

# BIOLOGIA ROZMNAŻANIA WIECHLINY – *POA* L. (*POACEAE*)

## THE BIOLOGY OF REPRODUCTION IN *POA* L. (*POACEAE*)

Anna KŁYŚ, Andrzej JANKUN

**Summary.** A genus *Poa* L. is one of the largest among the grass family (400 – 500 species). *Poa* is a cosmopolitan genus. Its species are components of natural grasslands across the world; several species are incorporated into improved pastures; other species are well-known turf grasses. Flowers are predominantly hermaphrodite but many departures from this type occur in the New World (dioecism, gynomonoeism, gynodioecism). Dioecious is primarily a South American breeding system. Gynomonoeism is a Central and South American trait largely represented in Andean Peru and Bolivia. The genus *Poa* has extremely versatile mode of reproduction which ranges naturally from nearly obligate apomixis to complete sexuality. Sexual reproduction through either outcrossing or selfing is also possible in this genus. Although the mode of apomictic reproduction is known to be under genetic control, detailed genetic analysis is extremely difficult, due to the association of facultative apomixis with a high chromosome number and aneuploidy. It is important to add that facultative apomixis confers great adaptedness and evolutive potential on biotypes belonging to the genus *Poa*. This genus is an evolutionary success because it is characterized by a great variety of for example: morphology, biology, distribution, embryology, cytology, history of development and genetics and at the same time it keeps the potential for further evolutionary varieties. In this paper some problems of floral biology and reproduction in *Poa* are discussed.

**Key words:** *Poa*, grasses, dioecism, gynodioecism, apomixis

Mgr Anna Kłyś, dr hab. Andrzej Jankun, Zakład Cytologii i Embriologii Roślin, Instytut Botaniki, Uniwersytet Jagielloński, ul. Grodzka 52, 31–044 Kraków, e-mail: klysanna @ grodzki.phils.uj.edu.pl

### WSTĘP

W obrębie rodziny *Poaceae* (*Gramineae*) wyróżnia się w zależności od ujęcia systematycznego od 8000 do 10 000 taksonów [49] zgrupowanych w 6 podrodzinach, 50 plemionach i 650 rodzajach [15, 37]. Rodzaj *Poa* zajmuje tu szczególną pozycję zarówno ze względu na jego liczebność – około 500 gatunków [17], jak i biologię rozmnażania. Obok taksonów o kwiatach obupłciowych występują gatunki o kwiatach rozdzielnopłciowych, obok seksualnych – taksony apomiktyczne [20] tworzące niekiedy poliploidalne kompleksy agamiczne, np. kompleks *Poa pratensis* L. czy kompleks *P. secunda* Presl [41, 42]. Ze względu na zróżnicowanie morfolo-

giczne poszczególnych kompleksów agamicznych często wyodrębnia się w nich jednostki taksonomiczne, którym poszczególni autorzy nadają różną rangę: gatunku, podgatunku lub odmiany [26, 34, 84, 85]. Na przykład w obrębie kompleksu *P. pratensis* wyróżniono około 12 odmian, z których na terenie Polski występują m.in.: var. *vulgaris* Gaud., subvar. *glauca* (Lej. et Court), var. *pubescens* Lej. (= var. *pilifera* Beck), var. *eragrostiformis* (Schur) A. et G., var. *flavescens* A. et G., var. *lejeunii* Richter, var. *alpina* Schur, var. *mazovica* A. et G., var. *angustifolia* (L.) Sm. (= *P. angustifolia* L. = *Poa pratensis* ssp. *angustifolia* (L.) Dumont.), var. *hirtula* A. et G., var. *latifolia* Weihe, var. *subcoerulea* A. et G. (= *P. subcoerulea* Smith. = *Poa pratensis*

*sis* ssp. *irrigata* (Lindman) Lindb.), var. *costata* Hartm [26].

Jak wynika z badań Sorenga [81], który analizował cp DNA (DNA chloroplastów) u 46 taksonów *Poa*, centrum pochodzenia omawianego rodzaju stanowi Euroazja, skąd nastąpiła migracja jego przedstawicieli w kierunku Ameryki Północnej, a następnie zasiedleniu uległo terytorium Ameryki Południowej, gdzie powstały nowe centra specjacji rodzaju *Poa*.

Przedstawiciele rodzaju *Poa* związani są z klimatem chłodnym i umiarkowanym, występują w różnych zbiorowiskach: leśnych, bagiennych, łąkowych (zarówno nizinnych jak i wysokogórskich), zasiedlają też pastwiska, wydmy, siedliska ruderalne. Na siedliskach łąkowych spotykane są m.in.: *P. pratensis* L., *P. trivialis* L. i *P. palustris* L.. Powszechnie występującym chwastem jest *Poa annua* L., odznaczająca się krótkim okresem spoczynku ziarniaków. Okazy tego gatunku, które rozpoczęły wzrost jesienią mogą zimować w fazie kwitnienia, podejmując dalszy rozwój wiosną następnego roku.

Rodzaj *Poa* ma ważne znaczenie ekonomiczne – niektóre gatunki jak np.: *Poa pratensis* L. są wykorzystywane jako rośliny paszowe lub darniowe pokrywające duże obszary trawników: pól golfowych i stadionów [10].

Przedstawiciele rodzaju *Poa* są roślinami jednorocznymi lub bylinami, wielkość ich waha się od 2,5 cm (*Poa pygmaea* Buchanan) do 3,5 m (*Poa flabellata* (Lam.) Raspoil.). Wspomniana *P. flabellata* występuje na wielu wyspach oceanicznych, między innymi na Wyspach Falklandzkich – wiek kęp tego gatunku określono przy pomocy radioaktywnego węgla na około 300 lat [15].

W pokroju kwiatostanów widoczne jest wyraźne zróżnicowanie. U jednych gatunków, np. u *Poa inconspicua* Veldk. rozwijają się pojedyncze, jednokwiatowe kłoski ukryte wśród sztywnych blaszek liściowych, natomiast u wielu innych taksonów olbrzymie wiechy składają się z wielokwiatowych kłosek. Obupłciowość kwiatów jest typową cechą dla gatunków *Poa* występujących na terenie Europy, Azji oraz Australozji, w odróżnieniu od gatunków Nowego Świata, które z reguły są roślinami dwupiennymi [4].

W rodzaju *Poa* liczba podstawowa chromosomów wynosi  $x = 7$ . Szereg gatunków wykazuje zróżnicowanie kariologiczne. Największe zróżnicowanie stopnia ploidalności występuje u *Poa pratensis* L. s.l. – od  $2n = 2x = 14$  do  $2n = 21x = 147$  [47, 83]. Należy zaznaczyć, iż u 22 gatunków *Poa* stwierdzono występowanie od 1 do 14 B chromosomów [16, 25, 27, 40, 86].

