Podani János

# A növények evolúciója és osztályozása

## Rendhagyó rendszertan








Podani János

# A növények evolúciója és osztályozása
# Rendhagyó rendszertan

*Szüleim emlékének*

**Podani János**

# A növények evolúciója és osztályozása

## Rendhagyó rendszertan

*Negyedik, teljesen átdolgozott és kibővített kiadás*

*Budapest, 2026*

A kiadvány megjelenését az MTA Könyv- és Folyóiratkiadási Pályázata (KFB-090/2025) tette lehetővé.

A kötet „A Füvészkertért” Alapítvány támogatásával jelent meg.

© Nyitott könyv - Open Access Book, Podani János, CC BY-NC

A könyv részleteinek átvételét – nem kereskedelmi céllal – kifejezetten támogatjuk,
ha a forrás pontos megjelölésével történik.

ISBN 978-963-312-436-9
ISBN 978-963-312-437-6 (pdf)

eltebook.hu

Felelős kiadó: az ELTE Eötvös Kiadó ügyvezető igazgatója
Projektvezető: Egresi Nóra
Formai korrektúra: Küttsön Nikolett
Borítóterv: Balogh Katalin
Nyomda: Gyomai Kner Nyomda Zrt.

# Tartalom


**0 Praeambulum** xi
Előszó az első és második kiadáshoz xi
Előszó a harmadik kiadáshoz xii
Előszó a negyedik kiadáshoz xiii

**1 Bevezetés – rendteremtés a rendszertanban** 1
1.1 A biológiai sokféleség tér-idő modelljei I. Gráfok 2
1.1.1 Sejtek 2
1.1.2 Egyedek 3
1.1.3 Populációk 5
1.1.4 Fajok 6
1.1.5 Faj feletti egységek 10
1.2 A rendszertan új faj feletti kategóriái: a kládok 16
1.2.1 Mely csoportok természetesek? 16
1.2.2 A rokonság értelmezése – morfológiai alapon 16
1.2.3 Molekuláris kladisztika 21
1.2.4 Amikor a fák nem (vagy nem megfelelően) működnek 24
1.3 A biológiai sokféleség tér-idő modelljei II. Az Élet fája és a korallok 27
1.3.1 A botanikai fa 27
1.3.2 Az Élet fája régen és ma 27
1.3.3 Árnyékdiagramok: az Élet Korallja és más ábrázolások 32
1.3.4 Kulcs a filogenetikai diagramok egységes osztályozásához 41
1.4 Az élőlények elnevezése – régen és ma 43
1.4.1 Klasszikus – linnéi – nómenklatúra 43
1.4.2 A PhyloCode: kládok elkülönítése és elnevezése 45
1.4.3 A könyvben alkalmazott osztályozás és nómenklatúra 48
Kérdezz! – Válaszolok… 48
Felhasznált és ajánlott irodalom 51

**2 Mi a növény?** 55
2.1 A modern növényfogalom kialakulása 58
2.1.1 A citológiai „forradalom” 58
2.1.2 A kloroplasztisz, egy sok szempontból figyelemre méltó organellum 60
2.1.3 Az elsődleges endoszimbiózis 61
2.1.4 Ami már nem növény 62
2.1.5 A filogenetikus megataxonómia fejleményei 64
2.2 A kloroplasztiszevolúció kezdetei 66
2.2.1 Fototrófia és fotoszintézis 66
2.2.2 Cianobaktériumok 70
2.2.3 Változások a mikrovilágban 71
Kérdezz! – Válaszolok… 74
Felhasznált és ajánlott irodalom 75

**3 Ahol nem a zöld az úr: vörös- és kékeszöld moszatok** 77
3.1 A növények korallja – és a korall-szerkesztés bizonytalanságai 77
3.2 *Rhodoplantae* – vörösalgák 79
3.2.1 A vörösalgák főbb kládjai 81
3.3 *Glaucophyta* – kékeszöld moszatok 92
Kérdezz! – Válaszolok… 93
Felhasznált és ajánlott irodalom 95

**4 Zöld növények (*Viridiplantae*): az alga „fokozat”** 97
4.1 A zöld növények korai evolúciója – a „nagy szétválás” 99
4.2 *Chlorophyta* 101
4.3 *Streptophyta* 116
Kérdezz! – Válaszolok… 122
Felhasznált és ajánlott irodalom 123

**5 A fiatal utód védelmében: az embriós növények** 125
5.1 *Embryophyta* – embriós növények 125
5.1.1 „Preadaptáció” a zöldalgák körében 125
5.2 A szárazföld „meghódítása” 127
5.2.1 Abiotikus és biotikus feltételek 127

5.2.2 Egy kivételesen fontos biotikus tényező: szimbiózis gombákkal 129
5.2.3 Mit mondanak a leletek? 131
5.3 *Monosporangiophyta* – mohák 132
5.3.1 A mohák filogenetikai kapcsolatai – bonyodalmak 133
5.3.2 Mohák – hogy nevezzük el őket? 133
5.4 *Anthocerotae* – becős- (vagy szarvas-) mohák 136
5.5 *Setaphyta* – nyeles spóratartójú mohák 137
5.6 *Hepaticae* – májmohák 137
5.7 *Musci* – lombosmohák 147
Kérdezz! – Válaszolok… 164
Felhasznált és ajánlott irodalom 167

**6 *Polysporangiophyta*: növények soksporangiumos sporofitonnal** 169
6.1 A haploid → diploid hangsúlyeltolódás 169
6.2 Az edényes sporofiton korai evolúciója 171
6.2.1 A legrégebbi leletek 172
6.2.2 A gametofiton fázis kérdése 175
6.3 (*Apo-*) *Tracheophyta* – edényes növények 176
6.3.1 A telómaelmélet 177
6.4 *Pan-Lycopodiophyta* – a korpafűfélék és elődeik 178
6.4.1 A mikrofillum és a sporangium – az enációs elmélet 179
6.5 *Lycopodiophyta* – korpafűfélék 180
6.5.1 *Lycopodiales* – korpafüvek 180
6.5.2 Út a heterospória felé 185
6.5.3 *Isoetopsida* 185
6.6 Főbb evolúciós trendek a mag kialakulásában 189
Kérdezz! – Válaszolok… 190
Felhasznált és ajánlott irodalom 194

**7 *Pan-Euphyllophyta*: makrofillumos növények** 197
7.1 Levéltelen elődök 197
7.1.1 Melyik a helyes *Euphyllophyta* kladogram? 198
7.1.2 A *Pan-Monilophyta* klád korai képviselői 199
7.2 *Monilophyta* – páfrányok és zsurlók 200
7.2.1 *Equisetophyta* – a zsurlók és elődeik 203
7.2.2 *Psilotaceae* – vesszőspáfrányok 205
7.2.3 *Ophioglossales* – kígyónyelv-páfrányok 206
7.3 *Pan-Filicophyta*: A makrofillum – további – megjelenése(i) 208
7.4 *Filicophyta* – páfrányok 208
7.4.1 *Marattiales* 209
7.5 *Leptosporangiatae* – leptosporangiumos páfrányok 211
7.5.1 A paleozoikum páfrányai 211
7.6 *Polypodiidae* 212
7.7 *Polypodiales* – „leszármaztatott” (polypodioid) páfrányok 222
7.7.1 *Aspleniineae* – fodorkák és rokonaik 228
7.6.2 *Polypodiineae* – édesgyökerű páfrányfélék 234
Kérdezz! – Válaszolok… 243
Felhasznált és ajánlott irodalom 247

**8 *Pan-Spermatophyta*: magvas növények és rokonaik** 249
8.1 A magvas növények közvetlen elődei 250
8.1.1 Előnyitvatermők 250
8.1.2 A magkezdemény, a mag és a megporzás korai evolúciója 252
8.2 „Magvaspáfrányok” 255
8.3 *Acrogymnospermae* – recens nyitvatermők és rokonaik 257
8.4 Cikászok és ginkók 257
8.4.1 *Cycadophyta* 258
8.4.2 *Cycadales* – cikászok 259
8.4.3 *Ginkgophyta* 263
8.5 *Pan-Coniferae* – fenyőfélék és elődeik 264
8.5.1 *Cordaitaceae* – nyitvatermő ősfák 265
8.5.2 *Voltziale*s – ősfenyők 265
8.6 *Coniferae* – tobozos nyitvatermők vagy fenyőfélék 266
8.7 *Cupressophyta* 267

8.7.1 *Cupressaceae* – ciprusfélék s.l. 274
8.7.2 A régi „*Cupressaceae*” s.str. 278
8.8 *Pinophyta* – a „gnepine” klád 284
Kérdezz! – Válaszolok… 296
Felhasznált és ajánlott irodalom 299

**9 *Pan-Angiospermae:* zárvatermők** 301
9.1 Zárvatermő-evolúció: előzmények 303
9.1.1 A zárvatermők megjelenése a fosszilis anyagban 306
9.2 *Angiospermae* – zárvatermők 308
9.2.1 A zárvatermők főbb sajátságai 308
9.3 A zárvatermők filogenetikai viszonyai 309
9.4 Zárvatermők – alapi helyzetű taxonok 314
9.5 *Mesangiospermae* – központi zárvatermők 319
9.5.1 *Magnoliidae* – magnolidák 320
9.6 *Monocotyledoneae* – egyszikűek 331
9.6.1 *Lilianae* – a többi liliomvirágú 346
9.6.2 *Commelinidae* – kommelinafélék 395
Kérdezz! – Válaszolok… 433
Felhasznált és ajánlott irodalom 435

**10 *Eudicotyledoneae:* valódi kétszikűek** 437
10.1 A valódi kétszikűek kládjai 437
10.2 *Gunneridae* – központi kétszikűek 447
10.3 *Pentapetalae* – ötszirmúak 448
10.4 *Superrosidae* – a szuperrosid klád 449
10.4.1 *Rosidae* 476
10.4.2 *Fabidae* 499
10.4.3 *Malvidae* 520
10.5 *Superasteridae* – a szuperasterid klád 560
10.5.1 *Asteridae* 560
10.5.2 *Campanulidae* 573
10.5.3 *Lamiidae* 602
10.6 Záró megjegyzések a zárvatermőkről: a homoplázia tobzódása 647
Kérdezz! – Válaszolok... 651
Felhasznált és ajánlott irodalom 655

**11 Evolution and systematics of plants (*Archaeplastida*) – Ordering without orders** 657
Summary 657

**Névmutató** 661

## Cédulakatalógus

1.1 Eutélia 2
1.2 Családfa és pedigré 4
1.3 A *The origin of species* egyetlen ábrája 5
1.4 Speciációs modellek 7
1.5 A ma élő és a kihalt fajok száma 9
1.6 Linné, Lamarck és a taxonómai rangok 11
1.7 Összevonók és hasogatók 12
1.8 Határparadoxon 12
1.9 Darwin és a természetes osztályozás 17
1.10 Bessey diktátumai 17
1.11 A kladisztika fogalomrendszere – röviden 18
1.12 Kládok és rangok – keverten? 22
1.13 Molekuláris módszerek – dióhéjban 23
1.14 Az ősi DNS nyomában 24
1.15 Monofiletikus vs monokladisztikus 25
1.16 Horizontális géntranszfer és az evolúció 26
1.17 A fák száma, alakja – és osztályozásbéli jelentősége 28
1.18 A korallok száma, alakja és osztályozásbéli jelentősége 34
1.19 A koralldiagramok előnyös sajátságai 37
1.20 Buborék-, orsódiagramok vagy romerogramok 37
1.21 Az egyesített fajkoncepció, „fák a fában” – és a korallok 39

2.1 A magyar botanika klasszikusai 57
2.2 *Hatena* – a nagy kérdés 64
2.3 Az együttélési formák csúcstartói: páncélos ostorosok 64

2.4 *Archaea* és *Bacteria* – a prokarióták két külön világa 68
2.5 A mitokondriumok eredete, funkciója, belső szerkezete 69
2.6 Bizonyítékok a kloroplasztisz cianobakteriális eredete mellett 72
2.7 Az elsődleges endoszimbiózis egyéb esetei 73
2.8 Apró sejtek – nagy változások 74

3.1 Az „alapi helyzetű" csoportok filogenetikai jelentősége 78
3.2 d-klorofill vörösalgákban? 79
3.3 Az életfázis-váltakozás típusai 82
3.4 Élősködés rokonokon 88
3.5 Fotoszintézis nagy mélységekben 91

4.1 A b-klorofill eredete 99
4.2 Algák és az árapály 103
4.3 Egy („tév")út a soksejtűség felé 113
4.4 Krioflóra – a hó- és jégmezők növényei 121

5.1 Preadaptáció vagy inkább: exaptáció 127
5.2 Endomikorrhiza gombák – nélkülözhetetlen társbérlők 130
5.3 *Prototaxites* – kezdeti tapogatózás a sötétben 132
5.4 Génuszok neve – tiszteletadás a kollégáknak (vagy másoknak) 146
5.5 *Takakia* – egy (rendszertanilag) hányatott sorsú taxon 148
5.6 A tőzegmoha-kötszer története 149
5.7 *Physcomitrium* és a modellszervezetek 154
5.8 Álegylakiság – a törpehímek 160
5.9 Mohaspórák kiszóródása és a nedvességtartalom 162

6.1 Szabályt erősítő kivételek 171
6.2 A korpafűfélék gyakorlati jelentősége 184
6.3 „Feltámadó" növények 186
6.4 ë vagy e? 188

7.1 Az ősharasztok leszármazottja? 206
7.2 Horizontális géntranszfer és a molekuláris kladogramok 208
7.3 Mohaként élő páfrányok? 213
7.4 Lehet egy őshonos faj özönnövény? 216
7.5 Moszatpáfrányok és a klímaváltozás 219
7.6 Segítség a moháktól – a neokróm 222
7.7 Paleontológusok aranybányája, a burmai borostyán 224
7.8 *Gaga* – egy többszörösen találó elnevezés 226
7.9 Amikor 60 millió év is kevés 228
7.10 Kriptikus (rejtett) fajok, fajkomplexek 234
7.11 Apogámia a páfrányoknál 235
7.12 Rovarölő páfrányenzimek és a HGT – esetleges – szerepe 239
7.13 *Crypsinoideae – Crypsinus* nélkül 241
7.14 Pteridománia – páfrányőrület 242

8.1 Nyitvatermők – nyitva(?)termők(?) 252
8.2 Pompeii Kínában 252
8.3 Kétlakiság és az ivari kromoszómák 258
8.4 Agyélesítés „élő kövülettel"? 264
8.5 A tűlevél eredete – heterokrónia 266
8.6 Kis populáció – nagy veszély 270
8.7 A tiszafa és a méregerős taxin 274
8.8 Poliploidia a nyitvatermőknél 277
8.9 Diszjunkt elterjedés – és magyarázata 279
8.10 Ørsted, a sokoldalú biológus, a borókák és a gombák 282
8.11 FitzRoy – az evolúciós elméletet elősegítő és ellenző kapitány 282
8.12 A fenyőfélék megporzásevolúciójának áttekintése 287
8.13 Cédrus a figyelem középpontjában, Hadrianustól Csontváryig 292
8.14 Egy kis botanikatörténet: a *Gnetophyta* és a többi magvas növény evolúciós kapcsolata 294
8.15 Welwitsch – *Florae angolensis investigatorum princeps* 296

9.1 Darwin és a zárvatermők eredete 302
9.2 A túlzott igyekezet eredménye – a „Wangiospermae” 307
9.3 Filogenetikai inkongruencia 311
9.4 *Victoria* és az építészet 317
9.5 Másodlagos pollenkínálat 321
9.6 *Drimys winteri* és a skorbut 329
9.7 Magvak és hangyák – kölcsönös előnyök 330
9.8 C3-as versus C4-es fotoszintézis és a zárvatermők 339
9.9 Különc virágok – a morfológiai diverzitás mérése 343
9.10 Genomkövérség a zárvatermőknél 352
9.11 A *Yucca* – jukkamoly kospeciáció vagy gazdaváltás? 357
9.12 A tubarózsa bolyongása a nevezéktani káoszban 358
9.13 Melyik az igazi amarillisz? 362
9.14 A „finomlevelű” cserjések mint a biodiverzitás forró pontjai – a fynbos 368
9.15 Amikor a molekuláris kladisztika Linnét igazolja 369
9.16 Növényi evolúció madarakkal, emlősökkel 370
9.17 Darwin és az orchideák 375
9.18 Mimikri a szaporodás szolgálatában 382
9.19 A tőrösdarázs esete a mézajakkal – túlspecializáció 384
9.20 Orchidelirium – azaz a nagy kosborláz 387
9.21 Humboldt és Bonpland két orchideája 391
9.22 Moyobamba, az orchideák fővárosa 394
9.23 Társulás néhány literben – a phytotelma és magyar vonatkozásai 397
9.24 A papír és a papirusz 408
9.25 Tepuik – szigetek a szárazföldön 410
9.26 Periódusos bambuszvirágzás, éhínség és az evolúció 414
9.27 Állat, baktérium, fű – körbe-körbe 419
9.28 *Spartina* vagy *Sporobolus* – Linné „bosszúja” 419
9.29 A megtermékenyítés kimarad: apomiktikus szaporodás 420
9.30 Semmelweis, a botanikus 424

10.1 A növényvilág kaméleonja (?) 440
10.2 Kwongan – az ausztrál mediterrán növényzete 446
10.3 „Húsevés” – konvergencia vagy közös eredet? 451
10.4 Magszórás esőben 462
10.5 A növényvilág „Darwin-pintyei”, a galapagosi fügekaktuszok 469
10.6 Egy bevált életforma, az élősködés 473
10.7 Névadó génuszok 476
10.8 Trükközés az éjszakában – a CAM-anyagcsere 484
10.9 Endlicher, egy magyarbarát „labanc” 486
10.10 Melyik a legmagasabb zárvatermő? 493
10.11 Az idősebb Darwin és a *Darwinia* 495
10.12 A növényi érzékelés – és tanulás – klasszikus példája, a mimóza 501
10.13 Sípoló tövis, a hangyák, a növényevők és az oroszlán 503
10.14 Herbivória mint az evolúció serkentője 504
10.15 Darazsak a zártkertben 514
10.16 Tökverseny és szelekciós háttere 519
10.17 Két Linné – az alma nem esett messze a fájától 526
10.18 A szégyenlős lombozat 529
10.19 Franz Unger, a növényvilág teremtéstörténetétől Mendelig 530
10.20 Az elszigetelt káposzta 540
10.21 „Öröklött” oxalátevő baktériumok 541
10.22 Egy botanikus hadügyminiszter 550
10.23 Malpighi 4× 552
10.24 A koevolúció újabb esete? 553
10.25 A legnagyobb (és legidősebb?) klón 559
10.26 A poloska megdolgoztatása 570
10.27 Az édes méreg 572
10.28 Darwin beszámolója egy kertészújságban 578

10.29 A siker záloga 580
10.30 Meglenni minél magasabban 581
10.31 *Gorteria*, a merész génkombinátor 582
10.32 *Sigesbeckia* – egy „hitvita” nevezéktani következménye 586
10.33 Kommunikáció növények között 590
10.34 Túlélés négy kromoszómával 592
10.35 A húsevő (?) mácsonya 595
10.36 Rock és a botanika 601
10.37 Most minek nevezzelek? 602
10.38 Egy kis buzérstatisztika 605
10.39 Már megint a hangyák 607
10.40 Botanika és a rock 609
10.41 Botanika a rasszizmus ellen 611
10.42 Kikényszerített fotoszintézis 622
10.43 Miért magyar (is) a *Haberlea*? 627
10.44 A „megtréfált” Linné és a szörny 629
10.45 Az alig ismert Zaluzansky 632
10.46 Paraziták és a diverzitás 640
10.47 A magyar akantusz 645

## Koralldiagramok

Teljes élővilág 40
Növényi algák 80
Mohák 134
Embriós növények 173
Korpafűfélék 181
Páfrányok, zsurlók 201
Nyitvatermők 253
Zárvatermők 315
Orchideák 376

## Kondenzált kladogramok

*Eukaryota* 67
*Rhodoplantae* 83
*Viridiplantae* 98
*Monosporangiophyta* 135
*Monilophyta* 202
*Acrogymnospermae* 258
*Angiospermae* 312–313
*Alismatales* 333
*Asparagales* 354
*Poales* 396
*Caryophyllales* 450
*Malpighiales* 545
*Ericales* 563
*Lamiales* 624

# 0

# Praeambulum

„A későbbi tudósok feladata lesz most már az, hogy a természetes rendszer minél hűebb, tökéletesebb föltüntetője legyen a növényország fokozatos kialakulásának." Róna Jenő. 1915. *Növénytani olvasókönyv*. Franklin Társulat, Budapest. p. 121.

„Nagyszerű dolog ám az élőlények: a növények és állatok rendszere!" Rapaics Raymund. 1925. *A növények társadalma.* Athenaeum, Budapest. p. 10.

A rendszertanban is annak van igazán értelme, amit az evolúció szemszögéből vizsgálhatunk. T. Dobzhansky (1973. *American Biology Teacher* 35 (3): 125–129) után, szabadon

## Előszó az első és második kiadáshoz

E könyvben az élővilág egy viszonylag jól körülhatárolható csoportjának, a szárazföldi növényeknek a rendszerezéséről lesz szó. A „szárazföldiség" mindannyiunknak elsősorban a földrészeket meghódító, szinte mindenütt megtalálható *zöld növényeket* juttatja az eszünkbe – bár tudjuk, hogy vannak színanyagaikat elvesztett, tehát nem zöld, illetve a tenger- és édesvízbe „visszatért", tehát nem szárazföldi képviselőik is. Tudjuk persze azt is, hogy a szárazföldi élőhelyeken másféle növények is előfordulnak, pl. egyes nem zöld moszatok nedves talajon vagy fakérgen, nem is beszélve a – csak részben növényi jellegű – zuzmókról. A szárazföldi jelző tehát bizonyos fokig leegyszerűsít és általánosít, ami Niklas megfogalmazásán is jól tükröződik: „*a land plant is any photosynthetic eukaryote that can survive and sexually reproduce on land*". A könyv tárgyára, a *mohák*, a *harasztok*, a *nyitvatermők* és a *zárvatermők* csoportjára legjobban talán gyűjtőnevük (*Embryophyta*) utal, hiszen az embrió jelenléte ezek kizárólagos tulajdonsága a növényvilágban. A szárazföldi növények a zöldalgák (*Chlorophyta, Charophyta*) két törzsével együtt alkotják a *Viridiplantae* szubregnumot, melyet – többek között – a klorofill *a* és *b*, a karotinoidok, valamint a plasztiszban tárolt keményítő jellemez, egyértelműen utalva a csoport közös származására.

Most pedig ideje a cím második részét is tisztázni: miért evolúciója *és* rendszertana? A válasz meglehetősen egyértelmű: a kettőt nehéz és érdemtelen lenne egymástól elválasztva tárgyalni. Egy ilyen nagy fajszámú csoport, mint az *Embryophyta*, rendszertani jellemzése egyszerűen nem kerülheti meg az evolúciós aspektusok ismertetését. Ma már, a 21. sz. elején sokkal többet tudunk az élővilág evolúciójáról, mint évtizedekkel ezelőtt, amikor a „fejlődéstörténeti" rendszerek valójában még meglehetősen spekulatív alapon próbáltak evolúciós viszonyokra következtetni. Akkoriban a rendszertan és sok más biológiai tudományág (pl. genetika s főképpen a molekuláris biológia) között áthidalhatatlannak tetsző ellentétek feszültek. Súlyos, elítélő megjegyzések hallatszottak a „túloldalról", amelyek a rendszertant mint elavult tudományágat állították be, művelőit pedig poros herbáriumi lapok rendezgetésével foglalkozó vagy éppen lepkehálóval csapkodó hobbitudósoknak tekintették. A fajok nagy részét már ismerjük – vélték –, tehát csak aprólékos toldozgatás-foldozgatásban merül ki a rendszertani kutatómunka. Kevesen gondoltak akkor arra (pl. Zuckerkandl és Pauling), hogy – a sors különös iróniájaként – éppen a molekuláris biológia lesz az, amely először közvetve, majd nagyon is közvetlenül megváltoztatja, gyökerestül felforgatja a rendszertan tudományát. Mára valóban izgalmas, sok országban nagy pénzekkel támogatott kutatási területté vált az *evolúciós* rendszertan, de ehhez nemcsak a molekuláris biológia, hanem a matematika és a számítástudomány segítsége is kellett.

Rendszerezés tehát, a mai biológusok túlnyomó többségének vélekedése szerint is, nem képzelhető el a modern evolúcióbiológia eredményeinek ismerete és figyelembevétele nélkül. Ez természetesen fordítva is igaz, a különféle taxonok (rendszertani csoportok) evolúciós kapcsolatainak vizsgálata nem nélkülözheti a rendszertani megalapozást, korábbi morfológiai, biogeográfiai és hasonló „klasszikus" ismereteinket. Ennek megfelelően próbáltam e könyv tematikáját alakítani. Az *Embryophyta* csoport tárgyalásában figyelembe veszem az *ősnövénytani* ismeretekből leszűrhető legfrissebb következtetéseket, sőt feltételezéseket, csakúgy mint a karakter és molekuláris alapokon álló, a számítógépet intenzíven alkalmazó *kladisz-*

*tika* eredményeit is. Maguk a rendszertani csoportok ezért sokak számára új alakot öltenek. Elég, ha most itt a zárvatermők jól megszokott egyszikű/kétszikű felosztásának a felborulását említem. A leíró részek mindenütt – de különösen a zárvatermők esetében – tömörebbek, rövidebbek annál, amit egy rendszertani könyvtől várna az olvasó. Ugyanakkor feltűnő lehet az, hogy milyen sok szó esik egyes, a Föld flórájában ma már kevés fajjal képviselt moha- vagy harasztcsoportokról (mint pl. a becősmohák, illetve a vízipáfrányok). Ennek oka persze az, hogy az evolúciós viszonyok értékelésében a kis csoportok kiemelt fontosságúak lehetnek, míg a zárvatermők, nagy fajgazdagságuk ellenére, mégis relatíve homogénebbek, a fő vonalak tárgyalásában tehát viszonylag kevesebb hely jut nekik. Részletes leírásukat az erre hivatottabb szerzők könyveiben amúgy is megtalálhatja az érdeklődő olvasó. Nem lennénk persze igazságosak, ha nem említenénk meg már az elején: a molekuláris kladisztikai eredmények rendkívül izgalmasak ugyan, de kis fenntartással kell őket fogadnunk, különösen akkor, ha csak egyetlenegy gén szekvenciáján alapszanak, ezáltal csak egy lehetséges hipotézist jelentenek valamely csoport evolúciós viszonyairól. Célszerű tehát több gén egyidejű figyelembevétele, esetleg morfológiai karakterekkel kombinálva. A könyvben követett rendszer egyébként is még kiforratlan, hiszen sok újdonság várható a közeljövőben, amint azt itt-ott meg is jegyeztem, s eltelik egy kis idő, amíg a molekuláris és morfológiai alapú értékelések összhangba kerülnek. Szinte 100 százalékig biztosak lehetünk, hogy a könyv megjelenésének pillanatában már lesznek benne túlhaladott megállapítások, míg egyes problémák időközben akár meg is oldódhatnak, illetve említésre érdemes új szempontok is felmerülhetnek.

Szükségesnek látszik, hogy a rendszerezés modern módszereiről is szót ejtsünk egy különálló összefoglalásban. Emellett a függelék sok egyéb hasznos információt közöl, ami szükséges lehet a könyv anyagában való sikeres tájékozódáshoz. Most már csak egy megjegyeznivaló maradt: kellemes elmélyülést kívánok az Olvasónak eme igen izgalmas, sok újdonsággal – esetleg meglepetéssel – kecsegtető témakör tanulmányozásához.

***

A könyv második kiadásában a hibák javításán túlmenően figyelembe vettem a páfrányok és a magvas növények osztályozásában mutatkozó legújabb fejleményeket is.

## Előszó a harmadik kiadáshoz

A könyv új, harmadik kiadása erőteljes változást jelent az első kettőhöz képest. Talán több is annál, mint egyszerű harmadik kiadás. Először is: a cím megváltozott. Ennek oka, hogy a „szárazföldi" jelző nem utal egyértelműen rendszertani kategóriára, és evolúciós szempontból sem teljesen világos a jelentése. Bár a **Bevezetés** elején megemlítettem, hogy ez a jelző szándékaim szerint az *Embryophyta* csoportot takarja, a „szárazföldi" szó alkalmazása mégis sok félreértés forrása lehet. Egy megoldás lehetett volna az, hogy a címben eleve az „embriós növényeket" jelölöm meg, nagyjából változatlan tartalom mellett, de nem ezt az utat választottam. Célszerűbbnek látszott a könyv tematikáját oly módon körülhatárolni, pontosabban kibővíteni, hogy az megfeleljen a legfrissebb molekuláris genetikai és citológiai eredményeknek, és szemléletében is teljes képet adjon a növényvilágról. Így esett a választásom arra, hogy a mai értelmezésben *növény*nek tekintett összes élőlénycsoportot figyelembe vegyem. Ez lényegében véve azt jelenti, hogy az *Embryophyta* előtt szó lesz a kékeszöld moszatok, a vörösalgák és a zöldmoszatok rendszerezéséről és evolúciójáról is. Hogy miért csak ezekről, azt később indoklom meg részletesen, itt csak előrebocsátom a lényeget: *növény alatt olyan színtesttel rendelkező eukarióta szervezetet értünk, amelynek plasztisza elsődleges endoszimbiotikus folyamat eredményeképpen alakult ki*. Nem szólok tehát számos, klasszikusan növénynek tekintett csoportról, mint például a barnamoszatok vagy a kovamoszatok, hogy a gombák mellőzésének okát ne is említsem. Ugyanakkor lesz egy „apró" kivétel is, de erről is inkább majd később.

A fentieknek megfelelően – és az áttekinthetőség érdekében – számos új fejezetet kellett beiktatnom. Az első kettőben a biológiai osztályozás alapelveit és történetét foglalom össze, megmutatva azt az utat, amely Linné alapvető munkájától a molekuláris módszerekkel alaposan megtámogatott rendszertanig vezet. Itt szólok majd arról a „konfliktusról" is, amely a tradicionális rendszertanon felnövekedett generáció és a molekuláris filogenetikai iskola képviselőit állítja szembe egymással. A második rész ad alkalmat arra is, hogy hátteret adjak a növények részletesebb feldolgozásához, s röviden kitérjek az állatok, a gombák és más eukarióta csoportok Élet Fáján elfoglalt helyzetére is. A konfliktus feloldása pedig egyértelmű lesz: a könyv alcíme jelzi, hogy szakítok a klasszikus Linné-féle kategóriarendszerrel, és csak a kettős név, a génusz és a fajnév marad meg belőle – tradicionális és praktikus okokból. Helyettük kládokról lesz szó, melyek elnevezését a filogenetikai nómenklatúra szabályai szerint fogom megadni. A linnéi magasabb rendű taxonok nevei csak akkor és olyan formában maradnak meg, amikor ezek a kategóriák egyértelműen azonosíthatók a kladisztika által támogatott taxonokkal. Végeredményben tehát a Linné-féle rangokat alkalmazó taxonómiai hierarchiát rangmentes kladisztikai-filogenetikai klasszifikáció váltja fel. Csírájában ez a lehetőség az előző kiadásokban is megvolt, de most már tisztább kép rajzolódik

majd ki az Olvasó előtt. Meggyőződésem ugyanis, hogy a rangok alkalmazása rengeteg önkényes elemet visz bele az osztályozásba, és az élővilág történetiségével se egyeztethető össze. Mint a könyv alcíme is jelzi: rendszerezés rendek (és a többi kategória) elhagyásával is megvalósítható – és evolúciós alapon ez az egyetlen logikailag lehetséges megoldás. A zöldalgák diszkussziója megkönnyíti a szárazföld meghódításával kapcsolatos problémakör bemutatását, amivel a korábbi kiadásokban az algák ismertetése nélkül nem volt könnyű megbirkózni. Az embriós növényekről szóló többi fejezet is teljesen átalakult, mert mindenütt megpróbáltam a legújabb fejleményeket beépíteni az anyagba. Egyes fejezetekben csak néhány mondat maradt hírmondóként az előző kiadásból. Hasonló a helyzet az ábraanyaggal: pár kivétellel minden ábra újonnan készült. A függelék jelentősen lerövidült, részben terjedelmi okokból, részben pedig azért, mert a benne szereplő anyag a fejezetekbe olvadt be. Csak a történeti áttekintés és a CD maradt meg. Újdonságként viszont minden fejezet végén megjelenik egy képzeletbeli diskurzus, amelyben kötetlen beszélgetés formájában próbálom feloldani a – valljuk be – nem mindig pehelykönnyű tényanyag szárazságát.

A *Digitális herbárium* CD-melléklet újabb, jelentősen kibővített verziója feleslegessé tett igen sok szövegközi ábrát, hiszen a színes fényképek általában hatásosabbak a vonalas rajzoknál. A könyv szövegében pedig a $^{D}$ felső index utal majd minden olyan taxonra, amelyről szerepel kép a CD-n, míg ugyanezekről szöveg közötti ábrát csak ritkán, indokolt esetben tettünk be a könyvbe (pl. valamely morfológiai részlet illusztrációjául). A legtöbb új felvétel egyébként Dél-Afrikában készült, amit a fényképeken ZA rövidítés jelöl, illetve Ausztráliában, amelyeket az AUS betűszó jelez. Néhány esetben Ilkka Vanha-Majamaa, Hossein Akhani, Kalapos Tibor, Tóth Zoltán, Standovár Tibor, Hock Zsófia, Szakály Ágnes és Ódor Péter segített ki a saját archívumomból hiányzó taxonok képeivel.

Végezetül köszönetemet szeretném kifejezni a kötet lektorainak, Engloner Attilának, Kalapos Tibornak és ifj. Papp Lászlónak. Észrevételeik, javaslataik és javításaik nagymértékben hozzájárultak ahhoz, hogy közlésre merjem adni a kötet kéziratát. Egyes fejezeteket Böddi Béla, Garay József, Kovács M. Gábor, Kun Ádám, Ódor Péter, Sramkó Gábor és Vida Gábor volt igen kedves elolvasni és megjegyzésekkel ellátni. Kisebb ügyekben Csősz Sándor, Molnár V. Attila, id. Papp László, Pócs Tamás, Rózsa Lajos, Scheuring István, Simoncsics Péter és Szilágyi András volt segítségemre jó tanácsaival. A tematika szerteágazó: matematikai, szervezettani, genetikai, statisztikai, paleobotanikai és biológiatörténeti aszpektusok keverednek, s a növényrendszertan maga is hosszan ível a cianobaktériumoktól a mácsonyákig. Lektoraim és segítőim minden bizonnyal a legtöbb hibát észrevették – ami pedig így is megmaradt, az teljesen a saját felelősségem. Megjegyzéseket és hibajelentéseket – egy reménybeli későbbi, javított kiadásra gondolva – szívesen és nagy köszönettel veszek a podani@ludens.elte.hu címen.

Budapest, 2015. április 25.

## Előszó a negyedik kiadáshoz

Nemcsak az élő szervezetek evolválódnak, hanem a tan- és szakkönyvek is, köszönhetően az ismeretanyag bővülésének, a szerzői felfogás változásának, az igények és a technikai feltételek átalakulásának. A negyedik kiadáshoz érkezve elmondhatom, hogy a *Növények evolúciója és rendszertana* is alapos változásokon ment át az utóbbi évtizedben. A kiterjedt molekuláris vizsgálatoknak köszönhetően igen sok növény „új" nemzetségbe került, becslésem szerint a fajok 15-20%-ának ma már más a tudományos neve, mint tíz évvel ezelőtt. Ez kétségtelenül megnehezíti az író és az olvasó feladatát egyaránt. Megpróbáltam minden újdonságot beépíteni, de meglehet, itt-ott nem jártam sikerrel. Az is igencsak lehetséges, hogy a könyv megjelenése után röviddel újabb változásokkal fogunk szembesülni. Ez, amint a könyvben több helyen is említem, elkerülhetetlen következménye annak, hogy az osztályozás és a binominális nómenklatúra nem függetlenek egymástól. Miután a kettős neveket már megszoktuk, kiiktatásuk lehetetlen, így a génuszok neveinek átírásával még elég sokáig küzdeni fogunk. Érdekes módon, a kladisztikus osztályozás nagy csoportjai (a linnéi nemzetség szint felett) viszonylag keveset módosultak, összetételük meglehetősen állandó, kapcsolatrendszerük egyre inkább stabilizálódik.

A könyv tartalmi változásai viszont szintén lényegesek. Ebben a kiadásban sokkal kevesebb szó esik a kladisztikus osztályozás módszertanáról, hiszen a molekuláris eljárások technikai részleteinek bemutatása egy külön kötetet is megérdemelne. Ugyanakkor a biológiai osztályozás alapelveiről, a filogenetikai kapcsolatok bemutatásának módozatairól, a fákról és egy régi-új diagramtípusról, a korallról már részletesebben beszámolok, mégpedig a nyitó fejezetben. A második fejezet részletezi a növénykérdést, azaz azt, hogy pár évtizede csak azokat a szervezeteket tekintjük növénynek, amelyek elsődleges endoszimbiotikus eredetű plasztisszal rendelkeznek (kivétel: *Paulinella*). Ideértjük természetesen azokat az élősködő életmódra áttért növényeket is, amelyek kloroplasztisza erőteljesen redukálódott – de az ősöknél még megvolt. A többi fejezet a részletes rendszertani ismertetés, amelyben arra törekedtem, hogy a növényvilág főbb csoportjai geográfiai és filogenetikai értelemben is minél egyenletesebben szerepeljenek. Ennek egyik következménye,

hogy a hazai flóra elemeit kisebb hangsúllyal, sokszor csak említés erejéig mutatom be, hiszen azokról bőven tájékozódhat az Olvasó máshonnan is. A másik pedig az, hogy a fajgazdag zárvatermők esetében az Angiosperm Phylogeny Group által „szentesített", hatvannál is több rend és négyszáznál több család kivétel nélkül helyet kapott a könyvben, ami talán a nemzetközi irodalomban is egyedülálló. E taxonok értelmezése, csakúgy mint a többi csoportnál, természetesen kladisztikai jellegű. A nagy terjedelem azonban nem jelenti azt, hogy a világflóra képviselete túlzott lenne: a 3-400.000 ismert növényfaj alig 1%-áról esik szó a könyvben. Az elsősorban nemzetség- és kládneveket tartalmazó Névmutató mintegy 5500 tételt tartalmaz.

Egyes, a fő tárgyalást kiegészítő és valamilyen szempontból érdekes témákat külön „cédulákban" – szürke hátterű „boxokban" részleteztem. Ezek jegyzéke a fenti cédulakatalógusban megtalálható. A sárga hátterű kis téglalapok tartalmazzák a legfontosabb csoportok kladisztikai definícióit. Megtartottam és aktualizáltam a fejezet végi diskurzusokat, mert emészthetőbbé teszik a kötet anyagát. A korábbi kiadásokkal ellentétben az ábrák és a fényképek színesek, hiszen a digitális megjelentetés esetében ez nem jár különösebb extra költséggel. Újszerű a nagyobb tükörméret és a kétoszlopos tördelés, amivel remélhetőleg sikerül megkönnyíteni az olvasás folyamatát. Az irodalomban egyelőre unikumnak számítanak a koralldiagramok, amelyek szemléletesen mutatják be az élővilág (40. oldal) vagy egyes csoportok (pl. embriós növények: 173. oldal) filogenetikai viszonyait, fajgazdagságát, a kihalt és recens taxonokat egyaránt. Ugyancsak újnak tekinthetők a kondenzált kladogramok, amelyek az elágazási viszonyok bemutatása mellett a nagyobb recens csoportok relatív fajszámát is érzékeltetik (pl. a zárvatermőkre: 312–313. oldal). Az aboszolút fajszámokat zárójelben tüntetem fel minden taxonnál. Ezeket becslésnek kell tekinteni, nyilvánvalóan nem véglegesek egy esetben sem. A harmadik kiadásban még meglévő CD itt már hiányzik, hiszen a legtöbb most használatos számítógépről a CD-olvasó egység is hiányzik. A nagyszámú fényképfelvétel így a szövegtestben, a lehető legoptimálisabb helyen jelenik meg. A fényképek kb. 40%-a saját, a megmaradók pedig több különböző forrásból származnak. Az ismétlések elkerülése végett a fényképek készítőinek csak az angol nyelvű összefoglalóban (657. oldal) mondok külön köszönetet. Miután a fotók nagy része azzal a feltétellel használható csak fel, hogy a könyv nem kerül kereskedelmi forgalomba, bevétel sem képződik. Ami viszont fontos, a PDF-file-ok szabadon letölthetők, továbbküldhetők. A könyv bármely részlete, a forrás pontos megjelölésével, korlátlanul és engedély nélkül felhasználható nem kereskedelmi célú kiadványokban – de ha az átvett anyagba fényképek is kerülnek, akkor figyelembe kell venni készítőik jogait. Amennyiben nincs CC információ megadva a növény neve után, a szerzőktől kell közvetlenül engedélyt kérni az átvételhez.

Külön köszönet illeti a könyv lektorait, Rózsa Lajost, Zachar Istvánt, Kalapos Tibort, Ódor Pétert, Pócs Tamást, Engloner Attilát, Tamás Júliát, id. Papp Lászlót és ifj. Papp Lászlót az egyes fejezetek áttekintéséért, a javításokért és kiegészítésekért. Debreczy Zsolt, Jordán Ferenc Kun Ádám és Kaszás György is igen hasznos megjegyzéseket fűzött a szöveghez. Ki kell emeljem azt a stimuláló légkört is, ami az ELTE TTK Növényrendszertani, Ökológiai és Elméleti Biológiai Tanszékén, valamint az Evolúciótudományi Intézetben körülvett. Ahogy ilyenkor jelezni szokás, a megmaradt hibák és tévedések mind sajátjaim – a velük kapcsolatos észrevételeket köszönettel veszem a janospodani@gmail.com levelezési címemen. Tekinve a könyv terjedelmét és a téma összetettségét, nem hiszem, hogy levélládám sokáig üres maradna. A digitális változatban a javításokat a későbbiekben figyelembe fogom venni.

Köszönettel tartozom az ELTE Eötvös Kiadónak, hogy a kötet megjelentetését és a vele járó feladatokat elvállalta. Jelentős anyagi támogatást kaptam a Magyar Tudományos Akadémiától, valamint „A Füvészkertért" Alapítványtól. Külön köszönet jár mindkettőnek; segítségük nélkül egyetlenegy nyomtatott példány sem készülhetett volna el.

Budapest, 2025. november 30.
Podani János

# 1

# Bevezetés – rendteremtés a rendszertanban

[fiatal kori] „*…gondolatvilágomat Carolus Linnaeus (Carl von Linné), a 18. századi svéd természettudós, a modern biológiai rendszerezés atyja határozta meg.*"
E. O. Wilson (1998, 2003)

„*A [Linné-féle] rendszer mindaddig működőképes, amíg nem próbáljuk meg klasszifikálni a kihalt ősöket.*"
R. Dawkins (2009a,b)

„*The tree of life should perhaps be called the coral of life, base of branches dead; so that passages cannot be seen.*"
C. R. Darwin (1837–38)

Az élővilág rendszerezésével foglalkozó könyvek általában egy elméleti-módszertani-történeti fejezettel kezdődnek, és csak ezután következik az egyes csoportok részletes bemutatása. Jelen könyv előző, 3. kiadása (2015) is abból indult ki, hogy megfelelő alapozás nélkül még a „leíró" jellegű munkák sem érhetik el céljukat. Mivel a rendszertan tudománya sokat változott az utóbbi évtizedekben, a bevezető fejezetek egyre hosszabbak lettek, egyre többet markoltak a molekuláris genetika, a populációbiológia, a matematika és az informatika ide vágó részeiből. A harmadik kiadásban például a tényleges rendszertani tárgyalás csak a 117. oldalon kezdődik, és ez – be kell valljuk – sokak kedvét elveheti az olvasástól. Az alapozó ismeretek persze ezután is fontosak lesznek, semmiképp sem maradhatnak ki – de legfeljebb egy függelékben van helyük. A bevezető fejezetnek viszont – és ez ma már nyilvánvaló számomra – azt kell megmutatnia a lehető leghatározottabban, hogy miben különbözik a könyv az előző kiadásoktól és a többi, hasonló témájú munkától! Az eltérések egyik forrása csupán, hogy a növények osztályozása szüntelenül változik, egyre több új megfigyelés és érdekes cikk lát napvilágot – és ezt állandóan követni, a diszkussziót frissíteni kell még 6–8 év távlatában is. De még fontosabb – és jóval nehezebb – feladat meggyőzni az Olvasót arról, hogy miért indokolt megszabadulni a hagyományos, mélyen belénk rögződött tradicionális osztályozási elvektől. Bár a 3. kiadás már következetes volt ebből a szempontból, az elméleti indoklás kicsit elveszett a hosszú bevezetőben. Ezt próbálom most helyrehozni oly módon, hogy néhány új – a tisztán látást elősegítő – elméleti eredményt is bemutatok. Ez azonban – be kell vallani – nem jár lényeges terjedelmi csökkenéssel; a modern a rendszertanban számos, nehezen feloldható problémával kell szembenéznünk – s ezek kifejtése is igényel néhány plusz oldalt.

Döntő és önmagában persze nem új felvetés, hogy az élővilág objektív osztályozásának a biológiai sokféleségért „felelős" szakadatlan folyamatot, az evolúciót kell tükröznie. Bár ezt az elvet a kutatók túlnyomó többsége ma már teljesen nyilvánvalónak tartja és el is fogadja, mégsem érvényesül maradéktalanul. Az evolúciós gondolat megjelenése előtt kialakult, a svéd Carl Linné (1707–1778) nevéhez fűződő alapelvek mostanság is, 250 év elteltével is jelen vannak gondolkodásunkban. A biológus kutató mindennapi munkájában is kitartanak, az oktatásban pedig dominálnak, holott egyáltalán nincsenek összhangban azzal a ténnyel, hogy az élővilág időben nem állandó, hanem nagyon is változó entitások halmaza. Ez pedig szétfeszíti a rangokat (pl. családokat, rendeket, osztályokat) alkalmazó rendszertan kereteit: az osztályozás folyamatában és az egyes csoportok elnevezésében szükségszerű logikai ellentmondások jelentkeznek. A megoldást a kladisztikus irányzat kínálja a rangok nélküli csoportok, azaz kládok alkalmazásával. A múltbeli és a ma élő szervezetek együttes, ellentmondásmentes és természetes osztályozása, valamint konzisztens elnevezése csak kládok alapján lehetséges. A kladisztika azonban nem mindig jelentkezik „tiszta" formában, és a módszer alkalmazói akaratlanul is konzerválják a linnéi felfogás egyes elemeit. Példaként hozhatjuk fel a közkedvelt Wikipédia-cikkek következetlenségeit, amikor sok faj besorolásánál kládok és linnéi rangok keverednek (részletesebben l. az 1.12 cédula). Azt is meg kell jegyezzük, hogy a kladisztika eredményeit gyakran a linnéi taxonok javítgatására, korrekciójára, kiigazítására alkalmazzák csupán. Gondok vannak egyes alapvető fogalmakkal és azok grafikus megvalósulásaival is, amit a közkedvelt „családfa", „törzsfa" és „Élet fája" ábrázolásokat és azok értelmezését övező évszázados zűrzavar jelez. Márpedig osztályozásról és rendszerezésről nem tudunk érdemben beszélni, ha az élet fejlődéstörténetét bemutató diagramokra pontatlanul hivatkozunk vagy nem is definiáljuk azokat egyértelműen. Ha az élővilág sokféleségének vizualizációs problémáit és a hozzájuk kapcsolódó fogalmi kérdéseket nem tisztázzuk mindjárt az elején, akkor hiába próbálkozunk az osztályozási elvek felülvizsgálatával.

Jelen fejezet elsősorban friss közleményekre támaszkodik (Podani 2017a, 2019, 2020), amelyek hosszú ideig tartó módszertani és elméleti „belső vívódás” egyes állomásait jelzik – ugyanis magam is úgy indultam s elmélkedtem évtizedeken át, mint a fenti mottóban említett Wilson professzor, és nem kételkedtem különösebben a Linné-féle alapelvek helyességében. Ezen cikkek esszenciája az alábbi formában most jelenik meg először magyarul. Az elmondottak – szándékom szerint – általános érvényűek, korántsem csak a növényekre, hanem a teljes élővilágra vonatkoznak, így hasznosak lehetnek az állatok és a gombák, vagy akár a prokarióta szervezetek iránt érdeklődőknek is. Ennek megfelelően a példákat nemcsak a növények köréből, hanem a teljes élővilágból veszem majd, beleértve saját fajunkat, az embert is.

## 1.1 A biológiai sokféleség tér-idő modelljei I. Gráfok

Nem árt mindjárt az elején tisztázni, hogy mit is osztályozunk és tekintetbe vesszük-e a múltbéli eseményeket. Szemléletes lenne a földi élet teljes történetét egyetlenegy diagram segítségével bemutatni, modellezni vagy legalább elképzelni. Ehhez el kell döntenünk, milyen objektumokat tekintsünk az osztályozás alapegységeinek, s az élővilág melyik szerveződési szintjét vegyük figyelembe. Megadunk egy halmazt, amire mint majd lentebb látni fogjuk, számos lehetőség kínálkozik. A következő teendő annak megvizsgálása, hogy milyen kapcsolatok vannak a halmaz elemei között, s ezek közül melyek alkalmasak a történetiség bemutatására. Sokat emlegetjük majd, hogy a genetikai információ átadásával s általában a leszármazással összefüggő kapcsolatok jöhetnek csak számításba. A keresett modelldiagram pedig ezek után nagy eséllyel egy matematikailag definiált konstrukció, egy gráf lesz (részletek a 3. kiadásban, 19–22. old.). A gráf szögpontjai vagy csomópontjai az objektumok, az élek pedig az objektumpárok között fennálló kapcsolat, vagyis reláció meglétét fejezik ki. Ha a reláció nem szimmetrikus (esetünkben rendszerint nem az), akkor az élek irányítottak, amit célszerűen egy nyíllal jelölhetünk. Amennyiben a reláció különböző időponthoz kötött objektumokat köt össze, a nyilak el is hagyhatók. Az irányultság ugyanis egyértelmű, ha a gráfot egy koordináta-rendszerben helyezzük el, amelyben a függőleges tengely az időnek felel meg. A vízszintes tengelynek nincs mindig jelentősége, de például a morfológiai elkülönülés mértékét vagy a fajszámot gyakran ezen a tengelyen mérik fel.

### *1.1.1 Sejtek*

Ha az élővilágot diszkrét, egymástól elkülöníthető egységek halmazaként fogjuk fel, akkor a legelemibb szerveződési szint a sejteké (Doolittle & Brunet 2016). A legelsőként megformálódó sejtektől („protocells”) eltekintve az összes valaha élt és ma élő sejt csak már korábban létező sejtekből alakulhatott ki. Mindegyik egy hatalmas irányított gráf szögpontjának tekinthető, amelyben az élek szülő-utód kapcsolatokat fejeznek ki. A szülősejtek jelentős hányada kettéosztódással hozza létre az utódsejteket – hasadással a prokarióták, mitózissal vagy meiózissal az eukarióták körében. Mivel minden ilyen sejtnek egy elődje van, a gráf jó része matematikai fa lesz, amelyben bármely két pont között csak egy lehetséges út van. További sejtek két másik sejt összeolvadásával jönnek létre a prokarióták körében (pl. *Haloarchaea*), vagy két ivarsejt fúziójából alakulnak ki az eukarióták világában. A sejtek öszeolvadásával a gráfba körök kerülnek, így az már nem fa, hanem egy általános gráf lesz, amire az élet *sejtes hálózataként* („Cellular Network of Life”) hivatkozhatunk. Ismert még egy fontos sejtfúziós folyamat is, a fagocitózis, melynek során az egyik sejt táplálékként fogyasztja el a másikat. Információ ekkor nem adódik át, és ezt a kapcsolatot nem is tekintjük a gráf alkotóelemének – néhány ritka esettől eltekintve. A bekebelezett sejt ugyanis kivételesen megtartja integritását, a befogadó sejtben önálló marad, organel-

**1.1 cédula: Eutélia**

Egy organizmus összes sejtjét – kivételes esetekben – nem is olyan lehetetlen nyomon követni az egyedfejlődés során. Egyes fajoknál a kifejlett egyed sejtjeinek száma rögzített érték, például a *Caenorhabditis elegans* nevű apró fonálféreg hím példányainak éppen 1031, a hímnőseknek pedig pontosan 959 sejtjük van felnőtt korban. Miután az állat eléri a maximumot, a sejtek legfeljebb méretbeli növekedést mutatnak. Ezt a jelenséget eutéliának nevezzük (eu = jó, telos = vég [görög]). Ennek a fonálféregnek, amely a modern genetika egyik kedvenc modellállata, már feltérképezték a teljes fejlődésmenetét az első sejtosztódástól az utolsóig – jól ismerjük tehát sejtjeinek, sejttípusainak történetét. Sőt mi több, a 302 neuron teljes kapcsolatrendszerét is feltárták már, és elkülönítették azt a 131 sejtet is, amely az embrionális fejlődés során szükségképpen elpusztul. A hasonlóan sokat vizsgált modellnövényről, a lúdfűről (*Arabidopsis thaliana*, *Brassicaceae*) már nem közölhetünk ilyen pontos adatokat, s nem csak a nagyobb termet miatt. Az eutélia jelensége növényeknél nem fordul elő – hacsak egyes algák rögzített sejtszámú (4, 8, 16, 32…) kolóniáit, cönóbiumait ide nem számítjuk. A lúdfű egyes leveleiben egyébként becslések szerint 20–100 ezer sejt található. Csak összehasonlításul, egy jól megtermett felnőtt ember sejtjeinek becsült száma $3{,}7 \times 10^{13}$ körül mozog.

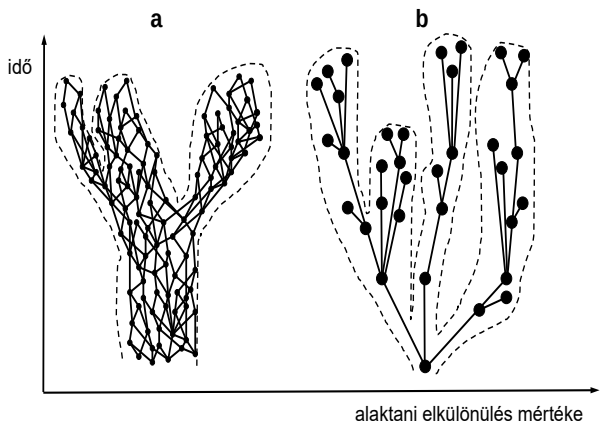
lum formájában állandósul, és az utódsejtekbe is tovább adódik. Az új sejtszervecske olyan funkciókat lát el, amelyek jelentősen növelik az anyasejt fitneszét, genetikai állománya pedig módosul: részben átvándorol a befogadó sejt magjába, részben kiesik, illetve az organellum saját örökítő anyagaként fennmarad. A beolvadt sejt vonala természetesen eltűnik a gráfban. Ez a folyamat az endoszimbiogenezis (pontosabban *endocitoszimbiogenezis*), amely különleges jelentőségű és erősségű mutációs eseményként fogható fel, mert jelentősen kiszélesíti a befogadó sejtvonal evolúciós-diverzifikációs lehetőségeit. Gondoljunk például az eukarióta-evolúció döntő mozzanatára, a mitokondrium megjelenésére, vagy a növények kloroplasztiszának kialakulására. Az idő-dimenzióba helyezett hálózatban ezek a ritka események vízszintes, irányított éllel tüntethetők fel – példázva a horizontális génátadás legnagyobb hatású eseteit.

Nyilvánvaló, hogy az élet történetének egyetlen valódi sejthálózata egy megbecsülhetetlen méretű, képzeletben is felfoghatatlan – és elvileg megismerhetetlen – monumentális kapcsolatrendszer, amit csak gondolati kiindulópontnak tekintünk további, nála egyszerűbb konstrukciókhoz. A sejteket, bár természetesen osztályozhatók, mondjuk, az alakjuk, méretük vagy a szövetekben betöltött funkciójuk szerint, nem tekintjük a rendszertani klasszifikáció alapegységeinek.

### *1.1.2 Egyedek*

A következő szerveződési szinten az élőlények egyedei alkotják képzeletbeli gráfunk szögpontjait (Dennett 1995; Doolittle & Brunet 2016). Jelentős részük egysejtű, s egyben a fenti sejthálózat összetevője; az újdonságot nyilván a soksejtes szervezetek jelentik. Az egyedek hálózata a sejthálózatból származtatható oly módon, hogy az ugyanazt a szervezetet alkotó sejteket egy szögpontba vonjuk össze. A német rovarász, Willi Hennig (1913–1976) nyomán ezt a gráfot *tokogenetikus hálózat*nak nevezzük (toko = kb. szülés, születés [görög], 1.1 ábra). A soksejtes állapot többször, egymástól függetlenül alakult ki az evolúció során a növények, a gombák, a metaalgák és az állatok körében. Az egyedeket az egyszerűség kedvéért egymástól fizikailag megkülönböztethetőnek tekintjük elismerve, hogy ez sok esetben szinte lehetetlen. Az egyedekre nem vagy csak nehezen felbontható növényi klónokat, gombafonalak szövedékét vagy egyes állati telepeket szuperorganizmusként fogjuk fel, s egyetlen szögpontnak tekintjük. Ezt megtehetjük, hiszen a szuperorganizmusok összetevői genetikailag azonosak. Az élek szülő-utód kapcsolatot jelentenek most is, vagyis a gráf irányított. Egyes részei matematikai fák, s az ivartalanul (hasadással, szűznemzéssel) szaporodó szervezetek leszármazási mintázatát fejezik ki. A gráf másik, talán kisebbik fele pedig ivarosan szaporodó szervezetek hálózata. A tokogenetikus hálózat minden evolúciós értelmezésű kapcsolatrendszer kiindulási alapja, s elengedhetetlen például a fajképződés folyamatainak megmagyarázásában (lásd Hennig 1966, fig. 6, átrajzolva: 1.5 ábra). Az élet egyetlen, teljes tokogenetikus gráfja, bár nagyságrendekkel kisebb, mint a sejtek hálózata, nyilvánvalóan ugyanúgy elvileg megismerhetetlen, és csak mentális modellként szolgálhat számunkra. A tokogenetikus gráfok kiemelt fontosságúak rendszertani szempontból, nélkülük nehezen tisztázható a filogenetikai diagramok jelentése és az osztályozhatóság vizsgálata.

Az egyedi szintnek, a sejtes szerveződéssel ellentétben, már nagyon is sok köze van a rendszertanhoz. Általános felfogás szerint (hiszen éppen erre való a rendszertan) minden egyes szervezet – akár fosszilis, akár ma élő – besorolható egy fajba, az illető faj pedig további, „magasabb" rendszertani kategóriák hierarchiájába. [A botanika nevezéktani szabálykönyve (Turland et al. 2018) 2.1 cikkelye szerint is: „*Every individual organism is treated as belonging to an indefinite number of taxa at consecutively subordinate ranks, among which the rank of species is basic.*"] A kommunikáció megkönnyítésére (hiszen erre is való




**1.1 ábra.** Tokogenetikus gráfok. **a:** Hálózat, ivaros szaporodás esetén, **b:** Fa, ivartalanul szaporodó egyedekre. A szaggatott vonal a gráf köré rajzolható korallt szemlélteti, amiről az 1.3 rész szól részletesen. A vízszintes tengelyen illusztráljuk az alaktani elkülönülés mértékét, de a pontok távolsága önkényes is lehet.

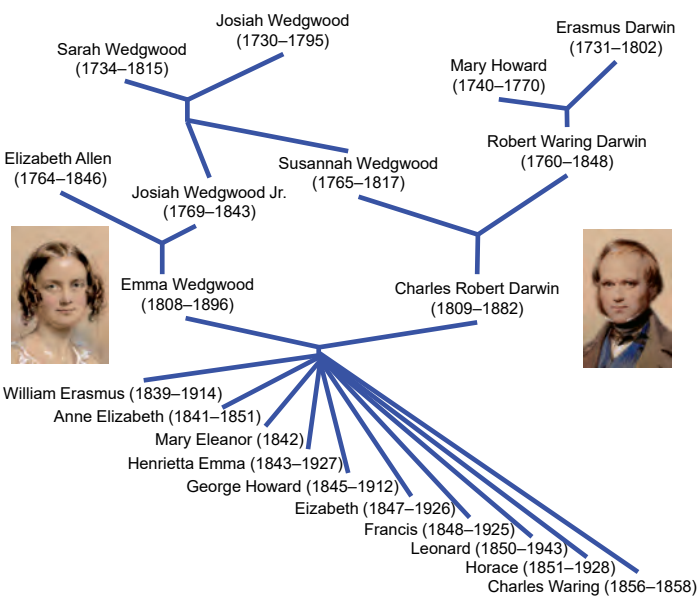
**1.2 cédula: Családfa és pedigré**

Tokogenetikus gráfokat előszeretettel és régóta használunk kis elemszámú csoportokon belüli rokonság bemutatására. Közismertek például a „*családfa*” elnevezéssel illetett, általában emberek (de esetleg más fajok, pl. háziállatok) rokonsági kapcsolatait bemutató diagramok. Rendszerint egy pár vagy egy konkrét egyén leszármazottait, azaz utódait tüntetik fel több generáción keresztül a szülő-gyermek relációkra alapozva. Az esetek többségében tényleges matematikai fáknak tekinthetők, mert nincsenek bennük körök. Kivételek gyakran előfordulnak: C. R. Darwin (1809–1882) „családfája” például nem is fa, hanem hálózat (1.2 ábra), hiszen közismert módon az angol biológus az unokatestvérét, Emma Wedgwoodot (1808–1896) vette feleségül. Hasonló a helyzet a Kr. e. 551-ben született és 479-ben elhunyt kínai filozófus, Konfuciusz kétmillió nevet tartalmazó „családfájával” is: a rekonstrukció szerint ebben is vannak körök, ami egyáltalán nem meglepő, ha valakinek a leszármazottjait 80 generáción át sikerül nyomon követni.[1] Precízebb lenne esetükben a „családhálózat” elnevezés. A családfa („family tree”) kifejezéssel sajnos a biológiával foglalkozó cikkekben és könyvekben lépten-nyomon találkozhatunk, ami nem járul hozzá a tisztánlátáshoz. Használata feltétlenül kerülendő, s nem csak azért, mert az esetleges átkötések miatt nem mindig tekinthető fának. Ha ugyanis a családfa alatt egyedek leszármazási diagramját értjük, mint a humán tudományokban és a mindennapi életben, akkor más jellegű objektumok (például linnéi taxonok) eleve nem lehetnek szögpontok. Az „élet családfája” („family tree of life”) ezért többszörösen is félrevezető fogalom,[2] s akkor még nem tettük hozzá, hogy a „család” a rendszertanban más jelentésű, mint a köznyelvben.

Néha családfának nevezik azt a fordított elrendezést is, amelyben egy adott ember vagy nemesített háziállat egy példányának leszármazását mutatjuk be, az elődök („felmenők”) nyomon követésével, az időben visszafelé haladva. Erre azonban van egy másik fogalom is, a ***pedigré*** (pedigree < pied de gru = daruláb [francia < latin: pes + grus], halványan utalva a kiszélesedő diagram és a madárláb felületes hasonlóságára). Matematikailag ez is fagráf, hacsak nincsenek a felmenők között házassági kapcsolatok – amelyeket persze nem mindig ábrázolnak a pedigrében.

1 https://en.wikipedia.org/wiki/Family_tree_of_Confucius_in_the_main_line_of_descent

2 Bár neves szerzőknél is rábukkanhatunk, pl. Cavalier-Smith (2006) vagy Dawkins korszalkotó „*Blind Watchmaker*”-ében (1986) és annak magyar fordításában (1994).




**1.2 ábra.** Charles R. Darwin „családfája”, ami valójában egy hálózat, hiszen Darwin és felesége, Emma Wedgwood, unokatestvérek voltak, így a gráfban kör is van. A két arckép G. Richmond korabeli festményének kicsinyített részlete.

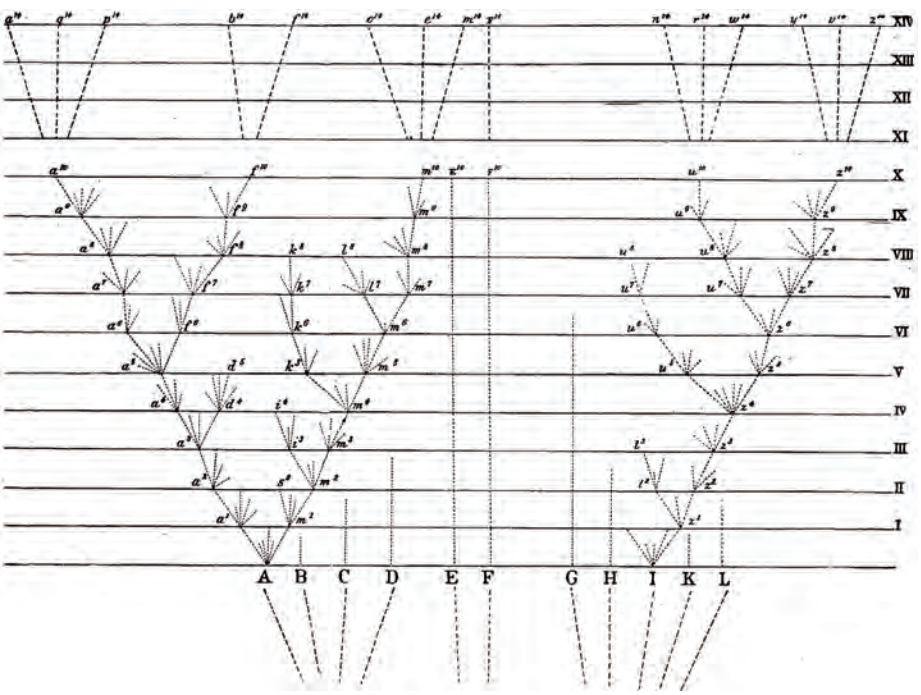
a rendszertan) pedig meg kell azt nevezni, génusz-faj (binominális) cimkével ellátni (1.4 rész). Más szóval, az individuumok egyetlenegy valódi tokogenetikus hálózatát („*the only true network of organismal life*”) izolált részgráfokra (a fajokra) bontjuk, s mindegyiket külön elnevezéssel illetjük. A fejezet további részei azt vizsgálják meg, hogy ez miképpen lehetséges, s ha nem lehetséges egyértelműen, akkor milyen kompromisszumok árán osztályozhatunk mégis.

### *1.1.3 Populációk*

Egy adott időpontban és földrajzi helyen élő szervezetek csoportokba sorolhatók aszerint, hogy morfológiai, genetikai, molekuláris vagy akár ökológiai értelemben milyen hasonlóak egymáshoz, mennyire különülnek el más szervezetektől, és – általában, de nem kizárólagosan – szaporodási közösséget alkotnak-e. Ezen csoportokat adott élőlények természetes populációinak tekinthetjük. Az egyedek hálózatából előállítható tehát a populációk gráfja oly módon, hogy 1) egy konkrét időpontban egy populációba tartozó egyedeket egy szögpontban egyesítjük, és 2) két, különböző időponthoz köthető populációt éllel kötjük össze, ha van köztük legalább egy szülő-utód kapcsolat. Célszerűen minden egyedet csak egy populációba sorolhatunk, a

**1.3 cédula: A *The origin of species* egyetlen ábrája**

A biológia történetének egyik legfontosabb művében Darwin (1859) egyetlenegy ábrát közölt – csodálatra méltóan nem volt több rajzra szüksége a tudományt döntően megreformáló érveléseihez. Ez a diagram (1.3 ábra) több fából álló gráf (azaz erdő): elágazások bőven vannak benne, átkötések viszont egyáltalán nincsenek. Fajok és populációk keletkezésének, elválásának (divergencia) és kihalásának hipotetikus útvonalait – vagyis az evolúciót – illusztrálja. Az idő múlását vízszintes vonalak érzékeltetik; két szomszédos vonal közötti intervallum a szerző szándéka szerint „ezer vagy több" generációnak felel meg. A vízszintes tengelyen a populációk morfológiai eltérései fejeződnek ki. Egy génusz 11 fajának (A–L) egy-egy populációjából indulunk ki, ezek egyenlőtlen távolságra vannak egymástól. A nagyobb változatosságot felmutató, széles elterjedésű fajok (pl. az A) előbb-utóbb kisebb populációkra válnak szét, amelyek vagy hamar kihalnak, vagy tovább divergálnak, és kellően hosszú idő elteltével új fajokként leírható populációkká alakulnak (az A-ból változatok hosszú láncolatában 8 új faj jön létre). Más fajok nem változnak, és később eltűnnek (pl. D, G), vagy változatlan formában mindvégig fennmaradnak (F). Az egyes elágazásokhoz tartozó (az egyszerű modell szerint mindig egy vízszintes vonalra eső) populációkat akár egy gráf szögpontjainak is felfoghatjuk. Az ezeket összekötő, vagy éppen a szabadon végződő szaggatott vonalakat („dotted lines") Darwin a leszármaztatott populációk sorozataként („lineage") fogta fel. Ezek tehát nem egy fa élei matematikai értelemben [a fagráfokat a brit matematikus A. Cayley (1821–1895) Darwinnal nagyjából egy időben (1857-ben) vezette be a tudományba, de Darwin nem tudott róluk], bár a szaggatott vonalak érzékeltetik, hogy a sok száz vagy ezer populációt hely hiányában nem lehet szögpontokkal bemutatni a rajzon. Ezért Darwin diagramját mégis az első populáció szintű *evolúciós fá*nak („evolutionary tree") tekinthetjük.




**1.3 ábra.** Darwin leghíresebb művének (röviden: *The Origin of Species*, még rövidebben: *Origin*, 1859, melléklet a 116–117. oldalak között) egyetlen ábrája, a fajkeletkezés populációs szintű modellje.

hosszú ideig élő egyedeket is – egyébként a gráf nem helyezhető el az idődimenzióban. Az időt pedig az egyszerűség kedvéért nem folytonosnak, hanem diszkrét időpontok sorozatának fogjuk fel, ami egyáltalán nem újdonság a modellezéssel foglalkozó tudományterületeken.

A populációk között vannak olyanok, melynek egyedei csak geográfiai elterjedésükben különülnek el egymástól, minden egyéb szempontból lényegileg megegyeznek. Ezeket egy csoportba vonhatjuk össze, amelyeket a rendszertan faj, esetleg alfaj vagy változat kategóriáiba sorolva osztályoz és elnevez. Más populációk egyedüli képviselői az adott taxonnak, összevonásra nincs szükség. A szervezetek egy *t* időpontban értelmezett ilyen csoportjai az aktuális élővilág ekvivalenciaosztályainak felelnek meg (l. 3. kiadás, 17. old.).

Az élet populációs gráfja, akár geográfiai akár taxon szintű felbontással, egy elképzelhetetlen méretű és megismerhetetlen elméleti konstrukció, csakúgy mint a sejtek és az egyedek hálózata. Kisebb léptékben is elsősorban modellezésre alkalmas – bár gyorsan evolválódó, laboratóriumi körülmények között tartható és jól vizsgálható szervezetek esetében (pl. prokarióták) a valós leszármazási kapcsolatok hálózat vagy fagráf formájában pontosan is felrajzolhatók.

### *1.1.4 Fajok*

A fent megadott szempontok szerint elkülönülő populációk egyedeit nemcsak egy adott időpontban, hanem a teljes időskála mentén is csoportosíthatjuk. Így kapjuk meg a fajokat, a rendszertan legismertebb, legfontosabb és egyben legvitatottabb kategóriáit, s a populációk gráfja a fajok gráfjává redukálódik. Ebben, értelemszerűen, a fajok a szögpontok, és az őket összekötő élek pedig a leszármazási kapcsolatok jelzői. A fajok elkülönítése, és ezért a kérdéses kapcsolatrendszer felvázolása azonban – még gondolatban is – sokkal összetettebb feladat az eddigieknél.

Az első alapkérdés az, hogyan definiálható a faj kategóriája. A klasszikus, linnéi felfogás szerint a morfológiai hasonlóság a döntő: az egy fajhoz tartozó egyedek minden lényegi sajátságukban megegyeznek egymással, bár a variáció bizonyos mértékig megengedett egy fajon belül is (pl. a virág színében, a levél alakjában, a termésben kialakuló magok számában vagy az egyedi testméretekben). Alapvető, hogy a fajon belüli eltérések sokkal kisebbek legyenek, mint a különböző fajok egyedei között tapasztaltak. Ez a *tipológiai* fajfogalom, ami ma is az egyedüli működőképes koncepció fosszíliák leírásában vagy akkor, ha egy újonnan felfedezett fajból csak néhány példány kerül elő egy trópusi expedíció során. Az úgynevezett „*biológiai*" (vagy inkább „*reprodukciós*") fajfogalom szerint egy fajba azok a populációk tartoznak, amelyek szaporodási közösségnek tekinthetők, és más populációktól elkülönülnek. Az alapelv azonban eleve nem alkalmazható az ivartalanul szaporodó fajokra, nyilván a kihaltakra sem, és általában: a faji szintű elhatárolás ezen az alapon rengeteg gyakorlati akadályba ütközik. Én még nem láttam olyan fajleírást, ami a szaporodási izoláció részletes vizsgálatát követően készült volna. Ezeken kívül még vagy 30 (!) további fajfogalom látott eddig napvilágot (Zachos 2016), pl. ökológiai, viselkedési, fenetikai, filogenetikai és kladisztikai. Közös sajátságuk az, hogy a mindennapi taxonómiai gyakorlatban nem igazán működőképesek, és egyik se alkalmazható egységesen a teljes élővilágra, de még az eukarióta szervezetekre sem. Egy kivétel azért van: egy kissé gunyoros, vagy akár cinikus megfogalmazás szerint a faj ugyanis az, amit egy hozzáértő taxonómus szakember annak tart. A hozzáértő taxonómusok persze azok, akik fel is ismerik valódi fajokat (Kitcher 1984) – s ezzel teljessé válik ez a körkörös érvelés. Létezik egy *n*+1-dik definíció is, az egyesített fajkoncepció, amely a fentiek summázataként akkor tekint két populációt különböző fajhoz tartozónak, ha elkülönülésük egyszerre több fajdefiníciónak is megfelel. (Ennek illusztrációjára később térünk ki, a koralldiagramoknál, 1.34a ábra).

A tipológiai, biológiai és a többi fajfogalom nehézségei már egy linnéi típusú, a ma élő szervezeteket tárgyaló rendszerben is megmutatkoznak: „jó" morfológiai fajok között is lehetnek átmeneti jellegű egyedek, „jó" biológiai fajok között is könnyen elképzelhető hibridizáció, még bizonyos százalékban fertilis utódok megjelenése is, és így tovább. A fajok közötti határvonal nem mindig éles a mi kényelmes, jelenbeli idősíkunkban sem. S méginkább nem olyan, ha visszamegyünk a múltba, és az élővilágot teljes tér-időbeli kiterjedésében vizsgáljuk, vagy akár csak modellezzük. Linné még nem tudta, nem is sejtette, de Georges Buffon (1707–1788), Jean-Baptiste Lamarck (1744–1829), Erasmus Darwin (1731–1802) és híres unokája, valamint az angol/skót származású Alfred R. Wallace (1823–1913) és mások munkásságát ismerve már régóta tudjuk, hogy az élővilág NEM VÁLTOZATLAN, következésképpen a fajok sem állandóak. Ha nem azok, akkor felmerül a jogos kérdés: időben hol húzhatók meg, ha egyáltalán meghúzhatók a fajok közötti határvonalak? Más szóval, hogyan definiáljuk az osztályozás alapegységeit, a fajokat, ha a múltba visszatekintünk? Ez az, amire Darwin fent említett evolúciós fája sem ad magyarázatot – lényegében véve elsiklik a probléma felett. A diagram 11 fajból indul ki, majd 14.000 generáció elteltével 15 fajnál végződik, melyek túlnyomó többsége nem egyezik meg a kiinduló fajokkal sőt, külön génuszokba sorolhatók. A közbülső „állomásokat", mondjuk, a 6000. generáció populációt (jelük: $a^6$, $f^6$, $k^6$ stb.) Darwin változatoknak tekinti – és nem tudjuk, mit válaszolt volna, ha megkérdezik tőle, hogy hol húzná meg IDŐBEN a határvonalat a fajok között, hogyan osztályozná őket, és milyen génusz+fajnevet ragasztana

**1.4 cédula: Speciációs modellek**

A fajképződés folyamata térben és időben is többféleképpen megvalósulhat, de a tan- és kézikönyvek többsége csak a fizikai térben lezajló populációszintű változásokra összpontosít (pl. allopatrikus és szimpatrikus speciáció). Jelen tárgyalás szempontjából azonban fontosabbak az időbeli modellek. Induljunk ki a legegyszerűbb esetből, amikor a szülőfajnak egyetlenegy populációja van. A szakirodalom három alaptípust különböztet meg.

*Anagenezis* (*„anagenesis", „phyletic gradualism"*). A szülőfaj populációja fokozatosan, kisebb változások sorozatát követően annyira átalakul, hogy azt „hozzáértő taxonómusok" másik fajnak értékelhetik. E folyamat tovább is folytatódhat újabb faj(ok) kialakulásával, de elágazás és hirtelen kihalási esemény egyszer sem következik be. Az anagenezis lényege a fokozatosság; nehéz elképzelni ennek ugrásszerű változatát, melyben a szülőpopuláció az új faj megjelenésével egyidejűleg el is tűnik (1.4a ábra).

A következő két esetben populációk egymástól való elválása, a divergens (széttartó) evolúció az alapvető folyamat (Mayr után: *kladogenezis*):

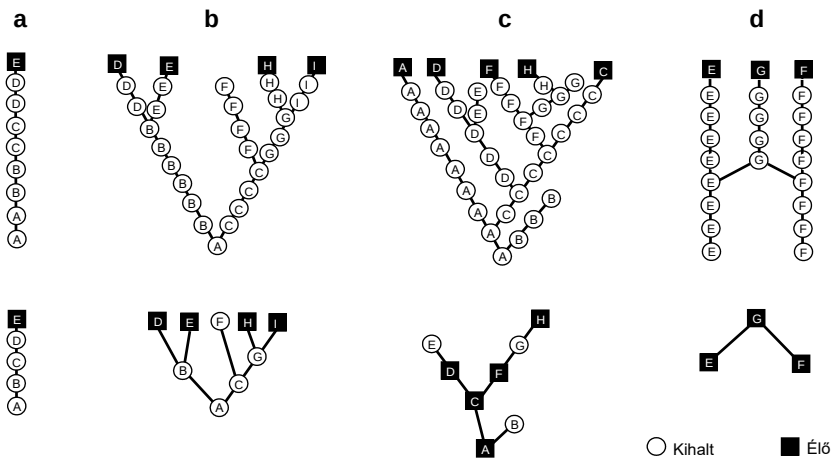
*Hasadás („splitting").* A szülőfaj populációja két új fajnak adja át a helyét, s ezzel egy időben kihal (1.4b ábra). Azaz dupla szaltáció (l. következő oldal) következik be. Hennig, a kladisztika atyja elsősorban így képzelte el az új fajok megjelenését, bár eléggé valószínűtlen, hogy egy szülői és két utódpopuláció három különálló fajhoz tartozzon (még kevésbé tudjuk elképzelni, hogy egy konkrét szülő-egyed és két közvetlen utóda tartozzon három fajhoz, mint ahogy Hennig (1966) egyik tokogenetikus ábrája sugallja (1.5 ábra).

*Lefűződés („budding").* A szülőfaj populációjából egy rész elkülönül és új fajjá alakul anélkül, hogy a szülőfaj megváltozna (legalábbis egy ideig, 1.4c ábra). Ahhoz, hogy fajváltás két generáció között történjen, szaltációt kell feltételeznünk. A valós térben megkülönböztetett speciációtípusok mindegyike (allopatrikus: földrajzi elkülönüléssel járó, szimpatrikus: földrajzi izoláció nélküli, parapatrikus: térbeli lefűződéses) a szülőfajt tulajdonképpen változatlannak tekinti.

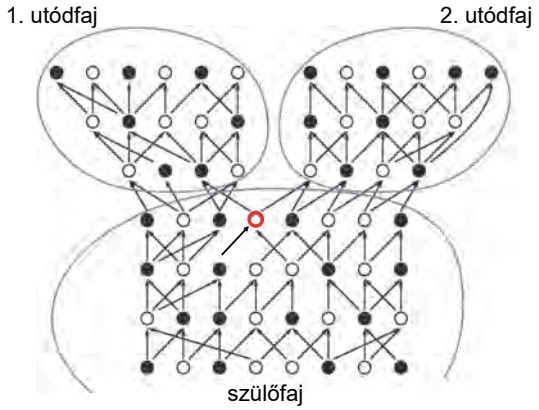
A széttartó evolúciós folyamatok, bár a szaltáció nem teljesen lehetetlen, nagy eséllyel anagenezissel kombinálódnak. Hasadás esetén mindkét utódpopuláció, míg lefűződést követően csak a kivált populáció megy át változáson. Darwin modelljében például a populációk egy ideig anagenetikusan változnak, majd hasadás következik be kettőnél több populációra, amelyek az esetek többségében tovább módosulnak, míg jelentős részük kihal. A lefűződés folyamatát Darwin nem vette figyelembe, az *Origin* diagramján legalábbis nem jelenik meg oldalág egyik, egyébként hosszú időn át változatlan ágon sem.

Amennyiben egy fajnak több populációja létezik, és a fenti folyamatok bármelyike csak az egyikből megy végbe, akkor a szülőfaj érintetlen marad, és a végeredményt tekintve az új faj(ok) lefűződéséről beszélhetünk.

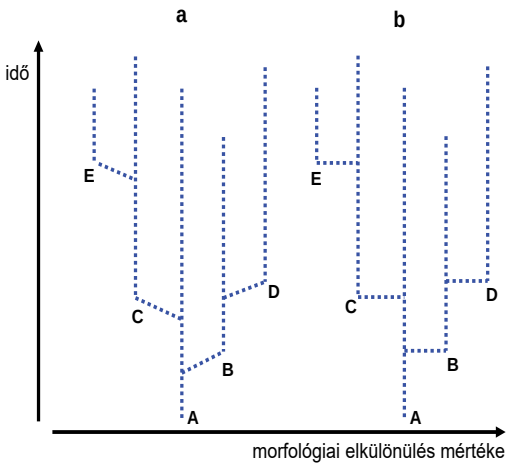
*Hibridizáció.* A fajképződés gyakori – a kladogenezis ellentéteként is felfogható – esete, amikor két, független evolúciós úton kialakult faj populációi érintkeznek egymással, egyedeik kereszteződésével új faj jön létre (vagyis a szülőfajokat nem is értelmezhetjük „biológiai" fajokként, 1.4d ábra). Az utódfaj kialakulása nagy változásokkal járhat, a szaltáció is elképzelhető. Ha az F1 nemzedék életképes, de terméketlen, poliploidia révén fertilissé válhat a következő generációban, ami eleve megakadályozza a visszakereszteződést a szülőfajokkal. Ha az F1 nemzedék termékeny is egyben, a poliploidia kialakulása nem, de a hibrid egyedek földrajzi (vagy más jellegű) elkülönülése és anagenetikus változása lényeges az új faj stabilizálódásához.




**1.4 ábra.** Időbeli speciációs modellek gráfokkal. **a:** Anagenezis, **b:** Hasadás, **c:** Lefűződés, **d:** Hibridizáció. Felső sor: populáció szint, alsó sor: faji szint. Megjegyzés: lefűződés és hibridizáció esetén a fajok fáját nem tudjuk az idődimenzióban elhelyezni, hiszen a szülőfaj túlélheti az utódfajt.




**1.5 ábra.** Hennig (1966) hasadásos speciáció modellje, miszerint akár az is elképzelhető, hogy egy szülőfaj egy egyedének (piros kör) két utódja más és más fajhoz tartozzon.




**1.6 ábra.** A fajkeletkezés populáció szintű modellje Darwin stílusában a pontozott egyensúly (**a**) és a szaltációs modell (**b**) szerint.

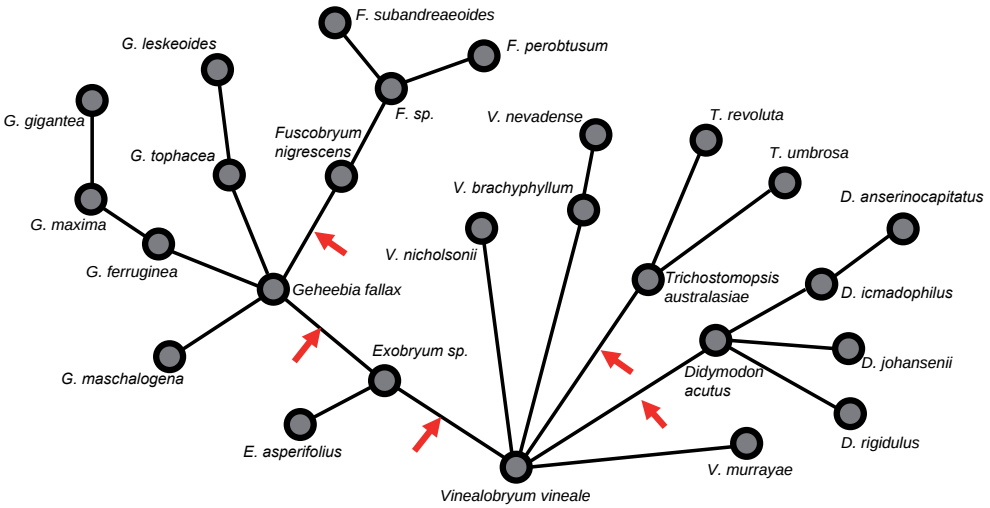
rájuk. A *The descent of Man* c. könyvében (Darwin 1871, magyarul 1884) meg is fogalmazza aggályait, mondván: „*...a formák sorozatában, amelyben valamilyen majomszerű teremtményből észrevétlenül kialakul az ember mai megjelenése, lehetetlen lenne kijelölni egyetlen olyan határozott pontot, amelytől kezdve az 'ember' szót kellene használni.*"

Eddig Darwin elképzeléseit követtük, melyek szerint a fajok a populációkban végbemenő nagyon sok apró változás eredményeképpen fokozatosan alakulnak át más fajokká – amit gradualizmusnak nevezünk. Felmerül a kérdés, hogy mindig és minden leszármazási vonalon így volt-e, így van-e? Fosszilis bizonyítékok sora utal arra, hogy egyes fajok hosszú időn át változatlanok (legalábbis morfológiailag annak látszanak), ami még Darwin modelljében is szerepel (F faj), de arra már nincs magyarázat, hogy ezek a hosszú életű fajok miért jelennek meg viszonylag hirtelen, átmeneti formák nélkül az őslénytani leletanyagban. A Gould & Eldredge (1972, 1977) szerzőpárosnak köszönhető „*pontozott egyensúly*" („*punctuated equilibrium*") elmélet szerint (1.6a ábra) ezek a fajok viszonylag rövid idő (mondjuk, 50–100 ezer év) alatt gyorsan és fokozatosan alakultak ki őseikből, s emiatt kicsi volt az esélye annak, hogy az „átmeneti" alakok fosszilis formában megőrződjenek. Ezt követően már hosszú ideig aligalig változtak („stasis") – s ezt az „egyensúlyi" állapotot képviselő egyedek már nagyobb valószínűséggel kerülnek elő fosszilis formában. Szélsőséges esetben az is elképzelhető, hogy valamilyen makromutáció hatására egyik generációról a másikra olyan mérvű minőségi változások következnek be, hogy az utódokat új fajnak értékeli egy „hozzáértő taxonómus". Erre, a *szaltáció*nak (1.6b ábra) nevezett jelenségre talán legjobb példa a poliploidok megjelenése növényekben: az anyanövény termékenységétől függően az utódok populációja elég nagy lehet, az új faj újabb élőhelyeket foglal el vagy pedig elegendő idő elteltével – fitneszétől függően – akár ki is szoríthatja a szülőfajt. Nyilvánvaló, hogy az élővilág egészére egyik elmélet sem húzható rá, és a fajok kialakulása az időben a tisztán szaltációs esetektől a különböző ideig tartó fokozatos átalakulásig szinte végtelen számú formában megtörténhet.

A speciációs időbeli modellek és a fajok elhatárolásával kapcsolatos problémák ismeretében most már megvitatható: lehetséges-e egyáltalán az élet populáció szintű gráfját fajok hálózatára redukálni – legalábbis egy gondolati konstrukcióban. Ehhez fajonként minden oda tartozó populációt egy szögpontban kell egyesíteni – és erre nyilvánvalóan csak szaltációs változások és stasis esetében van mód (lásd 1.4 ábra, alsó sor). Ha a változások fokozatosak, vagyis nincsenek faji szinten értékelhető hirtelen ugrások a populációk között, akkor nem lehet azokat értelmes módon diszjunkt halmazokba, azaz fajokba sorolni, vagyis osztályozni. A gráfokkal történő ábrázolás tehát kudarcra van ítélve, s be kell látnunk: fajok esetében ezek a diszkrét matematikai eszközök nem alkalmasak az evolúciós fokozatosság, a gradualizmus kezelésére és érzékeltetésére. Más módszerre van szükségünk, amit majd az 1.3.3 részben fogunk megismerni. Ugyanakkor a faji szintű osztályozás erőteljesen rögzült a gondolkodásunkban, nem kerülhető meg a biológiában, és nincs elképzelésünk sem arról, hogy mi mással lehetne egyáltalán felváltani. Vagyis az elmélet és a gyakorlat között feszülő ellentétet valahogy fel kell oldanunk – kompromisszumot kell kötnünk (a rendszertanban nem is az egyedülit, amint a számozás sejteti – lásd a következő oldalt).

Bár az élővilág egészére nem lehetséges, kisebb csoportokra már készültek olyan gráfok, amelyekben a szögpontok fajokat képviselnek [Morrison (2011) mu-

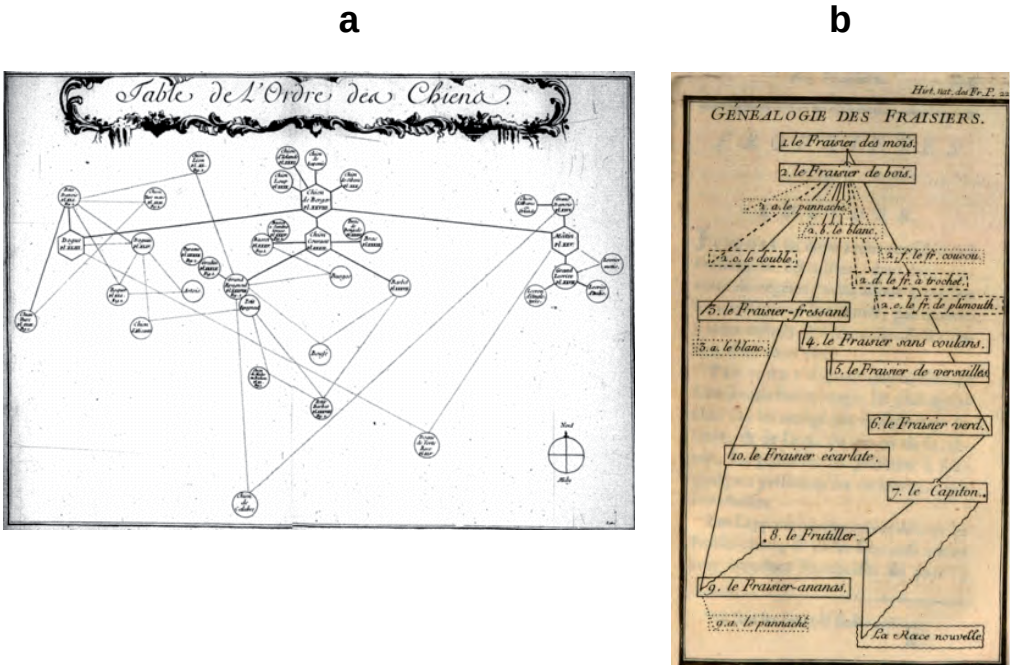
**1. engedmény:** Belátjuk, hogy a populációk általában fokozatosan változnak az időben; generációk között éles, faji szintű határ – a szaltációs esetektől eltekintve – nincs. Ez azonban nem jelent súlyos problémát a mindennapi taxonómiai gyakorlatban, mert a régi idők szervezeteiről igencsak hiányos a tudásunk, tökéletes leszármazási sorokat nem nagyon ismerünk. A fajkategória alkalmazását a múltba visszavetítve tehát – paradox módon – éppen a múltról szóló hiányos ismereteink teszik lehetővé. A jelen élővilágában megfigyelt „átmenetek", evolúciós forrongásban lévő, igen változékony fajcsoportok és más problémás esetek kezelésére pedig a taxonómiának megvannak a sajátos módszerei. A klasszikus kettős (binominális) nevek (1.4 rész) helyett, vagy azok kiegészítéseként alkalmazzák például a következőket: állandósult hibridfaj (*Cypripedium ×ventricosum = C. macranthos × C. calceolus*); igen hasonló „kisfajok" csoportja (*Draba verna* agg., *Sorbus microphylla* agg.; *aggrego* = egybegyűjt, csoportosít [latin]); pontosan nem azonosított közelrokon (*Rubus* aff. *tricolor*; *affinis* = rokon, szomszéd [latin]); bizonytalan helyzetű, körülbelüli faji hovatartozású, a leginkább hasonlóval összevetendő (*Hieracium* cf. *macranthum*; *confero* = egybevet, összehasonlít [latin]). Ha egyik sem megy, megelégedhetünk a génusz nevéhez ragasztott sp. rövidítéssel, azaz azonosít(hat)atlan, leíratlan faj az illető nemzetségben (*Quercus* sp.) – bár a bizonytalanságnak számos más oka is lehet, például a kutató lustasága vagy a kellő fajismeret hiánya.




**1.7 ábra.** A *Didymodon* sensu lato (*Pottiaceae, Bryophyta*) faji szintű evolúciós fája Zander munkája alapján („caulogram", Fig. 1. in Zander 2016). A nyilak génuszváltást jeleznek, az ősgénuszok tehát eleve nem monofiletikusak (definíció: 1.11 cédula).

### 1.5 cédula: A ma élő és a kihalt fajok száma

Szakkönyvekben és ismeretterjesztő cikkekben is gyakran felteszik a kérdést, hogy hány faj él a Földön, és vajon hány élt valaha összesen. A fentiek alapján egy adott időpontot tekintve, mondjuk, a jelen élővilágára vonatkoztatva a kérdés többé-kevésbé értelmes, és nagyjából meg is válaszolható. Tudjuk jól, hogy hány élő fajt írtak le eddig (kb. 1,9 millió), és vannak becslések az eddig fel nem fedezett recens fajok számáról is (8–10 millió). Arra is céloztunk már, hogy nem mindig egyértelmű a helyzet, mert a fajhatárok a jelenben is elmosódhatnak. Vannak bőven olyan taxonok, amelyeken belül még nem váltak el végérvényesen az egyes evolúciós vonalak. Közismert a hölgymál (*Hieracium*) vagy sok rózsaféle (*Alchemilla, Sorbus, Rosa*) és a tölgyek (*Quercus*) példája – ezek a nemzetségek a taxonómusok szabályos rémálmai, és jellemzésükben bizony sokszor szerepel a cf., aff. és agg. rövidítés. Nem merném megkérdezni, hogy ezek a taxonok hány fajt is foglalnak magukban. A fosszíliákból ismert fajok száma jóval kevesebb, mintegy 250.000 – de tudjuk, a fosszilis fajok megtalálása főleg szerencse kérdése. A múltba visszatekintve azonban fajszámról nem lehet beszélni, hiszen a ma megfigyelhető sokféleség egy időbeli folytonosság pillanatfelvétele csupán. A fajok száma a fajgráf szögpontjainak a száma lenne, és korábban már megindokoltuk, hogy miért nem határozható ez meg. Ennek nem mond ellent az sem, hogy sok fajról úgy tudjuk, évmilliókon keresztül „változatlan" formában létezett, azaz stasisban volt.




**1.8 ábra.** Az első publikált hálózatdiagramok, a változás dokumentálása faj alatti szinten. **a:** Buffon diagramja kutyafajtákra, **b:** Duchesne rajza eperfajták kapcsolatrendszeréről.

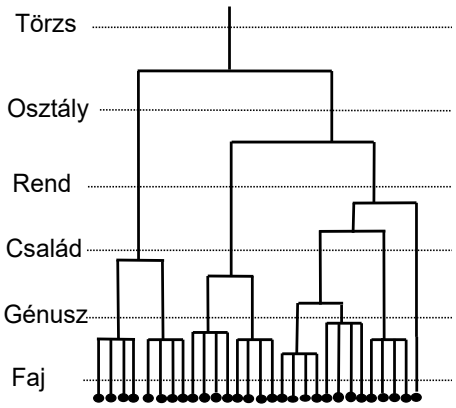
tat be ilyen hálózatokat pl. a *Senecio* (aggófű) példáján, lásd még Zander (2016) egyes *Didymodon* mohadiagramjait, amelyek fajfáknak felelnek meg, 1.7 ábra]. Történetileg érdekes, hogy ha nem is fajok, hanem kultúrváltozatok esetében már a 18. században, amikor az evolúciós gondolat még csak éppen érlelődött néhány biológus fejében, a változást érzékeltető első ábrák ilyenek voltak. Buffon hatalmas munkájában, a 36 kötetes *Histoire naturelle générale et particulière* 5. kötetében, már 1755-ben bemutatott egy leszármazási hálózatot, kutyafajták genealógiáját, melyben a juhászkutyát tekintette a többiek ősének (1.8a ábra). Antoine N. Duchesne (1747–1827) 1766-ban eperfajták rokoni kapcsolatait vázolta fel (1.8b ábra). Mai szemmel nézve mindkét rajz egyértelműen hibridizációs hálózatnak felel meg.

### *1.1.5 Faj feletti egységek*

Ha a fajok gráfját elvileg sem lehetséges megszerkeszteni a fent vázolt okok miatt, akkor felmerül a kérdés: érdemes-e egyáltalán megpróbálkozni a faj feletti kategóriákkal. Megrajzolható-e egy olyan diagram, amelyben a szögpontok, mondjuk, rendek vagy osztályok, az élek pedig – a korábbiakhoz hasonlóan – a leszármazási kapcsolatok jelzői? Vagyis két faj feletti taxont akkor kötünk össze éllel, ha az egyik taxonban létezik egy faj, ami a másik taxon valamely fajának az őse. Az ötlet vonzó, hiszen a magasabb rangú kategóriák száma nyilvánvalóan sokkal kisebb, mint a fajoké: az élővilág nagy csoportjai közötti kapcsolatok ábrája akár el is fér egy A4-es oldalon, gondolhatjuk. A biológia története számos ilyen jellegű ábráról számol be, és még a mostanában megjelent cikkekben, szakkönyvekben és hazai gimnáziumi tankönyvekben is bőven találunk rá példákat. Ennek a kérdéskörnek a vizsgálata tehát alapvető fontosságú számunkra, bár – már előre – elmondhatjuk, hogy egy ilyen gráf felrajzolása az eddigieknél is több kérdést vet fel, és a látszat ellenére még inkább kudarcra van ítélve, mint a faji szintű ábrázolások.

Kiindulásként érdemes tisztázni, melyek az általánosan használt faj feletti kategóriák, és mi is velük a probléma. Közismert módon Linné volt az első, aki következetesen alkalmazott faj feletti taxonómiai rangokat: a fajokat nemzetségekbe (génuszokba), a nemzetségeket rendekbe, a rendeket osztályokba sorolta (1.9 ábra) – külön a növényekre és az állatokra. Osztályozása úgynevezett inkluzív hierarchia, vagyis csoportok egymásba ágyazott rendszere: a közeli fajok egy génuszba, az egymáshoz közel álló génuszok ugyanabba a rendbe, a közeli rendek pedig egy osztályba kerültek. A növények esetében az osztályozás alapja önkényes volt, a porzók száma, elrendeződése és a termőlevelek száma döntötte el, hova is tartozzon egy adott faj. Ezt a mesterséges osztályozást a későbbiek során a botanikusok fokozatosan felváltották egy morfológiai alapú osztályozással. A rangokat megtartva, sőt kiegészítve a család és a törzs kategóriájával (és később még többel, pl. alcsalád, alosztály) arra

törekedtek, hogy a csoportosítás egyre természetesebb legyen. A természetesség alatt azt értették, hogy azok a fajok kerüljenek egy génuszba, amelyek egymáshoz jobban hasonlítanak alaktani sajátságaik alapján, mint a többihez; adott családba tartozó génuszok jobban hasonlítanak egymásra, mint a más családba tartozókra, és így tovább. Ennek eredményeképpen, a rangok mentén felfelé haladva a hierarchiában a különbség egyre nő, a csoportok közötti morfológiai szakadék mélyül. Mindezt egy példával is érdemes megvilágítani. A rangokat alkalmazó (linnéi) rendszerben a *Trifolium campestre* és a *T. pratense* egymástól jóval kevésbé tér el, mint az ugyanabba a családba (*Fabaceae*) tartozó *Vicia* fajoktól. A *Trifolium* és a *Vicia* nemzetségek tagjainak eltérése jóval kisebb, mint az ugyanabba a rendbe (*Fabales*), de másik családba tartozó *Polygala* fajoktól vett eltérésük. A *Fabaceae* és a *Polygalaceae* családok




**1.9 ábra.** A legfontosabb rangok dendrogramos ábrázolása.

**1.6 cédula: Linné, Lamarck és a taxonómai rangok**

Kevesen tudják, hogy Linné nem mindig tekintette a fajokat változatlannak. Hatalmas ismeretanyaga meggyőzte arról, hogy a fajok között nagyon is lehetséges a hibridizáció, melynek révén új fajok keletkezhetnek. Nem is vesződött azzal, hogy meghatározza a faj fogalmát. A növényvilágban számára a nemzetség volt az igazi alapegység, s úgy vélte, hogy a virág és a termés sajátságait figyelembe véve pontosan meghatározható az elméletileg lehetséges génuszok száma (Linné 1751). Összesen 36 tulajdonságot választott ki, és kiszámította a tulajdonságkombinációk számát, mindegyiket egy lehetséges – bár nem feltétlenül ismert – génusznak tartotta. Vélekedése szerint egy adott génusz fajai az alaptulajdonságok mindegyikében megegyeznek, csak egyéb sajátságokban (pl. a levél, szár ismérveiben) térnek el egymástól. Azon túlmenően, hogy ez a definíció sem nélkülözi az önkényes elemeket, Linné számolása több ponton is hibásnak bizonyult (részletesen lásd Podani & Szilágyi 2016).

Linné fajaival és osztályozásával már kortársának, Buffonnak is meggyűlt a baja, bár ő alulmaradt az ünnepelt svéd természettudóssal szemben folytatott vitában. Az ugyancsak francia Lamarck, az evolúcióelmélet első megfogalmazója évtizedek múltán, 1809-ben megjelent *Philosophie Zoologique* c. könyvében indokolta meg igen határozottan, mi is a gond a rangokkal. Véleménye azért is érdekes, mert Lamarcknak egyúttal igen sok faj (pl. ma élő és kihalt mohaállatok, puhatestűek) leírását köszönhetjük, vagyis „tradicionális" taxonómusnak sem volt akárki. Könyve 20–21. oldaláról idézzük nyers, tehát kissé zakatoló fordításban az alábbiakat:

*„A természettudományok mesterséges eszközei a következők:*
*(1) Osztályozó rendszerek, általánosak és speciálisak.*
*(2) Osztályok.*
*(3) Rendek.*
*(4) Családok.*
*(5) Nemzetségek.*
*(6) Az egyedi objektumok különféle csoportjainak elnevezése.*

*Ezek, a természettudományokban általánosan használt eszközök teljesen mesterségesek, melyeket a különféle, általunk megfigyelt természeti produktumok elrendezésére és felosztására kell alkalmaznunk, lehetővé téve tanulmányozásukat, összehasonlításukat, felismerésüket és említésüket. A természet nem produkál ilyeneket, és ahelyett, hogy álságosan összezavarnánk saját tevékenységünket az övével, fel kell ismernünk, hogy az osztályok, rendek, családok, nemzetségek és neveik saját találmányaink. Nem tudunk meglenni nélkülük, de óvatosan és rögzített szabályok követésével kell használnunk őket, minden önkényes változtatást elkerülve, mert egyébként még a meglévő előnyeiket is elveszítjük.*

*Kétség nem fér ahhoz, hogy a természet produktumait csoportokba kell sorolnunk, és különböző szintű felosztást kell létrehoznunk,vagyis osztályokat, rendeket, családokat és nemzetségeket… Hadd ismételjem magamat, hogy ilyeneket persze nem találunk a természetben, annak ellenére, hogy az általunk megismert természeti sorokban kétségkívül felismerhetünk egymástól izolált részeket. Megmarad a bizonyosságunk, miszerint a természet valójában nem hoz létre osztályokat, rendeket, családokat, nemzetségeket vagy állandó fajokat, csak egyedeket, amelyek egymást követik, és hasonlítanak azokra, amelyektől eredeztetnek.*"

**1.7 cédula: Összevonók és hasogatók**

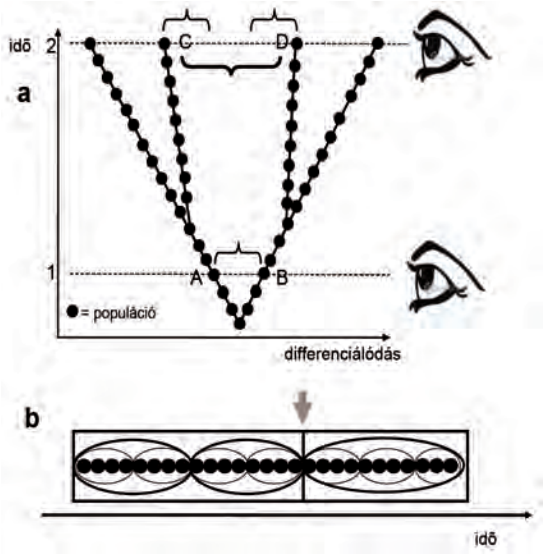
A fajfogalomnál már láttuk, hogy létezik egy cinikus definíció, miszerint a szakértő taxonómus pontosan tudja, mit is tekintsen fajnak a saját témájában, az általa jól ismert taxon vizsgálatában. Több szakértő ebben a tekintetben könnyen egyetértésre jut, ugyanakkor óriási viták forrása lehet az, hogy fajok egy csoportját egységes génuszként kezeljék-e, vagy több nemzetségbe sorolják be. Osztályozó hajlamaik alapján a taxonómus kollégák kétféle billogot süthetnek egymásra. Az összevonók („*lumpers*") nem szaporítják feleslegesen a nemzetségek és neveik számát. Véleményük szerint egyáltalán nem gond, ha viszonylag sok faj marad egy génuszban. Ezzel szöges ellentétben a hasogatók („*splitters*") korábban egységesnek tekintett génuszokat több, általuk újonnan leírt nemzetségre bontanak vagy korábbi szubgénuszokat „emelnek" nemzetség rangra. Azaz erősen eltérhet a szakma véleménye abban, hogy milyen és hány tulajdonság szükséges a génusz szintű elkülönítéshez. A nemzetség persze csak a leggyakoribb vitatéma, a hasogatók és összevonók konfliktusa bármely más taxonómiai rangon kezelt csoport esetében is kialakulhat. Meg kell jegyezzük, hogy az új taxonok nevét az azt elsőnek leíró kutató neve követi a nevezéktani szabályok szerint – és nem tagadható, hogy időnként a hasogatás indítéka éppen a kutató saját nevének effajta megörökítése a szakirodalomban. Szerencsésebb esetekben az átrendezés tudományos érvekkel is alátámasztható, pl. ha a parafiletikusság (1.11 cédula) megszüntetése a cél. Jó példa erre a korábbi *Taxodiaceae* család megítélése: a legtöbben a *Cupressaceae* családba történő beolvasztást, és nem sok kis család bevezetését javasolják.

**1.8 cédula: Határparadoxon**

A linnéi taxonok múltbéli alkalmazásának problémáját az 1.10a ábra filogenetikai-taxonómiai modellje szemlélteti egy darwini evolúciós fa segítségével: a függőleges tengely az idő, a vízszintes pedig az elkülönülés kifejezője. A 2. időpontban (mondjuk, a jelenben) vizsgálódó taxonómus szerint a C és D fajok külön génuszba (vékony kapcsos zárójelek), de egy családba (vastag kapcsos zárójel) tartoznak. Ezek ősei, A, illetve B velük együtt osztályozhatók egy-egy génuszba, mert a C, illetve a D faj még nem távolodott el nagyon tőlük (morfológiailag, a vízszintes tengely mentén). Ha az A és B fajt az 1. időpontban vizsgálná egy képzeletbeli taxonómus, akkor viszont egy génuszba sorolná őket, mert morfológiailag csak kismértékben különböznek egymástól. A leszármazottak tehát csak család szinten, az ősök viszont nemzetség szinten vonhatók egy taxonba. Időben visszamenve a múltba ugyanis elmosódnak a határok, és a faj feletti kategória láthatólag elveszíti értelmét: nem egyértelmű, hol húzzunk meg génusz- és család szintű elválasztó vonalat. Már szinte mondanunk sem kell, hogy Darwin figyelmét nem kerülte el ez a probléma sem, és az *Origin* 330. oldalán így fogalmazott: *„…a jelenben sok tulajdonság alapján jól elváló csoportok ősi tagjai sokkal kevesebb eltérést mutatnak, így azok sokkal közelebb voltak egymáshoz a múltban, mint leszármazottjaik a jelenben*."

A határparadoxon illusztrációja valós taxonokkal csak akkor lehetséges, ha elég gazdag a fosszilis leletanyag, mint például a gerinceseknél. Jól dokumentált például a krokodilok, a dinoszauruszok és a madarak múltja – sajnos ennyire részletes és szemléletes növényi példa nem ismeretes. Az 1.11 ábrán egy nagyon leegyszerűsített fadiagramot láthatunk, a végpontokon ma élő és kihalt taxonokkal (elsősorban nemzetségekkel). A ma élőket, azaz a krokodilokat és a madarakat a linnéi alapon nyugvó egyes osztályozások ma is osztály (hüllők és madarak, Varga et al. 2021) vagy rend vs osztály (krokodilok és madarak, Varga 2021) szinten választják el egymástól. Ha a múltbelieket is figyelembe vesszük, akkor bizony már jelentős problémával szembesülünk: akárhol is húzzuk meg a határvonalat, a tőle közvetlenül balra és jobbra eső taxonok között már nincs akkora differencia, ami osztály szintű elválasztást indokolna.

Mindezt másféleképpen is megvilágíthatjuk: ha elfogadjuk azt a „dogmát", hogy minden valaha élt szervezet besorolható valamely fajba, akkor az élet evolúciós fáján bőven lesznek olyan ős-utód szögpontpárok, amelyek faji szinten válnak el egymástól. Ezt már megvitattuk: például poliploidizációval a növényvilágban rövid idő alatt, szinte ugrásszerűen is létrejöhetnek új fajok. Az igazi gond voltaképpen nem is ez. Ha képzeletben egy evolúciós vonalat vizsgálunk az időben visszafelé haladva, akár százmillió évet, a Linné-féle hierarchia csak úgy illeszkedik populációk sorozatára, hogy a magasabb rangú taxonok határai egybeesnek kisebb rangú taxon-, sőt populációs határvonalakkal (1.10b ábra, amelyen nyíl mutatja a legmarkánsabb esetet). Ez tehát azzal az abszurd következménnyel jár, hogy elvileg két nemzedék között akár osztályszintű elválást kell feltételezni. Paradox helyzettel állunk tehát szemben: a linnéi kategóriák múltbéli alkalmazása nagy evolúciós ugrásokat tételez fel szülő-utód populációk között, ami teljességgel lehetetlen. Dawkinst (2009a) idézve: „*Ha a [Homo habilis] szülei Australopithecusok voltak, akkor az újszülött már más rendszertani génuszhoz tartozott? Hát nem nonszensz?*"

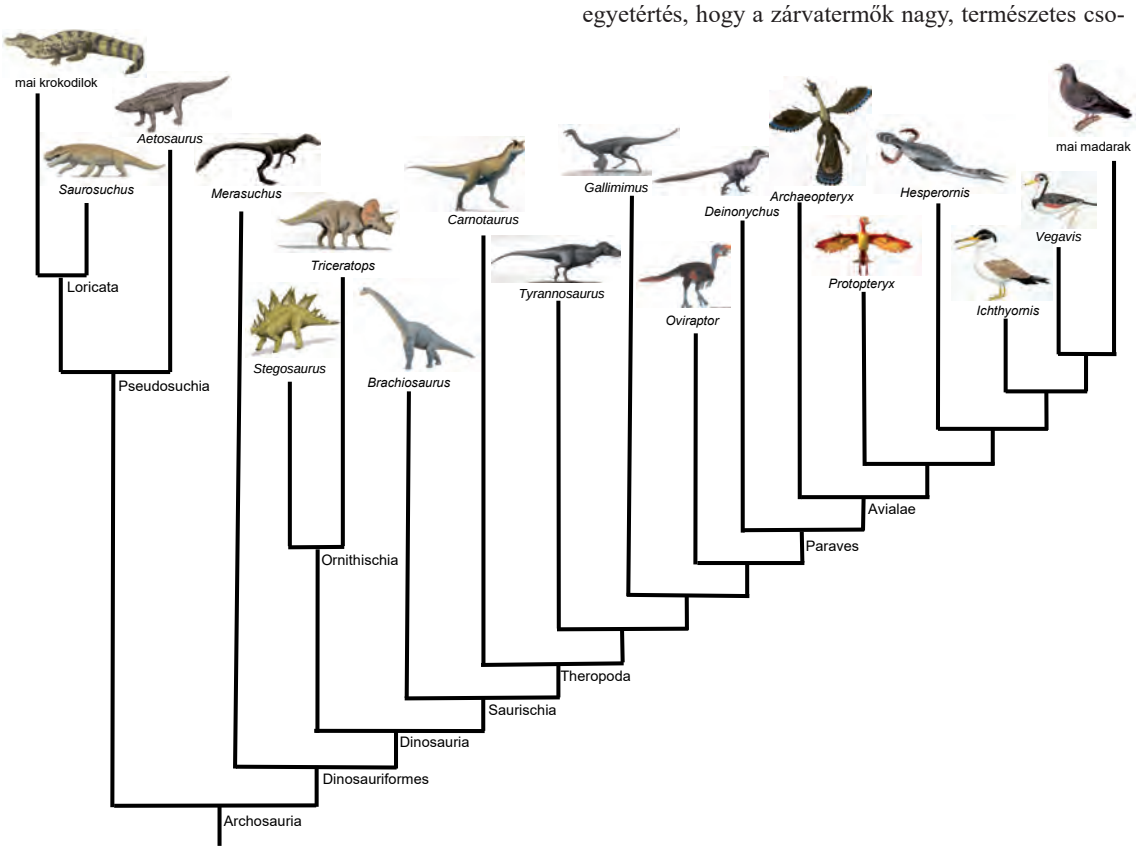



**1.10 ábra.** A határparadoxon a linnéi osztályozás múltba vetítésének problémáit mutatja. **a:** Az ősök egy génuszba, de az utódok már kettőbe tartoznak, **b:** Egy nagyon hosszú evolúciós vonalon szükségszerű, hogy szülők és gyermekeik között valahol magasabb rangú határvonal legyen.

kevésbé különböznek egymástól, mint egy másik rend, mondjuk a *Rosales* családjaitól, és így tovább.

Bár az eltérések növekedéséről mondottak jelentenek némi útmutatást a rangok dzsungelében, a szomorú valóság az, hogy a faj feletti rangú kategóriáknak nincs egyértelmű definíciójuk. Sokkal „rosszabb" a helyzet, mint a fajok esetében, úgyhogy könnyen lehet, eleve lehetetlen szabatos meghatározást adni. Annak eldöntése, hogy egy természetesnek talált csoport milyen rangon kerüljön be a rendszerbe, teljes mértékben a rendszerező megítélésére van bízva, ami korántsem új megállapítás (lásd 1.6 cédula).

A francia természettudós, Lamarck meglátása lényegileg ma is érvényes (bár a rangok kényszer szülte szükségességére azért még visszatérünk, azt is megkérdőjelezve, 1.4 rész), így továbbra is a hagyományok és szubjektív megfontolások döntenek. Miután nincs útmutatás, a szakemberek legtöbbször arról vitatkoznak, hogy egyes csoportokat család vagy alcsalád rangon kezeljenek-e, mint például a lepényfafélék esetében: ha család akkor *Caesalpiniaceae*, ha a *Fabaceae* egyik alcsaládja, akkor *Caesalpinoideae* a neve fajok ugyanazon halmazának. Sőt mi több, még abban sincs egyetértés, hogy a zárvatermők nagy, természetes cso-

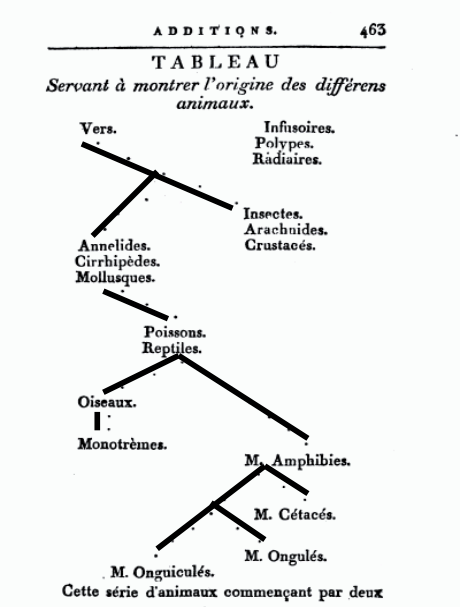



**1.11 ábra.** Az *Archosauria* klád egyszerűsített ábrázolása, a legismertebb képviselőikkel. Ma csak a krokodilok és a madarak élnek. Ezek között akár lehet is osztály szintű elhatárolás, de a múltba visszamenve a határ fokozatosan eltűnik, és az osztályokra bontás értelmét veszti.

portja osztály, altörzs vagy éppen törzsi szinten szerepeljen az osztályozásban. Márpedig nincs – és nem is lehet – olyan bíróság, ami az ilyen esetekben kimondaná a döntő szót, így több eltérő besorolás is létezhet egyidejűleg ugyanarra a csoportra. És az alternatív nevek sokasága éppen ahhoz a káoszhoz vezet, amitől Lamarck annyira óvott bennünket.

Gyakran előfordul, hogy egy nemzetségben egyetlenegy faj van, ami oly mértékben különbözik még a hozzá legközelebb állóktól is, hogy a taxonómusok külön családot, sőt rendet tartanak fenn számukra. Ezek a nemzetségek, családok és rendek az úgynevezett monotipikus taxonok, mint például a *Welwitschiaceae* és *Welwitschiales* (benne a híres-nevezetes *Welwitschia mirabilis*) és az *Amborellaceae* és *Amborellales* (az „egyke” *Amborella trichopoda*-val). Érthető ugyan, hogy a magasabb monotipikus rang erős elkülönülés jelzője, de furcsán hat, hogy egy populációt több névvel illetünk egyidejűleg: a faj kettős neve mellett a család és a rend neve is egyedek ugyanazon halmazára vonatkozik. Vagyis van némi redundancia az ilyen nevekben. Mint ahogy az is redundanciára vezet, amit a „splitter” hajlamú taxonómusok (1.7 cédula) időnként elkövetnek, amikor egy nemzetséget éppen annyi új génuszra bontanak, amennyi a benne lévő fajok száma. Az is megkérdőjelezhető, hogy az ugyanazt a rangot viselő csoportok összemérhetők-e, ha az élővilág egészét tekintjük. Erősen kétséges, hogy a növényvilág egyfajos *Amborellales* rendje és a bogarak (*Coleoptera*) 400.000-nél is több ismert fajt magában foglaló rendje tényleg „jogosan” kezeltetik-e ugyanazon a rangon.

Ahogy a rendkívül kritikus Lamarck is utalt rá, a rangok szerepe az, hogy a természetben mutatkozó „izolált részek” jellemezhetők és elnevezhetők legyenek. Az elszigeteltség, az alaktanilag természetes csoportosulások a jelen időben kétségkívül érzékelhetők, és a rangokat alkalmazó hierarchikus osztályozás – a fenti nehézségekkel (szubjektivitás, redundancia, összemérhetőség hiánya) terhelve – akár továbbra is, de *legfeljebb a ma élőkre* alkalmazható. Az osztályozásokban szereplő faj feletti taxonok múltbéli érvényessége azonban erősen kérdéses, sokkal inkább, mint a fajoké. A Linné-féle osztályozás a ma élő szervezetekről, a recens élővilágról rendelkezésünkre álló információn alapszik. Maga Linné a kövületeket szándékosan a kőzetek közé sorolta, s a kihalt formáknak nem is keresett helyet a növények és állatok csoportosításában. Későbbi rendszerezők viszont a kihalt fajokat és magasabb rangú taxonjaikat (osztályokat, törzseket is) fokozatosan a ma élők alapján, azok ismeretében felállított osztályozásba illesztették. Úgy tűnik, most is ez az általános felfogás, hiszen a mindennapi beszédben sokan és sokszor emlegetnek kihalt nyitvatermőket, korai kétszikűeket és fosszilis páfrányokat. A nemzetségek, a családok, a rendek és a többi csoport között

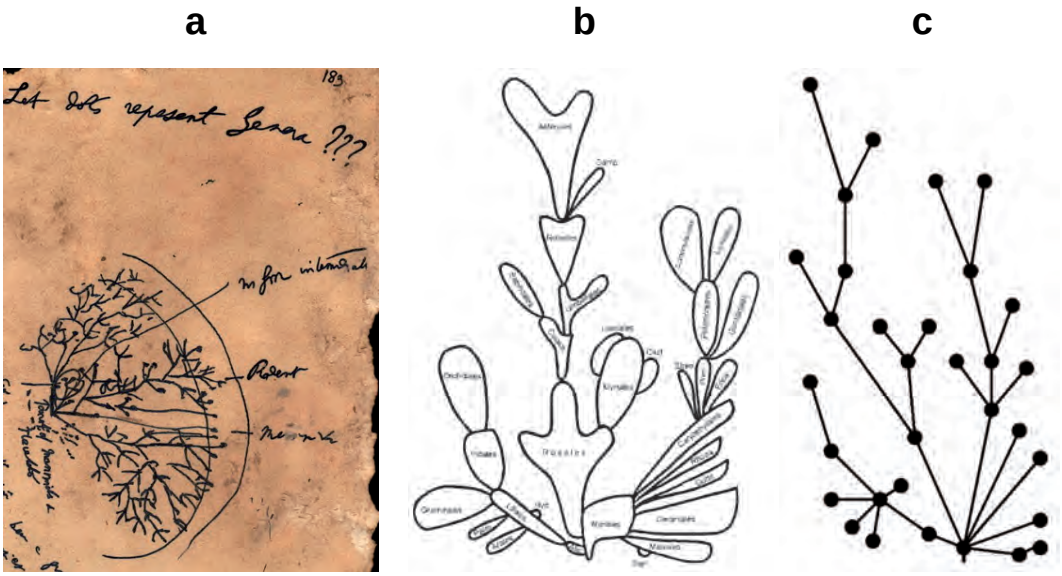



**1.12 ábra.** Az első filogenetikai fa Lamarck (1809) könyvéből. Az eredetileg szaggatott vonallal jelölt kapcsolatokat vastag vonalak emelik ki.

ma érzékelhető különbségek azonban evolúció eredményei.[1] Ha képzeletben kellő mélységig visszafelé megyünk az élővilág történetében, akkor a ma jól elkülönülő génuszok v. magasabb rangú csoportok kihalt képviselői között már csökken a különbség, hiszen közelebb kerülünk ahhoz a ponthoz, ahol szétváltak egymástól.

Összefoglalva a fentieket, a magasabb rendszertani rangok alkalmazása a jelen élővilágára eleve nehézkes, nem is beszélve a múlt szervezeteiről. Darwin természetesen maga is szembesült ezzel a problémával, és – mint a fajok esetében – a rendkívül hiányos fosszilis adatokkal magyarázta, hogy a linnéi osztályozás miért működhet egyáltalán. Ha pedig a magasabb rangok nem alkalmasnak osztályozásra, akkor gráfok szögpontjaiként sem jöhetnek számításba: magasabb rangú csoportok (fa)gráfja eleve értelmetlen. Ez nem von le semmit Lamarck érdemeiből, aki (1809-ben) állatok nagyobb csoportjai közötti leszármazási kapcsolatokat mutatta meg ilyen formában – hiszen ennek az a jelentősége, hogy az első makroevolúciós (filogenetikai) értelmezésű rajz a biológia történetében (1.12 ábra). Darwin is kacérkodott faj feletti szintű gráfokkal, például az emlősök filogenetikai kapcsolatrendszerén

1 Ha jól belegondolunk, ez magától értetődő. Például a zárvatermők és nyitvatermők között ma fennálló morfológiai szakadék igen sokáig tartó folyamatok eredménye (egyes becslések szerint a zárvatermőket jellemző tulajdonságkombináció kialakulása akár 100 millió évig is eltarthatott). Időben visszafelé haladva, egy ideálisan teljes kövületsor ismeretében nem lenne ilyen éles a határ.




**1.13 ábra. a:** Az emlősök filogenetikai kapcsolatrendszere Darwin vázlatkönyvéből, 1857–58-ból (Cambridge University Library MS.DAR.205.5.183r), **b–c:** Bessey (1915) kaktuszdiagramja és annak gráfos változata a zárvatermő rendek filogenetikai rokonságának összesítéseként.

gondolkozva, feltéve a költői kérdést: „*a pontok vajon génuszok legyenek?*” (1.13a ábra). Ezek az 1857–58 körül készült vázlatok azonban nem jelentek meg nyomtatásban Darwin életében, csak nemrégiben (vö. Archibald 2014). A legismertebb botanikai példa talán Bessey kaktuszdiagramja, amely könnyen átalakítható fagráffá, szemléltetve a zárvatermő rendek egymásból történő származtatását (1.13b–c ábra). Bessey nyomán a növényrendszerezők száz éven át próbálkoztak rendek vagy családok filogenetikai kapcsolatrendszerének hasonló alapelveken történő bemutatásával (pl. Hallier, Takhtadjan, Cronquist, Soó).

Felmerül a kérdés, ha a rangok alkalmazása kevéssé vagy egyáltalán nem logikus, akkor mit tehetünk? Kössünk az elsőhöz hasonló újabb kompromisszumot, és használjuk a rangokat továbbra is? Hiszen a zárvatermők „törzse” (*Angiospermae*), a pillangósok „családja” (*Fabaceae*) vagy, mondjuk, a lóhere „nemzetség” (*Trifolium*) mindannyiunk számára fontos és jól használható *természetesnek tűnő* taxon – nélkülük nem tudnánk rendet teremteni, osztályozni, s magát a növényi evolúciót sem tudnánk értelmezni. Ennek dacára mégsem kell belemennünk ebbe a kompromisszumba, mert a múltbeli és a ma élő szervezetek együttes és hierarchikus osztályozása más formában és – ami még fontosabb – jóval kevesebb szubjektivitással is megvalósítható! Most egyelőre csak annyit jegyzünk meg, hogy nem a zárvatermők, a pillangósok és a lóherék *csoportjairól* kell megfeledkeznünk, csupán arról kell lemondanunk, hogy összekapcsoljuk őket bármely ranggal: ezek ne legyenek törzsek, családok és (tulajdonképpen) génuszok sem. A rangokat nyugodtan mellőzhetjük, hiszen például a pillangósok (*Fabaceae*) csoportjáról szólva tudjuk, miről beszélünk a „család” kiegészítés nélkül is. Pesze ha nem családok vagy éppen rendek, akkor mégis mifélék ezek a „csoportok”, és hogyan hivatkozunk rájuk? Erre kérdésre majd az 1.2 rész keresi – és adja – meg a választ.

## *Summa summárum*

Az 1.1 rész fő megállapításai a biológiai sokféleség alapegységeiről, kapcsolataik bemutatásáról és a rendszertani rangokról a következők:

- A biodiverzitás térben és időben elvileg a sejtek, egyedek, populációk, fajok és faj feletti kategóriák mint alapegységek szintjén vizsgálható és jellemezhető;
- a köztük lévő kapcsolatok közül elsődleges a leszármazási reláció – ez a veleje a földi élet történetének és az osztályozásban is alapvető fontosságú;
- mind az öt esetben felmerül a lehetősége egy-egy gráfnak, melyben a szögpontok maguk az alapegységek, az élek pedig szülő-utód v. ős-leszármazott relációt fejeznek ki;
- a sejtek – egyedek – populációk – fajok – faj feletti kategóriák képzeletbeli gráfjainak sorában a másodiktól kezdődően mindegyiket az előző gráf szögpontjainak alkalmas egyesítésével kapjuk;
- az alapegységek elkülöníthetősége (azaz diszkrét jellegük) azonban, ha a múltba is visszatekintünk,

a sejtek – egyedek – populációk – fajok – faj feletti kategóriák irányban erősen csökken;

- ezzel párhuzamosan egyre nagyobb a szerepe a kutató megítélésének abban, hogy mit tekint egy kategóriának, s hogyan határozza meg annak tartalmát;
- következésképpen a gráf szögpontjait egyre nehezebb definiálni, a diszkrét matematika eszköztára ezért nem teszi lehetővé az élet történetének megrajzolását éppen azon a szinten (fajok, magasabb kategóriák), ahol leginkább szeretnénk;
- többször is említettük, hogy ezek a gráfok elméleti modellek, hiszen a múltról igen hiányosak az ismereteink;
- a fajok esetében azonban elsősorban gyakorlati okokból engedményt kell tennünk, azaz megtartjuk a faj kategóriáját;
- a rangok alkalmazása a jelen és a múlt szervezeteinek együttes osztályozásában ellentmondásokra vezet, amint a határparadoxon is jelzi;
- a linnéi rangokat tehát el kell engednünk, mert legfeljebb a mai élővilág esetében van értelmük – bár a rangok csoportokhoz rendelése az ember döntésétől így is erősen függ.

## 1.2 A rendszertan új faj feletti kategóriái: a kládok

### *1.2.1 Mely csoportok természetesek?*

Maga Linné sem állította mindig, hogy mesterséges növényrendszere az egyedüli lehetséges megoldás. A *Philosophia Botanica* c. művében (1751) több alternatívát is megemlített, kiemelve közülük a természetes módon („*methodi naturalis*”) előállítható klasszifikációt. Sőt mi több, ennek elkészítését tartotta a botanika elsődleges feladatának és végső céljának.[2] Az általa felsorolt, példákkal bőven alátámasztott, 67 rang nélküli (!) csoport („fragmentum”, azaz töredék) között szerepelnek például a pálmák (*Palmae*), a fenyők (*Coniferae*), a liliomfélék (*Liliaceae*) a pázsitfüvek (*Gramina*), valamint az ernyősök (*Umbellatae*) és a pillangósok (*Papilionaceae*) is. Ezek nagyjából változatlan formában ma is megtalálhatók a rendszertani könyvekben. A többség azonban nem állta ki az idők próbáját. Például a *Succulentae* (pozsgások) között a kaktuszféléken kívül sok olyan nemzetség is megjelent, amelyeket későbbi rendszerezők különböző családokba soroltak (*Sedum* – varjúhájfélék, *Mesembryanthemum* – kristályvirágfélék, *Portulaca* – porcsinfélék, és így tovább). Ezek a porzók és a termőlevelek száma alapján Linné korábbi rendszerében sem szerepeltek együtt, s egy feltűnő alaktani hasonlóság, a pozsgás szár vagy levél miatt kerültek mindannyian egy természetesebbnek vélt csoportba. A *Succulentae* szétesését és új családok megjelenését – paradox módon – azzal magyarázhatjuk, hogy nem a feltűnő pozsgás jelleg, hanem éppen a porzótáj és termőtáj kevéssé szembeötlő sajátosságai azok, amelyek jobban tükröznek egy másfajta természetességet, a leszármazásbeli rokonságot. Vagyis a *Succulentae* éppúgy „mesterséges” csoport volt, mint a négyporzósak, csak éppen a csoportosítás kritériuma változott.

Az evolúciós elmélet megjelenését követően vált egyre inkább egyértelművé a botanikusok számára, hogy nem a szervezetek általános – és sokszor felületes – hasonlósága a döntő, hanem elsősorban a virág és a termés sajátságait kell figyelembe venni, mert ezek nem változnak olyan gyorsan („konzervatívak”), és nem konvergálnak olyan könnyedén, mint azok a vegetatív jellegek (pl. a szukkulens szár és levél), amelyek a környezethez való alkalmazkodást tükrözik. Más szóval, a tulajdonságok közül a filogenetikai rokonság legjobb indikátorait kell megkeresnünk.

### *1.2.2 A rokonság értelmezése – morfológiai alapon*

Darwin álmának (lásd még 1.9 cédula) megvalósítása felé, a rokoni kapcsolatok feltárásában az első döntő lépés az a felismerés volt, hogy a tulajdonságok egyes állapotai evolúciós értelemben nem egyenértékűek, eltérő filogenetikai információt hordoznak. Ennek legjobb összefoglalása Bessey (1915) zárvatermő tanulmánya, amelyben az amerikai botanikus 28 „diktátumot” (ma inkább posztulátumnak mondanánk) javasol az osztályozás filogenetikai értelmezéséhez (1.10 cédula).

Mindezeket figyelembe véve Bessey megállapította, hogy az egyes zárvatermő rendekben hány tulajdonság esetében mutatható ki a leszármaztatott állapot. Ezt követően filogenetikai sorokat állított fel, ezek elejére a kevés, végére pedig a sok leszármaztatott állapottal bíró csoportok kerültek. A végeredmény a híres-nevezetes kaktuszdiagram, ami könnyen átalakítható faj feletti egységek filogenetikai fájává (és már volt róla szó az 1.1.5 részben, 1.13b–c ábra). Mai szemmel nézve Bessey megközelítésének alapvető hiányossága az, hogy az osztályozást eleve adottnak tekintette, és az evolúciós elveket utóbb, a klasszifikáció *a posteriori* értelmezésében vette csak tekintetbe. Érdemeiből ez azonban nem von le semmit, javaslata mérföldkő volt a filogenetikai osztályozás történetében. Hatása évtizedeken át érvényesült a „filogenetikus” növényrendszerezők munkáiban.

2 „*Primum & ultimum hoc in Botanicis desideratum est.*” (Linnaeus 1751; 77. §). Ezt közvetlenül követi egyébként egy jóval híresebb megjegyzés, az eredetileg G. W. Leibniztől (1646–1716) származó „*Natura non facit saltus.*” (= A természet nem csinál ugrásokat), amivel Linné az általa felsorolt csoportok közötti nem túl éles határokra utalhatott, s nyilván nem úgy értette, ahogy később Darwin.

**1.9 cédula: Darwin és a természetes osztályozás**

Ezen a ponton újra a biológia egyik legnagyobb klasszikusát érdemes idéznünk. Darwin a *Descent of Man* c. könyvében (és nem az *Origin*-ben!) fogalmazta meg egyértelműen 1871-ben, mit ért természetes osztályozáson. Szerinte:

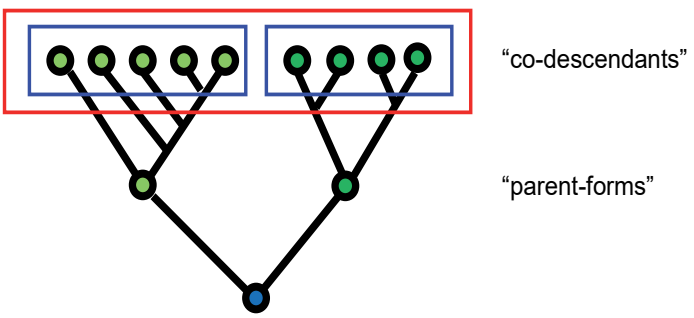
*„[A természetes osztályozásnak], amennyire csak lehetséges, a leszármazáson kell alapulnia, vagyis egy adott forma leszármazottjait egy csoportba kell sorolnunk, elválasztva más formák leszármazottjaitól; ha azonban a szülő formák egymás rokonai, akkor utódaik is rokonok, és a két csoport együttesen alakít egy nagyobb csoportot.*"[1]

Ehhez a megállapításhoz sajnos nem mellékelt rajzot, holott a későbbiek során ez sok vitát és veszekedést tett volna feleslegessé (az 1.14 ábrával megpróbálom bemutatni, hogy Darwin tulajdonképpen testvércsoportokban gondolkodott). A szövegből mindenesetre nyilvánvaló, hogy azokat a csoportokat tekintette természetesnek, amelyek minden tagja közös gyökerű, vagyis ugyanattól az őstől származik. Ezek tehát „az evolúció termékei", és összetételük független a kutató vélekedésétől. Darwin ezzel kiigazította Lamarckot: a természet igenis létrehoz csoportokat, de persze az már emberi meglátás kérdése, hogy milyen rangon kezeljük ezeket az osztályozásban. Véleménye szerint az élőlények külső tulajdonságai nem elegendőek önmagukban ahhoz, hogy az osztályozás alapjául szolgáljanak. Ezek legfeljebb csak segítik a biológust abban, hogy megtalálja az igazán természetes kategóriákat. Megjegyezte, hogy az ő korában még nem voltak megfelelő módszerek a leszármazásbeli rokonság egyértelmű felismerésére, de reményét fejezte ki, hogy ez előbb-utóbb lehetségessé válik, és akkor az osztályozás a leszármazás tükrözője lesz.

1 „[The natural system,] it is now generally admitted, must be, as far as possible, genealogical in arrangement,– that is, the co-descendants of the same form must be kept together in one group, apart from the co-descendants of any other form; but if the parent-forms are related, so will be their descendants, and the two groups together will form a larger group…"

**1.10 cédula: Bessey diktátumai**

Ezek közül hét általános alapelv, 21 diktátum pedig egy-egy tulajdonság két lehetséges állapotát állítja szembe egymással: az egyik (az első) időben megelőzte a másik megjelenését – vagyis ősi, míg a második egy leszármaztatott jelleg. Hét tulajdonság a növények vegetatív szerveire vonatkozik: 1. kollaterális vs szórt edénynyalábok a szárban, 2. fás vs lágy szár, 3. el nem ágazó vs elágazó szár, 4. átellenes vs szórt levélállás, 5. egyszerű vs összetett levél, 6. örökzöld vs lombhullató, 7. hálózatos vs párhuzamos levélerezet. A virág és termés filogenetikailag kiemelt tulajdonságai pedig: 1. sok vs kevés viráglevél, amely a sporofillumok fokozatos sterilizációjával jár, 2. szirom- (lepel-) levelek megléte vs hiánya, 3. szabad vs forrt párta és csésze, 4. sugaras vs kétoldali virágszimmetria, 5. alsó állású vs felső állású magház, 6. apokarp vs szünkarp termés, 7. sok vs kevés termőlevél, 8. endospermium megléte vs hiánya, 9. kicsi vs nagy embrió, 10. sok vs kevés porzó, 11. szabad vs összenőtt porzók, 12. szabad virágpor vs összetapadt pollencsomag, 13. kétivarú vs egyivarú virág, 14. egyivarú virág esetén egylakiság vs kétlakiság. Ezek a szembeállítások Bessey idejében felismert, általában paleobotanikai tapasztalati tényeken vagy logikai megfontolásokon alapulnak. Nem feltétlenül igaz vagy egyértelmű minden diktátum, de most nem is ez a lényeg.



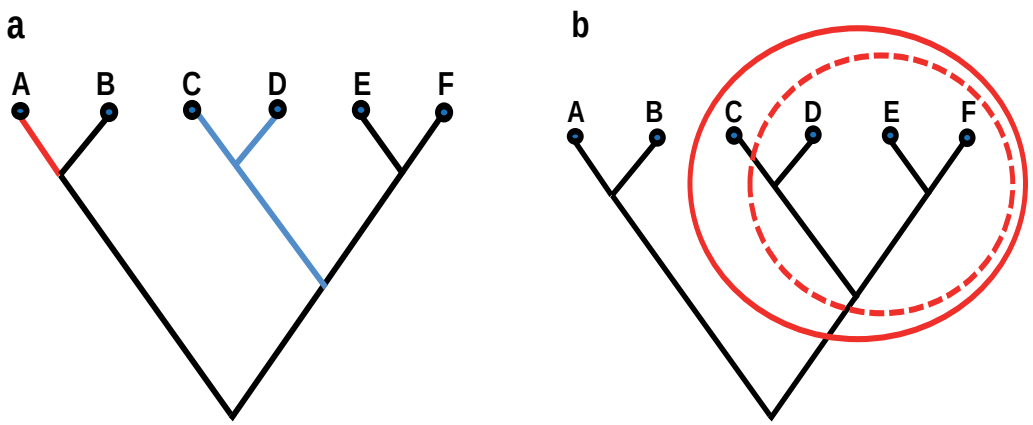

**1.14 ábra.** Darwin természetes csoportokról megfogalmazott véleményének grafikus rekonstrukciója mutatja, hogy tulajdonképpen testvércsoporti kapcsolatokban gondolkodott. Az egymásba ágyazott csoportok a hennigi értelemben vett monofiletikusság (1.11 cédula) darwini előképei.

**1.11 cédula: A kladisztika fogalomrendszere – röviden**

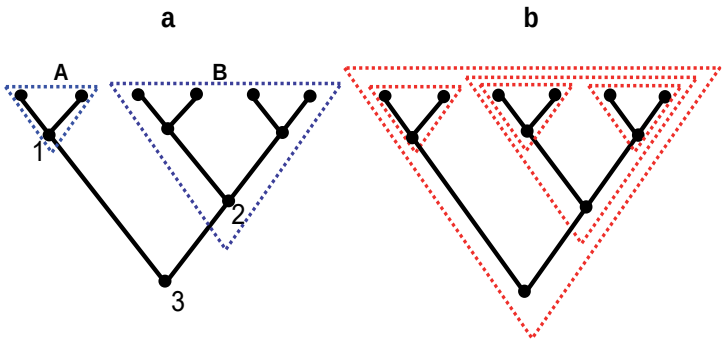
Hennig eredeti német nyelvű könyve (1950) és annak angol fordítása (1966) is számos új fogalmat vezet be, ezek közül a legfontosabbakat ismertetem, és az 1.15 ábra segítségével illusztrálom is. A vizsgálandó fajok adott halmazát tekintve egy tulajdonság ősi állapota a *pleziomorf*, a leszármaztatott pedig az *apomorf* bélyeg. Filogenetikai jelentősége annak van, ha két faj leszármaztatott bélyegben egyezik meg (C és D fajok, 1.15a ábra), ez ugyanis közeli rokonságot valószínűsít – a jelenség neve *szünapomorfia*. Az ősi bélyegben való megegyezésnek (B, E és F), a *szünpleziomorfiá*nak nyilván nincs szerepe a halmazon belüli rokonsági viszonyok tisztázásában. Bár az evolúció értelmezésében és a taxonok leírásában fontosak lehetnek, a rokonság megállapításában azoknak az apomorf bélyegeknek sincs szerepük, amelyek csak egy fajnál (A) jelennek meg (*autapomorfia*). A rokonsági kapcsolatrendszer – lehetőleg – dichotomikus, azaz villásan elágazó és gyökeres fagráf formájában ábrázolandó. Hennig ezt még sokszor „családfának" nevezte, míg a *kladogram* (kladosz = ág [görög]) kifejezés Camin & Sokal (1965) és Mayr (1965) egymástól függetlenül tett javaslatával lett széles körben elfogadottá. A kladogram végső szögpontjai a fajok, a belső szögpontok a testvércsoporti kapcsolat kifejezői: bármely belső szögponthoz (tisztán villás esetben) két részfa illeszkedik, a két testvércsoportnak megfelelően (például {AB} és {CDEF} testvérek). A kladisztikus irányzat célja a fa topológiájának (az elágazásrendszernek) megrajzolása és a fajok végső szögpontokhoz rendelése oly módon, hogy minden testvér pár a lehető legtöbb apomorf bélyegben egyezzen meg.

A kladogram minden egyes belső szögpontját a hozzá tartozó fajok hipotetikus közös ősének is felfoghatjuk (bár ekkor a fa elveszíti „kladogram jellegét", és fajok fájává alakul, l. következő oldal). Hennig javaslata szerint csak azokat a fajcsoportokat tekinthetjük taxonnak, amelyek a közös őst és annak összes leszármazottját, és csak azokat tartalmazzák (Darwin, mint láttuk, ennél kevésbé szigorúan fogalmazott). Ezek a monofiletikus csoportok, amelyeket Huxley (1957) nyomán kládoknak nevezünk (1.15b ábra). A kládok egymásba ágyazott rendszert alkotnak, a belső szögpontok hierarchikus elrendezésének megfelelően. A kladisztika azokat a – más rendszerezési elvek alapján leírt – taxonokat, amelyekben nincs benne a közös ős minden leszármazottja parafiletikus jelzővel illeti, és nem veszi figyelembe az osztályozásban. Például: az egyszikűek és a madarak monofiletikus, a kétszikűek és a hüllők parafiletikus csoportok – vagyis a kladisztika egyes klasszikus taxonokat elfogad, másokat nem tekint rendszertani egységnek, legfeljebb „fejlettségi" szintnek („grade"). Az elutasítás indoka egyébként: az egyszikűek őse kétszikű volt, a madarak pedig egyértelműen hüllőtől származnak.

Hennig idejében még nem állt rendelkezésre számítógép, a kladogramot próbálgatással szerkesztette meg, ami 20-nál több fajra már nem nagyon sikerült. Egy későbbi felismerés szerint a szünapomorfiák számának maximalizálása tulajdonképpen azt jelenti, hogy a kladogram ágai mentén végbemenő változások összegét, vagyis a fa hosszát kell minimalizálni (parszimónia elv) – s így lehetővé vált a számítógépes megvalósítás is. A technikai részletekre itt nem jut hely, annyit viszont megjegyzek, hogy a morfológia alapú kladisztika módszereit ma már csak fosszilis fajokat (is) tartalmazó csoportok elemzéséhez használják. A ma élő fajokra korlátozódó értékelések elsősorban molekuláris alapon történnek – s ez egy másik történet (1.2.3 rész).




**1.15 ábra.** A kladisztika alapfogalmainak illusztrációja. **a:** Az autapomorfia (piros) és szünapomorfia (kék) a kladogram élein bejelölve. **b:** Monofiletikus csoport (vastag körvonal), parafiletikus csoport (szaggatott körvonal) Hennig értelmezésében. A belső szögpontok elmaradnak a „valódi" kladogramokon.




**1.16 ábra. a:** A linnéi rangok (pl. család) nem illeszkednek maradéktalanul a kládokra a fajok fáján, ha a közös ősöket is figyelembe vesszük (magyarázat a szövegben). **b:** A lehetséges kládok bármelyike taxonnak tekinthető (szaggatott vonallal). A linnéi rendszerben a család szintű klasszifikáció egy partíció (minden faj beletartozik valamelyik családba), míg a kládok nem adnak ilyen felosztást.

Az „osztályozás először–filogenetika utólag” sorrend megfordításában a már említett német rovarász, Hennig (1950, angolul 1966) tette meg a döntő lépést. A kladisztikai irányzat úttörője[3] szerint először az osztályozandó fajok rokonsági viszonyait kell tisztázni az ős-leszármaztatott állapotpárok alapján. Az eredményül kapott fagráf figyelembevételével pedig ezután készítjük el az osztályozást.

A kladisztikus módszert Hennig eredetileg a linnéi, rangokat alkalmazó osztályozás felülvizsgálatára javasolta és alkalmazta, ugyanakkor a darwini szempontokat vette alapul. Feltűnő, hogy a vizsgált fajok mindig a kladogram végső szögpontjai, ugyanakkor a monofiletikusság meghatározásában Hennig (és minden követője) a belső szögpontokra, a (hipotetikus) közös ősökre hivatkozott. Végső szögpont is lehet tényleges ős, hiszen nem lehet eldönteni egyik ma élő fajról sem, hogy számításba vehető-e más faj(ok) elődjeként (lefűződéses speciációt feltételezve). Dönteni pláne nem tudunk, ha kihaltak és ma élők egyaránt szerepelnek az értékelésben. Ha azonban a kládokhoz rangokat akarunk rendelni, ahogy Hennig is eljárt, akkor az ősök bevonása a monofiletikusság definíciójába szükségszerű és feloldhatatlan ellentmondásra vezet (1.16a ábra). Tételezzük fel, hogy az 1. belső szögponthoz tartozó faj és annak összes leszármazottja képviseli az A családot, a 2. belső szögponthoz tartozó faj és utódai pedig a B családot. Ez a két család egymás testvércsoportja, s eddig rendben is volnánk. De melyik családba soroljuk ezután az 1. és 2. közös ősét, a 3-mal jelölt fajt? Ha az előbbiek bármelyikébe, akkor az parafiletikussá válik, ha pedig egy harmadik, C családba tesszük, akkor a C nem lesz monofiletikus. Márpedig az általános taxonómiai felfogás és a nómenklatúrai szabályzat szerint a 3. fajnak is tartoznia kell valamilyen családba. Persze megtehetjük, hogy az egészet egy nagy D családnak tekintjük, de ezzel csak elodázzuk a problémát. A kládok tehát nem illeszthetők be a linnéi rangok hierarchiájába úgy, hogy MINDEN taxonómiai csoport monofiletikus legyen. A határparadoxon mellett ez a másik fő probléma a linnéi taxonok múltbéli alkalmazásával.

A megoldást az jelenti, hogy az osztályozást rangok nélkül, csak a kládokra alapozzuk (1.16b ábra). Bár a klád általánosan elfogadottnak tekinthető definíciója[4] megengedi, hogy az eddig emlegetett faj kategórián kívül a közös ős egy egyed vagy egy populáció legyen, a leszármazottak miként tjére nincs kikötés. Tegyük hozzá tehát a PhyloCode nem eléggé precíz meghatározásához azt, hogy a rendszertanosokat a leszármazottak olyan halmaza érdekli elsősorban, amelyben egynél TÖBB faj van – hiszen a faj feletti rangokat kellene kládokkal felváltani. Egy faj összes egyede homogénnek tekinthető a kladisztikailag jelentős alaktani tulajdonságok szempontjából – fajon belül tehát nincs értelme morfológiai alapon monofiletikusságról beszélni. Maga a faj amúgy sem lehet monofiletikus taxon, hiszen az evolúció lényege, hogy bármelyik faj őse lehet egy másiknak: minden speciációs folyamat „parafiletikussá” teszi a szülő faj(oka)t. Az pedig, hogy a definíció szerint akár egy apa és négy gyermeke is klád lehet, még kevésbé érint bennünket. Populáció és egyed szinten inkább akkor lehet szó a közös eredet vizsgálatáról, amikor egyedek rokonsági viszonyait a molekuláris kladisztika eszközeivel tárjuk fel, például laboratóriumban tartott példányok esetében.

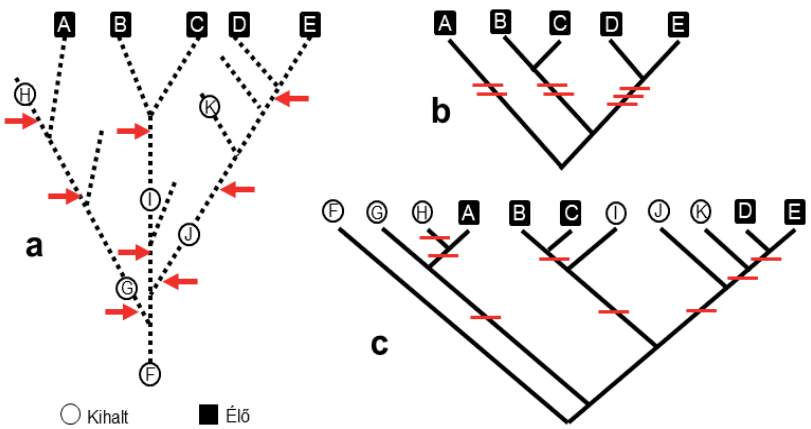
Tapasztalatom szerint a tisztán kladisztikai alapú osztályozás nehezen töri át a biológiai tudásunkban mélyen rögzült linnéi gondolkodás falát. Ennek a tradíciókhoz való ragaszkodáson – és a kényelmi szempontokon – túlmenően más okai is vannak. Az egyik legfontosabb az, hogy a morfológiai kladogram NEM az ős-leszármazott viszonyok, hanem szünapomorfiákkal alátámasztott testvércsoporti kapcsolatrendszer ábrázolása. Márpedig sokan és sokszor mondják, hogy

3 Igazság szerint ezt az úttörést egy német botanikus is megkönnyítette: Walter M. Zimmermann (1892–1980) filogenetikai elveket részletező munkái (elsősorban 1931-es cikke) Hennigre is hatottak.

4 A klád központi fontosságú fogalmát az *International Code of Phylogenetic Nomenclature* (PhyloCode, Cantino & de Queiroz 2020) a következőképpen definiálja (idézett mű, 2.1 cikkely): *Egy kládba az ős (egy szervezet, populáció vagy faj) és annak összes leszármazottja tartozik* [„*...a clade is an ancestor (an organism, population, or species) and all of its descendants*”].

a kladogram a leszármazási mintázat rekonstrukciója, ami számos félreértés forrása lehet, mint pl. a belső szögpontokkal kapcsolatos értelmezési problémák: Vajon ezek csak a testvércsoporti reláció indikátorai? Ha csak azok, akkor mi a helyzet a monofiletikusság meghatározásával? Ha ősök, akkor hipotetikusak, vagy nem? Ha nem, akkor lehetnek ma is élők, vagy mind kihalt? Ezek legjobban akkor érthetők meg, ha a kladogramot összehasonlítjuk azzal a darwini evolúciós fával, ami a kladogramban szereplő fajok konkrét leszármazási viszonyait az idődimenzióba helyezve mutatja meg. Induljunk ki az 1.17a ábra hipotetikus leszármazási mintázatából, amelyben szaggatott vonalak utalnak generációk százainak sorozatára (ahogy az *Origin* ábráján). Az A, …, E fajok ma is élnek, míg az F, …, K fajokat csak (épségben megmaradt, jól tanulmányozható) fosszíliákból ismerjük. Tételezzük fel, hogy nyolc tulajdonságban mutatható ki egyértelmű pleziomorf-apomorf állapotpár, és ennek megfelelően az új bélyegek megjelenésének helyét kis nyilak mutatják a fán. Egyéb tulajdonságokban is vannak különbségek, de elsősorban méretbeliek, s ezért kevésbé jelentősek. Ha a kladisztikai vizsgálatot a recens fajokra korlátozzuk, akkor az 1.17b ábra kladogramját kapjuk. Emellett szól, hogy B és C kettő, D és E pedig három szünapomorfiát mutat, az A pedig kettő autapomorfiával jellemezhető (lásd az élekre rajzolt vonalakat). Ebből következően B a C-nek, D az E-nek a testvére, és ezek négyen a tőlük távolabb álló A testvércsoportja – ami az evolúciós fán is felismerhető. Vagyis a HELYES kladogram topológiája – zárójelesen: {A{{BC}{DE}}} – megfelel az evolúciós fa azon részfájának, melynek minden végső szögpontja ma élő fajt képvisel. Ebből a szempontból a kladogram tényleg filogenetikai rekonstrukciónak tekinthető. Más a helyzet, ha a fosszilis fajokat is bevonjuk a kladisztikai elemzésbe (1.17c ábra)! Ekkor F az egyetlen, amelynek nincs apomorf bélyege, így ő a kladogram legszélére kerül, a többiek egyedüli testvéreként jelentkezik – holott az ősük! Bár G őse az A–H párnak, őt is testvércsoportként fogjuk ábrázolni csakúgy, mint az I-t a {BC}, valamint a J-t a {K{DE}} esetében. Ez utóbbi hármas viszont korrekt módon jelenik meg a kladogramon, hiszen a K faj oldalági helyzetben van a másik kettőhöz képest. Szó sincs tehát arról, hogy a kladogram minden részlete megfelelne a leszármazási útvonalaknak és így filogenetikai rekonstrukció lenne – mert az ősök testvérként jelennek meg rajta. A kihaltakat és ma élőket együtt elemző kladogramok éppen „csak" arra alkalmasak, amire a taxonómus szeretné: osztályozásra!

Mielőtt ezt részleteznénk, vizsgáljuk meg, miképpen osztályozná ezt a hipotetikus 11 fajt nemzetségekbe és – mondjuk – családokba egy tradicionális elveket valló taxonómus (feljebb most ne menjünk a rangok hierarchiájában, céljainknak ez a kettő is megfelel). A nemzetségeket úgy alakítaná ki, hogy legalább egy fontos bélyeg válassza el mindegyiket a többitől, a családokat pedig úgy, hogy bennük legfeljebb két eltérés legyen a génuszok között, a családok között pedig legalább kettő. Kezdve a ma élőkkel, az A, a BC és a DE alkotna tehát egy-egy nemzetséget, mindegyiket külön családba sorolva (1–3), a közöttük lévő különbségek miatt. A fosszíliák közül a H-t és a G-t sorolná újabb génuszokba, az A mellé (1. család). Az I is másik génuszba kerülne a BC mellé a 2. családba, a K és a J is külön génuszokban a DE mellé a 3. családba. Az F-nek is külön génuszt alakítana ki, és a 2. családba tenné, mert a benne levőktől maximum két fontos sajátságban különbözik. Ezt az osztályozást rávetítve az evolúciós fára azt vesszük észre, hogy




**1.17 ábra. a:** Egy darwini evolúciós fa ma élő és kihalt fajokkal, **b:** A ma élő fajok kladogramja – amennyiben helyes – rekonstruálja a leszármazási topológiát, **c:** A ma élő és kihalt fajok együttes kladisztikai értékelése eleve nem lehet jó rekonstrukció, ha ősök is szerepelnek benne (azt, hogy melyik az ős, természetesen nem tudjuk eldönteni a kladogram alapján). A nyilak apomorf karakterek megjelenését mutatják, ezeket a kladogramon vízszintes vonalak jelzik.

- G és F közel állanak egymáshoz morfológiailag (egy karakter differencia), csakúgy mint G és J, mégis család szinten válnak el egymástól, míg az 1. és 3. családon belül kétkarakteres eltérés is van (határparadoxon);
- A 2. család nem monofiletikus, mert a benne lévő F más családoknak is őse.

A határparadoxon és a parafiletikusság akkor is megmaradna, ha F-nek egy külön családot létesítenénk, és akkor is, ha az 1. vagy a 3. családba sorolnánk. És tulajdonképpen akkor is, ha még több családdal próbálkoznánk.

A kladogram alapján azonban sokkal egyértelműbb a csoportosítás: a 11 faj alkot egy nagy kládot, ezen belül megjelenik egy tízfajos klád, ami 3 és 7 fajra válik szét. A 3 fajos kládon belül azonosítható még egy, az A és H kládja. A hétfajos klád 3 és 4 fajra válik szét, és így tovább. Az osztályozás lehetséges csoportjai tehát megegyeznek a kladogram részfáihoz, vagyis minden egyes belső szögponthoz tartozó fajok részhalmazaival. Miután egy *n* fajra szerkesztett teljesen dichotomikus kladogramban éppen *n*–2 belső szögpont van (a gyökéren kívül), a kládok száma is *n*–2. A (kladisztikus) taxonómusra van bízva, hogy melyiket tartja kiemelésre és elnevezésre érdemesnek – ez már valóban az ő döntése. Ebben szerepet játszhat az, hogy melyik klád azonosítható régóta ismert taxonnal, illetve melyik tükröz evolúciós szempontól kiemelkedő fontosságú, újonnan felismert változást. Az előbbire példa a zárvatermők és az egyszikűek kládja, az utóbbira pedig a valódi kétszikűek, a *Monilophyta* (erre még nincs jó magyar kifejezés) vagy az állatoknál a vedlők (*Ecdysozoa*). A csoportok összetétele azonban sohasem a kutató megítélésétől függ, mert minden klád monofiletikus (természet által létrehozott) taxon.

Ezek után érdemes visszatérni az 1.16a ábra fadiagramjához, amivel azt mutattam meg, hogy nem lehet körülhatárolni linnéi taxonokat olymódon, hogy ne maradna legalább egy parafiletikus csoport. A kládokkal persze más a helyzet. A lehetséges kládokat szaggatott vonalú háromszögek mutatják az 1.16b ábrán – mint látható, ezek egymásba ágyazott rendszert alkotnak. A már említett, fosszíliákkal bőven dokumentált példát, a hüllők és a madarak esetét (1.11 ábra) is vizsgáljuk meg. A határparadoxon nyilvánvaló az esetükben, amihez most azt tesszük hozzá, hogy a hüllők osztálya természetesen parafiletikus, bárhol is határoljuk el őket a madaraktól. A ma élő hüllők mindegyike és a kihaltak nagy része, valamint a madarak azonban egy nagy monofiletikus csoportot, azaz kládot képeznek a gerincesek kladogramján, a *Sauropsida* kládot. Ennek egyik belső kládja az *Archosauria*, ami a krokodilokat is magába foglaló *Pseudosuchia,* valamint a *Dinosauriformes* kládokra bomlik (az elágazásoknál jelölve az 1.11 ábrán; további kisebb kládok is felbukkannak, de azokat most kihagytam, hiszen a lényeget nem befolyásolják). Ez utóbbi fokozatosan kisebb kládokra bontható, de részletezésüket mellőzzük, meghagyva azt a zoológusoknak. Annyit azért érdemes kiemelni, hogy a *Theropoda* fajai üreges csontokkal, csökkent számú ujjal (3–4) jellemezhetők, és két lábon jártak, míg az *Avialae* kládon jelent meg az önálló repülés képessége tollal fedett szárnyakkal. Ez utóbbinak a legősibb ismert képviselője az *Archaeopteryx*. A kládok tehát vagy egymást kizáróan jelentkeznek, vagy – a matrjoska babákhoz hasonlóan – beágyazott rendszert alkotnak.

### *1.2.3 Molekuláris kladisztika*

A morfológiai kladisztika alkalmazói számos nehézséggel szembesülnek. Az ős-leszármaztatott karakterállapot kérdése nem mindig dönthető el egyértelműen, bár többféle módszer is rendelkezésünkre áll. A tulajdonságok száma kevés lehet ahhoz, hogy az elemzés megbízható legyen, mint például a prokarióták vagy az eukarióta egysejtűek esetében. És ez a probléma bármely hajtásos növényi taxonnál is felmerülhet. Ráadásul az alaktani bélyegek sokszor megtéveszthetnek bennünket: gyakori jelenség, hogy valamely evolúciósan új (azaz apomorf) tulajdonság több csoportban egymástól függetlenül is megjelenik (párhuzamos evolúció vagy konvergencia révén), megkérdőjelezve a kladogramszerkesztés sikerességét. Szélsőséges esetben ez, a *homopláziá*nak nevezett jelenség teljesen lehetetlenné teszi az optimális kladogram megszerkesztését. Ha a vizsgálat taxonómiai szintje túl magas, akkor pedig nem találunk minden objektumra értelmezhető (homológ) tulajdonságokat, például az eukarióták vagy mondjuk, a zöld növények rokonsági viszonyainak vizsgálatában. Kevés tulajdonságot találunk, amelyek egy-egy állapotával a zöldalgák, a mohák, a páfrányok, a nyitvatermők és a zárvatermők is egyaránt rendelkeznek.

Pontosabban: van sok, de ezek nem alaktaniak. A jelenben megfigyelhető csoportok kialakulásáért „felelős” múltbéli történések sora, mint arra Émile Zuckerkandl (1922–2013) és Linus Pauling[5] (1901–1994) már az 1960-as években felhívták a figyelmet, sokkal jobban megismerhető a fehérjék, illetve a nukleinsavak segítségével. Eme óriásmolekulák („szemantidok”) építőköveinek (aminosavak, illetve nukleotidok) sorrendisége minden korábbi morfológiai adattípusnál sokkalta nagyobb információtartalommal bír, s ennél fogva kevésbé érzékeny a párhuzamosságokra. Eme felvetés része volt a molekuláris óra hipotézise, miszerint egy fehérje változásának (mutációjának) a sebessége nagyjából állandó az időben. Következésképpen, két rokon faj megfelelő proteinjei közötti eltérések arányosak a közös őstől való

5 Kettejüknek összesen két Nobel-díjuk van, de mind a kettőt Pauling kapta, először a kémiait 1954-ben, majd a béke Nobel-díjat 1962-ben.

### 1.12 cédula: Kládok és rangok – keverten?

Érdemes megvizsgálni, hogyan is állunk ma, a mindennapok biológiájában a linnéi rangokkal és a kládokkal! Bőven vannak olyan könyvek, amelyek ragaszkodnak a tisztán linnéi, rangokat alkalmazó osztályozáshoz (elsősorban határozók), és olyanok is (bár jóval kevesebben), amelyek csak a kládokra építenek, és teljesen mellőzik a rangokat.[1] De egyik ilyen művet se olvassák annyian, mint az interneten könnyen hozzáférhető Wikipedia-szócikkeket, amelyek szabadon szerkeszthetők, és ennek következtében egyfajta általános nézet tükrözői. Vizsgáljunk most meg két példát mind az angol, mind pedig a magyar változatban (1.18a–b ábra). A boglárka (*Ranunculus*) és a madarak (*Aves*) wikipédiás bemutatása tökéletesen tükrözi a rendszertant ma övező káoszt; további példákat idézni felesleges is lenne. A zűrzavar abból fakad, hogy bár a kladisztika eredményei részben már bevonultak a köztudatba, a hagyományos nézet továbbra is uralkodó. Ennek eredményeképpen kiméra osztályozásokat, „korcs-rendszereket" kapunk. Az még elmegy, hogy ugyanazt a taxont hol rangon, hol pedig kládként kezelik (pl. zárvatermők, *Angiospermae*). Még azt is el lehet viselni, hogy míg az angol nyíltan kimondja, hogy kládról van szó, a magyar változatban ez „csoport"-ként jelenik meg, mintha az is linnéi kategória lenne (nem az). Ez látható a *Sauropsida* esetében, míg a valódi kétszikűeknél még az angol név („Eudicots") átvétele is árulkodik a bizonytalanságról (egyébként a klád helyes neve *Eudicotyledoneae*). Azt a zoológusoktól kellene megkérdezni, hogy a madarakat is magukban foglaló *Sauropsida* „csoport" miért „hüllőszerű" – én biztos nem ezt mondanám. Persze a botanikusok se tudják, hogy mitől „boglárkavirágú" a *Ranunculales*-be tartozó borbolya (*Berberis*) vagy éppen a mák (*Papaver*).[2] Az igazi probléma azonban az, hogy mind a négy esetben keveredik a két rendszer: lefelé haladva az ország és a törzs linnéi taxonját követően egy vagy több klád következik, majd visszatérés a rangokhoz. Ez teljesen logikátlan még akkor is, ha a rangokat viselő taxonok (gyakran) megfelelnek a monofiletikusság feltételének és kládokkal azonosíthatók.[3] A rangokon alapuló és a kladisztikai osztályozás között azonban áthidalhatatlan az elvi szakadék. Ha például a *Commelinales* és *Zingiberales* rendek legközelebbi közös őse ismert lenne, akkor bizony már zavar keletkezne a rendi szintű besorolásnál, míg a *Commelinales* és a *Zingiberales* kládok közös őse gond nélkül kezelhető egy nagyobb, *Commelinales* + *Zingiberales* klád tagjaként.

1 Palmer & Barrett (2009) *Evolution* című tudománynépszerűsítő munkája erre jó példa. Sajnos ez az ugyanabban az évben kiadott magyar „fordításról" nem mondható el, hiszen abba már sikerült becsempészni a linnéi rangokat. Míg a főszöveg többé-kevésbé hűen követi az eredeti angol változatot, a „Főbb rendszertani csoportok" kislexikona – ellentétben a szerzők szándékával – a kládokat a linnéi kategóriák rendszerébe erőlteti, és teljesen kaotikussá válik! Például: a *Spermatophyta* mint „főtörzs" (nem klád) a *Magnoliopsida* pedig mint „kétszikűek" említtetik (ilyen taxon nincs is a modern rendszerekben). Ezek az eredetiben nem is szerepelnek, s ezzel a magyar kiadás nemcsak hamisított, hanem tovább késleltette az áttérést a kladisztikai rendszerre.

2 Az elnevezésekkel kapcsolatban persze vannak ezeknél súlyosabb problémák is, lásd az 1.4 részt.

3 Mi tagadás, a könyv első két kiadásában (Podani 2003, 2007) magam is kevertem a kládokat és a rangokat, mint ahogy az Angiosperm Phylogeny Group (APG I–IV 1998–2016) mindig is tette: a zárvatermőkön belül kládokkal kezd, később azokat rendekre, majd családokra bontja. De a Missouri Botanical Garden állandóan frissített zárvatermő filogenetikai honlapja (Stevens 2001) is gyakorta kövekezetlen, pl. az egyszikűek között rendeket (order) emleget, de a filogenetikai részben már kládok elválási idejéről beszél (lásd például a commelinid klád tárgyalásában).

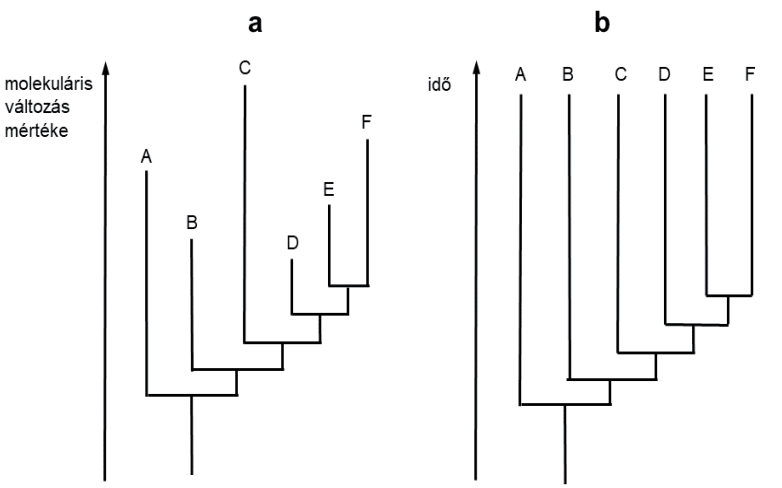



**1.18 ábra.** Kládok is rangok keveredése Wikipédia-szócikkekben, felül az angol, alul a magyar változatban. **a:** Boglárka (*Ranunculus*), **b:** Madarak (*Aves*).

**1.13 cédula: Molekuláris módszerek – dióhéjban**

A molekuláris módszerekről köteteket lehetne írni, hiszen a rendelkezésünkre álló genetikai adatbázis egyre nagyobb és a matematikai eszközeink és modelljeink egyre bonyolultabbak. Ebben a cédulában csak pár alapvető dolgot említek, ami a továbbiak megértéséhez feltétlenül szükséges. Eleinte a kutatók más tudományterületekről kölcsönöztek eljárásokat. Fitch & Margoliash (1967) például a numerikus taxonómiában központi fontosságú távolságmódszert adaptálta molekuláris adatokhoz. Minden taxon-párra megállapították a citokróm-c molekulában felismerhető eltérések számát, mint távolságot, és a fát úgy rajzolták meg, hogy az élekhez rendelhető távolságok a lehető legkisebbek legyenek (még egy negatív „távolság" is becsúszott!!). Magától értetődő volt a parszimónia-elv átvétele is, csak a morfológiai szünapomorfiát kellett a molekuláris adatokhoz illeszteni. A tulajdonságokat az óriásmolekulákon belüli pozíciók váltották fel, s mivel ezekből sokkal több van, mint amennyi morfológiai karakter egyáltalán elképzelhető, a homoplázia hatása többé-kevésbé semlegesíthető. A kladogramok alakja megváltozott, az egyes végpontok nem feltétlenül kerültek egyforma távolságra a gyökértől (*filogramok*, 1.19a ábra). Az eltérések annál nagyobbak, minél kevésbé „működik" a molekuláris óra az adott gén esetében – vagyis minél inkább eltér a változások száma az egyes evolúciós vonalakon.[1] Nukleinsav-szekvenciák értékelésében a parszimónia módszereket hamar felváltotta a maximum likelihood eljárás, amely a molekuláris evolúció folyamatára összpontosít. A nukleotid-cserék valószínűségeinek és a bázisok szomszédságának figyelembevételével szerkeszti meg azt a fát, amelynek topológiája, élhosszai és modellezési paraméterei ismeretében a legvalószínűbb, hogy a kiinduló szekvenciák állanak a háttérben. A ma legáltalánosabban használt, Markov-lánccal kombinált Bayes-módszer csavar egyet ezen a logikán: azt a fát keresi, amely a legvalószínűbb, ha a topológiát és a modellezési paramétereket szabadon kombinálhatjuk, élhosszait módosíthatjuk. A módszert széles körben alkalmazza a filogenomikai irányzat, amely már nem egynéhány gén, hanem teljes genomok (vagy legalábbis nagy részük) alapján készít filogramokat. Ha feltételezzük a molekuláris változások állandó jellegét (visszatérünk tehát a molekuláris óra hipotéziséhez) és ismerjük a csoportból rendelkezésre álló fosszíliák korát, akkor a Bayes-módszer segítségével, a kladogramot kalibrálni is tudjuk. Így az egyes elválási eseményekhez konkrét időpontot is rendelhetünk. Ekkor természetesen nem a molekuláris változások mértékét, hanem az eltelt időt mérjük fel a kladogram élein. Ezeket, a mai idősíkban végződő fákat *kronogramoknak* (1.19b ábra) nevezzük – amelyekben természetesen minden végpont egyenlő távolságra van a gyökértől.

1 Érdekes módon ezt a morfológiai kladisztika is megtehette volna, hiszen a parszimónia elv alkalmazásával a fa éleire felírható a megváltozott tulajdonságok száma – de ez a legritkább esetben történt meg, a rajzokon mindig egyforma távol voltak a végső szögpontok a fa gyökerétől.




**1.19 ábra.** Kladogramok két fontos típusa, amelyeknél a függőleges tengelynek is szerepe van. **a:** Filogram, a molekuláris változások kifejezője, melynek révén a fajok eltérő távolságra vannak a közös őstől, **b:** Kronogram, az eltelt idő szemléltetésére.

elválásuk óta eltelt idővel. Nem is kellett sokáig várni az első konkrét eredményre. Fitch és Margoliash már 1967-ben megjelentette az első molekuláris alapon készített fadiagramot. Akkor még nem markolhattak túl sokat, hiszen csak húsz szervezetet (gombákat, gerincteleneket és gerinceseket) tudtak értékelni az élővilágban általánosan előforduló citokróm-c fehérje aminosav sorrendje alapján. A molekuláris biológia, a biokémia, a számítástechnika és a statisztikai módszerek gyors fejlődése azonban lehetővé tette, hogy az aminosav- és a nukleinsav-szekvenciák meghatározása és elemzése mára rutin jellegűvé vált. Biológus kutatók ezrei foglalkoznak molekuláris kladisztikával világszerte, nemcsak tisztán „törzsfagyártási" rend-

szertani céllal, hanem például koevolúciós folyamatok és biogeográfiai történések felderítésére is.

A morfológiai kladogramoknál láttuk, hogy egy „helyes" kladogram a populációk leszármazási útvonalainak elágazási mintázatát reprodukálja, ha a végső gráfpontok mindegyike ma élő szervezet. Más a helyzet, ha kihaltakat is bevonunk a kladisztikai elemzésbe, hiszen nem tudható, hogy egy kihalt faj őse vagy tényleges testvére-e valamely másik fajnak. Ha azonban molekuláris genetikai adatokat, elsősorban nukleotid szekvenciákat veszünk figyelembe, akkor általában csak ma élő fajokra gondolhatunk, és nem merül fel ilyen probléma. Kihalt szervezetekről ilyen információ csak korlátozottan áll rendelkezésünkre: minél jobban visszamegyünk az időben, annál kisebb az esélye, hogy kellő hosszúságú, szekvenálható és a kladisztikában használható nukleinsav őrződjön meg a fosszilis anyagban.

**1.14 cédula: Az ősi DNS nyomában**

A jelenlegi világcsúcsot egyes szibériai mammutok tartják, annak köszönhetően, hogy maradványaik viszonylag jól megőrződtek az állandóan fagyott talajban. 1,2 millió éves fogaikból rengeteg DNS-fragmentum került elő, amelyeket – mint egy kirakós játékot – a mai elefántok DNS-ének felhasználásával sikerült sorba rendezni (van der Valk et al. 2021). Elemzésükből egy eddig nem ismert evolúciós vonalra derült fény, és múltbeli hibridizációs események is igazolódtak. Más csoportoknál nincs ilyen szerencsénk. A neandervölgyi ember legősibb DNS-e 120 ezer éves, a mai ember legrégebbi ismert DNS-e pedig 15000 éves. A növényvilág esetében is az igen hideg környezet (pl. Grönland jege) rejti a legrégebbi DNS-maradványokat, amelyekből legalább génusz szintű azonosítás is lehetséges volt – ezek kb. félmillió évesek (Willerslev et al. 2007). Az igazán használható, hosszabb DNS-maradványok jóval fiatalabbak, pl. 12000 éves tökterméseket kerültek elő (Di Donato et al. 2018). Ezeket az időbeli határokat esetleg a proteomika módszereivel léphetjük át, mert egyes fehérjék jóval ellenállóbbak, mint a nukleinsavak, és az aminosavak sorrendjéből visszakövetkeztethetünk a kódoló nukleinsav bázissorrendjére. A jelenlegi rekordot egy 1,77 millió éves orrszarvúlelet tartja, melynek fogzománcából sikerült egy fehérje aminosavsorrendjét, s ebből a kódoló DNS-szakasz nukleotid-szekvenciáját megállapítani (Cappellini et al. 2019).

Ismereteink sajnos a múlt molekuláris biológiájáról erősen korlátozottak, kladisztikai értékelésre alkalmas DNS csak ritkán kerül elő, az is relatíve fiatal. A DNS bázissorrendjén alapuló kladisztikai vizsgálatok tehát általában a jelenlegi állapot figyelembevételével próbálnak meg egy, a régmúltban lezajlott evolúciós folyamatot rekonstruálni – ez egy olyan logikai csavar, amire a tudományban nem nagyon ismerünk további példákat.

A molekuláris kladogramok végső pontjai szekvenciáknak felelnek meg, de egyes egyedeket s közvetve taxonokat képviselnek, és így nyilvánvalóan alkalmasak osztályozásra vagy annak felülvizsgálatára is – akár a morfológiai eljárások. A maximum likelihood modell alapján a belső szögpontokhoz is rendelhetők hipotetikus szekvenciák – azaz feltételezett állapotok, amire a morfológiai kladisztika nem képes. Mindenesetre a belső szögpontok mindkét esetben ismeretlenek, és felmerül a kérdés: van-e értelme egyáltalán arról beszélni kladogramok esetén, hogy az a csoport monofiletikus, amely egy KÖZÖS őst és annak összes leszármazottját tartalmazza? (Válasz: 1.15 cédula...)

### *1.2.4 Amikor a fák nem (vagy nem megfelelően) működnek*

Fagráfok filogenetikai alkalmazása azt feltételezi, hogy populációk és fajok csak a hasadási, lefűződési és anagenetikus folyamatok szerint változnak. Vagyis ha szervezetek bármely két csoportja már elvált egymástól, akkor azok függetlenül evolválódnak tovább. Mint már említettem az 1.1.4 részben, a fajképződés fontos folyamata a hibridizáció is, ami viszont fákkal nem szemléltethető, mert a kereszteződés az egyedek, populációk vagy fajok gráfjában kört eredményez. Emiatt a hibridizáció eleve csak egy *hálózat* (network vagy reticulogram) formájában mutatható be hitelesen. A morfológiai kladisztika tehát a hibridizációs folyamatok feltárására és bemutatására nem igazán alkalmas. Eredményei legfeljebb csak közvetve utalhatnak a hibridizáció esetleges hatására, például amikor a kladogram nem minden részlete dichotomikus, vagy amikor ugyanazon adatokból több különböző, de egyformán optimális kladogram adódik.

Míg a morfológiai alapú kladisztika nem tudja érdemben kezelni a hibridizáció hatását, a molekuláris módszerek, kiegészülve citológiai és genetikai eljárásokkal, már közelebb visznek bennünket a megoldáshoz. Bizonyos esetekben kladogramokból is kiindulhatunk. Általában hibridizációra utal az, amikor két különböző gén alapján ellentmondásos eredményeket kapunk – ami elég gyakran előfordul. Ennek illusztrációja a lehető legegyszerűbb valós példával (Morrison 2011) a következő: egy plasztiszgén szerint D és E fajok testvérek, míg egy másik, a sejtmagban kódolt gén alapján készült kladogram szerint E és F (1.20a–b ábra). A két kladogramot hálózatszerkesztő módszerek az 1.20c ábrán látható gráfban egyesítik. Egyértelmű, hogy az E faj a D és F fajok hibridje, mindkettőnek „testvére"

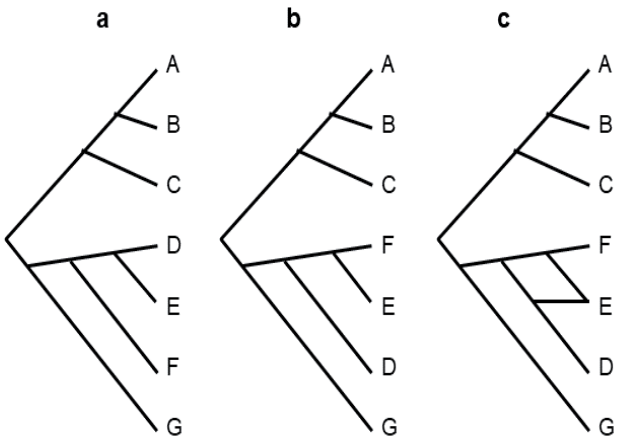
**1.15 cédula: Monofiletikus vs monokladisztikus**

Nyilvánvaló, hogy a kladogramos ábrázolás és a monofiletikusság leggyakoribb definíciója[1] között ellentét feszül – s ez nem kevés félreértés forrása a rendszertanban. Hogyan értelmezze ezeket a fogalmakat egy laikus érdeklődő, vagy akár a rendszertani témákban kevéssé jártas biológus szakember? Ha a természetes csoportok 1.2.1-ben már tárgyalt megfogalmazását (vö. 1.14 ábra) alaposabban megvizsgáljuk, akkor kiderül, hogy Darwin tulajdonképpen a ma élők csoportosítására összpontosított: a leszármazottakat kell egy csoportba sorolni, ha őseik rokonok, mondta. A monofiletikusság definícióját az amerikai Nelson is ilyen értelemben adta meg 1971-ben: „*Monophyletic is a group into which have been placed all species or groups of species that are assumed to be descendants of a single hypothetical ancestral species, that is, a complete sister-group system*."

Márpedig a molekuláris kladisztika pontosan erre képes, csak a mában élőket csoportosítja. Annak érdekében, hogy ezt az esetet megkülönböztessük azoktól, amikor a konkrét ős is benne lehet az elemzésben (vagy benne is van, mint Darwin modelldiagramjában) úgy véltem (Podani 2010), hogy célszerű az evolúciós fákkal szemléltethető csoportosítást megkülönböztetni a kladogramokon végezhető hasonló műveletektől. A monofiletikusság eredeti definícióját evolúciós fákra értelmezzük, a kladogramokra pedig újabb fogalmakat vezetünk be: Monokladisztikus az a csoport, amely a kladogram tanúsága szerint egy belső szögponttól eredeztethető összes ma élő taxont tartalmazza. Ez éppen megfelel Nelson fenti megfogalmazásának a teljes testvércsoporti rendszerről. Parakladisztikus minden olyan csoport, amelyből – a taxonómus döntése következtében – a testvércsoportrendszer legalább egy tagja hiányzik.

A kladogram alapján megfogalmazott hipotézisek természetesen „gyengébbek" az evolúciós fa ismeretében tett állításoknál. Egy linnéi taxon monokladisztikus jellege korántsem jelenti azt, hogy a kihalt rokonság bevonásával monofiletikus lesz. A nyitvatermők példázzák ezt jól. Molekuláris módszerek alapján egyre erősödik a feltételezés, hogy a ma élő nyitvatermők monokladisztikusak: a zárvatermők testvércsoportjaként jelentkeznek. A nagyszámú kihalt nyitvatermőt is figyelembe véve (mint pl. a „magvaspáfrányok") viszont nyilvánvaló, hogy a zárvatermők őseit a nyitvatermők között kell keresnünk, vagyis az utóbbiak parafiletikusak. A zárvatermők minden elemzés szerint monokladisztikusak, és a valaha élt összes ilyen növény egy közös ősre vezethető vissza, vagyis a taxon monofiletikus is egyben. Ugyanakkor, ha egy taxon parakladisztikus és ez a hipotézis helyes, akkor ezen a helyzeten a kihalt rokonság bevonása se javíthat: a csoport legfeljebb parafiletikus lehet. A tradicionális rendszertanban szereplő közismert taxonok egy része (páfrányok, kétszikűek vagy éppen a hüllők) ilyen, és ki is marad a filogenetikai osztályozásokból. Úgy fest, hogy a monokladisztikus-monofiletikus megkülönböztetésnek csak a rangokat alkalmazó osztályozásokkal kapcsolatban van jelentősége, ezért a továbbiakban csak kládokra hivatkozunk – akármilyen típusú fa-diagramra alapozzuk is a csoport meghatározását.

1 A PhyloCode (Cantino & de Queiroz 2020) szótárában a monofiletikusság meghatározása például a következő: „*A set consisting of an ancestor and all of its descendants; usually used for groups the members of which share a more recent common ancestor with one another than with any non-members*" – ami gyakorlatilag a klád definíciójával azonos (vö. a 4. lábjegyzettel ebben a fejezetben).




**1.20 ábra.** A hibridizáció felismerése kladogramokon. A genom különböző részei alapján készült két kladogram (**a**–**b**) szintézise hálózatot (**c**) eredményez (Morrison 2011, 1.1–1.3 ábráinak egyszerűsítésével).

**1.16 cédula: Horizontális géntranszfer és az evolúció**

Különböző fajhoz tartozó, korántsem rokon szervezetek genetikai anyaga a hibridizáció mellett viszont más, nem szülő-utód típusú kapcsolatok révén is keveredhet. A horizontális géntranszfer (HGT) gyűjtőnéven ismert folyamatokról van szó, amelyekről ma már egyre többet tudunk (bár egyes vélemények szerint mai ismereteink még csak a „jéghegy csúcsát" jelentik). A prokarióták világában igen gyakori volt a múltban, és gyakori ma is, hogy egyes DNS-szakaszok átkerülnek az egyik sejtből a másikba, például bakteriofágok közvetítésével. Eme transzdukciónak nevezett folyamat révén válhatnak egyes baktériumok antibiotikum-rezisztenssé. Arra is van adat, hogy vírusgének állandósulnak baktériumokban. A HGT nem ritka az eukarióta egysejtűek között sem, és egyes típusait soksejtű szervezetekben is megfigyelték, növényekben és állatokban egyaránt. Közvetítőként a vírusokon kívül baktériumok, ízeltlábúak és más gerinctelenek is számításba jöhetnek, és a gazda-parazita kapcsolat is gyakran alkalmat ad a génátadásra (példák a 243. oldalon). Nem kizárható az sem, hogy rövidebb DNS-szakaszokat az élettelen környezet közvetíti különböző szervezetek között. Érdekes kérdés, hogy mi lesz a gén funkciója az új otthonában: passzív marad (pl. az *Amborella trichopoda* mitokondriumában sok ilyen felhalmozott gén van, l. 316. old.), vagy akár be is épül a gazdaszervezet genomjába, működik, és új lehetőségeket nyit meg annak evolúciójában (pl. becősmohagének tették a páfrányokat képessé arra, hogy az erdők sötétjében is fennmaradjanak, 222. old.). Ha a molekuláris kladisztika módszereit ilyen „kölcsönvehető" génekre alkalmazzuk, akkor a donor és befogadó faj egymás testvéreként is mutatkozhat – vagyis az adott génre kapott fa (gene tree) nem egyezik a teljes genom alapján kapott kladogrammal (species tree, 1.21 cédula). Ez tehát a filogenetikus rendszerezést is érinti, és a gyanús esetekben óvatosságra int bennünket.

A HGT-nek van még egy igen fontos esete, ami már nemcsak egy rövid DNS-szakasz, hanem egy teljes genom átvételével jár, nevezetesen a 3. oldalon említett *endocitoszimbiózis*. Ennek lényege, hogy a gazdasejtbe fagocitózis révén bejutott másik sejt nem emésztődik meg, hanem megragad benne, együtt szaporodik vele, majd organellumként be is épül az anyasejtbe. Egyes génjeit elveszítheti, másokat átad a gazdasejt magjának, és csak azokat tartja meg, amelyek elengedhetetlenek a működéshez. Ezeknek az eseményeknek drasztikus hatása lehet a befogadó szervezet evolúciójára, hiszen ily módon jött létre az eukarióták mitokondriuma és a növények kloroplasztisza – lehetővé téve az oxidatív légzést, illetve a fényasszimilációt a később kialakuló soksejtes szervezetekben is. Az endocitoszimbiózis hatására ebben a könyvben sok helyen ki fogok térni, és arra is, hogy milyen típusú filogenetikai diagramon lehet ezt jól bemutatni. Arról persze nincs szó, hogy a donor és a befogadó a HGT miatt rendszertani értelemben is közel kerülne egymáshoz, maradnak eredeti helyükön hiszen a donor hatása lényegileg egy erőteljes mutációnak fogható fel.

a kladogramon, hiszen a plasztiszgént a D, a magban kódolt másik gént pedig az F fajtól örökölte.

Hálózatok szerkesztéséhez persze nem feltétlenül kellenek kladogramok. Számos kifinomult matematikai módszer ismeretes, amely nukleinsav-szekvenciák alapján a mikroevolúciós folyamatokat közvetlenül irányítatlan vagy – elsősorban – irányított hálózatok formájában tárja fel. A vizsgált szekvenciák rendszerint végső (terminális) szögpontként szerepelnek, míg a belső szögpontok köztes állapotokat képviselnek. A filogenetikai hálózatokat készítő eljárásokat nem tárgyaljuk, miután a rendszertanban elsősorban kisléptékű vizsgálatokban jönnek számításba, például amikor közeli fajok vagy populációk rokonsági viszonyait igyekszünk feltárni. A hibiridizáció jelensége a makrotaxonómiai vizsgálatokat nyilvánvalóan nem befolyásolja.

## *Summa summárum*

- Egy filogenetikailag természetes osztályozásban minden csoport a közös őst és annak összes leszármazottját, és csak azokat tartalmazza.
- A természetes csoportok megtalálását a morfológiai kladisztika a tulajdonságok ősi és leszármaztatott állapotainak megállapításával kezdi.
- Fajok adott csoportjának rokonsági viszonyait a leszármaztatott bélyegek számának maximalizálásával derítjük fel, és kladogrammal ábrázoljuk.
- A kládok rendszere is egymásba ágyazott csoportokból áll, mégis alapjaiban más, mint a linnéi rangok hierarchiája.
- Míg a rangok hierarchiájában értelemszerűen növekszik a morfológiai szakadék a csoportok között, a kládoknál nincs szó ilyesmiről.
- Ha a kladisztikai értékelésbe ma élőket és kihaltakat is bevonunk, akkor a kladogram nem tekinthető az evolúciós utak rekonstrukciójának, de alkalmas a monofiletikus csoport összetételének becslésére.
- A molekuláris kladisztika, miután csak az egy időben élő szervezeteket értékeli, az evolúciós utak rekonstrukcióját célozza, és ebből indul ki az osztályozásban.
- A filogramok a változások mértékét jelzik az egyes élek mentén, a kronogramok az eltelt időt szemléltetik.

- A hibridizáció kis léptékben, rokon fajok között mutatkozó folyamat, és csak hálózatokkal írható le, míg a HGT hatása nagymértékű lehet a növényi evolúcióban, de a rendszerezést közvetlenül nem befolyásolja.

## 1.3 A biológiai sokféleség tér-idő modelljei II. Az Élet fája és a korallok

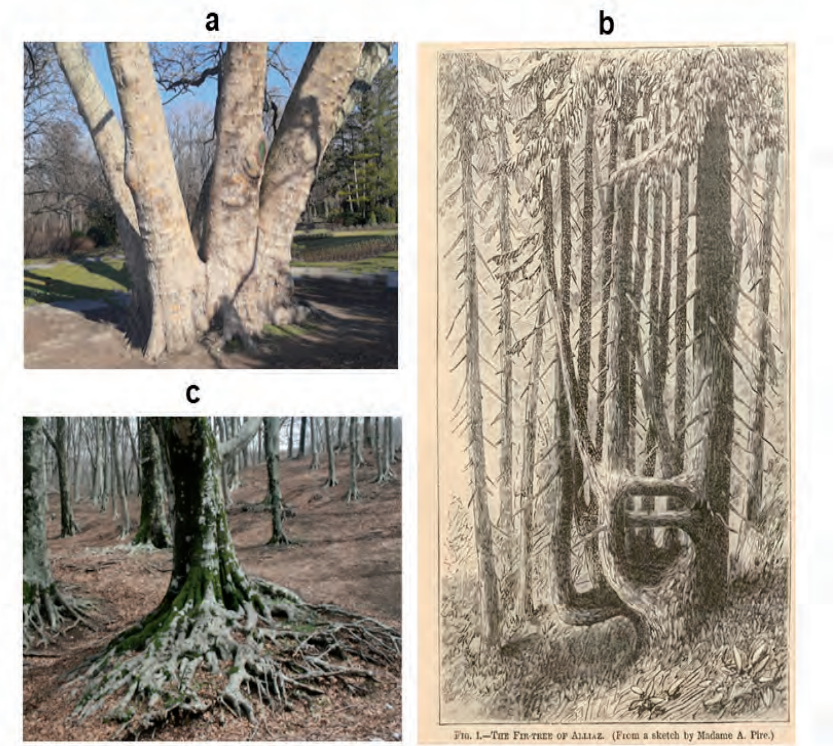
### *1.3.1 A botanikai fa*

Az előző részben „fa" alatt szinte kizárólag egy matematikai konstrukciót, körök nélküli gráfot értettünk. Éppen itt az ideje, hogy a fogalom másik, nyilvánvalóan prioritást élvező tudományos jelentését is tisztázzuk – bár ez kevésbé precíz, mint a fa gráfelméleti meghatározása. A fa ugyanis nem teljesen ugyanazt jelenti az erdész, az ökológus, a paleobotanikus vagy éppen a növénymorfológus számára. Általában elmondhatjuk, hogy egy fa sok évig élő növény, évről évre másodlagosan vastagodó szárral (törzzsel) amely általában gazdagon elágazó koronában folytatódik. Méreteire nincs egyértelmű kikötés, rendszerint a 4(–6) m-nél magasabb egyedeket tekintik fának, a kisebbeket bokornak. A fáknak egy törzsük van, de mindannyian láthattunk már olyan példányokat, amelyek a felszíntől eleve kettő vagy több törzset fejlesztettek (1.21a ábra). A már elkülönült ágak általában végérvényesen elszakadnak egymástól, szép szabályos koronát alkotnak, vagy akár keszekusza módon összegabalyodnak. A zárvatermők körében azonban nem ritka a vastag ágak, sőt a törzsek közötti átkötés, az anasztomózis sem, ami kivételesen a nyitvatermőknél is megfigyelhető (lásd pl. Larrabee 1882–83 ábráját egy svájci jegenyefenyőről, 1.21b ábra) – vagyis a botanikai fák „köröket" is tartalmazhatnak. Végül pedig ne felejtkezzünk meg arról a tényről sem, hogy a fa nem egyenlő azzal, amit látunk belőle: a növényt a koronával összehasonlítható méretű erőteljes gyökérrendszer rögzíti a talajban (1.21c ábra).

### *1.3.2 Az Élet fája régen és ma*

A fa mint az egyik leggyakoribb – és mindenképpen a legfeltűnőbb – növényi növekedési forma már ősidők óta kiemelt szerepet tölt be a különféle kultúrákban (vö. Jankovics 1991, Archibald 2014, Podani 2017b, S. Nagy 2021). Konkrét botanikai jelentésétől eltérően, de attól teljesen sohasem elszakadva, megjelenik mítoszokban, vallásokban, népmesékben, az irodalomban és a képzőművészetben egyaránt (1.22 ábra). A vastag törzs, a fokozatosan vékonyodó ágak sokasága, a gallyak és a rajtuk fejlődő levelek, virágok, termések vagy éppen tobozok mindig is gyakori ihletői voltak az „*Élet fája*" megjelenítőinek – az eredményt tekintve igen változatos tartalommal és küllemmel. Legismertebb talán a bibliai Édenkertben fejlődő élet fája és annak közvetlen közelében a jó és a rossz tudásának fája.

A fa fogalma a tudományban sem maradt meg eredeti jelentésénél, stilizált formában megrajzolva el-



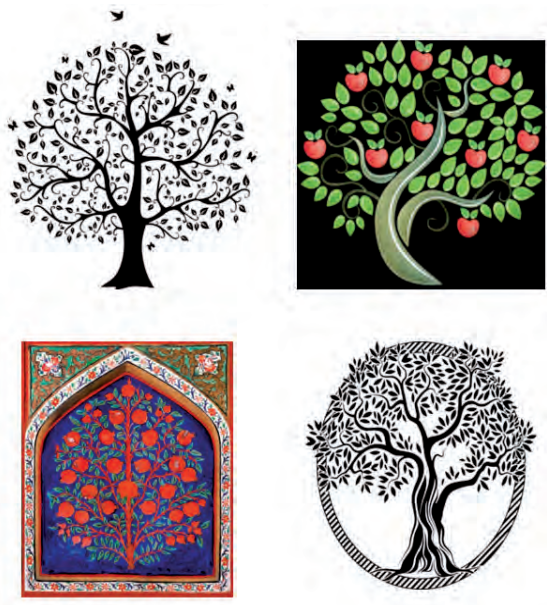

**1.21 ábra.** Egyes botanikai fák számunkra érdekes jellemzői. **a:** Platán (Budapest, Margitsziget) eleve több törzzsel, **b:** Jegenyefenyő törzsek közötti átmenettel (Larrabee 1882–83), **c:** Egy bükkfa (Monti Lattari, Olaszország) feltűnően erős gyökérzete éppen csak felsejlik.

**1.17 cédula: A fák száma, alakja – és osztályozásbéli jelentősége**

Felmerülhet a kérdés, hogy tulajdonképpen hányféle fát ismerünk. Ha fajokban gondolkodunk, akkor a legfrissebb, nagyon sok szerzőt felvonultató kutatás adja meg a választ (Cazzolla Gatti et al. 2022), miszerint az eddig leírt recens fafajok száma nagyjából 64.000-re tehető. Ami igazán meglepő ebben a tanulmányban az az, hogy a szerzők szerint még 9000 fafaj felfedezése várat magára. Jelentős részük feltehetőleg kis példányszámú populációval rendelkezik, és nehezen megközelíthető helyeken él. Leginkább trópusi esőerdőkből fognak majd előkerülni, 40%-uk várhatóan Dél-Amerikában.

A faji kategóriától eltekintve a fákat más elvek szerint is osztályozhatjuk, például a korona alakja, a törzs és az ágak növekedési típusa, azaz általában a növény architektúrája szerint. Ebből a szempontból az európai fajok nem mutatnak túlzottan nagy változatosságot, viszonylag kevés alaptípus jellemzi őket. A trópusi fák fajgazdagsága viszont a növekedési típusok sokféleségével is jár; Hallé et al. (1978) gazdagon illusztrált könyve még határozókulccsal is segíti tájékozódásunkat. Legtöbbjük még csak nem is emlékeztet a nálunk megszokott formákra – ezeket elnézve nehéz lenne a fa imázsát, mondjuk, a filogenetikával összekapcsolni. Az Európában előforduló, mondjuk, a rózsafélék, a bükkfafélék vagy éppen a juharfélék rokonsági körébe tartozó fajok voltak azok, amelyek a „fában gondolkodást" eredetileg elősegítették, majd a filogenetikában is meghonosodtak, persze csak metaforaként.

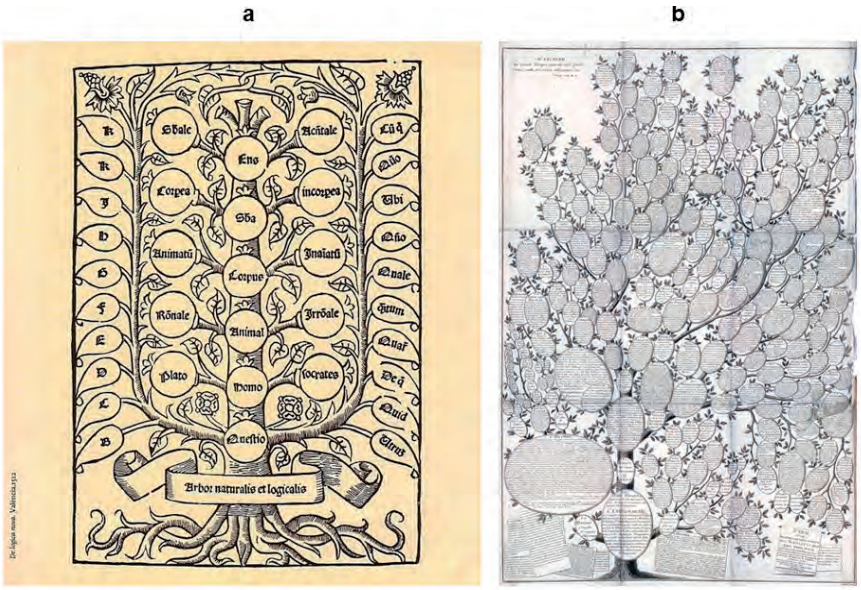
Végezetül érdemes megemlíteni, hogy a fát igen sokáig fő rendszertani kategóriának tekintették. A botanika atyja, a görög Theophrasztosz (Kr. e. 370–287) a növényeket négy növekedési típusba sorolta (kb. füvek, félcserjék, bokrok, fák). A fa évszázadokon át jól beilleszkedett a természet lépcsőjében gondolkodó füvészek rendszereibe, mint a növényi fokozati sor legutolsó állomása. A fa-lágyszárú szembeállítás alapvető volt az itáliai A. Cesalpino (1524–1603), majd az angol J. Ray (1627–1705) botanikai osztályozásaiban is. A fa-sajátság kiemelt klasszifikációs szerepével a lipcsei A. Q. Rivinus (1652–1723) és Linné végérvényesen szakított. Mai szemmel nézve a „fa taxon" nemhogy parafiletikus, hanem polifiletikus lenne (mint az „algák", „férgek") – hiszen a fás állapot a múltban egymástól függetlenül többször is kialakult (pl. korpafüvek, zsurlók, előnyitvatermők). Ugyanakkor a legnagyobb, a fásszárú pleziomorf jelleget nevében megőrző klád, a *Ligniophyta* része a filogenetikai osztályozásnak. Ezen a kládon azonban a zárvatermőkön belül sok evolúciós vonalon megtörtént a lágyszárúra váltás – és nem ritkán a visszaalakulás is.



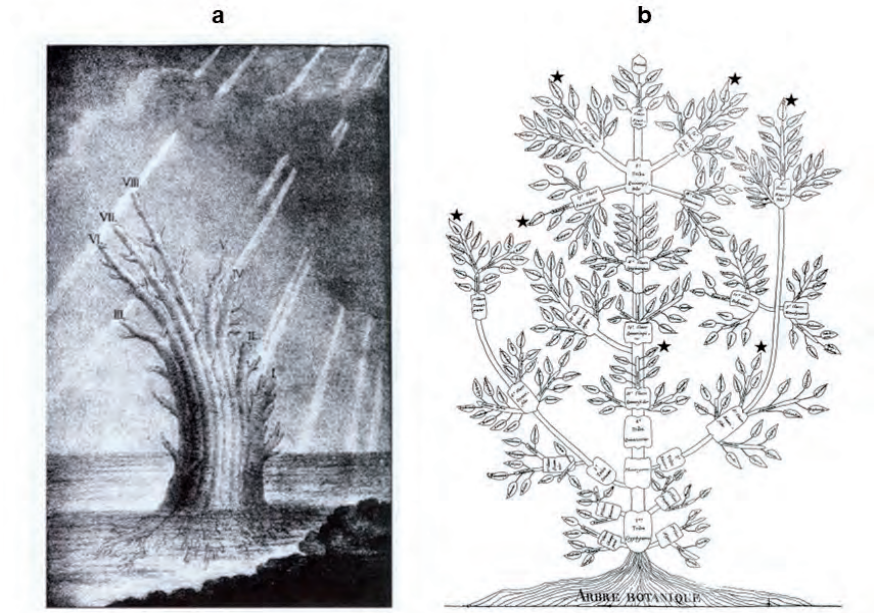
**1.22 ábra.** Az élet fájának illusztrációi vallási, anekdotikus, mitológiai vagy művészi tartalommal. Négy kép a sokezer Google és Pixabay.com találatból.

ágazó rendszerek szimbólumává vált. Ennek első jeleit – mint oly sok más esetben – már az ókori görögök munkáiban is megfigyelhetjük. Arisztotelész (Kr. e. 384–322) divíziós osztályozási alapelvei szerint a dolgok lényegük szerint felső génuszokba, azokon belül speciesekbe sorolhatók, amelyek több lépcsőben további génuszokra és speciesekre bonthatók, egészen a legalsó fajokig. A divíziók sorozata hierarchiát alkot, ami fő szerepet játszott az évszázadokkal később tevékenykedő, ugyancsak görögül író föníciai filozófus, Porfiriusz (?234–305) egyik művében. Ennek latinba átültetett kiadásai a génuszok/speciesek hierarchiáját már Porfiriusz fájaként ismerték – és ábrázolták (1.23a ábra). Egy ilyen absztrakt fa lehetett a minta Linné számára az élővilág klasszifikációjához, a taxonómiai rangok egymásba ágyazott rendszeréhez. A felvilágosodás során az emberi tudást próbálták hierarchikus formában elrendezni és egy hatalmas fával összefoglalni. A Diderot és d'Alembert szerkesztette Enciklopédia 1780-as kiadásának ezt a nevezetes rajzát C. F. G. Roth készítette (1.23b ábra).

A fa nagyjából ugyanekkor a biológiai sokféleség metaforájává is vált. Az orosz cári udvarban évtizedekig vendégeskedő német Peter Simon Pallasnak (1766) tulajdonítják sokan azt a felvetést, hogy az élő szervezetek közötti hasonlóságokat (affinitásokat) fa formájában lehet bemutatni – bár ő maga sohasem valósította ezt



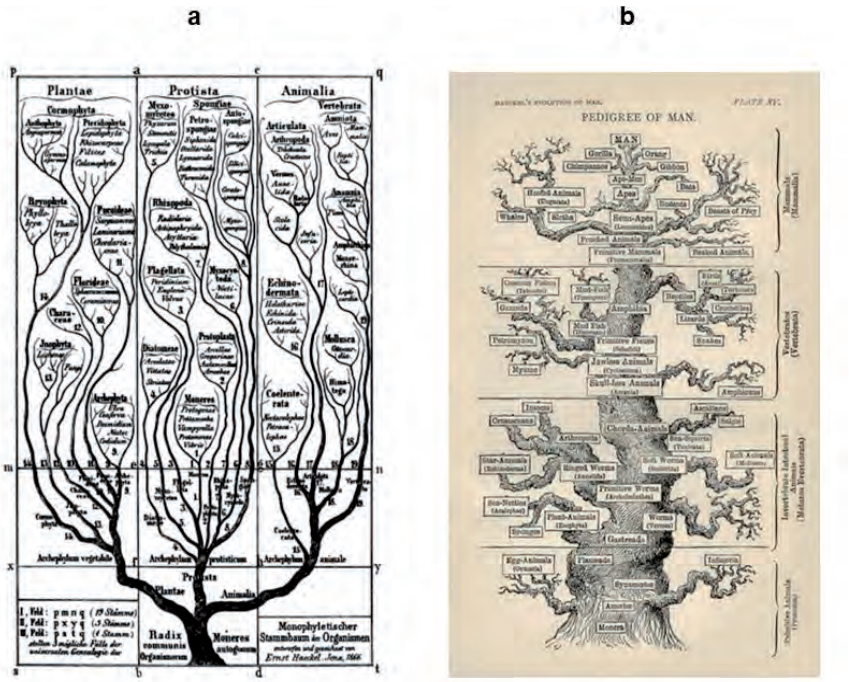

**1.23 ábra. a**: Porfiriusz fája, Arisztotelész logikai módszerének késői illusztrációja. **b:** Az emberi tudás fája a nagy francia enciklopédiából (forrás: Wikipédia).




**1.24 ábra. a:** Az állatok fája Pallas elképzelése szerint, Eichwald után (1829), **b:** A növények fája Augier (1801) rajzán.

meg. A szintén német Carl Edward von Eichwald csak hatvan évvel később vállalkozott erre egy misztikus környezetbe helyezett faóriás megrajzolásával (1.24a ábra). A francia szerzetes-botanikus Augustin Augier is művészi ihletéssel készített fával ábrázolta a növények osztályozását (Augier 1801), melyben a fa törzse a nagyobb csoportok tökéletlentől a tökéletesig való elrendezését jelképezte, az ágak és a levelek pedig a kisebb kategóriáknak feleltek meg (1.24b ábra).

Nem véletlen, hogy a metaforikus „fában gondolkodás" az evolúcióelmélet úttörőit is befolyásolta, hiszen a fa-hasonlat, azaz elágazások összetett rendszere alkalmasnak tűnt számukra az utódlás, a leszármazás vagy az átalakulás bemutatására. Ebben a francia Charles Victor Naudin és a már említett brit Wallace voltak az úttörők. Naudin egy 1852-es írásában fejtette ki, hogy a növények birodalma akár „*egy fa is lehetne, melynek a mélységes mély múltban rejtező gyökerei néhány, egymás után kiágazó törzset fejlesztenek. Eme első törzsek jelenthetik a birodalom legősibb formáit, míg az utolsó ágak a ma élő fajoknak felelhetnek meg*". Wallace 1855-ös vélekedése szerint pedig: „*a ma élő fajok prototípusai a hasonló szervezetek vonalainak kusza szövedékét alkották, olyan finoman mint egy göcsörtös törzsű tölgy gallyai vagy az emberi test véredényei*".

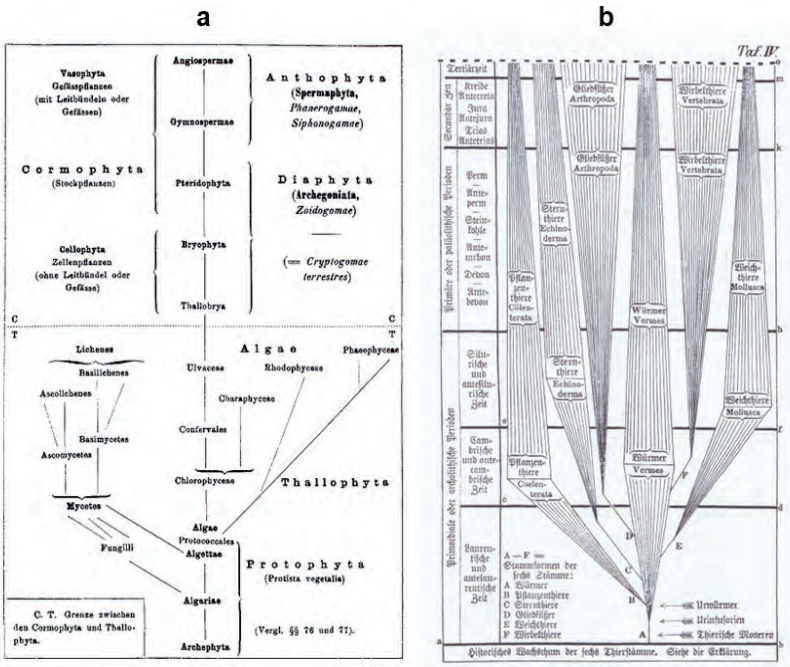



**1.25 ábra. a:** Az első metaforikus törzsfa-ábrázolás a teljes élővilágról (Haeckel 1866), **b:** Az ember helyzetét is bemutató erősen stilizált törzsfa Haeckel munkájának angol fordításából (1897, Plate XV).

Az *Élet fája* kifejezés biológiai értelemben Darwinnál jelenik meg először – már a jegyzeteiben is többször említi a tree of life-t a Notebook B, C és D-ben 1837–1838-ban. Az *Origin* IV. fejezetének (Darwin 1859) záró soraiban pedig – szinte költői módon – utoljára szól az Élet Fájáról, és későbbi munkáiban – sajnos – már megfeledkezik róla: „*As buds give rise by growth to fresh buds, and these, if vigorous, branch out and overtop on all sides many a feebler branch, so by generation I believe it has been with the great Tree of Life, which fills with its dead and broken branches the crust of the earth, and covers the surface with its ever branching and beautiful ramifications.*"

Az élet, vagyis a teljes akkor ismert élővilág – leszármazási – fájának első ábrázolása Darwin tanainak legszorgalmasabb európai terjesztőjére, Ernst Heinrich Philipp August Haeckelre (1834–1919) várt. A jénai professzor legalább akkora művész volt, mint tudós, amit a *Kunstformen der Natur* (1904) csodálatos festményein kívül azzal is alátámaszthatunk, hogy az evolúciós értelmezésű fadiagramok mindmáig párját ritkító változatosságát, valóságos erdejét produkálta. Kreativitását az is igazolja, hogy neki köszönhető olyan fontos fogalmak bevezetése a tudományba, mint a törzs (phylum), törzsfejlődés, törzsfa, monofiletikusság, ökológia, protista vagy éppen az őssejt. Ezek egy része szerepel annak az 1866-os ábrának az aláírásában is, amellyel Haeckel az összes élő szervezet közös (azaz monofiletikus) eredetét illusztrálta, és – jelentős újításként – szakított a hagyományos növény-állat felosztással, külön kezelve az egysejtűek (azaz a protista) fő ágát (*Monophyletischer Stammbaum der Organismen*, 1.25a ábra). Később a botanikai fákra még inkább emlékeztető, bár erősen stilizált fákat is készített, mint például az ember leszármazását bemutató „pedigré" (1.25b ábra), melynek csúcsán – a klasszikus szemlélethez hűen – az embert tüntette fel. Lamarckéhoz hasonló, vonalas-szöveges diagramokon – lényegileg: gráfokon – mutatta be minden sallang nélkül a növények (1.26a ábra), a főemlősök vagy éppen a gerincesek származási viszonyait – ez utóbbiakon továbbra is a mi fajunkat helyezve a legfelső pozícióba. Haeckel a geológiai időskálát is gyakran feltüntette, és a paleontológusok kedvenc motívumát, a csoportok fajgazdagságával arányos vastagságú ágakat alkalmazta (mint például az állatvilág esetében, 1.26b ábra). Érdekes kettősség Haeckel grafikáin, hogy – míg az első *Stammbaum* az alá- és fölérendeltséget sugalló arisztotelészi *scala naturae*[6] (természet lépcsője) hatásától mentes volt – rajzainak többsége mégis ilyen szellemben készült, az evolúciós fokozatok, a morfológiai „progresszió" érzékeltetésének szándékával – ahogy Lamarck, Bessey és mások gondolkodtak az evolúcióról. Haeckel szó szerint nem

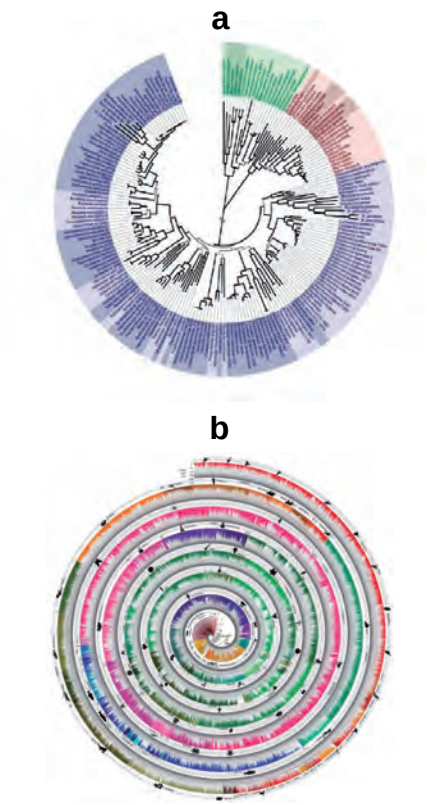
6 A természet lépcsője (*Great chain of being*) a görög klasszikusoktól kezdődően évezredeken át uralta a tudományos gondolkodást. Legegyszerűbb formájában négy lépésből állt, az élettelen objektumok, a növények, az állatok és az ember. A svájci C. Bonnet (1720–1793) diagramján már vagy negyven fokozat jelent meg, legfelül még mindig az emberrel. Egyes ábrázolásokon az ember után természetfelettiek is szerepeltek. A *scala naturae* valójában egy exkluzív hierarchia, amelyben minden objektum csak egy csoportba tartozhat, mint ahogy az egyházi méltóságok, a katonai rendfokozatok vagy az indiai kasztok esetében is. Alapeszméje a mai gondolkodásunkban is fel-felbukkan, pl. ha egy biológus „alsórendű" és „magasabb rendű" szervezetekről beszél.




**1.26 ábra a:** A növények („*Metaphyten*”) fagráfja Haeckel (1894: 257) könyvéből, **b:** az állatok leszármazása hat nagy csoport fajgazdagsága és az időskála bemutatásával (Haeckel 1870, Taf. V). A bal oldalon a növényszerű állatokat („*Pflanzenthiere*”) figyelhetjük meg, egybevonva az űrbelűekkel.

említette az Élet fáját (Baum des Lebens) egy művében sem, számára nyilvánvalóan a „*Stammbaum*” bírt hasonló jelentéssel (és ez így maradt mindmáig a német nyelvterületen).

Érdekes módon az élet fája, mint a biodiverzitás összefoglaló ábrázolása a 20. század első kétharmadában szinte teljesen eltűnt a szakirodalomból, és csak az utóbbi három évtizedben vált igazán kedveltté a biológiában. Sőt, nemcsak kedveltté, hanem egyes kutatások és komoly projektek fő céljává is, hogy csak a nagyszabású „*Darwin Tree of Life Project*”-et (The Darwin Tree of Life Project Consortium 2022) említsük. Éppen ezért nagyon meglepő és kínos az a tény, hogy – a kémiai elemek periódusos rendszerével, a Mengyelejev-táblázattal ellentétben – nincs egzakt meghatározásunk „az élet fája” mögötti koncepcióra. Ábrázolásának módszertana nincs standardizálva, használata pedig továbbra is szabadon mozog a metafora, a modell és a megértést szolgáló eszköz között. Ha megvizsgáljuk az élet fája mostanság megjelent ábrázolásait (Podani 2019, Suppl. 4: Table S2), akkor egy rendkívül kaotikus kép tárul elénk: a formák széles skálája bontakozik ki a kladogramoktól kezdve a botanikai fa-sziluettekig. A legszerencsésebb esetekben az Élet Fája egy kladogram, ami általában meg is felel a fa matematikai meghatározásának. A terminális szögpontok azonban sokszor linnéi taxonok, önkényesen összeválogatva, és sok esetben a rajz csak a három birodalomra (domainra: *Eubacteria, Archaea, Eukaryota*) összpontosít. Faji szinten rendszerint kicsi a merítés, de ha a fajszám néhány százra emelkedik, akkor a fát kör alakban kiterítve („mandala” 1.27a ábra, Ciccarelli et al.




**1.27 ábra.** Az „Élet Fájának” modern ábrázolásai. **a:** Cirkuláris fa (Ciccarelli et al. 2006), **b:** Spirális fa még több terminális taxonnal (Hedges et al. 2015).

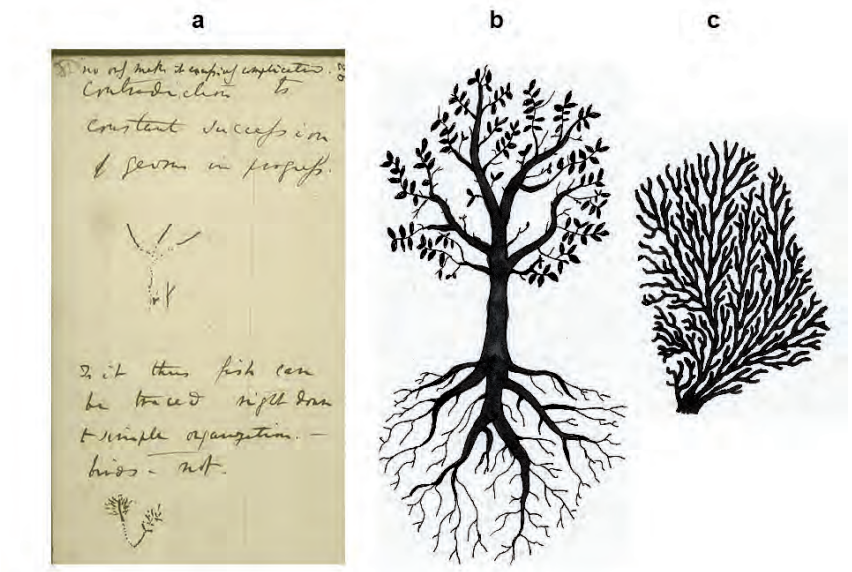
2006), sőt egy spirálba (1.27b ábra, Hedges et al. 2015) berajzolva próbálják illusztrálni – ennek didaktikai értéke viszont igen kicsi. A részleteket alig tudjuk kibogozni, a fa topológiája lényegében véve értelmezhetetlen. Egy faji szintű életfa felrajzolása (tehát amelynek szögpontjaiban az összes általunk ismert fajt tüntetjük fel) természetesen az óriási adatmennyiség miatt technikailag lehetetlen feladat. Csak a jelenleg élő növényfajok kladogramjának bemutatása, kilencpontos betűvel szedett nevekkel, egy 1660 méter hosszú lapot venne igénybe; a ma ismert kb. kétmillió faj fájának ábrázolásához pedig már egy 10 km hosszú papírcsík kellene. Ez pedig többszöröse a legmagasabb emberi építmény, a dubai Burj Khalifa magasságának (830 m). Furcsa módon az Élet fája (Tree of life) szóösszetétele nem feltétlenül vonatkozik a teljes földi életre (ahogy először gondolnánk), hanem külön fogalomként rögzült, kiegészülve azzal, hogy melyik csoport életfájáról van szó (pl. „*Invertebrate Tree of Life*”, Giribet & Edgecombe 2020). Arról nem is beszélve, hogy ezek az életfák a földi élet történetével, a kihalt szervezetekkel pedig szinte semmit sem tudnak kezdeni – a palontológiai információ teljesen hiányzik belőlük. És mind a mai napig gyakoriak a botanikai fák sziluettjét idéző életfa ábrázolások tudományos munkákban is – ezek korrekt értelmezése persze lehetetlen, hiszen a fa tudományos értelemben vagy botanikai, vagy gráfelméleti – a többi csak homályos jelentésű metafora lehet.

Összefoglalva a fentieket elmondhatjuk, hogy a matematikailag kezelhető gráfok elméleti konstrukciók (sejtek, egyedek, populációk, fajok inkább csak képzeletbeli vagy modellhálózata, akár fája) vagy pedig egy konkrét vizsgálat eredményének illusztrációi (kladogramok, filogramok, hálózatok stb). Nem csak arról van szó azonban, hogy a múltbéli és a mai élővilág sejt-, egyed- vagy faji szintű fájának/hálózatának a megszerkesztése elvileg lehetetlen. A gráfok alkalmazásának vannak mennyiségi vagy terjedelmi korlátai is: egy diagramon nem tudunk akárhány szögpontot feltüntetni! Kisebb léptékű elemzésekben, kevés taxon esetén ez persze nem okoz problémát. Azonban ha le is mondunk a történetiség bemutatásáról, és egy kladogrammal „csak” a mostani (recens) földi élet rokonsági viszonyait akarjuk bemutatni, akkor is lehetetlenre vállalkozunk. Márpedig a manapság rendkívül népszerű Élet Fája ábrázolások valami ilyesmit szeretnének megvalósítani.

Jó lenne tehát olyan ábrát felrajzolni, ami egyidejűleg mutatja be a ma élő és kihalt szervezetek leszármazási kapcsolatait, érzékelteti az eltelt időt és az egyes csoportok fajgazdagságát is, és ráadásul megszabadul a múltra eleve értelmezhetetlen linnéi kategóriáktól. Emellett a rajz ne csak egyszerű metafora legyen, hanem minden részletének adjunk konkrét matematikai definíciót is. A következő rész mutatja meg, lehetséges-e ez egyáltalán.

### *1.3.3 Árnyékdiagramok: az Élet Korallja és más ábrázolások*

„*Az élet fáját talán az élet koralljának kellene nevezni, melynek alsó ágai már nem élnek, így az átkötéseik sem láthatók.*” A fejezet elején mottóként kiemelt mondatot Charles Darwin írta 1837-ben vagy 1838-ban, s a tudós egyik jegyzetfüzetében maradt az utókorra. A mondat nyilvánvalóan arra utal, hogy az elhalt korallágak vastag réteget képeznek az óceánban, s élő virágállatokat csak ennek legtetején találunk. A metafora így egyszerre vonatkozik a kihalt és az élő fajokra – amelyek egymásra rétegződve szimbolizálják az idő múlását és az élet megváltozását is. Darwin




**1.28 ábra. a:** Darwin (1837–38) vázlatkönyvének 26. oldala, a korall-elgondolás első vázlatos bemutatása, **b:** Egy átlagos fa árnyképe, mutatva a korona és a gyökérzet hasonló kiterjedését, **c:** Egy elágazó korall sziluettje.

két kis méretű, egyszerű ábrával illusztrálta gondolatát (1.28a ábra) – de a későbbiekben megfeledkezett róla. Az *Origin*-ben (1859) – ahogy már láttuk – viszont már „az élet fája" hasonlatát használta az élő szervezetek közötti rokonság érzékeltetésére, nyilvánvalóan a kor erőteljes kulturális hatásaitól befolyásoltan. Más kérdés, hogy az élet fája sem foglalkoztatta őt a későbbiekben, és nyomtatásban megjelent munkáiban nem említette többé ezt a fogalmat.

Márpedig egy elágazó korall még metaforaként is sokkal jobb, mint a fa, ha a földi élet történetét szeretnénk vele érzékeltetni (1.28b–c ábra). A fa teljes egésze élő szervezet, a legvékonyabb gyökértől a legfelső rügyekig és levelekig – az idő múlását tehát eleve nem érzékeltetheti. Ezzel szemben a korallok váza fokozatosan épül fel az időben, és polipokat csak a legfelső részeken találunk, míg az alsó részek élettelenek. A fa nemcsak abból áll, amit látunk: törzsből és a lombkoronából, hiszen erőteljes gyökérzete is van (vö. 1.21c ábra). Az elágazó gyökérzet, majd a szállító edények törzsben egyesülése, és újbóli szétágazása viszont nem alkalmas a makroevolúció szemléltetésére. A korallok fejlődése ezzel szemben egy pontban, egy polip megtelepedésével kezdődik, és a telep később ágazik el egyre erőteljesebben. A fa ágai a törzstől távolodva vékonyodnak, és ez nem jelképez semmiféle evolúciós változást (pl. egyedszámban, fajszámban, bármiben). A korallok ágai viszont rendszerint egyformán vastagok, sőt, vékonyabb és vastagabb részek váltakozhatnak is. Ami a fa és a korall metaforájában egyformán értelmezhető filogenetikailag, az csupán az elágazások rendszere.

## *A (botanikai)-zoológiai korall*

Jelenleg a zoológusok korallnak tekintik azokat a tengeri csalánozókat, melyek nagyszámú, genetikailag azonos egyedei telepeket formálnak és vázat építenek. Történetileg a korall fogalma korántsem olyan egyértelmű, mint a fáé. Az eredetileg tízkötetes, de csak kilenc kötetben fennmaradt művében, a *Növények természetrajzá*ban Theophrasztosz a korallokat is felsorolta, míg egy másik művében a vörös korallt ásványként fogta fel. Az idősebb Plinius (?23/24–79) *Természetrajz*a (vagy inkább *Természettudomány*a) is jelezte a számos tengeri lény besorolását övező bizonytalanságot, bevezetve a „sem növény, sem állat", azaz a „*tertia natura*" fogalmát. A Babilóniai Talmud (500 körül) a korallokat egyenesen fákként jellemezte. A francia természettudós, Petrus Gyllius (1490–1555) a klasszikusok nyomán alkotta meg a *zoophyta* kategóriát, mutatva, hogy még az ő korában sem volt egyértelmű, hogy növénynek vagy állatnak tekintsék-e a korallokat. Linné a *Systema Naturae* 10. kiadásában (1758, p. 646) a korallokat az állatvilág VI. *Vermes* (férgek) osztályában helyezte el, mégpedig a *Lithophyta* („kőnövények") rendjében, három génuszt is megnevezve (*Tubipora, Millepora, Madrepora*).[7] Bonnet (1781) természet lépcsőjében a korallok átmenetet képeztek a kőzetek és ásványok, valamint az élő szervezetek között. A német-angol csillagász (!), W. Herschel (1738–1822) vette észre mikroszkópjában, hogy a korallpolipoknak nincs sejtfaluk, így csak állatok lehetnek. Cuvier 1834-ben a *Zoophyta* nevet a sugaras szimmetriájú állatokra alkalmazta, ide értve a csalánozókon kívül sok férget és a tüskésbőrűeket is. Darwin jól ismerte a korallokat,[8] és a Föld körüli útján tett megfigyeléseit le is írta a *The structure and distribution of coral reefs* c. könyvében 1842-ben – bár az atollok keletkezéséről szóló elképzeléseit ma már nem igazán fogadják el a geológusok. A csoport igazi ismerője Haeckel volt, aki a gazdagon illusztrált *Arabische Korallen* c. munkájában (1876b) az általa leírt *Monoxenia darwinii* példáján mutatta be a barázdálódás és a gasztruláció folyamatát. Korallok iránti lelkesedését – és fiatalkori botanikus érdeklődését – jól érzékelteti a következő idézet az album 32–33. oldaláról: „*Itt a tenger kékes mélyén mindent tarka virág borít s ezek a virágok mind élő állatok, élő korallok. A nagy korallpadok felülete ezer meg ezer kedves virágcsillaggal van behintve. Az elágazó fákon és bokrokon virág-virág hátán.*"[9]

## *Korallok: hasonlattól a matematikai definícióig*

A fentiekben már szó volt róla, hogy miért tekinthető egy elágazó korall a filogenetikai kapcsolatok jobb hasonlatának, mint a fa. Metaforával azonban nem érhetjük be, mert akkor ugyanabba a hibába esünk, mint a fa-hasonlat alkalmazói. Kiindulásképpen mindenesetre vizsgáljuk meg, mely fajok jöhetnek számításba a korallmodell felépítésében! A leggazdagabban elágazó korallokat az *Octocorallia* kládon találjuk az *Alcyonacea* rokonsági körében. Ágaik egyes fajoknál csak felfelé növekednek, így az idő előrehaladását is jelképezhetik (1.29c ábra). Telepeik általában háromdimenziósak, de vannak megközelítőleg egy síkban növekvő fajok is, mint például a legyezőkorallok. Ráadásul egyes legyezőkorallok ágai között átkötések, anasztomózisok is vannak – amelyek a hibridizációs folyamatok kifejezői lehetnek (1.29d ábra).

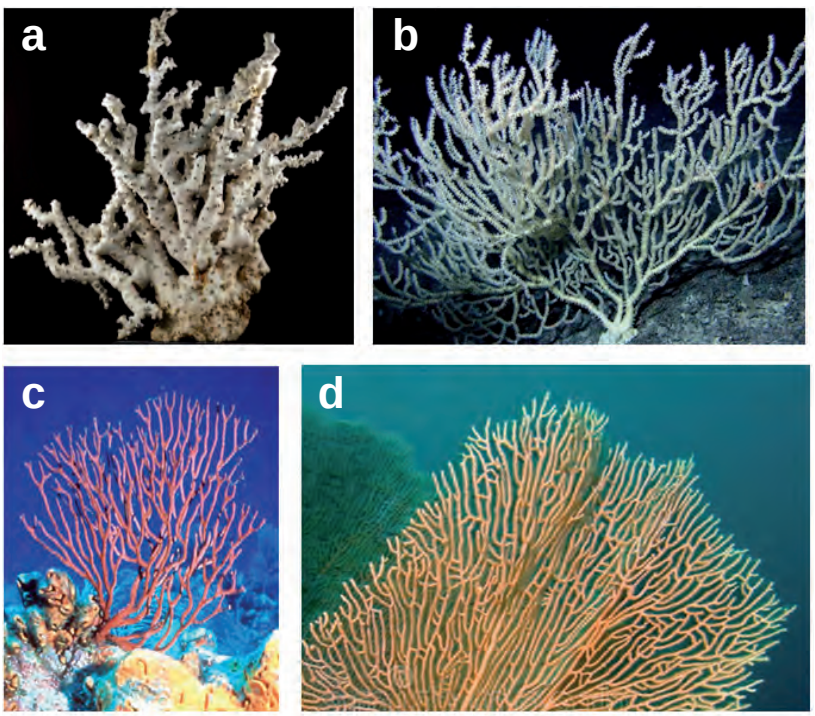
7 A *Zoophyta* egy másik rend volt, szintén csalánozókkal, közöttük a tollkorallal, de Linné egyes mohaállatokat, meszes vörösmoszatokat (a sok félreértést kiváltó *Corallina* fajait), laposférgeket és zöldalgákat (*Volvox*) is ide helyezett.

8 Darwin még a Beagle fedélzetén, a Falkland-szigetek mellett gyűjtött anyag alapos vizsgálatával jött rá 1833-ban arra, hogy az erősen mésztartalmú algák (mint a *Corallina*) valójában nem korallok (mint addig gondolták, pl. Linné és Cuvier is).

9 A fordítást A. Brehm *Az állatok világa* 18. kötetéből (Gutenberg, Budapest, év nélkül) vettem át.

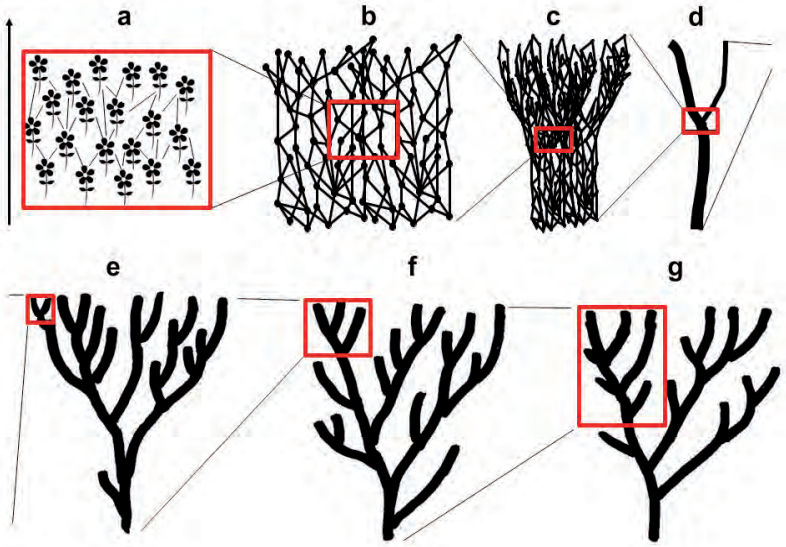
**1.18 cédula: A korallok száma, alakja és osztályozásbéli jelentősége**

A csalánozók körében a virágállatok (*Anthozoa*) kládján két nagy csoport viseli a korall nevet: a szimmetriaviszonyaik szerint egymástól jól elkülöníthető *Hexacorallia* és *Octocorallia*. Ez azonban nem jelenti azt, hogy minden idetartozó szervezetet korallnak tekintünk, mint például a váz nélküli és magános aktíniákat és csöves virágállatokat. A név leginkább egyértelműen a hatosztatú kőkorallokat (*Scleractinia*, pl. *Dendrophyllia nigrescens* 1.29a ábra) fedi, az idetartozó mintegy 1300 faj építi a trópusi tengerekre oly jellemző zátonyokat. Közeli rokonaik, a töviseskorallok (*Antipatharia*) mintegy 280 fajának már puhább, kitinből és proteinből álló váza van. A klasszikus korall elnevezés még kevésbé illik a *Zoantharia* 300 képviselőjére: ezek egy része magános, a telepeseket pedig valódi váz hiányában legfeljebb homokszemcsék és egyéb szilárd anyagok erősítik. Az *Octocorallia* klád tagjai (700 faj, pl. *Keratoisis flexibilis*, 1.29b ábra; *Iciligorgia schrammi,* 1.29c ábra; *Melithaea* fajok, 1.29d ábra) szintén telepesek, vázuk viszonylag lágy, epidermisszel fedett mesogloea, benne mész- és szarutestekkel. Ezeken a „valódi" korallokon kívül további csalánozók is viselik a korall nevet. Gazdagon elágazó mészvázas kolóniákat képeznek, de a fentiekkel ellentétben medúza alakjuk is van. Ilyenek például a Linné által leírt tűzkorallok (*Millepora*) és a rózsakorallok (*Stylaster*), a hidrák rokonságából. A korall tehát nem taxon, nem klád, hanem sok tengerlakó csalánozó jellegzetes növekedési típusa. A telep alakja viszont sokféle lehet, a szakértők a következő csoportosítást alkalmazzák: elágazó, fürtös, ujjas, kéregszerű, levélszerű, lemezes, gömbded, alaktalan tömör. Igen sok faj tartozik az elágazó típusba – nyilvánvalóan csak ezek jöhetnek számításba, mint a makroevolúció folyamatának hasonlatai – és egyben kiinduló pontjai a matematikai modellhez.




**1.29 ábra.** Az elágazó vázzal rendelkező korallok néhány jellegzetes formája. **a:** *Dendrophyllia nigrescens* (forrás: Smithsonan Institution), **b**: *Keratoisis flexibilis* (forrás: Wikimedia), **c:** *Iciligorgia schrammi* (forrás: Wikimedia), **d:** *Melithaea* sp. (Dreamstime Royalty Free Stock Photo).

Korallokra, vagy azok kétdimenziós vetületére (árnyképére) emlékeztető ábrák már jó ideje szerepelnek a szakirodalomban – persze nem korall, hanem filogenetikai fa (Fig. 3.6, Baum & Smith 2013), jobb esetben filogénia („*phylogeny*", Stuessy 1990) megnevezéssel, néha mindkettő feltüntetésével ugyanazon az ábrán (Maddison & Maddison 1992, p. 26). Figyelemre méltó az utóbbi két szerző rajza, ami a tokogenetikus hálózatból kiindulva szemléletesen mutatja be, hogyan is jutunk el ehhez a diagramtípushoz. Csak emlékeztetőül, a tokogenetikus hálózatban az egyedek a szögpontok, míg a szülő-utód kapcsolatokat a gráf élei reprezentálják, mint az 1.1 és 1.6 ábrákon. A gráfot tehát el lehet helyezni egy koordináta-rendszerben, amelynek függőleges tengelye az idő. Ha a képzeletbeli gráfunkban fokozatosan növeljük az egyedszámot, akkor az egyedek pontjai egyre kisebbek lesznek. Fokozatos „zoomolás", azaz léptéknövelés hatására a pontok összeolvadnak, az élek eltűnnek, és egy egészen más típusú ábra rajzolódik ki: az egyedek sora egy folytonos, szabálytalan geometriai alakzatot vesz fel (1.30a–d ábra). Innentől fogva beszélhetünk korallról, amely




**1.30 ábra.** A tokogenetikus hálózattól a korallig, a kisléptékű változások (**a**–**d**) és makroevolúciós elágazások (**e**–**g**) illusztrációja.

az egyedek folyamának kettéválásával szépen mutatja a divergencia, azaz két faj elválásának a jelenségét is. Elágazás ide, elágazás oda, ez a diagram azonban már NEM FA matematikai értelemben (persze botanikaiban sem)! És természetesen a zoomolás tovább folytatható: a korall egyes ágai is összeolvadhatnak, ha még távolabbról nézzük, így azok már fajok egy csoportját képviselik. Ezzel nem kell leállnunk, ugyanis a korall ágai egészen nagy léptékű makroevolúciós vonalakat is jelképezhetnek (1.30e–g ábra). Az ismételt zoomolás és az összeolvadások sorozata olyan diagramokat eredményez, amelyek mindegyike hasonló az előzőre és a következőre is (önhasonlóság, ami például a fraktálok jellemzője). Az 1.1. ábra két tokogenetikus gráfja köré rajzolt alakzat is korall. Mindezek az ábrák azt mutatják tehát, hogy a korallok a tokogenetikus hálózatok makroszkópikus mintázatának felelnek meg – mintha tisztességes távolságból figyelnénk őket. A korallok a

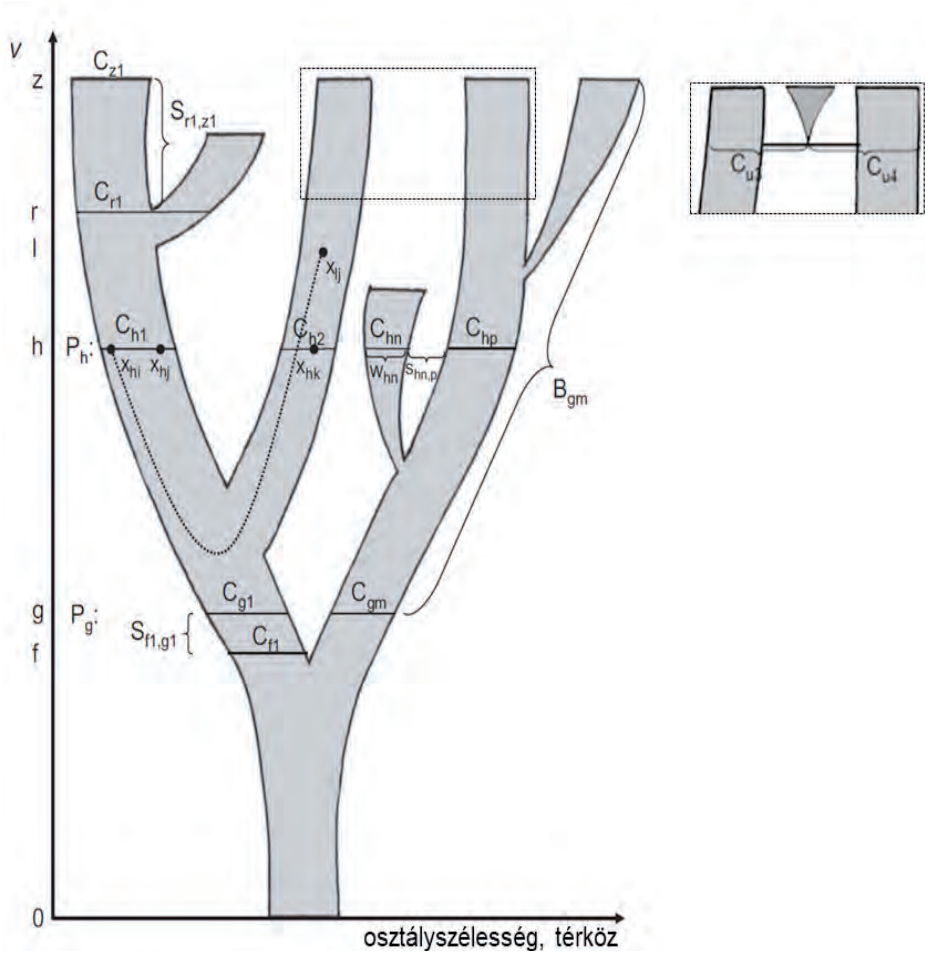
**1.1 Definíció:** Az *elágazó árnyékdiagram* (vagy sziluett) egy két- vagy háromdimenziós térben elhelyezett $\mathbf{X} \equiv \{x_{vi}\}$ geometriai alakzat, melynek minden $x_{vi}$ pontja egy, a modellező által előre meghatározott biológiai entitást képvisel, például egy szervezetet, gént, populációt, taxont stb (1.31 ábra). A koordináta-rendszer függőleges tengelye irányultságot (időt, vagy akár „morfológiai progressziót") fejez ki, a $v$ alsó index mutatja az $x_{vi}$ pont helyzetét eme tengely mentén. **X** bármely két $x_{hi}$ és $x_{lj}$ pontja topológiai értelemben összeköthető („path connectedness", szaggatott vonal az ábrán). Bármely $v$ szinten (pl. időpontban) az entitások egy $P_v$ partícióját (felosztását) kapjuk valamely $R_v$ ekvivalencia-reláció alkalmazásával (ami tehát a biológiai entitások egy osztályozását jelenti). Fontos, hogy az osztályozás kritériumai azonosak legyenek a teljes **X**-re. Általában, egy $P_h$ partíció $N_h$ nem üres ekvivalenciaosztály halmaza, amelyeket $C_{h1}$, $C_{h2}$,..., $C_{hN_h}$ jelöl (az ábrán $N_h = p$). Ez szemléletesen azt jelenti, hogy adott $h$ időpontban bármely két $x_{hi}$ és $x_{hj}$ pont vízszintesen topológiailag összeköthető, ha azok ugyanabba az ekvivalenciaosztályba tartoznak. A különböző osztályokba tartozó pontok között nincs ilyen kapcsolat, mint például az $x_{hj}$ és $x_{hk}$ esetében. Ha $v = 0$ akkor csak egy ekvivalenciaosztályunk van, vagyis $N_0 = 1$. Ezt az **X** alapjának (bázisának) nevezzük. Ettől felfelé $N_v$ változatlan maradhat, növekedhet, majd utóbb csökkenhet is. Bármely két $P_g$ és $P_h$ partícióra azt mondjuk, hogy $P_g$ az előd-partíciója a $P_h$ utód-partíciónak, ha $g < h$. Következésképpen, $C_{gm}$ az előd-osztálya $C_{hn}$-nek, míg $C_{hn}$ az utód-osztálya az előzőnek, ha létezik egy topológiai út $C_{hn}$ bármely pontja és $C_{gm}$ bármely pontja között oly módon, hogy az $P_g$ más osztályait nem keresztezi. Továbbá, ha bármely két pont $P_g$ különböző osztályaiban van, akkor nincs olyan út közöttük, amely bármely más $P_v$ ($v > g$) partíciót keresztezne. Ez a feltétel zárja az elágazó mintázat topológiai meghatározását (és a hibridizáció miatt vissza is térünk rá a későbbiekben).

Az utód-osztály nélküli osztályok a terminális osztályok. A $v$ maximális értékénél, $z$-nél levő terminális osztályokat legfelső osztályoknak nevezzük, mint pl. a $C_{z1}$. Az $r$ szintet az a $C_{r1}$ előd-osztály elágazási szintjének, ezt az osztályt pedig elágazó osztálynak nevezzük, ha annak egynél több utód-osztálya van az $r$-t közvetlenül követő $q$ szinten.

A BSD *szelvényekre* (szegmensekre) és *ágakra* osztható. Az $S_{f\,1,g1} \subset \mathbf{X}$ szelvény egy zárt halmaz, amelyet a $C_{f\,1}$ előd-osztály és annak $C_{g1}$ utód-osztálya határol oly módon, hogy nincs közöttük elágazó osztály. Az *alulról nyílt* $S^{O}{}_{f\,1,g1}$ szelvény az $S_{f\,1,g1}$ szelvény minden osztályát tartalmazza, kivéve a $C_{f\,1}$-t. Egy *terminális* szelvény

felső korlátja egy terminális osztály, mint pl. az $S_{r1,z1}$ az ábrán. Két szelvény *érintkező*, ha az első felső korlátját jelentő osztály megegyezik a második szelvény alsó korlátjával. A *teljes* szelvényeknek alsó és felső korlátja is elágazó osztály. Egy *alulról zárt* $B_{gm} \subset$ **X** *ág* (branch) a $C_{gm}$ elől-osztályt és annak összes utódját tartalmazza, míg az *alulról nyílt* $B^{O}_{gm}$ ágban nincs benne az elől-osztály. Egy *alulról zárt teljes ág*ban a legalsó osztály elágazó, ami azonban kimarad az ennek megfelelő alulról nyílt teljes ágból.

A vízszintes tengelyen a BSD két fontos grafikus jellegét, az *osztályszélességet* és a *térközt* fejezhetjük ki. A $w_{hn}$ osztályszélesség a $C_{hn}$ osztály bal és jobb szélső pontjai között húzható egyenes szakasz hossza. Ez arányos lehet például az osztály diverzitásával vagy genetikai variabilitásával, de önkényesen megválasztott érték is lehet $P_h$-ra vagy a teljes **X**-re. Az $s_{hn,p}$ térköz a $P_h$ partíció $C_{hn}$ és $C_{hp}$, egymással szomszédos osztálya közötti távolság. Ez az érték fenetikai, genetikai, földrajzi, molekuláris vagy más különbözőséget fejezhet ki. Ha ezt nem kívánjuk érzékeltetni, akkor szabadon választott érték is lehet adott $P_h$-ra nézve. Háromdimenziós BSD-k segítségével akár kétféle eltérés, mondjuk, a morfológiai és genetikai is bemutatható egyidejűleg (például Sokal & Camin 1965, Fig. 6; Stuessy 1990, Fig. 9.3).




**1.31 ábra.** Segédlet az elágazó árnyékdiagram (BSD) matematikai meghatározásához (Podani 2017a, 2019). A kis kép két ág anasztomózisát (vagyis a hibridizációt) illusztrálja.

legfontosabb esetei a matematikailag pontosan meghatározott elágazó árnyékdiagramoknak (*branching silhouette diagrams*, röv. BSD, Podani 2017a, majd módosítással Podani 2019). Meghatározásuk a fagráfoknál bonyolultabb, amint a fenti 1.1 Definícióból kiderül.

A BSD általános definíciójából kindulva a biológiában eddig alkalmazott rajzok három alaptípusba csoportosíthatók, mindegyikkel találkoztunk már, de csak most illesztjük be őket egy egységes elméleti keretbe.

*Korall.* A BSD általános leírása a következő módosításokkal és kiegészítésekkel érvényes. A sziluett pontjai a függőleges tengelyen jelzett időben élő egyedek, populációk, fajok vagy más taxonok. Az elől- és utódosztályokat ebben az esetben ős-, illetve leszármazottosztályoknak nevezzük. Egy alulról zárt ág monofileti-

**1.19 cédula: A koralldiagramok előnyös sajátságai**

Egy koralldiagram, mint matematikai objektum, sokféle információ egyidejű megjelenítését teszi lehetővé – amire a fák és hálózatok egyáltalán nem alkalmasak:

- *Kladisztikus:* bemutatja az evolúciós-filogenetikai elágazási eseményeket,
- *Kronologikus:* a történéseket lineáris időskálán jeleníti meg,
- A *sokféleséget* is kifejezi: a fajgazdagságot minden csoport esetén ugyanabban a léptékben ábrázolja, így érzékeltetve, hogyan oszlik meg a diverzitás közöttük a jelenben és a múltban,
- *Paleontológiai*: az ismert kihalt szervezeteket és azok csoportjait is be tudja mutatni,
- *Történeti*: a jelentős makroevolúciós és a geológiai események (pl. tömeges kihalás) bejelölhetők rajta,
- *Önhasonló:* a diagram finomabb részletei kinagyítva a teljes diagram sajátságait mutatják,
- *Folytonos* (matematikai értelemben): mentes a diszkrét matematika, a gráfelmélet korlátaitól. A korall mint elágazásairól nevezetes geometriai alakzat egy pontját többek között egyedként, populációként vagy taxonként is értelmezhetjük,
- *Rangmentes:* mellőzi a linnéi osztályozási rendszert, és a korall ágait tekinti taxonómiai egységeknek,

A BSD fenti definíciója még nem tette lehetővé azt, hogy a korallon átkötések is legyenek, mint mondjuk, egy legyezőkorallon. Ez pedig igen fontos engedmény (l. 1.2 Definíció), mert ezáltal a

- *Horizontális evolúciós események* is bemutathatók, mint pl. a hibridizáció (kis léptékben) vagy az endocitoszimbiogenezis (nagy léptékben).

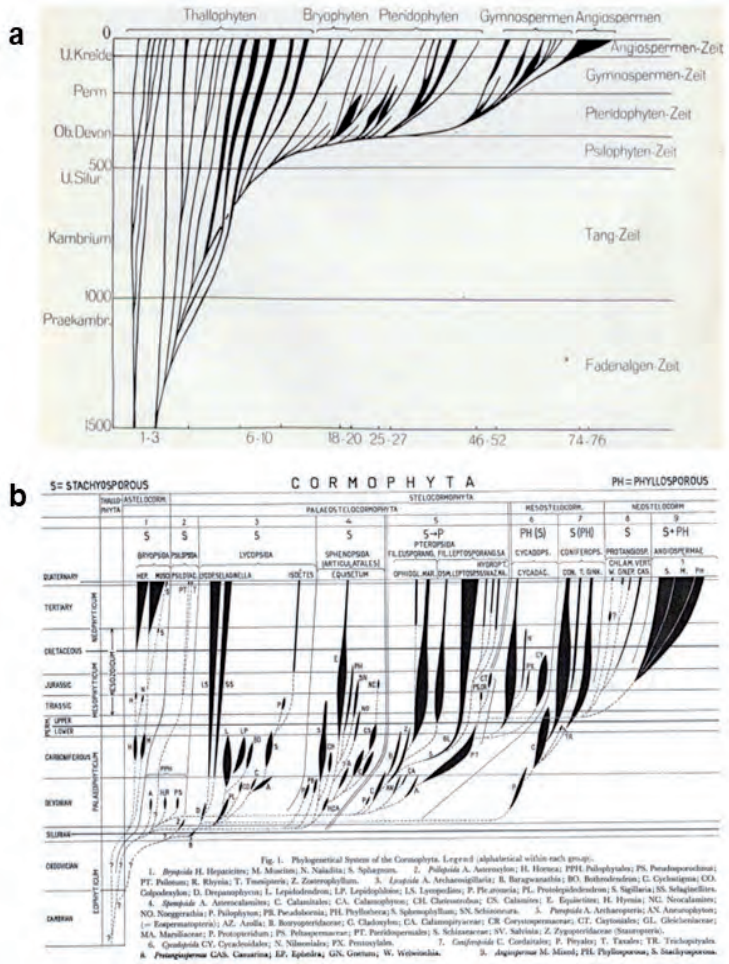
**1.2 Definíció:** A korall speciális esete a *legyezőkorall* (1.31 ábra, kis kép) ami úgy kapható meg, hogy a BSD definíciójából a „Továbbá, ha bármely két pont $P_g$ különböző osztályaiban van, akkor nincs olyan út közöttük, amely bármely más $P_v$ ($v > g$) partíciót keresztezne." mondatot kihagyjuk. Vagyis a $C_{u3}$ és $C_{u4}$ osztályok az $u$ időpontban hibridet képezhetnek, amely az $u$+1 időpontban új szelvényként jelenik meg. Tehát az ábrán feltüntetett $x_{hk}$ és $x_{hp}$ „felülről" és „alulról" is összeköthető.

kus, benne van az ős-osztály és annak összes leszármazottja. Egy elágazási szinten elhelyezkedő ős-osztály a legutolsó közös őse az abból eredő kettő (vagy több) alulról nyílt testvérágnak. Ha *z* a mának felel meg, akkor a terminális osztályok recens csoportok, minden korábbi időponthoz tartozó terminális osztály elhalt

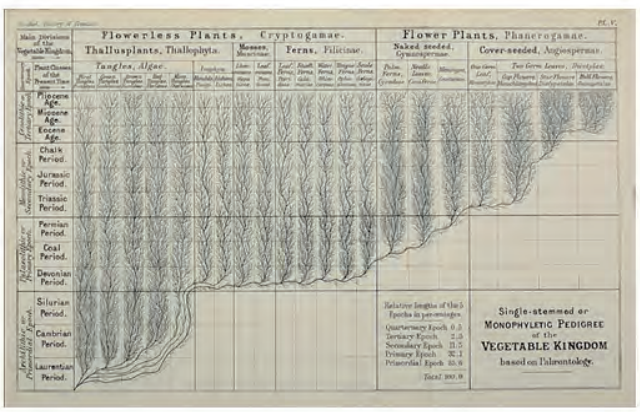
**1.20 cédula: Buborék-, orsódiagramok vagy romerogramok**

Paleontológiai vagy rendszertani tárgyú, többnyire évtizedekkel ezelőtt megjelent könyveket lapozgatva gyakran bukkanhatunk linnéi taxonok leszármazási viszonyait és fajgazdagságuk időbeli változásait egyidejűleg bemutató diagramokra. Ezeken a taxonok változatos alakú, leginkább buborékra vagy orsóra emlékeztető árnyképek formájában jelennek meg. Feltételezett rokonsági kapcsolataikat folytonos vagy szaggatott vonalak jelölik. A földtörténeti időskála a függőleges tengelyen van feltüntetve, a vízszintes tengely, vagyis az orsók szélessége pedig a taxonok sokféleségét (fajok, génuszok stb számát) hivatott kifejezni. Ezek a "filogenetikai fák" persze egyáltalán nem fákat, hanem inkább árnyékdiagramokat ideéznek. Az alapötlet már a 19. században felmerült, H. G. Bronn (1800–1862) majd Wallace munkáiban, de ezt az ábrázolási módot az amerikai paleozoológus A. Romer (1894–1973) könyvei tették igazán ismertté és népszerűvé (rá utal a *romerogram* elnevezés). A botanikában az áttörést Zimmermann 1930-ban készült diagramja jelentette (1.32a ábra); ezzel a szerző az akkor ismert teljes növényvilág rokonsági viszonyait kívánta bemutatni. A holland H. J. Lam (1892–1977) pedig a hajtásos növényekre („*Cormophyta*") rajzolt meg egy viszonylag részletes romerogramot még 1955-ben (1.32b ábra). Ilyen jellegű diagramok szórványosan később is felbukkantak egyes művekben, pl. Stewart & Rothwell (1993, Charts 11.1, 16.1, 20.1, 26.1, 30.1), DiMichele & Bateman (1996, Figure 1), és Sokoloff et al. (2015, Figure 2).

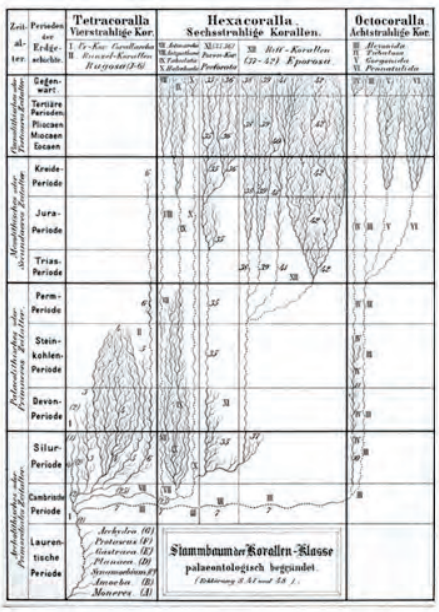
A romerogramok fontos átmeneti állomást jelentenek a korallban való gondolkodás felé annak ellenére, hogy van két alapvető hiányosságuk: 1) az orsók linnéi taxonoknak felelnek meg, az osztályozás tehát mai ismereteink rávetítése (azaz ráerőltetése) a múltra. Összeköttetéseik ős-leszármaztatott kapcsolatokat fejezneki ki, ami viszont a kaktuszdiagramok jellemzője (l. lentebb); 2) a síkidomok szélessége csak ritkán arányos a kérdéses csoport sokféleségével, ezért egy adott ábra részletei nem hasonlíthatók össze ilyen szempontból (Lam ábráján például a zárvatermők mai fajszáma csak háromszorosa a páfrányokénak, holott a különbség kb. húszszoros).




a




b




**1.32 ábra.** Romerogramok a botanikai irodalomból. **a:** Zimmermann (1930) ábrája a teljes növényvilágról, **b:** Lam (1955) elképzelése a hajtásos növények (*Cormophyta*) filogenetikájáról.

**1.33 ábra.** Haeckel filogenetikai koralldiagramjai. **a:** A növényvilág monofiletikus „pedigréje” (Haeckel 1876a, Plate V), **b:** A korallok korallja (*Stammbaum der Korallen-Klasse*, Haeckel 1876b, Taf. VI).

szervezeteket képvisel. Egymással érintkező szelvények egy füzére az úgynevezett leszármazási sor.

A 19–20. században megjelent filogenetikai diagramokat megvizsgálva kiderül, hogy egyesek mai szemmel nézve, kis jóindulattal, korallnak tekinthetők. Haeckel több rajza (például a növényvilág „törzsfája", 1.33a ábra) idődimenzióba ágyazott elágazásrendszer, melyben az ágak maguk a taxonok. Ezek az ábrák persze csak jelképesek, hiszen a korall ágainak többsége nincs is megnevezve. Másik példa Haeckeltől a korallokról szóló, fent említett művében szereplő utolsó diagram is („*Stammbaun der Korallen-Klasse*," 1.33b ábra). Ez sem törzsfa tehát, hanem valójában a „korallok korallja", amelyen viszont a szerző a kihalt és ma élő ágak jelentős részét meg is nevezte.

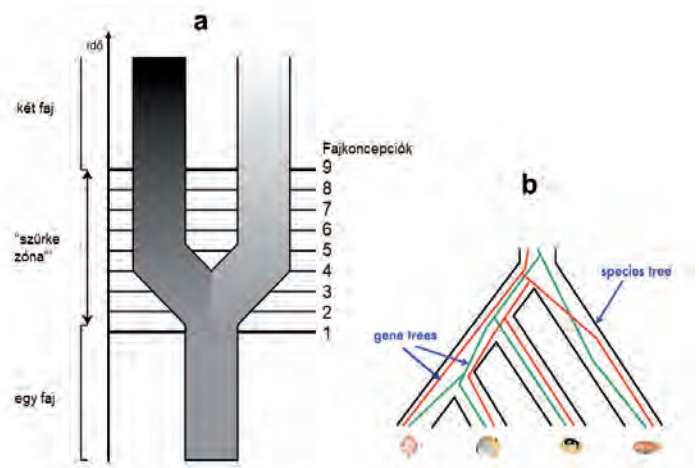
Ezzel eljutottunk arra a pontra, hogy a földi élet múltjáról és jelenéről való ismereteink lényegét egyetlenegy ábrában, az *Élet Korall*jában (*Coral of Life*, 1.35 ábra, Podani 2019) foglaljuk össze. A függőleges tengelyen szerepel a geológiai időbeosztás, a lineáris skála kb 4,55 milliárd évet ível át. A vékony vízszintes vonalak a földtörténeti időszakok határait szemléltetik, a hozzájuk rendelt számok „millió évvel ezelőtt"-et (MYA) jeleznek. A vízszintes tengelyen a fajszámot mértük fel, a teljes tartomány a ma élő és ismert mintegy 2 millió fajnak felel meg. Az egyes kládokat azaz korallágakat (a taxonokat) orsószerű, többnyire

**1.21 cédula: Az egyesített fajkoncepció, „fák a fában" – és a korallok**

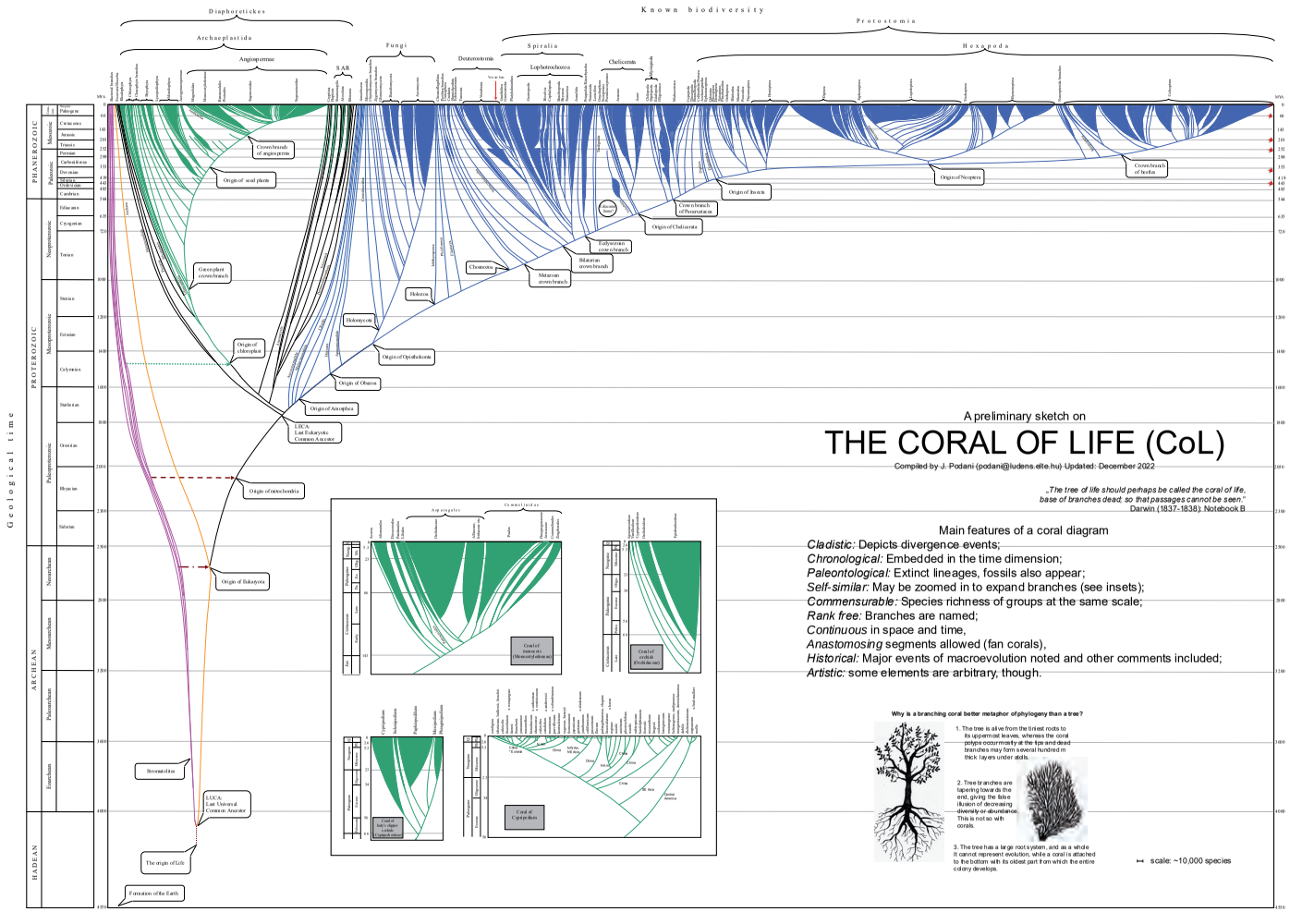
Jó néhány, a filogenetikai-evolúcióbiológiai irodalomban fellelhető diagramról most már megállapíthatjuk, hogy inkább korallok, mint fák. Két fontos példát vizsgáljunk most meg a sok közül.

A fajkoncepciók rövid tárgyalásában említettem egy *n*+1-edik definíciót is (1.1.4 rész), az egyesített fajkoncepciót, melynek első illusztrációja de Queiroz (1998) nevéhez fűződik (1.34a ábra). Ez egy hasadásos speciációs modell, de nem hirtelen ugrásokat tételez fel (amit gráffal illusztrálhatnánk, mint az 1.4b ábrán), hanem a populációk folytonos átalakulásából indul ki. Ennek érzékeltetésére tehát a korall egy ideális eszköz, hiszen ennek egy pontja egy egyedet, míg bármely, a függőleges tengelyre merőleges idősíkban nyert metszete ekvivalenciaosztályt/osztályokat – azaz fajokat jelent. Kezdetben egy fajunk van, akármelyik definíciót is alkalmazzuk. Az idő előrehaladtával azonban ez fokozatosan két fajra válik szét, először csak egy, majd egyre több fajkoncepció szerint (bizonytalan „szürke zóna"). Végül pedig már teljessé válik az elválás, hiszen a kilencedik definíció is azt sugallja, hogy a két populációt külön fajnak kell tekinteni. Ezután a kép tovább tisztul, s az elválás véglegessé válik: nincs olyan fajkoncepció, ami ezt ne támasztaná alá. A fokozatosságot a szürke árnyalatai érzékeltetik – egy gráf nyilvánvalóan alkalmatlan lenne erre.

A másik példa egy igen gyakori félreértés, amellyel internetes biológiai oktatóprogramoktól kezdve egészen a *Nature* folyóirat legkomolyabb cikkeiig sokfelé szembesülhetünk. Arról van szó, hogy a fajok evolúciós története, azaz filogenezise, nem feltétlenül egyezik meg egyes gének történetével, hiszen az előző tulajdonképpen sok-sok gén egyedi históriájának „összegeként" alakul ki. Ezt sokan génfák-a-fajfában („gene trees in the species tree", 1.34b ábra) feliratú rajzokkal illusztrálják, ami csak zavart okoz a fejekben, hiszen egy gráfelméleti fa nem rajzolható be egy másik gráfelméleti fa „belsejébe". Ez matematikai nonszensz. A „fajfa" azonban több, mint egy metafora ebben az esetben, hanem egy korall, melynek egy pontja egy egyednek felel meg. A színes vonallal megrajzolt fák pedig tényleges gráfok, amelyek egy-egy gén múltját az egyedekre vetítve szemléltetik. A rajzon a zöld színnel jelölt fa mutatja annak a génnek történetét, amely teljesen egybevág a faj históriájával, míg a piros színű fa ellentmond annak.




**1.34 ábra a:** Az egyesített fajkoncepció korallmodellje (de Queiroz 1998, Fig. 5.4, módosítva), **b:** A „génfák a fajfában" gyakran szerepel oktatóprogramokban is (https://biology.stackexchange.com/questions/53141/what-is-the-difference-between-a-species-tree-a-gene-tree-and-a-phylogenetic-tr, módosítva).

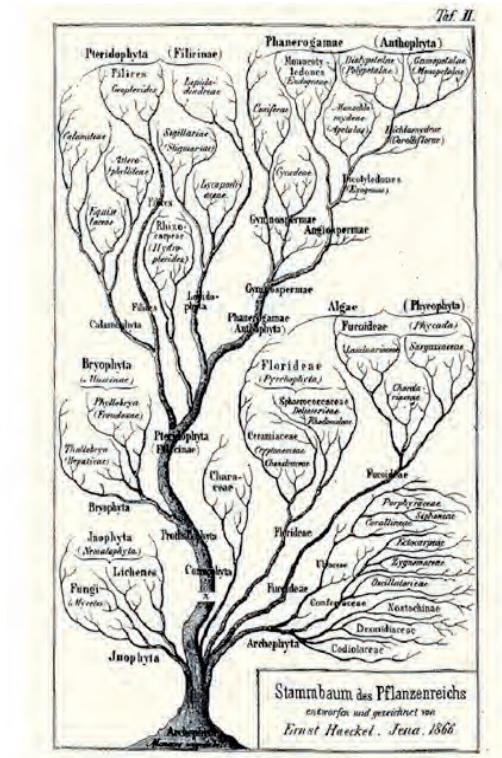



**1.35 ábra**. Az Élet Korallja (Podani 2019, Fig. 3, Supplement S4). A középen található korallrészleteket az egyszikűek tárgyalásakor külön is megvitatjuk.

máig szélesedő síkidomok formájában mutatjuk be. A magenta és narancs színek a prokarióták két fő csoportját, az eubaktériumokat, illetve az archaeákat jelölik, a zöld szín a növényeket (*Archaeplastida*), a kék az *Amorphea* (állatok, gombák, amőboid egysejtűek) nagy csoportját, a fekete pedig a többi kisebb kládot (pl. *Excavata/Discoba*, SAR klád) emeli ki. A korallágak alakját a mai fajszám alapján készült becslés, illetve a fosszilis adatok határozzák meg. Ha a múltbéli ágakról vagy szegmensekről nincs fajszámadatunk (elég gyakran nincs), akkor vékony folytonos vonalat alkalmazunk. A diagramon bejegyzések utalnak egyes kiemelt fontosságú evolúciós események bekövetkezésének helyére és időpontjára. A kép jobb szélén piros jelek érzékeltetik a nagyobb kihalási események bekövetkeztét. A diagram növényekre vonatkozó, nagyított részletei szolgálnak majd a későbbiekben a növényi filogenezis bemutatására.

