

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΚΡΗΤΗΣ  
ΤΜΗΜΑ ΒΙΟΛΟΓΙΑΣ  
ΜΟΥΣΕΙΟ ΦΥΣΙΚΗΣ ΙΣΤΟΡΙΑΣ ΚΡΗΤΗΣ

*Μοριακή και Μορφολογική  
Φυλογένεση του γένους *Origanum*  
στην Ελλάδα*

Διδακτορική διατριβή

Ανταλουδάκη Ελευθερία

Ηράκλειο

2022

UNIVERSITY OF CRETE  
DEPARTMENT OF BIOLOGY  
NATURAL HISTORY MUSEUM OF CRETE

*Molecular and Morphological  
Phylogeny of the genus Origanum  
in Greece*

PHD THESIS

Antaloudaki Eleftheria

Heraklion

2022

**Επιβλέπων Καθηγητής:**

*Μυλωνάς Μωυσής* (Ομότιμος Καθηγητής Πανεπιστημίου Κρήτης)

**Τριμελής Συμβουλευτική Επιτροπή:**

*Κυπριωτάκης Ζαχαρίας* (Ομότιμος Καθηγητής Τμήμα Γεωπονίας, Ελληνικό Μεσογειακό Πανεπιστήμιο)

*Μυλωνάς Μωυσής* (Ομότιμος Καθηγητής Τμήμα Βιολογίας, Πανεπιστημίου Κρήτης)

*Πουλακάκης Νίκος* (Καθηγητής, Τμήμα Βιολογίας, Πανεπιστημίου Κρήτης)

**Εξεταστική Επιτροπή:**

*Κρίγκας Νίκος* (Εντεταλμένος Ερευνητής, ΕΛΓΟ-ΔΗΜΗΤΡΑ, Ινστιτούτο Γενετικής Βελτίωσης και Φυτογενετικών Πόρων)

*Κυπριωτάκης Ζαχαρίας* (Ομότιμος Καθηγητής. Τμήμα Γεωπονίας, Ελληνικό Μεσογειακό Πανεπιστήμιο)

*Κωνσταντινίδης Θεοφάνης* (Αναπληρωτής Καθηγητής. Τμήμα Βιολογίας Εθνικού και Καποδιστριακού Πανεπιστημίου Αθηνών)

*Μυλωνάς Μωυσής* (Ομότιμος Καθηγητής, Τμήμα Βιολογίας Πανεπιστημίου Κρήτης)

*Πανίτσα Μαρία* (Αναπληρώτρια Καθηγήτρια, Τμήμα Βιολογίας Πανεπιστημίου Πατρών)

*Πουλακάκης Νίκος* (Καθηγητής, Τμήμα Βιολογίας Πανεπιστημίου Κρήτης)

*Τρίγκας Παναγιώτης* (Αναπληρωτής Καθηγητής, Τμήμα Φυτικής Παραγωγής Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών)

Harya estel..

## ΠΡΟΛΟΓΟΣ - ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

Η παρούσα διδακτορική διατριβή πραγματοποιήθηκε στο εργαστήριο Μοριακής Συστηματικής του Μουσείου Φυσικής Ιστορίας Κρήτης (Μ.Φ.Ι.Κ.), την περίοδο 2014-2021 και υποβλήθηκε στο Τμήμα Βιολογίας του Πανεπιστημίου Κρήτης. Για την ολοκλήρωση της διατριβής, όλα αυτά τα χρόνια, συνέβαλλαν είτε άμεσα είτε έμμεσα αρκετοί άνθρωποι τους οποίους θα ήθελα να ευχαριστήσω.

Κατ' αρχάς, πρώτα από όλους θα ήθελα να ευχαριστήσω τον υπεύθυνο καθηγητή, Δρ. **Μωυσή Μυλωνά** (Ομότιμος Καθηγητής Τμήματος Βιολογίας) που μου εμπιστεύτηκε το θέμα το διατριβής. Τον ευχαριστώ για τη στήριξη του όλα αυτά τα χρόνια, τις παραγωγικές συζητήσεις και συμβουλές για θέματα βιογεωγραφίας αλλά και γενικότερα για τη διατριβή, καθώς και για τα πειράγματα του που πάντα με έκαναν και με κάνουν να γελάω.

Μαζί με τον κ. Μυλωνά, θα ήθελα να ευχαριστήσω και τα άλλα δυο μέλη της τριμελούς επιτροπής μου. Έτσι, ευχαριστώ θερμά τον Δρ. **Πουλακάκη Νίκο** (καθηγητή Τμήματος Βιολογίας, Διευθυντή Μουσείου Φυσικής Ιστορίας Κρήτης) υπεύθυνο του εργαστηρίου Μοριακής Συστηματικής του Μ.Φ.Ι.Κ., όπου έγιναν όλα τα πειράματα για τη διατριβή. Τον ευχαριστώ απεριόριστα για την τεράστια υπομονή που έχει δείξει όλα τα χρόνια, για τη στήριξη και τις συμβουλές του, αλλά και για τις παρέες που έχουμε κάνει όλο αυτόν το καιρό εντός και εκτός Μουσείου. Επίσης τον ευχαριστώ για την εμπιστοσύνη που μου δείχνει, όσον αφορά τη διαχείριση του εργαστηρίου του.

Το τρίτο μέλος της επιτροπής μου, είναι ο Δρ. **Κυπριωτάκης Ζαχαρίας** (Ομότιμος καθηγητής Συστηματικής Βοτανικής, Τ.Ε.Ι. Ηρακλείου). Αρχικά, θα ήθελα να τον ευχαριστήσω για τη βοήθεια του και τις συμβουλές του σχετικά με τα μορφολογικά θέματα της διατριβής μου. Πέραν όμως από τα προφανή, θα ήθελα να τον ευχαριστήσω θερμότερα γιατί ουσιαστικά είναι ο μέντοράς μου, ο άνθρωπος που με έκανε να αγαπήσω τη συστηματική βοτανική και να ασχοληθώ

σε ερευνητικό επίπεδο. Θυμάμαι τη πρώτη μας πορεία στο Γιούχτα, το μακρινό 2004 και το πόσο με γοήτευσαν οι γνώσεις του στα φυτά. Έκτοτε η συνεργασία μας συνεχίζεται και εκείνος συνεχίζει με μεγάλη υπομονή να με βοηθάει και να μου μαθαίνει όσα ξέρει. Κάθε συζήτηση μαζί του και κάθε εξόρμηση στα βουνά είναι ένα πολύτιμο μάθημα.

Ευχαριστώ τα υπόλοιπα μέλη της επταμελούς εξεταστικής επιτροπής, Δρ. **Νίκο Κρίγκα** (εντεταλμένο ερευνητή ΕΛΓΟ-ΔΗΜΗΤΡΑ, Θεσ/νικη), Δρ. **Θεοφάνη Κωνσταντινίδη** (Αναπληρωτή Καθηγητή Εθνικού και Καποδιστριακού Πανεπιστημίου Αθηνών), Δρ. **Μαρία Πανίτσα** (Επίκουρη Καθηγήτρια Πανεπιστημίου Πατρών) και Δρ. **Παναγιώτη Τρίγκα** (Επίκουρο Καθηγητή Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών) για τις πολύτιμες διορθώσεις και παρατηρήσεις τους. Θα ήθελα να ευχαριστήσω ξεχωριστά τον Δρ. Νίκο Κρίγκα για την πρόσκληση να πάω στο εργαστήριο γονιδιωματικής του Ινστιτούτου Γενετικής Βελτίωσης και Φυτογενετικών Πόρων (ΙΓΒΦΠ) του ΕΛΓΟ-ΔΗΜΗΤΡΑ στη Θεσ/νίκη προκειμένου να διεξάγω ορισμένα πειράματα σχετικά με τη διατριβή, την φιλοξενία του όσο καιρό έμεινα εκεί, αλλά και για την πάντα φιλική του στάση και τις συμβουλές του τα τελευταία χρόνια. Στο πλαίσιο της επίσκεψής μου στο ΙΓΒΦΠ γνώρισα τον Εντεταλμένο Ερευνητή Δρ. **Γιώργο Τσοκτουρίδη**, τον οποίο ευχαριστώ θερμότατα για την αμέριστη βοήθεια του στα πειράματα μου εκεί, για την εμπιστοσύνη που μου έδειξε και με άφησε να δουλέψω στο εργαστήριο του, τις συμβουλές του και τις υπέροχες Θεσσαλονικές πίτες που έφερνε για πρωινό. Τέλος, του είμαι υπόχρεη και τον ευχαριστώ πάρα πολύ για το 1,5 L buffer για εξαγωγές DNA που μου έδωσε φεύγοντας.

Ευχαριστώ την Δρ. **Χριστίνα Φουρναράκη** (Βιολόγος, Μεσογειακό Αγρονομικό Ινστιτούτο Χανίων) που μου έστειλε δεδομένα παρουσίας ειδών του γένους *Origanum* στην Κρήτη όταν τα χρειάστηκα και την Δρ. **Ρεγγίνα**

**Καρούσου** (Επίκουρη Καθηγήτρια Τμήματος Βιολογίας Α.Π.Θ) που μου έδωσε άδεια να μελετήσω δείγματα του ερμπαρίου ΤΑΥ.

Ένα μεγάλο ευχαριστώ σε όλους τους εργαζόμενους του Μ.Φ.Ι.Κ. καθώς ήταν και είναι αναπόσπαστο κομμάτι της καθημερινότητας και της ζωής μου. Ερχόμενη στο μουσείο το μακρινό φθινόπωρο του 2013, αρχικά ως εθελόντρια στο ερμπάριο και στη συνέχεια ως διδακτορική φοιτήτρια, βρήκα μια δεύτερη οικογένεια που από τότε με έχει αγκαλιάσει και πλέον νιώθω κομμάτι του μουσείου. Όλοι τους με αντιμετώπισαν από την αρχή ως ισότιμο μέλος και πάντα ήταν και είναι δίπλα μου. Ευχαριστώ ιδιαιτέρως την Δρ. **Κατερίνα Βαρδινογιάννη** (έφορο τμήματος Ασπόνδυλων εκτός Αρθροπόδων, Μ.Φ.Ι.Κ.) για την οποία ότι και να πω μάλλον θα είναι λίγο. Την ευχαριστώ θερμά για τις καθημερινές συζητήσεις μας για πάσης φύσεως θέματα, για τις συμβουλές της όλα αυτά τα χρόνια, για την πραγματική της στήριξη όταν δεν ήμουν στα καλύτερα μου και για την υπέροχη παρέα της στις «πανίδες» που μαζί με τον Δρ. Μυλωνά είναι αναπόσπαστο κομμάτι των εξορμήσεων. Ευχαριστώ τον **Μανώλη Νικολακάκη** (τεχνικός, Παν/μιο Κρήτης) για την βοήθεια του στο σχεδιασμό του χάρτη δειγμάτων που μελετήθηκαν αλλά και τις φιλικές συζητήσεις που είχαμε από την αρχή. Ευχαριστώ θερμά τον **Μανώλη Αβραμάκη** (εφορία Βοτανικής, Μ.Φ.Ι.Κ.) για τη συνεργασία μας στο πλαίσιο του μουσείου αλλά και για τις πολλές αξέχαστες και όμορφες ορειβατικές πορείες μας. Ευχαριστώ την **Μίνα Τρικήλη** για τη βοήθεια της στην εύρεση βιβλιογραφίας αλλά και για τη φιλία μας και τις φωτογραφίες μας.

Σε φοιτητικό επίπεδο, θα ήθελα να ευχαριστήσω καταρχάς όλα τα μέλη του εργαστηρίου Μοριακής Συστηματικής, παλιά και νέα, που ήταν και είναι αναπόσπαστο κομμάτι της κάθε μέρας. Μαζί έχουμε περάσει δυσκολίες, φωτιές, μετακομίσεις αλλά και πολλές χαρούμενες μέρες. Έτσι, θα ήθελα να ευχαριστήσω αλφαβητικά τα μέλη: **Κώστα Δρίβα, Μαρία Κακαβά, Μαρία Κερογλίδου, Χαριτίνη Πανταγάκη, Γαβριέλα Παπαστεφάνου, Νιόβη Ροσσιου,**

**Θεανώ Στεφανάκη, Έλενα Φραντζέσκα Νίκα, Κώστα Χατζάκης.** Είμαι σίγουρη ότι έχω ξεχάσει αρκετά άτομα. Επίσης, τους υποψήφιους διδάκτορες **Μάνο Στρατάκη** και **Θύμιο Ασημακόπουλο** για την όμορφη παρέα τους και τις εξορμήσεις που έχουμε κάνει για σαύρες. Κουράγιο αγόρια, θα τελειώσετε κι εσείς!

Τελευταία αφήνω αγαπημένα πρόσωπα που είχαν και έχουν ουσιαστικό ρόλο στη ζωή μου, εκτός και εντός εργαστηρίου και που τους θεωρώ στενούς μου φίλους, ασχέτως αν οι περισσότεροι είναι πλέον μακριά. Ευχαριστώ θερμά τον αγαπημένο Δρ. **Νίκο Ψώνη** που ανέλαβε το δύσκολο έργο του να με εκπαιδεύσει στις μοριακές μεθόδους, αλλά και τη φιλία που έχουμε τόσα χρόνια. Για την αγαπημένη Δρ. **Εμμανουέλα Καραμέτα** οι ευχαριστίες μου είναι από τις πιο θερμές! Οι συμβουλές και συζητήσεις για αναλύσεις και για γενικότερα επιστημονικά θέματα (ή και όχι), το χιούμορ αλλά και η φιλία της είναι ανεκτίμητα ακόμα και τώρα που είναι μακριά, ασχέτως αν ο Νίκος τη λέει «πολυλογού»! Μακάρι να μην ήσουν μακριά, μου λείπεις! Ευχαριστώ τον υποψήφιο διδάκτορα **Λευτέρη Μπιτζιλέκη** για την απίστευτη ενέργεια που έχει, το χιούμορ του, τις συζητήσεις μας και τις εκδρομές που έχουμε κάνει. Το γραφείο δεν είναι το ίδιο όταν λείπεις. Επίσης, θα θυμάμαι για πάντα το ταξίδι της Χάλκης και Σύμης μαζί με την Λουκία και το τι ώρα μας έβαλες να ξυπνήσουμε! Τέλος, ευχαριστώ θερμότατα την **Λουκία Σπιλάνη** που τη θεωρώ αγαπημένη φίλη. Σ' ευχαριστώ για τις άπειρες ώρες βοήθειας, προσπαθώντας να μου εξηγήσεις τις αναλύσεις και για την υπομονή σου που ξέρω ότι δεν ήταν εύκολο πολλές φορές, αφού για το εργαστήριο ήσουν η μόνη που ήξερε τόσο καλά τα πάντα! Ποτέ δεν αρνήθηκες βοήθεια σε κανένα!

Πέραν των συναδέλφων και φίλων, θα ήθελα να ευχαριστήσω την οικογένεια μου για τη στήριξη τους στις επιλογές μου όλα αυτά τα χρόνια. Σας ευχαριστώ που με μεγαλώσατε μαθαίνοντάς μου να αγαπώ τη φύση και τις εκδρομές και να πιστεύω στον εαυτό μου.



Last but not least, θα ήθελα να ευχαριστήσω τον **Δημήτρη Κυπριωτάκη**, τον άνθρωπο που τόσα χρόνια είναι μαζί μου, με σέβεται απόλυτα, με στηρίζει πραγματικά σε ό,τι και να αποφασίσω και με κάνει καλύτερο άνθρωπο. Η διατριβή αυτή είναι αφιερωμένη σε εσένα Δημήτρη. Σ' ευχαριστώ που με στήριξες και ήσουν δίπλα μου στις δύσκολες ψυχολογικά στιγμές του διδακτορικού μου, ξέρω δεν ήμουν η καλύτερη παρέα ανά περιόδους. Εύχομαι να συνεχίσουμε έτσι για πολύ καιρό ακόμα..

# Περιεχόμενα

ΠΡΟΛΟΓΟΣ-ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ .....	iii
ΕΛΛΗΝΙΚΗ ΠΕΡΙΛΗΨΗ .....	xi
ΑΓΓΛΙΚΗ ΠΕΡΙΛΗΨΗ – ENGLISH ABSTRACT .....	xiii
ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΠΡΩΤΟ .....	1
ΕΙΣΑΓΩΓΗ.....	1
1.1 Η οικογένεια Lamiales και υποοικογένεια Nepetoideae .....	2
1.2 Αντικείμενο μελέτης: Το γένος <i>Origanum</i> L. ....	4
1.3 Τα υπό εξέταση είδη του γένους <i>Origanum</i> .....	9
1.4. Μοριακή φυλογένεση .....	25
1.5 Μορφολογική φυλογένεση .....	28
1.6 Ο ρόλος του υβριδισμού στην ειδογένεση του γένους .....	30
1.7. Παλαιογεωγραφία της Ελλάδας.....	31
1.7.1. Φυτογεωγραφικές περιοχές της Ελλάδας και χλωριδικές μελέτες .....	35
1.7.2 Παλαιοχλωριδικά στοιχεία στον Ελληνικό χώρο .....	40
1.7.3 Φυλογεωγραφικές μελέτες. Η περίπτωση του γένους <i>Origanum</i> .....	43
1.8 Σκοπός διατριβής .....	44
ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΔΕΥΤΕΡΟ.....	46
ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ .....	46
2.1. Συλλογή δειγμάτων και εξαγωγή DNA.....	47
2.2. Επιλογή γενετικών τόπων και προβλήματα.....	50
2.3. PCR και αλληλούχιση .....	53
2.4. Στοιχισμός αλληλουχιών .....	53
2.5. Εκτίμηση και κατασκευή γονιδιακών δέντρων για τα Ελληνικά είδη .....	54
2.5.1. Πυρηνικοί γενετικοί τόποι.....	54
2.5.2. Χλωροπλαστικοί γενετικοί τόποι .....	55
2.5.3 Συνδυασμός πυρηνικών και χλωροπλαστικών γενετικών τόπων.....	55
2.6. Εκτίμηση και κατασκευή γονιδιακών δέντρων για τα Ελληνικά και εκτός Ελλάδας είδη .....	56
2.6.1 Πυρηνικοί γενετικοί τόποι.....	56
2.6.2 Χλωροπλαστικοί γενετικοί τόποι .....	56
2.6.3 Συνδυασμός πυρηνικών και χλωροπλαστικών γενετικών τόπων.....	56

2.7 Μορφολογική φυλογένεση .....	57
2.8 Εκτίμηση χρόνων απόκλισης.....	60
<b>ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΤΡΙΤΟ .....</b>	<b>62</b>
<b>ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ.....</b>	<b>62</b>
3.1.1 Αποτελέσματα πυρηνικών γενετικών τόπων ειδών εντός Ελλάδας.....	63
3.1.2 Χλωροπλαστικοί γενετικοί τόποι .....	68
3.1.3 Συνδυασμός πυρηνικών και χλωροπλαστικών γενετικών τόπων.....	70
3.2 Συνολικά αποτελέσματα αναλύσεων Ελληνικών και εκτός Ελλάδος ειδών.....	71
3.2.1 Αποτελέσματα πυρηνικών γενετικών τόπων.....	71
3.2.2 Χλωροπλαστικοί γενετικοί τόποι .....	75
3.2.3 Συνδυασμός πυρηνικών και χλωροπλαστικών γενετικών τόπων.....	78
3.3 Εκτίμηση χρόνων απόκλισης.....	78
3.4. Μορφολογική φυλογένεση .....	81
<b>ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΤΕΤΑΡΤΟ.....</b>	<b>84</b>
<b>ΣΥΖΗΤΗΣΗ.....</b>	<b>84</b>
4.1.1 Πυρηνικοί γενετικοί τόποι ειδών εντός Ελλάδας.....	85
4.1.2 Χλωροπλαστικοί γενετικοί τόποι .....	88
4.1.3 Συνδυασμός πυρηνικών και χλωροπλαστικών δεδομένων.....	90
4.1.4. Μορφολογική φυλογένεση.....	91
4.2.1 Πυρηνικοί γενετικοί τόποι Ελληνικών και εκτός Ελλάδας ειδών .....	93
4.2.2 Φυλογενετικές σχέσεις με βάση τα πέντε χλωροπλαστικά γονίδια.....	96
4.2.3 Συνδυασμός γενετικών αναλύσεων (πυρηνικοί και χλωροπλαστικοί γενετικοί τόποι).....	97
4.2.4 Μορφολογική φυλογένεση .....	97
4.3 Φυλογεωγραφική προσέγγιση του γένους <i>Origanum</i> .....	98
<b>ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΠΕΜΠΤΟ .....</b>	<b>103</b>
<b>ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ.....</b>	<b>103</b>
<b>ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΚΕΣ ΑΝΑΦΟΡΕΣ .....</b>	<b>106</b>
<b>ΠΑΡΑΡΤΗΜΑΤΑ .....</b>	<b>138</b>
ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ I: Πληροφορίες Δειγμάτων .....	139
ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ II: Συμπληρωματικές Εικόνες .....	157



## ΕΛΛΗΝΙΚΗ ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Το γένος *Origanum* ανήκει στην οικογένεια *Lamiaceae* και περιλαμβάνει 45 είδη (με 6 υποείδη) και 19 υβρίδια. Εξαπλώνεται σε ολόκληρη την Ευρώπη, βόρεια παράλια Αφρικής μέχρι την εύκρατη Ασία (Ταϊβάν) αν και η πλειονότητα των ειδών εντοπίζονται στην ανατολική Μεσόγειο με κέντρο ποικιλότητας την Τουρκία. Στην Ελλάδα εντοπίζονται 12 taxa συνολικά (10 είδη και τρία υποείδη), από τα οποία τα επτά, είναι ενδημικά Ελλάδας. Λόγω της χρησιμότητας των ειδών *Origanum* για τον άνθρωπο, υπάρχει πληθώρα δημοσιευμένων ερευνητικών αποτελεσμάτων σχετικά με τις ιδιότητες και χρήσεις των διαφόρων ειδών για αιθέρια έλαια και φαρμακευτικές ιδιότητες, αλλά και μελέτες σχετικά με την οικολογία των ειδών και τις εξαπλώσεις τους. Σε γενετικό επίπεδο οι υπάρχουσες μελέτες εστιάζουν στη γενετική ποικιλότητα των ειδών, στην καρυολογικές διαφορές τους, ενώ υπάρχουν και μελέτες διερεύνησης πληθυσμιακής δομής. Όσον αφορά τις φυλογενετικές σχέσεις των ειδών του γένους, υπάρχει μόνο μία μελέτη για τις σχέσεις ειδών της section *Majorana* (*O. onites*, *O. majorana*, *O. dubium* και *O. syriacum*). Στην παρούσα διατριβή, ο γενικός στόχος ήταν η διερεύνηση των φυλογενετικών σχέσεων των ειδών και της ταξινομικής καθώς και η επαναξιολόγηση των διαγνωστικών μορφολογικών χαρακτηριστικών του γένους *Origanum* στην Ελλάδα. Χρησιμοποιήθηκε σχεδόν το σύνολο των ειδών της χώρας (εκτός από τα είδη *O. liriium* και *O. sipyleum*), μαζί με την συμπερίληψη ειδών που εντοπίζονται εκτός Ελλάδας και καλύφθηκε μεγαλύτερο εύρος της εξάπλωσής τους. Πραγματοποιήθηκαν αναλύσεις που περιλαμβάνουν γενετικές αναλύσεις πυρηνικών και χλωροπλαστικών γενετικών τόπων (μέθοδος sanger, Bayesian και ML αναλύσεις), φυλογενετικές αναλύσεις μορφολογικών χαρακτήρων (Maximum Parsimony – MP, με TNT) και εκτίμηση χρόνων απόκλισης (BEAST). Σύμφωνα με τα αποτελέσματα των αναλύσεων, οι φυλογενετικές σχέσεις εντός του γένους δεν επιλύονται πλήρως, όμως επιβεβαιώνεται η μονοφυλετικότητα όλων των ειδών που μελετήθηκαν, εκτός του ενδημικού είδους της Κρήτης *O. dictamnus*. Η ταξινομική διάκριση των sections επιβεβαιώνεται μορφολογικά αλλά και γενετικά, ενώ σε χαμηλότερο ταξινομικό επίπεδο, καμία section δεν περιλαμβάνει όλα τα είδη που της αντιστοιχούν. Κάποια είδη, κυρίως εκτός Ελλάδας (*O. majorana*, *O. dubium*, *O. syriacum*), φαίνεται να έχουν αρκετά συγκεχυμένη ταξινομική ιστορία και χρίζουν περαιτέρω ανάλυσης. Σύμφωνα με την φυλογενετική ανάλυση μορφολογικών χαρακτήρων, πέραν της μονοφυλετικότητας όλων των ειδών και της διάκρισης των

sections σε ανώτερες ομάδες, συγκεκριμένοι χαρακτήρες αποδείχθηκαν αρκετά πληροφοριακοί στην αναγνώριση ειδών ακόμα και με μεμονωμένη χρήση. Σε αντιδιαστολή, χαρακτήρες που πριν θεωρούνταν αποτελεσματικοί για τη διάκριση των ειδών, αποδείχθηκαν μη πληροφοριακοί αφού τους μοιράζονται αρκετά είδη που ανήκουν σε διαφορετικές sections. Η ανάλυση χρονολόγησης, έδειξε πως η διαφοροποίηση των ειδών έλαβε χώρα κυρίως κατά τη διάρκεια του Πλειστοκαίνου, αν και φαίνεται πως είχε ξεκινήσει ήδη κατά το Μέσο Πλειόκαινο (4,5 εκ. χρόνια πριν). Δεδομένης της υπάρχουσας γνώσης για την παλαιογεωγραφία και παλαιοκλιματολογία του Ελληνικού χώρου, προκύπτει ότι οι βασικές παράμετροι που έπαιξαν ρόλο στη διαφοροποίηση των ειδών είναι κυρίως η εμφάνιση και εδραίωση του Μεσογειακού κλίματος, αλλά και οι επιδράσεις των πλειστοκαινικών παγετωδών και μεσοπαγετωδών περιόδων.

## ΑΓΓΛΙΚΗ ΠΕΡΙΛΗΨΗ – ENGLISH ABSTRACT

The genus *Origanum* belongs to the family Lamiaceae and includes 45 species (with 6 subspecies) and 19 hybrids. The genus is distributed throughout Europe, North Africa to temperate Asia (Taiwan), but the majority of taxa have an eastern Mediterranean distribution, with Turkey being the center of speciation. In Greece, the genus *Origanum* is present with 12 taxa (10 species with three subspecies), seven of which are endemic to parts of the country. Due to the wide use of *Origanum* species by humans, there are many studies on the properties and uses of different species (spice, essential oils, medicinal uses) but also studies on the ecology and distribution of the species. Based on genetic research, existing studies focus on the genetic diversity of species, on their karyological structure and differences, while there are also studies on population genetics. Regarding the evolutionary species relationships in the genus, there is only one research which studied the species relationships of section *Majorana* (*O. onites*, *O. majorana*, *O. dubium* and *O. syriacum*). The goal of the present thesis was to investigate species relationships and assess their current taxonomy and re-evaluate their diagnostic morphological characters. The dataset included the majority of Greek species (except for *O. lirium* and *O. sipyleum*), covering a broad range of their distribution, along with species occurring outside of Greece. The various analyses were based on phylogenetic analyses of nuclear and chloroplast genes (sanger method with Bayesian and ML analyses), on morphological phylogenetic analyses (Maximum Parsimony – MP) and divergence time estimations (BEAST). According to the obtained results, phylogenetic relationships are moderately resolved; however, the monophyly of almost all species is confirmed, apart from that of the Cretan endemic species *O. dictamnus*. Nevertheless, the latter does not fall out of the range of the “species concept”. The 10 morphological sections are neither genetically nor morphologically confirmed, as they do not reflect the evolutionary relationships of the species and do not include all the species that correspond to them. Also, the clustering of the 10 sections into three large groups, is not genetically and morphologically supported. Some species (*O. majorana*, *O. dubium*, *O. syriacum*) appear to have a rather confusing taxonomic position and thus need further analysis. According to morphological analysis, all species are confirmed to be monophyletic, while specific morphological characters were proven to be highly informative for species identification, even when used alone. In contrast, characters that previously were considered to be useful for

species identification, turned out to be uninformative, as several species from different sections were found sharing the same subcategories. Concerning divergence time estimations, the majority of *Origanum* species started their diversification between late Pliocene to mid Pleistocene (from 2,5 to 1,6 mya), although the start of the genus divergence can be traced back to mid to late Pliocene (4,5 mya). Given the existing knowledge of palaeogeography and paleoclimatology of Greece, it appears that the main reasons for species diversification is probably a combination of the effects of the Pleistocene glacial and interglacial periods, along with dispersion events and hybridization; a very important phenomenon for speciation events in the genus *Origanum*.



# ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΠΡΩΤΟ

---

## ΕΙΣΑΓΩΓΗ

## 1.1 Η οικογένεια Lamiaceae και υποοικογένεια Nepetoideae

Η οικογένεια Lamiaceae (συν. Labiatae) Lindl. (Χειλανθή) περιλαμβάνει ποώδη, πολυετή ή ετήσια αρωματικά φυτά και λίγα δέντρα και θάμνους. Αντιπροσωπευτικά και ευρέως γνωστά γένη είναι η φασκομηλιά, η ρίγανη, η μέντα, ο βασιλικός και το θυμάρι. Η εξάπλωση της είναι ευρεία και συναντάται σε πληθώρα οικοσυστημάτων και υψομέτρων, από τροπικές ζούγκλες μέχρι ξηρικές περιοχές και αλπικά οικοσυστήματα (Fernandes *et al.*, 1972, Ietswaart 1982, Heywood *et al.* 2007, Stevens 2012). Θεωρείται από τις πιο κοσμοπολίτικες οικογένειες ανθοφόρων φυτών, όπου μετά από πολλές ταξινομικές αναθεωρήσεις και πρόσφατες αναλύσεις γενετικών δεδομένων, περιλαμβάνει περίπου 236 γένη και σχεδόν 7.200 είδη, διαχωρισμένα σε 12 υπο-οικογένειες (subfamilies) και πέντε ομοιογένειες (tribes) (Fernandes *et al.* 1972, Ietswaart 1982, Wagstaff *et al.* 1997, 1998, Stevens 2001, Walker *et al.* 2007, Bramley *et al.* 2009, Ryding 2010, Walker *et al.* 2015, Roskov *et al.* 2019). Τα πολυπληθέστερα γένη, σε αριθμό ειδών, είναι τα *Salvia* L. (1753: 23) με 940-970 είδη και υποείδη, *Scutellaria* L. με 360 είδη και υποείδη, *Stachys* L. με 300 είδη και υποείδη και *Thymus* L. με 220 είδη και υποείδη (Stevens 2017). Τα μορφολογικά χαρακτηριστικά που είναι κοινά για τα περισσότερα γένη της οικογένειας των Χειλανθών, είναι τα απλά, αντίθετα φύλλα, ο συχνά τετράγωνος βλαστός, τα ζυγόμορφα συμπέταλα και δίχειλα άνθη, η επιφυής ωοθήκη και οι δύο ή τέσσερις στήμονες. Ο κάλυκας συνήθως είναι πεντάλοβος και δίχειλος, ενώ ο στύλος είναι συνήθως γυνοβασικός και ο καρπός είναι σχιζοκάρπιο που αποτελείται από τέσσερα μονόσπερμα κάρνα, αν και υπάρχουν λίγα είδη με καρπό δρύπη και ράγα (Simpson 2010).

Μεταξύ των υποοικογενειών της οικογένειας Lamiaceae, η υποοικογένεια Nepetoideae, στην οποία ανήκει και το γένος *Origanum* που αποτελεί αντικείμενο της παρούσης εργασίας, είναι η πολυπληθέστερη με 3.100-3.700 είδη και υποείδη περίπου (Heywood *et al.* 2007, Harley *et al.* 2014) και χωρίζεται σε τρεις ομοιογένειες (tribes): Elsholtzieae, Ocimeae και Mentheae, με την τελευταία να είναι η μεγαλύτερη, με 9 γένη και περίπου 1.700 είδη και υποείδη συνολικά (Πίν.1). Περιλαμβάνει κυρίως ποώδη αρωματικά φυτά, μερικούς θάμνους και σπανίως δέντρα. Ο βλαστός είναι συχνά τετράγωνος, με φύλλα αντίθετα όπου σε πολλά γένη φύονται κατά σπονδύλους, ενώ τα άνθη είναι ερμαφρόδιτα

**Πίνακας 1:** Ταξινομική διαίρεση της οικογένειας Lamiaceae. Εμφανίζονται οι υποοικογένειες, ομοιογένειες (tribes), τα γένη και ο αριθμός των ειδών (Stevens 2017 – APG IV).

<b>Οικογένεια Lamiaceae</b>		
<b>Υποοικογένεια</b>	<b>Ομοιογένεια</b>	<b>Γένη με αριθμό ειδών</b>
<i>Ajugoideae</i>		<i>Teucrium</i> (250), <i>Clerodendrum</i> (150), <i>Aegiphila</i> (120), <i>Rotheca</i> (50-60), <i>Ajuga</i> (40-50)
<i>Callicarpoideae</i>		<i>Callicarpa</i> (170)
<i>Cymarioideae</i>		<i>Acrymia</i> (1), <i>Cymaria</i> (2)
<i>Lamioideae</i>		<i>Stachys</i> (300), <i>Phlomis</i> (150-170), <i>Sideritis</i> (140), <i>Leucas</i> (100), <i>Phlomis</i> (50-90), <i>Pogostemon</i> (80), <i>Eremostachys</i> (5-60), <i>Lamium</i> (40)
<b><i>Nepetoideae</i></b>	<b>Mentheae</b>	<i>Salvia</i> (970), <i>Thymus</i> (220), <i>Nepeta</i> (200+), <i>Clinopodium</i> (100), <i>Micromeria</i> (55), <i>Lepechinia</i> (40), <i>Hedeoma</i> (40), <b><i>Origanum</i> (45)</b> , <i>Satureja</i> (38)
	Elsholtzieae	<i>Elsholtzia</i> (43-45)
	Ocimeae	<i>Plectranthus</i> (300), <i>Hyptis</i> (280), <i>Isodon</i> (100), <i>Ocimum</i> (65), <i>Platostoma</i> (45), <i>Aeollathus</i> (40), <i>Pycnostachys</i> (40), <i>Lavandula</i> (39)
<i>Peronematoideae</i>		<i>Garrettia</i> (1), <i>Hymenopyramis</i> (8), <i>Peronema</i> (1), <i>Petraeovitex</i> (8)
<i>Premnoideae</i>		<i>Premna</i> (50-200), <i>Gmelina</i> (35)
<i>Prostantheroideae</i>	Westringiae	<i>Prostanthera</i> (100), <i>Hemigenia</i> (50)
	Chloantheae	<i>Pityrodia</i> (45)
<i>Scutellarioideae</i>		<i>Scutellaria</i> (380)
<i>Symphorematoideae</i>		<i>Congea</i> (12), <i>Sphenodesme</i> (15), <i>Symphorema</i> (3)
<i>Tectonoideae</i>		<i>Tectona</i> (4)
<i>Viticoideae</i>		<i>Vitex</i> (250)

## 1.2 Αντικείμενο μελέτης: Το γένος *Origanum* L.

Το γένος *Origanum* L. περιλαμβάνει πολυετή ξυλώδη χαμαίφυτα που ανήκει στην ομοιογένεια (tribe) *Menthae* (Πίν.1), μαζί με σχεδόν όλα τα γνωστά αρωματικά είδη και περιλαμβάνει σε παγκόσμιο επίπεδο 45 είδη (με 6 υποείδη) και 19 υβρίδια (Fernandes *et al.* 1972, Ietswaart 1980a, 1982, Stevens 2017, Euro+Med 2006, Roskov *et al.* 2009, World Checklist of Selected Plant Families 2017, Dirmenci *et al.* 2018a, 2018b).

Η εξάπλωση του γένους *Origanum* εντοπίζεται σε ολόκληρη την Ευρώπη, όπου μέσω της Ιρανο-Τουρανικής χλωριδικής περιοχής, καταλήγει στην Ταϊβάν (Zohary 1973, Ietswaart 1980a, 1980b, 1982, 1985, Heldreich 1899) (Εικ.1). Η συγκεκριμένη κατανομή είναι ιδιαίτερη, καθώς μόνο η section *Origanum* που περιλαμβάνει όλα τα υποείδη του είδους *O. vulgare* L. καταλαμβάνει τη συνολική περιοχή εξάπλωσης που αναφέρεται για το γένος (Εικ.1). Οι υπόλοιπες εννέα sections, εντοπίζονται στην Μεσογειακή Λεκάνη, με αρκετά είδη να παρουσιάζουν μια εξαιρετικά εντοπισμένη και μικρή εξάπλωση, με αποτέλεσμα το γένος να περιλαμβάνει πολλά ενδημικά και στενοενδημικά είδη. Ο αριθμός αυτός αυξάνεται προς την περιοχή της ανατολικής Μεσογείου, με το 75% των ειδών να απαντώνται στην Ανατολία, όπου θεωρείται και το κέντρο ειδογένεσης του γένους *Origanum* (Zohary 1973, Ietswaart 1980a, Καρούσου 1995).

Η πλειονότητα των ειδών του γένους συναντάται κυρίως σε υψόμετρα από 400–1800 m, με κάποιες εξαιρέσεις που μπορεί να εντοπιστούν από το επίπεδο της θάλασσας έως και 4.000 m, ενώ η πλειονότητα των ενδημικών ειδών εντοπίζεται από 1.000–1.500 m υψόμετρο. Προτιμούν κυρίως ασβεστολιθικά πετρώματα, με εξαίρεση το κοινό είδος *Origanum vulgare* όπου συναντάται και σε μη ασβεστούχα υποστρώματα αντίστοιχα. Εξαπλώνονται από παράκτιες μέχρι ορεινές, ημι-ορεινές περιοχές, σε πετρώδη ξηρά εδάφη, αλλά και σε ανοίγματα κωνοφόρων ή/και μικτών δασών, άκριες ορεινών δρόμων σε ημισκιερές θέσεις, ενώ τα περισσότερα ενδημικά συναντώνται αποκλειστικά ως χασμόφυτα απότομων βραχωδών γκρεμών σε συνήθως ξηροφυτικές συνθήκες. Σύμφωνα με την Flora Europaea (Fernandes & Heywood 1972) τα μορφολογικά χαρακτηριστικά που διακρίνουν το γένος *Origanum* από τα υπόλοιπα της οικογένειας *Lamiaceae*, είναι η δίχειλη στεφάνη με ευδιάκριτο το άνω χείλος, το οποίο είναι σχεδόν επίπεδο ή ελαφρώς κυρτό και βραχύτερο του κάτω χείλους,

κάλυκας συχνά δίχειλος, τέσσερις γόνιμοι, επιπετάλιοι στήμονες και τέλος οι σπόνδυλοι της ταξιανθίας είναι συναθροισμένοι σε σπονδύλους. Εντός του γένους, περιλαμβάνονται πολυετείς αρωματικές πόες και φρύγανα με αδενώδεις τρίχες που εκκρίνουν αιθέρια έλαια, και τα κύρια μορφολογικά χαρακτηριστικά είναι οι επάκριες ή μασχαλιαίες ταξιανθίες, συναθροισμένες σε σπονδύλους. Τα βράκτια είναι συχνά διαφορετικού χρώματος από τα φύλλα, ενώ ο κάλυκας είναι κωδωνοειδής, δίχειλος ή ακτινόμορφος με πέντε ίσους ή ακέραιους οδόντες ή με ένα χείλος και βαθιά σχισμή στην μια πλευρά. Η στεφάνη είναι δίχειλη με το ανώτερο χείλος να είναι είτε ακέραιο είτε λείπει, ενώ το κατώτερο είναι τρίλοβο. Οι στήμονες είναι διδύναμοι, προεξέχουν ή είναι έγκλειστοι στον σωλήνα της στεφάνης και ο στύλος είναι δισχιδής με κοντούς βραχίονες. Τα καρπίδια είναι λεία, ωοειδή ή επιμήκη (Meikle 1985).

Η ταξινομική ιστορία του γένους είναι αρκετά περίπλοκη. Εντοπίζονται πολυάριθμες αλλαγές από αρκετούς συγγραφείς, φαινόμενο ιδιαίτερα συχνό για πολλά γένη φυτών. Το γεγονός αυτό κατοπτρίζει τις δυσκολίες και τα προβλήματα που αντιμετώπιζε και εξακολουθεί να αντιμετωπίζει η ταξινομική που στηρίζεται αποκλειστικά σε μορφολογικούς χαρακτήρες. Τις τελευταίες δεκαετίες καταγράφονται σημαντικές αλλαγές, καθώς διευρύνεται η έρευνα αυξάνοντας τις διαθέσιμες πληροφορίες, ενώ παράλληλα υπάρχει σημαντική πρόοδος στο επίπεδο των γενετικών προσεγγίσεων (Kaufmann & Wink 1994, Wagstaff *et al.* 1995, 1997, Katsiotis *et al.* 2009, Bräuchler *et al.* 2005, 2010, Bräuchler 2018, Karaca *et al.* 2013, Lukas *et al.* 2013b, Lukas & Novak 2013, Taşcıoğlu *et al.* 2018).

Πρώτη περιγραφή του γένους γίνεται από τον Λινναίο το 1753 στο Species Plantarum (Linnaeus 1753), ενώ ένα χρόνο μετά ο Miller (1754) περιγράφει τρία νέα είδη, τα οποία αρχικά εντάσσει στο γένος *Majorana*, όμως το 1768 τα μεταφέρει στο γένος *Origanum*. Μέχρι και σήμερα, η ταξινόμηση ορισμένων ειδών του γένους *Origanum* έχει αλλάξει αρκετές φορές, αφού σε ορισμένες περιπτώσεις τοποθετήθηκαν σε διαφορετικό γένος (π.χ. *Majorana*) ή ακόμα και σε άλλες ομοιογένειες (Melissineae, Thymineae κ.ά.), έως ότου το σύνολο των ειδών και των υπόλοιπων ταξινομικών υποκατηγοριών ομαδοποιήθηκε υπό το γένος *Origanum* (Bentham 1829, 1848, Boissier 1879, Briquet 1895, Ietswaart 1980a, Cantino *et al.* 1992). Η συχνή ταξινομική αλλαγή σχετίζεται με την μεγάλη μορφολογική ποικιλότητα που εμφανίζουν αρκετά είδη του γένους, καθιστώντας την οριοθέτηση ορισμένων εξ αυτών αρκετά δύσκολη διαδικασία, δεδομένου ότι από πολύ νωρίς παρατηρήθηκε στην φύση υβριδισμός μεταξύ διαφόρων ειδών του γένους.

Η τελευταία και πληρέστερη αναθεώρηση του γένους έγινε από τον Ietswaart (1980a) με τίτλο «A Taxonomic revision of the genus *Origanum* (Labiatae)», η οποία μέχρι και σήμερα θεωρείται παγκοσμίως, ως ο ακρογωνιαίος λίθος για την συστηματική ταξινόμηση του γένους. Στην αναθεώρηση αυτή, αρχικά, τα μέχρι τότε 38 γνωστά είδη του γένους *Origanum* ήταν χωρισμένα σε πέντε sections (ταξινομική βαθμίδα κατώτερη του υπογένους, αλλά ανώτερη του είδους) (Bentham 1848, Vogel 1841). Ο Ietswaart, όμως, περιγράφει άλλες πέντε sections και τοποθετεί τα 38 είδη στις 10 πλέον sections. Η αναθεώρηση περιλαμβάνει λεπτομερείς περιγραφές, κατανομές και σκίτσα όλων των ειδών, ενώ ο διαχωρισμός στις 10 sections έγινε με βάση μορφολογικά χαρακτηριστικά και οδήγησαν στη δημιουργία κλείδας προσδιορισμού, ενώ τα γνωστά υβρίδια αντιμετωπίζονται ως ξεχωριστή ομάδα με την δική τους κλείδα αναγνώρισης. Στην Ελλάδα συναντώνται πέντε sections, με τις διαφορές τους να δίνονται στον Πίνακα 2.

Από το 1980 με την αναθεώρηση του Ietswaart, έχουν περιγραφεί 14 νέα είδη, υποείδη και υβρίδια, με τον συνολικό αριθμό να φτάνει τα 52, χωρίς όμως να αναγνωρίζονται όλα από το σύνολο της επιστημονικής κοινότητας (Carlström 1984, Tan & Sorger 1984, Greuter & Raus 1985a,b, Danin 1990, Danin & Künne 1996, Duman *et al.* 1996, 1998, Harley *et al.* 2004, Goavaerts 2011, Dirmenci *et al.* 2018a, 2018b). Επίσης, πρέπει να επισημανθεί ότι πολλά υβρίδια δεν έχουν δημιουργηθεί φυσικά, καθώς τα πατρικά είδη βρίσκονται σε αρκετά απομακρυσμένες γεωγραφικά περιοχές, αλλά τεχνητά μέσω πειραμάτων σε βοτανικούς κήπους ή σε εργαστήρια.

**Πίνακας 2:** Κυριότερα χαρακτηριστικά και εξάπλωση των δέκα μορφολογικών *sections* του γένους *Origanum* (Ietswaart, 1980).

<i>Section</i>	Εξάπλωση	Βράκτια (χρώμα)	Στεφάνη (mm)	Σακοειδής Στεφάνη	Χείλη Κάλυκα	Οδόντες Κάλυκα	Προεξέχοντες Στήμονες
<i>Amaracus</i>	Νότιο Αιγαίο, Αττάλεια, Κύπρος	Ροζ-βιολετί	8-17	ναι	2 ή 1	απών ή πολύ μικροί	Αρκετά, κάτω από τα άνω χείλη στεφάνης
<i>Anatolicon</i>	Ελλάδα, νοτιοδυτική Τουρκία, Λίβανος, Κυρηναϊκή	Ροζ-βιολετί	5-14	όχι	2	αρκετά εμφανείς	Αρκετά, κάτω από τα άνω χείλη στεφάνης
<i>Majorana</i>	Ανατολική Μεσόγειος, Σικελία, Αλγερία, Μαρόκο, Ανδαλουσία	γκρίζα ή πράσινα	4,5-7	όχι	1	απών	Ελάχιστα, άνισοι
<i>Chilocalyx</i>	Κρήτη, νότια Τουρκία	Γκρι-πράσινα, χνουδωτά	3-7,5	όχι	2 ή 1	3 άνω, 2 κάτω	Ελάχιστα
<i>Origanum</i>	Ευρώπη, Μαρόκο, Τουρκία, Ιράν, Πακιστάν, Αφγανιστάν, Ινδία, Κίνα	Βιολετί ή πράσινο	3-11	όχι	Σωληνοειδής κάλυκας	5 ίσοι	Ελάχιστα ή εσωτερικοί
<i>Brevifilamentum</i>	Τουρκία, Συρία, Γεωργία	Κίτρινο- πράσινα ή βιολετί	10-16	όχι	2	3 άνω, 2 κάτω	Αρκετά άνισοι, εσωτερικοί και ελάχιστα
<i>Elongatispica</i>	Μαρόκο, Αλγερία	Πράσινα	4-7.5	όχι	Σωληνοειδής κάλυκας	5 σχεδόν ίσοι	Άνισοι, εσωτερικοί και ελάχιστα
<i>Campanulicalyx</i>	Ισραήλ, Σινά	Πράσινα	2.5-11	όχι	Σωληνοειδής/ καμπανοειδής	5 σχεδόν ίσοι	Αρκετά, ελαφρώς άνισοι
<i>Prolaticorolla</i>	Μαρόκο, Ισπανία	Βιολετί ή πράσινα	7-16	όχι	Σχεδόν σωληνοειδής κάλυκας	5 σχεδόν ίσοι	Άνισοι, ελάχιστα
<i>Longitubus</i>	Τουρκία	Έντονο βιολετί	15-50	όχι	2	3 άνω, 2 κάτω	Σχεδόν ίσοι, εσωτερικοί



**Εικόνα 1:** Χάρτης εξάπλωσης του γένους *Origanum*. — Με συνεχή κόκκινη γραμμή, η εξάπλωση της section *Origanum*, το οποίο περιλαμβάνει τα 6 υποείδη του είδους *O. vulgare* και ταυτίζεται με την εξάπλωση του γένους. - - -: Με διακεκομμένη κόκκινη γραμμή η εξάπλωση των υπόλοιπων 9 sections που περιλαμβάνουν τα υπόλοιπα 51 είδη του γένους.



### 1.3 Τα υπό εξέταση είδη του γένους *Origanum*

Στον Ελληνικό χώρο εντοπίζονται πέντε sections (Πίν.3), με δώδεκα taxa (είδη και υποείδη) εκ των οποίων τα επτά είναι ενδημικά (Dimopoulos *et al.* 2013, 2016)

**Πίνακας 3:** Κατάλογος ειδών και υποειδών ανά section του γένους *Origanum* που εντοπίζονται στον Ελληνικό χώρο με χωρολογικά στοιχεία (με έντονα γράμματα σημειώνονται τα: ενδημικά).

Είδος	Υποείδος	Section	Χωρολογία	Περιοχή εξάπλωσης στην Ελλάδα
<i>O. onites</i>	-	<i>Majorana</i>	Αν.Μεσόγειος	Ελλάδα (Gr)
<i>O. vulgare</i>	<i>vulgare</i>	<i>Origanum</i>	Ευρώπη, Μεσόγειο, Ασία	Βόρεια Ελλάδα (NGr)
»	<i>viridulum</i>	<i>Origanum</i>	Μεσόγειος έως Νεπάλ	Βόρεια Ελλάδα (NGr)
»	<i>hirtum</i>	<i>Origanum</i>	Ελλάδα, Τουρκία, Κύπρος	Ελλάδα (Gr)
<i>O. dictamnus</i>	-	<i>Amaracus</i>	Ενδημικό	<b>Κρήτη</b> -Κάρπαθος (KK)
<i>O. calcaratum</i>	-	<i>Amaracus</i>	Ενδημικό	Κυκλάδες, Δωδεκάνησα, Κρήτη (Kik, EAe, KK)
<i>O. symes</i>	-	<i>Amaracus</i>	Ενδημικό	Σύμη (EAe)
<i>O. microphyllum</i>	-	<i>Chilocalyx</i>	Ενδημικό	<b>Κρήτη</b> -Κάρπαθος (KK)
<i>O. vetteri</i>	-	<i>Anatolicon</i>	Ενδημικό	Κρήτη- <b>Κάρπαθος</b> (KK)
<i>O. scabrum</i>	-	<i>Anatolicon</i>	Ενδημικό	Εύβοια, Πελοπόννησος (WAe, Pel)
<i>O. lirium</i>	-	<i>Anatolicon</i>	Ενδημικό	Εύβοια, Πελοπόννησος (WAe, Pel)
<i>O. sipyleum</i>	-	<i>Anatolicon</i>	Αν.Αιγαίο, Τουρκία	Τουρκία, Σάμος, Χίος (Tu, EAe)

Ακολουθεί σύντομη μορφολογική περιγραφή του κάθε είδους, καθώς και πληροφορίες εξάπλωσης, γεωλογικών προτιμήσεων, μελέτες αιθέριων ελαίων κ.ά.



**Εικόνα 2:** *Origanum onites*, κεφαλωτή ρίγανη ή Τουρκική ρίγανη ή νησιωτική ρίγανη με την χαρακτηριστική κεφαλωτή ταξιανθία. Πηγή: Karl Hauser, Flickr

***Origanum onites*** L.: Μέλος της section *Majorana*, συναντάται σε φρυγανικά οικοσυστήματα της ΝΑ Ευρώπης, Τουρκίας και Συρίας. Είναι πολυετής αρωματικός θάμνος με έντονα χαρακτηριστικό άρωμα «ρίγανης», χνουδωτούς βλαστούς και φύλλα καλυπτόμενα από αδενικά λέπια και αδενικές τρίχες. Τα μικρά, λευκά και πολυάριθμα άνθη σχηματίζουν χαρακτηριστική ταξιανθία ψευδοκόρυμβου στην κορυφή του βλαστού, και προσδίδουν το χαρακτηριστικό όνομα, γνωστό στην Κρήτη ως «κεφαλωτή» ρίγανη. Τα βράκτια φύλλα είναι ελλειψοειδή έως ευρέως ωοειδή και άμισχα, ενώ ο κάλυκας είναι μονόχειλος, ακέραιος ή ελάχιστα οδοντωτός. Η στεφάνη είναι λευκή, δίχειλη με δύο λοβούς στο άνω και τρεις στο κάτω χείλος και ανθίζει από μέσα–τέλη Μαΐου μέχρι και τον Ιούλιο ανάλογα το μικροκλίμα της κάθε περιοχής. Φύεται από το επίπεδο της θάλασσας έως τα 800 (-1.400) μέτρα υψόμετρο (Fernandes & Heywood 1972, Strid 2016) και η κοινή της ονομασία είναι νησιωτική ρίγανη και η εμπορική ονομασία είναι «Τουρκική ρίγανη» (Turkish oregano) (Εικ. 2). Στην Ελλάδα η εξάπλωσή της ξεκινάει από την Στερεά Ελλάδα και την Εύβοια και συνεχίζει προς τα νότια και ανατολικά, με τα νησιά του Αιγαίου και την Κρήτη να φιλοξενούν τους μεγαλύτερους πληθυσμούς της. Στην Κρήτη, η εξάπλωση του είδους είναι χαρακτηριστική καθώς ακολουθεί τις κλιματολογικές συνθήκες του νησιού όπου στα βορειοδυτικά, λόγω των αυξημένων βροχοπτώσεων, η παρουσία του είδους είναι

ελάχιστη, ενώ ανατολικότερα που επικρατούν ξηρικές συνθήκες, είναι ο κυρίως αντιπρόσωπος του γένους (Καρούσου 1995, Karousou & Kokkini 2003). Θεωρείται από τα πιο γνωστά αρωματικά βότανα, καθώς χρησιμοποιείται από την αρχαιότητα ως άρτυμα στη μαγειρική αλλά και ως φαρμακευτικό φυτό από τον Ιπποκράτη. Οι αντιοξειδωτικές και αντιβακτηριδιακές ιδιότητες σχετίζονται με την μεγάλη περιεκτικότητα σε καρβακρόλη, θυμόλη, φλαβονοειδή αλλά και φαινολικά οξέα, ενώ παράλληλα είναι γνωστή η διουρητική και αντιμικροβιακή της δράση (Vokou *et al.* 1988, Tasdemir *et al.* 2006, Stefanaki *et al.* 2016, Ασσαριωτάκης 2018).

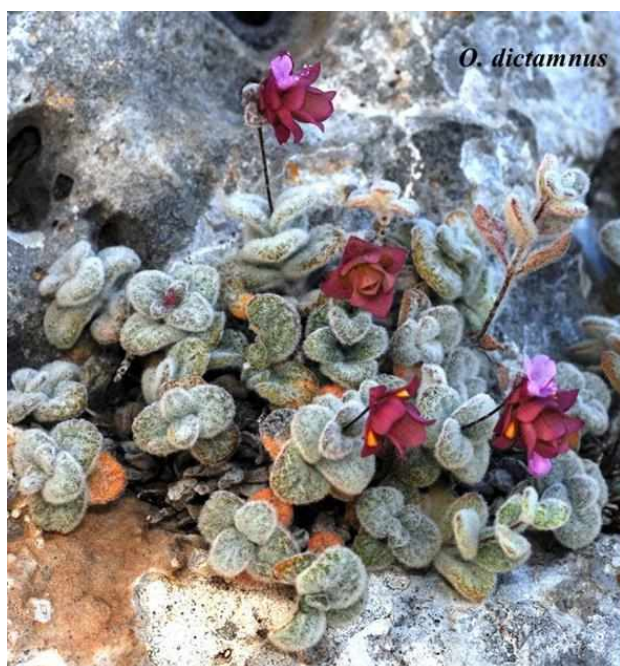


**Εικόνα 3:** Αριστερά, το ευρέως εξαπλωμένο υποείδος στην Ελλάδα *O. vulgare* subsp. *hirtum*. Δεξιά το υποείδος *Origanum vulgare* subsp. *vulgare* το οποίο εντοπίζεται στην Βόρεια Ελλάδα. Πηγές φωτογραφιών: αριστερά: Stephen Lenton, δεξιά: Andreas Rockstein

***Origanum vulgare*:** Ο μοναδικός αντιπρόσωπος της section *Origanum* με έξι υποείδη και με την μεγαλύτερη εξάπλωση σε σχέση με κάθε άλλο είδος *Origanum* (Εικ. 3). Εξαπλώνεται από τις Αζόρες στα δυτικά και εκτείνεται σε ολόκληρη σχεδόν την Ευρώπη, τη Μεσόγειο, ενώ μέσω της Ιρανο-Τουρανικής περιοχής φτάνει μέχρι και την νοτιοανατολική Κίνα και Ταϊβάν (Jetswaart 1980a, 1982). Η γεωγραφική εξάπλωση των έξι υποειδών είναι διακριτή στο μεγαλύτερο μέρος της, όμως στην Ανατολική Μεσόγειο παρατηρείται επικάλυψη των κατανομών τους. Στην Ελλάδα φύονται τρία υποείδη, τα *Origanum vulgare* subsp. *vulgare* με στεφάνη ανοιχτού ροζ χρώματος και βράκτια έντονα βιολετί όπου εντοπίζεται στα Όρη Μπέλλες, Όλυμπος, Παγγαίο, Φαλακρό και στην Ροδόπη (The Flora of Greece Web). Εκτός χώρας, το υποείδος εξαπλώνεται στην κεντρική Ευρώπη με νοτιότερη εξάπλωση την βόρεια Ελλάδα.

Το *O. vulgare* subsp. *viridulum* με άσπρη στεφάνη, σπανίως ανοιχτού ροζ, και πράσινα βράκτια όπου φύεται στα όρη Βέρμιο, Όλυμπος, Βούρινος, Τύμφη και Παγγαίο (The Flora of Greece Web), ενώ εκτός Ελλάδας εντοπίζεται στα Βαλκάνια και την Ιταλία. Τέλος, το πιο κοινό υποείδος στην Ελλάδα *O. vulgare* subsp. *hirtum* ή

αλλιώς γνωστό ως «Ελληνική ρίγανη», παρουσιάζει σχετικά ευρεία εξάπλωση στην Ανατολική Μεσόγειο, Μάλτα, Βαλκάνια και Τουρκία (Fernandes & Heywood 1972, Ietswaart 1980a, 19982). Στην Ελλάδα, εντοπίζεται σε ολόκληρη την ηπειρωτική χώρα, όπου στα βορειότερα σημεία φύεται συμπάτρια με τα άλλα δυο προαναφερθέντα υποείδη (Kokkini *et al.* 1994, 2004). Επίσης, συναντάται στην Εύβοια, Πελοπόννησο, Ιόνια νησιά, Αιγαίο (Άνδρο, Νάξο, Ικαρία νησιά του βορείου και βορειοανατολικού Αιγαίου, Σποράδες) και Κρήτη όπου η εξάπλωση του είδους εξασθενεί σταδιακά από τα βορειοδυτικά προς τα ανατολικά του νησιού λόγω ξηρότερων και θερμότερων κλιματικών συνθηκών. Έτσι στην Κρήτη παρατηρείται σταδιακή αντικατάσταση του *O. vulgare* subsp. *hirtum* στα δυτικά, με το *O. onites* που κυριαρχεί στην ανατολική Κρήτη. Συναντάται από τα 0–1.700 m υψόμετρο (Strid 2016) σε πλούσια αλλά και άγονα πετρώδη εδάφη, σε ανοίγματα κωνοφόρων και μικτών δασών και σε άκριες ορεινών δρόμων. Παρόλο που παρουσιάζει αρκετή ανθεκτικότητα στη ξηρασία, προτιμά σκιερές, ημισκιερές θέσεις με σχετική υγρασία (Kokkini *et al.* 2004, Ασσαριωτάκης 2018). Σύμφωνα με τους Fleisher & Sneer (1982) το εν λόγω υποείδος συγκεντρώνει τις μεγαλύτερες ποσότητες δυο φαινολικών ενώσεων, της καρβακρόλης και θυμόλης, οι οποίες είναι χαρακτηριστικές ενώσεις του γένους *Origanum* (Vokou *et al.* 1988, Vokou *et al.* 1993, Kokkini *et al.* 1994, Chatzopoulou *et al.* 2004). Λόγω της αντιμυκητιακής και αντιβακτηριδιακής του δράσης, χρησιμοποιείται στην βιομηχανία τροφίμων για συντήρηση και βελτίωση οργανοληπτικών χαρακτηριστικών (Colin *et al.* 1989, Aligiannis *et al.* 2001). Επίσης, είναι σημαντικό μελισσοτροφικό φυτό, ενώ το ριγανέλαιο χρησιμοποιείται ως συστατικό διατροφής των ζώων (Bampidis *et al.* 2005).