## STRATEGIA PŁCI

Przedstawiciele rodzaju *Poa* charakteryzują się zróżnicowaną morfologią kwiatów.

U poszczególnych gatunków występuje różna liczba kwiatów w kłoskach, wykształcają się kwiaty: hermafrodytyczne, kwiaty żeńskie i męskie [4].

*Poa* jest jedynym rodzajem w obrębie *Poaceae*, w którym występuje: dioecja (kwiaty męskie i żeńskie wykształcają się na oddzielnych roślinach), gynodioecja (kwiaty obupłciowe i słupkowe (męskosterylne) są na różnych osobnikach) i gynomonoecea (kwiaty obupłciowe i słupkowe wykształcają się na tej samej roślinie w obrębie jednego kłosa), natomiast nie występuje tu monoecja (kwiaty męskie i żeńskie na jednym osobniku) stwierdzona w rodzinie *Poaceae* u *Bambusoideae* i *Panicoideae* [21]; u *Poa* nieznane są także przypadki andromonoecji (kwiaty obupłciowe i męskie w obrębie tej samej rośliny), która występuje u *Panicoideae* [19, 20].

Gatunki rozdzielnopłciowe (dwupienne) przeważają w środkowej i południowej części Ameryki Południowej. Występują aż do wysokości 4000 m. n.p.m. w górach północno-zachodniej Argentyny. Największa koncentracja gatunków rozdzielnopłciowych została stwierdzona na terenie Patagonii (Argentyna, Chile) [13, 63], a prowincja Paranaense w Brazylii [4] jest uznana za wschodnią granicę ich występowania. Na terenie Boliwii jedynie *Poa buchtienii* Hack. jest gatunkiem rozdzielnopłciowym. Natomiast Soreng [81, 82] wykazał z terenu Ameryki Północnej 11 rozdzielnopłciowych gatunków.

Gynomonoecea opisana została u kosmopolitycznej *Poa annua* L. oraz u kilku gatunków z Europy i północno-zachodniej Afryki: *P. dimorphantha* Murb., *P. infirma* Kunth, *P. maroc-*

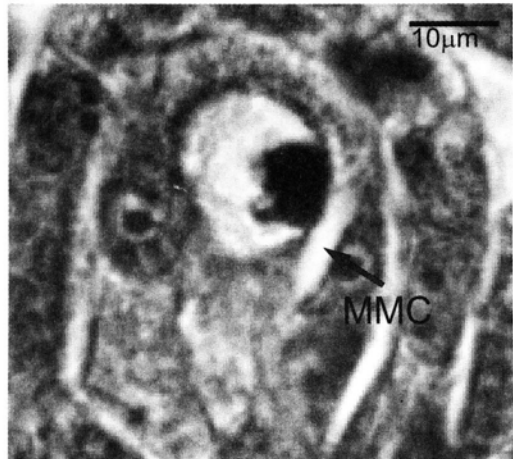
*cana* Nannf., *P. rivularis* Marie & Trabut i *P. supina* Schard. [60]. U roślin tych w górnej części kwiatostanu występują kwiaty słupkowe, natomiast w dolnej części kwiatostanu kwiaty obupłciowe. U *Poa supina* górne, słupkowe kwiaty otwierają się o jeden dzień wcześniej niż znajdujące się poniżej kwiaty obupłciowe [89]. W wysokich Andach (Boliwia, Peru) stwierdzono to zjawisko u 23 gatunków, w zachodniej Argentynie u pięciu, a w Kostaryce jedynie u *P. talamancae* Pohl-Mori & Anderson. Natomiast w Ameryce Północnej tylko u *P. tracyi* Vasey stwierdzono gynomonoecję. Tak więc zaznacza się wyraźna różnica między Ameryką Południową a Północną w liczebności gatunków z gynomonoecją [4].

U roślin okrytozalążkowych ewolucja dwupienności (dioecji) zachodziła niezależnie w różnych grupach taksonomicznych.

Istnieją różne poglądy na ewolucję dioecji w rodzaju *Poa*. Jedni autorzy uważają iż gynomonoecja jest formą wyjściową dla dioecji, a inni sugerują, że jest to trwała forma w ewolucji płciowości. Według Anton i Connor [4] występowanie w sekcji *Ochlopoa* sterylnych szczytowych kłosek przemawia za przyjęciem drugiej możliwości. Obok mechanizmów samosterylności dwupienność pozwala na uniknięcie szkodliwych efektów krzyżowania wsobnego [1].

Dalszym przykładem zróżnicowania budowy kwiatów w obrębie kwiatostanów w rodzaju *Poa* jest gynodioecja. W Patagonii stwierdzono cztery gatunki, u których ona występuje: *P. erinacea* Speg., *P. pungionifolia* Speg., *P. robusta* Steud. i *P. stepparia* Nicora [63], a w Ameryce Północnej odnotowano ją u siedmiu gatunków [81, 82]. Według Bawa i Beach [12] oraz Connor [20] gynodioecja prowadzi do powstania dioecji; z poglądem tym nie w pełni zgadzają się Renner i Ricklefs [73]. Gynodioecja występuje u traw bardzo rzadko. Dotychczas stwierdzona została u *Poa*, *Cortaderia selloana* Schult. [18, 22] i *Chinochloa bromoides* [23, 24].

Na podstawie dotychczasowych badań Anton i Connor [4] szacują, że od 350 do 400 gatunków *Poa* posiada kwiaty obupłciowe. Jak wynika z powyższego omówienia wyjątkiem pod tym względem są obszary Ameryki Połu-



Ryc. 1. *Poa pratensis* L. – Komórka macierzysta megaspor (MMC) w fazie premejotycznej (fot. A. Kłyś).

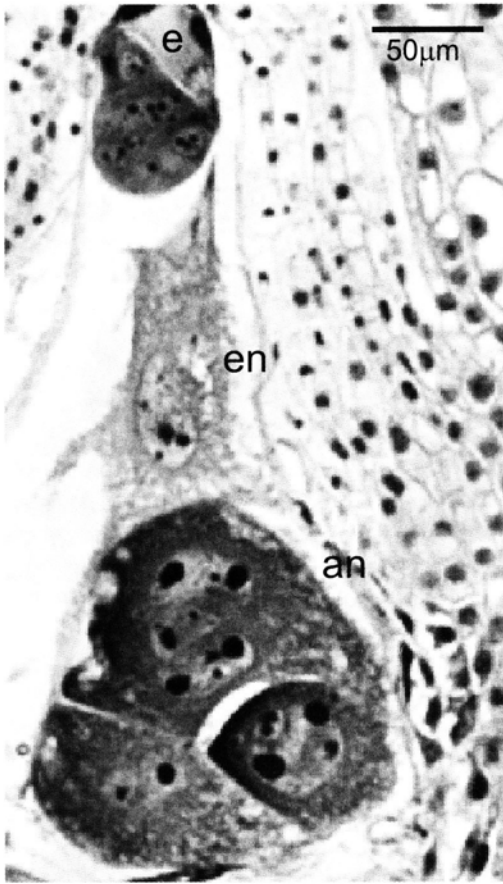
Fig. 1. *Poa pratensis* L. – The megaspore mother cell (MMC) in the premeiotic stage (phot. A. Kłyś).

dniowej, gdzie obok gatunków o kwiatach obupłciowych spotykamy się ze zjawiskiem dioecji, gynodioecji i gynomonoecji.