*Kaktusz.* A BSD általános meghatározása jelentősen leegyszerűsödik: a síkidomok egy pontja egyednek, fajnak vagy más (linnéi) taxonnak felel meg. A függőleges tengely (akár feltüntetjük, akár nem) nem az időt, hanem leginkább a morfológiai „progressziót" tükrözi (lépték nélkül), vagy még azt sem. A klasszifikáció nemcsak vízszintesen, hanem függőlegesen is kifejeződik, vagyis az egész diagramban egyetlenegy partíció található – ami rendszerint az entitások linnéi osztályozásának felel meg. A csoportok (ekvivalenciaosztályok) a kaktusz lapos szártagjai, pontosan nem meghatározott alakkal és mérettel, bár ez utóbbi tükrözheti az adott csoport diverzitását. A szártagok ős–leszármazott viszony szerint kapcsolódnak egymáshoz. Ezt az irányultságot a kaktusz bázisa, a legalsó szártag, vagyis a többiek legközelebbi közös őse határozza meg. Két osztály illeszkedési pontja az izület. A kaktusz egy ága az összes szártag halmaza, amely – közvetlenül vagy közvetve – ugyanattól az illeszkedési ponttól származtatható. Csak a végső szártagok lehetnek monofiletikusak, a többiek szükségképpen parafiletikusak. A szártagok között nem lehetnek anasztomózisok, azaz a kaktuszdiagram horizontális események bemutatására nem alkalmas. Klasszikus példa Bessey kaktuszdiagramja (1.13b ábra), amelyben a szártagok zárvatermő rendeket képviselnek.

*Tölgyek.* A kaktuszokhoz képest még határozatlanabb a BSD egyes részeinek a jelentése. Tulajdonképpen metaforikus biológiai fák árnyképéről van szó, amelyeket elsősorban Haeckel munkásságából ismerünk. Csak a végső osztályok vagy szegmensek képviselnek ismert biológiai entitásokat, azok egy partíciójával, benne linnéi taxonokat képviselő ekvivalenciaosztályokkal. Az előd-osztályokat nem értelmezzük. Függőleges (pl. idő-) tengely nincs, a terminális csoportok önkényesen megválasztott szinten vannak feltüntetve, az ágak akár lefelé is hajolhatnak, de ekkor nem „visszafejlődést"

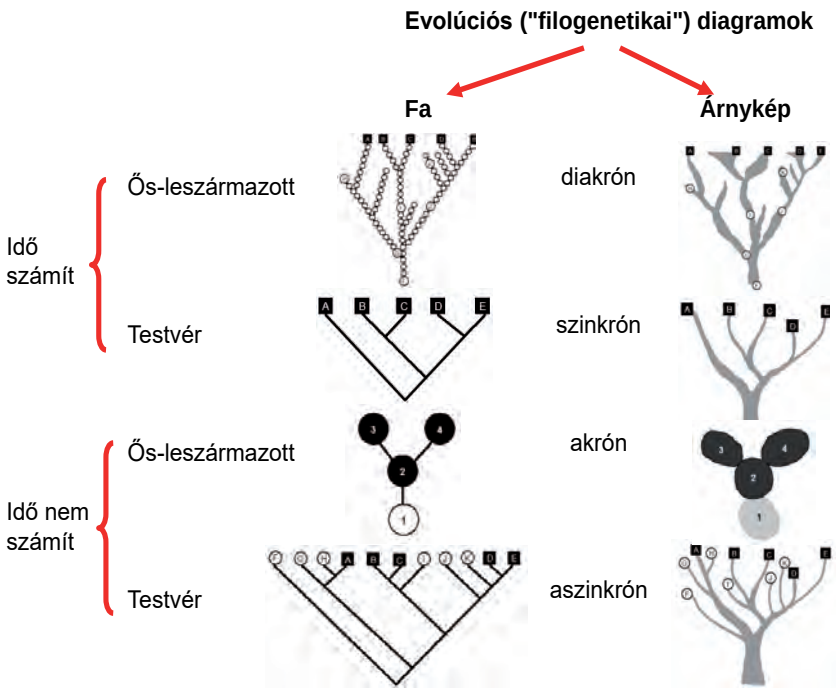



**1.36 ábra.** A növényvilág tölgydiagramja (Haeckel 1866, Taf. II), a végágakon recens és kihalt taxonokkal vegyesen.

jelentenek. A diagram szegmensei felfelé vékonyodók, szélességük nem illusztrál semmit. Az ábrából kivehető egyetlen lényeges információ az elágazások rendszere, a testvércsoportok – vagyis ezek az ábrák tulajdonképpen metaforikus fa formájában felrajzolt kladogramok. Haeckel már említett első ilyen ábráján minden végponton recens csoportok szerepeltek, kihalt szervezetek nem (*Monophyletischer Stammbaum*, 1.25a ábra). Vannak Haeckelnek olyan, ehhez hasonló tölgyei is, amelyeken a végágakon kihalt és recens csoportok egyaránt vannak. Ilyen például a növények egyik „törzsfája" (1.36 ábra), amelyben kihalt harasztok (*Calamites, Lepidodendron, Sigillaria*) jelennek meg a végágakon.

### *1.3.4 Kulcs a filogenetikai diagramok egységes osztályozásához*

Az eddigiekből kiviláglik, hogy az evolúciót és a nagy léptékű filogenetikai folyamatokat a biológia 1809 utáni története során sokan és sokféleképpen próbálták bemutatni. A diagramok formája, színe, tartalma, gondolati háttere és más jellemzői nagyon nagy változatosságot mutatnak. Egyetlenegy közös jellemzőjük van, az elágazásos topológia (léteznek „elágazásmentes" filogenetikai diagramok is – de ezek didaktikai értéke oly csekély, hogy itt nem tárgyaljuk őket). A történeti áttekintést és a diagramok helyes értelmezését elősegíthetjük az alábbi hierarchi-




**1.37 ábra.** Az elágazó evolúciós-filogenetikai diagramok kategorizálása három szempont szerint.

kus osztályozással (Podani 2017a) – amit akár határozókulcsként is használhatunk bármely, az irodalomban fellelt diagram típusának azonosításához. A legfontosabb választóvonal a fák és az árnyékdiagramok között húzódik, a további csoportosítás pedig attól függ, hogy az idődimenziót figyelembe vesszük-e, vagy nem vizsgáljuk (esetleg szándékosan figyelmen kívül hagyjuk), illetve attól, hogy ős–leszármazott vagy testvércsoporti relációkat tüntetünk-e fel. A kulcs használatát az 1.37 ábra rajzai segítik. A típusok megnevezésében görög eredetű jelzőket alkalmazunk, az időbeliségere utalva. Ezek a következők:

- szinkrón – egyidejű, azonos időpontban lezajló;
- diakrón – időbeli változást bemutató;
- aszinkrón – nem egyidejű; és
- akrón – a történetiséget nem tükröző, „időtlen”.

*Határozókulcs:*

**1.A:** A diagram egyértelműen gráfelméleti fának tekinthető, amelyben a csomópontok (szögpontok) egyes valós vagy hipotetikus szervezeteket vagy azok csoportjait képviselik, az élek pedig a közöttük fennálló relációkat szimbolizálják. Felismerésük akkor nehéz, ha a csomópontok, különösen a fa belsejében lévők nincsenek külön feltüntetve vagy megnevezve (mint pl. a kladogramokon). Azonban még a végső csomópontokat is sokszor csak a cimkék (nevek) jelzik. Más szóval: a csomópontokat nem feltétlenül tüntetik fel – holott az megkönnyítené a diagram értelmezését.

**2.A:** A fa szerkesztésénél figyelembe vesszük, hogy a benne szereplő szervezetek vagy azok csoportjai mikor éltek.

**3.A:** A szögpontok közötti élek szülő-utód vagy ős-leszármazott viszonyt fejeznek ki, a diagram elhelyezhető egy koordináta-rendszerben, melynek függőleges tengelyén az időt mérjük fel …….....…….*diakrón fák*

Példák: hennigi tokogenetikus fa (1.1b ábra), darwini evolúciós fa (1.3 ábra).

**3.B:** Az élek testvércsoporti viszonyra utalnak, a fa végágain egy adott időpontban élő szervezetek szerepelnek.....*szinkrón fák*

Példák: kladogramok (1.19, 1.20a–b ábra).

**2.B:** A fa szerkesztésénél az időre egyáltalán nem vagyunk tekintettel.

**4.A:** A szögpontok közötti élek ős-leszármazott viszonyt fejeznek ki, rendszerint faj feletti linnéi kategóriák között.....……..……...*akrón fák*

Példa: lamarcki filogenetikai fa (1.12 ábra).

**4.B:** Az élek testvércsoporti viszonyra utalnak, a fa végágain különböző időpontban élő szervezetek és/vagy azok csoportjai (ma élők és kihaltak egyaránt) szerepelnek…….....…..*aszinkrón fák*

Példa: ma élő és kihalt taxonokat egyaránt feltüntető kladogramok (1.17c ábra). Ebben a könyvben a kihaltak felé mutató élek szaggatott vonallal vannak megrajzolva (pl. 6.3 ábra).

**1.B:** Az ábra elágazó árnyékdiagramként (BSD) fogható fel, amelyben az egyes geometriai alakzatok szervezetek csoportjait jelölik, vagy pedig botanikai fák ágait idézik, és csak metaforikus jellegűek. Felismerésük akkor igazán nehéz, ha a rajz vonalas jellegű, mert akkor könnyen összetéveszthetők a matematikai fákkal.

**5.A:** A diagram szerkesztésénél figyelembe vesszük azt is, hogy a benne szereplő szervezetek vagy azok csoportjai mikor éltek.

**6.A:** A diagram pontjai között szülő-utód vagy ős-leszármazott kapcsolat van, a diagram egyértelműen elhelyezhető egy koordinátarendszerben, melynek függőleges tengelyén az időt mérjük fel ……*diakrón BSD-k*

Példák: darwini korallok (1.35 ábra), romerogramok (1.32–1.33 ábra).

**6.B:** A diagram metaforikus fa alakjában ábrázolt kladogram, csak az elágazásrendszernek van jelentése, míg az ágak alakjának, vastagságának nincs. A fa végágain egy adott időpontban élő szervezetek szerepelnek.....*szinkrón BSD-k*

Példa: haeckeli tölgy (1.25a ábra).

**5.B:** A diagram szerkesztésénél az időre egyáltalán nem vagyunk tekintettel

**7.A:** A diagram geometriai idomokból áll, amelyek általában fajfeletti linnéi kategóriáknak felelnek meg ……..*akrón BSD-k*

Példa: Bessey kaktuszdiagramja (1.13b ábra).

**7.B:** A diagram metaforikus fa alakban ábrázolt kladogram, csak az elágazásrendszernek van jelentése, míg az ágak alakjának, vastagságának nincs. A fa végágain különböző időpontban élő szervezetek szerepelnek (ma élők és kihaltak egyaránt)……*aszinkrón BSD-k*

Példák: Haeckel legtöbb tölgydiagramja (1.36 ábra).

*Summa summárum*

- A fa fogalmának a tudományban két definíciója létezik, a botanikai és a matematikai.
- Az Élet Fája, a biológiai sokféleség fontos metaforája, nincs egyértelműen definiálva.
- Számos diagram, melyekre a fa tudományos meghatározásai nem illenek, valójában csak metaforikus fa vagy – inkább – elágazó árnyékdiagram.
- A legfontosabb árnyékdiagram-típus a darwini korall, melynek alaptulajdonságai a folytonosság térben és időben, a kladisztikus elágazásrendszer és osztályozás, a fajszám illusztrálása, a paleontológiai-történeti események bemutathatósága.
- Az Élet Korallja (Coral of Life) minden más ábránál több információt tartalmaz az élővilág történetéről és sokféleségéről.
- Sok filogenetikai diagram valójában nem fa, hanem korall, például a romerogramok, az egyesített fajkoncepciót bemutató ábrák és a „fajfák" a génfákkal történő összehasonlításban.
- Az elágazó árnyékdiagramok további típusai (kaktusz, tölgyek) elsősorban történeti jelentőségűek.
- A filogenetikai-evolúciós diagramokra megadható egy határozókulcs, amelyben a fő döntési szempontok a következők: gráfelméleti fa vs árnyékdiagram, az idő számít vagy nem számít, és a bemutatott kapcsolatok testvércsoporti vagy ős-leszármazott viszonyt jelölnek-e.

## 1.4 Az élőlények elnevezése – régen és ma

A kihalt és ma élő szervezetek elnevezése rendkívül fontos a biológiában, hiszen általánosan használható tudományos nevek hiányában nem lenne egyértelmű, hogy miről beszélünk, mit vizsgálunk. Nyilvánvaló, hogy egyik élő nyelv sem felel meg ennek a célnak, és ezért az elnevezésekben a latin nyelv szabályait követjük. Annak, aki egész kutatói pályáján csak a lúdfű (*Arabidopsis thaliana*) nevű kis keresztes virágú növénnyel foglalkozik éppen olyan fontos a nevezéktan, mint a fajok százaival, sőt ezreivel szembesülő trópusi erdőökológusnak. Ebben a tekintetben nincs közöttük különbség, az eltérő fajszám ellenére sem. A nevezéktan, más szóval a nómenklatúra alapvető szabályaival tehát minden biológusnak tisztában kellene lennie, ugyanakkor a nevezéktan belső és külső ellentmondásai se rejthetők véka alá. Ebben a részben néhány fontos gondolatot vetünk fel, amelyek szorosan kapcsolódnak a fejezet tematikájához. Az, hogy élő és kihalt szervezetek többféleképpen osztályozhatók és kapcsolatrendszerük sokféleképpen mutatható be, azzal a következménnyel jár, hogy a taxonok elnevezése is többféleképpen lehetséges.

### *1.4.1 Klasszikus – linnéi – nómenklatúra*

Ebben a fejezetben már sok esetben láthattuk, hogy a linnéi hagyományoknak megfelelő tudományos elnevezés két részből áll, míg a köznév nem feltétlenül ilyen egyik élő nyelvben sem. Az első tag, pl. az *Arabidopsis* annak a génusznak a neve, amelyen belül a *thaliana* névvel a fajt az ugyanebbe a génuszba tartozó többi fajtól (pl. *halleri, lyrata, neglecta*) elkülönítjük. Ez a *kettős nevezéktan* (binominális nómenklatúra) lényege, mely nem egészen Linné ötlete volt ugyan, de ő tette azt általánossá. A nevezéktan alapforrása a „*Species plantarum"* c. műve (1753), legalábbis a növények esetében eddig megyünk vissza az időben.

Csak a lombosmohák jelentenek kivételt ez alól. Linné idejében még nagyon keveset tudtak a mohákról. Ezt jól jelzi, hogy Linné ugyanabba a *Potamogeton* génuszba helyezte a békaszőlőként jól ismert virágos hínárnövényeket és egyes, ma már *Fontinalis* néven osztályozott vízi lombosmohákat. Ezért a mohászok úgy döntöttek, hogy a lombosmohák esetében J. Hedwig (1730–1799) 1801-ben megjelent poszthumusz műve legyen a kezdőpont (Hedwig 1801). Ugyanakkor Linné írta le a *Marchantia* májmoha nemzetséget is, amibe nem sorolt hajtásos növényeket – ezért a májmohánál a *Species plantarum* maradt az alapmű.

A kettős név után tudományos művekben megadják a faj első leírójának és névadójának a – gyakran rövidített – nevét is (pl. közönséges tök – *Cucurbita pepo* L.). A lúdfüvet is Linné nevezte el Johann Thal (Johannes Thalius, 1542–1583) német orvos-botanikusról,[10] és az *Arabis* nemzetségbe helyezte. Ma viszont Linnére csak zárójelesen hivatkozunk, és egy másik botanikus neve is szerepel utána: a lúdfű ma elfogadott tudományos neve *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. A német botanikus Gustav Heynhold (1800–1860) 1842-ben úgy gondolta, hogy az *Arabis* génusz „nem egységes", és a *thaliana*-t az általa újonnan létrehozott *Arabidopsis* génuszba helyezte át. A sors iróniájaként az *Arabidopsis* sem maradt egyben, mert további kisebb nemzetségekre osztották fel a 20-21. század fordulóján – mégpedig molekuláris alapon.

Ezen a ponton beleütköztünk a nevezéktan legfontosabb belső ellentmondásába, amire már utaltunk a faj feletti egységekről szóló 1.1.5 részben. Mostanság tisztán látjuk ugyanis, hogy a kettős név bevezetése – ellentétben Linné másik ötletével, a hierarchikus osztályozással – óriási tévedés volt, bár ezt sokan még mindig a nagy svéd botanikus egyik fő érdemének tekintik. A bajok forrása ott rejlik, hogy az osztályozás alapegysége általános felfogás szerint a faj, viszont a nómenklatúra alapegysége tulajdonképpen a génusz! A fajnevek (pl. *vernalis, communis, neglecta, pratensis* stb.) önmagukban általában semmit sem érnek, ha nem tesszük eléjük a nemzetség nevét. A génusz viszont már egy faj feletti taxon és az, hogy egy faj milyen nevet viseljen, ily módon nem független a klasszifikációtól. Persze Linné döntése – a saját szempontjai szerint – akár érthető is, mert ő meg volt győződve arról, hogy azt az osztályozást „találta meg", ami eleve teremtetett – vagyis vélekedése szerint nemcsak a fajok állandóak, hanem azok osztályozása is örökérvényű marad. Botanikus utódai viszont korántsem így gondolkoztak, hiszen már az evolúcióelmélet megjelenése előtt alaposan átrendezték Linné rendszerét, s nem hagytak érintetlenül rengeteg linnéi kettős nevet sem. Az „átdolgozás" (és átnevezés) továbbra is tart a molekuláris szisztematikai kutatásoknak köszönhetően, ahogy az *Arabidopsis* esete is mutatja. Annak megítélése ugyanis, hogy mely fajok tartozzanak egy nemzetségbe, már jóval nehezebb probléma, mint a faji identitás keresése. Nem minden génusz olyan egyértelmű (azaz „természetes") első látásra, mint mondjuk, a tölgyeké (*Quercus*) vagy a rózsáké (*Rosa*), melyeknél viszont inkább a fajok elkülönítése okozza a fő problémát (vö. 1.5 cédula). A kettős nevezéktan alkalmazása azt eredményezte, hogy számos faj már három-négy, sőt több génuszt is megjárt a taxonómusok átsoroló tevékenysége miatt, így az eredeti név adója sem ismerne rájuk. Ha Linnének megmutathatnánk az *Eleocharis palustris, Epipactis palustris* és *Rorippa palustris* neveket, és közölnénk vele, hogy ezeket a fajokat ő írta le először, akkor bizony zavarba jönne: fogalma se volna arról, hogy melyik *palustris* mit is rejt valójában (ui. eredetileg ezeket a *Scirpus*, a *Serapias*, illetve a *Sisymbrium* génuszokba sorolta be). A *thaliana*, egyedisége következtében, egyike lehet azon kivételeknek, amikor Linné jó eséllyel eltalálná a génusz nevét. A rendszertan tehát meglehetősen kaotikus önmagában is, az evolúciós szemlélet nélkül is. Ha minden fajt egyedi név jelölne (uninominális nómenklatúra), s nem csak a faj feletti taxonokat, akkor ez a probléma fel sem merülne. Ez azonban inkább csak elméleti lehetőség, gyakorlati okokból egy újabb kompromisszumot kell kötnünk (következő oldali keret).

Sajnos az utókor Linné hibáját (a binominális nevezéktan bevezetését) egy még rosszabb döntéssel tetézte, ami történetileg persze szintén érthető. Hosszú ideig ugyanis az élővilágot két részre bontották, növényekre és állatokra, melyeket két külön diszciplína, a botanika, ill. a zoológia vizsgált. A két tudományág idővel egyre jobban elszakadt egymástól, és külön – egymástól független – nómenklatúrai szabályrendszert állított fel magának.[11] Az élőlények elnevezése tehát nem egységes, amelynek időnként igen furcsa következményei vannak. Több száz génusznév egyformán jelöl – a szabályok szerint érvényesen (!) – állatot és növényt egyaránt. (Ha a Google képkeresőjébe beírjuk például a *Prunella* vagy az *Arenaria* szavakat, utána összehasonlíthatjuk, mik is tartoznak „ugyanabba" a génuszba. Az ilyen egyezések fő gyűjtőhelye a

10 Thal a *Sylva Hercynia: sive catalogus plantarum sponte nascentium in montibus & locis plerisque Hercyniae Sylvae quae respicit Saxoniam* c. poszthumusz munkájában (megjelent 1588-ban) a Harz-hegység flóráját korábban nem ismert alapossággal írta le, s ezért őt manapság a florisztika atyjának tekintjük. Művében a róla elnevezett fajt is leírta, sok más általa felismert fajjal egyetemben. Linné pedig tisztelete jeléül egy génuszt (*Thalia, Marantaceae*) is elnevezett róla.

11 Csak egy példa: a botanikusokkal ellentétben a zoológusok sok nevet kétszer mondanak, kétszer mondanak (pl. *Vulpes vulpes* – róka, *Pica pica* – szarka; elnézést Karinthy Frigyestől, és Hady Endrétől, a módosított idézésért), ami jól mutatja a kettős elnevezések (tautonímák) redundáns jellegét is.

**2. engedmény:** A kettős nevek már annyira beépültek minden biológus tudatába, könyvek és cikkek százezreibe, gyűjteményekbe, adatbázisokba, egyéb internetes tartalmakba, hogy bármiféle lényeges változtatás lehetetlen lenne. A kettős neveket tehát ebben a könyvben is elfogadjuk és használjuk – de hangsúlyozzuk, hogy mindezt csupán megszokásból tesszük. A fajok egyik génuszból másikba történő áthelyezéséből adódó nevezéktani bizonytalanság, néha káosz lehetősége tehát továbbra is fennáll. Ezt erősen súlyosbítja az a tény, hogy bár az átrendezések (és átnevezések) célja az, hogy a génuszok monofiletikusak legyenek, minden génusz eleve nem lehet monofiletikus (lapozzunk vissza az 1.16a ábrához), legfeljebb monokladisztikus. Vagyis a ma élők és kihalt őseik linnéi osztályozásában már hiú ábránd, hogy minden taxon csak a közös őst és annak leszármazottait tartalmazza. Azon mindenesetre érdemes elgondolkodni, hogy a génusz szintet esetleg törölni kellene a rendszertani rangok sorából, a jól megszokott kettős nevek érintetlenül hagyása mellett. Vagy pedig elfogadhatjuk a PhyloCode kompromisszumos javaslatát (1.4.2 rész).

következő honlapon található: http://species.wikimedia.org/wiki/List_of_valid_homonyms).

A zűrzavart csak kismértékben – de elviekben annál súlyosabban – fokozza, hogy körülbelül tíz esetet ismerünk, amikor a binomen mindkét része azonos egy növény és egy állat esetében. (Például, a *Gaussia princeps* „nómenklatúrailag szabályos" módon utal egy csendes-óceáni evezőlábú rákra (*Crustacea, Copepoda*) és egy kubai endemikus pálmára (*Angiospermae, Arecaceae*).) Ráadásul a bakteriológusok megalkották saját nómenklatúrájukat a prokarióta élőlények számára – és ezzel csak növelték a káoszt. Evolúcióbiológiai értelemben ugyanis távolról sem felel meg a valóságnak a fenti hármas felosztás, s ma már látjuk, a növénytani nómenklatúra olyan szervezetek esetében tart igényt a névadásra, amelyek teljesen különböző származásúak. Legfeltűnőbb a gombák esete, melyeket ma is a botanikai szabályok szerint kell elnevezni, holott a növényektől távolabbra esnek, mint az állatoktól, mely utóbbiakkal az *Opisthokonta* ágat alkotják az Élet Korallján (1.35 ábra). De másutt is bőven találunk csoportokat, amelyeket a botanika regisztrál, s ezek jól keverednek az állatrendszertan által jegyzett taxonokkal. Bár voltak próbálkozások a nevezéktan egységesítésére (pl. a BioCode elnevezésű tervezet), mindegyik eredménytelen maradt. Míg a tudomány más területein a „kőbe vésés" szinte teljesen kizárt, a taxonómusok mindmáig keményen ellenállnak minden alapvető változásnak a régi nevek „stabilitása" és szabályaik állandósága érdekében, nem ismerve fel azt, hogy éppen ezzel okozzák a legtöbb gondot minden evolúciós szemléletű biológusnak.[12]

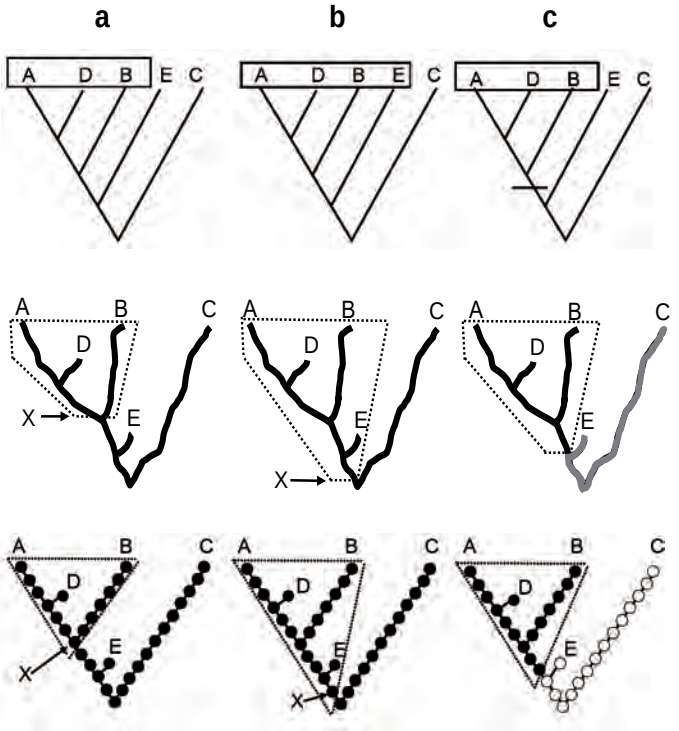
### *1.4.2 A PhyloCode: kládok elkülönítése és elnevezése*

Van azonban egy viszonylag új keletű javaslat, ami eltünteti fenti gondok java részét. A nevezéktani káosz ugyanis csak az egyik fő probléma a kettős nevekkel kapcsolatban. A múlt és a jelen szervezeteinek együttes (ún. diakrón) osztályozásában a binominális nevezéktan további hátránya, hogy a génusz időben nem állandó kategória. Génuszok között, mint láttuk, elvileg teljesen elmosódik a határ az időben visszafelé haladva, s ez természetesen a többi kategóriára is érvényes. A leginkább logikus diakrón osztályozás rangmentes, mert a filogenetikai korall ágait, vagyis azok kladogramméli „becsléseit", a kládokat tekinti taxonoknak. Az így definiált taxonok elnevezésére tettek javaslatot a PhyloCode kidolgozói (de Queiroz, Gauthier, Cantino és sokan mások, lásd Cantino & de Queiroz 2020), melynek szabályrendszere általánosan elfogadott a modern osztályozásban. Az alternatív nevezéktan lényege, hogy minden név uninominális, és akkor sem módosul, ha a klád összetételét későbbi vizsgálatok megváltoztatják. A szabályok megengedik, hogy linnéi taxonok elnevezéseit átvegyük, ha azok kladisztikailag is megállják a helyüket (azaz „monofiletikusak" v. inkább monokladisztikusak). A fajok kettős nevében a génuszt a név részének tekintjük (ún. prenomen), ezzel feloldva a linnéi nómenklatúra fő belső ellentmondását. A faji szintű nevezéktan szabályozásáról a PhyloCode lemond, ez megmarad a klasszikus nevezéktani kódexek hatáskörében. Ugyanakkor a PhyloCode az élővilágot egységesnek tekinti, szemben a hagyományos nevezéktannal. Sok szabályt a BioCode korábban elvetett rendszeréből vesz át.

A kládokat szinkrón vagy aszinkrón kladogramok alapján nevezzük el oly módon, hogy a név akár azt is tükrözze, miképpen határoltuk el az adott csoportot a fán. Három fő lehetőségünk van, ún. meghatározók („specifiers") figyelembevételével:

- *szögpont alapú* („*node-based*") meghatározás: a taxon annak a legkisebb kládnak felel meg, amely adott A-t és B-t is tartalmazza. Ez a korall diagram-

12 Meg kell jegyezni, hogy a klasszifikációtól való függésnek előnyei is vannak. A génusznév fontos taxonómiai információt hordoz: ha valamelyik hazai biológusnak azt mondjuk, hogy egy himalájai *Rosa* fajról beszélünk, akkor rögtön kialakul az élőlényről benne egy kép (feltehetőleg a *Rosa* nemzetség szünapomorf morfológiai jegyeinek kombinációja), ami alapján nagyjából el tudja képzelni a növényt akkor is, ha sose látta. Azaz a kettős nevezéktanban megvalósuló inkluzív klasszifikáció fontos filogenetikai információt hordoz magában: a közös őstől leszármazott, ezért (remélhetőleg) morfológiailag is hasonló entitásokat közös halmazba rendezi, így rögtön információhoz juttatja a *Rosa* nemzetségről némi fogalommal rendelkező biológust.




**1.38 ábra.** Kládok meghatározása taxonként kladogramok (felső sor) alapján. A középső sorban korallok, az alsó sorban evolúciós fák illusztrálják a három esetet. **a:** Szögpontalap, **b:** Testvércsoport-alap, **c**: Apomorfia-alap. "X" jelöli a legrégebbi populációt, ami még beletartozik a kérdéses kládba.

ra vetítve azt jelenti, hogy az A és B legközelebbi közös ősének minden leszármazottja benne van a taxonban, és csak azok. Diszkrét egységeket elképzelve mindez fagráfon is bemutatható (1.38a ábra);

- *ágalapú* („*stem-*" vagy „*branch-based*") meghatározás: a taxon annak a legnagyobb kládnak felel meg, amely tartalmazza A-t, de C-t nem. A korallon bemutatva ez azt jelenti, hogy a taxonban minden szervezet benne van, ami A és C legközelebbi közös őse után következik az időben, akár a „törzsön" van, akár oldalágakon, és hasonló a helyzet az evolúciós fával is (1.38b ábra). Érdekes módon éppen a kladogram az, amelyen nem is értelmezhető ez az irodalomban általánosan használt elnevezés, hiszen a kladogram ágai csak relációkat fejeznek ki – ezért jobbnak tartom a *testvércsoport* alapú elnevezést;
- *apomorfia alapú* („*apomorphy-based*") meghatározás: a taxon megfelel annak a kládnak, amely a *k* apomorf bélyeg megjelenésével jellemezhető, míg azon kívül egyik taxon sem rendelkezik ezzel a bélyeggel. (Ugyanakkor a kládon belül *k* akár át is alakulhat egy másik állapotba.) A koralldiagram és a fa felhasználásával ez úgy szemléltethető, hogy a taxon tartalmazza az adott *k* apomorf bélyeget felmutató első fajt (szervezetet, populációt) és annak összes leszármazottját (fekete színnel jelölve az 1.38c ábra legalsó diagramján).

A szögpont alapú módszer tehát taxonon belüli meghatározókat (pl. A és B) alkalmaz, az ágalapú pedig egy belsőt (A) és egy vagy több, a taxonba biztosan nem tartozó külsőt (C). Közvetlen hivatkozás X-re, a közös ősre – értelemszerűen – nincs, hiszen nem ismerjük. A három változat sajátságos beágyazási hierarchiát képvisel: a legbővebb a testvércsoport alapú, ezt akár több apomorfia alapú klád is követheti, s a legszűkebb a szögpont alapú.

A fenti definíciók nem tartalmaztak kikötést arra nézve, hogy a meghatározó taxonoknak ma élő, recens fajoknak kell lenniük. Ha a fenti definíciókban a ma élő fajok szerepét kiemeljük, akkor további kládtípusokat különíthetünk el:

- A *koronaklád*: olyan szögpont alapú klád, melynek gyökerétől mindkét (vagy többszörös elágazás, politómia esetén minden) irányban van ma élő leszármazott. Az 1.38a ábrán az {A, B, D} egyben koronaklád is.
- *Testvércsoporttal módosított koronaklád*: a legnagyobb koronaklád, amely A-t tartalmazza, de az ugyancsak recens C-t nem. Az 1.38a ábra {A, B, D} kládja példa erre.
- *Teljes (total) klád*: testvércsoporttal módosított koronaklád plusz minden kihalt faj (populáció), régi nevén „stem group", amelynek közelebbi a közös őse a koronakládal, mint egy másik (külső) koronakládal. Az 1.38b ábrán az {A, B, D, E} ilyen.

A kladogram alapján a szögpont alapú definíció segítségével olyan taxonokat célszerű megadni, amelyek belső bizonytalanságai kicsik, azaz jól ismerjük a klád belső szerkezetét és főleg a tartalmát. Feltevésünk sze-

rint kicsi az esélye annak, hogy egy újonnan felfedezett, vagy a vizsgálatokba újonnan bevont, s idetartozónak vélt faj A-n és B-n kívülre essen a kladogramon. A testvércsoport alapú meghatározás inkább akkor előnyös, ha a klád összetétele még bizonytalan, de jól tudjuk, mi az, ami biztosan nem lehet benne a kládban. Kiváló példa erre a zárvatermők esete. A zárvatermők koronakládjának szögpont alapú meghatározásába ma az alapi helyzetű *Amborella trichopoda*-t és egy másik zárvatermőt kellene bevenni. Miután nem lehetetlen (bár ma már egyre valószínűtlenebb), hogy a későbbiekben egy eddig kevéssé ismert faj az *Amborella* „elé" kerül a kladogramon, a zárvatermők testvércsoporttal módosított elhatárolása megad egy oda tartozó fajt (pl. *Zea mays*) és egy vagy több oda nem tartozó nyitvatermő fajt is (*Cycas circinalis, Ginkgo biloba*). A teljes klád mindazokat a kihalt fajokat is tartalmazza, amelyek közelebbi rokonságban vannak a mai zárvatermőkkel, mint bármely más ma élő magvas növénnyel (azaz nyitvatermővel). Természetesen mindezek általában csak referencia-kladogram(ok) megadásával válnak értelmezhetővé (bár erre az apomorfia esetében nincs feltétlenül szükség).

A taxonómusra van bízva, hogy mely kládoknak ad nevet: nem szükséges mindegyiket, főképpen a kladisztikailag még bizonytalanokat névvel illetni. A kládok meghatározási módját általában a név alapján meg lehet állapítani. A szögpont alapú kládok elnevezése sokszor megegyezik a megfelelő linnéi taxonok nevével. Az apomorfia alapú kládok a szögpont alapú kládok bővítésével jönnek létre, ami a névben az *Apo-* előtaggal fejeződik ki. A teljes kládok a kihalt és oldalági elődöket is magukba foglalják, amire a *Pan-* előtaggal utalunk. Miután a PhyloCode sokkal kevéssé ismert a klasszikus nevezéktannál, a Cantino és munkatársai által 2007-ben javasolt definícók és elnevezések közül néhány példát is bemutatunk.

*Szögpont alapú kládok.* Általában több meghatározó taxont kell felsorolni, hogy a referencia-kladogramok különbségeit kiküszöböljük és a klád tartalmát egyértelművé tegyük. Az alább felsoroltak mind koronakládok is egyben.

*Gnetophyta:* A legkisebb klád, amiben benne van a *Gnetum gnemon*, az *Ephedra distachya* és a *Welwitschia mirabilis* (gnétum-félék).

*Monocotyledoneae:* A legkisebb klád, amiben az *Acorus calamus,* a *Gymnostachys princeps* és a *Lilium superbum* is benne van (egyszikűek).

*Asteridae:* A legkisebb klád, amelyben a *Lamium purpureum*, a *Cornus mas*, az *Aster amellus* és az *Erica carnea* benne van (asterid klád).

*Spermatophyta:* A legkisebb klád, amelyben benne van a *Magnolia tripetala*, a *Podocarpus macrophyllus*, a *Ginkgo biloba,* a *Cycas revoluta* és a *Gnetum gnemon* (magvas növények).

*Testvérrel módosított koronakládok.* A felsorolásos megoldás (mint fent) már nem megy, mert a klád belső szerkezete és összetétele a különféle elemzésekben eltérő. A stabilitás érdekében a klád belsejéből csak egy fajt adunk meg, míg több olyant is felsorolunk, amelyek biztosan nincsenek belül, de valamelyik referencia-kladogramon testvércsoporti viszonyban vannak a kérdéses kláddal.

*Pinaceae:* A legnagyobb koronaklád a *Pinus sylvestris*-szel, kizárva az *Araucaria araucana*-t, a *Cupressus sempervirens*-t, a *Podocarpus macrophyllus*-t és a *Gnetum gnemon*-t (erdeifenyő-félék).

*Angiospermae:* A legbővebb koronaklád a *Liquidambar styraciflua*-val, kizárva a *Cycas revoluta*-t, a *Ginkgo biloba*-t, a *Gnetum gnemon*-t és a *Podocarpus macrophyllus*-t (zárvatermők).

*Apomorfia alapú kládok.* A klád tartalmát nem az idetartozó fajokkal, hanem egy v. több szünapomorf tulajdonsággal írjuk körül, lehetővé téve a jövőben előkerülő, a koronakládon kívül eső fosszilis fajok besorolását. A definíció tehát általános, nem is kell ismernünk a feltételt teljesítő összes szervezetet.

*Apo-Spermatophyta*: A legbővebb klád, amelyben minden szervezet rendelkezik megtermékenyített magkezdeménnyel, azaz maggal (szünapomorfia pl. a *Zea mays, Pinus sylvestris, Ginkgo biloba, Cycas circinalis* és *Gnetum gnemon* magjával).

*Apo-Angiospermae:* A legnagyobb klád, melynek szervezetei zárt termőlevéllel bírnak (szünapomorfia a *Zea mays* termőlevelével).

*Tricolpatae:* A legnagyobb klád, amelyet trikolpát típusú pollen, vagy annak származéka jellemez (szünapomorfia a *Platanus occidentalis* pollenjével). A ma élő fajokat tekintve ez megegyezik az *Eudicotyledoneae* szögpont alapú kládal (valódi kétszikűek). Mint látható, az *Apo-* előtag nem feltétlenül szerepel az apomorfia alapú kládok elnevezésében.

*Teljes kládok.* A teljes kládok tartalma szokatlan lehet sokak számára, hiszen a nevükben szereplő apomorfia nem jellemző egyöntetűen minden tagra. Így kerülnek ugyanarra a kládra zárvatermők és kihalt, nem zárvatermő rokonaik, vagy magvas növények és evolúciós értelemben közeli, de kihalt, magnélküli fajok.

*Pan-Angiospermae:* Minden ma élő és kihalt faj benne van, amelyeknek közelebbi közös őse van az *Angiospermae*-vel, mint a többi ma élő magvas növénnyel (nyitvatermővel). Ebbe tehát belefférnek olyan voltaképpeni nyitvatermők (pl. *Bennettitales*), amelyek a kladisztikai rekonstrukciók szerint közelebb vannak a zárvatermők vonalához, mint a mai nyitvatermők kládja.

**1.1 táblázat.** A napraforgó (*Helianthus annuus*) helye a kladisztikus osztályozásban. A faj és génusz linnéi kategória marad, a többit kládnak tekintjük.

| Linnéi kategória | Klád |
|---|---|
| Faj: *annuus* | |
| Génusz: *Helianthus* | |
| | *Asteroideae* |
| | *Asteraceae* |
| | *Asterales* |
| | *Campanulidae* |
| | *Asteridae* |
| | *Superasteridae* |
| | *Pentapetalae* |
| | *Gunneridae* (központi eudicot) |
| | *Eudicotyledoneae* (eudicot) |
| | *Angiospermae* |
| | *Spermatophyta* |
| | *Lignophyta* |
| | *Euphyllophyta* |
| | *Eutracheophyta* |
| | *Polysporangiophyta* |
| | *Embryophyta* |
| | *Streptophyta* |
| | *Viridiplantae* (*Chloroplastida*) |
| | *Archaeplastida* (*Plantae*) |
| | *Eukaryota* |

*Pan-Spermatophyta:* Minden olyan ma élő és kihalt magvas – és nem magvas – növény ide tartozik, amelynek közelebbi a közös őse, mint a ma élő nem magvas növényekkel (harasztokkal).

### *1.4.3 A könyvben alkalmazott osztályozás és nómenklatúra*

A további fejezetekben megpróbálom egységesen, a kladisztika szemlélete szerint tárgyalni az élővilág, s benne a növényvilág evolúcióját és osztályozását. Szakítok a klasszikus felfogással: a linnéi kategóriákat (törzsek, osztályok, rendek, családok) nem használjuk a továbbiakban, helyettük ágakról, ill. kládokról fogunk beszélni. Ha egy klád név egy korábbi „törzsre" emlékeztet, az nem véletlen, a PhyloCode „tolerálja" a régi elnevezéseket, csak rangot nem rendel hozzájuk. „Lefelé haladva" a hierarchiában a rendek és a családok nevei is sok esetben megmaradtak. Azonban ezek is kládként, és nem linnéi kategóriaként szerepelnek a rendszerben. Például a napraforgó (*Helianthus annuus*) pozícióját ebben, a linnéi osztályozást a kladisztikaival felváltó osztályozásban az 1.1 táblázat foglalja össze.

Adl és sok munkatársa (2012) kladisztikai rendszert javasolt az eukarióta szervezetekre, és főbb klád neveket is megadott – de a definíciók még hiányoztak, s a kládok tartalma csak a szakirodalom ismeretében válik nyilvánvalóvá. A PhyloCode legutóbbi kiadása (Cantino & de Queiroz 2020) a nagyobb csoportokra egyértelműen megadja a kládefiníciókat, a sok helyütt rendként és családként kezelt csoportok nagy részét viszont nem – amelyeket viszont ebben a könyvben a következetesség érdekében tehát kládként kezelek.

### *Summa summárum*

Az 1.4 rész lényeges megállapításait a következőképpen foglalhatjuk össze:

- A hagyományos, linnéi nómenklatúra nem egyeztethető össze a kladisztikus osztályozással.
- A kladogramok segítségével kimutatható, a korallokkal modellezhető kládok elnevezésére a PhyloCode ad lehetőséget.
- A kettős nevek cseréje egyszavas nevekre reménytelen vállalkozás lenne, így a génusz és fajnév megmarad.
- A génuszok monofiletikusságának ne tulajdonítsunk túl nagy jelentőséget, hiszen eleve nem lehet mindegyik olyan.

## Kérdezz! – Válaszolok...

**K:** Hát… elolvastam a nyitó fejezetet, ami nem volt rövidebb a réginél, sőt. De legalább kicsit több volt benne a biológia, mint a matek. Viszont nehezen hiszem, hogy ezzel a hosszú okfejtéssel azonnal el lehet érni az általad remélt áttörést, vagyis a rangok és a kettős nevek továbbra is általános használatban maradnak, mint a pinty…

**V:** Valóban, ez nem fog menni egyik napról a másikra. Mint ahogy én is megvívtam magammal, amire az ebben a fejezetben összefoglalt következtetésekre jutottam – de ezt már jeleztem is az 1.12 cédula 3. lábjegyzetében. De egyszer el kell kezdeni. Ami különös ebben az egészben, az az, hogy a tudományban az ismeretek általában nagyon gyorsan elavulhatnak; egy húszéves állítás a biokémia vagy a genetika területén könnyen felülíródik. Na, nem így van ez a rendszertanban: lényegében véve egy 250 éves felfogás korlátozza mind a mai napig a modernizálódást, a többi tudományterülethez való igazodást. Linné tevékenysége nyilvánvalóan forradalmi jelentőségű volt az ő idejében, hiszen rendet kellett teremteni a káoszban. Az élővilágról alkotott statikus felfogása azonban mindmáig érvényesül a biológusok gondolkodásában. Ezt csak megerősíti, hogy a nómenklatúrai kódok (szabályzatok) kikezdhetetlen „alaptörvényként" működnek, fittyet hányva a biológiában elért korántsem új eredmé-

nyekre. Egyszerűen nem értem, miért fontosabb, mondjuk, a prioritás elve annál, hogy az élet koralljának (akár fájának) egymástól távol eső végágain ne szerepeljenek teljesen azonos nevek. Ezen a PhyloCode hosszú távon segíthet, de a változások mindenkitől erőfeszítést igényelnek.

**K:** De hát magad is beismerted, hogy a kettős nevektől nem lehet megszabadulni, azaz kompromisszum eredményeként ugyan, de maradjanak! Végül is hogyan gondolod azt, hogy a binoment tekintsük egy névnek?

**V:** Igen, egyedül a kettős neveknél nem látok lehetőséget lényeges változásra. Legfeljebb annyira, hogy a *Tilia argentea* legyen továbbra is egy faj két szóból álló neve, mint mondjuk, Gipsz Jakab egy humán egyedé, de a név ne függjön össze az osztályozással. Azaz be kellene fagyasztani az elnevezéseket, mondjuk, a 2025 január 1-i állapotban, s nem cserélgetni azokat, ha az osztályozás változik. Előtte azonban a teljesen megegyező neveknél (a listát lásd: https://en.wikipedia.org/wiki/Homonym_(biology)) az újabbat módosítanám. Mondjuk, a *Gaussia princeps* kettős név maradjon a pálmáé, mert Wendland 1865-ben adta mind a kettőt a fajnak. A rákot átnevezném, mert ugyan a *princeps*-t Scott 1894-ben még egy másik génusznév (*Pleuromma*) után ragaszotta, s Wolfenden csak 1905-ben helyezte át az általa akkor újonnan létesített *Gaussia*-ba. És most kicsit önellentmondásba keveredek: bár a név első tagját nem tekinteném klád azonosítójának (tehát génusznak), mégis kigyomlálnám a sok TÁVOLI egyezést a rendszerből, pl. maradjon a *Ficus* növénynek, míg a *Ficus*-nak elnevezett csigák kapjanak újat (pl. *Zooficus*?). Elismerem: ez nem szolgálná a nevek stabilitását, bár egy idő múlva a dolgok szinte maguktól elrendeződnének.

**K:** Emlékszem, ezt a génusz-kérdést megmagyaráztad a fejezet közepén. Tulajdonképpen pofonegyszerű az egész, én is rájöhettem volna: a génuszok nem lehetnek kládok, mert a kládok definíció szerint monofiletikusak, ami viszont kizárja, hogy egy génusz valamely másik génusz őse legyen. Akkor viszont vagy megengedünk bizonyos kivételeket, vagy az egész élővilágot egy génuszba soroljuk be! Az átnevezéses-névrögzítéses akciód logikus lenne, de kételkedem a megvalósíthatóságában. A botanikus nyilván ragaszkodik a megszokott *Ficus*-hoz a fügefa és rokonai megnevezésekor, éppúgy mint a malakológus vagy az amatőr gyűjtő a *Ficus* tengeri csigák esetében. Viszont ami szerintem sokaknak tetszhet, az a korallos ábrázolás, hiszen ennek csírái már a közismert romerogramokban is benne vannak, és könnyen érthető az üzenete. Egy koralldiagram tényleg sok mindent bemutat a kérdéses élőlénycsoport, vagy akár a teljes élővilág történetéről és sokféleségéről. És a korall sokat segíthet a rangok kládokkal, a korall ágaival való felváltásában. Egy valamit azonban hiányolok belőle, ez pedig fejlettség bemutatása, amiről amúgy sem beszélsz túl sokat ebben a fejezetben.

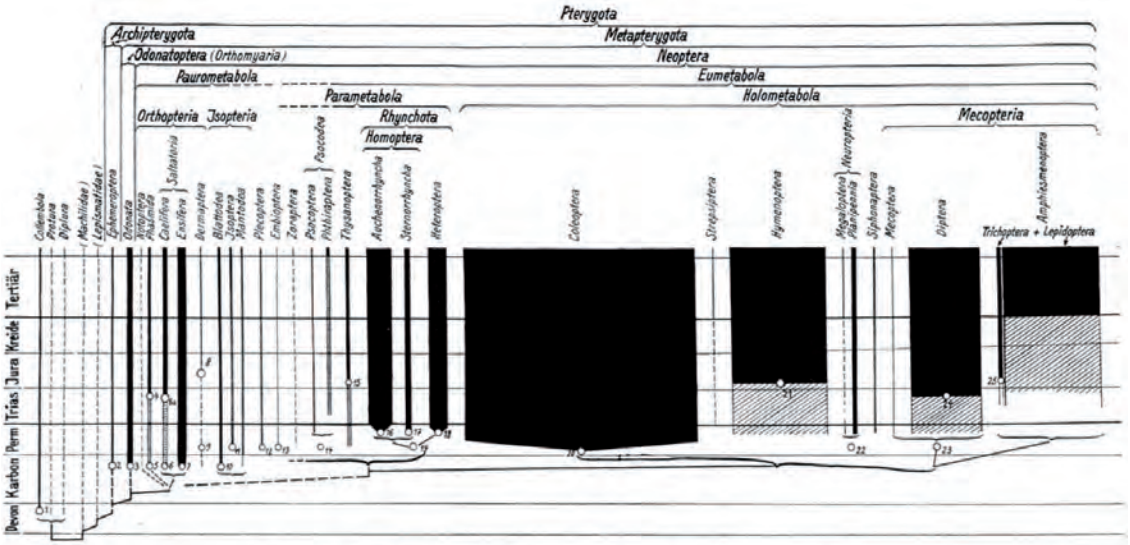
**V:** Igazad van, a „fejlődés" és a „progresszió" fogalmakat nagyon ritkán említettem, akkor is így, idézőjelben. Szerintem ugyanis ezeknek igencsak antropomorf mellékízük van, hiszen azt, hogy melyik szervezet „fejlettebb" a másiknál, nem igazán lehet objektíven eldönteni. Ahogy Ruse (1993) is fogalmaz: „*The concept of progress is one which makes evolutionists feel very uneasy, yet it is also a concept to which they are forever returning.*" Vannak persze egyértelmű esetek, amelyekre Bessey is utalt: a sok apomorf sajátsággal bíró szervezetek a progresszió megtestesítői az ősökhöz képest, mert általában az új sajátságok evolúciós előnyt jelentenek számukra. Ezen az alapon mondhatjuk, hogy a magvas növények „fejlettebbek", mint a spórások, hiszen a mag a szárazföldi körülmények között igencsak a legsikeresebb propagulumtípus. De az evolúció „fordított" irányban is működik s vannak bőven esetek, amikor egy régi állapothoz való visszatérés vagy leegyszerűsödés a kedvező – mint például a parazita életmódú szervezeteknél.

**K:** Na jó, de éppen ezek a fő trendek azért megmutathatók, mondjuk, a vízszintes tengely mentén megadott sorrend alapján: először jöjjenek a spórás növények, majd a magvasok… Úgy látom, te nem használod ki ezt a sorba rendezési lehetőséget.

**V:** Egyes kládokon belül ez még megoldható lenne úgy-ahogy, de az élet koralljára mint egészre aligha. Szerinted eldönthető, hogy melyik a fejlettebb, mondjuk, a gyilkos galóca, a saspáfrány és a földigiliszta közül? A régiek persze megpróbálkoztak ilyesmivel, gondolj csak a scala naturae és az evolúciós gondolat kombinálódására, amit Haeckel egyes ábráin figyelhetünk meg leginkább. Ezeken „természetesen" az ember van a fokozati fa csúcsán, amit sok, manapság publikált kladogramon olyan formában fedezhetsz fel, hogy fajunk mindig a diagram jobb szélére kerül. Én ezzel szándékosan szakítottam, az élet korallján mi valahol középen vagyunk, míg a legsikeresebb csoport, az ízeltlábúak, azokon belül pedig a bogarak kerültek a jobb szélre.

**K:** Ha már Haeckelnél és a sorrendiségnél tartunk, hadd tegyek egy észrevételt. Szerintem a növények pedigréje (1.33a ábra) éppen ezt a sorrendiséget próbálja szemléltetni amiről most szólsz – balról jobbra, az algáktól a zárvatermőkig. És ami szintén feltűnő: minden csoport szinte hirtelen jelenik meg, és a hozzá tartozó rész szélessége változatlan marad mindmáig – jelentsen ez akár fajszámot, akár a „fejlettség" valamilyen mérőszámát.

**V:** Nekem az az érzésem, hogy a vízszintes tengelynek nincs igazi léptéke, a sorrendnek viszont tényleg van jelentése. Haeckel maga írja (az angol fordítást idézve, 1876a, vol. 2, p. 115): „In each larger or smaller period of the organic history of the earth, the vegetable king-




**1.39 ábra.** A rovarok főbb csoportjainak osztályozása és leszármazási viszonyai Hennig (1953) szerint. A diagram lényegileg egy korall, kisebb-nagyobb eltérésekkel az ideálistól.

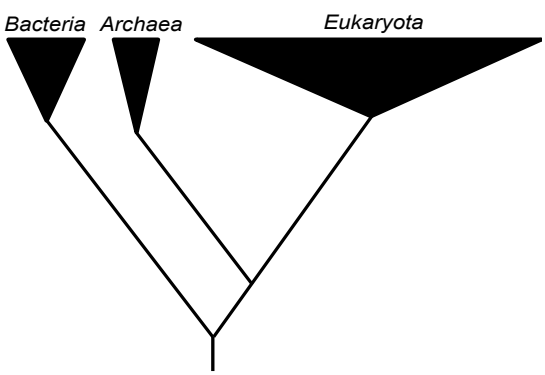
dom increases in *variety* and *perfection*, as a glance at Plate V will clearly show" (kiemelés az eredetiben). A változatosság tehát inkább a csoportok számának a növekedését, semmint a fajszám növekedését jelenti számára. Ennek ellenére az ábra leginkább korallként kezelhető. Egyébként egyes dolgokat nem szabad túl komolyan vennünk Haeckel rajzain. Növényosztályozása nem következetes, például először két osztályt különböztet meg a nyitvatermőkön belül (a cikászokat és a fenyőket), de 30 oldallal később ezen a diagramon már három jelenik meg (gnétumok az újak, amelyeket kifejezetten a zárvatermők felé vezető átmenetként tárgyal).

**K:** Hennig hogyan viszonyult ezekhez a dolgokhoz? Nyilván ismerte honfitársa munkásságát és diagramjainak sokféleségét. Haeckellel ellentétben ő mindig csak csak kladogramokat rajzolt?

**V:** Taxonómiai vizsgálataiban elsősorban kladogramokat alkalmazott, de hogy csak azokat-e, azt nyilván az összes munkájának ismeretében lehetne megmondani. A rovarok rendszerezésében, tehát magasabb kategóriákban gondolkodva viszont láthatólag visszatért a haeckeli hagyományokhoz. A rovarok osztályozásáról szóló cikkében (1953) közölt egy ábrát, ami sok tekintetben emlékeztet Haeckel fent említett rajzára (1.39 ábra). Ezen a vízszintes tengely már a fajszám, de ez érdekes módon hirtelen éri el a mai értéket és időben alig változik. A kladisztikai információ hiányos, egyes csoportok (pl. *Phtiraptera*, tetvek vagy *Hymenoptera*, hártyásszárnyúak) minden előzmény nélkül, a rokonsági viszonyok mellőzésével jelennek meg az ábrán. Ez érdekes és kicsit érthetetlen, hiszen a kladisztika alapjait már három évvel korábban lefektette. Figyelemre méltó ugyanakkor, hogy az ábrán jó néhány fosszilisan ismert taxon helyét is megjelölte (számozott körök).

**K:** A német rovarász ábráját nézve eszembe jut, hogy már több cikkben és könyvben is láttam hozzá hasonló rajzokat, amelyeken viszont idődimenzió nincs feltüntetve, az egyes csoportokat pedig a téglalapok helyett különféle méretű kis háromszögek képviselik. Ilyen az eukarióták és a prokarióták két csoportjának kapcsolatát bemutató sok diagram (például az 1.40 ábra). Ha az általad megadott határozókulcson végigmegyek, akkor bizony megakadok – az ilyen ábrák mintha nem illeszkednének az osztályozásodba.

**V:** Igazad van, ez a rajz nem gráf, hiszen abban nem lehetnek síkidomok, de korall sem, mert az időtengely hiányzik mellőle. Továbbá, azért sem korall, mert a háromszögek mérete csak nagyon-nagyon felületesen utal, ha utal egyáltalán a csoportok fajgazdagságára.




**1.40 ábra.** Az élet három fő csoportjának kondenzált kladogramja a finomabb részletek összemosásával készült.

Azt hiszem, ezt a fajta ábrát afféle „sűrített kladogram”-nak tekinthetjük („condensed cladogram”), melynek készítője a nagy kládokat emeli ki, azok részleteivel nem vesződik. Az ágak jelentős része összeolvad, utalva arra, hogy a kladogram tovább finomítható. Az 1.3.4 rész határozókulcsába tehát bele kell építeni egy utalást az ilyen egyszerűsített, se-gráf/se-korall ábrákra is. A további fejezetekben többször találkozhatsz ilyen kondenzált kladogramokkal, amelyekben a háromszög alapjának hossza arányos az illető csoport fajszámával. Ezek közül is a legfontosabb talán a zárvatermők kladogramja, ami csak két oldalon (312–313) fért el.

## Felhasznált és ajánlott irodalom


Adl, S.M. et al. 2012. The revised classification of eukaryotes. Journal of Eukaryotic Microbiology 59: 429–493.

Angiosperm Phylogeny Group. 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. Annals of the Missouri Botanical Garden 85 (4): 531–553.

Angiosperm Phylogeny Group II. 2003. Bremer, B. et al. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II, Botanical Journal of the Linnean Society 141 (4): 399–436.

Angiosperm Phylogeny Group III. 2009. Bremer, B. et al. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III, Botanical Journal of the Linnean Society 161 (2): 105–121.

Angiosperm Phylogeny Group IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. Botanical Journal of the Linnean Society 181 (1): 1–20.

Archibald, J.D. 2014. Aristotle’s Ladder, Darwin’s Tree: The Evolution of Visual Metaphors for Biological Order. Columbia University Press, New York.

Augier, C.A. 1801. Essai d’une nouvelle classification des végétaux. Bruyset, Lyon.

Baum, D.A. & Smith, S.D. 2013. Tree Thinking. Roberts and Co., Greenwood, CO, USA.

Bessey, C.E. 1915. The phylogenetic taxonomy of flowering plants. Annals of the Missouri Botanical Garden 2: 109–164.

Bonnet, C. 1781. Contemplation de la nature. Samuel Fauche, Neuchâtel.

Buffon, G. 1755. Histoire Naturelle, générale et particulière, avec la description du Cabinet du Roi. Vol. V. Quadrupèdes II. Imprimerie Royale, Paris.

Camin, J.H. & Sokal, R.R. 1965. A method for deducing branching sequences in phylogeny. Evolution 19: 311–326.

Cantino, P.D. et al. Towards a phylogenetic nomenclature of Tracheophyta. Taxon 56: 822–846.

Cantino, P.D. & de Queiroz, K. 2020. International Code of Phylogenetic Nomenclature. Ver. 6. CRC Press, Boca Raton.

Cappellini, E. et al. 2019. Early Pleistocene enamel proteome from Dmanisi resolves Stephanorhinus phylogeny. Nature 574: 103–107.

Cavalier-Smith, T. 2006. Cell evolution and Earth history: stasis and revolution. Philosophical Transactions of the Royal Society B 361: 969–1006.

Cayley A. 1857. On the theory of the analytical forms called trees. Philosopical Magazine 13: 172–176.

Cazzolla Gatti, R. et al. 2022. The number of tree species on Earth. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 119 (6): e2115329119.

Ciccarelli, F.D. et al. 2006. Toward automatic reconstruction of a highly resolved tree of life. Science 311(5765): 1283–1287.

Darwin, C.R. 1837–1838. Notebook B. http://darwin-online.org.uk/content/frameset?pageseq=1&itemID=CUL-DAR121.-&viewtype=image

Darwin, C.R. 1842. The Structure and Distribution of Coral Reefs, Being the First Part of the Geology of the Voyage of the Beagle, under the Command of Capt. Fitzroy, R.N. during the Years 1832 to 1836. Smith Elder and Co., London.

Darwin, C.R. 1859. The Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. John Murray, London.

Darwin, C.R. 1871. The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex. John Murray, London.

Darwin, C.R. 1884. Az ember származása és az ivari kiválás I–II. Királyi Magyar Természettudományi Társulat, Budapest.

Dawkins, R. 1986. The Blind Watchmaker. Longman, London.

Dawkins, R. 1994. A vak órásmester. Akadémiai/Mezőgazda, Budapest.

Dawkins, R. 2009a. The Greatest Show on Earth. The Evidence for Evolution. Transworld, London.

Dawkins, R. 2009b. A legnagyobb mutatvány. Az evolúció bizonyítékai. Nyitott Könyvműhely, Budapest.

Dennett, D.C. 1995. Darwin’s Dangerous Idea. Penguin, London.

de Queiroz, K. 1998. The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation. In: Howard, D.J. & Berlocher, S.H. (eds), Endless Forms: Species and Speciation. Oxford University Press, Oxford. pp. 57–75.

Di Donato, A. et al. 2018. Genome sequencing of ancient plant remains: findings, uses and potential applications for the study and improvement of modern crops. Frontiers in Plant Science 9: 441.

DiMichele, W.A. & Bateman, R.M. 1996. Plant paleoecology and evolutionary inference: two examples from the Paleozoic. Review of Palaeobotany and Palynology 90: 223–247.

Doolittle, W.F. & Brunet, T.D.P. 2016. What is the Tree of Life? PLoS Genetics 12(4): e1005912.

Duchesne, A .N. 1766. Histoire naturelle des fraisiers. Didot le Jeune et C.J. Panckoucke, Paris.

Eichwald, D.E. 1829. Zoologia specialis quamexpositus animalibus tum vivis, tum fossilibus potissimum Rossiae in universum, et Poloniae in species. J. Zawadzki, Vilnius.

El Baidouri, M. et al. 2014. Widespread and frequent horizontal transfers of transposable elements in plants. Genome Research 24 (5): 831–838.

Eldredge, N. & Gould, S.J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: Schopf, T.J.M. (ed.), Models in Paleobiology. Freeman Cooper, San Francisco. pp. 82–115.

Fitch, W.M. & Margoliash, E. 1967 Construction of phylogenetic trees. Science 155(3760): 279–84.

Giribet, G. & Edgecombe, G.D. 2020. The Invertebrate Tree Of Life. Princeton University Press, Princeton and Oxford.

Gould, S.J. & Eldredge, N. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. Paleobiology 3: 115–151.

Haeckel, E. 1866. Generelle Morphologie der Organismen: allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie. Vol. 2. Reimer, Berlin.

Haeckel, E. 1870. Natürliche Schöpfungsgeschichte. Zweite Aufl., G. Reimer, Berlin.

Haeckel, E. 1876a. The History of Creation. H. S. King & Co., London.

Haeckel, E. 1876b. Arabische Korallen. G. Reimer, Berlin.

Haeckel, E. 1894. Systematische Phylogenie der Protisten und Pflanzen. Erster Theil. G. Reimer, Berlin.

Haeckel, E. 1897. The Evolution of Man: A Popular Exposition of the Principal Points of Human Ontogeny and Phylogeny. Appleton & Co., New York.

Haeckel, E. 1904. Kunstformen der Natur. Bibliographisches Institut, Leipzig.

Hallé, F. et al. 1978. Tropical Trees and Forests. An Architectural Analysis. Springer, Berlin.

Hedges, S.B. et al. 2015. Tree of Life reveals clock-like speciation and diversification. Molecular Biology and Evolution 32(4): 835–845.

Hedwig, J. 1801. Species Muscorum Frondosorum Descriptae et Tabulis Aeneis LXXVII Coloratis Illustratae. Opus Posthumum Editum A Friderico Schwaegrichen. J.A. Barth, Leipzig.

Hennig, W. 1950. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Deutscher Zentralverlag, Berlin.

Hennig, W. 1953. Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. (Mit Beiträgen von H. Bollmann und J. Machatschke).Beiträge Zur Entomologie = Contributions to Entomology 3 (Sonderheft): 1–85.

Hennig, W. 1966. Phylogenetic Systematics. University of Illinois Press, Urbana.

Huxley J. 1957. The three types of evolutionary process. Nature 180: 454–455.

Jankovics, M. 1991. A fa mitológiája. Csokonai Kiadó, Debrecen.

Kitcher P. 1984. Species. Philosophy of Science 51: 308–333.

Lam, H.J. 1955. Comments on two charts relative to the phylogeny of the Cormophyta, with some remarks of a general nature. Acta Botanica Neerlandica 4: 410–428.

Lamarck, J.-P. 1809. Philosophie zoologique, ou exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux. Dentu, Paris.

Larrabee, W.H. 1882-1883. Some curious vegetable growths. Popular Science Monthly 22: 30–39.

Linnaeus, C. 1751. Philosophia Botanica in qua explicantur fundamenta botanica cum definitionibus partium, exemplis terminorum, observationibus rariorum, adjectis figuris aeneis. Stockholm.

Linnaeus, C. 1758. Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decima, reformata [10th revised edition], vol. 1. Laurentius Salvius, Holmiae.

Maddison, W.P. & Maddison, D.R. 1992. MacClade. Analysis of phylogeny and character evolution. Sinauer, Sunderland, MA, USA.

Mayr, E. 1965. Numerical phenetics and taxonomic theory. Systematic Zoology 14: 73–97.

Morrison, D.A. 2011. An Introduction to Phylogenetic Networks. RJR Productions, Uppsala.

Naudin, C.V. 1852. Considérations philosophiques sur l'espèce et la variété. Revue Horticole, 4th series 1: 102–109.

Nelson, G.J. 1971. Paraphyly and polyphyly: Redefinitions. Systematic Zoology 20: 471–472.

Pallas, P.S. 1766. Elenchus zoophytorum sistens generum adumbrationes generaliores et specierum cognitarum succintas descriptiones, cum selectis auctorum synonymis. F. Varrentrapp, The Hague.

Palmer, D. & Barrett, P. 2009. Evolution: The Story of Life. Beazley, London. Magyarul: Evolúció: Az élet története, Gabo.

Podani J. 2003. A szárazföldi növények evolúciója és rendszertana. Eötvös Kiadó, Budapest.

Podani J. 2007. A szárazföldi növények evolúciója és rendszertana. 2. kiadás. Eötvös Kiadó, Budapest.

Podani J. 2010. Monophyly and paraphyly: a discourse without end? Taxon 59: 1011–1015.

Podani J. 2015. A növények evolúciója és osztályozása. Rendhagyó rendszertan. Eötvös Kiadó, Budapest.

Podani, J. 2017a. Different from trees, more than metaphors: Branching silhouettes-corals, cacti and the oaks. Systematic Biology 65: 737–753.

Podani, J. 2017b. „Fában gondolkodás" a biológiában, avagy nem minden fa, ami annak látszik. Magyar Tudomány 178: 148–164.

Podani, J. 2019. The Coral of Life. Evolutionary Biology 46: 123–144.

Podani J. 2020. The Coral of Plants. Acta Societatis Botanicorum Poloniae 89(3): 8937.

Podani, J. & Szilágyi, A. 2016. Bad math in Linnaeus' Philosophia Botanica. History and Philosophy of the Life Sciences 38: 10.

Ruse, M. 1993. Evolution and progress. Trends in Ecology and Evolution 8: 55–59.

S. Nagy K. 2021. Életfa, világfa. Kaleidoscope 22: 11.

Sokoloff, D.D. et al. 2015. Functional aspects of the origin and subsequent evolution of cotyledons in seed plants. Botanica Pacifica 4(2): 35–47.

Stevens, P.F. 2001 onwards. Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, July 2017 [and more or less continuously updated since]. http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/.

Stewart, W.N. & Rothwell, G.W. 1993. Paleobotany and the Evolution of Plants. 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge.

Stuessy, T.F. 1990. Plant Taxonomy. The Systematic Evaluation of Comparative Data. Columbia University Press, New York.

The Darwin Tree of Life Project Consortium. 2022. Sequence locally, think globally: The Darwin Tree of Life Project. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 119 (4): e2115642118.

Turland, N.J. et al. (eds.) 2018. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. Regnum Vegetabile 159. Glashütten: Koeltz Botanical Books. DOI https://doi.org/10.12705/Code.2018

van der Valk, T. et al. 2021. Million-year-old DNA sheds light on the genomic history of mammoths. Nature 591: 265–269.

Varga J. (szerk.) 2021. Zootaxonómia 3. Líceum Kiadó, Eger.

Varga Z. et al. (szerk.) 2021. Zootaxonómia. Az állatvilág sokfélesége. Pars, Nagykovácsi.

Wallace, A.R. 1855. On the law which has regulated the introduction of new species. Annals and Magazine of Natural History 16 (2nd series): 184–196.

Willerslev, E. et al. 2007. Ancient biomolecules from deep ice cores reveal a forested southern Greenland. Science 317 (5834): 111–114.

Wilson, E.O. 1998. Consilience. The Unity of Human Knowledge. Knopf, New York.

Wilson, E.O. 2003. Minden egybecseng. Typotex, Budapest.

Zachos, F.E. 2016. Species Concepts in Biology. Springer, Switzerland.

Zander, R.H. 2016. Macrosystematics of Didymodon sensu lato (Pottiaceae, Bryophyta) using an analytic key and information theory. Ukrainian Botanical Journal 73(3): 319–332.

Zimmermann, W. 1930. Die Phylogenie der Pflanzen. Gustav Fischer, Jena.

Zimmermann, W. 1931. Arbeitsweise der botanischen Phylogenetik und anderer Gruppierungswissenschaften. In: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, sect. 9, pt. 3, 2nd part, issue 6, 941–1053. Urban & Schwarzenberg, Berlin.

Zuckerkandl, E. & Pauling, L. 1965. Molecules as documents of evolutionary history. Journal of Theoretical Biology 8: 357–366.

# 2

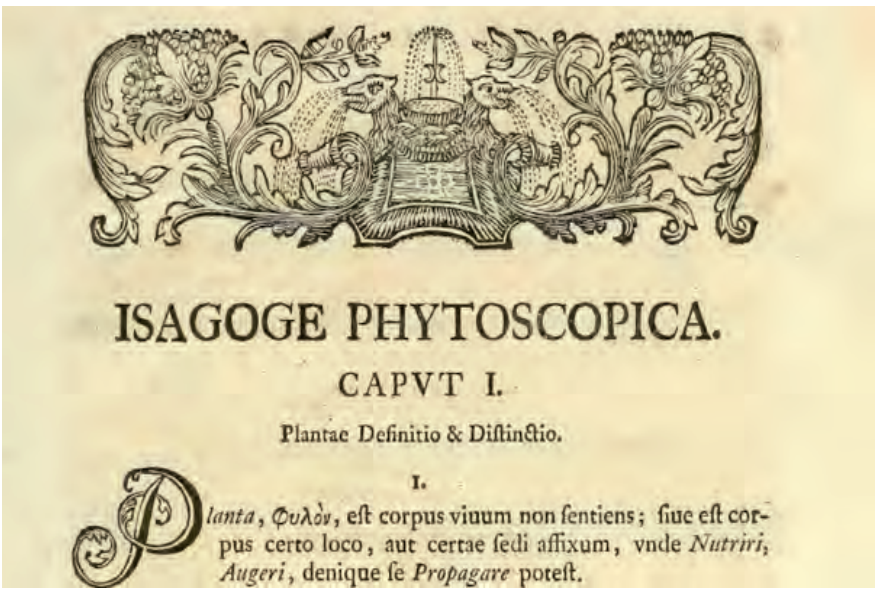
# Mi a növény?

*„A növény egy élő, nem érzékelő test, amely egy adott helyhez vagy élettérhez rögzül, ahol táplálkozni, méretben növekedni, valamint önmagát szaporítani képes.*"
J. Jung (1747)

*„Naturalia dividuntur in Regna Naturae tria:*
*Lapideum, Vegetabile, Animale.*
*Lapides crescunt, Vegetabilia crescunt et vivunt, Animalia crescunt, vivunt et sentiunt.*"
C. Linné (1751)

Jelen fejezet – történeti keretbe helyezve – meghatározza a könyv tárgyát, röviden áttekintve, hogy mit értettek elődeink növényen, és mi a mai tudományosan (de még nem általánosan és közismerten) elfogadott meghatározás. Az arisztotelészi világban, azaz a természet négy fő lépcsőjén a növények a második fokon álltak, mint a legegyszerűbb élőlények „vegetatív" lélekkel, érzés nélkül – alárendelve az érző állatoknak és az érző és racionálisan gondolkodó embernek. A filozófusok évszázadokon át próbálták ezt a fokozati sort pontosítani, de általában elvesztek a lélekkel kapcsolatos vitákban és nézeteltérésekben. Pontos definíció hosszú ideig nem született, de – az akkor még nehezen kezelhető szervezetek besorolásától eltekintve (vö. például a virágállatok esetét, lásd 33. old.) – ennek hiánya nem okozott különösebb gondot sem a tudomány művelői, sem az átlagember számára. Nagyjából mindenki tudta, mit tekintsen növénynek, amit a német gondolkodó, J. Jung (1587–1657) foglalt össze legtömörebben (2.1 ábra). Linné, mint sok minden máson, az arisztotelészi felfogáson is változtatott: alaposan felborzolta a kedélyeket például azzal, hogy az embert „lefokozta" és az állatok közé sorolta. Mint a fenti mottóból kiderül, a természeti objektumok hármas felosztásában a növekedést általánosan jellemzőnek tartotta, az érzékelést pedig kizárólag állati képességnek tekintette. Osztályozásában a virágos növények, harasztok, mohák, algák, gombák és zuzmók kerültek a növények közé. Vagyis a korábbi felfogáson a növények esetében nem változtatott, és hosszú ideig megszabta a növényrendszertan kereteit.

A 18. században a növényekről rendelkezésre álló ismeretek döntő része a virágos növényekre vonatkozott. Ez tükröződik Linné munkájában is, hiszen az általa elkülönített 24 osztályból 23-at nekik szánt. Minden más növénynek tekintett szervezetet, amelyek szem előtt rejtve maradó szaporító szervvel bírnak, a 24. osztályba sorolt (*Cryptogamia*, vagyis „lopvanőszők", 2.2 ábra). Ezen belül négy rendet különített el, mai szemmel nézve furcsa összetétellel. A *Filicales* (páfrányok, lényegileg a harasztok) közé sorolta a cikászokat, a *Musci* (lombosmohák) között bukkant fel a korpafű, az *Algae* (moszatok) csoportjában szerepeltek a májmohák (ami ugyan nómenklatúrai poblémákat később sem okozott, vö. 1.4.1 rész első bek.), a becősmohák, a zuzmók és a rezgőgomba (*Tremella*). A negyedik rendben (*Fungi*) viszont csak ma is ismert gomba-taxonok szerepeltek. Ugyanakkor egyes algák (pl. *Corallina, Volvox*) az állatok osztályozásában, a férgek között kaptak helyet. A későbbi munkákból ezek a durva „hibák" fokozatosan eltűntek, pl. a Diószegi & Fazekas-féle (2.1 cédula) fordításban a korpafüvek már a harasztok között vannak feltüntetve. Bár a német C. G. D. Nees von Esenbeck (1776–1858) és főképpen a svéd E. M. Fries (1794–1878) a gombáknak megkülönböztetett figyelmet szentelt, ez a csoport igen sokáig növény maradt mindenki számára. Haeckel tölgydiagramján (1.36 ábra) ugyan külön oldalágat képeznek, a zuzmókkal együtt (*Inophyta* vagy fonalas növények, *Nematophyta* néven); ezt az összevonást mai szemmel is helyeselhetjük. Időközben, a mikroszkópia fejlődésével párhuzamosan egyre több ismeret gyűlt össze az algákról. Haeckel 1866-os növényi törzsfáján már számos csoportjuk megjelenik (csillárkamoszatok, barnamoszatok, vörösmoszatok, valamint az *Archephyta* néven nevezett igen vegyes társaság, főleg egysejtű szervezetekkel). A. Engler (1844–1930) 1892-ben ennél is több algacsoportot tárgyalt, külön törzsbe sorolva például a kovamoszatokat és a járommoszatokat. A növények rendszerébe azonban a prokariótákat is bevonta *Schizophyta* néven (ami jelentős visszalépés volt Haeckel osztályozásához képest, amelyben lényegileg a *Moneres* felelt meg a baktériumoknak, l. a következő bekezdést). A 20. század első kétharmadában a növényrendszertan művelői ragaszkodtak Engler szemléletéhez, amire a legjobb példa Soó R. (1903–1980) felfogása: az 1963-ban megjelent könyvében ő is a növények között tárgyalta a baktériumokat („*Bacteriophyta*"), sőt a vírusokat („*Virophyta*") is.



ISAGOGE PHYTOSCOPICA.

CAPVT I.

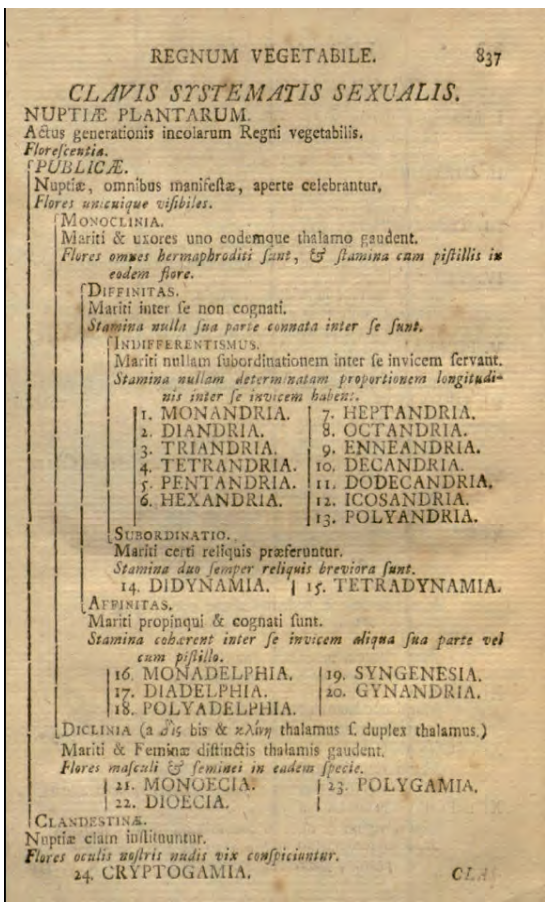
Plantae Definitio & Distinctio.

I.

Planta, φυλὸν, est corpus viuum non sentiens; siue est corpus certo loco, aut certae sedi affixum, vnde *Nutriri*, *Augeri*, denique se *Propagare* potest.

**2.1 ábra.** A növény fogalmának meghatározása J. Jung *Isagoge Phytoscopica* című, a szerző halála után 1747-ben megjelent munkájának első oldalán: *Planta,* φυλον*, est corpus vivum non sentiens; sive est corpus certo loco, aut certae sedi affixum, unde Nutriri, Augeri, denique se Propagare potest.*

**a**



REGNUM VEGETABILE. 837

*CLAVIS SYSTEMATIS SEXUALIS.*

NUPTIÆ PLANTARUM.
Actus generationis incolarum Regni vegetabilis.
*Florescentia.*

PUBLICÆ.
Nuptiæ, omnibus manifestæ, aperte celebrantur.
*Flores unicuique visibiles.*

MONOCLINIA.
Mariti & uxores uno eodemque thalamo gaudent.
*Flores omnes hermaphroditi sunt, & stamina cum pistillis in eodem flore.*

DIFFINITAS.
Mariti inter se non cognati.
*Stamina nulla sua parte connata inter se sunt.*

INDIFFERENTISMUS.
Mariti nullam subordinationem inter se invicem servant.
*Stamina nullam determinatam proportionem longitudinis inter se invicem habent.*

| | |
|---|---|
| 1. MONANDRIA. | 7. HEPTANDRIA. |
| 2. DIANDRIA. | 8. OCTANDRIA. |
| 3. TRIANDRIA. | 9. ENNEANDRIA. |
| 4. TETRANDRIA. | 10. DECANDRIA. |
| 5. PENTANDRIA. | 11. DODECANDRIA. |
| 6. HEXANDRIA. | 12. ICOSANDRIA. |
| | 13. POLYANDRIA. |

SUBORDINATIO.
Mariti certi reliquis præferuntur.
*Stamina duo semper reliquis breviora sunt.*
14. DIDYNAMIA. | 15. TETRADYNAMIA.

AFFINITAS.
Mariti propinqui & cognati sunt.
*Stamina cohærent inter se invicem aliqua sua parte vel cum pistillo.*

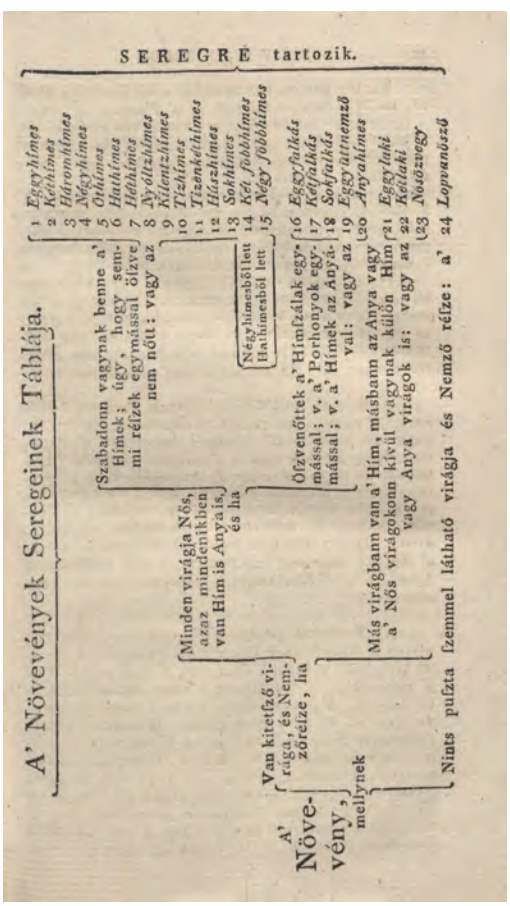
| | |
|---|---|
| 16. MONADELPHIA. | 19. SYNGENESIA. |
| 17. DIADELPHIA. | 20. GYNANDRIA. |
| 18. POLYADELPHIA. | |

DICLINIA (a δὶς bis & κλίνη thalamus s. duplex thalamus.)
Mariti & Feminæ distinctis thalamis gaudent.
*Flores masculi & feminei in eadem specie.*

| | |
|---|---|
| 21. MONOECIA. | 23. POLYGAMIA. |
| 22. DIOECIA. | |

CLANDESTINÆ.
Nuptiæ clam instituuntur.
*Flores oculis nostris nudis vix conspiciuntur.*
24. CRYPTOGAMIA. CLA

**b**



SEREGRE tartozik.

A' Növevények Seregeinek Táblája.

A' Növevény, mellynek

Van kitetsző virága, és Nemzőrésze, ha

Minden virágja Nős, azaz mindenikben van Hím is Anyá is, és ha

Szabadonn vagynak benne a' Hímek; úgy, hogy semmi részek egymással öszve nem nőtt: vagy az

Négyhímesből lett
Hathímesből lett

Öszvenőttek a' Hímszálak egymással; v. a' Porhonyok egymással; v. a' Hímek az Anyával: vagy az

Más virágbann van a' Hím, másbann az Anya vagy a' Nős virágokonn kívül vagynak külön Hím vagy Anya virágok is: vagy az

Nints puszta szemmel látható virágja és Nemző része: a'

1 *Eggyhímes*
2 *Kéthímes*
3 *Háromhímes*
4 *Négyhímes*
5 *Öthímes*
6 *Hathímes*
7 *Héthímes*
8 *Nyóltzhímes*
9 *Kilentzhímes*
10 *Tízhímes*
11 *Tizenkéthímes*
12 *Húszhímes*
13 *Sokhímes*
14 *Két fobbhímes*
15 *Négy fobbhímes*
16 *Eggyfalkás*
17 *Kétfalkás*
18 *Sokfalkás*
19 *Eggyüttnemző*
20 *Anyahímes*
21 *Eggylaki*
22 *Kétlaki*
23 *Nősözvegy*
24 *Lopvanöszö*

**2.2 ábra.** Linné (1758, p. 837) növényosztályozása a *Systema Naturae* 10. kiadásából (**a**) és ennek magyar változata Diószegi és Fazekas fordításában (**b**).

**2.1 cédula: A magyar botanika klasszikusai**

Diószegi Sámuel (1761–1813) református lelkész és sógora, Fazekas Mihály (1766–1828) költő, főhadnagy, mindkettő botanikus, nevéhez fűződik az első hazai, tudományos alapossággal szerkesztett növénytani munka. Az 1807-ben Debrecenben megjelent *Magyar Füvész Könyv* a „két magyar hazában találtatható" növényeket mutatja be Linné „alkotmánya szerént" 608 oldalon. A szerzők nem arra törekedtek, hogy Linné *Systema vegetabilium*át egy az egyben lefordítsák, „nem ítélvénn szükségesnek magyarul nevezni azon Indiai plántákat mellyeket a mi földünkönn soha sem fogunk látni". Ez teljesen érthető, hiszen a magyar nyelv akkoriban nem bővelkedett botanikai kifejezésekben. A nyelvújító mozgalom részeként azonban a szerzőpáros új neveket honosított meg, és számos szakkifejezést vezetett be a tudományba, mint például a szirom, a porzó és a bibe. Különösen jól sikerült Linné összefoglaló táblázatának átültetése (2.2b ábra). Elsősorban az őshonos fajokra koncentráltak, de a termesztett fajok és a dísznövények sem maradtak ki. A kötet folytatása, azaz „praktika része", az *Orvosi Füvész Könyv* 1813-ban jelent meg csaknem 400 oldalon. Ebben egy hosszú általános részt követően a 24 osztályba csoportosítva tárgyalják a gyógyászati és mezőgazdasági szempontból fontos növényeket, hazaiakat és idegenhonosakat egyaránt. Az érdekesség kedvéért álljon itt egy lista azon nevekből, amelyek valamiért nem állták ki az idő próbáját: hímboj (ricinus), gönye (földitök), leptse (békalencse), tsigatső (lucerna), katskanyak (ínfű) és szigoráll (veronika).

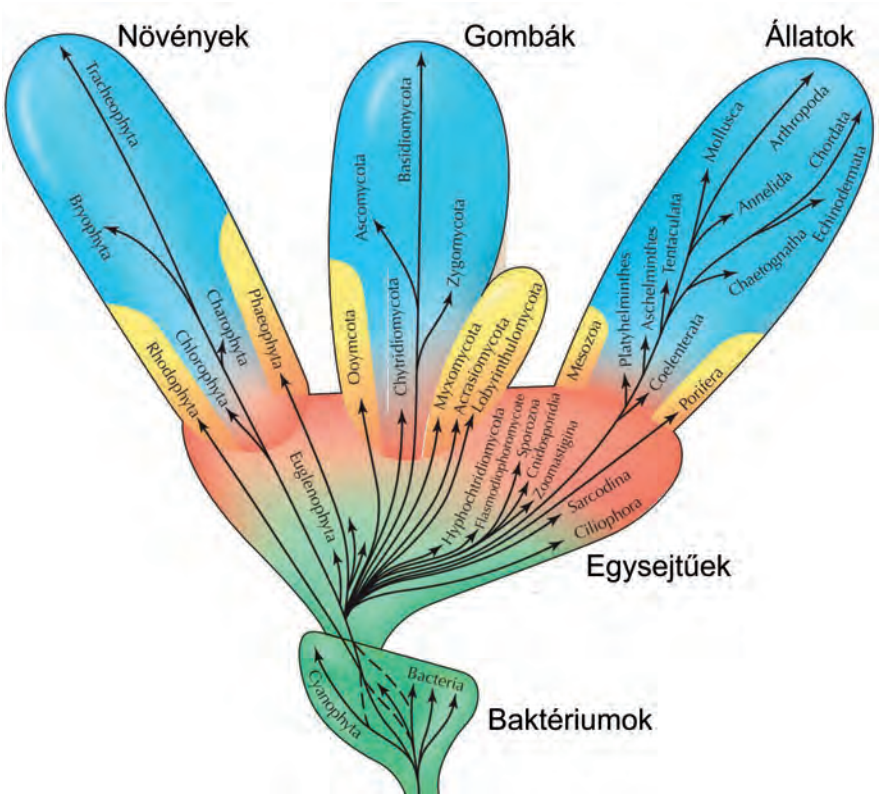
Az élővilág egészéről alkotott felfogásunk, a főbb csoportok elkülönítése, az úgynevezett megataxonómia azonban már száz évvel korábban szakított a dogmatikus növény-állat dichotómiával, vagyis azzal, hogy az élőlények vagy állatok, vagy növények lehetnek. A brit J. Hogg (1800–1869) 1860-ban javasolta egy újabb birodalom bevezetését: *Protoctista* néven tárgyalta az egysejtűeket és más „alacsonyabb rendű" csoportokat, mint például a szivacsokat. Szerinte ezek jóval előbb léteztek, mint az állatok és a növények, ezért teljesen jogos külön birodalmat elkülöníteni számukra. Ezt fejlesztette tovább Haeckel pár évvel később: az élővilág törzsfája (1.25 ábra) három fő ágra válik a tövénél (*Radix communis*), ahol a legegyszerűbb élő szervezetek, a sejtmag nélküli egysejtűek (*Moneres*) vannak. Tehát Haeckel szemlélete szerint is van még egy, a növényekkel és állatokkal egyenrangúan kezelhető nagy természetes csoport, a sejtmagvas egysejtűek (*Protista*), amelyeket a fa középső fő ágára helyezett. Hogg és Haeckel javaslatai rendszertani változások olyan sorozatát indították el, amelyek friss fejleményeként ma már egészen másféleképpen nézünk a növényekre, az állatokra és az egysejtűekre is – de az igazi nagy áttörésre sokáig, a 20. század végéig várni kellett.

Az első lényeges előrelépés a *prokarióta* és az *eukarióta* szerveződési szint felismerése volt. A francia E. Chatton (1883–1947) használta először ezt a két fogalmat (1925), bár a prokarióták érdemi definíciója még váratott magára (l. 5. lábjegyzet). A prokarióta (azaz a bakteriális) sejtben nincs sejtmag, nincsenek sejtszervecskék, szemben az eukarióta sejttel – hogy a számos eltérés közül csak a két legfeltűnőbbet említsük. Az a szemlélet, miszerint az élővilág felosztása alapvetően a sejten belüli szerveződés kérdése, meghatározó volt abban, hogy a természetes osztályozásokról alkotott korábbi elképzelések hamarosan radikálisan megváltoztak. Így volt ez annak ellenére, hogy már Haeckel szerint is a magvas és a magnélküli sejtek között legalább akkora a különbség, mint a „hidra és egy gerinces, vagy egy egyszerű alga és egy pálma között". 1938-ban az amerikai H. F. Copeland (1902–1968) a prokariótákat lényegében véve azonosította Haeckel *Moneres*-ével, míg az eukariótákon belül megtartotta Hogg *Protoctista* birodalmát – azaz a sejtmaggal bíró egysejtűeket, hozzájuk sorolva a gombákat és az összes nem zöld algát is – a (soksejtű) állatok (*Animalia*) és a növények (zöld algák, mohák és száras növények, *Plantae*) mellett. Ezzel sok évszázados, sőt évezredes szemléletnek mondott ellent, hiszen *kiemelte a gombákat a növények közül, s a növények kategóriáját a zöld színűekre szűkítette le*. Egy későbbi munkájában (1956) a prokariótákat *Mychota* névvel illette, a növények (*Plantae*) birodalmának összetételét pedig az alábbiak szerint pontosította:

> *„Szervezetek, melyek sejtjeiben élénk zöld színű kloroplasztiszok vannak, bennük klorofill* a *és* b*, karotin és xanthofill pigmentekkel, másokkal nem; s amelyek cukrot, valódi keményítőt és valódi cellulózt termelnek."*

Ez egy figyelemre méltó meghatározás, amire még visszatérünk. Fontos megjegyeznünk, hogy Copeland a *Protoctista* birodalomba osztotta a vörösmoszatokat, a barnaalgákkal és a gombákkal egyetemben.

A szakmáját tekintve ökológus, R. H. Whittaker (1920–1980) a fő táplálkozási típusok alapján jogosnak látta (1969), hogy a „fotoszintetizálókat" (növények), az „emésztőket" (állatok) és a táplálékukat „abszorpcióval felvevőket" (a gombákat) külön birodalomnak tekintse. Véleménye szerint mindhárom a *Protista* birodalomból származtatható (2.3 ábra), amelyben csak egysejtűek szerepelnek. Az ötödik birodalom a „legalsó", vagyis a prokarióták. Whittaker az ugyancsak amerikai L. Margulisszal (1939–2011) közös munkájában (1978) lényegileg megtartotta Copeland osztályozásából az egysejtűeket, a koloniális szerveződésű egysejtűeket




**2.3 ábra.** Whittaker „öt-birodalmas" rendszere Barton et al. (2007) után, tulajdonképpen egy kaktuszdiagram.

és más, egyszerűbb soksejtű formákat (a már régebben bevezetett *Protoctista* néven). Osztályozásuk azonban nem volt teljesen logikus: ugyanebben a csoportban szerepeltek például a kovamoszatok, a sárgamoszatok és a zöldmoszatok is, míg a barna- és vörösmoszatok már a növényekhez kerültek – vagyis a táplálkozási forma és a kloroplasztiszok színe sem volt igazán döntő az osztályozásban. A növényekkel ellentétben az állatok birodalma – érthető módon – sokkal jobban egyezett a mai elképzelésekkel. A Whittaker-Margulis-féle „öt-birodalmas" osztályozás egy-két évtizedig uralkodó volt a biológiai tankönyvekben. Lényegében véve a lamarcki evolúciós szemléletet tükrözte, s így nem meglepő, hogy két fő birodalom, a „gombák" és a „növények" hamarosan polifiletikusnak bizonyult, nem is beszélve a *Protoctista* mesterséges jellegéről.

## 2.1 A modern növényfogalom kialakulása

A biokémiai ismeretanyag növekedésével párhuzamosan egyre többet tudtunk meg a prokarióta és eukarióta sejtek belső, ultrastrukturális sajátságairól is. Ennek eredményeképpen az egysejtes állapotot – Whittaker és Margulis rövid ideig uralkodó felfogásával szemben – ma már korántsem tekintjük elsődlegesnek (egyáltalán: fontosnak) a rendszerezés szempontjából, s csupán az élő anyag alapvető szerveződési szintjét látjuk benne. Ma már jól tudjuk azt is, hogy az egysejtűek világán belül jóval nagyobb citológiai, biokémiai és genetikai eltérések mutatkoznak, mint mondjuk, az állatok és a növények között. Vannak egysejtűek, amelyeket teljes bizonyossággal a növények közé sorolhatunk, ugyanakkor viszont kiderült: a korábban egysejtű állatnak tartott szervezetek jelentős része igen távol esik az állatok országától – amelyben egysejtű gyakorlatilag nem is maradt. Éppen az egysejtűek alaposabb megismerése vezetett a megataxonómia jelentős átalakulásához. A velük történtek megismerése tehát alapvető a filogenetikai viszonyok és a modern növényfogalom kialakulásának megértéséhez.

### *2.1.1 A citológiai „forradalom"*

A sejttanra alapozó osztályozás úttörője az angol T. Cavalier-Smith (1942–2021) volt, aki többnyire egyedül, de olykor munkatársaival együtt igen sok javaslatot tett közzé az 1981–2015 közötti időszakban. Alapos irodalmi tájékozottsága és saját vizsgálatai az eukarióta egysejtűek osztályozásának teljes átdolgozására ösztönözték. Az ultrastrukturális és egyéb sejttani ismérvek (pl. az ostorok száma, mérete, szerkezete, a centriólumok felépítése, a mitokondriumok belső

**2.1 táblázat.** Cavalier-Smith „egyszerűsített" megataxonómiai rendszere 1981-ből.

| Szuperkingdom | Kingdom | Szubkingdom | Példák |
|---|---|---|---|
| 1. Prokaryota | 1. Bacteria | 1. Eubacteria | cianobaktériumok |
| | | 2. Archebacteria | |
| 2. Eukaryota | 1. Fungi | 1. Eufungi | bazidiumos gombák |
| | | 2. Ciliofungi | rajzóspórás gombák |
| | 2.Animalia | 1. Parazoa | galléros ostorosok, szivacsok |
| | | 2. Mesozoa | sejthalmazosok |
| | | 3. Metazoa | állatok |
| | 3 Protista | 1. Protozoa | páncélos ostorosok, csillósok, nyálkagombák, foraminifera, radiolaria |
| | | 2. Euglenozoa | euglénák |
| | 4 Plantae | 1. Biliphyta | kékeszöld algák, vörösalgák |
| | | 2. Viridiplantae | mohák, harasztok |
| | 5 Chromista | 1. Cryptophyta | garatos ostorosok |
| | | 2. Chromophyta | barnamoszatok, kovamoszatok |

felépítése, speciális sejtorganellumok megléte vagy hiánya, a sejtosztódás módja, a sejtfal, a táplálkozás mikéntje, a színanyagok típusa stb.) kiemelt fontosságúak voltak ebben a munkában. Cavalier-Smith gyakran módosította, finomította rendszerét; és a szupercsoportok és törzsek száma és tartalma oly sokszor változott, hogy eme folyamat minden részletéről itt nem számolhatunk be. Kritikusai szerint nem is volt mindig következetes az osztályozásban, és a régi nevek átvételében sem, vagyis saját maga is valamennyire megnehezítette javaslatainak széles körű elfogadását.

Figyelmünket most a számunkra legfontosabb eukarióta csoportokra összpontosítjuk. Cavalier-Smith egyik legelső jelentős eredménye a *Chromista* birodalom (kingdom) elkülönítése volt. Ebbe kerültek például az egysejtű mészmoszatok (*Haptophyta*), a garatos ostorosok (*Cryptophyta*) és kovamoszatok (*Bacillariophyta*), a főleg egysejtes sárgamoszatok (*Chrysophyceae*) és sárgászöld moszatok (*Xanthopyceae*), az óceánok hatalmas termetű barnaalgái (*Phaeophyta*) és a korábban gombának tekintett petespórás „gombák" (*Oomycetes*) is (2.1 táblázat). Az idetartozó szervezeteknek mitokondriumai csöves szerkezetűek, szemben a kékeszöld moszatok, a vörösmoszatok és a zöld növények lemezes belső felépítésű mitokondriumaival (l. még 2.5 cédula, 70. oldal). Cavalier-Smith, ez utóbbiakat tekintette növénynek (*Plantae*), ily módon kibővítve Copeland növénykategóriáját. A *Plantae*-n belül két fő evolúciós vonalat különített el: a kékeszöld moszatok (*Glaucophyta*) és a vörösmoszatok (*Rhodophyta*) a *Biliphyta* regnumba kerültek (a kloroplasztiszban fikobiliszómák vannak, a keményítő a citoszolban tárolódik), míg a zöld növények (zöldalgák, mohák, hajtásos növények) a *Viridiplantae* regnumba (klorofill b, fikobiliszómák nincsenek, a keményítő a kloroplasztiszon belül tárolódik).

Cavalier-Smith következő javaslata (1991) az *Alveolata* csoport elkülönítése volt. Ebben erősen eltérő táplálkozási formák figyelhetők meg a fagotrófiától a parazitizmuson át a fotoszintézisig. Ugyanakkor minden idesorolt szervezet megegyezik abban, hogy a plazmamembrán alatt kis zsákocskák, alveólusok mutathatók ki (szünapomorfia!), s emellett még mitokondriumaik is hasonlóak, csöves szerkezetűek. Általánosan ismertek közülük a csillósok (*Ciliata*) és a páncélos ostorosok (*Dinophyta* vagy *Dinoflagellata*), valamint a spórás egysejtűek, pl. a malária kórokozója (*Plasmodium*). Ez utóbbiak az *Apicomplexa* törzsbe kerültek, melynek neve a sejt csúcsi részén található, a gazdasejtbe való bejutást segítő organellumra utal.

Az alveólusos egysejtűek mellett Cavalier-Smith másik két, viszonylag egységes egysejtű-csoportot is magasabb rangra emelt 2002-ben. A *Rhizaria* szupercsoport tagjait túlnyomórészt az amőboid, állábakkal (vagy gyökérlábakkal) való mozgás jellemzi. Az idetartozó foraminiferák és radiolariák („sugárállatkák") ráadásul külső vázat is viselnek. Mitokondriumaik csöves szerkezetűek. Az *Excavata* csoport tagjai többnyire ostorosok, sokukat a sejt „hasi" oldalán húzódó nyílás jellemzi, melynek a táplálékfelvételben van szerepe (excavata = vájatos, latin). Legismertebb képviselőik a zöld szemesostorosok (*Euglenozoa*) és az álomkórostorosok (*Trypanosoma*). Mitokondriumaik nem egységes felépítésűek – már ha vannak. Több eukarióta

egysejtű ugyanis nem rendelkezik mitokondriumokkal. Ezeket korábban Cavalier-Smith (1993) *Archezoa* néven külön birodalomban szerepeltette a rendszerben – feltételezve, hogy ez a sejttípus egyfajta „átmenetet" képvisel a mitokondriumos eukarióták felé (a név is „ősi állat"-ra utal). Nukleotid szekvenciák elemzése később azonban megmutatta, hogy az archezoák nagy része az *Excavata* csoportba sorolható. Szó sincs átmeneti állapotról, mert a mitokondriumok hiánya másodlagos, főképpen az oxigénhiányos parazita életmódnak betudható jelenség (l. 2.5 cédula), karakter-visszafordulás csupán. Ezzel az *Archezoa* kategóriája el is vesztette rendszertani jelentőségét, amit maga Cavalier-Smith (2003) is elfogadott.

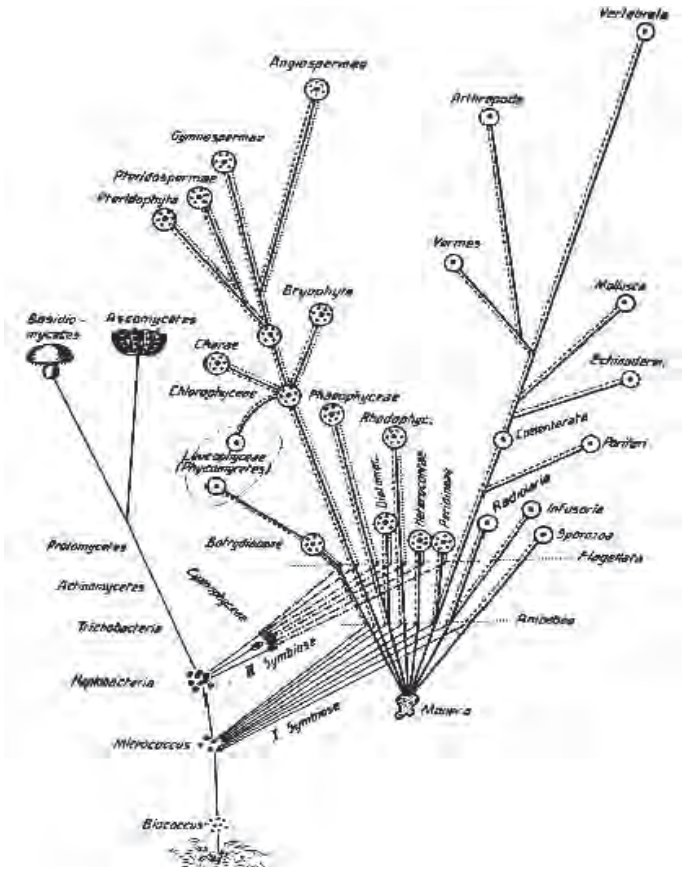
A fent említett csoportok mindegyike Cavalier-Smith szerint az eukarióta sejt ősi, kétostoros állapotát így vagy úgy megőrző ún. *Bikonta* kládon van, szembeállítva az *Unikonta* tagjaival, melyeket alapesetben egy ostor jellemez. Ez utóbbiak között igen érdekes a gombák és az állatok helyzete. Vannak ugyanis olyan gombák (rajzóspórás gombák, *Chytridiomycota*), melyek spórái a sejt hátulsó végén található ostorral hajtják magukat előre, csakúgy mint az állatok hímivarsejtjei. Ezt a kapcsolatot már 1987-ben felismerte Cavalier-Smith, aki a gombákat az állatokkal egy nagy csoportba, a „hátulsó ostorosak" (*Opisthokonta*) kládjára helyezte. Emellett szól az is, hogy a legtöbb gombának és az állatoknak hasonló, lemezes belső szerkezetű mitokondriumai vannak. Cavalier-Smith javaslatát vonakodva fogadta a tudományos világ, hiszen – mint a fentiekben már említettük – a gomba-növény rokonság korábban szinte kitörölhetetlenül belevésődött a biológusok gondolkodásába. 1993-ban azonban Wainright és munkatársai egyértelműen bebizonyították, hogy a gombák és az állatok a riboszomális RNS-szekvenciák alapján közeli rokonok, vagyis testvérek az élet kladogramján, és mindketten egyforma távol vannak a növényektől! Az *Unikonta* még sok más kisebb-nagyobb csoportot is tartalmaz, közülük elsősorban az *Opisthokonta* testvércsoportját kell megemlítenünk. Ezt az amőbák (ahová a vérhast okozó *Entamoeba* is tartozik) és a nyálkagombák alkotják, elnevezése *Amoebozoa*. Nevük mutatja, hogy a nyálkagombák szintén amőbaszerű lények, de van egy nyeles, spóratermő életszakaszuk is. Emiatt sorolták be őket korábban a gombák közé, s innen ered az elnevezés is. A spóratartó egyébként sok különálló sejt sajátos aggregátuma, a sok közül az egyik első lépés a soksejtűség felé.

### *2.1.2 A kloroplasztisz, egy sok szempontból figyelemre méltó organellum*

A növények életében kiemelt fontosságú sejtorganellumról, a kloroplasztiszról és színanyagairól eddig viszonylag keveset szóltunk, holott ismeretük nélkülözhetetlen az élővilág evolúciójának és – következésképpen – osztályozásának a megértéséhez. Indokolt tehát külön részben tárgyalni ezt a témát, ami egyébként is egy igen tanulságos mellékvonalat képvisel a biológiai osztályozás „makro"-históriájában.

A német ökológus, A. F. W. Schimper (1856–1901) – akinek mellesleg az „esőerdő" fogalmát is köszönhetjük – már 1883-ban észrevette, hogy a növényi sejtekben található színtestek nem „újonnan keletkeznek", hanem egyszerű hasadással szaporodnak csakúgy, mint a kékalgák (ahogy annak idején nevezték a cianobaktériumokat). Megsejtette, hogy a növény tulajdonképpen két különböző organizmus konzorciuma. Mások is felismerték (pl. Haeckel) a kékalgák és a kloroplasztiszok közötti párhuzamosságot, és felvetették a növényi sejt szimbiotikus eredetének lehetőségét. Az orosz K. S. Merezskovszkij (1885–1921) 1905–1910-ben pedig már egy koherens tudományos elmélettel is előállt. Elsősorban a kovamoszatok érdekelték, de jól ismerte a zuzmókat, a zooxantellák és állatok kapcsolatát és általában a szimbiotikus eredetű szervezeteket. Nem volt tehát nagy logikai ugrás számára, hogy ismereteit a sejtek együttélésének már előtte felfedezett más formáira is kiterjessze. Bevezette a szimbiogenezis fogalmát, utalva arra a folyamatra, amelyben két egyszerűbb sejtből nagyobb, összetett felépítésű sejt alakul ki. Baktériumokból „levezetett" kékalgák (*Cyanophyceae*) bekebelezésével magyarázta a kloroplasztiszok eredetét, amelyeket a növényi sejt „kis zöld rabszolgáinak" nevezett (2.4 ábra). Az evolúció fő mozgatóerejét Merezskovszkij a szimbiogenezisben látta, s úgy vélekedett, hogy a különféle színű kloroplasztiszok más és más cianobaktériumoktól származnak. Szerinte a növények egyes csoportjai ily módon több vonalon, egymástól függetlenül alakultak ki. Sőt mi több, az eukarióta sejt magját is baktérium-leszármazottnak tekintette. Szerinte a sejtmag is több különböző útvonalon épült be a sejtbe, még a kloroplasztiszok keletkezését megelőzően. A gombákat viszont, ahogy a 2.4 ábrán is látható, teljesen külön, közvetlen baktérium leszármazottként kezelte.

Az orosz tudós elképzelései elég nagy vitát kavartak, főleg a sejtmag eredetét illetően, bár az egyetértők tábora igen kicsiny volt. A francia P. J. Portier (1866–1962) 1918-ban pedig azzal az ötlettel állt elő, hogy a mitokondriumok is szimbiogenetikus eredetűek és baktériumoktól származnak. 1927-ben az amerikai I. E. Wallin (1883–1969) is hasonlóan vélekedett. Érdekes tény, hogy Merezskovszkij ismerte és ellenezte Portier felvetését, mert szerinte ez a hipotézis az ő elméletének teljes kudarcát jelentette volna. Ezután a biológia könyvek ezekről az elképzelésekről legfeljebb becsmérlő jelzők kíséretében szóltak, és tarthatatlannak tekintették. Nem keltett sokakban gyanút H. Metzner 1952-es felfedezése sem, miszerint a *Spirogyra* zöldalga kloroplasztiszaiban DNS-t lehetett kimutatni (l. még Stocking & Gifford 1959, Ris & Plaut 1962). Egy darabig szinte senkit se foglalkoztatott az a kérdés, hogy




**2.4 ábra.** Merezskovszkij (1910) „életfája" leginkább egy akrón filogenetikai fának felel meg. A baktériumok és a gombák evolúciós vonala elkülönül a növények és állatok fájától, a kapcsolatot az I. szimbiózis (sejtmag) és a II. szimbiózis (kloroplasztisz) többszörös bekövetkezése jelenti.

„mit keres" egyáltalán a nukleinsav a színtestekben. Amikor az amerikai Margulis (nevét az öt-birodalmas osztályozással kapcsolatban már megismertük) a 60-as években újra „felfedezte" a már szinte teljesen elfelejtett elméletet, és kiterjesztette azt más organellumokra (ostor, csilló) is, a tudományos közvélemény még mindig erősen szkeptikus volt. Margulis kéziratát – a szerző visszaemlékezései szerint – 15 újság utasította el, míg végül a *Journal of Theoretical Biology* szerkesztői beadták a derekukat. A kérdéses cikk[1] ma már klasszikusnak számít a sejtbiológia/evolúcióbiológia irodalmában, csakúgy mint Margulis 1970-ben megjelent könyve, az „*Origin of Eukaryotic Cells*" is, amelyet a Yale egyetem kiadója gondozott. Margulis zsenialitásának és közismerten szívós munkájának köszönhetjük, hogy az *endoszimbiogenezis*[2] elmélete ma már teljesen elfogadottá vált, és alapul szolgál számos makroevolúciós esemény megmagyarázásához. Közvetve neki köszönhetjük tehát könyvünk pontos tematikáját is.

Ma már bizonyított tény, hogy a kloroplasztiszok egy ősi eukarióta által bekebelezett, megemésztetlen, sejtszervecske formájában állandósult cianobaktérium leszármazottai (2.6 cédula). Erről a témáról még sok szó lesz ebben a fejezetben. A mitokondrium eredete is egyértelmű: ősei a ma is élő α-proteobaktériumok egykori rokonsági körébe tartoztak (2.5 cédula) – bár az endoszimbiogenezis folyamatának részleteiről, pl. az ősi baktériumot bekebelező gazdasejt milyenségéről, illetve magának az eukarióta sejtnek az eredetéről már igencsak megoszlanak a vélemények. Margulis megállapításainak jelentőségét az sem csorbítja, hogy az ostorral kapcsolatban már rossz nyomon járt: a flagellum és cilium általa felvetett bakteriális (konkrétan: spirochaeta) eredete ugyanis teljes bizonyossággal kizárható.

## *2.1.3 Az elsődleges endoszimbiózis*

A fotoszintetizáló eukaróták mindegyikét korábban növénynek tartották, kloroplasztiszaik azonban különböző színanyagokat tartalmaznak, és szerkezetük is igen változatos. Leggyakrabban kettős membrán határolja

1 Sagan (1967). A szerző Lynn Alexander néven született, majd felvette első férje nevét (Sagan), míg a Margulis név a második férjének köszönhető. Ebben a cikkben Margulis Schimper nevét egyáltalán nem említi, és Merezskovszkijra is csak egyszer hivatkozik, úgy általánosságban.

2 Ebben a fejezetben endoszimbiózis alatt voltaképpen a sejten belüli szimbiózist értjük, ezért az „endocitoszimbiózis" kifejezés pontosabb lenne, megkülönböztetésül a szervezeten belüli, pl. a bélcsatornához kötött szimbiózistól. Az endocitoszimbiózis fogalma azonban még nem terjedt el széles körben.

őket. Biokémiai vizsgálatok arra utaltak, hogy ezek a bekebelezett cianobaktérium kettős sejthártyájának felelnek meg. Egy harmadik, a fagocitáló vakuolóum[3] membránja viszont az evolúció során feloldódott, csakúgy mint a cianobaktérium peptidoglikánból álló sejtfala (néhány kivétellel, lásd *Glaucophyta*, 3.3 rész). Annak az egykori eukariótának, amely a cianobaktériumot megtartotta és organellum formájában sejtjeibe integrálta, jelenlegi tudásunk szerint „mindössze" három ma élő közvetlen leszármazott vonala, pontosabban utód-kládja van. Azokról van szó, amelyeket Cavalier-Smith korábban már említett *Plantae* csoportja foglal magába, vagyis a kékeszöld moszatokról, a vörösmoszatokról és a zöld növényekről (2.5 ábra). Az *elsődleges* endoszimbiogenezis folyamatára, illetve régi mivoltára utal a *Plantae* klád másik két elnevezése, a *Primoplantae* (elsődleges növények) és az *Archaeplastida* (ősi plasztisszal rendelkezők) is. Ahogy már említettünk, könyvünk tematikája erre a csoportra korlátozódik majd: a tudomány mostanság csak ezeket tekinti növénynek.

### *2.1.4 Ami már nem növény*

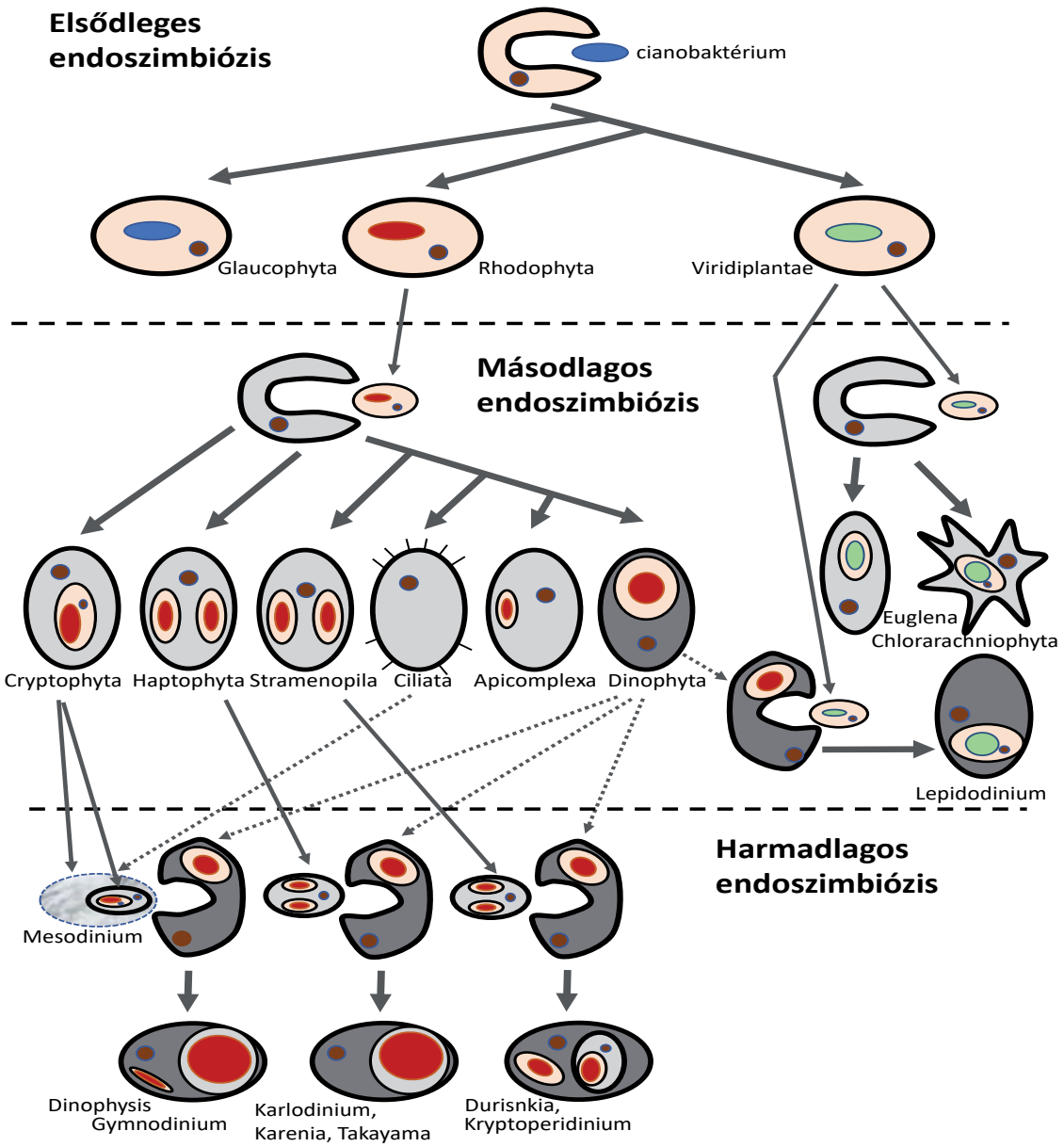
Feltűnő, hogy a többi fotoszintetikus csoportban a kloroplasztiszt nem a megszokott kettős membrán határolja, hanem három, sőt akár négy-öt membrán is körülveheti. A barnamoszatokról, a kovamoszatokról, a zöld szemesostorosokról, a páncélos ostorosokról és sok más kisebb-nagyobb csoportról van szó, amelyeket hosszú időn át a növényrendszertan ismertetett. Növényi mivoltuk – a gombákkal ellentétben – sohasem volt vita tárgya, legalábbis az utóbbi évtizedekig nem. Mi indokolja tehát különválasztásukat? Mi a sejthártyák számbeli növekedésének az üzenete? A két kérdésre a választ a bővített endoszimbiózis elmélet adja meg: ezek a fotoszintetizáló, tehát növénynek *tűnő* szervezetek nincsenek filogenetikai rokonságban az ősi kloroplasztisszal rendelkezőkkel. Jó részük (pl. barnamoszatok, sárgamoszatok, kovamoszatok) Cavalier-Smith *Chromista* csoportjába tartozik, amelyeket a már ismertetett tulajdonságokon kívül az köti össze egymással (s választja el a *Plantae*-től), hogy kloroplasztiszaik egy eukarióta sejt, nevezetesen egy vörösalga bekebelezéséből származnak! Általánosságban négy membrán határolja őket: a bekebelezett vörösalga kloroplasztisza (egykori cianobaktérium) két membránjához a vörösalga sejthártyája és a befogadó sejt megmaradt fagoszomális membránja adódik. A vörösalga-eredetet a kloroplasztiszban fellelhető DNS és a vörösmoszatok DNS-ének összehasonlító molekuláris elemzései egyértelműen bebizonyították. Ez a *másodlagos* endoszimbiotikus eredetű vörösalga kloroplasztisz azonban nemcsak a *Chromista* csoportban, hanem az *Alveolata* egyes tagjaiban is fellelhető: működő formában megvan a páncélos ostorosok többségének a sejtjeiben, és – nem kis szenzációt keltve a tudományos világban – csökevényes formában előkerült az *Apicomplexa* kládba tartozó (egykoron „állati") egysejtűek némelyikéből, mint például a malária kórokozójából is. Még nagyobb szenzáció volt, amikor kiderült, eme paraziták *Chromera* és *Vitrella* nevű rokonai aktív fotoszintetizálók! Cavalier-Smith és sokan mások kezdetben úgy vélték, hogy a vörösalga bekebelezése – hasonlóan a cianobaktériuméhoz – egyszeri esemény lehetett, s ezt csak úgy lehetett elképzelni, ha a *Chromista* és az *Alveolata* egy kládra kerül**,** feltételezve, hogy a közös ősük szerezte meg a kloroplasztiszt. Eme *chromalveolata hipotézis* (Cavalier-Smith 1999) támogatói nem jöttek zavarba attól sem, hogy az alveolaták többségében még csökevényes kloroplasztisz sem mutatható ki: a hiányt a kloroplasztisz teljes elvesztésével magyarázták, ami egymástól független evolúciós vonalakon többször is előfordulhatott. Ez a mozzanat, mint kiderült, egyáltalán nem lehetetlen, hiszen egyes csillósokból – bár kloroplasztiszaik közismerten nincsenek – nagyszámú kloroplasztiszgént sikerült kimutatni. Ezek nagy eséllyel egy korábbi alga-szimbionta nyomai, a kérdés csupán az, hogy az alga állandósult organellum volt-e, vagy csak a csillós egysejtűben rövid ideig működő, fagocitózissal bekebelezett szimbionta, azaz „lopott plasztisz" (kleptoplasztisz). Ez utóbbira a biológia számos példát ismer, pl. a *Strombidium* nevű csillósok különféle algatáplálékból származó kloroplasztiszokat akár egy hétig is működőképes állapotban tartanak – mindvégig hasznot húzva azok fotoszintéziséből.

Másodlagos eredetű kloroplasztiszt azonban nemcsak vörösalgák adtak. Az *Excavata* csoport legismertebb képviselői, a zöld szemesostorosok (euglénák) és a *Rhizaria* kládba tartozó zöld amőbák (*Chlorarachniophyta*) fűzöld színű kloroplasztiszai eredetileg egysejtű zöldmoszatok voltak – vagyis legalább még egy másodlagos endoszimbiotikus folyamat lezajott az evolúció során, vélték a kutatók. Cavalier-Smith feltételezte, hogy ez is egyszeri esemény lehetett (*cabozoa* hipotézis), így próbálva kapcsolatot teremteni az *Excavata* és a *Rhizaria* kládjai között. Eltéréseik azonban túl nagyok: pl. az euglénák kloroplasztiszát három membrán határolja (a bekebelezett algasejt membránja esett ki), szemben a zöld amőbák színtestének négyrétegű hártyájával, amelyek ráadásul az egykori zöldalga csökevényes sejtmagját is magukba zárják! Ez még valahogy megmagyarázható lett volna, de Rogers és munkatársai 2007-ben bebizonyították, hogy az euglenák és a zöld amőbák kloroplasztisz DNS-e teljesen eltérő algaősökre vezethető vissza – vagyis legalább két, egymástól független endoszimbiotikus folyamat vezetett a zöldalgák színtestté alakulásához (2.5 ábra). A *cabozoa* hipotézis így végérvényesen a megcáfolt teóriák virtuális múzeumába került. Újabb felfedezé-

3 A kettős sejthártya eredetet újabban vitatják. Egyre több a bizonyíték ugyanakkor, hogy a bekebelező sejt ténylegesen fagotróf volt, de még itt is vannak kérdések.

sek azonban bármikor gazdagíthatják a másodlagos endoszimbiózisról alkotott ismereteinket (2.2 cédula).

De ezzel még nincs is vége a zöldalga-plasztisz történetnek! A *Lepidodinium* nevű páncélos ostoros arról nevezetes, hogy benne nem a megszokott vörösalga, hanem egy zöldalga adja a kloroplasztiszt, történetesen négy membránnal elhatárolva az anyasejt citoplazmájától – ami azt jelenti, hogy a zöldalga endoszimbiogenezis gyakoribb lehetett, mint korábban gondolták. A természet citológiai „Matrjoska babák" képzésére való fokozott hajlandósága azonban nem merül ki a másodlagos endoszimbiózisban sem! Az imént említett páncélos ostorosok körében a kloroplasztiszt akár öt (!) membrán is határolhatja. Ennek magyarázata, hogy az anyasejt egy olyan eukarióta sejtet épített




**2.5 ábra.** Az endoszimbiotikus események három fő típusa és leggyakoribb példái. Vastag nyilak jelzik a közös őstől kifejlődött altípusokat (pl. az elsődleges esetben három ilyen van), vékonyabb nyil jelzi, amikor egy sejt endoszimbiontává válik (pl. egy egysejtű vörösmoszat (*Rhodophyta*) adja a kloroplasztiszt a másodlagos esetek jelentős részében), míg szaggatott nyilak jelzik azt, amikor egy sejt endoszimbionta befogadóvá válik (pl. a *Dinophyta* eseteiben).

**2.2 cédula: Hatena – a nagy kérdés**

Japán kutatók írták le a *Hatena* (= kérdés, japán) *arenicola* nevű ostoros egysejtűt, a heterotróf kétostoros egysejtűeket tartalmazó ún. katablepharid klád (a *Cryptista* része, 2.7 ábra) egy tengeri képviselőjét. Ez jó úton van affelé, hogy a másodlagos endoszimbiózisra egy újabb esetet szolgáltasson: mintha a szemünk előtt zajlana le éppen az endoszimbiotikus folyamat! A sejtek jelentős részében megtalálható a *Nephroselmis* genuszba tartozó zöldalga egy-egy példánya, ami úgy idomul a befogadó sejthez, hogy szemfoltját mindig annak csúcsi végéhez igazítja. A bekebelezést követően az alga elveszti az ostorait és citoszkeletonját, a gazdasejt pedig megszabadul csőszerű táplálékfelvevő organellumától, átáll autotróf táplálkozásra, és képessé válik a fény felé való mozgásra is. A *Hatena* osztódásakor azonban a zöldalga tétlen marad, így csak az egyik utódsejt örökli a szimbiontát. A másik utódsejt heterotróf módon kénytelen táplálkozni mindaddig, amíg rá nem talál egy még szabad *Nephroselmis* példányra. A zöldalga nélkül azonban nemcsak fotoszintetizálni, hanem osztódni sem tud! Régi vágású tankönyvek akár azt is írhatták volna erről a fajról, hogy hol ragadozó állatként, hol békésen fotoszintetizáló növényként viselkedik.

be kloroplasztiszként, amelyben már egy másodlagos endoszimbionta eredetű kloroplasztisz volt. Például a *Kryptoperidinium* esetében az asszimilációt olyan színtestek végzik, amelyek – szinte hihetetlen – egy kovamoszat bekebelezéséből származnak! Ezt egy találó elnevezés is rögzíti: *dinotóma* (utalva a diatóma, vagyis kovamoszat partnerre). Ennek a *harmadlagos* endoszimbiotikus folyamatnak az eredményeképpen a kovamoszat sejtmagja, riboszómái és mitokondriumai is megmaradtak – a kovahéjtól eltekintve majdnem az egész bekebelezett sejt. Hasonlóan a *Lepidodinium* esetéhez, az újonnan beépült kloroplasztisz kiszorította a korábbi, vörösalga eredetű színtestet. A páncélos ostorosok (2.3 cédula) közismerten a leginkább hajlamosak kloroplasztiszok felvételére, leadására és módosítására. A zöldmoszat és kovamoszat mellett vannak mészmoszatokat beépítő fajok is a *Kareniaceae* csoportban (2.5 ábra). További érdekesség a *Dinophysis* kloroplasztisza, ami lényegében véve egy garatos ostoros (aminek a nevét is tudjuk: *Geminigera*). Ezt azonban nem közvetlenül szerezte be, hanem a *Geminigera*-val táplálkozó *Mesodinium rubrum* nevű csillós egysejtű elfogyasztásával. Nem is igazán tekintjük állandó sejtszervecskének, hanem csak az utódokba át nem jutó kleptoplasztisznak; bár legalább két hónapig életképes, és a bekebelezés bonyolult folyamatában a sejtmagját is elveszíti. Más fajok (pl. a *Gymnodinium* génuszból) közvetlenül kebelezik be a garatos ostorost, de nem ilyen szerencsések az

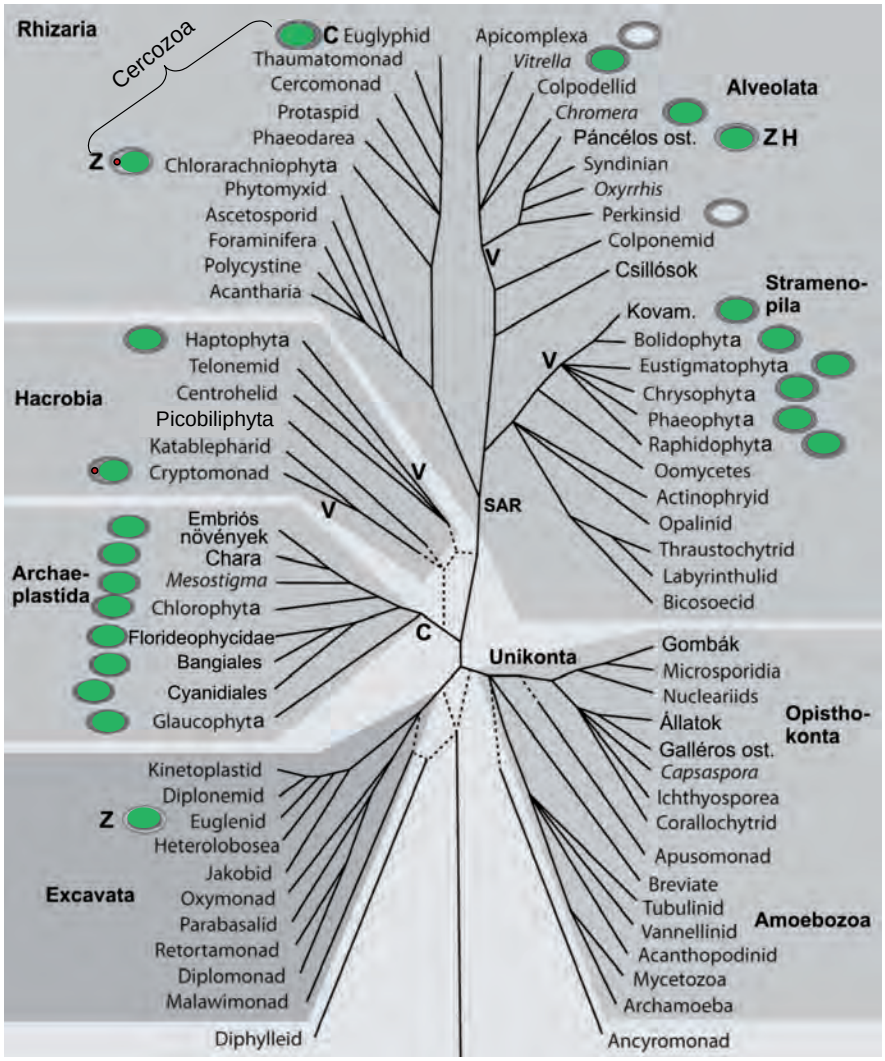
**2.3 cédula: Az együttélési formák csúcstartói: páncélos ostorosok**

A páncélos ostorosok nemcsak egyéb sejtek befogadói és módosítói, hanem valódi szimbiontaként is viselkednek. Zooxantellának nevezik azokat a fajokat, amelyek csigákban, kagylókban, csalánozókban – főleg korallokban élik le életüket. Fotoszintézisük révén a gazdaállat könnyen jut szerves anyagokhoz. Figyelemre méltó, hogy egysejtűekben, például foraminiferákban is megtalálhatók. Kloroplasztisz nélküli fajok pedig élősködőként jelennek meg más egysejtűek belsejében, megint csak foraminiferákban és radioláriákban is. Sőt mi több, közeli rokonaikban, egyéb páncélos ostorosok sejtjeiben is előfordulnak – mint pl. az *Amoebophrya* fajok az *Alexandrium* sejtjeiben, az utóbbiak gyors pusztulását előidézve. (Ennek alapján élénk fantáziával akár negyedleges endoszimbiózis is elképzelhető: egy harmadlagos kloroplasztiszú ostoros sejtorganellummá válhat egy másikban! De ekkor már biztosan nem lenne 6 vagy 7 membránja, mert az túl sok lenne a citoplazma és a kloroplasztisz sztrómája közötti anyagtranszport számára.) Az élősködés klasszikusabb formáit is megfigyelték náluk. A *Blastodinium* fajok életük egy szakaszában planktonikus rákok bélcsatornájában lakoznak. Van kloroplasztiszuk, de az a parazita stádiumban gyakorlatilag inaktívvá válik. Egyes fajai pedig teljesen elveszítették fotoszintetizáló képességüket. Az *Oodinium*-ok halakon, bordásmedúzákon és csalánzókon élősködnek, sohasem fotoszintetizálnak. Számos heterotróf táplálkozású, kloroplasztisz nélküli páncélos ostorosról bizonyították be egyébként, hogy vannak bennük még működő kloroplasztiszgének – igazolva, hogy közös ősük rendelkezett ezzel az organellummal, ami számos független evolúciós vonalon elveszett. Ilyen a legismertebb páncélos ostoros, a fénykibocsátásáról híres *Noctiluca scintillans* is.

együttélés időtartamát tekintve: a kleptoplasztisz néhány nap, de maximum egy hét múltán már nem funkcionál.

### *2.1.5. A filogenetikus megataxonómia fejleményei*

A citológiai vizsgálatokon kívül a gén- és genomszekvenciák elemzése is jelentősen hozzájárult egy új mega-taxonómia kialakításához. Az *Eukaryota* csoport értékelése molekuláris adatok (elsősorban a 18S rDNS, de később már egyéb szekvenciák) alapján számos ponton megerősítette, de cáfolta is Cavalier-Smith és munkatársainak eredményeit. Könyvünk témája szempontjából igen fontos, hogy az *Archaeplastida* monokladisztikus-monofiletikus volta kiállta az újabb próbákat is. Kiderült ugyan, hogy az elsődle-




**2.6 ábra.** Az eukarióták kladogramja, bizonytalan részletekkel (szaggatott vonalak), Keeling (2013) után, módosítva. Ovális jelek utalnak kloroplasztisszal rendelkező csoportokra. Üres szimbólumok nem működő kloroplasztiszt jelölnek. Mellettük vagy az élek mentén jelöltük az endoszimbiózis típusát: C-cianobaktérium elsődleges, V-vörösalga másodlagos, Z-zöldalga másodlagos, H-harmadlagos. A kládnevek a teljesség kedvéért szerepelnek, legtöbbjüket e könyvben nem is említjük – bár némelyek a 2.7 ábrán is láthatók, mert kiemelt fontosságúak.

ges endoszimbiózis mégsem volt egyszeri esemény: a *Paulinella* nevű, *Rhizaria*-ba tartozó házas amőba három faja is rendelkezik közvetlen cianobaktérium eredetű színtesttel – de ez inkább csak különlegességnek tekinthető (részletesebben l. 72. oldal). Nem változott lényegesen az *Excavata* és az *Unikonta* összetétele sem. Kiderült viszont, hogy a chromalveolata hipotézis nem tartható eredeti formájában. A korábban *Chromista* rokonságúnak tartott mészmoszatok (*Haptophyta*) és garatos ostorosok (*Cryptophyta*) részletes elemzése megmutatta, hogy teljesen különálló evolúciós vonalat, akár kettőt képviselnek. Vörösalga eredetű kloroplasztiszuk valószínűleg a kovamoszatokétól és barnamoszatokétól független endoszimbiotikus esemény(ek) eredménye. Neveik kezdőbetűiből formálódott egy új elnevezés, a *Hacrobia,* de ennek létjogosultságát mindig vitatták, mert a kládnak nem volt kellő statisztikai támogatottsága. Ugyanakkor a korábbi chromista társaság jelentős része továbbra is egyben maradt, és a kovamoszatokat, barnamoszatokat, sárgamoszatokat, a petespórás gombákat és sok egyéb kisebb csoportot magába foglaló kládot *Stramenopila* névvel látták el**.** A név minden idetartozó szervezet – egysejtes állapotában megfigyelhető – finoman pillás ostoraira, a retronémákra utal („stramen” = szalma, „pilus” = szőr, latin). Az *Alveolata* csoporton belül igazolódott az *Apicomplexa* és a *Dinophyta* rokonsága, ami mögött még egy független vörösalga-bekebelezés húzódhat. A *Rhizaria* kládról pedig kiderült, hogy nem is annyira különálló, mint korábban gondolták, és valószínűnek látszik a *Stramenopila* és *Alveolata* csoportokkal közös eredete. Az így adódó nagy kládra a nomenklatúra újabban a kezdőbetűkből képzett „SAR”-klád néven hivatkozik.[4]

4 Adl et al. 2012-ben javasolták, hogy formálisan – azaz „hivatalosan” is „Sar” legyen a klád neve, amit a Phylonyms is átvett (de Queiroz et al. 2020).

Ezeket a változásokat a 2.6 ábra szinkrón kladogramja foglalja össze, melynek fő erénye, hogy a kloroplasztisz többszörös, egymástól független leszármazását is bemutatja. A diagram egyébként nem „tiszta" kladogram: a gyökérnél lévő hálózatos részek árulkodnak arról, hogy igen régi eseményeket már csak nagy bizonytalansággal lehet rekonstruálni, ha lehet egyáltalán.

Az utóbbi évek filogenetikai/megataxonómiai vizsgálatai egyre több gént, illetve teljes genomot is bevontak az értékelésbe. Nincs teljes konszenzus, hiszen ez eredmények a felhasznált adatoktól és a módszerektől is függhetnek. A számunkra kiemelten fontos fejleményeket az alábbiakban foglalhatjuk össze, fokozatosan közelítve könyvünk témájához, a növényekhez:

- Az *Excavata* csoportról, a vájatos ostorosokról egyre inkább bebizonyosodik, hogy filogenetikailag egyáltalán nem egységes, hanem polifiletikus. Kisebb rész-kládokra bomlik, legnagyobb közülük a *Discoba* (2.7 ábra).
- Az unikonta – bikonta dichotómia lényegileg fennmarad. Mindkét kládhoz további kis csoportok csatlakoznak, így az elnevezések is megváltoznak. A) Az amőbákat, gombákat és állatokat magában foglaló nagy klád, az ismert fajok háromnegyedét tartalmazó bővített unikonta neve *Amorphea*. Ezen belül *Holomycota* és *Holozoa* néven szerepelnek a kisebb egysejtű csoportokkal kiegészült gombák (*Fungi*), illetve az állatok (*Metazoa*). B) A kétostorosok nagy kládjának másik neve a *Diaphoretickes* (~sokféle [görög: διάφορος], utalva a klád morfológiai és sejttani diverzitására). Idetartozik a fotoszintetizáló eukarióták döntő többsége (az euglénák kivételével mind, 2.7 ábra): az *Archaeplastida*, a SAR, a *Haptophyta* és a *Cryptista* (benne a *Cryptophyta*). Érdemes megadni a *Diaphoretickes* klád filogenetikai definícióját (Adl et al. 2012), ami egy testvércsoport alapú (stem-based) megfogalmazás csak ma élő fajok megnevezésével (vö. 46. oldal). Vagyis megmondjuk, mi tartozik biztosan ebbe a kládba, s mi nem. Az *Excavata* fent vázolt szétesése természetesen nem érinti ezt a kládot. Egyébként az összes említett faj teljes genomszekvenciáját ismerjük – modellorganizmusnak számítanak, magunkat is beleértve. Megjegyezzük, hogy ez a klád nincs benne a Phylonyms katalógusban (de Queiroz et al. 2020).
- A *Hacrobia* klád, igazolva a vele kapcsolatos korábbi fenntartásokat, nem tartható tovább. Teljesen külön csoportot képeznek a mészmoszatok (*Haptophyta* v. *Prymnesiophyta*) és rokonsági körük, a *Haptista* klád: ezek a SAR testvércsoportjaként jelentkeznek az élet nagy kladogramján. A garatos ostorosok és szomszédaik (*Cryptista*) viszont az *Archaeplastida* testvércsoportjának bizonyultak (2.7 ábra).
- Az *Archaeplastida* megtartotta a korábban is ide eső *Glaucophyta, Rhodophyta* és *Viridiplantae* (azaz a *Primoplantae*) kládokat. E három testvércsoporti viszonyai kissé bizonytalanokká váltak: míg korábban egyértelműen a *Glaucophyta* volt az első leágazás, újabban a *Rhodophyta* került ebbe a pozícióba. Még frissebb vizsgálatok szerint néhány nemrég felfedezett, nem fotoszintetizáló egysejtű (pl. *Picozoa*, 2.7 ábra) is idetartozik (2.7 cédula).

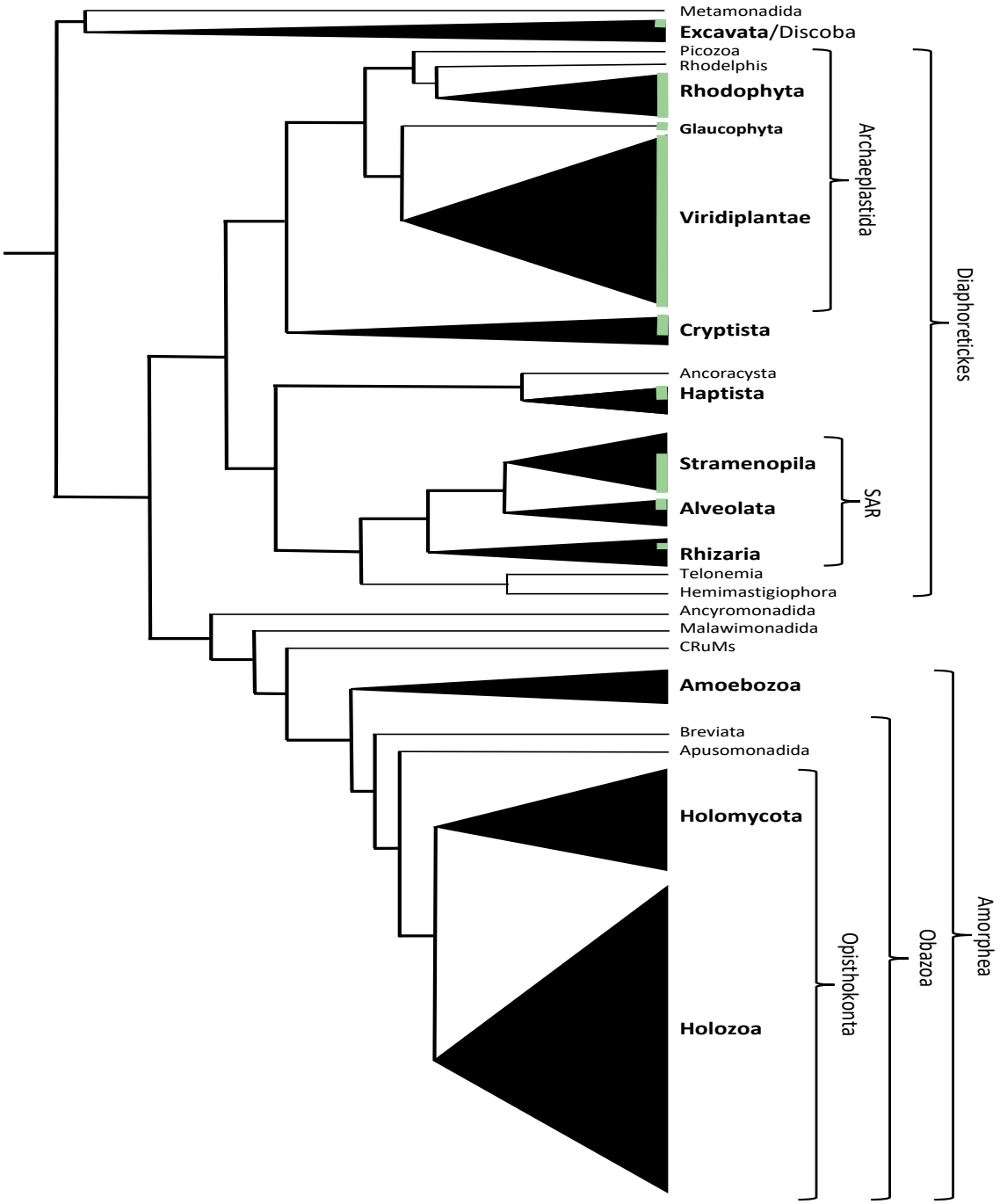
**Definíció.** *Diaphoretickes:* A legnagyobb klád, amely tartalmazza a *Bigelowiella natans*-t (*Rhizaria: Chlorarachniophyta*), a *Tetrahymena thermophila*-t (*Alveolata: Ciliata*), a *Thalassiosira peudonana*-t (*Stramenopila: Bacillariophyta*) és az *Arabidopsis thaliana*-t (*Plantae: Angiospermae*) de nincs benne a *Homo sapiens* (*Opisthokonta: Metazoa*), a *Dictyostelium discoideum* (*Amoebozoa*) és az *Euglena gracilis* (*Excavata: Euglenozoa*) (az eredetihez képest az auktorokat most mellőztük, a rendszertani helyet viszont pontosabban adtuk meg). Más szóval: egy zöld amőba, egy csillós, egy kovamoszat és egy virágos növény jelenléte, illetve az ember, egy nyálkagomba és az eugléna kimaradása határozza meg a klád összetételét. De egy referencia-kladogramot is meg kell adni arra az (itt nem valószínű) esetre, ha drasztikus változások következnének be a mega-taxonómiában.

## 2.2 A kloroplasztiszevolúció kezdetei

Mint láttuk, a kloroplasztisz jelenléte és sajátságai döntően meghatározzák a növényi életformát, az egyes csoportok különbségeihez is hozzájárulnak, és alapvetőek a filogenetikai megataxonóma megértésében. A kezdeteket elintéztük azzal, hogy volt egyszer egy eukarióta sejt, ami cianobaktériumot kebelezett be. Nos, ennél azért érdemes többet szólni a kloroplasztiszok őseiről, a cianobaktériumokról és általában, a prokariótákról – vagyis az endoszimbiotikus folyamat kezdeteiről. Mindezek ismerete igen hasznos lehet, mielőtt a növények részletes ismertetésébe fogunk.

### *2.2.1 Fototrófia és fotoszintézis*

A prokarióták pár milliárd évvel ezelőtt élt képviselői szinte minden alapvető biokémiai folyamatot „feltaláltak", s ezek jelentős része az eukarióta létformában is nélkülözhetetlen. Változatos biokémiai tulajdonságaiknak köszönhetően a Föld korai, redukтív légkörét nyilvánvalóan csak a prokarióták tudták elviselni. Arról, hogy milyenek lehettek ezek a szervezetek, szinte semmi közvetlen információnk sincs – de a mai képviselőik ismeretében sok mindenre következtethetünk. Kezdetben valószínűleg az összes mikroorganizmus anaerob módon, fermentációval ju-




**2.7 ábra.** Az eukarióták sűrített (kondenzált) kladogramja a legfrissebb kutatási eredmények összesítéseként (Burki et al. 2020, Strassert et al. 2021, Tice et al. 2021). A nagy kládok elrendezése megfelel az 1.35 ábra koralljának (bár a vastag betűvel szedett nevek nem feltétlenül egyeznek meg a korall neveivel, mert az korábban, 2019-ben készült). A kis méretű betűvel feliratozott kládok néhány vagy csak egy fajt tartalmaznak, mind egysejtűek, és abban is megegyeznek, hogy filogenetikai helyzetük igen gyakran megváltozott – és ma sem biztos. Ilyen például a *Hemimastigiophora* és a CRuMs mozaikszóval jelzett *Collodictyonidae* (más néven *Diphylleidae*), *Rigifilida* + *Mantamonadidae* csoport. A háromszögek alapjának hossza itt csak nagyon durván jelzi a fajgazdagságot, a lényeg a főbb csoportok kladisztikai kapcsolatrendszerének bemutatása. A zöld sávok a fotoszintetizáló szervezetek relatív részesedését érzékeltetik az egyes kládokban.

**2.4 cédula: *Archaea* és *Bacteria* – a prokarióták két külön világa**

A prokariótákat hosszú ideig egységes csoportként kezelte a biológia, de a molekuláris genetika és a citológia eredményei ezt a felfogást lényegesen megváltoztatták. Woese & Fox (1977) riboszomális RNS-vizsgálata derítette ki, hogy a baktériumok két, egymástól erősen elkülönülő csoportra, az *Eubacteria* („valódi" baktériumok) és *Archebacteria* („ősbaktériumok") birodalmára osztható. Az *Archebacteria* akkoriban ismert képviselői extrém körülmények között élnek (azaz „extremofil", pl. nagy sótartalom, szélsőséges pH, vagy magas hőmérséklet), ami a néhány milliárd évvel ezelőtti földi állapotokat idézi. Erre utal az „arche-" előtag – amiről később Woese és munkatársai (1990) maguk mutatták meg, hogy nem igazán korrekt, mert az „ősbaktériumok" nem az eubaktériumok közvetlen ősei. Ráadásul nem a többi baktérium, hanem az eukarióták testvércsoportjaként jelentek meg a kladogramon (1.40 ábra). Ezért változtatták meg a neveket *Archaea*-ra, illetve a másikat egyszerűen *Bacteria*-ra.

Miben is különbözik ez a két prokarióta csoport egymástól? Nos, sok mindenben. A 16S riboszomális RNS bázissorrendjének jelentős eltérései mellett megemlíthetjük a sejtfal alapanyagát (*Bacteria*: peptidoglikán, *Archaea*: más, pl. pszeudopeptidoglikán), valamint a sejtmembrán lipidszerkezetét (*Bacteria*: glicerin-zsírsav észteres kötés, *Archaea*: glicerin-fitanil éterkötés). Élőhelyeik is nagyon különböznek, az archaeákat hőforrásokban, sós tavakban, mocsarakban, óceánokban, valamint gerincesek, így az ember emésztőrendszerében is megtaláljuk, míg a baktériumok a leginkább extrém élőhelyeket kivéve szinte mindenütt előfordulnak. Anaerob viszonyok között egyes archaeák metánt fejlesztenek, erre egyik baktérium sem képes. A baktériumok jellemzője az endospóraképzés, a másik csoportban nem ismerünk ilyesmit. A baktériumok egy része kórokozó, míg az archaeákról úgy tudjuk, hogy nem idéznek elő humán betegséget – bár újabban összefüggésbe hozzák őket a fogíny károsodásával. Míg a baktériumok jelentős része, elsősorban az aerob szervesanyag-hasznosításra képes képviselőik, viszonylag könnyen tenyészthetők, az archaeákról ez nem mondható el.

Az utóbbi évek intenzív kutatásainak köszönhetően egyre többet tudunk az archaeákról. Mélytengeri hőforrásokból kerültek elő az *Asgardarcheota* (Asgard a skandináv mitológiában az istenek erődszerű lakóhelyét jelenti) nevű csoport képviselői, amelyekről kiderült, hogy számos biokémiai sajátságban teljesen megegyeznek az eukarióta szervezetekkel. Egyes kladisztikus értékelésekben az eukarióták egyenesen beékelődnek az asgard archaeák közé – tovább bonyolítva a prokarióták és eukarióták leszármazásáról alkotott elképzeléseinket. Ma már a három-birodalmas osztályozás helyett többen támogatják a kétbirodalmas felosztást (*Bacteria* és *Archaea*, utóbbiban az eukariótákkal), mert az pontosabban tükrözi az evolúciós viszonyokat (az Élet Korallján is ez látható, vö. 1.35 ábra). Feltételezések szerint (bár leegyszerűsítve): az eukarióták egy archaeon-szerű anyasejt és baktériumok fúziójából származnak, megtartva az archaeon örökítő rendszerét, emellett sokat átvéve a baktériumok metabolikus enzimeiből. Persze a mai ismeretek alapján nagyon nehéz felderíteni, hogy pontosan milyen folyamatok vezettek több milliárd évvel ezelőtt az eukarióta sejt kialakulására. Összesítésükre inkább egy bonyolult, a génátadás vertikális és horizontális módozatait jobban kifejező hálózat, mintsem a szigorúan dichotomikus fastruktúra lenne alkalmas.

tott energiához és abiotikus úton keletkezett szerves vegyületeket dolgozott fel. A fototrófia, vagyis a fény energiájának kémiai energiává történő átalakításának képessége feltehetőleg jóval később alakult ki. A fény befogásához, a fotonok csapdázásához és az energia átalakításához speciális színanyagok szükségesek. A mai archaeák (2.4 cédula) egyes csoportjaira jellemző rhodopszin-jellegű pigmentek segítségével például ATP termelődik. Ezek az egysejtűek viszont csak szerves eredetű szenet képesek felhasználni – tehát heterotrófok. Más archaeák ugyan meg tudják kötni a légköri $CO_2$-t, de ehhez kémiai energiát használnak fel. Mai ismereteink szerint az archaeák egyáltalán nem képesek fotoszintézisre – ami persze nem zárja ki teljesen egy valaha volt fotoszintetikus archebaktérium létezését. Akárhogy is történt, az archaeák fototrófiás képessége teljesen független a növényekétől.

Szerves anyagok fényenergiával történő előállításához, vagyis a fotoszintézishez klorofillra van szükség. Ezt azért állítjuk ilyen magabiztossággal, mert a recens élővilágban nem ismerünk olyan fotoszintetikus szervezeteket, amelyekből ez a pigment hiányozna. Fehérje-komplexumokba beágyazódva a klorofill képes arra, hogy elektront vegyen fel, továbbadja azt, illetve a fény energiáját felhasználva gerjesztődjön – amely szén megkötésére és energiadús vegyületek előállítására vezet. A baktériumok körében (2.4 cédula) – a cianobaktériumokat egyelőre figyelmen kívül hagyva – több csoportban előfordul, úgynevezett bakterioklorofill formájában.[5] Ennek legalább hétféle természetes változatát ismerjük, de szerkezetileg mind-

5 A bakterioklorofill felfedezését a holland-amerikai C. B. van Nielnek (1897–1985) köszönhetjük: egy 1932-ben megjelent cikkben számolt be felfedezéséről. Ő mutatta ki először azt is, hogy a növényi fotoszintézis során víz bontásából származó oxigén fejlődik. R. Y. Stanierrel adta meg a prokarióták első szabatos meghatározását: olyan sejtek amelyek maganyagát nem veszi körül membrán – ez lényegileg ma is érvényes.

**2.5 cédula: A mitokondriumok eredete, funkciója, belső szerkezete**

A mitokondriumok az eukarióta sejt organellumai, fő funkciójuk az ATP szintézise, de emellett sok más biokémiai folyamatnak (protein-szintézis, aminosav- és nukleinsav-anyagcsere stb., Roger et al. 2017) is helyt adnak. Ma már elfogadott tény, hogy endoszimbiotikus eredetűek. A befogadó sejt egy prokarióta lehetett, amelyhez a mai szervezetek közül filogenetikailag legközelebb az Asgard archebaktériumok állanak. A befogadott sejt egy bíbor nem-kénbaktérium, az α-proteobaktériumok rokonsági köréhez esik legközelebb, amelyek kivétel nélkül obligát sejten belüli endoszimbionták vagy paraziták. Az eukarióta evolúció a tudomány mostani állása szerint tehát két prokarióta fúziójával vehette kezdetét. Nem tudjuk, valaha kiderül-e, hogy pontosan milyen folyamatok vezettek az eukarióta szerveződési szint megjelenéséhez, illetve hogy pontosan mely α-proteobaktérium-típus volt a mitokondrium közvetlen elődje. Az évmilliók során a bekebelezett sejt DNS-állománya részben redukálódott, részben átkerült – az önszerveződés révén kialakult – sejtmagba, de a legfontosabb gének megmaradtak benne. A helyzetet bonyolítja, hogy laterális géntranszfer révén idegen bakteriális DNS is beépült a mitokondriumok genomjába.

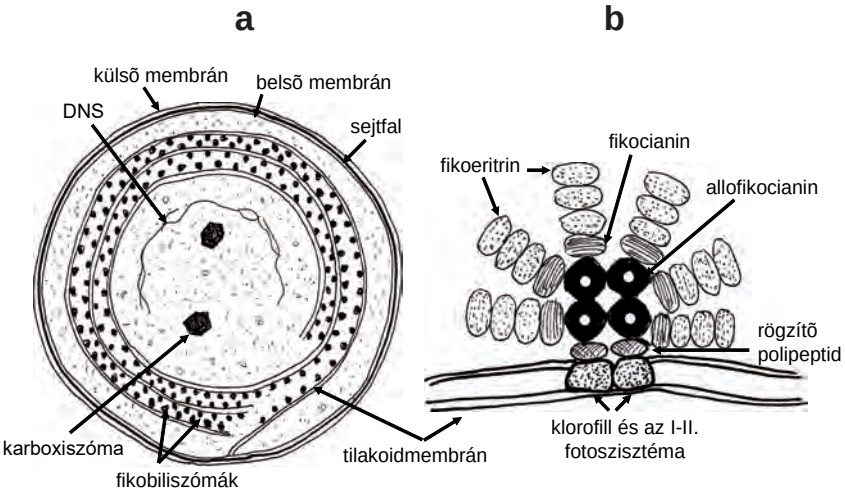
A teljes funkcionalitású mitokondrium általánosan jellemző az eukariótákra. Ugyanakkor szinte minden csoportban találunk a szokásostól eltérő formákat, amelyek elsősorban az adott szervezet speciális életmódját, pontosabban az oxigénhiányos környezetet tükrözik. A csótányok élősködő csillósa, a *Nyctotherus ovalis* mitokondriuma megtartotta a DNS-t, de az anaerob körülmények között hidrogént fejleszt. Ez egy átmeneti állapot a hidrogenoszóma felé, melynek DNS-e már teljesen átvándorolt a sejtmagba. A hidrogenoszómák is fermentáció révén valósítják meg az ATP termelését oxigénmentes környezetben, s közben hidrogén fejlődik. Különösen gyakoriak a *Metamonada* (*Excavata*) kládon (pl. *Trichomonas*), de megtalálhatók amőbákban, apicomplexa fajokban (*Cryptosporidium*) vagy kérődzők bendőjében élő rajzóspórás gombákban (*Chytridiomycota*). Az úgynevezett mitoszómák pedig még ATP-t sem termelnek (példákat ugyancsak a *Metamonada* csoportban [*Giardia*] és az amőbák körében találunk). Egyetlen feladatuk az ún. vas-kén klaszterek szintetizálása, amelyek számos enzim központi alkotórészei. Az állatok emésztőrendszerében élő, négyostoros *Monocercomonoides* (szintén *Metamonada*) sejtjeiben pedig már nyoma sincs a mitokondriumnak; ez a teljes kiesés egyetlen ismert esete az eukarióták körében. Vagyis lehetséges az eukarióta élet mitokondrium nélkül is, és nem kizárt, hogy valamikor léteztek elsődlegesen mitokondrium nélküli eukarióták is (vö. az *Archezoa*-ról mondottakat).

A mitokondriumok belső hártyájának a betüremkedései, az úgynevezett kriszták sokszorosára növelik az oxidatív foszforilációnak helyt adó membránfelületet. Az eukariótákat alapállapotban csöves (tubuláris) felépítésű kriszták jellemzik; ezt figyelhetjük meg a bikonta csoport sok kládján (pl. *Stramenopila, Alveolata*) és az unikonta *Amoebozoa* kládon is. Ez Cavalier-Smith szerint bakteriális örökség lehet, hiszen az α-proteobaktériumok csöves kromatofórái hasonló felépítésűek. A lemezes kriszták tehát evolúciósan újak, s egymástól függetlenül jelentek meg az *Archaeplastida* és az *Opisthokonta* kládon és másutt, pl. az euglénáknál (*Excavata*) és a garatos ostorosoknál (*Cryptophyta*) is. A kriszták alakja azonban nem olyan egységes, mint a kloroplasztiszok szerkezete. Egy szervezeten belül sejttípustól függően többféle kriszta-altípus is megjelenhet (zsákos, prizmás), és a kriszták még egy mitokondriumon belül sem feltétlenül állandó alakúak: összeolvadással és hasadással változnak. Ez magyarázhatja, hogy a mitokondrium struktúrája kevéssé lényeges a késői eukarióta evolúció értelmezésében, mint a színtesteké.

egyik nagyon hasonlít a „közönséges" klorofill molekulához. A baktériumok esetében nem is annyira a pigment pontos képlete és színe a fontos, hanem az, hogy milyen reakciókban vesz részt.[6] A bíborbaktériumok (*Alphaproteobacteria*) a fény energiáját a sok mindenre használható „energiavaluta", az ATP szintetizálására használják, de továbbra is külső szerves szénforrásra vannak utalva. A zöld kénbaktériumok (*Chlorobiaceae*) klorofill-protein komplexe viszont egészen másképpen működik: a fénnyel gerjesztett elektront szervetlen vegyületből, nevezetesen kénhidrogénből pótolja, az elektron a NADP-t redukálja, ami pedig a $CO_2$ megkötésére, cukormolekulába történő beépülésére használódik. A keletkezett elemi kén a környezetben halmozódik fel. A bíborbaktériumok és a kénbaktériumok megegyeznek abban, hogy anaerob módon élnek, oxigént nem fejlesztenek.

A cianobaktériumok több szempontból hasonlítanak az előzőekre, s egyúttal jelentősen el is térnek tőlük: fény hatására ATP és redukált NADP is keletkezik bennük. A redukált NADP a légköri $CO_2$ megkötésében vesz részt, de nem $H_2S$ (vagy $H_2$, stb.) az elektrondonor, hanem közönséges víz! A vízmolekula oxigénje pedig a légkörbe távozik. Vagyis megvalósul mindaz, amire a bíborbaktériumok és a zöld kénbaktériumok egyedül nem képesek. Ez természetesen nem véletlen, a cianobaktériumokban ugyanis mind a két fényelnyelő rendszer, a bíborbakté-

6 A reakciók igen bonyolultak, s a részleteket természetesen meghagyjuk a biokémia és a növényélettan tankönyveknek. A jelen leírás lényeges leegyszerűsítésekkel él, és a legfontosabb mozzanatokra összpontosít.



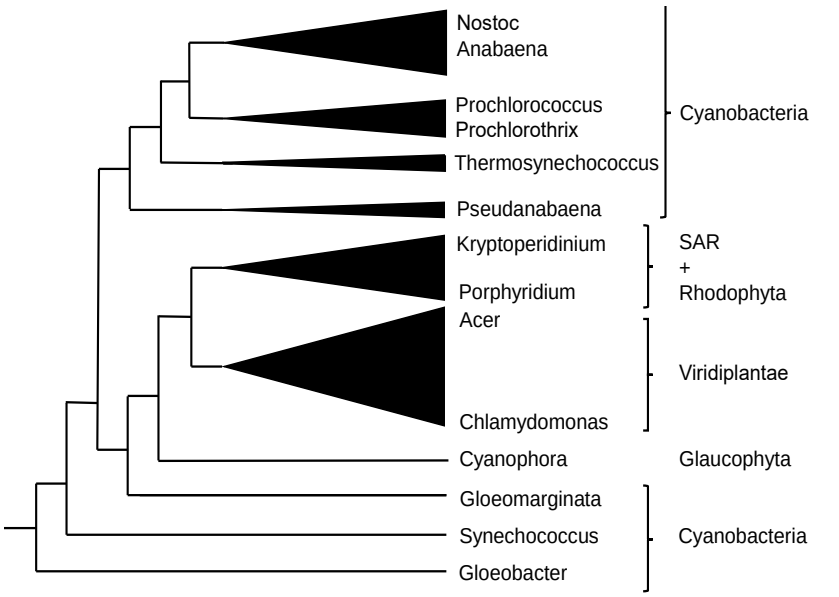

**2.8 ábra.** Egy kokkoid cianobaktérium rajza (**a**) és a fikobiliszóma vázlatos felépítése (**b**).

riumok ún. II. típusú és a zöld kénbaktériumok I. típusú fotoszisztémája egyaránt megtalálható. Az már „csak" ráadás, hogy még oxigén is keletkezik.

Magától értetődő a kérdés: a fentiek ismeretében hogyan magyarázhatjuk a cianobaktériumok kialakulását? Miképpen lehetséges a két rendszer együttes jelenléte ugyanabban a sejtben, egymás közvetlen közelében? Először talán arra gondolhatnánk, hogy a cianobaktériumok afféle „kiméra", vagyis független egyedekből összetákolt szörny-szervezetek. Az ős-óceán vizében a különböző fotoszisztémájú baktériumok valahogy egymásra találtak, összeolvadtak, s egy ilyen fúzió eredményeképpen alakult ki a „szülőknél" jóval előnyösebb tulajdonságokkal rendelkező utód. Nos, amennyire tetszetős ez az elképzelés, annyira tarthatatlan. A két fotoszisztéma klorofillja és proteinjei szerkezetileg rendkívül hasonlóak, s annak az esélye pedig, hogy ennyire közel álló biokémiai struktúrák egymástól függetlenül, párhuzamos evolúció során alakuljanak ki, gyakorlatilag nulla! Az már komolyan felvetődött, hogy egy közös őstől indult ki a két fotorendszer evolúciója, s a szerkezet lényeges megváltoztatása nélkül módosult a funkciójuk a két evolúciós vonalon. De a fúzió mikéntjére ez sem ad magyarázatot. Sokkal inkább valószínű, hogy kezdetben csak egy fotoszisztéma jött létre, feltehetően az I. típusú. Később, de még mindig egy igen ősi baktériumban megjelent a másik fotoszisztéma *is*. Az angol J. F. Allen (2005) hipotézise szerint ez azért történhetett meg, mert a baktérium így alkalmazkodott az erősen változó környezethez: ha volt bőven kénhidrogén (vagy hasonló szubsztrát) akkor bekapcsolta a II.-t, ha ez nem állt rendelkezésére, akkor átváltott az I. rendszerre. Eme ősi fototróf baktériumok leszármazottai lennének a cianobaktériumok. Megtartották mindkét fotoszisztémát és időközben vízbontást elősegítő enzimet is kifejlesztettek. A bíborbaktériumok és zöld kénbaktériumok pedig azután alakultak ki, amikor a cianobaktériumok evolúciós vonala már önállóvá vált. Környezeti hatásra egyszerűen elveszítették valamelyik fotoszisztémájukat (ne feledjük: az evolúció során bonyolult dolgokat elveszíteni jóval könnyebb, mint beszerezni vagy kifejleszteni) – és a klorofilljuk is megváltozott valamennyire.

### *2.2.2 Cianobaktériumok*

A cianobaktériumok (*Cyanobacteria*) vagy régebbi nevükön kékalgák jelentős része egysejtű vagy laza kolóniákat alkot, de fonalas felépítésűek is vannak közöttük. Két sejtmembránjuk között, mint minden baktériumnál, peptidoglikánból (murein) álló sejtfal húzódik (2.8a ábra). Színüket különféle pigmentek kombinációi alkotják: a zöld a-klorofill mellett a kék fikocián és a vörös fikoeritrin is általánosan elterjedt. A fotoszintetikus komplexek a sejtmembrán betűrődő lemezein, az ún. tilakoidokon, illetve a rajtuk lévő szemcsékben, a fikobiliszómákban csoportosulnak (2.8b ábra). Ez azonban nem kizárólagos a cianobaktériumok körében. A *Prochloron, Prochlorococcus* és *Prochlorothrix* egyes fajai arról nevezetesek, hogy nincsenek fikobiliszómáik és – ami talán még inkább meghökkentő – nagy mennyiségben tartalmaznak b-klorofillt! Márpedig erről a pigmentről korábban úgy tudták, csak a zöld növényekben fordul elő. Fel is vetődött a hipotézis, miszerint a *Prochlorococcus*-félék őseinek köze lehetetett a kloroplasztisz kialakulásához. Hamarosan kiderült azonban, hogy a proteineket tekintve áthidalhatatlanok a *Prochlorococcus* és a zöld növények kloroplasztiszai közötti különbségek – így tehát a közvetlen *Prochlorococcus*-eredet kizárható. További bizonyítékot szolgáltat a cianobaktériumok és a kloroplasztiszok együttes kladisztikus elemzése (Moore et al. 2019) a riboszomális peptidek figye-




**2.9 ábra.** Cianobaktériumok és kloroplasztiszok kondenzált kladogramja Moore et al. (2019) ábrájának leegyszerűsítésével (riboszomális fehérjék alapján). A *Gloeobacter* az egyetlen cianobaktérium (két fajjal), amelynek nincsenek tilakoid membránjai. A *Gloeomarginata* a kloroplasztiszokkal van egy kládon. A háromszöggel jelölt kládokon 1-2 példát is megneveztünk. Megjegyzendő, hogy a vörösmoszatok (*Rhodophyta*) és a SAR csoport vörösmoszat-eredetű kloroplasztiszt tartalmazó képviselői nem különülnek el kladisztikailag.

lembevételével. A 2.9 ábra tanúsága szerint a mai növények kloroplasztisza monofiletikus eredetű, kládjuk korábban ágazik le, mielőtt a *Procholorococcus*-ok kialakultak volna.

A cianobaktériumok paleontológiai koráról megoszlanak a vélemények. Annyi bizonyos, hogy a Föld reduktív légköre kb. 2,5 milliárd évvel ezelőtt megváltozott, oxigéntartalma fokozatosan növekedett – mégpedig kizárólag a cianobaktériumoknak köszönhetően. Az oxigén megjelenése jelentős környezeti változásokat eredményezett. A légkörben megjelent az ózon, ami erősen lecsökkentette az ultraibolya sugárzás káros hatásait, kedvezőbb körülményeket teremtve az élet számára. De a cianobaktériumok szerepe nemcsak múltbéli, mert ma is a legfontosabb elsődleges termelők közé tartoznak. Becslések szerint egyedül a *Prochlorococcus* megtermelheti a trópusi Csendes-óceán fotoszintetikus produkciójának 40%-át is. És a cianobaktériumoknak köszönhető az a folyamat, amely később a szárazföldi növények kialakulására, az ezeket fogyasztó állatok, vagy a velük együtt élő gombák sokféleségére, valóságos evolúciós robbanásra vezetett. Ez pedig a már sokat emlegetett elsődleges endoszimbiózis fő esete.

### *2.2.3 Változások a mikrovilágban*

Az oxigénszint emelkedése erősen „megnyírbálta" az anaerob anyagcseréjű szervezetek létfeltételeit. Ez evolúciós változásokat indíthatott el a mikroorganizmusok világában. Akadtak olyanok, amelyek szerves anyagok oxidációjával tettek szert energiára – ami sokkal hatékonyabb, mint bármely más energiatermelő folyamat az élővilágban. A fotoszintetizáló anaerob bíborbaktériumok is válthattak, először eltűrve, majd felhasználva a levegő oxigénjét. Az eukarióták kialakulásában lényeges szerepük volt: mitokondrium képében a sejtek energiatermelő egységeivé, „erőműveivé" váltak (2.5 cédula). Újabb vélemények szerint (Mills et al. 2022) azonban az oxigénszint növekedése nem hatott közvetlenül az eukarióta sejt evolúciójára. Szerintük az eukarióták obligát aerob léte akkor alakult ki, amikor a légköri oxigén koncentrációja már a mai értékeket közelítette.

Az eukarióták nyilvánvalóan heterotrófok voltak, tápanyagaikat egyesek fagocitózissal szerezték be. A bekebelezett anyagok, akár egész egysejtű példányok, a mitokondrium hathatós segítségével megemésztődtek. Az emésztés folyamata azonban nem mindig volt teljes. Feltehetően sokszor el is maradt, és az anyasejt és a fagocitált sejt között valamiféle kooperáció alakult ki. Erre számtalan példát látunk az élővilágban: már említettük, hogy egyes foraminiferák páncélos ostorosokat tartanak nagy méretű sejtjeikben (2.3 cédula), de a *Hatena* esetét is felidézhetjük (2.2 cédula). Az endocitoszimbiózis folyamata azonban a cianobaktériumok esetében ennél sokkal szorosabb és tartósabb kapcsolatra vezetett. A bekebelezett sejt csak az anyasejten belül tudott szaporodni, amely nagy hasznot húzott továbbra is a szolgálatba vont partner fotoszintetikus termékeiből. Ennek fejében viszont számos fehérjét már ő maga bocsátott az endoszimbionta rendelkezésére. A kapcsolat egyre szorosabb lett, kialakult a kloroplasztisz. Ez egyre többet elveszített önállóságából, feleslegessé vált génjei vagy eltűntek, vagy az anyasejt nukleuszába vándoroltak, s csak egy töredékük maradt meg. A fagocitáló membrán eltűnt, csakúgy mint a cianobaktérium sejtfala, de a citoplazmától való különállást az eredeti bakteriális membránok továbbra is megtartották. A folyamat fő eredménye, hogy az eu-

**2.6 cédula: Bizonyítékok a kloroplasztisz cianobakteriális eredete mellett**

A kloroplasztiszok, ugyanúgy hasadással szaporodnak, mint a baktériumok. Ha eltávolítjuk őket, a sejt nem képes újakat létrehozni.

A kloroplasztiszban maradt DNS és a cianobaktériumok DNS-e között erőteljes a homológia.

A kloroplasztisz DNS cirkuláris formája bakteriális nukleinsavat idéz.

A kloroplasztisz-membrán és a cianobaktériumok membránja közötti sok a biokémiai hasonlóság, pl. a porin nevű transzport protein jelenléte.

A kloroplasztisz egyes eukariótákban (*Glaucophyta*) megőrizte az eredeti bakteriális peptidoglikán sejtfalat.

Az eukarióta sejt nukleusza igen sok cianobakteriális gént őriz.

A kloroplasztisz riboszómái a prokarióták riboszómáira emlékeztetnek, méretük egyöntetűen 70S – szemben az eukarióta sejt saját, 80S ülepedési állandójú riboszómáival.

A kloroplasztiszok a cianobaktériumok kladogramján egy korai, de belső leágazásként jelentkeznek (2.9 ábra).

A kloroplasztisz megőrizte a cianobaktériumok mindkét fotorendszerét, benne a-klorofillal és – egyes evolúciós vonalakon – a fikoeritrinnel és hasonló pigmentekkel.

Egyes növényekben (l. a 3. fejezetet) a kloroplasztisz belső felépítése rendkívül hasonló a cianobaktériumokéra: megvannak a tilakoidok és a rajtuk ülő fikobiliszómák is.

karióta sejt a heterotróf létformát oxigéntermelő autotrófiára cserélte, ami – ma már jól tudjuk – evolúciós változások özönét indította el.

Az utóbbi években természetesen sokan részletesen is megvizsgálták azt a kérdést, hogy a kloroplasztiszok pontosan mely ma élő cianobaktériumok rokonai. Viszonylag régen tudjuk, hogy a cianobaktériumok *Synechoccoccales* csoportjában kell keresgélni. Ponce-Toledo et al. (2017) széles körű vizsgálatai szerint a kloroplasztiszokhoz legközelebb a *Gloeomargarita lithophora* nevű faj áll, amelyet csak 2007-ben fedeztek fel egy mexikói tóban (Laguna Alchichica, Puebla). Eme baktérium életkörülményei arra utalnak, hogy a kloroplasztiszok édesvízi körülmények között, és nem az óceánokban jöhettek létre. A *Gloeomarginata* a 2.9 ábrán látható kladogramon ráadásul közelebb áll a növények kloroplasztiszaihoz, mint a többi cianobaktériumhoz! Ezek az eredmények tehát azt sugallják, hogy a kloroplasztisz igen korán, a legtöbb mai cianobaktérium klád elválását megelőzően kialakulhatott. Ez körülbelül 1,5-1,6 milliárd évvel ezelőtt történhetett – becslések szerint ennyi tehát a minket kiemelten érdeklő *Archaeplastida* hozzávetőleges kora.

Az elsődleges kloroplasztisz keletkezése általános vélemény szerint egyetlen evolúciós esemény volt. Kérdőjelek vannak ugyan – de elvi szempontok és molekuláris vizsgálatok inkább az egyszeri eredet mellett szólnak. Egy ilyen bonyolult kapcsolatrendszer, mint ami a kloroplasztisz és az anyasejt között fennáll, nem nagy eséllyel alakul ki többször az evolúció során. A kékeszöld moszatok egyik képviselőjének (*Cyanophora paradoxa*) genom szintű vizsgálata is az egyetlen eredet mellett szól (Price et al. 2012). A valóság azonban egy kicsit összetettebb ennél, vannak ismert kivételek, melyekről részletesebben a 2.7 cédula számol be.

A fent elmondottakat kiegészítve némi új információval az alábbi összefoglaló jellemzést adhatjuk a növények kládjáról:

*Archaeplastida* (növények) ága: Elsődleges eredetű, két membránnal határolt kloroplasztisszal rendelkeznek, bár az el is veszítheti eredeti funkcióját (pl. számos parazita életmódot folytató növény esetében). A kloroplasztiszban az a-klorofill színanyag jelenléte általános. Táplálkozási módjuk oxigéntermelő fotoszintézis. A sejtfal – ritka kivételektől eltekintve – cellulózt tartalmaz. A mitokondrium krisztái lemezesek. Centriólum egyáltalán nem jellemző minden csoportra. A felhalmozott tápanyag keményítő – de ennek tárolási helye változó (a kloroplasztiszban vagy a citoplazmában). Feltételezzük, hogy a cianobaktérium bekebelezés egyszeri esemény volt (de lásd 2.7–8 cédula), így az első kloroplasztisz-organellummal bíró, kétostoros eukarióta sejtet és annak összes leszármazottját magába foglaló ágat monofiletikusnak tartjuk.

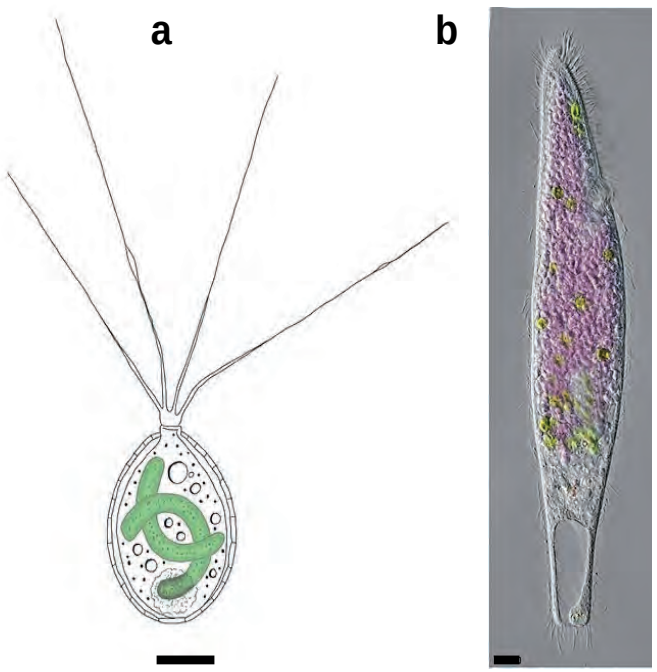
Ma élő képviselőik (mintegy 450.000 faj) a legtöbb értékelés szerint tehát ugyanattól a közös őstől származnak, bár akadnak olyan elemzések, amelyek ezt nem támogatják egyértelműen.

A klád egyszerűsített kladisztikai definíciója a Phylonyms (de Queiroz et al. 2020, p. 129) alapján a következő:
Koronaklád melynek apomorfiája az elsődleges kloroplasztisz jelenléte, mint pl. az *Arabidopsis thaliana*-ban. Ezen kívül a kládba tartozik a *Galdieria sulphuraria* nevű vörösmoszat is, míg a *Homo sapiens* kimarad.

**2.7 cédula: Az elsődleges endoszimbiózis egyéb esetei**

Régóta ismerjük a *Rhizaria* kládon, az *Euglypha* csoport (2.6 ábra) házas amőbáját, a *Paulinella chromatophora*-t. A 19. század végén fedezték fel a Rajnában, s azóta a világ számos pontján megtalálták, alacsony pH-jú édesvízi üledékekben. Kovalemezkékből felépülő háza kb. 30 μm hosszú. Fonalas állábak (filopódiumok) segítségével mozog (2.10a ábra). Legérdekesebb jellemzője a kolbász alakú, viszonylag nagy kloroplasztiszok (kromatofórák, rendszerint 2) jelenléte. Ezek önállóságukat elvesztett cianobaktériumok, az osztódás során ámennek az utódsejtbe, génállományuk 75%-át elvesztették – vagyis biztosan nem kleptoplasztiszok, hanem állandósult organellumok. Az utóbbi években találtak még két hasonló fajt, a *P. microphora*-t, ami szintén édesvízi, és a tengeri *P. longichromatophora*-t (Lhee et al. 2019). A *Synechococcus* cianobaktériumokhoz közel álló kloroplasztiszt e három faj közös ős körülbelül 90-140 millió évvel ezelőtt kebelezte be, az elsődleges endoszimbiózis egy másik, a növényektől teljesen független eseteként (Delaye et al. 2016). Közeli rokonaik, például a *P. ovalis* viszont heterotróf szervezetek, és éppen cianobaktériumokkal táplálkoznak. A *Paulinella* fajok tehát igazolják, hogy a fagocitált egysejtűek sorsa teljes megemésztődés és teljes integráció is lehet.

A fentieknél még inkább meghökkentő esetet egy csillós egysejtű, a *Pseudoblepharisma tenue* szolgáltatja. A német protisztológus Alfred D. Kahl (1877–1946) majd száz évvel ezelőtt írta le ezt a lápos területeken élő fajt, megjegyezve, hogy sok zöldalga és rózsaszínű baktérium is található benne (2.10b ábra). Megfigyelése – sajnos – hosszú időn át elkerülte a szimbiózissal foglalkozó biológusok figyelmét, mire Muñoz-Gómez és munkatársai (2021) „újra felfedezték" ezt az egysejtűt. Az még talán nem is akkora meglepetés, hogy egy zöldalga (a *Chlorella* rokonsági köréből) kloroplasztiszként funkcionál benne. Ez ugyanis kleptoplasztisz formájában egyéb szervezetekben is előfordul, míg más zöldalgák másodlagos endoszimbiotikus organellumként is megjelennek az euglénák és a zöld amőbák körében (2.5 ábra). A rózsaszínű baktérium viszont egy, még nem leírt bíbor kénbaktérium (Ca. *Thiodictyon cellulare, Cromatiaceae*), ami szintén fotoszintetizál, mégpedig anaerob körülmények között. A baktériumsejtek génállománya redukálódott (a kén-anyagcsere egyes génjei elvesztek), azt sugallva, hogy önállóságukat elvesztett sejtorganellumoknak tekinthetők. Így az elsődleges endoszimbiózis egy újabb, a cianobaktériumoktól független esetéről beszélhetünk! Az egysejtű ezáltal az autotróf táplálkozási típusok különleges formáját valósítja meg: oxigén jelenlétében a zöldalga, annak hiányában a baktérium segíti a túlélésben. Ráadásul az anyasejt fagocitózisra is képes, vagyis fénymentes környezetben áttér heterotróf életmódra. Ez a hármas kombináció eddigi ismereteink szerint egyedülálló az élővilágban.




**2.10 ábra**. Az elsődleges endoszimbiózis speciális esetei. **a:** *Paulinella chromatophora* (Delaye et al. 2019, CC BY 2.5), **b:** *Pseudoblepharisma tenue* (Muñoz-Gómez et al. 2021, CC BY-SA 4.0). https://commons.wikimedia.org. Lépték: 10 μm.

**2.8 cédula: Apró sejtek – nagy változások**

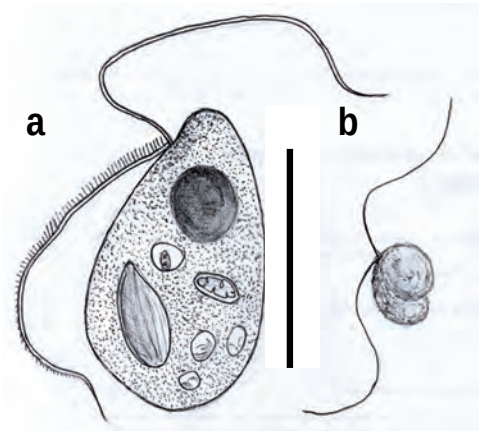
A helyzet ma már nem annyira egyértelmű, mint ahogy pár éve gondoltuk. Az élet korallja (1.35 ábra) és kondenzált kladogramja (2.7 ábra) már jelezte, hogy az *Archaeplastida* kládon a fenti három csoporton kívül két, eddig nem említett kis taxont is találunk. A *Rhodelphis* génuszból két faj ismeretes, a *R. marinus* tengeri, a vietnami Bay Canh sziget partjainál fedezték fel, a *R. limneticus* pedig édesvízi, É-Ukrajnából, a Trubinto hordalékából került elő (Gawryluk et al. 2019). Tojásdad egysejtűek, 10-13 μm átmérővel, két, egymásra merőleges ostorral (2.11a ábra). Ragadozók, baktériumokkal és más egysejtűekkel táplálkoznak. Van ugyan egy csökevényes, kevés funkciót ellátó plasztiszuk, de ebben nincs színanyag – vagyis fotoszintézisre képtelen –, és a DNS is teljesen hiányzik belőle! A *Rhodelphis* fajok genomja ugyanakkor jóval nagyobb, mint a testvércsoportot alkotó vörösalgáké, mert nagy mennyiségű intront tartalmaz. Emellett vannak benne ostorfehérjéket kódoló gének is, amelyek a vörösalgákból teljesen hiányoznak (l. 3. fejezet).

A *Rhodelphis* sajátságos filogenetikai helyzete még megmagyarázható a kloroplasztisz erőteljes redukciójával – ehhez hasonló, bár nem ennyire erőteljes folyamat a virágos növények körében is előfordul. Annál inkább zavarba ejtő a *Picozoa* csoport jelenléte mint a {vörösalga, *Rhodelphis*} klád testvére (egy leírt fajjal: *Picomonas judraskeda*). Mindössze 3 μm átmérőjű, kétostoros egysejtűek (2.11b ábra), az Atlanti-óceánból és a Földközi-tengerből. Igen kicsi méretük ellenére a táplálékszegény, északi vizekben a biomassza 50%-át is kiadhatják. Ezeket az apró „pikoalgákat" (régebbi néven *Picobiliphyta*) a kladisztikai vizsgálatok korábban a *Hacrobia* klád közelébe helyezték (2.6 ábra). Később derült ki, hogy még csökevényes plasztiszuk sincs, heterotróf módon táplálkoznak – a belőlük korábban kimutatott fikobiliproteinek ugyanis a táplálékul szolgáló cianobaktériumoktól származhattak (Seenivasan et al. 2013). Filogenetikai pozíciójukat a legfrissebb vizsgálatok (Schön et al. 2021) is megerősítették. Következésképpen a *Picozoa* képviselői vagy az első ismert, kloroplasztiszukat teljesen elvesztett növények, vagy pedig – ami még izgalmasabb – a {vörösalga, *Rhodelphis*} klád testvéreként plasztisszal még nem rendelkező ősök leszármazottai lennének. Ha ez utóbbi az igaz, akkor az *Archaeplastida*-n belül két, egymástól független elsődleges endoszimbiotikus folyamat zajlott le – ami alapjaiban megváltoztatná elképzeléseinket a növények filogenéziséről. Miután igen kicsiny és kevéssé ismert szervezetekről van szó, a következő évek esetleges újabb felfedezései majd eldönthetik ezt a kérdést is, vagy még tovább bonyolítják az összképet.

*Summa summárum*

A fejezet fő üzenete a következő:

- A növény fogalma nagy változásokon ment át Arisztotelésztől máig.
- A tudomány ma azokat a szervezeteket tekinti növénynek, amelyek kloroplasztisza cianobaktériumok elsődleges endoszimbiózisából származik.
- Fotoszintézisre nem csak a növények képesek. A fény energiáját archeák, baktériumok, és a kloroplasztiszt másodlagos vagy harmadlagos endoszimbiózissal megszerzett eukarióták is fel tudják használni szerves anyagok szintézisére. Az élővilág *Amorphea* kládján, ahova az állatok, a gombák és sok amőboid szervezet tartozik, ez a képesség teljesen hiányzik.
- Ahogy a *Paulinella*, a *Pseudoblepharisma*, a *Rhodelphis* és a *Picozoa* esete is mutatja, a mikrovilág még tartogat meglepetéseket. Ismeretük tovább finomíthatja a nagy csoportok filogenetikai kapcsolatairól alkotott elképzeléseinket.




**2.11 ábra.** Különleges egysejtű szervezetek az *Archaeplastida* kládról**. a:** *Rhodelphis* sp. **b:** *Picomonas* sp. Lépték: 10 μm.

## Kérdezz! – Válaszolok...

**K:** A vége felé már kezdtem érteni, hogy mennyire leszűkült a növény fogalma a szisztematikában – és azt is, hogy miért. Az ókori felfogástól kezdve, miszerint minden növény volt, ami élt, de nem változtatta a helyét, mostanra eljutottunk oda, hogy a kloroplasztisz milyensége a döntő. Kifejezetten érdekesnek tartom, hogy ez a sejtszervecske ennyire fontossá vált a rendszerezésben. Tudnál pár szót szólni a mai kloroplasztisz-kutatások egyéb fontos területeiről?

**V:** A kloroplasztiszevolúció korunk biológiájának egyik legizgalmasabb fejezete, s köteteket lehetne róla írni. Ebben a fejezetben csak egy rövid, vázlatos áttekintésre jutott hely. A rendszertani vonatkozásokon kívül

igen érdekes még annak vizsgálata, hogy mely gének tűntek el a kloroplasztisz genomból, s melyek vándoroltak át az anyasejt magjába. Sokan kutatják azokat a biokémiai folyamatokat, amelyek a kloroplasztisz és a sejtmag közötti kommunikációt és munkamegosztást biztosítják. Érdekesek a színanyagokkal, illetve azok evolúciós változásaival kapcsolatos vizsgálatok is. És szinte minden nap szolgálhat újabb felfedezésekkel, amit a *Hatena*, a *Pseudoblepharisma* vagy éppen a *Paulinella* három faja is mutatja.

**K:** De vajon eljut-e ez a teljes közvéleményhez? Mennyire lesz majd elfogadható az új növényfogalom az átlag olvasó számára?

**V:** Az első fejezetben is felvetettél egy hasonló problémát: a tudomány javasol valamit a rangokkal és nevekkel kapcsolatosan, de az majd lassan megy át a köztudatba, ha átmegy egyáltalán. Nos, a növényfogalom esetében a legnehezebb feladat talán az, hogy a gombákat ne tekintsük növénynek. Miután ezt már a Whittaker-féle öt-birodalmas osztályozás is egyértelművé tette, az eltelt pár évtized láthatólag elég volt ahhoz, hogy a fiatal korosztályt meggyőzzük. A középiskolai oktatás szerepe ebben igen nagy. Abban már nem vagyok biztos, hogy a kevésbé képzettek is értesültek erről a változásról. Például én gyakran kapok e-mail-értesítést kedvenc antikváriumomtól a „Növények" kategórájában beérkezett újabb könyvekről, s mikológiai tárgyú művek is szerepelnek közöttük. Ez azt mutatja, hogy a klasszikus növény/állat dichotómia még erősen tartja magát. A következő lépés az lesz, hogy a klasszikus „alga" vagy „moszat" fogalmat pontosítsuk, hiszen itt is ütközik a régi és az új felfogás. Miután a „kékalgák", azaz a cianobaktériumok, már sikeresen kikerültek az alga kategóriából, manapság moszaton fotoszintetizáló, elsősorban vízi életmódú, hajtással nem rendelkező eukarióta szervezeteket („növényeket") értenek (vö. Wikipédia-szócikkek). Az alga tehát nem rendszertani kategória többé. S miután, legalábbis nálunk, a kloroplasztiszukat nem elsődleges endoszimbiózissal szerzett algák szerepe viszonylag alárendelt a vörösalgákhoz és a zöld növényekhez képest, kisebb figyelem irányul erre a kérdésre. Az, hogy a barnamoszat, a kovamoszat és a mészmoszat nem tekinthető növénynek, nem igazán éri el a közvélekedés ingerküszöbét.

**K:** Szerintem kicsit igazságtalan vagy az antikváriusokkal szemben. Aligha várható el tőlük, hogy a gomba témájú könyveket egyhamar külön kezeljék a növényektől, pláne, hogy az állatokkal közösen listázzák. Gondolom, nem ez a legfőbb probléma…

**V:** Valóban, az élővilág növényekre és állatokra való felosztása nemcsak a közgondolkodásban hanem a tudományban és az oktatásban is érzékelhető mind a mai napig. Az egyetemi tanszékek elnevezésében, tankönyvek címében vagy pedig a természetvédelmi jogban a „növény" és az „állat" szó csaknem mindig a hagyományos értelemben szerepel. Nehezen tudom elképzelni, hogy e tekintetben áttörésre számíthatunk a közeli jövőben. Mikológiai (gombatani) tanszékek már vannak ugyan pár helyen, de a „SAR-tudományi tanszékek" túlzott elharapódzására biztosan nem számíthatunk.

## Felhasznált és ajánlott irodalom


Adl, S.M. et al. 2012. The revised classification of eukaryotes. Journal of Eukaryotic Microbiology 59: 429–93.

Allen, J.F. 2005. A redox switch hypothesis for the origin of two light reactions in photosynthesis. FEBS Letters 579: 963–968.

Barton, N.H. et al. 2007. Evolution. Cold Spring Harbor Press, New York.

Burki, F. et al. 2020. The new tree of eukaryotes. Trends in Ecology and Evolution 35: 43–55.

Cavalier-Smith, T. 1981. Eukaryote kingdoms: Seven or nine? Bio Systems 14 (3–4): 461–81.

Cavalier-Smith, T. 1987. The origin of fungi and pseudofungi. In: Rayner, A.D.M. (ed.), Evolutionary Biology of Fungi. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 339–353.

Cavalier-Smith, T. 1991. Cell diversification in heterotrophic flagellates. In: Patterson, D.J. & Larsen, J. (eds.), The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates, Oxford University Press, Oxford. pp. 113–131.

Cavalier-Smith, T. 1993. Kingdom protozoa and its 18 phyla. Microbiological Reviews 57: 953–94.

Cavalier-Smith, T. 1998 A revised six-kingdom system of life. Biological Reviews 73: 203–266.

Cavalier-Smith, T. 1999. Zooflagellate phylogeny and the systematics of Protozoa. Biological Bulletin 196: 393–395.

Cavalier-Smith, T. 2002. The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of protozoa. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology 52: 297–354.

Cavalier-Smith, T. 2003. Genomic reduction and evolution of novel genetic membranes and protein-targeting machinery in eukaryote-eukaryote chimaeras (Meta-Algae). Philosophical Transactions of the Royal Society B 358: 109–134.

Chatton, E. 1925. Pansporella perplexa. Réflexions sur la biologie et la phylogénie des protozoaires. Annales des Sciences Naturelles Zoologie 10e serie 7: 1–84.

Copeland, H.F. 1938. The kingdoms of organisms. Quarterly Review of Biology 13: 383–420.

Copeland, H.F. 1956. The classification of lower organisms. Pacific Books, Palo Alto, California.

Delaye, L. et al. 2016. How really ancient is Paulinella chromatophora? PLoS Currents 15: 8.

De Queiroz, K. et al. (eds.) 2020. Phylonyms. A Companion to the PhyloCode. CRC Press, Boca Raton.

Diószegi, S. & Fazekas, M. 1807. Magyar Füvészkönyv. Csáthy, Debrecen.

Engler, A. 1892. Syllabus der Vorlesungen über specielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik. Eine Uebersicht über das gesammte Pflanzensystem mit Berücksichtigung der Medicinal- und Nutzpflanzen. Gebrüder Borntraeger Verlag, Berlin.

Gawryluk, R.M.R. et al. 2019. Non-photosynthetic predators are sister to red algae. Nature 572 (7768): 240–243.

Hogg, J. 1860. On the distinctions of a plant and an animal and on a fourth kingdom of Nature. The Edinburgh New Philosophical Journal (N. Ser.) 12: 216–225.

Jung, J. 1747. Isagoge phytoscopica. In: Ioachimi Iungii Lubecensis med. doct. et gymnasii Hamburg. quondam prof. publ. atque rectoris Opuscula botanico-physica. G. Ottonis, Coburgi. https://archive.org/details/ioachimiiungiilu00jung/page/n33/mode/1up?ref=ol&view=theater

Keeling, P.J. 2013. The number, speed, and impact of plastid endosymbioses in eukaryotic evolution. Annual Reviews of Plant Biology 64: 583–607

Lhee, D. et al. 2019. Evolutionary dynamics of the chromatophore genome in three photosynthetic Paulinella species. Scientific Reports 9: 2560.

Linné, C, 1751. Philosophia botanica: in qua explicantur fundamenta botanica cum definitionibus partium, exemplis terminorum, observationibus rariorum, adiectis figuris aeneis. R. Kiesewetter, Stockholm & Z. Chatelain, Amsterdam.

Linné, C. 1758. Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. (10 th ed.). Laurentius Salvius, Stockholm

Margulis, L. 1970. Origin of Eukaryotic Cells. Yale University Press, New Haven.

Merezhkowsky, C. 1905. Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. Biologisches Zentralblatt 25: 595–596.

Merezhkowsky, C. 1910. Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Symbiogenese, einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen. Biologisches Zentralblatt 30: 277-303; 321-347; 353–367.

Metzner, H. 1952. Über den Nachweis von Nucleinsäuren in den Chloroplasten höherer Pflanzen. Naturwissenschaften 39: 64.

Mills, D.B. et al. 2022. Eukaryogenesis and oxygen in Earth history. Nature Ecology and Evolution 6: 520–532.

Moore, K.R. et al. 2019. An expanded ribosomal phylogeny of cyanobacteria supports a deep placement of plastids. Frontiers in Microbiology 10: 1612.

Muñoz-Gómez, S.A. et al. 2021. A microbial eukaryote with a unique combination of purple bacteria and green algae as endosymbionts. Science Advances 7(24): eabg4102.

Ponce-Toledo, R.I. et al. 2017. An early-branching freshwater cyanobacterium at the origin of plastids. Current Biology 27: 386–391.

Portier, P. J. 1918. Les Symbiotes. Masson, Paris.

Price, D.C. et al. 2012. Cyanophora paradoxa genome elucidates origin of photosynthesis in algae and plants. Science 335: 843–847.

Ris, H. & Plaut, W. 1962. Ultrastructure of DNA-containing areas in the chloroplast of Chlamydomonas. Journal of Cell Biology 13: 383–391.

Roger, A.J. et al. 2017. The origin and diversification of mitochondria. Current Biology 27(21): R1177-R1192.

Rogers, M.B. et al. 2007. The complete chloroplast genome of the chlorarachniophyte Bigelowiella natans: evidence for independent origins of chlorarachniophyte and euglenid secondary endosymbionts. Molecular Biology and Evolution 24: 54–62.

Sagan, L. 1967. On the origin of mitosing cells. Journal of Theoretical Biology 14: 225–274.

Schimper, A.F.W. 1883. Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Botanische Zeitung 41: 105–14, 121–31, 137–46, 153–62.

Schön, M.E. et al. 2021. Single cell genomics reveals plastid lacking Picozoa are close relatives of red algae. Nature Communications 12: 6651.

Seenivasan, R. et al. 2013. Picomonas judraskeda gen. et sp. nov.: the first identified member of the Picozoa phylum nov., a widespread group of picoeukaryotes, formerly known as ‘picobiliphytes’. PLOS ONE 8 (3): e59565.

Soó, R. 1963. Fejlődéstörténeti növényrendszertan. Tankönyvkiadó, Budapest.

Stocking, C.R. & Gifford, E.M. 1959. Biochemical and biophysical incorporation of thymidine into chloroplasts of Spirogyra. Biochemical and Biophysical Research Communications 1: 159–164.

Strassert, J.F.H. et al. 2021. A molecular timescale for eukaryote evolution with implications for the origin of red algal-derived plastids. Nature Communications 12: 1879.

Tice, A.K. et al. 2021. PhyloFisher: A phylogenomic package for resolving eukaryotic relationships. PLOS Biology 19 (8): e3001365.

Van Niel, C.B. 1932. On the morphology and physiology of the purple and green sulphur bacteria. Archiv für Mikrobiologie 3: 1–112.

Wainright, P.O. et al. 1993. Monophyletic origins of the metazoa: an evolutionary link with fungi. Science 260: 340–342.

Wallin, I.E. 1927. Symbionticism and the Origin of Species. Williams & Wilkins Company, Baltimore.

Whittaker, R.H. 1969. New concepts of kingdoms of organisms. Science 163: 150–160.

Whittaker, R.H. & Margulis, L. 1978. Protist classification and the kingdoms of organisms. Biosystems 10: 3–18.

Woese, C.R. et al. 1990. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 87 (12): 4576–9.

Woese, C.R. & Fox, G.E. 1977. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 74 (11): 5088–90.

# 3

# Ahol nem a zöld az úr: vörös- és kékeszöld moszatok

*„…bíborvörös színűek, többé-kevésbé sötétek, gyakran enyhén zöldesek, s nem olyan gazdagok árnyalatokban, mint a kertjeinket díszítő növények."*
J. V. F. Lamouroux (1812)

*„…sok időt töltöttem azzal, hogy eldöntsem: miképpen mutassam be a vörösalgák osztályozását, s végül beláttam, hogy az összes fejlett rend bemutatása igencsak túlterhelné a kezdő hallgatót."*
R. E. Lee (1999, p. 137)

A földi élet szempontjából nélkülözhetetlenek azok a szervezetek, amelyek egyidejűleg három alapvető képességgel is rendelkeznek: 1) megkötik és szerves vegyületekbe építik a légkörben szén-dioxid formájában meglévő szenet, 2) ebben a folyamatban a napfény energiáját hasznosítják, és 3) „melléktermékként" oxigént szabadítanak fel. Erre a cianobaktériumokon kívül csak a kloroplasztisszal bíró élőlények képesek. Közülük is talán a legfontosabbak azok, amelyek színteste közvetlen cianobaktérium-származék, azaz elsődleges endoszimbiotikus folyamat eredménye. A vörösalgákról, a zöldalgákról és a többi zöld, száras és nem száras növényről van szó, ideértve még egy jelentéktelennek tűnő, kis fajszámú csoportot, a kékeszöld algákat[1] is. Mindezek alkotják az Élet Koralljának egy jelentékeny ágát, az „ősi plasztisszal rendelkezőket" (*Archaeplastida*), más néven „elsődleges növényeket" (*Primoplantae*) vagy – egyszerűen – a növényeket (*Plantae*). A legfrissebb értékelések szerint erre a kládra eső két egysejtű csoportról (*Rhodelphis* és *Picozoa*) már szóltunk az előző fejezetben, megjegyezve, hogy ezek nem fotoszintetikus szervezetek, és filogenetikai helyzetük még nem is tisztázott teljesen. Most viszont itt az idő belefogni a növények ismertetésébe, elsőként említve azokat, amelyeknél a fotoszintetikus pigmentek közül hiányzik a klorofill-b.

Természetesen nem becsüljük le a másodlagos eredetű kloroplasztiszt viselő szervezeteket sem, mint például a barnamoszatokat, a kovamoszatokat és a mészmoszatokat, de ezek fajszáma jóval alacsonyabb, bár biomasszájuk jelentékeny lehet. Az előző fejezetben már láttuk, hogy mellőzésük igazi oka az, hogy egészen más evolúciós utakon alakultak ki, kloroplasztisz nélküli szervezetekkel keveredve az Élet Korallján. Ma már nem tekintjük őket növényeknek (bár sok botanikus most élénken tiltakozna) hanem, Cavalier-Smith (2003) találó javaslata szerint, *meta-algák* névvel illetjük őket. (Eredetileg az „eukarióta-eukarióta kiméra" kifejezést használta, ez azonban hosszú és kissé ijesztő – nem is honosodott meg a szakirodalomban.) Megjegyzendő persze, hogy hasonlóan az algához, a meta-alga sem rendszertani kategória, hiszen filogenetikailag egymástól távol eső szervezetek gyűjtőneve csupán. És ne feledkezzünk meg a harmadlagos endoszimbiózist is felmutató páncélos ostorosokról sem, melyeknek – bármennyire is figyelemre méltó élőlények – éppúgy nincs az előző részben említetteknél (2.3 cédula) több helyük ebben a könyvben.

1 Az alga és moszat fogalmát teljesen azonosnak tekintjük, és váltogatva használjuk.

## 3.1 A növények korallja – és a korallszerkesztés bizonytalanságai

Az *Archaeplastida* (vagy *Plantae*) klád három, egymástól fajszámban és sok tulajdonságban is lényegesen különböző csoportja a vörösmoszatok (*Rhodoplantae*), a kékeszöld moszatok (*Glaucophyta*) és a zöld növények (*Viridiplantae*). Filogenetikai kapcsolataikat háromféleképpen tudjuk dichotomikus (teljesen feloldott, minden belső szögpontján kettős elágazású) kladogrammal illusztrálni: valamelyikük testvére a másik kettőnek. Ezt a kívülálló testvért a szakzsargon egyes esetekben a klád *alapi helyzetű* csoportjának nevezi – kissé pontatlanul, s ezért könnyen ütközhetünk értelmezési problémákba (3.1 cédula). A negyedik lehetséges diagram egy hármas elágazású fa, tehát egy bokor (star tree), ami akkor jön számításba, ha az előző három közül nem tudunk választani – vagyis leginkább csak a bizonytalanságunkat fejezzük ki vele.

A növények kladogramján a legtöbb korai elemzés szerint az elsőként leágazó kékeszöld moszatokat a vörösalgák és a zöld növények dichotómiája követi (3.1a ábra). Emellett szól elsősorban az, hogy egyes kékeszöld moszatok kloroplasztiszát peptidoglikán fal határolja, ami egyértelmű cianobakteriális örökség. A vörösmoszatok és a zöld növények kloroplasztiszán a bakteriális fal már nem figyelhető meg, és – ha ezek valóban testvércsoportok – akkor a fal egyszer tűnt el

**3.1 cédula: Az „alapi helyzetű” csoportok filogenetikai jelentősége**

Egy adott kladogram gyökeréhez kapcsolódó két csoport közül valamelyiket gyakran alapi helyzetűnek („basal group”) tekintik, szembeállítva a másikkal. Az „alapi helyzet” elnevezés azonban önmagában is problematikus, hiszen nem teljesen nyilvánvaló, mi a kiválasztás kritériuma. Általánosságban akkor beszélnek alapi helyzetű csoportról, ha annak testvérkládján sokkal – néha nagyon sokkal – több fajt találunk. Az *Archaeplastida* esetében egyértelmű a helyzet, ha a *Glaucophyta* testvére a másik két csoport alkotta nagy kládnak (3.1a ábra): mintegy 14 faj áll szemben a vörösalgák és zöld növények kb. 380.000 fajával. Ha a *Glaucophyta + Rhodophyta* a testvére a *Viridiplantae*-nak (3.1b ábra), akkor viszont nem az utóbbi lenne a kiválasztott, hiába van „két kiemelt klád” a másikban, hiszen kb. 7300 faj áll szemben 372.700-zal. Nyilvánvaló esetek egyébként bőven vannak, például az *Amborella trichopoda* egyetlen fajként testvére az összes többi zárvatermőnek (l. 314. old.), azaz egyértelműen „alapi helyzetű”. Az állatvilágból is hozhatunk jól ismert példákat: az emlősök kladogramján mindössze 5 faj (tojásrakó emlősök) alkotja a többi 6400 faj testvércsoportját, a madarak körében 65 faj (futómadarak) kládja társul a többi 9700 fajhoz. Összefoglalva elmondhatjuk, hogy alapi helyzetről akkor beszélünk, ha egy filogenetikailag jól elkülönült csoport szinkrón kladogramján az első elágazáson egy fajszegény és egy fajokban igen gazdag klád áll. Az egyik tehát evolúciósan kevésbé „sikeres” a másikhoz képest. Minél inkább közelít egymáshoz a két fajszám, annál kevésbé lesz értelme „alapi helyzet”-ről beszélni. A téma részletezését sok növényi példával Czuppon & Podani (2022) cikkében találjuk.

Régóta vita tárgya az alapi helyzetű, vagyis a relatíve kis fajszámú csoport filogenetikai értelmezése. Nem egyszer jelent meg ismeretterjesztő kiadványokban, de még komoly szakcikkekben is az az állítás, hogy ha egyetlen faj van alapi helyzetben, akkor azt a többi szervezet közös ősének tekinthetjük. Ez azonban csak akkor lenne lehetséges, ha a kérdéses faj a többitől való elválást követően gyakorlatilag változatlan maradna. Ennek esélye azonban minimális még viszonylag fiatal csoportok esetében is. Az alapi helyzetben lévő fajról tehát semmiképpen se állítsuk, hogy a többiek közös őse, filogenetikai elődje lenne. Az ős-leszármazott kapcsolat feltételezése még kevésbé logikus, ha az alapi csoportban több fajt találunk.

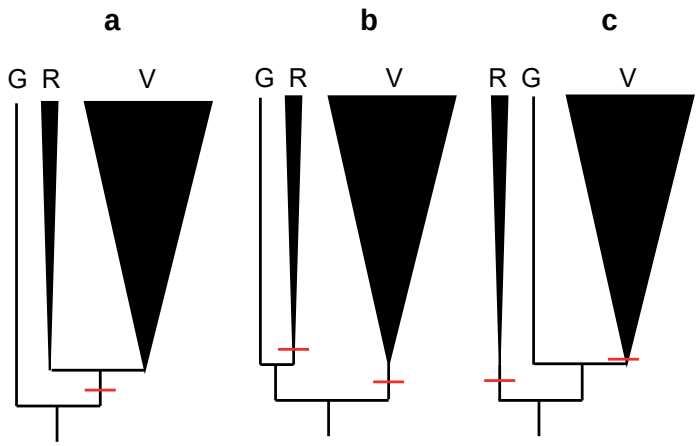
Az alapi helyzetben lévő faj(ok) tulajdonságainak értelmezése már más kérdés. Gyakran figyelhetünk meg náluk olyan karakterállapotokat, amelyek a testvérkládon már nagyon ritkán jelennek meg, vagy egyáltalán nem mutatkoznak. Bár az alapi helyzetű taxon nem ős, az nagyon is lehetséges, hogy több ősi tulajdonságot megőrzött. Így például az *Amborella* esetében a nyitvatermőkre emlékeztető szemcsés pollen, a tojásrakó emlősöknél maga a tojás, a futómadaraknál pedig a szájpadlás hüllőket idéző szerkezete ilyen. Maga a „futó” jelző viszont ellenpéldaként említhető, hiszen őseik igen nagy valószínűséggel repültek, s a röpképtelenség később, új tulajdonságként jelent meg köreikben (Yonezawa et al. 2017). Vagyis sosem árt az óvatosság az alapi helyzetben lévő csoportok tulajdonságainak értékelésében.

az evolúció során (piros jel a 3.1a ábrán). Egyes metabolikus folyamatok is arra utalnak, hogy a kékeszöld moszatok őrizték meg a legtöbb cianobakteriális tulajdonságot (Misumi & Sonoike 2017). Így érthető, hogy kloroplasztiszgenomikai adatok alapján Figueroa-Martinez et al. (2019) vizsgálata is a *Glaucophyta* alapi helyzetét támogatja.

Más vizsgálatok azonban inkább a vörösalga+kékeszöld alga testvércsoporti viszonyt támogatják (3.1b ábra). Ez felel meg Cavalier-Smith manapság már nemigen említett *Biliphyta* kládjának (vö. 2.1 táblázat). Kloroplasztiszaik hasonlósága, például a tilakoidok felépítése, a fikobiliszómák jelenléte és a színanyagok egyezése emellett szól. A kloroplasztiszból a sejtmagba vándorolt gének genomikai értékelése is ezt a kapcsolatot sugallja (Deschamps & Moreira 2009). Ha ez a hipotézis igaz, akkor viszont a bakteriális sejtfal legalább kétszer tűnt el az evolúció során (piros vonalak a 3.1b ábrán).

A harmadik lehetőség a vörösalgák alapi helyzete és a zöld növények testvércsoporti viszonya a *Glaucophyta*-val (3.1c ábra). Sokgénes elemzés alapján már csaknem húsz éve is kijött ez az eredmény (Rodríguez-Ezpeleta et al. 2005, benne a 2. ábra). A legfrissebb molekuláris filogenetikai vizsgálatok szerint is ez a jelenleg leginkább támogatott feltételezés (lásd a 2.7 ábra kondenzált kladogramját, és az ott megadott hivatkozásokat). Emellett szól – halványan – az a megfigyelés is, hogy a vörösalgák kloroplasztisza igen változatos megjelenésű, pl. lebenyezett, szalagszerű vagy akár csillag alakú, szemben a másik két csoport egységesebb kloroplasztisz-morfológiájával. A bakteriális sejtfal eltűnése azonban ebben az esetben sem volt egyszeri esemény (piros jelek, 3.1c ábra). Az evolúciós interpretációt természetesen csak tovább bonyolítja a *Picozoa* és *Rhodelphis* kládok „felbukkanása” a vörösmoszatok közelében (2.8 cédula). Elképzelhető, hogy az elágazások kérdésére sohasem kapunk egyértelmű választ: túlságosan régi történésekről van szó, amit a molekuláris változások alapján ma már nem lehet teljes bizonyossággal rekonstruálni.

A leszármazási topológia mellett a koralldiagram szerkesztéséhez az egyes kládok kettéválásának időpontjaira is szükség van. Nagy segítség a geológiai kormeghatározás, de az időben visszafelé haladva saj-




**3.1 ábra.** A zöld növények (V), a vörösmoszatok (R) és a kékeszöld moszatok (G) kladisztikai kapcsolatának három lehetséges esete. Piros jel mutatja a bakteriális kloroplasztisz-fal elveszítésének helyét.

nos egyre kevesebb a fosszilis bizonyíték. Molekuláris módszereket is igénybe kell vennünk ahhoz, hogy a kladogram,, illetve a korall elágazási pontjaihoz időpontokat rendelhessünk. Az erre a célra szolgáló becslő eljárásokat Donoghue & Yang (2016) összefoglaló cikkében találja meg az érdeklődő. Egy biztos hovatartozású fosszília a csoport korának a legalacsonyabb becslése, ami nem is becslés, hiszen akkor a illető csoport már jelen volt a Föld élővilágában. A geológiai datáláshoz képest a molekuláris eljárások mindig hosszabb időket generálnak. A módszerek tökéletesedése láthatóan azzal jár, hogy a becsült időpontok egyre régebbiek és ráadásul a különböző modell-paraméterek mellett erősen eltérő becsléseket kapunk. Nem meglepő tehát, hogy a szakirodalomban megtalálható becslésadatok erősen szórnak. Egy népszerű honlap (www.timetree.org) összesítése szerint[2] például a vörösmoszatok és a zöld növények 928–1693 millió évvel ezelőtt váltak el egymástól tizenegy, 2004–2022 között megjelent cikk alapján! S akkor ebben a halmazban nincs is benne Strassert et al. (2021) munkája, melyben már 1900 (±120) millió év a becslés! A korall szerkesztésekor ezért a medián értékeket alkalmaztam. Más esetekben jóval kevesebb adatunk van, esetleg csak egy, ami akár ellentmondásokra is vezethet. Biztosan {A{BC}} topológiájú fák esetében ugyanis nemegyszer előfordul, hogy a B és C elválásához nagyobb értéket kapunk, mint az A és a {BC} elválásához, ami pedig még korábbi esemény volt! Nem könnyű tehát a szerkesztő feladata, s nemegyszer önkényesen kell döntenie.

A 3.2 ábrán látható korall diagam tehát lényegesen többet mutat a növények múltjáról és jelenéről, mint egy kladogram, de sok részlete még hipotetikus – és sokáig, ha nem örökké, is az is marad. A fent tárgyalt hármas bizonytalanságot úgy veszem figyelembe, hogy az elágazások időben igen közel esnek egymáshoz, a vörösmoszatok korábbi elválása mellett döntve. A növényi moszatok jóval régebbiek, de fajokban sokkal szegényebbek, mint az embriós növények, ezért a korall ábra teljesen kiegyensúlyozatlan. Az eltérő időskála miatt az egyazon rajzon való ábrázolásuk csak nagy felület üresen hagyásával volna megoldható. A növények korallját tehát csak kicsinyített formában ábrázolom (3.2a ábra), míg a részleteket két részben mutatom be (ebben a fejezetben a 3.2b ábra, illetve a 6.4 ábra). Természetesen a rajz összhangban van az élet koralljának a megfelelő részletével (l. az 1.35 ábrát) és a kondenzált kladogramokkal (pl. 3.3 ábra) is.

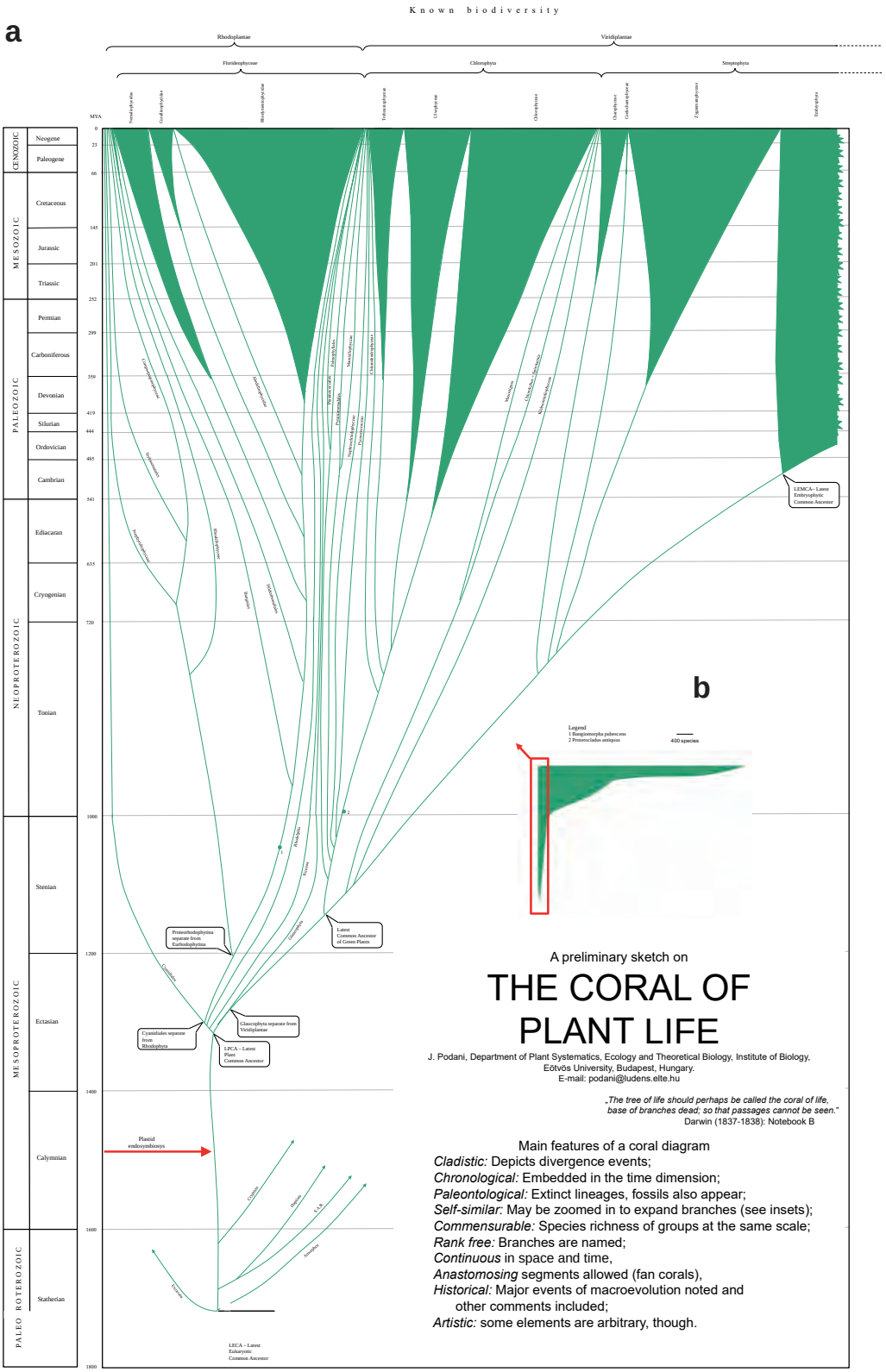
## *3.2 Rhodoplantae* – vörösalgák (7276+278)

A vörösalgák önálló és a többi növénytől jól elkülönülő evolúciós vonalat képviselnek. Kloroplasztiszaik, ahogy ezt már többször említettük, cianobakteriális eredetűek. Tőlük örökölték a fotoszintetikus színanyagaikat, amelyek fikobilinszemcsékben, azok pedig tilakoid membránokon helyezkednek el. Vöröses-rózsaszínes megjelenésüket a fikoeritrin dominanciájának köszönhetik – ez leginkább a mélyebb (max. 300 m), fényszegény vizekben élő fajokra jellemző. Ha sok a fény, akkor a vörösalgák egyetlen (3.2 cédula) klorofill típusa, az a-klorofill nagyobb mennyiségben jelentkezik, ami akár zöldes színt is kölcsönözhet a növénynek. Egyéb fontos színanyagok a kék fikocianin

**3.2 cédula: d-klorofill vörösalgákban?**

Egyes könyvek, mostanában megjelent cikkek és a Wikipédia megfelelő szócikke is említi az infravörös fény elnyelésében szerepet játszó d-klorofillt, mint a vörösalgák másik színanyagát. Murakami et al. (2004) viszont már régen bebizonyították, hogy a cianobaktériumok egyik csoportjára (*Acaryochloris*) kizárólagosan jellemző d-klorofill csupán a vörösalga-minták bakteriális „szennyezettsége” miatt jött szóba. Ez a színanyag nincs meg egy eukarióta szervezetben sem.

2 2023. augusztus 10-i megtekintés alapján.




**3.2 ábra.** A növények korallja a növényi algákra (**a**) és az összes csoportra (**b**). A kis **b** ábrán piros keret jelöli a nagy **a** ábrán bemutatott korallrészt (Podani 2020, módosítva).

**Definíció:** A *Rhodoplantae* egy koronaklád, melynek tagjai a *Cyanidium caldarium* (*Cyanidiales*, 82. old.), a *Galdieria sulphuraria* (*Cyanidiales*, 82. old.) és a *Compsopogon caeruleus* (*Compsopogonophyceae,* 85. old.) legközelebbi közös ősének összes leszármazottját tartalmazza.

és az allofikocianin, valamint a karotin és a xantofill. A fotoszintetikus termék az ún. floridea keményítő, ami leginkább a zöld növények amilopektinjéhez hasonló felépítésű. Ez az egysejtű fajokban a kloroplasztisz belsejében található, vagy egy azzal összeköttetésben álló pirenoid szemcse körül halmozódik fel. Ezzel szemben a differenciált soksejtű fajoknál a keményítő a citoplazmában formál szemcséket. Különleges sajátságuk, hogy a RuBisCo enzimet nem a cianobaktériumoktól örökölték, hanem proteobaktériumoktól vették át horizontális génátadás révén. Az enzim két alegységének proteinjét a kloroplasztiszgenom kódolja – szemben a zöld növényekkel, mert azoknál csak a nagyobbik (rbcL) génje van ott, a kisebbik (rbcS) génje a sejtmagba vándorolt.

Sejtfaluk nyálkaszerű poliszacharidokból és cellulózból áll, ezt sok fajnál mészkiválás erősíti. A vörösalgák kirívó sajátsága az ostor, a centriólum, s általában a 9+2 felépítésű mikrotubulusok minden formájának teljes hiánya – ennek következményeire még visszatérünk. A sejtosztódás során a kromoszómák szétválásakor sejtmaghártya nem oldódik fel (zárt mitózis) – ami egyáltalán nem ritka az élővilágban, hiszen minden szupercsoportban megfigyelhető. Ezt tekintjük a sejtosztódás ősibb formájának, szemben a nyílt mitózissal, melynek során a kromoszómák a maghártya felbomlását követően válnak szét. Ez utóbbi forma elsősorban a soksejtű szervezeteket jellemzi (és teljesen hiányzik az *Excavata* csoportjaiban).

Az egysejtű vörösalgák, mint az elsődleges endoszimbiózis eredményei és a másodlagos endoszimbiotikus folyamatok résztvevői, kitüntetett szerepet játszottak a fotoszintetikus eukarióta szervezetek evolúciójában. A vörösalgák kládján az első leágazásokat ezen egysejtű csoportok mai rokonai adják. A soksejtűek később következnek – fonalas, lemezes és pszeudoparenchimatikus megjelenésben. A legkésőbb kialakult csoportokban meglehetősen összetett testszerveződés tapasztalható (szár- és levélszerű teleprészek stb.). Mai tudásunk szerint a legrégebbi fosszília, amely differenciálódott sejtekből áll, már az ivaros szaporodás jeleit is viseli, és a legközelebbi ma élő rokonai is ismertek, egy vörösmoszat volt. A *Bangiomorpha pubescens* (3.5.b ábra) kb. 1,2 (újabb kormeghatározás szerint „csak" 1,05; Gibson et al. 2017) milliárd éves kőzetrétegekből került elő Kanadában, és nagyon sok vörösmoszat-jelleget figyeltek meg rajta.[3] Ez a lelet sokak számára azt igazolja, hogy az ivarosságnak lényeges szerepe lehetett a soksejtűség kialakulásában, a soksejtű szervezetek erőteljes evolúciós plaszticitásában és széles körű elterjedésében. A vegetatív módon szaporodó szervezetek ugyanis – érvel sok evolúcióbiológus – kevésbé tudnak megszabadulni a káros mutációktól, míg az ivaros szaporodás révén ezek előbb-utóbb kiszűrődnek a populációból. A soksejtű állapot pedig alapfeltétel volt ahhoz, hogy az élő szervezetek az egysejtűek számára elérhetetlen ökológiai nichekbe nyomuljanak. A vörösalgáknál, pontosabban az *Eurhodophytina* kládon az ivaros és az ivartalan életszakaszok többféleképpen kombinálódnak, amint azt a 3.3 cédula ismerteti.

Mivel az ivarosság az összes mai eukarióta közös ősében, már egysejtű állapotban megjelent, nyilvánvaló, hogy a haploid–diploid szakaszok váltakozása a mai egysejtűeknél is előfordul. A magfázis váltakozást egysejtű szervezetek esetében azonban nem könnyű megfigyelni. Az is igaz ugyanakkor, hogy a soksejtűeknél a heteromorf váltakozás okozhat fejfájást az algákat mégoly alaposan ismerő hidrobiológusnak is. Sok vörösalga gametofitonját és sporofitonját eredetileg külön fajnak írták le, majd kiderült, hogy egyazon faj két megjelenési állapotáról van szó. A vörösalgák életfázis-váltakozásának egyébként több altípusa is van, s ráadásul a vegetatív szaporodás számos formája is kialakult náluk. Nem csoda, hogy még most is újabb és újabb részletek derülnek ki a vörösalgák szaporodásának végletekig ravasz módozatairól.

### *3.2.1 A vörösalgák főbb kládjai*

A *Rhodoplantae* (korábban *Rhodophyta*) linnéi osztályozása a testfelépítés főbb sajátosságain, a reproduktív szervek morfológiáján és az életfázis-váltakozáson alapult. A klasszikus rendszertan hosszú időn át két nagy taxont, a *Bangiophyceae* és *Florideophyceae* osztályokat különített el, az elsőbe sorolta az egysejtű és egyszerű fonalas-lemezes felépítésű, legfeljebb kétfázisos fajokat, a másodikba a komplexebb szervezetű, bonyolultabb szaporodású vörösalgákat. Az utóbbi 15–25 év molekuláris szisztematikai vizsgálatai ezt a képet lényegesen megváltoztatták. Teljes az egyetértés abban (pl. Munoz-Gomez et al. 2017, De Queiroz et al., 2020), hogy a vörösalgák kladogramján alapi helyzetben a *Cyanidiales*-t találjuk, melynek nagy testvére a – korábbinál csak picivel szűkebb értelmezésű – *Rhodophyta*. Ez utóbbi csoport két kládra válik

3 Bengtson et al. (2017) számol be még régebbi, feltételezetten vörösalga-leletekről, Indiából. 1,6 milliárd éves rétegekből írták le a *Rafatazmia* és *Ramathallus* nevű fonalas növekedésű moszatokat. Amennyiben a vörösalga-rokonság, a koronakládhoz tartozás és a korbecslés bizonyossággá válik, alaposan át kell gondolnunk az eukarióta evolúció korai lépéseit és korrigálnunk kell a koralldiagramokat is.

**3.3 cédula: Az életfázis-váltakozás típusai**

A soksejtűség és a szexualitás szinte elválaszthatatlan egymástól, s kapcsolatuk az életfázisok (szakaszok) váltakozásában (régi, helytelen, de ma is használatos elnevezéssel a „nemzedékváltakozásban") mutatkozik meg egyértelműen. Ez a szüntelen folyamat az ivaros (*gametofiton,* vagyis gamétatermő) és ivartalan (*sporofiton,* vagyis spóratermő) életszakaszok, s ezzel összefüggésben a testi sejtek magfázisának (haploid, illetve diploid) váltakozását jelenti. A homofázisos esetben (szinte) a teljes életciklus egyazon magfázisban zajlik, a testi sejtek vagy mindig diploidok, vagy haploidok. A heterofázisos esetben az életciklus bonyolultabb, és a szervezet haploid és diploid fázissal vagy – éppen a vörösalgák esetében – egy haploid és két diploid szakasszal is rendelkezhet.

*Homofázisos váltakozás*

1. A *haplonta* szervezetekre a haploid testi sejtek (gametofiton) jellemzők. Ezek *mitózissal* hozzák létre a hím és női (vagy ha ilyen megkülönböztetés nem tehető, akkor a + és a –) ivarsejteket (gamétákat). Két különnemű gaméta, vagy azok sejtmagjának az egyesülése hozza létra a zigótát. Ez az egyedüli diploid „szakasz", meiózissal osztódva közvetlenül spórákat hoz létre, a spórákból pedig gametofiton fejlődik. A zöldalgák körében bőven találunk erre példákat; a vörösalgáknál ritkaságszámba megy ez a típus.

2. A *diplonta* szerveződés éppen fordított: a teljes életciklus diploid magfázisban zajlik. Az ivarsejtek *meiózissal* jönnek létre, ők képviselik egyedül a haploid szakaszt. A zigóta mitotikusan osztódva azonnal újrakezdi a diploid fázist. A vörösalgáknál ismeretlen ez a típus, de a zöldalgák között előfordul, az állatoknál általános.

*Heterofázisos váltakozás*

1. A kétfázisos, ún. *diplohaplonta* szervezetek jól elkülöníthető haploid (gametofiton) és diploid (sporofiton) szakasszal rendelkeznek. A legegyszerűbb esetben a haploid és a diploid szakasz morfológiailag megkülönböztethetetlen (izomorf). Másutt alaktani különbségek is vannak (heteromorf váltakozás), a haploid szakasz dominanciájával, vagy a diploid szakasz erőteljesebbé válásával. A vörösalgák számos csoportjában megtalálható, kifejezetten a *Bangiales*-re jellemző (3.5 ábra).

2. A *háromfázisos* szervezeteket egy haploid és két diploid szakasz jellemzi. A zigótából diploid karposporofiton fejlődik, amely mitotikusan osztódva diploid spórákat képez, majd ezekből egy újabb diploid egyed, a tetrasporofiton fejlődik. A tetrasoporofiton meiózissal tetraspórákat fejleszt, amelyekből eltérő nemű (kétlaki) vagy egylaki gametofitonok fejlődnek. Ilyen a vörösmoszatok többségének a fázisváltakozása, mégpedig a *Florideophyceae* kládon (3.7 ábra).

szét. A *Proteorhodophytina* mindössze 135 fajt foglal magába, s ehhez képest igen nagy a morfológiai változatossága. Erre utal a név is: Proteus a görög mitológiából ismert tengeri isten, aki sokféleképpen változtatta alakját. A nagyobb csoport, az *Eurhodophytina*, a „valódi" vörösalgáké. A testvércsoportok fajszámbeli kiegyensúlyozatlansága ezen belül is folytatódik: a *Bangiales* sokkal szegényebb, mint a *Florideophyceae*, mely a vörösalga fajok mintegy 95%-át tartalmazza! Ezt illusztrálja fajszámarányosan a növények korallja (3.2b ábra) és, a fajszámbeli viszonyokat meglehetősen torzító – de a legfontosabb kladisztikai összefüggéseket kiemelő – kondenzált kladogram (3.3 ábra).

## *Cyanidiales (11)*

A vörösalgák alapi csoportja, nem meglepő módon számos ősi jelleggel. Kizárólag egysejtűek, fehérjetartalmú sejtfallal, ami hiányozhat is. Extrém környezetben, savas (pH = 0,2 – 4,0) és magas hőmérsékletű (≤ 56°C) hőforrásokban, fumarolákban élnek (termoacidofília) – ilyen szempontból egyedülállóak az eukarióták körében. Fény hiányában heterotrófiára is képesek; többnyire osztódásal szaporodnak. A Yellowstone Nemzeti Park savas hőforrásaiból leírt *Galdieria partita* az egyetlen ismert egysejtű vörösalga, amely ivarosan szaporodik. Fajtestvére, a *G. sulphuraria* genomjának elemzéséből derült ki, hogy a termoacidofília képességét az alga archaeáktól és eubaktériumoktól horizontális géntranszfer útján szerezte meg. A gömbded *Cyanidium caldarium* fala vastag, a sejtben a mag mellett csak egy-egy mitokondrium és kloroplasztisz található. Belsejében négy endospóra fejlődik. Legismertebb azonban a megnyúltabb *Cyanidioschizon merolae*, melynek sejtfala nincs és hasonlóan szegény az organellumokban (3.4a ábra). A közismerten vulkanikus jellegű vidék, a Nápoly melletti Campi Flegrei fumaroláiból került elő. 1978-ban írták le. Extrém ökológiai igényei korán felkeltették a molekuláris biológusok érdeklődését: ez volt az első eukarióta alga, amelynek teljes génszekvenciáját meghatározták (2004), miután a mitokondriális és kloroplasztisz génszekvenciáit már megállapították. Kiderült, hogy genomja a fotoszintetizáló eukarióták körében a legkisebb, intronok alig vannak benne, és sok lényeges gén is hiányzik belőle. A kloroplasztiszgenom viszont olyan géneket is tartalmaz, amelyek nem

cianobakteriális eredetűek. Ez is arra utal, hogy a növények korai evolúciójában jelentős volt a horizontális géntranszfer szerepe. Molekuláris becslések szerint legalább 1,3–1,4 milliárd évvel ezelőtt váltak el a többi vörösalgától, s nincs közük azokhoz az egysejtűekhez, amelyek kloroplasztisz-donorként járultak hozzá az élővilág sokféleségének növekedéséhez. Kevés fajukat fedezték eddig fel, többségüket az utóbbi évtizedekben. Az újak közül a legkülönösebb a *Cavernulicola chilensis:* vastag falú sejtjei nem a megszokott élőhelyeken, hanem fényszegény barlangokban élnek (Park et al. 2023).

### *Rhodophyta (7265 + 278)*

A fenti kis csoport kivételével minden vörösalga idetartozik. Némi félreértésre adhat okot, hogy a *Rhodophyta* nevű „törzs" egyes korábbi linnéi osztályozásokban a *Cyanidiales*-t is magában foglalta. A klád – mint sok más nagy csoport esetében is – egy kisebb és egy nagyon nagy kládra oszlik (3.3 ábra). Osztályozásuk hosszú időn át elég nagy fejtörést okozott a botanikusok számára, de a molekuláris filogenetikai módszerek sok problematikus taxon helyzetét sikeresen tisztázták. Lee (1999) megjegyzése e fejezet mottójában azonban erre a könyvre is érvényes, így egyes csoportok, különösen a *Florideophyceae* részletes bemutatásától eltekintünk.

### *Proteorhodophytina (135)*

Az idetartozó fajok egyharmad részben egysejtűek, a többiek fonalas vagy háromdimenziós, pszeudoparenchimatikus felépítésűek. Négy kládjukat különböztetjük meg (3.3 ábra).

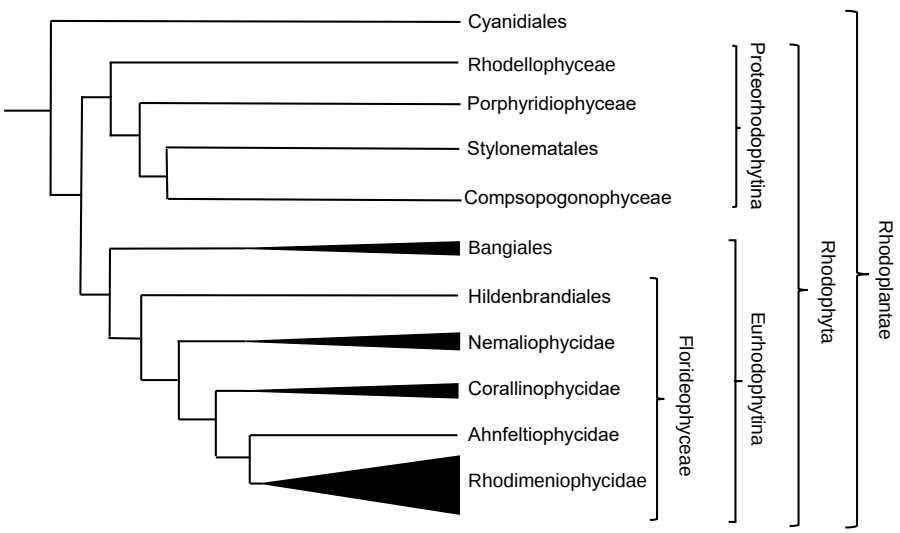
**Definíció:** A *Rhodophyta* meghatározása kizárással a *Rhodoplantae* definíciójából következik. A legnagyobb koronaklád, melynek tagja a *Compsopogon caeruleus* (*Compsopogonophyceae,* 85. old.) de nincs benne a *Cyanidium caldarium* (*Cyanidiales*, 82. old.) és a *Galdieria sulphuraria* (*Cyanidiales*, 82. old.).

### *Rhodellophyceae (8)*

Egy kivétellel tengeri egysejtűek, általában 10–15 µm átmérővel. Osztódással szaporodnak, ivaros folyamatokról nem tudunk. A sejtben egyetlenegy erősen lebenyezett, vagy pedig több lencse alakú kloroplasztisz található. A *Rhodella* (3.4c ábra) és a *Dixoniella* fajok kloroplasztisza vörös fikoeritrint tartalmaz. Ez a színanyag viszont hiányzik az édesvízi *Glaucosphaera vacoulata*-ból amit, talán éppen ezért, korábban kékeszöld moszatnak tartottak. További érdekesség a Japánból leírt *Corynoplastis japonica*: jelenlegi ismereteink szerint az élővilágban ennek van az egyik legnagyobb (> 1,1 Mbp) kloroplasztiszgenomja, melynek túlnyomó része nem kódoló intronokból áll (Moreira & López-Garcia 2017).

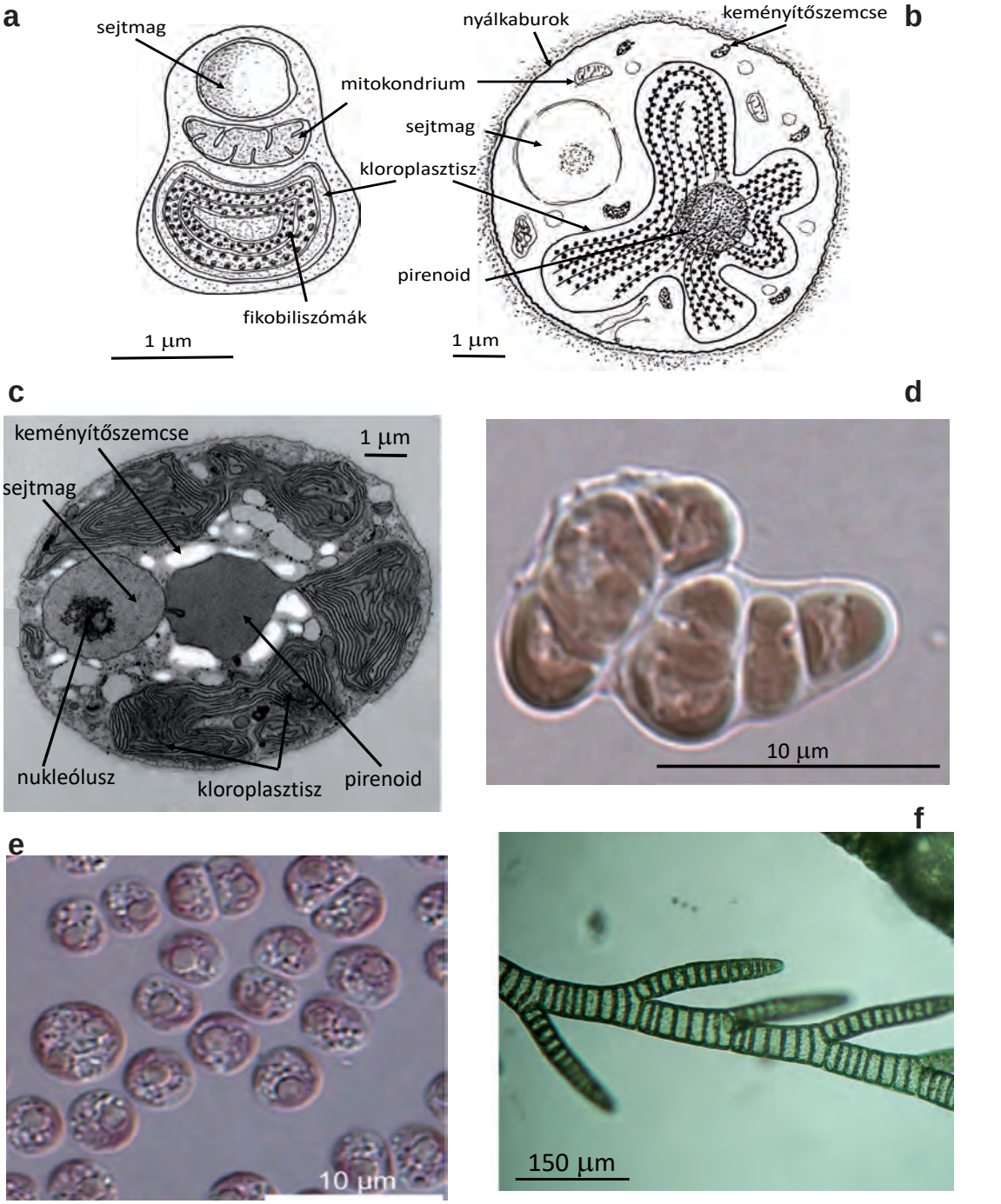
### *Porphyridiophyceae (9)*

Az ismert fajok mindegyike egysejtű; elágazó vagy csillag alakú kloroplasztisszal. Jól elkülönülő sejtfaluk nincs. Osztódással szaporodnak, ivaros szaporodásról nem tudunk. Méretük 5–16 µm. A *Porphyridium purpureum* (3.4b ábra) valódi szimbiontaként (és nem organellumként!) is él nagy méretű foraminiferák (*Peneroplis*) belsejében. A ra-




**3.3 ábra**. A vörösalgák (*Rhodoplantae*) leszármazási viszonyai a PhyloCode szerint (de Queiroz et al. 2020) kondenzált – de nem fajszámarányos – kladogrammal.

gadós nyálkaburok, ami a vörösalgát szabadon élő állapotban körülveszi, a befogadó sejten belül már hiányzik. Tengeri faj létére igen gyakori nedves szárazföldi élőhelyeken, elsősorban sós mocsarakban, valamint folyótorkolatokban. Itt több sejtsoros rétegeket is formálhat. Az egyik első algaként a teljes genomszekvenciáját meghatározták (Bhattacharya et al. 2013), amely bővelkedik intronokban és horizontálisan beszerzett génekben. Érdekesség, hogy egy fikobiliprotein gén is a sejtmagból „került




**3.4 ábra.** A *Cyanidiales* és *Proteorhodophytina* vörösmoszatok néhány képviselője: **a:** *Cyanidioschyzon merolae*, **b:** *Porphyridium purpureum*, **c:** *Rhodella violacea,* **d:** *Rufusia pilicola*, **e:** *Rhodosorus marinus*, **f:** *Compsopogon caeruleus*. (Forrás: **c** - Scott et al. 2011, CC BY-NC 3.0; **d**–**e** - Lee et al. 2023, CC BY 4.0; **f** - Meichtry de Zaburlín et al. 2019, CC BY 4.0).

elő". A kutatók egyértelmű következtetése, hogy a *Porphyridium* és hasonló egysejtű vörösalgák ősi formái lényeges szerepet játszhattak a prokarióták és fotoszintetikus eukarióták közötti génkicserélődésben, az utóbbiak génkészletének gazdagításában – amire már a *Cyanidiales* esetében is utaltunk. További érdekessége az idetartozó fajoknak, hogy „termeszthetők" és sokféle, a gyógyászatban és táplálkozásban fontos anyag nyerhető ki belőlük.

### *Stylonematales (48)*

Egysejtű, álfonalas vagy fonalas szervezetek. Kloroplasztiszuk csillag v. korong alakú, benne pirenoid szemcsével. Keményítőt a legtöbb faj nem tárol. A fajok nagy része tengeri, de van egy szárazföldi képviselőjük is, nem akármilyen élőhelyen: a *Rufusia pilicola* (3.4d ábra) a kétujjú lajhár (*Choloepus hoffmanni*) és a háromujjú lajhár (*Bradypus variegatus*) szőrzetén él Közép-Amerikában.[4] Egyébként ez a faj a legkevésbé tipikus képviselője a kládnak, hiszen pirenoidja nincs, viszont keményítőt tárol a citoplazmában. Egy további idetartozó faj, a *Rhodosorus marinus* (3.4e ábra) élőhelye is sajátságos: más vörösalgák (pl. *Lithothamnion*) elmeszesedett telepeiben tenyészik (endolitikus), bár leggyakrabban tengeri füveken fordul elő.

### *Compsopogonophyceae (70)*

Édesvízi és tengeri algák, soksejtű mindegyik: megjelenésükben fonalak, parenchimatikus lemezek vagy zsákok. Egy sejtben több kloroplasztisz is van. A sejtek között pórusok nyílnak, amelyeket fehérjeszerű csomók, ún. dugók („pit plug") zárnak le. A pórusok a tökéletlen sejtosztódás eredményeként maradnak a sejtfalban, a dugók segítségével különül el teljes mértékben a szomszédos sejtek citoplazmája. A *Proteorhodophytina* kládban csak itt mutatható meg egyértelműen az ivarosság, a kétfázisos életciklusok jelenléte. Az édesvízi *Boldia erythrosiphon* gametofitonja zsákszerű, sporofitonja fonalas. Csigák (*Elimia*) házára tapadva él Észak-Amerika folyóiban (epizoikus – azaz állatok felületén élő faj). A *Compsopogon caeruleus* (3.4f ábra) világszerte elterjedt, édes- és tengervízben egyaránt megél, fonalai igen hosszúak. A fikoeritrin, a fikocianin és más pigmentek arányától függően színe sötétvörös, kék, olajzöld vagy akár szürke is lehet. A tengeri fajok java része más algákon epifitonként tenyészik.

4 Nincs egyedül, a lajhárok szőrzete egy teljes mikroorganizmus társulást tart el, benne cianobaktériumokkal, zöld- és kovamoszatokkal, páncélos ostorosokkal, csillósokkal, gombákkal – s egyéb szervezetekkel (Suutari et al. 2010).

### *Eurhodophytina (7330) – „Valódi" vörösmoszatok*

Kivétel nélkül soksejtűek, elérhetik a 2 m testnagyságot is, életfázis-váltakozásuk igen változatos.

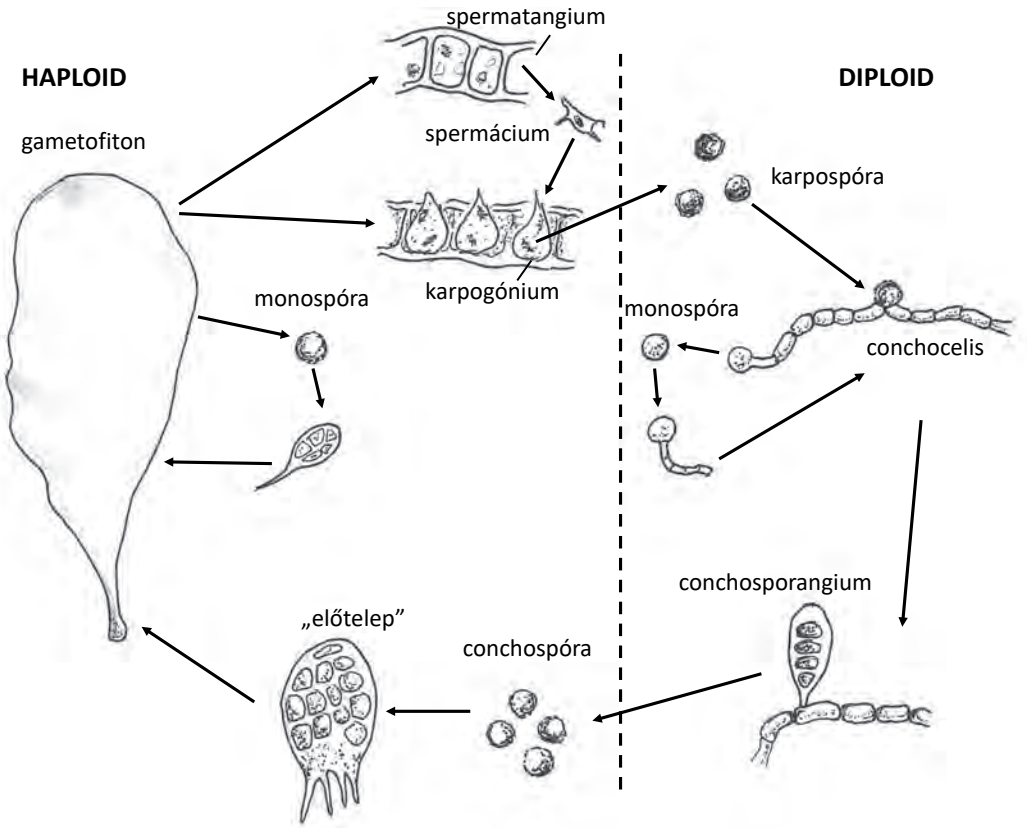
**Definíció:** Az *Eurhodophytina* koronaklád, melyben a *Bangia fuscopurpurea* (*Bangiales,* 87. old.) *és a Palmaria palmata* (*Florideophyceae*) legközelebbi közös ősének minden leszármazottja szerepel.

### *Bangiales (183 + 2)*

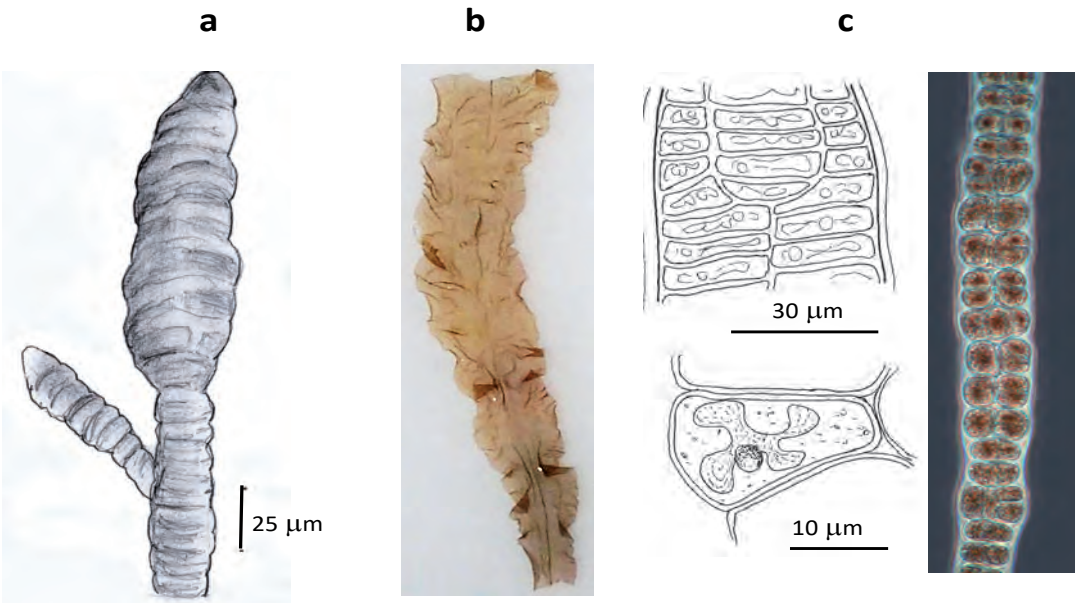
Fonalas vagy lemezes felépítésű, tengeri vagy édesvízi moszatok. Jól elkülönülő makroszkópos gametofiton és mikroszkopikus sporofiton fázisuk van. Sejtközötti pórusok és protein-dugók csak ez utóbbiban vannak. A sporofiton szakasz sok génusznál (pl. *Bangia, Porphyra*) kagylók üres teknőjében vagy kacslábú rákok mészlemezeiben fejlődik. Mivel ezeket „Conchocelis rosea" néven írták le valamikor, a *Bangiales* sporofitonjaira ma is a conchocelis stádium kifejezéssel hivatkoznak.

Haplodiplonta fázisváltakozásuk (3.5 ábra) a következőképpen jellemezhető. A lemezes, kövekhez rögzült gametofiton szakasz egylaki, az ivarsejtképző sejtek ennek „átlagos" vegetatív sejtjeiből differenciálódnak. A hímivarú anyasejtből mitotikus osztódások sorozatával 64 db ivarsejt fejlődik, de a hímivarsejtet nem spermiumnak, hanem spermáciumnak hívja a vörösalgász szakzsargon. Talán azért, mert – mint említettük – nincs ostora, önálló mozgásra tehát nem képes. A női „ivarszerv" az oogónium a vörösalgáknál karpogónium néven ismert – ugyancsak a többi algától való megkülönböztetés kedvéért. Sejtjei rendszerint két részből állanak, egy anyasejtből, rajta egy nyúlvánnyal, a trichoginnal, amiben szintén van egy sejtmag.

Felmerül a jogos kérdés: ha az evolúció „azzal büntette" a vörösalgákat, hogy még a spermasejtnek sincs ostora, akkor hogyan mozognak, s miképpen történik meg a megtermékenyítés? „A vörösalgák az őket ért méltánytalan helyzetet speciális módon korrigálták" – mondhatnánk a magunk antropomorf módján. A spermáciumok a vízben passzívan sodródnak ugyan, de a rajtuk lévő hosszú függelékek és kiemelkedések révén könnyen beleakadnak a trichogin nyúlványába. A spermáciumok felszínén pedig speciális ragadós szénhidrátok találhatók, amelyek csak a trichogin felületére képesek kötődni. Emiatt a speciális felismerő mechanizmus miatt a spermáciumok nem tapadnak le akárhol, s így nagy esélyük van a megtermékenyítésre. Veszteség persze van, de ez elmondható más, ostorral vagy csillókkal bőven megáldott hímivarsejteket fejlesztő szervezetekről is!




**3.5 ábra.** Haplodiplonta fázisváltakozás a *Porphyra* nemzetségben (*Bangiales*). A monospórák a vegetatív szaporodás propagulumai mindkét fázisban.




**3.6 ábra. a:** *Bangiomorpha pubescens,* **b:** *Pyropia yezoensis* telepe (Yan et al. 2009, CC BY 4.0), **c:** *Bangia atropurpurea* (I. L. de Munain, CC BY-NC-SA 2.0).

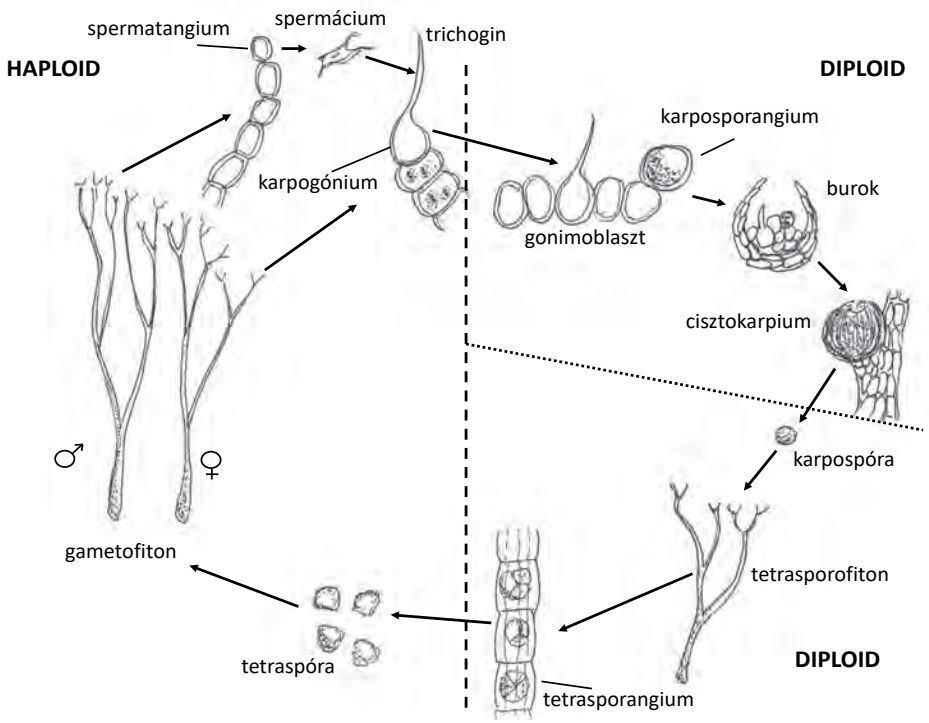
A spermácium magja a trichogin csatornájában bejut az anyasejthez, annak magjával egyesül, s a zigóta további osztódásaival diploid karpospórák keletkeznek. Kiszabadulva a karpogóniumból, pár nap után a karpospóra kihajt, és fonalasan elágazó sporofitont, a conchocelis-t fejleszti ki, amely elsősorban elhalt állatok mészvázában telepszik meg. A fonalak végén később spóraképző sejtek differenciálódnak, kialakulnak a conchosporangiumok, bennük meiózissal conchospórák keletkeznek. Az életciklus záródásaként eme meiotikus spórák kicsíráznak, és lemezes telepekké fejlődnek.

A fenti életciklus csak kedvező ökológiai körülmények esetén, elegendő fény és nem túl alacsony hőmérséklet mellett megy végbe. Máskor a növény vegetatív módon szaporodik, s ezt nemcsak telepi fragmentumokkal hanem vegetatív spórákkal is véghezviszi. Ezeket általában monospórának nevezik, arra utalva, hogy egy sejtből egy spóra fejlődik, és paraspórának, ha sok. Az algológiai szakirodalom ebben nem egységes, és további spóratípusokat különít el, de ennek ismertetésébe már nem megyünk bele.

A bevezető részben említett *Bangiomorpha pubescens*-t (3.6a ábra) ebbe a csoportba sorolják, amiből már eleve következtethetünk a *Bangiales* ág minimális korára. A ma élők közül különleges jelentősége van a korábban *Porphyra tenera* és *yezoensis* néven ismert fajoknak (japánul „nori"), amelyeket több ezer éve fogyaszt – és termeszt – Kelet-Ázsia népe, míg más fajokat Walesben, Észak-Amerikában és Új-Zélandon tartanak nagy becsben. Molekuláris elemzéseknek köszönhetően ezeket ma már a *Pyropia* (sőt, még újabban a *Neopyropia*) génuszba sorolják (3.6b ábra). A *Bangia atropurpurea* (3.6c ábra) talán a legismertebb édesvízi vörösalga, az egész világon előfordul, hazánkban a Balatonból ismerjük, de a tengerek hullámverési zónájában is él. A hozzá hasonló *B. fuscopurpurea* kizárólagosan tengeri faj, az árapály zóna tipikus szervezete világszerte.

## *Florideophyceae (6879 + 276)*

A szakirodalom szerint kb. 800 millió évvel ezelőtt válhatott el az előző ágtól. Ha a *Bangiomorpha* korát vesszük alapul, ez azt jelenti: a floridea-moszatok ősei *Bangia*-szerű vörösmoszatok lehettek. (Ebből az következik, hogy az alábbi három állításból legalább az egyik hamis: (1) Az 1200 millió éves *Bangiomorpha* a *Bangiales*-be tartozik, (2) a *Bangiales* és a *Florideophyceae* 600 millió éve váltak el egymástól, (3) a *Bangiales* monofiletikus.) Az ősökhöz képest jelentősek a változások. A sejtközötti pórusok megvannak mind a gametofitonon, mind a sprofitonon; a sejtek közötti fehérjedugók membránszerű sapkát viselnek. A kloroplasztiszok korong vagy csillag alakúak, pirenoid van bennük. Az életciklusok körfolyamatába még egy sporofiton szakasz ékelődött be (3.7 ábra), ami a klád legtöbb fajára jellemző. A maga nagy fajszámával a vörösmoszatok kétségkívül legsikeresebb




**3.7 ábra.** Háromfázisos fejlődésmenet egy átlagos floridea-vörösmoszat példáján. Megjegyzés: a cisztokarpium burka haploid sejtekből áll!

csoportja. Elsősorban a tengerek lakói, életformájuk és testfelépítésük igen változatos. Szabadon élők, de nem planktonikusak, hanem egy kis talp segítségével a sziklás aljzathoz vagy más algákhoz, állatok héjához rögzülnek.

Kezdjük a legkülönlegesebb, az egész élővilágban egyedülálló sajátságukkal, a háromfázisos életciklussal (3.7 ábra). A *Bangiales*-hez képest döntő változás, hogy a megtermékenyítést követően a karpogónium a mellette levő „átlagos" testi sejtekkel összeolvad. (Ez alól pl. a *Nemalion* fajok kivételek.) A zigóta egy diploid sejtekből álló gonimoblasztot vagy más néven karposporangiumot fejleszt, ami fenn marad a gametofitonon (hasonlóan a mohák sporofitonjához). A gametofiton járulékos sejtjeivel körülveszi a gonimoblasztot, s kialakul a cisztokarpium. A benne kifejlődő karposporangiumok mitózissal osztódva hozzák létre a karpospórákat. A karpospórák kiszóródnak, csírázásukkal kezdődik a másik diploid szakasz, a gametofitontól független tetrasporofiton. A rajta képződő tetrasporangiumokban már meiózis folyik, s az így kialakuló tetraspórákból gametofiton növények fejlődnek. A tetraspóra képződés el is maradhat, ekkor a meiózis a sejtfonal diploid sejtjeiből közvetlenül vezet a haploid szakaszra. A gametofiton kétlaki (pl. *Gracilaria, Polysiphonia*) vagy egylaki (pl. *Nemalion*). A gametofiton és sporofiton fázis rendszerint hasonló (izomorfia, pl. *Polysiphonia*), de heteromorf váltakozás is gyakori, néha egészen apró sporofiton szakasszal.

További egyedülálló sajátság egy, az algáknál szokatlan életforma az élősködés (a téma összefoglalását l. Preuss et al. 2017). A *Florideophyceae*-n belül legalább 14 (egyes becslések szerint jóval több, akár 100, vö. Freese & Lane 2017) egymástól független evolúciós vonalon parazita fajok jelentek meg, amelyek más vörösalgákon élősködnek, és hol egészen közeli, hol távolabbi, de mindenképpen a *Florideophyceae* kládon belüli fajtársakat használnak gazdaként (3.4 cédula). A parazita fajok kis méretűek, morfológiailag kevéssé differenciáltak. Egy részük pigmentált, míg sok parazita teljesen elveszítette színanyagait.

A *Florideophyceae* ezernél is több képviselője, így a *Corallina* és a *Nemalion* génuszok fajai nagy mennyiségű kalcium-karbonátot választanak ki, amely a sejtfalban rakódik le. Hosszú idő elteltével ennek földrajzi következményei is vannak, ui. a korallokhoz hasonló módon kiterjedt mészpadokat és zátonyokat alakítanak ki. Ezek különleges élőhelyet jelentenek a puhatestűek, halak, tüskésbőrűek és más szervezetek számára. A meszes-vörösmoszatokat időnként nagy mennyiségben gyűjtik, és savanyú talajok javítására használják.

### *Hildenbrandiales (19)*

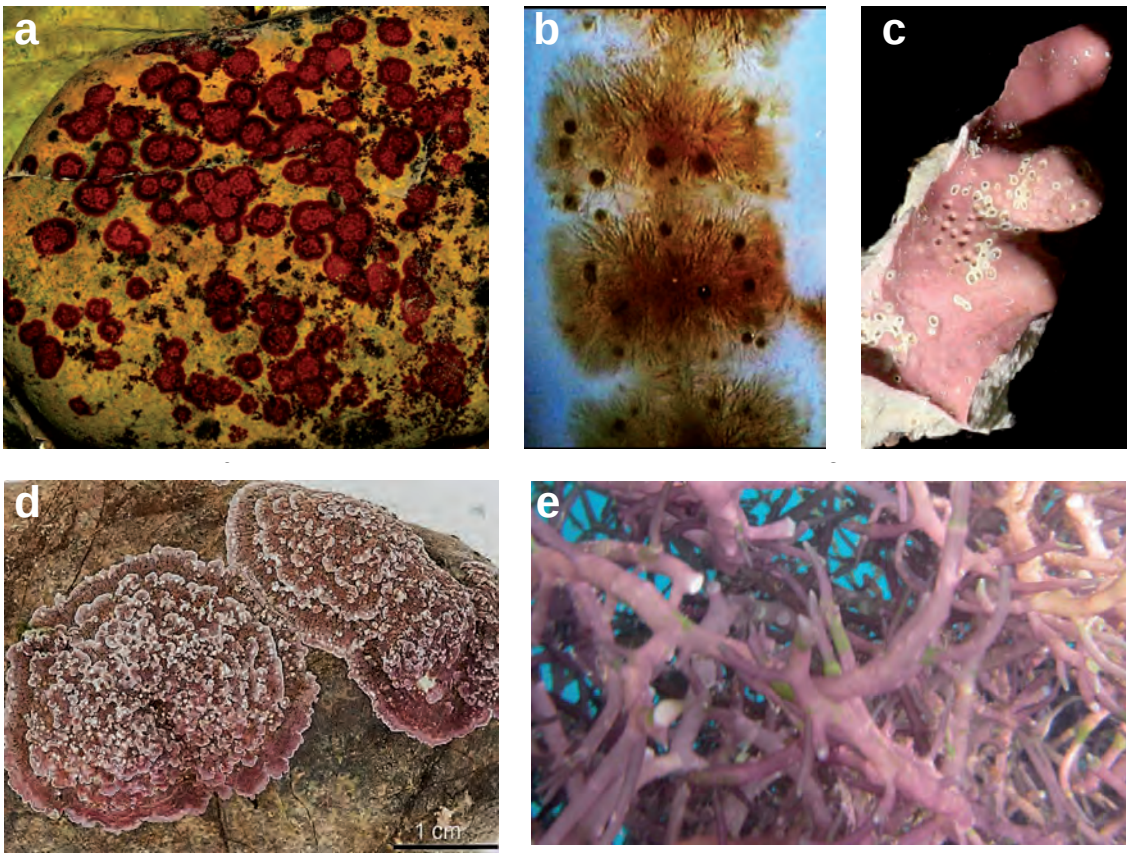
Az aljzaton kéregszerű bevonatot formázó vörösalgák. Vegetatívan gemmákkal szaporodnak. Fázisváltakozásuk érdekessége, hogy a tetrasporangiumok speciális, pórusokkal nyíló üregekben (úgynevezett conceptaculumokban) fejlődnek. A hazai flórából a tiszta vizekben élő *Hildenbrandia rivularis* (3.8a ábra) érdemel említést. A fajok többsége tengerekben él.

**3.4 cédula: Élősködés rokonokon**

Eddig mintegy 120 parazita vörösalgafajt írtak le, s jogosan merül fel a kérdés: hogyan alakul ki ez a kapcsolat két vörösalgafaj között? Erre vonatkozóan viszonylag kevés részletes vizsgálati eredmény áll rendelkezésünkre, hiszen az eddig elemzett kapcsolatok száma nem haladja meg az egy tucatot. Minden jel szerint a válasz attól függ, mennyire közeli rokon a parazita és a gazda (Blouin & Lane 2012). A legtöbb esetben a két partner filogenetikai értelemben testvérfaj, de legalábbis egy génuszba, vagy egy családba sorolják őket a taxonómusok. A gazda epidermiszére kerülő parazita spóra egy kapcsolósejtet fejleszt, ami könnyedén behatol a gazdasejtbe, „megfertőzi" azt a sejtmagjával és mitokondriumával. A gazdasejtben a parazita sejtmagja DNS-t szintetizál, a mitokondrium pedig gyorsan osztódik. Egy heterokariotikus, nem-fotoszintetizáló óriássejt jön létre, ami azután sok utódsejtre hasad. A sejthalmaz kis hólyag vagy „gubacs" formájában mutatkozik gazdanövényen. Végül ebből spórák szabadulnak fel, amelyben a sejtmag és a mitokondrium a parazitától, a kloroplasztiszok pedig a gazdától származnak. Ritkábban filogenetikailag távolabbi, de mindenképpen floridea algák között is létrejön ez a kapcsolat. A parazita spórája mitotikus osztódások révén fonalas rizoidot képez, és ez hatol be a gazda sejtjei közé. Ezután egy adott gazdasejtet körülvevő minden parazita sejt magja egy-egy apró nyíláson („secondary pit") keresztül bejut a gazdasejtbe, de abban nem osztódik tovább. Végezetül ebből is kis hólyag alakul ki a gazda felületén. A parazitának is három életfázisa van (gametofiton, karposporofiton, tetrasporofiton) mint a gazdának, de ezek morfológiailag azonosak (izomorf háromfázisos fejlődésmenet). A gazdának gametofiton és tetrasporofiton stádiumban lehetnek parazitái. Meg kell jegyezni, hogy a fent leírtak mellett más jellegű kapcsolat is kialakulhat, s ebben a témában még sok fejleményre számíthatunk a közeli jövőben.

### *Nemaliophycidae (884 + 3)*

Életmenetükben és ökológiájukban is igen változatos csoport. Tengeriek, többnyire köveken v. állatok héján fejlődnek. A *Nemalion* fajok (3.9f ábra) alapjuknál erősen elágazók, barnásvörös színűek, pár dm hosszúak, meszesek. A hazai flórából legismertebb a *Batrachospermum gelatinosum* (=*moniliforme*) tiszta




**3.8 ábra. a:** *Hildenbrandia rivularis* a Porma folyóból, Spanyolország (D. Perez CC BY 3.0), **b:** *Batrachospermum gelatinosum* (M. Krüger, CC BY 3.0), **c:** *Lithothamnion glaciale* telep a jól felismerhető conceptaculumokkal (Smith609, CC-BY-SA-3.0), **d:** kéregszerű édesvízi faj a *Pneophyllum cetinaensis* (Žuljević et al. 2016, CC BY 4.0), **e:** *Kappaphycus alvarezii* szövedéke (Kasim & Mustafa 2017, CC BY-NC-ND).

vizű forrásokban, patakokban él, örvösen elágazó telepeit kocsonyás burok övezi (3.8b ábra).

### *Corallinophycidae (700 + 232)*

Ebben a csoportban is megtaláljuk a conceptaculum nevű szaporító szervet. Általános a sejfalon belüli erőteljes mészlerakódás akár elágazó (*Corallina*, 3.9b ábra), akár kéregszerű (*Lithothamnion*, 3.8c ábra) telepekről van szó. A korallokon kívül ezek a fajok járulnak legnagyobb mértékben a meleg égövi tengerek zátonyai kialakulásához. A *Corallina* tudománytörténeti jelentősége, hogy lényegileg Darwin ismerte fel növényi s nem állati jellegét (vö. 1. fejezet 8. lábjegyzet). A *Lithothamnion* gyakori mészkőalkotó a hazai miocén és eocén kori rétegekben (pl. Fertőrákos). Mindössze egy édesvízi fajt (*Pneophyllum cetinaensis*, 3.8d ábra) ismerünk, az is csak nemrég került elő Horvátországból. A karsztvíz jellegű Cetina folyó ásványianyag-tartalma és pH-ja a tengervízhez hasonló élőhelyet jelent az alga számára (Žuljević et al. 2016).

