

TRAWY – GRUPA ROŚLIN, KTÓRA ODNIOSŁA EWOLUCYJNY SUKCES

Grasses – group of plants which achieved evolutionary success

Marta MIZIANTY

Summary. The grass family is one of the largest among the flowering plants. Members of the *Poaceae* are found in almost every habitat and constitute the dominant species in such communities as grasslands, steppes and savannas. Some problems of morphology, anatomy, biology, distribution, history of development and genetics, which explain, how and why grasses achieved evolutionary success are presented in this article. The author is of the opinion that evolutionary success of grasses bases on the possibility of their further evolutionary changes, in spite of their present high specialization.

Key words: grasses, morphology, anatomy, cytology, biology, distribution, genetics, evolution, systematics

Dr hab. Marta Miziany, Instytut Botaniki im. W. Szafera, Polska Akademia Nauk, ul. Lubicz 46, 31–512 Kraków

WSTĘP

Artykuł niniejszy dotyczy kilku wybranych zagadnień z morfologii, anatomii, biologii, chorologii, historii rozwoju oraz genetyki traw, które tłumaczą w jaki sposób trawy osiągnęły ewolucyjny sukces.

Pod pojęciem ewolucyjnego sukcesu rozumiem fakt, że mimo wielkiej różnorodności (która pozwala trawom na bardzo szerokie rozprzestrzenienie) i mimo daleko posuniętej specjalizacji, zachowały one zdolność do dalszych zmian ewolucyjnych.

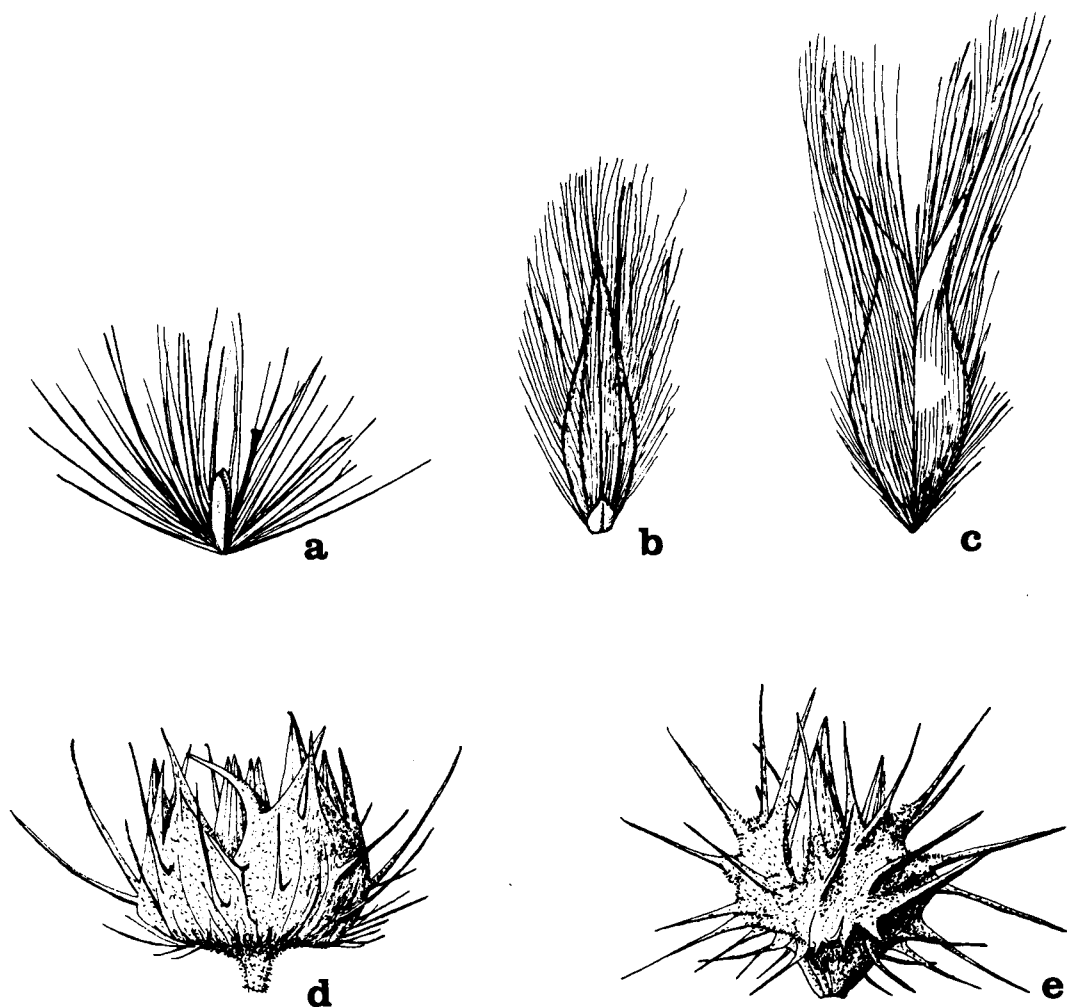
OGÓLNE UWAGI O TRAWACH

Trawy (*Poaceae*) to przedstawiciele wiatropylnych roślin kwiatowych. Ewolucja kwiatu u traw poszła w kierunku redukcji okwiatu, który u roślin owadopylnych służy do wabienia zapylaczy. Okwiat u traw to: 2 plewki niewielkich rozmiarów, najczęściej łuskowate i bezbarwne (plewka górna – *palea* i plewka dolna – *lemma*) oraz łuszcзки (*lodiculae*, małeńkie struktury

również łusczkowate). Najczęściej w kwiecie traw są 2 łuszcзки (wyjątkowo 3 – *Bambusoideae* i *Stipa*). Są też rodzaje, które w ogóle nie posiadają łuszczek (*Nardus*, *Anthoxanthum*, *Alopecurus*). Łuszcзки pełnią ważną rolę w czasie pylenia się traw. Nabrzmiwając, powodują rozchylenie się plewek i ułatwiają wydostanie się pyłku na zewnątrz kwiatu, jak również osiadanie na znamionach słupka pyłku z innych kwiatów, przynieszonego przez wiatr. Znamiona słupka mają piórkowatą budowę, która sprzyja zatrzymywaniu się na nich pyłku. Pylniki na długich nitkach przeciekowych silnie wystają ponad kwiat, ułatwiając tym samym wydostanie się pyłku na zewnątrz.

Według teorii Schustera [37] plewki i łuszcзки *Poaceae* to przekształcone listki okwiatu *Liliaceae*. Plewki odpowiadają zewnętrznemu, a łuszcзки wewnętrznemu okółkowi ich okwiatu.

Według obecnie panującej teorii zakłada się, że plewki są pochodzenia liściowego (odpowiadają przysadkom), a jedynie łuszcзки reprezentują wewnętrzną okółkę okwiatu. Natomiast



Ryc. 1. Przystosowania nasion traw do przenoszenia przez wiatr: a – *Saccharum officinarum* L., b – *Trichachne insularis* (L.) Nees., c – *Tricholaena rosea* Ness. i przez zwierzęta: d – *Cenchrus echinatus* L., e – *Cenchrus pauciflorus* Benth., wg. Hitchcocka [20], nieco zmienione.

