,05$.

Τμήμα σεπάλων	μήκος (μm)	πλάτος (μm)	μήκος/πλάτος	ύψος (μm)	πάχος μεσοφύλλου (μm)
κορυφή άνω επιφάνεια	42,80 $\pm$ 7,61	24,60 ^c $\pm$ 4,98	1,74 ^e $\pm$ 0,16	18,37 ^g $\pm$ 2,59	325,3 $\pm$ 43,1
κορυφή κάτω επιφάνεια	36,70 $\pm$ 10,83	25,90 ^c $\pm$ 5,52	1,42 ^e $\pm$ 0,09	24,48 ^h $\pm$ 5,11	
κέντρο άνω επιφάνεια	62,80 ^a $\pm$ 9,31	20,84 ^d $\pm$ 9,85	3,01 ^{e,f} $\pm$ 0,32	20,92 ^g $\pm$ 3,47	532,9 $\pm$ 46,9
κέντρο κάτω επιφάνεια	51,80 ^b $\pm$ 14,55	21,42 ^d $\pm$ 4,68	2,42 ^e $\pm$ 0,26	26,16 ^h $\pm$ 5,19	
βάση άνω επιφάνεια	64,89 ^a $\pm$ 17,06	18,73 ^d $\pm$ 3,99	3,46 ^f $\pm$ 0,44	21,48 ^g $\pm$ 4,55	489,6 $\pm$ 67,2
βάση κάτω επιφάνεια	56,19 ^b $\pm$ 16,33	20,49 ^d $\pm$ 2,67	2,74 ^e $\pm$ 0,37	44,06 $\pm$ 9,52	

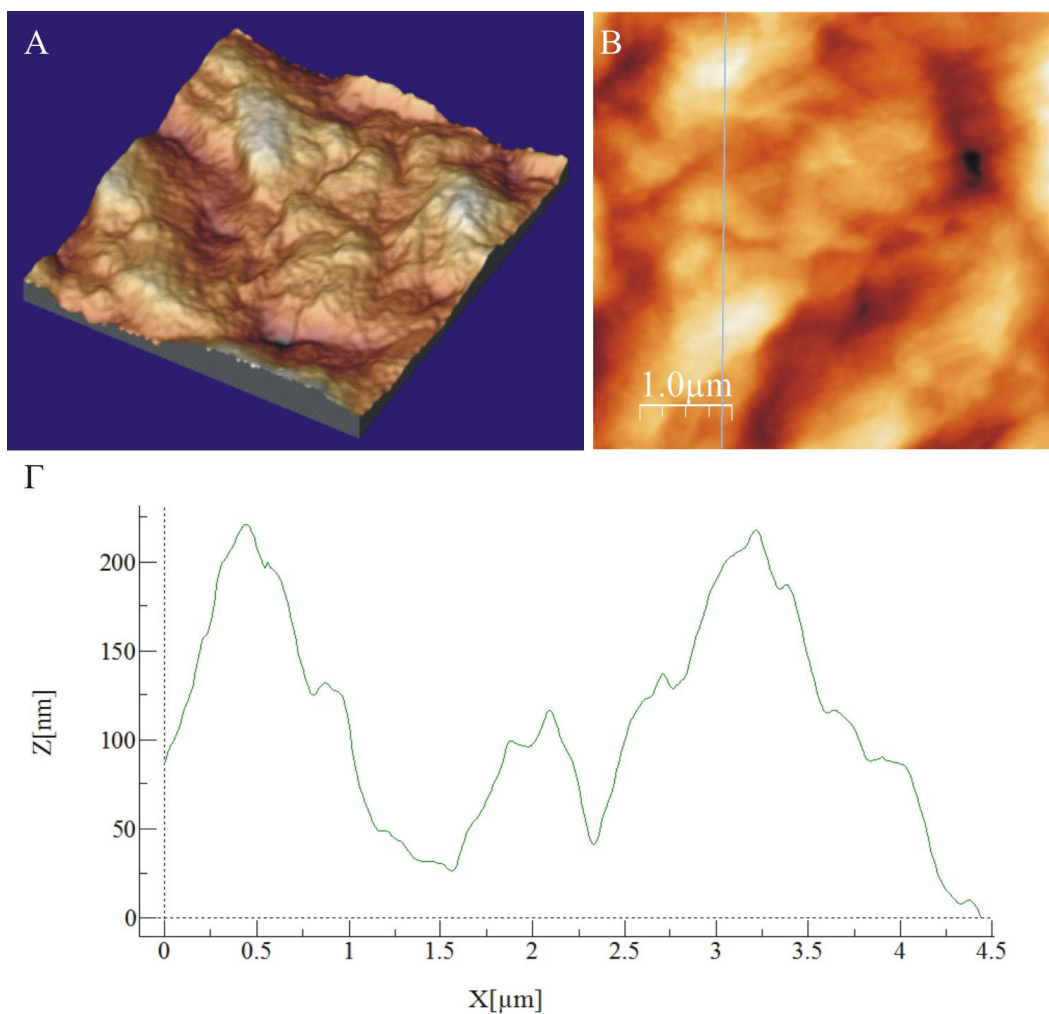
Τα επιδερμικά κύτταρα της άνω επιφάνειας των σεπάλων έχουν μεγαλύτερο μήκος σε σχέση με τα κύτταρα της κάτω επιδερμίδας. Το ύψος των επιδερμικών κυττάρων της κάτω επιφάνειας είναι μεγαλύτερο σε σύγκριση με το ύψος των κυττάρων της άνω επιδερμίδας, διαφορά που διαπιστώνεται εντονότερα στα κύτταρα της βάσης των σεπάλων.

3.2.5. Μικροσκόπιο ατομικής διακριτικότητας (AFM)

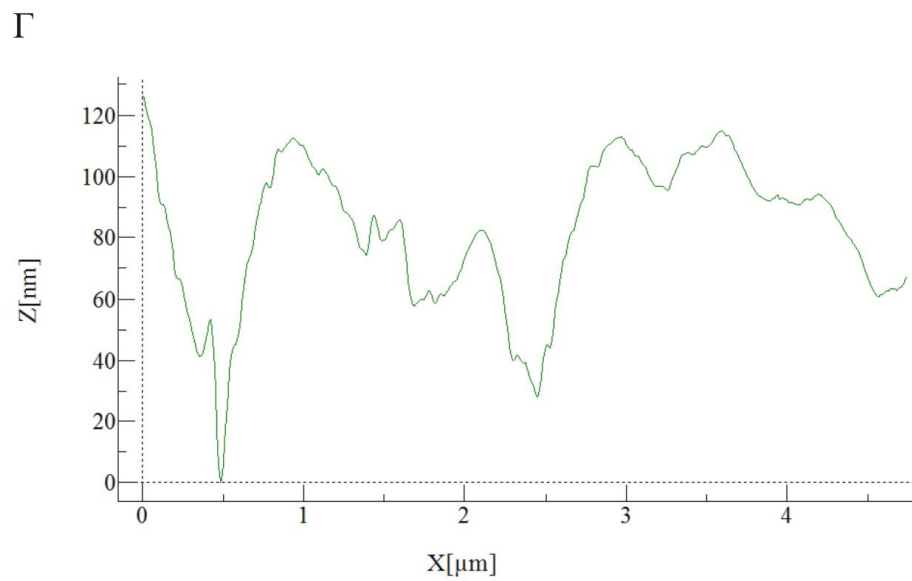
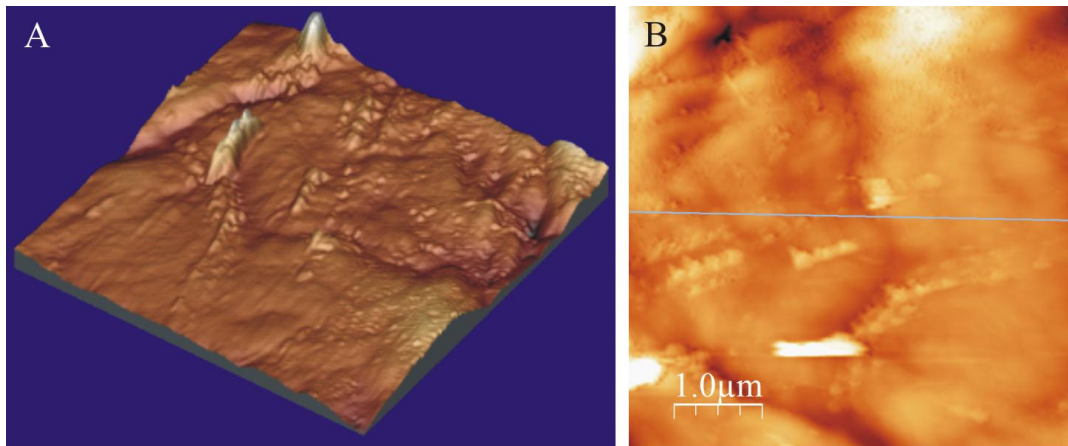
Οι εικόνες που ελήφθησαν με την χρήση του AFM αποδίδουν αναλυτικά το ανάγλυφο της επιφάνειας των πετάλων και των σεπάλων του φυτού *C. spinosa* (Εικόνες 3.50-3.65).



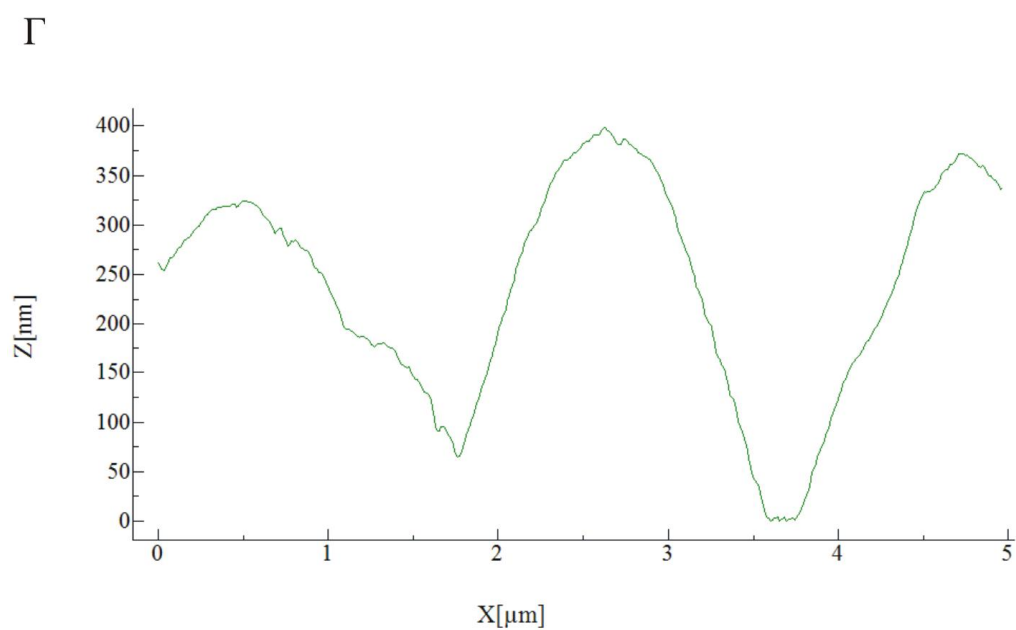
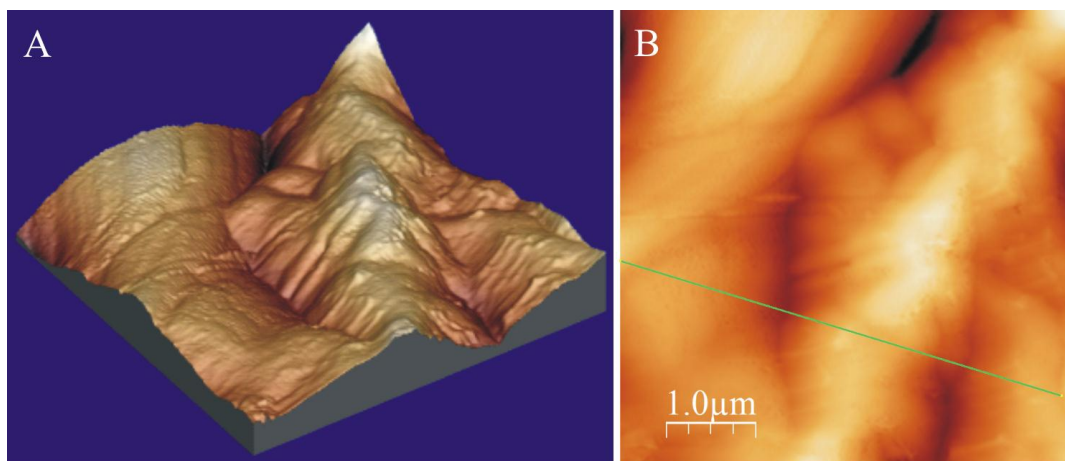
Εικόνα 3.50. Εικόνες AFM στη άνω επιφάνεια της βάσης των λευκών πετάλων του φυτού *C. spinosa*. Περιοχή 13 μm². Α: Τρισδιάστατη απεικόνιση του ανάγλυφου. Β: Το ίδιο ανάγλυφο σε δισδιάστατη απεικόνιση. Γ: Διάγραμμα της τομής που ορίζεται από την Εικόνα Β.



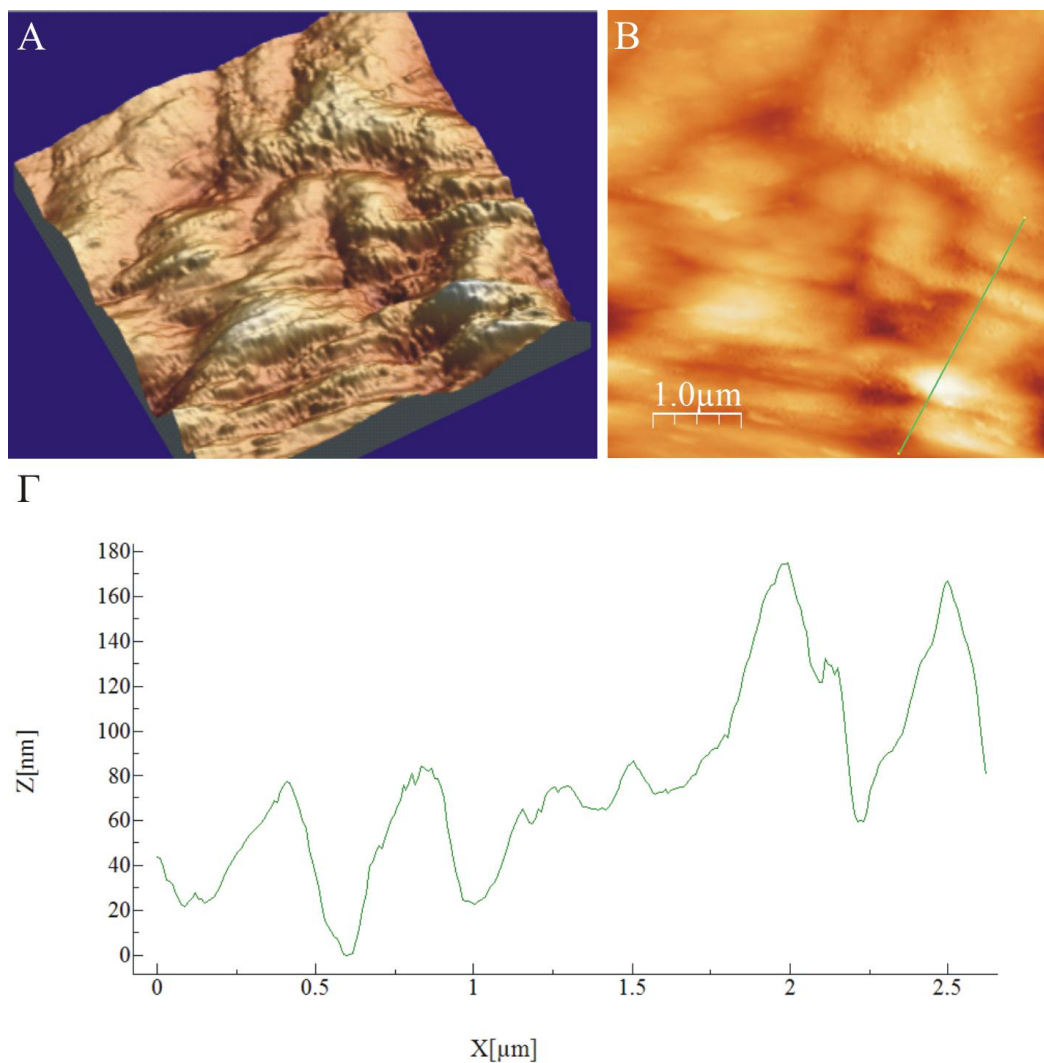
Εικόνα 3.51. Εικόνες AFM από την άνω επιφάνεια του κέντρου των λευκών πετάλων του φυτού *C. spinosa*. Περιοχή $23 \mu\text{m}^2$. A: Τρισδιάστατη απεικόνιση του ανάγλυφου. B: Το ίδιο ανάγλυφο σε διδιάστατη απεικόνιση. Γ: Διάγραμμα της τομής που ορίζεται από την Εικόνα B.



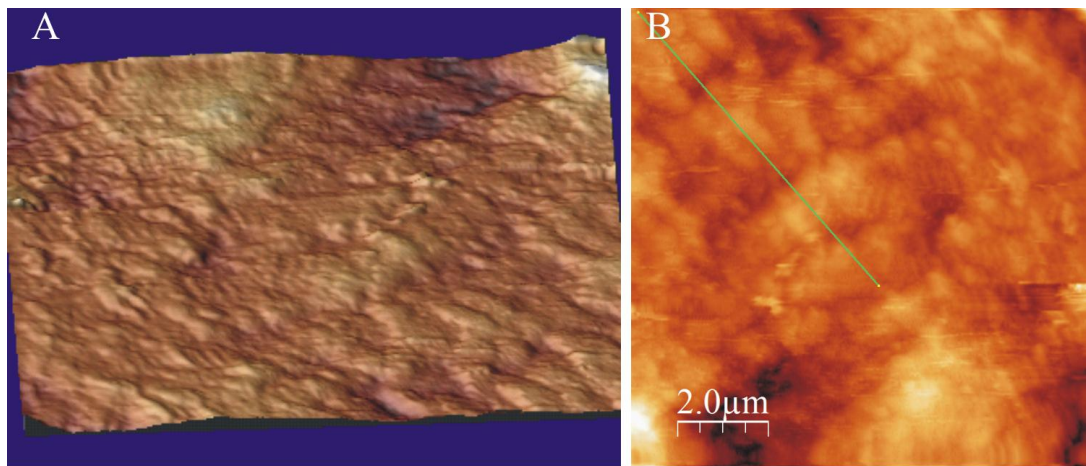
Εικόνα 3.52. Εικόνες AFM από την άνω επιφάνεια της κορυφής των λευκών πετάλων του φυτού *C. spinosa*. Περιοχή 25 μm². A: Τρισδιάστατη απεικόνιση του ανάγλυφου. B: Το ίδιο ανάγλυφο σε δισδιάστατη απεικόνιση. Γ: Διάγραμμα της τομής που ορίζεται από την Εικόνα B.



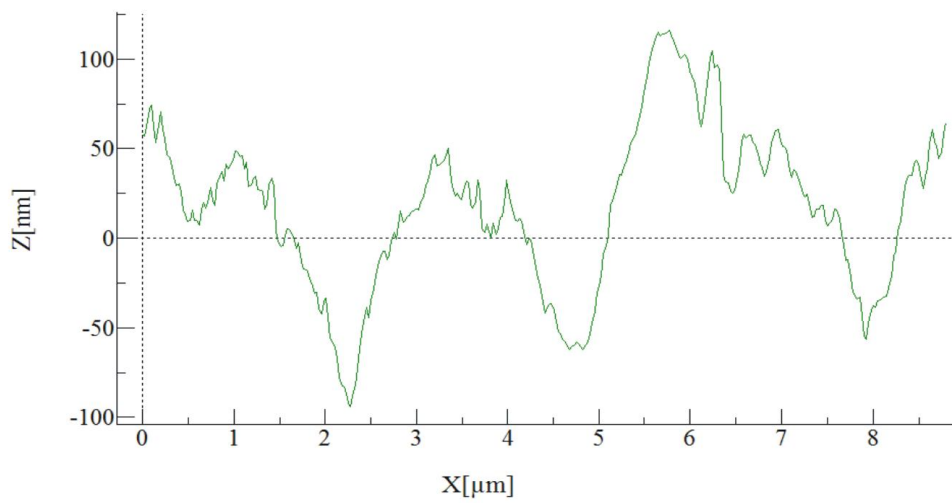
Εικόνα 3.53. Εικόνες AFM από την κάτω επιφάνεια της βάσης των λευκών πετάλων του φυτού *C. spinosa*. Περιοχή $25 \mu\text{m}^2$. Α: Τρισδιάστατη απεικόνιση του ανάγλυφου. Β: Το ίδιο ανάγλυφο σε δισδιάστατη απεικόνιση. Γ: Διάγραμμα της τομής που ορίζεται από την Εικόνα Β.



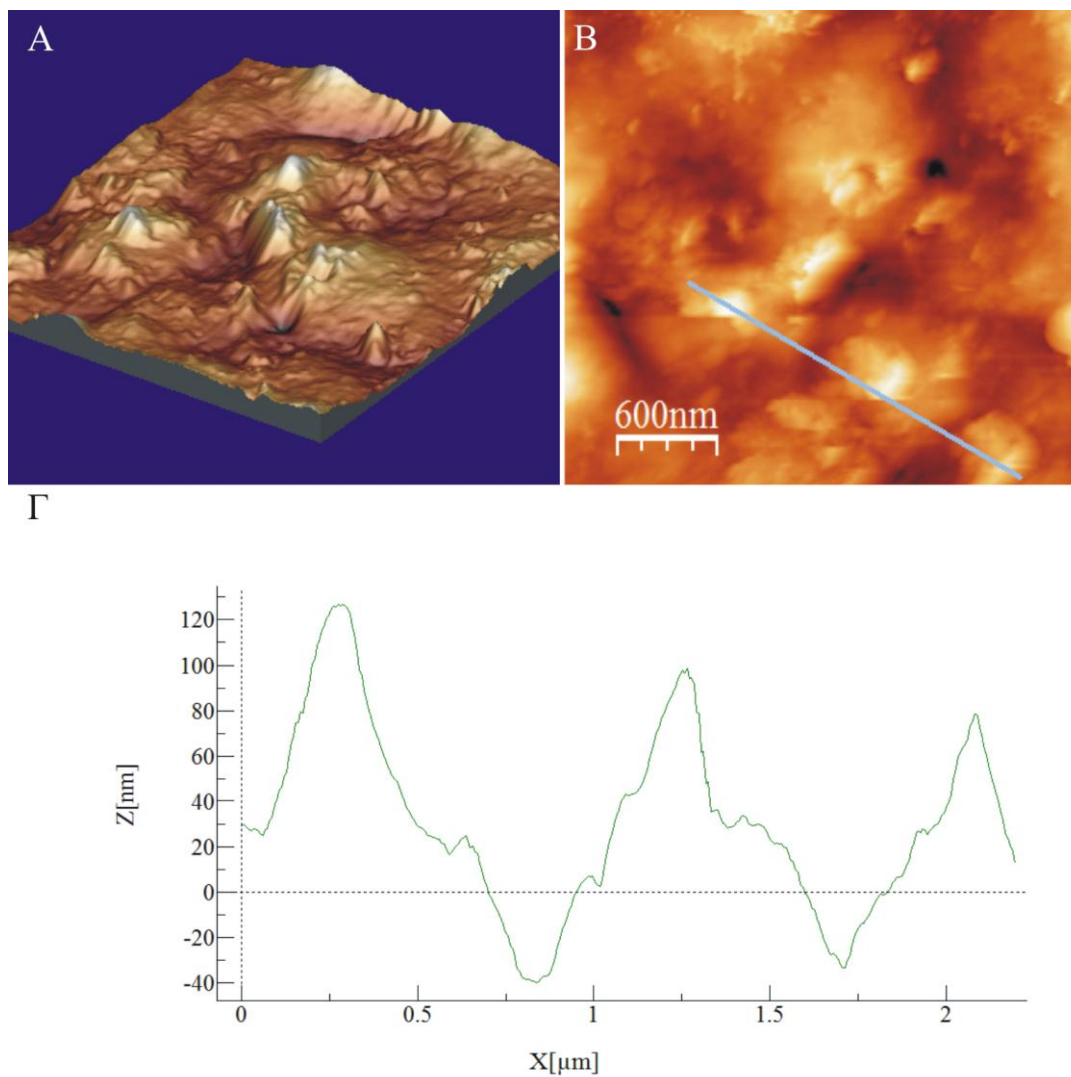
Εικόνα 3.54. Εικόνες AFM από την κάτω επιφάνεια του κέντρου των λευκών πετάλων του φυτού *C. spinosa*. Περιοχή 25 μm². A: Τρισδιάστατη απεικόνιση του ανάγλυφου. B: Το ίδιο ανάγλυφο σε δισδιάστατη απεικόνιση. Γ: Διάγραμμα της τομής που ορίζεται από την Εικόνα B.



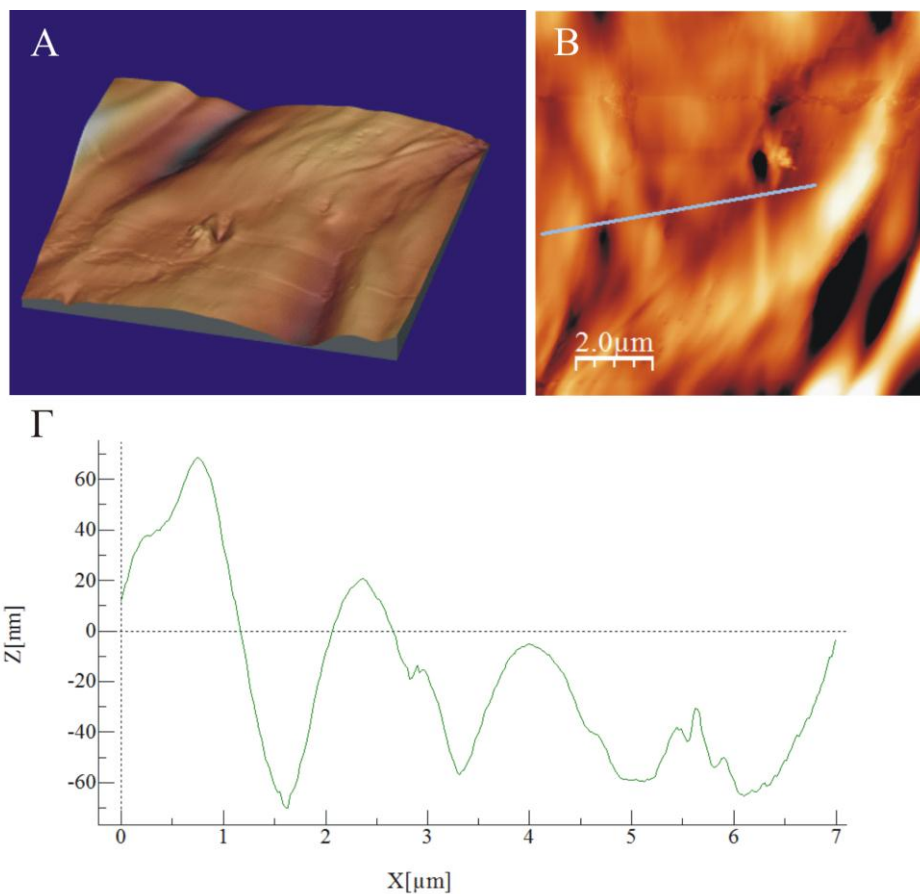
Γ



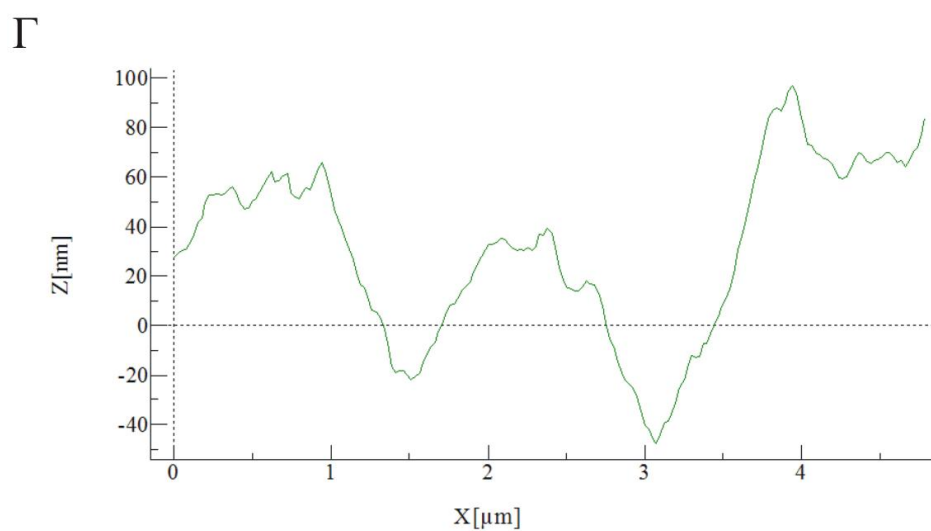
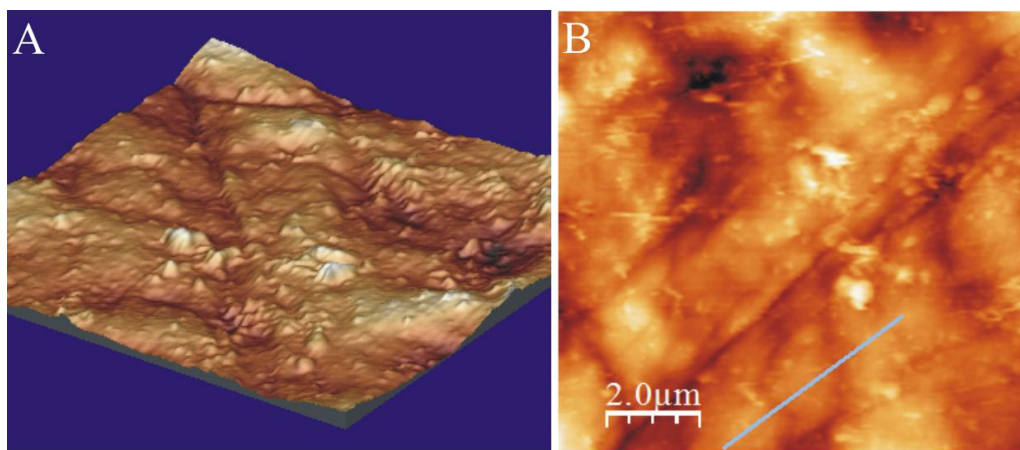
Εικόνα 3.55. Εικόνες AFM από την κάτω επιφάνεια της κορυφής των λευκών πετάλων του φυτού *C. spinosa*. Περιοχή $100 \mu\text{m}^2$. A: Τρισδιάστατη απεικόνιση του ανάγλυφου. B: Το ίδιο ανάγλυφο σε δισδιάστατη απεικόνιση. Γ: Διάγραμμα της τομής που ορίζεται από την Εικόνα B.



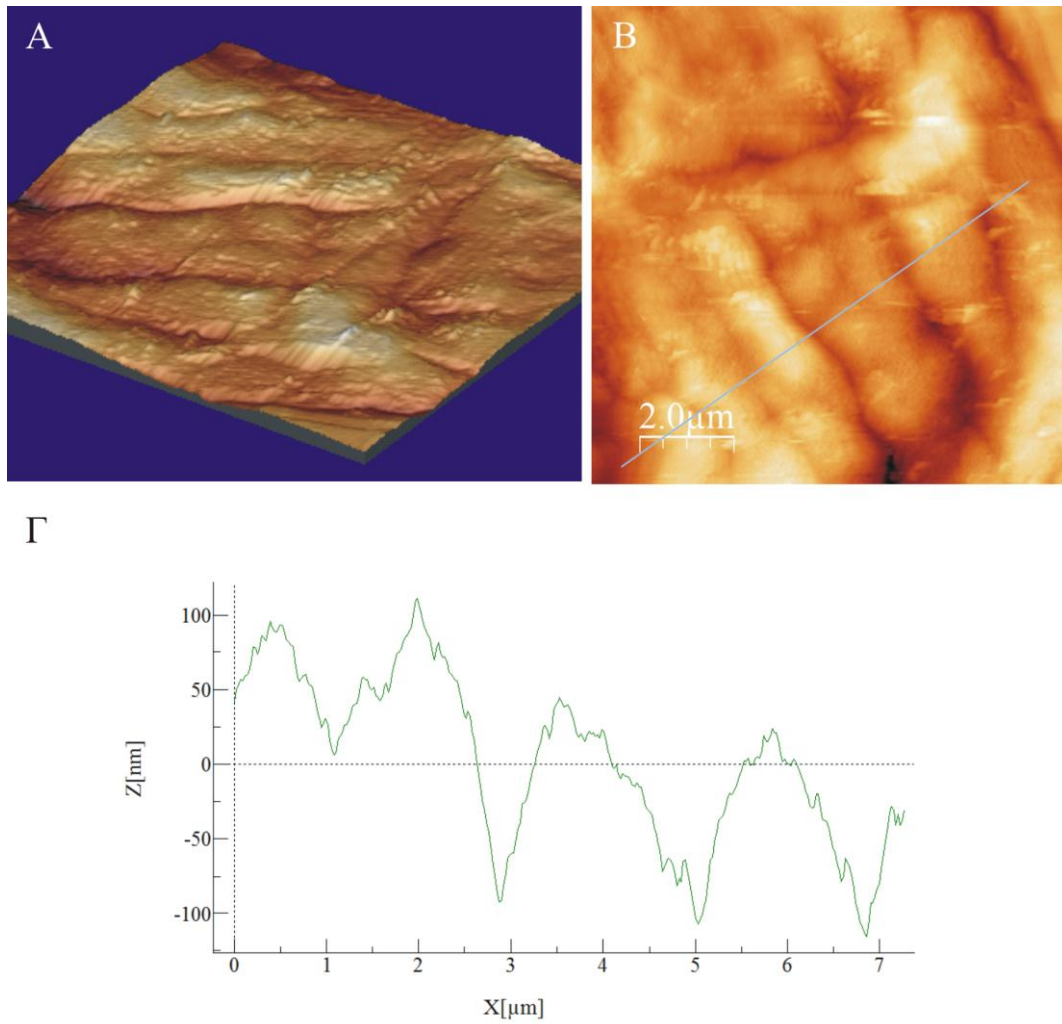
Εικόνα 3.56. Εικόνες AFM από την άνω επιφάνεια της βάσης του πράσινου τμήματος των δίχρωμων πετάλων του φυτού *C. spinosa*. Περιοχή $16 \mu\text{m}^2$. A: Τρισδιάστατη απεικόνιση του ανάγλυφου. B: Το ίδιο ανάγλυφο σε δισδιάστατη απεικόνιση. Γ: Διάγραμμα της τομής που ορίζεται από την Εικόνα B.



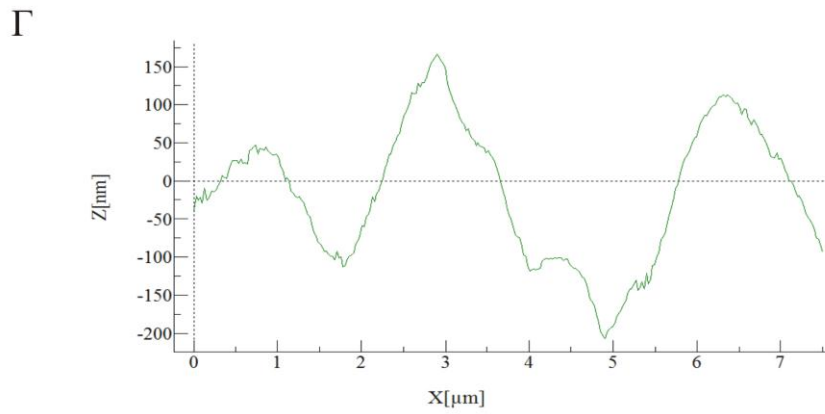
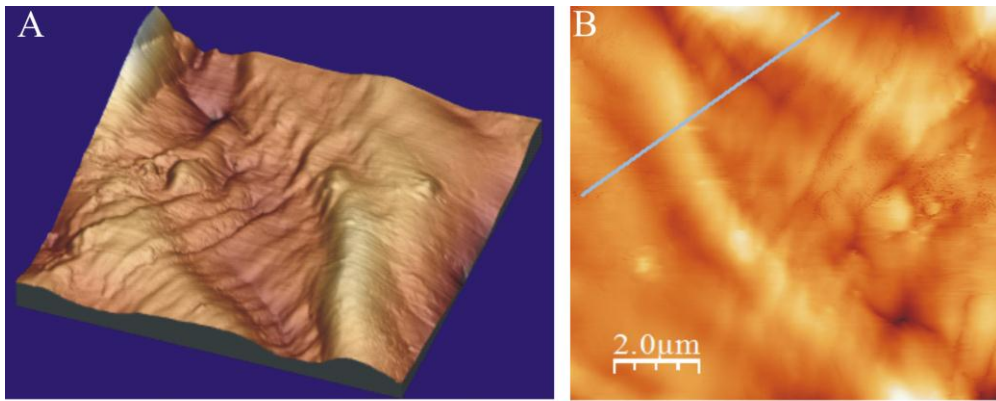
Εικόνα 3.57. Εικόνες AFM από την άνω επιφάνεια του κέντρου του πράσινου τμήματος των δίχρωμων πετάλων του φυτού *C. spinosa*. Περιοχή 100 μm². Α: Τρισδιάστατη απεικόνιση του ανάγλυφου. Β: Το ίδιο ανάγλυφο σε δισδιάστατη απεικόνιση. Γ: Διάγραμμα της τομής που ορίζεται από την Εικόνα Β.