### *Ahnfeltiophycidae (11)*

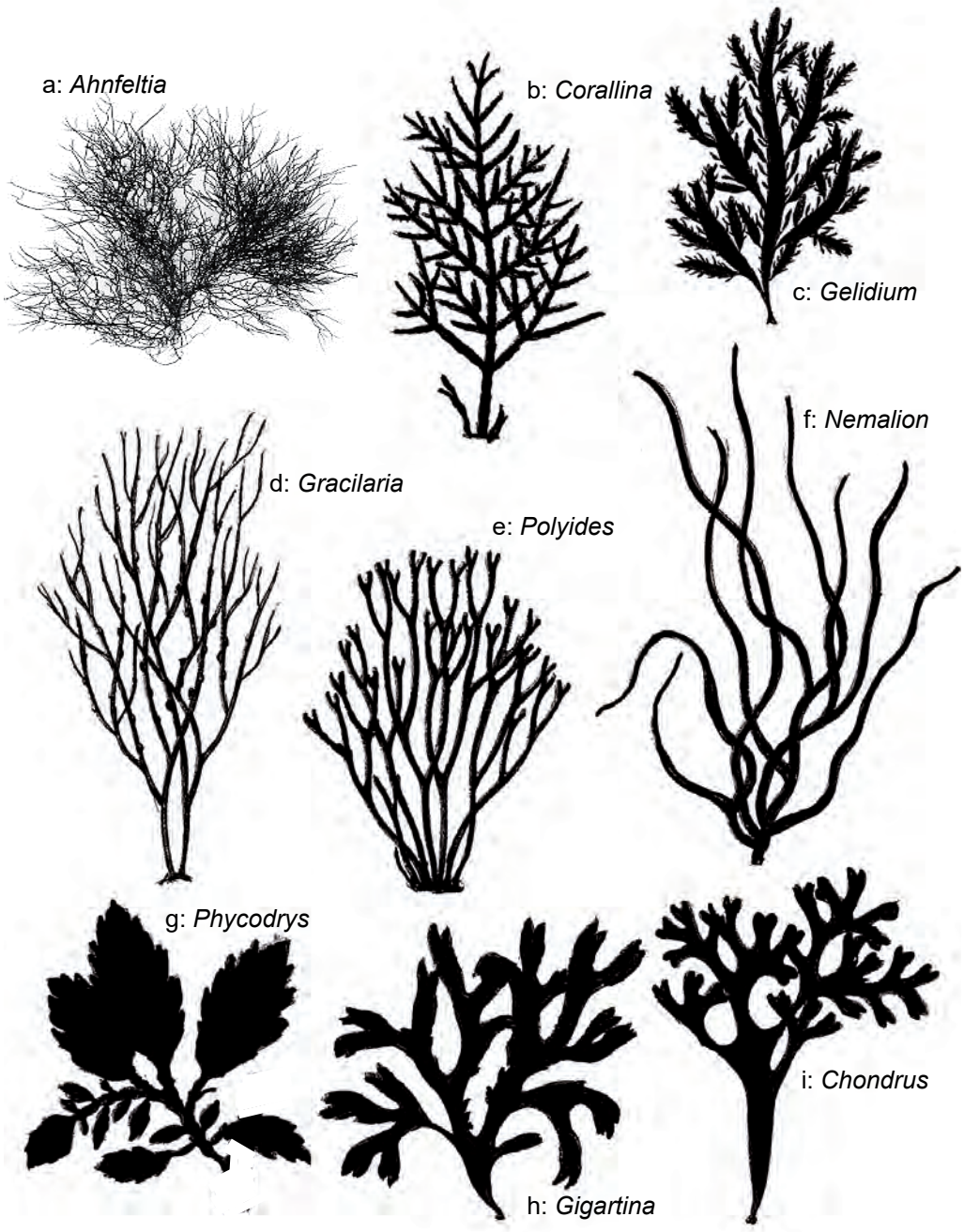
Az idetartozó egy génusz, a tengeri *Ahnfeltia* fajai[5] világszerte elterjedtek. Gazdagon elágazó telepeik (3.9a ábra) sűrű, kb. 20 cm magas gyepet formálnak az aljzaton. Színük a sötétbarnától a zöldig változik. Ehetők. Agar-agar állítható belőlük elő, bár a következő csoporthoz képest kisebb a gazdasági jelentőségük.

### *Rhodymeniophycidae (5230 + 23)*

Igen fajgazdag, morfológiailag változatos és nehezen áttekinthető klád, a linnéi rendszerben 14 rendbe, 70-nél több családba és 700-nál több génuszba sorolják őket az algológusok. Ezek a „tengeri füvek" tipikus megtestesítői a hármas életfázis-váltakozásnak. Csaknem 300 m mélységbe is lehatolnak (3.5 cédula), szilárd aljzathoz kötődnek. A fajok jelentős részének sejtfala ragadós, zselatinos kolloidokat tartalmaz igen

5 Az *A. plicata*-t korábban hét másik génuszba is besorolták – jól mutatva az algataxonómia nehézségeit és bizonytalanságait.

nagy mennyiségben. Eme kolloidok fő alkotói különféle poliszacharidok és pektin. Legismertebb közülük az agar-agar, amely például a *Gelidium* (3.9c ábra) és a *Gracilaria* (3.9d ábra) fajokra jellemző. A *Gelidium* fajokból már a 17. század elején is agart állítottak elő, mostanság inkább a másik génusz a legfontosabb gazdaságilag. Az észak-atlanti *Chondrus crispus* („ír moszat" vagy kevésbé szerencsésen „Irish moss", vagyis „ír moha", 3.9i ábra), a nagy areájú *Gigartina* (3.9h ábra) és a Fülöp-szigetek környékéről származó, és a trópusokon széles körben termesztett *Kappaphycus alvarezii* (3.8e ábra) egy kémiailag más felépítésű, lágyabb anyagot, a karragént választja ki. Mindkettőt nagy mennyiségben hasznosítja a gyógyászati-, illat-

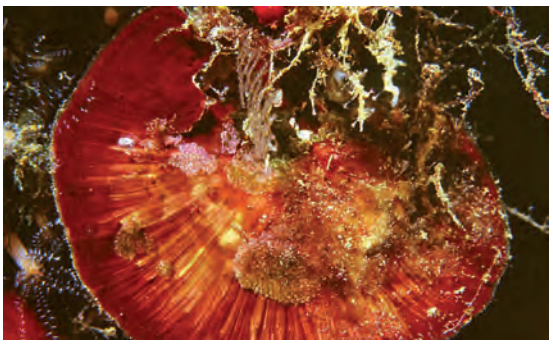



**3.9 ábra.** Az Európa tengereiben is előforduló floridea vörösmoszat nemzetségek morfológiai változatossága árnyképeken is feltűnő.

**3.5 cédula: Fotoszintézis nagy mélységekben**

A fotoszintetizáló szervezetek közül a benthoszon kérges bevonatot formáló vörösalgák tudnak a legmélyebbre hatolni az óceánokban. Még 288 méteres mélységben is megélnek a kontinentális talapzaton (pl. *Peyssonnelia* fajok [*Rhodymeniophycidae*], Bahama szigetek, l. 3.10 ábra), ahol a megvilágítás erőssége a felszíni sugárzás 0,001%-a csupán, vagy még ennél is kevesebb. De ez sem fedi le a fotoszintézishez általában szükséges teljes spektrumot (kb. 400–700 nm), mert az ilyen vastag vízrétegen csak a rövid hullámhosszú, kék-kékeszöld fény tud egyáltalán áthatolni. Ez a csekélynek is alig nevezhető fény emberi szemmel persze nem érzékelhető, s felmerül a jogos kérdés: milyen mechanizmusok teszik lehetővé a vörösalgák számára, hogy szinte teljes sötétségben is fotoszintetizálni tudjanak? Voerman el al. (2022) elsőként vizsgálták meg a nagy mélységekben élő kéregszerű vörösmoszatok (nevezetesen a *Lithothamnion glaciale* [*Corallinophycidae*]) fotoszintetikus rendszerét. Megmérték, hogy a fotonok energiája az átlagosnál egy nagyságrenddel gyorsabban adódik át az I. fotoszisztémára. Ezt a fikobiliszómák megváltozott pigment-összetétele teszi lehetővé: megnövekedett a fikoeritrin és lecsökkent az a-klorofill tartalom. A módosulások kialakulásában elsődleges ökológiai tényező a fény intenzitása, míg a fény hullámhosszának kisebb a szerepe a kloroplasztisz alkalmazkodásában, mint korábban gondolták.

Összehasonlításul érdemes megvizsgálni, hogy más moszatok vajon milyen mélyre juthatnak le a tengerekben. Runcie et al. (2008) összesítése szerint a levélszerű telepes vörösalgák legfeljebb 140 méterig fordulnak elő. A vörösalga eredetű kloroplasztisszal bíró barnaalgák között a rekorder a *Lobophora*, szintén 140 m körüli mélységből. A kisebb értékek valószínű magyarázata a teleptest vastagságában rejlik, hiszen nagy mélységekben már az is számít, hogy a fénynek mekkora utat kell megtennie a szervezet belsejében. Ebből a szempontból a vékony, kérges telep a legelőnyösebb. A 140 m egyébként nem különleges az algák világában, hiszen 200 méteren még zöldmoszatok (*Bryopsidales: Ostreobium*, 112. oldal) is előfordulnak.



**3.10 ábra.** A *Peyssonnelia* génusz meszes vörösmoszatai a tengerekben legmélyebbre hatoló fotoszintetikus szervezetek képviselői (S.G. Géry, CC BY SA 3.0)

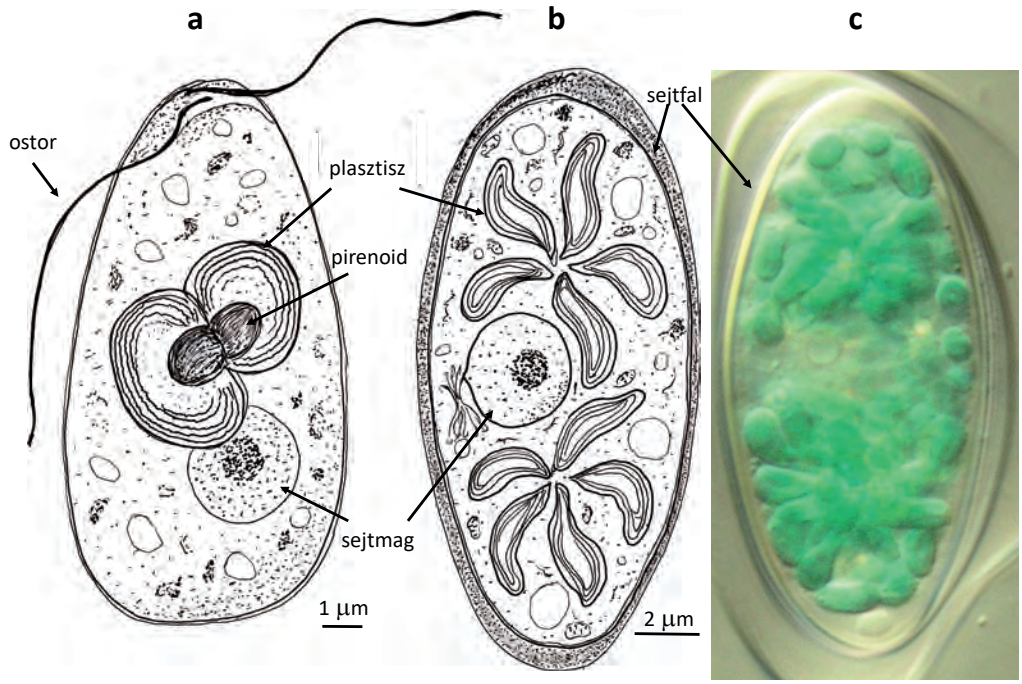
szer- és az élelmiszeripar. Az agart amúgy jól ismerjük mint baktériumok tenyésztésére kiválóan alkalmas táptalajt is.

A *Polysiphonia* egyes, korallzátonyokon növő fajait halak tartják különös becsben. Hata és Kato (2006) írták le részletesen, hogy a *Stegastes nigricans* nevű korallszirti hal valóságos vörösalgafarmot tart fenn Japán legdélebbi tengereiben. A halak elzavarják az alga potenciális fogyasztóit, a nem ehető algafajokat „kigyomlálják”, így biztosítva minőségi táplálékukat. Az egyik, pontosan nem meghatározott faj csak ezekből a farmokból került elő, vagyis jó példája a „művelési mutualizmusnak”. Ez mindkét fél számára kedvező kapcsolat: az alga megszabadul legtöbb versenytársától, fennmaradása biztosított – és „ennek fejében” táplálékot szolgáltat a halaknak. Más *Polysiphonia* és *Stegastes* fajok viszonya nem ennyire szoros, az alga nem függ ennyire a halak őrző-védő szerepétől.

A csoport nagy alakgazdagságából még kettőt emelünk ki. Az észak-atlanti *Polyides rotunda* (3.9e ábra) hengeres ágai szabályosan, villásan elágazók, és majdnem egy síkba rendeződnek (mint egyes korallok!). A *Phycodrys rubens* (3.9g ábra) hasonló elterjedésű; sűrűn „leveles” gametofitonjai barnaalgákra tapadnak, azaz epifitonok.

## *Summa summárum*

- A *Rhodoplantae* (vörösmoszatok) ága monofiletikus, vagyis az első egysejtű vörösalga és összes utódja alkotja, melynek más, nem vörösalga jellegű leszármazottja – ismereteink szerint – nincs.
- Egysejtűek, fonalasak, lemezesek vagy pszeudoparenchimatikus felépítésűek. Sejtfalukba sokszor mészanyagok épülnek nagy mennyiségben.
- Kloroplasztiszukban szembetűnő a bakteriális örökség, sejtjeik sohasem viselnek ostorokat vagy csillókat. Sejtosztódásuk zárt.
- Ma élő fajainak száma 7550, ezek koronakládot képviselnek az élet kladogramján. 95%-uk tengeri, ahol az árapály zónától 2–300 méteres mélységig fordulnak elő, helyenként tömegesen. A fény mennyiségére színanyagaik arányának megváltozatásával reagálnak, erős fényben akár teljesen meg is zöldülhetnek.




**3.11 ábra.** Kékeszöld moszatok. **a:** *Cyanophora paradoxa,* **b–c:** *Glaucocystis nostochinearum* (a fénykép forrása: Veselá et al. 2011).

- A floridea vörösmoszatok különleges sajátságai a háromfázisos fejlődésmenet és a rokon-parazitizmus.

## 3.3 *Glaucophyta* – kékeszöld moszatok (25)

Amilyen kicsiny taxon, annyira kiemelt fontosságú filogenetikai szempontból. A legfrissebb vizsgálatok szerint, ahogy már említettük, nem alapi helyzetben vannak a növények kladogramján, hanem a zöld növények testvércsoportjaként jelentkeznek. Ugyanakkor ezek az apró egysejtűek számos ősi, bakteriális jelleget megőriztek. Pleziomorf tulajdonságaik közül feltűnő, hogy pl. a *Cyanophora paradoxa*-nak (3.11a ábra) nincs cellulóz sejtfala – ami igencsak ritkaság, ha nem is egyedülálló a növények körében. Ezzel szemben a kékeszöld moszatok kloroplasztiszának van fala – bár ez természetesen nem cellulóz, hanem a cianobaktériumoknál megszokott peptidoglikán, vagy más néven murein. Emiatt muroplasztnak is nevezik, de a cianellum elnevezés is használatos, utalásként arra a színre, amit a benne levő pigmentek (a-klorofill, fikobilinek) kombinációja eredményez. A kloroplasztisz fikobiliszómákkal teleszórt tilakoidjai hasonlóak a cianobaktériumokéhoz. Ráadásul a kloroplasztisz N-kötő – mintegy annak igazolásául, hogy a kloroplasztiszok ma élő legközelebbi rokonai N-kötő cianobaktériumok. A kloroplasztisz belső, sötétebb része a többi növény pirenoidjára[6] emlékeztet és a C-fixálásban részt vevő enzimeket tartalmaz (pl. RuBisCo, azaz ribulóz-1,5-biszfoszfát-karboxiláz-oxigenáz). Ez az enzim kis és nagy alegységekből áll, mindkettőt kloroplasztisz gének kódolják. Sejtfal és kloroplasztisz ügyben azonban a kékeszöld moszatok egyáltalán nem egységesek: a *Glaucocystis nostochinearum*-nak „már van" cellulóz sejtfala, és sok kloroplasztisszal rendelkezik (3.11b–c ábra, ez a faj hazánkból is ismert). Ennek ostorai redukáltak, a sejtfalban húzódnak. Mivel ezt a csoportot egyre növekvő érdeklődés kíséri, még számos érdekes eredmény és megfigyelés várható a közeli jövőben. Kladisztikai definíciója még nincs, de tartalma megegyezik a linnéi rendszer *Glaucophyta* törzsével, így koronakládnak tekintjük.

### *Summa summárum*

- *A Glaucophyta* kládnak kb. két tucat faja ismeretes, ezeket egyes filogenetikusok négy, míg taxonómusok nem kevesebb, mint 8 génuszba sorolják (Guiry & Guiry 2021).
- Édesvizekben, nedves helyeken (pl. tőzegmoha párnákban) élő egysejtűek vagy kolóniákat alkotó fajok.

6 Korábban ezeket közvetlen cianobaktérium eredetű karboxiszómának vélték, amelyek ikozaéder alakú protein struktúrák. A legfrissebb kutatások szerint ez a feltételezés nem állja meg a helyét. A pirenoidok funkciója hasonló a karboxiszómákéhoz, szerkezetük azonban eltérő.

- A kloroplasztisz elsődleges endoszimbiotikus eredetének legfényesebb élő bizonyítékai. A keményítőt a citoplazmában gyűjtik, a színtest körüli szemcsékben.
- Ivaros szaporodás nem ismeretes náluk, egyes fajaik mozgó vagy nem mozgó rajzókkal terjednek.
- Osztódásuk nyílt mitózis (közben teljesen lebomlik a maghártya). Két, egyenlőtlen ostort viselnek, amelyek csökevényesek is lehetnek.

## Kérdezz! – Válaszolok...

**K:** Érdekes, hogy az ebben a fejezetben bemutatott csoportok nálunk alig-alig fordulnak elő, mégis meglehetősen sok helyet juttattál nekik.

**V:** Nézd, először is természetesen nem az a döntő szempont, hogy a magyar flórában mi szerepel, és mi nem, bár a hazai vonatkozásokra is mindig kitérünk. Végül is a növényvilág evolúcióját tekintve mégse az a lényeges, hogy mik kerülhetnek itthon a szemünk elé! Egyébként a vörösmoszatokról itthon viszonylag kevés szó esik, és külföldön is csak mostanában kerültek igazán az érdeklődés középpontjába. Egy igen régen létező csoportról van szó, aminek volt ideje, hogy „kibontakozzon"; s vizsgálatuk igen sok tanulsággal szolgál az élővilág evolúciójáról. Bár nem feltűnő, de sok algológus szerint a vörösalgák közötti belső eltérések nagyobbak, mint amelyeket a gombákon vagy a zöld növényeken belül meg lehet figyelni. A riboszomális RNS-szekvenciák vizsgálata legalábbis ezt sugallja. De nemcsak az RNS. Könyvünkben annak a részleteibe már nem mehetünk bele, amit a sejtbiológusok már egyre jobban tudnak: a vörösalgák körében a soksejtűség legalább háromféle különböző módon valósul meg, a mitózisnak 5 altípusa van, és a sokféle szaporodási változatnak természetesen megvan az ultrastrukturális háttere is.

**K:** Már kezdem érteni, hogyan rendezed majd el a könyv hátralevő részében az egyes csoportokat. A teljes élővilág korallját bemutattad az 1.36 ábrán, erről „letörted" az *Archaeplastida* kládot, ami most a 3.2 ábrán szerepel, de a legtöbb zöld növény még hátravan. Jelezted is, hogy ezek majd külön ábrára kerülnek a következő fejezetben. Ezzel párhuzamosan pedig kondenzált kladogramokat is ábrázolsz, az eukariótákét a 2.7 ábrán, erről „letörve" a vörösmoszatokat a 3.3 ábrán.

**V:** …és így tovább! Igen, a könyvben alkalmazott rendszer lényege ez: a nagy kládok kisebb kládokból állanak, azok még kisebbekből. A koralldiagramok mellett a háromszögekkel „díszített" kladogramokat azért mutatom be, mert a kladisztikai viszonyokat jobban hangsúlyozzák, mint a korallok. De egy ilyen ábrán a háromszögek alapjának hossza nem minden esetben tükrözi a relatív fajszámokat. Gondolj bele, mennyire kicsiny a *Glaucophyta* és a *Cyanidiales* „fajgazdagsága" a zöld növényekkel összehasonlítva!

**K:** Ez fel is tűnt nekem. Azt is észrevettem, hogy a kis fajszámú *Glaucophyta* törzsi nevet visel, a hasonló méretű *Cyanidiales* viszont rendet takar, míg a sokezres *Rhodophyceae* pedig osztálynak felel meg. Nem zavaró ez?

**V:** Hát, ha valaki nagyon ragaszkodik a linnéi rendszerhez, akkor ez nagyon zavaró lehet. De mondtam már néhányszor, hogy ettől most elszakadunk, s az osztályozásban és a nevekben a PhyloCode az iránymutató. A nevek prioritása azonban itt is érvényesül, nem csak a klasszikus taxonómiában. A fenti esetekben a konkrét csoportot először elnevezők történetesen törzsi, rendi, ill. osztály szintű neveket adtak. Ezeket átvesszük („converted clade names"), de a végződések már nem rangjelzések a számunkra! Lesz még hasonló eset bőven, jobb, ha megszokod.

**K:** Úgy látszik, nagyon belém rögzült a klasszikus rendszertan, s még nem álltam át teljesen.

**V:** Nem vagy egyedül, hiszen eddig szinte minden biológus a klasszikus rendszertanon nevelkedett. Magamnak is többször okoz gondot a váltás, mint sejtenéd. De megpróbálok megbirkózni vele – ez a könyv, amely az előző kiadással összhangban már teljes szakítás a linnéi rendszerrel – majd megmutatja, milyen sikerrel. Még azoknak is vannak problémáik, akik kimondottan a kladisztikai elveket és a molekuláris módszereket részesítik előnyben. Mondok pár példát. Az eukarióták osztályozásában és nómenklatúrájában Adl és munkatársainak 2012-es cikke fontos irodalmi forrás. A kládok definíciója és az elnevezések egyértelműen a PhyloCode korábbi kiadásának elfogadására utalnak. Ugyanakkor a huszonöt szerző egyikének sem tűnt fel, hogy mi is a hiba pl. a 2. táblázatuk címében: „Classification of the higher *ranks* of the protists and multicellular groups.". Hát nem éppen azt sulykolja a PhyloCode, hogy szabaduljunk meg a rangoktól? Hogyan lehet azokat kladisztikailag osztályozni egy 54 oldalas táblázatban? A nagyobb v. fontosabb kládokra feltételezésem szerint valamelyik szerző a jól belerögződött rang szóval próbált utalni, s ezt senki se kifogásolta. A lektorok sem! Ugyanebben a cikkben látható másik következetlenség, hogy sok nemzetség kládként szerepel, holott a nemzetségnév formálisan csak a fajnév része a PhyloCode szerint. Másik dolog, amire már céloztam is több helyen, hogy a kladisztika eredményeit még mindig igen sokan a linnéi rendszerbe próbálják beleerőltetni. A vörösmoszatok esetében jól példázza ezt Saunders és Hommersand 2004-es cikke az *American Journal of Botany*-ban. A *Cyanidiales* rend erős evolúciós elkülönülését figyelembe véve – ami kétségtelen tény – kiállnak amellett, hogy legyen egy új törzs, *Cyanidiophyta*, benne természetesen egy osztállyal (*Cyanidiophyceae*), amelynek egyetlen rendje a

*Cyanidiales* – két kis családdal. A *Glaucophyta* esete még szebb, ugyanis általános algász-vélemény szerint a 25 faj ugyanabba a törzsbe, osztályba, rendbe, bár két családba tartozik! A 2. fejezet végén már beszéltünk ennek hiábavalóságáról: őszintén, van értelme annak, hogy ugyanannak a csoportnak 3 vagy 4 neve legyen egyszerre? Van értelme egyáltalán azon elmélkedni, hogy a vörösalgák bármely csoportja törzs, osztály, alosztály, rend vagy család legyen akkor is, ha a hierarchia nem olyan „degenerált" (vagyis redundáns), mint a *Glaucophyta* esetében? A kladisztikai alapú osztályozás megkímél bennünket attól, hogy ilyen felesleges dolgokkal foglalkozzunk, s így figyelmünket és energiánkat érdekesebb kérdések vizsgálatára fordíthatjuk. Ráadásul nem kell annyi nevet megjegyezni, mint egyébként!

**K:** Igen, ebben igazad lehet. Tehát az a kutató, aki a *Cyanidiales* vagy a *Glaucophyta* nevet adta, tényleg felismerhetett valami újat, egy természetes rendszertani csoportot (akkor is, ha az még nem klád volt), de a többi névadó ezek szerint csak a csontot rágta tovább, hogy kissé ironikus legyek…

**V:** Állj, ennyire azért ne keménykedjünk... Arról van csupán szó, hogy a szabályzat „kényszeríti" rá a taxonómusra az egymásba skatulyázást akkor is, ha az első skatulya nem kisebb, mint az utolsó.

**K:** Akkor még azt magyarázd meg nekem, miért nevezték át a nori-t *Porphyra*-ról *Pyropia*-ra. Nem azt mondtad többször is, hogy a kladisztika/PhyloCode nem törődik a génusz nevekkel, mert azokat prenomenként a fajnév részének tekinti? Ha a génusz nem rang, de nem is klád, akkor minek ez az áthelyezés-átnevezés?

**V:** Nos, vizsgáljuk meg még egyszer, alaposabban, mi is történt a norival! Régen mindössze két génusz volt a *Bangiales*-ben, a fonalas *Bangia* és a lemezes *Porphyra*. Ez utóbbinak a *P. purpurea* a típusfaja. Molekuláris vizsgálatoknak köszönhetően kiderült, hogy korántsem a fonalas-lemezes gametofiton a szétválasztó bélyeg, azaz a bangiák és porphyrák szépen összekeveredtek a kladogramon. Úgy vélték tehát, a két génusszal kezdeni kell valamit. Az ugyanis, hogy valaki molekuláris kladisztikai módszereket használ, nem jelenti azt, hogy szakít a linnéi hagyományokkal – mondom, ki tudja hanyadszor. A molekuláris módszereket igen sokan *a linnéi klasszifikáció javítására*, továbbfejlesztésére, felülvizsgálatára használják azzal a céllal, hogy csak monofiletikus (pontosabban: monokladisztikus!) taxonok maradjanak, ideértve a génuszokat is. Egyik megoldás az lett volna, hogy mindent egy nagy génuszba vonnak össze, a másik pedig az, hogy a két meglévő génusz fajait sok kisebbe osztják szét. Az utóbbit választották, melynek eredményeképpen a nori két faja, a *tenera* és a *yezoensis* a *Pyropia* nemzetségbe került, de a *purpurea* természetesen maradt *Porphyra*. Ez persze a szushievőket kevéssé zavarja, Japánban sem, és Európában sem. A nori névváltoztatására tehát nem a PhyloCode, hanem a linnéi rendszertan „tart igényt". Ha pedig a taxonómusok új nevet adnak, azt a PhyloCode nem bánja különösebben, hiszen kimondja: a faji szintű dolgokkal eleve nem foglalkozik, ezt a részt a klasszikus taxonómiára bízza. Ha nem érted a PhyloCode hozzáállását, akkor gondolj a közönséges névre: a nori az nori marad akkor is, ha rendszertani helyzete megváltozik. Az, hogy nem maradt *Porphyra,* az alapjában véve linnéi örökség: a génuszváltás névváltozással jár, mint már említettük. Mi pedig ezeket az új neveket vesszük figyelembe…

**K:** Ok, értem már, értem. Akkor ugorjunk egy másik témára. Miért tekinthetjük szerinted helytelennek, a nyelvünkből szinte kiirthatatlannak a *nemzedékváltakozás* kifejezést? Én most nem látom be, mi a gond a nemzedékekkel.

**V:** Sokan egyetértenek ma már abban, hogy egy élőlény esetében helyesebb generáción azt a szakaszt érteni, amikor az életciklus az egyik spóratermő fázistól a következő spóratermő fázisig eljut (vagy az egyik gamétatermő fázistól a másik gamétaprodukáló fázisig). Az ember esetében például beszélünk szülők, gyermekek, unokák nemzedékéről. Vagyis a nemzedék inkább egy teljes életciklusnak felel meg, s ezek a teljes ciklusok természetesen nem olyan értelemben „váltakoznak", ahogy azt a nemzedékváltakozás szó eddig implikálta. A nemzedékek egymásutánisága helyett sokkal inkább figyelmet érdemel a nemzedéken belüli fázisok vagy szakaszok milyensége. A Wikipédia „Biological life cycle" szócikke régebben (eme könyv harmadik kiadásának megjelenésekor) még rosszul alkalmazta a generáció kifejezést. A cikk első mondatában volt ugyanis egy link a „generations" szócikkre, ami viszont a generáció szót a mindennapi értelemben vett szülő-utód relációban taglalja. Újabban azonban, szerencsére, ezt már kivették, és a „generations" szó hivatkozás nélkül, így, idézőjelben szerepel csak

**K:** A vörösalgák bemutatását a parazitizmus egy érdekes esetével zártad. Figyelemre méltó volt már csak azért is, mert ezek szerint az (endocito)szimbiózis különféle formái az együttélés „durvább" módozataival egészülnek ki ebben a csoportban. Hadd zárjam én is kérdéseim sorát ugyanezzel a témával. Vajon csak a vörösalgáknál fordul elő a rokonokon való élősködés? Mennyire egyedi az ő esetük?

**V:** A gazda és a paraziták közeli rokonsága korántsem korlátozódik a vörösmoszatokra. A nápolyi születésű entomológus, Carlo Emery (1848–1925) számolt be először arról, hogy hangyabolyokban közel rokon fajok bukkannak fel szociálparazitaként, mivel viselkedési és kommunikációs repertoárjuk nagyon hasonló a gazdákéhoz, így jobban tudnak alkalmazkodni a gazdafajhoz, azok pedig nehezebben tudják felismerni

a betolakodót. Más társas rovaroknál is leírták ezt az – első hallásra igen váratlan – jelenséget, amire a biológusok manapság az Emery-szabály néven hivatkoznak. Evolúcióbiológiai szempontból talán nem is annyira furcsa ez. Gondolj bele, az egész úgy kezdődik, hogy a populáció egyes egyedei elkezdenek önző módon viselkedni: többet vesznek el, mint amennyit a közösbe beadnak. Ha a többiek ezt elviselik, akkor beindulhat egy izolációs folyamat, melynek eredményeképpen elég hosszú idő elteltével az önzők szubpopulációja átalakul egy másik, élősködő fajjá (szimpatrikus speciáció, l.4 cédula). A hangyáknál kezdetben nem különböznek számottevően, de a specializáltabb formák már ott is elveszítik a dolgozó kasztot, tehát a gazda nélkül életképtelenek. Ugyanez igaz egyes méh- vagy darázsfajokra is. A vörösalga paraziták erősebben eltávolodtak a gazdáiktól – mindent elveszítettek, amire életük fenntartásához nincs szükségük, még funkció nélkülivé vált géneket is. Szinte csak a citológiai rokonság maradt meg közöttük. Feltételezések szerint mutációk sorozata vezethetett a parazita életmódhoz. Egyes parazita fajok gazdaspecifikusak, mások több fajon is előfordulhatnak. A vörösalga élősködők több mint 90%-a ún. adelpho-parazita, vagyis a gazda és az eltartott közvetlen rokonok, akár testvérfajok, s csak a többi fordul elő távolabbi rokonokon (allo-paraziták) – de azok is mind vörösalgák. A két szélsőség között nincs éles határ, vannak átmeneti esetek is. A növényeknél az adelpho-parazitizmus még előfordul a *Santalaceae* kládon és – ritka kivételként – a nyitvatermőknél is. A *Podocarpaceae*-be tartozó *Parasitaxus usta* ugyanis a klád másik fajának, a *Falcatifolium taxoides*-nek a gyökerén él – bár vannak, akik szerint ez nem tiszta gazda-parazita viszony, mert gombáknak is szerepe van az együttélésben (l. 272. old.). Az allo-parazitizmus jóval gyakoribb, s erre majd bőven látunk példákat a 10. fejezetben. Ugyanakkor az állatoknál a rokon-parazitizmus a társas rovarokra korlátozódik, az élősködés „klasszikus" eseteiben, amikor is kőkemény testi kontakt áll fenn (vérszívás stb.), sohasem tapasztalható közeli rokonság a partnerek között.

**K:** Már az első fejezetnél is meg akartam jegyezni, hogy az élet koralljából (1.35 ábra) nem sok részletet tudok kivenni, olyan aprók a betűk és vékonyak a vonalak. Ugyanezzel a problémával szembesültem most is a 3.2 ábrát nézve. Ilyen formában tehát nem sok értelmét látom ezeknek a diagramoknak. Így lesz majd ezután is minden korallos ábrával?

**V:** Való igaz, a könyv egy oldala igen kicsiny ahhoz, hogy a koralldiagramok feliratait egyáltalán elolvasni lehessen. Eredetileg ezek az ábrák poszter méretben készültek, és a nyomtatott könyvben csak egy összképet nyújthatnak. Szerencsére a digitális (PDF) változatban a képek tetszés szerint felnagyíthatók, így minden láthatóvá válik.

**K:** Nem írod, de egyértelműnek tűnik, hogy a kládok neve után a zárójelben szereplő számok az illető csoport fajszámát jelzik. De mit jelent, ha kettő van?

**V:** Köszönöm, valóban így van – sajnos elfelejtettem erre külön kitérni. Ebben a fejezetben, és a következőben is, a fajszámadatokat az egyes kládoknak megfelelő linnéi csoportokra, az AlgaeBase honlap (Guiry & Guiry 2021) és Guiry (2024) alapján adom meg. Ha csak egy szám van, az a csoport ma élő fajaira vonatkozik. Két érték esetén a második a csak fosszilisan ismert fajok száma. E könyvben nagyjából a 2023 végén ismert adatok szerepelnek. A fajszámok amúgy állandóan változnak: a felismert szinonimák miatt néha lefelé, az újonnan felfedezettek miatt gyakran felfelé.

**K:** És Magyarországon hány faj él az ebben a fejezetben ismertetett algacsoportokból? Pár esetben jelezted, hogy egy adott faj előfordul nálunk, de fajszámot nem írtál.

**V:** Sajnos nincs pontos adatom egyik csoportról sem. Kékeszöld moszat egy biztosan van, ahogy említettem is. Vörösalgából kb. tucatnyi lehet, bár a határozókönyvek alig 3–4 fajt emlegetnek. Összehasonlításul: Finnországból 27 édesvízi faj került eddig elő. Viszont van egy fosszilis „endemizmusunk", az *Aggtecella hungarica*, amit – nem fogod kitalálni – Aggtelek-Rudabánya környékől, a középső triász rétegeiből írtak le, vagyis csaknem 250 millió éves. A *Corallinophycidae* klád képviselője.

## Felhasznált és ajánlott irodalom


Adl, S.M. et al. 2012. The revised classification of eukaryotes. Journal of Eukaryotic Microbiology 59: 429–93.

Bengtson, S. et al. 2017. Three-dimensional preservation of cellular and subcellular structures suggests 1.6 billion-year-old crown-group red algae. PLOS Biology 15 (3): e2000735.

Bhattacharya, D. et al. 2013. Genome of the red alga Porphyridium purpureum. Nature Communications 4: 1941.

Blouin, N. A. & Lane, C.E. 2012. Red algal parasites: Models for a life history evolution that leaves photosynthesis behind again and again. Bioessays 34: 226–235.

Cavalier-Smith, T. 2003. Genomic reduction and evolution of novel genetic membranes and protein-targeting machinery in eukaryote-eukaryote chimaeras (meta-algae). Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 358(1429): 109–133.

Czuppon, B. & Podani, J. 2022. Basal phylogenetic asymmetry in species-rich natural taxa of plants: a multivariate study. Plant Biosystems 156(5): 1065–1075.

de Queiroz, K. et al. (Eds.), 2020. Phylonyms. A Companion to the PhyloCode. CRC Press, Boca Raton.

Deschamps, P. & Moreira, D. 2009. Signal conflicts in the phylogeny of the primary photosynthetic eukaryotes. Molecular Biology and Evolution 26: 2745–2753.

Donoghue, P.C.J. & Yang, Z.H. 2016. The evolution of methods for establishing evolutionary timescales. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 371: 11. 20160020.

Figueroa-Martinez, F. et al. 2019. Plastid genomes from diverse glaucophyte genera reveal a largely conserved gene content and limited architectural diversity. Genome Biology and Evolution 11: 174–188.

Freese, J.M. & Lane, C.E. 2017. Parasitism finds many solutions to the same problems in red algae (Florideophyceae, Rhodophyta). Molecular & Biochemical Parasitology 214: 105–111.

Gibson, T. M. et al. 2017. Precise age of Bangiomorpha pubescens dates the origin of eukaryotic photosynthesis. Geology 46 (2): 135–138.

Guiry, M.D. 2024. How many species of algae are there? A reprise. Journal of Phycology 60: 214–228..

Guiry, M.D. & Guiry, G.M. 2021. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. https://www.algaebase.org

Hata, H. & Kato, M. 2006. A novel obligate cultivation mutualism between damselfish and Polysiphonia algae. Biology Letters 2: 593–596.

Kasim, M. & Mustafa, A. 2017. Comparison growth of Kappaphycus alvarezii (Rhodophyta, Solieriaceae) cultivation in floating cage and longline in Indonesia. Aquaculture Reports 6: 49–55.

Lamouroux, J.V.F. 1812. Essai sur les genres de la familie des thalassiophytes. Annales du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris 20: 21–47, 115–139, 267–293.

Lee, R.E. 1999. Phycology. 3rd ed. Cambridge University Press, Cambridge.

Lee, Y. et al. 2023. Origin of minicircular mitochondrial genomes in red algae. Nature Communications 14: 3363.

Meichtry de Zaburlín, N.R. et al. 2019. First record of the red alga Compsopogon caeruleus (Balbis ex C. Agardh) Montagne 1846 in the High Paraná River, Argentina-Paraguay. BioInvasions Records 8(4): 753–763.

Misumi, M. & Sonoike, K. 2017. Characterization of the influence of chlororespiration on the regulation of photosynthesis in the glaucophyte Cyanophora paradoxa. Scientific Reports 7: 46100.

Moreira, D. & López-García, P. 2017. Evolution: king-size plastid genomes in a new red algal clade. Current Biology 2713: R651–R653.

Muñoz-Gómez, S.A. et al. 2017. The new red algal subphylum Proteorhodophytina comprises the largest and most divergent plastid genomes known. Current Biology 27: 1677–1684.e4

Murakami, A. et al. 2004. Chlorophyll d in an epiphytic cyanobacterium of red algae. Science 303: 1633.

Park, S.I. et al. 2023. Revised classification of the Cyanidiophyceae based on plastid genome data with descriptions of the Cavernulicolales ord. nov. and Galdieriales ord. nov. (Rhodophyta). Journal of Phycology 59: 444–466.

Podani J. 2020. The Coral of Plants. Acta Societatis Botanicorum Poloniae 89(3): 8937.

Preuss, M. et al. 2017. Red algal parasites: a synopsis of described species, their hosts, distinguishing characters and areas for continued research. Botanica Marina 60: 13–25.

Rodríguez-Ezpeleta, N. et al. 2005. Monophyly of primary photosynthetic eukaryotes: green plants, red algae, and glaucophytes. Current Biology 15: 1325–1330.

Runcie, J.W. et al. 2008. In situ photosynthetic rates of tropical marine macroalgae at their lower depth limit. European Journal of Phycology 43(4): 377–388.

Saunders, G.W. & Hommersand, M.H. 2004. Assessing red algal supraordinal diversity and taxonomy in the context of contemporary systematic data. American Journal of Botany 91: 1494–1507.

Scott, J.L. et al. 2011. On the genus Rhodella, the emended orders Dixoniellales and Rhodellales with a new order Glaucosphaerales (Rhodellophyceae, Rhodophyta). Algae 26 (4): 277–288.

Seung, I.P. et al. 2023. Revised classification of the Cyanidiophyceae based on plastid genome data with descriptions of the Cavernulicolales ord. nov. and Galdieriales ord. nov. (Rhodophyta). Journal of Phycology 59: 444–466.

Strassert, J.F.H. et al. 2021. A molecular timescale for eukaryote evolution with implications for the origin of red algal-derived plastids. Nature Communications 12: 1879.

Suutari, M. et al. 2010. Molecular evidence for a diverse green algal community growing in the hair of sloths and a specific association with Trichophilus welckeri (Chlorophyta, Ulvophyceae). BMC Evolutionary Biology 10: 86.

Veselá, J. et al. 2011. The CAUP image database. Fottea 11(2): 313–316.

Voerman, S.E. et al. 2022. Red algae acclimate to low light by modifying phycobilisome composition to maintain efficient light harvesting. BMC Biology 20: 291.

Yan, Y-W. et al. 2019. Compositional shifts of bacterial communities associated with Pyropia yezoensis and surrounding seawater co-occurring with red rot disease. Frontiers in Microbiology 10:1666.

Yang, Z. et al. 2023. Phylotranscriptomics unveil a Paleoproterozoic-Mesoproterozoic origin and deep relationships of the Viridiplantae Nature Communications 14:5542.

Yonezawa, T. et al. 2017. Phylogenomics and morphology of extinct paleognaths reveal the origin and evolution of the ratites. Current Biology 27: 68–77.

Žuljević, A. et al. 2016. First freshwater coralline alga and the role of local features in a major biome transition. Scientific Reports 6: 19642.

# 4

# Zöld növények (*Viridiplantae*): az alga „fokozat”

*„The chloroplasts of the Viridiplantae…*
*contain stored starch and have thylakoids, containing both chlorophyll a and b.”*
Cavalier-Smith (1981)

A vörösmoszatok kétségkívül az egyik legsikeresebb fotoszintetizáló élőlénycsoport – a tengerekben, de ott is inkább az aljzaton vagy más szervezetekhez rögzülve. A tenger lebegő lényei között (a planktonban) és az édesvizekben már jóval alárendeltebb a szerepük,[1] a szárazföldön pedig – néhány kivételes esettől eltekintve – elő sem fordulnak. Mintegy másfél milliárd éves történetük során persze lehetett némi esélyük arra, hogy kibővítsék életterüket, s maradandóan megtelepedjenek ott is. A mai élővilág vizsgálata azonban azt mutatja: ha volt is ilyen kísérlet, teljesen eredménytelen maradt. Sokkal sikeresebbnek bizonyult a növények másik fő evolúciós ága, a zöld növényeké. Ezeket nagy fajszámban és mennyiségben találjuk a tengerekben; bővelkednek bennük a folyóvizek és tavak is, a szárazföldön pedig gyakorlatilag nincs fotoszintézisre képes vetélytársuk (ha a cianobaktériumok egyes speciális eseteitől és néhány „eltévedt” vörösmoszattól eltekintünk). A zöld növények közé a klasszikus rendszertan zöld algáit, a mohákat és a hajtásos növényeket soroljuk. A *Viridiplantae* név tökéletesen kifejezi a lényeget – bár voltak más javaslatok is. Adl és munkatársai (2012) szerint például a „*Chloroplastida*” jobban tükrözi a klád összetételét. Miután a *Viridi-* előtaggal és a *-plantae* utótaggal nincs gond, és Cavalier-Smith javaslata amúgy is jóval korábbi (1981, tehát prioritása van), nyugodtan maradhatunk a *Viridiplantae* elnevezésnél.[2] A zöld növények korallja, mint az előző fejezetben már utaltunk rá, nem igazán mutatható meg gazdaságosan egyetlen ábrán, mert az algák egészen más időskálán változtak, mint az embriós növények. Emiatt a zöldalgákat a vörösalgákkal együtt ábrázoltuk az előző fejezetben (3.2a ábra) míg a többiekre csak később kerül sor, a 6.4 ábrán. A kladisztikai viszonyokat viszont jól mutatja a 4.1 és a 4.17 ábra kondenzált kladogramja, amelyeken a háromszögek alapjának hossza nem arányos a csoportok fajgazdagságával, mint általában, csak hozzávetőlegesen sejteti a diverzitáskülönbségeket.

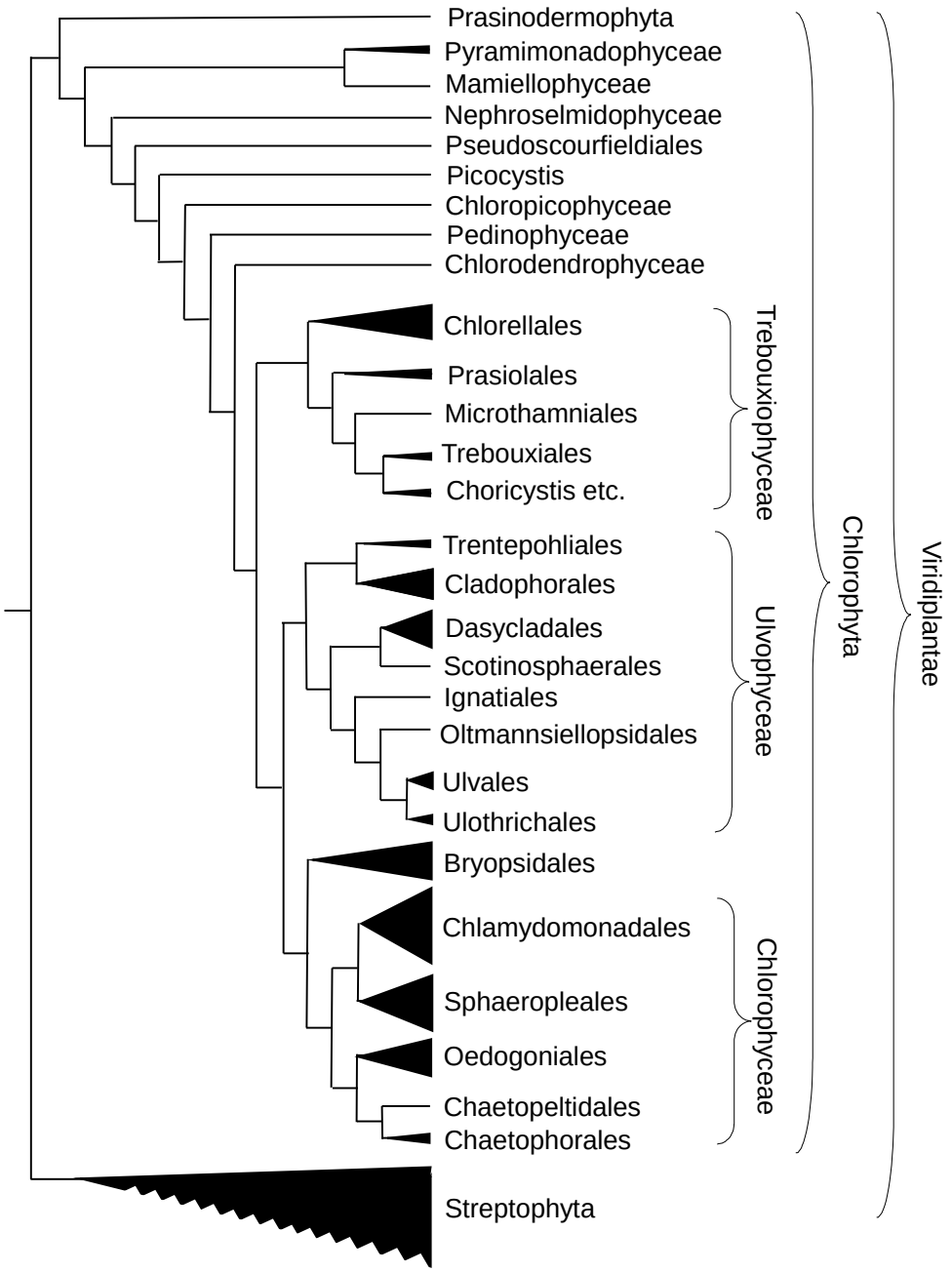
A *Viridiplantae* fő jellemzője az a- és b-klorofill (4.1 cédula) jelenléte a kloroplasztiszban. Fikoeritrint, fikocianint és hasonló pigmenteket nem találunk bennük – kivéve a fitokrómokat, amelyeknek például a virágos növények fotoperiodizmusában van szerepük. Gyakori járulékos színanyagok a karotinoidok és xantofillok – ezek néha el is fedik a klorofillok zöld színét. A keményítő szemcsék formájában a kloroplasztiszon belül, annak plazmaállományában, a sztrómában tárolódik. Zöldalgákban és egyes mohákban a kloroplasztiszban pirenoidszemcsék is vannak, ezek a szénfixáció fő helyei – mint a vörösalgáknál. A zöld növények túlnyomó többségében ez a folyamat a sztrómában zajlik. Fikobiliszómák és fikobilin pigmentek sehol sincsenek, a tilakoidok felülete sima. Az algák többségében és egyes embriós növényekben a szalagszerű tilakoidok szabadon lebegnek a sztrómában. A zöldalgák egy részében és az embriós növények többségében a tilakoidok összenyomott rugó módjára gránummá szerveződnek, keresztmetszetben pénzérmék oszlopára emlékeztetnek (4.2 ábra). Egy kloroplasztiszban átlagosan 50 gránumot találunk – ezeket sztrómatilakoidok kötik össze egymással. A tilakoidok belső tere összefüggő labirintust formál. A II. fotokémiai rendszer helye a gránumok kapcsolt membránrégiója, míg az I. rendszer a gránumok nem kapcsolt régiójában és a sztrómatilakoidokon helyezkedik el. A kloroplasztisz tilakoidjainak összfelületét a megvilágítás befolyásolja: erős fényben kisebb, mint árnyékban. A kloroplasztiszok belső struktúrája egy növényen belül, szövettől – és működéstől – függően eltérő lehet. Arról nem is beszélve, hogy a kloroplasztisz számos módosulata is jól ismert a növényekben, például a leukoplasztiszok és amiloplasztiszok. A kloroplasztisz DNS rendszerint gyűrűbe szerveződik, de lineáris nukleinsav is előfordul. Hossza átlagosan 150 ezer bázispár, de felmehet akár 525 Kb-ig. A DNS-ről egy kloroplasztiszon belül egyidejűleg több másolat

1 Az már más kérdés, hogy a vörösalgák másodlagos endoszimbiontaként már jelentősen hozzájárulnak a plankton sokféleségéhez (pl. páncélos ostorosokban, kovaalgákban és mészmoszatokban).

2 A *Chloroplastida* név egyébként is azt implikálja, hogy kloroplasztisza csak a zöld növényeknek van. Ezzel összhangban a vörösmoszatok plasztiszát néha rhodoplasztisznak nevezik. Szerintem nincs értelme ennek a megkülönböztetésnek, mert akkor nehéz lenne megmondani, hogy is nevezzük az euglénák vagy éppen a barnamoszatok színtesteit. Arról nem is beszélve, hogy feleslegesen terhelnénk új terminológiával az Olvasót. Ebben a könyvben tehát kloroplasztisznak nevezzük mindazon eukarióta szervezetek színtesteit, amelyekben klorofill található.

is van (fiatalon akár 100 is). A DNS-molekulák ún. nukleoidokban csoportosulnak, elszórva a sztróma állományában. A szén fixációjában szerepet játszó RuBisCo enzim nagy alegységét a kloroplasztisz DNS-e kódolja, a kis alegység génje viszont átvándorolt a nukleuszba. A sejtfal alapanyaga cellulóz, de a fal hiányozhat is.

**Definíció:** A *Viridiplantae* az a legkisebb koronaklád amelyben az *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*, 538. old.), a *Chlamydomonas reinhardtii*, az *Ulva intestinalis*, a *Palmophyllum umbracola*, a *Nephroselmis olivacea* és a *Mesostigma viride* (mind jelen fejezet) egyaránt benne van (de Queiroz et al. 2020).




**4.1 ábra**. A zöld növények (*Viridiplantae*) kondenzált kladogramja. A *Streptophyta* klád részletei a 4.17 ábrán láthatók.

**4.1 cédula: A b-klorofill eredete**

Az a-klorofill minden cianobaktériumra és fotoszintetikus eukariótára jellemző, enélkül nincs oxigéntermelő fotoszintézis. A b-klorofill szerkezetileg nem sokban különbözik tőle: a porfirinvázon az a-klorofill egyik metilcsoportját aldehidcsoport helyettesíti. A két pigment fényabszorpciós görbéje nem fedi egymást, maximum helyeik sem esnek egybe. Ennek köszönhetően a két pigment együttese hatékonyabbá teszi az energiaátvitelt a klorofill komplexben, s nyilvánvalóan ez magyarázza a zöld növények döntő fölényét a többi fototróf, illetve fotoszintetikus szervezettel szemben. A b-klorofill azonban a cianobaktériumok között is előfordul (pl. *Prochloroccus, Prochloron*). A maga módján a *Prochloroccus* is nagyon sikeres az óceánokban – a legfontosabb elsődleges termelők közé tartozik. (A *Prochloron* zsákállatok szimbiontája, a *Prochlorothrix* édesvízi, és jóval ritkább.) Azt már megállapítottuk (2.2.2 rész: 70. oldal), hogy nem az ő elődeik között kell keresni kloroplasztiszok őseit. Ennek ellenére felmerülhet a kérdés: a növények b-klorofill-tartalmának nem lehet-e mégis cianobakteriális háttere?

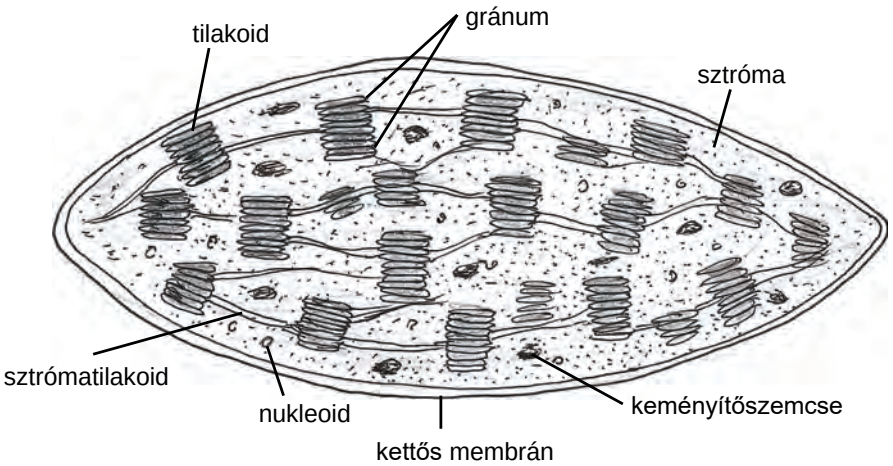
Ha abból indulunk ki, hogy a két klorofill-molekula között nincs lényeges eltérés, akkor egyből adódik a feltételezés: a b-klorofill többször is kialakulhatott az a-klorofillból, egymástól független evolúciós vonalakon. A gyors válasz a fenti kérdésre ennek alapján nemleges lenne: a b-klorofill újonnan bukkant fel a zöld növényekben. A japán Tomitani és kutatócsoportja azonban 1999-ben rámutatott egy fontos tényre. A b-klorofill kialakulását a-klorofillból a cianobaktériumokban és a növényekben ugyanaz az enzim, a klorofill-a-oxigenáz (CAO) katalizálja. Márpedig ennek az enzimnek a cianobakteriális és növénybeli változatai teljesen homológok egymással – ami viszont kizárja a független eredetet. Feltételezésük szerint tehát létezhetett egy „elő-cianobaktérium", amelyben mindkét klorofilltípus és az enzim is megvolt. Ennek a leszármazottai a cianobaktériumok, amelyek jelentős része később elveszítette a b-klorofillt. Egyes evolúciós vonalakon azonban megmaradt a b-klorofill is és a fikoeritrin is, amire a *Prochlorococcus marinus* puszta léte a bizonyíték. Tomitaniék szerint létezhetett még egy cianobaktérium, a plasztiszok már régen kihalt őse, amelyben szintén megmaradt a b-klorofill a fikobiliszómákkal együtt. Ezt kebelezte volna be egy eukarióta, a növények közös őse. A későbbiek során a fikobiliszómák elvesztek a zöld vonalon, a b-klorofill pedig elveszett két vonalon is (ha a vörösalgák vagy a kékeszöld moszatok a zöld növények testvércsoportja, 3.1a és c ábra), de legalább egy alkalommal (ha a vörös- és a kékeszöld algák testvércsoportok, 3.1b ábra).

A fenti elképzelés azonban túlzottan ragaszkodik a genetikai információ vertikális átadódásához. Még az egyszeri elvesztés sem igazán érthető, ha meggondoljuk, evolúciós szempontból mennyire sikeressé vált az a-b kombináció a többi pigmenttel összehasonlítva. Egy ausztrál kutatócsoport (Chen et al. 2005) bebizonyította, hogy a cianobaktériumokon belül a b-klorofillhoz kapcsolódó proteinek génjei horizontális géntranszfer révén könnyen átadódtak egyik fajtól a másikra, s hasonló lehetett a helyzet a CAO enzim génjével is. Innen már csak egy ugrás az a feltételezés, hogy a zöld növények is így szerezték be a b-klorofill előállítását katalizáló enzimet. A növények korai evolúciójában, mint már láttuk, a vörösalgák körében bizonyítottan elterjedt volt a horizontális géntranszfer. Így az sem kizárt, hogy a zöld növények egysejtű őse ily módon, mondjuk, fagotrófiával jutott a megfelelő génekhez.[1] Bár a fagocitózis egyáltalán nem jellemző a növényekre, az egysejtű zöldalgák mai képviselői között van rá példa, mégpedig az alapi helyzetű kládokban. A *Micromonas* (*Mamiellophyceae* klád, 103. old.) a környezettől függően képes fotoszintézisről heterotróf, pontosabban fagotróf táplálkozásra váltani. A *Cymbomonas* (*Pyramimonadophyceae* klád, 103. old.) esetében a fény csökkenése válthatja ki a fagotrófiát. Mindenképpen meg kell jegyeznünk, hogy a b-klorofill eredetéről szóló két elképzelés között kellő bizonyíték hiányában egyelőre nem tudunk választani.

1 W. F. Doolittle vetette fel 1998-ban, hogy az eukarióták bakteriális eredetű génjei egykoron táplálékul szolgáló baktériumok állandósult maradványai lehetnek (némi túlzással: „you are what you eat"). Ez a kapcsolat nem kizárt eukarióta sejtek között sem.

## 4.1 A zöld növények korai evolúciója – a „nagy szétválás"

A zöldalgák és a szárazföldi növények rokonsága már az evolúciós gondolat megjelenése előtti időkben is egyértelmű volt a botanikusok számára. Ezt ma csak megerősíteni tudjuk, hiszen minden molekuláris vizsgálat egyértelműen bizonyítja a zöld növények közös származását. A bevezetőben említett sajátságokon kívül ezt támogatják a sejtmag génjei, a mitokondrium- és kloroplasztisz-genomok adatai is. A közös ős feltehetően egy kétostoros tengeri egysejtű lehetett, ami a fentebb részletezett módon juthatott a b-klorofillhoz. Korát azonban nagyon nehéz megítélni, a becslések egészen 1,5 milliárd évig visszamennek. A molekuláris óra alapján készített becslések nagyon szórnak (700 millió és 1,5 milliárd év között). A jelenleg zöldalgának tartott legkorábbi fosszília kb. 1,2 milliárd éves, a prekambriumból származik, de a leletek hovatartozása még vitatott. Egy fonalas maradvány (*Proterocladus antiquus*) kb. egymilliárd éves (Tang et al. 2020, Yang et al. 2023), és leginkább a *Cladophorales*-félékre hasonlít. Ha ez




**4.2 ábra.** Egy tipikus kloroplasztisz belső szerkezete hosszmetszeti vázlaton.

a hasonlóság egyben rokonságot is jelent, akkor – figyelembe véve a *Cladophorales* leszármaztatott jellegét – a zöld növények kezdeteit jóval több mint egy milliárd évvel ezelőttre tehetjük.

Az egysejtűektől kezdve, a sejtkolóniás és egyszerű fonalas moszatokon, a sejtlemezes, szövetszerű felépítésen át, a bonyolult szerkezetű, hínárnövényeket idéző csillárkamoszatokig egy „fejlődési sor" képzelhető el, amely sokáig jelentette a zöldmoszatok osztályozásának alapját. Ez a felfogás azt sugallja, hogy a szárazföldi növények a legösszetettebb zöldalgák közvetlen leszármazottai. Mintegy 100 évvel ezelőtt Engler három zöldalga divíziót különített el, a járommoszatokat (*Conjugatae*), a zöldmoszatokat (*Chlorophyceae*) és a csillárkamoszatokat (*Charophyta*). Soó (1965) és sokan mások egy egységes *Chlorophyta* törzset ismertettek, melyen belül viszont a fenti hármas felosztás érvényesült. Az 1970-es évektől kezdődően több figyelem irányult az algasejtek ultrastrukturális sajátosságaira (az ostor szerkezete, a sejtosztódás miként je stb.). Kiderült, hogy a fenti hármas csoportosítás nem állja meg a helyét: az egysejtűek számos korán elkülönült evolúciós vonalat képviselnek, míg a komplex formák két fő vonalon alakultak ki: a *Chlorophyceae* az egyik és a *Streptophyta* a másik. Ez utóbbi tartalmazza a járommoszatokat, a csillárkamoszatokat és az embriós növényeket is. Ezeken belül a soksejtes állapot többször, egymástól független evolúciós vonalakon is megjelent – többé-kevésbé a fent említett fokozati sor szerint, amit kiegészíthetünk a szifonoid típus „zsákutcájával". Molekuláris elemzések (többféle riboszomális RNS és plasztisz gén, például *rbcL* alapján), tisztázták a legtöbb korai elválású csoport helyzetét, és megerősítették: a zöld növények evolúciójában igen korán elvált a két fő klád egymástól (3.2 és 4.1 ábra). Megjegyezzük: a legtöbb mai, de a linnéi felfogáshoz ragaszkodó osztályozás is két csoportra osztja a zöldmoszatokat, a *Chlorophyta* és a *Charophyta* törzsekre. A molekuláris eredmények tükrében az első monokladisztikus, de a második nem az – hiszen az embriós növények tőlük származtak. A „zöldalga" vagy „zöldmoszat" tehát nem taxon, hanem csak praktikus kategória a zöld növényi szerveződés egy fejlődési fokozatának megjelölésére.

A *Chlorophyta* első leágazásain főleg egysejtű, tengeri planktonikus szervezeteket találunk. A klád a tengerpartokat és édesvizeket benépesítő csoportokban teljesedik ki, tagjai nagy ritkán kijutnak a szárazföldre, de lehatolnak a mélyebb tengervízbe is. Egyes egysejtű képviselőik különleges hajlandóságot mutatnak mindenféle szimbiotikus kapcsolatok létesítésére egyéb szervezetekkel. A *Streptophyta* kládon az alapi helyzetet szintén egysejtűek foglalják el, de ezek édesvíziek, s a kládon alig akad néhány alga, ami legalább a brakkvizet elviseli. A tengerbe csak nagy „kerülővel" – a szárazföld meghódítása után zárvatermőként – jutnak el (vagy „vissza"), mint például az egyszikű *Posidonia* és rokonai. Elmondhatjuk tehát, hogy a zöld növények korai evolúciójában – a két nagy klád elkülönülésében – a környezeti hatásoknak igen nagy szerepe lehetett.

A molekuláris eredmények egyértelműen kirajzolják az ökológiailag is jól értelmezhető két nagy fejlődési vonalat. Vannak közöttük más jellegű eltérések is. Fontos metabolikus különbség jelentkezik például a fotorespirációs folyamatokban. A *Chlorophyta* szervezetek a glikolát oxidációjára mitokondriális dehidrogenáz enzimet használnak, míg a *Streptophyta* esetében a peroxiszóma enzime lát el hasonló funkciót. Miután a két klád fajai egységesek ebből a szempontból, kimondható, hogy már a korai elválás idején megjelent ez a biokémiai differencia. Az ősi típus a mitokondriális változat, míg az energiatermelés szempontjából hatékonyabb peroxiszómás folyamatok később alakultak ki (Stabenau & Winkler 2005, Becker 2013). Becker feltételezése szerint ennek hátterében egy további környezeti szempont, a Föld

eljegesedése, de legalábbis erős lehűlése állt valamikor a neoproterozoikumban. Vagyis a szárazföldre kerülés és megmaradás nagyobb energiaigénye válthatta ki a biokémiai utak módosulását.

### *Summa summárum*

- Az eukariótákon belül a *Viridiplantae* kládon, azaz a zöld növényekben alakult ki az a- és b-klorofill evolúciósan előnyös kombinációja, melynek hatása felmérhetetlen a földi élet szempontjából.
- A tápanyag keményítő formájában a kloroplasztiszban tárolódik.
- Testszerveződésük egysejtűektől a változatos szövetekből összetett szervezetekig terjed, s ennek megfelelően méreteik tartománya is igen széles: 1 μm-től 100 m-ig.
- A soksejtűség a kládon többször, egymástól független vonalakon és eltérő formában is kialakult.
- Az ismert fajok száma kb. 382.000-re tehető.
- A mély tengerektől a magas hegységekig szinte mindenhol előfordulnak, még a legmostohább körülmények között is megtalálják életfeltételeiket.
- Monofiletikus csoport, ugyanis nincs tudomásunk a feltételezett közös ős nem zöld növények közé sorolható leszármazottjáról – sem kihalt, sem ma élő változatban.
- Két fő kládra bomlik, a *Chlorophyta* és a *Streptophyta* csoportokra.

## 4.2 *Chlorophyta* (6851 + 1083)

Ezen a kládon az alapi elágazásokat elsősorban tengeri egysejtűek csoportjai alkotják, ezeket a korábbi rendszerek az ún. „*Prasinophyceae*" osztályba helyezték.[3] Kapcsolatrendszerük ma sem teljesen tisztázott, bár a 4.1 ábrán látható összefüggések a könyv előző kiadásához képest stabilizálódni látszanak (vö. Leliaert et al. 2016, Yang et al. 2023). Mint általában az alapi csoportoknál, sajátságaikból többé-kevésbé következtetni tudunk az ősi zöldalga-jellegekre. Pleziomorf tulajdonság például a sejtek aszimmetriája, többrétegű külső pikkelyes borítása, a fagotrófia képessége, az osztódási csatorna (4.4a ábra), a hosszú, párhuzamosan álló alapi testek és az, hogy az ostorok egy apró bemélyedésből erednek. Az ostorok hossza eltérő is lehet, számuk 1–16. Az alapi („prasinoid") kládokon a mikrotubuláris gyökerek elrendeződése változatos, általában nem olyan szabályos, mint a koronakládon. A kloroplasztisz belsejében karotinoidokat tartalmazó szemfoltot találunk – ami általánosan jellemző az ostoros egysejtű zöldalgákra. A szemfolt a kék és zöld fényt a plazmamembránon lévő receptorra vetíti – melynek fényérzékeny anyagai (rodopszin) a sejt fototaxisában játszanak szerepet. A kis méretű fajok egy részét még senki se látta, csak egyes génjeik szekvenciáit ismerjük.[4] Összfajszámuk így sem éri el a 300-at, szemben a három (vagy újabban négy, vö. a *Bryopsidales* tárgyalásával) részre hasadó nagy végső kláddal („CUT"- vagy „TUC"-klád, 106. oldal), amely összesen 6500-nál is több fajt számlál.

A CUT kládon a legtöbb fajnak van ostora valamelyik életfázisban, az ostorok csúcsi papilláról erednek, számuk általában kettő vagy négy. Az ostor alapi testjeit négy, mikrotubulusokból álló gyökér rögzíti a sejtben (4.3a ábra). A négy gyökér keresztben átellenesen áll, két szemben lévő gyökér mindig 2 mikrotubulusból tevődik össze, a másik kettőben pedig fajtól függően 2, 3, 4, 5 vagy több mikrotubulus is lehet. A gyökerek elrendeződésének sokféle módosulata lehetséges, és az alapi testek egymáshoz viszonyított helyzete is változhat (szembenálló, órajárással megegyezően vagy ellentétesen elcsúsztatott, 4.3b–d ábra). Végeredményben sokféle, de mindig szimmetrikus ostorszerkezeti kombináció valósulhat meg; ezek ismerete kulcsfontosságú a rendszerezésben. Jellegzetes a rizoplaszt, egy szalagszerű, mikrotubulusokból álló képlet, ami a citoplazmába nyúlik. A sejtosztódás során a két utódsejt között fikoplaszt képződik: ez az új sejtfallal párhuzamos mikrotubulusokból áll, amelyek a magorsófonalak eltűnését követően jelennek csak meg (4.4b ábra). Ez jelentős előrelépés a soksejtűség irányában. A mitózis általában zárt, vagyis a maghártya nem bomlik fel. A fikoplaszt viszont az egyik kládon, az *Ulvophyceae* fajainak többségén már nem alakul ki, hanem osztódási csatorna választja el az utódsejteket egymástól (valószínűleg visszafordulás!).

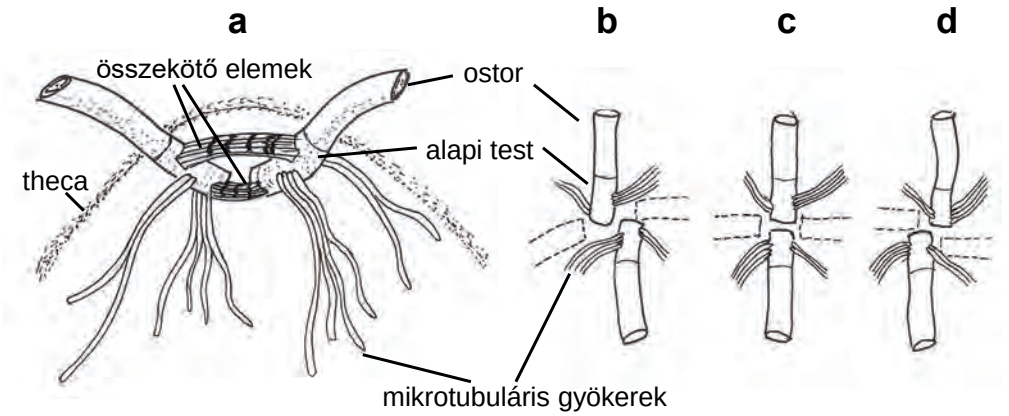
**Definíció:** A *Chlorophyta* a legnagyobb koronaklád, amelyben a *Chlamydomonas reinhardtii* benne van, de a *Chara vulgaris* (mindkettő jelen fejezet) nincs. De Queiroz et al. (2020) a klád kisebb csoportokra való felbontásával viszont már nem foglalkozik (ellentétben a vörösmoszatok kládjaival), így azok tartalmát a linnéi osztályozás megfelelő csoportjaival azonosíthatjuk. Ennek magyarázata nyilván abban rejlik, hogy még bőven vannak, de legalábbis 2020-ban bőven voltak bizonytalanságok a zöldmoszatok filogenetikai viszonyaival kapcsolatban, amint alább részletezzük is.

3 A „prasinos" szó görögül zöldet jelent, etimológiai háttere a „prason" = póréhagyma. A latinba „prasinus" formában ment át. Az általánosan ismert „chloros" szó inkább a sárgászöldnek felel meg.

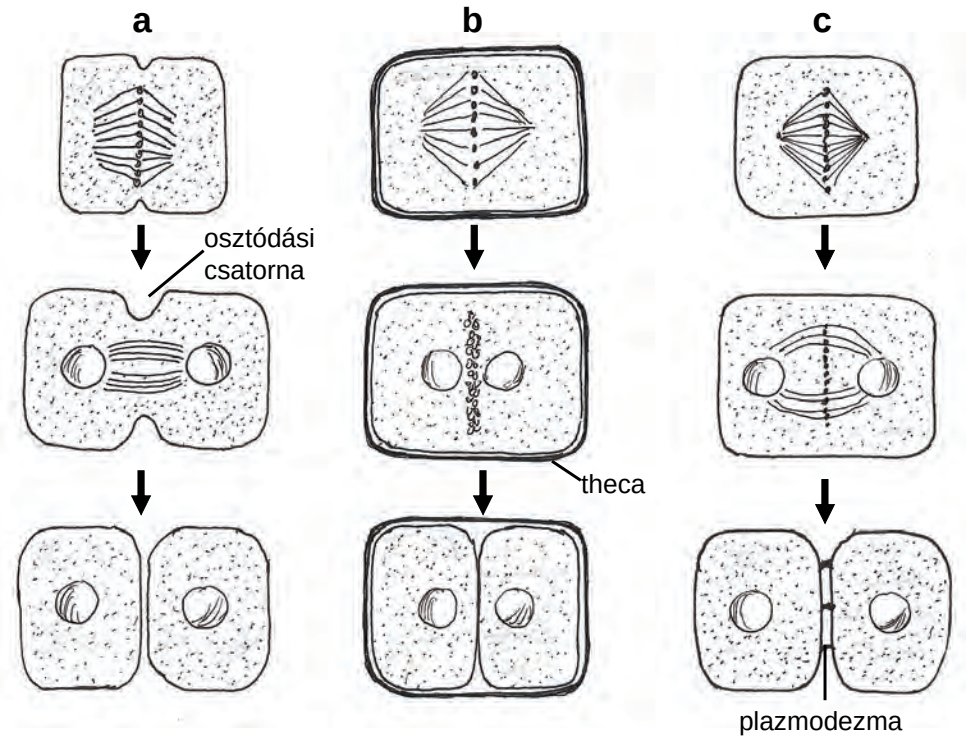
4 Ez azért lehetséges, mert a mikrobiális társulásokról rendszerint a környezeti DNS-szekvenálás (environmental sequencing) módszerrel jutunk információhoz. A mintákat nagy teljesítőképességű, újgenerációs módszerekkel dolgozzák fel, és a talált szekvenciákat megpróbálják ismert fajok DNS-sorrendjével azonosítani. Ilyenkor nagyon sokszor kiderül, hogy a talált „fajok" még ismeretlenek, csak a rokonságukra tudunk következtetni.

*Prasinodermophyta (10)*

Ez a kis csoport komoly bonyodalmakat okozott nemrégiben a növényi filogenetika irodalmában. Genomikai elemzések alapján Li et al. (2020) ugyanis úgy találták, hogy ezek – a korábbi elemzésekben is kezdeti leágazásokat adó – algák nem a *Chlorophyta* alapi részén találhatók, hanem a *Chlorophyta+Streptophyta* klád testvércsoportját alkotják. Más szóval a *Viridiplantae* alapi helyzetébe kerültek. Ennek alapján ezt a kládot *Prasinodermophyta* néven egy teljesen új




**4.3 ábra.** Az ostorok illeszkedési módja a *Chlorophyceae* zöldalgáknál. **a**: Egy 2-4-2-4 szerkezetű kétostoros sejt mikrotubuláris gyökérzete oldalnézetben. **b**: órajárással ellentétes elcsúsztatás felülnézetben, **c:** átellenes pozíció, **d:** órajárással megegyező elcsúsztatás. A **b–d** ábrákon szaggatott vonallal jelöltük a 3–4. ostor helyét a négyostoros fajoknál.




**4.4 ábra.** A zöld növények sejtosztódásának három alaptípusa. **a:** osztódási csatorna hosszan maradó mitotikus orsóval (például *Ulvophyceae*), **b:** fikoplaszt hamar eltűnő mitotikus orsóval, s emiatt egymástól alig eltávolodó utódmagokkal (*Chlorophyceae*), **c:** fragmoplaszt hosszan maradó orsóval (*Streptophyta*).

linnéi törzsként jellemezték. Egy még újabb elemzés (Yang et al. 2023) azonban egy, már-már követhetetlenül bonyolult módszertan birtokában ezt cáfolja, és ezt a kis csoportot a *Chlorophyta* alapi helyzetébe teszi. Az alábbiakban ezt a friss eredményt vesszük figyelembe.

A klád fajai kivétel nélkül tengeriek, morfológiailag távolról sem egységesek. A névadó, a *Prasinoderma coloniale* apró (2 μm), ostor nélküli[5] kokkoid egysejtű, a Csendes-óceánból került elő (4.5a ábra). Vastag sejtfala több rétegből áll. Szaporodása igen sajátságos (Hasegawa et al. 1996): az anyasejt kettéhasad, és egy új fallal veszi magát körül. Az egyik sejt ezután kiszabadul, a másik pedig megtartja a szülői sejtfalat. Hasonló megjelenésű és hasonlóan vastag sejtfala van a *Prasinococcus capsulatus* (4.6b ábra) nevű fajnak is. A sejteket egy kocsonyás tok veszi körül, erre utal a faj neve. A kocsonyás anyag a Golgi-apparátusban készül, és egy, tíz kis lyukból álló nyíláson hagyja el a sejtet. A tok szerepe feltehetően a fiatal, még fal nélküli sejtek védelme. Maga az osztódás itt is különleges módon megy végbe: a két utódsejt először a falon belül marad, az egyik megnő, a másik pedig egy póruson át kiszabadul, s később új sejtfalat alakít ki magának. Általánosan elterjedt az Atlanti- és a Csendes-óceán nyugati felében, jelentős a részesedése a plankton biomasszájából.

A soksejtűség különleges formája is megfigyelhető ebben a kis fajszámú csoportban: apró, ostor nélküli gömbölyded sejtek tömegei zselatinszerű alapanyagba ágyazódnak, és határozott alakú teleptestet formálnak (ún. palmelloid növekedési típus). A legegyszerűbb az európai vizekben élő *Palmophyllum crassum*: ennek lebenyes telepei a sziklás aljzathoz rögzülnek (4.5b ábra). A dél-ausztráliai vizekben élő *Palmoclathrus stipitatus* telepei jóval bonyolultabbak: több évig kitartó nyeles részekből és rajtuk évszakosan kifejlődő kosárszerű gömbökből állnak (4.6c ábra). A palmelloid algák élőhelye is különleges, hiszen meglehetősen nagy tengermélységekbe hatolnak le (100 m, Zechman et al. 2010). Feltehető, hogy mélyvízi megjelenésük a sekélyebb vizekben elkerülhetetlen kompetíció előli „menekülés" eredménye: a parti zónákban igen védtelenek lennének a vetélytársakkal és a legelésző növényevőkkel szemben.

## *Pyramimonadophyceae (106 + 16)*

Négyostorosak, de az ostorok száma 8 és 16 (!) is lehet. Viszonylag nagy sejtjüket több rétegben, sűrűn álló elektronmikroszkopikus méretű pikkelyek borítják (4.5c ábra). Osztódásuk nyílt mitózis, a mitotikus orsó sokáig megmarad, az új sejtek az ún. osztódási csatorna kialakulását követően válnak el egymástól (4.4a ábra). Az idetartozó *Cymbomonas tetramitiformis* (4.6d ábra) különlegessége a táplálékfelvevő apparátus, amely egy savas kémhatású vakuólumban végződik. Ez talán a zöld növények közös ősétől megmaradt közvetlen örökség, és alkalmassá teszi a sejtet a fagocitózisra. Időnként ellenálló cisztákat képez, bennük két kloroplasztisszal, ami ivaros szaporodásra utal. A *Pyramimonas* és a *Cymbomonas* genetikailag igen hasonló az euglénák kloroplasztisz génállományához (Jackson et al. 2018) s így feltételezhető: az *Euglena* egy erre a kládra eső donortól szerezte be a másodlagos plasztiszát. A *Pyramimonas* fajok (4.5c ábra) az árapály zóna tócsáiban élnek, sajátságos életritmust követnek (4.2 cédula).

**4.2 cédula: Algák és az árapály**

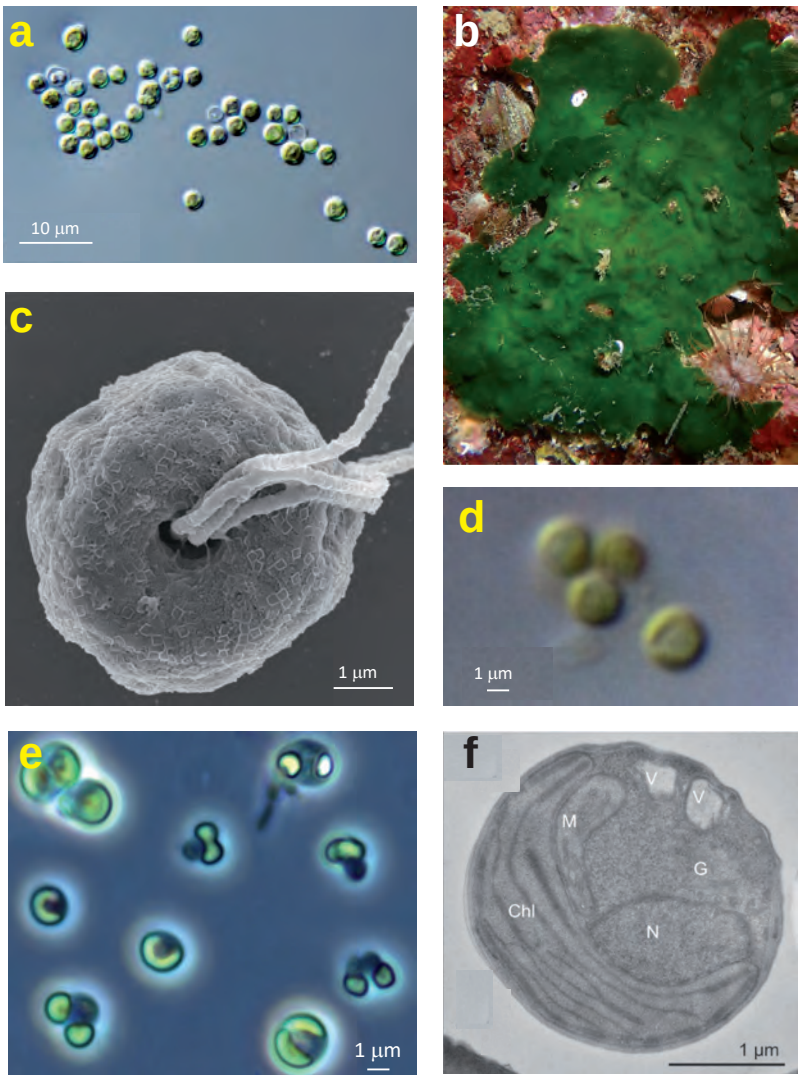
A *Pyramimonas* sok faja (összesen 51-et írtak le eddig) sajátságos módon alkalmazkodott az árapály zóna változó vízszintjéhez. Számukra a tócsák nyugodt vize jelenti az optimális élőhelyet. Egy, a nap járásával összefüggő „belső" óra alapján (cirkadián ritmus) „érzékelik" a közelgő árhullámot. Ekkor lesüllyednek, és ostoraik segítségével az aljzat homokszemcséihez rögzülnek. Az árhullám elvonulásakor kiszabadítják magukat és felemelkednek. Az óra létét bizonyítja, hogy a laboratóriumba vitt és változatlan körülmények között tartott sejtek is így viselkednek, s csak néhány nap múlva „felejtkeznek" meg teendőjükről.

## *Mamiellophyceae (25)*

Az előző klád testvércsoportja, ostoros (1–2) és ostor nélküli, tengeri és édesvízi fajokkal. A sejtet borító pikkelyek hiányozhatnak, sejtfaluk nincs. A világszerte elterjedt *Micromonas pusilla* (4.6g ábra) egyes helyeken uralkodó lehet a planktonban, és jelentősen hozzájárul az elsődleges produkcióhoz. Mint említettük, heterotróf táplálkozásra is képes. Nagyjából körte alakú, és szokatlan módon csak egy ostora van. Bár a kloroplasztiszát nem boritja peptidoglikán fal (ez csak a *Glaucophyta* fajoknál maradt meg!), e vegyület előállításának képességét nem veszítette el (van Baren et al. 2016). Mérete alig éri el a 2 μm-t. Még ennél is kisebb az *Ostreococcus tauri* (4.6e ábra), amit a maga 0,8 μm-es átmérőjével a legkisebb (ismert) eukarióta szervezetként tisztelhetünk.[6] 1994-ben fedezték fel a dél-

5 Az ostor nélküliség igencsak meglepő ebben az alapi helyzeti csoportban, hiszen a *Bikonta* kládon a két ostor megléte az alapállapot, és a zöldalgák körében is igen gyakori. Talán korai karakterkiesésről lehet szó.

6 A 2 μm-nél kisebb algákra a botanikusok a pikoalga („aprómoszat") kifejezést alkalmazzák, az általuk alkotott planktonra pedig pikoplankton néven hivatkoznak. A baktériumokat is megszégyenítő méretek miatt a pikoalgák puszta meglétére is csupán az utóbbi két-három évtizedben derült fény. Időnként igen nagy tömegben fejlődnek, egy ml tengervízben akár 10.000 sejt is előfordulhat. Szerepük az elsődleges produkcióban igen jelentős.




**4.5 ábra.** A *Chlorophyta* első leágazásainak néhány képviselője mikrofotókon. **a:** *Prasinoderma coloniale* (Li et al. 2020, CC BY 4.0), **b:** *Palmophyllum crassum* (J. Renoult, CC BY 4.0), **c:** *Pyramimonas* sp. a pikkelyekkel és a 4 ostor eredési helyével (Nigaku-Ike, CC BY SA 3.0), **d:** *Pycnococcus provasolii* (F. Jouenne, CC BY SA 3.0), **e:** *Picocystis salinarum* (Carleton University, CC0-1.0), **f:** *Chloropicon sieburthii* (Lopes dos Santos et al. 2017, CC BY 4.0). rövidítések: Chl-kloroplasztisz, N-nukleusz, M-mitokondrium, G-Golgi apparátus.

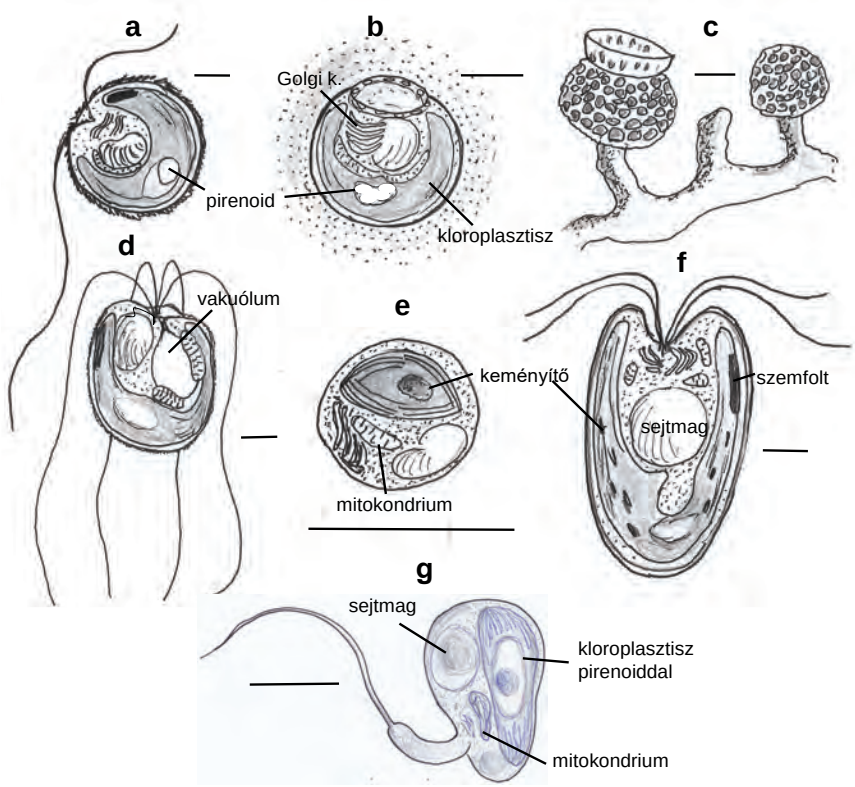
franciaországi Thau lagúnában. A sejt egyszerűségében is vetekedik a *Cyanidiales* vörösmoszatokkal: csupasz, ostora nincs, a sejtmagon kívül egy-egy kloroplasztisz, keményítőszemcse, mitokondrium és Golgi-készülék található benne. Teljes genomja ismert: hossza 12,5 Mb, s mintegy 8000 gént tartalmaz. Mindez feltehetően erőteljes redukció eredménye, és nem a zöld növények pleziomorf állapota.

### *Nephroselmidophyceae (29)*

Az idetartozó fajok sejtjei lapítottak, a két eltérő hosszúságú ostor oldalról ered. Az egész sejtet – az ostorokat is ideértve – négyzet, csillag vagy rombusz alakú poliszacharid pikkelyek borítják. Egy nagy, csésze alakú kloroplasztiszuk van, benne pirenoiddal és szemfolttal. A fajok többsége tengeri planktonikus szervezet. Legismertebb nemzetség a *Nephroselmis (*4.6a ábra), melynek egy – faji szinten nem meghatározott – képviselőjéről már szóltunk: a *Hatena* katablepharid egysejtű szimbiontája, és másodlagos kloroplasztiszjelöltnek tekinthető (2.2 cédula, 64. oldal). Az egyetlen édesvízi faj, a *N. olivacea* az egyedüli a kládon, melynek jól ismert az ivaros szaporodása. Egysejtűről lévén szó, életfázis-váltakozása a lehető legegyszerűbb. Az egymástól csak ivarilag megkülönböztethető gaméták képviselik a haploid állapotot. A + és – gaméták összeolvadnak, ostoraikat elvesztik, majd a két mag is egyesül. A diploid kokkoid sejt meiotikusan osztódik, s négy ostoros gamétát képez – és ezzel a kör bezárul.

### *Pseudoscourfieldiales (3 + 40)*

Ostor nélküliek és csupaszok (pl. *Pycnococcus*, 4.5d ábra) vagy ostorosak és két sorban álló apró pikkelyek borítják (pl. *Pseudoscourfieldia*). Érdekesség,




**4.6 ábra.** A *Chlorophyta* első leágazásainak néhány képviselője vázlatosan. **a:** *Nephroselmis* sp., **b:** *Prasinococcus capsulatus*, **c:** *Palmoclathrus stipitatus*, **d:** *Cymbomonas tetramitiformis*, **e:** *Ostreococcus tauri*, **f:** *Tetraselmis* sp., **g:** *Micromonas pusilla.* Lépték: 1 μm, kivéve a *Palmoclathrus*-t, melynél 1 cm.

hogy a mitokondriális membrán a pirenoidszemcsébe ékelődik. Rokonságukat egy speciális járulékos pigment, a prasinoxanthin dominanciája is jelzi. A tengeri plankton tagjai. Az ide sorolt taxonok nagy része csak fosszilisan ismert. Erős falú cisztákat képeztek, és nem meglepő, hogy ilyen képletek már a kambrium rétegeiből is előkerültek.

### *Picocystis (1)*

Ezen a kládon egyetlen fajt találunk, a *Picocystis salinarum*-ot (4.5e ábra). Emiatt, összhangban az 1. fejezetben leírtakkal (14. old.), nem vesszük át a linnéi rendszertan *Picocystophyceae* osztályszintre utaló, erősen redundáns elnevezését. Mint a génusznév mutatja, ez a szervezet pikoalga, legfeljebb 3 μm átmérőjű, gömb alakú sejt, ami tápanyaghiány esetén háromlebenyes formát vesz fel („mikiegér", az ábrán pl. a bal alsó sarokban). Mint a fajneve is mutatja, sós, sőt erősen sós környezetben érzi jó magát, például Kelet-Afrika sóstavaiban és hőforrásaiban (Krienitz et al. 2012).

### *Chloropicophyceae (8)*

Nemrégiben felfedezett tengerlakó planktonikus fajok szerepelnek ezen a kládon (Lopes dos Santos et al. 2017). A *Chloropicon* hat faja is pikoalga, méretük 2–4 μm (4.5f ábra). A gömb alakú sejtekben egy-egy nagy kloroplasztisz található, tilakoidjaik vagy egyszerűek vagy hármas oszlopokban állanak.

### *Pedinophyceae (24)*

Kicsiny, a 3 μm-es méretet el nem érő egysejtű algák, egyetlen ostorral. A klád az utolsó fikoplaszt nélküli szervezeteket tartalmazó leágazás a *Chlorophyta*-n belül. A *Protoeuglena* (egyes osztályozásokban *Pedinomonas*) *noctilucae* a *Noctiluca scintillans* páncélos ostoros sejten belüli szimbiontája (ez tehát kiegészítő információ a 2.3 cédulához). Egyetlen vakuólumban ezres nagyságrendben is megjelenhet, így élénkzöld színt kölcsönöz az ostorosnak. Neve sejteti, hogy korábban az euglénák közé sorolták.

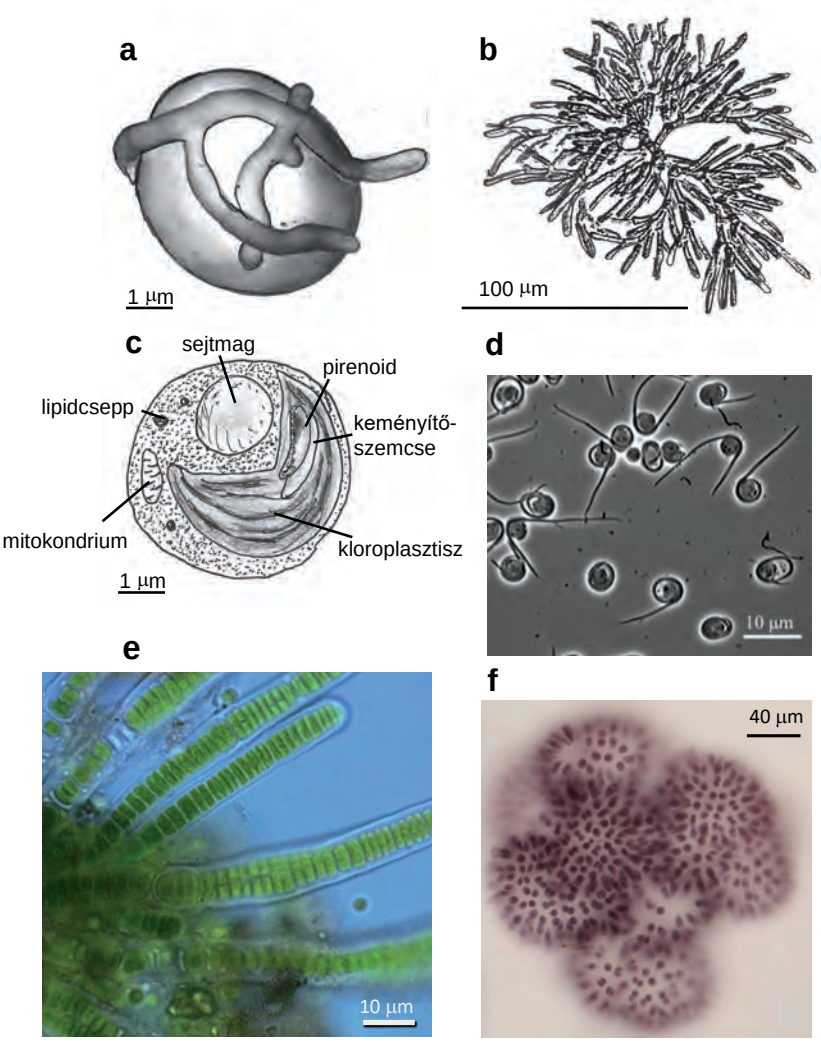
### *Chlorodendrophyceae (45 + 15)*

Tengeri és édesvízi, négyostoros egysejtű algák. Legismertebbek a *Tetraselmis* génusz képviselői (4.6f ábra). Méretben meghaladják a korábban leágazó kládok szervezeteit, elérhetik a 25 μm-es nagyságot is. Ostoraikat apró pikkelyek borítják, míg a sejtet bevonó poliszacharid pikkelyek egy kemény burokká (theca) olvadtak össze. Ennek morfológiája fontos határozó bélyeg. Az ostor alapi testeire az órajárással ellentétes elcsúszás jellemző (4.3b ábra). A kloroplasztisz csésze alakú, lebenyezett, alján pirenoiddal (ami nincs meg

minden idetartozó génuszban). A sejtosztódás során a mitotikus orsó eltűnését követően fikoplaszt alakul ki, a csoport ebben a *Chlorophyceae* kláddal egyezik meg. A tengeri fitoplankton tagjai, de édesvizekben is előfordulnak (nálunk a *T. cordiformis*). A *T. convolutae* szimbiózisban él az algatartó örvényféreggel (*Convoluta roscoffensis)*. Ez a másfél cm-t alig elérő, bélüreg nélküli szervezet az algának köszönhetően feltűnő zöld színű. Klasszikus szimbiózisról van szó: a védelmet és bizonyos tápanyagokat az alga asszimilátumokkal „viszonozza". A kapcsolat azonban nem teljesen egyenrangú: a féreg az alga nélkül gyakorlatilag életképtelen. Az állat sejtjei közé kerülő alga sem teljesen önálló, elveszíti ostorát, a burkot és a szemfoltot is.

### *Trebouxiophyceae (925 + 2)*

A *Chlorophyta* végső kládjának („CUT-clade") elsőként leágazó csoportja (4.1 ábra). A vegetatív sejtek ostor nélküliek, a zoospóráknak 1–2 pár ostora van. Az ostorszerkezet a fenti kládéval egyező – vagyis a 4.3b ábra szerinti elrendeződés az ősi állapot, a másik kettő leszármaztatott a *Chlorophyceae*-n belül. Az alapi testből feltűnően széles rizoplaszt ágazik le a nukleusz irányába. A sejtosztódáskor fikoplaszt képződik. Ivartalanul ostor nélküli autospórákkal vagy ostoros zoospórákkal szaporodnak. Ivaros szaporodást csak néhány esetben figyeltek meg, de feltehetőleg jóval gyakoribb, mint ennek alapján gondolnánk. Jelentős részük szabadon élő édesvízi vagy szárazföldi, esetleg tengeri elterjedésű. Mások gombákhoz kapcsolódva zuzmókat képeznek, s vannak olyanok is, amelyek az együttélés kevéssé szoros formáit választják: csillós egysejtűekkel, gerinctelenekkel és más növényekkel élnek szimbiózisban. Színanyagát veszített parazita is akad közöttük. Táplálkozásukban tehát az autotrófia mellett az ozmotrófia is jelentős, mely utóbbi azt jelenti, hogy a szerves anyagokat oldott formában veszik fel a környezetből. A belső kladisztikai viszonyokat még nem tisztázták teljesen, itt négy csoportot emelünk ki,




**4.7 ábra.** A *Trebouxiophyceae* néhány képviselője. **a:** *Trebouxia* sp. és egy gomba fonalainak kezdődő szimbiózisa (Lee 1999, p. 252 után), **b:** *Microthamnion* sp., **c:** *Chlorella* sp., **d:** *Helicosporidium* sp. (A. Tatar, CC BY 3.0), **e**: *Prasiola calophylla*, egy szárazföldi zöldalga (Holzinger et al. 2017, CC BY 4.0), **f:** *Botryococcus braunii* (Veselá et al. 2011).

amelyek a legtöbb értékelésben szerepelnek. A többiek helyzete továbbra is bizonytalan.

*Chlorellales.* Ez a nagy fajszámú (522) csoport a molekuláris vizsgálatoknak köszönhetően került ide, egykoron még a *Chlorophyceae*-be sorolták. Több, eltérő genomokon alapuló elemzés szerint (pl. González et al. 2013, Lemieux et al. 2014) elsőként ágazik le a *Trebouxiophyceae*-n belül. Döntően autospórás szaporodású, ostor nélküli kokkoid moszatok. Legismertebb a *Chlorella* génusz, amelybe korábban a rendszerezők számos fajt besoroltak a morfológiai hasonlatosság alapján. Molekuláris vizsgálatok azonban kiderítették a hagyományos „*Chlorella*" polifiletikus jellegét, s legalább 8 különálló evolúciós vonalat mutattak ki. Ma egy kisebb *Chlorella* génuszról beszélhetünk csupán, benne például a *C. vulgaris*-szal (4.7c ábra), amely a jól ismert zöld hidra (*Hydra viridissima*) színéért felelős, vagy a papucsállatok szimbiontájával, a *C. variabilis*-szel.[7] Más fajok az édesvízi fitoplankton tagjai. Egy időben a *Chlorella* fajok tenyésztéséhez nagy reményeket fűztek, de ma már úgy tűnik, nem az algák segítségével fogják megoldani az emberiség élelmiszer-ellátását. A *Chloroparva pannonica*-t magyar kutatók írták le a Kiskunság szikes tavaiból (Somogyi et al. 2011). Tipikus pikoalga, átmérője nem éri el a 2 μm-t. A következő két génusz nevezetessége, hogy kloroplasztiszukat csaknem teljesen elveszítették, s heterotróf módon táplálkoznak. A *Prototheca*-k talajlakók, de legyengült ellenálló képességű emlősökben, így az emberben is súlyos megbetegedéseket okozhatnak. A *Helicosporidium* (4.7d ábra) ízeltlábúak bélcsatornájában élősködik. Kloroplasztisz génjeinek egy része megmaradt és működőképes. Nem igazán meglepő, hogy plasztiszgenomja a legkisebb az eddig vizsgáltak közül (mindössze 37 Kb hosszú). Amikor még nem voltak molekuláris módszerek, nem ismerték fel alga mivoltát, s gombának vélték.

*Prasiolales.* Zoospórás egysejtűek, fonalasak vagy lapos telepeket alkotnak. Fragmentációval és ivarosan is szaporodnak. A 128 idetartozó faj ökológiai tűrőképessége szinte határtalan. A sós és édesvizek mellett megjelennek a szárazföldön is (4.7e ábra), elsősorban sziklákon, falakon, fakérgen és leveleken. Előfordulnak az Antarktisz hideg sivatagaiban, ahol az egyik legfontosabb elsődleges termelőnek számítanak. Talán nem meglepő, hogy néhány *Prasiola* faj zuzmószimbionta.

*Microthamniales.* Az előző kládhoz közel álló kis csoport (7 faj), de itt már megjelennek az erősen elágazó, egy sejtsoros fonalak is. A *Microthamnion* telepe egy alapi sejttel rögzül az aljzathoz (4.7b ábra). Szaporodásuk kétostoros zoospórákkal történik. Pirenoidjuk nincs. Tiszta édesvizekben élnek.

*Trebouxiales.* Ez a csoport tartalmazza a zuzmóalkotó fajok zömét, de talaj- és kéreglakók is vannak közöttük. A 100 körüli faj sarkvidéktől a trópusokig szinte minden élőhelyen előfordul. Ugyanazon faj mindkét életformát felveheti, de a szabadon élő sejt általában kétszer akkora, mint a zuzmó-szimbiózisban élő. Vegetatív módon autospórákkal, nedves időben zoospórákkal terjednek. Kloroplasztiszuk csillag alakú, benne egy pirenoiddal. A legtöbb zuzmóban az egysejtű *Trebouxia* génusz képviselőit találjuk (4.7a ábra). A *T. jamesii* például a *Letharia* zuzmók szimbiontája. Egyes populációiban genetikai rekombinációt figyeltek meg, ami közvetett módon utal az ivaros szaporodás meglétére. Más *Trebouxia* fajok kizárólag zuzmóból ismertek.

„*Choricystis/Botryococcus/Watanabea* klád". A többiek java része (kb. 170 faj) ebben a bizonytalan összetételű és belső szerkezetű, de általában a *Trebouxiophyceae* végső pozíciójában található kládban csoportosul. A *Coccomyxa* génusz kis méretű fajai (1–4 μm) az együttélés legváltozatosabb formáit mutatják. A tömlősgombákkal alkotta zuzmókon kívül (például *Peltigera*) bazídiumos gombákkal is szimbiózisra lépnek.[8] Megtalálhatók tengeri rózsákban és csillós egysejtűekben is. Tengeri kagylókban élősködve súlyos héjdeformációt okozhatnak. Ami a legkülönösebb, kimutatták őket a ginkó (*Ginkgo biloba*, 263. old.) egyes sejtjeiből is.[9] Más okból érdemel figyelmet a *Botryococcus braunii* (4.7f ábra). Tavakban és folyótorkolatok planktonjában fordul elő, piramis alakú sejtjeit az általuk kiválasztott szénhidrogének (triterpének) olajos mátrixa tartja egy kolóniában. Magas foszfortartalom esetén vízvirágzást okozhat, ami a halakra és egyéb szervetekre igen veszélyes. Komolyan vizsgálják annak a lehetőségét, hogy bioüzemanyag-előállítás céljából iparilag termesszék. Az alga terméke fosszilis formában is rendelkezésre áll: az alginit nevű vulkanikus-üledékes kőzet szervesanyag-tartalma nagyrészt a *B. braunii* lebomlásából származik.

## *Ulvophyceae (1144 + 789)*

Alaktanilag nagyon változatos csoport. Az idetartozó fajok java része tengerek aljzatához kötött, nagy méretű, ún. makroalga. Édesvizekben és a szárazföldön is előfordulnak, s egyik csoportjukban még zuzmófikobionta fajokat is találunk. Életfázis-váltakozásuk többnyire haplodiplonta, de az egyfázisos típusok is

7 Állatokban és egysejtűekben élő zöldalgákra sokszor alkalmazzák a „zoochlorella" kifejezést. Ezzel óvatosnak kell lennünk, ugyanis az alga szimbionta nem feltétlenül a *Chlorella* génuszba tartozik!

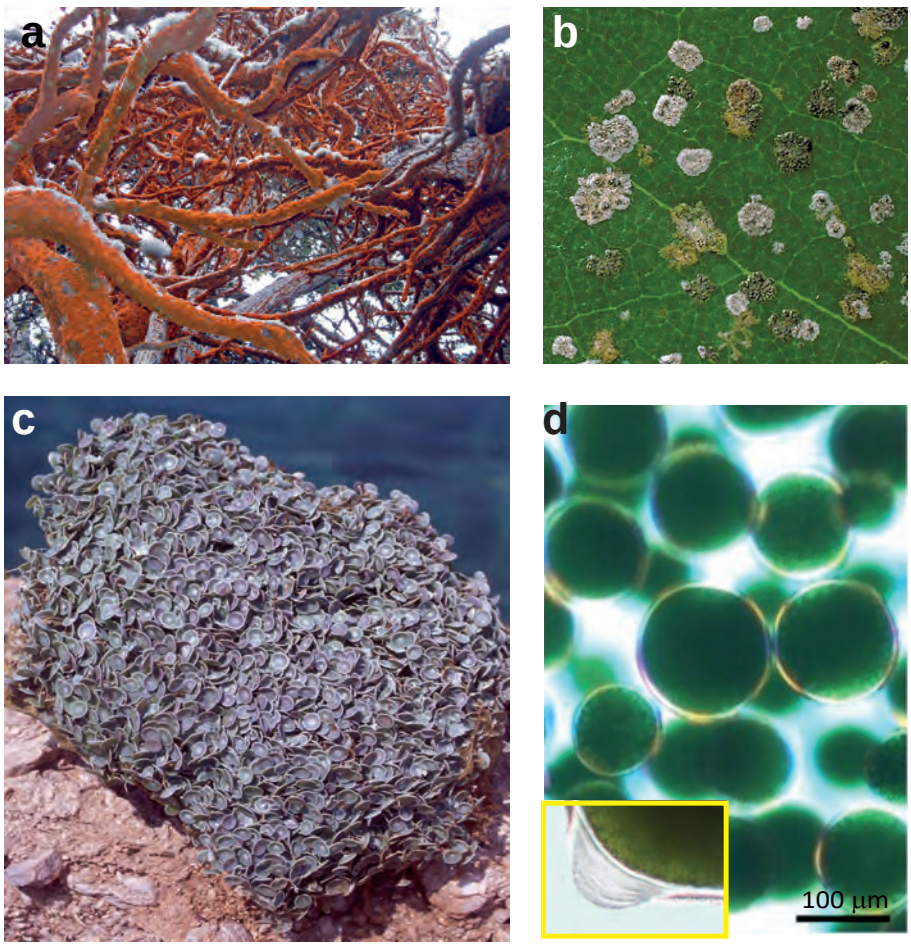
8 A mintegy 18.000 zuzmófajból csak ötvenben van bazídiumos gombapartner.

9 Zöldalgák eddig legfeljebb csak vízinövények szöveteiből kerültek elő, mint például a *Chlorochytrium* (114. oldal) és a *Cephaleuros* (*Trentepohliales*, 108. old.) – növényi sejt belsejéből sosem.

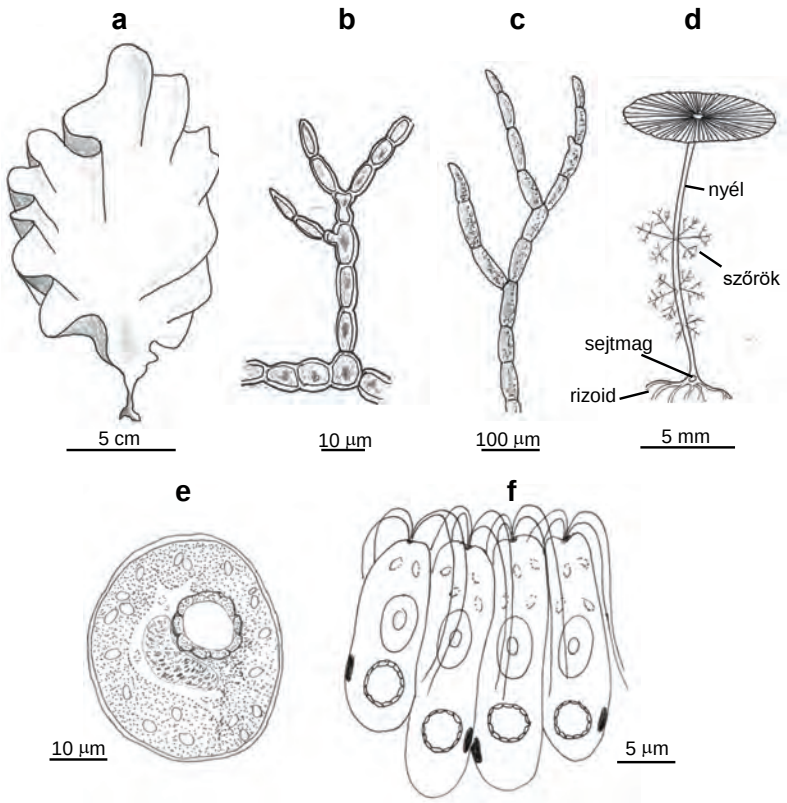
előfordulnak. Az ostorok alapi testei órajárással ellentétes irányban rendeződnek (4.3b ábra), ami a koronaklád pleziomorf állapota. Sejtosztódásuk nem egyezik a rokon kládokéval: fikoplasztjuk nincs, a sejtek egy osztódási csatorna mentén válnak el egymástól. Ez utóbbit karakter-visszafordulásnak tekinthetjük. A mitotikus orsó sokáig megmarad, a mitózis zárt. Legalább négyféle sejttípus figyelhető meg az idetartozó szervezetekben. A klád belső szerkezete a 4.1 ábrán olvasható le. Megjegyzendő, hogy korábban a *Bryopsidales* csoport is idetartozott, újabb vizsgálatok szerint viszont már a *Chlorophyceae* testvércsoportja.

A kládon belül az egymagvú-egysejtű állapot tekinthető a pleziomorf bélyegnek. Az *Ulvophyceae* evolúciója nyilvánvalóan egysejtűekből indult ki és a makroszkopikus méretet több vonalon, különböző változatokban érte el. Egymagvú sejtekből álló fonalak és lemezes telepek dominálnak az *Ulvales, Ulothrichales* és *Trentepohliales* taxonoknál. A *Cladophorales* és *Dasycladales* (nem testvér-) kládokon viszont egy sajátságos szerveződési szint, a sokmagvú (polienergidás) sejtállapot különféle változatai jelentek meg.

*Trentepohliales.* Egysejtű vagy fonalas algák több szempontból is különleges, 100 fajos csoportja. Először is: kizárólag szárazföldiek! Életciklus-változásuk izomorf haplodiplonta típusú. A gaméták kétostorosak, a zoospóráknak viszont négy ostoruk van. Számos sajátságban párhuzamosságot mutatnak a *Streptophyta* kláddal, mint például az ostorok sokrétegű teste és a fragmoplasztszerű lemez kialakulása osztódás során. A zoospórák nyeles sporangiumokon (!) fejlődnek. Mindezek ellenére a molekuláris vizsgálatok egyértelműen megerősítik a következő három kláddal való rokonságát. A *Trentepohlia* fajai rendszerint bársonyos bevonatot képeznek sziklák, fák, levelek és gyümölcsök felszínén. Nagy karotionoidtartalmuk miatt színük sárgás vagy narancsvörös. Elsősorban a trópusokon élnek, de a mérsékelt övben is megjelennek. A nálunk is előforduló *T. aurea* (4.8a és 4.9b ábra) nevéhez méltóan aranysárga színű. Egyes fajok gombákkal való szimbiózisra is képesek, vagyis zuzmóképzők. A fonalas *Cephaleuros* fajok trópusi zárvatermők levelében élnek, azok rozsdafoltosságát okozzák. Szinte nem válogatnak gazdanövényben. A *C. parasiticus* és




**4.8 ábra.** Képek az *Ulvophyceae* egyes fajairól. **a:** *Trentepohlia aurea* faágakon (J. Thomas, CC BY SA 3.0), **b:** *Cephaleuros virescens* magnólia levelén (E. L. Barnard, CC BY 3.0), **c:** *Acetabularia mediterranea* tömegesen (az Adriai-tengerből kivett kövön), **d:** *Scotinosphaera austriaca* sejtek és a sejtfalvastagodás kinagyítva (Klin et al. 2018, CC BY-NC-ND 3.0).




**4.9 ábra.** Az *Ulvophyceae* néhány képviselője. **a:** *Ulva lactuca*, **b:** *Trentepohlia* sp., **c:** *Cladophora* sp., **d:** *Acetabularia* sp., **e:** *Ignatius* sp., **f:** *Oltmannsiellopsis* (Chihara et al. 1986 után).

*C. virescens* (4.8b ábra) a tea- és kávéültetvényekben nagy károkat okozhat.

*Cladophorales*. Soksejtű, többnyire elágazó fonalakból álló algák, 490 fajjal (ebből 5 fosszilis). Egy-egy sejt citoplazmájában számos, szabályosan elrendeződő sejtmag van (szifonoklád típus). Valószínűleg tengeri fonalas algák leszármazottai, amire az alapi helyzetű csoportok felépítéséből következtetünk. Legismertebb a részben tengeri, részben édesvízi *Cladophora* nemzetség (4.9c ábra). Haplodiplonták, azonos megjelenésű gametofiton és sporofiton szakasszal. A gaméták kétostorosak, a zoospórákon kettővel több ostor van. A *C. fracta* a hazai vizek jellegzetes faja, érdes tapintású fonaltömegeivel („békanyál") gyakran találkozhatunk. A tavak kiszáradása után visszamaradó szürkés szövedékeit tiszapamuknak nevezik.

*Dasycladales*. Sugaras szimmetriájú, elmeszesedett külsejű, max. 20 cm hosszú szifonális algák. 730 fajuk ismert. A mésztartalomnak köszönhetően jól foszszilizálódnak, a kambrium óta ismertek. Több kihalt képviselőjét ismerjük (691), mint ma élőt. Sok faj élete jelentős részében egyetlenegy óriás sejtmaggal rendelkezik, ami a sejt alsó, az aljzathoz rögzülő oldalán helyezkedik el. A mag csak a szaporodás kezdetén osztódik: az első lépésben meiózissal, utána mitotikusan. A keletkező sejtmagok a csúcsi részbe, a gametangiumba vándorolnak, s később ostoros gamétákká fejlődnek. A mag helyzete egyfajta védelem a legelés ellen, ugyanis a sejt könnyen regenerálódik, ha a felső részek leszakadnak. A citoplazmában fehérjeszerű fonalak hálózata húzódik, elősegítve a belső anyagtranszportot. A Földközi-tengerből közismert az *Acetabularia mediterranea*. A pár cm-es sejt rizoidra, nyélre és gametangium-sugarakból álló ernyőre tagolódik (4.8c és 4.9d ábra). A rizoidban rejtőző sejtmag szolgáltatta az első bizonyítékot arra, hogy a genetikai információ itt tárolódik. A német biológus J. Hämmerling (1901–1980) 1943-ban kimutatta, hogy ha ezt egy másik faj (*A. crenulata*) sejtmagjával kicseréli, akkor a növény egy idő után a *crenulata* sajátságait mutatja. Egy másik kísérletben a *crenulata* szeldelt és a *mediterranea* ép szélű ernyőit felcserélte, és azt tapasztalta, hogy az ernyők fokozatosan a másik faj alakját veszik fel. Ezek a megfigyelések egyértelműen a sejtmag irányító szerepét igazolták. A biológusok továbbra is előszeretettel alkalmazzák az *Acetabularia* fajokat különféle genetikai kísérletekben.

*Scotinosphaerales*. Két újonnan elkülönített nemzetség, mindössze 8 fajjal. Nem mozgó egysejtűek, sejtfalukon vastagodások figyelhetők meg. Osztódás során egy ideig több mag figyelhető meg a sejtekben, ami akár a többi kládot jellemző sokmagvúság evolúciós „előszele" is lehet. Édesvizekben élő növények endofitonjai, a *Scotinosphaera austriaca* (4.8d ábra) a Balti-tengerből is előkerült.

*Ignatiales.* Az előzőnél is kisebb csoport, 4 fajjal. Az *Ignatius* egy faja egysejtű, vagy 2–8 sejt csoportosul egy közös sejtfallal körülvéve, ostora nincs (4.9e ábra). Nedves élőhelyeken a szárazföldön is megtalálható. A *Pseudocharacium* fajok is egysejtűek, nyálkalemez vagy egy rövid nyél rögzíti őket az aljzathoz, ami rendszerint egy másik, fonalas alga.

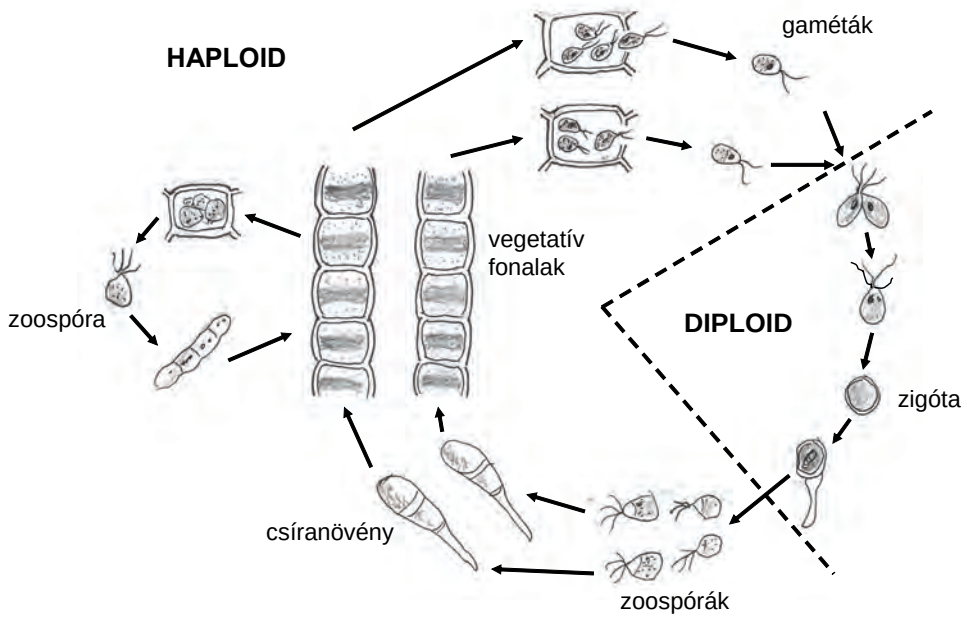
*Oltmannsiellopsidales*. Kis fajszámú (6) tengeri és édesvízi fajokból álló klád. Ostoros egysejtűek vagy nem mozgó, kokkoid formák amelyek kis kocsonyás anyagba ágyazott telepekbe csoportosulhatnak. A tengeri fitoplankton része az *Oltmannsiellopsis* három faja, amelyek négy, kettő v. egy sejtből állnak, minden sejten négy ostorral és egy szemfolttal (4.9f ábra).

*Ulvales.* Egysejtűek, illetve csomókba, fonalakba vagy lemezes és csöves telepekbe rendeződnek. A ma élő 276 faj nagy része tengeri, de több evolúciós vonalon eljutottak az édesvizekbe,, és megragadtak a szárazföldön is. Legismertebb képviselőjük a tengeri saláta (*Ulva lactuca,* 4.9a ábra), melynek lemezes telepei az izomorf fázisváltakozás jó példái: a haploid és diploid növényi test alakilag megkülönböztethetetlen. A 20–30 cm átmérőjű telep két sejtrétegből áll, s egy koronggszerű képlet rögzíti a sziklákhoz vagy más algákhoz. Világszerte elterjedt, időnként nagy mennyiségben elszaporodik a part menti zónában. Partra vetett tömegei gyorsan bomlanak, s egészségügyi problémákat is okozhatnak. Az alga sejtfalának jó egyharmadát alkotó ulvan nevű poliszacharid antioxidáns hatású, de más gyógyászati alkalmazásai is felmerültek. Az *Ulva* (korábban *Enteromorpha*) *intestinalis* sós és édesvízben is szaporodóképes, hazánkban is gyakori. Az *Ulva* fajokra általában jellemző, hogy csak egy sajátságos bakterioflóra jelenlétében képesek növekedni, a szimbionta hiányában csak differenciálatlan sejtcsomót alkotnak (Wichard et al. 2015). Az édesvízi *Ulvella* fajok jelentős része puhatestűek héján, teknősök páncélján vagy madarak tollán telepszik meg. Mások még különlegesebb élőhelyeken fordulnak elő, például meszes szubsztrátumba „fúrják be" magukat, vagy más zöldalgák szervezetében endofitonkémt tenyésznek. A *Pseudendoclodium* egyes fajai tengerparti zuzmók összetevői.

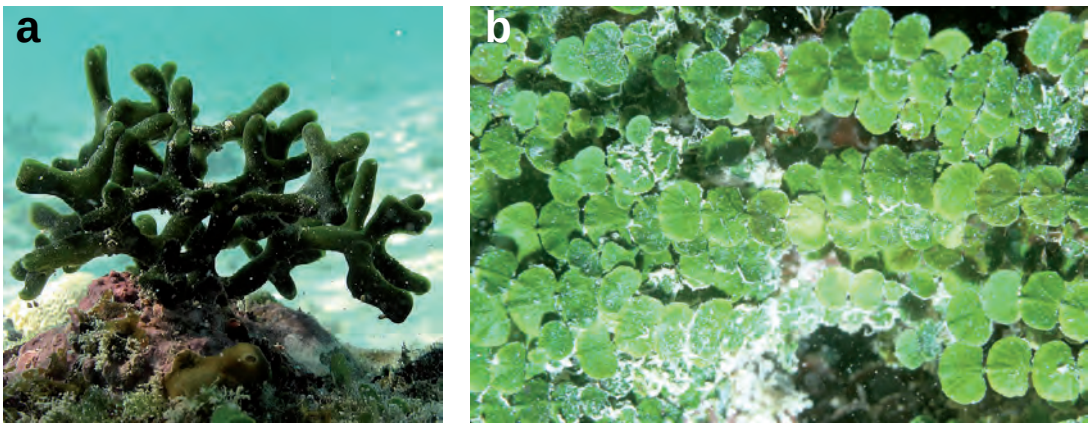
*Ulothrichales*. Mikroszkopikus fonalas testszerveződéstől a nagy méretű lemezes telepig sokféle növekedési típus található ebben, az előzővel igen közeli rokonságban álló, 171 recens és 29 fosszilis fajt számláló kládban. Tengeri, édesvízi és szárazföldi életmódú szervezetek egyaránt vannak közöttük. Az *Ulothrix* fajok elágazás nélküli, fonalas teste haploid sejtekből áll, színtesteik gyűrű alakúak. A diploid fázis a vastag falú zigótára korlátozódik, amit egy nyél rögzít az aljzathoz (4.10 ábra). Egyes sejtek időnként kitartóspórává alakulnak, benne sok tápanyaggal. Kedvező körülmények közepette a spórából teljes új növény fejlődik. Az *U. zonata* a Balaton gyakori faja. Az *Urospora* egyik fajáról pedig nemrég derült ki, hogy zuzmóalkotó.

### *Bryopsidales (561 + 201)*

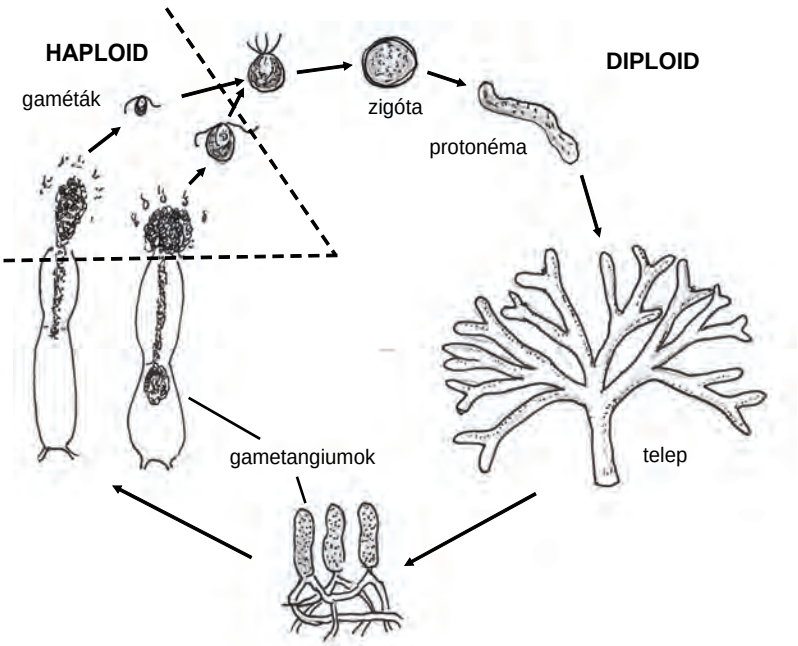
Sokgénes elemzéssel kimutatták (Li et al. 2021, Hou et al. 2022, Yang et al. 2023), hogy ez a taxon




**4.10 ábra.** Az *Ulothrix* haplonta életfázis-váltakozása.

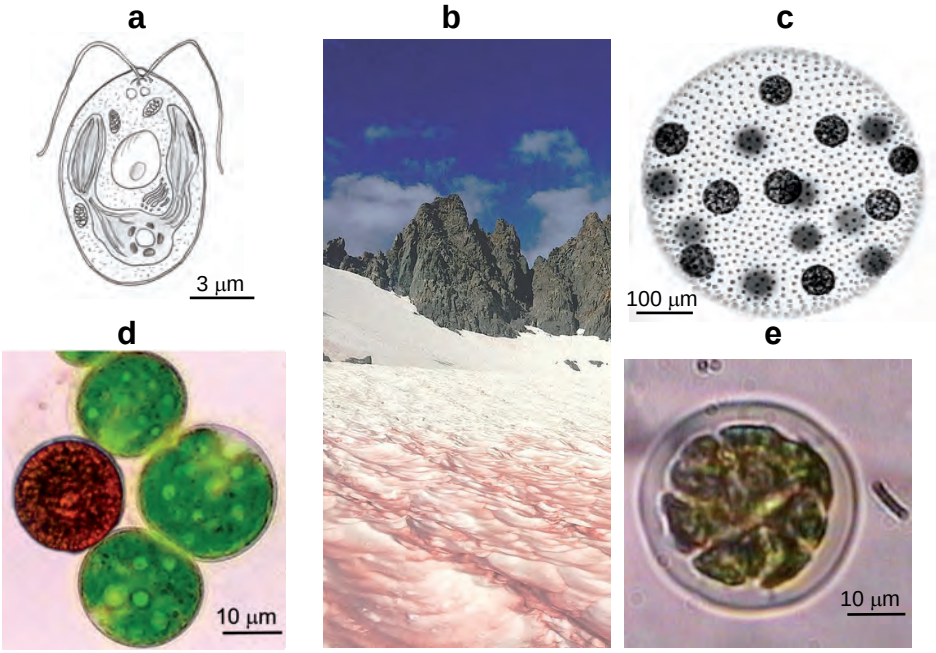



**4.11 ábra. a:** *Codium* sp. (P. Bourjon, CC BY-SA 3.0), **b:** *Halimeda copiosa* (R. Ricker, Public Domain).




**4.12 ábra.** A *Codium* diplonta életfázis-váltakozása.

mégsem az *Ulvophyceae* kládba tartozik, mint korábban gondolták, hanem a *Chlorophyceae* klád testvércsoportja (4.1 ábra). Amíg a leginkább hozzáértők úgy nem döntenek, hogy a *Chlorophyeae* kládot kibővítik velük, a *Bropsidales*-t külön kezeljük. Ezen a kládon a szifonális sejttípus jellemző: az egész növény egy hatalmas, csöves sejt, benne sejtmagok ezreivel, sőt millióival. A *Cladophora* szifonoklád típusától eltérően itt erőteljes plazmaáramlás, és a vele járó anyagtranszport figyelhető meg. Ez teszi lehetővé, hogy a kloroplasztiszok a nagy sejt belsejében optimális megvilágítású helyre vándoroljanak. Sok szifonális alga gyökérre, szárra és levelekre emlékeztető képletekre differenciálódik, amelyek még működésükben is emlékeztetnek a száras növények szerveire. Eme újításoknak tudható be a szifonális zöldalgák dominanciája a meleg-mérsékelt és trópusi tengerek part menti sávjában. Ezen a kládon egyszerű vagy elágazó csöves formák és erősen differenciált telepek egyaránt megtalálhatók. Vegetatív módon a telep fragmentumaival szaporodnak. Ivaros szaporodás során a citoplazmából kétostoros gaméták fejlődnek, amelyek papillákon át hagyják el a sejtet. A megtermékenyítést követően a zigóta egy protonéma fázison keresztülhaladva alakítja ki az új sejtet. Legismertebb a *Codium* nemzetség (4.11a ábra), melynek kb. 130 faja ismeretes. Az idetartozó fajok felépítése kétféle lehet: felálló, villásan elágazó telepeket vagy kúszó szövedéket formálnak az aljzaton. A *Caulerpa* egyetlen óriássejtje több méter hosszú is lehet, kúszó „rizómára” és „levelekre” tagolódik. Mindkét nemzetséget anizogámia (eltérő morfológiájú hím és női ivarsejt), illetve – a növények körében ritka – diplonta életfázis-váltakozás jellemzi (4.12 ábra). Sok *Codium* és *Caulerpa* faj helyenként nagy tö-




**4.13 ábra.** A *Chlorophyceae* jellegzetes formái. **a:** *Chlamydomonas* sp., **b:** *Chlamydomonas nivalis* okozta szín. Mt Ritter, California (P. Wade, USDA, Public Domain), **c:** *Volvox* sp., **d:** *Haematococcus pluvialis* zölden és vörösen (A. Valentino, CC BY-SA 4.0), **e:** *Pandorina morum* a hazai vizek egyik gyakori algája.

megben fejlődik, s minden más vízinövényt kiszorít. A *Halimeda* fajok (4.11b ábra) egy-egy óriássejtje pedig finoman ízelt elemekből álló, sok négyzetméteres víz alatti gyepszőnyeget is kialakíthat. Sokuk felszíne erősen elmeszesedik, hozzájárulva a korallzátonyok vagy atollok növekedéséhez.[10] Egészen másképpen kötődnek a korallokhoz és a meszes szubsztrátumhoz a mély vizekben is megélő *Ostreobium* fajok. Koralltelepek belsejébe épülve az állatok részére szerves anyagokat adnak át, és jelenlétükkel a korallok kifehéredés utáni regenerálódását is elősegítik. Ez különösen akkor lényeges, ha a többi szimbionta szervezet (pl. páncélos ostorosok) már eltűntek a korallból. Sziklákba és meszes objektumokba belefúródva ugyanakkor jelentősen hozzájárulnak a sziklás aljzat eróziójához (Tandon et al. 2023). A *Dichotomosiphon tuberosus* az egyetlen édesvízi faj, nevéhez hűen villásan elágazó csövecskék szövedéke, oogámiával szaporodik.

## *Chlorophyceae (3932 + 42)*

Egysejtű, fonalas vagy lemezes algák. Életfázisváltakozásuk általában haplonta. Ivaros szaporodásuk izogámia, anizogámia vagy oogámia. Ivartalanul különféle spórákkal terjednek. Mozgó sejtjeiket vastag burok (*theca*) védelmezi. Mitózisuk zárt, a két utódsejtet fikoplaszt választja el egymástól. Ostoruk felépítése változatos: a kládon belül az alapi testek átellenes állása (4.3c ábra) jellemzi a *Sphaeropleales* és a *Chaetopeltidales* kládokat, órajárással megegyező pozíció (4.3d ábra) alakul ki a *Chlamydomonadales* és a *Chaetophorales* kládokon, míg az *Oedogoniales*-nél nagyon sok ostor (csilló) fejlődik a rajzókon. Elsősorban édesvizekben és szárazföldön fordulnak elő, tengerekben ritkák. Szimbiózisra kevéssé hajlamosak, egyedül a *Scenedesmus* fordul elő a *Paramecium bursaria* nevű csillós egysejtűben. Vannak klorofillt vesztett képviselőik is. Plasztisz génekalapján régóta öt kládra választják szét a csoportot (4.1 ábra), amit csak megerősít Li et al. (2021) nagyszabású, 2700 gén alapuló értékelése.

*Chlamydomonadales.* A legnagyobb fajszámú (1880) taxon a *Chlorophyta* kládon belül. Nem mozgó vagy 2–4 ostoros egysejtűek, nagy kolóniákat is alkothatnak, de vannak kocsonyás anyagba ágyazott fonalas formák is közöttük. Édesvíziek és szárazföldiek, egyesek hideg- vagy sótűrők. Az egysejtűek közül a *Chlamydomonas* a legismertebb. Sejtjei ovális alakúak, benne a sejtmagot egy csésze alakú kloroplasztisz veszi körül, nagy pirenoiddal. Mint számos ostoros egysejtűnek, szemfoltja is van. A *C. reinhardtii* (4.13a ábra) fakultatív heterotróf, vagyis fény hiányában acetátok-

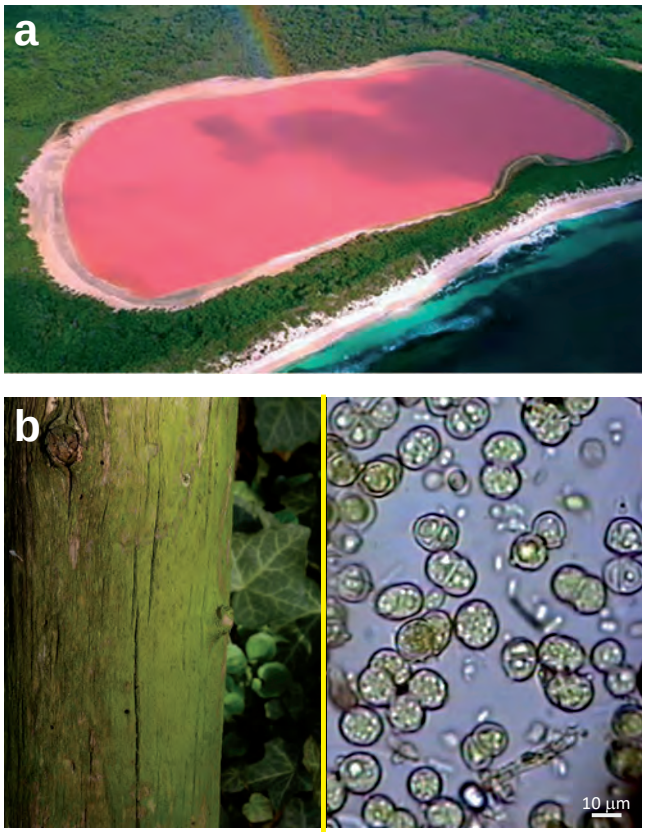
10 A *Halimeda* nevet adó Lamoroux (1821) még a *Zoophyta* törzsbe, azon belül a polipok rendjébe sorolta ezeket a szervezeteket, vagyis teljesen bizonytalan volt abban, hogy állatról vagy növényről van-e szó. Darwin is gyűjtött sok ilyen algát föld körüli útján, ő is habozott egy ideig a besorolással, de felismerte sok „meszes korall", így a *Corallina* és a *Halimeda* növényi jellegét.

ból fedezi szénszükségletét. Oxigénmentes környezetben hidrogént képes fejleszteni. Nem csoda, hogy ez a faj a molekuláris biológusok figyelmét is hamar felkeltette. Ivaros szaporodása izogámia, a zigóta egyből meiotikusan osztódik. Ivartalan szaporodása jóval különlegesebb: a sejt először sokszorosára növekszik, s csak ezt követően osztódik. A *C. nivalis* hidegkedvelő (kriofil) moszat, magashegységekben él, s időnként vérvörösre festi a havat (4.13b ábra). Színét a megnövekedett karotinoidtartalom okozza, ez a pigment a klorofillt védi az erős UV-sugárzástól. A *Chlamydomonas*-hoz hasonló sejtek ezrei alkotják a *Volvox* kolóniákat (4.13c ábra), amelyek a soksejtűség (4.3 cédula) egy speciális esetét képviselik, s ezért az evolúcióbiológusok kedvenc modellszervezetei. Az ostoros és szemfoltos szomatikus sejtek (kb. 10 μm átmérővel) egy kocsonyás alapanyagból álló gömb felületén helyezkednek el, közöttük plazmaszálak is feszülnek. A kolónia átmérője több mm is lehet. A sejtek összehangoltan mozognak a fény felé, és szervezett felépítésű soksejtű élőlény látszatát keltik. Szaporodásuk is különleges. A telepek egy- vagy kétlakiak lehetnek. Utóbbiaknál a hím kolónia nagyszámú spermiumsejtet (mikrogamétát) termel, míg a női telepekben oogóniumok alakulnak ki. A *Volvox* telep ivartalanul is szaporodhat: a kolónia felszíne alatti nagy méretű gonídiumsejtek sokszoros osztódással hozzák létre a „fiókakolóniákat", amelyek egy ideig a gömb belsejében maradnak. Vagyis megjelenik a munkamegosztás: a testi sejtek és a gonídiumok egész más feladatot látnak el a telepben. Alakilag a *Chlamydomonas*-hoz hasonlók a *Polytoma* génusz fajai is, amelyek viszont teljesen elvesztették fotoszintetizáló képességüket. Obligát szaprotróf szervezetek, azaz lebomló szerves anyagokkal táplálkoznak. Sejtjeikben egy nagy, klorofill nélküli leukoplasztisz található, benne sok keményítőszemcsével. Pirenoidjuk, mivel nem fotoszintetizálnak, nincs. A funkcióváltás miatt a plasztiszgenom erősen redukálódott. Vízinövények szöveteiben él a *Chlorochytrium lemnae* (békalencsében) és a *C. porphyrae* (vörösalgában). A szimbiózis speciális esetét, az endofiton életformát képviselik. A *Dunaliella* fajok a leginkább sótűrő eukarióták közé

**4.3 cédula: Egy („tév")út a soksejtűség felé**

A *Chlamydomonadales* kládon az egysejtűek és sok ezer sejtes *Volvox* kolóniák egy komplexitási grádiens két végpontja csupán, rengeteg „köztes" alakkal. Ezek persze nem szó szerinti „átmenetek", hiszen mind ma él, de ezek a formák jól mutatják, milyen lépések vezethettek a kolóniává váláshoz. A sejtek számát illetően 2-nek egy hosszú hatványsorozata lehetséges (4, 8, 16, 32, egészen kb. 50.000-ig). A *Tetrabaena socialis* sejtjeinek száma négy, s ezek már összehangoltan mozognak – méltón a faj nevéhez. A *Gonium*-oknak és a *Pandorina morum*-nak 8–32 sejtje van (4.13e ábra), az *Eudorina*-nak is 32, a *Pleodorina* sejtszáma 32–64–128, és így tovább. Már a 32 sejtes állapotban megfigyelhető bizonyos specializáció. A telep elején csak mozgó sejtek találhatók, a hátulsó részen levők pedig nagyobbak, mozognak is, és a vegetatív szaporodásban is részt vesznek. A *Pandorina* elülső sejtjeinek nagyobb a szemfoltja, mint a hátulsóknak. A *Volvox carteri*-nél már 2000 sejt van a telepben, s ezek teljesen megosztják a feladatokat, és méretben még jobban különböznek. A külső sejtek ostorai hajtják a telepet, míg a belső, vagy tizenötször nagyobb sejtek (a gonídiumok) veszik át a vegetatív szaporodás funkcióját. A külső sejtek csak pár napig életképesek, a belsők viszont gyakorlatilag halhatatlanok. Osztódásuk során ugyanis teljesen új kolónia jön létre, frissen keletkezett testi sejtekkel, s az új kolóniába átlépő, de tovább osztódó gonídiumokkal. Az evolúcióbiológusok, a német F. L. A. Weismann (1834–1914) nyomdokain, úgy fogalmaznak, hogy itt válik el először a szóma és a csíravonal egymástól. S az egészben az a legérdekesebb, hogy az egysejtű *Chlamydomonas* genomja alig kisebb, mint a *Volvox*-é (118 Mb, illetve 138 Mb), míg a génjeik száma gyakorlatilag azonos. Molekuláris módszerekkel azt is meg lehetett állapítani, hogy az egysejtű-soksejtű szétválás kb. 230 millió éve történhetett. Az első lépésben az egysejtűek utódsejtjei együtt maradtak, amit a sejtfal kinövései és egy kocsonyás burok segített elő. Ezt látjuk ma a *Tetrabaena, Pandorina* és *Gonium* fajain. Később egy közös határolóhártya tartotta egyben a sejteket, majd a tökéletlen sejtosztódás eredményeképpen kialakultak a citoplazmatikus sejt közötti szálak, amelyek már a mozgás pontos koordinációját is lehetővé tették. A *V. carteri* kolóniában legalább 4000 ostor mozgását kell valahogy összehangolni. Meg kell említeni a legnagyobbat: a *V. barberi* sejtszáma az 50.000-et is elérheti! A százezernyi ostornak állandóan hajtania kell, mégpedig egy irányban, nehogy a telep lesüllyedjen és rosszabb megvilágítási viszonyok közé kerüljön. Az argentin Solari munkatársaival (2008) azt találta, hogy a *V. barberi* óriási kolóniája elérheti az óránként 2-3 méteres sebességet is. A telep túlzott növekedésének tehát nagy ára van, s nem csoda, hogy ebben az irányban már nem „lépett tovább az evolúció". Akár azt is mondhatnánk, hogy a *Volvox*-típusú soksejtűség zsákutcának bizonyult, csakúgy mint a *Chlorophyta* csúcsi kládjainak soksejtmagvúsága – ha a „zsákutca" nem volna szalonképtelen fogalom teleologikus jellege miatt.

1 Weismann csíraplazma-elmélete szerint a soksejtű szervezeteknél az öröklődés a csírasejtekhez köthető, míg a szomatikus sejtek az öröklődés szempontjából közömbösek. A szomatikus sejteket a csírasejtek hozzák létre, s a szóma sejtjei nem adnak át genetikai információt a csírasejteknek – ami természetesen szöges ellentétben áll Lamarck felfogásával.

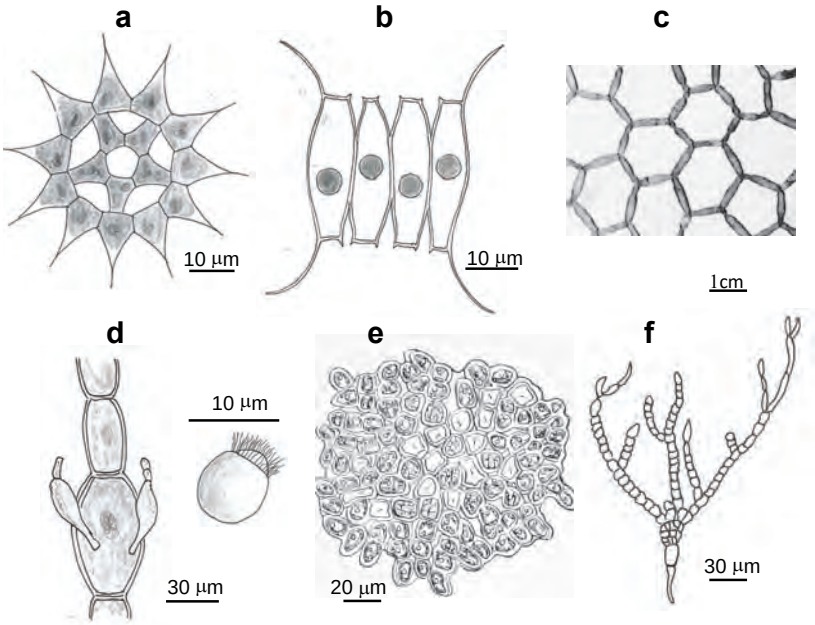



**4.14 ábra. a**: A *Dunaliella salina* alga és a *Salinibacter ruber* nevű baktérium együttesen felelős egyes sós tavak hihetetlen színéért (légifotó, Lake Hillier, Western Australia, Wikimedia Commons, CC BY-SA 4.0), **b:** *Desmococcus olivaceus*, szárazföldi zöldalga fatörzsön, a Velencei-tó környékéről.

tartoznak, hiszen 2M-os NaCl-koncentrációt is elviselnek (4.14a ábra). A *Haematococcus pluvialis* (4.13d ábra) a sótartalom növekedésére vagy az erős fényre az astaxantin nevű karotinoid koncentrációjának növelésével reagál – ami teljesen elfedi a klorofill zöld színét. Ez okozza a „véres eső" jelenségét. Igazi szárazföldi növény a *Desmococcus olivaceus* (4.14b ábra), amit fák törzsén, köveken és kerítéseken is láthatunk.

*Sphaeropleales.* Az édesvízi fitoplankton gyakori algái, mintegy 1000 (ebből 28 fosszilis) fajjal. Vegetatív sejtjeik ostor nélküliek, telepeket vagy fonalakat formálnak. Zoospórákkal vagy autospórákkal szaporodnak. A *Pediastrum* fogaskerékre emlékeztető, rögzített sejtszámú kolóniákat, ún. cönóbiumokat képez (4.15a ábra). Minden sejt képes zoospórákat fejleszteni, s minden egyes zoospórából a szülő-kolónia sejtszámával megegyező méretű cönóbium fejlődik. Általában 4, 8 vagy 16 sejtből álló szalagszerű cönóbiumokat alkotnak a *Scenedesmus* fajai (4.15b ábra). Az új cönóbium egy anyasejt belsejében fejlődik. A sejtek felülete sajátos ornamentikájú, sokszor hosszú sertékkel díszített – ezek biztos védelmet nyújtanak a fogyasztók, például apró rákok ellen. A *S. obliquus* mitokondriumában a standard genetikai kód szokatlanul módosul: az UAG nem stop kodon, hanem a leucin tripletje, az UCA pedig nem a szerint, hanem a transzláció végét jelöli. A *Hydrodictyon reticulatum* hengeres, 1 cm hosszúságot is elérő sejtjei terjedelmes hálóba csoportosulnak (4.15c ábra); nagy tápanyagtartalmú vizekben tömegesen elszaporodhatnak. Ezt a három génuszt a hazai vizekből is jól ismerjük. A névadó *Sphaeroplea* fajok sokmagvú sejtjei el nem ágazó fonalakba rendeződnek. Édesvízi vagy alkalomszerűen szárazföldi életmódúak.

*Oedogoniales*. Szabadon lebegő vagy vízinövényekhez, kövekhez rögzülő fonalas algák kb. 800 fajjal. Ivartalanul a vegetatív test feldarabolódásával szaporodnak, emellett zoospórákat és kitartóspórákat is fejlesztenek. A zoospóra csúcsi részén elhelyezkedő csillókoszorú egyedülálló a zöldalgák körében (stephanokont típus). Ebben száznál is több rövid ostor található. A sejtosztódás formája is különleges. A sejtek egyik végüknél poliszacharid gyűrűt viselnek. A gyűrű kettéhasad, s a megmaradt rést a fikoplaszt fokozatosan kitölti. Osztódás után a gyűrű nyomai mindkét utódsejten ún. süveg formájában megmaradnak. Az idősebb sejteken több süveg is látható. Az *Oedogonium* (4.15d ábra) fonala nem ágazik el. Kloroplasztisza hálózatos felépítésű, a sejtfal mentén helyezkedik el, benne sok pirenoid szemcsével. Ivaros szaporodása során a fonal egyik sejtje antheridiummá alakul, s mitotikusan hím gamétát fejleszt, amely szintén ostorkoszorút visel. Egyes fajoknál a hím ivarsejtek egy rövid, parthenogenetikusan fejlődő hím fonalon (törpehím) jönnek létre. Egy másik, erősen megnagyobbodott sejtből lesz




**4.15 ábra. a:** *Pediastrum* sp., **b:** *Scenedesmus* sp., **c:** *Hydrodictyon reticulatum*, **d:** *Oedogonium* sp. fonal törpehímekkel és egy zoospóra, **e:** *Chaetopeltis orbicularis* (The Bookworm Collection, Public Domain), **f:** *Fritschiella tuberosa.*

egy vagy több oogonium: ebben fejlődik ki a petesejt. Megtermékenyítés után az oogónium fala feloldódik, s a zigóta kiszabadul a vízbe. Hosszú (akár egyéves) nyugalmi szakasz következik, amelyben a sejtmag meiotikusan osztódik. Később négy zoospóra alakul ki – ezekből fejlődik a haploid vegetatív test. Hazánkban is él több fajuk.

*Chaetopeltidales.* Bár csak 16 fajuk ismert, egysejtű, fonalas és telepes formák is vannak közöttük. Utóbbiak a szarcinoid növekedési típus képviselői: a változó számú sejtből álló csomókat kocsonyás anyag tartja egyben. Négyostoros zoospóráikat apró pikkelyek fedik, ami más csoportnál nem fordul elő ezen a kládon (valószínűleg pleziomorf bélyeg). A *Chaetopeltis orbicularis* (4.15e ábra) édesvízi algák epifitonja de más szilárd testeken is megél. Lapos, korongszerű telepei középen több sejtsor vastagok is lehetnek. Vörös szemfoltjai is vannak. A 20 éve leírt *Floydiella terrestris* plasztisz DNS-e 97 gént és 26 intront tartalmaz, s 521 Kb-os méretével csaknem a legnagyobb eddig szekvenált algakloroplasztisz-genom (a *Volvox carteri* genomja csak kicsivel több, 525 Kb).

*Chaetophorales.* Az előző klád testvércsoportja, 220 fajjal. Elágazó fonalas algák, sejtjeik között plazmodezmák létesítenek kapcsolatot, ami akár a „valódi" soksejtűség felé mutató fontos lépésnek is tekinthető. Egy sejtben egy sejtmag és egy kloroplasztisz található. Vegetatívan a fonalak feldarabolódásával szaporodnak, vagy négyostoros zoospórákat termelnek. A gaméták két-négy ostorosak. A zigóta elég sokáig látható marad a fiatal növényben. Sok fajra jellemző a heterotrichia: a fonalak egy része felálló, másik része kúszó. Ilyen például szárazföldi, meleg égövi elterjedésű *Fritschiella tuberosa* (4.15f ábra), melynek földbe hatoló rizoidjai is vannak. Életfázis-váltakozása egyes források szerint izomorf haplodiplonta. Egy időben felmerült annak a lehetősége, hogy ez a csoport lehetett a szárazföldi embriós növények legközelebbi ma élő rokona – de ezt a vélekedést a kladisztikai módszerek alkalmazásával egyértelműen megcáfolták. A sejtosztódáskor képződő fikoplaszt is egyértelműen jelzi, hogy nem állnak közeli rokonságban az embriós növényekkel.

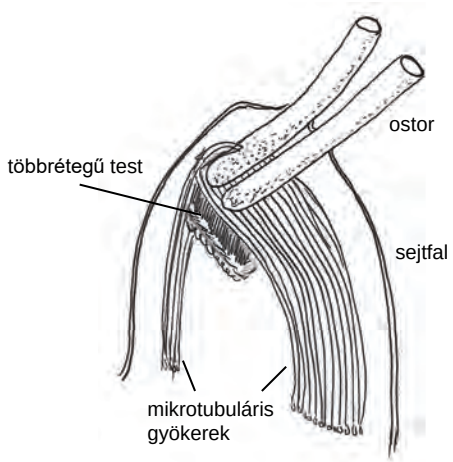
## *Summa summárum*

- A *Chlorophyta* koronaklád a zöld növények egyik fő evolúciós vonalát képviseli, igen nagy morfológiai sokféleséggel, a soksejtűség számos változatával.
- A telepesek között jelent meg az evolúció során először a sejtek közötti munkamegosztás (vegetatív és generatív sejtek).
- Legkésőbb megjelent csoportjait polienergidás sejtfelépítés jellemzi – ez felel meg a leginkább leszármaztatott karakternek.
- Ezen a kládon alakult ki az ostor sokféle illeszkedési módja, valamint a fikoplaszt.
- A mintegy 7850 faj java része tengeri, de az édesvizekben is gyakoriak, és a szárazföldön is előfordulnak.
- Életformáik meglepően nagy diverzitást mutatnak: a szabadon élő fotoszintetikus szervezeteken kívül heterotróf, parazita és szimbionta fajok is ismeretesek.

- Élőhelyeik is nagyon változatosak: előfordulnak sötét tengermélységekben, más növények felületén vagy belsejében, hóban, kőzeteken és azok belsejében is.

## 4.3 *Streptophyta* (375.376)

Algacsoportokkal induló és szárazföldi embriós növények több százezer fajával kiteljesedő klád. Legelső elágazásain egy vagy kevés fajt találunk csupán, ezek még sok szempontból a *Chlorophyta* alapi helyzetű növényeire emlékeztetnek. A vegetatív szervezet csak egy fajnál (*Mesostigma viride*) visel ostort, ami később már csak az ivarsejtekre korlátozódik, vagy azokra sem, mert nem mozgó ivarsejtek fejlődnek. Az ostoros sejtek csavarodottsága indokolja a klád nevét (gör. „strepto-" = csavarodott, hajlékony) – bár ez a sajátság korántsem általános (*Charophyceae* és *Embryophyta* szervezeteinél fordul elő). Az ostor (ha van) a sejt csúcsa alatt, oldalról ered, ellentétben a *Chlorophyta* kláddal, ahol többnyire a csúcsi részen. Szerkezete is egészen más: a gyökerek mikrotubulusai egy vékony és egy vastag kötegbe rendeződnek (4.16 ábra). A vastagabbik az alapi testnél megfigyelhető úgynevezett sokrétegű test legfelsőbb rétegének meghosszabbodása. Elektronmikroszkóposan ezen még három másik réteget lehet megfigyelni. Rizoplasztjuk nincs. Az osztódási csatornát felváltja a fragmoplaszt, az osztódási síkra merőleges mikrotubulus köteg, vagyis az új fal kezdete (4.4c ábra). A soksejtűség kialakulását a sejtfalon átjutó plazmaszálak, a plazmodezmák kifejlődése is elősegítette (kiv. *Zygnematophyceae*). Fő evolúciós újítás a zigóta fennmaradása, az archegónium kialakulása, és az embrió. A kládon a haplonta fázisváltakozás az ősi, ezt teljesen felváltja a haplodiplonta változat – de ez már nem ennek a fejezetnek a témája. A csoporton belüli kladisztikus viszonyokat a 4.17 ábra illusztrálja a legfrissebb eredmények összegzéseként.




**4.16 ábra.** Az ostor illeszkedése a *Streptophyta* mozgó sejtjein, amelyek – a *Mesostigma* kivételével – mindig ivarsejtek.

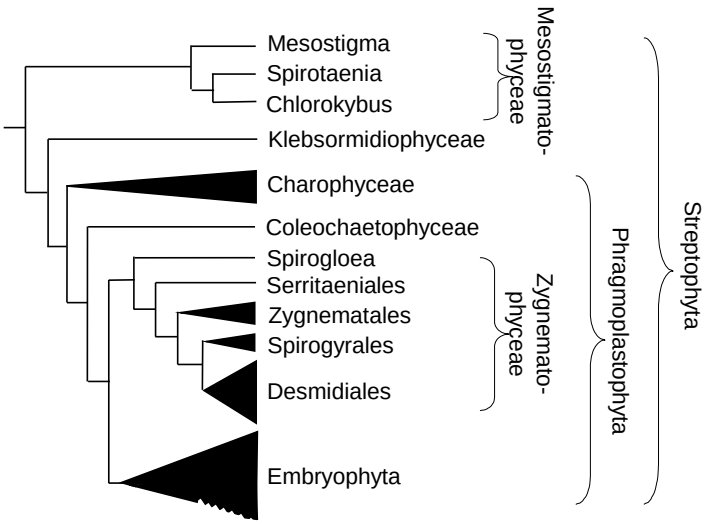
**Definíció:** De Queiroz et al. (2020) a *Charophyta* elnevezést javasolja azzal az indoklással, hogy a *Streptophyta* nevet korábban csak a *Charophyceae* + *Embryophyta* kládra alkalmazták – abban a hitben, hogy testvércsoportok. Ugyanakkor egy *Charophyta* nevű taxonba belefoglalni az embriós növényeket meglehetősen félrevezető a legtöbb botanikus és ökológus számára, így inkább az előző nevet választom, s ebben nem vagyok egyedül. Ez tehát a legnagyobb koronaklád, amely tartalmazza a *Chara vulgaris*-t, de a *Chlamydomonas reinhardtii*-t nem.

### *Mesostigmatophyceae (30)*

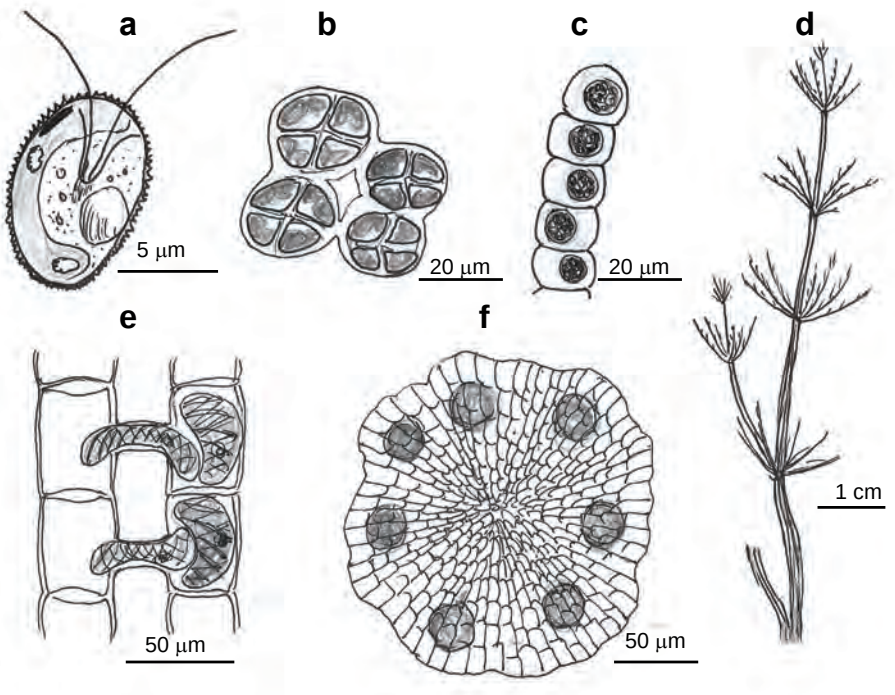
Kizárólag édesvízi fajok. A névadó alga korábban egyedül árválkodott a *Viridiplantae* alapi helyzetében, az összes többi zöld növény testvéreként. A sokgénes elemzések ezt a nézetet megváltoztatták, és a Mesostigma „beljebb", a *Streptophyta* alapi helyzetébe került. Ebben a pozícióban maradva a klád nemrégiben további két génusszal egészült ki. A klád összetétele és helyzete még bizonytalanságokkal terhelt, újabb felfedezések és még részletesebb elemzések tovább finomíthatják az idetartozó szervezetek leszármazásáról kialakított képet.

*Mesostigma.* Az egyetlen fajt, a *Mesostigma viride*-t (4.18a ábra) a Felső-Rajna-vidékén találták meg először, még a 19. század végén, de azóta sokfelé előkerült Európában és Kínában, sőt Kubában is. Kétostoros, aszimmetrikus egysejtű, sejtfala nincs, kívülről apró poliszacharid pikkelyek borítják, ebben a prasinoid algákra (102–104. oldal) emlékeztet. Szemfoltja is a másik klád egysejtűit idézi, e tekintetben egyedülálló jelenség a *Streptophyta*-n belül. Ostorai sokrétegű testhez rögzülnek (4.16 ábra) – ami már ennek a kládnak a jellemzője. Mindezeket összefoglalva elmondhatjuk, hogy a *Mesostigma* igencsak közeli rokona lehet a két zöld növényi klád közös ősének. Ezt talán az is alátámasztja, hogy a kétféle klorofill mellett még vagy tíz másik pigment is van benne, s egyik-másik csak itt fordul elő. Kétostoros zoospórákkal szaporodik, ivaros szaporodása ismeretlen.

*Chlorokybus.* Korábban egy fajt ismertünk, a *Chlorokybus atmophyticus*-t (4.18b ábra). Talajon és mohák között él; egy bécsi parkban fedezték fel 1942-ben. Újabban további négy fajt különítettek el, amelyek alaktanilag ugyan alig térnek el egymástól, de genetikailag már jelentős különbségeket is felmutatnak (Irisarri et al. 2021). Eurázsiából és Amerikából ismertek. Náluk is keverednek a két fő zöld növényi klád sajátságai: a szarcinoid megjelenés (2–8, ostor




**4.17 ábra.** A *Streptophyta* kondenzált kladogramja. Az *Embryophyta* korallját lásd a 6.4 ábrán.




**4.18 ábra.** *Streptophyta* algák. **a:** *Mesostigma viride*, **b:** *Chlorokybus atmophyticus*, **c:** *Klebsormidium flaccidum*, **d:** *Chara* sp., **e:** *Spirogyra* sp. konjugációja, **f:** *Coleochaete* sp.

nélküli vegetatív sejt egy kocsonyás burokban), az osztódási csatorna és a zoospórák két pikkelyes ostora utal az egyikre, az ostor gyökerének sokrétegű testje a másikra. Ivaros szaporodás ismeretlen. Érdekes, hogy mitokondriális genomja tobzódik nem kódoló szakaszokban, s így többszöröse egy átlagos algáénak.

*Spirotaenia.* Az idetartozó mintegy 24 faj magános egysejtű vagy zselatinos állományba csoportosuló sejtekből áll (4.19a ábra). Korábbi osztályozások a linnéi *Zygnematales* rendbe tették (120. oldal), mert ivaros szaporodása a konjugáció egy sajátos formájának tűnik (legalábbis három fajnál). Kloroplasztisz és riboszomális gének alapján, némi meglepetésre kerültek át a *Mesostigmatophyceae* kládba (Gontcharov & Melkonian 2004). Méretük 7–270 μm. Ritkák, elsősorban Európából és Észak-Amerikából ismeretesek, bár kozmopolita fajok is akadnak közöttük.

## *Klebsormidiophyceae (52)*

Nem elágazó fonalaik vannak, vagy szarcinoid sejtcsoportokat formálnak. Sejtenként 1–2 kloroplasztiszuk van, benne pirenoiddal. Fragmentációval vagy kétostoros zoospórákkal terjednek, ivaros szaporodásukról nem tudunk. Osztódás során a sejtek osztódá-

si csatornával válnak el. Széles ökológiai tűrőképesség jellemzi őket, ugyanis sivatagokban, városokban, mocsarakban is megélnek. A *Klebsormidium flaccidum* (4.18c ábra) nyirkos talajon, fákon, faleveleken képez bevonatot, nálunk is megtalálható.

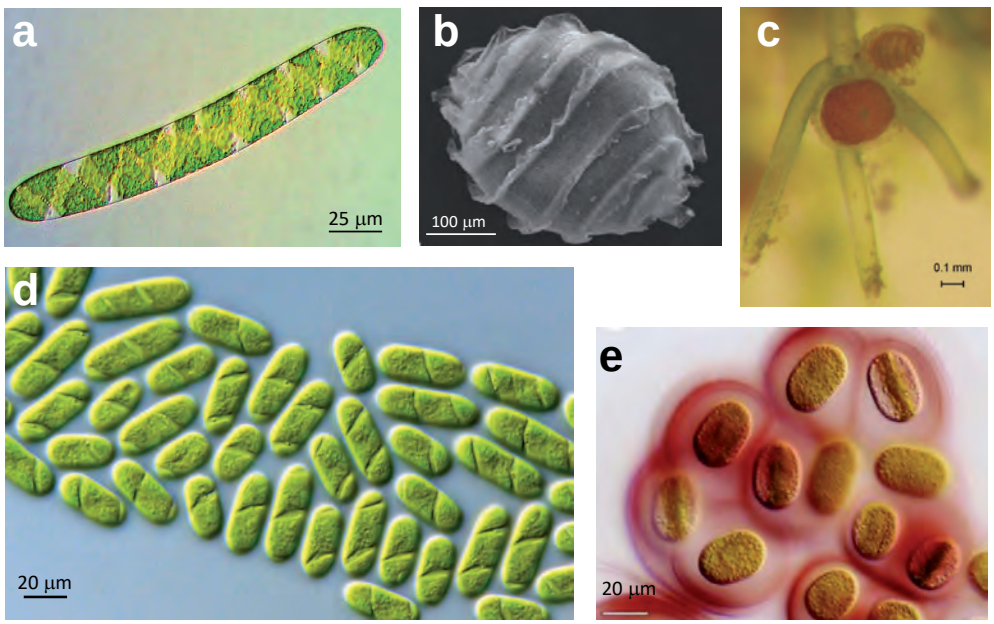
## *Phragmoplastophyta (375.294)*

A most következő hatalmas kládot érdemes külön néven nevezni, utalva egy náluk megjelenő újításra, a soksejtűség szempontjából lényeges fragmoplasztra – még ha ez nem is jellemző általánosan (a *Zygnematophyceae* kládon például csak egyes *Spirogyra* és *Mougeotia* fajoknál figyelhető meg). Az idetartozó algák mozgó sejtjei, ha vannak, erősen emlékeztetnek a mohák és harasztok spermiumára. A zigóta osztódás előtt általában nyugalmi perióduson megy át. Ezenkívül számos citológiai és biokémiai sajátságban megegyeznek az embriós növényekkel, mint például a plazmamembrán hatszögű „cellulózgyártó" rozettái. Az ivaros szaporodás teljesen általános, megjelenik az oogámia.

**Definíció:** A *Phragmoplastophyta* a zöld növényeken belüli koronaklád, melynek tagjai a következő fajok legközelebbi közös ősétől származnak: *Arabidopsis thaliana* (*Embryophyta*, 538. oldal), *Chara vulgaris*, *Coleochaete scutata* és *Zygnema cruciatum* (mind jelen fejezet).

## *Charophycaeae – csillárkamoszatok (450 + 661)*

A csillárkamoszatok megtévesztésig hasonlítanak egyes hínárfélékre, mint például a *Ceratophyllum* (tócsagaz). Több dm hosszú telepeik egy fő tengelyre („szárra") és annak csomóin örvösen álló oldalágakra és „levelekre" differenciálódnak. Az internodális sejtek egy-, a többiek sokmagvúak. Egy sejtben több apró, pirenoid nélküli kloroplasztisz van. Jellegzetes és általános a fragmoplaszt és a sejtek közötti plazmodezmák jelenléte. Egylaki vagy kétlaki, oogámiával szaporodó haplonta növények. A kétostoros spermiumok az örvök tövében kialakuló, vöröses színű antheridiumokban fejlődnek (4.19c ábra). Az oogóniumok többnyire zöldes színűek, a benne ülő petesejtet öt köpenysejt övezi. Megtermékenyítés után a köpenysejtek kérges falat képeznek a zigóta (oospóra) körül (4.19b ábra), amely lehull a növényről, és hosszabb nyugalmi állapotba jut. Jellegzetes a fal sporopolleninszerű anyaga. A zigóta egyből meiózissal osztódik, apró protonémát (előtelep) fejleszt, majd ebből alakul ki a soksejtes rizoid és a csúcsi növekedésű főtengely. Az életfázis-váltakozás tehát haplonta. A növényt rizoid rögzíti az aljzathoz. Az ellenálló falú zigóta és a meszes bevonatú telep viszonylag könnyen fosszilizálódik. A legrégebbi leletek 380 millió évesek, de a csoport feltehetőleg jóval idősebb ennél. Ezernél több fajt írtak le eddig, a fosszilisan ismert fajok vannak túlsúlyban. Hazánkban a *Chara* (4.18d ábra) és a *Nitella* (4.19c ábra) nemzetségek fordulnak elő, az előbbit a „szár" vastag kéregsejtjei különböztetik meg az utóbbitól.




**4.19 ábra. a:** *Spirotaenia condensata* (S.Oliver, CC BY-SA 3.0 de), **b:** *Nitella gracilis* oospóra (Urbaniak 2009, CC BY-NC 3.0), **c:** *N. hyalina* oogónium és antheridium (Pag-sziget, Csíky et al. 2014, CC BY-NC-ND 4.0), **d:** *Spirogloea muscicola* (M. Melkonian), **e:** *Serritaenia* sp. fényvédő nyálkaburokban (Busch & Hess 2021, CC BY-NC-ND 4.0).

Makromorfológiai sajátságai miatt egy ideig az embriós növények testvércsoportjának vélték a csillárkamoszatokat (vö. a fenti kládefinícióval), de a molekuláris és filogenomikai elemzések egy kicsit távolabbi rokonságot sejtetnek. Az összetett haploid sejtekből álló gametofiton és a zárvatermő hínárok vagy a zsurlók diploid sporofitonja közötti felületes hasonlóság genetikai háttere feltehetőleg közös.

### *Coleochaetophyceae (36)*

Fajszámában kicsi, de a növényvilág evolúciója szempontjából annál érdekesebb csoport. Erősen elágazó fonalaik korong alakú parenchimatikus kolóniákat formálnak, s vízinövények felületén, sziklákon, puhatestűek héján telepszenek meg. A sejtek hosszú sertét is viselhetnek. Színtesteik szalag vagy csésze alakúak, egy pirenoiddal. Életfázis-váltakozásuk haplonta. Sejtosztódásuk során fragmoplaszt alakul ki, a sejtek között plazmodezmák létesítenek kapcsolatot. A zigóta fala erősen ellenálló sporopollenint tartalmaz, hasonlóan a szárazföldi növények spóráihoz. Egyes fajoknál az érett zigóta nem hull le, hanem kéregsejtekkel körülvéve jó ideig benne marad az oogóniumban („zigótatermés"). Sőt mi több, a zigóta és az alatta lévő sejtek közötti sejtfalkinövéseken keresztül az anyanövény tápanyagokat is juttat a zigótához. Ezt sokan az embrió evolúciós előjelének vélték, s a fenti morfológiai érvek miatt a *Coleochaetophyceae*-t az embriós növények testvércsoportjának tekintették. (Filogenomikai vizsgálatok szerint viszont a *Zygnematophyceae* van ebben a pozícióban, vö. 4.17 ábra.) Nálunk is előfordul a *Coleochaete soluta* és a *C. scutata* (4.18f ábra). A laza fonalakból álló *C. nitellarum* különlegessége, hogy nem meszesedő falú *Charophyceae* fajokban él, azaz endofiton. A csillárkamoszat felületére jutó spóra egy csövet fejleszt, ami áthatol a sejtfal külső rétegén és osztódással hozza létre a sejtfalon belül (!) fejlődő telepet. Az biztos, hogy a faj nem obligát parazita, mert tiszta kultúrában is növekedni képes (Delwiche et al. 2002). *Nota bene*, szimbiózist egyébként nemigen ismerünk a *Streptophyta* algák körében, és paraziták sincsenek közöttük – viszont annál inkább válnak paraziták áldozataivá.

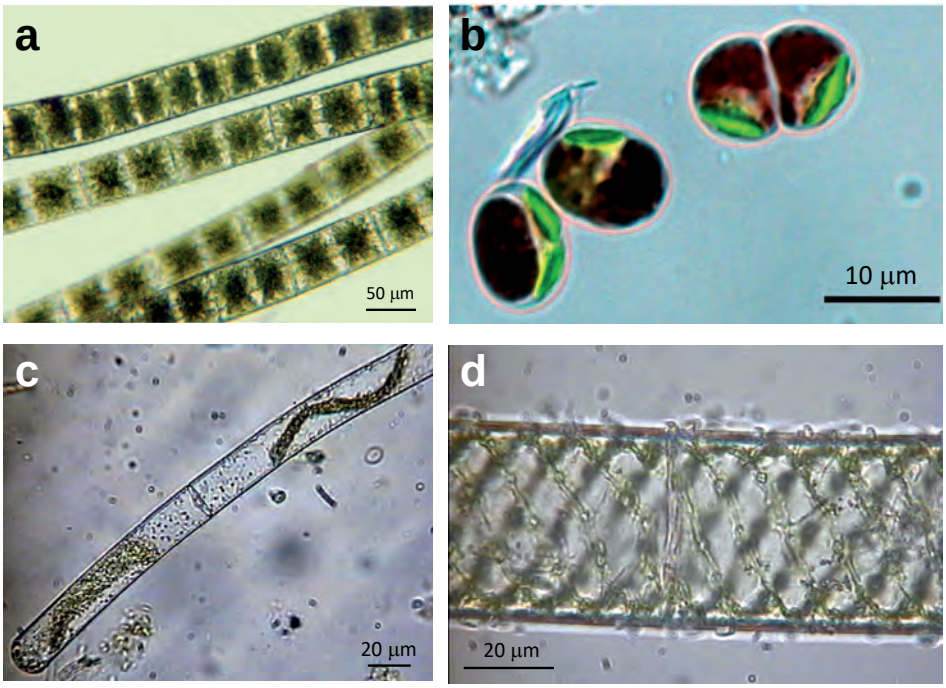
### *Zygnematophyceae – járommoszatok (4395 + 43)*

Általánosan jellemző az ostoros alakok és a centriólum teljes hiánya. Mitózisuk félig zárt, az orsó a telofázisig megmarad. Egysejtűek, fonalasak, esetleg telepesek. Életfázis-váltakozásuk haplonta. Jellegzetes az ivaros szaporodásuk, a konjugáció, amire a régi név (*Conjugatophyceae*) is utal. Ennek lényege, hogy két szülősejt egymáshoz kapcsolódik, majd a sejtfalak felnyílásával egy rövid cső alakul ki közöttük. Az egyik sejt (a hím) maganyaga és a citoplazma, vagy annak egy része a csövön keresztül átvándorol a másik sejtbe. Kevésbé különleges esetekben a hím és női gaméták elhagyják a szülősejteket, és a vízben találkoznak. A két sejt tartalma zigótává egyesül, amely vastag, sporopolleninszerű anyagot tartalmazó falat képez maga körül. Egy nyugalmi időszak elteltével a zigóta meiotikusan osztódik. A keletkezett haploid sejtekből három is felszívódhat. A megmaradó vagy maga lesz az új egyed (egysejtűek), vagy további mitotikus osztódással telepeket, illetve fonalakat képez. Ivartalanul feldarabolódással, osztódással vagy kitartóspórákkal szaporodnak. Kloroplasztiszuk csillag, lemez vagy spirálisan csavarodott szalagszerű alakot ölthet. Jellemző (bár nem általános) a pirenoid szemcsék előfordulása, gyakoriak a vakuólum zárványkristályai. Egyes taxonoknál kimutatható a fragmoplaszt, ami tehát nem általános a kládon. Változatos csoport, a 4400 ismert fajból kb. 250 nálunk is előfordul. Édesvíziek, de egyes fajok jól alkalmazkodtak a szárazföldi körülményekhez. A karbonból kerültek elő a legrégebbi leleteik, elsősorban a jobb megtartású zigospórák (pl. *Peltacystia*). Fonalas maradványok az eocénből ismertek.

A hagyományos osztályozás két rendet különített el a következők szerint: a fonalasakat és egysejtűeket is magába foglaló *Zygnematales* rendben sima a sejtfal, s nincsenek rajta pórusok, míg a döntően egysejtű *Desmidiales* fajait vastagodásokkal díszített és pórusokkal átjárt sejtfal jellemzi. Molekuláris elemzések ezt a felosztást csak részben igazolták: a kládon belül először két kis csoport ágazik le, majd a *Zygnematales* következik – de a *Spirogyra* rokonsági köre nélkül, amely egy új kládot alkot a *Desmidiales* testvéreként (4.17 ábra). Ez utóbbi sem teljesen azonos a korábbi linnéi, ugyanilyen nevű renddel.

A *Zygnematophyceae* és az *Embryophyta* molekuláris alapon kimutatott – és sokszorosan igazolt – testvércsoporti helyzete morfológiai-citológiai alapon viszonylag nehezen értelmezhető. Korábbi elképzelések azt sugallták, hogy a járommoszatok helyett a csillárkák vagy a *Coleochaete*-félék az embriós növények legközelebbi rokonai. Az alábbi ismertetésből azonban kiviláglik, hogy a járommoszatok és az embriós növények közös ősei rendelkezhettek olyan sajátságokkal, amelyek elősegítették az utóbbiak diverizifikációját. A képet persze bonyolítja, hogy közben a járommoszatok elveszítették ostoraikat és egy sajátságos, rájuk jellemző szaporodási formát fejlesztettek ki. Ezt a kérdést részletesebben megvitatjuk az 5. fejezetben.

*Spirogloea.* A Fekete-erdőben fedezték fel nemrégiben a *S. muscicola* nevű fajt (4.19d ábra), ami a *Zygnematophyceae* alapi helyzetében van (4.17 ábra). A következő klád fajaival együtt azt sejteti, hogy a szárazföldi túlélés genetikai alapjai már a járommoszatok körében kialakulhattak. A belőle kimutatott egyes, a kiszáradás elleni védekezést elősegítő génekről kiderült, hogy talajban élő baktériumokból kerültek át




**4.20 ábra. a:** *Zygnema* sp. (Manaaki Whenua, Landcare Research, NZ, reproduced for educational purposes, https://www.landcareresearch.co.nz/), **b:** *Ancylonema alaskana* (Procházková et al. 2021 CC BY 4.0), **c**: *Mougeotia* sp., **d:** *Spirogyra* sp.

horizontális génátadással az algába (Cheng et al. 2019). Ha ez a génátadás már megtörtént a járommoszatok és az embriós növények elválását megelőzően, akkor ezt akár egy különleges, baktériumoknak betudható, korábban „preadaptációnak" nevezett jelenségnek is tekinthetjük (részletesebben lásd 5. fejezet).

*Serritaeniales.* Három fajt ismerünk eddig erről a kládról. Teljesen egyedülálló az eukarióta algák körében a *Serritaenia* szárazföldi, élő és elhalt növényi részeken előforduló két faja: az erős ultraibolya sugárzás ellen színes, sejten kívüli nyálkaanyagot fejlesztenek (Busch & Hess 2021, 4.19e ábra). Ehhez hasonló extracelluláris védelem csak a szárazföldi cianobaktériumok (*Chroococcales*) körében fordul még elő, az eukarióták általában sejten belüli pigmentekkel védekeznek a túl erős fény ellen.

*Zygnematales.* Mintegy 614 recens és 36 fosszilis faj tartozik ebbe a csoportba. El nem ágazó, fonalas szervezetek, vagy egysejtűek, édesvizekben és szárazföldön is élnek. A sejtfal egyszerű, díszítés nélküli. A *Zygnema* fajok (mintegy 180) 10–50 µm átmérőjű sejtjeiben két-két (ritkán négy) darab csillag alakú kloroplasztisz figyelhető meg (4.20a ábra), közepén méretes pirenoiddal. A téli hideget akinetospórákkal vészelik át. A vékonyabb fonalú *Mougeotia* (4.20c ábra) szalag alakú kloroplasztisza a fény irányának megfelelően fordul el a hossztengelye mentén. A *Mesotaenium* sejtjei magánosak vagy zselatinszeű mátrixba ágyazottak. Mohapárnákban, nedves talajon vagy kövek felszínén fordulnak elő. Az *Ancylonema* fajok különleges életformához tartoznak, jég felszínén élnek (4.4 cédula).

*Spirogyrales.* Az idetartozók közül a legváltozatosabb a *Spirogyra* (4.20d ábra) – van is belőle vagy 534 faj, s csak 23 marad a *Sirogonium* génuszra. Hosszú, el nem ágazó fonalaik időnként tömegesen jelennek meg, nagy tápanyagtartalomra vízvirágzással reagálnak. Kloroplasztiszaik spirálisan tekeredett szalagok. Konjugáció két külön fonal egy-egy sejtje között (4.18e ábra), de ugyanazon fonal két szomszédos sejtje között is kialakulhat. Az utóbbi esetben az is előfordulhat, hogy a konjugációs cső helyett a köztes sejtfal feloldódásával jön létre a fúzió. Fonalas algáktól szokatlan módon fototaxisra is képesek: a fonalcsomók lassú csúszó-hajlító mozgással haladnak a fény felé. Ezt a külső sejtfal síkosságnövelő pektintartalma segíti elő. A *Sirogonium*-oknál ez a nyálkaréteg hiányzik.

*Desmidiales*. Monofiletikusságuk molekuláris adatok alapján kétségtelen. Számos jellemzőjük apomorf bélyeg a *Zygnematophyceae*-n belül – vagyis egy erősen specializált csoportról van szó. Sejtjeiket egy öbölszerű befűződés (sinus) két tükörképi félre osztja, melynek eredményeképpen egyes képviselőik érdekes geometrikus alakot öltenek (4.21 ábra). A sejtmag általában az összekötő hídban (isthmus) található. Többnyire egysejtűek, de a páros sejtek fonalba és alaktalan telepekbe is rendeződhetnek. Nyálka kiválasztásával lassú mozgásra is képesek. Nagy a fajon belüli polimorfizmus, ami jelentősen megnehezíti rendszerezésüket. Emiatt

**4.4 cédula: Krioflóra – a hó- és jégmezők növényei**

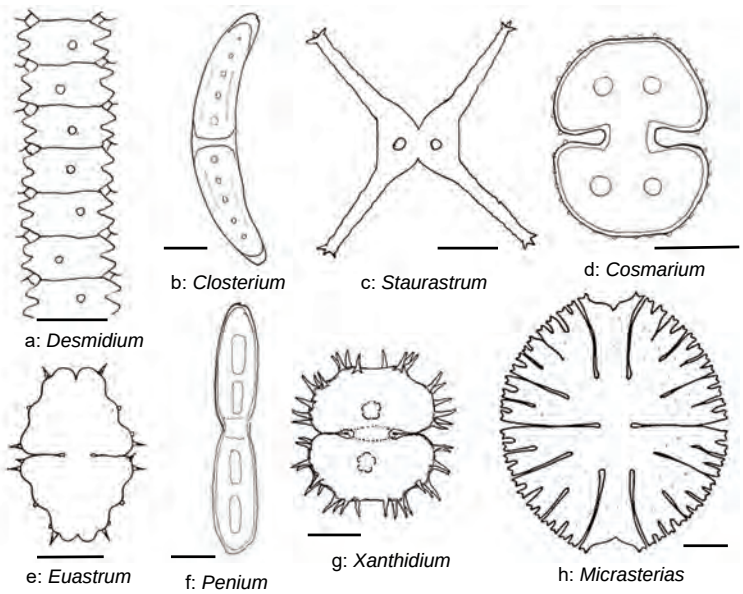
A Föld hideg klimatikus régióiban, elsősorban a magashegységekben található jég- vagy hóborította területek igen gyakran vörös, barna, zöld sőt szürke színben pompáznak – az ott élő különleges algáknak köszönhetően. Már említettük a *Chlamydomonas nivalis* nevű zöldalgát a *Chlamydomonadales* kládról (113. oldal), amely a legismertebb tagja a jég és hóvilág növényzetének, a krioflórának. Ebben a kládban van a *Chloromonas nivalis* is, ami változatosan, a szürkészöldtől vörösig színezi be a havat. A hidegkedvelő létforma távolról sem korlátozódik erre a csoportra. A *Chlorellales* kládon is van több kriofil alga, a *Cryocystis*, a *Mycacanthococcus* és a *Trochiscia* génuszokban, a *Sphaeropleales* kládról pedig a *Tetraedron* emelhető ki. A *Prasiolales* csoportban találjuk a *Raphidonema* és *Koliella* nemzetségeket, bennük hidegkedvelő fajokkal.

Ez utóbbi taxont František Hindák szlovák algológus magyar kollégájáról, Kol Erzsébetről (1897–1980) nevezte el. Őt tekinthetjük a kriobiológia tudománya egyik megalapítójának. Benne tisztelhetjük a második magyar női egyetemi tanárt (Szegeden).[1] Különösen érdekelte a jég- és hómoszatok rendszertana és ökológiája. Utazásai során eljutott Észak-Amerikába, ahol főleg Alaszka gleccsereit tanulmányozta. Élményeit (nemcsak a természetrajzit) a *Tiszaparttól Alaszkáig* című, a Királyi Magyar Természettudományi Társulat kiadásában megjelent könyvében foglalta össze 1940-ben. Kol fedezte fel és írta le a *Mesotaenium berggrenii* var. *alaskana* nevű egysejtű jégalgát, amelyről csak nemrégiben derült ki (Procházková et al. 2021), hogy igen közel áll az *Ancylonema nordenskioeldii nevű* fonalas felépítésű fajhoz, és az új neve *Ancylonema alaskana* (4.20b ábra). A *Zygnematales* kládon nincsenek egyedül, az idetartozó *Cylindrocystis brebissonii* f. *cryophila* Kol is a jégmezők lakója, elsősorban az egyenlítő mentén emelkedő magashegységekben, pl. Ecuadorban, de megtalálták a Himalájában és Európában is

Nagyon izgalmas kérdés a jég- és hómoszatok ökológiája. Tűrőképességük viszonylag szűk: az olvadáspont körül érzik magukat a legjobban, pár fokkal alatta már hibernált állapotba kerülnek, hipnospórákat és hipnozigótákat formálnak, és így bújnak meg a hóban. Tavasszal, nyár elején fejlődik ki a sejtes alak, de Kol Erzsébet beszámolója szerint, +4-5 fokon el is pusztulnak. A színanyagok, elsősorban a vakuólumokban felhalmozódó karotinoidok, a magas hegyekben erős ultraibolya sugárzás ellen védik a fotoszisztémákat. A piros és rózsaszín elsősorban a nyugalmi állapotra jellemző, míg a zöld az éppen osztódó aktív életszakasz jelzője (Leya 2013).

Tág (azaz klasszikus botanikai) értelemben a krioflóra tagjai még cianobaktériumok (*Gloeotheca*), tömlős és bazidiumos gombák (*Selenotila*, illetve *Chionaster*) is. Állatokkal is találkozhatunk a jeges és havas felszíneken, vagy a gleccserek apró, vízzel telt üregeiben, mint például a sok mindent kibíró mohaállatokkal (*Cryobiotus klebelsbergi*) – amelyek éppenséggel a moszatbevonatokat legelik.

1 Az első magyar nő ebben a beosztásban szintén természettudós volt, Vendl Mária (1891–1945) geológus, Dudich Endre zoológus felesége.




**4.21 ábra.** A *Desmidiales* morfológiai változatossága Lépték: 20 μm.

a fajok számára vonatkozó becslések is nagyon szórnak – a legelfogadottabb szám a 3150, amiből csak 5 fosszilis (Guiry & Guiry 2014). A tiszta, kissé savanyú vizeket kedvelik, gyakoriak a lápokban. A *Cosmarium* (4.21d ábra) két, nagyjából ovális alakú félből áll, mindegyikben azonos számú (1–4) kloroplasztisz van. A *Closterium* (4.21b ábra) sejtek hosszan ívelt kifli alakúak, bennük sok pirenoiddal és gipszkristályokkal. *Closterium* (és *Spirogyra*) fajok molekuláris genetikai vizsgálatával jöttek rá, hogy olyan génekkel rendelkeznek, amelyek arbuszkuláris mikorrhizát alkotó gombákkal való szimbiózishoz szükségesek (Delaux et al. 2015). A *Penium* (4.21f ábra) egyik fajáról (*P. margaritaceum*) pedig kiderült, hogy olyan biokémiai sajátságai vannak, amelyek kifejezetten a szárazföldi léthez való alkalmazkodást szolgálják (Chen et al. 2020). A névadó *Desmidium* (4.21a ábra) elüt a többiektől, hiszen páros sejtjei fonalat alkotnak. Vegetatívan osztódással szaporodik, melynek során a fonal hosszanti irányban növekedik. Ivaros szaporodáskor az egymás mellé simuló fonalak szinte minden sejtje aktivizálódik, és konjugációs kapcsolatba lép a párjával.

*Summa summárum*

- *A Streptophyta* fajokban igen gazdag, morfológiailag felmérhetetlen változatosságú, egyértelműen monofiletikus csoport.
- Jellemző a fragmoplaszt kialakulása, az ostoros formák többrétegű testjei, a plazmodezmák jelenléte a sejtek között – ami a „valódi” soksejtűség feltétele.
- Molekuláris alapon is egyértelmű különállásuk.
- Evolúciójuk során olyan sajátságok is megjelentek bennük, amelyek a szárazföldön történő megtelepedéshez a későbbiek során előnyösnek bizonyultak.
- A *Zygnematophyceae* klád az embriós növények testvércsoportja annak ellenére, hogy morfológiailag a *Charophyceae* és a *Coleochaetophyceae* talán közelebb áll hozzájuk.

## Kérdezz! – Válaszolok...

**K:** Érdekes, hogy nemcsak a vörösmoszatoknál, hanem a zöld növények két nagy kládjánál is fajszegény leágazások vannak alapi helyzetben – néha csak 1–2 fajjal. Ezek testvérkládjai viszont nagyságrendekkel több fajt foglalnak magukba. Ebben valamiféle törvényszerűséget sejtek. Erre nem tértél ki elég részletesen a 3.1 cédula szövegében. Vajon mi ennek a magyarázata?

**V:** Igen, ez jó megfigyelés. Majd később is találsz rá remek példákat, mondjuk, a páfrányok és a zárvatermők körében. Az alapi helyzetű csoportok – hadd emlékeztesselek rá – természetesen nem „ősei” a testvérkládok fajainak, nem is jelentenek „átmenetet” feléjük. Az viszont igaz, hogy ezek a legközelebbi ma élő rokonai a közös ősöknek, s az evolúció során RENDSZERINT kevesebbet változtak, mint az evolúciósan sikeresebb testvércsoport. Bizonyos értelemben reliktum-leszármazottak, a később megjelentekkel vívott evolúciós vetélkedés „veszteseit” idézik. S mint ilyenek, nem csoda, hogy megfogyatkoztak. Jobb magyarázatom erre a jelenségre nincs. Az ősi tulajdonságok megtartása egyébként nem törvényszerű. Például az egyszikűeknél az ugyancsak fajszegény alapi klád (*Acorus*, 332. old.) nem az ősi, pleziomorf bélyegekről híres.

**K:** Azt mondtad, a kladisztikus osztályozásnál végleg megszabadulunk a rangoktól. Most meg mit látok? A *Chlorophyta* kládon belül, az egyik kisebb klád a *Chlorophyceae*… Vagyis törzs, benne meg osztály.

**V:** Természetesen a hierarchia a kladisztikus osztályozásban is megvan – ez szinte automatikusan következik a leszármazási mintázatból. Az pedig gyakran előfordulhat, hogy egy nagyobb klád neve régen törzset jelölt, a rajta levő kisebb pedig osztályt, de ettől még nem csempésztük vissza a rangokat! A nevek megtartása, mint linnéi örökség, bizonyos értelemben a stabilitást szolgálja. Egyébként ad abszurdum fordítva is lehet: a nevek prioritása miatt a nagy klád felelne meg egy kisebb rangú linnéi taxonnak, a kisebb klád pedig a nagyobb rangnak.

**K**: A zöldalgák tárgyalásában elmélyülve támadt egy érzésem, miszerint egy mesterséges rendszer jóval áttekinthetőbb lenne, mint a természetes. Nem könnyű megjegyezni az egyes zöldalgacsoportok főbb jellemzőit. S ha meg is jegyzem valamelyiket, az a tulajdonság itt is, ott is felbukkan – s ennek alapján nehéz a besorolás.

**V:** Abban igazad van, hogy gyakorlati célra egyszerűbb az egysejtűek, palmelloid telepesek, fonalasok stb. felosztás, hiszen a makromorfológiai jellegek könnyebben megfigyelhetők, mint mondjuk, az ostorok eredési módja vagy a mitotikus folyamatok, a biokémiai sajátságokat és a molekuláris szekvenciákat nem is említve. A „Kicsi – Kerek – Zöld” és hasonló jellemzők kiválóan alkalmazhatók a gyakorlati algológia határozókulcsaiban, de nem megyünk velük semmire, ha a zöld növények evolúciós viszonyait szeretnénk értelmezni. Már mondtam, hogy miért fontos az evolúció figyelembevétele az osztályozásban: így lesz a leginkább objektív a klasszifikáció. Válasszuk tehát el a gyakorlati könnyebbséget a rendszertani elvektől!

**K:** A 103. oldalon említetted, hogy az *Euglena* esetében elég pontosan tudjuk, mi lehetett a benne lévő kloroplasztisz őse, de megfeledkeztél a zöld amőbákról. Ezek vajon milyen algát fogadtak be sejtjeikbe? Az előző fejezetben szó volt arról, hogy ez nem ugyanaz az alga volt, mint az euglénáé, mert az erre utaló cabozoa hipotézist már megcáfolták.

**V:** Jól emlékszel, a zöld amőbák, vagyis a *Chlorarachniophyta* kis csoportjában is másodlagos a színtest, és azt is megpróbálták már kinyomozni, honnan származik. A kloroplasztiszgenom alapján hamar kiderült, az endoszimbionta valóban más, mint az euglenáké. Egyes elemzésekben a zöld amőbák kloroplasztisza az *Oltmannsiellopsis* (*Ulvophyceae*, 110. oldal) közelébe került a kladogramon, de maguk a szerzők (Turmel et al. 2009) sem voltak bizonyosak megfigyelésükben. Mivel a kloroplasztiszban még a korábbi alga sejtmagja (nukleomorf) is, csökevényesen ugyan, de megmaradt, a kloroplasztisz DNS-sel együtt több információ áll rendelkezésünkre, mint az euglénáknál. Ennek ellenére, a *Bigelowiella natans* nevű zöld amőba teljes proteomikai elemzése sem tudta pontosan feltárni a kloroplasztisz eredetét (Hopkins et al. 2012). Tovább bonyolítja a képet, hogy másik három zöld amőba esetében Suzuki et al. (2016) és Jackson et al. (2018) az apró egysejtűnek éppenséggel nem nevezhető *Bryopsidales* fajok közelében véli felfedezni a kloroplasztisz legközelebbi rokonát. Annyi bizonyos, hogy a fotoszintézisben lényeges fehérjék génjei (továbbra is ismeretlen, talán prasinoid) zöldalga eredetűek, de a metabolikus enzimek egy része a vörösalgáktól származik! Ennek egyik magyarázata, hogy a zöld amőbák őse horizontális géntranszfer révén (pl. fagocitózissal) juthatott ezekhez a génekhez. A másik lehetséges magyarázat, hogy maga a bekebelezett zöldalga már előzőleg átvette a vörösalga-géneket, ugyancsak horizontálisan. Sőt, még régebbre is visszamehetünk. A molekuláris filogenetikai információ tehát elég nehézkesen használható a (rég)múltbéli események rekonstruálására.

És – ha már ezt a témát szóba hoztad – említsük meg a másodlagos zöldalga endoszimbiózis harmadik ismert esetét, a páncélos ostorosok kloroplasztiszait is! A 2. fejezetben is szereplő *Lepidodinium* nevű ostoros arról híres, hogy egyszerűen lecserélte az eredeti vörösalga-jellegű kloroplasztiszát egy zöldalgára. Japán kutatók (Matsumoto et al. 2011) szerint az új jövevény biztosan nem egy prasinoid moszat volt, hanem a CUT klád őséhez közel álló egysejtű zöldalga. Jackson et al. (2018) vizsgálata szerint a kloroplasztisz őse a *Pedinophyceae* kládba tartozik. Ez eléggé valószínűnek tűnik, hiszen más páncélos ostorosoknak ebből a csoportból származó szimbiontája van (vö. 105. oldal), ami nyilván az első lépés volt (és lehet) az endoszimbiogenezis folyamatában.

**K:** A recens és fosszilis fajszám adatok nagyon hasznosak, de itt is hiányolom a hazai fajok számadatait. Csak a *Zygnematophyceae* esetében emíted a 250-es értéket.

**V:** Sajnos pontos adatokat nem találtam a szakirodalomban, a 250 is csak körülbeüli érték. A *Chlorophyta* esetében már 1000 felett jár a hazai fajok száma, csillárkamoszatból pedig mindössze 30 van.

## Felhasznált és ajánlott irodalom


Adl, S.M. et al. 2012. The revised classification of eukaryotes. Journal of Eukaryotic Microbiology 59: 429–93.

Becker, B. 2013. Snow ball earth and the split of Streptophyta and Chlorophyta. Trends in Plant Science 18: 180–183.

Bold, H.C. & MacEntee, F.J. 1974. Phycological notes. III. Two new saccate unicellular Chlorophyceae. Journal of Phycology 10(2): 189–193.

Busch, A. & Hess, S. 2021. Sunscreen mucilage: a photoprotective adaptation found in terrestrial green algae (Zygnematophyceae). European Journal of Phycology 57(1): 107–124.

Cavalier-Smith, T. 1981. Eukaryote kingdoms: seven or nine? Biosystems 14: 461481.

Chen, M. et al. 2005. Unique origin and lateral transfer of prokaryotic chlorophyll-b and chlorophyll-d light-harvesting systems. Molecular Biology and Evolution 22: 21–28.

Chen, J. et al. 2020. The Penium margaritaceum genome: hallmarks of the origins of land plants. Cell 181: 1097–1111.e12.

Cheng, S. et al. 2019. Genomes of subaerial Zygnematophyceae provide insights into land plant evolution. Cell 179: 1057–1067.

Chihara, M. et al. 1986. Oltmannsiellopsis, a new genus of marine flagellate (Dunaliellaceae, Chlorophyceae). Archiv Für Protistenkunde 132(4): 313–324.

Csiky, J. et al. 2014 New occurrence and distribution of Nitella hyalina (DC.) Agardh (Characeae) and the first report on Nitelletum hyalinae Corillion 1957, in Croatia. Archives of Biological Sciences 66(1): 203–208.

Delaux, P-M. et al. 2015. Algal ancestor of land plants was preadapted for symbiosis. Proceedings of the National Academy of Sciences 112: 13390–13395.

Delwiche, C. et al. 2002. Phylogeny of the genus Coleochaete (Coleochaetales, Charophyta) and related taxa inferred by analysis of the chloroplast gene rbcL. Journal of Phycology 38: 394–403.

de Queiroz, K. et al. (Eds.), 2020. Phylonyms. A Companion to the PhyloCode. CRC Press, Boca Raton.

Doolittle, W.F. 1998. You are what you eat: a gene transfer ratchet could account for bacterial genes in eukaryotic nuclear genomes. Trends in Genetics 14(8):307–311.

Gitzendanner, M. et al. 2018. Plastid phylogenomic analysis of green plants: A billion years of evolutionary history. American Journal of Botany 105 (3): 291–301.

Gontcharov, A.A. & Melkonian, M. 2004. Unusual position of the genus Spirotaenia (Zygnematophyceae) among streptophytes revealed by SSU rDNA and rbcL sequence comparisons. Phycologia 43: 105–113.

González, M.A. et al. 2013. Taxonomic identification and lipid production of two Chilean Chlorella-like strains isolated from a marine and an estuarine coastal environment. AoB PLANTS 5: plt020.

Guiry, M.D. 2024. How many species of algae are there? A reprise. Journal of Phycology 60: 214–228.

Guiry, M.D. & Guiry, G.M. 2014. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. https://www.algaebase.org

Hammerling, J. 1943 Ein- und zweikernige Transplantate zwischen Acetabularia mediterranea und A.

crenulata. Zeitschrift für inductive Abstammungs- und Vererbungslehre 81: 84–113.

Hasegawa, T. et al. 1996. Prasinoderma coloniale gen. et sp. nov., a new pelagic coccoid prasinophyte from the western Pacific Ocean. Phycologia 35: 170–176.

Holzinger, A. et al. 2017. The terrestrial green macroalga Prasiola calophylla (Trebouxiophyceae, Chlorophyta): ecophysiological performance under water-limiting conditions. Protoplasma 254: 1755–1767.

Hopkins J.F. et al. 2012. Proteomics reveals plastid- and periplastid-targeted proteins in the chlorarachniophyte alga Bigelowiella natans. Genome Biology and Evolution 4: 1391–1406.

Hou, Z. et al. 2022. Phylotranscriptomic insights into a Mesoproterozoic–Neoproterozoic origin and early radiation of green seaweeds (Ulvophyceae). Nature Communications 13: 1610.

Irisarri, I. et al. 2021. Unexpected cryptic species among streptophyte algae most distant to land plants. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 288: 20212168.

Jackson, C. et al. 2018. Plastid phylogenomics with broad taxon sampling further elucidates the distinct evolutionary origins and timing of secondary green plastids. Scientific Reports 8: 1523.

Klin, M. et al. 2018. First record of the freshwater green alga Scotinosphaera austriaca from the Baltic Sea. Plant and Fungal Systematics 63: 65–67.

Kol E. 1940. Tiszaparttól Alaszkáig. Királyi Magyar Természettudományi Társulat, Budapest.

Krienitz, L. et al. 2012. Picocystis salinarum (Chlorophyta) in saline lakes and hot springs of East Africa. Phycologia 51: 22–32.

Lamouroux, J.V.F. 1821. Exposition méthodique des genres de l'ordre des Polypiers. Veuve Agasse, Paris.

Lee, R.E. 1999. Phycology. 3rd ed. Cambridge University Press, Cambridge.

Leliaert, F. et al. 2016. Chloroplast phylogenomic analyses reveal the deepest-branching lineage of the Chlorophyta, Palmophyllophyceae class. nov. Scientific Reports 6: 25367.

Lemieux, C. et al. 2014. Chloroplast phylogenomic analysis resolves deep-level relationships within the green algal class Trebouxiophyceae. BMC Evolutionary Biology 14: 211.

Leya, T. 2013. Snow algae: adaptation strategies to survive on snow and ice. In: Seckbach, J., Oren, A., Stan-Lotter, H. (eds) Polyextremophiles. Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology, vol 27. Springer, Dordrecht.

Li, L. et al. 2020. The genome of Prasinoderma coloniale unveils the existence of a third phylum within green plants. Nature Ecology & Evolution 4 (9): 1220–1231.

Li, X. et al. 2021. Large phylogenomic data sets reveal deep relationships and trait evolution in chlorophyte green algae. Genome Biology and Evolution 13: evab101.

Matsumoto, T. et al. 2011. Green-colored plastids in the dinoflagellate genus Lepidodinium are of core chlorophyte origin. Protist 162: 268–276.

Lopes dos Santos, A. et al. 2017. Chloropicophyceae, a new class of picophytoplanktonic prasinophytes. Scientific Reports 7: 1–20.

Procházková, L. et al. 2021. Unicellular versus filamentous: The glacial alga Ancylonema alaskana comb. et stat. nov. and its ecophysiological relatedness to Ancylonema nordenskioeldii (Zygnematophyceae, Streptophyta). Microorganisms 9: 1103.

Solari, C.A. et al. 2008. Volvox barberi, the fastest swimmer of the Volvocales (Chlorophyceae). Journal of Phycology 44: 1395–1398.

Somogyi, B. et al. 2011. Chloroparva pannonica gen. et sp. nov. (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) – a new picoplanktonic green alga from a turbid, shallow soda pan. Phycologia 50: 1–10.

Soó R. 1965. Fejlődéstörténeti növényrendszertan. Tankönyvkiadó, Budapest.

Stabenau, H. & Winkler, U. 2005. Glycolate metabolism in green algae Physiologia Plantarum 123: 235–245.

Suzuki, S. et al. 2016, Plastid genome sequences of Gymnochlora stellata, Lotharella vacuolata, and Partenskyella glossopodia reveal remarkable structural conservation among chlorarachniophyte species. Journal of Plant Research 129(4): 581–590.

Tandon, K. et al. 2023. Every refuge has its price: Ostreobium as a model for understanding how algae can live in rock and stay in business. Seminars in Cell & Developmental Biology 134: 27–36.

Tang, Q. et al. 2020. A one-billion-year-old multicellular chlorophyte. Nature Ecology and Evolution 4: 543–549.

Tomitani, A. et al. 1999. Chlorophyll b and phycobilins in the common ancestor of cyanobacteria and chloroplasts. Nature 400: 159–162.

Turmel, M. et al. 2009. The chloroplast genomes of the green algae Pyramimonas, Monomastix, and Pycnococcus shed new light on the evolutionary history of prasinophytes and the origin of the secondary chloroplasts of euglenids. Molecular Biology and Evolution 26: 631–648.

Urbaniak, J. 2009. Oospore variation in Nitella gracilis and Nitella mucronata (Charales, Charophyceae) from Poland. Biologia 64: 252–260.

van Baren, M.J et al. 2016. Evidence-based green algal genomics reveals marine diversity and ancestral characteristics of land plants. BMC Genomics 17: 267.

Veselá, J. et al. 2011. The CAUP image database. Fottea 11(2): 313–316.

Wichard, T. et al. 2015. The green seaweed Ulva: a model system to study morphogenesis. Frontiers in Plant Science 6: 72.

Yang, Z. et al. 2023. Phylotranscriptomics unveil a Paleoproterozoic-Mesoproterozoic origin and deep relationships of the Viridiplantae. Nature Communications 14: 5542.

Zechman, F.W. et al. 2010. An unrecognized ancient lineage of green plants persists in deep marine waters. Journal of Phycology 46(6): 1288–1295.

# 5

# A fiatal utód védelmében: az embriós növények

*„A megtermékenyítés után a petesejt osztódásával és további növekedésével jön létre az embrionális generáció vagy embrió, amely hosszabb ideig érintkezik a proembrionális generációval, és abból táplálkozik.”*
A. Engler (1892, p. 43)

Az élővilág fejlődéstörténetében az egyik legfontosabb mozzanat a szárazföldi élet megjelenése volt. Mai ismereteink alapján egyértelmű, hogy a szárazföldet *sikeresen és tartósan* meghódító élőlények a zöld növények. A szénkörforgás és az energiaáramlás felgyorsítása révén közvetve nekik köszönhető sok más élőlénycsoport, különösen a heterotróf és szaprotróf szervezetek, így az állatok és a gombák diverzifikációja, valóságos evolúciós robbanása – és a Föld klímájának jelentős megváltozása is. Az *Archaeplastida* moszatjai közül azonban – mint az előző két fejezetben láttuk – viszonylag kevés faj tudott igazodni a szárazföldi, pontosabban a légkörhöz közvetlenül kapcsolódó („aerial”), a nagy víztestektől (tengerek, tavak, vízfolyások) független léthez. Alkalmazkodásuk abban merül ki, hogy bevonatot képeznek más élőlényeken, sziklákon, talajon vagy jégen és havon; egyéb szervezetekkel (elsősorban gombákkal) szimbiózist létesítenek, esetleg paraziták. Semmiféle, a szárazföldi létet elősegítő evolúciós „újítás” nem tapasztalható náluk; a környezeti feltételek romlását nyugalmi állapotba merevedve, a kiszáradást éppen eltűrve vészelik át, ha átvészelik. Ennek megfelelően jelenlétük elhanyagolható a többi zöld növénnyel összehasonlítva. A „többiek”, vagyis a mohák, ill. elsősorban a harasztok és a magvas növények esetében tapasztalható olyan tulajdonságkombináció, melynek köszönhetően a szárazföld domináns élőlényeivé válhattak. Magasfokú differenciálódásuk, a víz megszerzésére, tárolására és a kiszáradás megakadályozására és a szilárdításra kifejlődött szöveteik és szerveik, a szaporodással és a gázcserével kapcsolatos módosulásaik – kiegészülve az eleve adott fotoszintetikus képességgel – jól magyarázzák rendkívüli sikerességüket. A leghidegebb sarkvidéki területek, magas hegycsúcsok és a legkegyetlenebb sivatagok kivételével mindenütt előfordulnak, rendszerint óriási egyedszámban és mennyiségben. Gyakran „szárazföldi növények” („land plants”) kifejezéssel hivatkozunk rájuk – annak ellenére, hogy erre a titulusra rajtuk kívül több zöldalga és néhány vörösalga is számot tarthatna. Jó néhány képviselőjük pedig másodlagosan „visszatért” az édes- és sósvízi élőhelyekre, s immár teljesen alkalmatlan a szárazföldi környezet elviselésére. Jobb tehát, ha nem „szárazföldi”-t mondunk, hanem az egyik legfontosabb közös tulajdonságuk alapján *embriós* növényeknek nevezzük őket. Életfázis-váltakozásuk kivétel nélkül haplodiplonta, amelyben általánosan jellemző a megtermékenyített petesejtből fejlődő embrió (pl. a májmoháké, 5.1a ábra), mint a sporofiton (diploid) életfázis első, szülői védettséget – ezáltal a szárazföldi létben előnyt – élvező szakasza.

## 5.1 *Embryophyta* – embriós növények (370.413)

Az *Embryophyta* mint linnéi taxon a német A. Engler (1844–1930) munkájában (1892) jelentkezett először, de nem önállóan. Az embriós növényeket *Embryophyta zoidiogama* (*Archegoniatae*), illetve *E. siphonogama* (*Phanerogamae*) néven eleve két osztályra („abteilung”) különítve ismertette. Az elsőbe kerültek a mohák és a harasztok, a másodikba a nyitvatermők és a zárvatermők. A nevek is mutatják, hogy a mozgó ivarsejtek és az archegónium, illetve a pollentömlő és a mag megléte a két csoport megkülönböztető tulajdonsága. A kladisztikus rendszerezés ezt a nevet veszi át, mint az alábbi meghatározás is mutatja. A kládot morfológiai és molekuláris elemzések erősen, gyakorlatilag 100%-ig támogatják.

### *5.1.1 „Preadaptáció” a zöldalgák körében*

A botanika történetének egyik legizgalmasabb kérdése jó ideig az embriós növények őseire vonatkozott. A kloroplasztiszt tekintve ugyan régóta egyértelmű a botanikusok számára a zöldalga-eredet – de a

**Definíció:** Az *Embryophyta* a legkisebb koronaklád amely tartalmazza a *Magnolia tripetala* (321. old.), az *Anthoceros punctatus*, a *Marchantia polymorpha* és a *Sphagnum palustre* (mind jelen fejezet) nevű fajokat (de Queiroz et al. 2020). Az érdekesség kedvéért felsorolunk még néhány szinonímát, amelyek gyakorlatilag ugyanezt a csoportot jelölik a különféle linnéi osztályozásokban: *Euplanta*, *Embryobionta*, *Embryophytina*, *Embryobiota*, *Embryobiotes*, *Embryophyceae*, *Equisetopsida* és *Embryopsida*.

pontosabb rokonság megállapítása már nehezebb feladatnak bizonyult. Kezdetben kézenfekvőnek tűnt a heterotrich megjelenésű zöldmoszatok körében keresgélni. Így került a figyelem középpontjába a talajlakó *Fritschiella tuberosa* (*Chlorophyta: Chaetophorales*), mint a közös ős egy lehetséges legközelebbi mai rokona. Ez egy háromdimenziós, álszövetes (ún. pszeudoparenchmatikus) felépítésű, rhizoid jellegű rögzítő- és felálló, elágazó teleprészekkel jellemezhető, viszonylag összetett felépítésű szervezet (115. oldal). Háromosztatú vezérsejtekkel osztódik, mint a szövetes növények. Ráadásul haplodiplonta életciklusa van – így szinte magától adódott a feltételezés, hogy az embriós növények sporofiton szakasza megfelelhet a heterotrich algák diploid szakaszának. Eszerint a szárazföldre kerülés után a diploid növényke lehetett az, ami a megváltozott körülmények hatására fokozatosan átalakult, differenciálódott. Ez az elképzelés *transzformációs* (vagy homológia-) elmélet néven vonult be a szakirodalomba (vö. Blackwell 2003); első kidolgozója a német N. Pringsheim (1823–1894), akivel például az ugyancsak német W. M. Zimmermann (1892–1980) és sokan mások is egyetértettek. Az embrió kialakulásának kérdését azonban a transzformációs elmélet megválaszolatlanul hagyta.

A zöldalgák között persze vannak a *Fritschiella*-nál is összetettebb felépítésű szervezetek, mégpedig a csillárkamoszatok (*Streptophyta: Charophyceae*, 118. oldal). Testük felépítése, a zárvaterműkkel vetekedő makromorfológiai komplexitásuk még inkább a szárazföldi lét irányába mutat. Egyetlen „probléma" velük az, hogy mindezt a haploid (gametofiton) életfázisukban mutatják, diploid szakaszuk a zigótára korlátozódik. Ennek ellenére a brit F. O. Bower (1855–1948) a 20. század elején úgy vélte, hogy a szárazföldi növények ősei haplonta növények lehettek. *Interpolációs* (vagy antitetikus) elmélete szerint a sporofiton beékelődött két gametofiton fázis közé, a vízi életről a szárazföldre térés folyamatával párhuzamosan, mégpedig úgy, hogy a zigóta „váratlanul", valamilyen mutáció eredményeképpen mitotikusan kezdett el osztódni. A későbbiek során egyre több sejt veszítette el spóratermő képességét és a diploid növény, a sporofiton egyre nagyobbá, differenciáltabbá vált.

Amint a 4. fejezet gyakorlatilag már kimondta, ebben a vitában a késői utókor Bowernek ad igazat: a csillárkamoszatok és a *Coleochaete*-félék, vagyis haplonta zöldalgák, minden kladisztikai elemzésben jóval közelebb vannak az embriós növényekhez, mint a *Chlorophyta* klád. Ez egyértelmű, bár csak közvetett bizonyítéka annak, hogy az ős is hasonló lehetett. Ultrastrukturális sajátságok (pl. ostorszerkezet és a sejtosztódás módja) és különösen a makromolekulák nukleotid-szekvenciái is erőteljesen támogatják rokonságukat. A *Streptophyta* evolúciós ág volt az, ahol még zöldalga állapotban megjelentek olyan tulajdonságok, amelyek később különösen előnyösnek bizonyultak a szárazföldi körülmények között. Náluk jelentek meg a sejtek közötti plazmaszálak, a plazmodezmák, amelyek nélkül valódi szövetek nem alakulhattak volna ki. A *Chara*-féléknek oogóniumuk van, petesejtjeiket kéregsejtek védelmezik, s ez akár egy primitív archegóniumnak is felfogható. A zigóta vastag sejtfala sporopollenint tartalmaz, ami a szárazföldi növények külső hatásoknak ellenálló spóráira jellemző. A *Coleochaete* sejtfalában ligninre emlékeztető vegyületeket találunk, ami egyébként a hajtásos növények sajátsága. Háromosztatú vezérsejttel osztódik, oogóniumait a telepi fonalak túlnövései veszik körül („kéreg"). Megtermékenyítés után a sporopolleninnel erősített zigóta jó ideig benne marad az oogóniumban, s tápanyagokat is kap a növénytől. Ebben a nyugalmi időszakban mérete jelentősen megnő, majd „kihajt", azaz meiotikusan osztódik s rajzóspórákká fejlődik. A rajzóspórák száma négynél több is lehet: további osztódások révén akár 16 és 32 utódsejt is kialakulhat. Eme „zigótatermés" fennmaradása a növényen a zöldalgák körében csak itt ismeretes, s a soksejtes embrió kezdetleges formájaként is felfogható. Erre a tényre egyébként az interpolációs elmélet kidolgozója, Bower is felfigyelt. Nem kizárt tehát, hogy a csillárkák, a *Coleochaete* és az embriós növények közös őse már rendelkezett a fenti sajátságokkal.

A helyzetet „mindössze" a legfrissebb molekuláris filogenetikai eredmények nehezítik: egybehangzóan igazolják, hogy nem a *Chara* és *Coleochaete* kládjai, hanem a *Zygnematophyceae* az embriós növények legközelebbi ma élő rokona (vö. 4.17 ábra). A járommoszatok fő jellemzői egyrészt különlegesen újak (konjugáció, a sejtek sajátos szimmetriája), másrészt pedig „visszalépést" jelentenek (egysejtűség dominanciája, nem általános a fragmoplaszt, az ostor – és egyúttal a centriólum – elvesztése). Ezen a vonalon tehát elég sok minden megváltozhatott az embriós növényekkel közös őstől való elválás óta. Ugyanakkor sporopollenin és ligninszerű anyagok a járommoszatokból, nevezetesen az erős falú zigospórákból is kimutathatók. Ez alapfeltétele a szárazföldön való megmaradásnak. Bizonyos értelemben az ostor elvesztése is alkalmazkodásnak, a víztől való függetlenedés jelének fogható fel. A 4. fejezetben pedig már említettük, hogy a szárazföldi túléléshez fontos géneket horizontális géntranszferrel elég korán beszerezhették, hasonlóan a gombákkal történő szimbiózist kontrolláló génekhez. A *Penium* esete jól mutatja, hogy genetikai módosulások is elősegítették a szárazságtűrés képessége kifejlődését (119. és 122. oldal). A naiv szemlélő számára ez azt is jelentheti, hogy az algaősök szinte „felkészülve várták a szárazföldre jutás nagy lehetőségét" (5.1 cédula).

**5.1 cédula: Preadaptáció vagy inkább: exaptáció**

Nem is olyan régen preadaptációnak („előzetes alkalmazkodás") nevezték azt a jelenséget, amikor az evolúció során olyan sajátság jelenik meg, amelynek igazi előnyei majd csak utóbb derülnek ki. Hadd idézzük Delaux et al. (2015) egyébként igen sokszor hivatkozott (300<) cikke első szerzőjének egy mondatát, annyira szép: „… az alga már a vízben tudta, hogyan kell majd túlélni a szárazföldön…" (John Innes Centre 2005). Ennek megfelelően cikkük címe is preadaptációra utal. De mi a gond ezzel? A fogalom erősen teleologikus jellegű, hiszen az evolúció természetesen „nem látja előre", hogy mely sajátságok válhatnak a későbbiek során még előnyösebbé. Legfeljebb viccnek fogható fel az állítás, hogy az alga már jó korán „tudhatott" valamit. Ezért az evolúcióbiológusok többsége, az amerikai S. J. Gould (1941–2002) és a hamburgi születésű amerikai E. S. Vrba javaslatát elfogadva már régóta (1982) az *exaptáció* fogalmat használja preadaptáció helyett. A zöld növények körében a *Streptophyta* algák fent említett tulajdonságai – amellett, hogy a vízben is előnyt jelenthettek – a szárazföldön még előnyösebbnek bizonyultak, így az exaptáció jó példái. Ellenpélda: a *Chlorophyta* algák polienergidás óriássejtes növekedése nyilván nem exaptáció, hiszen ez a forma nem állta ki a szárazföldi lét próbáját (ha volt egyáltalán ilyen próba).

Tulajdonképpen Darwinnak köszönhetjük azt a felismerést, mint sok mást is, hogy egyes tulajdonságok az evolúció során az eredetitől eltérő, teljesen új funkciót vehetnek fel. A legismertebb eset a madarak tolla, melynek szerepe kezdetben hőszigetelés volt, s később vált nélkülözhetetlenné a repülésben. Mondhatjuk, hogy a toll megjelenése előnyös volt a madarak számára: mintegy „megelőlegezte" a repülés képességének kialakulását. Vagyis a toll megléte olyan tulajdonság, amely nem azért jött létre szelekció révén, ami a mostani funkciója. A madártoll mai megjelenési formái viszont természetesen szelekció eredményeképpen alakultak ki, és ráadásul a tollfajták egy része megmaradt eredeti funkciójánál. Gould és Vrba szerint az exaptációnak két változata van: 1) a tulajdonság szelekció eredményeképpen alakult ki, majd funkcióváltás következett be (madártollak jó része), vagy 2) a tulajdonság nem természetes szelekció eredménye, de később előnyösnek bizonyult a szelekció során (szárazságtűrést elősegítő gének megjelenése moszatokban). Nyilván ez két szélső eset, vannak átmeneti jelenségek is, amelyekről nehéz lenne eldönteni, melyiknek felelnek meg.

## 5.2 A szárazföld „meghódítása"

Miután tisztáztuk az embriós növények közeli rokonainak „előremutató" sajátságait, most megvizsgáljuk a szárazföldre lépés más szempontjait is. Korábbi feltételezések szerint mintegy 485 millió évvel ezelőttig, azaz a *kambrium* végéig az élet gyakorlatilag a tengerekhez volt kötve, a szárazföldek feltehetőleg élettelen, mai ésszel felmérve rendkívül „barátságtalan" részei voltak Földünknek. A tartós szárazföldi élet megjelenése nagy valószínűséggel az *ordovícium* időszakra tehető (458 millió éves, májmohára utaló fosszilizálódott spórák utalnak erre), ami önmagában kb. 44 millió évig tartott. Becslésünk a „hódítás" időpontjáról tehát mindennek mondható, csak pontosnak nem. A bizonytalanság azonban teljesen érthető, mivel a szárazföldi körülményekhez való alkalmazkodás igen nagy ugrást jelentett, s ennek a folyamatnak nemcsak az időpontjával és időtartamával, hanem a lezajlásával kapcsolatosan is számtalan kérdés merül fel – amelyekre nem biztos, hogy valaha is kielégítő választ kaphatunk.

A vízi környezetben már nagy fajgazdagságban élő zöldalgáknak nem volt különösebb gondjuk a szénforrással, a vízben oldott $CO_2$ közvetlenül hozzáférhető volt számukra. Hogyan valósulhatott meg azonban a kezdetekben a szénfelvétel a szárazföldön? Hogyan sikerült védekezni a „szabad levegő" kiszárító hatásával szemben? Hol, milyen körülmények között nyílhatott alkalom a környező közeg megváltoztatására, a vízből való kilépésre? Milyen organizmusok voltak a pionírok? Milyen párhuzamos vagy korábbi „próbálkozások" történhettek, nem is feltétlenül a zöld növények köréből? A kérdések sorát még tovább folytathatnánk. Nem kell mondanunk azt sem talán, hogy a 4–500 millió éves leletanyag túlságosan hiányos ahhoz, hogy eme kérdések megválaszolásához elegendő és megbízható alapot szolgáltasson. Sok szempontból feltételezésekre és spekulációkra vagyunk utalva, szükségképpen a mai állapotot alapul véve, mintegy a mából visszatekintve.

### *5.2.1 Abiotikus és biotikus feltételek*

A mai viszonyok ismeretében kimondhatjuk, hogy a kezdetleges terresztris életnek számtalan feltételt kellett teljesítenie a fennmaradás érdekében, és fordítva, a környezetnek is folytonosan változnia kellett – mégpedig a „kedvező" irányban – ahhoz, hogy a kilépés egyáltalán lehetséges legyen. Vegyünk szemügyre a feltételek közül néhányat!

A légköri *oxigén* szintje a *neoproterozoikum* földtörténeti idő ediakarai időszakában, amely mintegy 541 millió évvel ezelőtt ért véget, mindössze néhány százaléka volt a mainak. A tektonikus aktivitás csökkenésével új és stabilis part menti élőhelyek alakulhattak ki, amelyek esetleg a fotoszintetizáló szervezetek evolúciós fészkeivé váltak. Diverzifikációjuk igen fontos volt ahhoz, hogy a part menti helyeken is megnövekedjen az oxigéntermelés, erőteljesen hozzájárulva a légköri oxigénszint emelkedéséhez. Ebben természetesen a cianobaktériumok jártak elöl, de a későbbiek során

a vörös és zöld növények szerepe is fontossá vált. Az emelkedett oxigéntartalom eleve feltétele annak, hogy a szerves molekulák lebontásával a légzés során nagyobb energiafelszabadulás legyen elérhető. Azonban nem csak ez az egy szempont emelendő ki, hiszen a magas oxigénkoncentráció elengedhetetlen volt a Föld ózonpajzsának kialakulásához, amely már megakadályozta, de legalábbis megnehezítette az életre igen káros kozmikus és ibolyántúli sugarak behatolását. Ez a relatíve magas koncentráció a mai oxigénszint 10%-a volt mindössze, amit a légkör kb. a szilur időszak végére ért el. Innen már ismerünk többsejtes szárazföldi növényekre utaló nyomokat és leleteket.

A fentiekben utaltunk a geológiai körülményekre is, hiszen a part menti zóna morfológiája nyilvánvalóan döntően befolyásolta a növényvilágot. Feltételezések szerint azok az iszapos területek a legfontosabbak, amelyek például az ásványi anyagokban gazdag folyók torkolatvidékeit jellemezték. Itt jutottak partközelbe, majd egyre kijjebb a szárazföldre a még vízi környezetet kedvelő növények, melyek növekvő biomasszája jelentett alapot a *szerves anyag* felhalmozódásához. A lebomlott part menti szervezetek szerves anyagai nélkülözhetetlenek voltak valamiféle előtalaj kialakulásához, amely elősegíthette a szárazföldön való megtelepedést. További geológiai hatásokat is megemlíthetünk, pl. a part menti zóna ismétlődő kiemelkedését, ill. lesüllyedését, amelyek felettébb változatos élőhelyek kialakulására vezethettek.

A fentiek nem jelentik automatikusan, hogy az embriós növények közvetlenül tengeri algáktól származnának. Éppen ellenkezőleg. A *Viridiplantae* filogenetikai vizsgálata azt sugallja, hogy a tengeri algák először az édesvizeket kolonizálták, s itt alakultak ki azok az algacsoportok, amelyek közül az egyik képes volt a szárazföld „meghódítására". Közvetett bizonyíték, hogy a *Streptophyta* ágon minden faj édesvízi, s csak pár képviselőjük szárazföldi, esetleg brakkvízi – míg tengeriek egyáltalán nincsenek közöttük.

Korábban magam is átvettem azt a feltételezést, hogy a szárazföldre jutás pionírjainak a „forró" klímával is meg kellett küzdeniük. Viszonylag friss molekuláris korbecslések szerint azonban a járommoszatok és az embriós növények elválásának ideje 720–635 millió évvel ezelőttre tehető, vagyis a neoproterozoikum kriogén időszakára, jóval a kambriumot megelőzően. A kontinensek jelentős részét ekkor hó és jég borította, mert az erőteljes tektonikus aktivitásnak köszönhető dolomitképződés során nagy mennyiségű légköri $CO_2$ nyelődött el – s ennek következtében intenzív lehűlés következett be. Geológusok „Snowball Earth" (hógolyó-Föld) néven hivatkoznak bolygónk akkori állapotára. A fagy volt tehát az élővilágot akkor befolyásoló legerősebb stresszhatás, amit egyes járommoszatok ma is elviselnek (mint láttuk, vö. 4.4 cédula) – és őseik is kellően toleránsak lehettek. Zarsky et al. (2022) feltételezése ezen alapszik: a vizekből elsőként kikerülő szervezetek hidegtűrő növények lehettek, az úgynevezett anidrofitonok. Az egyik evolúciós vonalon éppen a hideg hatására váltak egysejtűvé, vesztették el ostoraikat és alakították ki a sajátságos szaporodásmódjukat. A másik vonalon a viszonylag meleg refúgiumokban pedig megmaradt a soksejtűség, a szaporodásmód és az ostorok is – lehetővé téve az embriós növények kialakulását. Az anidrofitonok morfológiailag közelebb állhattak a csillárkák és *Coleochaete*-k elődeihez, így a mai embriós növényekhez is – az elképzelés tehát megmagyarázza, miért a járommoszatok az *Embryophyta* mostani testvérei. További molekuláris genetikai vizsgálatokra van szükség, hogy a már ismert eseteket (gombaszimbiózisra való képesség, a szárazságtűrés exaptációs kialakulása) újabbakkal igazoljuk.

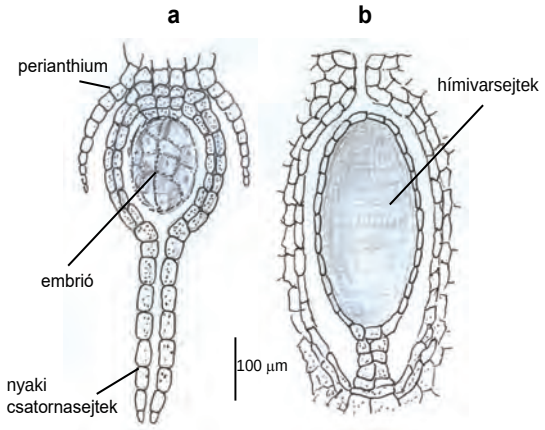
A vízi életmód feladása a növények vegetatív és reproduktív részeinek lényeges megváltozásával járt – erre már az 5.1 részben is utaltunk. A kiszáradás veszélyét csökkentő vegetatív módosulások az alábbiakban összesíthetők:

- *parenchimatikus* (háromdimenziós) szerveződés a korábbi sejtes, fonalas vagy sejtlemezes testfelépítéssel szemben, hiszen a térfogat/felület arány így a legkedvezőbb;
- a *kutikula*, *suberin* és *lignin* jellegű anyagok megjelenése a testfelületen, illetve a sejtfalban;
- *vízfelvevő* sejtek, amelyek egyidejűleg a rögzítésben is szerepet játszanak (pl. rhizoid jellegű struktúrák, hyalin papillák), majd szállító sejtek;
- a *gázcsere* szabályozása, vízveszteség minimalizálásra specializálódott sejtekkel körülvett nyílások segítségével.

A kutikula és a gázcserenyílások kialakulása egymást feltételezi, hiszen a kutikula átjárhatatlan a víz és a gázok számára. A növény belsejébe bejutó gázoknak pedig az összes sejthez el kellett jutniuk, ami a parenchimatikus sejttömeg fellazulásával, a nagy belső felületet jelentő *aerenchima* kialakulásával vált lehetővé a legtöbb növényben.

A vegetatív részeket érintő módosulások önmagukban nem elégségesek a hosszú távú szárazföldi lét fenntartásához. A sikeres elterjedés és azok a drámai evolúciós változások, amelyek később a szárazföldi növényeket jellemezték, ugyanis elképzelhetetlenek a szaporodást érintő módosulások nélkül. Ezek két csoportba sorolhatók:

- Az *ivarsejtek* fokozott védelme. A gaméták védett környezetben, az ivarszervekben (archegóniumban és antheridiumban, 5.1 ábra) alakulnak ki. Különösen fontos az archegónium szerepe, hiszen ez táplálja, ill. fejlődésében befolyásolja a benne kialakuló *embriót*, a következő sporofiton fázis




**5.1 ábra.** A májmohák női ivarszerve (archegónium) az embrióval (**a**), illetve a hím ivarszerve (antherídium, **b**). Megjegyzendő, hogy az antherídium nem mindig besüllyedve jelenik meg.

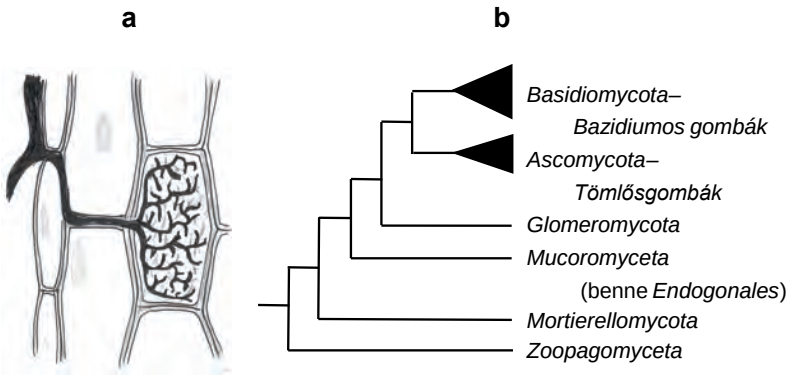
kiinduló állapotát. Az embrió kialakulása döntő mozzanat a növényvilág evolúciójában. Egyes jelei, mint láttuk, a csillárkamoszatok rokonsági körében is megfigyelhetők. Talán sohasem tudjuk meg, hogy az első archegóniumos növényeknek volt-e tényleges, soksejtes embriójuk. Elképzelhető, hogy az embrió már a vizes környezetben kialakult, mintegy megelőzve a szárazföld meghódítását. Nyilvánvalóan a sporofiton függősége csak úgy alakulhat ki, ha egy placentaszerű szövet is létrejön, amely képes a gametofiton és a sporofiton közötti tápanyagátvitelre („matrotrófia"). Ilyen sejtcsoportok a vörösmoszatoknál és a moháknál is kimutathatók. A *Coleochaete* esetében a zigótával kapcsolatban álló sejtfalnyúlványok a matrotrófia első jelei (119. old.), vagyis a soksejtes sporofiton megjelenését megelőzhette a tápanyagátvitel kialakulása.

- A *spóraképzés* fokozódása. Bár gaméták védett helyen fejlődnek, a hím- és női ivarsejtek egyesüléséhez, vagyis a megtermékenyítéshez – kezdetben legalábbis – szabad vizes közegre van szükség. A szárazföldön a vízhez jutás viszont bizonytalan, így a hangsúly fokozatosan a víztől függetlenedő életszakaszra, a sporofitonra tolódik. Ez nagy számban fejleszti a külső hatásokkal szemben védett meiospórákat, amelyek nagyságrendekkel szélesebb körben terjedhetnek el, mint a gaméták. A sporofiton többsejtűvé válásakor az egyik fő evolúciós hajtóerő tehát az lehetett, hogy a megtermékenyítés kisebb valószínűségét a sporofiton fokozódó spóratermő képessége kiegyenlítette. Az ivartalan szaporodási forma a szárazföldivé válás során mindenképpen előnyös volt a nagy távolságú elterjesztésben. A vegetatív szaporítósejtek evolúciójában lényeges lépés volt a csupasz spóra lecserélése sporopollenint tartalmazó, a környezeti hatásoknak – elsősorban a kiszáradásnak – ellenálló fallal védett spórával. Erre már az *ordovícium* időszak spóraleletei is egyértelműen utalnak (eme mikrofosszíliák sporopollenin hiányában nem is maradhattak volna fenn). Ezek a szaporítóképletek hosszú, kedvezőtlen időszakokat is átvészelhetnek, minden károsodás nélkül, s ez elengedhetetlen a szárazföldön.

### *5.2.2 Egy kivételesen fontos biotikus tényező: szimbiózis gombákkal*

Mai ismereteink szerint a fent részletezett változások sem voltak elegendőek önmagukban a szárazföldi körülmények elviseléséhez, a végleges megtelepedéshez. Az embriós növények egyedi tulajdonságkombinációja valószínűleg nem fejlődött volna ki más szervezetek „segítsége" nélkül. Már 1975-ben felvetette K. A. Pirozynski és D. W. Malloch, hogy a kiszáradást leginkább elviselő első szárazföldi szervezetek zöldalgák és vízben élő petespórás gombák (*Oomycetes*) együttéléséből származhattak. Megjelenésük hozzájárulhatott a szervesanyag-felhalmozódáshoz és egy kezdetleges előtalaj kialakulásához, amely további életformák megjelenését is elősegíthette. Pirozynski és Malloch javaslata azonban egy ideig teljesen elkerülte a biológusok figyelmét. A későbbi kutatások során kiderült, hogy a mai hajtásos növényfajok kb. 80%-a gombákkal él sajátos szimbiózisban: a gyökerek kéregsejtjeibe betüremkedő gombafonalak alkotta képletről van szó – amit fára emlékeztető alakja miatt *arbuszkuláris mikorrhiza*nak (AM) neveznek (5.2a ábra). Ez a sejten belüli szimbiózis sajátos formája: a kéregsejtek hártyája betűrődik ugyan, de ép marad, így a gomba és a növény sejtjei közötti kapcsolat kis molekulájú anyagtranszferre korlátozódik. A szimbiózis nyilvánvalóan előnyös a gombának, hiszen a növény szerves anyagokat juttat neki, míg a gomba az ásványi anyagok és a víz felvételében jelent segítséget a növény számára. A legtöbb ilyen párkapcsolatban élő növény el is pusztulna a gomba hiányában (obligát AM).

Míg a növényi partner rendszertanilag a lehető legszélesebb körből kerül ki, a gombapartnerek már kevéssé változatosak, mert a mindössze 230 ismert fajt számláló *Glomeromycota* klád adja őket (5.2 cédula). A gomba tehát távolról sem gazdaspecifikus, ami kiegyenlíti azt a hátrányt, hogy növény nélkül a legtöbb ilyen gombafaj életképtelen lenne. A feltételezés szinte azonnal adódott: a petespórás „gombák" (azaz nem is azok, mert a *Stramenopila*-ba tartoznak!) helyett inkább ez a gombacsoport játszhatott döntő szerepet a szárazföldön való megtelepedésben. A szimbiotikus kapcsolat korai megjelenése nélkül ugyanis elképzelhetetlen, hogy ennyire széles körű lenne az arbuszkuláris mikorrhiza előfordulása a mai flórában. Mint láttuk (122. oldal), ennek egyik előfeltétele, a gombával való




**5.2 ábra.** Az arbuszkuláris mikorrhiza vázlatos rajza (**a**). A gombák fő csoportjainak kondenzált kladogramja (**b**).

**5.2 cédula: Endomikorrhiza gombák – nélkülözhetetlen társbérlők**

A *Glomeromycota* kládra eső szervezetek micéliuma villásan elágazó, a lezáratlan osztódási folymatoknak köszönhetően sokmagvú sejtekkel. A fajok jelentős része kis hólyagokat (vezikulumok) is fejleszt, amelyek feltehetőleg anyagcseretermékek tárolását végzik. Néhány képviselőjük nem lép szimbionta kapcsolatba semmilyen más szervezettel, így szabadon élő. Egy különleges faj (*Geosiphon pyriformis*) pedig, egyedülálló módon ebben a csoportban, cianobaktériumokkal él együtt. A nitrogénkötő *Nostoc*-félékről van szó, notórius szimbionta partnerekről, amelyekről még hallunk a mohák, a páfrányok és a cikászok tárgyalásakor. Eddig csak ivartalan szaporodást figyeltek meg náluk, ami a hifák csúcsán fejlődő spórákkal történik. A *Glomus* génusz egyes fajaiból viszont kimutattak vagy 50 gént, amelyek meiotikus funkciókat kódolnak – rejtett ivaros szaporodás jeleiként vagy egykori ivarosság genetikai emlékeként.

A spórákat általában növényevők terjesztik a talajban. Megfelelő hőmérséklet, nedvesség és a szimbionta partner jelenlétében csíráznak ki. A fejlődő micélium és a gyökérszőrök találkozását a növény termelte csalogatóanyagok is elősegítik. Ezután a gomba ún. appresszórium-sejtjei behatolnak a gyökér bőrszöveti sejtjei közé, majd a hifák kis fácskát fejlesztenek a kéregsejtjekben. A gomba micéliumának jelentős része viszont a talajban marad.

A spórák ellenálló, többrétegű fala alkalmassá teszi őket a fosszilizációra. Az alsó devon időszak rétegeiből Kanadából és Skóciából is előkerültek a maiakhoz igen hasonló spóráik. A leletegyüttesben található egyéb növényi fosszíliák utalnak arra, hogy szimbiotikus kapcsolat is fennállt a gomba és a növény között.

A szárazföldi megtelepedés szempontjából persze érdekesebb kérdés, hogy a nem hajtásos embriós növényekkel, a pionírokhoz filogenetikailag közelebb álló mohákkal mi a helyzet? A lombosmohákénál (jelen fejezet 5.6 rész) – minden erőfeszítés ellenére – szinte egyáltalán nem sikerült gomba-szimbiózisra bukkanni (kiv. *Takakia*, 147. old.). Sok becősmoha és májmoha (5.4, ill. 5.5 rész) esetében – a vizsgált fajok kb. felénél – azonban egyértelműen igazolódott a gombakapcsolat. Telepeikben és rhizoidjaikban ezek is gombapartnereket viselnek. Bidartondo et al. (2011) molekuláris filogenetikai elemzése pedig megmutatta, hogy a gomba nemcsak a *Glomeromycota* kládról származhat! A májmohák első leágazásain lévő, egyszerűbb telepeket formáló fajok (*Treubia* és *Haplomitrium* génuszokban, 139. oldal) a *Mucoromycotina* klád gombáival (*Endogonales*) élnek szimbiózisban. Miután ez a klád előbb ágazik le, mint a *Glomeromycota* (5.2b ábra), arra is következtethetünk, hogy a szárazföldre kerülés során először az *Endogonales* hajdani képviselői és az egyszerű telepes májmohák szimbiózisa jött létre, ezt követte a *Glomeromycota* fajok és a többi embriós növény együttélése. Sok májmohánál és a becősmohánál mindkét gombapartner előfordul, akár egyszerre is! Miután a két gombacsoport más és más anyag felvételében a leghatékonyabb, a hármas szimbiózis megléte külön előnyöket biztosít a partnereknek (Field et al. 2019).

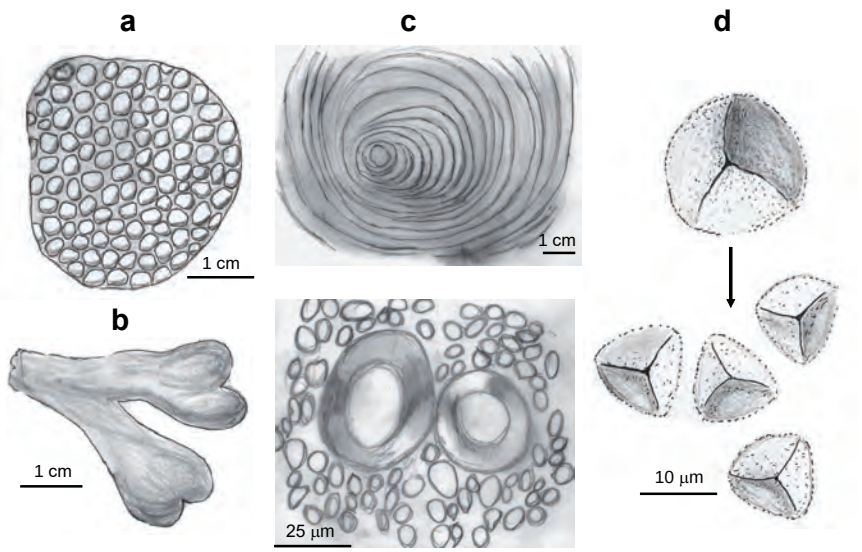
együttélés genetikai háttere már a zöldalgáknál kialakult. A többi mikorrhiza-típus, mint például a gyökerek külső felületét borító ektomikorrhiza (EM) később jelent meg, több evolúciós vonalon is, és itt már a tömlős- és bazidiumos gombák lépnek szimbiózisba a növénnyel. A „késés” érthető, ui. ezek a csoportok evolúciósan újabbak, mint a *Glomeromycota* (5.2b ábra). Ugyancsak későbbi fejlemény, hogy számos evolúciós vonalon, egymástól függetlenül, egyes növények már képessé váltak az AM kapcsolat nélkül is fennmaradni (fakultatív AM) – majd teljesen meg is szabadultak a gombapartnertől. Ez utóbbira sok példát talá-

lunk a palkafélék (*Cyperaceae*) és keresztesvirágúak (*Brassicaceae*) körében. Más növények, mintegy 400 faj, viszont éppen az ellenkező stratégiát választották: fotoszintetikus képességüket szinte teljesen elveszítve ún. mikoheterotróf táplálkozásúvá váltak, teljesen a gombagazdától függenek. Egy részük AM-típusú (pl. egyes *Gentianaceae* fajok), míg a többség az EM stratégiába sorolható (pl. az *Ericaceae* és *Orchidaceae*). Nem is olyan régen még a „szaprofiton" cimkével illették ezeket a növényeket, de ma már látjuk: a kapcsolat szimbiózis vagy ritkábban élősködés. A négyszázas összeg jelentősen megnő, ha az orchideák teljes, mintegy 20,000-es fajszámát is hozzáadjuk, hiszen mindegyikük gombára utalt legalább csíranövény korában. A mikoheterotrófiára való átállás tehát az orchideák esetében a legkifejezettebb, de legalább 40 különböző evolúciós vonalon bekövetkezett.

### *5.2.3 Mit mondanak a leletek?*

Arra a kérdésre, hogy milyenek is voltak a pionír terresztris növények, csak a fosszilis leletek segítségével válaszolhatunk. Tekintettel az eltelt több százmillió évre és a növényi maradványok megőrződésének kicsi esélyeire, nem csodálkozhatunk azon, hogy ez a leletanyag meglehetősen hiányos és óvatosan kezelendő. Több olyan titokzatos fosszília ismeretes, amelyet nem vagy csak nagy bizonytalansággal tudunk azonosítani, ma élő taxonokkal összevetni. Tekintsük át először a moszatokkal kapcsolatos feltevéseket! A *Coleochaete* zöldalga felépítése nagyon hasonló egy igen régi lelet, a felső szilurból előkerült *Parka* (5.3a ábra) lenyomatához. A zigóta falában található erősen ellenálló anyagot, a sporopollenint mind a *Coleochaete*-ből, mind pedig a *Parka*-ból kimutatták. Az azóta eltelt 400 millió évből azonban nem került elő további fosszilis bizonyíték a kettő kapcsolatát, ill. általában a *Coleochaete* és bármely embriós növény közvetlen evolúciós összefüggését igazolandó. Bizonytalan fosszília a *Protosalvinia* is (felső devon, 5.3b ábra), amely első látásra egyes májmohák villás elágazású teleprészeire emlékeztet. Maradványaiból kutint és ligninszerű vegyületeket sikerült kimutatni – ami akár a szárazföldi lét jele is lehet. Ezt támasztják alá a telephez kötödő spóraleletek is, amelyek szintén tartalmaznak sporopollenint. A moszatokon kívül még vitatott hovatartozású egyéb szervezetek is szóba jöttek, amelyek később gombának bizonyultak (5.3 cédula).

A mohajelenlét egyéb bizonyítékai a felső ordovíciumtól (kb. 475 millió éve) nagy számban előkerülő spórák. A legrégebbi leletek egyesével, kettesével vagy négyesével állanak, burokkal védettek – de a burok a későbbi rétegekben már hiányzik. A csupasz, négyesével álló spórák (tetrádok) egyértelműen a mai májmohákat idézik. A szilur elejétől kezdődően felbukkannak a trilét típusú, a tetrád szétesése utáni Y alakú nyomokat (lezúrákat) viselő spórák is, amely viszont már a harasztok jellemzője (5.3d ábra). Az első biztosan AM lelet pedig kb. 400 millió éves – és szintén az edényes növények jelenlétét támasztja alá.




**5.3 ábra.** A *Parka decipiens* lenyomata (**a**) a szilur és a devon határáról a *Coleochaete* álszövetes szerkezetét idézi. A *Protosalvinia* (**b**) leginkább májmohatelepre emlékeztet. A *Prototaxites* (**c**) keresztmetszeti képén (felül) látható vonalakról még vitatkoznak, hogy koncentrikus köröknek vagy spirálnak felelnek-e meg, nagy nagyításban (alul) jól látható a vékony- és vastag-csöves finomszerkezet. A májmohák spórái tetrádban terjednek (**d:** felül), míg a harasztoknál a tetrád nyomát a különálló spórákon jól felismerhetjük (**d:** alul).

**5.3 cédula: *Prototaxites* – kezdeti tapogatózás a sötétben**

A geológiai rétegek egész sorozatából ismeretes *Prototaxites* (felső szilur – felső devon, 5.3c ábra) mindmáig bizonytalanságban tartja a kutatókat. Fatörzsszerű darabjai (taxus = tiszafa) akár méteres vastagságot és nyolc méteres hosszúságot is elérhetnek, keresztmetszetben vékony- és vastagcsöves szerkezetet mutatnak. A kutin és lignin jelenléte szárazföldi szervezetre utal. Mai növényekre első látásra nem hasonlítanak, korábbi feltételezések szerint óriási gomba, mások véleménye alapján akár zuzmó – vagyis valamilyen alga és gomba együttese is lehetett. Graham et al. (2010) szerint bonyolultabb – és a jelen fejezet szempontjából érdekesebb a helyzet. A gigantikus „*Prototaxites*-hengerek" esetleg a mai *Marchantia* fajokra erősen emlékeztető mohák telepeinek felcsavarodásából keletkeztek, a csövecskék pedig egyrészt a moha rhizoidjainak, másrészt pedig egy gombaszimbionta fonalainak és cianobaktériumoknak felelnek meg. A mohapárnák szőnyegszerű felcsavarodása lejtős területen a gravitáció, víz és a szél hatására történhetett. A *Prototaxites* eszerint a májmohák ordoviciumbeli megjelenését és a szimbiózis különféle formáinak meglétét egyaránt jelezheti. Tekintve, hogy ilyen jelenséget ma nem lehet megfigyelni, és a moha rhizoidok fosszilizációja is kérdéseket vet fel, nem csoda, hogy a „felcsavart mohaszőnyeg" hipotézis nagy vihart kavart a szakmai berkekben, s nem fogadta el mindenki. Mára már egyértelműnek látszik, hogy mégiscsak egy óriási gombáról lehet szó, ami a korábbi feltételezésekkel szemben nem felálló, hanem talajon fekvő, részben föld alatti szervezet volt. A „törzs" párhuzamosan futó micéliumok vastag kötege, melyhez hasonló (ún. rizomorf) a mai gombáknál is előfordul (Vajda et al. 2022).

*Summa summárum*

- A növények szárazföldön való megtelepedéséhez számos abiotikus és biotikus tényezőnek kellett megváltoznia
- Az *Embryophyta* (embriós növények) koronakládjába tartozó szervezetek lényeges és evolúciósan előnyös tulajdonsága, hogy az embrió az archegóniumban fejlődik, s a fiatal sporofitont a gametofiton védi és táplálja.
- Egyéb – az algákhoz képest – előremutató sajátságaik az antheridium, a kutikula és a sporangium.

## 5.3 *Monosporangiophyta* – mohák (19.347)

A fentiek alapján nem kétséges, hogy a ma élő növények közül a mohák állanak a legközelebbi rokonságban a valaha élt első embriós növényekkel. A mohákat a régi rendszerek egy törzsként kezelték, de a korai kladisztikai elemzések azt sugallták, hogy a mohák nem monokladisztikus csoport, azaz a ma élő mohák nem alkotnak koronakládot az élet fáján. Filogenetikai-kladisztikai értékelések szerint három „mohavonal" egyértelműen elkülönül egymástól, mégpedig a *Hepaticae* (májmohák), a *Musci* (lombosmohák) és az *Anthocerotae* (becősmohák). Ezek természetes jellege régen nem kérdéses. Inkább az volt a nagy rejtély, hogy ezek milyen sorrendben és milyen kombinációban kapcsolódnak a többi embriós növényhez, vagyis a hajtásos növényekhez (részletesen l. lentebb). A legfrissebb, egyre nagyobb adathalmazon alapuló értékelések „rehabilitálták" a tradicionális vélekedést, vagyis ma már megint egy közös őstől származó csoportként kezeljük a mohákat.

Mindezt alátámasztja, hogy jó néhány tulajdonság sorolható fel, amelyben a mohák megegyeznek egymással – és különböznek a többi embriós növénytől. Egyesek valamilyen „hiánnyal", ill. valamely sajátság pleziomorf állapotával magyarázhatók, így nem tekinthetők túlságosan erős bizonyítéknak.

1) A mohákat a többi embriós növénytől a szállítószövet hiánya alapján választhatjuk el, bár ez nem egyértelmű, hiszen szállításra alkalmas sejtek és sejtcsoportok a moháknál is vannak: a lombosmoháknál a sporofitonban és a gametofitonban is (olykor igen fejlett formában), a májmoháknál legfeljebb a gametofitonban – a becősmoháknál viszont hiányoznak. Valódi rostasejtek és lignin, az edényes növényektől (*Tracheophyta*) eltérően, semmiképpen nincs bennük. Ma már bizonyítottnak látjuk, hogy egyik mohacsoport szállítósejtjei sem homológok a hajtásos növények edényeivel, hanem független evolúciós utakon alakultak ki a szállító sejtekkel nem rendelkező ősökből. Ennek ellenére, talán az egyszerűség kedvéért, a mohák esetében is szárról (cauloid) beszélünk, s a „hajtás" kifejezés is fel-felbukkan az irodalomban. Tudjuk persze, hogy a mohaszár nem tévesztendő össze semmilyen szempontból a hajtásos növényekével. Hasonló a helyzet a mohák leveleivel (phylloid) is.

2) Ellentétben a többi ma élő embriós növénnyel, életfázis-váltakozásukban a gametofiton (diploid) szakasz dominál a sporofitonnal szemben, vagyis maga a fotoszintetizáló növényi test haploid sejtekből áll. A sporofiton szakasz sem jelentéktelen, sokszor erősen differenciált is, de egyetlen funkciója a spóratermelés. Önálló létre képtelen, s csak igen ritkán (például a becősmoháknál) képes a gametofitonnal összemérhető fotoszintetikus aktivitásra.

3) A mohák sporofitonja nem elágazó, és rajta csak egy sporangium (tok) fejlődik (amit a névben is jelezhetünk, vö. 5.3.2), éles ellentétben az összes többi embriós növénnyel (ez utóbbiakat *Polysporangiophyta* néven különítjük el a moháktól, részletesen l. a 6. fejezetet!).

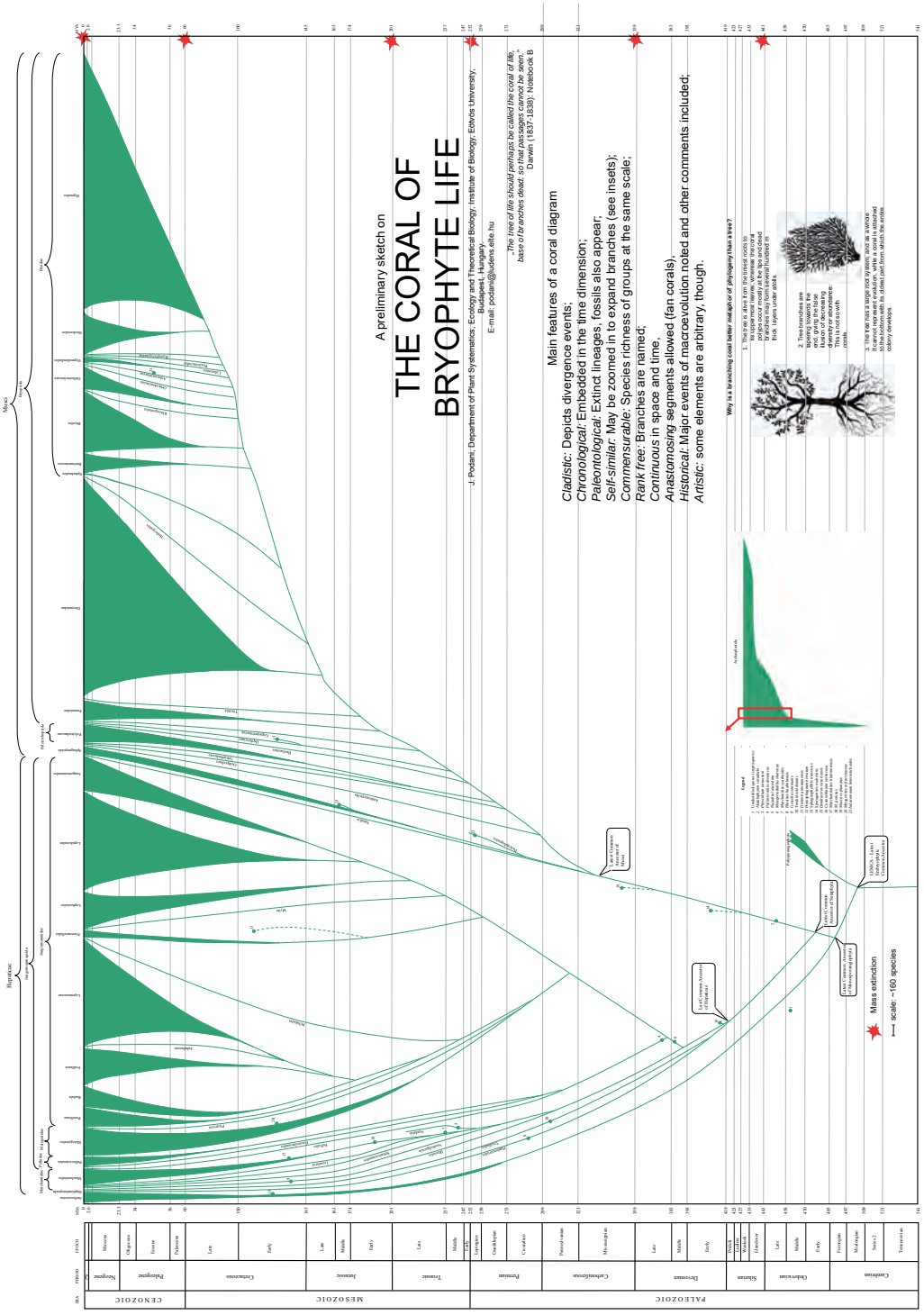
4) Tovább pontosítva a „mohasajátságokat”, azt is meg kell jegyezni, hogy a moháknak nincs önálló vízháztartásuk (poikilohidrikusak), vagyis víztartalmuk környezetfüggő, a vizet teljes testfelületükön veszik fel. Ugyanakkor a száraz levegő hatására a víz elpárolog belőlük, kiszáradnak, életképességüket azonban megőrzik, és nedves állapotban anyagcseréjük regenerálódik (néha herbáriumi példányoké is!). Ezzel szemben a legtöbb ma élő hajtásos növény (*Tracheophyta*) – bizonyos határokon belül természetesen – képes szervezetének vízháztartását a környezettől függetleníteni ozmoreguláció révén. Vizet nem tudnak minden testrészükkel felvenni, s ha kiszáradnak, általában el is pusztulnak.

### *5.3.1 A mohák filogenetikai kapcsolatai – bonyodalmak*

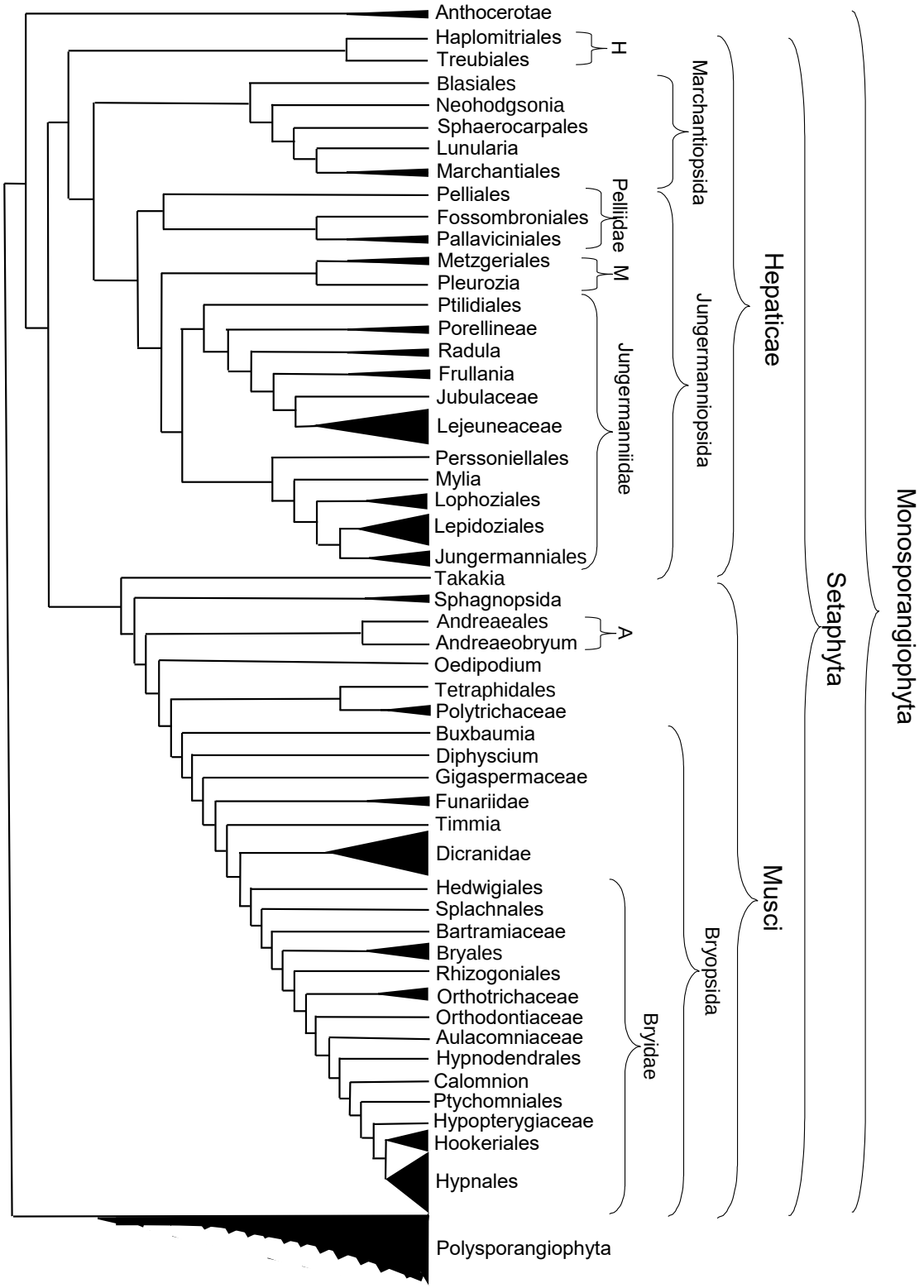
Az 5.4 ábrán látható koralldiagram és az 5.5 ábra kondenzált kladogramja a mai ismereteinket tükrözi – nyílván nem egyik napról a másikra alakultak ki, s természetesen nem tekinthetők „véglegesnek” sem. A három fő mohavonal elválása túlságosan régen és valószínűleg túl gyorsan következhetett be ahhoz, hogy az evolúciós mintázat molekuláris információ formájában megőrződjön s teljes bizonyossággal rekonstruálható legyen. Nem meglepő tehát, hogy a mohák evolúciója és filogenetikája elég régóta vitatott kérdés. A mohakladisztika történetében az volt az első hipotézis, hogy a mohák tulajdonképpen nem monofiletikusak. Ez többféleképpen lehetséges, a legnagyobb ellentét a „májmoha először” és a „becősmoha először” hipotézis képviselői között volt. Vagyis az volt a fő kérdés, hogy melyikük jelenti a legelső elágazást a kladogramon (azaz melyik van az *Embryophyta*-n belül *alapi* helyzetben). A legelső morfológiai/biokémiai alapú elemzések – amelyek természetszerűleg recens taxonokra korlátozódtak – az embriós növények kladogramján a májmoha – becősmoha – lombosmoha leágazási sorrenddel interpretálták a mohák filogenetikai kapcsolatait. Eszerint a becős- és lombosmohák sztómái („gázcserenyílásai”), mint apomorf sajátságok, eme két mohacsoport és a hajtásos növények monofiletikusságának bizonyítékai lennének. Egyes szállítósejtek és a csúcsi merisztéma jelenléte a lombosmohákban pedig azt sugallja, hogy ők állnak legközelebb a hajtásos növényekhez. A májmohák alapi helyzetét emellett több molekuláris bizonyíték is támogatja, pl. három mitokondriális intron jelenléte minden embriós növényben, kivéve a májmohákat. Figyelemre méltó, hogy indolecetsav-konjugációra (az auxin hormon termelésének szabályozására) minden embriós növény képes a májmohákon kívül. Későbbi vizsgálatokban viszont a becősmohák kerültek alapi helyzetbe, s ezután következtek a májmohák és a lombosmohák kládjai. Emellett az a morfológiai érvelés szól, hogy a becősmohák elég sok algasajátságot őriztek meg – azaz bővelkednek pleziomorf jellegekben (pl. pirenoidok a kloroplasztiszban, 136–137. oldal). A sztómák megléte a becős- és lombosmohák esetében így viszont csak párhuzamos evolúcióval, vagy a májmoháknál bekövetkezett teljes kieséssel lenne magyarázható. Voltak molekuláris elemzések is, amelyek a becősmohák korai leválását támogatták. Erre a következtetésre jutott Nickrent is a munkatársaival 2000-ben, négy gén szekvenciájának (az *rbc*L és a három növényi genomból – sejtmag, plasztisz és mitokondrium – származó rDNS) parszimónia elemzése alapján – de csak akkor, ha kihagyta az rbcL 3. pozícióbeli tranzícióit (amelyek nem befolyásolják a kódolt aminosavat). A figyelembe vett gének száma fokozatosan nőtt, és a helyzet megváltozott. Mitokondriális gének alapján (Groth-Malonek & Knoop 2005) és a kloroplasztisz- és sejtmaggének együttes elemzéséből (Qiu et al. 200) a májmoha – lombosmoha – becősmoha leválási sorrend vált valószínűvé. Chang & Graham (2011) 17 kloroplasztiszgént vizsgált meg, és hasonló eredményre jutott, csakúgy mint Ruhfel et al. (2014) a teljes kloroplasztiszgenom figyelembe vételével. Cox et al. (2014) azonban ezt az eredményt a tripletek harmadik pozíciójában bekövetkező tranzíciók (néma szubsztitúciók) torzító hatásának tulajdonították, és a kloroplasztisz-proteinek aminosav-szekvenciáit részesítik előnyben. Egyre biztosabbá vált, hogy a sorozatos leválás helyett a májmohák és a lombosmohák testvércsoporti kapcsolata a helyes feltételezés (pl. Wickett et al. 2014), és felvetődött a mohák monofiletikusságának korábban oly egyértelműen elvetett lehetősége is (Puttick et al. [2018] és de Sousa et al. [2019]). A növekvő adatmennyiség és a finomodó módszerek alapján ma a moha-monofiletikusság tűnik a legelfogadottabb feltételezésnek (Su et al. 2021, Bechteler et al. 2023)

### *5.3.2 Mohák – hogy nevezzük el őket?*

Miután a mohák filogenetikailag természetes csoportnak bizonyultak, rá kell térnünk arra, hogy mi is legyen a klád neve? A magyarral nincs gond, a *moha* általános fogalma alkalmazható az egész csoportra, a három fő kládot pedig a becős-, máj- és lombos- előtagok segítségével egyértelműen megkülönböztethetjük egymástól. Nem ez a helyzet a tudományos elnevezéssel. A „*Bryophyta*” név sok botanikus számára az összes mohát jelöli, mint egykori törzset a linnéi osztályozásokban (lásd pl. Pócs 1979, Stewart & Rothwell 1993). Ezzel összhangban az angol „bryophyte” szó is minden mohára utal, és a három fő csoport is egyértelműen megnevezhető ezen a nyelven (hornworts, liverworts, mosses). A kavarodást az okozza, hogy a „*Bryophyta*” igen gyakran csak a lombosmohákat jelöli, a linnéi rendszerben – a végződési konvencióknak megfelelően – törzsként (pl. Shaw et al. 2011, Glime 2017, Huttunen et al. 2018, Bechteler et al. 2023). Ezen nem




**5.4 ábra.** A mohák (*Monosporangiophyta*) koralldiagramja.




**5.5 ábra.** A mohák (*Monosporangiophyta*) kondenzált kladogramja. A: *Andreaeopsida*, H: *Haplomitriopsida*, M: *Metzgeriidae.*

igazán segít, ha a linnéi osztályelnevezést (*Bryopsida*) alkalmazzuk a lombosmohákra, mert ez a név manapság (Buck & Goffinet 2000) csak a lombosmohák egy részhalmazát jelöli (az arthrodont perisztómával rendelkezőket). Nem is beszélve arról a véletlen, de zavaró majdnem-egyezésről, ami a zöldalgák *Bryopsidales* kládjának nevével mutatkozik. A megoldást csak részben adja meg a Phylonyms (de Quieroz et al. 2020): a legrégebbi elnevezéseket felélesztve a három mohakládot *Anthocerotae, Hepaticae* és *Musci* néven különíti el.[1] Ily módon a lombosmohák elnevezési problémája megoldódik. Ugyanakkor az összes moha kládját a Phylonyms nem is említi, nyilvánvalóan a fent ismertetett kladisztikai bizonytalanságok miatt. A Shaw & Goffinet (2000) javasolta *Bryobiotina* ugyan alkalmazható lenne, de szerintem a „*Bryo-*" előtag megtartásával nem tennénk eléggé egyértelművé a dolgot. Ezért ajánlottam (Podani 2020) a *Monosporangiophyta* elnevezést, ami erősen hangsúlyozza azt a tényt, hogy minden moha sporofitonja egy sporangiumot visel. Ezzel szemben a *Polysporangiophyta* testvérkládon a sporofiton elágazó és több sporangiumot találunk rajta. Ide tartoznak a hajtásos növények és azok edény nélküli elődei (6. fejezet).

**Definíció:** A fentiek alapján a *Monosporangiophyta* (mohák) a legnagyobb koronaklád amely tartalmazza az *Anthoceros punctatus*, a *Marchantia polymorpha* és a *Sphagnum palustre* (mind jelen fejezet) nevű fajokat, de nincs benne a *Magnolia tripetala* (321. oldal).

## 5.4 *Anthocerotae* – becős- (vagy szarvas-) mohák (220)

Gametofitonjuk telepes, emiatt korábban a májmohákhoz sorolták őket, s „praktikus" okokból egyes növényhatározók még ma is együtt kezelik e két csoportot. Ezt azonban a telep léte önmagában nem indokolja, ugyanis a becősmohák sok különleges sajátossággal bírnak. A többi mohából például teljesen hiányzik a becősmohák nagy kloroplasztisza (sejtenként 1–8), amelyben egy vagy több nagy pirenoid szemcse is található – legalábbis a fajok 50%-ában. Ez a zöldmoszatok – nagy részének – sajátsága, pirenoidokat a többi embriós növény kloroplasztisza egyáltalán nem tartalmaz. A hímivarsejt ostorainak aszimmetrikus illeszkedése is algaörökségnek tűnik.