Należy zaznaczyć, iż u traw występuje hormonalna determinacja płci. Obecnie przyjmuje się model determinacji zaproponowany przez Yin i Quinn, tzw. „model determinacji płci jednego hormonu” (ang. the one hormon model of sex determination) [72]. Zgodnie z tym modelem ekspresja danej płci zależy od zmian koncentracji hormonu, który oddziałując na odpowiednie receptory może niezależnie hamować rozwój organów jednej płci i indukować rozwój organów płci przeciwnej. Przyjmując założenie wspomnianego modelu można zinterpretować rozwój kwiatów hermafrodytycznych, dioecję, gynomonoecję, andromonoecję i monoecję [72].

## ROZMNAŻANIE NA DRODZE SEKSUALNEJ

U przedstawicieli *Poaceae*, podobnie jak u większości Angiospermae rozmnażających się na drodze seksualnej, pojedyncza komórka archesporu żeńskiego wyróżnicowuje się subepidermalnie na biegunie mikropylarnym ośrodku (Ryc. 1). Komórka ta przekształca się w komórkę macierzystą megaspor, w której zachodzi typowy podział mejotyczny prowadzący do po-



Ryc. 2. *Poa granitica* Br. Bl.: e – zarodek, an – tkanka antypodalna, en – endosperma jądrowa (fot. A. Kłyś).

Fig. 2. *Poa granitica* Br. Bl.: e – embryo, an – antipodals, en – endosperm nuclei (phot. A. Kłyś).

wstania czterech megaspor o zredukowanej (haploidalnej) liczbie chromosomów. Megaspory ułożone są liniowo lub są w układzie określanym jako tetrazy T. Woreczek zalążkowy rozwija się zgodnie z typem *Polygonum*. Charakterystyczna dla traw jest modyfikacja budowy dojrzałego woreczka zalążkowego – na skutek nierównomiernego wzrostu ściany komórki centralnej antypody zajmują boczne położenie (Ryc. 2). Typowe dla przedstawicieli traw są także wtórne podziały antypod prowadzące do wykształcenia wielokomórkowej tkanki antypodalnej z poliploidalnymi jądrami komórkowymi. Podwójne zapłodnienie warunkuje rozwój

diploidalnego zarodka i triploidalnej endospermy typu jądrowego. Embriogeneza zachodzi zgodnie z typem Graminae.

Pylniki u traw są czterogniazdowe, o typowo dla *Angiospermae* wykształconych wielowarstwowych ścianach. Cechą charakterystyczną *Poaceae* jest jednowarstwowe tapetum typu sekrecyjnego o dwujądrowych komórkach – początkowo otaczające rozmieszczone jednowarstwowo mikrosporcocyty, a w późniejszych etapach rozwoju pylników również jednowarstwowo ułożone tetrazy. W warstwie endotecjum wykształcają się włókniste zgrubienia warunkujące otwarcie dojrzałego pylnika.

Wszystkie trawy są wiatropylne i mają ziarna pyłku o bardzo krótkim okresie żywotności – około jednego dnia [37]. Trzykomórkowe ziarna pyłku przenoszone przez wiatr osadzają się na piórkowatych receptywnych znamionach. Należy zaznaczyć, iż ziarna pyłku niektórych gatunków traw, np. *P. pratensis*, są silnymi alergenami [91].

Z reguły u traw rozwijają się otwarte kwiaty chasmogamiczne warunkujące zapylenie krzyżowe, jednak u szeregu przedstawicieli mogą wykształcać się kwiaty kleistogamiczne, w których następuje zapylenie w obrębie zamkniętego pąka kwiatowego. Zjawisko to spotykane jest zarówno u gatunków zasiedlających obszary subalpejskie, jak i obszary tropikalne [14, 21, 48]. Występowanie zjawiska klejstogamii zostało stwierdzone m.in. u pochodzących z Ekwadoru *Poa vaginalis* Benth. i *Poa darwiniana* Parodi [63], jak i u niektórych malezyjskich gatunków *Poa* – m. in.: *P. callosa* Stapf, *P. crassicaulis* Pilg., *P. aurigae* Veldk., *P. keyseri* Pilg., *P. languidior* Hitchc., *P. lunata* Chase, *P. nivicola* Ridley [90]. Levkovsky i współpracownicy [48] sugerują, iż zjawisko klejstogamii u przedstawicieli *Poa* zasiedlających wyspy arktyczne indukowane jest niską temperaturą (3,5 – 5,0°C) oraz dużą wilgotnością powietrza, i z tego względu należy mówić raczej o kriokleistogamii.

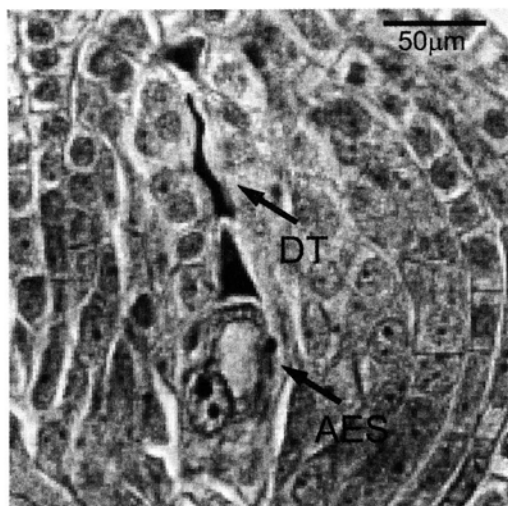
#### APOMIKSJA

Rozmnażanie na drodze apomiksji (agamospermi) u *Angiospermae* polega na powstawa-

niu żywotnych nasion na drodze aseksualnej, a rośliny potomne z reguły odtwarzają typ macierzysty.

