KOSMOS
PROBLEMY NAUK BIOLOGICZNYCH

Tom 71 2022
Numer 1 (334)
Strony 5–11

Polskie Towarzystwo Przyrodników im. Kopernika

KAMIL E. FRANKIEWICZ

Instytut Biologii Ewolucyjnej
Wydział Biologii
Centrum Nauk Biologiczno-Chemicznych
Uniwersytet Warszawski
Żwirki i Wigury 101, 02-096 Warszawa
E-mail: frankiewicz@biol.uw.edu.pl

WTÓRNE ZDREWNIENIE, CZYLI JAK I DLACZEGO ROŚLINY ZIELNE EWOLUUJĄ W DRZEWA

WSTĘP

Przez ponad wiek wśród botaników dominowało przekonanie, że zarówno najwcześniejsze rośliny okrytonasienne, jak i ich ostatni wspólny przodek, były zdrewniałe. Obserwowane współcześnie bogactwo gatunków zielnych tłumaczono zatem powszechną ewolucją od zdrewniałych przodków (krzewów, drzew) do zielnych potomków (roślin jednorocznych, bylin, hemikryptofitów). Możliwość odwrócenia tego trendu, czyli ewolucję form zdrewniałych z zielnych, traktowano jako zjawisko marginalne. Takie jednokierunkowe postrzeganie ewolucji dominowało w XIX i wczesnym XX w., a jego wyrazem są prawo nieodwracalności ewolucji (DOLLO 1893) i trendy Baileya (OLSON 2012). Podczas gdy pierwsze zakłada, że raz utracona w trakcie ewolucji cecha nie może zostać odzyskana w oryginalnej formie, to opisane przez I. W. Baileya trendy są po prostu szeregiem hipotetycznych zmian podczas ewolucji drewna okrytonasiennych, postępujących wyłącznie w jednym kierunku: od stanów „prymitywnych" do „zaawansowanych".

Stopień zdrewnienia wspólnego przodka roślin okrytonasiennych nie jest dobrze poznany, chociaż możliwe, że była to roślina o ograniczonej produkcji drewna (CARLQUIST 2013). Wiadomo jednak, że dalsza ewolucja okrytonasiennych zachodziła wielokierunkowo (Ryc. 1): (a) wzrost stopnia zdrewnienia poprzez produkcję większej ilości drewna dał początek roślinom pierwotnie zdrewniałym (np. magnoliowate Magnoliaceae); (b) ograniczenie stopnia zdrewniania poprzez produkcję mniejszych ilości drewna dało początek roślinom zielnym (np. jaskrowate Ranunculaceae). Okazuje się jednak, że możliwy jest również trzeci scenariusz: (c) odwrócenie trendu w kierunku zielności, czyli ewolucja roślin zdrewniałych z zielnych przodków. Takie grupy nazywane są wtórnie zdrewniałymi (lub wtórnie drzewiastymi) (DULIN i KIRCHOFF 2010) i stanowią przedmiot niniejszego artykułu, a świetnymi ich przykładami są *Daucus decipiens* (dawniej *Melanoselinum decipiens* Apiaceae) i *Daucus edulis* – gatunki drzewiastych marchwi z Madery (Ryc. 2A, C).

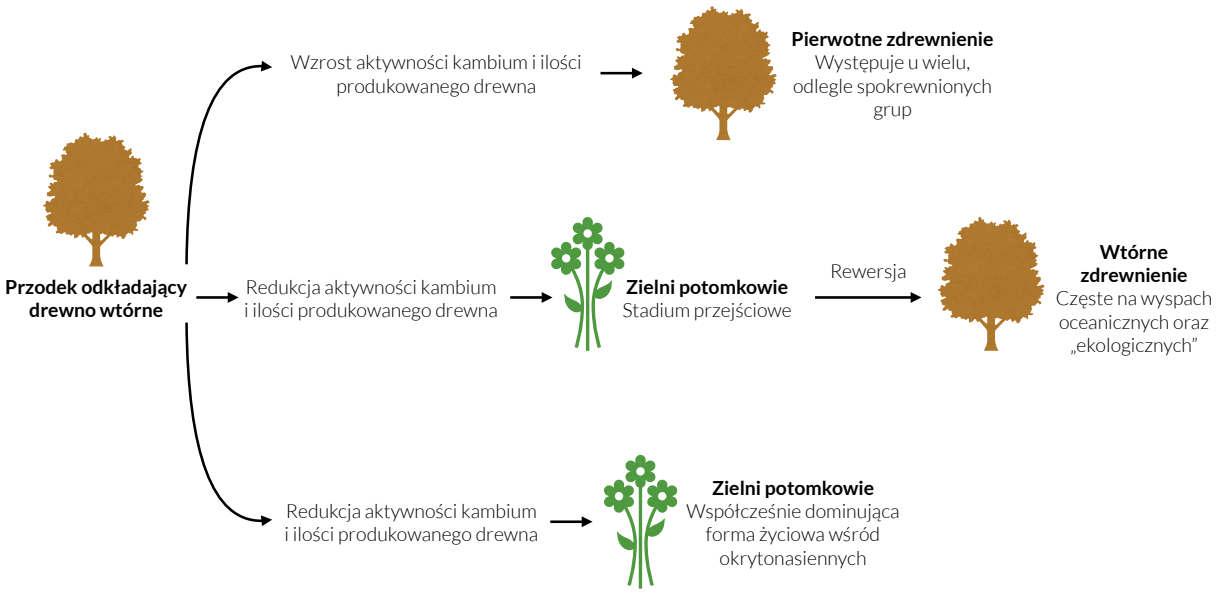
JAK ROZPOZNAĆ WTÓRNE ZDREWNIENIE?