**Εικόνα 4:** Το ενδημικό είδος Κρήτης *Origanum dictamnus*, γνωστό και ως Έρωντας.  
Πηγή: Αλιμπέρτης Α.

***Origanum dictamnus* L.:** Ανήκει στη section *Amaracus*, ο Δίκταμος ή αλλιώς Έρωντας, Ατίταμος, Στοματόχορτο είναι ενδημικό είδος της Κρήτης και εντοπίζεται σε πολλά σημεία στο νησί (Εικ.4). Είναι αποκλειστικώς χασμόφυτο ασβεστολιθικών υποστρωμάτων όπου συναντάται από τα 50–1700 m υψόμετρο (Strid 2016) σε όλα τα βουνά της Κρήτης, σε σκιερές αλλά και ηλιόλουστες βραχώδεις, απρόσιτες θέσεις, γκρεμνά, σχισμές βράχων, αλλά και σε κάθετους βράχους σχεδόν όλων των παραγγιών του νησιού (Κυπριωτάκης 1998). Ο βλαστός είναι τετράγωνος και χνουδωτός, ενώ τα φύλλα έχουν ωοειδές σχήμα με ελαφρώς καρδιόσχημη βάση. Η βελούδινη υφή και όψη του φυτού οφείλεται στην πλούσια κάλυψη των φύλλων από μη αδενώδεις, διακλαδιζόμενες τρίχες, και αυτό το χαρακτηριστικό είναι μοναδικό στο γένος. Τα φύλλα καλύπτονται επίσης από αδενώδεις τρίχες, σαν μικρά σταγονίδια, και αποτελούν την κύρια πηγή παραγωγής αιθέριου ελαίου (Vrachnakis 2002). Οι ταξιανθίες (3–10) είναι συνήθως πυκνές, επιμήκειες ή ωοειδείς, διατεταγμένες σε μονοχάσια ή διχάσια. Τα βράκτια φύλλα έχουν έντονο ροζ προς πορφυρό χρώμα και είναι μακρύτερα του κάλυκα. Ο σωληνοειδής κάλυκας αποτελείται από ενιαίο άνω χείλος ενώ το κάτω χείλος μπορεί να λείπει ή να αποτελείται από δυο πολύ μικρούς λοβούς. Η στεφάνη είναι δίχειλη και ρόδινη, ελαφρώς σακοειδής στη βάση της, με το άνω χείλος να έχει δύο λοβούς ενώ το κάτω χείλος να αποτελείται από τρεις. Ο στύλος και οι στήμονες έχουν το ίδιο μήκος και προεξέχουν αρκετά από την στεφάνη. Ανθίζει από Ιούνιο μέχρι και Οκτώβριο. Είναι γνωστό φυτό από την αρχαιότητα για τις φαρμακευτικές του

ιδιότητες και χρησιμοποιείται ως έγχυμα, αφέψημα, βάμμα, κατάπλασμα ή επίθεμα αλλά και ως σκόνη. Επίσης, θεωρείται σημαντικό είδος για την λαογραφία και μυθολογία του νησιού καθώς συναντάται πολλές φορές σε ποιήματα και μαντινάδες εκθειάζοντας τις ιδιότητες του. Μερικές από αυτές που του προσδίδουν είναι: αντισπασμωδικό, αντισηπτικό, αντιφλεγμονώδες, επουλωτικό κ.ά. όπως επίσης το αιθέριο έλαιο χρησιμοποιείται στην οινοποίηση, κοσμετολογία και ως εντομοκτόνο (Liolios *et al.* 2009, 2010, Kouri *et al.* 2007, Lianopoulou & Bosabalidis 2014). Τέλος, μετά από πρόσφατες μελέτες δημιουργήθηκε σκεύασμα με εκχύλισμα τριών Κρητικών βοτάνων (Δίκταμο, Φασκομηλιά και Θυμάρι) ενάντια στο κοινό κρυολόγημα (Cretan Iama) (Duijker *et al.* 2015) ενώ ο Ευρωπαϊκός Οργανισμός Φαρμάκων το καθιστά αναγνωρισμένο φάρμακο με συγκεκριμένες ενδείξεις (European Medicines Agency 2013).



**Origanum calcaratum** Juss : Γνωστό στην Αμοργό ως «κεφαλόχορτο» ή αλλιώς

**Εικόνα 5:** Το ενδημικό είδος νοτίου Αιγαίου *Origanum calcaratum* που εντοπίζεται στην Αμοργό (αριστερή φωτογραφία) και γειτονικές νησίδες, τη Χάλκη, την Ικαρία και τη Σητεία στην Κρήτη (δεξιά φωτογραφία).

«δίκταμος της Αμοργού», είναι συγγενικό μορφολογικά είδος του Δίκταμου καθώς ανήκει και αυτό στη section *Amaracus* (Εικ.5). Ενδημικό φυτό του Νοτίου Αιγαίου, εξαπλώνεται σε νησίδες και νησιά των ανατολικών Κυκλάδων (Αμοργός, Αμοργοπούλα, Αστυπάλαια, Σειρήνα, Οφιδούσσα, Ζαφορά, Κέρο), στην Ικαρία και την Χάλκη καθώς και σε μια βραχώδη, απομονωμένη τοποθεσία στην ανατολική Κρήτη κοντά στο χωριό Ρούσσα Εκκλησιά, Σητείας. Είναι υποχρεωτικό χασμόφυτο και συναντάται σε υψόμετρο 50 – 600 m (Strid 2016) σε σχισμές βράχων, γκρεμνά και απρόσιτες σκιερές αλλά και ηλιόλουστες θέσεις ασβεστολιθικού υποστρώματος (Κυπριωτάκης 1998). Τα φύλλα του είναι μεγάλα, σχεδόν στρογγυλά έως καρδιόσχημα στη βάση, δερματώδη, με αρκετά μικρότερο αριθμό μη διακλαδιζόμενων τριχών σε σχέση με τον Δίκταμο. Οι ταξιανθίες είναι πυκνές, κυλινδρικές έως πυραμιδοειδείς, κυρίως στην κορυφή των βλαστών. Τα βράκτια είναι μερικώς απαλού ροζ χρώματος, ενώ οι κάλυκες είναι μονόχειλοι, με ελαφρώς τριχωτό λαιμό, ακέραιο το άνω χείλος ενώ το κάτω απουσιάζει τις περισσότερες φορές. Η στεφάνη είναι δίχειλη, ροζ και σακοειδής στη βάση της, με δυο άνω λοβούς και τρεις άνισους στο κάτω χείλος, ενώ ανθίζει από Μάιο μέχρι Αύγουστο. Ο στύλος προεξέχει ελάχιστα από την στεφάνη και από τους ανθήρες. Στην Αμοργό χρησιμοποιείται ως αφέψημα για τον πονοκέφαλο, ενώ η μελέτη της Καρούσου (1995) σημειώνει ότι το είδος είναι φτωχό σε αιθέρια έλαια με μόλις 0.5% περιεκτικότητα σε φαινολικές ενώσεις. Οι Demetzos *et al.* (2001)



αναφέρουν 22 χημικές ενώσεις συνολικά για το είδος, με την θυμόλη να έχει τα υψηλότερα ποσοστά (42,8%) και παρουσιάζει αντιμικροβιακή δράση ενάντια στα θετικά κατά Gram βακτήρια. Τέλος, περιλαμβάνεται στο Βιβλίο Ερυθρών Δεδομένων των Σπάνιων και Απειλούμενων Φυτών της Ελλάδας (2009) ως Τρωτό (Vu) ([Karousou et al. 2009](#)).



**Εικόνα 6:** Το στενότοπο ενδημικό είδος *Origanum symes* που φύεται σε μια παραλία της Σύμης, ανατολικό Αιγαίο. Προσωπικό αρχείο φωτογραφιών

***Origanum symes*** Carlström K: Πρώτη περιγραφή του είδους έγινε από την [Carlström \(1984\)](#) και τοποθετήθηκε στη section *Amaracus*. Είναι στενότοπο ενδημικό της νήσου Σύμης στα Δωδεκάνησα, και έχει περιγραφεί και καταγραφεί μόνο από έναν κολπίσκο στα ανατολικά του νησιού, σε σχισμές ασβεστολιθικών κάθετων, απόκρημνων και ημισκιερών βράχων, βόρειας έκθεσης από τα 0 – 50 m υψόμετρο. Είναι μικρός ξυλώδης πολυετής θαμνίσκος (subshrub) με υποκίτρινους, χνουδωτούς στη βάση βλαστούς και φύλλα συνήθως αμβλεία με καρδιόσχημη βάση (Εικ. 6). Τα φύλλα κοντά στη βάση είναι αρκετά χνουδωτά, ενώ ψηλότερα στους βλαστούς οι τρίχες μειώνονται και αντικαθίστανται από μικρές σκληρές τρίχες στις παρυφές των φύλλων. Οι ταξιανθίες είναι ωοειδώς επιμήκεις, αρκετά μεγάλες έως 30 mm μήκος. Τα βράκτια είναι πράσινου χρώματος, υποσφαιροειδή με αδένες, ενώ ο κάλυκας είναι μονόχειλος, με ακέραιο άνω χείλος (το κάτω απουσιάζει). Ο λαιμός του κάλυκα δεν έχει τρίχες, όμως αποτελείται από έγχρωμους άμισχους και άχρωμους έμμισχους αδένες. Η στεφάνη είναι δίχειλη, ροζ χρώματος, με σακοειδή βάση και προεξέχοντες στήμονες και στύλο. Ανθίζει από αρχές Ιουνίου μέχρι τέλη Ιουλίου, αν και λόγω της σπανιότητας και της δυσκολίας προσέγγισης, δεν είναι γνωστή κάποια ιδιότητα ή/και χρήση από τον άνθρωπο, ούτε έχουν γίνει έρευνες για ύπαρξη και περιεκτικότητα σε αιθέρια έλαια.



***Origanum vetteri*** Briq. & Barbey: Το είδος ανήκει στη section *Anatolicon*, είναι

**Εικόνα 7:** Το στενότοπο ενδημικό είδος *Origanum vetteri* από την κορυφή του όρους Καλή Λίμνη της Καρπάθου

στενότοπο ενδημικό της Καρπάθου στο όρος Καλή Λίμνη (Εικ. 7). Εντοπίζεται σε σχισμές ασβεστολιθικών βράχων από τα 1.100–1.215 m υψόμετρο (Strid 2016). Είναι το μόνο είδος του γένους που φύεται σε νάνα μορφή και σχεδόν έρπει ανάμεσα σε σκιερές, υγρές σχισμές βράχων βόρειας έκθεσης, ενώ αρκετά συχνά φυτρώνει μέσα σε βρύα. Οι βλαστοί δεν έχουν όρθια κατεύθυνση, είναι αρκετοί ανά φυτό και ριζώνουν στη βάση τους, καταλήγοντας έτσι σε ένα συνονθύλευμα λεπτεπίλεπτων βλαστών. Τα χνουδωτά φύλλα είναι πολύ μικρά σε μέγεθος, καρδιάσχημα έως δελτοειδή, βαθιά σκούρου πράσινου χρώματος όπου οι παρυφές περιστρέφονται προς τα μέσα, ενώ τα νεύρα είναι υπερυψωμένα στην κάτω μεριά των φύλλων. Τα βράκτια είναι τριχωτά, εν μέρη βιολετί, ενώ ο κάλυκας είναι δίχειλος και πλούσια τριχωτός. Αποτελείται από τρεις άνω λοβούς με άνισους τριγωνικούς ή δελτοειδείς οδόντες, ενώ το κάτω χείλος χωρίζεται σε δυο μικρότερους λοβούς με περισσότερο οξύληκτα δόντια. Η στεφάνη είναι δίχειλη, ροζ, με μη-σακοειδή βάση, με δυο άνω και τρεις άνισους κάτω λοβούς. Ο στύλος και οι στήμονες προεξέχουν από την στεφάνη, ενώ ανθίζει Ιούνιο με Ιούλιο. Όπως και το ενδημικό *O. symes* έτσι και για το *O. vetteri*, λόγω της δυσκολίας εύρεσης και της περιορισμένης εξάπλωσής του, δεν

υπάρχουν μελέτες για αιθέρια έλαια, φαρμακευτικές ιδιότητες ή/και χρήσεις από τον άνθρωπο.



**Εικόνα 8:** Το ενδημικό είδος Ευβοίας και Πελοποννήσου *Origanum scabrum*.  
Πηγή φωτογραφιών:: Παπανικολάου Θ. (δεξιά) και: Καλογιάννης Ε. (αριστερά)

***Origanum scabrum*** Boiss. & Heldr.: Ανήκει στη section *Anatolicon* και είναι ενδημικό Εύβοιας και Πελοποννήσου (Εικ. 8). Στην Εύβοια φυτρώνει στα όρη Δίρφυ, Καντήλι, Κουλοχέρα και Ξηροβούνι, ενώ στην Πελοπόννησο εντοπίζεται στα όρη Ταΰγετος και Πάρνωνας (The Flora of Greece Web). Είναι πολυετής πόα με ξυλώδες ρίζωμα και μαλακούς βλαστούς με σκληρές μικρές τρίχες. Τα φύλλα είναι άμισχα, καρδιάσχημα ή σχεδόν στρογγυλεμένα με οξύληκτη κορυφή. Η υφή τους είναι δερματώδης, με λεία επιφάνεια και μικρές σκληρές τρίχες στις παρυφές των φύλλων και στις νευρώσεις της κάτω επιφάνειας. Οι ταξιανθίες είναι επιμήκειες και κρεμαστές. Τα βράκτια φύλλα είναι καρδιάσχημα ή ωοειδή, εν μέρη έντονα βιολετί και ελαφρώς χνουδωτά. Οι κάλυκες είναι δίχειλοι, ελαφρώς ή καθόλου χνουδωτοί με τρεις μικρούς τριγωνικούς ή δελτοειδείς λοβούς στο άνω χείλος και δυο μεγάλους στο κάτω, και καταλήγουν σε τριγωνικούς άνισους οδόντες. Η στεφάνη είναι δίχειλη, μη-σακοειδής, ροζ προς βιολετί, με δυο μικρούς λοβούς στο άνω χείλος και τρεις στο κάτω. Οι στήμονες εξέρχονται από το σωλήνα της στεφάνης ενώ ο στύλος προεξέχει από την στεφάνη και τους στήμονες. Φύεται σε ασβεστολιθικούς απόκρημνους βράχους, πλαγιές και θαμνότοπους, σε ανοίγματα δασών αλλά και σε υπαλπικά λιβάδια από τα 700–1.800 m υψόμετρο (Strid 2016) και ανθίζει Ιούνιο με

Σεπτέμβριο. Μελέτες αιθέριων ελαίων έδειξαν ότι το *O. scabrum* περιέχει 28 χημικές ενώσεις με υψηλότερη την καρβακρόλη (66,7% –74,86%) και παρουσιάζει έντονη

αντιμικροβιακή δράση σε παθογόνα βακτήρια και μύκητες, ενώ έχει υψηλή αποθητική, τοξική δράση στα κουνούπια (Aligiannis *et al.* 2001, Demetzos *et al.* 2001, Govindarajan *et al.* 2016).



**Εικόνα 9:** Το ενδημικό είδος Πελοποννήσου και Εύβοιας *Origanum lirium*.

Πηγή φωτογραφιών: Καλογιάννης Ε..

***Origanum lirium*** Heldr. ex Halácsy : Ανήκει επίσης στη section *Anatolicon*, όπως και τα ενδημικά *O. vetteri* και *O. scabrum*. Αποτελεί ενδημικό της Εύβοιας και της νότιας Πελοποννήσου από τα βουνά Ταΰγετος και Πάρνωνας (Εικ. 9). Στην Εύβοια έχει βρεθεί στα όρη Καντήλι, Ξεροβούνι, και από τη Δίρφυ. Σύμφωνα με τον Ietswaart (1980a) αποτελεί φυσικό υβρίδιο μεταξύ των ειδών *O. vulgare* subsp. *hirtum* και του ενδημικού *O. scabrum*, όπου παρουσιάζει όλους τους μορφολογικούς χαρακτήρες των γονέων σε ενδιάμεση μορφή και επιπλέον έχει παρατηρηθεί 50% μειωμένη γονιμότητα γυρεόκοκκων. Πλέον, σύμφωνα με τον πιο πρόσφατο κατάλογο της ελληνικής χλωρίδας, αναγνωρίζεται ως ξεχωριστό είδος (Dimopoulos *et al.* 2013). Πρόκειται για ένα πολυετές χαμαίφυτο, με βραχύ τρίχωμα στη βάση των βλαστών. Τα φύλλα είναι δερματώδη, άμισχα, συνήθως ωοειδή, γλαυκοπράσινου χρώματος με υποκίτρινες αδενώδεις στίξεις, ενώ έχει κοντές σκληρές τρίχες στα νεύρα των φύλλων και στα κράσπεδα τους. Η ταξιανθίες βρίσκονται επάκρια σε στάχεις, τα βράκτια είναι πράσινα έως μερικώς ρόδινα, και οι κάλυκες έχουν αδενώδεις στίξεις με τριχωτό φάρυγγα, είναι δίχειλοι με τρεις τριγωνικούς οδόντες στο άνω χείλος και δυο κοντούς και στενούς στο κάτω αντίστοιχα. Η στεφάνη είναι ρόδινη με σωλήνα μακρύτερο του κάλυκα, ενώ ο στύλος και οι στήμονες προεξέχουν και ανθίζει από τον Ιούλιο έως τον Σεπτέμβριο. Εντοπίζεται σε δύσβατες πετρώδεις περιοχές ασβεστολιθικού υποστρώματος, σε ανοίγματα κωνοφόρων δασών και σε ανοιχτές θέσεις ελαφρώς πάνω από το δασικό

όριο. Μπορεί να φύεται ανάμεσα σε θάμνους, σε φωτεινές και ημισκιερές θέσεις σε υψόμετρο 1.000–1.700 m. Σε γενική εμφάνιση το φυτό μοιάζει περισσότερο με το είδος *O. scabrum*, αλλά με μικρότερες ταξιανθίες και με τρίχωμα στο στέλεχος, ενώ τα βράκτια έχουν ενδιάμεσο μέγεθος με εκείνα των γονέων. Περιλαμβάνεται στο Βιβλίο Ερυθρών Δεδομένων των Σπάνιων και Απειλούμενων Φυτών της Ελλάδας (2009) ως Τρωτό (VU) (Kalpoutzakis & Konstantinidis *et al.* 2009). Δεν είναι γνωστή κάποια χρήση του φυτού, ενώ δεν έχει διερευνηθεί για αιθέρια έλαια.



**Εικόνα 10:** Το είδος *Origanum sipyleum* που φύεται στην Τουρκία και στα νησιά του Ανατολικού Αιγαίου (Σάμο και Χίο) τα οποία αποτελούν το δυτικότερο σημείο εξάπλωσης. Πηγή: Κοράκης Α.

***Origanum sipyleum*** L.: Μέλος της section *Anatolicon*, εξαπλώνεται στην Ανατολία (Τουρκία) με δυτικότερη εξάπλωση τα νησιά του ανατολικού Αιγαίου Χίο και Σάμο (Ietswaart 1980a, 1982, 1985, Dimopoulos *et al.* 2013). Είναι πολυετής πόα και οι βλαστοί είναι κίτρινο-καστανού χρώματος, καλύπτονται από πυκνό τρίχωμα στη βάση τους, ενώ τα υπόλοιπα τμήματα του φυτού είναι λεία (Εικ.10). Τα δερματώδη φύλλα παρουσιάζουν ποικιλομορφία σχήματος, από ελλειπτικά, ωσειδή έως και καρδιόσχημα. Τα κατώτερα είναι έμμισχα και τριχωτά, ενώ τα ανώτερα λεία και σχεδόν άμισχα. Οι ταξιανθίες είναι ωσειδείς, ενώ τα βράκτια αντωσειδή μερικώς ρόδινα χωρίς τρίχες. Οι κάλυκες είναι δίχειλοι με τριχωτό φάρυγγα, τρεις δελτοειδείς οδόντες στο άνω χείλος και δυο κοντούτερους στο κάτω. Η στεφάνη είναι ρόδινη, δίχειλη μη-σακοειδής, με δυο μακριούς λοβούς στο άνω χείλος και τρεις άνισους στο κάτω. Ο στύλος και οι στήμονες προεξέχουν αρκετά της στεφάνης. Ανθίζει Ιούνιο με Αύγουστο και φύεται σε κωνοφόρα δάση αλλά και θαμνότοπους, βραχώδεις περιοχές, σε κράσπεδα δρόμων αλλά και σε καλλιέργειες. Στη Σάμο και Χίο εντοπίζεται από τα 500–1.000 m, ενώ στην Ανατολία έχει καταγραφεί από τα 250–1.500 m. υψόμετρο (Ietswaart 1980a, 1982, Strid 2016). Τέλος, περιλαμβάνεται στο Βιβλίο Ερυθρών Δεδομένων των Σπάνιων και Απειλούμενων Φυτών της Ελλάδας (Stefenaki & Kokkini *et al.* 2009) ως Τρωτό (VU). Έχουν βρεθεί 44 χημικές ενώσεις εκ των οποίων η καρβακρόλη και η

θυμόλη, ενώ τονίζεται η αντιοξειδωτική και αντιμικροβιακή δράση του ενάντια σε βακτήρια (Baser *et al.* 1992, Semiz *et al.* 2018).



**Εικόνα 11:** Το ενδημικό είδος Κρήτης *Origanum microphyllum* που εντοπίζεται στα Λευκά Όρη και στην Δίκτη. Πηγή φωτογραφίας (δεξιά): Αλιμπέρτης Α.

***Origanum microphyllum*** (Benth.) Vogel: Είναι ο μοναδικός αντιπρόσωπος της section *Chilocalyx* στην Ελλάδα (Εικ. 11). Είναι ενδημικό είδος Κρήτης, ενώ τα υπόλοιπα μέλη της section είναι ενδημικά της Ανατολίας. Γνωστό με τα κοινά ονόματα «Άγρια μαντζουράνα» και «Αντωνάϊδα» (Λασιθί), είναι ένα μικρό, λεπτό και πολύκλαδο φρύγανο, με αρκετά λεπτούς κοκκινωπούς και σχεδόν λείους βλαστούς, όπου φύεται συνήθως ανάμεσα σε ακανθώδη φρύγανα για λόγους προστασίας. Τα μικροσκοπικά φύλλα φύονται αραιά πάνω στους βλαστούς, στρογγυλεμένα ή καρδιόσχημα και αρκετά χνουδωτά. Οι ταξιανθίες αποτελούνται από τρεις μικρούς κυλινδρικούς στάχτες σε κάθε βλαστό, πάντα επάκρια. Τα βράκτια είναι αντρωειδή με ακρότομη κορυφή, έντονα χνουδωτά και πρασινόλευκου χρώματος λόγω τριχώματος. Ο κάλυκας είναι μονόχειλος με ακέραιο το άνω χείλος, ενώ το κάτω απουσιάζει ή αποτελείται από δυο μικροσκοπικούς λοβούς. Η στεφάνη είναι δίχειλη, βαθύ βιολετί με δυο άνω λοβούς και τρεις στο κάτω χείλος, ενώ ο στύλος και οι στήμονες προεξέχουν ελάχιστα από την στεφάνη. Ανθίζει Ιούνιο με Αύγουστο, σε ανοιχτές πετρώδεις και βραχώδεις θέσεις και σε φρύγανα στα Λευκά Όρη και στην Δίκτη στα ανατολικά, σε ασβεστολιθικό



υπόστρωμα και σε υψόμετρο 500–1.400 (1.800) m (Strid 2016). Έρευνες σύστασης αιθέριων ελαίων έδειξαν υψηλή περιεκτικότητα σε μονοτερπενοειδή, σε αντίθεση με τις φαινολικές ενώσεις των υπόλοιπων ειδών. Επίσης, έχει αντιμικροβιακή, αντιβακτηριδιακή και αντιοξειδωτική δράση, χαμηλότερη όμως από άλλα είδη (Aligiannis *et al.* 2001, Marrelli *et al.* 2016, Leyva-Lopez *et al.* 2017).

#### 1.4. Μοριακή φυλογένεση

Ο όρος φυλογένεση ή φυλογενετική αφορά τη διερεύνηση της εξελικτικής ιστορίας διαφορετικών ομάδων οργανισμών (είδη ή πληθυσμοί) και στοχεύει στην ανασύνθεση των εξελικτικών τους σχέσεων είτε χρησιμοποιώντας φαινοτυπικούς χαρακτήρες (μορφολογικοί), είτε γενετικούς δείκτες (αλληλουχίες DNA, μικροδορυφορικούς τύπους, AFLPs, RFLPs κ.ά.). Η μοριακή φυλογένεση αναλύει κληρονομήσιμους γενετικούς δείκτες, όπου μέσω εξελικτικών μοντέλων, προσπαθεί να εκτιμήσει τις σχέσεις του εκάστοτε οργανισμού μελέτης (Kuhner & Felsenstein 1994). Πιο συγκεκριμένα, βρίσκει και αναλύει τους κοινούς χαρακτήρες που μοιράζεται μια μονοφυλετική ομάδα (όλα τα taxa που προέρχονται από ένα κοινό πρόγονο). Το αποτέλεσμα τέτοιων αναλύσεων παρουσιάζεται με την μορφή φυλογενετικού δέντρου, δηλαδή μιας δενδροειδούς γραφικής απεικόνισης των εξελικτικών – ή συγγενικών – σχέσεων των υπό εξέταση οργανισμών. Επειδή τα αποτελέσματα των φυλογενετικών αναλύσεων αποτελούν μια υπόθεση της πραγματικής εξελικτικής ιστορίας των οργανισμών, είναι επιθυμητή η χρήση γενετικών δεδομένων από όσο το δυνατόν περισσότερους ανεξάρτητους γενετικούς δείκτες για αύξηση της πιθανότητας ίδιου παραγόμενου δέντρου μεταξύ των γενετικών τύπων. Η μοριακή φυλογένεση πλεονεκτεί έναντι της φυλογενετικής ανάλυσης μορφολογικών χαρακτήρων, στην έλλειψη υποκειμενικότητας στην περιγραφή των χαρακτήρων, στην κληρονομησιμότητα του DNA, στη σχεδόν καθολικότητα του γενετικού κώδικα και τέλος στην ευκολία παραγωγής δεδομένων (πρακτικά και χρονικά). Ωστόσο, βασικό μειονέκτημα αποτελεί το γεγονός της τοπολογικής ασυμφωνίας μεταξύ γονιδιακών δέντρων και γι' αυτό απαιτείται η χρήση πολλαπλών ανεξάρτητων γενετικών τύπων (Graur and Li, 2000).

Σχετικά με την μοριακή φυλογένεση στα φυτά, τις τελευταίες δυο δεκαετίες έχουν γίνει αρκετές μελέτες διερεύνησης εξελικτικών σχέσεων σε επίπεδο ειδών, γενών αλλά περισσότερο σε επίπεδο οικογενειών. Το 1998 γίνεται η πρώτη προσπάθεια μοριακής, κατά βάση, ταξινόμησης όλων των αγγειόσπερμων σε επίπεδο τάξης (order)

και οικογένειας (family) από το Angiosperm Phylogeny Group (APG). Η προσπάθεια αυτή είναι αρκετά πρόωγη και αμφιλεγόμενη, καθώς τα αποτελέσματα προέρχονται μόνο από τρία γονίδια (δυο χλωροπλαστικά και ένα πυρηνικό) και χωρίζει ή ενοποιεί μεγάλο αριθμό οικογενειών που έχουν ήδη καθιερωθεί. Αυτό θα οδηγήσει τα επόμενα χρόνια, σε συνολικά 3 αναθεωρήσεις, το 2003, 2009 και τέλος το 2016, με την προσθήκη περισσότερων γενετικών δεικτών και πληροφορίας, αντίστοιχα, όπου πλέον αναγνωρίζονται 64 τάξεις και 416 οικογένειες ([The Angiosperm Phylogeny Group 2016](#)). Εκτός του συστήματος ταξινόμησης APG, έχουν γίνει αρκετές ανεξάρτητες φυλογενετικές έρευνες σε επίπεδο τάξης, οικογένειας αλλά και μεμονωμένων γενών, με χρήση διαφόρων σύγχρονων γενετικών μεθόδων. Ενδεικτικά, έχουν μελετηθεί το γένος *Heuchera*, Saxifragaceae ([Soltis & Kuzoz 1995](#)), η ομοιογένεια Ocimeae ([Paton et al. 2004](#)), η οικογένεια Brassicaceae ([Bailey et al. 2006](#), [Beilstein et al. 2006](#)), η τάξη Dipsacales ([Moore & Donoghue et al. 2007](#)), η τάξη Lamiales ([Schäferhoff et al. 2010](#)), το γένος *Centaurea*, Asteraceae ([Hilpold et al. 2014](#)), η τάξη Myrtales ([Berger et al. 2016](#)), το γένος *Campanula*, Campanulaceae ([Cellinese et al. 2009](#), [Crowl et al. 2017](#)), το γένος *Limonium*, Plumbaginaceae ([Koutroumpa et al. 2018](#)), το γένος *Lachemilla*, Rosaceae ([Morales-Briones et al. 2018](#)), το γένος *Myrcia*, Myrtaceae ([Amorim et al. 2019](#)), το γένος *Hoya*, Apocynaceae ([Rodda et al. 2020](#)) και αρκετά άλλα.

Αναφορικά με την οικογένεια *Lamiaceae*, καθώς υπάρχει μεγάλη ενδοειδική μορφολογική πλαστικότητα, πολλές φορές η ταξινόμηση των γενών και ειδών είναι αρκετά δύσκολη και συχνά προβληματική. Σε μοριακό επίπεδο, έχουν γίνει και συνεχίζουν να γίνονται αρκετές προσπάθειες για την όσο το δυνατόν καλύτερη αποσαφήνιση των εξελικτικών σχέσεων εντός της οικογένειας. Η επίλυση των σχέσεων μεταξύ, αλλά και εντός των υποοικογενειών Nepetoideae και Lamioideae είναι αρκετά δύσκολη, λόγω του υβριδισμού που υπάρχει σε επίπεδο ειδών, αλλά και, σπανιότερα, γενών ([Wagstaff et al. 1995, 1997](#), [Barber et al. 2002](#), [Bräuchler et al. 2010](#)). Άλλα παραδείγματα μοριακών μελετών εντός της οικογένειας *Lamiaceae* ασχολούνται με το γένος *Salvia* ([Walker et al. 2004](#), [Fabriki-Ourang & Yousefi-Azarkhanian 2018](#)), το γένος *Micromeria* ([Bräuchler et al. 2005](#), [Meimberg et al. 2006](#)), την υποομάδα (subsection) *Dendrophlomis* ([Yüzbaşıoğlu & Dadandi 2008](#)), barcoding σε είδη της οικογένειας *Lamiaceae* ([Theodoridis et al. 2012](#)), 12 γένη της οικογένειας *Lamiaceae* ([Karaca et al. 2013](#)), το γένος *Pogogyne* ([Silveira et al. 2013](#)), την ομοιογένεια *Menthinae* ([Bräuchler et al. 2010](#)), τα γένη *Eremostachys* και *Phlomoideis* ([Salmaki et al. 2012, 2013](#)), είδη του γένους *Origanum*, section *Majorana* ([Lukas et al. 2013b](#)), την

υποοικογένεια Stachydeae (Roy *et al.* 2013). Χαρακτηριστικό παράδειγμα της δυσκολίας επίλυσης των σχέσεων εντός γενών αλλά ακόμα και της διάκρισης ειδών μεταξύ τους, είναι η μελέτη των Berumen-Cornejo *et al.* (2017) για την ομάδα ειδών (complex) του *Stachys coccinea* όπου και οι δυο προσεγγίσεις (μοριακή και φυλογενετική ανάλυση μορφολογικών χαρακτήρων) δεν κατέληξαν σε κάποιο αποτέλεσμα, αλλά έδειξαν ότι ο διαχωρισμός και η αποσαφήνιση του αριθμού ειδών στη ομάδα είναι δύσκολος και χρειάζεται περαιτέρω διερεύνηση.

Αν και πρόσφατα έχει σημειωθεί σημαντική πρόοδος στις μοριακές φυλογενέσεις σχετικά με τις εξελικτικές σχέσεις εντός της οικογένειας Lamiaceae, λίγα είναι γνωστά αναφορικά με τις δια-ειδικές σχέσεις του γένους *Origanum* (Kaufmann & Wink 1994, Wagstaff *et al.* 1995, 1997, Katsiotis *et al.* 2009, Bräuchler *et al.* 2010, Karaca *et al.* 2013, Lukas *et al.* 2013b, Taşcıoğlu *et al.* 2018). Μέχρι και σήμερα, η πλειονότητα των μελετών που ασχολούνται με τη διερεύνηση εξελικτικών σχέσεων σε επίπεδο οικογένειας, χρησιμοποιούν μόνο τα δυο πιο κοινά είδη «ρίγανης» (*O. vulgare* και *O. onites*) ως αντιπροσώπους του γένους *Origanum*, καθώς και ως εξωομάδα σε δια-ειδικές μελέτες άλλων γενών εντός της οικογένειας. Τα αποτελέσματα τέτοιων ερευνών φαίνεται να συμφωνούν σε φαινόμενα υψηλού υβριδισμού, εμφανή σε ολόκληρη την οικογένεια Lamiaceae (Bräuchler *et al.*, 2005, 2010, Bendiksby *et al.* 2011a, 2011b, Lukas *et al.* 2013b). Τέτοιου είδους φαινόμενα, έχουν αναφερθεί και από τον Ietswaart (1980a) μέσω μορφολογικών παρατηρήσεων, υποδεικνύοντας την δυσκολία στην ταξινόμηση και την ανάγκη περαιτέρω γενετικής έρευνας στο γένος *Origanum*, αλλά και σε στενά συγγενικά γένη προκειμένου ώστε να κατανοήσουμε τις εξελικτικές τους διαδικασίες. Σύμφωνα με την υπόθεση ειδογένεσης που προτείνει ο Ietswaart (1980a), αρχικά, τα στενά συγγενικά γένη όπως *Thymbra*, *Satureja* και *Thymus* θεωρούνται ότι έπαιξαν βασικό ρόλο στις διαδικασίες ειδογένεσης, ενώ στη συνέχεια ο υβριδισμός μεταξύ των ειδών ήταν καταλυτικός. Ο υβριδισμός εντός του γένους έχει μελετηθεί αρκετά τα τελευταία χρόνια μέσω έρευνας χρωμοσωμάτων και μεγέθους γονιδιώματος για διάφορα είδη *Origanum* (Yildiz & Gücel 2006, Bakha *et al.* 2017, Dirmenci *et al.* 2018a, 2018b, 2019, Arabaci *et al.* 2020, Martin *et al.* 2020). Τα αποτελέσματα αυτών των ερευνών δείχνουν ότι όλα τα είδη αλλά και υβρίδια έχουν πολύ μικρό μέγεθος γονιδιώματος και αρκετά όμοιο μεταξύ των ειδών. Επιπλέον, όλα τα είδη και υβρίδια είναι διπλοειδή, με ίδιο χρωμοσωμικό αριθμό  $2n=30$ , με ελάχιστες εξαιρέσεις ( $2n=28$  και  $2n=32$ ) ατόμων του είδους *O. vulgare*, γεγονός που υποδηλώνει ειδογένεση μέσω ομοπλοειδούς υβριδισμού. Τέλος, εκτός των καρυολογικών ερευνών, η ειδογένεση

μέσω υβριδισμού υποστηρίζεται και από άλλες μοριακές έρευνες βασισμένες σε διερεύνηση γενετικής ποικιλότητας, οι οποίες προτείνουν ότι μελλοντικά τα γεγονότα υβριδισμού μπορεί να οδηγήσουν είτε σε σύγκλιση ή/και απόκλιση ειδών και μορφολογικών sections (Dirmenci *et al.* 2018a, Jedrzejczyk 2018, Taşcioğlu *et al.* 2018).

Η μοναδική φυλογενετική προσέγγιση για το γένος *Origanum*, έγινε από τους Lukas *et al.* (2013b). Ωστόσο, η έρευνά τους βασίστηκε σε αναλύσεις πυρηνικών και χλωροπλαστικών γενετικών τόπων των ειδών *O. majorana*, *O. dubium*, *O. onites*, και *O. syriacum*, τα οποία προέρχονται μόνο από μία εκ των 10 μορφολογικών sections (*Majorana*), χωρίς να συμπεριλαμβάνονται άλλα είδη *Origanum*.

Παράλληλα με τις προαναφερθείσες μελέτες στο γένος *Origanum* (φυλογενετικές και καρυολογικές), η πλειονότητα των υπόλοιπων γενετικών ερευνών, ασχολείται είτε με τη διερεύνηση γενετικής ποικιλότητας και γενετικής ροής, είτε με τη διερεύνηση πληθυσμιακής δομής εντός του γένους (Klocke *et al.* 2002, Ayanoğlu *et al.* 2006, Novak *et al.* 2008, Azizi *et al.* 2009a, Van Looy *et al.* 2009, Bräuchler *et al.* 2010, Fatma *et al.* 2010, Lukas *et al.* 2013b, Karaca *et al.* 2013, Ince *et al.* 2014, Bariotakis *et al.* 2016, Mechergui *et al.* 2016, Aboukhalid *et al.* 2017, Bakha *et al.* 2017, Dirmenci *et al.* 2018a, 2018b, 2019, Taşcioğlu *et al.* 2018, Papaioannou *et al.* 2020).

### 1.5 Μορφολογική φυλογένεση

Η συγκεκριμένη ανάλυση βασίζεται σε στατιστικά προγράμματα, όπου μέσω μορφολογικών χαρακτήρων (αριθμημένων ή παρουσίας/απουσίας) υπολογίζει συγγενικές σχέσεις των οργανισμών με βάση τη μορφολογία. Παρόλη την μεγάλη έκρηξη των μοριακών μεθόδων τις τελευταίες δεκαετίες, η χρήση της μορφολογίας παραμένει σημαντική για την ταξινομική, αλλά και για επίλυση προβλημάτων σε σχέση ή/και σε συνδυασμό με τα γενετικά αποτελέσματα. Ο κλασικός τρόπος ταξινόμησης βασίζεται κατά κύριο λόγο στην περιγραφή μορφολογικών χαρακτήρων των ανθέων και καρπών, αλλά και βλαστητικών χαρακτηριστικών όπως για παράδειγμα το μέγεθος, η υφή των φύλλων, αλλά και η ύπαρξη τριχών και αδένων σε διάφορα σημεία του φυτού, κ.ά. Μια ολοκληρωμένη περιγραφή ενός φυτικού είδους, θα πρέπει να περιλαμβάνει μια πληθώρα μορφολογικών χαρακτήρων, τόσων, ώστε να μπορεί να γίνει η διάκριση, όχι μόνο απομακρυσμένων μορφολογικά ειδών, αλλά και μεταξύ δυο πολύ όμοιων. Συχνά όμως, η επιλογή χαρακτήρων για την διάκριση ειδών, μπορεί να

αποδειχθεί αρκετά δύσκολη διαδικασία. Για παράδειγμα, τα βλασθητικά χαρακτηριστικά συνήθως θεωρούνται περισσότερο ποικιλόμορφα, άρα όχι σταθερά, γιατί μπορούν εύκολα να επηρεαστούν από περιβαλλοντικούς παράγοντες, όπως ένταση ηλιοφάνειας, εδαφική σύσταση, κλιματικές αλλαγές κ.ά., ενώ χαρακτήρες που βασίζονται στα άνθη και στους καρπούς, είναι περισσότερο σταθεροί και δεν αλλάζουν από εξωτερικούς παράγοντες. Πολύ συχνά κάποια είδη, λόγω μεγάλης ποικιλομορφίας, παρουσιάζουν αλληλεπικαλυπτόμενους μορφολογικούς χαρακτήρες με συγγενικά είδη, τουλάχιστον για το μεγαλύτερο ποσοστό των ατόμων τους, έτσι ώστε ο διαχωρισμός μεταξύ τους να μην είναι πάντα σαφής και διακριτός. Αυτό μπορεί να οφείλεται σε ποικίλους λόγους, όπως για παράδειγμα διαφοροποίηση περιβαλλοντικών συνθηκών, όπου τα άτομα αναγκάζονται να προσαρμοστούν σε αυτές, φαινόμενα υβριδισμού, ατελείς εξελικτικές διαδικασίες κ. ά. Για τους λόγους αυτούς θα πρέπει, ειδικά σε φυλογενετικές αναλύσεις μορφολογικών χαρακτήρων, να επιλέγονται όσο το δυνατόν ουδέτεροι χαρακτήρες ή αλλιώς «σταθεροί», δηλαδή χαρακτήρες που να μην επηρεάζονται από διάφορους εξωτερικούς, κυρίως, παράγοντες γιατί μπορεί να οδηγήσουν σε εσφαλμένα ή παραπλανητικά αποτελέσματα. Παρόλα αυτά, η χρήση τέτοιων αναλύσεων σε συνδυασμό με μοριακές μεθόδους μπορεί να ενισχύσει τα αποτελέσματα της τελευταίας ή και να αναδείξει προβλήματα και ασυμφωνίες μέσω σύγκρισης των αποτελεσμάτων, όπου διαφορετικά, δεν θα ήταν ορατά με τη χρήση μόνο μιας μεθόδου.

Όλο και περισσότερες μελέτες συνδυάζουν μορφολογικά και γενετικά δεδομένα για την καλύτερη κατανόηση των εξελικτικών σχέσεων των ειδών. Μερικά παραδείγματα συνδυασμού των δυο προσεγγίσεων αποτελούν οι μελέτες των [Berumen-Cornejo et al. \(2017\)](#) για την ομάδα *Stachys coccinea* (Lamiaceae), των [Arabi et al. \(2018\)](#) για το γένος *Dichodon*, Caryophyllaceae, των [Habib et al. \(2018\)](#) για το γένος *Tetrastigma*, Vitaceae, των [Míguez et al. \(2018\)](#) για το γένος *Carex*, Cyperaceae, [Scatigna et al. \(2018\)](#) για το γένος *Philcoxia*, Plantaginaceae, των [Vargas-Luna et al. \(2018\)](#) *Echinocactus*, Cactaceae καθώς και άλλες. Σε αυτές τις μελέτες, τα αποτελέσματα από τις συνδυασμένες μεθόδους, έδωσαν στις περισσότερες περιπτώσεις, καλύτερη επίλυση της φυλογένεσης των οργανισμών, τονίζοντας τη σημασία της συμπερίληψης μορφολογικών αναλύσεων σε μοριακές μελέτες ([Wiens 2004](#)).

Σχετικά με το γένος *Origanum*, λόγω της χρησιμότητας των ειδών από τον άνθρωπο (π.χ. ρίγανη, δίκταμος, άγρια μαντζουράνα κ.ά.), υπάρχουν αρκετές μελέτες

οι οποίες εστιάζουν στην μορφολογία, στην εξάπλωση και οικολογία, στην ποσότητα και ποιότητα αιθέριων ελαίων, καθώς και σε πιθανές φαρμακευτικές ιδιότητες και χρήσεις (Fleisher & Sneer 1982, Kokkini & Vokou 1993, Lagouri *et al.* 1993, Vokou *et al.* 1993, Sivropoulou *et al.* 1996, Kokkini 1997, Kokkini *et al.* 1997, Chalchat & Pasquier 1998, D'Antuono 2000, Gounaris *et al.* 2002, Franz & Novak 2002, Azizi *et al.* 2009b, Andi *et al.* 2011, Lukas 2013a, Stefanaki *et al.* 2016).

## 1.6 Ο ρόλος του υβριδισμού στην ειδογένεση του γένους

Η ειδογένεση μέσω υβριδισμού, είναι ένα ζήτημα που απασχολεί διαχρονικά τους βοτανικούς. Τα περισσότερα φαινόμενα ειδογένεσης προκύπτουν από διαδικασίες αλλοπατρίας (βικαριανισμό, διασπορά). Όμως το εξελικτικό αποτύπωμα της ειδογένεσης μέσω υβριδισμού, θεωρείται πλέον τεράστιο, ιδιαίτερα στα αγγειόσπερμα και περιδόφυτα (Wagner & Wagner 1980, Soltis & Soltis 2009, Abbott *et al.* 2013, Soltis 2013, Goulet *et al.* 2017). Νέα είδη μπορεί να προκύψουν μέσω ομοπλοειδούς υβριδισμού (ανάμεσα σε δύο είδη ίδιας πλοειδίας) ή μέσω αλλοπολυπλοειδίας (αποτέλεσμα υβριδισμού και διπλασιασμού γονιδιώματος). Σύμφωνα με πρόσφατες έρευνες θεωρείται πως το 11% των ειδών από 47 γένη έχουν αλλοπολυπλοειδική προέλευση (Barker *et al.* 2016), ενώ ο Arnold (2004) υποστηρίζει ότι περίπου το 30% - 70% όλων των ειδών έχουν δημιουργηθεί μέσω παλαιών υβριδικών διαδικασιών. Σε αντίθεση με την αλλοπολυπλοειδία, ο εντοπισμός περιπτώσεων ομοπλοειδούς υβριδισμού δεν είναι εύκολος (Riesenberg & Willis 2007, Soltis & Soltis 2009), λόγω της δύσκολης διάκρισης μεταξύ του υβριδισμού που οδηγεί άμεσα σε ειδογένεση και της μετέπειτα αναδρομικής διασταύρωσης μετά την ειδογένεση (introgression: υβριδισμός και επαναλαμβανόμενη αναδρομική διασταύρωση και γονιδιακή ροή) (Schumer *et al.* 2013). Τα νέα ομοπλοειδή υβρίδια, λόγω έλλειψης αναπαραγωγικών φραγμών μεταξύ αυτών και των γονέων, εμφανίζουν μωσαϊκά χαρακτηριστικών που καλύπτουν το εύρος της γονικής ομοιότητας. Επίσης μπορεί να εμφανίσουν νέα χαρακτηριστικά που επιτρέπουν την προσαρμογή σε νέες οικολογικές θέσεις (transgressive segregation). Τα καλύτερα παραδείγματα δημιουργίας νέων ειδών μέσω επαναλαμβανόμενου υβριδισμού με τα γονικά είδη (introgression) είναι τρία υβρίδια του γένους *Helianthus* (Gross & Riesenberg 2005, Anderson 1949, 1953, Arnold 1993, Heiser 1949, 1951, Riesenberg *et al.* 2006, 2007), ενώ τα τελευταία χρόνια μέσω της εξέλιξης των μεθόδων γενετικής ανάλυσης έχουν εντοπιστεί αρκετά παραδείγματα

ειδογένεσης μέσω ομοπλοειδούς υβριδισμού (Edwards *et al.* 2006, Oliveira *et al.* 2007, Bräuchler *et al.* 2010, Walker *et al.* 2015, Puppo *et al.* 2016, Nevado *et al.* 2020, Heyduk *et al.* 2021, Pellicer *et al.* 2022).

Στην περίπτωση του γένους *Origanum*, ο υβριδισμός αποτελεί μια ισχυρή τάση, ενώ έως και σήμερα ανακαλύπτονται και περιγράφονται νέα υβρίδια με πιο πρόσφατα τα *O. x sevcaniae*, *O. x malyeri*, *O. x adae* και *O. x aydacii* (Dirmenci *et al.* 2018a, 2018b, 2019). Όλες οι καρυολογικές μελέτες για τα είδη και υβρίδια, διαπιστώνουν τον ίδιο αριθμό χρωμοσωμάτων ( $2n=30$ ) με εξαίρεση το είδος *O. rotundifolium* (sect. *Brevifilamentum*) και κάποιων ατόμων του είδους *O. sipyleum* (sect. *Anatolicon*) με αριθμό  $2n=28$ , και κάποια άτομα του είδους *O. vulgare* με αριθμό χρωμοσωμάτων  $2n=32$  (Bothmer 1970, Van Loon 1978, Ietswaart 1980, Van Loon 1982, Magulaev 1984, Ayyangar & Vembu 1985, Kitiki *et al.* 1997, Yıldız & Gücel 2006, Bariotakis *et al.* 2016, Bakha *et al.* 2017, Dirmenci *et al.* 2018a, 2018b, 2019, Arabaci *et al.* 2020, Martin *et al.* 2020). Σύμφωνα με τις ανωτέρω καρυολογικές μελέτες είναι σαφές ότι τα νέα υβρίδια δημιουργούνται στο σύνολο τους μέσω ομοπλοειδούς υβριδισμού καθώς δεν υπάρχουν ουσιαστικοί αναπαραγωγικοί φραγμοί μεταξύ των ειδών, υποειδών και υβριδίων. Όπως σημειώνει και ο Ietswaart (1980a) στην μονογραφία για το γένος *Origanum* όπου παρουσιάζεται η «υπόθεση για την ειδογένεση», η συχνότητα των υβριδισμών ανάμεσα στα είδη του γένους είναι αρκετά μεγάλη, καταλήγοντας ότι το φαινόμενο αποτελεί τον κυριότερο παράγοντα ειδογένεσης για το γένος *Origanum*. Εκτός των καρυολογικών μελετών που αναφέρθηκαν, στο ίδιο συμπέρασμα καταλήγουν και άλλες γενετικές μελέτες μέσω της διερεύνησης της γενετικής ποικιλότητας και της γονιδιακής ροής μεταξύ sections και ειδών (Lukas *et al.* 2013b, Ince *et al.* 2014, Taşcioğlu *et al.* 2018).

### 1.7. Παλαιογεωγραφία της Ελλάδας

Η γεωγραφική περιοχή της Ελλάδας και πιο συγκεκριμένα το αρχιπέλαγος του Αιγαίου εμφανίζουν ιδιαίτερο ενδιαφέρον, λόγω της πολύπλοκης γεωλογικής του ιστορίας αλλά και της σημαντικής βιοποικιλότητας που παρουσιάζει. Η περιοχή του Αιγαίου αποτελείται από 29.372 νησιά και νησίδες (Στατιστική Υπηρεσία Στρατού), όπου η γεωλογική τους ιστορία αλλά και οι παλαιογεωγραφικές τους σχέσεις με τα γύρω νησιά και τις ηπειρωτικές περιοχές εμφανίζει μεγάλη ποικιλία. Επίσης,

σημαντικός παράγοντας που καθιστά ολόκληρη την Ελλάδα εξαιρετικά ενδιαφέρουσα περιοχή για ποικίλες πανιδικές και χλωριδικές μελέτες, είναι η γεωγραφική της θέση, αφού τοποθετείται στο επίκεντρο τριών διαφορετικών περιοχών (Ευρώπη, Ασία και Αφρική) με αποτέλεσμα να εξακολουθεί να λαμβάνει επιδράσεις και από τις τρεις ηπείρους. Έτσι, δημιουργείται μια μίξη από ευρωπαϊκά, ασιατικά και αφρικανικά είδη, όπου σε συνδυασμό με τις ενδημικές μορφές που εμφανίζονται λόγω απομόνωσης, καθιστούν την Ελλάδα «θερμό σημείο» βιοποικιλότητας (biodiversity hotspot), μια από τις πλουσιότερες βιοτικά περιοχές της Μεσογείου αλλά και της Γης συνολικά (Strid 1996, Myers *et al.* 2000, Higgins 2009, Poulakakis *et al.* 2014, Sobierajska *et al.* 2016).

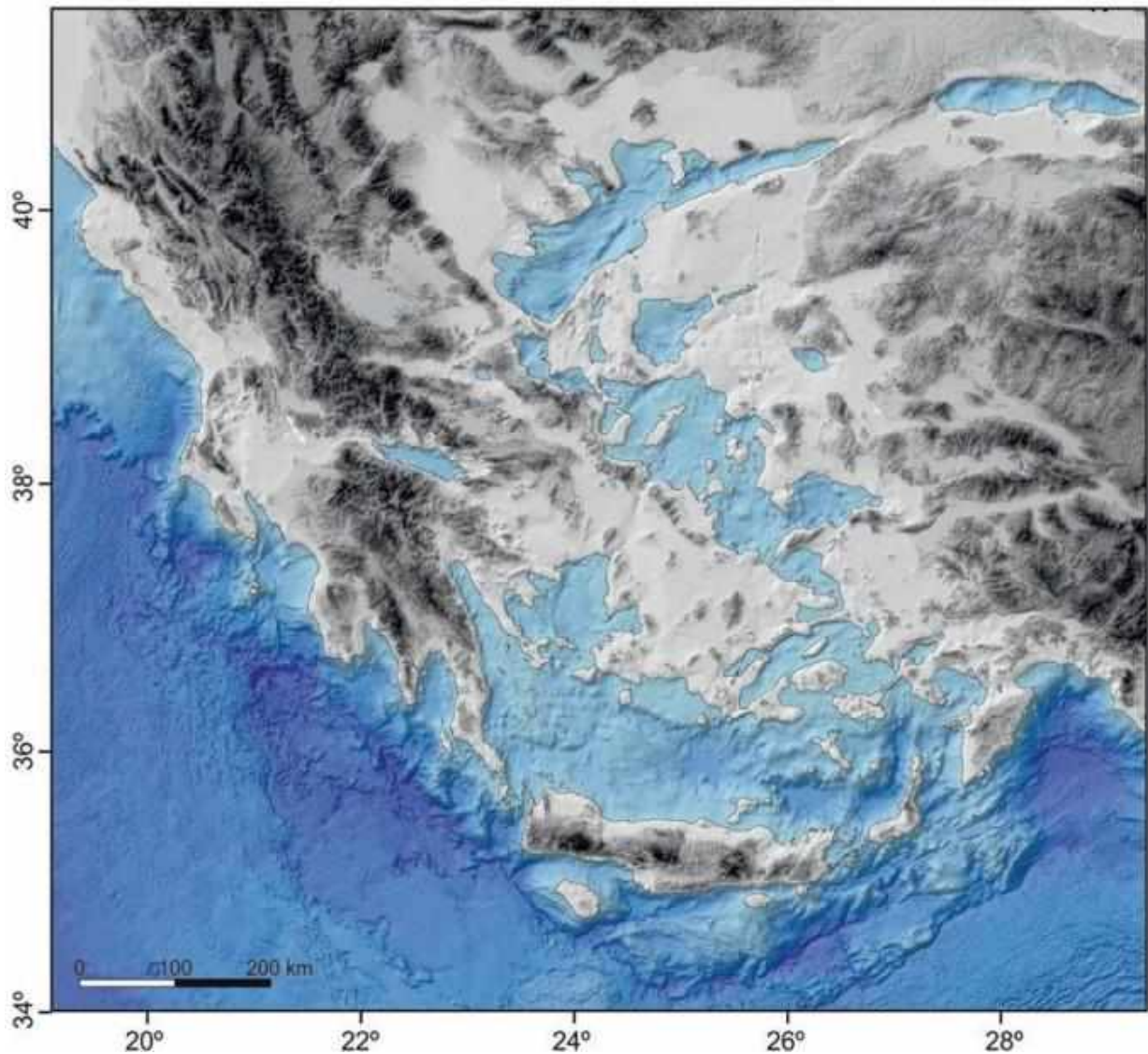
Η παλαιογεωγραφική εξέλιξη του Ελληνικού χώρου και πιο συγκεκριμένα του Αιγαίου έχει περάσει από πολλές φάσεις, και έχουν υπάρξει πολυάριθμες μελέτες προσπαθώντας να εξηγήσουν την πολύπλοκη γεωλογική-παλαιογεωγραφική πορεία της περιοχής. Οι σύνθετες γεωλογικές διαδικασίες που διαμόρφωσαν εν τέλει το Αιγαίο σχετίζονται με τις κινήσεις των τεκτονικών πλακών, την ηφαιστειακή δραστηριότητα και ορογένεση, την διάβρωση και τον ευστατισμό (Dewey & Sengoeir 1979, Le Pichon & Angelier 1979, Angelier *et al.* 1982, Armijo *et al.* 1996, Perissoratis & Conispoliatis 2003, Jolivet *et al.* 2013, Sakellariou *et al.* 2016, Galanidou *et al.* 2020). Η περιοχή του Αρχιπελάγους του Αιγαίου βρίσκεται στο νότιο τμήμα της Ευρασίας, περιοχή όπου έχει βιώσει ταραχώδεις κλιματικές και γεωλογικές αλλαγές από τα τέλη της Τριτογενούς περιόδου (Creutzburg 1966, Steininger & Rögl 1984, Dermitzakis 1990, Rögl 1999, Meulenkamp & Sissingh 2003, Jolivet & Brun 2010, Jolivet *et al.* 2013). Πιο συγκεκριμένα, η εξέλιξη του χώρου ξεκινάει περίπου κατά το Μέσο Μειόκαινο, δηλαδή ~17 εκ. χρόνια πριν. Κατά το ανώτερο έως μέσο Μειόκαινο (23–12 εκ. χρόνια) η περιοχή του Αιγαίου αποτελεί μια ενιαία χερσαία μάζα, την Αιγαίδα, η οποία ουσιαστικά ενώνει την περιοχή του σημερινού Αιγαίου με την Μικρά Ασία και τα Βαλκάνια. Αργότερα (κατώτερο Σεραβάλλιο έως ανώτερο Τορτόνιο, 12–8 εκ. χρόνια), η θάλασσα αρχίζει να εισχωρεί στην Αιγαίδα διαχωρίζοντας το κεντρικό Αιγαίο από τα νησιά του Ανατολικού Αιγαίου, σχηματίζοντας έτσι το θαλάσσιο φράγμα του Αιγαίου (Fassoulas 2018).

Προχωρώντας προς το Μεσσήνιο (5.96–5.33 εκ. χρόνια), εμφανίζεται η «Κρίση αλατότητας του Μεσσήνιου» που δημιουργείται εξαιτίας του κλεισίματος της Μεσόγειου θάλασσας στα δυτικά, με τη σύνδεση της Ιβηρικής χερσονήσου και της



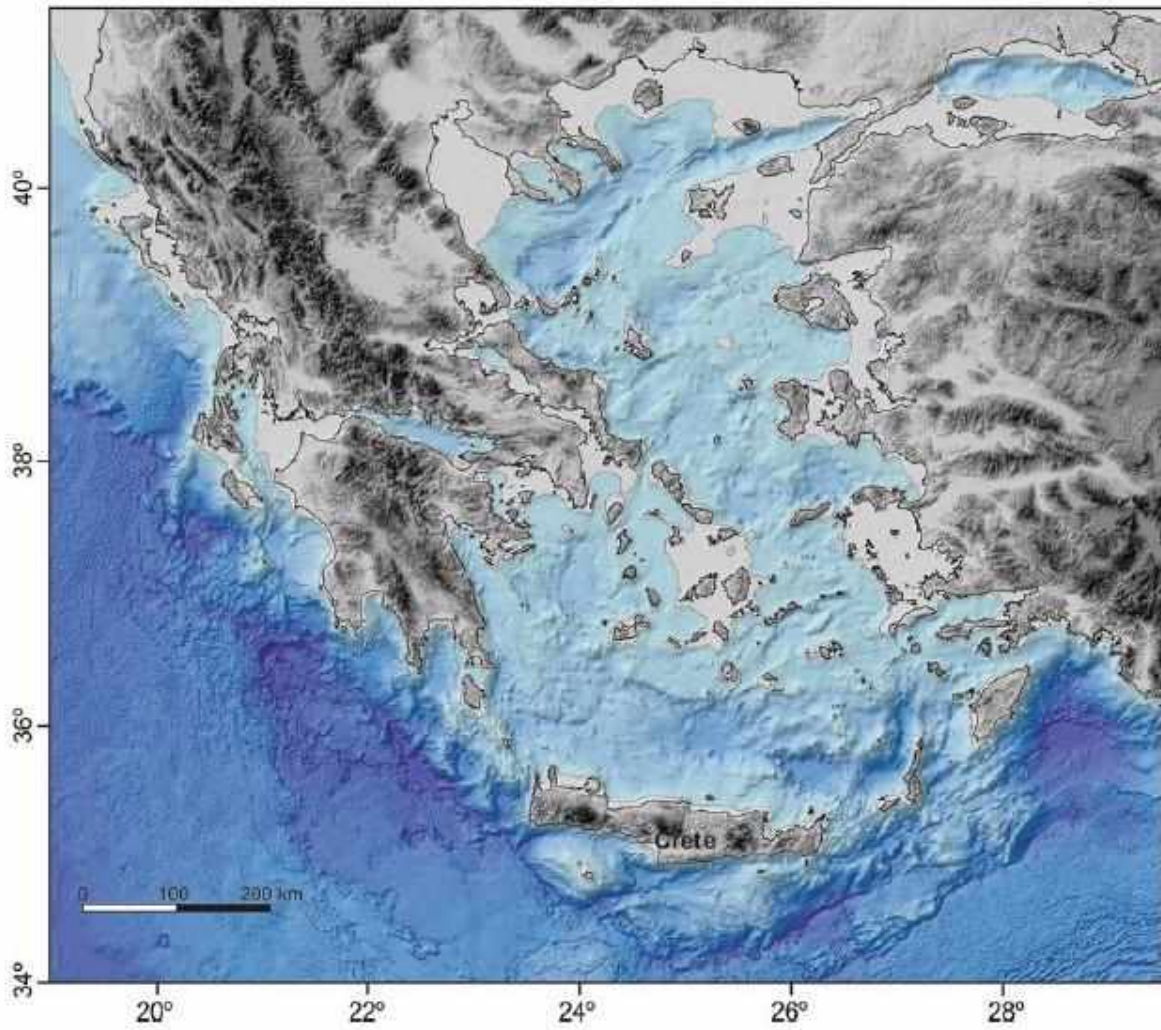
Αφρικής και οδηγεί στην σχεδόν ολοκληρωτική αποξήρανση της Λεκάνης της Μεσογείου (Krijgsman *et al.* 1999, 2010). Έτσι, τα τότε νησιά μετατρέπονται σε κορυφές βουνών, όπου περιστοιχίζονται από στέπες, ερήμους υψηλής αλατότητας ή στα πιο βαθιά σημεία, από λίμνες πολύ υψηλής αλατότητας. Σε αυτό το διάστημα η Κρήτη είναι απομονωμένη πλήρως από την υπόλοιπη περιοχή του Αιγαίου, καθώς περιβάλλεται από έρημο ή λίμνες υψηλής αλατότητας. Με το άνοιγμα της Μεσογείου ξανά, η απομόνωση της Κρήτης από την Πελοπόννησο, Κυκλάδες και Μικρά Ασία είναι πλέον οριστική (~5–5.5 εκ. χρόνια), ενώ κατά το Πλειόκαινο (5.3 – 1.8 εκ. χρόνια) όπου σηματοδοτείται από το τέλος της Κρίσης του Μεσσήνιου, υπάρχει σημαντική εισβολή της θάλασσας στον ελληνικό χώρο και αρχίζουν να δημιουργούνται πολυάριθμα νησιά και νησίδες λόγω κατακερματισμού του Αιγαίου. Οι διαρκείς διακυμάνσεις της θαλάσσιας στάθμης αλλά και οι ανυψώσεις της ξηράς σε διάφορα μέρη, όπως Κρήτη και Κυκλάδες, άλλαξαν περιοδικά την τοπογραφία της μέχρι τότε ευρύτερης περιοχής του Αιγαίου αλλά και της Ελλάδας γενικότερα (Sakellariou & Galanidou 2017, Fassoulas 2018, Sakellariou & Tsampouraki-Kraounaki 2018).