Wielokierunkowe badania nad apomiksją są obecnie w centrum zainteresowań wielu ośrodków naukowych. W większości przypadków obiektem analizy są trawy [75]. Już Müntzing [58] sugerował, że występowanie apomiksji warunkowane jest subtelną równowagą szeregu niezależnych czynników genetycznych. Pogląd ten podziela wielu badaczy współczesnych [5, 6]. Na przykład analiza genetyczna występowania zjawiska apomejozy wykazała, że warunkuje ją jeden dominujący gen, ale jest ono w większości przypadków sprzężone z czynnikiem determinującym partenogenetyczny rozwój komórki jajowej. Savidan [74, 75, 76] określa ściśle połączoną grupę genów determinującą występowanie apomiksji jako linkat. Geny te kontrolują indukcję apomejozy, partenogenetyczny rozwój zarodka i autonomiczny lub pseudogamiczny rozwój endospermy. Istotny postęp w badaniach nad genetyką apomiksji umożliwiło zastosowanie zdobyczy biologii molekularnej – markerów RFLP (ang. Restriction Fragment Length Polymorphism) i RAPD (ang. Random Amplified Polymorphic DNA). Markery te są wykorzystywane przy identyfikacji genów podlegających ekspresji w procesach apomiktycznych [65]. U przedstawicieli rodzaju *Poa* apomiksja jest jednym z dobrze ustabilizowanych systemów rozmnażania [4]. Badaniami embriologicznymi zostały dotąd objęte przede wszystkim populacje europejskie [32, 57, 58, 64], a apomiktyczne taksony *Poa* z Ameryki Północnej badała jedynie Kellogg [42, 43]. Jak wynika ze wspomnianych opracowań, częstotliwość występowania apomiksji w populacjach europejskich i północnoamerykańskich jest podobna: w Europie – około 10 taksonów; w Ameryce Północnej – około 12 taksonów. Brak danych embriologicznych i eksperymentalnych nie pozwala na jasne potwierdzenie występowania apomiksji we wspomnianych taksonach w Ameryce Południowej [43].

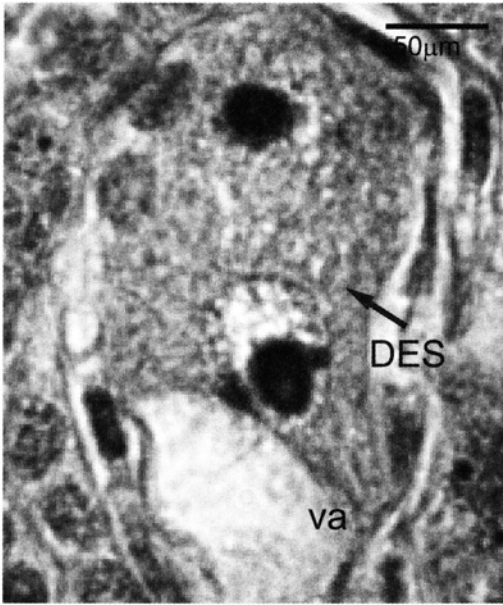
Badania embriologiczne nad apomiksją u przedstawicieli rodzaju *Poa* zapoczątkowali Müntzing [57], Tinney [88] i Håkansson [33].



Ryc. 3. *Poa pratensis* L. – Jednojądrowy aposporyczny woreczek zalążkowy towarzyszący szczątkom degenerującej tetrazy megaspor (fot. A. Kłys).

Fig. 3. *Poa pratensis* L. – Remnants of a degenerated megaspore tetrad (DT) and uni-nucleate aposporous embryo sac (AES) (phot. A. Kłys).

Stwierdzili oni występowanie aposporii (rozwoj woreczka zalążkowego z somatycznych komórek ośrodka – typ *Hieracium*) u *Poa pratensis* (Ryc. 3) i diplosporii (z megasporocytu bez wchodzenia w proces mejozy rozwija się w woreczek zalążkowy o somatycznej liczbie chromosomów – typ *Antennaria*) u *Poa alpina* (Ryc. 3 i 4). Diplosporia typu *Antennaria* została stwierdzona także u *Poa palustris* L. (= *P. serotina* Ehrh.) [44] (Ryc. 4) i *Poa nervosa* [39]. U omawianych taksonów wykazano apomiksję fakultatywną – np. u *P. palustris* diplosporyczne woreczki zalążkowe rozwijały się w 50% badanych zalążków, a w pozostałych wykształcały się woreczki mejotyczne. Należy podkreślić, iż partenogenetyczny rozwój komórki jajowej w diplosporycznych woreczkach zalążkowych *P. pratensis* rozpoczyna się w zamkniętym kłosku, a w momencie otwarcia kwiatu zarodek zbudowany jest z 2 – 16 komórek [11]. U omawianych gatunków (*P. pratensis*, *P. palustris*) występuje pseudogamia, co oznacza, iż do zainicjowania rozwoju endospermy niezbędne jest zapłodnienie komórki centralnej. Występowanie diplo-



Ryc. 4. *Poa palustris* L. – Dwujądrowy diplosporyczny woreczek zalążkowy (DES); va – wakuola (fot. A. Kłyś).

Fig. 4. *Poa palustris* L. – Two-nucleate diplosporous embryo sac (DES); va – vacuole (phot. A. Kłyś).

sporii zostało również stwierdzone u męskosterylonego kalifornijskiego gatunku *Poa nervosa* [29, 30, 31], u którego występuje autonomiczny rozwój endospermy. Omawiając embriologię przedstawicieli rodzaju *Poa* należy wspomnieć o badaniach Skalińskiej [80], która analizowała z terenu Tatr embriologię *Poa granitica* Br. Bl. U omawianego gatunku stwierdziła występowanie fakultatywnej aposporii. W zależności od badanej próby pochodzącej z różnych populacji, procent rozwijających się aposporicznych woreczków zalążkowych wahał się od 22,4% do 31%. Endosperma rozwijała się na drodze pseudogamii.

Najwięcej uwagi poświęcono rozmnażaniu *Poa pratensis* L. [2, 9, 28, 38, 45, 50–56, 61, 66–68]. Częstotliwość występowania aposporii waha się u przedstawicieli tego gatunku między 23 – 90% [28]. U *Poa pratensis* (podobnie jak u pozostałych fakultatywnie aposporicznych przedstawicieli tego rodzaju) zarówno w pełni ukształtowany seksualny woreczek zalążkowy typu *Polygonum*, jak i aposporyczny typu *Hie-*