Identyfikacja wtórnie zdrewniałych gatunków wymaga odpowiedzi na dwa pytania: (a) Gdzie przebiega granica między zielnością a zdrewnieniem? (b) Jak rozróżnić zdrewnienie pierwotne od wtórnego?

Ponieważ niemal wszystkie okrytonasienne, poza jednoliściennymi, mają funkcjonalne kambium odkładające drewno, różnica między roślinami zielnymi a zdrewniałymi

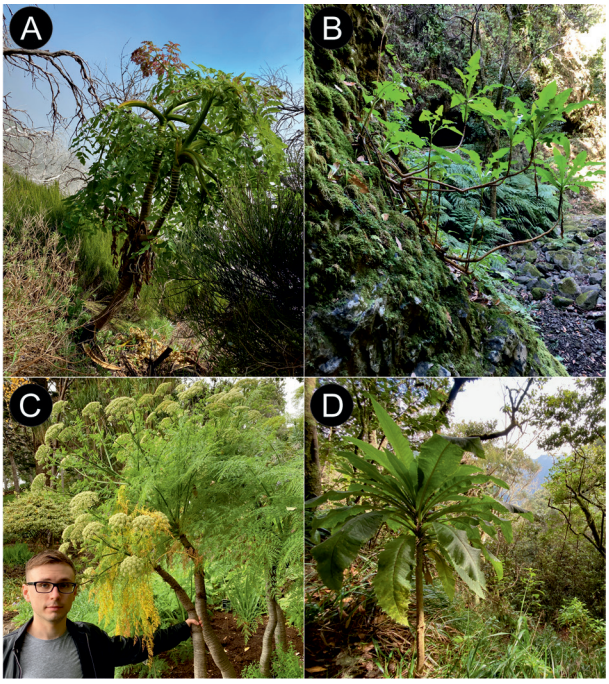
Słowa kluczowe: anatomia drewna, ewolucja formy życiowej, wtórna drzewiastość, zdrewnienie wyspowe

*Artykuł został napisany w oparciu o anglojęzyczną rozprawę doktorską Kamila E. Frankiewicza w ramach projektu kierowanego przez profesora Krzysztofa Spalika (finansowanie ze środków Narodowego Centrum Nauki 2015/19/B/NZ8/00163). Publikacja powstała przy wsparciu finansowym uzyskanym z Programu zintegrowanych działań na rzecz rozwoju Uniwersytetu Warszawskiego (ZIP), współfinansowanego ze środków Europejskiego Funduszu Społecznego w ramach Programu Operacyjnego Wiedza Edukacja Rozwój 2014-2020, ścieżka 3.5 (dla K. E. Frankiewicza).



Ryc. 1. Trzy scenariusze ewolucji formy życiowej spotykane u roślin okrytonasiennych.

jest ilościowa, a nie jakościowa, a oba terminy powinny wskazywać różnicę, a nie być traktowane kategorycznie (CARLQUIST 2013) (Ryc. 3). Echo tego poglądu wybrzmiewa w badaniu KIDNER i współaut. (2015), którzy rozróżniając zielne i zdrewniałe begonie



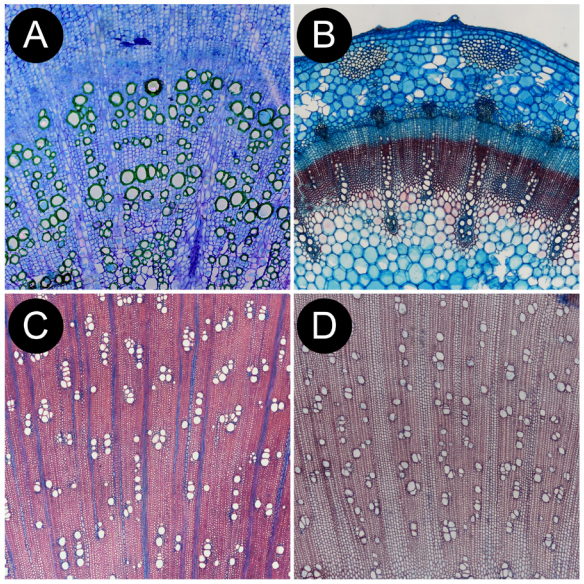
Ryc. 2. Przykładowe gatunki wtórnie zdrewniałe z Madery. (A) *Daucus decipiens* o rzadko spotykanym rozgałęzionym pędzie. (B) *Sonchus fruticosus* rosnący w wilgotnej, zacienionej dolinie. (C) *Daucus edulis* w fazie kwitnienia. (D) *Musschia wollastonii* o typowej postaci drzewa rozetowego (fot. K. E. Frankiewicz).