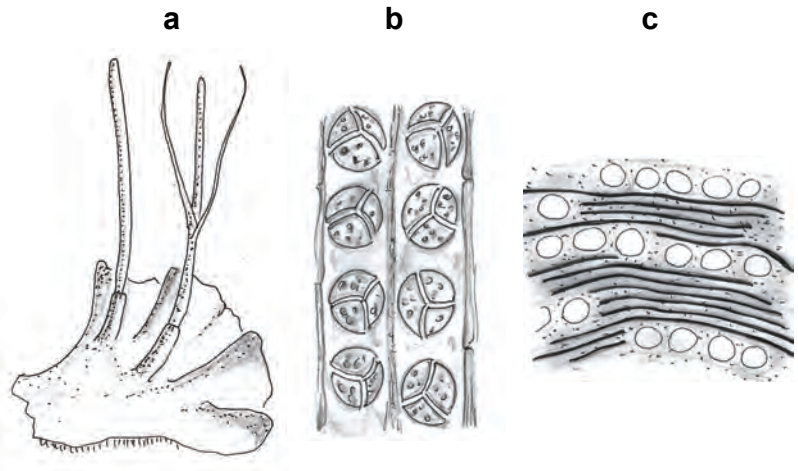
A telep szabálytalan körvonalú, lebenyezett, belseje nem differenciált. Egysejtű rhizoidok rögzítik az aljzathoz. Az epidermisz alatt vannak beágyazva az ivarszervek (azaz endogén kialakulásúak, szemben a többi mohával). Megemlíthetők a telep bőrszövetében található nyálkacsatornák N-kötő *Nostoc* cianobaktériumai. Olajtestjeik nincsenek, a májmohákkal ellentétben. A telepből kinövő sporofiton igen fejlett lehet (akár 16 cm magas), felülről nyíló becőre[2] emlékeztet (5.6a ábra), fotoszintetizál, és sztómák is vannak rajta. E sztómák funkciója a sporofiton kiszárításában és a spórák kiszórásában jelentős (tehát nem a gázcserében és a párologtatás „szabályozásában" működnek közre, mint korábban gondolták). A sporofiton köztes („interkaláris") merisztémája folytonos növekedést biztosít. A felnyíló sporangiumban megfigyelhető az oszlop (columella), amelyen felülről lefelé érnek a fokozatosan kiszóródó spórák (5.6b ábra). A spórák kiszabadulását és terjedését ún. pszeudoelatera fonalak segítik. A sporofiton a gametofiton elpusztulása után is életképes marad, akár egy esztendeig is. A spóra jól fejlett trilét nyomokat visel, szemben a lombosmohákkal. A spórából közvetlenül az egy- vagy kétlaki teleptest fejlődik, mohaelőtelep (protonéma) nincs. A becősmohák nem válogatnak gombaszimbiontákban, az *Endogonales* ősi mikorrhiza típusa és a *Glomus*-ok újabb keletű kapcsolata is kimutatható náluk, mint korábban említettük.

A becősmohák mintegy 220 ma élő faja talaj- és fánlakó életmódot folytat a mérsékelt és – elsősorban – a trópusi övben. A kis fajszám és a széles körű elterjedés ősi, egykoron nagyobb fontosságú csoportra utal – ami nem zárja ki teljesen egy kései radiáció lehetőségét sem. Hazánkban kettő fordul elő (az *Anthoceros agrestis* és a *Phaeoceros carolinianus*, 5.9a ábra); nedves, agyagos talajon nőnek, de meglehetősen ritkák. Az egyes fajokat gyakran csak az ivarszervek vizsgálatával lehet biztosan megkülönböztetni. A becősmohák első biztos és teljes lelete a Dominika szigetén talált borostyánba zárt fosszília (*Dendroceros*, Frahm 2005), ami az eocén-oligocén korokból származik. Az első becősmoha spóralelet persze jóval korábbi, a felső krétából írták le, s leginkább a recens *Phaeoceros* spóráira emlékeztet. A legtöbb biztos és nagyszámú maradvány miocén kori rétegekből került elő.

A becősmohák szerepe kitüntetett a növényi evolúció értelmezésében. Algákat idéző sajátságaik az embriós növényeken belüli alapi helyzetüket támogatják. Nemrégiben kiderült azonban, hogy a pirenoidok jelenléte nem feltétlenül közvetlen algaörökség: Villareal és Renner (2012) vizsgálatai szerint a pirenoidok kb.

1 Klasszikus *Hepaticae* és *Musci* elnevezéseket nemrégiben azért cserélték le *Marchantiophyta* és *Bryophyta* nevekre, mert egy új botanikai nómenklatúrai szabály arra „kötelezte" a taxonómusokat, hogy a magasabb linnéi kategóriákat egy oda tartozó (típus-) génusz nevének beépítésével nevezzék el, a rangot jelző végződés felhasználásával. Erre a kladisztikai-filogenetikai nevezéktanban természetesen nincs szükség, mint ahogy a linnéi rendszerben az állatok esetében sem vezettek be ilyesmit (vö. *Aves, Mammalia, Bivalvia* stb.).

2 A tudományos név viszont virágszarvat jelent („anthos" = virág, „ceros" = szarv, kürt; görög).




**5.6 ábra.** Egy becősmoha (*Anthoceros sp.*) habitusképe (**a**), a sporofiton keresztmetszete spórák tetrádjaival (**b**), és a kloroplasztisz belső szerkezete (**c**).

100 millió éve jelentek meg náluk először, később is vagy négyszer-ötször újra felbukkantak, más és más génuszokban, s kb. ugyenennyiszer el is vesztek. A ma élő fajok feléből mutathatók ki csupán. Ennek a furcsa „viselkedésnek" még nem ismerjük az okát, de az tény, hogy a pirenoidos mohakládok sikeresebbek, fajgazdagabbak, mint a pirenoidot nem tartalmazó testvérkládjaik. Magának a relatív sikerességnek viszont megvan a magyarázata: a pirenoid szemcsék a $CO_2$ fixációban játszanak szerepet, mert magasan tartják annak koncentrációját a kloroplasztisz belsejében. Ennek nyilvánvaló eredménye a hatékonyabb fotoszintézis, és ezáltal a nagyobb versenyképesség. A becősmohák kloroplasztisza amúgy nem téveszthető össze semmilyen más növény kloroplasztiszával. A gránumok között, azok főtengelyére merőlegesen csőszerű tilakoid csatornák húzódnak (5.6c ábra), amelyek feltehetőleg a különféle fotoszintetikus folyamatok térbeli elválasztását szolgálják.

**Definíció:** Az *Anthocerotae* (becősmohák) a legnagyobb koronaklád, amelyben az *Anthoceros punctatus* benne van, de hiányzik a *Plagiochila adianthoides*, a *Sphagnum palustre* (mind jelen fejezet) és az *Osmundastrum cinnamomea* (213. old.). A legfrissebb értékelések öt kisebb kládot különítenek el benne.

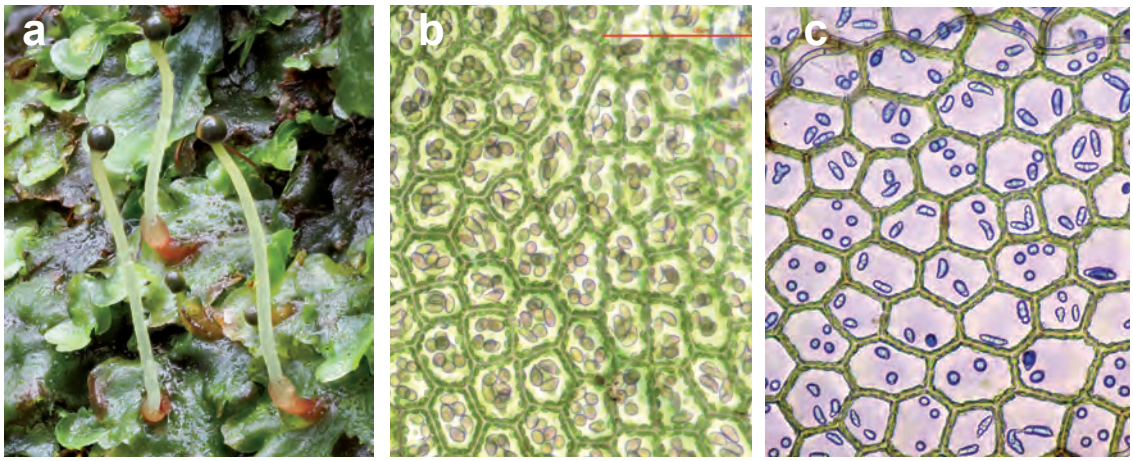
## *5.5 Setaphyta* – nyeles spóratartójú mohák (19.127)

A becősmohákon kívül az összes többi moha ide tartozik, közös sajátságuk, a sporangiumot (spóratokot) tartó nyél, a *seta* megléte. Megjegyzendő, hogy a seta nem teljesen általános még ebben a csoportban sem, hiszen pl. a tőzegmoháknál, a sziklamohák egy részénél és egyes májmoháknál hiányzik, s a sporofiton életszakasz maga a sporangium.

## *5.6 Hepaticae* – májmohák (7419)

Gametofitonjuk telepes és „leveles-száras" szerveződésű lehet; fajszámukat tekintve az utóbbiak vannak többségben. A telepes májmohák belső szerveződése változatos, a leveles májmoháknál pedig inkább a külső megjelenésben tapasztalhatunk jelentős eltéréseket. Nem túlságosan nagyok, ritkán érik el a 20 cm-t, s még ritkábban az 1 métert. A telepet egysejtű rhizoidok rögzíthetik. Az ivarszervek a telep epidermiszéből fejlődnek ki, ivarszervtartókon kiemelkednek vagy a felszínen maradnak, illetve a telepbe is süllyedhetnek. A leveleseknél az ivarszervek rendszerint rövid oldalágak csúcsán jelennek meg. Az ivarszervet a gametofitonból képződő különféle burok védheti, az összeforrt levelekből álló burkot perianthiumnak nevezzük (5.1a ábra). A védőburkok eredete és morfológiája lényeges határozó bélyeg. A gametofiton lehet egylaki (a fajok 30%-a) vagy kétlaki (70%) – ez utóbbit tekintik ősi állapotnak.[3] A hímivarsejtek kétostorosak, vizes közegre van szükségük, hogy a petesejthez eljussanak. A megtermékenyítés után, diffúz sejtosztódással fejlődik ki a sporofiton, amit kezdetben a gametofiton szövetei teljesen beborítanak. A sporofiton üvegszerű nyélből (seta) és tokból (capsula) áll (5.7a ábra), s egy talp rögzíti az archegónium belsejében, amelytől a tápanyagokat kapja. Amint a spórák megértek, a kiemelkedő tok feltöri az archegóniumot védő süveg (calyptra) tetejét, és a nyél egy éjszaka alatt megnyúlik. A szétnyílt süveg az archegóniumon marad. A spórák kiszóródását követően a sporofiton hamarosan elpusztul. A gametofitonnal ellentétben, a májmoha sporofiton felépítése meglehetősen egységes, s leginkább csak a tok felnyílásában vannak eltérések: általában felreped,

3 Bár ennek ellentmond McDaniel et al. (2013) vizsgálata, miszerint a mohaevolúció során kétszer annyi váltás történt az egylaki-kétlaki irányban, mint fordítva. Azt is kimutatták, hogy az egylakiak vonalain gyorsabb a fajkeletkezés, mint a kétlakiak körében. Ennek magyarázata további elemzéseket igényel.




**5.7 ábra. a:** A *Pellia epiphylla* gametofitonjai és sporofitonjai (Isle of Man, D. Callaghan) **b:** a *Jubula hutchinsiae* levélrészlete az olajtestekkel és kloroplasztiszokkal, **c:** a *Calypogeia azurea* levélrészlete a kék olajtestekkel (mindkettő C. Halpin).

vagy négy kopáccsal nyílik, de sohasem zárható újra. Oszlop (columella) nincs a tok belsejében. Az érlelődő spórák között rugószerű elatera fonalak is kialakulnak, ezek a spórák kiszóródását és minél távolabbra jutását segítik elő. Az egylaki májmoháknál minden spóra egyforma (izospória), a kétlakiaknál a spórák ivarilag determináltak, de egy sporangiumban fejlődnek, és alakilag egyformák (homoiospória).[4] A spórából általában néhány sejtes mohaelőtelep (protonéma) fejlődik: ez csúcsi növekedésű, s fokozatosan differenciálódik a gametofiton teleppé. A májmohák emellett levél- vagy teleprészletekkel, ill. sarjtestekkel (gemmák) is szaporodnak, gyakran igen nagy távolságra is eljutnak.

A gametofiton sejtjeiben sok lencse alakú (lentikuláris) kloroplasztiszt találunk. E tekintetben a májmohák a lombosmohákkal megegyeznek. Valódi zárósejtes gázcserenyílásaik nincsenek, s legfeljebb szellőztető pórusok fordulnak elő a telep felszínén. A sejtekben erősen fejlett, membránnal határolt olajtestek alakulnak ki (5.7b ábra). Ezek jelenléte a fajok 90 százalékában igazolható, és a májmohákra leginkább jellemző szünapomorfia. Bennük igen sokféle másodlagos anyagcseretermék és enzim jelenhet meg, sőt teljes plasztiszok is, és a tartalékolás mellett igen aktív szerepet játszanak a sejt metabolizmusában (Suire et al. 2000). Általában színtelenek, de például az azulén nevű terpenoid-származék kék színt kölcsönöz egyes fajok leveleinek (*Calypogeia azurea*, 5.7c ábra). Az olajtestek hiányában a növény jobban ki van téve a fogyasztóknak (Kanazawa et al. 2020). Kromoszómaszámuk általában n = 8 vagy 9; poliploidizációra – szemben a lombosmohákkal – nem hajlamosak. A májmohák monofiletikusságát a molekuláris elemzések erősen támogatják, bármilyen génen alapulnak is azok. Belső filogenetikai viszonyaik morfológiai karakterekkel nem mindig értelmezhetők: hasonló bélyegek egymástól függetlenül is felbukkanhatnak különböző evolúciós vonalakon (ez a homoplázia jelensége).

A májmohákat mintegy 300 génusz és 7400-nál is több faj képviseli a recens flórában. Az egész Földön előfordulnak, rendszerint igen nedves környezetben, legnagyobb fajgazdagságban a trópusokon, bár sivatagi és sarkvidéki képviselőik is vannak. Talajlakó, sziklalakó, fánlakó, levéllakó és állatokon megtelepedő életformáik jellegzetesek, de vízben élő fajokat is ismerünk. A hazánkból kimutatott fajok száma 151 (Erzberger et al. 2023).

A mohák közismerten törékeny, finom felépítésű növények, s első gondolatunk az, hogy nemigen bukkanhatunk rájuk régmúlt földtörténeti korok rétegeiben. Elhamarkodott várakozásunkban – szerencsére – csalódnunk kell: meglepően sok kihalt mohatípus került eddig elő. Különösen a májmohákat gondolhatjuk nehezen fosszilizálódónak, ugyanakkor a jól megmaradó spóráknak köszönhetően a legrégibb mohaleletek éppen rájuk utalnak. Mint említettük, májmoha jellegű spórák már a középső ordovíciumból is előkerültek. Az első tényleges májmohát – sok egyéb szárazföldi növénycsoport mellett – a középső és a felső devonból (*Metzgeriothallus,* ill. *Pallavicinites*) írták le (l. 5.4 ábra). E májmohák telepes szerkezetűek voltak, a leveles felépítésű májmohák – nyilván a rossz fosszilizáció miatt – jóval később, a tercierben (paleocéntől, 65 millió évvel ezelőttől kezdődően) mutathatók csak ki. A Balti-tenger borostyánjaiban (*oligocén* időszak) is találtak májmohákat, s ezek taxonómiailag már mai nemzetségekbe is besorolhatók.

4 Az angol nyelvű irodalom nem tesz különbséget az izospória és a homoiospória között, s mindkettőt homospóriának tekinti – vagyis csak a külső megjelenésre koncentrál –, azaz egy néven illeti a páfrányok izospóriáját és a mohák homoiospóriáját. A zsurlók (l. 7.2 rész) esetében megfigyelhető homoiospóriát, amikor is a két eltérő nemű spóra ugyanazon sporangiumban fejlődik, ahogy a moháknál, funkcionális heterospóriának tartja.

A májmohák kladisztikai viszonyait az 5.5 ábra illusztrálja. Alapi helyzetben a *Halplomitriopsida* kis kládját találjuk, azaz ők az összes többi májmoha testvércsoportja. A nagyobbik testvér két nagy, bár nem egyenlő fajszámú kládra válik szét: a *Marchantiopsida* a komplex telepes májmohákat, a *Jungermanniopsida* pedig a leveles májmohákat tartalmazza, az utóbbiban alapi helyzetben egyszerű telepesek is vannak.

**Definíció:** A *Hepaticae* a legnagyobb koronaklád amelyben a *Marchantia polymorpha* megvan, míg a következők hiányzanak: *Anthoceros punctatus, Sphagnum palustre* (jelen fejezet) és az *Equisetum telmateia* (205. oldal).

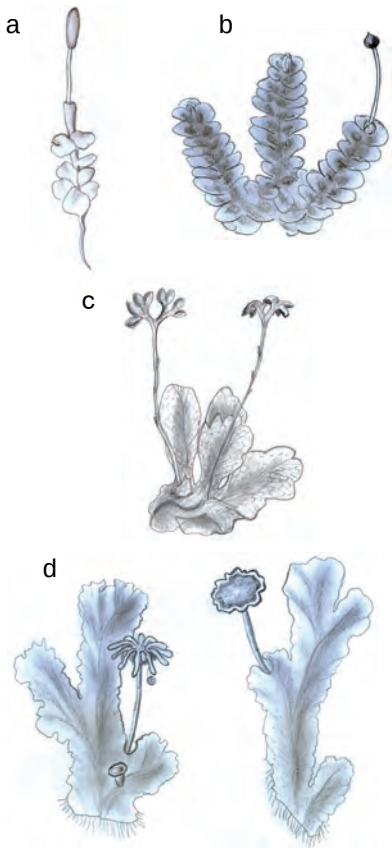
## *Haplomitriopsida (18)*

A májmohák alapi helyzetű kládja, s emiatt különleges figyelmet érdemel. Őseik egyes becslések szerint már az alsó devonban elváltak a többi májmoha vonalától. Ennek megfelelően számos pleziomorf sajátságot őriznek, mint például: 1) nyálkakiválasztó epidermisz sejtek, 2) viszonylag nagy sporofiton és 3) az antheridumok és archegóniumok kezdetben nem különböznek, s csak az egyedfejlődés előrehaladtával differenciálódnak. Közös bennük a mikorrhiza-kapcsolat jelenléte: az *Endogonales*-be tartozó gomba fonalai az epidermisz sejtjei közé és a sejtekbe is behatolnak. Ugyanakkor a klád két része, a *Haplomitriales* (7) és a *Treubiales* (11) között jelentős alaktani eltérések mutatkoznak (pl. sugaras szemben a háti-hasi szimmetriával) – rokonságukra egyértelműen csak a molekuláris elemzések hívták fel a figyelmet. A *Haplomitrium* föld alatti szára csupasz, a felálló szár 3 sorban álló apró leveleket visel (5.8a ábra). A tok repedések mentén nyílik. Figyelemre méltó a szár belsejében húzódó vízszállító sejtsor, melynek elemei között apró nyílások biztosítják a víz áramlását. Rhizoidjai, ellentétben a többi májmohával, nincsenek. Több trópusi és egy európai hegyvidéki faja van, ez utóbbival legközelebb a Kárpátokban találkozhatunk. A *Treubia* két sorban álló, lebenyes levélkéiről ismerhető fel, amelyek telepszerű megjelenést kölcsönöznek a növénynek (5.8b ábra). A tok négy kopáccsal nyílik. Fajai csak az Egyenlítőtől délre fordulnak elő.

## *Marchantiidae – Komplex telepes májmohák (346)*

Gametofitonjuk, a telep, általában több sejtsor vastag, összetett felépítésű, sokszor villásan elágazó. Kívülről egysejtsoros epidermisz határolja, amelyet rendszerint pórusok tarkítanak, ezeken át jut be a levegő a fotoszintetikus szövet kamráiba. A pórusok nem zárhatók, bár egyes fajoknál speciális sejtek veszik őket körül, amelyek kiszáradáskor jelentősen leszűkítik a nyílást. A fotoszintetikus sejtréteg alatt raktározó sejtek húzódnak, bennük olajtestekkel. Ezek a sejtek általában gombákkal vannak szimbiózisban. A telep alsó epidermiszén egysejtes rhizoidok és apró pikkelyek találhatók. Az ivarszervek a telep felszínén ülnek és felfelé nyílnak, a telepbe süllyednek, vagy ernyőszerű ivarszervtartókon helyezkednek el. Utóbbi esetben az antheridiumok az ernyő tetején, az archegóniumok pedig az alján sorakoznak. Egyes fajoknál, pl. a vízi májmoháknál az ivarszervtartók csökevényesek. A tok fala egy sejtrétegű, általában felrepedéssel, ritkábban négy kopáccsal, elfolyósodással vagy kis fedővel nyílik. Korán megjelentek a növényvilág evolúciójában, a *Jungermanniopsida*-tól feltehetőleg a középső devonban váltak el. Öt, egyenlőtlen fajszámú kládjukat különböztetjük meg, amelyek az alábbi sorrendben követik egymást.

*Blasiales* (2). A telepek nem különülnek el háti és hasi oldalra, levélszerűen lebenyesek, szimbionta *Nostoc* cianobaktériumok kolóniáitól pettyezettek. Gombákkal viszont nem élnek együtt – az erre való képesség el-




**5.8 ábra. a:** *Haplomitrium* sp. gametofiton rajta a sporofitonnal, **b:** *Treubia* sp. gametofiton rajta a sporofitonnal, **c:** *Neohodgsonia mirabilis* gametofiton az elágazó receptákulumokkal, **d:** *Marchantia polymorpha* női telepe, az ivarszervtartóból kilógó sporofitonnal és gemma-kosárral (balra), illetve a hím telep részlete (jobbra).

veszhetett az elődökben. Ez azonban csak a szimbiózisra igaz, parazita gombáik bizony vannak. A spóratok éréskor hosszan kiemelkedik, négy kopáccsal nyílik. Az Európában is gyakori *Blasia pusilla* (5.9b ábra) telepein nincsenek pórusok, és kétféle típusú sarjtestet figyelhetünk meg rajtuk: egy részük ülő, csillag alakú, a többiek pedig apró, palackszerű nyélen fejlődnek. A *Cavicularia densa* Japán endemikus májmohája.

*Neohodgsonia* (1). Az idetartozó egyetlen faj, az újzélandi *N. mirabilis* különlegessége, hogy az elágazó, lebenyezett telepből kiemelkedő ivarszervtartókat is elágaznak (5.8c ábra). Felületén rengeteg pórust és gemmát találhatunk. Megtartja az *Endogonales*-ből származó, ősi mikorrhiza típust.

*Sphaerocarpales* (30). A telepek egysejtrétegűek, a hím lényegesen kisebb a nőinél. Ivarszerveiket feltűnő gallér övezi. A tok nem nyílik fel, az ugyancsak egysejtsoros fal feloldódásával jutnak ki a spórák, amelyek tetrádban maradva hajtanak ki. A növények ivari kromoszómáját a *Sphaerocarpos donnellii* vizsgálata során fedezte fel az amerikai C. E. Allen 1917-ben. A női X kromoszóma lényegesen nagyobb, mint a hím Y. Nálunk az európai elterjedésű *S. europaeus* (5.9c ábra) fordul elő. A *S. texanus* valószínűleg virágfölddel került a kontinensünkre Észak-Amerikából. Mikorrhizájuk nincs.

*Lunularia* (1). A telepek kétlakiak, pórusosak. A rövid nyelű sporofitonok négylebenyes ivarszervtartókon alakulnak ki. A tartó nyele hosszú, a spórák érésekor nyúlik meg. Egyetlen faja a félholdasmoha (*L. cruciata*, 5.9d ábra), Magyarországon is előfordul kertekben és a Duna mentén, de nem őshonos. Nevét a félhold alakú gemmatartóknak köszönheti. A májmoha klád első faja, amely gombát vált, és a *Glomus*-okkal képez mikorrhizát – bár a jelek szerint ebből a kapcsolatból csak a moha húz hasznot.

*Marchantiales* (312). A teleptestű májmohák közül a legdifferenciáltabbak; a *Marchantiopsida* klád fenti leírása szinte hiánytalanul illik rájuk. Jól alkalmazkodtak a szárazföldi léthez, s még az erős fényviszonyokat is elviselik. A legismertebb közülük a csillagos májmoha (*Marchantia polymorpha*, 5.8d ábra). Ivarszervtartói (gametophora) kiemelkednek a villásan elágazó, karélyos telepből, mindkét nem ernyőszerű fejecskével, a női csőszerű sugarakkal, a hím osztatlan. Telepjei jól felismerhetők a rügykosárkákról, amelyekben többsejtű gemmák találhatók. Világszerte elterjedt a trópusoktól a hideg égövig; nedves talajon, sziklákon gyakori. Tűz után maradó csupasz talajon gyorsan terjed. Gombaszimbiontája a *Glomeromycota* képviselője. Az illatos májmoha (*Mannia fragrans*, 5.9e ábra) kifejezetten szárazságtűrő faj, sziklagyepek rendzinatalaján él. Szaga a virginiai boróka fájának illatát idézi. A kúpocskás májmoha (*Conocephalum conicum*, 5.9f ábra) felületét szabad szemmel is látható, fehéres, nem zárható – szabályozásra tehát alkalmatlan – pórusok borítják. A tok szabálytalan kopácsokkal nyílik. Ivartalanul a telep fragmentációjával vagy apró gemmákkal szaporodik. Jóval érdekesebb az ivaros szaporodása: az antheridiumok valósággal kilövellik a hímivarsejteket,[5] amelyek így nagyobb eséllyel jutnak el a női telephez. A *Riccia* nagy génusz (nálunk is él vagy 16 faj), egyik képviselője a vízicsipke (*R. fluitans,* 5.9g ábra) lápos állóvizek felszínén található. Pár cm-es telepe villásan elágazó. Világszerte elterjedt (kozmopolita) növény. A legtöbb *Riccia* faj azonban nyílt, száraz gyepekben előforduló, többnyire rövid életű (efemer) szervezet. Telepeik és ivarszervtartóik leegyszerűsödtek, a telepbe süllyedő toknak nincs nyele. A méretbeli csökkenés még jobban megfigyelhető a békalencsemoha (*Ricciocarpos natans*, 5.9h ábra) telepein, amelyek kb 1 cm szélesek, 2–3 karéjjal. Ez azonban csak a vízi formára igaz, a korábban másik fajnak vélt szárazföldi ökotípus több cm széles, elágazó telepet fejleszt. Mindkét forma általában vegetatívan szaporodik.

A *Monoclea* gametofitonja nagy méretű, a 20 cm hosszúságot is elérheti, nem differenciált. Mindössze két faja ismeretes, amelyek inkább a déli féltekén, óceáni klímájú helyeken fordulnak elő. Domború, karéjos, fényes felületű telepeik keltik bennünk leginkább a „máj" képzetét (5.9i ábra). Miután a kládon a *Monoclea* és *Riccia* végső pozícióban van, levonhatjuk a következtetést: ebben a csoportban a gametofiton egyszerűsödése a fő evolúciós trend.

## *Jungermanniopsida – Egyszerű telepes és leveles májmohák (7055)*

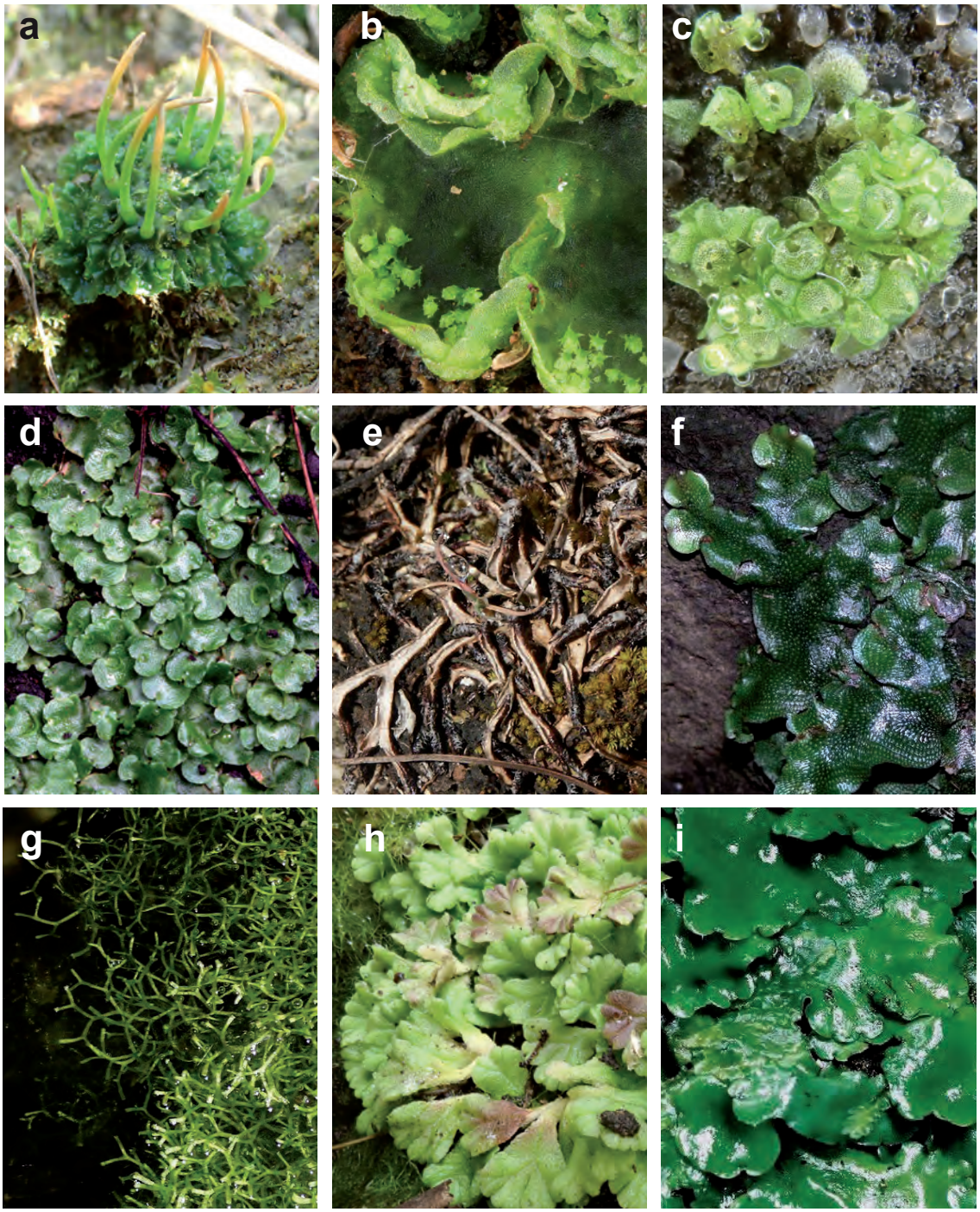
Az idetartozó szevezetek gametofitonja ellentétes irányú evolúciós változásokat mutat a *Marchantiales*-szel összehasonlítva. A klád első leágazásain ugyanis egyszerű felépítésű telepes mohák dominálnak, míg a leveles, leginkább differenciált felépítésű, dorziventrális (hát/hasi) szimmetriájú májmohák a klád végágain jelennek meg. A levelek általában három sorban állanak, az oldalsó két sor levelei gyakran karélyosak, víztartó képletekké is alakulhatnak (5.11b ábra). Az alsó levelek jóval kisebbek, hiányozhatnak is. Általános az egysejtű, víztiszta v. színes rhizoidok jelenléte. Az olajtestek csak kevés fajból hiányoznak, egy sejtben több is található belőlük. Az archegóniumok a fő- vagy oldalágak végén alakulnak ki, kétkörös fellevelek (perianthium) védelmében. Az antheridiumok külön ágakon vagy archegóniumok alatti ágrészen fejlődnek. A pár napig élő sporofiton egységesen egy üvegszerű nyélből és négy részre hasadó többsejtrétegű tokból áll, amelyet a

5 Japán kutatók videóra vették a jelenetet, lásd Youtube: Airborne sperm of liverworts http://www.youtube.com/watch?v=ALGDLzWcvnU. Shimamura et al. (2008) megjegyzik, hogy ez a jelenség igen ritka a mohák körében, a legtöbb fajnál az ivarsejtek egyből vizes közegbe kerülnek – bár akkor csak kisebb távolságra jutnak el.

gametofiton különböző burkai védhetnek. Fajokban igen gazdag csoport. Korábbi rendszerüket a molekuláris vizsgálatok teljesen felborították, s három fő kládot mutattak ki: *Pelliidae, Metzgeriidae* és *Jungermanniidae* (5.4–5.5 ábra).

### *Pelliidae (198)*

Egyszerű felépítésű gametofiton jellemzi a legtöbb idetartozó mohát, legfeljebb elpusztult sejtekből álló vízszállító csövecskéket ismerhetünk fel bennük. Az




**5.9 ábra. a:** *Phaeoceros carolinianus* (M. Poeltl, CC BY-NC), **b:** *Blasia pusilla* (C. Halpin), **c:** *Sphaerocarpos europaeus* (C. Halpin), **d:** *Lunularia cruciata*, **e:** *Mannia fragrans*, **f:** *Conocephalum conicum*, **g:** *Riccia fluitans*, **h:** *Ricciocarpos natans* (C. Halpin), **i:** *Monoclea forsteri* (C. Shirley),

*Apopellia* fajok telepei lebenyesek, villásan elágazók, szív alakban bevágott csúccsal. A nálunk is élő salátamoha (*A. endiviifolia*, 5.10a ábra) kétlaki telepei időnként nagy felületet is beborítanak. Az antherídiumok apró kamrákban csoportosulnak a telep felszínén, az archegoniumokat gallérszerű, fogazott szélű képletek veszik körül. A sporofiton nyele a spórák érésekor igen hosszúra nyúlik, mint a *Pellia epiphylla* esetében is (5.7a ábra). A klád néhány csoportjában megjelennek a két sorban álló, egyszerű felépítésű levelek is, mint például a csücskös májmohák (*Fossombronia*, 5.10b ábra) nemzetségében, amelynek három faja is ismert Magyarországról. A *Pallavicinia* egysejtsoros „levelében" egy viszonylag erős középső ér húzódik. A *P. lyellii* telepe szalagszerű (5.10c ábra); a faj globális elterjedésű, hazánkból azonban hiányzik. Időben távoli, morfológialiag közeli a *Pallavicinites* májmohalelet a felső devonból.

### *Metzgeriidae (462)*

A fajok többségének, a *Metzgeriales* (450) kládon, szalagszerű, belül differenciálatlan, légüreg nélküli telepei vannak. Hegy- és dombvidékeinken, fatörzseken gyakori faj a kis villázó májmoha (*Metzgeria furcata*, 5,10d ábra), míg a *M. pubescens* inkább bükkerdők mészkő- és dolomitszikláin él. A mohák körében egyedülálló az *Aneura* (régi nevén *Cryptothallus*) *mirabilis* (5.10e ábra) életmódja. Teljesen elveszítette klorofillját, és ektomikorrhizás (mellesleg bazidiumos, *Tulasnella*) gombákon élősködik, lápi környezetben. A gombafonalakon keresztül nyírfa (*Betula*) gyökereivel áll kapcsolatban, s a nyírtől – izotópos vizsgálatok tanúsága szerint – tápanyagokat is kap, érdekes példaként három, egymástól filogenetikailag távol álló faj együttélésére. Morfológiailag és molekulárisan alig különböztethető meg az *Aneura* többi – egyébként teljesen „átlagos", a gombával szimbiózisban élő fajától. Az *Aneura pinguis*, sok más mohához hasonlóan, kozmopolita elterjedésű, lápos területeken nálunk is él.

*Pleurozia* (12). A fentiekkel ellentétben leveles felépítésűek, a következő klád növényeire emlékeztetnek. A mohászokat meg is lepte, hogy a molekuláris vizsgálatok külön kládra – s nem a következőbe – helyezték őket, így jó példái a konvergens evolúciónak. A hasonlóság azonban felületes, a levelek finomszerkezete igen eltérő a két csoportban. Az alsó levelek lebenyei összeforrtak, tetővel zárható zsákocskákat formálnak. Az erősen vörös színű *P. purpurea* (5.10f ábra) zsákocskáiban igen sok csillós egysejtűt találtak, és a csapdázást kísérletesen is igazolták (Hess et al. 2005). Miután nem valószínű, hogy ezek véletlenül kerülnek a csapdába, felmerül annak a lehetősége, hogy a növény valamilyen anyagcsereterméke vonzza őket oda. Klasszikus „húsevést" azonban csak akkor lehetne igazolni, ha a csapdában fehérjeemésztő enzimeket találnának. Az inkább elképzelhető, hogy az egysejtűek anyagcsere-, illetve lebomlási termékeit a növény hasznosítani tudja (l. még *Colura,* 145. oldal).

### *Jungermanniidae (6395)*

„Valódi" leveles májmohák, dorziventrális szimmetriájú, levélre és száracskára tagolódó gametofiton jellemzi őket. A gametofiton háromosztatú csúcssejttel fejlődik. A levelek egyrétegű sejtsorból állanak, rojtos szélűek, soha sincs bennük ér. Három sorban helyezkednek el, az oldalsó levelek gyakran kétkaréjúak, míg az alsó levélsor kisebb allevélkékből áll, vagy elcsökevényesedik. A női ivarszerv a főág vagy az oldalágak csúcsain fejlődik. A tok négy kopáccsal nyílik. Sikeres, nagy fajszámú májmohacsoport. Belső kladisztikai viszonyai jól láthatóak az 5.5 ábrán. A nagyon egyenlőtlen fajszámú kládok ismertetése az ábrán látható sorrendet követi, mindegyikből kiemelünk legalább egy fajt vagy génuszt.

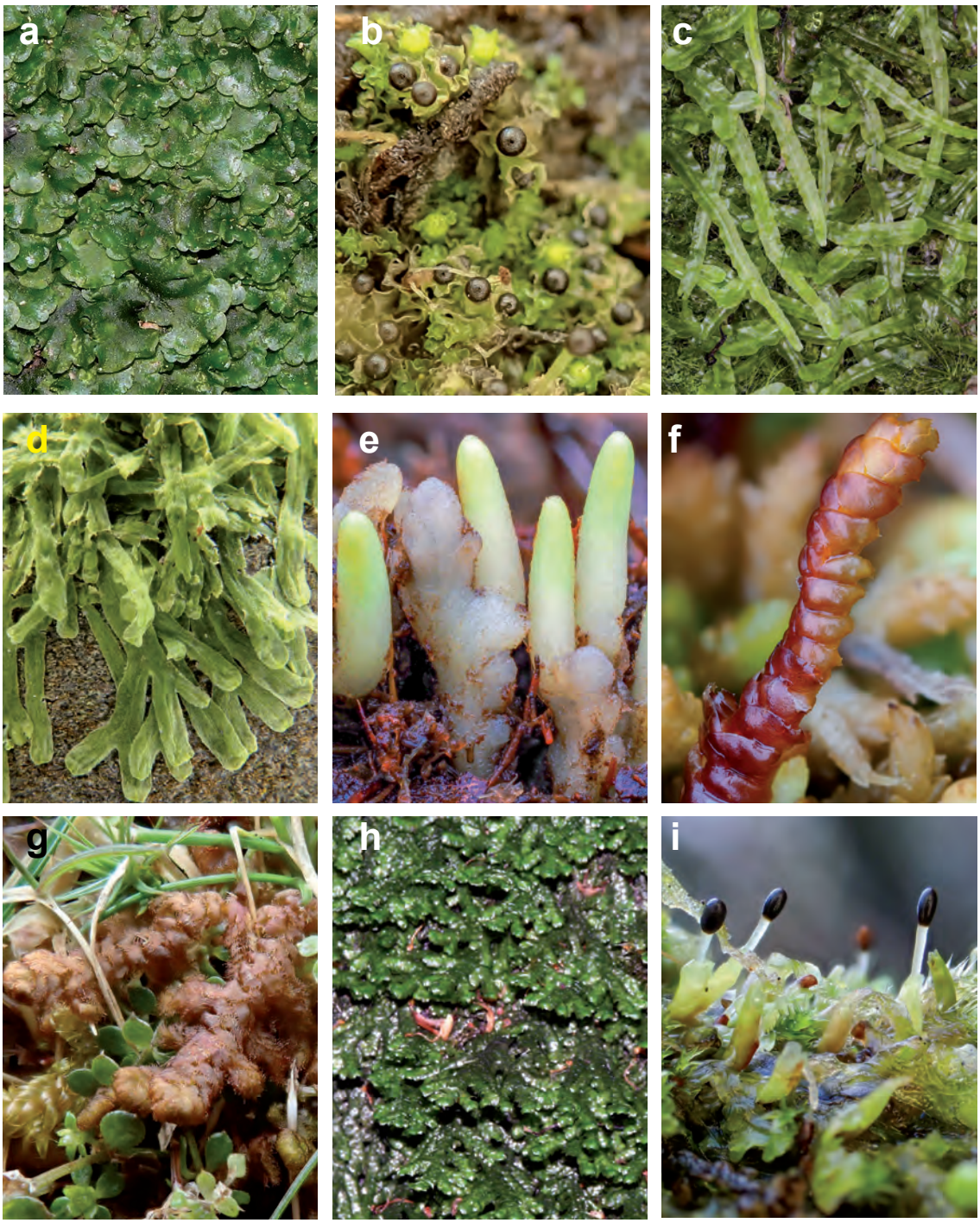
*Ptilidiales* (7). A kevés faj eléggé heterogén csoportot alkot, a taxonómusok 3 linnéi családba és 4 génuszba sorolják őket. A *Ptilidium* fajok levelein a lebenyek hasogatottak, erősen rojtosak, pehelytollszerűek. Kifejezetten a hideg-hűvös klímát kedvelik, szárazságtűrők, fenyőerdőkben és a fahatáron túl is előfordulnak. A *P. ciliare* (5.10g ábra) különlegessége a diszjunkt elterjedés, az északi félgömb boreális tájain és tőlük igen távol, a Tűzföldön és Új-Zélandon is előfordul. Felmerült az a hipotézis, hogy ez utóbbiak egy korábban egységes populáció reliktumai, de ma inkább úgy vélik, hogy növényi fragmentumok hosszú távú elterjedése van a háttérben. Ez a moha spórákat ritkán képez, elsősorban vegetatívan terjed. Vöröses színű pigmentjei védik az erőteljes UV-sugárzás roncsoló hatásaitól. A *P. pulcherrimum* hazánkban is előfordul, bár eléggé ritka.

*Porellinae* (285). Az idetartozó hat nemzetségből a *Porella* a legismertebb. Leveleik lebenyesek, a felsők nagyobbak az alsóknál, mely utóbbiak víztartóként funkcionálnak. Általában fakérgen nőnek, világszerte elterjedtek. Nálunk is él, sőt gyakori a lapos májmoha (*Porella platyphylla*, 5.10h ábra).

*Radula* (260). A klád összes faja egyetlen génuszba tartozik. Az alsó levélsor hiányzik. Leveleik lekerekítettek, egyenlőtlen lebenyekkel. A kisebbik levéllebeny a nagyobb alá fordul. Pikkelyszerű, zöld felületként mutatkoznak árnyékos, nedves élőhelyeken. Nálunk eléggé gyakori a lapított májmoha (*Radula complanata,* 5.10i ábra), elsősorban élő fák kérgén fordul elő.

*Frullania* (120). A következő kládból „vált ki" ez a fajgazdag génusz. Vékony szárú, szabálytalanul ágas növénykék, tetőcserépszerűen illeszkedő levelekkel. A levelek itt is egyenlőtlenek, az oldallevelek alsó részén fedő nélküli kis kancsók fejlődnek. A bennük tárolt víz

segíti a túlélést a szárazabb időszakokban. Gyakran csillogó vöröses színűek. Világszerte elterjedtek, a trópusokon és meleg mérsékelt övben van a legtöbb faj. Nemcsak a nedves, hanem a kifejezetten száraz mikroklímát is elviselik, aljzatban sem válogatnak különösebben. A kancsókban élő apróságok után kapta a nevét a kerekesféreg-lakta májmoha (*F. dilatata*, 5.11a ábra), a hazai erdők gyakori faja.




**5.10 ábra. a:** *Apopellia endiviifolia*, **b:** *Fossombronia foveolata* (S. Pilkington), **c:** *Pallavicinia lyellii* (J. Game, CC BY 2.0), **d:** *Metzgeria furcata* (C. Halpin), **e:** *Aneura mirabilis* (Anglia, D. Callaghan), **f:** *Pleurozia purpurea* (British Columbia, D. Callaghan), **g:** *Ptilidium ciliare* (C. Halpin), **h:** *Porella platyphylla*, **i:** *Radula complanata* (C. Halpin).

*Jubulaceae* (40). Három nemzetség esik erre a kládra. A *Jubula* sok szempontból hasonló az előző csoporthoz, de sosem barna vagy vörös. Erősen elágazó növények, látványos megjelenésűek, gyakran legyezőszerű emeleteket formálnak. Az oldallevelek fonákán náluk is megfigyelhetők a vízgyűjtő kancsók. Legismertebb faja a vízesésmoha (*J. hutchinsiae*, 5.11b ábra) erősen nedves helyeken, zuhatagos vizek közelében




**5.11 ábra. a:** *Frullania dilatata* (C. Halpin), **b:** egy leveles májmoha (*Jubula hutchinsiae*) szárrészlete alulnézetben, az oldalsó levelekkel és a kancsókkal, valamint a behasított alsó levelekkel (C. Halpin), **c:** *Schistochila appendiculata* ( J. Geux, CC BY), **d:** *Mylia taylorii* (British Columbia, D. Callaghan), **e:** *Tritomaria quinquedentata* (C. Halpin), **f:** *Zoopsis leitgebiana* (Auckland Museum, CC BY 4.0), **g:** *Plagiochila gigantea* (J. Steel, CY BY), **h:** *Leiomitra lanata* (C. Shirley), **i:** *Jungermannia atrovirens* (C. Halpin).

nő a legjobban, elterjedési területe a Brit-szigetektől Ausztráliáig húzódik.

*Lejeuneaceae* (2360). A briológusok csaknem 100 nemzetséget különítenek el ebben a csoportban, a fajok döntő többsége trópusi epifiton: fák törzsén, ágakon és leveleken nőnek (ez utóbbi az epifill életforma, 5.12a ábra). Igen nagy sokféleségben bontakoznak ki, s egy fa levelein akár tucatnyi különböző májmoha faj is alkothat bevonatot. Jó néhány epifill májmoha „eltéveszthető" a szubsztrátumot, és a zöld leveleket utánzó *Choeradodis* imádkozó sáskára települ, tovább erősítve annak mimikrijét. A csaknem 500 fajt számláló *Cololejeunea* nemzetségben vannak bogarak, nevezetesen ormányosbogarak szárnyfedőjén telepet alkotó szervezetek. Eme ún. epizoikus életforma további képviselői a *Lejeunea* és a *Colura* génuszokba tartoznak, és egyes kaméleonok zöld színezetét adják (ami persze nem változik). Az ebbe a két génuszba tartozó fajok főleg trópusiak, leveleik alsó karéjai – mint sok más szervezeté ezen a kládon – apró vizeskancsókat formálnak (5.12b-c ábra). Gyakori, hogy ezek egysejtűeket, kerekesférgeket és apró fonalférgeket ejtenek csapdába. Nem lehetetlen, hogy a növény ily módon egészíti ki a rá hulló esővíz nyilvánvalóan alacsony tápanyagtartalmát – de a *Pleurozia* esetéhez hasonlóan, itt is kísérletes megerősítésre várunk. A lefedhető kis kancsók biztos funkciója a víz tartalékolása szárazabb időszakokra, hiszen a levél felületén megtelepedett növénykék máshogy nem tudnak magukon segíteni. A *Lejeunea cavifolia* az egyetlen hazai képviselője e két nemzetségnek, de kevés lelőhelyét ismerjük. Szárainak sűrű szövedéke azonban nem leveleken, hanem fakérgen és sziklákon nő.

## *Jungermanniales sensu lato (2223)*

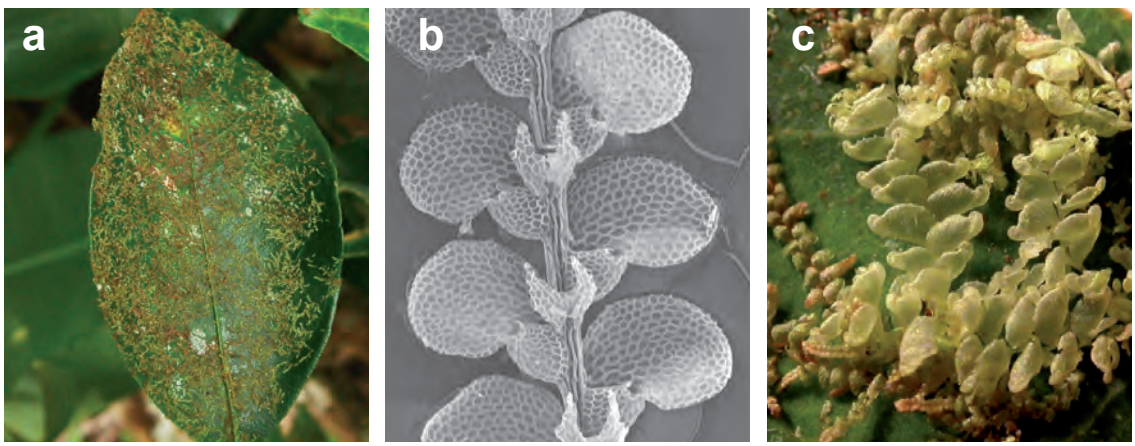
A következő öt klád a májmohák „záró" csoportja, rendszertani és kladisztikai viszonyaik rengeteget változtak az utóbbi időben. Nem csoda, hiszen a levelek morfológiája, az elágazások mintázata, az ivarszervek alakja, elhelyezkedése meglehetősen változatos, és a rájuk alapozó osztályozásokat a molekuláris kladisztikai eredményei is erősen megváltoztatták. Ebből következően nehéz olyan alaktani bélyegeket találni, amelyek egyértelműen elkülönítik a csoportokat. Ezen a kládon egyébként igen gyors volt a fajképződés folyamata, ez is megnehezíti a taxonómus dolgát.

*Perssoniellales* (111). Nagy termetű mohák, erősen lebenyes levelekkel. Rizoidjaik, ellentétben a májmohák nagy részével, bíboros színűek, többsejtűek is lehetnek, csúcsuknál el is ágaznak. A *Schistochila* száznál több faja elsősorban a déli félgömb lakója, Ázsiában is van hét. A legnagyobb ma élő májmoha a *S. appendiculata* (5.11c ábra), amely 1 m-nél is hosszabbra nőhet. Új-Zélandon él, ahol annyira kedvező a klíma, hogy az izoláltság és a kis terület ellenére a Föld májmoha fajainak 7%-a megtalálható.

*Mylia* (7). Ép szélű leveleiken nincsenek lebenyek, a zöld színt gyakran barna vagy vörös váltja fel. Az északi félgömb növényei, legismertebb közülük a *Mylia taylorii*, Európa, Grönland és É-Amerika esős hegyvidékeiről (5.11d ábra).

*Lophoziales* (675). Leveleik épek vagy lebenyezettek, az alsók aprók vagy hiányoznak. Vegetatívan sarjrügyekkel terjednek. Világszerte előfordulnak, nálunk is él több fajuk, nagy részük azonban viszonylag ritkán kerül szemünk elé. A gyakoriak közé tartozik a fejeságú májmoha (*Cephaloziella divaricata*) sötétzöld színű, 1–2 cm-es telepei a nyílt, kevéssé meszes helyeket kedvelik. A háromkaréjú májmoha (*Tritomaria qinquedentata*, 5.11e ábra) jóval nagyobb, erősen szemölcsös levelekkel. Nem válogat az élőhelyekben, mocsaras területeken és sziklás aljzaton is megél.

*Lepidoziales* (1960). Nagyon változatos morfológiájú, nagy fajszámú csoport. Leveleik épek, 2, 3 v. 4 lebenyűek is lehetnek. Elsősorban spórával terjednek, gemmát




**5.12 ábra.** Epifill leveles májmohák a Fidzsi-szigetekről. **a:** egy örökzöld fa levele májmohákkal és zuzmóval, **b:** *Lejeunea caviloba* SEM fotó, **c:** *Colura vitiensis* (mindhárom Pócs T.).

**5.4 cédula: Génuszok neve – tiszteletadás a kollégáknak (vagy másoknak)**

*„Nomina generica, ad Botanici optime meriti memoriam conservandam constructa, sancte servanda sunt"*
C. Linné (*Philosophia Botanica,* 238. cikkely)

Ezen a ponton érdemes megvizsgálnunk, miért is van ilyen furcsa, számunkra idegenül hangzó neve a *Jungermannia*-nak. A génusz L. Jungermann (1572–1653) német orvos-botanikus emlékét őrzi. Ő volt az első, eredeti helyén mindmáig fennálló németországi botanikuskert megalapítója Giessenben. Nagy tudása miatt kiemelt tiszteletnek örvendett kollégái és ismerősei körében. Az anekdota szerint azt terjesztették róla, hogy csak akkor nősül meg, ha mutatnak neki egy olyan növényt, amit nem ismer fel (*nota bene*: agglegény maradt élete végéig!). Az ugyancsak német botanikus, H. B. Rupp (1688–1719) róla nevezte el a szóban forgó májmoha nemzetséget, ami tehát a mai napig is érvényes elnevezés. Megjegyzendő, hogy a fiatalon elhunyt Ruppot C. Linné tette halhatatlanná a *Ruppia* génusszal (*Ruppiaceae*). Linnét egyik mentora, a holland J. F. Gronovius (1690–1762) tisztelte meg a *Linnaea* névvel (*Caprifoliaceae*), Gronovius a skót sebész-botanikus W. Houstount (1695?–1733) ihlette meg, s így lett *Gronovia* a neve egy közép-amerikai nemzetségnek (*Loasaceae*). Itt azonban egy „hurok" képződik a lineáris névadási gráfban, mert magának Gronoviusnak köszönhetjük a *Houstonia* (*Rubiaceae*) elnevezést is. Miután a nevezéktani prioritást tekintve Linné (1753) műve a kezdőpont (vö. 43–44. oldal), a nála korábbi szerzőnevek helyett rendszerint a L. rövidítést találjuk a szakirodalomban. Vagyis a *Linnaea* L. nem azt jelenti, hogy a svéd természetbúvár saját magáról nevezte volna el kedvenc virágát (bár egyesek szerint amúgy eléggé hiú ember volt).

A taxonómusok igen gyakran tisztelik meg – vagy alkalomadtán degradálják – kollégáikat és kortársaikat, esetleg nem feltétlenül szakmabelieket a névadással. Mari Mut (2017–2021) 660 oldalon, oldalanként átlagosan 7–8 növénynemzetséget (vagyis kb. 5000 tételt) ismertet, amelyek egy konkrét személynek köszönhetik a nevüket. És a lista távolról sem teljes, hiszen csak az 1753-at követő száz évben publikált neveket tartalmazza. Burkhardt (2022) már 1700 oldalnál is több oldalon részletezi a névadó személyeket. Magyar nyelven Molnár (2023) könyvét ajánlhatjuk, bár a szerző elsősorban a hajtásos növényekre és a legismertebb nevekre összpontosít.

A jelen fejezet másik kulcsgénusza a *Marchantia*, a francia N. Marchant († 1678) orvos-botanikusra emlékeztet bennünket. Az ugyancsak növényész fia, J. Marchant tisztelte meg apját ezzel a névvel, amit Linné, majd a moha-nomenklatúra is átvett. A. L. S. Lejeune (1779–1858) a belga flóra kutatójaként és első összegzőjeként ismert, nevét őrzi a *Lejeunea* nemzetség. A mohászok eme kedves névadó szokását igazolják még a fejezet eddigi részéből, külön részletezés nélkül a következők: *Mannia* (G. Mann, 1836–1916, német kertész-botanikus, felfedező), *Treubia* (M. Treub, 1851–1910, holland botanikus), *Blasia* (Blasius Biagi, 1670–1735, itáliai szerzetes), *Metzgeria* (J. Metzger, 1771–1844, német rézmetsző és restaurátor), *Pallavicinia* (G. Pallavicini, 1697–1773, olasz nemes, diplomata), *Riccia* (P. F. de Ricci, 1690–1751, itáliai politikus), *Mylia* (W. Mylius, 1674–1748, német-holland orvos, költő), *Neohodgsonia* (B. H. Hodgson, 1800–1894, brit természettudós, orientalista) és *Perssoniella* (N. P. H. Persson, 1893–1978, svéd orvos, briológus). A sort tovább folytathatnánk az algás fejezetek egyes neveivel, vagy a később következő sok-sok példával. Hely hiányában az érdeklődőnek a fent említett irodalmakat ajánljuk, ha egy konkrét név eredetét szeretnék kinyomozni.

(sarjtestet) ritkán képeznek. A délszaki *Zoopsis* génusz fajai a legkisebb májmohák közé tartoznak, 0,5 mm szélesek, leveleik néhány sejtre redukálódtak (5.11f ábra). A másik véglet Új-Zéland lakója, a majdnem 1 m magasságot is elérő párnanövény, a *Plagiochila gigantea* (5.11g ábra). Nálunk elsősorban az Őrségben él a fodorka májmoha (*P. asplenioides*), akár 15 cm-es szárral, fordított tojásdad levelekkel, melyek sora az aranyos fodorka összetett levelét idézi. Jóval gyakoribb a nagy fésűsmájmoha (*Lophocolea heterophylla*), talajon és korhadó fán is megtalálható. A délszaki fajok közül megemlítendő még a mackómoha (*Leiomitra lanata*, 5.11h ábra) melynek erősen rojtos levelei nemcsak dekoratívak (számunkra), hanem a nedvesség megtartásában is rendkívül fontos a szerepük.

*Jungermanniales s. str.* (570). A névadó *Jungermannia* (5.4 cédula) nemzetség képviseli a tipikus leveles májmohákat. Levelei épek, két sorban, fedelékesen állanak. A száron rhizoidok sorakoznak. A női ivarszervek a hajtás végén 5–15-ösével állanak, a perianthium védelmében. Kétlakiak vagy az egylakiság ún. paroikus változatával bírnak, amikor is a kétféle ivarszerv egymáshoz igen közel, egy hajtáson helyezkedik el. Széles körű elterjedésűek, elsősorban a mérsékelt övben. Hazánkban két fajukat találták eddig (régen több volt, de átkerültek egyéb génuszokba!). A kétlaki *J. atrovirens* gyakran teljesen alámerülten élő vízinövény (az oregoni Waldo Lake kristálytiszta vizében 127 m-es mélységben is friss telepeket képez, Wagner et al. 2000), máskor mészkősziklákon vagy talajon tenyészik

(5.11i ábra). Az északi félgömb nagy elterjedésű mohája, nálunk viszonylag ritka (Börzsöny). A paroikus típust a *J. pumila* képviseli minálunk. Idetartozik a kék olajtestjeiről (5.7c ábra) nevezetes, holarktikus elterjedésű *Calypogeia azurea* amely nálunk igen ritka. Újabb vizsgálatok szerint több fajra bontható.

*Summa summárum*

- A májmohák (*Hepaticae*) mintegy 7400 fajt számlálnak. Legnagyobb diverzitást a gametofiton felépítésében mutatják: az egyszerű és komplex telepek mellett a levelesség különböző fokozatai figyelhetők meg rajtuk.
- A sporofiton viszonylag egységes morfológiájú, üvegszerű nyélből és egy tokból áll. Négy kopáccsal, hasadással, vagy feloldódással nyílik fel.
- Elterjedésüket az ivartalan szaporodás különféle módozatai segítik elő.
- Elsősorban a nedves, kevéssé forró klímát kedvelik, de szélsőséges körülményeket is elviselnek, egyes fajai globális elterjedésűek.

## 5.7 *Musci* – lombosmohák (11.708)

A közfelfogás általában ezt a csoportot tekinti „tipikus" moháknak. Testi szerveződésüket alapvetően a sugaras (radiális) szimmetriaviszonyok jellemzik. Gametofitonjuk szárra (caulid) és levélre (phylloid) tagolódik, amelyek persze nem homológok a száras növények hasonló szerveivel. A szárban szállítósejtek, sőt néha ezek kötegei is megtalálhatók. A többnyire egysejtrétegű, általában ép levelekben egy vagy több ér is futhat. A gametofiton – néhány kivétellel – többsejtes rhizoid fonalakkal rögzül az aljzathoz. Az ivarszervek szabadon kiemelkedők, általában levéleredetű képletek (perigonium) védelmében fejlődnek. Kétlakiak vagy egylakiak lehetnek, az utóbbi állapotot tekintik evolúciósan újnak, ami inkább a diploid, sőt poliploid mohák esetében fordul elő. A lombosmohák kb 60%-a kétlaki és, ritka kivétellel, homoiospórás (a kivétel: *Macromitrium*, lásd 159. oldal). Gázcserenyílások csak a sporofitonon vannak, de két kládon onnan is hiányoznak – és funkciójuk valójában nem is a gázcsere (l. lentebb). Egy átlagos lombosmoha sporofitonja talpra (haustorium), nyélre (seta) és tokra (capsula) tagolódik, ettől azonban vannak eltérések. A gametofiton és a sporofiton között a kapcsolatot, vagyis a tápanyagtranszportot a talp biztosítja. A nyél – ellentétben a májmohákkal – már a spórák érése előtt megnyúlik, közepén vízvezető sejtsor húzódik. A tok belsejében oszlopot (columella) találunk, míg elatera fonalak nincsenek. A sporofiton csúcsát süveg (calyptra) borítja, amely a gametofiton maradványa, így természetesen haploid sejtekből áll. A sporofiton s elsősorban a spóratok tulajdonságai szolgáltatják a legértékesebb információt a klasszifikációhoz. A tok szerkezete és felnyílásának módja határozott evolúciós trendeket mutat. Vagyis: míg a májmoháknál a gametofiton, a lombosmoháknál a hosszabb élettartamú sporofiton vizsgálata adja a leginkább érdembeli információt a fő kládok elkülönítéséhez.

A lombosmohák monofiletikus csoportként jelentkeztek a korábbi osztályozásokban, és ezt a modern kladisztikai elemzések csak megerősíteni tudják. A lombosmohákon belüli viszonyokról is egyre tisztább képet kaptunk az utóbbi évek vizsgálatai alapján (Chang & Graham 2011, 2014, Bechteler et al. 2023). Ez a kép viszonylag egyszerű, a kládok az 5.5 ábrán látható sorrendet követik, bár egyes elemzések nem zárják ki az első kettő (*Takakia* és *Sphagnopsida*) testvércsoporti relációját sem.

A lombosmohák mintegy 650 génusza és 11.700 faja ismeretes, hazánkban kb. 520 fordul elő. Világszerte elterjedtek, a tundrától a trópusi sivatagokig, a sziklás lejtőktől a lápokig. A földtörténet során jóval később jelentek meg, mint a májmohák. A legrégibb lombosmohának tartott lelet a *Sporogonites*, amely akár kezdetleges hajtásos növény is lehetett. A legkorábbi biztos leletek a permből származnak, a karbon időszakbeli előfordulások kérdésesek. A permbeli leletek a mai tőzegmohákra emlékeztetnek. Leveleikben megtaláljuk a középső eret, s alkalmanként szélső ereket is. Ezeket a *Protosphagnum*okat a mai tőzegmohák őseinek vagy az ősök közeli rokonainak tekinthetjük, hiszen a tőzegmohák csak a *jura* óta ismeretesek. Az eocénből ismert *Aulacomnium heterostichoides* pedig a legrégibb lombosmoha, amely egyértelműen besorolható egy recens (ma élő) mohanemzetségbe.

**Definíció:** A *Musci* a legnagyobb koronaklád, amiben a *Sphagnum palustre* megvan, de a *Marchantia polymorpha*, az *Anthoceros punctatus* (mindhárom jelen fejezet) és a *Zea mays* (421. oldal) hiányzik. A *Musci* nevet A. L. de Jussieu használta először 1789-ben a lombosmohák elnevezésére, míg a májmohákat is ő osztályozta *Hepaticae* néven.

*Takakia (2)*

Az idetartozó két faj hovatartozása sokáig kérdéses volt (5.5 cédula). A *Takakia ceratophylla* a Himalájában, Tajvanon, Borneón, az Aleuti-szigeteken és Ny-Kanadában él (5.13 ábra); az ennyire szórványos de széles körű előfordulás egy régóta létező taxon biogeográfiai bizonyítéka. A másik faj, *T. lepidozioides* Japánból került elő. Hűvös és ködös klímában, nedves sziklákon és talajon élnek. Gametofitonjuk rendkívül leegyszerűsödött, alig 1 cm magas, szárleveleik – a lombosmohák között egyedülálló módon – hasadtak.



**5.13 ábra.** *Takakia ceratophylla* (British Columbia, Kanada, D. Callaghan).

Ivarszerveiket nem védik fellevelek, a levelek tövében szabadon állanak. A sporofiton hosszú nyélen fejlődő tokból áll, sztómák nincsenek rajta. A tok egyetlen spirális hasítékkal nyílik (5.15a ábra). Vízszállító sejtek a sporofitonban és a gametofitonban is vannak. Kromoszómaszáma (n = 4) egy ideig a legkisebbnek tűnt az embriós növények körében.[6] A lombosmohák között egyedülálló módon arbuszkuláris mikorrhiza kapcsolatban él. Nyálkaanyagot választ ki, amelyben nitrogénkötő baktériumok is élnek.

## *Sphagnopsida – tőzegmohák (350)*

Az idetartozó mohákat elágazó, évelő gametofiton jellemzi. Rhizoidjaik – ritka kivételektől eltekintve – nincsenek, az abszorpció a szár és a levelek felületén történik. A szár végén sűrűn álló ágak fejecskét alkotnak, közöttük van a folyamatosan osztódó csúcsrügy. Az egy sejtsoros levélben hialocitákat (elhalt, pórusos víztároló sejteket) és klorocitákat (asszimiláló sejteket) különíthetünk el (5.14a ábra). Vízvezető sejtek – a következő kláddal egyezően – hiányoznak. Egylakiak, az ivarszerveket fellevelek veszik körül. A sporofitonnak nincs valódi nyele, a pszeudopódium néven megkülönböztetett „nyél” ugyanis még a gametofiton része (5.14b és 5.15b ábra). A tok gömb alakú, a benne lévő nyomás megnövekedésével, pattanással nyílik fel – állítólag hangjelenség kíséretében. Néhány kutató a hangadást kétségbe vonja (Duckett et al. 2009), s a tok felnyílását a rajta lévő pórusok (pszeudosztómák) szárító hatásának tulajdonítja. Ebben a folyamatban ugyanis a tok falának egyes sejtjei eltérő mértékben száradnak ki, és ez vezet a fedőt lepattintó feszültség növekedéséhez. Ennek evolúciós vonatkozása az lehet, hogy a „gázcserenyílások” funkciója kezdetben nem is a gázcsere, hanem a tok érlelése és felnyítása volt. Emellett szól, hogy a moháknál legfeljebb csak a sporofiton visel „gázcserenyílásokat”. (A valódi gázcsere funkció később, és másik evolúciós vonalon, a hajtásos növényeknél alakult ki.) A spórákból májmohák telepére emlékeztető protonéma fejlődik, ennek egyetlen rügyéből alakul ki a növény. A gametofiton darabolódással vegetatívan is szaporodik.

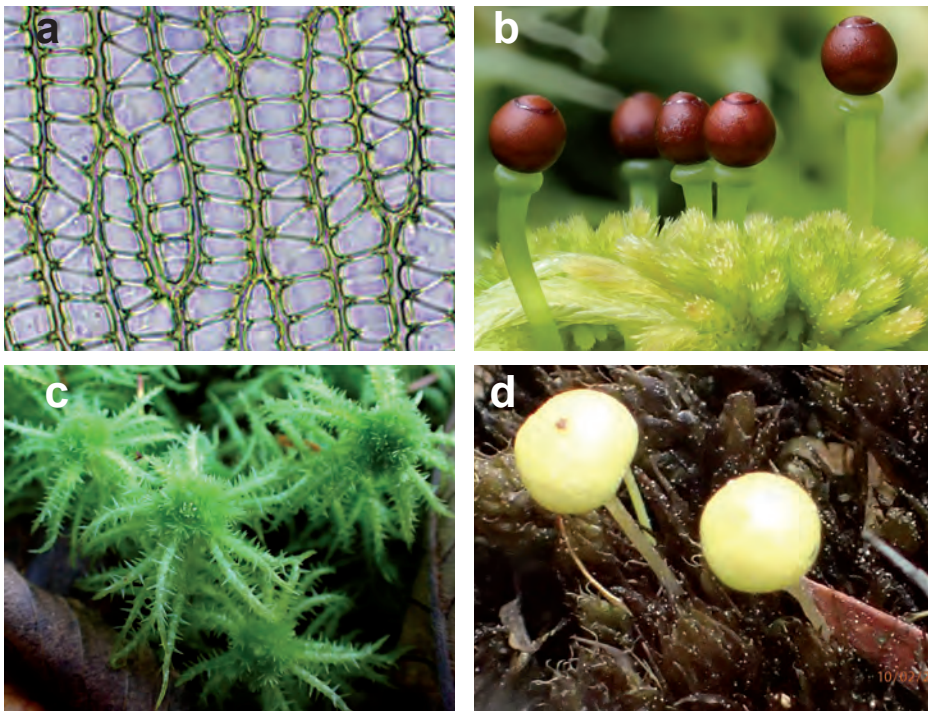
Hosszú ideig a rendszertan egyetlen nemzetséget (*Sphagnum*, 5.14b–c ábra) sorolt ide, kb. 2–300 fajjal, ma már négy génuszról beszélünk. A fajok száma azonban nehezen mondható meg pontosan, annyi bizonytalanság övezi a fajleírásokat, és oly nehéz sok faj biztos meghatározása. A tőzegmohák jellegzetes alkotói a lápok növényzetének világszerte. A tápanyagszegény körülmények között, savanyú kémhatás mellett az elhalt növényi részek nagyon lassan bomlanak le, s tőzeg alakul ki. Ennek egyes rétegeiben található pollen vizsgálatával következtethetünk régebbi korok növényzetére, s közvetve klímájára is. A tőzeget régebben eltüzelték, ma inkább a kertészetek használják. Kevéssé közismert a tőzegmohák antiszeptikus hatása – az első világháborúban ezrek életét mentette meg a sebre helyezett száraz mohanövény, ami akár a háború kiemenetelét is befolyásolhatta (5.6 cédula). Hazánkban, ki gondolná, mintegy 23 faja él, mint például a csónakos tőzegmoha (*S. palustre*), holott nem vagyunk gazdagok lápok-

**5.5 cédula: *Takakia* – egy (rendszertanilag) hányatott sorsú taxon**

Érdekes bizonyítéka az idetartozó két faj puszta léte annak, hogy ma élő szervezetekkel is meggyűlik a taxonómus baja, ha nem áll rendelkezésére a növény minden része (hát még a kihalt csoportokkal mennyire így van). Mivel hosszú időn át nem találták meg a sporofitonjukat, a közös mohaős és egy leegyszerűsödött májmohatípus lehetősége is felvetődött. A briológus kutatók először a *Lepidozia* leveles májmoha génuszba helyezték. Egy szerencsés sporofiton lelet nyomán azonban kiderült (1990-ben), hogy nem is májmoháról, hanem egy sajátságos lombosmoha csoportról van szó. Ekkor a sziklamohák (*Andreaeopsida*, l. lentebb) rokonsági körébe kerültek! Ezt támogatta a kloroplasztisz DNS-szekvenciák felhasználásával készült kladogram is, míg egyes morfológiai értékelések a tőzegmoha rokonságot hangsúlyozták. Még újabb, többgénes elemzések szerint (Qiu & Lee 2003) inkább a lombosmohák kladogramjának alapi helyzetébe illeszkednek, vagyis bizonyos értelemben „ősi” állapot képviselői (de lásd 4.1 cédula), s ezt minden frissebb vizsgálat megerősíti (Bechteler et al. 2023).

Érdemes az elnevezésre is kitérni: a nemzetség N. Takaki (1915–2006) japán briológus nevét viseli – méltó módon. Ő hívta fel először a világ botanikusai figyelmét erre a különleges mohára.

6 Az Ausztráliában élő *Brachyscome dichromosomatica* (592. old.) az egyik jelenlegi rekorder a maga *n* = 2 kromoszómaszámával.




**5.14 ábra. a:** Hialociták és klorociták a *Sphagnum fallax* levelében (A. Melton, CC BY). **b:** *Sphagnum fallax* sporofitonok a pszeudopódiumon (Wales, D. Callaghan), **c:** *Sphagnum squarrosum* (A. Gordon, CC BY-NC-ND), **d:** *Ambuchanania leucobryoides* (Crgeeves, CC BY-SA 4.0).

**5.6 cédula: A tőzegmoha-kötszer története**

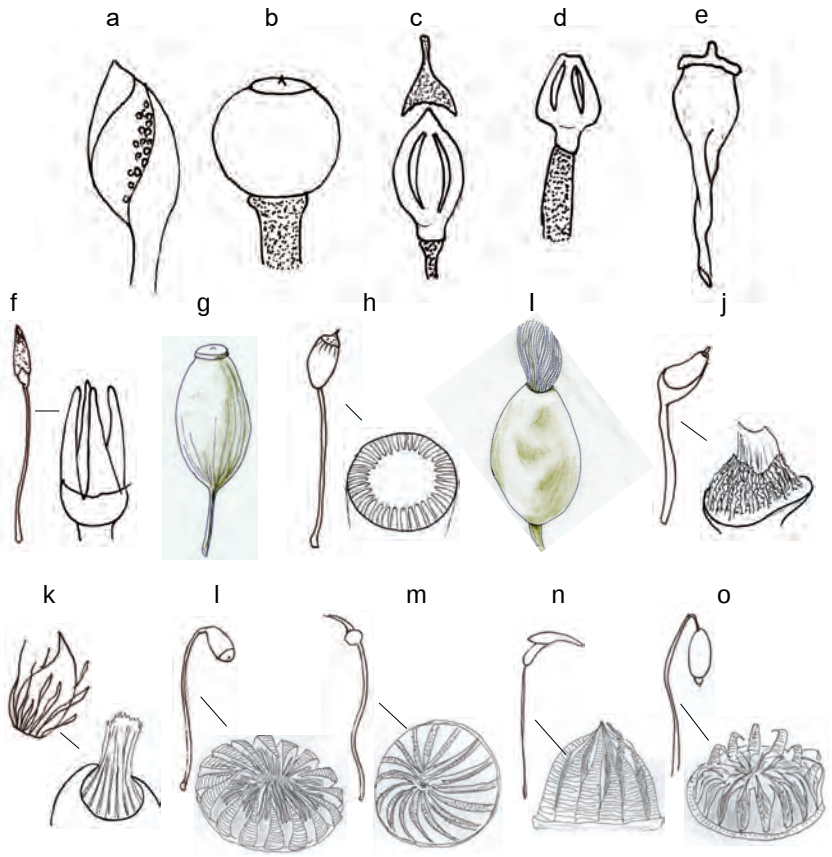
Történelemkönyveink nem szólnak arról, hogy a moháknak is fontos szerepük lehetett egy háború alakulásában. A tőzegmohák életmentő funkciójáról Riegler számol be 1989-es tanulmányában. Az első világháborúban a briteknél nagy hiány mutatkozott kötszerekben, s megpróbáltak valamilyen pótlékot szerezni. Lázas keresés közben figyeltek fel a tőzegmohára, melynek fertőzésgátló és nedvességszívó hatása már korábban is ismert volt. A tőzeglápokban bővelkedő Kanada segített, és a Vöröskereszt önkénteseinek sokasága vállalta el a mohagyűjtés és feldolgozás fáradtságos munkáját. A britek havonta legalább egymillió pólyát használtak fel, s nem túlzás az állítás: sebesültek ezreinek mentette meg a moha az életét, és ez akár a háború, de legalábbis egy-egy csata kimenetelét is befolyásolhatta. Érdekes módon az egész ügy azért került az érdeklődés homlokterébe, mert valaki 1985-ben Angliában szabadalmaztatni akarta a tőzegmohából készült kötszereket. Három faj, a *S. papillosum*, a *palustre* és a *plumosum* bizonyult a legkiválóbbnak. Ezeket bizony csak a szakember tudja biztosan megkülönböztetni a többi fajtól. S még mondja ezek után valaki, hogy a rendszertan haszontalan tudomány, hiszen a pontos határozás akár életet is menthet!

ban. A berzedt tőzegmoha (*S. squarrosum*) a láperdők növénye, és mint neve is mutatja, megjelenése igen jellegzetes (5.14c ábra). Az új-kaledóniai *S. novo-caledoniae* különlegessége, hogy epifiton és rhizoidjai is vannak. A kizárólag Tasmania szigetén előforduló *Ambuchanania leucobryoides* (5.14d ábra) hialocitáit és anteridiumait tekintve tér el a *Sphagnum* fajoktól. Pár cm-es növényke, a gömb alakú, pszeudopódiumon ülő sporofitont a többi tőzegmoháéhoz hasonló pszeudosztómák borítják.

## *Andreaeopsida – gránit- vagy sziklamohák (101)*

Gametofitonjuk a „valódi” lombosmohákat (*Bryopsida*) idézi, ivarszerveiket levélkék (perichaetium) övezik, rizoidjaik is vannak. A levél általában egysejtrétegű, de olykor többsejtes borda is kialakul rajta. A sporofiton igen sajátságos: a tok négy (legfeljebb tíz) hosszanti hasítékkal nyílik. Előtelepeik, a lombosmohák többségétől eltérően, telepes szerkezetűek.

*Andreaeales* (100). A spóratok pszeudopódiumon alakul ki, akár a tőzegmoháknál (5.15c ábra). A májmohákkal és a tőzegmohákkal egyezően, a pszeudopódium csak akkor emeli ki a tokot, ha a sprórák érettek. Bizonyos értelemben tehát ez a csoport „átmenetet” képvisel a tőzegmohák és a többi lombosmoha között. A tokon nincsenek pszeudosztómák – az evolúció során feltehetőleg elvesztette azokat. Szilikátos kőzeten, magas hegyekben, sőt a sarkvidékeken is előfordulnak, egészen szélsőséges körülmények között. Kiszáradással és hideggel szemben nagy a tűrőképességük, leggyakoribb növekedési formájuk a párnaszerű megjelenés. Egylakiak. Kiemelt nemzetsége az *Andreaea*, nálunk egy faj fordul elő (*A. rupestris* – hasadó tokú moha, 5.16a ábra). A másik génusz egyetlen faja az *Acroschisma andensis*; a neve elárulja, hol él.




**5.15 ábra.** Sporofiton diverzitás a lombosmohák körében. **a:** *Takakia* sp., **b:** *Sphagnum* sp., **c:** *Andreaea* sp., **d:** *Andreaeobryum macrosporum*, **e:** *Oedipodium griffithianum*, **f:** *Tetraphis pellucida*, **g:** *Alophosia azorica*, **h:** *Polytrichum* sp. **i:** *Dawsonia superba*, **j:** *Buxbaumia aphylla*, **k:** *Diphyscium* sp., **l:** *Timmia megapolitana*, **m:** *Funaria hygrometrica*, **n:** *Dicranum scoparium*, **o:** *Bryum* sp. A pontozott rész a **b**–**d** ábrákon, a levelek a **k** ábrán, illetve a calyptra mindenütt a gametofiton részei!

*Andreaeobryum* (1) Egyetlen faj, az *A. macrosporum* tartozik ide. Ellentétben a testvércsoport fajaival, rövidke nyele részben a sporofiton része (5.15d ábra). Kanada és Alaszka hegyeiben karbonátos (nem szilikátos) kőzeten élő kétlaki moha.

### *Oedipodium (1)*

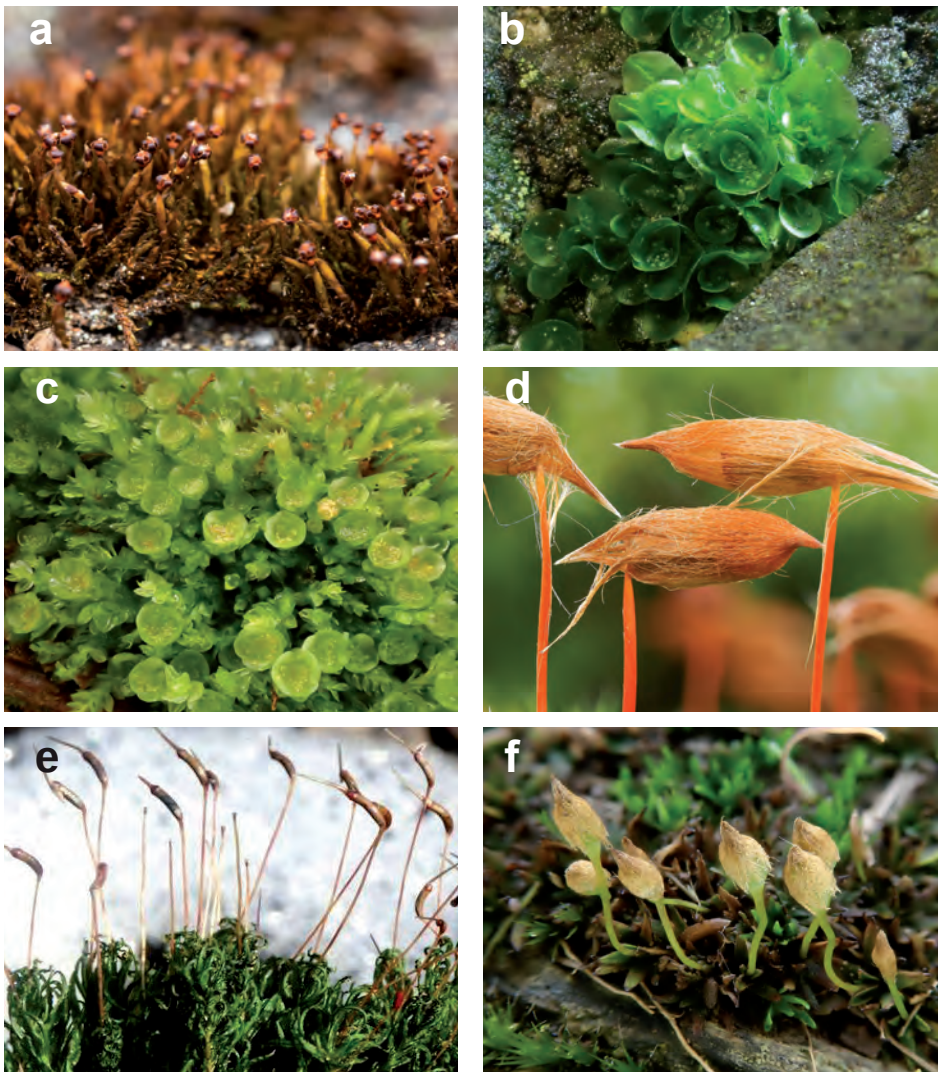
A klád egyetlen faja az *Oedipodium griffithianum* (5.16b ábra). Molekuláris vizsgálatok már 2000 óta sejtetik a mohász kutatókkal, hogy egyedüli testvére az összes többi, ún. perisztómiumos lombosmohának (l. lentebb). Kis méretű, puha és lekerekített levelű gametofitonja van. A sporofiton nyele felfelé vastagodik, a tokon jól fejlett fedő (operculum) található (5.15e ábra). A kutikulával fedett tokon zárható „gázcsere”-nyílások sorakoznak. Miután ezek csak a spóratokon vannak, feltételezhető hogy szerepük a tok kiszárításában és ezt követően a spórák kiszóródásában jelentős, s nem a gázcsere – a tőzegmohákhoz hasonlóan. Több, egymástól távoli területről került eddig elő, pl. Alaszka, Grönland, É-Európa, Japán, Tűzföld és a Falkland-szigetek. Sehol sem túl gyakori, sziklarepedésekben, köveken él. Filogenetikai helyzete meglehetősen bizonytalan. Egyes elemzések ugyanis nem oldják fel egyértelműen a *Sphagnum*ok, az *Oedipodium* és a többi lombosmoha hármas elágazását (trichotómiáját).

### *A perisztómiumos mohák kládja (11.254)*

Amire a lombosmohák felületes jellemzése rendszerint utal, többnyire csak erre a csoportra érvényes maradéktalanul. A tok a fedő alatt megfigyelhető, apró fogakból álló *perisztómium* („körszáj”) mentén nyílik fel, ennek kifejlődése nagyon változatos (és csak ritka kivételként hiányzik). Az elsőként leváló testvérkládokon (*Tetraphidales* és *Polytrichaceae*) minden fog egy teljes sejtnek felel meg (nematodont típus, 5.15f és h ábra). Ezeket követi a „valódi” lombosmohák (*Bryopsida*) kládja, ahol a perisztómium fogait elhalt sejtek fala s annak megvastagodásai alkotják (arthrodont típus, 5.15j–o ábra). Miután a két forma a spóratok hasonló alapszöveti részeiből fejlődik, feltételezhető, hogy homológok egymással, és egy közös alaptípusból kiindulva később differenciálódtak az evolúció során.

### *Tetraphidales – négyfogú mohák (4)*

Perisztómium fogaik száma csak 4, a legkevesebb a lombosmohák körében (5.15f ábra). A fogak nedves állapotban zárnak, kiszáradva kiengedik a spórákat. Mindössze 4 faj tartozik ide, egy hazánkban is előfordul, a *Tetraphis pellucida* (5.16c ábra). Erősen korhadt holt fán él. Gametofitonja alig másfél cm-es, a sporofition nyele is hasonló méretű. Megfigyelték,

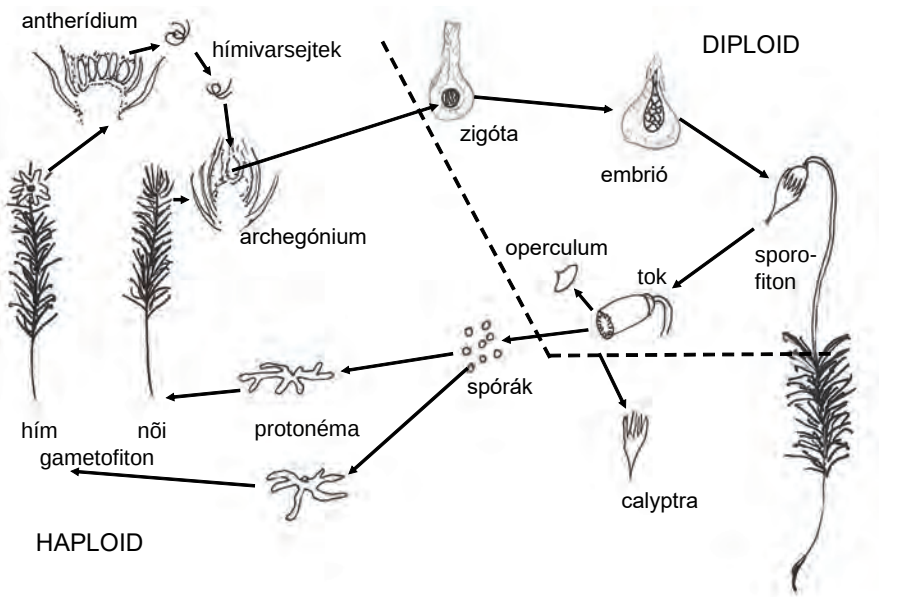



**5.16 ábra. a:** *Andreaea rupestris* (J. Headley, CC BY-NC), **b:** *Oedipodium griffithianum* gametofiton (C. McLennan, CC BY-NC), **c:** *Tetraphis pellucida* gemma kosárkái (S. Gey,. CC BY-NC), **d:** *Polytrichum commune* sporangiumok (Wales, D. Callaghan), **e:** *Atrichum undulatum*, **f:** *Pogonatum nanum* (C. Halpin),

hogy kis szársűrűség mellett kizárólag ivartalanul, sarjtestekkel szaporodik, amelyeket az esőcseppek mozgási energiája szór szét. Ivarszerveket csak nagy denzitás mellett fejleszt – amikor is a kétlaki moha petesejtjei nagyobb eséllyel termékenyülnek meg.

### *Polytrichaceae – szőrmohák (200)*

Ezen a kládon az elsőként leágazó fajok „kilógnak”, a tokon nincs perisztómium, a szűk szájadékot egy lapos korong fedi, és a spórák megéréséig az oszlop csúcsi része zárja le (5.15g ábra). Ez a forma közel állhat ahhoz az ősi típushoz, amelyből a szőrmohák nematodont perisztómiuma (vagy akár minden perisztómium) kialakult. Ilyen a szőrmohák kládján alapi helyzetben lévő *Alophosia azorica*, az Azori-szigetek és Madeira endemizmusa (Bell et al. 2021). A fajok nagy részének perisztómiumát nagyszámú (32 vagy 64) apró, holt és üres sejt alkotja (5.15h ábra). Egy tokban rengeteg, igen kicsiny (10–30 µm átmérőjű) spóra fejlődik. A fogak csúcsa ránőtt egy kör alakú lemezre (epifragma), emiatt az érett spórák a fogak között szóródnak ki, de ebben a fogaknak nincs különös szabályozó szerepük – ezt a „fogyatékosságot” valószínűleg a spórák nagy száma egyenlíti ki. Központi nyalábjuk a mohák körében a legfejlettebb; anyagszállításra és szilárdításra egyaránt alkalmas (a hidróma, ill. a leptóma felel meg a xylemnek, ill. a phloemnek). Vastagodások és lignin nincs benne. A levelek anatómiája viszonylag bonyolult: felszínükön felületnövelő fotoszintetikus lamellák sorakoznak. A lemezkék csökkentik a párologtatást, fokozzák a fotoszintézis hatékonyságát, és ráadásul egy sajátságos mikro-élővilágot is védelmeznek, benne gombákkal és kerekesférgekkel. Száraz időben a levelek összeesnek, a szár köré csavarodnak. Kétlaki, homoiospórás mohák (5.17 ábra), a hím egyedeken az antheridiumokat rendszerint csészeszerű fellevelek (perigonium) övezik. Az ide hulló esővíz mossa ki az ivarsejteket, amelyek így több méter távolságra is




**5.17 ábra**. A *Polytrichum* életfázis-váltakozása jól példázza a kétlaki mohák esetét.



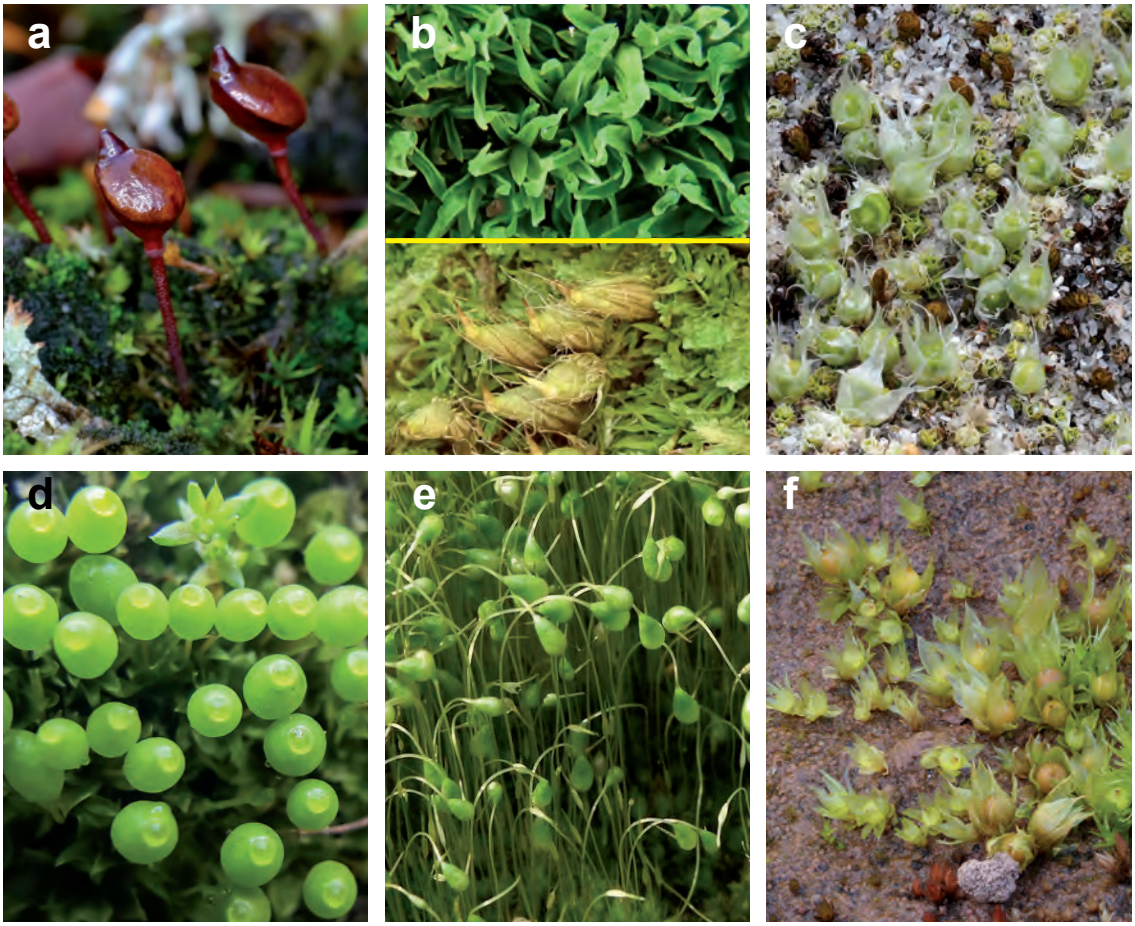
**5.18 ábra.** A *Dawsonia superba* gametofitonjai (Új-Zéland, J. Geux, CC BY).

eljuthatnak. A névadó szőrmoha (*Polytrichum*) génuszban a perigonium színes és feltűnő. A calyptra fiatal állapotban erősen szőrös, innen a név (poly = sok, trichum = szőr, 5.16d ábra). A katalinmoha (*Atrichum undulatum*, 5.16e ábra) sporofitonja rezgő mozgással szórja a spórákat minél távolabbra. A tudományos név arra utal, hogy ebben a génuszban a calyptra majdnem teljesen szőrtelen, a magyar viszont a nemzetség már nem érvényes nevének felel meg (*Catharinea*, amit II. Katalin orosz cárnő, a kultúra és tudomány támogatója tiszteletére kapott). A klád legfajgazdagabb génusza a *Pogonatum* (~120); idetartozik például a *P. nanum* (5.16f ábra), egy apró termetű európai moha, melynek hosszú életű „előtelepe" (protonémája) van, s ebből erednek az 1 cm-nél is rövidebb száraik. Ennek ellentéteként a világ legnagyobb termetű felálló szárú lombosmohája a *Dawsonia superba* is idetartozik (Új-Zélandtól Malajziáig fordul elő köderdőkben). Gametofitonja a 60 cm magasságot is meghaladhatja,[7] négy cm-es levelekkel (5.18 ábra). Nagy méretét egyébként úgy éri el, hogy évente csak 3–5 cm-t növekszik. A szárban szklerenchima szövet is húzódik, benne ligninszerű anyagokkal – ez részben megmagyarázza a rekordmagasságot. A *Dawsonia* 13 faja a többi perisztómiumos szőrmoha testvércsoportja, és ez nem csak molekulárisan értelmezhető. Nem egyeznek meg velük a spóratok szerkezetében: nincs benne epifragma, a perisztómium fogak pedig serteszerűek, több körben állanak, kis ecsetet formálnak (5.15i ábra). A spórák pedig még a többiekénél is kisebbek, néha csak 5 µm átmérővel, és sima felületűek.

### *Bryopsida – arthrodont perisztómiumos mohák (11.050)*

Néha „valódi" lombosmohák néven is hivatkoznak erre a kládra. Ez nem véletlen, hiszen a lombosmoha fajok túlnyomó többsége (90%) ide tartozik. Leveleik szórtak, egy sejtrétegűek, benne egy vagy több ér is lehet. A gametofitonok gyakran nagy kolóniákban, mohapárnákban csoportosulnak. Az archegóniumok elhelyezkedése fontos határozó bélyeg: az akrokarp mohákon csúcsi helyzetben fejlődnek ki, míg a pleurokarp mohákon oldalhelyzetű rövid ágakon jelennek meg. Ez utóbbi az apomorf állapot és leginkább a klád végső csoportjait jellemzi. A következőkben ismerte-

7 A szakirodalom távolról sem egységes ezzel kapcsolatban. Egyes cikkek „csak" 50 cm-t jelölnek meg, másutt viszont a becslések 80 cm-ig felmennek. Ezt a méretet egyébként a *Fontinalis antipyretica* (*Hypnales*) egyedei bőven meghaladhatják, de ez a vízben kevéssé feltűnő. A klonálisan növekedő pleurokarp mohák vízszintes szára még ennél is hosszabb lehet, pl. *Spiridens* (*Hypnodendrales*).




**5.19 ábra. a:** *Buxbaumia aphylla* (B. Starzomski CC BY-NC), **b:** *Diphyscium foliosum* hím (felül) és női példánya (C. Halpin és S. Pilkington), **c:** *Gigaspermum repens* (Dél-Afrika, D. Callaghan), **d:** *Costesia spongiosa* (R. Mackenzie, CC BY-NC), **e:** *Funaria hygrometrica*, **f:** *Physcomitrium patens* (C. Halpin).

tett jellemzőik általánosak, de nem kizárólagosak. A sporofitonban van ugyan valamennyi kloroplasztisz, de nem elegendő az önálló léthez. A perisztómium arthrodont típusú, a fogak száma kettő hatványai szerint nő, egy vagy két körben sorakoznak. Szerkezete evolúciós szempontból fontos: a pleziomorf állapot a kettős kör, a belső kör neve endostomium a külsőé exostomium. Ebből az egykörös perisztómium többször is kialakult, redukció eredményeképpen. A perisztómium sejtjeinek higroszkópikus mozgása befolyásolja a spórák kiszóródását (száraz időben nyitnak, nedves időben zárnak – vagy fordítva! Lásd 5.9 cédula). Az előtelep fonalas szerkezetű, zöld és barna részre tagolódik. A gametofiton az utóbbin található rügyekből fejlődik ki. Egyes fajok protonéma állapotban ivaréretté válnak. Ivartalanul többnyire sarjtestekkel szaporodnak. Túlnyomó részük évelő; széles ökológiai teherbírásúak, vízi szervezetek és szárazságtűrők is vannak közöttük. Kladogramjuk néhány kis fajszámú leágazással kezdődik, majd sok klád leválása után két fajgazdag testvérkládval zárul (5.5 ábra).

*Buxbaumia* (koboldmohák,16). Kétlaki gametofitonjuk erősen redukált: a protonémán kialakult rügyeken fejlődnek ki az ivarszervek, amelyeket pár csökevényes levélke övez, de leveles szára nincs. A sporofiton ennél „termetesebb", 1 cm magas, aránylanul nagy tokja ferdén áll, napfény által irányítottan. Az exostoma 16 fogra oszlik, endostomiuma viszont nem hasad fogakra, hanem egy osztatlan hártya alkotja (5.15j ábra). A tok általában a felső oldalán reped fel. Bizonyos mértékig fotoszintézisre is képes, csakúgy mint a protonéma fonalak. Spórái a mohák között a legkisebbek közé tartoznak: átmérőjük 6–8 µm körül van. A koboldmohák bomló faanyagon, sziklákon, talajon élnek. A zöld tokú *Buxbaumia viridis* nálunk igen ritka, veszélyeztetett korhadéklakó faj, a talajlakó *B. aphylla* (5.19a ábra) gyakoribb.

*Diphyscium* (15). Gametofitonja apró, a női levéltelen, a hímen viszont nyelv alakú levelek vannak. A sporofiton nyele jóformán teljesen hiányzik. Ezért a tojás alakú tok alig emelkedik ki a perigoniumból (5.15k ábra). A

perisztómium külső köre csökevényes, a belsőben 16 fog van, amelyek – szokatlanul a mohák között – nem higroszkópikusak. A koboldmohákhoz hasonlóan a tok felső oldalával a fény felé fordul. Elsősorban trópusi és szubtrópusi elterjedésűek, a *Diphyscium foliosum* mérsékelt övi, hazánkban is előfordul (5.19b ábra).

*Gigaspermaceae* (8). Apró termetű mohák, föld alatt húzódó „rizómával", rajta rövid, rügyszerű ágakkal, számos színtelen rizoiddal. A spóratok gömbded vagy urna alakú, egyes fajoknál operculum nélküli. A perisztómium fogak hiányoznak. Legismertebb faja a nyél nélküli *Gigaspermum repens* Ausztráliából és Dél-Afrikából (5.19c ábra). Nevét („nagy mag") a kifejezetten nagy méretű (>175 μm) spóráiról kapta. Talán éppen emiatt a német botanikus utazó F. von Mueller a 19. században még virágos növénynek tartotta. A délamerikai *Costesia spongiosa* (5.19d ábra) szintén kis termetű, de nyele is van.

*Funariidae* (330). Általában talajfelszínen élnek. A gametofitonban viszonylag fejlett szállító sejteket találunk, amelyek jól elkülönülnek a többitől. Tipikus akrokarp, azaz csúcsontermő mohák. A kládon belül az alapállapot a kétkörös perisztómium, melynek fogai szemben, azaz teljes átfedésben állanak egymással (5.15m ábra). Közismert faja a higrométermoha (*Funaria hygrometrica*, 5.19e ábra), a tűz utáni szukcesszió pionír növénye. Nyele szárazság idején összecsavarodik, nedvesség hatására kitekeredik. A tokban egy gyűrűnek (annulus) nevezett sejtsor húzódik, ennek felrepedése után válik láthatóvá a perisztómium. Más szempontból érdekes a *Physcomitrium* (*Aphanorrhegma*, vagy korábban *Physcomitrella) patens* (5.19f ábra), amely a növényi egyedfejlődés, élettan és evolúció kutatóinak kedvelt modellszervezete (5.7 cédula). Apró termetű egylaki moha, a spóratok nyele igen rövid. Világszerte elterjedt a mérsékelt övben, pionír növény csupasz és nedves talajon. A kládon belül az egyik, sőt mindkét perisztómium kör eltűnhet, mint a *Physcomitrium* esetében, vagy a nagysüvegű mohák (*Encalypta*) egyes fajainál.

*Timmia* (4). Egylaki gametofitonjuk az előzőekénél jóval fejlettebb, leveleik apró hüvelyben illeszkednek a szárhoz, első látásra a szőrmohákéra emlékeztetnek. Perisztómiumuk kétkörös, a belső kör – egyedülálló módon a mohák körében – egy membránszerű alaphártyából, és 64 db azonos hosszúságú filamentumból áll (5.15l ábra). A *Timmia* génusz két faja (*T. bavarica* és *austriaca*, 5.20 ábra) nálunk is előfordul.

*Dicranidae* (3524). Egyértelműen monokladisztikus csoport, de belső rokonsági viszonyai elég sokáig tisztázatlanok voltak. Bechteler et al. (2023) viszont jelentős fejleményekről számol be: 18 linnéi rendet különítenek el molekuláris alapon. Ezek részletezése azonban meghaladná könyvünk kereteit, így az általános jellemzésen túl csak a legfontosabb taxonok bemutatására szorítkozunk.

**5.7 cédula: *Physcomitrium* és a modellszervezetek**

A *P. patens* kis termetű, gyorsan szaporítható mohafaj, és már több mint 80 éve kiterjedten használják növényélettani és genetikai kísérletekben. Egyike az ún. modellszervezeteknek, amelyekről nagyságrendekkel többet tudunk más fajoknál – mint például a *Caenorhabditis elegans* fonálféreg és a sokat emlegetett *Arabidopsis elegans*. Vizsgálatukból igen sok általános következtetést lehet levonni az általuk képviselt taxonokról. A *P. patens* genomja 500 Mb hosszú és 27 kromoszómába tagolódik. Teljes nukleotid szekvenciáját 2008-ban határozták meg. A haploid gametofiton génállománya viszonylag könnyen manipulálható, ezért jól használható a „gén-kiütési" (gene knockout) kísérletekben a génfunkció azonosítására.
A növényi evolúció értelmezésében fontos eredményt közölt Nishiyama munkatársaival 2003-ban: a haploid *P. patens* növény génjei 66%-ának megvan a homológ megfelelője a diploid *Arabidopsis thaliana*-ban is. Eszerint tehát lényegileg adott volt a genetikai háttér a korai haplonta-haplodiplonta átmenethez. Génsebészek is kedvelik: genetikailag módosított egyedei alkalmasak speciális gyógyszerek előállítására („molekuláris farmok", „moha bioreaktorok").

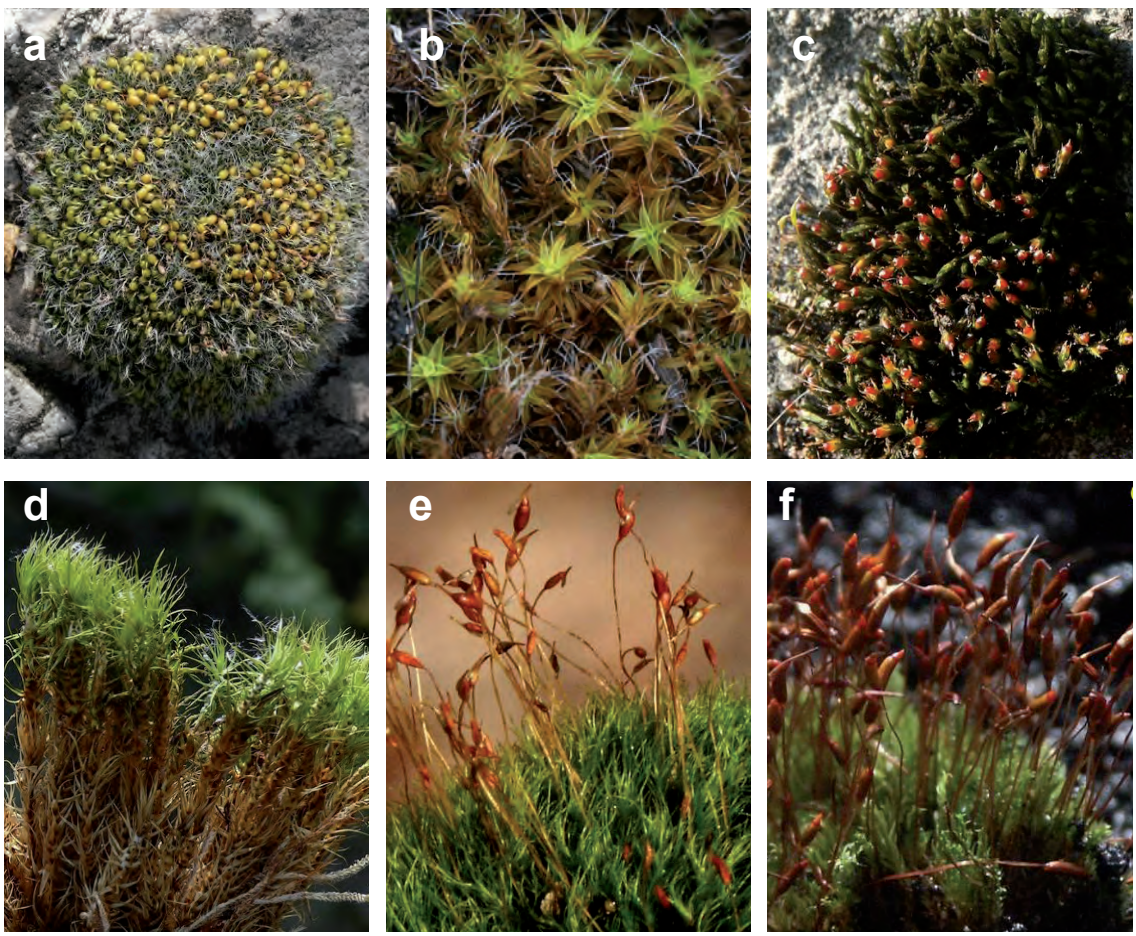


**5.20 ábra.** *Timmia austriaca* (Izland, D. Callaghan).

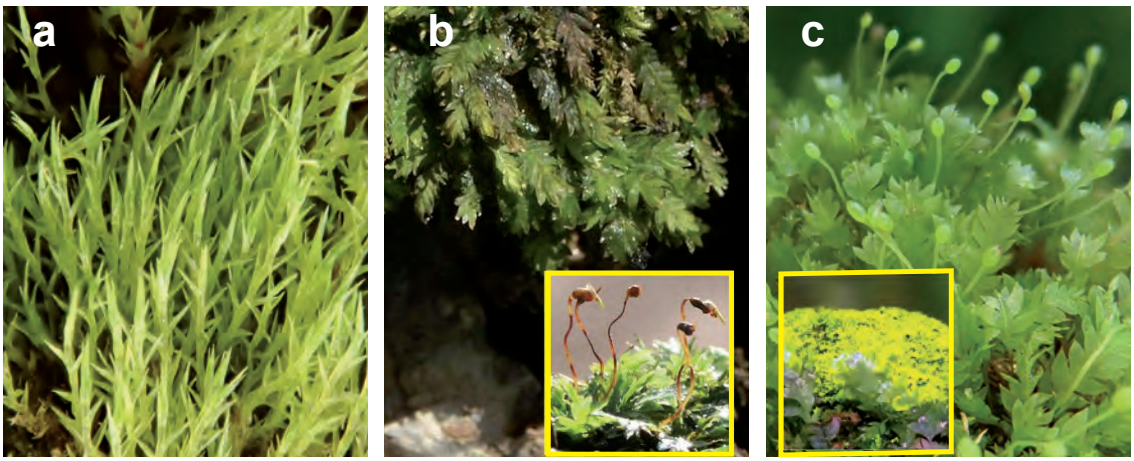
Ebben a csoportban a perisztómium külső köre kiesett, a belsőben rendszerint 16 fog van (5.7l ábra), de a kládon többféle perisztómium-altípus alakult ki és a fogak teljes redukciója is bekövetkezett. A levelekben lévő bordák anyagszállító sejteket tartalmaznak (leptoidok és sokszor hidroidok is). Többnyire száraz és zavart területeken találkozhatunk velük, de vannak közöttük bőven epifiton és vízi életformák is. Ide tartozik a dolomitsziklagyepek lakója, az őszmoha (*Grimmia pulvinata*, 5.21a ábra), és a száraz gyepekben, sziklákon, homokpusztákon előforduló sok *Tortula* faj, pl. a nyílt homoki gyepekben tömeges *Tortula ruralis* (5.21b ábra). Csaknem 150 faj tartozik

a hasadékmohák (*Schistidium,* 5.21c ábra) génuszába. Nagy méretű párnákat formál a fehérlő vánkosmoha (*Leucobryum glaucum*). A közönséges seprőmoha (*Dicranum scoparium*) az egész országban megtalálható, főleg mészkerülő erdőkben, de az Alföldön ritka. Hasonló elterjedésű és gyakoriságú a hullámos seprőmoha (*D. polysetum*, 5.21d ábra) és a sarlós seprőcskemoha (*Dicranella heteromalla*, 5.21e ábra). A parázsmoha (*Ceratodon purpureus,* 5.21f ábra), különleges tűrőképességénél fogva, meglehetősen gyakori a városi és ipari környezetben is. A *Syntrichia* fajok a leginkább szárazságtűrők, modellszervezetként szolgálnak ezen ökológiai képesség vizsgálatában. Az *Ephemerum*-ok a legapróbb mohák közé tartoznak, állandó protonémájukon 1 mm magas szár fejlődik, hasonló méretű levelekkel és a közéjük rejtett spóratokkal. Talajlakók, nálunk is él több fajuk. Az *Archidium* fajokat (5.22a ábra) korábban ősinek tartották, mint a német-svájci briológustól, S. E. Bridel-től (1761–1828) származó név is mutatja. Való igaz, ezek a mohák apró termetűek, a sporofitonnak nincs nyele, a tokban nincs columella, szabálytalanul reped fel, és igen kevés, de nagy átmérőjű spóra fejlődik benne (az *A. ohioense* spórája a legnagyobb, 0,3 mm, a lombosmohák körében). Mivel az *Archidium* a *Dicranidae* kládba mélyen be van ágyazva, nemhogy ősi lombosmoháról, hanem éppen ellenkezőleg: erősen redukált mohacsoportról lehet csak szó.

Inkább nedvességkedvelők a *Fissidens* fajok (nálunk pl. a *F. taxifolius*, 5.22b ábra), sok trópusi epifiton képviselővel. Leveleik a szár két oldalán sorakoznak, minden levél alapjánál egy kis hüvellyel. Hasonló a kizárólagosan barlanglakó világító moha (*Schistostega pennata*) gametofitonja (5.22c ábra). Ez a faj kifejezetten a gyenge fényviszonyokhoz alkalmazkodott, protonéma fonalain a sejtek gyűjtőlencseként funkcionálnak. Kloroplasztiszaik a sejt hátulsó felében a fényabszorpció szempontjából optimális helyzetet veszneknek fel. Róluk smaragdzöld színű fény verődik vissza (5.22c ábra, kis kép), vagyis nem bioluminescenciáról van szó, ami a moháknál egyébként ismeretlen. A protonéma fonalak (mint általában) algák szövedékére emlékeztetnek – ezek is becsapták Bridelt, mert




**5.21 ábra**. **a:** *Grimmia pulvinata*, **b:** *Tortula ruralis,* **c:** *Schistidium apocarpum*, **d:** *Dicranum polysetum*, **e:** *Dicranella heteromalla*, **f:** *Ceratodon purpureus.*




**5.22 ábra. a:** *Archidium alternifolium* (C. Halpin), **b:** *Fissidens taxifolius*, **c:** *Schistostega pennata* (C. Berg, CC BY, kis kép: S. Gey CC BY-NC 4.0)

*Catopridium smaragdinum* néven moszatként írta le a fajt. A gametofitonon és a sporofitonon nincsenek ilyen sejtek. Ez a faj egyike a legnevezetesebb moháknak, Japánban, Hokkaido szigetén egy barlang bejáratánál külön táblával jelölik élőhelyét. Megjegyzendő, hogy ez az életforma önmagában nem annyira különleges, hiszen a barlangokban még sok más mohafaj is túlél lencsesejtek nélkül is, például a fent említett *Fissidens taxifolius* (Buczkó & Rajczy 1989). Arról nem is beszélve, hogy a déli félgömbnek is megvan a maga világító barlangi mohája, a *Mittenia plumula*, amely gyakorlatilag ugyanazt a módszert alkalmazza a fény begyűjtésére, mint a *S. pennata*. Bár megegyeznek az erősen redukált perisztómiumukban is, molekuláris vizsgálatok szerint nem közvetlen rokonok. A fénygyűjtés képessége lencseszerű sejtekkel tehát párhuzamos evolúciós vonalakon alakult ki.

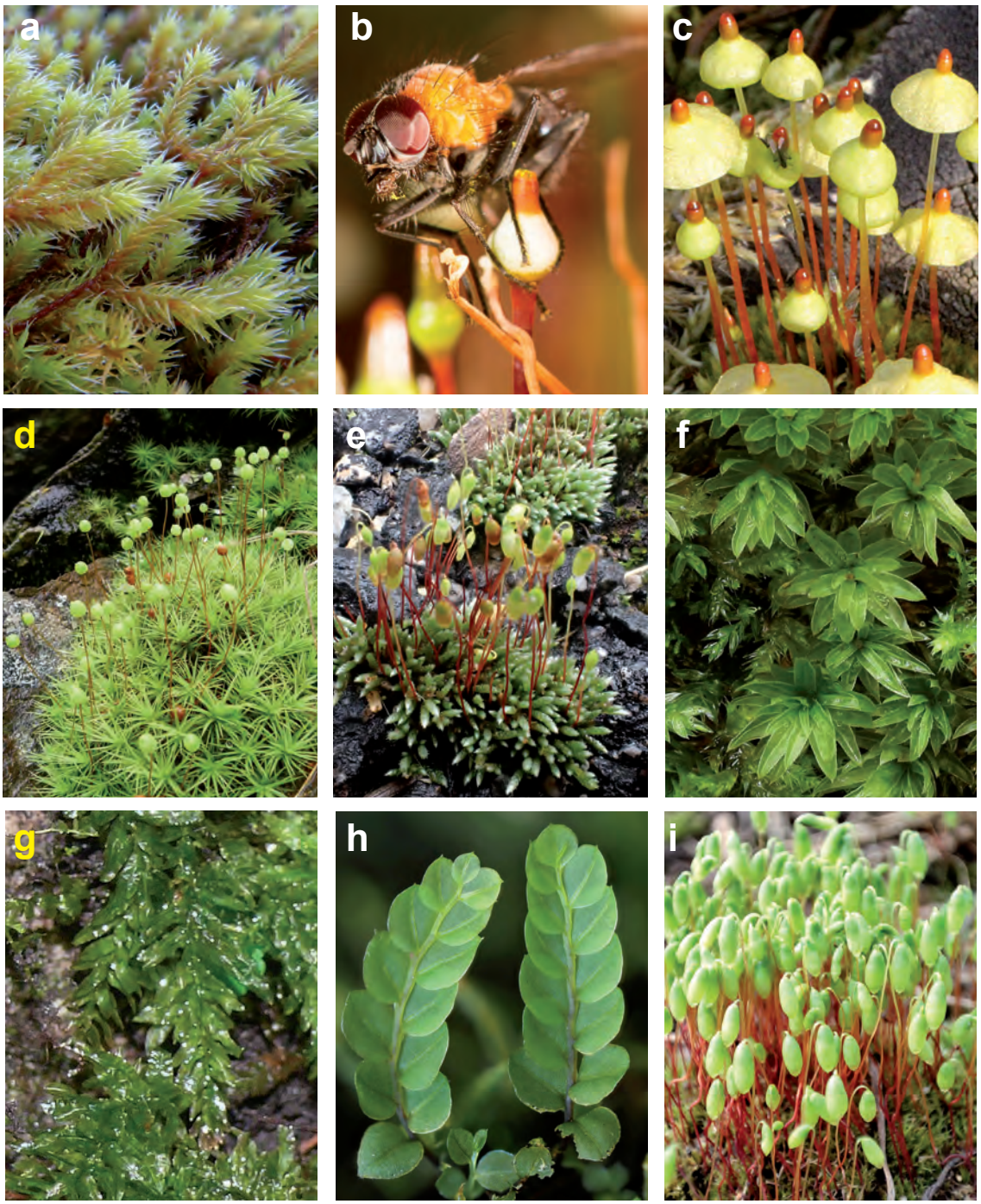
## *Bryidae (7153)*

A *Dicranidae* testvércsoportja, még nagyobb fajszámmal és legalább ugyanakkora ökológiai spektrummal, több epifitonnal és teljesen vízi életmódú fajokkal. A kládon alapállapotban általában megmarad az akrokarp növekedési típus, amelyet a vége felé haladva a pleurokarp forma vált fel. A perisztómium egységesen kétkörös, felülnézetben a külső kör fogai váltakozó állásban vannak a belső kör fogaival (5.7m ábra).

*Hedwigiales* (60). Szinte meg se lepődünk, ha alapi helyzetben lévő csoportról valami különleges derül ki. Márpedig itt hiányzik a perisztóma, ami valószínűleg inkább karakter-visszaesés, mint ősi állapot, hiszen ez a csoport mélyen be van ágyazva a perisztómiumos mohák kládjába. Ráadásul elágazó, pleurokarp fajok is vannak közöttük. Leveleiket elágazó papillák borítják. A spóratok és a nyél is igen rövid (kb. 1 mm). Nálunk három fajuk is él, mint pl. a *Hedwigia stellata* (5.23a ábra). Egylakiak, sziklalakók és epifitonok.

*Splachnales* (85). Perisztómiumos, akrokarp és többnyire kétlaki mohák. Két szempontból is kirívóak. Egyik az élőhely: a fajok kb. fele trágyán vagy lebomló dögön nő (koprofil), azaz más mohák számára túlzottan tápanyagdús helyeken. Spóráikat, a virágtalan növények körében egyedülálló módon, rovarok terjesztik (entomofilia, 5.23b ábra). Sporofitonjaik feltűnő színűek és alakúak, apró virágokra hasonlítanak. Ráadásul bomló szerves anyagra emlékeztető, akár édeskés illatanyagokat is kibocsátanak (Marino et al. 2009). Eme tulajdonságok kombinációi szabják meg, hogy az egyes légyfajok mely mohafajokhoz vonzódnak. Négy Kanadában élő mohafaj és 25 légyfaj vizsgálatából kiderült, hogy a mohák 5–11 légyfajjal, míg a legyek közül 19 csak egyféle mohával állt kapcsolatban. Ez arra enged következtetni, hogy a mohafajok között csökken a kompetíció, együttélésüket más tényezők, pl. a trágya minősége határozzák meg. A tok jellegzetessége a kiszélesedett nyaki rész, az apofízis, amiről a magyar nevét (ernyőmoha) kapta. Leginkább látványos a *Splachnum luteum* sporofiton (5.23c ábra) megjelenése. Sok faj a sarkokhoz közeli régiókban él, lápos területeken, ahol lassan bomlanak le az állati maradványok. Ilyen például a *Tayloria mirabilis*, a Tűzföldtől is délebbre eső Navarino-sziget endemizmusa (5.23b ábra).

*Bartramiaceae* (340). Több mint egy tucat génuszt különböztetnek meg ebben a viszonylag fajgazdag csoportban. Jellegzetesen világoszöld színüket viaszbevonatnak köszönhetik. Akrokarp mohák, hosszú nyelükön gömbded spóratok fejlődik. A szőrmohákkal megegyező sajátságuk a szárat átölelő levélalap, ami a kapilláris vízvezetést jelentősen elősegíti. Széles körű a földrajzi elterjedésük, két fajuk az Antarktiszon fordul elő. Sziklafalon, vízfolyások mentén nálunk is megtalálható a *Bartramia pomiformis* (5.23d ábra). Rizoidjai nemezt formálnak, éretlen tokjai kis zöld almaként jelennek meg a nyélen.

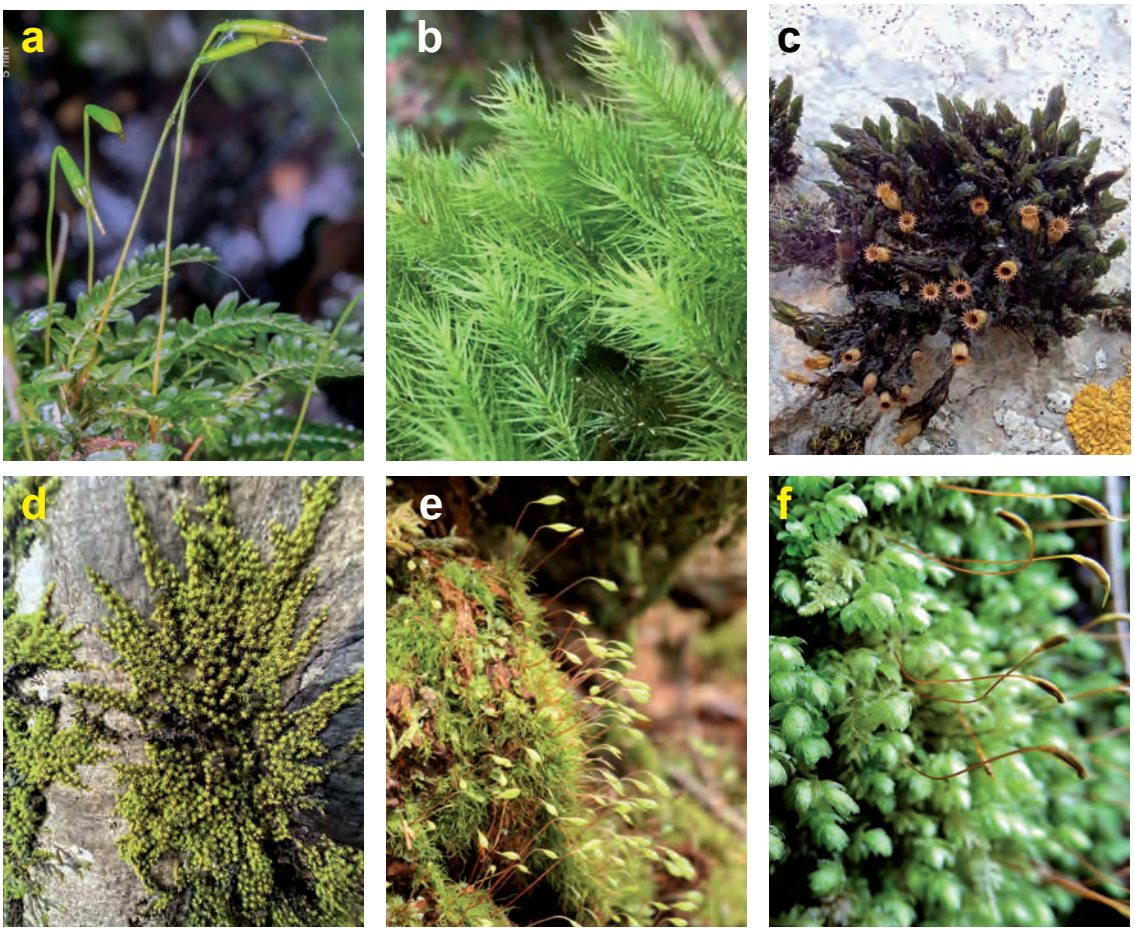



**5.23 ábra. a:** *Hedwigia stellata* (C. Halpin), **b:** Spórákkal teli döglégy a *Tayloria mirabilis* spóratokján (Navarino-sziget, Chile, A. Wilson), **c:** *Splachnum luteum* (P. Woodall, CC BY.NC), **d:** *Bartramia pomiformis* (S. Pilkington), **e:** *Bryum argenteum* (S. Gey, CC BY-NC), **f:** *Mnium hornum* (C. Halpin), **g:** *Plagiomnium undulatum*, **h:** *Cyrtomnium hymenophylloides* (M. (Lüth, CC BY-NC), **i:** *Pohlia nutans* (A. P. Seregin, CC BY-NC).

*Bryales* (1060). Akrokarp növekedésű, többnyire kétlaki, gyepet alkotó fajok, a leginkább tipikus kétkörös perisztómiummal, ami ritkán erősen redukált is lehet. Ivartalanul a levelek között fejlődő gemmákkal (rügytestekkel) vagy a rizoidokon kialakuló apró sarjgumókkal terjednek. Sok szárazságtűrő faj tartozik ide, az ezüstmoha (*Bryum argenteum*, 5.23e ábra) például városi környezetben, sziklagyepekben és sivatagokban

is él az Antarktisztól Európáig (azaz kozmopolita). Találták már aszfalton, betonon és autó ablakában is. Széles körű elterjedését annak köszönheti, hogy a gametofton kis darabja is teljes növénnyé fejlődhet. Színét a száradó csúcsi levelek klorofillhiánya okozza. Modellszervezetként szolgál a szárazságtűrés vizsgálatában. A molekuláris filogenetikai elemzések előtt még vagy 1000 fajt soroltak ebbe a génuszba, de mára is maradt több száz. Megemlítendő még a hazai erdőkben is gyakori *B. moravicum*. Egy másik rokonsági kört az inkább nedvességkedvelő ligetmohák képviselnek. A névadó a *Mnium*, európai és észak-amerikai elterjedéssel, mint pl. a nálunk ritka hattyúnyakú ligetmoha (*M. hornum*, 5.23f ábra). A nemezes ligetmoha (*Rhizomnium punctatum*) az északi félgömb gyakori mohája. Nevét a sűrű, alul barnásvörös színű, erősen rizoidos gyepről kapta. Protonémája maradandó, ami ritkaság a lombosmohák körében. A fodros ligetmoha (*Plagiomnium undulatum*, 5.23g ábra) magas, 10 cm-t is elérő, több ágban végződő gametofitonnal. Levelei hosszúkásak, hullámos felszínűek. Nedves, nyirkos helyeken egész Európában megtalálható. A *Cyrtomnium hymenophylloides*-nek élénkzöld színű, kerekded, két sorban álló levelei vannak (5.23h ábra). Egysejtsorosak, igen vékonyak, s ebből a szempontból a hártyapáfrányokra (*Hymenophyllum*) emlékeztetnek. Az északi területek és magas hegyek növénye, nálunk nem él. Végezetül említsük meg a fajgazdag *Pohlia* nemzetségből a bókoló mohát (*P. nutans*, 5.23i ábra), egy csaknem kozmopolita, hazánkban is gyakori erdei fajt.

*Rhizogoniales* (50). A pleurokarp elágazási típus filogenetikai „előszele" figyelhető meg ebben a csoportban. A fertilis és vegetatív ágak az elsődleges szár legalsó pontjából erednek, az előbiek igen rövidek. A *Rhizogonium* fajok széles elterjedésűek, sok trópusi fajjal. Az ausztrál-ázsiai *R. distichum* (5.24a ábra) levelei két sorban állanak, a perigonium, és így az archegonium a gametofiton tövén ered (ami nem igazán akrokarp jelleg). Úgy tűnik tehát, hogy a sporofiton le van „gyökerezve" (innen a génusz neve, rhizo – gyökér, gonium – ivarszerv [gör.] ). A *Pyrrhobryum dozyanum* erőteljes, 15 cm magasságot elérő díszes növény (5.24b




**5.24 ábra. a:** *Rhizogonium distichum* (J. Rolle, CC BY), **b:** *Pyrrhobryum dozyanum* (kereskedelmi prospektusból), **c:** *Orthotrichum cupulatum* (S. Pilkington), **d:** *Macromitrium* sp. (T. Severns, CC BY), **e:** *Orthodontium lineare* (C. Halpin), **f:** *Aulacomnium heterostichum* (Vdvanhem, CC BY-SA 4.0).

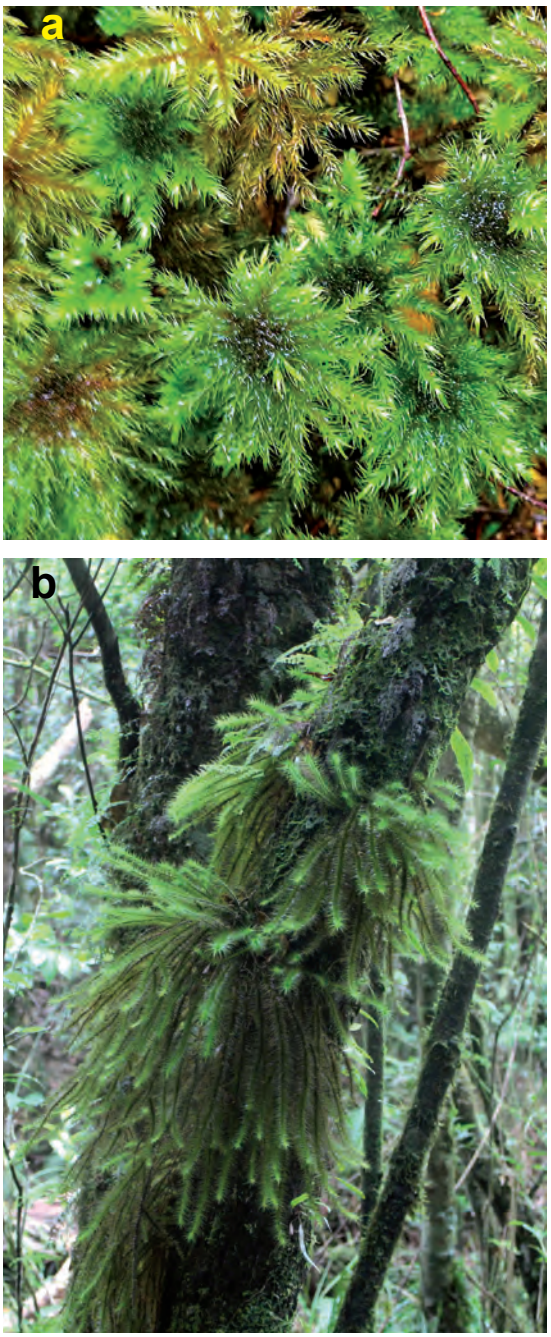
ábra), a Japánban művelt mohakertek elmaradhatatlan alkotója. Egyike például a világhírű kyotoi Saihoji (Kokedera = „Mohatemplom") kertben azonosított 120 mohafajnak.

*Orthotrichaceae* (421). Nem minden faj akrokarp, igen gyakran előfordul a perichaetium oldalági helyzete. A fajok túlnyomó többsége sziklalakó vagy epifiton – ennek megfelelően leveleik sötétzöldek, kicsik, vastagfalú sejtekkel és papillákkal. A sporofitonon sok sztóma figyelhető meg, funkcionális zárósejtekkel – bár pontos szerepük még nem tisztázott. A mérsékelt öviek közül megemlítendő az *Orthotrichum* a maga 160 fajával (pl. kopaszodómoha, *O. cupulatum*, 5.24c ábra). A trópusi-szubtrópusi *Macromitrium* fajok egy része – ritkaságként a mohák körében – eltérő méretű spórákat fejleszt: a hím spórák jóval kisebbek, mint a női spórák. A hím is kisebb termetű a nősténynél (ún. törpehím), s ráadásul azon fejlődik ki. A kétféle spóra ugyanazon sporangiumban termelődik: egy tetrádot mindig két hím és két női spóra alkot. Ezt az esetet anizospóriának nevezzük, megkülönböztetésül a heterospóriától, melynek során a kétféle spóra elkülönülten fejlődik (harasztok). A *Macromitrium*-ok többsége fakérgen él, hosszú, kúszó szárral nagy felületet is elfoglal (5.24d ábra). Tizenegy fajuk egyetlen szigeten, Új-Kaledónián fordul csak elő – amelyről még sokat hallunk a későbbiekben.

*Orthodontiaceae* (15). Akrokarp és pleurokarp mohák, trópusi és mérsékelt övi elterjedéssel. Az *Orthodontium* egyes fajainál megfigyelték, hogy archegoniumok nemcsak perichaetiumban, hanem közvetlenül a szár felületén is megjelennek – ami akár a pleurokarp növekedési forma előképeként is értékelhető. Az egyenesfogú moha (*O. lineare,* 5.24e ábra), fakérgen, tőzegen élő tömött párnájú faj. A déli félteke növénye, Európába mintegy száz évvel ezelőtt jutott el, lassan szétterjed, nemrégiben nálunk is előkerült.

*Aulacomniaceae* (13). Az előző csoporthoz hasonlóan itt is kétféle növekedési típust találunk. Az *Aulacomnium* akrokarp fajokat foglal magába, mint pl. a lúdtojásmoha (*A. heterostichum*, 5.24f ábra), melynek neve a szár csúcsán tömörülő levelekre utal. Ivartalanul ezekkel a könnyen leváló „tojásokkal" szaporodik. Érdekes a földrajzi elterjedése, Ázsia és Észak-Amerika keleti felében fordul elő. Közeli, kihalt rokonát már megemlítettük (147. oldal). Hasonlóan viselkedik a nálunk ritka *A. androgynum* is. A pleurokarp *Hymenodontopsis bifaria* gametofiton elágazásrendszere már a következő kládot idézi.

*Hypnodendrales* (280). Jól differenciált levélerek (bordák) és erőteljes pleurokarp növekedési forma jellemző náluk – akrokarp fajokat innentől fogva már nem találunk a lombosmoha kládon. Elterjedési területük az indo-pacifikus régió, Indiától Új-Zélandig. A *Hypnodendron* szára többszörösen elágazó, s mivel a legtöbb oldalág a szár végén található, első pillantásra kis pálmafát juttat eszünkbe (5.25a ábra). Nedves helyeken, korhadó fán élnek. A fánlakó, liánszerűen kúszó, erősen elágazó *Spiridens* fajok a 30 cm magasságot és a 3 m hosszúságot is elérhetik (5.25b ábra), leginkább korpafüvekre (következő fejezet) emlékeztetnek. Szárukban jól fejlett centrális nyaláb található, vastag falú sejtekkel.




**5.25 ábra. a:** *Hypnodendron comosum* (Tasmania, Mezy Moo, CC BY-SA 3.0), **b:** *Spiridens reinwardtii* (Tajvan, Luo Yuanfu, CC BY-NC).

*Calomnion* (9). Különös génusz ez, önálló kládként válik el a Bechteler et al.-féle (2023) elemzésben. Protonémájuk maradó, perichaetiumuk végálló, perisztómiumuk nincs. Akrokarp megjelenésüket Huttunen et al. (2018) az ősi állapotba való visszalépésnek tekinti. Kétlaki, kb. 1 cm magas mohák, páfrányfák törzsén formálnak összefüggő bevonatot (pl. *C. complanatum*, 5.26a ábra). Indonéziától Új-Zélandig terjedtek el, pár faj csendes-óceáni szigetek endemizmusa.

*Ptychomniales* (25). Kétlakiak, sok fajnál erős ivari dimorfizmussal. Ez azt jelenti, hogy a hímek igen aprók is lehetnek, és a teljesen kifejlett női példányokon ülnek (*phyllodioicia* vagy álegylakiság, 5.8 cédula). Ez inkább azoknál a fajoknál jellemző, melyeknek gyűrött felszínű leveleik vagy a száron felületnövelő parafillumaik (pl. szőrök) vannak. Legismertebb fajuk az üvegmosókefe-moha[8] (*Ptychomnion aciculare*, 5.26b ábra), amely Ausztráliától Chiléig fordul elő, és az ottani esőerdők legközönségesebb mohafajának tekintik. Talajon és fakérgen is megél, gyakran vaskos bevonatot képez. Fakultatív törpehím-képző, azaz egyes hím példányok méretben nem maradnak el a női egyedektől.

*Hypopterygiaceae* (21). Kúszó, indaszerű szárból kiemelkedő, többszörösen elágazó hajtásrendszer, pompás megjelenés jellemzi ezt a kis csoportot. Leveleik viszonylag nagyok és általában három sorban állanak, az alsók kisebbek. A szár belseje üreges, egyes fajok esetében ismeretlen funkciójú szénhidrogéneket tartalmaz. Döntően trópusi elterjedésűek, legtöbben az indo-maláj régióra korlátozódnak A legnagyobb földrajzi areával rendelkező faj a tamariskamoha (*Hypopterygium tamarisci*, 5.26c ábra), amivel minden kontinensen találkozhatunk – Európa kivételével (ahol legfeljebb csak távolról jött vendég például botanikus kertekben). Kimutatták, hogy spórái nem bírják ki az utat ilyen nagy távolságokra, vagyis a faj már a kontinensek szétdarabolódását megelőzően, a Gondwana területén is létezhetett. A *Cyathophorum tahitense* alsó levelei apró víztartó zsákocskákat formálnak, a lombosmohák között egyedülálló módon.

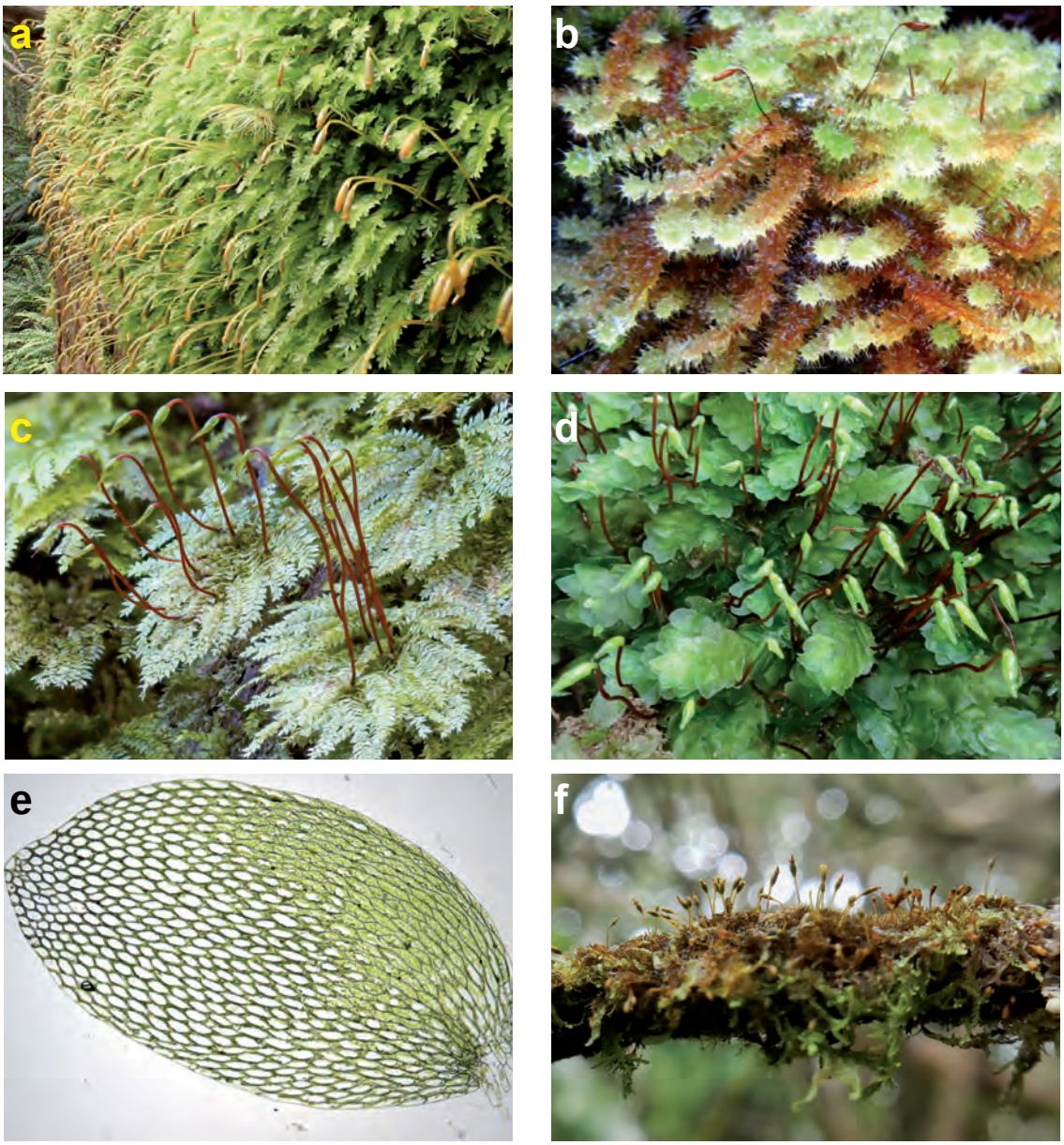
*Hookeriales* (737). Leveleik többé-kevésbé aszimmetrikusak, ér nélkül, de legfeljebb két érrel. Döntően trópusi esőerdei fajok, erősen nedvességigényesek, és a mérsékelt övi elterjedésűek is nehezen viselik el a kiszáradást. A mohaszőnyegek gyakori fajai, sokszor fák törzsén és ágain, sőt páfrányok levelein élnek. Előfordulnak Európában is, egy fajuk, a fényeslevelű moha (*Hookeria lucens*, 5.26d–e ábra) nemrég a Vendvidéken is előkerült (Ódor & Szurdoki 2011). Leveleinek többé kevésbé hatszögű sejtjei szinte szabad szemmel is láthatók. A *Daltonia angustifolia* Új-Guinea magashegységeiben élő ormányosbogarak szárnyán is megtelepszik. Májmohákkal, zuzmókkal és algákkal együtt rejti el a bogarat ellenségei elől. Néhány ún. protonéma moha is ide tartozik, ezeknek a gametofitonja rügyszerű perichaetiumra egyszerűsödött. A zöldes-barnás, ágakat-leveleket beborító protonéma fonalakon tehát közvetlenül alakul ki a sporofiton fázis. Ez utóbbi fotoszintetizál is. Ilyen az *Ephemeropsis trentepohlioides* (5.26f ábra), mely nyálkaanyagot választ ki maga körül, és N-kötő cianobaktériumokat tart benne. Spórái már a tokon

**5.8 cédula: Álegylakiság – a törpehímek**

A kétlaki lombosmohák többségénél megfigyelhető, hogy amíg spóraállapotban az ivararány 1:1, a „felnőttek” esetében jóval több a női, mint a hím példány. Ennek oka nyilván nem az eltérő környezeti igényekben keresendő, hiszen a két nem mindenképpen egymás közelében fejlődik, egyébként a megtermékenyítés igencsak ellehetetlenülne. Meggyőző magyarázatot azonban még nem találtak erre a jelenségre. Lehetséges, hogy evolúciósan előnyös többet befektetni a női egyedekbe, hiszen azokon fejlődik ki a táplálást igénylő sporofiton szakasz. Egyébként is, ha kevesebb a női egyed, kisebb a faj esélye a túlélésre.

A kétlakiság mindenképpen azzal jár, hogy a (kétostoros, tehát viszonylag lassan mozgó) hímivarsejteknek módot kell találniuk arra, hogy a petesejthez jussanak. Logikus lenne, ha sok hím példány bőséges spermium túltermeléssel biztosítaná a megtermékenyítést. Láthatólag azonban nem ez a jellemző stratégia, hanem a következők valamelyike. Az archegóniumot körülvevő csészeszerű képletekbe becsapódó esőcseppek jelentősen megkönnyíthetik a spermiumok mozgását, mint a szőrmohák (*Polytrichum*) esetében. Az ejakuláció is hozzásegíthet az ivarsejtek szétterjedéséhez, mint egyes májmoháknál (*Conocephalum*). Ismerünk példákat (*Bryum, Ceratodon*) arra is, hogy a moha apró termetű ízeltlábúakat (ugróvillásokat, páncélos atkákat) csalogat magához, s azok közvetítik az ivarsejteket (Cronberg et al. 2006). A leggyakoribb „módszer” azonban a női gametofiton szárára vagy levelére telepedő törpehímeké: a kétlaki pleurokarp mohák kb. felében a hím egyedek igen kicsik, mely sajátság sok vonalon, egymástól függetlenül alakult ki. Említettük már a törpehímeket a *Macromitrium* ismertetésénél (159. old.) és a *Dicranum* és a *Leucobryum* fajoknál is kimutatták jelenlétüket. A törpehímek és az archegóniumok tehát egy egyeden vannak, a megtermékenyítés esélye nagy, így a faj közelebb áll az egylakisághoz, mint kétlakisághoz.

8 Angolul „pipe-cleaner moss”, száraz állapotban emlékeztet az üvegmosó kefére.




**5.26 ábra. a:** *Calomnion complanatum* (D. Holland, CC BY-NC), **b:** *Ptychomnion aciculare* (J. Steel, CC BY), **c:** *Hypopterygium tamarisci* (Réunion, D. Callaghan), **d–e:** *Hookeria lucens* és egy levele nagyítva (C. Halpin), **f:** *Ephemeropsis trentepohlioides* (Reingered, CC BY-NC).

belül kihajtanak. A *E. tjibodensis*-nek pedig nem szimbiontája, hanem élősködője van: egy tömlősgomba – jól értelmezhető tudományos névvel (*Bryonectria protonematis*). Ez a két faj Délkelet-Ázsia és az óceániai térség mohája.

*Hypnales* (4037). A pleurokarp mohák nagy része ide, egy viszonylag gyorsan diverzifikálódott kládba tartozik. Az előző testvércsoportjaként a legnagyobb fajszámú linnéi moharend, melynek belső kladisztikai viszonyait külön nem részletezzük. Ennek oka (a helyhiányon túlmenően), hogy az eddigi molekuláris eredmények nem egyértelműek, sok a feloldatlan politómia, és feltehetőleg több, klasszikus morfológiai alapon elkülönített csoportjuk parafiletikus, sőt polifiletikus (vö. Huttunen et al. 2012). Gondwana-eredetük igen valószínű, erről a szuperkontinensről terjedtek el a Laurasia területén. A legfrissebb linnéi osztályozások 19 családot különítenek el, de van 42-családos felosztásuk is.

Erősen elágazó „hajtásrendszer” jellemzi őket; innen ered a „feathermoss” (tollmoha) elnevezés az

**5.9 cédula: Mohaspórák kiszóródása és a nedvességtartalom**

Korábban (153. oldal) már említettük, hogy az arthrodont perisztómiummal rendelkező sporangiumok a környezet nedvességtartalmához igazodva szabályozni tudják a spórák kibocsátását. Ennek mikéntje hosszú ideig vita tárgya volt a mohászok körében, de most Zanatta et al. (2018) kutatásai alapján közelebb kerültünk a pontos magyarázathoz. Tizenhat, a *Hypnales*-be és a *Hookeriales*-be tartozó faj spóraterjesztő stratégiáját értékelték igen aprólékos vizsgálatokkal. Eredményeikből akár általános következtetéseket is levonhatunk, legalábbis a pleurokarp mohákra vonatkozóan. Úgy találták, hogy a szabályos kétkörös perisztómium növekvő páratartalom esetén bezárul: az exostomium fogai az endostomium fölé hajlanak. Csökkenő, bár még mindig jelentős páratartalom mellett a fogak mozgása megfordul és a spóratok felnyílik. Minden ilyen vizsgált faj (9, pl. *Brachythecium rutabulum* és *velutinum*, *Hookeria lucens*) szaporodásában a száraz időjárás előnyös, a széllel támogatott távolra terjedés stratégiáját követi. Ezzel sokat kockáztat, hiszen a spóra sorsa bizonytalan, viszont van esély távoli területek meghódítására. Specializált perisztómium esetében, amelyben az exostomium csökevényes vagy hiányzik, a páratartalom növekedése a spóratok felnyílásának kedvezett, míg a kiszáradás hatására a tok bezárult (ennek pontos részletei nem derültek ki). Erre példák az *Anomodon viticulosus* és a *Leucodon sciuroides*, amelyek tehát inkább a közeli spóraterjesztést preferálják. Így biztosabb az utód megmaradása, a kockázat ebben az esetben tehát minimális. Itt azonban volt kivétel, egy (kevésbé) specializált faj épp ellenkező módon viselkedett, míg egy másikról nem lehetett eldönteni, melyik stratégiát követi. Miután a kládon a kettős perisztómium alapállapot, és a speciális perisztómiumúak nem közeli rokonok, egyértelmű, hogy a biztosabbnak tűnő közelre terjedés stratégiája evolúciós előnnyel jár és több vonalon is megjelent.

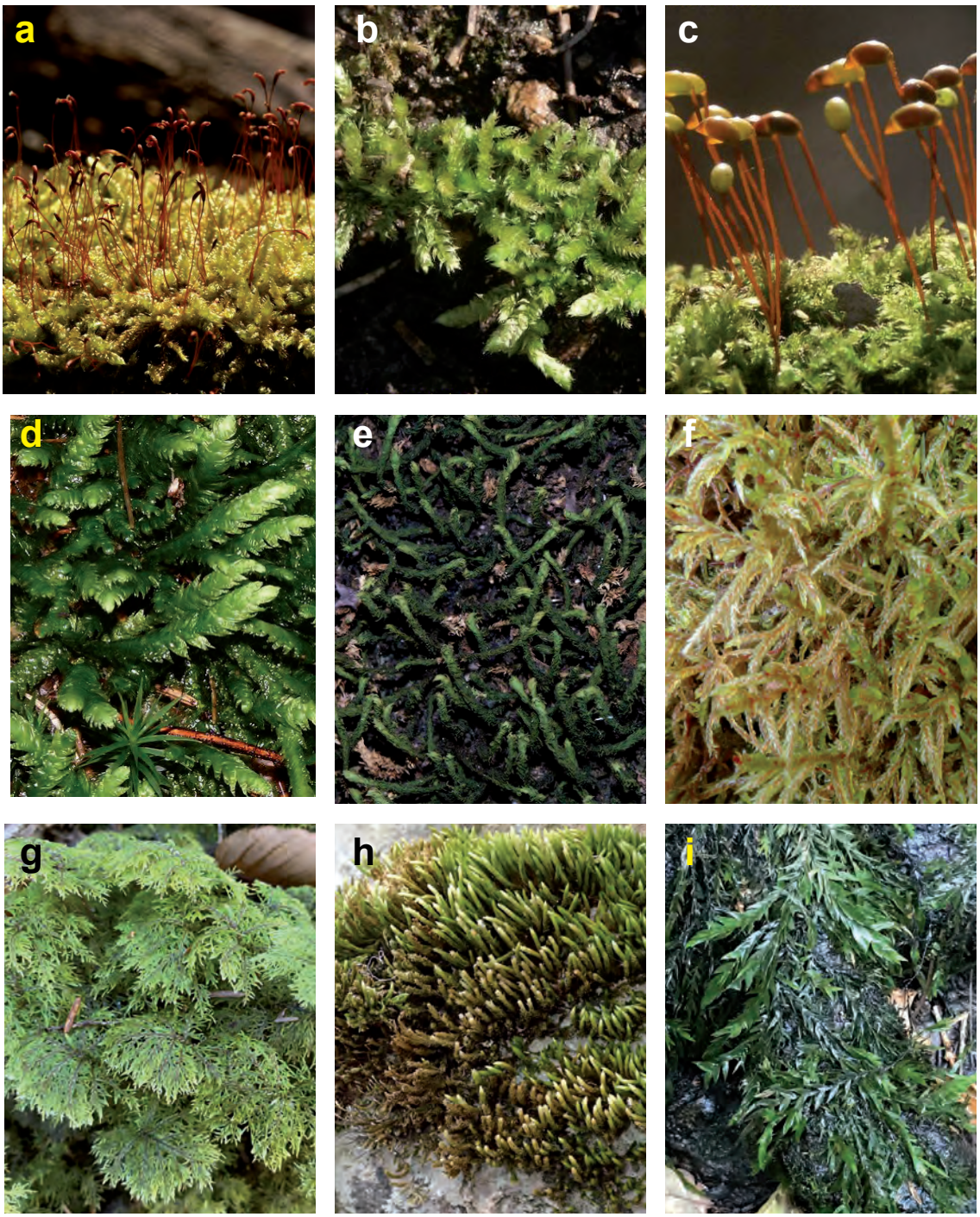
angolszász irodalomban. A szárban sokszor egy viszonylag fejletlen központi nyaláb is megfigyelhető. Parafillumok igen gyakoriak. A levél sejtjei megnyúltak, egymásba fonódó végekkel. A perisztómium szabályosan kétkörös, de redukált (specializált, pl. egykörös) formák is megjelennek. A perisztómium szerkezete és a spórakibocsátás között, úgy tűnik, komolyabb az összefüggés, mint gondolnánk (5.9 cédula).

A *Hypnales* legismertebb faja, mondhatnánk, tökéletes reprezentánsa a ciprusmoha (*Hypnum cupressiforme*, 5.27a ábra). Valódi kozmopolita (kiv. Antarktisz), ráadásul nem válogat (szárazföldi) élőhelyekben és ennek megfelelően megjelenése is változatos. Nálunk talán a leggyakoribb moha, még az erősen szennyezett környezetet is elviseli. A génusznév onnan ered, hogy régebben matracot töltöttek fel vele (Hypnos az álom megtestesítője a görög mitológiában) abban a hitben, hogy altató hatású.[9] A fajnév pedig a ciprus (*Cupressus*) ágára emlékeztető gametofitonra utal. Mérete legfeljebb 10–12 cm, általában nagy felületet beborít minden aljzaton. A *Brachythecium* génusz több száz fajt számlál, a pintycsőrű moha (*B. rutabulum*, 5.27b ábra) elterjedési területben és változatosságban vetekedik az előzővel, méretei is hasonlóak. Közeli rokona, a *B. velutinum* (5.27c ábra) az északi félgömbön terjedt el, a szárazságot jobban viseli, mint fajtársa. Hazánkban mindkettő igen gyakori. A spórák terjesztési módjáról l. az 5.9 cédulát. A hullámos ferdetokú moha (*Plagiothecium undulatum*, 5.27d ábra) nagyobb méretű az előzőeknél, szára hosszabb és szélesebb; elsősorban fenyvesekben fordul elő. A kacsos farkaslábmoha (*Anomodon viticulosus*, 5.27e ábra) erőteljes gyepet képez, az aljzatban válogatós: meszes talajú erdőkben él Magyarországon is. A pirosszárú moha (*Pleurozium schreberi*, 5.27f ábra) viszont inkább a savanyú talajt kedveli, szára erősen nedves állapotban vöröslő. Sporofitont viszonylag ritkán fejleszt. Az emeletesmoha (*Hylocomium splendens*, 5.27g ábra), a boreális lucosok jellegzetes faja, jól felismerhető az évenként növesztett, több szinten álló hajtásairól. A mókusfarkmoha (*Leucodon sciuroides*, 5.27h ábra) fatörzsön képez laza bevonatot, redukált perisztómiuma nagy nedvességtartalom mellett nyílik (5.9 cédula). Főleg ivartalanul szaporodik. Tavakban és folyóvizekben is elterjedt a forrásmoha (*Fontinalis antipyretica*, 5.27i ábra); alámerült, sziklákhoz rögzülő hajtásai akár a 60 cm-es hosszúságot is elérhetik. Eurázsiában és Afrikában is találkozhatunk vele. Kétlaki lévén viszonylag ritkán fejleszt sporofitont, elsősorban hajtásfragmentumokkal szaporodik. Gyorsan mozgó vizekben a hímivarsejteknek amúgy is kicsi az esélye, hogy az archegóniumhoz jussanak.

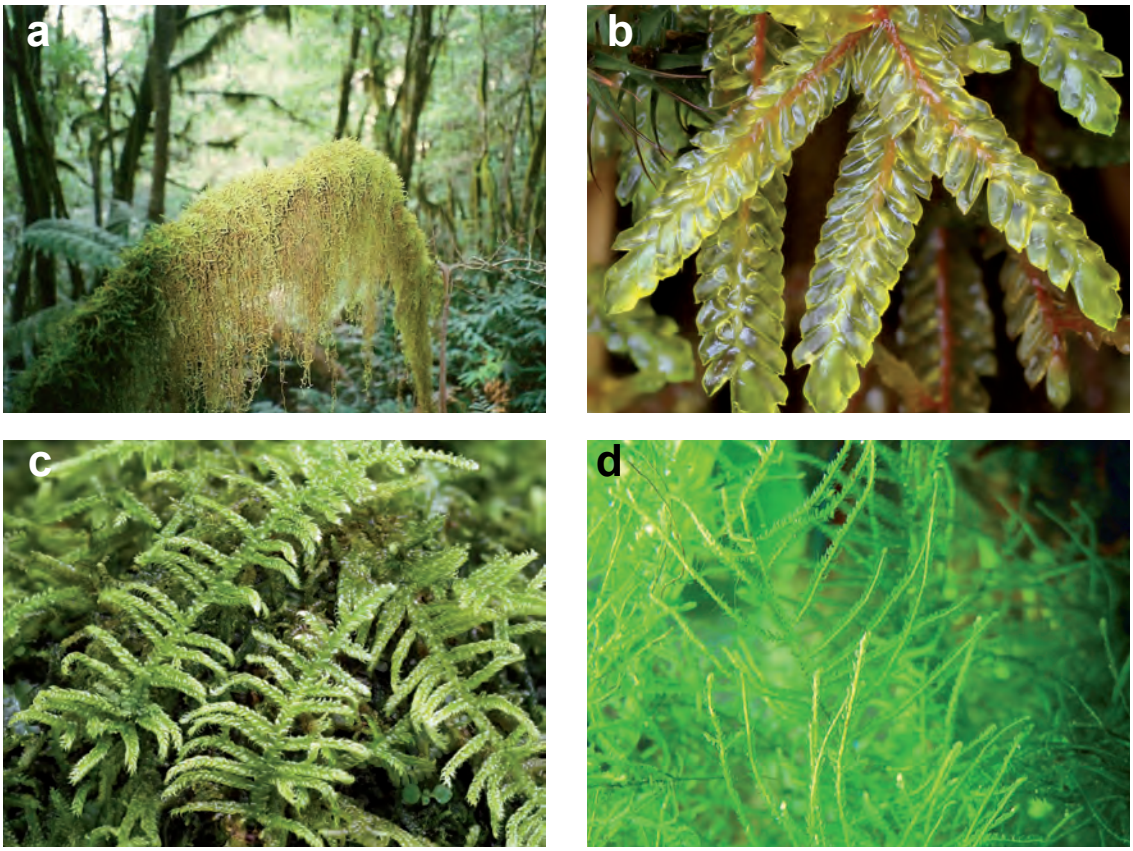
Sokáig lehetne még sorolni a hazánkban gyakori fajokat, de érdemes kicsit szétnézni a trópusokon is, hiszen a klád fajainak jelentős része meleg égövi. A trópusok legjellemzőbb élőhelyein, az esőerdőkben és magashegységi köderdőkben általában is nagyon sok epifiton növény él, és ez alól a mohák sem jelentenek kivételt. Különleges a lecsüngő (vagy függő, pedunculate) életforma. Például a *Papillaria* fajok hosszú hajtásai gyakran nagy tömegben lógnak a fákról (5.28a ábra). Az elsődleges ágak még a kéreghez rögzülnek, de a többiek már csüngenek a *Phyllogonium*-ok

9 Itt jegyezzük meg, hogy az észak-amerikai pettyes víziteknős (*Clemmys guttata*) a nagy hideg elől elbújva téli álmát tőzegmohapárna alatt tölti, ami néhány fokkal biztosan hozzájárul a testhőmérséklet fenntartásához.

esetében is (5.28b ábra). Ezek a mohák a csapadék kis részét tudják csak megtartani, s miután más nedvesség nem áll rendelkezésükre, el kell viselniük a szárazabb időszakokat is. A talajszinten mintha kevesebb faj találná meg életfeltételeit, mint például a ciprusmoha közeli rokona, az *Ectropothecium regulare* (5.28c ábra), amely szinte áthatolhatatlan szövedéket képez. Ágrendszere szép példája a pleurokarp növekedési for-




**5.27 ábra. a:** *Hypnum cupressiforme,* **b:** *Brachythecium rutabulum*, **c:** *Brachythecium velutinum,* **d:** *Plagiothecium undulatum,* **e:** *Anomodon viticulosus,* **f:** *Pleurozium schreberi* (C. Halpin)*,* **g:** *Hylocomium splendens* (M. O'Brien, CC BY-NC), **h:** *Leucodon sciuroides* (C. Halpin), **i:** *Fontinalis antipyretica* (A. Florentnolin, CC BY-NC).




**5.28 ábra. a:** *Papillaria crocea* (Ausztrália, P. Woodard, public domain), **b:** *Phyllogonium fulgens* (Réunion, D. Callaghan), **c:** *Ectropothecium regulare* (Réunion, D. Callaghan), **d:** *Taxiphyllum barbieri* (Buchling, CC BY-SA 3.0).

mának. Természetesen a vizekben is élnek erre a kládra eső mohák, így a *Taxiphyllum barbieri* (5.28d ábra), amely nagyon népszerű az akvaristák körében. Bár egy félreértés következtében „jávai moha" néven árusítják, vadon csak Vietnamban fordul elő.

### *Summa summárum*

- A *Musci* egy szögpont alapú (korona-) klád, a mohák körében a legnagyobb fajszámmal. Méretben és élettartamban általában a gametofiton szakasz dominál a sporofitonnal szemben.
- Míg a gametofiton viszonylag egységes, bár változatos morfológiájú, a sporofiton felépítése, a tok felnyílási módja jobban variál, és határozott evolúciós trendeket mutat.
- A legnagyobb diverzitást a perisztómiumos mohák körében találjuk: a fogak száma, alakjuk és elrendeződésük jól jellemzi egy egyes taxonokat. Sok vonalon azonban erőteljes redukció ment végbe.
- A lombosmohák ökológiai tűrőképessége, törékenynek és sérülékenynek látszó felépítésük ellenére, igen széles. Édesvizekben és szárazföldön, a tengerszinttől 4000 m-es hegységekig mindenütt megtalálhatók, rendszerint pionír szervezetek. Ez a változatosság sokszor egy fajon belül is tapasztalható.

## Kérdezz! –Válaszolok...

**K:** Van egy kis hiányérzetem. A mai zuzmókat miért hagytad ki a szárazföldre kerüléssel kapcsolatos spekulációkból? Nem lehetséges, hogy először zuzmószerű szervezetek jelentek meg a parton, s indították el a szervesanyag felhalmozódás folyamatát?

**V:** Nos, a zuzmóképző gombák nem a *Glomeromycota*, hanem leginkább a tömlősgombák és – kisebb arányban – a bazidiumos gombák közül kerülnek ki. Mivel ezek a gombacsoportok evolúciósan újabbak, mint a mohák gombaszimbiontái, feltételezhetjük, hogy a zuzmók későbbiek, mint a moha-gomba szimbiózis megjelenése. Ezt a leletek sem cáfolják meg: a legkorábbi egyértelmű zuzmó lehet az alsó devonból került elő (Taylor et al. 1995) de ebben is csak a cianobaktérium a biztos, a gombafonalakról nem volt megállapítható, mihez hasonlítanak leginkább. Ugyanerről a lelőhelyről viszont

már hajtásos növényeket is ismerünk. Persze nem lehetetlen, hogy léteztek korábbi zuzmóformák is, amelyben más gomba volt a partner – de ezekről nincsenek ismereteink. Zuzmónak tulajdonított leletek akadnak bőven, de hadd ne ecseteljem a zuzmó-gomba interpretáció nehézségeit több száz millió éves fosszíliák esetében. És az igaz, hogy a zuzmók szerepe jelentős lehetett a talaj kialakulásában, ahogyan ma is az, mintegy lehetőséget teremtve a növényi szervezetek kibontakozásának.

**K:** Érdekes volt a *Jungermannia* és más nevek eredetének magyarázata. Azt is áruld el légy szíves, hogy van-e szabály a nevek kiejtésére vonatkozóan? A német, angol, francia és más eredetű nevek hogyan hangozzanak el, mondjuk, a vizsgán, vagy egy előadásban?

**V:** A botanikai nómenklatúra szabályai csak a nevek írásmódjával törődnek, igen részletesen, de a kiejtéssel egyáltalán nem („Verba volant, scripta manent”?). Egy iránymutató mindenesetre van: írásban a nevek latinizált szavaknak számítanak, s ezt a kiejtésben is figyelembe vehetnénk, ha tudnánk, milyen is lehetett az eredeti latin beszéd. A *Neohodgsonia*-nál, meg mondjuk *Cunninghamia* esetében (l. fenyőfélék) persze még a latin kiejtés tökéletes ismerete sem segítene. Így azután mindenki úgy ejti ki a neveket, ahogy akarja, illetve ahogy nyelvérzéke és műveltsége diktálja. A *Lejeunea*-t illik franciásan kiejteni (kb. „lözsönea”), mert magyarosan mondva senki se értené meg egy külföldi konferencián. A *Marchantia* igazság szerint „marsánia”-nak ejtendő, de én eddig legfeljebb „marsancia” vagy „marsantia” formában hallottam, míg latinul (a nálunk alkalmazott elvek szerint, legalábbis) a „markancia” lenne a helyes. De nemcsak a személynevek, hanem a köznevek is problémásak lehetnek. Pl. a *Ceratodon*-t (= szarufog, gör.) az angolok biztosan sz-szel, az olaszok cs-vel mondják, mi pedig c-vel, holott még a latinizáció sem fedheti el azt a tényt, hogy a görög k lenne a jó kezdés; gondolj, mondjuk, a keratinra! De talán ennyi elég is az amatőr nyelvészi okoskodásokból…

**K:** Nekem még nem! Ugyanis a magyar nevekkel kapcsolatban is van kérdésem. Ezek honnan vannak? Úgy tűnik, mintha kitalált vagy más nyelvekből átültetett nevek szerepelnének csak ebben a fejezetben.

**V:** Azt hiszem, jól látod. A népi taxonómia ez esetben nem igazán működik, a mohák közötti különbségekkel elődeink nem törődtek. Tulajdonképpen egyetlenegy „ősmagyar” szavunk van, a – *moha*. Pontosabban, még ez sem az, mert a szláv nyelvekből került át a magyarba, régies *moh* alakja már közel áll a szerb-horvát *mah* vagy az északszlovák *mach* szavakhoz. Más önálló szótári kifejezésünk nincs is az egysporangiumosok megnevezésére! Jelzőszerű kiegészítéseket ragasztunk hozzá, hogy az ismertebb csoportokat elkülöníthessük (lombos-, máj-, becős-, szőr-, tőzeg-), a fajneveket pedig kivétel nélkül szakmabeliek alkották. Ebben elsősorban a Kremer & Muhle-féle természetkalauzra támaszkodtam (2000), amit néhai Simon Tibor ültetett át magyarra, s a nevek jó részét is neki köszönhetjük. Igen jól hangzik például a tüskéscsúcsú csavartfogúmoha (*Tortula subulata*) – ami a Linné előtti polinomiális nevezéktant idézi, melyben a faj neve annak tömör leírása is volt egyben. Én is elkövettem azt a merészséget, hogy egyes tudományos vagy angol neveket magyarítottam (pl. tamariskamoha) vagy az élőhely alapján adtam nevet (pl. vízesésmoha). Persze előfordulhatnak párhuzamos magyarítások is, ami kissé kaotikussá teszi a határozókönyveket. Például a *Brachythecium rutabulum* (5.27b ábra) Simon számára mankós rövidtokú moha, míg Papp (2022) közönséges pintycsőrű mohának nevezi. Egyébként ne aggódj, az angol se áll sokkal jobban a magyarnál, én legalábbis a *moss*, a *liverwort*, a *hornwort* és a görög eredetű *bryophyte* szavakon kívül mást nem ismerek. És ráadásul a *clubmoss*, a *spikemoss* és a *firmoss* szavaik nem is mohákat, hanem korpafűféléket jelölnek. No de, talán most már tényleg elég…

**K:** Igazad van, térjünk vissza a biológiára. Ha már a *Marchantia*-t emlegettük, hadd jegyezzem meg: nem igazán értem, hogyan vezethetett az evolúció abba az állapotba, hogy az ivarszervek magasan kiemelkedjenek a telepből. Ez csak megnehezíti a megtermékenyítést, gondolom, hiszen a hímivarsejtnek az ivarszervtartók között hosszabb utat kell megtennie, mintha az ivarszervek a telep felszínén lennének. És akkor hol van az a nagytömegű víz, ami ehhez a vándorláshoz kellene?

**V:** Mi tagadás, rosszul gondolod, úgyhogy érdemes a témát kicsit alaposabban körüljárnunk. A magyarázat kissé antropomorf lesz, de többé-kevésbé ez tűnik helyes interpretációnak. Mint már tudhatod, az antheridiumok a hím receptákulum *tetején* vannak. Innen, a magasból valósággal szétfröccsen a sperma, s így viszonylag nagy távolságra jut el (vesd össze a *Conocephalum* sajátságos ejakulációs mechanizmusával). Meg is mérték: ez a távolság akár 65 cm is lehet! Ennek fontosságát, azt hiszem, nem kell ecsetelnem. A sperma így olyan női receptákulumok közelébe cseppenhet, amelyek még nem emelkedtek ki a telepből. Az archegónium egy speciális csalogató fehérjéje magához vonzza a hímivarsejteket, amelyek az ernyő sugarai között könnyedén eljutnak a petesejthez – ehhez már nem is kell sok víz. A receptákulum nyele pedig csak a megtermékenyítést követően nyúlik meg. Az ernyő alján kifejlődő, onnan kilógó sporangiumok ezáltal előnyös helyzetbe kerülnek, hiszen a spórák ilyen „magasból” kiszóródva viszonylag távolra is eljuthatnak. Említettem is a 151. oldalon, hogy spermasejtek vízcseppel történő szétcsapását szolgálják egyébként a *Polytrichum*ok tálkaszerű perigóniumai is.

**K:** Elismerem, ez igen érdekes okfejtés, és megmagyarázza nekem az ernyők alakjában, és az ivarszer-

vek elhelyezkedésében mutatkozó különbségeket. De van egy még fontosabb, elvi kérdésem is. Az 5.5 ábra kladogramja, meg az előző fejezet 4.17 ábrája is szinkrón jellegűnek hat, azaz ma élő csoportok leszármazási viszonyait illusztrálják. Közben előkerültek eme csoportok fosszilis tagjai is, pl. a „legrégibb lombosmoha, amely egyértelműen besorolható egy recens (ma élő) mohanemzetségbe". Nos, most zavarban vagyok egy kicsit a szinkrón kladogram értelmezésével kapcsolatban: lehetnek benne kihaltak is?

**V:** Értem a problémát, s megpróbálom még pontosabban elmagyarázni, mit is jelent az ábra. Adott taxonok egy csoportjára a kladogram szinkrón jellegű, ha mindegyiknek van élő képviselője. Így van ez az 5.5 ábra összes taxonjával, pl. a *Haplomitriopsida*, a *Bryopsida* vagy az *Anthocerotae* esetében is. S ahogy említettem, ezek mindegyike önmagában is egy szögpont alapú koronaklád, melyek összetételét molekuláris vizsgálatok tisztázták. Ezekbe a koronakládokba „belefférnek" a kihaltak is – ahogy ezt a koronaklád definíciójában megengedtük. Tehát csak az a kladogram lenne aszinkrón, amelyben az általad említett *Aulacomnium heterostichoides* önálló taxonként, végálló szögpontként szerepelne. Mint már tudod, sohasem zárhatjuk ki, hogy egy kihalt taxon egyenes ágon az őse valamelyik ma élőnek – vagyis a testvércsoporti reláció akkor már nem állna fenn. Ettől eltekintve maga az osztályozás még teljesen rendben lehet! Miután az algáknál és a moháknál kicsi a fosszilisan ismert szervezetek száma, ezeket többé-kevésbé beleképzelhettük a kladogramokba. A következő résztől kezdődően azonban megváltozik a helyzet: sok olyan növényi fosszíliát ismerünk, amelyek nem illeszkednek koronakládokba, és leszármazási viszonyaikat csak aszinkrón kladogramok – vagy pedig inkább korallok felhasználásával elemezhetjük. Az is bonyolítja a dolgot, hogy a kihaltakról csak morfológiai információval rendelkezünk, s ennek alapján kell őket a recens taxonok molekuláris kladogramjába beilleszteni. Ekkor már elő kell vegyük a PhyloCode egyéb kládefinícióit is, mint például az apomorfia alapú és teljes kládokat. Ha továbbra is gondjaid lesznek, a következő fejezet végén visszatérünk erre a valóban, első látásra nem könnyű problémára.

**K:** Nagyjából értem. De akkor mi a helyzet az *Akdalophyton caradocki* nevű kihalt szervezettel, ami a lombosmohák korai korall-szegmentumában bukkan fel az 5.4 ábrán, de a szövegben nem említetted. Ez nyilván nem koronakládon van…

**V:** Ez a faj bizonytalan státuszú lelet, a késői ordovíciumból került elő Kazahsztánban. Annyit tudunk/gyanítunk róla, hogy nincsenek edényei, de rizoidjai igen. Levelei spirálisan állanak és lombosmohára utalnak, miután a levélről azt állítjuk, hogy az edényesek körében jóval később alakult ki minden formája. Többet nem tudunk róla, akár testvére is lehet a lombosmoháknak, akár rajta is lehet a hozzájuk vezető evolúciós vonalon – ahogy a korall sugallja. Faábrázolással csak aszinkrón kladogramon mutathattam volna be a lombosmohák mellé téve, amelyen szaggatott vonal vezet a kihalt taxonokhoz. Látsz majd ilyeneket bőven a következő fejezetben.

**K:** A tőzegmoha katonaorvosi felhasználása mindenképpen érdekes történet volt. Az is felkeltette a figyelmemet, hogy a ciprusmohát régen altatónak tartották, de mára kiderült, hogy nincs is ilyen hatása. Megtudhatnék többet arról, hogy a moháknak jelenleg van-e gyógyászati alkalmazása?

**V:** Igen, ezt a témát mellőztem kissé, holott Glime (2017) munkájából nyilvánvaló, hogy a mohák orvosi alkalmazásának komolyak a tradíciói – és valószínűleg jövője is van. Kínában, Indiában s az amerikai indián népek körében régóta próbálkoznak mohadrogokkal. A legismertebb közülük a csillagos májmoha, melynek telepei májra emlékeztetnek – és éppen ez lehetett a háttere annak a hiedelemnek, hogy májbetegségeket lehet vele gyógyítani. Kínában ma is alkalmazzák hepatitisz és más gyulladásos betegségek kezelésére, és a múlt században Európában és Dél-Amerikában is bevetették. Egy másik *Marchantia* fajt Indiában ma is gyógyhatásúnak tekintenek, és japán kutatók mostanában alaposan vizsgálják a májmohák hatóanyagtartalmát. Egyes, mohákból izolált vegyületek HIV-gátlónak bizonyultak. A *Conocephalum conicum*-ot – többek között – vesekövek feloldására és sebgyógyításra alkalmazták. A *Riccia fluitans*-nak antibakteriális hatást tulajdonítanak, de ezt még nem sikerült kísérletesen is bebizonyítani.

A lombosmohák közül a legnevezetesebb a *Rhodobryum giganteum*, amelyet Kínában ma is árusítanak gyógyszertárakban. Sokak szerint szívbetegségek és magas vérnyomás esetén nagyon hatásos. Számos vegyületet, pl. illóolajokat mutattak ki különféle *Rhodobryum* fajokból, de hatékonyságuk továbbra is bizonyításra vár. A *Fontinalis antipyretica* fajneve („tűz ellen") arra utal, hogy már Linné korában is lázcsillapító hatást tulajdonítottak neki. A *Polytrichum* fajok sokoldalú drogként szerepelnek a népi gyógyászat taxonlistáján. Gyulladásgátlás, lázcsillapítás, megfázás elleni és vesekőoldó tea valamint sebtapasz csak pár példa a szőrmohák felhasználására. És a már említett tőzegmohák sem maradnak el sokoldalúságban. Nedvszívó hatásuk miatt egy ismert amerikai cég kötszerekben alkalmazza, és hasonló okokból fogamzásgátlásra is szóba jött!

Sokáig sorolhatnánk még a mohákból készült szerek a különféle vélt és valós előnyeit. Annyi biztos, hogy mohákból sokféle hatóanyag nyerhető, és gyógyszeripari felhasználásuk is előbb-utóbb lehetővé válik. Egyre több fajnak vizsgálják meg a kémiai összetételét, és még sok meglepetés érheti a kutatókat.

Nemrégiben derült ki például (Klegin et al. 2023), hogy a *Phyllogonium viride* (*Hypnales*) számos antibiotikus hatású vegyületet tartalmaz, ami még igen fontos lehet a bakteriális betegségek elleni szakadatlan küzdelemben. Ajánlom, nézz bele Csupor et al. (2017) ilyen témájú cikkébe.

## Felhasznált és ajánlott irodalom


Bechteler, J. et al. 2023. Comprehensive phylogenomic time tree of bryophytes reveals deep relationships and uncovers gene incongruences in the last 500 million years of diversification. American Journal of Botany 2023: e16249.

Bell, N. et al. 2021. The diversity of the Polytrichopsida – a review. Bryophyte Diversity and Evolution 43: 98–111.

Bidartondo, M.I. et al. 2011. The dawn of symbiosis between plants and fungi. Biology Letters 7(4): 574–577.

Blackwell, W.H. 2003. Two theories of origin of the land-plant sporophyte: which is left standing? Botanical Review 69: 125–148.

Buck, W.R. & Goffinet, B. 2000. Morphology and classification of mosses. In: A. J. Shaw & B. Goffinet (eds.), Bryophyte Biology. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 71–123.

Buczkó, K. & Rajczy, M. 1989. Contributions to the flora of the Hungarian caves. II. Flora of three caves near Beremend, Hungary. Studia Botanica Hungarica 21: 13–25.

Burkhardt, L. 2022. Eine Enzyklopädie zu eponymischen Pflanzennamen: Von Menschen & ihren Pflanzen. Botanic Garden and Botanical Museum Berlin, Freie Universität Berlin.

Chang, Y. & Graham, S.W. 2011. Inferring the higher-order phylogeny of mosses (Bryophyta) and relatives using a large, multigene plastid data set. American Journal of Botany 98: 839–49.

Chang, Y. & Graham, S. W. 2014. Patterns of clade support across the major lineages of moss phylogeny. Cladistics 30: 590–606.

Cox, C.J. et al. 2014. Conflicting phylogenies for early land plants are caused by composition biases among synonymous substitutions. Systematic Biology 63: 272–279.

Cronberg, N. et al. 2006. Microarthropods mediate sperm transfer in mosses. Science 313: 1255.

Csupor D. et al. 2017. Gyógyító mohák. Természetbúvár 2017/2: 44–46.

Delaux et al. 2015. Algal ancestor of land plants was preadapted for symbiosis. Proceedings of the National Academy of Sciences USA. 112: 13390–13395.

de Queiroz, K. et al. (eds.), 2020. Phylonyms. A Companion to the PhyloCode. CRC Press, Boca Raton.

de Sousa, F. et al. 2019. Nuclear protein phylogenies support the monophyly of the three bryophyte groups (Bryophyta Schimp.). New Phytologist 222: 565–575.

Duckett, J.G. et al. 2009. Exploding a myth; the capsule dehiscence mechanism and the function of pseudostomata in Sphagnum. New Phytologist 183: 1053–1063.

Engler, A. 1892. Syllabus der Vorlesungen über specielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik. Eine Uebersicht über das gesammte Pflanzensystem mit Berücksichtigung der Medicinal- und Nutzpflanzen. Gebrüder Borntraeger, Berlin.

Erzberger, P. et al. 2023. Preliminary data on the frequency and distribution of Hungarian bryophytes, based on 'recent' (1974–2022) records. Journal of Bryology 45: 121–148.

Field, K.J. et al. 2019. Functional complementarity of ancient plant-fungal mutualisms: contrasting nitrogen, phosphorus and carbon exchanges between Mucoromycotina and Glomeromycotina fungal symbionts of liverworts New Phytologist 223: 908–921.

Frahm, J.-P. 2005. The first record of a fossil hornwort (Anthocerotophyta) from Dominican amber. The Bryologist 108: 139–141.

Glime, J.M. 2007. Bryophyte Ecology. Volume 1. Physiological Ecology. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists.

Glime, J.M. 2017. Medical uses: medical conditions. Chapter 2-1. In: Glime, J.M. Bryophyte Ecology. Volume 5. Uses. Ebook 2-1-1. sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists.

Gould, S.J. & Vrba, E.S. 1982. Exaptation – a missing term in the science of form. Paleobiology 8: 4–15.

Groth-Malonek, M. & Knoop, V. 2005. Bryophytes and other basal land plants: the mitochodrial perspective. Taxon 54: 293–297.

Graham, L.E. et al. 2010. Structural, physiological, and stable carbon isotopic evidence that the enigmatic Paleozoic fossil Prototaxites formed from rolled liverwort mats. American Journal of Botany 97: 268–275.

Hess, S. et al. 2005. Evidence of zoophagy in a second liverwort species, Pleurozia purpurea. The Bryologist 108(2): 212–218

Huttunen, S. et al. 2012. Disentangling knots of rapid evolution: Origin and diversification of the moss order Hypnales. Journal of Bryology 34: 187–211.

Huttunen, S. et al. 2018. The evolutionary diversity of mosses – taxonomic heterogeneity and its ecological drivers. Critical Reviews in Plant Sciences 37: 128–174.

John Innes Centre. 2015. Ancient alga knew how to survive on land before it left water and evolved into the first plant. ScienceDaily, 5 October 2015. <www.sciencedaily.com/releases/2015/10/151005151419.htm>.

Kanazawa, T. et al. 2020. The liverwort oil body is formed by redirection of the secretory pathway. Nature Communications 11: 6152.

Klegin, C. et al. 2023. Study of the biological activity and phenolic content of the ethanol extract of Phyllogonium viride Brid. (Phyllogoniaceae, Bryophyta). Chemistry and Biodiversity 20: e202300253.

Kremer, B.P. & Muhle, H. 2000. Zuzmók, mohák és harasztok. Magyar Könyvklub, Budapest. Ford. Simon T.

Mari Mut, J.A. 2017-2021. Plant genera named after people (1753-1853). Ediciones Digitales, Aguadilla, Puerto Rico.

Marino, P. et al. 2009. The ecology and evolution of fly dispersed dung mosses (Family Splachnaceae): Manipulating insect behaviour through odour and visual cues. Symbiosis 47: 61–76.

McDaniel, S.F. et al. 2013. Recurrent evolution of dioecy in bryophytes. Evolution 67: 567–572.

Molnár V.A. 2023. Növények és emberek. 2. kiadás. Debreceni Egyetem TTK.

Nickrent, D.L. et al. 2000. Multigene phylogeny of land plants with special reference to bryophytes and the earliest land plants. Molecular Biology and Evolution 17: 1885–1895.

Nishiyama T. et al. 2003. Comparative genomics of Physcomitrella patens gametophytic transcriptome and Arabidopsis thaliana: implication for land plant evolution. Proceedings of the National Academy of Sciences USA. 100(13): 8007–12.

Ódor, P. & Szurdoki, E. 2011. Hookeria lucens (Hedw.) Sm. – In: Ellis, L.T. (ed.): New national and regional bryophyte records, 26. Journal of Bryology 33: 66–73.

Papp B. 2022. Lápi mohák határozója. MTA Ökológiai Kutatóközpont, Vízi Ökológiai Intézet, Budapest.

Pirozynski, K.A. & Malloch, D.W. 1975. The origin of land plants: a matter of mycotrophism. Biosystems 6(3): 153–64.

Podani, J. 2020. The Coral of Plants. Acta Societatis Botanicorum Poloniae 89(3): 8937.

Pócs T. 1979. XIII törzs: Mohák – Bryophyta. In: Hortobágyi T. (szerk.), Növényrendszertan. Tankönyvkiadó, Budapest. pp. 346–369.

Puttick, M.N. et al. 2018. The interrelationships of land plants and the nature of the ancestral embryophyte. Current Biology 28: 733–745.

Qiu, Y-L. & Lee, J. 2003. Transition to a land flora: a molecular phylogenetic perspective. Journal of Phycology 36: 799–802.

Qiu, Y.-L. et al. 2007. A nonflowering land plant phylogeny inferred from nucleotide sequences of seven chloroplast, mitochondrial, and nuclear genes. International Journal of Plant Sciences 168(5): 691–708.

Riegler, N.N. 1989. Sphagnum moss in World War I: the making of surgical dressings by volunteers in Toronto, Canada. Canadian Bulletin of Medical History 6: 27–43.

Ruhfel, B.R. et al. 2014. From algae to angiosperms–inferring the phylogeny of green plants (Viridiplantae) from 360 plastid genomes. BMC Evolutionary Biology 14: 23.

Shaw, A.J. & Goffinet, B. (eds.) 2000. Bryophyte Biology. Cambridge University Press, Cambridge.

Shaw, A.J. et al. 2011. Bryophyte diversity and evolution: windows into the early evolution of land plants. American Journal of Botany 98: 352–69.

Shimamura, M. et al. 2008. Airborne sperm of Conocephalum conicum (Conocephalaceae). Journal of Plant Research 121: 69–71.

Stewart, W.N. & Rothwell, G.W. 1993. Paleobotany and the Evolution of Plants. 2nd ed. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Su, D. et al. 2021. Large-scale phylogenomic analyses reveal the monophyly of bryophytes and Neoproterozoic origin of land plants. Molecular Biology and Evolution 38: 3332–3344.

Taylor, T.N. et al. 1995. The oldest fossil lichen. Nature 378: 244.

Taylor T.N. et al. 2010. The enigmatic Devonian fossil Prototaxites is not a rolled-up liverwort mat: Comment on the paper by Graham et al. (AJB 97: 268–275). American Journal of Botany 97: 1074.

Vajda, V. et al. 2022. Prototaxites reinterpreted as megarhizomorphs, facilitating nutrient transport in early terrestrial ecosystems. Canadian Journal of Microbiology 69: cjm–2021–0358.

Villarreal, J.C. & Renner, S.S. 2012. Hornwort pyrenoids, carbon-concentrating structures, evolved and were lost at least five times during the last 100 million years. Proceedings of the National Academy of Sciences USA. 109(46): 18873–18878.

Wagner, D.H. et al. 2000. Deep-water bryophytes from Waldo Lake, Oregon. Lake and Reservoir Management 16: 91–99.

Wickett, N.J. et al. 2014. Phylotranscriptomic analysis of the origin and early diversification of land plants. Proceedings of the National Academy of Sciences USA. 111: E4859–E4868.

Zanatta, F. et al. 2018. Under which humidity conditions are moss spores released? A comparison between species with perfect and specialized peristomes. Ecology and Evolution 8: 11484–11491.

Zarsky, J. et al. 2022. Cryogenian glacial habitats as a plant terrestrialisation cradle – The origin of the anydrophytes and Zygnematophyceae split. Frontiers in Plant Science 12: 735020.

# 6

# *Polysporangiophyta:* növények soksporangiumos sporofitonnal

*„Polysporangiophytes are one of the most inclusive groups of land plants and are diagnosed by the presence of axial, branching sporophytes that bear multiple sporangia."*
Kenrick & Crane (1997, p. 87)

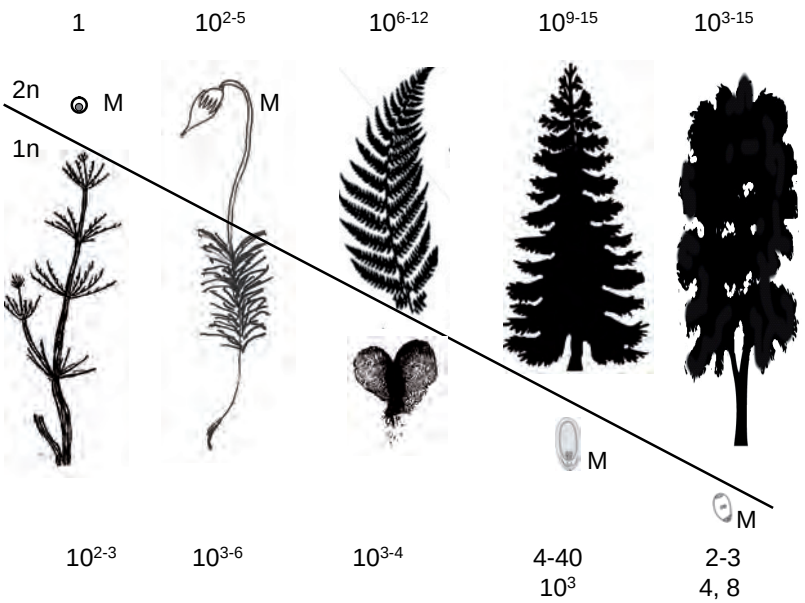
A szárazföld benépesítésének hosszú folyamatában a mohák megjelenése csak az első nagy lépés volt. Az ordovícium időszakban és a szilur jelentős részében nagy valószínűséggel még vezető szerepük volt a Föld növényzetében, de mintegy 400 millió évvel ezelőtt ez megváltozott. Bár a mohák a talaj mentén könnyen terjedtek, a fény felé – vagyis függőleges irányban már hátrányba kerültek az időközben felbukkanó edényes növényekkel szemben. Ennek magyarázata viszonylag egyszerű: egyik életfázisuk sem, azaz a gametofiton és a sporofiton sem rendelkezett olyan szilárdító és szállító elemekkel, illetve szövetekkel, amelyek érdemben összevethetők az edényes növények megfelelő részeivel. A *Polytrichopsida* kládon – később – megjelenő leptóma és hidróma sejtek, valamint a sejtfal kezdetleges megvastagodásai, és a *Hypnales* centrális nyalábjai párhuzamos evolúció eredményei, de ebben a tekintetben még a legfejlettebb mohák is alaposan elmaradnak a többi embriós növény mögött. Mindez nagyrészt annak tulajdonítható, hogy vegetatív létük nagyrészt a gametofiton fázishoz kötődik, melynek életfolyamatait a környezet aktuális nedvességtartalma erősen korlátozza. A mohák térvesztéséhez, evolúciós „lelassulásához" a gametofiton haploid státusa is hozzájárulhatott. Mint a következő részben kifejtjük, a természetes szelekció a diploid életfázisban érvényesült elsősorban, így a szárazföldi léthez a sporofiton jobban tudott alkalmazkodni. Az elmúlt 400 millió év történéseinek ismeretében tisztán látható, hogy az életfázis-váltakozásban bekövetkezett nagy változás, a sporofiton szakasz dominánssá válása döntő fontosságú volt az embriós növények evolúciójában.

## 6.1 A haploid → diploid hangsúlyeltolódás

A ma élő embriós növények felépítése hűen tükrözi a gamétatermő (gametofiton, vagyis a haploid) és a spóratermő (sporofiton, vagyis a diploid) fázis viszonyának evolúcióját (6.1 ábra). A moháknál a sporofiton rajta marad a gametofitonon, s attól kapja a tápanyagokat (matrotrófia). A sporofiton méretben és tömegben nem jelentéktelen ugyan, de majdnem mindig elmarad a gametofitontól, fotoszintetikus aktivitása elhanyagolható (ha van egyáltalán), és jóval rövidebb élettartamú annál. Ezt az állapotot a mai növényvilágban a máj- és lombosmohák[1] képviselik. A becősmohák másmilyenek: a sporofiton ugyanúgy fotoszintetizál, mint a gametofiton, és viszonylag hosszú ideig életképes. Miután mai felfogásunk szerint a *Monosporangiophyta* kládon a becősmohák alapi helyzetben vannak (5.5 ábra), a mohák haploid és a diploid fázisainak viszonyáról kb. annyit mondhatunk, hogy a sporofiton relatív súlya inkább csökken, mint nő a kládon belül. Különösen jól érzékelhető mindez az arthrodont perisztómiummal bíró lombosmohák esetében. Az akrokarp fajoknál a sporofiton és a gametofiton hasonló méretű, sőt az előbbi dominálhat is (pl. *Buxbaumia*). A kládon felfelé haladva a pleurokarp növekedési típus válik uralkodóvá, majd kizárólagossá, és a helyzet megváltozik. A *Hookeriales* és különösen a *Hypnales* fajainál a gametofiton biomasszája már nagyságrendekkel nagyobb, mint a sporofitoné – gondoljunk például a trópusi fánlakó fajokra (5.28a ábra). Diploid genom ide vagy oda, a szárazföldi léthez való alkalmazkodásban tehát bizonyosan nem a mohák sporofitonja volt a nyertes.

A 6–7. fejezet témája, a harasztok lényegesen eltérnek a moháktól. Amit haraszt növényként jól ismerünk, pl. a páfrányok, a zsurlók és a korpafüvek vegetatív teste, az már a sporofiton életszakasz. Ez lényegesen nagyobb és differenciáltabb, mint a gametofiton, amit nem is könnyű fellelni a természetben. A mohákhoz hasonlóan a megtermékenyítés a harasztoknál is szabad vizes közegben megy végbe. A kialakuló fiatal sporofiton viszont, bár kezdetben a gametofitonra van utalva, hamar függetlenedik. Funkcióját betöltve ezután a gametofiton el is pusztul. A fizikai terjedés fő ágense

1 Mint említettük a 3. fejezetben, a zöld növényekhez filogenetikailag közel álló algák, a vörösmoszatok esetében is fennmarad a zigóta, sőt mitotikusan osztódva létrehozza az első diploid szakaszt (ún. karposporofiton), amely teljes mértékben a gametofitonra van utalva.




**6.1 ábra.** A haploid/diploid (gametofiton/sporofiton) arányának eltolódása a növényvilág evolúciójában a csillárkamoszat–lombosmoha–páfrány–nyitvatermő–zárvatermő fokozati sorral illusztrálva. Egy egyed sejtszámadatait Qiu et al. (2012) szerint írtuk fel. A nyitvatermők és zárvatermők gametofitonjánál a felső sorban a hím, alul a női sejtszámok láthatók. M jelöli azt a fázist, amelyik a másik életszakaszra van utalva (matrotrófia).

a spóra, míg az ivaros szaporodással kapcsolatos fejlemény a sokostoros hímivarsejtek megjelenése. Fontos megjegyeznünk, hogy „haraszt" fogalma ma már nem kötődik egyetlenegy konkrét rendszertani csoporthoz sem, s csak a „spórával terjedő hajtásos növény" fokozatot jelöli a növényvilág evolúciójában.

A magvas növényeket (8. fejezet) radikális változás jellemzi: náluk nincs szabad, önállóan életképes gametofiton szakasz. A sporofiton minden tekintetben domináns, a női meiospóra nem hagyja el az anyanövényt, és a gametofiton annak testében, annak védelmét élvezve fejlődik ki. De nem is nő túl nagyra: a zárvatermőknél pl. csak 4–8 sejtre korlátozódik. A hím meiospóra nagy mennyiségben termelődik, kiszóródik, s a benne fejlődő hím gametofiton még erőteljesebben leegyszerűsödik, mint a női. A megtermékenyítés a lehető legteljesebb mértékben függetlenedik a víztől, ami nyilvánvalóan a szárazföldi léthez való sikeres alkalmazkodás elengedhetetlen feltétele. Mindez a fajok túlnyomó többségénél a hímivarsejtek mozgásképességének, azaz minden ostor elvesztésével jár. A megtermékenyítést a sporofiton nagyfokú specializációja (vö. virágrészek) teszi lehetővé, ugyanakkor kialakul egy másik típusú függőség: megporzó állatok hiányában a fajok jelentős része nem képes az ivaros szaporodásra. A növény embrió állapotban, a magba (és a zárvatermőknél gyakran a termésbe is) zárva terjed, vagyis a fiatal sporofiton védelmét és terjedését a szülő sporofiton különféle képletei és szervei segítik elő.

Felmerül a kérdés: mi a genetikai és ökológiai magyarázata annak, hogy a diploid növény egyre inkább „átvállalja" a fotoszintézis feladatát, az anyagcserefolyamatok ellátását, a szilárdítást és a vízszállítást, a víz időleges hiányával szembeni védekezést, azaz majdnem minden életfunkciót? Mi indokolja azt, hogy a szárazföldi növényvilág evolúciójában fokozatosan visszaszorul a haploid fázis? Miért van az, hogy a „látható" növényi sokféleség jórészt a sporofitonok sokfélesége? Qiu et al. (2012) szerint a haploid kromoszómaszerelvény kevesebb DNS-sel, kisebb mérettel, gyors növekedéssel és csökkent tápanyagigénnyel jár – ami leginkább a vízi vagy egyéb, általában tápanyagszegény környezetben lehet kedvező. A haplonta szervezetek esetében a káros mutációk könnyen kiszelektálódnak, s ennek csak aránylag stabilis környezetben van evolúciós előnye, mint pl. a vízben. A gametofiton viszonylag kis mérete más esetekben nem kedvez az ivaros szaporodásnak. Erősen változó, instabil környezetben tehát a haploid genom evolúciós flexibilitása korlátozott. A diploid génállomány viszont sok szempontból előnybe kerül: heterozigóta állapotban olyan recesszív vagy pillanatnyilag „káros" allélek is fennmaradhatnak, amelyek a körülmények megváltozásával génbankként funkcionálva előnyös helyzetbe hozhatják a populációt. Ennél is fontosabb talán az, hogy az ivarsejtek képződésekor csak diploid állapotban van lehetőség rekombinációra. Ez nagy genetikai diverzitás forrása lehet, és erőteljesen megnöveli a populáció túlélési esélyeit és adaptációs hajlékonyságát. A növények komplexitása és mérete is nő azáltal, hogy a poliploidizációra való hajlam is fokozott a diploid szervezetekben. Szerepe lehet még a hibridizáció során fellépő heterózishatásnak, ami haplonta szervezeteknél természetesen szóba sem jöhet.[2] Ötödik szempontként

2 Definíció szerint a genetikailag hibrid szevezetek különböző allélek hordoznak ugyanazon génből – ehhez minimum diploid magfázis kell.

pedig felmerül az is, hogy a heterozigóciát megengedő diploid állapot nagyobb belső molekuláris diverzitást biztosít a betegségokozók elleni védekezésben. Tápanyagban és energiában gazdag, gyorsan változó, heterogén környezetben tehát a diploid formák határozottan előnybe kerülnek, s ezért nem meglepő a sporofiton mint szárazföldi „túlélőgép" erősödése az evolúció során.

## 6.2 Az edényes sporofiton korai evolúciója

A moháknál a sporofiton nem független a gametofitontól, nem elágazó, rajta egyetlenegy sporangium fejlődik (de lásd 6.1 cédula), és az archegónium sokszor kiemelkedik a gametofitonból. A leletek tanúsága szerint a diploid genom a szárazföldi környezetben az elágazó, több spóratokot viselő sporofiton kialakulásának kedvezett: az összes többi embriós növény ugyanis soksporangiumos. Kenrick & Crane (1997) javaslata alapján az összes valaha élt és ma is élő, elágazó sporofitonnal rendelkező növényt az apomorfia alapú *Polysporangiophyta* kládba (soksporangiumos növények) soroljuk. A sok sporangium kétségelen előnye, hogy egyetlen egyedre számítva nagyobb mennyiségű propagulum állítható elő, mint a moháknál, ami nyilvánvalóan megnöveli az új élőhelyek benépesítésének esélyeit. A sporofiton termékenységét – az elágazó sporofiton megjelenését követően – a szállítószövet és a szilárdító elemek kialakulása, fokozatos differenciálódása segítette-segíthette elő. Mindez jól dokumentálhatóan jelentkezik a fosszilis anyagban.

**Definíció:** *Polysporangiophyta* – apomorfia alapon meghatározott klád, amely minden – a következő sajátságokkal rendelkező – kihalt vagy ma élő növényfajt magába foglal: a sporofiton független, elágazó, és következésképpen több sporangiumot visel, az archegóniumok pedig mindig beágyazottak a környező szövetekbe. Gyakorlatilag megegyezik a *Pan-Tracheophyta* teljes kláddal, ahova azok tartoznak amelyeknek a *Tracheophyta* kláddal újabb közös ősük van, mint az egysporangiumosokkal, azaz a mohákkal (de Queiroz et al. 2020). A kettő közötti eltérés akkor mutatkozna meg, ha előkerülne egy lelet, amelyben nincs meg mindhárom apomorfia: pl. többsporangiumos, de a gametofitontól függő sporofiton. Azaz a *Pan-Tracheophyta* bővebb a *Polysporangiophyta*-nál. Fontos megjegyezni, hogy ezen a kládon az edénynyaláb megléte nem feltétel, bár a klád minden ma élő képviselőjének van szállítószövete. A nyaláb megléte a *Polysporangiophyta*-nál szűkebb *Tracheophyta* jellemzője (l. lentebb).

A leletek, az eddig bemutatott csoportokhoz képest, nagyobb súllyal szerepelnek az osztályozásban és az evolúciós kapcsolatok feltárásában. Az algáknál és a moháknál nem rendelkezünk túl sok paleontológiai információval, a fosszilis fajokat a koralldiagramban helyeztük el, kladogramokon nem (a 4.1 és 5.5 ábrák szinkrón, tehát ma ismert taxonokra vonatkozó

**6.1 cédula: Szabályt erősítő kivételek**

A klasszikus állítás, miszerint a kivétel erősíti a szabályt, itt is érvényes. Vagyis találtak már mohapéldányokat elágazó sporofitonnal, két v. több spóratokkal – és nem is mostanában. Az osztrák botanikus H. Leitgeb (1835–1888) már 1876-ban review (!) cikkben tárgyalta az addig megfigyelt és lejegyzett eseteket. Az előző fejezetben tárgyalt lombosmoha nemzetségek közül az *Anomodon, Brachythecium, Bryum, Buxbaumia, Diphyscium, Hypnum, Mnium, Polystichum* és *Splachnum* voltak érintettek. Előfordult, hogy a nyél végén két sporangium ült, egymás mellett vagy egymáson, esetleg három is. Megfigyeltek elágazó nyelű sporofitont, mint például a *Homomallium incurvatum* (régen *Hypnum i.*) esetében (6.2 ábra), és az archegóniumból eleve kettős nyéllel kinövő sporofitont is. Ezek természetesen egyedi esetek, az embrió csúcsi sejtjeinek aberráns osztódásából származnak, de ennek okát nem ismerjük.

Olyan mohafajt még nem találtak, melynek minden egyede ilyen lett volna – vagyis a soksporangiumosok kladisztikai definícióját a mohák körében ritkán megfigyelt – mondhatni kóros – eltérések nem befolyásolják.



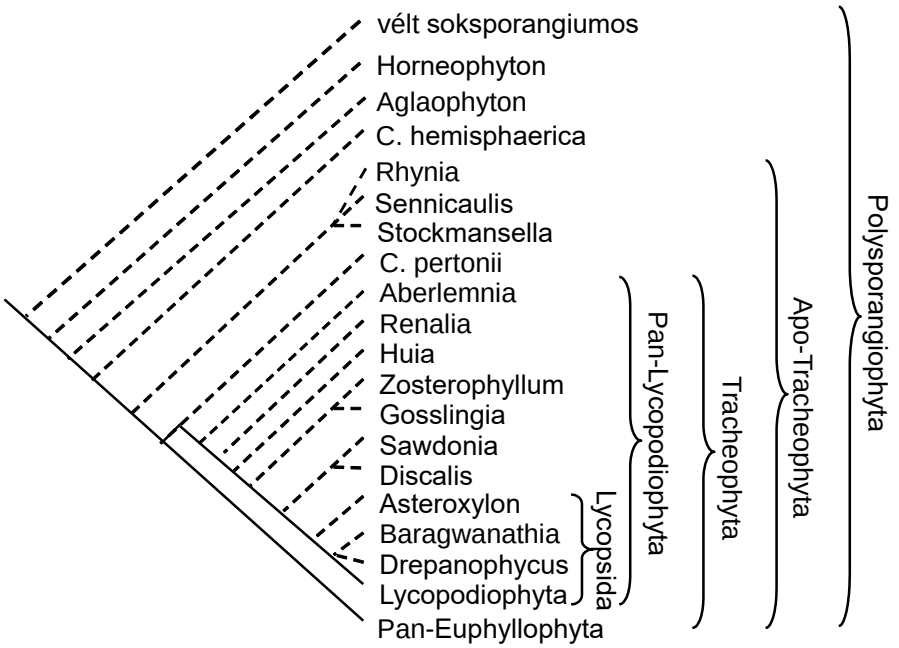
**6.2 ábra.** A *Homomallium incurvatum* lombosmoha ritka példánya elágazó sporofitonnal (Leitgeb 1876).

kladogramokat mutatnak be, koronakládokkal). Egyes esetekben pedig annyira bizonytalan volt a leletek hovatartozása, hogy a besorolással nem is foglalkoztunk. Mostantól fogva más lesz a helyzet, ugyanis a szállítószövetes növények jobb fosszilizációs esélye miatt már bővelkedünk a leletekben. Koralldiagramokon természetesen ezek helye is jól illusztrálható. Sokan csak teljes (és nem korona-) kládokba sorolhatók be, ezért a kladogramok csak aszinkrón típusúak lehetnek (azaz a végágakon kihalt és recens formák is felbukkannak). Itt mutatkozik meg tehát igazán a korall előnye a fákkal összehasonlítva. Az embriós növények korallját a 6.4 ábrán mutatjuk be, a soksporangiumosokat hangsúlyozva, a mohákat csak éppen jelezve, hiszen ez utóbiak korallját már külön bemutattuk (5.4 ábra).

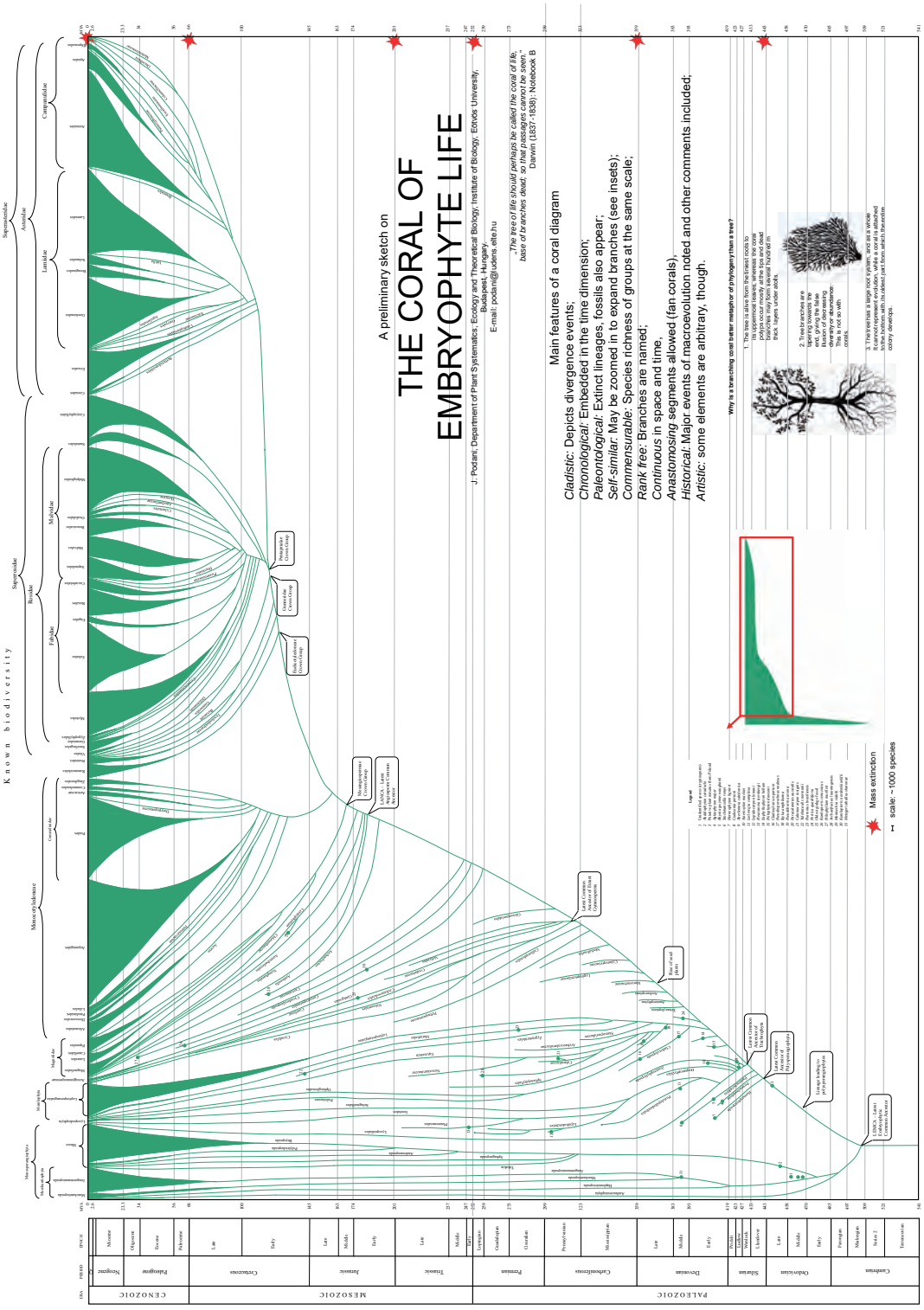
A *Polysporangiophyta* aszinkrón kladogramja a soksporangiumos növények közös ősét és annak összes leszármazottját tartalmazó evolúciós ág összetételének egyfajta „becslése" (6.3 ábra). Megjegyzendő azonban, hogy a ma élőket és a kihaltakat egyaránt tartalmazó kladogramok információs háttere erősen torzított. A ma élő fajok jelentős részét, a recens növényi alapformák mindegyikét jól ismerjük; igen sokat tudunk morfológiai sajátságaikról, bár leszármazási viszonyaikat elsősorban nukleotid-szekvenciák és a genomszerkezet alapján rekonstruáljuk. Ezzel szemben a 400 millió éve vagy még korábban élt növényekről rendszerint hiányos, rossz megtartású leleteink vannak, ezek viszonylag kevés számú lelőhelyről származnak, s feltehetőleg a paleodiverzitás töredékét képviselik csupán. Morfológiai jellemzésük tehát nehézkes, habitusképük megrajzolása jelentős mértékben a botanikus fantáziájára van bízva, molekuláris elemzés pedig – természetesen – szóba se jöhet. Mivel morfológiai alapon sem lehet olyan megbízható kladisztikai értékelést végezni rajtuk, mint a ma élő fajokon, a kladogramok szerkesztése nem mentes a szubjektív döntésektől. Leszármazási kapcsolataik tehát rendkívül bizonytalanok a maiakkal összehasonlítva. A továbbiakban bemutatott aszinkrón kladogramokon mindezt szaggatott élek fogják jelezni. Az eddig előkerült kihalt taxonok mindegyikét így sem tudjuk bemutatni, csak a makroevolúciós folyamatok megértésében legfontosabbakat emeljük ki – tehát a kladogramok ebből a szempontból is hiányosak lesznek.

### *6.2.1 A legrégebbi leletek*

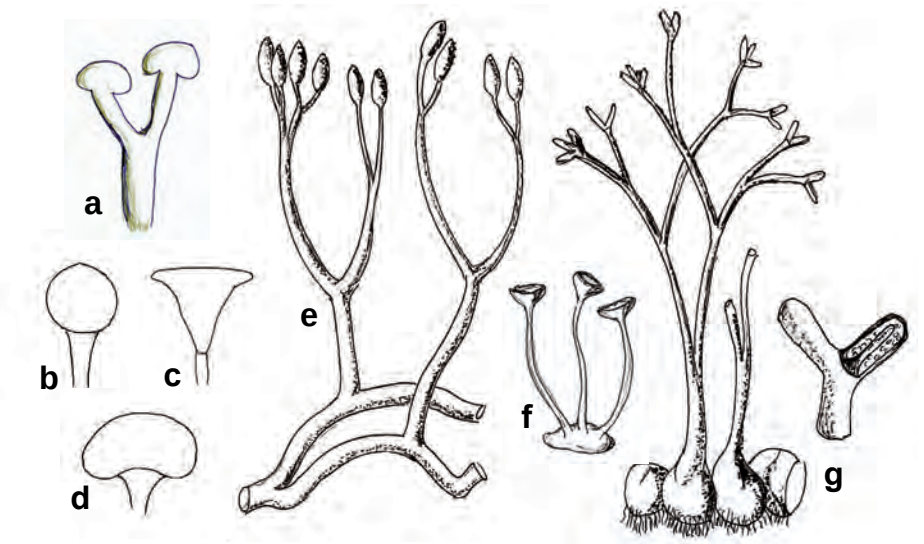
A szárazföldi növényi lét szempontjából fontos első leletek, az ún. kriptospórák, az ordovícium középső szakaszából kerültek elő, s valószínűleg májmohaszerű növényektől származtak. Ezeken még nem látszanak a tetrád elválása után megmaradó trilét nyomok, amelyek már a soksporangiumosok jellemzői, és leginkább az ordovícium vége felé bukkanak fel a leletanyagban. Ekkor élt, a felső ordovícium legfelső emeletén (kb. 445 millió éve) az a Lengyelországból előkerült




**6.3 ábra.** A *Polysporangiophyta* (*~Pan-Tracheophyta*) aszinkrón kladogramja. Szaggatott élek mutatnak a kihalt taxonok felé, mutatva, hogy 1) a testvércsoporti, ill. ős-leszármazott relációk itt nem különböztethetők meg és 2) az ábrázolt kapcsolatrendszer sokkal kevésbé megbízható, mint a ma élőkre vonatkozó részletek. A *Lycopodiophyta* belső kladisztikai viszonyai a 6.11 ábrán, a *Pan-Euphyllophyta* részletei pedig a 7.2 ábrán láthatók. C = *Cooksonia*.




**6.4 ábra.** Az *Embryophyta* koralldiagramja, kiemelve a *Polysporangiophyta* részleteit (Podani 2020, módosítva).




**6.5 ábra**. Korai soksporangiumos növények rekonstrukciója. **a:** vélt soksporangiumos növény az ordovícium középső rétegeiből, **b:** *Cooksonia hemisphaerica* sporangium, **c:** *Cooksonia pertoni* sporangium, **d:** *Aberlemnia caledonica* sporangium, **e:** *Aglaophyton major* sporofiton, **f:** *A. major* hím gametofiton (= *Lyonophyton rhyniensis*), **g**: *Horneophyton lignieri* és egy felnyitott sporangiuma a columellával.

növény, melynek villás elágazású hajtásai voltak, a végágakon sporangiumszerű képletekkel (6.5a ábra, Salamon et al. 2018). Ma ezt tekintjük a legelső ismert és feltételezhetően soksporangiumos maradványnak.

Az ordovícium végét jelentő első nagy kihalási hullám inkább csak a tengeri életet viselte meg, a szárazföldi növényeket nem érintette.[3] Soksporangiumos növények nagy számban bukkannak fel a szilur időszakbeli Wenlock korban (Anglia, Wales, Csehország), vagyis kb. 430 millió évesek. Hasonló megjelenésű növényi formák egészen az alsó devonig megtalálhatók, s legtöbbjüket a *Cooksonia* génuszba[4] sorolták a paleobotanikusok. Alapvető sajátságaikban meglehetősen egységesek: 1) a felálló ágak csupaszok, néhány cm magasak, villásan elágazók, 2) a sporangiumok a végágak csúcsán helyezkednek el, és 3) küllemre egyforma spórákat képeznek. A *Cooksonia*-k sporangiumának alakja viszont igen változatos: a sugaras szimmetriájú orsó, gömbölyű és tölcséres forma mellett egyes esetekben vese alakú, keresztirányban felnyíló sporangiumok is megjelentek (6.5b–d ábra). Kezdetleges szállító sejteket, és (ún. C-típusú) gyűrűs sejtfalvastagodásra utaló jeleket is megfigyeltek rajtuk. A száron és a sporangiumon is gázcserenyílások törik át a kutikula réteget. Sok botanikus szerint valójában a *Cooksonia* egy „mesterséges", evolúciós értelemben heterogén (vagyis polifiletikus) gyűjtőcsoport, amit csak felületes elágazásbeli hasonlóságok tartanak egyben. A kétoldali szimmetriájú sporangiummal bíró *Cooksonia* fajok (pl. *C. caledonica*) a mikrofillumos vonalhoz jóval közelebb állanak, mint a sugaras szimmetriájúak (*C. hemisphaerica, C. paranensis, C. pertoni*). A *C. caledonica* át is került egy újonnan kialakított génuszba, most már *Aberlemnia caledonica* az általánosan elfogadott neve. A *C. hemisphaerica* is megérdemelné az átsorolást (vö. különállását a kladogramon), de a leletek hiányos volta még nem tette lehetővé a taxonómiai pontosítást.

A leghíresebb és legjobban dokumentált, bár nem a legrégibb terresztris ősnövényi leletek a skóciai Rhynie alsó devonbeli, 410 millió éves kovás rétegeiből (Rhynie chert) kerültek elő.[5] Ezek már egyértelműen mutatják a szállítószövetek kialakulásának első lépéseit. Az egyik faj (*Aglaophyton major,* 6.5e ábra) szárából egy centrális nyaláb mutatható ki, de sejtfalvastagodással erősített tracheidák nincsenek benne. Leginkább – a sok moha gametofitonjában is megtalálható – hidroid (vízvezető) sejtek csoportjára emlékeztet. Föld feletti szárát sztómák borították. A föld alatti rész rizómaszerű, kúszó képlet volt, alul rizoidokkal. A növény kb. 18–20 cm magas lehetett; megjelenésében, orsó alakú sporangiumában a lentebb tárgyalt *Rhynia-*

3 Az első kihalási hullámokat eleve a tengeri létformák vizsgálatából állapították meg.

4 Egy kivétel a 424 millió éves *Steganotheca striata*, melynek ágaiban edényekre utaló nyomokat véltek fedezni. Végálló sporangiumai lefelé keskenyedők, felső végük levágott, felnyílásuk hosszanti irányú. Külön génuszba sorolása vitatható.

5 Itt kivételesen jól megőrződött fosszíliák találhatók, ami vulkanikus eredetű hőforrások magas szilikáttartalmú vizének köszönhető. A növényi részek rövid idő alatt megkövesedtek, s így a maradványok sejtes szerkezete is tanulmányozható, ideértve a gázcserenyílásokat, a sejtfal felépítését és a gametofiton ivarszervtartóit is.

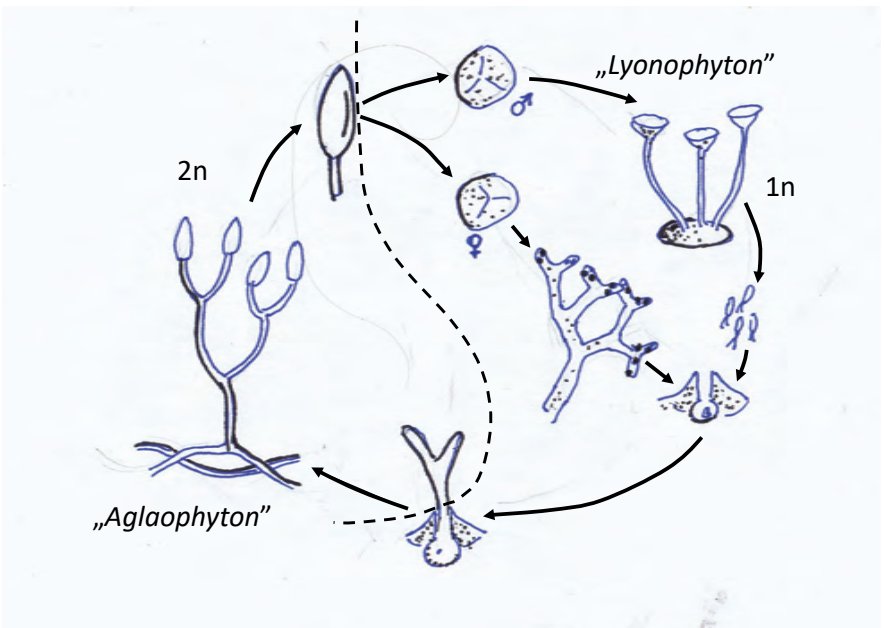
félékre hasonlít (korábban *R. major* volt a neve). Spórái erőteljes trilét nyomokat viselnek.

Rhynie alsó devonbeli rétegeinek leggyakoribb faja a *Horneophyton lignieri*: csupasz, villás ágrendszere és rizoidokkal ellátott, gumószerűen vastagodott rizómája volt; elérte a 20 cm körüli magasságot. A szárban kezdetleges központi nyaláb húzódott, de a rizómából ezt nem tudták kimutatni. Különös módon a sporangiumai is elágaztak, így a hajtás végső ágain 2, 3 vagy 4 sporangium fejlődött (6.5g ábra) – ami egyedülálló sajátság a növényvilágban. A sporangiumok belsejében oszlop (columella) is található, ami viszont a mohákat idézi, és egyáltalán nem fordul elő más edényes növényben. Sok kladisztikai vizsgálat ezt a sajátságot kiemelten veszi figyelembe (Crane et al. 2004, Doyle 2013), és a *Horneophyton lignieri*-t néhány hasonló lelettel együtt a klád alapi helyzetébe teszi (ahogy a 6.3 ábrán látható). Eszerint – bár csak az alsó devonban bukkant fel –, a *Horneophyton* az összes többi soksporangiumos növény testvércsoportja (kivéve a lengyel leletet). Másik lehetőség, hogy a columella meglétét visszafordulásnak tekintjük, ami egy sajátságos apomorfiával, az elágazó sporangiummal társul – s ekkor a *Horneophyton* egészen más helyre kerülhet a kladogramon.

### *6.2.2 A gametofiton fázis kérdése*

A Rhynie melletti geológiai rétegek a villás elágazású, végálló sporangiumokat viselő leleteken kívül másféle növényi maradványokat is megőriztek: a test telepszerű, belőle tölcsérszerűen kiszélesedő képletek emelkednek ki. Régóta feltételezik, hogy ezek a tölcsérek hajtásos növények gametofitonján fejlődő ivarszervtartók lehettek. A *Lyonophyton rhyniensis* néven leírt maradványról (6.5f ábra) igen alapos vizsgálatok igazolták is (Taylor et al. 2005), hogy az *Aglaophyton major* hím gametofiton fázisának felel meg. A rekonstrukció szerint a gametofiton tehát egyivarú volt, a hím el nem ágazó a női viszont villásan elágazó. Egy tartón egyszerre több ivarszerv is megjelent. Maga a növény anizospórás lehetett, vagyis az azonos megjelenésű, de nemileg elkülönülő spórák ugyanabban a sporangiumban fejlődtek. A növény fázisváltakozását a 6.6 ábra mutatja be. A gametofitonban is volt nyaláb, ami morfológiailag igen hasonló a sporofitonban húzódó edényekhez. A hasonlóságot tovább fokozza a sztómák jelenléte, ami arra utal, hogy mindkét fázis fotoszintetizált. Az arbuszkuláris mikorrhiza kimutatható mindkét életfázisban. A *Horneophyton* gametofitonját is sikerült azonosítani: ezt korábban *Langiophyton mackiei* néven ismerték. Ennek ivarszervtartói összetett felépítésűek, elágazók voltak – de nem maradtak fenn annyira jó és vizsgálható állapotban, mint a *Lyonophyton* hasonló képletei.

Az ős-gametofiton fenti jellemzése nehezen illeszthető be a ma élő embriós növények alapján alkotott evolúciós képbe. Kiemelkedő ivarszervtartók csak a filogenetikailag távol álló telepes májmohákon vannak, s csak igen ritkán ágaznak el (*Neohodgsonia*). A becősmoháknál az ivarszervek a telepbe süllyednek, és a ma élő harasztok gametofitonja sem visel tartókat. A *Lyonophyton* tehát minden, csak nem „átmeneti" forma a moha és haraszt gametofiton között. A női gametofiton és sporofiton felépítésében mutatkozó sok egyezés, vagyis a *Lyonophyton* és az *Aglaophyton* hasonlósága az izomorf fázisváltakozást juttatja eszünkbe. Izomorfia azonban a *Streptophyta* kládon ismeretlen – legközelebb a *Chlorophyta*-n belül fordul elő. Ennek ellenére valószínűleg arról lehet szó, hogy kezdetben az ősi gametofiton fázisban is manifesztálódtak a sporofiton küllemét meghatározó gé-



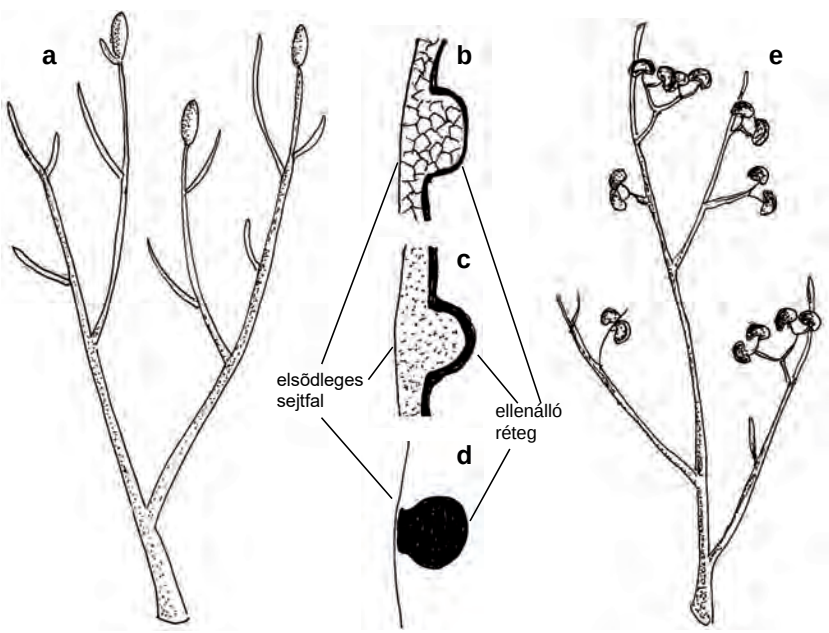

**6.6 ábra.** Az *Aglaophyton/Lyonophyton* fázisváltakozás rekonstrukciója Taylor et al. (2005) után.

nek (gondoljunk a haploid *Chara* és a diploid hínarak felületes hasonlatosságára, vagy a *Physcomitrium* és az *Arabidopsis* genomegyezésekre), de ezt a későbbiek során erőteljes redukció követte és – ahogy már említettük – a hangsúly visszavonhatatlanul a sporofiton fázisra tolódott.

## 6.3 *(Apo)-Tracheophyta* – edényes növények

A valódi edényes növényeket sejtfalvastagodásokkal erősített szállítósejtek jellemzik. Az alsó devon időszakból, elsősorban a Rhynie melletti rétegekből már ismeretesek olyan növények, amelyek ennek a feltételnek megfelelnek. Az *Aglaophyton*hoz hasonló küllemű és méretű, adventív oldalágakkal és rizómával rendelkező *Rhynia gwynne-waughanii* (6.7a ábra) a legismertebb közülük. Nyalábja protosztéle, annak is a legegyszerűbb típusa a haplosztéle (a központi henger belsejét az elhalt sejtekből álló xylem alkotja, amit az élő sejtekből felépülő phloem vesz körül) benne spirális vastagodású szállító elemekkel. Ezek a *Remyophyton delicatum* néven leírt gametofiton fázisban is megvannak. A *Rhynia-Remyophyton* szállító sejtjeit S-típusúnak nevezik, megkülönböztetve őket más ősharaszt sejttípusoktól. Az S-típusnál (a *Rhynia*-val rokon *Sennicaulis* kezdőbetűjére utalva) a szállítósejt falának belső ellenálló rétege igen vékony, míg a külső réteg szivacsos szerkezetű, amely különösen a megvastagodásoknál kifejezett (6.7b ábra). A spirális ornamentika a külső rétegnek köszönhető. A megvastagodásokon és közöttük is apró pórusok tömege figyelhető meg. A C-típusról már szóltunk: ez rendkívül kezdetleges, és csak a *Cooksonia pertonii*-nál ismert. A G-típus (névadó a *Gosslingia*, l. lentebb) esetében a sejtfal ugyancsak kétrétegű, a belső ellenálló, a külső pedig nem (6.7c ábra). A belső fal a vastagodások közötti részen is folyamatos, apró gödörkékkel, amelyek a gyűrűkről hiányzanak. A paleobotanikusok megkülönböztetik még a P-típust is (*Psilophyton*, l. 7.1 rész), amelynek ellenálló rétegében lépcsős megvastagodások figyelhetők meg, közöttük gödörkékkel. Ezek a vastagodástípusok még kevéssé ellenállóak, a mai növények tracheidáit erősítő megvastagodásokhoz képest, amelyek a sok ligninnek köszönhetően szilárd támaszt jelentenek a növénynek (6.7d ábra).

A hajtásos növényi evolúció valószínűleg egy közös őstől, ill. csoporttól indult ki, függetlenül a sejtfalvastagodás típusától. A közös származás mellett szól a szállítószövetek hasonló elrendeződése, amely a protosztélére vezethető vissza: a xylem sejtek a hajtás közepén tömörülnek, kívülről phloemmel körülvéve. További közös jelleg minden száras növényben az, hogy a xylem sejtek differenciálódásában először gyűrűs elemek jelennek meg, majd a spirális és utóbb a létrás vastagodású típusok következnek. A sejtfalvastagodások megléte az *Apo-Tracheophyta*, a nevéből is láthatóan apomorfia alapon elhatárolt klád szünapomorfiája. Ez nem koronaklád, hiszen alapi helyzetben a kihalt *Rhynia*-t és rokonait találjuk benne. Utánuk azonban már koronaklád, a *Tracheophyta* következik, melynek első dichotómiája megfelel a ma




**6.7 ábra.** Az első edényes növények két képviselője és a sejtfalvastagodások összehasonlítása. **a:** *Rhynia gwynne-waughnii*, **b:** S-típusú sejtfalvastagodás , **c:** G-típusú sejtfalvastagodás, **d:** mai edényes növények sejtfalvastagodása, **e:** *Renalia hueberi.*

**Definíció:** az *Apo-Tracheophyta* apomorfia alapon meghatározott klád: minden olyan növény benne van, melynek tracheidái, azaz edénynyalábba szerveződő, differenciáltan megvastagodott falú vízvezető sejtjei vannak.

Ebben van a *Tracheophyta*, a legkisebb koronaklád, amely a *Magnolia tripetala*-t (321. oldal) és a *Lycopodium clavatum*-ot (jelen fejezet) egyaránt tartalmazza (de Queiroz et al. 2020).

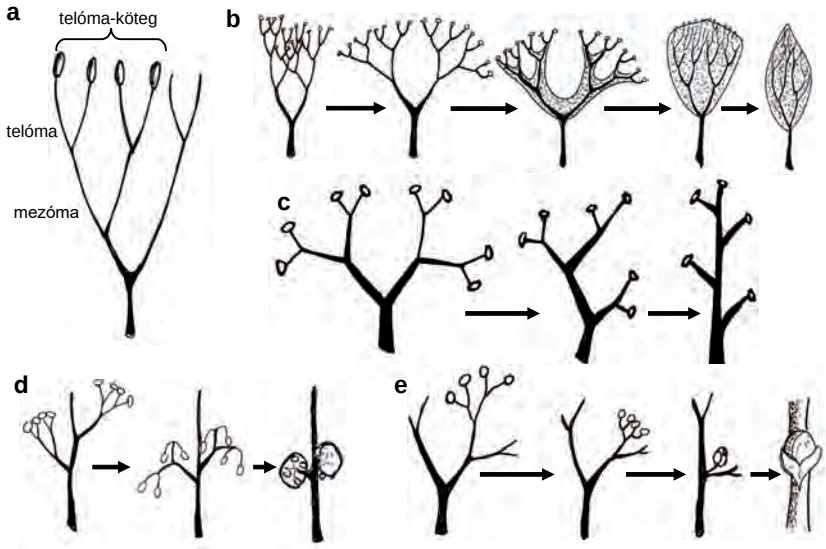
is élő edényes növények két fő evolúciós vonalának, a korpafűféléknek (*Pan-Lycopodiophyta*) és a valódi levelűeknek (*Pan-Euphyllophyta*, 6.4 ábra).

A szilárdító elemek kialakulásával párhuzamosan a hajtásrendszert is jelentős változások érik. A *R. gwynne-waughanii* egyes, járulékos jellegű oldalágai arra utalnak, hogy az ősi típus, a villás elágazású hajtásrendszer már veszített szabályosságából. Az ugyancsak alsó devonbeli (Quebec, Kanada) *Renalia hueberi* maradványain pedig ez még inkább szembetűnő (6.7e ábra). Sporangiumai oldalsó helyzetű, rövid és villásan elágazó ágakon fejlődtek, amely a sporangiumok csoportosulására utaló első jelek egyike.

### *6.3.1 A telómaelmélet*

A *Renalia* képviseli az első ismert, lényeges makromorfológiai eltérést a szabályosan villás alaptípushoz képest. Ez annak az evolúciós robbanásnak egyik megnyilvánulása, ami a harasztok önmagában is rendkívül alakgazdag csoportjának kifejlődéséhez vezet, s amelynek keszekusza vonalain a későbbiekben kristályosodik ki az előnyitvatermő, nyitvatermő és zárvatermő leszármazási főág. Makromorfológiailag e robbanás a különféle szervek (levél, gyökér, szár, a sporangiumokat védő képletek) megjelenésével, illetve módosulásával jár, s nem kerülhető meg a kérdés: hogyan jött létre a hajtásos növényekre oly jellemző alaktani sokféleség a rendkívül egyszerű és több tízmillió éven át változatlan, szimmetrikusan villás elágazású primitív szárból? Az első tudományos igényű, és sok szempontból ma is helytálló – bár sokat kritizált – magyarázatot a német W. M. Zimmermann (lásd a 3. lábjegyzetet az 1. fejezetben) adta 1938-ban megjelent cikkében. Az elmélet, vagy inkább egy „feltételezéscsomag" alapfogalma a telóma, így Zimmermann koncepciója „telómaelmélet" néven terjedt el a köztudatban. A telóma az ősi, villásan elágazó szárrendszer végső ága, vagyis az utolsó elágazástól a szár csúcsáig terjedő rész. A fertilis telómán sporangium fejlődik, míg a vegetatív telómákon nincsen sporangium. Az ágrendszer többi tagját, a közbülső ágrészeket mezómának, a mezómákkal összekötött végágak csoportját pedig telómakötegnek vagy telómanyalábnak nevezzük (6.8a ábra).

Az egyik legfontosabb feltételezett folyamat a *túlnövés/redukció:* a villás elágazás egyik fele növekedésben visszamarad, végső esetben teljesen eltűnik, szemben az erőteljesen növekvő másik oldalággal (6.8c ábra). A domináns ágból vezethető le a növény fő tengelye, míg a „lemaradt" ágak oldalsó helyzetbe kerülnek. Így alakulhatott ki a szimpodiális és – feltehetőleg legutoljára – a monopodiális (közalapos) elágazásrendszer. Az oldalsó ágak lerövidülésével a sporangiumok a főtengely közelébe húzódnak (*Renalia,* 6.7e ábra), majd az oldalág teljes redukciójával rá is kerülnek. Zimmermann megpróbálta a korpafüvek leveleinek kialakulását is redukcióval magyarázni, de – amint később majd látni fogjuk – sikertelenül. Ugyanakkor




**6.8 ábra.** A telómaelmélet és egyes feltételezett átmenetek levezetése. **a:** alapfogalmak, **b:** planáció, parenchimatikus térkitöltés és az erek összeolvadása a makrofillum kialakulása során, **c:** túlnövés és redukció a monopodiális hajtásrendszer kialakulásában, **d:** redukció és visszahajlás, majd összenövés a zsurlók sporangiofórumát alakíthatta ki, **e:** redukció és szüngenezis a szünangiumot formálta.

a redukció folyamata lényeges lehetett a makrofillum (pl. páfrányok, zárvatermők) kialakulásában, hiszen a lerövidült és korlátozott (determinált) növekedésű oldalágakból alakult ki a levél erezete.

Ehhez kellett egy másik folyamat is, a *planáció,* melynek során az eredetileg három dimenzióban kiterjedt telómaköteg egy síkba rendeződött. A telómák és mezómák közét fokozatosan parenchimatikus alapszövet tölti fel, s megjelenik a villás erezetű levéllemez (6.8b ábra). A levéllemez evolúciós előnye a telómaköteggel szemben nyilvánvaló: a fény így hatákonyabban használható fel. A levélerezet persze nem mindig ilyen, számos harasztcsoportban (a virágos növényekről most nem is beszélve) találunk zárt, hálózatos erezetet, melynek magyarázatát a *szüngenezis* folyamata, azaz az oldalágak összeolvadása jelentheti. A redukció, a planáció, a térkitöltés és az erek anasztomózisa vezethetetett a valódi levél, a makrofillum kialakulására, ami a 7. fejezet központi témája lesz.

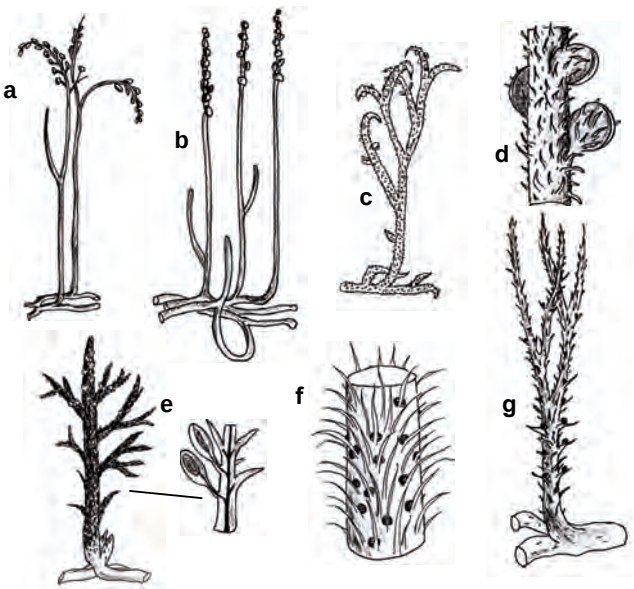
Hasonlóan összetett módon, az ágak fokozatos redukciójával és a sporangiumok összenövésével jött létre a harasztok szünangiuma (6.8e ábra), melynek korai stádiumát éppen a fent említett *Renalia* reprezentálja. Egy másik folyamat a *visszahajlás* során a telómák a főtengely felé fordulnak, más változásokkal, pl. rövidüléssel és ágak összeolvadásával kombinálódva. Ily módon értelmezhető a zsurlók (*Equisetum*) sporangiumtartójának a kialakulása fertilis telómákból (6.8d ábra).

A telómaelmélet persze nem tiszta spekuláció. A fosszilis evidenciák sora mellett (ezekről később lesz szó) genetikai és sejtbiológiai szempontból is értékelhető. Beerling & Fleming (2007) azt találta, hogy a makrofillum kialakulásában leginkább a redukció/túlnövés és a planáció magyarázható fiziológiai alapon, míg a parenchimatikus térkitöltés folyamatára nincs igazán kielégítő magyarázat. Eben a témában persze még sok vizsgálódásra van szükség a jövőben.

## *6.4 Pan-Lycopodiophyta* – a korpafűfélék és elődeik

A *Renalia hueberi* alkalmat adott arra, hogy a vegetatív szervek kialakulásával kapcsolatos telóma elképzelést bemutathassuk. Ez a maradvány azonban más szempontból is kiemelt jelentőségű a növényi filogenezis tárgyalásában. Szaporító szervei, a sporangiumok vese alakúak, a már említett *Cooksonia caledonica* és *crassiparietilis* sporangiumaira emlékeztetnek. A Kínában talált *Huia gracilis* (alsó devon) hasonló megjelenésű sporangiumai rövid nyélen, füzérszerűen sorakoznak, ágai még villásak, de jól mutatják a túlnövés jeleit is (6.9a ábra). A *Zosterophyllum* számos fajánál a sporangiumok nyele még rövidebb vagy teljesen hiányzik, az ágrendszer fő tengelye maga a sporangium füzér, ami egy villásan elágazó, kúszó hajtásrendszerből emelkedik ki (6.9b ábra). Vese alakú sporangium és a villás-túlnövéses elágazásrendszer sok egyéb fajnál, így a *Gosslingia breconensis*-nél is megfigyelhető, ami a G-típusú nyalábok névadó növénye. Ezekre a maradványokra általánosan jellemző, hogy gázcserenyílások csak a felső ágakon fordulnak elő, ami vízi, részben alámerült életformára utal.

Egy másik, G-típusú sejtfalvastagodással bíró faj, a Skóciából ismert *Sawdonia ornata* testfelülete az előzőekkel ellentétben nem csupasz, hanem apró tüskeszerű kiemelkedések, ún. enációk borították (6.9c ábra). A hasonló megjelenésű *Discalis longistipa* esetében még a sporangiumokon is voltak enációk (6.9d ábra), amelyek elérték a 2 mm hosszúságot. A Rhynie melletti rétegekből került elő az *Asteroxylon*




**6.9 ábra.** Korai korpafűelődök. **a:** *Huia gracilis*, **b:** *Zosterophyllum*, **c:** *Sawdonia ornata*, **d:** *Discalis longispina*, **e:** *Asteroxylon mackiei,* **f:** *Baragwanathia longifolia*, **g:** *Drepanophycus*.

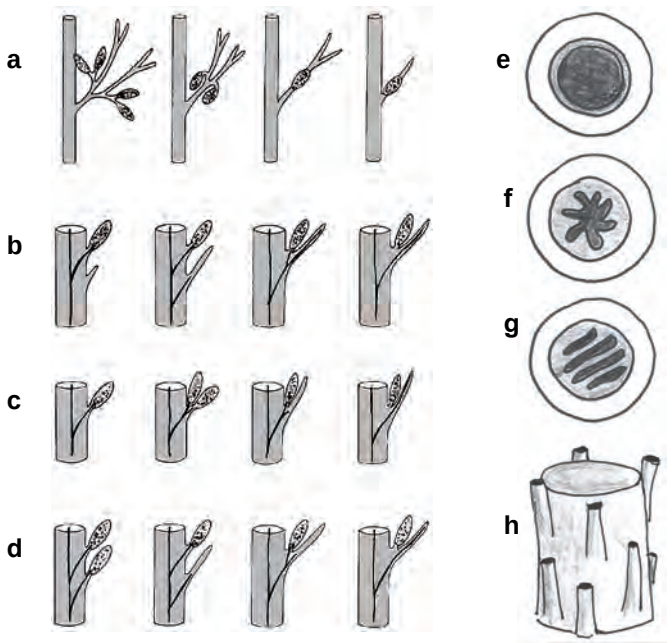
**Definíció:** a *Pan-Lycopodiophyta* egy teljes klád, a korpafűfélékkel (*Lycopodiophyta*) és minden más növénnyel, amelyeknek a korpafűfélékkel közelebbi közös ősük van, mint a valódi levelűekkel (*Euphyllophyta*) – vagyis a 6.4 részben említett taxonok.

*mackiei* (6.9e ábra), egy kb. 40 cm magas növény, villás oldalágakkal, pszeudomonopodiális főtengellyel, föld alatti rizómával. Sűrűn álló, 5 mm hosszú levélszerű kinövései spirálisan rendeződtek el, és sztómák voltak rajtuk. Ezeket azonban nem tekintjük „valódi" levélnek, csak enációnak, mert nem volt bennük nyaláb, azaz levélér. A központi hengerből (aktinosztéle) leágazó nyalábnyúlványok csak az enációk alapjáig jutottak el. A vese alakú sporangiumok az enációk között elkeveredve, rövid nyélen fejlődtek. Földrajzilag meglehetősen távol, de kb. hasonló korból került elő a *Baragwanathia longifolia* (Victoria, Ausztrália). Ennek hajtásai több méteresek voltak, belsejükben G-típusú tracheidákat tartalmazó aktinosztélével. Mai ismereteink szerint ez az első leveles hajtásos növény: az 1–2 cm hosszú levél közepén végig ér húzódik, amely közvetlenül az aktinosztéléből ágazik el. Sporangiumai a levelek hónaljában helyezkedtek el (6.9f ábra). A világ számos pontjáról (Skócia, Kína, Egyiptom) előkerült, ugyancsak devon időszakbeli *Drepanophycus* számos faja pedig abban különbözik az előzőtől, hogy a sporangiumok a levél felső, hajtástengely felé néző, ún. adaxiális felületén fejlődtek (6.9g ábra).

### *6.4.1 A mikrofillum és a sporangium – az enációs elmélet*

A fent említett leleteket akár egy evolúciós sor állomásainak is tekinthetnénk, melynek során fokozatosan kialakult a korpafűfélékre jellemző mikrofillum. Bármennyire is csábító ez a feltételezés, mégsem valószínű, hogy a fenti taxonok szépen sorban, egymásból fejlődtek volna ki. Filogenetikai értelemben inkább egy klád oldalágain lehetnek, de ennek belső szerkezete nehezen tisztázható, ha tisztázható egyáltalán. Mai ismereteinket és feltételezéseinket a 6.3 ábra aszinkrón kladogramja és a 6.11 ábra korallja összegzi. A mikrofillum sporangiumot is viselhet, mint a *Drepanophycus* esetében, és akkor sporofillumnak nevezzük.

A mikrofillum kialakulásával kapcsolatban több elképzelés is napvilágot látott (6.10 ábra). A *telóma-elmélet* a mikrofillum kialakulását redukcióval (lerövidüléssel és az oldalágak eltűnésével) próbálta magyarázni, de ez ellentmondásban van a fosszilis bizonyítékokkal – példaként arra, hogy az elmélet nem alkalmazható minden esetre. Az *enációs elmélet* (Bower 1935) értelmében a mikrofillumok fokozatosan hosszabbodó kinövésekként jelentkeznek, amelyekbe később a nyaláb is behatol. Emellett az a paleobotanikai tény szól, hogy enációs fajokat régebbi rétegekben találunk, mint mikrofillumosokat. A harmadik feltételezés Kenrick és Crane 1997-ben megfogalmazott „*sterilizációs hipotézise*", miszerint a mikrofillum egyszerűen egy sporangiumát elvesztett rövid oldalág. A botanikusok ma leginkább az enációs elméletet fogadják el, hiszen mikrofillumok általában olyan sűrűek, hogy oldalágakból aligha alakulhattak ki.




**6.10 ábra.** A mikrofillum eredetére vonatkozó elképzelések (**a–d**) és a korpafűfélék sztéle-típusai (**e–h**). **a:** telóma-elmélet, **b:** enációs elmélet, **c:** sterilizációs hipotézis, **d:** sterilizáció és összeolvadás, **e:** haplosztéle, **f:** aktinosztéle, **g:** plektosztéle, **h:** a mikrofillumban futó ér levélrés nélkül lép ki a központi hengerből. Az **e–g** ábrán sötétszürke jelöli a xylemet, világosszürke a phloemet.

A sporofillum kialakulását, vagyis azt a fontos mozzanatot, hogy a sporangiumok a levélre kerülnek, a fenti elméletekkel összhangban kell megvizsgálni. A telómaelmélet a sporangiumos telómák lerövidülésével és más telómákkal való összeolvadással magyarázza a sporofillum létrejöttét – nyilván ez sem tartható a fenti okok miatt. Stewart (1964) elképzelése szerint viszont az enációs levelek feletti sporangiumok nyele fokozatosan lerövidült, a sporangium és a levél közötti szártag redukciójával párhuzamosan. E folyamat eredményeképpen a sporangiumhoz futó ér és a levélér összeolvadt, a sporangium végül a levél felületére került (6.10b ábra). A sterilizációs elmélet ugyanakkor két lehetőséget vet fel, az egyik a sporangium duplikáció, amelyet követően az egyik sporangium teljesen redukálódik, és mikrofillummá (sporofillummá) alakul (6.10c ábra). A másik alternatíva hasonlít a Stewart-féle elképzelésre, vagyis egy sterilizálódott oldalág és a felette lévő sporangium összeolvadása vezet a sporofillumhoz (6.10d ábra).

## 6.5 *Lycopodiophyta* – korpafűfélék (1338)

Sporangiumaik speciális leveleken, a sporofillumokon fejlődnek, adaxiális (hajtástengely felé néző) oldalon vagy levélhónalji helyzetben. A vese (vagy bab-) alakú sporangium harántirányban nyílik fel, ami már a *Cooksonia*k egyes fajaira is jellemző. Egy sporangium a levél epidermiszének több, ún. iniciális sejtjéből fejlődik ki (eusporangium). Szárukban a xylem kialakulása exarch típusú, vagyis a protoxylem kívül helyezkedik el a központi hengerben, s a szár belseje felé differenciálódik metaxylemmé. Szállítószövetük többnyire protosztéle, melynek mindhárom altípusa (haplosztéle, aktinosztéle és plektosztéle, 6.10e–g ábra) megtalálható náluk.[6] Ugyanakkor a fává nőtt és már régen kihalt korpafűféléknek szifonosztéléje volt. Hajtásrendszerük tipikusan villás elágazású, bár vannak tendenciák a túlnövés/redukció jellegű változásra is, ami monopodiális jelleget kölcsönöz a növénynek. Az *Isoetes*-ek pedig egyáltalán nem elágazók. A ma élő fajok kivétel nélkül lágyszárúak, a kihaltak között azonban bőven voltak fatermetűek is (akár >40 m), amit kismértékű másodlagos vastagodással értek el. Mindig ülő leveleik, a *mikrofillumok,* kezdetleges morfológiájúak: a bennük lévő egyetlen edénynyaláb levélrés nélkül ágazik le a központi hengerből (6.10h ábra). A *mikro* előtag ellenére nem a levél mérete a döntő, mert a kihalt alakok körében 60–70 cm-es levelek is előfordultak, s a recens *Isoetes*-ek levele pedig még ennél is hosszabb lehet. A levél (vagyis a mikrofillum) nem homológ a többi hajtásos növény levelével (a makro- vagy megafillummal), vagyis független evolúciós úton alakult ki.

6 A többi hajtásos növényben legfeljebb a gyökérben (páfrányok), ritkábban a szárban (*Psilotum*, 206. oldal) találhatunk protosztélét.

**Definíció:** A *Lycopodiophyta* a legkisebb koronaklád, amelyben a *Lycopodium complanatum*, a *Huperzia selago*, az *Isoetes lacustris* és a *Selaginella apoda* (mind jelen fejezet) egyaránt benne van.

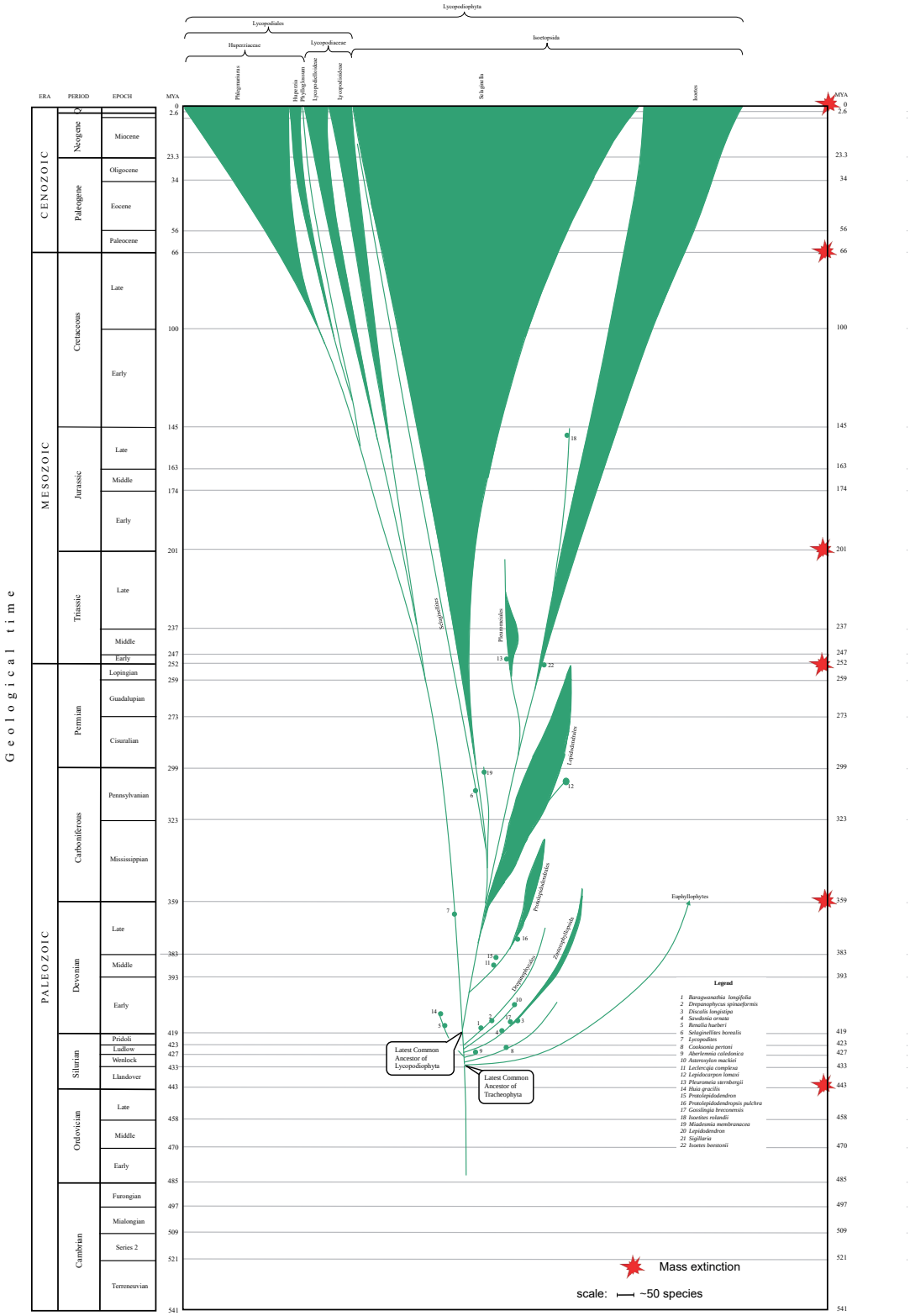
A korpafüvek elhanyagolhatók a mai flórában, de a karbon időszakban nagy volt a részarányuk.

A *Lycopodiophyta* evolúciója tömören a következőképpen összegezhető. A *Renalia, a Zosterophyllopsida* és *Drepanophycales* leágazások után két fő ág különült el (kb. éppen a szilur és a devon határán, 6.11 ábra): a *Lycopodiales* megtartotta az izospória ősi állapotát, míg a másik irányban kialakult a heterospória, majd a karbonban a mag, vagy azzal egyenértékű szaporító képletek is megjelentek.

### *6.5.1 Lycopodiales – korpafüvek (388)*

Protosztéléjük vagy aktinosztéle, vagy plektosztéle – ez utóbbi keresztmetszeti nézetben a phloembe ágyazott, lemezes tagolódású xylemből áll (6.10g ábra). A sporofiton villásan elágazó, a rizómán járulékos gyökerekkel, amelyek szintén villásan elágazók. A mikrofillumok spirálisan rendezettek. A vegetatív levelek hosszúkásak, sokszor pikkelyszerűek, sűrűn borítják a szárat. A sporofillumok vagy a hajtáson, vegetatív levelekkel elkeveredve, vagy tömött sztrobiluszban fejlődnek. *Izospórásak*, a spóra sok esetben csak többéves nyugalmi állapot elteltével hajt ki. A gametofiton tehát egylaki, lassan, sok évig fejlődő, általában föld alatti, klorofill nélküli, gombaszimbiontára utalt elágazó képlet, de kismértékben fotoszintetizálhat is. A – rendszerint – kétostoros, tehát az ősi állapotot megőrző hímivarsejtnek vízrétegre van szüksége ahhoz, hogy az archegóniumban kifejlődő petesejthez eljusson. A megtermékenyített petesejtből fejlődő sporofiton igen hamar függetlenedik a gametofitontól. Egy átlagos korpafű életfázis-váltakozása a 6.12 ábrán látható.

Régen minden ismert korpafüvet a *Lycopodium* génuszba soroltak, majd a klasszifikáció fokozatosan finomodott, ami egyre több nemzetség „felbukkanásával" járt – a splitterek (1.7 cédula) hathatós tevékenységének köszönhetően. A botanikusok nem is értenek egyet teljesen a génuszok számát illetően, mindenesetre a többséget képviselő PPG I (azaz a Pteridophyte Phylogeny Group) 2016-os összesítése szerint 16-nál tartunk, erősen egyenetlen fajszámmal. A molekuláris eredmények szerint (vö. Øllgaard 1987, Wikström 2001, Field & Bostock 2013) a *Lycopodiales* első dichotómiája a *Lycopodiaceae* és a *Huperziaceae* kládokat eredményezi, amelyek morfológiai alapon is jól értelmezhetők.




**6.11 ábra.** A *Lycopodiophyta* koralldiagramja.

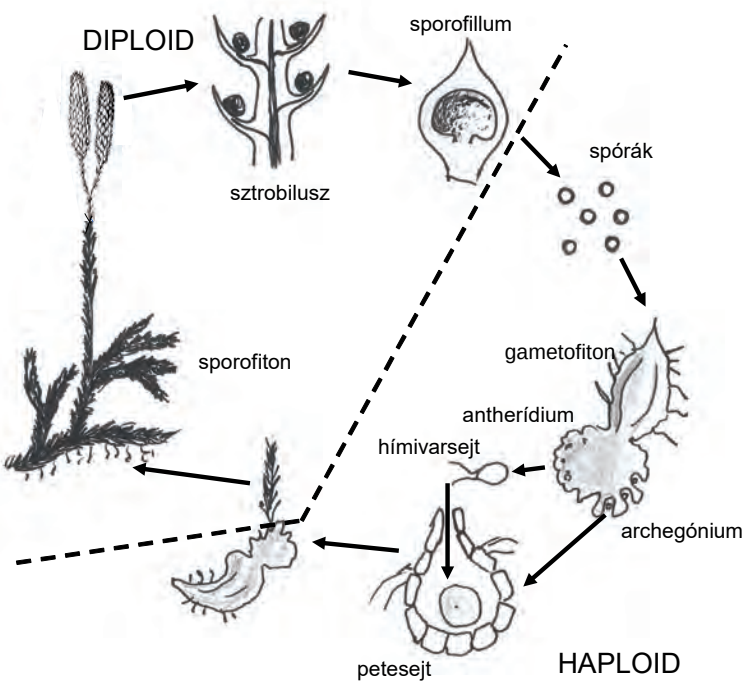
## *Lycopodiaceae (112)*

Fő jellemzőjük, hogy a vegetatív levelek és a sporofillumok alakja eltérő, az utóbbiak különálló füzérbe, azaz sztrobiluszba tömörülnek. A sporangiumok a levelek tövén fejlődnek. Elágazásuk pszeudomonopodiális, vagyis a villás ágak egyike erősen túlnövi a másikat. Talajon vagy fákon élnek, rövid távolságra klonálisan, föld feletti és föld alatti szártagokkal egyaránt terjednek. Egyes fajok több ezer $m^2$-es területen, genetikailag homogén populációkat alkothatnak. (Eddig elkülönített) 13 génuszuk két kládban csoportosul, négy illetve kilenc nemzetséggel. A ma élő fajokhoz igen hasonló leleteket már a devonból ismerünk, mint például a *Lycopodites*. A rossz megtartású fosszíliák azonban nem teszik lehetővé a pontos kladisztikus értékelést.

*Lycopodielloideae* (54). Sztrobiluszuk nem különül el élesen a vegetatív levelektől. A mocsári korpafű (*Lycopodiella inundata*, 6.13a ábra) az északi félgömb hűvös-hideg területeinek faja, azaz cirkumpoláris elterjedésű. Mocsarak-lápok pár dm-es növénye. A *Palhinhaea cernua* (6.13b ábra) még elterjedtebb, ún. pántrópusi faj, a szubtrópusokat is ideértve. Dél-Európába is behurcolták. Talajlakó, ritkán epifiton, több ponton legyökerező fő hajtása akár 8 m hosszú is lehet, de a felálló és a sztrobiluszokat viselő bókoló ágak is elérhetik a 2 métert. A *Lateristachys lateralis* – mint neve kétszeresen jelzi (lateralis = oldalsó, latin) – jellegzetessége, hogy a sztrobiluszok a felálló ágak oldalán fejlődnek (6.13c ábra). Nyugat-Ausztrália és Új-Zéland lápjain él.

*Lycopodioideae* (58). Sztrobiluszaik jobban elkülönülnek a leveles ágtól, és többnyire nyelesek, akár többesével állanak. A névadó, az egykoron minden korpafüvet összesítő *Lycopodium* génusz már csak 15 fajt foglal magában. Közülük a legismertebb a kapcsos korpafű (*L. clavatum*, 6.12 ábra), amely talán a leggyakoribb korpafűféle a magyar flórában – de így is igen ritkán kerül szemünk elé. Bár kozmopolita faj, visszaszorulóban van, mert nehezen viseli a zavarást. Földön fekvő hajtása legyökerező. Szórt állású levelei maximum fél cm hosszúak, finom szőrbe hegyesedők. Spóráit korábban több célból is felhasználták (6.2 cédula). A (nálunk nem) közönséges laposkorpafű (*Diphasiastrum complanatum*, 6.13d ábra) elágazó hajtásai lapítottak, egy síkban fekszenek, levelei pikkelyszerűek, négy sorban állnak. Erdei faj, elsősorban fenyvesekben él, az északi félgömb hűvösebb régióiban terjedt el, de a magas hegyekben a Ráktérítőt is átlépi. Hasonló a földrajzi elterjedése a kígyózó korpafűnek (*Spinulum annotinum*, 6.13e ábra), melynek sztrobiluszai magánosak, nincs nyelük. Az ázsiai–észak-amerikai elterjedésű *Dendrolycopodium dendroideum* (6.13f ábra) – mint neve kétszeresen is sugallja – felálló szárú, kis fácskává nő.

A *Lycopodiastrum casuarinoides* DK-Ázsia gigantikus, liánszerű korpafüve, fára kúszó hajtásai egyes




**6.12 ábra.** Az izospórás *Lycopodium clavatum* életciklus-váltakozása.

adatok szerint a 20 m-es hosszúságot is elérhetik. Sztrobiluszai többszörösen villásan elágazó végágakon fejlődnek (6.13g ábra). Fiatal levelei ár alakúak, idősebb korban a hajtásra simulnak – az egész növény megjelenésében a *Casuarina* génusz fáira (508. oldal) emlékeztet, innen ered a neve.




**6.13 ábra. a:** *Lycopodiella inundata* (Washington állam, T. McNitt, CC BY-4.0), **b:** *Palhinhaea cernua* (Taiwan), **c:** *Lateriostachys lateralis* (Új-Zéland, M. Lusk, CC BY-NC 4.0), **d:** *Diphasiastrum complanatum* (British Columbia, Kanada, J. Hedley, CC BY-NC), **e:** *Spinulum annotinum* (Nova Scotia, Kanada, D. McCorquodale, CC BY), **f:** *Dendrolycopodium dendroides* (Massachusetts, Kirisame, CC BY-SA 3.0), **g:** *Lycopodiastrum casuarinoides* (Taiwan, Kinmatsu Lin és Chen Shu, CC BY-NC).

*Huperziaceae (276)*

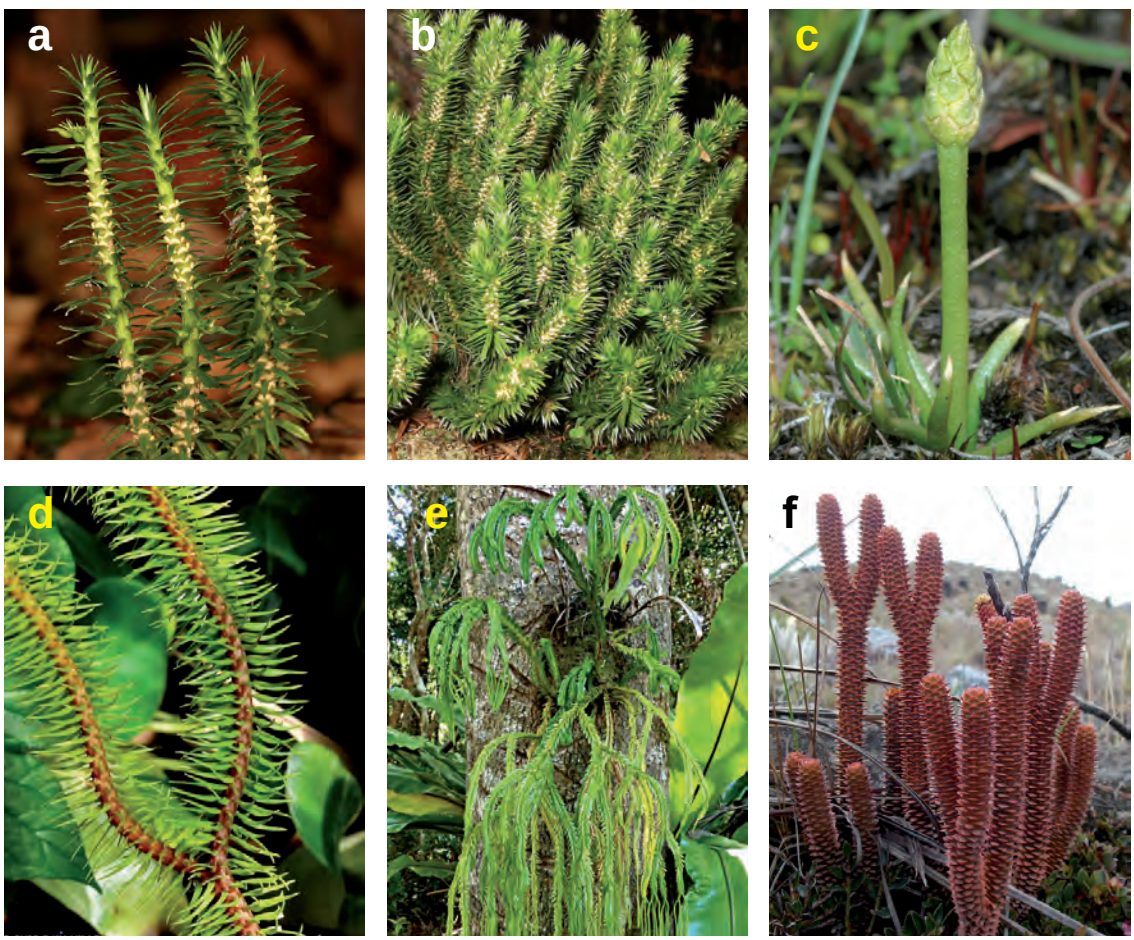
A sporofillumok általában nem formálnak külön füzért, hanem elvegyülnek a vegetatív levelek (trofofillumok) között, alakjuk is hasonló – egyetlen kivétellel. A klonális terjedés nem általános. A villás elágazás egyforma hosszú hajtásokat eredményez.

*Huperzia* (25). Sporofitonjuk felálló, nem elágazó, leveleik között gyakran vegetatív szaporító képleteket, gemmákat formálnak. Talajlakók. A *H. lucidula* (6.14a

**6.2 cédula: A korpafűfélék gyakorlati jelentősége**

Nem nagy, még a mohákéhoz képest is csekély. Leginkább a tömegesen termő *Lycopodium*-ok spórái jönnek számításba, az ún. korpafűpúder formájában. Ez a finom por tűzijátékok, villanó elegyek alkotója, mert levegővel elegyedve intenzív fényjelenség kíséretében hirtelen ég el. Bűvészek szívesen alkalmazzák látványos, de könnyen eloltható tüzek előállítására. A spórák viaszos felülete miatt tabletták bevonataként is számításba jöhet. Fizikai kísérletekben elektromos töltés és hanghullámok láthatóvá tételére, és a Brown-mozgás bemutatására használják. Történetileg érdekes, hogy a xerox technika fejlesztésének korai szakaszában is jelentős szerep jutott a korpafüvek spóráinak. A csipkeharasztok egyes fajait pedig gyógynövényként ismerik, pl. a *Selaginella articulata* állítólag a kígyómarás hatékony ellenszere a kolumbiai népi gyógyászatban.

A múlt fatermetű korpafüvei annál inkább jelentősek számunkra. A karbon időszak domináns növényei, a pecsétfák és a pikkelyfák (188. oldal) maradványai nagymértékben hozzájárultak a kőszéntelepek kialakulásához.




**6.14 ábra. a:** *Huperzia lucidula* (Vermont, T. Murray, CC BC-NC), **b:** *H. selago* (Ausztria, Tigerente, CC BY-SA 3.0),**c:** *Phylloglossum drummondii* (Ausztrália, C. Lindorff, CC BY), **d:** *Phlegmariurus squarrosus*, **e:** *Ph. phlegmarioides* (Új-Kaledónia, JohnB-nz, CC BY-NC), **f:** *Ph. brevifolius* (Kolumbia, D. Amariles, CC BY-NC 2.0).

ábra) észak-amerikai faj, élénk zöld színű, 1 cm-es levelei vannak. Szélesebb (azaz cirkumpoláris) elterjedésű a részeg korpafű v. györgyfű (*H. selago*, 6.14b ábra), amivel elvétve Magyarországon is találkozhatunk. Savanyú talajú erdőkben él.

*Phylloglossum* (1). A molekuláris elemzések szerint az előző testvércsoportja a *Ph. drummondii* (6.14c ábra). Ezt támasztja alá például a spóra felépítése is. Morfológiailag azonban jelentősen eltér rokonaitól: gumószerű gyökérből közvetlenül eredő nyele kúpos sztrobiluszban végződik, rozettában álló levelei több cm hosszúak. Hímivarsejtjei sok- (20) ostorosak, ami egyedülálló sajátság a korpafüvek között (l. még durdafüvek). A *Lycopodiales* növényeinek viszonylag magas a kromoszómaszáma ($n$ = 23–156), de ez a faj ebben is kitűnik a maga 250-es alapszámával. Ausztrália és Új-Zéland bennszülöttje.

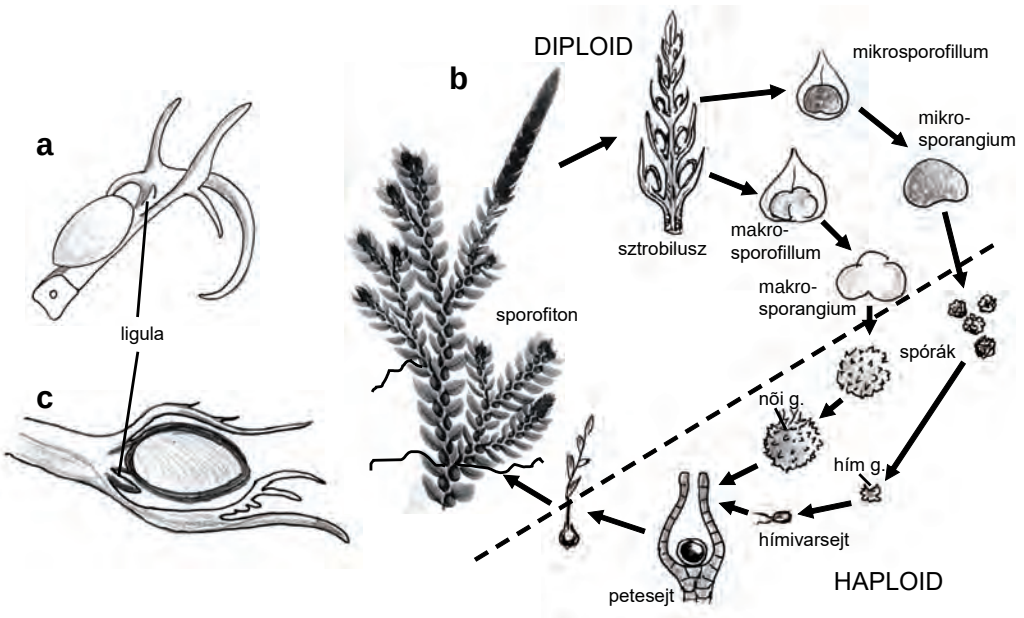
*Phlegmariurus* (250). Megjelenésükben leginkább a *Huperzia* fajokra emlékeztetnek – ha a *Phylloglossum* nem ékelődne közéjük a kladogramon, sok botanikus egy génuszba vonná őket. Szinte mindegyik trópusi, döntően epifiton életformájú, fákról lecsüngő növény, de talaj- és sziklalakók is vannak közöttük. Morfológiailag és ökológiailag igen változatosak, a tengerszinttől az 5000 m-es csúcsokig megtalálhatók, vagyis az egyik legszélesebb tűrőképességű edényes növénycsoport. A *Ph. squarrosus* (6.14d ábra) az Indopacifikus régió gyakori faja. Hasonló elterjedésű a *Ph. phlegmarioides* (6.14d ábra), melynek levelei négy sorban állanak, élénkzöldek. Számos magashegységi fajuk szervezetében viszont a vörös elnyomja a zöldet, mint például a bizarr megjelenésű dél-amerikai *Ph. brevifolius* (6.14f ábra) esetében. A karotinoidok ilyen mértékű felhalmozódása nyilván a túl erős napsugárzás elleni védekezést szolgálja.