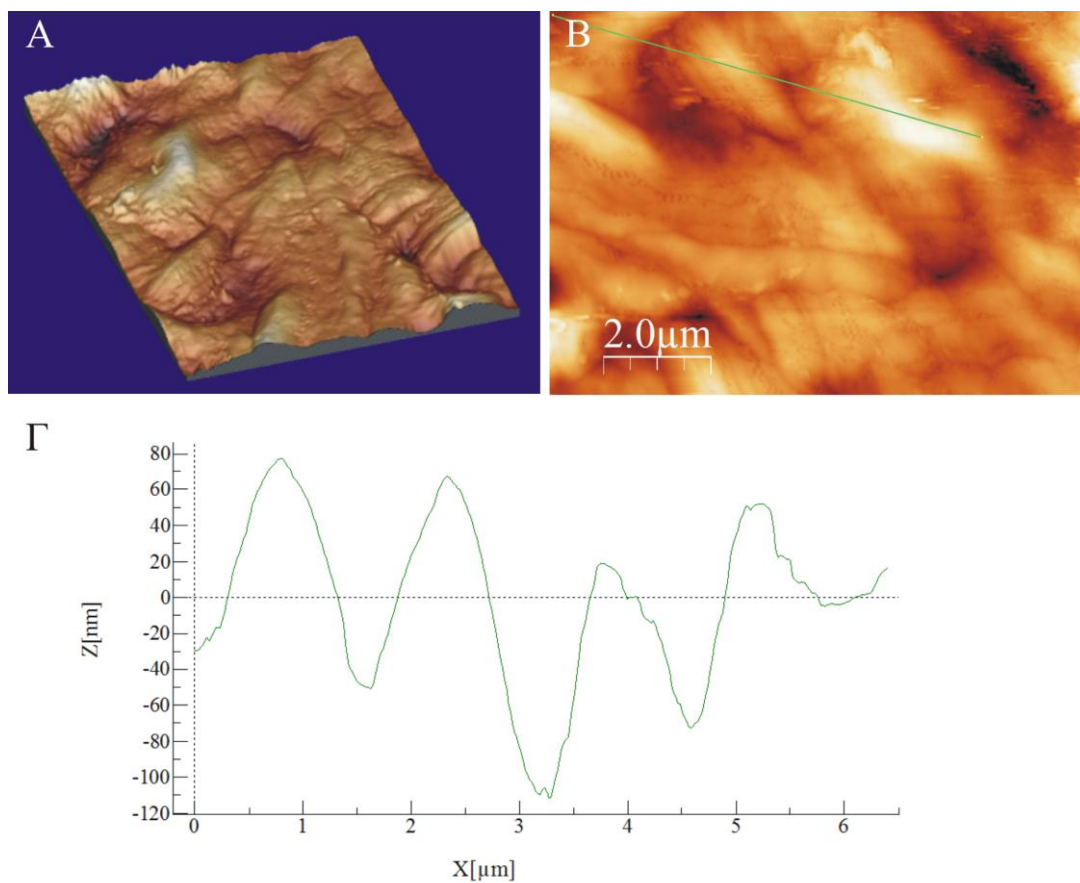
Εικόνα 3.58. Εικόνες AFM από την κάτω επιφάνεια της βάσης του πράσινου τμήματος των δίχρωμων πετάλων του φυτού *C. spinosa*. Περιοχή $100 \mu\text{m}^2$. Α: Τρισδιάστατη απεικόνιση του ανάγλυφου. Β: Το ίδιο ανάγλυφο σε δισδιάστατη απεικόνιση. Γ: Διάγραμμα της τομής που ορίζεται από την Εικόνα Β.



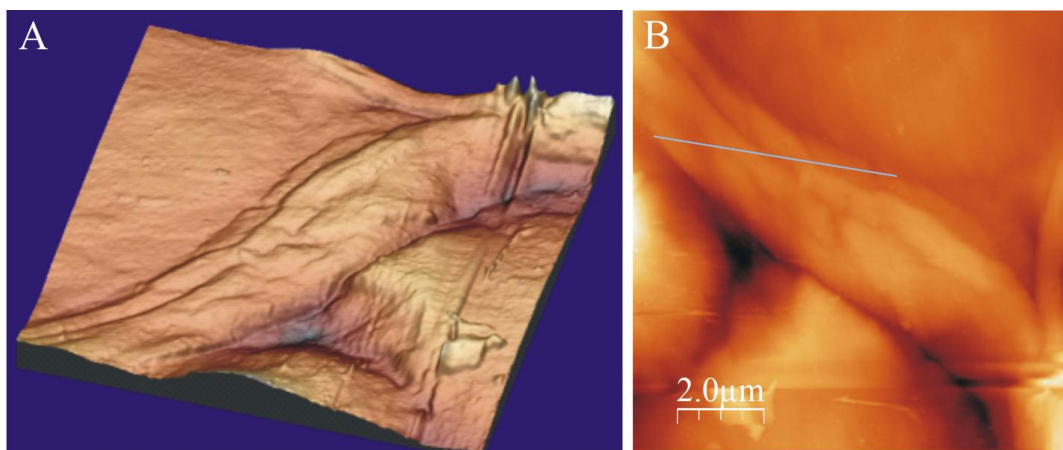
Εικόνα 3.59. Εικόνες AFM από την κάτω επιφάνεια του κέντρου του πράσινου τμήματος των δίχρωμων πετάλων του φυτού *C. spinosa*. Περιοχή $100 \mu\text{m}^2$. A: Τρισδιάστατη απεικόνιση του ανάγλυφου. B: Το ίδιο ανάγλυφο σε δισδιάστατη απεικόνιση. Γ: Διάγραμμα της τομής που ορίζεται από την Εικόνα B.



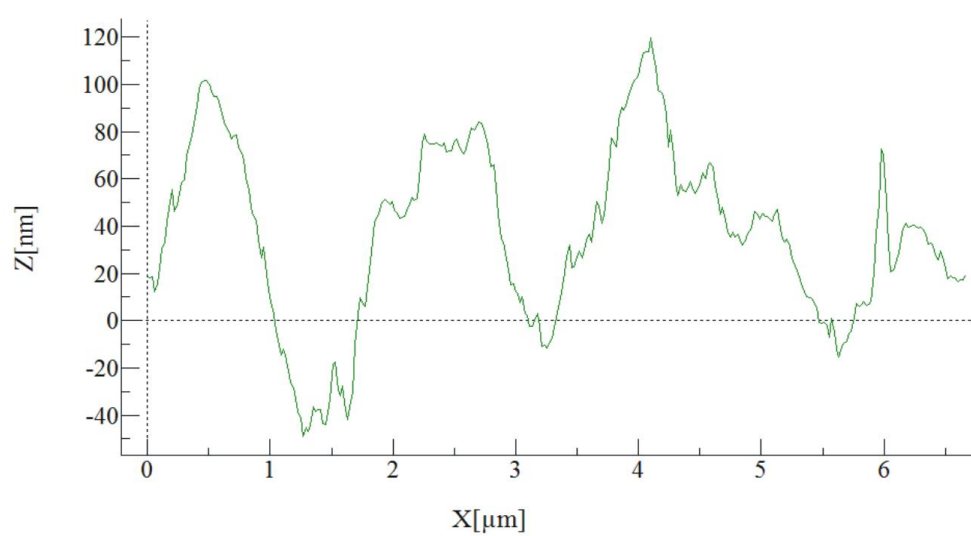
Εικόνα 3.60. Εικόνες AFM από την άνω επιφάνεια της βάσης των σεφάλων του φυτού *C. spinosa*. Περιοχή $100 \mu\text{m}^2$. A: Τρισδιάστατη απεικόνιση του ανάγλυφου. B: Το ίδιο ανάγλυφο σε δισδιάστατη απεικόνιση. Γ: Διάγραμμα της τομής που ορίζεται από την Εικόνα B.



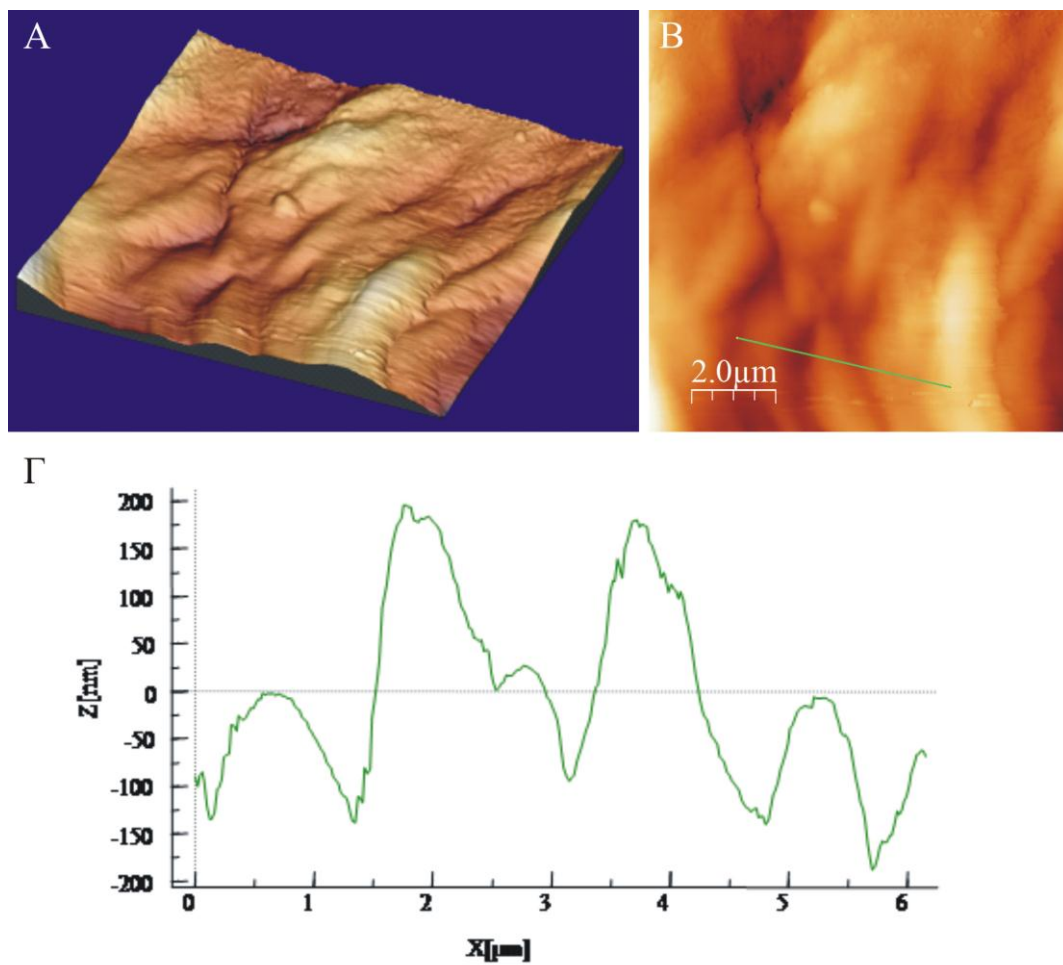
Εικόνα 3.61. Εικόνες AFM από την άνω επιφάνεια του κέντρου των σεφάλων του φυτού *C. spinosa*. Περιοχή 71 μm^2 . Α: Τρισδιάστατη απεικόνιση του ανάγλυφου. Β: Το ίδιο ανάγλυφο σε δισδιάστατη απεικόνιση. Γ: Διάγραμμα της τομής που ορίζεται από την Εικόνα Β.



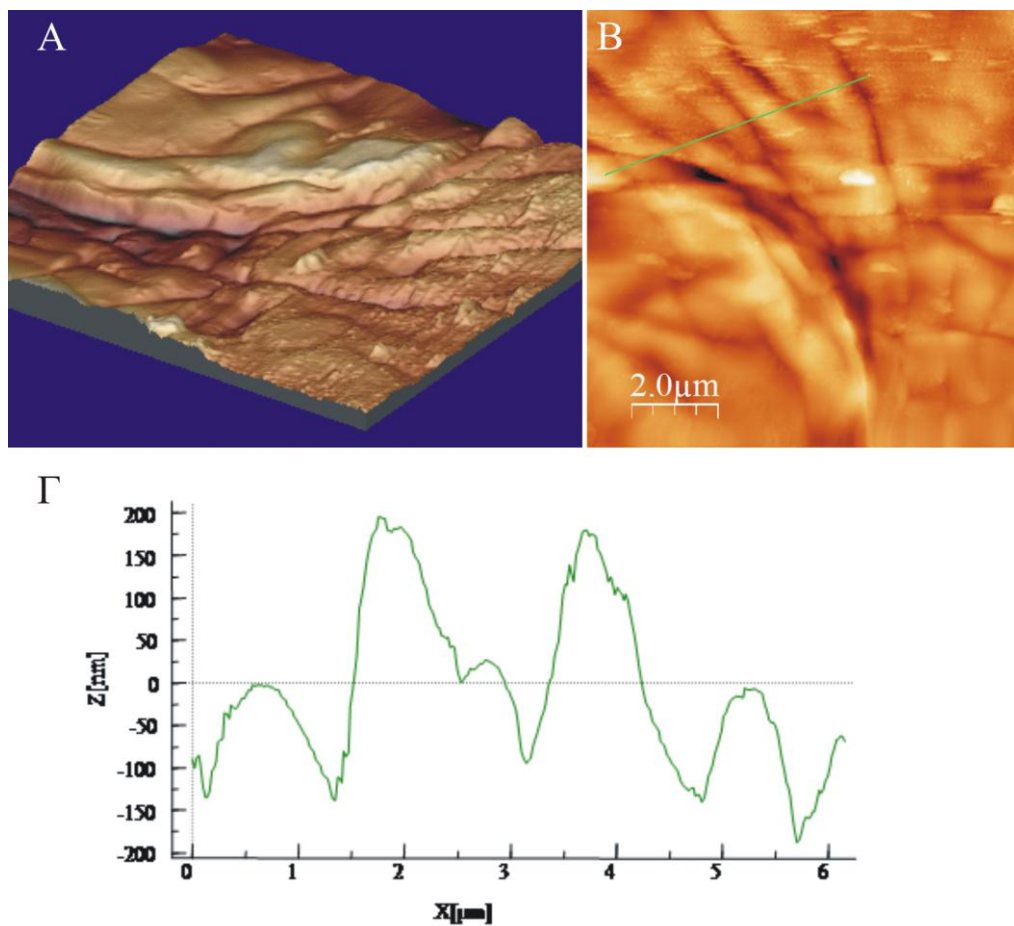
Γ



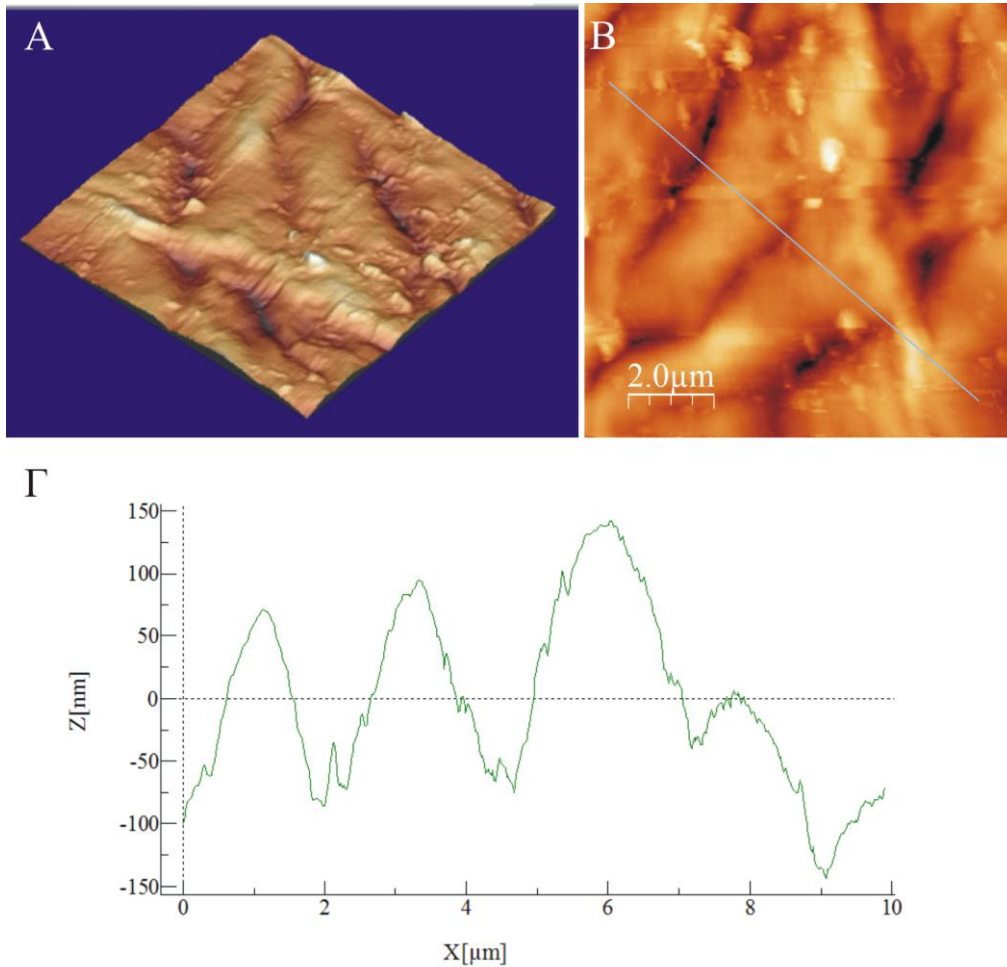
Εικόνα 3.62. Εικόνες AFM από την άνω επιφάνεια της κορυφής των σεπάλων του φυτού *C. spinosa*. Περιοχή $100 \mu\text{m}^2$. Α: Τρισδιάστατη απεικόνιση του ανάγλυφου. Β: Το ίδιο ανάγλυφο σε δισδιάστατη απεικόνιση. Γ: Διάγραμμα της τομής που ορίζεται από την Εικόνα Β.



Εικόνα 3.63. Εικόνες AFM από την κάτω επιφάνεια της βάσης των σεφάλων του φυτού *C. spinosa*. Περιοχή $100 \mu\text{m}^2$. A: Τρισδιάστατη απεικόνιση του ανάγλυφου. B: Το ίδιο ανάγλυφο σε δισδιάστατη απεικόνιση. Γ: Διάγραμμα της τομής που ορίζεται από την Εικόνα B.



Εικόνα 3.64. Εικόνες AFM από την κάτω επιφάνεια του κέντρου των σεπάλων του φυτού *C. spinosa*. Περιοχή 100 μm². Α: Τρισδιάστατη απεικόνιση του ανάγλυφου. Β: Το ίδιο ανάγλυφο σε δισδιάστατη απεικόνιση. Γ: Διάγραμμα της τομής που ορίζεται από την Εικόνα Β.



Εικόνα 3.65. Εικόνες AFM από την κάτω επιφάνεια της κορυφής των σεπάλων του φυτού *C. spinosa*. Περιοχή $100 \mu\text{m}^2$. A: Τρισδιάστατη απεικόνιση του ανάγλυφου. B: Το ίδιο ανάγλυφο σε δισδιάστατη απεικόνιση. Γ: Διάγραμμα της τομής που ορίζεται από την Εικόνα B.

Τα αποτελέσματα των υπολογισμών των διαστάσεων του δομών του ανάγλυφου (οριζόντια απόσταση διαδοχικών κορυφών Hd, κάθετη απόσταση διαδοχικών κορυφών και κοιλάδων Vd) καθώς και των παραμέτρων σύγκρισης των επιφανειών (αδρότητα R, surface area ratio Sr) συνοψίζονται στον Πίνακα 3.10.

Πίνακας 3.10. Τιμές παραμέτρων περιγραφής του μικροανάγλυφου του φυτού *C. spinosa*, όπως προκύπτουν από την ανάλυση των αποτελεσμάτων με το AFM. Μέση τιμή $\pm$ S.E. Για τις τιμές R και Sr, n=10. Για τις τιμές Hd και Vd, n=40. Οι ίδιοι εκθέτες ανά στήλη ανθικού τμήματος υποδεικνύουν τις τιμές που δεν εμφανίζουν στατιστικά σημαντικές διαφορές. Οι τιμές που δεν συνοδεύονται από εκθέτη διαφέρουν με όλες τις συγκρινόμενες τιμές. $P < 0,05$.

Τμήμα άνθους	Hd (μm)	Vd (nm)	R (nm)	Sr
<i>λευκά πέταλα</i>				
κορυφή άνω επιφάνεια	0,60 $\pm$ 0,01	172 ^d $\pm$ 6	42 $\pm$ 2	1,07 ⁿ $\pm$ 0,00
κορυφή κάτω επιφάνεια	0,73 $\pm$ 0,01	178 ^d $\pm$ 8	59 ^b $\pm$ 3	1,07 ⁿ $\pm$ 0,01
κέντρο άνω επιφάνεια	1,03 $\pm$ 0,01	207 ^e $\pm$ 8	65 ^{h,i} $\pm$ 3	1,08 ⁿ $\pm$ 0,00
κέντρο κάτω επιφάνεια	1,18 $\pm$ 0,02	209 ^e $\pm$ 11	70 ⁱ $\pm$ 8	1,08 ⁿ $\pm$ 0,00
βάση άνω επιφάνεια	1,26 $\pm$ 0,01	244 $\pm$ 7	117 $\pm$ 5	1,10 ⁿ $\pm$ 0,01
βάση κάτω επιφάνεια	1,42 $\pm$ 0,02	312 $\pm$ 9	128 $\pm$ 7	1,12 ⁿ $\pm$ 0,03
<i>πράσινα πέταλα</i>				
κέντρο άνω επιφάνεια	1,37 ^a $\pm$ 0,01	123 ^f $\pm$ 6	62 ^j $\pm$ 3	1,04 ^o $\pm$ 0,01
κέντρο κάτω επιφάνεια	1,38 ^a $\pm$ 0,01	126 ^f $\pm$ 5	63 ^j $\pm$ 2	1,05 ^o $\pm$ 0,00
βάση άνω επιφάνεια	1,33 ^a $\pm$ 0,01	132 ^f $\pm$ 7	72 ^{j,k} $\pm$ 5	1,09 ^o $\pm$ 0,01
βάση κάτω επιφάνεια	1,35 ^a $\pm$ 0,01	138 ^f $\pm$ 6	79 ^k $\pm$ 4	1,07 ^o $\pm$ 0,01
<i>σέπαλα</i>				
κορυφή άνω επιφάνεια	1,08 ^{b,c} $\pm$ 0,01	108 $\pm$ 6	63 $\pm$ 4	1,12 ^p $\pm$ 0,01
κορυφή κάτω επιφάνεια	1,13 ^b $\pm$ 0,01	156 ^g $\pm$ 7	117 ^l $\pm$ 5	1,23 ^q $\pm$ 0,02
κέντρο άνω επιφάνεια	1,23 $\pm$ 0,01	128 $\pm$ 8	87 ^m $\pm$ 6	1,14 ^p $\pm$ 0,01
κέντρο κάτω επιφάνεια	0,85 $\pm$ 0,01	189 $\pm$ 4	125 ^l $\pm$ 7	1,23 ^q $\pm$ 0,04
βάση άνω επιφάνεια	1,42 $\pm$ 0,01	146 ^g $\pm$ 5	96 ^m $\pm$ 7	1,19 ^{p, q} $\pm$ 0,02
βάση κάτω επιφάνεια	1,01 ^c $\pm$ 0,01	218 $\pm$ 5	143 $\pm$ 6	1,43 $\pm$ 0,02

Οι ποικίλλσεις στην βάση των λευκών πετάλων εμφανίζουν μεγαλύτερες τιμές αδρότητας (R) σε σχέση με το κέντρο και την κορυφή. Οι τιμές των οριζόντιων (Hd) και κάθετων αποστάσεων (Vd) μεταξύ των κορυφών των ποικίλλσεων και κορυφών-κοιλάδων αντίστοιχα μειώνονται προς την περιφέρεια του ιστού. Όλες οι παραπάνω αναφερόμενες παράμετροι εμφανίζουν μεγαλύτερες τιμές στην κάτω επιφάνεια σε σχέση με την άνω επιφάνεια των λευκών πετάλων.

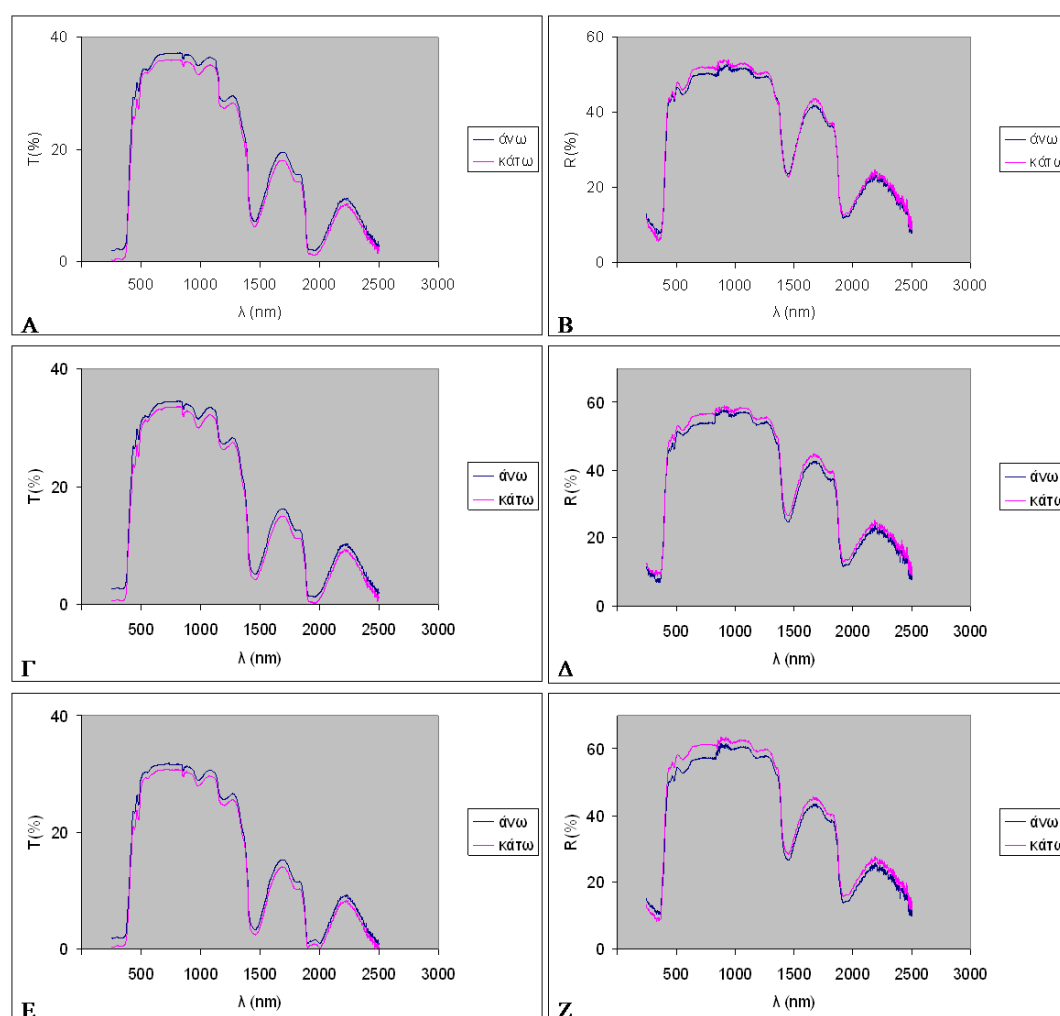
Στις πράσινες περιοχές των δίχρωμων πετάλων δεν παρατηρούνται σημαντικές διαφορές στις παραμέτρους R, Hd, Vd, Sr μεταξύ των συγκρινόμενων τμημάτων (βάση-κέντρο, άνω-κάτω επιφάνεια).

Στα σέπαλα διαπιστώνονται διαφορές της αδρότητας και των διαστάσεων των ποικίλλσεων τόσο μεταξύ βάσης-μέσης-κορυφής του ιστού όσο και μεταξύ άνω και κάτω

επιφάνειας. Η κάτω επιδερμίδα των σεπάλων έχει εντονότερο ανάγλυφο σε σχέση με την άνω, όπως και η βάση παρουσιάζει εντονότερο ανάγλυφο επιδερμικών κυττάρων σε σχέση με την κορυφή.

3.2.6. Φασματοφωτόμετρο UV-vis-NIR

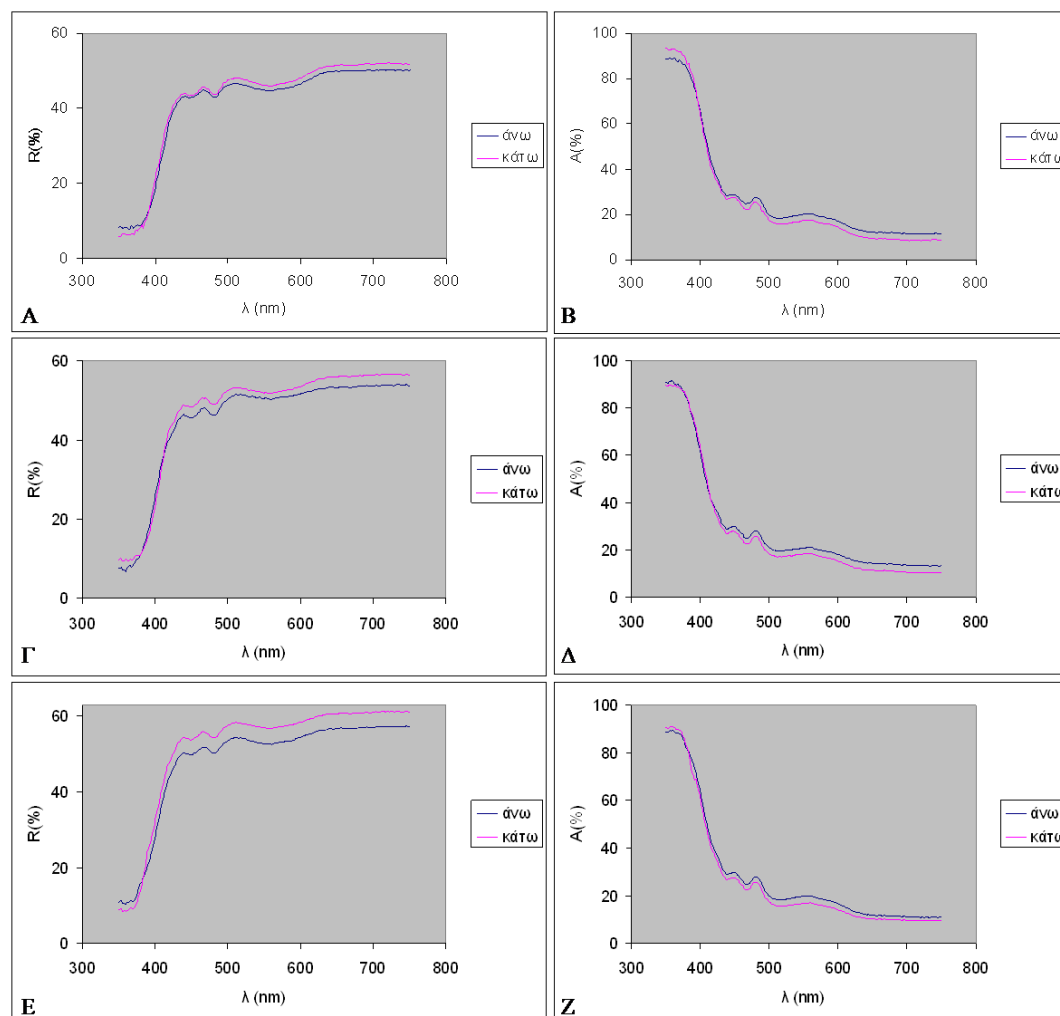
Οι οπτικές ιδιότητες των πετάλων και σεπάλων του φυτού *C. spinosa* καταγράφηκαν με την χρήση φασματοφωτομέτρου.



Εικόνα 3.66. Γραφήματα διέλευσης (T) και ανάκλασης (R) των λευκών πετάλων του φυτού *C. spinosa* σε εύρος μηκών κύματος 250-2500 nm. Α-Β: Κορυφή πετάλων. Γ-Δ: Κέντρο πετάλων. Ε-Ζ: Βάση πετάλων.

Τα γραφήματα διέλευσης (Εικόνες 3.66Α, Γ, Ε) και ανάκλασης (Εικόνες 3.66Β, Δ, Ζ) των λευκών πετάλων του φυτού *C. spinosa* εμφανίζουν όμοιο πρότυπο τόσο μεταξύ άνω και κάτω επιφάνειας όσο και μεταξύ βάσης, κέντρου και κορυφής. Η διέλευση των ιστών στο υπεριώδες τμήμα του φάσματος είναι σχεδόν μηδενική και αυξάνεται απότομα στην περιοχή

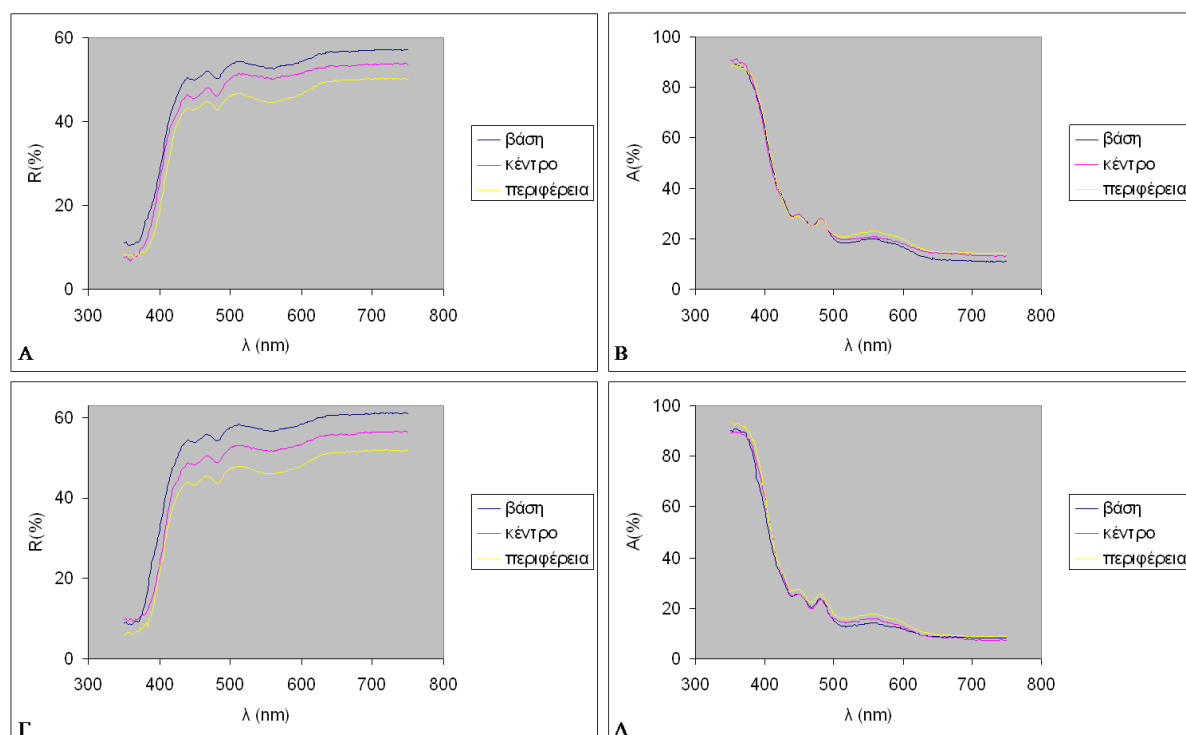
του ορατού φάσματος. Το γράφημα της ανάκλασης των ιστών εμφανίζει χαμηλά ποσοστά στην περιοχή του υπεριώδους φάσματος και αυξάνεται στην περιοχή του ορατού. Τα χαρακτηριστικά των γραφημάτων στο υπέρυθρο φάσμα επηρεάζονται από τους δομικούς υδατάνθρακες και το νερό των ιστών, όπως έχει περιγραφεί και για τα τέπαλα του φυτού *A. ramosus* (Εικόνα 3.21).



Εικόνα 3.67. Γραφήματα ανάκλασης (R) και απορρόφησης (A) στα λευκά πέταλα του φυτού *C. spinosa*. A-B: Κορυφή πετάλων. Γ-Δ: Κέντρο πετάλων. E-Z: Βάση πετάλων. Οι συγκρινόμενες τιμές στο γράφημα E διαφέρουν στατιστικά μεταξύ τους, για $P < 0.05$.