szukali spektakularnych przejść od pierwotnych „zielnych" gatunków, które nie odkładały drewna w ogóle lub tylko w małych ilościach, do wtórnie zdrewniałych krzewów z wydatnym rozwojem drewna. Możliwe jest także uproszczone podejście polegające na założeniu, że zwykle rośliny wyższe i o szerszym pędzie (krzewy, drzewa) odkładają więcej drewna niż niższe i smuklejsze (rośliny jednoroczne, byliny, hemikryptofity), chociaż od tej zasady istnieją liczne wyjątki: np. pękate pędy sukulentów składają się głównie z miękiszu kory pierwotnej, podczas gdy samego drewna jest niewiele, w związku z czym analiza formy życiowej powinna (o ile to możliwe) iść w parze z badaniem struktury anatomicznej.

Z kolei odróżnienie zdrewnienia ancestralnego od wtórnego jest mniej problematyczne: drzewa filogenetyczne oszacowane na podstawie danych molekularnych stają się z każdym dniem bardziej dostępne, a proces ich uzyskiwania łatwiejszy. W połączeniu z wachlarzem metod statystycznych (największej parsymonii, największej wiarygodności, metod Bayesowskich) można oszacować, czy dany klad wywodzi się od przodka zdrewniałego czy zielnego, a tym samym, czy obserwowane zdrewnienie jest wtórne czy pierwotne.

WIELKIE UMYSŁY MYŚLĄ PODOBNIE: DARWIN I WALLACE

Karol Darwin jako pierwszy rozważał możliwość wtórnego zdrewnienia, a za model posłużyły mu rośliny wyspowe. Posługując się obserwacjami de Candolle'a, który za-



Ryc. 3. Przekroje poprzeczne przez łodygę ilustrujące zróżnicowanie budowy anatomicznej drewna u gatunków zielnych (A-B) i wtórnie zdrewniałych (C-D). (A) *Afrosciadium magalismontanum* to roślina rozetowa z RPA pokrojem przypominająca marchew. Odkłada głównie drewno miękiszowe (tj. pozbawione włókien), w związku z czym różnice w budowie drewna pierwotnego i wtórnego są niewielkie. (B) Przejście od drewna pierwotnego (najbardziej wewnętrznie położone naczynia) do drewna wtórnego u szczwołu plamistego (*Conium maculatum*) jest bardzo wyraźne: rozpoczęcie aktywności kambium wiążę się z produkcją włókien (wybarwionych na bordowo). Gatunek ten, mimo niewielkich rozmiarów i krótkiego cyklu życiowego, tworzy ciągły pierścień drewna wtórnego i od gatunków uznawanych powszechnie za *zdrewniałe* różni się tylko jego niewielką szerokością. (C) *Daucus decipiens* oraz (D) *Myrrhidendron pennellii* to wtórnie zdrewniałe drzewa rozetowe, wbrew założeniom teorii pedomorfozy Carlquista oba tworzą wyraźne promienie drzewne.

uważył, że nasiona roślin zielnych są przeciętnie lżejsze niż krzewów i drzew, Darwin doszedł do wniosku, że na nowopowstałą wyspę jako pierwsze zwykle przybywają rośliny zielne. Następnie, spekulował Darwin, pośród tych, którym udało się skuteczne zasiedlenie nowego terenu, wywiązuje się konkurencja o dostęp do światła, promująca osobniki wyższe, a tym samym także bardziej zdrewniałe, ostatecznie skutkując powstaniem form krzewiastych i drzewiastych niezależnie od ich pozycji systematycznej (DARWIN 1859). Tym samym Darwin był nie tylko pierwszym badaczem, który zwrócił uwagę na wtórne zdrewnienie *per se*, ale jednocześnie podkreślił jego konwergentną naturę.

Niedługo po publikacji Darwina inny wielki biolog, Alfred R. Wallace, również zainteresował się wtórnym zdrewnieniem na wyspach (WALLACE 1878), postulując, że może ono wynikać z doboru naturalnego w kierunku wydłużonego życia. Wallace założył, iż w środowisku wyspowym owady zapylające (i tym samym ich wizyty) są mniej liczne niż na kontynencie, więc wydłużenie życia zapewniłoby roślinie więcej okazji na skuteczne zapylenie krzyżowe. Równocześnie rośliny o większych kwiatostanach (i tym samym masywniejszej budowie pędu, który je utrzymuje) byłyby promowane, gdyż wydajniej przywabiają zapylaczy.