### *6.5.2 Út a heterospória felé*

A korpafűfélék másik, heterospórás kládján (*Isoetophytina*) belül a *Protolepidodendron*-félék fajai adják az első leágazásokat. Ezek mindegyike régen kihalt a karbon időszakban. Példaként a még izospórás, fél méter magasra megnövő *Leclercqia complexa* említendő (középső devon, 6.15a ábra). Levele villás elágazású volt, alapján az adaxiális oldalon nyelvecskével (*ligula*). Ez az apró, lemezes függelék az összes heterospórás korpafűfélére jellemző, funkcióját azonban pontosan még ma sem ismerjük. Egyes feltételezések szerint ez egy kiválasztó szerv, melynek nyálkás terméke nedvesen tartja a fiatal leveleket. Élettartama rövid; idősebb leveleken nem figyelhető meg. Maga a *Protolepidodendron* inkább egy gyűjtőnév, hiszen a nemzetségbe sok, csupán töredékesen megőrződött, korpafűszerű, és a levelek csúcsán villásan elágazó növényi leletet sorolnak a paleobotanikusok.

### *6.5.3 Isoetopsida (950)*

Ezen a kládon minden ma élő faj és az összes kihalt szervezet heterospórás. A női spóra (makro- vagy megaspóra) jóval nagyobb, mint a hím (mikrospóra),




**6.15 ábra. a:** A *Leclercqia complexa* levele, **b:** a heterospórás *Selaginella* életciklus-váltakozása, **c:** a *Miadesmia membranacea* makrosporofilluma. g = gametofiton.

s ezek külön sporangiumban (makro-, ill. mikrosporangium) fejlődnek.[7] A gametofiton tehát egyivarú, a megtermékenyítés után kifejlődő sporofiton viszont mindig kétivarú: ugyanazon a növényen makro- és mikrosporangiumok is kialakulnak. Mindkét nemű gametofiton redukált, a spórán belül fejlődik (endospória). A megtermékenyítést a spórafal felrepedése teszi lehetővé. A fiatal sporofiton, vagyis az embrió is egy darabig a makrospórán belül marad. A ligula jelenléte is általános.

### *Selaginella – csipkeharasztok (700)*

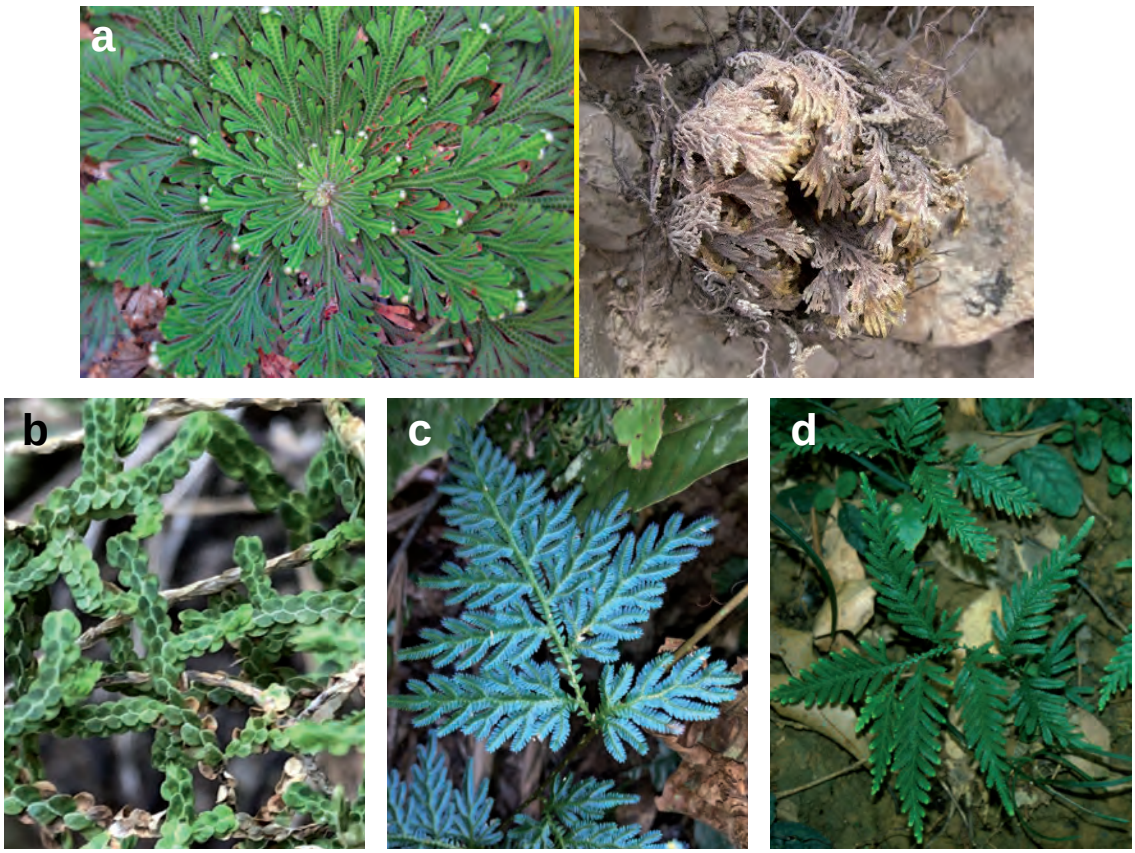
Felületes szemlélő nehezen különbözteti meg őket a lombosmoháktól. A sporofiton hajtásrendszere többnyire villás elágazású, az elágazásokon egy sajátságos, erre a csoportra jellemző szervvel, a gyökérre emlékeztető rizofórummal. Ez járulékos gyökérré fejlődik amikor talajt ér. Ha a hajtáscsúcs letörik, a rizofórum leveles szárrá alakulhat. A mikrofillumok spirálisan vagy négy sorban rendeződnek el a száron. Ez utóbbi esetben a hasi oldalon lévő két sorban kisebb, a háti oldal soraiban pedig nagyobb levelek fejlődnek (anizofillia), és csak az utóbbiakon vannak gázcserenyílások. A sporofillum füzér az ágak csúcsi részén helyezkedik el, benne általában mindkét nemű sporangium megtalálható. A sporangiumok a ligula és a hajtástengely között fejlődnek a levélen. A makrosporangiumokban négy nagy makrospóra képződik; több fajnál csak az egyik belsejében alakul ki gametofiton, a többi elhal. A mikrosporangiumok százával termelik az apró mikrospórákat. A hím gametofiton is spórán belül maradó, mindössze egy protalliális (előtelepi) sejtből és egy antheridiális sejtből áll. Ez utóbbi osztódásával alakulnak ki a kétostoros ivarsejtek, amelyek a mikrospóra falának felszakadásával szabadulnak ki. Kromoszómaszámuk az izospórás korpafüvekhez képest alacsony, n = 9 vagy 10. A csipkeharasztok talaj- vagy fánlakó életmódot folytatnak. Az egész földkerekségen elterjedtek, főleg a trópusi égövben gyakoriak, de még a sarkvidékeken is előfordulnak. Észak-Amerikában, a Chihuahua-sivatagban él a „feltámadó" növény (*S. lepidophylla*, 6.16a ábra), ami a teljes kiszáradást is elviseli (6.3 cédula). Hazánkban, a Nyugat-Dunántúlon adventív (behurcolt), esetleg spontán terjedő fajként fel-felbukkan a *S. helvetica*. A mexikói *S. schaffneri* (6.16b ábra) különlegessége, hogy levélere többszörösen elágazó – amit persze csak erős nagyításban lehet megfigyelni. Ez a kivételes állapot arra utal, hogy az enációs elmélet önmagában nem magyarázhatja meg minden korpafűféle levelének eredetét. A délkelet-ázsiai elterjedésű *S. moellendorffii* teljes nukleotid-szekvenciáját 2007 óta ismerjük, mérete kb. 100 Mbp, az egyik legkisebb ismert növényi genom. Ráadásul az összes genom közül a legmagasabb benne a guanin+citozin arány (Hecht et al. 2011). A dél-amerikai *S. erythropus* érdekessége, hogy leveleinek bőrszöveti sejtjeiben csak egy nagy, csésze alakú kloroplasztisz található („bizonoplast", Sheue et al. 2007), melynek tilakoid struktúrája egyedülálló: felső részében a tilakoidok nem tömörülnek gránumokba, csak az alsóban. Mindez feltehetően a gyenge megvilágításhoz való való alkalmazkodás velejárója. A *S. willdenowii* (6.16c ábra) viszont ellentétes problémákkal küzd: árnyékos helyen él ez is, de időnként erős napsugárzás éri, és ez ellen védi a kékesen irizáló, lemezes szerkezetű kutikula. Ázsia trópusi-szubtrópusi területeinek másik faja a talajlakó, örökzöld *S. delicatula* (6.16d ábra). Az egész génuszra következtethetünk spóráinak méret-adataiból: a mikrospórák átmérője 20–30 µm, a makrospóráké 350–375 µm. A legnagyobb méretű csipkeharaszt a dél-amerikai epifiton, a *S. exaltata* a maga 20 méteres kiterjedésével.

**6.3 cédula: „Feltámadó" növények**

A *Selaginella lepidophylla* több évig is életképes marad akkor is, ha egyáltalán nem jut vízhez. Ebben a tekintetben a lombosmohákra emlékeztet. Víztartalma 95%-ának elvesztését is elviseli, és nedvesség hatására teljesen visszanyeri életképességét. Ezt a teljesítményt többször is megismételheti élete során, bár a túlélőképessége fokozatosan csökken. Kiszáradáskor a növény összegömbölyödik, megbarnul. A túlélés kémiai mechanizmusa abban áll, hogy kiszáradás közben egy trehalóz nevű szénhidrát és betainok szintetizálódnak, amelyek sajátságos vízpótlékként megvédik a sejteket a bennük lévő sók mérgező hatásától. Ezek az anyagok széles körben elterjedtek az élővilágban, lehetővé téve az ozmotikus stressz, szárazság, magas sótartalom és a magas hőmérséklet elviselését. De még ez sem elég: a haraszt által kibocsátott szerves anyagok egy sajátságos baktériumflórát is támogatnak, amelyek egy tápanyagdús „mini oázissal" veszik körül és védelmezik a gyökérzetet. Ez az extrém körülmények között kialakuló szimbiotikus kapcsolatok figyelemre méltó példája.

Más növényfajok is rendelkeznek a szárazságtűrés hasonló formájával a csipkeharasztok között és más csoportokban is, például a *Pleopeltis polypodioides* nevű páfrány (241. oldal) és a *Xerophyta* egyszikű génusz fajai (344. oldal). Ilyen vonatkozásban a közel-keleti jerikói rózsát (*Anastatica hierochuntica*, *Brassicaceae*) említik leggyakrabban, de ez nem igazi túlélőnövény: higroszkóposan kiterjed és összehúzódik, de a teljes kiszáradás hatására elpusztul.

7 Az angol nyelvű irodalomban a „macrospore" helyett inkább a „megaspore" szerepel. Érdemes megjegyeznünk, hogy ez a két kifejezés teljesen azonos jelentésű, csakúgy mint a makrosporangium és a megasporangium, a makrogametofiton és a megagametofiton és a többi hasonló fogalompár.




**6.16 ábra a:** *Selaginella lepidophylla* frissen (Texas, R. Deans, CC BY-NC) és kiszáradt állapotban (K. Bader, CC BY-NC), **b:** *S. schaffneri* (Mexikó, R. E. Llanos, CC BY-NC-SA), **c:** *S. willdenowii* (Maláj-félsziget, A. Bragin, CC BY-NC), **d:** *S. delicatula* (Taiwan).

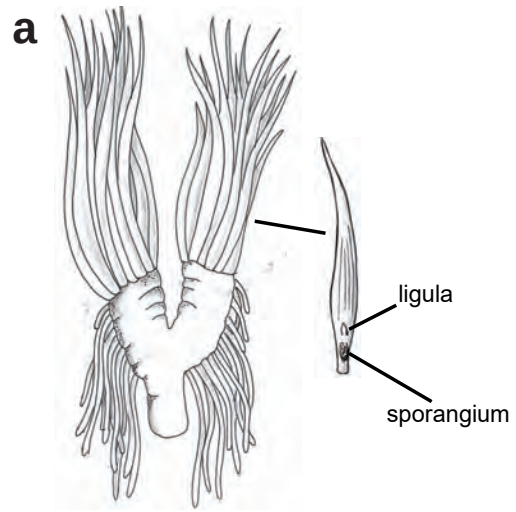
A csipkeharasztok kb. 400 millió éve váltak el a többi korpafűfélétől, s igen keveset változtak – aminek látszólag ellentmond, hogy molekuláris evolúciójuk gyorsabb, mint a zárvatermőké (Banks 2009). Legbiztosabb korai leleteik a felső karbonból kerültek elő. Feltételezések szerint a sztrobilusz leletek alapján ismert *Miadesmia membranacea* (6.15c ábra) a csipkeharasztok karbonbéli rokona lehetett. Makrosporangiumában csak egy nagy spóra képződött, s abban, még a sporangiumon belül maradva fejlődött ki a női gametofiton. Eddig megegyezik a csipkeharasztokkal. Az viszont már komoly eltérés, hogy a makrosporangiumot egy integumentumra emlékeztető réteg vette körül, s Benson (1907) mikropilére emlékeztető nyílást is felfedezni vélt rajta. Ez a struktúra erősen emlékeztet a legtöbb hajtásos növényre jellemző szaporító képletre, vagyis a magra (6.5 rész).

## *Isoëtes vagy Isoetes– durdafüvek (250)*

A kétféle névhasználatot a 6.4 cédula magyarázza meg. Jellemző rájuk a gumószerű föld alatti „törzs”, melynek befelé osztódó kambiuma kismértékű másodlagos vastagodásra is képes. Nem elágazók (kivéve: *Isoetes andicola* Dél-Amerikából, 6.17a ábra), és e tekintetben lényegesen különböznek a *Lycophyta* többi recens fajától – felületesen inkább az egyszikűekre hasonlítanak. Rozettában álló leveleik hosszúak, az 1 métert is elérhetik (*I. dubsii*, Brazília), bennük négy légcsatorna húzódik. A levelek tövében, a belső (adaxiális) oldalon vannak a zsákszerű sporangiumok. A mikrosporangiumos levelek fejlődnek ki először a növény életében, majd később, ezeket körülölelve jelennek meg a makrosporofillumok. A négy makrospóra mindegyike életképes, méretük általában 0,5 mm (a boreális elterjedésű *I. lacustris* = *I. macrospora* esetében 0,8 mm is lehet). A gametofiton, a többi heterospórás korpafűféléhez hasonlóan, a spóra belsejében fejlődik, kevés sejtből áll. A hímivarsejt sokostoros – ezt az állapotot a *Lycopodiophyta* kládon belül csak a *Phylloglossum*-nál figyelhetjük meg.

A durdafüvek elsősorban nedves talajon vagy vízbe merülve élnek, az egész világon előfordulnak. Nincs hazai képviselőjük, legközelebb a mediterráneumban találkozhatunk velük (pl. *I. histrix*, 6.17b ábra). A durdafüvek könnyen hibridizálódnak, fajképződésükben gyakori az allopoliploidia. Legrégebbi biztos leleteik a perm végére datálhatók,

egy ritka módon teljes növényi fosszília alapján (*I. beestonii*). A triászban éltek a rokon *Pleuromeia* fajok, amelyek legfeljebb 2 m magasra nőttek, a lágy szár végén levélüstökkel és egy vagy kevés sztrobilusszal.







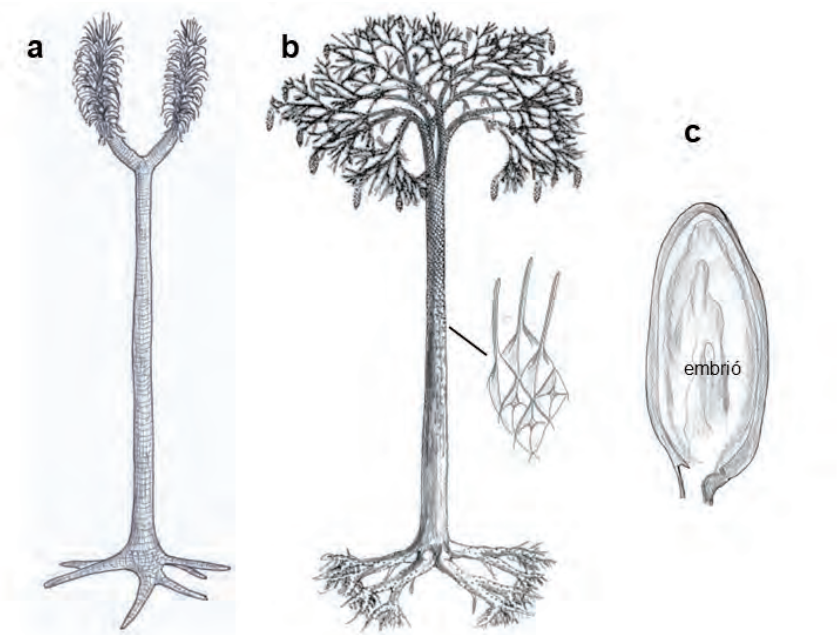
**6.17 ábra. a:** *Isoetes andicola* és egy levelének adaxiális felülete, **b:** *I. histrix* (Szardinia).

**6.4 cédula: ë vagy e?**

A durdafű tudományos nevét *Isoëtes* és *Isoetes* formában is írhatjuk. A génuszt Linné írta le, az ékezetes változatban. A szó görög eredetű, eredeti jelentése kb. isos- (egyenlő) + etas (év), utalva arra, hogy a növény szezonálisan nemigen változik. Az ékezetes forma arra figyelmeztet bennünket, hogy a latinizált görög szóban külön kiejtendő „o" és „e" hang van, nehogy valaki ö-nek ejtse a kettőt együtt, mint az oe-t általában. A legújabb nómenklatúrai szabályzat („*International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants*". 2011. Melbourne, 60.6 cikkely), az *ë* használatát megengedi, de nem kötelezi. Arra hivatkozik, hogy a kiejtési problémák másodlagosak a helyesíráshoz képest, s ezért megpróbálja minimalizálni az ékezetes betűk előfordulásait. Így nyugodtan írhatjuk egyszerű e-vel, *Isoetes*-nek, nem felejtve persze a korrekt kiejtést.

## *Lepidodendrales – Pikkelyfafélék*

A durdafüvek – valószínű – testvércsoportja (bár az is könnyen elképzelhető, hogy a kapcsolat nem ilyen jellegű, s a durdafüvek a pikkelyfafélék egyik belső kládjaként őrződtek meg mind a mai napig). Magas, néha 40 métert is meghaladó, fás szárú növények voltak. Ritkán (de mindig villásan) elágazó törzsük elérte az egyméteres átmérőt, felületén jellegzetes, rombusz alakú levélripacsokkal. Ezek a pikkelyszerű képződmények a hosszú levelek alapjának maradványai, és sokat megtartottak a fotoszintetikus szövetekből. Vagyis a növény teljes föld feletti része egyöntetűen zöld színű lehetett. A fa másodlagos vastagodását egyoldalú (unifaciális) kambium biztosította, ami csak xylemet és kérget fejlesztett, háncssejteket nem. A fa szilárdságát elsősorban a vastag kéregnek köszönhette. Gyorsan növekedtek, teljes testmagasságukat 10–15 év alatt elérték. A nagy tömegű növényt erőteljes, 12 m hosszúságot is elérő, de nem túl mélyre hatoló gyökerek rögzítették. Legismertebb képviselőik a pecsétfa (*Sigillaria,* 6.18a ábra) és a pikkelyfa (*Lepidodendron*, 6.18b ábra). Az utóbbi sztrobilusza elérte a 40 cm hosszúságot, benne makro- és mikrosporangiumokkal. Egy másik génuszban a női sztrobiluszban egy makrosporangium jött létre, a gametofiton a sporangiumba bezárt spórában fejlődött ki, és azzal együtt hullott le az anyanövényről (*Lepidocarpon*, 6.18c ábra). Egyes vélemények szerint a megtermékenyítés a sporangiumon belül megtörtént, s beindult az embrió fejlődése, melyből szállítóedényeket is kimutattak (vö. Taylor 2009). Ha ez nem fosszilizációs műtermék, akkor kimondhatjuk: a *Lepidocarpon* teljes mértékben megfelelt a magvasság állapotának.




**6.18 ábra. a:** *Sigillaria*, **b:** *Lepidodendron*, **c:** *Lepidocarpon* „mag”.

A forró és nedves karbon időszak vegetációját döntően meghatározta ez a csoport, amely 310 millió éve érte el virágkorát. Elsősorban mocsári környezetben éltek, igen sűrű állományokban: egy hektáron akár ezer példány is nőhetett. A késő karbon majd a perm szárazodó klímáját már nem viselték el, és igen gyorsan eltűntek a Föld flórájából. De csak onnan, ugyanis jelentősen átalakulva, más harasztok maradványaival együtt óriási kőszéntelepek alakultak ki belőlük.

*Summa summárum*

- A *Polysporangiophyta* ma élő képviselői mind edényesek, a *Tracheophyta* kládba tartoznak.
- A *Tracheophyta* klád két – távolról sem hasonló fajszámú koronakládra hasad, a korpafűfélék (*Lycopodiophyta*) és a valódi levelűek (*Euphyllophyta*) kládjára.
- *A Lycopodiophyta* a mikrofillummal rendelkező növények koronakládja, mintegy 1338 ma élő fajjal, sok nevezetes kihalt képviselővel.
- Spórával terjednek, hasonlóan a korábban közeli rokonnak vélt többi haraszthoz. Evolúciójuk azonban teljesen független a páfrányok és zsurlók filogenezisétől: minden újdonság (pl. a heterospória, a levél és a magvasság megjelenése) konvergencia eredménye.
- A korpafűfélék hímivarsejtje megőrizte az ősi kétostoros állapotot, ami egyébként a mohákat is jellemzi. Ez alól csak néhány taxon (durdafüvek, *Phylloglossum*) kivétel, melyeknél a sokostoros spermium leszármaztatott (autapomorf) karakternek tekinthető.

## 6.6 Főbb evolúciós trendek a mag kialakulásában

Az elterjedést biztosító magról vagy ahhoz hasonló képletekről először ebben a fejezetben volt szó. Feltételezések szerint, és nem 100 százalékig bizonyítottan, egymástól függetlenül a *Selaginellales* a *Lepidodendrales* kládokon is megjelentek csakúgy, mint más, a későbbiekben tárgyalt harasztcsoportokban. Mindez egyértelműen utal arra, hogy a *magvasság* kialakulása a szárazföldi növények evolúciójában kiemelten fontos lépés. Mind a kihalt, mind pedig a ma is élő növények vizsgálata egyértelműen jelzi: a maggal rendelkező növények szelekciós előnnyel rendelkeznek a többiekkel szemben. Ennek fő oka a szaporodási folyamatok víztől való minél erősebb függetlenedésében keresendő.

A *mag* – definíció szerint – egy érett magkezdemény, azaz már megvan benne a megtermékenyítést követően kialakuló fiatal sporofiton, a *csíra* (*embrió*). A *magkezdemény* (*ovulum*) egy *burokkal* (*integumentum*) ellátott makrosporangium a tápszövettel, csíra nélkül. Nem könnyű a fosszilis anyag alapján eldönteni, hogy egy maradványban magról vagy magkezdeményről van-e szó, hiszen a csíra jelenléte nehezen igazolható egyértelműen. Kisebb „kockázattal” járna, ha magvas korpafűfélék helyett csak magkezdeményesekről beszélnénk. De menjünk most egy kicsit visszafelé az időben: hogyan képzeljük el egyáltalán a magkezdemény kialakulását? Ebben segít bennünket az alábbi áttekintés, melyet valóban a – nem növénytani értelemben vett – „gyökereknél” kell kezdenünk.

Az első megvizsgálandó szempont a harasztok spóráinak morfológiája és ivari determinációja. Egyértelmű, hogy a kezdeteket *izospória* jellemzi. Ezután a spórák ivarilag differenciálódnak, viszont morfológiai elkülönülés még nincs, vagy jelentéktelen (*homoiospória*). Bár ezt az állapotot eddig csak a moháknál említettük, a 7. fejezetben a zsurlóknál újra felbukkan. A következő lépcsőfok a különböző ivari meghatározottságú spórák alaki differenciálódása: a hím jellegű spórák (*mikrospórák*) méretükben kisebbek, és egyre nagyobb számban képződnek, mint a női jellegű spórák (*makrospórák*). Kezdetben a kétféle spóra még ugyanabban a sporangiumban fejlődhetett ki (*anizospória*), ami a moháknál is tapasztalható. Ez még a ma élő korpafűfélék között is előfordul: az indiai *Isoetes pantii* ilyen „koedukált" sporangiumát Goswami (2014) heterosporangiumnak nevezte el. Az evolúció során a makrospórák száma lecsökken, s végül a tetrád négy spórájából csak egy marad meg. A mikro-, illetve a makrospórák termelődési helye elválik, s külön fejlődnek a mikro-, ill. makrosporangiumban. A kétféle sporangium rendszerint egy növényen fejlődik, sokszor egy sztrobiluszon belül (egylakiság). Arra, hogy spóratermő növények sporofitonja egyivarú (kétlakiság) leginkább a moháknál találunk példát. A harasztoknál ez az állapot igen ritka (pl. *Pteris platyzomopsis* a páfrányok körében, 7. fejezet) – vagyis ez már nem tűnik túlzottan előnyösnek a haraszt számára.

Felvetődik persze a kérdés, hogy miért volt olyan kedvező a heterospória, ill. a makrospórák kialakulása az izospóriával szemben. Ha csak az elterjedő képességet nézzük, az izospória előnyösebbnek látszik, mint a heterospória, hiszen az új területek kolonizálása „egyszerűbb" és biztosabb, ha a gametofitonok egylakiak. A valódi ok feltehetően az ún. *reproduktív allokáció* jelensége, vagyis az, hogy a növény erőforrásainak nagyobbik részét fordítja a fennmaradást közvetlenül szolgáló képletekre (a makrogametofitonra), mint a mikrogametofitonra, amely az ivarsejt kibocsátásával be is tölti szaporodásbeli funkcióját. Evolúciósan tehát az a kedvező, ha az erőforrások egyenlőtlenül oszlanak meg, s ezt a növényvilág törzsfejlődése egyértelműen igazolja is.

Az izospórás növények *exospórásak* voltak, azaz a gametofiton a spóra falán kívül fejlődött ki. Azt nem tudjuk, hogy volt-e olyan izospórás haraszt, amely endospórás egylaki gametofitont fejlesztett volna.[8] A heterospórás növények esetében azonban gyakorlatilag mindig *endospóriáról* beszélhetünk, azaz a gametofiton a spórán belül kifejlődik, és a spóra így terjed (kivétel, már megint, a *Pteris platyzomopsis* nevű páfrány). A makrospóra viszont később már nem is szóródik ki, de ez egy másik fő szempont, amit az alábbiakban részletezünk.

A magkezdemény kialakulásának további értelmezéséhez a szárazföldi növényi evolúció három fő szakaszát érdemes elkülönítenünk, amelyben a spórák kihullása a sporangiumból, illetve a makrosporangium felnyílása a döntő (vö. 6.1. táblázat):

1) Szabadspórás növények, a mikro- és a makrospórák egyaránt kihullanak a felnyíló sporangiumból.

2) Még mindig felnyíló sporangiumok, de csak a mikrospórák szóródnak ki. A makrospórák benne maradnak a makrosporangiumban. A gametofiton ezen belül kezd kifejlődni. A makrosporangiumot körülvevő integumentum kialakulása is megkezdődik, de a sporangium felnyíló jellege miatt magkezdeményről még nem beszélhetünk. A nyílt sporangiumon belüli archegóniumban lévő petesejt megtermékenyítéséhez mindenképpen *szabad vizes közegre* van szükség.

3) A mikrosporangiumok továbbra is felnyílók, és kiszórják a spórákat, a makrosporangiumok viszont nem nyílnak fel. Az integumentum teljesen körülzárja a makrosporangiumot, benne a makrogametofitonnal: kialakul a magkezdemény. Az integumentumon a *csírakapu* (*mikropile*) teszi lehetővé a hímivarsejtek bejutását a petesejthez. A magkezdemény, azaz zárt sporangium és integumentum tehát önmagában feltételezi egy olyan mechanizmus létét, amelynek révén a hímivarsejtek átjutnak az integumentumon, a makrosporangiumon (amelyet majd nucellusnak nevezünk) az archegóniumig, hogy megtermékenyíthessék a petesejtet. Ez a mechanizmus a pollentömlő vagy ahhoz hasonló képlet kialakulása – amely a nyitvatermőknél jelenik meg.

A *Lepidocarpon* leletanyaga alapján úgy tűnik, hogy makrosporangiuma felnyíló volt, a hímivarsejtek víz közvetítésével jutottak egy résszerű nyíláson át a benne kifejlődő gametofitonhoz, az archegóniumba. Tehát még magkezdeményről se nagyon lehet szó a fenti, szigorúbb értelemben. A *Lepidocarpon* szaporító képlete azonban minden egyéb szempontnak megfelel, hogy magkezdeménynek tekinthessük, ha a szállítószövetekkel bíró embrió jelenléte igazolható benne. Ez viszont már a mag jellemzője – mutatva, hogy milyen izgalmas téma e csoport vizsgálata és összehasonlítása más növényekkel.

## Kérdezz! – Válaszolok...

**K:** Feltűnik nekem, hogy már az előzőben is és főleg ebben a fejezetben többször utalsz a *harasztok*ra, holott ilyen taxon nem is jelenik meg a rendszertanban – legalábbis nem így említed. Ha olyan kényes vagy a

8 Egyes mohák jellegzetessége viszont, hogy a gametofiton a spórán belül maradva kezd el osztódni, így a spóra láthatólag soksejtes állapotot vesz fel és így terjed. Megfelelő helyre érve természetesen a mohagametofiton mindig „kiszabadul" a spórából.

**6.1 táblázat.** Evolúciós trendek a mag kialakulásában.

| Spórák alakja, ivari determináltsága | Izospória → homoiospória → anizospória → heterospória |
|---|---|
| Spórák száma | A mikrospórák száma nő, a makrospóráké csökken |
| Spórák mérete | Mikrospóra nem változik, esetleg csökken, a makrospóra növekszik |
| Spórák kialakulási helye | Ugyanazon sporangiumban → mikro-, illetve makrosporangiumban |
| Spórák felnyílása | Mind felnyíló → a makrospóra nem nyílik fel |
| Spórák kiszóródása | Mind kiszóródik → a makrospórák a sporangiumban maradnak |
| Gametofiton fejlődési helye | Spórán kívül (exospória) → spórán belül (endospória) |
| Sporangium védettsége | Csupasz sporangium → integumentummal fedett sporangium |
| Hímivarsejtek útja | Szabad vizes közeg → mikropile |

definíciókra, akkor áruld el nekem, mik is azok a harasztok tulajdonképpen?

**V:** Igazad van, valahogy természetesnek vettem, hogy mindenki tudja: a haraszt a spórával szaporodó edényes növények, az *edényes virágtalanok* gyűjtőneve. Egykoron és közismerten a növényvilág egyik törzseként (*Pteridophyta*) tartották őket számon (sokan ma is). A 6.3 ábra kladogramján és e fejezet két koralldiagramján is jól látható, hogy ez a csoport parafiletikus, hiszen a spórával szaporodó edényes növények legközelebbi közös őse megegyezik a spórával szaporodó edényes növények és a magvas növények legközelebbi közös ősével. Mindennek magyarázata, hogy a korpafűfélék evolúciós vonala régen elvált a többi edényes növényétől, az *Euphyllophyta* kládtól. Filogenetikailag például a páfrányok közelebbi rokonai a fenyőknek, mint a korpafüveknek. A „haraszt" tehát nem klád, nem rendszertani kategória egy kladisztikai osztályozásban, de nem kerülhetjük el használatát, ha egy fejlődési fokozatról beszélünk.

**K:** Ez a 6.3 ábrán látható kladogram tetszik nekem, mert az élek típusával érzékelteti azt, hogy a maiakról (folytonos vonalak) jóval többet tudunk, mint a kihaltakról (amelyekhez szaggatott vonalak vezetnek). De…, nem értek valamit. Azt írtad, hogy a *Horneophyton* alsó devonbeli növény, míg a kladogramon később leágazó *Cooksonia* már korábban, a szilurban megjelent. Miképpen lehetséges az, hogy a *Horneophyton* testvércsoportjában nála korábbi szervezetek is megtalálhatók?

**V:** Valóban, ez az aszinkrón kladogramokkal bizony előfordulhat. Ezeknél ugyanis a fa topológiája nem feltétlenül az evolúciós leszármazási mintázat tükrözője. Az említett példában persze az tűnik jobb magyarázatnak, hogy a *Horneophyton* egy columellával rendelkező, a *Cooksonia*-nál régebben élt szervezet leszármazottja, csak az ős még nem került eddig elő. Ebben az esetben nincs semmi gond a testvércsoporti relációkkal: a *Horneophyton* egy olyan kládra esik, aminek legalább egy tagja előbb jelent meg, mint a többi soksporangiumos növény. Ezt a korallon lehet jól érzékeltetni.

**K:** Említetted, hogy a telómaelméletet egyre több kritika éri. Ha jól figyeltem, nem fejtetted ki részletesen, mi a baj vele.

**V:** A kritikusok egy része azt kifogásolja, hogy Zimmermann eredeti javaslatával szemben a telómaelmélettel nem lehet mindent megmagyarázni. Erre pedig már adtam példát: a korpafűfélék mikrofillumának leszármaztatása telómák összeolvadásával teljességel lehetetlen, a fosszilis bizonyítékok inkább az enációs elképzelést támogatják. Több példát azért nem említettem, mert azok a következő fejezetben kerülnek majd elő. A kritikák másik része elvi jellegű, annak ellenére, hogy a Zimmermann-féle elképzelések sok esetben jól illeszkednek a tapasztaltakra, s értelmezni látszanak egyes múltbéli történések eredményeit. Az evolúcióbiológusok véleménye szerint azonban Zimmermann interpretációi valójában nem egy „valódi" elmélet részei, mert sok kérdésre meg sem próbálják a válaszadást, és a magyarázatok voltaképpen minden konkrét esetben úgy alakíthatók, hogy helyesnek látsszanak. Elsősorban a „miértekre" adott válaszok hiányoznak: mi az oka például annak, hogy egy konkrét változás éppen abban a csoportban, s nem egy másikban ment végbe? Miért éppen olyan növekedési típusok maradtak fenn az evolúció során, amilyenek? Választ például a szimulációs modellkísérletektől remélhetünk, amint azt Niklas munkássága is mutatja.

Niklas (1986) elsősorban az elágazásrendszer evolúcióját szimulálta. A változások a modell szerint egy absztrakt térben („morphospace") írhatók le. E tér dimenziói az elágazásrendszer főbb jellemzői, mint például a villás ágak közötti elfordulás szöge és az elágazási valószínűségek. A darwini elvekkel összhangban a növények apró változások sorozatán mennek keresztül a környezethez való alkalmazkodást mutató fitnesz fokozatos maximalizálásával. Minden esetben egy *Cooksonia*-szerű villás alaptípus a kiindulás. A változások az absztrakt térben *alkalmazkodó bolyongás* („adaptive walk") formájában, trajektóriaként jelentkeznek. Mint minden modell, ez is leegyszerűsít, és a fitnesz kiszámolásakor csak néhány célváltozót tud egyszerre figyelembe venni. Ezek a következők: 1) a

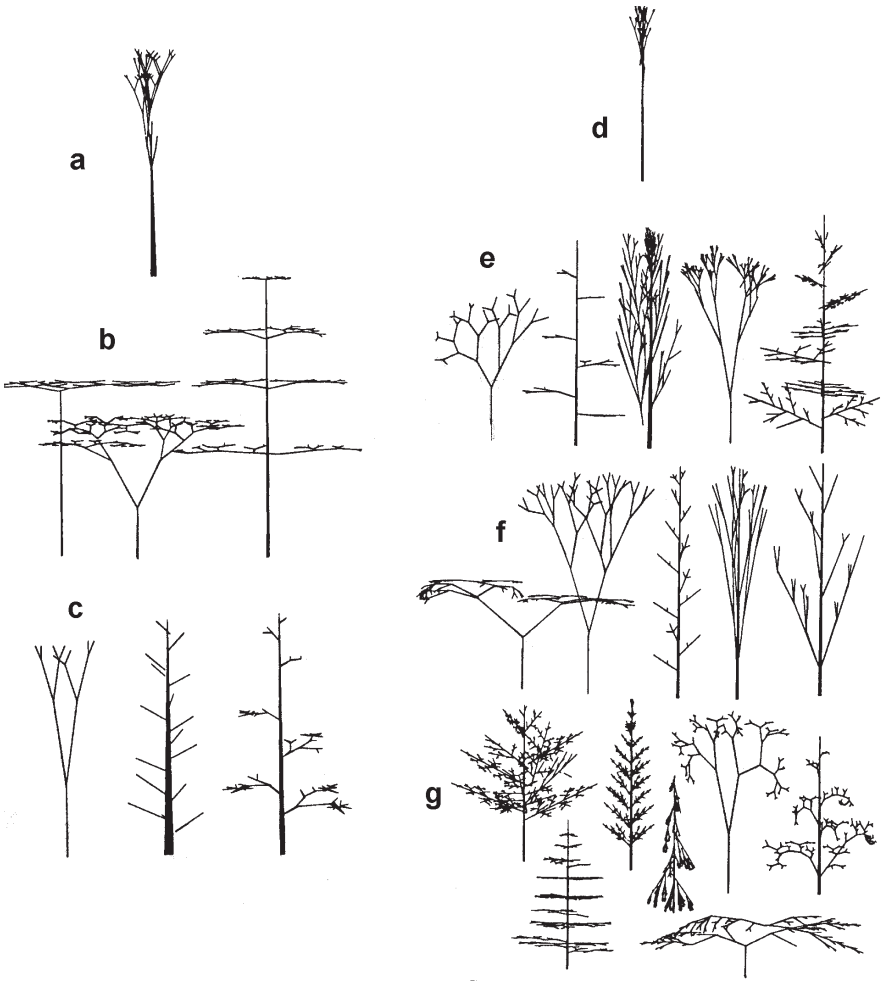
növények fénygyűjtő képessége, 2) a mechanikai stabilitás (mint vegetatív jellegek) és 3) a reproduktív siker (azaz hogy minél messzebb juthassanak a növény propagulumai), illetve ezek kombinációi. A szimulációs algoritmust kellő számú generáción át futtatva megvizsgálhatók a kialakult növekedési típusok (néhány eredményt a 6.19 ábrán láthatunk). Ha csak egy kiragadott célváltozó hatását nézzük, akkor az a–c ábrák elágazásrendszerei mutatják a legnagyobb fitneszt, s válnak győztessé az evolúciós versengésben. A reprodukciós siker, vagyis a spóratermelés és elszórási távolság maximalizálása – talán előre látható módon – megnyúlt, a sporangiumokat a csúcsi részen viselő növény esetében a leghatékonyabb, vagyis a túlnövés jelenségét tapasztaljuk (6.19a ábra). A fénygyűjtő képesség növelése már többféleképpen, de mindig felületnövelő módon, azaz planációval válik lehetségessé (6.19b ábra). Hasonló a helyzet a mechanikus stabilitással, mert ennek fokozása is háromféle végeredményt produkál (6.19c ábra), kettő közülük a monopodiális elágazásrendszernek felel meg. Két célváltozó együttes figyelembevételekor a kapott végeredmény még többféle lehet, kivéve a mechanikai stabilitás – reproduktív siker esetét, mert itt egyértelműen csak egy győztes lehetséges (6.19d ábra). A másik két párosításban, illetve mind a hármat együttesen nézve sokféle végállapot lesz egyformán optimális, ezek értelmezését és a fosszilis anyagban fellelt típusokkal való összehasonlítását az olvasóra bízzuk (6.19e–f ábra). Azt könnyen beláthatjuk, hogy más tényezők figyelembevétele (pl. a környezet folytonos változása) mennyire bonyolíthatja tovább az eredményt. A fenti modell természetesen csak részben jelent alternatívát Zimmermann fejtegetéseihez, hiszen sok fontos morfológiai változást, mint például a mikrofillum kialakulását és a sporangiumok átalakulásait, nem próbálja megmagyarázni. Meg kell jegyeznünk azt is, hogy ugrásszerű változások, amelyek nem zárhatók ki a növényvilág evolúciójából, e modellben egyáltalán nem szerepelnek.

**K:** Mire utalsz az ugrásszerű változásokkal? Lehetségesek ilyenek egyáltalán a növényvilág evolúciójában?

**V:** Zimmermann elmélete evolúciós fokozatosságot, lassú átalakulást tételez fel (gradualizmus), összhangban a darwini alapkoncepcióval. Ennek értelmében a változások hátterében mikromutációk állanak, s ezek a populáció variabilitásának fő okozói. A populációból lassan kiszelektálódnak a kevéssé életképes egyedek, így egyes mutációk hatása eltűnik, míg más mutációk eredménye széles körben elterjed. Mindez annyiban mond ellent a tapasztaltaknak, hogy a fosszilis bizonyítékok között a teljes fokozati sorok viszonylag ritkák (de: lásd a *Sphenophyllum* példát a 7. fejezetben), a nagyobb ugrások viszont annál gyakoribbak. Ez persze nem csoda, beszéltem már a paleontológiai leletek igen hiányos voltáról. Remélhető persze az is, hogy további leletek így-úgy betöltik majd a leszármazási sorok „szakadékait", de lehetséges egy elméleti magyarázat is. Erről, vagyis a pontozott egyensúly („punctuated equilibrium") elméletéről részletesen az 1. fejezetben szóltam (8. oldal). Fajok hibridizációja vagy a kromoszómaszám sokszorozódása (poliploidizáció) akár egy generáció elteltével is jelentős változásokat idézhet elő, melynek következtében morfológiailag eltérő, reproduktíve izolált fajok keletkezhetnek. Erre a mai növényvilág bőven szolgáltat bizonyítékokat, a fosszilis leletek azonban jóval kevésbé. Nagyobb léptékben persze vannak adatok egyes csoportok relatíve hirtelen felbukkanásáról, gyors diverzifikációjáról – hadd emlékeztesselek arra, hogy ebben a fejezetben már szerepelt az „evolúciós robbanás" kifejezés, s lesz rá később is példa. Sztázisra viszont bőven akad paleontológiai bizonyíték, melyeket a köznyelv – a nyilvánvaló belső ellentmondással terhelt – „élő kövület" nyelvi szerkezettel illet. Éppen a korpafüvek igazolják, hogy lassú változás, látszólagos mozdulatlanság, vagy csak igen kismértékű átalakulás igenis lehetséges. További példákat majd a zsurlók és a nyitvatermők körében találunk. Ősi tulajdonságok hosszú ideig való fennmaradása is idetartozik – vö. virágszerkezettel a zárvatermők esetében. A pontozott egyensúly elmélete a növényvilág esetében azért alkalmazható nehézkesen, mert gyors változás és az utána következő állandóság együtt nem nagyon mutatható ki.

**K:** A korpafűfélék szerepe talán a karbon időszaki vegetációban volt a legnagyobb a Föld történetében. Voltaképpen hány korpafűféle fajt ismerünk ebből az időszakból? Csak a recens fajszámokat tüntetted fel az egyes csoportok neve után.

**V:** Pontos számot adni két okból sem lehetséges, az egyik inkább elvi, a másik pedig gyakorlati. A fajszámokkal kapcsolatos elvi problémákat már megvitattuk az 1. fejezetben, egészen pontosan az 1.5 cédulában. De egyáltalán nem baj, ha időnként ismétlésekbe bocsátkozunk. Tehát: az élővilág fajszámáról legfeljebb csak egy adott időpontra, mondjuk, éppen a jelenre vonatkoztatva tudunk érdemlegesen beszélni. Még ekkor se könnyű a dolgunk, hiszen nagyon sok esetben elmosódnak a fajok közötti határok, akár földrajzi, genetikai, szaporodásbeli vagy morfológiai értelemben. Olyan hosszú időtartamra, mint amekkora a karbon, vagyis 60 millió évre, fajszámról beszélni biztosan nem lehet, ha az evolúció fent említett gradualista modelljét vesszük tekintetbe. Maga Darwin is több helyen kifejtette, hogy a tér-időben tulajdonképpen a „faj" az ember kényelmét szolgáló gyakorlatias kategória, nem is beszélve a génuszokról. Ha a pontozott egyensúly általános érvényű lenne (tudjuk: nem az) akkor se lehetne pontos fajszámról beszélni, hiszen ebben az evolúciós modellben is vannak fokozatos változással jellemezhető, bár




**6.19 ábra.** Az elágazásrendszer evolúciójának modellezése Niklas (1986) nyomán.

viszonylag rövid szakaszok. A hirtelen, generációról generációra történő fajváltás („szaltáció"), ha el is képzelhető pl. poliploidizációval, semmiképpen sem általános minden élőlénycsoportra, minden időben. Tehát térben és időben tekintve az élővilágot, a fajok nem különülnek el, és ezért meg sem számlálhatók.

A leletanyag persze nem mutatja a fokozatosságot, igencsak „likacsos", ahogy már mondtam. De a fajok átmenetiségéről/elkülönüléséről azért sem tudunk meggyőződni, mert még az ismert fosszíliák faji besorolásával is gondok vannak, különösen a botanikában. A teljes, egészben fennmaradt növénypéldányok igen ritkák, általában csak egy-egy levéllenyomat, egy megkövesedett törzsdarab vagy mag kerül a kutató kezébe. Ezeket is fajként írják le, és a paleobotanikusok úgynevezett formagénuszokba sorolják őket. A *Lepidodendron obovatum*-ot például Sternberg kéregmaradványok alapján jellemezte először. (K. M. von Sternberg 1820–1825-ben megjelent kétkötetes monográfiája a paleobotanika számára éppúgy kezdőpontnak számít, mint Linné *Species plantarum*-ja a ma élő növények leírásához.) Később előkerültek további szervmaradványok is, amelyeket más és más néven illettek, míg lassan összeállt a kép a kérdéses fajról. Ilyenkor a szabályzat szerint az elsőként leírt maradvány neve lesz érvényes, a többit akár el is lehet felejteni. A töredékesen ismert növények száma azonban továbbra is nagy, a *Lepidocarpon*-nak például csak a sztobiluszát ismerjük, s fogalmunk sincs arról, hogy maga a növény hogyan nézhetett ki. A termetes karbonbeli korpafüvek levélmaradványait a *Cyperites*, a spórákat a *Triletes*, a gyökérrészeket pedig a *Stigmaria* forma- vagy szervnemzetségek összesítik, s csak szerencsés esetben derül ki a különböző néven leírt leletek összetartozása. További gond, hogy egy-egy szerv vagy annak részlete egyeden belül, ill. kortól függően is változó lehet, és az eltérő leletek mindegyiké külön nevet kaphat. Például a *Lepidodendron* kéregfajok száma már a százat is meghaladta, s csak ezután derült fény arra, hogy egyes „fajok" bizony csak fejlődési állapotok. Emiatt még a leírt fajok számáról se érdemes beszélni.

**K:** Úgy látszik, nyelvészeti problémák megint előjöttek, legalábbis az *Isoetes*-ek (vagy *Isoëtes*-ek) írásmódjával kapcsolatban. Az erre utaló, általad említett 2011-es nómenklatúrai szabályzatnak kicsit furcsa címe van, egy részét idézem: „algae… *and* plants". Az „and" szó jelzi, hogy egyik alga se növény, szerintük, és ráadásul ez a cím azt látszatot kelti, mintha az alga rendszertani kategória lenne…

**V:** Rosszabb a helyzet. A kód a benne foglalt kikötéseket és előírásokat minden olyan szervezetre érvényesíti amit „*tradicionálisan* algának, gombának vagy növénynek tekintenek, akár fosszilis, akár ma élő, ideértve a kékalgákat (*Cyanobacteria*), rajzóspórás gombákat, petespórás gombákat, nyálkagombákat, és a fotoszintetikus egysejtűeket *a taxonómiailag rokon* nem fotoszintetizálókkal egyetemben" (Preambulum, 8. cikkely). Hát ez bizony nem szabatos definíció, az biztos, hiszen egyszerűen nem veszik figyelembe a biológia új eredményeit. A tradícióhoz való ragaszkodás általában szép dolog, de nem feltétlenül így van ez a tudományban is. A taxonómiai rokonság foka pedig pontatlan, mindenki azt érthet alatta, amit akar. Persze tudjuk jól, a nevezéktani szabályok csak lomhán követik a tudományos fejleményeket, ha követik egyáltalán.

**K:** De ha már a nómenklatúrai szabályoknál tartunk, akkor engedj meg még egy kérdést. Ki dönti el, hogy mi egy faj érvényes génuszneve? Például *Lycopodium* génuszba ma is sokan minden olyan fajt besorolnak, amiket most külön génuszban tüntettél fel. De az átnevezés se mindenütt egyértelmű, pl. az a bizonyos, magyarul „közönséges" (bár nem az) laposkorpafű, a *L. complanatum* a szakirodalomban sokszor *Diphasium complanatum* néven szerepel, ebben a fejezetben pedig már *Diphasiastrum complanatum* volt a neve.

**V:** A *D. complanatum* egy új kombináció, ami nem érinti a faj eredeti nevét, vagyis a binomen második tagját, hiszen az eredeti *L. complanatum*-ot „csak" áthelyezték egy újonnan leírt nemzetségbe. Egy új kombináció bevezetéséhez a szabályzat rengeteg technikai részletet ír elő, de azt, hogy ez a cselekmény tudományosan alátámasztott-e, azt természetesen nem szabhatja meg. Rendszerint a szakmai közvélemény dönt az idő előrehaladtával. Az új név sokszor elterjed, olykor pedig egyáltalán nem honosodik meg a botanikai irodalomban. Időnként két, eltérő nézeteket valló szaktekintély véleménykülönbsége szabályos patthelyzetet okoz, lásd a splitter – lumper témát az 1.7 cédulában. Én támogatom, hogy a monofiletikusság érdekében változtassunk a génusz besoroláson – ha már ez az egy linnéi kategória megmaradt a kladisztikai osztályozásban is. Más esetekben, tekintettel arra, hogy a névadást jó lenne a lehető leginkább függetleníteni az osztályozástól, már kevéssé örülök, ha a nevek száma feleslegesen szaporodik.

Pedig szaporodik. Mint már régóta várható volt, a *Selaginella* génuszát Zhou & Zhang (2023) alaposan szétcincálta, a 700 fajt a *Selaginellaceae* családon belül 9 alcsaládba és 19 génuszba szortírozta. Igazi splitter akció, amihez természetesen van néhány kommentárom. Anakronisztikus, hogy a szerzők még 2023-ban is ott tartottak, hogy nagyszabású, 300 faj molekuláris adatait figyelembe vevő filogenetikai értékelésük következtetéseit a linnéi hierarchia megváltoztatásával érvényesítsék. Igaz ugyan, hogy csak recens fajokat vehettek figyelembe, tehát a kihaltak nem zavarták össze a képet, mégis kérdéses számomra, hogy előnyös-e a sok új név bevezetése Linné nyomdokain. Ráadásul közben végig kládokat emlegetnek a szövegben (pl. „egyes karakterkombinációk jól definiálják a nagyobb kládokat"). A kivonatban megjegyzik, hogy az új osztályozásuk „remélhetően megkönnyíti a kommunikációt, előmozdítja a további vizsgálatokat, és elősegíti a természetvédelmet." Ebből én kettőben biztosan nem hiszek. Igencsak cinikusan hangzik az a megjegyzésük, hogy megtartják a *Selaginella* nevet, a *S. flabellata* típusfajjal, mégpedig a „nevezéktani instabilitás minimalizálása" érdekében. Mindenesetre készülj fel arra, hogy a *S. helvetica* a jövőben *Lycopodioides helvetica*, a híres-nevezetes túlélőnövény pedig *Lepidoselaginella lepidophylla* néven fog szerepelni – az irodalom egy részében, legalábbis. Meg kell hagyni, az újak között van pár szépen hangzó elnevezés, például az *Austroselaginella*, a *Sinoselaginella* és különösen a *Korallia* (!).

**K:** Csak még egy megjegyzés a végére: érdekes, hogy a növények maguk, legalábbis ennek a fejezetnek a növényei és a leszármazási viszonyaikat bemutató kladogramok is villás elágazásúak…

**V:** Így igaz, s akár valami rejtett esztétikai tartalmat is keresgélhetsz ebben az egyezésben. De ki kell ábrándítsalak, a következő fejezettől kezdődően a villás elágazású növények igencsak háttérbe szorulnak majd!

## Felhasznált és ajánlott irodalom

Banks, J.A. 2009. Selaginella and 400 million years of separation. Annual Review of Plant Biology 60: 223–238.

Banks, J.A. et al. 2011. The Selaginella genome identifies genetic changes associated with the evolution of vascular plants. Science 332(6032): 960–963.

Beerling, D.J. & Fleming, A.J. 2007. Zimmermann's telome theory of megaphyll leaf evolution: a molecular and cellular critique. Current Opinion in Plant Biology 10: 4–12.

Benson, M. 1907. Miadesmia membranacea, Bertrand; a new Paleoozoic lycopod with a seed-like structure. Proceedings of the Royal Society of London B. 199: 409–425.

Bower, F.O. 1935. Primitive land plants also known as the archegoniatae. Macmillan, London.

Crane, P.R. et al. 2004. Fossils and plant phylogeny. American Journal of Botany 91: 1683–99.

de Queiroz, K. et al. (eds.), 2020. Phylonyms. A companion to the PhyloCode. CRC Press, Boca Raton.

Doyle, J.A. 2013. Phylogenetic analysis and morphological innovations in land plants. Annual Plant Reviews 45: 1–50.

Duff, R.J. & Nickrent, D.L. 1999. Phylogenetic relationships of land plants using mitochondrial small-subunit rDNA sequences. American Journal of Botany 86: 372–386.

Field, A.R. & Bostock, P.D. 2013. New and existing combinations in palaeotropical Phlegmariurus (Lycopodiaceae) and lectotypification of the type species Phlegmariurus phlegmaria (L.) T. Sen & U. Sen. PhytoKeys 20: 33–51.

Gonez, P. & Gerrienne, P. 2007. Aberlemnia caledonica gen. et comb. nov., a new name for Cooksonia caledonica Edwards 1970. Review of Palaeobotany and Palynology 163: 64–72.

Gonez, P. & Gerrienne, P. 2010. A new definition and a lectotypification of the genus Cooksonia Lang 1937. International Journal of Plant Sciences 171(2): 199–215.

Goswami, H.K. 2014. Heterosporangium: A new category of sporangium in Lycopsida. Acta botanica Hungarica 56: 77–92.

Hecht, J. et al. 2011. Extreme RNA Editing in coding islands and abundant microsatellites in repeat sequences of Selaginella moellendorffii mitochondria: The root of frequent plant mtDNA recombination in early tracheophytes. Genome Biology and Evolution 3: 344–358.

Kenrick, P. & Crane, P.R. 1997. The Origin and Early Diversification of Land Plants. Smithsonian Institution Press, Washington DC.

Kubitzki, K. (ed.) 1990. The families and genera of vascular plants I. Pteridophytes and gymnosperms. Springer, Berlin.

Leitgeb, H. 1876. Ueber verzweigte Moossporogonien. Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark 13: 3–20.

Niklas, K.J. 1986. Számítógéppel szimulált növények. Tudomány 1986(5): 70–78.

Øllgaard, V. 1987. A revised classification of the Lycopodiaceae s. lat. Opera Botanica 92: 153–78.

Qiu, Y.L. et al. 2012. Evolution of the life cycle in land plants. Journal of Systematics and Evolution 50: 171–194.

Podani, J. 2020. The Coral of Plants. Acta Societatis Botanicorum Poloniae 89(3): 8937.

Pteridophyte Phylogeny Group, PPG I. 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. Journal of Systematics and Evolution 54: 563–603.

Raubeson, L.A. & Jansen, R.K. 1992. Chloroplast DNA evidence on the ancient evolutionary split in vascular land plants. Science 255: 1697–99.

Salamon, M.A. et al. 2018. Putative Late Ordovician land plants. New Phytologist 218: 1305–1309.

Servais, T. et al. 2019. Revisiting the Great Ordovician Diversification of land plants: Recent data and perspectives. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 534: 109280.

Sheue, C.-R. et al. 2007. Bizonoplast, a unique chloroplast in the epidermal cells of microphylls in the shade plant Selaginella erythropus (Selaginellaceae). American Journal of Botany 94(12): 1922–1929.

Stewart, W.N. 1964. An upward outlook in plant morphology: Phytomorphology 14: 120–134.

Stewart, W.N. & Rothwell, G.W. 1993. Paleobotany and the Evolution of Plants. Cambridge University Press, Cambridge.

Taylor, W.C. et al. 2004. Phylogenetic relationships of Isoetes (Isoetaceae) in China as revealed by nucleotide sequences of the nuclear ribosomal ITS region and the second intron of a LEAFY homolog. American Fern Journal 94(4):196–205.

Taylor, T.N. et al. 2005. Life history biology of early land plants: Deciphering the gametophyte phase. Proceedings of the National Academy of Sciences USA. 102: 5892–5897.

Taylor, T.N. et al. 2009. Paleobotany. The biology and evolution of fossil plants. 2nd Edition, Elsevier, Amsterdam.

von Sternberg, K.M. 1820-1825. Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. Teubner, Leipzig.

Wikström, N. 2001. Diversification and relationships of extant homosporous lycopods. American Fern Journal 91(3): 150–165.

Zhou, X.-M. & Zhang, L.-B. 2023. Phylogeny, character evolution, and classification of Selaginellaceae (lycophytes). Plant Diversity 45: 630–684.

Zimmermann, W. 1938. Die Telomtheorie. Biologe 7: 385–391.

# 7

# *Pan-Euphyllophyta*: makrofillumos növények

*„Termése tojáshoszszúdad a szárhegyenn; gyűrűsönn öszverakott nyeles pikkelyekből, pikkelyi paizsos szegletesek, ezekről lenőttek a nyél mentébenn 4–7 tsöves imegek.”*
(Zsurlók, Diószegi & Fazekas 1807, p. 555)

A devon flórájának gazdagságát a *Rhynia*-félék és a korpafű-rokonság tárgyalásával korántsem merítettük ki. Már ebben az időszakban megindult a hajtásos növények evolúciójának másik, még jelentősebb vonala, amelyben a villás elágazás fokozatosan elveszti jelentőségét, s más elágazástípusoknak adja át a helyét – párhuzamosan a makrofillum (nem túl szerencsés elnevezéssel a „valódi levél” = „eu” + „phyllon”, gör.) kialakulásával. A levél egymástól függetlenül jelent meg ezen a két fő ágon, amit fejlődéstani érvek is alátámasztanak: míg a korpafűfélék levelei interkaláris merisztémával növekednek, a makrofillum sejttömege csúcsi vagy levélszéli sejtek osztódásával gyarapodik. De, mint ahogy látni fogjuk, maga a makrofillum se tekinthető egyetlen evolúciós vonal termékének. A levélen kívül sok más – a korpafüveknél már megismert – sajátság (pl. szifonosztéle, magkezdemény) is megjelenik, és olyan evolúciós flexibilitást kölcsönöz a makrofillumos növényeknek, hogy a karbon időszak vége felé fokozatosan, ha nem is teljesen, kiszorítják a korpafűféléket a Föld flórájából. Közéjük tartozik a zsurlók – ma már – kicsiny, a páfrányok jelentékenyebb és a magvas növények – ma már – óriási, több százezres fajszámú csoportja, vagyis az *Euphyllophyta* koronaklád növényei. A morfológiai sajátságokon túlmenően egy fontos molekuláris genetikai érv is alátámasztja közös származásukat: plasztisz genomjukban található egy 30 Kb hosszú, a mohákhoz és korpafüvekhez képest fordítva beépült szakasz. Ez egy olyan ritka génátrendeződési esemény, ami nemigen következhetett be többször, pontosan ugyanúgy az evolúció során. Arról nem is beszélve, hogy a különböző nukleotidszekvenciákon alapuló értékelések 100%-osan támogatják a csoport monofiletikusságát.

**Definíció:** A *Pan-Euphyllophyta* az *Euphyllophyta*-t magába foglaló teljes klád. Minden növény benne van, amelynek az *Euphyllophyta* tagjaival közelebbi közös őse van, mint a *Lycopodiophyta*-val. Az *Euphyllophyta* pedig a legnagyobb koronaklád, amiben a *Ginkgo biloba* (263. oldal) és a *Pteridium aquilinum* (jelen fejezet) benne van, ellentétben a *Selaginella apoda*-val.

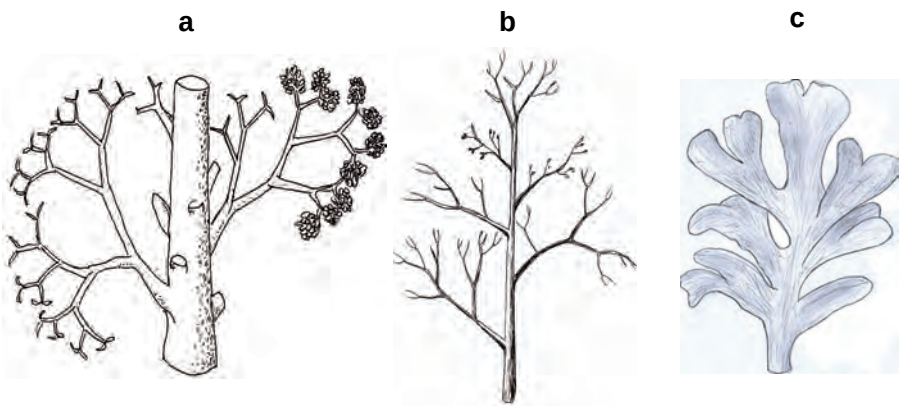
Az *Euphyllophyta* kládot kiterjesztve a már kihalt oldalági rokonokkal (vagy ősökkel, hiszen tudjuk: a fosszíliák ős/oldalági jellege nem dönthető el) a *Pan-Euphyllophyta* teljes kládot kapjuk (l. a 7.2c ábra aszinkrón kladogramját). Első dolgunk tehát eme kihalt rokonok vizsgálata lesz.

## 7.1. Levéltelen elődök

A devon időszak eddig megismert növényeihez képest a legfontosabb változás, hogy a hajtásrendszernek határozott főtengelye van, az oldalágak pedig a hármas és a villás elágazás különféle kombinációit mutatják. Mindez annak köszönhető, hogy a csúcsi merisztéma osztódása aszimmetrikussá válik. A telómaelméletben központi jelentőségű túlnövés-redukció megnyilvánulását fedezhetjük fel ebben. A sporangiumok megőrzik hajtáscsúcsi helyzetüket, de – ellentétben a korpafűfélékkel – hosszanti hasítékkal nyílnak fel. Ez a sajátság – egyfajta örökségként – még a zárvaterműknél is felfedezhető, a pollenzsákon lévő rés formájában. Ugyanakkor nincs levelük, gyökereik pedig járulékos jellegűek. Feltehetően mindannyian izospórásak voltak.[1]

Legismertebb a *Psilophyton* nemzetség eddig leírt mintegy tucatnyi faja, a devon 408–393 millió éves rétegeiből. A *P. dawsonii* sok megkövesült vagy lenyomatos példánya került eddig elő egy Quebec-i lelőhelyről. Erőteljes főtengelye volt, meglehetősen szabálytalan elrendeződésű, villásan elágazó oldalágakkal (7.1a ábra). Az alsó ágak sterilis telómákból tevődtek össze. A felső, sporangiumot viselő ágak sokszorosan elágaztak, és akár 128 pár sporangium is kifejlődhetett rajtuk. Egy sporangium kb. 5 mm hosszú

1 A régi, linnéi alapelveken nyugvó rendszerekben „*Trimerophytopsida*” harasztosztály néven szerepel ez a morfológiailag nagyon változatos csoport. A névadó faj, a *Trimerophyton robustius* már igen korán, a villás elágazású korpafűfélékkel szinte egyidőben megjelent, és Kanada alsó devon időszaki rétegeiből került elő. Ágmaradványai kb. 10 cm-esek. Oldalágai spirálisan állanak, csaknem teljesen szabályosan trichotomikusak (hármasan elágazók). A másodlagos elágazások is hármasak, és csak a harmadlagosakkal kezdődnek a villás ágak. Újabb vizsgálatok szerint azonban ezek a *Pertica* ágmaradványai – amiről a következő fejezetben lesz szó.



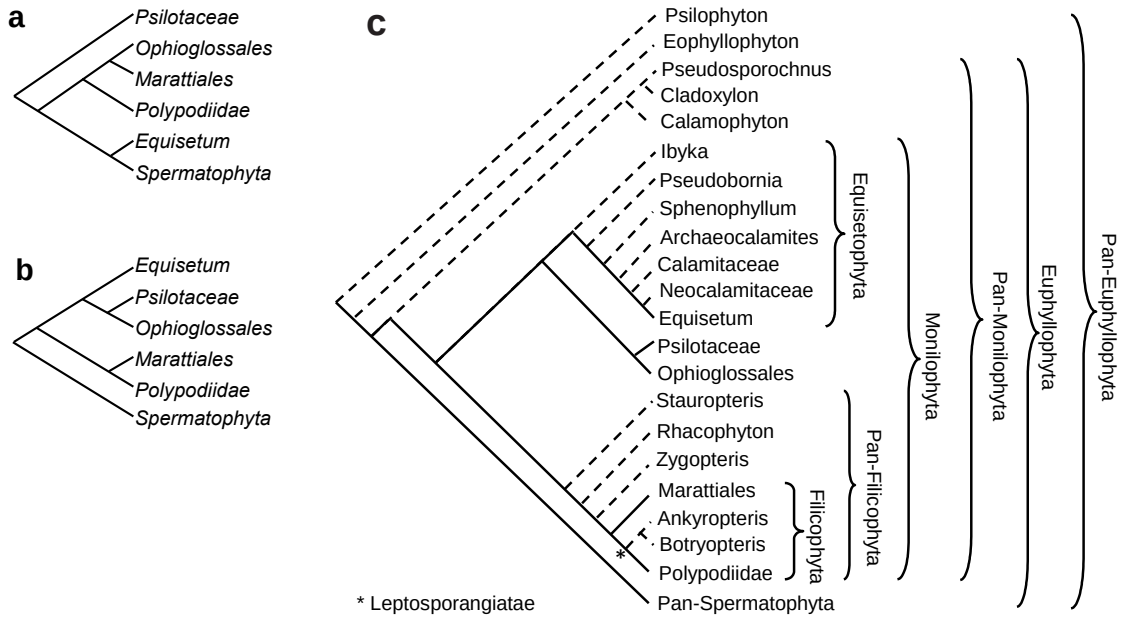

**7.1 ábra.** A makrofillumos növények elődei. **a:** *Psilophyton dawsonii,* **b:** *Psilophyton forbesi*, **c:** *Eophyllophyton bellum.*

volt. Szállítóelemei a 6. fejezetben már említett P-típust képviselték: a tracheidák falát lépcsőszerűen sorakozó vastagodások erősítették, közöttük kerek nyílásokkal. Haplosztéléje volt, vagyis a szár keresztmetszeti képén a xylem kör alakban mutatkozott. Egy másik faj, a *P. princeps* felületét apró tövisek díszítették, sporangiuma nagyobb volt az előző fajénál. A *P. forbesii* volt a legtermetesebb, feltételezések szerint elérhette a 60 cm-es magasságot is (7.1b ábra).

Az utóbbi évtizedekben igen sok eddig ismeretlen fosszilis szervezetet írtak le Kínában, pl. dinoszauruszféléket és ősi madarakat. A növények sem maradtak ki, közöttük az egyik legnagyobb feltűnést keltő lelettel, az 1993-ban az alsó devonból leírt *Eophyllophyton bellum*-mal. A paleobotanikusok szerint ez a legkorábbi növényi fosszília, ami makro- (vagy mega-) fillummal rendelkezik (7.1c ábra). Levelei párosával állanak az ágakon, vagy végállóak, erősen szabdalt legyező alakúak. A levélerek villásan elágazók, de ez a villásság nem teljesen szabályos, és a fő-mellékeres elrendeződés is megjelenik. A levelek nem nagyok, maximum fél cm-esek. Abaxiális (alsó) oldalukon sorakoznak a gömb alakú sporangiumok.

### *7.1.1 Melyik a helyes Euphyllophyta kladogram?*

A szakirodalom egységes abban, hogy – mai ismereteink szerint – a *Psilophyton* és a hozzá hasonló leletek képviselik a makrofillum irányába tett első lépéseket, de a továbbiakat illetően már nem teljes az egyetértés. A paleobotanikusok egy csoportja Rothwell (1999) kladisztikus elemzését veszi alapul, melyben fosszilis és ma élő páfrányok, zsurlók és magvas növények egyaránt szerepelnek. Miután molekuláris adatok a kihaltakról nem állnak rendelkezésre, Rothwell értékelése a morfológiai karakterekre épít, és a recens csoportokra a 7.2a ábra kladogramját adja eredményül. Eszerint három harasztvonal különül el: az első leágazást a villás elágazású, részben levéltelen vesszőspáfrányok (*Psilotaceae*) adják, majd a kígyónyelv-páfrányok (*Ophioglossales*), a marattia-félék (*Marattiales*) és a leptosporangiumos páfrányok (*Polypodiidae*) alkotta monokladisztikus csoport következik. A zsurlók (*Equisetum*) pedig a nyitvatermőket és zárvatermőket egyesítő fás-magvas növények (*Spermatophyta*) testvércsoportja. Ez a kladogram lényegileg összhangban van azzal a klasszikus felfogással, miszerint a vesszőspáfrányok egy igen régi, „ősi jellegű" harasztcsoport, amely „alig változott" a *Rhynia*-félékhez képest, a zsurlók pedig jól elkülönülnek a páfrányoktól. Számos szerző (Tomescu 2009, Hoffman & Tomescu 2013, Rothwell & Nixon 2006, Rothwell et al. 2014) eme kladogram alapján próbálja meg értelmezni a legújabb fejlődéstani és genetikai eredményeket is. Számos gén nukleotid-szekvenciája és egyéb molekuláris genetikai adatok alapján azonban már elég régóta tudjuk, hogy a vesszőspáfrányok és a kígyónyelv-páfrányok egymás testvércsoportjai: ezt támogatja például a plasztisz *rbcL* (Manhart 1994) és *atpB* (Wolf 1997), a mitokondriális *cox3* (Malek et al. 1996) gének nukleotidsorrendje, és rengeteg későbbi filogenetikai elemzés, ideértve teljes kloroplasztisz DNS-szekvencia és genom szerkezeti vizsgálatokat is (pl. Grewe et al. 2013). A legfrissebb és genetikailag a legmélyebb értékelés is erre utal (Nitta et al. 2022). Azt is régen tudjuk (pl. Soltis et al. 1999, Pryer et al. 2001), hogy a zsurlók korántsem esnek olyan távol a többi haraszttól, ahogy a 7.2a ábra sugallja. Éppen ellenkezőleg, a zsurlók beékelődnek közéjük a kladogramon, s bár pontos helyzetük sokáig bizonytalan volt, Grewe et al. (2013) és Nitta et al. (2022) a vesszőspáfrányok és kígyónyelv-páfrányok kládjának testvércsoportjaként azonosította őket. Ezt igazolják olyan egyedi molekuláris jellegzetességek, mint az *rps16* gén és az *rps12i346* intron kiesése mindhárom csoportban. Annak a valószínűsége, hogy ezek az események egymástól függetlenül háromszor is bekövetkeztek volna az evolúció során (a 7.2a ábra kladogramjának igaz voltát feltételezve) igen kicsi, ha nem nulla. A marattia-félék és a többi páfrány testvércsoporti viszonya is egyértelműnek látszik a molekuláris eredmények összegzéséből (pl. Christenhusz & Chase 2014). Egyes intronok fordított beépülése



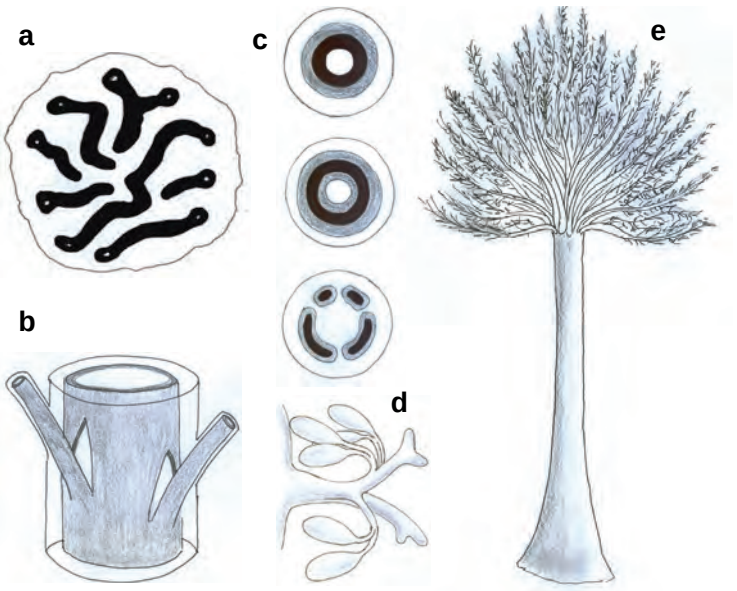

**7.2 ábra.** Az *Euphyllophyta* szinkrón kladogramja Rothwell (1999) szerint (**a**), a molekuláris eredmények alapján valószínűsíthető kladisztikai mintázat (**b**) és a *Pan-Euphyllophyta* ezzel egybecsengő aszinkrón kladogramja, néhány jellegzetes, és a könyvben tárgyalt kihalt csoporttal (**c**). A *Monilophyta szinkrón* kladogramja a 7.5 ábrán, a *Pan-Spermatophyta* részletezése pedig a 8.1 ábrán látható.

és más szerkezeti változások a plasztisz genomban (pl. Karol et al. 2010) pedig a fenti öt harasztcsoport együttesének monokladisztikus jellegét, és a magvas növényekkel való testvércsoporti kapcsolatát igazolják. A PPG I (2016) is ezt az elképzelést támogatja. Így az *Euphyllophyta* szinkrón kladogramja a 7.2b ábrán látható alakot ölti. Eme harasztok ötös csoportosulása – más elrendezésben – régóta ismert a botanikában, hiszen morfológiai és molekuláris adatok összesítésével már Doyle 1998-as review cikkében is megjelent. A koronaklád neve, *Monilopyhta*, pedig még korábbról eredeztethető: Kenrick & Crane 1997-ben javasolta (l. lentebb). Vannak, akik nem értenek egyet ezzel az elnevezéssel, és a sokkal egyszerűbb „páfrányok" nevet ajánlják, hiszen maga Linné is egy csoportba vette a zsurlókat és a páfrányokat, *Cryptogamia filices* néven.

Talán mondanunk sem kell, hogy a kihaltaktól megfosztott, azaz szinkrón morfológiai kladogram és a ma élők molekuláris/genomikai kladogramja, vagyis a 7.2a-b ábrák sugallta leszármazási viszonyok *egyidejűleg nem lehetnek igazak.* Ha a molekuláris kladogram a helyes, akkor a topológia nem változhat meg a kihaltak hozzáadásával sem oly módon, hogy a fenti három csoport egymáshoz való viszonya ennyire átalakuljon. Miután a molekuláris eredmények támogatottsága sokkal erősebb, és kevesebb feltételezésre épülnek, mint a morfológiaiak, a botanikusok túlnyomó többségének álláspontját fogadjuk el: a kihalt rokonokat úgy próbáljuk beilleszteni a molekuláris módszerekkel előállított kladogramba, hogy annak a ma élőkre vonatkozó alapváza ne változzon. Eredményül a 7.2c ábra aszinkrón kladogramját kapjuk, amely persze így is csak egy hipotézis a nagylevelűek leszármazási kapcsolatairól – és hiányos is, hiszen a fosszilis növények közül csak néhány, evolúciós szempontból kiemelt fontosságú és közismert taxon szerepel benne.

### *7.1.2 A Pan-Monilophyta klád korai képviselői*

A fent említett recens harasztcsoport, a *Monilophyta* koronaklád képviselői, valamint őseik vagy oldalági rokonaik is a devon időszakban jelentek meg, s együttesen adják a *Pan-Monilophyta* kládot. Testvércsoportjuk a magvas növények teljes kládja, a *Pan-Spermatophyta* (7.2c ábra). Elsőként a furcsán hangzó nevet kell megmagyaráznunk, ami a klád régen kihalt tagjainak edényeire utal (*moniliformis* = lat. „gyöngysorszerű"). A szár keresztmetszeti nézetében a xylem lebenyes részekre oszlik. Minden lebeny csúcsán van egy protoxylemes rész, amit metaxylem elemek vesznek körül. Ez a struktúra láncra fűzött gyöngyök sorozatára emlékeztet (7.3a ábra). A ma élő csoportokban ez a szerkezet persze már nem figyelhető meg, mert az evolúció során differenciáltabb sztéle típusok váltották fel. Ennek ellenére, ez az ősi forma adja a teljes és a koronaklád elnevezését is. A mai páfrány- és zsurlófélék jellemzője a szifonosztéle, melyben a levélnyom fölött megszakad a nyaláb (levélrés keletkezik, 7.3b ábra), a központi henger




**7.3 ábra. a:** A *Cladoxylon* gyöngysorra emlékeztető szárkeresztmetszeti képe, **b:** levélnyél kilépése a szifonosztéléből megszakítja a nyalábot és levélrés keletkezik, **c:** a szifonosztéle különböző típusai, **d:** *Calamophyton* sporangiumok, **e:** *Pseudosporochnus* habituskép.

**Definíció:** A *Pan-Monilophyta* egy teljes klád, amely a *Monilophyta* koronakládot, és mindazokat a kihalt fajokat tartalmazza, amelyeknek közelebbi a közös őse, mint a *Spermatophyta*-val közös ős. A *Monilophyta* pedig a legnagyobb koronaklád amiben a *Pteridium aquilinum* és a *Psilotum nudum* (jelen fejezet) benne van, míg a *Ginkgo biloba* nincs.

belsejét pedig bélszövet tölti ki, ami fel is szakadhat. Ennek kétféle altípusa van: a háncs csak kívülről, vagy kívül és belül is körülveszi a farészt. Az utóbbi tovább differenciálódhat oly módon, hogy az egységes henger sok kisebb nyalábra válik szét (diktiosztéle, 7.3c ábra).

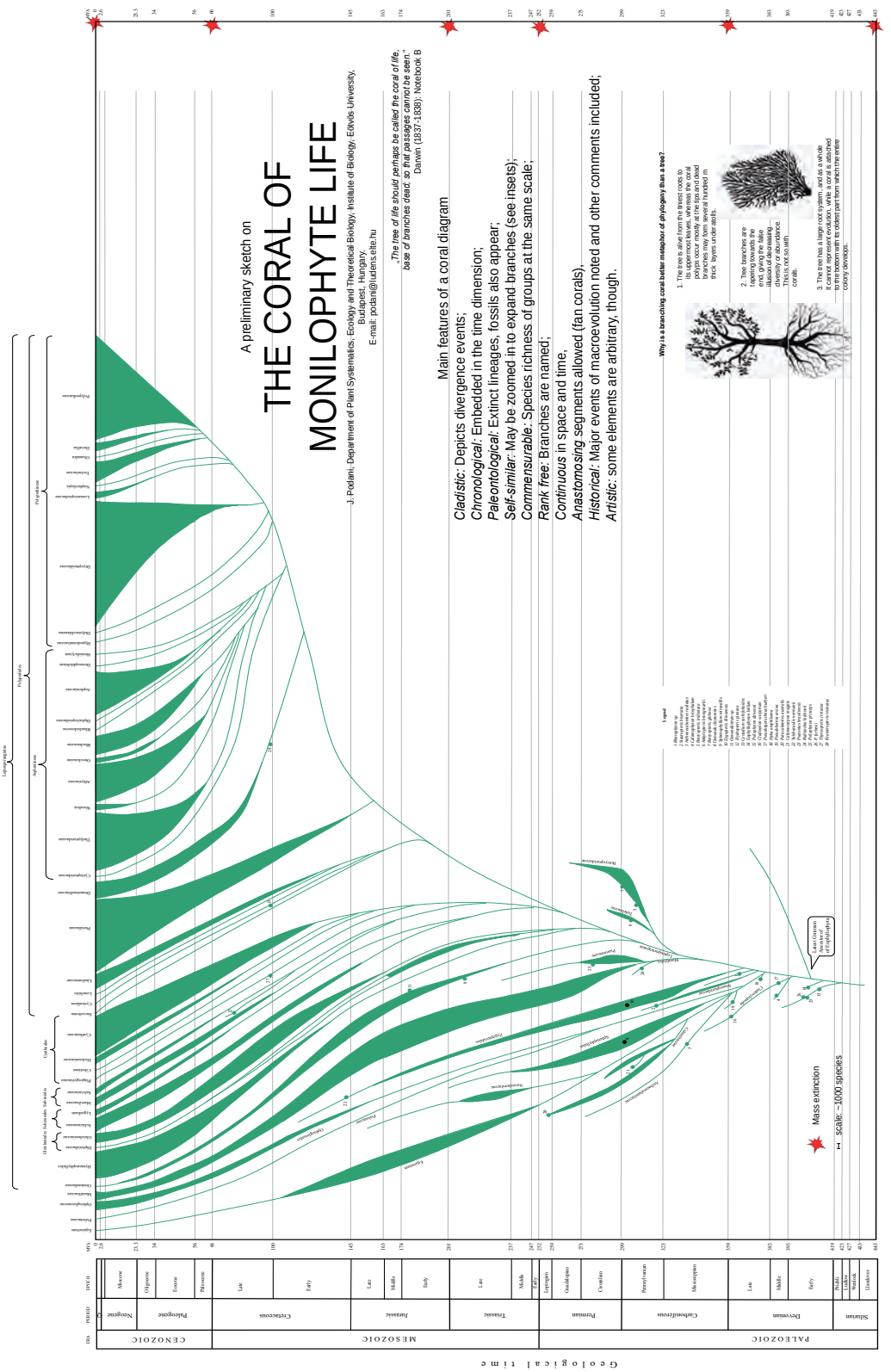
A középső devonból került elő a *Calamophyton bicephalum*.[2] Erőteljes, 60 cm-es magasságot is elérő növény volt, ujjszerűen leágazó, vastag ágakkal. A végső ágak is három dimenzióban fejlődtek, vagyis levéllemezt nem formáltak. A sporangiumos ágak álörvösen rendeződtek el, rajtuk párosával álló, visszahajló sporangiumokkal (7.3d ábra). A fatermetű *Pseudosporochnus hueberi* mintegy 385 millió éve a devonban élt. Érdekessége, hogy 9 métert is elérő törzsmaradványait az *Eospermatopteris*, sűrű oldalágait pedig a *Wattieza* formagénuszokba sorolták a botanikusok, míg egy törzshöz rögzült ágmaradvány alapján ki nem derült: ugyanazon növényről van szó. Oldalágai a törzs csúcsán tömörültek, villásan elágaztak, az ágak végén párosával álló, visszahajló sporangiumokkal (7.3e ábra). A 20. század elején New York államban (Gilboa kisváros mellett) egy egész erdőre való, állva maradt tuskója került elő. A gyöngysorszerű xylem szerkezetet egyébként először az alsó karbon rétegeiből származó, *Cladoxylon*-nak elnevezett fatörzs maradványokon (7.3a ábra) figyelték meg, még a 19. század közepén.

## *7.2 Monilophyta* – páfrányok és zsurlók (10.617)

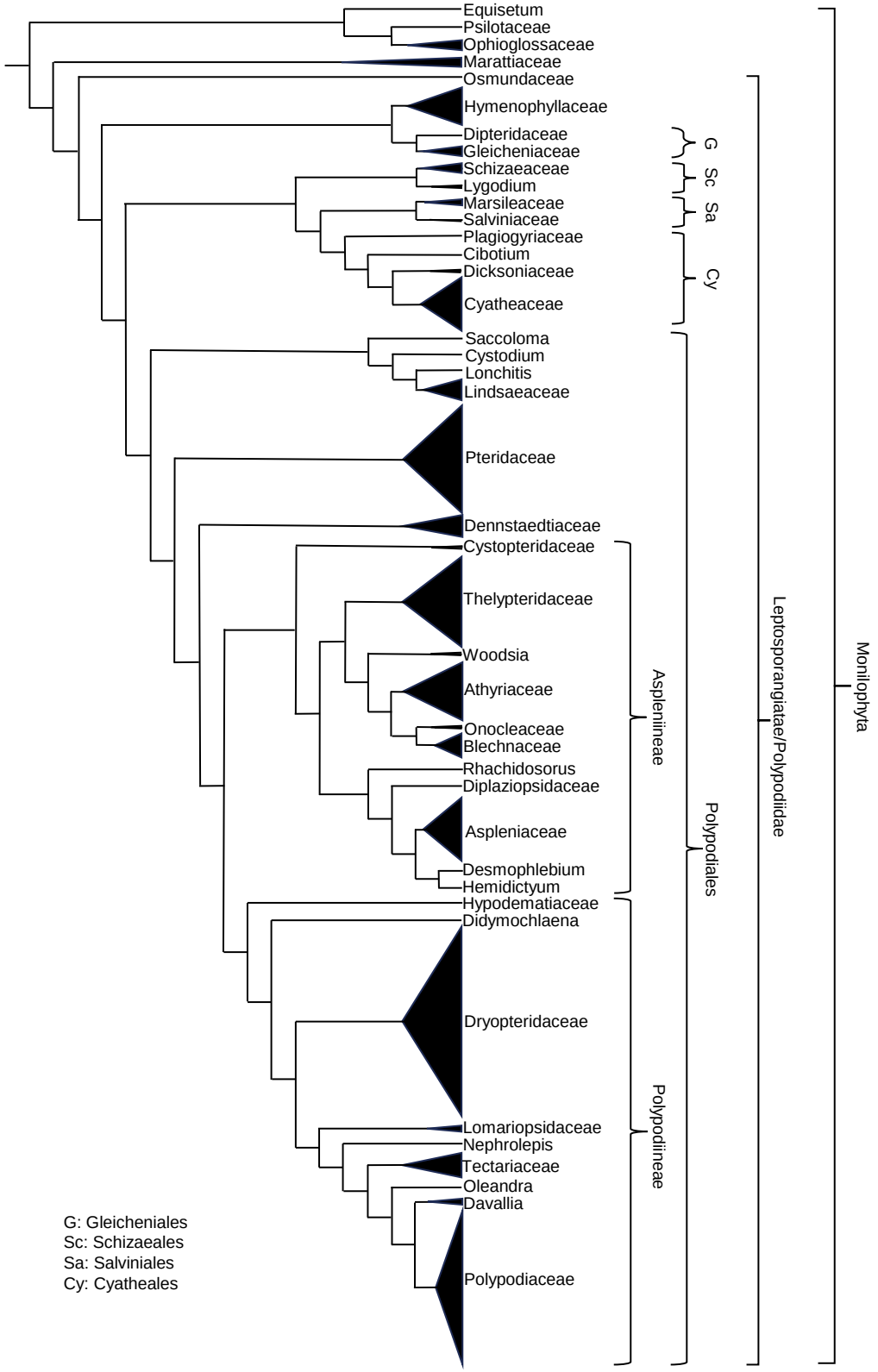
Ezen koronaklád recens fajokat is tartalmazó csoportjai az *Equisetophyta*, a *Psilotaceae*, az *Ophioglossaceae*, a *Marattiales* és a *Polypodiidae* (7.2c ábra). A rendszertanban korábban *Polypodiopsida* néven szerepelt, a linnéi hierarchiát követő Wikipédia „Fern” szócikke is így, azaz osztályként tárgyalja (2024. február). Fel-felbukkan még a *Filices* és a *Pteridophyta* elnevezés is, de az utóbbi kerülendő leginkább, mert a teljesen kívülálló korpafüveket is lefedi. Közös, és a korpafüvektől megkülönböztető sajátságuk a makrofillum megléte, amit persze nem kell mindig szó szerint érteni, mert igen apró is lehet és sokszor hiányozhat is – mint ahogy a mikrofillum pedig kifejezetten nagy méretű is lehetett. Sporangiumaik nem vese alakúak, hanem sugaras szimmetriájúak, orsószerűek vagy gömbölyűek. Elágazásrendszerükben a monopodiális dominál, de a villásság nyomai is jól látszanak sok taxonnál, akár a hajtásokon, akár a levelek ereiben. Történetüket tömören a 7.4 ábra koralldiagramja foglalja össze, míg a ma élők csoportjainak kladisztikai viszonyait a 7.5 ábra illusztrálja.

A kládok fajszámait a PPG I (2016) alapján adom meg, megjegyezve, hogy a Hassler (1994–2024) által kezelt adatbázis frissebb, de számai nem különböznek lényegesen az előzőétől. Általában valamivel nagyobbak, de néha kisebbek, a legnagyobb eltérés a *Didymochlaena* esetében mutatkozik (234. oldal).

2 Nemrégiben derült ki, hogy ez azonos a *Hyenia elegans* néven leírt és sok tankönyvben részletesen bemutatott maradványokkal (Fairon-Demaret & Berry 2000).




**7.4 ábra.** A páfrányok és zsurlók, valamint közvetlen elődeik (*Pan-Monilophyta*) koralldiagramja.




**7.5 ábra.** A páfrányok és zsurlók ma élő képviselőinek kondenzált kladogramja. A háromszögek alapja arányos a klád fajgazdagságával, kivéve a 18 fajnál kisebbeket, amelyekhez egyformán vékony él vezet.

### *7.2.1 Equisetophyta – a zsurlók és elődeik*

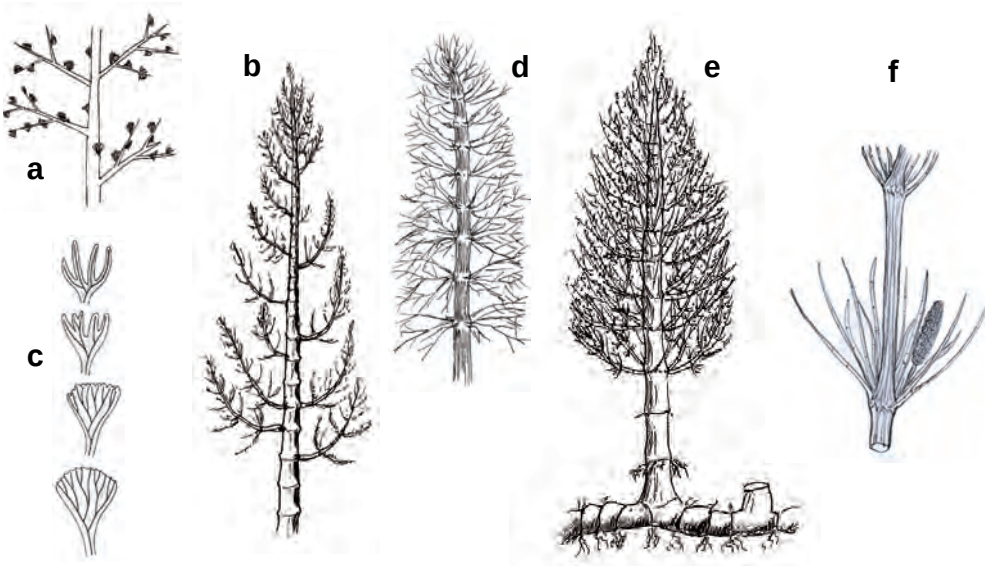
Már a középső devonból ismertek olyan növényi maradványok, amelyek felületesen a ma élő zsurlókat idézik. Ilyen volt például az *Ibyka* (7.6a ábra), melynek erőteljes főtengelye volt, változó hosszúságú, spirálisan eredő ágakkal. A központi hengerből a nyaláb egy levélnyomon keresztül lépett ki az oldalágakba. Mindössze 1 mm-es sporangiumai csoportokba tömörültek. A felső devonból előkerült *Pseudobornia ursina* a feltételezések szerint hatalmas termetű, akár 20 m magas növény lehetett, törzse elérhette a 60 cm-es átmérőt is. Lényeges újításként a törzset csomók (nodus) szabdalták több dm hosszú internódiumokra (7.6b ábra). Többszörösen elágazó oldalágai voltak, a legvégső kis ágak már mutatták az egy síkba rendeződés (planáció) kezdeti lépéseit. A fertilis oldalágakon örvös elrendezésben állottak a sporangiumtartók, egyenként kb. 30 db sporangiummal – ami a sztrobilusz előjele. A faj edénynyaláb-szerkezete egyelőre ismeretlen. A planáció és parenchimatikus térkitöltés folyamatát talán legszebben a devonban megjelent, és a triászig kitartó *Sphenophyllum*-ok (éklevelű őszsurlók) demonstrálják. Fő hajtástengelyük max. 1 m hosszú volt, a csomókon örvösen elrendeződött, pár cm-es oldalágakkal. Ezek az ágak a teljesen fonalas megjelenéstől az ék alakú, folytonos parenchimával kitöltött levéllemezig mindenféle átmenetet mutatnak (7.6c ábra). Az éklevelű őszsurlók a makrofillum kialakulásának egyik, a páfrányoktól és a magvas növényektől független esetét példázzák. A kevésszer elágazó rövid oldalágakból alakult ki a kis méretű, ép levéllemez, melyben az egykori oldalágak adják a levél erezetét. Sporangiumtartói füzérszerű, örvös elágazású sztrobiluszban helyezkedtek el.

A fűnemű és izospórás éklevelű őszsurlók mellett egy másik fontos fejlődési irány is kezdetét veszi az *Archaeocalamites*-ek (legfelső devonbeli rétegek, alsó karbon, 7.6d ábra) megjelenésével. Fatermetű növények voltak, másodlagos vastagodású és 10–20 cm-es átmérőt is elérő törzzsel, több méteres magassággal. A törzset hosszanti bordák borították. Leveleik nem voltak, a szárcsomókon 2–3-szorosan villásan elágazó vékony oldalágak csoportosultak. Sporangiumaik örvös elágazású sztrobiluszban tömörültek.

### *Calamitaceae – zsurlófák*

A fatermetű zsurlók a legnagyobb magasságot (kb. 30 m-t) a karbon időszak növényzetének jellegzetes tagjainál, a *Calamites*-eknél érték el. Erőteljes föld alatti rizómájuk és – az elődökhöz hasonlóan – csomókra és internódiumokra tagolt vastag törzsük volt (7.6e ábra). A törzs belsejét vastag bélszövet, majd bélüreg töltötte ki. A gyors vastagodás következtében a fatest feldarabolódott, hosszanti légjáratok alakultak ki, amelyekhez hasonlatosakat a mai zsurlókon is megfigyelhetünk. Jelentősen hozzájárultak a kőszéntelepek kialakulásához.

A heterospória sok ősi zsurlófélénél jelentkezett, amit a *Calamostachys* néven leírt sporangium leletek igazolnak. Maximális kifejlődésben mindez a *Calamocarpon*-nál („magvas" zsurlófa) tapasztalható. Ennek sporangiumtartóiban négyesével álltak a sporangiumok, amelyek a tengely felé fordultak. Minden egyes makrosporangiumban (2–3 mm) egy funkcionális makrospóra fejlődött, amelyet egy meddő szövetállomány és egyrétegű epidermisz vett körül. Egyes leletek arra utalnak, hogy a gametofiton fejlődése már a sporangiumon belül megindult, s a makrosporangium egyben maradva vált le a növényről. A *Lepidodendron*-okkal összehasonlítva tehát jelentős a különbség, hiszen az embrió jelenlétére nem utalnak nyomok, s integumentumszerű védőképletek sincsenek. Ez a magvas jelleg felé mutató evolúciós trend

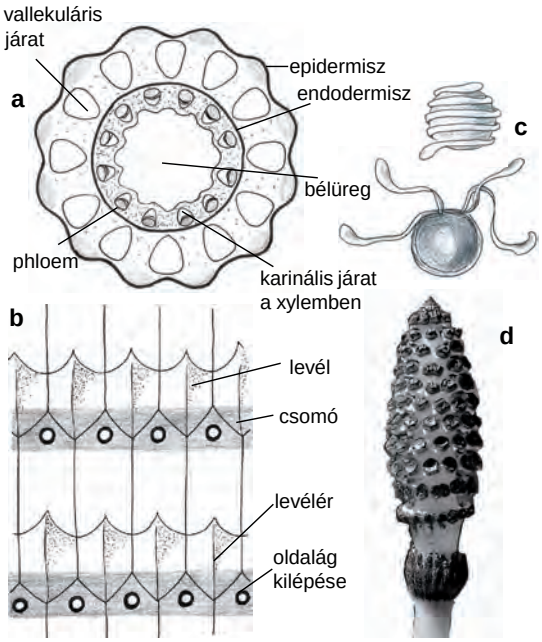



**7.6 ábra.** Kihalt zsurlófélék. **a:** *Ibyka,* **b:** *Pseudobornia*, **c:** *Sphenophyllum* levelek a térkitöltés fokozataival, **d:** *Archaeocalamites*, **e:** *Calamites* habituskép, **f:** *Neocalamites* hajtásrészlet.

nyilvánvalóan teljesen független a korpafüvektől, s a konvergens evolúció szép példája. Az *Equisetum* testvércsoportjaként kezeljük a rájuk erősen emlékeztető *Neocalamites*-eket, a földtörténeti középkor, a mezozoikum széles elterjedésű növényeit. Lágyszárúak v. kisebb cserjék voltak, a másodlagos vastagodás megléte azonban nem bizonyított. Elsősorban vízi és mocsári környezetben élhettek, mint a mai zsurlók közül többen is. Hajtásain a sztrobiluszok (sporangiumfüzérek) oldalági helyzetben fejlődtek (7.6f ábra).

## *Equisetum – zsurlók (15)*

Az ősi zsurlók, különösen a fatermetűek, a karbon időszaki „tetőpont" után, a perm elején szinte teljesen eltűntek a Föld flórájából. Több kisebb csoportjuk még előkerült ugyan a későbbi rétegekből is, de mára nagyon kevés zsurlóféle őrződött meg, mindegyik az *Equisetum* génuszban. Ezek fő vegetatív sajátságai a monopodiális hajtásrendszer, az örvösen álló oldalágak, a csomókkal elválasztott internódiumokra tagolódó (ízelt), belül üreges szár és a rizóma járulékos gyökerekkel. Leveleik igen aprók, pikkelyszerűek, örvösen állanak, gyakran levélhüvellyé nőnek össze. Oldalági eredetűek, ahogy azt kihalt rokonaiknál, az éklevelű őszsurlóknál is láthattuk (ha tehát méretük miatt egyes könyvek „mikrofillumnak" nevezik is, nem tévesztendők össze a korpafüvek enációs eredetű leveleivel). A fotoszintézist a szár és az oldalágak kéregsejtjei végzik. Bordázott szárukat kovaanyag szilárdítja. Ennek köszönhetően edények tisztítására (súrolására) is alkalmasak, innen ered a nevük. A szár gázcserenyílásai kiemelkedők, vagy (*Hippochaetum* szubgénusz) mélyen besüllyedtek. A szár sajátságos felépítésű, benne üregekkel és két körben álló speciális járatokkal (7.7a ábra), amelyek kialakulása a hajtás gyors növekedésének tudható be. A legtöbb faj szárának belsejében vastag bélüreg húzódik. A bordák alatt a belső körben futnak a nyalábok és a karinális csatornák, míg a bordaközi részben találjuk a vallekuláris légjáratokat. A nyalábrendszer oldalnézetben is különleges szerkezetű (7.7b ábra): a nyalábok a csomókon hármasan elágaznak, két szomszédos nyaláb egy-egy ága összeolvad, míg a középső ág a levélbe fut. Ez a szifonosztéle egy speciális változata, ugyanakkor a járulékos gyökerek nyalábrendszere a jóval egyszerűbb protosztéle. A sporangiumok ún. sporangiofór-füzérben, azaz sztrobiluszban fejlődnek a hajtás csúcsán (7.7d ábra). A sporangiofór egy hatszög alakú, ernyőszerű szerv, melynek belső oldalán 5–10 sporangium fejlődik. A sporangiofór kialakulására a telómaelmélet próbál magyarázatot adni, a visszahajlás és összeolvadás folyamataival (6.8d ábra). A sporangium fala, legalább kezdetben, többrétegű, és nagyszámú spóra fejlődik benne (eusporangium). A spórák klorofilltól zöldek, rajtuk 4 db higroszkópos röpítőkészülék (haptera, más terminológia szerint




**7.7 ábra.** A zsurlók (*Equisetum*) fontosabb morfológiai sajátságai. **a:** szár keresztmetszet, **b:** nyalábrendszer oldalnézetben, **c:** spóra hapterával, utóbbi összetekert és kicsavart állapotban, **d:** sztrobilusz.

elatera) figyelhető meg. Ezek a nyúlványok száraz időben kitekerednek, elősegítve a spóra hatékonyabb elterjesztését (7.7c ábra). A zsurlók spórái azonos külleműek, de még ma is vitatéma, hogy ez izospória vagy homoiospória-e. Egyes gametofiton egyedek csak antheridiumokat, mások pedig archegóniumokat fejlesztenek, ugyanakkor bizonyos női példányok a megtermékenyítés elmaradásával kétivarúvá, ezáltal önmegtermékenyítővé válhatnak. Az antheridiumban sokostoros spermasejtek képződnek. A gametofiton erősen redukált, 1–2 cm-es szalag- vagy korongszerű, fotoszintetizáló képlet, a talajhoz rizoidok rögzítik. Viszonylag hosszú ideig, akár egy évig is életképes lehet. A kromoszómaszám elég magas, minden fajnál n = 108 (a hibrideknél ennél is több).

A zsurlók erős fenotipikus plaszticitást mutatnak, és könnyen hibridizálódnak egymással. Ez a magyarázata a korábban közölt nagy fajszámoknak. Gondos vizsgálatok alapján ma csak 15 fajt különítünk el. Évelők, elsősorban nedves élőhelyek növényei, de szárazabb körülmények között, akár gyomtársulásokban is megélnek. Három növekedési típusuk van. A heterofiadikus esetekben (1-2) a fertilis és sterilis hajtások eltérőek, a homofiadikus zsurlóknál (3) a sztrobilusz a vegetatív hajtáson fejlődik.

1) Külön spóratermő (klorofill nélküli, barna) és meddő (zöld) hajtás. A sztrobiluszos hajtás kora tavasszal jelenik meg, és a spórák kihullása után elpusztul. Ilyen a

mezei zsurló, *E. arvense*, (7.8a ábra) az északi félgömb helyenként közönséges zsurlója, ami délen már jóval ritkább. Meddő hajtása 90 cm magasra is megnőhet. Rizómája csaknem két méterig is lehatol a talajba, ennek köszönhetően a növény a szárazságot és a vegyszeres gyomirtást is jól elviseli. Gyógynövényként sokfelé számításba jön, legelő állatokra veszélyes lehet.

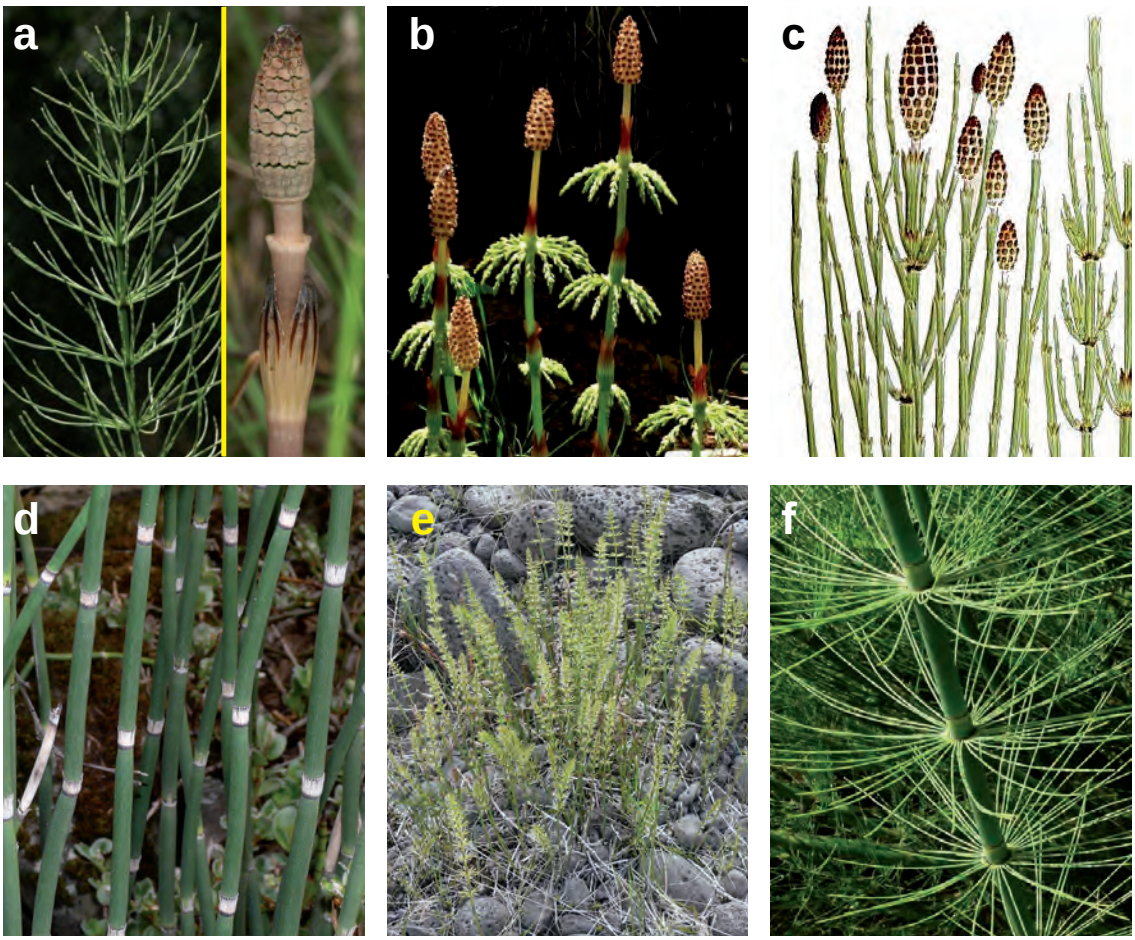
2) A spóratermő hajtás a spóraérést és kihullást követően megzöldül és elágazik (alakváltozásos zsurlók). Ismert faj az erdei zsurló (*E. sylvaticum*, 7.8b ábra) Észak-Amerika és Eurázsia nedves és hűvös területen, nitrogénszegény talajon él.

3) Kezdettől fogva zöld a hajtás, ezen jelennek meg csúcsi helyzetben, mint rendesen, vagy ritkábban az oldalágak végén is a sporangiumtartó sztrobiluszok. Ezt képviseli a mocsári zsurló (*E. palustre*, 7.8c ábra). Elterjedése hasonló az előző fajéhoz, de elsősorban mocsaras helyeken, nedves réteken nő. Különleges alkaloidtartalmánál fogva erősen mérgező.

További hazai fajok az *E. hyemale* (7.8d ábra), *E. telmateia, E. fluviatile, E. ramosissimum* és *E. variegatum*. Európában gyakori, nálunk nem él az *E. pratense* (7.8e ábra). Egyébként a zsurlók Ausztrália és sok Csendes-óceáni sziget kivételével mindenütt őshonosak. A külhoniak közül megemlítendő a dél- és közép-amerikai elterjedésű *E. giganteum* (7.8f ábra), melynek szára 2,5–3,5 cm vastag is lehet, és eléri az 5 m-es magasságot. Még nagyobbra, akár 7 méterre is megnőhet a hasonló elterjedésű *E. myriochaetum*. A kettő hibridje *E. ×schaffneri* néven ismert. A mai fajokhoz hasonló leletek már a karbonból is előkerültek, s így az *Equisetum* akár a legrégebbi hajtásos növényi génusznak is felfogható.

### *7.2.2 Psilotaceae – vesszőspáfrányok (17)*

Mindössze két génusz (*Psilotum* és *Tmesipteris*) található ebben a nemrég még homályos eredetűnek tartott (7.1 cédula) csoportban. Egyedülálló módon nincsenek gyökereik (ez a hajtásos növények körében csak másodlagos módon jelentkezik egyes vízinövényeknél).




**7.8 ábra. a:** *Equisetum arvense,* **b:** *E. sylvaticum* (Svájc), **c:** *E. palustre* (C. Lindman 1917-1926, Public domain), **d:** *E. hyemale* (Izland), **e:** *E. pratense* (Izland), **f:** *E. giganteum.*

Hosszan kúszó, villás elágazású rizómájukon rizoidok vannak csupán. A rizóma már embrionális állapotban megjelenik, és nem homológ a gyökérrel. Kérgében gyakoriak a gombaszimbionták. Az asszimiláló szár villásan bokrosodó, majdnem csupasz (*Psilotum*, 7.9a ábra) vagy kicsiny, egyerű álleveleket visel, amelyek valójában lapított szártagok (fillokládium, *Tmesipteris,* 7.9b ábra). A szár három-, vagy ötélű, belül protosztélével. Kettő (*Tmesipteris*) v. három (*Psilotum*) eusporangium vastag falú szünangiummá olvadt össze (vö. a telóma elképzeléssel, 6.8e ábra). A szünangium rövid nyél végén jelenik meg, s egy kétágú, nyaláb nélküli pikkely övezi (7.9a ábra). A pár milliméteres gametofiton egylaki, klorofill nélküli, gombaszimbiontákra utalt talajban lakó növényke. Felszínét rizoidok tömege borítja. Belsejében – a ma élő száras növények körében szokatlan módon – edények figyelhetők meg. A spermiumok sokostorosak. A *Psilotum*-ok kromoszómaszáma n = 52–208, a *Tmesipteris*-eké n = 104–208. A sporofiton talajlakó vagy – gyakrabban – páfrányfákon élő epifiton. A *Psilotum*-ok elsősorban a trópusi és szubtrópusi régióban fordulnak elő világszerte, de megjelennek a meleg mérsékelt övben is, és a *P. nudum*-nak még dél-spanyolországi lelőhelyei is ismeretesek. A *Tmesipteris*-ek a dél-pacifikus régióra korlátozódnak, a Fülöp-szigetektől Új-Zélandig, számos faj egy-egy sziget endemizmusa.

### *7.2.3 Ophioglossales – kígyónyelvpáfrányok (112)*

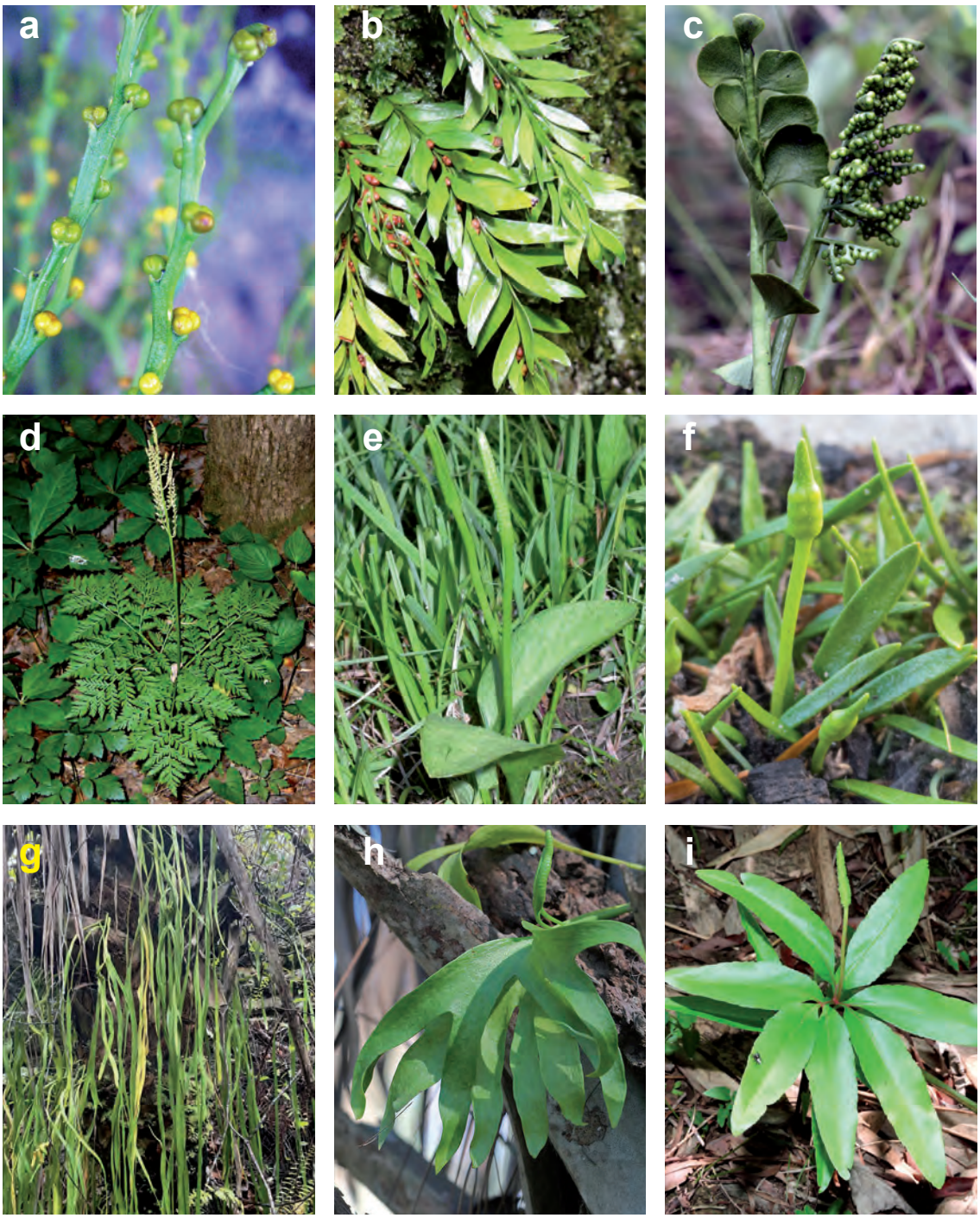
Korábbi felfogás szerint három (Kubitzki 1990), de az újabb felfedezéseknek és a splitterek hathatós tevékenységének köszönhetően 10 (PPG I 2016) génusz tartozik ide. Fosszilisan csupán a paleocén óta ismeretesek (korábbról csak spórák formájában). Rövid, föld alatti rizómájuk kérgében mikorrhiza található. Járulékos gyökereik vastagok, húsosak, a gyökérszőrök viszont hiányoznak. Jellemző rájuk az ősi villás elágazástípus. Szárukban szifonosztéle húzódik. A levelek villás erezetűek, de megjelenik a hálózatos érrendszer is (vö. szüngenezis). Gyakran (pl. *Botrychium*) kétosztatúak, spóratermő és meddő karéjokkal, amelyek egyenlő mértékben osztottak (7.9c ábra) – vagyis ha a sporangiumos rész kétszeresen szárnyalt, akkor a meddő is olyan. A sporangiumok más génuszokban külön füzéren fejlődnek ki. Többrétegű, vastag faluk van (eusporangium), hasonlóan a zsurlókéhoz és a vesszőspáfrányokéhoz. A sporangium felhasadással nyílik, harántirányban (*Ophioglossum, Botrychium*) vagy hosszanti repedéssel (*Helminthostachys*). Akár 15.000 db, azonos megjelenésű spóra is fejlődhet benne (izospória). Az egylaki gametofiton lassú növekedésű, gumószerű, rendszerint föld alatti, klorofill nélküli szaprofiton – néha a felszínre jutva megzöldül. A vesszőspáfrányokkal való rokonság bizonyítéka, hogy edények is kialakulhatnak benne. Idetartoznak a ma ismert legnagyobb kromoszómaszámú szervezetek: az *Ophioglossum reticulatum* esetében, szinte hihetetlen, n = 720. Nem lehet könnyű megszámlálni a kromoszómákat, mert egyes frissebb becslések egészen n = 760-ig felmennek!

**7.1 cédula: Az ősharasztok leszármazottja?**

Pleziomorf sajátságaik miatt régebben sokan felvetették a *Psilotum*- és a *Rhynia*-félék lehetséges filogenetikai kapcsolatát, s a recens száras növények legprimitívebb képviselőiként tekintettek a *Psilotaceae* fajaira. Miért ne lehetne akár egy *Rhynia* kiindulású hipotetikus vonal végére tenni ezeket a különös növényeket? – mondották. Ezt az ugyancsak csupasz devoni növények *Psilotophyta* gyűjtőneve is tükrözte. Miután 370 millió éven át nincs meg a fosszilis összekötő kapocs közöttük, s kihalt *Psilotum*-féléket egyáltalán nem ismerünk, a vita jó ideig eldönthetetlennek látszott. A spekulációkat a molekuláris kladisztika legújabb eredményeit ismerve zárhatjuk ki végérvényesen. A linnéi rendszerekben harasztosztályként elkülönített vesszőspáfrányok a molekuláris bélyegek alapján az eusporangiumos páfrányok közé kerültek, a kígyónyelvpáfrányok nagymértékben leegyszerűsödött testvércsoportjaként.

Molekuláris alapon egyértelműen monofiletikus csoport, még akkor is, ha akadnak mást sejtető, de erősen félrevezető eredmények (7.2 cédula). Idetartozó, hazánkban is élő fajok pl. a *Botrychium lunaria* (kis holdruta, 7.9c ábra), egyszeresen szeldelt karéjokkal, és a régebben ugyanebbe a génuszba sorolt *Sceptridium multifidum* (sokcimpájú holdruta), 2–3-szorosan szárnyalt karéjokkal. Ugyancsak újszerű a 2–4-szeresen szárnyalt levelű virginiai holdruta (*Botrypus virginianus*, 7.9d ábra) besorolása is. Ezt az erdei fajt Magyarországról csak Kunfehértó mellől ismerjük. Az *Ophioglossum vulgatum* (kígyónyelv, 7.9e ábra) meddő karéja ép, és a sporangiumfüzére is egyszerű – két sorban álló sporangiumokkal. Hazánkban szórványos elterjedésű, de így is a leggyakoribb ebből a csoportból. Az indiai *O. malviae* a legkisebb ma ismert szárazföldi haraszt, mindössze 1,2 cm magasra nő meg. Hasonlóan apró termetű a hosszúkás levelű *Rhizoglossum bergianum* (7.9f ábra). Dél-Afrikában, a Fokföldön él, időszakosan nedves mélyedésekben. Szalagos leveléről könnyen felismerhető, fatörzsről lecsüngő páfrány az indo-pacifikus térségben élő *Ophioderma pendulum* (7.9g ábra). A szumátrai *O. simplex*, nevéhez hűen, erősen leegyszerűsödött, vegetatív levélkaréja szinte teljesen hiányzik. Egyes fánlakó trópusi fajoknál viszont villásan elágazó, mint például az amerikai *Cheiroglossa palmata* (7.9h ábra). Sporangiumfüzérei nagy

számban fejlődnek a meddő karéj két oldalán és annak alapjánál. A *Helminthostachys zeylanica* ausztrálázsiai fajnak összetett „levele” van, lándzsás levélkékkel (7.9i ábra). Gyógynövény a kínai, az indiai és maláj kultúrában. Nemrég (2001-ben) fedezték fel a hozzá hasonló *Mankyua chejuense*-t a koreai Cheju-szigeten. Időszakosan elöntött nedves területek féltett ritkasága.




**7.9 ábra. a:** *Psilotum nudum* (Új-Zéland, Kalapos T.), **b:** *Tmesipteris norfolkensis* (Norfolk-sz., I. Armitage, CC BY), **c:** *Botrychium lunaria* (Zemplén, Tóth Z.), **d:** *Botrypus virginianus* (J. Knouse, public domain), **e:** *Ophioglossum vulgatum* (Tóth Z.), **f:** *Rhizoglossum bergianum* (D. Kirkwood, CC BY-NC), **g:** *Ophioderma pendulum* (J. Possley, CC BY-NC), **h:** *Cheiroglossa palmata* (M. Keim, CC BY-NC-SA), **i:** *Helminthostachys zeylanica* (P. Wang, CC BY-NC).

**7.2 cédula: Horizontális géntranszfer és a molekuláris kladogramok**

Mitokondriális gének alapján végzett vizsgálatukban Davis et al. (2005) azt tapasztalták, hogy a *Botrypus virginianus* három génrégió alapján más *Ophioglossaceae* fajok mellé került a növények kladogramján – amint az várható is volt. Két génszakaszra viszont igen meglepő eredmény jött ki: a holdruta a *Santalales* zárvatermő kládon, a fagyöngyfélék (*Loranthaceae*) közvetlen közelében bukkant fel. Ez nem lehetett műtermék, hiszen a szerzők meggyőződtek arról, hogy a minták nem voltak más DNS-sel szennyezettek. A jelenség magyarázata a horizontális géntranszfer, melynek során az egyik szervezetből nukleinsav jut át a másikba, és beépül annak genomjába. A donor egy élősködő fagyöngyféle volt (közismert módon a *Loranthaceae* összes faja félparazita), melynek szívógyökere valamikor közvetlen kapcsolatba került egy holdruta sejtjeinek citoplazmájával. A nukleinsav-fragmentumok a plazmodezmákon keresztül könnyen átmehettek egyik sejtből a másikba. A kutatásba bevont holdruta példányok a világ egymástól távoli területeiről származtak, s miután mindegyikben benne voltak az átadott génszakaszok, a „fertőzés" nagyon régen, még a faj széles körű elterjedése (radiációja) előtt bekövetkezhetett. Mivel a kérdéses gének nem funkcionálisak, az idők során nem szelektálódtak ki, hanem DNS-hulladékként benne maradtak a mitokondriumban. Ez volt az első eset, hogy zárvatermő parazitából harasztba irányuló génátadást sikerült igazolni.

## *7.3 Pan-Filicophyta:* A makrofillum – további – megjelenése(i)

**Definíció:** A *Pan-Filicophyta* teljes klád tartalmazza a *Filicophyta* koronaklád tagjait és az összes kihalt fajt, amelyek közelebb állanak hozzájuk, mint a *Psilotum nudum*-mal való közös őshöz. A *Filicophyta* koronaklád tartalmazza a *Marattia alata* és a *Pteridium aquilinum* páfrányokat, ellentétben a *Psilotum nudum*-mal.

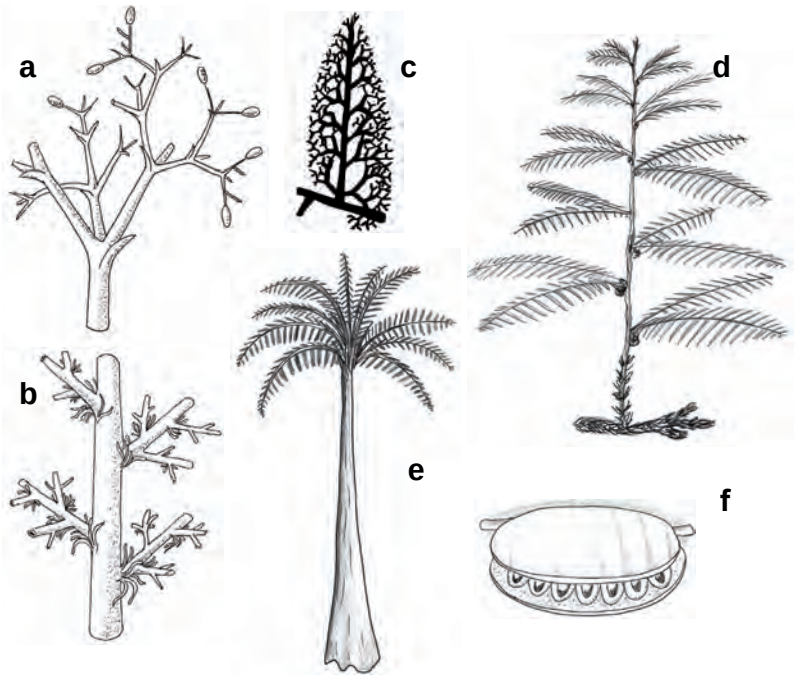
A kígyónyelvpáfrányok levelei is makrofillumnak tekinthetők, de kialakulásukról a fosszilis adatok hiányában nem mondhatunk semmi biztosat. Nagy valószínűséggel a zsurlóktól függetlenül jelentek meg, ugyanis a zsurlóknál a levél kialakulása erősen kötődik az örvös elágazásrendszer evolúciójához. Ez utóbbinak pedig nincs nyoma az *Ophioglossales* esetében: a levél változása ezen a vonalon nem társult a hajtásrendszer megváltozásával, mert az megőrizte a villás alaptípust. A planáció, a parenchimatikus térkitöltés és az erek összeolvadása viszont jól értelmezheti a kígyónyelvpáfrányok levéllemezének eredetét. Sokkal többet tudunk a másik harasztvonal, a köznapi értelemben vett páfrányok levelének evolúciójáról – a „nagy", sokszorosan szárnyalt, tipikus páfránylevélről. A leletanyag meglehetősen gazdag, és a sok ma élő páfrány ismerete is felvilágosítással szolgálhat a múltról. A kihalt páfrányok sokaságából, a *Filicophyta* klád oldalági rokonai, ill. elődei közül azonban csak néhány – evolúciós szempontból – kulcsfontosságú maradványt említünk meg.

A páfránylevél evolúciójában a *Stauropteris* (devon-karbon) nemzetség képvisel egy újabb fokozatot. Levéltelen növények voltak, kettő vagy négy sorban álló oldalágakkal, végálló sporangiumokkal (7.10a ábra). Megjelent náluk a heterospória is. A *S. biseriata* elsődleges oldalágai két sorban, egymással váltakozva eredtek a főtengelyen – feltehetőleg egy síkban (7.10b ábra). Ez szerkezetében már erősen emlékeztet a sokszorosan osztott páfránylevélre. A *Rhacophyton* és rokonsági köre (devon) négy sorban álló, tk. lapított oldalágairól nevezetes. Feltűnő a finomabb végágak planációja, melyből csak a parenchyma hiányzik ahhoz, hogy a páfránylevélkékről beszélhessünk (7.10c ábra). A *Rhacophyon* edényrendszere a *Cladoxylon*-éra emlékeztet, de fája másodlagos vastagodású volt – ami a mai páfrányoknál egyébként ismeretlen. A *Zygopteris* (már a karbon időszakból) hasonló felépítésű páfrány volt, másodlagosan vastagodott fával, váltakozva elrendezett, levélszerű oldalágakkal (7.10d ábra). Nagy méretű, 3–4 mm-es sporangiumai a levél abaxiális (alsó) felületén jelentek meg, bennük több ezer azonos méretű spórával, kívül egy több sejtsorból álló gyűrűvel (annulus). Mindezek alapján arra a következtetésre juthatunk, hogy a többszörösen szárnyalt páfránylevél teljes oldalágak átalakulásának az eredménye. A legrövidebb fertilis ágakon fejlődő sporangiumok pedig ennek következtében kerülhettek a levélszárnyak peremére, később a fonákukra.

## *7.4 Filicophyta* – páfrányok (10.473)

Ebben a koronakládban, a definíciónak megfelelően, egy kisebb csoport, a *Marattiales* és egy jóval nagyobb, a leptosporangiumos páfrányok válnak el először egymástól. Testvércsoporti viszonyukat ma már minden elemzés megerősíti. Szerencsésnek mondható, hogy közeli rokonságukat jól látható alaktani bélyegek is alátámasztják, mint például a sokszorosan osztott makrofillum, a pásztorbotszerűen felcsavarodott fiatal levél[3] (7.15b ábra), a szóruszok, a diktiosztéle, vagy éppen a fotoszintetizáló gametofiton. A marattia-félék megőrzik az eusporangium ősi állapotát, míg a másik kládon kialakul egy egyszerűsödött spóratoktípus, a

3 Félreértések elkerülése végett megjegyezzük: nem juh-, vagy kecskepásztorok, hanem magasabb posztot betöltő lelkipásztorok, azaz katolikus főpapok használtak bekunkorodott végű botot a 7. századtól kezdődően.




**7.10 ábra. a:** *Stauropteris* habituskép, **b:** *Stauropteris biseriata*, **c:** *Rhacophyton* finomabb elágazásai levélszárnyakra utalnak, **d:** *Zygopteris* habituskép, **e:** a *Psaronius* rekonstruált képe, **f:** a marattiák synangiuma.

névadó leptosporangium (vö. 7.12 ábra). Mindkét csoportból számos fosszilis fajt ismerünk.

### *7.4.1 Marattiales*

Az idetartozó 1–5-szörösen szárnyalt levelű páfrányok a *Zygopteris*-ekkel szinte egy időben, már a karbonban megjelentek. Virágkorukat a permben érték el, majd hanyatló ágra kerültek. Ennek ellenére hat nemzetség száznál jóval több faja ma is tagja a Föld flórájának. A karbon időszaki formákhoz képest nagyon keveset változtak, a leglassabban evolválódó növények közé tartoznak. Legismertebb kihalt képviselőjük, a fatermetű *Psaronius* elérte a 8 m magasságot is (7.10e ábra). Levelei a törzs csúcsán, üstökben állottak. A levél fonákán, az ereken, az eusporangiumok szóruszokban csoportosultak, amelyek szünangiummá nőttek össze.

### *Marattiaceae – marattia-félék (150)*

A szünangium a ma élő fajok jelentős részére is jellemző (7.10f ábra) – és a klád egyik szünapomorfiája. Egy sporangium ezernél is több spórát bocsát ki. A recens fajok is tekintélyesek: magasra ugyan nem nőnek, de leveleik rekord hosszúságúak a páfrányok körében, mert meghaladhatják a 6 métert is. A levelek tövén egy speciális, pálhaszerű képződmény fejlődik. A szállítószövet többkörös diktiosztéle (ún. polisztéle). A növényt erőteljes, húsos támasztógyökerek erősítik. A szár, a levél és a gyökér szöveteiben nyálkacsatornák húzódnak. Előtelepeik relatíve nagyok (2–3 cm), fotoszintetizálnak, egylakiak, májmohatelepre emlékeztetnek – és akár több évig életképesek. A járulékos gyökereken és a gametofitonon gombaszimbionták élnek. Kromoszómaszámuk n = 39 vagy 40.

Kivétel nélkül trópusiak, majdnem mindig talajlakók. A *Marattia* génusz újvilági, egészen pontosan közép-amerikai elterjedésű, bár egy faja (*M. douglasii*, 7.11a ábra) távolra szakadt, a Hawaii-szigetek bennszülöttje. Leveleik rövid törzsről erednek, szünangiumaik két kopáccsal nyílnak. Az ettől nemrégiben elkülönített, óvilági *Ptisana* génusz géncentruma Új-Guinea, számtalan endemikus fajjal. Szünangiumaik mélyen bevágottak, árpagyöngyre emlékeztetnek (ptisana = árpagyöngy, latin). Rizómájuk tápanyagban gazdag, élelmiszerként is számításba jön, a *P. fraxinea* (7.11b ábra) Afrikában a pigmeusok körében, illetve a *P. salicina* a polinéziai szigetvilág népeinél. Közép- és Dél-Amerika a hazájuk, azaz neotrópusiak a *Danaea* fajok. Szünangiumaik a levél közepétől a széléig érnek, pórusokkal nyílnak. Sporangiumos és vegetatív leveleik különbözőek. Alakjuk az éptől (*D. simplicifolia*, 7.11c ábra) a háromszorosan szárnyaltig terjed. Hosszú ideig csak kb. 30 fajt soroltak ide, de a molekuláris módszereket is alkalmazó vizsgálatok már 80 körüli fajszámot jeleznek („fokozódó *Danaea* diverzifikáció", Keskiniva et al. 2024). Egy fajuk ebben a génuszban is távoli rokon, a Cocos-szigeteken él (*D. epilithica*). Az egyik legszélesebb elterjedésű faj a *D. nodosa* (7.11d ábra), Mexikótól Brazíliáig fordul elő. Az *Angiopteris* sok faja Madagaszkártól a Csendes-óceáni szigetekig bukkan fel. Jellemzőjük és a többitől elkülönítő bélyegük, hogy ovális szóruszaik szorosan állanak ugyan,

de nincsenek összenőve. Spóráik – a páfrányoknál egyedülálló módon – a szóruszból kiszabadulva önálló mozgásra képesek a spóra belső és külső fala közötti kavitációnak köszönhetően (Hovenkamp et al. 2009). Leveleik akár ötszörösen szárnyaltak is lehetnek. Egyikük, a jávai *A. javanica* levele állítólag a 9 méteres (!) hosszúságot is elérheti. Leggyakoribb az *A. evecta* (7.11e ábra), amely ráadásul egyes helyeken inváziós gyomként terjedhet. Tajvan és Japán a hazája az *A. lygodiifolia* (7.11f ábra) nevű fajnak. A délkelet-ázsiai *Christensenia aesculifolia* (7.11g ábra) 3–5-tagú tenyeresen összetett levele a vadgesztenyére emlékeztet. Rokonaitól eltérően hálózatos a levélerezete és gázcserenyílásai a legnagyobbak (akár 0,3




**7.11 ábra. a:** *Marattia douglasii* és levelének fonáka (S. Fawcett, és ka_y_ak, CC BY-NC), **b:** *Ptisana fraxinea* (Dél-Afrika), **c:** *Danaea simplicifolia* levelének két oldala (Francia Guyana, N. Servientis, CC BY-NC), **d:** *D. nodosa* (Puerto Rico, Pilgrim123, CC BY-NC), **e:** *Angiopteris evecta* és szünangiumai, **f:** A. lygodiifolia, **g:** *Christensenia aesculifolia* és szünangiumai (M. Hrones, CC BY-NC), **h:** *Eupodium laeve* nyeles és nyitott szünangiumai (A. Murdock, CC BY-SA 4.0).

mm) az edényes növények körében (Bell & Hemsley 2000). Egyetlen sporangiuma kb. 7000 spórát termel. A neotrópusi *Eupodium* fajok évente egy levelet fejlesztenek, fonákukhoz a szünangiumok rövid nyéllel csatlakoznak (7.11h ábra).

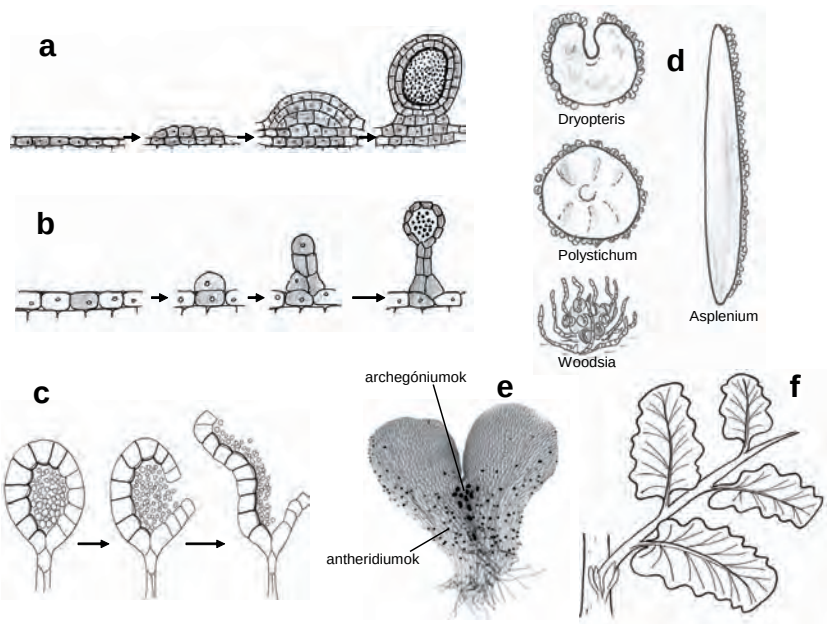
## 7.5 *Leptosporangiatae* – leptosporangiumos páfrányok (10.323)

A *Monilophyta* klád legnagyobb fajszámú csoportja. Több szünapomorfiája is van, legnevezetesebb a leptosporangium megléte. Ez egyetlen iniciális sejtből fejlődik, fala csupán egy sejtrétegű, rövid nyele van, és ritkán fejlődik benne 256-nál (=$4^4$) több spóra. Ezzel szemben a többi, eddig tárgyalt harasztnak eusporangiuma van, amely több kezdeti sejtből fejlődik, több sejtrétegű, ülő, és százával, vagy inkább ezrével termeli a spórákat (7.12a–b ábra). Nyilvánvaló, hogy ez utóbbi a pleziomorf állapot. A leptosporangium egy sajátságos mechanizmussal, a nyéltől induló speciális sejtsor, a gyűrű (*annulus*) segítségével nyílik fel. A gyűrű sejtjeit vastag belső és vékony külső fal jellemzi. A kiszáradáskor ezekben a sejtekben fellépő belső feszültség repeszti fel a sporangiumot, s szórja ki viszonylag távolra a spórákat (7.12c ábra). Vízfelvétellel a sporangium fala záródik, és a kiszóródási folyamat többször is megismétlődhet. A gyűrű feltehetően párhuzamos evolúció eredménye, hiszen felépítése eltér a *Zygopteris*-ek annulusának szerkezetétől. A sporangiumok a levelek szélén vagy fonákán fejlődnek ki, általában szóruszokban csoportosulnak; ezek mérete, alakja és elhelyezkedése igen változatos. Egy másik apomorfia a szóruszokat borító fátyol (*indusium*, 7.12d ábra), ami az evolúció során sokféle formát öltött, és több kládon el is tűnt. A fátyol funkciója a szóruszok védelme és a spórák kihullásának szabályozása: elszáradásával válik szabaddá a spórák számára az út.

**Definíció:** A *Leptosporangiatae* egy apomorfia alapú klád. Az idetartozó fajok leptosporagiummal rendelkeznek, tipikus tagjai az *Osmunda regalis* és a *Dryopteris filix-mas*.

### *7.5.1 A paleozoikum páfrányai*

A leptosporangiumos páfrányok első evolúciós robbanása a karbon időszakra tehető. Ezek az ősi formák egészen a perm időszakig fennmaradtak (l. a 7.4 ábra korall diagramját). A nagyszámú fosszilis taxonból csak néhányat emelünk ki. Az *Ankyropteris* levelek felépítése igen hasonló volt a mai páfrányokéhoz, a végső szárnyak fonákán sok sporangiummal (7.12f ábra). Ezek a ma élő csoportok közül leginkább a *Schizaeaceae* spóratokjaira emlékeztetnek (Stewart & Rothwell 1990). Magánosan, vagy kisebb csoportokban álltak a levelek szélén, és gyűrű is volt rajtuk. Számos maradványuk a *Psaronius* fák támasztógyökereiről vagy *Calamites*-ek törzséről került elő – ebből arra következtetnek a kutatók, hogy kúszónövények vagy liánok lehettek. Hasonló lehetett a *Botryopteris* fajok életformája is. A *B. globosa* fertilis leveleit villás ágak alkották, végükön gyűrűs leptosporangiumokkal, melyek száma becslések szerint az 50,000-et is elérhette egy levélen!




**7.12 ábra. a:** Eusporangium, **b:** leptosporangium, **c:** a leptosporangium felnyílása a gyűrű segítségével, **d:** a fátyol egyes változatai, **e:** egy átlagos páfrány gametofitonja, **f:** *Ankyropteris* levélszárnyrészlet.

A ma élő csoportok első jeleit a perm időszak legfelső rétegeiben találták (*Osmundales*). Tekintélyes leletanyag utal arra, hogy a páfrány evolúcióban a karbon időszaki mellett lehetett egy másik, krétakori robbanás is (7.4 ábra). Fajszámuk növekedése, szétsugárzásuk a zárvatermők terjedésével párhuzamosan, vagy azt követően, kis késéssel ment végbe. Tulajdonképpen a zárvatermők alkotta erdők teremtette új ökológiai niche-eket foglalták így el. Egyes csoportjaikat ettől az időszaktól ismerjük csupán, s úgy tűnik: most élik virágkorukat.

## *7.6 Polypodiidae* (10.323)

A ma élő páfrányok legfajgazdagabb csoportja; becslések szerint a fajok száma akár a 12.000-et is elérheti. A bizonytalanság fő oka, hogy a rokon fajok megkülönböztetése nem könnyű feladat, a páfrányok viszonylag könnyen képeznek hibrideket, és poliploidizációra is erősen hajlamosak. A bizonytalanság a korábbi osztályozásokban, magasabb hierarchikus szinten is tükröződött, mert a morfológiai bélyegek alapján nemigen lehetett egyértelmű, minden szakértő által „elfogadott" taxonokat kialakítani. A család és rend szintű osztályozások szinte követhetetlenül változtak az utóbbi kétszáz évben – s szinte mindegyikük kevés tulajdonságra összpontosító, „mesterséges" klasszifikáció volt. A molekuláris filogenetikai módszerek segítségével viszont egyre finomabb és megbízhatóbb képet kapunk a páfrányevolúció fő vonalairól, így a kladogramra épülő osztályozás is stabilizálódik. Ennek persze az a „hátránya", hogy a kládokat nem mindig lehet morfológiai tulajdonságok meglétével vagy hiányával jellemezni. Másik hátrány (valóban az) a rengeteg névváltozás (elsősorban génuszcsere), eme könyv harmadik kiadásához képest is. Például a *Trichomanes reniforme* „helyes" neve most *Hymenophyllum nephrophyllum* (213. oldal). A legfrissebb, és a jelen osztályozás alapját jelentő kladogramot Nitta et al. (2022) összefoglaló cikkét és a PPG I (2016) fajszámadatait figyelembe véve rajzoltuk fel a 7.5 ábrán. A fán a kládok fésűszerűen válnak le, s csak az utolsó dichotómia alakít ki két, kb. egyformán nagy utódcsoportot (*Aspleniineae* és *Polypodiineae*). A királypáfrányok (*Osmundales*) alapi helyzetét (ahogy mondani szokták: „ősi jellegét") mind a kladisztikai, mind a paleontológiai evidenciák erősen alátámasztják, ugyanakkor az is nyilvánvaló, hogy ez a csoport – „átmeneti" tulajdonságaitól függetlenül – ide, s nem az eusporangiumos taxonok közé sorolandó. A többi korai leágazású páfránycsoport szintén felmutat számos ősi jelleget, így pl. a *Hymenophyllum*-ok és a *Gleichenia*-k. Ezután következnek a *Schizaea*-félék, majd a vízipáfrányok és a páfrányfák. A kladogramot a *Polypodiidae*, a köznapi értelemben „legtipikusabb" páfrányok fajokban bővelkedő csoportja, koronakládja zárja le. A statisztikai/kladisztikai értékelésekben mindegyikük meglehetősen stabilis, ill. egységes csoportnak mutatkozik, ami azt jelenti, hogy monokladisztikus jellegük az adatok ismételt, véletlenszerű mintavételezése (bootstrap elemzése) után is nagy eséllyel megmarad.

Felálló vagy kúszó rizóma jellemzi őket, ami lehet föld alatti vagy talajfelszíni, de sziklarepedésekben, vízben vagy más növényeken is terjeszkedhet. A rizómából erednek a járulékos vagy oldalgyökerek, rajtuk gyökérszőrökkel. Számos fatermetű páfrányt ismerünk, ezeknek azonban nincs másodlagos vastagodású száruk: a páfrány törzsének kialakulásához az elszáradó és lehulló levelek alapi részei nagymértékben hozzájárulnak. Edényeik tipikusan a szifonosztéle különféle változatai, főleg a fiatalabb csoportokban, míg a gyökeret többnyire protosztéle jellemzi. A diktioszélében az edények különálló nyalábokat formálnak. A többszörösen szárnyalt vagy osztott levélforma uralkodó, de nem kizárólagos: vannak teljesen ép levelű páfrányok is. A legtöbb faj egyedein egymáshoz hasonló levelek fejlődnek, de a levéldimorfizmus is gyakori: a fertilis, azaz szóruszokat hordozó levelek (sporofillumok) alakilag is eltérnek a vegetatív trofofillumoktól. Egyes esetekben ugyanazon a levélen spóratermelő szegmentumok, és tőlük különböző sterilis levélrészek alakulnak ki. A zsírokban és fehérjékben gazdag spórákat egyes madarak és emlősök is fogyasztják.

A legtöbb ma élő faj izospórás, a heterospória ritka (vízipáfrányok, valamint a *Pteris platyzomopsis*). A gametofiton szabadon élő, általában fotoszintetizáló teleptest, nem nagyobb 2–3 cm-nél. Többnyire szív alakú (7.12e ábra), de hosszúkás vagy fonalas is lehet. Az archegóniumok általában az előtelep fonákán, a bevágott részen, az antheridiumok pedig az előtelep szélein alakulnak ki. A hímivarsejtek, mint a *Monilophyta* összes fajánál, kivétel nélkül sokostorosak. Az első levél megjelenése után a gametofiton elpusztul. Az ivaros szaporodáson kívül ismert az apogámia (a sporofiton közvetlenül a gametofitonból fejlődik, gamétaképzés és megtermékenyítés nélkül). Ez esetben a spóraképzés során rendellenességek mutatkoznak, de így is fertilis – és diploid – spórák képződnek (lásd a 7.11 cédulát). Kísérletes körülmények között apospória is előidézhető: a spóraképzés elmarad, s a gametofiton közvetlenül a sporofitonon alakul ki.

A legváltozatosabb életkörülmények között, még a sivatagokban is előfordulnak, de igazi életterük a nedves, meleg klímájú trópusi esőerdő, ahol páfránydominált társulások is vannak. Miután fajgazdag csoport, nem meglepő, hogy gyakorlati fontosságuk jóval nagyobb, mint a többi haraszté: vannak közöttük dísz- és akváriumi növények, zöldségként, gyógyszerként,

építőanyagként hasznosítható fajok – és gyorsan terjedő, esetleg veszélyes gyomok egyaránt.

### *Osmundaceae – királypáfrányok (18)*

Virágkorukat a jurában érték el, jó néhány fatermetű képviselővel. Morfológiailag nem sokat változtak azóta sem, a felső triászbeli *Osmunda claytoniites* például nagyon hasonlít a ma élő (*Clayt*)*osmunda claytonianum*-ra. Evolúciós sikeresség szempontjából leszálló ágban vannak (4-6 génusz), a poliploidizáció hiánya és az alacsony kromoszómaszám (n = 22) a változatlanság – és talán a változásra való képtelenség – jele. Mindezt egy nemrégi vizsgálat (Bomfleur et al. 2014) is megerősíti: egy szerencsésen megmaradt, 180 millió éves *Osmundastrum* leletben ugyanezt a kromoszómaszámot tapasztalták. Alapvetően leptosporangiumosak, hiszen sporangiumuk fala egysejtrétegű. Az annulusz viszont még differenciálatlan sejtcsoport csupán, így is ennek segítségével nyílik fel egy hasíték mentén a sporangium. Nagyszámú, rövid ideig csíraképes, klorofilltartalmú spórát fejlesztenek. Leveleik nagyok, legyezőszerű erezettel (ez is ősi jelleg). A gametofiton szív alakú, sokáig él, külsőleg májmohatelepre emlékeztet. A kis fajszám ellenére világszerte elterjedtek, a mérsékelt és a trópusi övben egyaránt (ez pedig egy régen elmúlt virágkorra utaló biogeográfiai jelzés). Magyarországon is előfordul (a Dráva-sík égerlápján) az elsősorban európai *Osmunda regalis* (királypáfrány, 7.13a ábra). Két méter magasra megnő, kétszeresen szárnyas levelekkel. A levelek szegmensei eltérőek, a sporangiumok a csúcsi, nem fotoszintetizáló szárnyakon találhatók. Hasonló hozzá a Kanadától Argentináig előforduló *Osmundastrum cinnamomea* (7.13b ábra), melynek egy ázsiai alfaja is van. Korábban az *Osmunda* génuszba tartozott, de kladisztikai vizsgálatok szerint a többi ma élő királypáfrány testvére. A felső krétából már ismerjük, ami azt jelenti, hogy az egyik legrégebbi növényfaj a Földön (Serbet & Rothwell 1999). Fajneve a fertilis hajtás fahéjszínére utal. A *Todea barbara* (7.13c ábra) sporangiumai a nagy, 2,5 méteres levelek fonákán fejlődnek. A *Leptopteris* fajok levele, a hártyapáfrányokhoz hasonlóan, igen vékony, egy sejtsoros csupán. Gázcserenyílások nyilván nincsenek rajtuk. Sporangiumaik elszórtan állanak a levelek fonákán (7.13d ábra). Több fajuk a Csendes-óceán szigeteinek endemizmusa.

### *Hymenophyllaceae – hártyapáfrányok (434)*

Kilenc génuszt találunk (most) ebben a csoportban. Leveleiket – eltekintve az erezettől – egy vagy 2–6 sejtréteg alkotja, szélükön vannak a szóruszokba tömörült sporangiumok, gázcserenyílásaik nincsenek. Spóráik zöldek. Előtelepeik szalag alakúak vagy fonalasak, sokszorosan elágazók. n = 11–36. Magas páratartalomra utalt, törékeny felépítésű, kicsiny vagy közepes méretű növények, így elsősorban igen nedves klímában, köderdőkben fordulnak elő. Talajon és leggyakrabban fák törzsén telepszenek meg. Gametofitonjaik érdekes módon még a hidegebb égövön (pl. Alaszka) is hosszú ideig megmaradhatnak és önállósulhatnak, mutatva, hogy ez az állapot nem jelentéktelen ebben a csoportban (7.3 cédula). Európában (és Amerikában, Ázsiában meg Afrikában) is megtalálható a *Hymenophyllum tunbrigense* (7.13e ábra). Levelei kétszeresen szárnyaltak, a szóruszok a nyél közelében sorakoznak a levélen, egy-egy kétszárnyú fátyol védelmében. A *H. nephrophyllum* alig 10 cm magas növény, vese alakú, éretten 4–6 sejtsoros levelekkel, villás levélerezettel, feltűnő levélszéli szóruszokkal (7.13f ábra). Csapadékmentes időben összepöndörödik, így védekezve a kiszáradás ellen. Csak Új-Zélandon fordul elő, de nem tekinthető ritkaságnak. A *Trichomanes*-ek fátyla cső vagy harang alakú, hosszú szálkában végződik. Fémesen irizáló, három sejtsoros levele van a génusz ékességének, a trópusi amerikai *T. elegans*-nak (7.13g

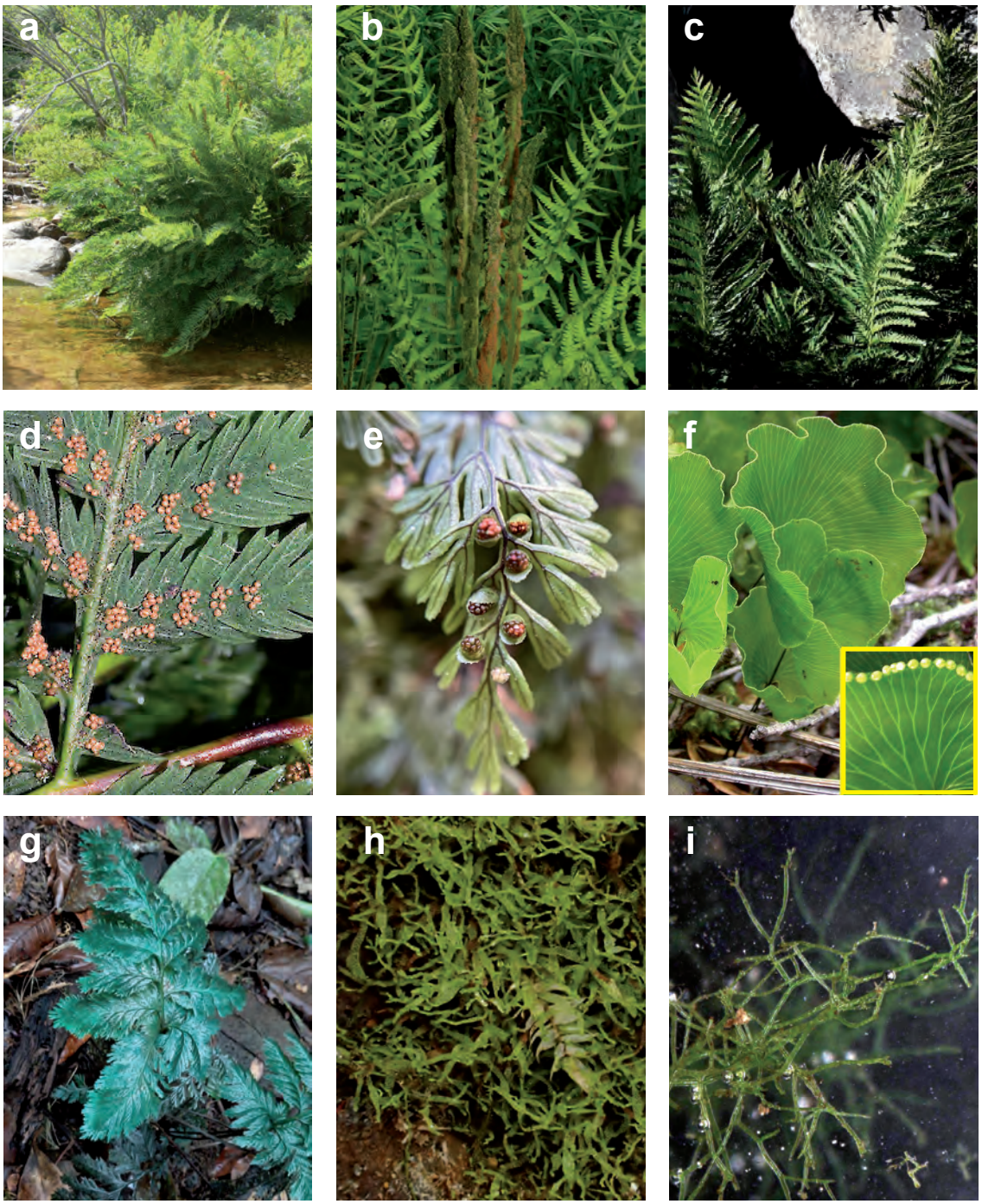
**7.3 cédula: Mohaként élő páfrányok?**

A *Hymenophyllaceae* kládon található a *Vandenboschia speciosa*, egy nyugat-európai negyedkori reliktum, ami arról nevezetes, hogy gametofitonja jobban tűri a szárazságot és a csökkent megvilágítást, mint a sporofiton. Mindezt jelentősen lelassult anyagcseréjével éri el (Makgomol & Sheffield 2001). Az elágazó és fonalas gametofiton ivartalanul, gemmákkal szaporodik, és kiterjedt klónokat hoz létre. Földrajzi elterjedése sokkal nagyobb, mint a ritkaságnak számító sporofitoné. Ez utóbbi a *Trichomanes*-ekhez hasonló felépítésű (régebben egy génuszba tartoztak). Az USA keleti államaiban előforduló *Hymenophyllum tayloriae* (7.13h ábra) egy még szélsőségesebb eset képviselője: eddig csak a gametofiton került elő, sporofitonja ismeretlen – és valószínűleg nem is létezik. Ilyen még a közeli rokon, de kissé szélesebb elterjedésű *Crepidomanes intricatum* (7.13i ábra), valamint egy távolabbi faj, a *Vittaria appalachiana* (*Pteridaceae*). Vegetatívan szaporodó, és túlnyomórészt fánlakó, a sporofiton szakasztól térbelileg elváló gametofiton még más csoportokból is ismeretes (*Schizaeaceae, Lomariopsidaceae, Dryopteridaceae* és *Polypodiaceae*, vö. Pinson et al. 2017). Ezek a különleges páfrányok a rügyekkel terjedő moha-gametofiton létformáját juttatják eszünkbe, és azt jelzik, hogy az edényes növények körében a gametofiton önállósága fokozottabb lehet, mint eddig véltük. Ennek az életszakasznak alaposabb vizsgálata, elsősorban molekuláris módszerekkel, még további meglepetéseket tartogat – különösen a páfrányban gazdag trópusokon.

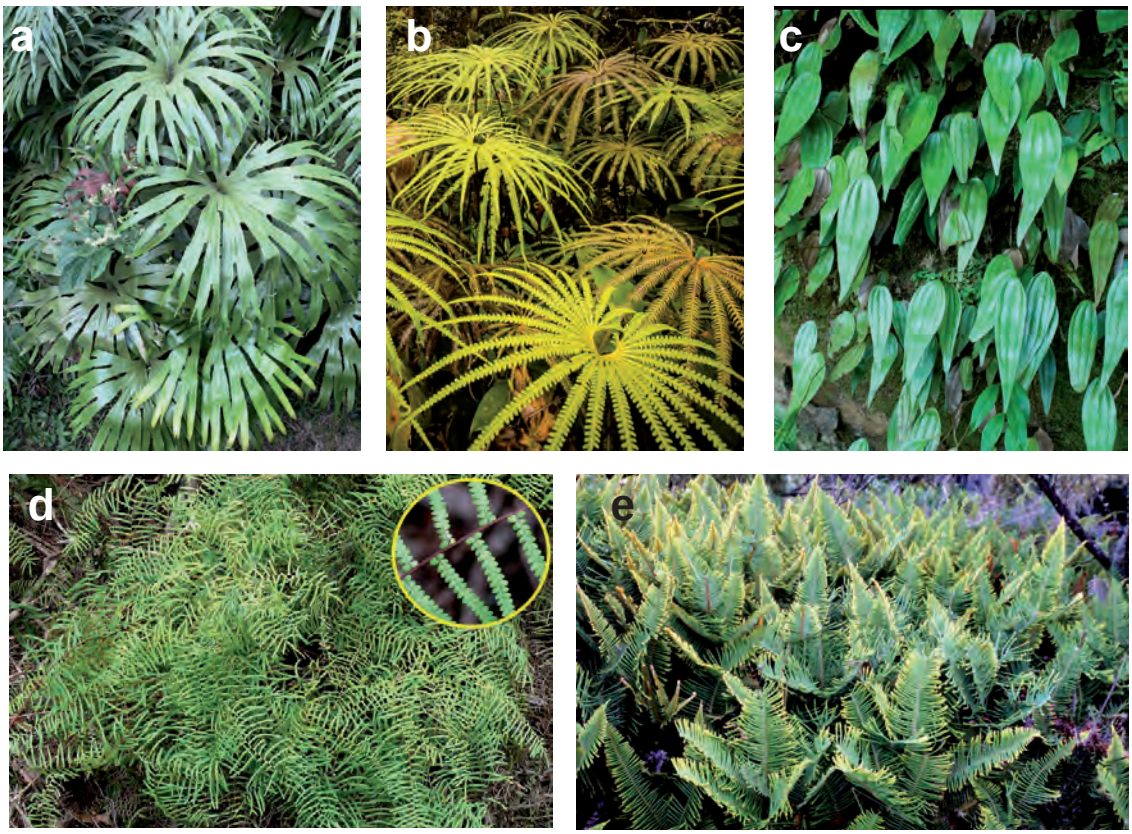
ábra). Azt várnánk, hogy sérülékenységük folytán fosszilis leleteik egyáltalán nincsenek, de ebben szerencsére csalódnunk kell: korai elődeik már a felső triászból előkerültek, míg a *Hymenophyllum* először az alsó krétában bukkan fel.

## *Gleicheniales (172)*

Három csoport képezi ezt a kládot, amiből kettőt a PPG I egy családként kezel. Morfológiai szünapomorfiájuk nem sok van, gyökereikben például




**7.13 ábra a:** *Osmunda regalis* (Szardínia), **b:** *Osmundastrum cinnamomea,* **c:** *Todea barbara* (Dél-Afrika), **d:** *Leptopteris hymenophylloides* (Új-Zéland, J. R. Rolfe, CC BY), **e:** *Hymenophyllum tunbrigense* (Dél-Afrika, M. Berger, CC BY), **f:** *H. nephrophyllum* (Új-Zéland, Kalapos T.), **g:** *Trichomanes elegans* (Costa Rica, D. Garrigues, CC BY-NC), **h:** *Hymenophyllum tayloriae* (North Carolina, A. Ayer, CC BY-NC), **i:** *Crepidomanes intricatum* (Quebec, Kanada, É. Léveillé-Bourret, CC BYY-NC).




**7.14 ábra a:** *Dipteris conjugata* (Tajvan, bamboo916, CC BY-NC), **b:** *Matonia pectinata* (Malajzia, Chinotto Chea, CC BY-NC), **c:** *Cheiropleuria integrifolia* (Tajvan, C.T. Lin, CC BY), **d:** *Gleichenia polypodioides* (Dél-Afrika), **e:** *Dicranopteris nervosa* (Brazília).

3–5-ösével álló protosztéle húzódik. Megjelenésük igen változatos: ép, sokszorosan és tenyeresen osztott vagy szeldelt leveleik vannak. Kromoszómaszámuk n = 22–56. Első biztos leleteiket a permből ismerjük. Trópusi és szubtrópusi elterjedésűek. Monokladisztikusságukat és a hártyapáfrányokkal való testvércsoporti kapcsolatukat a molekuláris módszerek egyértelműen igazolják.

*Dipteridaceae* (incl. *Matoniaceae*) (15). Egykoron, nevezetesen a földtörténeti középkorban (250–66 millió évvel ezelőtt) egy fajokban gazdagabb, és az egész világon elterjedt páfránycsoport volt, melynek mai képviselői Ázsia, Új-Guinea és É-Ausztrália trópusi területeire korlátozódnak. Közepes méret, általában erősen osztott levél, és annak fonákán szórtan elrendezett szóruszok jellemzik őket. A *Dipteris*-ek legyezőforma levele többé-kevésbé azonos méretű két félre oszlik, ezek pedig tovább hasadnak (7.14a ábra). Hosszú rizómájukat szálkaszerű pikkelyek borítják. A *Matonia pectinata* tenyeresen osztott leveleivel tűnik ki, levélszeletei finoman szeldeltek (7.14b ábra). Sporangiumai körben állanak a szóruszban, amit ernyőszerű fátyol védelmez. A *Cheiropleuria integrifolia* (7.14c ábra) levelei épek, de igen ritkán két lebenyből állanak. A *Phanerosorus sarmentosus* első látásra a *Lygodium*-okra emlékeztet, sziklafalakról lazán csüngő levelei hosszú tengelyen álló, keskeny sallangokból tevődnek össze.

*Gleicheniaceae* (korallpáfrányok, 157). Változatos méretű, talajlakó páfrányok, hajtásaikban protosztélével. Leveleik minimum egyszeresen szárnyaltak, fonákukon elszórtan álló szóruszokkal. A leptosporangiumos páfrányok többségével ellentétben sok száz spóra fejlődik egyetlen sporangium belsejében. A *Gleichenia* fajok levélerezete egyszeresen villásan elágazó, egy szóruszban mindössze 2–5 sporangiummal, amiket nem takar indusium. Némi védelmet nyújt viszont az, hogy a szóruszok a levél fonákának kis mélyedéseiben ülnek (hasonlóan a *Polypodium*-okhoz, innen a következő faj elnevezése). Legismertebb közülük a *G. polypodioides* (7.14d ábra), Afrika déli része és a környező szigetek gyakori páfránya. Erőteljes rizómás évelőként nagy területeket beboríthat, áthatolhatatlan állományokat képezhet, zavart helyeken szinte „őshonos inváziós” fajként viselkedik (7.4 cédula). A többi *Gleichenia* faj elsősorban paleotrópusi és ausztráliai elterjedésű. A *Dicranopteris* génusz (7.14e ábra) fajai pántrópusiak és a meleg mérsékelt övbe is behatolnak, egészen Nepálig. Az előző génusztól abban térnek el, hogy kicsivel több sporangium alkot egy szóruszt, a levél erezete pedig

**7.4 cédula: Lehet egy őshonos faj özönnövény?**

Első hallásra furcsának tűnik az a megállapítás, hogy valamely területen (tájegységben, akár országban) őshonosnak tekinthető fajról azt mondjuk, hogy özönnövény, vagyis inváziós. De ha több szakembert is megkérdezünk, hogy ez lehetséges-e egyáltalán, akkor sokféle választ kaphatunk. Abban egyetértés mutatkozik, hogy egy gyorsan terjedő, más fajokat kiszorító, a természetes társulásokat megbontó idegenhonos – vagyis véletlenül behurcolt (adventív) vagy szándékosan betelepített – fajt özönnövénynek tekinthetünk. Vannak, akik szerint viszont csak azokat, amelyek gazdasági vagy környezeti károkat okoznak vagy okozhatnak. Ezt a meghatározást nehezíti, ha az illető faj nemcsak károkat okoz, hanem egyúttal hasznot is hoz, mint például az akác. De olvastam már olyan vélekedésről is, különösen a természetvédelem képviselőitől, hogy őshonos fajok is lehetnek inváziósak, mint például a nád, a fekete szeder vagy éppen a siska nádtippan. Kétségtelen, hogy őshonos fajok agresszívvé válva olyan területeket is elözönlenek, ahol korábban jelentéktelenek voltak vagy hiányoztak, de ezeket mégis célszerű külön kezelni és *terjedő őshonos* néven illetni. Természetesen az őshonosság eldöntése sem mindig egyértelmű, Magyarországon azokat tekintjük ilyennek, amelyek legalább 8000 éve részei a Kárpát-medence flórájának. A téma részletezését lásd Botta-Dukát et al. (2004) cikkében.

Ebből a fejezetből kiderül, hogy a páfrányok körében váratlanul sok inváziós fajt ismerünk, néha egészen apró termetűeket..

többszörösen villás. Ökológiájuk hasonló: lepusztult területeket pionír növényként kolonizálnak, erdők aljnövényzetében gyakran uralkodók, szinte minden más növényt kiszorítanak. Szerepük ugyanakkor jelentős lehet trópusi ökoszisztémák regenerációjában (Yang et al. 2021). A csoport kora hasonló az előzőéhez, a triászból már szinte biztos leleteik is ismertek.

## *Schizaeales (190)*

Bár csak négy-öt génusz tartozik ide, linnéi típusú osztályozása sok változatot megért eddig, a PPG I (2016) és Nitta et al. (2022) után két kládot különítünk el benne. Leveleik fertilis és vegetatív részre különülnek, nincsenek szóruszaik vagy csak fejletlenek. Rendszerint fonalas, szalagszerű vagy szív alakú gametofitonjuk van. Kromoszómaszámuk n = 29–103. A jura óta ismert páfránycsoport, elsősorban trópusi elterjedésű, kevés faja megtalálható a meleg mérsékelt övben.

*Schizaeaceae* (hasadtlevelű páfrányok, 150). A *Schizaea* és a tőle elkülönített, bár igen hasonló *Microschizaea* fajok nem igazán tűnnek páfránynak, villásan elágazó vegetatív leveleik fonalas, vékony szárnyakra oszlanak. A fertilis levelek is igen vékonyak, a csúcsi részen lévő levélrészek szélesebben szárnyaltak, felső oldalukon vagy a szélükön vannak a sporangiumok. Magasságuk legfeljebb fél méter. A klád tipikus képviselői az Ausztráliában gyakori *S. bifida* (7.15a ábra) és az afrikai *S. pectinata* (7.15b ábra). Közeli rokonaik, az *Actinostachys* fajok fotoszintézisre képtelen, gumószerű, föld alatti, hosszan megmaradó gametofitonjaikról nevezetesek. Sporangiumaik ujjasan elálló levélkéken jelennek meg. Az *Anemia* nemzetségbe tartozik a legtöbb faj, mintegy 115, meglehetősen nagy morfológiai diverzitással, amely a tipikusan páfrányszerű, osztott levelektől a kerekded formákig (pl. a brazíliai *A. rotundifolia*, 7.15c ábra) terjed. A sporangiumok különálló, tömötten fürtszerű leveleken fejlődnek.

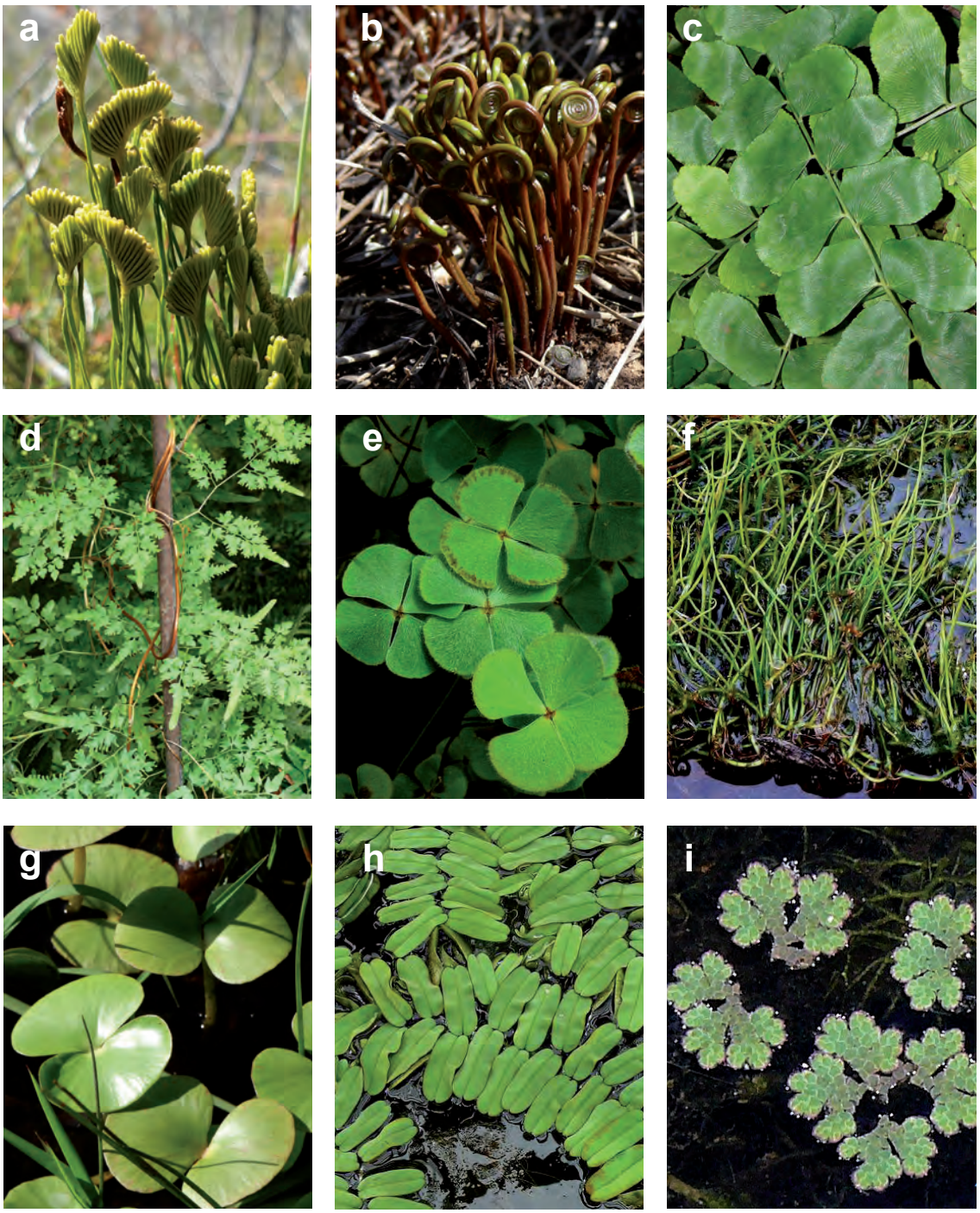
*Lygodium (40).* Eme génusz fajai a páfrányok körében egyedülálló módon liánszerűek, de nem a száruk, hanem a levél vékony és hajlékony gerince kúszik fel más növényekre. Így akár 12 méter hosszú levelet is fejleszthetnek! A levelek álvillásan szeldeltek, fonákukon vannak a sporangiumok. Spóráik viszonylag gyorsan elveszítik csírázóképességüket. A *L. microphyllum* (7.15d ábra) paleotrópusi elterjedésű, de inváziós fajként Észak-Amerika délkeleti részén nagy területeket beboríthat. Nem válogat élőhelyekben, és különös módon fokozott tűzveszélyt jelent, hiszen leveleik az egyébként nem meggyulladó fák koronájába is felviszik a lángokat. Biológiai védekezésül a leveleket „csontig" rágó rovarokat és atkákat is bevetettek ellene. A *L. japonicum* hasonló problémákat okoz az USA-ban. Érdekes, hogy az USA-nak megvan a saját endemikus, hidegtűrő faja is, a *L. palmatum*, ami nemhogy özönnövény lenne, hanem meglehetős ritkaság és védett faj több államban. Hasznuk a Fülöp-szigeteken mutatkozik meg, rostjaikból szalmakalapokat készítenek. Európában hiányoznak, feltehetőleg a pleisztocén eljegesedés szorította ki őket.

## *Salviniales – vízipáfrányok (82)*

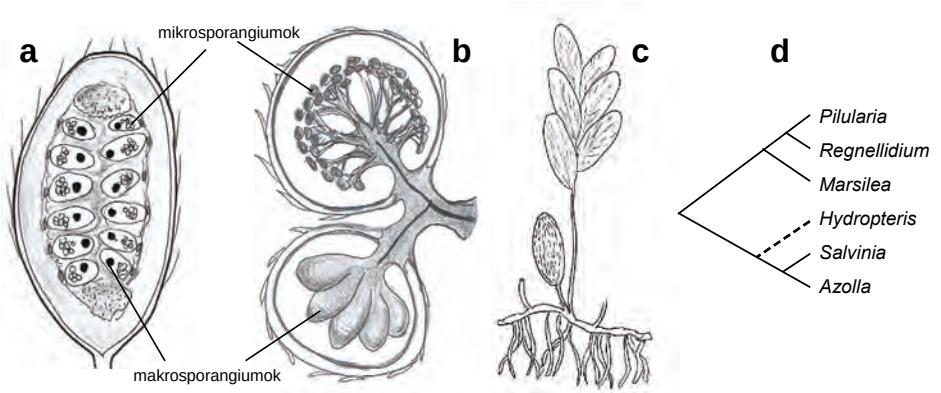
Avatatlan szemlélő számára ezek a növények igencsak távol állanak a páfrányoktól. Az idetartozó két csoport a korábbi rendszerekben rendi vagy még magasabb szinten is elkülönült egymástól, hiszen az édesvízi életmódot, ill. a heterospórás jelleget, az endospóriát és a gyűrű nélküli sporangiumot csupán konvergenciának tekintették. A levelek anasztomizáló erezete is újdonság ebben a csoportban. A molekuláris filogenetikai vizsgálatok szerint ezek a tulajdonságok egyértelműen a vízipáfrányok közös származását tá-

masztják alá (azaz: szünapomorfiák). Összesen 5 génusz tartozik ebbe a kládba, és ez a felosztás a nemzetségek erős alaktani homogenitása miatt régóta változatlan. Kromoszómaszámuk n = 9–22.

*Marsileaceae* (mételyfűfélék, 61). Rizómájuk hosszú, villásan elágazó. Levelük két szárnypárból áll, közötte igen rövid internódiummal – így inkább négylevelű lóherére emlékeztetnek, mint páfrányra. A hím és a női




**7.15 ábra. a:** *Schizaea bifida* (Ausztrália, Light-up-gold CC BY-NC), **b:** *S. pectinata* fiatal levelei (Dél-Afrika), **c:** *Anemia rotundifolia*, **d:** *Lygodium microphyllum*, **e:** *Marsilea hirsuta,* **f:** *Pilularia globulifera,* **g:** *Regnellidium diphyllum* (Uruguay, L. Rodriguez-Gallego, CC BY-NC), **h:** *Salvinia oblongifolia,* **i:** *Azolla filiculoides.*




**7.16 ábra.**
**a:** *Marsilea* sporokarpium, **b:** *Salvinia* sporokarpiumok, **c:** *Hydropteris pinnata* rekonstrukció (Pryer 1999 után), **d:** a vízipáfrányok aszinkrón kladogramja.

sporangiumok ugyanabban a szóruszban növekednek, egy gyűrűszerű kocsonyás képlethez (*receptaculum*) tapadva. A szóruszok egy bab alakú módosult levélben, a sporokarpiumban sorakoznak (7.16a ábra). A sporokarpiumok hosszú, éveken át – akár egy évszázadig – tartó száraz időszakokat is átvészelhetnek. A makrosporangiumban rendszerint egy makrospóra található, a gametofiton a spórán belül kezd kifejlődni (endospória), csúcsán egy archegóniummal, ami a spórafal felszakadásával válik szabaddá. A hím gametofiton is mindössze 8–9 sejtből áll. Az egész világon elterjedtek. Hazai képviselőjük a *M. quadrifolia*, elsősorban rizsföldeken találkozhatunk vele. Az ausztráliai *M. hirsuta* (7.15e ábra) pár példányát véletlenül behurcolták az Azori-szigetekre, ahol egy ideig külön fajként, kiemelten védendő növényként kezelték (*azorica*), amíg származása ki nem derült. Molekuláris módszerek igazolták, hogy egy floridai, inváziós módon terjedő populációból került a szigetre (Schaefer et al. 2011). Az amerikai *M. vestita* sporofitonja kétlaki. A mételyfüvek sporokarpiumai vagy levelei ínyencfalatnak számítanak a távolkelet és Ausztrália őslakóinak. Rokon nemzetség a *Pilularia* (sárgolyó), hosszan futó rizómával és a rajta sorakozó gömbölyded sporokarpiumokkal – és hosszú, fonalas levelekkel. Nálunk hiányzik, de több szomszédos országban megtalálható európai faj a *P. globulifera* (7.15f ábra). Vízparton, sekély vízben él, de ritkulóban van. Ideiglenesen vízzel telt gödrökben, árkokban tenyészik szerte a Mediterráneumban az apró termetű *P. minuta*. A dél-amerikai *Regnellidium diphyllum*-nak egy pár levélkéje van, mintha egy, a másik párt elvesztett mételyfű lenne (7.15g ábra). *Marsilea* spórák a krétából ismeretesek, míg a *Regnellidium*hoz hasonló, egypárlevelű *Regnellites nagashimae* a felső jurából került elő.

*Salviniaceae* (rucaörömfélék, 21). Hajtástengelyükön a levelek vagy hármas örvökben nőnek, ezekben kettő „szabályos” levél, a vízen úszik, a harmadik pedig sallangos és a vízben alámerült (*Salvinia*), vagy kétsorosak (*Azolla*). A szár protosztélés, villásan elágazó. A szóruszok egyivarúak, fátyolszerű burokkal fedettek, az így kialakult barna, gömbszerű képletek a sporokarpiumok (7.16b ábra). A makrosporangiumban egy, a mikrosporangiumban 64 vagy több spóra fejlődik. A gametofiton a spórán belül alakul ki, s csak később töri át annak a falát. Önálló életmódú gametofiton szakaszról, a mételyfüvekhez hasonlóan, itt sem beszélhetünk. A *Salvinia* kromoszómaszáma (n = 9) a legalacsonyabb a páfrányok körében. Minden faj vízfelszíni életmódú, elsősorban trópusiak, a mérsékelt övben kevés fajjal.

A *Salvinia* (rucaöröm) fajok leveleit víztaszító papillák borítják, védve az alámerüléstől. Álló- és folyóvizeinkben nálunk is gyakori, helyenként nagy tömegben nő a *S. natans*. Brazíliában él a megnyúlt, 6 cm hosszú levelű *S. oblongifolia* (7.15h ábra), a legméretesebb faj a génuszban. Egy másik innen származó rucaöröm, a *S. molesta*, dísznövényként került ki az országból, és kellemetlen vízi gyomként sokfelé terjed víztárolókban és tavakban, pl. az USA-ban és afrikai országokban. Valószínűleg csak ivartalanul szaporodik, apró töredékekből is regenerálódik, tömegét kétnaponta megduplázva. Egy ormányosbogár hatékony biológiai fegyver ellene. A *Salvinia* testvérnemzetsége az *Azolla* (moszatpáfrány), melynek szintén van hazai képviselője, az egyre jobban terjedő, kis termetű *A. filiculoides* (7.15i ábra). E faj teljes genomját is feltárták 2018-ban. A moszatpáfrányok gyors növekedésűek, biomasszájukat ezek is pár nap alatt megduplázhatják, ami a múltban igen jelentős klímaváltozást is eredményezett (7.5 cédula). Ezt annak is köszönhetik, hogy nitrogénkötő cianobaktériumokkal (*Anabaena azollae*) élnek szimbiózisban. Magas foszfortartalmú vízben még nagyobb tömegben nőnek, s „vízvirágzást” okozhatnak. Ázsiában a rizsföldeken szándékosan terjesztik, s előszeretettel alkalmazzák trágyázásra is a moszatpáfrányokat. Kedvező „mellékhatásuk”, hogy elzárják a szúnyoglárvák elől a levegőt, így csökkentve a szúnyogok szaporodását.

A rucaörömfélék spórái a kréta időszaktól kezdődően ismeretesek. Egy nemrég előkerült lelet, a felső krétából származó *Hydropteris pinnata* segítségével érdekes kapcsolatot tárhatunk fel a vízipáfrányok

**7.5 cédula: Moszatpáfrányok és a klímaváltozás**

Kis termetük ellenére a múltban a moszatpáfrányok a Föld egész klímáját komolyan befolyásolhatták. Egyes vizsgálatok arra utalnak (Brinkhuis et al. 2006), hogy az Északi-sarkvidéken 55 millió évvel ezelőtt, az eocénben, olyan nagy tömegben nőttek az (akkori) édesvízben, hogy igen sok szén-dioxidot vontak ki a levegőből, s az aljzatra lesüllyedve kivonták azt a körforgásból. A szerves anyag ugyanis az ottani oxigénmentes környezetben nem bomlott le, és fokozatosan betemetődött. Ezáltal fordított üvegházhatás alakult ki, ami a lehűlés közvetlen kiváltó oka lehetett („*Azolla*-esemény").

fenti két recens csoportjáról. A *H. pinnata* morfológiailag inkább a *Salvinia*-félékre emlékeztet, de sporokarpiumai a *Marsilea*-kat idézik (7.16c ábra). A morfológiai kladogram is ezt a köztes helyzetet igazolja, s ugyanakkor egyértelműen jelzi a vízipáfrányok monofiletikus eredetét is (7.16d ábra). Pryer (1999) újabb elemzése még egy hasonlóan optimális fát mutatott ki, ebben azonban a *Hydropteris* a többi vízipáfrány testvércsoportjaként elkülönül.

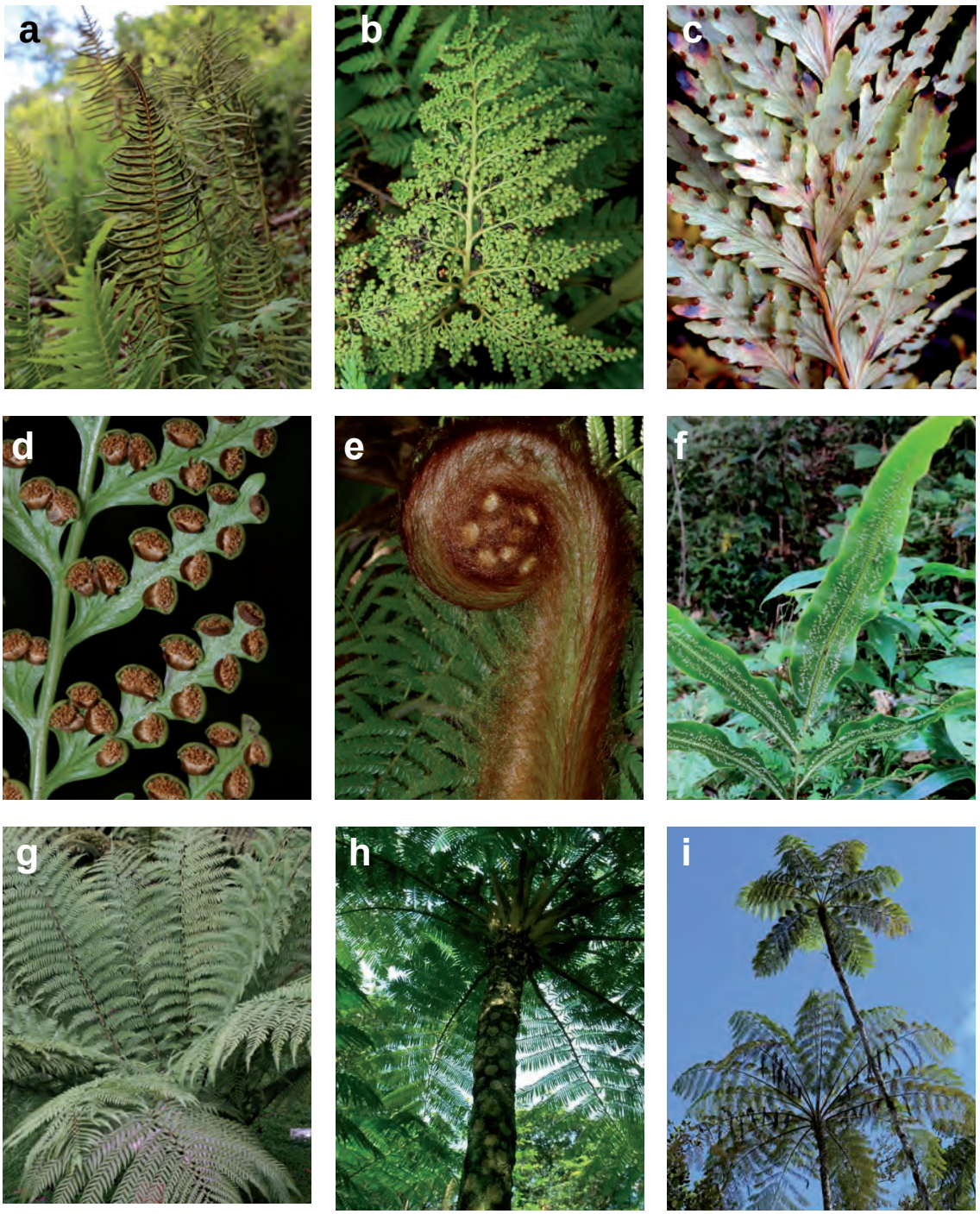
## *Cyatheales – páfrányfák (713)*

A régebbi rendszerek a fatermetű páfrányokat egymástól távoli taxonokba sorolták, csak a molekuláris filogenetikai vizsgálatok derítették ki, hogy többségük egy kládra esik. Ugyanakkor nincs minden idetartozó páfránynak törzse, pontosabban felálló rizómája, hiszen az egyik kisebb kládjuk fajainak csak kúszó gyöktörzse van – és más szünapomorfia se nagyon akad a molekuláris egyezéseken kívül. Az is igaz, hogy néhány máshova tartozó páfránynak is lehet rövidebb, 1–3 méteres törzse – főképpen a *Blechnaceae* kládján (230. oldal). Ez egyébként nem másodlagos vastagodás eredménye, hanem a levelek alapi részeinek maradványaiból képződött külső köpenynek köszönhető. Keresztmetszetben a törzsben nagy, kifelé görbülő lemezes nyalábok láthatók, amelyeket szilárdító kötegek erősítenek. A vastag szár többször, egymástól függetlenül is kialakult a klád belsejében. Egyes fajok a 20 méteres magasságot is meghaladják. Leveleik általában igen hosszúak, elérhetik a több métert is, rendszerint többszörösen szárnyaltak – egy fajnál épek. Gametofitonjaik kivétel nélkül megőrzik a pleziomorf állapotot, vagyis szív alakúak és zöldek. A kevésfajos csoportok határozottan reliktum jellegűek. A páfrányfák kromoszómaszáma viszonylag magas, n = 46–96. Döntő többségük trópusi vagy meleg mérsékelt területeken él, elsősorban esőerdőkben alkothatnak nagy állományokat. A szárazságra sokkal érzékenyebbek mint a hőmérséklet csökkenésére. Az erdőirtások következtében a szűk elterjedésű fajokat kihalás fenyegeti. Fosszilisan a jura óta ismertek. A kládon először két kisebb csoport válik le, majd a legismertebb páfrányfák két, egyenlőtlen fajszámú kládja következik.

*Plagiogyriaceae* (20). Több, a linnéi rendszerekben külön családként tárgyalt kis, akár egyfajos taxon tartozik ide. Az elaprózott taxonómiát nem követjük, egységes kládnak tekintve őket, Nitta et al. (2022) felfogásával megegyezően. Közös jellemzőik közül kiemeljük, hogy rizómájuk nem emelkedik magasra, szóruszaik pedig vastag és rövid nyélen fejlődnek ki. A *Plagiogyria* 15 faja sajátságos elterjedésű: többségük Kelet-Ázsiában él, míg eggyel Közép- és Dél-Amerikában találkozhatunk, a Galapagos-szigeteket is ideértve (*P. pectinata*, 7.17a ábra). Feltűnő sajátságuk az egyszeresen szárnyalt levelek dimorfizmusa: a fertilis, szóruszokkal bőven megrakott levelek kiemelkednek a trofofillumok közül. A *Thyrsopteris* egyetlen recens faja (*T. elegans*, 7.17b ábra) a chilei Juan Fernandez-szigetek, vagyis a legendás Robinson Crusoe menedékhelyének reliktuma, 3 métert meghaladó, 3–5-szörösen szárnyalt levelekkel. A levelek alsó része viszont akár hétszeresen is szárnyalt lehet, jóformán csak kerekded fátyollal övezett szóruszokat visel. Fosszilisan több rokonát is leírták. A következő két faj hosszú rizómával, mélyen osztott levelekkel jellemezhető. Új-Zéland északi szigetén él a *Loxsoma cunninghamii* (7.17c ábra), az északi Andokban otthonos a *Loxsomopsis pearcei*. A páfrányfák közül hozzánk legközelebb a *Culcita macrocarpa* (7.17d ábra) fordul elő vadon: az Azori- és Kanári-szigeteken, Madeirán, illetve egyetlen európai fajként az Ibériai-félsziget déli részén, Algeciras mellett is megtalálható. Ez utóbbi előfordulás talán nem behurcolás eredménye, a többi európai populáció viszont ültetett. Nem fatermetű ez sem, de ötszörösen szárnyalt levele eléri a 2 m-es hosszúságot. Testvérfaja, a *C. coniifolia* Dél-Amerikában általánosan elterjedt.

*Cibotiaceae* (9). Az idetartozó páfrányok szóruszai a levelek fonákán, az erek vonalában szabálytalanul rendeződnek el. Az ázsiai-amerikai elterjedésű *Cibotium* fajai már ténylegesen fává növő, 6 m-es magasságot is elérő növények, mint pl. a mexikói *C. regale* (7.17e ábra). Nagy leveleik sokszorosan szárnyaltak. Ezzel ellentétben a *Metaxya* fajok levelei csak egyszeresen osztottak. Ez utóbbi génusz minden faja neotrópusi, elkülönülésük friss kutatások eredménye. A korábban egységes fajnak tekintett, széles elterjedésű *M. rostrata* (7.17f ábra) levélszárnyaiban – érdekes módon – párhuzamos, de a levélszéleken anasztomizáló erezet húzódik. Egyedülálló sajátsága, hogy egy-egy éren akár több szórusz is kialakulhat. Szárított rizómája emésztőrendszeri betegségek népi gyógyszere. Citotoxikus hatását újabb kutatások is igazolták, így a növény ígéretesnek tűnik a rák elleni küzdelemben (Mittermair et al. 2019).

*Dicksoniaceae* (41). A három génuszba sorolt fajok általában kisebb termetűek, leveleiken nincsenek pikkelyek. A *Dicksonia* pántrópusi elterjedésű, a déli félgömbön a mérsékelt övbe is behatol. Kelet-Ausztráliában (nem az Antarktiszon!) él a *D. antarctica* (7.17g ábra) – „csak" 15 méter magasra nő. Törzsében sok keményítő raktározódik. Szóruszai a kissé begöngyölt levél szélén alakulnak ki. Világszerte kedvelt dísznövény a kellő-




**7.17 ábra. a:** *Plagiogyria pectinata* (Mexikó, L. Alberto, CC BY-NC), **b:** *Thyrsopteris elegans* (A. Basil, CC BY 2.0), **c:** *Loxsoma cunninghamii* (Új-Zéland, M. Hutchison, CC BY-NC-ND), **d:** *Culcita macrocarpa* (Algeciras, Spanyolország, jitasset, CC BY-NC), **e:** *Cibotium regale,* **f:** *Metaxya rostrata* (Brazília, A. Damatta, CC BY-NC), **g:** *Dicksonia antarctica,* **h:** *Sphaeropteris lepifera* (Tajvan), **i:** *Cyathea arborea* (Puerto Rico, A. Weakley, CCO).




**7.18 ábra. a:** *Dicksonia sellowiana* állománya *Araucaria*-val Brazíliában, **b:** *Alsophila sinuata* (Sri Lanka, R.H.G. Ranil), **c:** *Gymnosphaera capensis* (Dél-Afrika).

en csapadékos parkokban; Angliában ki is vadult. A *D. sellowiana* (7.18a ábra) elterjedési területe Mexikótól Brazília déli államáig húzódik. Levele két, törzse tíz méteres is lehet. Állományai sok helyen megritkultak, így veszélyeztetett fajnak tekinthető.

*Cyatheaceae* (643). A páfrányfák döntő többsége erre a kládra esik, s miután csak három génuszuk van, mindegyik gazdag fajokban: *Cyathea* (265), *Alsophila* (275) és *Sphaeropteris* (103) – bár ma már egy génuszt leválasztottak az *Alsophila*-ból: a *Gymnosphaera* 46 faja visel „új" nevet. Fosszilisan már a jura végéről, korai krétából is előkerültek. Ide tartoznak a legnagyobb termetű páfrányfák, amelyek ma már nem a *Cyathea* nemzetséget fémjelzik. Ausztrál adatok szerint a Norfolk-szigeti páfrányfa (*Sphaeropteris excelsa* (= *C. brownii*)) a csúcstartó a maga 20 m-t is meghaladó, tekintélyt parancsoló magasságával. Levelei méretben vetekednek a marattiafélékkel, akár 5 m-t is elérhetnek. Az Ausztrália és Új-Zéland közé eső szigeten is csak egyetlen nemzeti parkban él – de közvetlenül nem veszélyeztetett, mert gyakori az esőerdőben, és sokfelé ültetik is. Új-Kaledóniai botanikusok (Cherrier & Laclau 1991) a *S. novae-caledoniae*-t teszik a rangsor élére, és 28 m-es rekordot közölnek. Egyes kutatók szerint a jóval alacsonyabb, kínai *S. lepifera* (7.17h ábra) a legöregebb ismert páfrányfafaj, már 300 millió éve létezik a Földön, azaz „élő kövületnek" is tekinthető. A *Sphaeropteris* fajait a többiektől elsősorban a molekuláris elemzések választják el, de van egy jó alaktani bélyeg is: a levélnyél pikkelyeinek nincs éles szélük, szemben a másik három nemzetséggel. A *Cyathea* fajok leveleit pikkelyek és szőrök sűrűn borítják, egyes fajoknál tövisek is. Törzsük ritkán elágazó vagy kúszó is lehet. A szóruszok nem a levél szélén, hanem kicsit beljebb fejlődnek. A molekuláris elemzések ezt a génuszt „megfosztották" a legismertebb képviselőiktől. A megmaradók közül talán a legfontosabb a közép-amerikai *C. arborea* (7.17i ábra) – amit Linné eredetileg *Polypodium arboreum* néven írt le (sok víz lefolyt azóta az Amazonason!). A Sri Lanka szigetén kis területen, esőerdőkben élő *Alsophila sinuata* (7.18b ábra) az egyetlen ép levelű faj a *Cyatheales* kládon, magassága nem éri el az 1 métert. Szóruszai a villásan elágazó oldalereken, a főér közelében fejlődnek. A klád egyedülálló biogeográfiai érdekessége a *Gymnosphaera capensis* (7.18c ábra): a törzsalak Dél-Afrikában él, de egy alfaja (ssp. *polypodioides*) Brazíliában honos. Felmerült a jogos kérdés, hogy ez a kettősség egy, még az egységes Gondvána őskontinensen való előfordulás, majd szétválás (vikariancia, avagy allopatrikus speciáció), vagy pedig későbbi, transzatlanti terjedés eredménye-e. Molekuláris vizsgálatok egyértelművé tették, hogy az utóbbi feltételezés a helyes (Korall & Pryer 2014): a faj nem több

mint 50 millió éves, míg a két földrész már 140 millió éve szétvált egymástól.

## *7.7 Polypodiales* – „leszármaztatott” (polypodioid) páfrányok (8714)

A leptosporangiumos páfrányok kládját lezáró, messze a legnagyobb fajszámú harasztcsoport, melynek belső viszonyai morfológiai és molekuláris alapon lassanként tisztázódnak, és a kapott kladogramok topológiája stabilizálódik. Az alapi helyzetben lévő kládnak még nincs neve (7.5 ábra), majd ezután a *Pteridaceae* (1211) és a *Dennstaedtiaceae* (265) következik, s a leszármaztatott páfrányokat az *Aspleniineae* (2780) és a *Polypodiineae* (4070) dichotómiája zárja le. A molekuláris filogenetikai vizsgálatok fontos eredménye, hogy a génuszok száma a korábbi rendszerekhez képest valamelyest csökkent, kb. 250. A leszármaztatott páfrányok evolúciós robbanása, legtöbb csoportjának megjelenése kb. 100 millió évvel ezelőttre, a zárvatermők kialakulását követő időszakra tehető. Ennek háttere, hogy a fényt érzékelő receptoraik az evolúció során módosultak, ami páratlanul nagy alkalmazkodóképességet idézett elő ezekben a növényekben (7.6 cédula).

A köznapi páfrányfogalom erre a csoportra illik a legjobban. Általában kicsik vagy közepes termetűek, de 1–3 méteres fák is akadnak közöttük. A sporofiton járulékos gyökerekkel ellátott rizómából és a rajta fejlődő levelekből áll, a levél lehet ép, vagy többszörösen szárnyalt, monomorf vagy dimorf. A sporangiumok a levél abaxiális felületén alakulnak ki; vékony (1–3 sejt vastag), hosszú nyelük van, ami a gyűrűben folytatódik. A sporangiumok szóruszban csoportosulnak, az őket beborító fátyol középen vagy a szórusz oldalán rögzül a levélhez, de gyakran teljesen hiányzik. A spórák száma sporangiumonként 64 vagy annál is kevesebb. A gametofiton megközelítőleg szív alakú, fotoszintetizáló, majdnem mindig egylaki előtelep. Talajon, kövön vagy fák törzsén élnek, évelők. Az egész Földön elterjedtek, még kegyetlen klimatikus viszonyok között, pl. sivatagokban is megmaradnak. Az egyes kládok támogatottsága jelentős, morfológiai alapon viszont nem mindig egyszerű őket jellemezni.

**7.6 cédula: Segítség a mohától – a neokróm**

Közismert módon a páfrányok nagy része kiválóan elviseli a fényben szegény, árnyékos élőhelyeket. Ez nem volt mindig így a csoport történetében: a paleozoikum páfrányai kifejezetten fényigényesek voltak. A kréta időszakban azonban a nyitva- és zárvatermők térhódításával, az erdőalkotó fák elterjedésével párhuzamosan ezek a páfrányok fokozatosan visszaszorultak. De nem tűntek el teljesen, mert alkalmazkodni tudtak a megváltozott körülményekhez, a fényben nem túlzottan gazdag erdei mikroklímához. Alkalmazkodásuk egyik fő eleme a fototropizmus szempontjából lényeges fényérzékelő receptorok átalakulása volt. Az aljnövényzet részeként a páfrányok elsősorban hosszú hullámhosszú (vörös) fényhez jutnak, a rövid hullámhosszú (kék) fény nagy része elnyelődik, s jóval kevesebb éri el őket, ha egyáltalán eléri. Ugyanakkor a leszármaztatott páfrányok majd egyharmada epifiton, és sokkal több kékes megvilágítást kap, mint a talajlakó fajok. Ennek a kettősségnek a hátterében az állhat, hogy a páfrányokban kimutatott különleges fotoreceptor egyaránt tartalmazza a kékre érzékeny fototropint és a vörösre érzékeny fitokrómot is, egy fehérjeláncba szerveződve, ún. kiméra formájában. Ez a két fehérje a növények túlnyomó többségében különálló és eltérő funkciót lát el: a fototropin a fototropizmus, a fitokróm pedig a bioritmus szabályozásában vesz részt. Nyilvánvalónak látszik, hogy a két fehérje együttes jelenléte adaptív előnyt jelentett a páfrányoknak, és legalább részben megmagyarázza robbanásszerű diverzifikációjukat. Jó ideig azonban senki sem tudott észszerű magyarázatot adni a kiméra kialakulására.

A rejtélyt Li és harminc munkatársa fejtette meg 2014-ben: ez a neokrómnak elnevezett fehérje, pontosabban annak génje horizontális géntranszfer (1.16 és 7.2 cédula) útján jutott a páfrányokba, mégpedig becősmohákból! A páfrány és a moha neokróm gének elválásának molekulárisan becsült ideje (kb. 180 millió évvel ezelőtt) ugyanis jóval kevesebb, mint a mohák és az edényes növények közös ősének a kora, ami minimum 400 millió év. A HGT valószínűleg többször is bekövetkezett, hiszen a neokróm nemcsak leszármaztatott páfrányokban (kb. 30 fajból mutatták ki), hanem a *Dipteris conjugata*-ban (215. oldal) és páfrányfákban is megvan. Ráadásul a *Plagiogyria* (219. oldal) két vizsgált faja, a *P. adnata* és a *P. japonica* teljesen máshol ékelődik be a többi páfrány közé a neokróm génfáján, további bizonyítékul a többszörös, mégpedig páfrány-páfrány HGT mellett. A génátadás helye valószínűleg a gametofiton, amelyet nem véd kutikula sem, és a szabadon fejlődő ivarszervek könnyen érintkezhetnek idegen sejtekkel. (Erről 2014-ben még a *New York Times* is beszámolt, sajtóterméktől megszokott, hangzatos címmel: „Plants that practice genetic engineering”.) Igen érdekes még az is, hogy bár sok növényfajt megvizsgáltak, a becősmohákon és páfrányokon kívül csak a járommoszatokban találtak neokróm gént. Ez pedig, tekintettel a legújabb eredményekre, melyek szerint a *Zygnematales* az embriós növények testvércsoportja (vö. 126. oldal) azt sejteti, hogy a neokróm már meglehetett e két csoport közös ősében is – vagy azt, hogy volt legalább még egy HGT az alga és a moha között.

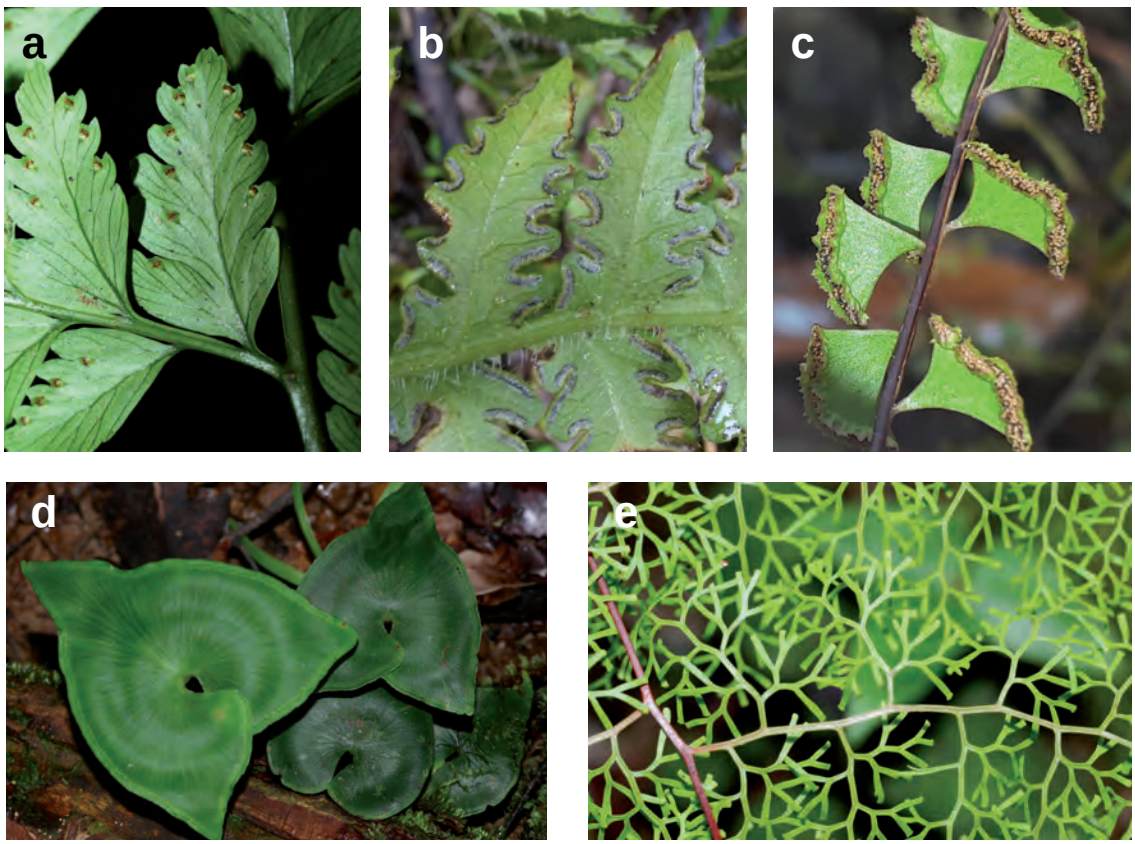
### *Saccoloma és Lindsaeineae (255)*

A leszármaztatott páfrányok alapi helyzetű kládja Nitta et al. (2022) javaslata szerint két linnéi taxonra oszlik, a *Saccolomatineae* (benne egy család, abban egy génusz) és a három másik csoportot (*Cystodium, Lonchitis* és *Lindsaeaceae*) összesítő *Lindsaeineae* csoportra (7.5 ábra). Ez sok szempontból nem szerencsés, egyszerűbb lett volna mind a négyet egy kládként kezelni, és annak adni a *Lindsaeineae* nevet. Emellett szól a nevezéktani stabilitás is, mert nem befolyásolná egy esetleges *Saccoloma* – *Cystodium* „csere" a kladogramon. Kromoszómaszámuk 50–100.

*Saccoloma* (18). Talajlakó, törzsszerű erős rizómával rendelkező, közepes méretű páfrányok. Szárnyalt leveleiken az erek szóruszokba futnak, amelyeket csésze formájú indusium védelmez. A levélnyélbe futó edény keresztmetszetben omega (Ω) alakot vesz fel. Elterjedésük pántrópusi. Egyes kutatók *Orthiopteris* néven egy másik génuszt is elkülönítenek, de ez a *Saccoloma*-t parafiletikussá tenné – így jobb, ha egyetlen nemzetséget tartunk csak meg. A leggyakoribb, helyenként közönséges faj a *S. inequale* (7.19a ábra), ami Mexikótól Brazília atlanti partvidékéig fordul elő, nedves erdőkben, patakok mentén. A többi fajhoz hasonlóan meglehetősen változékony.

*Cystodium* (1) Egyetlen, egyébként kis fácskává növő fajáról (*C. sorbifolium*) molekuláris vizsgálatok derítették ki, hogy nem közeli rokona a páfrányfáknak, holott első látásra hasonlít a *Dicksonia*-félékre. Hazája Borneó, Új-Guinea és a környező szigetek. Kihalt fajtestvére viszont van: a burmai borostyánból (7.7 cédula) került elő nemrégiben a *C. sorbifolioides*-nek elnevezett levélmaradvány, ami erősen emlékeztet recens rokonára (Regalado et al. 2017).

*Lonchitis* (2). Ezen a kládon két, igen hasonló fajt találunk, az egyik afrikai (*L. occidentalis*) a másik pedig dél- és közép-amerikai (*L. hirsuta*, 7.19b ábra). Leveleik enyhén pozsgásak, soksejtű trichómákkal borítottak, 2–3-szorosan szárnyaltak, viszonylag nagyok. Szóruszaikat nem valódi indusium, hanem a begöngyölt levélszél védelmezi. Trópusi erdőkben élnek. A második faj azon kevés páfrányok egyike, melynek Linnétől kapott kettős neve 1753 óta változatlan. Ismerve a páfránytaxonómia hektikus történetét, ez igen nagy szó!




**7.19 ábra. a:** *Saccoloma inaequale* (Francia Guyana, N. Servientis, CC BY-NC), **b:** *Lonchitis hirsuta* (Haiti, M. Reith, CC BY-NC), **c:** *Lindsaea linearis* (Új-Zéland, L. Perrie, CC BY), **d:** *L. sagittata* (Francia Guyana, H. Galliffet, CC BY-NC), **e:** *Odontosoria schlechtendalii* (Mexikó, D. L. Denham-Logsdon, CC BY-NC).

**7.7 cédula: Paleontológusok aranybányája, a burmai borostyán**

Myanmar (régi nevén Burma) északi határánál fekszik a Hukawng-völgy, ami elsősorban az ott nagy mennyiségben előforduló borostyánról nevezetes. A kréta időszakban, kb. 99 millió évvel ezelőtt a part közelében lévő esőerdőből sok – valószínűleg *Araucaria*-tól származó – gyanta került a tengerbe. Ezt egyértelműen bizonyítják a megszilárdulás során bezáródott tengeri élőlények maradványai, mint például a csigák és ammonitesek háza, illetve a megszilárdult gyanta, azaz a borostyán felületén megfigyelhető korall és osztriga növekedési nyomok. A gyantával természetesen szárazföldi lények is tengerbe sodródtak, majd – sokszor igen jó megtartásban – meg is őrződtek a paleontológusok nagy örömére. Intenzív kutatások eredményeképpen a lelőhely páratlanul gazdagnak bizonyult: 2019-ig csaknem 1400 fajt írtak le innen, melyek 94%-a ízeltlábú, elsősorban hártyásszárnyú, légy és bogár. Ezeken kívül sok szárazföldi csiga, sőt, egy gyíkfaj teljes koponyája és béka is előkerült. A növényeket a *Cystodium*on kívül egyéb páfrányok is képviselik, mint például a *Thyrsopteris* (219. old.) egy kihalt fajtestvére, és mások a *Lindsaeaceae, Dennstaedtiaceae* és *Pteridaceae* csoportokból. Találtak 11 zárvatermőt, néhány fenyőfélét és mohát is.

*Lindsaeaceae* (234). Levelük csupasz és fényes felületű, általában egyszeresen szárnyalt, többszörösen összetett vagy ép. Indusiummal fedett szóruszaik a levelek szélén, az erek végződésében ülnek. Talajlakók vagy epifitonok. Pántrópusi elterjedésűek, de a mérsékelt övbe is áthúzódnak. Néhány kihalt képviselőjük a burmai borostyánból került elő. A legtöbb fajt (188) a *Lindsaea* génuszba sorolják, ami önmagában is igen változatos. Több fajuk a fodorkákat juttatja eszünkbe, mint például a *L. linearis* (7.19c ábra), egy faj levele vese alakú (*L. reniformis*), egy másiké kardszerű (*L. ensifolia*), a Venezuelából és Guyanából ismert *L. sagittata* (7.19d ábra) levele pedig nyílhegyhez hasonlatos. Az *Odontosoria* fajok sokszorosan és finoman összetett leveleikkel tűnnek ki. A mexikói *O. schlechtendalii* 70 cm-es levelei szinte csak az erezetből állanak, a villás elágazású levélkéken az erek végén fejlődnek a sporangiumok (7.19e ábra). Ez a struktúra emlékeztet a már régen kihalt *Rhacophyton* (7.10c ábra) levelének felépítésére.

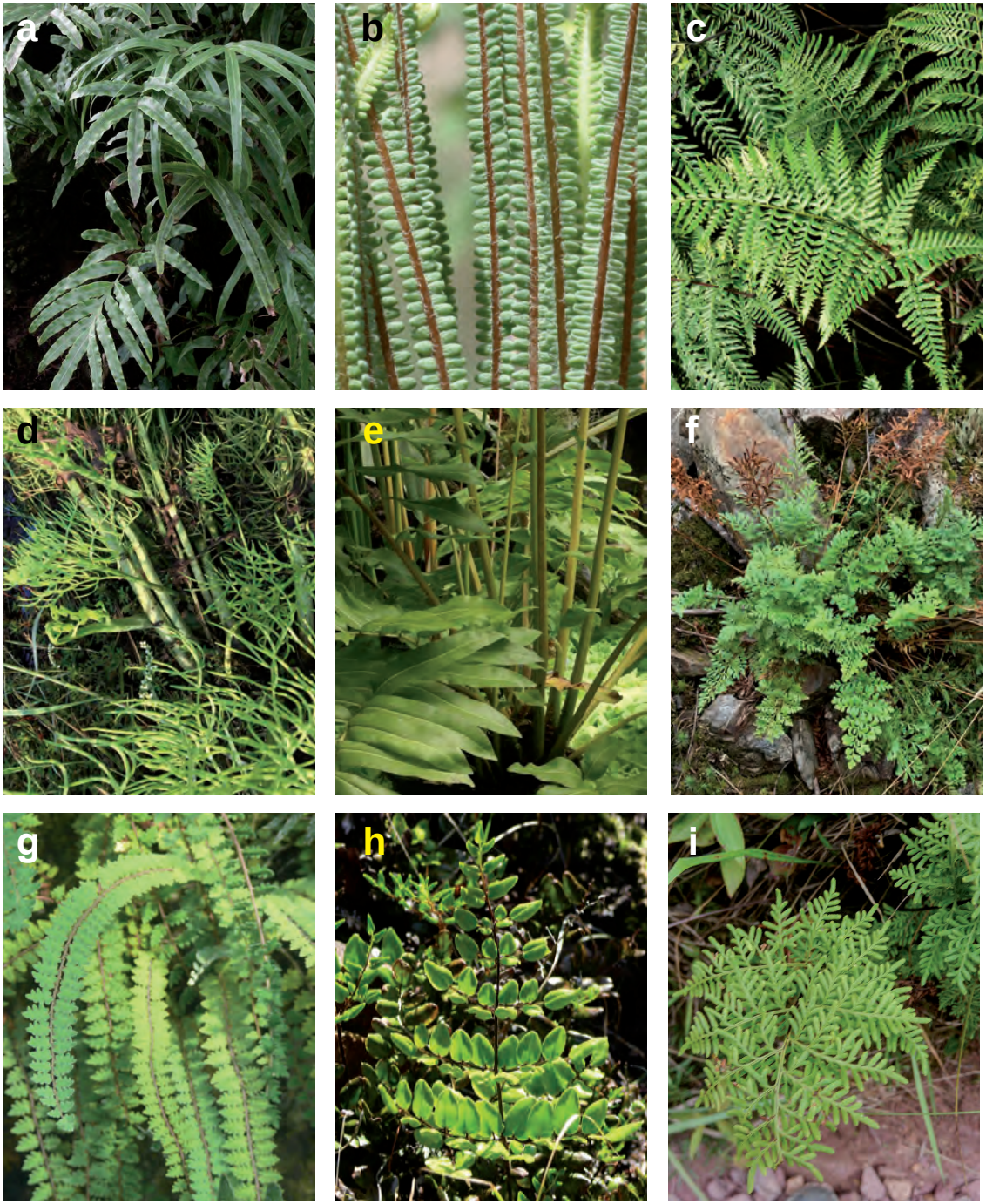
## *Pteridaceae – szalagpáfrányok (1211)*

Változatos morfológiájú, kis és nagy méretű páfrányokat egyesítő taxon. Kúszó vagy felálló rizómájuk van, leveleik csaknem kivétel nélkül összetettek. Szóruszaik a levél szélén vagy az ereken sorakoznak, indusiumuk nincs, a szóruszok védelmét a levél betűrődései (pseudoindusium) látják el – általában. Jelenleg 53 nemzetségbe sorolják őket. Kladogramjuk kapcsos zárójeles formában a következő: {{*Pteridoideae, Ceratopteridoideae*} {*Cryptogrammoideae*{*Cheilanthoideae, Vittarioideae*}}}. Mindegyikből kiemelünk néhány ismertebb nemzetséget. A kládot a magyar flórában két ritkaság és egy adventív faj képviseli, egyébként a trópusokon és a mérsékelt övben általánosan elterjedtek. Legrégebbi fosszilisan ismert fajuk a kréta időszaki *Heinrichsia cheilanthoides*, amit a burmai borostyán őrzött meg számunkra.

*Pteridoideae* (400). Névadó a *Pteris* (szalagpáfrány, pteris = páfrány, görög) mintegy 250 fajjal. Szárnyasan összetett leveleik szegmensei általában egyenes szélűek, hosszúak, azaz szalagszerűek. Dél- és Nyugat-Európában, Afrikában és Ázsiában él a *P. cretica*, egy 60–70 cm magasra megnövő páfrány (7.20a ábra). Hozzánk legközelebb Róma mellett egy szurdokvölgyben is van egy reliktum populációja. Legismertebb a széles körben, Afrikától Kínáig és Ausztráliáig elterjedt, azaz tipikusan paleotrópusi *P. vittata*. Mészkő alapkőzeten gyakori, de behurcolt növényként a városok betonján és épületeken is megjelenik. Talajjavító és szennyvíztisztító hatása miatt termesztik, ugyanis nagy mennyiségben képes arzént felvenni és felhalmozni a szervezetében (kilogrammonként 22 grammot), így kivonja azt a környezetből. Erre a fitoremediációnak nevezett eljárásra alkalmas a délkelet-ázsiai *P. multifida* is. Az ausztráliai *P. platyzomopsis* (korábbi, jobban ismert nevén *Platyzoma microphyllum*, 7.20b ábra) küllemében jelentősen eltér tőlük – attól eltekintve, hogy levelei egyszeresen szárnyaltak. A levélszárnyak azonban aprók. Míg a többi szalagpáfrány kromoszómaszáma n = 29, vagy 30, ez a szám nála 39-re megy fel. Ennél is különlegesebb sajátsága a heterospória, amit rajta kívül a leptosporangiumos páfrányok esetében csak a *Salviniales*-ről lehet elmondani. Mikrospórái kb. 100 µm átmérőjűek, egy sporangiumban 32 fejlődik, makrospórái nem sokkal nagyobbak, kb. 170 µm átmérőjűek, s fele annyian vannak. A heterospórásoktól eltérően nem endo-, hanem exospórás: a mikrogametofiton fonalas, a makrogametofiton lapított, s később hím ivarszerveket is fejleszthet. Mindeme sajátságok miatt úgy tekinthetünk rá, mint az izospória →heterospória átmenetet megtestesítő különlegességre. Az *Anogramma leptophylla* (kérészpáfrány) törékeny növényke, a Zempléni-hegység egyetlen pontjáról került elő. Sporofitonja egyéves, gametofitonja viszont áttelelő, két és fél évig is kitart. Csak nálunk ritkaság, elterjedési területe Európától Dél-Afrikáig, Dél-Amerikáig és Új-Zélandig húzódik. A Karib-tenger szigeteiről származik a *Pityrogramma sulphurea* (7.20c ábra). Rizómája igen rövid, 2–3-szorosan szár-

nyalt levelei viszont elérik a 40 cm-t. Pseudoindusiuma sincs, az erek mentén elszórt sporangiumai közé a levél fonákán megjelenő sárgás, lisztes bevonatot termelő mirigyek vegyülnek.

*Ceratopteridoideae* (9). A *Ceratopteris*-ek az egyedüli vízben élő izospórás páfrányok; a trópusi, meleg vizek kedvelői. Rizómájuk vagy lebegő, vagy az iszapban gyökerezik. Érdekes módon éppen n = 39 a kromoszómaszámuk, mint a *P. platyzomopsis*-nak.




**7.20 ábra. a:** *Pteris cretica,* **b:** *P. platyzomopsis* (Ausztrália, G. Byrne, CC BY-NC), **c:** *Pityrogramma sulphurea,* **d:** *Ceratopteris thalictroides* (Louisiana, J. Wright, CC BY-NC), **e:** *Acrostichum aureum,* **f:** *Cryptogramma acrostichoides* (British Columbia, J. D. Reynolds, CC BY-NC), **g:** *Astrolepis sinuata*, **h:** *Pellaea pteroides* (Dél-Afrika), **i:** *Gaga marginata* (Kolumbia, A. Ramirez-Barrera, CC BY).

Magános sporangiumaik a levélerek mentén szórtan állanak. Annuluszuk csökevényes vagy hiányzik – ami egyértelműen az életmód következménye, mert a viszonylag nagy méretű spórák a víz sodrásával terjednek (akár a *Salviniales* esetében). Kétféle gametofitonjuk van, az egyiken mindként ivarszerv megvan, a másikon csak a hím. A hermafrodita gametofiton feromonok kibocsátásával jelzi jelenlétét, így a közelben hímek fejlődnek. Ezáltal kisebb az esélye az önmegtermékenyítésnek, ami csak akkor következik be, ha nincs másik gametofiton a környéken. Hőforrások kifolyóiban nálunk is előfordul az ázsiai-amerikai *C. thalictroides* (7.20d ábra), mint akváriumi szökevény. A másik ide tartozó génuszból a pántrópusi *Acrostichum aureum* (7.20e ábra) is erősen vízhez kötött, de erőteljesebb: majdnem 4 méter magasra is megnő. Sporangiumai tömött bevonatot képeznek a szárnyalt levelek fonákán. Sótűrő, a tengerparti mangrove-vegetáció jellegzetes komponense.

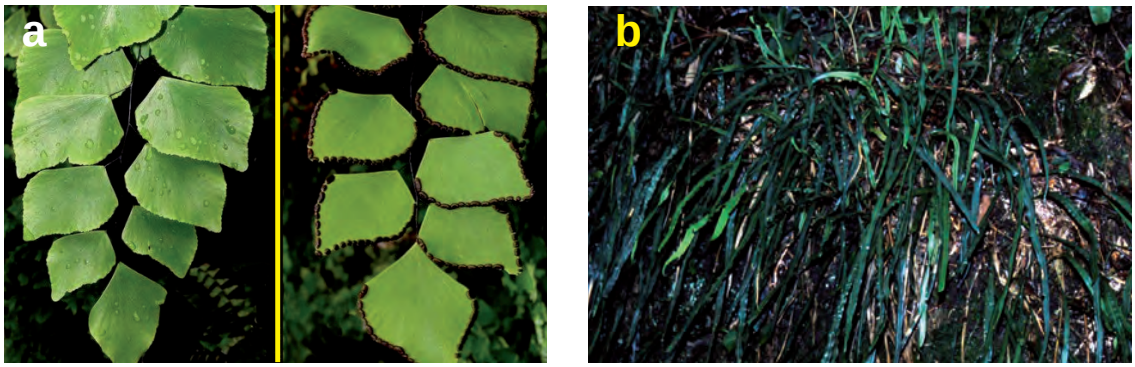
*Cryptogrammoideae* (31). Sziklarepedések gyakori lakói a mérsékelt övben a *Cryptogramma* génusz fajai. Leveleik dimorfizmusa jelentős: a fertilis levelek hosszúkás szegmenseit alul vastagon borítják a sporangiumok. A meddő levelek petrezselyemre emlékeztetnek. Kelet-Szibériában és Észak-Amerikában él a *C. acrostichoides* (7.20f ábra), amely kifejezetten hidegtűrő fajnak számít a páfrányok körében.

*Cheilanthoideae* (426). „Génuszgazdag" klád, legalább 23-at ismernek el a botanikusok. Sok sziklalakó, mérsékelt övi páfrány tartozik ide. Vannak közöttük hosszas szárazságot elviselő sivatagi fajok is, mint például az észak-amerikai *Astrolepis sinuata* (7.20g ábra). Többnyire kis növésűek, örökzöldek. Osztályozásuk még nem végleges, a folytonos revíziók még mindig sok kavarodást okoznak. Az egyetlen idetartozó és nálunk is előforduló képviselője például már 10 génuszt is „megjárt" (közöttük a *Cheilanthes* és a *Notholaena*), de most egy még újabba tartozik. A csellingről (*Paragymnopteris marantae*) van szó, ami a Balaton-felvidéki Szent György-hegy különlegessége. Egy- vagy többszörösen szárnyalt a *Pellaea* fajok levele, jellegzetességük a barna levélgerinc. Szóruszaik a levelek szélén sorakoznak. Dél-Afrika hegyvidékein gyakori a *P. pteroides* (7.20h ábra). Nemrégiben írták le az amerikai *Gaga* nemzetséget (7.8 cédula) 19 fajjal, amelyekből kettő bizonyult újnak, míg a többiek a *Cheilanthes*-ből kerültek ide. Tipikus képviselője a Közép- és Dél-Amerikában élő *G. marginata* (7.20i ábra).

*Vittarioideae* (345). Szóruszaik a levelek fonákán, annak legszélén fejlődnek. A fajok többsége (245) az *Adiantum* nemzetségbe tartozik, melynek géncentruma az Andokban van. Törékeny, finom felépítésű, sziklalakó páfrányok, leveleik szárnyaltsága hatszoros is lehet. A mediterrán parkok szökőkútjaiban és források mellett gyakran láthatjuk az *A. capillus-veneris* (vénuszhaj-páfrány) kőfalról lelógó állományait. Minden kontinensen (kiv. Antarktisz) őshonos – azaz kozmopolita. Az *A. peruvianum* (7.21a ábra) már jóval kisebb áreájú, Peru, Bolívia és Ecuador hegyeiben él. Viszonylag nagy méretű levélkéi és a barna gerinc különleges külsőt kölcsönöz a növénynek, s ezért gyakran tartják üvegházakban. A *Vittaria* fajok többnyire epifitonok, jellegzetességük a hosszú és keskeny, szinte fűnemű levél. Nevében is erre utal az amerikai *V. graminifolia* (7.21b ábra). Az Appalache-hegység fényszegény sziklarepedéseiben lakozik a *V. appalachiana* gametofitonja (vö. 7.3 cédula). Régen a *Jungermannia*

**7.8 cédula: *Gaga* – egy többszörösen találó elnevezés**

A könnyűzene kedvelőinek nyilván ismerős ez a név, ami nem véletlen: a génuszt először leíró kutatók (Li et al. 2012) saját bevallásuk szerint munka közben is sokat hallgatták kedvencük, egy bizonyos Stefani Germanotta, azaz Lady Gaga énekét. De nem csak emiatt döntöttek a sajátságos névválasztás mellett. Tisztán emlékeztek a 2010-es Grammy-díj átadó ünnepségére is, ahol a művésznő élénkzöld szív formájú ruhában állt színpadra, ami a botanikusoknak egyértelműen a páfrány gametofitont juttatta eszébe – bár nem valószínű, hogy ez volt a Lady eredeti szándéka. Az excentrikus megnyilvánulásairól ismert előadó közismerten toleráns, kiáll a nők jogaiért és minden kisebbség mellett, ideértve a nem szabványos nemi identitásúakat is. A *Gaga* fajok pedig nem szabványosak: alapvetően izospórás növényekről van szó, tehát a gametofitonon mindkét ivarszerv megjelenik, vagyis biszexuális. A környezettől függően azonban, mint Li et al. (2012) kimutatták, egyivarúvá válnak, ha a közelben még sok, ugyanahhoz a fajhoz tartozó gametofiton is nő – így csökkentve az önmegtermékenyítés valószínűségét. Rossz körülmények között, társak hiányában azonban a gametofiton kétivarú marad, és – „jobb híján" – önmegtermékenyítéssel indítja be a következő sporofiton szakasz életét. (Ezt vagy ehhez hasonló jelenséget egyébként más páfrányoknál is ismerünk, mint pl. a fent említett *Ceratopteris* esetében.) De ha még ennyi indok se lenne elegendő, akkor hozzá kell tenni egy molekuláris érvelést is: a *Gaga* fajok kloroplasztiszának *matK* génjében, az 598–601. pozícióban Li felfedezett egy nukleotid-szekvenciarészletet, ami csak erre a génuszra jellemző, ez pedig: guanin-adenin-guanin-adenin, azaz GAGA! Az énekesnő tehát igencsak megérdemli a kitüntető bánásmódot, ami még abban is megnyilvánult, hogy a Costa Ricában, illetve Mexikóban újonnan felfedezett fajok a *G. germanotta* és a *G. monstraparva* nevet kapták, utalva arra, hogy S. Germanotta sokszor egyszerűen „kis szörnyeknek" nevezte rajongóit.

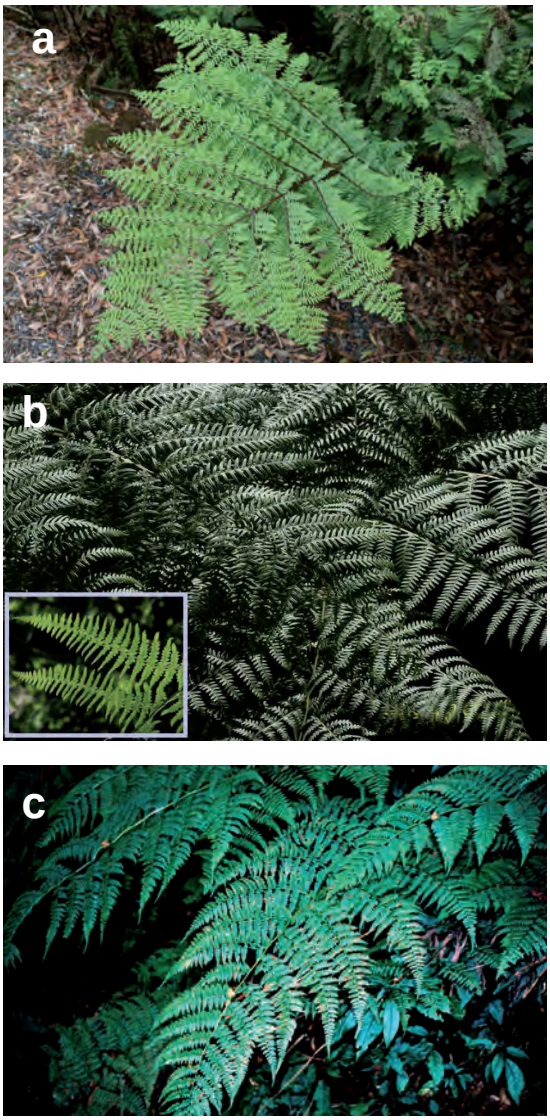



**7.21 ábra. a:** *Adiantum peruvianum* levelének felső és alsó oldala, **b:** *Vittaria graminifolia* (Brazília).

génuszba tartozó májmohának vélték, filogenetikai helyzete csak pár évtizede tisztázódott. Sporofitont a természetben csak egyszer találtak, és kétszer sikerült kultúrában is kinevelni – egyébként megjelenésében hasonló a fajtársaihoz, csak kisebb. Újabban a közel rokon *Haplopteris* és *Anthrophyum* fajai között is rábukkantak ilyen, ún. „gametofiton-páfrányokra", mégpedig Kínában és Koreában.

### *Dennstaedtiaceae – saspáfrányfélék (265)*

Elsősorban trópusiak, de néhányan a mérsékelt övben is elterjedtek. Talajlakó évelők. Klonálisan terjedő fajaik zavart területeket, erdőszéleket és vágásokat kolonizálnak, azaz „gyomok" – ami viszonylag ritka létforma a páfrányok körében. Leveleik monomorf típusúak, azaz egyformák, és szárnyaltak. Szóruszaik az erek végén, levélszéli helyzetben vagy kicsivel beljebb fejlődnek, indusiummal vagy pseudoindusiummal fedettek. A *Dennstaedtia* több tucatnyi faja érdekes geográfiai elterjedésű: Dél-Amerika, Ausztrália és trópusi Ázsia területein kívül csak Madagaszkáron élnek, az afrikai kontinensen nem. A *D. davallioides* (7.22a ábra) Ausztrália keleti részéből származik, másfél méteres levelei nedves erdők díszei. Jóval ismertebb náluk a *Pteridium aquilinum* (saspáfrány, 7.22b ábra). Kozmopolita, morfológiailag meglehetősen változatos, 12 alfaját különítették eddig el. A törzsalak gyakran nagy állományokat alkot hazai erdeinkben is, és nedvesebb klímájú helyeken agresszív gyomként tenyészik. Elterjedését igen könnyű spóráinak is köszönheti. Ehhez a messze kúszó rizóma is hozzájárul: 61 méterest is mértek már, míg a genetikailag azonos klónok akár 1 km távolságra is eljuthatnak. Életkoruk sem lebecsülendő, egyes klónok korát 1000 évnél többre teszik. Kunkorodó fiatal leveleit Japánban zöldségként eszik, de lassan leszoknak erről, mert a levelek rákkeltő hatású toxinokat tartalmaznak. Legelő állatoknál is mérgezést okozhat a saspáfrány elfogyasztása. A klád alapi helyzetében lévő *Monachosorum* fajok (pl. *M. henryi*, 7.22c ábra) délkelet-ázsiai elterjedésűek. Leveleik ge-




**7.22 ábra. a:** *Dennstaedtia davallioides* (Queensland, G. Tasney, CC BY-SA), **b:** *Pteridium aquilinum*, **c:** *Monachosorum henryi* (Tajvan).

rincén az elágazásoknál nagy gemmákat fejlesztenek, ezek ujjszerű képletekből állanak (trofopódium), tartalék tápanyagot tartalmaznak. A tavasszal gyorsan növekvő levél innen jut extra keményítőhöz. Egyes leveleken csak trofopódium fejlődik, lemez nem. A klád első ismert képviselőjének (*Krameropteris resinatus*) maradványait a burmai borostyánban találták, ami tehát kb. 99 millió éves (vö. 7.7 cédula).

### *7.7.1 Aspleniineae – fodorkák és rokonaik (2775)*

Korábban „Eupolypods II" néven tárgyalták ezt a csoportot, melynek monofiletikussága molekuláris alapon nem kérdéses. Morfológiai szünapomorfiái viszont nincsenek: leveleik, szóruszaik és a fátyol változatos felépítésűek, ez utóbbi több belső kládon egymástól függetlenül redukálódott vagy el is tűnt. Csoportjaikat a 7.5 ábra szerinti sorrendben tárgyaljuk. Kromoszómaszámuk: n = 27–41.

### *Cystopteridaceae – hólyagpáfrányfélék (37)*

Kis és közepes termetű, talaj- vagy sziklalakó fajok. Leveleik vékonyak, szóruszaik kerekdedek v. oválisak. Három génuszuk közül kettő közismert. A *Cystopteris fragilis* (hólyagpáfrány) meglehetősen gyakori Magyarországon, ill. az egész világon, ui. csak Dél-Amerikában és Óceániában hiányzik. Pár dm-es lándzsás körvonalú levele keskeny, 2–3-szorosan szárnyas. Szóruszait a fátyol oldalról borítja be. A hozzá hasonló, észak-amerikai *C. bulbifera* (7.23a ábra) a levél alján apró sarjgumószerű képleteket fejleszt. A földre leesve ezekből új sporofiton sarjad. Közeli rokon a *Gymnocarpium* (tölgyespáfrány) nemzetség, melyben a fátyolka hiányzik, a levél szélesebb, háromszög kerületű, háromszorosan szárnyalt. Mindkét hazai faja (*G. robertianum* és *dryopteris*, 7.23b ábra) erdei növény. A klád fajai könnyen hibridizálódnak, akár külön génusznak tekintett taxonokból is (7.9 cédula).

### *Thelypteridaceae – tőzegpáfrányfélék (1034)*

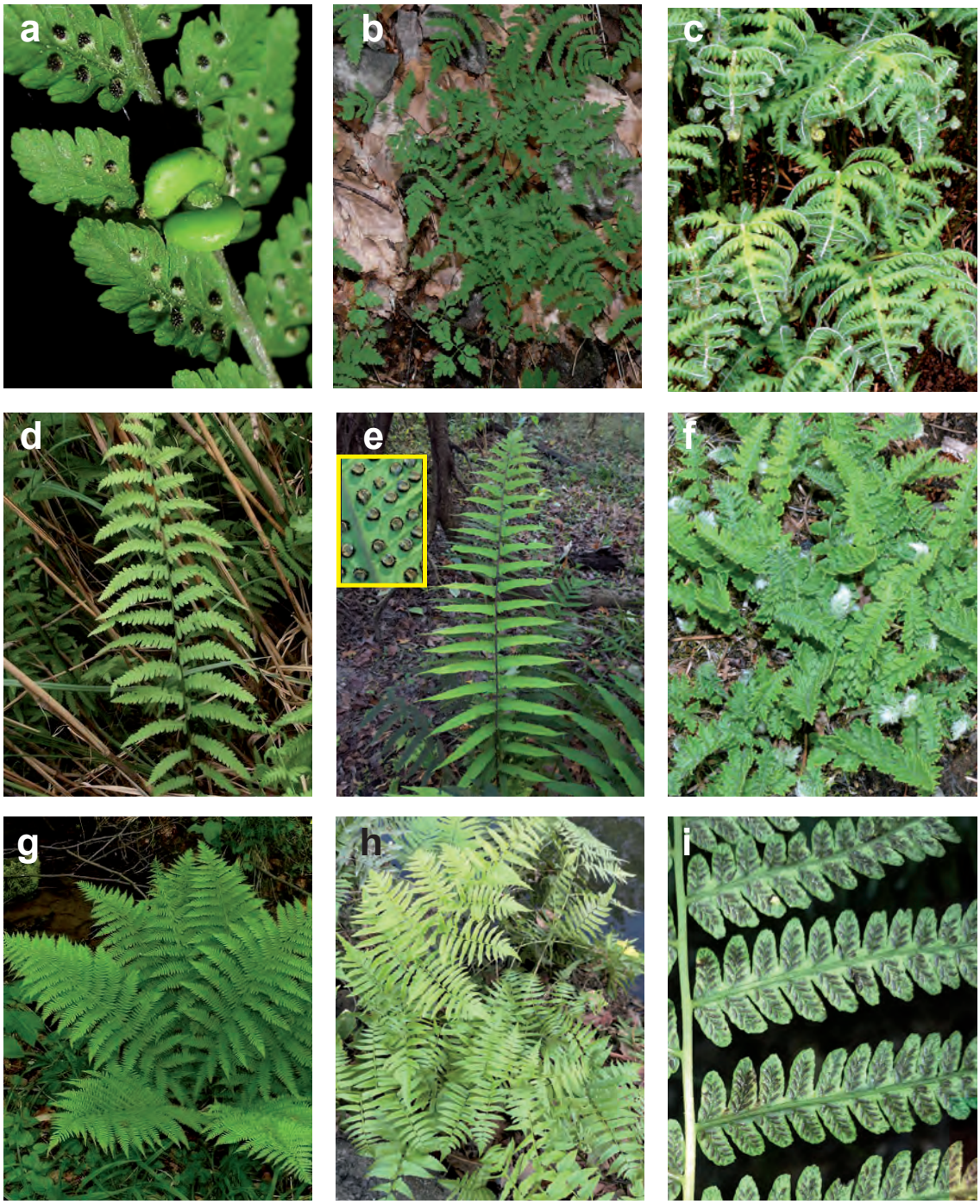
Általában talajlakó, ritkán sziklalakó, a trópusokon és a mérsékelt övben is meglévő, kicsiny vagy közepes termetű páfrányok. Leveleik szárnyaltak vagy szárnyasan hasadtak, a sporofillumok és a trofofillumok egyformák, vagy csak alig különböznek. A csoport egy kisebb és egy nagyobb kládra válik szét. Nevezéktanuk, ahogy már volt rá példa fentebb is, még mindig bizonytalan. Az egyik szélsőséges nézet – a tradicionális – szerint az összes faj a *Thelypteris* génuszba tartozik, a másik véglet pedig csak két fajt tart meg benne, és további 29 nemzetséget különít el. A burmai borostyán erről a csoportról is informatív, legalábbis a belőle előkerült *Holttumopteris burmensis* a feltételezések szerint ennek a kládnak egy kihalt képviselője

*Phegopteridoideae* (34). Az idetartozó fajok döntő többsége az északi félgömb lakója, délkelet-ázsiai géncentrummal. A *Phegopteris connectilis* (buglyospáfrány) levéllemeze nincs egy síkban, az utolsó pár levélke lehajló. Fiatalon nemcsak a teljes levél, hanem a levélkék külön-külön is pásztorbotszerűek (7.23c ábra). A klád leggyakoribb faja, észak-amerikai és eurázsiai elterjedéssel, nálunk ritkaság.

**7.9 cédula: Amikor 60 millió év is kevés**

2000 után nem sokkal egy furcsa páfrány került elő a francia Pireneusokból: C. Fraser-Jenkins brit botanikus azonnal felismerte, hogy hibrid, mégpedig két különböző génuszba, a *Cystopteris*-be és a *Gymnocarpium*-ba tartozó fajok utódja. Miután akkoriban még külön családba tartozónak tekintették őket, alig volt valaki, aki elfogadta volna ezt a feltételezést. Mindenesetre Fraser-Jenkins x*Cystocarpium* ×*roskamianum* néven leírta a *C. dickieana* (Szlovákiában él legközelebb) és a *G. robertianum* hibridjeként. Ez később sem tűnt túlzottan valószínűnek, pláne amikor molekuláris vizsgálatok kiderítették, hogy a két génusz evolúciós útja kb. 60 millió évvel ezelőtt már elvált egymástól. Ahogy Rothfels et al. (2015, a szerzők között Fraser-Jenkinssel) fogalmaztak: ez valami olyasmi, mintha az ember és a lemur kereszteződött volna egymással, életképes utódot eredményezve. Szinte lehetetlen, de mégis igaz! Kiderült, hogy a hibrid tetraploid, kromoszómaállománya fele-fele részben a két ugyancsak tetraploid szülőfajtól származott. Miután az egymásnak megfelelő szülői és utód állományok egyezése szinte teljes volt, nyilvánvalóvá vált, hogy az életképes hibrid nemrégiben keletkezhetett. Általában pár millió év elegendő az élővilágban ahhoz, hogy rokon fajok között már ne képződjenek hibridek, azaz szaporodási izoláció alakuljon ki, viszont a páfrányok jól láthatóan másképpen „viselkednek". 60 millió év is kevés volt az elszigetelődéshez! Először is, nyilvánvalóan nincs fizikai akadálya annak, hogy a két – különböző fajhoz tartozó – ivarsejt találkozzon, szemben más élőlénycsoportokkal. Eddig ez teljesen érthető, hiszen a gametofitonok „nyitottsága" ezt megengedi, csak elég közel kell legyenek egymáshoz. Az utód életképessége azonban azt jelenti, hogy a két összekerült genom egyáltalán nem volt inkompatibilis egymással – ami azt valószínűsíti, hogy a páfrányoknál a reproduktív izoláció jóval lassabban alakul ki, mint mondjuk, a zárvatermők körében. És akkor ez magyarázza meg legalább részben azt, hogy miért van manapság harmincszor annyi zárvatermő faj, mint páfrány. S némileg ironikusan tehetjük hozzá azt is, hogy eme okok miatt egészen más faj- és génuszkoncepciót kellene érvényesíteni a páfrányokon, illetve a zárvatermőkön belül!

*Thelypteridoideae* (1000). Láperdők és egyéb nedves területek – nálunk – ritkuló páfránya a *Thelypteris palustris* (tőzegpáfrány, 7.23d ábra). Levele kétszeresen szárnyas, szóruszai kerekdedek, éretlen állapotban indusiummal fedettek. Elterjedési területe Észak-Amerika, É-Afrika és Eurázsia. Másik hazai faj az *Oreopteris limbosperma* (hegyipáfrány), melynek neve azt jelzi, kissé félrevezetően (sperma = mag, görög), hogy a szóruszok a levél széléhez közel helyezkednek el. Indusiuma gyakorlatilag nincs. Megdörzsölt leve-




**7.23 ábra. a:** *Cystopteris bulbifera* (Massachusetts, Anita, CC BY-NC), **b:** *Gymnocarpium dryopteris*, **c:** *Phegopteris connectilis* (Izland), **d:** *Thelypteris palustris* (Velencei-tó), **e:** *Christella dentata* (Florida, A. Abair, CC BY-NC), **f:** *Woodsia ilvensis* (Izland), **g:** *Athyrium filix-femina*, **h:** *Diplazium esculentum* (Tajvan, ChenmanTang, CC BY-NC), **i:** *Deparia acrostichoides* (Nova Scotia, B. Korol, CC BY-NC).

lei citromillatúak. Meglehetősen ritka, ugyanakkor földrajzi elterjedése elég széles: Madeirától Szibériáig húzódik. A *Christella dentata* szóruszai két sorban állnak a levélke fonákán (7.23e ábra). Óvilági faj, de Amerikába is behurcolták. Indiában táplálékul szolgál, és leukémiaellenes hatást is tulajdonítanak neki. Egyik rokona, a *C. parasitica* neve azt sugallja, hogy élősködő – de ez is félreérthető, hiszen tényleges paraziták a páfrányok körében nincsenek. „Szabályos" talajlakó páfrány, a Linnétől származó fajnév csupán arra utal, hogy a növény könnyen terjed és nemkívánatos gyomként jelenik meg trópusi ültetvényeken, főképpen Ázsiában.

### *Woodsia – szirtipáfrány (39)*

A klád minden ismert faja a *Woodsia* génuszba tartozik. Döntő hányaduk eurázsiai, mindössze két faj jelenik meg Észak-Amerikában is. Kis termetű páfrányok, tipikus élőhelyeik a sziklás hasadékok és falak. Leveleik rendszerint kétszeresen szárnyaltak. Szóruszaik kerekdedek, fátyluk lebenyekre vagy fonalakra hasadozott. A magyar flórában két fajuk is megvan (*W. alpina* és *ilvensis*, 7.23f ábra), de igen ritkák.

### *Athyriaceae – hölgypáfrányfélék (650)*

Talajlakó, ritkábban epifiton, még ritkábban vízi élőhelyhez kötött fajok. Kozmopolita elterjedésűek. Levelük alakja az éptől a többszörösen szárnyaltig változó. Számos faj tartalék tápanyagot halmoz fel a levelek alapjánál fejlődő tágulatokban (trofopódiumok). Szóruszaik is változatosak, többnyire hosszúkásak, patkó alakúak vagy kerekdedek, egy vagy két sorban állnak a levélke fonákán. Indusiumuk hiányozhat, de lehet J alakú vagy egyenes is. Rendszertanuk sosem volt könnyű, a génuszok száma sokszor változott – ma hetet különböztetnek meg a szakértők, de még nem állíthatjuk bizonyosan, hogy mindannyian monokladisztikusak. Az *Athyrium* génuszból (kb. 230 faj) az *A. filix-femina* (hölgypáfrány, 7.23g ábra) az erdei pajzsika mellett a leggyakoribb erdei páfrány minálunk. (Régebben a pajzsikával egy fajnak tekintették, az volt a hím, ez pedig – finomabb levelű lévén – a „nő" [= femina]; ma már kladisztikailag is „elváltak".) Szórusza hosszúkás, a fátyol oldalról borítja. A még több, mintegy 350 fajt számláló *Diplazium* jellegzetességei a levélkében futó kis ér mentén párosával álló hosszúkás szóruszok. A *D. esculentum* (7.23h ábra) szolgáltatja a világ legnépszerűbb páfrányeledelét. A csoportban kiemelkedően nagy levelei (1,5 m) kifejletten nem ehetők, de fiatal állapotban sokfelé fogyasztják Nepáltól Hawaii-ig. Ez utóbbi helyen valójában inváziós növény, ugyanis a faj elterjedési területe nyugatabbra és délebbre található, Kelet-Ázsia és Óceánia. Ebben a génuszban több fajnak ép a levele, mint például a hasonló elterjedési területű *D. cordifolium*-nak. Mintegy 70 faj szerepel a *Deparia* génuszban, melynek legismertebb képviselője Észak-Amerika és Ázsia közös faja, a *D. acrostichoides* (7.23i ábra). Hosszúkás szóruszai olyan sűrűn állanak a levél fonákán, hogy csaknem teljesen beborítják azt. Indusiumaik ezüstösen csillogóvá teszik a levelet. A délkelet-ázsiai *D. peterseni* inváziós fajnak számít az elterjedési területén kívül. Itt is van teljesen ép levelű faj, mint pl. a *D. lancea*, ugyancsak Ázsia trópusi területeiről.

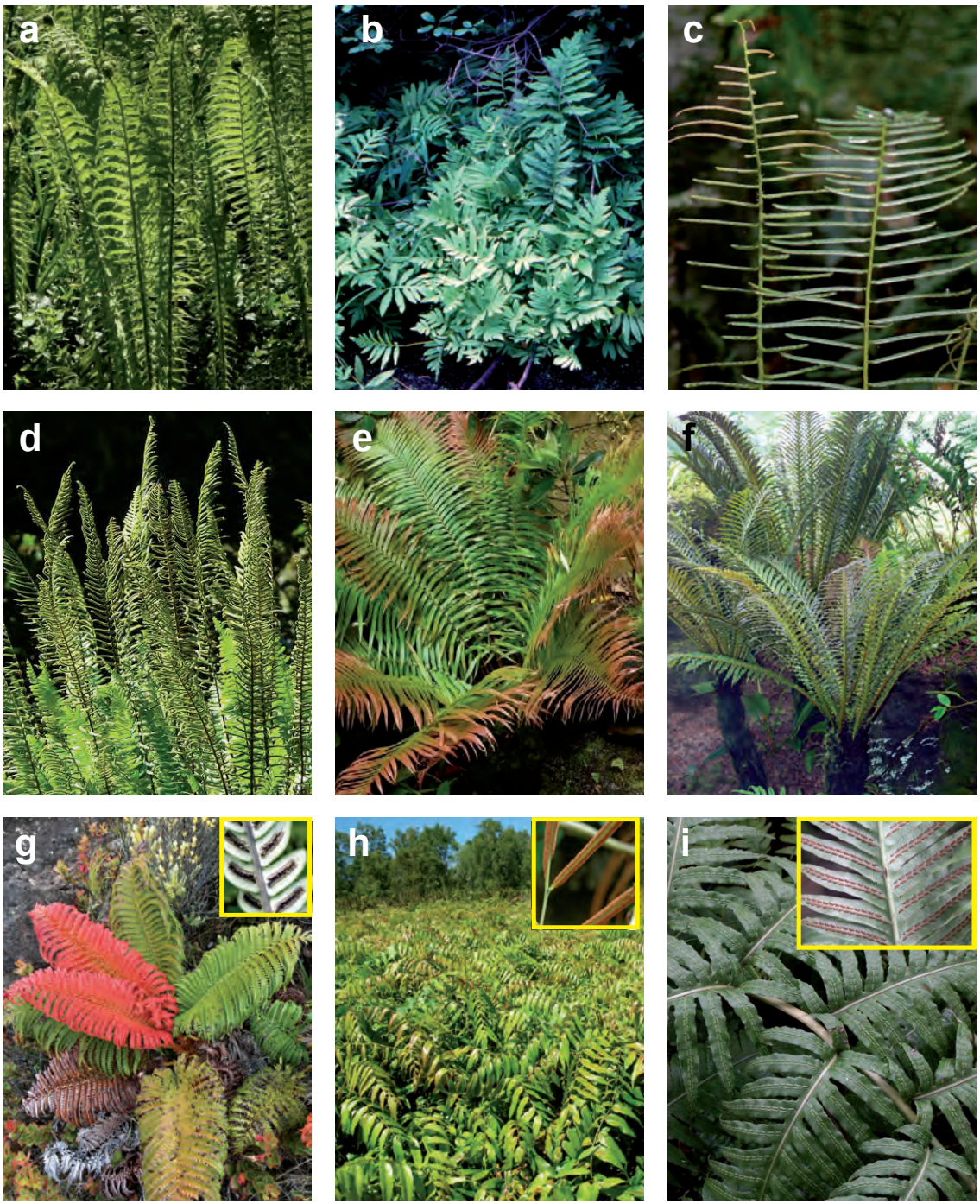
### *Onocleaceae – struccpáfrányfélék (5)*

A klád öt faját négy génuszba sorolják – legalábbis egyesek, míg mások szerint mind összevonható az *Onoclea*-ba. Két faj van a *Matteuccia*-ban, az északamerikai *M. pensylvanica* és eurázsiai testvére, a *M. struthiopteris* (struccpáfrány, 7.24a ábra), amelyeket korábban egy fajnak tekintettek. Feltűnő heterofilliát (felemáslevelűség) mutatnak: 60 cm-es sporofilluma ik barnák, áttelelők; a 170 cm-t is elérő vegetatív leveleik alakja strucctollra emlékeztet. Hegyvidéki égerligeteink védett növénye. Egyes részeit, leginkább előkészítés után, több nemzet is értékes eledelnek tartja, Norvégiában pedig egykoron sört is főztek belőle. Az *Onoclea sensibilis* (7.24b ábra) elterjedési területe két részre szakadt, Kelet-Ázsiára és Észak-Amerika keleti felére. Változatként (varietas) kezelik a két diszjunkt populációt, az ázsiai példányok kb. fele akkorára nőnek, mint az amerikaiak. A faj neve arra utal, hogy rendkívül fagyérzékenyek, és a szárazságot is rosszul tűrik. Leveleik a struccpáfrányhoz hasonló módon mutatják a heterofillia jelenségét. Izospórás létükre a gametofiton kezdetben egyivarú, ami a kereszteződést segíti elő, de ha a megtermékenyítés elmarad, akkor kétivarúvá és önmegtermékenyítővé válik. Könnyen szaporodik, vegetatívan is terjed és egyes helyeken akár rosszul tűrt gyommá is válik. A faj időben meglehetősen állandó, 57 millió éves leletei szinte megkülönböztethetetlenek a maiaktól.

### *Blechnaceae – bordapáfrányfélék (265)*

Az idetartozó páfrányok főleg talajlakók, kis fává is nőhetnek, de liánszerűek is vannak közöttük. Világszerte elterjedtek. Leveleik szárnyaltak, általánosan jellemző a heterofillia. Szóruszaik hosszúra nyúltak, sokszor folytonosak, párosával állanak a levelek fonákán. A csoport jellegzetessége a fiatal levelek vöröses színe. Ezt különféle flavonoidokak köszönheti, amelyek a növényt a túl erős UV-sugárzástól védik. Filogenetikai viszonyai, az egyes csoportok monofiletikussága csak újonnan tisztázódott, sok név megváltozását és új nevek megjelenését vonva maga után. Így összesen már 24 génuszuk van, három csoportba sorolva. Kladogramjuk: {{*Blechnoideae, Stenochlaenoideae*} *Woodwardioideae*}

*Blechnoideae* (238). A *Blechnum* génuszban a taxonómiai revíziót követően alig maradt 20–30 faj, többségük amerikai, néhány faj pedig afrikai. Szárnyasan osztott leveleik, főleg a fertilisek gerincesek bordázatára emlékeztetnek. Ezt jól példázza a délafrikai *B. punctulatum* levele (7.24c ábra). Egykoron idetartozott az egyetlen hazai bordapáfrány is, ami most a *Struthiopteris spicant* (7.24d ábra) névre „hallgat". (A génusznév nem túl szerencsés, hiszen a struccpáfrány számos nyelven a *Matteuccia struthiopteris*-re utal. De




**7.24 ábra. a:** *Matteuccia struthiopteris*, **b:** *Onoclea sensibilis* (Ontario), **c:** *Blechnum punctulatum* (Dél-Afrika), **d:** *Struthiopteris spicant*, **e:** *Brainea insignis*, **f:** *Neoblechnum brasiliense*, **g:** *Sadleria cyatheoides* (Maui, Hawaii-szk., Amanda Sarha, CC BY-NC), **h:** *Stenochlaena palustris* (Queensland, Coenobita, CC BY és Malajzia, N.U. Dhiya'ulhaq, CC BY-NC), **i:** *Woodwardia radicans*.

hát ez a név igen régi, G. A. Scopoli 1754-es munkájából származik, és ezekre a fajokra is illik.) Meddő levelein szélesebbek a levélkék, mint a sporofillumokon. Földrajzi elterjedése diszjunkt: areájának nagyobbik része Madeirától Iránig húzódik, míg a kisebbik É-Amerika nyugati része, egy még kisebb pedig Japán. A génuszban van még egy faj Japánból (*S. castanea*), a harmadikat pedig, ami Izlandon él, nemrég különítették el faji szinten (*S. fallax*). A fatermetű fajok közül kiemelendő a délkelet-ázsiai *Brainea insignis* (7.24e ábra). Törzse 1 m hosszú is lehet, kb. 15 cm átmérővel. Megjelenésében a cikászokra emlékeztet (8. fejezet), akár a *Neoblechnum* egyetlen faja, a dél-amerikai *N. brasiliense* (7.24f ábra). Sadler József (1791–1849) magyar botanikus nevét őrzi a *Sadleria* nemzetség. A nevet a német G. F. Kaulfuss adta 1824-ben – a német poéta és botanikus, A. von Chamisso föld körüli útján gyűjtött anyaga alapján. Mind a hat idetartozó faj a Hawaii-szigetek endemizmusa; Kauai szigetén mindegyik előfordul. Legismertebb közülük a *S. cyatheoides* (7.24g ábra), nyílt területek, lávamezők növénye, amely minden nagyobb szigeten él, és 1700 m magasságig felhatol a hegyekben.

*Stenochlaenoideae* (12). Az ide sorolt *Stenochlaena* génusz néhány faja a páfrányok körében különleges életformájú, liánszerű. Hosszan kúszó hajtásaik tapadógyökerekkel rögzülnek a fák kérgén. A Délkelet-Ázsia és Óceánia esőerdeiben és mocsaraiban élő *S. palustris* (7.24h ábra) hajtása például a 20 m hosszúságot is elérheti, és levelei is tekintélyesek, akár 1 m hosszúak is lehetnek. Fertilis levélszárnyai sokkal keskenyebbek a vegetatív levelekénél, fonákukon két sorban álló egybefüggő szóruszokkal. Számos országban fogyasztják, és többféle kór ellen gyógynövényként is számításba jön.

*Woodwardioideae* (15). A *Woodwardia radicans* (7.24i ábra) örökzöld, ívesen lehajló levelei a 2 m hosszúságot is elérhetik. Fajneve arra utal, hogy levelei végén apró növénykék fejlődnek, amelyek a talajra esve könnyen legyökereznek. A vegetatív szaporodás eme formája nem túl gyakori a zárvatermők körében sem. A levél fonákán a szóruszok láncszerűen sorakoznak. Elterjedési területe a Földközi-tenger vidékétől Makaronéziáig (Madeira, Azori-szigetek, Kanári-szigetek) húzódik.

### *Rhachidosorus (8)*

Délkelet-Ázsia trópusi vidékein él eme nemzetség minden faja, közülük három kínai endemizmus. Örökzöldek, leveleik első ránézésre nem sokban különböznek a többi szárnyalt levelű páfránytól. Indusiummal védett szóruszaik egyenesek vagy íveltek, igen közel állanak a levélkékben futó középső érhez. Neve alapján biztosan legszebb a *R. pulcher* (7.25a ábra).

### *Diplaziopsidaceae (4)*

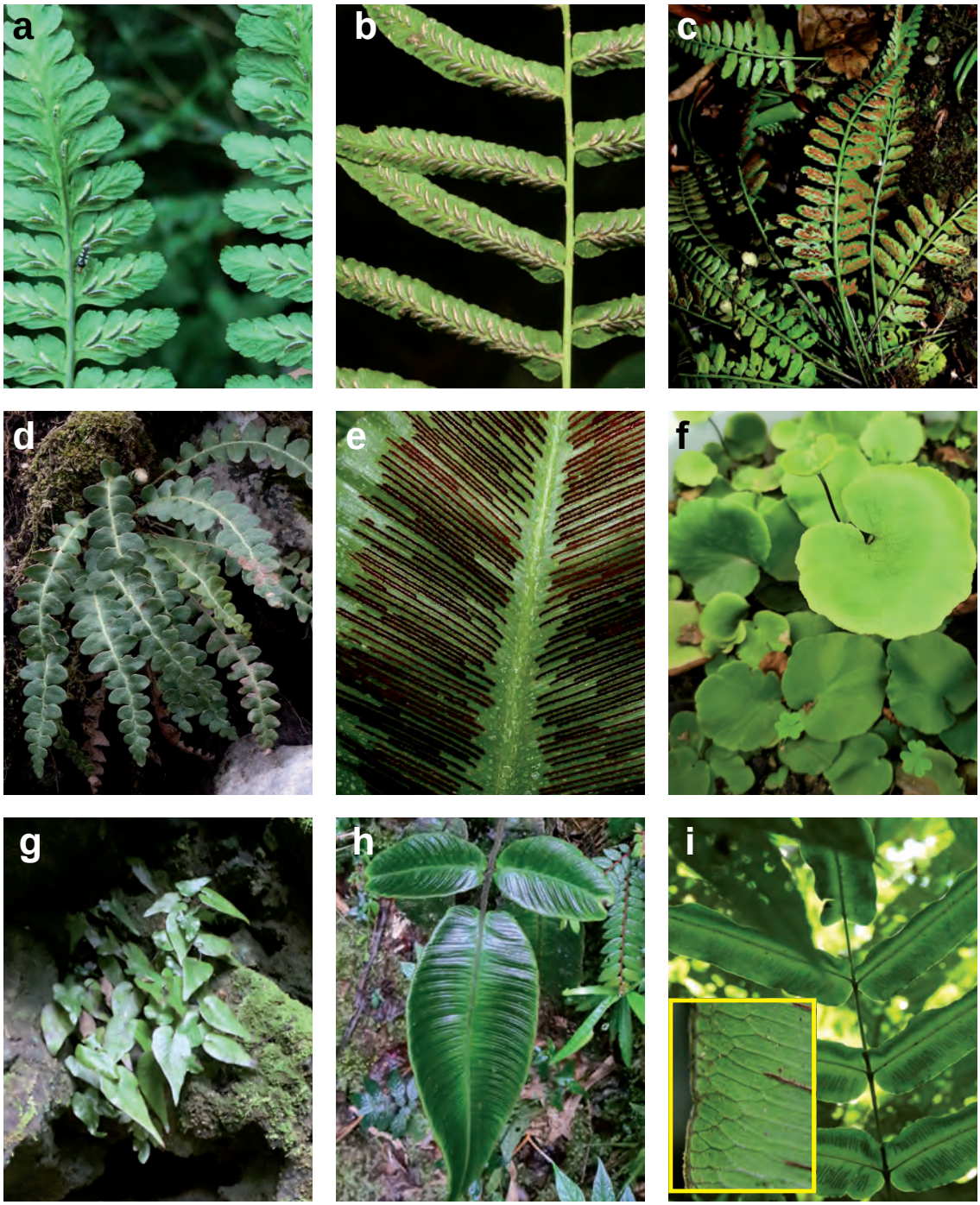
Két nemzetség négy fajjal szerepel ezen a kládon – a *Diplaziopsis* három faja Kelet-Ázsiában és a pacifikus térségben, a *Homalosorus pycnocarpos* (7.25b ábra) pedig Észak-Amerikában él. Közepes vagy nagy méretű páfrányok, erdőkben és vízfolyások mentén alkotnak állományokat. Leveleik egyszeresen szárnyasak, a levélszeletek épek. Hosszú szóruszaik a középső ér mellett fekszenek, indusiummal fedetten. Kromoszómaszámuk n = 40.

### *Aspleniaceae – fodorkafélék (730)*

A klád névadója az egyik legfajgazdagabb páfránygénusz, az *Asplenium* (fodorka, kb. 700 faj). Legalább 38 egyéb, korábban külön néven kezelt nemzetséget vontak össze ebbe a monokladisztikus csoportba. Világszerte elterjedt, de legnagyobb formagazdagságban a trópusokon bontakozik ki: 30% neotrópusi, 22% afrikai, 33% ázsiai, 10% él a pacifikus régióban és Ausztráliában, és mindössze 5% Európában. Igen sok faj sziklákon vagy más növényeken nő, és talajlakók is bőven akadnak közöttük. Levelük gyakran osztatlan, az erek mentén fejlődő szóruszok hosszúkásak, egy oldalon lenőtt fátyollal. Az *Asplenium* kromoszómaalapszáma egységesen n = 36. Pontos fajszámot azért nem lehet mondani, mert sok a kriptikus faj, illetve fajkomplex a fodorkák között (7.10 cédula). Mindenesetre a páfránytaxonómusok plasztisz gének alapján újabban 11 egymástól jól elváló kisebb-nagyobb kládot határoltak el, névvel ellátva (Xu et al. 2019). Ezek közül emelünk ki néhányat. Alapi helyzetben az „Erosum" klád van: ennek jellemző faja az újvilági és afrikai trópusok lakója, az *A. erosum* (7.25c ábra). A „Phyllitis" kládon találjuk a hazánkból is ismert, talajlakó és ép levelű gímpáfrányt (*A. scolopendrium*), illetve a sziklalakó, pikkelyszőrökkel sűrűn borított fonákú, tagolt levéllemezű pikkelypáfrány fajokat (pl. a tetraploid *A. ceterach*). Ez utóbbi alfajának tekinti Hassler (1994–2024) adatbázisa a Közép-Európától Törökországig előforduló, kisebb spórájú és diploid ssp. *bivalens*-t – melyet mi inkább *A. jávorkeanum* néven ismerünk (7.25d ábra).[4] Ennek testvére a „Neottopteris" klád, benne a paleotrópusi epifiton madárfészek páfránnyal (*A. nidus*, 7.25e ábra). Ez a faj morfológiailag és molekulárisan sem egységes (Xu et al. 2019), a jövő kutatásai során talán szét is bomlik több taxonra. A „Schaffneria" kládra esik a villásan sallangos levelű, szilikátos alapkőzetet kedvelő északi fodorka (*A. septentrionale*) és a szárnyasan összetett levelű forrásfodorka (*A. fon-*

4 Joggal, ugyanis a *bivalens* nevet D. E. Mey 1964-ben adta, míg az *A. javorkeanum*-ot Vida G. egy évvel előbb, 1963-ban írta le. Ráadásul egyértelműnek látszik, hogy a diploid populáció a szülőfaja a tetraploidnak, így a *jávorkeanum* logikusan kezelhető faji szinten. Magyarországon ez utóbbi a gyakoribb.

*tanum*). Szokatlan megjelenésű a kerekded levelű, délkelet-ázsiai *A. delavayi* (7.25f ábra). A „Trichomanes" kládon van a zöld levélgerincű *A. viride*, és a barna *A. trichomanes*. Nálunk – és az egész világon – ez utóbbi jóval gyakoribb, de nem egységes, hiszen morfológiailag nehezen megkülönböztető citotípusai léteznek, a diploidtól a hexaploidig. A „Pleurosorus" kládon van az alloterapoid, szélesebb levelű, erdőlakó fekete fo-




**7.25 ábra. a:** *Rhachidosorus pulcher* (Tajvan, rrkai, CC BY-NC), **b:** *Homalosorus pycnocarpos* (West Virginia, S. Pogacnik, CC0), **c:** *Asplenium erosum* (Francia Guyana, S. Sant, CC BY-NC), **d:** *A. jávorkeanum*, **e:** *A. nidus*, **f:** *A. delavayi* (guanhong, CC BY-NC), **g:** *Hymenasplenium cardiophyllum* (Japán, Kishimoto Toshio, CC BY-NC), **h:** *Desmophlebium longisorum* (Kolumbia, R. Murtazaliev, CC BY-NC), **i:** *Hemidictyum marginatum* (Francia Guyana, S. Sant, CC BY-NC).

**7.10 cédula: Kriptikus (rejtett) fajok, fajkomplexek**

A fodorkákkal elég könnyen meggyűlik a taxonómus baja, mert nagyon gyakran előfordul, hogy egy adott néven régóta ismert faj tulajdonképpen több, morfológiailag szinte megkülönböztethetetlen, de más szempontból elkülönülő populációt foglal magában. Az ilyen, fel nem ismert fajokra a szakirodalom a kriptikus jelzővel hivatkozik. Nagyon hasonló fajokról pedig kiderül, hogy eltérő a ploidia szintjük, különböző földrajzi elterjedésük és ökológiai igényük van és igen könnyen hibridizálódnak egymással. Ezeket fajkomplexbe csoportosítják, és a fajnevet az agg. jelzővel egészítik ki (vö. 1.5 cédula). Az *Asplenium trichomanes* agg. például 8 faji szintű taxont, pontosabban „microspecies"-t (kisfajt) és 10 hibridet foglal magába (Hassler 1994–2024). Ezek arra utalnak, hogy a kérdéses csoportok evolúciós „forrongásban" vannak, az egyes vonalak még nem stabilizálódtak, amihez még igen sok idő sem feltétlenül elegendő a páfrányoknak (vö. 7.9 cédula). További információ a témáról a következő cédulában olvasható.

dorka (*A. adiantum-nigrum*), mely valószínűleg az európai-mediterrán *A. onopteris* és *cuneifolium* hibridje. Közel áll hozzá a kövi fodorka (*A. ruta-muraria*), ami szintén több faj aggregátumának tűnik. Még egy génusz tartozik ide 30 fajjal: kromoszóma-alapszámuk, n = 38 vagy 39, eleve elkülöníti őket a fodorkáktól. Különleges képviselője egy Japánhoz tartozó szigetcsoport, az Ogasawara endemizmusa, a *Hymenasplenium cardiophyllum* (7.25g ábra).

### *Desmophlebium (2)*

Közép- és Dél-Amerika a hazája az ebbe a nemrégiben elkülönített génuszba tartozó két fajnak. Leveleik egyszeresen szárnyaltak, vastagok. Jellegzetességük az ép levélszárnyak szélén futó erős ér. Kolumbia és Peru esőerdeiben 1900 m magasságig felhatol a *D. longisorum* (7.25h ábra).

### *Hemidictyum (1)*

Egy régóta ismert faj tartozik ide, a *Hemidictyum marginatum* (7.25i ábra), melynek neve azt jelzi, hogy levélkéi félig hálózatos erezetűek. Levelei óriásiak, még az 5 métert is elérhetik, a levélkék átölelik a levélgerincet. Szóruszai hasonlóak az *Asplenium nidus*éhoz, nem meglepő, hogy Linné 1753-ban *A. marginatum* néven írta le. Neotrópusi talajlakó páfrány, patakok mentén 1000 méteres tengerszint feletti magasságot is elér. n = 31.

## *7.7.2 Polypodiineae – édesgyökerű páfrányfélék (4208)*

Az *Aspleniineae* testvércsoportja (7.5 ábra), a páfránysokféleség csúcstartója, korábbi félhivatalos nevén: „Eupolypod I" klád. A két csoport körülbelül a kréta közepén vált el egymástól, s mindkettőt gyors evolúciós robbanás jellemezte. Morfológiai elválasztó bélyeget nem könnyű találni. Míg az előzőben rendszerint egy vagy két nyalábköteg található a levélnyélben, majdnem minden Eupolypod I fajt három köteg jellemez.

### *Hypodematiaceae (22)*

Két génusz, a *Hypodematium* és *Leucostegia* összes faja délkelet-ázsiai, főképpen kínai elterjedésű, de van egyetlen kivétel: a *H. crenatum* (7.26a ábra) Afrikában is előfordul. 60 cm magasra is megnő, levele háromszorosan osztott. Szóruszai kerekdedek, állandó indusiummal. Száraz, sziklás élőhelyek növénye.