Fig. 1. Adaptation of the grass seeds to dispersion by the wind: a – c see above and by the animals: d – e see above, according to Hitchcock [20] with some changes.

zewewnętrzny okółek okwiatu u traw jest nieobecny [10, 15, 44].

Przystosowaniem traw do wiatropylności a zarazem obcopolności (bo ten system zapylania przeważa u traw, choć są również trawy samopylne np. *Erhartha* a nawet kleistogamiczne np. *Andropogon*) jest wytwarzanie olbrzymiej ilości lekkiego pyłku, który w okresie pylenia się traw,

masowo unosi się w powietrzu. Trawy samopylne wytwarzają dużo mniej pyłku.

Mimo, że trawy są typowo wiatropylną rodziną, kwiaty większości z nich są odwiedzane przez owady (pszczoły i inne), ponieważ pyłek stanowi dla nich pokarm bogaty w białko. Co więcej, w rodzaju *Eragrostis* (*E. echinochloidea* Stapf. i *E. porosa*) w rozgałęzieniach kwiatost-

nu, jak również wzdłuż liści występują gruczoły wydzielające nektar, którego obecność może zwabiać owady [10, 26]. Szczególnie należy zwrócić uwagę na kilka rodzajów traw, rosnących w tropikalnych lasach, które stały się wtórnie owadopylnymi np. *Pariana* [8].

Wyżej przedstawione właściwości traw, które są uznawane za typowo wiatropylną rodzinę, świadczą o wielkich ich możliwościach ewolucyjnych.

Nasienie traw ukryte jest w ziarniaku (specyficznym rodzaju owocu). Budowa ziarniaka to następny przykład ewolucyjnych przystosowań traw. Ziarniak traw składa się z kilkuwarstwowej stwardniałej owocni zrosniętej z łupiną nasienną, która otacza zarodek i bielmo. Zarodek jest mały, a bielmo stanowi główną masę nasienia. Bielmo to substancja zapasowa, wykorzystywana podczas kiełkowania i w pierwszej fazie wzrostu rośliny. Jego obecność jest bardzo ważna zwłaszcza dla roślin kiełkujących w nieprzychylnych warunkach. Również w okresie spoczynkowym nasienia, bielmo otaczając zarodek, chroni go przed wpływem niekorzystnych czynników z zewnątrz.

Ziarniaki traw mają przeróżne przystosowania do rozsiewania, zarówno przez wiatr jak i przez zwierzęta. Takie przystosowania są szczególnie widoczne w tych podrodzinach traw, które charakteryzują się 1-kwiatowymi kłóskami (*Panicoideae* i *Andropogonoideae*). W tych podrodzinach, po dojrzewaniu nasienia, odpada zwykle cały kłosek, tzn. ziarniak razem z plewami i plewkami. Płewy i plewki ulegają różnym przekształceniom, które ułatwiają rozsiewanie ziarniaków. Przystosowanie ziarniaków do przenoszenia przez wiatr jest szczególnie ważne w strefach, gdzie wieją silne wiatry monsunowe. Nasiona tych roślin są zaopatrzone w jakby pióropusze, wyrastające u podstawy kłoska np. u *Saccharum* (Ryc. 1a), bądź cała powierzchnia plew i plewek jest pokryta krótkimi włoskami np. *Trichachne*, *Tricholaena* (Ryc. 1b, c).

Czasem płewy są przekształcone w ość np. u *Setaria* czy *Pennisetum*. W tym ostatnim rodzaju ość jest jeszcze dodatkowo pokryta włoskami, tak że wygląda jak pióro, stąd nazwa *Pennisetum* (z greki: penna – piórko, seta – ość).

Rodzaj *Cenchrus* jest przykładem przystosowania ziarniaka traw do przenoszenia przez zwierzęta. Cała powierzchnia ziarniaka pokryta jest wyrostkami, które pozwalają im przyczepiać się do ciała zwierząt (Ryc. 1d, e). Również ziarniaki niektórych gatunków traw z podrodziny *Pooideae*, z naszej strefy klimatycznej z podrodziny *Pooideae*, mogą być roznoszone przez zwierzęta. Przykładem jest *Hordeum* (o plewach z długą ością i brzegach z haczykowatymi włoskami) lub *Stipa* (której plewki charakteryzują się bardzo długą ością). Ziarniaki *Melica* są roznoszone przez mrówki, ponieważ mają ciała o charakterze elajosomów, zwabiające te owady.

Przedstawione powyżej przystosowanie morfologiczne pyłku i ziarniaków traw zwiększają efektywność zapylenia i rozsiewania nasion.

WYSTĘPOWANIE TRAW

Mało jest grup roślinnych, które wykazywałyby tak wielką zdolność przystosowawczą do różnych warunków życia jak trawy.

Jak twierdzi Linder [24], trawy zajmują wszystkie możliwe siedliska. Dlatego też rozmieszczenie traw świadczy o ich sukcesie ewolucyjnym.

Trawy, jako naturalne składniki flory, są rozprzestrzenione w różnych strefach klimatycznych – od tropikalnej (*Bambusoideae*, *Oryzoideae*, *Panicoideae*, *Andropogonoideae*) aż do polarnej (niektórzy przedstawiciele *Pooideae* np. *Poa alpina*, *Phleum alpinum*), od poziomu morza (*Ammophila*) po granicę wiecznych śniegów w najwyższych partiach górskich (*Agrostis rupestris*, *Poa alpina*, *Poa laxa*, *Phleum micheelii*).

Są też całe zbiorowiska roślinne całkowicie opanowane przez trawy: w klimacie umiarkowanym to nie tylko łąki, lecz też stępy (Europa, Azja), puszcza (Nizina Węgierska), prerie (Ameryka Północna) i pampa (Ameryka Południowa), w obszarach podrównikowych to sawanna (Afryka, Ameryka Południowa i Australia), w strefie tundry natomiast to hale arktyczne, zwane inaczej łąkami arktycznymi.

Trawy stanowią około 25 – 45% całej roślinności świata [19].