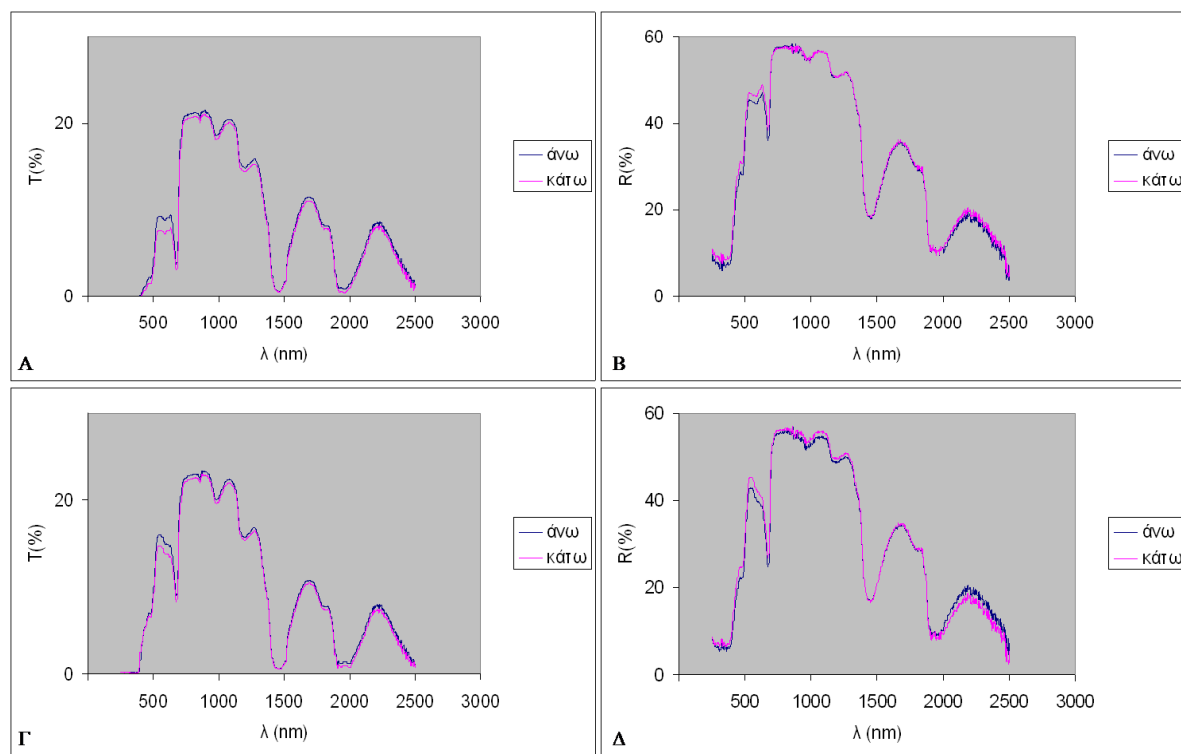
Τα ποσοστά ανάκλασης (Εικόνες 3.67A, Γ, E) των λευκών πετάλων παρουσιάζουν απότομη αύξηση από την περιοχή του υπεριώδους στην περιοχή του κυανού φάσματος. Κορυφές ανάκλασης καταγράφονται στα 440, 468 και 512 nm. Στην περιοχή του κίτρινου φάσματος το γράφημα ανάκλασης των λευκών πετάλων παρουσιάζει ανοδική τάση, όπου σταθεροποιείται στην περιοχή του ερυθρού φάσματος. Η κάτω επιφάνεια καταγράφει μεγαλύτερα ποσοστά ανάκλασης σε σχέση με την άνω επιφάνεια, μόνο στην βάση των λευκών πετάλων ($P < 0.05$).

Τα γραφήματα απορρόφησης παρουσιάζουν τα ίδια ποιοτικά και ποσοτικά χαρακτηριστικά στην άνω και την κάτω επιφάνεια των πετάλων (Εικόνες 3.67B, Δ, Ζ).



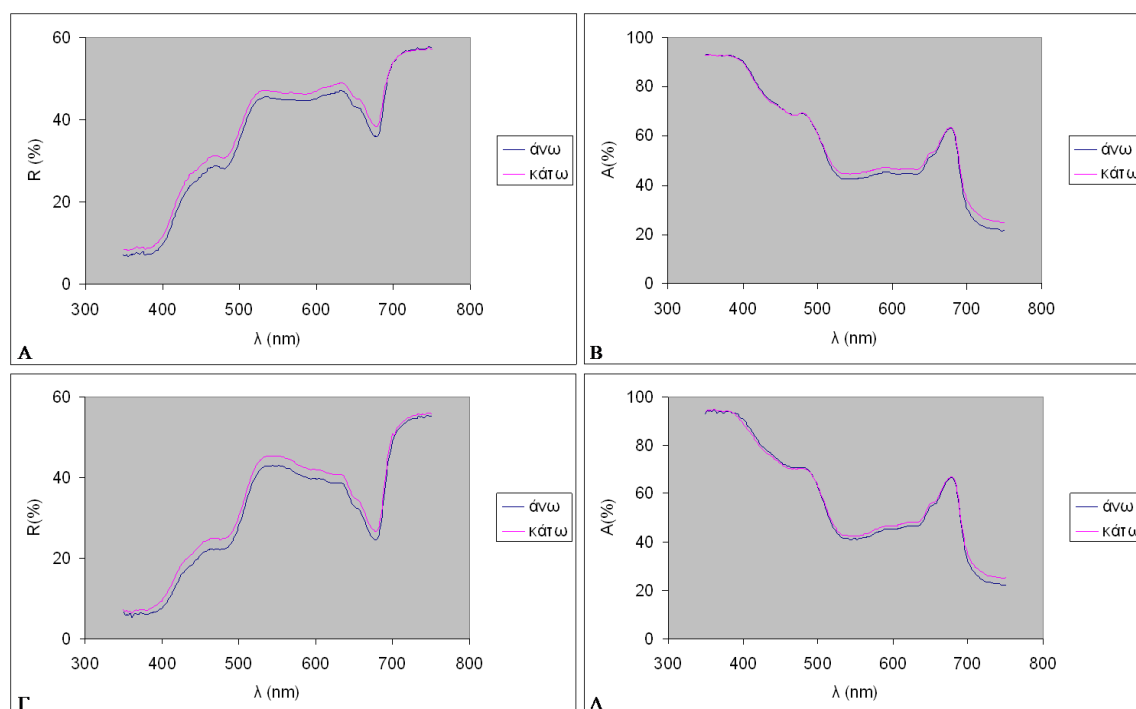
Εικόνα 3.68. Γραφήματα ανάκλασης (R) και απορρόφησης (A) λευκών πετάλων του φυτού *C. spinosa*. A-B: Πρόσπτωση φωτός στην άνω επιφάνεια των πετάλων. Γ-Δ: Πρόσπτωση φωτός στην κάτω επιφάνεια των πετάλων. Οι συγκρινόμενες τιμές στα γραφήματα A, Γ διαφέρουν στατιστικά μεταξύ τους, για $P < 0.05$.

Τα λευκά πέταλα εμφανίζουν μεγαλύτερα ποσοστά ($P < 0.05$) ανάκλασης στη βάση των ιστών σε σχέση με το κέντρο και την κορυφή αυτών (Εικόνες 3.68A, Γ). Τα ποσοστά απορρόφησης δεν διαφέρουν μεταξύ βάσης, κέντρου και κορυφής των πετάλων (Εικόνες 3.68B, Δ).



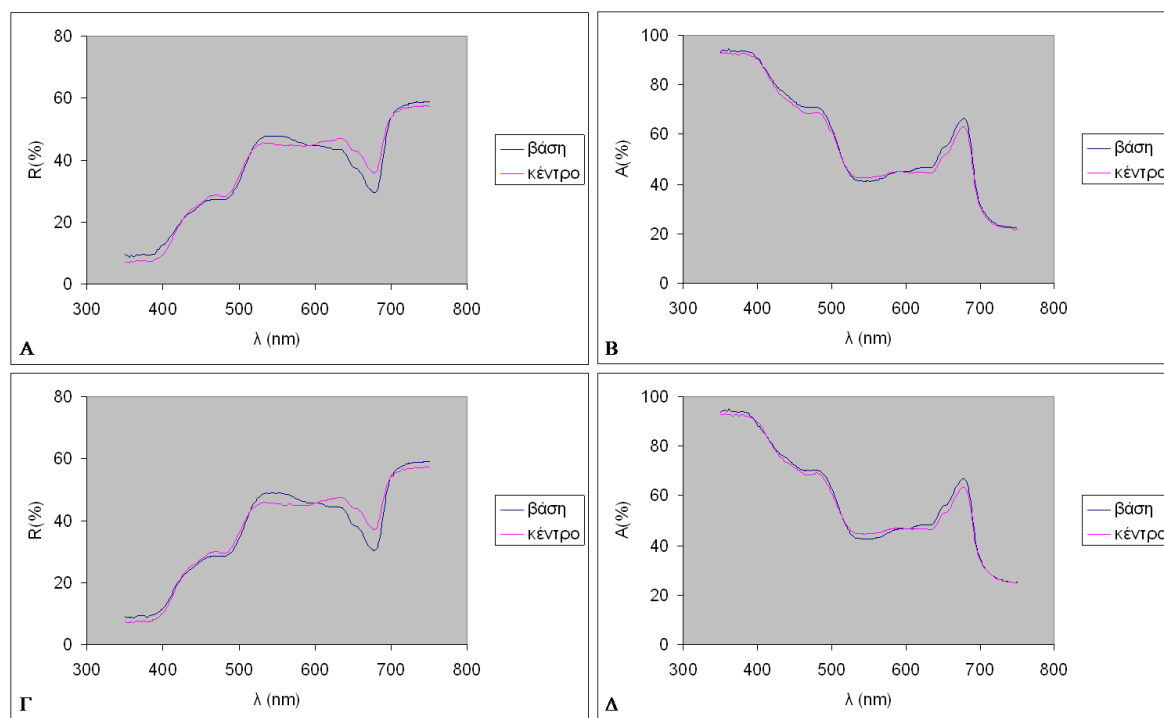
Εικόνα 3.69. Γραφήματα διέλευσης (T) και ανάκλασης (R) του πράσινου τμήματος των δίχρωμων πετάλων του φυτού *C. spinosa* σε εύρος μηκών κύματος 250-2500 nm. Α-Β: Κέντρο πετάλων. Γ-Δ: Βάση πετάλων.

Τα ποσοστά διέλευσης (T) των πράσινων ιστών είναι χαμηλά (μέγιστες τιμές στην ορατή περιοχή του φάσματος 13-15%) και στο υπεριώδες τμήμα του φάσματος είναι μηδενικά (Εικόνες 3.69Α, Γ). Τα ποσοστά ανάκλασης (R) των πράσινων πετάλων είναι χαμηλά στο υπεριώδες τμήμα του φάσματος και ακολουθούν ανοδική πορεία στην ορατή περιοχή του φάσματος (Εικόνες 3.69Β, Δ).



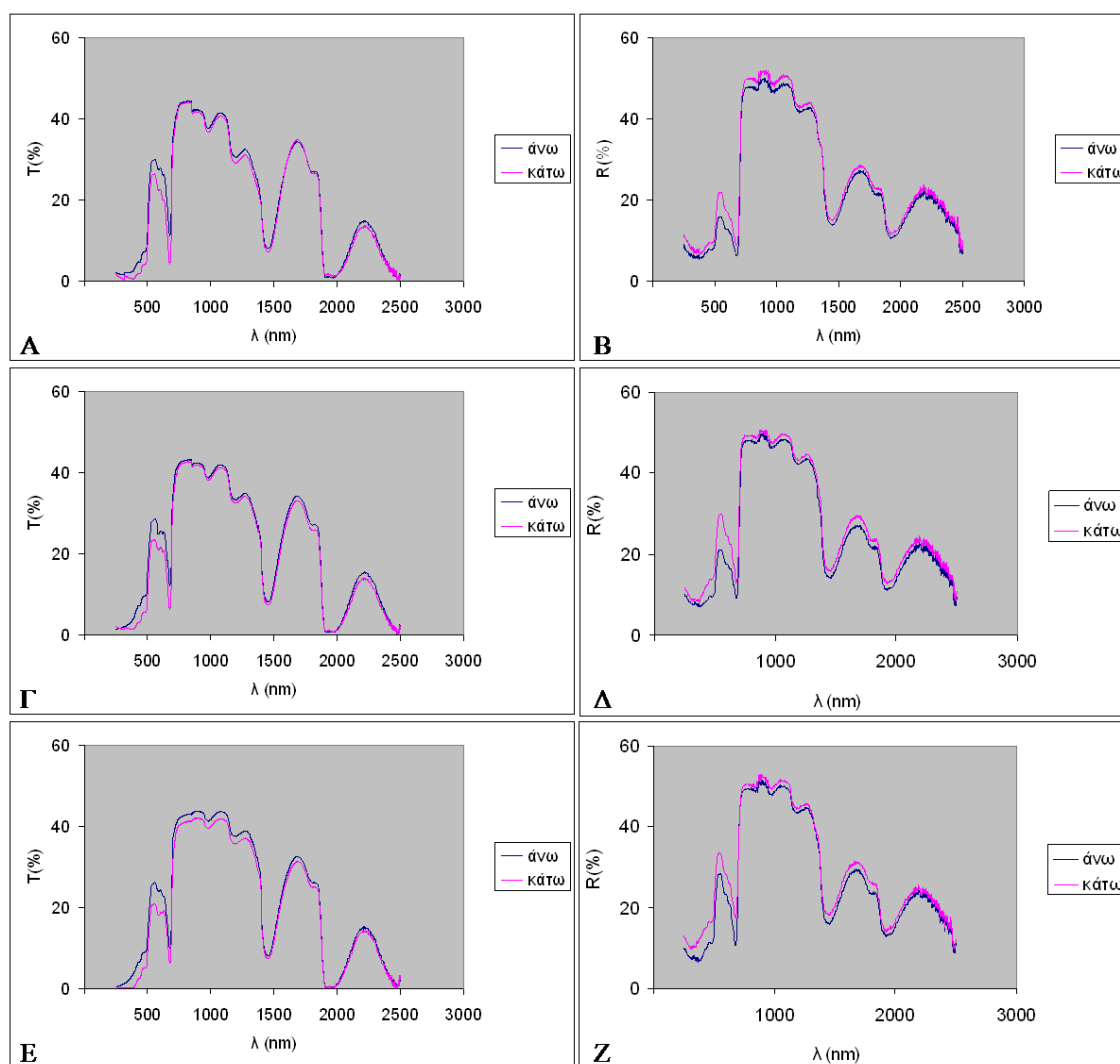
Εικόνα 3.70. Γραφήματα ανάκλασης (R) και απορρόφησης (A) στα πράσινα πέταλα του φυτού *C. spinosa*. A-B: Κέντρο πετάλων. Γ-Δ: Βάση πετάλων.

Το πράσινο τμήμα των δίχρωμων πετάλων δεν παρουσιάζει στατιστικά σημαντικές διαφορές ($P < 0.05$) στα ποσοστά ανάκλασης μεταξύ άνω και κάτω επιφάνειας (Εικόνες 3.70A, Γ). Ποιοτικές και ποσοτικές διαφορές μεταξύ των επιφανειών δεν καταγράφονται ούτε στα γραφήματα απορρόφησης των πράσινων πετάλων (Εικόνες 3.70B, Δ). Τα ποσοστά απορρόφησης των πράσινων ιστών εμφανίζουν μεγάλες τιμές στο υπεριώδες τμήμα του φάσματος. Κορυφές απορρόφησης των πράσινων πετάλων διαπιστώνονται στην κυανή περιοχή του φάσματος (480 nm), στην κίτρινη περιοχή του φάσματος (588 nm) και στην ερυθρή περιοχή του φάσματος (678 nm).



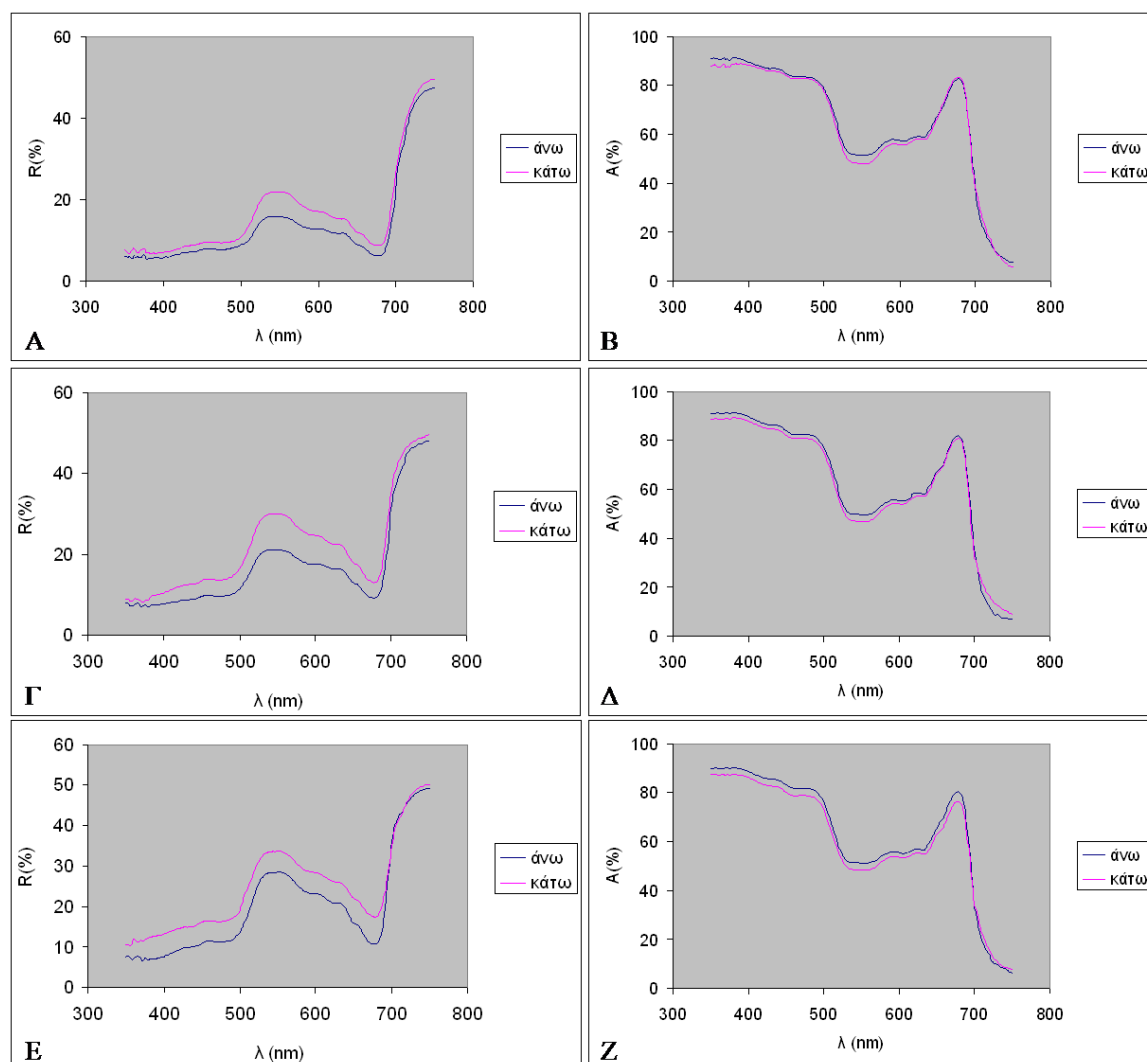
Εικόνα 3.71. Γραφήματα ανάκλασης (R) και απορρόφησης (A) λευκών πετάλων του φυτού *C. spinosa*. A-B: Πρόσπτωση φωτός στην άνω επιφάνεια των πετάλων. Γ-Δ: Πρόσπτωση φωτός στην κάτω επιφάνεια των πετάλων.

Το πράσινο τμήμα των δίχρωμων πετάλων δεν παρουσιάζει στατιστικά σημαντικές διαφορές ($P < 0.05$) στα ποσοστά ανάκλασης μεταξύ βάσης και κέντρου (Εικόνες 3.71Α, Γ). Διαπιστώνεται διαφορά των ποιοτικών στοιχείων μεταξύ βάσης και κέντρου των πράσινων πετάλων στην πορτοκαλί προς ερυθρή περιοχή του φάσματος. Στα πράσινα πέταλα καταγράφεται άνοδος των ποσοστών ανάκλασης στο κυανό φάσμα φωτός με κορυφή στα 471 nm. Ακολουθεί απότομη άνοδος των ποσοστών ανάκλασης στην περιοχή του πράσινου φάσματος μέχρι το μέγιστο (538 nm). Επόμενη κορυφή ανάκλασης καταγράφεται στην πορτοκαλί-ερυθρή περιοχή του φάσματος, η οποία παρουσιάζει διαφορές μεταξύ βάσης και κέντρου των πράσινων πετάλων. Συγκεκριμένα, μετά την καταγραφείσα κορυφή στα 544 nm της βάσης των πετάλων, η καμπύλη του γραφήματος ανάκλασης εμφανίζει καθοδική πορεία που ανακόπτεται από την καταγραφή μέγιστου (626 nm). Αντίστοιχα στο κέντρο των πράσινων πετάλων, μετά την κορυφή στα 532 nm, το γράφημα παρουσιάζει καθοδική πορεία μέχρι ένα ελάχιστο (588 nm) και ακολούθως παρουσιάζει ανοδική πορεία ποσοστών ανάκλασης μέχρι την καταγραφή μέγιστου (632 nm). Τα χαρακτηριστικά της απορρόφησης δεν διαφέρουν μεταξύ βάσης και κέντρου των πράσινων πετάλων (Εικόνες 3.71Β, Δ).



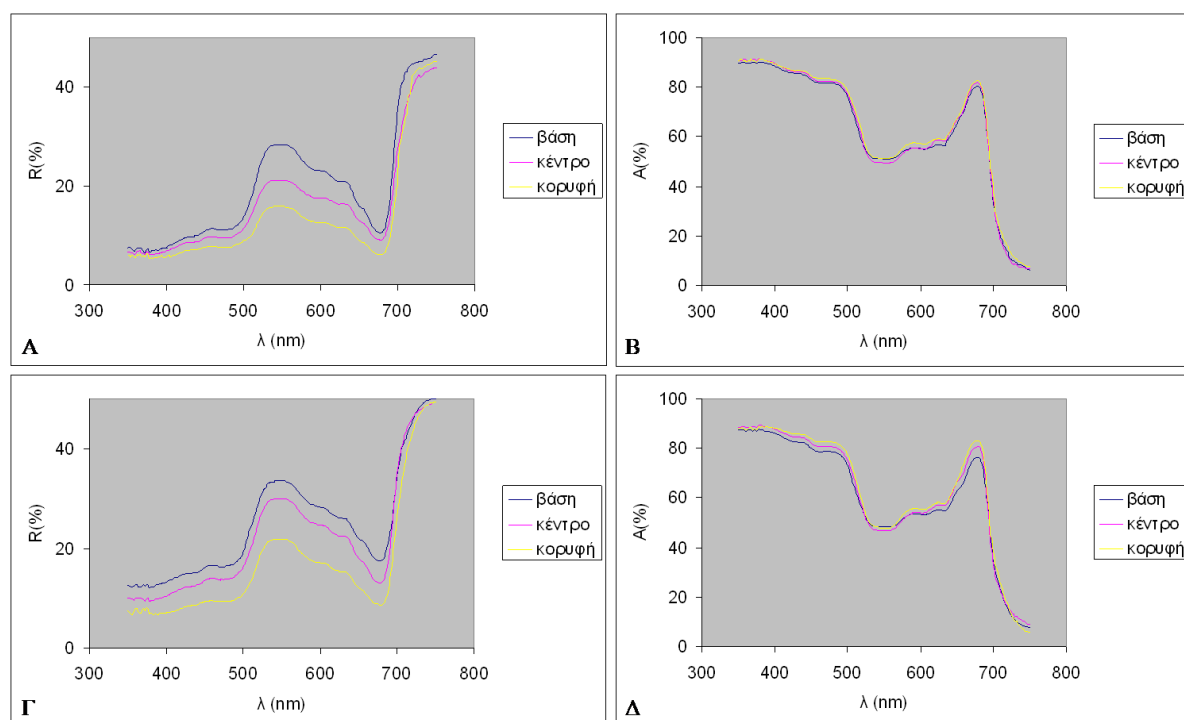
Εικόνα 3.72. Γραφήματα διέλευσης (T) και ανάκλασης (R) των σεπάλων του φυτού *C. spinosa* σε εύρος μηκών κύματος 250-2500 nm. Α-Β: Κορυφή σεπάλων. Γ-Δ: Κέντρο σεπάλων. Ε-Ζ: Βάση σεπάλων.

Το πρότυπο των γραφημάτων διέλευσης (T) και ανάκλασης (R) είναι όμοιο μεταξύ βάσης, κέντρου και κορυφής των σεπάλων (Εικόνα 3.72). Η διέλευση των σεπάλων του φυτού *C. spinosa* (Εικόνες 3.72Α, Γ, Ε) στην υπεριώδη περιοχή του φάσματος είναι σχεδόν μηδενική. Η ανάκλαση των σεπάλων στο υπεριώδες τμήμα του φάσματος κυμαίνεται σε χαμηλά ποσοστά.



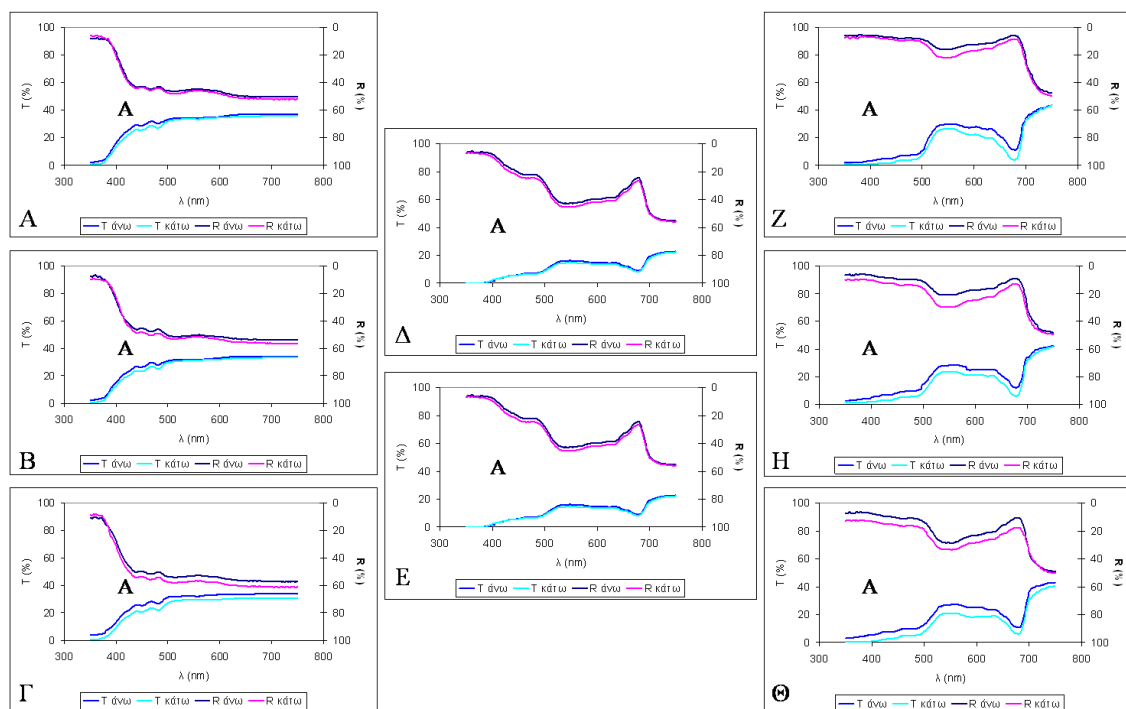
Εικόνα 3.73. Γραφήματα ανάκλασης (R) και απορρόφησης (A) στα σέπαλα του φυτού *C. spinosa*. A-B: Κορυφή σεπάλων. Γ-Δ: Κέντρο σεπάλων. Ε-Ζ: Βάση σεπάλων. Οι συγκρινόμενες τιμές στα γραφήματα Γ, Ε διαφέρουν στατιστικά μεταξύ τους, για $P < 0.05$.

Τα γραφήματα ανάκλασης των σεπάλων (Εικόνες 3.73Α, Γ, Ε) παρουσιάζουν μικρή άνοδο των ποσοστών ανάκλασης στην κυανή περιοχή του φάσματος, με καταγραφή κορυφών στα 430 και 458 nm. Ακολουθεί απότομη άνοδος των ποσοστών ανάκλασης στην πράσινη περιοχή του φάσματος με μέγιστο στα 550 nm. Η κορυφή ανάκλασης που αντιστοιχεί στην πράσινη περιοχή του φάσματος καλύπτει μεγάλο εύρος μηκών κύματος. Τα ποσοστά ανάκλασης ($P < 0.05$) είναι μεγαλύτερα στην κάτω επιφάνεια σε σχέση με την άνω επιφάνεια των σεπάλων τόσο στη βάση όσο και στο κέντρο αυτών (Εικόνες 3.73Γ, Ε). Η ελάττωση των ποσοστών ανάκλασης που παρατηρούνται στην πράσινη περιοχή του φάσματος, διακόπτεται από την παρουσία κορυφών στην πορτοκαλί και την ερυθρή περιοχή του φάσματος (602 και 628 nm). Τα ποσοστά απορρόφησης δεν διαφέρουν μεταξύ άνω και κάτω επιφάνειας των σεπάλων (Εικόνες 3.73Β, Δ, Ζ).



Εικόνα 3.74. Γραφήματα ανάκλασης (R) και απορρόφησης (A) των σεπάλων του φυτού *C. spinosa*. Α-Β: Πρόσπτωση φωτός στην άνω επιφάνεια των σεπάλων. Γ-Δ: Πρόσπτωση φωτός στην κάτω επιφάνεια των σεπάλων. Οι συγκρινόμενες τιμές στα γραφήματα Α, Γ διαφέρουν στατιστικά μεταξύ τους, για $P < 0.05$.

Τα ποσοστά ανάκλασης της βάσης στην άνω επιφάνεια των σεπάλων (Εικόνα 3.74Α) είναι μεγαλύτερα από τα ποσοστά ανάκλασης του κέντρου και της κορυφής. Τα ποσοστά ανάκλασης της βάσης και του κέντρου στην κάτω επιφάνεια (Εικόνα 3.74Γ) των σεπάλων δεν διαφέρουν στατιστικά μεταξύ τους, αλλά είναι μεγαλύτερα από τα ποσοστά ανάκλασης της κορυφής. Τα ποσοστά απορρόφησης (Εικόνες 3.74Β, Δ) δεν διαφέρουν μεταξύ βάσης, κέντρου και κορυφής των σεπάλων. Τα σέπαλα εμφανίζουν μεγάλα ποσοστά απορρόφησης στο υπεριώδες τμήμα του φάσματος, καθώς και στο κυανό τμήμα του φάσματος, με κορυφές στα 432 και 468 nm. Τα γραφήματα απορρόφησης των σεπάλων εμφανίζουν πτώση των ποσοστών απορρόφησης στην πράσινη περιοχή του φάσματος και ακόλουθη άνοδο στην κίτρινη και πορτοκαλί περιοχή του φάσματος, με κορυφές στα 592 και 624 nm. Μεγάλα ποσοστά απορρόφησης απαντώνται στην ερυθρή περιοχή του φάσματος με κορυφή στα 678 nm.

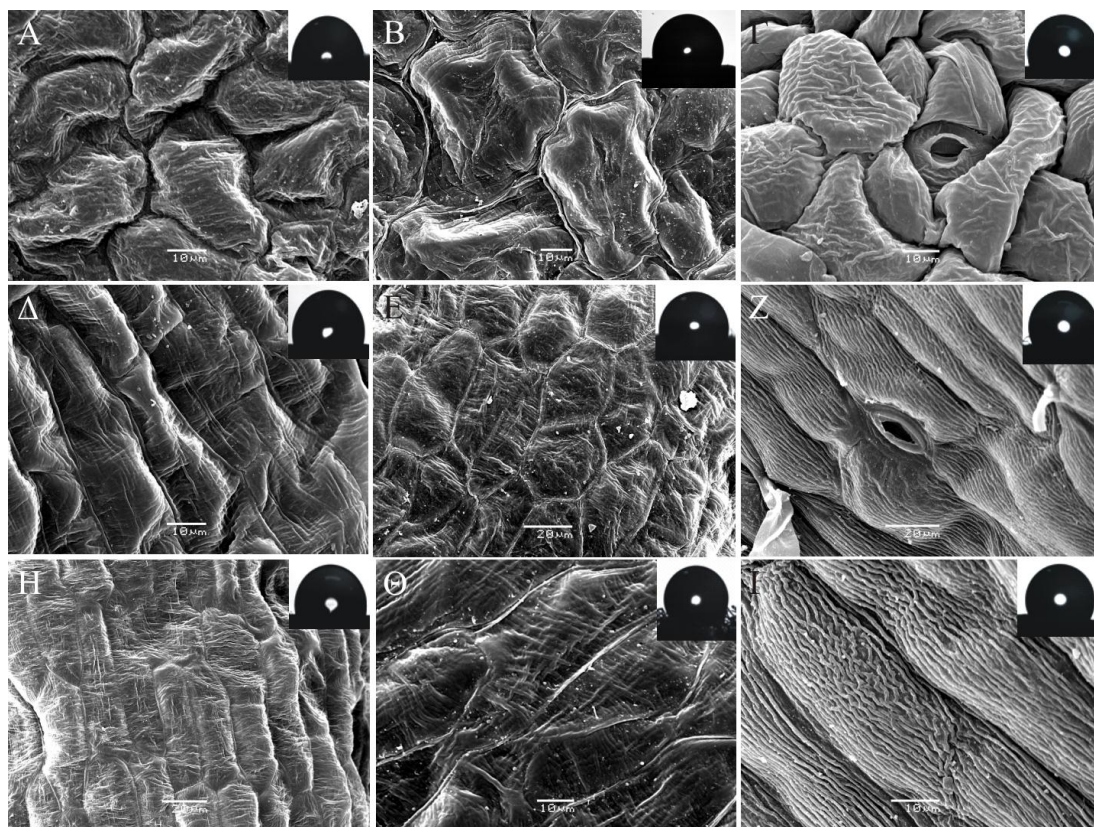


Εικόνα 3.75. Συγκεντρωτικά γραφήματα των οπτικών ιδιοτήτων των ανθικών τμημάτων του φυτού *C. spinosa* στην ορατή περιοχή του φάσματος. Ο αριστερός άξονας Υ αντιστοιχεί στα ποσοστά διέλευσης (T). Ο δεξιός άξονας Υ αντιστοιχεί στα ποσοστά ανάκλασης (R). Η περιοχή μεταξύ των γραφικών παραστάσεων T και R αντιστοιχεί στα ποσοστά απορρόφησης και σημειώνεται με A. A: Κορυφή λευκών πετάλων. B: Κέντρο λευκών πετάλων. Γ: Βάση λευκών πετάλων. Δ: Κέντρο πράσινων πετάλων. E: Βάση πράσινων πετάλων. Z: Κορυφή σεπάλων. H: Κέντρο σεπάλων. Θ: Βάση σεπάλων.

Τα συγκεντρωτικά γραφήματα των οπτικών ιδιοτήτων (Εικόνα 3.75) των πετάλων και των σεπάλων του φυτού *C. spinosa* φανερώνουν τις διαφορές μεταξύ λευκών και πράσινων ιστών. Τα ποσοστά ανάκλασης (R) των λευκών πετάλων (Εικόνες 3.75Α-Γ) είναι μεγαλύτερα από τα ποσοστά που παρουσιάζουν τα πράσινα πέταλα και τα σέπαλα ($P < 0.05$). Οι πράσινοι ιστοί εμφανίζουν μεγάλα ποσοστά απορρόφησης (A), ενώ τα ποσοστά διέλευσης (T) των πράσινων πετάλων και των σεπάλων (Εικόνες 3.75Δ-Θ) είναι μικρά. Η κλίμακα στον άξονα Υ φτάνει σε ποσοστά 100% λόγω των μεγάλων ποσοστών απορρόφησης σε ορισμένες περιοχές του φάσματος. Ως εκ τούτου, λεπτομέρειες των γραφημάτων διέλευσης (T) και ανάκλασης (R) έχουν αμβλυνθεί.

3.2.7. Μέτρηση της γωνίας επαφής ('διαβρεξιμότητα')

Τα αποτελέσματα των μετρήσεων των γωνιών επαφής σταγόνων νερού στις επιφάνειες (Εικόνα 3.76) των συγκρινόμενων τμημάτων των πετάλων και των σεπάλων του φυτού *C. spinosa* συνοψίζονται στον Πίνακα 3.11.



Εικόνα 3.76. Παραδείγματα σταγόνων νερού και των επιφανειών πάνω στις οποίες σχηματίζονται. Α-Γ: Κορυφή λευκών πετάλων και σεπάλων αντίστοιχα. Δ-Ζ: Κέντρο λευκών πετάλων, πράσινων πετάλων και σεπάλων αντίστοιχα. Η-Ι: Βάση λευκών πετάλων, πράσινων πετάλων και σεπάλων αντίστοιχα.

Πίνακας 3.11. Τιμές γωνιών επαφής σταγόνων νερού με την επιφάνεια των εξεταζόμενων τμημάτων του φυτού *C. spinosa*. Μέση τιμή $\pm$ S.E., n=15. Οι ίδιοι εκθέτες ανά στήλη υποδηλώνουν τιμές χωρίς στατιστικά σημαντικές διαφορές. $P<0,05$.