### *Didymochlaena (22)*

Erős rizómával, pikkelyes levélnyéllel rendelkező, három méter magasra is megnövő, talajlakó páfrányok. A génusz szünapomorfiái az elliptikus szóruszok, amelyekből legfeljebb 11 található egy levélszárnyon (7.26b ábra). A PPG I (2016) szerinti egyetlen faj, a *D. sinuosa* elterjedési területe India keleti részétől Vietnamig és Malajziáig húzódik. Jól mutatja a páfránytaxonómia körül még mindig fennálló bizonytalanságokat, hogy Shang & Zhang (2023) viszont morfológiai alapon, plasztiszgénes elemzéssel megerősítve már 22 fajt sorolt ide. Jelentős részük frissen leírt taxon, de vannak korábban ebbe a génuszba helyezett fajok is. Elterjedési területük így a teljes trópusi régióra változott.

### *Dryopteridaceae – pajzsikafélék (2115)*

Kozmopolita, talaj-, szikla- és fánlakó fajokban igencsak bővelkedő klád. Az összes fajra egyértelműen jellemző bélyeget nehéz találni. A heterofillia jelensége, azaz a meddő és fertilis levelek közötti morfológiai eltérés egyes csoportokban erősen kifejezett lehet (*Elaphoglossum*), másutt viszont nincs vagy nem feltűnő. Sporangiumaik vagy kerekded szóruszokba tömörülnek, vagy összefüggő bevonatot képeznek; indusiumuk, ha van, kerek, vese vagy pajzs alakú. A csoport összetétele sokat változott az idők során, de a molekuláris elemzések segítségével egyre pontosabb képet kapunk róla. Három kládjukat különböztetjük meg: {*Elaphoglossoideae* {*Dryopteridoideae, Polybotryoideae*}}. A fajok döntő többsége négy génuszba tartozik, sorrendben: *Elaphoglossum* (600),

*Polystichum* (500), *Dryopteris* (400) és *Ctenitis* (125), a többiek 24 génusz között oszlanak meg.

*Elaphoglossoideae* (883). Az *Elaphoglossum* nálunk kevésé ismert, hiszen Európából teljesen hiányzik. Az északi félgömb mérsékelt övében csak (és hozzánk legközelebb) az Azori-szigetekről, illetve Japánból ismert pár faja, Ausztráliában egy él, a többiek trópusiak vagy szubtrópusiak, leginkább amerikaiak (500-nál több). Pár kivétellel minden faja ép levelű, lándzsás, nyelv alakú, vagy hosszúkás (elaphus = szarvas, glossum = nyelv, latin). Felülete lehet bőrnemű, fényes, vagy erős szőrzettel borított. Nincsenek különálló szóruszaik, a sporangiumok összefüggő bevonatot képeznek a levél fonákán. A génusz tipikus képviselője a dél-amerikai *E. wurdackii* (7.26c ábra) pár dm-es, enyhén irizáló, bőrnemű levelekkel. Néhány kivétel erősíti a szabályt, és kifejezett heterofilliát mutat: a közép- és dél-amerikai, apró termetű epifiton *E. peltatum* vegetatív levele többszörösen villásan osztott, míg a fertilis levél osztatlan pajzs alakú vagy kétlebenyes (7.26d ábra). A perui *E. moorei* vegetatív levelei a bordapáfrányokéra emlékeztetnek, de a szárnyak többsége villásan kettéhasad. A trópusi, szubtrópusi, elsősorban délkelet-ázsiai, erősen nedvességigényes *Bolbitis* leveleinek fonákán is bevonatot képeznek a sporangiumok. Erezetük sajátságos, a levélkék oldalerei szabályosan, párhuzamosan futnak. A *B. heteroclita* (7.26e ábra) a szárazföldön és vízzel ellepve is megél. Az afrikai B. *heudelotii* viszont „valódi" vízinövény, teljesen alámerül, járulékos gyökereivel kövekhez és fatörzsekhez rögzül. A *Rumohra* nemzetség a leginkább „páfrányszerű" ezen a kládon. Kerekded szóruszaikat pajzsos indusium védi, a sterilis és fertilis levelek nem különböznek. A majd egy méteres, bokrosan növő örökzöld *R. adiantiformis* (7.26f ábra) a déli félgömb trópusainak gyakori növénye, megvan a Csendes-óceán szigetein, Dél- és Közép-Amerikában, Afrikában és Ausztráliában is.

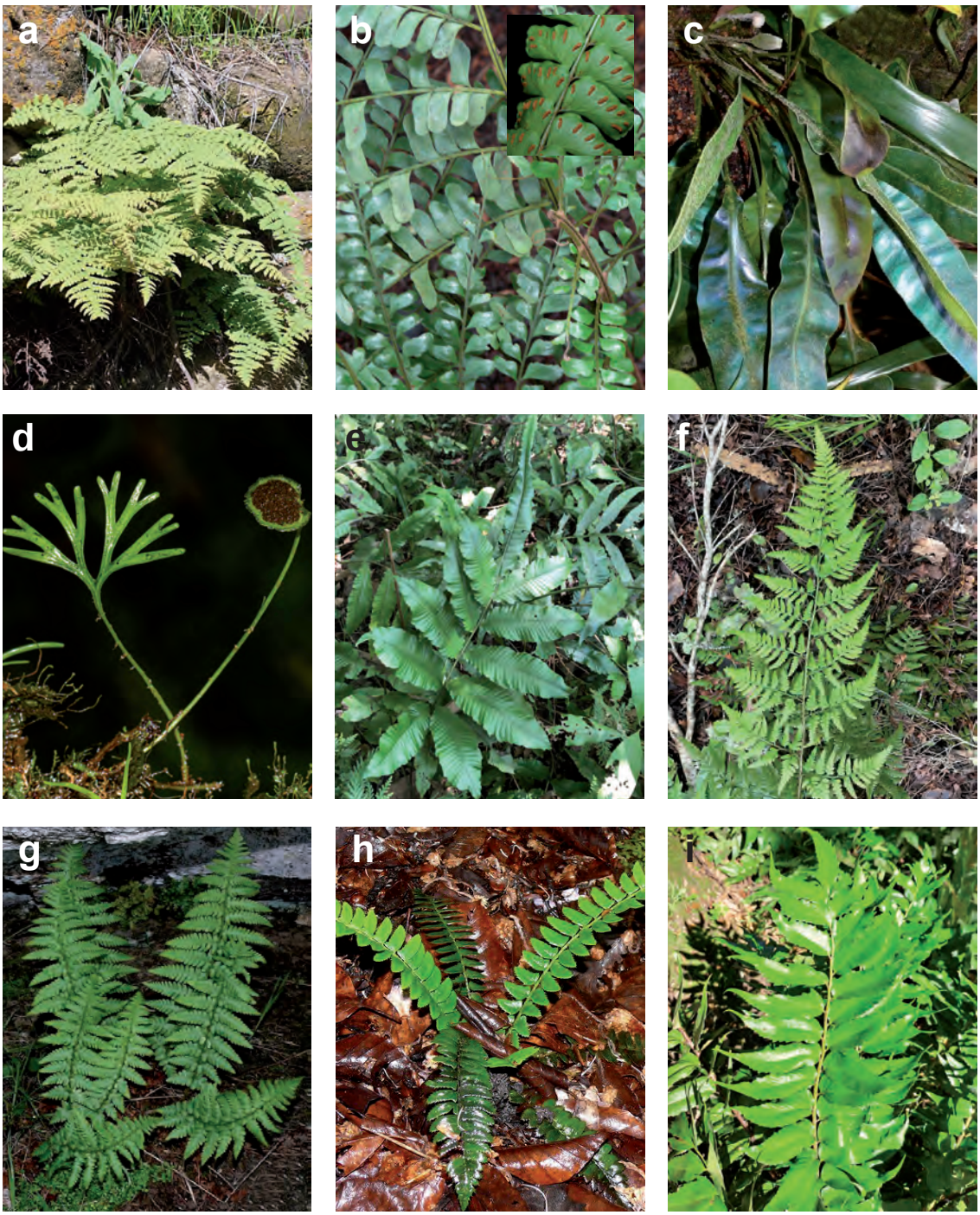
*Dryopteridoideae* (1128). Fajgazdag klád, a szóruszokat fedő indusium morfológiáját tekintve nem egységes. A *Dryopteris* (pajzsika) elterjedése az északi mérsékelt–szubtrópusi régióra és a trópusi magashegységekre korlátozódik – egyedül Kínában és Tajvanon 150 faja él. Levelei egyszeresen vagy többszörösen szárnyaltak, a rizóma gyakran erőteljesen fejlett. A fátyol vese alakú, a levél minden szárnya szimmetrikus. A pajzsikák könnyen kereszteződnek, így köreikben a poliploidia meglehetősen általános, és ennek következtében a fajok számáról is nehéz biztosat mondani – ha lehet egyáltalán. Az észak-amerikai fajokról például már kimutatták (Sessa et al. 2015), hogy hat diploid faj alkotja a törzsállományt, melyek egyike feltehetőleg már ki is halt (*D. semicristata*), egy másik pedig nálunk is él (*D. expansa*, hegyi pajzsika). Egy harmadik, a *D. goldieana* tekintélyes, a kontinensen rekord méretű levelei majdnem kétméteresek. A hibridizáció következtében jött létre több stabilis allotetraploid faj, mint például a *D. carthusiana* (szálkás pajzsika, *D. intermedia* × *semicristata*) és a *D. cristata* (tarajos pajzsika, *D. ludoviciana* × *semicristata*) – így speciációs kapcsolataik nem filogenetikai fa, hanem

**7.11 cédula: Apogámia a páfrányoknál**

A szabályosan szaporodó leptosporangiumos páfrányoknál a sporangiumban lévő diploid archespóra négy mitózison átmenve 16 darab spóraanyasejtet hoz létre. Ezek meiotikus (számfelező) osztódással 4–4 meiospórát képeznek, melynek eredményeképpen 16 tetrád, azaz összesen 64 spóra képződik sporangiumonként. Normálisan tehát minden spóra haploid állapotú. Ettől a leggyakrabban mutatkozó eltérés az, amikor az utolsó, a premeiotikus osztódás nem tökéletes: a kromoszómák megduplázódnak ugyan, de a sejt nem válik ketté. Az ekkor keletkező 8 darab spóraanyasejt tehát lényegében véve tetraploid állapotú lesz. Ezek után mindegyik normálisan, meiotikusan osztódik, 4–4 utódsejtet képezve, s végeredményül 8 darab tetrád keletkezik, összesen 32 spórával. Megduplázódott kromoszómaállományból természetesen a meiózis is csak megduplázódott kromoszómaállományú spórákat képezhet, a diplospórákat. Ezt a folyamatot nevezik Döpp-Manton sporogenezisnek. Ismert egy másik lehetőség is, amikor a négy mitotikus osztódás rendben végbemegy, viszont tökéletlen a meiózis első lépése: maga a sejt nem osztódik ketté. A második fázis már rendben lezajlik, s így a tetrádok helyett diádok keletkeznek. Egy sporangiumban végül 32 diplospóra lesz 16 diádban (Braithwaite-féle sporogenezis). Mindkét folyamat lényege, hogy a növény a megszokotthoz képest dupla kromoszómaállományú spórákat hoz létre. A diplospóra mitotikusan osztódik, mint minden spóra, így a belőle kifejlődő gametofiton is diploid állapotú lesz. A gametofiton szomatikus (testi) sejtjei mitotikusan tovább osztódva új, diploid sporofitont hoznak létre, és a ciklus bezáródik.

Felmerül persze a kérdés, hogy mi történik az ivarszervekkel? Az archegóniumok általában ki sem fejlődnek a gametofitonon, vagy hamar elhalnak. Az antheridiumok azonban életképes (és diploid) hímivarsejteket fejleszthetnek, amelyek képesek egy másik faj petesejtjét megtermékenyíteni – és életképes, triploid utódot létrehozni. Nem kétséges, hogy a páfrányoknál a hibridizáció eme formája jelentősen hozzájárul a diverzitás növeléséhez, így evolúciósan előnyös stratégiának tűnik. Az így létrejött utódokat azonban minden jel szerint inkább fenyegeti a kihalás veszélye, s ezzel magyarázható, hogy az apogámia még a páfrányok körében sem általános: 70%-ban a *Pteridaceae* és *Dryopteridaceae* kládokon jelentkezik, míg az ugyancsak fajgazdag *Polypodiaceae* kládon szinte elhanyagolható a szerepe.

hálózat formájában illusztrálhatók. A génusz közismert tagja, a *D. filix-mas* (erdei pajzsika) is megvan Észak-Amerikában. Ez is hibrid, egészen pontosan allotetraploid (4n = 164), de nem Amerikában keletkezett, hanem az európai-kaukázusi *D. oreades* (7.26g ábra) és *D. caucasica* kereszteződéséből jött létre. Az utódfaj visszakereszteződhet az egyik szülővel is, ez magyarázza például a *D.* × *euxinensis* (*D. filix-max* × *cau-*




**7.26 ábra. a:** *Hypodematium crenatum* (Zöldfoki-szk., Miriam R., CC BY-NC), **b:** *Didymochlaena truncatula;* kis kép: *D. amazonica* levelének fonáka (N. Servenitis, CC BY-NC), **c:** *Elaphoglossum wurdackii*, **d:** *E. peltatum* (Costa Rica, B. Wursten, CC BY-NC), **e:** *Bolbitis heteroclita* (Tajvan, Kofang, CC BY-NC), **f:** *Rumohra adiantiformis* (Új-Zéland, Bevc, CC BY-NC), **g:** *Dryopteris oreades*, **h:** *Polystichum lonchitis,* **i:** *Cyrtomium falcatum.*

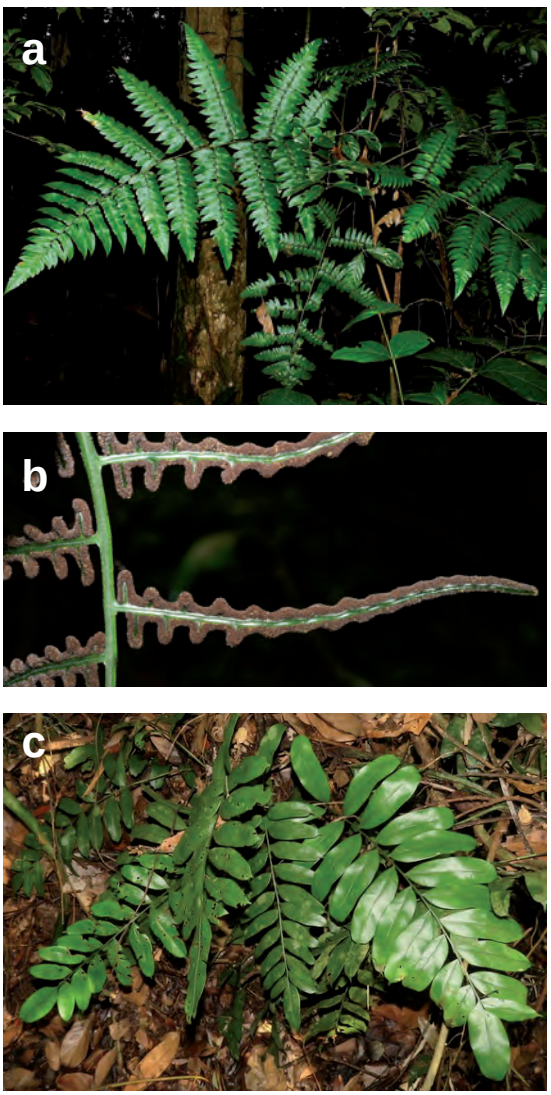
*casica*) származását (ezt az eseményt introgressziónak nevezzük). Az így létrejött szervezet feltehetőleg allohexaploid növény, nem alkalomszerűen bukkan fel itt-ott, hanem fertilis, hiszen megvan a Kaukázusban, Törökországban és a Balkánon is. Igen jellemző még ebben a csoportban a szaporodás további különleges formája, az apogámia, melynek során az utód a gametofiton sejtjeiből alakul ki, megtermékenyítés nélkül, és mellesleg az ilyen gametofitonon termelődő hímivarsejtek különböző ploidia szintű hibridfajok létrejöttét is lehetővé teszik (7.11 cédula).

A még nagyobb fajszámú *Polystichum* (vesepáfrány) már a trópusokon is gyakori, Amerikában mintegy 55 faj él. Kínából eddig 224 fajt írtak le, ami feltehetőleg túlzó adat, és inkább egyes ottani szakemberek „buzgóságának" eredménye. A fátyol kerek pajzs alakú, középen rögzül a levélhez, de a dél-amerikai fajoknál hiányzik. A hazai fajok levélszárnyai aszimmetrikusak, a csúcs felé néző a nagyobb. A *P. setiferum* (díszes v.) Európától Iránig fordul elő, nálunk elég sok helyen előfordul. A *P. lonchitis* (dárdás vesepáfrány, 7.26h ábra) az északi félteke növénye, erdei sziklalakó faj, az előzőnél jóval ritkább. A hibridizáció és a poliploidia különféle változatai, valamint az apogámia ebben a génuszban is megfigyelhető. A fent említett két hazai faj is kereszteződhet, de a *P. lonchitis*-nek a *Dryopteris goldieana*-val is keletkezett már „intergenerikus" hibridje Kanadában, amit ×*Dryostichum* ×*singulare*-nak neveztek el. Bár diploid (2n = 82), nem meglepő, hogy ez a hibrid sterilis, a meiózis során ugyanis a kromoszómák párosodása elmarad. A *Cyrtomium* fajok egyszeresen szárnyalt levelei ép, gyakran fogas szélű, fényes, bőrnemű levélkékből állanak. Többségük délkelet-ázsiai, mint például a *C. falcatum* (7.26i ábra). Szóruszaikat barna vagy fekete indusium védi. Gyakran telepítik kertekbe világszerte, könnyen kiszabadul és meghonosodik. A *Ctenitis* fajok pántrópusi elterjedésűek, leginkább a pajzsikákra emlékeztetnek. A fajok túlnyomó többsége szűk elterjedésű, szigeti endemizmus, így jól példázza a lokális fajképződés folyamatát (Hennequin et al. 2017).

*Polybotryoideae* (98). Ez egy újvilági páfrányklád, a pajzsikák testvércsoportja, elsősorban trópusi fajokkal – de van egy kivétel: a *Trichoneuron microlepioides* Kína Jünnan tartományából. Ezt a fajt korábban, morfológiai alapon a tőzegpáfrányok közé sorolták, amíg a plasztiszgenom vizsgálatából ki nem derült, hogy az amerikaiak egy „távolra szakadt" rokonáról van szó. A Mexikótól Brazíliáig elterjedt *Polybotrya caudata* epifiton kúszónövény. Erős heterofillia jellemzi: a vegetatív levelek 2–4-szeresen szárnyaltak, szabályos levélkékkel, míg a fertilis levelei az előzőek csontvázra redukálódott, sárgászöld színű formáinak tűnnek (7.27a–b ábra). Fonákát a sporangiumok csaknem teljesen beborítják.

## *Lomariopsidaceae (69)*

Trópusi páfrányok, talaj-, szikla- és fánlakók. Szárnyalt, olykor méteres leveleik többnyire erős heterofilliát mutatnak. Sporangiumaik összefüggő bevonatot képeznek a levelek fonákán. A *Lomariopsis lineata* (7.27c ábra) Délkelet-Ázsiában honos, gametofitonját előszeretettel tartják akváriumokban, „Süsswassertang" néven forgalmazzák – és korábban össze is tévesztették a májmohákkal. Az előtelep gazdagon elágazó, egy sejtsoros vastagságú képlet, s valóban úgy fest, mint egy moha. Molekuláris vizsgálatok derítettek fényt pontos rendszertani helyére. Elképzelhető, hogy egy másik, közeli rokon és sterilis fajhoz tartozik, aminek a sporofitonját még nem is ismerjük.



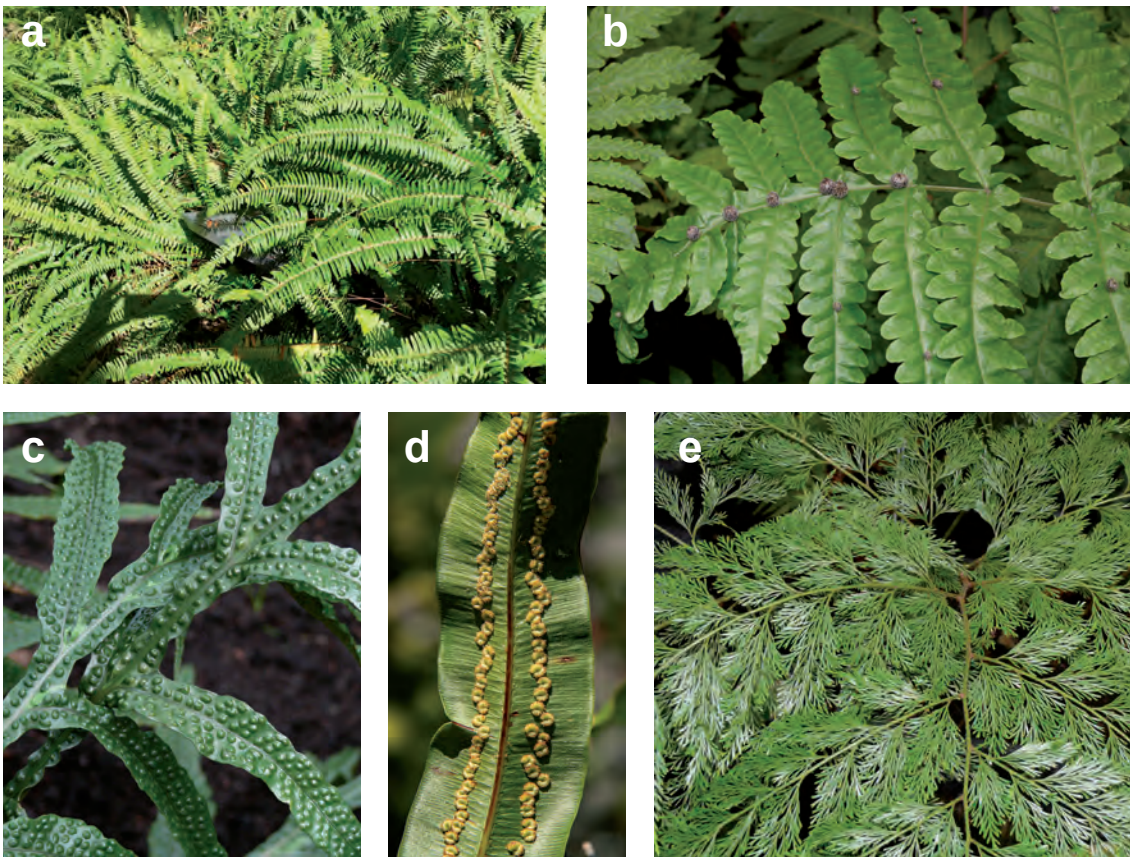

**7.27 ábra.** *Polybotrya caudata* sterilis (**a**) és fertilis (**b**) levelei (Francia Guyana, S. Sant, ill. N. Servientis, CC BY-NC), **c:** *Lomariopsis lineata* (R.C.J. Lim, CC BY-NC-SA).

### *Nephrolepis (19)*

Hosszú és keskeny leveleik egyszeresen szárnyaltak, egyformák. Szóruszaik kerekdedek, a levél széléhez állnak közel, a fátyol vese alakú, kerekded vagy ritkán hosszúkás. Ugyanaz a faj lehet talaj- vagy sziklalakó is. Közismert az amerikai elterjedésű *Nephrolepis exaltata*. A vad példányok levele egyszeresen szárnyalt, egyenes; 2 és fél métert is elérhet, míg ívesen hajlott levelű változata („*bostoniensis*") széles körben elterjedt dísznövény. A levélerek vízkiválasztó nyílásban (hydatoda) végződnek. Testvérfaja, a *N. cordifolia* (7.28a ábra) pántrópusi, kisebb termetű, felálló levelű, rizómáin gumók fejlődnek. Könnyen terjed, egyes országokban inváziós fajként tartják nyilván. Néhány további faj egyéves, ami a páfrányoknál csak az *Anogramma* (224. oldal) esetében fordul még elő.

### *Tectariaceae (250)*

Három génusz tartozik ide, a legnagyobb a nagy morfológiai változatosságot felmutató *Tectaria* a maga 200-nál is több fajával. Osztályozásukba és elnevezésükbe korábban minden botanikus bicskája beletört, de mára már sok részlet tisztázódott és a filogenetikai viszonyokat is jól ismerjük (Zhang et al. 2017). A *Tectaria* fajok talaj- vagy sziklalakók, pántrópusi elterjedésűek, de megtalálhatók a déli félgömb mérsékelt klímájú területein is. Négy fő kládjuk közül egy újvilági, a másik három óvilági. Leveleik általában egyszeresen szárnyaltak, a levélkék pedig osztottak, a kerek szóruszok a levél fonákán elszórtan v. sorokban helyezkednek el. Indusiumuk – ha van – pajzs alakú. Kromoszómaszámuk n = 40. Erezettségük különleges: alapállapotban a levélerek anasztomizálnak, de több evolúciós vonalon ez visszaesik az ősibbnek tekintett nyitott végű erezethez. Az afrikai *T. gemmifera* levélgerincén, a felső oldalon kis sarjgumók (gemmák) sorakoznak (7.28b ábra). A Délkelet-Ázsiából és a pacifikus szigetekről származó *T. decurrens*-t a híres cseh botanikus, C. B. Presl írta le először, még *Aspidium*-ként. Nagy levelei mélyen osztottak, a meddők szélesebben, mint a fertilisek. A szóruszok mélyen belesüllyednek a levélbe (7.28c ábra). Az újvilágiak közül a *T. heracleifolia* érdemel említést: Közép-Amerikában régen ismerik, mint a cukorbetegség ellenszerét, és vércukorszint-csökkentő hatását már kísérletesen is igazolták. A sajátságos elterjedésű, Közép-Afrikából




**7.28 ábra a:** *Nephrolepis cordifolia*, **b:** *Tectaria gemmifera,* **c:** *T. decurrens,* **d:** *Oleandra distenta* (Malawi, B. Wursten, CC BY-NC), **e:** *Davallia fejeensis.*

**7.12 cédula: Rovarölő páfrányenzimek és a HGT – esetleges – szerepe**

A páfrányokról régen tudjuk, hogy a fitofág rovarok nem igazán tudnak mit kezdeni velük. A *Tectaria coadunata* vizsgálatából kiderült, hogy levelei bőven tartalmaznak egy *Tma12* nevű kitinbontó enzimet, ami nyilvánvalóan rovarölő hatású. Ezt már a mezőgazdaság is hasznosította, az enzim génjét a gyapot genomjába beépítve a transzgenikus növény ellenállóvá vált a dohánylisztbogár (*Bemisia tabaci, Stenorrhyncha* – növénytetvek) rágásával szemben, míg a termés nem változott (Shukla et al. 2016). Li et al. (2018) további páfrányokban (*Polypodium, Blechnum, Thyrsopteris, Ceratopteris* és *Salvinia* fajokban) is megtalálták az enzimet. Kiderült, hogy a fehérje génje nagy eséllyel bakteriális eredetű, a *Chloroflexia* osztályba tartozó egyes kemoheterotróf szervezetek genomjában is megvan a homológja. A vizsgálatok kizárták, hogy az enzim szimbiózis révén került a páfrányba. Az még bizonytalan, hogy a horizontális géntranszfer egyszeri esemény lett volna, amit többszöri kiesés követett – hiszen az *Azolla*-ban pl. nincs meg ez a gén. Az viszont már biztos, hogy egy még szélesebb körű páfrányvizsgálatban más gének is előkerültek. A *Pteris* fajok is igen hatékonyan védekeznek a rovarok ellen, s bennük egy új enzimcsoportot találtak (Wei et al. 2023), amihez hasonló funkciójú proteint eddig szintén csak baktériumokból ismertünk. A szekvenciák hasonlósága azonban nem túl nagy, a rovartoxicitásáról ismert *Bacillus thuringiensis* megfelelő génjével mindössze 13%-os. A szerzők szerint ebben az esetben tehát nem HGT, hanem konvergens evolúció vezethetett a rovartoxikus páfrányenzim megjelenéséhez.

és Kelet-Ázsiából ismert *T. coadunata* (= *macrodonta*) inszekticid hatású fehérjét szintetizál, eme képességét feltehetően horizontális géntranszfer révén szerezte (7.12 cédula).

### *Oleandra (15)*

Epifitonok, vagy a talajban gyökerező, hosszú rizómájú liánok. Leveleik többnyire épek, ritkábban osztottak. Kerek szóruszaik a főér közelében elszórtan, vagy két, közel szabályos sorban állanak. Ha van indusium, akkor az nem pajzs, hanem vese vagy félkör alakú. A levélerek hidatódákban végződnek. Elterjedésük – a kis fajszámhoz képest – széles körű: a trópusi Amerikától Afrikán keresztül a Himalájáig, Új-Guineáig, Ausztráliáig és a csendes-óceáni szigetekig húzódik. Az *O. distenta* (7.28d ábra) egész trópusi Afrikában, esőerdőkben honos, sziklarepedésekben, barlangokban is előfordul.

### *Davallia (65)*

Az előző kládtól erőteljesen különbözik, az idetartozó fajok nagy levelei többszörösen és igen finoman szárnyaltak. A fertilis leveleken jóval kevesebb parenchyma van, mint a többin. Néhány fajnál a levélerek közé szilárdító elemeket tartalmazó „hamis" erek vegyülnek. A szóruszok a levél széle mentén sorakoznak, indusiumuk van. Az egymásra nagyon hasonlító fajok száma valaha 110 volt, de sokról kiderült, hogy nem külön taxon. Elsősorban fánlakók, leveleik a hosszan kúszó rizómából erednek, a többi páfrányhoz képest jól tűrik a szárazságot. Elterjedésük paleotrópusi. Dekoratív megjelenésüknek köszönhetően gyakran tartják őket üvegházakban, vagy ahol elég magas a hőmérséklet, kertekben. Ebből a szempontból leginkább a Fidzsi-szigetek páfránya, a *D. fejeensis* (7.28e ábra) jön számításba.

### *Polypodiaceae – édesgyökerű páfrányok (1652)*

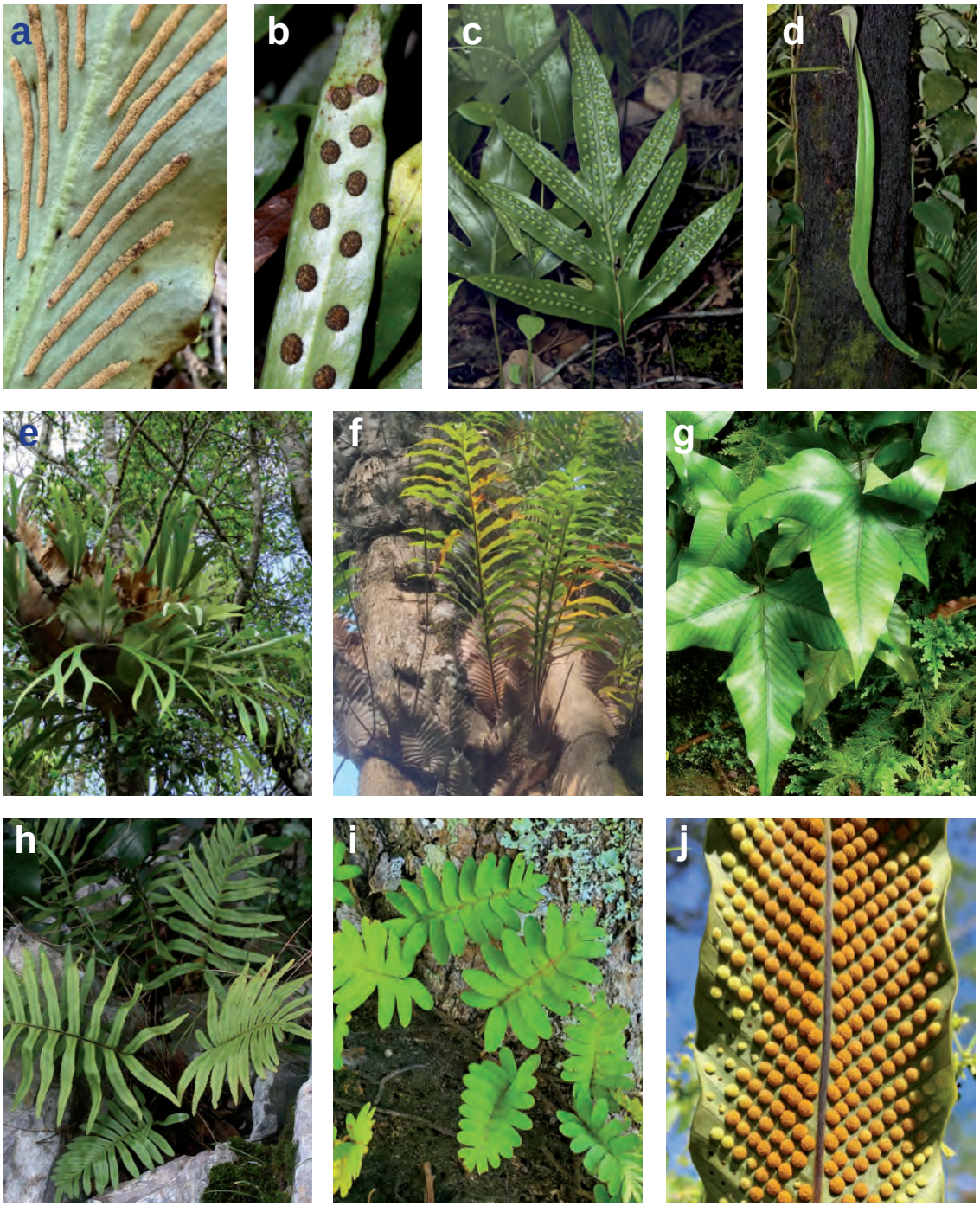
Az idetartozó sok fajt a páfránytaxonómusok minimum 67 génuszba sorolják, ezek teljes bemutatásától, akár a felsorolásától is eltekintünk. Az Antarktiszon kívül minden kontinensen előfordulnak, nem meglepő módon legnagyobb sokféleségben a trópusi és szubtrópusi területeken. A klád belső filogenetikai viszonyait legújabban Wei & Zhang (2022) vizsgálta, plasztisz és magban kódolt riboszomális gének, valamint morfológiai adatok alapján. Kiderült, hogy a két genom nem ad teljesen azonos eredményt, ami annak (is) tulajdonítható, hogy a múltban erős volt a hibridizáció, de a csoport evolúciós értelemben még ma is forrongásban van, jellemző rá a gyors speciáció és az introgresszió. A szerzők javasolta alcsalád szintű klasszifikáció helyett itt a következő, egyszerűsített kladisztikai rendszert követjük: {*Loxogrammoideae* {{*Microsoroideae*, *Platycerioideae*}{*Crypsinoideae, Polypodieae*}}}, a legutolsó klád finomabb felbontását mellőzve.

*Loxogrammoideae* (32). Két génusz tartozik ide. A *Loxogramme* fajok levelei épek, hosszúkás lándzsásak, fényesek és kissé bőrneműek, anasztomizáló erekkel. A heterofillia ritka. Szóruszaik oválisak vagy erősen megnyúltak és egymással párhuzamosan futnak, indusiumuk nincs. Spóráik zöldek. Főleg a trópusokon élnek, döntő többségük Ázsiában. A *L. formosana* Kínából és a *L. dictyopteris* Új-Zélandról illusztrálja a csoport két fő szórusztípusát (7.29a–b ábra).

*Microsoroideae* (183). A nemzetségek száma 10. Leveleik épek vagy osztottak, előfordul a dimorfizmus is. Elterjedésük paleotrópusi. Néhány faj gyorsan áramló vizekben él, ún. reofita. A *Microsorum scolopendria* (7.29c ábra) Afrika, DK-Ázsia, Ausztrália és a pacifikus szigetek lakója. Hawaiiról éppenséggel hiányzott mindaddig, amíg be nem hurcolták. Talajlakó, tengerparti dűnék erdeiben, bozótosban és mocsarakban

él. Levelei a 85 cm-t is elérhetik. Kerekded, 4 mm-es szóruszai szabálytalan sorokba rendeződnek a levélerek mentén. Bár a génusz neve kisméretű szóruszra utal, ez csak a típusfajra, a *M. punctatum*-ra igaz: szabálytalanul elrendezett szóruszai mindössze 1 mm átmérőjűek.

*Platycerioideae* (70). Két génusza van, a *Pyrrosia* 52 és a *Platycerium* 18 fajjal, melyek döntő többsége




**7.29 ábra. a**: *Loxogramme formosana* (Tajvan, KoFang, CC BY-NC), **b:** *L. dictyopteris* (Új-Zéland, P. Enright, CC BY-NC), **c:** *Microsorum scolopendria* (Malajzia, MSOne, CC BY-NC-ND), **d:** *Pyrrosia longifolia*, **e:** *Platycerium alcicorne* (Réunion, J.-P. Basuyaux, CC BY-NC), **f:** *Drynaria quercifolia* (India, T.R.S. Raman, CC BY), **g:** *Selliguea triloba*, **h:** *Polypodium cambricum*, **i:** *Pleopeltis polypodioides* (Puerto Rico, I. Irizarry, CC BY-NC), **j:** *Niphidium crassifolium.*

epifiton. Leveleiket csillagszőrök borítják. A trópusi Ázsiára és a csendes-óceáni térségre jellemző *Pyrrosia* levelei többnyire épek, időnként igen hosszúak, mint például a *P. longifolia* (7.29d ábra) esetében. Szóruszaik keskeny sávokat (cönoszóruszt) formálnak a levél fonákán. A *Platycerium* (szarvasagancs-páfrány) rövid rizómája kétféle levelet fejleszt. Az alsó levelek sterilisek, szélesek, teljesen elfedik a rizómát és az oldalgyökereket; egyes fajoknál tölcsérszerűen felfogják a csapadékot és a beleeső szerves törmeléket. A sporofillumok (többnyire) villásan elágazók, agancsra emlékeztetnek, fonákukat a szóruszok részben beborítják. Az idősebb példányok akár egyméteres nagyságot is elérhetnek. Afrikában és a tőle keletre eső szigeteken (pl. Mauritius) él a *P. alcicorne* (7.29e ábra). Az el nem ágazó fertilis levelek egy fajra, az afrikai *P. elephantotis*-ra jellemzők: a találó név kifejezi, hogy melyik állat fülére hasonlítanak (bár az angol neve a valamivel szerényebb „káposztapáfrány").

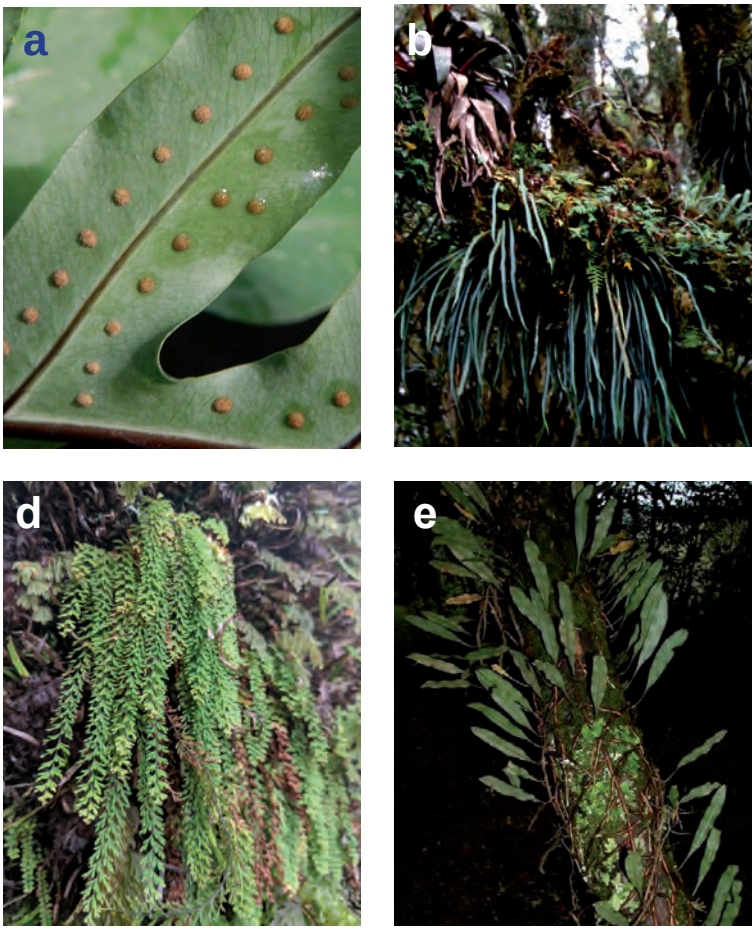
*Crypsinoideae* (156). Jelenleg három idetartozó génuszt „ismernek el" a botanikusok: *Selliguea* (120), *Drynaria* (33) és *Synammia* (3). (Annak magyarázatául, hogy a névadó *Crypsinus* miért nincs ebben a listában, lásd a 7.13 cédulát!) Többségük epifiton vagy sziklalakó, a heterofillia igen gyakori, a szóruszok kerekdedek vagy hosszú sorba rendeződnek. A klád tipikus képviselője Délkelet-Ázsia és Ausztrália trópusi esőerdeinek gyakori faja, a *Drynaria quercifolia*. Ép vegetatív levelei – a szarvasagancs-páfrányhoz hasonlóan – kosárszerűen övezik az osztott lemezű fertilis leveleket (7.29f ábra). Ezek a tölgylevélhez hasonló szervek humuszgyűjtő edényként funkcionálnak, elhervadva sem hullanak le. Fiatalon nektárt fejlesztenek, s az odacsábított hangyák részt vesznek a spórák elterjesztésében. (Nektár fejlesztésére a *Polybotrya* és *Polypodium* génuszokban is van példa.) A jellegzetesen ázsiai elterjedésű, Kínában például 50-nél több fajjal jelen lévő *Selliguea* génuszban igen változatos a levelek alakja, lehet teljesen ép vagy mélyen bevágott. A *Selliguea triloba* (7.29g ábra) levele három lebenyből áll, amelyek sokkal keskenyebbek a fertilis leveleken, mint a vegetatív leveleken. A *Synammia* mindhárom faja Dél-Amerika nyugati felén él, a mérsékelt övben. Hosszú ideig „enigmatikus" volt a génusz taxonómiai helyzete, ma már egyértelmű, hogy a másik kettő testvércsoportja.

*Polypodieae* (305+911). Ez a terjedelmes csoport, 40-nél több génusszal, a linnéi osztályozás szerint korábban két alcsaládból állt (*Polypodiidae* és *Grammitidae*), de az utóbbi parafiletikusnak bizonyult, és sok kisebb, monofiletikus taxonra esett szét. Itt Christenhusz & Chase (2014) javaslatának megfelelően a kettőt egybevonva tárgyaljuk. Levelük általában szárnyalt, szárnyasan hasadt vagy ép, a heterofillia gyakori. A szóruszok morfológiája is változatos, az indusium többnyire hiányzik. A trópusokon tapasztaljuk a legnagyobb fajgazdagságot, ami a sarkok felé erősen csökken.

**7.13 cédula: *Crypsinoideae – Crypsinus* nélkül**

Általános növénynómenklatúrai szabály, hogy a magasabb linnéi rangok egy odatartozó génusz után kapnak nevet – bizonyos kivételekkel, amelyek egyben rámutatnak a szabályzat gyenge pontjaira. Eme csoport elnevezői a *Crypsinus*-t választották 1970-ben, amikor az még általánosan „elismert" taxon volt. Később azonban a molekuláris vizsgálatok eredményeképpen a *Crypsinus* beolvadt a *Selliguea* nemzetségbe. Ezt a lépést a PPG I (2016) is elfogadta, és az alcsaládra a *Drynarioideae* nevet alkalmazta – azzal a csavarral, hogy akkor a *Drynaria* sem „létezett", mert a (mára már kiiktatott) *Aglaomorpha* részének tekintették. Wei & Zhang (2022) „visszaállította" ugyan a *Drynaria* nemzetséget, de egyúttal a *Crypsinoideae*-t is, mert ez öt évvel korábbi, mint a *Drynarioideae*, így prioritást élvez. Hasonló esetek előfordulnak más csoportokban is – ami távolról sem szolgálja a nevezéktani stabilitást, és kissé logikátlan is. Kládnévként mindenesetre célszerű megtartani és változatlanul hagyni a régebbi elnevezést, bármi legyen is a benne lévő taxonok sorsa a jövőben.

A *Polypodium* kb. 50, trópusi vagy mérsékelt övi fajt egyesít. Leveleik egyszeresen szárnyaltak, ritkán épek, 2 évig is megmaradnak. Elszáradásukat követően a rövid levélnyéldarabok fennmaradnak a rizómán, innen az elnevezés (= soklábú). A szóruszokat nem fedi fátyol. Talajlakók, illetve a trópusokon fánlakók. Az eurázsiai elterjedésű *P. vulgare* (édesgyökerű páfrány) hazánkban is meglehetősen gyakori. Éretlen szóruszai feltűnő sárga színűek, majd megbarnulnak. Két északamerikai/szibériai diploid faj (*P. sibiricum* és *glycyrrhiza*) állandósult, ún. allotetraploid hibridje. Magyar nevét a rizómában található keserédes ízanyagokról kapta, amit a cukornál 500-szor hatásosabbnak tartanak, így az édesipar nehezen nélkülözi. A népi medicina a rizóma féregirtó hatását hasznosítja. Nyugat- és Dél-Európa másik faja a lombhullató *P. cambricum* (7.28h ábra) valamivel nagyobb termetű és szélesebb levelű. Közeli rokon a *Pleopeltis* génusz, melynek géncentruma a neotrópusokon van, csak pár faja paleotrópusi. Közismert túlélőnövény (6.3 cédula) a délamerikai *P. polypodioides* (7.29h ábra), mely egészen Mexikóig felhatol, és jelen van a Karib-szigeteken és a Galápagoson is. Észak-amerikai változatát ma már külön fajként kezelik (*P. michauxiana*). Leveleik egyformák, mélyen osztottak, kissé bőrneműek. Szárazság hatására összepöndörödnek, megbarnulnak – de vízzel érintkezve felélednek, egyes adatok szerint évtizedek múltán is. Ezt a sejten belül megnövekedett cukortartalom segíti elő. A neotrópusok madárfészek páfrányai




**7.30 ábra. a:** *Phlebodium aureum*, **b:** *Campyloneurum austrobrasilianum* (Brazília), **c:** *C. phyllitidis* (Galápagos, Ecuador, R. McMinds, CC BY), **d:** *Adenophorus hymenophylloides* (Hawaii, C.M. Tribble, CC BY-NC), **e:** *Microgramma squamulosa* (Brazília, I. Vanha-Majamaa).

a *Niphidium* génuszba tartoznak, fánlakók, de magas hegyekben talajlakók is lehetnek. Levélrózsáik felfogják a beléjük hulló szerves anyagokat, port és a vizet, melyből sajátságos belső talaj alakul ki. Leveleik épek, szóruszaik igen nagyok, az oldalerek mentén sorakoznak. Egyik leggyakoribb és legismertebb képviselője a *N. crassifolium* (7.29i ábra). A háromfajos *Phlebodium* génusz legismertebb tagja a fánlakó *Ph. aureum* (7.30a ábra), Amerika meleg mérsékelt és trópusi területeiről – de másutt is előfordul, mint „vendég". Nevét a rizómát borító aranybarna pikkelyektől nyerte. Mélyen osztott levelei bőven meghaladhatják az 1 méteres hosszúságot. Örökzöld, de a hűvösebb helyeken lombhullató. Univerzális gyógynövényként tekintenek rá, egyértelmű például az ultraibolya sugárzás elleni bőrvédő hatása. Ugyancsak a trópusi Amerika az őshazája a *Campyloneurum* kb. 60 fajának. Mindannyian epifitonok, magas fák lombkoronájában

**7.14 cédula: Pteridománia – páfrányőrület**

A 19. században a páfrányok rendkívül népszerűek voltak az angolok, s általában a britek körében, mind élő növényként a kertekben, mind pedig grafikus motívumként különféle használati tárgyakon. Ezt tükrözi igen találóan a C. Kingsley angol író-történész alkotta „pteridománia" kifejezés. A páfránygyűjtés, -importálás és -tartás sokak hobbija volt, s egyben összekötő kapocsként szolgált a különféle társadalmi rétegek között. Ekkor született meg N. B. Ward találmánya, a modern terrárium előfutára (Wardian case), amelyben az erősen szennyezett londoni levegőtől védték a növényeket. Ahol ilyen veszély nem volt, ott szabadtéri vagy üvegházi páfránykertek is létesültek. Az intenzív gyűjtés és kereskedés egyes fajok populációit igencsak gyérítette; a *Vandenboschia speciosa* (7.3 cédula) Skóciában a kihalás szélére került, és egyes *Woodsia* és *Cystopteris* fajok is veszélyben voltak. A mánia elterjedt a nemzetközösségben is, és különösen Ausztráliában okozott jelentős károkat. A queenslandi páfrányláz idején egyes városok utcáit szarvasagancs-páfrányok tömegeivel díszítették – és van olyan vasútállomás (Kuranda, Cairns közelében) ahol ma is az esőerdőben érezheti magát az utazó. A pteridománia nagy hullámai viszonylag gyorsan elmúltak, felváltotta azokat a még erőteljesebb, olykor pusztító hatású és kíméletlen orchidelírium, a gazdagok kiváltsága (l. 9.20 cédula).

nőnek. Leveleik hosszúak és igen keskenyek is lehetnek, egy sorban álló szóruszokkal (pl. *C. austrobrasilianum*, 7.30b ábra). A mi gímpáfrányunkhoz hasonló megjelenésű *C. phyllitidis* (7.30c ábra) a viktoriánus korban a legnépszerűbb kerti növények közé tartozott Angliában (7.14 cédula). A *Grammitis* nemzetség jelentősen megfogyatkozott a molekuláris elemzéseknek köszönhetően, mára mintegy 25, javarészt trópusi epifiton tartozik csak ide. Leveleik igen keskenyek, csaknem fűszerűek, fekete szklerenchimatikus szegéllyel. Az Ausztráliától keletre fekvő, alig 15 km² területű Lord Howe-sziget legalább három endemikus *Grammitis* fajjal büszkélkedik (bár ma már a harmadik a *Howeogrammitis* nevet viseli). A Hawaii-szigetek sem maradnak el ebből a szempontból, hiszen az *Adenophorus* 11 faja és két hibridje csak ott fordul elő, mint például a csipkeszerűen finom levelű *A. hymenophylloides* (7.30d ábra). Az epifiton fajokat magába foglaló *Microgramma* génusz nevezetessége a brazil endemizmus *M. squamulosa* (7.30e ábra): páfrányoktól szokatlan módon gubacsok jelenhetnek meg a levelein, amelyeket molylepkék okoznak.

### *Summa summárum*

- A páfrányok és zsurlók együttesen alkotják a *Monilophyta* kládot, benne 10.617 fajjal.
- A makrofillumon kívül, amely egymástól függetlenül többször is kialakult az evolúció során, a spórával történő szaporodás, elsősorban az izospória a fő jellemzőjük.
- A szabadon élő gametofiton a sporofitonhoz képest eltörpülő szakasz a növény életében.
- Az ősi állapot az eusporangium, amelyet a páfrányok körében a leptosporangium vált fel, ami a fajok döntő többségét jellemzi.

## Kérdezz! – Válaszolok...

**K:** Ha jól sejtem, elég nagy feladat lehetett összehangolni a paleontológiai információt a molekuláris eredményekkel. Gondolom, a kihaltak közül ezért vettél be csak néhányat, miközben a ma élő páfrányokat elég részletesen bemutattad.

**V:** Pontosan így van, ahogy mondod. El sem tudod képzelni, mekkora szemléletbeli eltérés mutatkozik, mondjuk, egy ősnövénytani munka és a páfrányok molekuláris evolúciójáról beszámoló publikációk között. Mintha a szerzők két teljesen külön világban járnának, holott mindegyikük a növényi evolúciót taglalja. Így azután igen nehéz a leírtak szintetizálása. Ahogy már említettem, a maiakról természetszerűleg nagyságrendekkel nagyobb a tudásunk, mint a régmúlt idők növényeiről, s ezért logikus, hogy a mostaniakat vegyük alapul. A fosszilis fajok leírásának a nehézségeiről pedig már az előző fejezetben szóltam; gondolj vissza például a formataxonokra. Ezért állítom továbbra is, hogy a kihaltak kladisztikus elemzése nehezen megvalósítható, ha nem lehetetlen. Nem akartam belemenni a paleobotanika zegzugos útvesztőibe, hiszen nem értek eléggé a témához – s ezért választottam azt a megoldást, hogy néhány nevezetes kihalt taxont megpróbálok a lehető legjobb helyre beilleszteni a ma élők osztályozásába. Ezekről semmiképpen sem akartam teljesen megfeledkezni, hiszen a növényi evolúció csak a múlt ismeretében érthető meg – még ha töredékes is ez az ismeret.

**K:** A virginiai holdruta esetéből, amiről a 7.2 cédulában számolsz be, valószínűleg senki sem következtet arra, hogy rendszertani értelemben a fagyöngyfélékhez kellene őt sorolni. A génátadás tehát igen érdekes, de nem hinném, hogy ez a jelenség érdemben befolyásolná molekuláris filogenetikai következtetéseinket…

**V:** Ez a veszély ebben az esetben egyáltalán nem fenyegetett. De horizontális géntranszfert – vagyis HGT-t – már közel rokon fajok között is megfigyeltek. Például a *Bartsia* gyakori félélősködője a *Plantago*-nak (útifű), mindkettő a *Lamiales*-ből (638. oldal) – s bizony az *atp1* mitokondriális gén alapján készült kladogramon két *Plantago* faj a HGT miatt a *Bartsia* mellé került, s ez már téves következtetésekre is vezethet. Ugyanezen kládon plasztisz gének átadását is megfigyelték már, amikor is mindkét partner (*Orobanche* és *Phelipanche*) parazita volt – közöttük tehát csak valamiféle gazdanövény közvetítésével mehettek át gének. Vagyis a gazda is átadhatja a nukleinsavat a parazitának, az pedig később „visszaadja a kölcsönt” egy másik gazdanövénynek. Eddig kevés konkrét növényi esetet ismerünk, de ezek valószínűleg csak a jéghegy csúcsát jelentik – tehát a HGT megjósolhatatlanul befolyásolhatja az egygénes értékeléseket. Sokgénes vizsgálatokkal a hiba valószínűsége jelentősen csökkenthető. Ez persze csak az eukarióták érvényes. A prokarióták világában szinte a legtermészetesebb jelenség, hogy az egyik sejtből nukleinsav jut át a másikba, például vírusok révén, konjugációval, vagy akár a környező médium közvetítésével. A baktérium-kladogramok szerkesztésénél a HGT torzító hatására tehát fokozottan kell ügyelni. Sokak szerint a prokarióták világában a horizontális génátadás majdnem olyan fontos, mint a vertikális (szülő – utód) s ezért a fahasonlat nem is mindig működik.

**K:** Nem derült ki számomra, miért lehetett sikeresebb a leptosporangium az eusporangiumnál. A fajok száma alapján elég egyértelmű, melyik a „győztes”.

**V:** Igen, a leptosporangium nyilvánvaló evolúciós előnybe került az eusporangiummal szemben. Ennek nem találtam magyarázatát, de sejtésem szerint a spóra terjesztési módjában kell keresnünk az okokat. Ugyan kevesebb spóra van egy leptosporangiumban,

de az annulus segítségével ez a kevesebb spóra jobban kiszóródik, mint a passzív eusporangiumból.

**K:** Találtam egy ellentmondást a moszatpáfrányos részben a 7.5 cédulában. Azt írod, hogy a vízipáfrányok *édes*vizekben élnek, majd az *Azolla* esetében rátérsz arra az érdekes megfigyelésre, hogy évmilliókkal ezelőtt nagy mennyiségben tenyésztek a sarkvidéken, az *akkori* édesvízben. Hogyan lehetséges ez? A sarkvidéken édesvíz volt?

**V:** A vízipáfrányok a tavak és lassú folyók élőlényei és a kevert (brakk-) vizet se viselik el. Az Arktisz alatti üledékekből előkerült *Azolla*-maradványokról ezért először azt feltételezték, hogy erős áramlással a kontinensekről kerültek a sarkvidékre. A nagy mennyiség és a leletek megtartása (pl. egyben maradt spóracsomók) azonban helyi eredetre utalnak. Feltehetően a sok csapadék miatt a tenger felső rétegei annyira felhígultak, hogy sótartalmuk pár ezrelékre csökkent, s ez már bőven elviselhető volt a páfrányok számára. A csapadékmennyiség azonban a nagy időskálán szabályosan ingadozott, ami abban mutatkozik meg a mélyfúrásos anyagban, hogy a moszatpáfrányos rétegek periodikusan váltakoznak a páfránymentes, csak brakkvízi szervezeteket megőrző lerakódásokkal. S ne felejtsd el, hogy a hőmérséklet akkor sokkal magasabb volt, mint ma, s ez szintén előfeltétele volt a nagy biomassza-termelésnek.

**K:** Korábban már említetted, hogy ha egy faj új génuszba kerül át valamilyen okból, akkor a fajnév marad, csak az elé illesztett nemzetségnév cserélődik. A *Platyzoma microphyllum* esetében azonban a teljes binom megváltozott. Mi ennek az oka?

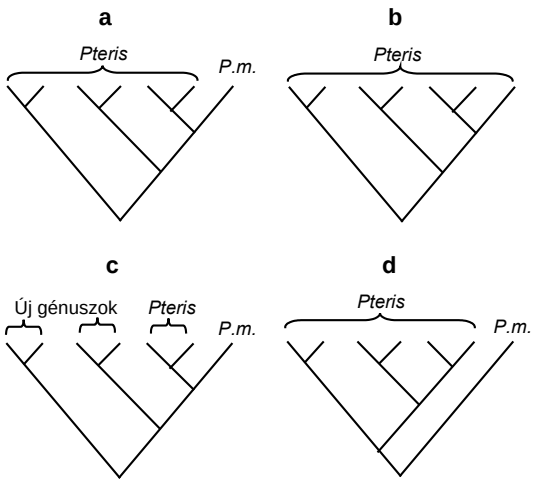
**V:** Miután egy igen nevezetes fajról van szó, fontosnak látom, hogy választ találjak a kérdésedre. Megtudtam, hogy a skót Robert Brown (1773–1858) által 1810-ben leírt *Platyzoma microphyllum* sorsa meglehetősen hányatott volt a linnéi típusú rendszerezésben. A *Platyzoma* génuszba eredetileg ez az egy faj tartozott. A nem vízi leptosporangiumosok között párját ritkító heterospória és a többi egyedi jelleg miatt volt olyan szakember, aki ezzel nem érte be, s külön családot (*Platyzomataceae*), sőt, külön rendet (*Platyzomatales*) különített el számára – jól mutatva egyébként, hogy milyen sok szubjektivitással terhelt a biológiai klasszifikáció, különösen a páfrányoké. Csakhogy, 2007-ben Schuettpelz és Pryer vizsgálata – melynek során három plasztiszgén alapján 400 leptosporangiumos páfrány kladogramját sikerült megszerkeszteniük – megmutatta, hogy ez a faj a *Pteris*-ek közé ékelődik. Logikus lett volna, valóban, hogy ebbe a génuszba átkerülve megmaradjon a *microphyllum* név. Előzőleg azonban már leírtak egy páfrányt *Pteris microphylla* elnevezéssel. Annak ellenére, hogy ez ma már nincs használatban, mert egy egészen más faj nevének a szinonimája, a *microphyllum*-ot – a szabályzat szerint – nem lehetett megtartani. Emiatt Christenhusz és Schneider 2011-ben *nomen novum*-ként a *Pteris platyzomopsis* nevet javasolta. Így váltak ők ketten egy olyan faj névadóivá, amit már 200 éve ismer a tudomány. És ez volt egy nevezetes növény nagyívű „karrierje" a monotipikus rendtől egészen a génusz rang elvesztéséig.

**K:** A névváltoztatási históriát már értem, de azt nehezen fogadom el, hogy ez a faj olyan génuszba tartozzon, amelynek minden fajától oly sok sajátságban eltér.

**V:** Rátapintottál a lényegre, s ezzel alkalmat adsz nekem egy összetett és fontos téma ÚJBÓLI kifejtésére. Az 1. fejezetben ugyanis már beszéltem róla, de nem árt felfrissíteni a dolgokat. Hosszú lesz, de remélem nem fárasztalak vele túlságosan. Válaszom megmagyaráz rengeteg névváltozást a nyitvatermők és a zárvatermők körében is, úgyhogy épp időben tetted fel ezt a kérdést.

Hasonlítsuk össze először a molekuláris filogenetikai elveket a hagyományos taxonómai felfogással. Sokan kritizálják, sőt kétségbe vonják a molekuláris filogenetika eredményeit, mondván, hogy a nukleotid-szekvenciabeli változások nem feltétlenül arányosak a morfológiai bélyegekben kialakuló eltérésekkel. Ebben van némi igazság, mégis a molekuláris kladisztika nagyon sokszor igazolta a tradicionális rendszertan csoportjait, a *Lycopodiacaeae* családtól a zárvatermők törzséig. Ez meggyőzhet bennünket arról, hogy mégse annyira világtól elrugaszkodottak ezek a friss eredmények. Más esetekben, amikor a hagyományos rendszertan sehogy se tudott dűlőre jutni egyes taxonokkal, éppen a molekuláris filogenetika segített, mint például a páfrányok finomabb klasszifikációjában. S valóban, időnként meghökkentő eredmények is kijöttek, teljesen új megvilágításba helyezve a vizsgált taxonok kapcsolatát. Például a zsurlók a páfrányok között találták magukat, annak ellenére, hogy első látásra nagyon nem hasonlítanak rájuk. És ilyen, más léptékben, a *Platyzoma* esete a *Pteris*-szel is.

A linnéi osztályozás nem mindig egyeztethető össze a kladisztikával, különösen a génuszok szintjén. Induljunk ki abból, hogy a plasztisz géneken alapuló kladogram helyes (Schuettpelz et al. 2007, Schneider et al. 2013 és Cochran et al. 2014 szerint), azaz a *Platyzoma microphyllum* testvére valamelyik *Pteris* fajnak (7.31a ábra), és ezt a tradicionális linnéi rendszerezési elvek szerint akarjuk figyelembe venni az osztályozásban oly módon, hogy egyúttal minden taxon monokladisztikus legyen. A fent említett két pteridológusnak (vagyis harasztokkal foglalkozó kutatónak) ekkor két lehetősége volt: vagy beolvasztják a *Platyzoma*-t a *Pteris*-be (mint látjuk, ezt tették, s te ezt vitatod, 7.31b ábra), vagy a *Pteris*-t szabdalják szét új génuszokra, megtartva a *Platyzoma* különállását (7.31c ábra). Ez utóbbi esetben azonban indokolatlannak tűnt volna olyan fajokat szétosztani több génuszba, amelyek minden józan taxonómusi megítélés szerint




**7.31 ábra.** A linnéi génusz és a kládkoncepció összeegyeztetési problémái a *Pteris–Platyzoma microphyllum* példáján. **a:** A két génusz helye a legtöbb, molekuláris módszerrel kapott kladogramon, **b:** az egész klád egy génusznak felel meg, **c:** megtartjuk a *Platyzoma* génuszt, de akkor a *Pteris*t kell szétdarabolni, **d:** ilyen kladogram esetén lenne megtartható az eredeti két nemzetség.

egy nemzetségbe, a *Pteris*-be valók. Egyik lehetőség sem fogadható el tehát a hagyományos felfogás szerint, mert vagy a génuszon belül lesz nagy morfológiai szakadék, vagy olyan új génuszok formálódnak, amelyek között egyáltalán nem egyformák, és nem is túl nagyok a különbségek.

A rangmentes, kladogram alapú osztályozásban a leszármazási mintázat, a kládok egymásba ágyazódása, azaz hierarchiája számít, s nem az, hogy milyen mértékben távolodtak el egymástól a kladogramon szereplő szervezetek. Taxonként bármelyik kládot elfogadhatjuk, azt is, amelyiken az összes *Pteris* és a *Platyzoma* együtt van, és azt is, amelyiken csak a *Platyzoma* szerepel. Azt viszont nem, amelyiken csak *Pteris*-ek vannak, a *Platyzoma microphyllum* kimarad – ez ui. parakladisztikus lenne (7.31a ábra) – ami nem természetes filogenetikai értelemben. Mint most kiderült, a korábbi összetételű *Pteris* ilyen, tehát meg kell az osztályozást változtatni.

Ezen a ponton újabb problémák merülnek fel. Egy faj áthelyezése az egyik génuszból a másikba névváltozással is jár, hiszen a binom első tagja a génusz neve. Abba pedig már belenyugodtunk, hogy a rangmentes osztályozásra való áttérés során nem változtatunk a kettős név Linnét is megelőző tradícióján. A kettős nevek teljesen bevéső dtek a tudatunkba, hiszen a fajok ilyen néven szerepelnek az irodalomban több száz éve. A PhyloCode viszont a kettős név első tagját prenomnak tekinti, nem ismeri el a génusz rangot sem. Ennek ellenére célszerű olyan első nevet használni, ami egy klád nevével is azonosítható – mert egyébként hatalmas nevezéktani káosz alakulna ki. Így a modern kladisztikai osztályozásban is tájékozódhat mindenki, aki a kettős neveket a tradicionális értelemben használja – csak ne gondolja azt, hogy minden nemzetség továbbra is olyan egyöntetű morfológiailag, mint azelőtt. Annak érdekében pedig, hogy minél kevesebb nevet kelljen megváltoztatni, célszerűbb a *Platyzoma* áthelyezése – és átnevezése –, ahogy Christenhuszék tették. Ekkor a kibővített *Pteris* monokladisztikus lesz, a génusznév tehát egy kládnak felel meg, és a többi *Pteris* neve változatlan marad. *Ebben a könyvben minden „génusz" vagy „nemzetség" valójában egy kláddal azonosítható* – akkor is, ha ezt külön nem hangsúlyoztuk. Egyébként a génuszproblémát már érintettük egyszer, a *Porphyra* példáján, a 3. fejezet végén.

Viták, nézeteltérések, ellentmondó eredmények természetesen a molekuláris filogenetika berkein belül is vannak. Az is lehetséges tehát, hogy *a kiinduló kladogram nem helyes,* és egy másik szerzőcsoport eltérő eredményeket kap. Példánk ezt az esetet is jól illusztrálja. Chao és kollégái (2014) nem kevesebb, mint 135 fajt vontak bele a *Pteris*-alakkör vizsgálatába, továbbra is plasztisz gének alapján. Különféle módszerekkel értékelve az adatokat azt találták, hogy a *Platyzoma* és a *Pteris* bizony testvérkládok (7.31d ábra), vagyis a *P. microphyllum* egyedül van alapi helyzetben – és eszerint akár maradhatna is a régi neve. Zhang et al. (2014) 119 faj hatgénes elemzése után viszont megerősítették az előzőeket: a *P. microphyllum* helyzetével kapcsolatos bizonytalanságok megszűnnek, ez a faj nagy statisztikai támogatottsággal a többi *Pteris* közé elegyedik, ha a „hosszú ágak vonzódásáért" felelős taxonokat kiveszik az értékelésből (ez a jelenség félrevezetheti a molekuláris filogenetikus kutatókat). Most ott tartunk tehát (vö. Hassler 1994–2024), hogy a kérdéses fajnak biztos az új helye és szükségszerű az új előneve is. Ennek a kacskaringós történetnek egyik konklúziója, hogy a taxonok nevét is érintő változtatási javaslatokkal célszerű mindaddig várni, amíg sok független vizsgálat statisztikailag kellően alátámasztott eredményei elkerülhetetlenné teszik azt.

**K:** Rendben, belátom: ehelyett a szövevényes ügy helyett talán egy hazai példával kellett volna szemléltetni a problémát. Miért olvadt bele pl. a *Ceterach* az *Asplenium*-ba? Leveleik és a rajtuk levő pikkelyek alapján elég egyértelmű közöttük a morfológiai különbség. Nyilván, megint azok a fránya molekulák…

**V:** Ez is bonyolult eset, mint az ilyen összevonások általában. Az *Asplenium* most már vagy három tucat, régen külön néven leírt nemzetséget foglal magába (232. oldal) – ezért nőtt meg a fajszáma 700-ra. Plasztisz DNS- és rRNS-szekvenciák alapján ez a nagy csoport monokladisztikusnak tekinthető. Ezen belül a régi *Ceterach* fajai két, nem testvérkládra esnek,

egyikük afrikai, a másik eurázsiai – vagyis a kibővített *Asplenium*-on belül sem definiálhatunk egy *Ceterach* nevű kládot. Ugyanakkor megfigyelhető a már említett evolúciós robbanás hatása: szépen elkülönülnek a talajlakó, döntően mérsékelt égövi fajokat tartalmazó fodorkák kládjai az epifiton, trópusi *Asplenium*-okat egyesítő kládoktól. De hadd térjek vissza még egyszer a *Platyzoma* témájára. Vitatott nevű fajunk eredeti leírója, a Robert Brown nevű férfiú nem volt más, mint akiről a „Brown-féle mozgás"-t elnevezték. Ő ugyanis a mikroszkóp használatának egyik úttörője, elsőként vizsgálta az apró részecskék rendszertelen mozgását, és – botanikusként – hozzájárult a sejtmag, a citoplazmaáramlás, a megtermékenyítés és a megporzás alaposabb megismeréséhez is. Brown vezette be a tudományba a „*nucleus*" fogalmát, de emellett legalább 1200 ausztráliai növényfaj leírása is a nevéhez fűződik, amelyeket saját maga gyűjtött az 1801-1805 közötti utazásai során.

**K:** A *Cyathea brownii*… azaz most *Sphaeropteris excelsa*?

**V:** Eltaláltad! A Föld – egyik – legmagasabb páfrányfafaját róla nevezte el a cseh Karel Domin, 1929-ben. Szinte mondanom se kell, ezt is Brown írta le elsőként – persze nem saját magának állítva emlékművet. Az eredeti név *Alsophila excelsa* volt, de nem tudtam kinyomozni ennek későbbi sorsát, a változtatások indokait.

**K:** Már az előző fejezetben, a korpafüveknél és a csipkeharasztoknál feltűnt nekem, hogy az izospórásoknak általánosságban jóval nagyobb a kromoszómaszámuk, mint a heterospórás fajoknak. Mindezt megerősíti a páfrányokról szóló fejezet is – s még a leptosporangiumos páfrányok között is egy heterospórásé, a rucaörömé a legkisebb. Ez valamiféle törvényszerűség volna?

**V:** A genetikusokat már régóta izgatja ez a kérdés, és többen próbáltak logikus magyarázatot találni erre a jelenségre. Általában a növények között a harasztoknál a legerősebb a kromoszómaállomány megsokszorozásának hajlama. A döntően izospórás leptosporangiumosak esetében az átlagos alapszám n = 57, míg a zárvatermők hasonló értéke csak n = 16 (Husband et al. 2013). A zsurlók n = 108-as száma viszont első látásra túl nagynak, téves alapszámnak, azaz poliploidiának tűnhet. Soltis és Soltis (1999) izoenzimes elemzése azonban kimutatta, hogy a 108-ban nincsenek több példányban ismétlődő kromoszómák, s mégis haploid állapotról van szó. Ennek az lehet a magyarázata, hogy a korai harasztevolúcióban gyakori volt a kromoszómaduplikációt követő génkiesés, amit a diploid ősök kihalása kísért. A korábban azonos kromoszómák tehát egyre inkább eltértek egymástól – s a zsurlókban, de valószínűleg másutt is egyfajta rejtett poliploidia alakult ki. Azok az izospórások, amelyeknél föld alatti, fotoszintézisre képtelen gametofitont találunk (*Lycopodiales, Psilotaceae, Ophioglossales*), sokkal magasabb számmal bírnak, mint a föld feletti előtelepesek, s ehhez járul az is, hogy általában az izospória magasabb számmal korrelál, mint a heterospória. Az egyik ok bizonyosan az önmegtermékenyítés fokozott esélye 1) a földbe temetett telepen, ellentétben a földfelszínivel, illetve 2) az izospórások egylaki telepén, szembeállítva a heterospórások kétlaki gametofitonjával. Az önmegtermékenyítésre kényszerült populációkban a káros mutációk felhalmozódnak, s ezt ellensúlyozhatja a poliploidia. A megnövekedett kromoszóma-szerelvény pedig a hasznos mutációk valószínűségét is növeli. A sokszorozódási folyamat időnként annyira felerősödik, hogy a *Huperzia* 50-szeres, az *Ophioglossum reticulatum* 96-szoros ploidiaszintre is felmehetett. Ennek persze hátrányai is vannak, hiszen a sok kromoszóma igencsak bonyolulttá teszi a mitotikus és meiotikus folyamatokat. Úgy tűnik, a fent említett növénycsoportok esetében inkább a hátrányok dominálnak, mert leszálló evolúciós ágban lévő, kis fajszámú taxonok mind. Amennyiben a gametofiton kétlaki, annak az esélye, hogy önmegtermékenyítés következzen be (azaz ugyanarról az anyanövényről származzon a hím és a női telep elődje, vagyis a mikro- és a makrospóra) jóval kisebb lesz, a beltenyésztés tehát minimális, a káros mutációk könnyebben kiesnek és a genetikai diverzitás kevesebb kromoszómával is fenntartható. Az egész kérdéskör egyébként nem annyira a filogenetika, mint a mikroevolúciós-populációgenetikai kutatások vadászterülete – de érdemes volt pár mondatot szólni róla ehelyütt is.

**K:** Hűha, akkor már sejtem, hogy az önmegtermékenyítés elkerülése is szerepet játszhatott az izospória – heterospória átmenetben, s annak többszörös, egymástól független megvalósulásában! Párhuzamosan a reproduktív allokációval, amit az előző fejezetben említettél.

**V:** Első hallásra érdekes a felvetésed! Persze az önmegtermékenyítés lehetőségének szűkítéséhez elég lenne a homoiospória, vagyis a kétlaki gametofiton, a spórák alaki differenciálódása nélkül – de nyilván nem volt „megállás". Az evolúció igazi mozgatóereje a különféle ható tényezők együttese, s nem valamelyiké külön-külön. Ennek az átmenetnek a legmarkánsabb esete adja majd a következő fejezet témáját.

**K:** A *Gaga* páfrányok esete, ami most az önmegtermékenyítés témájában eszembe jut, tényleg érdekes történet. Megjegyzem, az én kedvenc zenészeimről is neveztek már el élőlényeket, például a *Zappa confluentus* nevű halat, a *Jaggermeryx naida* kihalt emlőst és a *Struszia mccartneyi* háromkaréjos ősrákot.[5] De szerintem abban nincs nagy kunszt, hogy a GAGA szekvencia benne

5 Frank Zappa (1940–1993) a Mothers of Invention, Michael Philip Jagger (sz. 1943) a Rolling Stones, Paul McCartney (sz. 1942) pedig a Beatles alapító tagja.

volt a génekben. Ha csak a matematikai esélyeket nézzük, és elvonatkoztatunk a molekuláris biológiai összefüggésektől, akkor annak a valószínűsége, hogy egy véletlenszerűen kiválasztott négyelemű szakasz éppen ez legyen, nyilván $1/4^4 \approx 0{,}004$. Tekintettel a nukleinsav-molekulák rendkívüli hosszúságára, ez nem különösebben kicsiny valószínűség.

**V:** Igazad van, ez nem lenne említésre méltó – önmagában. Csakhogy, ahogy erre már céloztam is a 7.8 cédulában, a *matK* plasztiszgén 598–601. pozícióiban mind a 19 *Gaga* fajnál ez a négyes figyelhető meg, a legközelebbi rokonban, az *Aspidotis*-ban viszont GAGG, a *Cheilanthes*-ben pedig CAGG található. Vagyis a GAGA egy *molekuláris szünapomorfia*, és tudomásom szerint eddig ez az egyetlen taxon, amely – legalábbis részben – molekuláknak, s nem morfológiai sajátságainak köszönheti a nevét!

## Felhasznált és ajánlott irodalom


Bell, P. & Hemsley, A.R. 2000. Green plants: Their origin and diversity (2nd ed.). Cambridge University Press, Cambridge.

Bomfleur, B. et al. 2014. Fossilized nuclei and chromosomes reveal 180 million years of genomic stasis in royal ferns. Science 343: 1376–1377.

Botta-Dukát Z. et al. 2004. A növényi inváziához kapcsolódó fogalmak áttekintése, egyben javaslat a jövőben használandó fogalmakra és definícióikra. In: Mihály B. & Botta-Dukát Z. (szerk.): Biológiai inváziók Magyarországon. Özönnövények. A KvVM Természetvédelmi Hivatalának tanulmánykötetei 9. TermészetBÚVÁR Alapítvány Kiadó, Budapest, pp. 61–92.

Brinkhuis, H. et al. 2006. Episodic fresh surface waters in the Eocene Arctic Ocean. Nature 441: 606–609.

Chao, Y.S. et al. 2014. Molecular phylogeny and biogeography of the fern genus Pteris (Pteridaceae). Annals of Botany 114: 109–124.

Cherrier, J.F. & Laclau, J.P. 1991. Fougères arborescentes en Nouvelle Calédonie. Bois et Forêts des Tropiques 230: 31–32.

Christenhusz, M.J.M. & Chase, M.W. 2014. Trends and concepts in fern classification. Annals of Botany 113 (9): 571–594.

Christenhusz, M.J.M. & Schneider, H. 2011. Corrections to Phytotaxa 19: Linear sequence of lycophytes and ferns. Phytotaxa 28: 50–52.

Cochran, A.T. et al. 2014. Tryonia, a new taenitidoid fern genus segregated from Jamesonia and Eriosorus (Pteridaceae). PhytoKey 35: 23–43.

Davis, C.C. et al. 2005. Gene transfer from a parasitic flowering plant to a fern. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 272: 2237–2242.

de Queiroz, K. et al. (eds.), 2020. Phylonyms. A companion to the PhyloCode. CRC Press, Boca Raton.

Diószegi S. & Fazekas M. 1807. Magyar Füvészkönyv. Nyomtatta Csáthy György Debreczenbenn.

Doyle, J.A. 1998. Phylogeny of vascular plants. Annual Reviews in Ecology and Systematics 29: 567–599.

Fairon-Demaret, M. & Berry, C.M. 2000. A reconsideration of Hyenia elegans Kräusel et Weyland and Hyenia 'complexa' Leclercq: Two middle Devonian cladoxylopsids from Western Europe. International Journal of Plant Sciences 161(3): 473–494.

Grewe, F. et al. 2013. Complete plastid genomes from Ophioglossum californicum, Psilotum nudum, and Equisetum hyemale reveal an ancestral land plant genome structure and resolve the position of Equisetales among monilophytes. BMC Evolutionary Biology 13: 8.

Hassler, M. 1994-2024. World ferns. Synonymic checklist and distribution of ferns and lycophytes of the world. Version 18.4; last update Feb. 11th, 2024. www.worldplants.de/ferns/.

Hennequin, S. et al. 2017. Global phylogeny and biogeography of the fern genus Ctenitis (Dryopteridaceae), with a focus on the Indian Ocean region. Molecular Phylogenetics and Evolution 112: 277–289.

Hoffman, L. A. & Tomescu, A.M.F. 2013. An early origin of secondary growth: Franhueberia gerriennei gen. et sp. nov. from the Lower Devonian of Gaspé (Quebec, Canada). American Journal of Botany 100: 754–763.

Hovenkamp, P. et al. 2009. Spore movement driven by the spore wall in an eusporangiate fern. Grana 48 (2): 122–127.

Husband, B.C. et al. 2013. The incidence of polyploidy in natural plant populations: major patterns and evolutionary processes. In: Leitch. I.J. et al. (eds.), Plant Genome Diversity 2: Physical Structure, Behaviour and Evolution of Plant Genomes. Springer, Wien. pp. 255–276.

Karol, K.G. et al. 2010. Complete plastome sequences of Equisetum arvense and Isoetes flaccida: Implications for phylogeny and plastid genome evolution of early land plant lineages. BMC Evolutionary Biology 10: 321.

Kenrick, P. & Crane, P.R 1997. The origin and early diversification of land plants. Smithsonian Inst. Press, Washington DC.

Keskiniva V. et al. 2024. Danaea (Marattiaceae) keeps diversifying, part 2: Phylogeny and identification key for 81 taxa. Willdenowia 53: 229–255.

Korall, P. & Pryer, K. 2014. Global biogeography of scaly tree ferns (Cyatheaceae): Evidence for Gondwanan vicariance and limited transoceanic dispersal. Journal of Biogeography 41(2): 402–403.

Kubitzki, K. (ed.) 1990. The families and genera of vascular plants. Vol. I. Springer, Berlin.

Li, F.-W. et al. 2012. Gaga, a new fern genus segregated from Cheilanthes (Pteridaceae). Systematic Botany 37: 845–860.

Li, F.-W. et al. 2014. Horizontal transfer of an adaptive chimeric photoreceptor from bryophytes to ferns. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 111(18):6672–6677.

Li, F.-W. et al., 2018. Fern genomes elucidate land plant evolution and cyanobacterial symbioses. Nature Plants 4 (7): 460–472.

Lindman, C. 1917-1926. Bilder ur Nordens Flora. Stockholm.

Makgomol, K. & Sheffield, E. 2001. Gametophyte morphology and ultrastructure of the extremely deep shade fern, Trichomanes speciosum. New Phytologist 151: 243–255.

Malek, O. et al. 1996. RNA editing in bryophytes and a molecular phylogeny of land plants. EMBO Journal 15(6):1403–1411.

Manhart, J.R. 1994. Phylogenetic analysis of green plant rbcL sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution 3: 114–127.

Mittermair, E. et al. 2019. Prenylated xanthones from Metaxya rostrata suppress FoxM1 and induce active cell death by distinct mechanisms. Phytomedicine 60: 152912.

Nitta, J.H. et al. 2022. An open and continuously updated fern tree of life. Frontiers in Plant Science 13: 909768.

Pinson, J.B. et al. 2017. The separation of generations: biology and biogeography of long-lived sporophyteless fern gametophytes. International Journal of Plant Sciences 178: 1–18.

PPG I. (Pteridophyte Phylogeny Group) 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. Journal of Systematics and Evolution 54 (6): 563–603.

Pryer, K.M. 1999. Phylogeny of marsileaceous ferns and relationships of the fossil Hydropteris pinnata reconsidered. International Journal of Plant Sciences 160: 931–954.

Pryer, K.M. et al. 1995. Phylogenetic relationships of extant ferns based on evidence from morphology and rbcL sequences. American Fern Journal 85: 205–282.

Pryer, K.M. et al. 2001. Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. Nature 409: 618–622.

Regalado, L. et al. 2017. A fossil species of the enigmatic early polypod fern genus Cystodium (Cystodiaceae) in Cretaceous amber from Myanmar. Scientific Reports 7: 14615.

Rothfels, C.J. et al. 2015. Natural hybridization between genera that diverged from each other approximately 60 million years ago. The American Naturalist 185: 433–442.

Rothwell, G.W. 1999. Fossils and ferns in the resolution of land plant phylogeny. The Botanical Review 65: 188–218.

Rothwell, G.W. & Nixon, K.C. 2006. How does the inclusion of fossil data change our conclusions about the phylogenetic history of euphyllophytes? International Journal of Plant Sciences 167: 737–749.

Rothwell, G.W. et al. 2014. Plant evolution at the interface of paleontology and developmental biology: an organism-centered paradigm. American Journal of Botany 101: 899–913.

Schaefer, H. et al. 2011. From European priority species to invasive weed: Marsilea azorica is a misidentified alien. Systematic Botany 36 (4): 845–853.

Schneider, H. et al. 2013. Towards a natural classification of Pteridaceae: inferring the relationships of enigmatic pteridoid fern species occurring in the Sino-Himalaya and Afro-Madagascar. Phytotaxa 77: 49–60.

Schuettpelz, E. & Pryer, K.M. 2007. Fern phylogeny inferred from 400 leptosporangiate species and three plastid genes. Taxon 56: 1037–1050.

Schuettpelz, E. et al. 2007. A molecular phylogeny of the fern family Pteridaceae: assessing overall relationships and the affinities of previously unsampled genera. Molecular Phylogenetics and Evolution 44: 1172–1185.

Serbet, R. & Rothwell, G.W. 1999. Osmunda cinnamomea (Osmundaceae) in the Upper Cretaceous of western North America: Additional evidence for exceptional species longevity among filicalean ferns. International Journal of Plant Sciences 160 (2): 425–433.

Sessa, E.B. et al. 2015. What we do (and don't) know about ferns: Dryopteris (Dryopteridaceae) as a case study. Systematic Botany 40 (2): 387–399.

Shang, H. & Zhang, L.-B. 2023. Systematics of the fern genus Didymochlaena (Didymochlaenaceae). Systematic Botany 48(1): 110–139.

Shukla, A.K. et al. 2016. Expression of an insecticidal fern protein in cotton protects against whitefly. Nature Biotechnology 34(10): 1046–1051.

Soltis, D.E. & Soltis, P.S. 1999. Polyploidy: origins of species and genome evolution. Trends in Ecology and Evolution 14: 348–352.

Soltis, P.S. et al. 1999. The phylogeny of land plants inferred from 18S rDNA sequences: Pushing the limits of rDNA signal? Molecular Biology and Evolution 16: 1774–1784.

Tomescu, A.M.F. 2009. Megaphylls, microphylls and the evolution of leaf development. Trends in Plant Sciences 14: 5–12.

Vida G. 1963. A new Asplenium (sectio Ceterach) species and the problem of the origin of Phyllitis hybrida (Milde) C. Christ. Acta botanica Hungarica 9: 197–215.

Wei, J.-Z. et al. 2023. Novel insecticidal proteins from ferns resemble insecticidal proteins from Bacillus thuringiensis. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 120 (44): e2306177120.

Wei, R. & Zhang, X.-C. 2022. A revised subfamilial classification of Polypodiaceae based on plastome, nuclear ribosomal, and morphological evidence. Taxon 71: 288–306.

Wolf, P.G. 1997. Evaluation of atpB nucleotide sequences for phylogenetic studies of ferns and other pteridophytes. American Journal of Botany 84: 1429–1440.

Xu, K.-W. et al. 2019. A global plastid phylogeny of the fern genus Asplenium (Aspleniaceae). Cladistics 36: 22–71.

Yang, L. et al. 2021. Rethinking the ecosystem functions of Dicranopteris, a widespread genus of ferns. Frontiers in Plant Science 11: 581513.

Zhang, L. et al. 2014. A global plastid phylogeny of the brake fern genus Pteris (Pteridaceae) and related genera in the Pteridoideae. Cladistics 31(4): 406–423.

Zhang, L. et al. 2017. A global phylogeny of the fern genus Tectaria (Tectariaceae: Polypodiales) based on plastid and nuclear markers identifies major evolutionary lineages and suggests repeated evolution of free venation from anastomosing venation. Molecular Phylogenetics and Evolution 114: 295–333.

# 8

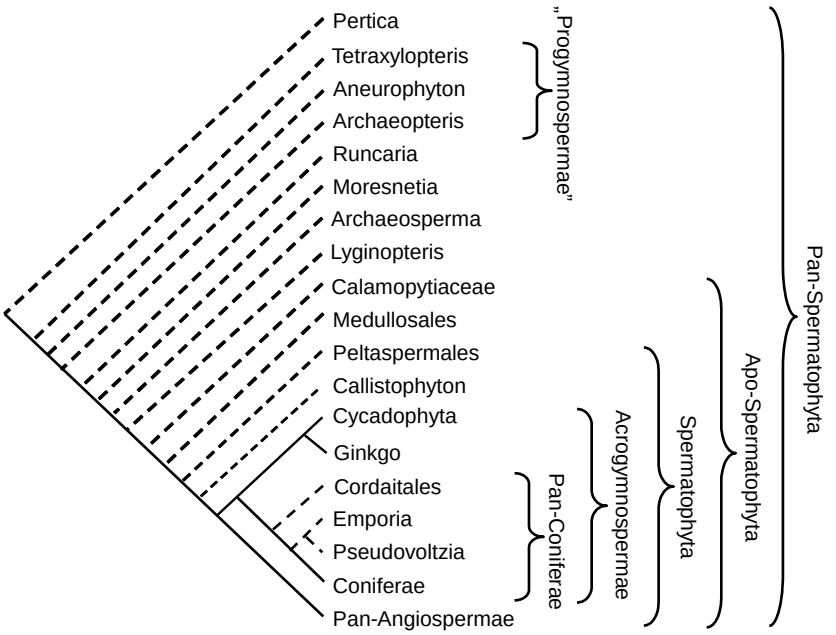
# *Pan-Spermatophyta:* magvas növények és rokonaik

„*Magas fejlettségű száras növények, viráguk és magjuk van*.” (Soó 1965, p. 264)

Bár a *Monilophyta* a legfajgazdagabb ma élő harasztcsoport, szerepe meglehetősen alárendelt a Föld flórájában a magvas növényekkel összehasonlítva. Akár „zsákutcának” is nevezhetnénk lassú evolúcióját, hiszen a mezozoikum óta alig változott, gyakorlatilag semmiféle lényeges „újítással” nem jelentkezett, minden tulajdonságban megrekedt az ősi állapotban. A páfrányok hajtásrendszere nem módosult jelentősen az évmilliók során – még a legmagasabbra törő páfrányfák törzse (caudex) sem hasonlítható össze a magvas növények fatestével. Vastagodása nem tud lépést tartani a hosszanti növekedéssel; kialakulásának környezeti feltétele pedig a nagy páratartalom, s általában a meleg, trópusi klíma. A páfrányok szaporodási módja sem mutat szembeötlő módosulásokat a pleziomorf állapothoz, az izospóriához képest. A vízipáfrányok heterospóriája, valószínűleg a speciális életmód miatt, elszigetelt próbálkozás csupán a mag kialakulása felé. Mint láttuk, ebből a szempontból sikeresebbek voltak a korpafűfélék és a zsurlók, hiszen a szár (általában unifaciális kambiumnak köszönhető) másodlagos vastagodása és – feltételezhetően – a magkezdemény is korán megjelent náluk, de a máig ható „folytatás” elmaradt, s evolúciós értelemben régen leszálló ágra kerültek.

Még mindig a devon időszakban vagyunk, amikor felbukkan az a növénycsoport, melynek utódai később a fás korpafűféléket és zsurlókat teljesen kiszorítják, a páfrányokat pedig másodlagos szerepre kényszerítik. Sikerességüket a vegetatív és reproduktív sajátságaikban bekövetkezett jelentős – a fennmaradás és elterjedés szempontjából előnyös – változásoknak köszönhetik. Megjelenik náluk a monopodiális hajtástengely, amely gazdagon elágazik, így nagyobb aszszimiláló levélfelületet bír el, mint a harasztok. A szárban kialakul a bifaciális kambium, amely a hosszanti növekedést követően kifelé a háncsrészt (floem), befelé pedig a fatestet (xylem) fejleszti. A vastagodás miatt felszakadó epidermiszt és kérget a parakambium osztódó szövete pótolja. A kambiális tevékenységnek köszönhető a másodlagos vastagodás, melynek eredményeképpen a szár szilárdsága fokozódik, nagyobb ökológiai tűrőképességet és hosszabb életet biztosítva a növénynek. A nyalábrendszer is tovább differenciálódik, több vonalon megjelenik az eusztéle, melyben a szállítószöveti sejtek munkamegosztása fokozottabb, mint más sztéletípusokban. Ezenkívül a makrofillum is kialakul, amelynek merisztémája eltér a harasztokétól, ugyanis velük ellentétben a csúcsi osztódószövet korlátozott aktivitású és a növekedés inkább diffúz jellegű a levélben (Rothwell et al. 2014). A magvas növények levele tehát a harasztokétól független folyamatok eredményeképpen jön létre. A makrofillum csökevényes állapotban, allevél (cataphyllum) és pikkelylevél formájában is általánossá válik. Az izospórás szaporodást felváltja a heterospória. A mikrospóra nagy számban termelődik, kiszóródik, és kezdetben megkülönböztethetlen a harasztokétól. A hím gametofiton fejlődését elősegítő, illetve a spermiumot az archegóniumhoz juttató pollentömlő csak jóval későbbi evolúciós folyamatok eredménye. A női sporangium viszont igen korán megváltozik. A harasztokéval ellentétben nem nyílik fel, benne marad a makrospóra, így a makrogametofiton zárt térben, védetten alakul ki – teljesen elveszítve önállóságát. Ezt tovább erősíti egy zárt burok, az integumentum, amelyen csak egy apró nyílás, a mikropile marad szabadon: kialakul a magkezdemény (ovulum). A makrogametofitonon fejlődő petesejt a magkezdemény belsejében termékenyül meg, így ez a folyamat gyakorlatilag függetlenedik a környezet víztartalmától, nagyfokú ökológiai tűrőképességet biztosítva a növénynek. A fiatal sporofitont, az embriót is magában foglaló képlet a mag. Az embrió a mag belsejében hosszú nyugalmi időszakot is eltölthet, csak kedvező feltételek mellett hagyja el azt, hogy teljes növénnyé fejlődjön. A magvas növények nagy fajgazdagsága, fokozott ökológiai alkalmazkodóképessége és széles földrajzi elterjedése egyértelműen mutatja, hogy a mag evolúciós értelemben igencsak előnyös a spórával összehasonlítva. A makrogametofiton bezártságának és az embrió védettségének azonban ára van: a hímivarsejt és a petesejt találkozása csak bonyolult szerkezeti változások (lagenosztóma, pollenkamra, pollentömlő) és speciális folyamatok révén válik lehetségessé.

A fenti rövid felsorolásból is jól látszik, hogy ezt az új fejlődési szintet, a magvas növényeket szünapomorfiák sokasága kapcsolja össze. A harasztokkal szembeni nagy morfológiai különbség, a sok apomorf sajátság természetesen nem egy lépésben, hanem hosszú átmenetek eredményeként, igen hosszú idő elteltével alakult ki. Az alábbiakban megvizsgáljuk ezen átmenetek főbb, ismert állomásait. A kezdet a monopodiális




**8.1 ábra.** A *Pan-Spermatophyta*, azaz a magvas növények és legközelebbi rokonaik aszinkrón kladogramja. A *Pan-Angiospermae* aszinkrón kladogramja a 9.1 ábrán látható.

elágazás kialakulása; ezt az állapotot a magvas növények kladogramján (8.1 ábra) a *Pertica* képviseli, majd a bifaciális kambium és a másodlagos vastagodású fás szár jelenik meg, megelőzve a magkezdemény kialakulását (ez a sokak által külön kezelt *Lignophyta* klád apomorfiája). A magkezdeményes-korai magvas növények az *Apo-Spermatophyta* klád első leágazásaiként bukkannak fel – a *Spermatophyta* koronaklád őseiként vagy oldalági rokonaiként. A fás szár egyébként minden magvas növényre általánosan jellemző, egészen a zárvatermők (*Angiospermae*) megjelenéséig. A fatest homoxyl, azaz tracheidákból és faparenchimasejtekből áll (a trachea ritka, vö. *Gnetophyta*).

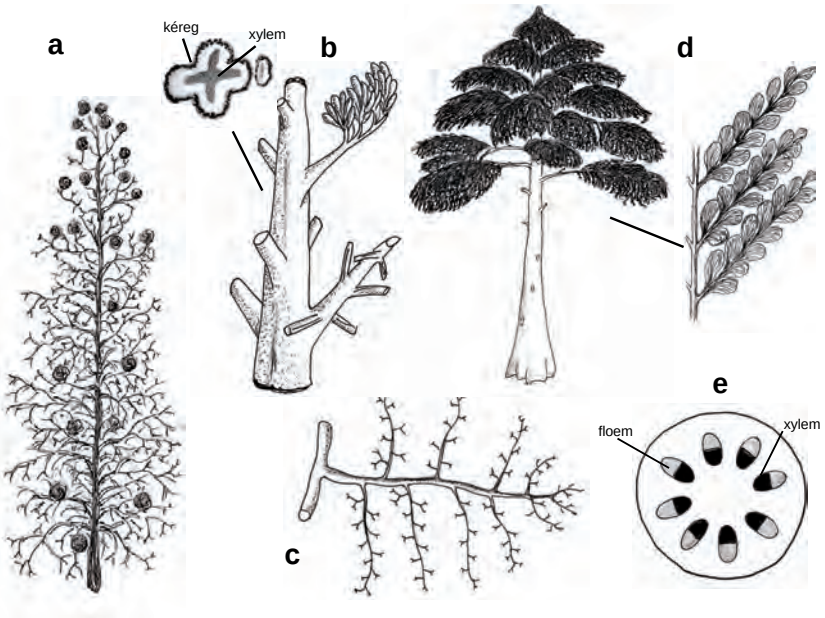
**Definíciók:** A *Spermatophyta* a legkisebb koronaklád, amely a következőket tartalmazza: *Magnolia tripetala* (321. old.), *Podocarpus macrophyllus, Ginkgo biloba, Cycas revoluta* és *Gnetum gnemon* (mind jelen fejezet). Az *Apo-Spermatophyta* egy apomorfia alapú klád, benne minden magvas növénnyel. Ebben tehát benne van a *Spermatophyta* és az összes egyéb kihalt magvas növény, ami ezen a koronakládon kívül esik (pl. *Elkinsia, Lyginopteris*, *Medullosa*, jelen fejezet). A még bővebb *Pan-Spermatophyta* teljes klád ezen kívül magába foglalja az összes nem magvas kihalt növényt, amely közelebbi rokonságban van az *Apo-Spermatophyta*-val, mint a ma élő nem magvas növényekkel, azaz a páfrányokkal és a korpafűfélékkel (harasztokkal; De Queiroz et al. 2020). A három klád egymásba ágyazottságát a 8.1 ábra szemlélteti

## 8.1 A magvas növények közvetlen elődei

Mai tudásunk – és feltételezéseink – szerint a *Pertica*-félék az első növények a magvas növények kialakulása felé vezető hosszú evolúciós úton. Legismertebb fajuk, a *P. quadrifaria*, Észak-Amerika alsó devonbeli rétegeiből került elő, vagyis a magvas növények evolúciós gyökerei legalább 400 millió évvel ezelőttre vezethetők vissza. Körülbelül 1 m magas, feltehetően lágy szára gazdagon elágazott. A spirálisan elrendeződő ágak a főtengely négy oldalán eredtek, innen a faj neve. Az oldalágak további elágazásai villásak voltak, egyre rövidülő szártagokkal (8.2a ábra). A fertilis végágak hosszúkás, párosával álló sporangiumok sűrű csoportjait viselték, bennük azonos méretű és ivari determináltságú spórákkal. A szár belső szerkezetét egyelőre nem ismerjük. A *P. varia* nagyobb termetű volt, elérte a 3 méteres magasságot is, sporangiumai nem tömörültek olyan szorosan, mint az előzőé.

### *8.1.1 Előnyitvatermők*

A devon későbbi rétegeiből, az ugyancsak Amerikából előkerült *Tetraxylopteris* szárában aktinosztéle volt: a xylem keresztmetszetben X alakot öltött, a négy sorban, keresztben átellenesen álló oldalágakhoz igazodó lebenyekkel. Az oldalágak még kétszer elágaztak, a végső ágak pedig apró, ugyancsak elágazó függelékeket viseltek – sűrűn bokrosodó küllemet kölcsönözve a növénynek (8.2b ábra). Ez az elágazásrendszer volt a kiindulópontja a planáció és parenchimatikus térkitöltés révén kialakult makrofillumnak. Anatómiai és paleobotanikai vizsgálatok szerint a *Tetraxylopteris* egyike az első bifaciális kambium-




**8.2 ábra. a:** *Pertica quadrifaria* (Kasper & Andrews 1972 után), **b:** *Tetraxylopteris*, **c:** *Aneurophyton*, **d:** *Archaeopteris* (**b–d**: Stewart & Rothwell 1993 után), **e:** az eusztéle vázlatos keresztmetszete.

mal másodlagosan vastagodó növényeknek. A hozzá hasonló *Aneurophyton* oldalágrendszere már jobban emlékeztetett a páfrányok összetett leveleire, bár a levélszárnyak hiányoztak. Cserje vagy néhány méter magas fa volt (8.2c ábra), erőteljes protosztélével, másodlagos vastagodással, „még mindig" izospórás szaporodással. Megemlíthető még az Amerikából és Európából is ismert *Rellimia*, ugyancsak fás szárú növény, melynek oldalágai többszörösen szárnyalt elágazásúak voltak, a végükön megnyúlt sporangiumokkal.

A paleobotanika már régen ismer fosszilizálódott fatörzsdarabokat a felső devonból, melyek 1,5 méteres átmérője legalább 20 m magas termetetet sugall. Ezeket az orosz M. Zalessky (1877–1946) *Callixylon* néven nyitvatermőként (lásd 8.1 cédula) jellemezte 1911-ben, hiszen belső finomszerkezetük megtévesztésig hasonlatos a mai nyitvatermők fatestjéhez (kambium, tracheidák, bélsugarak és vermes gödörkék jelenléte). Ugyanazon rétegekből már korábban ismertté vált sok páfrányszerű levélmaradvány is, ezeket – az egyébként antievolucionista – Sir W. Dawson (1820–1899) *Archaeopteris* néven harasztként írta le 1871-ben. Az amerikai C. B. Beck ismerte fel 1960-ban, hogy ugyanazon növényhez tartozó testrészekről van szó – s a prioritás miatt az *Archaeopteris* nevet fogadta el érvényesnek –, bár az „őspáfrány"-ként lefordítható név igencsak félrevezető. Beck felfedezése jelentősen megváltoztatta a paleobotanikusok nézeteit, hiszen a spórás szaporodás és a fenyőfákat idéző fatest sajátságos tulajdonságkombinációja mindaddig teljesen ismeretlen volt előttük. Becktől származik az *Archaeopteris*, a *Tetraxylopteris*, az *Aneurophyton* és még jó néhány hasonló fejlődési szinten álló génusz gyűjtőneve, a találó *előnyitvatermő* (progymnosperm) elnevezés is.

Az előnyitvatermők biztosan nem monofiletikus csoport, azaz nem klád, nem taxon – hiszen belőlük származtak a magvas növények –, és morfológiailag sem teljesen egységes. Leginkább csak egy fejlődési szint megnevezése a magvas növények felé vezető úton. Az *Archaeopteris* azzal tűnik ki a többiek közül, hogy heterospórás: a mikrospórák átmérője 70 µm, a makrospóráké 100–400 µm. A spórák hosszanti felnyílású, 2–3 mm hosszú sporangiumokban fejlődtek. A sporangiumok két sorban álltak a kis méretű levelek adaxiális (felső) oldalán. A levelek megjelenése igen változatos volt: egyes fajoknál finoman, villásan osztott mindegyik, másoknál ép szélű, fordított tojásdad, vagy legyező alakú, villásan elágazó erezettel (8.2d ábra) – mutatva a planáció és a parenchimatikus térkitöltés egyértelmű jeleit. A leveleket viselő ellaposodott oldalágak spirálisan rendeződtek el a magas, 10–20 (30?) méterre is megnövő fa törzsén. Korábban ezeket az oldalágakat vélték sokszorosan osztott páfránylevélnek. A törzsben bélszövet és különálló nyalábokból álló szállítószövetrendszer, azaz eusztéle volt (8.2e ábra). A nagy termetű fát erőteljes gyökérzet rögzítette a talajhoz. A növény elérhette a 40–50 éves kort is. Az *Archaeopteris*-ek globális elterjedésű, erdőalkotó fák voltak, 383–323 millió évvel ezelőtt éltek, s az alsó karbon időszakban tűntek el bolygónk flórájából. Feltételezések szerint puszta jelenlétük döntően megváltoztatta a szárazföldi ökoszisztémák működését. Ugyanakkor az apomorf tulajdonságok

**8.1 cédula: Nyitvatermők – nyitva(?)termők(?)**

Tudománytörténészek szerint a nyitvatermő-zárvatermő megkülönböztetést a görög Theophrasztosz (i.e. 371–287), a „botanika atyja" használta először a *Növények természetrajza* c. művében, bár távolról sem a mai értelemben. Szerinte magok a növények egy részénél edényben fejlődnek ki a virágból, másoknál pedig csupaszok és a száron jelennek meg (pl. § 1.11.2: „some plants have their seeds in a vessel, some have them naked…", Sir A. F. Hort fordításában, 1916). Theophrasztosz az utóbbiak közé sorolta az ernyősöket és az árpát is, és állítása szerint nincs olyan fa, melynek csupasz magvai lennének. Egészen a 19. század elejéig, pontosabban 1827-ig nem történt lényeges változás, amikor is a skót botanikus R. Brown (l. 246. oldal) már a mai értelemben különítette el a magvas növények két fő csoportját. Ezekre a francia A.-T. Brongniart már a következő évben *Gymnospermae* és *Angiospermae* néven hivatkozott. A két fogalom szó szerint azt jelenti, hogy a mag csupaszon („nyitva"), illetve a termőlevél, mint „edény" védelmében („zárva") fejlődik ki. Tomlinson (2012) mutatott rá arra, hogy ez nem tükrözi Brown eredeti vélekedését, és félrevezető is egyben. A „nyitvatermőknél", pl. a fenyőknél a mag sokszor teljesen zártan fejlődik ki, tehát tulajdonképpen angiospermiáról beszélhetünk, míg a „zárvatermőknél" előfordul, hogy a termőlevél nyitott a mag érésekor, azaz teljesíti a gymnospermia feltételeit. Brown meglátása viszont az volt, hogy a pollen befogadásakor a magkezdemény (ovulum) szabadon áll (gymno-ovulate) minden „nyitvatermőnél" és zárt (angio-ovulate), mert a pollen a bibe(felület) közvetítésével jut el hozzá a „zárvatermők" esetében. Vagyis a korrekt elnevezés a gymnoovulatae és angioovulatae lenne, a „gymnospermae" és „angiospermae" csak „cimkézésre alkalmas". Miután ezek a cimkék teljesen beivódtak a botanikusok tudatába, használatukat (ezután már idézőjel nélkül) megtartjuk. A magyarban is meghagyjuk a nyitvatermők és zárvatermők elnevezéseket, holott ez újabb félreértés forrása lehet: belezavar a termés fogalma, ami kifejezetten a zárvatermőkhöz kötődik. Az pedig elvi kérdés, hogy a nyitvatermők már nem rendszertani kategória, hiszen parafiletikus csoportra vonatkozik, tehát csak egy fejlődési szint jelzője.

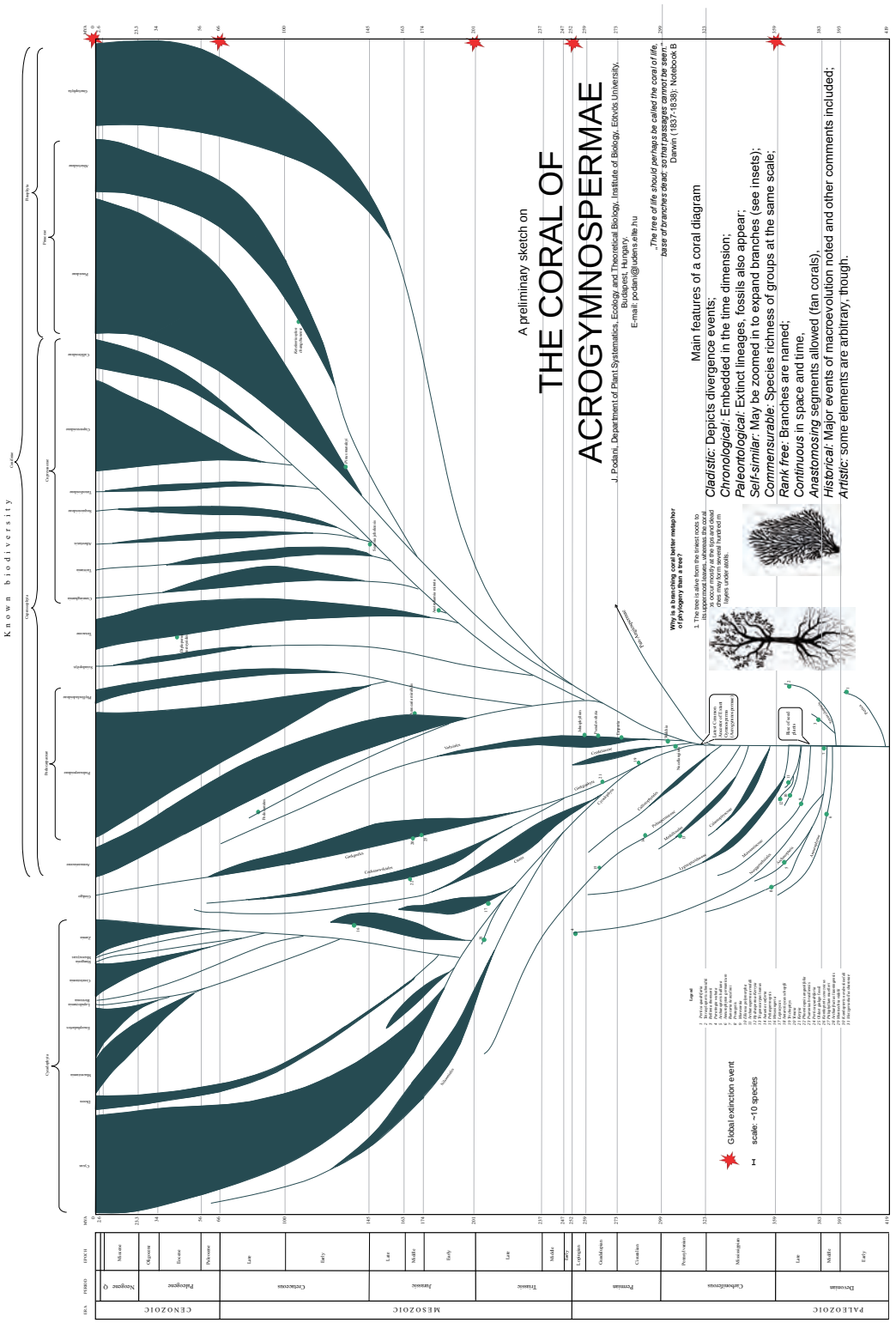
**8.2 cédula: Pompeii Kínában**

Újabb leletek felbukkanása egy korábban rejtélyes helyzetűnek tekintett csoport, a *Noeggerathiales* helyzetét is tisztázta, alaposan megváltoztatva az előnyitvatermőkről eddig alkotott felfogásunkat (Wang et al. 2021). Páfrányfa/cikászszerű megjelenésük miatt korábban nem tudták eldöntetni hovatartozásukat, de most már egyértelmű, hogy a heterospórás előnyitvatermők legtovább fennmaradt képviselői, hiszen csak a perm-triász határon haltak ki (8.3 ábra). A Belső-Mongóliában, Wuhai város mellett található Wuda szénbánya területén húzódó vulkáni eredetű hamurétegből (amit a paleobotanikusok a növényvilág Pompeiijének neveznek) a *Paratingia wuhaia* több mint 200 fosszíliája került elő. Tíz esetben a lombkorona és a törzs együtt maradt – így könnyű volt elkerülni az *Archaeopteris*/*Callixylon* dilemmát. Alacsony növésű fa volt, egyszeresen osztott levelekkel, melyeken négy sorban álltak a levélkék. A levélüstök közepén a mikro- és makrosporangiumok pszeudosztrobiluszt, egy tobozszerű szervet formáltak. A fa anatómiája teljes mértékben megegyezett a többi előnyitvatermőével.

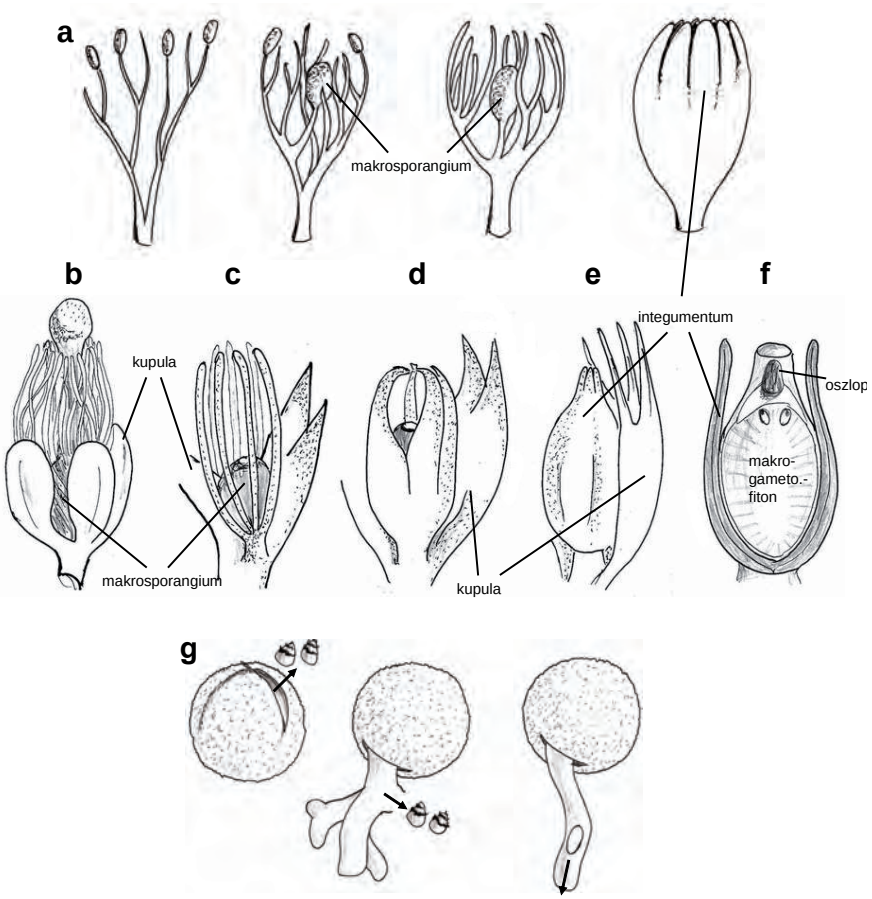
megléte sem elegendő ahhoz, hogy az *Archaeopteris*-t a magvas növények ősének tekinthessük. Minden bizonnyal egy oldalágat képviselnek a magvas növények korallján (8.3 ábra), tehát a makrofillum és az eusztéle megjelenése párhuzamos evolúció eredménye volt náluk. Emellett szól az, hogy a következő részben bemutatott fejlődési sor elején még nincs eusztéle, holott a magkezdemény kialakulása már nyomon követhető. Valószínűleg a nyitvatermők makrofilluma is más evolúciós úton, s nem az *Archaeopteris*ből kindulva fejlődött ki.

### *8.1.2 A magkezdemény, a mag és a megporzás korai evolúciója*

A fás szár sajátságai mellett a magkezdemény kialakulásának főbb állomásai is viszonylag jól dokumentálhatók a fosszilis anyagban. A fő kérdés: honnan származik a makrosporangiumot körülölelő, csaknem teljesen zárt burok, az integumentum? A telómaelmélet magyarázata szerint az első lépésben az egymással szomszédos fertilis telómák redukálódtak, s csak egy makrosporangium maradt meg. A sterilis telómák ezt követően lerövidültek, s fokozatosan kialakult egy, a sporangiumot teljesen körülvevő telómaköteg, melynek teljes összeolvadása adta az integumentumot. Eme hipotetikus lépéseket a 8.4a ábra illusztrálja. Azt, hogy mindez nem csupán feltételezés, a devon időszakból ismert leletek igazolják, melyeket megjelenésük sorrendjében ismertetünk. A Belgium középső devonbeli rétegeiből előkerült *Runcaria* esetében a megnyúlt sporangiumot fonalas telómaágak koszorúja övezte, és az egészet négy darab keresztben álló levélszerű képlet, a kupula vette körül, amit talán „kupacs"-nak fordíthatunk (8.4b ábra). A felső devonból ismert *Moresnetia* sporangiumát övező lebenyek az aljuknál már összenőttek (8.4c ábra). Egy későbbi állapotot képvisel az *Elkinsia*, melynek integumentumlebenyei még jobban összeolvadtak (8.4d ábra). A következő stádiumot az *Archaeosperma* jelenti, hiszen itt már




**8.3 ábra.** A *Pan-Spermatophyta* koralldiagramja. Az *Acrogymnospermae* leágazását követő csoportok, vagyis a *Pan-Angiospermae* kládjai a 9.1 ábrán láthatók.




**8.4 ábra. a:** Az integumentum kialakulása a telómaelmélet szerint, **b:** *Runcaria* (Gerrienne et al. 2004 után), **c:** *Moresnetia*, **d:** *Elkinsia*, **e:** *Archaeosperma,* **f:** *Hydrasperma* (**b–e:** Stewart & Rothwell 1993 után), **g:** A pollen három alaptípusa vázlatosan, a prepollen, a pollen és a haustoriumként funkcionáló tömlő a zoidogámiával, illetve a pollen és a pollentömlő szifonogámiával.

előrehaladt a lebenyek összeforradása, és a kupula is zártabb (8.4e ábra). Az integumentumot képező lebenyek később teljesen összenőttek egymással, majd a makrosporangiummal is, és mindössze a csúcsi rész, a csírakapu (mikropile) maradt nyitott – ezáltal kialakult a magkezdemény. Ez kezdetben a hajtás csúcsán fejlődött, de már a felső devonban megjelentek olyan növények, amelyek oldalhelyzetben is viseltek magkezdeményeket (*Latisemenia longshania*, Wang et al. 2015).

Az integumentumlebenyek fokozatos záródását ismerve felmerül a kérdés: hogyan jutott be a hímivarsejt a makrosporangium belsejében rejtőző petesejthez? A mikrospórának az anyanövényen maradt magkezdemény közvetlen közelébe kellett kerülnie, hogy ez egyáltalán lehetségessé váljon. Kialakult a magvas növényekre kizárólagosan jellemző folyamat, a *megporzás*. Az első evolúciós lépést itt is a *Runcaria* példázza. Feltételezések szerint a megnyúlt sporangium csúcsán tapadt meg a széllel odasodródott mikrospóra, melynek befogását a lebenyek és a kupula lemezei is elősegítették. Mindezt Niklas (1985) szélcsatornában is megvizsgálta, s kimutatta, hogy a lebenyek keltette örvény erőteljesen növelte a pollenbefogás hatékonyságát. A mikrospóra a sporangium szövetének felbomlása révén jutott a makrospórához. Közben kifejlődött benne a hím gametofiton, s a felszabaduló sokostoros hímivarsejtek önálló mozgással jutottak be az archegóniumba. A mikrospóra egyébként morfológiailag azonos a harasztokéval, például a tetrádnyomok is felfedezhetők rajta, de funkciója már eltérő, hiszen csak a makrosporangium közelében csírázik. Ezért megkülönböztetésül *prepollen*nek nevezzük. A *Moresnetia, Elkinsia* és *Archaeosperma* esetében a sporangium csúcsán kis tölcsérszerű nyíláson (az ún. lagenosztómán) keresztül jutott be a pollen a makrosporangium belsejébe. Az integumentum sok lebenye és a kupula itt is elősegíthette a pollenszem befogását. A makrosporangiumban, a csúcs alatt fokozatosan kialakult egy üreg a mikrospóra tárolására, azaz megjelent a pollenkamra. Skócia felső devonbeli rétegeiből került elő az a legrégebbi lelet (*Hydrasperma tenuis* néven ismertették[1]), amelyen ez szépen megfigyelhető (8.4f ábra). Magkezdeményének csúcsán a sporangium szövetéből egy oszlop képződött, amely a megporzást követően kiemelkedett, s elzárta a pollenkamra kijáratát, megakadályozva további pollen bejutását. Közben

1 *A Hydrasperma* magnemzetség nevet ma már nemigen használják, ugyanakkor a „hydrasperman ovule" és „hydrasperman reproduction" kifejezések gyakran szerepelnek a szakirodalomban. A *Hydrasperma* újabb neve *Kerryia*.

a pollenkamra alja felszakadt, szabaddá téve az utat a hímivarsejtek számára. A sporangium csúcsa már a korai magkezdeményeseknél kiválasztott egy szénhidrátokat vagy aminosavakat tartalmazó pollinációs cseppet, amibe a szél hordta pollenszemek könnyen beleragadnak. A pollinációs csepp korai megjelenésére fosszilis bizonyíték is van (Rothwell 1977). A mai nyitvatermők közül a cikászoknál (259. oldal) és a ginkónál (263. oldal) a pollen bejutását követően a megtermékenyítés több hónapot is késhet. A magkezdemény pedig már lehullott a növényről, amikor az embrió lassú fejlődése megkezdődik. Mindezek valószínűleg pleziomorf állapotok. Későbbi evolúciós fejlemény, hogy a magkezdemény nem válik le mindaddig, amíg a fiatal sporofiton, az embrió ki nem fejlődik benne. Magnak csak az embriót is magában foglaló, azaz érett magkezdeményt nevezzük. Ennek első biztos jelei a karbon időszakból ismeretesek (*Nucellangium*, 265. oldal), míg a permből már rengeteg embriós maradvány került elő.

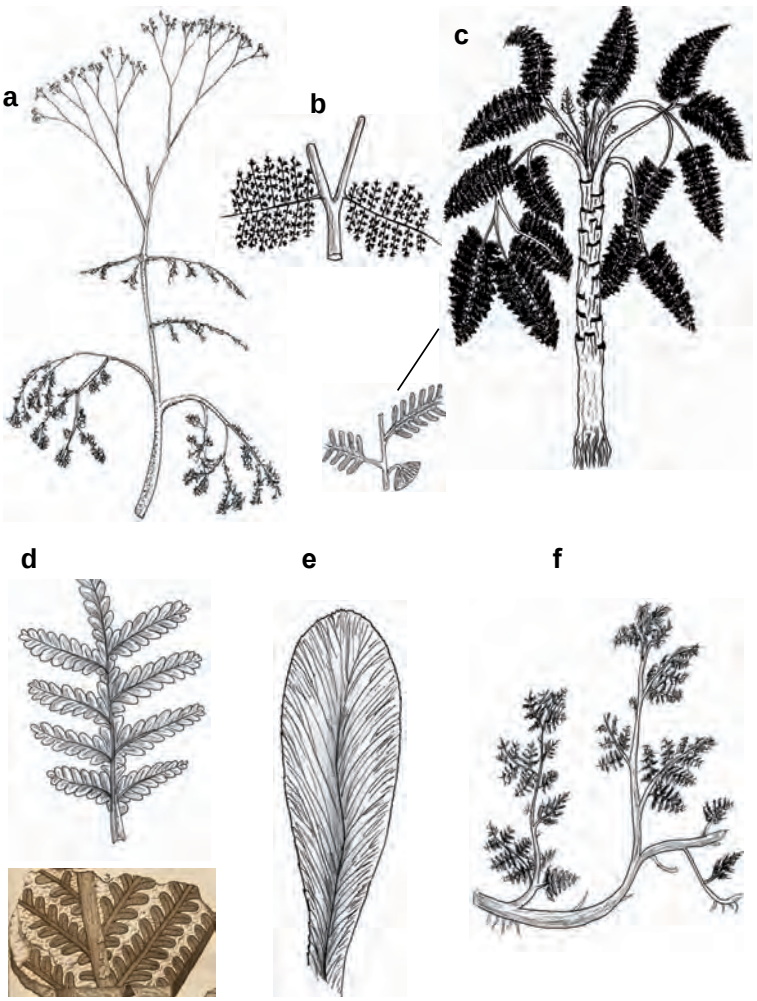
A prepollenről csak a hozzá tartozó növény ismeretében lehet biztosan eldönteni, hogy haraszt spórája vagy nyitvatermő pollene. A mag kialakulásával párhuzamosan azonban a megporzásban is döntő változások következtek be. A prepollent „valódi" virágpor[2] váltotta fel, amelyen a tetrádnyom eltűnik, és az ellentétes (distális) oldalon egy hasítékon áttörve megjelenik a pollentömlő. Ennek segítségével rögzül a virágporszem a pollenkamrában, s a tömlő hasutoriumként funkcionálva tápanyagot szállít a makrosporangium szövetéből (nucellus) a fejlődő mikrogametofitonhoz (8.4g ábra). Erős túlzással azt is mondhatnánk, hogy a mikrogametofiton egy ideig a makrospórán „élősködik". A tömlő elágazó is lehet, nem az archegónium felé nő, de ennek felrepedésével jut ki a spermium és némi citoplazma az archegoniális kamrába, s szabadon úszva jut el a petesejthez. Ez a zoidogámiának nevezett folyamat a mai nyitvatermők közül csak a cikászokat és a ginkót jellemzi. A nyitvatermők evolúciójában később a spermium elveszti csillóit, és a pollentömlő vezeti az archegónium közvetlen közelébe (8.4g ábra). A többi ma élő nyitvatermő példa erre, a szifonogámiának nevezett megtermékenyítéstípusra, ami – az archegónium nélküli – zárvatermőkre is általánosan jellemző (9. fejezet). De ne szaladjunk ennyire előre, s vizsgáljuk meg először, mi történt az előnyitvatermőkkel!

## 8.2 „Magvaspáfrányok"

A 19. században több botanikusnak is feltűnt, hogy a karbon időszakból származó sok páfrányszerű levél anatómiai sajátságai a nyitvatermőkre, nevezetesen a cikászokra emlékeztetnek. Szinte természetes volt, hogy ezeket a páfrányok és a nyitvatermők közötti átmenetnek tekintették, s a francia-német H. Potonié (1857–1913) mindezt a *Cycadofilices* („cikászpáfrányok") névvel szentesítette is (1899). Néhány évvel később két brit kutató, F. W. Oliver (1864–1951) és D. H. Scott (1854–1934) arra is rájött, hogy az egyik ilyen lelet, a páfrányszerű *Lyginopteris* levél és a *Lagenostoma* néven leírt mag ugyanarról a növényről származik (vö. Beck fent említett felfedezésével!). Megerősödni látszott a feltételezés, hogy egy, a páfrányok és a magvas növények közötti fokozatról van szó, amelyet magvaspáfrányoknak („seed ferns", *Pteridospermae*) neveztek el. A későbbiek során ez a csoport sok, nem is igazán páfrányszerű, hanem teljesen ép levelű kihalt taxonnal (pl. *Glossopteris*, 9.1 rész) is kibővült, és az is bebizonyosodott, hogy a karbon nem is annyira a páfrányok, hanem inkább a „magvaspáfrányok időszaka" volt. Később a 8.1.2 részben tárgyalt taxonokat (*Moresnetia*, stb.) is idesorolták, holott azok nem magvas növények, hanem tulajdonképpen (elő-)magkezdeményesek (ugyanis nem teljesen zárt az integumentumuk). Az embrió léte a magkezdeményben más, magvasnak vélt növénynél sem mindig bizonyítható egyértelműen. Ma már jól tudjuk, a magvaspáfrányoknak semmi közük a páfrányokhoz, s inkább az előnyitvatermők és a ma élő nyitvatermők között képeznek átmenetet, bár java részük egyáltalán nem tekinthető átmenetinek semmiféle tekintetben sem. A „magvaspáfrány" névvel azonban nem csak ez a probléma. Ez a csoport lett a gyűjtőhelye azon kihalt nyitvatermőknek, amelyek egyik ma élő csoporttal sincsenek közeli rokonságban, sőt egyesek a zárvatermőkhöz állnak a legközelebb filogenetikailag. Tehát mint taxon sem állja meg a helyét egy filogenetikai rendszerben, mert parafiletikus lenne. Mindennek tudatában – feltehetően az egyszerűség kedvéért vagy tisztán megszokásból – a botanikusok ma is használják ezt a nevet, ami sajnos számos félreértés forrása lehet. A nagyszámú, „magvaspáfránynak" tekintett taxonból néhány, a mai nyitvatermők származása szempontjából fontos génuszt említünk csak meg.

Először visszatérünk az *Elkinsia* nevű előmagkezdeményes növényre, melynek szaporodásáról már szóltunk. A növény a paleobotanikai rekonstrukciók szerint egy vékony törzsből, s szórtan elrendeződött, villásan elágazó oldalágakból állt. Az oldalágak, amelyeket az összetett levél elődeinek tekinthetünk, morfológiailag vegetatív (alsó) és fertilis (felső) le-

2 Virágporról természetesen akkor beszélünk, ha a pollen virágban alakul ki. Érdekes módon a virág szó használata távolról sem egységes a botanikában: az angolszász szakirodalomban a „flower" jelentése egyértelműen a zárvatermőkre korlátozódik, míg nálunk a nyitvatermők sprofillumos szerveit is virágnak tekintik (l. a fejezet mottóját). A virág tehát tágabban, a magvas növények esetében értelmezhető. Ugyanakkor a német nyelvben még a zsurlók és korpafüvek sporofillumfüzéreit – amelyek szintén korlátozott növekedésű, rövid szártagú, reproduktív szerveket hordozó rövidhajtások – is virágnak tekintik. Logikailag ebből persze az következne, hogy a zsurló spórája pedig virágpor…




**8.5 ábra.** „Magvaspáfrányok". **a:** *Elkinsia* habituskép (A. Townsend rajza után), **b:** *Lyginopteris*, **c:** *Medullosa noei* és részlete egy szünangiummal (Stewart & Rothwell 1993 után), **d:** *Autunia conferta* (alul: Scheuchzer 1723), **e:** *Peltaspermopsis* (S. V. Naugolnykh után, http://www.evolbiol.ru/naug/step2.htm), **f:** *Callistophyton* (Rothwell rajza után).

velekre különültek (8.5a ábra). A kupulával övezett magkezdemények egyesével vagy párosával álltak a fertilis ágak csúcsán, Nem nehéz elképzelni, hogy ez a struktúra egy *Aneruophyton*-szerű elágazásrendszerből alakult ki. A *Lyginopteris*-félék csoportja a felső devontól az alsó karbonig ismeretes, legtöbb leletük Nagy-Britanniából, a karbon időszakban keletkezett széntelepekből került elő. Liánszerűek vagy kis cserjék voltak, általában néhány cm vastag törzzsel. A korai fajokban másodlagos vastagodású protosztéle mutatható ki, amit később eusztéle váltott fel. Néhány esetben erőteljes másodlagos vastagodást is sikerült kimutatni, ami magas fatermetre utal. A tracheidákban a mai *Araucaria*-félékhez (268. old.) hasonló vermes gödörkés vastagodások figyelhetők meg. Leveleik első látásra páfrányszerűen hatnak, kétszeresen szárnyaltak, apró, erősen karélyos levélkékkel (8.5b ábra). A prepollen az ágak végén, sporangiumcsoportokban, azaz szünangiumokban fejlődött. Leleteikben egyértelműen kimutatható a magkezdemény, melyet kupula vesz körül. Az integumentum teljesen összenőtt a makrosporangiummal, s egyes fajokban a lagenosztóma pollenbefogó szerepét a mikropile vette át. Magvaik széles tojásdad alakúak, fél centiméteresek.[3] A *Calamopytiaceae* klád fajai nem ismertek teljesen, reproduktív szerveik nem kerültek még elő, de fájuk szerkeze sok hasonlóságot mutat a *Lyginopteris*-ekkel és a következő bekezdésben tárgyalt *Medullosa*-félékkel,

A „magvaspáfrányok" csoportja a karbonban bontakozik ki teljes sokféleségében, legjellegzetesebb képviselőikkel, a permig kitartó *Medullosa*-félékkel („*Medullosales*", 8.5c ábra). Magas, a mai páfrányfákhoz hasonló megjelenésű nyitvatermők voltak. Többszörösen szárnyalt leveleik vastag nyéllel illeszkedtek a fél méter átmérőjű törzshöz, s a többméteres hosszúságot is elérték. Másodlagos vastagodású fatestükben többköteges nyalábok húzódtak, ezek külső oldalán alakult ki a másodlagos xylem. Tracheidáik igen nagyok voltak, ami nagy mennyiségű víz felvételét tette lehetővé, de hátrányos a száraz és hideg

3 Strullu-Derrien et al. (2010) petespórás gombaparazitákat találtak a *Lyginopteris* kérgében és gyökerében – ez a legrégebbi eddig ismert élősködő életforma az *Oomycetes* kládon.

klímában. Virágporuk prepollen volt, a fertilis oldalágak gerincén, nagy szünangiumokban fejlődött (8.5c ábra alul). Egyes fajoknál azonban a tetrádnyom helyett egy hasítékot találunk, azaz megjelent a monoszulkát pollen. Magkezdeményeiket a fentiekkel ellentétben nem övezték kupulák. A makrosporangiumban edények voltak, ami azzal magyarázható, hogy az eredeti integumentum összenőtt a nucellussal, a szabad integumentumnak tűnő réteg pedig valójában a kupula. Magvaik nagy méretűek (néhány cm, a rekord a 10 cm-t is elérő *Trigonocarpus leanus*), sugaras szimmetriával, s alig különböztethetők meg a cikászokétól. A magkezdemények a levélüstök közepén fejlődő rövid ágakon csoportosultak. Mindezek alapján a *Medullosa*-típusú magvaspáfrányokat néha a cikászok elődeinek tekintik. Kladisztikai értékelések szerint azonban a *Medullosales*-t követően még beékelődik két kisebb klád, majd a növényi evolúció csak ezután folytatódik két külön vonalon – így a *Medullosa*-félék nemcsak a cikászok előfutárai vagy oldalági rokonai, hanem sok egyéb nyitvatermőnek és a zárvatermőknek is.

A *Peltaspermales* klád képviselői valamivel későbbi eredetűek, a perm végi kihalási hullámot is túlélték, és a triászig kitartottak. Legismertebb az *Autunia* (= *Callipteris*) *conferta* (8.5d ábra), ami egyike a biológia történetében legelőször ábrázolt fosszilis növényeknek.[4] Makrosporangiumai ernyőszerű tartók alsó (abaxiális) oldalán fejlődtek, amelyek füzérszerűen sorakoztak a főtengelyen. Magja kétoldali szimmetriát mutatott. Levelei kétszeresen szárnyaltak, a levélkék nemcsak az oldalágon, hanem a fő gerincen is megjelentek – ez egyértelmű apomorf bélyeg a csoportban. A levélszárnyak kiszélesedése és megnyúlása, majd összenövése vezethetett S. V. Naugolnykh rekonstrukciója szerint (8.5e ábra) az osztatlan levéllemez kialakulásához (*Peltaspermopsis*), ami a következő csoportokban általánosan jellemző.

A „magvaspáfrányok" további evolúciójában teljesen eltűnik a kupula, a pollenen az exinerétegek elválásával két légzsák jelenik meg – amit a mai fenyőfélék egy részénél is tapasztalunk. Ezt sokan a szélbeporzás egyértelmű jeleként fogják fel, melynek ellentmond, hogy igen sok szélbeporzású nyitvatermő légzsák nélküli virágporral is jól megvan. Egy újabb értelmezés szerint (Leslie 2010) a légzsákos pollen a lefelé forduló magkezdemény csúcsán, a mikropilén fejlődő cseppben könnyen felemelkedik a magkezdemény belsejébe, míg a felálló magkezdeménnyel bíró fajoknál a légzsákok csak akadályoznák a pollen lesülyedését (részletesebben 8.12 cédula). A fenyőfélékre utal az erőteljesen elágazó hajtásrendszer is. Ilyen növények voltak a *Callistophyton*-félék, amelyek az ugyancsak fenyőket idéző hosszúkás, kétoldali szimmetriát mutató (platysperm) magról nevezetesek (8.5f ábra). Eusztéléjük volt másodlagos vastagodással. Sporangiumaik a páfrány jellegű, sokszorosan osztott levélen, a végső levélszárnyak alján sorakoztak. A levélszárnyak nyelv alakúak, enyhén karéjosak. Emellett hegyes pikkelylevelek is fejlődtek a növényen. A magkezdeményen, ősi sajátságként, megőrződött a lagenosztóma, és az integumentum is csak az alapi részen nőtt össze a nucellussal. Leleteik a felső karbontól a permig kerültek elő, a triász kezdetét jelentő kihalási hullám velük is végzett.

4 A svájci J. J. Scheuchzer 1723-ban megjelent *Herbarium diluvianum* című művében a 2. képtáblán. Lásd 8.5d ábra.

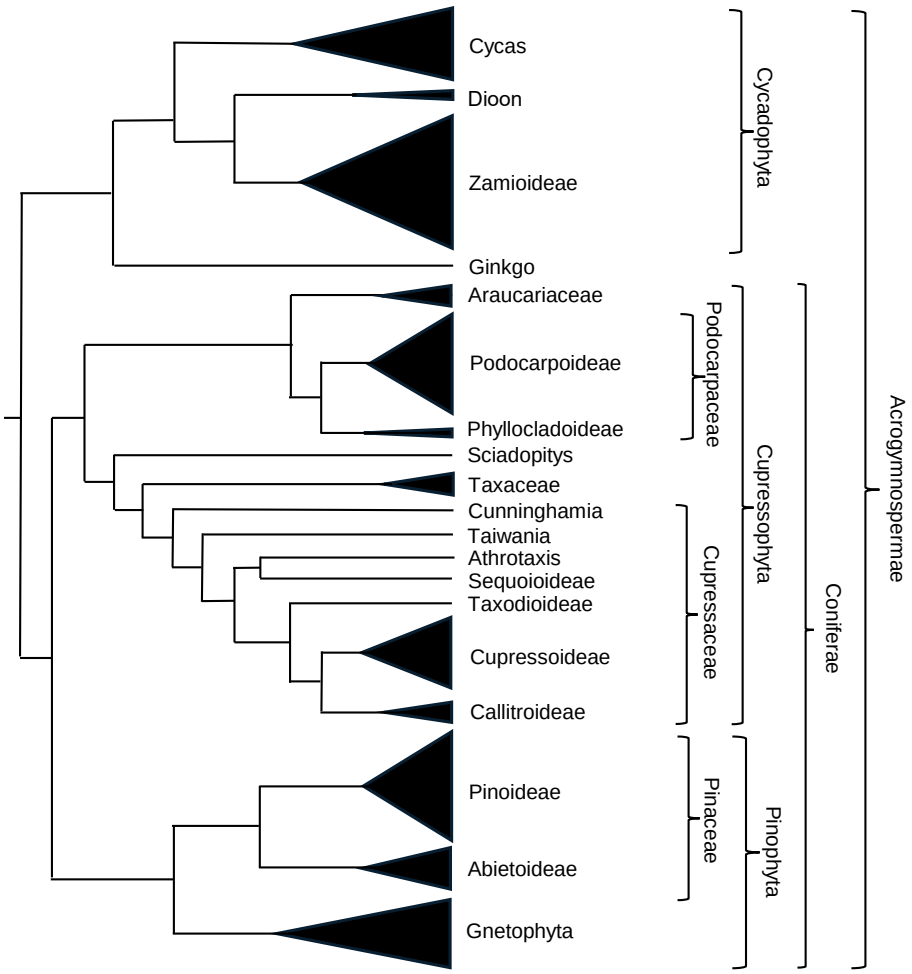
## 8.3 *Acrogymnospermae* – recens nyitvatermők és rokonaik (1139)

A „magvaspáfrányok" kládjai közé ékelődik az az evolúciós vonal, amely az összes ma élő nyitvatermőt magában foglalja. Neve: *Acrogymnospermae*, azaz a nyitvatermők – időben – „csúcsi" vagy „végső" elhelyezkedésű csoportja. Az összes valaha élt nyitvatermő parafiletikus taxonjával ellentétben, amit „*Gymnospermae*" néven tárgyalt a hagyományos rendszertan, ez a csoport már monofiletikus. Ezen belül először a cikászok és ginkók kládja (*Cycadophyta* + *Ginkgophyta*) különül el a „tobozos" nyitvatermőktől (*Coniferophyta*, l. a 8.3 ábra koralldiagramját és a 8.6 ábra kondenzált kladogramját) – mely utóbbi nem túl szerencsés elnevezés, hiszen toboz a cikászoknál is van, míg a fenyőknél egyáltalán nem általános. Az alábbi definíció eredeti változata tükrözi a hagyományos felfogást, miszerint a mai nyitvatermők négy csoportba sorolhatók: a cikászokra, a ginkófélékre, a fenyőfélékre és a *Gnetum*-félékre. Ezt azonban molekuláris vizsgálatok nem igazolták, ugyanis a fenyők egyik csoportja, a *Pinaceae*, filogenetikailag közelebb áll a *Gnetum*-félékhez, mint a többi fenyőhöz.

## 8.4 Cikászok és ginkók

A cikászfélék és ginkófélék filogenetikai viszonya sokáig kérdéses volt. Számos korábbi értékelés szerint nem testvérek, pl. mitokondriális gének alap-

**Definíció:** Az *Acrogymnospermae* egy koronaklád, vagyis a legkisebb klád, amely a következőket tartalmazza: *Cycas circinalis, Pinus sylvestris, Ginkgo biloba* és *Gnetum gnemon* (jelen fejezet), míg a *Magnolia tripetala*-t (321. oldal) már nem (Cantino et al. 2007). Miután az idézett publikációt követően derült ki, hogy a *Pinus* és a *Gnetum* közelebbi rokonok, mint korábban feltételezték (lásd 294. oldal), pontosabb a meghatározás, ha a *P. sylvestris*-t a *Podocarpus macrophyllus*-ra cseréljük (vö. a *Spermatophyta* definíciójával, 250. oldal).




**8.6 ábra.** Az *Acrogymnospermae* kondenzált kladogramja. Az egyes csoportokat reprezentáló háromszögek alapja arányos a taxonok mai fajgazdagságával.

ján a cikászfélék a recens nyitvatermők kládjának alapi helyzetébe kerültek. Úgy tűnik, hogy Liu et al. (2022) tettek pontot a vita végére, magban kódolt és kloroplasztiszgének alapján egyértelműen igazolták a cikászok és ginkók testvércsoporti kapcsolatát. Mindezt számos morfológiai sajátság is alátámasztja: az érett mag gömbded alakja és kétrétegű (kemény és lágy) burka, a csillós spermatozoidok és a hausztoriális pollentömlő (zoidogámia), villás erezet a levelekben és a kétlakiság kromoszomális hátterében mutatkozó egyezések (8.3 cédula). Ezek akkor is erős érvek, ha nagy részük pleziomorf tulajdonságnak tekinthető. A kládnak még nincs általánosan elfogadott neve.

### *8.4.1 Cycadophyta*

Erre a kládra esik az összes ma élő cikászféle (*Cycadales*) és az idetartozó génuszok kihalt képviselői, valamint minden fosszilis nyitvatermő, amely közelebbi rokonságban van velük, mint a *Ginkgophyta* fajaival. Eddig legalább 35 formanemzetséget fedeztek fel és neveztek el, amelyek jelentős része a mezozoi-

**8.3 cédula: Kétlakiság és az ivari kromoszómák**

A mai (recens) nyitvatermők jelentős része (65%) kétlaki, ideértve minden cikászfélét, a ginkót és az összes *Gnetophyta* fajt, a podokarpuszok és a tiszafafélék mintegy 90%-át és a ciprusfélék 30%-át. A kétlakiság genetikai meghatározottsága nem mindig látszik az ivari kromoszómákon: a homomorf esetben nincs formai elkülönülés, a nemet molekuláris mechanizmusok determinálják, mint például a citozin metilációja (Ohri & Rastogi 2019). A cikászok közé tartozó *Bowenia, Stangeria* és a névadó *Cycas* génusz egyes fajait és a *Ginkgo bilobá*t a heteromorfia jellemzi, a női egyedek XX, a hímek pedig XY típusúak. A *Cycas* és a *Ginkgo* kromoszómaszáma is azonos (n = 12), bár a cikászfélék körében az evolúció a kromoszomák számának csökkenésével járt (pl. a *Zamia* esetében n = 8). Az XX/XY típust a nyitvatermőknél rajtuk kívül eddig csak a filogenetikailag biztosan távolra eső *Gnetophyta* fajainál azonosították, ahol a haploid kromoszómaszám 7, 11, 12 és 24 is lehet.

kumból (triász, jura és kréta) származik, egyértelmű jurabeli diverzitásmaximummal. Ismereteink erősen hiányos leletekre támaszkodnak, a fajleírás alapja rendszerint törzs-, levél- vagy termőlevél-töredék, mag, pollen, és csak ritkán a teljes növény (*Antarcticycas, Leptocycas*). Filogenetikai kapcsolataik ismeretlenek, sokféleségüket a koralldiagramon erősen hipotetikus oldalágak felhasználásával próbáltam meg érzékeltetni (8.3 ábra). A *Ctenis* levélmaradványok már a permben megjelentek, majd nagy számban kerültek elő, és egészen az eocénig kitartottak. Szárnyalt leveleikben párhuzamos, gyakran anasztomizáló erezet futott. A kihalt fajok között teljesen ép levelűek is előfordultak (*Taeniopteris*), de az ép levél valószínűleg nem kiindulópont, hanem inkább egy régóta eltűnt végállapot lehetett a cikászlevél többirányú evolúciójában. Nagyon valószínű viszont, mutatva a paleobotanika bizonytalanságait, hogy a *Taeniopteris* formagénusz nemcsak cikászféléket, hanem hasonló megjelenésű „magvaspáfrányokat" is magába foglal. Közeli rokonok lehetnek a *Nilssoniales* fajai, amelyeket szintén ép szélű vagy hasogatott levél jellemez.

### *8.4.2 Cycadales – cikászok (375)*

Megjelenésükben erősen emlékeztetnek a páfrányfákra és a pálmákra: törzsük többnyire nem elágazó (ha mégis, akkor villásan), sokszor hordószerű. Gyakran fává nőnek, bár egyes fajok alacsonyak, bokrosak, s törzsüket föld alatti gumó helyettesíti (pl. *Zamia*). Általában lassan fejlődnek, sok száz évig is elélnek. Fájuk másodlagosan vastagodik, tele van nyálkajáratokkal s tekintélyes bélszövettel. A törzsben igen sok keményítő halmozódhat fel. Levélalapjaik maradványai erős páncélt képeznek a törzs felszínén, jelentősen megnövelve annak szilárdságát. Méretes, örökzöld bőrnemű leveleik nagy üstököt alkotnak, általában egyszeresen, ritkán kétszeresen (*Bowenia*) szárnyaltak, hosszuk néhány cm-től a 7 méterig terjed (*Zamia*, illetve *Cycas*). A fiatal levélszárnyak (s nem a teljes levélgerinc) a *Cycas*nál pásztorbotszerűen felcsavartak (8.7a ábra) – akár a hasonló tulajdonságot párhuzamosan kialakító páfrányok levele. A cikászok jellegzetessége az övszerű levélér-leágazás: a levélbe futó erek a törzs átellenes oldalán válnak le a központi hengerből, és egy félkört leírva kerülnek a levélalaphoz (8.7b ábra). A törzs felső részét apró pikkelylevelek borítják. Gyökérzetüket egy karószerű, mélyre lehatoló főgyökér és sok oldalgyökér jellemzi. Ezeken kívül villásan elágazó, a felszín felé növő ún. korallgyökereket is növesztenek, amelyekben gyakran szimbionta, nitrogénkötő cianobaktériumok (pl. *Anabaena, Nostoc*) találhatók. A növény nitrogénvegyületeket kap a baktériumoktól szerves anyagokért cserébe.

Minden cikász kétlaki, azaz a porzós és a magkezdeményes levelek külön egyedeken fejlődnek (vö. 8.3 cédula). Ez az első csoport, ahol a sporofillumok tobozba tömörülnek (amit az angol nyelvű szakirodalom gyakran sztrobilusznak nevez). A mikrosporofillumokon igen sok mikrosporangium (pollenzsák) csoport fejlődik az alsó (abaxiális) oldalon. A pollen monoszulkát jellegű, légzsákok nincsenek rajta. Éretten két kisebb sejt (prothallium és antheridiális) és egy nagyobb tömlőképző sejt van benne. Az antheridiális sejtből beporzás után egy nyélsejt és egy spermatogén sejt képződik, s ez utóbbi két hímivarsejtté osztódik. A *Microcycas* nyélsejtje is aktív, és többszörös osztódással akár 16 ivarsejtet is kialakíthat. Lényeges különbség a kihalt elődökkel szemben, hogy a makrosporangiumok nem oldalágak csúcsán vagy a levélgerincen, hanem levélszéli helyzetben fejlődnek. A makrosporofillumok kialakulása a ma élő cikászféléken is jól mutatja a redukció folyamatát. A *Cycas* makrosporofillumai szabadon álló, szeldelt levelek, több, oldalsó elhelyezkedésű magkezdeménnyel (pleziomorf állapot). A *Dioon* jóval kisebb makrosporofillumain csak két magkezdeményt találunk. A levéllemez redukálódása a *Macrozamia*, majd a *Zamia* esetében tovább fokozódik (8.7c ábra). A *Cycas*-on kívül az összes génuszban a makrosporofillumok magkezdeményes, azaz női tobozt formálnak, melynek hossza a 90 cm-t is elérheti. A korábbi vélekedéssel ellentétben a cikászoknál nem a szélbeporzás dominál, hanem a rovarbeporzás (bogarak is). A pollenszemcsék a mikropile cukros oldatába – a pollinációs cseppbe – ragadnak, majd a pollenkamrába süllyednek. A pollen disztális oldalán kialakuló pollentömlő a hím gametofitont rögzíti és táplálja. A nagy, spirális csillókoszorús spermatozoidok (átmérőjük 0,4 mm is lehet a *Zamia* esetében, ami rekord az élővilágban, 8.7d ábra) a felrepedt tömlőn át az archegoniális kamrába jutnak, egyikük visszafejlődik, a másik pedig úszva teszi meg a rövid utat az igencsak nagy méretű (max. 6 mm) petesejtig. A megtermékenyítést követően a magkezdemény leeshet az anyanövényről, és az embrió teljes kifejlődéséig több hónap, akár egy év is eltelhet. Az egysejtű állapotban kezdetben sok nukleusz van benne, a sejtfalak később alakulnak ki. A mag nagy, sugarasan szimmetrikus, lisztes állományú, húsos és színes burokkal. Általában állatok terjesztik. A cikászoknak rendszerint két sziklevelük van, de ez a szám 6-ig is felmehet. Kromoszómaszámuk n = 8–13.

A ma élő génuszok elterjedése erősen diszjunkt, a meleg és meleg mérsékelt területekre korlátozódik. Arnold (1953) – általánosan elfogadott – feltételezése alapján a cikászok egy korábban, a krétában jóval elterjedtebb és diverzebb csoport képviselői (8.7e ábra), ugyanis ezt a szigetszerű elterjedést újkeletű globális migrációval nemigen lehet kielégítően megmagyarázni. Egy kicsit elkoptatott szóhasználattal élve, a számos pleziomorfiát megőrző cikászokra sokáig „élő kövületként" tekintettünk. A molekuláris kalibrálás módszerével azonban nemrég kiderült (Nagalingum et

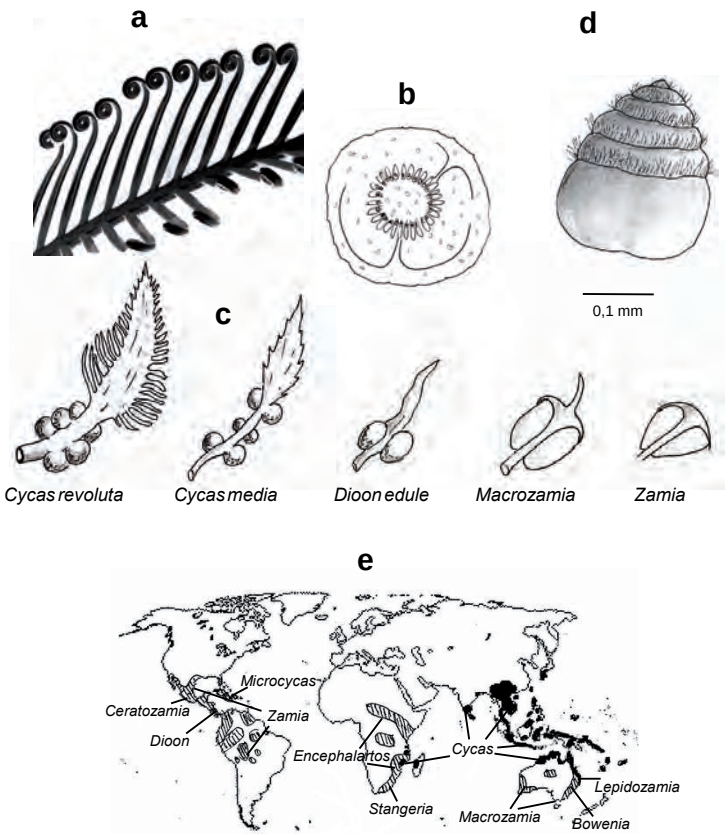
al. 2011), hogy a legöregebbnek talált *Bowenia* két faja is csak a krétáig vezethető vissza, míg a legtöbb ma élő faj nem idősebb 12 millió évesnél. A cikászok mindössze 10 génusszal, újabb adatok (http://cycadlist.org/) szerint már jóval több mint 300 fajjal vannak jelen a Föld mai flórájában. Belső kladisztikai viszonyaikat különféle riboszomális és plasztisz gének alapján sokan vizsgálták az utóbbi évtizedben, ezért kladogramjuk egyre inkább stabilizálódik. Először a *Cycas,* majd a *Dioon* ágazik le, mely utóbbi a *Zamioideae* testvércsoportja. Az ebben található nyolc génusz kladisztikai kapcsolatai Liu et al. (2022) szerint a következők: **{***Macrozamia* {*Lepidozamia*, *Encephalartos*}} {*Bowenia* {*Ceratozamia* {*Stangeria* {*Microcycas, Zamia*}}}}.

## *Cycas (119)*

Az alapi helyzetben lévő *Cycas* időben is jól elkülönül, evolúciója becslések szerint kb. 190 millió éve vált el a többi cikászétól. Elterjedési területe Kelet-Afrikától Mikronéziáig és Ausztráliáig húzódik. A többség szűk területen él, kihalástól veszélyeztetett, például csak Vietnamban 27, csak Kínában pedig 23 faj fardul elő. Porzós tobozaik nagyok, magkezdeményeik viszont nem tömörülnek tobozba, hanem szabadon álló termőlevelek szélén fejlődnek a törzs csúcsán. Az elsőként megismert, Linné által leírt faj az indiai *C. circinalis* (8.8a–b ábra). Magja alapos mosás után ehető, lisztté őrölve kenyérfélék alapanyaga. A Japánban őshonos *C. revoluta* (8.8c ábra) gyakran ültetett haszonnövény („ságópálma"): bélszövetének magas a keményítőtartalma. (A beltartalmat ságónak nevezik, de vigyázat, a pálmák között is van ságót adó faj! L. 422. old.: *Arecaceae*.) Magjuk, akár más cikászoké, ehető – de a benne levő méreganyagok (a cikazin nevű glikozidok) csak alapos sütés vagy főzés után bomlanak le, vagy hosszas áztatással oldhatók ki. Magát a ságót is át kell mosni fogyasztás előtt. Liu et al. (2022) szerint a méreganyagok génjei horizontális géntranszferrel gombákból kerültek a cikászokba, ezáltal megnövelve a növényevőkkel szembeni ellenállóképességüket. A kínai-vietnami *C. multipinnata* levelei vastag gumóból fejlődnek, nyelük az összes nyitvatermő között a leghosszabb, eléri a 3,5 métert, míg a levél a hetet – és érdekes módon ezt a feltűnő növényt csak 1994-ben írták le. A legrégebbi fosszilis lelet a génusz evolúciós centrumából, Kína eocénjéből származik.

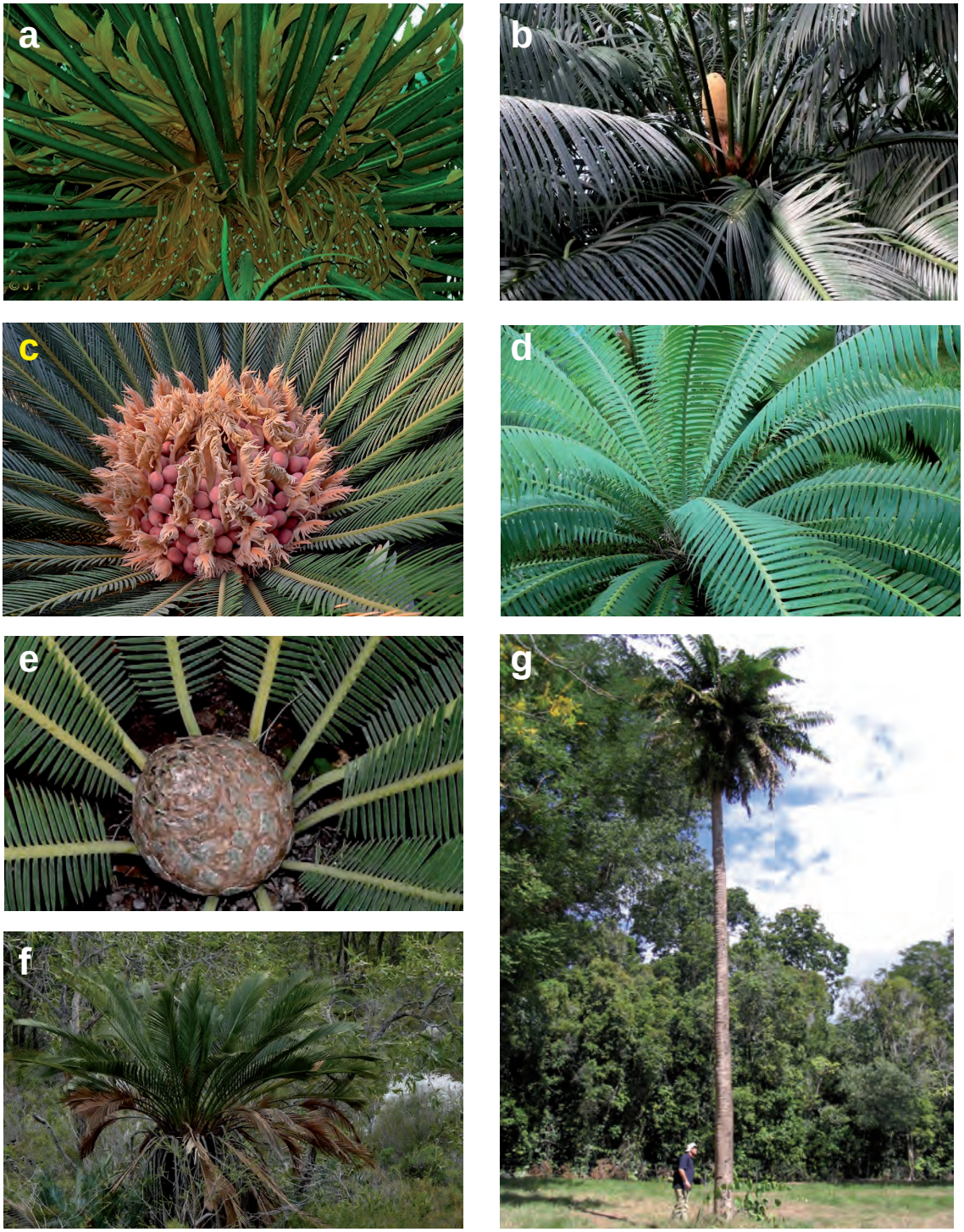
## *Dioon (18)*

A *Dioon* fajok makrosporofillumán felfedezhető a levéllemez maradványa, mindkét oldalán egy-egy magkezdeménnyel (dioon = kéttojásos, görög). Levélszárnyaik, a cikászokkal ellentétben, fiatalon




**8.7 ábra. a:** A *Cycas* pásztorbotszerűen csavarodó fiatal levélszárnyai, **b:** a *Zamia floridana* szárkeresztmetszete a levélér leágazásokkal, **c:** a makrosporofillum alakulása néhány cikászféle növényen, **d:** a cikászok hímivarsejtje, **e:** a cikászfélék földrajzi elterjedése (fekete: *Cycas,* vonalas: *Dioon* és *Zamioideae*).

is egyenesek. Közép-amerikai elterjedésűek, trópusi erdőkben él a legtöbb faj, de egyesek jól viselik a száraz éghajlatot. Feltételezések szerint elérhetik az 1000 éves kort is. A *D. spinulosum* (8.8d ábra) 17 méter magasra is nőhet. Leginkább a *D. edule* (8.8e ábra) magját fogyasztják, ami enyhén mérgező csupán. Az archegóniumában fejlődő központi sejt eléri a 3 mm hosszúságot, s minden jel szerint a legnagyobb ismert egymagvú sejt.




**8.8 ábra. a-b:** *Cycas circinalis* női, ill. hím egyede, **c:** *C. revoluta* (ifj. Papp L.), **d:** *Dioon spinulosum,* **e:** *D. edule,* **f:** *Macrozamia fraseri* (Ny-Ausztrália), **g:** *Lepidozamia hopei* (Queensland, coenobita, CC BY).

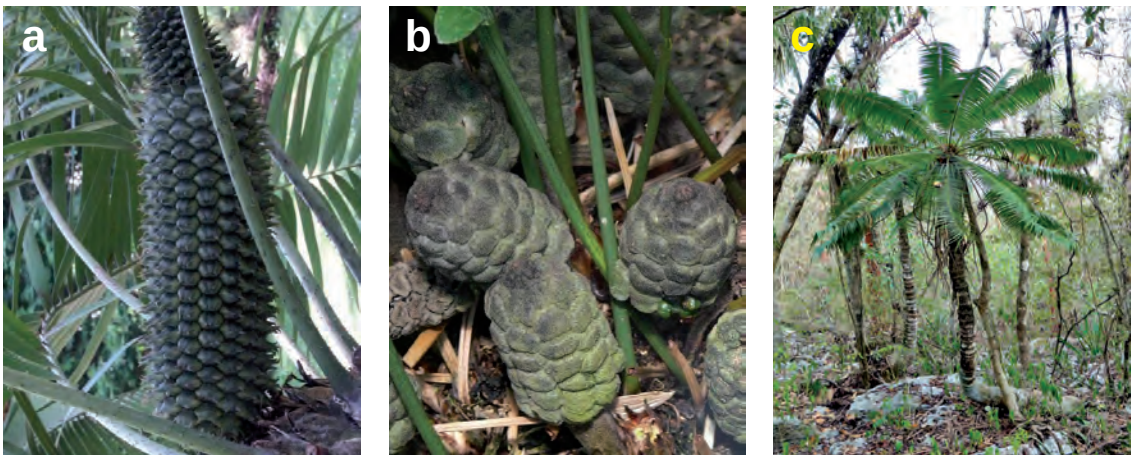



**8.9 ábra. a:** *Encephalartos horridus*, **b:** *E. lehmannii* (Dél-Afrika), **c:** *Bowenia spectabilis*, **d:** *Stangeria eriopus* (Dél-Afrika).

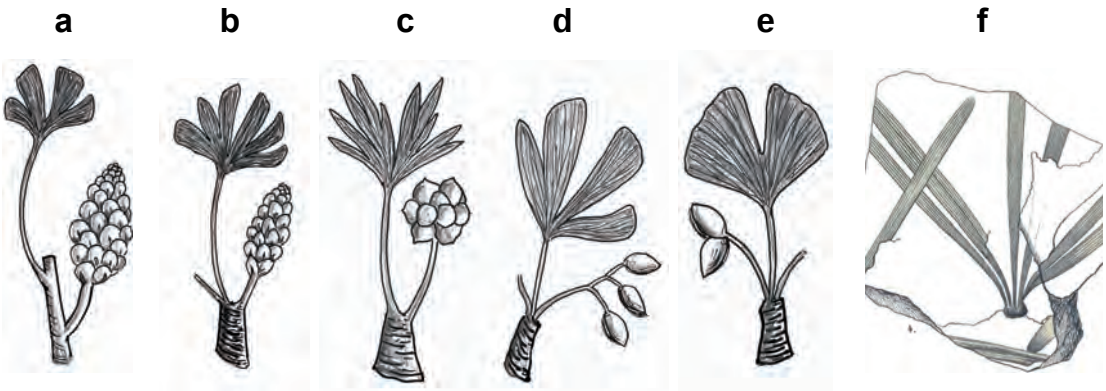
*Zamioideae (238)*

A *Dioon* testvércsoportja a *Zamioideae* klád, amely kb. 125 millió évvel ezelőtt hasadt tovább. Morfológiailag leginkább a női toboz kialakulása köti őket össze: a levéllemez egy szálkára redukálódott vagy teljesen eltűnt. A *Macrozamia* és a *Lepidozamia* minden faja Ausztráliában él, többségük keleten, de van nyugat-ausztráliai képviselőjük is (*M. fraseri*, 8.8f ábra). A *M. communis* tűzálló képességéről híres, magkezdeményes tobozai a tűz után fejlődnek ki. A *L. hopei* a legmagasabbra növő cikászféle, elérheti a 20 métert is (8.8g ábra). A *L. peroffskyana* is óriási méreteivel tűnik ki; a hím toboz 75 cm, a női toboz 90 cm hosszú is lehet, az utóbbi akár 45 kg-ot is nyomhat. További érdekessége, hogy egy, a szentpétervári botanikus kertben növő példány alapján írták le 1857-ben. A legközelebbi rokon *Encephalartos*-ok is hasonló tobozméretekkel büszkélkednek, s a törzsön több is lehet belőlük. Elterjedési területük a trópusi és Dél-Afrika. Törzsük lisztes bélszövete a bennszülöttek tápláléka volt egykoron – általános felhasználásának a fajok megritkulása vetett véget. Egyikük, az *E. latifrons* már alig található meg a szabad természetben, s a fokvárosi Kirstenbosch Botanikus Kertben a fajmegőrzési program keretében 100 éve ültetett 13 példányát pedig egyszerűen ellopták.[5] Az *E. horridus* (8.9a ábra) alacsony termetű cikász, erősen szúrós, kékesszürke levelekkel. Az *E. laurentianus* viszont 15 méteres magasságával és 1 méteres törzsátmérőjével a legerőteljesebb ma élő növény a *Cycadales* kládon. Fokföld szukkulens növényei között nő az *E. lehmannii* (8.9b ábra) azt demonstrálva, hogy a cikászok igen száraz klímát is elviselhetnek. Ezzel éles ellentétben a *Bowenia* két, queenslandi endemizmusa a nedves trópusi klíma kedvelője – jellegzetességük a kétszeresen szárnyalt levél (8.9c ábra). A *Ceratozamia* 38 esőerdei faja közép-amerikai, többnyire rendkívül szűk elterjedési területtel, s emiatt szinte mind veszélyeztetett. Feltűnő sajátságaik a sporofillumokon párosával álló hosszú, szaruszerű (ceras = szaru, görög) kiemelkedések. A széles, vékonyabb levélszárnyú fajok a nedves klímát kedvelik, a keskeny, vastagabb levélkéjűek viszont jobban tűrik a szárazságot. Karcsú tobozaik (8.10a ábra) a 70 cm-es hosszúságot is elérhetik. A dél-afrikai elterjedésű *Stangeria eriopus* („hottentottafej") törzse a föld alatt fejlődik, levele páfrányszerű, vagyis lényegesen eltér a többi cikászétól (8.9d ábra). Nem véletlen tehát, hogy először páfrányként írták le. W. Stanger (1811–1854) angol botanikus – akiről később elnevezték – a tobozt megtalálva jött rá, hogy valójában egy cikászféle növényről van szó. A *Zamia* génusz 60 faja az USA déli államaitól Bolíviáig fordul elő. A panamai *Z. pseudoparasitica* epi-

5 http://www.iol.co.za/scitech/science/environment/cycad-thieves-major-threat-to-rare-plants-1.1733630




**8.10 ábra. a:** *Ceratozamia mexicana*, **b:** *Zamia pygmaea*, **c:** *Microcycas calocoma* (Kuba, T. Aronson, CC BY-SA).




**8.11 ábra. a:** *Kerpia macroloba,* **b:** *Karkenia*, **c:** *Yimaia,* **d:** *Ginkgo yimaensis,* **e:** *G. biloba*, **f:** *Phoenicopsis angustifolia* (Flora Fossilis Arctica, Public domain).

fiton életformájával tűnik ki, magját denevérek terjesztik. A legkisebb cikász a kubai, szárazságtűrő *Z. pygmaea* (8.10b ábra): az egész növény legfeljebb 30 cm magas. Az ugyancsak kubai *Microcycas* egyetlen faja (*M. calocoma*, 8.10c ábra) viszont – nevével ellentétben – eléri a 10 métert is!

### *8.4.3 Ginkgophyta*

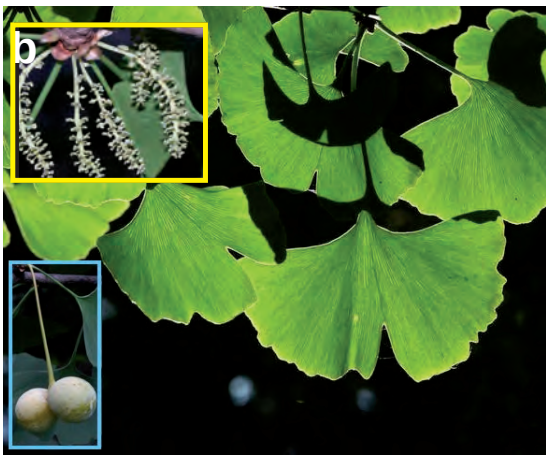
Mindössze egyetlen ma élő faja ismeretes, a *Ginkgo biloba*, a ginkófa (elavult és félrevezető régi nevén „páfrányfenyő”[6]). Lebenyezett levelű rokonai (pl. *Kerpia, Karkenia*, 8.11a–b ábra) a perm óta ismertek sőt, már a karbonban is találtak „gyanús” leleteket. A középső és késői triászban meglehetős gyakoriak voltak, és a jurában érték el fénykorukat, változatos levélformákkal és reproduktív hajtásokkal. Idesorolható például a *Yimaia* (8.11c ábra), melynek 8–10 magkezdeménye fejlődött egy hajtáson. Maga a *Ginkgo* is jurabeli eredetű, mint például az éklevelű *G. digitata* és a még kevesebb magkezdeménnyel bíró *G. yimaensis* (8.11d ábra). Paleobotanikusok szerint az eocén egyes leletei már a mai *G. biloba* (8.11e ábra) képviselői voltak, így ez a faj minimum 49 millió éves. Visszaesésük a késő krétában kezdődött, nem kismértékben az egyre jobban előretörő zárvatermőknek köszönhetően. Feltehetőleg közeli rokonok a már kihalt *Czekanowskiales* fajai. Rokonságukat elsősorban a kutikula kémiai sajátságaira alapozzák. Mélyen hasadt levelekkel rendelkező fák vagy cserjék voltak, a késő permtől a kréta végéig éltek a Földön. Ismert képviselőjük a *Phoenicopsis angustifolia* (8.11f ábra).

#### *Ginkgo – ginkó (1)*

A *G. biloba* talán vadon is előfordul (DNy-Kínában, a Tibeti-fennsík peremén), de fennmaradása, elterjesztése valószínűleg a kerti kultúráknak köszönhető. (8.12a ábra). Közép-Kínában (Hszian) van egy 1400

6 Félrevezető, mert a páfrányok és a fenyők közötti, sosem volt átmenet illúzióját kelti az avatalatlan érdeklődőben. Jobb, és nyelvünket is színesíti, ha a japánból kölcsönözzük a faj nevét.




**8.12 ábra. a:** *Ginkgo biloba* 600 éves példánya (Öttornyú templom kertje, Peking), **b:** *G. biloba* levele, porzós virágzata és magkezdeményei.

évesnek becsült példánya is, Koreában pedig egy 1500 éves is él, ami viszont idősebb, mint a környező emberi települések! A ginkó 30 méteres magasságot is elérő, kétlaki, szélbeporzású, gazdagon elágazó, lombhullató fa. Levelei legyező alakúak (8.12b ábra), többnyire kétkaréjúak, villás elágazású, sokszor anasztomizáló erezettel, a levélnyélben két befutó érrel. A levelek még egy egyeden belül is nagy alaki változatosságot mutatnak. Porzós tobozai (v. mikrosztrobiluszai) kb. 3 cm hosszúak, az egyes sporofillumok csúcsán 2 pollenzsákkal. A pollen monoszulkát, nem zsákos. A cikászokhoz hasonlóan a spermatozoidok csillókoszorúsak, önálló mozgásra képesek. A pollentömlő, akár a cikászoknál, nem a hímivarsejt vezetésére, hanem támasztékul és tápláló képletként (haustorium) szolgál. A női sztrobilusz redukált, két magkezdeményt tartalmaz, de gyakran csak az egyik fejlődik maggá. A magot két réteg borítja, a belső nagyon kemény, a külső elhúsosodó, éréskor kellemetlen szagú. A megtermékenyítés rendszerint még a fán, a csíra (embrió) teljes kialakulása pedig a magkezdemény lehullása után kövekezik be.

A cikászokkal közös további pleziomorfia a sokmagvú makrogametofiton és embrió is. A sziklevelek száma 2–3. A növény különleges, bár nem egyedi sajátsága az ivari kromoszómák jelenléte (XX a női, XY a hím egyedekben, vö. 8.3 cédula). A kromoszómaszám n = 12 – ami sok fenyőre is jellemző. A talán még nagyobb különlegességről, a ginkó sejten belüli „szimbiontáiról", a *Coccomyxa* zöldalgákról pedig már megemlékeztünk a 107. oldalon. Igazi együttélésről egyébként nincs szó, mert a gazdasejtben az algának csak fejletlen, nem fotoszintetizáló alakja rejtezik, s csak abból kiszabadulva válik életképessé.

A *Ginkgo biloba* jellegzetes levelei egy lassú, kevés változással járó evolúciós sor eredményeként foghatók fel. Az egy sztobiluszban fejlődő magkezdemények száma azonban biztosan magasabb volt egykoron: a tobozszerű elrendeződés mára 1–2 magkezdeményre redukálódott (8.11a–e ábra). Ennek megerősítése, hogy néha kettőnél több is megjelenhet a ginkón (atavizmus!). Magja – magas keményítőtartalma folytán – ehető, de egyszerre túl sokat még pirítva sem ajánlatos elfogyasztani belőle, mert hőre nem bomló méreganyagokat tartalmaz. A ginkó azonban nem elsősorban ezért, hanem gyógyászati alkalmazhatósága miatt vált közismertté (8.4 cédula). Sajátságos módon, bár gyakorlatilag a kihalás szélén állt, mesterséges körülmények között, még szennyezett levegőjű helyeken is jól megél, s ellenálló a rovar- és gombakártevőkkel szemben is.

**8.4 cédula: Agyélesítés „élő kövülettel"?**

Drogériákban és az interneten számos, a ginkó leveléből származó készítmény kapható („jó áron"), melyeknek a forgalmazók és gyártók vérkeringést karbantartó, a mentális egyensúly fenntartását biztosító és emlékezetjavító hatást tulajdonítanak. Kétségtelen, hogy a levelek kivonata igen sok vegyületet tartalmaz, közöttük olyanokat is, amelyek másutt nem fordulnak elő, de ezek inkább ártanak, mint használnak. Növelhetik a vérzés kockázatát, megzavarják a gyomor működését, és allergiás reakciót is kiválthatnak. Laws et al. (2012) értékelése szerint egészséges emberek memóriájára és összpontosító képességére egyáltalán nem hatnak, legfeljebb az időskori demencia esetében okoznak némi javulást. A tradicionális kínai gyógyászatban ugyan sok más betegséget is kezeltek/kezelnek a ginkó levelével és magjával, de gyógyhatást mindmáig nem sikerült egyértelműen és tudományosan igazolni.

## *8.5 Pan-Coniferae* – fenyőfélék és elődeik

A *Cycadophyta* + *Ginkgophyta* klád testvércsoportja a fenyőféléket és elődeiket magába foglaló nagy klád, melynek képviselői a karbontól mindmáig jelen vannak a Föld flórájában. Legfontosabb apomorfiáik (amelyek tovább is változhatnak a csoporton belül) az összetett,

**Definíciók:** A *Coniferae* a legkisebb koronaklád, amelyben megvan a *Pinus strobus*, a *Cupressus sempervirens*, a *Podocarpus macrophyllus*, a *Taxus baccata* és a *Gnetum gnemon* (mind jelen fejezet, vö. de Queiroz et al. 2020, kiegészítve a *Gnetum*-mal).

A *Pan-Coniferae* a *Coniferae* teljes kládja, vagyis benne van minden olyan kihalt nyitvatermő, amelyek közelebbi rokonságban vannak a *Coniferae* tagjaival, mint bármely más növénycsoporttal (akár a cikászokkal, akár a zárvatermőkkel).

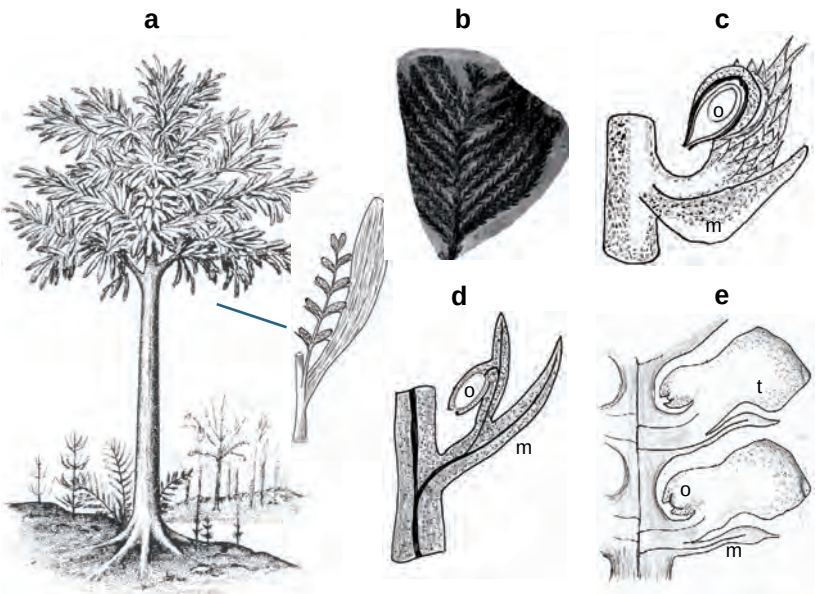
hajtás- és levélmódosulásokból álló női toboz és a visszafordult magkezdemény. Nevezhetjük őket tobozos nyitvatermőknek (conifer: tobozhordozó, görög), de ez nem teljesen fedi le az egész csoportot, hiszen bőven vannak toboz nélküli fajok is benne, amint a 8.3 rész elején már említettük. A „fenyő" elnevezés se tökéletes, mert semmiképp sem illik az idetartozó *Gnetum*-félékre, s ezért csak parafiletikus taxont jelölne. Jobb kifejezésünk – egyelőre – nincs.

### *8.5.1 Cordaitaceae – nyitvatermő ősfák*

A fenyőtoboz kialakulására vonatkozó elképzelések szempontjából igen fontos csoport, amely a karbon időszakban jelent meg. Nagy termetű (30 m magas, 1 m törzsátmérőjű), erdőalkotó fák voltak, legnagyobb sokféleségben a mérsékelt övben bontakoztak ki a mai Szibéria területén (8.13a ábra). A *Cordaites*-ek fatestének szerkezete a mai fenyőkére hasonlít. Spirálisan elrendeződött leveleik hosszúkás-lándzsásak, akár 1 m hosszúak, villás elágazású, csupán látszólagosan párhuzamos erezettel. Széles alappal rögzültek az ágakhoz. Egyes fajoknál a levélben csak egy hosszanti ér futott – akár a mai tűlevelűek jelentős részében. Tobozszerű képletek – a cikászoktól függetlenül – itt jelentek meg először. A nagy lomblevelek tövénél oldalhajtások eredtek, ezeken két sorban murvaleveles másodrendű oldalhajtások sorakoztak, rajtuk spirális elrendeződésű pikkelyekkel (8.13a ábra, kis kép). A pikkelyek nagy része sterilis volt, csak a csúcsi pikkelyszerű tartóképletek hordoztak mikrosporangiumokat vagy egyenes állású magkezdeményt. Ez utóbbiak a pikkelyek végén jelentek meg. Pollenjük egy légzsákos. A megtermékenyítés folyamata valószínűleg szifonogámia volt, azaz a hímivarsejtjeiken nem voltak csillók. Magvaik (*Cordaicarpus*) kb. 1 cm hosszúak, elég nagy számban maradtak fenn. Idesorolják az első, bizonyítottan embriót tartalmazó magkezdeményt, amelyet *Nucellangium glabrum* néven írtak le a karbon utolsó (pennsylvaniai) korából. A perm végi, 252 millió évvel ezelőtti, vízhiánnyal és magas hőmérséklettel járó, 60.000 év alatt gyorsan lezajló globális katasztrófa végzett velük.

### *8.5.2 Voltziales – ősfenyők*

A ma élő fenyőfélék őseit, de inkább legközelebbi oldalági rokonait a paleobotanikusok a „*Voltziales*" taxonba (ősfenyők) sorolják. Az ősfenyők a felső karbontól, perm- és triászbeli virágkorral egészen a kréta végéig megvoltak a Föld flórájában. Vegetatív felépítésükre jó példa a *Walchia*, melynek éles szögben, sűrűn álló oldalágain rövid, pikkelyszerű tűlevelek fejlődtek (8.13b ábra). Az idetartozó fajok nagy termetű, vastag törzsű fák voltak, megkövesedett maradványaik megtekinthetők Új-Skócia (Kanada) északi partvidékén, ahol vagy 90 darab hosszú tuskó




**8.13 ábra. a:** *Cordaites* rekonstrukciója és porzós tobozai (Hirmer 1927 után), **b:** *Walchia* fosszilisan, **c:** *Emporia*, **d:** *Pseudovoltzia*, **e:** *Pinus* toboz keresztmetszet, m: murvalevél, o: magkezdemény, t: tobozpikkely.

ma is áll. Az ősfenyők legismertebb képviselője az *Emporia*, ami – anélkül, hogy a közvetlen leszármazást bizonyítottnak vennénk – több szempontból jelent változást a *Cordaites*-ekhez képest. A női jellegű oldalhajtáson a másodrendű hajtások már spirálisan rendezettek, ellaposodók, maguk a pikkelyek viszont szórtak, a magkezdemény pedig fordított állású (8.13c ábra). A permbeli ősfenyőknél (pl. *Pseudovoltzia*) pedig a másodrendű kis hajtások pikkelyei összenőttek, a magkezdemények száma csökkent, míg a murvapikkely megmaradt (8.13d ábra). Ez a struktúra már erősen emlékeztet a mai erdeifenyőfélék (*Pinaceae*) magvas tobozára (8.13e ábra). Ezek szerint tehát az oldalhajtás homológ a mai fenyők tobozának tengelyével.

A svéd C. F. Florin (1894–1965) által felvetett „*Cordaitales – Voltziales – Coniferae*" leszármazási sor persze csak felületes összegzése a fent elmondottaknak. Mindenesetre igen érdekes a *Cordaites*-ek és a recens *Podocarpus* porzós tobozcsoportjainak hasonlósága (vö. a 8.13a és a 8.14b ábrákat). A hajtás rövidülésével a *Pinus*-ok összetett porzós virágzati képletének kialakulása is megmagyarázható (8.14h ábra). Ha ez igaz, márpedig lényegileg az, akkor valójában a hím és a női toboz teljesen eltérő evolúciós utat futott be a fenyőfélék körében: a porzós többé-kevésbé megőrizte az ősi állapotot, a magkezdeményeket viselő toboz pedig redukcióval és összenövésekkel járó igen gyors evolúciós változást mutatott.

## 8.6 *Coniferae* – tobozos nyitvatermők vagy fenyőfélék (764)

A nyitvatermők legelterjedtebb s ezért legismertebb képviselői esnek erre a kládra. A fenyők és a *Gnetum*-félék együttesen felmutatnak néhány apomorf sajátságot (ostor nélküli hímivarsejt, szifonogámia, a pollen gyors csírázása a magkezdeményben), de ezeken kívül nem nagyon van általános bélyegük. Jellemzésüket emiatt két részben adjuk meg, először a fenyők (parafiletikus!) csoportját ismertetjük, s utána térünk rá a fenyők közé beékelődő *Gnetum*-félék bemutatására.

A fenyők mintegy 650 faját írták le eddig, amelyeket ma 72 nemzetségbe sorolnak a botanikusok (https://www.conifers.org/zz/gymnosperms.php). Egyes növénytársulásokban egyeduralkodóak, különösen a holarktikus régióban, hűvös és hideg klímában, de a déli félgömbön sem játszanak alárendelt szerepet. Morfológiailag igen változatosak, s emiatt általános jellemzésük nehézkes, sok kivétel említésével jár. Elsősorban fatermetűek, de a cserje, sőt a törpecserje életforma is előfordul közöttük – a pár decimétertől kb. 110 m-ig terjedő mérethatárokkal. Törzsük gazdagon elágazó; a központi hengerben eusztélével. A fatest hosszanti elemei tracheidák, a keresztirányúak pedig bélsugarak. A fában általában nagy mennyiségű gyanta fejlődik (kivéve például a *Taxus*-t), ami a sérülések miatt érzékennyé vált növényt védi a rovar- és gombakártevőktől. Leveleik épek, 2–400 mm hosszúak, tipikusan tű vagy pikkely alakúak, egy-két érrel, vagy – ritkábban – laposak és lándzsásak, sok levélérrel; de teljesen csökevényesek is lehetnek (a „tűlevelűek" elnevezés sem lenne tehát megfelelő). A tűlevél a pleziomorf állapot, amit az is igazol, hogy a pikkelylevelűek és a széles levéllemezzel bíró fajok fiatalon még tűlevelet viselnek. A legtöbb fenyőféle örökzöld, vagyis a lombozatot legfeljebb lassan, fokozatosan cseréli, míg a kisebbség (*Larix, Pseudolarix, Glyptostrobus, Metasequoia, Taxodium*) minden év őszén megválik az összes levelétől. A levél sötétzöld színe a gyenge megvilágítású környezethez való alkalmazkodás jele az északi tájakon. Egy- vagy ritkábban kétlakiak, például a *Juniperus, Cephalotaxus, Taxus, Araucaria* és *Podocarpus* génuszokban.

A fenyőfélék jellegzetes – de nem kizárólagos – tulajdonsága a hím és a női tobozvirágzat. A cikászoknak is van tobozuk, de azok kialakulása teljesen eltérő a fenyőkétől (a fő hajtástengely végén, erősen módosult levelekből állanak) – és gyakran sztrobiluszként és nem

**8.5 cédula: A tűlevél eredete – heterokrónia**

A toboz kialakulása mellett a legfontosabb változás a fenyők egyerű tűlevelének a megjelenése a *Walchia* és más kihalt génuszokban, a *Voltzia*-k rokonsági körében. Ez az esemény meglehetősen váratlan, hiszen az ősfenyők körében a nagy levéllemez kialakulását jól lehet dokumentálni (a *Johniphyllum*-nak például párhuzamos levélerezete van), s a bőven erezett levelet egy ma élő fajon, a ginkón is megfigyelhetjük. A tűlevél felé vezető útról kevesebb az információnk. G. W. Rothwell feltételezése szerint a korai nyitvatermőknél megfigyelhető allevelek, majd a később megjelenő tűlevelek az ún. késleltetett egyedfejlődésnek (heterokrónia) köszönhetők. A Haeckel által bevezetett heterokrónia fogalma általában olyan fejlődési változásokra utal, melyek a szervezet átlagos fejlettségéhez képest lassulásnak vagy gyorsulásnak hatnak, s csökevényes vagy túlméretezett szervekre vezetnek. A fenyők levele is ilyen „csökevényes" forma lehetett, ami később állandósult. Ennek ökológiai kiváltó oka egyértelműen a csökkenő hőmérséklet és kevesebb csapadék volt, amit jól mutat a mai fenyőfélék földrajzi elterjedése is. Egyes fenyőfélék „szerencsésebb" klímában később a lapos levéllemezt is kifejlesztették (pl. *Agathis,* 269. oldal), míg más csoportokban a tűlevél erős redukciója mutatja a száraz klímához való alkalmazkodást (ciprusfélék, 278. oldal). Érdekes megfigyelés ugyanakkor, hogy a *Pinaceae* kládon (285. oldal) a tűlevelű fajok fotoszintetikus kapacitása nagyobb mint a lapított levelűeké (Du et al. 2020).

tobozként (conus) említik őket. A fenyőknél a tobozok oldalhajtásokon fejlődnek, és a pikkelyek legalább részben hajtáseredetűek. A helyzetet tovább bonyolítja, hogy a porzós és termőleveles tobozok szerkezetileg lényegesen eltérnek egymástól. A toboz megléte régi örökség, azaz pleziomorf sajátság a *Coniferae* kládon, és egyes evolúciós vonalakon a toboz redukálódott, például a *Taxaceae* és a *Podocarpaceae* esetében. A női tobozok termő és meddő (murva-) pikkelyekből állanak, ezek spirálisan erednek a tengelyképletből. A pikkelyek megjelenése igen változatos, a termő és meddő pikkelypárok a módosulás és összenövés számos formáját mutatják. A magkezdemény a pikkelyen sokszor „fordítva" ül, azaz a mikropile a toboz tengelye felé irányul (8.13e ábra). A toboz teljes kifejlődése akár 2–3 évet is igénybe vehet. A magkezdeményben kifejlődő gametofiton soksejtű, egy vagy több archegóniummal, bennük egy-egy petesejttel. A porzós tobozkákban a sporofillumok spirálisan rendezettek (kivéve a ciprusféléket, ahol körkörösen). Közöttük nincsenek meddő pikkelyek, viszont az egyes tobozkák murvalevél hónaljában ülnek. Fejlődéstanilag az ilyen tobozkák egész csoportja fogható fel hím toboznak – s ez paleobotanikai érvekkel is alátámasztható (vö. *Cordaites*-ek). Egy levélen 2 vagy sok sporangium fejlődik az alsó (abaxiális) oldalon. A pollenen a *Pinaceae* és a *Podocarpaceae* fajainál (kivételekkel) két légzsák figyelhető meg, ami a a többi kládon hiányzik. A legtöbb fajnál a pollent a mikropilén kiválasztott nektárcsepp vagy egy ragadós felület fogja fel – de vannak más „módszerek" is. Az *Abies, Cedrus, Larix, Pseudotsuga* és egyes *Tsuga* fajok (mind *Pinaceae*) esetében a mikropile bibeszerűen működik, nektárcsepp nélkül, s víz sodorja a pollent a megfelelő helyre. Az *Auracaria* és *Agathis* (*Araucariaceae*) magkezdeményén a mikropile bibeszerű felületén vagy akár a tobozpikkelyen landol a virágporszem. A pollen 1–7 napon belül kicsírázik a magkezdeményben (éles ellentétben a sokkal lassabb cikászokkal). Hímivarsejtjeik nem mozgók, a csillókoszorú feltehetőleg már az ősfenyőknél elveszett, ahol a pollentömlő funkciója döntően megváltozott (szifonogámia). A kloroplasztisz örökítő anyaga apai ágon megy át az utódokba, vagyis a hímivarsejt viszi be a zigótába, míg a mitokondriumot a petesejt adja. (A zárvatermőknél általában a petesejt viszi át mindkét organellumot, bár ott is vannak kivételek.) A megtermékenyítést követően a fejlődő embrió a gametofitontól kapja a tápanyagokat. Előfordul a poliembrióniа, vagyis amikor egy magban több embrió is fejlődhet. Ez azért lehetséges, mert 1) a pollentömlőből egyszerre több spermium is kiszabadulhat, és 2) a magkezdeményben pedig több archegónium alakul ki. Az archegóniumban nagy ritkán nemcsak a petesejtből, hanem egy másik megtermékenyített sejtből is embrió fejlődik (Williams 2009). A magvak gyakran szárnyasak. A fenyők mind megporzásukban, mind terjedésükben a szélre utaltak. A sziklevelek száma sok, akár 18 is lehet. Kromoszómaszámuk n = 12 (*Pinaceae, Taxaceae*), illetve a többi kládon 1–2-vel több vagy kevesebb. A *Podocarpaceae* a kivétel, ahol n = 9–19. A főbb kládok első képviselői a triászban bukkannak fel, a perm végi nagy kihalási hullámot követően.

Az Englertől származó klasszikus osztályozásuk hét családot különített el. Ezek az erdeifenyő-félék (*Pinaceae*), ciprusfélék (*Cupressaceae*), mocsárciprusfélék (*Taxodiaceae*), araukáriafélék (*Araucariaceae*), podokarpuszfélék (*Podocarpaceae*), áltiszafafélék (*Cephalotaxaceae*) és tiszafafélék (*Taxaceae*). Ez utóbbi család, például a magános magkezdemény okán, még osztály („*Taxopsida*") szinten is szerepelt egyes korábbi rendszerekben. Az 1980-as években Takhtadjan az újabb, például kemotaxonómai adatok alapján már olyan osztályozást ismertet, amely több szempontból egybevág a legfrissebb eredményekkel. Jelen kötetben elsősorban a molekuláris elemzésekre (magban kódolt 18S rRNS-, a 28S rRNS- és az rbcL-szekvenciák) alapozó kladogramot vesszük alapul (8.6 ábra). Alapvető megállapítás az, hogy a fenyőfélék *nem* monokladisztikusak. Alapi helyzetben a *Pinaceae* és – ami nagy meglepetés – a *Gnetophyta* együttese (*Pinophyta*) adja az első leágazást, vagyis ők az összes többi fenyő (*Cupressophyta*) testvércsoportja. Ennek okairól majd később szólunk. Lényeges felismerés továbbá, hogy a tiszafafélék magános magkezdeménye nem „jogosítja fel" őket az elkülönülésre, mert az a toboz erőteljes redukciójának az eredménye. A tiszafafélék – talán nem is olyan meglepő módon – az áltiszafafélékkel összevonva alkotnak kládot (*Taxaceae*), közvetlenül a ciprusfélékhez csatlakozva. A korábbi *Taxodiaceae* család génuszai fésűszerűen sorakoznak a régi, szűkebb értelemben vett *Cupressaceae* előtt, emiatt egy kibővített összetételű *Cupressaceae* kládot veszünk tekintetbe. A *Sciadopitys* egyetlen ma élő faja korábban a mocsárciprusfélék között szerepelt, de elkülönülése nyilvánvaló, egyesek által korábban is felvetett szükségszerűség. A délszaki fenyők két jellegzetes csoportja, a *Podocarpaceae* és az *Araucariaceae* pedig egymás testvérkládjai.

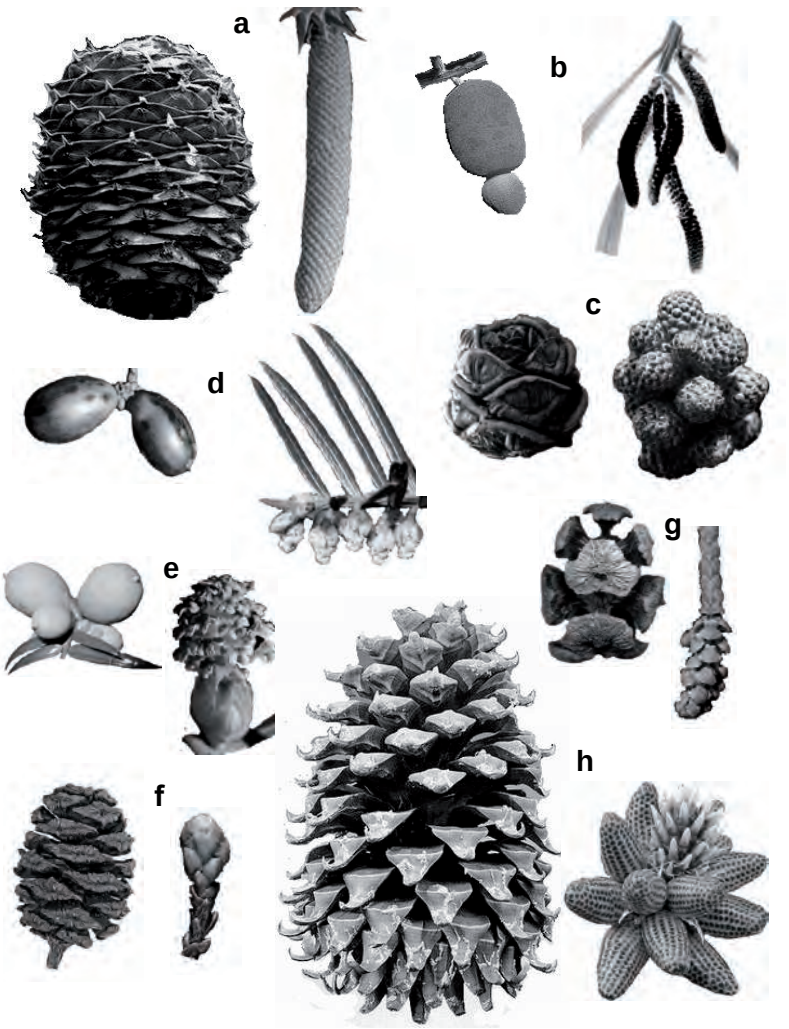
## *8.7 Cupressophyta*

A *Coniferae* első molekuláris kladisztikai vizsgálatai (pl. rRNS: Stefanovic et al. 1998, plasztisz DNS: Rydin et al. 2002) is megmutatták eme klád létjogosultságát, amiből a „klasszikus" fenyőfélék közül csak a *Pinaceae* marad ki. A későbbi kutatások is mind megerősítették a monokladisztikus jelleget, és Cantino et al. (2007) javaslatára kapta a klád ezt a nevet. A jelentős molekuláris támogatás mellett a sávos elrendezésű háncsrostok jelenléte az egyetlen morfológiai apomorfiája.

*Araucariaceae – araukáriafélék (40)*

Örökzöld, szabályos felépítésű, gyakran igen magasra nővő (>60 m) fák. Három génusz tartozik ide: {*Araucaria* {*Agathis, Wollemia*}}. Az *Araucaria* többnyire kétlaki, a másik kettő egylaki. A fatestet méhsejtszerűen elrendeződött gödörkék jellemzik, amihez hasonlót csak a cikászoknál és egyes kihalt csoportoknál (*Cordaitales, Voltziales*) találunk. Leveleik szórtak vagy átéllenesek, tű, ár vagy lándzsás tojásdad alakúak. A porzós tobozok (8.14a ábra) spirális állású levelekből állanak, mindegyiken sok pollenzsákkal. A pollenen nincs légzsák, benne sok előtelepsejt található. Pollinációs csepp nincs a magkezdeményen, a pollen a magkezdeményt hordozó pikkelyen tapad meg, s hosszú tömlőt fejleszt a nucellus felé. A magvas tobozok igen nagyok lehetnek (8.14a ábra), fásodók, szétesők. Tobozpikkelyeiken csak egy-egy fordított állású magkezdemény fejlődik. Elterjedési területük a déli félgömbre esik, sok közöttük a trópusi. Különösen az *Araucaria*-k körében találunk nagy áreájú erdőalkotókat Dél-Amerikában és Ausztráliában, ugyanakkor sok faj csak egy-egy óceáni szigeten fordul elő.

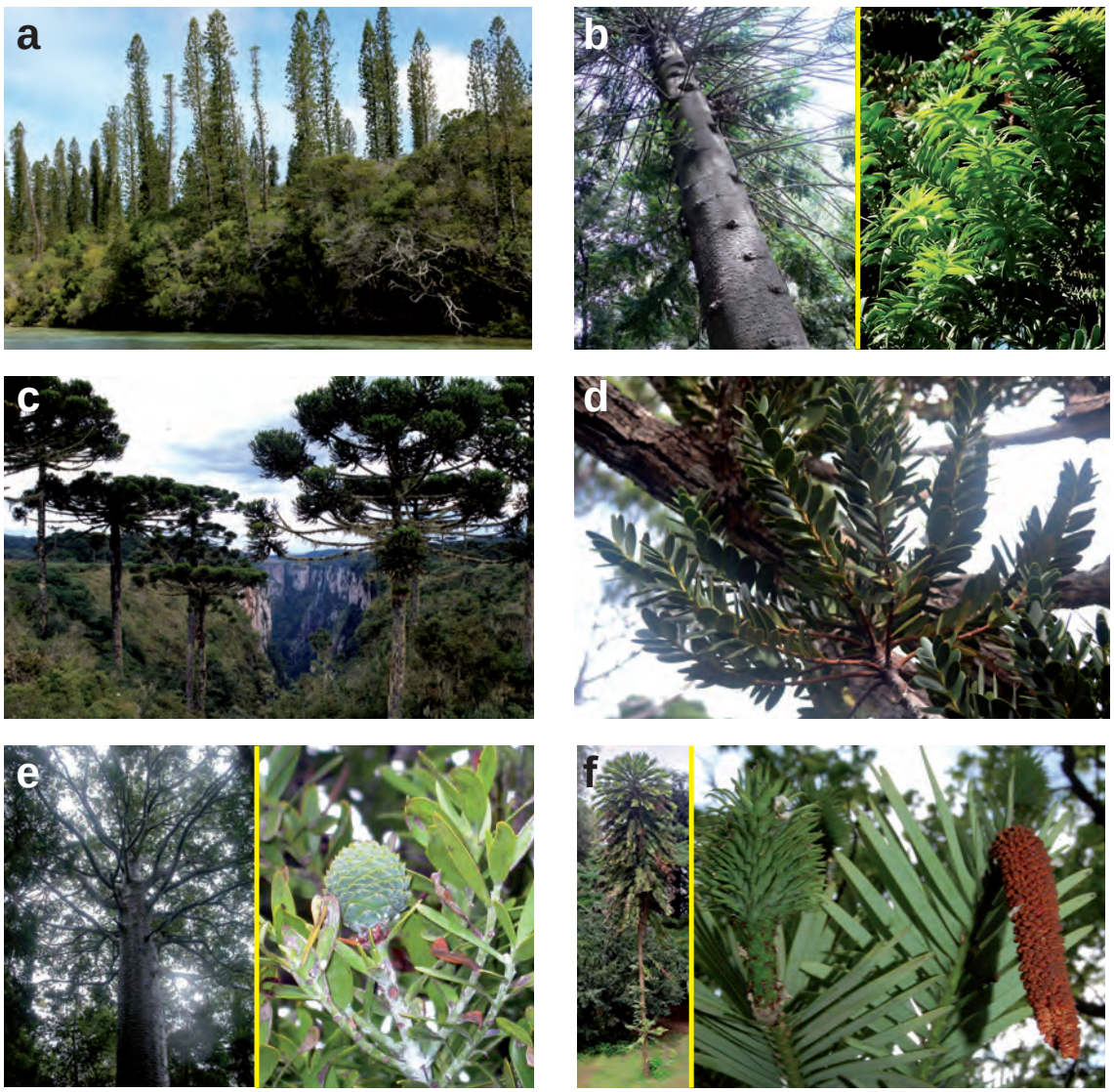
*Araucaria* (20). Nyél nélküli leveleik szórtak, tömötten állanak, központi ér nincs bennük. A levél alakja a növény korával változik. Egyes fajoknál a pollentömlő kezdetben a tobozpikkely belsejében halad. Magkezdeményeik összenőttek a tobozpikkelyekkel, éréskor együtt hullanak le. Az Ausztráliától északkeletre fekvő Új-Kaledónia szigetcsoporton él a fajok többsége, azaz 14. (Ez a sziget egyébként is az endemizmus világcsúcstartója, a növényfajainak 70%-a csak ott él. Fogunk még hallani róla többször is…) Egyikük kifejezetten a tengerparti élőhelyek fája, a megnyúlt koronát viselő *A. columnaris* (8.15a ábra). Fiatal levelei tű alakúak, az idősebbek viszont széles háromszöges formát vesznek fel. Enyhe klímájú országokban kedvelt parkfa. A 14 faj külön kládot képez a génuszon belül, és ezért nem reliktumnak, hanem friss fajképződés eredményeinek, igazi endemizmusoknak tekinthetők. A Norfolk-sziget egyetlen bennszülöttjét, az *A. heterophylla*-t




**8.14 ábra.** A *Coniferae* tobozok és magkezdemények sokfélesége – minden taxonnál balra a női, jobbra a hím. **a:** *Araucaria,* **b:** *Podocarpus*, **c:** *Sciadopitys*, **d:** *Cephalotaxus*, **e:** *Torreya*, **f:** *Sequoiadendron*, **g:** *Cupressus*, **h:** *Pinus coulteri*.

nem fenyegeti kihalás, mert stabilis a populációja és a világ minden táján ültetik, ha máshogy nem, akkor „szobafenyőként”, cserépben. A queenslandi *A. bidwillii* (8.15b ábra) érdekessége, hogy egylaki. Erőteljes fa, 2 m-t is elérő törzsátmérővel. Nehéz toboza a földre esve nyílik fel, ahonnan a magok nem jutnak messzire. Ezt a terjedésbeli hátrányt a mag nagy mennyiségű tartalék tápanyaga egyenlíti ki. Új-Guinea magas hegyeinek bennszülöttje az *A. hunsteinii,* az *Araucariaceae* legmagasabbra nővő faja; irodalmi adatok szerint mértek már 89 méteres példányt is. Ez azt jelenti, hogy kb. 30 méterrel magasabb, mint bármely másik *Araucaria* faj. Dél-Amerikában csak kettőt találunk, az Andokban él az *A. araucana*, Dél-Brazíliában és a környező országokban (pl. Paraguay) a keskenyebb levelű *A. angustifolia* (8.15c ábra). Ez utóbbi erősen megritkult, a mezőgazdaságnak és fakitermelésnek köszönhetően eredeti termőhelye 97%-át elvesztette. 2008-ban már a kritikusan veszélyeztetett kategóriába került. Mindkét dél-amerikai faj időnként egylaki, azaz mindkét nemű toboz megjelenhet ugyanazon az egyeden (subdioecia). Fosszilisan már a középső jura óta ismertek (*A. mirabilis*), a kréta végéig az északi félgömbön is gyakoriak lehettek.

*Agathis* (19). Az előzőtől megkülönböztetik a rövid nyelű, átellenes, elliptikus körvonalú, párhuzamos erezetű levelei. A magkezdemény nem nő össze a tobozpikkellyel, szárnyas mag fejlődik belőle. Fajai szűkebb elterjedésűek az araukáriáknál, Új-Zélandtól Malajziáig fordulnak elő – Dél-Amerikából csak fosszilisan ismertek (mint az *A. immortalis* 65 millió évvel ezelőttről). Új-Kaledónián „mindössze”




**8.15 ábra. a:** *Araucaria columnaris* (Új-Kaledónia, L. Mucina), **b:** *A. bidwillii*, **c:** *A. angustifolia* (Rio Grande do Sul, Brazília), **d:** *Agathis ovata* (Új-Kaledónia, L. Mucina), **e:** *A. australis* (Új-Zéland, Kalapos T.), **f:** *Wollemia nobilis* (jobb oldali kép: id. Papp L.).

négy endemikus faj él, pl. a maximum 25 méteresre megnövő *A. ovata* (8.15d ábra). Jóval termetesebb az Új-Zéland északi szigetének északi végén, viszonylag meleg klímában élő *A. australis* (kaurifenyő, 8.15e ábra). Magassága az 50 m-t is meghaladhatja, de a törzs méreteivel tűnik ki igazán: a 19. században találtak 8 m-nél nagyobb átmérőjű példányt is, ami a mammutfenyőkkel is összemérhető. A ma élők már nem ennyire nagyok, mert a kaurifenyő-állomány 90%-a 19. század végén nagy erdőtüzek martalékává lett. Ekkor nagy valószínűséggel igen sok $CO_2$ került a légkörbe. Friss becslések szerint ugyanis egy hektárnyi kaurifenyő-erdő élő és holt biomasszája kb. 1000 tonna szenet tartalmaz, ami a második leghatékonyabb széncsapda az élővilágban az *Eucalyptus regnans* (493. oldal) után.

*Wollemia* (1). Ez a génusz csak nemrégen került a fenyők listájára. Az egylaki *W. nobilis* (8.15f ábra) kis állományát 1994-ben találták meg Ausztráliában, a Wollemi Nemzeti Parkban, egy kis kanyon mérsékelt övi esőerdejében Sydney-től mindössze 150 km-re – nem kis szenzációt keltve még a napi sajtóban is. Összes egyede genetikailag azonos, vagyis egyetlen klón részének tekinthető. Lelőhelyüket titokban tartják, de a kis populációt így is nagy veszély fenyegeti (8.6 cédula). Jellegzetessége a sötétbarna, bibircsókos kérge, és a lapos, hosszúkás levelei. Oldalágai sosem ágaznak el, egyetlen tobozt fejlesztenek, és a toboz érését követően el is száradnak. Magkezdeménye nem nő össze a tobozpikkellyel. A legidősebb példányok kora akár az 1000 évet is elérheti, a legmagasabb egyed 40 m. Hamar kiérdemelte az „élő kövület" vagy a „dinoszauruszok fája" titulust, de valójában csak felfedezése után találtak hozzá hasonló fosszilis leleteket, Victoria államban, 120 millió éves rétegekben (kréta időszak, McLoughlin & Vajda 2005).

**8.6 cédula: Kis populáció – nagy veszély**

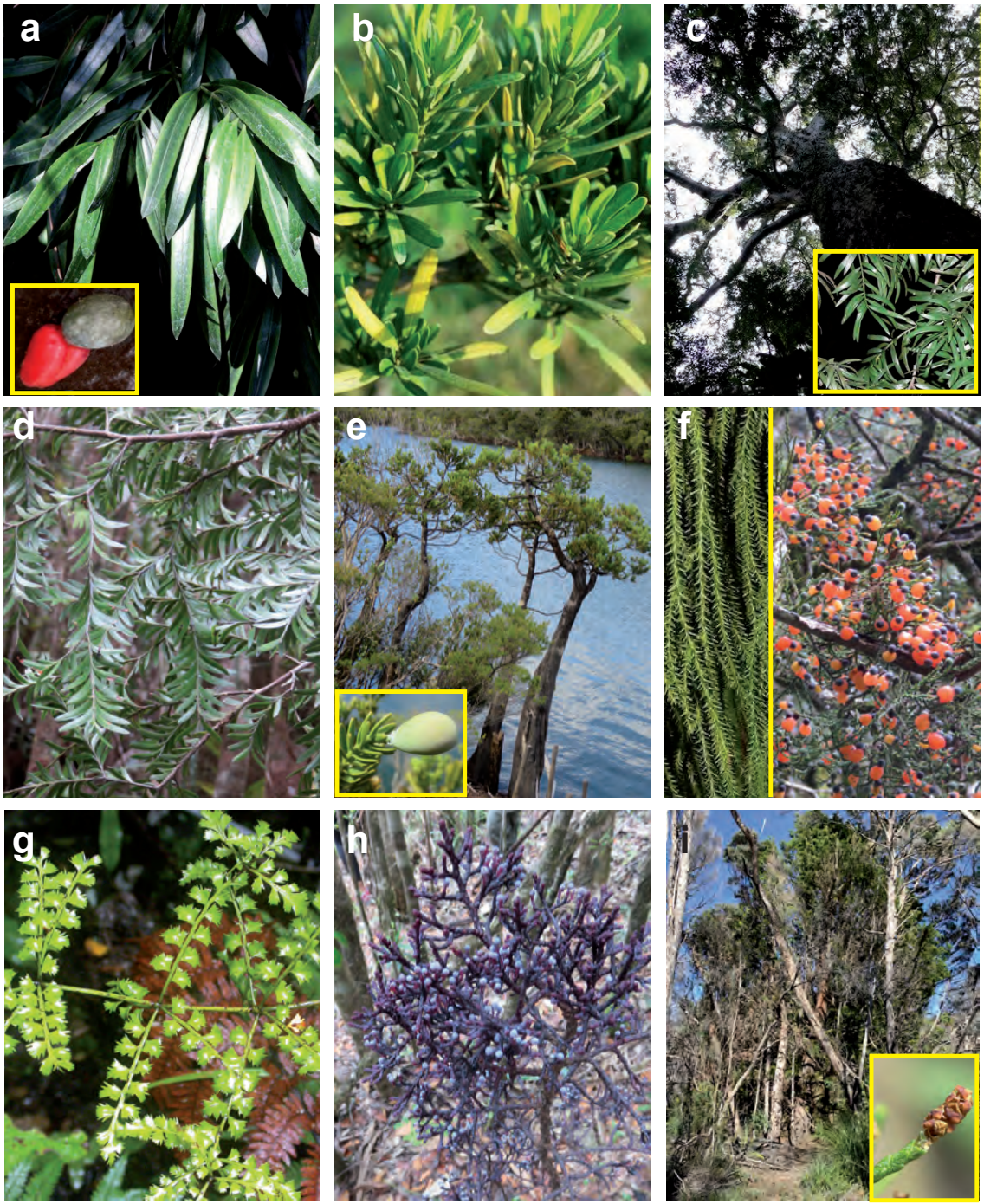
Ha egy faj egyedszáma nagyon lecsökken, akkor a kihalás szélére kerül és csak kevésen múlik, hogy végleg eltűnjön Földünk élővilágából. Pontosan ez a helyzet sajnos a *W. nobilis*-szal is. Egy 2020-ban végzett felmérés szerint összesen 89 egyede él vadon, ebből is csak 46 tekinthető felnőttnek. A populáció beszűkülése (bottleneck effect) 10–26 ezer évvel ezelőtt következhetett be. Megfigyelték, hogy sok fiatal egyed nem éri el az ivarérett kort, ami különösen aggasztó a jövő szempontjából. A genetikai azonosság hosszú távon kétségtelenül nagy hátrány, ha a környezet időközben jelentősen megváltozik. Van azonban két, sokkal fenyegetőbb tényező is. Egyes egyedeken „gomba"-fertőzés jeleit tapasztalták (*Phytophthora cinnamomi, Oomycetes*, SAR klád), ami a területre illetéktelenül bejutó személyek cipőjére ragadt talajrészecskéknek tudható be. Emiatt a kutatók is csak minden felszerelés gondos megtisztítását és fertőtlenítését követően mehetnek be a kanyonba. Még nagyobb veszély fenyegetett 2019-2020-ban amikor óriási erdőtüzek pusztítottak New South Wales államban. A tűzoltóknak nagy erőfeszítéssel sikerült csak megmenteniük az állományt, ami sötétzöld foltként tűnik ki az 512.000 hektáron teljesen lepusztult tájban (Hannam 2020). Az ausztrál botanikusok mintha előre sejtették volna, hogy a faj nincs igazán biztonságban eredeti élőhelyén, szaporítani kezdték és a magoncokat szétosztották a világ számos botanikus kertjében. A felfedező (és a faj névadója), David Noble jelen volt a budapesti Füvészkertben 2006 áprilisában, amikor egy fiatal példányt nekünk ajándékoztak – ami azóta is jól megvan. Felfedezéséről az ELTE TTK-n is nagy sikerű előadást tartott. Kiderült, hogy a *W. nobilis* viszonylag jól szaporítható, meglehetősen ellenálló fa (akár a ginkó), így a faj fennmaradása biztosított – ha nem is feltétlenül ott, ahonnan előkerült.

## *Podocarpaceae – podokarpuszfélék (179)*

Sokszor igen magasra (<50 m) növő egy- vagy kétlaki fák és cserjék. Húsz génuszba tartozó 170-nél is több fajuk van, amelyek alig ismertek minálunk, így a kladogramot nem közöljük (megtalálható Leslie et al. [2018] cikkében). A fenyőfélék körében csak itt vannak a trópusokon is széles körben elterjedt taxonok, a többi fenyő elsősorban a mérsékelt övre jellemző. Leveleik szórtak vagy ritkábban átellenesek és – a trópusi túlélés és alkalmazkodás velejárójaként – többnyire lándzsás vagy tojásdad alakúak, nagy fotoszintetizáló felülettel. A lapított levél ezen a kládon többször, egymástól függetlenül, a zárvatermők evolúciójával párhuzamosan alakult ki, s nem pleziomorf jelleg. Erősen redukált levelű alakok is vannak közöttük, igencsak elütve a megszokott fenyőlevéltípusoktól. Ezeknél az ellaposodott szártagok veszik át a fotoszintetizálás képességét (l. *Phyllocladoideae* klád). A hím tobozok barkaszerűek (8.14b ábra), sok mikrofillumból állanak, egy mikrofillumon két sporangiummal. A pollenen rendszerint két kis méretű légzsák figyelhető meg, melyek funkciójáról l. a 8.12 cédulát. A kihalt fajok női tobozaiban sok magkezdemény volt, míg a maiak toboza erősen redukált, sokszor csak egy magkezdeményből áll. A magot általában a termőpikkely megvastagodott, húsos módosulása, a magburok (epimatium) borítja. A magkezdemény nyele (receptaculum) gyakran összeolvad a murvalevelekkel, elhúsosodik, a magnál is vastagabb lehet (8.14b ábra), sokszor élénk színű. Két sziklevelük van. Elterjedésük hasonló az araukáriákéhoz, bár bővebb, északabbra nyúlik, egészen Japánig és a Karib-szigetekig. Géncentrumuk Új-Zéland, Új-Kaledónia és Tasmania; Dél-Amerikában pedig az Andok. Számos fajuk csak egy-egy pacifikus szigeten fordul elő. Két kládra válnak szét, a *Podocarpoideae*

és a *Phyllocladoideae* csoportokra. Biztos fosszilis leleteik a középső jurából ismertek, még Európából is. A mai génuszok első képviselői az alsó krétából kerültek elő.

*Podocarpoideae* (167). A *Podocarpus* az egyik legfajgazdagabb fenyőféle génusz (jelenleg éppen 111). Női tobozaik pikkelyei éréskor felfúvódnak és összenőnek, a megkezdemények közül rendszerint csak egy marad




**8.16 ábra. a:** *Podocarpus neriifolius*, **b:** *P. costalis* (Tajvan), **c:** *Afrocarpus falcatus* (Dél-Afrika), **d:** *Falcatifolium taxoides* (Új-Kaledónia, L. Mucina), **e:** *Retrophyllum minus* (Új-Kaledónia, L. Mucina), **f:** *Dacrydium cupressinum* (Új-Zéland, L. Mucina), **g:** *Phyllocladus trichomanoides* (Új-Zéland, Kalapos T.), **h:** *Parasitaxus usta* (Új-Kaledónia, L. Mucina), **i:** *Lagarostrobos franklinii* (Tasmánia, J. Balmer, CC BY-NC & M. Berger, CC BY).

meg. Leveleikben erős középső ér húzódik. Örökzöld fák vagy bokrok. Leggyakoribb a délkelet-ázsiai *P. neriifolius* (8.16a ábra), amit tulajdonképpen egy fajkomplexnek foghatunk fel, annyira változékony. Szét is szedték 18 kisfajra. Tajvan és a Fülöp-szigetek tengerparti vidékein él a *P. costalis* (8.16b ábra). Ez utóbbi helyen széles körben ültetik, vadon élő állományai azonban erősen megritkultak. Legnagyobb termetű a *P. totara* (Új-Zéland), melynek 40 méteres példányát is mérték már. Afrika legmagasabb fái közé tartoznak az *Afrocarpus*-ok, amelyek állítólag a 60 m-t is elérhetik, és 700 évnél is tovább élnek. Az ide eső öt fajnál nincs elhúsosodott receptákulum. A 8.16c ábrán látható *A. falcatus* a dél-afrikai Tsitsikamma Forest nevezetes fája, 3 m-nél nagyobb törzsátmérővel. A *Falcatifolium taxoides* (8.16d ábra) Új-Kaledónia endemizmusa, kisebb fa, gyakori az alsó koronaszintben. Leginkább arról híres, hogy egy másik nyitvatermő élősködik rajta (l. lentebb). A *Retrophyllum minus* (8.16e ábra), folyó- és tópartok ritkuló növénye, a kevés számú, vízi életmódú fenyőfaj egyike. A *Dacrydium cupressinum* (8.16f ábra) Új-Zéland nagytermetű bennszülöttje. Széles körben elterjedt az alföldi és hegyi erdőkben. Receptákuluma élénk színű, amivel éles kontrasztban áll a sötétbarna mag.

*Phyllocladoideae* (22). A névadó *Phyllocladus* nemzetség 5 fajának jellegzetességei az ellaposodott hajtások (phyllocladium), amelyek minden szempontból a levél funkcióját látják el (8.16g ábra). Maguk a levelek csupán apró fogacskák e hajtások szélein. A magoncnak viszont még tűlevelei vannak, utalva az ősi állapotra. Elterjedési területük a Fülöp-szigetektől Új-Zélandig húzódik. Éles kontrasztként, a hasonló elterjedésű *Lepidothamnus* két faja (*fonkii* és *laxifolius*), a 30 cm-es magasságukkal a világ legkisebb fenyőféléi. Érett tobozokat már 7 cm-es példányokon is találtak. A nyitvatermők között egyedülálló módon egy élősködő is van ebben a csoportban. A *Parasitaxus usta*-ról van szó (8.16h ábra), ami „szinte nem is élhet máshol", mint a ritkaságairól híres Új-Kaledónián. Hajtásaiban vannak ugyan kloroplasztiszok, de teljesen működésképtelenek. A szerves anyagokat (cukrokat) a gazdanövénytől kapja, ami történetesen egy közeli rokon, a podokarpuszféle *Falcatifolium taxoides* (l. fent). A két faj közötti kapcsolatot mikorrhiza létesíti, de közvetlen xylem-összeköttetésük is van, melynek révén a *Parasitaxus* oldott ásványi anyagokat szív el a gazdától. A parazita rejtőzködő, alig észrevehető, gyakran avar borítja, így ki van téve az óvatlan kirándulók taposásának. Tasmania híres fája a *Lagarostrobos franklinii* (8.16i ábra). Nagy termetéhez (max. 25–30 m) képest igen kicsinyek a magvas tobozai, mindössze fél cm hosszúak, lazán álló pikkelyekkel. Állományait a fakitermelés jelentősen megritkította, de ma már teljes védelmet élvez. Évgyűrűi kiválóan alkalmasak a klíma változásainak nyomonkövetésére. Mivel fája igen lassan bomlik le, szubfosszilis törzseit elemezve akár 12.000 évet is visszamehetünk a múltba – s hozzájuthatunk az egyik leghosszabb ismert, folytonos évgyűrű adatsorhoz. Ez a terjedelem nem is tűnik különösebben soknak, ha meggondoljuk, hogy találtak már 10,500 évesre becsült élő klónt is, melynek genetikailag azonos egyedei persze jóval fiatalabbak, de így is elérhetik a 2–3000 éves kort.

### *Sciadopitys – ernyőfenyő (1)*

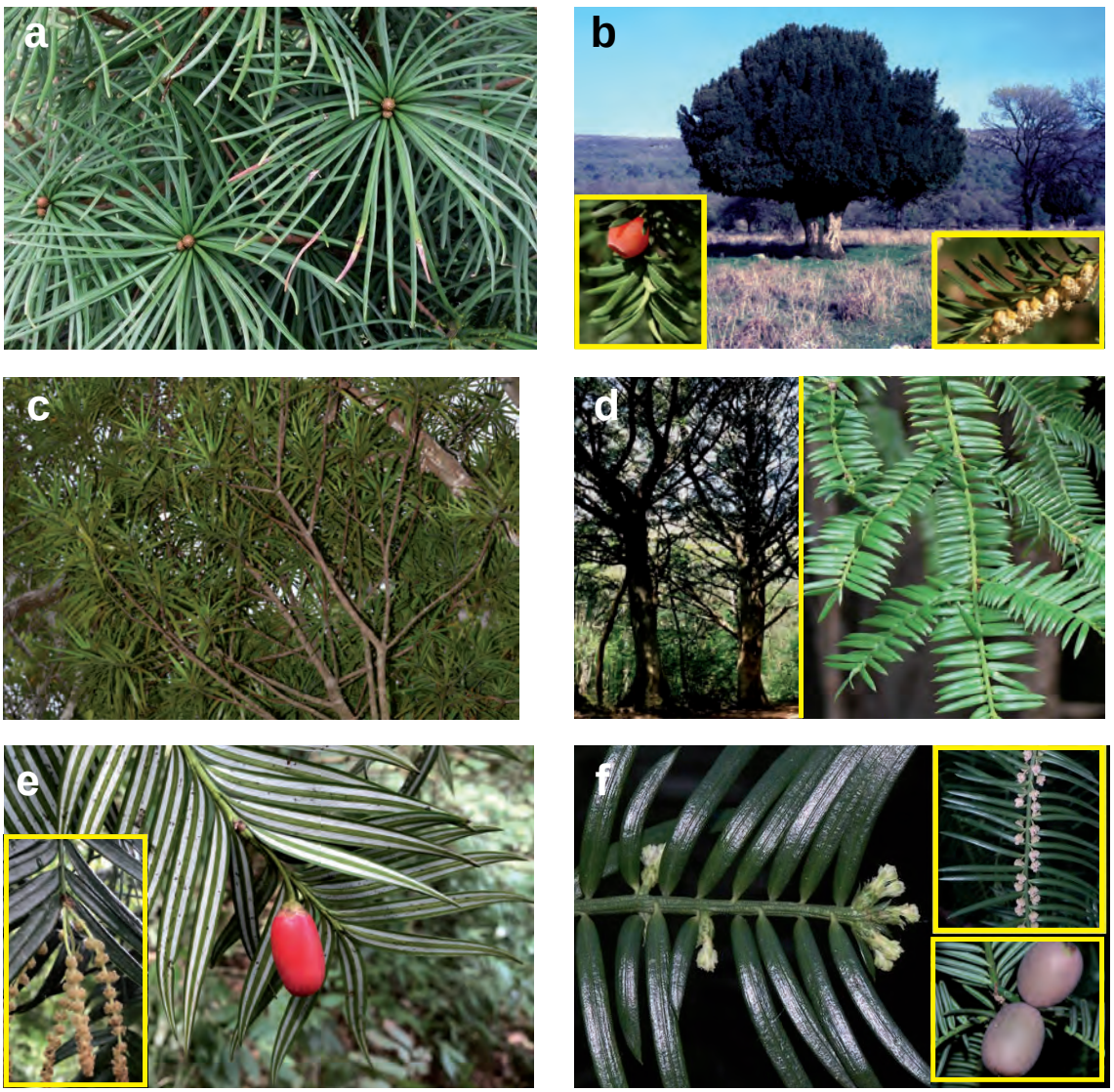
A kladisztikai elemzésekben az idetartozó egyetlen ma élő faj (*S, verticillata*, 8.17a ábra) mindig külön ágon jelentkezik. Jellegzetességei az álörvökben álló lapos, hosszú „levelek", amelyek vagy két tű összeolvadásából, vagy inkább szártagok ellaposodásából jöhettek létre – azaz kladódiumok. Ezenkívül az ágakon pikkelylevelek is fejlődnek. Tobozaik kb. 10 cm hosszúak, a porzós tobozkák „virágzatot" alkotnak (8.14c ábra). A pollen nem zsákos, a magkezdemény fordított állású, egy pikkelyen 6–7 is fejlődik belőle. A pliocénben a mai Európa területén is elterjedt csoport egyetlen megmaradt képviselője, ma csak Japánban, csapadékos erdőkben fordul elő. A legnagyobb ismert példány Kiotó közelében él egy templom kertjében: 27 m magas és 4 m törzskerületű. A legrégebbi *Sciadopitys* lelet szintén Japánból való, a felső kréta rétegeiből.

### *Taxaceae – tiszafafélék (38)*

Ma hat idetartozó nemzetséget ismertet a szakirodalom, közöttük van a korábbi linnéi rendszerekben külön családként kezelt *Cephalotaxus* is. Kladisztikai kapcsolataik a következők: {{{{*Taxus, Pseudotaxus*} *Austrotaxus*} {*Torreya, Amentotaxus*}} *Cephalotaxus*} (vö. Leslie et al. 2012). Elterjedésük, egy kivétellel (*Austrotaxus*) az északi félgömbre korlátozódik. A klád egyértelmű jellegzetessége, hogy toboz helyett egy vagy több, szabadon álló magkezdemény fejlődik a levelek hónaljában eredő hosszabb-rövidebb nyélen. A magvas toboz hiánya egyértelműen redukciós folyamat eredménye. A magkezdemény általában 5–8 mm hosszú, felül nyitott (*Taxus, Pseudotaxus, Austrotaxus*) vagy zárt (*Amentotaxus, Torreya*), színes vagy zöldes magköpeny (arillus) övezi, 6–8 hónapig érik. Az arillus a madarak számára vonzó táplálék, s így az emészthetetlen mag nagy távolságra is eljuthat. A *Cephalotaxus*-ok magja több szempontból is kivétel: elérheti a 4 cm-es hosszúságot, és másfél évig érik. A redukált fedőpikkellyel ölelt páros magkezdemények rövid nyélen, átellenesen helyezkednek el, és éréskor a mag külső rétege elhúsosodik – de a tiszafáknál megfigyelhető arillus hiányzik (8.14d ábra). Mivel a *Podocarpus*-oknál is találunk elhúsosodó magvakat, kimondhatjuk, hogy ez a tulajdonság konvergens módon alakult ki a fenyők evolúciójában. Porzós tobozaik a hosszú levelek hónaljában sorakoznak (8.14d ábra),

fél cm-esek, 6–14 porzólevélből állanak, rajtuk 2–16 pollenzsákkal. A tiszafafélék kora tavasszal szórják ki a virágport. A többi fenyőhöz képest alacsonyabb termetűek, erősebben, néha keszekuszán elágazók, kétlakiak és kivétel nélkül örökzöldek. Fájuk a fenyőfélék körében szokatlanul kemény. Gyantajáratok nincsenek benne vagy csak gyengén fejlettek, ugyanakkor leveleikben megvannak. A levelek spirálisan (szórtan) rendezettek, a levélalapnál legtöbbször csavarodottak, ami végeredményben síkba rendezett, fésűs levélállásra vezet. A kihalt fajok közül a *Diploporus torreyoides* érdemel említést Oregon középső eocénjából. Sok ezer példányban előkerült magvai látszólag köztes állapotot képviselnek a *Taxus* és a *Torreya* magja között.

A *Taxus* fajok (13/1) Észak-Amerikában és Eurázsiában élnek, meglehetősen hasonlóak egymáshoz. Száz éve még egy faj változatainak tekintették őket, mára a molekuláris módszerek tettek rendet közöttük. Kétlakiak, kivéve a *T. canadensis*-t, ami többnyire egylaki. Nálunk a *T. baccata* (közönséges tiszafa, 8.17b ábra) fordul elő őshonosan – a szentgáli erdőben mintegy 14.000 fát számoltak meg, ami Közép-Európa egyik legnagyobb állománya (Frank 2003). Ez a faj Európában a leghosszabb kort és legnagyobb törzsátmérőt elérő fák közé tartozik: Skóciában egy 3000 évesnek vélt példányát tartják nagy becsben, de Írországban egy ennél is öregebb egyede él. A 14 méteres magasságot is elérő *T. sumatrana* hatol a legdélebbre: Indonézia és a Fülöp-szigetek trópusi hegyvidékein, 1400–2300 mé-




**8.17 ábra. a:** *Sciadopitys verticillata*, **b:** *Taxus baccata* (Szardínia), mag az arillussal és porzós toboza, **c:** *Austrotaxus spicata* (Új-Kaledónia, P.-L. Stenger, CC BY-NC), **d:** *Torreya nucifera* (Dél-Korea), **e:** *Amentotaxus formosana* (Tajvan, Ikaruschen, CC BY-NC), **f:** *Cephalotaxus harringtonia.*

**8.7 cédula: A tiszafa és a méregerős taxin**

Az emberiség régóta ismer olyan növényeket, melyek elfogyasztása – akár csak tea formájában – súlyos következményekkel, végül halállal is járhat. Az egyik ilyen növény a tiszafa. A gyógynövénytan „atyja" Dioszkoridész például úgy vélte, hogy ha hosszabb ideig alatta eszik vagy fekszik valaki, akkor örökre is elalhat (ami persze erős túlzás). A gyorsan felszívódó taxin elsősorban a szívre hat, a kálcium- és nátriumcsatornák blokkolásával állíthatja le annak működését. Nem egy vegyület, hanem kb. tíz, egymáshoz hasonló alkaloida keveréke. Egy átlagos ember számára 2–300 mg taxin már halálos kimenetelű lehet. A háziállatok is igen érzékenyek rá, különösen a lovak és a sertések, ugyanakkor a vadon élő, a fa kérgét néha rágcsáló párosujjú patások (pl. őzek, szarvasok, a jávorszarvas kivételével) tünetmentesek maradnak (Hare 1997). Mindezek ellenére távolról sem a tiszafa a legmérgezőbb fa. A Közép-Amerikában honos *Hippomane mancinella* (*Euphorbiaceae*, 549. oldal) alá tényleg nem szabad állni, különösen esőben, mert a lemosott méreganyaga puszta érintésre is komoly bőrártalmakat okozhat, nem is beszélve egy véletlenül megevett gyümölcs katasztrofális következményeiről.

A taxinról jót is mondhatunk. Bebizonyosodott, hogy komoly rákellenes hatása van, hiszen gátolja a sejtosztódást. Az USA-ban leggyakrabban használt természetes eredetű rákellenes gyógyszer készül belőle.

A tiszafa bevonult az irodalomba is. W. Shakespeare *Macbeth*-jében a három boszorkány a tiszafa főzetét is felhasználta varázsitaluk készítéséhez. A. Christie *Egy marék rozs* c. krimijében taxint kevernek az áldozat reggelijébe. Ugyanő, M. Westmacott álnéven írta meg *A rózsa és a tiszafa* c. (nem bűnügyi) regényét, melynek mottója T. S. Eliot egyik verséből így szól: „*Egy az ideje a rózsának és a tiszafának*" – eredetileg: „*The moment of the rose and the moment of the yew-tree are of equal duration*". Ehhez csak annyit tegyünk hozzá, hogy ez evolúciós értelemben éppen nem igaz: a rózsák szinte a szemünk előtt változnak, evolúciósan forrongásban vannak, a fenyőfélék viszont évmilliókat is átélhetnek minden észrevehető módosulás nélkül.

teres tengerszint feletti magasságon él. A *Taxus*-ok jellegzetessége az igen mérgező, taxin nevű alkaloid előfordulása a növény minden részében – kivéve az arillust (8.7 cédula). Elszigetelt kis populációi vannak Kína hegyvidékein a *Pseudotaxus* (fehértiszafa) egyetlen fajának (*P. chienii*), melynek tiszta fehér arillusa indokolja magyar elnevezését. Új-Kaledónia (már megint!) nem ritka bennszülöttje az *Austrotaxus spicata* (déli tiszafa, 8.17c ábra), kékesfekete arillussal. A legmagasabbra nő a klád fajai közül, eléri a 25 métert is. Érdekes, diszjunkt elterjedésű a *Torreya* (nagymagvú tiszafa) nemzetség: a 6 faj Kelet-Ázsiában (pl. *T. nucifera*, 8.17d ábra), Floridában (*T. taxifolia*) és Kaliforniában (*T. californica*) fordul elő. Magkezdeményeit és a porzós tobozt a 8.14e ábra mutatja. Leveleik apró tövisben végződnek. A hat délkelet-ázsiai *Amentotaxus* (barkás tiszafa) faj jellegzetességei a végálló, összetett füzérben sorakozó porzós tobozkák és az élénkvörös magköpeny. Leginkább feltűnő képviselőjük az *A. formosana* Tajvan szigetének ritkasága. Levelének fonákán a sztómák fehéres sávokban jelennek meg (8.17e ábra). A többiek testvércsoportja, a *Cephalotaxus* (áltiszafa, bár: kefáli = fej, görög) mind a 11 faja ázsiai, áreájuk a Himalájától Japánig, délre pedig Malajziáig húzódik, Kína hét fajjal büszkélkedhet. Sok fajuk kerti kultúrákban is népszerű, mint például a *C. harringtonia* (8.17f ábra) Japánból (neve helyesen *harringtonii* lenne). Rájuk is jellemző a levél fonákán található halványabb gázcserenyílás-sáv. Legalább 20 kihalt fajukat írták eddig le a mag, illetve leveles ág alapján, a legkorábbiakat a krétából.

### *8.7.1 Cupressaceae – ciprusfélék s. l. (159)*

Az idetartozó fenyőféléket a régi linnéi rendszerekben két családba sorolták (*Cupressaceae* és *Taxodiaceae*), elsősorban a levélbeli különbségek miatt (átellenes és pikkelyszerű vagy örvös és tű alakú az elsőben, váltakozó és tűszerű a másodikban, néhány kivétellel). A kladisztikai elemzések már régóta jelzik, hogy míg a tradicionális *Cupressaceae* önmagában monokladisztikus, a korábbi *Taxodiaceae* már nem, mert egyes csoportjai fésűszerűen ágaznak le a kladogramon, a *Cupressaceae* előtt. A *Taxodiaceae* tehát nem tartható fenn még egy – szándéka szerint – filogenetikára alapozó linnéi típusú rendszerben sem. A legegyszerűbb megoldás az egész kládot együttesen *Cupressaceae* néven illetni. A ciprusfélék elemzésében alkalmazott gének kezdetben a kloroplasztisz DNS maturáz génje (*matK*), a fénytől független protoklorofill-reduktáz nagy alegységének a génje (*chlL*), és különféle intronok (pl. Kusumi et al. 2000) voltak, amelyeket később sejtmagbeli és mitokondriális génekkel is kiegészítettek (pl. Yang et al. 2012, Leslie et al. 2012), lényegileg megerősítve a korábbi eredményeket. Új megállapítás viszont, hogy az *Athrotaxis* és a *Sequoioideae* nem egymást követő leágazásokon van, hanem testvércsoportok, bár ennek nem túl nagy a támogatottsága (Stull et al. 2021). A ciprusfélék belső viszonyai a 8.6 ábráról olvashatók le. Az ide sorolt 28 génusz többsége (16) monotipikus, melynek

nem csak a splitterek hathatós tevékenysége az oka (l. *Cupressus*, 282. oldal).

A ciprusfélék örökzöld cserjék és főképpen fák; egyesek igen magasra nőnek, és hatalmas tömeget is elérnek. Döntő többségük egylaki, de akad közöttük kétlaki, sőt a két formát váltogató faj is. Leveleik pikkely vagy tű alakúak, váltakozó, átellenes vagy örvös állásúak. A viszonylag kis méretű toboz meddő- és termőpikkelyei többé-kevésbé összenőttek, egyes fajoknál elhúsosodnak. Pikkelyenként 1–20, majdnem mindig egyenesen álló magkezdemény fejlődik az adaxiális oldalon. A mag két vagy három oldalszárnyat visel. A mikrosporofillumok fonákján 2–10 pollenzsák van. A pollen nem légzsákos, prothalliumsejtek nélküli. A déli és az északi félgömbön is előfordulnak, leginkább a mérsékelt klímában jellemzők, de a trópusi hegységekben is megvannak. A tíz leghosszabb életkort elérő fafajból hat idetartozik (https://en.wikipedia.org/wiki/List_of_oldest_trees#Trees_with_verified_ages).

### *Cunninghamia – szúrósfenyő (2)*

A ciprusfélék alapi helyzetében találjuk ezt a kis csoportot. Kínában, Laoszban és Vietnamban élő faja a *C. lanceolata* (8.18a ábra) termetes fa, 50 m magas és 3 m törzsátmérőjű is lehet. Jellegzetességei az erős, bőrnemű, többnyire szúrós hegyű levelei. A fényben szegény élőhelyeken fejlődött levelek fonákán világoszöld sztómasávok figyelhetők meg. A ginkóhoz hasonlóan már régóta ültetik a kínai templomkertekben, ma pedig az egyik legfontosabb ipari fát adja. Közeli roko-




**8.18 ábra. a:** *Cunninghamia lanceolata*, **b:** *Taiwania cryptomeroides*, **c:** *Athrotaxis cupressoides* (Tasmania, A. Melville, CC BY-NC-ND), **d:** *Metasequoia glyptostroboides*, **e:** *Sequoia sempervirens* (ifj. Papp L.), **f:** *Sequoiadendron giganteum* (California, T. Eriksson, CC BY-NC).

na a tajvani *C. konishii*, amelyet sok botanikus az előző változataként kezel. Egy korábban jóval elterjedtebb klád utolsó képviselői, virágkorukat a krétában érték el.

### *Taiwania (1)*

A *T. cryptomeroides* (8.18b ábra) ugyancsak Kínából származik, de előfordul Tajvanon, Vietnamban és Mianmarban is (feltűnhet az olvasónak, hogy nemcsak az új-kaledónai, hanem a kínai flóra is igen sok „ősi" nyitvatermőtípust őrzött meg számunkra). A legtermetesebb ázsiai fafaj, egyesek szerint 90 m magasra is megnő. Az biztos, hogy 2023-ban Tajvanon egy csaknem 84 méteresre nőtt fát mértek, melynek társaságában sok száz, legalább 60 méteres egyedet is találtak. A 100 évesnél fiatalabb fák levelei 15 mm hosszúak, tű alakúak, míg az idősebbeké sokkal rövidebbek, pikkelyszerűek. Tobozai viszonylag kicsik (2,5 cm), egy pikkelyen két magkezdeménnyel.

### *Athrotaxis (3)*

Érdekes biogeográfiai kontrasztként ezen a kládon már egy Kínától igencsak távol eső sziget, Tasmania hegyi esőerdeinek két endemikus faja és hibridjük található. Az *A. cupressoides* (8.18c ábra) levelei aprók, rásimulnak a hajtásra, míg az *A. selaginoides* levelei elállók, jóval hosszabbak. Azokon a helyeken, ahol mindkettő megtalálható, rendszeresen megjelenik az *A. ×laxifolia* is, amely jól látható morfológiai átmenetet képez a két szülőfaj között. Kimutatták, hogy minden egyede anyai ágon a *cupressoides*, az apain pedig a *selaginoides* utódja. Magasságuk a többi ciprusféléhez képest szerénynek mondható, maximum 30 m, életkoruk viszont jelentős lehet, akár az 1000 évet is elérheti. Az utóbbi századok ember okozta tüzei és a favágók nagy kárt tettek populációikban, amit súlyosbít az a tény, hogy nehezen regenerálódnak. Legrégebbi fosszilis fajtársaik a középső krétából kerültek elő.

### *Sequoioideae – mammutfenyők (3)*

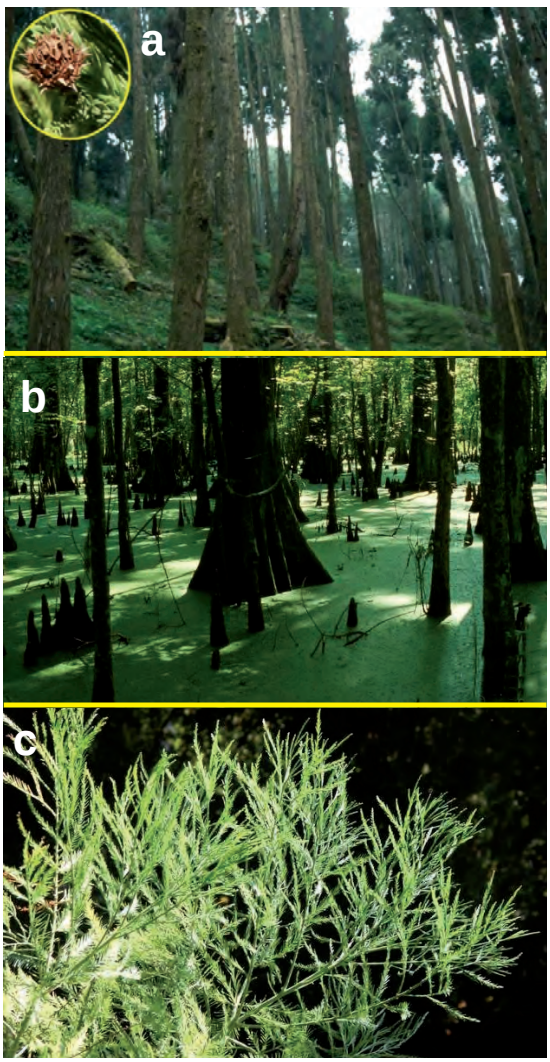
A fentieknél jóval ismertebb a mammutfenyőfélék kládja, ami ugyancsak tartogat biogeográfiai érdekességeket: egy kínai faj mellett két észak-amerikait találunk itt, mindegyiket külön génuszban: {*Metasequoia* {*Sequoia, Sequoiadendron*}}. A *M. glyptostroboides* (kínai mammutfenyő, 8.18d ábra) felfedezése (Hubei tartomány, Közép-Kína, 1941) a kor nagy botanikai szenzációja volt. Korábban csak kihalt rokonait ismerték, amelyek az északi félgömbön általánosan elterjedtek voltak. Miután azonban a miocén óta egy leletük se került elő, nem csoda, hogy az „élő kövület" titulust a kínai mammutfenyő is kiérdemelte. Ez annál is inkább telitalálat, mert egyes vélekedések szerint (LePage et al. 2005) gyakorlatilag azonos a kréta végén élt elődeivel. Átellenesen álló, ősszel lehulló levelei és átellenes tobozpikkelyei jól megkülönböztetik a növényvilág igazi óriásaitól, a két amerikai mammutfenyő fajtól, amelyekhez képest jelentéktelennek tűnik az 50 méteres termete. Az óriások közül a *Sequoia sempervirens* (tengerparti mammutfenyő, 8.18e ábra) a magasabb és karcsúbb,[7] és egyben az elterjedtebb is (partvidéki hegyek Kaliforniában és Oregonban) – bár eredeti állományának 95%-a ma már nincs meg. 100–110 méteren túl már nagy jelentősége van a ködnek, ugyanis a fa nem tud kellő mennyiségű vizet ilyen magasságba felvinni. A „*sempervirens*" (örökzöld) nevet akkor kapta, amikor levelei alapján még a mocsárciprus (*Taxodium*, l. lentebb) fajtársának gondolták, és attól akarták e néven megkülönböztetni. Mint sok más ciprusnál, a fiatal egyedek levelei tű alakúak, ezek az alsó ágakon meg is maradnak, míg felfelé haladva a levelek egyre inkább pikkelyszerűek. Érdekes módon kromoszómaállománya hexaploid (6n = 66), s ebben kitűnik a többi nyitvatermő közül (vö. 8.8 cédula). Nagy meglepetést okozott, amikor kiderült, hogy a mitokondriumok is apai ágon öröklődnek, nemcsak a kloroplasztiszok (Neale et al. 1989). A másik („hegyi") mammutfenyő (*Sequoiadendron giganteum*, 8.18f ábra) szintén örökzöld, valamivel alacsonyabb, de jóval erőteljesebb, nagyobb tömegű fa (106 m magas, 11,4 m törzsátmérőjű, akár 1000 tonnát is nyomhat), kora meghaladhatja a 3000 évet. Elterjedése Kalifornia középső részének hegyeire korlátozódik, szinte csak nemzeti parkokban találjuk. Levelei szórt állásúak, pikkely vagy ár alakúak. Vastag kérge védelmet nyújt a gyakori erdőtüzek ellen. A mammutfenyők gigantikus méreteihez képest a tobozok viszonylag kicsik, pár cm hosszúak, több évig a fán maradnak. A mag is apró, 1 mm széles szárny segíti terjedését. A kihalt fajok közül a legrégebbi a jurából előkerült *Sequoia jeholensis*. A klád fajai a kréta időszakban az északi félgömb hűvösebb klímájú részein általánosan elterjedtek voltak, de a további lehűlést, főleg a jégkorszakot, nem viselték el, s mára kis refugiumokba szorultak vissza.

### *Taxodioideae – mocsárciprusfélék (5)*

A ciprusfélék következő kládja három nemzetséget összesít: {*Cryptomeria* {*Taxodium, Glyptostrobus*}}. A *C. japonica* (japánciprus, 8.19a ábra) erdőalkotó faj a felkelő nap országában, de emellett világszerte ültetik is. A Jomon Sugi nevű egyedet a japánok nagy becsben tartják, szerintük „természetesen" ez a legöregebb fa a Földön. Korát illetően egyes becs-

7 A világcsúcstartó a *Hyperion* (az egyik titán, gör.) nevű példány 2019-ben 116,07 m magas volt 7,9 m-es törzsátmérővel, ami összesen 530 m³ fának felel meg. Kora max. 800 év. Egyes megfigyelések szerint növekedését harkályok tartják kordában. Több, hasonlóan méretes fajtársával a kaliforniai Redwood National Parkban él, de a pontos helyet a látogatók elől titokban tartják. Aki mégis odakeveredik, 6 hónapos elzárásra és 5000 dollár pénzbüntetésre számíthat.

lések 2170-től egészen 7200 évig felmennek – de az évgyűrűkre alapozott szabatos mérések „csak” kb. 2000 évet garantálnak. Magassága is jelentékeny, akár 70 méteres is lehet. Levelei rövidek, tűszerűek, magvas toboza viszonylag kicsi, gömbölyded. A következő leágazáson találjuk a *Taxodium* nemzetséget, melynek legismertebb faja a *T. distichum* (virginiai mocsárciprus, 8.19b ábra). Magyar nevéhez méltón mocsarakban, folyók mentén fordul elő az USA délkeleti államaiban. Jellegzetesek a függőlegesen kiemelkedő légzőgyökerei (pneumatofórái), amelyek tartós vízborítás esetén is biztosítják a gyökérlégzést. A légzőgyökereket egyes hazai arborétumok (Vácrátót, Alcsút) idősebb fáin is megfigyelhetjük, míg a Hármas-Körös holtágában Szarvasnál egy kisebb, vízben álló csoportja idézi elénk a Mississippi torkolatvidékét. A növényt távolról is felismerhetjük világoszöld, ősszel barnába forduló, majd lehulló lombozatáról. Női tobozai kerekdedek, ülők. Elterjedési területével részben átfed közeli rokonának, a *T. ascendens*-nek az áreája (egyesek szerint inkább a *T. distichum* var. *imbricatum* nevet kellene viselje). Délebbre él a montezuma ciprus (*T. mucronatum*), az aztékok szent fája, Mexikó nemzeti büszkesége, folyó menti biotópok különlegessége. Ellentétben az előzővel többnyire örökzöld, ugyanakkor ennek is vannak légzőgyökerei. Egy féltve őrzött példányát (Oaxaca államban) a világ legvastagabb fájának tartják, átmérője ugyanis nem kevesebb,




**8.19 ábra. a:** *Cryptomeria japonica* (Tajvan, ültetett), **b:** *Taxodium distichum* (Louisiana), **c:** *Glyptostrobus pensilis*.

### 8.8 cédula: Poliploidia a nyitvatermőknél

Poliploidia, azaz a teljes genom többszöröződése igen gyakori jelenség a páfrányoknál és a zárvatermőknél. Általános vélemény szerint az evolúció és így a fajkeletkezés egyik fő mozgatója. A genom megsokszorozódását redukciós folyamatok követhetik, melyek során visszaáll a kettős kromoszómaszerelvény (diploidizáció), ami kétségkívül megkönnyíti a meiotikus folyamatokat. A diploidizáció után viszont egyes gének két példányban is megmaradhatnak, és egyikük a szelekciós nyomás hatására új funkciókat vehet fel (neofunctionalization). Ez előbb-utóbb fenetikai változásokat eredményez, és növeli a morfológiai sokféleséget. Ahogy Heslop-Harrison et al. (2023) fogalmaznak, a páfrányok és a zárvatermők vagy eleve poliploidok, vagy pedig múltbéli sokszorozódás (paleopoliploidizáció) és az ezt követő diploidizáció nyomait viselik. Hosszú ideig tartotta magát a vélekedés, miszerint a nyitvatermők nem hajlamosak a poliploidiára, amit alátámasztott az a tény, hogy csak két konkrét esetet ismertünk: a *Sequoia sempervirens*-t (6n) és a *Fitzroya cupressoides*-t (4n, l. 283. oldal). A poliploidia ritka előfordulását, többek között, annak tulajdonították, hogy a nyitvatermőknél igen ritka az ön- és a kettős megtermékenyítés (bár ez utóbbi a páfrányoknál sincs). Ennek következménye lehet, hogy jóval kevesebb nyitvatermő faj van, mint páfrány, nem is beszélve a zárvatermőkről.

A poliploidia azonban, mint kiderült, korántsem korlátozódik a fenti két fajra. Kimutatták a *Xanhtocyparis vietnamensis* (282. oldal) és több boróka (*Juniperus*) fajnál vagy hibridnél is. A nem fenyőféle csikófark (*Ephedra*, 293. oldal) génuszban pedig a fajok többsége allopoliploidnak bizonyult. Stull et al. (2021) igen részletes molekuláris genetikai vizsgálata igazolta, hogy a nyitvatermő ősöknél volt poliploidizáció, illetve azt követő diploidizáció és neofunkcionalizáció is. Sok más folyamattal kiegészülve (pl. kromoszómák duplikációja) megvan tehát a főbb recens nyitvatermő csoportok evolúciós szétsugárzásának genetikai háttere.

mint 11,42 m, levélfelülete pedig kiadja a 9300 m²-t! A pliocénben kihalt *T. dubium* Európában is előfordult. A *Glyptostrobus* egyetlen ma élő faja, a *G. pensilis* (8.19c ábra) is vizek mentén, Kína szubtrópusi vidékein, Laoszban és Vietnamban (kevesebb, mint 100 egyed) él, de a kínai állomány szinte teljesen kipusztult. Szerencsére sokfelé ültetik, például folyópartok talajának stabilizálására, valamint arborétumokban. Átlagos méretű, lombhullató fa, légzőgyökerei a mocsárcipruséhoz hasonlatosak. Magkezdeményes tobozai kicsik, körte alakúak, hosszú nyélen fejlődnek. A génusz több faja korábban az egész északi félgömbön előfordult, de a jégkorszaki lehűlés csaknem teljesen eltüntette őket a flórából. A legrégebbi leletek a késői krétából származnak.

### *8.7.2 A régi „Cupressaceae" s. str.*

A *Cupressaceae* klád a fenti, kis fajszámú taxonok lépcsőzetes leválását követően egy nagy csoportban végződik, amely megfelel a linnéi klasszikus ciprusfélék családjának. Ez két, nem egyforma nagyságú kládra válik szét. Gadek et al. (2000) vizsgálatai szerint ez az elkülönülés nemcsak molekuláris kladisztikai, hanem biogeográfiai adatok alapján is egyértelmű, s ezt a későbbi elemzések (Lu et al. 2014, Stull et al. 2021) is megerősítik. A *Cupressoideae* foglalja össze az északi félgömb, a *Callitroideae* pedig a déli félgömb ciprusféléit. A két klád evolúciója egyes becslések szerint kb. 150 millió évvel ezelőtt (a jura vége felé) vált el egymástól, pár millió évvel a Gondwana szuperkontinens kettéválása után (Yang et al. 2012). Más értékelések viszont későbbre teszik a szétválás időpontját; Stull et al. (2021) pl. a kréta elejére (140 millió évvel ezelőttre) időzítik, nem is beszélve Herting et al. (2020) munkájáról, amelyben a közös ős „mindössze" 78 millió éves (felső kréta). Van ennél még alacsonyabb érték is (72 millió év, Li et al. 2019). A nagy eltérések jól illusztrálják a filogenetikai időbecslés nehézségeit és korlátait, amit a koralldiagramon (8.3 ábra) a becslések mediánjával próbálunk áthidalni.

A két csoport közös jellemzői közül kiemeljük a következőket. Örökzöld, gazdagon elágazó fák vagy cserjék, egy- vagy kétlakiak. Fájuk kemény, gyantás, kártevőknek ellenálló. Hajtásaikat sűrűn borítják az ép levelek, melyek átellenesen vagy pedig 3–4-tagú örvökben állanak. Fiatal állapotban tű alakúak, és ez az állapot felnőtt korban is megmarad a fajok egy részénél. A fajok többségét idősebb korban apró, pikkely alakú levelek jellemzik. Tobozaik nagy számban fejlődnek, a magkezdeményesek inkább a felső ágakon, magánosan vagy kisebb csoportokban. A női tobozban lévő murvalevelek és a pikkelyek összenőttek egymással, a magkezdemények felállók, egy pikkelyen sok is kialakulhat. A tobozpikkelyek kezdetben lágyak, később elfásodnak – ami alól a *Juniperus* húsos tobozbogyói jelentik a kivételt. A hím tobozok barkaszerűek, általában magánosak; a pollenen nincs légzsák (vö. 8.12 cédula).

### *Cupressoideae – északi ciprusok (111)*

Az északiak 12 génuszának kladisztikai viszonyai a fent idézett cikkek összesítése alapján a következők: {{*Thuja, Thujopsis*} {*Chamaecyparis* {{*Calocedrus* {*Tetraclinis* {*Microbiota, Platycladus*}}} {{*Cupressus, Juniperus*}{*Xanthocyparis* {*Hesperocyparis, Callitropsis*}}}}}}. A kladisztikai elemzések mindegyike „kiigazított" egy korábbi – kivételként kezelt – esetet is: a morfológiai alapon a déliek közé sorolt *Tetraclinis articulata* is az északi ciprusok közé került. A génuszok java része kelet-ázsiai és észak-amerikai, míg Európában a *Tetraclinis* mellett csak a *Cupressus* és a *Juniperus* tekinthető őshonosnak. Első megjelenésük a triász közepére tehető (*Juniperioxylon*), s a krétában már előrehaladt a diverzifikációjuk.

A *Thuja* női tobozpikkelyei megvastagodott szélűek, tövis nélküliek. Diszjunkt elterjedésű taxon (8.9 cédula), Észak-Amerika hűvösebb vidékein él két közismert faja: a *T. occidentalis* (nyugati tuja) inkább a kontinens középső és keleti részein, a *T. plicata* (óriástuja, 8.20a ábra) pedig nyugaton, főleg Brit-Kolumbiában és Washington, valamint Oregon államokban. A nyugatinak nevezett[8] faj nálunk is gyakran felbukkan parkokban, ami nem véletlen. Ambrózy-Migazzi István malonyai kastélyparkjában (ma Mlyňany, Szlovákia) vagy 120 éve létrehoztak egy kultúrváltozatot, a sudár termetű, oszlopos lombozatú malonyai tuját, ami talán a legismertebb magyar nemesítésű parkfa. Az óriástuja magas termetű, erőteljes fává nőhet, tudunk 72 méteres példányáról is. A másik három *Thuja* faj kelet-ázsiai, jóval kisebb termetű az amerikaiaknál. A *T. sutchuenensis*-ről egy ideig azt hitték, hogy kihalt, míg 1999-ben fel nem fedezték egy kisebb állományát, a szecsuáni Csunking városától nem messze. A tuják testvércsoportját adja a *Thujopsis dolabrata* (8.20b ábra), amely Japán kevert lombú erdeiben állományalkotó. A *Chamaecyparis* (hamisciprus) a tujákhoz hasonlóan kettős, sőt hármas elterjedésű (8.9 cédula). A *C. lawsoniana* (8.20c ábra) Oregon és Kalifornia államok hatalmas termetű ciprusféléje, állítólag egykoron láttak 75 m magas egyedeket is. Észak-Amerika atlanti partvidékeinek ciprusa a *Ch. thyoides*. Kelet-Ázsiából ismerjük a *Ch. obtusa*-t, melynek egyik változata (talán külön faj?) csak Tajvan szigetén fordul elő. Délkelet-

8 A név (*occidentalis* = nyugati) magyarázata abban rejlik, hogy az Ázsiában őshonos életfát, *Platycladus orientalis*, időnként keleti tujának is nevezik (*orientalis* = keleti). Ez a szembeállítás Linnétől származik, s ma már nem tükrözi kettejük rokonságát.

**8.9 cédula: Diszjunkt elterjedés – és magyarázata**

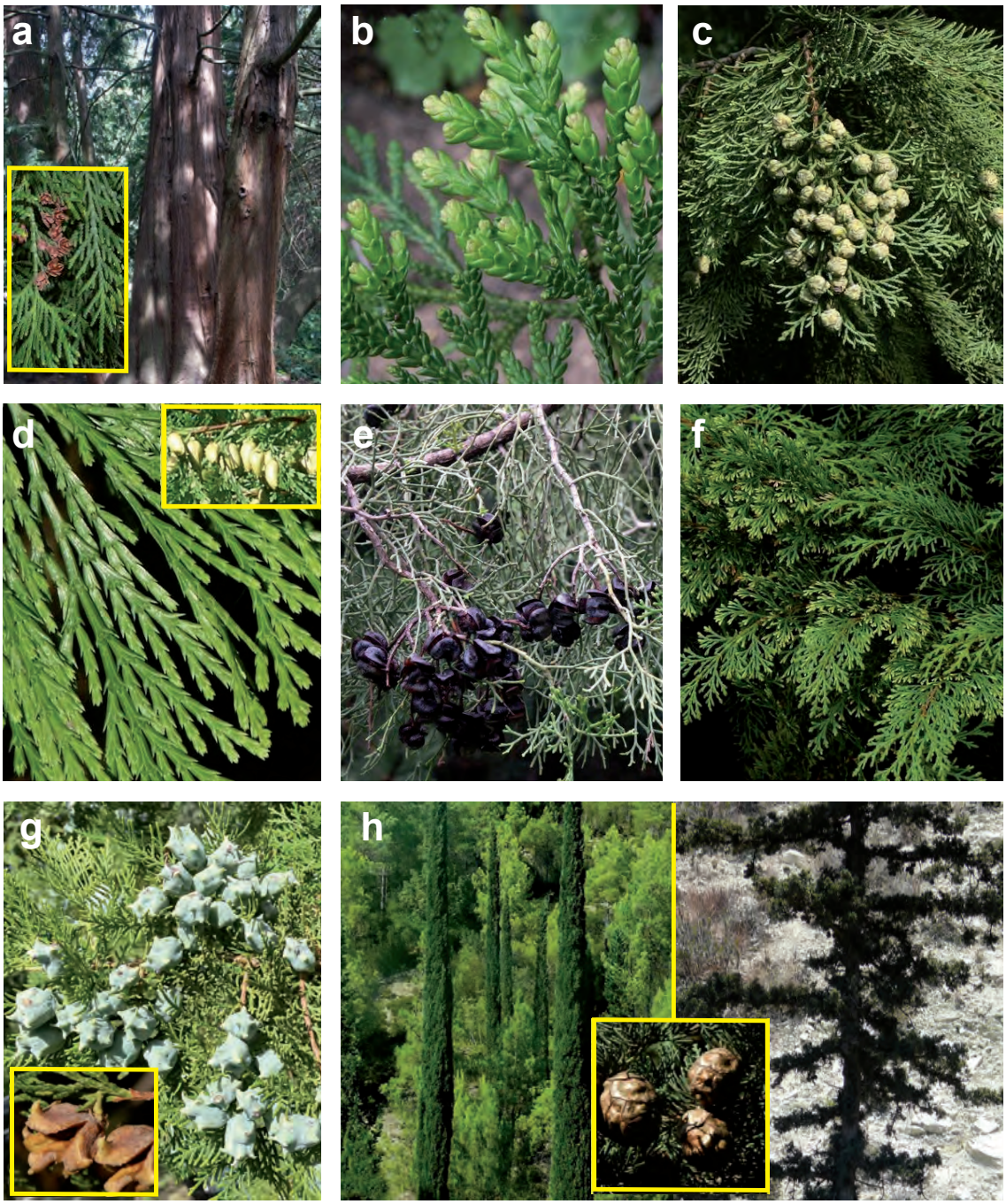
Igen sok génusznál megfigyelhető az a sajátságos biogeográfiai mintázat, miszerint a közelrokon fajok egy része Kelet-Ázsiában, másik része Észak-Amerikában él. Ráadásul az sem ritka, hogy Észak-Amerikán belül egyesek keleten, továbbiak pedig nyugaton fordulnak csak elő. Áreájuk tehát egymástól távoli területekből áll, azaz diszjunkt. Ezt mutatja több fenyőféle taxon is, így a már említett *Torreya* (274. oldal), a *Thuja* és a *Chamaecyparis*. Figyelemre méltó az is, hogy Észak-Amerika keleti része fajösszetételében és a fajok morfológiájában jobban hasonlít Kelet-Ázsiára, mint az ahhoz földrajzilag lényegesen közelebb fekvő nyugati partvidék – amit egyébként a Bering-földhíd 60 millió éven át (a paleogénben és a neogénben) össze is kapcsolt Ázsiával.
A magyarázatot már vagy 180 éve keresik a biológusok, a kérdés erősen foglalkoztatta a megoldatlan problémák iránt igen fogékony Darwint is. Az egyik hipotézis szerint az északi félgömb mérsékelt övi erdejei eleve hasonlóak, szinte egységesek voltak, amíg az amerikai kontinens nyugati felén és Ny-Európában bekövetkezett erőteljes lehűlés meg nem ritkította őket. Ennek alapján a megmaradt populációk tulajdonképpen reliktumnak tekinthetők. A másik feltételezés a migrációt helyezi középpontba. Mivel É-Amerika keleti felének és Kelet-Ázsiának élőhelyei erősen hasonlítanak egymásra, a széllel terjedő, s ezért nagy távolságra eljutó fajok könnyen alkalmazkodtak az új körülményekhez. Valószínűleg azoknak van igaza, akik szerint mindkét hipotézis egyszerre is érvényes lehet.
A *Chamaecyparis* példáján Liu et al. (2017) megmutatták, hogy egyes ázsiai és az ÉK-amerikai fajok között nagyobb a niche-átfedés, és élőhelyeik is jobban hasonlítanak egymásra, mint az ÉNy-amerikai fajéra. Esetükben inkább a migráció lehet a biogeográfiai diszjunkció magyarázata. A lehűlés okozta kipusztulás pedig a teljesen más környezetben élő ÉNy-amerikai faj elkülönülésének a háttere.

Ázsia szubtrópusi vidékeinek fája a *Ch. hodginsii*, melyről a taxonómusok még „nem döntötték el", hogy külön génuszként (*Fokienia*) elválasszák-e testvéreitől, a többi hamisciprustól. Stull et al. (2021) ábráján mindenesetre beágyazódik a *Chamaecyparis* fajok közé, így különválasztása nem indokolt. Pár mm-es leveleinek fonákán, sok más fenyőhöz hasonlóan, fehéres sávokba rendeződnek a gázcserenyílások.

A következő kládon lévő *Calocedrus* három faja Kelet-Ázsiában él, egy pedig Amerikában, Oregontól Mexikóig – azaz itt most nincs fajtárs az atlanti partvidéken. Az amerikai *C. decurrens* (8.20d ábra) tekintélyes méretű, oszlopos megjelenésű fa, vertikálisan lapított oldalágairól ismerhető fel. Pikkelylevelei viszonylag nagyok, akár 1 cm-esek is lehetnek. A *C. rupestris* nemrég került a botanikusok szeme elé, 2004-ben írták le Vietnam karsztos hegyvidékeiről. Élőhelye az endemizmus magas fokáról ismert, legalább tucatnyi nyitvatermő faj fordul csak itt elő. A *Tetraclinis articulata* (szandarakfa, 8.20e ábra) apró levelei négyes örvökben állnak, csakúgy mint egyes délszaki ciprusoké (*Neocallitropis*) – és talán ez vezette korábban a botanikusokat arra, hogy a déliek közé sorolják. Mint fentebb említettük, a molekuláris elemzések egyértelműen tisztázták, hogy erre a kládra, vagyis az eurázsiaiak közé esik. Fő elterjedési területe az Atlasz-hegység, de Dél-Spanyolországban (Cartagena) és Máltán is vannak kisebb (és védett) állományai. Viszonylag alacsony fa, gyakran tőből elágazó. A fenyőfélék körében ritka sajátsága, hogy könnyen sarjadzik, így túléli a kisebb tüzeket és a vadak rágását is. Női toboza négy vastag pikkelyből áll. Egy fosszilis rokona Itáliából került elő, kb. 6 millió éves rétegekből. Sokrétű felhasználásának legalább 2000 éves története van. Gyantáját (szandarak) és fáját nagy becsben tartják ősidők óta. Theophrasztosz szerint templomtetők készítésénel is felhasználták, Ciceró pedig állítólag egymillió sestertiust fizetett egy szandarakfából faragott asztalért. A *Microbiota decussata* (8.20f ábra) Szibéria legkeletibb tájainak, azaz Vlagyivosztok vidékének endemikus növénye, sokak szerint a következő faj zord klímához alkalmazkodó vikariáns származéka. Ezt tükrözi elnevezése is: kis méretű életfa, hiszen sose haladja meg az egyméteres magasságot. Maga az életfa (*Platycladus orientalis*, korábban *Biota o.,* 8.20g ábra) jóval szélesebb elterjedésű: főleg Kínában és Koreában él. Kedvelt díszfa, elvadulva megtalálható világszerte a mérsékelt övben. Méretei és kora tekintélyes lehet, nyilvántartanak egy 35 m magas fát is, tízméteres átmérővel. Női tobozának pikkelyei, hasonlóan az előző fajéhoz, erős nyúlványokat viselnek. A *Microbiota* és a *Platycladus* nevek, elsősorban az első, tipikus splitter termékek, tulajdonképpen semmi sem indokolja, hogy génusz szinten különítsük a két testvérfajt.

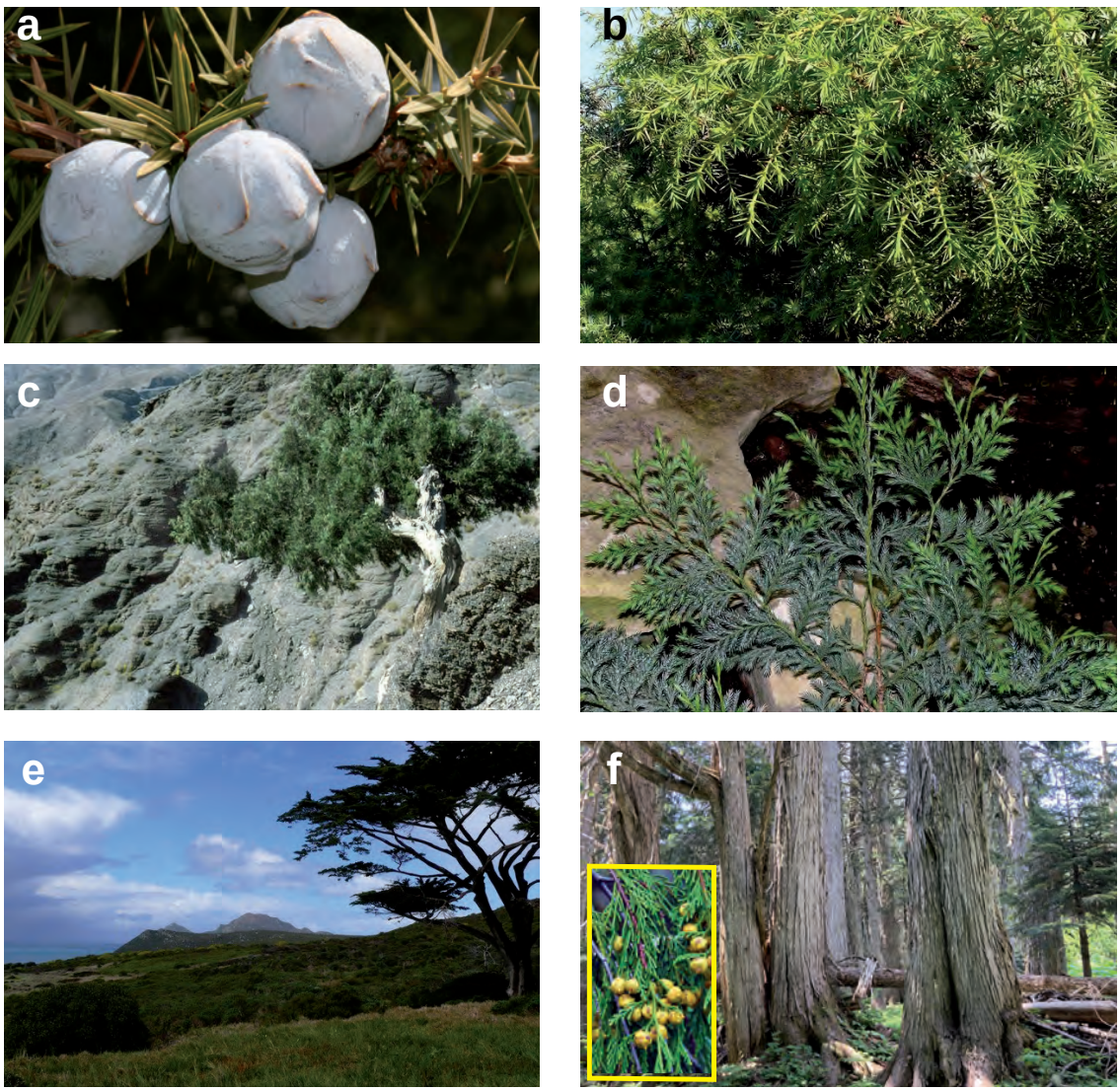
A *Cupressus* génusz óvilági elterjedésű (9 faj, Afrikától Kelet-Ázsiáig). Örökzöld fák és nagy cserjék tartoznak ide, apró leveleik keresztben átellenesek és négy sorban állanak. Női tobozaik 1–2 évig érnek, igen sok szárnyas magot tartalmaznak. Legismertebb a mediterrán vidékek ékessége, a *C. sempervirens* (európai ciprus), melynek két növekedési formája létezik: a karcsú, tornyos és a vízszintesen szétterülő oldalágakat fejlesztő változatok (8.20h ábra). Általános vélemény szerint az utóbbi a vad típus, az oszlopos pedig valamikor az ókorban alakult ki, gondos kezek kiválasztó munkájának eredményeként. Ezt bizonyítja, hogy kerti kultúrákban időnként spontán megjelenik a vad forma is. A *C. dupreziana* a Szahara kellős közepén, Algériában, a Tassili n'Ajjer hegységben maradt fenn,

alig 233 példányban. Némelyik fának a korát 2000 évre becsülik. A kis populációméret és az izoláció miatt apomiktikusan szaporodik: a magba csak a pollenből kapott DNS kerül be, míg az anyanövény „feladata" csupán a fejlődő mag védelme és táplálása (Pichot et al. 2000). A következő ciprus (*C. atlantica*) Dél-Marokkóban, az Atlasz 1000 m feletti régiójában él. Az ázsiai fajok közül a Himalájában, több ezer méteres magasságban is előforduló *C. torulosa* érdemel említést. Aromatikus illatú fájából gyógyszereket és kozmetikumokat készítenek, de emellett bútorfának is kiváló. A *Cupressus* testvércsoportja a fajokban leggazdagabb ciprusféle génusz, a borókák (*Juniperus*, kb. 66/1 faj). Fő jellegzetességük az elhúsosodó toboz (ún.