TRAWY JAKO ROŚLINY UŻYTKOWE

Trawy jako rośliny użytkowe mają ogromne znaczenie i jako takie towarzyszą człowiekowi od bardzo dawna. Najstarsze osady rolnicze (10 000 – 11 000 lat przed narodzeniem Chrystusa), w których udomowiono pszenicę (*Triticum dioicum*, *T. monococcum* i *T. aegilopoides*) odkryto nad Eufratem i Tygrysem [11]. Jest to tzw. „Żyzny Półksiężyc”. Ten ośrodek dał początek późniejszym kulturom rolniczym w zachodniej Azji, północnej Afryce oraz w Europie. Obecnie trawy uprawiane przez człowieka to przede wszystkim zboża (pszenica – *Triticum*, żyto – *Secale*, jęczmień – *Hordeum*, owies – *Avena*, proso – *Panicum*, kukurydza – *Zea*, ryż – *Oryza* oraz sorgo – *Sorghum*). Do traw użytkowych uprawianych w tropikach i subtropikach należą trzcina cukrowa (*Saccharum*) i bambus (*Bambusa*). Trzcina cukrowa do czasu rozpowszechnienia uprawy i przerobu buraka cukrowego była głównym surowcem do produkcji cukru. Pochodzi z tropikalnej Azji (obszar indomalajski), lecz największe jej plantacje znajdują się w Afryce i Ameryce Środkowej (Kuba). Jeszcze do dziś spory procent światowej produkcji cukru pochodzi z trzciny cukrowej [46]. Bambus służy jako budulec, a młode pędy użytkuje się jako pożywienie. Bambusy charakteryzują się bardzo szybkim wzrostem. Dzienny przyrost w warunkach optymalnych może wynosić kilkadziesiąt centymetrów. Bambusy mogące osiągać 40 m wysokości i trzcina cukrowa, której wysokość dochodzi do 6 m to najwyżsi przedstawiciele traw, zamieszkujący tropiki. Trudno kojarzą się nam z trawami do jakich wyglądu przywykliśmy w naszej strefie klimatycznej.

Do traw użytkowych należą też trawy pastewne: wyczyniec łąkowy (*Alopecurus pratensis*), tomka wonna (*Anthoxanthum odoratum*), rajgras wyniosły (*Arrhenatherum elatius*), kupkówka pospolita (*Dactylis glomerata*), życica trwała (*Lolium perenne*), tymotka łąkowa (*Phleum pratense*), wiechlina łąkowa (*Poa pratensis*).

Duże znaczenie mają też trawy, które są używane jako rośliny darniotwórcze, służące do obsiewania miejsc szczególnie narażonych na ero-

zję (np. *Ammophila arenaria*, *Elymus arenarius*).

Pewne odmiany traw są traktowane jako rośliny ozdobne. Są to trawy o pięknym zabarwieniu, lub z bardzo ozdobnymi kłóskami, o długich ościach i o pięknych kształtach (*Briza maxima*, *Pennisetum setaceum*, *Lagurus ovatus*, *Hordeum jubatum* i inne). Czasem też niektóre odmiany *Phragmites* o liściach w białe lub żółte paski są używane jako rośliny ozdobne.

Wreszcie trawy o charakterystycznym zapachu mają znaczenie dla przemysłu kosmetycznego i spożywczego (*Anthoxanthum odoratum*, *Hierochloë odorata*, czy *Cymbopogon nardus* – palczatka cytronelowa, o zapachu cytrynowym, pochodząca z tropikalnej Azji).

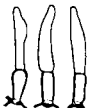
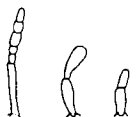
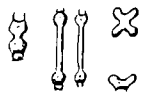
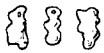
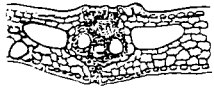
Pewne gatunki traw są chwastami, które człowiek uporczywie zwalcza. Chwastem znanym zapewne wszystkim jest *Agropyron repens* (perz), występujący na całej północnej półkuli. Posiada on zdolność pobierania składników pokarmowych, które są niedostępne dla innych roślin i dzięki temu, bardzo szybko zyskuje nad nimi przewagę. Ten sam perz jest też rośliną leczniczą.

To, że w tak wielu dziedzinach życia spotykamy się z trawami, świadczy o ich olbrzymiej różnorodności. Do tak wielkiego zróżnicowania się traw przyczynił się również człowiek, wprowadzając różne odmiany hodowlane i tym samym wzbogacając pulę genową tej i tak już z natury bardzo urozmaiconej rodziny.

SYSTEMATYKA TRAW

Rodzina traw (*Poaceae*) obejmuje (w zależności od ujęcia systematycznego) od 8 000 do 10 000 gatunków [24]. Jest to liczba znacząca, wobec wyróżnionych na świecie około 240 000 gatunków wszystkich roślin nasiennych [41].

W Polsce z tej kilkudziesięcnej grupy jest zaledwie około 200 gatunków traw, zebranych w 56 rodzajów [13]. Wśród nich są też gatunki bardzo rzadkie i objęte ochroną np. *Hierochloë odorata*, występująca na rozproszonych stanowiskach na niżu oraz przedstawiciele rodzaju *Stipa* (*S. capillata* i *S. Joannis*), występujące w murawach kserotermicznych.

	PANICOIDEAE	CHLORIDOIDEAE	POOIDEAE	BAMBUSOIDEAE
	x = 10	x = 10	x = 7	x = 12
CHROMOSOMY CHROMOSOMES				
MIKROWŁOSKI MIKRO-HAIRS			NIE WYSTĘPUJĄ ABSENT	
KOMÓRKI KRZEMIONKOWE SILICA BODIES				
MIEKISZ ASYMILACYJNY MESOPHYLL				
APARATY SZPARKOWE STOMATA				

Ryc. 2. Cechy cytologiczne i anatomiczne poszczególnych podrodzin traw wg Stebbinsa [42], Prata [34], Metcalfa [26] i Dahlgrena i in. [10].

Fig. 2. Cytological and anatomical characters of particular subfamilies of grasses according to: see above.

Systematyka traw oparta wyłącznie na cechach morfologicznych napotyka na spore trudności. Ogólnie pod względem morfologicznym trawy mają jednolity schemat budowy i łatwo jest określić, że dana roślina należy do rodziny traw. Liście traw są do siebie podobne w kształcie, łodygi bardzo mało się rozgałęziają, kwiaty są bardzo drobne ze zredukowanym okwiatem.

Mimo zainteresowania trawami od bardzo dawna ich systematyka stale nie jest zadowalająca.

Pierwsze prace dotyczące systematyki tej grupy opierały się wyłącznie na cechach mor-

fologicznych. Na początku XIX w Brown [5] na podstawie morfologii kłoska podzielił trawy na: *Paniceae* (o kłosku jednokwiatowym) i *Poaceae* (o kłosku wielokwiatowym). On pierwszy zinterpretował kłosek jako kwiatostan.

Pod koniec XIX w Bentham [3], i Hackel [16] ujednoliciли dotychczasową systematykę traw. System Hackela zastosowany w dziele Englera i Prantla [12] miał duży wpływ na późniejsze opracowania tej grupy.

Pierwszą rewolucję w systematyce traw przynoszą lata 30. naszego wieku. Rewolucję tą spowodowała analiza liczby i wielko-

ści chromosomów [1] oraz analiza cech anatomicznych epidermy i miększu liścia [32, 33, 48].