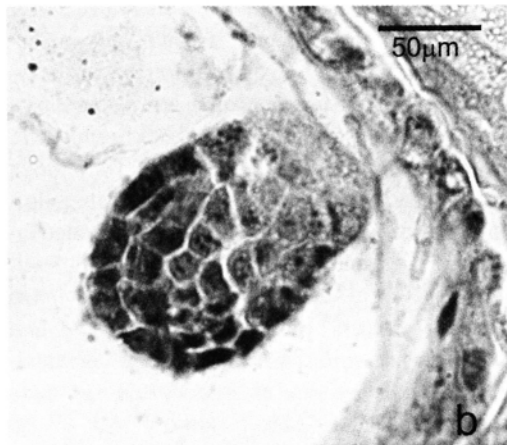
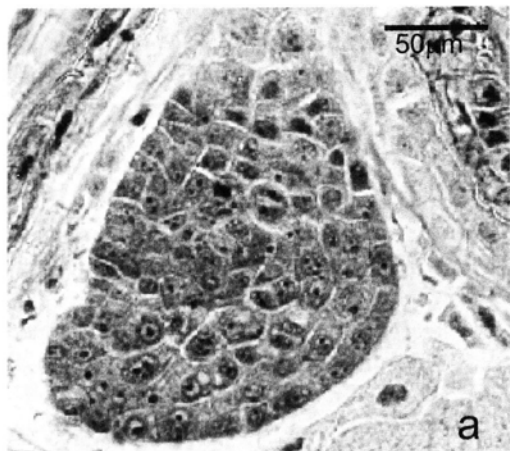
*racium* jest dwubiegunowy i 8-jądrowy, o typowej dla *Gramineae* zmodyfikowanej strukturze.

W ostatnich latach przy rejestracji np. nowych odmian *Poa pratensis* wymagane jest od hodowców podanie procentu apomiksji. Można go uzyskać stosując między innymi tzw. „test auksynowy” [51, 53]. W wyniku traktowania kwiatostanów, przed otwarciem kwiatów, roztworem auksyny 2,4-D o koncentracji 50 – 100 ppm następuje indukowanie rozwoju partenogenetycznego owocu (partenokarpia). Powstają dwa typy ziarniaków. W zalążkach zawierających apomiktyczne woreczki zalążkowe rozwijają się jedynie partenogenetyczne zarodki, brak endospermy, a pozostałe zalążki zawierające mejotyczne woreczki zalążkowe dają puste ziarniaki (bez zarodka i bez endospermy) (Ryc. 5).

Omawiając embriologię apomiktów w rodzaju *Poa* należy wspomnieć o porównawczych badaniach nad ultrastrukturą woreczków zalążkowych. Podobnie jak u większości *Angiospermae*, przed wejściem w mejozę w ścianie komórki macierzystej megaspor odkłada się kaloza, natomiast brak jej w przypadku rozwoju woreczków apomiktycznych. Zjawisko to zostało potwierdzone u diplosporicznych gatunków *Poa nemoralis* i *Poa palustris* [62, 69] oraz aposporycznej *Poa pratensis* [61]. Szereg autorów uważa, że obserwowane u niektórych apomiktów grubienie ściany komórkowej komórek inicjalnych woreczków apomiktycznych ma za zadanie, podobnie jak kaloza u gatunków seksualnych, izolację wspomnianej komórki od otaczających komórek nucellusa [62, 70].

W wielu ośrodkach naukowych prowadzone są przy użyciu współczesnych metod molekularnych prace, których celem jest próba wyjaśnienia procesów apomiktycznych u przedstawicieli *Poaceae*. Grupa włoskich badaczy [3] przeprowadziła analizę potomstwa (pokolenie F<sub>1</sub>) *Poa pratensis* z krzyżówki pomiędzy seksualnymi i apomiktycznymi rodzicami. Jak wykazał test auksynowy, połowa osobników pokolenia F<sub>1</sub> wykazywała zdolność do partenogenetycznego rozwoju. Natomiast aposporia została stwierdzona zarówno u roślin partenogenetycznych, jak i dwu rekombinantów, u których mimo obecności komórek inicjalnych aposporycznych





Ryc. 5. *Poa pratensis* L. – Poliembryonia właściwa – ziarniak z dwoma zarodkami: a – zarodek z komórki jajowej; b – zarodek przybyszowy (fot. A. Kłyś).

Fig. 5. *Poa pratensis* L. – Proper polyembryony – caryopsis with two embryos: a – embryo produced from egg cell; b – nucellar embryo (phot. A. Kłyś).

woreczków zalążkowych nie stwierdzono partenogenezy. Wyniki te wskazują na to, że u *Poa pratensis* dwa oddzielne czynniki genetyczne warunkują aposporię i partenogenezę oraz że czynniki te mogą być dziedziczone niezależnie.

Omawiany gatunek był opracowywany także przez zespół badaczy pod kierunkiem Barcacci. Metody cytometrii przepływowej i markerów molekularnych umożliwiły Barcacci i in. [8] wykazanie, że w eksperymentalnych krzyżowaniach pomiędzy seksualnymi i apomiktycznymi klonami, obok roślin potomnych typu macierzystego występują rośliny typu B<sub>II</sub> (zarodek rozwija się z zapłodnionej komórki jajowej o zredukowanej liczbie chromosomów), osobniki typu B<sub>III</sub> (zarodek rozwija się z zapłodnionej komórki jajowej o niezredukowanej liczbie chromosomów) oraz polihaploidy (zarodek rozwiniął się partenogenetycznie z komórki jajowej o zredukowanej liczbie chromosomów).

#### ROZMNAŻANIE WEGETATYWNE

U *Poaceae*, obok seksualnego i apomiktycznego sposobu rozmnażania, występuje również rozmnażanie na drodze wegetatywnej: poprzez rozłogi, bulwki, żyworodność. Na przykład u *Poa sylvicola* Guss. bulwiaste zgrubienia

powstają na rozłogach podziemnych o skróconych międzywęzłach [87]. Podobnie u występującej na suchych obszarach Euroazji *Poa bulbosa* L. u podstaw pędu wykształcają się cebulokształtne zgrubienia. Podczas suszy darnie *P. bulbosa* są rozbijane przez roślinożerców, a wspomniane cebulokształtne bulwki są rozsiwane przez wiatr i zwierzęta. W populacjach *Poa bulbosa* L. pochodzących z obszarów Palestyny bulwki podziemne rozwijają się z pąków bocznych podziemnych rozłogów. Przy umiarkowanej wilgotności podłoża bulwki te tworzą się jedynie wokół źdźbła głównego tuż pod powierzchnią gleby, natomiast na siedliskach o większej wilgotności powstają jeszcze na rozłogach wyrastających z bulwek pierwotnych. Obok typowo wykształconych kwiatostanów występuje tutaj również żyworodność. Rozmnożki powstają w obrębie kwiatostanu. Wydłużające się plewki w kłoskach zaczynają pełnić rolę liścia, a po zetknięciu się kwiatostanu z powierzchnią gleby młode rośliny zakorzeniają się, dając początek nowym osobnikom [36]. Zjawisko to występuje też np. u *Poa alpina* L. var. *vivipara* L., u której wykazano występowanie znacznego zróżnicowania kariologicznego  $2n = 14, 22, 26, 28, 33, 34, 35$  [78]. Podobnie u gatunku *Poa nobilis* Skalińska [79] [*P. granitica*