Από τις αρχές του Πλειστόκαινου, ο ευστατισμός και η απότομη ορογένεση είναι γενικότερα φαινόμενα σε ολόκληρο τον Ελλαδικό χώρο, με χαρακτηριστικό παράδειγμα την Κρήτη, όπου ο ρυθμός ανύψωσης υπολογίζεται στα 1.2 mm/έτος, με αποτέλεσμα την σημερινή εικόνα του νησιού με ύψη βουνών έως 2.456 m. Σύμφωνα με τους Lykousis (2009) και Galanidou *et al.* (2020) κατά τις μέγιστες παγετώδεις και μεσοπαγετώδεις περιόδους (340 και 420 χιλ. χρόνια) το ποσοστό ξηράς στη λεκάνη του Αιγαίου υπολογίζεται ότι ήταν πάνω από 50% και η περιοχή περιελάμβανε μερικές μεγάλες λίμνες, δέλτα ποταμών και εκτεταμένο σύστημα αποστραγγίσεων. Οι σημερινές Κυκλάδες ήταν ενωμένες με την ηπειρωτική Ελλάδα, ενώ μια αρκετά στενή λωρίδα ξηράς τις ένωνε με την Μικρά Ασία, μέσω των Δωδεκανήσων (Εικ. 12). Παρόμοια εικόνα υπήρχε και για το βόρειο Αιγαίο, όπου το μεγαλύτερο κομμάτι του ήταν ξηρά, επομένως υπήρχε σύνδεση Μικράς Ασίας με ηπειρωτική Ελλάδα. Επίσης, η Ρόδος μαζί με την Χάλκη ενώνονταν και αυτές με την Μικρά Ασία, ενώ η Κρήτη παρέμεινε από το τέλος του Μεσσήνιου ένα ξεχωριστό νησί που όμως κατά το Πλειστόκαινο χωριζόταν στα δυτικά μόνο από μια πολύ στενή λωρίδα θάλασσας (Lykousis 2009, Fassoulas 2018, Galanidou *et al.* 2020). Περίπου στα 150 χιλ. χρόνια η στάθμη της θάλασσας αυξάνεται και πάλι με αποτέλεσμα η ένωση του δυτικού με το ανατολικό Αιγαίο χάνεται, ενώ οι Κυκλάδες παραμένουν ενωμένες με την ηπειρωτική χώρα.



**Εικόνα 12:** Παλαιογεωγραφικός χάρτης του Αιγαίου με εκτεθειμένες εκτάσεις γης κατά τις παγετώδεις περιόδους τα τελευταία 500 χιλ. χρόνια, τροποποιημένος από τους Lykousis (2009) και Sakellariou & Galanidou (2016). Οι περιοχές με ανοιχτό γαλάζιο υποδηλώνουν ρηγά νερά, ενώ οι περιοχές με άσπρο εκτάσεις ξηράς (Χάρτης από Galanidou *et al.* (2020).

Κατά την τελευταία μεγάλη παγετώδη περίοδο- Last Glacial Maximum (20 χιλ. χρόνια) η θαλάσσια στάθμη υποχωρεί κατά 120 m. Οι Κυκλάδες αποκόπηκαν από την ενδοχώρα, αλλά παρέμειναν τα περισσότερα νησιά μάλλον ως μια ενιαία μάζα ξηράς δημιουργώντας ένα μέγα-νησί, ενώ πολλά νησιά των Δωδεκανήσων και του βόρειου Αιγαίου παρέμειναν ενωμένα με την Μικρά Ασία ή χωρίζονταν από πολύ ρηγά θαλάσσια περάσματα (Εικ. 13). Μετά το τέλος της τελευταίας παγετώδους περιόδου, ανυψώνεται η θαλάσσια στάθμη ξανά, με αποτέλεσμα να βυθιστούν οι εκτάσεις γης που είχαν αποκαλυφθεί και η εικόνα της περιοχής του Αιγαίου μετά τα 8.000 χρόνια έως και σήμερα παραμένει σχεδόν αμετάβλητη (Perissoratis & Conispoliatis 2003).



**Εικόνα 13:** Παλαιογεωγραφική αναπαράσταση του Αιγαίου κατά την κορύφωση του τελευταίου Παγετώδους Μέγιστου (20-18 χιλ. χρόνια) βασισόμενη στους Lykousis (2009) και Sakellariou & Galanidou (2016). Οι περιοχές με ανοιχτό γαλάζιο υποδηλώνουν ρηγά νερά, ενώ οι περιοχές με άσπρο εκτάσεις ξηράς (Χάρτης από Galanidou *et al.* (2020)).

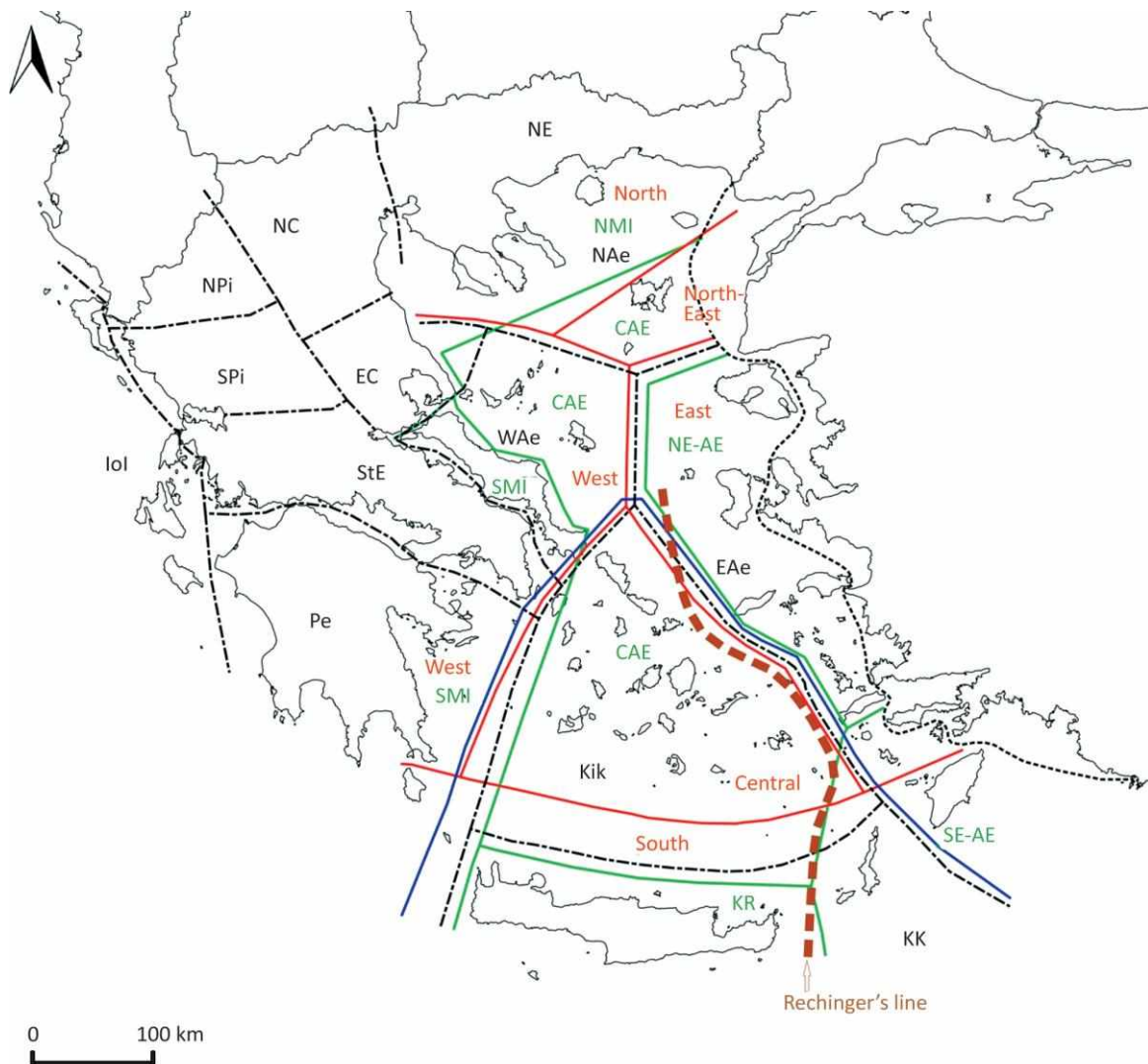
### 1.7.1. Φυτογεωγραφικές περιοχές της Ελλάδας και χλωριδικές μελέτες

Λόγω της υψηλής περιβαλλοντικής και τοπογραφικής ετερογένειας, του υψηλού ενδημισμού και της πολύπλοκης παλαιογεωγραφικής ιστορίας, το αρχιπέλαγος του Αιγαίου προσελκύει μεγάλο αριθμό ερευνητών που διεξάγουν έρευνες σχετικά με την βιοποικιλότητα, βιογεωγραφία, εξέλιξη αλλά και την οικολογία. Πολυάριθμες μελέτες που σχετίζονται με την φυτογεωγραφία, τον ενδημισμό και την χλωρίδα περιοχών έχουν δημοσιευτεί, προσπαθώντας να κατανοήσουν πώς η περιοχή του Αιγαίου, και πιο συγκεκριμένα η γεωγραφική διαμόρφωση και διαμερισματοποίηση, έχουν επηρεάσει και συνεχίζουν να επηρεάζουν τον ενδημισμό, τον πλούτο των ειδών καθώς και τα πρότυπα και τους τρόπους εξάπλωσης φυτικών ειδών (Runemark *et al.* 1960, Runemark 1971a,b, Snogerup & Snogerup 1987, 2004, Runemark 1980, Trigas *et al.* 2007, Trigas *et al.* 2008, Panitsa *et al.* 2011, Stefanaki & Kokkini 2015, Strid 2016a, 2016b, Kougioumoutzis *et al.* 2014, 2017, 2021a, 2021b, Sfenthourakis & Triantis 2017, Whittaker *et al.* 2017, Panitsa *et al.* 2018 και βιβλιογραφία εντός, Comes & Jaros 2018, Jaros *et al.* 2018).

Η ιστορία του διαχωρισμού του Αιγαίου σε διαφορετικές φυτογεωγραφικές περιοχές, ξεκινάει με τον Turrill (1929), ο οποίος ήταν ο πρώτος που το χώρισε σε έξι περιοχές, ενώ λίγες δεκαετίες μετά, ο Rechinger (1943) τόνισε τις αρκετές φυτογεωγραφικές ιδιαιτερότητες και ανομοιογένειες της περιοχής, με αποτέλεσμα να τραβήξει την λεγόμενη «γραμμή του Rechinger» (Rechinger's line), η οποία χωρίζει το ανατολικό, από το υπόλοιπο Αιγαίο, θέτοντας έτσι τα θεμέλια για την επικράτηση των διαφορετικών φυτογεωγραφικών διαιρέσεων του Αιγαίου (Rechinger & Rechinger-Moser 1951). Μέχρι σήμερα ακολουθείται η διαίρεση της Ελλάδας σε 13 χλωριδικές - φυτογεωγραφικές περιοχές, όπου βασίστηκε αρχικά στις μελέτες του Rechinger (1943, 1949, 1950, 1955) και καθιερώθηκε με την *Flora Europaea*, αλλά και πλήθος μετέπειτα μελετών που συνέβαλαν περαιτέρω στην προσθήκη πολύτιμων πληροφοριών και δεδομένων, με πιο πρόσφατη την *Flora Hellenica* (Turland *et al.* 1993, Strid & Tan 1997). Εν συντομία, η διάκριση της Ελλάδας και ιδιαίτερα του Αιγαίου σε χλωριδικές περιοχές αντικατοπτρίζει την πολύπλοκη παλαιογεωγραφική ιστορία της περιοχής, όπου μέσω των γεωλογικών, κλιματικών και ευστατικών αλλαγών έχουν καθορίσει τις εξαπλώσεις των φυτικών και όχι μόνο ειδών. Αν και οι αποστάσεις των νησιών και περιοχών δεν είναι μεγάλες, η χλωριδική σύνθεση έχει αρκετές διαφορές, καθώς για παράδειγμα παρατηρούνται είδη τα οποία εξαπλώνονται στο ανατολικό Αιγαίο, όμως

δεν εντοπίζονται δυτικότερα (π.χ. *Dianthus elegans* d'Urv., *Aristolochia hirta* L., *Centaurea urvillei* DC.κ.ά.), είδη της Ανατολικής Μεσογείου που στην Ελλάδα εντοπίζονται μόνο στο ανατολικό Αιγαίο). Αντίστοιχα, η Κρήτη περιλαμβάνει έναν υψηλό αριθμό ενδημικών ειδών, όπου αρκετά θεωρούνται υπολειμματικά στοιχεία, καθώς το νησί απομονώθηκε πλήρως και μόνιμα μετά την Κρίση του Μεσσήνιου. Τέτοια χλωριδικά παραδείγματα είναι τα ενδημικά είδη του γένους *Campanula* (Cellinese *et al.* 2009) και το μοναδικό ενδημικό δέντρο του νησιού *Zelkova ambelicea* – Αμπελιτσιά (Bosque *et al.* 2014, Kozłowski *et al.* 2014). Σχετικά με τις Κυκλάδες (Kik), μέχρι πρόσφατα θεωρούνταν αρκετά φτωχή περιοχή χλωριδικά, όμως σύμφωνα με πρόσφατες έρευνες (Kougioumoutzis & Tiniakou 2014, Kougioumoutzis *et al.* 2012, 2014, 2015, 2017, Panitsa *et al.* 2018), αναδεικνύονται ως η δεύτερη πλουσιότερη φυτογεωγραφικά περιοχή στο Αιγαίο, όσον αφορά τον πλούτο των ενδημικών ειδών Ελλάδας και Αιγαίου. Τέλος, οι Kougioumoutzis *et al.* (2017) προτείνουν μια νέα, επικαιροποιημένη διαίρεση των φυτογεωγραφικών περιοχών της χώρας, όπου κάποιες περιοχές συγχωνεύονται με άλλες, ενώ η Κρήτη αποτελεί πλέον ξεχωριστή ενότητα και δεν ομαδοποιείται με την Κάρπαθο (Εικ. 14). Αναλυτικά οι φυτογεωγραφικές περιοχές διαμορφώνονται ως εξής (Kougioumoutzis *et al.* 2017):

- **NMI** (North Mainland & Islands): Βόρεια ηπειρωτική ενότητα & νησιά, που αποτελείται από τη Θάσο, τη Σαμοθράκη, μαζί με τις περιοχές EC (East Central), NC (North Central), NE (North East) της Flora Hellenica.
- **SMI** (South Mainland & Islands): Νότια ηπειρωτική ενότητα & νησιά, η οποία περιλαμβάνει τα Κύθηρα, Αντικύθηρα, Ελαφόνησο, Πελοπόννησο (Pe), Στερεά (StE) και Εύβοια.
- **CAE** (Central Aegean): Κεντρικό Αιγαίο, όπου οι Κυκλάδες ενώνονται με τις Βόρειας Σποράδες και την Λήμνο.
- **NE-AE** (North-Eastern Aegean): Βόρειο-ανατολικό Αιγαίο, το οποίο εκτείνεται από την Λέσβο μέχρι και την Κω.
- **SE-AE** (South-Eastern Aegean): Νότιο-ανατολικό Αιγαίο, αποτελείται από την Ρόδο, Κάρπαθο, Νίσυρο, Τήλο, Σύμη και Χάλκη.
- **KR** (Crete): Η Κρήτη μαζί με την Γαύδο είναι μια ξεχωριστή φυτογεωγραφική περιοχή.



**Εικόνα 14:** Φυτογεωγραφική διαίρεση της Ελλάδας με έμφαση στο Αιγαίο. Οι μαύρες διακεκομμένες γραμμές οριοθετούν τις 13 χλωριδικές περιοχές της Ελλάδας σύμφωνα με την *Flora Hellenica* (Strid 1996). Οι κόκκινες γραμμές και γράμματα δείχνουν την διάκριση των περιοχών σύμφωνα με τους Rechinger και Rechinger & Moser (1951). Επίσης η κόκκινη διακεκομμένη έντονη γραμμή δείχνει την «γραμμή του Rechinger». Η μπλε γραμμή οριοθετεί την περιοχή Cardaegean κατά τον Greuter (1971). Τέλος, οι πράσινες γραμμές και γράμματα οριοθετούν τη νέα προτεινόμενη διάκριση χλωριδικών περιοχών στην Ελλάδα, όπου συνολικά είναι έξι (Kougioumoutzis *et al.* 2017). (Χάρτης από Panitsa *et al.* 2018)

Πέραν των φυτογεωγραφικών και χλωριδικών μελετών που υπάρχουν για τον Ελληνικό χώρο, τα τελευταία χρόνια καταγράφονται αρκετές γενετικές έρευνες πάνω στη διαφοροποίηση φυτικών ειδών, την πληθυσμιακή γενετική, φυλογεωγραφία και φυλογένεση ενδημικών ή/και σπάνιων φυτών, τονίζοντας τη σημασία του Ελληνικού χώρου αλλά και πιο συγκεκριμένα του Αρχιπελάγους του Αιγαίου με την ιδιαίτερη γεωγραφική/παλαιογεωγραφική του ιστορία. Αναλυτικότερα, έχει γίνει έρευνα για τα

ενδημικά είδη του γένους *Campanula* (Campanulaceae) της Κρήτης (Cellinese *et al.* 2009), όπου μέσω χλωροπλαστικών δεικτών και ανάλυση χρονολόγησης, έδειξαν πως τα περισσότερα Κρητικά είδη είναι υπολειμματικά μιας παλαιότερης ηπειρωτικής χλωρίδας, ενώ ο ενδημισμός τους οφείλεται κυρίως στην απώλεια αυτών των ειδών από τις υπόλοιπες περιοχές της χώρας μετά την πλήρη απομόνωση του νησιού στα 5 εκ. χρόνια περίπου. Παραμένοντας στο γένος *Campanula* και συγκεκριμένα στο υπογένος *Roucela* που εξαπλώνεται στην ανατολική Μεσόγειο, η ομάδα των Crowl *et al.* (2015) απέδειξαν πως η γενετική και γεωγραφική διαφοροποίηση των ειδών της ομάδας είναι αποτέλεσμα βικαριανισμού μετά το σπάσιμο της Αιγαίδιας κατά το Μειόκαινο. Οι Du Pasquier *et al.* (2017), μελετώντας την ομάδα του είδους *Silene gigantea* L. (Caryophyllaceae) που εξαπλώνεται στη Βαλκανική χερσόνησο μέχρι και νότιο-δυτική Τουρκία, περιέγραψαν ένα νέο υποείδος, όταν μέσω φυλογεωγραφικών αναλύσεων ανακάλυψαν πως ο πληθυσμός της Ηπείρου αποτελεί μια νέα εξελικτική γραμμή και όχι προϊόν υβριδισμού, όπως μέχρι τότε θεωρούνταν. Επίσης τονίζουν την γενετική ομοιογένεια των πληθυσμών σε όλο το εύρος εξάπλωσης, από την ανατολική ηπειρωτική Ελλάδα έως και την Τουρκία, γεγονός που δικαιολογείται από τη συχνή ένωση των περιοχών αυτών κατά τις τελευταίες παγετώδεις περιόδους. Συνεχίζοντας, οι Edh *et al.* (2007) μελέτησαν μέσω πυρηνικών και χλωροπλαστικών μικροδορυφόρων, το ενδημικό είδος Αιγαίου *Brassica cretica* (Brassicaceae), όπου καταλήγουν στο ότι τα πρότυπα διαφοροποίησης του είδους οφείλονται στην τυχαία γενετική παρέκκλιση ανάμεσα στους γενετικά και γεωγραφικά απομονωμένους πληθυσμούς, θεωρία όπου υποστηρίζεται και για άλλα φυτικά είδη στον χώρο του Αιγαίου. Χαρακτηριστικό παράδειγμα τυχαίας γενετικής παρέκκλισης που οφείλεται κυρίως στον γεωγραφικό κατακερματισμό του Αιγαίου και στην γεωγραφική απομόνωση των πληθυσμών, αποτελούν οι κατά σειρά ετών μελέτες των ομάδων Bittkau & Comes (2005), Comes *et al.* (2008), Comes & Jaros (2018) και Jaros *et al.* (2018), για το σύμπλεγμα ειδών του γένους *Nigella* (Ranunculaceae), όπου μέσω γενετικών και μορφολογικών αναλύσεων, καταλήξαν στο προαναφερθέν συμπέρασμα ότι δηλαδή η διαφοροποίηση των υποειδών οφείλεται κυρίως στη γενετική παρέκκλιση.

### 1.7.2 Παλαιογλωριδικά στοιχεία στον Ελληνικό χώρο

Όσον αφορά την παλαιογλωρίδα, κατά την μεγάλη περίοδο του Μειόκαινου (23–7 εκ. χρόνια) το κλίμα χαρακτηρίζεται από θερμότερες συνθήκες σε σχέση με σήμερα όπου στα χαμηλά υψόμετρα φύονταν πυκνά μεσόφυλλα υποτροπικά δάση, αντίστοιχα με την σημερινή βλάστηση της ΝΑ Ασίας, ενώ λίγο υψηλότερα καλύπτονταν από σκληρόφυλλα δάση, παρόμοια με τα σημερινά μεσογειακά (Greuter 1979a,b, Velitzelos & Gregor 1990). Μειοκαινικά απολιθώματα φύλλων *Liquidambar europaea* (Altingiaceae) που μελετήθηκαν από την κεντρική Ευρώπη δεν διαφέρουν πολύ από το αυτοφύες είδος που εντοπίζεται σήμερα στη Ρόδο, ενώ τα Κρητικά απολιθώματα φύλλων ελιάς (*Olea europaea*, Oleaceae) και Φοίνικα του Θεόφραστου (*Phoenix theophrastii*, Arecaceae), που βρέθηκαν σε μειοκαινικά στρώματα βορειότερων περιοχών υποδεικνύουν μια ευρύτερη εξάπλωση όμοιας γλωριδικής σύνθεσης και συνεπώς όμοιων κλιματικών συνθηκών. Εδώ, πρέπει να σημειωθεί ότι η εξάπλωση του Φοίνικα του Θεόφραστου έχει πλέον συρρικνωθεί κυρίως στην Κρήτη και σε μεμονωμένες θέσεις της ανατολικής Μεσογείου, και έτσι θεωρείται ενδημικό της εν λόγω περιοχής (Greuter 1970, Greuter 1979a,b). Συνολικά, κατά την περίοδο αυτή εντοπίζονται αρκετά φυλλοβόλα είδη με σημαντικά δείγματα σκληρόφυλλων ξηροθερμικών στοιχείων αλλά και αιθαλών ειδών που παρουσίαζαν διαφοροποίηση ανάλογα με το υψόμετρο και την υγρασία (Sachse & Mohr 1996, Ζηδιανάκης 2002).

Κατά το Τορτόνιο (11–7 εκ. χρόνια) σύμφωνα με τον Greuter (1979a,b) η βλάστηση γίνεται περισσότερο στεππική, υποδεικνύοντας την αλλαγή του κλίματος σε ξηρότερες συνθήκες (Creutzburg 1963), ενώ προχωρώντας στο Μεσσήνιο (7–5.3 εκ. χρόνια) και την «κρίση αλατότητας», κάποιες περιοχές με υγρό στοιχείο ξεραίνονται και έτσι παρατηρείται μια επέκταση ειδών ανθεκτικών στην ξηρασία, καθώς δημιουργούνται περισσότεροι ευνοϊκοί βιότοποι, ενώ μειώνεται η κάλυψη των δασών, τα οποία διατηρούνται μόνο κατά μήκος ποταμών συνεχούς ροής καθ' όλη τη διάρκεια του έτους, αλλά και στις ψηλές οροσειρές. Στις πεδινές περιοχές αρχίζουν να επικρατούν ξηρές-υπόξηρες συνθήκες (Benda 1973), ενώ η άρκτο-τριτογενής υποτροπική γλωρίδα αρχίζει να αντικαθίσταται από είδη ανατολικής προέλευσης τα οποία είναι ανθεκτικά σε ξηρές και στεππικές συνθήκες (Berger 1953, 1958). Στη συνέχεια κάποια από αυτά τα είδη κατάφεραν να ενσωματωθούν με την οροφυτική βλάστηση καθώς ανέπτυξαν ανθεκτικότητες στο ψύχος (Greuter 1970). Τέλος, σύμφωνα με τους Velitzelos & Gregor (1990), η Κρίση Αλατότητας του Μεσσήνιου



δεν θεωρείται καταστροφική, τουλάχιστον για τη βλάστηση, δεδομένης της καταγραφής παρόμοιας βλάστησης που επικρατούσε στον Ελληνικό χώρο πριν, κατά τη διάρκεια αλλά και μετά την κρίση. Η εποχή του Πλειόκαινου (5.3–2,56 εκ. χρόνια) εμφανίζει αρκετά όμοια χλωριδική σύνθεση με την αντίστοιχη Μειοκαινική, με τη διαφορά ότι υπερισχύουν τα άρкто-τριτογενή στοιχεία, ενώ η ύπαρξη μεσογειακού τύπου οικοσυστημάτων είναι κοινή (Bertoldi *et al.* 1989, Velitzelos & Gregor 1990). Πολλά νησιά που βρίσκονταν κοντά στις ηπειρωτικές περιοχές της χώρας είναι ενωμένα μεταξύ τους αλλά και με αυτές, με αποτέλεσμα η ανταλλαγή φυτικών ειδών να είναι σχεδόν σίγουρη και αναμενόμενη, ενώ το κλίμα είναι κατάλληλο για την περαιτέρω εξάπλωση φυλλοβόλων δασών (Greuter 1979a,b).

Τέλος, κατά το Πλειστόκαινο και μέσο Ολόκαινο (1.8εκ.–6.000) το κλίμα περνάει από πολυάριθμες διακυμάνσεις, όπου οι αλλαγές αυτές αντικατοπτρίζονται και στην σύνθεση της βλάστησης. Αρκετές παλαιοκλιματικές έρευνες μελετούν τις αλλαγές του κλίματος μέσω δεδομένων γύρης, καθώς έχει βρεθεί η ταχεία ανταπόκριση μεταβολής της βλάστησης λόγω έντονων και απότομων κλιματικών αλλαγών. Οι Ravazzi *et al.* (1995) μελετώντας γύρη από την βόρεια Ιταλία στις αρχές του Πλειστόκαινου (περίπου 1.6 εκ. χρόνια), καταλήγουν ότι σε περιόδους όπου η κυριαρχία ειδών όπως το ποώδες *Artemisia* και το δέντρο *Larix*, υποδεικνύουν χαμηλή υγρασία και χαμηλές μέσες θερμοκρασίες (-10 έως 5°C), συνθήκες ενός ξηρού και ψυχρού κλίματος, ηπειρωτικού χαρακτήρα. Περίοδοι όπου καταγράφεται αύξηση θερμοκρασίας και υγρασίας/βροχοπτώσεων (14–16°C), εμφανίζονται είδη όπως η *Carya*, είδος που συνδέεται με ζεστό-εύκρατο κλίμα και με αρκετά υψηλή υγρασία. Σχετικά παρόμοια αποτελέσματα αν και με περισσότερη λεπτομέρεια καταγράφουν και πρόσφατες παλυνολογικές έρευνες στη λίμνη Οχρίδα (Sinopoli *et al.* 2018), στη λίμνη Πρέσπα (Panagiotopoulos *et al.* 2014) και στη Τενάγη Φιλίππων (Milner *et al.* 2016), από τα 130–70.000 χρόνια πριν, καταγράφοντας εναλλαγές ψυχρού και ξηρού-ηπειρωτικού κλίματος, με θερμό και υγρό-εύκρατο κλίμα. Η παρουσία στεππικής, ανοιχτής βλάστησης (*Artemisia*, *Amaranthaceae*, *Chenopodiaceae*) μαζί με κωνοφόρα δέντρα (*Picea*) υποδηλώνει τις ξηρές, ψυχρές περιόδους με αρκετά χαμηλές θερμοκρασίες και χαμηλή υγρασία, ενώ η αύξηση μεσόφιλων και φυλλοβόλων ειδών (*Quercus*, *Tilia*, *Carpinus*, *Carya*, *Abies* και *Fagus*) υποδεικνύει την επικράτηση ενός θερμού, περισσότερο υγρού κλίματος με αυξημένη θερμοκρασία και υγρασία. Οι εναλλαγές αυτές θα πραγματοποιηθούν αρκετές φορές, με μείωση των φυλλοβόλων δασών και επικράτηση στέππας κατά τις ψυχρές περιόδους, ενώ εκ νέου εξάπλωση

δασών με την αύξηση της θερμοκρασίας και υγρασίας και ταυτόχρονη μείωση στα στεππικά είδη και σε κάποια κωνοφόρα (Πιν.4). Μια πρόσφατη έρευνα από την λίμνη Trasimeno της κεντρικής Ιταλίας, επιβεβαιώνει τις κλιματικές εναλλαγές μέσω δεδομένων από οστρακώδη (Marchegiano *et al.* 2020) σε συνδυασμό με τις εναλλαγές του ύψους της στάθμης των νερών στη λίμνη. Σύμφωνα με την ανωτέρω μελέτη, οι περιοχές της νότιας Βαλκανικής αλλά και νότιας Μεσογείου γενικότερα, έπαιξαν σημαντικό ρόλο ως καταφύγια για πολλά είδη χλωρίδας αλλά και πανίδας βορειότερων περιοχών, όπου λόγω των απότομων και έντονων κλιματικών εναλλαγών η εξάπλωσή τους περιορίστηκε σημαντικά (Γεωργιάδου-Δικαιούλια *et al.* 1994).

**Πίνακας 4:** Σύνοψη των ψυχρών και θερμών κλιματικών περιόδων σε συνάρτηση με τις αλλαγές της βλάστησης

<u>Ψυχρό-ξηρό/ηπειρωτικό κλίμα</u> (χιλιάδες χρόνια): <u>Στεππικά taxa</u> ( <i>Artemisia/Chenopodiaceae</i> ) και κωνοφόρα δασικά ( <i>Picea</i> )	<u>Θερμό-υγρό εύκρατο κλίμα</u> (χιλιάδες χρόνια) <u>Φυλλοβόλα/Μεσόφυλλα δασικά taxa</u> ( <i>Quercus, Abies, Fagus, Carpinus,</i> <i>Carya</i> )
-	128-125
125-114	-
-	114-112
112-108	-
-	108-89
89-84	81
73-70	71
-	44-35.7
35.7-10	-
-	10-9.2
-	-
-	6.4-4.6
4.6-1.4	-

### 1.7.3 Φυλογεωγραφικές μελέτες. Η περίπτωση του γένους *Origanum*

Όπως έχει ήδη αναφερθεί στο υποκεφάλαιο «1.7.1 Φυτογεωγραφικές περιοχές και χλωριδικές μελέτες», υπάρχει πληθώρα παλαιών αλλά και νέων μελετών σχετικά με τη χλωριδική ποικιλότητα και τις βιογεωγραφικές εξαπλώσεις φυτικών ειδών στην ευρύτερη περιοχή του Αιγαίου χώρου, χρησιμοποιώντας μοντέρνες μεθόδους ανάλυσης, αναδεικνύοντας την πολυπλοκότητα της περιοχής και τη σημασία της στην ειδογένεση των οργανισμών. Πέραν όμως από τις φυτογεωγραφικές μελέτες, παρατηρείται μια έλλειψη ερευνών στο πεδίο της φυλογεωγραφίας που να βασίζεται σε γενετικά δεδομένα. Ελάχιστες φυλογενετικές και φυλογεωγραφικές έρευνες έχουν γίνει σε φυτικά είδη στην περιοχή του Αιγαίου, αλλά και γενικότερα στην Ελλάδα. Χαρακτηριστικά παραδείγματα αποτελούν οι παρακάτω εργασίες: Οι [Edh et al. \(2007\)](#) με χρήση πυρηνικών και χλωροπλαστικών δεδομένων μελέτησαν τη πληθυσμιακή δομή και πιθανή γονιδιακή ροή πληθυσμών του είδους *Brassica cretica* (Brassicaceae), ενδημικού είδους Αιγαίου. Οι [Cellinese et al. \(2009\)](#) μελέτησαν τα ενδημικά είδη του γένους *Campanula* στην Κρήτη μέσω φυλογενετικών αναλύσεων χλωροπλαστικών τόπων και στην συνέχεια εκτίμησαν χρόνους απόκλισης με χρήση απολιθώματος, ενώ το 2015 η ομάδα [Crowl et al. \(2015, 2017\)](#) διερεύνησαν τις φυλογενετικές σχέσεις και την βιογεωγραφία της σύνθετης ομάδας *Roucelia* (Campanulaceae: *Campanula*), επίσης μέσω γενετικών αναλύσεων και χρονολόγησης. Επιπλέον, υπάρχουν αρκετές μελέτες για το γένος *Nigella* όπου διερευνούν φυλογενετικά και βιογεωγραφικά την διαφοροποίηση του γένους εντός της περιοχής του Αιγαίου ([Jorgensen et al. 2005, 2006](#), [Bittkau & Comes 2005, 2009](#), [Comes et al. 2008](#), [Jaros et al. 2018](#)). Πέραν των προαναφερθέντων, η πρόσφατη μελέτη σχετικά με τις εξελικτικές σχέσεις της οικογένειας Plumbaginaceae με έμφαση στα είδη του γένους *Limonium* στον Ελληνικό χώρο και την ανατολική Μεσόγειο, προκάλεσε ταξινομικές αλλαγές στο επίπεδο των sections, καθώς περιγράφηκαν νέες sections ([Koutroumpa et al. 2018](#)). Οι [Nemati et al. \(2019\)](#) διερευνώντας τη προέλευση του καλλιεργούμενου είδους *Crocus sativus* (σαφράν) αναλύοντας το χλωροπλαστικό γονιδίωμα και πολυμορφισμούς DNA σε ολόκληρο το γονιδίωμα, βρήκαν πως είναι αυτοτριπλοειδές είδος που εξελίχθηκε στην περιοχή της Αττικής από το άγριο είδος *Crocus cartwrightianus*.

Όσον αφορά το γένος *Origanum*, όπως έχει ήδη αναφερθεί, δεν υπάρχουν φυλογενετικές μελέτες, παρά μόνο για μια από τις δέκα sections του γένους (sec. *Majorana*) ([Lukas et al. 2013b](#)), ενώ δεν έχει πραγματοποιηθεί καμία εκτίμηση χρόνων

διαφοροποίησης του γένους. Η μόνη μελέτη που περιλαμβάνει το γένος σε αναλύσεις χρονολόγησης με βάση δύο απολιθώματα, είναι η μελέτη των [Drew & Sytsma \(2012\)](#) για την φυλογένεση και βιογεωγραφική εξέλιξη της ομοιογένειας (tribe) *Menthae*, όπου όμως χρησιμοποιούν μόνο ένα άτομο από το είδος *O. vulgare*. Στη μελέτη αυτή, το γένος *Origanum* εμφανίζεται να διαφοροποιείται από το γένος *Thymus* περίπου στα 7,5-8 εκατομμύρια χρόνια πριν, με περιθώριο λάθους που φτάνει μέχρι τα 4-5 εκατομμύρια χρόνια. Αυτός όμως ο χρόνος απόκλισης θα πρέπει να αποτελεί μόνο μια ένδειξη για το γένος, καθώς τα αποτελέσματα μπορεί να αλλάξουν αρκετά με την προσθήκη περισσότερων συγγενικών ειδών.

## 1.8 Σκοπός διατριβής

Για την επιλογή του θέματος της παρούσας διατριβής, καθοριστικό ήταν το γεγονός ότι μέχρι στιγμής δεν υπάρχει σε φυλογενετικό επίπεδο κάποια μελέτη για το γένος *Origanum* που να περιλαμβάνει όσο το δυνατόν περισσότερα είδη, σε συνδυασμό με πολλούς γενετικούς τόπους.

Δεδομένου του κενού που υπάρχει στο πεδίο της φυλογένεσης σχετικά με το γένος *Origanum*, αλλά και της ενδιαφέρουσας εξάπλωσης των διαφόρων ειδών στον Ελληνικό χώρο, όπου επτά από τα δέκα είδη θεωρούνται ενδημικά, αποφασίστηκε να διερευνηθούν οι φυλογενετικές σχέσεις και η ταξινομική των ειδών του γένους *Origanum* στον Ελληνικό χώρο με χρήση γενετικών (πυρηνικών και χλωροπλαστικών) και μορφολογικών χαρακτήρων, συμπεριλαμβάνοντας σχεδόν το σύνολο των ειδών που απαντώνται στην Ελλάδα και καλύπτοντας το μεγαλύτερο εύρος της εξάπλωσής τους. Επιπλέον, χρησιμοποιήθηκαν γενετικά δεδομένα και από είδη που εξαπλώνονται εκτός Ελλάδας (Τουρκία, Συρία και Κύπρος) και τέλος γίνεται ανάλυση χρόνων απόκλισης για την εξαγωγή φυλογεωγραφικού σεναρίου εξάπλωσης και διαφοροποίησης του γένους στον Ελληνικό χώρο.

Πιο συγκεκριμένα, οι αναλύσεις βασίστηκαν σε τρία πυρηνικά (*ETS*, *MAPKK1*, *ITS1-ITS2*) και πέντε χλωροπλαστικά γονιδιακά θραύσματα (*psbA-trnH*, *psbK-psbI*, *rps16*, *trnL intron* και *trnL-F intergenic spacer*), όπως επίσης και σε 20 μορφολογικούς χαρακτήρες, όπου χωρίστηκαν σε δυο μεγάλες ομάδες αναλύσεων: (i) τα είδη από τον Ελληνικό χώρο, και (ii) τα είδη από τον Ελληνικό χώρο με την προσθήκη ειδών εκτός Ελλάδας. Στόχος της διδακτορικής διατριβής είναι η αποσαφήνιση των φυλογενετικών

σχέσεων των εκπροσώπων του γένους *Origanum* στον ελληνικό χώρο, ο έλεγχος της ταξινομικής τους και η εύρεση χρόνων διαφοροποίησης εντός του γένους.

## **ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΔΕΥΤΕΡΟ**

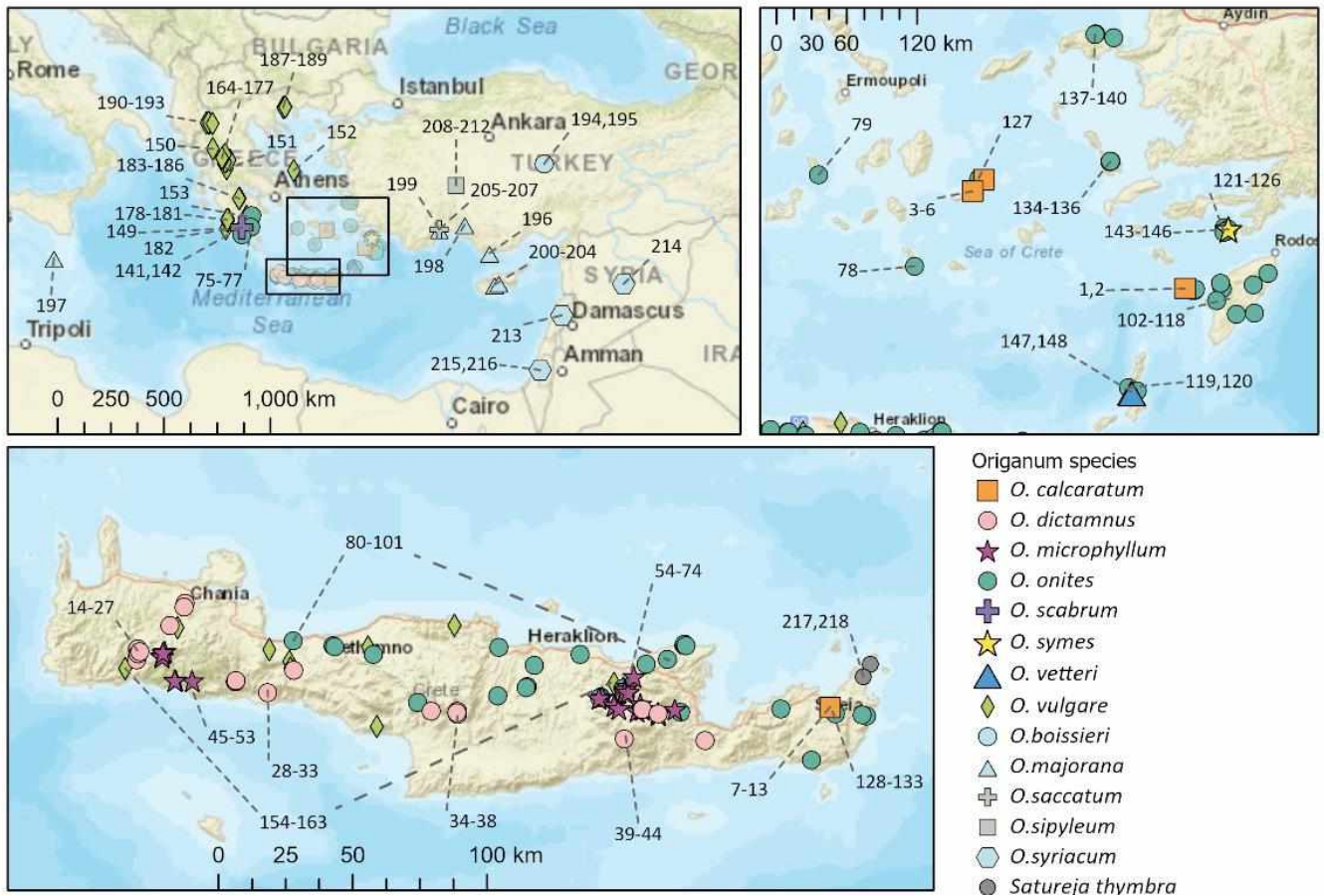
---

### **ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ**

## 2.1. Συλλογή δειγμάτων και εξαγωγή DNA

Για την παρούσα μελέτη, συλλέχθηκαν 193 άτομα από οκτώ είδη, κατά το χρονικό διάστημα 2015–2019. Η αναγνώριση για τα περισσότερα είδη, έγινε με βάση τις κλείδες αναγνώρισης που παραθέτει ο Ietswaart (1980, 1982, 1985), ενώ για τα πρόσφατα αναγνωρισμένα είδη οι πληροφορίες αντλήθηκαν από τις πρωτότυπες δημοσιεύσεις τους. Τέλος, η ισχύουσα ταξινομική και η ονοματολογία ακολουθούν την βάση Δεδομένων της Euro+Med PlantBase (2006- ) και του Καταλόγου Αγγειωδών φυτών της Ελλάδας (Dimopoulos *et al.* 2013, 2016). Όσον αφορά τις δειγματοληψίες, έγινε προσπάθεια για όσο το δυνατόν καλύτερη κάλυψη των γεωγραφικών κατανομών των υπό εξέταση ειδών και κυρίως των ενδημικών, είτε μέσω οργανωμένων δειγματοληψιών με το Μουσείο Φυσικής Ιστορίας Κρήτης – Πανεπιστήμιο Κρήτης (ΜΦΙΚ-ΠΚ), είτε με προσωπικές εξορμήσεις (Αμοργό, Χάλκη, Σύμη, Κρήτη). Από τα συνολικά 10 είδη που εντοπίζονται στον Ελληνικό χώρο, έγινε επιτυχής συλλογή για οκτώ εξ αυτών. Το ενδημικό είδος *Origanum lirium* δεν εντοπίστηκε στις περιοχές Ταΰγετου και Πάρωνα, ενώ στάθηκε αδύνατη η επίσκεψη στην Εύβοια, καθώς και η παραχώρηση δείγματος από το ερμπάριο του Εθνικού και Καποδιστριακού Πανεπιστημίου Αθηνών. Επιπλέον, δεν έγινε επιτυχής εύρεση του είδους *O. sipyleum* και παρόλο που παραχωρήθηκε μικρή ποσότητα ξερών φύλλων από δείγμα ερμπαρίου του Μουσείου Φυσικής Ιστορίας του Λονδίνου (NHML), η εξαγωγή γενωμικού DNA δεν ήταν επιτυχής λόγω κακής κατάστασης του δείγματος. Τέλος, δεν βρέθηκε ένα από τα τρία υποείδη του είδους *O. vulgare* (*O. vulgare* subsp. *viridulum*). Λόγω των διαφορετικών συνόλων δεδομένων που δημιουργήθηκαν, οι αναλύσεις χωρίστηκαν σε δυο μεγάλες ομάδες: η πρώτη ομάδα περιλαμβάνει τα taxa που εντοπίζονται στην Ελλάδα, ενώ στη δεύτερη ομάδα περιλαμβάνονται τα Ελληνικά taxa με την προσθήκη 33 συνολικά αλληλουχιών *Origanum*, τα οποία εξαπλώνονται εκτός Ελληνικού χώρου και ανακτήθηκαν από τη βάση γενετικών δεδομένων GenBank (31 για το πυρηνικό σύνολο δεδομένων και 2 αλληλουχίες για το αντίστοιχο χλωροπλαστικό), ενώ τα είδη *Thymbra capitata* και *Satureja thymbra* χρησιμοποιήθηκαν ως εξωομάδες (Bräuchler *et al.* 2010, Drew & Sytsma 2011, 2012). Το σύνολο των συλλεχθέντων δειγμάτων αλλά και των αλληλουχιών από την GenBank που χρησιμοποιήθηκαν φαίνονται στον χάρτη της Εικόνας 15. Περισσότερες πληροφορίες σχετικά με τα δείγματα, όπως

τοποθεσία, κωδικός εργαστηρίου και γενετικοί δείκτες που χρησιμοποιήθηκαν δίνονται στον συμπληρωματικό πίνακα «Πίνακας S1» του Παραρτήματος I.



**Εικόνα 15:** Χάρτης με τα δείγματα *Origanum* που χρησιμοποιήθηκαν στη παρούσα μελέτη. Τα δείγματα από Ελλάδα συλλέχθηκαν για την παρούσα διατριβή, ενώ τα δεδομένα για είδη (άτομα) εκτός του Ελληνικού χώρου ανακτήθηκαν από την γενετική βάση GenBank. Τα νούμερα αντιπροσωπεύουν την αριθμημένη λίστα δειγμάτων του συμπληρωματικού Πίνακα S1, Παράρτημα I, μαζί με πληροφορίες τοποθεσίας, κωδικό εργαστηρίου αλλά και τους μοριακούς δείκτες που χρησιμοποιήθηκαν.

Τα τελικά σύνολα δεδομένων διαφέρουν μεταξύ τους, καθώς ο αριθμός των αλληλουχιών που παράχθηκαν ήταν διαφορετικός για κάθε γενετικό τόπο, λόγω δυσκολιών ενίσχυσης κατά την PCR, παρόλη την προσπάθεια αλλαγής πρωτοκόλλου, αλλά και σχεδιασμού εσωτερικών εκκινήτων (περισσότερες πληροφορίες σχετικά με το ποια δείγματα έδωσαν προϊόν στα επιλεγμένα γονίδια, φαίνονται στον συμπληρωματικό Πίνακα S1, Παράρτημα I). Έτσι, ενώ το αρχικό σύνολο δειγμάτων που συλλέχθηκαν ήταν 193, επιτυχής εξαγωγή DNA έγινε σε 136 δείγματα (134



*Origanum* και 2 δείγματα *Satureja thymbra*) όπου στη συνέχεια πολλαπλασιάστηκαν και αλληλουχήθηκαν.

Στο συνολικό αριθμό ατόμων που συλλέχθηκαν, 68 άτομα ανήκουν στο είδος *O. onites*, 43 στο *O. vulgare*, 30 στο *O. dictamnus*, 31 στο είδος *O. microphyllum*, 13 στο *O. calcaratum*, 4 στο είδος *O. symes*, 2 στο είδος *O. scabrum* και 2 στο *O. vetteri*. Η διαφορά στους αριθμούς δειγμάτων ανά είδος σχετίζεται με το μέγεθος της γεωγραφικής εξάπλωσης και του πληθυσμού. Οι αριθμοί των δειγμάτων είναι μεγαλύτεροι στα ευρέως εξαπλωμένα είδη (π.χ 68 δείγματα για το *O. onites*) ενώ μειώνονται στα ενδημικά είδη και ειδικότερα στα στενότοπα ενδημικά. Για τα τελευταία, η γεωγραφική εξάπλωσή τους είναι αρκετά περιορισμένη και εντοπισμένη σε συγκεκριμένα σημεία, είτε με μικρούς και λίγους πληθυσμούς (*O. calcaratum* στην Αμοργό) είτε αποτελούμενα από έναν μόνο πληθυσμό με λίγα άτομα. Χαρακτηριστικά παραδείγματα είναι το στενότοπο ενδημικό είδος *O. symes* όπου εντοπίζεται σε έναν κόλπο στην ανατολική πλευρά του ομώνυμου νησιού. Ο πληθυσμός του φυτού είναι αρκετά περιορισμένος σε δυο σημεία στους κάθετους βράχους του κόλπου, με συνολικό αριθμό ατόμων περίπου 50-60. Το ενδημικό *O. vetteri* εντοπίζεται στην κορυφή Καλή Λίμνη της Καρπάθου, όπου φυτρώνει σε σχισμές βράχων μέσα από βρύα. Η περιοχή εξάπλωσης του είδους ξεκινάει από υψόμετρο 1.100 μέτρων έως την κορυφή στα 1.200 μέτρα, όμως δεν σχηματίζει «πληθυσμούς» παρά εντοπίζεται ως μεμονωμένο φυτό αρκετά σποραδικά. Σχετικά με το ενδημικό νοτίου Αιγαίου *O. calcaratum*, στην Αμοργό εντοπίζονται μικροί πληθυσμοί με λίγα άτομα. Στην Χάλκη φύεται μόνο σε ένα σημείο στην βόρειο-δυτική πλευρά του νησιού σε δύσβατο, κάθετο βράχο με ελάχιστα άτομα (μετρήθηκαν λιγότερα από 30 άτομα). Περίπου ίδια εικόνα παρουσιάζει και ο πληθυσμός από την Ρούσσα Εκκλησιά της Σητείας (Κρήτη), όπου εντοπίζεται αποκλειστικά σε έναν βράχο αρκετά περιορισμένης έκτασης και μετρήθηκαν περίπου 50 άτομα. Τέλος, ο πληθυσμός του *O. scabrum* από τον Ταΰγετο αριθμεί επίσης λίγα άτομα. Ωστόσο, παρά τον πολύ μικρό αριθμό ατόμων και της περιορισμένης εξάπλωσης των προαναφερθέντων ενδημικών ειδών, μόνο τα *O. calcaratum*, *O. vetteri* και *O. sipyleum* περιλαμβάνονται ως Τρωτά (Vu) στο Κόκκινο Βιβλίο Σπάνιων και Κινδυνευόντων Φυτών της Ελλάδας (Phitos *et al.* 2009), ενώ το *O. symes* δεν έχει αξιολογηθεί ακόμα.

Όλα τα συλλεχθέντα δείγματα αποξηράθηκαν και κατατέθηκαν στο ερμπάριο (herbarium) του ΜΦΙΚ-ΠΚ, ενώ απομονώθηκε μικρή ποσότητα φρέσκων φύλλων για

τις απαραίτητες γενετικές αναλύσεις, όπου φυλάχθηκαν στους -20°C στο εργαστήριο Μοριακής Συστηματικής στο ΜΦΙΚ-ΠΚ.

Για την εξαγωγή ολικού γενομικού DNA, χρησιμοποιήθηκε ποσότητα φρέσκων φύλλων 100–190 mg ανάλογα το είδος (περισσότερο/λιγότερο τρίχωμα), ενώ ακολουθήθηκε ελαφρώς τροποποιημένο πρωτόκολλο εξαγωγής CTAB με βάση την δραστική ουσία βρωμιούχο κετυλο-τριμεθυλαμμώνιο (cetyl trimethylammonium bromide) (Doyle & Doyle 1987).

## 2.2.Επιλογή γενετικών τόπων και προβλήματα

Για τις γενετικές αναλύσεις, πραγματοποιήθηκε βιβλιογραφική ανασκόπηση για την εύρεση κατάλληλων, πληροφοριακών δεικτών. Το πυρηνικό γονιδίωμα κληρονομείται αμιφιγονικά, είναι αρκετά πληροφοριακό καθώς ο ρυθμός εξέλιξής του είναι πιο γρήγορος σε σχέση με το χλωροπλαστικό και το μιτοχονδριακό γονιδίωμα, καθιστώντας το έτσι ιδανικό εργαλείο για την μελέτη φυλογενέσεων ακόμα και σε επίπεδο ειδών (Baldwin 1992, Baldwin *et al.* 1995, Soltis & Kuzoff 1995, Meimberg *et al.* 2006, Berger *et al.* 2016, Rodda *et al.* 2020). Παρόλα αυτά, δεν υπάρχει μεγάλος αριθμός καθολικών εκκινητών για πυρηνικά γονίδια, με αποτέλεσμα να δοκιμάζονται και να σχεδιάζονται εκκινητές ανάλογα με τον οργανισμό μελέτης και το ερώτημα. Η ριβοσωμική περιοχή *ITS1–5.8S–ITS2* αποτελεί σχεδόν την μοναδική επιλογή πυρηνικού γενετικού τόπου για την πλειονότητα των μελετών, όπου στη συνέχεια συνδυάζεται με αρκετούς χλωροπλαστικούς δείκτες. Σε μια σύνοψη των επιστημονικών άρθρων που χρησιμοποιούν μόνο ή και το συγκεκριμένο γονίδιο, αναφέρεται ότι σε 244 άρθρα, το 66% περιλαμβάνει στις αναλύσεις το γονίδιο *ITS1–ITS2*, ενώ το 34% βασίζει τις φυλογενετικές υποθέσεις τους αποκλειστικά και μόνο στο *ITS1–ITS2*, ποσοστό αρκετά σημαντικό (Alvarez & Wendel 2003). Έτσι γίνεται κατανοητό ότι ο συγκεκριμένος γενετικός τόπος είναι ο πιο διαδεδομένος πυρηνικός δείκτης για φυλογενετικές και όχι μόνο μελέτες. Οι λόγοι της επιλογής και της ευρείας χρήσης του είναι κυρίως η καθολικότητα των εκκινητών του, καθώς χρησιμοποιούνται για την αλληλούχιση των περισσότερων φυτών αλλά και μυκήτων, η αρκετά εύκολη απομόνωση και αλληλούχιση του σε σχέση με τα περισσότερα πυρηνικά γονίδια και η ομοιομορφία που κάποιες φορές παρουσιάζει εντός των γενών (ενδεικτικά: Alvarez & Wendel 2003, Albaladejo *et al.* 2005, Renner *et al.* 2007, Pettengill & Neel 2008, Will *et al.* 2017, Jesus-Costa de *et al.* 2018, Rodda *et al.* 2020). Ωστόσο, πέραν των

πλεονεκτημάτων της περιοχής *ITS1-ITS2*, υπάρχουν και κάποια προβλήματα που μπορεί να προκύψουν. Επειδή τα ριβοσωμικά γονίδια, εν γένει, έχουν εκατοντάδες έως χιλιάδες αντίγραφα, μερικές φορές η εξελικτική συμπεριφορά τους μπορεί να είναι αρκετά περίπλοκη, εξαιτίας ενός φαινομένου που ονομάζεται συντονισμένη εξέλιξη (concerted evolution). Υπο κανονικές συνθήκες, οι αλληλουχίες θα έπρεπε να συσσωρεύουν τις δικές τους ξεχωριστές μεταλλάξεις, όμως όταν συμβαίνει το φαινόμενο της συντονισμένης εξέλιξης, οι διαφορές των αλληλουχιών που εντοπίζονται μεταξύ των πολυάριθμων αντιγράφων, τείνουν να ομογενοποιούνται στον ίδιο τύπο αλληλουχίας. Όταν τείνει προς την ολοκλήρωση, η διαδικασία αυτή εξαλείφει την ποικιλομορφία εντός των αλληλουχιών, αφήνοντας για την φυλογενετική ανάλυση, μόνο τις αλλαγές χαρακτήρων που είναι ειδικές για τον διαχωρισμό ειδών ή/και γενών. Όταν όμως οι αλληλουχίες εμφανίζουν αρκετούς πολυμορφισμούς εντός των ατόμων και υπάρχουν περισσότεροι τύποι-αλληλουχιών, συνήθως καταδεικνύει την ατελή διαδικασία του φαινομένου, όπου ο χειρισμός των αλληλουχιών κατά την στοίχιση αλλά και την ανάλυση είναι δύσκολος και θα πρέπει να γίνεται με προσοχή (Fuentes Aguilar *et al.* 1999, Alvarez & Wendel 2003, Xu *et al.* 2017). Ωστόσο, όπως επισημαίνουν οι Hilpold *et al.* (2014), οι διάφοροι πολυμορφισμοί εφόσον υπάρχουν, συνήθως εντοπίζονται σε μικρό αριθμό βάσεων, είναι σχετικά εύκολοι στον εντοπισμό αφού στα χρωματογραφήματα εμφανίζονται ως «διπλές κορυφές» (double-peaks) και η φυλογενετική ανάλυση τις τοποθετεί στον ίδιο κλάδο. Άλλο πιθανό πρόβλημα για τα ριβοσωμικά γονίδια είναι η ύπαρξη ψευδογονιδίων, που όμως μπορούν να εντοπιστούν συνήθως από το χαμηλότερο ποσοστό Γουανίνης–Κυτοσίνης (GC content), από την χαμηλότερη σταθερότητα της δευτερεύουσας δομής και από τον υψηλό ρυθμό υποκατάστασης στις συντηρημένες περιοχές (Buckler *et al.* 1996a, 1996b, Buckler *et al.* 1997, Kita & Ito 2000, Alvarez & Wendel 2003).