Avdulov [1] wyróżnił 3 duże podrodziny: 1). *Sacchariformes*, ($x = 10$, małe chromosomy), 2). *Phragmitiformes* ($x = 12$, małe chromosomy), 3). *Festuciformes* ($x = 7$, duże chromosomy). Według niego ewolucja kariotypu u traw postępowała od licznych i małych lub średnich chromosomów medialnych do dużych i mniej licznych chromosomów o zróżnicowanej strukturze. Ten ostatni typ kariotypu jest charakterystyczny dla *Pooideae*.

Prat [32, 33] i Tateoka [48] analizowali epidermę traw. Występują w niej komórki krzemionkowe, których kształt może być przydatny w identyfikacji podrodziny.

Różne rodzaje włosków dwukomórkowych tzw. mikrowłosek, występujących w epidermie traw (u wszystkich podrodzin traw z wyjątkiem *Pooideae*), także są przywiązane swoim typem budowy do określonych podrodzin [32, 33], podobnie jak kształt komórek przyszparkowych [26].

Ułożenie komórek miększu asymilacyjnego w liście wokół wiązek przewodzących jest również zróżnicowane [26]. Są trzy główne typy ich ułożenia: 1. tzw. typ *Festucoidalny* z komórkami chlorenchymy ułożonymi dowolnie (głównie trawy klimatu umiarkowanego – *Pooideae*), 2. tzw. typ *Panicoidalny*, z chlorenchymą radialną (*Panicoideae*, *Arundinoideae*, *Chloridoideae*), 3. typ charakterystyczny dla bambusów, zawierający duże przezroczyste komórki w miększu asymilacyjnym.

Systematyka traw oparta na cechach cytologicznych i anatomicznych jest mniej więcej zgodna (Ryc. 2).

Druga rewolucja w systematyce traw dokonała się w latach 60, kiedy stwierdzono, że różnice w anatomii liścia są skorelowane z różnicami w fotosyntezie [6, 10]. Wyróżniono 2 typy fotosyntezy C_3 i C_4 . Do typu C_4 należą *Panicoideae*, *Arundinoideae*, *Chloridoideae*, natomiast do typu C_3 wszystkie pozostałe trawy.

Niniejszy krótki przegląd traw pod względem cech morfologicznych, anatomicznych i cytologicznych, obrazuje jak bardzo zróżnicowaną grupę roślin stanowią trawy. To zróżnicowanie

jest wynikiem rozwoju ewolucyjnego przebiegającego w różnych kierunkach. Ta wielokierunkowość rozwoju świadczy o sukcesie tej grupy roślin.

Obecnie podział na podrodziny w rodzinie traw jest mniej więcej stabilny, ale zależności filogenetyczne pomiędzy tymi podrodzinami są stale dyskutowane.

GLÓWNE LINIE EWOLUCJI TRAW

Te linie ewolucyjne odpowiadają wyróżnianym podrodzinom. Są to: *Bambusoideae*, *Oryzoideae*, *Arundinoideae*, *Panicoideae*, *Andropogonoideae*, *Chloridoideae*, *Pooideae* i *Stipoidae*.

1. *Bambusoideae* – o chromosomach małych, $x = 12$, występują w tropikalnych i subtropikalnych lasach, gdzie nigdy nie ma stresu wodnego ani temperaturowego. Jak wykazały badania Soderstroma [39], jest to grupa bardzo zróżnicowana pod względem form morfologicznych. W większości są to rośliny drzewiaste lub krzewiaste, rzadziej rośliny zielne. Soderstrom [39] na 150 przebadanych gatunków bambusów, znalazł około 30 gat. zielnych. W większości są to rośliny wieloletnie ale bywają też jednoroczne. U bambusów łodyga ulega zdrewnieniu, jest to jednak wtórna specjalizacja, ich wzrost jest całkiem inny niż typowych roślin drzewiastych (dlatego bambusy są spokrewnione tylko z roślinami zielnymi). Jeśli założymy, że ewolucja traw szła w kierunku redukcji poszczególnych części kwiatu tzn. liczby słupków, pręcików i łuszczyk to *Bambusoideae* mają najbardziej prymitywną budowę kwiatu ze wszystkich traw. W skład ich kwiatu wchodzi: 1 – 6 słupków (każdy słupek z trzema znamionami), 6 pręcików (głównie wolnych, ale mogą być zrosnięte), 3 łuszczyki. Często owocem nie jest ziarniak lecz jagoda lub orzech. Natomiast pod względem anatomii miększu liścia (specyficzny typ miększu) i komórek epidermy (mikrowłoski trzy- lub więcej komórkowe), wszyscy przedstawiciele *Bambusoideae* są wyspecjalizowani. Wymienione wyżej cechy anatomiczne oraz liście na pseudoogonkach wyodrębniają *Bambusoideae* od wszystkich pozostałych podrodzin traw. Jak

się obecnie uważa jest to oddzielna linia ewolucyjna traw.

Przedstawiciele: *Bambusa*, *Dendrocalamus* (drzewiaste), *Streptochaeta*, *Olyra*, *Pharus* (zielne).

2. *Oryzoideae* – mają chromosomy małe, $x = 12$, występują na otwartych obszarach, czasem na brzegach lasów w strefie tropikalnej i subtropikalnej, na siedliskach mokrych i na błotach. Kwiat ich składa się z 1 słupka, 6 pręcików, 2 łuszczyk. Ze względu na obecność 6 pręcików, również mają prymitywną budowę kwiatu. Ich najbardziej charakterystyczna cecha to brak plew (są tylko w postaci szczątkowej) i spłaszczenie kłosków. Przedstawicielem jest *Oryza*, którego wiele gatunków jest uprawianych.

3. *Arundinoideae* (*Phragmitoideae*) – chromosomy mają małe, $x = 12$. Reprezentanci tej podrodziny są bardzo szeroko rozpowszechnieni od strefy subtropikalnej do zimnej umiarkowanej [10]. Niektórzy przedstawiciele tej podrodziny są ważnym składnikiem sawann (np. *Aristida*).

Większość przedstawicieli tej podrodziny zajmuje małe obszary, ale na tych obszarach gdzie występują są bardzo pospolici. Wyjątek stanowi *Phragmites communis* (trzcina pospolita), który jest gatunkiem bardzo obficie występującym na całym świecie.

Arundinoideae są bardzo zróżnicowane zarówno pod względem wielkości rośliny jak i budowy kwiatostanu. Trawy bardzo wysokie mają kwiatostan wiechowaty, a kłoski wielokwiatowe (*Phragmites communis*, którego wysokość roślin dochodzi do 4 m, *Cortaderia* – Ameryka Południowa, *Arundo* – Europa, Azja).

Inni przedstawiciele *Arundinoideae* to rośliny bardzo małe o kwiatostanie w postaci pojedynczego kłoska (*Ehrharta* – południowa Afryka, *Lygeum* – obszar śródziemnomorski).