**8.20 ábra. a:** *Thuja plicata,* **b:** *Thujopsis dolabrata,* **c:** *Chamaecyparis lawsoniana,* **d:** *Calocedrus decurrens,* **e:** *Tetraclinis articulata,* **f:** *Microbiota decussata,* **g:** *Platycladus orientalis,* **h:** *Cupressus sempervirens* (Törökország, ill. Ciprus).

tobozbogyó), benne 1–12 szárnyatlan, kemény héjú maggal – ami a madarak által terjesztett propugulumok tipikus formája. A „bogyó” felhasználásával fűszereket és gint készítenek. Cserjék és igen magas fák is vannak közöttük. Nem ritka köreikben a poliploidia, 15 faj tetraploid, egy pedig hexaploid (vö. 8.8 cédula). Ez elsősorban a fajok nagy genetikai hasonlóságának a jelzője. Kladogramjukon egy faj, a *J. drupacea* alapi helyzetben van, majd a következő dichotómia a „Juniperus” (vagy inkább „Oxycedrus”) és a „Sabina” nevű csoportokat eredményezi (Farhat et al. 2019). Ez tükrözi a levél alakját: a kisebbik („Juniperus”) kládra eső fajoknál a növény egész életében tűleveleket hord, amelyek hármas örvökben fejlődnek. A borókák döntő többségénél, azaz a „Sabina” kládon csak pikkelyleveleket találunk, a tű alak legfeljebb fiatal korban mutatkozik, s ritkán őrződik meg felnőttkorig. A *J. drupacea* (8.21a ábra) kelet-mediterrán elterjedésű faj, húsos toboza (< 25 mm) és termete (< 40 m) a legnagyobb a borókák között. Nevét (drupacea = kb. csontáras) annak köszönheti, hogy az egy „bogyóra” jutó három mag kőkemény képletté nőtt össze. A tűlevelűeket képviseli a hazánkban is őshonos, nagyon széles elterjedésű és hidegtűrő *J. communis* (közönséges boróka), és még néhány óvilági (*J. macrocarpa*: Európa és É-Afrika, *J. oxycedrus*: Mediterráneum, 8.21b ábra, *J. formosana*: Kína, Tajvan) és újvilági (*J. jackii*: Oregon) faj. A pikkelylevelű szekció névadója a *J. sabina* (nehézszagú boróka) időnként nagy területet beborító cserje, hozzánk legközelebb Erdélyben fordul elő, keleten átjut az Ural-hegységen is. Jól tűri a hideget és a szárazságot, és a gombakártevőket is (vö. 8.10




**8.21 ábra. a:** *Juniperus drupacea* (Törökország, E. Véla, CC BY-NC), **b:** *J. oxycedrus* (Szardínia), **c:** *J. thurifera* (Atlasz, Marokkó), **d:** *Xanthocyparis vietnamensis*, **e:** *Hesperocyparis macrocarpa*, **f:** *Callitropsis nootkaensis* (Oregon, brnhn, CC BY-NC).

**8.10 cédula: Ørsted, a sokoldalú biológus, a borókák és a gombák**

Anders Sandøe Ørsted (1816–1872) dán természettudós igazi polihisztorként járatos volt a biológia számos területén. Fiatalon még a zoológia érdekelte, s a fonálférgekről írt részletes tanulmányt, majd a Dánia és Svédország közötti tengerszoros algáinak zonációját kutatta. Sokat utazott Közép-Amerikában, és botanikusként több száz új taxont írt le, köztük a *Callitropis*-t. Gombák iránti érdeklődése vezetett a legjelentősebb felfedezéséhez: kimutatta, hogy a *Gymnosporangium sabinae* nevű gomba (körterozsda, *Basidiomycota: Pucciniales*) két gazdán is élősködik. A körtefa (*Pyrus communis*) levelén – és gyümölcsén is – nyáron foltok jelennek meg, amelyekből spóratermő képletek, ún. ecidiumok alakulnak ki. A kiszabadult ecidiospórák szél segítségével borókák, elsősorban a *J. sabina* hajtásaira kerülnek, s megfertőzik azokat. A micélium a fán kialakuló gubacsokban telel át. Tavasszal a gubacs felülete ragadóssá válik, és sárga színű nyúlványok (teleutocsapok) nőnek ki belőlük, amelyekben nagy mennyiségű bazidiospóra képződik. Ha egy borókán sok ilyen gubacs van, úgy fest, mintha virágba borult volna. Kiszabadulva a bazidiumokból, a széllel terjedő spórák körtefák leveleire kerülnek, s a ciklus bezárul. Ezt a két gazdát igénylő parazitizmust heteroéciának nevezzük. Más, a Sabina kládra eső borókák is megbetegíthetők, a tűleveles fajok, mint pl. a *J. communis*, viszont nem. A *Gymnosporangium* további fajai, vannak vagy hetvenen, pedig más rózsaféle fákat, pl. az almát, a birst és a galagonyát is megfertőzhetnek. A gomba számára létfontosságú a két gazdafaj viszonylagos közelsége – ebből következően célszerű, ha a gyümölcsöskert közelébe nem telepítenek borókákat, és az arborétumokban is kellő távolságot tartanak közöttük. Száz éve az USA-ban törvényt is hoztak, miszerint az összes borókát ki kell vágni a gyümölcsösök közelében – kevés sikerrel.

A fizikában jártas olvasóknak ismerős lehet az Ørsted név. Ez nem véletlen, hiszen Anders nagybátyja, H. C. Ørsted (1777-1851) fedezte fel az elektromágnességet, és róla nevezték el oerstednek a mágneses indukció mértékegységét.

cédula). A *J. thurifera* (8.21c ábra) Franciaországban, Spanyolországban és Marokkóban él, elsősorban sziklás lejtőkön. Rendkívül illatos növény, ezt tükrözi a neve is (thurifera = tömjénes, latin). A tibeti *J. indica* a világ legmagasabban (<5000 m), déli lejtőkön élő fás növénye – egylaki és kétlaki is lehet. Lassú növekedésű, s mivel sokat kitermelnek belőle, és élőhelye is egyre szűkül, a veszélyeztetett fajok kategóriájába került. Kelet-afrikai elterjedésű a *J. procera*, mely átlépi az Egyenlítőt, s áreájával átfed a déli ciprusokkal. Ez a faj is a magas hegyek növénye, évi 1000 mm csapadékot is igényel – egyébként törpenövésű marad.

A következő taxonok korábban a *Cupressus*-ban voltak (kivéve az elsőt), de a molekuláris kladogramokon annak parafiletikusságát okozták, így különválasztották őket. A *Xanthocyparis vietnamensis*-t (8.21d ábra) 2001-ben fedezték fel vegyes faösszetételű köderdőkben, Vietnamban. A fenyők körében nem túl gyakori tetraploid kromoszómaszerelvény jellemzi. Az újvilági (észak-amerikai) ciprusok 17 faja most már *Hesperocyparis*-ba tartozik (Adams et al. 2009). Mindez morfológiailag is alátámasztható: a *Cupressus*-ok toboza többnyire 8–14 pikkelyből áll, míg a *Hesperocyparis*-oké általában csak 4–8 pikkelyből. Az utóbbiak a száraz, félsivatagos helyek tipikus lakói, rendszerint szűk elterjedéssel, az USA-ban, Mexikóban és más közép-amerikai országokban. Nagyon kicsi kaliforniai áreája (két kisebb állomány az óceán partján, Monterey közelében) ellenére a legismertebb közülük a *H. macrocarpa* (Monterey-ciprus). Különleges, többnyire szél alakította növekedési formái miatt előszeretettel kultiválják szerte a világon. A 8.21e ábrán látható fénykép például Dél-Afrikában, a Jóreménység foka közelében, igen szeles helyen készült, ahol a második világháborúban elesett dél-afrikai lövészek emlékére ültettek néhányat. Éppen ez a faj kivétel toboz szempontból, ugyanis a tobozpikkelyeinek száma 14-ig is felmehet. A *Hesperocyparis* testvércsoportja egyetlen faj, a *Callitropis nootkaensis* (Nootka hamisciprus 8.21f ábra)) Alaszka délre nyúló sávjától Oregonig őshonos a tengerparti zónában. Taxonómai besorolása zűrzavaros múltra tekinthet vissza, szerepelt már a *Thuja, Cupressus, Thujopsis, Xanthocyparis* és a *Chamaecyparis* génuszokban is, de manapság a *Callitropsis* a befutó (ami nem is új név, a dán A. S. Ørsted adta 1864-ben, lásd még 8.10 cédula). Magas növésű, de kegyetlen klímájú, viharos helyeken lecsepült, szélnyírta alakot vesz fel (ami „krummholz” – hajlott fa, német – néven ismert a szakirodalomban). Az utóbbi két faj, azaz a *H. macrocarpa* és a *C. nootkaensis* – nem természetes, hanem egy angol parkban véletlenül keletkezett és többnyire sterilis – hibridje Leyland-ciprus néven nagy karriert futott be a kertészetekben. Ennek magyarázata, hogy egyesíti a szülőfajok gyors növekedését, illetve ellenállóképességét. Az egyetlen intergenerikus nyitvatermő hibridként tartják számon, de ez inkább csak nómenklatúrai kérdésnek tűnik. Mivel a Nootka hamisciprus még másik három *Hesperocyparis* fajjal is kereszteződhet (arborétumokban), szerintem nincs is értelme őket külön génuszba sorolni.

### *Callitroideae (Actinostroboideae) – déli ciprusok (34)*

A déli félgömb ciprusait jelenleg 7 génuszba sorolják; régen egy tucat is volt, de néhány monotipikus

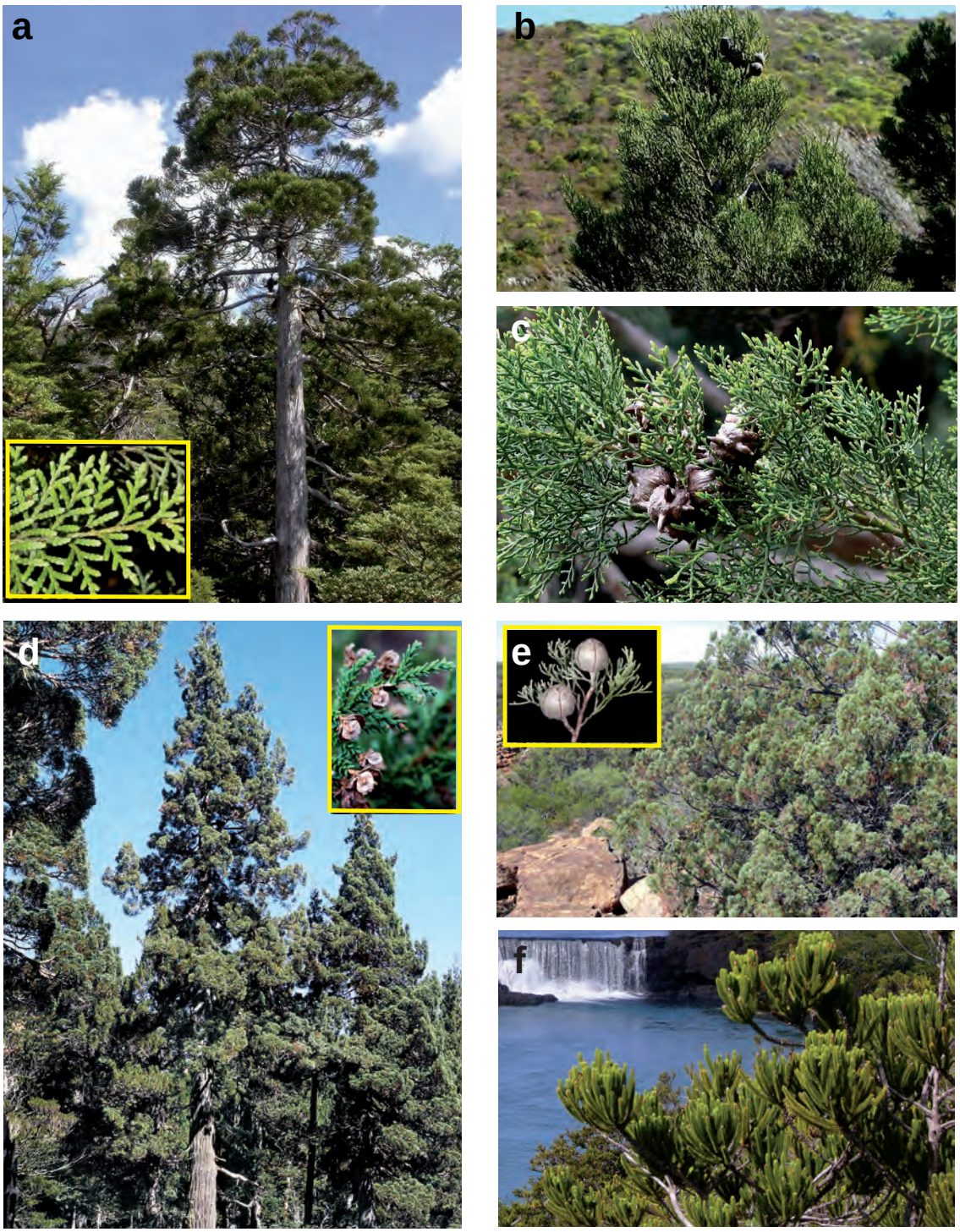
(egyfajos) génusz beolvadt a többiekbe, megszüntetve azok parafiletikusságát. Nem tárgyaljuk mindegyiket, de a teljesség kedvéért megadjuk a zárójeles kladogramot: {{{*Papuacedrus, Austrocedrus*} *Libocedrus*} {{*Widdringtonia* {*Diselma, Fitzroya*}} *Callitris*}}. Az *Actinostrobus* (a klád másik nevének alapja) nem szerepel ebben a listában, mert a *Callitris*-be került – de ettől még lehet névadó (vö. 7.13 cédula). Morfológiailag nem nagyon különböznek az északiaktól, molekulárisan és földrajzilag viszont erős az elkülönülés. Ritka kivétellel egylakiak, egyesek igen magas fává nőnek, mások beérik a cserje életformával. Kirí közülük a *Papuacedrus papuana*, mert az Egyenlítőn, Új-Guineában él, trópusi klímában – így a legészakabbra hatoló déli ciprusféle. Akár 50 méteres is lehet, de a magas hegyekben alig nő pár méternél nagyobbra. A méretbeli változatosság egy nagyon széles, 600 m-től 3600 m-ig terjedő tengerszint feletti magasságbeli tartományt tükröz. A *Libocedrus* hat fajának igen érdekes az elterjedése, kettő Új-Zélandon (pl. *L. bidwillii*, 8.22a ábra), három Új-Kaledónián, egy pedig Dél-Amerikában őshonos – ez utóbbit *Pilgerodendron* néven korábban külön kezelték, de itt is közbeszóltak a molekuláris taxonómusok (Leslie et al. 2012). Mai neve *L. uvifera*; ez a legdélebbre hatoló fenyőféle, él a Tűzföldön is. A génusz diszjunkt áreáját egy régen nagyobb elterjedésű csoport reliktumaként magyarázzák, az óceánon át történő terjedés ugyanis igen valószínűtlen a fenyőknél. Afrikában a kládot a *Widdringtonia* négy fajjal képviseli, ami a fokföldi fajgazdag és gyakran meggyulladó bozótvegetáció, a fynbos egyetlen fenyő nemzetsége. A *W. nodiflora* (8.22b ábra) szaporodása tűzhöz kötött, a toboz ugyanis csak erős hőhatásra nyílik fel (az ún. *pirofília* jelensége). A növény a tűz után magról vagy a földben maradt sarjakról könnyen regenerálódik. Más fajok (pl. *W. cedarbergensis*, 8.22c ábra) kevéssé toleránsak, és olyan élőhelyekre szorulnak vissza (sziklás kiemelkedések), ahol nem fenyegeti őket veszély. Az Andok mérsékelt övi esőerdeinek jelentős fája a 70 m-es magasságot elérő *Fitzroya cupressoides* (patagónciprus, 8.22d ábra). A chilei Alerce Costero Nemzeti Parkban él egy példánya, melynek kora a legfrissebb mérések/becslések szerint az 5000 évet is meghaladja. Ha mindez igaz, akkor ő a jelenleg is élő legidősebb egyedi szervezet a világon (nem számítva a még hosszabb ideig is fennmaradó klónokat, mint a *Lomatia tasmanica*, 446. oldal). Ez az adat a *Science*-ben jelent meg (Popkin 2022), a chilei kutatók ígéretével, miszerint mérvadó lapban közölt tudományos publikáció is várható az ügyben. Annyi bizonyos, hogy a patagónciprus állományok jelentékeny ökológiai széncsapdák, de a fakitermelés, tüzek, a klímaváltozás és egy tervezett útépítés is komolyan fenyegeti őket. A faj nevének magyarázata is tartogat néhány érdekességet (8.11 cédula). A *Callitris* levelei kétfélék, hasonlóan a borókákhoz, de a tűlevelek megmaradhatnak felnőtt korban is, a pikkelylevelekkel elvegyülve. Kis tobozai a fajok többségénél csak a rendszeres erdőtüzek hatására nyílnak fel. 20 fajából 17 Ausztráliában él, egy esőerdőben, a többiek szárazabb termőhelyeken. A *C. canescens* (8.22e ábra) jellegzetes növénye az ún. kwongan vegetációnak, Ny-Ausztrália nyílt, keménylombú (sclerophyllous) cserjéseinek. Az itt élő 8000 növényfaj fele sehol máshol nem él a Földön, azaz a terület kétségtelenül biodiverzitási forrópontnak tekinthető. A megmaradó három faj Új-Kaledónia bennszülöttje. Ennek a botanikailag igen nevezetes szigetnek endemikus ciprusnemzetsége is volt (*Neocallitropsis*), míg a molekuláris filogenetikai módszereknek köszönhetően ki nem derült, hogy a *Callitris*-be ágyazódik (*C. pancheri*, 8.22f ábra). Egy cm-es levelei négyes örvökben állanak, s maguk az örvök is váltakozó állásúak, így a leveles hajtás az araukáriákra emlékeztet – ami a konvergencia szép példája.

**8.11 cédula: FitzRoy – az evolúciós elméletet elősegítő és ellenző kapitány**

Minden növénynév eredetét nem tudjuk megadni, már csak hely hiányában sem, de pár esetben, mint a *Fitzroya cupressoides*, érdemes kivételt tennünk. A patagónciprust már régóta ismeri a botanika, J. I. Molina (1740–1829) jezsuita szerzetes-polihisztor 1782-ben ismertette először, *Pinus cupressoides* néven, és a fajnév ma is érvényes – jelentését nem kell különösebben magyarázni. Molina Chile természetrajzáról írt munkáit Darwin magával vitte a Beagle fedélzetére, és számtalanszor hivatkozott rá jegyzeteiben. Itt kapcsolódunk a *Fitzroya* génusznév történetéhez és jelentéséhez. J. D. Hooker adta 1851-ben, kijavítva a korábbi „téves" besorolást a *Pinus*-ok közé, Robert FitzRoy (1805–1865) arisztokrata származású angol tengerész tiszteletére. FitzRoy a Beagle kapitánya volt, ő vette fel Darwint a világ körüli útra induló hajóra (1831–1836) azzal a nem titkolt szándékkal, hogy intelligens természettudós társa legyen. Hazatérése után néhány évvel, rövid parlamenti képviselőséget követően, Új-Zéland kormányzójának nevezték ki. 1843–1845 között sokat tett a maorik védelmében, sikeresen tompítva a brit telepesek agresszivitását. Tudományos tevékenysége sem volt akármilyen, hiszen őt tekintik a meteorológiai előrejelzés atyjának. Emellett könyvet is írt a déli félgömb hajózási útvonalairól. Az erősen vallásos kapitány később a *Fajok eredeté*ben megfogalmazottak hallatán „igen erős fájdalmat érzett magában" – s nem tagadta ellenérzéseit a darwini tanokkal szemben. Ugyanakkor, paradox módon, Darwin „utaztatásával" hozzájárult az evolúcióelmélet kidolgozásához – mégha közvetetten és később megbánva is.

## *8.8 Pinophyta* – a „gnepine” klád

A *Coniferae* másik fő kládja, mint már utaltunk rá, némileg szokatlan összetételű: fenyőféléket egyesít egy olyan kis fajszámú és meglehetősen rejtélyes eredetű taxonnal, amelyhez első pillantásra nem sok köze van. Mielőtt eme különös párosítás magyarázatára részletesen rátérnénk, bemutatjuk a résztvevőket,




**8.22 ábra. a:** *Libocedrus bidwillii* (Új-Zéland, Kalapos T.), **b:** *Widdringtonia nodiflora* (Dél-Afrika), **c:** *W. cedarbergensis* (Dél-Afrika), **d:** *Fitzroya cupressoides* (Alerce Costero Nemzeti Park, Chile, Rácz I. & Debreczy Zs.), **e:** *Callitris canescens* (Ny-Ausztrália, kis kép: K. Thiele, CC BY 2.0), **f:** *C. pancheri* (Új-Kaledónia, ikutra, CC0).

a *Pinaceae* és a *Gnetophyta* kládokat. Az alábbi leírás ismeretében lesz igazán érthető az a történeti áttekintés, ami a *Gnetophyta* rendszertani-filogenetikai helyét magyarázó-értelmező elméleteket és vizsgálati eredményeket összesíti.

### *Pinaceae – erdeifenyő-félék (234)*

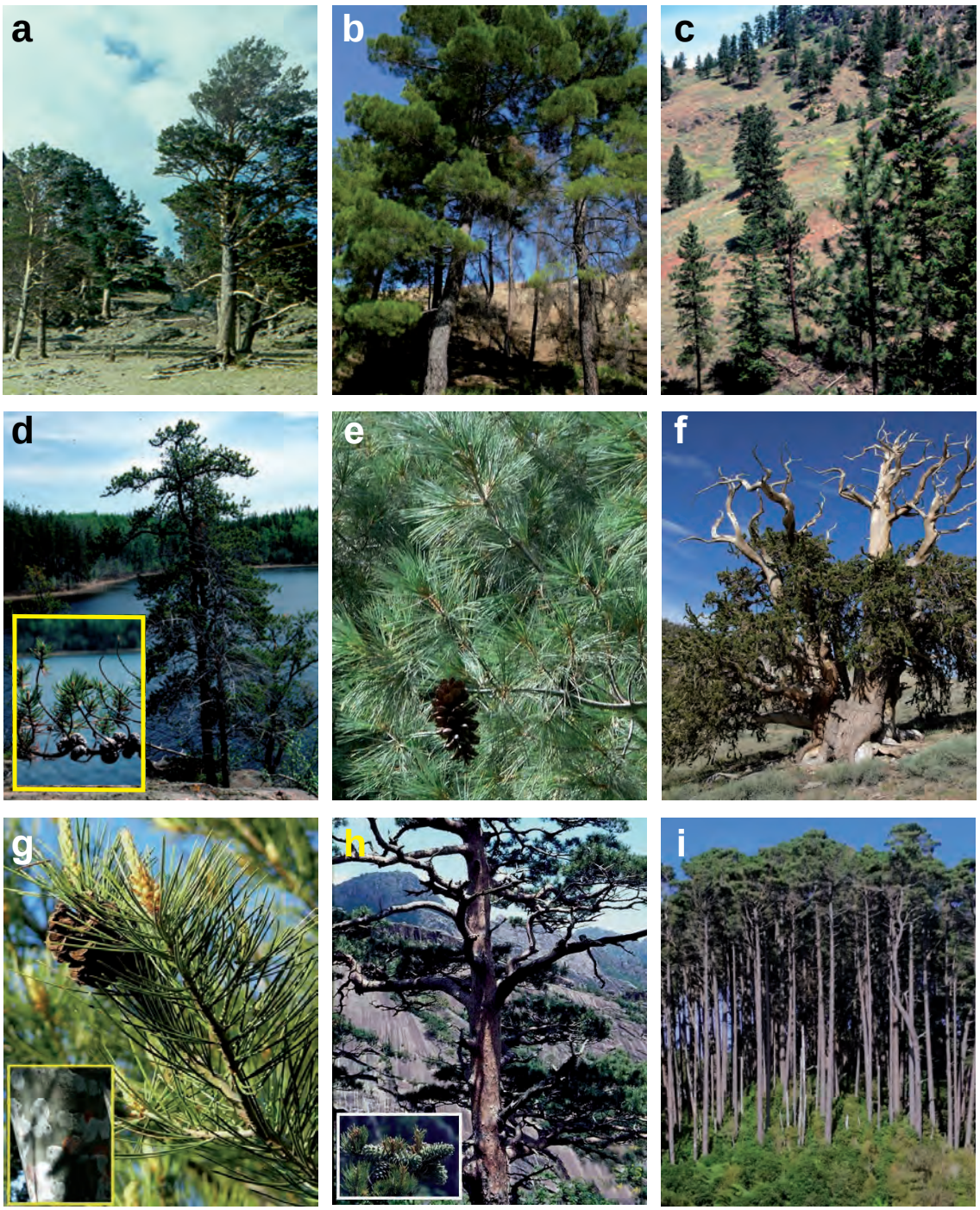
Az idetartozó, a köznyelvben is leginkább „fenyő”-nek tartott fajok 11 génuszba sorolhatók. A klasszikus linnéi rendszertan három vagy négy alcsaládot különített el, de összetételüket a molekuláris elemzések nem támogatják. Yang et al. (2022) értékelése mutatja azt a kladisztikai elrendeződést, amely a korábbi vizsgálati eredményeket is megerősíti: {{{{*Pinus, Cathaya*} *Picea*} {*Larix, Pseudotsuga*}} + {{{*Abies, Keteleeria*} {{*Tsuga, Nothotsuga*} *Pseudolarix*}} *Cedrus*}}. A két fő klád (*Pinoideae*, illetve *Abietoideae*) fajszámban meglehetősen egyenlőtlen, az elsőben a *Pinus* és a *Picea,* a másodikban pedig az *Abies* génuszoknak van a legtöbb képviselője a mai világflórában – míg a többiekre alig jut 38 faj összesen. A kladisztikai eredmények szerint a csoport evolúciójában az eddig fontosnak tartott bélyegek konvergens jellegűek, azaz homoplasztikusak. Annak ellenére például, hogy a *Larix* és a *Cedrus* levelei is kétféle helyzetben fejlődnek (a hosszúhajtásokon szórtak, a rövidhajtásokon pedig csomókban állanak) mégsem közeli rokonok. Hasonlóképpen félrevezető a *Larix* és a *Pseudolarix* lombhullató jellege is. A botanikusok figyelmét ugyanakkor eddig elkerülték bizonyos morfológiai szünapomorfiák, amelyek ezt a molekuláris értékelést többé-kevésbé alátámasztják. Ezek azonban nem olyan feltűnőek, mint a korábban fontosnak gondolt bélyegek. Például a fiatal főgyökérben meglevő gyantajáratok csak az első nagy kládra jellemzőek (Wang et al. 2000). Az egyenesen felálló, könnyen széteső toboz pedig csak az *Abies* és a *Cedrus* jellemzője, újabb példát szolgáltatva a konvergencia jelenségére a fenyők evolúciójában. A *Picea, Larix,* illetve a *Pinus* génuszokban kereszteződés is előfordul.

Az erdeifenyő-félék levelei mindig tű alakúak, szórtak, vagy csomókban, törpehajtásokon fejlődnek. A magvas toboz mindig elfásodó, főleg a termőpikkelyek fejlettek, két visszafordult magkezdeménnyel, a meddőpikkelyek többnyire kisebbek vagy csökevényesek. A kétféle pikkely sohasem nő össze egymással. A mikrosporofillumok fonákán két pollenzsákot találunk. A pollen két légzsákos (kiv. *Larix, Pseudotsuga*, egyes *Tsuga* fajok). A visszafordult magkezdemény (vö. *Voltziales*!), a szinte mindig szárnyas mag, a proteint tartalmazó plasztidok a rostasejtekben és a többi fenyőben meglévő biflavonoid vegyületek hiánya megerősíti a molekuláris filogenetika eredményeit a csoport közös származásáról. Az északi féltekén, a mérsékelt és a szubarktikus övben gyakran monodominánsan erdőket alkotnak. A trópusokon előfordulnak a Karib-szigeteken (pl. *Pinus cubensis*), egy fajuk (*Pinus merkusii*) pedig Szumátrán éppen átlépi az Egyenlítőt. A déli félgömbön ma már nem ismeretlenek, hiszen sokfelé ültetik gazdaságilag fontos fajaikat. Fosszilisan csak az északi félgömbről kerültek elő. A *Pinus mundayi* a legidősebb, az alsó krétából ismert kéttűs faj.

*Pinus* (erdeifenyők, 119/1). Egylaki fák vagy cserjék, lombozatuk fiatalon kúpos, idősebb korban ellaposodik, sokszor szabálytalanná válik. Rövidhajtásokon álló, pikkelylevelekkel övezett tűcsomókkal jellemezhető, a tűk száma egy csomóban 1–6 (ez a szám fontos faji bélyeg). A tűlevél keresztmetszetben kör(cikk) alakú. Tobozaik két-három évig érnek. A termőpikkelyek igen vastagok, csúcsukon pajzsszerű apofízist viselnek. A magkezdemény helyzetéről és a megporzásról a 8.12 cédula informálja az Olvasót. Érdekes módon a génuszon belüli molekuláris kladisztikai viszonyok szépen egybevágnak a morfológiai jellemzéssel. A nagyobbik klád („Pinus” s. str., 74 faj) növényein a levélben két ér fut, egy csomóban 2–6 tű található, a gázcserenyílások egyenletesen eloszlanak a levél teljes felületén, és a zárt tobozban a pikkelyek egy „ragasztócsík” mentén érintkeznek. Idetartozik a hazánkban is őshonos, euroszibériai *P. sylvestris* (erdeifenyő, 8.23a ábra), a nálunk sokfelé ültetett, mediterrán eredetű *P. nigra* (feketefenyő) és a Kárpátokból ismert kistermetű *P. mugo* (törpefenyő). Genetikailag és elterjedésben is közel állnak egymáshoz a Mediterráneum egyéb fenyői, mint a *P. halepensis,* a *P. brutia* (8.23b ábra), a *P. pinea* és a *P. canariensis*. Néhány ehhez a génuszhoz fűződő rekordról is szólnunk kell. A legmagasabbra növő *Pinus* faj az észak-amerikai *P. ponderosa* (8.23c ábra); Oregonban él egy 82 m-es példánya. A leghosszabb levelet (45 cm) a Texastól Virginiáig őshonos *P. palustris* fejleszti. Ez egyike az ún. tűzálló növényeknek (*pirofiton*), melyek abból húznak „hasznot”, hogy a tüzek minden egyéb növényt elpusztítanak körülöttük. A legerőteljesebb tobozú fenyő, a *P. coulteri* Kaliforniában él: a toboz 40 cm hosszú és 5 kg tömegű is lehet (8.14h ábra).[9] Az észak-amerikai *P. banksiana* (8.23d ábra) és *P. contorta* tobozai éréskor is zártak, csak erős hő hatására nyílnak fel. Az utóbbi faj szimbiózisban él egy gombával, melynek micéliumában nitrogéngyűjtő baktériumok telepszenek meg, amelyek elősegítik a fa táplálékszegény élőhelyen történő regenerációját. Hazájában sok kártevő fenyegeti, de mint az sok más növénynél is tapasztalható, idegenhonosként (pl. Új-Zélandon) veszélyes inváziós fajnak tekintik. A másik klád („Strobus”) 45 fajánál a tűlevélben egy ér fut, egy csomóban 1–5 tű van, a gázcserenyílások a levél belső felületén találhatók, és ragasztócsík nincs

9 Veszélyes kalandnak számít egy *P. coulteri* ligetben sétálgatni, s nem véletlen, hogy a faj egyik helyi beceneve „özvegycsináló”.

a tobozon. Tobozpikkelyeik általában vékonyabbak és hajlékonyabbak, mint a másik csoportban. Éréskor a toboz mindig felnyílik. A *P. strobus* (simafenyő, 8.23e ábra) Észak-Amerika északkeleti részének erdőalkotó fája – volt, mert becslések szerint élettere mára az eredeti elterjedésének 1%-ára zsugorodott. A földkerekség (némelyek által vitatottan, vö. 283. oldal) legidősebb fáit a Kalifornia, Nevada és Utah államokban élő *P. longaeva* (8.23f ábra) képviseli, hitelesnek tekintett számítások szerint a White Mountains-ben egy példá-



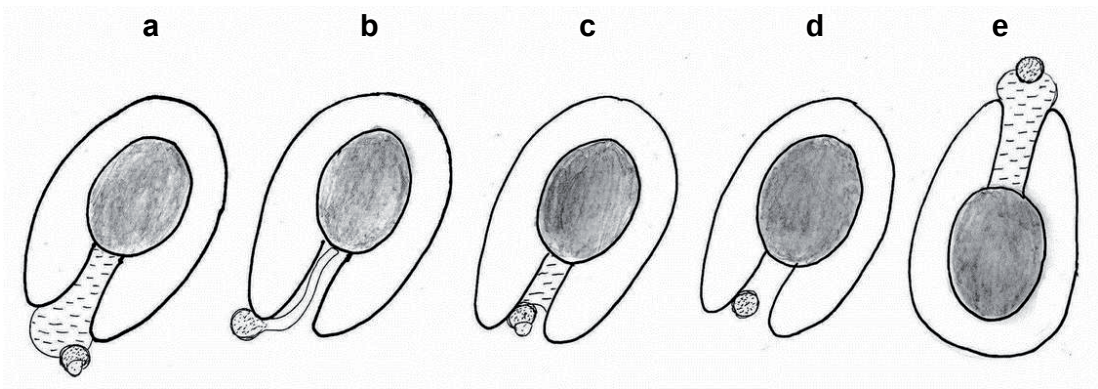

**8.23 ábra. a:** *Pinus sylvestris* (Bajkál-tó vidéke, Szibéria), **b:** *P. brutia* (Törökország), **c:** *P. ponderosa* (British Columbia, Kanada), **d:** *P. banksiana* (Manitoba, Kanada), **e:** *P. strobus*, **f:** *P. longaeva* (California, J. Morefield, CC BY), **g:** *P. bungeana* (Peking), **h:** *P. koraiensis* (Kumgang-hg., É-Korea), **i:** *P. radiata* ültetvény (Új-Zéland, scholltrip, CC BY-NC).

nya 5067 éves (2012-ben). Lelőhelyét csak egy kutató, T. Harlan ismerte, aki 2013-ban elhunyt, s magával vitte az idős fa titkát. Nem sokkal marad el ettől a fajtól a közeli rokon, észak-keletebbre elterjedt *P. aristata* sem. Különleges megjelenésű a kínai *P. bungeana* (8.23g ábra); kérge vékony, kerekded lapokban válik le, mint a platánoké (444. oldal). Kelet-Ázsia egyébként sem szegény *Pinus* fajokban, a magas hegységek egyik különlegessége például a *P. koraiensis* (8.23h ábra). Általában a *Pinus*-ok a gazdaságilag legfontosabb fák közé tartoznak, felhasználásuk sokrétű, a bútor- és építőanyag-ipartól a papírgyártásig terjed. Sokfelé ültetik őket idegen tájakon is – többnyire durván megváltoztatva ezzel az őshonos flórát és vegetációt. A déli félgömbön különösen kedvelt a *P. radiata* (a Pinus kládról), amely eredeti élőhelyén, Kaliforniában, erősen megritkult, és csak kis állományai maradtak a Csendes-óceán parti sávjában. A visszaeséshez erősen hozzájárult egy behurcolt gombafaj (*Fusarium circinatum, Ascomycota*), és a törzsén élősködő *Arceuthobium* (*Santalaceae*, 474. oldal) kártétele is. Ugyanakkor például Új-Zélandon másfél millió hektárnyi ültetvény tisztán ebből a fajból áll (8.23i ábra), s alig maradnak el ettől Chile és Ausztrália mesterséges erdei sem, míg Európában Spanyolországban a legkedveltebb.

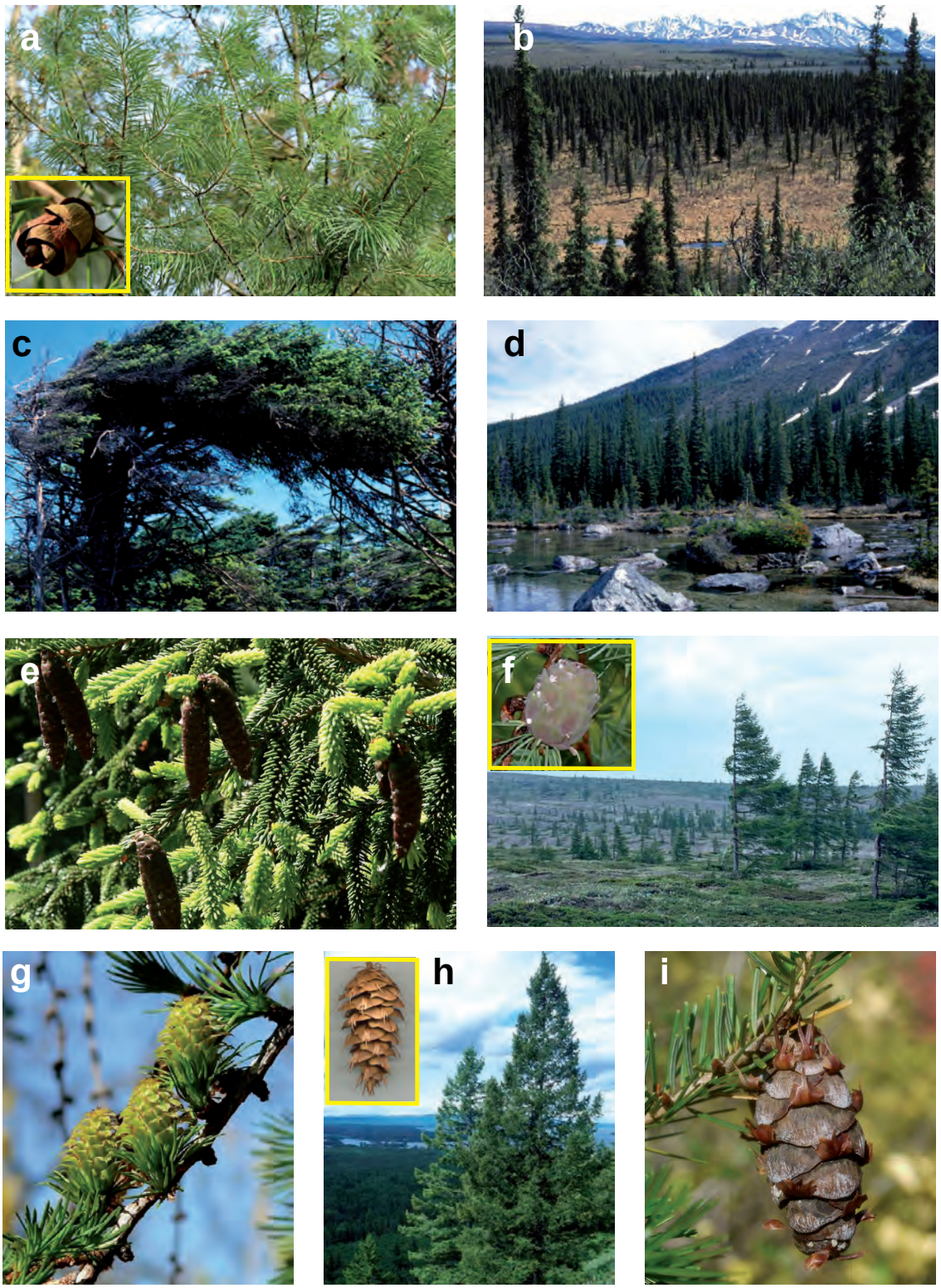
*Cathaya* (1). A *C. argyrophylla* (8.25a ábra) Dél-Kína ritkasága, s a szenzációt kiváltó „élő fosszíliákat" képviseli ezen a kládon. Csak 1938-ban találták meg első élő példányait, Szecsuánban, ugyanakkor fosszilisan Európa miocénbeli szénrétegeiből is ismeretes. Kevés számú és viszonylag kicsiny populációit sok száz kilométer választja el egymástól. Egylaki, 20 m magas, egyenes törzsű fa. Nevét 3–6 cm hosszú leveleinek ezüstösen fénylő fonákáról nyerte. Magvas tobozai kezdetben zöldek, majd megbarnulnak.

**8.12 cédula: A fenyőfélék megporzásevolúciójának áttekintése**

A magkezdemény helyzete és a pollen légzsákja többször módosult a fenyőfélék evolúciójában, s érdemes az eddig elmondottakat röviden áttekinteni, hogy a főbb trendek világosan látsszanak. A leletek tanúsága szerint a légzsákos pollen és a visszafordult magkezdemény pleziomorf bélyegnek tekinthető, s ehhez járul a pollinációs csepp ősi állapota. A légzsák megvan a *Podocarpaceae* és a *Pinaceae* fajainak jelentős részében, de a többi kládon teljesen hiányzik. A 8.6 ábra kladogramját figyelembe véve elmondhatjuk, hogy a légzsák egymástól függetlenül többször is elveszett a fenyők törzsfejlődésében. A visszafordult magkezdemény viszont nemcsak a fenti két kládon őrződött meg, hanem megmaradt az *Araucariaceae* és a *Sciadopitys* esetében is – egyenes állású helyzetbe csak a *Taxaceae* és *Cupressaceae* közös kládján váltott. Eme két tulajdonság kapcsolata rendkívül érdekes evolúciós szempontból. Mint már említettük, a visszafordult (tk. föld felé néző) magkezdemény esetében a légzsák teszi lehetővé azt, hogy a mikropilére került pollenszem a pollinációs folyadékban a gravitáció ellenében felemelkedjen a magkezdemény belsejébe (8.24a ábra). A következő lépést az *Araucariaceae* képviseli: pollinációs csepp hiányában a légzsák nélküli pollen a gravitációt egy, a magkezdeményen kívülről fejlesztett hosszú tömlővel küzdi le (8.24b ábra). Erre egyéb „megoldások" is kialakultak a *Pinaceae*-n belül, ahogy azt az *Abies* (esővíz, 8.24c ábra) és a *Larix* (pollenbefogás, 8.24d ábra) esete is megmutatja. A *Taxaceae* és *Cupressaceae* egyenes állású magkezdeményein van pollinációs csepp, de a légzsák megakadályozná, hogy a pollen a magkezdemény belsejébe süllyedjen. A magkezdemény pozíciójának változása tehát a pollenzsák egy idejű eltűnését váltotta ki (8.24e ábra). Mindenesetre érdekes, hogy a tűlevelűek relatíve kevés számú faja milyen változatos ebből a szempontból, s messze túltesz a több százszoros fajgazdagságú zárvatermőkön.




**8.24 ábra.** A fenyőfélék megporzása fordítva és egyenesen álló magkezdeményeken. **a:** légzsákos pollen pollinációs cseppel (*Podocarpus, Pinus*, a legtöbb *Picea* faj), **b:** légzsák nélküli pollen tömlővel (*Araucaria*), **c:** légzsákos pollen vízcseppben (*Abies*), **d:** légzsák nélküli, befogott pollen (*Larix*), **e:** légzsák nélküli pollen pollinációs cseppben (*Cupressus, Taxus*).




**8.25 ábra. a:** *Cathaya argyrophylla* (Kína, gbno, CC BY-NC), **b:** *Picea mariana* (Denali National Park, Alaska), **c:** *P. sitchensis* (Vancouver-sz., British Columbia), **d:** *P. engelmannii* (Consolation Lakes, Alberta, Kanada), **e:** *P. orientalis,* **f:** *Larix gmelinii* var. *olgensis* (Paektu-San, É-Korea), **g:** *L. kaempferi*, **h:** *Pseudotsuga menziesii* (British Columbia, a toboz egy D. Douglas által 1826-ban gyűjtött magból nevelt fáról származik, Wikipédia, MPF, CC BY-SA 3.0), **i:** *P. japonica* (Japán, Keisotyo, CC BY).

*Picea* (luc, 35). Magas, kúpos koronájú fák, ágaik csavarodottak, örvökben állanak. Leveleik többé-kevésbé három- vagy négyélűek, ritkán laposak, szórt állásúak, elfásodó levélpárnákból nőnek ki. A levelek lehullása után az ágak rücskös felületűek. A női toboz pikkelyei viszonylag vékonyak, kemények, nem lehullók. Nagyon fiatalon, beporzás előtt felálló, majd bezárul és lekonyul. Ezzel összhangban van a beporzás módja: a felálló tobozban visszafelé álló magkezdeményben a légzsákos pollen felfelé úszik az archegónium felé, mint a *Pinus*-nál (8.24a ábra és 8.12 cédula). Az északeurázsai vagy magashegyi, kifejezetten hideg-hűvös vidékek növényei, mint például a *P. abies* Európában vagy a *P. glauca* és a *P. pungens* Észak-Amerikában. A *P. abies* egy svédországi klónja – és nem egyedi példánya – mintegy 9500 éves, így csúcstartó a fenyők körében. A *P. mariana* (8.25b ábra) átlagos, sőt többnyire alacsony termetű, keskeny lombú faj, a tajga övezet sokfelé uralkodó fája. Szinte egész Kanadában megvan, elterjedési területe Alaszkát is magában foglalja. Jellegzetesen sűrű növekedésű a muskeg néven ismert mocsárerdőkben, melyek nedves, savanyú, tőzegesedő talajában csak kevés fafaj él túl. Termetre legnagyobb luc a *P. sitchensis*, É-Amerika nyugati felének erdőalkotója; mértek már 100 m-t éppen meghaladó egyedet is. Ugyanez a faj közvetlenül az óceán partján is nő, jól tűri a ráverődő sós vizet, de az uralkodó szélnek könnyen megadja magát, és krummholz alakot vesz fel (8.25c ábra). A *P. engelmannii* (8.25d ábra) a Sziklás-hegység állományalkotó fája, akár 40 méteres is lehet, míg a fahatáron ez is eltörpül. Fáját az ipar sokféleképpen hasznosítja, de a hangszerkészítők külön figyelmet szentelnek neki. A kaukázusi *P. orientalis* (8.25e ábra) szaporodásbiológiai különlegessége, hogy beporzás előtt a női tobozok eleve lelógnak, s a beporzás azért lehetséges, mert a légzsákok nem funkcionálnak, vízzel könnyen feltöltődnek (vö. 8.12 cédula). Ennek következtében más lucfajokkal nem képez hibrideket.

*Larix* (vörösfenyő, 10). Laza, nyitott lombozatú fák, ritkán lépik túl a 40 m-es magasságot. Fájuk vöröses, gyantajáratokkal átjárt. Leveleik kétféle helyzetben fejlődnek: a hosszúhajtásokon szórtak, a rövidhajtásokon pedig csomókban állanak, akár hatvanan is egy csomóban. Magvas tobozaik zöldek, vörösek vagy bíborszínűek, éréskor megbarnulnak. Megporzásuk eltér a fenyőknél megszokottól: a légzsák nélküli pollent a magkezdemény egyszerűen „bekebelezi" – s így jut a pollenkamrába (vö. 8.12 cédula). Elterjedésük a lucokéhoz hasonló, cirkumpoláris, de lehatolnak a Himalájáig, Amerikában pedig a Sziklás-hegység középső részéig. Minden faj lombhullató, nem csak az európai *L. decidua*, melynek őshonossága nálunk erősen kérdéses. Közeli rokonai a távol-keleti, nagyon változékony *L. gmelinii* (8.25f ábra) és a Japánban őshonos *L. kaempferi* (8.25g ábra). Észak-Amerika leggyakoribb vörösfenyő faja a *L. laricina.*

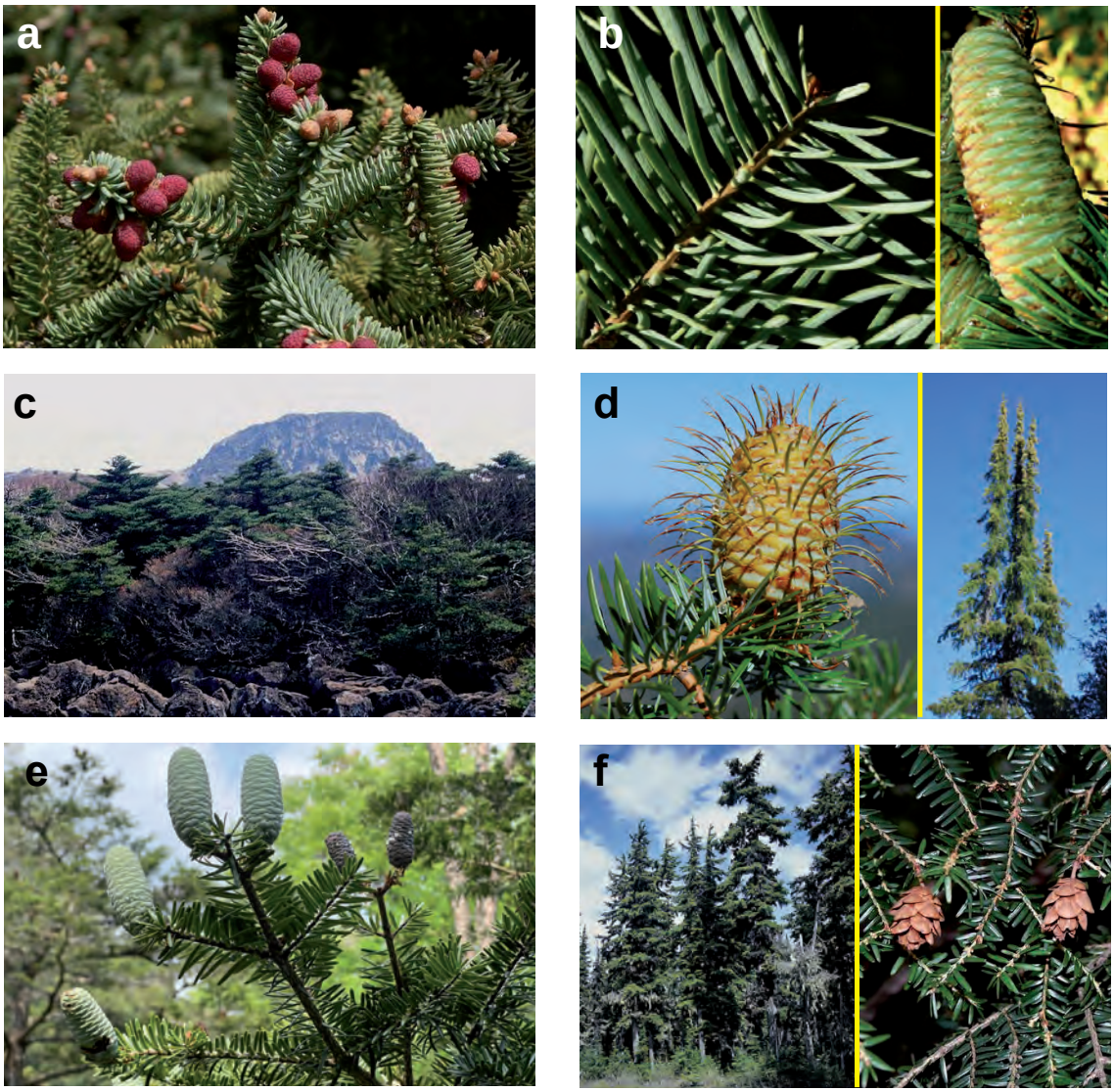
*Pseudotsuga* (Douglas-fenyő,[10] 7). Igen magasra növő fák, lefelé hajló ágakkal. Leveleik laposak, egyesével állanak, teljesen körülnövik az ágakat. Tobozaik a hosszú, hármas csúcsú meddőpikkelyekről könnyen felismerhetők. Két faj észak-amerikai, öt pedig távolkeleti. A *P. menziesii* (gyakran csak ezt a fajt nevezik Douglas-fenyőnek, 8.25h ábra) Brit-Kolumbiától Mexikóig általánosan elterjedt. Egy Washington államban élt, Nooksack Giant nevű példánya a valaha mért legmagasabb fenyőféle (1890-ben vágták ki, és 142 méteresnek bizonyult egy remélhetően szavahihető forrás szerint) – míg a ma élők éppen csak elérik a 100 m-t. A hazai rekordot is ez a faj tartja: 2025-ben Újhuta mellett két egyede is elérte az 55,2 métert. Ma már világszerte telepítik, parkokban és ültetvényeken, ráadásul helyenként inváziós fajjá vált. Eddigi vizsgálatok szerint az ázsiaiak Amerikából származnak, őseik a Bering-földhídon át jutottak át új élőhelyükre, a miocénben. A *P. japonica* (8.25i ábra), meglehetősen ritka: Japánban összesen 2500 egyedét tartják nyílván. A négy kínai faj sem számit különösebben gyakorinak.

*Abies* (jegenyefenyő, 51). Egylaki, kúpos, idősebb korban kiszélesedő lombozatú, magas fák. Oldalágaik örvökben fejlődnek, évente egy örv. Leveleik laposak, kerekded alappal (mondhatnánk: tapadókoronggal) illeszkednek a hajtáshoz. Lehullásuk után az ág sima marad, kerek levélnyomokkal. A levél fonákán megfigyelhető két fehér sáv a viaszos külsejű gázcserenyílások eloszlását mutatja – ahogy sok más fenyőfélénél. A levelet egyes fajoknál vastag viaszréteg borítja. Az *Abies* fajok nem fejlesztenek pollinációs cseppet, a mikropile környékén megtapadó pollen az esővíz segítségével sodródik a magkezdemény belsejébe (vö. 8.12 cédula). A felálló helyzetben növő magvas tobozok érés után még a fán szétesnek. Az északi félgömb mérsékelt és boreális régióiban élnek, egyes képviselői Észak-Afrikában őshonosak, két faj kivételével magashegységek lakói. Hozzánk legközelebb (pl. az Alpokban és a Kárpátokban) az *A. alba* él. Hat közeli rokona a mediterrán térségek lakója, rendszerint igen szűk elterjedési területtel (pl. *A. nebrodensis*: Szicília, *A. pinsapo*: Spanyolország déli csücske, É-Marokkó, 8.26a ábra, *A. cephalonica*: Görögország). Másik fő géncentruma az USA és Mexikó területe. Itt él két nagytermetű faj, az *A. concolor* (8.26b ábra) és az *A. grandis*; áreájuk érintkező területein hibridet is képeznek. Kelet-Ázsia is gazdag *Abies* fajokban, kiemelendő a Himalája erdőalkotója, az *A. spectabilis*. Némelyik faj csak egy hegység vagy egy sziget

10 A magyar szövegekben rendszerint „duglász"-nak írják, ami nem túl szerencsés, nem illő, és hibás is, hiszen az angol név a skót utazó és botanikus D. Douglas-re (1779–1834) utal (ejtsd: kb. „daglesz"), aki elsőként hívta fel a világ figyelmét ezekre a hatalmas fákra.

endemizmusa (*A. kawakamii*: Tajvan, *A. homolepis*: Japán két hegységében). A génusz egyik belső kládja biogeográfiailag igen vegyes összetételű: észak-amerikai és kelet-ázsiai fajok keverednek benne (pl. Korea bennszülöttje, az *A. koreana*, 8.26c ábra). Ennek magyarázata, csakúgy mint más génuszok esetében, a két kontinens között egykor meglévő szárazföldi összeköttetés és az ősök vándorlása. Az összes többi *Abies* testvére, azaz a génusz kladogramján alapi helyzetben van az *A. bracteata*, melynek a kaliforniai Santa Lucia hegység néhány pontja az egyetlen mára megmaradt élőhelye. A többiektől egyből megkülönböztethető a tobozpikkelyek hosszú, akár 5 cm-t is elérő sertéi alapján (8.26d ábra).

*Keteleeria* (3). Örökzöld, 35 m magasságot is elérő fák. Leveleik laposak, porzós tobozaik kis ernyőben állanak. Magvas tobozaik akár 22 cm hosszúak is lehetnek, felállók, az *Abies*-ekéhez hasonlóak, de egyben hullanak le, és csak később esnek szét. Délkelet-ázsiaiak, elsősorban Kínában, Laoszban és Vietnamban találkozhat velük az utazó. A fenyőknél nem megszokott módon sarjadzásra is képesek. A *K. fortunei* (8.26e ábra) nagyrabecsült fa, sokszor felbukkan templomkertekben. Biztos rokona a 110 millió éve Kína területén élt *Keteleerioxylon changchunense*. Korábban sokkal szélesebb volt az elterjedése a nemzetségnek, és már a középső jurából is előkerült egy ide sorolható fatörzsmaradvány.



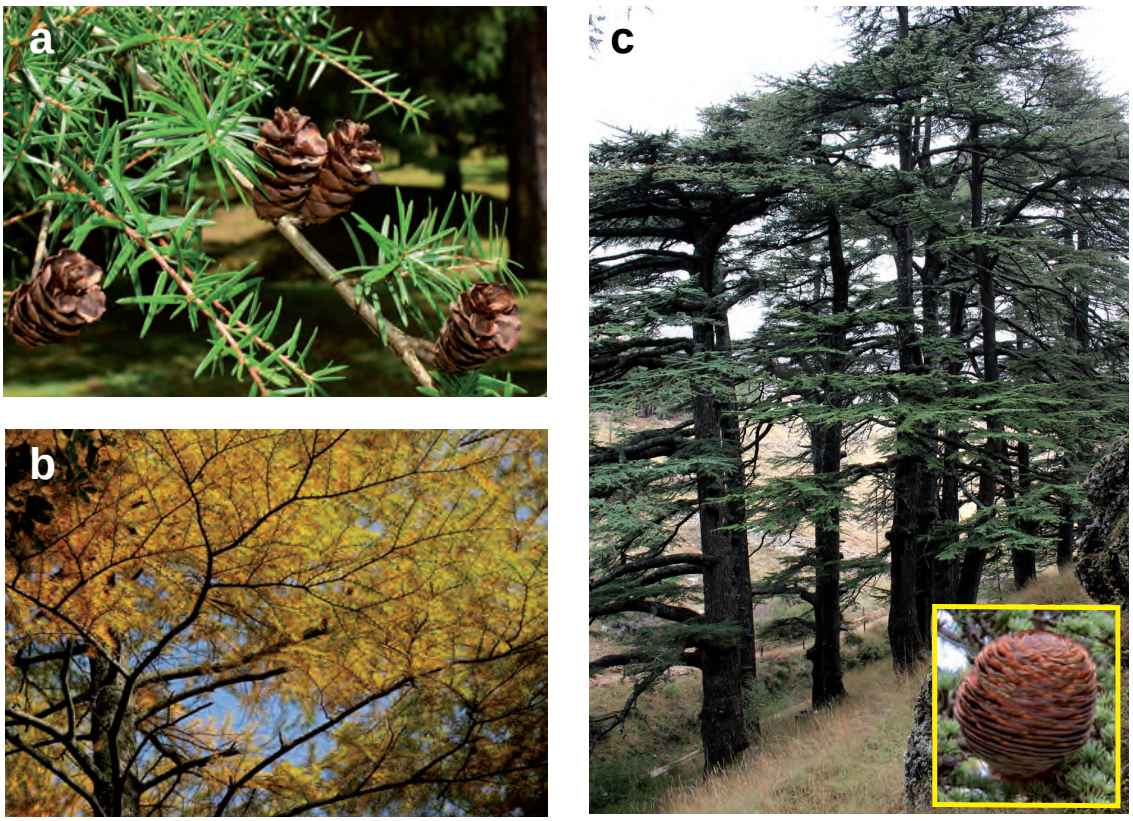

**8.26 ábra. a:** *Abies pinsapo*, **b:** *A. concolor* (toboz: D. S. Figueroa, CC BY-SA), **c:** *A. koreana* (Halla-san, Cheju-sz., Dél-Korea), **d:** *A. bracteata* (J. Bisbee, CC BY-NC), **e:** *Keteleeria fortunei* (Shenzen, Kína, ineni, CC BY), **f:** *Tsuga mertensiana* (Mt. Revelstoke, British Columbia, Kanada), toboz: *T. canadensis*.

*Tsuga* (hemlockfenyő, bürökfenyő, 11). Az angol eredetű köznév az ernyősök közé tartozó bürökre (*Conium maculatum*) utal, illatuk felületes hasonlóságára alapozva. Kúpos koronájú, karcsú, néha igen magasra növő fák, lehajló ágakkal, ami főleg a csúcsi részen lehet feltűnő. Leveleik látszólag két sorban állanak, vagy teljesen szórtak. Magvas tobozaik kis méretűek, pár cm hosszúak. Pollenjük zsákos vagy anélküli, a mikropilén vagy a tobozpikkelyen tapad meg, és onnan hosszú tömlőt fejleszt. Mérsékelt övi elterjedésük kétpólusú: Észak-Amerika (4) és Kelet-Ázsia (7), mindenféle erdőtársulások gyakran uralkodó fajai. A *T. mertensiana* (8.26f ábra) Alaszkától Nevadáig őshonos, 3000 m fölött is megjelenik. A kontinens keleti felén él a *T. canadensis*, amelyet Európában is gyakran ültetnek. Ázsiában a leggyakoribb a *T. chinensis*, Tibettől Vietnamig és Tajvanig több változata él. Hegyvidéki faj, felhatol 3500 méterig is. A nemzetségnek kevés fosszilis adata van, ezért nem könnyű az amerikai és ázsiai klád elkülönülésének időzítése, de az eltelt idő több tízmillió év is lehet.

*Nothotsuga* (1). A *Tsuga* testvérkládját alkotja az ide sorolt egyetlen faj, a *N. longibracteata*, Kína erősen veszélyeztetett fenyőféléje (8.27a ábra). Levelei sugarasan elállók, alsó és felső oldalukon gázcsere-nyílás-sávokkal. Mindkét nemű tobozai leginkább a *Keteleeria*-t juttatják eszünkbe, de jóval kisebbek. Nem is olyan régen intergenerikus hibridként kezelték *Tsugo-keteleeria* néven, de önálló volta és filogenetikai helyzete ma már biztosnak látszik.

*Pseudolarix* (aranyfenyő, 1). Egyetlen ma élő faj van itt is, a *P. amabilis* (8.27b ábra). Lombhullató, akár 40 m-re megnövő fa, megjelenésében inkább cédrus, mint vörösfenyő jellegű. Levelei hajlékonyak, ősszel élénk aranysárgába fordulnak, mielőtt lehullanak. Magvas tobozai egy éven belül megérnek, még a fán szétesnek. Őshazájában, Kínában már régóta kultiválják, s ezért nehéz meghatározni a természetes áreáját. Fosszilis rokonait már az alsó krétában megtalálták, a miocénből két fajtársa is előkerült.

*Cedrus* (cédrus, 4). Egylaki, széles és laza lombozatú fák, egyenes vagy hajlott csúccsal. Leveleik kétféle helyzetben fejlődnek, mint a vörösfenyőké; hordó alakú magvas tobozaik pedig a jegenyefenyőkére hasonlítanak leginkább. Négy fajuk él a Himalájától Marokkóig, igen szórványos elterjedéssel – s ennek a biogeográfiai magyarázatával még részben adósak vagyunk. Nagyon hasonlóak egymáshoz, s egyes botanikusok mindegyiket a *C. libani* (libanoni cédrus, 8.27c ábra) alfajának tekintik. Molekuláris vizsgálatok szerint minden-




**8.27 ábra. a:** *Nothotsuga longibracteata* (Kína, gbno, CC BY-NC), **b:** *Pseudolarix amabilis* (Kína, tangshen, CC BY-NC), **c:** *Cedrus libani* (Bsharri, illetve Ehden (toboz), Libanon, Debreczy Zs. & Rácz I.).



**8.28 ábra.** *Cedrus atlantica.*

esetre a négy (al)faj egyértelműen elválik egymástól. A libanoni cédrus Libanon mellett Törökország számos pontján is előfordul, akár 40 m-es magasságot is elérhet. Névadó lelőhelyén, a Libanon-hegység vonulatain mintegy 22 km² területet foglalnak el állományai, Törökországban csaknem 1000 km²-t. A sokfelé ültetett libanoni cédrus szerepe a történelemben és a kultúrában elvitathatatlan (8.13 cédula). Közeli rokona a rövidebb levelű *C. brevifolia* Ciprus szigetének endemizmusa; e kettő távolabbi rokona a Marokkóban és Algériában elterjedt *C. atlantica* (8.28 ábra), amely még a holocénben vándorolhatott jelenlegi élőhelyére. Földrajzilag és genetikailag is a legmesszebbre esik a Himalája és Hindukus hegységek cédrusa, a *C. deodara*, az „istenek fája" (deva + daru, szanszkrit). Talán ez a faj a legtekintélyesebb a négy közül: Indiában, Uttarakhand állam területén él egy hatalmas, 30 m magas és 460 cm törzsátmérőjű példánya.

## *Gnetophyta – csikófark és rokonsága (112)*

Ez a csoport rendkívül kalandos utat járt be a növényrendszertan történetében (8.14 cédula), melynek egyik oka, hogy a három idetartozó nemzetség ({*Ephedra* {*Gnetum, Welwitschia*}}) között legalább olyan jelentősek a morfológiai eltérések, mint a hasonlóságok. Az eltérések a lenti részletezésből kiderülnek,

**8.13 cédula: Cédrus a figyelem középpontjában, Hadrianustól Csontváryig**

A libanoni cédrus mostani elterjedési területe csupán töredéke a faj eredeti áreájának. Évezredek óta minden civilizáció kíméletlenül bánt vele, holott az emberek csodájára jártak, szinte misztikus teremtménynek tekintették. Egyiptom, Mezopotámia és Fönícia népei, a görögök és a rómaiak, a gyarmatosítók és megszállók szinte gátlástalanul irtották – és csodaszámba megy, hogy egyáltalán fennmaradt. Főleg hajókat építettek belőle, illetve paloták és templomok oszlopait faragták ki egyenes törzséből szerte a Mediterráneumban. De még az első világháborúban is fontos szerepe volt, a vasutak nagy talpfa- és tüzelőanyag igényét fedezték vele. A megmaradt populációra nézve pedig a klímaváltozás (hőmérséklet-emelkedés, tüzek, kártevők terjedése) jelent komoly fenyegetést. Ugyanakkor ez volt talán a történelem során elsőként megvédett fafaj: a sokat utazó Hadrianus római császár egy határkövekkel jelölt területet zárt, birodalmi erdővé nyilvánított. A Bibliában sokszor, egészen pontosan 77-szer említik. A cédrus Libanon nemzeti jelképe, az ország zászlajában és címerében is szerepel a függetlenség elnyerése, 1918 óta. Hódolói között szerepel A. de Lamartine és A. de Saint-Exupéry valamint – nem utolsósorban – Csontváry Kosztka Tivadar. Magányos cédrusa (eredetileg: „*Egy cédrusfa Libanonból*"), mint Rieder Gábor művészettörténész nemrégiben kiderítette (Telex, 2023. május 18.), egyáltalán nem volt egyedül. A kutató a washingtoni kongresszusi könyvtár archívumában bukkant rá arra a régi felvételre, ami szinte biztosan a Csontvárynak „modellt álló" példányt mutatja. S valóban, a környezetéből digitális technikával kiemelt fa és az 1907-re datált festmény hasonlósága döbbenetes:



Csontváry másik, a „*Zarándoklás a cédrushoz*" c. festményének modellje már kevésbé problematikus: a világörökség részét képező Cédrusliget (Tripoli, Libanon) bejáratánál álló méretes példány ihlette meg a festőt.

és elsősorban a növény megjelenésében, a hajtásrendszer kialakulásában, azaz a vegetatív bélyegekben mutatkoznak. A közös bélyegek közül pedig az alábbiakat emeljük ki:

- a magkezdemények és a mikrosporofillumok összetett sztrobiluszban fejlődnek, a porzós sztrobiluszban található sterilis magkezdemények egykori kétivarúság jelei;
- a magkezdeményt és a porzóleveleket két, összenőtt murva- (lepel-) levél veszi körül (innen ered korábbi elnevezésük: leplesmagvúak), ezek adják a külső integumentumot;
- a magkezdeményt belülről fedő integumentum csúcsán megnyúlt mikropilét (tubillus) találunk, ezen nektárcsepp fogja fel a pollent.

A másik ok az, hogy a következő kettő és még sok egyéb, a három nemzetség valamelyikénél felbukkanó sajátság a zárvatermőkkel mutat feltűnő egyezéseket:

- a másodlagos fatestben tracheák jelennek meg; és
- egyöntetű az átellenes levélállás.

Bár a *Gnetophyta* rendszertani helye sokáig bizonytalan volt, monofiletikusságát kevesen vitatták. Ugyanakkor, ha nem egyszerű kladogram topológiát vizsgálunk, hanem filogramokat (élhosszakkal) akkor megállapíthatjuk, hogy a *Gnetum*-hoz, a *Welwitschia*-hoz és az *Ephedra*-hoz futó élek jóval hosszabbak a fa többi terminális élénél. Ez egyértelműen utal arra, hogy ebben a csoportban jóval nagyobb a taxonok közötti evolúciós különbség, mint más nyitvatermőknél. A ma élő *Gnetophyta* statisztikai értelemben úgy tűnik, hogy túlságosan „hézagos", azaz kevés és egymástól távol eső képviselője van. A csoport sok változáson ment át, ugyanakkor a közbülső alakok és oldalágak kihaltak, és a *Gnetophyta* fosszilis tagjairól, illetve rokonairól való ismereteink igen hiányosak.

A *Gnetophyta* és a *Pinaceae* szoros kapcsolatát nem csak az egy vagy több gén szekvenciáján alapuló vagy a gének kiesését figyelő, most már szinte „kötelezőnek" tekinthető molekuláris kladisztikai vizsgálatok igazolják. Egy eltérő elven alapuló értékelés is ezt támasztja alá: Winter et al. (1999) az élővilágban általánosan elterjedt MADS-géncsoport összehasonlító vizsgálatát végezték el. E gének a növényekben elsősorban (de nem kizárólagosan) a virág kialakulásának regulációjában játszanak döntő szerepet, s tanulmányozásuk a mai genetika legizgalmasabb feladatai közé tartozik. A MADS-gének sok „változatban" fordulnak elő az egyes fajokban (számuk akár 40 is lehet). Az általuk kódolt fehérjék kladogramján a *Gnetum*-proteinek többsége a fenyőfélék MADS-proteinjei mellé került, meglehetősen magas bootstrap támogatással. További érv, hogy amíg a többi nyitvatermőt vezikuláris-arbuszkuláris mikorrhiza jellemzi, eme két csoportban csak ektomikorrhiza található.

*Ephedra* (csikófark, 71/1). A fajszám talán túlzó egy kicsit, könnyen elképzelhető, hogy sok, Kínában újonnan leírt fajuk nem bizonyul majd önálló taxonnak. Pár szerző a fajszámot csak 54-re teszi. Alacsony, gazdagon elágazó cserjék, ritkábban kis fák vagy liánok. Általában kétlakiak, de egylakiak is vannak közöttük. Zsurlószerű, vesszős ágaik zöldek, fotoszintetizálnak, míg leveleik pikkelyszerűek, keresztben átellenesen vagy háromtagú örvökben állanak, tövüknél összenőttek, lehullók. Mindkét nemű tobozaik összetettek, 2–8 pár keresztben álló takarólevélből állanak. A legalsók sterilisek, a többiek tövén fejlődnek a „virágok". A hím (porzós) virág két, alapjánál összenőtt pikkelyszerű murvalevélkéből (lepel) és 1–3 mikrosporangiofórumból áll. Egy sporangiofórumon 2–15 pollenzsák található, amelyek szünangiumokká nőttek össze. Sterilis magkezdemények is fejlődhetnek bennük, amelyek nektárt termelnek (pl. a rovarbeporzású *E. fragilis*). Egy női virág integumentummal körülvett magkezdeményből és 2–4 összenőtt murvalevélből áll. Az integumentumnak hosszú, csőszerű nyúlványa van, ez kilóg a tobozból és a csúcsán megjelenő nektárcsepp fogja be a pollent. A fajok egy része szélbeporzású, de egyre többről bizonyosodik be, hogy a pollent rovarok közvetítik. Archegóniumaik fejlettek. A zárvatermőkön kívül náluk is ismert a kettős megtermékenyítés jelensége: a kétmagvú hímivarsejt egyik magja a petesejttel, a másik pedig az archegónium egyik hasi csatornasejtjének magjával egyesül – de ez utóbbi hamarosan felszívódik (Stevenson 2013). A megtermékenyítést követően a murvalevelek elfásodnak, bőrneművé válnak vagy elhúsosodnak, és élénk színt vesznek fel. Magvaikat a szél vagy madarak és emlősök terjesztik. A nyitvatermők többségével ellentétben a kloroplasztiszgenom anyai ágon öröklődik, s ezért a geográfiai génáramlás inkább a mag terjesztéséhez, mintsem a pollen terjedési módjához kapcsolódik. A fajok háromnegyede poliploid, ez is kirívó a nyitvatermők körében (Ickert-Bond et al. 2020). Ennek hátterében fajok kereszteződése vagy pedig allopoliploidia áll, amit a rizómával történő vegetatív szaporodás is elősegít. Előfordulásuk a mérsékelt övre korlátozódik, kifejezetten száraz, sivatagos, félsivatagos és sziklás élőhelyeken találkozhatunk velük. Az USA-ban 12, Kínában legalább 14 faj fordul elő. Nálunk egyetlenegy él, az *E. distachya* (8.29a ábra), ami általánosan elterjedt, bár nem mindenütt gyakori, Franciaországtól Iránig és Kazahsztánig, észak felé Csehországig. A legmagasabbra, akár 4–5 méteres fává is nő Argentína ritkasága, az *E. boelckei* (8.29b ábra), míg az Andokban őshonos rokona, az *E. rupestris* másban csúcstartó, 5000 m-en is megél. Ázsiai elterjedésű a szárazságot és nagy meleget is elviselő *E. equisetina* (8.29c ábra); „igénytelenségének" és feltűnő piros tobozbogyóinak köszönhetően kertekben is népszerű. A világ számos pontjáról előkerült leletek (pollenmarad-

**8.14 cédula: Egy kis botanikatörténet: a *Gnetophyta* és a többi magvas növény evolúciós kapcsolata**

Morfológiai alapon a genemoféléket már az 1900-as évek elején a zárvatermők legközelebbi ma élő rokonainak tartották a botanikusok. A reproduktív szervek felépítése kiemelt fontosságú volt: a *Gnetum*-ok egyivarú virágzatait egyesek a szél porozta kétszikű fák („Amentiferae") barkái közvetlen előfutárainak tekintették (= pseudanthiumelmélet), mások pedig a zárvatermők és a *Gnetophyta* közös ősénél feltételezett komplex, kétivarú virágok leegyszerűsödésének vélték (= euanthium- vagy sztrobiláris elmélet). Hamarosan kiderült, hogy az utóbbi elképzelés a valószínűbb, hiszen a barkás zárvatermők egyivarú virágai biztosan nem ősiek, hanem erőteljes redukció eredményei. A trachea jelenléte azonban nem támogatta egyértelműen ezt a feltételezést: a *Gnetum*-ok sejtfalvastagodásai (udvaros gödörkék) a fenyőfélékre (!) emlékeztetnek, míg a zárvatermőknél létrás vastagodás van. Számos szerző ekkor elvetette a zárvatermő-kapcsolatot, a *Gnetum*-ok „barkáit" és egyes kihalt fenyők fertilis hajtásait homológnak tekintette, feltételezve a fenyőkkel való szorosabb múltbéli kapcsolatot.

Az 1980-as években a morfológiai karakterek extenzív kladisztikai értékelése új lendületet adott a vitának. Szinte minden ilyen jellegű vizsgálat azt mutatta, hogy a *Gnetum*-ok mégsem a fenyők, hanem a zárvatermők legközelebbi rokonai; néhány elemzésben a zárvatermők egyenesen a *Gnetophyta* egy belső csoportjaként (!) jelentkeztek. A *Gnetum*-okat, a *Bennettites*-eket (304. old.) és a zárvatermőket alkotó klád („anthophytes") tehát erőteljesen kiemelte a „virág"-ban mutatkozó hasonlóságokat, kissé megfeledkezve ugyanakkor a vegetatív bélyegekben mutatkozó párhuzamosságokról és eltérésekről. Az „anthophyte hypothesis"-nek nevezett feltételezés, ha csak egy évtizedre is, erősen rögzült a rendszertani szakirodalomban.

A korai molekuláris kladisztika legtöbb eredménye azonban nem támogatta a fenti hipotézist. Néhány, statisztikailag kevéssé megbízható kladogram ugyan egy csoportba osztotta a *Gnetum*-féléket és a zárvatermőket, az elemzések többsége (pl. az *rbcL* gén alapján) az előzőeket a magvas növények kládján alapi helyzetbe tette, az összes többi magvas növény testvércsoportjaként. Más esetekben a fenyőfélékkel kerültek egy kládra, illetve az összes fenyő, vagy az összes többi nyitvatermő testvércsoportjaként mutatkoztak. Látszott tehát, hogy az „anthophyte" hipotézissel gond van, de ezek az eredmények még túlságosan eltértek egymástól ahhoz, hogy egyértelmű cáfolatot adjanak.

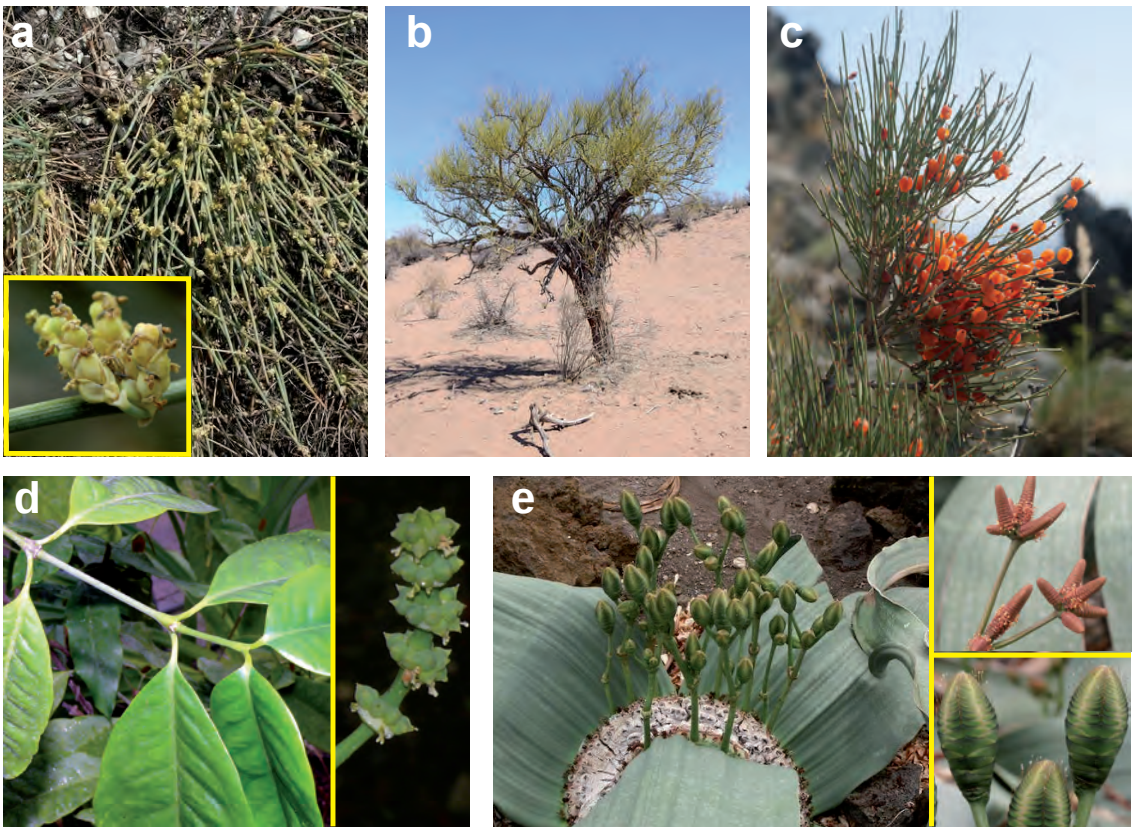
A sok bizonytalanság arra késztette a kutatókat, hogy vizsgálataikba egyidejűleg több gént, sőt genomot vonjanak be. Bowe et al. (2000) és Chaw et al. (1999, 2000) például több mitokondriális, plasztisz és nukleáris gént vettek tekintetbe, hogy erősebb támogatású kladogramokat nyerjenek. Az egyik fő eredmény az volt, hogy a mai nyitvatermőknél valószínű a monofiletikus eredet (vö. *Acrogymnospermae* koronaklád), a *Gnetophyta* pedig biztosan monofiletikus, és nem a zárvatermők testvércsoportja, hanem a *Coniferae* mellett helyezkedik el. Néhány kladogram még ennél is „tovább ment": felbontva a fenyőfélék egységesnek vélt kládját, a *Gnetophyta*-t a *Pinaceae* mellé helyezte – molekuláris alapon erősen támogatva a fenyők és a *Gnetophyta* rokonságáról szóló korábbi feltételezéseket (gnepine hipotézis, Qiu et al. 1999). Mindezek az eredmények egyértelműen megcáfolták a *Gnetophyta* és a zárvatermők közelinek vélt kapcsolatát. A sok hasonlóság közöttük tehát konvergenciának tekinthető csupán, s nem a közös eredet bizonyítéka.

A *Pinaceae*-vel való testvéri viszony azonban „nehezen emészthető" a botanikusok számára a nyilvánvaló morfológiai szakadék miatt. Ha ez igaz, akkor a *Gnetum*-féléknek igen sok fenyősajátságot kellett elveszíteniük az evolúció során. A közeli rokonság mellett szól a plasztisz *ndh* génjének együttes hiánya, hiszen ez a gén a többi fenyőben megtalálható. A *Pinaceae* és a *Gnetophyta* rokonságát támasztja alá a kloroplasztiszgenom sok más strukturális sajátsága is (lásd például Braukmann et al. 2009). Rydin et al. (2002) korábban már rámutattak arra, hogy ezt a közelséget a mitokondriális DNS is támogatja. Zhong et al. (2010, 2011) is megerősítették a gnepine hipotézist, csakúgy mint a legfrissebb értékelések (Stull et al. 2021).

Elmondható tehát, hogy az „anthophyte" hipotézist teljesen kizárhatjuk, vagyis a *Gnetophyta* és a zárvatermők sok egyezése párhuzamos evolúciós változások eredménye. Bizonyítottnak vehető az is, hogy a fenyők monofiletikusak, és az *Acrogymnospermae* monokladisztikus jellege is nehezen vonható kétségbe. A *Gnetophyta* és a *Pinaceae* testvércsoporti kapcsolata ma már sokszorosan megerősített tény.

ványok) tanúsága szerint a génusz képviselői már az alsó krétában is megvoltak. Az *Ephedra* fajok a gyógyászati szempontból jelentős ephedrin nevű alkaloidát szolgáltatják – melynek jól ismert a figyelemerősítő és vérnyomáscsökkentő hatása. A kínai népi orvoslás már évezredek óta ismeri. Különös módon azonban az újvilági fajokban nem termelődik ephedrin.

*Gnetum* (genemo, 40). Liánok, ritkábban cserjék vagy kisebb fák, kivétel nélkül (legalábbis funkcionálisan) kétlakiak. Átellenesen álló, hálózatos erezetű, sokszor bőrnemű és nyeles leveleik a kétszikűekére hasonlítanak. A porzós sztrobilusz megnyúlt, „barkaszerű", a porzólevelek lepellevelek tövében vannak. A porzós levelek örve felett sok fajnál sterilis magkezdemé-




**8.29 ábra. a:** *Ephedra distachya* porzós egyed (Sashegy, Budai-hegység), **b:** *E. boelckei* (Mendoza, Argentína, G. Debandi, CC BY), **c:** *E. equisetina* (Kazahsztán, salix2, CC BY-NC), **d:** *Gnetum gnemon* levelei és magkezdeményes virágzata, **e:** *Welwitschia mirabilis*, kis képeken a porzós és a magkezdeményes tobozok.

nyek is előfordulhatnak, amelyek nektárt termelnek. A fertilis magkezdemények álfüzérekben, 5–8 örvben állanak, kettős integumentummal fedettek. A pollent az integumetum nyúlványán megjelenő nektárcsepp fogja fel, ami beszívódik a nucellus közelébe. Korábban szélbeporzásúnak tételezték fel a *Gnetum*-okat, de újabban inkább rovarbeporzást (lepkék, legyek) figyeltek meg a kutatók. Kifejezett archegóniumaik nincsenek. A megtermékenyítés bizonyos értelemben itt is kettős: a kétmagvú spermium mindkét magja egyesül a sokmagvú gametofiton egy-egy sejtmagjával. Egyszerre több embrió is fejlődésnek indulhat (poliembrióniа). A mag nagy, a külső integumentum elhúsosodó része borítja, amely sokszor élénk színű. Dél-Amerika, Afrika és Délkelet-Ázsia trópusi esőerdeiben élnek, többnyire árnyék- és nedvességkedvelők. A délkelet-ázsiai *G. gnemon*[11] (8.29d ábra) nő a legmagasabbra, akár 22 méterre. Indonéziában termesztik is, mert magja, fiatal levele, virágzata ehető. Közép-Afrikából a *G. africanum*-ot említjük. Ez egy lián, és akár 10 méteres hosszúságot is elérhet. Termesztik és gyűjtik, elsősorban Nigériában és Kamerunban, s főleg a leveleit fogyasztják. Vad populációit azonban nem a gyűjtés, hanem az erdőirtás fenyegeti leginkább. Történeti érdekesség, hogy az *africanum* nevet az osztrák botanikus Welwitsch adta neki (8.15 cédula) – az ő említése át is vezet bennünket a következő bekezdés témájára.

*Welwitschia* (tumboa, 1). A *W. mirabilis* (8.29e ábra) a Namib-sivatag lakója, ritkasága és különlegessége miatt teljes védelmet élvez. Törzse vastag, répaszerű, 1–1,5 m hosszú, kevéssé kiemelkedő. A föld feletti rész tölcsérszerű, két részre hasadva két, a növény életében mindvégig folytonos növekedésű, többméteres, a végén elhaló szabdalt levelet fejleszt. A levelek párhuzamos, vakon végződő vagy összeolvadó erezete egyedülálló jelenség a nyitvatermők körében. Kétlaki növény, a tobozszerű virágzatok a tölcsér szélén, a levelek tövében fejlődnek ki. A virágzatokban a murvalevelek négy sorban állanak. A porzós virág hat, tövén összenőtt porzóból áll, ezek egy sterilis magkezdemény körül csoportosulnak, ami egy korábbi kétivarú állapot jele

11 Az indonéziai Maluku-szigetek egyikén beszélt ternate nyelvben a genemo szó jelöli ezeket a növényeket. A meglehetősen furcsán hangzó *Gnetum*-ot Linné találta ki, s az egyik fajnak is ő adott nevet, a *gnemon*-t, a binomen mindkét tagjával utalva a ternate elnevezésre. Miután mi szeretjük a könnyen kiejthető szavakat, miért ne vennénk át a leginkább autentikusat, a genemot, eredeti formájában?

**8.15 cédula: Welwitsch – *Florae angolensis investigatorum princeps***

Friedrich M. J. Welwitsch (1806–1872) az Osztrák Birodalom, pontosabban Karintia szülöttje, anyja német, apja (esetleg) szlovén felmenőkkel. Bár apja jogi pályára szánta, ő inkább medicinát és botanikát tanult Bécsben, s rövid ideig orvosként is tevékenykedett. Pályáját hamarosan feladva életét a növényeknek szentelte. Portugáliába ment, ahol először botanikus kertekben dolgozott, a lisszaboni Ajuda kert igazgatója lett, majd a Kanári-szigeteken és Maderián botanizált. Legnagyobb felfedezéseit az akkori portugál gyarmaton, Angolában tette. Első európaiként bukkant 1859-ben a helybeliek által *tumboa*nak nevezett, bizarr formájú szervezetre, amely ma *Welwitschia mirabilis*-ként talán a világ egyik legnevezetesebb, de biztosan a legkülönlegesebb megjelenésű növénye. Az általa gyűjtött anyag alapján J. D. Hooker adta ma is hivatalos nevét, előzetesen kikérve ehhez Welwitsch hozzájárulását, és ő állapította meg a rendszertani helyét is. Welwitsch még számos botanikai felfedezést tett, megtalálta az egyetlen afrikai kaktuszt (*Rhipsalis baccifera*, 471. oldal), és több új fajt írt le Délnyugat-Afrika sivatagos vidékeiről (pl. *Pachypodium*-okat, 612. oldal). Nyolc év elteltével visszatért Európába, majd Londonba költözött, és ott dolgozta fel expedíciójának anyagát. A gyűjtemény jelentőségét mutatja, hogy halála után a portugál és a brit kormány három évig pereskedett, míg végül igazságosan megosztoztak az örökségen.

lehet. A női virágokban a magkezdeményt takarólevelek védik, a mikropiláris nyúlvány hosszú, csőrszerű (8.29e ábra, jobb alsó sarokban). Rovarok porozzák be, elsősorban darazsak és méhek. A tobozokon gyakran megfigyelhető Welwitschia-poloska (*Hemiptera: Probergrothius angolensis*) inkább csak a nektárt fogyasztja, beporzó aktivitása kétséges. A *Gnetum*-októl a faj morfológiailag nagyon különbözik, de a szaporodásbiológiai sajátságokat tekintve már sok egyezést mutatnak. Archegóniumaik nincsenek (szünapomorfia!), és a poliembrióniа is gyakori. A kétmagvú hímivarsejtet tartalmazó pollentömlő behatol a nucellusba, ahol összeolvad a makrogametofiton fejlesztette nyúlvánnyal. A spermium egyik sejtmagja egyesül a petesejttel, míg a másik mag kívül marad és visszafejlődik. Miután a két rokon génuszban mindkét hím sejtmag részt vesz a megtermékenyítésben, a *Welwitschia* egyszeres megtermékenyítési folyamatát karakter-visszafordulásként értékelhetjük. Szárnyas magvait a szél terjeszti. A növényen sok, a sivatagi életformához való alkalmazkodást jelző sajátság figyelhető meg (vastag kutikula, besüllyedt gázcserenyílások, mélyre lenyúló gyökerek). Ezeket egészíti ki a CAM-típusú fotoszintézis (lásd 484. oldal), ami rajta kívül csak a cikászoknál fordul elő a nyitvatermők körében. Életkora elérheti a 2000 évet is. Fosszilisan nem ismeretes, de néhány brazíliai, alsó krétából előkerült szervmaradvány erősen emlékeztet rá (Dilcher et al. 2005).

*Summa summárum*

- A ma élő nyitvatermők koronakládja az *Acrogymnospermae*.
- Kivétel nélkül fás szárú növények, viszonylag lassú életmenettel.
- A fő levéltípusok a cikászok nagy méretű, szárnyasan osztott levele és a fenyőfélék tű-, illetve pikkelylevele, de a zárvatermők leveléhez hasonló, nyélre és lemezre tagolt levél is előfordul.
- Rendszerint örökzöldek, de lombhullató fajokat is ismerünk.
- A makro- és mikrosporofillumok rendszerint sztrobiluszba (tobozba) rendeződnek, de redukált formák is bőven akadnak. Magkezdeményeik nyitottan, a termőpikkelyen vagy közvetlenül a hajtáson fejlődnek.
- Idetartoznak a Föld legnagyobb tömegű, legmagasabb és leghosszabb életkort elért szervezetei. Az ezret alig meghaladó fajszám ellenére szerepük jelentős a Föld növényzetében, különösen a mérsékelt és a hideg övben.

## Kérdezz! – Válaszolok...

**K:** Már az előző fejezet olvasásakor elég nehezen emésztettem meg a zsurlók „új” helyzetét, és a *Platyzoma* miatt is sokat kellett győzködjél, míg elfogadtam a változásokat. A *Gnetum*-félék, vagy ahogy most javasoltad, a genemo-félék besorolása a fenyők közé, beékelődve a *Pinaceae* mellé viszont már túl sok nekem.

**V:** Ennek oka az, hogy még mindig benned van a klasszikus, rangokon alapuló osztályozási szemlélet. Bennem is megvolt, amikor a könyv második kiadásában még azt írtam, hogy a legbiztosabb négy nyitvatermő törzsről beszélni, mert ezzel nem lehet baj. Ezt az állításomat most már – finoman fogalmazva – nem tartom fenn. A *Gnetophyta* helyzete az erdeifenyők mellett ugyanúgy interpretálható kladisztikailag, mint a *Pteris* és a *Platyzoma* viszonya – amiről oly hosszan értekeztem az előző fejezet végén. Itt inkább arról szólnék, hogy milyen érvek hozhatók fel a linnéi, rangokat alkalmazó tradicionális osztályozás és nevezéktan, illetve ennek filogenetikai, rangmentes változata mellett – vagy éppen ellene. A rangok védelmében az angol R. K. Brummitt (1937–2013) állt ki igen határozottan. 2014-ben megjelent posztumusz cikkében a klasszikus taxonómiát az ún. „kladonómiával” állította szembe. Vélekedése szerint a taxonómia sokkal inkább épít

a morfológiai bélyegekre, és a gyakorlatban jobban használható, mint a leszármazási mintázatra alapozó „kladonómia". Szerinte bármely taxon származhat egy ugyanolyan rangú másikból – vagyis a parafiletikus csoportok megengedettek, sőt szükségszerűek. Ugyanakkor jól látja, hogy a kladisztikus rendszerezés összeegyeztethetlen a rangok alkalmazásával. Jelen könyv eddigi fejezeteit ismerve döntsd el magad, hogy igaza van-e a következő állításával: „Cladistics disregards the importance of characters, fails to recognize newly evolved taxa, does not represent evolutionary reality, is increasingly disruptive of orthodox taxonomy…". Az idézet utolsó negyedében – talán egyetértesz – van némi igazság, de azt, hogy a kládok nem lennének evolúciós realitások, azért nem gondolnám. És azt se, hogy a karakterek „fontosságát" ne ismernénk fel a kladisztikai vizsgálatokban. Csak nem biztos, hogy azok fontosak, amiket korábban lényegesnek tartottunk.

Kétségtelen, hogy – amint a *Pinaceae* és a *Gnetophyta* példája is mutatja – a molekuláris módszerekkel feltárt leszármazási mintázatok nem feltétlenül vannak összhangban a *ma* élő szervezetek morfológiai csoportosításával. Persze mindjárt más lenne a helyzet, ha többet ismernénk meg mindkét csoport múltjából, mert akkor hamar kiderülne, hogy a rangok alkalmazása csak akadályoz bennünket: kihalt szervezeteket a ma élők alapján készített linnéi rendszerbe beépíteni logikai lehetetlenség volna. De erről már sokat szóltam ebben a könyvben…

Szerintem a linnéi osztályozás melletti legdöntőbb „érv" az, hogy régóta létezik, mindenhol ezt látjuk, ezt tanuljuk, ezt halljuk, belénk sulykolják szinte már az óvodában – s ily módon teljesen beépül a biológusok tudatába. A családok, rendek, osztályok és törzsek „létezése" így azután nem kérdés a legtöbb ember számára. Tudjuk, és sok példával demonstráltuk is, hogy a rangok megadása teljesen szubjektív döntés kérdése: egy rovarcsalád, egy növénycsalád és egy gombacsalád „azonos rangjáról" beszélni értelmetlen. A rangok sokszor redundánsak és feleslegesek, mint amikor egy osztályban csak egy rend, abban egy család, s benne egy nemzetség található. A „kladonómia" mindezt teljesen kiküszöböli, és feleslegessé teszi azokat a vég nélküli vitákat, hogy egy adott taxon milyen rangon szerepeljen a rendszerben. (Ez alól, mint tudod, a nemzetség kivétel, de nem elvi, hanem praktikus okokból.) Ráadásul a kládok statisztikai megbízhatósága is ellenőrizhető a bootstrap és hasonló módszerek alkalmazásával – míg a klasszikus rangoknál ilyesmit elképzelni se tudok. A statisztikai szignifikancia pedig általános követelmény a tudomány legkülönfélébb területein. A kládok, mint az élet koralljának tér-időbeli szegmensei, sokkal inkább természetesek, mint bármely magas taxonómai rang. A kládok feltárásában ma már egyeduralkodó molekuláris módszerek azonban költségesek, a bioinformatika módszerei egyre nagyobb számításigénnyel lépnek fel, és általában a rendszertannal közvetlenül nem foglalkozó, molekuláris genetikában és informatikában jártas kollégák segítsége is nélkülözhetetlen.

**K:** Mindezeket értem, s nagyjából egyet is értek a fenti érvekkel. De akkor most mit csináljon egy mezei botanikus? Két rendszer van érvényben egyidejűleg, egy linnéi és egy rangmentes? Hogyan válasszunk közöttük, s hogyan igazodjunk el a kettőben?

**V:** Nézd, eddig se csak egyetlen osztályozást használtunk a biológia gyakorlatában. A család/rend/osztály típusú besorolás mellett ott van a növények életforma szerinti osztályozása, a fajok areálgeográfiai kategóriarendszere vagy a különféle funkcionális ökológiai csoportosítások. Említettem korábban, hogy számos „mesterséges" osztályozás is segíti munkánkat, például a virágok színe és a virágzás ideje szerinti elrendezés a terepi határozókban, vagy kertészeti művekben. Úgyhogy miért ne csatlakozhatna még egy, az evolúciót komolyan figyelembe vevő rendszer az eddigiekhez? Csupán annyit kell tennünk, hogy cikkeinkben, könyveinkben és az oktatásban jó előre megmondjuk, hogy melyik osztályozást használjuk a hozzá kötődő nómenklatúrával együtt. Nem kell tehát eldobni a linnéi osztályozást sem – bár privát véleményem szerint a filogenetikai-kladisztikai rendszernek a távoli jövőben van némi „nyerési esélye". Addig pedig meg kell tanulnunk egy átmeneti időszakban együtt kezelni a kettőt. Ez könnyebb lesz a kladistáknak, hiszen végeredményben eddig mindenki a klasszikus rendszertanon nevelkedett, s rengeteg klád neve – mint ebben a könyvben is – a linnéi nevezéktanból származik. Fordítva már nehezebb a kommunikáció, a kládok sehogy sem illeszkednek a linnéi rendszerbe – hiába próbálták meg sokan ezt a problémát feloldani.

**K:** Köszönöm, kezdem érteni! Akkor most néhány konkrétabb ügyet hadd vegyek elő. Mindjárt a fejezet nyitó oldalán írod, hogy a fás korpafüvek és zsurlók alulmaradtak a nyitvatermőkkel szemben, s ezért haltak ki teljesen. Mi annak a magyarázata, hogy ezek a nagytermetű növények csak úgy eltűntek a Földről? Valamiféle globális katasztrófa, mint ami a dínók kipusztulásához vezetett?

**V:** Az óriás harasztok eltűnése szerintem nem csak egyetlen kizárólagos okra vezethető vissza, és nem egy gyorsan végbemenő esemény volt. Az egyoldalas kambium valószínűleg nem fejlesztett eléggé szilárd fát, míg a nyitvatermők sokkal hatékonyabb bifaciális kambiuma, illetve a vele járó differenciáltabb nyalábrendszer evolúciós előnyt jelenthetett számukra. A globális katasztrófa lehetőségére célozva nem is tévedtél nagyot, mert a korpafüvek és zsurlók szempontjából igen kedvezőtlen környezeti változások következtek be mintegy 390 millió évvel ezelőtt. A légköri

$CO_2$-tartalom jelentősen lecsökkent, s ez kedvező volt a konkurens, nagy levéllemezt kialakító növények számára. Addig nagy méretű levél nem fejlődhetett ki, mert a magasabb $CO_2$-szinten, a fokozott asszimilációs folyamatok hőtermelése miatt túlságosan felforrósodott volna (Beerling et al. 2001). Vagyis nem hirtelen katasztrófa, hanem lassú változások és a riválisok jobb adaptációs képessége okozta a fás korpafüvek és zsurlók többségének kipusztulását. Ha úgy vesszük, „maguk alatt vágták a fát", hiszen fosszilis formában éppen ezek a növények vonták ki a légköri szén jelentős részét!

**K:** Akkor még egy kihalással kapcsolatos kérdés. Miért lehetséges az, hogy egy valamikori fajgazdag csoport, mint a ginkóé, mára már csak egy képviselővel bír? Vajon mi okozta ennek a csoportnak a vesztét?

**V:** Természetesen a ginkók mai helyzete nem unikum, az évmilliók során nemegyszer volt olyan „időpillanat", amikor valamely kládnak már csak egy populációja létezett. Most, talán a kínai szerzeteseknek köszönhetően, azt a pillanatot kaptuk el, amikor a kihalás szélén álló utolsó populáció megmenekült egy jó időre a kipusztulástól. A ginkófélék hanyatlását a feltételezések szerint a ginkó magjával táplálkozó, s azt messzire terjesztő nagy termetű állatok visszaszorulásával magyarázhatjuk (Rothwell & Holt 1997). A jégkorszak alatt ezek az állatok kihaltak, s persze a meleget általában kedvelő, kevéssé tűrőképes ginkó rokonok is eltűntek. Az is fontos, hogy a ginkó magja nehezen csírázik, s egyesek szerint a magot fogyasztó állatok bélcsatornája is szerepet játszhatott a csíraképesség megtartásában. No, de ez a feltételezés tudományosan már biztosan nem ellenőrizhető!

**K:** Szeretném tisztázni a virág szó pontos jelentését. A fejezet végén a *Gnetophyta* egyes képviselőinél bukkan fel nálad először ez a fogalom. A többi nyitvatermőnél még nem használtad, legfeljebb idézőjelbe téve említetted. Vajon mi volt ennek az indoka?

**V:** A virágot a szervezettan korlátolt növekedésű, takarólevelekkel borított ivarlevelekből álló szervként határozza meg. Az angol – és sokszor a magyar – nyelvű szakirodalom a virágos növény (flowering plant) fogalmát egyértelműen a zárvatermőkre korlátozza, vagyis összeköti a termés (magház) meglétével, a zárt termőlevéllel. A *Gnetophyta* esetében azonban a fenti feltételek mindegyike teljesül, a takarólevelek megléte is, tehát semmi akadálya, hogy virágról beszéljünk. A többi nyitvatermőnél takarólevelek nincsenek, mégis, sok nyelvben a nyitvatermőknél is megengedik a virág szó használatát. Ez lényegileg azt jelenti, hogy a virág a mag meglétéhez kötődik. Ennek megfelelően a toboz virágzatnak tekinthető. A német szakirodalom ennél is tovább megy, és a harasztok sztrobiluszát is virágnak nevezi. Nézz csak bele a maga korában igen kiválónak számító, nagy ismeretanyagot nyújtó Uránia Növényvilág németből fordított kötetébe!

**K:** Elgondolkoztam egy kicsit a 8.11 ábra fokozati sorában szereplő neveken. Ha minden faj feletti taxontól elvárjuk, hogy monofiletikus legyen, akkor miként lehet a *Kerpia*-ból *Karkenia,* majd *Yimaia* és végül *Ginkgo*? Az első három génusz ugyanis parafiletikus lenne, s csak a két ginkónál nem látok problémát. Ha egy faj átmegy a másikba ugyanabban a génuszban, akkor ez nyilván nem sért semmilyen feltételt. De a többiek…?

**V:** Kérdéseddel egy igen érzékeny és nehéz problémára mutattál rá, ami a kihalt taxonok osztályozását és elnevezését általánosan érinti. Értem, és logikus is, hogy az ábra alapján egy *Kerkia–Ginkgo* fokozati sort tételezel fel, amire én konkrétan nem is céloztam! Ha a sor igaz, akkor az első három nemzetség valóban nem monofiletikus, és nem fogadható el egy filogenetikai alapú linnéi osztályozásban, s pláne nem a kladisztikaiban. A különböző génuszokat felvonultató fokozati sorral tehát megint beleütköztünk az alapkérdésbe: a nemzetség faj feletti rang, de a binominális nómenklatúra megtartásának gyakorlati kényszere miatt a kladisztika sem mondott le róla. Ha a kérdéses fajok ma élnének, akkor feltehetőleg egy génuszba vagy akár öt különbözőbe kerülnének: ezzel az egy időben élőkkel kapcsolatos gondok megoldódnának (monokladisztikusság). Ezt már alaposan megtárgyaltuk a *Pteris–Platyzoma* példáján az előző fejezet végén. A kihaltakkal kapcsolatban azonban örök probléma marad, hogy nem tudjuk egyértelműen eldönteni: ősökről vagy oldalági rokonokról van-e szó. Mindenképpen komolyan kellene venni a PhyloCode javaslatát, miszerint a kettős nevet tekintsük két darabból álló uninomennek. Szerencsére igen sok esetben nincs is kettős név a paleobotanikában, a különféle formataxonoknál, például a *Lagenostoma* – ha úgy vesszük – az uninomen már létezik is! A közmegegyezésre viszont még várnunk kell.

**K:** Hát ez így eléggé körülményes, bár kapiskálom a dolgot. Tehát a kihaltaknál csak akkor viselhetne egy taxon kettős nevet, ha leszármazottjai a képzeletbeli génuszhatárt nem lépik át? Ezt persze sosem fogjuk tudni. De akkor valld be, ha a *Pteris* és *Platyzoma* is csak fosszilisan lenne ismert, akkor biztosan külön génuszba tennéd őket!

**V:** Nem kétséges, mindenki így tenne… Molekuláris adatok híján csak a morfológia marad!

**K:** Köszönöm a beismerést, akkor nem is faggatlak tovább ez ügyben. Csak egy apró megjegyzés a végére. Ebben a fejezetben meglehetősen nagy teret szenteltél a különféle rekordoknak. Melyik fa a legmagasabb, a legöregebb, a legvastagabb és a legkisebb? Ez kicsit „bulvárosnak" hat a szememben.

**V:** Azt hiszem, nem tehettem másként: a nyitvatermők semmiképpen sem mindennapi szervezetek. Fajszámukhoz képest igen nagy alaktani, élettani, morfológiai és szaporodásbeli diverzitással bírnak. Nem hinném, hogy bulvárstílus lenne annak kiemelése, hogy méretben és korban is kitűnnek a többi növény közül. De ne aggódj, lesznek még „legek" bőven a következő, zárvatermőkről szóló fejezetekben is!

## Felhasznált és ajánlott irodalom


Adams, R.P. et al. 2009. A new genus, Hesperocyparis, for the cypresses of the western hemisphere (Cupressaeae). Phytologia 91: 160–185.

Arnold, C.A. 1953. Origin and relationships of the cycads. Phytomorphology 3, S.: 51–65.

Beerling, D.J. et al. 2001. Evolution of leaf-form in land plants linked to atmospheric $CO_2$ decline in the Late Palaeozoic era. Nature 410(6826): 352–354.

Bowe, L.M. et al. 2000. Phylogeny of seed plants based on all three genomic compartments: Extant gymnosperms are monophyletic and Gnetales' closest relatives are conifers. PNAS USA 97: 4092–4097.

Braukmann, T.W.A. et al. 2009. Loss of all plastid ndh genes in Gnetales and conifers: Extent and evolutionary significance for the seed plant phylogeny. Current Genetics 55: 323–337.

Brummitt, R.K. 2014. Taxonomy versus cladonomy in the dicot families. Annals of the Missouri Botanical Garden 100(1-2): 89–99.

Cantino, P.D. et al. 2007. Towards a phylogenetic nomenclature of Tracheophyta. Taxon 56: 822–846.

Chaw, S.M. et al. 1997. Molecular phylogeny of extant gymnosperms and seed plant evolution: Analysis of nuclear 18S rRNA sequences. Molecular Biology and Evolution 14: 56–68.

Chaw, S.M. et al. 2000. Seed plant phylogeny inferred from all three plant genomes: Monophyly of extant gymnosperms and origin of Gnetales from conifers. PNAS USA. 97: 4086–4091.

Debreczy, Zs. & Rácz, I. 2012. Conifers Around the World 1–2. Conifers of the Temperate Zones and Adjacent Regions. DendroPress, Budapest.

de Queiroz, K. et al. (eds.), 2020. Phylonyms. A companion to the PhyloCode. CRC Press, Boca Raton.

Dilcher, D. L. et al. 2005. Welwitschiaceae from the lower Cretaceous of northeastern Brazil. American Journal of Botany 92(8): 1294–1310.

Doyle, J.A. 2010. Function and evolution of saccate pollen. New Phytologist 188: 6–9.

Du, H. et al. 2020. The flattened and needlelike leaves of the pine family (Pinaceae) share a conserved genetic network for adaxial-abaxial polarity but have diverged for photosynthetic adaptation. BMC Evolutionary Biology 20: 131.

Farhat, P. et al. 2019. Polyploidy in the conifer genus Juniperus: An unexpectedly high rate. Frontiers in Plant Science 10: 676.

Flora fossilis arctica. Die fossile Flora der Polarländer. Fünfter Band. Winterthur. Verlag von J. Wurster & Comp., 5, 228 pp.

Frank, N. 2003. Populáció-vizsgálatok a bakonyi tiszafásban I. Egyedszám-meghatározás a bekerített területen. Erdészeti Lapok 138(5): 138–139.

Gadek, P.A. et al. 2000. Relationships within Cupressaceae sensu lato: A combined morphological and molecular approach. American Journal of Botany 87: 1044–1057.

Gerrienne. P. et al. 2004. Runcaria, a middle Devonian seed plant precursor. Science 306(5697): 856–858.

Hannam, P. 2020. Incredible, secret firefighting mission saves famous dinosaur trees. The Sydney Morning Herald. 2020 Jan. 15.

Hare, W.R. 1997. Yew (Taxus spp.) poisoning in domestic animals. In: Garland, T. & Barr, A.C. (eds.), Toxic plants and other natural toxicants. International Symposium on Poisonous Plants (5th: 1997: Texas). Wallingford, England: CAB International. pp. 78–80.

Herting, J. et al. 2020. The ancestral conifer cone: what did it look like? A modern trait-evolution approach. International Journal of Plant Sciences 181: 871–886.

Heslop-Harrison, J.S. et al. 2023. Polyploidy: its consequences and enabling role in plant diversification and evolution. Annals of Botany 131: 1–9.

Hirmer, M. 1927. Handbuch der Paläobotanik, Bd. 1: Thallophyta, Bryophyta, Pteridophyta. R. Oldenbourg, Munich and Berlin.

Ickert-Bond, S.M. et al. 2020. Polyploidy in gymnosperms—insights into the genomic and evolutionary consequences of polyploidy in Ephedra. Molecular Phylogenetics and Evolution 147: 106786.

Kasper, A.E. & Andrews, H.N. 1972. Pertica, a new genus of Devonian plants from northern Maine. American Journal of Botany 59: 897–911.

Kramer, K.U. & P.S. Green (eds.) 1990. The families and genera of vascular plants. Vol. I. Pteridophytes and Gymnosperms. Springer, Berlin.

Kusumi. J. et al. 2000. Phylogenetic relationships in Taxodiaceae and Cupressaceae sensu stricto based on matK gene, chlL gene, trnL-trnF IGS region, and trnL intron sequences. American Journal of Botany 87: 1480–1488.

Laws, K.R. et al. 2012. Is Ginkgo biloba a cognitive enhancer in healthy individuals? A meta-analysis. Human Psychopharmacology (Meta-analysis) 27(6): 527–533.

LePage, B.A. et al. 2005. The evolution and biogeographic history of Metasequoia. In: LePage, B.A. et al. (eds.), The Geobiology and Ecology of Metasequoia. Topics in geobiology. Vol. 22. Springer, Dordrecht, the Netherlands. pp. 3–115.

Leslie, A.B. 2010. Flotation preferentially selects saccate pollen during conifer pollination. New Phytologist 188: 273–279.

Leslie, A.B. et al. 2012. Hemisphere-scale differences in conifer evolutionary dynamics. PNAS USA 109: 16217–16221.

Leslie, A.B. et al. 2018. An overview of extant conifer evolution from the perspective of the fossil record. American Journal of Botany 105(9): 1531–1544.

Li, H.-T. et al. 2019. Origin of angiosperms and the puzzle of the Jurassic gap. Nature Plants 5(5): 461–470.

Liu, P. et al. 2017. Evolution of biogeographic disjunction between eastern Asia and North America in Chamaecyparis: Insights from ecological niche models. Plant Diversity 39(3): 111–116.

Lu, Y. et al. 2014. Phylogeny and divergence times of gymnosperms inferred from single-copy nuclear genes. PLoS ONE 9(9): e107679.

Liu, Y. et al. 2022. The Cycas genome and the early evolution of seed plants. Nature Plants 8: 389–401.

McLoughlin, S. & Vajda, V. 2005. Ancient wollemi pines resurgent. American Scientist 93: 540.

Nagalingum, N. et al. 2011. Recent synchronous radiation of a living fossil. Science 334: 796–798.

Niklas, K.J. 1985. The aerodynamics of wind pollination. Botanical Reviews 51: 328–386.

Offer, E. et al. 2023. Reproductive mechanisms in Ginkgo and Cycas: Sisters but not twins. Critical Reviews in Plant Sciences 42: 283–299

Ohri, D. & Rastogi, S. 2019. Sex determination in gymnosperms. Nucleus 63: 75–80.

Pichot, C. et al. 2000. Lack of mother tree alleles in zymograms of Cupressus dupreziana A. Camus embryos. Annals of Forest Science 57: 17–22.

Popkin, G. 2022. Is the world's oldest tree growing in a ravine in Chile? Conifer is more than 5000 years old, scientist estimates. But some experts are skeptical. Science 10.1126/science.add1051

Qiu, Y.L. et al. 1999. The earliest angiosperms: evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. Nature 405 (6782): 101.

Rothwell, G.W. 1977. Evidence for a pollination-drop mechanism in Paleozoic pteridosperms. Science 198: 1251–1252.

Rothwell, G.W. & Holt, B. 1997. Fossils and phenology in the evolution of Ginkgo biloba. In: Hori, T. et al. (eds), Ginkgo biloba — A Global Treasure. Springer-Verlag, Tokyo. pp. 223–230.

Rothwell, G.W. et al. 2014. Plant evolution at the interface of paleontology and developmental biology: an organism centered paradigm. American Journal of Botany 101: 899–913.

Rydin, C. et al. 2002. Seed plant relationships and the systematic position of Gnetales based on nuclear and chloroplast DNA: Conflicting data, rooting problems, and the monophyly of conifers. International Journal of Plant Sciences 163 (2): 197–214.

Scheuchzer, J.J. 1723. Herbarium diluvianum. Lugduni Batavorum.

Soó, R 1965. Fejlődéstörténeti növényrendszertan. Tankönyvkiadó, Budapest.

Stefanovic, S. et al. 1998. Phylogenetic relationships of conifers inferred from partial 28S rRNA gene sequences. American Journal of Botany 85: 688–697.

Stevenson, D.W. 2013. Gymnosperms. Annual Plant Reviews 45: 141–162.

Stewart W.N. & Rothwell, G.W. 1993. Paleobotany and the evolution of plants. Cambridge University Press, Cambridge.

Strullu-Derrien, C. et al. 2010. Evidence of parasitic Oomycetes (Peronosporomycetes) infecting the stem cortex of the Carboniferous seed fern Lyginopteris oldhamia. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 278: 675.

Stull, G.W. et al. 2021. Gene duplications and phylogenomic conflict underlie major pulses of phenotypic evolution in gymnosperms. Nature Plants 7(8): 1015–1025.

Tomlinson, P.B. 2012. Rescuing Robert Brown—The origins of angio-ovuly in seed cones of conifers. Botanical Reviews 78: 310–334.

Wang, D.-M. et al. 2015. Latisemenia longshania, gen. et sp. nov., a new Late Devonian seed plant from China. Proceedings of the Royal Society B. 28220151613.

Wang, J. et al. 2021. Ancient noeggerathialean reveals the seed plant sister group diversified alongside the primary seed plant radiation. PNAS 118(11): e20134421.

Wang, X.Q. et al. 2000. Phylogeny and divergence times in Pinaceae: Evidence from three genomes. Molecular Biology and Evolution 17: 773–781.

Williams, C.G. 2009. Conifer reproductive biology. Springer, New York.

Winter, K.U. et al. 1999. MADS-box genes reveal that gnetophytes are more closely related to conifers than to flowering plants. PNAS USA 96: 7342–7347.

Yang, Y. et al. 2022. Recent advances on phylogenomics of gymnosperms and a new classification. Plant Diversity 44: 340e350.

Yang, Z.-Y. et al. 2012. Three genome-based phylogeny of Cupressaceae s.l.: further evidence for the evolution of gymnosperms and Southern Hemisphere biogeography. Molecular Phylogenetics and Evolution 64: 452–70.

Zhong, B. et al. 2010. The position of Gnetales among seed plants: overcoming pitfalls of chloroplast phylogenomics. Molecular Biology and Evolution 27: 2855–2863.

Zhong, B. et al. 2011. Systematic error in seed plant phylogenomics. Genome Biology and Evolution 3: 1340–1348.

# 9

# *Pan-Angiospermae:* zárvatermők

*„Megzavar, édesem, e sok ezernyi virág sokadalma,*
*Melytől hemzseg e kert? Ennyi szín! Ennyi alak!"*
J. W. von Goethe: A plánta átváltozása (1797, ford. Dóczi Lajos, 1905)

*„The rapid development, as far as we can judge, of all the higher plants*
*within recent geological times is an abominable mystery."*
(More Letters of Charles Darwin, Vol. II. p. 20, letter to J. D. Hooker, 1879)

A nyitvatermők kiteljesedése a karbon időszakban, a légköri $CO_2$-koncentráció csökkenésével párhuzamosan zajlott. A permben már jelentős volt a fajszámuk, a triászban a növényzet domináns tagjaivá váltak, majd a jura időszakban elérték földrajzi elterjedésük és sokféleségük maximumát. A jura végén és a kréta elején azonban elkezdődött egy olyan folyamat, melynek révén a nyitvatermők fokozatosan elveszítették elsődleges szerepüket: megjelentek a zárvatermők. Ezt követően, a tercierben a nyitvatermők lassan, de biztosan kiszorultak a meleg és nedves klímájú területekről. A tűlevél és más sajátságok (például tracheidák) nyújtotta viszonylagos előnyüket kihasználva ugyanakkor megmaradtak a hideg égöv és a magashegységek növényi létre kevésbé alkalmas területein, ahol ma is domináns a szerepük. A mérsékelten meleg és száraz élőhelyeken a pikkelylevél segítette őket a fennmaradásban, így továbbra is fontos összetevői egyes növénytársulásoknak. A trópusokról majdnem teljesen eltűntek; alig megváltozott formában csak a cikászfélék maradtak fenn, míg más csoportokban a lapított lomblevél megjelenése tette lehetővé a túlélést. Ez utóbbira találunk példákat a *Podocarpaceae* és a *Gnetophyta* kládokon. A mai nyitvatermők összfajszáma azonban így is csak pár ezreléke a zárvatermőkének. Joggal merül fel tehát a kérdés: mi a magyarázata ennek a hosszú időtávlatban is jól nyomon követhető térvesztésnek? Az egyik ok a nyitvatermők viszonylagos „lassúsága": a megtermékenyítés, a mag érése, a növény egyedfejlődése általában sok időt igénylő folyamat – ami ugyan hosszú életkorral jár, de gátolhatja a populációk gyors evolúciós reagálását a környezet megváltozására. A genetikai okok között kereshetjük a poliploidizációra és a hibridizációra való relatíve kisebb hajlamot is. A zárvatermők ettől jelentősen eltérnek, ráadásul morfológiai és anatómiai újítások sokaságát is felmutatják. Először ezeket tekintjük át, mielőtt a zárvatermők filogenetikáját részleteznénk.

Mint a nevükben is kifejeződik, a zárvatermők magja zárt burokban, összeforrt szélű termőlevélből létrejött magházban alakul ki – megjelenik a termés, ami az elterjesztés és a hosszú távú fennmaradás egyik fő eszközévé válik. A magot – a nyitvatermőknél domináns egy integumentummal szemben – már rendszerint kétrétegű integumentum övezi. A mikro- és a makrosporofillumok egy korlátozott növekedésű, különféle takarólevelekkel ellátott szervben, a virágban jelennek meg. A virág alapszerkezete egységes, középen a makrosporofillumokat találjuk, ezt a mikrosporofillumok, majd a szirom-, a csésze- és lepellevél néven ismert külső struktúrák (virágtakaró) különféle kombinációi követik. Ez egy evolúciósan rendkívül rugalmas szerv, vagyis a növény szaporodásbeli sajátságai viszonylag gyorsan reagálnak a megváltozott körülményekre. A mikrosporofillumon a pollenzsákok a zárvatermők többségében két, oldalállású portokban, a thecában rendeződnek el, mindegyikben egy pár pollenzsákkal. A makrogametofiton erőteljesen redukálódik, eltűnik az archegónium, és a sejtek száma is lecsökken: 4–9 marad csupán. A mikrogametofiton átalakulása még erőteljesebb, alig három sejt(mag) alkotja. A pollen felépítése megváltozik, az exine oszlopos szerkezetűvé válik, a nyílások száma pedig – mint látni fogjuk – határozott evolúciós trendek szerint változik. A megtermékenyítés módja szifonogámia, ami a mai nyitvatermőktől függetlenül alakul ki. A megtermékenyítés kettős, az egyik hímivarsejt a petesejttel egyesül, a másik a diploid központi sejttel egybeolvadva a triploid endospermium kialakulását indítja be (legalábbis a *Mesangiospermae* kládon, 319. old.), ami a fiatal növény fejlődését segítő tápszövetként funkcionál. A zárvatermők ősi jellegű formái megőrzik a fás szárat, a xylemben megjelennek a sejtek összeolvadásából keletkező tracheák. A háncsban ennek megfelelő elemek, rostacsövek alakulnak ki. A zárvatermők egyedfejlődése lényegesen gyorsabb a nyitvatermőkénél, a fajok döntő többsége ennek során nem is éri el a fás állapotot. A lágyszárúságnak köszönhető, hogy egyes fajok teljes életciklusa hetek alatt végbemehet – egészen extrém élőhelyeken is – így zárvatermőkkel ott is találkozhatunk, ahol más hajtásos növény elő sem fordulhat. A levél pleziomorf állapotban széles lemezű, benne fejlett hálózatos

érhálózat húzódik, lehetővé téve a viszonylag nagy fotoszintetizáló felületű (és hamar felmelegedő) levél vízellátását. A virághoz hasonlóan a levél is könnyen módosul – a környezethez való növényi alkalmazkodás legfeltűnőbb stratégiáinak megfelelően.

A fent felsorolt tulajdonságok együttese aligha alakulhatott ki több evolúciós vonalon egymástól függetlenül, így a mai zárvatermők közös eredete régóta vitathatatlan tény. Mondhatjuk ezt annak ellenére, hogy egyes bélyegek, például a teljesen záródó termőlevél és a trachea nem jellemző minden zárvatermőre. A kétkedőknek végső választ a molekuláris filogenetika eredményei adnak, amelyek 100%-os bizonyossággal támasztják alá a ma élő zárvatermők monokladisztikusságát. Az más kérdés, hogy mennyi idő kellett ahhoz, hogy ez a rendkívül eredeti tulajdonságkombináció létrejöjjön. A 19. században ismert leletanyag még igencsak hiányos volt, és azt a benyomást keltette, hogy a zárvatermők hirtelen jelentek meg a Földön, ami Darwint is zavarba hozta (9.1 cédula). Becslések szerint (Stuessy 2004) több tízmillió év is eltelt, míg az első, a fent említett sajátságok többségét felmutató szervezetek megjelentek a Földön. Az idevezető út állomásait – sajnos – csak töredékesen ismerjük még ma is. Az viszont biztosnak látszik, hogy a ma élő zárvatermő kládok jelentős része egy – a geológiai időskálán rövid – intervallumon belül, mintegy 108–91 millió évvel ezelőtt (újabb becslések szerint régebben: 160–130 millió éve), szinte robbanásszerűen jelent meg. Erre utalnak a pollenleletek és a molekuláris kalibrálás módszerei egyaránt. Ráadásul erre az időre esik a leptosporangiumos páfrányok evolúciós kiteljesedése is; a velük való versengés is felgyorsíthatott egyes speciációs folyamatokat. Egy másik biológiai tényező a megporzó szervezetekkel való koevolúció volt, melynek hatása a fajképződésre jelentős lehetett már a kréta elején. A környezeti kiváltó okok egyike a 100 millió évvel ezelőtti, a mainál jóval magasabb légköri oxigénszint volt. A 30% körülire becsült értéket a Föld történetében valaha volt legmagasabb koncentrációnak tartják (vö. Willis & McElwain 2014). A sok elszenesedett növényi maradvány, ami a magas oxigénszintnek is köszönhető, gyakori tüzek jelzője. Egy másik szelektív hajtóerő az igen erős vulkáni aktivitás volt, ingadozó $CO_2$-koncentrációval párosulva. A zárvatermők robbanásszerű evolúciója időben korrelál egyéb nagyléptékű eseményekkel is, mint az óceánok oxigéntartalmának csökkenése és az erős tektonikus aktivitás. Feltételezések szerint a környezeti zavarás kifejezetten kedvezett a zárvatermő speciációnak. A tenger szintjének gyakori ingadozása, így egész szigetcsoportok ismételt kialakulása, majd összeolvadása például elősegítette az allopatrikus speciációt, illetve a szétterjedést. Pollenleletek utalnak arra (Boukhamsin et al. 2023), hogy az alsó krétában a Gondwana szuperkontinens északi részén már nagy volt a zárvatermők sokfélesége (korai csoportok, pl. a magnolidák, 320. oldal). Ma ez a terület az Arab-félsziget mellett található, de a krétában az Egyenlítő mentén húzódott. A növényi leletek földrajzi megoszlása egyértelműen mutatja, hogy a zárvatermők bölcsője a paleotrópusi régió, a mindenkori egyenlítő és a 25 szélességi kör között volt. Innen viszonylag lassan jutottak tovább a mérsékelt és a hidegebb égövbe, ahonnan a nyitvatermőket nem is sikerült kiszorítaniuk. A zárvatermők legnagyobb fajszámban és változatosságban a trópusokon élnek ma is, és a sarkvidékek felé haladva relatív és abszolút mennyiségük is csökken.

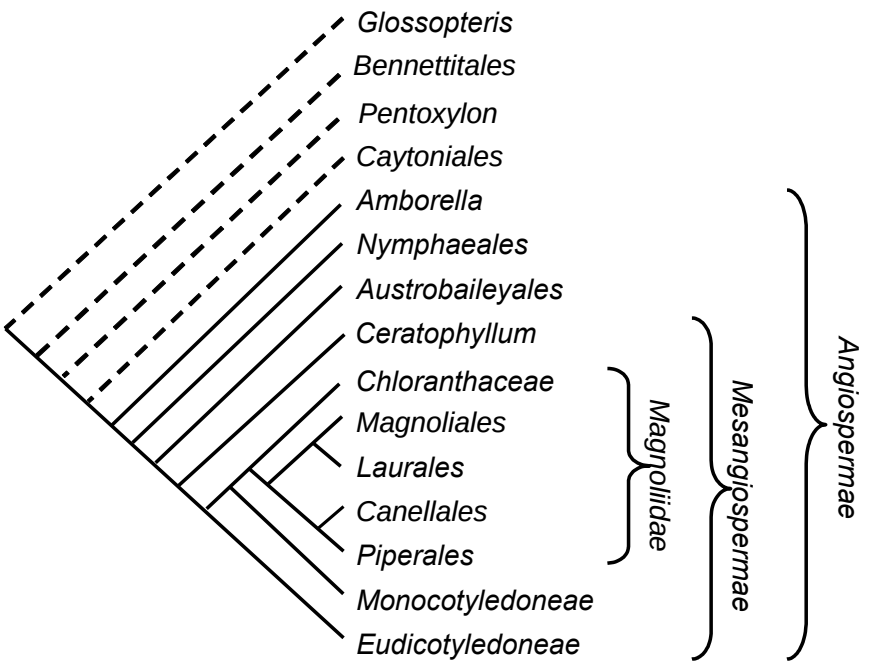
**9.1 cédula: Darwin és a zárvatermők eredete**

Darwin J. Hookernek, füvész barátjának írt levelében, 1879-ben fogalmazta meg a fejezet mottójában szereplő, híressé vált mondatot. Most ne azt vizsgáljuk, jogos-e a zárvatermőkre „higher plant”-ként hivatkozni, és azt se firtassuk, hogy helyes-e a „recent” jelzővel utalni a kréta időszak egy viszonylag rövid, középső szakaszára. A biológia irodalmában az „abominable mystery”, az irtózatos vagy inkább utálatos titokzatosság fogalma vált szállóigévé, szerencsétlen módon kiemelve szövegkörnyezetéből. A titokzatosság ugyanis, ahogy Friedman (2009) kritikai elemzése mutatja, nem a zárvatermők fosszilis elődeire, legközelebbi rokonaira, az egyedi karakterkombináció kialakulásának kérdéseire, azaz a zárvatermők konkrét filogenetikájára vonatkozott – mint azt ahogy sokan gondolják még ma is –, hanem kialakulásuk sebességére. Darwin korában már elég sok és változatos zárvatermő leletet ismertek a kréta középső szakaszából, de az alatta levő rétegekből szinte semmit. A zárvatermők hirtelennek tűnő megjelenése nehezen volt beilleszthető az evolúciós elméletbe, hiszen Darwin inkább a fokozatos és lassú változások, mintsem a gyors szaltációs események híve volt. Feltételezte tehát, hogy valahol a déli félgömbön, egy távoli nagy szigeten vagy izolált kontinensen már a kréta előtt kialakult a zárvatermők egy csoportja, mégpedig kis lépésekben és igen hosszú idő alatt – azaz evolúciós elméletének megfelelően. A földrajzi változásoknak köszönhetően később már gyorsan tovább terjedtek a Föld más területein, azaz evolúciósan „szétsugároztak”. Darwin egy másik levelében elismerte, hogy sejtése eléggé gyenge lábakon áll. Ma már annyit tudunk, hogy sok tényező együttes hatása eredményezte a zárvatermők nagy változatosságát és – mégis – gyors evolúciós kiteljesedését. Darwin természetesen nem is álmodhatott molekuláris módszerekről, melyek segítségével Zuntini et al. (2024: 2. ábra) kimutatták, hogy az összes ma ismert zárvatermő klád egy 25-30 millió éves intervallumon belül jelent meg a Földön.

## 9.1 Zárvatermő-evolúció: előzmények

A zárvatermők tulajdonságait leginkább megközelítő *Gnetophyta* soká tűnt a zárvatermők legközelebbi rokonának (sőt: „ősének") a botanikusok szemében. Az előző fejezetben már részleteztük, hogy a molekuláris filogenetikai vizsgálatok ezt megcáfolták: a *Gnetophyta* evolúciója a zárvatermőkétől teljesen független utat járt be (8.14 cédula). Így nem maradt ma élő nyitvatermő, amit közeli kapcsolatba hozhatnánk a zárvatermőkkel. A kihalt nyitvatermők körében is régóta tart a keresgélés, melynek eredményeképpen többnyire valamely „magvaspáfrány" csoportra terelődött a közvetlen ős gyanúja. Ennek történeti részletezése azonban túllépné könyvünk kereteit, s csak a legfrissebb kutatásokról számolunk be. Ezek szerint a *Glossopteris*, a *Pentoxylon,* a *Bennettitales* és a *Caytonia* nevű kihalt taxonok jöhetnek számításba, mint a zárvatermők felé vezető evolúciós út állomásai vagy annak oldalágai, azaz a *Pan-Angiospermae* képviselői (Doyle 2008, 2012, Endress & Doyle 2009, Magallón 2010). A leszármazási viszonyok feltárásában kitüntetett szerepe van a magkezdemény elhelyezkedésének és felépítésének. A recens nyitvatermőknél a magkezdemény döntően csúcsi vagy ritkábban levélszéli (cikászok) helyzetű, a kihalt *Callistophyton – Peltaspermales* rokonsági körben pedig abaxiális (alsó), a fent említett négy csoportban viszont adaxiális (felső). Ez utóbbi a helyzet a zárvatermőknél is. A második integumentumréteg eredete pedig – eddigi ismereteink szerint – leginkább a *Glossopteris*-ek és különösen a *Caytonia*-félék levéleredetű kupulájának átalakulásával és a magkezdemények számának csökkenésével magyarázható. A két pár pollenzsákot viselő zárvatermő porzó – esetleg – kapcsolatba hozható a *Bennettitales* vaskos sporofillumaival, melynek adaxiális oldalán a sporangiumok szünangiumokba csoportosulnak. A *Caytonia* rokonsági körében pedig a portok első változata is felbukkan, míg virágszerű sztrobilusz a *Pentoxylon* és a *Bennettitales* fajaira is jellemző. A *Glossopteris* és a *Caytonia*-val rokon *Sagenopteris* leveleinek egyszerűen elágazó erezete kiindulópont lehetett a zárvatermők hálózatos érhálózata felé. A szoros evolúciós kapcsolat mellett szólnak egyes fitokémiai egyezések is. A 9.1 ábrán látható aszinkrón kladogramon adjuk meg a zárvatermő elődök feltételezett helyzetét – ami a további kutatások során, újabb leletek előkerülésével még megváltozhat.

**Definíciók:** Az *Angiospermae* a legnagyobb koronaklád amelyben benne van a *Liquidambar styraciflua* (480. oldal), de nincs benne a *Cycas revoluta*, a *Ginkgo biloba*, a *Gnetum gnemon* és a *Podocarpus macrophyllus* (de Queiroz et al. 2020 után módosítva, ui. az utóbbi faj a *Pinus strobus* helyett szerepel. Indoklás az *Acrogymnospermae* definíciójánál, 257. oldal). A *Pan-Angiospermae* az *Angiospermae* koronakládhoz tartozó teljes klád, tartalmazza mindazokat a növényeket, amelyek közelebbi rokonságban vannak az *Angiospermae* kláddal, mint a *Gnetophyta,* a *Coniferae,* a *Cycadales* és a *Ginkgo* bármelyikével.




**9.1 ábra.** A *Pan-Angiospermae* aszinkrón kladogramja. A ma élő *Angiospermae* fajok részletes kondenzált kladogramja a 9.6 ábrán, korallja a 9.7 ábrán látható.

### *Glossopteris*

Nevük (= „nyelvpáfrány”) a 30 cm-t is elérő, anasztomizáló erezetű, erős középerű levél alakjára utal (9.2a ábra). 20–30 m magasra is megnövő lombhullató fák voltak – ami persze feltételezés, mert a növények teljes rekonstrukciója a nagyon töredékes szervleletek alapján igencsak nehéz feladat. Puha fájuk belső szerkezete a mai *Araucaria*-k fájára emlékeztet. A levél gázcserenyílásai pedig leginkább a cikászokat idézik, jelezve egyes pleziomorf nyitvatermő sajátságok fennmaradását. Az ivarszervek külön leveleken fejlődtek. A magkezdemények a makrosporofillum adaxiális oldalán sorakoztak, maga a sporofillum egy nagy murvalevél hónaljában alakult ki (9.2b ábra). A mikrosporangiumok a levél fonákján csomókban csoportosultak (9.2c ábra). A pollen légzsákjai a magkezdemény fordított állására (vö. 287. old.) utalnak. Fosszíliák alapján (!) sejthető, hogy a hímivarsejtek sok csillót viseltek, és a megtermékenyítés zooidogámia volt. Magvaik szárnyasak, feltehetőleg széllel terjedtek. A perm időszak domináns fái voltak a Gondwana déli felén, leleteik sok lelőhelyről ismertek Ausztráliától Dél-Amerikáig és Indiáig – közvetve bizonyítva az egykoron összetartozó földrészek vándorlását. A permtriász határon csaknem teljesen eltűntek a flórából, 370.000 évvel megelőzve a nagy tengeri kihalási hullámot (Fielding et al. 2019), emiatt legfeljebb igen távoli rokonságban lehettek a zárvatermők közvetlen őseivel. Maradványaik hatalmas kőszéntelepek alkotói.

### *Pentoxylon*

A *Glossopteris*ekéhez hasonló elterjedésű nyitvatermők; a jura időszaktól a kréta közepéig éltek. Alacsony cserjék voltak, bár erre nincs közvetlen bizonyíték. Törzsükben öt-hat nyalábba csoportosuló edények húzódtak, ezek szárkeresztmetszetben ék alakúak voltak (9.2d ábra). Leveleik épek, a nyelvpáfrányokéra emlékeztetnek. Magkezdeményeiket – feltételezések szerint – kettős burok védelmezte. A mikrosporofillumok egy virágszerű sztrobiluszban, rövid tengelyen rendeződtek el.

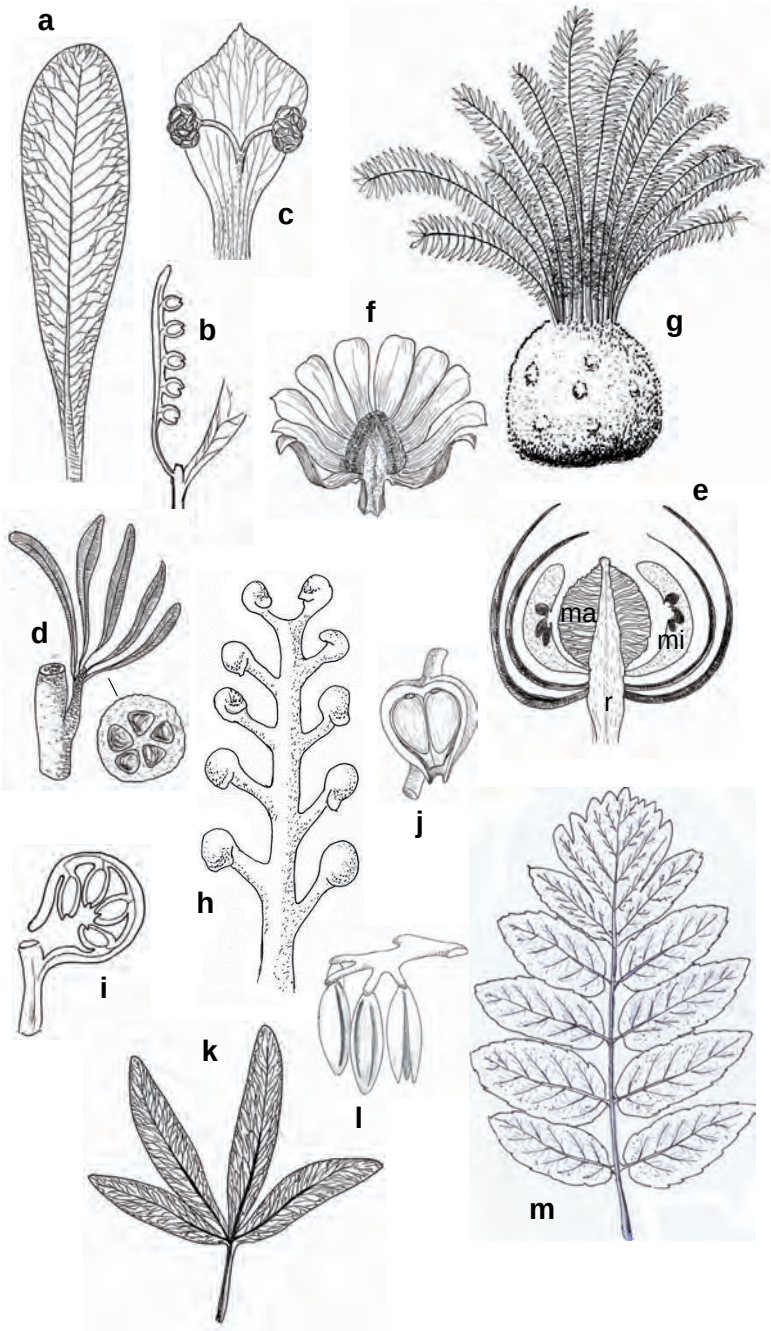
### *Bennettitales*[1]

A cikászokkal korábban egy taxonba sorolt, igen nagy fajszámú csoport. Külső megjelenésükben valóban a cikászokra emlékeztetnek, például a lombleveleik általában szárnyasan szeldeltek, és üstököt formálnak a törzs csúcsán. Még a pásztorbotszerű fiatal levelekre is vannak utalások, és teljesen ép levelű taxonok (*Nilssoniopteris*) is vannak közöttük. Korábbi morfológiai kladisztikai értékelések is a cikászok közelébe helyezték őket, de ezt sok ellentmondás terheli. A mikrosporofillumok és a makrosporofillumok a cikászoknál spirálisan rendezettek a növény csúcsi részén (tobozok), és külön egyedeken vannak. Ezzel szemben a *Bennettitales*-nél a szaporítószervek kétivarúak voltak, oldalágakon fejlődtek ki. A pikkelyekkel elválasztott nyeles magkezdemények egy receptákulumon sorakoztak. Mindezt örvösen álló mikrosporofillumok vették körül, ezek vastag parenchyma tömegébe voltak beágyazva a mikrosporangiumok. Mindezt spirálisan álló murvalevelek övezték (9.2e ábra). A „virágok” gyakran szerepelnek a mezozoikumi élővilágot rekonstruáló festményeken, amelyek előszeretettel tüntetnek fel nagy lepelleveleket is (9.2f ábra). Magjuk jóval kisebb a cikászokénál, mindössze 3 mm átmérőjű, és feltételezések szerint kettős integumentuma volt. A két csoport gázcserenyílásai is nagymértékben különböznek, a *Bennettitales* sztómái inkább a zárvatermőkére emlékeztetnek. A zárvatermőkkel való távoli rokonságot indikálja egyes triterpének (oleanán) jelenléte is. Az idetartozó *Williamsonia* fajok magas, megnyúlt és elágazó törzsű nyitvatermők voltak, a *Cycadeoidea* (9.2g ábra) pedig alacsony, tömzsi törzséről ismert. Sok apomorf sajátságuk miatt egyértelműen evolúciós oldalágnak, s nem zárvatermő ősnek tekinthetjük őket, amely igen korán eltávolodott a többi nyitvatermőtől. A *Bennettitales* a mezozoikum (triász-jura-kréta) egyik domináns magvas növénycsoportja volt. Már a perm elején megjelentek (*Nilssoniopteris shanxiensis*), bár ebből az időszakból viszonylag kevés lelet maradt fenn. Az első reproduktív szerveket a középső triászból ismerjük. A kréta vége felé a legtöbben eltűntek a Föld flórájából, de Ausztrália oligocénjéből előkerült egy lelet (*Ptilophyllum muelleri*, McLoughlin et al. 2009), amit ide sorolnak a paleobotanikusok, így ez a legfiatalabb ismert képviselője ennek a különös csoportnak.

### *Caytoniales*

A perm közepétől a krétáig, elsősorban a jura időszakból előkerült leleteik a zárvatermő eredet szempontjából fontos tulajdonságokat mutatnak. A *Caytonia* kb. 5 cm hosszú fertilis ágai (9.2h ábra) egypórusú, lefelé nyitott kupulákat viseltek, bennük 8–30 magkezdeménnyel (9.2i ábra). A kupulák az átmenet jeleként is felfoghatók a korábbi „magvaspáfrányok”, illetve a kezdetleges zárvatermők között. A kupula fala jelentheti a külső integumentum kialakulásának kezdetét. Ez úgy képzelhető el, hogy a kupulán belül egy erős redukciós sor végállomásaként csak egyetlenegy magkezdemény maradt, melynek fala összenőtt a kupulával. Az összenövés természetesen nem volt teljes, mert a mikropile nem záródott be. Ezt igazolja, hogy egy feltételezhető rokon, a *Ktalenia* kupulái

1 *Bennettites* génuszt ne keressünk, ugyanis ez a név újabb, mint a *Cycadeoidea*, így nincs érvényben. Ugyanakkor a „magasabb rendű” taxon, a *Bennettitales*, amit most kládnak tekintünk, megőrizte a régi nevet – a 7. cédulában leírtak szerint.




**9.2 ábra.** A zárvatermők feltételezett elődei/rokonai. *Glossopteris* levél (**a**), magkezdemények (**b**), és mikrosporangiumok (**c**). *Pentoxylon* és szárkeresztmetszete (**d**). A *Bennettiatales* képviselői: *Williamsoniella* sztrobilusz keresztmetszet (m: murvalevél, ma: magkezdemények, mi: mikrosporofillum, r: receptákulum) (**e**), *Williamsonia* „virág" (**f**), *Cycadeoidea* (**g**). A *Caytonia*-félék jellemzői: *Caytonia* magkezdeményes hajtásrészlet (**h**) és egy kupula keresztmetszete (**i**), *Ktalenia* kupula két maggal (**j**), *Sagenopteris* levél (**k**), *Caytonanthus* portokok (**l**), *Gigantopteris nicotianaefolia* (**m).** Az ábrák Stewart & Rothwell 1993 után, kivéve az m-et, amely Halle (1929) ábrájának felhasználásával készült.

csak két, néha egy magot tartalmaznak (9.2j ábra) – bár ez nem lehet közvetlen zárvatermő ős, mert már „későn", az alsó krétából került elő. A hazánkból ismeretes *Reymanownaea* a korai jurából vese alakú kupulákat fejlesztett, és egy korábbi, sokmagvú állapotot képviselt. További, zárvatermőkre utaló sajátságok a *Sagenopteris* hálózatos erezetű levelén (9.2k ábra) és a *Caytonanthus* nevű, portokra emlékeztető rekeszes mikrosporangiumon (9.2l ábra) fedezhetők fel. Ez utóbbi pollenje kétzsákos volt, ami teljesen összhangban van a *Caytonia*-k kupulájának fordított állásával – vagyis a pollen „felfelé" úszva juthatott el a mikropiléhez. Leveleik azonban a páfrányokra emlékeztetnek, s emiatt a linnéi osztályozásokban még ma is a „magvaspáfrányok (*Pteridospermatophyta*)" egyértelműen parafiletikus törzsébe helyezik őket. A 9.7 ábra mutatja, hogy a *Caytoniales* sok lelete későbbi időkből származik, mint a korai zárvatermők, így inkább párhuzamos evolúció eredményei.

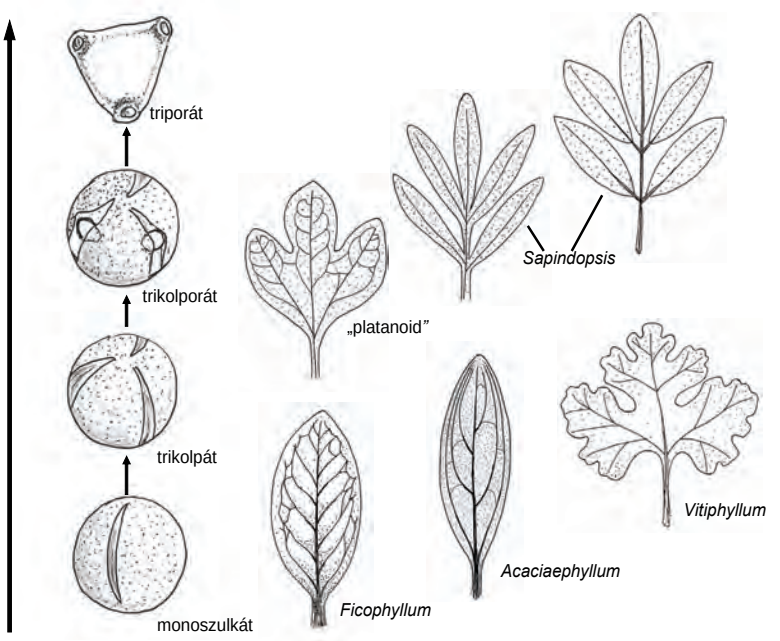
### „*Gigantopteridales*”

Teljesen bizonytalan helyzetű és összetételű, rejtélyes eredetű csoport, leginkább csak egy morfológiai paleotaxon, amelyet hálózatos erezetű makrofillumok jellemeznek. Legismertebb képviselője a *Gigantopteris nicotianaefolia*, melynek levélkéi (vagy levelei?) a dohány levelére hasonlítanak (9.2m ábra). Észak-Amerika és elsősorban Kína perm és triász időszakbeli rétegeiből kerültek elő az idetartozónak vélt fosszíliák, amelyeket legalább 32 különböző génusznéven írtak le a paleobotanikusok (Ma et al. 2022). Rokonítják őket páfrányokkal, különféle nyitvatermőkkel és zárvatermőkkel is, de a reproduktív szervek hiányos ismerete igencsak megnehezíti a pontos besorolást. Ha zárvatermők eredeténél a legkorábbi molekuláris időzítéseket tekintjük (vannak becslések a permre, a triászra és főképpen a jurára is) akkor nem lehetetlen a velük való rokonság sem.

### *9.1.1 A zárvatermők megjelenése a fosszilis anyagban*

Utaltam már arra, hogy a zárvatermők leletanyaga meglehetősen hiányos és töredékes, különösen a legizgalmasabb, kezdeti időkre vonatkozóan. A lenyomatok és egyéb maradványok morfológiai „eloszlása” is kiegyensúlyozatlan: a legkorábbi zárvatermőkkel kapcsolatba hozható leletek elsősorban levelek és virágporszemek maradványai, míg más növényi részekről jóval kevesebb információ áll rendelkezésünkre.

*Levelek.* Már a kréta időszak elejéről nagy számban kerültek elő zárvatermő jellegű levelek (például *Ficophyllum*, 9.3 ábra). Ezek főbb sajátságai a következők: osztatlanság, ép szél, szabálytalanul hálózatos erezet, gyakori anasztomizálás. Mindezek megfelelnek a kétszikű levelek pleziomorf állapotáról alkotott mai fogalmainknak, és leginkább az ANITA csoportra és a magnolidákra jellemzőek (310. oldal). Az egyszikű jellegeket mutató levelek száma jóval kisebb a leletanyagban, s valamivel később jelennek meg, mint a kétszikűek, de még mindig az alsó krétában. Némi jóindulattal az *Acaciaephyllum* tekinthető egy igen ősi egyszikű levéltípus képviselőjének, mutatva a párhuzamos erezet kialakulásának a kezdeteit (9.3 ábra). Hamarosan felbukkannak a hármas osztatú levelek is (például *Vitiphyllum*, 9.3 ábra). A felső krétában a levél alakja még nagyobb változatosságban bontakozik ki, s megjelennek a pajzs alakú, az erősen karéjos és osztott formák is, mint a platánszerű (platanoid) és a *Sapindopsis* levelek (9.3 ábra). A hálózatos erezet időközben egyre szabályosabbá válik. A kréta vége felé a zárvatermő levél sokfélesége elérte a maihoz hasonló szintet, s ezt követően már különösebb „meglepetések” nem is érik az ősnövénytan kutatóit. Annyi bizonyosnak látszik, hogy a levél evolúciójában számos faktor játszott szerepet, úgymint a hőszabályozás, a kiszáradás elleni védelem, a gázcsere módozatai, a fény optimális hasznosítása, a kártevők elleni védekezés, a biomechanikai és hidraulikai kényszerek. A makrofillum egyes sajátságai ezen tényezők együttes eredőjeként konvergens módon változhatnak, és változtak – s nem véletlen, hogy zárvatermőkre emlékeztető levél már jóval a kréta előtti időkben megjelent több más csoportban is.



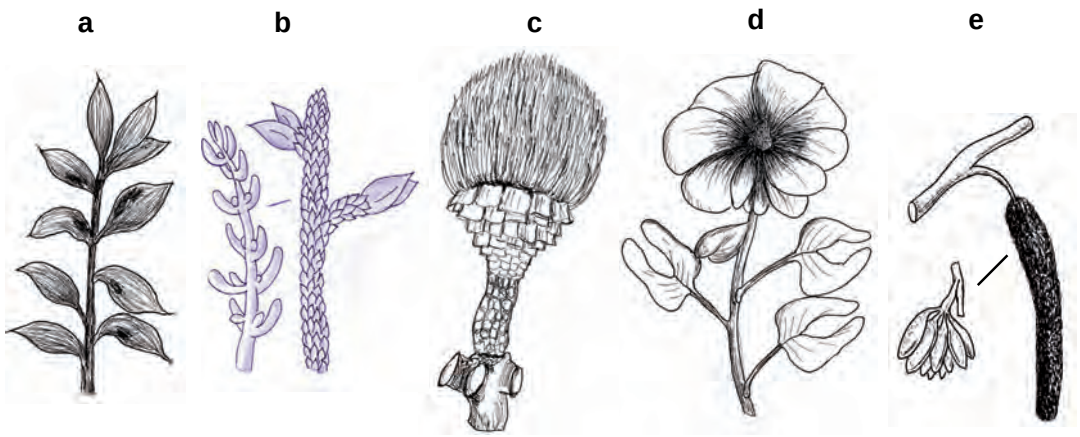

**9.3 ábra.** A zárvatermő pollen és a levél főbb evolúciós változásai a kréta időszakban. A nyíl az alsótól a felső krétáig mutat.

*A virágpor tanúsága.* Talán még a leveleknél is nagyobb számban kerültek elő pollenleletek, ami a virágporszem jó fosszilizációs esélyeivel magyarázható. A pollen filogenetikai megítélésében három fontos alaptulajdonságot kell szem előtt tartanunk: a méretet, a pollenfal tulajdonságait és a nyílások számát. Kis méretű pollen szélbeporzásra, a nagy méretű ezzel szemben inkább rovarbeporzásra utal. A pollenfal a nyitvatermőknél még homogén felépítésű, míg a zárvatermők többségénél a burok laza, oszlopos szerkezetű, s legkívül tectummal (tetővel) fedett, amelyet változatos mintázat díszít. Sok nyitvatermőnél (cikászok, ginkó) és zárvatermőnél (magnóliafélék, egyszikűek) a pollen distalis falán egy hosszú barázda fedezhető fel (ún. monoszulkát típus, 9.3 ábra), vagy csak egy apró pórus található (monoporát forma). A zárvatermők többségét a hárombarázdás (trikolpát) pollen vagy ennek származékai jellemzik (9.3 ábra). Eme három tulajdonság érdekes kombinációkban jelentkezik a kihalt és ma élő növényeknél. Az alsó krétából már ismeretes monoszulkát, oszlopos exinéjű, kis méretű pollen (*Clavatipollenites*), s az *Acaciaephyllum*-mal azonos rétegből előkerült a mai egyszikűekre jellemző szerkezetű virágpor is. A ma élő *Magnolia*-k rokonsági körében (például *Degeneria*) található ugyancsak monoszulkát pollen homogén exine-szerkezete viszont a nyitvatermőket idézi; nagy mérete, hálózatos felszíne pedig rovarbeporzást jelez. Ilyen pollen is nagy számban került elő az alsó krétából, tehát a pollenméret, úgy tűnik, ma még nem dönti el önmagában a rovar/szélbeporzás prioritási vitát. Az bizonyosnak látszik ugyanakkor, hogy az ősi zárvatermő pollen monoszulkát jellegű. A trikolpát típus bizonyítottan későbbi – apomorf – állapot, a kréta időszak közepén bukkan fel először (*Tricolpites*). Ez a bibe felszínén való csírázás szempontjából „előnyösebb", hiszen a pollen tapadási pozíciója kevésbé lényeges, mint egyetlen barázda esetében. Ugyanakkor a trikolpát pollen rövidebb ideig életképes, mint a monoszulkát. Nem sokkal később minden barázda közepén, a belső pollenfalon egy új pórus nyílik: megjelenik a trikolporát pollen, a valódi kétszikűek domináns típusa. Még mindig a krétában vagyunk, amikor a pollenen csak pórusok maradnak (triporát pollen, 9.3 ábra). Ilyen virágpor jellemzi a szélbeporzású kétszikűeket (például barkás fák). A későbbiekben látni fogjuk, hogy a pollen „mono" vagy „tri" jellege döntő fontosságú – legalábbis fontosabb, mint a sziklevelek száma – a filogenetikai alapú rendszer morfológiai értelmezésében.

*A virág és a termés.* Bár a levelek és virágporszemek hasznos paleobotanikai információ hordozói, igazi „áttörést" a zárvatermők evolúciójáról alkotott elképzeléseinkben a virág és a termés alapján várunk elsősorban. A virágleletek általában rossz megtartásúak, a termésekkel már valamivel jobb a helyzet.

**9.2 cédula: A túlzott igyekezet eredménye – a „Wangiospermae"**

Jelenleg is intenzív kutatás folyik avégett, hogy az első zárvatermőket minél előbbről, már a jurából is kimutassák. A keresésben kínai kutatók járnak elöl, és számos „eredményt" is produkáltak az utóbbi időben. Ilyen volt az X. Wang által Mexikó középső jurájából ismertetett *Dilcherifructus mexicana* vagy a kollégáival együtt publikált kínai *Florigerminis jurassica*. Mivel a közlemények a leletek vélhetően nagy jelentőségéhez képest meglehetősen ismeretlen folyóiratokban láttak napvilágot, a botanikusok gyanút fogtak, és bizony többen is kiderítették, hogy eme leletek nem zárvatermők, hanem nyitvatermők, például csikófarkfélék maradványai. Nem csoda tehát, hogy a Wang és munkatársai által kellő körültekintés nélkül kezelt felfedezéseket számos paleobotanikus ma már fenntartással fogadja, és – ironikusan, bár kissé udvariatlanul – a „Wangiospermae" néven hivatkozik rájuk.




**9.4 ábra.** Fosszilis zárvatermők. **a:** *Archaeofructus*, **b:** *Montsechia* kétféle hajtása, **c:** *Lesqueria*, **d:** *Archaeanthus*, **e:** *Caloda* és magkezdeményei.

A legősibbnek vélt – és feltételezhetően – zárvatermő szaporítóképlet, az *Archaefructus liaoningensis* (9.4a ábra), az alsó krétából (kb. 125 millió évvel ezelőttről), Kína Lianoning tartományából került elő (lásd még 9.2 cédula!). Spirálisan elrendezett termőlevelei és porzói akár egy megnyúlt virág, de inkább virágzat részeinek tekinthetők. Egyesek szerint vízinövény volt, a tündérrózsafélék előfutára. Hasonlóan vízben élhetett a Kazahsztánból és Kínából is leírt, valamivel későbbi *Hyrcantha,* melynek termőlevelei részben összenőttek egymással. A felfedezők a boglárkafélék rokonsági körébe helyezik. A Pireneusokban bukkantak rá a *Montsechia vidalii*-nak elnevezett növény maradványaira (ezret meg is vizsgáltak!), amelyek a *Ceratophyllum*-okat (319. oldal) idézik mind a hajtásrendszer felépítésében, mind pedig az egyszerű egyivarú virágokban (9.4b ábra). Talán még az *Archaefructus*-nál is régebbi, 130 millió éves, és ugyancsak vízben élt. Vagyis, az eddigi jelek szerint a zárvatermők bölcsője akár az édesvíz is lehetett. A *Montsechia* és a *Ceratophyllum* kulcsszerepére még visszatérünk (319. oldal). A recens csoportok közül először a *Winteraceae* és a *Chloranthaceae* jelenik meg, az alsó krétában. Különösen az utóbbi érdemel említést, hiszen kis méretű, trimer virágai voltak. Ezeket nem sokkal később követik a mai tündérrózsákra (*Nymphaea*) és az *Amborella*-ra emlékeztető, nagyobb méretű virágok is. A kréta középső szakaszából előkerült leletek egy része pedig még inkább a mai magnóliafélékkel hozható kapcsolatba. Ilyen például a *Lesqueria*, amelyet fejecskébe tömörült nagyszámú tüszőtermés jellemez (9.4c ábra). Az *Archaeanthus linnenbergeri* rekonstrukciója (9.4d ábra) még ennél is jobban mutatja a mai magnolidákkal, különösen a tulipánfával való, joggal feltételezhető rokonságot. A leletek egy része pedig a ciklikus, pentamer virág felbukkanására utal, s még mindig a krétában vagyunk, amikor az alsó állású magház is megjelenik. A *Caloda* (9.4e ábra) fő virágzati tengelyén sok apró kocsányon számtalan termőlevelet találunk, mindez a mai barkás fákra emlékeztet.

A korai fosszilis anyagban talált apró trimer vagy még egyszerűbb virágok (a már említett *Chloranthus*-szerű vagy a borsfélékre és a *Ceratophyllum*-okra emlékeztető virágok) egyértelműen az egyszikűek előfutárai. Ennek fontosságáról majd részletesebben szólunk a molekuláris alapon szerkesztett törzsfák tárgyalásakor. Bizonyosan egyszikű virágleletek azonban csak a felső krétából ismeretesek, s ezek meglepő módon a ma is élő, teljes mértékben gombákra utalt (holomikotróf) életmódot folytató *Triuridaceae* egyes nemzetségeivel azonosíthatók. A többi egyszikű (például gyömbérfélék, pálmák, bambuszok) csak még később, a kréta időszak vége felé bukkan fel.

## 9.2 *Angiospermae* – zárvatermők (337.948)

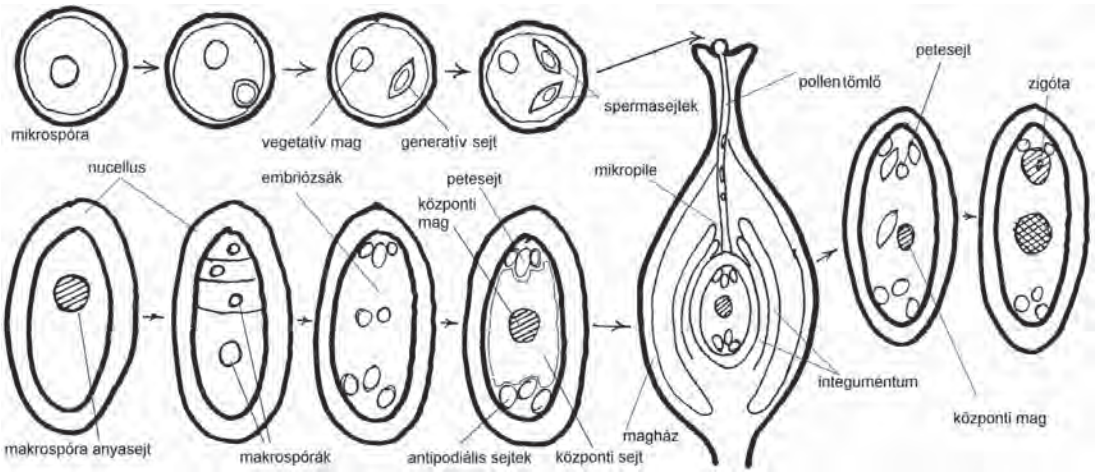
A zárvatermők a mai növényvilág legnépesebb és legelterjedtebb csoportja: becsült fajszámuk jelentősen meghaladja a többi növénycsoport összlétszámát Megjelenésükben, élettani és ökológiai sajátságaikban igen nagy diverzitást mutatnak.

### *9.2.1 A zárvatermők főbb sajátságai*

A zárvatermők legfontosabb szünapomorfiáit a fejezet elején felsoroltuk, de morfológiai sajátságaikról célszerű kicsit többet szólni. A magkezdemény rendszerint zárt termőlevélben fejlődik, azaz jellegzetes a magház és az ebből kialakuló termés. A termőlevél a magkezdemény fejlődésének kezdetekor még nyitott, szélei később zárulnak az érintkező bőrszöveti sejtek szoros összetapadásával (ún. posztgenitális fúzió). A termőlevél vagy a bibeoszlop szélei nem mindig nőnek össze közvetlenül, s csupán valamilyen szekrétum zárja el a magkezdeményt a külvilágtól (például a *Winteraceae* és az *Illicium* esetében). Az is előfordulhat itt-ott, hogy a termőlevél a mag érésekor felnyílik (például *Resedaceae, Berberidaceae, Malvaceae*). A magkezdemény a magnál jóval kisebb, nem éri „nagy veszteség" tehát a növényt, ha a megtermékenyítés elmarad – ellentétben a nagy magkezdeménnyel bíró nyitvatermőkkel.

A női gametofiton redukciója még a nyitvatermőkénél is erőteljesebb: az érett makrogametofitonban (embriózsák) nincs archegónium (a *Welwitschia* és a *Gnetum* esetében is így van). A női gametofiton tipikusan petesejtből, a mellette levő két szinergidából (segédsejtek), a később összeolvadó két sejtmagot tartalmazó központi sejtből és a három antipodiális sejtből áll (összesen nyolc sejtmag, 9.5 ábra), bár az embriózsák ettől eltérő felépítésű is lehet az alapi helyzetű kládokon. Az embrió – szemben a nyitvatermők többségével – sejtesen osztódik (vagyis nincs sokmagvas állapota) –, bár ez alól is vannak kivételek (*Paeonia*, 478. old.). A magkezdeményt kétrétegű integumentum borítja (kivéve az asterid kládot és például a *Fagales* egyes csoportjait [*Betulaceae*], ahol egyrétegű integumentumot találunk – ami egyértelműen redukció eredménye).

A mikrogametofiton leegyszerűsödése a végleteket súrolja. A mikrospórában lévő haploid mag osztódik (9.5 ábra), egy generatív és egy vegetatív sejtet eredményez. Innentől fogva beszélhetünk pollenszemről. A generatív sejt osztódása hozza létre a gamétákat (spermasejtek), a fajok egyharmadában még a pollenen belül, a többinél csak a pollentömlőben. A vegetatív sejt később a pollentömlő csúcsába kerül. A spermasejtek önálló mozgásra képtelenek, a tömlő juttatja őket az embriózsákba. Egyikük a petesejttel, másikuk a központi sejttel egyesül. Ez utóbbiból fejlődik ki a tri-




**9.5 ábra.** A zárvatermők haploid életszakasza és a kettős megtermékenyítés erősen egyszerűsített (és általánosított) vázlata a nyolcmagvú embriózsák esetében. Felső sor: a mikrospóra haploid sejtje osztódik, s a majdani vegetatív sejtet és az orsó alakú generatív sejtet hozza létre, ami még a pollenen belül (vagy a pollentömlőben) két spermasejtet képez. Alsó sor: a makrosporangiumban (nucellus) lévő makrospóra-anyasejt redukciósan osztódik, a keletkező négy utódsejtből később csak egy marad meg. Ebből a túlélő makrospórából alakul ki az embriózsák hét sejtje (nyolc magja, melyekből kettő összeolvad, s a központi sejt magját képezi). A hím vegetatív sejt tömlőt képez, a két spermium pedig a petesejtet, illetve a központi sejtet termékenyíti meg. A sejtek magállapota: üres – haploid, vonalkázott – diploid, kétszeresen vonalkázott – triploid.

ploid táplálószövet, míg a zigóta – értelemszerűen – a csíra (embrió) kiindulópontja. Ezt a jelenséget („kettős megtermékenyítés") korábban a zárvatermők kizárólagos sajátságának tekintették. Mint az előző fejezetben már láttuk, a *Gnetophyta*-nál is van ehhez hasonló folyamat, de eltérő résztvevőkkel. A triploid endospermium nem is olyan általános a zárvatermők körében, mint régen gondolták: az ANITA kládon (az *Amborella*-t kivéve, 285. old.) az endospermium diploid, mert a spermium egy haploid központi sejttel egyesül, s maga az embriózsák csak négy haploid sejtből áll (petesejt, két szinergida és a központi sejt). Feltételezhetően ez az ősi állapot, míg a tipikus zárvatermő embriózsák eme sejtek kettőződésével, s a két központi mag egyesülésével jött létre. A három antipodiális sejt egyike egy sterilizálódott petesejt, a másik kettő pedig a szinergidák származéka.

Jellemző a virág, melynek minden eleme – a tengelyképlet kivételével – levél eredetű. A virág növekedése korlátolt, internódiumai igen rövidek. Alapesetben a virág kétivarú, az egyivarúság redukció eredménye. A zárvatermők kládján elsőként leváló *Amborella* virága egyivarú ugyan, de megvannak benne a másik nem maradványai. A virágtakaró-levelek alakulásában kétféle tendencia figyelhető meg: vagy nagyok és színesek (ekkor elsősorban rovarbeporzás a jellemző), vagy pedig kis méretűek, sokszor hiányzók (a szélbeporzás dominál).

A fatest (xylem) gyűrűs vagy spirális sejtfalvastagodású vízszállító csövekből, a tracheákból tevődik össze, de kivételesen a *homoxyl* fatest is előfordul, ami csak tracheidákból áll, akár a nyitvatermők többségénél. Szerves anyagot szállító rostacsövei csak a zárvatermőknek vannak. Elsődleges a fás szár, a lágyszárú jelleg másodlagos (a lágyszárúak progenezist mutató élőlényeknek is tekinthetők olyan értelemben, hogy a növény szaporodóképessé válik, mielőtt a teljes testi fejlettséget – a fás szárat – egyáltalán elérné).

## 9.3 A zárvatermők filogenetikai viszonyai

Mint láttuk, a korai zárvatermőkről alig van adatunk, amit a leszármazási viszonyok feltárásában használhatnánk, így a ma élőkre összpontosítunk. Csak a molekuláris kladiszika eredményeit vesszük tekintetbe, ahogy a többi növény esetében is tettük. A szisztematika eme irányzatának hőskoráról a könyv előző, harmadik kiadása már részletesen beszámolt (104–113. old.), egészen az Angiosperm Phylogeny Group 2009-ben megjelent, III. összesítéséig, ami a kiindulópontot jelentette akkoriban. A következőkben először felsoroljuk a zárvatermők főbb kládjait, és röviden összefoglaljuk a 2015 utáni fejleményeket, különös tekintettel a legfrissebb eredményekre.

A különböző géneken és génállományokon alapuló elemzések természetesen nem adtak/adnak teljesen egyforma kladogramokat (vö. 9.3 cédula), de a főbb részletekben konszenzus mutatkozik. A konszenzus fa egyáltalán nem „szabályos" elágazású, a testvércsoportok fajszámban nagyon különbözőek is lehetnek. Alapi helyzetben három fésűszerűen leágazó kis klád tűnik fel, az *Amborella, Nymphaeales, Austrobaileyales*

sorrendben („ANITA fokozati sor"). Ezután a *Mesangiospermae* óriásklád következik, benne a zárvatermő fajok több, mint 99,9%-ával. Ebben a magnolidák monokladisztikus csoportot alkotnak, bennük a *Magnoliales, Canellales, Laurales* és *Piperales* négyessel. Az egyszikűek (*Monocotyledoneae*) is monokladisztikusak, bár néhány korábban egyszikűnek vélt taxonról kiderült, nem itt a helye! A klád belső kapcsolatrendszere röviden: az *Acorus* van alapi helyzetben, amit az *Alismatales* klád követ. További kisebb csoportok leágazása után bukkan fel az *Asparagales*, majd a kladogramot a *Commelinidae* hatalmas kládja zárja le. Ez utóbbiban a *Poales* tartalmazza a legtöbb fajt. A kétszikű növények nagy része a „valódi" kétszikűek (*Eudicotyledoneae*) nevű kládot alkotja. Alapi helyzetben itt a *Ranunculales* mutatkozik, majd a *Proteales* és több kisebb klád ágazik le. A többség a központi kétszikűek (*Gunneridae*), azon belül pedig a valamivel kisebb *Pentapetalae* kládjában van. Az ötszirmúakon belül két nagy csoport különül el, a *Superrosidae* és a *Superasteridae*. Az előző belső magját a *Fabidae* és a *Malvidae* testvérkládok képviselik, míg a másodikat a *Campanulidae* és a *Lamiidae* páros dominálja. Ezt, a 2015 előtt alkalmazott kladisztikai csoportosítást a 6.4 ábra koralldiagramja mutatja be. A klasszikus egyszikű-kétszikű szembeállítást tehát elfelejthetjük, ugyanakkor az egyszikűek és a kétszikűek jó része, vagyis az eudicot klád testvércsoporti viszonyban vannak (6.4 ábra). Ennek alternatívájaként néha az egyszikűek a magnolidákkal alkotnak testvércsoportot, amihez később csatlakoznak a valódi kétszikűek. Érdekes módon a legtöbb bizonytalanság két kicsiny csoport, a *Chloranthaceae* és a *Ceratophyllum* helyzetét terheli. A *Chloranthaceae* nagy eséllyel a magnolidákhoz csapódik, a *Ceratophyllum* pedig a valódi kétszikűek testvércsoportjaként bukkan fel – általában nem túl nagy statisztikai támogatottsággal.

Időközben egyre több, a kloroplasztiszban, a mitokondriumban és a sejtmagban kódolt (riboszomális) gént és növekvő számú taxont vontak be a kutatásokba. Az eredményeket az APG IV 2016-ban megjelent jelentése összegezte. A zárvatermő kladogram váza, az alapi csoportok és a főbb kládok tartalma kevéssé változott, statisztikai támogatottságuk rendszerint nőtt is. Egyes bizonytalan helyzetű csoportok rokonsági viszonyait sikerült végre tisztázni, ami nem igényelt nagymérvű átrendezést. Ezt tükrözi a Stevens (2001–) által szerkesztett Angiosperm Phylogeny Website kladogramja. Ugyanakkor megmaradt a családok és a rendek kategóriája, s csak ezek „felett" alkalmaztak kládneveket – ahogy a korábban is tették. Más szóval, „hibrid" osztályozás volt ez is, melynek elvi problémáit már megvitattuk az 1. fejezetben (1.12 cédula). Az APG IV által „elismert" rendek száma 64-re, a családoké 416-ra változott.

Ez a két érték később tovább növekedett, s 2021-re elérte a 68-at, illetve a 428-at. Li et al. (2021, közöttük több APG résztvevővel) ekkor úgy vélték, hogy a zárvatermő filogenetikában elsősorban a kloroplasztiszgenomra (plasztom) kell összpontosítani. Ennek előnye sokak szerint az, hogy a plasztom rendszerint egyszülős (anyai) öröklésű, és viszonylag lassan változik (evolúciósan „konzervatív"). Minden addiginál részletesebb elemzésükben Li et al. összesen 80 kloroplasztisz gént vettek figyelembe, és minden családból (és ezáltal rendből) legalább egy fajt, összesen 4660-at vontak be az értékelésbe. A zárvatermők kladogramja lényegesen nem változott, de sok klád statisztikai támogatottsága megnőtt. A monocot+eudicot testvércsoporti reláció pl. 94%-os támogatottságot ért el, viszont a hozzájuk csatlakozó magnolidákkal alkotott klád csak 40%-ost. Ezután csatlakozott a *Chloranthaceae* 100%-os támogatottsággal – vagyis nem a magnolidák testvércsoportja volt. A *Ceratophyllum* az eudicot testvércsoportja maradt, 86%-os támogatottsággal. Két nagy csoport, a *Santalales* és a *Caryophyllales* a szuperasterid alapi helyzetébe került továbbra is, közéjük ékelődött a *Berberidopsidales* kicsiny kládja (majdnem 100%-kal mindegyik). Ami viszont – szerintem – igen sajnálatos, hogy a családok és a rendek „felett" egy újabb linnéi kategóriát, a „főrendet" (superorder, *-anae* végződéssel) erőltettek rá a kládokra. Így jött létre az a kladisztikai nonszensz, hogy például az alapi helyzetben lévő faj, az *Amborella trichopoda* önmagában alkotja az *Amborellaceae*, az *Amborellales* és végül az *Amborellanae* kládokat is. Ugyanannak a taxonnak (populációnak) tehát négy neve van! A redundanciát tovább fokozza, hogy 14 másik főrend is csupán egyetlen rendet foglal magába!

Úgy tűnt tehát, hogy az elsősorban a plasztomra alapozott kladisztikai rendszer egyre kevesebbet változik, stabilizálódik, és a zárvatermő filogenetika biztos alapját jelenti majd. Időközben azonban a sejtmagban kódolt génekre is egyre több figyelmet fordítottak, amit a genetikai és informatikai módszerek rohamos fejlődése tett lehetővé. Egy erre a célra alakult konzorcium (One Thousand Plant Transcriptomes Initiative, azaz Leebens-Mack et al. [193-an] 2019) a magban kódolt gének mRNS-re átírt formáját, a transzkriptomot vette alapul. Az *Archaeplastida* kládról több mint 1100 fajt választottak ki, bennük 716 zárvatermővel; míg a figyelembe vett (sejtmagbeli proteinkódoló) gének száma 411 volt. Nagyon nagy különbség nem volt kimutatható a plasztom alapú kladogramokkal szemben, a 2. ábrájukon látható összesítésen két lényeges változás tűnik csak ki, ami újdonság is egyben: a *Santalales* a szuperasterid helyett a szuperrosid kládra került át, a magnolidák pedig a *Chlorantaceae*-vel együtt az eudicot testvércsoportjaként jelentkeznek. Johnson et al. (2019) nagy lélegzetű vizsgálata a gének számát megpróbálta úgy leszűkíteni, hogy a megmaradók az összes

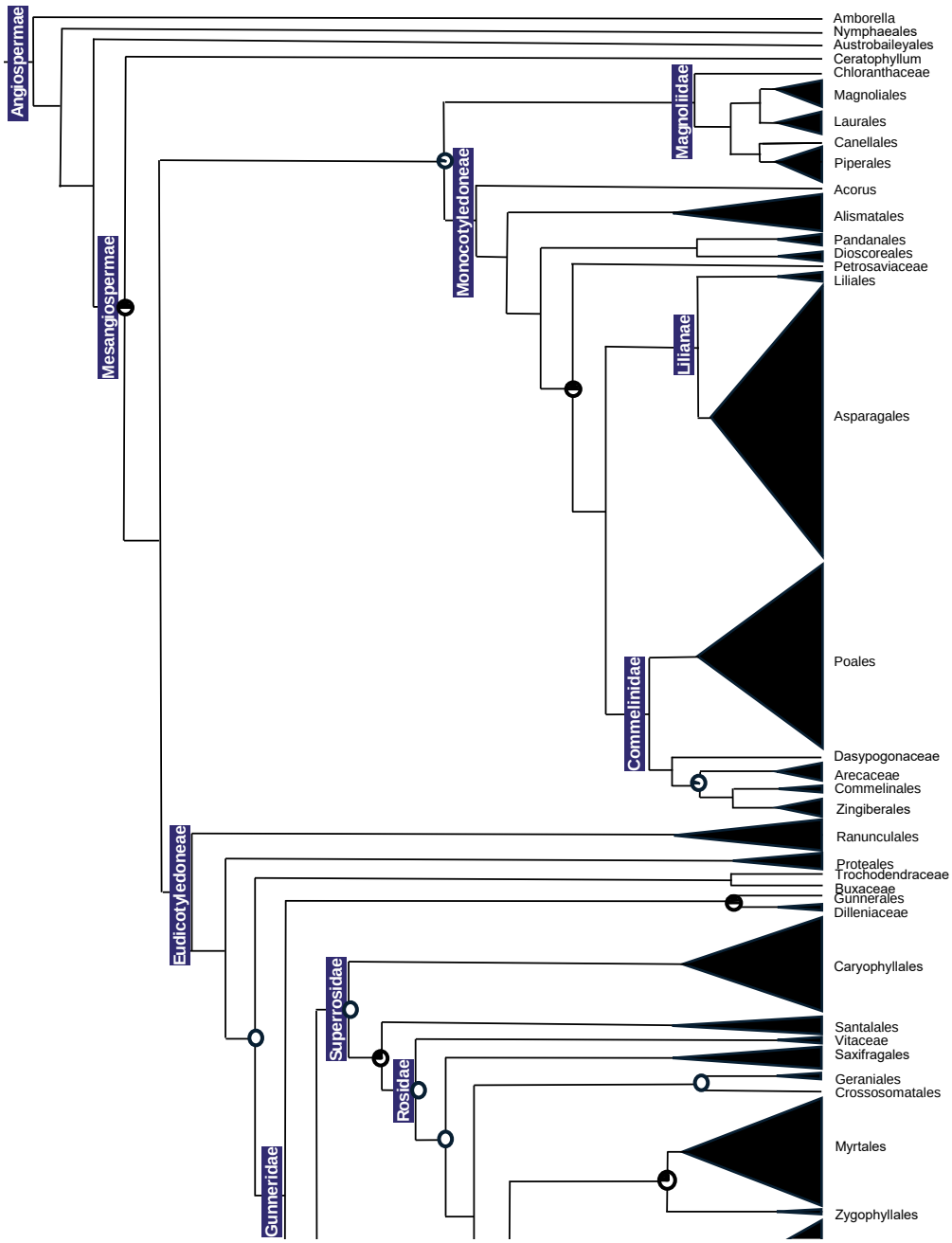
zárvatermőt jól reprezentálják, legalábbis család szinten. Úgy találták, hogy egy 353 gént tartalmazó készlet („Angiosperms353 toolkit") erre tökéletesen megfelel. A módszer előnye, hogy nem igényel annyi adatot, mint a teljes genomszekvenálás, és nemcsak frissen gyűjtött anyagot, hanem régebbi, akár herbáriumban őrzött növényeket is elemezni lehet vele (vö. Baker et al. 2021). Ebből kindulva Zuntini és 278 (!) munkatársa (2024) a transzkriptom alapú elemzést minden korábbinál nagyobb adathalmazra terjesztette ki: majdnem 8000 zárvatermő génuszt (70 rendben, ill. 424 családban) vizsgált ama bizonyos 353 gén alapján. A linnéi rendek kladogramját (Zuntini et al. 2024, Extended Data Fig.1, left) a 9.6 ábra mutatja be kondenzált formában, érzékeltetve a csoportok fajszámát is. Ennek alapján fogjuk részletezni a zárvatermők filogenetikai rendszerét – kladisztikai nómenklatúrával módosítva (pl. ha egy rendben egy család van csak, akkor a család nevét vesszük át). A rendeken belüli, tehát a családok közötti filogenetikai viszonyokat pedig ugyanezen cikk mellékletének 4. ábrája szerint tárgyaljuk majd – természetesen ezeket is felülvizsgáljuk kladisztikai szempontból. Választásunkat az indokolja, hogy 1) a transzkriptom-értékelés minden eddiginél nagyobb taxon-, ill. génmintán alapszik, 2) nagyon sok az egybeesés a korábbi eredményekkel, és 3) a legtöbb klád statisztikai támogatottsága 100%-os (bayesi posterior valószínűséggel kifejezve). Természetesen vannak változások és még mindig megoldatlan bizonytalanságok is, amelyeket az alábbiakban összesítünk:

- A *Ceratophyllum* pozíciója okozza a legnagyobb fejfájást továbbra is. Leginkább (de $p < 50\%$) a többi *Mesangiospermae* egyedüli testvércsoportjaként, annak alapján mutatkozik.
- A *Chloranthaceae* a magnolidákhoz csatlakozik (100%), a magnolidák pedig az egyszikűek testvércsoportja (75–95%).
- Az egyszikűeken belül a kis *Petrosaviaceae* helyzete továbbra is bizonytalan, a 9.6 ábrán látható pozíciójának támogatottsága sem éri el az 50%-ot. A kommelina kládon a *Poales* és az *Arecales* helyet cserél, közéjük beékelődik a *Dasypogonaceae* korábban bizonytalan helyzetű csoportja (100%). A *Liliales* és az *Asparagales* egymás testvércsoportja lett (100%).
- Az eudicot kezdeti leágazásai már nem teljesen lépcsőzetesek, a *Buxaceae* a *Trochodendraceae* mellé kerül (100%), a *Gunnerales* pedig a *Dilleniaceae* testvére, de ennek a támogatottsága nem éri el az 50%-ot.
- A *Santalales* mellett a *Caryophyllales* (95%) is átkerül a szuperrosid kládba, annak alapi helyzetébe. További lényeges változások ezen a kládon: 1) a *Vitaceae* és a *Saxifragales* helyet cserél, 2) a *Myrtales* és a *Geraniales* testvércsoporti viszonya a malvid klád alapján felbomlik, az előző a *Zygophyllales*, az utóbbi a *Crossosomatales* testvéreként (95%) ki is kerül ebből a kládból, 3) a rosid kládban csak négyen maradnak, megváltozott, de 100%-os támogatottságú kapcsolatrendszerrel. Az egykoron oly sok problémát okozó, hol a malvid, hol a fabid csoportba sorolt *Celastrales*, *Oxalidales* és *Malpighiales* (COM) klád (Sun et al. 2015) szétesik, tagjai a malvid rokonsági körben kötnek ki, így annak is felborul a korábbi szerkezete.
- A szuperasterid kládon a *Berberidopsidales* 5 faja marad alapi helyzetben, az ezt követő *Ericales* és *Cornales* immár testvércsoportok (100%). A szuperrosidhoz képest egyébként ezt a kládot valamivel kisebb átrendeződések jellemzik. Az *Aquifoliales* kettéválik (eredménye a *Cardiopteridales*) és a campanulid kládból átkerül a lamiid kládba, a *Metteniusaceae* és az *Icacinaceae* egy része (*Oncotheca*) pedig az ellenkező irányban mozdul. A *Bruniales* is kettéhasad, kiválik belőle a *Columelliaceae,* és kicsit el is távolodik korábbi helyétől.

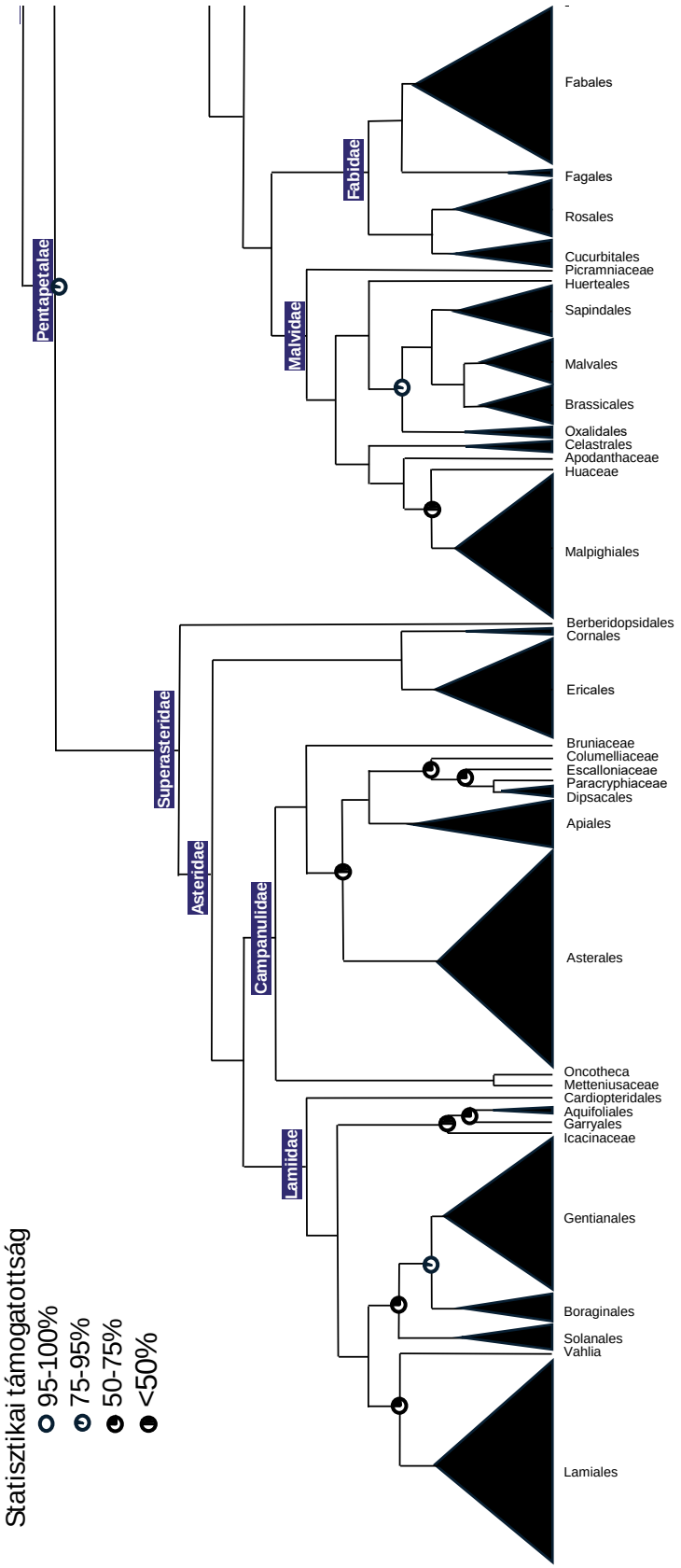
A 9.6 ábrán látható kladogram a zárvatermők testvércsoporti viszonyait és a kládok relatív fajszámát szemlélteti, de másra nem alkalmas. A 9.7 ábra koralldiagramja ezen túlmenően a kládok elválásának és

**9.3 cédula: Filogenetikai inkongruencia**

Általános tapasztalat, hogy különböző génekből kiinduló kladisztikai értékelések (adott szervezetek csoportjára, ugyanazon módszerrel) kisebb-nagyobb mértékben eltérő (inkongruens) fákat eredményeznek. Az egyes géneknek ugyanis más és más a múltjuk, ami nem teljesen esik egybe a populációk és a fajok történetével sem. Ezt illusztrálta a génfákat a fajok koralljába ágyazó diagram az 1.34b ábrán. Konfliktus nemcsak egyes konkrét, proteinkódoló gének között lehet, hanem kódoló és nem kódoló régiók, vagy teljes genomféleségek között is, mely utóbbiból a növényeknél éppenséggel három is van, a kloroplasztisz, a mitokondrium és a sejtmag genomja. A háttérben sok tényező áll, melyek közül a legfontosabbak a hibridizáció, gének kiesése, egyes gének vagy a teljes genom duplikációja, sodródás, az egyes génekre ható eltérő szelekciós nyomás, a horizontális géntranszfer és a genetikai polimorfizmus részleges fennmaradása evolúciós vonalak elválását követően (incomplete lineage sorting). Ezeken felül az elkerülhetetlen sztochasztikus hatásokat sem lehet figyelmen kívül hagyni. Tapasztalat azt sugallja, hogy erős filogenetikai inkongruencia gyors speciációt jelez. A témát részletesebben kifejti Som (2015), Goncalves et al. (2019) és Schrempf & Szöllösi (2020), illetve az általuk idézett irodalom.




**9.6 ábra.** Az *Angiospermae* kondenzált kladogramja, Zuntini et al. (2024) vizsgálatai alapján, Stevens (2001) fajszámadatainak figyelembevételével. A 100%-os támogatottságú elágazásoknál nincs jelölés, a többi esetben l. a jelek magyarázatát. Az ábra a *Fabidae* kláddal a következő oldalon folytatódik.




**9.6 ábra.** Az előző oldal kladogramjának folytatása.

a nagyobb koronakládok kialakulásának időpontját is kifejezi a lineáris geológiai időskálán, megmutatja a kihalt kládokat és egyes fontos képviselőik helyét, sok egyéb információval kiegészítve. Az időadatokat Zuntini et al. (2024: Fig. 2) szerint veszi figyelembe. A 70 recens klád megjelenésének időintervallumát (az *Amborella* elkülönülése és a *Commelinales* és *Zingiberales* kládok elválása között) egy halvány sáv emeli ki, amit *Darwin-zónának* nevezhetünk, ikonikus megjegyzésére utalva. Ennek szélessége mintegy 40 millió év, ami természetesen attól is függ, hogy hány kládot helyezünk a terminális pozícióba. A 6.4 ábrán látható korall zárvatermő részéhez képest jelentősek az eltérések. A fentiekben felsorolt csoportosításbeli változásokon kívül az is feltűnik, hogy a Darwin-zóna jóval keskenyebb a 9.7 ábrán. Elsősorban azért, mert most egyetlen vizsgálatra alapozunk, míg a 6.4 ábrán az időpontokat külön-külön állapítottuk meg a timetree.org-on megadott medián értékek figyelembevételével – és ez nagyobb szórást eredményezett. A grafikai megoldásban is vannak különbségek, azt illusztrálva, hogy a koralldiagram egyes elemei ízlés szerint szabadon változtathatók. Mindenesetre reményeim szerint a korall jól érzékelteti azt az evolúciós robbanást és szétsugárzást, ami annak idején Darwint is zavarba hozta.

A zárvatermők – minden szempontból nagy – diverzitása teljesen lehetetlenné teszi részletes ismertetésüket, kiváltképp a jelen könyv keretein belül. További nehézség a fajszámok erősen egyenlőtlen eloszlása: egyes kládokon csak egy vagy néhány faj szerepel, másutt pedig több tízezer. Filogenetikai szempontból azonban a kis kládok is egyforma súlyúak sőt, kiemelt fontosságúak lehetnek, ezért a következő tárgyalás kissé aránytalan lesz. Sokak számára tehát úgy tűnhet: kevéssé ismert kládokról túl sok, fontos csoportokról pedig túl kevés szó esik. Ez utóbbi érvényes a hazai flóra képviselőire: miután róluk bőséges irodalom áll a rendelkezésünkre (határozók, jegyzetek, képeskönyvek stb.), kissé elhanyagoljuk őket. A kládok belső szerkezetét a lehető legrészletesebben megadjuk – grafikusan vagy zárójeles módszerrel – a 400-nál több linnéi család mindegyikét kládként kezelve.

## 9.4 Zárvatermők – alapi helyzetű taxonok

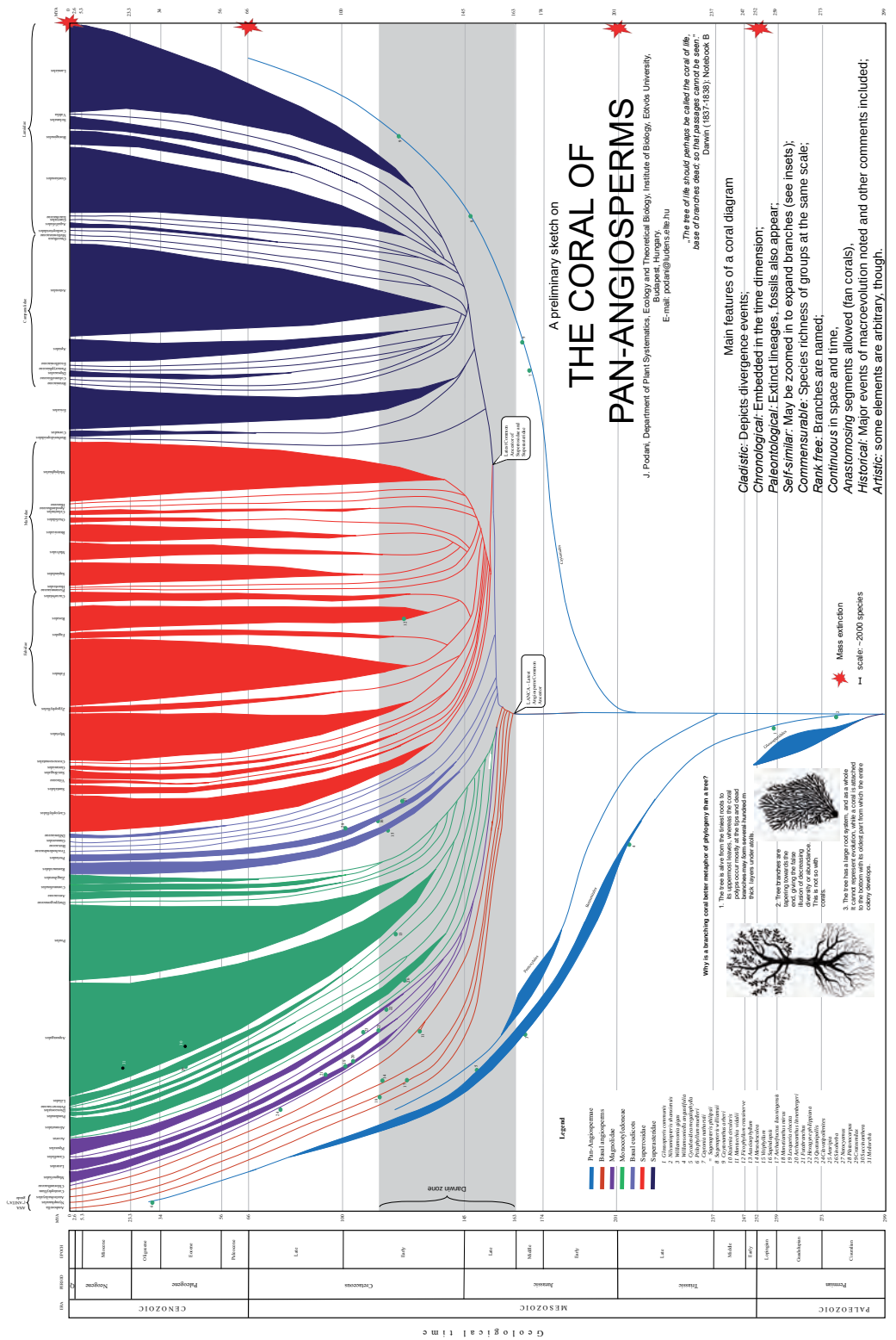
A molekuláris kladisztika ugyan nem igazolta az egyszikű-kétszikű dichotómiát, de vannak egyéb morfológiai bélyegek, amelyek jól korrelálnak a kladogrammal. Legfontosabb talán a pollen felépítése, amely alapállapotban monoszulkát, majd az *Eudicotyledoneae* kládon vált a trikolpát állapotba. Ez a két állapot nem állandó, sok evolúciós vonalon megváltozik, a monoszulkát pollen például elveszti az egyetlen hasítékát, többet is kifejleszt, vagy teljesen szokatlan formát ölt.

A zárvatermők kladogramjának értelmezésében a termőlevél (carpellum) alakulása is lényeges szempont (Ferrándiz et al. 2010, Doyle & Endress 2011, Doyle 2012). Az alapi helyzetben lévő kládokon, az *Amborella*-tól a *Ceratophyllum*-ig a termőlevél zsákos (ascidiate) felépítésű (9.8a ábra). Ez egy körkörös primordiumból fejlődik, felül széles és redős bibefelülettel. Egy vékony, szekrétummal töltött csatorna szabadon marad – ezen keresztül jut be a pollentömlő a magkezdeményhez. A magkezdemény függő (anatrop) állású, kezdetben magános, majd (különösen a *Nymphaeales* esetében) egy termőlevél belsejében sok magkezdemény fejlődik. A redős bibefelületet már az alapi helyzetben lévő csoportokban a bibeszőrök, majd az egysejtes papillák váltják fel. A magnolidák előtt döntő változás következik be: a termőlevél egy hosszában összehajtogatott és a széleknél összeforrt valódi levél (plicate típus) ami a zárvatermők döntő többségére jellemző (9.8b ábra). Figyelemre méltók a magnólia rokonsági körébe (*Magnoliidae*) tartozó *Drimys* és *Degeneria* nemzetségek, amelyek hosszában félbehajtogatott termőlevelei nem zárulnak teljesen, a bibeszál hiányzik, s a bibe közvetlenül a termőlevél varratához illeszkedik (9.8d–e ábra). Feltételezhető, hogy – amennyiben a *Caytonia*-t tekintjük a kettős integumentumú mag előfutárának – a zsákos termőlevél a „virágzati" tengely származéka, s egy murváskodó levél csak később vett részt a carpellum kialakításában. A termőlevél széleinek sejtes záródása (postgenital fusion) csak később válik teljessé.

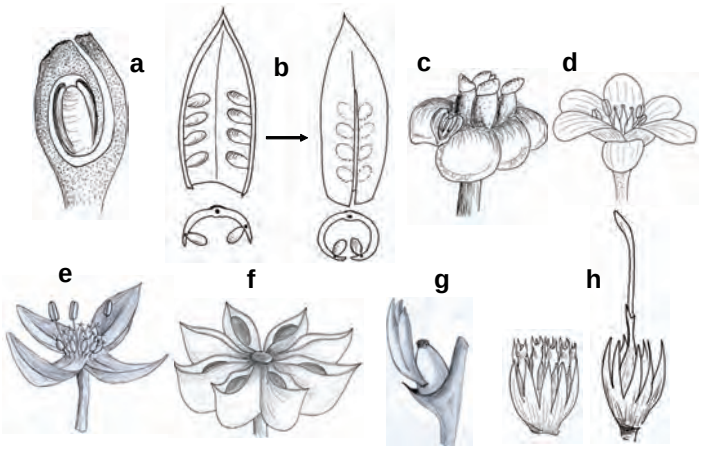
Az oly intenzíven keresett hipotetikus, ősi zárvatermő virág szerkezetét, minden fosszilis és recens adat ismeretében Doyle & Endress (2011) a következőképpen rekonstruálta: kettőnél több lepel-, illetve porzókör, melynek elrendeződése mindmáig bizonytalan: spirális vagy háromtagú örvös. A virágban több zsákos termőlevél volt, benne egy-egy függő helyzetű magkezdeménnyel. A virág már a korai leágazásokon jelentősen leegyszerűsödött.

### *Amborella (1)*

Az évszázad első botanikai szenzációjaként tálalta néhány újság két évtizede a hírt: megtalálták a „legősibb" ma élő zárvatermőt. Ez az állítás természetesen ilyen formában nem igaz (vö. 3.1 cédula, 78. old.), de kétségtelen, az eddig figyelembe vett taxonok közül az *Amborella trichopoda* tekinthető az összes többi zárvatermő testvércsoportjának minden modern molekuláris kladisztikai értékelésben. Az endemizmusairól híres Új-Kaledónia hegyvidéki erdeinek terpedt növekedésű cserjéje vagy alacsony (max. 8 m magas) fája ez. Kétlaki, és érdekes módon egyik évről a másikra nemet is válthat – legalábbis kísérletes körülmények között. Virágai kicsinyek, egynemű lepelkörük spirális elrendezésű (9.8c ábra), a lepellevelek száma határozatlan. A kétlakiságnak megfelelően egyivarúak, de a másik nem csökevényei is felismerhetők bennük.




**9.7 ábra.** A zárvatermők koralldiagramja.




**9.8 ábra. a:** A zsákos termőlevél keresztmetszete, és **b:** a hajtogatott termőlevél kialakulása két nézetben. **c:** *Amborella trichopoda* termős virág egy sztaminódiummal. **d:** *Cabomba caroliniana* virága. **e:** *Trithuria submersa* virágnak tűnő virágzata, **f:** *Illicium verum* terméscsoportja. **g:** *Chloranthus henryi* kétivarú virága háromlebenyes porzóval. **h:** *Ceratophyllum* porzós (jobbra) és termős virága.

A pollen hasítéka gyengén fejlett, a tectumban csak erre a fajra jellemző ívelt struktúrák jelennek meg. Embriózsákja – szokatlan módon – nyolcsejtes és kilencmagvú, a segédsejtek száma ugyanis egy extra osztódásnak köszönhetően három. Ezt igen sajátságos autapomorfiának tekinthetjük, hiszen a többi zárvatermő makrogametofitonjában ritkábban 4 (a következő két kládon) vagy 8 sejtmag van. A termés csonthéjas. Fatestében nincsenek tracheák. Levelei szélesen fogazottak, bőrneműek, örökzöldek, két sorban állanak (9.9 ábra). Az átlagosnál hétszer nagyobb mitokondriális genomja idegen génektől hemzseg, amelyek zöldmoszattól (*Coccomyxa*, 107. old.), zárvatermőktől és legalább három különböző mohától HGT-vel kerültek a genomba (Rice et al. 2013). Eme sajátságos génkollekció kialakulásának – és megmaradásának – magyarázata ma még ismeretlen.



**9.9 ábra.** *Amborella trichopoda* (Új-Kaledónia, Páll-Gergely B.).

## *Nymphaeales (103)*

A *Nymphaeales* (az utána következő *Austrobaileyales*sel közös) jellegzetessége a négymagvú, elkülönült sejtekből álló embriózsák, ami – feltehetőleg – a zárvatermők pleziomorf állapota (Friedman & Ryerson 2009). A klád összetétele: {{*Nymphaeaceae, Cabombaceae*} *Trithuria*}. Erős rizómával rögzülnek az aljzathoz, szárukban sok légjárattal. Edénynyalábjaik keresztmetszetben nézve szórtak, nincs bennük kambium. Virágaik vagy látványosak, vagy szinte jelentéktelenek, gyakran csak 1–2 napig nyílnak. Kivétel nélkül vízinövények, ami ezen a kládon autapomorfiának is felfogható. Figyelemre méltó ugyanakkor, hogy az egyszikűek kládján alapi helyzetben lévő növények jó része is vizes élőhelyekhez kötött – vagyis a korai zárvatermő evolúcióban kiemelt szerepe lehetett az édesvizeknek. Fosszilisan az alsó kréta óta ismertek (pl. *Monetianthus mirus*, 20 porzóval, 12 összenőtt termőlevéllel). Az *Archaefructus*-t (308. old., 9.4a ábra) korábban az összes zárvatermő kihalt testvérének vélték, ma inkább ezt is erre a kládra helyezik.

*Nymphaeaceae* (tündérrózsafélék, 84). Pajzs alakú, szabályosan kerek vagy megnyúlt leveleik a víz felszínén úsznak, ritkábban alámerültek, alapjuk széles. Virágaik kétivarúak, a víz felszínén nyílnak; bogarak, legyek vagy méhek porozzák be őket, de szél- és önbeporzás is gyakori. A hosszú kocsányon álló virág lepelköre csészére és pártára tagolódik. A virágtengely kiszélesedett, ebbe ágyazódnak bele a termőlevelek, mindegyikben több magkezdeménnyel. Sziromleveleik és porzóik spirális elrendeződésűek és – valószínűleg másodlagosan – nagyszámúak, közöttük sokszor átmenetek figyelhetők meg (staminodium). A trópusi és mérsékelt övi vizek gyakori növényei világszerte. Közismertek a tavirózsa (*Nymphaea,* 63/1) különféle

fajai: Eurázsiában a *N. alba*, Amerikában a *N. odorata*. A *N. lotus* (9.10a ábra) kelet-afrikai és délkelet-ázsiai elterjedésű, Nagyvárad környékéről is ismerjük egy populációját, amit tercier reliktumnak véltek és *N. lotus* var. *thermalis* néven jegyeztek még nemrégiben is. Molekuláris elemzések bizonyították be, hogy nem különbözik az afrikai (pontosabban egyiptomi) állományoktól (Laczkó et al. 2019), s valószínűleg madarak vagy kertművelők közvetítésével került Közép-Európába. A *N. thermarum* a legkisebb termetű tavirózsa, levelei csak 1–2 cm szélesek, virágai is kicsik; egy ruandai meleg vizű forrásból került elő. Közeli rokon, egyes elemzések szerint az előzőbe olvasztandó/olvasztható génusz a dél-amerikai *Victoria* (9.10b ábra). Három faja ismert, mindegyiknek hatalmas, felhajló peremű kerek levelei vannak. Közismert a *V. amazonica*, amitől nemrégiben különítették el a *V. boliviana*-t. Ez utóbbi levelei 3 méteres átmérőjűek is lehetnek – ezt a Guinness-rekordok könyve a világ legnagyobb osztatlan leveleként tartja számon. A *Victoria* fajok víz felszínén úszó levelei még egy felnőttet is elbírnak sőt, egy 2 m átmérőjű levéllel kísérletezve Belgiumban 226 kg-os teherbírást is igazoltak. Ez a páratlan képesség a levél fonákán sugarasan szétágazó fő- és az őket összekötő mellékbordáknak (9.10b ábra, bal oldali kis kép) köszönhető, ami az építészeket is megihlette (9.4 cédula). Agresszív növények: azon túlmenően, hogy a vízfelület befedésével más növények elől elvonják a fényt, a fiatal, erősen tüskés levelek forgó mozgással csinálnak helyet maguknak a sűrű növényzetben.[2] Az ázsiai *Euryale ferox* jellegzetessége a sötétvörös virág és a levélereket védelmező, a *Victoria*-kénál is erősebb tüskék sora. A *Nuphar* (vízitök, 11/1) taxonómiája forrongásban van: régebben kb. tucatnyi fajt ismertek, ma már egyes források 70-nél is többről számolnak be. A hazai *N. luteum* csészelevelei sárgák, sziromlevelek nincsenek, helyükön mézfejtők vannak. Az észak-amerikai *N. sagittifolia* nyíl alakú leveleiről ismert. Termésük, a *Nymphaea* termésével ellentétben, nem süllyed le a vízbe. A trópusi Ázsia esőerdeinek gyorsan mozgó vizeiben él a *Barclaya* génusz hat faja. Leveleik lándzsás-hosszúkásak, alámerültek. Virágaik a víz fölé emelkednek, de nem mindig nyílnak ki: gyakori a zárt bimbókon belüli önbeporzás (cleistogamia).

*Cabombaceae* (6). Az amerikai *Cabomba* (5) virágai kis méretűek, az egyes köröket a hármas- vagy kettes alapszám jellemzi, a termőlevelek szabadok (9.8d ábra). Jellemző a protogynia, vagyis az első napon a termő érik meg, majd azután következnek hím virágrészek – ami a keresztbeporzást segíti elő (rovarokkal). Alámerült levelei vékonyan szeldeltek, a vízfelszínen úszók, ha vannak, pajzs alakúak. Egyes fajai, pl. *C. furcata* (9.10c ábra) más kontinensen invazívak lehetnek, a többi vízinövényt teljesen kiszoríthatják. A kozmopolita (kiv. Európa) *Brasenia schreberi* levelei pajzs alakúak, a felszínen úsznak, virágai bíborszínűek. Szélbeporzású; a kétnapos virágzás igen sajátságos ritmust követ. Az első napon a virág termősként funkcionál, majd lesülylyed, és másnap már porzós virágként emelkedik ki. A pollen kiszóródását követően újra alámerül, és a termés víz alatt érik meg.

*Trithuria* (13). A korábbi *Hydatellaceae* linnéi család egyetlen megmaradt nemzetsége (*Hydatella* már „nincs"). A tradicionális rendszertan az egyszikűek közé sorolta, a füvek közelébe. Molekuláris vizsgálatok igazolták, hogy erre a korán leágazó – ténylegesen kétszikűeket összesítő kládra esik. Apró, erősen redukált felépítésű vízinövények tartoznak ide, felületesen valóban egyszikűnek hatnak, és nagyon nem hasonlítanak a tavirózsákra. Leveleik vékonyak, egyerűek, virágaik lepel nélküliek, kis fejecskébe tömörülnek, kívül a porzósak, belül a termősek (9.8e ábra). Egyetlen sziklevelük két lebenyre oszlik. Elsősorban önbeporzás jellemző rájuk, ami fennmaradásuk fő biztosítéka a mostoha élőhelyeiken, India és Ausztrália szezonálisan vízzel borított területein. A *T. submersa* (9.10d ábra) Ny-Ausztráliától Tasmaniáig fordul elő.

**9.4 cédula: *Victoria* és az építészet**

A *Victoria amazonica*-t kezdetben *V. regia* néven ismerték, amit John Lindley (1799–1865) angol botanikus adott neki 1837-ben, az abban évben megkoronázott Victoria királyné tiszteletére. Hamarosan kiderült, hogy a fajt a német Eduard F. Pöppig (1798–1868) német botanikus öt évvel azelőtt már leírta, mégpedig *Euryale amazonica* néven. Talán a Lindley, talán a királynő iránt érzett tiszteletből a *V. regia* név még sokáig megmaradt, és csak a 20. században váltotta fel a nómenklatúrai szabályoknak megfelelő, mai is használt elnevezés (amit akár a *Nymphaea amazonica* is felválthat, ha a molekuláris módszerek „úgy akarják"). A növényt jól ismerte Joseph Paxton (1803–1865) angol építészmérnök. Kislányát Annie-t egy levélre ültetve maga is meggyőződött annak rendkívüli stabilitásáról. A *Victoria* levél fonákának mintázatát fel is használta a híres-nevezetes öntöttvas-üveg kiállítási csarnok, a hatalmas londoni Kristálypalota tervezésénél. Fő műve sajnos 1936-ban leégett, de az utókor, ha másként nem is, egy futballcsapat (Crystal Palace) nevében mindenképpen emlékszik Paxton alkotására. Kevéssé közismert, hogy a később lovaggá ütött mérnök kiváló botanikus is volt, kertészeti folyóiratot alapított, könyvet írt a brit flóráról, és új fajokat is leírt, mint például a *Dendrobium devonianum* nevű orchideát vagy – Lindley-vel közösen – az afrikai *Drimiopsis maculata*-t („leopárdfül", *Scilloideae*).

2 Lásd D. Attenborough filmjét: https://www.youtube.com/watch?v=TWSF3df6jUs

## *Austrobaileyales (91)*

Nálunk alig ismert cserjék, fák és liánok tartoznak ide, Amerikából, Ázsiából és az indopacifikus térségből. A zárvatermők alapján álló három kládot jelölő ANITA rövidítésben (2.18 ábra, 2.10 rész, ma inkább ANA) az ITA-ért felelős három csoportot összesíti, bár az APG III javaslatára ma már az *Illiciaceae* helyett a *Schisandraceae* az elfogadott: {{*Schisandraceae*, *Trimenia*} *Austrobaileya*}. Általában ép, bőrnemű, örökzöld levelek, sok illóolajtartó jellemzi őket. A kréta időszakbeli *Mesodescolea plicata*-t korábban cikásznak vélték, de a leletek alapos vizsgálata kiderítette, hogy inkább ezen a kládon van a helye.

*Schisandraceae* (82). Névadó génuszát képviseli a *Schisandra* (25) *chinensis*, a Távol-Kelet kétlaki liánja (9.10e ábra). A kínai népi gyógyászat nagy becsben tartja, bogyóterméséből, amely „egyszerre sós, keserű, savanyú és csípős", cukor hozzáadásával Koreában „ötízű" teát készítenek. Az idetartozó fajok közül ennél is ismertebb a kínai-vietnami *Illicium* (40) *verum* (csillagánizs): sugarasan álló tüszői egy-egy magot tartalmaznak (9.8f ábra), ánizsillatúak. Ezek a tüszők már a zsákos és a hajtogatott termőlevél közötti átmenetet mutatják (Doyle 2012). Fatestje elsősorban létrás megvastagodású tracheidákból áll. Virágai nem nagyok, a lepellevelek száma határozatlan, csakúgy, mint a porzóké. A porzószál és a portok




**9.10 ábra. a:** *Nymphaea lotus* (Nagyvárad, Molnár V.A.), **b:** *Victoria cruziana* (bal oldali kis kép: *V. amazonica* levél fonáka, L. Keiows), **c:** *Cabomba furcata* (Kerala, India, sunnyjosef, CC BY), **d:** *Trithuria submersa* terméses állapotban (Tasmania, T. Rudman, CC BY-SA 2.1), **e:** *Schisandra chinensis*, **f:** *Trimenia neocaledonica* (Új-Kaledónia, hervevan, CC BY-NC), **g:** *Austrobaileya scandens* (Queensland, G.W. Wilson, CC BY-NC)

alig különíthető el egymástól. A pollen háromnyílású (mint minden *Schisandraceae* fajé), de a háromágú sulcus fejlődéstanilag eltér a valódi kétszikűek trikolpát pollenjétől.

*Trimenia* (8). DK-Ázsia, Ausztrália és az indopacifikus térség a hazája. Fajai kúszónövények, kétlakiak vagy az ún. andromonoecia esetét képviselik, amikor egy növényen porzós és kétivarú virágok is vannak. A *T. neocaledonica* (9.10f ábra) Új-Kaledónia flóráját gazdagítja.

*Austrobaileya* (1). Az *A. scandens* (9.10g ábra) Ausztrália trópusi területeinek ritka kúszónövénye, akár 15 m magasra is felhatol. Spirális szerkezetű virágaiban zöldes lepellevelek és náluk nagyobb csészelevelek vannak; rothadó hal szagával vonzzák magukhoz a beporzó legyeket.

## 9.5 *Mesangiospermae* – központi zárvatermők (337,768)

Az ANITA leválása után maradó óriásklád, a zárvatermők 99,95%-át összesíti. Statisztikai támogatottsága gyakorlatilag 100%-os minden modern értékelésben. Ha két kis fajszámú – nem mindig egyértelmű helyzetű – kládját leszámítjuk, akkor a hajtogatott (plicate) termőlevél, melynek széleit ún. posztgenitális fúzió zárja le, erős szünapomorfia (Cantino et al. 2007, de visszafordulás pleziomorf állapotba a *Nelumbo* és a *Berberidaceae* esetében). Ama problematikus kládokon (*Ceratophyllum, Chloranthaceae*) a termőlevél pleziomorf állapotban van, azaz zsákos (ascidiate) típusú, széleit szekrétum zárja le, ahogy az ANA kládon (vö. 9.8a–b ábra). A termőlevélnél is egyértelműbb és kivétel nélküli a kládot jellemző 8 magvú és 7 sejtes, ún. *Polygonum*-típusú embriózsák – vagyis egy növény idetartozása már a makrogametofiton vizsgálatával is eldönthető.

### *Ceratophyllum (tócsagaz, 6)*

Inaperturát (nyílás nélküli) pollennel bíró kis csoport a mindig is „hányatott helyzetű” tócsagazoké. A *Ceratophyllum* már az első molekuláris elemzések során „rendellenesen viselkedett”, például az összes többi zárvatermő testvércsoportjaként mutatkozott (előző kiadás, 2.16 ábra). Több gén bevonásával a helyzet kicsit megváltozott, s a tócsagaz az egyszikűek testvércsoportjaként a kladogramon beljebbre került (előző kiadás, 2.18 ábra). Később sokszor szerepelt az eudicot klád testvéreként (6.4 ábra). Zuntini et al. (2024) friss és sejtmagban kódolt gének nagy adathalmazra építő elemzése kívülre, a *Mesangiospermae* klád alapi helyzetébe tette, de 50%-nál kisebb támogatottsággal (9.6 ábra). A levélnyél hiánya valóban az egyszikűekkel való hasonlatosságot jelzi. Ugyanakkor igen sok, a vízi életmódhoz való alkalmazkodást (általános vélemény szerint leegyszerűsödést) tükröző, ún. leszármaztatott jelleg is megfigyelhető náluk. Nincsenek gyökereik, legfeljebb gyökérszerű rögzítőfonalaik. Kutikula, vízszállító edények és sztómák sincsenek. A levelek örvösen állanak, sokszor villásan szeldeltek. A növény egylaki, az egyszerű kis virágokat 7 vagy több, tövüknél összenőtt lepellevél övezi. A felső állású magházban egyetlen termőlevél található, a porzók száma tíz vagy több (9.8h ábra). A portok alig különül el a villás függelékben végződő porzószáltól – de ez biztosan nem a leegyszerűsödés eredménye, hanem a zárvatermők pleziomorf sajátsága. Rendszertana vitatott, általában 6, nagy elterjedési területű fajt különítenek el, de egyes szerzők nem kevesebbet, mint 30-at „ismernek el”. Édesvízben alámerült, vagy a felszínen úszó, akár 3 m szárhosszúságot is elérő növények. Hazánkban két faj él, a *C. demersum* a merevebb, a *C. submersum* (9.11 ábra) a puhább levelű. Figyelemre méltó, hogy hozzá hasonló leletek már az alsó kréta alsó rétegeiből is előkerültek (pl. *Montsechia*, 9.4b ábra). Vagyis a „leegyszerűsödést” jelző bélyegek már nagyon korán megjelentek, amit kétféleképpen magyarázhatunk: 1. a tócsagazfélék nagyon gyorsan evolválódtak, főleg, ha közvetlen őseik szárazföldiek voltak; vagy 2. a leszármaztatottnak tekintett tulajdonságok közül egyesek nem is olyan újak, mint amilyennek feltételezzük, hanem ősi állapotot tükröznek.

**Definíció:** A *Mesangiospermae* (Cantino et al. 2007, más néven „core angiosperms”, Judd et al. 2002) a legnagyobb koronaklád, amely tartalmazza a *Platanus occidentalis*-t (444. old.), de nincs benne az *Amborella trichopoda*, a *Nymphaea odorata* és az *Austrobaileya scandens* (mindhárom jelen fejezet). Ez utóbbiak a legközelebbi testvércsoportok, vagyis az ANA sor képviselői. A klád apomorfia alapon is definálható: mindazok a zárvatermők benne vannak, amelyeknek hétsejtes, nyolcmagvú embriózsákja van. A két definíció megegyezik, ha a közös ősnél jelent meg először ez az embriózsáktípus.



**9.11 ábra.** *Ceratophyllum submersum.*

### *9.5.1 Magnoliidae – magnolidák (11.141)*

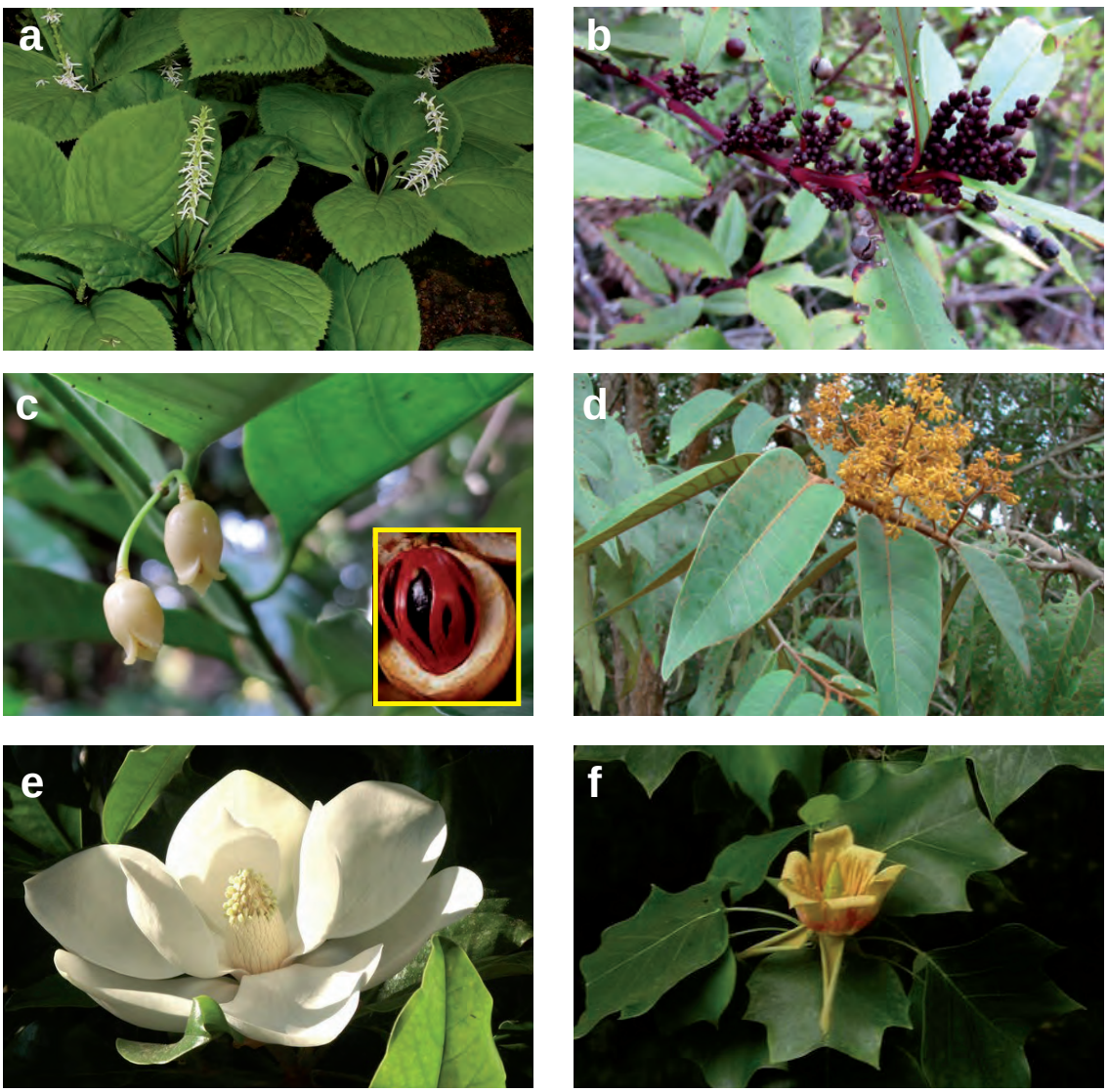
Molekuláris és morfológiai kladisztikai analízisek szerint monokladisztikus, csakúgy mint az idetartozó – most már nem négy, hanem – öt klád külön-külön (9.1 ábra). A *Chloranthaceae* helyzete a magnolidák körében ma már egyértelmű, Zuntini et al. (2024) értékelésében a sejtmagban kódolt gének alapján 100%-os támogatottságú. A szerzők javaslatát megfogadva tehát a vele kibővült *Magnoliidae* kládot vesszük figyelembe.

**Definíció:** A *Magnoliidae* új meghatározása szerint ez a legkisebb koronaklád, amelyben megvan a *Chloranthus japonicus*, a *Magnolia grandiflora*, a *Laurus nobilis*, a *Drimys winteri* és a *Piper nigrum*.

A DNS-szekvenciák mellett egybetartozásukat számos, általában „primitív”-nek tekintett sajátság megléte erősíti, különösen a virág, a pollen és a fatest felépítésében, valamint az illóolajok előfordulásában.

### *Chloranthaceae (75)*

Kis fákat, cserjéket vagy lágyszárúakat találunk ezen a kládon, összesen 4 génuszban. Trópusi és szubtrópusi elterjedésűek. Leveleik fogazott szélűek, átellenesen állanak, hüvelyes alappal. Fájukban megjelenhet a trachea. Jellegzetesek a gömb alakú sejtekben előforduló illóolajok. A füzérben sorakozó, nagyon kicsi virágokban három lepellevél van, de ezek hiányozhatnak is. A *Chloranthus* (20) fajok kis cserjék vagy lágyszárúak, virágaik kétivarúak, a porzó ránőhet




**9.12 ábra. a:** *Chloranthus japonicus*, **b:** *Ascarina rubricaulis* (Új-Kaledónia, L. Mucina), **c:** *Myristica fragrans* (Mumbai, India, P. Kawale, CC BY-NC), **d:** *Virola sebifera* (Brazília, J. Medeiros, CC BY-2.0), **e:** *Magnolia grandiflora*, **f:** *Liriodendron tulipifera*.

a termőre (9.8g ábra). Elterjedési területük Kelet-Ázsia, mint pl. az üvegmosó kefére emlékeztető virágzatú *C. japonicus* (9.12a ábra). Esőerdők és köderdők kis fái, Új-Zélandtól Madagaszkárig az *Ascarina* (12) fajok, 1–5 porzóval a hím, 1 termővel a női virágban. Termésük csontárszerű bogyó (9.12b ábra). A maiakéhoz hasonló „primitív" virágmaradványok már a kréta elejéről előkerültek. Az ugyancsak ebből az időszakból származó *Clavatipollenites* nevű virágporszemleleteket sok egyezés kapcsolja az *Ascarina* pollenjéhez, megerősítve, hogy a csoport igen korán megjelent a zárvatermő evolúcióban.

## *Magnoliales (3483)*

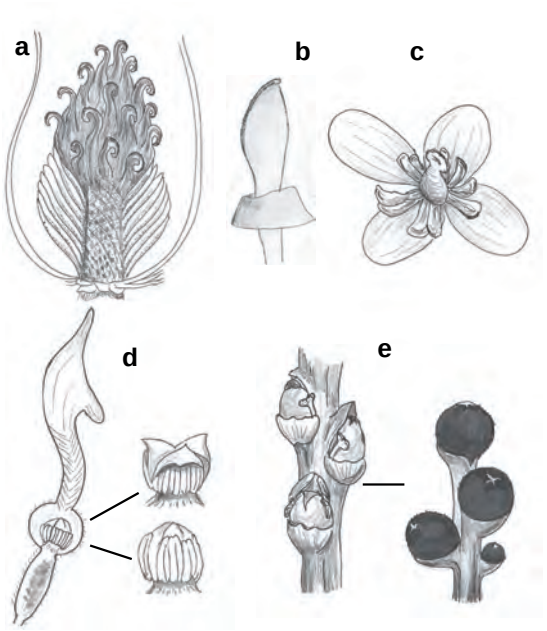
A klád belső szerkezete: {*Myristicaceae* {{*Magnoliaceae* {*Degeneria, Galbulimima*}}{*Eupomatia, Annonaceae*}}}. A tradicionális elképzelésekkel ellentétben korántsem a zárvatermő evolúció első lépését jelentő csoport. Ennek ugyan ellentmond az itt is felbukkanó granuláris pollen (*Degeneria, Annona*) – amely nyitvatermő sajátság –, de ennek megjelenése az oszlopos exinéjű pollenből való karakter-visszafordulásként is értelmezhető. Túlnyomórészt fák, cserjék és liánok tartoznak ide. Jellemző az ép levél, az illóolajtartók, a tracheidák jelenléte a fatestben. A virág felépítése meglepően nagy sokféleséget mutat: örvös és spirális elrendeződés, kis- vagy nagyszámú takarólevél, apró és nagy virág egyaránt előfordul. Elsősorban trópusi, szubtrópusi fajok. Sok nevezetes fűszernövény tartozik ide.

A *Myristicaceae* (szerecsendió-félék, 500) virágai kicsik, egyivarúak, örvökbe rendeződött tagokkal. A virágtakaró általában 3, egymással összenőtt levélből áll, a 2–40 porzó csővé nőtt össze, termőlevél egy (9.7a ábra). Magvaikat madarak és emlősök terjesztik. Általánosan jellemző a vörös vagy narancssárga gyantaszerű exudátum, illetve a színtelen tejnedv. A *Myristica* (171) *fragrans* (szerecsendió, 9.12c ábra) a trópusokon sokfelé termesztett indonéziai eredetű fűszernövény. Kétlaki, 30 m-t is elérő fa, a húsos arillustól megszabadított magját „dió" néven árusítják. Van még vagy 150 fajtársa, mindegyik ázsiai és indo-pacifikus elterjedésű. Ritka esetekben ugyanaz az egyed fiatalon porzós virágokat, idősebb állapotban pedig női virágokat fejleszt. Az ANA kládon nem, a magnolidák körében is csak náluk ismert a másodlagos pollenkínálat jelensége (9.5 cédula). A másik nagy génusz, a *Virola* (69) a trópusi Dél-Amerika esőerdeiben honos. Többen etnobotanikai szempontból jelentősek, a bennük előforduló alkaloidok gyulladásgátló és hallucinogén hatásúak (mint pl. a *V. sebifera*, 9.7d ábra).

*Magnoliaceae* (magnólia- vagy liliomfafélék, 370). Közismertek a kissé megnyúlt tengelyen elhelyezkedő nagy virágaikról. A viráglevelek (szirom, porzó, termő) elrendeződése alapesetben spirális (9.13a ábra), számuk rendszerint határozatlan. A lomblevelek szórtan állanak, tövüket két pálha fogja át. Korábban sok (>20) génuszra osztották, amelyek parafiletikusnak bizonyultak, s ma leginkább csak kettőt különítenek el. A *Magnolia* (368) termése tüsző, magvát húsos külső maghéj borítja, elterjesztésükben a madarak játsszák a fő szerepet. A fajok döntő többsége kelet-ázsiai (háromnegyede kínai!), a többiek elterjedése az USA keleti részétől egészen Dél-Amerikáig húzódik. Bogarak porozzák be mindet, míg a következő génuszban méhbeporzás általános. Az USA délkeleti részén elterjedt *M. grandiflora* (9.12e ábra) virága, nevéhez hűen, igen nagy, 30 cm-es átmérőjű is lehet. Meleg klímájú országokban, így a Földközi-tenger vidékén is kedvelt parkfa, más liliomfákhoz hasonlóan számos

**9.5 cédula: Másodlagos pollenkínálat**

A zárvatermők körében igen gyakran (legalább 29 linnéi családban, El Ottra et al. 2024) előfordul, hogy a pollen a porzóról először a virág egy másik részére (kínáló vagy presenter) kerül, és csak onnan jut a megporzó ágensekre, a pollinátorokra. A fenti szerzők a másodlagos pollenkínálat három alapesetét különböztetik meg. Leggyakrabban a virágpor a portok közelében található kínálóra rakódik, ami a *Myristica* esetében a lepellevél vagy a porzó függeléke. Ezt a folyamatot elősegítheti a virág ragadós váladéka és finom szőrzete is. A kefemódszer esetében a bibeszál a kináló, megnyúlása közben a rajta levő szőrök gyűjtik be a pollent a portokról. A harmadik típus a bibepumpa: a porzószálakból vagy takarólevelekből kialakult kis csőben felhalmozódott pollent maga a fokozatosan megnyúló bibeszál tolja kifelé a cső peremére. A kefe- és pumpamódszer sok fajnál megfigyelhető az *Asterales* kládon, csak az utóbbi pedig a *Ranunculales* és *Fabales* kládokon fordul elő. A folyamat a virágzás korai stádiumában megy végbe, amikor a pollen már megérett de a bibe még nem fogadóképes (protandria, nőelőző virág), tehát az önbeporzás esélye minimális. Az áthelyezett pollen elsősorban állatokkal, ritkán széllel terjed – ez utóbbi esetben olyan fajoknál, amelyek bizonyítottan állati beporzású ősökkel bírnak. Miután a másodlagos pollenkínálat számos evolúciós vonalon, egymástól függetlenül kialakult, felmerül a kérdés: mi a funkciója, azaz adaptív előnye ennek a jelenségnek? A leggyakoribb magyarázat a pollennel való takarékosság és a megporzás hatékonyságának növelése. A virágot látogató rovarok ugyanis táplálékot keresnek, pollent és/vagy nektárt, a porzókon, illetve a nektáriumokban. A kináló virágrészekről rájuk tapadó pollen viszont már nem táplálék lesz, hanem nagy eséllyel egy másik virágra kerül majd. A növény tehát így „segíti elő" az idegen megporzást és a faj genetikai diverzitásának fenntartását.

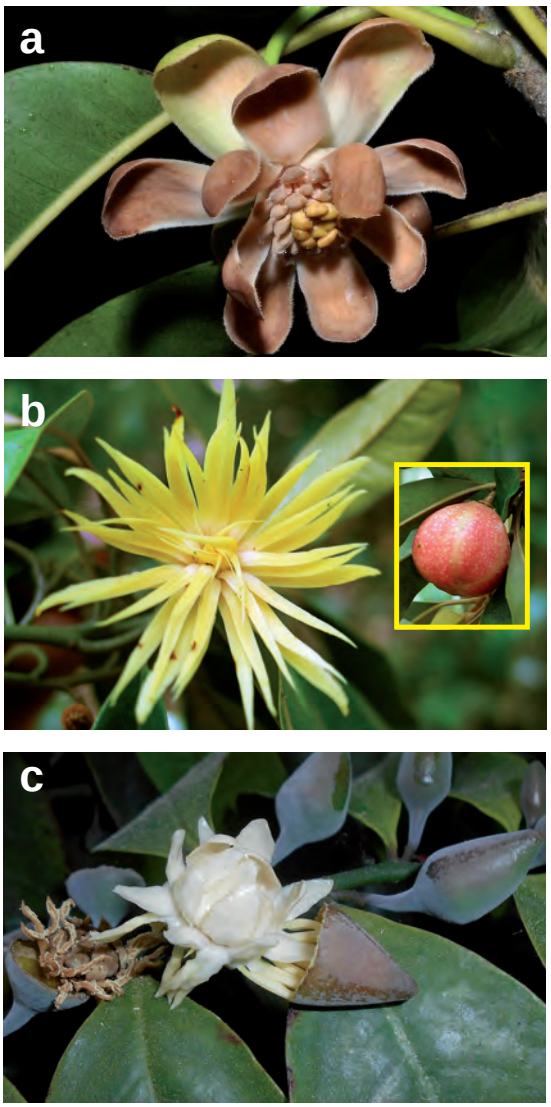



**9.13 ábra. a:** *Magnolia* virág hosszmetszete, **b:** *Degeneria* termőlevél, **c:** *Laurus* virág, **d:** *Aristolochia* virág keresztmetszete és a bibefelület megporzásra fogékony, illetve zárt állapotban, **e:** *Piper nigrum* virágai és termései.

kultúrváltozata ismert. Majdnem akkora virága van a kissé északabbra elterjedt *M. tripetala*-nak is, melyben 6–9 lepellevél található. A *Liriodendron* (tulipánfa) levele karéjos, a virágtakaró 3 külső levele elkülönül a többi hat sziromtól, és nem spirálisan hanem örvösen rendezett (hemiciklikus virág), a termés szárnyas aszmag – így széllel terjed. Csak két faja ismert, a *L. tulipifera* (9.12f ábra) Észak-Amerika keleti feléből, és a *L. chinense* Kínából és Vietnamból. Mindkettő nagyra nő, csaknem 60 m magasságot is elérhetnek. Fosszilis rokonaik közül az *Archaeanthus linnenbergeri*-t (308. oldal) emelhetjük ki.

*Degeneria* (2). A Fidzsi-szigeteken élő, endemikus, fává növő fajok közül a *D. vitiensis* (9.14a ábra) a gyakoribb. A fatestben lévő tracheák kis átmérőjűek, más fajokkal összehasonlítva viszonylag egyszerűek, évgyűrűk nincsenek vagy nagyon halványak. A pollen exinéje elveszítette oszlopos szerkezetét (a már említett visszafordulás!), és ezen kívül még más furcsaságokat is megfigyelhetünk (bibeszál nincs, a bibe a termőlevél szélén fut végig [9.13b ábra], az embrióban 3–4 sziklevél). A virágokban három külső csésze és több örvben álló, sok sziromlevél van. A porzók és szirmok között átmenetek vannak, termőlevél egy.

*Galbulimima* (2). Malajzia, Pápua Új-Guinea és É-Ausztrália az elterjedési területe az idetartozóknak, amelyeket a linnéi rendszer a „*Himantandraceae*” csa-



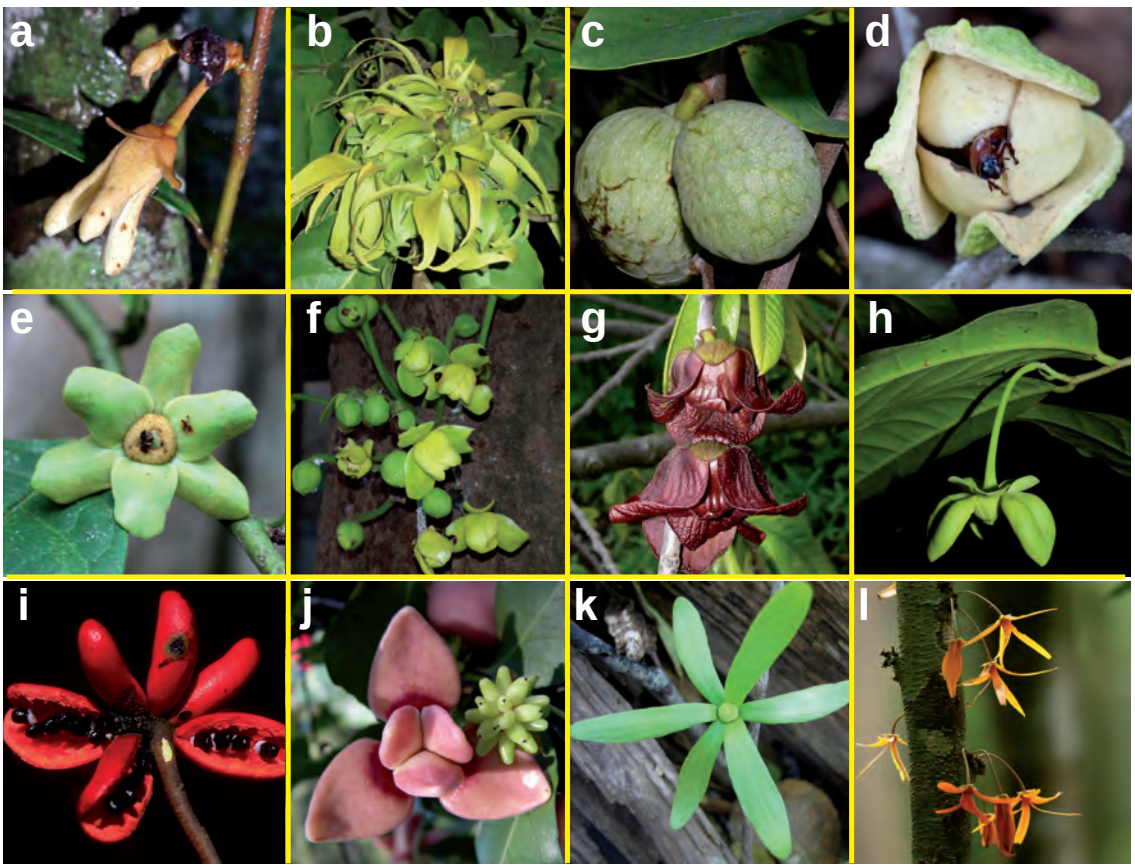

**9.14 ábra. a:** *Degeneria vitiensis* (Viti Levu, Fidzsi-szigetek, P.P. Lowry, CC BY-NC-ND, tropicos.org), **b:** *Galbulimima belgraveana* (Queensland, CSIRO, CC BY 3.0), **c:** *Eupomatia laurina* a calyptrával (Berlin Bot. Garten, Salycina, CC BY-SA 4.0).

ládba sorol (*Himantandra* génusz ma már „nincs”, de amikor a család nevét javasolták, 1917-ben, még volt). A virágban számos lepellevél van, melyek nagy része tulajdonképpen staminódium. A magas fává fejlődő *G. belgraveana* (9.14b ábra) kérge és levelei igen ártalmas hallucinogén anyagokat tartalmaznak.

*Eupomatia* (3). Új-Guineában és Ausztrália keleti peremén honos, örökzöld, kistermetű fák vagy cserjék. Különlegességük a virágot bimbó állapotban borító rügyfedő süveg (calyptra), ami persze nem tévesztendő össze a lombosmohák hasonló nevű képleteivel. A virág külső körét csak porzók és staminódiumok alkotják. Tipikusan protogyn (hímelőző): először a

termőtáj alakul ki a staminódiumok között, amelyek 1–2 nap elteltével betakarják a termőt, s megjelennek a porzók. A keresztbeporzást a virágokat mindkét állapotban látogató bogarak végzik. A sokmagvú termés bogyószerű. Az *E. laurina*-t (9.14c ábra) a híres skót botanikus, R. Brown (244. oldal) írta le 1814-ben.

*Annonaceae* (2606). Fajait nem kevesebb, mint 109 nemzetségbe sorolják. Túlnyomó részük csak a trópusokon fordul elő. Örökzöld vagy lombhullató fás növények, de van köreikben a lián életforma is. Kérgük rostos szerkezetű, különféle illatanyagokat tartalmaz. Leveleik épek, váltakozva, két sorban állanak. A virág kétivarú, alapszáma általában három, de a csészelevelek száma 2–4 lehet. Hat, két körben álló sziromlevelük van, a külsők nagyobbak, a belsők kissé húsosak. A sok porzó spirálisan áll, gömb- vagy korongszerűen összetapad, így a porzószálak igen rövidek. Egy virágban egy vagy több termőlevél található, utóbbi esetben spirálisan állnak, a bibeszálak rövidek. A csoport négy fő kládra válik szét; mindegyikből említünk példákat, illusztrálandó a klád morfológiai egységességét nem cáfoló sokféleségét. Alapi helyzetben van az *Anaxagorea* kb. 30 faja, amelyeket robbanásszerűen felnyíló tüszőtermés jellemez. A közép-amerikai esőerdei *A. crassipetala* (9.15a ábra) húsos szirma egy *Drosophila*-rokon légy első lárváinak tápláléka, míg a már elhervadtakat a később kikelő lárvák fogyasztják (florivória, szaproflorivória). A következő klád 9 génuszából, melynek különlegessége a magkezdemény középső integumentumrétege, a *Cananga* (2) emelendő ki. A kelet-ázsiai-ausztráliai *C. odorata* (9.15b ábra) ylang-ylang néven ismert a szépiparban, virágai erősen bódító illóolajat tartalmaznak, ami a „Queen of Perfumes" titulust is kiérdemelte. Gyorsan növő, 12 m-t meghaladó fa, bókoló virágait hat hosszú, sárgásfehér sziromlevél jellemzi. Indonéziában a friss virágokat – vélt afrodiziákum jellegük miatt – fiatal házasok nászágyára szórják. A harmadik kládon találjuk a névadó *Annona* (181) génuszt. Termésük húsos, sok összeforrt termőlevél alkotja (szünkarp).




**9.15 ábra.** Az *Annonaceae* sokfélesége. **a:** *Anaxagorea crassipetala* (Costa Rica, F. Mendoza, CC BY-NC), **b:** *Cananga odorata* (C. Nelson, CC BY-NC-SA), **c:** *Annona cherimola*, **d:** *A. muricata* (O.M. Montiel, CC BY-NC-ND), **e:** *Guatteria amplifolia* (I. Coronado, CC BY-NC-ND), **f:** *Stelechocarpus burahol* (Jáva, A. Virgiana, CC BY-NC), **g:** *Asimina triloba*, **h:** *Cymbopetalum costaricense* (R. Aguilar, CC BY-NC-SA), **i:** *Xylopia humblotiana* (Madagaszkár, P.P. Lowry, CC BY-NC-ND), **j:** *Artabotrys madagascariensis* (Madagaszkár, M. Callmander, CC BY-NC-ND), **k:** *Huberantha perrieri* (Madagaszkár, C. Claude, CC BY-NC-ND), **l:** *Polyalthia cauliflora* (Malajzia, S.K. Dayananda, CC BY-NC).

Legalább hét fajt gyümölcsükért termesztenek a trópusokon. Egyikük az *A. cherimola* (cserimojó, 9.15c ábra) az Andokból származik, s ma már világszerte ismerik, Dél-Európában is kultiválják. A termés kb. 20 cm hosszú és a 2 kg-ot is meghaladhatja. Az író M. Twain szerint a legfinomabb gyümölcs amivel az ember valaha találkozott, a botanikus T. Haenke szerint is a természet mesterműve – de ezzel nem kötelező egyetérteni! A virág protandriás, mindössze pár óra eltéréssel a két nem aktívvá válása között. Emiatt, és a virág szerkezete miatt is csak kis méretű bogarak tudják beporozni. Ezek nyilván nincsenek meg mindenütt, s a faj elterjedési területén kívül a gazdák vagy a szélre, vagy ecseteikre bízzák a feladatot. További termesztett fajok az *A. muricata* (Közép-Amerika, de másutt akár invazív is lehet, 9.15d ábra), *A. senegalensis* (Afrika) és *A. glabra* (Amerika, Floridában is). Számos faj (177) van a *Guatteria* génuszban is, mindegyikük dél-amerikai elterjedésű. Termésük bogyó. Akadnak fogyasztásra alkamasak is közöttük, bár ismertebbek a paraziták (leishmaniasis) ellen használható alkaloidtartalmukról (pl. *G. amplifolia*, Mexikó – Kolumbia, 9.15e ábra). Az indonéziai *Stelechocarpus burahol* (kepel, 9.15f ábra) termése is ehető, őshazájában nagyra becsülik, és másutt is termesztik. Virágai és ezáltal termései közvetlenül a törzsből vagy a vastag ágakból erednek (kauliflória). Az *Asimina* az egyetlen mérsékelt övi nemzetség az *Annonaceae* kládon; az *A. triloba* (9.15g ábra) elterjedési területe Kanada Ontario tartományát is eléri. A tökfélék után a legnagyobb terméső (0,5 kg) ehető (és banánízű) növény az USA-ban. Számos rokonához hasonlóan bogarak porozzák be. A közép-amerikai *Cymbopetalum costaricense* magános virágai, sok fajtársával megegyezően, bókolók (9.15h ábra). Szárítva egykoron csokoládé ízesítésére használták, a szirmokat ma is bekeverik egyes italokba. A pántrópusi *Xylopia* (192) génuszából egy madagaszkári fajt emelünk ki (a 30 ottani endemizmusból), melynek termése látványosabb a virágánál: a *X. humblotiana* 8–11 carpellumból fejlődő csoportos termése kívül-belül vörös, éles kontrasztként az éjfekete, fényes magokkal (9.15i ábra). Ugyanitt él a paleotrópusi elterjedésű *Artabotrys* (115) génusz néhány faja (pl. *A. madagascariensis*, 9.15j ábra). Kisebb fák, cserjék vagy liánszerűek. Az utolsó klád, az előző testvércsoportja is tartalmaz látványos virágú, ugyancsak madagaszkári fajokat, mint pl. a *Huberantha* (35) *perrieri* (9.15k ábra). Végezetül a szintén paleotrópusi, 90 fajos *Polyalthia* nemzetség egyik törzsön virágzó képviselőjét mutatjuk be (*P. cauliflora*, 9.15l ábra). Ez egy eléggé magas (14 m) fa, mégis „csak" az aljnövényzet része viszonylag száraz trópusi erdőkben, Thaiföldtől Indonéziáig. Fosszilisan a klád kb. 90 millió éve ismert (talán a *Futabranchus* a közös ős, Japánból). A pántrópusi elterjedés a Gondwana szuperkontinens felbomlásának köszönhető elsősorban. A korai diverzifikációt az ún. múzeum modell magyarázza, ami rendkívül kicsi extinkciós rátát feltételez.

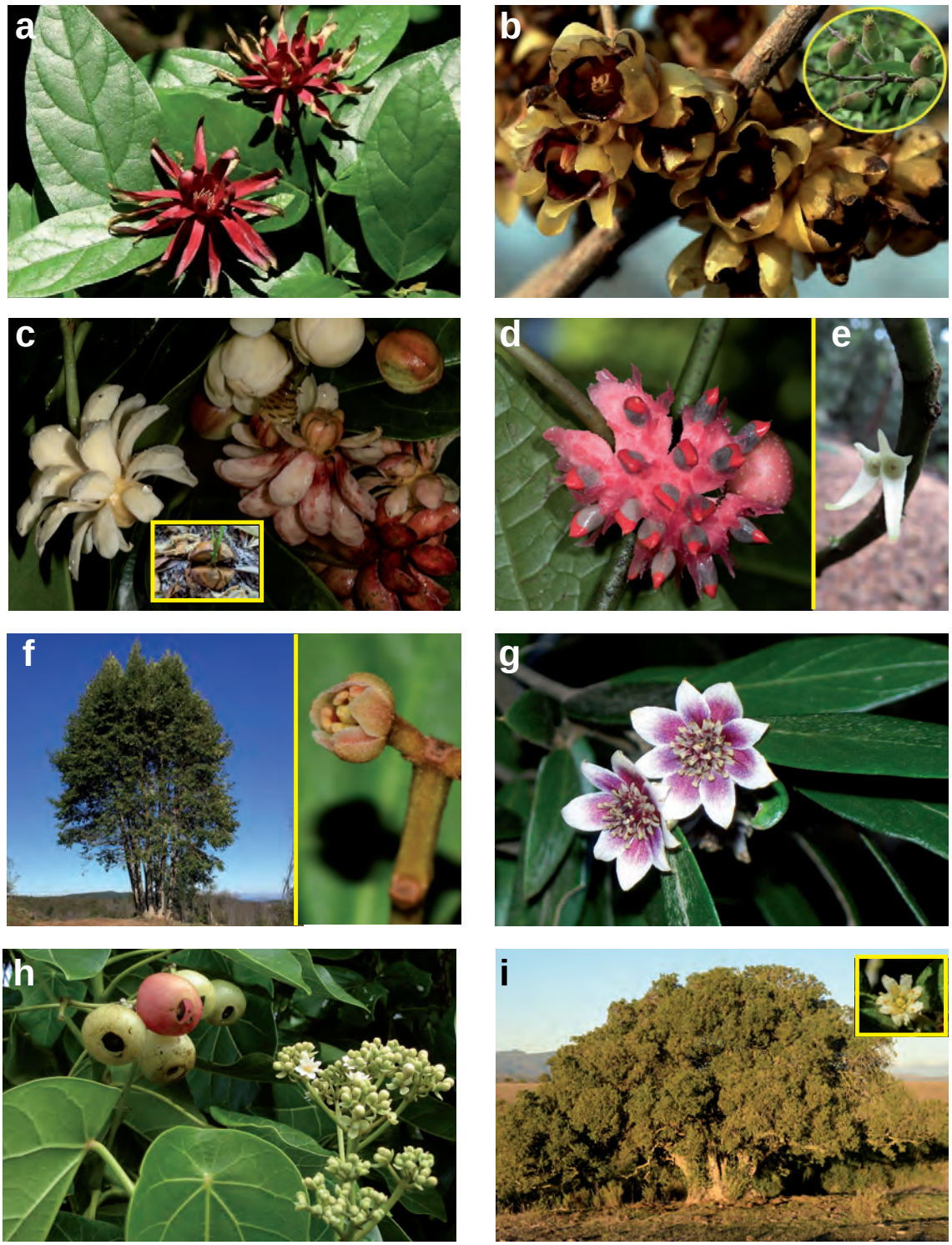
## *Laurales (3040)*

Fák, cserjék vagy liánok, igen ritkán lágyszárúak is tartoznak ebbe, a következőképpen részletezett kládra: {*Calycanthaceae* {{*Siparunaceae* {*Gomortega, Atherospermataceae*}} { *Hernandiaceae* {*Monimiaceae, Lauraceae*}}}}. Közös, de nem teljesen általános jellemzőjük a magas illóolaj-tartalom, a levelek átellenes állása és a virágkocsány csészeszerű kiöblösödése, a vacokkehely. Elterjedésük túlnyomórészt trópusi és szubtrópusi, csak kisszámú taxon éri el a meleg mérsékelt övet. Fosszilisan az alsó kréta óta ismertek, a brazíliai *Araripia florifera* leletei a *Calycanthaceae*-hez állanak legközelebb, de váltakozó levélállásúak, s feltehetőleg egy már kihalt evolúciós vonal képviselői. (120–113 millió évesek).

*Calycanthaceae* (fűszercserjefélék, 10). Ebben az alapi helyzetben lévő csoportban rendkívül illatos levelű fajokat találunk, három génuszban. Egy kivétellel lombhullató cserjék. A virágban sok lepellevél és porzó van, spirális elrendeződésben. A *Calycanthus* három faja amerikai, egy pedig ázsiai. A Kaliforniában és Washington államban honos *C. occidentalis* (9.16a ábra), Európában gyakori díszcserje. Bogarak porozzák be, amelyeket a virág erjedő gyümölcsre emlékeztető illata csalogat. A kínai *Chimonanthus* öt faja tél végén, kora tavasszal, lombfakadás előtt virágzik, mint például a *Ch. praecox* (9.16b ábra). A queenslandi trópusi esőerdők faja az *Idiospermum australiense* (angolból tükörfordítva „idiótagyümölcs") örökzöld, magas (< 25 m) fa, három vagy négy nagy szikleveléről híres. Virágaiban először a termők érnek meg, a porzók a megporzást követően nyílnak fel, így ki van zárva az önmegtermékenyítés. A lepellevelek időközben krémszínűről vörösre változnak (9.16c ábra).

*Siparunaceae* (55). A *Siparuna* 53 fajos neotrópusi génuszába kis fák, cserjék és liánok tartoznak, egyivarú virágokkal, húsos, még a fán felrepedő áltermésekkel (pl. *S. thecaphora*, 9.16d ábra). Egyesek (pl. *S. guianensis*) szinte minden részét, a gyökértől a levélig, a népi gyógyászat hasznosítja. Rajtuk kívül csak az egészen másutt, Nyugat-Afrikában élő *Glossocalyx* (2) tartozik ide. A *G. longicuspis* különlegessége a kétoldali szimmetriájú virág, ami igencsak ritkaság a *Magnoliales* körében (9.16e ábra).

*Gomortega* (1). Egy örökzöld fa, a *G. keule* (9.16f ábra) adja ezt a kládot. Virágai kicsik, szünkarp termővel, ehető termése csontáras, húsos mesocarpiummal. A Csendes-óceán part menti erdeiben, Chile középső részén honos; szűk életterét tüzek, erdőtelepítés és a mezőgazdaság terjeszkedése veszélyezteti.




**9.16 ábra. a:** *Calycanthus occidentalis,* **b:** *Chimonanthus praecox,* **c:** *Idiospermum australiense* (Queensland, Daintree Rainforest & tomfeild, CC BC-NC-ND), **d:** *Siparuna thecaphora* felrepedt áltermés a drupeolákkal (Costa Rica, A.M. Bradford, CC BY-NC), **e:** *Glossocalyx longicuspis* (Gabon, E. Akouangou, CC BY-NC-ND), **f:** *Gomortega keule* (Chile, R. Barros és J. Santore, CC BY-NC), **g:** *Atherosperma moschatum* (N.S.W., Ausztrália, P. Woodard, CC0), **h:** *Hernandia nymphaeifolia* (Tonga, Tau'olunga, CC BY-SA 3.0), **i:** *Peumus boldus* (Chile, N.V. Merino, CC BY-NC).

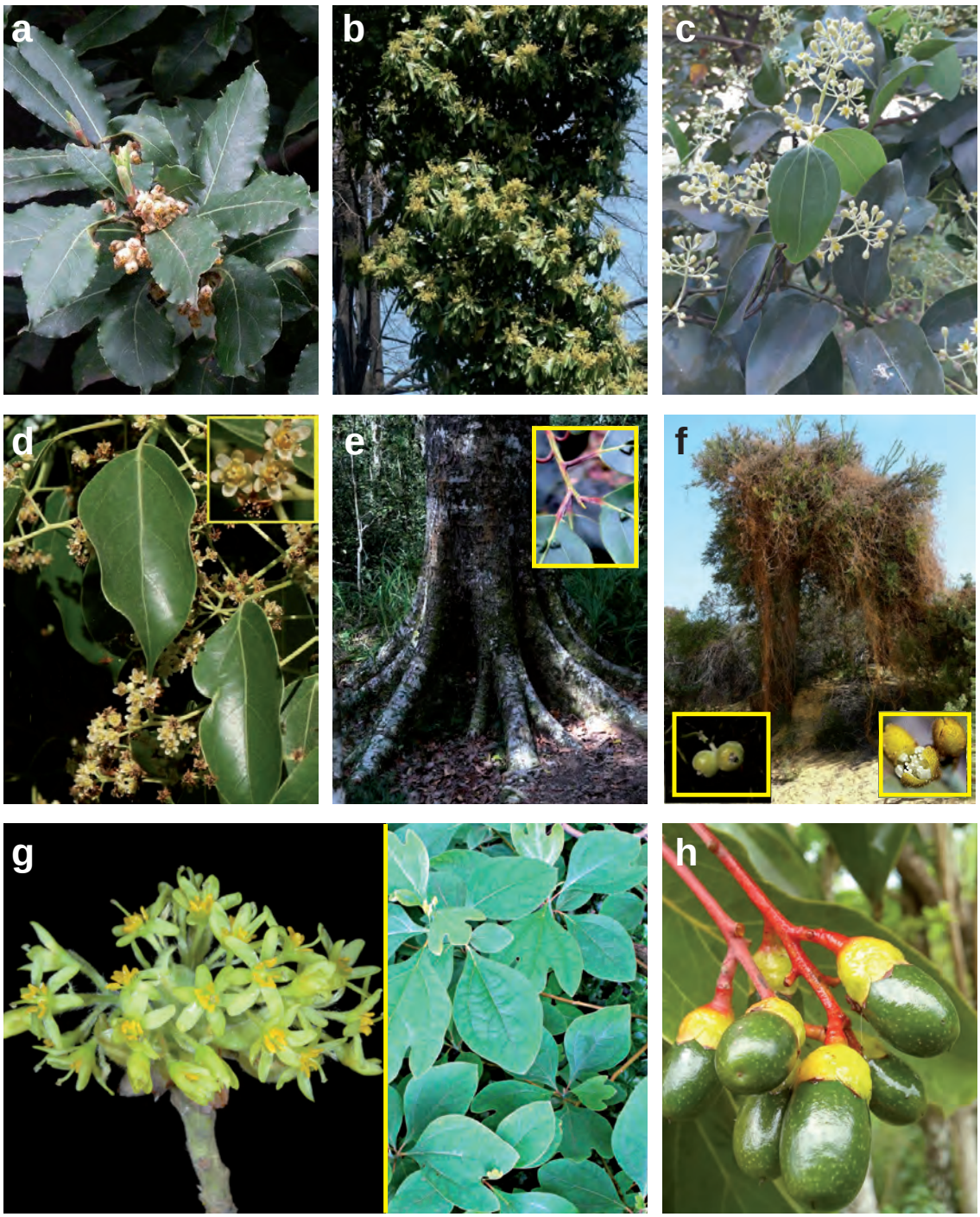
*Atherospermataceae* (14). Sok génusz (7) kevés fajjal esik erre a kládra. Örökzöld fák és cserjék, dél-amerikai, illetve ausztráliai-új-kaledóniai-új-guineai elterjedéssel. Az ausztráliai *Atherosperma* (6) *moschatum* (9.16g ábra) akár 30 m magasságot is elérő fa, fehér alapon lila foltos virágokkal, pézsmaillatú kéreggel, ami hosszan maradó, és gazdag zuzmóflórának ad otthont. A diszjunkt elterjedés szép példája, hogy a *Laurelia* egyik faja chilei, a másik új-zélandi, míg a *Nemuaron* egyetlen faja csak Új-Kaledónián él.

*Hernandiaceae* (60). Az idetartozó öt génusz fajai az előzőekkel ellentétben széles elterjedésűek, főleg a trópusok tengerparti sávjában élnek. Szinte mindegyik termel illóolajokat vagy sok célra használható faanyagot, így gazdasági fontossággal bírnak. Vannak közöttük liánok (*Illigera,* 28) és magas fák (*Hernandia,* 24). Ez utóbbi génusz nevezetes faja a *H. nymphaeifolia* (9.16h ábra), pántrópusi elterjedésű, elsősorban a littorális zóna erdeinek és mocsarainak lombhullató növénye. Illatos, egyivarú virágai zöldesfehérek, termése lampionszerűen felfújt (innen az angol név: lantern tree), levele pajzs alakú. Fáját a Csendes-óceán szigetlakói sokféleképpen hasznosítják.

*Monimiaceae* (220). Még sok szempontból tisztázatlan taxonómiájú csoport, mintegy 20–24 génusszal. Fák, cserjék és liánok, elsősorban a déli félgömb lakói, de magvannak Közép-Amerikában és Sri Lankán is. Általában örökzöld a nagy vacokkehelyből fejlődik, és a *Siparuna*-hoz hasonlóan hasad fel. A *Peumus* (6) *boldus* (boldófa) Chile keménylombú erdeinek endemizmusa, akár terjedelmes fává is nőhet (9.16i ábra). Virágai aprók, ízletes termése csonthéjas. Egyes részei sokféle illatanyagot és alkaloidát tartalmaznak, de gyógyászati hatásuk vitatott, mert erősen mérgezőek is lehetnek. Ennek ellenére különféle teák gyakori összetevője Dél-Amerikában. A névadó *Monimia* három faja Réunion és Mauritius szigetein honos.

*Lauraceae* (babérfélék, 2650). A legismertebb és messze a legnagyobb csoport a *Laurales*en belül, 50 nemzetségben. Taxonómiájuk még nem végleges, belső kladisztikai viszonyaik nem tisztázottak. Általában örökzöld fák vagy cserjék, de vannak közöttük parazita liánok is. Ép leveleik szórtak vagy átellenes állásúak, bőrneműek, illatosak. A virágok kicsik, két- vagy háromtagú örvökből formálódnak (9.13c ábra). A virágtakaró általában kétkörös, a porzók pedig négy kört is elfoglalhatnak – bár egy-egy kör kieshet vagy nektáriummá módosulhat. A portok kopácsszerűen felnyíló. Protogynia zárja ki az önmegtermékenyítést. Jellegzetes a nagy sziklevél. A vacok gyakran felfújt, termésük csonthéjas vagy bogyó, s elsősorban madarak és emlősök terjesztik. Főleg trópusi és ritkábban mérsékelt övi növények, Dél-Amerikában és DK-Ázsiában él a legtöbb. Elterjedésükben a Gondwana szuperkontinens felbomlása játszott fő szerepet, igen sok fajuk reliktum jellegű, főleg szigeteken és magashegységekben. Fontos komponensei az ún. babérlevelű erdőknek, ahol sok, rendszertanilag máshova sorolható faj is erősen hasonlít rájuk (egyik példa a konvergenciára). Több jól ismert haszonnövény tartozik ide, ugyanakkor a legtöbb faj mérgező anyagcseretermékeket halmoz fel. A névadó *Laurus* génuszban csak három faj van. A híres-nevezetes *L. nobilis* (babérfa, 9.17a ábra) a mediterrán régióban él, levele fűszerként és gyógyszerként is számításba jön. Kétlaki, apró virágú fa, termése bogyó. Leveles ágaiból fonták/fonják a görög mitológiára visszavezethető koszorút, a győzelem és dicsőség szimbólumát. A másik kettő Madeirán, az Azori- és Kanári-szigeteken él. A *Persea* génusz 150 fajának fele neotrópusi, a másik fele délkelet-ázsiai, egy pedig (*P. indica*) Madeirán és a Kanári-szigeteken él. Elterjedésben ez a faj van legközelebb Afrikához, ahonnan a génusz származik, és ahonnan a szárazodás következtében mára teljesen el is tűnt. Magas, örökzöld fák, termésük változó méretű bogyó. Közismert a *P. americana* (avokádó, 9.17b ábra), egy közép-amerikai eredetű, legalább 5000 éve kultivált, 20 m magasra is megnövő fa. Amilyen aprók a virágai, olyan nagyok a sok olajat de cukrot nem tartalmazó bogyótermései (akár 20 cm és 1 kg is lehet). Rendkívül vízigényes, termesztése a legtöbb helyen már környezeti problémákkal, Mexikóban pedig bűnözéssel is terhelt. A *Cinnamomum* nemzetség 250 fajából a legismertebb a *C. verum* (fahéjfa, 9.17c ábra), Sri Lankából származó fűszernövény. Maximum 15 m-re megnövő fa, bugában álló zöldes virágokkal, egymagvú csontártermással. Kérgének belső rétege szolgáltatja az ókor óta nagyra becsült fűszert, melynek világtermeléséhez ma már más fajok (*C. cassia, C. burmanni, C. loureioi*) is jelentősen hozzájárulnak. A *Camphora* génuszt ma már különállónak tekintjük, az előzőtől eltér többek között a levélállásban és erezettségben, amit a molekuláris módszerek is alátámasztanak. A *C. officinarum* (kámforfa, 9.17d ábra) viszonylag széles, Vietnamtól Japánig húzódó elterjedési területű örökzöld növény. Egyes példányai 30 m magasak is lehetnek. Illatos virágai szinte jelentéktelenek, levelei fényesek, viaszosak, összetörve erős kámforillatot árasztanak. Díszfaként bevitték az USA-ba és Ausztráliába is, ahol egyes helyeken nemkívánatos invazív gyommá vált. „Sikerességét" egyrészt a levél kámfortartalmának köszönheti, ugyanis avarja más fajok csírázását erősen gátolja. Fekete bogyótermését pedig a madarak igencsak kedvelik, messzire terjesztve magvaikat. A legtöbb faj (545) az *Ocotea* génuszban van, legalábbis egyelőre. Dél-Amerika, Afrika és a környező szigetek az otthonuk. Fák és cserjék, nem meglepő módon babérra emlékeztető levelekkel. Dél-Afrika nagyrabecsült fája az *O. bullata*, szép mintázatú, értékes bútorfát szolgáltat, ezért mára erősen megritkult. A megsértett törzs – szokatlanul ezen a kládon – igen kellemetlen illatot áraszt. Sok egyéb,

trópusi esőerdőkben élő, nagy tömegű fához hasonlóan palánkgyökereket fejleszt (9.17e ábra), megvédve a fát attól, hogy a viszonylag sekély talajban kidőljön. Levelén kis hólyagokat figyelhetünk meg; ezek az ott élő atkák vagy hangyák kis „lakásai" (domatiumok). Az ízeltlábúak szerepe jelentős a levél kártevőinek fékentartásában. A *Sassafras* viszont fajszegény, egy faja észak-amerikai, kettő kínai. Egy fán ovális ép,




**9.17 ábra. a:** *Laurus nobilis*, **b:** *Persea americana,* **c:** *Cinnamomum verum* (India, S. Girdhari, CC BY), **d:** *Camphora officinarum*, **e:** *Ocotea bullata* (Dél-Afrika, levél: D. Turner, CC0), **f:** *Cassytha pomiformis* (Ny-Ausztrália), **g:** *Sassafras albidum* női virág meddő staminódiumokkal (New Jersey, D. Goldman, CC BY-NC, levelek: A. Oommen), **h:** *Aiouea montana* tölgyek makkjára emlékeztető termései (Nicaragua, B.A.G. Namendy, CC BY-NC).

két- és háromlebenyű levelek egyaránt előfordulnak. Az észak-amerikai *S. albidus* (9.17g ábra) kétlaki, a többiek egylakiak. A növénynek szinte minden része hasznosítható (élelmiszer, illatszer, gyógyszer, bútor stb). A liánszerű *Cassytha* 24 faja (pl. *C. pomiformis*, 9.17f ábra) pántrópusi – meleg mérsékelt övi elterjedésű és remek példája a parazitizmus konvergens kialakulásának. Lágyszárúak, és első látásra megtévesztésig hasonlatosak a *Cuscuta* (aranka, 622. oldal) hajtásaira – de a virág és a termés alapján természetesen már nincs hasonlóság, és a babérrokonság egyértelmű. Leveleik aprók, alig láthatók. Csíranövény állapotban a növények még zöldek, majd klorofilltartalmukat lassan elveszítik, de egyes időszakokban fotoszintetizálnak is. Más szóval, inkább hemiparaziták, mint holoparaziták. A gazdanövény rendszerint fás szárába erős szívógyökerekkel hatolnak be és – saját kárukra – könnyen el is pusztíthatják azt. Terméseiket madarak terjesztik. Más szempontból különleges az amerikai *Aiouea* (83) génusz (9.17h ábra): nevében csak magánhangzók vannak, éppen a leggyakoribb öt, a francia gyógyszerész-botanikus F. Aublet (1720–1778) hóbortjának köszönhetően. Az ő idejében egyébként kb 20,000 növényfajt ismertek csak, így az általa leírt 400 új faj komoly hozzájárulás volt kora botanikai ismereteihez. A klád fosszilisan biztosan csak a középső kréta óta ismert.