Για το γένος *Origanum* έχει χρησιμοποιηθεί στο παρελθόν, εκτός της περιοχής *ITS1-ITS2*, το πυρηνικό μη-κωδικό γονίδιο *DXS* (1-deoxy-Dxylulose 5-phosphate synthase) σε μικρό αριθμό ειδών, μιας εκ των 10 sections του γένους (section *Majorana*) (Lukas 2010, 2013b). Πέραν της περιοχής *ITS1-ITS2* και της ανεπιτυχούς δοκιμασίας του γονιδίου *DXS*, επιλέχθηκαν να δοκιμαστούν άλλα οκτώ πυρηνικά γονίδια (*ETS*, *MAPKK1*, *FPS2*, *C4H*, *PPR*, *CAM*, *COR*, *AdK*). Έπειτα από πολυάριθμες δοκιμασίες διαφορετικών πρωτοκόλλων πολλαπλασιασμού μέσω της Αλυσιδωτής Αντίδρασης της Πολυμεράσης (PCR), αλλά και διαφορετικών ζευγών εκκινητών για τα δέκα πυρηνικά γονίδια (συνολικά 23 ζεύγη εκκινητών), τρεις πυρηνικές περιοχές

έδωσαν προϊόν στην PCR: η ενδομεταγραφόμενη περιοχή 1–2 (*ITS1–ITS2*), η εξωτερική μεταγραφόμενη περιοχή (*ETS*) και το γονίδιο *MAPKK1* που κωδικοποιεί την πρωτεΐνη της κινάσης, τα οποία έδωσαν σχετικά καλά έως καλά αποτελέσματα κατά την ενίσχυση και μετέπειτα κατά την αλληλούχιση. Δεδομένου των πιθανών προαναφερθέντων προβλημάτων που μπορεί να παρουσίαζε η περιοχή *ITS1–ITS2*, αποφασίστηκε οι αναλύσεις της πρώτης ομάδας (Ελληνικά είδη) να πραγματοποιηθούν αρχικά: (i) με τη χρήση μόνο των δυο εκ των τριών πυρηνικών τόπων (*ETS* και *MAPKK1*), ενώ στη συνέχεια (ii) προστέθηκε και η περιοχή *ITS1–ITS2* στην ανάλυση. Για την δεύτερη ομάδα (Ελληνικά και εκτός Ελλάδος είδη) οι αναλύσεις περιλάμβαναν *de facto* την περιοχή *ITS1–ITS2*, καθώς για τα εκτός Ελλάδος είδη δεν υπάρχουν αλληλουχίες στα υπόλοιπα δυο πυρηνικά γονίδια.

Σχετικά με το χλωροπλαστικό DNA, στην πλειονότητα των αγγειωδών φυτών η κληρονομία είναι μονογονεϊκή και συγκεκριμένα μητρική (μέσω σπερμάτων). Η ενδοειδική διακύμανση εντός του χλωροπλάστη είναι αρκετά χαμηλότερη από αυτή του πυρηνικού DNA, λόγω του χαμηλού ποσοστού μετάλλαξης και της απουσίας τακτικού ανασυνδιασμού, καθιστώντας το αρκετά συντηρημένο (Finkeldey & Gailing 2013, Jiao & Huo 2014). Ωστόσο, το φαινόμενο αυτό δεν είναι καθολικό, καθώς υπάρχουν γονίδια και περιοχές που είναι πληροφοριακές και χρησιμοποιούνται σε μελέτες διερεύνησης φυλογενετικών σχέσεων, μοριακής εξέλιξης και πληθυσμιακής γενετικής, πάντα όμως σε συνάρτηση με το εκάστοτε γένος που εξετάζεται (Shaw *et al.* 2007, Jiao & Huo 2014). Η επιλογή χλωροπλαστικών τόπων ξεκίνησε με βάση την υπάρχουσα βιβλιογραφία, όπου μόνο το μη-κωδικό *psbA–trnH* intergenic spacer που βρίσκεται στο «φωτοσύστημα II» (photosystem II) και είναι υπεύθυνο για τις αντιδράσεις οξυγονικής φωτοσύνθεσης, έχει χρησιμοποιηθεί για φυλογενετική μελέτη ειδών της section *Majorana* του γένους *Origanum* (Lukas 2010). Τα υπόλοιπα μη-κωδικά γονίδια που χρησιμοποιήθηκαν (*trnL–trnF* intergenic spacer, *trnL* intron, *psbK–psbI*, και *rps16*) επιλέχθηκαν με κριτήριο την ύπαρξη κατατεθειμένων αλληλουχιών στην γενετική βάση NCBI και αφορούν αδημοσίευτες μελέτες ή τα εν λόγω άτομα/είδη *Origanum* έχουν χρησιμοποιηθεί ως εξωομάδες για τη διερεύνηση φυλογενετικών σχέσεων σε επίπεδο οικογένειας ή μεταξύ γενών (Paton *et al.* 2004, Bräuchler *et al.* 2010, Lukas 2013). Αναλυτικά, οι χλωροπλαστικοί γενετικοί τόποι που χρησιμοποιήθηκαν είναι το ιντρόνιο του *trnL* (*trnL* intron), η μη-κωδική περιοχή μεταξύ των γονιδίων *trnL* και *trnF* (*trnL–trnF* intergenic spacer), η μη-κωδική περιοχή του γονιδίου της ριβοσωμικής πρωτεΐνης S16 (*rps16*), και η ενδιάμεση μη-κωδική

περιοχή των *psbK-psbI* γονιδίων, επίσης στην περιοχή του φωτοσυστήματος II (*psbK-psbI* intergenic spacer) (Scarcelli *et al.* 2011).

### 2.3. PCR και αλληλούχιση

Ο στοχευμένος πολλαπλασιασμός των επιθυμητών πυρηνικών και χλωροπλαστικών γενετικών τόπων, πραγματοποιήθηκε με τη χρήση δημοσιευμένων εκκινητών, καθώς και εσωτερικών εκκινητών που σχεδιάστηκαν ειδικά για την συγκεκριμένη μελέτη. Περισσότερες λεπτομέρειες σχετικά με τους εκκινητές και το πρωτόκολλο που ακολουθήθηκε για τις PCR δίνονται στον Πίνακα S2 (Παράρτημα I).

Μετά τον επιτυχή πολλαπλασιασμό των επιθυμητών περιοχών, πραγματοποιήθηκαν καθαρισμοί με το Invitrogen Purelink PCR purification kit για τα προϊόντα των πυρηνικών τόπων, ενώ το kit καθαρισμού Invitrogen Purelink quick gel extraction kit χρησιμοποιήθηκε για τους καθαρισμούς των χλωροπλαστικών προϊόντων, όπου στη συνέχεια στάλθηκαν για αλληλούχιση σε αυτοματοποιημένο αλληλουχιστή ABI3730XL της εταιρίας CeMIA Company (Λάρισα), χρησιμοποιώντας το kit Big-Dye Terminator v.3.1 Cycle Sequencing®, ακολουθώντας το πρωτόκολλο του κατασκευαστή και χρησιμοποιώντας τους ίδιους εκκινητές όπως στην PCR.

Η αναγνώριση των αλληλουχιών και η ομολογία με τα επιθυμητά γονίδια έγινε με τον αλγόριθμο BLAST της γενετικής βάσης NCBI (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>). Η προβολή, αρχική στοίχιση και διόρθωση των νουκλεοτιδικών αλληλουχιών έγινε με το πρόγραμμα CodonCode Aligner v. 3.7.1 (CodonCode Corporation®) ενώ όλες οι αλληλουχίες που παρήχθησαν έχουν κατατεθεί στη βάση GenBank (Πιν. S1 του Παραρτήματος I).

### 2.4. Στοίχιση αλληλουχιών

Η στοίχιση των αλληλουχιών έγινε ξεχωριστά για κάθε γενετικό τόπο με χρήση του λογισμικού Clustal στο πρόγραμμα MEGA v.6.06 (Tamura *et al.* 2013) επιλέγοντας τις προκαθορισμένες ρυθμίσεις. Για την αποφυγή διαφοράς μήκους μεταξύ των αλληλουχιών προστέθηκαν, χειροκίνητα, κενά ενώ ο υπολογισμός των γενετικών αποστάσεων για κάθε γονίδιο ξεχωριστά εκτιμήθηκε με το μοντέλο νουκλεοτιδικής υποκατάστασης Tamura & Nei's (1993, TrN) μέσω του προγράμματος MEGA.

## 2.5. Εκτίμηση και κατασκευή γονιδιακών δέντρων για τα Ελληνικά είδη

### 2.5.1. Πυρηνικοί γενετικοί τόποι

Αρχικά, δημιουργήθηκαν φυλογενετικά δέντρα ξεχωριστά για κάθε γενετικό τόπο. Όπως προαναφέρθηκε, το συγκεκριμένο σύνολο δεδομένων περιλάμβανε άτομα μόνο από την Ελλάδα, τα οποία συλλέχθηκαν στην παρούσα διατριβή και χρησιμοποιήθηκαν μόνο όσα άτομα αλληλουχίστηκαν και για τα τρία πυρηνικά γονίδια. Αρχικά πραγματοποιήθηκε ανάλυση με χρήση των δυο πυρηνικών τόπων (*ETS\_MAPKK1*). Στη συνέχεια, προστέθηκε και το γονίδιο *ITS1-ITS2*, καθώς θεωρήθηκε ότι δεν περιλαμβάνει ψευδογονίδια ούτε παρουσίαζε ατελή συντονισμένη εξέλιξη, αφού η στοίχιση έγινε αρκετά εύκολα, οι πολυμορφισμοί που παρατηρήθηκαν ήταν ελάχιστοι και κυρίως μεταξύ ατόμων διαφορετικών ειδών, όπως επίσης ελάχιστες ήταν και οι διπλές κορυφές στα χρωματογραφήματα.

Συνεχίζοντας, στο σετ δεδομένων, προστέθηκαν κενές αλληλουχίες για τα είδη *O. symes* και *O. scabrum* για το γονίδιο *MAPKK1*, καθώς δεν έγινε επιτυχής πολλαπλασιασμός της περιοχής αυτής. Η κατασκευή των δέντρων έγινε με την μέθοδο Neighbor Joining (NJ, Saitou & Nei 1987), ενώ στη συνέχεια χρησιμοποιήθηκαν οι μέθοδοι Bayesian Inference (BI) και Maximum Likelihood (ML) για την τελική κατασκευή και εκτίμηση των φυλογενετικών δέντρων.

Η μέθοδος Neighbor Joining έγινε στο λογισμικό MEGA, βάση του μοντέλου TrN, ενώ η στατιστική σημαντικότητα των κλάδων εξετάστηκε με 1.000 ψευδοεπαναλήψεις bootstrapping, (Felsenstein 1985). Τα μοντέλα νουκλεοτιδικής υποκατάστασης που χρησιμοποιήθηκαν (K80+G για τα *ETS* και *ITS1-ITS2* και F81+G για το *MAPKK1*), επιλέχθηκαν μέσω του λογισμικού PartitionFinder2 (Lanfear *et al.* 2016) με χρήση του κριτηρίου Bayesian Information Criterion (BIC, Schwarz 1978), αγνοώντας τα μοντέλα που λαμβάνουν ταυτόχρονα υπόψη αμετάβλητες νουκλεοτιδικές θέσεις (I) και ετερογένεια στο ρυθμό υποκατάστασης (G-shape) (Yang 2006). Η ανάλυση Bayesian Inference (BI) πραγματοποιήθηκε στο λογισμικό MrBayes (v.3.2.1, Ronquist *et al.* 2012) πραγματοποιώντας τέσσερις επαναλήψεις (runs) με οκτώ ανεξάρτητες «αλυσίδες αναζήτησης» και  $10^7$  «γενιές» (generations). Αποθήκευση δέντρου γινόταν ανά 1.000 γενιές, ενώ το 25% των αρχικών τυχαίων, μη βέλτιστων δέντρων απορρίφθηκε (burn-in) ώστε αυτά να μην συμπεριληφθούν στα βέλτιστα. Το τελικό δέντρο της BI ανάλυσης προέκυψε από την εκ των υστέρων κατανομή των παραγόμενων δέντρων, ενώ για την στατιστική υποστήριξη της

τοπολογίας του δέντρου χρησιμοποιήθηκαν οι εκ των υστέρων πιθανότητες (posterior probabilities). Τιμές άνω του 95% υποδηλώνουν στατιστική σημαντικότητα.

Η ανάλυση Maximum Likelihood πραγματοποιήθηκε με το λογισμικό RAxML (v.8.1.21, [Stamatakis 2014](#)) με χρήση του μοντέλου GTR+G (generalized time-reversible + gamma). Για την εύρεση του βέλτιστου δέντρου η ανάλυση πραγματοποιήθηκε 200 φορές ώστε να αποφευχθεί η πιθανότητα εύρεσης τοπικού μέγιστου, όπου θεωρείται καλή ανάλυση φυλογένεσης αλλά όχι η καλύτερη. Η στατιστική υποστήριξη του καλύτερου φυλογενετικού δέντρου έγινε με 1.000 ταχείες ψευδο-επαναλήψεις bootstrap με το μοντέλο GTRCAT.

Τέλος, η προβολή των δέντρων όλων των αναλύσεων, έγινε με την βοήθεια των προγραμμάτων FigTree v.1.4.2 ([Rambaut 2014](#)), TreeGraph 2 ([Stöver et al. 2010](#)) και CorelDraw ([Bouton 2014](#)).

### **2.5.2. Χλωροπλαστικοί γενετικοί τόποι**

Για την χλωροπλαστική περιοχή μελετήθηκαν οι πέντε προαναφερθέντες γενετικοί τόποι, όπου αρχικά οι αναλύσεις πραγματοποιήθηκαν ξεχωριστά για κάθε γενετικό τόπο και στη συνέχεια έγινε ένωση των πέντε γονιδίων. Το σύνολο δεδομένων περιλάμβανε τα ίδια άτομα με το πυρηνικό σετ, δηλαδή άτομα μόνο από τον ελληνικό χώρο. Λόγω της μη ταύτισης του αριθμού των αλληλουχιών σε όλα τα γονίδια, προστέθηκαν κενές αλληλουχίες όπου ήταν απαραίτητο και έγιναν αναλύσεις με BI και ML. Το μοντέλο νουκλεοτιδικής υποκατάστασης που προέκυψε από την ανάλυση PartitionFinder2 ήταν το HKY+gamma για την πλειονότητα των γενετικών τόπων, ενώ το HKY+I προτάθηκε για τον γενετικό τόπο *trnL intron*. Οι αναλύσεις πραγματοποιήθηκαν με τέσσερις επαναλήψεις (runs), οκτώ ανεξάρτητες «αλυσίδες αναζήτησης» και  $10^7$  «γενιές» (generations), ενώ ανά 1.000 γενιές γινόταν αποθήκευση δέντρου και το 25% των αρχικών τυχαίων, μη βέλτιστων δέντρων απορρίφθηκε (burn-in) ώστε αυτά να μην συμπεριληφθούν στα βέλτιστα τελικά δέντρα.

### **2.5.3 Συνδυασμός πυρηνικών και χλωροπλαστικών γενετικών τόπων**

Εκτός των δέντρων που δημιουργήθηκαν ξεχωριστά για τους πυρηνικούς και χλωροπλαστικούς τόπους, πραγματοποιήθηκε συνολική ανάλυση με την ένωση των δυο συνόλων δεδομένων (συνολικά οκτώ γενετικοί τόποι) για τη δημιουργία ενός ενιαίου φυλογενετικού δέντρου. Ακολουθώντας το ίδιο μοτίβο με τις αναλύσεις των

πυρηνικών γονιδίων, το τελικό σετ δεδομένων της πρώτης ομάδας αποτελείται από τα Ελληνικά είδη. Λόγω αδυναμίας παραγωγής αλληλουχιών για το σύνολο των γενετικών τόπων σε όλα τα άτομα, προστέθηκαν κενές αλληλουχίες για τη σωστή στοίχιση και πραγματοποιήθηκαν αναλύσεις BI και ML, όπου αρχικά πραγματοποιήθηκαν τέσσερις επαναλήψεις (runs), οκτώ ανεξάρτητες «αλυσίδες αναζήτησης» και  $10^7$  «γενιές» (generations), ενώ ανά 1.000 γενιές γινόταν αποθήκευση δέντρου.

## **2.6. Εκτίμηση και κατασκευή γονιδιακών δέντρων για τα Ελληνικά και εκτός Ελλάδας είδη**

### **2.6.1 Πυρηνικοί γενετικοί τόποι**

Όπως και στην «πρώτη ομάδα» αναλύσεων, έτσι και εδώ, δημιουργήθηκαν φυλογενετικά δέντρα ξεχωριστά για κάθε γενετικό τόπο. Θα πρέπει να σημειωθεί ότι οι αλληλουχίες που χρησιμοποιήθηκαν από την γενετική βάση NCBI (είδη εκτός Ελλάδας) προέρχονται μόνο από τον γενετικό τόπο *ITS1-ITS2*, καθώς δεν υπάρχουν αλληλουχίες για τα αντίστοιχα δυο γονίδια που εξετάζονται στην παρούσα διατριβή. Λόγω της μη ταύτισης του αριθμού των αλληλουχιών σε όλα τα γονίδια, προστέθηκαν κενές αλληλουχίες όπου ήταν απαραίτητο. Όλες οι αναλύσεις BI και ML ακολουθούν την διαδικασία που έχει ήδη περιγραφεί στο υποκεφάλαιο

### **2.6.2 Χλωροπλαστικοί γενετικοί τόποι**

Για τη χλωροπλαστική περιοχή μελετήθηκαν οι πέντε γενετικοί τόποι, όπου αρχικά οι αναλύσεις πραγματοποιήθηκαν ξεχωριστά για κάθε γενετικό τόπο και στη συνέχεια έγινε ένωση των πέντε γονιδίων και ανάλυση με BI και ML, όπως περιγράφεται και στο υποκεφάλαιο 2.5.2.

### **2.6.3 Συνδυασμός πυρηνικών και χλωροπλαστικών γενετικών τόπων**

Για τις αλληλουχίες που ανακτήθηκαν από την γενετική βάση NCBI, δημιουργήθηκαν «χμμαιρικές» αλληλουχίες με ένα πυρηνικό (*ITS1-ITS2*) και ένα χλωροπλαστικό (*psbA-trnH*) γενετικό τόπο, λόγω έλλειψης αλληλούχισης των ίδιων



ατόμων/κωδικών για διαφορετικά γονίδια. Για την ανάλυση του συνόλου των οκτώ γενετικών τόπων, ακολουθήθηκαν τα ίδια βήματα που έχουν περιγραφεί και για τις προηγούμενες αναλύσεις BI και ML.

## 2.7 Μορφολογική φυλογένεση

Για την συγκεκριμένη ανάλυση σημαντική είναι η εύρεση χαρακτήρων ικανών να διαχωρίζουν τα είδη μεταξύ τους και να υπάρχει όσο το δυνατόν μικρότερη επικάλυψη. Κατά συνέπεια, η επιλογή έγινε με βάση τη βιβλιογραφία (Ietswaart 1980a) όπου για την αποφυγή επικάλυψης και λαθών στην ανάλυση, επιλέχθηκαν εν τέλει 20 μορφολογικά χαρακτηριστικά με τις απαραίτητες υποκατηγορίες για τις διαφορετικές μετρήσεις. Πραγματοποιήθηκαν αναλύσεις σε δύο διαφορετικά σύνολα δεδομένων: (1) Στα 193 άτομα που συλλέχθηκαν στην παρούσα διατριβή και αντιστοιχούν σε 8 είδη *Origanum* (190 άτομα) που εντοπίζονται στον Ελληνικό χώρο, 2 άτομα *Satureja thymbra* και 1 άτομο *Thymbra capitata* ως εξωομάδα, και (2) σε 223 άτομα (193 άτομα της πρώτης ομάδας, προσθέτοντας 30 επιπλέον άτομα που ανήκουν σε 10 είδη *Origanum* από την Ανατολία). Οι μετρήσεις έγιναν μέσω της ιστοσελίδας Virtual Herbaria (<https://www.jacq.org/#database>, 15/11/2019), η οποία παρέχει υψηλή ψηφιακή ανάλυση σε δείγματα ερμπαρίων. Αναλυτικά στοιχεία για τα μορφολογικά χαρακτηριστικά και τις υποκατηγορίες τους, μπορούν να αναζητηθούν στο Πίνακας 5. Ο πίνακας με τις μετρήσεις και τις κατηγορίες των μορφολογικών χαρακτηριστικών δημιουργήθηκε στο πρόγραμμα Mesquite v. 3.01 (Maddison & Maddison 2016) ώστε στη συνέχεια να μπορεί να χρησιμοποιηθεί στις απαιτούμενες αναλύσεις. Η ανάλυση πραγματοποιήθηκε στο πρόγραμμα TNT v. 1.5 (Goloboff *et al.* 2016) όπου χρησιμοποιεί ανάλυση Μέγιστης Φειδωλότητας (Maximum Parsimony). Ο πίνακας που δημιουργήθηκε αποτελείται από 20 διακριτούς πολυεπίπεδους χαρακτήρες, οι οποίοι αντιμετωπίστηκαν ως μη-σχετιζόμενοι μεταξύ τους, εκτός των χαρακτήρων 8 και 9 (πλάτος και μήκος βρακτίων φύλλων αντίστοιχα), όπου θεωρήθηκαν εξαρτώμενοι. Όλοι οι χαρακτήρες δηλώθηκαν ως μη ταξινομημένοι και η ανάλυση στο πρόγραμμα TNT έγινε με βάση την «παραδοσιακή εύρεση» (traditional search), μέσω της μεθόδου αναδιευθέτησης κλάδων Tree-Bisection Reconnection (TBR). Πραγματοποιήθηκαν 1.000 επαναλήψεις με αποθήκευση 10 δέντρων ανά επανάληψη, ενώ τέλος υπολογίστηκε η στατιστική υποστήριξη του βέλτιστου δέντρου με 1.000 ταχείες ψευδο-επαναλήψεις bootstrap.

Λόγω της άνισης αριθμητικής αντιπροσώπευσης των ειδών, όπου τα στενότοπα ενδημικά είδη αριθμούν ελάχιστα άτομα στα δεδομένα σε σχέση με τα ευρέως εξαπλωμένα, επιλέχθηκαν ποιοτικοί μορφολογικοί χαρακτήρες αντί ποσοτικών. Με τη χρήση ποιοτικών έναντι ποσοτικών χαρακτήρων, η ανάλυση δεν επηρεάζεται από το μέγεθος του δείγματος. Ωστόσο, πραγματοποιήθηκε ανάλυση με 2 έως 4 άτομα ανά είδος, ώστε να ελεγχθεί αν επηρεάζεται ή όχι το αποτέλεσμα από τον αριθμό δειγμάτων (η τοπολογία ήταν ίδια με το αρχικό σετ δεδομένων).

**Πίνακας 5:** Μορφολογικοί χαρακτήρες και οι υποκατηγορίες που χρησιμοποιήθηκαν για την ανάλυση, μαζί με τη κωδικοποίηση αυτών.

- 
- 1. Stem indumentum:** lannate (0); tomentose (1); pillose (2); setose (3); pubescent (4); glabrous (5)
- 
- 2. Leaf indumentum:** tomentose (0); lannate (1); branched lannate (2); glandular pillose (3); strigose on veins (4); glabrous (5); villose (6)
- 
- 3. Shape of leaves:** ovate (0); broadly ovate (1); ovate to obovate (2); ovate to orbicular (3); ovate to oval (4); obovate (5); suborbicular (6); oval (7); cordate (8)
- 
- 4. Leaf texture:** thick (0); leathery (1); thin/papery (2)
- 
- 5. Spike shape:** cylindrical to pyramidal (0); subglobose to cylindrical (1); ovoid (2); ovoid to subglobose (3); subglobose (4); globose (5)
- 
- 6. Bract shape:** obovate (0); elliptical to ovate (1); broadly ovate (2); roundish (3); oval (4); suborbicular to obovate (5); cordate (6); oblong-ovate (7)
- 
- 7. Bract Top shape:** roundish (0); acute (1); acute to acuminate (2); obtuse (3)
- 
- 8. Bract length (mm):** 9 (0); 7 (1); 6.5 (2); 4 (3); 3.5 (4); 3 (5)
- 
- 9. Bract width (mm):** 7 (0); 4.5 (1); 4 (2); 3 (3); 2.5 (4); 2 (5)
- 
- 10. Bract colour:** green (0); greenish purple (1); whitish (2); purple (3)
- 
- 11. Bract indumentum:** glabrous (0); ciliate (1); pilosellous (2); pillose (3); tomentellous (4)
- 
- 12. Calyx shape:** ovate- obovate (0); oval (1); roundish (2); lanceolate to elliptical (3)
- 
- 13. Calyx Lip shape:** 1 lip (0); 2 lips (1)
- 
- 14. Calyx lower lip shape:** absent (0); present with 2 lobes (1); present entire (2)
- 
- 15. Calyx Teeth shape:** triangular or deltoid (0); deltoid (1); acuminate (2); entire to denticulate (3); absent (4); 5 acuminate equal c
- 
- 16. Calyx throat indumentum:** pillose (0); pilosellous (1); glabrous (2)
- 
- 17. Corolla shape:** saccate (0); slightly saccate (1); not saccate (2)
- 
- 18. Corolla indumentum:** glabrous (0); pilosellous (1)
- 
- 19. Corolla colour:** pink (0); purple (1); white (2); whitish-purple(3)
- 
- 20. Corolla size (mm):** 5 (0); 7 (1); 9 (2); 11 (3); 13 (4); 15 (5)
-

## 2.8 Εκτίμηση χρόνων απόκλισης

Αν και η οικογένεια Lamiaceae δεν εκπροσωπείται ικανοποιητικά στα αρχαία απολιθωμάτων κυρίως λόγω της ποώδους μορφής ανάπτυξης των περισσότερων ειδών, υπάρχουν δυο απολιθώματα εντός της οικογένειας που μπορούν να χρησιμοποιηθούν ως σημείο βαθμονόμησης σε αναλύσεις χρονολόγησης. Το πρώτο είναι ένας απολιθωμένος καρπός του είδους *Melissa parva* από την Αγγλία, το οποίο χρονολογείται από το Πρώιμο-Μέσο Ολιγόκαινο (Reid & Chandler 1926), ενώ το δεύτερο είναι ένα εξακολπικό και τριπύρηνιο απολίθωμα γύρης από το Πρώιμο Ηώκαινο που βρέθηκε στην Ινδία και ανήκει στο γένος *Ocimum* (Kar 1996). Τα δυο απολιθώματα έχουν χρησιμοποιηθεί σε μελέτες φυλογένεσης και βιογεωγραφίας των ομοιογενειών (tribe) Elsholtzieae (Li *et al.* 2017) και Mentheae αντίστοιχα (Drew & Sytsma 2012), ενώ στη μελέτη χρονολόγησης της υποκλάσης Asteridae (Martínez-Millán 2010) έχει χρησιμοποιηθεί ως σημείο βαθμονόμησης μόνο το απολίθωμα του γένους *Melissa*.

Για την παρούσα εκτίμηση χρόνων απόκλισης των ειδών *Origanum*, αρχικά ενσωματώθηκαν στο πυρηνικό σετ δεδομένων του γενετικού τόπου *ITS1-ITS2* αλληλουχίες των ειδών *Melissa officinalis*, *Lepchinia leucophylloides*, *Ocimum basilicum*, *Elsholtzia densa* και *Elsholtzia cephalantha* σύμφωνα με τις προαναφερθείσες μελέτες, όπου ελήφθησαν από την γενετική βάση GenBank. Οι αναλύσεις έγιναν στο Bayesian τύπου λογισμικό πακέτο BEAST 2.6.4 (Bouckaert *et al.* 2019) με χρήση του πυρηνικού γενετικού τόπου *ITS1-ITS2*, λόγω έλλειψης αλληλούχισης αρκετών ειδών (κυρίως taxa εκτός Ελλάδας) σε άλλους γενετικούς τόπους. Τα αρχαία εισαγωγής του BEAST (xml file) δημιουργήθηκαν στην εφαρμογή BEAUti η οποία εμπεριέχεται στο προαναφερθέν πακέτο. Αρχικά έγινε προσπάθεια χρήσης του είδους *Ocimum basilicum* για το πρώτο σημείο βαθμονόμησης, όμως η στοίχιση των αλληλουχιών ήταν αρκετά δύσκολη, λόγω πολύ μεγάλης διαφοροποίησης με τα είδη *Origanum*, με επακόλουθο την δημιουργία μεγάλου όγκου κενών κατά μήκος των αλληλουχιών. Για τον λόγο αυτό, αποφασίστηκε να μην ενσωματωθεί το συγκεκριμένο είδος και η ανάλυση χρονολόγησης να γίνει με βάση το απολίθωμα του καρπού της *Melissa officinalis* όπου χρησιμοποιήθηκε μαζί με το είδος *Lepchinia leucophylloides* και ορίστηκε ως μονοφυλετικός κλάδος, σύμφωνα και με παλαιότερες μελέτες (Li *et al.* 2017, Drew & Sytsma 2012). Ο τύπος κατανομής των εκ των προτέρων πιθανοτήτων ορίστηκε ο κανονικός (lognormal), χρησιμοποιώντας τις

παρακάτω τιμές: 28.4 (αντιστάθμιση) – 1,5 (μέση τιμή) – 0,5 (τυπική απόκλιση). Ως μοντέλο για την ειδογένεση χρησιμοποιήθηκε το Yule model, και το «χαλαρό» μοριακό ρολόι βάση του μοντέλου «relaxed log normal model», ενώ ως μοντέλο νουκλεοτιδικής υποκατάστασης χρησιμοποιήθηκε το GTR. Η ανάλυση MCMC πραγματοποιήθηκε για  $10^7$  «γενιές» με αποθήκευση αποτελέσματος ανά 1.000 «γενιές» και τα αποτελέσματα αναλύθηκαν στο λογισμικό Tracer (v.1.6, [Rambaut et al., 2014](#)) ώστε να ελεγχθούν τα αποτελεσματικά μεγέθη δειγμάτων για όλες τις παραμέτρους (ESS>200). Το πρώτο 10% των αποθηκευμένων γενεών απορρίφθηκε (burn-in), ενώ το τελικό δέντρο με τους εκτιμώμενους χρόνους απόκλισης υπολογίστηκε με τη βοήθεια του προγράμματος TreeAnnotator από την σελίδα CIPRES, και το δέντρο παρουσιάστηκε με τη βοήθεια των προγραμμάτων FigTree v.1.4.2 ([Rambaut et al. 2014](#)) και CoreDRAW X7 (Bouton 2014).

## **ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΤΡΙΤΟ**

---

### **ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ**

Συνολικά για την παρούσα διατριβή παράχθηκαν 615 αλληλουχίες και για τους οκτώ γενετικούς τόπους (286 αλληλουχίες για τα τρία πυρηνικά και 329 αλληλουχίες για τους πέντε χλωροπλαστικούς τόπους).

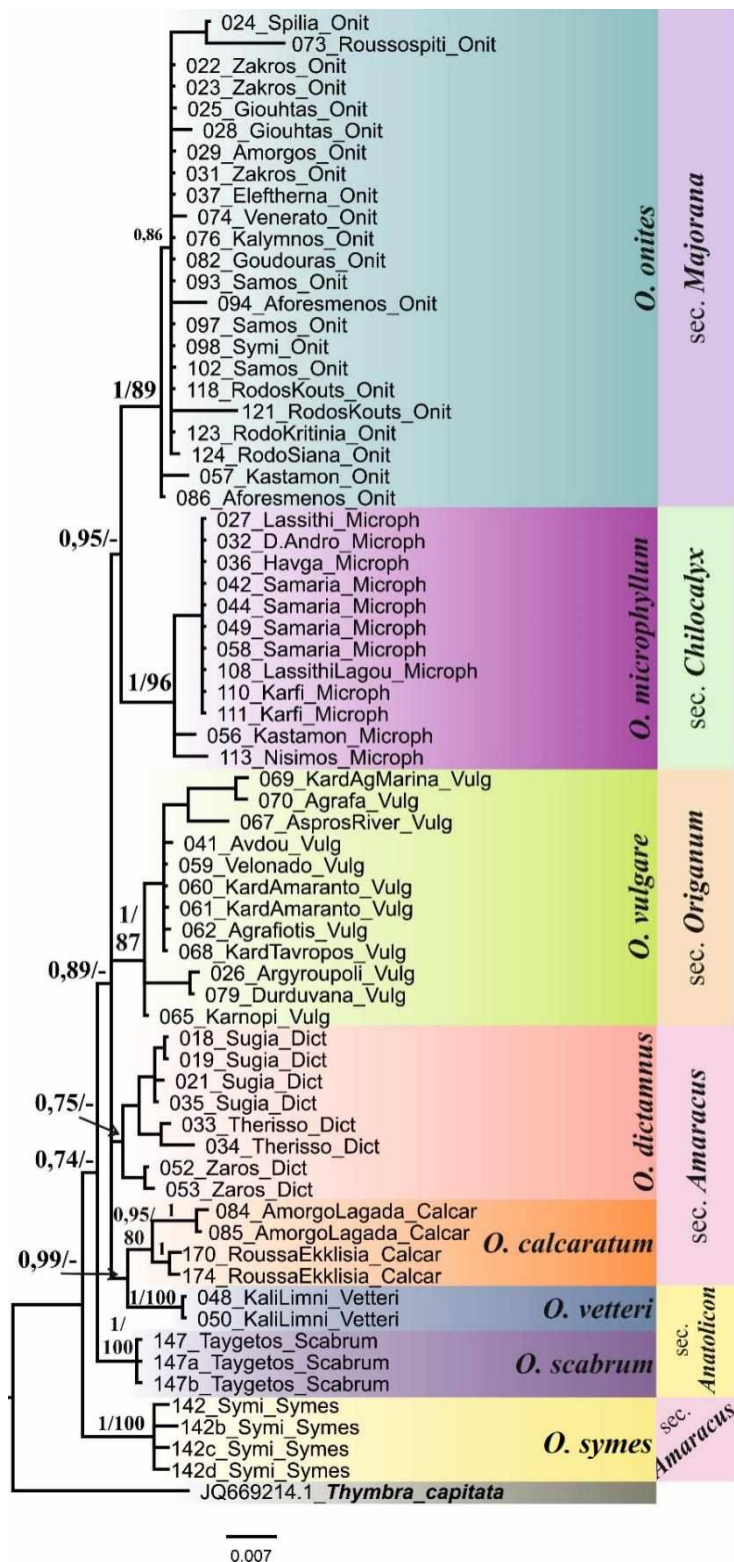
### 3.1.1 Αποτελέσματα πυρηνικών γενετικών τόπων ειδών εντός Ελλάδας

Για τις αναλύσεις της πρώτης ομάδας επιλέχθηκαν άτομα που είχαν αλληλουχίες και στους τρεις πυρηνικούς γενετικούς τόπους, μειώνοντας τον αριθμό του συνολικού σετ δεδομένων σε 68. Έτσι, για την ανάλυση i: *ETS\_MAPKK1*, το σύνολο δεδομένων αποτελούνταν από 68 αλληλουχίες *Origanum* για το γονίδιο *ETS* με 366 ζεύγη βάσεων, εκ των οποίων 119 νουκλεοτιδικές θέσεις παρουσιάζουν ποικιλομορφία, ενώ 58 είναι πληροφοριακές υπό το κριτήριο της φειδωλότητας. Για το γονίδιο *MAPKK1* χρησιμοποιήθηκαν 61 αλληλουχίες μήκους 472 ζεύγη βάσεων (ζ.β.), με 49 νουκλεοτιδικές θέσεις να παρουσιάζουν ποικιλομορφία, ενώ 17 είναι πληροφοριακές υπό το κριτήριο της φειδωλότητας. Για την τελευταία γενετική περιοχή *ITS1-ITS2*, η οποία προστέθηκε στη δεύτερη ανάλυση της ομάδας (ii: *ETS\_MAPKK1 ITS1-ITS2*), χρησιμοποιήθηκαν 68 αλληλουχίες *Origanum* με μήκος 465 ζ.β., 69 ποικιλόμορφες νουκλεοτιδικές θέσεις και 42 πληροφοριακές υπό το κριτήριο της φειδωλότητας. Τέλος, δυο αλληλουχίες του είδους *Thymbra capitata* ανακτήθηκαν από την γενετική βάση NCBI για τα γονίδια *ETS* και *ITS1-ITS2* και δημιουργήθηκε χμιαρική αλληλουχία ώστε να συμπεριληφθεί στο τελικό ενωμένο σετ ως εξωομάδα. Το τελικό μήκος του σετ των τριών ενωμένων γονιδίων ήταν 1.302 ζ.β.

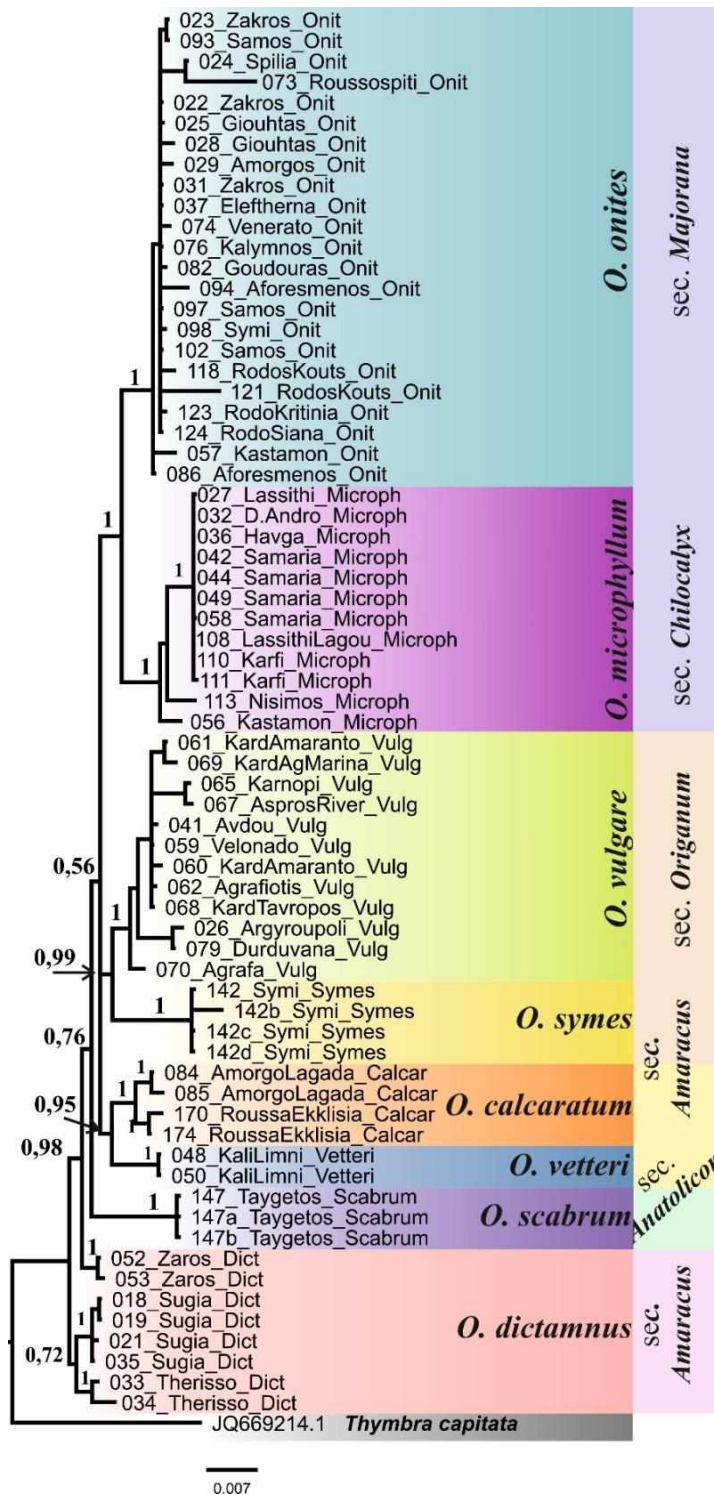
Οι γενετικές αποστάσεις του nrDNA και του cpDNA μεταξύ των ειδών *Origanum*, όπως αποκαλύφθηκαν από τις φυλογενετικές αναλύσεις παρουσιάζονται στον Πίνακα 6. Σχετικά με τις γενετικές αποστάσεις από τις ξεχωριστές αναλύσεις των τριών γονιδίων, η μέση τιμή για το *ETS* είναι 3,5% και κυμαίνεται από 2,3% έως 5,1%. Η χαμηλότερη τιμή εντοπίστηκε μεταξύ των *O. calcaratum* με *O. dictamnus* και *O. scabrum*, καθώς και μεταξύ των δυο τελευταίων, ενώ η μεγαλύτερη απόσταση παρατηρείται ανάμεσα στα *O. microphyllum* με *O. symes*. Για την περιοχή *MAPKK1* η μέση τιμή είναι 0,9% και κυμαίνεται από 0,3% μεταξύ των *O. calcaratum* και *O. vetteri* έως 1,5% μεταξύ των *O. onites* και *O. vulgare*. Τέλος, για το *ITS1-ITS2* η μέση τιμή είναι 2,2%, ενώ η χαμηλότερη τιμή ήταν 0,7% μεταξύ *O. vetteri* και *O. dictamnus* και η μεγαλύτερη τιμή ήταν 4,5% μεταξύ των *O. scabrum* και *O. microphyllum*.

Οι φυλογενετικές αναλύσεις (BI και ML) που έγιναν και με τις δυο προσεγγίσεις [(i) *ETS\_MAPKK1*, και (ii) *ETS\_MAPKK1\_ITS1-ITS2*] παράγααν παρόμοιες τοπολογίες με ελαφρώς διαφορετικές υποστηρίξεις κλάδων. Τα τελικά BI δέντρα των δυο προσεγγίσεων (50% majority-rule consensus tree) παρουσιάζονται στις Εικόνες 16 και 17, ενώ στις συμπληρωματικές Εικόνες S1-S3 του Παραρτήματος II παρουσιάζονται τα BI δέντρα που προέκυψαν από κάθε πυρηνικό τόπο ξεχωριστά. Γενικά και για στις δυο προσεγγίσεις (i και ii), όλα τα είδη εμφανίζονται μονοφυλετικά με υψηλές έως απόλυτες υποστηρίξεις, εκτός από το ενδημικό Κρήτης *O. dictamnus* για το οποίο καμία ανάλυση δεν καταφέρνει να ενώσει όλα τα άτομα του είδους σε έναν κλάδο. Το ευρέως εξαπλωμένο *O. onites* εμφανίζεται ως αδερφό taxon με το ενδημικό Κρήτης *O. microphyllum* [(i): pp=0,95, bs=62, (ii): pp=1,00, bs=93], όπως και το ενδημικό νοτίου Αιγαίου *O. calcaratum* με το ενδημικό Καρπάθου *O. vetteri* [(i) pp=0,99, bs=60, (ii) pp=0,95, bs=59]. Για το ενδημικό Πελοποννήσου/Ευβοίας *O. scabrum*, αν και μονοφυλετικό (pp=1,00), και στις δυο προσεγγίσεις οι σχέσεις του με τα άλλα είδη δεν καταφέρνουν να επιλυθούν. Τα είδη *O. vulgare* και *O. symes* στην πρώτη προσέγγιση (i) τοποθετούνται χωριστά, ενώ στην δεύτερη (ii) εμφανίζονται ως αδερφά taxa [(i) pp=0,99, bs=82].





**Εικόνα 16:** Η τοπολογία του Bayesian Inference γονιδιακού δέντρου βάση των δυο nrDNA γενετικών τόπων (*ETS*, *MAPKK1*). Οι εκ των υστέρων πιθανότητες και οι τιμές bootstrap δίνονται πάνω από κάθε κλάδο. Όπου δεν υπάρχει υποστήριξη υποδηλώνεται με την μορφή παύλας.



**Εικόνα 17:** Η τοπολογία του Bayesian Inference γονδιακού δέντρου βάση των τριών nrDNA γενετικών τόπων (*ITS1-ITS2*, *EXT*, *MAPKK1*). Οι εκ των υστέρων πιθανότητες και οι τιμές bootstrap δίνονται πάνω από κάθε φυλογενετικό κλάδο. Όπου δεν υπάρχει υποστήριξη υποδηλώνεται με την μορφή παύλας.

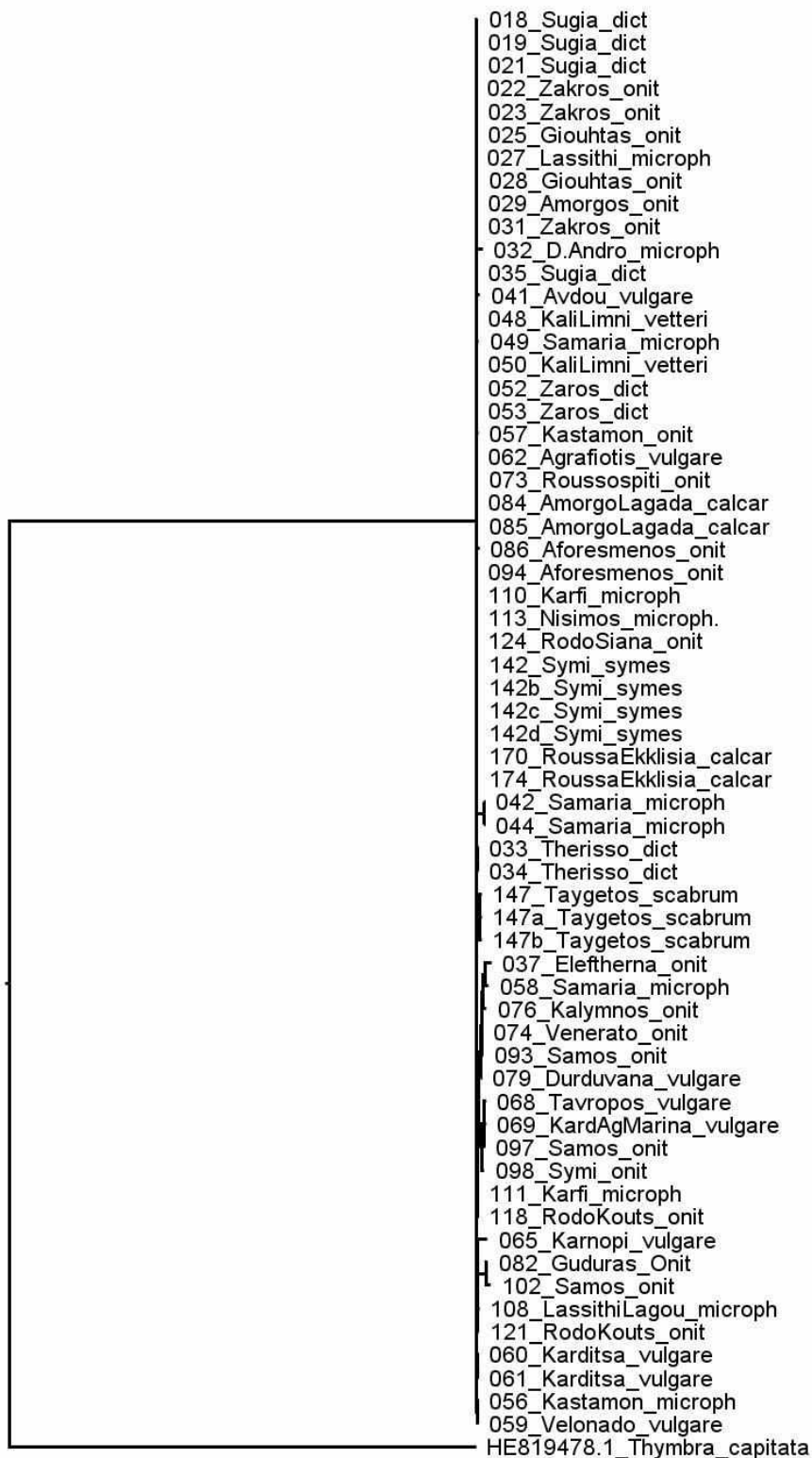
**Πίνακας 6:** Οι επί τοις εκατό γενετικές αποστάσεις (βάσει του μοντέλου νουκλεοτιδικής υποκατάστασης των Tamura & Nei) των πυρηνικών γενετικών τόπων *ITS1-ITS2*, *ETS* και *MAPKK1* (κάτω από τη διαγώνιο – αριστερά) και των χλωροπλαστικών τόπων *psbK-psbI*, *trnL intron*, *trnL-trnF*, *psbA-trnH* και *prs16* (πάνω από τη διαγώνιο – δεξιά). Η υπογράμμιση υποδηλώνει τις χαμηλότερες τιμές, ενώ με έντονη γραφή υποδηλώνονται οι μεγαλύτερες τιμές.

	<i>O. onites</i>	<i>O. vulgare</i>	<i>O. microphyllum</i>	<i>O. dictamnus</i>	<i>O. calcaratum</i>	<i>O. symes</i>	<i>O. scabrum</i>	<i>O. vetteri</i>
<i>O. onites</i>		0,7	0,8	0,6	0,5	0,6	1	0,6
<i>O. vulgare</i>	2,2		0,8	0,8	0,7	0,7	<b>1,1</b>	0,6
<i>O. microphyllum</i>	2,4	2,5		0,6	0,6	0,6	1	0,5
<i>O. dictamnus</i>	1,9	1,5	2,2		0,2	0,1	0,5	0,2
<i>O. calcaratum</i>	2,1	1,7	<u>1,5</u>	<u>1,5</u>		<u>0</u>	0,4	0,5
<i>O. symes</i>	3,4	2,6	<b>4,3</b>	2,5	3		0,4	<u>0</u>
<i>O. scabrum</i>	3,3	2,8	4	2,5	2,8	3,8		0,4
<i>O. vetteri</i>	2,3	1,8	2,6	<u>1,5</u>	<u>1,5</u>	3,4	3,3	

### 3.1.2 Χλωροπλαστικοί γενετικοί τόποι

Για να υπάρχει ταύτιση με τα άτομα που χρησιμοποιήθηκαν στο πυρηνικό σετ δεδομένων, ο τελικός αριθμός αλληλουχιών που χρησιμοποιήθηκε ανά χλωροπλαστικό γενετικό τόπο διαφέρει. Έτσι, για το γονίδιο *psbK-psbI* χρησιμοποιήθηκαν 62 αλληλουχίες με 287 ζ.β., εκ των οποίων 212 νουκλεοτιδικές θέσεις παρουσίαζαν ποικιλομορφία, ενώ 12 ήταν πληροφοριακές υπό το κριτήριο της φειδωλότητας. Για το *trnL-trnF* intergenic spacer 49 αλληλουχίες των 335 ζ.β. χρησιμοποιήθηκαν, όπου 103 νουκλεοτιδικές θέσεις παρουσίαζαν ποικιλομορφία, ενώ 15 ήταν πληροφοριακές υπό το κριτήριο της φειδωλότητας. Αντίστοιχα για το *trnL* intron οι αλληλουχίες ήταν 32 (460 ζ.β.) με 10 ποικιλόμορφες νουκλεοτιδικές θέσεις και 2 ήταν πληροφοριακές. Για τον τόπο *psbA-trnH*, χρησιμοποιήθηκαν 23 αλληλουχίες με 344 ζ.β., 118 ποικιλόμορφες νουκλεοτιδικές θέσεις και 10 πληροφοριακές. Τέλος, για το *rps16* χρησιμοποιήθηκαν 26 αλληλουχίες των 888 ζ.β., όπου 14 νουκλεοτιδικές θέσεις παρουσίαζαν ποικιλομορφία, ενώ 5 ήταν πληροφοριακές υπό το κριτήριο της φειδωλότητας. Για εξωομάδα χρησιμοποιήθηκαν δυο αλληλουχίες *Thymbra capitata*, οι οποίες ανακτήθηκαν από την γενετική βάση GenBank (1 για το *psbA-trnH* και 1 για το *trnL-trnF* intergenic spacer), ενώθηκαν και δημιουργήθηκε μια «χιμαιρική» αλληλουχία, η οποία ενσωματώθηκε στην ανάλυση. Το τελικό μήκος του χλωροπλαστικού σετ δεδομένων ήταν 2.312 ζ.β. Το δέντρο που προέκυψε από την ανάλυση των πέντε χλωροπλαστικών γονιδίων (Εικόνα 18) δεν μπορεί να διελευκάνει τις σχέσεις των ειδών, καθώς όλα τα άτομα ανεξαρτήτου είδους εμφανίζονται σε μορφή «χτένας», χωρίς καμία ομαδοποίηση ή εμφανής σχέση μεταξύ ειδών.

Οι γενετικές αποστάσεις για το χλωροπλαστικό γονιδίωμα παρουσιάζονται στον ανωτέρω Πίνακα 6 μαζί με τις αντίστοιχες αποστάσεις από τα πυρηνικά γονίδια. Λόγω του πολύ χαμηλού εξελικτικού ρυθμού που παρατηρείται εν γένει στα χλωροπλαστικά γονίδια σε σχέση με τα πυρηνικά, οι τιμές των γενετικών αποστάσεων είναι κατά πολύ χαμηλότερες από του nrDNA δεδομένων. Έτσι, η μεγαλύτερη τιμή παρατηρείται μεταξύ των ειδών *O. vulgare* και *O. scabrum* με 1,1%, ενώ οι χαμηλότερες τιμές, ουσιαστικά παρατηρήθηκε μηδενική διαφορά, μεταξύ των ειδών *O. symes* και *O. vetteri*, καθώς και μεταξύ του *O. symes* με *O. calcaratum*.



**Εικόνα 18:** Η τοπολογία του Bayesian Inference γονιδιακού δέντρου βάση των πέντε cpDNA γενετικών τόπων (*psbK-psbI*, *trnL intron*, *trnL-trnF*, *psbA-trnH*, *rps16*).

### 3.1.3 Συνδυασμός πυρηνικών και χλωροπλαστικών γενετικών τόπων

Για την ανάλυση των Ελληνικών ειδών το τελικό σύνολο των οκτώ γονιδίων (τρία πυρηνικά και πέντε χλωροπλαστικά) αποτελείται από 69 αλληλουχίες, όπου οι 68 είναι αλληλουχίες *Origanum* και 1 αλληλουχία *Thymbra capitata* ανακτήθηκε από την γενετική βάση GenBank. Στοιχίστηκαν 3.614 ζ.β., όπου 694 νουκλεοτιδικές θέσεις εμφανίζουν ποικιλομορφία, ενώ πληροφοριακές υπό το κριτήριο φειδωλότητας είναι οι 164 (276 και 159, αντίστοιχα, όταν οι εξωομάδες δεν συμπεριλαμβάνονται στις μετρήσεις). Το δέντρο που παράχθηκε από την συγκεκριμένη ανάλυση φαίνεται στην Εικόνα S4 στο Παράρτημα II. Λόγω της σχεδόν απόλυτης ομοιογένειας των χλωροπλαστικών αλληλουχιών, η τοπολογία του παραχθέντος δέντρου είναι σχεδόν ταυτόσημη με το αποτέλεσμα της ανάλυσης των πυρηνικών τόπων. Οι διαφορές είναι η τοποθέτηση του *O. calcaratum* στον ευρύτερο κλάδο που περιέχει τα *O. vulgare* και *O. symes*, ενώ το *O. vetteri* τοποθετείται εντός των ατόμων *O. dictamnus*. Τα *O. onites* και *O. microphyllum* παραμένουν αδερφά taxa με απόλυτες υποστηρίξεις, όμως όλες οι υπόλοιπες υποστηρίξεις είναι πολύ χαμηλές έως ανύπαρκτες.

## 3.2 Συνολικά αποτελέσματα αναλύσεων Ελληνικών και εκτός Ελλάδος ειδών

Τα αποτελέσματα της δεύτερης ομάδας αναλύσεων περιλαμβάνουν τον συνολικό αριθμό αλληλουχιών (615) που παράχθηκαν για την παρούσα διατριβή, όπως ήδη περιγράφηκε στην αρχή του κεφαλαίου «Αποτελέσματα», με την προσθήκη 32 επιπλέον αλληλουχιών που ανακτήθηκαν από την γενετική βάση GenBank, όπου οι 31 ήταν αλληλουχίες *Origanum* εκτός Ελλάδας (Τουρκία, Κύπρο, Συρία, Λίβανο, Ισραήλ) και 1 αλληλουχία *Thymbra capitata* η οποία χρησιμοποιήθηκε ως εξωομάδα.

### 3.2.1 Αποτελέσματα πυρηνικών γενετικών τόπων

Αναλυτικά, για την γενετική περιοχή *ITS1-ITS2*, παράχθηκαν 134 αλληλουχίες *Origanum* και δύο αλληλουχίες *Satureja thymbra*, με 467 ζ.β., εκ των οποίων 146 νουκλεοτιδικές θέσεις παρουσιάζουν ποικιλομορφία, ενώ 96 είναι πληροφοριακές υπό το κριτήριο της φειδωλότητας (114 και 69, αντίστοιχα, όταν οι εξωομάδες δεν λαμβάνονται υπόψιν στις μετρήσεις). Για το γονίδιο *ETS*, δημιουργήθηκαν 84 αλληλουχίες *Origanum* με 365 ζ.β. και 63 θέσεις να είναι ποικιλόμορφες, ενώ 54 είναι πληροφοριακές υπό το κριτήριο της φειδωλότητας (63 και 50, αντίστοιχα, όταν οι εξωομάδες δεν λαμβάνονται υπόψιν στις μετρήσεις). Για το τελευταίο πυρηνικό τόπο *MAPKK1* παράχθηκαν 66 αλληλουχίες *Origanum* μήκους 471 ζ.β., με 40 νουκλεοτιδικές θέσεις να παρουσιάζουν ποικιλομορφία, ενώ 18 είναι πληροφοριακές υπό το κριτήριο της φειδωλότητας (για το συγκεκριμένο γενετικό τόπο δεν υπήρχαν αλληλουχίες για τις εξωομάδες). Με την προσθήκη των 32 ατόμων εκτός Ελλάδας, ο τελικός αριθμός αλληλουχιών που αναλύθηκαν ήταν 168, όπου στοιχήθηκαν 1.305 ζ.β. με 249 νουκλεοτιδικές θέσεις να παρουσιάζουν ποικιλομορφία, ενώ οι 168 είναι πληροφοριακές υπο το κριτήριο της φειδωλότητας (217 και 137, αντίστοιχα, όταν οι εξωομάδες δεν λαμβάνονται υπόψιν στις μετρήσεις).

Όσον αφορά τις γενετικές αποστάσεις, παρουσιάζονται στον Πίνακα 7. Οι ξεχωριστές αναλύσεις των τριών γονιδίων έδειξαν μέση τιμή για τις γενετικές αποστάσεις του γονιδίου *ITS1-ITS2* 2,3% και κυμαίνεται από 0,8% έως 4%. Η χαμηλότερη τιμή εντοπίστηκε μεταξύ των *O. vetteri* με *O. dictamnus*, ενώ η μεγαλύτερη απόσταση παρατηρείται ανάμεσα στα *O. sipyleum* με *O. syriacum*. Για την περιοχή *ETS* η μέση τιμή είναι 3,5% και κυμαίνεται από 2,2% μεταξύ των *O. dictamnus*, *O. calcaratum* και *O. scabrum*, έως 5,4% μεταξύ των *O. vetteri* και *O.*

*microphyllum*. Τέλος, για το *MAPKK1* η μέση τιμή είναι 1,2%, με χαμηλότερη τιμή 0,6% μεταξύ *O. calcaratum*, *O. dictamnus* και *O. vetteri*, ενώ η μεγαλύτερη τιμή 1,7% παρατηρήθηκε μεταξύ των *O. vulgare* και *O. microphyllum*.