Stopień redukcji części kwiatu w tej podrodzinie jest również bardzo różny: słupek 1 z dwoma znamionami, pręcików 1 – 6, łuszczyk 0 – 3. Kwiat *Arundinoideae* według Cliforda [9] stanowi punkt wyjściowy do ewolucji wszystkich kwiatów *Gramineae*.

Pod względem embriologicznym *Arundinoideae* są jednolite [10].

4. *Panicoideae* – mają małe chromosomy, $x = 10$, powstały w tropikalnej, wilgotnej strefie tam gdzie jest dużo opadów rocznie, a sięgają do ciepłych regionów strefy umiarkowanej. Jako podrodzina, *Panicoideae* zostały wydzielone już w XIX w. [5]. Raz pojmowana była w szerszym, raz w węższym zakresie. Jest to podrodzina heterogeniczna, często łączona z następną podrodziną *Andropogonoideae*. *Panicoideae* centrum rozmieszczenia mają w Południowej Ameryce. Ta grupa traw ma wyspecjalizowane cechy w anatomii liścia (parenchyma radialna), oraz budowie kwiatu (1 słupek o 2 znamionach, 1–3 pręcików, rzadziej 6, oraz 2 lodicule). Ogólną tendencją u przedstawicieli tej podrodziny jest redukcja płodnych kwiatków do jednego w każdym kłosku, a równocześnie rozwinięcie różnych adaptacji do rozsiewania nasion (*Pennisetum*, *Cenchrus*).

Inni przedstawiciele: *Panicum*, *Setaria*, *Digitaria*, *Saccharum*.

5. *Andropogonoideae* – również powstały w tropikalnej i subtropikalnej strefie podobnie jak poprzednia podrodzina, jednak z centrum rozmieszczenia w Indiach i połudn.-wsch. Azji.

Cechy chromosomów, epidermy i anatomii liścia oraz budowy kwiatu mają podobne do poprzedniej podrodziny. Również mają jeden płodny kwiatek w kłosku (drugi, dolny kwiat jest zredukowany do plewki dolnej), oraz liczne przystosowania do rozsiewania nasion. Przedstawiciele: *Andropogon*, *Cymbopogon*, *Heteropogon*.

6. *Chloridoideae* (*Eragrostideae*) – mają małe chromosomy, $x = 10$, występują głównie na suchych obszarach subtropikalnych, lecz sięgają też do obszarów umiarkowanych (np. rosnący w Polsce *Eragrostis minor*). Przystosowane są do wzrostu na glebach słonych lub zasadowych. W skład ich kwiatu wchodzi: słupek z 2 znamionami, 1 – 3 pręcików, 0 – 2 łuszczyk. Owocem jest ziarniak lub mieszek. Kwiatostan mają w formie wiechy (*Sporobolus*, *Eragrostis*) lub kłosa (*Chloris*, *Buchloë*, *Spartina*).

7. *Pooideae* – mają duże chromosomy, $x = 7$ (wyjątkowo $x = 5$ u *Anthoxanthum* i $x = 9$

u *Melica*). Przedstawiciele tej podrodziny rosną w strefie umiarkowanej na łąkach i stepach a jeśli w tropikach to na dużych wysokościach w górach. Trawy należące do *Pooideae* jako jedyne nie mają mikrowłosek. Kwiat ich składa się z 1 słupka z dwoma znamionami, 1–3 pręcików, 2 łuszczyk.

Większość traw rosnących w Polsce to przedstawiciele tej podrodziny.

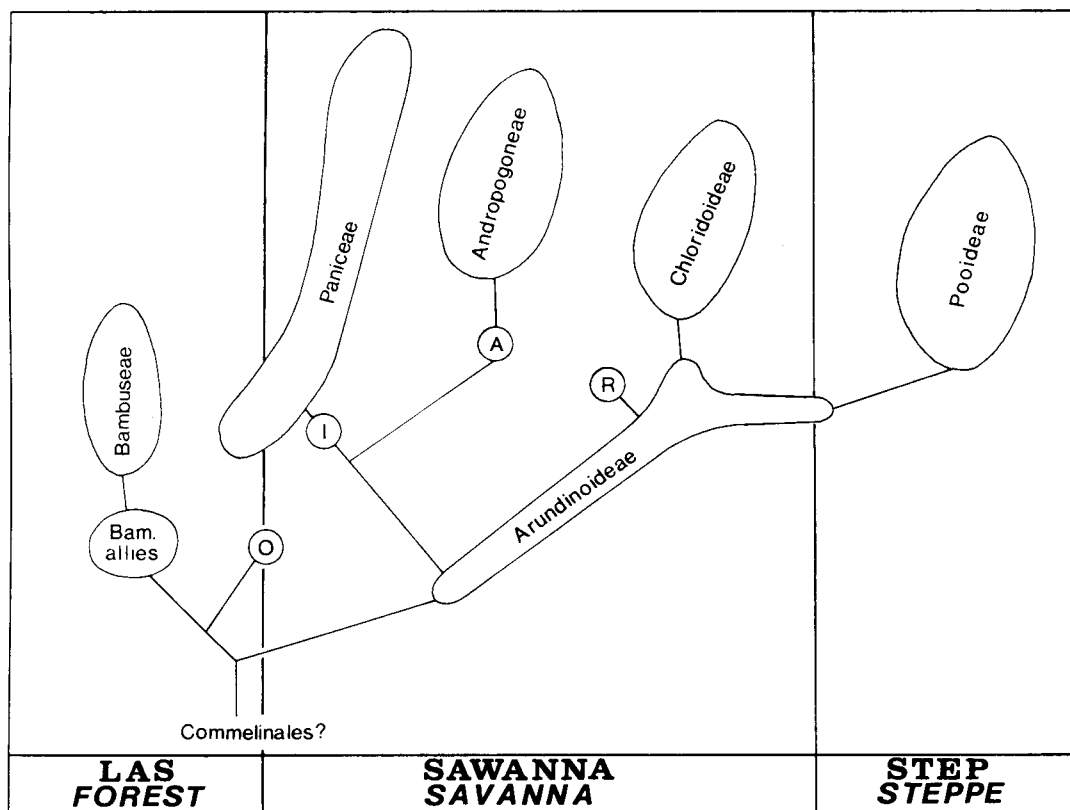
8. *Stipoideae* – mają chromosomy małe, $x = 6$. Jest to podrodzina wydzielona z *Pooideae* [10] ze względu na małe chromosomy, obecność mikrowłosek i 3 łuszczyki w kwiecie (cechy charakterystyczne dla *Bambusoideae*).

Stipoideae występują w strefie umiarkowanej i zimnej, szczególnie na stepach.

Przedstawiciele: *Stipa*, *Nardus*.

JAK WYOBRAŻAMY SOBIE EWOLUCJĘ TRAW?