Τμήμα ανθικού ιστού	Άνω επιφάνεια ($^{\circ}$)	Κάτω επιφάνεια ($^{\circ}$)
<i>Λευκά πέταλα</i>		
Βάση	115,1 ^a $\pm$ 1,1	116,7 ^{a,d} $\pm$ 1,5
Κέντρο	105,6 ^b $\pm$ 3,9	111,6 ^d $\pm$ 3,2
Περιφέρεια	102,2 ^b $\pm$ 4,3	106,1 ^b $\pm$ 4,1
<i>Πράσινο τμήμα δίχρωμων πετάλων</i>		
Βάση	110,4 ^{a,b} $\pm$ 3,7	112,8 ^{b,c} $\pm$ 3,2
Κέντρο	107,3 ^{a,c} $\pm$ 3,2	108,3 ^{c,d} $\pm$ 4,2
<i>Σέπαλα</i>		
Βάση	108,5 ^{a,b} $\pm$ 2,7	126,1 ^d $\pm$ 3,2
Κέντρο	104,4 ^b $\pm$ 2,8	121,2 ^e $\pm$ 1,7
Κορυφή	99,7 ^c $\pm$ 1,2	116,3 ^f $\pm$ 4,2

Όλες οι επιφάνειες εμφανίζουν υδρόφοβα χαρακτηριστικά (γωνία επαφής $> 90^{\circ}$), με τις μεγαλύτερες τιμές γωνιών επαφής να διαπιστώνονται στην κάτω επιφάνεια των σεπάλων ακολουθούμενες από την κάτω επιφάνεια της βάσης των λευκών πετάλων.

3.2.8. Υδατικό δυναμικό

Μετρήθηκε το υδατικό δυναμικό (Ψ) των πετάλων και των σεπάλων του φυτού *C. spinosa* τόσο στα ανοιχτά, ώριμα άνθη όσο και σε επιλεγμένα αναπτυξιακά στάδια των ανθικών οφθαλμών (αναπτυξιακά στάδια 3, 5, 8, σύμφωνα με την κατηγοριοποίησή τους στην διδακτορική διατριβή του Α. Αργυρόπουλου 2009). Τα αποτελέσματα συνοψίζονται στον Πίνακα 3.12.

Πίνακας 3.12. Αποτελέσματα μετρήσεων υδατικού δυναμικού (Ψ) των πετάλων και των σεπάλων του φυτού *C. spinosa*. Μέση τιμή $\pm$ S.E., $n=5$. Οι ίδιοι εκθέτες ανά στήλη υποδηλώνουν τιμές χωρίς στατιστικά σημαντικές διαφορές. Οι τιμές που δεν συνοδεύονται από εκθέτη διαφέρουν με όλες τις συγκρινόμενες τιμές. $P<0,05$.

Αναπτυξιακό στάδιο	Ψ λευκού πετάλου (MPa)	Ψ πράσινου πετάλου (MPa)	Ψ σεπάλου (MPa)
Ωριμο (ανοιχτό)	$-1,19 \pm 0,06$	$-1,18 \pm 0,06$	$-0,80 \pm 0,03$
στάδιο 3 (κλειστό)	$-0,78^a \pm 0,04$	$-0,82^b \pm 0,03$	$-0,64^c \pm 0,02$
στάδιο 5 (κλειστό)	$-0,84^a \pm 0,03$	$-0,87^b \pm 0,04$	$-0,68^c \pm 0,02$
στάδιο 8 (κλειστό)	$-0,87^a \pm 0,04$	$-0,85^b \pm 0,03$	$-0,72^c \pm 0,03$

Το υδατικό δυναμικό του ώριμου άνθους κυμαίνεται από $-1,19$ MPa (λευκά πέταλα) έως $-0,80$ MPa (σέπαλα). Οι ιστοί του ανοιχτού άνθους εμφανίζουν μικρότερες τιμές υδατικού δυναμικού σε σχέση με τους ιστούς των (αναπτυσσόμενων) ανθικών οφθαλμών.

4. ΣΥΖΗΤΗΣΗ

4.1. Μορφολογικά δεδομένα

Η χρήση διαφορετικών μεθόδων μικροσκοπίας αποσκοπούσε στην ενδελεχή εξέταση των μορφολογικών δεδομένων της επιφάνειας των άγονων τμημάτων των ανθέων των φυτών *Asphodelus ramosus* και *Capparis spinosa*. Η παρατήρηση νωπού υλικού σε τομές που πραγματοποιήθηκαν με την χρήση ξυραφιού, έδωσε την δυνατότητα για άμεσες διαπιστώσεις όσον αφορά εμφανέστερα δεδομένα, όπως το σχήμα των κυττάρων, ο προσανατολισμός των κυττάρων ως προς τον άξονα του ιστού, η παρουσία στοιχείων της επιδερμίδας όπως στόματα ή τρίχες. Ένα πλεονέκτημα της μελέτης νωπού υλικού με το οπτικό μικροσκόπιο είναι η δυνατότητα παρατήρησης των δομών των κυττάρων χωρίς άλλη παρέμβαση, δηλαδή στην αυθεντική τους εκδοχή. Οι εικόνες από τους νωπούς ιστούς των ανθέων περιλαμβάνουν τις αποχρώσεις που προέρχονται από τις χρωστικές των κυττάρων, όψη η οποία δεν διατηρείται με την μονιμοποίηση του υλικού και αντικαθίσταται από την προσρόφηση των χρώσεων.

Η μελέτη των νωπών τεπάλων του φυτού *A. ramosus* με οπτικό μικροσκόπιο ανέδειξε την παρουσία χλωροπλαστών στα κύτταρα του μεσοφύλλου. Οι χλωροπλάστες βρίσκονται στην περιφέρεια των κυττάρων, γεγονός που δίνει στα οργανίδια αυτά τη δυνατότητα να βρίσκονται σε επαφή με το μεσοκυττάριο χώρο (Χριστοδουλάκης 2011). Οι περιεχόμενες χλωροφύλλες, τα καροτενοειδή και οι ξανθοφύλλες των πλαστιδίων αναδεικνύουν πράσινες και πορτοκαλί αποχρώσεις, οι οποίες φαίνονται στην μικροσκοπική παρατήρηση και συμβάλουν στη διαμόρφωση του τελικού χρώματος του άνθους. Η μελέτη των νωπών ιστών αποκαλύπτει επίσης την παρουσία χρωστικών του χυμοτοπίου ερυθρών αποχρώσεων στην έγχρωμη περιοχή των τεπάλων. Διήθηση των τεπάλων του *A. ramosus* με διαφορετικούς διαλύτες και φασματοφωτομέτρηση του εκχυλίσματος αυτών έχει δείξει την παρουσία ανθοκυανινών, χλωροφυλλών, ξανθοφυλλών και καροτενοειδών (Χειμόνα 2007), σε συμφωνία με τις παρατηρήσεις των νωπών ιστών στο οπτικό μικροσκόπιο. Στην λευκή περιοχή δεν παρατηρήθηκαν πλαστίδια και χρωστικές του χυμοτοπίου.

Οι εικόνες των νωπών πετάλων και σεπάλων του φυτού *C. spinosa* φανερώνουν την παρουσία χλωροπλαστών στα πράσινα πέταλα και στα σέπαλα των ανθέων. Επιπλέον, στα σέπαλα διαπιστώθηκε η παρουσία χρωστικών του χυμοτοπίου ιώδους χρώματος. Η μελέτη των περιεχόμενων χρωστικών με διήθηση των ιστών έχει δείξει την παρουσία των χλωροφυλλών, καροτενοειδών και ξανθοφυλλών στα πράσινα πέταλα και τα σέπαλα, καθώς και την παρουσία ανθοκυανινών στα σέπαλα και στα λευκά πέταλα του φυτού *C. spinosa* (Rhizopoulou et al. 2006, Chimona et al. 2012).

Οι εγκάρσιες τομές των ανθικών ιστών και η μελέτη τους στο οπτικό μικροσκόπιο παρέχει την δυνατότητα παρατήρησης της επιδερμίδας και του μεσοφύλλου (Christodoulakis et al. 2013). Η παραπάνω αναφερόμενη μέθοδος εξασφαλίζει την συλλογή πληροφοριών από το εσωτερικό των οργάνων, καθώς και την σύγκριση κυττάρων και ιστών που βρίσκονται στην ίδιο επίπεδο.

Οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες των τεπάλων του φυτού *A. ramosus* βρίσκονται μόνο στην κεντρική (έγχρωμη) περιοχή, παρέχοντας το περιεχόμενό τους στα παρεγχυματικά κύτταρα του μεσοφύλλου. Τα παρεγχυματικά κύτταρα της έγχρωμης περιοχής περιέχουν τα πλαστίδια, γεγονός που δεν ισχύει για τα παρεγχυματικά κύτταρα της λευκής περιοχής. Το πάχος του μεσοφύλλου διαφοροποιείται από την έγχρωμη έως την λευκή περιοχή των τεπάλων. Η έγχρωμη περιοχή βρίσκεται στο κέντρο των τεπάλων και παρουσιάζει το μέγιστο πάχος, ενώ η λευκή περιοχή εμφανίζει μικρότερο πάχος, το οποίο μειώνεται σταδιακά προς την περιφέρεια των τεπάλων. Το περιθώριο των τεπάλων σχηματίζεται από δύο κυτταρικές σειρές, μόνο από την άνω και την κάτω επιδερμίδα. Τα τέπαλα του φυτού *A. ramosus* είναι αμφιστοματικά, δηλαδή υπάρχουν στόματα τόσο στην άνω όσο και στην κάτω επιφάνεια των τεπάλων. Τα προαναφερθέντα στόματα παρατηρούνται μόνο στην έγχρωμη περιοχή των τεπάλων.

Τα παρεγχυματικά κύτταρα κοντά στις δεσμίδες του αγωγού ιστού των τεπάλων του φυτού *A. ramosus* είναι πυκνά διατεταγμένα, ενώ κοντά στην επιδερμίδα εμφανίζονται μεσοκυττάριοι χώροι. Δεδομένης της παρουσίας χλωροπλαστών στα παρεγχυματικά κύτταρα και στομάτων στην επιδερμίδα των τεπάλων, η ανάπτυξη μεσοκυττάριων χώρων είναι σημαντική για την μεταφορά CO₂ (Γαλάτης et al. 1998). Η έκταση των μεσοκυττάριων χώρων συνεχίζεται στο τμήμα της λευκής περιοχής των τεπάλων που γειτνιάζει με την έγχρωμη περιοχή. Το περιθώριο των τεπάλων, όπου οι κυτταρικές σειρές είναι μόνο δύο ή τρεις, δεν περιέχει μεσοκυττάριους χώρους.

Το μεσόφυλλο των πετάλων του φυτού *C. spinosa* εμφανίζει διαφορετική διάταξη σε σχέση με την περιγραφή που προηγήθηκε για τα τέπαλα του φυτού *A. ramosus*. Τα λευκά πέταλα του φυτού *C. spinosa* αποτελούνται από αγωγό ιστό ο οποίος σχηματίζει πολλές ηθμαγγειώδεις δεσμίδες που διακλαδίζονται προς όλο το πέταλο. Η παραπάνω παρατήρηση ισχύει και για το πράσινο τμήμα των δίχρωμων πετάλων του φυτού *C. spinosa*, όπου διαπιστώνονται αρκετές ηθμαγγειώδεις δεσμίδες, οι οποίες διακλαδίζονται σε διαφορετικές κατευθύνσεις του πράσινου ιστού. Η παραπάνω αναφερόμενη διακλάδωση φαίνεται και από την μορφή των εγκάρσιων τομών των πράσινων πετάλων, όπου οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες δεν εμφανίζονται στο ίδιο επίπεδο ως προς την τομή. Τα λευκά πέταλα εμφανίζουν πυκνή διάταξη των παρεγχυματικών κυττάρων του μεσοφύλλου στην βάση τους, ενώ πιο εκτεταμένη παρουσία μεσοκυττάριων χώρων διαπιστώνεται προς το κέντρο και την κορυφή αυτών. Επιπλέον, διαπιστώνεται ότι οι μεσοκυττάριοι χώροι εντοπίζονται κυρίως μεταξύ των

υποδερμικών κυττάρων. Οι μεσοκυττάριοι χώροι κοντά στα στόματα συμβάλλουν στην ανταλλαγή των αερίων, τη μετακίνηση και πρόσληψη CO₂ (Γαλάτης et al. 1998, Χριστοδουλάκης 2011).

Τα πράσινα πέταλα έχουν πιο εκτεταμένο δίκτυο μεσοκυττάρων χώρων σε σχέση με τα λευκά πέταλα του φυτού *C. spinosa*. Το πράσινο τμήμα των δίχρωμων πετάλων δείχνει ότι οι σειρές των παρεγχυματικών κυττάρων δεν βρίσκονται στο ίδιο επίπεδο. Το γεγονός αυτό οφείλεται στην δομή των πράσινων πετάλων (Chimona et al. 2012), τα οποία μακροσκοπικά έχουν πυραμιδοειδές σχήμα, και ένα τμήμα τους καλύπτει το νεκτάριο του άνθους.

Τα σέπαλα του φυτού *C. spinosa* έχουν παχύ μεσόφυλλο στο κέντρο τους και λεπτότερο προς την περιφέρεια, καθώς και την βάση και την κορυφή. Η μακροσκοπική παρατήρηση των σεπάλων εξηγεί το μεγαλύτερο πάχος του μεσοφύλλου στο κέντρο των σεπάλων, καθώς τα σέπαλα έχουν κυπελλοειδές σχήμα και εμφανίζουν κυρτότητα στο κέντρο τους. Το μεσόφυλλο των σεπάλων του φυτού *C. spinosa* έχει λίγους μεσοκυττάρους χώρους σε όλη την έκτασή του (βάση, κέντρο, κορυφή) σε σχέση με τις αντίστοιχες παρατηρήσεις στα πέταλα. Η παραπάνω διαπίστωση ερμηνεύεται με τον προστατευτικό ρόλο των σεπάλων (Tauriello et al. 2015), όπου η πυκνή διάταξη των παρεγχυματικών κυττάρων διατηρεί το νερό εντός των κυττάρων και αυξάνει τη μηχανική στήριξη των ιστών.

Τα πέταλα, τέπαλα και σέπαλα των ανθέων που μελετήθηκαν είναι αμφιστοματικά. Το φυτό *Asphodelus ramosus* ανθίζει κατά την υγρή χειμερινή περίοδο, οπότε δεν υφίσταται υδατική καταπόνηση και ως εκ τούτου τα ανοιχτά στόματα των τεπάλων συμμετέχουν στην διαδικασία της διαπνοής και της φωτοσύνθεσης. Το φυτό *Capparis spinosa* ανθίζει κατά την άνυδρη και θερμή θερινή περίοδο και έχουν μελετηθεί οι προσαρμοστικοί μηχανισμοί του φυτού έναντι της υδατικής καταπόνησης (Rhizopoulou 1990, Rhizopoulou & Psaras 2003, Rhizopoulou & Karolas 2015). Η άνθιση του φυτού *C. spinosa* είναι νυχτερινή, όπου τα άνθη ανοίγουν το βράδυ πριν από την δύση του ηλίου και μαραίνονται το επόμενο πρωί (Rhizopoulou et al. 2006).

Ενδιαφέρον μορφολογικό δεδομένο αποτελεί η διαφορά του ύψους των κυττάρων άνω και κάτω επιδερμίδας στα άνθη και των δύο φυτών της μελέτης. Τα τέπαλα του φυτού *A. ramosus* εμφανίζουν στη βάση τους υπερδιπλάσιο ύψος στα κύτταρα της άνω επιδερμίδας σε σχέση με τα κύτταρα της κάτω επιδερμίδας. Το αυξημένο ύψος των κυττάρων της άνω επιδερμίδας δεν παρατηρείται στα υπόλοιπα τμήματα των τεπάλων (κέντρο και κορυφή) εκτός της βάσης. Τα κύτταρα της άνω επιδερμίδας έχουν μεγάλα χυμοτόπια και τα αντικλινή τους τοιχώματα εφάπτονται απρόσκοπτα. Δεδομένης και της καμπυλότητας των τεπάλων του φυτού *A. ramosus*, τα μεγάλα επιδερμικά κύτταρα της βάσης παρέχουν μηχανική στήριξη στο τέπαλο.

Οι ηλεκτρονιογραφίες με το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης αναδεικνύουν τις μορφολογικές διαφορές των επιδερμικών κυττάρων στα συγκρινόμενα τμήματα των ανθέων

των υπό μελέτη φυτών. Το φυτό *Asphodelus ramosus* εμφανίζει μορφολογικές διαφορές μεταξύ της λευκής και της έγχρωμης περιοχής των τεπάλων. Η έγχρωμη περιοχή των τεπάλων αποτελείται από επιμήκη επιδερμικά κύτταρα, ενώ η λευκή περιοχή από τετράγωνα επιδερμικά κύτταρα. Το διαφορετικό σχήμα των παραπάνω αναφερόμενων κυττάρων προκύπτει από διαφορές τόσο στο μήκος όσο και στο πλάτος αυτών. Το ύψος των επιδερμικών κυττάρων της λευκής περιοχής εμφανίζει όμοιες διαστάσεις με την πλειοψηφία των επιδερμικών κυττάρων των τεπάλων, εκτός από την άνω επιφάνεια της βάσης των τεπάλων που έχει αναλυθεί παραπάνω. Το ανάγλυφο των επιδερμικών κυττάρων εμφανίζει διαφορές μεταξύ άνω και κάτω (εντονότερο ανάγλυφο) επιφάνειας, διαφορές που είναι εμφανέστερες στην βάση των τεπάλων, καθώς και στην λευκή περιοχή.

Τα επιδερμικά κύτταρα των άγονων τμημάτων του άνθους του φυτού *Capparis spinosa* εμφανίζουν μορφολογικές διαφορές μεταξύ βάσης και κορυφής αυτών. Τα κύτταρα της βάσης είναι επιμήκη, ενώ τα κύτταρα της κορυφής (ή κέντρου για τα πράσινα πέταλα) είναι πεντάπλευρα ή πολύπλευρα τόσο στα λευκά πέταλα όσο και στα πράσινα πέταλα και τα σέπαλα. Οι διαφορές στο σχήμα των κυττάρων εντοπίζονται τόσο στο μεγαλύτερο μήκος των επιδερμικών κυττάρων της βάσης όσο και στο μεγαλύτερο πλάτος των κυττάρων της κορυφής των λευκών πετάλων και των σεπάλων. Στο πράσινο τμήμα των δίχρωμων πετάλων παρατηρούνται διαφορές μόνο στο μήκος των επιδερμικών κυττάρων βάσης και κέντρου.

Τα άγωνα τμήματα του άνθους του φυτού *C. spinosa* παρουσιάζουν ενδιαφέρουσες διαφορές όσον αφορά το ύψος των επιδερμικών κυττάρων τους. Στα λευκά πέταλα βρέθηκε μεγαλύτερο ύψος στα κύτταρα της άνω επιδερμίδας σε σχέση με τα κύτταρα της κάτω επιδερμίδας τόσο στην βάση όσο και στο κέντρο και στην κορυφή των πετάλων. Στα πράσινα πέταλα, αν και οι τιμές του ύψους των επιδερμικών κυττάρων καταγράφονται μεγαλύτερες στην άνω επιδερμίδα, εντούτοις δεν αποτελούν στατιστικά σημαντικά διαφορετικά μεγέθη. Τα σέπαλα, αντίθετα με τις παρατηρήσεις που έγιναν για τα πέταλα, παρουσιάζουν μεγαλύτερες τιμές στο πάχος της κάτω επιδερμίδας. Επιπλέον, διαπιστώνεται ότι στα τμήματα των σεπάλων που καταγράφεται επίμηκες σχήμα κυττάρων (βάση και κέντρο), τα κύτταρα της άνω επιδερμίδας έχουν μεγαλύτερο μήκος σε σχέση με την κάτω. Η παραπάνω διαπίστωση σε συνδυασμό με το μεγαλύτερο ύψος των κυττάρων της κάτω επιδερμίδας σχετίζονται ενδεχομένως με το κυπελλοειδές σχήμα των σεπάλων. Η διαφορά μήκους των κυττάρων άνω και κάτω επιδερμίδας σε συνδυασμό με το μεγάλο πάχος του μεσοφύλλου στο κέντρο των σεπάλων συμβάλλουν στην καμπυλότητα αυτών των τμημάτων του άνθους, καθώς και τα μεγάλα κύτταρα της κάτω επιφάνειας υποστηρίζουν μηχανικά τη δομή αυτή (Tauriello et al. 2015).

Οι παρατηρήσεις που αφορούν το σχήμα των κυττάρων στα άνθη των δύο υπό μελέτη φυτών οδηγούν στην διαπίστωση ότι η παρουσία των αγωγών δεσμίδων σχετίζεται με κύτταρα επιμήκους σχήματος. Οι ηλεκτρονιογραφίες που ελήφθησαν με χρήση του SEM

δείχνουν τον προσανατολισμό των ποικίσεων των επιδερμικών κυττάρων όπου και στα δύο υπό μελέτη φυτά διαπιστώνονται διαφορές μεταξύ των συγκρινόμενων περιοχών. Συγκεκριμένα, οι ποικίσεις των επιδερμικών κυττάρων επιμήκους σχήματος (έγχρωμη περιοχή) των τεπάλων του είδους *A. ramosus* έχουν προσανατολισμό παράλληλο με τον κύριο άξονα των κυττάρων, ενώ οι ποικίσεις των τετράγωνων επιδερμικών κυττάρων (λευκή περιοχή) εμφανίζουν προσανατολισμό κάθετο στον κύριο άξονα των κυττάρων. Τα επιμήκη κύτταρα των λευκών πετάλων του είδους *C. spinosa* αποτελούνται από ποικίσεις με κύριο προσανατολισμό κάθετο στον κύριο άξονα των κυττάρων. Τα επιμήκη κύτταρα των πράσινων πετάλων έχουν ποικίσεις με οριζόντια και κάθετη κατεύθυνση, ενώ τα επιμήκη κύτταρα των σεπάλων αποτελούνται από ποικίσεις με κύριο προσανατολισμό παράλληλο με τον κύριο άξονα των κυττάρων. Τα πεντάπλευρα και πολύπλευρα επιδερμικά κύτταρα των κορυφών των ανθικών μερών του φυτού *C. spinosa* εμφανίζουν ανάγλυφο με διάχυτο προσανατολισμό. Το σύνολο των παραπάνω αποτελεσμάτων οδηγεί στην διαπίστωση ότι δεν μπορεί να συσχετιστεί το σχήμα των επιδερμικών κυττάρων με τον προσανατολισμό των ποικίσεων στην επιφάνειά τους, τουλάχιστον όσον αφορά τα φυτά μελέτης της παρούσας εργασίας. Ο προσανατολισμός των ποικίσεων και κατά συνέπεια οι σχηματισμοί που δημιουργούνται στην επιφάνεια των επιδερμικών κυττάρων πιθανώς να είναι αποτέλεσμα της κατεύθυνσης της αύξησης και της διόγκωσης των κυττάρων κατά την οντογένεση του άνθους (Glover 2007, Koch et al. 2008, Koch et al. 2013). Η ποικιλία των δομών που διαπιστώνεται στα δύο εξεταζόμενα φυτά της παρούσας διατριβής φανερώνει ότι οι τελικές μορφές κυττάρων και επιφανειών είναι αποτέλεσμα περίπλοκων διαδικασιών και επίδρασης διαφορετικών παραγόντων, οι οποίοι χρίζουν ειδικής μελέτης με αναλυτικές μεθόδους κατά τα στάδια ανάπτυξης των ανθέων.

Οι ηλεκτρονιογραφίες που λαμβάνονται με την χρήση του AFM δίνουν την δυνατότητα μελέτης του ανάγλυφου της επιδερμίδας σε τρεις διαστάσεις. Παρόλο που το μικροσκόπιο ατομικής διακριτικότητας παρέχει εικόνα μικρών τμημάτων μιας επιφάνειας, εντούτοις οι λεπτομέρειες των επιφανειών που αναδεικνύονται μέσω του AFM συμπληρώνουν με ακρίβεια τα δεδομένα του οπτικού μικροσκοπίου και του SEM.

Τα δεδομένα του AFM σχετικά με τις παραμέτρους που χρησιμοποιούνται για την σύγκριση διαφορετικών επιφανειών μπορούν να συγκριθούν με τα δεδομένα του SEM. Τα τέπαλα του φυτού *A. ramosus* εμφανίζουν μεγαλύτερες τιμές αδρότητας (R) στην κάτω επιφάνεια της βάσης και της λευκής περιοχής. Τα λευκά πέταλα και τα σέπαλα του φυτού *C. spinosa* εμφανίζουν μεγαλύτερες τιμές αδρότητας στην κάτω επιφάνεια της βάσης τους. Διαπιστώνεται λοιπόν ότι επιφάνειες με μεγαλύτερες τιμές αδρότητας έχουν εντονότερο ανάγλυφο στο ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης. Αντίστοιχες είναι οι παρατηρήσεις που αφορούν την κάθετη απόσταση μεταξύ διαδοχικών κορυφών και κοιλάδων των ανάγλυφου (V_d), όπου οι μεγαλύτερες τιμές διαπιστώνονται στην κάτω επιφάνεια της βάσης τόσο των

τεπάλων του φυτού *A. ramosus* όσο και των πετάλων και των σεπάλων του φυτού *C. spinosa*. Η αντιστοιχία μεταξύ των παραμέτρων R και Vd εξηγείται και από το γεγονός ότι μεγαλύτερες τιμές κάθετων αποστάσεων (Vd) μπορεί να σημειώνουν μεγαλύτερες διαφορές μεταξύ των τιμών αυτών και άρα να συνδέονται με μεγαλύτερες τιμές αδρότητας. Άλλωστε έχειδειχθεί συσχέτιση των δύο αυτών παραμέτρων σε παλαιότερη εργασία (Αργυρόπουλος 2009).

Η παράμετρος της οριζόντιας απόστασης μεταξύ διαδοχικών κορυφών (Hd) εμφανίζει μεγαλύτερες τιμές στην κάτω επιφάνεια (βάση και λευκή περιοχή) των τεπάλων του φυτού *A. ramosus*, καθώς και στην κάτω επιφάνεια των λευκών πετάλων (βάση) του φυτού *C. spinosa*. Τα πράσινα πέταλα της κάπαρης δεν παρουσιάζουν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των τιμών της παραμέτρου Hd. Τα σέπαλα του είδους *C. spinosa* σημειώνουν μεγαλύτερη τιμή της παραμέτρου Hd στην άνω επιφάνεια (βάση). Μεγαλύτερες τιμές της παραμέτρου Hd μπορεί να συνδέονται είτε με αραιότερη διάταξη των δομών της επιφάνειας είτε με μεγαλύτερο μέγεθος των δομών της επιφάνειας. Η παραπάνω διαπίστωση διαφαίνεται από τον δείκτη Sr, όπου αποδίδει την πραγματική επιφάνεια ως προς την προβολή της στο οριζόντιο επίπεδο (Rhizopoulou et al. 2015). Οι μεγαλύτερες τιμές Hd στην κάτω επιφάνεια των τεπάλων του είδους *A. ramosus* σε συνδυασμό με τον μεγάλο δείκτη Sr οφείλονται στις μεγαλύτερες διαστάσεις των δομών τους, ενώ οι μεγαλύτερες τιμές Hd στην κάτω επιφάνεια των λευκών πετάλων και στην άνω επιφάνεια των σεπάλων του είδους *C. spinosa* οφείλονται στην αραιότερη διάταξη των δομών αυτών.

Η κάτω επιφάνεια της βάσης των τεπάλων του *A. ramosus* και των σεπάλων της *C. spinosa* εμφανίζουν τις υψηλότερες τιμές της παραμέτρου Sr, όπου η πραγματική επιφάνεια των δομών των παραπάνω ανθικών τμημάτων είναι σχεδόν διπλάσια από την μετρούμενη. Η τελευταία διαπίστωση δείχνει ότι οι σχηματισμοί των παραπάνω αναφερόμενων δομών προσανατολίζονται σε μεγάλο βαθμό την επιφάνεια των ιστών στην κάτω επιφάνεια της βάσης των τεπάλων και των σεπάλων. Η σύγκριση των τιμών του δείκτη Sr μεταξύ των εξεταζόμενων ανθικών μερών δείχνει ότι αυξημένες τιμές Sr εμφανίζουν τα σέπαλα σε όλη την έκταση της κάτω επιφάνειάς τους.

4.2. Οπτικές ιδιότητες και σύνδεση με τα μορφολογικά δεδομένα

Οι ανθικοί ιστοί στην υπέρυθρη περιοχή του φάσματος ακολουθούν κοινά πρότυπα, τα οποία έχουν περιγραφεί και για τους ιστούς των φύλλων. Οι παράγοντες που επηρεάζουν περισσότερο τα γραφήματα των οπτικών ιδιοτήτων στην περιοχή του εγγύς υπέρυθρου φάσματος είναι οι δομικοί υδατάνθρακες, ενώ στην περιοχή του μέσου υπέρυθρου φάσματος επικρατούν τα μεγάλα ποσοστά απορρόφησης των μορίων του νερού.

Τα γραφήματα των οπτικών ιδιοτήτων αποκαλύπτουν ότι τόσο τα τέπαλα του είδους *A. ramosus* όσο και τα ανθικά μέρη του είδους *C. spinosa* εμφανίζουν σχεδόν μηδενικά ποσοστά διέλευσης στην UV περιοχή του φάσματος, μικρά ποσοστά ανάκλασης και μεγάλα ποσοστά απορρόφησης. Η παραπάνω διαπίστωση δείχνει ότι τα φυτά που μελετήθηκαν στην παρούσα εργασία έχουν αναπτύξει ως προστατευτικό μηχανισμό την παρουσία χρωστικών που απορροφούν την υπεριώδη ακτινοβολία. Το είδος *A. ramosus* περιέχει στα τέπαλά του λουτεολίνη, καφεϊκό οξύ, χλωρογενικό οξύ και *p*-υδροξυβενζοϊκό οξύ (Chimona et al. 2014). Το είδος *C. spinosa* περιέχει στα άνθη του κερσετίνη, καμφερόλη, παράγωγα του κινναμωμικού οξέος και απιγενίνη (Lansky et al. 2014). Οι παραπάνω αναφερόμενες ουσίες απορροφούν στην υπεριώδη περιοχή του φάσματος και ως εκ τούτου ευθύνονται για τα μεγάλα ποσοστά απορρόφησης που καταγράφονται σε μήκη κύματος 250-400 nm στα δύο φυτά μελέτης της παρούσας διατριβής.

Τα γραφήματα ανάκλασης στο υπεριώδες τμήμα του φάσματος παρουσιάζουν ποσοστά μικρότερα από 15% και στα δύο φυτά μελέτης της παρούσας εργασίας. Διαπιστώνεται όμως ότι η λευκή περιοχή των τεπάλων του φυτού *A. ramosus* και τα λευκά πέταλα του φυτού *C. spinosa* εμφανίζουν μεγαλύτερα ποσοστά ανάκλασης στο υπεριώδες τμήμα του φάσματος σε σχέση με τις έγχρωμες περιοχές των αντίστοιχων ανθέων. Η έγχρωμη περιοχή των τεπάλων του φυτού *A. ramosus* και η πράσινη περιοχή των πετάλων του φυτού *C. spinosa* βρίσκονται πλησίον των νεκταρίων των φυτών (Chimona et al. 2012). Η διαφορά των ποσοστών ανάκλασης στο υπεριώδες τμήμα του φάσματος μεταξύ λευκών και έγχρωμων περιοχών τεπάλων και σεπάλων έχει ως αποτέλεσμα οι λευκές περιοχές να εμφανίζονται φωτεινότερες (Whitney 2012). Οι επικονιαστές και των δύο φυτών ανήκουν στα Υμενόπτερα και το οπτικό σύστημα των εντόμων αυτών περιλαμβάνει φωτοδέκτες οι οποίοι διεγείρονται από τις υπεριώδεις ακτίνες φωτός (Spaethe & Briscoe 2005, Dyer et al. 2007). Οι έγχρωμες περιοχές των ανθέων, οι οποίες στο υπεριώδες τμήμα του φάσματος εμφανίζονται σκουρόχρωμες, πιθανώς να λειτουργούν ως οδηγοί νέκταρος (Lunau 1992), αφού συνδέονται στην βάση τους με την περιοχή που βρίσκονται τα νεκτάρια των ανθέων που μελετήθηκαν στην παρούσα εργασία.

Οι οπτικές ιδιότητες στην ορατή περιοχή του φάσματος παρουσιάζουν διαφορές αλλά και ομοιότητες μεταξύ των συγκρινόμενων τμημάτων των ανθέων. Η έγχρωμη περιοχή των τεπάλων του είδους *A. ramosus* εμφανίζει κορυφή απορρόφησης στην ερυθρή περιοχή του φάσματος. Η πράσινη περιοχή των δίχρωμων πετάλων εμφανίζει μέγιστα απορρόφησης στην κυανή, στην κίτρινη και στην ερυθρή περιοχή του φάσματος, ενώ τα σέπαλα εμφανίζουν μέγιστα απορρόφησης στην κυανή, την πορτοκαλί και την ερυθρή περιοχή του φάσματος. Κοινό σημείο των τριών παραπάνω αναφερόμενων περιοχών των ανθέων είναι η κορυφή απορρόφησης στην ερυθρή περιοχή του φάσματος. Δεδομένης της παρουσίας χλωροπλαστών τόσο στα τέπαλα του *A. ramosus* όσο και στους ανθικούς ιστούς του φυτού *C. spinosa*

(Chimona et al. 2012), η έντονη κορυφή στην ερυθρή περιοχή αντιστοιχεί σε απορρόφηση από μόρια χλωροφύλλης. Οι κορυφές απορρόφησης στο κυανό φάσμα οφείλονται στην παρουσία ανθοκυανινών, χλωροφύλλης και καροτενοειδών. Η λευκή περιοχή των τεπάλων του φυτού *A. ramosus* απορροφά ισότιμα στα μήκη κύματος που συγκροτούν το ορατό φάσμα. Τα λευκά πέταλα του φυτού *C. spinosa* εμφανίζουν κορυφές απορρόφησης στο ιώδες, το κυανό και το κίτρινο τμήμα του φάσματος, σε μικρά ποσοστά. Η παρουσία διαφορετικών χρωστικών με κοινά ή κοντινά μήκη κύματος απορρόφησης στον ίδιο ιστό έχει ως αποτέλεσμα την αλληλοεπικάλυψη της δράσης τους (Stavenga & van der Kooi 2015) και συνεπώς τον σχηματισμό ευρέων κορυφών απορρόφησης. Η στατιστικά μη-σημαντική διαφορά των ποσοστών απορρόφησης μεταξύ των εξεταζόμενων ανθικών τμημάτων υποδηλώνει την ισορροπημένη παρουσία των χρωστικών στην έκταση των τεπάλων, πετάλων και σεπάλων.

Ενδιαφέρουσες διαπιστώσεις προκύπτουν από την παρατήρηση των γραφημάτων ανάκλασης. Τα μικρά ποσοστά ανάκλασης που καταγράφονται στην περιοχή του υπεριώδους φάσματος –σε όλη την έκταση των τεπάλων, πετάλων και σεπάλων– ακολουθούνται από απότομη άνοδο των ποσοστών ανάκλασης στην ορατή περιοχή του φάσματος. Το πρότυπο των γραφημάτων ανάκλασης σε μήκη κύματος 400-700 nm εμφανίζει διαφορές μεταξύ των συγκρινόμενων ανθικών τμημάτων.

Τα τέπαλα του φυτού *A. ramosus* εμφανίζουν διαφορετικά ποιοτικά χαρακτηριστικά μεταξύ λευκής και έγχρωμης περιοχής. Το γράφημα ανάκλασης της έγχρωμης περιοχής των τεπάλων παρουσιάζει κορυφή στα 600 nm, ενώ το γράφημα της λευκής περιοχής εμφανίζει ανοδική πορεία χωρίς την παρουσία κορυφών. Διαφορετικά είναι και τα ποιοτικά χαρακτηριστικά των γραφημάτων ανάκλασης των πετάλων και των σεπάλων του φυτού *C. spinosa*. Το γράφημα ανάκλασης των λευκών πετάλων εμφανίζει κορυφές στην ιώδη, την κυανή και την πράσινη περιοχή του φάσματος και ακόλουθα σταθεροποιείται στην ερυθρή περιοχή του φάσματος. Τα ποσοστά ανάκλασης των παραπάνω αναφερόμενων φασματικών περιοχών κυμαίνονται στα ίδια επίπεδα, οπότε το χρωματικό αποτέλεσμα είναι το λευκό χρώμα. Το πράσινο τμήμα των δίχρωμων πετάλων του φυτού *C. spinosa* παρουσιάζει στο γράφημα ανάκλασης κορυφή στην κυανή, την πράσινη και την πορτοκαλί-ερυθρή περιοχή του φάσματος. Οι κορυφές της πράσινης περιοχής και της πορτοκαλί-ερυθρής περιοχής κυμαίνονται σε μεγαλύτερα ποσοστά σε σχέση με την κορυφή στην κυανή φασματική περιοχή, οπότε επικρατεί το πράσινο χρώμα στην μακροσκοπική παρατήρηση των παραπάνω πετάλων. Το γράφημα ανάκλασης των σεπάλων του φυτού *C. spinosa* εμφανίζει κορυφές στην ιώδη, την κυανή, την πράσινη, την πορτοκαλί και την ερυθρή περιοχή του φάσματος, με την κορυφή στην πράσινη περιοχή να επικρατεί ως προς τα ποσοστά ανάκλασης των υπολοίπων.