x *P. alpina* L. var. *vivipara* L.], pochodzącego z Tatr Wysokich, występuje zarówno rozmnażanie wegetatywne w postaci stolonów, jak i żyworodność czyli powstawanie nowych osobników w obrębie kwiatostanu. Dzięki temu u *P. nobilis* o  $2n = 61, 72, 76, 80, 82$  [80] mogą utrzymywać się cytotypy o wysokich i aneuploidalnych liczbach chromosomów. Żyworodne taksony o mieszańcowym pochodzeniu: *Poa jemtlandica* (Almq.) Richt. [*P. alpina* var. *vivipara* *Poa flexuosa* Sm.] o  $2n = 37$  i *Poa herjedalica* H. Smith [*P. alpina* var. *vivipara* *P. pratensis* ssp. *alpigena*], która charakteryzuje się dużą zmiennością liczby chromosomów  $2n = 47, 80$  [59] znane są też obszarów centralnej Skandynawii i Szkocji. Są to dalsze przykłady stabilizacji aneuploidalnych wysokoploidalnych cytotypów na drodze rozmnażania wegetatywnego. Żyworodność występuje u szeregu przedstawicieli flory alpejskiej [7, 35, 46, 77]; wymienieni autorzy dowodzą, że głównymi czynnikami wpływającymi na ujawnianie się żyworodności w sposobie rozmnażania roślin jest temperatura i długość dnia. U *Poa alpina* ssp. *vivipara* bulwy początkowo różnicują się z tkanki wegetatywnej i generatywnej kwiatostanu. Do momentu zakorzenienia się w wilgotnej glebie, z rośliną macierzystą połączone są one za pomocą stolonów. Żyworodność została również stwierdzona we florze arktycznej Kanady, m.in. u: *P. pratensis* ssp. *alpigena* var. *vivipara* (Malmgren) Schol., *P. arctica* var. *vivipara* i *P. hartzii* ssp. *hartzii* [50]. Formy żyworodne wśród przedstawicieli *Poa* znane są także z Grecji – *Poa cephalonica* f. *vivipara*. [71]. Również u *P. pratensis*, występującej w Tatrach i Pieninach, znane są formy żyworodne opisane jako *P. pratensis* f. *vivipara* [26]. Należy zaznaczyć, że u traw stwierdzono także występowanie żyworodności rzekomej (tzn. kiełkowania nasion połączonych z rośliną macierzystą), na przykład u przedstawicieli rodzaju *Melocanna* [37].

#### PODSUMOWANIE

Jak wynika z powyższego zestawienia przedstawiciele rodzaju *Poa* są obiektem intensywnych badań z zakresu taksonomii, ekologii,

embriologii i szeregu innych dziedzin. Zainteresowanie trawami wynika zarówno z tego, iż przedstawiciele traw są niesłychanie ważną grupą roślin użytkowych, decydującą o wyżywieniu stale wzrastającej liczby ludności, jak i z tego, iż stanowią one doskonały materiał do badań podstawowych.

Trawy wykazują wyjątkową różnorodność systemów rozmnażania. Osiągnęły one ogromny sukces ewolucyjny zasiedlając różne siedliska na całej kuli ziemskiej. Mimo iż badania nad przedstawicielami *Poaceae* prowadzone są od wielu lat, mimo iż stale odbywają się międzynarodowe sympozja i konferencje poświęcone trawom, to nadal wiele zagadnień pozostaje niewyjaśnionych i wymaga bardziej wnikliwej i wszechstronnej analizy przy użyciu nowoczesnych metod badawczych.

#### LITERATURA

- [1] AINSWORTH C., PARKER J., BUCHANAN-WOLLASTON 1998. Sex determination in Plants. *Curr. Topics. Developm. Biol.* **38**: 167–223.
- [2] ÅKERBERG E. 1942. Cytogenetic studies in *Poa pratensis* and hybrid with *Poa alpina*. *Hereditas* **28**: 1–126.
- [3] ALBERTINI E., PORCEDDU A., FERRANTI F., REALE L., BARCACCIA G., ROMANO B., FALCINELLIN M. 2001. Apospory and parthenogenesis may be uncoupled in *Poa pratensis*: a cytological investigation. *Sex. Plant Reprod.* **14**: 213–217.
- [4] ANTON M., CONNOR H. E. 1995. Floral biology and reproduction in *Poa* (*Poaceae*: *Gramineae*). *Aust. J. Bot.* **43**: 577–599.
- [5] ASKER S. 1980. Gametophytic apomixis: Elements and genetic regulation. *Hereditas* **93**: 277–293.
- [6] ASKER S., JERLING L. 1992. Apomixis in plants. CRC Press. Boca Raton. FL
- [7] BACHMANN M. A. 1980. Oekologie und breeding system bei *Poa alpina* L. Verlag Zürich.
- [8] BARCACCIA G., MAZZUCATO A., BELARDINELLI A., PEZZOTTI M., LUCRETI S., FALCINELLI M. 1997. Inheritance of parental genomes in progenies of *Poa pratensis* L. from sexual and apomictic genotypes as assessed by RAPD markers and flow cytometry. *Theor. Appl. Genet.* **95**: 516–524.
- [9] BARCACCIA G., MAZZUCATO A., ALBERTINI E., ZETHOF J., GERATS A., PEZZOTTI M., FALCINELLI M. 1998. Inheritance of parthenogenesis in *Poa pratensis* L.: *auxin test* and AFLP linkage analyses support monogenic control. *Theor. Appl. Genet.* **97**: 74–82.
- [10] BASHAW E. C., FUNK R. C. 1987 Apomictic grasses. W: W. R. FEHR (red.), *Principles of cultivar development*, vol 2. MacMillan Publ, New York, s. 40–82.