W latach 20. naszego wieku, dopóki nie znano cech anatomicznych traw, panował pogląd, że bambusy są przodkami wszystkich pozostałych podrodzin traw [4], a z drugiej strony są spokrewnione z *Liliaceae* [37]. Bambusy mają niewątpliwie najbardziej prymitywną budowę kwiatu ze wszystkich traw (*Streptochaeta*), a jednocześnie jego budowa najbardziej ze wszystkich traw odpowiada budowie kwiatu *Liliaceae*. Według tej teorii przodkowie *Gramineae* były to rośliny zielne o takiej budowie kwiatu jak współczesne bambusy.



Ryc. 3. Związki pomiędzy głównymi grupami traw wg Claytona [7]. A – Arundinelleae, I – Isachneae, O – Oryzae, R – Aristideae.

Fig. 3. Relationships among the major groups of grasses according to Clayton [7]. A, I, O, R – see above.

Inny pogląd odnośnie ewolucji traw zapawał po zbadaniu cech anatomicznych tej rodziny. Budowa miększu oraz obecność w epidermie włosków 3 lub więcej komórkowych wykazały, że *Bambusoideae* pod względem tych cech są wyspecjalizowane.

Clayton [7] twierdzi, że przodkami wszystkich traw (z wyjątkiem *Bambusoideae* i *Oryzoideae*) są *Arundinoideae*, a zwłaszcza przedstawiciele tej podrodziny o kwiecie prymitywnym zawierającym 1 słupek, 6 pręcików, 3 łuszczyki i rosnący na obszarze sawann (Ryc. 3.). *Arundinoideae*, *Bambusoideae* i *Oryzoideae* miały wspólnego przodka, ten przodek prawdopodobnie pochodził od *Commelinales*, od którego oddzieliły się *Bambusoideae* i *Oryzoideae* jako jedna linia i *Arundinoideae* jako druga. Tak więc *Arundinoideae* są przodkami wszystkich traw z wyjątkiem *Bambusoideae* i *Oryzoideae*.

Wielu badaczy, między innymi: Hubbard [21], Stebbins [44], Prat [34], Hilu [18] uważa, że grupy traw, które obecnie traktujemy jako podrodziny, miały niezależny początek z wymarłych obecnie przodków, które Stebbins [44] nazywa „początkowym kompleksem”. Z tych prymitywnych traw (obecnie wymarłych) na drodze adaptacji radiacyjnej zaczęły powstawać nowe linie, przystosowujące się w różny sposób do różnorodnych siedlisk. Obecnie żyjący przedstawiciele *Stipoideae* oraz *Arundinoideae* są przypuszczalnie resztką tego kompleksu. Prawdopodobnie jeśli zostanie kiedyś skonstruowane drzewo filogenetyczne traw to nie będzie to drzewo, a raczej krzak z licznymi odgałęzieniami od podstawy.

KIEDY POWSTAŁY TRAWY?

Przodkowie traw powstałi już prawdopodobnie w kredzie (era mezozoiczna) czyli około 130 mln lat temu [7]. Były to rośliny zielne (drzewiasty pokrój bambusów jest ich wtórną specjalizacją), miały stosunkowo szerokie liście, a kwiat taki jak obecne bambusy. Były to rośliny wiatropylne, ale wywodziły się z owadopylnych. Muller [31] wykazuje obecność pyłku traw w pokładach górnego paleocenu i dolnego eocenu (początek trzeciorzędu) z Brazylii, Afryki i Australii.

Tallis [47] przytacza pogląd, że trzeciorzędowy las jest punktem wyjściowym dla współczesnych zbiorowisk roślinnych.

Różnicowanie się klimatu i warunków środowiska, stało się podstawą do różnicowania się lasu. Jak wiemy, termiczne maksimum było w eocenie, potem następuje stopniowe oziębianie i wielkie zróżnicowanie świata roślin na naszym globie. Przede wszystkim różnicuje się sam las, jedne gatunki przesuwają się na południe, a inne kreują nowe linie bardziej odporne na zimno. Równocześnie następuje osuszanie się klimatu.

W późnym trzeciorzędzie (miocen i pliocen) powstają, jako „wyspy” w ogromnej masie lasu, zbiorowiska z roślinami zielnymi, które zawierają rośliny podobne do obecnych stepowych i sawannowych. Później pod koniec trzeciorzędu (pliocen), powstają zbiorowiska łąkowe. Najwcześniej powstały one w Ameryce Południowej na wschód od Andów. Również w późnym pliocenie powstają zbiorowiska górskie. Jedynie zbiorowiska tundrowe, jak się zdaje, powstały dopiero w czwartorzędzie (w plejstocenie).

PRZYCZYNY WIELKIEJ EKSPANSJI TRAW I ICH WIELKICH ZDOLNOŚCI ADAPTACYJNYCH

1. HISTORIA ROZWOJU TRAW

W czasie swojej długiej historii, zarówno przed jak i w czasie epoki lodowcowej, trawy bardzo często zmieniały siedlisko. Powstały w tropikalnych lasach, lub na ich skraju, potem zajęły sawanny, następnie łąki strefy umiarkowanej. Epoka lodowcowa, która była sprzyjającym okresem specjacji dla wszystkich roślin, również trawom stworzyła dogodne warunki do różnicowania się. Częsta zmiana siedlisk w czasie kolejnych glacjałów i interglacjałów sprzyjała kontaktom zróżnicowanych diploidalnych populacji, co dawało okazję do powstawania licznych poliploidów.

2. POLIPLIDY WŚRÓD TRAW

Badania cytologiczne wykazały, że u *Gramineae* jest największy procent poliploidów spo-

śród wszystkich *Angiospermae*. Około 70% gatunków traw jest poliploidami.

Rozmieszczenie tych poliploidów jest bardzo różne i nie wykazuje jakiegokolwiek korelacji z położeniem geograficznym, czy też siedliskiem. Dawniejsze hipotezy, że poliploidy są bardziej odporne na niskie temperatury [25, 49], dlatego jest ich więcej w terenach arktycznych, czy że jest ich więcej na pustyniach, bo są odporne na suszę [17], w przypadku traw wcale się nie sprawdzają. W tropikach występują zarówno diploidy jak i poliploidy o wysokim stopniu poliploidalności (np. podrodzina *Bambusoideae*), w strefie umiarkowanej, gdzie nie ma stresu temperaturowego ani wodnego, również bardzo często spotykamy wysokie stopnie poliploidii u traw. W rozmieszczeniu poliploidów traw stwierdzono natomiast dwie inne prawidłowości: 1. tam jest dużo poliploidów, gdzie istnieją możliwości kontaktu pomiędzy zróżnicowanymi populacjami diploidalnymi, 2. poliploidy częściej występują na terenach młodszych geologicznie niż ich diploidalni przodkowie.