Τα ποιοτικά χαρακτηριστικά των γραφημάτων ανάκλασης δεν παρουσιάζουν διαφορές στις περισσότερες περιοχές μελέτης των ανθικών τμημάτων. Εξαιρέση αποτελούν η κάτω επιφάνεια της βάσης στην έγχρωμη περιοχή των τεπάλων του φυτού *A. ramosus* και το κέντρο των πράσινων πετάλων του φυτού *C. spinosa*. Η βάση των τεπάλων εμφανίζει κορυφή στην ιώδη περιοχή του φάσματος (408 nm), η οποία δεν παρατηρείται ούτε στην άνω επιφάνεια της βάσης ούτε στο κέντρο ή στην κορυφή των τεπάλων. Αντίστοιχα, το κέντρο των πράσινων πετάλων παρουσιάζει άνοδο των ποσοστών ανάκλασης ως την κορυφή (632 nm) που σημειώνεται στην ερυθρή περιοχή του φάσματος, σε αντίθεση με την βάση των πετάλων, όπου καταγράφεται ελάττωση των ποσοστών ανάκλασης ως την παραπάνω αναφερόμενη κορυφή. Οι παραπάνω διαπιστώσεις συνάδουν με την ανάλυση των εξεταζόμενων επιφανειών με μετασχηματισμό Fourier (Howell 2001), από τις εικόνες του AFM. Το ανάγλυφο μιας επιφάνειας αναλύεται ως συνάρτηση, η οποία προσεγγίζεται ως άθροισμα ημιτονοειδών κυμάτων:

$$f(x) = \sum_{i=0}^{\infty} A_i \eta \mu(2\pi/\lambda_i * x)$$

όπου A_i : το πλάτος συνάρτησης, λ_i : το μήκος κύματος, x : η τετμημένη στην επιφάνεια.

Οι ημιτονοειδείς συναρτήσεις παρέχουν την πληροφορία σχετικά με την παρουσία περιοδικότητας στις δομές. Οι σειρές Fourier (ή παραστάσεις πεδίου συχνότητας) χρησιμοποιούνται στις φυσικές επιστήμες για την ανίχνευση περίπλοκων περιοδικοτήτων (Howell 2001). Η επικρατούσα περιοδικότητα που αποκαλύφθηκε στις δομές της κάτω επιφάνειας στην βάση των τεπάλων του φυτού *A. ramosus* ευθύνεται για το φαινόμενο ενισχυτικής συμβολής (Young 1994, Glover 2007) που καταγράφεται ως κορυφή ανάκλασης στην ιώδη περιοχή του φάσματος. Αντίστοιχα στο κέντρο των πράσινων πετάλων του φυτού *C. spinosa* η επικρατούσα περιοδικότητα που καταγράφουν οι δομές της επιφάνειας ευθύνεται για το φαινόμενο ενισχυτικής συμβολής (Young 1994, Glover 2007) στην ερυθρή περιοχή του φάσματος.

Τα γραφήματα ανάκλασης των τεπάλων, πετάλων και σεπάλων των φυτών που μελετώνται στην παρούσα εργασία εμφανίζουν διαφορές στα ποσοστά τους τόσο μεταξύ άνω και κάτω επιφάνειας όσο και μεταξύ βάσης και κορυφής αυτών. Διαπιστώνεται ότι τόσο στο φυτό *A. ramosus* όσο και στο φυτό *C. spinosa* τα ποσοστά ανάκλασης της κάτω επιφάνειας είναι μεγαλύτερα από τα ποσοστά της άνω επιφάνειας στην πλειοψηφία των εξεταζόμενων ανθικών τμημάτων. Επιπλέον διαπιστώνεται ότι στην πλειοψηφία των υπό μελέτη ιστών, τα ποσοστά ανάκλασης στην βάση είναι μεγαλύτερα από τα ποσοστά που καταγράφονται στην κορυφή. Η κάτω επιφάνεια στην βάση των τεπάλων του *A. ramosus* και η κάτω επιφάνεια στη βάση των λευκών πετάλων και των σεπάλων του φυτού *C. spinosa* είναι οι περιοχές που παρουσιάζουν τα μεγαλύτερα ποσοστά ανάκλασης μεταξύ των συγκρινόμενων ανθικών τμημάτων στην ορατή περιοχή του φάσματος, ενώ τα μικρότερα ποσοστά ανάκλασης σε κάθε

φυτό απαντώνται στην άνω επιφάνεια της λευκής περιοχής των τεπάλων του *A. ramosus*, καθώς και στην άνω επιφάνεια της κορυφής των σεπάλων του είδους *C. spinosa*.

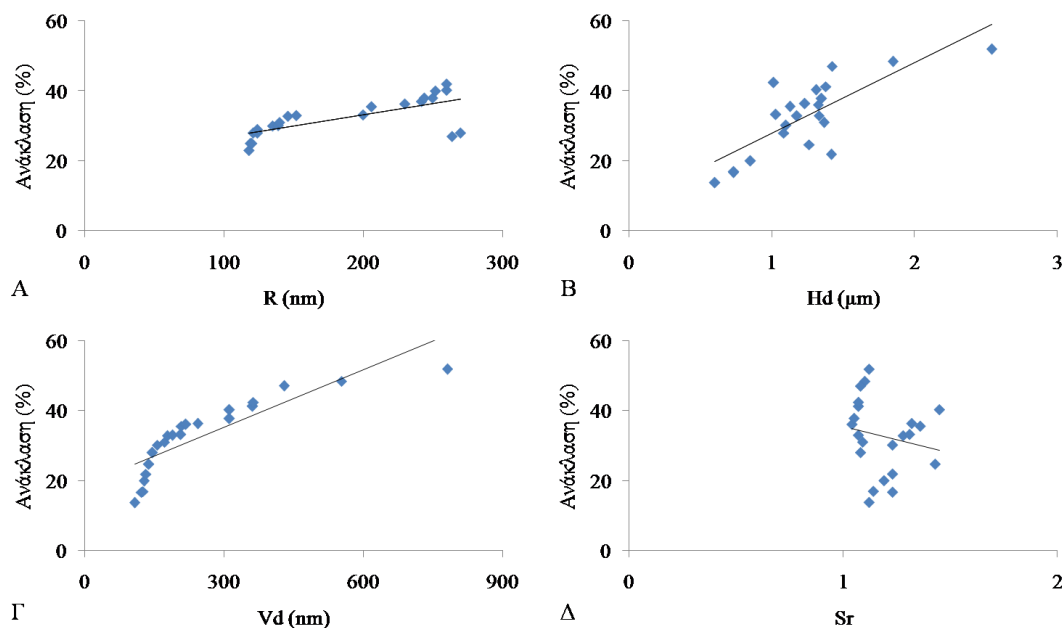
Εφόσον παρατηρείται ότι η κάτω επιφάνεια της βάσης των τεπάλων και η κάτω επιφάνεια της βάσης των λευκών πετάλων είναι οι περιοχές που σημειώνονται τα μεγαλύτερα ποσοστά ανάκλασης, διερευνάται αν υπάρχουν κοινά μορφολογικά στοιχεία μεταξύ των παραπάνω αναφερόμενων ανθικών περιοχών. Διαπιστώνεται το επίμηκες σχήμα των επιδερμικών κυττάρων των δύο αναφερόμενων περιοχών σε συνδυασμό με τις μεγάλες διαστάσεις των δομών του ανάγλυφου των κυττάρων. Τα μετρικά στοιχεία των παραμέτρων περιγραφής του μικρο-ανάγλυφου των επιφανειών διαφέρουν μεταξύ των επιδερμικών κυττάρων των φυτών *A. ramosus* και *C. spinosa*, εντούτοις η κάτω επιφάνεια της βάσης των τεπάλων και των λευκών πετάλων αντίστοιχα των δύο φυτών είναι οι περιοχές που παρουσιάζουν τις μεγαλύτερες τιμές Hd και Vd, σε σχέση με την κορυφή και την κάτω επιφάνεια των τεπάλων και των λευκών πετάλων.

Η παραπάνω διερεύνηση ακολουθήθηκε και για τις περιοχές που καταγράφουν τα μικρότερα ποσοστά ανάκλασης στα άνθη των φυτών *A. ramosus* και *C. spinosa*, στην άνω επιφάνεια της λευκής περιοχής των τεπάλων και στην άνω επιφάνεια της κορυφής των σεπάλων αντίστοιχα. Διαπιστώνεται ότι οι περιοχές αυτές δεν παρουσιάζουν κοινά μορφολογικά στοιχεία.

Πίνακας 4.1. Συντελεστής συσχέτισης Pearson (r) μεταξύ των παραμέτρων των επιφανειών που μετρήθηκαν με το AFM και των ποσοστών ανάκλασης στην ορατή περιοχή του φάσματος των φυτών *A. ramosus* και *C. spinosa*. $P < 0.05$.

r	Ανάκλαση <i>A. ramosus</i> (%)	Ανάκλαση <i>C. spinosa</i> (%)
R	0,72	0,59
Hd	0,75	0,66
Vd	0,81	0,71
Sr	-0,35	-0,16

Ο έλεγχος της συσχέτισης των παραμέτρων του ανάγλυφου της επιφάνειας των ανθικών ιστών που μελετήθηκαν με τα ποσοστά ανάκλασης αποδίδεται συνολικά και για τα δύο φυτά (*A. ramosus* και *C. spinosa*) στην Εικόνα 4.1. Διαπιστώνεται θετική συσχέτιση των παραμέτρων Vd, Hd και R, ενώ ο δείκτης Sr δεν συσχετίζεται με τα ποσοστά ανάκλασης των ανθικών ιστών.



Εικόνα 4.1. Συσχέτιση παραμέτρων R (Α), Hd (Β), Vd (Γ), Sr (Δ) με τα ποσοστά ανάκλασης των ανθικών τμημάτων των φυτών *A. ramosus* και *C. spinosa*, για $P < 0.05$. Α: $y = 0,063x + 21,06$, $R^2 = 0,62$. Β: $y = 20,15x + 7,694$, $R^2 = 0,68$. Γ: $y = 0,054x + 18,70$, $R^2 = 0,74$. Δ: $y = -15,03x + 50,45$, $R^2 = 0,24$.

4.3. Υδατική κατάσταση και σύνδεση με μορφολογικά δεδομένα. -Υδατικό δυναμικό.

Οι γωνίες επαφής σταγόνων νερού στις επιφάνειες των ανθικών ιστών παρέχουν πληροφορία για την 'διαβρεξιμότητα' των ιστών αυτών. Τα αποτελέσματα της μέτρησης των γωνιών επαφής στις επιφάνειες των τεπάλων του φυτού *A. ramosus* δείχνουν ότι το παραπάνω φυτό παρουσιάζει κάποιες οριακά υδρόφιλες επιφάνειες (άνω επιφάνεια κορυφής και λευκής περιοχής), αλλά κυρίως υδρόφοβες επιφάνειες. Οι μεγαλύτερες τιμές γωνιών επαφής καταγράφονται στην κάτω επιφάνεια των τεπάλων, με την μικρότερη 'διαβρεξιμότητα' να απαντάται στην βάση των τεπάλων, ακολουθούμενη από την 'διαβρεξιμότητα' της λευκής περιοχής.

Η έναρξη της ανθοφορίας του είδους *A. ramosus* λαμβάνει χώρα την χειμερινή περίοδο, όπου επικρατούν χαμηλές θερμοκρασίες και βροχόπτωση. Οι υδρόφοβες επιφάνειες συμβάλλουν στην εμπόδιση της παραμονής του νερού πάνω στους ανθικούς ιστούς, λειτουργώντας κατά αυτόν τον τρόπο ως προστατευτικός μηχανισμός. Η παρατεταμένη παραμονή νερού στις φυτικές επιφάνειες έχει δειχθεί ότι αποτελεί κίνδυνο για την αλλοίωση της δομής των ιστών (Taneda et al. 2015).

Τα άγωνα τμήματα του άνθους του φυτού *C. spinosa* έχουν υδρόφοβες επιφάνειες. Οι μικρότερη τιμή γωνιών επαφής (99°) καταγράφεται στην άνω επιφάνεια της κορυφής των σεπάλων και ακολουθείται από την άνω επιφάνεια της κορυφής των λευκών πετάλων (102°).

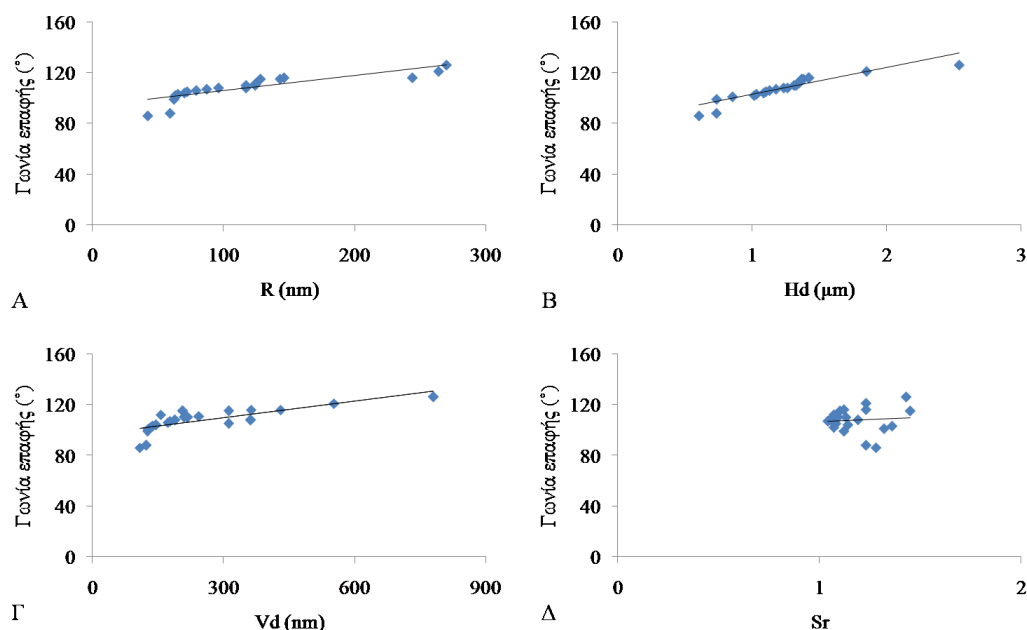
Το ανθικό τμήμα με την μικρότερη 'διαβρεξιμότητα' είναι η κάτω επιφάνεια της βάσης των σεπάλων (126°) και ακολουθείται από την κάτω επιφάνεια του κέντρου των σεπάλων (121°).

Τόσο στο είδος *A. ramosus* όσο και στο είδος *C. spinosa*, οι τιμές των γωνιών επαφής σταγόνων νερού με τις ανθικές επιφάνειες διαπιστώνεται ότι παρουσιάζουν ισχυρή συσχέτιση με την αδρότητα (R) και την οριζόντια απόσταση (Hd) και ακολούθως συσχετίζονται με την κάθετη απόσταση (Vd) των δομών του μικρο-ανάγλυφου των επιφανειών (Πίνακας 4.2). Η αδρότητα, ως έκφραση της μέσης απόκλισης ύψους-βάθους της τοπογραφίας μιας επιφάνειας, δείχνει ότι σε μια τραχιά επιφάνεια τα σημεία επαφής των σταγόνων νερού με την ίδια την επιφάνεια είναι μειωμένα, παρουσιάζοντας έτσι μειωμένη 'διαβρεξιμότητα'. Η παραπάνω διαπίστωση αποτελεί και την βάση για τα μοντέλα περιγραφής των γωνιών επαφής και για την ανάλυση της 'διαβρεξιμότητας' των φυτικών επιφανειών (Quéré 2002, Bhushan & Jung 2006). Η παράμετρος Hd υποδεικνύει τις μεγάλες διαστάσεις των ποικίσεων, όπου σε συνδυασμό με την παράμετρο Vd, καθορίζουν τον βαθμό εισχώρησης των σταγόνων νερού μεταξύ των δομών.

Πίνακας 4.2. Υπολογισμός του συντελεστή συσχέτισης Pearson (r) των παραμέτρων που μετρώνται με το AFM και των γωνιών επαφής σταγόνων νερού με τις ανθικές επιφάνειες των *A. ramosus* και *C. spinosa*.

r	Γωνίες επαφής <i>A. ramosus</i> (°)	Γωνίες επαφής <i>C. spinosa</i> (°)
R	0,94	0,87
Hd	0,94	0,72
Vd	0,77	0,61
S _r	0,24	0,51

Ο έλεγχος της συσχέτισης των παραμέτρων του ανάγλυφου της επιφάνειας των ανθικών ιστών που μελετήθηκαν με τις γωνίες επαφής αποδίδεται συνολικά και για τα δύο φυτά (*A. ramosus* και *C. spinosa*) στην Εικόνα 4.2. Διαπιστώνεται θετική συσχέτιση των παραμέτρων Hd, R και Vd, ενώ ο δείκτης S_r δεν συσχετίζεται με τις γωνίες επαφής σταγόνων νερού με τη επιφάνεια των ανθικών ιστών.



Εικόνα 4.2. Συσχέτιση μεταξύ παραμέτρων R, Hd, Vd, Sr των ανθικών ιστών *A. ramosus* και *C. spinosa* και της γωνίας επαφής. A: $y = 0,120x + 93,62$, $R^2 = 0,71$. B: $y = 21,11x + 81,54$, $R^2 = 0,82$. Γ: $y = 0,043x + 96,64$, $R^2 = 0,63$. Δ: $y = 7,097x + 99,33$, $R^2 = 0,17$.

Η 'διαβρεξιμότητα' μιας αδρής επιφάνειας σχετίζεται με το σχήμα των κυττάρων καθώς και την γεωμετρία των μικροδομών (Taneda et al. 2015). Απαντώνται διαφορετικοί συνδυασμοί σχήματος και γεωμετρίας μικροδομών και ως εκ τούτου καταγράφεται δια- και ενδο- ποικιλότητα ως προς τους συνδυασμούς αυτούς (Argiropoulos & Rhizopoulou 2012b, Koch et al. 2013, Rhizopoulou et al. 2015).

Η μορφολογική διαφοροποίηση των επιδερμικών κυττάρων από την βάση έως την κορυφή τεπάλων, πετάλων και σεπάλων καταγράφεται τόσο στο σχήμα όσο και στο ανάγλυφό τους, όπου παρατηρείται διαβάθμιση των παραμέτρων R, Vd και Hd, με τις τιμές των παραμέτρων να ελαττώνονται από την βάση προς την κορυφή. Δεδομένης της επίδρασης της μορφολογίας του μικρο-ανάγλυφου στις γωνίες επαφής των σταγόνων νερού στις επιφάνειες μελέτης παρατηρείται ασυνέχεια στη 'διαβρεξιμότητα' κατά μήκος της επιφάνειας των ανθικών ιστών που μελετώνται στην παρούσα εργασία. Η παρατηρούμενη ασυνέχεια της 'διαβρεξιμότητας' λειτουργεί ως προστατευτικός μηχανισμός, οπότε δεν συγκεντρώνεται μεγάλη ποσότητα νερού κοντά στην βάση των ανθικών σπονδυλωμάτων, όπου βρίσκονται οι αναπαραγωγικοί ιστοί και τα νεκτάρια.

Το υδατικό δυναμικό (Ψ) του φυτού *A. ramosus* μεταβάλλεται κατά την διάρκεια της ανθοφορίας του, με τις μεγαλύτερες τιμές Ψ (λιγότερο αρνητικές) να μετρώνται κατά την πρώτη περίοδο άνθισης. Κατά τις τελευταίες εβδομάδες της ανθοφορίας, το υδατικό δυναμικό μειώνεται (περισσότερο αρνητικές τιμές) με χαμηλότερη τιμή $-1,06$ MPa. Το υδατικό δυναμικό του είδους *C. spinosa* κατά την περίοδο ανθοφορίας του κυμαίνεται σε

χαμηλότερα επίπεδα (περισσότερο αρνητικές τιμές) σε σχέση με το Ψ του *A. ramosus*. Η παραπάνω διαπίστωση σχετίζεται με την εποχικότητα της άνθισης των δύο φυτών, καθώς το είδος *C. spinosa* ανθίζει κατά την άνοιξη και θερμή περίοδο του καλοκαιριού. Πολλά μεσογειακά φυτά ανθίζουν την άνοιξη, οπότε η περίοδος ανθοφορίας τους ολοκληρώνεται πριν από την περιβαλλοντική καταπόνηση του θέρους, όπου η έλλειψη νερού αποτελεί περιοριστικό παράγοντα για την ανάπτυξη των φυτών (Farré-Armengol et al. 2014). Η εποχικότητα της άνθισης του είδους *C. spinosa* υποδεικνύει την ικανότητα του φυτού να αντιμετωπίζει τις συνθήκες υδατικής καταπόνησης (Claeys & Inzé 2013). Καθώς όμως μειώνεται η διαθεσιμότητα του νερού την καλοκαιρινή περίοδο, οι ανθικοί ιστοί έχουν μικρότερο υδατικό δυναμικό (Rhizopoulou & Pantazi 2015).

4.4. Βάση και κάτω επιφάνεια ανθικών τμημάτων

Οι μετρήσεις που πραγματοποιήθηκαν στα φυτά *A. ramosus* και *C. spinosa* αναδεικνύουν τόσο στα μορφολογικά δεδομένα όσο και στις καταγραφές των οπτικών ιδιοτήτων την διαφοροποίηση της βάσης και της κάτω επιφάνειας σε σχέση με τα αντίστοιχα τμήματα μελέτης των τεπάλων, των πετάλων και των σεπάλων. Η βάση των ανθικών τμημάτων αποτελείται από επιμήκη κύτταρα με αδρό ανάγλυφο και ποικίλσεις μεγάλων διαστάσεων, ιδιαίτερα στην κάτω επιφάνεια της βάσης. Επιπλέον, η βάση και η κάτω επιφάνεια των εξωτερικών σπονδυλωμάτων των ανθέων που μελετήθηκαν παρουσιάζουν τα μεγαλύτερα ποσοστά ανάκλασης καθώς και τις μεγαλύτερες τιμές γωνιών επαφής σε σύγκριση με τις περιοχές που μελετήθηκαν.

Η προσέλευση των επικονιαστών πραγματοποιείται με την συμβολή διαφορετικών δομών και χρωστικών, οι συνδυασμοί των οποίων εμφανίζουν μεγάλη ποικιλομορφία στο σύνολο των ανθέων των αγγειοσπέρμων (Glover 2007). Τα χαρακτηριστικά που επηρεάζουν την αναγνώριση ενός άνθους-πηγής τροφής για ένα έντομο-επικονιαστή συμπεριλαμβάνουν το μέγεθος, την απόχρωση και την φωτεινότητα του άνθους, καθώς και την χρωματική αντίθεση με την περιβάλλουσα βλάστηση (Spaethe et al. 2001, Dyer & Chittka 2004, Vignolini et al. 2013). Όταν ένας επικονιαστής βρίσκεται κοντά ή και πάνω στο άνθος, τότε η μορφολογία της επιφάνειας και τα ιδιαίτερα χρωματικά χαρακτηριστικά της μπορούν να καθοδηγήσουν τον επικονιαστή προς την πηγή τροφής. Μορφολογικά χαρακτηριστικά που επηρεάζουν την αλληλεπίδραση με τους επικονιαστές από κοντινή απόσταση συμπεριλαμβάνουν τις απτικές αλληλεπιδράσεις που προκύπτουν από το σχήμα κωνικών-θηλωδών κυττάρων, καθώς και τοπικές χρωματικές διαφοροποιήσεις ή τους οδηγούς νέκταρος (Lunau 1992, Kevan et al. 1996, Foster et al. 2014, Papiorek et al. 2014). Οι διαφορές των ποσοστών ανάκλασης κατά μήκος της επιφάνειας των ανθικών τμημάτων των φυτών *A. ramosus* και *C. spinosa*, καθώς και οι παραπάνω αναφερόμενες ποιοτικές διαφορές

στις οπτικές τους ιδιότητες, πιθανά να τους αποδίδουν αντίστοιχο ρόλο. Δεδομένου ότι οι επικονιαστές των φυτών μελέτης ανήκουν στα υμενόπτερα, ομάδα εντόμων με φωτοδέκτες που διεγείρονται από το υπεριώδες, το κυανό και το πράσινο φως, γίνεται αντιληπτό ότι οι κορυφές ανάκλασης στις αντίστοιχες περιοχές είτε προέρχονται από την επίδραση των χρωστικών είτε/και από την επίδραση των φαινομένων ενισχυτικής συμβολής, σχηματίζουν χρωματικές αντιθέσεις που γίνονται αντιληπτές από το οπτικό σύστημα των εντόμων επικονιαστών.

Η βάση των εξωτερικών σπονδυλωμάτων του άνθους είναι το πλησιέστερο τμήμα των άγονων μερών του άνθους ως προς τις αναπαραγωγικές δομές και τα νεκτάρια. Δεδομένης της εποχικότητας της άνθισης των φυτών που μελετήθηκαν, διακρίνεται ένας πιθανός βιολογικός ρόλος στην παρατηρούμενη διαφορά της μορφολογίας και των ιδιοτήτων της βάσης ως προς τα υπόλοιπα τμήματα των τεπάλων, πετάλων και σεπάλων. Το φυτό *A. ramosus* ανθίζει κατά την βροχερή χειμερινή περίοδο, όπου μεγάλες ποσότητες νερού μπορούν να αλλοιώσουν την δομή των ανθικών ιστών, καθώς και να αραιώσουν την σύσταση του νέκταρος. Η παρουσία υδρόφοβων επιφανειών κοντά στις αναπαραγωγικές δομές, καθώς και στην περιοχή που βρίσκονται τα νεκτάρια, πιθανώς να λειτουργεί ως προστατευτικός μηχανισμός. Δεδομένου του μικρού χρόνου ζωής των ανθέων του φυτού *A. ramosus*, η επισκεψιμότητα των επικονιαστών για κάθε άνθος διαρκεί μόλις ορισμένες ώρες κατά την διάρκεια της ημέρας και πιθανή αλλοίωση της ανταμοιβής (του νέκταρος) μπορεί να επηρεάσει τον αριθμό των επισκέψεων από τους επικονιαστές και κατά συνέπεια την επικονίαση και την αναπαραγωγική επιτυχία του φυτού.

Η ερμηνεία του ρόλου της βάσης των τεπάλων του φυτού *A. ramosus* ισχύει και για το φυτό *C. spinosa*. Η άνθιση του είδους *C. spinosa* λαμβάνει χώρα κατά το θερμό και άνυδρο καλοκαίρι, οπότε το φυτό έχει αναπτύξει μηχανισμούς ελάττωσης της απώλειας νερού. Η χαμηλή 'διαβρεξιμότητα' των άγονων τμημάτων του άνθους και ιδιαίτερα στην βάση τους, πιθανά να συμβάλλει στην διατήρηση της σύστασης του νέκταρος, για τους ίδιους λόγους που περιγράφηκαν παραπάνω για το φυτό *A. ramosus*. Το κάθε άνθος του φυτού *C. spinosa* έχει μικρό χρόνο ζωής, η άνθιση είναι νυχτερινή και πιθανή αλλοίωση της σύστασης του νέκταρος θα έχει επιπτώσεις στην συμβολή του κάθε άνθους στην αναπαραγωγική επιτυχία του φυτού. Η υδρόφοβη επιφάνεια της βάσης των εξωτερικών σπονδυλωμάτων του είδους *C. spinosa* σε συνδυασμό με την παρουσία τριχών οι οποίες αποτελούν εξαρτήματα ελάττωσης της απώλειας νερού συμβάλλουν στην παρουσία ξηρού περιβάλλοντος κοντά στα ανθικά τμήματα, διατήρησης της διαφοράς υδατικού δυναμικού και κατά συνέπεια στην διατήρηση της σπαργής των ανθικών ιστών, ιδιαίτερα τις πρωινές ώρες που η πάχνη θα μπορούσε να επηρεάσει την εμφάνιση των ιστών και συνεπώς την προσέλκυση των επικονιαστών.

Η 'διαβρεξιμότητα' της κάτω επιφάνειας των ανθικών σπονδυλωμάτων πιθανά να συμβάλλει στον προστατευτικό ρόλο της παραπάνω αναφερόμενης επιφάνειας στην προστασία των αναπαραγωγικών δομών από τα αναπτυξιακά στάδια των ανθικών οφθαλμών. Η ταξιανθία του φυτού *A. ramosus* και τα αναπτυξιακά στάδια των ανθικών οφθαλμών του φυτού *C. spinosa* παραμένουν εκτεθειμένα στο περιβάλλον για όλο το χρονικό διάστημα που διαρκεί η περίοδος ανθοφορίας. Η κάτω επιφάνεια των εξωτερικών σπονδυλωμάτων είναι αυτή που εκτίθεται στους εξωτερικούς παράγοντες και επομένως μπορεί να της αποδοθεί προστατευτικός ρόλος, καθώς η μικρή 'διαβρεξιμότητα' συνεπάγεται προστασία από τους κινδύνους παρατεταμένης παραμονής του νερού στους ιστούς.

4.5. Βιομιμητικό πρότυπο

Η βιομιμητική αφορά ένα βιολογικά εμπνευσμένο σχέδιο ή προσαρμογή ή προέλευση από την φύση (Bhushan 2009). Η ανάπτυξη βιομιμητικών εφαρμογών προϋποθέτει την συνεργασία ερευνητών από διαφορετικούς επιστημονικούς κλάδους και η ολοκλήρωση των βιομιμητικών σχεδίων απαιτεί το πέρασ διαφόρων σταδίων μελέτης. Η μελέτη της μορφολογίας, της φυσιολογίας και της λειτουργίας δομών που συναντώνται στους ζωντανούς οργανισμούς αποτελεί κύριο μέλημα των επιστημόνων της βιολογίας, οι οποίοι έχουν τα γνωστικά εφόδια για την παρατήρηση και κατανόηση της σχέσης δομής και λειτουργίας σε όλα τα επίπεδα μελέτης που αφορούν τους ζωντανούς οργανισμούς. Η βιομιμητική είναι ένα διεπιστημονικό πεδίο, όπου η συμβολή των διαφορετικών επιστημονικών κλάδων λαμβάνει χώρα σε διαδοχικά στάδια. Το χρονικό διάστημα από τις πρώτες καταγραφές ενδιαφερόντων φαινομένων στην φύση μέχρι την κατασκευή ενός προϊόντος βιομιμητικής μπορεί να διαρκέσει αρκετά χρόνια.

Η παρούσα διατριβή αναφέρεται στις δομές του περιγονίου και περιανθίου των φυτών *Asphodelus ramosus* και *Capparis spinosa* αντίστοιχα, με σκοπό να περιγραφεί λεπτομερώς η μορφολογία των τεπάλων, πετάλων και σεπάλων των παραπάνω αναφερόμενων φυτών και να διερευνηθεί τόσο ο πιθανός βιολογικός ρόλος αυτών των δομών, όσο και η πιθανή σύνδεση μορφολογικών χαρακτηριστικών με τις οπτικές ιδιότητες και την 'διαβρεξιμότητα' των ανθικών επιφανειών.

Η διαπίστωση ότι μορφολογικά γνωρίσματα των ανθέων μελέτης επιδρούν στις εξεταζόμενες ιδιότητες αποτελεί αξιοποιήσιμο στοιχείο για την περαιτέρω σχεδιασμό ενός βιομιμητικού προτύπου, όπως έχει ήδη επιτευχθεί με άλλα παραδείγματα από φυτικούς ιστούς (Ramana 2014, Ito et al. 2015, Lopez et al. 2015, Pereira et al. 2015). Οι λεπτομερείς πληροφορίες που αφορούν το ανάγλυφο της επιφάνειας τεπάλων, πετάλων και σεπάλων τόσο σε επίπεδο μορφολογίας και προσανατολισμού, όσο και στην κλίμακα μικρο- και νανοδομών μπορούν να αναπαραχθούν με τεχνητά μέσα προκειμένου να μιμηθούν συγκεκριμένα

χαρακτηριστικά οπτικών ιδιοτήτων ή υδατικής κατάστασης. Αξιοποιήσιμες μετρήσεις αποτελούν τόσο η σύνδεση των αυξημένων ποσοστών ανάκλασης με τις επιφάνειες με εντονότερο ανάγλυφο και γνωστών μετρικών χαρακτηριστικών, όσο και η σύνδεση δομών συγκεκριμένης περιοδικότητας με την ενίσχυση της ανάκλασης συγκεκριμένου μήκους κύματος.

Η παρατήρηση ότι οι δομές της βάσης και της κάτω επιφάνειας των μελετημένων ανθικών τμημάτων διαφοροποιούνται από το κέντρο, την κορυφή και την άνω επιφάνεια των παραπάνω τμημάτων επικεντρώνει το ενδιαφέρον προς τα τμήματα αυτά όχι μόνο ως προς τον βιολογικό τους ρόλο – όπως περιγράφηκε παραπάνω-, αλλά και για την διαμόρφωση πρότασης αναπαραγωγής της ίδιας δομής με τεχνητά μέσα τόσο για την αξιοποίηση των οπτικών ιδιοτήτων όσο και για την ταυτόχρονη αξιοποίηση των ιδιοτήτων ‘διαβρεξιμότητας’.

Επιτυχής συνδυασμός των παραπάνω μορφολογικών δεδομένων με ταυτόχρονη αξιοποίηση των ιδιοτήτων τους προσβλέπει και στην στροφή της προσοχής της διεθνούς επιστημονικής κοινότητας που ασχολείται με το πεδίο της βιομιμητικής προς τα Μεσογειακά φυτά.

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Το άνθος είναι η δομή της εγγενούς αναπαραγωγής των ανώτερων φυτών. Τα άνθη εμφανίζουν ποικιλία μορφών. Διαφέρουν μεταξύ τους σημαντικά στο μέγεθος, στο χρώμα, στη μορφή, στη διευθέτηση και τον αριθμό των μερών τους ανά φυτό. Πολλά άνθη περιλαμβάνουν δύο ομάδες άγονων εξαρτημάτων, τα σέπαλα και τα πέταλα. Τα άγονα εξαρτήματα προσκολλώνται στην ανθοδόχη κάτω από τα γόνιμα τμήματα του άνθους, τους στήμονες και τα καρπόφυλλα. Στο σύνολό τους, τα σέπαλα σχηματίζουν τον κάλυκα και τα πέταλα σχηματίζουν τη στεφάνη. Το περιάνθιο που δεν διαφοροποιείται σε κάλυκα και στεφάνη, αλλά αποτελείται από ομοιόμορφα τμήματα ονομάζεται περιγόνιο και τα τμήματά του τέπαλα.

Τα σέπαλα συνήθως είναι πράσινα και σχετικά σαρκώδη και περικλείουν τα υπόλοιπα μέρη του άνθους στον ανθικό οφθαλμό. Ο ρόλος που τους αποδίδεται είναι η προστασία του αναπτυσσόμενου άνθους. Τα πέταλα μπορεί να είναι λευκά ή να έχουν φωτεινά χρώματα και είναι λεπτότερα από τα σέπαλα. Ο βασικός ρόλος που αποδίδεται στα πέταλα είναι η προσέλκυση των επικονιαστών.

Το αναπαραγωγικό κόστος παραδοσιακά παρουσιάζεται ως ένας συμβιβασμός στην κατανομή των πόρων. Η διατήρηση των πετάλων έχει ενεργειακές απαιτήσεις με όρους αναπνευστικής λειτουργίας, θρεπτικών και διατήρησης νερού. Οι ανάγκες των φυτικών οργανισμών ικανοποιούνται με αναπτυξιακές αποκρίσεις ή με το σχηματισμό δομών. Αρκετά αγγειόσπερμα έχουν αναπτύξει χαρακτηριστικά που έχουν ενσωματωθεί στο άνθος, όπου προσελκύουν έντομα ή άλλους ζωικούς οργανισμούς ώστε να αυξάνεται η συχνότητα της σταυρωτής επικονίασης και επομένως της γονιμοποίησης.

Το χρώμα των φυτών συνήθως προέρχεται από χρωστικές που απορροφούν μήκη κύματος στην ορατή περιοχή του φάσματος, ανακλώντας όποιο τμήμα του φάσματος δεν απορροφάται. Οι χρωστικές αναμιγνύονται και τροποποιούνται εντός των δομών των ανθέων, παράγοντας χρώματα που κατανέμονται κατά μήκος του άνθους σε σχέδια τα οποία ποικίλουν ως προς την πολυπλοκότητα και συχνότητά τους μεταξύ διαφορετικών ειδών. Η επιφάνεια των επιδερμικών κυττάρων των πετάλων και σεπάλων πολλών ανθοφόρων φυτών καλύπτεται με ποικίλσεις, με εύρος που κυμαίνεται μεταξύ μερικών εκατοντάδων νανομέτρων μέχρι και μερικών μικρομέτρων. Οι παραπάνω ποικίλσεις συχνά βρίσκονται σε παράλληλη διάταξη και έχουν αποτελέσει έμπνευση για την ανάπτυξη βιομιμητικών επιφανειών και υλικών.