- [11] BATYGINA T. 1991. Nucellar embryoidogeny in *Poa pratensis* L. *Apomixis Newsl.* **3**: 18–21.
- [12] BAWA K., BEACH J. H. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **68**: 254–274.
- [13] BERTILLER M. B., ARES J. O., GRAFF P., BALDI R. 2000. Sex-related spatial patterns of *Poa ligularis* in relation to shrub patch occurrence in northern Patagonia. *J. Veg. Sci.* **11**: 9–14.
- [14] CAMPBELL C. S., QUINN J. A., CHEPLICK G. P., BELL T. J. 1983. Cleistogamy in grasses. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **14**: 411–441.
- [15] CHAPMAN G. P. (red.) 1996. The biology of grasses. Department of Biochemistry and Biological Sciences Wye College University of London, UK.
- [16] CHEPLICK G. P., GOLDBLATT P., DALE E. J. (red.) 1998. Population biology of grasses. London Cambridge University Press.
- [17] CLAYTON W. D., RENVOIZE S. A. 1986. Genera Graminum: Grasses of the World. *Kew Bull.* **13**: 87–109.
- [18] CONNOR H. E. 1973. Breeding systems in *Cortaderia* (Gramineae). *Evolution* **27**: 663–678.
- [19] CONNOR H. E. 1979. Breeding systems in the grasses: A survey. *New Zealand J. Botany* **17**: 547–574.
- [20] CONNOR H. E. 1981. Evolution of reproductive systems in the Gramineae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **68**: 48–74.
- [21] CONNOR H. E. 1987. Reproductive biology in the grasses. W. T. R. SODERSTROM, K. W. HILU, C. S. CAMPBELL, M. E. BARKWORTH (red.). Grass Systematics and Evolution Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- [22] CONNOR H. E., CHARLESWORTH D. 1989. Genetics of male – sterility in gynodioecious *Cortaderia* (Gramineae). *Heredity* **63**: 373–382.
- [23] CONNOR H. E. 1990. Breeding systems in New Zealand grasses. XI. Gynodioecism in *Chionochloa bromoides*. *New Zealand J. Botany* **29**: 59–65.
- [24] COUVET D., BONNEMAISON F., GOUYON P. H. 1986. The maintenance of female among hermaphrodites: the importance of nuclear cytoplasmic interactions. *Heredity* **57**: 325–330.
- [25] EDMONDSON 1982. Flore Europeae Check – list and chromosome Index. Univ. Press. London Cambridge.
- [26] FALKOWSKI M. 1982. Trawy polskie. PWRiL, Warszawa.
- [27] GOLDBLATT P., JOHNSON D. E. (red.). 1996. Index to plant chromosome numbers 1992 – 1993. Monographs in Systematic Botany from the *Missouri Bot. Gard.* **58**.
- [28] GRAZI F., UMAERUS M., LERBERG E. 1961. Observation in the mode of reproduction and embryology of *Poa pratensis*. *Hereditas* **47**: 489–541.
- [29] GRUN P. 1951. *Poa nervosa*, an extreme in asexual reproduction. *Carnegie Inst. of Washington, Year Book* **50**: 112–113.
- [30] GRUN P. 1952. Apomixis and variation in *Poa nervosa*. *Carnegie Inst. of Washington, Year Book* **51**: 117–119.
- [31] GRUN P. 1955. Cytogenetic studies in *Poa*. III. Variation within *Poa nervosa*, an obligate apomict. *Amer. J. Bot.* **42**: 778–784.
- [32] GUSTAFSSON A. 1947. Apomixis in Higher Plants. II. Lund Univ. Årsskrift N. F.43
- [33] HÅKANSSON A. 1943. Die Entwicklung des Embryo Sac und die Befruchtung bei *Poa alpina*. *Hereditas* **29**: 25–61.
- [34] HARTLEY W. 1961. Studies on the origin, evolution, and distribution of the Gramineae. IV. The genus *Poa* L. *Aust. J. Bot.* **9**: 152–161.
- [35] HEIDE O. M. 1994. Control of flowering and reproduction in temperate grassland. *New Phytol.* **128**: 347–362.
- [36] HEYN CH. C. 1962. Studies of bulbous *Poa* in Palestine. 1. The agamic complex of *Poa bulbosa*. *Bull. Res. Council of Israel. D. Bot.* **2**: 117–12.
- [37] HEYWOOD V. H. (red.) 1978. Flowering Plants of the world. Oxford University Press. Oxford – London – Melbourne.
- [38] HUFF D. R., BARA J. M. 1993. Determining genetic origins of aberrant progeny from facultative apomictic Kentucky bluegrass using a combination of flow cytometry and silver-stained RAPD markers. *Theo. Appl. Genet.* **87**: 201–208.
- [39] JOHRI (red.) Comparative Embriology of Angiosperm. Springer Verlag, Berlin.
- [40] JONES R. N., REES H. 1982. B chromosomes. Academic Press Inc. (London) LTD.
- [41] KELLOGG E. 1985. A biosystematic study of the *Poa secunda* complex. *J. Arnold Arbor.* **66**: 201–242.
- [42] KELLOGG E. 1987. Apomixis in the *Poa secunda* complex. *Amer. J. Bot.* **74** (9): 1431–1437.
- [43] KELLOGG E. 1990. Variation and species limits in agamosperous grasses. *Syst. Bot.* **15**: 112–123.
- [44] KIELLANDER C. L. 1937. On the embryological basis of apomixis in *Poa palustris* L. *Svensk. Bot. Tidskr.* **31**: 425–429.
- [45] KIELLANDER C. L. 1941. Studies on apospory in *Poa pratensis* L. var. *alpigena* (Fr.) Lindm. *Svensk. Bot. Tidskr.* **35**: 321–332.
- [46] KÖRNER Ch. 1999. Alpine plant life. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, Germany.
- [47] KOUL K. K., GOMIL R. N. 1991. Cytogenetic studies on some Kashmir grasses. VIII Tribe Agrostideae, Festuceae and Paniceae. *Cytologia* **56**: 437–452.
- [48] LEVKOVSKY V. P., TIKHMENEV E. A., LEVKOVSKY E. P. 1981. Cleistogamy in Arctic grasses. *Bot. Zhurn.* **66**: 116–120.
- [49] LINDER H. P. 1987. The evolutionary history of the *Poales/Restionales* a hypothesis. *Kew Bull.* **42**: 297–318.
- [50] LYNN J. G., BOLES R. 2001. Phylogenetic relationships and infraspecific variation in Canadian Arctic *Poa* based on chloroplast DNA restriction site data. *Can. J. Bot.* **79**: 679–701.
- [51] MATZK F. 1991. A novel approach to differentiate embryos in the absence of endosperm. *Sex. Plant Reprod.* **4**: 88–94.
- [52] MATZK F. 1991. New efforts to overcome apomixis in *Poa pratensis* L. *Euphytica* **55**: 65–72.
- [53] MAZZUCATO A., DEN NIS A. P.M., FALCINELLI M. 1996. Estimation of parthenogenesis frequency in Kentucky Bluegrass with auxin – induced parthenocarpic seeds. *Crop. Sci.* **36**: 9–16.
- [54] MAZZUCATO A. 1995. Italian germplasm of *Poa pratensis* L. II. Isozyme progeny test to characterize genoty-