Co ciekawe, obaj badacze w swoich rozważaniach skupiali się na przypadkach wtórnego zdrewnienia z wysp oceanicznych, znanego jako zdrewnienie wyspowe. Chociaż znaczna część roślin wtórnie zdrewniałych rzeczywiście pochodzi z wysp, wtórne zdrewnienie i zdrewnienie wyspowe nie powinny być traktowane jako synonimy, gdyż drugie jest specjalnym przypadkiem pierwszego. Zmiana formy życiowej z zielnej na zdrewniałą może też występować na kontynentach. Godne uwagi jest to, że za przykład posłużył Darwinowi rodzaj *Scalesia* (Asteraceae) z archipelagu Galapagos. Dopiero wiele lat po śmierci Darwina potwierdzono, że *Scalesia* rzeczywiście jest gatunkiem wtórnie zdrewniałym, jednak nie jest przypadkiem zdrewnienia wyspowego, bo jej drzewiasta postać wyewoluowała przed dyspersją z kontynentu na wyspy (LENS i współaut. 2013a).

CARLQUIST: TEORIA PEDOMORFOZY

Niektóre klady, jak rodzina baldaszkowatych (Apiaceae), składają się głównie z zielnych przedstawicieli, a nieliczne krzewy i drzewa występują w odlegle spokrewnionych liniach. Można zatem z dużym prawdopodobieństwem zakładać ich wtórny (oraz konwergentny) charakter. Jednak w przypadku kladów obejmujących mieszankę gatunków zielnych i zdrewniałych o nierozwiązanych pokrewieństwach, określenie pierwotnego lub wtórnego charakteru zdrewnienia nie jest możliwe. Problem ten, szczególnie uciążliwy przed nastaniem ery filogenetyki molekularnej, został dostrzeżony przez Sherwina Carlquista, który, starając się określić różnice w budowie drewna gatunków ancestralnie i wtórnie zdrewniałych, sformułował teorię pedomorfozy (CARLQUIST 1962).

Drewno zmienia się w trakcie ontogenezy: różnicujące się z prokambium drewno pierwotne (proto- i metaksylem) ma odmienne cechy niż powstające później, w wyniku

działalności kambium, drewno wtórne (Ryc. 3). Carlquist założył, że cechy obserwowane w drewnie pierwotnym oraz najwcześniejszym drewnie wtórnym są juwenilne (młodociane), późniejsze drewno wtórne ma cechy dojrzałe, a przejście od jednych do drugich odbywało się w ontogenezie wspólnego przodka okrytonasiennych. Zgodnie z teorią rośliny zielne powstały w wyniku skrócenia oryginalnej sekwencji: osiągają bowiem dojrzałość (czyli kwitną), gdy ich pędy zawierają tylko drewno pierwotne i niewielkie ilości drewna wtórnego (oba stadia mają cechy juwenilne, a cechy dojrzałe zostały utracone). Carlquist spodziewał się, że ta utrata jest bezpowrotna, a zatem rośliny wtórnie zdrewniałe, odkładając duże ilości drewna, zachowają cechy młodociane (Ryc. 1). Skoro drewno roślin wtórnie zdrewniałych wykazuje cechy młodociane, a drewno gatunków pierwotnie zdrewniałych ma cechy dojrzałe, to zgodnie z teorią, możliwe powinno być odróżnienie obu grup na podstawie szczegółów anatomicznych.

Co ciekawe, Carlquist nie był pierwszym badaczem rozważającym zjawisko heterochronii (przesunięcia momentu pojawienia się danej struktury w ontogenezie) w kontekście drewna (OLSON 2020). Ponadto, jego prace czerpią ze wspomnianych wcześniej koncepcji nieodwracalności ewolucji oraz trendów Baileya (a konkretnie z teorii refugium), które z kolei przypominają (nie)sławne prawo ontogenetyczne Haeckela. Między Carlquistem a jego poprzednikami istnieje jednak zasadnicza różnica: podczas gdy trendy Baileya oraz prawo ontogenetyczne stwierdzają po prostu, że zmiany zachodzące później w ontogenezie są mniej szkodliwe niż te, które mają miejsce we wcześniejszych stadiach rozwojowych, Carlquist podkreśla utrzymanie cech juwenilnych do okresu dojrzałości. Zjawisko to określił zapożyczonym z zoologii terminem pedomorfozy, chociaż poprawniejszym byłby przewlekły juwenilizm (DE BEER 1930; OLSON 2007, 2012).

Lista cech, które według CARLQUISTA (1962) miały odróżniać rośliny wtórnie i pierwotnie zdrewniałe, obejmowała m.in. drabinkowe jamkowanie między członami naczyń, brak promieni miękiszowych lub promienie zbudowane jedynie z komórek wydłużonych wertykalnie, a także postępujące skracanie długości członów naczyń w kolejnych przyrostach drewna. Przez następne dekady lista podlegała zmianom, a jej nowsze wersje są zdecydowanie krótsze niż oryginał (CARLQUIST 2013).