Η βιομιμητική είναι ένα διεπιστημονικό πεδίο που αφορά κάθε βιολογικός εμπνευσμένο σχέδιο με προέλευση από την φύση. Χρησιμοποιώντας εξελιγμένη τεχνολογία είναι εφικτή η μελέτη των επιφανειών διαφόρων βιολογικών δειγμάτων και ακολούθως η συσχέτιση των

χαρακτηριστικών των επιφανειών με ιδιότητες, όπως η αλληλεπίδραση με το φως, με το νερό ή άλλα υγρά, καθώς και με μηχανικές ιδιότητες. Οι παραπάνω αναφερόμενες συσχετίσεις έχουν οδηγήσει στον σχεδιασμό και πολλές φορές στην εφαρμογή αντίστοιχων δομών και ιδιοτήτων σε ανθρώπινες κατασκευές.

Το χρώμα των ανθικών επιφανειών είναι το σύνθετο αποτέλεσμα της επιλεκτικής απορρόφησης των χρωστικών εντός των πετάλων και της διάχυτης σκέδασης του φωτός στους ιστούς κάτω από την εφυμενίδα και επηρεάζεται από το πάχος του μεσοφύλλου και από την ανάκλαση της ακτινοβολίας στην επιφάνεια. Εκτός από την αλληλεπίδραση με το φως που αναφέρθηκε παραπάνω, η επιφάνεια των ανθικών (και φυτικών γενικότερα) ιστών λειτουργεί ως εμπόδιο στην απώλεια νερού, στην είσοδο παθογόνων και στην σύμφυση των οργάνων κατά την ανάπτυξή τους.

Ενδιαφέρον παρουσιάζει η αλληλεπίδραση των επιφανειών με σταγόνες νερού. Μια σταγόνα ενός υγρού που τοποθετείται σε μια επιφάνεια μπορεί να σχηματίσει σφαιρικό σχήμα με γωνία επαφής θ . Το σχήμα της σταγόνας περιγράφεται μέσω της ισορροπίας που προκύπτει μεταξύ της ενδιάμεσης φάσης στερεού-υγρού, υγρού-αερίου και στερεού-αερίου. Η 'διαβρεξιμότητα' (wettability) μιας επίπεδης επιφάνειας εκφράζεται από την γωνία επαφής. Αν ισχύει $\theta < 90^\circ$, η επιφάνεια χαρακτηρίζεται ως υδρόφιλη και αν ισχύει $\theta > 90^\circ$, τότε η επιφάνεια χαρακτηρίζεται ως υδρόφοβη.

Ο στόχος της παρούσας διδακτορικής διατριβής είναι η μελέτη, η περιγραφή, και παρατήρηση της μορφολογίας και των επιφανειακών δομών των άγονων τμημάτων του άνθους των υπό μελέτη φυτών, η σύγκριση της μορφολογίας μεταξύ λευκών και έγχρωμων περιοχών, της άνω και της κάτω επιφάνειας και μεταξύ βάσης και περιφέρειας ή κορυφής αυτών. Επιπλέον, στόχος της παρούσας εργασίας είναι η καταγραφή των οπτικών ιδιοτήτων και της 'διαβρεξιμότητας' των υπό μελέτη ιστών και η διερεύνηση της παρουσίας συσχέτισης μεταξύ μορφολογικών δεδομένων και ιδιοτήτων. Η πιθανή συσχέτιση μορφολογικών δεδομένων και εξεταζόμενων ιδιοτήτων μπορεί να αποτελέσει πρόταση για αξιοποίηση των δεδομένων για σχεδιασμό βιομιμητικών προτύπων.

Η μελέτη της μορφολογίας των ανθικών ιστών πραγματοποιήθηκε με το οπτικό μικροσκόπιο, το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης (SEM) και το μικροσκόπιο ατομικής διακριτικότητας (AFM). Η περιγραφή του χρώματος των ανθέων πραγματοποιήθηκε με το χρωματόμετρο. Η μελέτη των οπτικών ιδιοτήτων νωπών ανθικών τμημάτων πραγματοποιήθηκε με φασματοφωτόμετρο UV-vis-NIR. Η μελέτη της 'διαβρεξιμότητας' των επιφανειών των τεπάλων, πετάλων και σεπάλων πραγματοποιήθηκε με την διάταξη μέτρησης γωνιών επαφής. Το υδατικό δυναμικό των ιστών μετρήθηκε με την χρήση ψυχομέτρου (dew point microvoltmeter).

Το κάθε άνθος της ταξιανθίας του φυτού *Asphodelus ramosus* L. (ασφόδελου) αποτελείται από έξι τέπαλα. Η μελέτη της επιφάνειας των τεπάλων του *A. ramosus* με οπτικό

μικροσκόπιο και ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης αποκάλυψε την παρουσία ποικίλων σε όλη την επιφάνεια τόσο της άνω επιδερμίδας όσο και της κάτω επιδερμίδας. Οι ποικίλσεις αυτές εμφανίζουν διαφορετικό προσανατολισμό ως προς τον άξονα των κυττάρων που αντιστοιχούν στις διαφορετικές περιοχές μελέτης. Η μελέτη τμημάτων της επιφάνειας των τεπάλων του ασφόδελου με το μικροσκόπιο ατομικής διακριτικότητας απεκάλυψε διαφορές μεταξύ της άνω και της κάτω επιδερμίδας, μεταξύ της βάσης και της κορυφής των τεπάλων, καθώς και μεταξύ της λευκής και της έγχρωμης περιοχής αυτών. Αυτό συμπεραίνεται τόσο από τις τρισδιάστατες απεικονίσεις των επί μέρους περιοχών όσο και από τις διαφορές στις τιμές των παραμέτρων περιγραφής των επιφανειών που εξετάστηκαν.

Αναλυτικότερα, από τις εργασίες σε οπτικό μικροσκόπιο και ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης προκύπτουν οι εξής παρατηρήσεις:

- Η έγχρωμη περιοχή χαρακτηρίζεται από την παρουσία αγωγού ιστού (τρεις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες), στομάτων και στις δύο επιδερμίδες και κυττάρων μεσοφύλλου που περιέχουν χρωστικές και πλαστίδια. Τα επιδερμικά κύτταρα στην έγχρωμη περιοχή είναι επιμήκη και προσανατολισμένα παράλληλα με τον κύριο άξονα των οργάνων. Οι ποικίλσεις της επιδερμίδας, άνω και κάτω, εμφανίζουν προσανατολισμό παράλληλο με τον κύριο άξονα των κυττάρων.
- Στη λευκή περιοχή των ιστών, προς την περιφέρεια των τεπάλων, οι κυτταρικές σειρές μειώνονται σε δύο ή τρεις. Τα επιδερμικά κύτταρα έχουν σχήμα που προσεγγίζει το τετράγωνο και προσανατολισμό κάθετο στον κύριο άξονα των τεπάλων. Ο προσανατολισμός των ποικίσεων στην επιφάνεια των επιδερμικών κυττάρων της λευκής περιοχής είναι κάθετος στον κύριο άξονα των κυττάρων.
- Στις βάσεις των τεπάλων, τα κύτταρα της άνω επιδερμίδας έχουν μεγαλύτερο ύψος από τα κύτταρα της κάτω επιδερμίδας, χαρακτηριστικό που εντοπίζεται και στον υπόλοιπο ιστό, αλλά αμβλύνεται προς την περιφέρεια αυτού. Οι ποικίλσεις της επιφάνειας της κάτω επιδερμίδας είναι εντονότερες σε σχέση με της άνω, σε όλη την επιφάνεια των τεπάλων.

Η καταγραφή των επιφανειών με χρήση του AFM δίνει τη δυνατότητα παρατήρησης στο επίπεδο νανομέτρων, επιτρέποντας την μέτρηση του ύψους και της απόστασης μεταξύ των ποικίσεων. Η σύγκριση των επιφανειών επιτυγχάνεται μετρικά μέσω των παραμέτρων αδρότητας (R), του δείκτη Sr (Surface Area Ratio), της οριζόντιας απόστασης διαδοχικών κορυφών (Hd) του ανάγλυφου και της κάθετης απόστασης (Vd) διαδοχικών κορυφών και κοιλάδων του ανάγλυφου. Στην έγχρωμη περιοχή των τεπάλων οι βάσεις παρουσιάζουν μεγαλύτερες τιμές R, Hd και Vd από τις κορυφές. Η κάτω επιφάνεια εμφανίζει μεγαλύτερες τιμές των παραμέτρων R, Hd και Vd σε σχέση με την άνω, τόσο στην έγχρωμη όσο και στην λευκή περιοχή.

Χρησιμοποιώντας ως μαθηματικό εργαλείο τον μετασχηματισμό Fourier που επιτρέπει την ανάπτυξη ενός σήματος (εν προκειμένω το ανάγλυφο μιας επιφάνειας) σε άπειρες σειρές ημιτονοειδών σημάτων, εξετάστηκε αν οι τοπογραφίες παρουσιάζουν περιοδικότητα που να ενισχύει την ανάκλαση ακτίνας φωτός συγκεκριμένου μήκους κύματος, μέσω του φαινομένου της συμβολής. Έτσι προκύπτει ότι στη βάση της κάτω επιφάνειας των τεπάλων του *A. ramosus* (ασφόδελου) επικρατούν δομές που ενισχύουν την ανάκλαση στην κυανή περιοχή του ορατού φάσματος.

Τα τέπαλα των ανθέων του φυτού *A. ramosus* παρουσιάζουν μεγαλύτερη τιμή της παραμέτρου φωτεινότητας (L^*) στην λευκή περιοχή. Επιπλέον, η λευκή περιοχή εμφανίζει τιμές των παραμέτρων χροιάς (a^* , b^*) κοντά στην αρχή των αξόνων (0). Η έγχρωμη περιοχή εμφανίζει στον άξονα της παραμέτρου a^* τιμές που προσεγγίζουν το ερυθρό και στον άξονα της παραμέτρου b^* τιμές που προσεγγίζουν το κίτρινο χρώμα.

Νωπά ανθικά τμήματα εκτέθηκαν σε φως με εύρος μήκους κύματος 250-2500 nm και μετρήθηκαν τα ποσοστά διέλευσης (T) και ανάκλασής (R) τους. Ο υπολογισμός των ποσοστών απορρόφησης (A) πραγματοποιήθηκε με την χρήση της εξίσωσης:

$$A(\%) = 100\% - T(\%) - R(\%)$$

Στο υπεριώδες τμήμα του φάσματος τα ποσοστά διέλευσης των ιστών είναι πολύ μικρά, τα ποσοστά ανάκλασης ελάχιστα, ενώ τα ποσοστά απορρόφησης είναι αυξημένα. Οι μεγαλύτερες τιμές διέλευσης παρατηρούνται στην λευκή περιοχή των ιστών σε σύγκριση με την έγχρωμη, ενώ η έγχρωμη περιοχή εμφανίζει μεγαλύτερα ποσοστά ανάκλασης. Τα ποσοστά ανάκλασης της βάσης των τεπάλων είναι μεγαλύτερα σε σχέση με την κορυφή, επίσης τα ποσοστά ανάκλασης της κάτω επιφάνειας είναι μεγαλύτερα σε σχέση με την άνω. Στην έγχρωμη περιοχή καταγράφεται μέγιστο ανάκλασης στην ερυθρή περιοχή του φάσματος. Η κάτω επιφάνεια της βάσης των τεπάλων εμφανίζει μέγιστα ανάκλασης στην κυανή περιοχή του φάσματος. Η παραπάνω διαπίστωση συνάδει με την καταγραφείσα περιοδικότητα των δομών της επιφάνειας στην κάτω επιφάνεια της βάσης των τεπάλων του ασφόδελου μέσω του μετασχηματισμού Fourier.

Τα ποσοστά απορρόφησης μεταξύ των συγκρινόμενων τμημάτων δεν παρουσιάζουν στατιστικά σημαντικές διαφορές ούτε διαπιστώνονται διαφορές στα ποιοτικά τους χαρακτηριστικά. Η ομοιότητα στα ποσοστά απορρόφησης μεταξύ άνω και κάτω επιφάνειας καθώς και μεταξύ βάσης, κέντρου και κορυφής επιβεβαιώνει την συσχέτιση της απορρόφησης με την παρουσία των χρωστικών.

Μετρήθηκε το υδατικό δυναμικό των τεπάλων του ασφόδελου κατά την περίοδο ανθοφορίας και βρέθηκε ότι κυμαίνεται από -1,06 έως -0,43 MPa, με τις μεγαλύτερες τιμές να εμφανίζονται κατά την αρχή της άνθισης και τις μικρότερες (πιο αρνητικές) προς το τέλος της περιόδου ανθοφορίας.

Τα τέπαλα του ασφόδελου (*A. ramosus*) εμφανίζουν οριακά υδρόφιλες επιφάνειες στην λευκή περιοχή και στην κορυφή της έγχρωμης περιοχής, στην άνω επιφάνεια. Οι επιφάνειες των υπόλοιπων ανθικών τμημάτων έχουν υδρόφοβα χαρακτηριστικά, με τις κάτω επιφάνειες της λευκής περιοχής και της βάσης των τεπάλων να εμφανίζουν τις μεγαλύτερες τιμές γωνιών επαφής.

Τα άγονα τμήματα του άνθους της *Capparis spinosa* (κάππαρης) διακρίνονται σε τέσσερα σέπαλα, όπου η βάση του ενός καλύπτει το νεκτάριο και σε τέσσερα πέταλα, τα δύο εκ των οποίων είναι λευκά και τα υπόλοιπα δύο παρουσιάζουν διχρωμία (πράσινος και λευκός ιστός).

Συνδυάζοντας τις παρατηρήσεις από το οπτικό μικροσκόπιο και το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης των σεπάλων και των πετάλων της *Capparis spinosa* καταγράφονται τα εξής:

- Η βάση των λευκών πετάλων αποτελείται από επιμήκη κύτταρα, με τον κύριο άξονά τους προσανατολισμένο παράλληλα με τον κύριο άξονα του πετάλου, οι δε ποικίλλσεις που σχηματίζονται στην επιφάνειά τους αναπτύσσονται σε δύο διαστάσεις, έχουν όμως κύριο προσανατολισμό κάθετα ως προς τον κύριο άξονα των κυττάρων. Στο κέντρο των πετάλων παρατηρούνται επιμήκη κύτταρα με προσανατολισμό παράλληλο με τον κύριο άξονα του ιστού, τα οποία πλησιάζοντας προς την περιφέρεια, παρουσιάζουν μικρότερο μήκος σε σχέση με αυτά της βάσης. Τα κύτταρα στην περιφέρεια των πετάλων είναι πολυγωνικά, με κυματοειδή αντικλινή τοιχώματα, τα δε περικλινή τοιχώματα είναι θολωτά. Ο προσανατολισμός τους είναι διάχυτος ως προς τον κύριο άξονα του πετάλου και το ίδιο ισχύει και για το πρότυπο των ποικίλλσεων ως προς τον άξονα του κυττάρου. Τα κύτταρα του μεσόφυλλου είναι ομοιόμορφα. Τα λευκά πέταλα είναι αμφιστοματικά.
- Τα επιδερμικά κύτταρα του πράσινου τμήματος των δίχρωμων πετάλων εμφανίζουν διττή μορφολογία, δηλαδή τα κύτταρα της βάσης έχουν επίμηκες σχήμα και τα κύτταρα του κέντρου των πράσινων πετάλων έχουν σχήμα πεντάπλευρο. Οι ποικίλλσεις των κυττάρων στη βάση των πετάλων έχουν προσανατολισμό κυρίως κάθετα ως προς τον κύριο άξονα του κυττάρου, ενώ αυτές του υπόλοιπου πράσινου τμήματος σχηματίζουν δίκτυο, προσανατολιζόμενες σε δύο διατάξεις: τόσο κατά μήκος όσο και κάθετα ως προς τον κύριο άξονα των κυττάρων. Στις εγγάρσιες τομές διακρίνονται οι μεσοκυττάριοι χώροι και τα στόματα των δύο επιδερμίδων.
- Τα επιδερμικά κύτταρα στη βάση των σεπάλων είναι επιμήκη με τον κύριο άξονά τους προσανατολισμένο παράλληλα με τον κύριο άξονα του ιστού και τις ποικίλλσεις της επιφάνειας παράλληλες με τον κύριο άξονα των κυττάρων. Στο κέντρο των σεπάλων, τα επιδερμικά κύτταρα είναι επιμήκη και παράλληλα προσανατολισμένα με τον κύριο άξονα του ιστού. Στην κορυφή των σεπάλων τα επιδερμικά κύτταρα έχουν μικρότερο μήκος, το εξωτερικό περικλινές τοίχωμα της άνω επιδερμίδας παρουσιάζει θολωτό σχήμα, ενώ τα

αντικλινή τοιχώματα είναι κυματοειδή. Παρατηρώντας τις αλλαγές της μορφολογίας των επιδερμικών κυττάρων από τη βάση προς την κορυφή των σεπάλων, διαπιστώνεται μείωση του μήκους των κυττάρων, εμφάνιση κυματοειδών αντικλινών τοιχωμάτων και μωσαϊκό πρότυπο ανάπτυξης (δεν επικρατεί ο επιμήκης άξονας αύξησης). Επιπλέον, οι ποικίλσεις προς την κορυφή παρουσιάζουν ακανόνιστο δίκτυο, ακολουθώντας κυρίως τον κατά μήκος άξονα των κυττάρων. Το ανάγλυφο της κάτω επιδερμίδας των σεπάλων είναι εντονότερο σε σχέση με το ανάγλυφο της άνω επιδερμίδας. Το ύψος των επιδερμικών κυττάρων της κάτω επιφάνειας των σεπάλων είναι μεγαλύτερο από αυτών της άνω επιφάνειας και ειδικά στη βάση των σεπάλων η διαφορά ύψους κάτω και άνω επιδερμίδας σχεδόν διπλασιάζεται. Στα σέπαλα δεν υπάρχουν μεσοκυττάριοι χώροι, τα δε κύτταρα του μεσοφύλλου είναι ομοιόμορφα. Τα αμφιστοματικά σέπαλα έχουν στόματα με ελλειπτικό σχήμα που είναι βυθισμένα σε σχέση με τα γειτονικά επιδερμικά κύτταρα.

Οι διαφορές στο ανάγλυφο των λευκών πετάλων που παρατηρούνται στις εικόνες του SEM διαπιστώνονται και στις μετρήσεις από το AFM. Οι ποικίλσεις στην βάση των πετάλων εμφανίζουν μεγαλύτερες τιμές αδρότητας σε σχέση με τις υπόλοιπες περιοχές, ενώ οι τιμές των οριζόντιων και κάθετων αποστάσεων μεταξύ των κορυφών των ποικίσεων και κορυφών-κοιλάδων αντίστοιχα μειώνονται προς την περιφέρεια του ιστού.

Στις πράσινες περιοχές των δίχρωμων πετάλων δεν παρατηρούνται σημαντικές διαφορές στις παραμέτρους R, Hd, Vd, Sr μεταξύ των συγκρινόμενων τμημάτων (βάση-κέντρο, άνω-κάτω επιφάνεια).

Στα σέπαλα σημειώνονται διαφορές της αδρότητας και των διαστάσεων των ποικίσεων τόσο μεταξύ βάσης-μέσης-κορυφής του ιστού όσο και μεταξύ άνω και κάτω επιφάνειας. Η κάτω επιδερμίδα των σεπάλων έχει εντονότερο ανάγλυφο σε σχέση με την άνω, όπως και η βάση παρουσιάζει εντονότερο ανάγλυφο επιδερμικών κυττάρων σε σχέση με την κορυφή.

Οι παραπάνω επιφάνειες διερευνήθηκαν με την χρήση του μετασχηματισμού Fourier ως προς την εμφάνιση περιοδικότητας των δομών τους. Βρέθηκε ότι στο κέντρο του πράσινου τμήματος των δίχρωμων πετάλων της κάππαρης (*C. spinosa*) εμφανίζεται επικρατούσα περιοδικότητα των δομών της επιφάνειας που ενισχύει την ανάκλαση στην πορτοκαλί-ερυθρή περιοχή του φάσματος.

Η χρωματική σύγκριση των πετάλων και των σεπάλων του φυτού *C. spinosa* πραγματοποιήθηκε με τη βοήθεια χρωματόμετρου. Τα λευκά πέταλα εμφανίζουν την μεγαλύτερη τιμή της παραμέτρου φωτεινότητας (L^*) σε σχέση με τα πράσινα πέταλα και τα σέπαλα. Οι παράμετροι χροιάς (a^* , b^*) καταγράφουν στα λευκά πέταλα τιμές κοντά στην αρχή των αξόνων, ενώ στο πράσινο τμήμα των δίχρωμων πετάλων και στα σέπαλα προσεγγίζουν την πράσινη (a^*) και την κίτρινη περιοχή (b^*) των αντίστοιχων αξόνων.

Τα λευκά πέταλα της κάππαρης εμφανίζουν μεγαλύτερα ποσοστά διέλευσης και ανάκλασης σε σχέση με τους πράσινους ιστούς. Τα πράσινα πέταλα και τα σέπαλα, εξαιτίας της

παρουσίας χρωστικών στα κύτταρα του μεσοφύλλου τους, εμφανίζουν μεγαλύτερα ποσοστά απορρόφησης σε σύγκριση με τα λευκά πέταλα. Όλα τα εξεταζόμενα ανθικά τμήματα του φυτού *C. spinosa* εμφανίζουν μεγάλα ποσοστά απορρόφησης στην υπεριώδη περιοχή του φάσματος, φαινόμενο που οφείλεται στην παρουσία φλαβονοειδών χρωστικών. Επιπλέον, τόσο τα ποσοτικά όσο και τα ποιοτικά χαρακτηριστικά της απορρόφησης των ανθικών ιστών που μελετήθηκαν είναι ίδια. Τα λευκά πέταλα εμφανίζουν μεγαλύτερα ποσοστά ανάκλασης στη βάση των ιστών σε σχέση με την περιφέρεια, καθώς επίσης καταγράφονται μεγαλύτερα ποσοστά ανάκλασης στην κάτω επιφάνεια σε σχέση με την άνω μόνο στην βάση αυτών. Οι κορυφές ανάκλασης που καταγράφονται είναι ίδιες σε όλο το πέταλο. Το πράσινο τμήμα των δίχρωμων πετάλων δεν παρουσιάζει στατιστικά σημαντικές διαφορές στα ποσοστά ανάκλασης μεταξύ βάσης-κέντρου και άνω και κάτω επιφάνειας. Ενδιαφέρουσα παρατήρηση αποτελεί η διαφορά των ποιοτικών στοιχείων μεταξύ βάσης και κέντρου των πράσινων πετάλων στην πορτοκαλί προς ερυθρή περιοχή του φάσματος. Συγκεκριμένα, στην παραπάνω φασματική περιοχή η καμπύλη ανάκλασης παρουσιάζει καθοδική πορεία στην βάση των πράσινων πετάλων, ενώ στο κέντρο αυτών εμφανίζει ανοδική πορεία έως την επόμενη κορυφή της ερυθρής περιοχής του φάσματος. Το παραπάνω φαινόμενο είναι αποτέλεσμα ενισχυτικής συμβολής στο κέντρο των πράσινων πετάλων, εξαιτίας της περιοδικής κατανομής των δομών του ανάγλυφου, όπως αυτό διαπιστώθηκε και με το μετασχηματισμό Fourier στα πράσινα πέταλα.

Μετρήθηκε το υδατικό δυναμικό των πετάλων και των σεπάλων της κάππαρης τόσο στα ανοιχτά, ώριμα άνθη όσο και σε επιλεγμένα αναπτυξιακά στάδια των ανθικών οφθαλμών. Βρέθηκε ότι το υδατικό δυναμικό του ώριμου άνθους κυμαίνεται από $-1,19$ MPa (πράσινα πέταλα) έως $-0,80$ MPa (σέπαλα). Οι ιστοί του ανοιχτού άνθους εμφανίζουν μικρότερες τιμές υδατικού δυναμικού σε σχέση με τους ιστούς των (αναπτυσσόμενων) ανθικών οφθαλμών.

Όλες οι επιφάνειες εμφανίζουν υδρόφοβα χαρακτηριστικά (γωνία επαφής $> 90^\circ$), με τις μεγαλύτερες τιμές γωνιών επαφής να διαπιστώνονται στην κάτω επιφάνεια των σεπάλων ακολουθούμενες από την κάτω επιφάνεια της βάσης των λευκών πετάλων.

Τα άνθη των φυτών *Asphodelus ramosus* και *Capparis spinosa* μελετήθηκαν διεξοδικά ως προς την μορφολογία των άγονων τμημάτων τους και καταγράφηκαν οι οπτικές τους ιδιότητες και η 'διαβρεξιμότητά' τους. Διαπιστώνονται έντονες διαφορές στο σχήμα, το μέγεθος και το ανάγλυφο των επιδερμικών κυττάρων και επιφανειών των συγκρινόμενων τμημάτων. Οι διαπιστούμενες μορφολογικές διαφορές στα άγονα τμήματα του άνθους των δύο ειδών που μελετήθηκαν επιδρούν στις ιδιότητες που εξετάστηκαν. Τα ποσοστά ανάκλασης συσχετίζονται με τις παραμέτρους αδρότητας και κάθετης απόστασης διαδοχικών κορυφών και κοιλάδων του ανάγλυφου. Οι τιμές των γωνιών επαφής παρουσιάζουν μεγάλη συσχέτιση με τις τιμές αδρότητας και των οριζόντιων αποστάσεων διαδοχικών κορυφών του ανάγλυφου.

Η λεπτομερής γνώση του ανάγλυφου των άγονων ανθικών τμημάτων, σε συνδυασμό με την συσχέτιση των μορφολογικών δεδομένων με τις οπτικές ιδιότητες και την 'διαβρεξιμότητα', καθώς και η παρουσία περιοδικών δομών που αποδίδουν φαινόμενα συμβολής, αποτελούν δεδομένα αξιοποιήσιμα στο πεδίο της βιομιμητικής για την εφαρμογή τους σε ανθρώπινες κατασκευές, κεντρίζοντας παράλληλα το ενδιαφέρον της επιστημονικής κοινότητας για τα φυτά του μεσογειακού οικοσυστήματος υπό αυτήν την άποψη.

ABSTRACT

The flower is the structure of sexual reproduction of higher plants. Flowers exhibit a variety of forms. They differ greatly in size, colour, shape, in their arrangement and in the number of parts per plant. Many flowers include two groups of infertile parts, the sepals and petals. These infertile structures are attached to the floral disk below the fertile parts of the flower, the stamens and the carpels; as a whole, sepals form the calyx and petals form the corolla. The perianth that is not differentiated into a calyx and a corolla, but consists of uniform sections, it is called perigonium and its parts are called tepals. Sepals are usually green and relatively fleshy and enclose the rest of the flower parts in the floral bud; their attributed role is to protect the growing flower. Petals may be white or brightly coloured and are more delicate than sepals. The main role attributed to petals is to attract pollinators.

The reproductive cost is traditionally represented as a compromise in the allocation of resources; the maintenance the petals requires energy, in terms of respiration, nourishment and water conservation. The requirements of plants are met through developmental responses or through the formation of structures. Many angiosperms have developed features that have been incorporated into the flower, attracting insects or other organisms, so as to increase the frequency of cross-pollination and therefore fertilization.

The colour of flowers usually originates from pigments that absorb specific wavelengths of light in the visible spectrum, reflecting those that are not absorbed. Pigments are mixed and modified inside the flowers' structures, producing colours that are distributed along the flower in patterns that vary in complexity and frequency among different species. The surface of the epidermal cells of the petals and sepals of many flowering plants is covered by microsculptural striations, ranging in size from a few hundred nanometers up to a few micrometers. The above-mentioned striations are often in parallel and have been the inspiration for the development of biomimetic surfaces and materials.

Biomimetics is an interdisciplinary field that is concerned with any biologically inspired design derived from nature. Using sophisticated technology, it is possible to study the surface of various biological samples and to correlate the characteristics of these surfaces with properties, such as their interaction with light, water or other liquids, as well as with mechanical properties. The aforementioned correlations have led to the design and often the implementation of corresponding structures and properties in human constructions.

The colour of the floral surfaces is the composite result of the selective absorption of pigments inside the petals and the diffuse scattering of light in tissues beneath the cuticle, and is affected by the thickness of the mesophyll as well as the reflection of the radiation on the surface. In addition to interactions with light mentioned above, the surface of floral tissue

(and plant tissue in general) acts as a barrier to water loss, the entry of pathogens and the connection of organs during their development.

The interaction between these surfaces and water drops is very interesting. A drop of liquid placed on a surface can form a spherical shape with contact angle θ . The shape of the drop can be described by the equilibrium resulting from the interface of solid-liquid, liquid-gas and solid-gas. The wettability of a flat surface is indicated by the contact angle. If $\theta < 90^\circ$, the surface is characterized as hydrophilic and if $\theta > 90^\circ$, then the surface is characterized as hydrophobic.

The purpose of this thesis is to study, describe and observe the morphology and the surface structures of the infertile parts of the flower of the plants *Asphodelus ramosus* and *Capparis spinosa*, the comparison of the morphology between white and coloured areas, the upper and lower surface and between the base and the periphery or their top. Furthermore, this thesis aims at recording the optical properties and the wettability of the studied tissues, as well as investigating the presence of a correlation between morphological data and specific properties. The possible correlation of morphological data and examined properties could suggest making use of these in order to design biomimetic standards.

The study of the morphology of the floral tissues has been performed with an optical microscope, a scanning electron microscope (SEM) and an atomic force microscope (AFM). The description of the colour of the flowers was realized with a colorimeter. The study of the optical properties of fresh floral parts has been accomplished with a UV-vis-NIR spectrophotometer. The study of the wettability of the surface of tepals, petals and sepals has been carried out with a contact angle tension meter. The water potential of the tissues has been measured with a dew point microvoltmeter.

The flowers of *Asphodelus ramosus* inflorescence consist of six tepals. The study of the surface of *A. ramosus* tepals with an optical and a scanning electron microscope has revealed the presence of striations across the surface of both the adaxial and the abaxial epidermises. The above mentioned striations reveal orientation differences to the axis of the cells corresponding to the different study sections. The study of parts of the surface of *A. ramosus* tepals with the atomic-force microscope revealed differences between the adaxial and the abaxial epidermis, between the base and the top of the tepals, as well as between the white and coloured areas. This is concluded from both the three-dimensional depictions of individual sections and the differences in the values of parameters of the surfaces tested.

The following observations have been made using optical microscopy and scanning electron microscopy:

- The coloured area is characterized by the presence of vascular tissue (three vascular bundles), stomata on both epidermises and mesophyll cells that contain pigments and plastids. Epidermal cells in the coloured area are oblong and oriented in parallel to the main axis of the

organs. The striations of the epidermis, adaxial and abaxial, display an orientation in parallel to the main axis of the cells.

- In the white tissue area, towards the periphery of the tepals, the cell lines are reduced to two or three. Epidermal cells are almost square shaped and oriented perpendicular to the main axis of the tepals. The orientation of the striations in the surface of epidermal cells in the white area is perpendicular to the main axis of the cells.
- In the bases of the tepals, the adaxial epidermal cells have a greater height than the abaxial epidermal cells, a characteristic that can be observed in the rest of the tissue as well, but is attenuated towards the periphery. The striations of the abaxial epidermis are more pronounced compared to the adaxial, on the whole surface of the tepals.

Recording the surfaces using the AFM, enables observation at the nanometer level, allowing for the measurement of the height and distance among striations. The comparison of the surfaces is achieved by measuring the following parameters: the roughness (R), the Sr indicator (Surface Area Ratio), the horizontal distance between successive peaks (Hd) and the vertical distance (Vd) among successive peaks and valleys of the relief. The bases of the coloured area of the tepals have higher R, Hd and Vd values than the peaks. The abaxial epidermis shows higher values of R, Hd and Vd when compared to the adaxial, either in the coloured or the white area.

Using the Fourier transform as a mathematical tool, which allows for the development of a signal (in this case the relief of a surface) in infinite series of sinusoidal signals, it was examined whether the topographies show a periodicity that amplifies the reflection of a light beam of specific wavelength, through the phenomenon of interference. Hence, it occurs that in the base of the lower surface of the tepals of *A. ramosus* prevail structures that amplify reflectance in the blue part of the visible spectrum.

The tepals of the flowers of the plant *A. ramosus* show a higher value in the luminance parameter (L^*) in the white area. Furthermore, the white area shows values of hue parameters (a^* , b^*) near the beginning of the axes (0). The coloured area shows in the axis of parameter a^* values approaching the red and in the axis of parameter b^* values close to yellow.

Fresh floral parts were exposed to light within a wavelength range of 250–2500 nm and their transmittance (T) and reflectance (R) rates were measured. The calculation of absorbance rates (A) was performed using the equation:

$$A(\%) = 100\% - T(\%) - R(\%)$$

In the ultraviolet part of the spectrum, tissue transmittance rates are very small, reflectance rates are minimal while absorbance rates are elevated. Comparing the coloured and the white tissue area, the highest transmittance rates were observed in the white tissue one, while the coloured area presents higher reflectance rates. Elevated reflectance rates were investigated at the bases of the tepals when compared to the top-edges, as well as the abaxial reflectance

rates when compared to the adaxial. In the coloured area the maximum reflectance rate is registered in the red part of the spectrum. The lower surface of the base of the tepals shows its maximum reflectance in the cyan part of the spectrum. This is consistent with the recorded periodicity of the surface structures at the bottom surface of the base of *Asphodelus ramosus* tepals through the Fourier transform.

Absorbance rates between the compared parts do not show statistically significant differences, and differences in their quality characteristics were ascertained. The similarity in absorbance rates between the upper and the lower surface and between the base, center and top-edges, confirm the correlation of absorbance with the presence of pigments.

The water potential of *A. ramosus* tepals has been measured during the flowering period and found to range from -1.06 to -0.43 MPa, with the highest values occurring at the beginning and the lowest (more negative) towards the end of the flowering season.

A. ramosus tepals exhibit marginally hydrophilic surfaces in the white area and at the top of the coloured area, at the upper surface. The surfaces of the other floral parts have hydrophobic characteristics, with the lower surfaces of the white area and the base of tepals exhibiting the highest values of contact angles.

The infertile parts of the flower of *Capparis spinosa* are divided into four sepals, the base of one covering the nectary, and four petals, two of which are white with the remaining exhibiting variegation (green and white tissue).

Combining the observations of the sepals and petals of *Capparis spinosa* from both the optical and the scanning electron microscope, the following results have been recorded:

- The base of white petals consists of oblong cells, with their principal axis oriented in parallel to the main axis of the petal. The striations formed on their surface are developed in two dimensions; however, they are mainly oriented perpendicularly to the main axis of the cells. In the center of the petals, oblong cells oriented parallel to the main axis of the tissue are observed, with those closer to the circumference having smaller length than those of the base. The cells on the periphery of the petals are polygonal, with wavy anticlinal walls, while the periclinal walls are domed. Their orientation is diffused as to the main axis of the petal and the same is true for the striations' model as to the cell axis. The cells of the mesophyll are uniform. The white petals are amphistomatic.
- Epidermal cells of the green area of the variegated petals exhibit a dual morphology, i.e. the cells of the base have an elongated shape and the cells of the center of the green petals are five-sided. The striations of the cells at the base of the petals are mostly oriented perpendicularly to the main axis of the cell, while those of the remaining green area form a grid, oriented in two arrangements: both along and perpendicular to the main axis of the cells. In cross sections the intercellular spaces and the stomata of the two epidermises are discerned.

- Epidermal cells at the base of the sepals are oblong with their major axis oriented in parallel to the main axis of the tissue and the striations of the surface parallel to the main axis of the cells. At the center of the sepals, epidermal cells are oblong and oriented in parallel to the main axis of the tissue. At the top of the sepals epidermal cells are of smaller length, the outer periclinal wall of the adaxial epidermis presents a domed shape, while the anticlinal walls are wavy.

In considering the morphological changes of epidermal cells from the base to the top of the sepals, a reduction in cell length, the appearance of wavy anticlinal walls and a mosaic-like developmental model (the longitudinal axis of growth is not prevalent) were noted. Moreover, the striations towards the top present an irregular grid, mainly following the longitudinal axis of the cells. The relief of the abaxial epidermis of the sepals is more pronounced than that of the adaxial epidermis. The height of the epidermal cells of the lower surface of the sepals is greater than that of the upper surface and especially at the base of the sepals the difference in height between the lower and the upper epidermis is almost doubled. There are no intercellular spaces in the sepals and the cells of the mesophyll are uniform. The amphistomatic sepals have stomata of an elliptical shape that are submerged compared to their neighbouring epidermal cells.

Differences in the relief of white petals, which have been observed in SEM micrographs were also detected and measured by the AFM. Striations at the base of the petals present higher roughness in comparison to other areas, while the values of horizontal and vertical distances between the top of striations and peak-valleys respectively are diminishing towards the periphery of the tissue. In the green areas of the variegated petals important differences were not observed regarding parameters R, Hd, Vd, and Sr between the parts under comparison (base-center, upper-lower surface).

In the sepals there are notable differences in the roughness and the size of the striations among the base, the center and the tip of the tissue as well as between the upper and lower surface. The lower surface of the sepals has a more pronounced relief compared to the upper, just as the base presents a more pronounced relief of epidermal cells compared to the top.