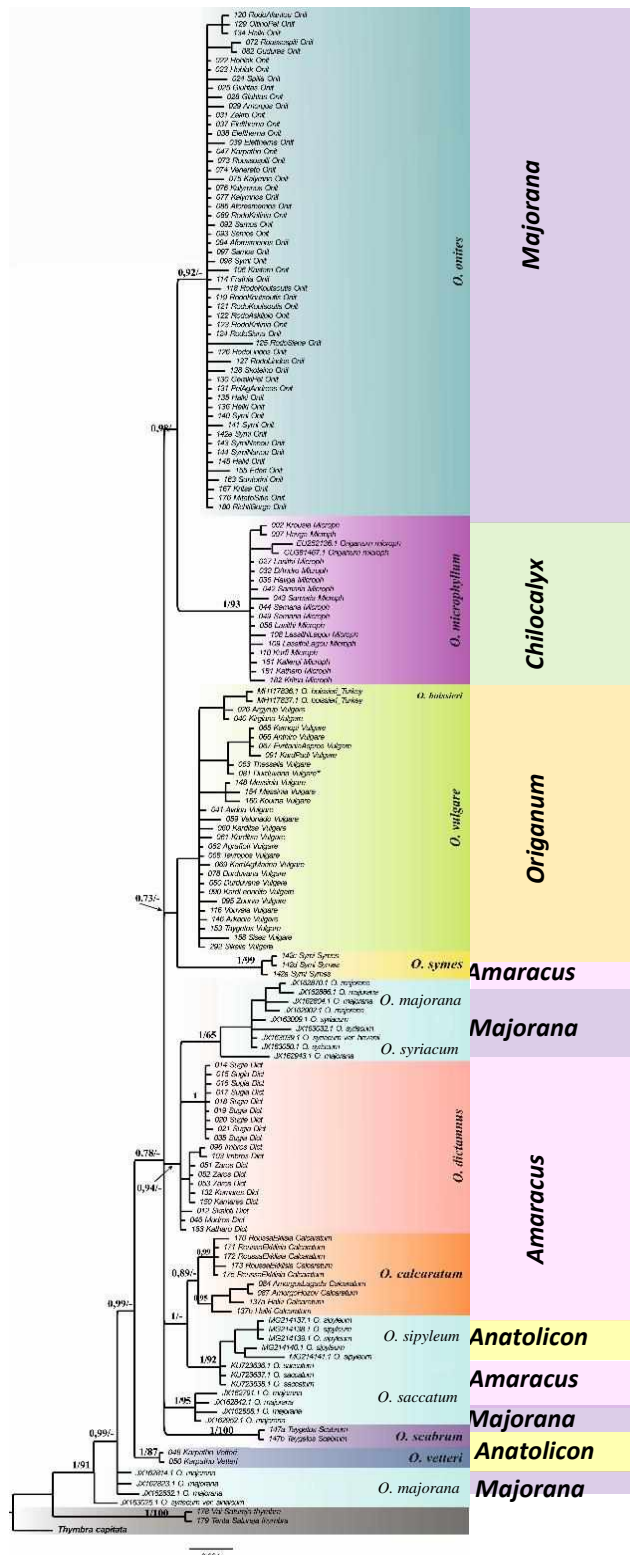
Οι φυλογενετικές αναλύσεις (BI και ML) που έγιναν για το σύνολο των πυρηνικών γονιδίων, παρήγαγαν παρόμοιες τοπολογίες με διαφορετικές όμως υποστηρίξεις κλάδων. Το τελικό BI δέντρο των πυρηνικών τόπων (50% majority-rule consensus tree) παρουσιάζεται στην Εικόνα 19, ενώ στη συμπληρωματική Εικόνα S5 του Παραρτήματος II παρουσιάζεται το BI δέντρο που προέκυψε από τον πυρηνικό τόπο *ITS1-ITS2* ξεχωριστά.

Το δέντρο των τριών πυρηνικών γονιδίων που δημιουργήθηκε από την ανάλυση BI, είναι καλά επιλυμένο καθώς κατά τόπους παρατηρούνται αρκετά υψηλές υποστηρίξεις σε σχέση με τα αντίστοιχα δέντρα των μεμονωμένων γονιδίων. Αρχικά, τα είδη *O. onites* και *O. microphyllum* εμφανίζονται ως αδερφά taxa με υποστήριξη  $pp=0,98$ , μια σχέση που υποστηρίζεται σε όλες τις αναλύσεις ανεξαρτήτως γονιδίου και αριθμού αλληλουχιών. Όλα τα ενδημικά είδη εμφανίζονται ως μονοφυλετικά με την υψηλότερη υποστήριξη, ενώ η υποστήριξη του *O. dictamnus* είναι οριακά σημαντική ( $pp=0,94$ ), αφού εντός του κλάδου ομαδοποιούνται κάποια άτομα με τα είδη *O. majorana* και *O. syriacum*. Ίδια εικόνα παρατηρείται και με το ευρέως διαδεδομένο είδος *O. vulgare*, όπου με χαμηλή υποστήριξη ( $pp=0,73$ ), εντός του κλάδου παρεμβάλλεται το Τουρκικό ενδημικό *O. boissieri*. Συνεχίζοντας, το ενδημικό είδος Τουρκίας *O. saccatum* εμφανίζονται ως αδελφό taxon με απόλυτες υποστηρίξεις, με το είδος *O. sipyleum* που εξαπλώνεται σε Τουρκία και νησιά Ανατολικού Αιγαίου (Χίο, Σάμο), όπου στη συνέχεια ομαδοποιούνται, μαζί με το ενδημικό Νοτίου Αιγαίου *O. calcaratum*, δημιουργώντας έναν μεγαλύτερο κλάδο με επίσης απόλυτη υποστήριξη. Το ενδημικό Καρπάθου *O. vetteri* εμφανίζεται και αυτό με απόλυτη υποστήριξη ( $pp=1$ ) αλλά τοποθετείται εκτός του γενικότερου κλάδου που περιλαμβάνει την πλειονότητα των ειδών, ενώ τα άτομα των ειδών *O. majorana* και *O. syriacum* εντοπίζονται σε τρία διαφορετικά σημεία πάνω στο δέντρο: (1) ως υποκλάδος εντός του ενδημικού *O. dictamnus*, (2) ως ξεχωριστός κλάδος μαζί με όλα τα υπόλοιπα είδη *Origanum* χωρίς κάποια εμφανή σχέση μεταξύ τους και (3) ως ξεχωριστά άτομα ανάμεσα στην εξωομάδα και το ενδημικό *O. vetteri*. Η τοπολογία του δέντρου που δημιουργήθηκε με την ανάλυση ML είναι ταυτόσημη με την BI ανάλυση, με την διαφορά ότι οι υποστηρίξεις για τα περισσότερα κλαδιά είναι χαμηλότερες ( $bs=70-95$ ), ενώ για κάποια λίγα κλαδιά οι υποστηρίξεις είναι μικρές ( $bs=\leq 70$ ).



**Πίνακας 7:** Οι επί τοις εκατό γενετικές αποστάσεις (βάσει του μοντέλου νουκλεοτιδικής υποκατάστασης των Tamura & Nei) των πυρηνικών γενετικών τόπων *ITS1-ITS2*, *ETS* και *MAPKK1* (κάτω από τη διαγώνιο – αριστερά) και των χλωροπλαστικών τόπων *psbK-psbI*, *trnL intron*, *trnL-trnF*, *psbA-trnH* και *rps16* (πάνω από τη διαγώνιο – δεξιά) για την δεύτερη ομάδα αναλύσεων. Η υπογράμμιση υποδηλώνει τις χαμηλότερες τιμές, ενώ με έντονη γραφή υποδηλώνονται οι μεγαλύτερες τιμές.

	<i>O. microphyllum</i>	<i>O. dictamnus</i>	<i>O. onites</i>	<i>O. vulgare</i>	<i>O. vetteri</i>	<i>O. calcaratum</i>	<i>O. symes</i>	<i>O. scabrum</i>	<i>O. majorana</i>	<i>O. syriacum</i>	<i>O. saccatum</i>	<i>O. sipyleum</i>
<i>O. microphyllum</i>		0,6	0,7	0,8	0,5	0,8	0,6	<b>0,9</b>	0,4	<u>0,0</u>	–	–
<i>O. dictamnus</i>	2,0		0,7	0,7	0,3	0,6	0,1	0,5	0,3	<u>0,0</u>	–	–
<i>O. onites</i>	2,0	1,5		0,8	0,6	0,8	0,6	<b>0,9</b>	0,3	<u>0,0</u>	–	–
<i>O. vulgare</i>	3,0	1,0	2,0		0,7	<b>0,9</b>	0,6	<b>0,9</b>	0,5	0,2	–	–
<i>O. vetteri</i>	2,0	1,0	2,0	1,0		0,7	<u>0,0</u>	0,4	0,3	<u>0,0</u>	–	–
<i>O. calcaratum</i>	3,0	2,0	2,0	2,0	2,0		0,4	–	0,2	0,1	–	–
<i>O. symes</i>	<b>4,0</b>	2,0	3,0	2,0	2,0	2,0		0,4	–	–	–	–
<i>O. scabrum</i>	3,0	2,0	3,0	2,0	2,0	2,0	3,0		–	–	–	–
<i>O. majorana</i>	3,0	2,0	2,0	2,0	2,0	3,0	3,0	3,0		0,3	–	–
<i>O. syriacum</i>	<b>4,0</b>	2,0	3,0	2,0	2,0	3,0	3,0	<b>4,0</b>	2,0		–	–
<i>O. saccatum</i>	2,0	2,0	2,0	1,0	2,0	1,0	2,0	3,0	3,0	3,0		–
<i>O. sipyleum</i>	3,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	3,0	3,0	3,0	<b>4,0</b>	<u>0,7</u>	
<i>O. boissieri</i>	3,0	1,0	2,0	1,0	2,0	2,0	2,0	2,0	3,0	3,0	2,0	3,0



**Εικόνα 19:** Η τοπολογία του Bayesian Inference γονιδιακού δέντρου βάση των τριών nrDNA γενετικών τόπων (*ITS1-ITS2*, *EXT*, *MAPKK1*). Οι εκ των υστέρων πιθανότητες και οι τιμές bootstrap δίνονται πάνω από κάθε φυλογενετικό κλάδο. Όπου δεν υπάρχει υποστήριξη υποδηλώνεται με την μορφή παύλας, ενώ οι αστερίσκοι στην δεξιά πλευρά του δέντρου υποδηλώνουν αλληλουχίες ειδών εκτός Ελλάδας ανακτημένες από την GenBank

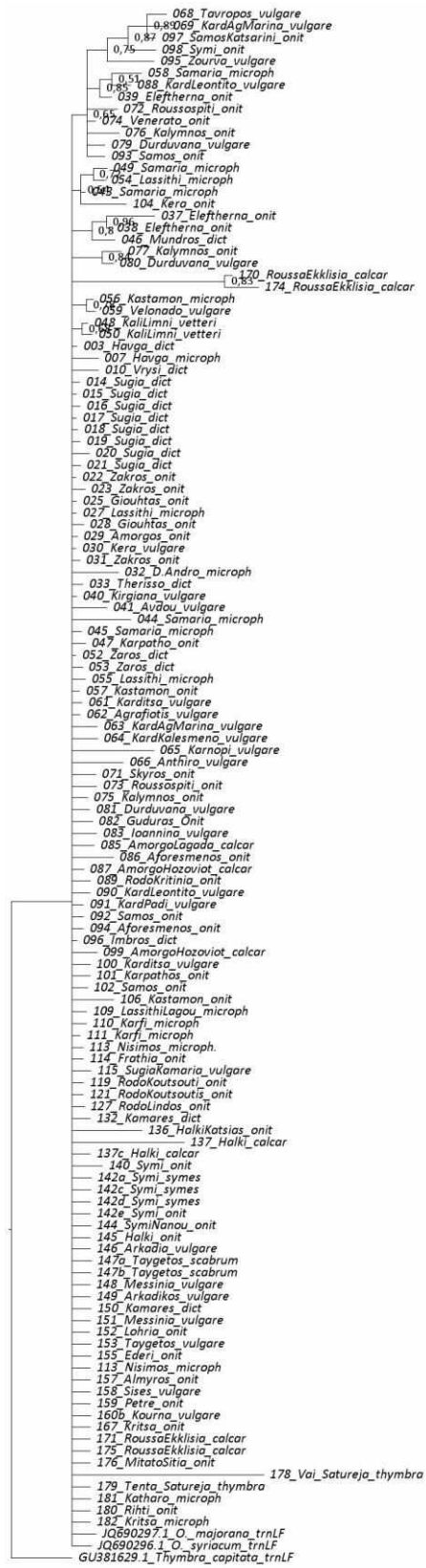
### 3.2.2 Χλωροπλαστικοί γενετικοί τόποι

Για τους πέντε χλωροπλαστικούς γενετικούς τόπους, μετά την προσθήκη αλληλουχιών που ανακτήθηκαν από την γενετική βάση GenBank, το τελικό σετ περιλαμβάνει 129 αλληλουχίες, όπου οι 124 είναι άτομα *Origanum*, δύο αλληλουχίες είναι από το είδος *Satureja thymbra* και δημιουργήθηκαν για την παρούσα εργασία, ενώ δύο αλληλουχίες *Origanum* και μία του είδους *Thymbra capitata* ανακτήθηκαν από την γενετική βάση. Το τελικό χλωροπλαστικό σετ δεδομένων των 129 αλληλουχιών αποτελείται από 2.362 ζ.β., όπου 140 νουκλεοτιδικές θέσεις εμφανίζουν ποικιλομορφία, ενώ 50 είναι πληροφοριακές υπο το κριτήριο φειδωλότητας (122 και 46, αντίστοιχα, όταν οι εξωομάδες δεν λαμβάνονται υπόψιν στις μετρήσεις).

Αναλυτικά, για τον γενετικό τόπο *psbK-psbI*, παράχθηκαν 124 αλληλουχίες *Origanum* και δύο από το είδος *Satureja thymbra*. Το μήκος των αλληλουχιών ήταν 285 ζεύγη βάσεων με 35 ποικιλόμορφες νουκλεοτιδικές θέσεις και 15 να είναι πληροφοριακές υπο το κριτήριο φειδωλότητας (31 και 14, αντίστοιχα, όταν οι εξωομάδες δεν λαμβάνονται υπόψιν στις μετρήσεις). Για τον γενετικό τόπο *trnL intron*, δημιουργήθηκαν 52 αλληλουχίες *Origanum* με 460 ζ.β. και 24 ποικιλόμορφες νουκλεοτιδικές θέσεις, ενώ 6 είναι πληροφοριακές υπο το κριτήριο φειδωλότητας (για το συγκεκριμένο γονίδιο δεν υπήρχαν αλληλουχίες εξωομάδων). Ομοίως, για την περιοχή *trnL-F intergenic spacer* παράχθηκαν 70 αλληλουχίες *Origanum* με 335 ζ.β. όπου 25 νουκλεοτιδικές θέσεις εμφανίζουν ποικιλομορφία ενώ εννέα είναι πληροφοριακές υπο το κριτήριο φειδωλότητας (23 και έξι αντίστοιχα, όταν οι εξωομάδες δεν λαμβάνονται υπόψιν στις μετρήσεις). Συνεχίζοντας, για τον γενετικό τόπο *psbA-trnH*, παράχθηκαν 40 αλληλουχίες *Origanum* με μήκος 394 ζ.β. και 37 ποικιλόμορφες νουκλεοτιδικές θέσεις, ενώ 12 είναι πληροφοριακές υπό το κριτήριο φειδωλότητας (25 και 12, αντίστοιχα, όταν οι εξωομάδες δεν λαμβάνονται υπόψιν στις μετρήσεις). Τέλος, για τον γενετικό τόπο *rps16*, 39 αλληλουχίες *Origanum* παράχθηκαν με μήκος 888 ζ.β. και 15 νουκλεοτιδικές θέσεις να εμφανίζουν ποικιλομορφία, ενώ τέσσερεις είναι πληροφοριακές υπό το κριτήριο φειδωλότητας (για το συγκεκριμένο γονίδιο δεν υπήρχαν αλληλουχίες εξωομάδων). Όπως και για τα πυρηνικά γονίδια, έτσι και εδώ δημιουργήθηκαν φυλογενετικά δέντρα ξεχωριστά για κάθε χλωροπλαστικό γενετικό τόπο. Τα δέντρα που προέκυψαν από όλες τις αναλύσεις των πέντε χλωροπλαστικών γονιδίων δεν μπορούν να λύσουν τις σχέσεις των ειδών, καθώς όλα τα άτομα ανεξαρτήτου είδους εμφανίζονται σε μορφή «χτένας» όπως και

στο δέντρο που προέκυψε από την τελική ένωση των πέντε χλωροπλαστικών τόπων (Εικόνα 20).

Οι γενετικές αποστάσεις όπως προέκυψαν από τις φυλογενετικές αναλύσεις, παρουσιάζονται στον Πίνακα 7. Λόγω του πολύ χαμηλού εξελικτικού ρυθμού που παρατηρείται εν γένει στα χλωροπλαστικά γονίδια σε σχέση με τα πυρηνικά, οι τιμές των γενετικών αποστάσεων είναι κατά πολύ χαμηλότερες από του nrDNA δεδομένων. Έτσι, οι μεγαλύτερες τιμές (0,9%) παρατηρούνται μεταξύ των ειδών *O. vulgare* και *O. calcaratum*, καθώς και μεταξύ του *O. scabrum* με τα είδη *O. microphyllum*, *O. onites* και *O. vulgare*. Όσον αφορά τις χαμηλότερες τιμές, ουσιαστικά παρατηρήθηκε μηδενική διαφορά μεταξύ των ειδών *O. symes* και *O. vetteri*, καθώς και μεταξύ του *O. syriacum* με τα *O. microphyllum*, *O. dictamnus*, *O. onites* και *O. vetteri*.



**Εικόνα 20:** Γονιδιακό δέντρο των πέντε χλωροπλαστικών γενετικών τόπων (*psbK-psbI*, *psbA-trnH*, *trnL intron*, *trnL-F intergenic spacer* και *rps16*).

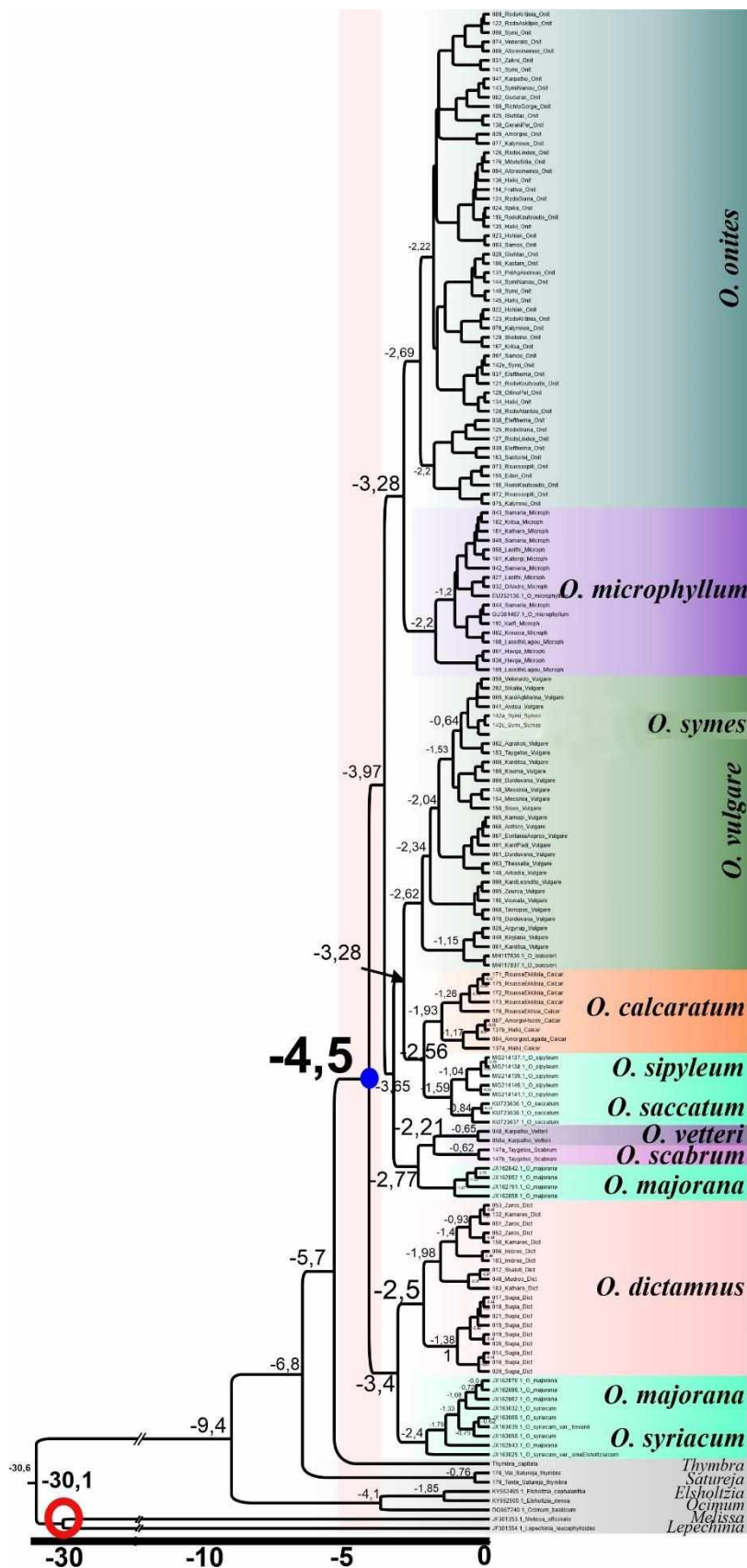
### 3.2.3 Συνδυασμός πυρηνικών και χλωροπλαστικών γενετικών τόπων

Το τελικό σύνολο των οκτώ γονιδίων (τρία πυρηνικά και πέντε χλωροπλαστικά) αποτελείται συνολικά από 168 αλληλουχίες, όπως αναφέρθηκε στην αρχή του κεφαλαίου. Η ένωση και ανάλυση όλων των γενετικών τόπων αποκάλυψε ένα δέντρο (Εικ. S6, Παράρτημα II) όπου κάποια άτομα δεν ομαδοποιούνται, όπως π.χ. τα άτομα των *O. vulgare*, *O. dictamnus*, *O. majorana* και *O. syriacum*, καθώς επίσης δεν υπάρχει επίλυση σχέσεων μεταξύ των ειδών, ενώ οι υποστηρίξεις είναι μέτριες έως πολύ χαμηλές. Παρόλα τα προβλήματα της παρούσας ανάλυσης, αποδεικνύεται η μονοφυλετικότητα κάποιων εκ των ενδημικών ειδών, όπως τα *O. symes*, *O. scabrum*, *O. vetteri* και των Τουρκικών ενδημικών *O. saccatum*, *O. boissieri* και *O. sipyleum*. Το ενδημικό Κρήτης *O. microphyllum* εμφανίζεται με χαμηλή στατιστική υποστήριξη ( $pp=0,88$ ), ενώ τα άτομα του ενδημικού είδους *O. dictamnus* δεν καταφέρνουν να ομαδοποιηθούν μαζί και εμφανίζονται στον κεντρικό κλάδο σε μορφή «χτένας» μαζί με άτομα των *O. vulgare*, *O. majorana* και *O. syriacum*, εικόνα αναμενόμενη καθώς όπως έχει προαναφερθεί, το χλωροπλαστικό σύνολο δεδομένων δεν παρουσίασε διαφοροποίηση ώστε να επιλυθούν οι οποιεσδήποτε σχέσεις.

### 3.3 Εκτίμηση χρόνων απόκλισης

Στις αναλύσεις εκτίμησης των χρόνων απόκλισης παρατηρήθηκαν τιμές ESS > 200 για όλες τις παραμέτρους, ενώ η σύγκλιση συνέβη πριν από τις  $10^7$  «γενιές» ( $\ln L = -3032.422$ ). Σύμφωνα με τα αποτελέσματα της χρονολόγησης (Εικ. 21) το γένος *Origanum* άρχισε να διαφοροποιείται περίπου στα 4,5 εκατομμύρια χρόνια πριν. Εντός του γένους, παρατηρούνται δυο μεγάλοι υποκλάδοι: ο πρώτος, ο οποίος χωρίζεται σε τρεις κλάδους, περιλαμβάνει τα περισσότερα είδη με αρχική διαφοροποίηση στα 3,97 εκατομμύρια χρόνια πριν, ενώ ο δεύτερος περιλαμβάνει κάποια άτομα των ειδών *O. majorana* μαζί με το είδος *O. syriacum* και το ενδημικό Κρήτης *O. dictamnus* με περεταίρω διαφοροποίηση εντός του είδους, στα 2,6 εκατομμύρια χρόνια πριν. Στον πρώτο υποκλάδο, αρχικά τα είδη *O. vulgare*, *O. symes* και *O. boissieri* διαφοροποιούνται από τα υπόλοιπα στα 2,62 εκατομμύρια χρόνια, ενώ το ενδημικό είδος *O. calcaratum* αρχίζει να διαφοροποιείται από τα Τουρκικά *O. saccatum* και *O. sipyleum* στα 2,5 εκατομμύρια χρόνια πριν. Επιπλέον διαφοροποίηση, παρατηρείται εντός του είδους *O. calcaratum*, με τον διαχωρισμό του Κρητικού πληθυσμού από

αυτούς της Αμοργού και Χάλκης, στα 1,9 εκατομμύρια χρόνια πριν. Παραμένοντας στον πρώτο υποκλάδο, τέσσερα άτομα *O. majorana* και τα ενδημικά είδη *O. vetteri* και *O. scabrum* αρχίζουν να διαφοροποιούνται μεταξύ τους στα 2,77 εκατομμύρια χρόνια πριν, ενώ εντός του κλάδου, τα δυο ενδημικά διαφοροποιούνται μεταξύ τους στα 2,2 εκατομμύρια χρόνια πριν. Τέλος, η τρίτη ομάδα του πρώτου υποκλάδου αποτελείται από τα αδερφά ταξα *O. onites* και *O. microphyllum* τα οποία διαφοροποιούνται στα 3,3 εκατομμύρια χρόνια πριν.



Εικόνα 21: Βαθμονομημένο Bayesian δέντρο της χρονοφυλογενετικής ανάλυσης βάσει του γενετικού τύπου *ITS1-ITS2*. Οι αριθμοί στους κλάδους αποτελούν τους χρόνους απόκλισης σε εκατομμύρια χρόνια, ενώ οι οριζόντιες μπάρες δείχνουν την αβεβαιότητα (95% HPD) της εκτίμησης των χρόνων.

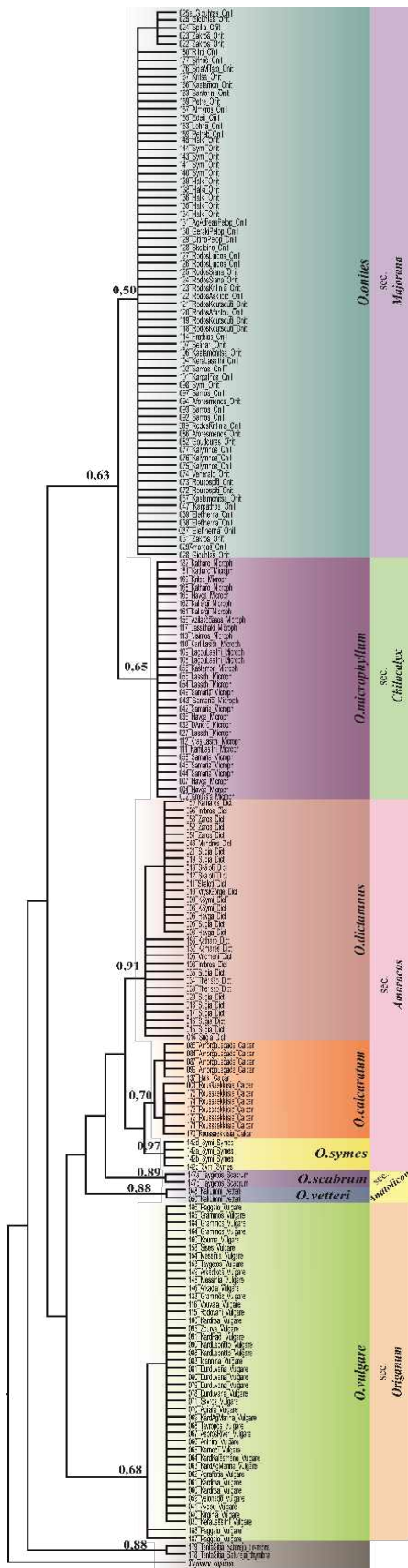


### 3.4. Μορφολογική φυλογένεση

Όπως έχει αναφερθεί στα «Υλικά και Μέθοδοι», πραγματοποιήθηκαν αναλύσεις σε δυο διαφορετικά σύνολα δεδομένων: (1) Στα 193 άτομα που εντοπίζονται στον Ελληνικό χώρο, και (2) σε 223 άτομα (193 άτομα της πρώτης ομάδας, προσθέτοντας 30 επιπλέον άτομα που ανήκουν σε 10 είδη *Origanum* από την Ανατολία).

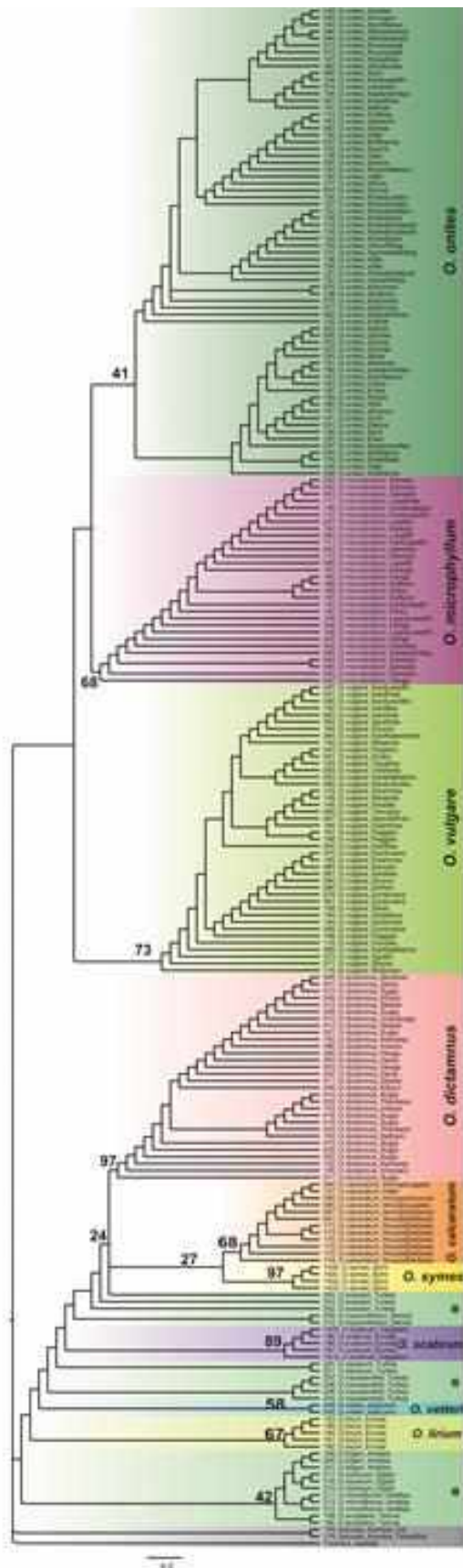
Για την πρώτη ομάδα των 193 ατόμων, η ανάλυση Μέγιστης Φειδωλότητας (MP) παρήγαγε δέντρα με μήκος 198 βημάτων (consistency index CI=0,373 και retention index RI=0,937). Το παραχθέν δέντρο με τιμές bootstrap φαίνεται στην Εικόνα 22. Σχεδόν όλα τα είδη εμφανίζονται μονοφυλετικά με υποστήριξεις άνω του bs=60, όπου θεωρείται μέτρια υποστήριξη στις μορφολογικές αναλύσεις. Παρά την οριακή στατιστική υποστήριξη (bs=63), τα είδη *O. onites* και *O. microphyllum* εμφανίζονται ως αδελφά taxa, όπως και στις γενετικές αναλύσεις, ενώ σχηματίστηκε μια δεύτερη ομαδοποίηση με δυο υποκλάδους, η οποία περιλαμβάνει όλα τα υπόλοιπα είδη. Ο πρώτος υποκλάδος περιλαμβάνει τα ενδημικά taxa *O. dictamnus*, *O. calcaratum*, *O. symes*, *O. scabrum* και *O. vetteri* με μέτρια έως υψηλή υποστήριξη ανά είδος, ενώ ο δεύτερος υποκλάδος περιλαμβάνει τα άτομα του ευρέως εξαπλωμένου *O. vulgare*. Στην παρούσα μορφολογική ανάλυση, οι δια-ειδικές σχέσεις δεν επιλύονται.

Για την δεύτερη ομάδα η οποία περιλαμβάνει και άτομα εκτός Ελλάδας, η ανάλυση Μέγιστης Φειδωλότητας (MP) παρήγαγε δέντρα με μήκος 197 βημάτων (consistency index CI=0,375 και retention index RI=0,937). Το παραχθέν δέντρο με τις τιμές bootstrap παρουσιάζεται στην Εικόνα 23. Ως γενική εικόνα, τα αποτελέσματα της ανάλυσης δεν συνάδουν πλήρως με την μορφολογική ταξινόμηση δεδομένου ότι τα είδη που ανήκουν σε ίδια sections δεν ομαδοποιούνται μαζί. Παρατηρούνται δυο μεγάλοι κλάδοι, όπου ο πρώτος περιλαμβάνει τα είδη *O. onites*, *O. microphyllum* και *O. vulgare*, με τα δυο πρώτα να εμφανίζονται ως αδελφά taxa όπως και στις γενετικές αναλύσεις, παρόλο που η παρούσα ανάλυση προσδίδει χαμηλές υποστηρίξεις για την πλειονότητα των κλάδων. Η δεύτερη ομάδα αποτελείται από όλα τα υπόλοιπα είδη της ανάλυσης, εκτός των εξωομάδων. Τα μοναδικά είδη με υψηλή υποστήριξη (bs=97) είναι τα ενδημικά *O. dictamnus* και *O. symes*, ενώ με μέτρια προς υψηλή υποστήριξη (bs=89) εμφανίζεται το ενδημικό *O. scabrum*. Τα υπόλοιπα είδη υποστηρίζονται με τιμές χαμηλότερες του bs=89.



11

**Εικόνα 22:** Η τοπολογία από την μορφολογική ανάλυση των Ελληνικών τάξα (193 άτομα). Οι υποστηρίξεις bootstrap δίνονται πάνω από τους κλάδους. Όπου δεν δίνεται τιμή, η υποστήριξη είναι πολύ χαμηλή.



**Εικόνα 23:** Η τοπολογία από την μορφολογική ανάλυση του συνόλου των 223 ατόμων (Ελληνικά και εκτός Ελλάδας taxa). Οι υποστηρίξεις bootstrap δίνονται πάνω από τους κλάδους. Όπου δεν δίνεται τιμή, η υποστήριξη είναι πολλή χαμηλή. Οι αστερίσκοι υποδεικνύουν τα άτομα από την βάση δεδομένων Virtual Herbaria και αντιστοιχούν σε είδη *Origanum* εκτός Ελλάδας.

## ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΤΕΤΑΡΤΟ

---

### ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Η παρούσα διατριβή αποτελεί μια πρώτη προσπάθεια διερεύνησης των φυλογενετικών σχέσεων των ειδών του γένους *Origanum* στον Ελληνικό χώρο. Αν και απέχει από την πλήρη αντιπροσώπευση όλων των taxa που εντοπίζονται στην Ελλάδα, αποτελεί την πιο ολοκληρωμένη φυλογενετική μελέτη όσον αφορά τον αριθμό γενετικών τόπων που χρησιμοποιήθηκαν (τρία πυρηνικά και πέντε χλωροπλαστικά γονίδια) αλλά και τον αριθμό ειδών (8 ελληνικά taxa και 7 εκτός Ελλάδας).

Επιπροσθέτως, πραγματοποιήθηκαν αναλύσεις μορφολογικής φυλογένεσης και ανάλυση χρονολόγησης με βάση τα πυρηνικά γονίδια και τα αποτελέσματα συζητούνται παρακάτω. Η ανάλυση χρονολόγησης πραγματοποιείται για πρώτη φορά σε εκπροσώπους του γένους.

Τα γενετικά αποτελέσματα υποστηρίζουν την μονοφυλετικότητα των περισσοτέρων ειδών, ενώ οι δια-ειδικές σχέσεις υποστηρίζονται μερικώς. Σύμφωνα με την ανάλυση χρονολόγησης φαίνεται πως το γένος *Origanum* ξεκινάει να διαφοροποιείται στα μέσα με τέλη Πλειόκαινου, όπου χρονικά τοποθετείται μετά το τέλος της Κρίσης Αλατότητας του Μεσσηνίου και το άνοιγμα της Μεσογειακής Λεκάνης. Επίσης, εκείνη την εποχή εμφανίζεται το Μεσογειακό κλίμα, όπου κατά το Πλειστόκαινο εδραιώνεται.

Η μορφολογική φυλογένεση, αποκάλυψε μικρή ασυμφωνία με παλαιότερη μελέτη, σχετικά με το ποιοι μορφολογικοί χαρακτήρες είναι χρήσιμοι για τη διάκριση των ειδών αλλά και των sections. Παράλληλα, υποστηρίζεται η μονοφυλετικότητα όλων των ειδών, ενώ η ομαδοποίηση των sections δεν υποστηρίζεται. Τέλος, οι δια-ειδικές σχέσεις δεν μπορούν να διακριθούν με την συγκεκριμένη ανάλυση.

#### 4.1.1 Πυρηνικοί γενετικοί τόποι ειδών εντός Ελλάδας

Σύμφωνα με τα αποτελέσματα των γενετικών αναλύσεων της ομάδας των Ελληνικών ειδών, αρχικά, η ομαδοποίηση των sections που δημιούργησε ο Ietswaart (1980a) με βάση ευρύτερες μορφολογικές ομοιότητες, δεν υποστηρίζεται και δεν αντικατοπτρίζει τις εξελικτικές σχέσεις των ειδών: **1:** *Majorana*, *Chilocalyx*, **2:** *Anatolicon*, *Amaracus*, *Brevifilamentum* και *Longitubus*, **3:** *Origanum*, *Campanulicalyx*, *Elongatispiga* και *Prolaticorolla*.

Αρχικά, τα παραγόμενα δέντρα των δυο προσεγγίσεων [(i) *ETS\_MAPKK1* (Εικ. 16), και (ii) *ETS\_MAPKK1\_ITS1-ITS2* (Εικ. 17)] ήταν καλά επιλυμένα με σχετικά υψηλές στατιστικές υποστηρίξεις και ελάχιστες τοπολογικές διαφορές μεταξύ τους, με

το δέντρο των τριών γενετικών τόπων να εμφανίζει υψηλότερες υποστηρίξεις (Εικ. 17). Οι αρχικοί κλάδοι και των δύο δέντρων παρουσιάζουν χαμηλές υποστηρίξεις, όμως οι περισσότερες δια-ειδικές σχέσεις επιλύονται. Οι μόνες διαφορές μεταξύ των δύο δέντρων είναι η τοποθέτηση του ενδημικού είδους *O. symes* ως το πρώτο αποκλίνον είδος μετά την εξωομάδα (Εικ. 16, χωρίς όμως σημαντική στατιστική υποστήριξη), ενώ με την προσθήκη του γονιδίου *ITS1-ITS2* της δεύτερης προσέγγισης (Εικ. 17), η σχέση επιλύεται, με το *O. symes* να τοποθετείται ως αδελφό taxon του *O. vulgare* ( $pp=0,99$ ,  $bs=82$ ). Κοινό χαρακτηριστικό και των δυο αναλύσεων είναι η εμφάνιση των (στένο-) ενδημικών ειδών ως διακριτά, μονοφυλετικά είδη, με υψηλές έως απόλυτες υποστηρίξεις. Παρά το γεγονός παρόμοιων ξηροφυτικών συνθηκών που επικρατούν στις περιοχές εξάπλωσης, τα είδη αυτά είναι απομονωμένα και εντοπίζονται μόνο σε ένα νησί ή μια κορυφή βουνού χωρίς να ξεπερνούν τις φυτογεωγραφικές περιοχές του Αιγαίου, όπως περιγράφεται σε πολλές μελέτες για αρκετά άλλα είδη (ενδεικτικά: [Kougioumoutzis & Tiniakou 2014](#), [Panitsa et al. 2018](#) και βιβλιογραφικές αναφορές εντός αυτών). Τέτοια ενδημικά είδη είναι τα *O. symes* από το νησί της Σύμης (Δωδεκάνησα) το οποίο είναι γνωστό μόνο από μια παραλία στα ανατολικά του νησιού και το *O. vetteri* από την κορυφή του όρους Καλή Λίμνη της Καρπάθου. Το μόνο ενδημικό είδος το οποίο εκτείνεται σε πάνω από ένα νησί, είναι το *O. calcaratum*, που εντοπίζεται στην Αμοργό και στα γύρω μικρονήσια (μικρές Κυκλάδες), στη Χάλκη (Δωδεκάνησα) και στη Ρούσσα Εκκλησιά της Σητείας (Κρήτη) με ένα μικρό πληθυσμό. Σύμφωνα με τα αποτελέσματα οποιασδήποτε γενετικής ανάλυσης των πυρηνικών δεικτών, ο πληθυσμός της Κρήτης διαχωρίζεται από τους υπόλοιπους του είδους με υψηλή έως απόλυτη υποστήριξη ( $pp=0,95 - 1,00$ ). Ωστόσο, το αποτέλεσμα αυτό θα πρέπει να ληφθεί υπόψιν με προσοχή, καθώς τα δείγματα που αναλύθηκαν με το παρών σετ δεδομένων, αντιπροσωπεύουν δύο από τις τρεις περιοχές εξάπλωσης του είδους (Αμοργό και Κρήτη), καθώς δεν ήταν επιτυχημένη η εξαγωγή και αλληλούχιση των δειγμάτων από την Χάλκη.

Προχωρώντας στη σύγκριση των γενετικών αποτελεσμάτων με την υπάρχουσα ταξινομική και πιο συγκεκριμένα στο επίπεδο ομαδοποίησης των ειδών υπό μια section, είναι προφανές ότι οι μορφολογικές sections δεν αντικατοπτρίζουν τις εξελικτικές σχέσεις των ειδών, καθώς είδη από διαφορετικές sections εμφανίζονται ως αδελφά taxa στα φυλογενετικά δέντρα. Χαρακτηριστικό παράδειγμα είναι τα είδη *O. onites* και *O. microphyllum* από τις section *Majorana* και *Chilocalyx*, αντίστοιχα, όπου σε όλες τις πυρηνικές αλλά και μορφολογικές αναλύσεις (αναλύονται παρακάτω),

εμφανίζονται ως αδελφά taxa με υψηλές έως απόλυτες υποστηρίξεις. Άλλο παράδειγμα είναι η σχέση των δυο ενδημικών ειδών *O. calcaratum* και *O. vetteri*, από τις sections *Amaracus* και *Anatolicon*, αντίστοιχα, όπου παρότι σε διαφορετική section, εμφανίζονται και αυτά, ως αδελφά taxa και στις δυο προσεγγίσεις. Επίσης, το ευρέως εξαπλωμένο *O. vulgare* τοποθετείται μαζί με το στενοενδημικό *O. symes* (sec. *Origanum* και sec. *Amaracus*), ενώ τα εναπομείναντα είδη *O. dictamnus* και *O. scabrum*, τοποθετούνται μόνα τους στο δέντρο χωρίς να επιλύονται οι σχέσεις τους με τα υπόλοιπα είδη. Όσον αφορά το ενδημικό είδος *O. dictamnus* (sect. *Amaracus*), οποιαδήποτε ανάλυση της παρούσας διατριβής απέτυχε να ομαδοποιήσει, με καλή στατιστική υποστήριξη, όλα τα άτομα σε έναν κλάδο. Για το συγκεκριμένο είδος, απαιτείται περαιτέρω έρευνα με περισσότερα άτομα και διαφορετική μεθοδολογική προσέγγιση, ώστε να διερευνηθεί σε πληθυσμιακό επίπεδο αρχικά και μετέπειτα οι σχέσεις του με τα υπόλοιπα είδη αλλά και η εξελικτική του ιστορία.

Επιπλέον, στο ταξινομικό επίπεδο της ομαδοποίησης των 10 sections σε τρεις ομάδες, όπως περιγράφονται στη μονογραφία του Ietswaart (1980a), επίσης δεν υπάρχει πλήρης υποστήριξη και σε γενικότερο επίπεδο δεν ακολουθούν τις εξελικτικές σχέσεις των ειδών. Σε παλιότερη μελέτη, χωρίς να προχωρήσουν σε φυλογενετικές αναλύσεις, οι Τασσιοğlu *et al.* (2018) μελετώντας τη γενετική ποικιλότητα 22 ειδών από 8 sections και σχολιάζοντας τους πιθανούς υβριδισμούς υπό το πρίσμα της γονιδιακής ροής, αναφέρουν μικρή γενετική ποικιλότητα μεταξύ συγκεκριμένων sections και μεγάλη γονιδιακή ροή και φαινόμενα υβριδισμού. Συγκεκριμένα, παρατήρησαν σημαντική γονιδιακή ροή μεταξύ των sections *Majorana* και *Chilocalyx*, sect. *Amaracus* και *Anatolicon* και μεταξύ των sect. *Origanum* και *Amaracus*, αποτελέσματα που εν μέρει συμφωνούν με την δική μας περίπτωση, μέσω της σχέσης των ειδών *O. onites* με *O. microphyllum*, *O. calcaratum* με *O. vetteri* και *O. vulgare* με το *O. symes*, αντίστοιχα. Όμως, θα πρέπει να αναφερθεί ότι οι σχέσεις των sections αποτελούν μια ένδειξη μόνο, καθώς στις αναλύσεις δεν περιλαμβάνονται όλα τα είδη των μορφολογικών sections.

Είναι φανερό πως αν και χρησιμοποιείται η μορφολογική διάκριση των sections, πολλά είδη από διαφορετικές sections έχουν την ικανότητα υβριδισμού μεταξύ τους. Για παράδειγμα, το ενδημικό Ευβοίας και Πελοποννήσου *O. lirium* (sec. *Anatolicon*) έχει προέλθει από τον φυσικό υβριδισμό μεταξύ των ειδών *O. scabrum* (sec. *Anatolicon*) με το υποείδος *O. vulgare* subsp. *hirtum* (sec. *Origanum*), ενώ το τελευταίο δημιουργεί φυσικούς πληθυσμούς και με τα είδη *O. microphyllum* (sec. *Chilocalyx*) ως

*Origanum x minoanum* (Davis, 1953), με το είδος *O. sipyleum* (sec. *Anatolicon*) ως *O. x intermedium* (Davis, 1949), αλλά και με το είδος *O. onites* (sec. *Majorana*) ως *O. x intercedens* (Rechinger, 1961). Άλλα παραδείγματα μίξης διαφορετικών sections αποτελούν και οι περιγραφές τριών νέων υβριδίων από την Τουρκία και Μ. Ασία, μεταξύ εκπροσώπων των sec. *Origanum* με sec. *Amaracus* (*Origanum x malyeri*), sec. *Origanum* με sec. *Chilocalyx* (*Origanum x sevcaniae*) και sec. *Amaracus* με sec. *Anatolicon* (*Origanum x adae*) (Dirmenci *et al.* 2018a, 2018b), όλα με τον ίδιο χρωμοσωμικό αριθμό  $2n=30$ . Το γεγονός αυτό επιβεβαιώνει την έλλειψη αναπαραγωγικών φραγμών μεταξύ ειδών διαφορετικών sections και την σημαντικότητα του υβριδισμού κατά την ειδογένεση εντός του γένους (Kitiki *et al.* 1997, Ταşcioğlu *et al.* 2018). Εξάλλου όπως έχει αναφερθεί στην εισαγωγή, ο υβριδισμός είναι καταλυτικός παράγοντας για την ειδογένεση στο γένος και μάλιστα είναι μια συνεχής διαδικασία που μπορεί να οδηγήσει τα είδη είτε σε γενετική ή/και μορφολογική διαφοροποίηση, είτε σε ομογενοποίηση, έχοντας διαφορετικές επιδράσεις στην ικανότητα προσαρμογής των ειδών (στενότοπα ενδημικά και ευρέως εξαπλωμένα). Οι αρκετά πρόσφατες καρυολογικές έρευνες και οι περιγραφές νέων υβριδίων βρίσκουν πως όλα τα είδη και υβρίδια είναι διπλοειδή και παρουσιάζουν τον ίδιο χρωμοσωμικό αριθμό ( $2n=30$ ), καταλήγοντας ότι η ειδογένεση είναι μέσω ομοπλοειδούς υβριδισμού (Dirmenci *et al.* 2018a, 2018b, 2019, Arabaci *et al.* 2020, Martin *et al.* 2020).

#### 4.1.2 Χλωροπλαστικοί γενετικοί τύποι

Πληθώρα χλωροπλαστικών δεικτών χρησιμοποιούνται για φυλογενετικές μελέτες κυρίως σε επίπεδο γενών, σε έρευνες ραβδοκωδικοποίησης (barcoding), γονιδιακής ροής, υβριδισμών κ.ά. Όταν όμως πρόκειται για το διαχωρισμό στενά συγγενικών ειδών, ειδικά ειδών με περίπλοκες εξελικτικές σχέσεις, υπάρχουν αρκετές προκλήσεις και περιορισμοί (Soltis & Kuzoff 1995, Lynch 1997, Drouin *et al.* 2008, Yan *et al.* 2018). Παρά τη χρήση τους σε αρκετές μελέτες διερεύνησης σχέσεων μεταξύ γενών (Shaw *et al.* 2005, 2007, Hilpold *et al.* 2014, Morales-Briones *et al.* 2018), όταν αυτή δεν συνδυάζεται και με πυρηνικούς δείκτες, δεν είναι το ίδιο αποτελεσματική μέθοδος για όλα τα γένη. Ο λόγος είναι γιατί οι περισσότερες περιοχές του χλωροπλαστικού γονιδιώματος είναι αρκετά συντηρημένες, με ελάχιστη έως καθόλου ποικιλομορφία, άρα, δεν ενδείκνυνται για φυλογενετικές μελέτες χαμηλότερου επιπέδου. Τέτοιες μη-πληροφοριακές χλωροπλαστικές περιοχές εντοπίζονται πολύ



συχνά στην οικογένεια Lamiaceae, όπως φαίνεται και σε φυλογενετικές έρευνες που έχουν γίνει για τα γένη *Sideritis* L. (Barber *et al.* 2002), *Micromeria* Benth. (Meimberg *et al.* 2006), *Dicendra* Benth. (Oliveira *et al.* 2007), *Salvia* L. (Walker *et al.* 2004, 2015) και τέλος, *Origanum* L. (Lukas *et al.* 2013a).

Όσον αφορά το γένος *Origanum* και τα αποτελέσματα των πέντε χλωροπλαστικών περιοχών της παρούσας διατριβής, η διαφοροποίηση είναι σχεδόν μηδενική, με αποτέλεσμα το παραγόμενο δέντρο να εμφανίζεται σε μορφή «χτένας» χωρίς κάποιο διαχωρισμό ειδών (Εικ. 18). Το ίδιο συμβαίνει και με την ανάλυση της δεύτερης ομάδας (Ελληνικά και εκτός Ελλάδας είδη), αλλά και με όλα τα παραγόμενα δέντρα που προέκυψαν από τις αναλύσεις των μεμονωμένων χλωροπλαστικών γονιδίων, καθώς δεν υπάρχει καμία επίλυση σχέσεων, ούτε σε επίπεδο ατόμων ανά είδος. Όπως προαναφέρθηκε, τα αποτελέσματα αυτά δεν αποτελούν κάτι πρωτότυπο καθώς υπάρχει δυσκολία επίλυσης δια-ειδικών σχέσεων και σε άλλα γένη της οικογένειας. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελεί η σχετικά πρόσφατη εργασία των Berumen-Cornejo *et al.* (2017), η οποία διερευνώντας τις φυλογενετικές σχέσεις των ειδών της ομάδας *Stachys coccinea* (οικ. Lamiaceae) μέσω χρήσης των πιο κοινών χλωροπλαστικών δεικτών (*trnL* intron, *trnL-F* spacer και *rps16*), τονίζουν την δυσκολία που είχαν οι συγκεκριμένοι τόποι στον οποιονδήποτε διαχωρισμό των ειδών της ομάδας. Τα αποτελέσματα των μη επιλυμένων σχέσεων, τα αποδίδουν πιθανώς είτε σε παλαιότερα φαινόμενα υβριδισμού, κοινό φαινόμενο στην οικογένεια Lamiaceae, είτε σε πρόσφατη διαφοροποίηση, η οποία μπορεί να αντιπροσωπεύει μια πρόσφατα εξελιγμένη γενεαλογία με ανεπαρκή χρόνο για τον πλήρη διαχωρισμό των ειδών. Δεδομένου ότι η έλλειψη πληροφορίας στο χλωροπλαστικό γονιδίωμα του *Origanum* ήταν βασισμένη μέχρι τώρα μόνο στο είδος *O. vulgare* (βλ παλαιότερη μελέτη των Lukas *et al.* 2013a), η παρούσα διατριβή επιβεβαιώνει αυτή την έλλειψη πληροφορίας και διαφοροποίησης σε όλα τα taxa που εξετάστηκαν.

Όσον αφορά τις γενετικές αποστάσεις των χλωροπλαστικών δεδομένων (Πίν. 6), οι τιμές που παρατηρούνται είναι κατά πολύ χαμηλότερες σε σχέση με τις αντίστοιχες των πυρηνικών, πράγμα αναμενόμενο καθώς το χλωροπλαστικό γονιδίωμα έχει γενικότερα αρκετά πιο αργό εξελικτικό ρυθμό σε σχέση με το πυρηνικό, αλλά επίσης τα γονίδια που αναλύθηκαν στην παρούσα μελέτη, όπως ειπώθηκε, δεν ήταν πληροφοριακά. Έτσι, η μεγαλύτερη γενετική απόσταση (1,1%) εντοπίζεται μεταξύ του ενδημικού *O. scabrum* με το *O. vulgare*, ενώ η χαμηλότερη τιμή που ουσιαστικά είναι

μηδενική (0,0%) παρατηρείται μεταξύ των ενδημικών *O. calcaratum* με *O. symes*, και *O. symes* με *O. vetteri*.

#### 4.1.3 Συνδυασμός πυρηνικών και χλωροπλαστικών δεδομένων

Ο συνδυασμός πυρηνικών και χλωροπλαστικών δεδομένων σε μελέτες φυλογενετικών σχέσεων φυτικών ειδών, πολλές φορές εμφανίζει ασυμφωνίες εξαιτίας διαφόρων παραγόντων, όπως στοχαστικά σφάλματα (σφάλματα δειγματοληψίας) που μπορεί να προκύψουν από συλλογή χαμηλού αριθμού αντιπροσώπων ή πληροφοριακών χαρακτήρων, βιολογικούς παράγοντες όπως υβριδισμός, αλλά και εξαιτίας ατελούς διαλογής γενεαλογικών γραμμών (Acosta & Chase 2004, Kim & Donoghue 2008, Tu *et al.* 2008, Zou & Ge 2008, Pelser *et al.* 2010). Ασυμφωνίες μεταξύ πυρηνικών και χλωροπλαστικών αποτελεσμάτων όπως και περιπτώσεις καλύτερης ή λιγότερο καλής επίλυσης σχέσεων, πράγμα που παρατηρείται στα συνδυασμένα αποτελέσματα της παρούσας διατριβής, έχουν καταγραφεί και σε άλλα γένη της οικογένειας Lamiaceae, όπως για τα γένη *Sideritis* (Barber *et al.* 2002, 2007), *Stachys* (Salmaki *et al.* 2013, Berumen-Cornejo *et al.* 2017), *Lamium* (Bendiksby *et al.* 2011b), καθώς και σε κάποια είδη των ομοιογενειών Phlomoideae (Salmaki *et al.* 2012) και Stachydeae (Roy *et al.* 2013) και της υπο-ομοιογένειας Menthinae (Bräuchler *et al.* 2010). Για τις περισσότερες περιπτώσεις, όσον αφορά γένη και ομοιογένειες της οικογένειας Lamiaceae, η κυριότερη αιτία ασυμφωνιών μεταξύ δεδομένων και δύσκολης επίλυσης σχέσεων είναι ο υβριδισμός και η ατελής διαλογή γενεαλογικών γραμμών, ειδικά σε πρόσφατες διαφοροποιήσεις.

Σύμφωνα με τα παρόντα αποτελέσματα, η εικόνα του φυλογενετικού δέντρου από τον συνδυασμό πυρηνικών και χλωροπλαστικών δεδομένων είναι αρκετά συγκεχυμένη (Παράρτημα II, Εικ. S4). Το αποτέλεσμα αυτό είναι εν μέρει αναμενόμενο, καθώς οι πέντε χλωροπλαστικοί τόποι εμφανίζουν μηδενική διαφοροποίηση. Έτσι, οι μόνες σχέσεις που εντοπίζονται στο συνδυασμένο φυλογενετικό δέντρο είναι μεταξύ των *O. onites* και *O. microphyllum*, όπου παραμένουν αδελφά taxa και η δεύτερη σχέση είναι μεταξύ του ενδημικού *O. symes* με το *O. vulgare* subsp. *hirtum*. Η υπόλοιπη εικόνα του δέντρου είναι περισσότερο κοντά σε αυτή του χλωροπλαστικού.

Εν κατακλείδι, οι τοπολογικές ασυμφωνίες στα φυτά είναι αρκετά συχνές, όπου φαινόμενα υβριδισμού και διείσδυσης γονιδιώματος είναι κοινά και μπορεί να

οδηγήσουν σε ασυνεπή πρότυπα μεταξύ πυρηνικών και χλωροπλαστικών δεδομένων (Tsitrone *et al.* 2003). Επιπλέον, μπορεί να εντείνονται με τον συνδυασμό τέτοιων φαινομένων, όπως επίσης μπορεί να προκληθούν και από περιπτώσεις γονιδιακής ροής, εξελικτικής σύγκλισης αλλά και ατελούς διαλογής γενεαλογιών λόγω πολύ πρόσφατης διαφοροποίησης ώστε αυτή να μην αντανακλάται πλήρως στο γονιδίωμα (Frajman *et al.* 2009, Finkeldey & Gailing 2013).

#### 4.1.4. Μορφολογική φυλογένεση

Οι αναλύσεις της μορφολογικής φυλογένεσης βασίστηκαν στους 20 πιο σημαντικούς χαρακτήρες από το σύνολο των χαρακτήρων που χρησιμοποιούνται για την αναγνώριση των ειδών *Origanum* (Ietswaart 1980a). Η επιλογή έγινε με βάση εκείνους τους χαρακτήρες, που δεν επικαλύπτονται και θεωρητικά μπορούν να διαχωρίσουν τα είδη (Ietswaart 1980a). Η ανάλυση των ελληνικών ειδών έδειξε ότι οι χαρακτήρες που ο Ietswaart (1980) αναφέρει ως πιο σημαντικούς για την οριοθέτηση σε επίπεδο είδους, μπορεί συχνά να μπερδεύουν τη διαδικασία αναγνώρισης. Τέτοιοι χαρακτήρες σχετίζονται με τους κάλυκες και τα βράκτια, με πιο σημαντικούς το «σχήμα των χειλών και οδόντων του κάλυκα» (βλ. Πίν. 5: χαρακτήρες 13, 14, 15) ακολουθούμενο από το «μέγεθος του βρακτίου» (βλ. Πίν. 5: χαρακτήρες 8, 9) και το «σχήμα της στεφάνης» (σακοειδής ή όχι; βλ. Πίν. 5: χαρακτήρας 17). Μέσω της ανάλυσης, αναδείχτηκε ότι μια συγκεκριμένη υποκατηγορία του σχήματος των χειλών και οδόντων του κάλυκα (τριγωνικό έως δελτοειδές, 15:0), είναι κοινό σε τέσσερα είδη τριών διαφορετικών sections και μόνο το είδος *O. vulgare* έχει τον μοναδικό χαρακτήρα των «5 ίσων δοντιών», που χαρακτηρίζει ολόκληρη τη section *Origanum*. Όσον αφορά το «μέγεθος του βρακτίου», θεωρείται ένας αρκετά μεταβλητός χαρακτήρας ακόμα και εντός του ίδιου είδους αλλά και πληθυσμού. Για τον λόγο αυτό, τέτοιου είδους μορφολογικοί χαρακτήρες είναι περισσότερο χρήσιμοι ως συνδυαζόμενοι με άλλους χαρακτήρες ώστε να μην προκαλούν δυσχαίρειες ταξινομικής αναγνώρισης. Το ίδιο ισχύει και για το σχήμα της στεφάνης (σακοειδής ή όχι, 17) όπου έξι από τα οκτώ υπό μελέτη taxa μοιράζονται το χαρακτηριστικό «μη σακοειδής στεφάνη» (17:2). Οι παραπάνω χαρακτήρες, παραμένουν σημαντικοί για την αναγνώριση και το διαχωρισμό ειδών, όμως φαίνεται να λειτουργούν καλύτερα όταν συνδυάζονται μαζί με άλλους χαρακτήρες. Ωστόσο, ο συνδυασμός τους βρέθηκε αρκετά σημαντικός για την διάκριση των sections. Επιπλέον, το «τρίχωμα» του

βλαστού, των φύλλων αλλά και το σχήμα των φύλλων αποδείχθηκαν πολύ σημαντικοί χαρακτήρες για την οριοθέτηση ειδών, καθώς μπορούν να διαχωρίσουν είδη ακόμα και ως μεμονωμένοι χαρακτήρες. Πέντε από τα οκτώ είδη της ανάλυσης έδειξαν μοναδικές υποκατηγορίες των εν λόγω χαρακτήρων, υποδεικνύοντας τη σημαντικότητα αυτών στην διάκριση σε επίπεδο είδους. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελεί ο δίκταμος (*O. dictamnus*) όπου είναι το μοναδικό είδος σε ολόκληρο το γένος που παρουσιάζει διακλαδιζόμενες τρίχες στα φύλλα, αλλά και το *O. vulgare* που έχει στριγγώδεις τρίχες (σκληρές) στην κάτω πλευρά των νεύρων των φύλλων. Όμως, το σχήμα και κυρίως το μέγεθος των φύλλων θα πρέπει να χρησιμοποιούνται με προσοχή καθώς οι διαφορές μπορεί να μην είναι πάντα εμφανείς και αντικειμενικές, με αποτέλεσμα να είναι παραπλανητικές σε αντίθεση με το «τρίχωμα» βλαστών και φύλλων που είναι σταθεροί μορφολογικοί χαρακτήρες.