Gatunki wtórnie zdrewniałe mają często postać niewielkich drzew rozetowych (monopodialnych roślin z rozetą liści na szczycie) (Ryc. 2) lub tzw. pachykauli, czyli roślin o pędach zgrubiałych, często sukulentowych, słabo rozgałęzionych. Obie formy życiowe, chociaż rzadko, występują także wśród roślin pierwotnie zdrewniałych, a ich drewno jest podobne do gatunków wtórnie zdrewniałych. Sugeruje to, że zidentyfikowane przez Carlquista cechy korespondują raczej ze specyficzną formą życiową niż z pierwotnym lub wtórnym pochodzeniem zdrewnienia (LENS i współaut. 2013a). Ponadto, drewno niektórych gatunków wtórnie zdrewniałych jest zupełnie pozbawione cech wymienionych przez Carlquista, a z kolei orientacja komórek promieni drzewnych może zależeć od wielkości kwiatostanu wytwarzanego przez dany gatunek, co jeszcze bardziej rozmywa związek między anatomią drewna a historią ewolucyjną kladu (FRANKIEWICZ i współaut. 2020, OLSON 2020).

Podsumowując można stwierdzić, że zidentyfikowane przez Carlquista cechy prawdopodobnie pojawiają się w odpowiedzi na określone wymagania lub ograniczenia mechaniczne i funkcjonalne pędu. Dlatego rośliny o podobnych rozmiarach i kształtach będą charakteryzować się podobną anatomią drewna bez względu na to, czy są pierwotnie czy wtórnie zdrewniałe.

CARLQUIST: TEORIA UMIARKOWANEGO KLIMATU

Naukowy dorobek Carlquista wykracza daleko poza, dziś wątpliwą, teorię pedomorfozy oraz niezrównane opisy anatomiczne (publikowane nieprzerwanie od lat 50. ubiegłego wieku do śmierci Carlquista w 2021 r.). Badacz ten zaproponował także hipotezę tłumaczącą ewolucję wtórnego zdrewnienia.

Teoria umiarkowanego klimatu zakłada, że łagodny klimat (sub)tropikalnych wysp oceanicznych umożliwia przedłużony wzrost wegetatywny, nieprzerywany okresowymi suszami lub mrozem (CARLQUIST 1974). Wyspy takie są też zwykle pozbawione dużych roślinożerców. Tym samym środowisko wyspowe dostarcza roślinie więcej czasu na rozwinięcie większego i bardziej zdrewniałego pędu. Taki pęd niesie ze sobą co najmniej kilka zalet: (a) ponowne wykorzystanie odłożonych w poprzednich latach tkanek jest wydajne energetycznie i zwiększa zwrot z inwestycji w potomstwo, (b) pozwala na kwitnienie w czasie, gdy zielna konkurencja dopiero kiełkuje, (c) wyższy pęd daje dostęp do większej ilości światła, a także (d) pozwala na fotosyntezę przez cały rok w przypadku gatunków zimozielonych (CARLQUIST 2013). Wydłużenie wzrostu wegetatywnego skutkujące silnym zdrewnienia pędu można wywołać eksperymentalnie u rzodkiewnika (*Arabidopsis*

thaliana), wyciszając dwa geny promujące kwitnienie (LENS i współaut. 2012b). Teorię umiarkowanego klimatu można traktować jako odwrócenie wcześniejszej idei SINNOTTA i BAILEYA (1915), którzy wysunęli hipotezę, że powstanie roślin zielnych ze zdrewniałych przodków na początku trzeciorzędu było spowodowane nastaniem okresowych zim w strefie umiarkowanej, a tym samym działaniem czynnika ograniczającego niezakłócony wzrost wegetatywny.

Wśród najbardziej charakterystycznych przykładów wyspowego zdrewnienia można wymienić, poza wspomnianymi wcześniej gatunkami drzewiastych marchwi, także zdrewniałe mlecze (*Sonchus fruticosus*) (Ryc. 2B) i *Musschia wollastonii* (Campanulaceae) (Ryc. 2D) również z Madery, kilkanaście gatunków żmijowca (*Echium*, Boraginaceae, m.in. *E. wildpretii*) rozsianych po archipelagach Makaronezji (Azory, Madera, Wyspy Kanaryjskie, Wyspy Zielonego Przylądka; znanych razem jako Wyspy Szczęśliwe), czy *Argyroxyphium* i *Wilkesia* (Asteraceae) z Hawajów. Chociaż w swojej oryginalnej publikacji CARLQUIST (1974) rozważał przypadek zdrewnienia wyspowego, to szybko okazało się, że podobne warunki środowiskowe można znaleźć też na kontynencie, i tu także gatunki wtórnie zdrewniałe występują powszechnie. Przykładem są zbocza gór tropikalnych nazywane niekiedy wyspami wśród chmur (ang. sky islands), porastane przez np. krzewiaste i drzewiaste łubiny (*Lupinus* Fabaceae z Andów) (CONTRERAS-ORTIZ i współaut. 2018), krzewiaste begonie (*Begonia* Begoniaceae z góry Kinabalu na Borneo) (KIDNER i współaut. 2015), *Dendrosenecio* (Asteraceae, m.in. *D. kilimanjari* na zboczach Kilimanjaro), czy lobelie (*Lobelia* Campanulaceae, m.in. *L. rhynchopetalum* w górach tropikalnej Afryki; wtórnie zdrewniali przedstawiciele tego rodzaju występują też na Hawajach) (GIVNISH i współaut. 2009). Co ciekawe, w przypadku ostatnich dwóch grup jest możliwe, że czynniki inne niż stabilny klimat odegrały zasadniczą rolę. Ich zdrewnienie może być przystosowaniem do produkcji większych kwiatostanów przywabiających rzadkich na dużych wysokościach zapylaczy (nawiązanie do idei Wallace'a), a masywniejsze ciało może służyć ochronie przed zimnem.