The aforementioned surfaces were studied using the Fourier transform as to the presence of periodicity in their structures. It occurs that in the center of the variegated petals of *C. spinosa* there is a prevailing periodicity in the structures of the surface that amplifies reflectance in the orange-red part of the spectrum.

The colour comparison of the petals and the sepals of the plant *C. spinosa* has been performed using a colorimeter. The white petals exhibit the highest values in the luminance parameter (L^*) compared to green petals and sepals. Hue parameters (a^* , b^*) register values near the beginning of the axes in white petals, while in the green area of the variegated petals and in the sepals they verge on the green (a^*) and the yellow part (b^*) of the respective axes.

The white petals of caper show higher transmittance and reflectance rates compared to the green tissues. Green petals and sepals, due to the presence of pigments in their mesophyll cells, have higher absorbance rates compared to the white petals. All the examined floral parts of *C. spinosa* exhibit high rates of absorbance in the ultraviolet part of the spectrum, a phenomenon occurring due to the presence of flavonoid pigments. Furthermore, both the quantitative and qualitative characteristics of absorbance of the studied floral tissues are the same. White petals show higher rates of reflectance at the base of the tissues compared to the periphery, and higher rates of reflectance are registered at the lower surface compared to the upper one only at their base as well. The registered reflectance peaks are the same throughout the whole petal. The green area of the variegated petals does not show statistically important differences in the reflectance rates between the base and the center and the upper and lower surface.

An interesting observation is the difference of qualitative data between the base and the center of green petals in the orange to red part of the spectrum. In particular, in the aforementioned part of the spectrum, the reflectance curve shows a downward trend in the base of green petals, while it shows an upward trend until the next peak of the red part of the spectrum in their center. The above phenomenon is a result of the amplification of interference at the center of green petals, due to the periodic distribution of the relief structures, as ascertained by the Fourier transform applied in green petals as well.

The water potential of both the petals and the sepals of *C. spinosa* has been measured, in mature flowers and in selected developmental stages of the floral buds. It was found that the water potential of the mature flower ranges from -1.19 MPa (green petals) to -0.80 MPa (sepals). The tissues of the open flower exhibit lower water potential values compared to the tissues of (developing) floral buds.

All the studied surfaces of *C. spinosa* exhibit hydrophobic characteristics (contact angle $>90^\circ$), with the highest values of contact angles found on the lower surface of the sepals, followed by the lower surface of the base of white petals.

The flowers of the plants *Asphodelus ramosus* and *Capparis spinosa* were studied extensively regarding the morphology of their infertile parts, and their optical properties and wettability were recorded. There were marked differences in the shape, size and relief of epidermal cells and the surfaces of the compared parts. The morphological differences identified in the infertile parts of the flower of the two considered species, affect the tested properties. Reflectance rates are related to the roughness and vertical distance between successive peaks and valleys of the relief. The contact angles are positively correlated to the roughness and the horizontal distance of successive peaks of the relief.

The detailed knowledge of the relief of infertile floral parts of *Asphodelus ramosus* and *Capparis spinosa*, combined with the correlation of morphological data to optical properties

and wettability, as well as the presence of periodic structures that give rise to interference phenomena, constitute data that can be used in the field of biomimetics, applied in human constructions, while spurring the interest of the scientific community for the plants of the Mediterranean ecosystem in this regard.

BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Adinolfi M, Lanzetta R, Marciano CE, Parrilli M, De Giulio A. 1991. A new class of anthraquinone-anthrone-C-glycosides from *Asphodelus ramosus* tubers. *Tetrahedron* 47(25): 4435-4440.
- Aliyazicioglu R, Tosun G, Eyupoglu E. 2015. Characterisation of volatile compounds by spme and gc-fid/ms of capers (*Capparis spinosa* L.). *African Journal of Agricultural Research* 10(21): 2213-2217.
- Al-Safadi B, Faouri H, Elias R. 2014. Genetic diversity of some *Capparis* L. species growing in Syria. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 57(6): 916-926.
- Angenent GC, Colombo L. 1996. Molecular control of ovule development. *Trends in Plant Science* 1: 228-232.
- Antlfinger A, Wendel L. 1997. Reproductive effort and floral photosynthesis in *Spiranthes cernua* (Orchidaceae). *American Journal of Botany* 84(6): 769-769.
- Arber A. 1937. The interpretation of the flower: a study of some aspects of morphological thought. *Biological Reviews* 12(2): 157-184.
- Argiropoulos A, Rhizopoulou S. 2012a. Micromorphology of the petals of the invasive weed *Oxalis pes-caprae*. *Weed Biology and Management* 12: 47-52.
- Argiropoulos A, Rhizopoulou S. 2012b. Topography and nanosculpture of petals' surfaces of short-lived flowers of the wild species *Cistus creticus*, *Cistus salviifolius*, *Eruca sativa* and *Sinapis arvensis*. *Botanical Studies* 53(4): 479-488.
- Argiropoulos A, Rhizopoulou S. 2013. Morphological features of petals of *Nerium oleander*. *Plant Biosystems* 147(3): 638-644.
- Argyropoulou C, Akoumianaki-Ioannidou A, Christodoulakis NS, Fasseas C. 2010. Leaf anatomy and histochemistry of *Lippia citriodora* (Verbenaceae). *Australian Journal of Botany* 58(5): 398-409.
- Arianoutsou-Faraggitaki M, Margaritis NS. 1982. Phryganic (East Mediterranean) ecosystems and fire. *Journal of Mediterranean Ecology* 8(1-2): 473-480.
- Arnold SEJ, Faruq S, Savolainen V, McOwan PW, Chittka L. 2010. FReD: the Floral Reflectance Database - A web portal for analyses of flower colour. *PLoS ONE* 5: e14287.
- Asbjornsen H, Goldsmith GR, Alvarado-Barrientos MS, Rebel K, Van Osch FP, Rietkerk M, Chen J, Gotsch S, Tobón C, Geissert DR, Gómez-Tagle, Vache K, Dawson TE. 2011. Ecohydrological advances and applications in plant-water relations research: a review. *Journal of Plant Ecology* 4(1-2): 3-22.
- Aschan G, Pfanz H. 2003. Non-foliar photosynthesis-a strategy of additional carbon acquisition. *Flora* 198(2): 81-97.
- Autumn K. 2007. Gecko adhesion: structure, function, and applications. *MRS Bulletin* 32(06): 473-478.
- Autumn K, Niewiarowski PH, Puthoff JB. 2014. Gecko adhesion as a model system for integrative biology, interdisciplinary science, and bioinspired engineering. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45(1): 445-470.
- Ayala-Silva T, Meerow AW. 2006. Evaluation of flower color using a colorimeter and the Royal Horticultural Society charts. *Proceedings of the Interamerican Society for Tropical Horticulture* 50: 138-144.

- Aytaç Z, Kinaci G, Caylan A. 2009. Yield and some morphological characteristics of caper (*Capparis spinosa* L.) population cultivated at various slopes in Aegean ecological conditions. *Pakistan Journal of Botany* 41(2): 591-596.
- Azad MAK, Barthlott W, Koch K. 2015. Hierarchical surface architecture of plants as an inspiration for biomimetic fog collectors. *Langmuir* 31(48): 13172-13179.
- Bae WG, Kim HN, Kim D, Park SH, Jeong HE, Suh KY. 2014. 25th Anniversary Article: Scalable multiscale patterned structures inspired by nature: the role of hierarchy. *Advanced Materials* 26(5): 675-700.
- Baranoski GV, Rokne JG. 1997. An algorithmic reflectance and transmittance model for plant tissue. *Computer Graphics Forum* 16(3): C141-C150.
- Barbera G, Di Lorenzo R. 1983. The caper culture in Italy. *IV International Symposium on Spice and Medicinal Plants* 144: 167-172.
- Barbera G, Di Lorenzo R, Barone E. 1991. Observations on *Capparis* populations cultivated in Sicily and on their vegetative and productive behaviour. *Agricoltura Mediterranea* 121(1): 32-39.
- Barthlott W, Neinhuis C. 1997. Purity of the sacred lotus, or escape from contamination in biological surfaces. *Planta* 202(1): 1-8.
- Barthlott W, Schimmel T, Wiersch S, Koch K, Brede M, Barczewski M, Walheim S, Weis A, Kaltenmaier A, Leder A, Bohn HF. 2010. The *Salvinia* paradox: superhydrophobic surfaces with hydrophilic pins for air retention under water. *Advanced Materials* 22(21): 2325-2328.
- Bartlett MD, Croll AB, King DR, Paret BM, Irschick DJ, Crosby AJ. 2012. Looking beyond fibrillar features to scale gecko-like adhesion. *Advanced Materials* 24(8): 1078-1083.
- Bauer EM, Bergmeier E. 2011. The mountain woodlands of western Crete-plant communities, forest goods, grazing impact and conservation. *Phytocoenologia* 41(2): 73-115.
- Bauer U, Federle W. 2009. The insect-trapping rim of *Nepenthes* pitchers: surface structure and function. *Plant Signaling & Behavior* 4(11): 1019-1023.
- Bauhin C. 1623. *Pinax theatri botanici*. Sumptibus i Typis Ludovici Regis, Basileae.
- Bechert DW, Bruse M, Hage W, Meyer R. 2000. Fluid mechanics of biological surfaces and their technological application. *Naturwissenschaften* 87(4): 157-171.
- Bertin RI. 1982. The evolution and maintenance of andromonoecy. *Evolutionary Theory* 6: 25-32.
- Bhushan B. 2009. Biomimetics: lessons from nature-an overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A* 367(1893): 1445-1486.
- Bhushan B. 2012. Lotus effect surfaces in nature. In: *Biomimetics*, Bhushan B (ed.), 49-65. Springer, Berlin Heidelberg.
- Bhushan B, Jung YC. 2006. Micro-and nanoscale characterization of hydrophobic and hydrophilic leaf surfaces. *Nanotechnology*, 17(11): 2758.
- Bhushan B, Nosonovsky M. 2012. Lotus effect. In: *Encyclopedia of Nanotechnology*, Bhushan B (ed.), 1224-1233. Springer Netherlands.
- Bhushan B, Nosonovsky M. 2012. Rose petal effect. In: *Encyclopedia of Nanotechnology*, Bhushan B (ed.), 2265-2272. Springer Netherlands.
- Bittoun E, Marmur A. 2012. The role of multiscale roughness in the lotus effect: is it essential for super-hydrophobicity? *Langmuir* 28(39): 13933-13942.
- Bixler GD, Bhushan B. 2012. Bioinspired rice leaf and butterfly wing surface structures combining shark skin and lotus effects. *Soft Matter* 8(44): 11271-11284.
- Blackburn GA. 2007a. Hyperspectral remote sensing of plant pigments. *Journal of Experimental Botany* 58(4): 855-867.

- Blackburn GA. 2007b. Wavelet decomposition of hyperspectral data: a novel approach to quantifying pigment concentrations in vegetation. *International Journal of Remote Sensing* 28(12): 2831-2855.
- Blanke MM, Lovatt CJ. 1993. Anatomy and transpiration of the avocado inflorescence. *Annals of Botany* 71(6): 543-547.
- Blázquez MA, Weigel D. 2000. Integration of floral inductive signals in *Arabidopsis*. *Nature* 404(6780): 889-892.
- Boesel LF, Greiner C, Arzt E, del Campo A. 2010. Gecko-inspired surfaces: a path to strong and reversible dry adhesives. *Advanced Materials* 22(19): 2125-2137.
- Boller T, Felix G. 2009. A renaissance of elicitors: perception of microbe-associated molecular patterns and danger signals by pattern-recognition receptors. *Annual Review of Plant Biology* 60: 379-406.
- Brodersen CR, Vogelmann TC. 2007. Do epidermal lens cells facilitate the absorptance of diffuse light? *American Journal of Botany* 94(7): 1061-1066.
- Buckley TN. 2005. The control of stomata by water balance. *New Phytologist* 168(2): 275-292.
- Búrquez A, Corbet SA. 1991. Do flowers reabsorb nectar? *Functional Ecology* 369-379.
- Buschhaus C, Jetter R. 2012. Composition and physiological function of the wax layers coating *Arabidopsis* leaves: β -amyirin negatively affects the intracuticular water barrier. *Plant Physiology* 160(2): 1120-1129.
- Buschmann C, Lenk S, Lichtenthaler HK. 2012. Reflectance spectra and images of green leaves with different tissue structure and chlorophyll content. *Israel Journal of Plant Sciences* 60(1-2): 49-64.
- Carra A, Del Signore MB, Sottile F, Ricci A, Carimi F. 2012. Potential use of new diphenylurea derivatives in micropropagation of *Capparis spinosa* L. *Plant Growth Regulation* 66(3): 229-237.
- Cassie ABD, Baxter S. 1944. Wettability of porous surfaces. *Transactions of Faraday Society* 40: 546-551.
- Cazetta E, Zumstein LS, Melo-Júnior TA, Galetti M. 2008. Frugivory on *Margaritaria nobilis* Lf (Euphorbiaceae): poor investment and mimetism. *Brazilian Journal of Botany* 31(2): 303-308.
- Charney E, Brackett FS. 1961. The spectral dependence of scattering from a spherical alga and its implications for the state of organization of the light-accepting pigments. *Archives of Biochemistry and Biophysics* 92(1): 1-12.
- Chase MW, De Bruijn AY, Cox AV, Reeves G, Rudall PJ, Johnson MA, Eguiarte LE. 2000. Phylogenetics of Asphodelaceae (Asparagales): an analysis of plastid rbcL and trnL-F DNA sequences. *Annals of Botany* 86(5): 935-951.
- Chimona C, Karioti A, Skaltsa H, Rhizopoulou S. 2014. Occurrence of secondary metabolites in tepals of *Asphodelus ramosus* L. *Plant Biosystems* 148(1): 31-34.
- Chimona C, Stamellou A, Argiropoulos A, Rhizopoulou S. 2012. Study of variegated and white flower petals of *Capparis spinosa* expanded at dusk in arid landscapes. *Journal of Arid Land* 4(2): 171-179.
- Chittka L. 1996. Does bee color vision predate the evolution of flower color? *Naturwissenschaften* 83(3): 136-138.
- Chittka L, Raine NE. 2006. Recognition of flowers by pollinators. *Current Opinion in Plant Biology* 9(4): 428-435.
- Chittka L, Waser NM. 1997. Why red flowers are not invisible to bees. *Israel Journal of Plant Sciences* 45(2-3): 169-183.

- Christodoulakis NS, Gargeraki K, Fasseas C. 2013. Leaf structure of *Pelargonium odoratissimum* (Soland.), an aromatic species widely used in herbal remedies and confectionery. *Journal of Herbs, Spices & Medicinal Plants* 19(2): 132-143.
- Christodoulakis NS, Mamoucha S, Termentzi A, Fokialakis N. 2015. Leaf structure and histochemistry of the hardy evergreen *Euphorbia characias* L.(Mediterranean spurge). *Flora* 210: 13-18.
- Chung K, Yu S, Heo CJ, Shim JW, Yang SM, Han MG, Lee H-S, Jin Y, Lee SY, Park N, Shin JH. 2012. Flexible, angle-independent, structural color reflectors inspired by morpho butterfly wings. *Advanced Materials* 24(18): 2375-2379.
- Claeys H, Inzé D. 2013. The agony of choice: how plants balance growth and survival under water-limiting conditions. *Plant Physiology* 162(4): 1768-1779.
- Clarke D, Whitney H, Sutton G, Robert D. 2013. Detection and learning of floral electric fields by bumblebees. *Science* 340(6128): 66-69.
- Clusius C. 1576. *Atrebat Rariorum alioquot stirpium per Hispanias observatarum historia. Antverpiae: Ex officina Christophori Plantinus.*
- Coen ES, Meyerowitz EM. 1991. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. *Nature* 353(6339): 31-37.
- Cooper GM, Hausman RE. 2011. *Το κύτταρο: Μια μοριακή προσέγγιση*. Ακαδημαϊκές Εκδόσεις Ι. Μπάσδρα και ΣΙΑ Ο.Ε., Αλεξανδρούπολη.
- Cosgrove DJ. 1993. How do plant cell walls extend? *Plant Physiology* 102(1): 1-6.
- Cosgrove DJ. 1997. Relaxation in a high-stress environment: the molecular bases of extensible cell walls and cell enlargement. *The Plant Cell* 9(7): 1031-1041.
- Cosgrove DJ. 2005. Growth of the plant cell wall. *Nature Reviews Molecular Cell Biology* 6(11): 850-861.
- Crosti R, Ladd PG, Dixon KW, Piotto B. 2006. Post-fire germination: The effect of smoke on seeds of selected species from the central Mediterranean basin. *Forest Ecology and Management* 221(1): 306-312.
- Dafni A, Eisikowitch D, Ivri Y. 1987. Nectar flow and pollinators' efficiency in two co-occurring species of *Capparis* (Capparaceae) in Israel. *Plant Systematics and Evolution* 157(3-4): 181-186.
- Dainty J. 1976. Water relations of plant cells. In: *Transport in Plants II*, Lüttge U (ed.), 12-35. Springer Berlin Heidelberg.
- Díaz-Lifante Z. 1992. Estudio taxonómico del género *Asphodelus* L. en el Mediterráneo occidental. PhD thesis. Facultad de Biología, Universidad de Sevilla.
- Díaz-Lifante Z. 1993. Observaciones sobre el comportamiento en la germinación de las semillas de *Asphodelus* L. (Asphodelaceae). *Lagascalia* 17(2): 329-352.
- Díaz-Lifante Z. 1996. Pollen morphology of *Asphodelus* L. (Asphodelaceae): taxonomic and phylogenetic inferences at the infrageneric level, *Grana* 35(1): 24-32.
- Díaz-Lifante ZD, Valdés B. 1994. Lectotypification of *Asphodelus ramosus* (Asphodelaceae), a misunderstood Linnaean name. *Taxon* 43(2): 247-251.
- Dimopoulos P, Raus T, Bergmeier E, Constantinidis T, Iatrou G, Kokkini S, Strid A, Tzanoudakis D. 2013. *Vascular plants of Greece: an annotated checklist*. Botanic Garden and Botanical Museum Berlin-Dahlem. Athens: Hellenic Botanical Society.
- Di Sapio OA, Gattuso MA, Prado DE. 2001. Structure and development of the axillary complex and extrafloral nectaries in *Capparis retusa* Griseb. *Plant Biology* 3(6): 598-606.

- Dyer AG, Whitney HM, Arnold SE, Glover BJ, Chittka L. 2006. Behavioural ecology: Bees associate warmth with floral colour. *Nature* 442(7102): 525-525.
- Dyer AG, Whitney HM, Arnold SE, Glover BJ, Chittka L. 2007. Mutations perturbing petal cell shape and anthocyanin synthesis influence bumblebee perception of *Antirrhinum majus* flower colour. *Arthropod-Plant Interactions* 1(1): 45-55.
- Eisikowitch D, Ivri Y, Dafni A. 1986. Reward partitioning in *Capparis* spp. along ecological gradient. *Oecologia* 71(1): 47-50.
- Endress PK. 1992. Evolution and floral diversity: the phylogenetic surroundings of *Arabidopsis* and *Antirrhinum*. *International Journal of Plant Sciences* 153(3): S106-S122.
- Estabrook, GF, Winsor JA, Stephenson AG, Howe HF. 1982. When are two phenological patterns different? *Botanical Gazette* 143(3): 374-378.
- Faegri K, van der Pijl L. 2013. *Principles of pollination ecology*. Elsevier, Philadelphia.
- Fahn A. 1982. *Plant anatomy*. Pergamon Press, Oxford.
- Farré-Armengol G, Filella I, Llusà J, Niinemets Ü, Peñuelas J. 2014. Changes in floral bouquets from compound - specific responses to increasing temperatures. *Global Change Biology* 20(12): 3660-3669.
- Farzad M, Griesbach R, Weiss MR. 2002. Floral color change in *Viola cornuta* L. (Violaceae): a model system to study regulation of anthocyanin production. *Plant Science* 162(2): 225-231.
- Fausto JA Jr, Eckhart VM, Geber MA. 2001. Reproductive assurance and the evolutionary ecology of self-pollination in *Clarkia xantiana* (Onagraceae). *American Journal of Botany* 88(10): 1794-1800.
- Feng L, Li S, Li Y, Li H, Zhang L, Zhai J, Song Y, Liu B, Jiang L, Zhu D. 2002. Super-hydrophobic surfaces: from natural to artificial. *Advanced Materials* 14(24): 1857-1860.
- Feng L, Zhang Y, Cao Y, Ye X, Jiang L. 2011. The effect of surface microstructures and surface compositions on the wettabilities of flower petals. *Soft Matter* 7(6): 2977-2980.
- Feng L, Zhang Y, Li M, Zhang Y, Shen W, Jiang L. 2010. The structural color of red rose petals and their duplicates. *Langmuir* 26(18): 14885-14888.
- Feng L, Zhang Y, Xi J, Zhu Y, Wang N, Xia F, Jiang L. 2008. Petal effect: a superhydrophobic state with high adhesive force. *Langmuir* 24(8): 4114-4119.
- Fernandes SN, Geng, Y, Vignolini S, Glover BJ, Trindade AC, Canejo JP, Almeida PL, Brogueira P, Godinho MH. 2013. Structural color and iridescence in transparent sheared cellulosic films. *Macromolecular Chemistry and Physics* 214(1): 25-32.
- Fici S. 2001. Intraspecific variation and evolutionary trends in *Capparis spinosa* L. (Capparaceae). *Plant Systematics and Evolution* 228(3-4): 123-141.
- Fici S. 2004. Micromorphological observations on leaf and pollen of *Capparis* L. sect. *Capparis* (Capparaceae). *Plant Biosystems* 138(2): 125-134.
- Foster JJ, Sharkey CR, Gaworska AV, Roberts NW, Whitney HM, Partridge JC. 2014. Bumblebees learn polarization patterns. *Current Biology* 24(12): 1415-1420.
- Gadgoli C, Mishra SH. 1999. Antihepatotoxic activity of p-methoxybenzoic acid from *Capparis spinosa*. *Journal of Ethnopharmacology* 66(2): 187-190.
- Gaisterer S, Musso M, Asenbaum A, Fürnkranz D. 1999. Reflectance measurements of glossy petals of *Ranunculus lingua* (Ranunculaceae) and of non-glossy petals of *Heliopsis helianthoides* (Asteraceae). *Plant Biology* 1(6): 670-678.

- Galen C. 1999. Why do flowers vary? The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations. *Bioscience* 49(8): 631-640.
- Galen C, Dawson IE, Stanton ML. 1993. Carpels as leaves: meeting the carbon cost of reproduction in an alpine buttercup. *Oecologia* 95(2): 187-193.
- Gao S, Li Z, Jiang K, Zeng H, Li L, Fang X, Jia X, Chen Y. 2011. Biomolecule-assisted in situ route toward 3D superhydrophilic Ag/CuO micro/nanostructures with excellent artificial sunlight self-cleaning performance. *Journal of Materials Chemistry* 21(20): 7281-7288.
- Garcia JE, Girard MB, Kasumovic M, Petersen P, Wilksch PA, Dyer AG. 2015. Differentiating biological colours with few and many sensors: Spectral reconstruction with RGB and hyperspectral cameras. *PLoS ONE* 10(5): e0125817.
- Garcia JE, Greentree AD, Shrestha M, Dorin A, Dyer AG. 2014. Flower colours through the lens: Quantitative measurement with visible and ultraviolet digital photography. *PLoS ONE* 9(5): e96646.
- Gates DM, Keegan HJ, Schleter JC, Weidner VR. 1965. Spectral properties of plants. *Applied Optics* 4(1): 11-20.
- Gausman HW, Allen WA. 1973. Optical parameters of leaves of 30 plant species. *Plant Physiology* 52(1): 57-62.
- Ghiradella H. 1991. Light and color on the wing: structural colors in butterflies and moths. *Applied Optics* 30(24): 3492-3500.
- Ghoneim MM, Elokely KM, Atef AEH, Mohammad AEI, Jacob M, Radwan MM, Doerksen RJ, Cutler SJ, Ross SA. 2014. Asphodossides A-E, anti-MRSA metabolites from *Asphodelus microcarpus*. *Phytochemistry* 105: 79-84.
- Gkikas D, Argiropoulos A, Rhizopoulou S. 2015. Epidermal focusing of light and modelling of reflectance in floral-petals with conically shaped epidermal cells. *Flora* 212: 38-45.
- Glover BJ. 2007. *Understanding flowers and flowering*. An Integrated Approach. Oxford University Press, Oxford.
- Glover BJ, Whitney HM. 2010. Structural colour and iridescence in plants: the poorly studied relations of pigment colour. *Annals of Botany* 105(4): 505-511.
- Gonnet JF. 1995. A colorimetric look at the RHS chart-perspectives for an instrumental determination of colour codes. *Journal of Horticultural Science* 70(2): 191-206.
- Gorb EV, Gorb SN. 2011. The effect of surface anisotropy in the slippery zone of *Nepenthes alata* pitchers on beetle attachment. *Beilstein Journal of Nanotechnology* 2(1): 302-310.
- Gorton HL, Brodersen CR, Williams WE, Vogelmann TC. 2010. Measurement of the optical properties of leaves under diffuse light. *Photochemistry and Photobiology* 86(5): 1076-1083.
- Gorton HL, Vogelmann TC. 1996. Effects of epidermal cell shape and pigmentation on optical properties of *Antirrhinum* petals at visible and ultraviolet wavelengths. *Plant Physiology* 112(3): 879-888.
- Gräff A, Moser G, Heiselmayer P. 2014. Is light interception of understorey species facilitated by light reflection from plant neighbours? *Plant Ecology & Diversity* 8(1): 1-12.
- Grant L. 1987. Diffuse and specular characteristics of leaf reflectance. *Remote Sensing of Environment* 22(2): 309-322.
- Grant RH, Heisler GM, Gao W, Jenks M. 2003. Ultraviolet leaf reflectance of common urban trees and the prediction of reflectance from leaf surface characteristics. *Agricultural and Forest Meteorology* 120(1): 127-139.

- Griesbach RJ, Austin S. 2005. Comparison of the Munsell and Royal Horticultural Society's color charts in describing flower color. *Taxon* 54(3): 771-773.
- Guan H, Han Z, Cao H, Niu S, Qian Z, Ye J, Ren L. 2015. Characterization of multi-scale morphology and superhydrophobicity of water Bamboo leaves and biomimetic polydimethylsiloxane (PDMS) replicas. *Journal of Bionic Engineering* 12(4): 624-633.
- Gull T, Anwar F, Sultana B, Alcayde MAC, Nouman W. 2015. *Capparis* species: A potential source of bioactives and high-value components: A review. *Industrial Crops and Products* 67: 81-96.
- Hall JC, Sytsma KJ, Iltis HH. 2002. Phylogeny of Capparaceae and Brassicaceae based on chloroplast sequence data. *American Journal of Botany* 89(11): 1826-1842.
- Hansen WR, Autumn K. 2005. Evidence for self-cleaning in gecko setae. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102(2): 385-389.
- Harborne JB, Williams CA. 1994. Recent advances in the chemosystematics of the monocotyledons. *Phytochemistry* 37(1): 3-18.
- Heeso N, Liew SF, Saranathan V, Mochrie SGJ, Prum RO, Dufresne ER, Cao H. 2010. How non iridescent colours are generated by quasi-ordered structures of bird feathers. *Advanced Materials* 22(26-27): 2871-2880.
- Heneidy SZ, Bidak, LM. 2004. Potential uses of plant species of the coastal Mediterranean region, Egypt. *Pakistan Journal of Biological Sciences* 7(6): 1010-1023.
- Herring PJ. 1994. Reflective systems in aquatic animals. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 109(3): 513-546.
- Holmes MG, Keiller DR. 2002. Effects of pubescence and waxes on the reflectance of leaves in the ultraviolet and photosynthetic wavebands: a comparison of a range of species. *Plant, Cell & Environment* 25(1): 85-93.
- Horcas I, Fernández R, Gomez-Rodriguez JM, Colchero J, Gómez-Herrero J, Baro AM. 2007. WSXM: a software for scanning probe microscopy and a tool for nanotechnology. *Review of Scientific Instruments* 78(1): 013705.
- Horth L, Campbell L, Bray R. 2014. Wild bees preferentially visit *Rudbeckia* flower heads with exaggerated ultraviolet absorbing floral guides. *Biology Open* 3(3): 221-230.
- Horváth G, Gál J, Labhart T, Wehner R. 2002. Does reflection polarization by plants influence colour perception in insects? Polarimetric measurements applied to a polarization-sensitive model retina of *Papilio* butterflies. *Journal of Experimental Biology* 205(21): 3281-3298.
- Howell KB. 2001. *Principles of Fourier analysis*. CRC Press, New York.
- Hsu CP, Lin YM, Chen PY. 2015. Hierarchical structure and multifunctional surface properties of carnivorous pitcher plants *Nepenthes*. *JOM* 67(4): 744-753.
- Huang HC, Zacharia NS. 2015. Layer-by-layer rose petal mimic surface with oleophilicity and underwater oleophobicity. *Langmuir* 31(2): 714-720.
- Hunter RS, Harold RW. 1987. Interactions of objects with light. In: *The Measurement of Appearance*. Hunter R, Harold R (eds), 29-41. John Wiley & Sons, New York.
- Inocencio C, Alcaraz F, Calderón F, Obón C, Rivera D. 2002. The use of floral characters in *Capparis* sect. *Capparis* to determine the botanical and geographical origin of capers. *European Food Research and Technology* 214(4): 335-339.
- Ioannidi E, Alexandres N, Rhizopoulou S. 2001. Ephemeral anthesis in *Capparis spinosa* L. *American Society of Plant Biologists*: <http://abstracts.aspb.org/pb2001/public/P56/1054.html>

- Ito F, Komatsubara S, Shigezawa N, Morikawa H, Murakami Y, Yoshino K, Yamanaka S. 2015. Mechanics of water collection in plants via morphology change of conical hairs. *Applied Physics Letters* 106(13): 133701.
- Jacobs M. 1960. Capparidaceae. *Flora Malesiana-Series 1, Spermatophyta* 6(1): 61-105.
- Jacobs M. 1965. The genus *Capparis* (Capparaceae) from the Indus to the Pacific. *Blumea-Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants* 12(3): 385-541.
- Jacquemoud S, Ustin SL. 2001. Leaf optical properties: A state of the art. In: Proceedings of the 8th International Symposium Physical Measurements & Signatures in Remote Sensing, Aussois (France), CNES, 223-232.
- Jacquemoud S, Ustin LS. 2008. Modeling leaf optical properties. *Photobiological Sciences Online*.
- Jalas J. 1988. *Atlas Florae Europaeae: distribution of vascular plants in Europe* (Vol. 3). Cambridge University Press, Cambridge.
- Jarvis CE, Barrie R, Allan DM, Reveal JL. 1993. A list of Linnaean generic names and their types. Koeltz, Königstein.
- Jeffree CE. 2006. The fine structure of the plant cuticle. In: *Biology of the Plant Cuticle*, Riederer M, Müller C (eds), 11-125. Blackwell, Oxford.
- Jetter R, Kunst L, Samuels AL. 2006. Composition of plant cuticular waxes. In: *Biology of the Plant Cuticle*, Riederer M, Müller C (eds), 145-181. Blackwell, Oxford.
- Jiang HE, Li X, Ferguson DK, Wang YF, Liu CJ, Li CS. 2007. The discovery of *Capparis spinosa* L.(Capparidaceae) in the Yanghai Tombs (2800 years bp), NW China, and its medicinal implications. *Journal of Ethnopharmacology* 113(3): 409-420.
- Kamperman M, Kroner E, del Campo A, McMeeking RM, Arzt E. 2010. Functional adhesive surfaces with “gecko” effect: The concept of contact splitting. *Advanced Engineering Materials* 12(5): 335-348.
- Kato S, Yamada K, Nishide T. 2015. Water harvesting capability of petal-effect hafnia films and hydrophilic-hydrophobic patterned films. *Journal of the Ceramic Society of Japan* 123(1434): 73-78.
- Kay QON, Daoud HS, Stirton CH. 1981. Pigment distribution, light reflection and cell structure in petals. *Botanical Journal of the Linnean Society* 83(1): 57-83.
- Kevan P, Giurfa M, Chittka L. 1996. Why are there so many and so few white flowers? *Trends in Plant Science* 1(8): 280-284.
- Kevan PG, Lane MA. 1985. Flower petal microtexture is a tactile cue for bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 82(14): 4750-4752.
- Kinoshita S, Yoshioka S. 2005. Structural colors in nature: the role of regularity and irregularity in the structure. *ChemPhysChem* 6(8): 1442-1459.
- Kinoshita S, Yoshioka S, Kawagoe K. 2002. Mechanisms of structural color in the *Morpho* butterfly: cooperation of regularity and irregularity in an iridescent scale. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269(1499): 1417-1421.
- Kinoshita S, Yoshioka S, Miyazaki J. 2008. Physics of structural colors. *Reports on Progress in Physics*, doi:10.1088/0034-4885/71/7/076401.
- Koch K, Bennemann M, Bohn HF, Albach DC, Barthlott W. 2013. Surface microstructures of daisy florets (Asteraceae) and characterization of their anisotropic wetting. *Bioinspiration & Biomimetics* 8(3): 036005.
- Koch K, Bhushan B, Barthlott W. 2008. Diversity of structure, morphology and wetting of plant surfaces. *Soft Matter* 4(10): 1943-1963.

- Koch K, Bohn HF, Barthlott W. 2009. Hierarchically sculptured plant surfaces and superhydrophobicity. *Langmuir* 25(24): 14116-14120.
- Koch K, Neinhuis C, Ensikat HJ, Barthlott W. 2004. Self assembly of epicuticular waxes on living plant surfaces imaged by atomic force microscopy (AFM). *Journal of Experimental Botany* 55(397): 711-718.
- Kolattukudy PE. 2001. Polyesters in higher plants. In: *Biopolyesters*, Babel W, Steinbüchel A (eds), 1-49. Springer Berlin Heidelberg.
- Kolle M. 2011. Structural colours in nature. In: *Photonic Structures Inspired by Nature*, Kolle M (ed), 29-56. Springer Berlin Heidelberg.
- Kolle M, Lethbridge A, Kreysing M, Baumberg JJ, Aizenberg J, Vukusic P. 2013. Bio-inspired band-gap tunable elastic optical multilayer fibers. *Advanced Materials* 25(15): 2239-2245.
- Kolyva F, Stratakis E, Rhizopoulou S, Chimona C, Fotakis C. 2012. Leaf surface characteristics and wetting in *Ceratonia siliqua* L. *Flora* 207(8): 551-556.
- Konoplyova A, Petropoulou Y, Yiotis C, Psaras GK, Manetas Y. 2008. The fine structure and photosynthetic cost of structural leaf variegation. *Flora* 203(8): 653-662.
- van der Kooij CJ, Wilts BD, Leertouwer HL, Staal M, Elzenga JTM, Stavenga DG. 2014. Iridescent flowers? Contribution of surface structures to optical signaling. *New Phytologist* 203(2): 667-673.
- Koski MH, Ashman TL. 2015. Floral pigmentation patterns provide an example of Gloger's rule in plants. *Nature Plants* 1(1), doi:10.1038/nplants.2014.7.
- Kourounioti RLA, Band LR, Fozard JA, Hampstead A, Lovrics A, Moyroud E, Vignolini S, King JR, Jensen OE, Glover BJ. 2013. Buckling as an origin of ordered cuticular patterns in flower petals. *Journal of The Royal Society Interface* 10(80): 20120847.
- Kumar R, Silva L. 1973. Light ray tracing through a leaf cross section. *Applied Optics* 12(12): 2950-2954.
- Lee DW. Iridescent blue plants. 1997. *American Scientist* 85(1): 56-63.
- Lee D. 2007. *Nature's palette, the science of plant color*, Lee D (ed). The University of Chicago Press, Chicago.
- Lee D. 2009. Plant tissue optics: micro- and nano-structures. *Bioinspiration & Biomimetics*, 740104, *Proceedings SPIE* 7401, doi:10.1117/12.826085.
- Lee S-M, Üpping J, Bielawny A, Knez M. 2011. Structure-based color of natural petals discriminated by polymer replication. *Applied Materials & Interfaces* 3(1): 30-34.
- Leonti M, Casu L, Sanna F, Bonsignore M. 2009. A comparison of medicinal plant use in Sardinia and Sicily-De Materia Medica revisited? *Journal of Ethnopharmacology* 121(2): 255-267.
- Levizou E, Drilias P, Kyparissis, A. 2004. Exceptional photosynthetic performance of *Capparis spinosa* L. under adverse conditions of Mediterranean summer. *Photosynthetica* 42(2): 229-235.
- Levizou E, Drilias P, Psaras GK, Manetas Y. 2005. Nondestructive assessment of leaf chemistry and physiology through spectral reflectance measurements may be misleading when changes in trichome density co-occur. *New Phytologist* 165(2): 463-472.
- Li-Beisson Y, Pollard M, Sauveplane V, Pinot F, Ohlrogge J, Beisson F. 2009. Nanoridges that characterize the surface morphology of flowers require the synthesis of cutin polyester. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(51): 22008-22013.