Εξετάζοντας την τοπολογία του δέντρου (Εικ. 22), αρχικά όλα τα είδη υποστηρίζονται ως μονοφυλετικά, με υψηλές τιμές στατιστικής υποστήριξης στα ενδημικά είδη, ακόμα και το ενδημικό είδος Κρήτης *O. dictamnus*. Όπως και στα αποτελέσματα των πυρηνικών γενετικών τόπων, παρατηρείται η συγγενική σχέση των ειδών *O. microphyllum* και *O. onites*, αντίστοιχα (Εικ. 22). Τα δύο είδη έχουν κοινά τέσσερα χαρακτηριστικά: (1) παχιά υφή φύλλων (thick leaf texture), (2) μονόχειλο κάλυκα με ακέραιο χείλος, (3) πράσινα, μικρά βράκτια και κάλυκες, και (4) μη-σακοειδής στεφάνη. Παρόλο που άλλα είδη μπορεί να μοιράζονται μεμονωμένα χαρακτηριστικά με ένα από τα δύο είδη, ο συνδυασμός των τεσσάρων χαρακτήρων είναι μοναδικός για τη σύνδεση τους ως αδελφά taxa. Συνεχίζοντας, τα είδη *O. dictamnus*, *O. calcaratum* και *O. symes* από την sect. *Amaracus*, και *O. vetteri*, *O. scabrum* από την sec. *Anatolicon* σχηματίζουν έναν κλάδο, όμως με οριακή υποστήριξη (bs=60). Η ανάλυση των Ελληνικών ειδών έδειξε ότι το ροζ χρώμα στεφάνης είναι κοινό και στα πέντε είδη, όπως και ο ελαφρά τριχωτός λαιμός του κάλυκα (pilose), εκτός του είδους *O. symes* που έχει λείο λαιμό. Ανάμεσα στις δυο sections παρατηρούνται και άλλες ομοιότητες, όμως δεν εντοπίζονται και στα πέντε είδη. Χαρακτηριστικό παράδειγμα είναι το καρδιόσχημο φύλλο, κοινό χαρακτηριστικό ανάμεσα στα *O. symes*, *O. vetteri* και *O. scabrum*, αλλά όχι στα *O. dictamnus* και *O. calcaratum*.

Σε επίπεδο ομαδοποίησης ειδών υπό μια section (Ietswaart 1980a), η μόνη σχέση που αντικατοπτρίζει την ισχύουσα ταξινομική, είναι η ομαδοποίηση των ενδημικών *O. dictamnus*, *O. calcaratum* και *O. symes* από την Κρήτη, το Νότιο Αιγαίο και τη Σύμη,

αντίστοιχα. Αν και τα είδη αυτά ανήκουν όλα στην ίδια section *Amaracus*, η ομαδοποίηση αυτή θα πρέπει να ληφθεί με προσοχή, καθώς η στατιστική υποστήριξη για τον κλάδο είναι πρακτικά ανύπαρκτη. Μορφολογικώς, τα τρία είδη μοιράζονται τέσσερα χαρακτηριστικά: (1) μονόχειλο κάλυκα, (2) απουσία κάτω χείλους κάλυκα, (3) ροζ χρώμα στεφάνης και (4) σχήμα οδόντων κάλυκα (χωρίς οδόντες στο *O. symes* και ελαφρώς οδοντωτός για τα άλλα δυο είδη). Ο συνδυασμός των χαρακτήρων αυτών είναι μοναδικός για τη σύνδεση των τριών αυτών ειδών. Τα είδη *O. scabrum* και *O. vetteri* της section *Anatolicon*, δεν είναι δυνατόν να ομαδοποιηθούν μαζί σε έναν κλάδο και έτσι εντοπίζονται στον ευρύτερο κλάδο που περιλαμβάνει τα είδη της section *Amaracus*. Καθώς το σύνολο ειδών της πρώτης ομάδας αποτελούνταν μόνο από Ελληνικά είδη, τα υπόλοιπα είδη (*O. onites*, *O. microphyllum* και *O. vulgare*) που ανήκουν σε διαφορετικές sections το κάθε ένα, τοποθετούνται μόνα τους, αφού τα υπόλοιπα μέλη των sections εξαπλώνονται εκτός Ελλάδας.

Ωστόσο, θα πρέπει να τονιστεί ότι η χρήση των προαναφερθέντων χαρακτήρων σε συνδυασμό ή μεμονωμένα για την αναγνώριση ειδών και sections είναι πληροφοριακή για τα Ελληνικά είδη και η οποιαδήποτε προσθήκη ειδών εκτός Ελλάδας, μπορεί να επηρεάσει τη βαρύτητα των χαρακτήρων.

#### 4.2.1 Πυρηνικοί γενετικοί τόποι Ελληνικών και εκτός Ελλάδας ειδών

Οι συγκεκριμένες αναλύσεις έγιναν μετά την προσθήκη ειδών που εξαπλώνονται εκτός Ελλάδας (Εικ. 19) και σύμφωνα με τα γενετικά αποτελέσματα που προέκυψαν, τα Ελληνικά taxa εμφανίζονται στην πλειοψηφία τους ως διακριτά, μονοφυλετικά είδη, ενώ στο επίπεδο των δια-ειδικών σχέσεων παρατηρείται μερική επίλυση. Η διάκριση των sections σε τρεις ομάδες σύμφωνα με τον Ietswaart (1980a), δεν υποστηρίζεται, όπως δεν υποστηρίζονται και οι ίδιες οι sections αφού υπάρχει πλήρης μίξη στο επίπεδο των ειδών.

Αναλυτικά, τα περισσότερα είδη εμφανίζονται ως μονοφυλετικά με υψηλές στατιστικές υποστηρίξεις, με εξαίρεση τα είδη *O. dictamnus*, *O. majorana* και *O. syriacum*. Τα (στένο-)ενδημικά είδη που συμπεριλήφθηκαν στην ανάλυση, *O. vetteri*, *O. scabrum*, *O. symes*, *O. microphyllum*, και *O. calcaratium*, εμφανίζονται ως διακριτά, μονοφυλετικά είδη στο δέντρο με υψηλές έως απόλυτες στατιστικές υποστηρίξεις. Τα άτομα του ενδημικού είδους *O. dictamnus* δεν δημιουργούν έναν μονοφυλετικό κλάδο, καθώς υπάρχουν άτομα από τα είδη *O. majorana* και *O. syriacum* που εντοπίζονται

εντός του κλάδου του *O. dictamnus* δημιουργώντας μια προβληματική ομάδα. Σημαντικό αποτέλεσμα που παρατηρείται στις γενετικές αλλά και μορφολογικές αναλύσεις, είναι η διάκριση του Κρητικού πληθυσμού του *O. calcaratum* από τους αντίστοιχους της Αμοργού και της Χάλκης. Οι σχέσεις μεταξύ των ειδών επιλύονται μερικώς, με το είδος *O. onites* (sect. *Majorana*) να εμφανίζεται ως αδελφό taxon με το ενδημικό Κρήτης *O. microphyllum* (sect. *Chilocalyx*) (pp=0,98), όπως και στην ανάλυση των Ελληνικών ειδών, αλλά και την ανάλυση της μορφολογικής φυλογένεσης. Δεύτερη παρατηρούμενη σχέση είναι μεταξύ του ενδημικού είδους νοτίου Αιγαίου *O. calcaratum* (sect. *Amaracus*) με το ενδημικό είδος Τουρκίας *O. saccatum* (sect. *Amaracus*) και με το εξαπλωμένο σε Τουρκία και Ελλάδα (Σάμο-Χίο) είδος *O. sipyleum* (sect. *Anatolicon*) με απόλυτη στατιστική υποστήριξη. Επιπλέον, ενδιαφέρουσα είναι η σχέση που παρατηρείται μεταξύ του Ευρασιατικού *O. vulgare* με το στενοενδημικό *O. symes* από την Σύμη (Δωδεκάνησα), όπως και στην ανάλυση των Ελληνικών taxa, όμως εδώ, η στατιστική υποστήριξη είναι αρκετά χαμηλή (pp=0,73). Η παρεκκλίνουσα και απροσδόκητη φυλογενετική θέση του στενοενδημικού *O. vetteri* από την Κάρπαθο, τοποθετούμενου εκτός του κυρίως κλάδου που περιέχει την πλειονότητα των ειδών που χρησιμοποιήθηκαν για τις αναλύσεις της παρούσας διατριβής (Εικ. 19), ίσως επιβεβαιώνει τις μορφολογικές παρατηρήσεις του Ietswaart (1980a), ότι το συγκεκριμένο είδος πλησιάζει μορφολογικώς περισσότερο στο γένος *Thymus* παρά στο γένος *Origanum*. Συγκεκριμένα, ο Ietswaart κάνει την υπόθεση ότι το section *Anatolicon* προήλθε από αλληπάλληλους υβριδισμούς μεγάλων χρονικών περιόδων μεταξύ εκπροσώπων των sections *Origanum*, *Amaracus* και του γένους *Thymus*. Την υπόθεση αυτή υποστηρίζουν ως ένα βαθμό και οι Τατσιοϋλι *et al.* (2018), οι οποίοι λόγω υψηλής γονιδιακής ροής που διαπιστώθηκε μεταξύ των section *Anatolicon* και *Amaracus*, υποθέτουν ότι αντικατοπτρίζει την διαφορετική και ποικιλόμορφη προέλευση αυτής της ομάδας ειδών (*Anatolicon*). Έτσι, σύμφωνα με τα παραπάνω, το *O. vetteri* μέσω περισσότερης έρευνας και προσθήκης ειδών από συγγενικά γένη, θα μπορούσε ίσως να δείξει την ύπαρξη ενός συνδετικού κρίκου μεταξύ των προαναφερθέντων sections και των εκπροσώπων του γένους *Thymus*. Αρκετά ενδιαφέρουσα είναι η προβληματική φυλογενετική θέση των ειδών *O. majorana* και *O. syriacum* από την section *Majorana*, τα οποία τοποθετούνται σε τρία διαφορετικά σημεία στο δέντρο της συνδυασμένης ανάλυσης των πυρηνικών τόπων, υποδηλώνοντας ίσως ότι και τα δυο είδη είναι

παραφυλετικά. Η περιέργη τοποθέτηση των ειδών αυτών καταδεικνύει τα προβλήματα στην ταξινομική, καθώς αρκετές φορές έχει παρατηρηθεί από ερευνητές ότι ο διαχωρισμός των δυο αυτών ειδών, αλλά και γενικότερα όλων των ειδών που ανήκουν στην sec. *Majorana* (εκτός του είδους *O. onites*), είναι αρκετά δύσκολος με θολά όρια στους μορφολογικούς χαρακτήρες. Μέσω μορφολογικών παρατηρήσεων, ο Ietswaart είχε υποθέσει ότι το είδος *O. majorana* ίσως προήλθε από το είδος *O. syriacum*, κάτι που φαίνεται στις μελέτες των ειδών της sect. *Majorana* από τους [Lukas et al. \(2010, 2013b\)](#), εργασία στην οποία βρέθηκε ότι τα είδη *O. onites* και *O. syriacum* είναι τα παλαιότερα της sect. *Majorana*, με το είδος *O. majorana* να προέρχεται απευθείας από το είδος *O. syriacum*. Στην τελευταία εργασία, διαπιστώθηκε επίσης, η υβριδογενής προέλευση του είδους *O. dubium* από τα είδη *O. onites*, *O. syriacum* και ενός τρίτου, άγνωστου είδους *Origanum*. Επίσης οι [Lukas et al. \(2013b\)](#) αναφέρουν ότι κάποιες αλληλουχίες από την GenBank για το είδος *O. majorana* ίσως περιέχουν το όμοιο μορφολογικά είδος *O. dubium*, το οποίο είχε καταταχθεί ως συνώνυμο του *O. majorana* (Ietswaart 1980a). Υπό αυτό το πρίσμα, το είδος *O. majorana* s.l. εμπεριέχει δυο γενετικά, μάλλον ξεχωριστά, taxa: άτομα του *O. majorana* s.s. από την Κύπρο και άτομα του *O. dubium* από Κύπρο και Τουρκία ([Lukas et al. 2010, 2013b](#), [Taşcıoğlu et al. 2018](#)).

Οι γενετικές αποστάσεις που παράχθηκαν από το σύνολο των πυρηνικών τόπων (Πίν. 7) εμφανίζονται χαμηλές, με την υψηλότερη να είναι 4,0% μεταξύ του είδους *O. syriacum* με τα *O. microphyllum*, *O. sipyleum* και *O. scabrum*, καθώς και μεταξύ των ειδών *O. microphyllum* με *O. symes*. Η χαμηλότερη τιμή παρατηρείται μεταξύ των *O. saccatum* και *O. sipyleum* με μόλις 0,7%, γεγονός που αντικατοπτρίζεται και στο παραχθέν φυλογενετικό δέντρο, αφού τα δυο είδη τοποθετούνται ως αδελφά taxa με απόλυτη στατιστική υποστήριξη. Οι γενικότερα χαμηλές γενετικές αποστάσεις και στα δύο σύνολα δεδομένων (πυρηνικών και χλωροπλαστικών), είναι αναμενόμενες καθώς έχουν παρατηρηθεί αντίστοιχες χαμηλές τιμές και σε άλλα γένη της οικογένειας Lamiaceae ([Kaufmann & Wink 1994](#), [Yüzbaşıoğlu & Dadandı 2008](#), [Curto et al. 2017](#), [Fabriki-Ourang & Yousefi-Azarkhanian 2018](#)). Οι τιμές αυτές αντικατοπτρίζουν τις πολύ στενές γενετικές σχέσεις που έχουν όλα τα είδη του γένους μεταξύ τους, καθώς εκτός των χαμηλών γενετικών αποστάσεων έχει επίσης επισημανθεί σε άλλες μελέτες η γονιδιακή ροή και η χαμηλή γενετική ποικιλότητα, ενώ παράλληλα έχουν καταγραφεί φαινόμενα φυσικού υβριδισμού ([Jedrzejczyk 2018](#), [Dirmenci et al. 2018a,b, 2019](#),

Ταζιοϋ *et al.* 2018). Ωστόσο, δεν μπορεί να σχολιαστεί ποιο όριο γενετικής απόστασης θα μπορούσε να διακρίνει τα είδη μεταξύ τους, καθώς τα μέχρι τώρα δεδομένα δεν μπορούν να υποστηρίξουν μια τέτοια απόφαση.

Τέλος, οι sections αλλά και η ομαδοποίηση αυτών σε τρεις μεγάλες ομάδες (Ietswaart, 1980a) δεν υποστηρίζονται και δεν αντικατοπτρίζουν τις εξελικτικές σχέσεις των ειδών (Εικ.19). Στο επίπεδο των sections καμία δεν περιέχει όλα τα είδη που της αντιστοιχούν, ενώ η ομαδοποίηση σε τρεις ομάδες επίσης δεν υποστηρίζεται καθώς υπάρχει πλήρης μίξη. Η στενή σχέση μεταξύ των sections *Chilocalyx* και *Majorana* μπορεί να ιδωθεί μόνο ως ένδειξη (*O. microphyllum* και *O. onites* αντίστοιχα), καθώς τα υπόλοιπα είδη της section *Majorana* εντοπίζονται σε διαφορετικά σημεία στο δέντρο είτε μεμονωμένα είτε σχετιζόμενα με είδη άλλων sections. Το ίδιο συμπέρασμα προκύπτει και από τη σχέση μεταξύ των sections *Amaracus* και *Anatolicon*, όπου μόνο τα είδη *O. calcaratum*, *O. saccatum* και *O. sipyleum* αντίστοιχα εμφανίζονται ως αδελφά taxa, ενώ όλοι οι υπόλοιποι αντιπρόσωποι των εν λόγω sections εντοπίζονται αλλού.

Σύμφωνα με όλα τα παραπάνω, αναδεικνύεται η περίπλοκη εξελικτική πορεία των ειδών, η αυξημένη ικανότητα υβριδισμών και η ανάγκη για περαιτέρω διερεύνηση σε γενετικό αλλά και μορφολογικό επίπεδο, καθώς υπάρχουν προβλήματα στην αναγνώριση και περιγραφή ορισμένων taxa. Όπως και στις αναλύσεις της πρώτης ομάδας, έτσι και εδώ, μόνο το ενδημικό Κρήτης *O. dictamnus* δεν εμφανίζεται ως μονοφυλετικό είδος, ενώ εντός του κλάδου τοποθετούνται ορισμένα άτομα των ειδών *O. majorana* και *O. syriacum* χωρίς σαφή σχέση μεταξύ τους, κάτι που χρήζει περαιτέρω διερεύνησης (π.χ. πληθυσμιακές μεθόδους, νέας γενιάς αλληλούχιση).

#### 4.2.2 Φυλογενετικές σχέσεις με βάση τα πέντε χλωροπλαστικά γονίδια

Όπως έχει ήδη σχολιαστεί στην υποκατηγορία «4.1.2 Χλωροπλαστικοί γενετικοί τόποι πρώτης ομάδας» η διαφοροποίηση μεταξύ των αλληλουχιών στα πέντε χλωροπλαστικά γονίδια είναι σχεδόν μηδενική, με αποτέλεσμα το παραγόμενο δέντρο να εμφανίζεται σε μορφή «χτένας» χωρίς κάποιο διαχωρισμό ειδών (Εικ. 20). Με άλλα λόγια, οι παραπάνω χλωροπλαστικοί τόποι είναι μη-πληροφοριακοί, ανεξαρτήτως του συνδυασμού δεδομένων και γονιδίων που χρησιμοποιούνται κάθε φορά.



#### 4.2.3 Συνδυασμός γενετικών αναλύσεων (πυρηνικοί και χλωροπλαστικοί γενετικοί τόποι)

Η εικόνα του φυλογενετικού δέντρου από τον συνδυασμό πυρηνικών και χλωροπλαστικών δεδομένων είναι συγκεχυμένη, όπως ακριβώς και στον συνδυασμό δεδομένων της ανάλυσης των Ελληνικών ειδών (Παράρτημα II, Εικ. S4). Έτσι, οι μόνες σχέσεις που εντοπίζονται στο συνδυασμένο φυλογενετικό δέντρο είναι μεταξύ των *O. onites* και *O. microphyllum*, όπου παραμένουν αδελφά taxa. Η δεύτερη σχέση είναι μεταξύ του ενδημικού *O. calcaratum* με τα Τουρκικά *O. saccatum* και *O. sipyllum*, των οποίων η στατιστική υποστήριξη στη συγκεκριμένη σχέση παραμένει στο απόλυτο. Η υπόλοιπη εικόνα του δέντρου είναι περισσότερο κοντά σε αυτή του χλωροπλαστικού, δηλαδή καμία ομαδοποίηση ειδών (σε μορφή «χτένας»).

#### 4.2.4 Μορφολογική φυλογένεση

Μετά την προσθήκη ειδών εκτός Ελλάδας (Εικ. 23), τα είδη παραμένουν μονοφυλετικά, με καλές υποστηρίξεις, όμως δεν υπάρχει καμία επίλυση των διαειδικών σχέσεων, αφού οι στατιστικές υποστηρίξεις είναι κάτω του  $pp=0,60$ . Σημαντικό αποτέλεσμα το οποίο παραμένει και εμφανίζεται σε όλες τις γενετικές και μορφολογικές αναλύσεις, είναι ο διάκριση του κρητικού πληθυσμού του είδους *O. calcaratum* από τους πληθυσμούς της Αμοργού και της Χάλκης. Οι sections και η ομαδοποίηση αυτών σε τρεις μεγάλες ομάδες παρουσιάζουν μια πλήρη μίξη οι οποίες δεν υποστηρίζουν τις εξελικτικές σχέσεις των ειδών. Η σχέση μεταξύ των ειδών *O. microphyllum* και *O. onites* συνεχίζει να φαίνεται και στην παρούσα ανάλυση, όμως με αρκετά χαμηλή στατιστική υποστήριξη.

Σχετικά με τους μορφολογικούς χαρακτήρες, πρέπει να αναφερθεί ότι οι περισσότεροι χάνουν την «μοναδικότητα» της αναγνώρισης ως διακριτοί χαρακτήρες όπως είχε διαπιστωθεί στην πρώτη ανάλυση μόνο των ελληνικών ειδών. Παρόλα αυτά, το «τρίχωμα» των φύλλων παραμένει ένας αρκετά σημαντικός χαρακτήρας καθώς είναι ο μόνος που μπορεί να διακρίνει τέσσερα από τα 17 είδη της παρούσας ανάλυσης. Ωστόσο, ο συνδυασμός χαρακτήρων που σχετίζονται με τον κάλυκα και τη στεφάνη, παραμένει σημαντικός για την γρήγορη ομαδοποίηση ειδών. Πιο συγκεκριμένα, όταν συνδυάζεται η απουσία ή όχι του κάτω χείλους στον κάλυκα και κατά συνέπεια το σχήμα κάλυκα (μονό- ή δί- χείλος), το σχήμα οδόντων του κάλυκα και το χρώμα της στεφάνης, επιτρέπουν την ομαδοποίηση ειδών υπό μία section. Μέσω της ανάλυσης,

αναδείχθηκε ότι τα είδη *O. minutiflorum* και *O. bilgeri* (sec. *Chilocalyx*) τα οποία είναι ενδημικά είδη της Αττάλειας στη Τουρκία, παρουσιάζουν αρκετούς κοινούς χαρακτήρες, όχι όμως και με το ενδημικό Κρήτης *O. microphyllum*, το οποίο σύμφωνα με τον Ietswaart ανήκει στην ίδια section.

Συνοψίζοντας τα αποτελέσματα από την μορφολογική φυλογένεση και των δυο προσεγγίσεων (Ελληνικά και εκτός Ελλάδας είδη), οι άλυτες σχέσεις των ειδών, η απουσία υποστήριξης των sections αλλά και τα γνωστά φαινόμενα ομοπλοειδούς υβριδισμού εντός του γένους, φαίνεται να συμφωνούν με παλαιότερες μελέτες. Σε αυτές, τονίζεται η συχνή ταξινομική δυσκολία που εμφανίζει το γένος *Origanum* και τα ασαφή πολλές φορές όρια μεταξύ ειδών και sections (Ietswaart 1980a, Carlström 1984, Kokkini & Vokou 1993, Lukas *et al.* 2013, Dirmenci *et al.* 2018a, 2018b, 2019, Taşcioğlu *et al.* 2018, Arabaci *et al.* 2020, Martin *et al.* 2020). Ορισμένα είδη παρουσιάζουν μεγάλη μορφολογική διακύμανση και επικάλυψη χαρακτήρων, τόσο ώστε πολλές φορές τα όρια των ειδών να είναι αρκετά συγκεχυμένα και δυσδιάκριτα. Τέτοια μορφολογικά προβληματικά είδη είναι τα *O. majorana*, *O. syriacum* και *O. dubium*, για τα οποία όπως φάνηκε στις γενετικές αναλύσεις αλλά και σε παλαιότερες μελέτες, υπάρχει σύγχυση σχετικά με την αναγνώριση αρκετών ατόμων των εν λόγω ειδών. Επίσης, ενδεχομένως προβληματικά να είναι και τα υποείδη του είδους *O. vulgare*, καθώς η εξάπλωσή τριών από τα έξι υποείδη αλληλεπικαλύπτεται και οι μορφολογικές διαφορές δεν είναι πάντα ευδιάκριτες.

Στο μέλλον, θα πρέπει αρχικά να μελετηθούν όλα τα είδη του γένους *Origanum* και πιο συγκεκριμένα να μελετηθούν αρκετά δείγματα από κάθε είδος καλύπτοντας το εύρος εξάπλωσης και ποικιλομορφίας τους, έτσι ώστε οι αναλύσεις να μπορέσουν να αναδείξουν ποιοι χαρακτήρες και ποιοι συνδυασμοί είναι περισσότερο πληροφοριακοί και συμβάλλουν στην ικανότητα διάκρισης ειδών και ομάδων τους.

### 4.3 Φυλογεωγραφική προσέγγιση του γένους *Origanum*

Το γένος *Origanum* θεωρείται ότι προέρχεται από την Ανατολία με σημαντικότερο κέντρο διαφοροποίησης την Τουρκία (24 taxa με τα 14 να είναι ενδημικά και 13 υβρίδια), ακολουθούμενη από την Ελλάδα (12 taxa με επτά να είναι ενδημικά και 3 υβρίδια). Αρκετά σαφή υπόθεση για την ειδογένεση του γένους έκανε ο Ietswaart (1980) βασιζόμενος σε μορφολογικές και οικολογικές παρατηρήσεις όχι μόνο ειδών του γένους, αλλά και ειδών από συγγενικά γένη (*Thymus*, *Thymbra*,

*Micromeria, Satureja*). Στην υπόθεσή του, συζητάει μορφολογικές ομοιότητες μεταξύ των γενών, όπου ορισμένα είδη παρουσιάζουν ενδιάμεσα χαρακτηριστικά από δύο διαφορετικά γένη. Έτσι, θεωρεί ότι κυρίαρχο ρόλο για την ειδογένεση του γένους παίζει ο υβριδισμός, ο οποίος ευνοήθηκε από την αλλαγή του κλίματος κατά τα τέλη Πλειόκαινου-αρχές Πλειστόκαινου, μια περίοδο όπου το Μεσογειακού τύπου κλίμα έκανε την εμφάνισή του. Οι συνθήκες έγιναν τότε πιο ξηρικές, οπότε τα είδη του γένους αναγκάστηκαν πιθανότατα να μετατοπίσουν την εξάπλωσή τους προς μεγαλύτερα υψόμετρα, όπου αναπόφευκτα ήρθαν σε επαφή με άλλα είδη και γένη, και έτσι οι ευκαιρίες για υβριδισμό αυξήθηκαν. Επιπλέον, ο Ietswaart παραθέτει παραδείγματα τέτοιων περιπτώσεων, από είδη *Origanum* με περίεργους μορφολογικούς συνδυασμούς που δεν εντοπίζονται σε άλλα είδη, παρά μόνο σε άλλα γένη (π.χ. το *O. vetteri* μοιάζει αρκετά σε κάποιους χαρακτήρες με το γένος *Thymus*), όπως επίσης και παραδείγματα ειδών που υβριδίζουν, ενώ ανήκουν σε διαφορετικές sections. Βάσει αυτής της υπόθεσης, θεωρεί ότι τα είδη που ανήκουν στις sections *Amaracus*, *Origanum* και *Majorana* είναι τα παλαιότερα του γένους και προέρχονται από παλαιούς υβριδισμούς με είδη από την ομοιογένεια (tribe) *Saturejeae*. Τέλος, πρέπει να αναφερθεί ότι δεν υπάρχουν μηχανισμοί παρεμπόδισης της σταυρογονιμοποίησης μεταξύ διαφορετικών ειδών, καθώς και το γεγονός ότι σχεδόν όλα τα είδη του γένους παρουσιάζουν ίδιο χρωμοσωμικό αριθμό  $2n=30$  (Ietswaart 1980a, Kitiki *et al.* 1997, Yildiz & Gücel 2006, Dirmenci *et al.* 2018a, 2018b, 2019, Arabaci *et al.* 2020, Martin *et al.* 2020).

Σύμφωνα με τις αναλύσεις χρονολόγησης στην παρούσα διατριβή (Εικ. 21), το γένος φαίνεται να διαφοροποιήθηκε από τα συγγενικά του γένη στα 4,5 εκατομμύρια χρόνια πριν, δηλαδή μέσα Πλειόκαινου, με τα περισσότερα είδη να διαφοροποιούνται από τα τέλη Πλειόκαινου μέχρι αρχές Πλειστόκαινου (2,0-1,6 εκατομμύρια χρόνια). Η περιοχή της Ελλάδας και κυρίως το Αιγαίο είχαν πολύ έντονες παλαιογεωγραφικές αλλαγές, οι οποίες επηρέασαν πλήθος οργανισμών, όχι μόνο στην εξάπλωσή τους αλλά και στην διαφοροποίησή τους. Η διαφοροποίηση των ειδών *Origanum*, τουλάχιστον εκείνων που εντοπίζονται στη περιοχή του Αιγαίου, φαίνεται να είναι αποτέλεσμα των αλληπάλληλων ευστατικών αλλαγών που συνέβησαν κατά το Πλειστόκαινο, αλλά και διασποράς. Στον Αιγαϊκό χώρο, οι μεγαλύτερες και σημαντικότερες γεωλογικές αλλαγές πραγματοποιήθηκαν αρκετά νωρίτερα από τη διαφοροποίηση του γένους, με τελευταίο ιστορικό γεγονός την πλήρη απομόνωση της Κρήτης ως νησί, στα 5-5,5 εκατομμύρια χρόνια πριν (τέλος Μειόκαινου-αρχές Πλειόκαινου) κατά την Κρίση Αλατότητας του Μεσσήνιου. Ουσιαστικά, για τις μετέπειτα αλλαγές ευθύνονται

κυρίως οι μεγάλες εναλλαγές παγετωδών και μεσοπαγετωδών περιόδων, όπου με το λιώσιμο των πάγων η στάθμη της θάλασσας αυξομειώνεται και δίνει ευκαιρίες για περαιτέρω απομόνωση ειδών ή και σύνδεση αυτών. Πολύ σημαντικό ρόλο παίζει επίσης η εγκατάσταση του Μεσογειακού κλίματος στην ευρύτερη περιοχή, όπου ανάγκασε τα είδη του γένους να διαφοροποιηθούν και να προσαρμοστούν στα διαφορετικά μέρη και κλίματα.

Αναφορικά με την τοπολογία του δέντρου από την ανάλυση BEAST σε σχέση με το δέντρο από τα πυρηνικά γονίδια (Εικ. 21 και Εικ. 17, αντίστοιχα), παρατηρούνται ομοιότητες αλλά και κάποιες διαφορές. Οι σχέσεις των *O. onites* με το *O. microphyllum* παραμένει ίδια και στα δύο δέντρα με χρονική διαφοροποίηση των ειδών από τα υπόλοιπα στα 3,28 εκατομμύρια χρόνια πριν. Η σχέση του ενδημικού *O. dictamnus* με κάποια άτομα *O. majorana* και του είδους *O. syriacum* παραμένει επίσης ίδια, με χρόνο διαφοροποίησης μεταξύ των ειδών στα 3,5 εκατομμύρια χρόνια. Αξίζει να σημειωθεί ότι και στην ανάλυση χρονολόγησης τα άτομα του *O. dictamnus* απέτυχαν να τοποθετηθούν όλα σε έναν κλάδο. Πολύ σημαντικό εύρημα φαίνεται να είναι η διαφοροποίηση των ατόμων από το φαράγγι Αγίας Ειρήνης με απόλυτη στατιστική υποστήριξη από τους υπόλοιπους πληθυσμούς του είδους στα 1,38 εκατομμύρια χρόνια πριν. Άλλη τοπολογική ομοιότητα με το πυρηνικό δέντρο είναι η σχέση μεταξύ των *O. calcaratum* με τα *O. sipyleum* και *O. saccatum*, με χρόνο απόκλισης στα 2,5 εκατομμύρια χρόνια, ενώ εντός του *O. calcaratum* παρατηρείται ο ίδιος διαχωρισμός του κρητικού πληθυσμού από τους υπόλοιπους, με χρόνο διαφοροποίησης στα 1,93 εκατομμύρια χρόνια πριν, κάτι που ενισχύει ακόμα περισσότερο το συμπέρασμα ότι ο πληθυσμός της Κρήτης διαφέρει από τους αντίστοιχους της Αμοργού και Χάλκης. Το είδος εξαπλώνεται σε τρεις διαφορετικές φυτογεωγραφικές περιοχές: Κυκλάδες (Κικ), νησιά Ανατολικού Αιγαίου (ΕΑε) και Κρήτη (ΚΚ), και μέχρι πρότινος, θεωρούνταν ως ένα μάλλον υπολειμματικό είδος παλαιότερης, ευρύτερης εξάπλωσης και ως ένα από τα «αρχαιότερα» είδη του γένους, θεωρία που δεν υποστηρίζεται με την παρούσα ανάλυση. Η «παλαιότητα» του είδους βασίζεται στην υπόθεση ειδογένεσης του Ietswaart (1980), θεωρώντας ότι τα είδη των sections *Amaracus* (όπου εντάσσεται και το *O. calcaratum*), *Majorana* και *Origanum* είναι τα πιο παλιά όπου μέσω «άγνωστων μηχανισμών» προήλθαν από γένη της ομοιογένειας *Saturejeae*.

Οι διαφορές των δυο αναλύσεων (χρονολόγησης και φυλογένεσης) τοπολογικά, εντοπίζονται στην τοποθέτηση του κλάδου των *O. calcaratum*-*O. saccatum*-*O. sipyleum*. Τα είδη αυτά σχηματίζουν μια καλά υποστηριζόμενη ομάδα στην

φυλογενετική ανάλυση πιο συγγενική με το *O. vulgare* με χρόνο διαφοροποίησης όλων αυτών στα 3,2 εκατομμύρια χρόνια (Εικ. 21), ενώ στο φυλογενετικό δέντρο των πυρηνικών γονιδίων, η ομάδα των τριών ειδών τοποθετείται μόνη της χωρίς άλλη εμφανή σχέση. Επιπλέον, το ενδημικό είδος *O. symes* τοποθετείται εντός του κλάδου του *O. vulgare* ως παραφυλετικό, ενώ τα πυρηνικά αποτελέσματα των τριών τόπων το τοποθετούν ως αδελφό taxon του πρώτου με αρκετά χαμηλή, βέβαια, υποστήριξη (pp=0,73). Κάποια άτομα *O. majorana* ομαδοποιούνται με τα ενδημικά *O. vetteri* και *O. scabrum* με χρόνο διαφοροποίησης τα 2,7 εκατομμύρια χρόνια πριν, ενώ τα δύο ενδημικά διαφοροποιούνται μεταξύ τους στα 2,2 εκατομμύρια χρόνια. Σχετικά με τα τελευταία είδη, οι σχέσεις τους δεν επιλύονται στο φυλογενετικό δέντρο, ενώ μάλιστα το *O. vetteri* τοποθετείται εντελώς έξω από τον γενικό κλάδο που περιλαμβάνει όλα τα είδη *Origanum* (Εικ. 19). Τέλος, όπως και στις αναλύσεις των πυρηνικών γονιδίων, έτσι και εδώ, παρατηρείται η περίεργη τοποθέτηση των ειδών *O. majorana* και *O. syriacum*. Το είδος *O. majorana* εμφανίζεται σε δύο διαφορετικά σημεία του δέντρου: (1) μαζί με το είδος *O. dictamnus*, όπου τα άτομα του *O. syriacum* δεν διαχωρίζονται από τα άτομα του *O. majorana*, και (2) τέσσερα άτομα τοποθετημένα μαζί με τα είδη *O. vetteri* και *O. scabrum*.

Συμπερασματικά, το γένος *Origanum* είναι ένα Πλειο-Πλειστοκαινικό γένος, με σχετικά πρόσφατους δια-ειδικούς χρόνους διαφοροποίησης, που φαίνεται να φτάνουν έως και τα 300.000 χρόνια πριν (εντός ειδών). Η μόνη μελέτη που θα μπορούσε να συγκριθεί ο αρχικός χρόνος διαφοροποίησης για το *Origanum*, είναι αυτή των [Drew & Sytsma \(2012\)](#), όπου εμφανίζεται να διαφοροποιείται παλαιότερα, γύρω στα 8 εκατομμύρια χρόνια πριν. Βέβαια, θα πρέπει να επισημανθεί ότι στην μελέτη χρησιμοποιήθηκε μόνο μια αλληλουχία ενός ατόμου *O. vulgare*. Τέτοιου είδους αναλύσεις, είναι αρκετά ευαίσθητες και μπορεί να δώσουν μεγάλες αποκλίσεις ανάλογα το σύνολο δεδομένων που χρησιμοποιείται. Αν στα δεδομένα υπάρχει μικρός αριθμός ειδών χωρίς καλή αντιπροσώπευση, υπάρχει μεγάλη πιθανότητα οι χρόνοι διαφοροποίησης να μην ανταποκρίνονται στην πραγματικότητα ή έστω να έχουν κάποιο βιολογικό νόημα. Για τον λόγο αυτό, αν τα δεδομένα δεν είναι όσο το δυνατόν πληρέστερα σε αριθμό ειδών και κάλυψη εξάπλωσης των ειδών, τα αποτελέσματα θα πρέπει να αντιμετωπίζονται με προσοχή και μόνο ως μία ένδειξη του εξελικτικού χρόνου διαφοροποίησης των οργανισμών.

Ωστόσο, για ενίσχυση των αποτελεσμάτων και συμπερασμάτων σχετικά με τους χρόνους διαφοροποίησης του γένους, οι μελλοντικές έρευνες θα πρέπει να στοχεύουν

στην αλληλούχιση όσο περισσότερων ειδών από όλη την περιοχή εξάπλωσης του γένους είτε με πληροφοριακούς γενετικούς δείκτες (όχι μόνο με *ITS1-ITS2*) είτε με τη χρήση διαφορετικών μεθόδων, όπως αλληλούχιση νέας γενιάς ώστε να εξαχθεί όσο το δυνατόν ακριβέστερο σενάριο χρόνων απόκλισης.

## **ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΠΕΜΠΤΟ**

---

### **ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ**

Η παρούσα διατριβή αποτελεί μια πρώτη προσπάθεια διερεύνησης των φυλογενετικών σχέσεων των ειδών του γένους *Origanum* στον Ελληνικό χώρο. Αν και απέχει από την πλήρη αντιπροσώπευση όλων των taxa που εντοπίζονται στην Ελλάδα, αποτελεί την πιο πλήρη φυλογενετική μελέτη, όσον αφορά τον αριθμό γενετικών τόπων που χρησιμοποιήθηκαν (τρία πυρηνικά και πέντε χλωροπλαστικά γονίδια) και τον αριθμό ειδών (15 taxa συνολικά), καθώς εκτός των δειγματοληψιών που πραγματοποιήθηκαν εντός του Ελληνικού χώρου, συμπεριλήφθηκαν και αντιπρόσωποι ειδών από την Ανατολική Μεσόγειο (Τουρκία, Συρία, Κύπρο και Αίγυπτο). Επιπροσθέτως, πραγματοποιήθηκαν για πρώτη φορά αναλύσεις μορφολογικών χαρακτήρων και αναλύσεις χρονολόγησης.

- Επιβεβαίωση μονοφυλετικότητας της πλειονότητας των υπό μελέτη ειδών μέσω γενετικών και μορφολογικών αναλύσεων, εκτός του κρητικού ενδημικού *O. dictamnus*
- Μερική επίλυση δια-ειδικών σχέσεων, εκτός των ειδών *O. dictamnus* και *O. scabrum*
- Διαχωρισμός του κρητικού πληθυσμού του ενδημικού είδους νοτίου Αιγαίου *O. calcaratum* με υψηλές στατιστικές υποστηρίξεις σε όλες τις αναλύσεις (γενετικές και μορφολογικές)
- Απόρριψη των sections καθώς παρατηρείται πλήρης μίξη στα φυλογενετικά δέντρα και δεν αντικατοπτρίζουν τις εξελικτικές σχέσεις μεταξύ των ειδών.
- Οι μορφολογικοί χαρακτήρες «τρίχωμα βλαστού» (1), και «τρίχωμα φύλλων» είναι καλοί χαρακτήρες για την αναγνώριση των Ελληνικών ειδών. Σε αντίθεση, οι χαρακτήρες που σχετίζονται με τα βράκτια, τους κάλυκες και τη στεφάνη, όταν χρησιμοποιούνται μεμονομένα, δυσκολεύουν την αναγνώριση ειδών.
- Διαφοροποίηση γένους στα 4,5 εκ. χρόνια πριν, δηλαδή Αρχές Πλειόκαινου, με δια-ειδικούς χρόνους διαφοροποίησης που φτάνουν έως και τα 1,6 χρόνια πριν, δηλαδή έως τα μέσα Πλειστόκαινου.
- Η διαφοροποίηση των ειδών είναι πιθανότατα συνδυασμός παλαιοκλιματικών αλλαγών, διασποράς και υβριδισμού, με το τελευταίο να παίζει ίσως τον σημαντικότερο ρόλο στις διαδικασίες ειδογένεσης του γένους *Origanum*.



### Επισημάνσεις

- Τα ενδημικά είδη *O. symes* και *O. vetteri* αλληλουχήθηκαν και χρησιμοποιήθηκαν για πρώτη φορά.
- Το ενδημικό είδος Κρήτης *O. dictamnus* δεν υποστηρίζεται ως μονοφυλετικό με τις γενετικές αναλύσεις, παρά μόνο με την μορφολογική φυλογένεση. Παρόλα αυτά, μορφολογικώς, παραμένει μέσα στα όρια της «έννοιας των ειδών» κατά Ietswaart (1980). Αξίζει να ερευνηθεί περαιτέρω σε πληθυσμιακό επίπεδο, δεδομένου ότι τα άτομα από το φαράγγι Αγίας Ειρήνης στη Σούγια Χανίων, ομαδοποιούνται ξεχωριστά από όλα τα υπόλοιπα άτομα του νησιού, με εκτιμώμενο χρόνο διαφοροποίησης τα 2,5 εκ. χρόνια πριν.

Καθώς δεν υπήρξε ποτέ φυλογενετική μελέτη για το γένος *Origanum* σε αυτό το βαθμό, τα νέα δεδομένα συμβάλλουν στη γενικότερη γνώση σχετικά με τη φυλογένεσή του, δίνοντας μια πρώτη εικόνα για τις εξελικτικές σχέσεις και την ταξινομική του. Προκειμένου να αποσαφηνιστεί η εξελικτική ιστορία του γένους, οι μελλοντικές έρευνες θα πρέπει να στραφούν σε προηγμένες μεθοδολογίες για την ανάκτηση πολυάριθμων γενετικών τόπων (π.χ. χιλιάδες SNPs μέσω ddRADseq), σε συνδυασμό με φυλογεωγραφικές αναλύσεις και αναλύσεις μοντέλων κατανομής.

## BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΚΕΣ ΑΝΑΦΟΡΕΣ

- Abbott R, Albach D, Ansell S, Arntzen JW, Baird SJE, Bierne N, Boughman J, Brelsford A, Buerkle C.A., Buggs R., Dieckmann U., Eroukhmanoff F., Grill A., Cahan S.H., Hermansen J.S., Hewitt G., Hudson A.G., Jiggins C., Jones J., Keller B., Marczewski T., Mallet J., Martinez-Rodriguez P., Möst M., Mullen S., Nichols R., Nolte A.W., Parisod C., Pfennig K., Rice A.M., Ritchie M.G., Seifert B., Smadja C.M., Stelkens R., Szymura J.M., Väinölä R., Wlf J.B.W., Zinnerl D. (2013). Hybridization and speciation. *Journal of Evolutionary Biology* 26: 229–246. doi: 10.1111/j.1420-9101.2012.02599.x
- Aboukhalid, K., Machon, N., Lambourdière, J., Abdelkrim, J., Bakha, M., Douaik, A., Korbecka-Glinka, G., Gaboun, F., Tomi, F., Lamiri, A., Al Faiz, CH. (2017) Analysis of genetic diversity and population structure of the endangered *Origanum compactum* from Morocco, using SSR markers: implication for conservation. *Biological Conservation* 212: 172–182. doi.org/10.1016/j.biocon.2017.05.030
- Acosta, M.C., Premoli, A.C. (2010) Evidence of chloroplast capture in South American *Nothofagus* (subgenus *Nothofagus*, Nothofagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54: 235–242. doi.org/10.1016/j.ympev.2009.08.008
- Albach, D.C., Chase, M.W. (2004) Incongruence in Veroniceae (Plantaginaceae): evidence from two plastid and a nuclear ribosomal DNA regions. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32: 183–197. doi: 10.1016/j.ympev.2003.12.001.
- Albaladejo, R.G.; Aguilar, J.F.; Aparicio, A., Feliner, G.N. (2005) Contrasting nuclear-plastidial phylogenetic patterns in the recently diverged Iberian *Phlomis crinita* and *P. lychnitis* lineages (Lamiaceae). *Taxon* 54: 987-998. doi: 10.2225/vol111-issue4-fulltext-7
- Aliyiannis, N., Kalpoutzakis, E., Mitaku, S., Chinou, I.B. (2001) Composition and antimicrobial activity of the essential oil of two *Origanum* species. *Journal of Agriculture, Food and Chemistry* 40: 4168–4170.
- Alvarez, I., Wendel, J.F. (2003) Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 29(3):417-34. doi: 10.1016/s1055-7903(03)00208-2.

- Amorim, B.S., Vasconcelos, T.N.C., Souza, G., Alvesa, M., Antonellie, A., Lucas, E. (2019) Advanced understanding of phylogenetic relationships, morphological evolution and biogeographic history of the mega-diverse plant genus *Myrcia* and its relatives (Myrtaceae: Myrteae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 138: 65–88. doi.org/10.1016/j.ympev.2019.05.014
- Anderson E. (1949). Introgressive Hybridization. John Wiley & Sons, New York
- Anderson E. (1953). Introgressive hybridization. *Biological Reviews. Cambridge Philosophical Society* 28: 280–307. doi: 10.1111/j.1469-185X.1953.tb01379.x
- Andi, S.A., Nazeri, V., Zamani, Z., Hadian, J. (2011) Morphological diversity of wild *Origanum vulgare* (Lamiaceae) in Iran. *Iranian Journal of Botany* 17 (1): 88–97 doi:10.2174/1874331501913010116
- Angelier, J., Lyberis, N., Le Pichon, X., Barrier, E., Huchon, P. (1982) The tectonic development of the Hellenic arc and the sea of Crete: a synthesis. *Tectonophysics* 86: 159–196. doi.org/10.1016/0040-1951(82)90066-X
- Antonii Laurentii de Jussieu (1789) *Genera plantarum: secundum ordines naturales disposita, juxta methodum in Horto regio parisiensi exaratam, anno M.DCC.LXXIV* Paris. doi.org/10.5962/bhl.title.284
- Arabaci T., Çelenk S., Özcan T., Martin E., YazıcıT., Açar M., Üzel D., Dirmenci T. (2020). Homoploid hybrids of *Origanum* (Lamiaceae) in Turkey: morphological and molecular evidence for a new hybrid, *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* 155: 470-482 doi:10.1080/11263504.2020.1762777
- Arabi, Z., Ghahremaninejad, F., Rabeler, R.K., Sokolova, I., Heubl, G., Zarre, S. (2018) On the taxonomic status of the genus *Dichodon* (Caryophyllaceae: tribe Alsineae): morphological and molecular evidence reassessed. *Phytotaxa*, 360(3): 220. doi:10.11646/phytotaxa.360.3.3
- Armijo, R., Meyer, B., King, G.C.P., Rigo, A., Papanastassiou, D. (1996) Quaternary evolution of the Corinth rift and its implications for the late cenozoic evolution of the Aegean. *Geophysical Journal International*, 126: 11–53. doi.org/10.1111/j.1365-246X.1996.tb05264.x
- Arnold M.L. (1993). *Iris nelsonii*: origin and genetic composition of a homoploid hybrid species. *American Journal of Botany* 80: 577–83.
- Arnold M.L. (2004). Transfer and origin of adaptations through natural hybridization: Were Anderson and Stebbins right? *The Plant Cell* 16: 562–570.

- Avice, J.C. (2000) *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Ayanoğlu, F., Ergül, A., Arslan, M. (2006) Assessment of genetic diversity in Turkish oregano (*Origanum onites* L.) germplasm by AFLP analysis. *Journal of Horticulture Science and Biotechnology* 81 (1): 45–50 doi:10.1080/14620316.2006.11512027
- Ayyangar, K. R., Vembu. B. (1985). Karyo-Specific and Karyo-Generic Affiliations amongst *Mentha arvensis* Benth., *M. piperita* L. and *Origanum vulgare* L. *Proceedings of the Indian Science Congress Association* 72 (3–VI): 127.
- Azizi, A., Wagner, C., Honermeier, B., Friedt, W. (2009a) Intraspecific diversity and relationship between subspecies of *Origanum vulgare* revealed by comparative AFLP and SAMPL marker analysis. *Plant Systematics and Evolution* 281: 151–160. doi:10.1007/s00606-009-0197-1
- Azizi, A., Yan, F., Honermeier, B. (2009b) Herbage, yield, essential oil content and composition of three oregano (*Origanum vulgare* L.) populations as affected by soil moisture regimens and nitrogen supply. *Industrial Crops and Products* 29; 554–561. doi.org/10.1016/j.indcrop.2008.11.001
- Bailey, C.D., Koch, M.A., Mayer, M., Mummenhoff, K., O’Kane, S.L., Warwick, S.I., Windham, M.D., Al-Shehbaz. I.A. (2006) Towards a global phylogeny of the Brassicaceae. *Molecular Biology and Evolution* 23: 2142–2160. doi: 10.1093/molbev/msl087
- Bakha, M., Faiz, C.A., Daoud, M., Mtili, N.E., Aboukhalid, K., Khiraoui. A., Machon, N., Siljak-Yakovlev. S. (2017) Genome size and chromosome number for six taxa of *Origanum* genus from Morocco. *Botany Letters* 164(4): 361-370.
- Baldwin, B.G. (1992) Phylogenetic utility of the internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA in plants: an example from the Compositae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 1: 3–16.
- Baldwin, B.G., Sanderson, M.J., Porter, J.M., Wojciechowski, M.F, Campbell, C.S., Donoghue, M.J. (1995) The ITS region of nuclear ribosomal DNA: a valuable source of evidence of angiosperm phylogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82: 247–277.
- Bampidis, V.A., Christodoulou, V., Christaki, E., Florou-Paneri, P., Spais, A.B. (2005) Effect of dietary dried oregano leaves supplementation on performance and carcass

- characteristics of growing lambs. *Animal Feed Science and Technology* 121: 285–295.
- Barber, J.C., Francisco-Ortega, J., Santos-Guerra, A., Turner, K.G., Jansen, R.K. (2002) Origin of Macaronesian *Sideritis* L. (Lamioideae: Lamiaceae) inferred from nuclear and chloroplast sequence datasets. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 23: 293–306. doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00018-0
- Barber, J.C., Finch, C.C., Francisco-Ortega, J., Santos-Guerra, A., Jansen, R.K. (2007) Hybridization in Macaronesian *Sideritis* (Lamiaceae): Evidence from incongruence of multiple independent nuclear and chloroplast sequence datasets. *Taxon* 56: 74–88. doi: 10.2307/25065737
- Bariotakis, M., Koutroumpa, K., Karousou, R., Pirintzos, S. A. (2016) Environmental (in)dependence of a hybrid zone: Insights from molecular markers and ecological niche modeling in a hybrid zone of *Origanum* (Lamiaceae) on the island of Crete. *Ecology and Evolution* 6(24): 8727–8739. doi.org/10.1002/ece3.2560
- Barker, M.S., Arrigo, N., Baniaga, A.E., Li, Z., Levin, D.A. (2016). On the relative abundance of autopolyploids and allopolyploids. *New Phytologist* 210:391–398. doi:10.1111/nph.13698
- Barley, A., Brown, J., Thomson, R.C. (2018) Impact of model violations on the inference of species boundaries under the multispecies coalescent. *Systematic Biology* 67(2): 269–284. doi.org/10.1093/sysbio/syx073
- Baser, K.H.C., Özek, T., Kürkçüoğlu, M., Tümen, G. (1992) Composition of the essential oil of *Origanum sipyleum* of Turkish origin. *Journal of Essential Oil Research* 4(2): 139–142. doi: 10.1080/10412905.1992.9698035
- Beilstein, M.A., Al-Shehbaz, I.A., Kellogg, E.A. (2006) Brassicaceae phylogeny and trichome evolution. *American Journal of Botany* 93: 607–619. doi: 10.3732/ajb.93.4.607
- Benda, L. (1973). *Late Miocene sporomorph assemblages from the Mediterranean and their possible palaeoclimatological implications*. In: Drogger, C.W. (ed.), *Messinian Events in the Mediterranean*. North-Holland, Amsterdam, pp. 256–259.
- Bendiksby, M., Thorbek, L., Scheen, A, C., Lindqvist, Ch., Ryding, O. (2011a) An update phylogeny and classification of Lamiaceae subfamily Lamioideae. *Taxon* 60(2): 471–484. doi.org/10.1002/tax.602015
- Bendiksby, M., Brysting, A.K., Thorbek, L., Gussarova, G., Ryding, O. (2011b) Molecular phylogeny and taxonomy of the genus *Lamium* L. (Lamiaceae):

- disentangling origins of presumed allotetraploids. *Taxon* 60: 986–1000.  
doi:10.1002/tax.604004
- Bentham, G. (1829) *Micromeria* Benth., gen. nov. In: Lindley, J. (Ed.) *Edward's Botanical Register* 15. London, pp. 1282.
- Bentham, G. (1848) Labiatae. In: de Candolle A.L.P.P (Ed.) *Prodromus systematis universalis regni vegetabilis, vol. 12*. Treuttel & Würtz, Paris, pp. 191–197.
- Berger, W. (1953). Flora und Klima im Jungtertiär des Wiener Beckens. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 105(2): 228–233.
- Berger, W. (1958). Untersuchungen an der obermiozänen (sarmatischen) Flora von Gabbro (Monti Livornesi) in der Toskana. *Paleontographica Italica* 51: 1–96.
- Berger, B.A., Kriebel, R., Spalink, D., Sytsma, K.J. (2016) Divergence times, historical biogeography, and shifts in speciation rates of Myrtales. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 95: 116–136.
- Bertoldi, R., Rio, D. & Thunell, R. (1989). Pliocene – Pleistocene vegetational and climatic evolution of the south-central Mediterranean. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 72: 263–275.
- Berumen-Cornejo, A.M., Lindqvist, C., Balch, E.M., Siqueiros Delgado, M.E. (2017) Phylogeny of the *Stachys coccinea* (Lamiaceae) complex based on molecular and morphological data. *Systematic Botany* 42(3): 484–493.  
doi.org/10.1600/036364417X696113
- Bittkau, C., Comes, H.P. (2005) Evolutionary processes in a continental island system: molecular phylogeography of the Aegean *Nigella arvensis* alliance (Ranunculaceae) inferred from chloroplast DNA. *Molecular Ecology*, 14(13): 4065–4083. doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02725.x
- Bittkau, C., Comes, H.P. (2009) Molecular Inference of a late Pleistocene diversification shift in *Nigella* s. lat. (Ranunculaceae) resulting from increased speciation in the Aegean archipelago. *Journal of Biogeography* 36: 1346–1360.  
doi:10.1111/j.1365-2699.2008.02003.x
- Boissier, E. (1879) *Flora Orientalis, vol. 4*. H. Georg, Basel, Geneve, 1276 pp.
- Boissier, P.E., Heldreich, Th. (1846) *Diagnoses Plantarum Orientalium Novarum*, ser. 1, 7: 48.
- Bosque, M., Adamogianni, M.I., Bariotakis, M., Fazan, L., Stoffel, M., Garfi, G., Gratzfeld, J., Kozłowski, G., Pirintsos, S. (2014) Fine-scale spatial patterns of the Tertiary relict *Zelkova abelicea* (Ulmaceae) indicate possible processes

- contributing to its persistence to climate changes. *Regional Environmental Change*, 14: 835–849. doi.org/10.1007/s10113-013-0544-1
- Bothmer, R. (1970). Studies in the Aegean Flora XV, Chromosome numbers in Labiatae. *Botanical Notes*, 123, 52–60.
- Bottomley, W., & Bohnert, H.J. (1982) The biosynthesis of chloroplast proteins. *In: Nucleic acids and proteins in plants II*, Berlin: Springer, pp. 531–596
- Bouckaert, R., Vaughan, T.G., Barido-Sottani, J., Duchêne, S., Fourment, M., Gavryushkina, A., et al. (2019) BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS computational biology*, 15(4), e1006650.
- Bouton, G.D. (2014) CorelDRAW X7: The Official Guide (11th. ed.). McGraw-Hill Education Group.
- Bramley, G., Forest, F., de Kok, R. (2009). Troublesome tropical mints: re-examining generic limits of *Vitex* and relations (Lamiaceae) in South East Asia. *Taxon* 58(2): 500–510. doi:10.1002/tax.582014
- Bräuchler, C., Meimberg, H., Abele, T., Heubl, G. (2005) Polyphyly of the genus *Micromeria* (Lamiaceae) – evidence from cpDNA sequence data. *Taxon* 54(3): 639–650. 10.2307/25065421
- Bräuchler, C., Meimberg, H. and Heubl, G. (2010) Molecular phylogeny of Menthinae (Lamiaceae, Nepetoideae, Mentheae)-Taxonomy, biogeography and conflicts. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55 (2), 501–523. doi: 10.1016/j.ympev.2010.01.016
- Bräuchler, C. (2018) Delimitation and revision of the genus *Thymbra* (Lamiaceae). *Phytotaxa* 369(1): 015–027. doi.org/10.11646/phytotaxa.369.1.2
- Briquet, J. (1896) *Satureja*. *In: Engler, A. & Prantl, K. (Eds.) Die natürlichen Pflanzenfamilien, Teil 4, Abt. 3a*. Verlag Wilhelm Engelmann, Leipzig, pp. 296–303.
- Buckler, E.S. 4th, Holtsford T.P. (1996a) *Zea* systematics: ribosomal ITS evidence. *Molecular Biology and Evolution* 13(4):612–622. 10.1093/oxfordjournals.molbev.a025621
- Buckler, E.S. 4th, Holtsford T.P. (1996b) *Zea* ribosomal repeat evolution and substitution patterns. *Molecular Biology and Evolution* 13(4):623–632.
- Buckler, E.S. 4th, Ippolito, A., Holtsford, T.P. (1997) The evolution of ribosomal DNA divergent paralogues and phylogenetic implications. *Genetics* 145(3): 821–832. doi.org/10.1093/genetics/145.3.821

- Cantino, P.D., Harley, R.M., Wagstaf, S.J. (1992) Genera of Labiatae: Status and classification. *In: Harley, R. M., Reynolds, T. (Eds.) Advances in Labiatae Science.* Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 511–522.
- Carlström, A. (1984) New species of *Alyssum*, *Consolida*, *Origanum* and *Umbilicus* from SE Aegean sea. *Willdenowia* 14: 15–26.
- Carstens, B.C., Satler, J.D. (2013) The carnivorous plant described as *Sarracenia alata* contains two cryptic species. *Biological Journal of the Linnean Society*, 109:737–746. doi.org/10.1111/bij.12093
- Cellinese, N., Smith, S.A., Edwards, E.J., Kim, S.T., Haberle, R.C., Avramakis, M., Donoghue, M.J. (2009) Historical biogeography of the endemic Campanulaceae of Crete. *Journal of Biogeography* 36: 1253–1269. doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02077.x
- Chalchat, J.C., Pasquier, B. (1998) Morphological and chemical studies of *Origanum* clones: *Origanum vulgare* L. ssp. *vulgare*. *Journal of Essential Oil Research* 10: 119–125. doi.org/10.1080/10412905.1998.9700861
- Chan, K.O., Grismer, L.L. (2019) To split or not to split? Multilocus phylogeny and molecular species delimitation of southeast Asian toads (family: Bufonidae). *BMC Evolutionary Biology* 19: 95. doi.org/10.1186/s12862-019-1422-3
- Chatzopoulou, P.S., Koutsos, T.V., Katsiotis, S.T. (2004) Determination of essential oil content and composition of some *Origanum* species cultivated in Greece. 3rd Conference on Medicinal and Aromatic Plants of Southern European Countries. Nitra, Slovakia, 6–9 September, pp. 55–56.
- Colin, M.E., Ducos, de Lahitte, J., Larribau, E., Boue, T. (1989) Activity of essential oils of Labiatae on *Ascospheera apis* and treatment of an apiary. *Apidologie* 20(3): 221–228.
- Comes, H.P., Tribsch, A., Bittkau, C. (2008) Plant speciation in continental island floras as exemplified by *Nigella* in the Aegean Archipelago. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363: 3083–3096. doi.org/10.1098/rstb.2008.0063
- Comes, H.P., Jaros, U. (2018) Revisited a purported example of speciation by genetic drift on Islands: A review and perspective of evolutionary studies in Aegean *Nigella*. *In: Biogeography and Biodiversity of the Aegean. In honor of Prof. Moysis Mylonas.* Sfenthourakis, S., Pafilis, P., Parmakelis, A., Poulakakis, N., Triantis, K. (Eds.), Broken Hill Publishers Ltd, Nicosia Cyprus, pp.300.