SUSZA I EMBOLIZM

W drugiej dekadzie XXI w. zwrócono uwagę na funkcjonalny aspekt zdrewnienia: gatunki (i okazy) odkładające więcej drewna są bardziej odporne na blokowanie przez pęcherzyki powietrza naczyń transportujących wodę (embolizm, mogący prowadzić m.in. do obniżenia wydajności fotosyntezy) niż ich mniej zdrewniali krewni. Najszerzej komentowaną przyczyną embolizmu jest susza, chociaż blokowanie naczyń może również być następstwem cykli zamarzania wody i jej tajania. Kwerenda flory Wysp Kanaryjskich przeprowadzona przez LENSA i współaut. (2013a) wykazała, że większość spośród 220 wtórnie zdrewniałych gatunków (34 rodzaje, 15 rodzin) rosnących na archipelagu ma zasięg ograniczony do nizinnych, bardzo suchych obszarów, tym samym podważając uniwersalność zależności między wtórnym zdrewnieniem a umiarkowanym klimatem. Wskazywałoby to na możliwość, przynajmniej w części przypadków, ewolucji wtórnego zdrewnienia jako odpowiedzi na osuszanie klimatu i formy ochrony przed negatywnymi skutkami kawitacji (LENS i współaut. 2013b). Teoria szybko zdobyła wsparcie eksperymentalne: DÓRIA i współaut. (2018, 2019) wykazali, że wtórnie zdrewniałe gatunki złocieni (*Argyranthemum*) są bardziej odporne na embolizm niż zielni przedstawiciele tego rodzaju oraz, że wśród gatunków opisywanych jako zielne, te o większym przyroście drewna są mniej podatne na negatywne efekty suszy. Co więcej, na podstawie kalibracji drzew filogenetycznych metodą zegara molekularnego oszacowano, że liczne klady wtórnie zdrewniałe biorą swój początek w późnym miocenie i wczesnym pliocenie, czyli okresie globalnego trendu osuszania klimatu (FRANKIEWICZ i współaut. 2021a, b; HUYSDUYNEN i współaut. 2021).

Teoria embolizmu nie tłumaczy bynajmniej wszystkich przypadków wtórnego zdrewnienia. Wspomniane wcześniej krzewiaste gatunki begonii (*Begonia*), a także wtórnie zdrewniali przedstawiciele niecierpków (*Impatiens* Balsaminaceae) rosną niemal wyłącznie w wilgotnych środowiskach (LENS i współaut. 2012a, KIDNER i współaut. 2015). Ciekawym przypadkiem są siostrzane gatunki drzewiastych marchwi z Madery. Podczas gdy *Daucus decipiens* rośnie na dużych wysokościach, w miejscach wilgotnych, często wzdłuż lewad, *Daucus edulis* znany jest z miejsc suchszych i bardziej nasłonecznionych (niestety, naturalne populacje tego gatunku są bardzo rzadkie, co utrudnia wyciąganie daleko idących wniosków) (FRANKIEWICZ i współaut. 2020).

PERSPEKTYWY NA PRZYSZŁOŚĆ

Z powyższego przeglądu wynika, że wtórne zdrewnienie to syndrom dużo bardziej złożony niż wcześniej sądzono. Najprawdopodobniej jego ewolucja, nawet wśród blisko spokrewnionych kladów, jest odpowiedzią na zupełnie różne czynniki środowiskowe: od umiarkowanego klimatu, przez ograniczoną

dostępność zapylaczy i ochronę przed niskimi temperaturami, po odpowiedź na suszę.

W swej pracy NÜRK i współaut. (2019) wykazali, że cztery wtórnie zdrewniałe klady mają tempo dywersyfikacji (specjacji netto, czyli specjacji pomniejszonej o wymieranie) wyższe niż ich zielni kuzyni. Możliwe, że jest to efekt zmiany formy życiowej, która okazała się wystarczająco korzystna, aby doprowadzić do wyższej specjacji lub niższej ekstynkcji. Autorzy skupiali się jednak na specyficznych kladach zasiedlających wyspy (Hawaje: *Argyroxyphium,* Makaronezję: *Echium*) lub tropikalne góry (Andy: *Hypericum, Lupinus*). Istnieje w związku z tym prawdopodobieństwo, że obserwowane wyższe tempo dywersyfikacji było wynikiem zasiedlenia nowych nisz ekologicznych, które stały się dostępne po dalekodystansowej dyspersji (z kontynentu na wyspy) lub w wyniku stosunkowo niedawnej orogenezy. W takim wypadku wtórnego zdrewnienia nie można uznać za czynnik bezpośrednio oddziałujący na dywersyfikację. Ta interpretacja jest o tyle prawdopodobna, że wpływ dostępności nowych nisz na tempo dywersyfikacji wykazano już w wielu grupach (SIMÕES i współaut. 2016).