- pes for their mode of reproduction. *J. Genet. Breed.* **49**: 119–126.
- [55] MAZZUCATO A., BARCACCIA G., PEZZOTTI M., FALCINELLI M. 1995. Biochemical and molecular markers for investigating the mode of reproduction in the facultative apomict *Poa pratensis* L. *Sex. Plant Reprod.* **8**: 133–138.
- [56] MAZZUCATO A., DEN NIJS A. P.M., FALCINELLI M. 1993. Estimation of the degree of apomixis in genotypes of *Poa pratensis* L. by means of the auxin test. *Apomixis Newsl.*: 10–14.
- [57] MÜNTZING A. 1932. Apomictic and sexual seed formation in *Poa*. *Hereditas* **17**: 131–154.
- [58] MÜNTZING A. 1940. Further studies on apomixis and sexuality in *Poa*. *Hereditas* **26**: 115–190.
- [59] NANNFELDT J. A. 1937. On *Poa jemtlandica* (Almq.) Richt., its distribution and possible origin. *Botaniska Notiser*: 1–27.
- [60] NANNFELDT J. A. 1938. *Poa maroccana* Nannf. N. sp. and *P. rivularis* Marie and Trabut, two more tetraploids of sect. *Ochlopoa* A. and G., and some additional notes on *Ochlopoa*. *Svensk. Bot. Tidskr.* **32**: 295–321.
- [61] NAUMOVA T., DEN NIJS A. P. M., WILLEMSE M. T. N. 1993. Quantitative analysis of aposporous parthenogenesis in *Poa pratensis* genotypes. *Acta. Bot. Neerl.* **42**: 299–312.
- [62] NAUMOWA T., OSADTCHYI J. V., SHARMA V. K., DIKHUIS P., RAMULU K. S. 1999. Apomixis in plants: structural and functional aspects of diplospory in *Poa nemoralis* and *P. palustris*. *Protoplasma* **208**: 186–195.
- [63] NICORA E. 1977. *Gramineae argentinas nuevas*. *Hickenia* **1**: 99–107.
- [64] NOGLER G. A. 1984. Gametophytic apomixis. W: B. M. JOHRI (red.), *Embryology of Angiosperms*, Springer Verlag, Berlin.
- [65] NYBOM H. 1996. DNA fingerprinting – a useful tool in the taxonomy of apomictic plant groups. *Folia Geobot. Phytotax.* **31**: 295–304.
- [66] NYGREN A. 1953. How to breed Kentucky Bluegrass, *Poa pratensis* L. *Hereditas* **39**: 51–56.
- [67] NYGREN A. 1954. Apomixis in the Angiosperms. II. *Bot. Rev.* **20**: 577–649.
- [68] NYGREN A. 1967. Apomixis in the Angiosperms. W: W. RUCHLAND (red.), *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, **18**. Springer Verlag, Berlin.
- [69] OSADTCHYI J., NAUMOWA. 1996. Diplospory in *Poa nemoralis* and *P. palustris*: ultrastructural aspects. *Apomixis Newsl.* **9**.
- [70] PEEL M. D., CARMAN J. G., LEBLANC O. 1997. Megasporeocyte callose in apomictic buffelgrass, Kentucky bluegrass, *Pennisetum squamulatum* fresen, *Tripsacum L.*, and weeping lovegrass. *Crop Sci.* **37**: 724–732.
- [71] PHITOS D. et.al. 1988. Chromosome number in some species of the Greek flore. *Bot. Chron. (Patras)* **8**: 45–50.
- [72] QUINN A. J. 1998. Ecological aspects sex expression in grasses. W: G. P. Cheplick (red.), *Population biology of grasses*. Cambridge University Press, New York.
- [73] RENNER S. S., RICKLEFS R. E. 1995. Dioecy and its correlates in flowering plants. *Amer. J. Bot.* **82**: 596–606.
- [74] SAVIDAN Y. 1982. Nature et hérédité de l'apomixie chez *Panicum maximum* Jacq., *Travaux et Documents ORSTOM*, Paris. **153**: 1–159.
- [75] SAVIDAN Y. 2001. W: S. S. BHOJWANI, W. Y. Soh (red.), *Gametophytic apomixis. Current Trends in the Embryology of Angiosperms*. Kluwer Academic Publishers. Printed in the Netherlands: 419–433.
- [76] SAVIDAN Y., CARMAN J. G., DRESSSELHAUS T. (red.) 2001. The flowering of Apomixis: from Mechanisms to Genetic Engineering. CIMMYT, IRD, European Commission: 1–243.
- [77] SCHWARZENBACH F. M. 1956. Die Beeinflussung der viviparie bei einer Grönländischen Rasse von *Poa alpina* L. durch den jahreszeitlichen Licht – und Temperaturwechsel. *Ber. Schweizer Bot. Ges.* **66**: 204–223.
- [78] SKALIŃSKA M. 1952. Cyto-ecological studies in *Poa alpina* L. var. *vivipara* L. *Bull. Acad. Polon. Sci. Lettres*, 1951, SERIE B. 253–283.
- [79] SKALIŃSKA M. 1955. *Poa nobilis* n. sp., new viviparous species of the High Tatra. *Acta Soc. Bot. Polon.* **24**: 749–761.
- [80] SKALIŃSKA M. 1959. Embryological studies in *Poa granitica* Br. Bl., an apomictic species of the Carpathian range. *Acta Biol. Crac. Ser. Bot.* **2**: 91–111.
- [81] SORENG R. J. 1990. Chloroplast DNA phylogenetics and biogeography in a reticulating group: Study in *Poa* (*Poaceae*). *Amer. J. Bot.* **77**: 1383–1440.
- [82] SORENG R. J. 1991. Systematics of the Epiles group of *Poa* (*Poaceae*). *Syst. Bot.* **16**: 507–528.
- [83] SPECKMANN G. J., van Dijk G E. 1972. Chromosome numbers and plant morphology in some ecotypes of *Poa pratensis* L. *Euphytica* **21**: 171–180.
- [84] STACE C. (red.) 1980. *Flora Europaea*. Vol. 5. Cambridge University Press, London.
- [85] STACE C. 1991. *New flore of the British Islands*. Cambridge University Press, London.
- [86] STOEVA M. R. 1986. A karyological study of several species from the genus *Poa* L. (blue grass) in Bulgarie. *Fitologia* **31**: 21–33.
- [87] TACHTADZIAN A. L. 1982. Cwietkowyje pastienja. *Akademika tom A M CCCP*. Moskwa: 340–368.
- [88] TINNEY F. W. 1940. Cytology of parthenogenesis in *Poa pratensis*. *J. Agric. Res.* **60**: 351–360.
- [89] TUTIN T. G. 1950. A contribution to the experimental taxonomy of *Poa annua* L. *Watsonia* **4**: 1–10.
- [90] VELDKAMP J. F. 1994. *Poa L. (Graminae)* in Malesia. *Blumea* **38**: 409–457.
- [91] WILLIAMS E. G., CLARKE A. E., KNOX R. B. 1994. Genetic control of self – incompatibility and reproductive development in flowering plants. Kluwer Acad. Press, New York.