Badania eksperymentalne Stebbinsa [45] dowiodły, że świeżo wytworzone autopoliploidy (czyli powstałe przez zwielokrotnienie tego samego genomu, inaczej zwane homozygotycznymi autopoloidami), wcale nie są bardziej żywotne niż ich diploidalni przodkowie, a wręcz przeciwnie mają mniejszą zdolność adaptacyjną od nich. Sukces natomiast osiągają tzw. heterozygotyczne autopolloidy (powstałe z połączenia różnych genomów tego samego gatunku), lub allopoliploidy, powstałe przez połączenie genomów, wywodzących się z różnych gatunków.

U traw jest tak dużo poliploidów wcale nie dlatego, że ich genom jest jakoś szczególnie dysponowany do poliploidyzacji, lecz z powodu możliwości kontaktów zróżnicowanych genetycznie populacji diploidalnych. Możliwości takie miały trawy i w trakcie swojej historii i obecnie.

3. KOMPLEKSY POLIPLOIDALNE TRAW

Diploidy i poliploidy danego rodzaju tworzą kompleks poliploidalny. Te kompleksy są w różnym stopniu rozwoju. Najmłodszy kompleks to taki, gdzie jest dużo różnorodnych diploidalnych populacji, które znajdują się w centrum

rozległego obszaru tetraploidów, częściowo sympatryczne zasięgi diploidów i tetraploidów pozwalają na tworzenie się różnego typu mieszańców – np. u *Aegilops* [43]. W miarę starzenia się takiego kompleksu diploidy zmniejszają swój obszar występowania, już nie mogą się ze sobą krzyżować, niektóre stają się endemitami i ogólnie obszar ich występowania przesuwają się na peryferyczne obszary zasięgu tetraploidów. Tetraploidy przeciwnie, są liczne, agresywne i bardzo zmienne – np. u *Dactylis* [27]. W jeszcze starszym kompleksie, wiele diploidalnych gatunków już wymarło, tetraploidy zaczynają się zachowywać tak jak diploidy w młodszych kompleksie poliploidalnym (krzyżują się) i w efekcie tego powstają coraz to wyższe stopnie poliploidalności – np. u *Bromus* [42].

4. BIOLOGIA TRAW

Wysoki stopień poliploidyzacji traw może być uwarunkowany ich biologią. Szczególnie należy zwrócić uwagę na następujące fakty:

– Różne gatunki traw a nawet rodzaje rosną razem w dużych ilościach, zwłaszcza w zbiorowiskach całkowicie opanowanych przez trawy. Stwarza to szczególnie korzystne warunki do ich hybrydyzacji.

W rodzinie *Poaceae* opisano ponad 2000 mieszańców międzygatunkowych [13]. Występują one w licznych rodzajach np. w *Holcus* [2], w *Dactylis* [28]. Znane są również mieszańce międzyrodzajowe, które w rodzinie *Poaceae* są szczególnie częste [14]. Według Knoblocha [23] w *Poaceae* jest znanych około 800 mieszańców międzyrodzajowych. Szczególnie często występują mieszańce pomiędzy następującymi rodzajami: *Agropyron*, *Elymus*, *Hordeum*, *Secale* [40]. Znane są też mieszańce pomiędzy *Lolium* i *Festuca* [29, 30] oraz pomiędzy *Oryzopsis* i *Stipa* [22].

Powstałe międzyrodzajowe lub międzygatunkowe mieszańce swoją ewentualną sterylność likwidują przez podwojenie liczby chromosomów. Przez poliploidyzację uzyskują płodność i stabilizację swojego genotypu.

Zatem – trawy są wiatropylne. Ich pyłek może być przenoszony na duże odległości. Prze-

ważająca większość gatunków traw jest obcopolna, co znaczy, że muszą być zapylone obcym pyłkiem, a to już jest inny materiał genetyczny i okazja do heterozygotyczności i poliploidyzacji.

– Liczne gatunki traw są roślinami wieloletnimi, rozmnażającymi się wegetatywnie np. przez kłącza, rozłogi itp. (*Anthoxanthum*, *Phleum*, *Sieglingia*, *Dactylis*), dzięki temu wiele nowo powstających poliploidów, jak też międzygatunkowych mieszańców, które mogą być sterylne, ma możliwość przetrwania przez wiele lat i rozmnażania się w ten właśnie sposób.

PODSUMOWANIE

Miarą sukcesu ewolucyjnego traw jest ich ogromna różnorodność (morfologiczna, anatomiczna, cytologiczna i fizjologiczna), przy równoczesnym zachowaniu zdolności do dalszego różnicowania się. Jesteśmy świadkami jak trawy stale się przekształcają, tworząc nowe formy. Świadczą o tym młode kompleksy poliploidalne traw, będące w fazie intensywnych przemian, opartych o procesy krzyżowania i poliploidyzacji. Świadczą o tym również często spotykane u traw liczne neoendemy np. *Poa nobilis* [38] i *Sesleria tatrae* [36]. Niektóre nowopowstałe gatunki traw bardzo szybko rozprzestrzeniają się na znacznych obszarach. Klasycznym przykładem jest *Spartina anglica* [35].

O sukcesie ewolucyjnym traw świadczy również ich występowanie w rozmaitych siedliskach oraz rozmieszczenie w różnych strefach klimatycznych od tropikalnej (*Bambusoideae*, *Oryzoideae*) poprzez subtropikalną (*Arundinoideae*, *Chloridoideae*) do umiarkowanej (*Pooideae*, *Stipoideae*) i arktycznej (*Pooideae*).

Mając to wszystko na uwadze, śmiało można stwierdzić, że trawy to grupa roślin, która odniosła ewolucyjny sukces.

LITERATURA

[1] AVDULOV N. P. 1931. Karyosystematische Untersuchungen der Familie Gramineen. *Bull. Appl. Bot. Gen. and Plant Breed. Suppl.* **44**: 1–428.
[2] BEDDOWS A. R. 1971. The inter- and intra-specific relationships of *Holcus lanatus* L. and *H. mollis* L. sensu lato (Gramineae). *Bot. J. Linn. Soc.* **64**: 183–198.