- Lichtenthaler HK. 1987. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology* 148(34): 350-382.
- Lichtenthaler HK, Buschmann C. 2001. Chlorophylls and carotenoids: Measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy. *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*, doi: 10.1002/0471142913.faf0403s01.
- Linnaeus C. 1753. *Species Plantarum*. Laurentii Salvii, Holmiae.
- Li W, Amirfazli A. 2008. Hierarchical structures for natural superhydrophobic surfaces. *Soft Matter* 4(3): 462-466.
- Li Vigni I, Melati MR. 1999. Examples of seed dispersal by entomochory. *Acta Botanica Gallica* 146(2): 145-156.
- Liu T, Sun W, Sun X, Ai H. 2010. Thermodynamic analysis of the effect of the hierarchical architecture of a superhydrophobic surface on a condensed drop state. *Langmuir* 26(18): 14835-14841.
- Liu Y, Tang J, Wang R, Lu H, Li L, Kong Y, Qi K, Xin JH. 2007. Artificial lotus leaf structures from assembling carbon nanotubes and their applications in hydrophobic textiles. *Journal of Materials Chemistry* 17(11): 1071-1078.
- López ML. 2010. El complejo *Asphodelus fistulosus*-*A. ayardi* (*Asphodelaceae*) en el Valle medio del Ebro. *Flora Montiberica* 45: 21-41.
- Lopez M, Rubio R, Martín S, Croxford B, Jackson R. 2015. Active materials for adaptive architectural envelopes based on plant adaptation principles. *Journal of Facade Design and Engineering* 3(1): 27-38.
- Lunau K. 1992. A new interpretation of flower guide colouration: absorption of ultraviolet light enhances colour saturation. *Plant Systematics and Evolution* 183(1-2): 51-65.
- Lysenko D, Varduny T. 2013. Anthocyanin-dependent anoxygenic photosynthesis in coloured flower petals. *Scientific Reports*, doi:10.1038/srep03373.
- Mabberley DJ. 1997. *The plant-book: A portable dictionary of the higher plants*. Cambridge University Press, Cambridge.
- MacAdam DL. 2013. *Color measurement: theme and variations*, 56-85, Springer Verlag Berlin Heidelberg.
- Magkiriadou S. 2014. Structural color from colloidal glasses. PhD thesis, Harvard University.
- Matthaus B, Özcan M. 2002. Glucosinolate composition of young shoots and flower buds of capers (*Capparis* species) growing wild in Turkey. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 50(25): 7323-7325.
- McClendon JH. 1984. The micro-optics of leaves. I. Patterns of reflection from the epidermis. *American Journal of Botany* 71(10): 1391-1397.
- McHale G, Shirtcliffe NJ, Newton MI. 2004. Contact-angle hysteresis on super-hydrophobic surfaces. *Langmuir* 20(23): 10146-10149.
- McLaren K. 1976. XIII-The development of the CIE 1976 (L^* a^* b^*) uniform colour space and colour-difference formula. *Journal of the Society of Dyers and Colourists* 92(9): 338-341.
- McPhedran RC, Parker AR. 2015. Biomimetics: Lessons on optics from nature's school. *Physics Today* 68(6): 32-37.
- Mei H, Luo D, Guo P, Song C, Liu C, Zheng Y, Jiang L. 2011. Multi-level micro-/nanostructures of butterfly wings adapt at low temperature to water repellency. *Soft Matter* 7(22): 10569-10573.

- Meyers MA, Chen PY, Lin AYM, Seki Y. 2008. Biological materials: structure and mechanical properties. *Progress in Materials Science* 53(1): 1-206.
- Mouradov A, Cremer F, Coupland G. 2002. Control of flowering time interacting pathways as a basis for diversity. *The Plant Cell* 14(1): S111-S130.
- Mu J, Peng Y, Xi X, Wu X, Li G, Niklas KJ, Sun S. 2015. Artificial asymmetric warming reduces nectar yield in a Tibetan alpine species of Asteraceae. *Annals of Botany* 116(6): 899-906.
- Müller GL, Drincovich MF, Andreo CS, Lara MV. 2010. Role of photosynthesis and analysis of key enzymes involved in primary metabolism throughout the lifespan of the tobacco flower. *Journal of Experimental Botany* 61(13): 3675-3688.
- Mustafa N, Ya'acob N, Latif ZA. 2014. A review on quantification of tree leaf pigment using wavelet analysis and remote sensing. In: *Control and System Graduate Research Colloquium (ICSGRC), IEEE 5th*, 158-163. IEEE.
- Narducci A. 1957. Osservazioni sulla morfologia, anatomia e ciclo di sviluppo di *Asphodelus ramosus* L. var. *aestivus* Brot. *Giornale Botanico Italiano* 64(3): 319-346.
- Nath U, Crawford BC, Carpenter R, Coen E. 2003. Genetic control of surface curvature. *Science* 299(5611): 1404-1407.
- Newton I. 1704. *Opticks, or, a treatise of the reflections, refractions, inflections & colours of light*. Courier Corporation, Dover (1979).
- Nicolaï BM, Beullens K, Bobelyn E, Peirs A, Saeys W, Theron KI, Lammertyn J. 2007. Nondestructive measurement of fruit and vegetable quality by means of NIR spectroscopy: A review. *Postharvest Biology and Technology* 46(2): 99-118.
- Nobel PS. 1977. Water relations of flowering *Agave deserti*. *Botanical Gazette* 138(1): 1-6.
- Noda K I, Glover BJ, Linstead P, Martin C. 1994. Flower colour intensity depends on specialized cell shape controlled by a Myb-related transcription factor. *Nature* 369(6482): 661-664.
- Ollinger SV. 2011. Sources of variability in canopy reflectance and the convergent properties of plants. *New Phytologist* 189(2): 375-394.
- Oppenheimer HR. 1960. Adaptation to drought: xerophytism. *Plant-water relationships in arid and semi-arid conditions. Reviews of Research. UNESCO: Arid Zone Research* 15: 105-138.
- Orphanos PI. 1983. Germination of caper (*Capparis spinosa* L.) seeds. *The Journal of Horticultural Science* 58: 267-270.
- Panikashvili D, Shi JX, Schreiber L, Aharoni A. 2011. The Arabidopsis ABCG13 transporter is required for flower cuticle secretion and patterning of the petal epidermis. *New Phytologist* 190(1): 113-124.
- Pantis J, Margaris N. 1988. Can systems dominated by asphodels be considered as semi-deserts? *International Journal of Biometeorology* 32(2): 87-91.
- Pantis J, Sgardelis S, Stamou G. 1994. *Asphodelus aestivus*, an example of synchronization with the climate periodicity. *International Journal of Biometeorology* 38(1): 28-32.
- Pantis JD, Stamou GP. 1991. Spatial distribution and density dependent growth and flowering of *Asphodelus aestivus* Brot. *Vegetatio* 97(1): 89-96.
- Parker AR, Townley HE. 2007. Biomimetics of photonic nanostructures. *Nature Nanotechnology* 2(6): 347-353.
- Peksel A, Kiymaz NA, Imamoglu S. 2012. Evaluation of antioxidant and antifungal potential of *Asphodelus aestivus* Brot. growing in Turkey. *Journal of Medicinal Plants Research* 6(2): 253-265.

- Pereira PMM, Monteiro GA, Prazeres DMF. 2015. General aspects of biomimetic materials. In: *Biotechnologies and Biomimetics for Civil Engineering*, Pacheco Torgal F, Labrincha JA, Diamanti MV, Yu CP, Lee HK (eds), 57-79. Springer International Publishing.
- Petanidou T, Kallimanis AS, Tzanopoulos J, Sgardelis SP, Pantis JD. 2008. Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. *Ecology Letters* 11(6): 564-575.
- Petanidou T, Van Laere AJ, Smets E. 1996. Change in floral nectar components from fresh to senescent flowers of *Capparis spinosa* (Capparidaceae), a nocturnally flowering Mediterranean shrub. *Plant Systematics and Evolution* 199(1-2): 79-92.
- Pfündel EE, Agati G, Cerovic GZ. 2006. Optical properties of plant surfaces. In: *Biology of the plant cuticle*, Riederer M, Müller C (eds), 216-239. Blackwell Publishers Ltd, Oxford.
- Polycarpou P. 2009. Bioethanol production from *Asphodelus aestivus*. *Renewable Energy* 34(12): 2525-2527.
- Polymeni R, Spanakis E, Argiropoulos A, Rhizopoulou S. 2010. Aspects on the relief of living surfaces using atomic force microscopy allow “art” to imitate nature. *Integrative Zoology* 5(3): 218-225.
- Poppinga S, Koch K, Bohn HF, Barthlott W. 2010. Comparative and functional morphology of hierarchically structured anti-adhesive surfaces in carnivorous plants and kettle trap flowers. *Functional Plant Biology* 37(10): 952-961.
- Psaras GK, Sofroniou I. 1999. Wood anatomy of *Capparis spinosa* from an ecological perspective. *IAWA Journal* 20(4): 419-429.
- Quéré D. 2002. Rough ideas on wetting. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications* 313(1): 32-46.
- Raguso RA. 2001. Floral scent, olfaction, and scent-driven foraging behavior. In: *Cognitive ecology of pollination*, Chittka L, Thomson JD (eds), 83-105, Cambridge University Press, Cambridge.
- Ramana MV. 2014. Synthesis and characterization of silver nanoparticles from *Ocimum basilicum* L. var. *thyrsiflorum*. *European Journal of Academic Essays* 1(5): 5-9.
- Raven JA, Griffiths H. 2015. Photosynthesis in reproductive structures: costs and benefits. *Journal of Experimental Botany* 66(7): 1699-1705.
- Raven P, Evert RF, Eichhorn SE. 2014. *Βιολογία των φυτών*. Εκδόσεις Utopia, Αθήνα.
- Reale L, Porceddu A, Lanfalone L, Moretti C, Zenoni S, Pezzotti M, Romano B, Ferranti F. 2002. Patterns of cell division and expansion in developing petals of *Petunia hybrida*. *Sexual Plant Reproduction* 15(3): 123-132.
- Rhizopoulou S. 1990. Physiological responses of *Capparis spinosa* L. to drought. *Journal of Plant Physiology* 136(3): 341-348.
- Rhizopoulou S, Argiropoulos A, Spanakis E, Gikas D, Alexandredes N, Koukos D, Anglos D. 2008. Visual perception of colourful petals reminds us of classical fragments. *Nature Precedings*: hdl:10101/npre.2008.1523.1.
- Rhizopoulou S, Heberlein K, Kassianou A. 1997. Field water relations of *Capparis spinosa* L. *Journal of Arid Environments* 36(2): 237-248.
- Rhizopoulou S, Ioannidi E, Alexandredes N, Argiropoulos A. 2006. A study on functional and structural traits of the nocturnal flowers of *Capparis spinosa* L. *Journal of Arid Environments* 66(4): 635-647.

- Rhizopoulou S, Kapolas G. 2015. *In situ* study of deep roots of *Capparis spinosa* L. during the dry season: Evidence from a natural “rhizotron” in the ancient catacombs of Milos Island (Greece). *Journal of Arid Environments* 119: 27-30.
- Rhizopoulou S, Pantazi H. 2015. Constraints on floral water status of successively blossoming Mediterranean plants under natural conditions. *Acta Botanica Gallica* 162(1): 97-102.
- Rhizopoulou S, Pantis J, Triantafylli E and Vokou D. 1997. Ecophysiological adaptations of *Asphodelus aestivus* to Mediterranean climate periodicity: water relations and energetic status. *Ecography* 20(6): 626-633.
- Rhizopoulou S, Psaras GK. 2003. Development and structure of drought-tolerant leaves of the Mediterranean shrub *Capparis spinosa* L. *Annals of Botany* 92(3): 377-383.
- Rhizopoulou S, Spanakis E, Argiropoulos A. 2015. Study of petal topography of *Lysimachia arvensis* grown under natural conditions. *Acta Botanica Gallica* 162(4): 355-364.
- Richter H. 1997. Water relations of plants in the field: some comments on the measurement of selected parameters. *Journal of Experimental Botany* 48(1): 1-7.
- Richtmyer FK. 1923. The reflection of ultraviolet by flowers. *Journal of the Optical Society of America* 7(2): 151-168.
- Riederer M. 2006. Introduction: biology of the plant cuticle. In: *Biology of the Plant Cuticle*, Riederer M, Müller C (eds), 1-8. Blackwell, Oxford.
- Riederer M, Schreiber L. 2001. Protecting against water loss: analysis of the barrier properties of plant cuticles. *Journal of Experimental Botany* 52(363): 2023-2032.
- Rijkema AS, Vandenbussche M, Koes R, Heijmans K, Gerats T. 2010. Variations on a theme: changes in the floral ABCs in angiosperms. *Seminars in Cell and Developmental Biology* 21(1): 100-107.
- Rivera D, Inocencio C, Obon C, Carreno E, Reales A, Alcaraz F. 2002. Archaeobotany of capers (*Capparis*) (Capparaceae). *Vegetation History and Archaeobotany* 11(4): 295-314.
- Rolland-Lagan AG, Bangham JA, Coen E. 2003. Growth dynamics underlying petal shape and asymmetry. *Nature* 422(6928): 161-163.
- Ronse Decraene LP, Smets EF. 1997. Evidence for carpel multiplications in the Capparaceae. *Belgian Journal of Botany* 130(1): 59-67.
- Rozema J, van de Staaij J, Björn LO, Caldwell M. 1997. UV-B as an environmental factor in plant life: stress and regulation. *Trends in Ecology & Evolution* 12(1): 22-28.
- Saadaoui E, Gómez JJM, Cervantes E. 2013. Intraspecific variability of seed morphology in *Capparis spinosa* L. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica* 55(2): 99-106.
- Sabatini DD, Bensch K, Barnett RJ. 1963. Cytochemistry and electron microscopy. The preservation of cellular ultrastructure and enzymatic activity by aldehyde fixation. *The Journal of Cell Biology* 17(1): 19-58.
- Sablowski R. 2015. Control of patterning, growth, and differentiation by floral organ identity genes. *Journal of Experimental Botany*, doi: 10.1093/jxb/eru514.
- Sakcali MS, Bahadir H, Ozturk M. 2008. Ecophysiology of *Capparis spinosa* L.: a plant suitable for combating desertification. *Pakistan Journal of Botany* 40(4): 1481-1486.
- Samaha MA, Tafreshi HV, Gad-el-Hak M. 2012. Superhydrophobic surfaces: From the lotus leaf to the submarine. *Comptes Rendus Mécanique* 340(1): 18-34.
- Sawidis T, Kalyva S, Delivopoulos S. 2005. The root-tuber anatomy of *Asphodelus aestivus*. *Flora* 200(4): 332-338.
- Sawidis T, Weryszko-Chmielewska E, Anastasiou V, Bosabalidis AM. 2008. The secretory glands of *Asphodelus aestivus* flower. *Biologia* 63(6): 1118-1123.

- Scheiner R, Kuritz-Kaiser A, Menzel R, Erber J. 2005. Sensory responsiveness and the effects of equal subjective rewards on tactile learning and memory of honeybees. *Learning and Memory* 12(6): 626-635.
- Shi F, Niu J, Liu J, Liu F, Wang Z, Feng XQ, Zhang X. 2007. Towards understanding why a superhydrophobic coating is needed by water striders. *Advanced Materials* 19(17): 2257-2261.
- Schreiber L. 2006. Characterisation of polar paths of transport in plant cuticles. In: *Biology of the plant cuticle*, Riederer M, Müller C (eds), 280-291. Blackwell, Oxford.
- Schuster A, Noy-Meir I, Heyn C, Dafni A. 1993. Pollination-dependent female reproductive success in a self-compatible outcrosser, *Asphodelus aestivus* Brot. *New Phytologist* 123(1): 165-174.
- Selcen Sakar F, Arslan H, Kırmızı S, Güleriyüz G. 2010. Nitrate reductase activity (NRA) in *Asphodelus aestivus* Brot. (Liliaceae): distribution among organs, seasonal variation and differences among populations. *Flora* 205(8): 527-531.
- Sharaf M, El-Ansari MA, Saleh NAM. 2000. Quercetin triglycoside from *Capparis*. *Fitoterapia* 71(1): 46-49.
- Sieber P, Schorderet M, Ryser U, Buchala A, Kolattukudy P, Métraux JP, Nawrath C. 2000. Transgenic *Arabidopsis* plants expressing a fungal cutinase show alterations in the structure and properties of the cuticle and postgenital organ fusions. *The Plant Cell* 12(5): 721-737.
- Silberglied RE. 1979. Communication in the ultraviolet. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 373-398.
- Simpson N. 2011. Colour and contemporary digital botanical illustration. *Optics & Laser Technology* 43(2): 330-336.
- Skaltsa H, Verykokidou E, Harvala C, Karabourniotis G, Manetas Y. 1994. UV-B protective potential and flavonoid content of leaf hairs of *Quercus ilex*. *Phytochemistry* 37(4): 987-990.
- Slaton MR, Hunt ER, Smith WK. 2001. Estimating near-infrared leaf reflectance from leaf structural characteristics. *American Journal of Botany* 88(2): 278-284.
- Smirnova A, Leide J, Riederer M. 2013. Deficiency in a very-long-chain fatty acid β -ketoacyl-coenzyme A synthase of tomato impairs microgametogenesis and causes floral organ fusion. *Plant Physiology* 161(1): 196-209.
- Sonohat G, Sinoquet H, Varlet-Grancher C, Rakocevic M, Jacquet A, Simon JC, Adam B. 2002. Leaf dispersion and light partitioning in three-dimensionally digitized tall fescue-white clover mixtures. *Plant, Cell & Environment* 25(4): 529-538.
- Soyler D, Khawar, KM. 2007. Seed germination of caper (*Capparis ovata* var. *herbacea*) using α naphthalene acetic acid and gibberellic acid. *International Journal of Agricultural and Biological Engineering* 9(1): 35-37.
- Sozzi GO, Chiesa A. 1995. Improvement of caper (*Capparis spinosa* L.) seed germination by breaking seed coat-induced dormancy. *Scientia Horticulturae* 62(4): 255-261.
- Spaethe J, Briscoe AD. 2005. Molecular characterization and expression of the UV opsin in bumblebees: three ommatidial subtypes in the retina and a new photoreceptor organ in the lamina. *Journal of Experimental Biology* 208(12): 2347-2361.
- Spaethe J, Tautz J, Chittka L. 2001. Visual constraints in foraging bumblebees: flower size and color affect search time and flight behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98(7): 3898-3903.

- Srinivasarao M. 1999. Nano-optics in the biological world: beetles, butterflies, birds, and moths. *Chemical Reviews* 99(7): 1935-1962.
- Stavenga DG, van der Kooi CJ. 2015. Coloration of the Chilean Bellflower, *Nolana paradoxa*, interpreted with a scattering and absorbing layer stack model. *Planta*, doi: 10.1007/s00425-015-2395-0.
- Stead AD, van Doorn WG, Jones ML, Wagstaff C. 2006. Flower senescence: fundamental and applied aspects. In: *Annual Plant Reviews Volume 20: Flowering and its Manipulation*, Ainsworth C (ed), 259-296. Blackwell, Oxford.
- Steele A, Bayer I, Loth E. 2008. Inherently superoleophobic nanocomposite coatings by spray atomization. *Nano Letters* 9(1): 501-505.
- Stoudt HN. 1941. The floral morphology of some of the Capparidaceae. *American Journal of Botany* 28(8): 664-675.
- Stratakis E, Zorba V, Barberoglou M, Spanakis E, Rhizopoulou S, Tzanetakis P, Anastasiadis S, Fotakis, C. 2009. Laser structuring of water-repellent biomimetic surfaces. *SPIE Newsroom* 10.1117/2.1200901.1441.
- Su G, Zhu S, Xu M, Ramaswamy HS, Lin Y, Yu Y. 2016. Pressure degradation kinetics of anthocyanin pigment and visual color of Chinese Bayberry juice. *International Journal of Food Properties* 19(2): 443-453.
- Suleiman KM, Bhat NR, Abdal MS, Jacob S, Thomas RR, Al-Dossery S, D'Cruz G, Bellen R. 2009. Growth of *Capparis spinosa* var. *Inermis* under different irrigation levels. *Journal of Horticulture and Forestry* 1(2): 017-021.
- Sun J, Bhushan B, Tonga J. 2013. Structural coloration in nature. *RCS Advances* 3(35): 14862-14889.
- Sun J, Wang J. 2015. Fabrication of superhydrophobic surfaces on FRP composites: from rose petal effect to lotus effect. *Journal of Coatings Technology and Research* 12(6): 1023-1030.
- Sun T, Feng L, Gao X, Jiang L. 2005. Bioinspired surfaces with special wettability. *Accounts of Chemical Research*, 38(8): 644-652.
- Sugimoto-Shirasu K, Roberts K. 2003. "Big it up": endoreduplication and cell-size control in plants. *Current Opinion in Plant Biology* 6(6): 544-553.
- Taiz L, Zeiger E. 2012. *Φυσιολογία Φυτών*. Εκδόσεις Utopia, Αθήνα.
- Taneda H, Watanabe-Taneda A, Chhetry R, Ikeda H. 2015. A theoretical approach to the relationship between wettability and surface microstructures of epidermal cells and structured cuticles of flower petals. *Annals of Botany* 115(6): 923-937.
- Tauriello G, Meyer HM, Smith RS, Koumoutsakos P, Roeder AH. 2015. Variability and constancy in cellular growth of *Arabidopsis* sepals. *Plant Physiology*, doi: 10.1104/pp.15.00839.
- Theißen G, Saedler H. 2001. Plant biology. Floral quartets. *Nature* 409(6819): 469-471.
- Tlili N, Elfalleh W, Saadaoui E, Khaldi A, Triki S, Nasri N. 2011. The caper (*Capparis* L.): Ethnopharmacology, phytochemical and pharmacological properties. *Fitoterapia* 82(2): 93-101.
- Tlili N, Nasri N, Saadaoui E, Khaldi A, Triki S. 2009. Carotenoid and tocopherol composition of leaves, buds and flowers of *Capparis spinosa* grown wild in Tunisia. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 57(12): 5381-5385.
- Tucker CJ, Garratt MW. 1977. Leaf optical system modelled as a stochastic process. *Applied Optics* 16(3): 635-642.

- Tyree MT, Jarvis PG. 1982. Water in tissues and cells,. In: *Physiological Plant Ecology II. Encyclopedia of Plant Physiology*, Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H (ed), 36-71. Springer Verlag, Berlin.
- Ünal M, Yentür S, Cevahir G, Sarsağ M, Kösesakal T. 2003. Physiological and anatomical investigation of flower colors of *Primula vulgaris* L. *Biotechnology & Biotechnological Equipment* 17(2): 102-108.
- Upchurch RG. 2008. Fatty acid unsaturation, mobilization, and regulation in the response of plants to stress. *Biotechnology Letters* 30(6): 967-977.
- Vallejo-Marín M, Rausher MD. 2007. Selection through female fitness helps to explain the maintenance of male flowers. *The American Naturalist* 169(5): 563-568.
- Van Wyk BE, Yenesew A, Dagne E. 1995. Chemotaxonomic significance of anthraquinones in the roots of Asphodeloideae (Asphodelaceae). *Biochemical Systematics and Ecology* 23(3): 277-281.
- Vigneron JP, Rassart M, Vértessy Z, Kertész K, Sarrazin M, Biró LP, Ertz D, Lousse V. 2005. Optical structure and function of the white filamentary hair covering the edelweiss bracts. *Physical Review E* 71(1): 011906.
- Vignolini S, Moyroud E, Glover BJ, Steiner U. 2013. Analysing photonic structures in plants. *Journal of The Royal Society Interface* 10(87): 20130394.
- Vogelmann TC. 1989. Penetration of light into plants. *Photochemistry and Photobiology* 50(6): 895-902.
- Vogelmann TC. 1993. Plant tissue optics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 44(1): 231-251.
- Vogelmann TC, Björn LO. 1986. Plants as light traps. *Physiologia Plantarum* 68(4): 704-708.
- Vogelmann TC, Bornman JF, Yates DJ. 1996. Focusing of light by leaf epidermal cells. *Physiologia Plantarum* 98(1): 43-56.
- Vogelmann TC, Gorton HL. 2014. Leaf: Light capture in the photosynthetic organ. In: *The Structural Basis of Biological Energy Generation*, Hohmann-Marriott MF (ed), 363-377. Springer, Netherlands.
- von Arx M, Goyret J, Davidowitz G, Raguso RA. 2012. Floral humidity as a reliable sensory cue for profitability assessment by nectar-foraging hawkmoths. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 109(24): 9471-9476.
- Voss DH. 1992. Relating colorimeter measurement of plant color to the Royal Horticultural Society Colour Chart. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 27(12): 1256-1260.
- Vukusic P, Sambles JR. 2003. Photonic structures in biology. *Nature* 424(6950): 852-855.
- Vukusic P, Sambles JR, Lawrence CR, Wakely G. 2001. Sculpted-multilayer optical effects in two species of *Papilio* butterfly. *Applied Optics* 40(7): 1116-1125.
- Vukusic P, Stavenga DG. 2009. Physical methods for investigating structural colours in biological systems. *Journal of the Royal Society Interface* 6(2): 133-148.
- Wagner P, Fürstner R, Barthlott W, Neinhuis C. 2003. Quantitative assessment to the structural basis of water repellency in natural and technical surfaces. *Journal of Experimental Botany* 54(385): 1295-1303.
- Wang L, Zhou Q. 2014. *Nepenthes* pitchers: surface structure, physical property, anti-attachment function and potential application in mechanical controlling plague locust. *Chinese Science Bulletin* 59(21): 2513-2523.
- Wang T, Chang L, Yang S, Jia Y, Wong C. 2013. Hydrophobic properties of biomorphic carbon surfaces prepared by sintering lotus leaves. *Ceramics International* 39(7): 8165-8172.

- Watson GS, Cribb BW, Watson JA. 2010. How micro/nanoarchitecture facilitates anti-wetting: an elegant hierarchical design on the termite wing. *American Chemical Society Nano* 4(1): 129-136.
- Wehner R, Bernard GD. 1993. Photoreceptor twist: a solution to the false-color problem. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 90(9): 4132-4135.
- Weiss D, Schönfeld M, Halevy AH. 1988. Photosynthetic activities in the *Petunia* corolla. *Plant Physiology* 87(3): 666-670.
- Weiss MR. 1991. Floral colour changes as cues for pollinators. *Nature* 354(6350): 227-229.
- Wenzel RN. 1949. Surface roughness and contact angle. *The Journal of Physical Chemistry* 53(9): 1466-1467.
- Weryszko-Chmielewska E, Sawidis T, Piotrowska K. 2006. Anatomy and ultrastructure of floral nectaries of *Asphodelus aestivus* Brot.(*Asphodelaceae*). *Acta Agrobotanica* 59(2): 29-42.
- Whitney HM, Bennett KV, Dorling M, Sandbach L, Prince D, Chittka L, Glover BJ. 2011. Why do so many petals have conical epidermal cells? *Annals of Botany* 108(4): 609-616.
- Whitney HM, Chittka L, Bruce TJ, Glover BJ. 2009. Conical epidermal cells allow bees to grip flowers and increase foraging efficiency. *Current Biology* 19(11): 948-953.
- Whitney HM, Federle W. 2013. Biomechanics of plant–insect interactions. *Current Opinion in Plant Biology* 16(1): 105-111.
- Whitney HM, Kolle M, Andrew P, Chittka L, Steiner U, Glover BJ. 2009. Floral iridescence, produced by diffractive optics, acts as a cue for animal pollinators. *Science* 323(5910): 130-133.
- Whitney HM, Rands SA, Elton NJ, Ellis AG. 2012. A technique for measuring petal gloss, with examples from the Namaqualand flora. *PLoS ONE* 7(1): e29476, doi:10.1371/journal.pone.0029476.
- Williams DL, Kuhn AT, Amann MA, Hausinger MB, Konarik MM, Nesselrode EI. 2010. Computerised measurement of contact angles. *Galvanotechnik* 101(11): 2502-2512.
- Woolley JT. 1971. Reflectance and transmittance of light by leaves. *Plant Physiology* 47(5): 656-662.
- Wright GA, Schiestl FP. 2009. The evolution of floral scent: the influence of olfactory learning by insect pollinators on the honest signalling of floral rewards. *Functional Ecology* 23(5): 841-851.
- Wu AH, Cho KL, Liaw II, Moran G, Kirby N, Lamb RN. 2010. Hierarchical surfaces: an *in situ* investigation into nano and micro scale wettability. *Faraday Discussions* 146: 223-232.
- Wyszecki G, Stiles WS. 2000. *Color Science*. John Wiley, New York.
- Xie W, Huang J, Liu Y, Rao J, Luo D, He M. 2015. Exploring potential new floral organ morphogenesis genes of *Arabidopsis thaliana* using systems biology approach. *Frontiers in Plant Science* 6: 829, doi: 10.3389/fpls.2015.00829.
- Xue Y, Chu S, Lv P, Duan H. 2012. Importance of hierarchical structures in wetting stability on submersed superhydrophobic surfaces. *Langmuir* 28(25): 9440-9450.
- Yamamoto M, Nishikawa N, Mayama H, Nonomura Y, Yokojima S, Nakamura S, Uchida K. 2015. Theoretical explanation of the lotus effect: superhydrophobic property changes by removal of nanostructures from the surface of a lotus leaf. *Langmuir* 31(26): 7355-7363.
- Yang F, Guo Z. 2015. Characterization of micro-morphology and wettability of lotus leaf, waterlily leaf and biomimetic ZnO surface. *Journal of Bionic Engineering* 12(1): 88-97.

- Yang T, Wang CH, Chou GX, Wu T, Cheng XM, Wang ZT. 2010. New alkaloids from *Capparis spinosa*: Structure and X-ray crystallographic analysis. *Food Chemistry* 123(3): 705-710.
- Yeats TH, Rose JK. 2013. The formation and function of plant cuticles. *Plant Physiology* 163(1): 5-20.
- Yeh KY, Cho KH, Yeh YH, Promraksa A, Huang CH, Hsu CC, Chen LJ. 2014. Observation of the rose petal effect over single-and dual-scale roughness surfaces. *Nanotechnology* 25(34): 345303.
- Yoshida H, Nagato Y. 2011. Flower development in rice. *Journal of Experimental Botany* 62(14): 4719-4730.
- Young HD. 1994. Φύση και διάδοση του φωτός. *Πανεπιστημιακή Φυσική. Ηλεκτρομαγνητισμός, οπτική, σύγχρονη φυσική*. Εκδόσεις Παπαζήση, Αθήνα.
- Young T. 1805. An essay on the cohesion of fluids. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*: 65-87.
- Yuan Y, Lee TR. 2013. Contact angle and wetting properties. In: *Surface Science Techniques*, Bracco G, Holst B (eds), 3-34. Springer, Berlin Heidelberg.
- Zamft BM, Conrado RJ. 2015. Engineering plants to reflect light: strategies for engineering water-efficient plants to adapt to a changing climate. *Plant Biotechnology Journal* 13(7): 867-874.
- van Zeist W, Bakker-Heeres JAH. 1985. Archaeobotanical studies in the Levant. 4. Bronze Age sites on the north Syrian Euphrates. *Palaeohistoria* 27: 247-316.
- Zhang P, Chen H, Zhang D. 2015. Investigation of the anisotropic morphology-induced effects of the slippery zone in pitchers of *Nepenthes alata*. *Journal of Bionic Engineering* 12(1): 79-87.
- Zhang T, Tan DY. 2008. Adaptive significances of sexual system in andromonoecious *Capparis spinosa* (Capparaceae). *Journal of Systematics and Evolution* 46(6): 861-873.
- Zhang T, Tan DY. 2009. An examination of the function of male flowers in an andromonoecious shrub *Capparis spinosa*. *Journal of Integrative Plant Biology* 51(3): 316-324.
- Zhang Y, Chen Y, Shi L, Li J, Guo Z. 2012. Recent progress of double-structural and functional materials with special wettability. *Journal of Materials Chemistry* 22(3): 799-815.
- Zhang H, Xu J, Zheng H. 2014. Learning from nature: a method of modern Chinese furniture design. In: *Advances in Electrical and Electronics Engineering*, Lee G (ed), 399-405. WIR Press, Southampton.
- Zhao H, Law KY, Sambhy V. 2011. Fabrication, surface properties, and origin of superoleophobicity for a model textured surface. *Langmuir* 27(10): 5927-5935.
- Zohary M. 1960. The species of *Capparis* in the Mediterranean and the Near Eastern Countries. *Bulletin of the Research Council of Israel* 8(2): 49-64.
- Zorba V, Stratakis E, Barberoglou M, Spanakis E, Tzanetakis P, Anastasiadis SH, Fotakis C. 2008. Biomimetic artificial surfaces quantitatively reproduce the water repellency of a lotus leaf. *Advanced materials* 20(21): 4049-4054.
- Zwiggelaar R. 1998. A review of spectral properties of plants and their potential use for crop/weed discrimination in row-crops. *Crop Protection* 17(3): 189-206.
- Αργυρόπουλος Α. 2009. Το χρώμα των ανθέων. Διδακτορική Διατριβή, Τμήμα Βιολογίας, ΕΚΠΑ.

- Γαλάτης Β, Κατσαρός Χ, Αποστολάκος Π. 1998. *Εισαγωγή στη Βοτανική*. Εκδόσεις Σταμούλη, Αθήνα.
- Γεωργίου Κ, Θάνος Κ, Ριζοπούλου Σ, Μελετίου-Χρήστου ΜΣ. 2012. *Οικοφυσιολογία Φυτών*. Διάυλος, Αθήνα.
- Δαρβίνος Κ. 1859. *Η Καταγωγή των Ειδών*. Εκδόσεις Πανεπιστημίου Πατρών, Πάτρα (1998).
- Διοσκουρίδης Π. 1ος αι. μ.Χ. *Περί ύλης ιατρικής*. Εκδόσεις Ζήτρος, Θεσσαλονίκη (2006).
- Ζεύγωλης Δ. 2007. *Εφαρμοσμένη Οπτική*. Εκδόσεις Τζιόλα, Αθήνα.
- Ζορμπά Β. 2009. Μελέτη των μηχανισμών εκπομπής ιόντων και ηλεκτρονίων από μικρο-νανοδομημένες επιφάνειες πυριτίου με την επίδραση υπερ-βραχέων παλμών λέιζερ. Διδακτορική Διατριβή, Τμήμα Φυσικής, Πανεπιστήμιο Κρήτης.
- Θεόφραστος. 4ος αι. π.Χ. *Περί φυτών ιστορίας*. Εκδόσεις Χατζόπουλος, Αθήνα (1998).
- Ιωαννίδη Ε. 2002. *Expansins: Carraris spinosa L.* Διπλωματική Εργασία, Τμήμα Βιολογίας, ΕΚΠΑ.
- Ιωαννίδη Ε, Νικήτας Γ, Ριζοπούλου Σ. 2003. Η παρουσία της οικογένειας εξπανσινών στην κάππαρη (*Carraris spinosa L.*). 25ο Συνέδριο ΕΕΒΕ, Λέσβος.
- Καντσά Α, Καλαντζή Ο-Ι, Λέκκας Θ, Πετανίδου Θ. 2012. Κάλεσμα σε απόντες: ο γρίφος του ανθικού φαινότυπου της *Carraris spinosa L.* 6ο Πανελλήνιο Συνέδριο Οικολογίας, Αθήνα.
- Μακρογιάννη ΣΧ. 2012. Η Διεπιστημονικότητα στην περιβαλλοντική έρευνα. Μεταπτυχιακή εργασία, ΕΜΠ.
- Μαργαρίτης ΛΧ, Γαλανόπουλος ΒΚ, Κεραμάρης ΚΕ, Μαρίνος ΕΣ, Παπασιδέρη ΙΣ, Στραβοπόδης ΔΙ, Τρουγκάκος ΠΙ. 2004. *Βιολογία Κυττάρου*. Εκδόσεις Λίτσας, Αθήνα.
- Μγκελάτζε Μαρμαρινού Β. 2011. Η δυναμική της αντίληψης του χρώματος: το παράδειγμα του ορατού και μη-ορατού χρώματος σε άνθη αυτοφυών μεσογειακών φυτών με βάση την οπτική δυνατότητα εντόμων και την αντίληψη του ανθρώπου. Διδακτορική Διατριβή, Τμήμα Εκπαίδευσης και Αγωγής στην Προσχολική Ηλικία, ΕΚΠΑ.
- Μποζαμπαλίδης Α. 2008. *Οι Αδένες των Φυτών*. Ιδιωτική Έκδοση, Θεσσαλονίκη.
- Νικήτας Γ. 2004. Προσδιορισμός εξπανσινών σε ιστούς *Carraris spinosa*. Διπλωματική εργασία, Τμήμα Βιολογίας, ΕΚΠΑ.
- Πετανίδου Θ. 1991. Η επικοινωνία στα φρυγανικά οικοσυστήματα. Διδακτορική Διατριβή, Τμήμα Βιολογίας, ΑΠΘ.
- Ριζοπούλου Σ. 1986. Μελέτη των υδατικών σχέσεων στο φύλλο των σκληρο-αείφυλλων φυτών. Διδακτορική Διατριβή, Τμήμα Βιολογίας, ΕΚΠΑ.
- Χειμώνα Χ. 2007. Μελέτη χρωστικών ανθέων σε φυτά του Μεσογειακού Οικοσυστήματος (που αναφέρονται από την αρχαιότητα), με έμφαση σε χημικές ουσίες του ασφόδελου. Διπλωματική εργασία, Τμήμα Βιολογίας, ΕΚΠΑ.
- Χριστοδουλάκης Ν. 2011. *Ανατομία Φυτών*. Εκδόσεις Περπίνια, Αθήνα.