Przyszłe badania powinny być prowadzone wielotorowo i obejmować: (a) identyfikację kolejnych grup wtórnie zdrewniałych i (b) prawdopodobnych czynników, które promowały zmianę formy życiowej, a także (c) analizę konsekwencji, jakie ta zmiana przyniosła. Ponadto, niewiadomym pozostaje, czy mioceński/plioceński wiek kladów wtórnie zdrewniałych jest sprawą powszechną czy efektem niewielkiej, jak dotąd, zbadanej pod tym kątem liczby przypadków, a także jak długo trwa sam proces zmiany formy życiowej z zielnej na krzewiastą/drzewiastą. Odpowiedzi na te pytania dopiero zaczynają się pojawiać, ponieważ wymagają syntezy, a nie studiów nad jednym zagadnieniem (CARLQUIST 2013).

PODZIĘKOWANIA

Dziękuję moim promotorom, profesorowi Krzysztofowi Spalikowi oraz doktorowi Łukaszowi Banasiakowi (Uniwersytet Warszawski), za opiekę podczas prowadzonych badań, pomoc w przygotowaniu rozprawy oraz komentarze na temat manuskryptu. Dziękuję również doktor Aleksandrze Miłobędzkiej za cenne uwagi.

Streszczenie

Zmiana formy życiowej ze zdrewniałej na zielną była dominującym trendem w ewolucji roślin okrytonasiennych, a jej skutkiem jest obserwowane współcześnie bogactwo roślin zielnych. Odwrotność tego procesu, czyli ewolucja krzewów i drzew z zielnych przodków, jest zjawiskiem znacznie rzadszym i znanym jako wtórne zdrewnienie. Gatunki wtórnie zdrewniałe występują głównie na wyspach oceanicznych, ale można je spotkać również na zboczach tropikalnych gór i w rejonach o klimacie śródziemnomorskim. Minęło ponad półtora wieku od kiedy Darwin po raz pierwszy zwrócił uwagę na możliwość ewolucji drzew z roślin zielnych w wyniku konkurencji o dostęp do światła. Później postulowano, że wtórne zdrewnienie może powstawać jako odpowiedź na presję ku produkcji większych kwiatostanów, łagodny klimat umożliwiający dłuższy wzrost wegetatywny lub jako mechanizm ograniczający szkodliwe efekty embolizmu. Hipotezy te nie wykluczają się wzajemnie i część z nich znalazła w toku badań potwierdzenie. Udoskonalono także metody identyfikacji gatunków wtórnie zdrewniałych.

LITERATURA

CARLQUIST S., 1962. *A theory of paedomorphosis in dicotyledonous woods.* Phytomorphology 12, 30-45.

CARLQUIST S., 1974. *Island biology.* Columbia University Press, Nowy Jork.

CARLQUIST S., 2013. *More woodiness/less woodiness: evolutionary avenues, ontogenetic mechanisms.* Int. J. Plant Sci. 174, 964-991.

CONTRERAS-ORTIZ N., ATCHISON G. W., HUGHES C. E., MADRIÑÁN S., 2018. *Convergent evolution of high elevation plant growth forms and geographically structured variation in Andean Lupinus (Fabaceae).* Bot. J. Linnean Soc. 187, 118-136.

DARWIN C., 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or, the preservation of favoured races in the struggle for life.* Cambridge University Press, Cambridge.

DE BEER G., 1930. *Embryology and evolution.* Oxford University Press, Clarendon.

DOLLO L., 1893. *The laws of evolution.* Bulletin de la Societe Belge de Geologie de Paleontologie & D'Hydrologie 7, 164-166.

DÓRIA L. C., PODADERA D. S., DEL ARCO M., CHAUVIN T., SMETS E., DELZON S., LENS F., 2018. *Insular woody daisies (Argyranthemum, Asteraceae) are more resistant to drought-induced hydraulic failure than their herbaceous relatives.* Funct. Ecol. 32, 1467-1478.

DÓRIA L. C., MEIJS C., PODADERA D. S., DEL ARCO M., SMETS E., DELZON S., LENS F., 2019. *Embolism resistance in stems of herbaceous Brassicaceae and Asteraceae is linked to differences in woodiness and precipitation.* Ann. Bot. 124, 1-14.

DULIN M. W., KIRCHOFF B. K., 2010. *Paedomorphosis, secondary woodiness, and insular woodiness in plants.* Bot. Rev. 76, 405-490.

FRANKIEWICZ K. E., OSKOLSKI A. A., BANASIAK Ł., FERNANDES F., REDURON J.-P., REYES-BETANCORT J. A., SZCZEPARSKA L., ALSARRAF M., BACZYŃSKI J., SPALIK K., 2020. *Parallel evolution of arborescent carrots (Daucus) in Macaronesia.* Am. J. Bot. 107, 394-412.

FRANKIEWICZ K. E., BANASIAK Ł., OSKOLSKI A. A., MAGEE A. R., ALSARRAF M., TRZECIAK P., SPALIK K., 2021a. *Derived woodiness and annual habit are two solutions for coping with paleodrought in African arborescent umbellifers.* BMC Plant Biol. 21, doi.org/10.1186/s12870-021-03151-x.