[3] BENTHAM G. 1881. Notes on Gramineae. *J. Linn. Soc. (Bot.)* **19**: 14–134.
[4] BEWS J. W. 1929. The World's Grasses. Their differentiation, distribution, economics and ecology. Longmans, Green and Co. London. ss. 408.
[5] BROWN R. 1810. *Prodromus Florae Novae Hollandiae*. vol. 1, Johnson, London. ss. VIII, 592.
[6] BROWN W. V. 1974. Another cytological difference among the Kranz subfamilies of the Gramineae. *Bull. Torr. Bot. Club* **101**: 120–124.
[7] CLAYTON W. D. 1981. Evolution and distribution of grasses. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **68**: 5–14.
[8] CLAYTON W. D., RENVOIZE S. A. 1986. Genera Graminum. Grasses of the world. Kew Bulletin. Additional series XIII. ss. 389.
[9] CLIFFORD H. T. 1961. Floral evolution in the family Gramineae. *Evolution* **15**: 455–460.
[10] DAHLGREN R., CLIFFORD H. T., YEO P. F. 1985. The families of *Monocotyledons*. Structure, evolution, taxonomy. Springer Verlag, Berlin–Heidelberg–New York–Tokyo. ss. 520.
[11] DE WET J. M. J. 1981. Grasses and the culture history of man. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **68**: 87–104.
[12] ENGLER A., PRANTL K., 1887. Die natürlichen Pflanzenfamilien II. 2: 1–98, W. Engelman. Leipzig.
[13] FALKOWSKI M. 1982. Trawy polskie. PWRiL. Warszawa. ss. 565.
[14] GOTTSCHALK W. 1985. Polyploidy and its role in the evolution of higher plants. W: A. K. SHARMA, A. SHARMA (red.), *Chromosome and cell genetics*. Gordon and Breach Science Publishers, New York–Tokyo. ss. 311.
[15] GOULD F. W. 1968. Grass systematics. McGraw – Hill, New York. ss. XI, 382.
[16] HACKEL E. 1887. *Gramineae*. W: A. ENGLER, K. PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien II, 2, W. Engelman, Leipzig, ss. 1–98.
[17] HAGERUP O. 1932. Über polyploidie in Beziehung zu Klima, Ökologie und Phylogenie. *Hereditas* **16**: 19–40.
[18] HILU K. W. 1985. Trends of variation and systematics of *Poaceae*. *Taxon* **34**: 102–114.
[19] HILU K. W. 1985. Biological basis for adaptation in grasses: an introduction. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **72**: 823.
[20] HITCHCOCK A. S. 1935. Manual of the grasses of the United States. United States Department of Agriculture. Miscellaneous Publication no. 200. United States Government Printing Office, Washington. ss. 1040.
[21] HUBBARD C. E. 1948. Gramineae. W: J. HUTCHINSON, British flowering plants, Gawthorn P. R. Ltd. London, ss. 248–349.
[22] JOHNSON B. L. 1963. Natural hybrids between *Oryzopsis* and *Stipa*. III. *Oryzopsis hymenoides* x *Stipa pinnatorum*. *Amer. J. Bot.* **50**: 228–234.
[23] KNOBLOCH I. W. 1972. Intergeneric hybridization in flowering plants. *Taxon* **21**: 97–103.
[24] LINDER H. P. 1987. The evolutionary history of the *Poales/Restionales* a hypothesis. *Kew Bulletin* **42**: 297–318.

- [25] LÖVE A., LÖVE D. 1949. The geobotanical significance of polyploidy. I. Polyploidy and latitude. *Portugaliae Acta Biol. Ser. A. Special vol.*
- [26] METCALFE C. R. 1960. Anatomy of the Monocotyledons. I. *Gramineae*. Oxford Univ. Press. London. ss. 731.
- [27] MIZIANTY M. 1990. Biosystematic studies on *Dactylis* L. I. Review of the previous studies. I.2. Cytology, genetics, experimental studies, and evolution. *Acta Soc. Bot. Pol.* **59**: 105–118.
- [28] MIZIANTY M. 1991. Biosystematic studies on *Dactylis* (Poaceae). 3. Conclusions. *Fragm. Flor. Geobot.* **36**: 321–338.
- [29] MORGAN W. G. 1991. The morphology and cytology of monosomic addition lines combining single *Festuca drymeja* chromosomes and *Lolium multiflorum*. *Euphytica* **55**: 57–63.
- [30] MORGAN W. G., HUGH T. 1991. A study of chromosome association and chiasma formation in the amphidiploid between *Lolium multiflorum* m and *Festuca drymeja*. *Heredity* **67**: 241–245.
- [31] MULLER J. 1981. Fossil pollen records of extant Angiosperms. *Bot. Rev.* **47**: 1–42.
- [32] PRAT H. 1932. L'épiderme des graminées: Etude anatomique et systématique. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, ser. 10, **18**: 165–258.
- [33] PRAT H. 1936. La systématique des Graminées. *Ann. des Sc. Nat. Bot.*, ser. 10, **18**: 165–258.
- [34] PRAT H. 1960. Vers une classification naturelle des Graminées. *Bull. Soc. France* **107**: 32–79.
- [35] RAYBOULD A. F. 1991. The evolution of *Spartina anglica* C. E. Hubbard (*Gramineae*): genetic variation and status of the parental species in Great Britain. *Biol. J. Linn. Soc.* **44**: 369–380.
- [36] RYCHLEWSKI J. 1959. Badania cytologiczne nad *Sesleria Heufleriana* Schur i *S. coerulans* Friv. – Cytological investigations on *Sesleria Heufleriana* Schur and *S. coerulans* Friv. *Acta Biol. Crac. Ser. Bot.* **2**: 65–73.
- [37] SCHUSTER J. 1910. Über die Morphologie der Grasblüte. *Flora (Jena)* **100**: 213–266.
- [38] SKALIŃSKA M. 1955. *Poa nobilis* n. sp., a new viviparous species of the High Tatra. *Acta Soc. Bot. Pol.* **24**: 749–761.
- [39] SODERSTROM T. R. 1981. Some evolutionary trends in the *Bambusoideae* (Poaceae). *Ann. Miss. Bot. Gard.* **68**: 15–47.
- [40] STACE C. A. 1986. Hybridization and plant taxonomy. *Acta Univ. Ups., Symb. Bot. Ups.* **27**(2): 9–18.
- [41] STACE C. A. 1989. Plant taxonomy and biosystematics. E. Arnold, London – Melbourne – Auckland. ss. 264.
- [42] STEBBINS G. L. 1956. Cytogenetics and evolution of the grass family. *Am. J. Bot.* **43**: 890–905.
- [43] STEBBINS G. L. 1971. Chromosomal evolution in higher plants. E. Arnold, London. ss. 216.
- [44] STEBBINS G. L. 1982. Major trends of evolution in the Poaceae and their possible significance. W: J. R. ESTES, R. J. TYRL, J. N. BRUNKEN. (red.), *Grasses and grasslands: Systematics and ecology*, Univ. Oklahoma Press, Norman, ss. 3–36.
- [45] STEBBINS G. L. 1985. Polyploidy, hybridization, and the invasion of new habitats. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **72**: 824–832.
- [46] SZWEYKOWSKA A., SZWEYKOWSKI J. 1976. Botanika, PWN. Warszawa. ss. 731.
- [47] TALLIS J. H. 1991. Plant community history. Long-term changes in plant distribution and diversity. Chapman and Hall, London–New York–Tokyo–Melbourne–Madras. ss. 398.
- [48] TATEOKA T., INOUE S., KAWANO S. 1959. Notes on the some grasses IX: Systematic significance of bicellular microhairs of leaf epidermis. *Bot. Gaz.* **121**: 80–91.
- [49] TISCHLER G. 1935. Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen, erläutert an den Arten Schleswig–Holstein, mit Ausblicken auf andere Florengebiete. *Bot. Jahrb.* **67**: 1–36.