- Creutzburg, N. (1963) Palaeogeographic evolution of Crete from Miocene till our days. *Cretan Annals*. 15/16, 336e342.
- Creutzburg, H. (1966) Die südägäische Inselbrücke. *Erdkunde* 20: 20–30.
- Crowl, A.A., Myers, C., Cellinese, N. (2017) Embracing discordance: Phylogenomic analyses provide evidence for allopolyploidy leading to cryptic diversity in a Mediterranean *Campanula* (Campanulaceae) clade. *Evolution* 71(4): 913–922. doi: 10.1111/evo.13203.
- Crowl, A.A., Visger, C.J., Mansion, G., Hand, R., Wu, H-H., Kamari, G., Phitos, D., Cellinese, N. (2015) Evolution and biogeography of the endemic *Roucela* complex (Campanulaceae: *Campanula*) in the Eastern Mediterranean. *Ecology and Evolution* 5(22): 5329-5343. doi.org/10.1002/ece3.1791
- Cui, L., Leebens-Mack, J., Wang, L., Tang, J., Rymarquis, L., Stern, D.B., dePamphilis, C.W. (2006) Adaptive evolution of chloroplast genome structure inferred using a parametric bootstrap approach. *BMC Evolutionary Biology* 6 (1): 13, doi: 10.1186/1471-2148-6-13
- Danin, A. (1990) Two new species of *Origanum* (Labiatae) from Jordan. *Willdenowia* 19: 401–404.
- Danin, A. & Künne, I. (1996) *Origanum jordanicum* (Labiatae), a new species from Jordan, and notes on the other species of *O.* sect. *Campanulaticalyx*. *Willdenowia* 25: 601–611.
- D'Antuono, L.F., Galletti, G.C., Bocchini, P. (2000) Variability of essential oil content and composition of *Origanum vulgare* L. populations from a North Mediterranean area (Liguria region, Northern Italy). *Annals of Botany* 86: 471–478. doi:10.1006/anbo.2000.1205
- Davis, P.H. (1953) Notes on the summer flora of the Aegean. *Notes from the Royal Botanic Garden of Edinburgh* 21: 137–138.
- Demetzos, C., Perdetzoglou, D.K., Tan, K. (2001) Composition and antimicrobial studies of the oils of *Origanum calcaratum* Juss. and *O. scabrum* Boiss. et Heldr. from Greece. *Journal of Essential Oil Research* 13(6): 460–462. doi: 10.1080/10412905.2001.9699729
- Dermitzakis, D.M. (1990) Palaeogeography, geodynamic processes and event stratigraphy during the Late Cenozoic of the Aegean Area. *Accademia Nazionale Lincei* 85: 263–288.

- Dewey, J.F., Sengoer, C.A.M. (1979) Aegean and surrounding regions: complex multiplate and continuum tectonics in a convergent zone. *Geological Society of America Bulletin* 90: 84–92. doi.org/10.1130/00167606(1979)90<84:AASRCM>2.0.CO;2
- Dimopoulos, P., Raus, Th., Bergmeier, E., Constantinidis, Th., Iatrou, G., Kokkini, S., Strid, A., Tzanoudakis, D. (2013) *Vascular plants of Greece: An annotated checklist*. Berlin: Botanic Garden and Botanical Museum Berlin-Dahlem, Athens: Hellenic Botanical Society. [Englera 31]
- Dimopoulos, P., Raus, T., Bergmeier, E., Constantinidis, Th., Iatrou, G., Kokkini, S., Strid, A., Tzanoudakis, D. (2016) Vascular plants of Greece: an annotated checklist. Supplement. *Willdenowia* 46: 301–347. doi:10.3372/wi.46.46303
- Dirmenci, T., Özcan, T., Yazici, T., Arabaci, T., Martin, E. (2018a) Morphological, cytological, palynological and molecular evidence on two new hybrids from Turkey: an example of homoploid hybridization in *Origanum* (Lamiaceae). *Phytotaxa* 371(3): 145–167. doi:10.11646/phytotaxa.371.3.1
- Dirmenci, T., Yazici, T., Özcan, T., Çelenk, S., Martin, E. (2018b) A new species and a new hybrid of *Origanum* L. (Lamiaceae) from the west of Turkey. *Turkish Journal of Botany* 42: 73–90. doi:10.3906/bot-1704-35
- Dirmenci T, Özcan T, Ac,ar M, Arabacı T, Yazıcı T, Martin E. 2019. A rearranged homoploid hybrid species of *Origanum* (Lamiaceae): *O. x munzurense* Kit Tan & Sorger. *Botanical Letters* 166(2):153–162.
- Doyle, J.J., Doyle, J.L. (1987) A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19: 11–15.
- Drew, B.T., Sytsma, K.J. (2011) Testing the monophyly and placement of *Lepechinia* in the Tribe Mentheae (Lamiaceae). *Systematic Botany* 36(4): 1038–1049. doi.org/10.1600/036364411X605047
- Drew, B.T., Sytsma, K.J. (2012) Phylogenetics, biogeography and staminal evolution in the tribe Mentheae (Lamiaceae). *American Journal of Botany* 99(5): 933–953. doi: 10.3732/ajb.1100549
- Drouin, G., Daoud, H., Xia, J. (2008) Relative rates of synonymous substitutions in the mitochondrial, chloroplast and nuclear genomes of seed plants. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49(3):827–831. 10.1016/j.ympev.2008.09.009
- Duijker, G., Bertsias, A., Symvoulakis, E.K., Moschandreas, J., Malliaraki, N., Derdas, S.P., Tsikalas, G.K., Katerinopoulos, H.E., Pirintsos, S.A., Sourvinos, G.,

- Castanas, E., Lionis, C. (2015) Reporting effectiveness of an extract of three traditional Cretan herbs on upper respiratory tract infection: results from a double-blind randomized controlled trial. *Journal of Ethnopharmacology* 163:157–66. doi: 10.1016/j.jep.2015.01.030.
- Duman, H., Aytaç, Z., Ekici, M., Karavelioğulları, F.A., Dönmez, A.A., Duran, A. (1996) Three new species (Labiatae) from Turkey. *Flora Mediteranea* 5: 221–228.
- Duman, H., Başer, K.H.C. & Aytaç, Z. (1998) Two new species and a new hybrid from Anatolia. *Turkish Journal of Botany* 22: 51–55.
- Edh K, Widén B, Ceplitis A. Nuclear and chloroplast microsatellites reveal extreme population differentiation and limited gene flow in the Aegean endemic *Brassica cretica* (Brassicaceae). *Molecular Ecology* 16(23): 4972–4983. doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03585.x
- Euro+Med (2006-): Euro+Med PlantBase - the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. Available from: <http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/> (accessed 2015-2020)
- European Medicines Agency: EMA/HMPC/441263/2013. Dittany of Crete herb. Summary for the Public. [https://www.ema.europa.eu/en/documents/herbal-summary/dittany-crete-herb-summary-public\\_en.pdf](https://www.ema.europa.eu/en/documents/herbal-summary/dittany-crete-herb-summary-public_en.pdf) , 2013
- Fabriki-Ourang, S., Yousefi-Azarkhanian, M. (2018) Genetic variability and relationships among *Salvia* ecotypes/species revealed by TRAP-CoRAP markers. *Biotechnology & Biotechnological Equipment* 32(6): 1486–1495. doi: 10.1080/13102818.2018.1534555
- Fassoulas, Ch. (2018) The geodynamic and paleogeographic evolution of the Aegean in the Tertiary and Quaternary: A review. In: Sfenthourakis, S., Pafilis, P., Parmakelis, A., Poulakakis, N., Triantis, K. (Eds.), *Biogeography and Biodiversity of the Aegean. In honor of Prof. Mosis Mylonas*. Broken Hill Publishers Ltd, Nicosia Cyprus, pp. 300.
- Fatma, T., Bajram, I., Refika, R., Sonmeze, C., Isa, T., Mehmet, F. (2010) Chemical and genetic variability of selected turkish oregano. *Plant Systematics and Evolution* 288: 157–165. doi:10.1007/s00606-010-0320-3
- Felsenstein, J., 1985. Confidence-limits on phylogenies - an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.

- Fernandes, R., Heywood, V.H. (1972) *Origanum* L. In: Tutin *et al.*, *Flora Europaea*, Volume 3: 171–172. University Press, Cambridge.
- Finkeldey, R., Gailing, O. (2013) *Chloroplasts*. Brenner's Encyclopedia of Genetics (Second Edition), Maloy, S., Hughes, K. (Eds), Academic Press, 525–527 pp.
- Fleisher, A., Sneer, N., (1982) Oregano spices and *Origanum* chemotypes. *Journal of Science and Food Agriculture* 33: 441–446.
- Foley, B.P, Hansson, M.C, Kourkoumelis, D.P, Theodoulou, T.A. (2012) Aspects of ancient Greek trade re-evaluated with amphora DNA evidence. *Journal of Archaeological Science* 39: 389–398.
- Frajman, B., Eggens, F. Oxelman, B. (2009) Hybrid origins and homoploid reticulate evolution within *Heliosperma* (Sileneae, Caryophyllaceae)—a multigene phylogenetic approach with relative dating. *Systematic Biology* 58: 328–345. doi: 10.1093/sysbio/syp030
- Franz, C., Novak, J., 2002. Breeding of Oregano. In: Kintzios, S.E. (Ed.), *Oregano: The Genera Origanum and Lippia*. Medicinal and Aromatic Plants, Industrial Profiles 25. Taylor & Francis/CRC Press, USA, 163–175 pp.
- Fuertes Aguilar, J., Rossello, J.A., Nieto Feliner, G. (1999) Nuclear ribosomal DNA (nrDNA) concerted evolution in natural and artificial hybrids of *Armeria* (Plumbaginaceae). *Molecular Ecology* 8: 1341–1346. doi:10.1046/j.1365-294x.1999.00690.x
- Galanidou, N., Dellaporta, K., Sakellariou, D. (2020) Greece: Unstable Landscapes and Underwater Archaeology. In: Bailey, G., Galanidou, N., Peeters, H., Jöns, H., Mennenga, M. (Eds) *The Archaeology of Europe's Drowned Landscapes*. Coastal Research Library, vol 35. Springer, pp. 371–392. doi.org/10.1007/978-3-030-37367-2\_19.
- Gleditsch, J.G. (1764) *Amaracus*. In: *Systema Plantarum a staminum situ*. Secundum classes, ordines et genera, cum characteribus essentialibus. Berlin, pp.189.
- Goavaerts, R., Paton, A., Harvey, Y., Navarro, T. Pena, M.R.G. (2011) World Checklist of Lamiaceae, Kew. – Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet; <http://apps.kew.org/wcsp/> (accessed 2020)
- Goloboff, P., Catalano, S. (2016) TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics *Cladistics* 32: 221–238. doi.org/10.1111/cla.12160
- Goulet B.E., Roda F., Hopkins R. (2017). Hybridization in plants: Old ideas, new techniques. *Plant Physiology* 173(1):65–78. doi: 10.1104/pp.16.01340

- Gounaris, Y., Skoula, M., Fournaraki, C., Drakakaki, G., Makris, A. (2002) Comparison of essential oils and genetic relationship of *Origanum intercedens* to its parental taxa in the island of Crete. *Biochemistry and Systematics Ecology* 30: 249–258
- Govindarajan, M., Kadaikunnan, S., Alharbi, N.S. (2016) Acute toxicity and repellent activity of *Origanum scabrum* Boiss. & Heldr. (Lamiaceae) essential oil against four mosquito vectors of public health importance and its biosafety on non-target aquatic organisms. *Environmental Science and Pollution Research* 23: 23228–23238. doi: 10.1007/s11356-016-7568-2
- Graur, D., Li, W.H. (2000) *Fundamentals of molecular evolution*. Sinauer Associates. 481 pp.
- Greuter, W. (1970). Zur Palaeogeographie und Florengeschichte der südlichen Aegaeis, *Feddes Repertorium* 81(1-5): 233–242.
- Greuter, W. (1979a) The flora and phytogeography of Kastellorizo (Dhodhekanisos, Greece). I. An annotated catalogue of the vascular plant taxa. *Willdenowia* 8: 531–611.
- Greuter, W. (1979b) The origins and evolution of island floras as exemplified by the Aegean Archipelago. In: D. Bramwell (Ed.), *Plants and Islands*. Academic Press, London. 87–106 pp.
- Greuter, W., Raus, T. (1985a) Med-Checklist Notulae, 10. *Willdenowia* 14(2): 299–308.
- Greuter, W., Raus, T. (1985b). Med-Checklist Notulae, 11. *Willdenowia*, 15(1): 61–84.
- Gross BL, Rieseberg LH. (2005). The ecological genetics of homoploid hybrid speciation. *Journal of Heredity* 96:241–52. doi:10.1093/jhered/esi026
- Grove, A.T., Rackham, O. (2001) *The Nature of Mediterranean Europe. An Ecological History*. New Haven and London: Yale University Press, pp. 384.
- Habib, S., Dang, V.C., Ickert-Bond, S.M., Wen, J., Chen, Z.D., Lu, L.M. (2018) Evolutionary trends in *Tetrastigma* (Vitaceae): Morphological diversity and taxonomic implications. *Journal of Systematic Evolution* 56(4): 360–373. doi.org/10.1111/jse.12309
- Hansson, M.C, Foley, B.P. (2008) Ancient DNA fragments inside Classical Greek amphoras reveal cargo of 2400-yearold shipwreck. *Journal of Archaeological Science* 35: 1169–1176.

- Harley, R.M., Atkins, S., Budantsev A.L., Cantino, P.D., Conn, B.J., Grayer, R.J., Harley, M.M., de Kok, R.P.J., Krestovskaja, T.V., Morales, R., Paton, A.J., Ryding, P.O. (2004) Labiatae In: Kubitzki, K. (Ed.), Kadereit, J.W. (Vol. Ed.). *The Families and Genera of Vascular Plants* volume VII. Springer-Verlag: Berlin, Heidelberg, Germany. 167-275 pp.
- Heldreich, Th. (1899) *Origanum lirium* In: Fritsch, C. (Ed.) *Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien*. Kaiserlich-Königliche Zoologisch-Botanische Gesellschaft in Wien, 1858-1917, 590 pp.
- Heiser C.B. (1949). Studies in the evolution of the sunflower species *Helianthus annuus* and *H. bolanderi*. *University of California Publication in Botany*. 23:157–96
- Heiser C.B. (1951). Hybridization in the annual sunflowers: *Helianthus annuus* x *H. debilis* var. *cucumerifolius*. *Evolution* 5: 42–51
- Heyduk K, McAssey EV, Grimwood J, Shu S, Schmutz J, McKain MR and Leebens-Mack J (2021) Hybridization history and repetitive element content in the genome of a homoploid hybrid, *Yucca gloriosa* (Asparagaceae). *Frontiers in Plant Science* 11(573767). doi: 10.3389/fpls.2020.573767
- Heywood, V.H., Brummitt, R.K., Seberg, O., Culham, A. (2007). *Flowering Plant Families of the World*. Ontario, Canada: Firefly Books.
- Higgins, M.D. (2009) Greek islands, geology. In: Gillespie R., Clague D., (Eds.) *Encyclopedia of Islands*. Berkeley, University of California Press, pp. 392–396
- Hilpold, A., Vilatersana, R., Susanna, A., Meseguer, A.S., Boršic, I., Constantinidis, Th., Filigheddu, R., Romaschenko, K., Suárez-Santiago, V.N., Tugay, O., Uysal, T., Pfeil, B.E., Garcia-Jacas, N. (2014) Phylogeny of the *Centaurea* group (*Centaurea*, Compositae) – Geography is a better predictor than morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 77: 195–215.
- Ietswaart, J.H. (1980a) A taxonomic revision of the genus *Origanum*. Leiden, Leiden University Press, 153 pp.
- Ietswaart, J.H. (1980b) *Origanum* sect. *Prolaticorolla* Ietswaart. *Notes from Royal Botanic Garden Edinburgh* 38: 46–47.
- Ietswaart, J.H. (1982) *Origanum* L. In: Davis, P.H. (Ed.), *Flora of Turkey and the East Aegean Islands*, Vol. 7: 297–313, Edinburgh University Press, Edinburgh.
- Ietswaart, J.H. (1985) *Origanum*. In: Meikle R.D, (Ed.) *Flora of Cyprus*, Volume 2. Kew, The Bentham-Moxon Trust, Royal Botanic Gardens Kew, pp. 1262–1270

- Ince, A.G., Karaca, M., Elmasulu, S.Y. (2014) New microsatellite and CAPS-microsatellite markers for clarifying taxonomic and phylogenetic relationships within *Origanum* L. *Molecular Breeding* 34: 643–654. doi:10.1007/s11032-014-0064-9
- Jaros, U., Tribsch, A., Comes, H.P. (2018) Diversification in continental island archipelagos: new evidence on the roles of fragmentation, colonization and gene flow on the genetic divergence of Aegean *Nigella* (Ranunculaceae). *Annals of Botany* 121(2): 241–254. doi: 10.1093/aob/mcx150
- Jedrzejczyk, I. (2018) Study on genetic diversity between *Origanum* L. species based on genome size and ISSR markers. *Industrial Crops and Products* 126:201-207. doi.org/10.1016/j.indcrop.2018.10.010
- Jesus-Costa de, C., Clark, L.G., Santos-Gonçalves, A.P. (2018) Molecular phylogeny of *Atractantha*, and the phylogenetic position and circumscription of *Athroostachys* (Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae: Arthrostylidiinae), *Systematic Botany* 43(3): 656-663. https://doi.org/10.1600/036364418X697373
- Jiao, Y., Guo, H. (2014) Chapter Nine - Prehistory of the Angiosperms: Characterization of the Ancient Genomes. In: Andrew H. Paterson (Ed.) *Advances in Botanical Research*. Academic Press, 69: 223-245. doi.org/10.1016/B978-0-12-417163-3.00009-3.
- Jolivet, L., Brun, J-P. (2010) Cenozoic geodynamic evolution of the Aegean. *International Journal of Earth Sciences* 99: 109–138. doi.org/10.1007/s00531-008-0366-4
- Jolivet, L., Faccenna, C., Huet, B., Labrousse, L., Le Pourhiet, L., Lacombe, O., Lecomte, E., Burov, E., Denèle, Y., Brun, JP., Philippon, M., Paul, A., Salaün, G., Karabulut, H., Piromallo, C., Monié, P., Gueydan, F., Okay, A.I., Oberhänsli, R., Pourteau, A., Augier, R., Gadenne, L., Driussi, O. (2013) Aegean tectonics: Strain localisation, slab tearing and trench retreat. *Tectonophysics* Volumes 597–598, p.p. 1–33. doi.org/10.1016/j.tecto.2012.06.011
- Kar, R. K. (1996). On the Indian origin of *Ocimum* (Lamiaceae): A palynological approach. *Palaeobotanist* 43, 45–50.
- Karaca, M., Ince, A.G., Aydın, A., Ay, S. (2013) Cross-genera transferable e-microsatellite markers for 12 genera of the Lamiaceae family. *Journal of the Science and Food Agriculture* 93: 1869–1879. doi: 10.1002/jsfa.5982

- Karousou, R., Kokkini, S. (2003) The genus *Origanum* (*Labiatae*) in Crete: Distribution and essential oils. *Bocconea* 16(2): 717–721.
- Katsiotis, A., Nikoloudakis, N., Linos, A., Drossou, A., Constantinidis, T. (2009) Phylogenetic relationships in *Origanum* spp. based on rDNA sequences and intra-genetic variation of Greek *O. vulgare* subsp. *hirtum* revealed by RAPD. *Scientia Horticulturae* 121: 103–108. doi.org/10.1016/j.scienta.2009.01.015
- Kaufmann, M., Wink, M. (1994) Molecular systematics of the Nepetoideae (Family Labiatae): phylogenetic implications from rbcL gene sequences. *Zeitschrift für Naturforschung Section C Journal of Biosciences* 49: 635–645. doi:10.1515/znc-1994-9-10154
- Kim, S.T., Donoghue, M.J. (2008) Incongruence between cpDNA and nrITS trees indicates extensive hybridization within *Eupersicaria* (Polygonaceae). *American Journal of Botany* 95 (9): 1122–1135. doi:10.3732/ajb.0700008
- Kita, Y., Ito, M. (2000) Nuclear ribosomal ITS sequences and phylogeny in East Asian *Aconitum* subgenus *Aconitum* (Ranunculaceae), with special reference to extensive polymorphism in individual plants. *Plant Systematics and Evolution* 225:1–13 doi.org/10.1007/BF00985455
- Kıtıkı A. 1997. Status of cultivation and use of oregano in Turkey. S. Padulosi, (Ed.). *Oregano, Promoting the conservation and use of underutilized neglected crops.* (s.121 131). 14. Proceedings of the IPGRI International Workshop on Oregano: 8-12 May 1996-CIHEAM, Valenzano (Bari), Italy. Rome, Italy: International Plant Genetic Resources Institute
- Kitiki, A., Kesercioglu, T., Tan, A., Nakiboglu, M., Otan, H., Sari, A.O. (1997) Ege ve Batı Akdeniz Bölgelerinde yayılış gösteren bazı *Origanum* L. türlerinde biyosistemik araştırmalar. *Journal of Aegean Agricultural Research Institute* 7: 26–40.
- Klocke, E., Langbehn, J., Grewe, C., Pank, F. (2002) DNA fingerprinting by RAPD on *Origanum majorana* L. *Journal of Herbs Species and Medicinal Plants* 9: 171–176. doi:10.1300/J044v09n02\_24
- Kokkini, S., Karousou, R., Vokou, D. (1994) Pattern of geographical variation of *Origanum vulgare* trichomes and essential oil content in Greece. *Biochemical Systematics and Ecology* 22: 517–528.



- Kokkini, S. (1997) Taxonomy, diversity and distribution of *Origanum* species. Oregano, 14 Padulosi, S. (Ed.), Proceedings of the IPGRI International Workshop 2–12.
- Kokkini, S., Karousou, R., Dardioti, A., Krigas, N., Lanaras, Th. (1997) Autumn essential oils of Greek oregano. *Phytochemistry* 44(5): 883–886. doi.org/10.1016/S0031-9422(96)00576-6
- Kokkini, S., Karousou, R., Hanlidou, E., Lanaras, T. (2004) Essential oil composition of Greek (*Origanum vulgare* ssp. *hirtum*) and Turkish (*O. onites*) Oregano: a tool for their distinction. *Journal of Essential Oil Research* 16:4: 334–338. doi:10.1080/10412905.2004.9698735
- Kokkini, S., Vokou, D., Karousou, R. (1991) Morphological and chemical variation of *Origanum vulgare* L. in Greece. *Botanica Chronica* 10 337–346.
- Kokkini, S., Vokou, D. (1993) The hybrid *Origanum* × *intercedens* from the island of Nisyros (SE Greece) and its parental taxa; comparative study of essential oils and distribution. *Biochemical Systematics and Ecology* 21(3): 397–403. doi.org/10.1016/0305-1978(93)90031-L
- Kougioumoutzis K., Tiniakou A., Georgiou O., Georgiadis T. (2012) Contribution to the flora of the South Aegean volcanic arc: Anafi island (Kiklades, Greece). *Willdenowia* 42(1): 127–141.
- Kougioumoutzis K., Tiniakou A. (2014) Ecological factors and plant species diversity in the South Aegean Volcanic Arc and other central Aegean Islands. *Plant Ecology & Diversity* 8: 173–186. doi.org/10.1080/17550874.2013.866989
- Kougioumoutzis K., Tiniakou A., Georgiou O., Georgiadis T. (2014). Contribution to the flora of the South Aegean volcanic arc: Kimolos island (Kiklades, Greece). *Edinburgh Journal of Botany* 71(2): 135–160.
- Kougioumoutzis, K., Tiniakou, A., Georgiou, O., & Georgiadis, T. (2015). Contribution to the flora and biogeography of the Kiklades: Folegandros island (Kiklades, Greece). *Edinburgh Journal of Botany* 72(3), 391–412.
- Kougioumoutzis, K., Valli, A.T., Georgopoulou, E., Simaiakis, S.M., Triantis, A., Trigas, P. (2017) Network biogeography of a complex island system: the Aegean Archipelago revisited. *Journal of Biogeography* 44: 651–660. doi.org/10.1111/jbi.12920

- Kougioumoutzis, K., Kokkoris, I.P., Panitsa, M., Kallimanis, A., Strid, A.; Dimopoulos, P. (2021a). Plant endemism centres and biodiversity hotspots in Greece. *Biology* 10: 72. doi.org/10.3390/biology10020072
- Kougioumoutzis, K., Kotsakiozi, P., Stathi, E., Trigas, P., Parmakelis, A. (2021b). Conservation genetics of four Critically Endangered Greek endemic plants: A preliminary assessment. *Diversity* 13: 152. doi.org/10.3390/d13040152
- Koutroumpa, K., Theodoridis, S., Warren, B.H., Jiménez, A., Celep, F., Doğan, M., Romeiras, M.M., Santos-Guerra, A., Fernández-Palacios, J.M., Caujapé-Castells, J., Moura, M., Sequeira de, M.M., Conti, E. (2018) An expanded molecular phylogeny of Plumbaginaceae, with emphasis on *Limonium* (sea lavenders): Taxonomic implications and biogeographic considerations. *Ecology and Evolution* 8: 12397–12424. DOI: 10.1002/ece3.4553
- Kouri, G., Tsimogiannis, D., Bardouki, H., Oreopoulou, V. (2007) Extraction and analysis of antioxidant components from *Origanum dictamnus*. *Innovative Food Science and Emerging Technologies* 8(2): 155–162. doi.org/10.1016/j.ifset.2006.09.003
- Kozłowski, G., Frey, D., Fazan, L., Egli, B., Bétrisey, S., Gratzfeld, J., Garfi, G., Pirentos, S. (2014) The Tertiary relict tree *Zelkova abelicea* (Ulmaceae): Distribution, population structure and conservation status on Crete. *Oryx* 48(1): 80–87. doi:10.1017/S0030605312001275
- Krijgsman, W., Hilgen, F.J., Raffi, I., Sierro, F.J., Wilson, D.S. (1999) Chronology, causes and progression of the Messinian salinity crisis. *Nature* 400: 652–655. doi.org/10.1038/23231
- Krijgsman, W., Stoica, M., Vasiliev, I., Popov, V.V., (2010) Rise and fall of the Paratethys Sea during the Messinian Salinity Crisis. *Earth and Planetary Science Letters* 290: 183–191. doi.org/10.1016/j.epsl.2009.12.020
- Kuhner, M.K., Felsenstein, J., (1994) A simulation comparison of phylogeny algorithms under equal and unequal evolutionary rates. *Molecular Biology and Evolution* 11: 459-468. doi: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a040126
- Lagouri, V., Blekas, G., Tsimidou, M., Kokkini, S., Boskou, D. (1993) Composition and antioxidant activity of essential oils from oregano plants grown wild in Greece. *Zeitschrift für Lebensmittel-Untersuchung und Forschung* 197: 20–23. doi:10.1007/BF01202694

- Lanfear, R., Frandsen, P.B., Wright, A.M., Senfeld, T., Calcott, B. (2016) PartitionFinder 2: New methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution* 34: 772–773. doi: 10.1093/molbev/msw260.
- Le Pichon, X., Angelier, J. (1979) The Hellenic arc and trench system: a key to the neotectonic evolution of the eastern Mediterranean area. *Tectonophysics* 60: 1–42.
- Leyva-López, N., Gutiérrez-Grijalva, E.P., Vazquez-Olivo, G., Heredia, J.B. (2017) Essential oils of Oregano: Biological activity beyond their antimicrobial properties. *Molecules* 22: 989. doi:10.3390/molecules22060989
- Li P., Qi Z.C., Liu L.X., Ohi-Toma T., Lee J., Hsieh T-H., Fu C-H., Cameron K.M., Qiu Y-X. (2017). Molecular phylogenetics and biogeography of the mint tribe Elsholtzieae (Nepetoideae, Lamiaceae), with an emphasis on its diversification in East Asia. *Scientific Reports* 7: 2057. doi.org/10.1038/s41598-017-02157-6
- Lianopoulou, V., Bosabalidis, A.M. (2014) Traits of seasonal dimorphism associated with adaptation to cold stress in *Origanum dictamnus* L. (Lamiaceae). *Journal of Biological Research-Thessaloniki* 21(1): 17. doi: 10.1186/2241-5793-21-17
- Linnaeus, C. (1753) *Species plantarum*. L. Salvius, Stockholm, 1200 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.669>
- Liolios, C.C, Gortzi, O., Lalas, S., Tsaknis, J., Chinou, I. (2009) Liposomal incorporation of carvacrol and thymol isolated from the essential oil of *Origanum dictamnus* L. and in vitro antimicrobial activity. *Food Chemistry* 112 (91): 77–83. doi:10.1016/j.foodchem.2008.05.060
- Liolios, C.C., Graikou, K., Skaltsa, E., Chinou, I. (2010) Dittany of Crete: a botanical and ethnopharmacological review. *Journal of Ethnopharmacology* 131(2): 229–241. doi: 10.1016/j.jep.2010.06.005.
- Lykousis, V. (2009) Sea-level changes and shelf break prograding sequences during the last 400 ka in the Aegean margins: Subsidence rates and palaeogeographic implications. *Continental Shelf Research* 29: 2037-2044. doi: 10.1016/j.csr.2008.11.005
- Lynch M. (1997) Mutation accumulation in nuclear, organelle, and prokaryotic transfer RNA genes. *Molecular Biology and Evolution* 14(9): 914–25. 10.1093/oxfordjournals.molbev.a025834
- Lukas, B. (2010) *Molecular and phytochemical analyses of the genus Origanum L. (Lamiaceae)*. Universitat Wien, Wien, 179 pp.

- Lukas, B., Novak, J. (2013) The complete genome of *Origanum vulgare* L. (Lamiaceae). *Gene* 528: 163–169. doi: 10.1016/j.gene.2013.07.026.
- Lukas, B., Schmiderer, C., Novak, J. (2013a) Phytochemical diversity of *Origanum vulgare* L. subsp. *vulgare* (Lamiaceae) from Austria. *Biochemical Systematics and Ecology* 50: 106–113. doi.org/10.1016/j.bse.2013.03.037
- Lukas, B., Samuel, R., Mader, E., Baser, K., Duman, H., Novak, J. (2013b) Complex evolutionary relationships in *Origanum* section *Majorana* (Lamiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 171: 667–686. doi: 10.1111/boj.12022
- Maddison, W.P., Maddison, D.R. (2019) Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.61. <http://www.mesquiteproject.org>.
- Magulæev, A. V. (1984). Cytotaxonomic study in some flowering plants of the North Caucasus. *Botanicheskii Zhurnal* 69 (4): 511–517.
- Marchegiano M., Horne, D.J., Gliozzi E., Francke A., Wagner B., Ariztegui D. (2020) Rapid late Pleistocene climate change reconstructed from a lacustrine ostracod record in central Italy (Lake Trasimeno, Umbria). *Boreas* 49(4): 739–750. <https://doi.org/10.1111/bor.12450>. ISSN 0300-9483.
- Marrelli, M., Conforti, F., Formisano, C., Rigano, D., Apostolides, N., Menichini, A.F., Senatore, F. (2016) Composition, antibacterial, antioxidant and antiproliferative activities of essential oils from three *Origanum* species growing wild in Lebanon and Greece. *Natural Product Research* 30(6): 735–739. doi: 10.1080/14786419.2015.1040993
- Martínez-Millán, M. (2010). Fossil record and age of the Asteridae. *The Botanical Review* 76: 83–135, doi:10.1007/s12229-010-9040-1
- Martin, E., Dirmenci, T., Arabaci, T., Yazici, T., Özcan, T. (2020). Karyotype studies on the genus *Origanum* L. (Lamiaceae) species and some hybrids defining homoploidy. *Caryologia*, 73(2):.127-143.
- Masclé, J., Martin, L. (1990) Shallow structure and recent evolution of the Aegean Sea: a synthesis based on continuous reflection profiles. *MarineGeology* 94: 271–299
- Masterson J. 1994. Stomatal size in fossil plants: evidence for polyploidy in majority of angiosperms. *Science* 264:421–423.
- Mechergui, K., Jaouadi, W., Bekele, W.A., Khouja, M.L., Friedt, W. (2017) Genetic structure and differentiation among Oregano [*Origanum vulgare* subsp. *glandulosum* (Desf.) Ietswaart] provenances from North Africa: bioinformatic

- approaches cause systematic bias. *Genetic Resources and Crop Evolution* 64: 717–732. doi.org/10.1007/s10722-016-0395-y
- Meimberg, H., Abele, T., Bräuchler, C., Mckay, J.K., Pérez, P.L., Paz, D., Heubl, G. (2006) Molecular evidence for adaptive radiation of *Micromeria* Benth. (Lamiaceae) on the Canary Islands as inferred from chloroplast and nuclear DNA sequences and ISSR fingerprint data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 41:566–578.
- Meulenkamp, J.E., Sissingh, W. (2003) Tertiary paleogeography and tectonostratigraphic evolution of the Northern and Southern Peri-Tethys platforms and the intermediate domains in the African–Eurasian convergent plate boundary zone. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 196(1-2): 209–228. doi: 10.1016/S0031-0182(03)00319-5
- Míguez, M., Martín-Bravo, S., Jiménez-Mejías, P. (2018) Reconciling morphology and phylogeny allows an integrative taxonomic revision of the giant sedges of *Carex* section *Rhynchocystis* (Cyperaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 188(1): 34–58. doi.org/10.1093/botlinnean/boy040
- Miller, P. (1754) *The Gardeners Dictionary Abridged* Edition IV, Vol 1–3 (unpaged) John & James Rivington, London.
- Miller, P. (1768) *The Gardeners Dictionary* Edition 8, Vol 1–3 (unpaged) John and Francis Rivington, London.
- Milner A.M., Roucoux K.H., Collier R.E.I., Müller U.C., Pross J., Tzedakis P.C. (2016) Vegetation responses to abrupt climatic changes during the Last Interglacial Complex (Marine Isotope Stage 5) at Tenaghi Philippon, NE Greece. *Quaternary Science Reviews* 154: 169–181. dx.doi.org/10.1016/j.quascirev.2016.10.016
- Moore, B.R., Donoghue, M.J. (2007) Correlates of diversification in the plant clade Dipsacales: Geographic movement and evolutionary innovations. *American Naturalist* 170: 28–55. doi.org/10.1086/519460
- Morales-Briones, D.F., Romoleroux, K., Kolář, F., Tank, D.C. (2018) Phylogeny and Evolution of the Neotropical Radiation of *Lachemilla* (Rosaceae): Uncovering a History of Reticulate Evolution and Implications for Infrageneric Classification. *Systematic Botany* 43(1):17-34. doi 10.1600/036364418X696897
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca da, G.A.B., Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858. https://doi.org/10.1038/35002501

- Nevado, B., Harris, S. A., Beaumont, M. A., Hiscock, S. J. (2020). Rapid homoploid hybrid speciation in British gardens: The origin of Oxford ragwort (*Senecio squalidus*). *Molecular Ecology* 29(21): 4221–4233. doi:10.1111/mec.15630
- Novak, J., Lukas, B., Bolzer, K., Grausgruber-Groger, S., Degenhardt, J. (2008) Identification and characterization of simple sequence repeat markers from a glandular *Origanum vulgare* expressed sequence tag. *Molecular Ecology Notes* 8: 599–601. doi: 10.1111/j.1471-8286.2007.02059.x.
- O’Meara, B.C. (2010) New heuristic methods for joint species delimitation and species tree inference. *Systematic Biology* 59(1): 59–73. doi: 10.1093/sysbio/syp077
- Palmer, J.D (1985) Evolution of chloroplast and mitochondrial DNA in plants and algae. In: *Molecular Evolutionary Genetics*, MacIntyre, R.J. (Ed.) New York, Plenum Press, pp. 131–240.
- Panagiotopoulos K., Böhm A., Leng M.J., Wagner B., Schäbitz F. (2014) Climate variability over the last 92 ka in SW Balkans from analysis of sediments from Lake Prespa. *Climate of the Past* 10: 643–660. doi:10.5194/cp-10-643-2014
- Panitsa, M., Kagiampaki, A., Kougioumoutzis, K. (2018) Plant Diversity and Biogeography of the Aegean Archipelago: A new synthesis. In: Sfenthourakis, S., Pafilis, P., Parmakelis, A., Poulakakis, N., Triantis, K. (Eds.) *Biogeography and Biodiversity of the Aegean. In honor of Prof. Moysis Mylonas*. Broken Hill Publishers Ltd, Nicosia Cyprus, 300 pp.
- Panitsa, M., Koutsias, N., Tsiripidis, I., Zotos, A., Dimopoulos, P. (2011) Species-based versus habitat-based evaluation for conservation status assessment of habitat types in the East Aegean islands (Greece). *Journal of Nature Conservation* 19: 269–275. doi.org/10.1016/j.jnc.2011.04.001
- Papaioannou, C., Zeliou, K., Trigas, P., Papatziropoulos, V. (2020) High Resolution Melting (HRM) genotyping in the genus *Origanum*: Molecular identification and discrimination for authentication purposes. *Biochemical Genetics* 58: 725–737. doi.org/10.1007/s10528-020-09970-1
- Paton, A.J, Springate, D., Suddee, S., Otenio, D., Grayer, R.J., Harley, M.M., Willis, F., Simmonds, M.S.J., Powell, M.P., Savolainen, V. (2004) Phylogeny and evolution of basils and allies (Ocimeae, Labiatae) based on three plastid DNA regions. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31(1):277–299. doi:10.1016/j.ympev.2003.08.002

- Pellicer, J., Balant, M., Fernández, P., Rodríguez, González, R., Hidalgo, O. (2022) Morphological and genome-wide evidence of homoploid hybridisation in *Urospermum* (Asteraceae). *Plants* 11: 182. doi.org/10.3390/plants11020182
- Pelser, P.B., Kennedy, A.H., Tepe, E.J., Shidler, J.B., Nordenstam, B., Kadereit, J.W., Watson, L.E. (2010) Patterns and causes of incongruence between plastid and nuclear Senecioneae (Asteraceae) phylogenies. *American Journal of Botany* 97(5): 856–873. doi:10.3732/ajb.0900287
- Perissoratis, C., Conispoliatis, N. (2003) The impacts of sea-level changes during latest Pleistocene and Holocene times on the morphology of the Ionian and Aegean seas (SE alpine Europe). *Marine Geology* 196: 145–156. doi.org/10.1016/S0025-3227(03)00047-1
- Perissoratis, C., Mitropoulos, D. (1989) Late quaternary evolution of the northern Aegean shelf. *Quaternary Research* 32: 36–50. doi.org/10.1016/0033-5894(89)90030-6
- Pettengill, J.B., Neel, M.C. (2008) Phylogenetic patterns and conservation among North American members of the genus *Agalinis* (Orobanchaceae). *BMC Evolutionary Biology* 8:264. doi:10.1186/1471-2148-8-264
- Phitos, D., Constantinidis, T., Kamari, G. (2009) (Eds.). *The Red Data Book of Rare and Threatened Plants of Greece*, Vol. I (A-D), Hellenic Botanical Society, Patra.
- Phitos D., Constantinidis T., Kamari G. (2009) (Eds.). *The Red Data Book of Rare and Threatened Plants of Greece*, Vol. II (E-Z), Hellenic Botanical Society, Patra
- Poulakakis, N., Kapli, P., Lymberakis, P., Trichas, A., Vardinoyiannis, K., Sfenthourakis, S., Mylonas, M. (2014) A review of phylogeographic analyses of animal taxa from the Aegean and surrounding regions. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 53(1): 18–32. doi: 10.1111/jzs.12071
- Puppo, P., Curto, M., & Meimberg, H. (2016). Genetic structure of *Micromeria* (Lamiaceae) in Tenerife, the imprint of geological history and hybridization on within-island diversification. *Ecology and Evolution* 6: 3443 - 3460. doi: 10.1002/ece3.2094
- Rambaut, A. (2014) FigTree v1.4.2, A Graphical Viewer of Phylogenetic Trees. Available from <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>
- Ravazzi C. (1995) Vegetation change in a climatic cycle of Early Pleistocene age in the Lefte Basin (Northern Italy). *Paleogeography, Palaeoclimatology, Paleoecology* 117(1-2): 105-122

- Rechinger K.H. (1943) *Flora Aegaea*. Akademie der Wissenschaften in Wien. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse. 105 (1).
- Rechinger K.H. (1949) *Florae Aegaeae Supplementum*. *Phyton* 1: 194-228.
- Rechinger K.H. (1950) Grundzüge der Pflanzenverbreitung in der Ägäis I. *Vegetatio* 2: 55–119.
- Rechinger K.H. (1955) Zur Flora der Kykladen. *Anz. Öster Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl.* (2): 15–21.
- Rechinger K.H., Rechinger-Moser F. (1951) Phytogeographia Aegaea. *Akademie der Wissenschaften in Wien. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, 105(2): 1–208
- Rechinger, K. H. (1961) Die Flora von Euboea. *Bot. Jahrb.* 80, 395-396.
- Reid E.M., & Chandler M.E.J. (1926). Catalogue of Cainzoic plants in the Department of Geology, Vol. 1, The Brembridge flora. British Museum (Natural History), London, UK
- Renner, S.S., Schaefer, H., Kocyan, A. (2007) Phylogenetics of *Cucumis* (Cucurbitaceae): Cucumber (*C. sativus*) belongs in an Asian/Australian clade far from melon (*C. melo*). *BMC Evolutionary Biology* 7:58. doi:10.1186/1471-2148-7-58
- Rieseberg, L. H. (2006). Hybrid speciation in wild sunflowers. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93(1): 34–48.
- Rieseberg LH, Kim SC, Randell RA, Whitney KD, Gross BL, Lexer C, Clay K. (2007). Hybridization and the colonization of novel habitats by annual sunflowers. *Genetica* 129: 149–165
- Rieseberg LH, Willis JH. (2007). Plant speciation. *Science* 317:910–14
- Rodda, M., Simonsson, N., Ercole, E., Khew, G., Niissalo, M., Rahayu, S., Livshultz, T. (2020) Phylogenetic studies in the *Hoya* group (*Apocynaceae*, *Marsdenieae*): the position of *Anatropanthus* and *Oreosparte*. *Willdenowia* 50(1): 119–138. doi.org/10.3372/wi.50.50112
- Rögl, F. (1999) Mediterranean and Paratethys. Facts and hypotheses of an Oligocene to Miocene Paleogeography (short overview). *Geologica Carpathica* 59: 339–349.
- Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D.L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M.A., Huelsenbeck, J.P. (2012) MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61: 539–542. doi:10.1093/sysbio/sys029



- Roskov, Y., Ower, G., Orrell, T., Nicolson, D., Bailly, N., Kirk, P.M., Bourgoïn, T., DeWalt, R.E., Decock, W., Nieukerken, E. van Zarucchi, J., Penev, L., eds. (2019). Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2019 Annual Checklist. Digital resource at [www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2019](http://www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2019). Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands. ISSN 2405-884X.
- Roy, T., Chang, T.H., Lan, T., Lindqvist, C. (2013) Phylogeny and biogeography of New World Stachydeae (Lamiaceae) with emphasis on the origin and diversification of Hawaiian and South American taxa. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 69: 218–238. doi: 10.1016/j.ympev.2013.05.023
- Runemark, H. (1971a) The phytogeography of the Central Aegean. In: A. Strid (ed.): *Evolution in the Aegean. Opera Botanica* 30: 20–28.
- Runemark H. (1971b) Distribution patterns in the Aegean. In: P.H. Davis *et al.* (eds.): *Plant life of South-West Asia*: 3–14.
- Runemark, H. (1980) Studies in the Aegean Flora XXIII. The *Dianthus fruticosus* complex (Caryophyllaceae). *Botaniska Notiser* 133: 475–490.
- Runemark, H., Snogerup, S., Nordenstam, B. (1960). Studies in the Aegean flora. I. Floristic notes. *Botaniska Notiser* 113: 421–450.
- Ryding, P.O. (2010) Pericarp structure and phylogeny of tribe Mentheae (Lamiaceae). *Plant Systematics and Evolution* 285(3–4): 165–175. doi:10.1007/s00606-010-0270-9
- Sachse, M., Mohr, B.A.R. (1996). Eine obermiozaene Makro- und Mikroflora aus Suedkreta (Griechenland), und deren palaeoklimatische Interpretation. - Vorlaeufige Betrachtungen, *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen* 200(1-2): 149–182. doi: 10.1127/njgpa/200/1996/149
- Saitou, N., Nei, M. (1987) The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* 4: 406–425.
- Sakellariou D., Galanidou, N. (2015) Pleistocene submerged landscapes and Palaeolithic archaeology in the tectonically active Aegean region. In: Harff J, Bailey G, Lüth, F (eds) *Geology and archaeology: submerged landscapes of the continental shelf*. Geological Society of London, Special Publications 411:145–178. doi:10.1144/SP411.9
- Sakellariou D., Galanidou, N. (2016) Aegean Pleistocene Landscapes Above and Below Sea-Level: Palaeogeographic Reconstruction and Hominin Dispersals. In: Bailey, G., Harff, J., Sakellariou, D. (Eds.) *Under the Sea: Archaeology and*

*Palaeolandscapes of the Continental Shelf*. Coastal Research Library, Vol. 20. Springer, pp. 436

- Sakellariou D, Tsampouraki-Kraounaki, K. (2018) Plio-Quaternary extension and strike-slip tectonics in the Aegean. *In: Duarte, J. (Ed.), Transform Plate Boundaries and Fracture Zones*. ELSEVIER.
- Salmaki, Y., Zarre, S., Ryding, O., Lindqvist, C., Scheunert, A., Bräuchler, C., Heubl, G. (2012) Phylogeny of the tribe Phlomideae (Lamioideae: Lamiaceae) with special focus on *Eremostachys* and *Phlomoidea*: New insights from nuclear and chloroplast sequences. *Taxon* 61(1): 161–179. doi:10.1002/tax.611012
- Salmaki, Y., Zarre, Sh., Ryding, O., Lindqvist, Ch., Bräuchler, Ch., Heubl, G., Barber, J., Bendiksby, M. (2013) Molecular phylogeny of tribe Stachydeae (Lamiaceae subfamily Lamioideae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 69: 535–551. doi.org/10.1016/j.ympev.2013.07.024
- Scarcelli, N., Barnaud, A., Eiserhardt, W., Treier, U.A., Seveno, M., d'Anfray, A., Vigouroux, Y., Pintaud, J-C. (2011) A set of 100 chloroplast DNA primer pairs to study population genetics and phylogeny in Monocotyledons. *PLoS ONE* 6(5): e19954. doi:10.1371/journal.pone.0019954
- Scatigna, A.V., Fritsch, P.W., Souza, V.C., Simões, A.O. (2018) Phylogenetic relationships and morphological evolution in the carnivorous genus *Philcoxia* (Plantaginaceae, Gratioleae). *Systematic Botany* 43(4): 910–919. doi.org/10.1600/036364418X697814
- Schäferhoff, B., Fleischmann, A., Fischer, E., Albach, D.C., Borsch, Th., Heubl, G., Müller, K.F. (2010) Towards resolving Lamiales relationships: insights from rapidly evolving chloroplast sequences. *BMC Evolutionary Biology* 10: 352. doi.org/10.1186/1471-2148-10-352
- Schumer, M., Cui, R., Boussau, B., Walter, R., Rosenthal, G., Andolfatto, P. (2013) An evaluation of the hybrid speciation hypothesis for *Xiphophorus clemenciae* based on whole genome sequences. *Evolution* 67:1155–1168
- Schwarz, G., 1978. Estimating the dimension of a model. *Annals of Statistics* 6: 461-464.
- Semiz, G., Semiz, A., Mercan-Doğan, N. (2018) Essential oil composition, total phenolic content, antioxidant and antibiofilm activities of four *Origanum* species from southeastern Turkey. *International Journal of Food Properties* 21(1): 194–204. doi: 10.1080/10942912.2018.1440240

- Sfenthourakis, S., Triantis, K.A. (2017) The Aegean archipelago: a natural laboratory of evolution, ecology and civilizations. *Journal of Biological Research-Thessaloniki* 24: 4–16. doi:10.1186/s40709-017-0061-3
- Shaw, J., Lickey, E.B., Schilling, E.E., Small, R.L. (2007) Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: The Tortoise and the hare III. *American Journal of Botany* 94: 275–288. doi:10.3732/ajb.94.3.275
- Silveira, M., Simpson, M. (2013) Phylogenetic Systematics of the Mesa Mints: *Pogogyne* (Lamiaceae). *Systematic Botany*, 38(3): 782–794. doi/full/10.1600/036364413X670313
- Simpson, M.G. (2010) *Plant Systematics second edition*. Amsterdam, Elsevier Academic Press pp. 740.
- Sinopoli G., Masi A., Regattieri E., Wagner B., Francke A., Peyron O., Sadori L. (2018) Palynology of the Last Interglacial Complex at Lake Ohrid: palaeoenvironmental and palaeoclimatic inferences. *Quaternary Science Reviews* 180: 177–192. doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.11.013
- Sivropoulou, A., Papanikolaou, E., Nikolaou, C., Kokkini, S., Lanaras, Th., Arsenakis, M. (1996) Antimicrobial and cytotoxic activities of *Origanum* essential oils. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 44(5): 1202–1205. doi.org/10.1021/jf950540t
- Snogerup, S., Snogerup, B. (1987) Repeated floristical observations on islets in the Aegean. *Plant Systematics and Evolution* 155: 143-164.
- Snogerup, S., Snogerup, B. (2004) Changes in the flora of some Aegean islets 1968-2000. *Plant Systematics and Evolution* 245: 169-213.
- Sobierajska, K., Boratyńska, K., Jasińska, A., Dering, M., Ok, T., Douaihy, B., Dagher-Kharrat, M.B., Romo, A., Boratyński, A. (2016) Effect of the Aegean Sea barrier between Europe and Asia on differentiation in *Juniperus drupacea* (Cupressaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 180(3): 365–385. doi.org/10.1111/boj.12377
- Soltis, D.E., Kuzzof, R.K. (1995) Discordance between nuclear and chloroplast phylogenies in the *Heuchera* Group (Saxifragaceae). *Evolution* 49(4): 727–742.
- Soltis P.S., Soltis D.E. (2009). The role of hybridization in plant speciation. *Annual Review of Plant Biology* 60: 561–588. doi: 10.1146/annurev.arplant.043008.092039

- Soltis P.S. (2013). Hybridization in Plants. *In*: Levin S.A. (ed.) *Encyclopedia of Biodiversity* (Second Edition) Academic Press, pp. 166-176.
- Stamatakis, A. (2014) RAxML Version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30(9): 1312–1313. doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033
- Stefanaki, A., Kokkini, S. (2015) Phytogeographical affinities at the crossroads of two continents: Distribution patterns of Lamiaceae in Chios Island (East Aegean Islands, Greece) and Çeşme-Karaburun Peninsula (West Anatolia, Turkey). *Systematics and Biodiversity* 13(4): 307–325. doi.org/10.1080/14772000.2015.1019949
- Stefanaki, A., Cook, C.M., Lanaras, Th., Kokkini, S. (2016) The Oregano plants of Chios Island (Greece): Essential oils of *Origanum onites* L. growing wild in different habitats. *Industrial Crops and Products* 82: 107–113. doi.org/10.1016/j.indcrop.2015.11.086
- Stegemann, S., Hartmann, S., Ruf, S., Bock, R. (2003). High-frequency gene transfer from the chloroplast genome to the nucleus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100 (15): 8828–8833
- Steininger, F.F., Rögl, F. (1984) Paleogeography and palinspastic reconstruction of the Neogene of the Mediterranean and Paratethys. Geological Society, London, Special Publications, 17: 659-668. doi.org/10.1144/GSL.SP.1984.017.01.52
- Stevens, P. F. (July 2012). Lamiales (Lamiaceae Family) . Angiosperm Phylogeny Website.
- Stevens, P. F. (2001 onwards). Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, July 2017
- Stöver, B.C., Müller, K.F. (2010) TreeGraph 2: Combining and visualizing evidence from different phylogenetic analyses. *BMC Bioinformatics* 11:7. doi.org/10.1186/1471-2105-11-7
- Strid, A. (1996) Phytogeographia Aegaea and the Flora Hellenica Database. *Annalen Des Naturhistorischen Mesums in Wien* 98 (B suppl.): 279–289.
- Strid, A. (2016a) *Atlas of the Aegean Flora. Part 1: Text & Plates*. Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem, Berlin. *Englera* 33: 700 pp.
- Strid, A. (2016b) *Atlas of the Aegean Flora. Part 2: Maps*. Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem, Berlin. *Englera* 33: 878 pp.
- Strid A., Tan K. (1997). *Flora Hellenica*. Volume 1, Koeltz Scientific Books.

- Tamura, K., Nei, M. (1993) Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial-DNA in humans and chimpanzees. *Molecular Biology and Evolution* 10: 512-526
- Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., Filipski, A., Kumar, S. (2013) MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution* 30: 2725–2729. doi:10.1093/molbev/mst197
- Tan, K., Sorger, F. (1984) New taxa from East Anatolia: *Origanum munzurense*. *Notes from Royal Botanic Gardens* 41: 534.
- Tasdemir, D., Kaiser, M., Demirci, F., Baser, K.H.C. (2006) Essential oil of Turkish *Origanum onites* L. and its main components, carvacrol and thymol show potent antiprotozoal activity without cytotoxicity. *Planta Medica* 72 (11): 1006
- Taşcıoğlu, T., Sadıkoğlu, N., Doğanlar, S., Frary, A. (2018) Molecular genetic diversity in the *Origanum* genus: EST-SSR and SRAP marker analyses of the 22 species in the eight sections that naturally occur in Turkey. *Industrial Crops and Products* 123: 746–761. doi.org/10.1016/j.indcrop.2018.07.027
- Theodoridis, S., Stefanaki, A., Tezcan, M., Aki, C., Kokkini, S., Vlachonasios, KE (2012) DNA barcoding in native plants of the Labiatae (Lamiaceae) family from Chios Island (Greece) and the adjacent Çeşme-Karaburun Peninsula (Turkey). *Molecular Ecology Resources* 12(4): 620–633. doi: 10.1111/j.1755-0998.2012.03129.x.
- Triantis, K.A., Mylonas, M. (2009) Greek islands, biology. In: Gillespie, R., Glague, D.A. (Eds.) *Encyclopedia of islands*. Braun-Blanquetia University of California Press, Berkeley, pp. 388–392.
- Trigas, P., Iatrou, G., Karetos, G. (2007) Species diversity, endemism and conservation of the family Caryophyllaceae in Greece. *Biodiversity & Conservation* 16: 357–376. doi:10.1007/s10531-005-3013-4
- Trigas, P., Iatrou, G., Panitsa, M. (2008) Vascular plant species diversity, biogeography and vulnerability in the Aegean islands as exemplified by Evvia island (W Aegean, Greece). *Fresenius Environmental Bulletin* 17(1): 48–57.
- Tsitroni, A., Kirkpatrick, M., Levin, D.A. (2003) A model for chloroplast capture. *Evolution* 57(8): 1776–1782. doi:10.1111/j.0014-3820.2003.tb00585.x
- Tu, T., Dillon, M.O., Sun, H., Wen, J. (2008) Phylogeny of *Nolana* (Solanaceae) of the Atacama and Peruvian deserts inferred from sequences of four plastid markers and

- the nuclear LEAFY second intron. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49: 561–573. doi: 10.1016/j.ympev.2008.07.018
- Turland N.J., Chilton L., Press J.R. (1993) *Flora of the Cretan area. Annotated Checklist and Atlas*. London: H.M.S.O.
- Turill W.B. (1929) *The plant-life of the Balkan Peninsula: a phytogeographical study*. Clarendon Press, Oxford.
- Van Loon, J. C., and H. D. Jong. (1978). IOPB Chromosome number reports LIX. *Taxon* 27: 53–61.
- Van Loon, J. C., and A. K. V. Setten. (1982) IOPB Plant chromosome number reports. *Taxon* 31: 589–592.
- Van Looy, K., Jacquemyn, H., Breyne, P., Honnay, O. (2009) Effects of flood events on the genetic structure of Riparian populations of the grassland plant *Origanum vulgare*. *Biological Conservation* 142: 870–878. doi.org/10.1016/j.biocon.2008.12.006
- Vargas, P. (2003) Molecular evidence for multiple diversification patterns of alpine plants in Mediterranean Europe. *Taxon* 52: 463–476. doi:10.2307/3647446
- Vargas-Luna, M.D., Hernández-Ledesma, P., Majure, L. Ch., Puente-Martínez, R., Hernández Macías, H.M., Bárcenas Luna, R.T. (2018) Splitting *Echinocactus*: morphological and molecular evidence support the recognition of *Homalocephala* as a distant genus in the Cactaceae. *PhytoKeys* 111: 31–59. doi:10.3897/phytokeys.111.26856
- Velitzelos, E. & Gregor, H.J. (1990). Some aspects of the Neogene floral history in Greece. *Review of Palaeobotany and Palynology* 62: 291–307. doi.org/10.1016/0034-6667(90)90092-W
- Vogel, Th. (1841) Einige Arten aus den Gattungen Thymus und Origanum. *Linnaea* 15: 75–80.
- Vokou, D., Kokkini, S., Bessiere, J.M. (1988) *Origanum onites* (Lamiaceae) in Greece: Distribution, volatile oil yield, and composition. *Economic Botany* 42(3):407–412.
- Vokou, D., Kokkini, S., Bessiere, J.M. (1993) Geographic variation of Greek oregano (*Origanum vulgare* ssp. *hirtum*) essential oils. *Biochemical Systematics and Ecology* 21 (2): 287–295.
- Vrachnakis, Th.G. (2002) On the epidermal elements of *Origanum calcaratum* Juss. (Labiatae). *Phyton* 42(1): 39–67.