FRANKIEWICZ K. E., BANASIAK Ł., OSKOLSKI A. A., REDURON J. -P., REYES-BETANCORT J. A., ALSARRAF M., TRZECIAK P., SPALIK K., 2021b. *Long-distance dispersal events rather than growth habit and life-history traits affect diver-*

sification rate in tribe Apieae (Apiaceae). Bot. J. Linnean Soc. 198, 1–25.

Givnish T. J., Millam K. C., Mast A. R., Paterson T. B., Theim T. J., Hipp A. L., Henss J. M., Smith J. F., Wood K. R., Sytsma K. J., 2009. *Origin, adaptive radiation and diversification of the Hawaiian lobeliads (Asterales: Campanulaceae).* Proc. Royal Soc. B: Biol. Sci. 276, 407-416.

Huysduynen A. H., Janssens S., Merckx V., Vos R., Valente L., Zizka A., Larter M., Karabayir B., Maaskant D., Witmer Y., Fernández-Palacios J. M., Nascimento L., Jaén R. M., Castells J. C., Marrero-Rodríguez Á., Arco M., Lens F., 2021. *Temporal and palaeoclimatic context of the evolution of insular woodiness in the Canary Islands.* Ecol. Evol. 11, 12220-12231.

Kidner C., Groover A., Thomas D. C., Emelianova K., Soliz-Gamboa C., Lens F., 2015. *First steps in studying the origins of secondary woodiness in Begonia (Begoniaceae): combining anatomy, phylogenetics, and stem transcriptomics.* Biol. J. Linnean Soc. 117, 121-138.

Lens F., Eeckhout S., Zwartjes R., Smets E., Janssens S. B., 2012a. *The multiple fuzzy origins of woodiness within Balsaminaceae using an integrated approach. Where do we draw the line?* Ann. Bot. 109, 783-799.

Lens F., Smets E., Melzer S., 2012b. *Stem anatomy supports Arabidopsis thaliana as a model for insular woodiness.* New Phytol. 193, 12-17.

Lens F., Davin N., Smets E., Del Arco M., 2013a. *Insular woodiness on the Canary Islands: a remarkable case of convergent evolution.* Int. J. Plant Sci. 174, 992-1013.

Lens F., Tixier A., Cochard H., Sperry J. S., Jansen S., Herbette S., 2013b. *Embolism resistance as a key mechanism to understand adaptive plant strategies.* Curr. Opin. Plant Biol. 16, 287-292.

Nürk N. M., Atchison G. W., Hughes C. E., 2019. *Island woodiness underpins accelerated disparification in plant radiations.* New Phytol. 224, 518-531.

Olson M. E., 2007. *Wood ontogeny as a model for studying heterochrony, with an example of paedomorphosis in Moringa (Moringaceae).* Syst. Biodivers. 5, 145-158.

Olson M. E., 2012. *Linear trends in botanical systematics and the major trends of xylem evolution.* Bot. Rev. 78, 154-183.

Olson M. E., 2020. *From Carlquist's ecological wood anatomy to Carlquist's Law: why comparative anatomy is crucial for functional xylem biology.* Am. J. Bot. 107, 1328-1341.

Simões M., Breitkreuz L., Alvarado M., Baca S., Cooper J. C., Heins L., Herzog K., Lieberman B. S., 2016. *The evolving theory of evolutionary radiations.* Trends Ecol. Evol. 31, 27-34.

Sinnott E. W., Bailey I. W., 1915. *The evolution of herbaceous plants and its bearing on certain problems of geology and climatology.* J. Geol. 23, 289-306.

Wallace A. R., 1878. *Tropical nature, and other essays.* Macmillan and co, London.

KOSMOS Vol. 71, 1, 5–11, 2022

Kamil E. Frankiewicz

Institute of Evolutionary Biology, Faculty of Biology,
Biological and Chemical Research Centre, University of Warsaw, 101 Żwirki i Wigury Str., 02-096 Warszawa,
E-mail: frankiewicz@biol.uw.edu.pl

DERIVED WOODINESS: HOW AND WHY HERBS EVOLVE INTO TREES

Summary

The change of the life form from woody to herbaceous was the dominant trend in the evolution of angiosperms, and its effect is the richness of herbaceous plants observed today. Reversal of this process, i.e., the evolution of shrubs and trees from herbs is rare and known as a derived woodiness. Such species occur primarily in oceanic islands, but also on tropical mountains and in the Mediterranean-climate regions. More than 150 years have passed since Darwin first hypothesised that derived woodiness might evolve as a result of competition for light. Subsequently, this habit shift was postulated to occur as a response to selection for bigger inflorescence display, moderate climate allowing for a prolonged vegetative growth, or a counter-adaptation against embolism. These hypotheses are not mutually exclusive and some of them have gained support from experiments or observations. New methods of identification of derived woody clades have also been developed.

Key words: evolution of life form, insular woodiness, secondary woodiness, wood anatomy