- Wagner WH Jr, Wagner FS. 1980. Polyploidy in pteridophytes. In *Polyploidy: Biological Relevance*, ed. WH Lewis, pp. 199–214. New York: Plenum
- Wagstaff, S.J., Olmstead, R.G., Cantino, P.D. (1995) Parsimony analysis of cpDNA restriction site variation in subfamily Nepetoideae (Labiatae). *American Journal of Botany* 82: 886–892. doi: 10.2307/2445975
- Wagstaff, S.J., Olmstead, R.G. (1997) Phylogeny of Labiatae and Verbenaceae inferred from rbcL sequences *Systematic Botany* 22: 165–179. doi:10.2307/2419684
- Wagstaff, S.J., Hickerson, L., Spangler, R., Reeves, P.A., Olmstead, R.G. (1998). Phylogeny in Labiatae s.l., inferred from cpDNA sequences. *Plant Systematics and Evolution* 209(3–4): 265–274. doi:10.1007/bf00985232
- Walker, J.B., Sytsma, K.J. (2007) Staminal evolution in the genus *Salvia* (Lamiaceae): Molecular phylogenetic evidence for multiple origins of the staminal lever. *Annals of Botany* 100(2): 375–391. doi:10.1093/aob/mcl176
- Walker, J.B., Drew, B.T., Sytsma, K.J., (2015) Unravelling species relationships and diversification within the iconic California floristic province sages (*Salvia* Subgenus *Audibertia*, Lamiaceae). *Systematic Botany* 40(3): 826–844, doi.org/10.1600/036364415X689285
- Wang, X.-H., Wu, W., Jian, S.-G. (2019) Transcriptome analysis of two radiated *Cycas* species and the subsequent species delimitation of the *Cycas taiwaniana* complex. *Applications in Plant Sciences* 7(10): e11292. doi:10.1002/aps3.11292
- Whittaker, R.J., Fernández-Palacios, J.M., Matthews, T.J., Borregaard, M.K., Triantis, K.A. (2017) Island Biogeography: Taking the long view of nature’s laboratories. *Science* 357(6354): 876–885. doi: 10.1126/science.aam8326
- Will, M., Claßen-Bockhoff, R. (2017) Time to split *Salvia* s.l. (Lamiaceae) – New insights from Old World *Salvia* phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 109: 33–58. doi.org/10.1016/j.ympev.2016.12.041
- Wiens, J.J. (2004) The role of morphological data in phylogeny reconstruction. *Systematic Biology* 53(4): 653–661. doi:10.1080/10635150490472959
- Wiens, J.J., Hollingsworth, B.D. (2000) War of the iguanas: Conflicting molecular and morphological phylogenies and long-branch attraction in iguanid lizards. *Systematic Biology* 49:143–159. doi: 10.1080/10635150050207447
- World Checklist of Selected Plant Families, (2017) Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. <http://apps.kew.org/wcsp/>

- Xiang, C.-L., Zhang, Q., Scheen, A.-C., Cantino, P. D., Funamoto, T., & Peng, H. (2013). Molecular phylogenetics of *Chelonopsis* (Lamiaceae: Gomphostemmatae) as inferred from nuclear and plastid DNA and morphology. *Taxon* 62(2): 375–386. doi:10.12705/622.11
- Xu, B., Zeng, X.-M., Gao, X.-F., Jin, D.-P., Zhang, L.-B. (2017). ITS non-concerted evolution and rampant hybridization in the legume genus *Lespedeza* (Fabaceae). *Scientific Reports* 7(1). doi:10.1038/srep40057
- Yan, M., Xiong, Y., Liu, R., Deng, M., Song, J. (2018) The application and limitation of universal chloroplast markers in discriminating East Asian evergreen oaks. *Frontiers in Plant Sciences* 9(569): 1–15. doi: 10.3389/fpls.2018.00569
- Yang, L., Kong, H., Huang, J.P., Kang, M. (2019) Different species or genetically divergent populations? Integrative species delimitation of the *Primulina hochiensis* complex from isolated karst habitats. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 132: 219-231. doi.org/10.1016/j.ympev.2018.12.011
- Yang, Z. (2006) *Computational Molecular Evolution*. Oxford University Press, Oxford, New York, 357 pp.
- Yang, Z. (2015) A tutorial of BPP for species tree estimation and species delimitation. *Current Zoology* 61:854–865.
- Yang, Z., Rannala, B. (2014) Unguided species delimitation using DNA sequence data from multiple loci. *Molecular Biology and Evolution* 31: 3125–3135.
- Yıldız K, Gücel S. 2006. Chromosome numbers of 16 endemic plant taxa from northern Cyprus. *Turkish Journal of Botany* 30: 181-192.
- Yuannian, J., Hui, G. (2014) Chapter Nine - *Prehistory of the Angiosperms: Characterization of the Ancient Genomes*, Paterson, A. H. (Ed.) *Advances in Botanical Research*, Academic Press, Vol. 69, pp. 223–245
- Yüzbaşıoğlu, E., Dadandı, M.Y. (2008) Phylogenetic relationships among species of the subsection *Dendrophlomis* Benth. *Electronic Journal of Biotechnology* 11(4): 12–13. doi: 10.2225/vol11/issue4-fulltext-7
- Zecca, G., Tommasi, N., Grassi, F. (2020) Multiple evolutionary lineages detected in giant reed (*Arundo donax* L.): Applied and evolutionary perspectives. *Annals of Applied Biology* 176(3): 285–295. doi:10.1111/aab.12573.
- Zohary, M. (1973) *Geobotanical Foundations of the Middle East 1 & 2*. Stuttgart, Gustav Fischer Verlag and Amsterdam, Swets and Zeitlinger, 738 pp.



- Zou, X.H., Ge, S. (2008) Conflicting gene trees and phylogenomics. *Journal of Systematics and Evolution* 46: 795–807.
- Ασσαριωτάκης, Α.Ι. (2018) *Παραλλακτικότητα των Φαρμακευτικών και Αρωματικών ειδών, Origanum vulgare ssp. hirtum L., Origanum onites L. και Origanum x intercedens, σε συνθήκες καλλιέργειας ως προς τα μορφολογικά, αποδοτικά και χημειοτυπικά τους χαρακτηριστικά*. Μεταπτυχιακή διατριβή, Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών.
- Γεωργιάδου-Δικαιούλια, Ε., Δερμιτζάκη, Μ.Δ. & Ντρίνια, Χ. (1994). Οι Παγετώδεις Περίοδοι του Τεταρτογενούς με ειδικότερες αναφορές στην Ελλάδα. *Δελτίο Ελληνικής Σηλαιολογικής εταιρείας*, Τόμος XXI.
- Ζηδιανάκης, Ι. (2002). *Η απολιθωμένη χλωρίδα της λεκάνης των Βρυσών - Συνεισφορά στη γνώση του παλαιοκλίματος και του παλαιοπεριβάλλοντος του άνω Μειόκαινου της δυτικής Κρήτης*. Μεταπτυχιακή διατριβή, Πανεπιστήμιο Κρήτης, Τμήμα Βιολογίας.
- Καγιαμπάκη, Α.Ν., (2010) *Σύγχρονη φυτογεωγραφική ανάλυση στο Κεντρικό και Νότιο Αιγαίο*. Διδακτορική διατριβή, Πανεπιστήμιο Κρήτης, Τμήμα Βιολογίας.
- Καρούσου, Ρ. (1995) *Ταξινομική προσέγγιση της Οικογένειας Labiatae στην Κρήτη: Εξάπλωση, μορφολογία και αιθέρια ελαία*. Διδακτορική διατριβή, Αριστοτέλειο Πανεπιστήμιο Θεσσαλονίκης.
- Κυπριωτάκης, Ζ., (1998) *Συμβολή στη μελέτη της χασμοφυτικής χλωρίδας της Κρήτης και της διαχείρισής της ως φυσικού πορου, προς την κατεύθυνση του φυσιολατρικού τουρισμού, της ανθοκομίας, της εθνοβοτανικής και της προστασίας των απειλούμενων φυτικών ειδών και βιοτοπών*. Διδακτορική διατριβή, Πανεπιστήμιο Πατρών. doi: [10.12681/eadd/9928](https://doi.org/10.12681/eadd/9928)

## **ΠΑΡΑΡΤΗΜΑΤΑ**

---

**I: ΠΛΗΡΟΦΟΡΙΕΣ ΔΕΙΓΜΑΤΩΝ**

**II: ΣΥΜΠΛΗΡΩΜΑΤΙΚΕΣ ΕΙΚΟΝΕΣ**

## ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ Ι: Πληροφορίες Δειγμάτων

**Πίνακας S1:** Αριθμητικά ταξινομημένη λίστα δειγμάτων της παρούσας μελέτης (από τον κωδικό "Map Id" που δίνεται σε κάθε δείγμα και εμφανίζεται στην Εικόνας 15). Δίνονται επίσης τα ονόματα ειδών, κωδικοί αποξηραμένων δειγμάτων (voucher number), ονόματα τοποθεσιών, φυτογεωγραφική περιοχή με συντομογραφίες και μοριακοί δείκτες, με τους αντίστοιχους αριθμούς εγγραφής που έχουν κατατεθεί στη GenBank (“–” υποδηλώνει ότι δεν υπάρχει προϊόν ενίσχυσης PCR). Το "Lab\_number" αναφέρεται στον κωδικό που δόθηκε σε κάθε δείγμα και χρησιμοποιήθηκε στο εργαστήριο και εμφανίζεται σε όλες τις εικόνες. Όλα τα δείγματα συμπεριλήφθηκαν στη μορφολογική ανάλυση, εκτός από τρία (Map Id: 1, 141,149)

Map Id	Species	Lab_number	Locations	Phytog/cal area	NHMC Voucher number	Nuclear markers			Chloroplast markers				
						ITS1-ITS2	ETS	MAPKK	psbK-psbI	psbA-trnH	trnL intron	trnL-trnF	rps16
1	<i>O. calcaratum</i>	137b	Klisoures, Chalki	<b>E Ae:</b> East Aegean Islands	13267	–	–	–	–	–	–	–	–
2	<i>O. calcaratum</i>	137a	Klisoures, Chalki	<b>E Ae:</b> East Aegean Islands	13268	–	–	–	–	–	–	–	–
3	<i>O. calcaratum</i>	87	Hozoviotissa Monastery, Amorgos	<b>K ik:</b> Cyclades	13269	–	–	–	–	–	–	–	–
4	<i>O. calcaratum</i>	84	Lagada, Amorgos	<b>K ik:</b> Cyclades	13236	OL584106	OL598206	OL604213	OL598087	–	–	OL598316	–
5	<i>O. calcaratum</i>	85	Lagada, Amorgos	<b>K ik:</b> Cyclades	13237	OL584107	OL598207	–	OL598088	–	–	OL598317	–
6	<i>O. calcaratum</i>	99	Hozoviotissa Monastery, Amorgos	<b>K ik:</b> Cyclades	13270	–	–	–	–	–	–	–	–
7	<i>O. calcaratum</i>	1	Roussa Ekklesia, Sitia, Crete	<b>K K:</b> Kriti-Karpathos	13271	–	–	–	–	–	–	–	–
8	<i>O. calcaratum</i>	170	Roussa Ekklesia, Sitia, Crete	<b>K K:</b> Kriti-Karpathos	13238	OL584108	OL598208	OL604225	OL598089	–	–	–	OL598342
9	<i>O. calcaratum</i>	171	Roussa Ekklesia, Sitia, Crete	<b>K K:</b> Kriti-Karpathos	13272	–	–	–	–	–	–	–	–

Map Id	Species	Lab_ number	Locations	Phytog/cal area	NHMC Voucher number	Nuclear markers			Chloroplast markers				
						ITS1-ITS2	ETS	MAPKK	psbK-psbI	psbA-trnH	trnL intron	trnL-trnF	rps16
10	<i>O. calcaratum</i>	174	Roussa Ekklesia, Sitia, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	13239	OL584109	OL598209	OL604226	OL598090	–	OL598270	–	OL598343
11	<i>O. calcaratum</i>	172	Roussa Ekklesia, Sitia, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	13273	–	–	–	–	–	–	–	–
12	<i>O. calcaratum</i>	175	Roussa Ekklesia, Sitia, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	13274	–	–	–	–	–	–	–	–
13	<i>O. calcaratum</i>	173	Roussa Ekklesia, Sitia, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	13275	–	–	–	–	–	–	–	–
14	<i>O. dictamnus</i>	9	Kato Symi, Lassithi, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	12616	–	–	–	–	–	–	–	–
15	<i>O. dictamnus</i>	21	Sugia, Ag.Irini, Chania, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	12624	OL584067	OL598196	OL604181	OL598133	OL598235	–	OL598271	–
16	<i>O. dictamnus</i>	14	Sugia, Ag.Irini, Chania, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	13276	–	–	–	–	–	–	–	–
17	<i>O. dictamnus</i>	16	Sugia, Ag.Irini, Chania, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	13276	–	–	–	–	–	–	–	–
18	<i>O. dictamnus</i>	17	Sugia, Ag.Irini, Chania, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	12624	–	–	–	–	–	–	–	–
19	<i>O. dictamnus</i>	19	Sugia, Ag.Irini, Chania, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	12626	OL584066	OL598198	OL604180	OL598135	–	OL598240	OL598272	–
20	<i>O. dictamnus</i>	18	Sugia, Ag.Irini, Chania, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	12625	OL584065	OL598197	OL604179	OL598134	–	OL598239	–	OL598325
21	<i>O. dictamnus</i>	15	Sugia, Ag.Irini, Chania, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	12625	–	–	–	–	–	–	–	–

Map Id	Species	Lab_ number	Locations	Phytog/cal area	NHMC Voucher number	Nuclear markers			Chloroplast markers				
						ITS1-ITS2	ETS	MAPKK	psbK-psbI	psbA-trnH	trnL intron	trnL-trnF	rps16
22	<i>O. dictamnus</i>	5	Sugia, Ag.Irini, Chania, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	12626	-	-	-	-	-	-	-	-
23	<i>O. dictamnus</i>	10	Vrysi gorge, Rethymno, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	12649	-	-	-	-	-	-	-	-
24	<i>O. dictamnus</i>	20	Sugia, Ag.Irini, Chania, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	12633	-	-	-	-	-	-	-	-
25	<i>O. dictamnus</i>	34	Therisso gorge, Chania, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	12609	OL584068	OL598200	OL604192	OL598137	-	OL598241	OL598273	OL598326
26	<i>O. dictamnus</i>	35	Sugia, Ag.Irini, Chania, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	12627	OL584070	OL598201	OL604193	OL598138	OL598236	-	OL598274	-
27	<i>O. dictamnus</i>	33	Therisso gorge, Chania, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	12608	OL584069	OL598199	OL604191	OL598136	-	OL598242	OL598275	OL598327
28	<i>O. dictamnus</i>	12	Skaloti gorge, Chania, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	12611	-	-	-	-	-	-	-	-
29	<i>O. dictamnus</i>	13	Skaloti gorge, Chania, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	12611	-	-	-	-	-	-	-	-
30	<i>O. dictamnus</i>	11	Skaloti gorge, Chania, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	12611	-	-	-	-	-	-	-	-
31	<i>O. dictamnus</i>	46	Mundros gorge, Rethymno, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	12654	-	-	-	-	-	-	-	-
32	<i>O. dictamnus</i>	103	Imbros gorge, Chania, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	13277	-	-	-	-	-	-	-	-
33	<i>O. dictamnus</i>	96	Imbros gorge, Chania, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	13277	-	-	-	-	-	-	-	-

Map Id	Species	Lab_ number	Locations	Phytog/cal area	NHMC Voucher number	Nuclear markers			Chloroplast markers				
						ITS1-ITS2	ETS	MAPKK	psbK-psbI	psbA-trnH	trnL intron	trnL-trnF	rps16
34	<i>O. dictamnus</i>	53	Zaros gorge, Heraklio, Crete	<b>KK: Kriti</b> -Karpathos	13256	OL584064	OL598203	–	OL598140	OL598237	OL598244	OL598276	OL598328
35	<i>O. dictamnus</i>	51	Zaros gorge, Heraklio, Crete	<b>KK: Kriti</b> -Karpathos	12655	–	–	–	–	–	–	–	–
36	<i>O. dictamnus</i>	52	Zaros gorge, Heraklio, Crete	<b>KK: Kriti</b> -Karpathos	13255	OL584063	OL598202	OL604202	OL598139	OL598238	OL598243	OL598277	OL598329
37	<i>O. dictamnus</i>	132	Kamares gorge, Rethymno, Crete	<b>KK: Kriti</b> -Karpathos	13278	–	–	–	–	–	–	–	–
38	<i>O. dictamnus</i>	150	Kamares gorge, Rethymno, Crete	<b>KK: Kriti</b> -Karpathos	13279	–	–	–	–	–	–	–	–
39	<i>O. dictamnus</i>	3	Havga gorge, Lassithi, Crete	<b>KK: Kriti</b> -Karpathos	12623	–	–	–	–	–	–	–	–
40	<i>O. dictamnus</i>	8	Kato Symi, Lassithi, Crete	<b>KK: Kriti</b> -Karpathos	12616	–	–	–	–	–	–	–	–
41	<i>O. dictamnus</i>	4	Havga gorge, Lassithi, Crete	<b>KK: Kriti</b> -Karpathos	12619	–	–	–	–	–	–	–	–
42	<i>O. dictamnus</i>	6	Havga gorge, Lassithi, Crete	<b>KK: Kriti</b> -Karpathos	12623	–	–	–	–	–	–	–	–
43	<i>O. dictamnus</i>	105	Vriomeni, Terapetra, Crete	<b>KK: Kriti</b> -Karpathos	13280	–	–	–	–	–	–	–	–
44	<i>O. dictamnus</i>	183	Katharo, Lassithi, Crete	<b>KK: Kriti</b> -Karpathos	13281	–	–	–	–	–	–	–	–
45	<i>O. microphyllum</i>	2	Kroussia, Chania, Crete	<b>KK: Kriti</b> -Karpathos	12610	–	–	–	–	–	–	–	–

Map Id	Species	Lab_ number	Locations	Phytog/cal area	NHMC Voucher number	Nuclear markers			Chloroplast markers				
						ITS1-ITS2	ETS	MAPKK	psbK-psbI	psbA-trnH	trnL intron	trnL-trnF	rps16
46	<i>O. microphyllum</i>	42	Samaria gorge, Chania, Crete	KK: Kriti-Karpathos	12628	OL584054	OL598184	OL604197	OL598121	OL598217	OL598245	OL598278	OL598318
47	<i>O. microphyllum</i>	44	Samaria gorge, Chania, Crete	KK: Kriti-Karpathos	12629	OL584055	OL598185	OL604198	OL598122	OL598218	OL598246	OL598279	OL598319
48	<i>O. microphyllum</i>	49	Samaria gorge, Chania, Crete	KK: Kriti-Karpathos	12630	OL584056	OL598186	OL604200	OL598123	–	OL598247	OL598280	OL598320
49	<i>O. microphyllum</i>	45	Samaria gorge, Chania, Crete	KK: Kriti-Karpathos	12632	–	–	–	–	–	–	–	–
50	<i>O. microphyllum</i>	43	Samaria gorge, Chania, Crete	KK: Kriti-Karpathos	12628	–	–	–	–	–	–	–	–
51	<i>O. microphyllum</i>	58	Samaria gorge, Chania, Crete	KK: Kriti-Karpathos	12631	OL584057	OL598187	OL604205	OL598124	–	–	OL598281	OL598321
52	<i>O. microphyllum</i>	161	Kallergi hut, Chania, Crete	KK: Kriti-Karpathos	13282	–	–	–	–	–	–	–	–
53	<i>O. microphyllum</i>	162	Kallergi hut, Chania, Crete	KK: Kriti-Karpathos	13282	–	–	–	–	–	–	–	–
54	<i>O. microphyllum</i>	7	Havga gorge, Lassithi, Crete	KK: Kriti-Karpathos	13283	–	–	–	–	–	–	–	–
55	<i>O. microphyllum</i>	27	Lassithi plataeu, Crete	KK: Kriti-Karpathos	13224	OL584051	OL598188	OL604187	OL598125	OL598219	OL598248	OL598282	OL598322
56	<i>O. microphyllum</i>	54	Ag. Charalambos, Lassithi, Crete	KK: Kriti-Karpathos	12658	–	–	–	–	–	–	–	–
57	<i>O. microphyllum</i>	36	Havga gorge, Lassithi, Crete	KK: Kriti-Karpathos	12622	OL584053	OL598189	OL604194	OL598126	–	–	–	–

Map Id	Species	Lab_ number	Locations	Phytog/cal area	NHMC Voucher number	Nuclear markers			Chloroplast markers				
						ITS1-ITS2	ETS	MAPKK	psbK-psbI	psbA-trnH	trnL intron	trnL-trnF	rps16
58	<i>O. microphyllum</i>	56	Kastamonitsa, Heraklio, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	13266	OL584058	OL598190	OL604203	OL598127	–	–	OL598283	OL598323
59	<i>O. microphyllum</i>	55	Ag. Charalambos, Lassithi, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	12659	–	–	–	–	–	–	–	–
60	<i>O. microphyllum</i>	32	Diktaion Andro, Lassithi, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	12618	OL584052	OL598191	OL604190	OL598128	–	OL598249	–	OL598324
61	<i>O. microphyllum</i>	112	Krasi, Lassithi, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	12620	–	–	–	–	–	–	–	–
62	<i>O. microphyllum</i>	110	Karfi, Lassithi, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	13227	OL584062	OL598192	OL604219	OL598129	–	–	OL598284	–
63	<i>O. microphyllum</i>	111	Karfi, Lassithi, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	13229	OL584061	OL598193	OL604220	OL598131	OL598220	–	OL598285	–
64	<i>O. microphyllum</i>	109	Lagou, Lassithi, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	13228	–	–	–	–	–	–	–	–
65	<i>O. microphyllum</i>	108	Lagou, Lassithi, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	13228	OL584060	OL598194	OL604218	OL598130	OL598221	OL598250	OL598286	–
66	<i>O. microphyllum</i>	113	Nisimos plataeu, Lassithi, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	13254	OL584059	OL598195	OL604221	OL598132	–	–	OL598287	–
67	<i>O. microphyllum</i>	117	Mesa Lassithaki, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	13284	–	–	–	–	–	–	–	–
68	<i>O. microphyllum</i>	156	Azilakodasos, Lassithi, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	13285	–	–	–	–	–	–	–	–
69	<i>O. microphyllum</i>	165	Havga gorge, Lassithi, Crete	<b>KK: Kriti-Karpathos</b>	13283	–	–	–	–	–	–	–	–



Map Id	Species	Lab_ number	Locations	Phytog/cal area	NHMC Voucher number	Nuclear markers			Chloroplast markers				
						ITS1-ITS2	ETS	MAPKK	psbK-psbI	psbA-trnH	trnL intron	trnL-trnF	rps16
70	<i>O. microphyllum</i>	181	Katharo, Lassithi, Crete	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	13281	-	-	-	-	-	-	-	-
71	<i>O. microphyllum</i>	168	Katharo, Lassithi, Crete	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	13286	-	-	-	-	-	-	-	-
72	<i>O. microphyllum</i>	166	Kastamonitsa, Heraklio, Crete	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	13226	-	-	-	-	-	-	-	-
73	<i>O. microphyllum</i>	182	Kritsa, Lassithi, Crete	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	13287	-	-	-	-	-	-	-	-
74	<i>O. microphyllum</i>	169	Katharo, Lassithi, Crete	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	13281	-	-	-	-	-	-	-	-
75	<i>O. onites</i>	131	Ag. Andreas, Peloponissos	<b>Pe:</b> Peloponese	13288	-	-	-	-	-	-	-	-
76	<i>O. onites</i>	130	Geraki, Peloponissos	<b>Pe:</b> Peloponese	13289	-	-	-	-	-	-	-	-
77	<i>O. onites</i>	129	Oitino, Peloponissos	<b>Pe:</b> Peloponese	13290	-	-	-	-	-	-	-	-
78	<i>O. onites</i>	163	Santonini, Cyclades	<b>Kik:</b> Cyclades	13291	-	-	-	-	-	-	-	-
79	<i>O. onites</i>	177	Sifnos, Cyclades	<b>Kik:</b> Cyclades	13292	-	-	-	-	-	-	-	-
80	<i>O. onites</i>	28	Giouhtas Mt., Crete	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	13240	OL584071	OL598161	OL604188	OL598100	-	OL598251	OL598288	OL598330
81	<i>O. onites</i>	25	Giouhtas Mt., Crete	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	13241	OL584073	OL598163	OL604185	OL598101	-	OL598252	OL598289	OL598331
82	<i>O. onites</i>	24	Spilia, Ag.Irini, Heraklio, Crete	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	13265	OL584072	OL598162	OL604184	-	-	-	-	-
83	<i>O. onites</i>	38	Eleftherna, Rethymno, Crete	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	13293	-	-	-	-	-	-	-	-

Map Id	Species	Lab_ number	Locations	Phytog/cal area	NHMC Voucher number	Nuclear markers			Chloroplast markers				
						ITS1-ITS2	ETS	MAPKK	psbK-psbI	psbA-trnH	trnL intron	trnL-trnF	rps16
84	<i>O. onites</i>	37	Eleftherna, Rethymno, Crete	KK: Kriti-Karpathos	12652	OL584074	OL598164	OL604195	OL598102	OL598222	OL598253	OL598290	OL598332
85	<i>O. onites</i>	57	Kastamonitsa, Heraklio, Crete	KK: Kriti-Karpathos	12660	OL584075	OL598165	OL604204	OL598103	OL598223	–	OL598291	OL598333
86	<i>O. onites</i>	39	Eleftherna, Rethymno, Crete	KK: Kriti-Karpathos	13293	–	–	–	–	–	–	–	–
87	<i>O. onites</i>	74	Venerato, Heraklio, Crete	KK: Kriti-Karpathos	13243	OL584077	OL598167	–	OL598105	–	OL598254	OL598292	–
88	<i>O. onites</i>	73	Roussospiti, Rethymno, Crete	KK: Kriti-Karpathos	13242	OL584076	OL598166	OL604211	OL598104	–	–	OL598293	–
89	<i>O. onites</i>	86	Aforesmenos, Lassithi, Crete	KK: Kriti-Karpathos	12612	OL584078	OL598168	OL604214	OL598106	OL598224	–	–	–
90	<i>O. onites</i>	72	Roussospiti, Rethymno, Crete	KK: Kriti-Karpathos	13242	–	–	–	–	–	–	–	–
91	<i>O. onites</i>	94	Aforesmenos, Lassithi, Crete	KK: Kriti-Karpathos	12613	OL584079	OL598169	–	OL598107	–	–	OL598294	–
92	<i>O. onites</i>	107	Selinari Lassithi, Crete	KK: Kriti-Karpathos	13294	–	–	–	–	–	–	–	–
93	<i>O. onites</i>	104	Kera, Lassithi, Crete	KK: Kriti-Karpathos	12621	–	–	–	–	–	–	–	–
94	<i>O. onites</i>	114	Frathias, Rethymno, Crete	KK: Kriti-Karpathos	13295	–	–	–	–	–	–	–	–
95	<i>O. onites</i>	106	Mesada, Kastamonitsa, Crete	KK: Kriti-Karpathos	12661	–	–	–	–	–	–	–	–

Map Id	Species	Lab_ number	Locations	Phytog/cal area	NHMC Voucher number	Nuclear markers			Chloroplast markers				
						ITS1-ITS2	ETS	MAPKK	psbK-psbI	psbA-trnH	trnL intron	trnL-trnF	rps16
96	<i>O. onites</i>	128	Skoteino, Heraklio, Crete	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	13296	-	-	-	-	-	-	-	-
97	<i>O. onites</i>	157	Almyros dam, Heraklio, Crete	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	13297	-	-	-	-	-	-	-	-
98	<i>O. onites</i>	155	Ederi, Heraklio, Crete	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	13298	-	-	-	-	-	-	-	-
99	<i>O. onites</i>	152	Lohria, Psiloritis Mt., Crete	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	13299	-	-	-	-	-	-	-	-
100	<i>O. onites</i>	159	Petres gorge, Rethymno, Crete	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	13300	-	-	-	-	-	-	-	-
101	<i>O. onites</i>	167	Kritsa, Lassithi, Crete	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	13301	-	-	-	-	-	-	-	-
102	<i>O. onites</i>	89	Kritinia, Rhodos	<b>E Ae:</b> East Aegean Islands	13266	-	-	-	-	-	-	-	-
103	<i>O. onites</i>	123	Kritinia, Rhodos	<b>E Ae:</b> East Aegean Islands	13266	OL584081	OL598171	OL604223	-	-	-	-	-
104	<i>O. onites</i>	138	Chalki	<b>E Ae:</b> East Aegean Islands	13302	-	-	-	-	-	-	-	-
105	<i>O. onites</i>	118	Koutsoutis, Rhodos	<b>E Ae:</b> East Aegean Islands	13244	OL584080	OL598170	OL604222	OL598108	-	-	OL598295	-
106	<i>O. onites</i>	125	Siana, Rhodos	<b>E Ae:</b> East Aegean Islands	13246	-	-	-	-	-	-	-	-
107	<i>O. onites</i>	122	Asklipeio, Rhodos	<b>E Ae:</b> East Aegean Islands	13303	-	-	-	-	-	-	-	-
108	<i>O. onites</i>	119	Koutsoutis, Rhodos	<b>E Ae:</b> East Aegean Islands	13245	-	-	-	-	-	-	-	-

Map Id	Species	Lab_ number	Locations	Phytog/cal area	NHMC Voucher number	Nuclear markers			Chloroplast markers				
						ITS1-ITS2	ETS	MAPKK	psbK-psbI	psbA-trnH	trnL intron	trnL-trnF	rps16
109	<i>O. onites</i>	135	Kastro, Chalki	<b>E Ae:</b> East Aegean Islands	13304	-	-	-	-	-	-	-	-
110	<i>O. onites</i>	127	Lindos, Rhodos	<b>E Ae:</b> East Aegean Islands	13305	-	-	-	-	-	-	-	-
111	<i>O. onites</i>	134	Pontamos, Chalki	<b>E Ae:</b> East Aegean Islands	13306	-	-	-	-	-	-	-	-
112	<i>O. onites</i>	120	Afandou, Rhodos	<b>E Ae:</b> East Aegean Islands	13307	-	-	-	-	-	-	-	-
113	<i>O. onites</i>	121	Koutsoutis, Rhodos	<b>E Ae:</b> East Aegean Islands	13245	OL584082	OL598172	-	OL598109	-	-	OL598296	-
114	<i>O. onites</i>	124	Siana, Rhodos	<b>E Ae:</b> East Aegean Islands	13246	OL584083	OL598173	OL604224	OL598110	-	-	OL598297	-
115	<i>O. onites</i>	126	Lindos, Rhodos	<b>E Ae:</b> East Aegean Islands	13305	-	-	-	-	-	-	-	-
116	<i>O. onites</i>	136	Katsias, Chalki	<b>E Ae:</b> East Aegean Islands	13308	-	-	-	-	-	-	-	-
117	<i>O. onites</i>	139	Ag. Kyriaki, Chalki	<b>E Ae:</b> East Aegean Islands	13309	-	-	-	-	-	-	-	-
118	<i>O. onites</i>	145	Klisoures, Chalki	<b>E Ae:</b> East Aegean Islands	13310	-	-	-	-	-	-	-	-
119	<i>O. onites</i>	47	Karpathos, Mesohori	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	12648	-	-	-	-	-	-	-	-
120	<i>O. onites</i>	101	Karpathos	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	12647	-	-	-	-	-	-	-	-
121	<i>O. onites</i>	98	Symi	<b>E Ae:</b> East Aegean Islands	13247	OL584084	OL598174	OL604217	OL598111	-	-	OL598298	-

Map Id	Species	Lab_ number	Locations	Phytog/cal area	NHMC Voucher number	Nuclear markers			Chloroplast markers				
						ITS1-ITS2	ETS	MAPKK	psbK-psbI	psbA-trnH	trnL intron	trnL-trnF	rps16
122	<i>O. onites</i>	141	Ag. Marina, Symi	<b>E Ae:</b> East Aegean Islands	13311	–	–	–	–	–	–	–	–
123	<i>O. onites</i>	140	Symi	<b>E Ae:</b> East Aegean Islands	13312	–	–	–	–	–	–	–	–
124	<i>O. onites</i>	144	Nanou gorge, Symi	<b>E Ae:</b> East Aegean Islands	13313	–	–	–	–	–	–	–	–
125	<i>O. onites</i>	142e	Dysalona bay, Symi	<b>E Ae:</b> East Aegean Islands	13314	–	–	–	–	–	–	–	–
126	<i>O. onites</i>	143	Nanou gorge, Symi	<b>E Ae:</b> East Aegean Islands	13313	–	–	–	–	–	–	–	–
127	<i>O. onites</i>	29	Lagada, Amorgos	<b>K ik:</b> Cyclades	13249	OL584088	OL598178	–	OL598115	–	OL598255	OL598299	OL598334
128	<i>O. onites</i>	31	Zakros, Crete	<b>K K:</b> Kriti-Karpathos	13248	OL584087	OL598177	OL604189	OL598114	OL598225	OL598256	–	–
129	<i>O. onites</i>	23	Zakros, Crete	<b>K K:</b> Kriti-Karpathos	12615	OL584086	OL598176	OL604183	OL598113	OL598227	OL598257	OL598300	–
130	<i>O. onites</i>	22	Zakros, Crete	<b>K K:</b> Kriti-Karpathos	12614	OL584085	OL598175	OL604182	OL598112	OL598226	OL598258	OL598301	OL598335
131	<i>O. onites</i>	82	Goudouras, Lassithi, Crete	<b>K K:</b> Kriti-Karpathos	12751	OL584089	OL598179	–	OL598116	–	–	–	–
132	<i>O. onites</i>	180	Rihti gorge, Sitia, Crete	<b>K K:</b> Kriti-Karpathos	13315	–	–	–	–	–	–	–	–
133	<i>O. onites</i>	176	Mitato, Sitia, Crete	<b>K K:</b> Kriti-Karpathos	13316	–	–	–	–	–	–	–	–
134	<i>O. onites</i>	77	Kalymnos	<b>E Ae:</b> East Aegean Islands	13317	–	–	–	–	–	–	–	–
135	<i>O. onites</i>	76	Kalymnos	<b>E Ae:</b> East Aegean Islands	13250	OL584090	OL598180	–	OL598117	OL598228	OL598259	OL598302	–

Map Id	Species	Lab_ number	Locations	Phytog/cal area	NHMC Voucher number	Nuclear markers			Chloroplast markers				
						ITS1-ITS2	ETS	MAPKK	psbK-psbI	psbA-trnH	trnL intron	trnL-trnF	rps16
136	<i>O. onites</i>	75	Kalymnos	<b>EAe:</b> East Aegean Islands	13317	–	–	–	–	–	–	–	–
137	<i>O. onites</i>	97	Katsarini, Samos	<b>EAe:</b> East Aegean Islands	13251	OL584092	OL598181	OL604216	OL598118	–	OL598260	OL598303	–
138	<i>O. onites</i>	102	Prof. Ilias, Samos	<b>EAe:</b> East Aegean Islands	13252	OL584093	OL598182	–	OL598119	OL598229	–	OL598304	–
139	<i>O. onites</i>	92	Pnaka, Samos	<b>EAe:</b> East Aegean Islands	13253	–	–	–	–	–	–	–	–
140	<i>O. onites</i>	93	Pnaka, Samos	<b>EAe:</b> East Aegean Islands	13253	OL584091	OL598183	OL604215	OL598120	–	–	–	–
141	<i>O. scabrum</i>	147	Taygetos Mt., Peloponnissos	<b>Pe:</b> Peloponniso	13261	OL584118	OL598210	–	–	–	–	–	–
141a	<i>O. scabrum</i>	147a	Taygetos Mt., Peloponnissos	<b>Pe:</b> Peloponniso	13262	OL584116	OL598211	–	OL598148	–	–	–	–
142	<i>O. scabrum</i>	147b	Taygetos Mt., Peloponnissos	<b>Pe:</b> Peloponniso	13261	OL584117	OL598212	–	OL598147	–	–	–	–
143	<i>O. symes</i>	142a	Dysalona bay, Symi	<b>EAe:</b> East Aegean Islands	13257	OL584112	OL598213	–	OL598141	–	–	–	–
144	<i>O. symes</i>	142d	Dysalona bay, Symi	<b>EAe:</b> East Aegean Islands	13260	OL584115	OL598216	–	OL598144	–	–	–	–
145	<i>O. symes</i>	142c	Dysalona bay, Symi	<b>EAe:</b> East Aegean Islands	13259	OL584114	OL598215	–	OL598143	–	–	–	–
146	<i>O. symes</i>	142b	Dysalona bay, Symi	<b>EAe:</b> East Aegean Islands	13258	OL584113	OL598214	–	OL598142	–	–	–	–

Map Id	Species	Lab_ number	Locations	Phytog/cal area	NHMC Voucher number	Nuclear markers			Chloroplast markers				
						ITS1-ITS2	ETS	MAPKK	psbK-psbI	psbA-trnH	trnL intron	trnL-trnF	rps16
147	<i>O. vetteri</i>	48	Kali Limni Mt., Karpathos	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	12645	OL584110	OL598204	OL604199	OL598145	–	OL598261	OL598314	OL598340
148	<i>O. vetteri</i>	50	Kali Limni Mt., Karpathos	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	12646	OL584111	OL598205	OL604201	OL598146	–	OL598262	OL598315	OL598341
149	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	292	Pylos, Peloponnisos	<b>Pe:</b> Peloponniso	292	–	–	–	–	–	–	–	–
150	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	83	Viliza, Ioannina	<b>SPi:</b> South Pindos	13318	–	–	–	–	–	–	–	–
151	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	64	Kalesmeno, Evritania	<b>StE:</b> Sterea Ellas	12750	–	–	–	–	–	–	–	–
152	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	71	Skyros	<b>WAe:</b> West Aegean	13319	–	–	–	–	–	–	–	–
153	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	146	Ag. Petros, Arkadia, Peloponnisos	<b>Pe:</b> Peloponese	13320	–	–	–	–	–	–	–	–
154	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	26	Argyroupoli, Rethymno, Crete	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	13263	OL584094	OL598149	OL604186	–	–	–	–	–
155	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	30	Kera, Lassithi, Crete	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	13321	–	–	–	–	–	–	–	–
156	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	40	Kirgiana, Rethymno, Crete	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	12651	–	–	–	–	–	–	–	–
157	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	41	Avdou, Lassithi, Crete	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	12653	OL584095	OL598150	OL604196	OL598091	–	OL598263	OL598305	OL598336
158	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	59	Velonado gorge, Rethymno, Crete	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	12662	OL584096	OL598151	OL604206	OL598092	OL598234	OL598264	OL598306	OL598337

Map Id	Species	Lab_ number	Locations	Phytog/cal area	NHMC Voucher number	Nuclear markers			Chloroplast markers				
						ITS1-ITS2	ETS	MAPKK	psbK-psbI	psbA-trnH	trnL intron	trnL-trnF	rps16
159	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	115	Rodovani, Chania, Crete	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	13322	-	-	-	-	-	-	-	-
160	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	95	Zourva, Chania, Crete	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	13323	-	-	-	-	-	-	-	-
161	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	116	Vouvala peak, Rethymno, Crete	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	13324	-	-	-	-	-	-	-	-
162	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	160	Kourna lake, Chania, Crete	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	13325	-	-	-	-	-	-	-	-
163	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	158	Sises, Rethymno, Crete	<b>KK:</b> Kriti-Karpathos	13326	-	-	-	-	-	-	-	-
164	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	62	Agrafiotis river, Agrafa	<b>SPI:</b> South Pindos	12686	OL584099	OL598152	OL604208	OL598093	OL598230	-	OL598307	-
165	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	67	Aspros river	<b>SPI:</b> South Pindos	12740	OL584101	OL598154	-	-	-	-	-	-
166	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	61	Amarandos, Karditsa	<b>SPI:</b> South Pindos	12695	OL584098	OL598153	-	OL598094	-	OL598265	OL598308	OL598338
167	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	63	Ag. Marina, Karditsa	<b>SPI:</b> South Pindos	12701	-	-	-	-	-	-	-	-
168	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	69	Ag. Marina, Karditsa	<b>SPI:</b> South Pindos	12701	OL584103	OL598155	-	OL598095	-	OL598266	OL598309	-
169	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	66	Anthiro, Evritania	<b>SPI:</b> South Pindos	13327	-	-	-	-	-	-	-	-
170	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	70	Agrafa hut	<b>SPI:</b> South Pindos	13264	OL584104	OL598156	-	-	-	-	-	-



Map Id	Species	Lab_ number	Locations	Phytog/cal area	NHMC Voucher number	Nuclear markers			Chloroplast markers				
						ITS1-ITS2	ETS	MAPKK	psbK-psbI	psbA-trnH	trnL intron	trnL-trnF	rps16
171	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	68	Tavropos river, Evritania	SPI: South Pindos	12707	OL584102	OL598159	OL604210	OL598098	OL598231	OL598267	OL598310	–
172	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	60	Amarandos, Karditsa	SPI: South Pindos	12702	OL584097	OL598157	OL604207	OL598096	–	OL598268	OL598311	OL598339
173	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	65	Karnopi/Svoni, Agrafa	SPI: South Pindos	12705	OL584100	OL598158	OL604209	OL598097	OL598232	OL598269	OL598312	–
174	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	100	Vasilades, Karditsa	SPI: South Pindos	13328	–	–	–	–	–	–	–	–
175	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	88	Leontito, Karditsa	SPI: South Pindos	13329	–	–	–	–	–	–	–	–
176	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	91	Padi, Karditsa	SPI: South Pindos	13330	–	–	–	–	–	–	–	–
177	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	90	Leontito, Karditsa	SPI: South Pindos	13329	–	–	–	–	–	–	–	–
178	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	151	Rhodia, Messinia,	Pe: Peloponese	13331	–	–	–	–	–	–	–	–
179	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	153	Kloni, Messinia	Pe: Peloponese	13332	–	–	–	–	–	–	–	–
180	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	148	Kryoneri, Messinia	Pe: Peloponese	13333	–	–	–	–	–	–	–	–
181	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	149	Arkadikos river	Pe: Peloponese	13334	–	–	–	–	–	–	–	–
182	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	154	Messinia, Peloponissos	Pe: Peloponese	13335	–	–	–	–	–	–	–	–

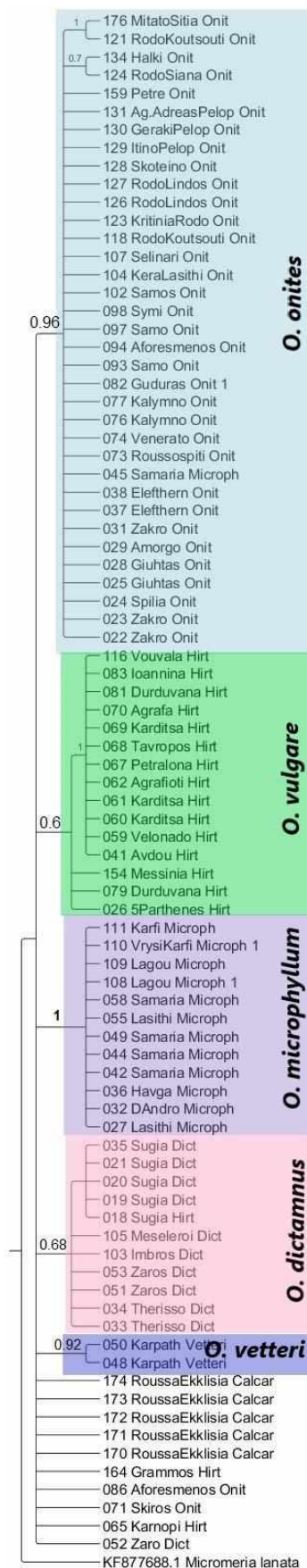
Map Id	Species	Lab_ number	Locations	Phytog/cal area	NHMC Voucher number	Nuclear markers			Chloroplast markers				
						ITS1-ITS2	ETS	MAPKK	psbK-psbI	psbA-trnH	trnL intron	trnL-trnF	rps16
183	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	79	Durduvana Mt., Peloponnisos	Pe: Peloponese	12748	OL584105	OL598160	OL604212	OL598099	OL598233	–	OL598313	–
184	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	81	Durduvana Mt., Peloponnisos	Pe: Peloponese	12749	–	–	–	–	–	–	–	–
185	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	80	Durduvana Mt., Peloponnisos	Pe: Peloponese	12750	–	–	–	–	–	–	–	–
186	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	78	Durduvana Mt., Peloponnisos	Pe: Peloponese	12749	–	–	–	–	–	–	–	–
187	<i>O. vulgare ssp. vulgare</i>	187	Paggaios Mt.	NE: North East	13336	–	–	–	–	–	–	–	–
188	<i>O. vulgare ssp. vulgare</i>	188	Paggaios Mt.	NE: North East	13337	–	–	–	–	–	–	–	–
189	<i>O. vulgare ssp. vulgare</i>	186	Paggaios Mt.	NE: North East	13338	–	–	–	–	–	–	–	–
190	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	133	Glykoneri, Grammos	NPi: North Pindos	13339	–	–	–	–	–	–	–	–
191	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	164	Pefkos, Grammos	NPi: North Pindos	13340	–	–	–	–	–	–	–	–
192	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	185	Livadotopi, Grammos	NPi: North Pindos	13341	–	–	–	–	–	–	–	–
193	<i>O. vulgare ssp. hirtum</i>	184	Lagka, Grammos	NPi: North Pindos	13342	–	–	–	–	–	–	–	–
194	<i>Satureja thymbra</i>	178	Vai, Sitia, Crete	KK: Crete-Karpathos	13343	–	–	–	–	–	–	–	–

Map Id	Species	Lab_ number	Locations	Phytog/cal area	NHMC Voucher number	Nuclear markers			Chloroplast markers				
						ITS1-ITS2	ETS	MAPKK	psbK-psbI	psbA-trnH	trnL intron	trnL-trnF	rps16
195	<i>Satureja thymbra</i>	179	Tenta, Sitia, Crete	<b>KK: Crete-Karpathos</b>	13344	–	–	–	–	–	–	–	–
196	<i>Thymbra capitata</i>	–	–	unknown	Drew & Sytsma, 2012 / Federici <i>et al.</i> , 2012	<b>JQ669137</b>	<b>JQ669214</b>	–	–	<b>HE819478</b>	–	–	–

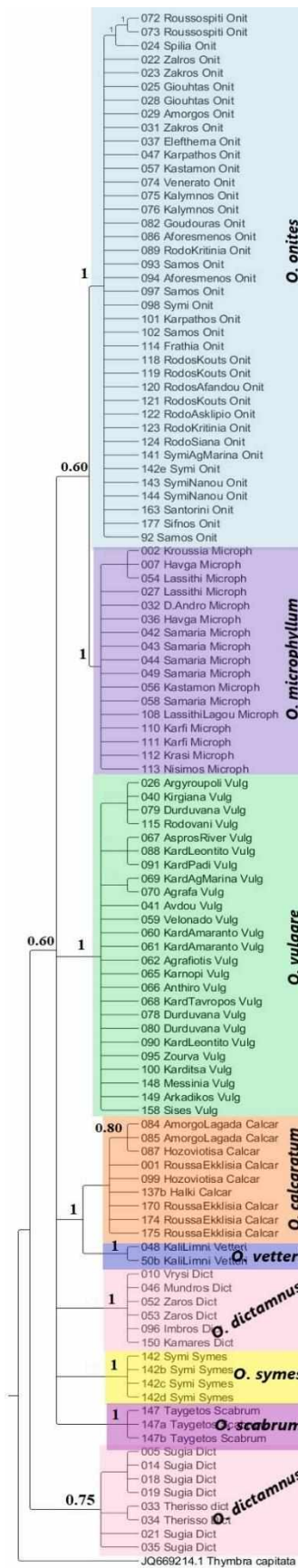
**Πίνακας S2:** Πληροφορίες σχετικά με τους γενετικούς τόπους και τις συνθήκες PCR που χρησιμοποιήθηκαν.

Γενετικός τόπος	Ζευγάρι εκκνητών	Αλληλουχία (5'-3')	Μέγεθος (ζ.β.)	Συνθήκες PCR
<i>ITS1-ITS2</i>	ITS-5 ITS-4	GGAAGGAGAAGTCGTAACAAGG TCCTTCCGCTTATTGATATGC	~500	3mM MgCl, 94°C/1min 54°C/30sec
				72°C/2min x30 cycles
<i>EXT</i>	EXT-F EXT-R	TTTGYGTGATGGATCCCTGCT AGGTAGCATTCCCTCAYCGACG	~ 370	3mM MgCl, 96°C/15sec
				58°C/10sec 72°C/30sec x35 cycles
<i>MAPKK1</i>	mapkk1-F mapkk1-R	TGTAAGTCCCAACAAATGTGTC TGTTCCGCATAAAATGGGTT	~ 500	3mM MgCl, 94°C/1min 48°C/30sec
				72°C/8min x30 cycles
<i>psbA-trnH</i>	intpsbA-F intrnH-R	CGCGCATGGTGGATTACACAATCC GTTATGCATGAACGTAATGCTC	~ 400	3mM MgCl, 94°C/1min, 52°C/30sec, 72°C/2min x30 cycles
<i>psbK-psbI</i>	psbK-F psbI-R	GAATAATAATATCCTAGAAAATGCA GATCTTCCATTTTTCTACCACA	~ 300	3mM MgCl, 96°C/15sec 56°C/10sec 72°C/30sec x35 cycles
<i>rps16</i>	rps16-F rps16-R	GTGGTAGAAAGCAACGTGCGACT TCGGGATCGAATATCAATTGCAAC	~ 900	3mM MgCl, 94°C/1min, 52°C/30sec 72°C/2min x30 cycles
<i>trnL-F</i>	trnL-c trnL-d	CGAAATCGGTAGACGCTAC GGGGATAGAGGGACTTGAAC	~ 450	3mM MgCl, 94°C/1min 52°C/30sec 72°C/2min x30 cycles
	trnL-e trnF-f	GGTTCAAGTCCCTCTATCCC ATTTGAACTGGTGACACGAG	~350	

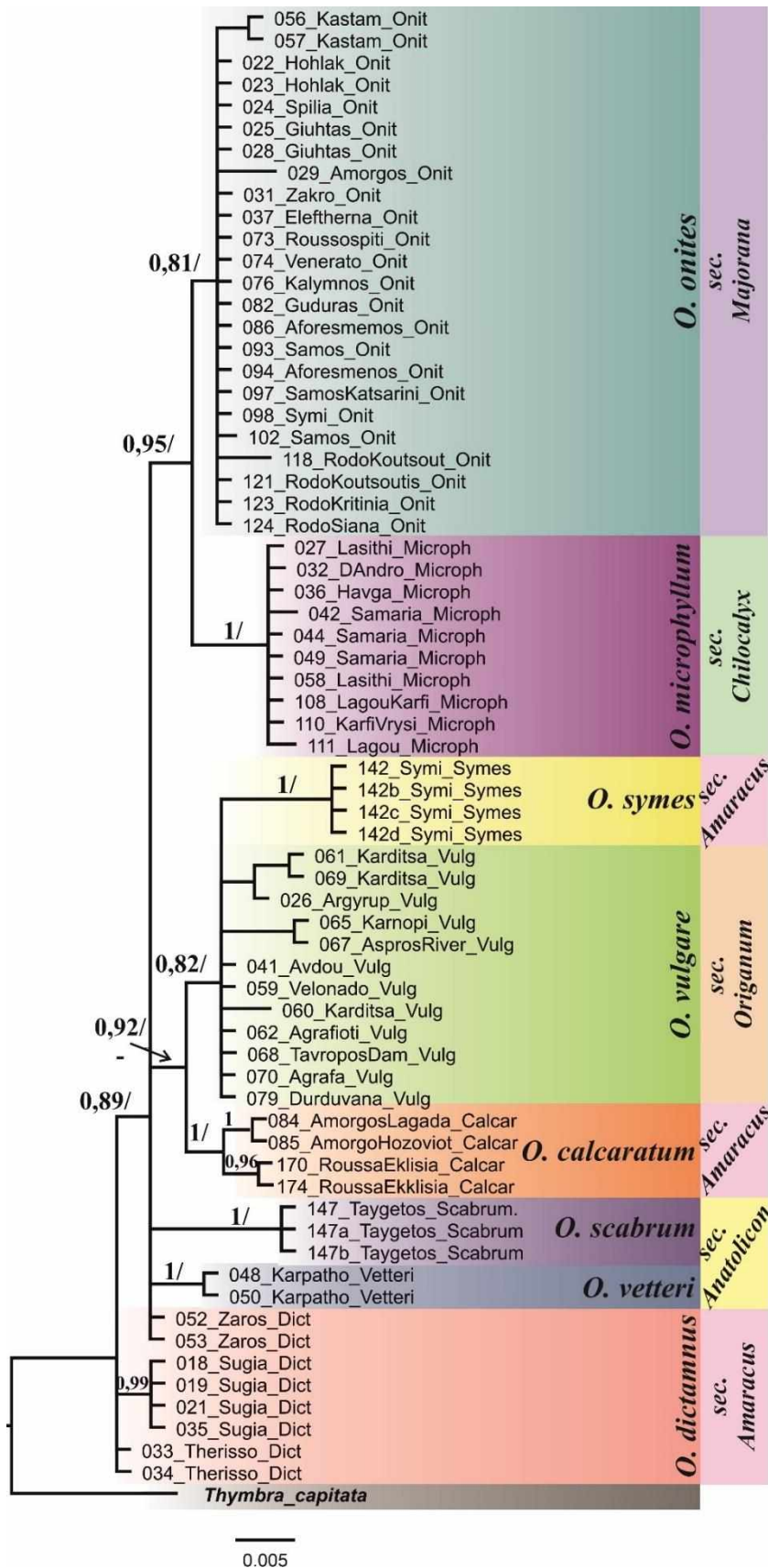
## ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ II: Συμπληρωματικές Εικόνες



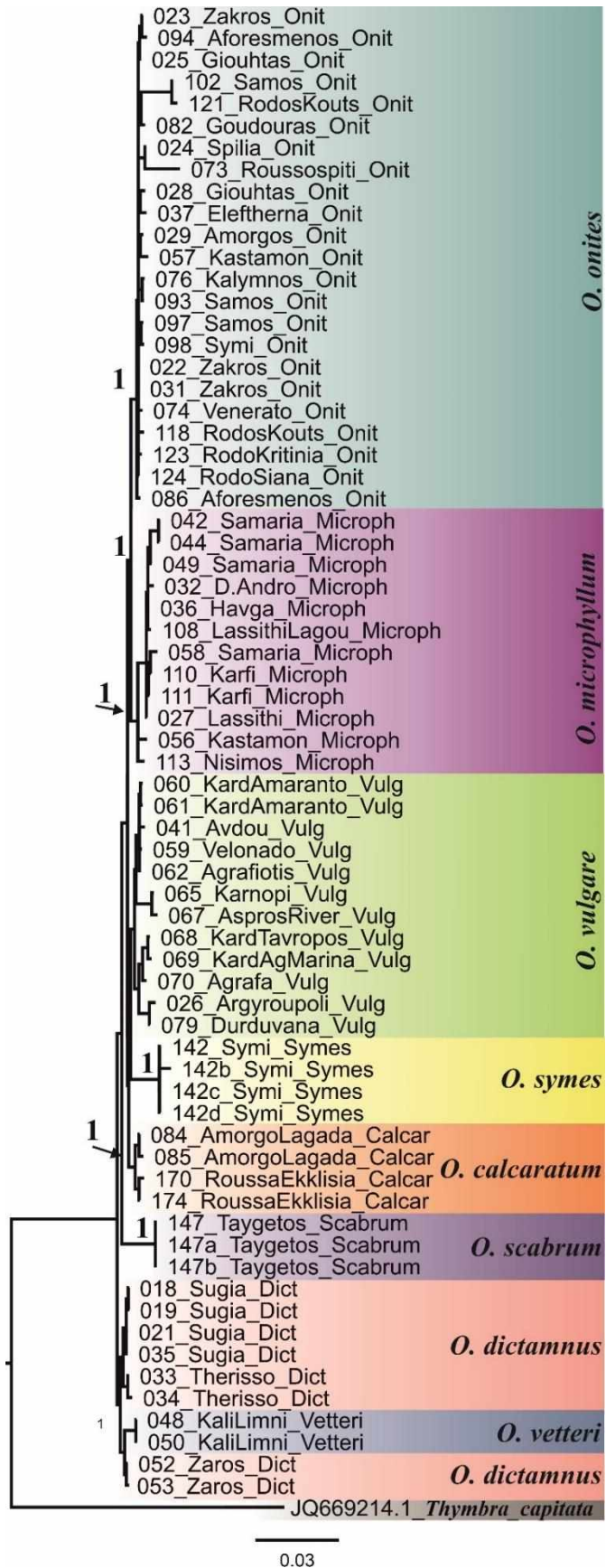
Εικόνα S1: Η τοπολογία του Bayesian Inference γονιδιακού δέντρου Ελληνικών ειδών βάση του πυρηνικού γονιδίου *ETS*



Εικόνα S2: Η τοπολογία του Bayesian Inference γονιδιακού δέντρου Ελληνικών ειδών βάση του πυρηνικού γονιδίου *MAPKK1*

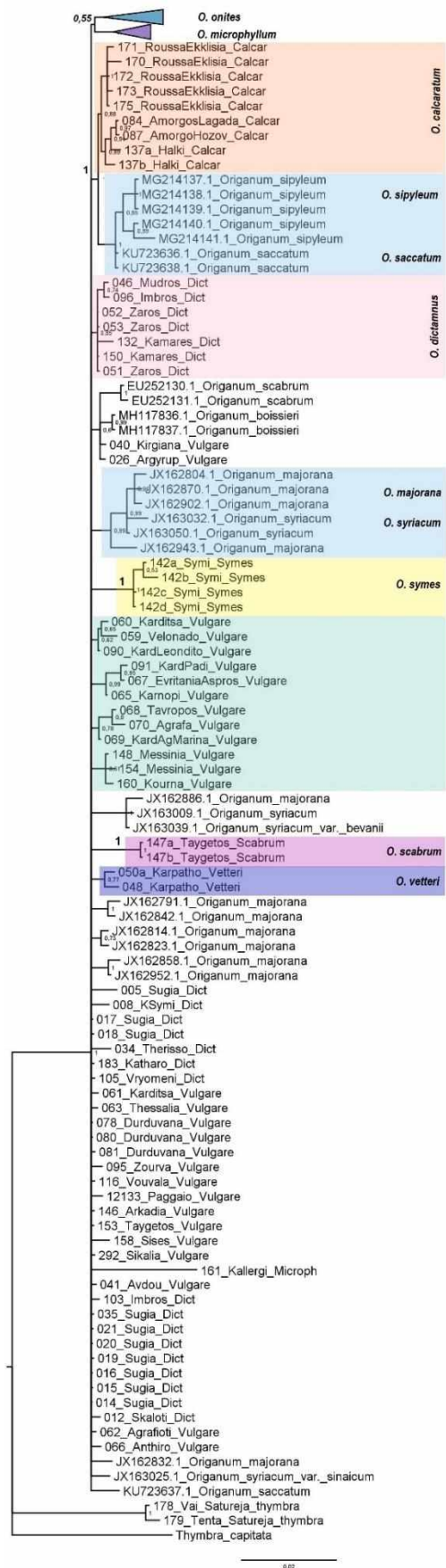


Εικόνα S3: Η τοπολογία του Bayesian Inference γονιδιακού δέντρου Ελληνικών ειδών βάση του πυρηνικού γονιδίου *ITS1-ITS2*

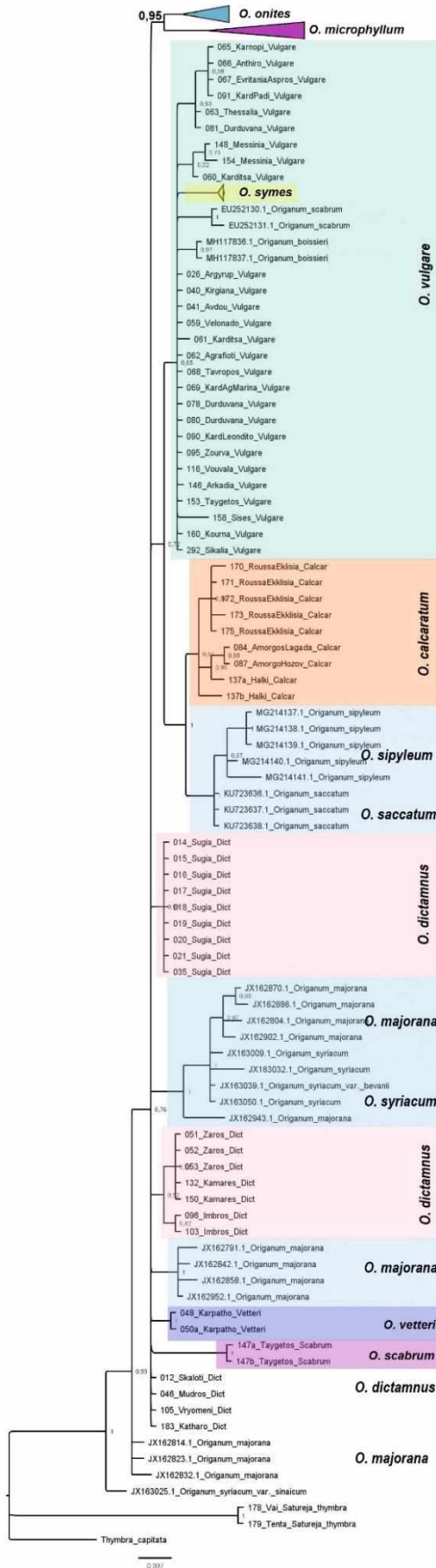


**Εικόνα S4:** Η τοπολογία του Bayesian Inference γονιδιακού δέντρου Ελληνικών ειδών βάσει τα τρία πυρηνικά και πέντε χλωροπλαστικά γονίδια





Εικόνα S5: Η τοπολογία του Bayesian Inference γονιδιακού δέντρου Ελληνικών και εκτός Ελλάδας ειδών βάση του πυρηνικού γονιδίου *ITS1-ITS2*



Εικόνα S6: Η τοπολογία του Bayesian Inference γονιδιακού δέντρου Ελληνικών και εκτός Ελλάδας ειδών βάσει τα τρία πυρηνικά και πέντε χλωροπλαστικά γονίδια