## *Canellales (= Winterales, 128)*

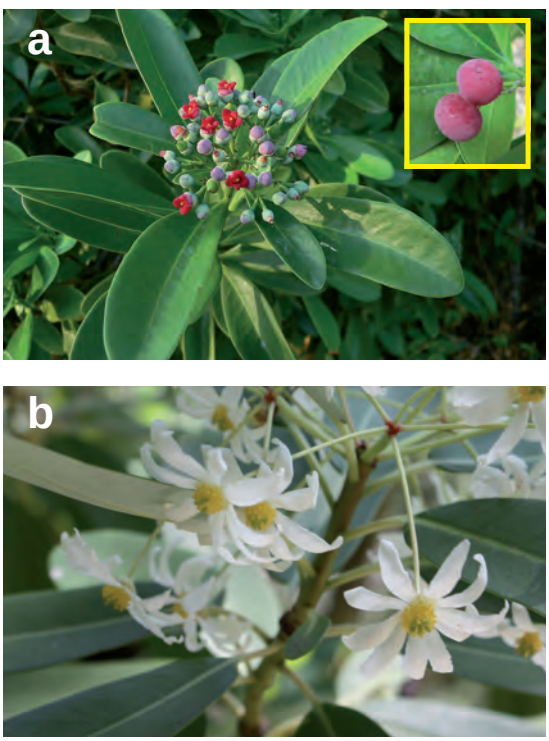
Alacsony fák és cserjék, viszonylag kis virágokkal és a lepellevelektől jól elkülönülő csészelevelekkel. A rostacsőplasztidokban keményítő és fehérjekristályok vannak (vö. egyszikűek). Szünapomorfiáik közül kiemelhető pl. a kevés sejtrétegű külső integumentum. Jelentős az illóolajtartalmuk. Kevés faj kivételével a déli féltekén élnek. Két belső kládot különböztetünk meg. Bizonytalan fosszilis adataik 120 millió éves korra utalnak, az izraeli *Quatanipollis* pollent tekintik az első biztos leletnek, 110 millió évvel ezelőttről.

*Canellaceae* (23). Öt génusz tartozik ide. Jellegzetességük a csővé összenőtt porzótáj. Pollenjük monoszulkát, egyesével és nem csomóban terjed. A fatestben tracheák és tracheidák is találhatók. Floridától Dél-Amerikáig, illetve DK-Afrikában élnek. A Karib-szigetek kisebb fája a *Canella winterana* kérge fahéjra emlékeztet, és fűszerként használatos, termesztik is. Virága és bogyótermése egyaránt vörös (9.18a ábra). A dél-afrikai *Warburgia* (4) fajok malária ellen ható gyógynövények.

*Winteraceae* (105). Ugyancsak öt nemzetség van ezen a kládon. Csak tracheidájuk van (homoxyl fatest), amely alapvetően nyitvatermő tulajdonság (de itt inkább visszafordulásnak tekinthető). Kétivarú virágaikban sok szabad, spirálisan elrendeződő porzó van, folytonos átmenettel a lepellevelek felé. A termőlevelek részben nyitottak, hajtogatott típusúak, felső szélükön a bibefelülettel, mint például a *Drimys* esetében (9.13b ábra). A pollen egypórusú, tetrádban terjed. A beporzást különféle rovarok végzik. Termésük tüsző vagy bogyó. Leveleik gyakran borsos ízűek, így nem igazán kedveltek a növényevők körében. A nyolc *Drimys* faj újvilági, Mexikótól a Tűzföldig élnek. Legdélebben jelenik meg, még a Horn-foknál is, a *D. winteri* (9.18b ábra). A part menti örökzöld erdők domináns fája, akár 20 m magasra is megnő. A leginkább hidegtűrő talán az egész *Magnoliales* kládon, a –20 °C-ot is elviseli (de a fajnév nem a télre utal! vö. 9.6 cédula). A *D. piperita* (Indonézia, Fülöp-szigetek, Új-Guinea) rendelkezik a legváltozékonyabb virágkészlettel, a lepellevelek száma 0–15, a porzóké 7–109, a termőleveleké pedig 1–15!

## *Piperales (4445)*

Összetétele: {*Hydnoraceae* {*Aristolochiaceae* {*Saururaceae, Piperaceae*}}}. Elsősorban lágyszárúak, de kisebb puhafás cserjék és liánok is bőven vannak közöttük. A virágtagok örvösen állanak, az alapszám 3 (trimer virág), ami tipikusan „egyszikű tulajdonság". Az utolsó két kládot többek között az apró virág kapcsolja össze. Gyakori a monoszimmetrikus (bilaterális) virág, ami a lepellevelek összeolvadásának is köszönhető. A levelek többnyire két sorban állanak.




**9.18 ábra. a:** *Canella winterana* (Guadeloupe, Pancrat, CC BY-SA 3.0), **b:** *Drimys winteri* (Chile, L. Mucina).

**9.6 cédula. *Drimys winteri* és a skorbut**

Az első európai utazó, aki ezzel a fával megismerkedett, valószínűleg az angol J. Wynter (1555–1638) volt, a Földet másodikként körülhajózó Sir F. Drake parancsnoksága alatti hajók egyike, az Elizabeth kapitánya. 1578-ban, a (mai nevén) Magellán-szoros előtt partra szállt, és a megfigyelte, hogy a helybeliek előszeretettel fogyasztják a fa kérgét, illetve a belőle főzött teát. Vitt magával belőle, hogy fűszerként ízesítse vele az egyhangú tengerészkosztot. Kiderült, hogy a növény jó ellenszere az addig kezelhetetlennek gondolt skorbutnak (két hajó sikeresen haza is ért). Angol nyelvterületen mind a mai napig Winter kérgének hívják magát a növényt és a drogot is. A tudomány számára Wynter (vagy Winter) nevét Cook kapitány természettudósa, J. R. Forster és fia örökítette meg a faj nevében. A *Wintera* génusszal is rá emlékeznénk, s bár a klád neve még őrzi, maga a génusz már „nincs", mert éppen a *Drimys* szinonimájává lett. Azt pedig csak megjegyezzük, hogy a *Drimys* egy kihalt halnemzetség is egyben – szép példaként abból a sok száz génusznévből amely egyidejűleg (és a nómenklatúrai szabályok által szentesítetten) vonatkozik állatra és növényre egyaránt (lásd még 44–45. oldal).

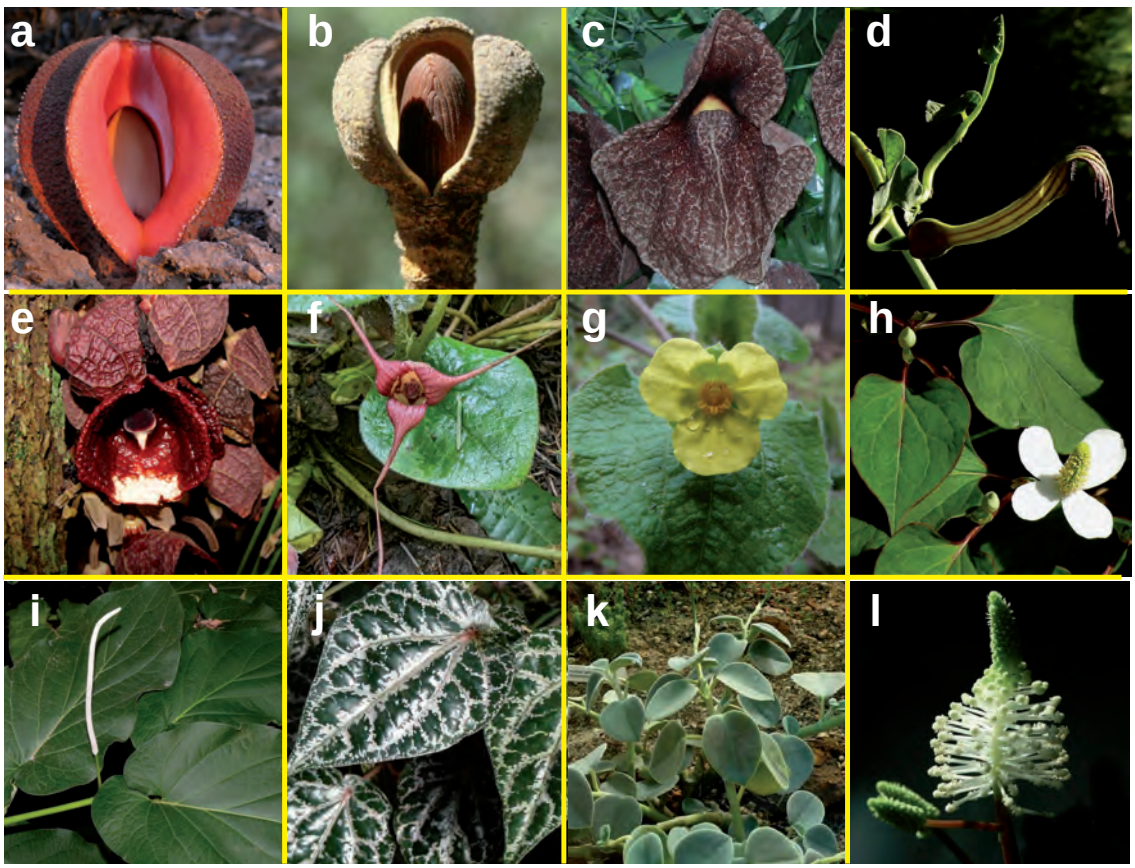
*Hydnoraceae* (17). Minden tagja klorofill és gázcserenyílás nélküli, levéltelen gyökérélősködő – különleges megjelenésű szervezet. Kloroplasztiszukban alig maradt működő gén. Elágazó, terjedelmes rizómával kapcsolódnak áldozatukhoz, amiben erősen válogatnak – azaz gazdaspecifikusak. A növény csak a virágzáskor kerül a földfelszín fölé. A virág nagy, belül hússzínű, erős szőrzettel, kívül repedezett vastag lepellevelekkel. Dögszagot és meleget áraszt magából. Bogarakat ejt csapdába, amelyek csak akkor szabadulnak, ha a pollen megérett, és rájuk is tapadt. Eme „módszer" ömagában igazolja a farkasalmákkal való rokonságot. Föld alatt növekedésnek induló termésük igen sok, akár 90.000 apró magot is tartalmazhat – így növelve annak esélyét, hogy megfelelő gazdanövény közelébe kerüljenek. Főleg a szavannák vagy félsivatagok növényei, a *Hydnora* 10 faja óvilági, a *Prosopanche* 7 faja dél-amerikai (9.19a–b ábra). Az előző porzói a lepelhez nőttek, az utóbbié pedig egy kúpos képletté olvadtak össze.

*Aristolochiaceae* (farkasalmafélék, 610). Öt nemzetség tartozik ide. A mindig forrt, színes virágtakarólevelek száma 3, csak kivételesen van még egy kör. A porzók gyakran ránőnek a bibeszálra és a gynostemiumot alkotják. Az *Aristolochia* (farkasalma) génuszban (400-nál is több faj) a lepellevelek módosultak, megnyúltak, így a virág kétoldali szimmetriájú (9.13d ábra). A lepelcső a megporzó rovarok (főleg legyek) csapdája, mert a (protogyn) virágba jutott rovar a befelé hajló szőrök miatt nem tud kiszabadulni. A túlélést a virágban található nektár biztosítja a rovar számára. Amikor pollen befogadására kész termő beporzódik, a portokok felnyílnak, s a friss pollen a légyre tapad. A szőrök elhervadnak, az állat kiszabadul és a virágport egy másik virágba viszi. Előtte azonban lerakja petéit a virág belsejébe. A farkasalma fajok a hideg, illetve sivatagos területek kivételével világszerte elterjedtek. Nálunk az *A. clematitis* honos, pár cm-es sárga virágokkal. A trópusokon méretesebb fajok is élnek, mint például a közép-amerikai *A. grandiflora*, melynek virága nyúlványaival együtt eléri a 60 cm-es hosszúságot. Rothadó szerves anyag erős szagát áraszt-ja, így legyeket csábít beporzásra. Az *A. gigantea* (9.19c ábra) dél-amerikai trópusi erdők kúszónövénye. Ezt is elsősorban legyek porozzák be, s a növény ugyanazt a „trükköt" alkalmazza, mint a hazai faj. Van olyan farkasalma (*A. rotunda*, 9.19d ábra), ami viszont nem pontosan úgy csalogat, mint a többi rokona. A beporzó nőstény gabonalegyeket csap be a rovar táplálékának, egyes mezei poloskák váladékának a hamisításával. Ennél még szokatlanabb a közép-amerikai *A. arborea* (9.19e ábra) megporzása. A fa virágai a földfelszín közelében fejlődnek, nyílásukban egy szegfűgombára (*Marasmius*) emlékeztető képlettel. Ez megtéveszti az egyébként a gomba fonalaival táplálkozó fonalascsápú legyeket (lényegileg szúnyogokat), amelyeket feltehetőleg illatanyagok is csábítanak. A virágra szálló rovar becsúszik a lepelcsőbe, és csak pollennel megrakodva szabadul onnan, hogy később egy másik virág csapdájában elvégezze a beporzást. Az *Asarum* (kapotnyak) száznál is több faja az északi félgömbön, annak is a mérsékelt klímájú területein él. Európára csak egy jutott (*A. europeum*), annál több É-Amerikára és DK-Ázsiára. Alacsony növények, vese vagy szív alakú levelekkel, tövükön rejtetten nyíló, vöröses, lilás vagy barnás színű, sugaras szimmetriájú virágokkal. A jellegzetes virágú *A. caudatum* (9.19f ábra) Kaliforniától Brit Kolumbiáig terjedt el. Legyek porozzák be, magvait – miután a rajtuk fejlődő tápanyagban gazdag függelék (elaioszóma, 9.7 cédula) igencsak vonzó számukra – hangyák terjesztik. Az *Aristolochia* és az *Asarum* egyes fajai, hatóanyagtartalmuknál fogva, gyógynövények, vagy akár ehetők, másokban – mint pl. az *Aristolochia gigantea* – viszont rákkeltő anyagok képződnek. A kínai *Saruma* egyetlen faja (*S. henryi,* 9.19g ábra) képviseli a kivételes állapotot, hiszen 3 sziromlevele is van, termése pedig tüszőcsoport. A kládból kissé „kilógó" *Lactoris* is egyfajos, a *L. fernandeziana* Robinson Crusoe szigetén, a Juan Fernandez szigetcsoportban (Chile) él, mintegy 1000 példányban. *Lactoris* pollent Dél-Afrikában 100 millió éves rétegekben is találtak. A *Hexagyne philippiana* Brazíliából, kb. 120 millió éves, a legrégebbinek vélt fosszília a *Piperales* kládon.

*Saururaceae* (7). Az ideeső négy génuszt füzéres, csupasz és apró virágokból álló virágzat jellemzi, amit nagy sziromszerű murvalevelek öveznek. A délke-

**9.7 cédula: Magvak és hangyák – kölcsönös előnyök**

Növények és állatok kapcsolata igencsak sokféle lehet. A legérdekesebbek talán azok, amikor a szaporodással összefüggő folyamatok valamelyikét a növény állatokra „bízza". Ilyen a megporzás: annak érdekében, hogy a pollen másik növényre kerüljön a virág fizikai és kémiai ingereknek teszi ki az állatokat, esetleg meg is jutalmazza őket a virágpor egy részével vagy nektárral. Láttunk már szép példákat erre az *Aristolochia* génusz ismertetésekor, de korábban is szóltunk róla (pl. 9.5 cédula). A másik fontos folyamat a termések, illetve magok elterjesztése. Az állatok vagy megeszik a termést, s bélcsatornájukban a mag sértetlenül jut el nagy távolságra, vagy testükre tapadva terjesztik a növényi propagulumokat. Ennél összetettebb a hangyák révén történő terjedés, a myrmekochoria. Ez a növény és a rovar számára is hasznos, ún. mutualisztikus kapcsolat. A növény sok energiát fektet abba, hogy a magvakon apró, húsos, lipid- vagy proteintartalmú és változatos alakú testeket, ún. elaioszómákat fejlesszen. Az elaioszóma vonzó a hangyák számára, a magokat fészkükbe cipelve ezzel táplálják lárváikat. A már feleslegessé vált magokat a hangyák a kolónia „szemétdombjára" viszik, amely viszont bővelkedik a kicsírázó növény számára fontos szerves anyagokban. Elaioszómák sokféleképpen formálódnak a mag vagy a termés különféle szöveteiből. Lengyel et al. (2010) vizsgálatából tudjuk, hogy a hangyákkal való terjesztés igencsak „bevált" a zárvatermők világában: jelen van a fajok 5–10%-ában, és kb. 100–150 evolúciós vonalon, egymástól függetlenül alakult ki – azaz sokszorosan konvergens jelenség. A korán elváló csoportokban (ANA sor) ismeretlen, a *Magnoliidae* kládon is csak az *Asarum* (a fajok több mint felénél), a *Saruma henryi* és a *Peperomia* (*Piperaceae*) egyes fajainál figyelték eddig meg. A később diverzifikálódott csoportokban viszont annál inkább jellemző. Különösen Ausztrália, Európa és É-Amerika keleti része, valamint Fokföld bővelkedik hangyákkal terjesztett taxonokban. A zárvatermők speciációjával párhuzamosan a hangyák is megéltek egy evolúciós robbanást. Erre a jelenségre a kospeciáció vagy kodiverzifikáció fogalmát alkalmazhatjuk.




**9.19 ábra.** A *Piperales* diverzitása. **a:** *Hydnora wisseri* (Namíbia, Naumann et al. 2013, CC BY 4.0), **b:** *Prosopanche americana* (Argentína, L.J. Musselman, CC BY-SA 3.0), **c:** *Aristolochia gigantea*, **d:** *A. rotunda* (Szardínia, Itália), **e:** *A. arborea* (Mexikó, A.L. Hernández, CC BY). **f:** *Asarum caudatum* (California, joergmlpts, CC BY), **g:** *Saruma henryi* (Wuhan, Kína, hilyshao, CC BY-NC), **h:** *Houttuynia cordata*, **i:** *Piper auritum*, **j:** *P. crocatum*, **k:** *Peperomia incana*, **l:** *P. fraseri.*

let-ázsiai *Houttuynia cordata* (9.19h ábra) erősen nedves területek rizómáról könnyen szaporodó növénye. Kissé halízű levelei saláták, teák alkotórésze, és gyógynövényként is számításba jön. A hosszabb és ezért bókoló virágzatú *Saururus* génusz két faja távolra került egymástól, a *S. cernuus* észak-amerikai a *S. chinensis* ázsiai. Ezek is gyógynövények.

*Piperaceae* (borsfélék, 3811). Génuszokban nem, de fajokban annál gazdagabb klád. A *Piper*-re 2375, a *Peperomia*-ra 1415 faj jut, s csak 31 a másik háromra. Mi tagadás, a sok faj közötti tájékozódás nem könnyű, és a csoport rendszertana még távolról sem tekinthető véglegesnek. Edénynyalábjaik két körben vagy szórtan helyezkednek el. Csak mellékgyökereik vannak. Leveleik lágyak, húsosak, szíves vállúak. Apró, párta nélküli, de murvalevéllel övezett virágaik tömött, torzsaszerű füzérbe tömörülnek, erről teljes bizonyossággal felismerhetők. A termés többnyire csonthéjas (9.13e ábra). Esőerdők aljnövényzetének lakói, pántrópusiak, két géncentrummal: Dél- és Közép-Amerika, illetve DK-Ázsia. Afrikában mindössze két fajuk őshonos. A két nagy génusz közötti fő eltérések a következők. A *Piper* fajai 4 m magasra is megnövő liánok, cserjék, ritkán kis fák, a levelek pálhásak, porzó 2–6, bibe 2–5; ugyanakkor minden *Peperomia* alacsony, évelő lágyszárú, levelük pálhátlan, porzó 2, bibe 1. Az indomaláj térségből származó *Piper nigrum* (bors) régóta kultivált fűszernövény, az összes fűszer közül a legtöbb terem belőle szerte a trópusokon. Leletek tanúsága szerint már az egyiptomi fáraók is ismerték, és jó ideig csak a kiváltságosak juthattak hozzá. Más *Piper* fajok is szolgáltatnak fűszert, mint például a mexikói *P. auritum* (9.19i ábra). A délkelet-ázsiai *P. betle* leveleit a bételpálma (*Areca catechu*, 424. old.) termésének ízesítésére, a bétel becsomagolására használják. A csendes-óceáni szigetek növénye a *P. methysticum* (kava), melynek gyökere nyugtató és hangulatjavító hatású anyagokat tartalmaz. Sokfelé termesztik, de fogyasztásával óvatosnak kell lenni, mivel sok káros mellékhatása lehet. Kereskedelmét és használatát egyes európai országok keményen szabályozzák, ami a pacifikus szigetállamokkal konfliktusokat is eredményezett. A *P. kadsura* (japán bors) egyike a fagyot is elviselő kevés fajnak. Közép-Amerika esőerdeiben honos a *P. cenocladum*, egy ún. myrmecophyton. A hangyákkal való kapcsolata nem a magvak terjesztésében mutatkozik meg, hanem a növényevők elleni védekezésben. A *Pheidole bicornis* nevű hangya a növény felfújt levélnyelében lakozik, kis tápanyagcsomagokat kap tőle – melynek fejében megvédi azt a hernyóktól, a levélvágó hangyáktól és más herbivoroktól. Ebbe a szép kapcsolatba ront bele egy bogár, ami szintén a levélnyélben él, és a hangyákat, valamint petéiket fogyasztja. A dél-amerikai *P. crocatum* levelét színes rajzolat díszíti (9.19j ábra). A levél fonákán apró cukorkristályokat választ ki, és az odacsábított hangyák – és ez már nem is újdonság – megvédik a növényt a kártevőktől. A *Peperomia* génusz sok faja epifiton, ami elősegítheti földrajzi elterjedésüket. Sokuknak rendkívül redukált gyökérzete van, ami általában csak rögzítésre való. Leveleik igen vastagok lehetnek, vagyis pozsgásak, mint pl. a bársonyos felületű brazíliai *P. incana* (9.19k ábra). A Kolumbiában és Peruban honos *P. fraseri* füzérei összetett virágzatba egyesülnek (9.19l ábra). Ezeket sok más mutatós levelű fajjal együtt előszeretettel kultiválják melegházakban. A *P. berteroana* jelenlegi ismereteink szerint a madarak által legnagyobb távolságra elterjesztett növény: lelőhelyei a csendes-óceáni Juan Fernandez sziget és a dél-atlanti Tristan De Cunha sziget, egymástól több mint 5000 kilométerre.

## *9.6 Monocotyledoneae* – egyszikűek (80.420)

A zárvatermők valamivel kevesebb mint egynegyede tartozik ide. A klasszikus rendszertan által hosszú idő óta egységesként kezelt csoport monokladisztikus jellegét molekuláris filogenetikai módszerek is sokszorosan igazolták. Figyelemre méltó, hogy a plasztiszgéneken és a sejtmag génjein alapuló elemzések eredményei között jelentős az egyezés. Egyetlenegy kis csoportról (*Trithuria*, 317. oldal) derült csak ki, hogy minden látszat ellenére nem illeszkedik az egyszikűek közé. Az egy sziklevél az embrióban az egyetlen általános, minden taxonra jellemző tulajdonságuk (az egyszikűeket először felismerő J. Ray megállapítása még 1703-ból – de lásd a *Dioscoreaceae* leírását, 344. old.). További fontos, de nem kizárólagos és nem is általános sajátságaik a következők: párhuzamos levélerezet, a rostacsőplasztidokban proteinkristályok (P-típus), szórt edénynyalábok (ataktosztéle, 9.20a ábra) és a mellékgyökérrendszer. Egy pontból (csomóból) egy levél fejlődik, a levélalap félig-meddig átöleli a hajtást. Egyes kétszikűekkel mutatott egyezéseik: szórt nyalábok a tündérrózsáknál is vannak, proteinkristályok a farkasalmaféléknél, mellékgyökerek pedig a borsféléknél is jelentkeznek. A párhuzamostól eltérő levélerezet (az *Alismatales*-ben) kialakulását kladisztikai értelemben visszafordulásnak tekinthetjük, amely elsősorban a környezethez való alkalmazkodás eredménye. Sok más, tipikusan egyszikűnek tekintett sajátság (például a hármas alapszámú virág, két lepelkör) is megjelenik másutt, vagyis e tulajdonságokat az ősi kétszikűektől örökölték, csakúgy mint az egynyílású pollent. A sziromszerű lepel egyébként pleziomorf tulajdonság, legalább két vonalon elvész, és sohasem alakul ki újra. A fajok kétharmadát állatok, nagyrészt rovarok porozzák be, így virágaik meglehetősen feltűnőek. Amennyiben nem azok, akkor kémiai attraktorok képződnek bennük. A leginkább redukált virágú csoportokban szél vagy víz útján történik a megporzás. Ha tulajdonságnak nevezhetjük valaminek a nemlétét

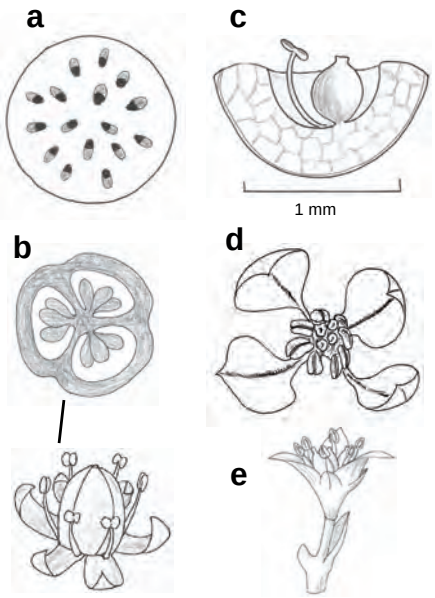
**Definíció:** A *Monocotyledoneae* a legkisebb koronaklád, amelyben megvan az *Acorus calamus*, a *Gymnosctachys anceps* és a *Lilium superbum* (De Queiroz et al. 2020).

(szerintem nem igazán), akkor leginkább a kambium, s így a másodlagos vastagodás hiányát érdemes említeni. A szár általában elsődlegesen vastagodik, szimpodiális, benne a víz- és az anyagtranszport korlátozott, így testmagasságban jelentősen elmaradnak a többi csoporttól (ugyanakkor a leghosszabb, bár fekvő, hajtást itt találjuk, vö. *Arecaceae*). Életformájukból a fás szár gyakorlatilag hiányzik, legtöbbjük évelő vagy geofiton, a *Poales*-en belül pedig gyakori az egyéves forma is.

Az egyszikűeken belüli filogenetikai kapcsolatokat már sokan elemezték, karakter- és molekuláris alapon egyaránt. A 9.6-7 ábra a legfrissebb vizsgálatok (Zuntini et al. 2024) eredményeit tükrözi. Régóta tudjuk, hogy az *Acorus* (kálmos) nem közvetlen rokona az *Araceae*nek (kontyvirágfélék, ahova torzsavirágzata alapján korábban besorolták), hanem alapi helyzetben van az egyszikűek kládján, az összes többi egyszikű testvércsoportjaként. A következő nagy csoport az *Alismatales*, melybe viszont már a kontyvirágfélék is beosztást nyernek. A kladogram fésűszerűen bontakozik tovább, bár a *Dioscoreales* és a *Pandanales,* illetve (éppen az újabb eredmények alapján) a *Liliales* és az *Asparagales* testvércsoportot alkot. A végső nagy klád a *Commelinidae* nevet viseli. Fosszilis leleteik nem túlzottan régiek. Az első egyértelműen idetartozó lelet egy kontyvirágpollen, kb. 110 millió évvel ezelőttről. A legrégebbi virághlelet a *Triuridaceae* (*Pandanales*) csoportba sorolható.

## *Acorus (2)*

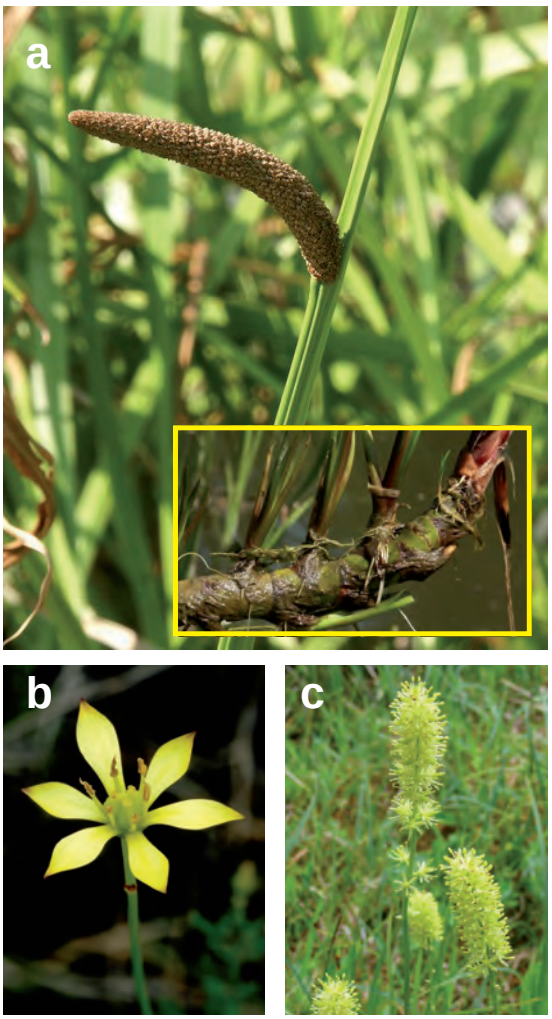
A kálmos (*Acorus*) nemzetség faji szintű rendszerezése bizonytalan, egyes források csak két, mások négy faj létét „ismerik el". Több forrás mindenesetre vagy negyven fajnevet említ, melyek nagy része szinonimának tekinthető. A háttérben nagy genetikai változatosság, a hibridizáció és az ökológiai flexibilitás áll. Első látásra a kontyvirágféléket idézik: apró virágaik tömött torzsavirágzatba tömörülnek, amely egy hosszú, spátaszerű levél hónaljában ül. Ez azonban távoli analógia, a kálmos teljesen önálló alapi csoportot alkot az egyszikűek kladogramján. A virág kétivarú, ötkörös, hat lepellevéllel, hat porzóval és összenőtt termőlevelekkel (9.20b ábra). A kontyvirágoktól elválasztó – nem molekuláris – bélyegük például az illóolajat tartalmazó specializált sejtek (és ennek köszönhetően erőteljes illatuk), a rafidkristályok hiánya és az erősen eltérő portokszerveződés. Az *Acorus calamus* (9.21a ábra) eurázsiai előfordulású mocsári (gyógy)növény. Triploid populációi valószínűleg hibrid eredetűek, sterilisek, így a faj csak ivartalanul (rizómadarabokkal) szaporodik. Rendkívül tűrőképes, kevés növény viseli el nála jobban az oxigénhiányos körülményeket. Az Amerikában élő kálmost sokan ennek alfajaként tárgyalják, míg a kelet-ázsiai *A. gramineus* biztosan külön faj. Fontos: bár az *Acorus* a többi egyszikű testvércsoportja, ez egyáltalán nem jelenti, hogy a többiek őse vagy a legprimitívebb képviselője lenne.




**9.20 ábra. a:** Az egyszikűek szórt edénynyalábjai (ataktosztéle). **b:** *Acorus calamus* egy virága és a termő keresztmetszete, **c:** *Wolffia arrhiza*, **d:** *Potamogeton* virág, **e:** *Petrosavia* egy virág erősen nagyítva.

## *Alismatales (4589)*

Ennek a kládnak kevés morfológiai szünapomorfiája van, például a nagy sziklevél, valamint a klorofillt tartalmazó embrió (ami viszont megvan az *Amaryllidaceae*-ben is). Virágaik ritkán magánosak, rendszerint virágzatba tömörülnek. Termőjük általában szabadon álló levelekből áll (apokarp). Az endospermium speciális, ún. helobiális típusú: az első sejt mitotikus osztódása után a két utódból az egyik szabályosan, sejtesen osztódik tovább, míg a másikból csak a sejtmag osztódik, fal nem képződik. A 14 belső csoport fajszáma rendkívül egyenlőtlen, 3 kládon egy-egy faj van, további 2 kládon pedig csak egy-egy génusz, s míg az *Araceae* fajszáma a 4000-hez közelít, a többi klád diverzitása maximum 135. Emiatt a kondenzált kladogram (9.22 ábra) nem árul el sokkal többet a relatív nagyságukról, viszont hasonló viszonyokat érzékeltet az *Araceae*-n belül is. A *Tofieldiaceae* és *Araceae* leválását követően két fő evolúciós irány bontakozik ki, az egyiken csészére és sziromra tagolódó virágta-

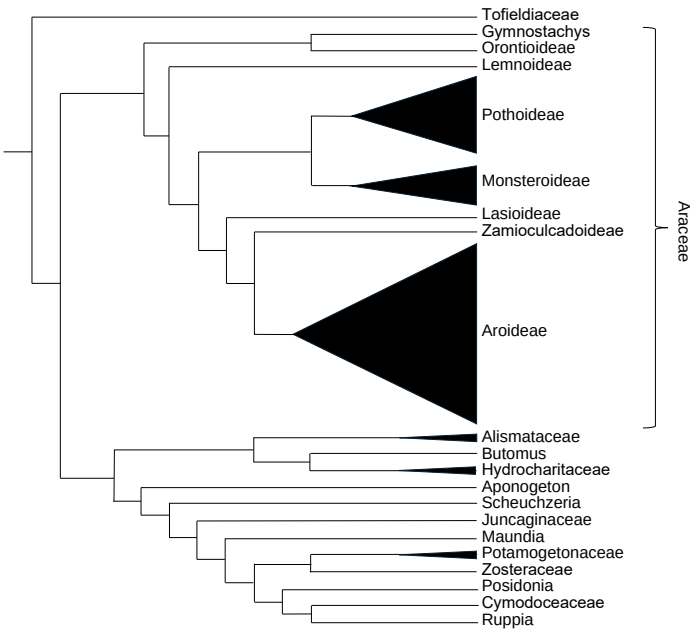



**9.21 ábra. a:** *Acorus calamus,* **b:** *Harperocallis flava* (Florida, A.R. Schotz, Public Domain), **c:** *Tofieldia calyculata* (Bajorország, Eva O. CC BY-NC).

karót találunk, sok porzóval (*Alismataceae*, *Butomus*, *Hydrocharitaceae*), míg a többinél általában a virág redukált, még egy nyílás sincs a pollenen, s az exine is hiányzik. Szinte mindegyik részben vagy teljesen alámerült hínárnövény. Az *Alismatales* fajok döntő többsége trópusi, igen sok vízi életmódú, közöttük kozmopolita fajokkal. A vízieket számos, az életmódjukkal összefüggő különlegesség jellemzi (edények hiánya, a megporzás és a terjedés sajátosságai). Ez lehet az ősi állapot, amely az *Araceae*n belül váltott szárazföldivé, erőteljes speciációt beindítva. A legrégebbi fosszilis lelet talán a 125 millió éves kínai *Sinoherba ningchengensis.*

*Tofieldiaceae* (pázsitliliomfélék, 30). A régi rendszerekben sokfelé „megfordult", mint például a *Liliaceae* linnéi családjában. Korábban archaikusnak tekintett kis csoport, négy génusszal és 30 fajjal. Alacsony, lágyszárú évelők. Vékony leveleik két sorban állanak, egyenlő oldalúak (izolaterálisak). Virágaik szabadszirmúak, alattuk 1–3 álcsészével (calyculus). Termésük tok. Az északi félgömb mérsékelt és hideg övének lakói, de a *Harperocallis* tíz faja Dél-Amerikában él, a tizenegyedik pedig Floridában (a magános virágú *H. flava*, 9.21b ábra). Hozzánk legközelebb a hosszú levelű, fürtben álló, apró virágú *Tofieldia* (13) *calyculata* (9.21c ábra) fordul elő a Kárpátokban, egykoron a Dunántúlon is megvolt.

*Araceae* (kontyvirágfélék, 4066). Korábban alapi helyzetben volt az *Alismatales*en belül, némi meglepetést okozva a klasszikus botanika művelői számára.



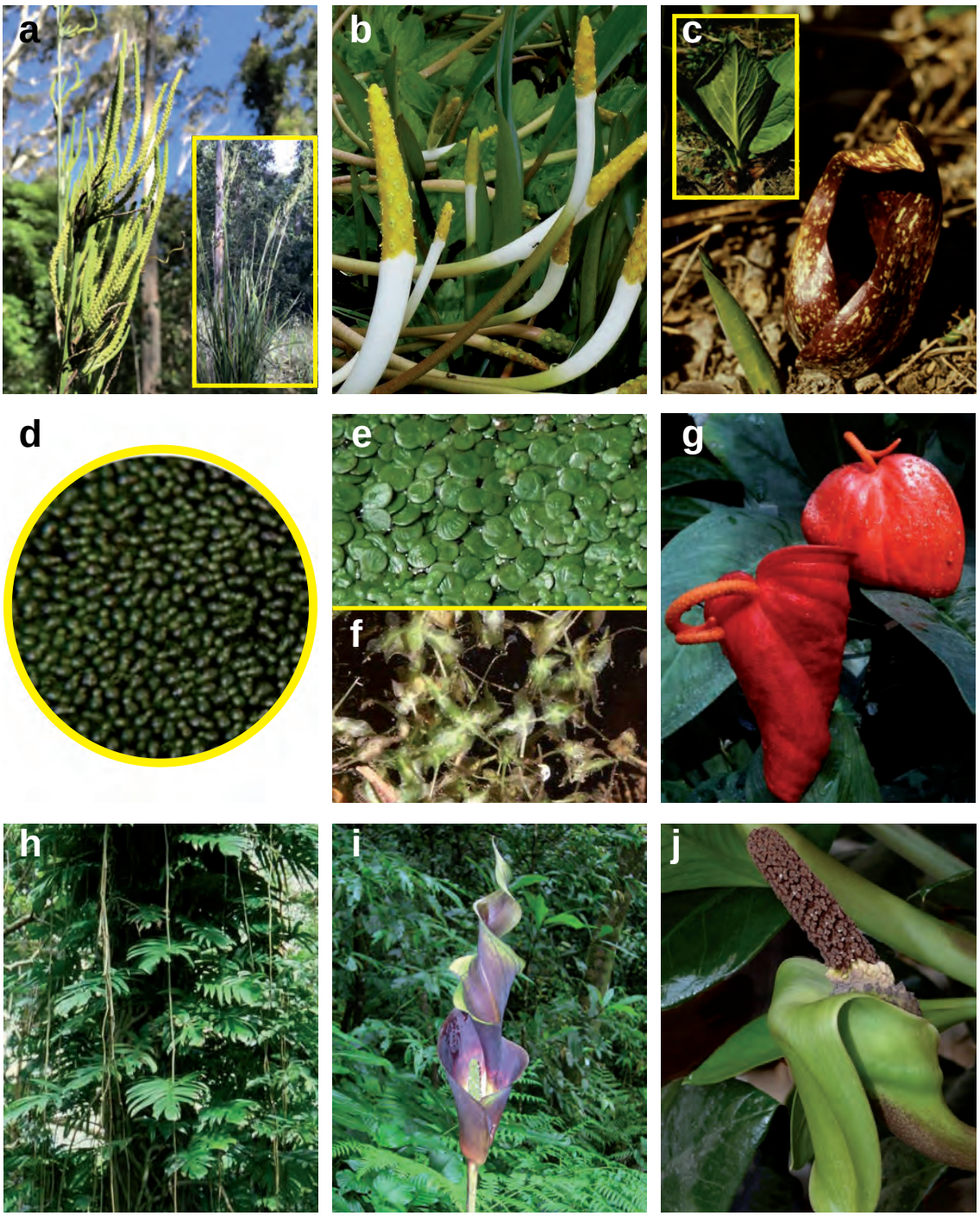

**9.22 ábra.** Az *Alismatales* kondenzált kladogramja, az *Araceae* részletezésével.

Általános jellemzői a rizóma, a húsos torzsán tömörülő sok apró csupasz virág, egy nagy buroklevéllel, a spátával körülvéve. Levelük jól fejlett, igen sokszor szárnyas erezetű és ép, de ritkán szálas vagy összetett is lehet. A virágzat gyakran erőteljes illatú, sokszor kellemetlen szagú, s hőt termel. Legyek és bogarak a fő beporzók. A termés bogyó, ami például denevérek tápláléka is lehet. Általános a rafidkristályok (kalcium-oxalát) jelenléte, ami emberi fogyasztásra alkalmatlanná teszi a zöld részeket. A fenti leírástól jelentősen eltérnek a korábban külön kezelt, de a molekuláris elemzések szerint a kládba beágyazódott *Lemnoideae* fajai. A 143 génuszba sorolt fajok döntő többsége trópusi, esőerdei, de másutt is nedvességkedvelő szárazföldi, kivéve az előző mondatban említetteket és néhány más vízinövényt. A túlságosan száraz területekről, elsősorban a sivatagokból teljesen hiányoznak. A nagy fajgazdagságból a 9.21 ábra diagramját követve emelünk ki néhány tipikus képviselőt, mindig a klád névadójával kezdve.

Kétségtelen, hogy a *Gymnostachys anceps* (9.23a ábra), nemzetségének egyetlen faja emlékeztet az *Acorus*-ra: a nagytermetű növény levelei keskeny szálasak, hosszúak, párhuzamos erezetűek (ami ritkaság az *Araceae*-n belül), kétsorosak, s elérik a 2 méteres hosszúságot. A torzsavirágzatok rövid murvalevelek tövéből nőnek ki, és el is ágazhatnak. Virágai kettes alapszámúak, lepellevelei húsosak, termése sötétkék bogyó. Ausztrália keleti részének meleg és esős *Eucalyptus* erdeinek endemizmusa. Az *Orontium aquaticum* É-Amerika keleti felének lassú mozgású vizeiben és tavaiban él. Levelei oválisak, torzsája gyakorlatilag teljesen csupasz, apró spátája igen hamar elhervad (9.23b ábra). Hasonló, bár szélesebb az elterjedési területe a közel rokon *Symplocarpus foetidus*-nak (9.23c ábra). A meleget termelő, színes spátával burkolt torzsavirágzat kora tavasszal, a jeget vagy fagyott talajt maga körül felolvasztva bújik ki a rizómából. Kellemetlen szaga már ebben az évszakban is magához vonzza a döglegyeket (pl. *Calliphora vomitoria*). Nagy méretű és hálózatos erezetű levelei később fejlődnek ki; érzékeny bőrűek számára érintésük nem ajánlott. Indián kultúrkörökben népszerű gyógynövény és talizmán volt, a fiatal levelek pedig fűszerként hasznosultak. A *Lemna* (békalencse, 14) és kládtársai (37 faj) minden szempontból redukált fejlődésűek. Legfeljebb 1,5 cm-es, vízfelszínen vagy kicsivel alatta lebegő, világszerte elterjedt növénykék. Nincs levelük, testük lényegében véve a levélszerűen ellaposodott vagy felfújt szártagból áll. A *Wolffia*-nak (11/1) még apró gyökere, buroklevele és edénynyalábja sincs. A *W. arrhiza* (vízidara, 9.23d ábra) a legkisebb virágos növény, virága az 1 mm-es szártag felső oldalán lévő üregben jelenik meg, egy bibével és egy porzóval (9.20c ábra). Megporzása víz útján történik, termése szütyő. Elsősorban nem ivarosan, hanem vegetatívan, bimbózással szaporodik. Nagyon jól hasznosítja az oldott tápanyagokat, talán éppen ezért a leggyorsabban növekvő embriós növény. Lam & Michael (2022) számításai szerint egy példányból optimális körülmények között 4 hónap alatt $10^{30}$ utód keletkezne (a Föld tömegével megegyezően) – de ez az exponenciális növekedés természetesen elméleti lehetőségnek is bizarr. Az viszont tényleg igaz, hogy ezek a szapora szervezetek sokfelé invazívak is lehetnek, s károsan befolyásolják a vizek élővilágát. Felmerült, hogy a békalencsék segítségével lehetne megoldani az emberiség élelmezési gondjait. Egy négyzetméteren több proteint termelnek, mint a szója, s néhány országban már komolyan számolnak velük. Nálunk a vízidarán kívül előfordul az egy gyökérszállal bíró *Lemna* hat faja (pl. *L. trisulca*, 9.23e ábra) és az erősebben „gyökeres", nagyobb méretű *Spirodela polyrrhiza* (bojtos békalencse, 9.23f ábra). Méretükkel fordítottan arányos a genom nagysága: az alapi helyzetű *Spirodela* genomja 150 Mb, a leginkább leszármaztatott *Wolffia-é* 1500 Mb. A *Pothos* 70 faja monopodiális kúszónövény az indopacifikus régióból. Spátájuk nem öleli át a torzsát, hasonlóan a neotrópusi elterjedésű *Anthurium* 1360 fajához. Ez utóbbiak inkább talajlakók vagy epifitonok, dekoratív virágzatuknak köszönhetően közismert dísznövények. Costa-Rica szülötte a lángvörös *A. scherzerianum* (9.23g ábra). A *Monsteroideae* pántrópusi elterjedésű, különleges sajátságuk a vegetatív részekben és a virágban is megjelenő trichoszklereid sejtek. Ezek a kemény, tűszerűen szúrós képletek védelmet nyújtanak a növényevők ellen. A *Monstera* (71) a trópusi Amerika nemzetsége, lágyszárúak vagy liánok, hatalmas, ablakos levelekkel. A kúszó fajok akár 20 m magasra is feljutnak kampószerű járulékos gyökereik segítségével. A közép-amerikai *M. deliciosa* termése ehető, bár elsősorban dísznövényként ismert. Hasonló megjelenésűek az *Epipremnum*-ok (16); Kínától Ausztráliáig terjedtek el, s még magasabbra, akár 40 m-re is felmennek. A negatív fototropizmus egyik formája, a szkototropizmus megtestesítői, ami azt jelenti, hogy a növény a sötétség felé nő, támasztékul szolgáló fatörzset keresve. Az *E. pinnatum* (9.23h ábra) fiatal levelei oválisak, épek, az idősebbek jóval nagyobbak és szeldeltek. Paleotrópusi faj, de másutt is meghonosodik. Az *E. aureum* kisebb, ép és gyakran foltos levelű lián, kedvelt – és viszonylag igénytelen – dísznövény, számos kultúrváltozattal. A *Lasioideae* klád legérdekesebb képviselői az indiai *Anaphyllum* két faja, hosszú és csavarodott, a torzsát messze túlnövő spátával (9.23i ábra). A *Zamioculcas* egyetlen fajját, a kelet-afrikai *Z. zamiifolia*-t csak a botanikusok ismerték, míg 1996-ban holland kertészetekből el nem indult diadalútjára. A kontyvirágfélék között egyedülálló módon szárnyalt levelű, és erősen emlékeztet a *Zamia* cikászokra (262. oldal) – s leginkább akkor lepleződik le, ha virágzik (9.23j ábra). Élénkzöld leve-

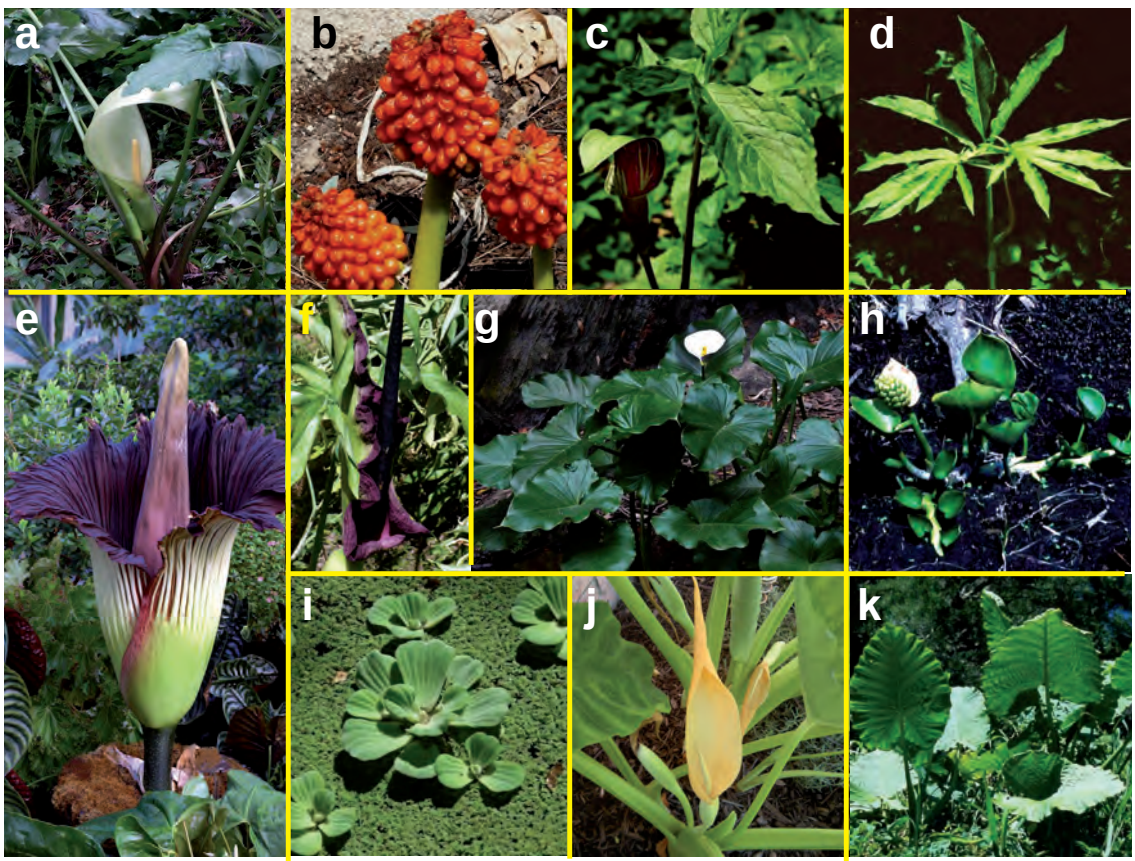
le és az öntözéstől való relatív függetlensége (rizómái vizet tárolnak) miatt mára népszerű dísznövénnyé vált.

Az *Arum* (kontyvirág, 27/2) a névadója a legnagyobb belső kládnak is: két tucatnál több faja eurázsiai, mediterrán géncentrummal. Lágyszárú évelők, erős rizómával, nyilas vállú levelekkel, fehéres vagy színes spátával, bogyóterméssel. A torzsán legalul vannak a női virágok, felettük pedig a porzósak gyűrűje. Efelett




**9.23 ábra.** Az *Araceae* klád első leágazásainak tipikus képviselői. **a:** *Gymnostachys anceps* (New South Wales, blueeyeslacewing, CC BY-NC), **b:** *Orontium aquaticum,* **c:** *Symplocarpus foetidus* (Ontario), **d:** *Wolffia arrhiza*, **e:** *Lemna trisulca*, **f:** *Spirodela polyrrhiza*, **g:** *Anthurium scherzerianum,* **h:** *Epipremnum pinnatum* (Tajvan), **i:** *Anaphyllum wightii* (Kerala, India, E. Shyamal, CC BY-.SA-3.0), **j:** *Zamioculcas zamiifolia.*

egy szőrökből álló öv húzódik, ami a farkasalmákhoz hasonlóan rovarokat ejt csapdába. A főleg legyekből álló megporzókat a gyorsan felmelegedő virágzatban képződő illatanyagok vonzzák. A kontyvirágok rendszere és nevezéktana meglehetősen zavaros, sok a szinoníma, a fajként leírt alfaj és változat. Annyi biztos, hogy nálunk az *A. orientale* és az *A. maculatum* él, illetve az utóbbinak egy másik fajjal, az *A. cylindraceum*-mal (régebben *alpinum*) alkotott hibridje is előkerült (*A. ×soói*, Mosonmagyaróvár mellől), ami még Spanyolországban is előfordul. A melegedő virágzatot Lamarck figyelte meg először az *A. italicum*-on (9.24a ábra). Ezt a fajt gyakan ültetik, és más kontinenseken is meghonosodott. Az egyetlen ősszel virágzó kontyvirág az *A. pictum*, melynek termése csak a következő nyáron érik be (9.24b ábra). Nehéz feladat a többi génuszt részletezni, akár felsorolni, s a teljesség igénye nélkül térünk ki néhány nevezetesebbre. Az *Arisaema* diszjunkt elterjedésű, Kelet-Ázsia. illetve É-Amerika kontyvirágjait foglalja magába. Nevezetességük a növényeknél ritka szekvenciális hermafroditizmus. Az amerikai *A. triphyllum* (9.24c ábra) fiatalon hímnemű, majd kétivarúvá, és ezután tisztán nőneművé válik. Az *A. dracontium* (9.24d ábra) többször is nemet válthat; kicsi virágai porzósak, a nagy virágok termősek. A nemváltás mögött az erőforrásokhoz való hozzáférés és a növény fitneszének optimalizálása áll – ami végül is a szaporodási sikeresség záloga, és evolúciósan előnyös. Trópusiak az amerikai *Dieffenbachia* (66) és az Ázsiában is élő *Philodendron* (600) fajok, elsősorban levéldísznövényként ismertek minálunk. Az *Amorphophallus* (250) nemzetségben igen magasra növő fajok is vannak, a szumátrai *A. titanum* (titánbuzogány, 9.24e ábra) eléri a 3 m-t is, így a legnagyobb el nem ágazó virágzatú faj (vö. ernyőpálma, 423. old.). Bűzös illatával megporzó rovarokat csalogat. Mintegy kétszáz fajtársa paleotrópusi elterjedésű, s vannak közöttük kellemes illatot árasztó növények is. Talán még erősebb a nyugat-mediterrán szigeteken élő *Helicodiceros muscivorus* (9.24f ábra) szaga, hőtermeléssel kiegészülve döglegyeket vonz magához. Mérések szerint a külső hőmérsékletnél 12 °C-kal magasabbat is tud ez a különleges megjelenésű növény. Beporzódási stratégiája hasonló a többi konty-




**9.24 ábra.** Az *Aroideae* diverzitása. **a:** *Arum italicum*, **b:** *A. pictum*, **c:** *Arisaema triphyllum,* **d***: Arisaema dracontium,* **e:** *Amorphophallus titanum* (US Botanical Garden, Public domain), **f:** *Helicodiceros muscivorus* (Szardínia), **g:** *Zantedeschia aethiopica* (Dél-Afrika), **h:** *Calla palustris* (Ontario), **i:** *Pistia stratiotes,* **j:** *Colocasia esculenta* (Cleombrotus, CC BY-SA 4.0), **k:** *Alocasia odora* (Tajvan).

virágféléhez. Dél-Afrika az őshazája a *Zantedeschia* 8 fajának, közülük legismertebb a *Z. aethiopica* („kálla", 9.24g ábra), kedvelt dísznövény és nagyon nem szeretett invazív betolakodó szerte a trópusokon. Az igazi *Calla* egyfajos (*C. palustris,* 9.24h ábra): hűvös mérsékelt övi elterjedésű az északi félgömbön, lápokban és kisebb tavakban él. A *Pistia stratiotes* (9.24i ábra) is vízinövény, elsőként a Nílusból írták le, ma már a trópusi és szubtrópusi területek invazív növénye világszerte. Tavak és lassan mozgó folyók felületét teljesen beboríthatja, helyenként nálunk is elszaporodik. Vastag levelei rozettában állanak, spátája pár mm-es csupán. Gazdaságilag talán a *Colocasia* (15) *esculenta* (táró, 9.24j ábra) a legfontosabb kontyvirágféle. Délkelet-Ázsiából származik, nagy keményítőtartalmú hagymagumójáért az ókor óta termeszitik Európában is, így egyike a legrégebbi kultúrnövényeinknek! Hasonló hozzá az *Alocasia* (91), szintén nagy, időnként díszes levelekkel. Az *A. odora* ( 9.24k ábra) levelét és szárát is fogyasztják szerte DK-Ázsiában, de csak igen alapos előkészítés után, hiszen ez a faj sem mentes a rafidkristályoktól.

*Alismataceae* (hídőrfélék, 100). Lágyszárú évelők, de a környezettől függően egyévesek is lehetnek. 15 génuszt ismerünk. Levelük ovális, nyilas vagy kerekded, erős középső érrel, párhuzamos erezettel és vékony keresztérekkel. Nyelük levélhüvellyel illeszkedik a szárra. Fehér tejnedvet tartalmaznak. Virágzatuk összetett, rendszerint örvökben álló oldalágakkal, vagy ernyős, de a virágok magánosak is lehetnek. Virágaik szabályosak, egy- vagy kétivarúak, hármas alapszámmal. Sok termőlevelük és porzójuk van, ez utóbbi két körben álló 6 porzóból kiinduló másodlagos sokszorozódás eredménye. Érdekességük, hogy – egyszikűtől szokatlan módon – 2 vagy több pórus is lehet a pollenjükön. Kozmopolita elterjedésűek, de hiányoznak a hideg övben és a sivatagos területeken. Több fajuk eredeti élőhelyétől távol is meghonosodik. Mocsarak, lápok, folyópartok, tavak és egyéb vízi élőhelyek gyakori lakói az *Alisma* (hídőr, 9/2, 9.25 ábra) és a *Sagittaria sagittifolia* (nyílfű). A *Hydrocleys nymphoides* (9.26a ábra) Dél-Amerika és a karibi régió növénye, virága emlékeztet a *Nymphoides*-re (587. old.), innen az elnevezés. Az *Echinodorus* kb. 40 faja kivétel nélkül amerikai, néhányan akvaristák kedvelt növényei. A *Damasonium* viszont igazi kozmopolita génusz, ugyanakkor fajai szűkebb elterjedésűek: három Európában is megvan, egy csak Ausztráliában él, egy pedig az USA nyugati államaiban (*D. californicum,* 9.26b ábra).



**9.25 ábra.** *Alisma plantago-aquatica.*

*Butomus* (1). A *B. umbellatus* (virágkáka, 9.26c ábra), bogernyős virágzatban álló, kétkörös virágtakaróval, egymásra hasonlító, bár eltérő színezetű szirom- és csészelevelekkel jellemezhető virágokkal, hosszú, háromélű levelekkel. Termése csoportos tüsző. Eurázsiai elterjedésű faj, nálunk is gyakori.

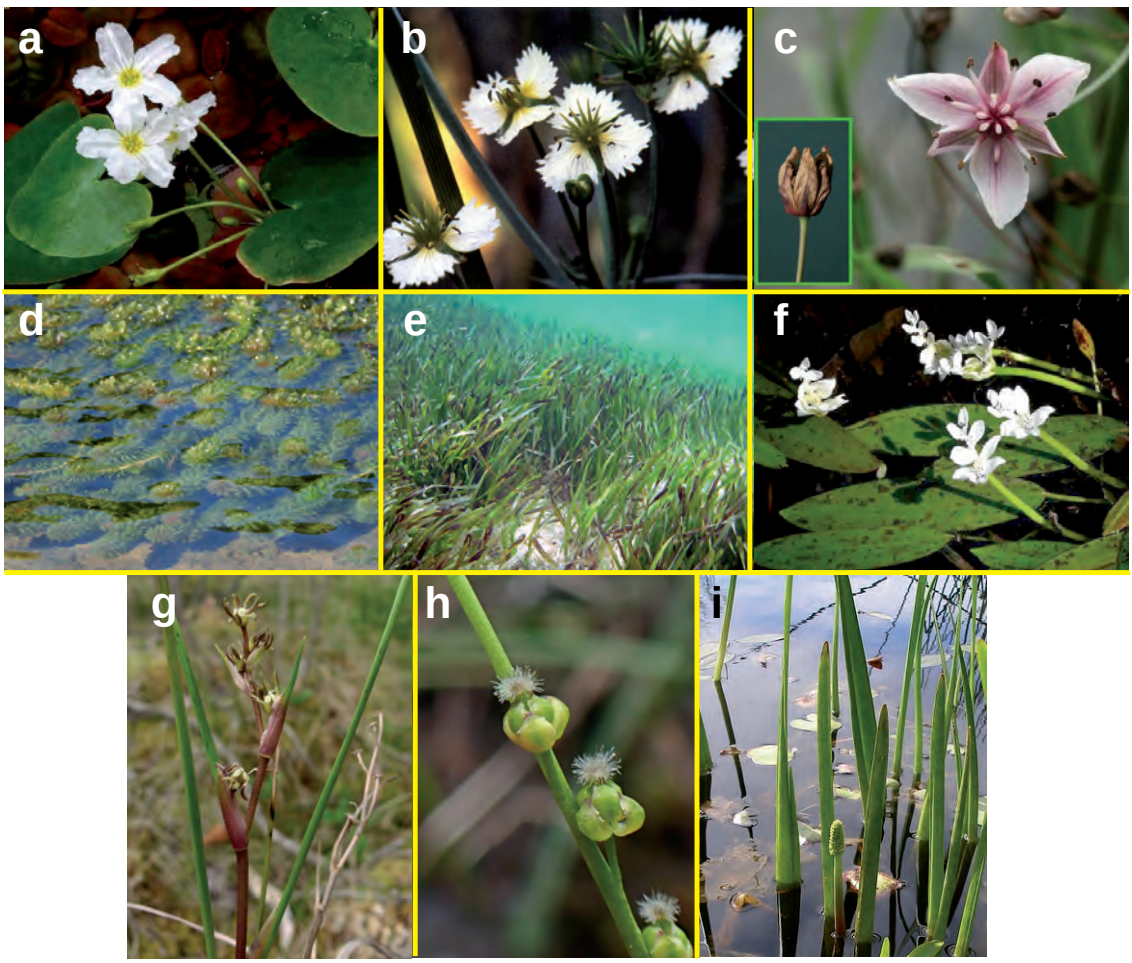
*Hydrocharitaceae* (békatutajfélék, 141). Morfológiailag kevéssé egységes, de egyértelműen monofiletikus csoport. Világszerte elterjedtek, bár a hídőrfélékhez képest kisebb kontinentális áreával, viszont megtalálhatók a tengerekben is. Virágaik általában magánosan jelennek meg a hajtás csúcsán. A *Hydrocharis* (békatutaj, 3/1) virágtakarója csészére és pártára különül, a virág egyivarú, a termőlevelek nagyszámúak, csakúgy mint a *Stratiotes aloides* (kolokán) esetében. A *Vallisneria* (15) génuszban hasonló virággal, de csak három termőlevéllel találkozunk. Porzós virágai leválnak a növényről, s a vízen úszva jutnak el a termősökhöz. A *Najas* (tüskéshínár, 39/2) virágai is egyivarúak, de redukáltak – a porzós virágban egy porzó, a termősben pedig egy termőlevél van. Tüskés-szúrós levelű, legyökerező hínárnövények. Az *Elodea* (átokhínár, 7) amerikai eredetű, teljesen alámerült életformájú hínárnemzetség, a többi kontinensen erőteljesen terjed, különösen az *E. canadensis*. Ugyancsak inváziós a *Hydrilla verticillata* (9.26d ábra), az óvilági meleg vizek hínárja. A múlt században az USA-ban felelőtlenül szabadba engedték néhány példányát, azóta igen agresszív özönnövénnyé vált. Allelopatikus anyagcseretermékeivel a tócsagazféléket teljesen visszaszorítja. Kimutatták, hogy túlzott felmelegedés hatására C4-es fotoszintetikus utat választ, bár Kranzanatómia nélkül (9.8 cédula). Az *Egeria* (3) *densa*-ról is kiderült, hogy alacsony $CO_2$-koncentráció kiválthatja a C4-re váltást. Talán ennek is köszönhető, hogy ez a faj is kiterjesztette földrajzi elterjedésének határait. Korábban csak Dél-Amerikában élt, ma már az összes kontinensen terjedőfélben van. A *Lagarosiphon* (9) afrikai, kétlaki hínárféléket összesít. Leveleik sűrűn

állanak, szinte örvösek. Az *L. major* rajta van az EU invázós fajlistáján, nálunk legfeljebb meleg vizes források környékén lelhetők fel akváriumból kiszabadult példányai. A *Thalassia* (2) és *Halophila* (19) tengeri nemzetségek, közös jellemzőjük, hogy pollenjüket gyöngysorszerűen összetapadva szállítják a hullámok (hidrofilia), és testükhoz tapadva mindenféle gerinctelenek. A *Th. testudinum* (9.26e ábra) a Karib-tenger és a Mexikói-öböl homokos és iszapos partszakaszainak állományalkotója, teknősök és növényevő halak tápláléka. Tiszta vízben akár 30 m-es mélységig is lehatol.

*Aponogeton* (56). Afrika, DK-Ázsia és Ausztrália trópusi és meleg mérsékelt övi vizeinek lakói. A száraz időszakot nyugalmi állapotban gumóval vészelik át. Színes virágok füzére, vízen úszó nyeles levelek jellemzik őket. Fokföld az őshazája az *A. distachyos*-nak (9.26f ábra). Gumós rizómája az aljzatban rögzül, leveleinek nyele akár 1 méter hosszú is lehet. Virágai a víz fölé emelkedő Y alakban elágazó füzérben sorakoznak. Bimbója és virága a dél-afrikaiak húsételeinek elmaradhatatlan alkotórésze. Nem meglepő állítás, hogy sokfelé meghonosodott, például Ny-Európában is.

*Scheuchzeria* (1). A *S. palustris* (álszittyó, 9.26g ábra) árválkodik ezen a kládon. Az északi félgömb tőzegmohalápjainak lakója, pl. a Kárpátokban. Levelei két sorban állanak, fürtös virágzatát nagy murvalevelek övezik. Zöldessárga virágaiban hat szabad lepellevél, 6 porzó és 3 termő van – vagyis megfelel az egyszikű alaptípusnak.

*Juncaginaceae* (kígyófűfélék, 30). Három génusz (de *Juncago* nincs) szerepel ezen a kládon. Mocsári vagy vízinövények, hosszú és hüvelyes alapú levelekkel, fürtben vagy füzérben álló apró virágokkal. Két fajuk nálunk is él, bár eléggé ritkák: a *Triglochin* (25) *maritimum* szikeseken, a *T. palustris* (9.26h ábra) lápréteken, mocsarakban.




**9.26 ábra**. **a:** *Hydrocleys nymphoides,* **b:** *Damasonium californicum* (USDA-NRCS PLANTS Database, Public domain), **c:** *Butomus umbellatus*, **d:** *Hydrilla verticillata* (Texas, L. Swift, CC BY-NC), **e:** *Thalassia testudinum* (Bahama-szk., J. St. John, CC BY 2.0), **f:** *Aponogeton distachyos* (Dél-Afrika), **g:** *Scheuchzeria palustris* (Wisconsin, A. Gunnar, CC BY), **h:** *Triglochin palustris* (British Columbia, T. Ehlers, CC BY-NC ), **i:** *Maundia triglochinoides* (Ausztrália, eyeweed, CC BY-NC-ND).

**9.8 cédula: C3-as versus C4-es fotoszintézis és a zárvatermők**

Anélkül, hogy a növényélettani-biokémiai részletekbe belemennénk, érdemes pár szót szentelni ennek a témának, mielőtt az ökológiai/rendszertani vonatkozásokra kitérnénk. A növények túlnyomó többsége a régebben ismert, „klasszikus" fotoszintetikus utat követi: a $CO_2$ egy három szénatomos cukorba (ribulóz-1,5-biszfoszfát) épül be a RuBisCO enzim segítségével (csak emlékeztetőül: ennek két alegysége van, a nagyobbik a kloroplasztisz genomjában kódolódik, és szekvenciája hosszú ideig központi szerepet játszott a növények molekuláris filogenetikájában). Ez a folyamat a karboxiláció. Ezután a glükóz a Calvin-ciklus bonyolult körfolyamatában szintetizálódik. Csakhogy a RuBisCO egy másik reakciót is katalizál, mert van egy oxigenáz funkciója is, ami éppen ellentétes hatású: a korábban megkötött szén fotorespiráció révén visszakerül a légkörbe. Ez utóbbi a hőmérséklet növekedésével és a levél szövetében a $CO_2$-koncentráció csökkenésével (pl. a gázcserenyílások záródása miatt) válik erőteljessé, és nagy veszteséggel jár a növény számára. Összességében ez a folyamat tehát nem túl hatékony, mégis általános a növényvilágban.

A szénvesztést egyes növények egy sajátságos kémiai folyamat segítségével tudják minimalizálni. A szervetlen szén a foszfoenol-piruvát enzim segítségével egy négy C-atomos szerves savat (oxálecetsav) képez, majd egyéb intermedierekké alakulva kerül a RuBisCO környezetébe. Itt $CO_2$ szabadul fel, melynek megnövekedett koncentrációja a karboxiláció irányába tereli a folyamatokat. Ez azonban csak akkor működik, ha a fixáció és a karboxiláció egymástól elválasztva zajlik: a $CO_2$ megkötés a növény mezofill sejtjeiben megy végbe, majd a négy C-atomos molekulák a kloroplasztiszokat nagyobb mennyiségben tartalmazó hüvelyparenchima sejtekbe diffundálnak, s ott szabadul fel a $CO_2$. Mivel itt kisebb az $O_2$ relatív koncentrációja, csökken a fotorespiráció, és nő a fotoszintetikus termékek mennyisége. A hüvelyparenchima és az őket övező mezofill sejtek közelsége elengedhetetlen: egy nyalábba rendeződve alkotják az ún. Kranz-sejtes anatómiát (Kranz = koszorú, gyűrű [német]). Ritka kivételként a kompartmentalizáció egy sejten belül is megtörténik, mint például a *Chenopodiaceae* néhány fajánál és a *Hydrilla* esetében is (von Caemmerer et al. 2014).

A C3-as és C4-es utakat összehasonlítva nemcsak a szén hasznosulása, hanem a felhasznált víz mennyisége is kulcsfontosságú. Kiszámolták, hogy azonos környezeti feltételek mellett egy C3-as növény 833 vízmolekulát használ fel egyetlenegy $CO_2$ molekula megkötéséhez, míg C4-es rokona csupán 277-et. Ez természetesen óriási előnyt jelent igen meleg és száraz környezetben, még akkor is, ha a C4-es úton több ATP-re van szükség, mint a C3-ason. Bár a C4-es út speciális biokémiai és morfológiai módosulásokat feltételez, mégis vagy 60-szor, egymástól függetlenül kialakult az evolúció során, de csak a zárvatermőknél. Vagyis a konvergens növényi evolúció egyik legszebb példája a C4-es fotoszintetikus út kialakulása, amelynek persze többféle altípusa ismeretes. Egyszikűeknél három kládon jelent meg, a *Hydrocharitaceae*, a *Cyperaceae* és a *Poaceae* csoportokban, különösen sok fajnál az utóbbi kettőben, amelyek a trópusi és meleg mérsékelt égöv szavannáinak, pusztáinak és egyéb arid vegetációjának fontos elemei. A kétszikűek körében sokszor felbukkant – de összesen 1000-nél alig több fajban (főleg a *Caryophyllales*-ben). A konvergencia-rekord ellenére a C4-es növények fajszáma csak 8,000 körül van, ami a zárvatermők fajkészletének mindössze 3%-a! Biomasszában már jobban állanak, ugyanis a növényi össztömeg 5%-át alkotják. Egyes számítások szerint viszont a szárazföldi szénfixáció 23%-áért ők felelősek. A C4-es csoportok igen fiatalok, a legidősebbek (a fűfélék közül) is „csak" 35 millió éve jelentek meg a Földön, az oligocénben. A kiváltó okok legfontosabbika a légköri $CO_2$-koncentráció csökkenése volt: a kréta elején kb. tízszer annyi volt a levegőben mint az oligocénben. A $CO_2$-felvétel fokozásával, a gázcserenyílások aktivizálásával ez ugyan ellensúlyozható, de csak ott ahol nem gond a vízveszteség. A száraz és meleg területeken viszont a túlélés alapfeltétele volt a C4-es fotoszintézis kialakulása. Miután a zárvatermőkön kívül más növények nem képesek erre a „trükkre", nyugodtan kimondhatjuk, hogy korábban biztosan nem léteztek C4-esek a Föld flórájában. A lágyszárúság alapfeltételnek tűnik, magas fák egyáltalán nincsenek közöttük, 10 m-es cserje is csak hat kutyatejféle nő Hawaiin, és két disznóparéjféle ismeretes a Közel-Keletről. De náluk is lágyszárú állapotból alakult vissza a fás szár (ún. karakter-visszafordulás) s valószínű, hogy a C4-es fotoszintézis már eleve megjelent lágyszárú őseiknél.

*Maundia* (1). A *M. triglochinoides* (9.26i ábra), Kelet-Ausztráliában honos. Fajneve mutatja, mihez áll morfológiailag a legközelebb. Hosszú levelei háromszög keresztmetszetűek. Mocsarak és állóvizek nem gyakori növénye.

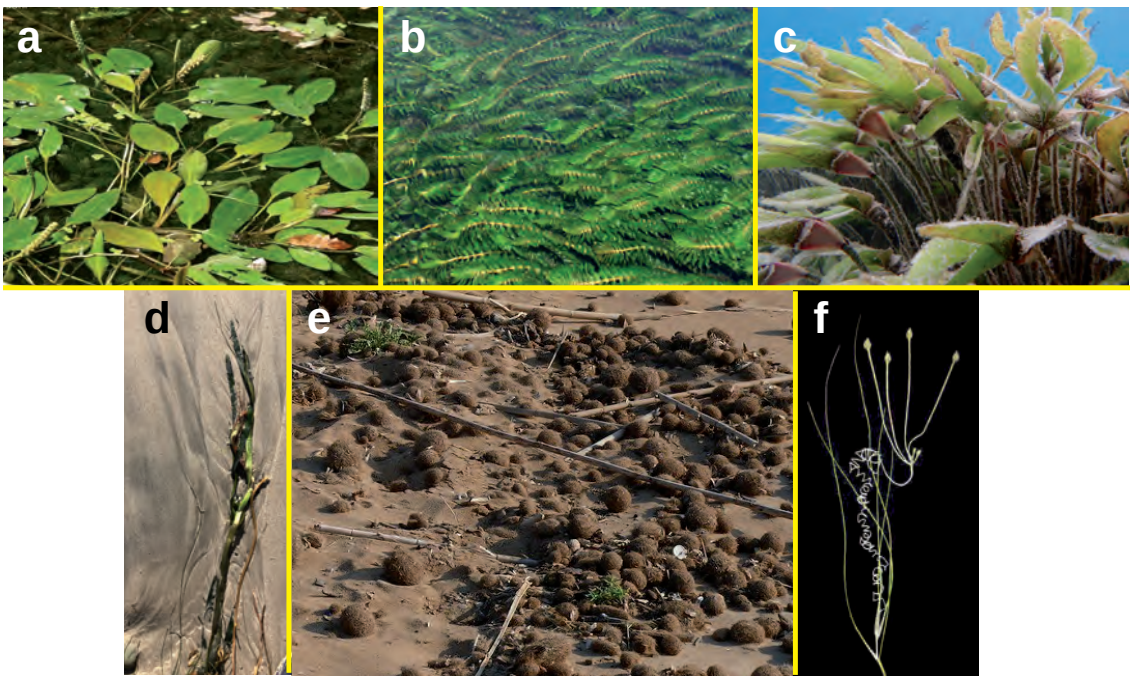
*Potamogetonaceae* (békaszőlőfélék, 107). Évelő lágyszárúak, rizómával rögzülnek az aljzaton. Leveleik vagy a felszínen úsznak, vagy alámerültek, gázcserenyílások nincsenek rajtuk. Gyakori a heterofillia: a felszínen úszó és az alámerült levelek eltérő alakúak. Virágrészeik alapszáma 4, de párta nincs. A pollen hasítéka fejletlen. Világszerte elterjedtek, különösen a mérsékelt övben. Az öt génuszból a legtöbb faj, 84, a *Potamogeton*-ba tartozik, nálunk is él vagy 15 (pl. *P. natans*, 9.27a ábra). Leveleik részben szórtak, részben átellenesek. Egyszerű virágaik a víz fölé nyúló füzérbe egyesülnek. A porzó húsos függelékei lepelnek tűnnek (9.20d ábra). Hasonló hozzájuk a *Groenlandia* egyetlen faja, a *G. densa* (9.27b ábra), melynek minden levele

átellenes. Eurázsiai-afrikai elterjedésű, Grönlandon egyáltalán nem fordul elő (hiszen a svájci J. Gay nem a nagy szigetről, hanem a német botanikus, J. Groenland tiszteletére nevezte el). A *Zannichellia* (tófonal, 5/1) levelei szálasak, teljesen alámerültek. Virágai aprók, redukáltak, a hím virágban csak egyetlen porzó van, a nőiben négy termőlevél található, amit hártyás lepel védelmez. A megporzás a víz alatt történik. Termése lapított, enyhén ívelt kürt alakú. A *Z. palustris* kozmopolita faj, a brakkvizet is elviseli.

*Zosteraceae* (20). Kizárólag tengerekben él a klád két génuszának és a következő két klád (*Posidonia, Cymodoceaceae)* minden faja (általánosan: „tengeri füvek"). A *Zostera* (15) levelei szalag alakúak, sztóma nélküliek. Virágzatuk lapított torzsa, melynek adaxiális (felső) oldalán jelennek meg a kis virágok. A torzsát spáta veszi körül. A tengeri füvek pollenje különleges alakú: fonalas, exine nélküli sima felszínnel. Elterjedésük „szigetszerű", olyan értelemben, hogy Kelet-Afrika, Ausztrália, az Észak-Atlanti tengerek és a Földközi-tenger valamint a Csendes-óceán északi régiójában, a Kászpi-tóban és Chile partjainál élnek. Mélyre lehatolnak, 11 méterről is előkerültek már. Számos felhasználási módjuk ismert, az emberi fogyasztástól a tetőfedésig. A *Z. marina* (9.27d ábra) a leggyakoribb faj az északi félgömb kevésbé meleg vizeiben. Genomját már feltérképezték, kiderítve, hogy a tengeri életmód igencsak megváltoztatta a génösszetételét. Sok felesleges gén kiesett (pl. a sztómák működésével, az UV-védelemmel kapcsolatosak), ugyanakkor makro-algákra emlékeztető sejtfalanyagok jelentek meg benne, a zárvatermők között egyedülálló módon. Egyes klónjai elérhetik az 1400 éves kort is.

*Posidonia* (9). A génusz érdekes elterjedésű: Európában (1 faj), illetve Délnyugat-Ausztrália (a többi faj) mediterrán régióiban őshonos. Leveleik rostjait a hullámzás kisebb gömbökké, labdákká sodorva veti a partra (9.27e ábra). Virágaik teljesek, virágzatuk elágazó, fonalas pollenjüket a víz terjeszti. Bőven hoznak termést, de szaporodásuk döntően vegetatív. Az európai *P. oceanica* klonális telepei több km átmérőjűek is lehetnek, korukat illetően egyes becslések egészen 200.000 (!) évig felmennek. Magyarázatul szolgálhat az a tény, hogy a növény igen lassú növekedésű: vízszintes rizómái évente 6 cm-t haladnak előre, míg egy új levél kifejlődése 50 napig tart. A tengerfenék *Posidonia* gyepei hatalmas mennyiségű szén-dioxidot képesek abszorbeálni (területegységre számítva az amazóniai esőerdőknél is többet). Ökológiai jelentőségük amúgy is igen nagy: a partvonalat védik az eróziótól, és számos élőlénynek nyújtanak otthont és táplálékot.

*Cymodoceaceae* (17). Osztályozásuk változó, általában 5 génuszt különböztetnek meg. A trópusi tengerek növényei, de Amerikában inkább csak a karibi térségben vannak jelen, ugyanakkor megtalálhatók a Földközi-tengerben. Minden faj kétlaki, ami kizárja az önbeporzást. Pollenjük, hasonlóan a többi tengeri fű virágporához, hosszúkás, akár az 5 mm-t is elérheti.




**9.27 ábra. a:** *Potamogeton natans*, **b:** *Groenlandia densa* (Spanyolország, D. Perez, CC BY 3.0), **c:** *Thalassodendron ciliatum* (Tanzánia, P.-L. Stenger, CC BY-NC), **d:** *Zostera marina* (California, PaulaBetz, CC BY-NC), **e:** *Posidonia oceanica* (Szardínia), **f:** *Ruppia polycarpa* (Ausztrália, K. Thiele, CC BY-2.0)

Többségük monopodiális elágazású évelő lágyszárú, de az *Amphibolis* (2) és a *Thalassodendron* (3, 9.27c ábra) elfásodó és szimpodiális. Az ebbe a két génuszba tartozó fajok ráadásul az elevenszülés sajátos formáját alakították ki. Magvaikban nincsenek tartalék tápanyagok, az anyanövényre hullva csíráznak ki, és a hipocotyl segítségével behatolnak annak szöveteibe. Abból táplálkozva fejlesztenek pár levelet, majd hónapok elteltével leválnak, s önálló életet kezdenek. A Mediterráneumban él, egészen Szenegálig nyúló áreával a *Cymodocea* (3) *nodosa*, amely a többi tengeri fűhöz hasonlóan nagy telepeket képezhet. Sok epifitont lát vendégül elsősorban a vörösalgák (*Corallinophycidae*) köréből, és igen sok halfajnak biztosít rejtekhelyet.

*Ruppia* (9). Az összes kontinens tengerpart menti zónájában és diszjunkt elterjedéssel édesvizekben alámerülten élő fajok. Többségük egyéves. Leveleik szálasak, egyerűek, sztómák nincsenek rajtuk. Gyökereik nem elágazók. Virágaik sűrű fürtbe, füzérbe vagy ernyőbe csoportosulnak, esetleg magánosak, hosszú (akár egyméteres) spirálisan csavarodott kocsányon. A *R. maritima*, nevével ellentétben, nem tengeri, hanem sós tavak és mocsarak növénye, világszerte elterjedt, hozzánk legközelebb Erdélyben fordul elő. Ausztrália és Új-Zéland tengerparti lagunáinak és folyótorkolatainak brakkvizében él a *R. polycarpa* (9.27f ábra).

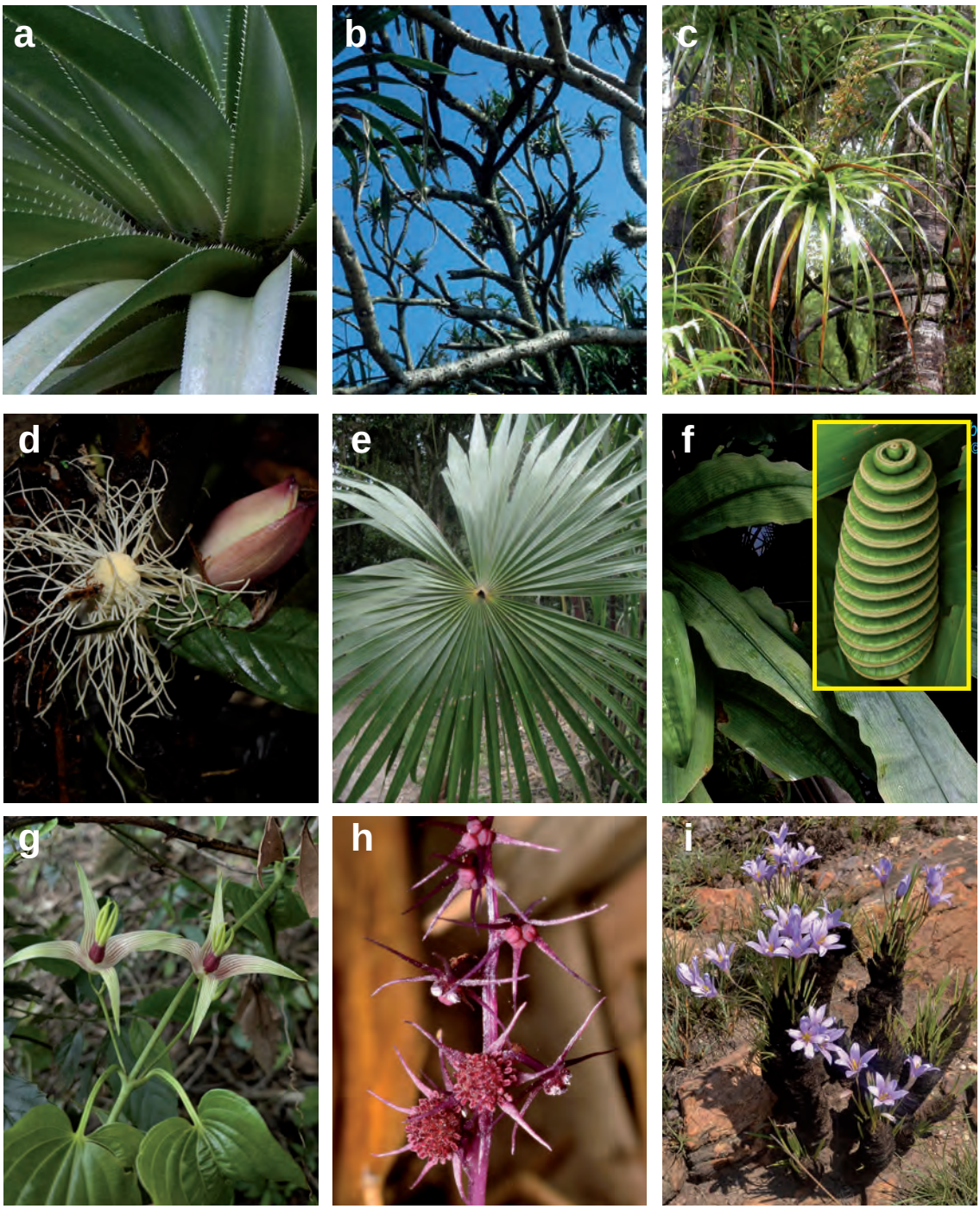
## *Pandanales (1400)*

Morfológiai tulajdonságaik alapján korábban többnyire a pálmákkal (*Commelinidae: Arecaceae*) hozták őket közelebbi kapcsolatba – azonban az újabb elemzések szerint egyáltalán nem a kommelina kládba illeszkednek. Évelő lágyszárúak, járulékos gyökerekkel kapaszkodó liánok, de főképp cserjék és fák tartoznak ide, van közöttük klorofill nélküli élősködő és xerofiton (szárazságtűrő) is. Virágaik feltűnően változatosak, a virágrészek hármas alapszáma helyett a négyes és ötös is megjelenik. Magvaik keményítőben gazdagok, embriójuk viszonylag kicsiny. Trópusi esőerdők, szubtrópusi tengerpartok növényei – kevés kivétellel. A belső kládok a következők: {{{{*Pandanaceae, Cyclanthaceae*} *Stemonaceae*} *Triuridaceae*} *Velloziaceae*}. Biztos pollenleleteik a felső kréta rétegeiből kerültek elő. Levéltöredékeket is ismerünk ebből az időszakból, nevezetesen a kb. 80 millió éves, Tuzson János (1870–1943) által leírt *Pandanites*-t.

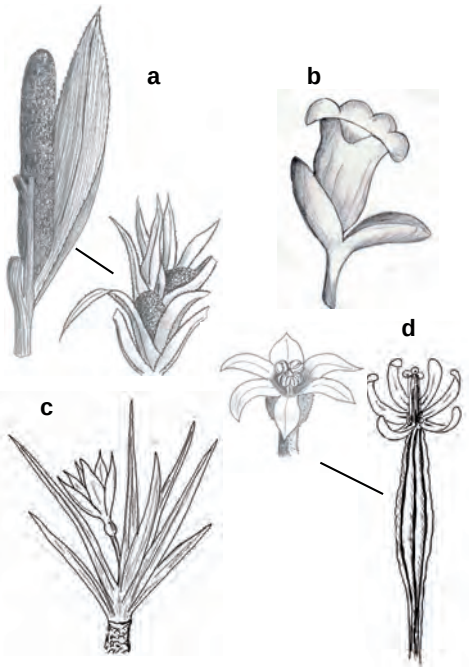
*Pandanaceae* (csavarpálmafélék, 750). Az óvilági trópusok (és Új-Zéland) gyakori mangrovenövényei (5 génuszban), ugyanakkor magas fák is vannak közöttük. Elsődleges vastagodású törzsük sokszorosan elágazó lehet, rengeteg járulékos támasztógyökérrel a talaj közelében. Törzsük számos levélnyomot visel. Üstököt formáló levélzetük 3–4 sorban áll, a törzs megcsavarodása miatt spirális elhelyezkedésűnek tűnik. A levél merev, gyakran erősen tüskés, nemcsak a szélén, hanem a középér mentén is. Virágzatuk erőteljes fürt, füzér vagy ernyő, alattuk spátával (9.29a ábra); virágtakaró-leveleik rendszerint nincsenek. Kétlakiak (termőlevél egy vagy sok, porzó igen sok), de a virágok mindig tartalmazzák a másik nem csökevényeit. Állatok, elsősorban denevérek porozzák be őket, de szélbeporzás is előfordul. Termésük bogyó vagy csontár, amelyek terméságazatba tömörülhetnek. Sziklevelük nem fotoszintetizál, ebben megegyeznek a következő kláddal. A *Pandanus* nemzetségbe kb. 600 faj tartozik, többségük Madagaszkáron és Malajziában él. A legismertebb a *P. amaryllifolius*, amelyet régi idők óta termesztenek, s vadon nem is fordul elő. Nagyon ritkán virágzik, ezért vegetatívan szaporítják. Erőteljes aromájú levele kedvelt fűszerré tette Ázsia-szerte, leginkább rizs ízesítésére használják. Sri Lanka népeinek szinte minden ételében benne van. A *P. utilis* (9.28a ábra) Madagaszkáron és a környező szigeteken honos – de Afrika sok országában termesztik, és más trópusi területekre is behurcolták. Leveleiből kézműves tárgyak és háztető készül, elhúsosodó terméságazata – némi előkészítés után – ehető. A *P. odorifer* levelei a sokszorosan elágazó törzs csúcsán helyezkednek el (9.28b ábra). Ázsia tengerpartjainak gyakori növénye. A Tasmania közelében lévő Lord Howe sziget endemizmusa a *P. forsteri* nő a legmagasabbra, eléri a 15 métert is. Levelei ereszcsatornaként vezetik a csapadékot a törzsre, ami a léggyökerek repedésein csurog tovább azok csúcsára, s ott szívódik fel. A *Freycinetia* génuszba csaknem 200 faj tartozik, döntő többségük lián, a tengerpartoktól a köderdőkig megtalálhatók Sri Lankától Ausztráliáig. Különleges az *F. banksii* (9.28c ábra), melynek hazája Új-Zéland mindkét nagy szigete, azaz mérsékelt övi elterjedésű. Fő hajtása akár 30 m hosszúságot is elérhet. Pozsgás murvaleveleit és édes ízű termését a maorik nagyra becsülik.

*Cyclanthaceae* (villáspálmák, 230). Dél- és Közép-Amerikára korlátozódó csoport (12 génusz), első látásra még inkább emlékeztet a pálmákra. Azokhoz hasonlóan leveleik erőteljesen hasogatottak vagy tenyeresen összetettek, nyelük hosszú. Virágzatuk azonban más: torzsaszerű, benne a négyes szám dominál. A termős virágban 4 húsos lepellevél övezi a 4 termőlevélből forrt magházat. A lepellevelekkel átellenben hosszú staminódiumok fejlődnek, amelyek akár 10 cm-re is kilógnak a virágzatból. A torzsában minden termős virágot 4 porzós vesz körül, mindegyikben sok porzóval. A staminódiumok illatanyaga beporzó bogarakat csalogat, amelyek petéiket a virágokba helyezik. Más bogárfajok a staminódiumokon párzanak, majd az általuk levágott és a földre hullott staminódiumokban petéznek le. A legtöbb fajt az *Asplundia* génusz számlálja (kb. 100). Az *A. brachypylla* (9.28d ábra) 2 m magas lágyszárú, 8 cm hosszú torzsája terméséréskor megnövekszik. A *Carludovica* (4) *palmata*

(9.28e ábra) fiatal leveleiből készül a híres-nevezetes Panama-kalap. Sokfelé ternesztik, és ugyanúgy sokfelé el is vadult a trópusokon. Csoportos termése fokozatosan válik le a torzsáról, felnyílva élénk narancsvörös színű. Az alaptípus alól feltűnő kivétel a klád névadója, a *Cyclanthus* egyetlen faja, a kettéosztott levelű *C. bipartitus* (9.28f ábra). Torzsájában a porzós és termős virágok egymással váltakozva, külön „emeleteken”




**9.28 ábra. a:** *Pandanus utilis*, **b:** *P. odorifer* (Tajvan), **c:** *Freycinetia banksii* (Új-Zéland, Kalapos T.), **d:** *Asplundia brachyphylla* (Francia Guyana, O. Fortune, CC BY-NC), **e:** *Carludovica palmata* (Ecuador, Holger Beck, CC BY-NC, ), **f:** *Cyclanthus bipartitus* (virágzati kép: Francia Guyana, O. Fortune, CC BY-NC), **g:** *Stemona tuberosa* (Tajvan, Chao-pie-iron-punch, CC BY-NC), **h:** *Sciaphila secundiflora* (Kuo-Chu Yueh, CC BY-2.0), **i:** *Xerophyta retinervis* (Dél-Afrika, R. Gill, CC BY-NC).




**9.29 ábra. a:** *Pandanus* porzós (balra) és termős virágzata. **b:** *Pentastemona egregia* virág, **c:** *Vellozia aloifolia*, **d:** *Dioscorea* porzós (balra) és termős virága.

sorakoznak. Virágának felépítését tekintve a legkülönlegesebb fajok között a helye (9.9 cédula).

*Stemonaceae* (40). Négy génusz esik erre a kládra. Délkelet-Ázsiában és Ausztrália északi partjai mentén fordulnak elő. Hosszú nyelű leveleik párhuzamos főereit sok, létraszerűen sorakozó gyenge mellékér köti össze (ebben hasonlítanak a *Dioscorea*-kra). Szárukban egy vagy két körben álló nyalábok futnak. Virágrészeik négy- vagy ritkábban öttagúak. Egyes virágok dögszagot árasztanak, a beporzást legyek, a mag terjesztését hangyák végzik. Indiától Új-Guineáig honos a *Stemona* (26) *tuberosa* (9.28g ábra), tradicionális kínai gyógynövény, állítólag tetvek ellen hatásos riasztó drogot szolgáltat. Ez nem lehetetlen, hiszen 29-féle alkaloidot mutattak ki a gyökeréből. Magvait először darazsak kapják fel, távolra cipelik, és csak az elaioszóma (9.7 cédula) nélkül engedik át a hangyáknak. Ugyancsak négytagú a *Stichoneuron* (5) fajok virága, bíboros lepelleveleik viszonylag kicsinyek és erősen szőrősek.A szumátrai *Pentastemona* (2) fajok virágai öttagúak (9.29b ábra) – ami meglehetős ritkaság az egyszikűek körében.

*Triuridaceae* (63). Gombákra utalt, klorofill és sztóma nélküli növények, pikkelyszerű levéllel. Pántrópusi, széles elterjedésű csoport, kilenc nemzetségben. Virágaik fürtben vagy füzérben állanak. Termőleveleik szabadok, lepelleveleik a tövüknél összenőttek. A parazita életmód következtében a plasztom rendkívül redukált, olykor csak 20 gént tartalmaz. A *Triuris* (4) fajok igen kicsinyek, különlegességük a pentaploid endospermium. A pántrópusi *Sciaphila* (48, 9.28h ábra) virágának örvei 8 vagy 10 részből állanak. Mexikó déli határvidékének endemizmusa a *Lacandonia* (2) *schismatica*, melynek virágában a porzók és a termőlevelek köre felcserélődött – de még nem dőlt el a vita, hogy ez inkább egy redukált virágzat-e (hasonlóan *Trithuria-*

**9.9 cédula: Különc virágok – a morfológiai diverzitás mérése**

A zárvatermők virágainak sokféleségéről első benyomásaink alapján már meggyőződhettünk, és hol van még a vége!? Az alaktani sokféleség persze nem csak szubjektíven érzékelhető, hanem mérhető is, ahogy López-Martinez et al. (2024) vizsgálata is demonstrálja. A virágok alaktani sajátságai sok változó szerint számszerűsíthetők (ahogy annak idején a numerikus taxonómia tette). A tanulmányban a virágrészek számát, a párta, a porzók, a pollen és a termőtáj tulajdonságait, összesen 30-at vettek tekintetbe. Ily módon minden faj elhelyezhető egy sokdimenziós morfológiai adattérben („morphospace"), amiben a taxonok közötti páronkénti eltérések (disparity) alkalmas távolságfüggvények segítségével mérhetők. A távolságok mátrixából egy ordinációs diagram is készíthető, amely kevés dimenzióban összesíti a vizsgált taxonok alaktani mintázatát. A távolságértékekből sok mindenre lehet következtetni, például arra, hogy mely fajok vannak a legnagyobb átlagos távolságra a többiektől. A vizsgálatba bevont 1201 recens fajból a leginkább „kilógó", azaz különc (excentrikus) fajok között volt a *Cyclanthus bipartitus*, a már bemutatott *Austrobaileya scandens* (318. oldal), a *Chloranthaceae* képviselője, a *Sarcandra chloranthoides* (nem tárgyaltuk), a *Degeneria vitiensis*, az *Eupomatia laurina* és a *Galbulimima belgraveana* (mindhárom a 322. oldalon) és az *Idiospermum australiense* (324. oldal). Mindannyian az ordinációs pontfelhő köré rajzolható konvex burok peremén voltak, és az *Amborella trichopoda* is csak kicsivel esett beljebb. Ezek a fajok a zárvatermő kladogram első leágazásain vannak, s bizonyos értelemben „ősi" virágtípust képviselnek. Feltételezhető tehát, hogy a virágmorfológiai diverzitás a kezdetekben igen nagy volt. Ezt megerősítendő 121 fosszíliát is bevontak az értékelésbe, és azt tapasztalták, hogy a virág legnagyobb morfológiai sokfélesége (a konvex burok területével mérve) a zárvatermő evolúció elején, az alsó krétában jelentkezett. Ezután a diverzitás már nem növekedett sőt, egyes, később diverzifikálódott csoportokban határozott csökkenés, beszűkülés mutatkozott. Vagyis a zárvatermők esetében a késői speciáció más komplex bélyegekben – vagy esetleg a vizsgálatból kimaradt virágjellemzőkben – nyílvánult meg leginkább.

hoz, 317. oldal). Ezt a „rendellenességet” újabb vizsgálatok a klád más fajaiban is kimutatták.

*Velloziaceae* (330). Gondvána eredetű csoport, négy génusz dél-amerikai, kettő afrikai, egy pedig kínai elterjedésű. Morfológiájuk igen változatos, néha fatermetűek, de valódi törzsük nincs, csak erőteljes járulékos gyökereik. Virágaik magánosak vagy murvalevelekkel övezett csomókban állanak. A hármas alapszám a háromrészes termőn és a hat, sokszor színes lepellevélen fedezhető fel, míg porzóból sok is lehet. Önbeporzás nem ritka, egyébként méhek a fő beporzó ágensek, amelyeket nektár és maga a pollen csábít és táplál. Jellegzetességük a szárazsághoz való alkalmazkodás, pl. megritkult gázcserenyílásokkal vagy a szárat és gyökeret vízvesztéstől óvó nagy buroklevelekkel. Ezeknél is különösebb a kelet-afrikai *Xerophyta* (55) *scabrida* stratégiája. Súlyos szárazság idején a növény klorofillt veszít, és teljesen leállítja a fotoszintetikus és légzési folyamatokat. A vészhelyzet elmúltával a növény visszanyeri normális állapotát (poikiloklorofillia, Tuba et al. 1996). A dél-afrikai *X. retinervis* (9.28i ábra) nemcsak a szárazságot, hanem a tüzeket és a hideget is elviseli. A dél-amerikaiak között is van poikiloklorofilliás túlélőnövény, a bolíviai Andokban élő *Vellozia* (121) *andina*. A génusz többi fajának bármelyikéről (pl. a brazíliai *V. aloifolia*, 9.29c ábra) is kiderülhet ugyanez. Egészen izolált elterjedésű a Tibetben és Szecsuánban honos *Acanthochlamys bracteata*, a többiek egyedüli testvére. Törpe növésű évelő – nem meglepő módon szárazságtűrő.

## *Dioscoreales (830)*

Az idetartozó növények egy része több kétszikű sajátsággal tűnik ki (például körkörösen álló edénynyalábok, gyakran nyélre és lemezre tagolódó, hálózatos erezetű levél), de a kétszikűekhez való – korábban feltételezett – közelségüket a kombinált morfológiai és rbcL alapú molekuláris kladisztika már nem igazolja. A legtöbb faj trópusi elterjedésű talajlakó lágyszárú vagy lián. Ökológiai igényük – pontosabban tűrőképességük – változatos, élőhelyük bármi lehet az esőerdőktől a sivatagokig. A klád csoportjai Zuntini et al. (2024) friss elemzését figyelembe véve a következők: {{{*Dioscoreaceae, Burmanniaceae*} *Nartheciaceae*} *Thismiaceae*}, de ez a felosztás még ma is meglehetősen bizonytalan, és további elemzésekre lenne szükség. A belső kládok közül kettő parazita életformájú növényeket foglal magába. A legrégebbi foszszilis lelet a felső krétából származik, bár a *Dioscorea*-ra emlékeztető levelek más csoportokra (pl. *Smilax*, 349. oldal) is utalhatnak.

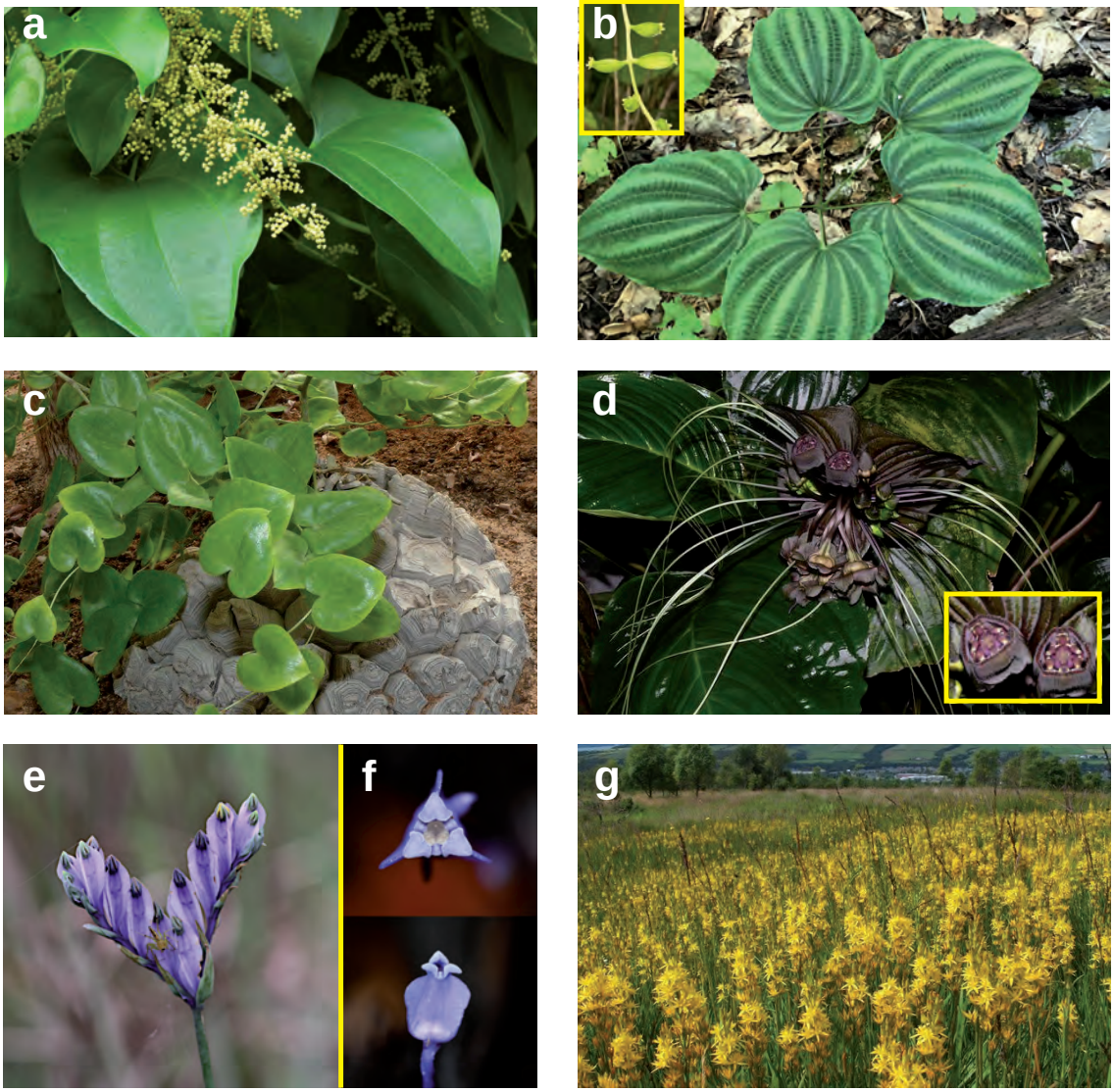
*Dioscoreaceae* (jamszgyökérfélék, 641). Általános a lián életforma, a kétlakiság, és egyes vélemények szerint két sziklevél is megfigyelhető – melyek közül csak az egyik zöldül meg. Leveleik épek, váltakozó állásúak, a hálózatos erezet anasztomizál. Virágaikban hat, nem feltűnő lepellevél van (9.29d ábra), gyakoriak a virágon kívüli nektáriumok, termésük háromszárnyú tok vagy bogyó. A *Dioscorea* (jamszgyökér) több faját (*D. alata* 9.30a ábra, *D. polystachys*, *D. esculenta* stb) ehető gyökérgumójáért széles körben termesztik a trópusokon (nem tévesztendők össze a batátával – lásd *Ipomoea*, 621. old.). A csaknem 600 faj túlnyomó többsége trópusi, míg a mérsékelt övben csak kevés fajt találunk. Ilyen az észak-amerikai *D. villosa* (9.30b ábra), amely egészen Ontarioig felhatol. Hazai képviselő a Mecsekben is élő, mérgező *D. communis* (pirítógyökér), amit korábban *Tamus communis*-nak neveztek, de már régen kiderült, hogy a *Dioscorea*-k közé ékelődik a kladogramon. A fokföldi *D. elephantipes* (elefántláb, 9.30c ábra) kétlaki szárazságtűrő félsivatagi növény, erőteljes, részben föld feletti gumószerűen megvastagodott hajtása (caudex) van – ami a 3 m-es körméretet is elérheti. Keményítőben gazdag, így a hottentották számára fontos táplálóknövény volt egykoron. A pántrópusi *Tacca* (kb. 10 faj) bíborszínű vagy fekete virágzatát nagy, színes fellevelek övezik, a virágokat pedig hosszan kilógó fonalas murvalevelek veszik körül – igen sajátságos küllemet kölcsönözve a növénynek. Leveleik hálózatos erezetűek, szárnyasan vagy tenyeresen osztottak. Délkelet-Ázsiában él a *T. chantrieri* (9.30d ábra), melynek mutatós virágai legyeket vonzanak magukhoz, de a látogatókat semmivel sem jutalmazzák: a növény lényegileg önmegporzó. Rizómája fontos szerepet tölt be a tradicionális kínai orvoslásban. A *T. leontopetaloides* (polinéziai nyílgyökér) a délkelet-ázsiai szigetvilág népeinek régóta, legalább 5000 éve termesztett haszonnövénye. Ennek a gumója is gazdag keményítőben.

*Burmannniaceae (106).* A 9 génuszba sorolt fajok egy része klorofill nélküli gombákra utalt parazita. Pántrópusi és szubtrópusi növények. A *Burmannia* (58) génuszban mindkét táplálkozási típus megtalálható, a *B. disticha* „szabályosan” fotoszintetizáló, két sorban álló levelekkel, a *B. itoana* viszont levéltelen, apró növésű élősködő, melynek csak a gyökereiben vannak nyalábok (9.30e–f ábra). Csökevényes plasztomja kb. negyedannyi gént tartalmaz, mint a fotoszintetizáló rokonai. Virágaik ternészetesen hasonlóak: alsó állású magházuk feltűnő szárnyakat visel, lepelköreik egyenlőtlenek, általában kék színűek, a porzók száma 3. Velük ellentétben, a *Gymnosiphon* (37) minden faja klorofill nélküli, apró, fehér virágú növényke.

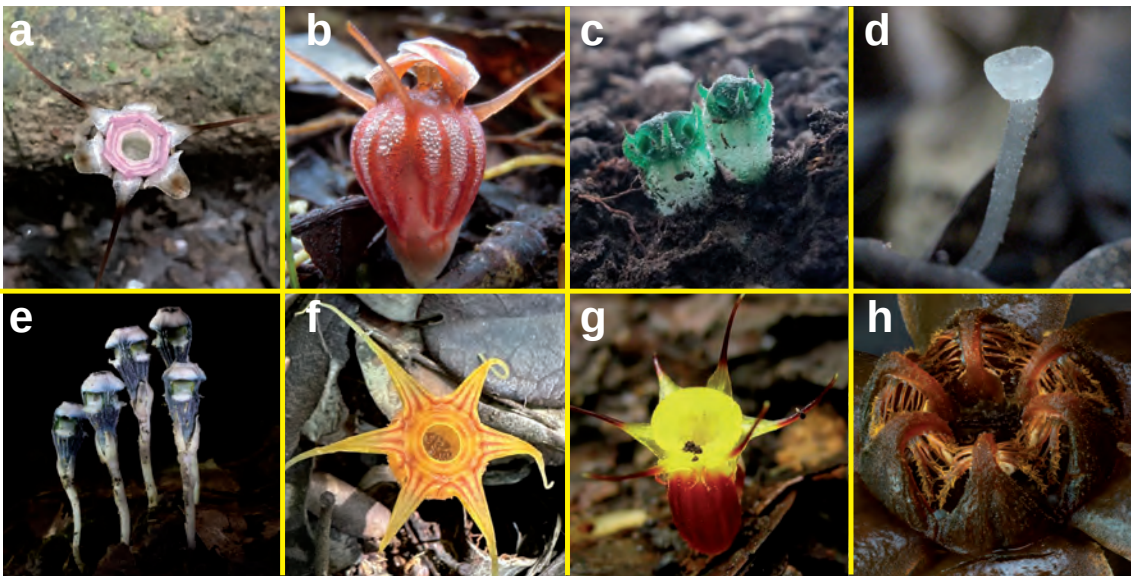
*Nartheciaceae* (40). Öt génuszuk két sorban álló, azonos oldalú levelekkel és fürtös virágzattal jellemezhető. Virágaik a tipikus egyszikű virág megtestesítői. Lepelleveleik alul összenőttek, a termésen maradók. Osztályozásuk korábban nehéz feladat elé állította a botanikusokat, több, ma már egymástól távol álló

csoportban is szerepeltek, míg a molekuláris filogenetikai elemzések le nem zárták a vitát. Földrajzi elterjedésük széttagolt: megvannak Európában, az USA keleti részein, Kelet-Ázsiában és kisebb foltokban még a trópusokon is. Ezt illusztrálja az *Aletris* 30 faja, melyek elterjedési területe Floridától Ontarioig, illetve Nepáltól Japánig húzódik. A *Narthecium* 7 fajából pedig Európába, a Kaukázusba és Ny-USA-ba is jut, mint például az *Asphodelus*okra (364. oldal) emlékeztető *N. ossifragum* (9.30g ábra) Ny-Európa lápos, mocsaras vidékeiről. Változatos megporzás-biológiáját az esővel történő beporzás egészíti ki. Neve (= csonttörő) arra utal, hogy a régi hit szerint a juhok csontja törékennyé vált, ha sokat ettek belőle. A jelenség hátterében valójában a legelő Ca-szegény környezete áll, hiszen a növény elsősorban a savanyú, mészben szegény talajt kedveli – tehát csak indikátora és nem okozója a juhok gyenge csontozatának.

*Thismiaceae* (143). Ez a csoport teljes egészében klorofill és sztóma nélküli, gombákra utalt (mikoheterotróf) növényeket foglal magába, 6–7 génuszban. Elterjedésük pántrópusi, de igen szórványos, és a mérsékelt övben is felbukkannak. Leveleik pikkelyszerűek, virágaik kétoldali vagy sugaras szimmetriájúak, gyakran magánosak – megjelenésben apró medúzára vagy csillaggombára emlékeztetnek, változatos színűek. Porzóik befelé forduló kúppá nőttek össze. Hajtásaik rövidek vagy nincsenek, így a virág szinte a földből nő ki, megbújva az avar alatt. Meghökkentő megjelenésüket a *Thismia*




**9.30 ábra. a:** *Dioscorea alata* (Ausztrália, K. Coleman, CC BY-NC), **b:** *D. villosa* (Virginia, C. Hugh, CC BY-NC, virág: joelmc), **c:** *D. elephantipes* (Dél-Afrika), **d:** *Tacca chantrieri*, **e:** *Burmannia disticha* (Thaiföld, P. Ericsson, CC BY-NC), **f:** *B. itoana* (Kína, beizi125, CC BY-NC), **g:** *Narthecium ossifragum* (Skócia, Lairich Rig, CC BY-SA 2.0).

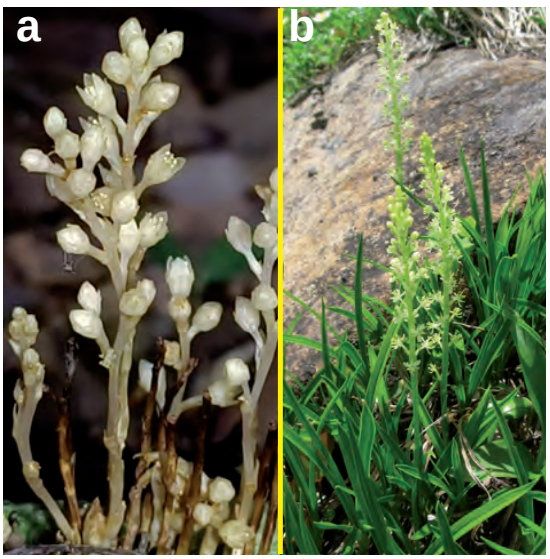



**9.31 ábra.** A *Thismiaceae* sokfélesége. **a:** *Thismia panamensis* (Panama, Wildruth, CC0), **b:** *T. hyalina* (Brazília, Rich Hoyer, CC BY-NC SA), **c:** *T. thaithongiana* (Thaiföld, W. Bunkhwamdi, CC BY-NC), **d:** *T. huangii* (Tajvan, yueranic, CC BY-NC), **e:** *T. mirabilis* (Thaiföld, BioM_Akekachoke.B, CC BY-NC), **f:** *T. ornata* (Borneo, Malajzia, Kofang, CC BY-NC), **g:** *Afrothismia winkleri* (Kamerun, V. Merckx), **h:** *Tiputinia foetida* (Ecuador, A. Rockefeller, CC BY).

(111), az *Afrothismia* (17) és a *Tiputinia* (1) több fajának bemutatásával illusztráljuk (9.31 ábra). Ezeket látva érthető, hogy pontos filogenetikai-taxonómiai helyzetüket csak molekuláris módszerekkel lehet tisztázni – de még úgy sem igazán, mert az eddigi eredmények sem ellentmondásmentesek.

### *Petrosaviaceae (4)*

Klorofill nélküli, holomikotróf, lényegileg parazita (*Petrosavia* három faja, 9.20e és 9.32a ábra) és egy, hozzájuk első látásra egyáltalán nem hasonló fotoszintetizáló növényfaj (*Japonolirion osense*, 9.32b ábra) esik erre a kis kládra. A paraziták kloroplasztisz DNS-e a többi zárvatermő parazitához képest szokatlan módon igen sok gént megtartott, de a genom struktúrája teljesen felborult. Figyelemre méltó, hogy szárukban körkörös elrendeződésű nyalábok vannak. Délkelet-Ázsiában élnek, Japántól Indonéziáig.




**9.32 ábra. a:** *Petrosavia sakuraii* (Tajvan, linkaichi, CC BY-NC), **b:** *Japonolirion osense* (Mt. Shibutsu, Japán, Qwert1234, CC BY-SA).

## *9.6.1 Lilianae – a többi liliomvirágú (42.524)*

Az egyszikűek korábbi osztályozásait a kladisztika leginkább a széles értelemben vett liliomvirágúak rokonsági körében változtatta meg: az újabb fejlemények nehezen követhetők azok számára, akikben a pár évtizedes határozókönyveink felépítése túlságosan erősen rögződött. Liliomvirágúnak jó ideje a többnyire színes, gyakran látványos, sziromszerű lepellel rendelkező (petaloid) egyszikűeket tekintik, tradicionálisan a már említett *Pandanales, Dioscorelaes* és *Petrosaviaceae* kládokon kívül a most következő *Liliales* és *Asparagales* csoportokat. Ezek együttese parafiletikus és egy fokozati sort alkot. Az utolsó két klád kialakulásának története külön magyarázatot igényel. Egykoron egy családba tartozónak tekintett nemzetségek ugyanis egészen messze kerültek egymástól az egyszikűek kladogramján (pl. *Lilium* és *Allium* a *Liliaceae*-ben volt, most a *Liliales*-ben, illetve az *Asparagales*-ben vannak). A régi felfogású *Liliaceae* családot Dahlgren osztotta fel először karakter alapú kladisztikai értékeléseivel, s eredményeit a molekuláris módszerek csak tovább finomították. Kialakult

két nagy, de korántsem egyforma fajszámú klád, a *Liliales* és az *Asparagales*, ez utóbbi alaposan „felhízlalva" az orchideákkal. Ahogy említettük, ezek ketten egymást követve jelentkeztek az egyszikűek fáján, ami elsősorban a plasztom hasonlóságait tükrözte. Zuntini et al. (2024, Extended Data Fig. 1) nagyszabású, a sejtmagbeli génekre alapozó értékelése ezt megváltoztatta: egymás testvércsoportjai lettek – vagyis kettejük rokonsági köre mégiscsak monofiletikusnak tekinthető. Nincs még „hivatalos" kládnevük, talán a *Lilianae* lenne a leginkább megfelelő. Az örmény A. Takhtajan (2009, p. 626–680) osztályozásában ugyanis a *Lilianae* főrend (superorder) tartalma majdnem pontosan lefedi a *Liliales* + *Asparagales* összetételét (kivétel a *Burmanniaceae* és a *Thismiaceae*, amelyek a *Corsiaceae*-vel való párhuzamosságok miatt kerülhettek ide). Sajnos komoly félreértések forrása lehet, hogy Chase & Reveal (2009) ugyanezt a nevet az összes egyszikűre értelmezte (egyben mutatva a linnéi nevezéktanban és rendszerekben mutatkozó zűrzavart). Célszerű tehát egy pontos meghatározással rögzíteni, mit is értünk *Lilianae* alatt a filogenetikai rendszerezésben.

**Definíció:** A *Lilianae* a legkisebb koronaklád amelyben megvan a *Lilium martagon* és az *Asparagus officinalis,* de nincs benne a *Burmannia disticha* (mindhárom jelen fejezet).

Az alapállapotban hat lepellevéllel és 3–6 porzóval jellemezhető liliomvirágúak körében kevésbé fontos a magház állása, még kevésbé a virágtakarólevelek szabad vagy esetlegesen forrt jellege, és az *Asparagales* és *Liliales* kládok elkülönülését más, kevéssé szembeötlő tulajdonságok felhasználásával tudjuk csak megmagyarázni. A *Liliales* taxonjaiban a maghéj jól fejlett epidermisszel és belső sejtsorral rendelkezik, a lepel gyakran pettyes-foltos, a nektáriumok (mézfejtők) a lepellevelek és a porzók eredési helyén ülnek, a mikorrhiza ún. *Paris*-típusú (a gombahifák a sejtek között tekerednek). Leveleiket átalában nem övezi levélhüvely. A portok többnyire kifelé nyíló (extrorse) – bár ez alól bőven vannak kivételek. Az *Asparagales* fajainál a lepel ritkán pettyes, a maghéj redukált szerkezetű, a nektáriumok a termőlevelek közötti szeptumokhoz csatlakoznak, az arbuszkuláris mikorrhiza pedig rendszerint *Arum*-típusú (a hifák a sejtekbe is behatolnak). A maghéj fitomelántartalma is megkülönbözteti őket a *Liliales* fajaitól.

## *Liliales (1704)*

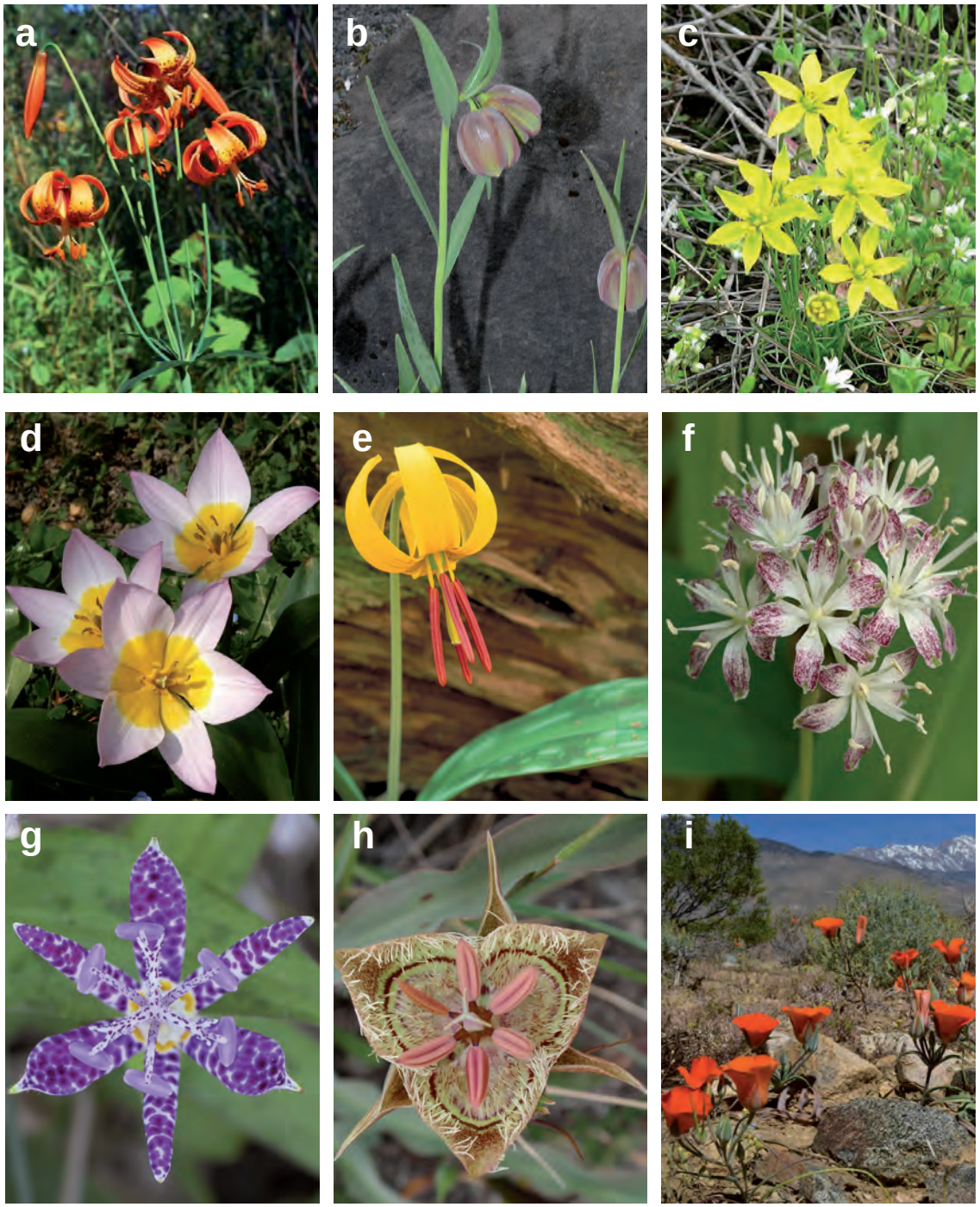
A szűkebb értelemben vett liliomfélék körében tíz belső kládot különítünk el: {{{{*Liliaceae* {*Smilax* {*Ripogonum, Philesiaceae*}}}, {*Colchicaceae, Alstroemeriaceae*}} *Petermannia*} *Melanthiaceae*} és testvércsoportjuk, a {*Campynemataceae, Corsiaceae*}. Nagyrészt lágyszárúak, geofiton életformával, de cserjék, liánok és klorofill nélküli élősködők is akadnak közöttük. A fotoszintetizálók tartalék tápanyagait rizóma, hagymagumó vagy hagyma tárolja. Virágaik hat egyforma lepellevéllel bírnak, méretük igen változatos. A magház alsó- vagy felsőállású. Leveleik párhuzamos vagy (pl. *Smilax*) hálózatos erezetűek, esetleg erősen csavarodottak. Elterjedésük sajátságos: a 100 fajnál többet tartalmazó kládok világszerte előfordulnak, vagy csak az északi féltekén találhatók, míg a tucatnyinál kevesebb fajjal büszkélkedő csoportok Ausztráliában és a környező szigeteken vagy Dél-Amerikában élnek. Feltételezések szerint a valamikori őshaza a mai Ausztrália területén lehetett, így ezt a földrajzi eloszlást csak nagymérvű vándorlással lehet megmagyarázni. Fosszilisan biztosan csak az eocén óta ismertek, de egy alsó krétabeli lelet, a *Cratosmilax* levele erősen emlékeztet a *Smilax*-ra, s akár ide is tartozhat.

*Liliaceae* (liliomfélék, 700). Nem sok maradt a 15 génuszban az eredetileg igen nagy családból, így most már morfológiailag meglehetősen egységes. Hagymásak, leveles száruk vagy tőlevélrózsájuk van. Feltűnő virágaikban hat, sokszor pettyes vagy foltos lepellevelet, hat különálló porzót és három termőlevélből összeforrt, felső állású magházat találunk – ez az 5 × 3-as elrendeződés a liliomvirágúak klasszikus alaptípusa. Rovarok porozzák be őket. Termésük tok vagy bogyó. Az északi félgömb mérsékelt klímájú régióinak növényei, bár megjelennek a szubtrópusokon is, míg a déli félgömbről teljesen hiányoznak. A névadó *Lilium* génusz mintegy 110 fajt számlál. Legismertebb talán a *L. candidum*, egy majd' két méterre megnövő fehér, rendkívül illatos virágú faj a Balkánról és Közel-Keletről (9.33 ábra). Régóta kedvelt növény, egy legalább 3500 éves falfestményen már ábrázolták a knosszoszi palotában, Kréta szigetén, és később is megjelent



**9.33 ábra.** *Lilium candidum.*

a különböző kultúrákban. Szépsége gonoszsággal társul, legalábbis a házimacskák szempontjából, mert igen mérgező rájuk nézve. Kiemeljük még a hazai erdők ékességét, a *L. martagon*-t (turbánliliom) és a hasonlóan turbános észak-amerikai prérilakó *L. michiganense*-t (9.34a ábra). A közel rokon *Fritillaria* (kockásliliom, 150/1) fajok rendszerint magános virágai bókolók, harang alakúak, gyakran sakktáblaszerűen vagy csak simán foltosak. Illatosak és meglehetős rossz szagúak is vannak közöttük. Egyesek a levelek csú-

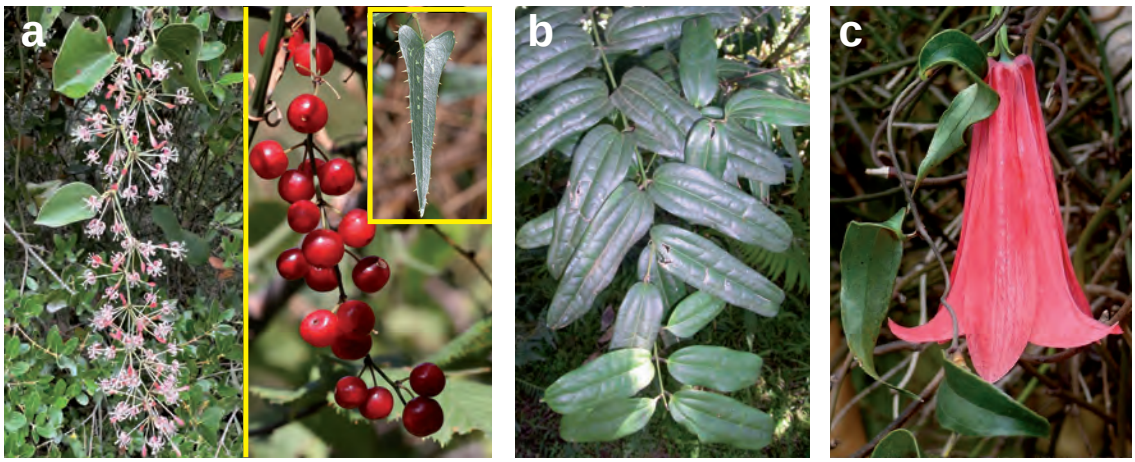



**9.34 ábra. a:** *Lilium michiganense* (Ontario), **b:** *Fritillaria pontica*, **c:** *Gagea bulbifera* (Ukrajna, V.I. Petrochenko, CC BY-SA 4.0), **d:** *Tulipa saxatilis*, **e:** *Erythronium americanum* (USA, T. Barnes, US Wildlife, Public domain), **f:** *Clintonia umbellulata* (North Carolina, A.J. Laughlin, CC BY-NC), **g:** *Tricyrtis hirta* (Japán, skycat, CC BY-NC), **h:** *Calochortus tiburonensis* (California, T. Hilton, CC BY 2.0), **h:** *C. kennedyi* (California, J. Bisbee,CC BY-NC).

csán fejlődő kacsokkal kapaszkodnak. Géncentrumuk Törökország és Irán térségében van, innen származik a *F. imperialis* és a *F. kurdica* – mindkettő gyakran kultivált dísznövény. A *F. pontica* a Balkántól Anatóliáig él, minden virágát három murvalevél övezi (9.34b ábra). Nálunk egy faj, a *F. meleagris* fordul elő, de nem túlzottan gyakori. Legnagyobb a kistermetű növényeket egyesítő *Gagea* (tyúktaréj) nemzetség, mintegy 200 fajjal, amelyek egy kivétellel óvilágiak, míg a *G. serotina* Észak-Amerikába is áthúzódik. Virágai fehéresek, szemben a fajok döntő többségével, amelyek sárgák. Nálunk is él több fajuk, de igazi sokféleségüket Közép- és Kelet Ázsiában érik el. Romániától a Himalájáig honos a *G. bulbifera* (9.34c ábra). A nagy és látványos virágú tulipánokkal (*Tulipa, 75*) Dél-Európától Közép-Ázsián keresztül Kínáig találkozhatunk, többnyire gyepekben, sztyeppéken, magas hegységekben. Géncentrumuk a Tien-Sanban van. Hozzánk legközelebb, a Vaskapu környékén a Borbás Vince által leírt *T. hungarica* él. A görög szigetek lakója a *T. saxatilis* (9.34d ábra). Tavaszal virágzanak, termésérés után a következő telet hagymába visszahúzódva vészelik át. A keleti kultúrák régóta nagy becsben tartják a tulipánokat. Nyugat-Európába a 16. században került az első tulipán (*T. gesneriana*), elterjesztésében fő szerepe volt C. Clusiusnak (1526–1609), a magyar flóra jó ismerőjének. Ő ásta el az Ázsiából származó hagymákat a leideni botanikus kertben, beindítva országának egyre terebélyesedő tulipánkultuszát – ami a híres-nevezetes tulipánmániához vezetett (vö. pteridománia, 7.14 cédula). A hagymák ára iszonyatos magasságokba emelkedett: egy darabért 4000 guldent is elkértek – míg egy képzett kézműves évi keresete csak 300 gulden volt. Több ezerre tehető a ma ismert kerti változatok száma, közöttük az egyik legnagyobb termetű, a „Giant Darwin" fél méternél is magasabbra nő. Az *Erythronium* (kakasmandikó) nemzetség legtöbb faja Észak-Amerikában honos (pl. *E. americanum*, 9.34e ábra), míg Eurázsiában csak hat fordul elő, közöttük az *E. dens-canis*. Magános virágaik bókolók, ívesen hajlott lepellevelekkel. Nem ezek, hanem többnyire a leveleik foltosak. Erdei és réti növények. Az észak-amerikai *Medeola virginiana* rizómás növény és klonálisan terjed. Enyhe uborkaillatot áraszt, és ehető is. Levelei két örvben állanak, kicsi virágai sárgászöldek, bogyója fekete. Az ugyancsak rizómás *Clintonia* 5 faja észak-amerikai, egy pedig ázsiai. A *C. umbellulata* (9.34f ábra) lilával futtatott virágai ernyőben csoportosulnak. A *Tricyrtis* fajok virágai fehéresek vagy sárgák, lila foltosak. A porzószálak csővé nőttek össze. A fajok többsége Japánban él, mint például a *T. hirta* (9.34g ábra). A *Calochortus* fajok (kb. 70) virágtakarója csészére és pártára különül, a párta gyakran szőrös vagy rojtos szélű. Legtöbbjük Kaliforniában őshonos, majd mindegyik látványos virágú, mint például a *C. tiburonensis* (9.34h ábra) és a *C. kennedyi* (9.34i ábra).

*Smilax* (250). Lombhullató vagy örökzöld cserjék. Szíves vagy dárdás vállú, hálózatos erezetű leveleik merevek és igen szúrósak is lehetnek; apró és illatos virágaik ernyőbe vagy fürtbe tömörülnek, termésük bogyó. Kampós töviseik és kacsok (módosult pálhák) segítségével más növényekre kapaszkodnak, vagy sűrű és áthatolhatatlan bozótot képeznek. Világszerte elterjedtek, a trópusoktól a mérsékelt övig. A Mediterráneum gyakori liánja a *S. aspera* (9.35a ábra), melynek áreája keleten Nepálig, délen pedig Kongóig húzódik. A közép-amerikai eredetű *S. officinalis* hajtása akár 50 méteres is lehet. Rokonával, a *S. ornata*-val együtt gyógynövényként hasznosul, és alkotórésze a sarsaparilla néven ismert üdítőitalnak.

*Ripogonum* (6). Ausztráliában, Új-Guineában és Új-Zélandon honos. Tövises szárú, kacs nélküli kúszónövények. Átellenesen álló leveleikre három erős főér, és hálózatos mellékerezet jellemző. Virágaik aprók, fehéres-sárgás színűek, termésük bogyó. Felhasználásuk




**9.35 ábra. a:** *Smilax aspera* (Görögország, ehg_wales, levél: Franciao., C. Savon, termés: Cres, Horvátország, V. Tkalcic, mindhárom CC BY-NC: ), **b:** *Ripogonum discolor* (New South Wales, Poyt448, CC0), **c:** *Lapageria rosea*.

sokrétű, egyes népek kötelet, hálót és kosarat fonnak belőlük, szóba jönnek élelmiszerként is. Esőerdők liánja Ausztráliában a *R. discolor* (9.35b ábra).

*Philesiaceae* (2). Az előző klád távolra szakadt testvércsoportja, két génuszának egy-egy faja Dél-Chile bennszülöttje. Örökzöldek, lándzsás levelekkel, harang alakú és bókoló, élénk piros-rózsaszínes virágokkal. A *Philesia magellanica* alacsony cserje a Tűzföldről, járulékos gyökereivel magasabb fákra, így a *Fitzroya*-ra (283. oldal) is felkapaszkodik. A *Lapageria rosea* (9.35c ábra) valamivel északabbra honos kúszónövény. Megfigyelték, hogy míg eredeti lelőhelyén órajárással ellentétes irányban tekeredik, az északi félgömb kertjeiben azzal megegyezően fordul. Virágait elsősorban kolibrik porozzák be. Chile nemzeti virága, számos kultúrváltozata is van. Megemlítendő a testvérfajjal alkotott hibridje, a ×*Philageria veitchii* – melynek puszta léte igazolja kettejük közeli rokonságát (akár egy génuszba sorolhatóságát, vö. splitter-lumper vita, 1. 1.7 cédula).

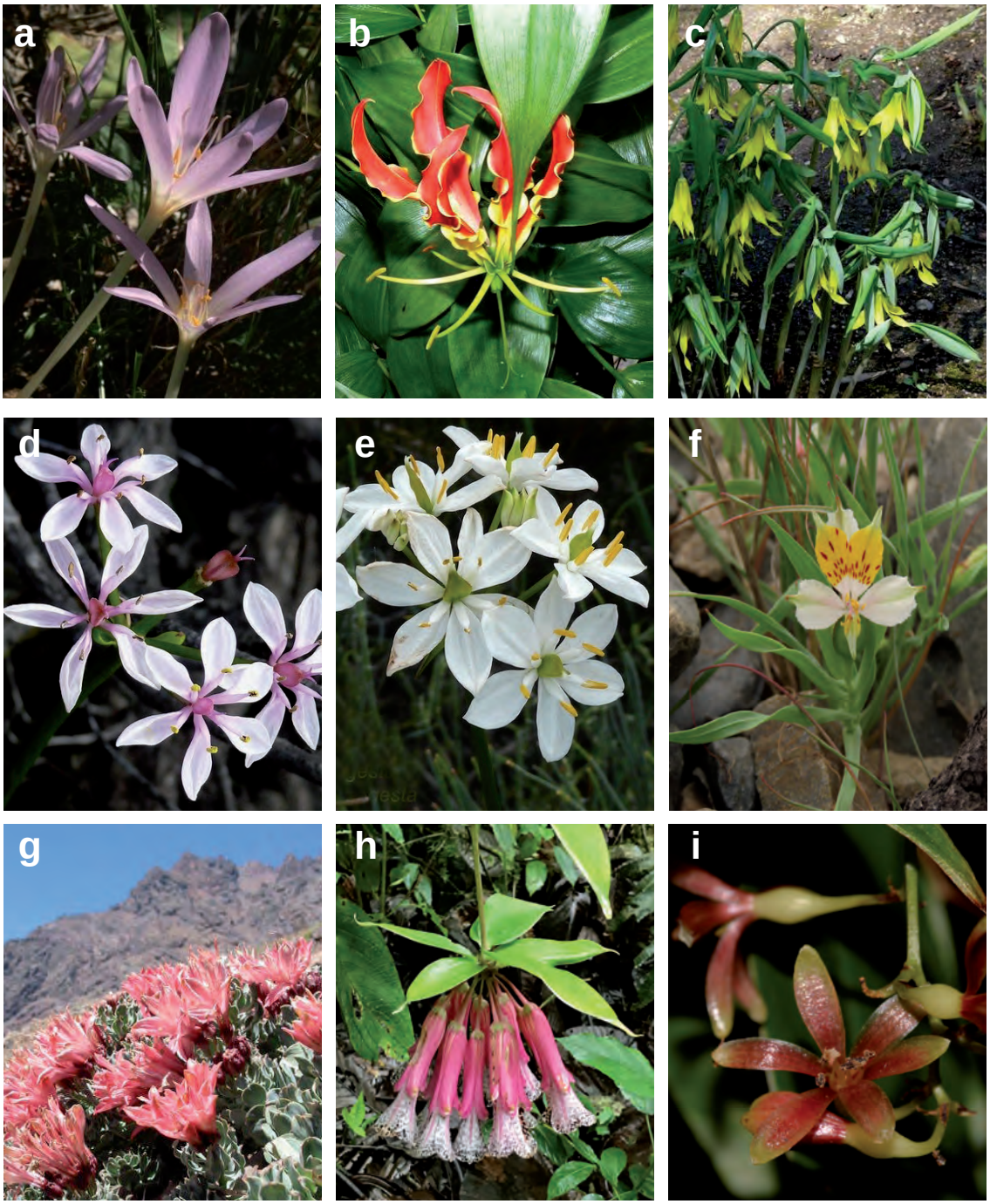
*Colchicaceae* (kikericsfélék, 285). 15 génusz tartozik ide. Hagymagumójuk vagy rizómájuk van. Viszonylag nagy virágaikban a hat lepellevél mindegyike egy-egy porzót zár be a rügyben. Magházuk felső állású, a bibe lebenyezett. A mérsékelt övben és a trópusokon is előfordulnak, de Dél-Amerikából teljesen hiányoznak. Mérgező alkaloidokat tartalmaznak. A *Colchicum* (kikerics, 164) négy faja nálunk is él, a *C. hungaricum* (magyar k.), egy melegkori reliktumfaj a Villányi-hegységből, a homokvidékek faja a *C. arenarium* (homoki k., 9.36a ábra), és a közönséges *C. autumnale* (őszi k.). A negyedik egykoron a *Bulbocodium vernum* (egyhajúvirág) nevet viselte, de ez a génusz beolvadt a *Colchicum*-ba, megszüntetve annak parafiletikusságát. A legtöbb alkaloid (nevezetesen: kolchicin) az őszi kikericsben van: erősen befolyásolja a sejtosztódást, a magorsófonalak gátlásával megakadályozza a megkettőződött kromoszómák elválását, s így poliploidok keletkeznek. A kikerics bibeszála akár 30 cm hosszú is lehet, ami kell is, mert a magház megtermékenyítéskor még a felszín alatt van. A *Gloriosa* 12 faja főleg trópusi. Rizómás évelők, a leveleik végén fejlődő kacsokkal más növényekre kapaszkodnak. Nagy, magános virágaik hosszú kocsányon fejlődnek, a lepellevelek színesek, visszafelé hajlottak. A *G. superba* (9.36b ábra) a legismertebb képviselőjük, előfordul Madagaszkáron, az afrikai kontinensen és DK-Ázsiában is. Ökológiája is változatos, sokféle élőhelyet elvisel, eredeti elterjedési területén kívül akár invazív gyommá is válhat. Madarak és lepkék porozzák be. Kivonata nagy adagban súlyosan mérgező, kis adagban gyógyszer. Az *Uvularia* féltucat faja Észak-Amerikában honos, tarackos rizómával terjednek, levélhónalji virágaik bókolók (pl. *U. grandiflora,* 9.36c ábra). A *Wurmbea* 50 faja érdekes elterjedésű: fele részben Afrikában, illetve Ausztráliában élnek. A *W. dioica* (9.36d ábra) széles körben elterjedt egész Ausztráliában. A *Burchardia* van alapi helyzetben a *Colchicaceae* kladogramján, 6 faja kivétel nélkül Ausztráliában él (pl. *B. congesta,* 9.36e ábra).

*Alstroemeriaceae* (290). Az előző csoporthoz hasonló fajgazdagságú, de csak négy génusszal. Kizárólag amerikai (Mexikótól délre) a fajok többségét tartalmazó *Alstroemeria* (inkaliliom, 100) és *Bomarea* (128). A *Luzuriaga* (4) egyik faja új-zélandi, a *Drymophila* mindkét faja ausztráliai. Leveleik szélesek, tövüknél csavarodottak, így az alsó oldaluk néz felfelé (a sztómák viszont alul vannak így is). Virágaik kétoldali szimmetriát mutatnak, a külső és a belső lepelkör élesen elkülönül egymástól, a belső általában pettyes vagy foltos. Az *Alstroemeria psittacina* Brazíliában és Argentínában honos, vöröses-bíboros virágai kis ernyőben állanak. Hibridjei kedvelt dísznövények. A chilei *A. graminea* (9.36f ábra) a nemzetség másik géncentrumából való, annak egyetlen egyéves és sivatagi faja. Az Andokban a fahatár felett él az erősen fénykedvelő, alacsony termetű *A. spathulata* (9.36g ábra). A *Bomarea* fajok virágai tölcséresek, sok fajnál tömötten állanak. Lágyszárú kúszónövények, van közöttük burgonyapótló (*B. edulis*) és sok látványos esődei faj (*B. pardina*, 9.36h ábra).

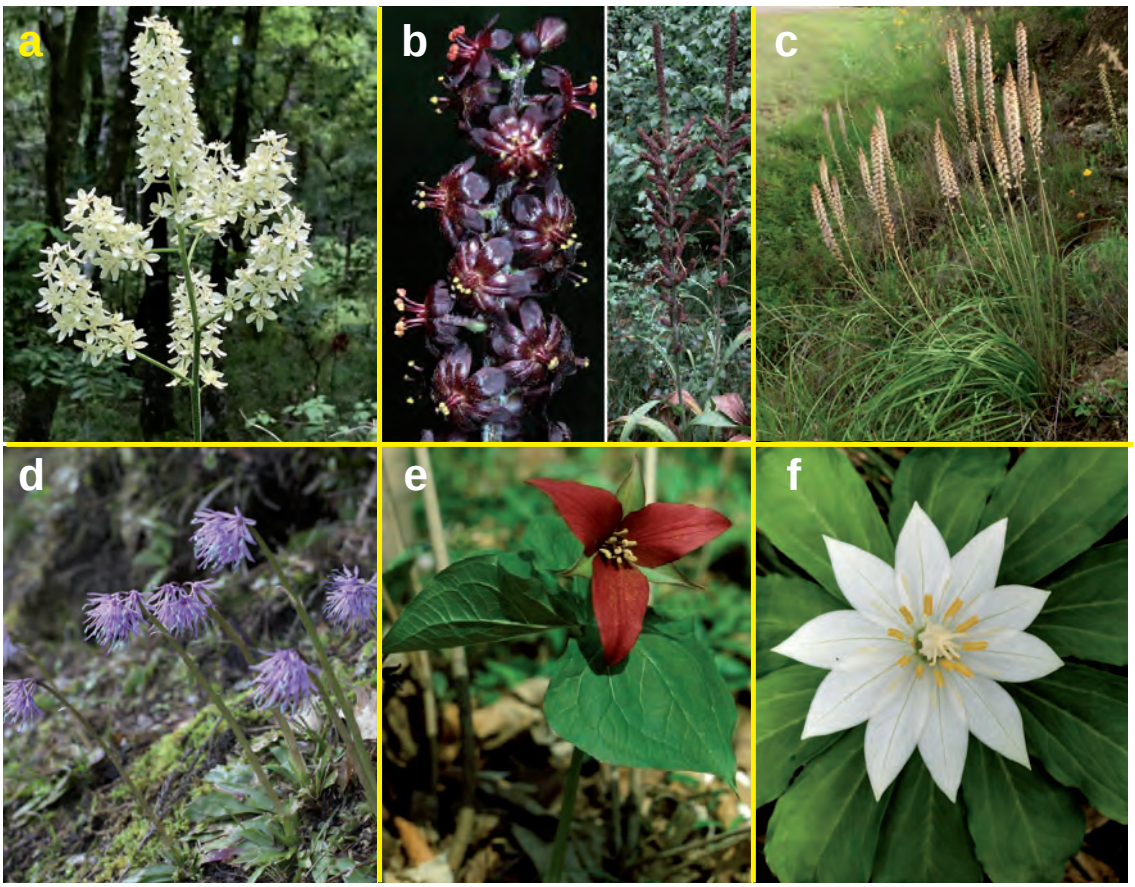
*Petermannia* (1). A *P. cirrosa* (9.36i ábra) az egyedüli ezen a kládon. Kelet-Ausztráliában élő, kacsokkal kapaszkodó, fásodó szárú kúszónövény. Leveleiben hálózatos az erezet. Kis vöröses virágai bogernyőben állanak, termése bogyó.

*Melanthiaceae* (zászpafélék, 170). A 17 génusz az északi féltekén honos – csak Dél-Amerikában lépik át az Egyenlítőt. Évelő lágyszárúak, leveleik többnyire örökzöldek, hálózatosan (is) erezettek, átellenesek vagy örvökben állanak. Virágzatuk füzér, összetett fürt, vagy buga, de sok génuszban a virág magános. A lepellevelek száma 3, 4 vagy 6, elszáradva is a termésen maradnak. A nektáriumok a termőlevelek közötti szeptumokon fejlődnek vagy hiányoznak. A *Melanthium* génuszban 4 fajt találunk, mindegyik észak-amerikai (9.37a ábra). Leveleik keskenyek, igen hosszúak. Közeli rokon az Eurázsiában is elterjedt *Veratrum* (zászpa, 25/2), redős, széles tojásdad levél különíti el őket az előzőektől. Egyes irodalmi források egybeolvasztják a két nemzetséget – az utóbbi név megtartásával. Magas növésűek, virágaikban hat egyforma lepellevél található. Rendkívül toxikusak, kivonatukat nyílméregként és inszekticidként is használták egykoron, de gyógyászati alkalmazásuk kérdéses. Nálunk is él a *V. album* és a *V. nigrum* (fehér, illetve fekete zászpa, 9.37b ábra). A *Schoenocaulon*-ok (26) géncentruma Mexikóban van, áreájuk egészen Peruig húzódik. Leveleik igen keskenyek, virágaik tömött füzérben állanak, ahogy a *S.*

*texanum* (9.37c ábra) is mutatja. A *S. officinale* sabadilla néven ismert, magas alakaloidtartalmú magvait ízeltlábú paraziták elriasztására használták. A kelet-ázsiai *Heloniopsis* fajok alacsony, tőlevélrózsás növények, fehér, sárga vagy lila virágokkal (*H. orientalis*, 9.37d ábra). Az amerikai-ázsiai *Trillium* 50 faját a hármas szám jellemzi, szinte levéltelen száruk három nagy fellevélben és egy virágban végződik, melynek három kisebb külső, és három nagyobb és színes vagy fehér belső lepellevele van (pl. *T. erectum*, 9.37e ábra).




**9.36 ábra. a:** *Colchicum arenarium*, **b:** *Gloriosa superba*, **c:** *Uvularia grandiflora*, **d:** *Wurmbea dioica* (Ny-Ausztrália), **e:** *Burchardia congesta* (Ny-Ausztrália), **f:** *Alstroemeria graminea* (Atacama, Chile, N. Lavandero, CC BY), **g:** *A. spathulata* (Chile, P. Novoa, CC BY-NC), **h:** *Bomarea pardina* (Ecuador, dserberich, CC BY-NC), **i:** *Petermannia cirrosa* (New South Wales, N. Lambert, CC BY-NC-SA).




**9.37 ábra. a:** *Melanthium virginicum* (Texas, L. Clark, CC BY), **b:** *Veratrum nigrum*, **c:** *Schoenocaulon texanum* (Texas, D.T. Hibbits, CC BY-NC), **d:** *Heloniopsis orientalis* (Japán, skycat, CC BY-NC), **e:** *Trillium erectum* (Ontario), **f:** *Paris japonica* (Tajvan, Nanying, CC BY-NC).

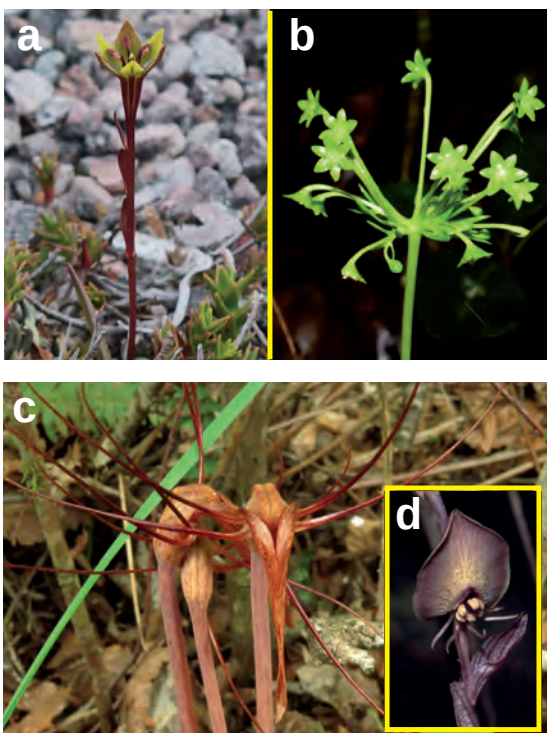
**9.10 cédula: Genomkövérség a zárvaterműknél**

Számos szervezet genomja igen nagy méretű lehet még akkor is, ha a haploid állapotra (pl. ivarsejtek) vonatkoztatjuk. A növényeknél a *Liliales* fajai mutatnak kiemelkedő értékeket, a *Fritillaria* esetében például a haploid kromoszómaállomány a 85 Gb-t (85 milliárd bázispárt) is elérheti (az ún. C-értékben = 86 pikogramm). Ez 860-szorosan haladja meg a jelenleg ismert legkisebb genomú virágos növény, a *Genlisea aurea* (*Lentibulariaceae*, 641. oldal) C-értékét. A *Trillium*-oknál még magasabb, mintegy 110-129 Gb-os értékeket is mértek. Mindez azonban csekélység a *Paris japonica*-hoz képest, ami egy ideig a rekordot tartotta a növények körében a maga 148,89 milliárd bázispárjával. Ez kb. 50-szer akkora, mint a humán haploid genom! A japán farkasszőlő továbbra is csúcstartó a zárvaterműknél, de a jelenleg ismert növényi (sőt eukarióta) maximum már a *Tmesipteris oblanceolata* nevű vesszőspáfrány (206. oldal) sajátsága, egészen pontosan 160,45 Gb (Fernandez et al. 2024). Említésre érdemes adatok még a tüdőshalaknál 129,9, a szalamandráknál 117,47, a kétszikűeknél (fagyöngy) pedig 100,84. Az eukarióták genomjában mutatkozó nagy eltéréseket a C-érték rejtélyének nevezik, mivel a DNS-tartalom egyáltalán nem korrelál a gének számával és az illető szervezet komplexitásával sem. Azt már tudjuk, hogy a megnövekedett genom nagy mennyiségű használhatatlan, nem kódoló DNS-t tartalmaz (főleg transzpozonok formájában). Egy ideig feltételezték, hogy a genomi elhízás egyirányú, visszafordíthatatlan folyamat. Ahogy Bennettzen & Kellogg (1997) rákérdezett: „do plants have a one way ticket to genomic obesity?” Azóta tudjuk, hogy van lehetőség a fogyásra is! A fogyás-hízás és az egyes evolúciós vonalak közötti eltérések mögött a transzpozonok változatos, de egyelőre kevéssé ismert dinamikája áll. Összhangban a dawkinsi önző gén koncepcióval, a transzpozonok szinte vírusként funkcionálnak a gazda-genomon belül, melynek kódoló szakaszai „állandó harcban” állnak velük (Pulido & Casacuberta 2023). Az egész jelenségcsomag az aktuális evolúcióbiológiai kutatások egyik izgalmas területe.

Magvaikat hangyák terjesztik. Közeli rokon a *Paris* nemzetség, melynél a számozás néggyel kezdődik, a murvalevelek és az egyes lepelkörök tagszáma 4–11. A *P. quadrifolia* (farkasszőlő) nem ritka a hazai erdőkben. A *P. japonica* (9.37f ábra) hatalmasra duzzadt DNS-tartalmáról nevezetes (9.10 cédula).

*Campynemataceae* (4). Szó szerint elszigetelt elterjedésű csoport két génuszban. Lágyszárúak, közepes méretű, bíboros-zöldes virágokkal, amelyek – akár az előző kládon – terméséré után is megmaradók. Tasmania endemizmusa a *Campynema lineare* (9.38a ábra), karcsú növény, egy nagyobb tőlevéllel és fokozatosan kisebbedő szárlevelekkel, kevés virággal. Lápokon, fenyéren, nedves réteken él, erősen védett. A hasonló, de nagyobb virágzatú *Campynemanthe* (9.38b ábra) mindhárom faja Új-Kaledónián honos.

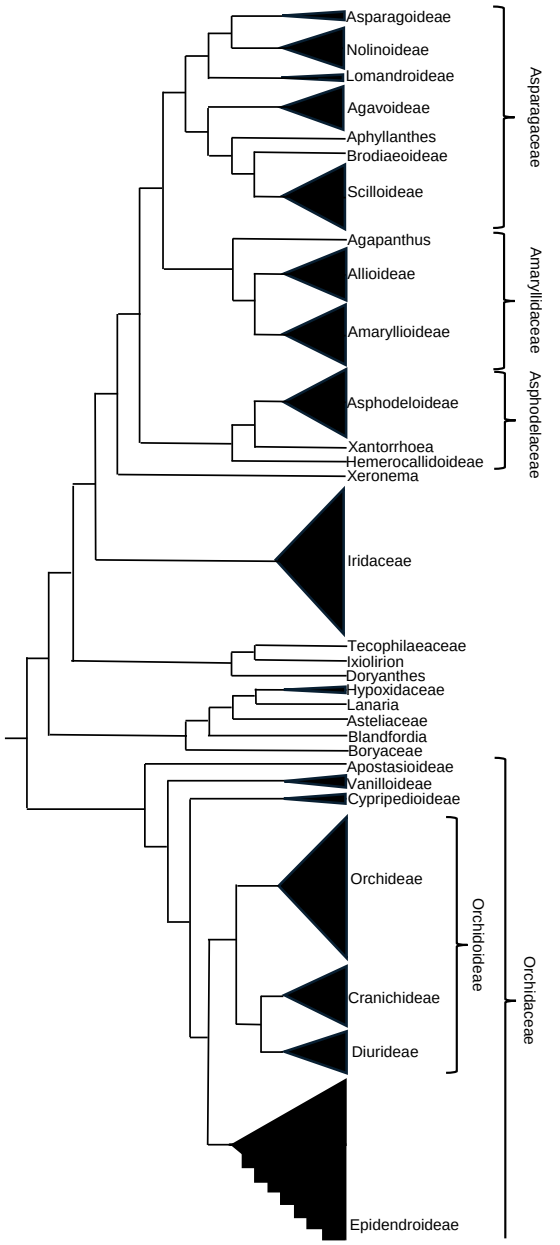
*Corsiaceae* (30). Az előző klád testvércsoportja, a három génusz minden faja klorofill nélküli, mikoheterotróf szervezet. Elterjedésük foltszerű, Dél-Amerika, Kína, Új-Guinea és É-Ausztrália a hazájuk – ami Gondwana-eredetre utal. Egyetlen végálló, kétoldali szimmetriájú viráguk van: a külső kör egyik levele jóval nagyobb a többinél, felfelé áll (*Corsia* (25) *uniflora*, 9.38d ábra) vagy lefelé hajló (*Arachnitis uniflora*, 9.38c ábra).




**9.38 ábra. a:** *Campynema lineare* (Tasmania, P. Collier, CC BY-NC), **b:** *Campynemanthe viridiflora* (Új-Kaledónia, J. Santore, CC BY-NC), **c:** *Arachnitis uniflora* (Chile, J. Lloncon, CC BY-NC-SA), **d:** *Corsia uniflora* (Új-Guinea, T. Franke, CC BY-SA-3.0).

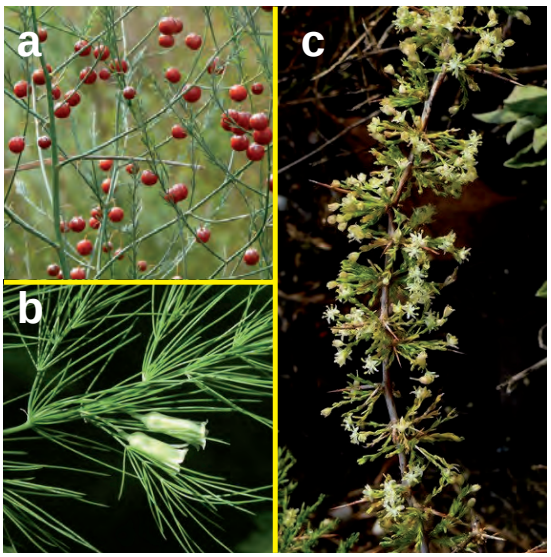
## *Asparagales (40.820)*

Ezen a kládon kb. 24 család szerepel a linnéi rendszerből, beleértve a kosborféléket és sok egyéb csoportot, amelyek a régi *Liliaceae* családból kerültek ide. Megjelenésükben jelentősen eltérnek egymástól, melynek hátterében a meglehetősen nagy sebességű molekuláris evolúció áll. Az egyszikűek között itt a legnagyobb a speciációs ráta, vagyis az időegységre jutó újonnan keletkezett fajok száma (bár ez csak fele a *Lamiales* rátájának). A belső filogenetikai viszonyok értelmezésében korábban fontosnak gondolták a mikrosporogenezis mibenlétét (szimultán vagy szukcesszív), illetve a magház alsó vagy felső állását, de kiderült, hogy ezek a tulajdonságok több kládon egymástól függetlenül is megváltoznak, azaz homoplasztikusak. Az alsó állású magház és a szimultán mikrosporogenezis az ősi állapot az *Asparagales*-ben. Az alsó állás két vonalon felsővé válik (a *Borya* felé és az *Iridaceae* leágazásától kezdődően), majd legalább háromszor visszaesik alsó állásba (*Hypoxidaceae*, *Agave, Ruscus*). A mikrosporogenezis elsősorban az *Amaryllidaceae* és *Asparagaceae* esetében vált szukcesszív formába. A fajok túlnyomó többsége lágyszárú évelő, de vannak kúszónövények és másodlagos vastagodású fák is közöttük. Domináns a geofiton életforma, azaz a földben megbújó áttelelő szervek (hagyma, hagymagumó, gumó) léte. Levelükön az erezet teljesen párhuzamos. Igen gyakori a levélrózsa (rozetta), vagy a tövön, vagy a hajtás végén. Virágaik alaptípusa a klasszikus liliomvirág, azaz hat lepellevél és maximum hat porzó – ami leginkább az orchideák körében módosul. Általános a fitomelanin nevű fekete pigment jelenléte a maghéjban, kivéve az orchideákat és néhány nemzetséget. Az egész földkerekségen előfordulnak, még a legszélsőségesebb klimatikus viszonyok között is. Legnagyobb sokféleségüket a trópusi és a meleg mérsékelt övben érik el, míg a legkevesebb faj a Szaharában és Ausztrália belső területein él. Fosszilisan természetesen a pollenjük a legkorábbi, mégpedig a felső kréta rétegeiből. Az idetartozó csoportok osztályozása és nevezéktana igen sokat változott az utóbbi időben, és emiatt nem könnyű sem a kutató, sem az olvasó helyzete. A korábbi plasztom alapú elemzéseket lényegében véve megerősítette a Zuntini et al. (2024) -féle vizsgálat, a változások nem jelentősek. Úgy tűnik tehát, hogy az *Asparagales* kladogamja (9.39 ábra) egyre inkább stabilizálódik. A fajszám-értékekről ez kevésbé mondható el: az irodalom igencsak heterogén ebből a szempontból, mert a becslések 26.000 és 42.000 között szórnak. Az eddig „elismert” és elkülönített nemzetségek száma is igen magas, kb. 1100. Annyi bizonyos, hogy mindkét adat változni, pontosabban növekedni fog a jövőben is. Nyilvánvaló, hogy terjedelmi korlátok miatt teljes mélységig nem mutatható be a csoport diverzitása, s még a főbb típusok bemutatása is helyigényes lesz.



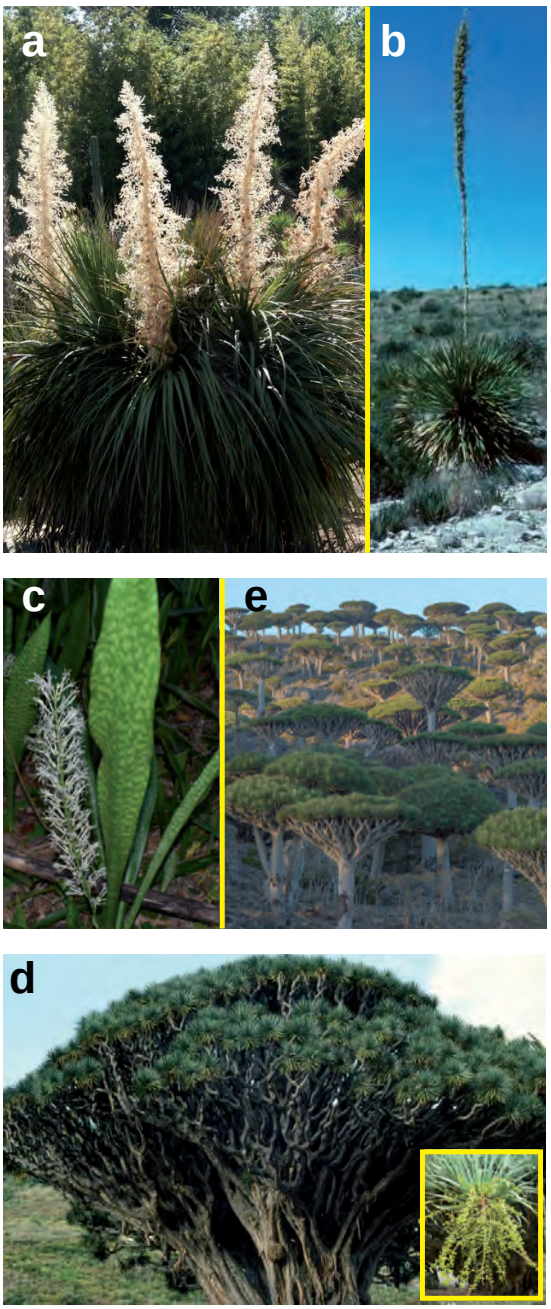

**9.39 ábra.** Az *Asparagales* kondenzált kladogramja. Az *Epidendroideae* orchidea-kládot csak jelezzük, ugyanis fajszáma meghaladja a többi *Asparagales* klád összfajszámát, és arányos ábrázolása csökkentette volna a diagram finom részleteinek értelmezhetőségét.

*Asparagaceae* (2800). A csoport morfológiai jellemzése okozza talán a legtöbb fejfájást a botanikusoknak, és gyakorlatilag nincs olyan tulajdonság, ami akár csak megközelítőleg általánosan jellemző lenne, elválasztva őket az *Asparagales* többi csoportjától. Valamivel egyszerűbb a dolgunk, ha a 9.39 ábrán látható belső felosztást követjük. Az *Asparagoideae* nagyobbik génusza maga az *Asparagus* (spárga, 300), óvilági elterjedésű, míg a *Hemiphylacus* 5 faja Mexikóban honos. Az *Asparagus* változatos életformájú, örökzöld, sokszor kúszó növényeket foglal magába, amelyek az esőerdőktől a félsivatagokig megtalálhatók. Külső megjelenésük lényegesen eltér a klád többi növényétől. Leveleik csökevényesek, pikkelyszerűek, s helyettük a lapos vagy hengeres, szár eredetű phyllocladiumok végzik az asszimilációt. Többnyire kétlakiak, apró virágokkal, termésük bogyó. A legismertebb az eurázsiai elterjedésű és széles körben kultivált *A. officinalis* (9.40a ábra). Egyedül Kínában 7 millió tonnányit termesztenek egy évben. A mediterrán régió gyakori faja az *A. tenuifolius*, viszonylag nagy virágokkal (9.40b ábra). Egyes szárazságtűrő fajok erős töviseket viselnek, mint például a dél-afrikai *A. capensis* (9.40c ábra). Sok, törékenyebb felépítésű fajukat a virágkötészet alkalmazza. A *Nolinoideae* klád képviselői (600) egykoron még a nagy *Liliaceae* családba tartoztak,



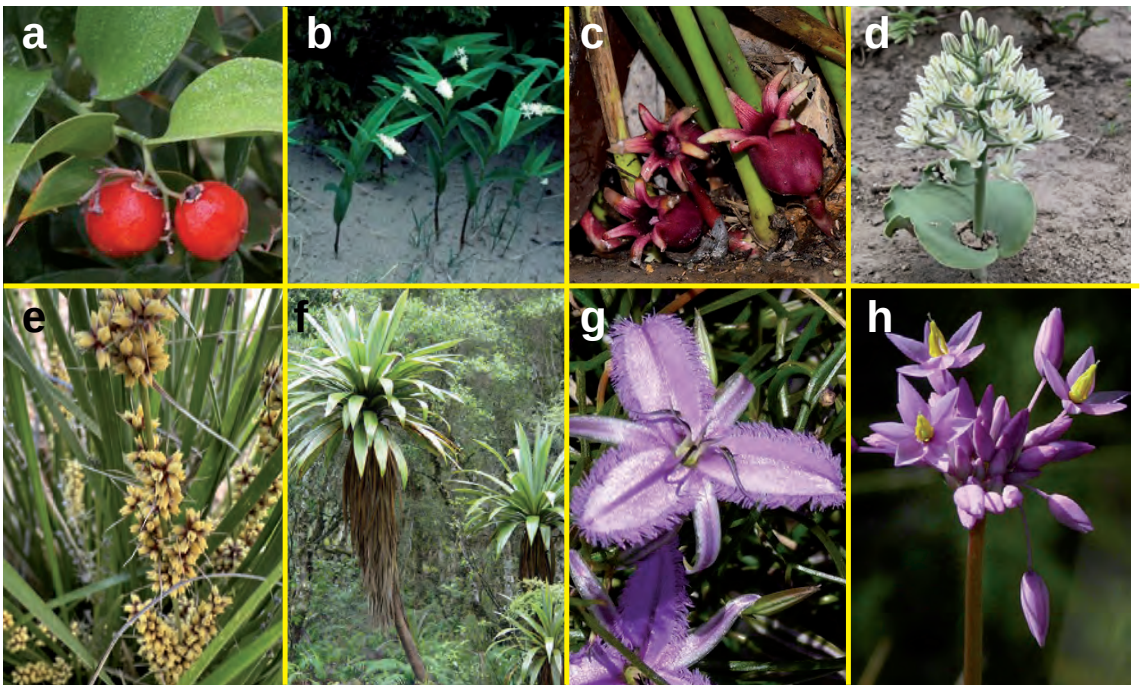

**9.40 ábra. a:** *Asparagus officinalis*, **b:** *A. tenuifolius*, **c:** *A. capensis* (Dél-Afrika).

majd sok kis családba sorolták őket (pl. *Convallariaceae, Ruscaceae*) – a molekuláris eredmények alapján kerültek egy kládra. Döntően az északi félgömb fajai, az Egyenlítőtől délre csak Afrikában és É-Ausztráliában jelennek meg. A *Nolina* (35) fajok az újonnan fejlődő edényeik körül másodlagosan vastagodnak. Szárazságtűrők, Mexikóban és az USA félsivatagaiban élnek, kétlakiak. A pachycaulia megjelenési forma tipikus képviselői: törzsük aránytalanul vastag és alacsony, kevés oldalággal, nagy laza virágzatba tömörülő apró virágokkal, mint például a *N. parviflora* Mexikó magashegységeiből (9.41a ábra). A hasonló elterjedésű *Dasylirion* 24 faja sokkal tömöttebb virágzatával tér el az előzőtől. A sivatagi *D. leiophyllum* virágzati tengelye akár az 5 métert is elérheti (9.41b ábra). A *Dracaena* (218) fajok elsősorban óvilágiak, csak kettő él Közép-Amerikában. Két fő növekedési típusuk van: a szárban és a gyökérben is másodlagosan vastagodó, gazdagon elágazó fák (kb. hat) vagy rizómás, kissé pozsgás, hosszú levelű lágyszárúak (száznál is több – mely utóbbiak között vannak a [„molekuláris okokból megszűnt”] korábban *Sansevieria* néven ismert, főleg afrikai fajok is [pl. *D. hyacinthoides*, 9.41c ábra]). A fák között több nevezetesség is akad, pl. a Kanári-szigeteken és Madeirán is élő *D. draco* (sárkányfa), amit Linné eredetileg az *Asparagus* génuszba sorolt (bölcs előrelátás?), majd saját maga helyezte át a *Dracaena*-ba. Robosztus fa, különösen az egyszikűekkel összehasonlítva, törzsének kerülete az 5 métert is elérheti. A 9.41d ábrán a legnagyobb és a legidősebb egyed látható, egyesek szerint akár 1000 éves is lehet. Virágai fehérek, illatosak, termése piros bogyó. Fája megsértve vörös gyantát ad, hasonlóan a jemeni Socotra sziget bennszülöttjéhez, a *D. cinnabari*-hoz (9.41e ábra). Régebben a sárkányvérnek nevezett váladékot univerzális hatású gyógyszerként alkalmazták. Az örökzöld *Ruscus* (csodabogyó, 6/2), a kelet-ázsiai *Danae racemosa* (9.42a ábra) és a makaronéziai *Semele* (3) fajok „levelei” merev, ellaposodott szártagok (kladódiumok), ezek közepén fejlődnek ki a virágok. A lágyszárú, rizómás, puha (és valódi) levelűek közül megemlítendő a *Convallaria*




**9.41 ábra. a:** *Nolina parviflora*, **b:** *Dasylirion leiophyllum* (New Mexico), **c:** *Dracaena hyacinthoides* (dejarnra, CC BY-NC), **d:** *D. draco* (Tenerife), **e:** *D. cinnabari* (Socotra, Jemen, M. Ross, CC BY-NC),

három faja, közöttük a Norvégiától Kínáig előforduló *C. majalis* (gyöngyvirág) és a *Maianthemum* 40 faja, pl. a *M. bifolium* (árnyékvirág), ami Japánig is eljut. Ez utóbbi génusz kettős géncentruma Kínában, illetve É-Amerikában van (itt pl. *M. stellatum*, 9.42b ábra). Nem kell bemutatni a *Polygonatum* (salamonpecsét) génuszt sem, 78 fajából négy nálunk is honos. Óvilágiak, elsősorban Kelet-Ázsiában él sok képviselőjük. Az *Aspidistra* nemzetségnek egyedül Vietnamban 80, Kínában pedig 60 faja található, amelyek a földből szinte közvetlenül kinövő leveleikről és virágaikról ismertek (pl. az *A. attenuata*, 9.42c ábra, vagy a kertekben is kultivált *A. elatior*). A Szaharától délre él a gumós *Eriospermum* mintegy száz faja (pl. *E. currori*, 9.42d ábra). A *Lomandroideae* 12 nemzetsége és 180 faja széttagolt áreával rendelkezik, legnagyobb diverzitással Ausztráliában. A kétlaki és évelő lágyszárú *Lomandra* (67) fajok hosszú levéllel és rizómával jellemezhetők, virágaik többnyire csomókban nőnek a hajtástengelyen. Különlegességük a spirálisan felhasadó pollen. Viszonylag alacsonyra nő a gyepesedő, sárgás-zöldes virágú *L. mucronata* (9.42e ábra). A fatermetű örökzöld *Cordyline* (23) fajok a Csendes-óceán keleti régiójában honosak, mindössze egy fordul elő Dél-Amerikában. Törzsük általában kevéssé elágazó, vastag leveleik lándzsásak, apró virágaik nagy bugaszerű összetett virágzatban tömörülnek a levélüstök felett. Bunkószerűen megvastagodott gyöktörzsük sok tartalék tápanyagot tartalmaz. Új-Zéland a hazája a *C. indivisa*-nak (9.42f ábra), 8 méter magasra is megnő, levelei szélesek és 1–2 m hosszúak is lehetnek. A lágyszárú évelő *Thysanotus* 50 fajából 45 csak Ny-Ausztráliában fordul elő, ami szépen mutatja eme mediterrán klímájú régió hihetetlen flóragazdagságát. Virágaik viszonylag nagyok, főleg a magános virágú fajoké, erősen eltérő belső és külső lepellevelekkel, ez utóbbiakon rojtos függelékekkel (9.42g ábra). A *Sowerbaea* (5) lepellevelei egyformák, a fehéres-lilás virágok ernyőszerűen csoportosulnak, a hagymákra emlékeztetnek (9.42h ábra). Az *Agavoideae* (agávéfélék) kládján (640 faj 23 génuszban) fás- és lágyszárúakat egyaránt találunk. Elsősorban Észak-Amerika mérsékelt klímájú területein, Dél-Amerikában, Afrikában a Szaharától délre, Európában és DK-Ázsiában élnek. A fás fajok törzse tömzsi vagy elágazó, a szár végén kialakuló rozettával. Erős rizóma rögzíti őket, hosszú és gyakran pozsgás leveleik szúrós végűek, de másutt is tövisesek lehetnek. Virágaik nagy méretű virágzatba egyesülnek. Az amerikai *Yucca* és az *Agave* a legerőteljesebb közöttük: többségük félcserje vagy kisebb fa. Jellegzetességük a rostokkal megerősített nyalábrendszer és az erősen megosztott kariotípus – 5 nagy és 25 kis kromoszóma. A magház állása felső (*Yucca*) vagy alsó (*Agave*). Rovarok, madarak és denevérek is beporozhatják mutatós virágaikat. A *Yucca* kb. 50 faját szívós, kard alakú levelek és nagy bugába csoportosuló fehéres virágok jellemzik. Főleg száraz, félsivatagos területeken, tengerpartokon, de eső-




**9.42 ábra. a:** *Danae racemosa*, **b:** *Maianthemum stellatum* (Ontario), **c:** *Aspidistra attenuata* (Kína, smalltown_huang, CC BY-NC), **d:** *Eriospermum currori* (Botswana, R. Fourie, CC0), **e:** *Lomandra mucronata* (Ny-Ausztrália, L. Mucina), **f:** *Cordyline indivisa* (Új-Zéland, tanetahi, CC BY-2.0), **g:** *Thysanotus manglesianus* (Ny-Ausztrália), **h:** *Sowerbaea laxiflora* (Ny-Ausztrália),.

erdőkben is előfordulnak. Speciális beporzóik a jukkamolyok (*Prodoxidae*, vö. 9.11 cédula). A *Y. brevifolia* (Józsué fája, 9.43 ábra) erősen elágazó, a hajtásvégeken tömörülő rozettákkal, elsősorban a Mojave-sivatag lakója. Közneve bibliai eredetű, feltehetően a 19. századi mormon telepeseknek köszönhető. Legismertebb talán az USA nem sivatagos államaiban elterjedt *Y. filamentosa*, ami már a 16. században Európába is eljutott. Nálunk is kedvelt kerti dísznövény és alkalmanként elvadul. Könnyen azonosítható a levél szélén elváló fehér, fonalas rostokról. A *Y. gigantea* (= *elephantipes*) közép-amerikai eredetű, alkalmasint erőteljes növekedésű, elágazó, 12 m-t is elérő cserje vagy kis fa. Virágai ehetők, Európában inkább dísznövényként ismerjük. Az *Agave* génusz szinte mind a 232 faja szárazságtűrő, többnyire fogazott szélű és húsos tőlevelekkel, magasra kiemelkedő virágzattal bír. Gyökérzetük a legkisebb mennyiségű csapadékot is összegyűjti. Évelők, akár több éven át kitartanak, de a fajok többsége csak egyszer virágzik életében, rozettája azután elhal – bár a rizómából új élet is sarjadhat. Az *A. americana* (9.44a ábra) az USA-ból és Mexikóból származik, de ma már világszerte meghonosodott a száraz, meleg területeken. Az agávék egyes fajait rostjukért (*A. sisalana*) vagy cukros nedvükért és a belőle erjesztett italért termesztik (*A. tequilana, A. angustifolia* és még tíz faj). A mexikói eredetű, de vadon ismeretlen évelő lágyszárú *A. amica* (9.44b ábra) közismert és kedvelt dísze az európai kerteknek, de nem ezen a néven (9.12 cédula). Virágai részben csövesek, erősen illatosak, kozmetikumok fontos alapanyagát szolgáltatják a 17. század óta. XIV. Lajos előszeretettel ültettette trianoni kastélya mellé, talán szándékosan, hogy a növény elfedje a palotából kiáradó kevésbé kellemes illatokat. A jukkákhoz hasonlítanak első pillantásra a közép- és dél-amerikai *Furcraea* (25) fajok, melyek közös tulajdonsága a – még az ezen a kládon is szokatlanul – hosszú virágzat. Közülük is kiemelkedik a fogazott levelű, zöldes virágú *F. cabuya* (9.44c ábra), melyről feljegyezték, hogy kúpos virágzata akár 15 m hosszú is lehet (magasságbeli rekord a növényvilágban?). Rövid rizómája vagy gumója, tőkocsánya és tőlevélrózsája, fehér virága van az *Anthericum* (homokliliom, 7 faj Európában és É-Afrikában) és a *Chlorophytum* (200 faj, trópusi D-Afrika, Madagaszkár, Ázsia-Ausztrália) nemzetségeknek. Az *Anthericum* két faja nálunk is él, elsősorban sziklagyepekben találkozhatunk velük. A *Chlorophytum* legismertebb képviselője a dél-afrikai *C. comosum*, egy meglehetősen



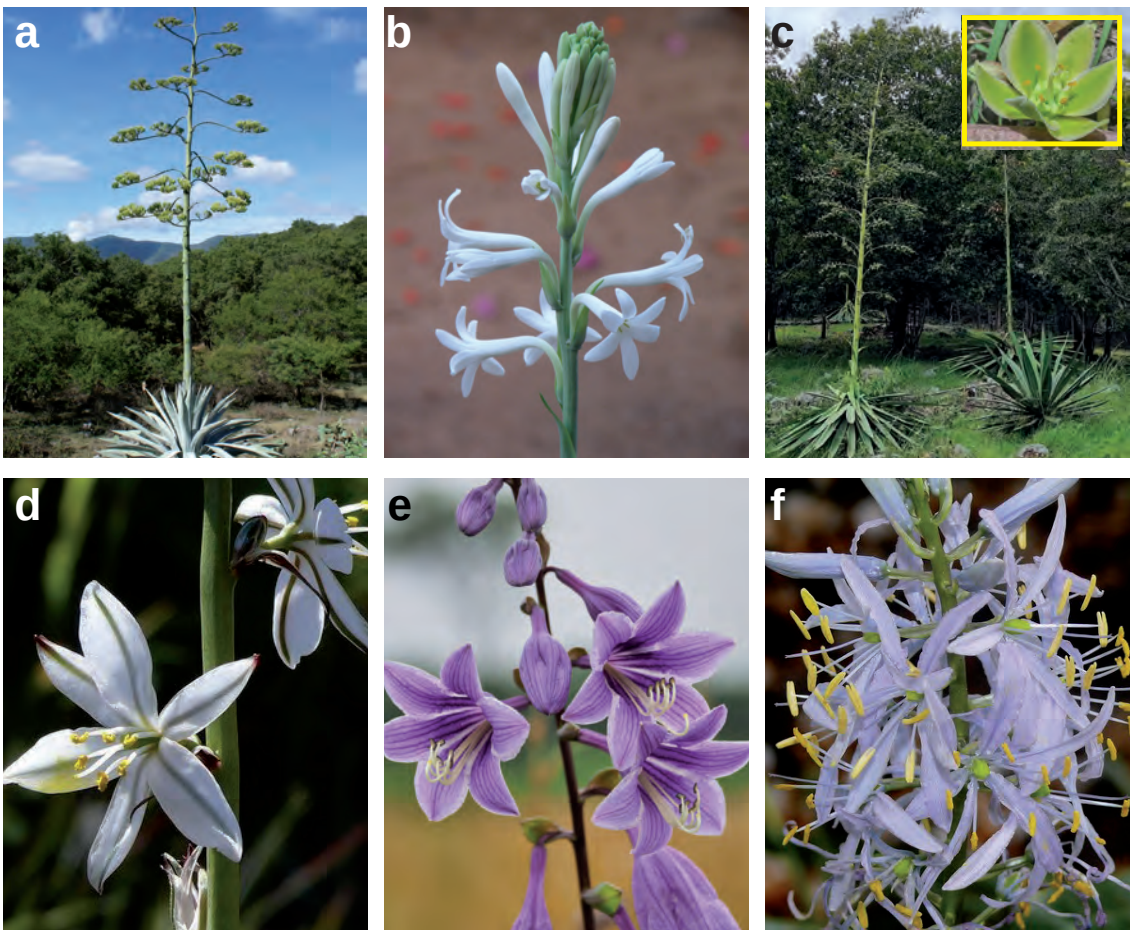
**9.43 ábra.** *Yucca brevifolia* (Mojave-sivatag, Kalifornia).

**9.11 cédula: A *Yucca* – jukkamoly kospeciáció vagy gazdaváltás?**

A mutualizmus és koevolúció gyakran idézett példáit szolgáltatja a *Tegeticula* és a *Parategeticula* nemzetségbe tartozó lepkék és a jukkák (*Yucca* + a *Hesperoyucca* két faja) kapcsolata, amit Darwin is a megporzás legcsodálatosabb eseteként emlegetett. A növény erős illatával és nem nektárral vonzza magához a molyokat, amelyek a virágzatban párosodnak. A nőstény lepke speciális tapogatószerű szájszerveivel begyűjt egy pollencsomót, petéit a magházba (*Tegeticula*) vagy más virágrészekbe (*Parategeticula*) helyezi majd a pollent egy másik növény bibéire viszi. Kikelés után a hernyók az érlelődő termésbe jutnak, s azzal táplálkoznak. Nem pusztítanak el mindent, bőven marad érintetlen mag is, így a növény fennmaradása nincs veszélyben. A jóllakott hernyók kifúrják magukat a termésből, a földre hullanak, kokont szőnek maguk köré, s akár több évig is nyugalomban maradhatnak, mire bebábozódnak. A növény-állat kapcsolat mindkét fél számára előnyös lehet, de erősen fajspecifikus, ugyanis a legtöbb lepkefajnak egy gazdanövénye van. (Arra vonatkozóan kevés információt találtam, hogy egy jukkafajt hány lepkefaj látogat; de például a *Y. filamentosa* esetében több *Tegeticula* fajt is említenek.). A korábbi elképzelések szerint a *Yucca* és a molyfajok együtt evolválódtak, kapcsolatukat a tankönyvek is a kospeciáció klasszikus eseteként tárgyalták. Az időbeli egybeesés igazolása azonban sokáig elmaradt, míg molekuláris elemzések ki nem derítették, hogy a jukkák evolúciója kb. 6–16 millió éve bontakozott ki, a molyoké pedig legalább 35 millió éve (egyes becslések szerint még régebben). Az összkép tehát jóval bonyolultabb, mint gondolták egykoron. Lehetséges, hogy a molyok eredetileg más, régen kihalt növényeken (mondjuk az *Agave*-*Yucca* közös ősökön) specializálódtak, majd később léptek kapcsolatba a ma ismert fajokkal – vagyis nem kospeciáció, hanem gazdaváltás következett be. A téma részletei iránt érdeklődőknek Smith & Leebens-Mack (2024) összefoglaló cikkét ajánlhatjuk.

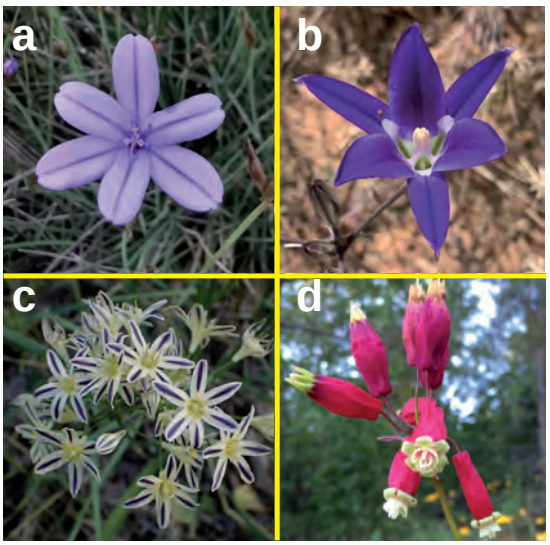
**9.12 cédula: A tubarózsa bolyongása a nevezéktani káoszban**

Az *Agave amica*-t Linné írta le először *Polianthes tuberosa* néven, még 1753-ban, a fajnévvel utalva a növény gumóira. Ezt félreértve-módosítva került a németbe a „Tuberose" név, hasonlóan az angolhoz, míg a magyar nép tudatába „tubarózsa" formájában épült be. A tuba (cső) még akár érthető is lenne, tekintettel a virág alakjára, de természetesen a növénynek a rózsákhoz semmi köze sincs. Ennél azonban kalandosabb a tudományos elnevezés története. Az alábbiak jól illusztrálják, mekkora zűrzavarhoz – és igazságtalansághoz – vezet a nevezéktani kód alkalmazása azokra az esetekre, amikor a kód még nem is volt érvényben. Pár évtizeddel Linné munkáját követően a német F. K. Medikus úgy vélte, hogy inkább *Tuberosa amica*-nak kell elnevezni növényünket, de ezt az utókor teljesen figyelmen kívül hagyta. A *P. tuberosa* közismert és általánosan elfogadott maradt mindaddig, amíg molekuláris vizsgálatok ki nem derítették, hogy az *Agave* csak a *Polianthes* fajaival lehet monofiletikus (helyesebben monokladisztikus). Indokolt tehát a kettő összevonása. Mint már láttunk rá bőven példákat ebben a könyvben is, az általános gyakorlat ilyenkor az, hogy valamelyik csoport génuszt „vált", de magával viszi az eredeti fajneveket, a leíró szerzők neve zárójelbe kerül, az áthelyezést javaslók pedig büszkén odaírják a saját nevüket is (legalábbis a botanikában). Miután *Agave*-ből sokkalta több van, mint *Polianthes*-ből, kisebb felfordulást okoz, ha az utóbbi szűnik meg – vagyis a mi esetünkben legyen tehát az új név *A. tuberosa* (L.) Thiede & Eggli. A csavar azonban csak most következik: kiderült, hogy az *A. tuberosa* már „foglalt", P. Miller adta a nevet még Medikus javaslata előtt egy olyan növénynek, amit ma *Furcraea tuberosa*-nak hívnak. Bár az *A. tuberosa* nincs használatban, más fajra való újraalkalmazását tiltja a szabályzat. Így kerül elő a sorrendben második elnevezés, a *Tuberosa amica* – vagyis egy ma el nem ismert génuszból kerül át fajunk az *Agave*-be. Ennyit a sokak által komolyan vett prioritásról – szegény Linné foroghat a sírjában (ami „saját magának ásott").




**9.44 ábra.** **a:** *Agave americana* (Mexikó, Sergioniebla, CC BY-NC-SA), **b:** *A. amica* (India, Rishi Valley Biodiversity, CC BY-NC), **c:** *Furcraea cabuya* (Nicaragua, J.A. Sanchez, virág: S. Holt, mindkettő CC BY-NC), **d:** *Chlorophytum namaquense* (Dél-Afrika), **e:** *Hosta sieboldii* (Japán, Kei Watanabe, CC BY-NC), **f:** *Camassia cusickii*.

változékony erdei faj, ami talán több fajra is bontható. „Elevenszülő”, virágzati tengelyén apró növénykék fejlődnek, amelyek a földre hullva új életet kezdenek. A legkedveltebb dísznövények közé tartozik, toleráns, könnyen szaporítható. Rokonai félsivatagokban is élnek, mint például a *C. namaquense* (9.44d ábra). Kúszó rizómája, hosszúkás vagy széles-lándzsás levelei vannak az északkelet-ázsiai *Hosta* kb. 30 fajának, melyek géncentruma Japán. Sok faj fehér virágú, mint például az éjszaka nyíló *H. plantaginea*, de vannak lilás színűek is (*H. sieboldii*, 9.44e ábra), a virágok tőkocsányos fürtben állanak. Észak-Amerikában, nedves réteken gyakoriak a lineáris tőlevelű, hosszú, tömött virágzatú *Camassia* fajok (6, pl. *C. cusickii*, 9.44f ábra). A következő kládon az *Aphyllanthes* egyetlen faja, az *A. monspeliensis* (9.45a ábra) található. Nyugat-mediterrán elterjedésű, sziklás helyeket kedvelő, szárazságtűrő növény. A fotoszintézist a sokvirágú tőkocsány végzi, ennek megfelelően csak itt vannak sztómák, a levelek vékonyak és hártyaszerűek. Pollenje a *Lomandra*-ra is jellemző spirális nyílású. Föld alatti hajtása másodlagosan vastagodik. A *Brodiaeoideae* 12 génuszának 60 faja Brit-Kolumbiától Guatemaláig fordul elő. Hagymagumós lágyszárú geofitonok, tőkocsányon álló magános virággal vagy ernyős virágzattal. Virágaik hat tk. egyforma, tövükön csövet formáló lepellevéllel, 3–6 porzóval és 3 staminódiummal, háromrekeszes termővel bírnak. A legtöbb faj a *Brodiaea* (20), a *Triteleia* (16) és a *Dichelostemma* (5) nemzetségekben van (9.45b–d ábra). Testvércsoportja az *Asparagaceae* legnagyobb belső kládja a *Scilloideae*, mintegy 1000 fajjal. Morfológiailag meglehetősen egységes csoport, s talán éppen ezért a nemzetségekbe történő besorolásuk nem szűnő vita tárgya (számuk lehet akár 70 is). Elterjedésük főleg óvilági, Ny-Európától Myanmarig, és Afrika Szaharától délre eső területei, Dél-Amerikában pedig éppen csak jelen vannak pár fajjal – elsősorban mediterrán jellegű klímában. Hagymás, tőlevélrózsás geofitonok, fürtös-füzéres virágzattal, virágaik 6 lepellevéllel, 3–6 porzóval és 3-részes termővel – vagyis igen hasonlóak az előző kládhoz, megtestesítve a tipikus „liliomvirágot”. A többségében kék színű *Scilla* (csillagvirág) mintegy harminc fajából nálunk is él hat, pl. a Duna árterein élő *S. vindobonensis* (9.46a ábra). Az *Ornithogalum* (madártej, 80) is megvan minálunk, 8–9 fajjal; a génusz jó példája a bizonytalan taxonómiának, az összfajszám szemlélettől függően 50-től 300-ig terjed! A hazai fajok mind fehéres-zöldes virágúak, hasonlóan a mediterrán vidékeken élő rokonokhoz (pl. *O. arabicum*, 9.46b ábra), míg a fokföldi *O. dubium* élénk narancssárga színű (9.46c ábra). A madártejekre emlékeztet leginkább az egyetlen dél-amerikai génusz, az *Oziroe* öt faja. A többnyire sűrű virágzatú *Muscari* (gyöngyike) kb. 80 fajos nemzetsége a harmadik (és egyben utolsó) a kládon, melynek hazai őshonos képviselői is vannak, mégpedig négy faj.

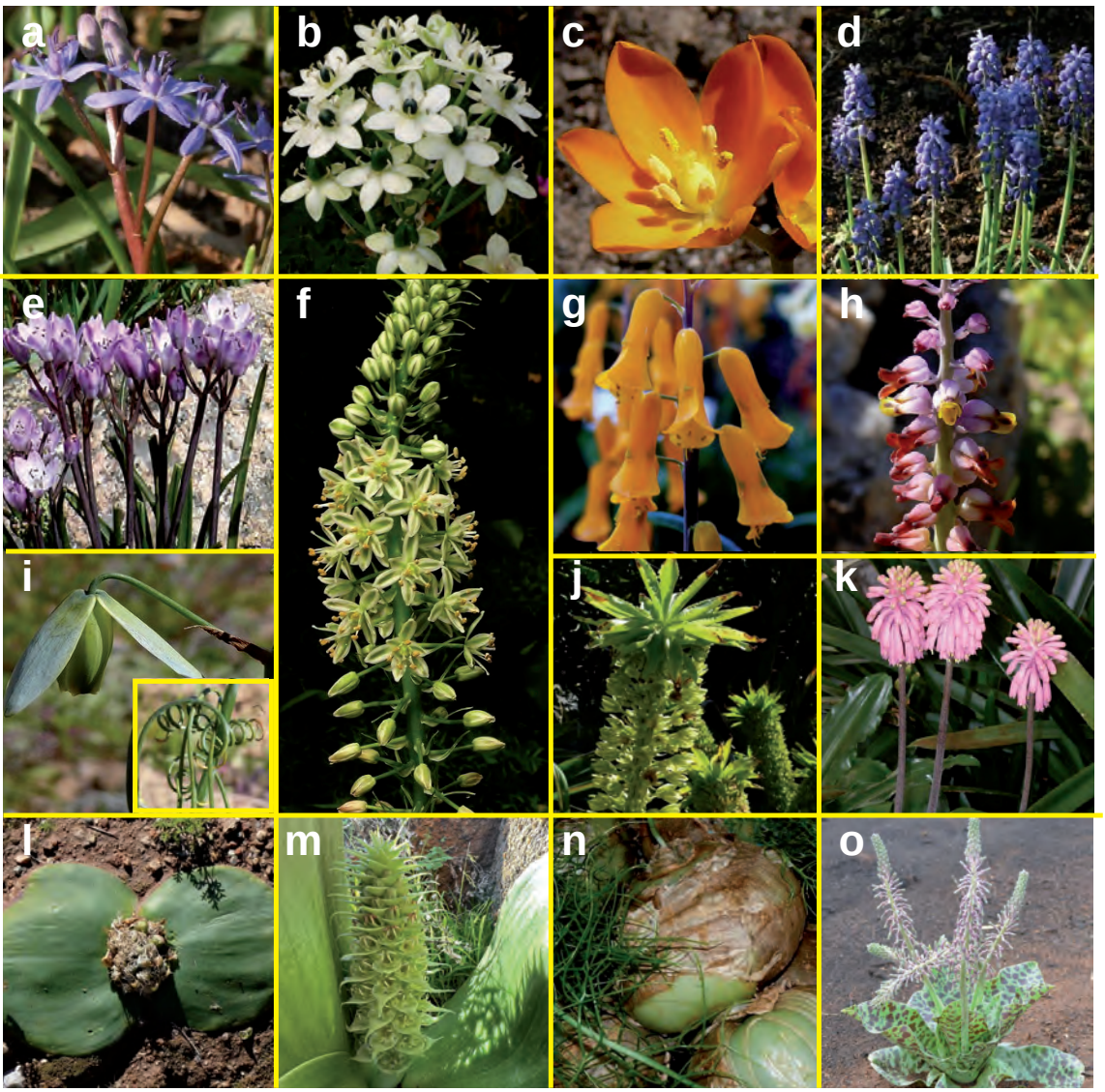



**9.45 ábra. a:** *Aphyllanthes monspeliensis* (Franciao., R. Girouette, CC BY-NC), **b:** *Brodiaea elegans* (California, L. Gardner, CC0), **c:** *Triteleia hendersoni* (Oregon, M. Stickrod, CC BY-NC), **d:** *Dichelostemma ida-maia* (California, M. Stickrod, CC BY-NC).

A kelet-mediterrántól a Kaukázusig élő *M. armeniacum* (9.46d ábra) kedvelt sziklakerti dísznövény, számos kultúrváltozattal. Közel-keleti eredetű a közkedvelt, erősen illatos virágú *Hyacinthus orientalis* (jácint), amely meglehet, hogy egyetlen képviselője nemzetségének. A *Brimeura* három faja a nyugat-mediterránban honos (pl. *B. fastigiata*, 9.46e ábra). A Földközi-tenger vidékének gyakori és feltűnő növénye a *Drimia* (10) *maritima* (9.46f ábra). Kétméteresre is megnövő példányait hatalmas, 1 kg-t is elérő hagymák táplálják. Az általános rovarbeporzás mellett a széllel történő megporzás is jelentős. Csakúgy mint sok egyéb *Scilloideae* faj, a *Drimia* is toxikus: kis adagban gyógyhatásúnak ismerték már az ókori egyiptomiak, őrölt hagymáját pedig régóta rágcsálóirtásra használják a Közel-Keleten. Dél-Afrika és Namíbia igen gazdag és egyedi flórájából a *Lachenalia* nemzetség emelkedik ki (140 faj, példák a 9.46g–h ábrán). Ugyaninnen származik a háromporzós *Albuca* fajok (kb. 100?) jelentős része, mint például a dugóhúzószerűen csavart levelű *A. spiralis* (9.46i ábra). Az *Eucomis* (13 faj) szokatlan megjelenését a sűrű, fürtös virágzatot koronázó murvalevélcsomónak köszönheti (9.46j ábra). A *Veltheimia* (9.46k ábra) két fajának tőlevelei fényesek, csaknem örökzöldek, virágzatuk tojásdad. Télen (azaz júliusban) nyílnak, madarak porozzák be csőszerű virágaikat. A télen virágzás, azaz a legszárazabb időszak nyugalmi állapotban történő átvészelése más növényeknél is beválik, például a *Massonia* mintegy 30 fajánál. A talajszint magasságában két széles levelet és tőkocsány nélküli virágzatot fejlesztenek (pl. *M. depressa*, 9.46l ábra). A *M. bifolia* ritka kivételként

a virágzatban eredő murvalevelek miatt inkább soklevelűnek hat (9.46m ábra). A szárazságot leggyakrabban persze a szukkulens (pozsgás) szervek segítségével élik túl a növények. Ezen a kládon is vannak pozsgások, mint például a Kenyától Fokföldig honos *Bowiea volubilis*, egy mérgező, lágyszárú kúszónövény, melynek megvastagodott, talaj feletti hagymája a fő víztároló (9.46n ábra). A téli nyugalmi állapotot követően gyorsan kihajt, sűrűn elágazó, apró leveleit hamar elvesztő hajtást növeszt, rajta zöldessárga virágokkal, amelyeket legyek poroznak be. A *Ledebouria* ötvennél is több faja elsősorban trópusi, sokuk az erősen foltos leveleiről ismerhető fel első pillantásra (9.46o ábra).

*Amaryllidaceae* (1600). Az idetartozó génuszok száma (a jelen állás szerint) kb. 75. Három belső kládot szokás megkülönböztetni (9.39 ábra), melyek nagyon egyenlőtlen fajszámúak, de már ezt is megszokhattuk. Világszerte elterjedtek, különösen a trópusokon és a szubtrópusi tájakon. Lágyszárúak, főleg (hagymás, ritkábban rizómás) geofiton életformával, de elvétve vannak epifitonok is közöttük. A virágzat tőkocsányos, ernyős vagy bogas, amit két vagy több murvalevél vesz körül. A virágtakaró nagyjából egyforma lepellevelekből áll, amelyek gyakran csővé (hypanthium) nőnek össze. A magház állása jellemző az egyes kládokra, az első kettőben felső, a harmadikban alsó. Egyes taxonokban a virág közepén megjelenik a melléklepel (paraperigó-

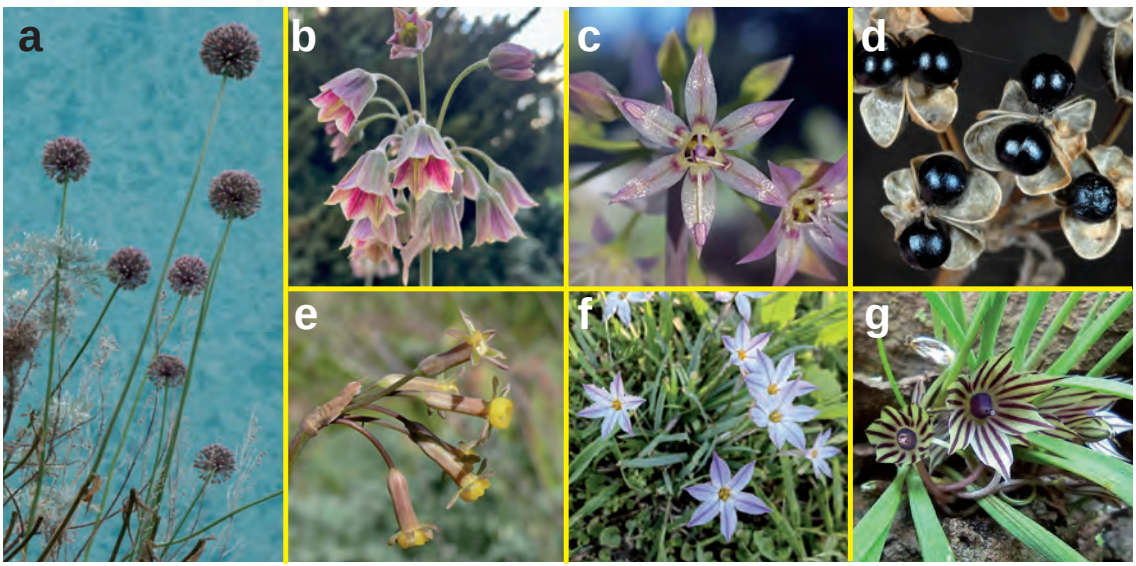



**9.46 ábra.** A *Scilloideae* sokfélesége. **a:** *Scilla vindobonensis*, **b:** *Ornithogalum arabicum*, **c:** *O. dubium*, **d:** *Muscari armeniacum*, **e:** *Brimeura fastigiata* (Szardinia), **f:** *Drimia maritima*, **g:** *Lachenalia aloides*, **h:** *L. mutabilis*, **i:** *Albuca spiralis*, **j:** *Eucomis autumnalis*, **k:** *Veltheimia bracteata*, **l:** *Massonia depressa*, **m:** *M. bifolia* (Dél-Afrika, H. Sonday, CC BY-NC), **n:** *Bowiea volubilis*, **o:** *Ledebouria kirkii* (Kenya, A. Church, CC BY-NC). A **c, g, h, i, j, k, l** képek: Dél-Afrika.



**9.47 ábra.** *Agapanthus africanus* (Dél-Afrika).

nium), ami a lepellevelek vagy a porzók függelékeiből jön létre. Az *Agapanthus* dél-afrikai nemzetség, (7–)9 faja erőteljes, rizómás növény, hosszú kétsoros levelekkel, nagy, ernyőben álló virágokkal, amelyek nyáron nyílnak. Leggyakoribb az *A. praecox*, melyről úgy hírlik, hogy 75 évet is megérhet. Rendkívül népszerű dísznövény világszerte, sokfelé meg is honosodott. Az *A. africanus* (9.47 ábra) Fokföld sziklás lejtőinek növénye, gyakran összetévesztik az előzővel, de annál sokkal nehezebben tartható. Az *Allioideae* (hagymafélék) kéntartalmú, jellegzetes illatú könnyfakasztó vegyületekről (allilolajok) közismert csoport. Tipikus szervük mi más lenne, mint a hagyma (ez persze nemcsak rájuk jellemző), ami néha rizómán vagy egy hosszú inda végén jelenik meg. Virágaik a klasszikus liliomvirág alaptípust képviselik: 2×3 lepellevél, 6 porzó, egy bibeszál, háromrekeszű magház. Leveleik vékonyak, szálasak, hengeresek, a levéllemez egyes fajoknál széles-lapos is lehet. Elterjedésüket egyszerűbb úgy jellemezni, hogy honnan hiányzanak: a hideg égöv, Afrika (kivéve a legészakibb és legdélibb régiókat), Amazónia, Ázsia trópusi vidékei és Ausztrália. Az *Allium* (hagyma) génusz hallatlanul fajgazdag, 600-nál (egyesek szerint 1000-nél) is többet leírtak már – vagyis az *Amaryllidaceae* klád domináns csoportja. Főleg az északi félgömbön élnek, elsősorban mediterrán jellegű klímában, de elvétve a déli féltekén is előfordulnak. A nálunk meglévő 20 fajból négy-öt termesztett növény. Elvileg minden faja fogyasztható, legalábbis az ember számára, mert számos állat rosszul reagál a hagymák vegyületeire. Az *A. cepa*-t és kultúrváltozatait (vöröshagyma) nemigen kell bemutatni; feltehetőleg iráni eredetű, közeli rokonai legalábbis arrafelé honosak. Ma is él vadon az *A. sativum* (fokhagyma), amit már az egyiptomiak is ismertek, holott távoli, nevezetesen közép-ázsiai eredetű. Az *A. ampeloprasum* hatalmasra nőtt, sok száz virágot egy fejecskébe tömörítő példányaival a Mediterráneumban is találkozhatunk (9.48a ábra), egy változata a széles körben termesztett var. *porrum* (póréhagyma). Irántól Franciaországig honos az egyik legszebb virágú hagyma, az *A. siculum* (9.48b ábra). Észak-Amerika gazdag *Allium*-flórájából két fajt emelünk ki, a nyugati államokból az *A. campanulatum*-ot (9.48c ábra), keletről pedig a fényes fekete magvú *A. tricoccum*-ot (9.48d ábra). Dél-Afrika hagymái a *Tulbaghia* nemzetségbe soroltatnak (26 fajjal), virágaikban az *Allium*-tól eltérően megjelenik a melléklepel, így kisebb nárciszokra emlékeztetnek. Helyi nevük, „társaságtűrő fokhagyma" a levelek – enyhe – fokhagymaillatára utal. Erről ismerszik meg például a fokföldi, magasra növő *T. dregeana* (9.48e ábra). Legismertebb talán a halványlila virágú *T. violacea*, amit szerte a világon dísznövényként tartanak, s több helyen el is




**9.48 ábra.** Az *Allioideae* néhány képviselője. **a:** *Allium ampeloprasum* (Itália), **b:** *A. siculum* (missmouse47, CC BY-NC), **c:** *Allium campanulatum* (Oregon, A. Abair, CC BY-NC), **d:** *A. tricoccum* (New York State, D. Goldman, CC BY-SA), **e:** *Tulbaghia dregeana* (Dél-Afrika), **f:** *Ipheion uniflorum* (Argentína, A. Plos, CC BY), **g:** *Miersia raucoana* (Chile, J. Sepuvelda, CC BY-NC).

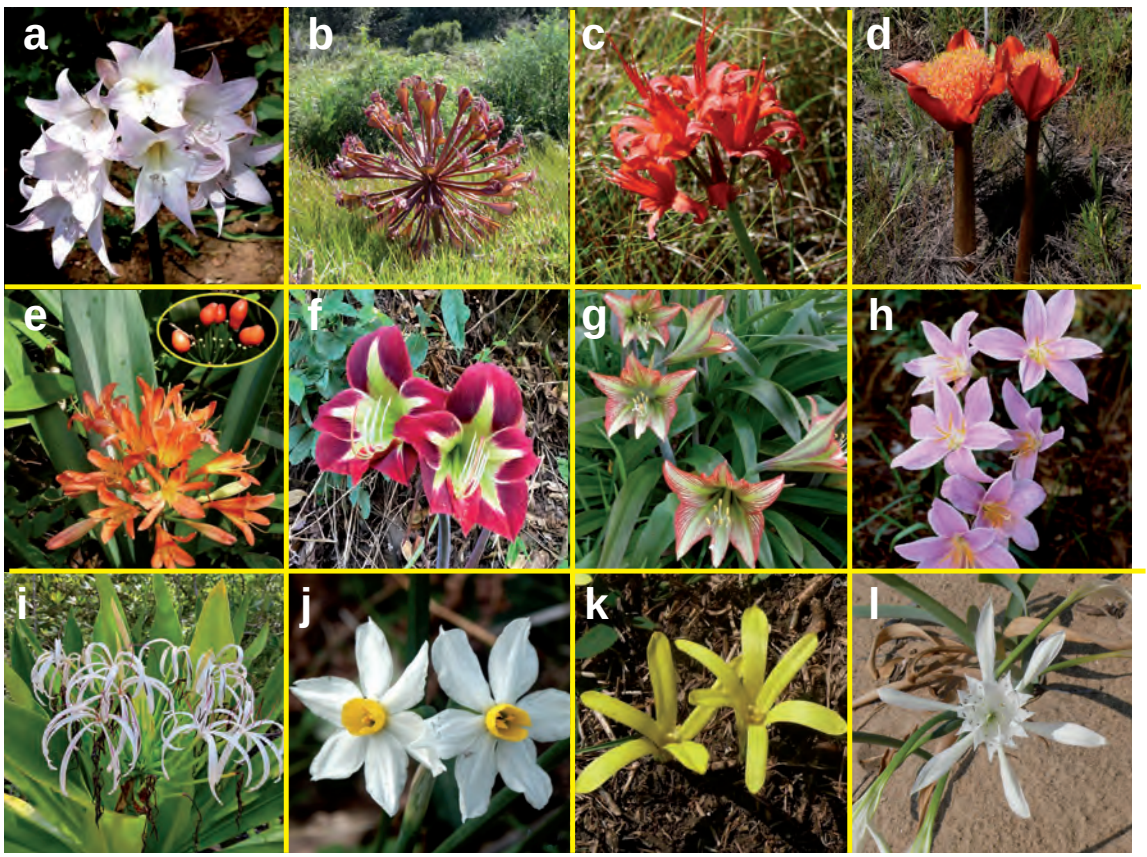
vadult, meghonosodott. A klád további tizenkét génusza elsősorban közép- és dél-amerikai, de eljut az USA-ba is. Kiemelhető a magános virágú *Ipheion uniflorum* (9.48f ábra), melynek levelei hagyma-, virágai viszont mézillatúak. A *Miersia* (8) génuszban zigomorfiába hajló virágú fajok is vannak, a hat porzó pedig csövet formál. Csíkos lepelleveleivel tűnik ki a Chile középső hegyvidékeiről nemrégiben leírt *M. raucoana* (9.48g ábra). Az *Amaryllidoideae* (amarilliszfélék) hagymákkal közeli rokonságát murvaleveles, ernyőszerű bogas virágzatuk, hosszú tőkocsányuk is igazolni látszik. Az „ernyő" egyvirágú is lehet, mint például a *Narcissus*, a *Galanthus* és a *Leucojum* esetében. Az „amarillisz alkaloidok" jelenléte és az alsó állású magház a hagymáktól jól elválasztja őket. Virágaik alapállapotban zigomorfak, de az aktinomorf típus a gyakoribb. A melléklepel valamilyen formája mindig megvan. Pollenjük szokatlan módon kettős felnyílású (biszulkát). Sokukat madarak vagy lepkék porozzák be, a fajok mintegy felét hangyák terjesztik. Leveleik két sorban állanak, többnyire nyél nélküliek, de a levélnyél is megjelent hat különböző evolúciós vonalon. Mintegy 60-nál több génuszba sorolt 900 fajuk van, amelyek között sok a trópusi, míg a mérsékelt övben inkább a mediterrán régiókban gyakoriak. A névadó génusz, *Amaryllis,* dél-afrikai, melynek két faja van, a régóta ismert *A. belladonna* (9.49a ábra) és a Richtersveld Nemzeti Parkban nemrégiben felfedezett, szélesebb levelű *A. paradisicola*. Nem tévesztendők össze a köznyelvben amarillisznek nevezett dél- és közép-amerikai rokon, a *Hippeastrum* még nagyobb virágú, igen népszerű fajaival s azok kultúrváltozataival. (Ennél még „tovább megy" Rácz János nyelvész a *Növénynevek enciklopédiája* c. könyvében: „A hölgyliliomot '*Amaryllis bella-donna*' tévesen hívják amarillisznek." Bővebben lásd a 9.13 cédulát.) Dél-Afrika egyébként igen gazdag amarilliszfélékben, legalább 100 faj itteni endemizmus. A *Brunsvigia*-knak jókora hagymájuk van, erőteljes tőkocsányukon hatalmas, gömb v. ernyő alakú virágzat fejlődik, virágaikat madarak porozzák be (pl. *B. orientalis*, 9.49b ábra). A lapos levelek a virágok elszáradását követően jelennek meg – ez a jelenség (hiszteranthia) még sok más rokon génuszban is megfigyelhető. További példa erre a *Nerine* két tucat faja, amelyek nyúlánk tőkocsányukkal és kisebb virágzatukkal térnek el az előző nemzetségtől. A fokföldi *N. sarniensis*-t (9.49c ábra) már Linné is ismerte; ma kedvelt dísznövény, kertészek szerint a legtovább elálló vágott virágot szolgáltatja. A hasonló elterjedésű és fajszámú *Haemathus*-ok alacsony, tömött virágzatú növények, nevükkel ellentétben nem mindegyik vérvörös. A *H. coccineus* neve viszont kétszeresen is utal – a virágzatot körülölelő – murvalevelek színére (9.49d ábra), ami megegyezik az apró virágok színével. Számos *Haemanthus* faj túlélésének a feltétele az élőhelyükön fel-felcsapó tűz (erről bővebben l. a 9.14 cédulát). Az ugyancsak dél-afrikai erdőlakó *Clivia* (6) fajok jellegzetessége, hogy a többiektől eltérően nincs hagymájuk, örökzöld leveleik a rizómás gyökérrendszerből erednek. A *C. miniata* (9.49e ábra) csaknem egész évben hozza cinóberszínű virágait, nem véletlen, hogy számos kultúrváltozatát is létrehozták már. A *Hippeastrum* nemzetsége 114 fajt foglal magába, Közép- és Dél-Amerika szubtrópusi-trópusi tájairól. Többnyire örökzöld leveleik száma 2–7, levélelőző, látványos, zigomorf virágaikból 2–15 fejlődik egy hosszú, belül üreges tőkocsányon. Legrégebben ismert képviselői a *H. reginae* (Venezuela, Bolívia, Peru, Brazília) és a *H. puniceum* (=*equestre*, Kolumbiától Dél-Brazíliáig). Itt két, kevéssé ismert fajt mutatunk be, a *H. yungacense*-t, a bolíviai La Paz tartomány bennszülöttjét (9.49f ábra) és a *H. glaucescens*-t Brazíliából és Argentínából (9.49g ábra). Az Andokban

**9.13 cédula: Melyik az igazi amarillisz?**

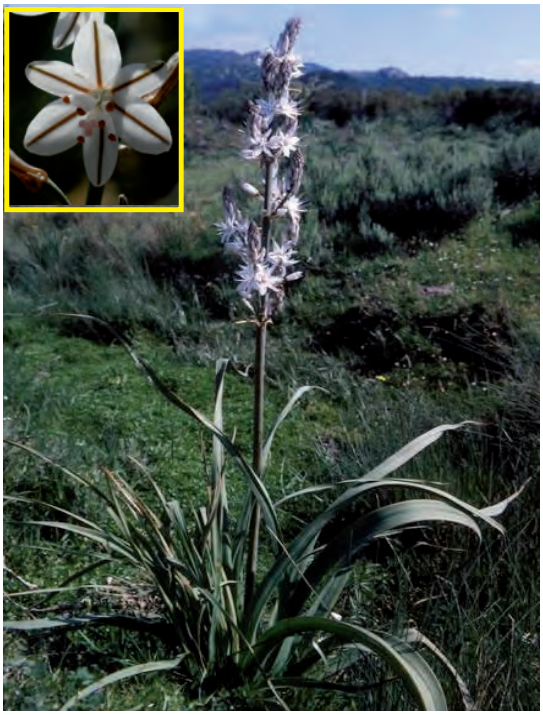
Az egzotikus amarilliszféléket már régóta ismeri a botanika. Linnétől származik az *Amaryllis* génusz neve, az általa idesorolt dél-afrikai *belladonna* és a dél-amerikai *reginae* név is. Az *A. reginae* került át később a brit W. Herbert javaslatára a *Hippeastrum*-ba – vagyis az óvilági és az újvilági fajok génusz szinten elváltak egymástól. Az azonban sokáig kérdéses volt, hogy Linné dél-afrikai vagy dél-amerikai származású növényt tekintett-e az *Amaryllis* típusának. Az Atlanti-óceán két oldaláról származó botanikusok mind maguknak követelték az *Amaryllis* nevet, míg a diskurzust 1987-ben a Nemzetközi Botanikai Kongresszuson sikerült lezárni – nem éppen salamoni döntéssel. Kimondták, hogy attól fogva az *Amaryllis belladonna* a helyes, pont – tehát nem az amerikai növény a génusz típusa, hanem a haarlemi G. Clifford herbáriumában fellelhető dél-afrikai. Kis történetünk konklúziója, hogy „amarillisz"-nek nevezni az amerikaiakat nem is akkora tragédia, amilyennek elsőre tűnik. Persze ez csak történetileg érthető, ugyanis az *Amaryllis* és a *Hippeastrum* korántsem testvérek az *Amarylloideae* kládján. A kavarodás pedig biztosan elkerülhető, ha a *Hippeastrum*-okat magyarra fordítva lovagcsillagnak nevezzük (hippeus = lovag, astron = csillag, görög). Az már csak „hab a tortán", hogy a *Hippeastrum* név leközlése előtt két évvel, 1819-ben maga Herbert a *Leopoldia* nevet javasolta ugyanannak a nemzetségnek. A *Leopoldiá*-t azonban 1845-ben F. Parlatore egy, a *Scilloideae* kládra eső csoporthoz rendelte. A prioritás elve szerint viszont a lovagcsillagok helyes neve *Leopoldia* lenne, a Parlatore-féle növényeké pedig valami más, és mégis – önkényes döntéssel – a *Hippeastrum* maradt érvényben a még nagyobb zűrzavart elkerülendő (ún. *nomen conservandum*: név, ami megsért valamilyen szabályt, mégis elfogadjuk).

honos *Pamianthe* 3 faja között epifitonok is akadnak (a nárciszokra emlékeztető, fehér virágú *P. peruviana*). A *Zephyranthes* száznál jóval több faja a karibi régiótól a trópusi Dél-Amerikáig fordul elő. A *Z. minuta* (9.49h ábra) Közép-Amerikában honos, sokfelé ültetik és meghonosodik, elsősorban az USA kedvező klímájú államaiban. A *Crinum* (109) pántrópusi és meleg mérsékelt övi csoport, fajainak többsége a tengerparti zónában és nedves területeken él. A *C. asiaticum* (9.49i ábra) magas termetű, óvilági növény, de másfelé is meghonosodott. Virágaiban a lepellevelek alapja csőszerűen összenőtt, lebenyeik vékonyak és hosszúak – összességükben pókokat idéznek („spider lily"). Minden része mérgező, különösen a hagymája. A klád eurázsiai képviselői a *Leucojum* (tőzike, mindkét faja él nálunk is), a *Galanthus* (hóvirág, 24 faj, nálunk csak a *G. nivalis*) és az elsősorban nyugat-mediterrán elterjedésű (főleg Spanyolország és Marokkó) *Narcissus* (nárcisz, 68 faj, nálunk csak a vitatott őshonosságú *N. poeticus* ssp. *radiiflorus*). A nárciszok feltűnő jellegzetessége a viszonylag nagyra növő kúpos mellékpárta; virágaik magánosak, néha ernyőbe csoportosulnak. Ez utóbbira példa a legmagasabbra növő *N. tazetta* (9.49j ábra), a mediterrán régió illatos növénye. A *Sternbergia* nyolc faja a mediterrántól Nyugat-Ázsiáig terjedt el. Alacsony, keskeny levelű, aranysárga (ritkán fehér: *S. candida*) virágú növények. Nálunk az ősszel virágzó *S. colchiciflora* (9.49k ábra) él. A *S. lutea* egészen Tadzsikisztánig megtalálható, a levelek megjelenése után, ősszel nyílik ez is. Afrika és Eurázsia a hazája a nagy, fehér és illatos virágú *Pancratium* (25) fajoknak. A Földközi-tenger térségében a parti dűnéken gyakran találkozhatunk a szárazságot jól tűrő *P. maritimum*mal (9.49l ábra). Mellékpártája nagyon feltűnő, ősszel virágzik. Hasonló hozzá a Korzikán és Szardinián megtalálható, kisebb mellékpártájú *P. illyricum* – a Linné adta neve megtévesztő, mert Illíriában, azaz a Ny-Balkánon nem fordul elő.

*Asphodelaceae* (1100). A genyőteféléket 41 génuszba sorolják, három fő belső kláddal (9.39 ábra). Rizómás lágyszárúak, de fás növények is vannak közöttük. Általános, de nem kizárólagos a nagy virágzatban végződő tőkocsány és a levélrózsa (nem mindig a növény tövén). Elterjedésük óvilági; Amerikából két,



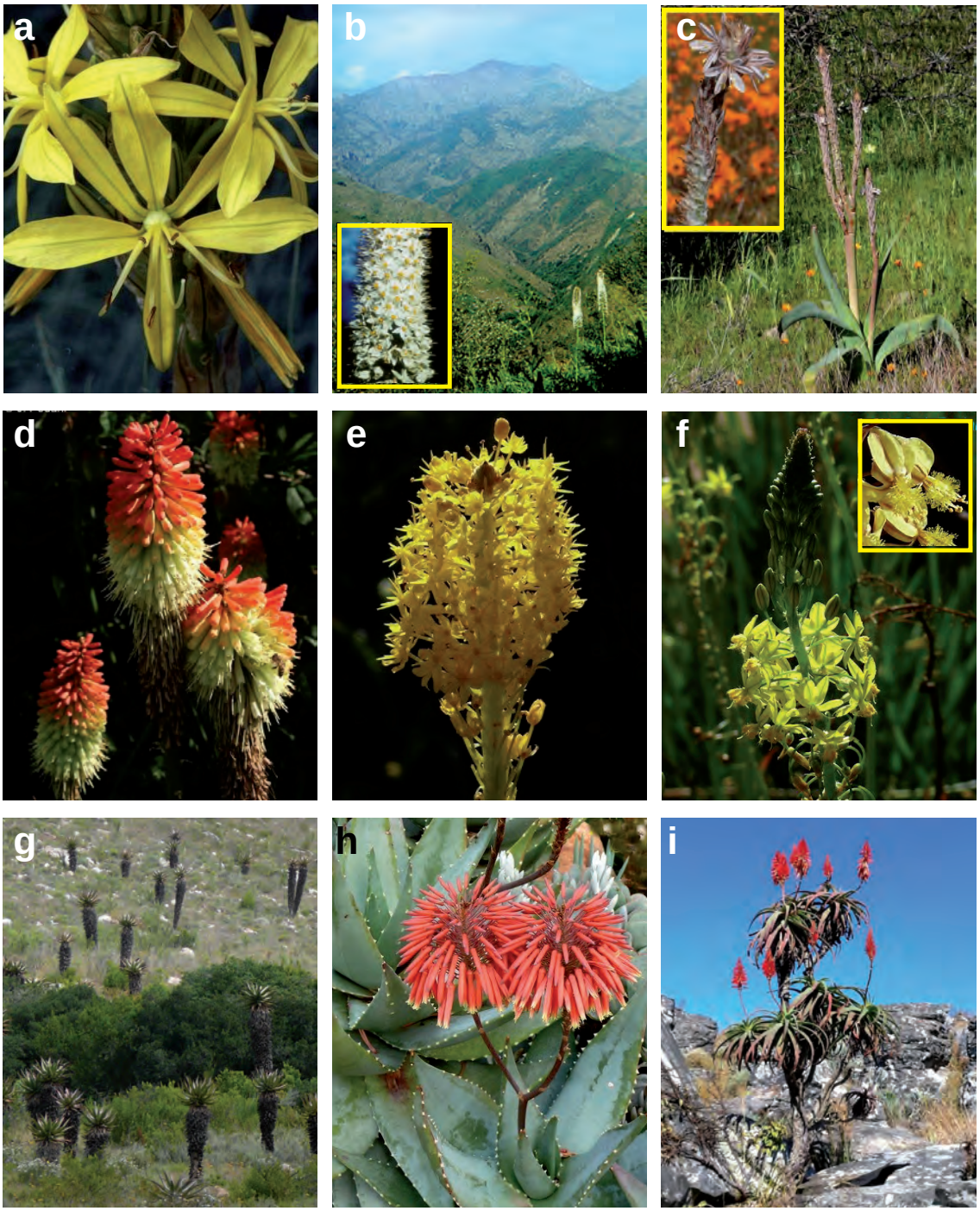

**9.49 ábra.** *Amarylloideae* diverzitás. **a:** *Amaryllis belladonna* (Dél-Afrika), **b:** *Brunsvigia orientalis* (Dél-Afrika), **c:** *Nerine sarniensis* (Dél-Afrika), **d:** *Haemanthus coccineus* (Dél-Afrika), **e:** *Clivia miniata* (Dél-Afrika), **f:** *Hippeastrum yungacense* (Bolívia, sachamau, cc BY-NC), **g:** *H. glaucescens* (Brazília, lelacappelli, CC BY-NC), **h:** *Zephyranthes minuta*, **i:** *Crinum asiaticum* (Thaiföld, Biom_Akekachoke, CC BY-NC), **j:** *Narcissus tazetta* (Capri), **k:** *Sternbergia colchiciflora* (Budai-hegység), **l:** *Pancratium maritimum* (Szicília).



**9.50 ábra.** *Asphodelus ramosus* (= *microcarpus*, Szardínia), kis kép: *A. fistulosus*.

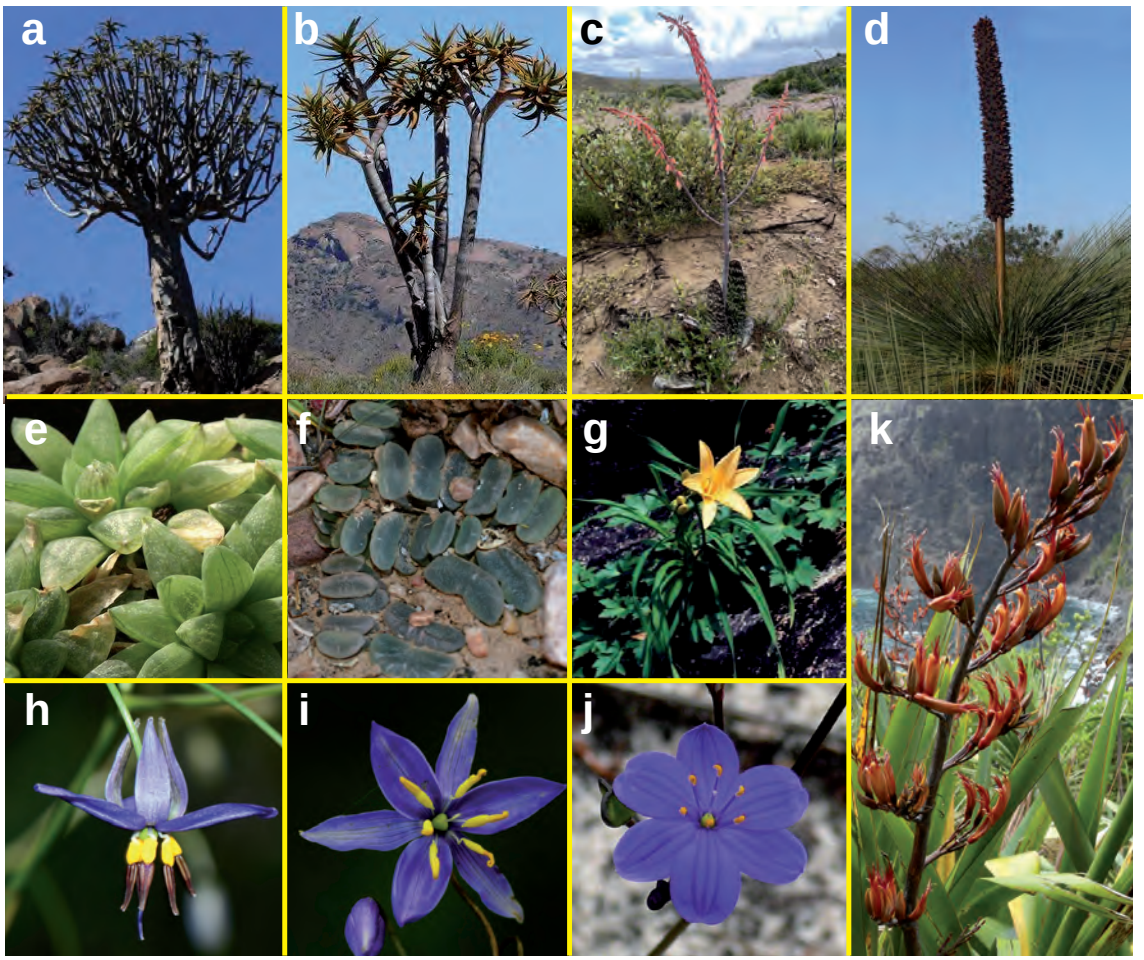
migrációs hátterű fajtól eltekintve teljesen hiányzanak. Érdekes molekuláris szünapomorfiájuk az aromás antrakinonok jelenléte. Az *Asphodeloideae* (genyőtefélék) virágaiban a lepellevelek és porzók száma 6, a három termőlevél felső állású magházat alkot. A mag jellegzetessége az arillus. Igen sok szárazságtűrő pozsgás, CAM fotoszintetikus (10.8 cédula) növény tartozik ide, különösen az *Aloe*, a *Haworthia* és a *Gasteria* nemzetségekben. Az *Asphodelus* 18, általában fehér virágú faja a Földközi-tengertől Indiáig honos, nálunk is él az *A. albus* (királyné gyertyája). A mediterrán fajok (pl. az elágazó virágzatú *A. ramosus*, 9.50 ábra) uralkodó jelenléte rendszerint a túllegeltetés jelzője, mert az állatok nagyon nem kedvelik. Gyöktörzsükből régen ragasztó készült, magát a növényt kígyómarás ellen alkalmazták – bizonytalan eredménnyel. Az *A. fistulosus* (9.50 ábra, kis kép) áreája hasonló, ráadásul sokfelé a világban nemkívánatos invazív gyomként jelenik meg, különösen az USA-ban. Testvércsoportjuk az *Asphodeline* ugyanannyi fajt számlál, de szűkebb elterjedéssel (a középső mediterrántól a Kaukázusig, délre az Arab-félszigetig), virágaik sárgák, csillagszerűek, leveleik fűneműek, keskenyek (pl. *A. lutea*, 9.51a ábra). Az *Eremurus*ok (60 faj) hatalmas termetű, néha három méter magas évelők. A magasföldi puszták jellegzetességei, közép-ázsiai géncentrummal. Virágzatuk látványos, hosszú, tömött fürt, fehér, (narancs)sárga vagy rózsaszínes virágokkal, hosszan kiálló porzókkal. Az *E. robustus* egyetlen virágzatában akár 800 virág is elfér (9.51b ábra). Innentől fogva főképpen afrikai génuszok következnek. A *Trachyandra* az *Eremurus* testvére, de attól földrajzilag igen távol került, a 60 faj trópusi afrikai, madagaszkári és elsősorban fokföldi elterjedésű. Sok fajuk száraz, félsivatagos puszták növénye, mint például a kékeszöld levelű, ugyancsak termetes *T. falcata* (9.51c ábra). Fiatalon gyűjtött virágzatát salátaként fogyasztják. Nálunk is jól ismert (dísznövényként) a testvércsoport, a dél- és kelet-afrikai *Kniphofia* 70 fajából jó néhány, különösen a *K. uvaria* (9.51d ábra). Színpompás virágaik bő nektárja méheket és madarakat vonz. A *Bulbinella* jó példája a diszjunkt földrajzi elterjedésnek: Fokföldön és Új-Zélandnak az afrikaihoz hasonló klímájú részein fordul elő 19, illetve 6 faja. Végálló fürtös virágzatukban igen sűrűn állanak a viszonylag apró, többnyire sárga vagy fehér virágok (*B. latifolia*, 9.51e ábra). A hasonló, többé-kevésbé szukkulens *Bulbine* nagyon változatos megjelenésű 90 faja Afrikán kívül egy fajjal Jemenben, féltucatnyival pedig Ausztráliában is jelen van. Virágzatuk laza, a többnyire sárga virágokban feltűnő szakállas porzókkal (*B. frutescens* és *diphylla*, 9.51f ábra). A legtöbb fajnak gumós a gyökérzete, s előfordul a zömök törzs (caudex) is. A nemrég felfedezett fokföldi *B. lolita* a legkisebb egyszikű pozsgás növények közé tartozik: rozettája 15 mm széles és 6 mm magas. Ebből a csavarodott, többvirágú tőkocsány viszont 12 cm-re emelkedik ki. Az *Aloe* 650 faja döntően trópusi- és dél-afrikai, de megjelennek az Indiai-óceán egyes szigetein és az Arab-félszigeten is. Ez utóbbi helyről származik a sárga virágú *A. vera*, egy közismert, sokfelé termesztett és meghonosodott gyógynövény. Levelének kocsonyás poliszacharidja kozmetikumok és italok fontos összetevője. A növénnyel vigyázni kell, mert a sárgás tejnedve (aloegyanta) nagy mennyiségben mérgező, más anyagai pedig rákkeltő hatásúak lehetnek. A dél-afrikai, gyakran állományalkotó *A. ferox* (9.51g ábra) is tartalmaz kocsonyás anyagokat. Jellegzetessége a levelek szélén és felszínén futó tövisek sora, amely megritkul az idősebb – és a rágásnak ellenállóbb – leveleken. Virágzata elágazó, virágai narancsvörös színűek. A fokföldi *A. perfoliata* (9.51h ábra) számos ökotípusát korábban külön fajként írták le. Közös jellegzetességük a fekvő, akár 2 m hosszúságot is elérő és elágazó száruk. A fynbos vegetáció (9.14 cédula) jellegzetes komponense. Fás növekedésű az egyik leggyakoribb *Aloe*, az *A. arborescens* (9.51i ábra), amivel egészen Mozambikig találkozhat a botanikus utazó. Tüskés szélű levele pozsgás, az ágak végén rozettát formál, csakúgy mint a többi fajtársa. Széles ökológiai tűrőképessége megengedi, hogy a tengerszinttől egészen a magas hegyekig, sokféle sziklás alapkőzeten megéljen. Ennek megfelelően idegen tájakon is könnyen meghonosodik (Portugália, Ausztrália, Japán stb). A pachycaul növekedésű, erősen elágazó, fás *Aloe*-k hét faját nemré-

giben külön génuszba, az *Aloidendron*-ba sorolták. Ennek nem egyszerűen különc botanikusok splitter-hajlama az oka, ugyanis a kladogramon viszonylag távol esnek az *Aloe*-től. Az *A. dichotomum* (9.52a ábra) ágrendszerre sűrűn, többé-kevésbé villásan elágazó, virágzata felálló. Hozzá hasonló az *A. pillansii* (9.52b ábra), melynek virágzata a levelek alól lóg ki. Mindkettő hazája Dél-Afrika és Namíbia, az élőhely degradációja miatt veszélyeztetettek, különösen a második. Egy távolra szakadt rokonuk, az *A. sabaeum*




**9.51 ábra. a:** *Asphodeline lutea,* **b:** *Eremurus robustus* (Tien-San, Üzbegisztán), **c:** *Trachyandra falcata* (Dél-Afrika), **d:** *Kniphofia uvaria*, **e:** *Bulbinella latifolia* (Dél-Afrika), **f:** *Bulbine frutescens*, kis kép: *B. diphylla* (Dél-Afrika), **g:** *Aloe ferox* (Dél-Afrika), **h:** *A. perfoliata* (Dél-Afrika), **i:** *A. arborescens* (Mupalanga, Dél-Afrika, A. Rebelo, CC BY-NC).

az Arab-félsziget lakója. A *Gasteria* fajok (25) pozsgás, nyelv alakú levelükről, felfújt virágtakarójukról ismertek. Namíbiától Szváziföldig (újabb nevén Eswatini) terjedtek el. A *G. brachyphylla* (9.52c ábra) levelei egy síkban, két sorban állanak, rózsaszínes virágai elágazó fürtökben csoportosulnak. A Karoo-sivatag jellegzetes növénye. A *Haworthia* fajok (59) alacsony, többnyire rozettában álló pozsgás, sokszor szúrós szélű leveleikről jellegzetesek. Egyes fajoknál a levél „ablakos", azaz áttetsző, s így a fény könnyen eljut a belső szövetekhez is. Elsősorban fokföldiek, de a trópusi Afrikában is előfordulnak. A *H. cooperi* (9.52e ábra) levelei leginkább a csúcsukon áttetszők, s gyakran csak ez látható a talajba temetett növényből. A *H. truncata* (9.52f ábra) hasonlóan „viselkedik", két sorban álló szögletes leveleinek levágott csúcsa engedi be a fényt. A következő kládon a *Xanthorrhoea* Ausztráliában előforduló 28 faja található (nevük *grass tree*, vagyis „fűfa"). Törzsük egyszikű típusú másodlagos vastagodásra képes, néha elágazó. Gyantát is termelnek. Hosszú, vékony leveleik üstököt alkotnak, alattuk az elhervadtak nagy csomójával; virágzatuk sűrű, megnyúlt füzér, ami akár a 4 métert is elérheti. Ülő virágaikban három lepellevél pikkelyszerű, a porzók hosszan kiállanak. Lassan növekszenek, megérik a 600 éves kort is. Szárazságtűrő, tüzeket elviselő, többnyire félsivatagi növények, például a *X. preissii* és a *X. drummondii* (9.52d ábra). A *Hemerocallidoideae* klád 90 faja elég széles körben elterjedt, Eurázsiától Új-Zélandig, de Afrikában és Dél-Amerikában csak kevés képviselőjük él. A névadó, a *Hemerocallis* (sásliliom) génusza a legismertebb.13 fajjal. Hagymás, nagyvirágú fajai elsősorban Délkelet-Ázsiában élnek (pl. *H. dumortieri*, 9.52g ábra), egy fajuk nálunk is meghonosodott, a kínai-szibériai *H. lilioasphodelus*. A legtöbb faj (40) a *Dianella* génuszban van, melynek fajai főleg Ausztráliában és a pacifikus szigeteken honosak. Az egyik leggyakoribb a *D. revoluta* (9.52h ábra), jellegzetes, sárga színű porzószállal




**9.52 ábra. a:** *Aloidendron dichotoma* (Dél-Afrika), **b:** *A. pillansii* (Dél-Afrika), **c:** *Gasteria brachyphylla* (Dél-Afrika, M. Brunke, CC BY-NC), **d:** *Xantorrhoea drummondii* (Ny-Ausztrália), **e:** *Haworthia cooperi*, **f:** *H. truncata* (Dél-Afrika, J. Santore, CC BY-NC), **g:** *Hemerocallis dumortieri* (É-Korea), **h:** *Dianella revoluta* (Victoria, Ausztrália, M. Keogh, CC BY-NC-SA), **i:** *Stypandra glauca* (Ny-Ausztrália), **j:** *Chamaescilla corymbosa* (Ny-Ausztrália), **k:** *Phormium tenax* (Új-Zéland, C. Chadwick, CC BY-NC).



**9.53 ábra.** *Xeronema callistemon* (Új-Zéland, P. de Lange, CC0).

és sötétbarna portokokkal, bogyóterméssel. A *Stypandra glauca* DNy- és DK-Ausztrália, valamint Új-Kaledónia közös faja (9.52i ábra), magas növésű, bokrosodó lágyszárú. A *Chamaescilla* (4) *corymbosa* (9.52j ábra) csillagvirágszerű virágának lepelleveleiben három ér húzódik. Vitathatatlanul a legtermetesebb növény a sásliliomok kládján a *Phormium* (2) *tenax* (9.52k ábra), Új-Zéland és a Norfolk-sziget bennszülöttje. Sűrűn álló tőlevelei két méterre is megnőnek, virágzata 6 méter magasra is kiemelkedik. Csöves virágai pirosak, sárgák vagy rózsaszínűek. A maorik számára elsősorban mint rostnövény jött számításba, ma inkább dísznövény, igen sok levélszínváltozattal. Gyökerének kivonata talán a legkeserűbb anyag a Földön.

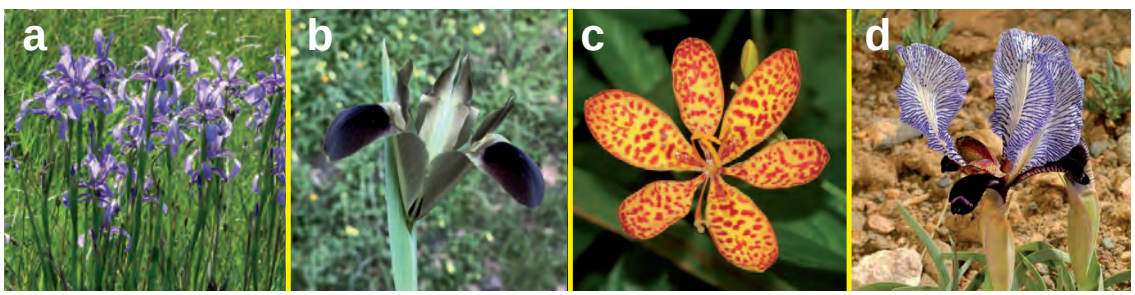
*Xeronema* (2). Az egyik faj Új-Kaledónián (*X. moorei*), a másik pedig Új-Zéland kicsiny, északi, szubtrópusi szigetein őshonos (*X. callistemon,* 9.53 ábra). Rizómás, méteres magasságot is elérő növények. Égővörös színű virágaik vízszintesen fejlődő, kefeszerűen álló virágzatba egyesülnek, látványos porzóik magasan kiemelkednek belőlük. Élénkzöld, fényes leveleik kard alakúak – e tekintetben hasonlatosak a következő klád növényeihez.

*Iridaceae* (nősziromfélék, 2500). Hatvanhat nemzetség esik erre a kládra. Hagymagumós, hagymás és rizómás lágyszárúak, de a dél-afrikai géncentrumukban a fásodó szár is előfordul. Két sorban álló leveleik teljesen egyforma oldalúak (izobifaciális levél), éles szélűek, gyakran kardszerűek. Virágzatuk, ha a virág nem magános, rendszerint füzér vagy legyező (rhipidium). A virág nagy (>1 cm), általában színes, látványos. Két lepelkörük van, amelyek sokszor erőteljesen különböznek egymástól. A kifelé hajló porzók száma három, a külső lepellevelekkel átellenesek, a belső porzókör hiányzik. A magházat három termőlevél formálja, szinte mindig alsó állású (a felső állású *Isophysis tasmanica* jelenti a kivételt, ez a nősziromfélék kladogramján alapi helyzetben van). A bibe formája változó, karéjos, sokszor lepelszerű (innen ered a nőszirom név) vagy elágazó. A termés tok. Gyökérszőrük nincs, a gyökeret mikorrhiza borítja. Sokféle élőhelyen megtalálhatók, a mocsaraktól a sziklagyepekig. Világszerte elterjedtek, kivéve az északi félgömb hideg régióit (tundra öv), a Szaharát és az Arab-sivatagot, ill. Ausztrália legszárazabb részeit. Érdekes módon nincsenek mindenütt jelen a trópusokon sem, pl. Indiától Vietnamig teljesen hiányoznak. Ezzel szemben Dél-Afrikában ezernél is több fajuk él, amiből 650 a Fokföld (Cape) jellegzetes fynbos vegetációjára (9.14 cédula) korlátozódik. A csoport kladisztikai részletezését a két nagy belső kláddal kezdjük, majd haladunk „visszafelé”, az alapi helyzetűek irányába. Az *Iridoideae* klád névadója az *Iris* (nőszirom) nemzetsége mintegy 320 fajt számlál, ezek az északi félgömb mérsékelt övében honosak. Közép-Ázsiában, Kínában, a Közel-Keleten és Észak-Amerikában sok fajuk él. Nálunk is megvan nyolc, ide nem értve a gyakran elvaduló, hibrid eredetű dísznövényeket. Kúszó rizómából vagy hagymából fejlődő, többnyire hosszú szárú évelő növények. A rizómás fajoknak 3–10 kard alakú tőlevele van, a hagymások levelei sokkal keskenyebbek. A három külső lepellevél lefelé hajló, erezett, sokszor szakállas, a belső három lepellevél felálló. A porzók a lapított bibekaréjok alatt húzódnak, az innen kibújó, pollennel megrakott rovar csak a bibe alsó, nem fogékony felületével érintkezik, így a virágport másik növényen rakja le. Gyakoriak a hibridek, illetve a hibrid utódok visszakereszteződése a szülőfajokkal (introgresszió). Egyes fajok rizómája, illetve virága gyógyhatású és aromatikus anyagokat tartalmaz, amelyek toxikusak is lehetnek. A nőszirom virága kedvelt motívum a képzőművészetben, és szerepel egyes címerekben is. Az *I.* ×*germanica* közismert, könnyen elvaduló dísznövény, a természetben (feltehetőleg a Balkánon) keletkezett az *I. pallida* és az *I. variegata* kereszteződésével. A nálunk védett, lápréteken és szikeseken élő *I. spuria* (9.54a ábra) viszont, fajnevével ellentétben, nem „hamis”, azaz nem hibrid eredetű. A kék és lila mellett más virágszínek is megjelennek, így a sárga (*I. pseudacorus*), a fehér (*I. albicans*) és a lilásfekete (*I. nigricans, I. tuberosa*, 9.54b ábra és 9.15 cédula) – ugyanakkor a sok ezer kultúrváltozat tobzódik leginkább színekben. A virág morfológiája ritkán tér el az alaptípustól, például az *I. domestica* lepellevelei egyformák és pettyezettek (9.54c ábra). A nyugat-ázsiai *I. paradoxa* neve pedig onnan ered, hogy – ellentétben a többiekkel – a külső lepelkör

tagjai jóval kisebbek, mint a belsők. Sok orchideához hasonlóan meg tud téveszteni egyes rovarokat: megfigyelték, hogy fadongók próbáltak meg párosodni a partnernek vélt bársonyos felületű külső lepellevelekkel. A közeli rokon *Moraea* fajgazdag (230) génuszában a virágok murvaleveles csomókban állanak. A Mediterrántól Dél-Afrikáig, illetve Kelet-Ázsiáig terjedtek el. Sokuk toxikus anyagokat tartalmaz, mint például a fokföldi *M. flaccida* (9.55a ábra), ami Ausztráliában nemkívánatos gyommá vált. (Itt jegyezzük meg, hogy Dél-Afrika és DNy-Ausztrália sok tekintetben hasonló egymáshoz, és nem véletlen, hogy sok fajt „kicseréltek" egymással.) Látványos virága, széles bibefelülete van a sok fokföldi endemizmus legszebbikének, a *M. tricolor*-nak (9.55b ábra). A *Dietes* (6) fajok is főleg afrikaiak (pl. *D. bicolor,* 9.55c ábra), de egyikük nagyon távolra szakadt: a *D. robinsoniana* csak az Ausztráliától keletre fekvő Lord Howe szigeten fordul elő, és ily módon nehezen értelmezhető biogeográfiai különlegességnek tekinthető. A dél-afrikai

**9.14 cédula: A „finomlevelű" cserjések, mint a biodiverzitás forró pontjai – a fynbos**

Dél-Afrika (mint ország, ideértve Lesotho és Eswatini „zárványországokat" is) a botanikusok paradicsoma, fajgazdagságát a különleges klimatikus és geológiai adottságok sajátságos keverékének köszönheti. Még ezen belül is kiemelkedik az ország délnyugati szeglete, egy 100–200 km széles tengerparti zóna, ami Fokvárostól északra 300 km-re, keletre pedig 800 km-re terjed – Clanwilliamtól Port Elizabethig. Közigazgatásilag ez a Western Cape tartomány teljes egészének és az Eastern Cape tartomány legnyugatibb részének felel meg. Területe a Fokföldi flórabirodalom (a hat-hét, önkényesen definiált világbirodalom közül a legkisebb) felét (azaz 41,000 $km^2$-t), flórájának pedig a 80%-át teszi ki. Az itt élő növényfajok száma meghaladja a 9000-t, amiből 6200 bennszülött, csak itt fordul elő az egész világon. A fajszám jelentőségéről meggyőződhetünk, ha hozzátesszük: a teljes afrikai kontinensen összesen 45,000 növényfaj fordul elő. A 9000 faj jelentős része egy sajátságos, a fokföldi táj képét is döntően meghatározó növényzeti formáció, a fynbos (= „finom növény", afrikaans) alkotórésze. A „finom" jelző leginkább az uralkodó cserjékre és felcserjékre utalhat, amelyeknek döntően xerofita, szárazságtűrő megjelenése van: örökzöld, apró, sokszor pikkelyszerű, kemény, úgynevezett erikoid levelek, gazdagon elágazó hajtásrendszer, alacsony termet (max. 3 m). Egymástól filogenetikailag távol álló növények (pl. az *Ericaceae, Rutaceae, Proteaceae, Fabaceae, Asteraceae* kládokon) a konvergens evolúció révén vegetatív sajátságaikat tekintve olyannyira egyöntetűek, hogy virág hiányában könnyen összetéveszthetők egymással. A fák gyakorlatilag teljesen hiányzanak. A mediterrán klímában (meleg és száraz nyár, hűvös, csapadékos tél) megszokott, másutt uralkodó fűfélék (*Poaceae*) itt alárendeltek, helyüket egy délszaki csoport, a *Restionaceae* (409. oldal) veszi át. A szárazsághoz való alkalmazkodás másik formája a geofiton életforma; igen sok hagymás/gumós/rizómás faj honos itt a már tárgyalt *Scilloideae, Amaryllidoideae* és *Asphodeloideae* kládokról, és különösen sok az *Iridaceae*-ről. Vannak pozsgások is, pl. a már említett *Aloe* több faja, valamint a *Crassula* és az *Aizoaceae* képviselői. Ennek a szokatlanul gazdag flórának az evolúciós és ökológiai hátterét nem egyszerű megmagyarázni. Fontos, hogy az alapkőzet (homok, mészkő, homokkő, pala, gránit stb.) és a terület geomorfológiája nagyon változatos, viszont a rajta kialakuló talaj rendkívül szegény tápanyagokban. Bár a mai klíma viszonylag egységesen mediterrán, ez nem volt mindíg így. Az elmúlt pár tízmillió évben Afrika déli részének éghajlata szinte periodikusan változott, a klimatikus „csiki-csuki" erősen befolyásolta a fajképződést. Mindez molekuláris genetikai vizsgálatokkal is igazolható, hiszen az endemizmusok többségének kora néhány millió év csupán. A diverzitást fokozta sok taxonnál a megporzó ágensekkel való koevolúció: például sok *Iridaceae* fajnak csak egyetlen pollinátora van. A fynbos legtöbb változatának fennmaradását pedig egy – sokfelé nemkívánatos tényező – a rendszeres tűz biztosítja. Ennek hatására jut vissza sok ásványi anyag az amúgy szegényes talajba, és a tűz akadályozza meg a fák megjelenését is. A tüzet követő évben pedig, a szabaddá váló felszínen valósággal tobzódnak a geofitonok. Klasszikus értelemben vett szukcesszióról nem beszélhetünk, az egész Fokföldön nincs 20 évesnél idősebb fynbos állomány.

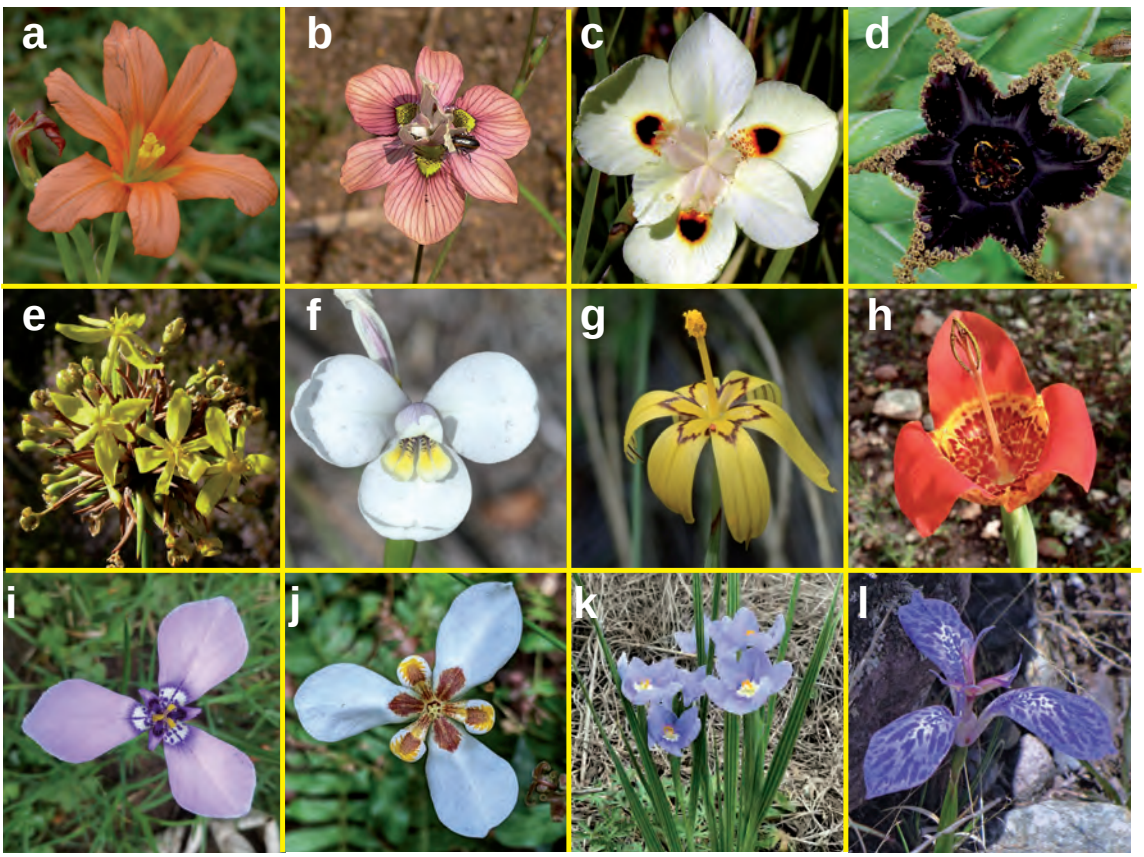



**9.54 ábra. a:** *Iris spuria*, **b:** *I. tuberosa* (Calabria, Paravane, CC BY-NC), **c:** *I. domestica* (Tajvan, F. Model, CC BY-NC), **d:** *I. paradoxa* (Törökország, R. Sindaco, CC BY-NC-SA).

**9.15 cédula: Amikor a molekuláris kladisztika Linnét igazolja**

Az *Iris tuberosa* Linnétől származó elnevezés, és jóval szerencsésebb sorsú, mint a másik *tuberosa* (amiről a 9.12 cédula szól). A skót származású kertész-botanikus Philip Miller (1691–1771) még Linné életében egy új génuszba, a *Hermodactylus*-ba helyezte át – döntését kisebb alaktani különbségekkel indokolva. A molekuláris kladisztikai módszerek, amelyek sokszor a linnéi taxonok alapos felülvizsgálatához – sőt „feldúlásához – vezettek/vezetnek, ebben az esetben Linnét rehabilitálták: Tillie et al. (2002) kimutatták, hogy az *Iris* csak akkor monofiletikus (pontosabban, monokladisztikus) ha a *Hermodactylus* is beleolvad.

*Ferraria* (18) fajok gyökérgumói hosszú életűek; tengeri csillagra emlékeztető virágaik rövid ideig nyílnak, gyakran rossz illatot árasztanak, mint például a sokfelé meghonosodott *F. crispa* (9.55d ábra) esetében. A *Bobartia* (17) sárga virágai levéltelen szár végén, fejecskében állanak, s még egy napig sem nyílnak, de a virágzatban mindig akad néhány (*B. orientalis*, 9.55e ábra). Az ausztrál *Diplarrena* (2) génuszban – az *Iridaceae* kládon egyedülálló módon – csak két funkcionális porzó van a virágban, a harmadikon nincs portok (9.55f ábra). A klád másik géncentruma az újvilágban van, különösen az amerikai kontinens déli fele gazdag íriszrokonokban. A *Sisyrinchium* fajok (196) levelei fűneműek, a virágaikban – elsősorban a dél-amerikaiaknál – sűrűn álló mirigyszőrök olajat termelnek, ezzel csalogatva a megporzó olajgyűjtő méheket (*Hymenoptera: Melittidae* és *Apidae*). A mirigyszőrök a virág különféle részein fejlődnek, a *S. patagonicum*-nál a csővé összenőtt porzószálakon (9.55g ábra). Vannak egyévesek is közöttük, mint például a *S. micranthum*. Az ugyancsak újvilági *Tigridia* 60 fajának rövid életű virágaiban három pompás színezetű külső lepellevél van. Legismertebb a kertészetekben is művelt a *T. pavonia* (9.55h ábra). A *Herbertia*-k (9) virágaiban a két lepelkör nagysága erősen eltérő, amit



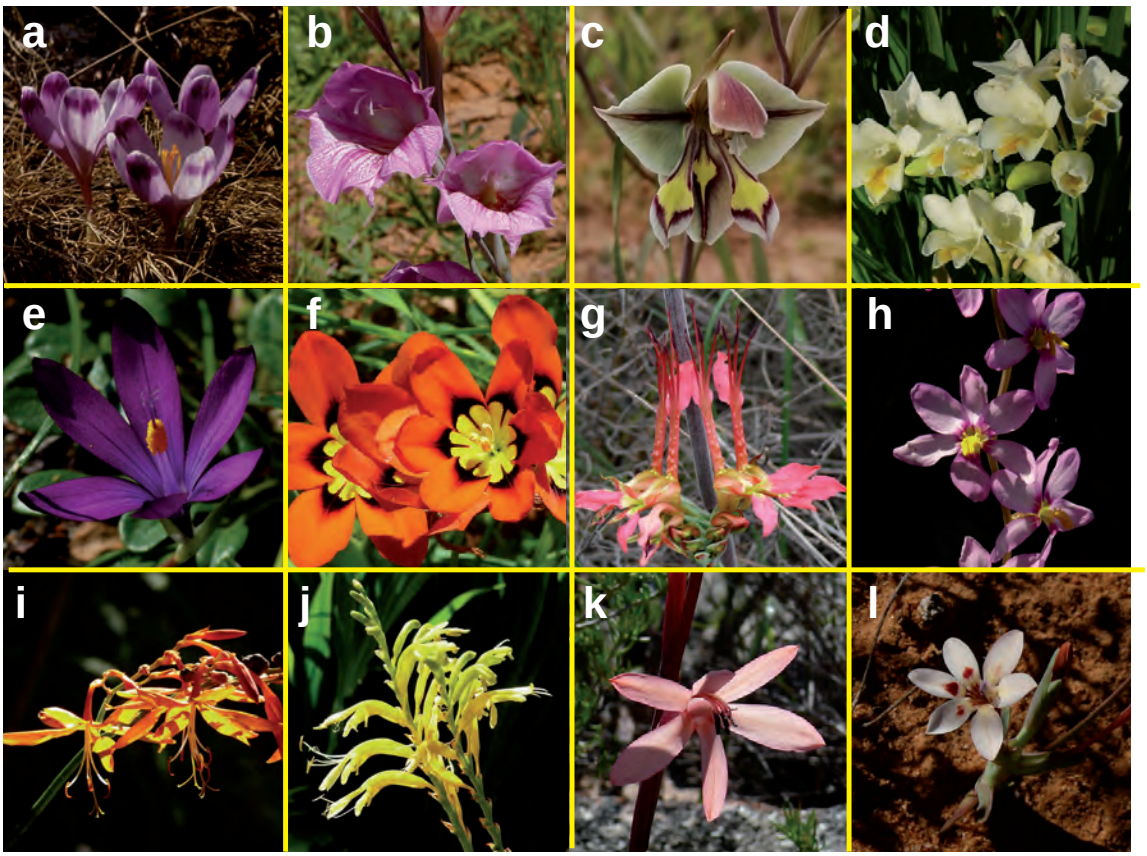

**9.55 ábra.** *Iridoideae* klád. **a:** *Moraea flaccid*a (Dél-Afrika), **b:** *M. tricolor* (Dél-Afrika, W. Bruenken, CC BY-3.0), **c:** *Dietes bicolor* (Dél-Afrika), **d:** *Ferraria crispa* (Dél-Afrika), **e:** *Bobartia orientalis* (Dél-Afrika), **f:** *Diplarrena moraea* (Tasmania, J. Bailey, CC BY-NC), **g:** *Sisyrinchium patagonicum* (Chile, Nolan Exe, CC BY), **h:** *Tigridia pavonia* (Mexikó, S. Carnahan, CC BY), **i:** *Herbertia lahue* (Uruguay, L. Rodriguez-Tricot, CC BY-NC), **j:** *Hesperoxiphion huilense* (Ecuador, Chris, CC0), **k:** *Nemastylis geminiflora* (Kansas, R. Philbrick, CC BY-NC), **l:** *Mastigostyla spathacea* (Argentína, H. Hulsberg, CC0).

jól mutat az USA-tól Argentínáig előforduló *H. lahue* (9.55i ábra). Hasonlóak hozzá a dél-amerikai *Hesperoxiphion* (3) virágai, mint például a *H. huilense* (9.55j ábra). A *Nemastylis* (5) viszont majdnem teljesen egyfoma hat lepellevéllel bír, amelyek többnyire kék színűek. Észak-amerikai szinte minden faja, legismertebb a *N. geminiflora* az USA középső államaiból, Missouritól Texasig (9.55k ábra). Sok, fent említett rokonához hasonlóan ennek is rövid életűek a virágai. A *Mastigostyla* 20-nál is több faja a magas Andok (3000–4500 m) rétjein, az úgynevezett puna vegetációban, annak is a száraz változatában honos, apró termetű hagymás növény. Egyetlen viráguk és vékony leveleik éppenhogy a föld fölé emelkednek. Bibeszálaik elágazóak, porzóik oszloppá nőttek össze (pl. *M. spathacea*, 9.55l ábra). Az előző testvércsoportja, a nősziromfélék másik nagy belső kládja a *Crocoideae*. Minden faj óvilági, főleg afrikai, európai, de eljutnak egészen Nyugat-Kínáig. Hagymagumós, kardos vagy szálas levelű növények, füzéres virágzattal vagy magános virágokkal. A *Crocus* (sáfrány) mintegy 260 fajt számlál, amelyek a Mediterránban és Kis-Ázsiában élnek, de megvannak Pakisztánban és Kínában is. Viszonylag nagy virágaik magánosak, száruk a földben maradó, a termés is ott érlelődik. Leveleik két oldala nem egyforma, felső oldalán halvány középső csíkkal, alsó oldalán hosszanti tarajjal. Kromoszómaszámuk ingadozó, gyakoriak a rendellenességek (aneuploidia). Nálunk öt fajuk él, de mindegyik ritkaságnak számít, mint például a *C. heuffelianus* (kárpáti sáfrány, 9.56a ábra). A fajok többsége tavasszal virágzik, nem úgy a *C. sativus* (jóféle sáfrány), mely ősszel hozza virágait. Sötétvörös bibéi drága fűszernek számítanak – félkilónyi sáfránybibe begyűjtéséhez minimum 50,000 növényre van szükség. Legalább 3500 éve termesztik, jelenleg Irán számít a fő exportőrnek. Triploid növény, csak vegetatívan szaporítható, származását illetően csak feltételezéseink vannak. A *Gladiolus* (kardvirág) nemzetség is igen gazdag fajokban (kb. 300), több mint 250 dél-afrikai. A fynbos növényzetben gyakori a *G. caryophyllaceus* (9.56b ábra), és a Namíbiáig felhatoló, szárazságtűrő *G. orchidiflorus* – melynek neve eleve mutatja, mire hasonlít (9.56c ábra). Hazánkban két kardvirágfaj, a Földközi-tenger mentén tíz él. Száruk általában nem elágazó, leveleik sajátos rovátkái és viaszos felülete a vizet egy irányba vezetik. Virágaik zigomorfiába hajlanak, egy oldalra hajló füzérben állanak. Könnyen hibridizálódnak, melynek eredményeképen sok kertészeti változat is kialakult, a vad formáknál lényegesen nagyobb virágokkal. Az illatos, csöves vagy lapos pártájú *Freesia* 16 fajából néhány egészen Kenyáig hatol északi irányban. A dél-afrikai *F. leichtlinii* két – korábban külön fajnak tekintett – alfajának kereszteződéséből jött létre a legkedveltebb kerti változat. Ausztráliában igen komoly gondokat okozó invazív gyomként telepedett meg (9.56d ábra), sok őshonos növényt kiszorítva élőhelyéről. Bár sok faj fokföldi ezen a kládon, de nem mind: így például a *Romulea* génusz (115 faj) érdekes elterjedést mutat. A többség (85) dél-afrikai ugyan, de sok ezer kilométerre van még majdnem 30 fajuk a Mediterránban (pl. *R. requienii*, 9.56e ábra), Angliában, Marokkóban és a Makaronéziai szigetvilágban. Ezt a két géncentrumot pár trópusi faj áreája kapcsolja össze, s ráadásul a *R. rosea* igencsak elszaporodott Ausztráliában is. Apró termetű sáfránynak tűnnek, változatos megjelenésben fehértől a sötétliláig, mindenféle rajzolattal vagy anélkül. A közeli rokon *Sparaxis* mind a 16 faja fokföldi, kiemeljük a három színben pompázó *S. tricolor*t (9.56f ábra). Ettől a fajgazdag területtől „nehéz megszabadulni”, ha az *Iridaceae*-ről van szó – sok egyéb csoport is említést érdemel még. A *Babiana* 93 fajából majdnem mind itt él (páran a trópusi területekre is eljutottak), sokan közülük zigomorf virágaikkal, meghökkentő megjelenésükkel – és annak érdekes evolúciós interpretációjával tűnnek ki (9.16 cédula). Az *Ixia* génusz 100 faja is kizárólag dél-afrikai. Vékony hajtásaikon sok csillag alakú, színes virág fejlődik (9.56h ábra). A *Crocosmia* nyolc fajából kettő elterjedése szélesebb kőrű, az egyik egészen Szudánig húzódik. A *C. aurea*-ról van szó (9.56i ábra), melynek száraz levelei vízben áztatva sáfrányillatot árasztanak. Virágzata ívelten hajlott füzér, virágai élénk vörös vagy narancs színűek. A *Chasmanthe* csöves virágú három faja közül a *C. aethiopica* a legismertebb, nevével ellentében Etiópiában egyáltalán nem él (Linné idejében az „etiópiai” jelző lényegileg afrikait jelentett, mint például a *Zantedeschia aethiopica* esetében is, 336. oldal). A *C. flori-*

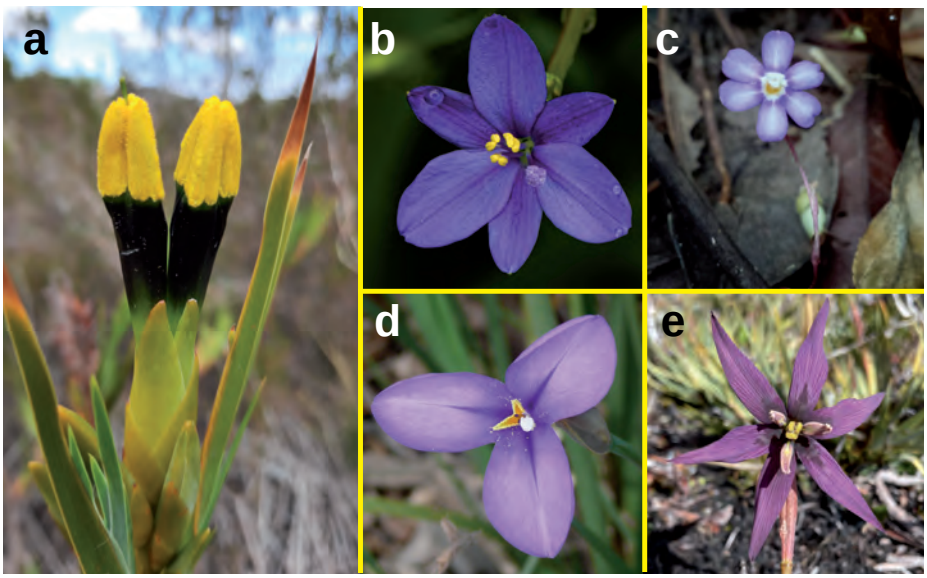
**9.16 cédula: Növényi evolúció madarakkal, emlősökkel**

A fokföldi *Babiana ringens* (9.56g ábra) levelei igen hosszúak, csakúgy mint a virágzat központi tengelye. Ez utóbbi azonban meddő, a megporzó madaraknak (*Nectarinia famosa*) „szolgál” leszállóhelyül, hogy könnyebben hozzáférjenek a földfelszínhez közeli oldalágakon fejlődő vörös, csöves virágokhoz. A hím madarak nagyobb részt vállalnak ebből, mint a nőstények, és kimutatták azt is, hogy a meddő résztől megfosztott növény magtermése csak fele az ép növényének. A madarak tevékenysége emellett az önbeporzást is lehetetlenné teszi. Az is kiderült, hogy eme sajátságos virágzati szerkezet evolúciós háttere nemcsak a beporzással függ össze, mert az emlősök (nevezetesen antilopok) így nehezebben tudják lelegelni az általuk kedvelt virágokat (de Waal et al. 2012). Más *Babiana* fajok is arról ismertek, hogy virágaik a talajszint közelében fejlődnek, kemény, kardszerű leveleiket pedig nem igazán kedvelik a növényevők.

*bunda* alapállapotban vörös színű, de van egy természetes, citromsárga változata is (9.56j ábra). Ugyancsak csöves virágú a *Watsonia* 50-nél is több faja, amelyek közül a *W. meriana* (9.56k ábra) már sokfelé ismert a világban, hiszen Portugáliától Új-Zélandig találkozhatunk vele, mint idegenhonos jövevénnyel. Sikerét annak is köszönheti, hogy a levelek hónaljában fejlődő apró hagymácskákkal (pontosabban hagymagumócskákkal) vegetatívan szaporodik, eléggé intenzíven. A *Lapeirousia* kéttucatnyi faja alacsony termetű, pár dmes növényke; elsősorban (fél)sivatagokban érzik jól magukat. Géncentrumuk az Északi-Fokföld tartomány Namaqualand nevű része, amely Namíbiába is átnyúlik (a helynév a helybeli őslakosok emlékét őrzi). Itt él például a *L. arenicola* (9.56l ábra), fehér lepellevelekkel, hármat közülük lila folt díszít. A fajok fele egyébként fehér-krémszínű, a másik fele lilás-kékes színezetű. Az *Iridaceae* két fő belső kládja után most „visszafelé" haladunk a kladogramon. A következő klád fás szárú fajokat foglal magába: ez az íriszeknél szokatlan életforma is Fokföldön alakult ki. A 15 ide eső fajt 3 génuszba sorolják. A *Witsenia* egyetlen faja (9.57a ábra) 3 m magasra nő; párosával álló, kétszínű és bársonyos felületű virágaival tűnik ki a mocsaras élőhelyén. A következő kládon az *Aristea* 60 faját találjuk, ezek nemcsak Dél-Afrikában, hanem a trópusokon is honosak. Az *A. ecklonii* (9.57b ábra) eredeti elterjedési területe Kamerunig húzódik, és egyike a trópusi invazív növényeknek. Apró virágai laza virágzatban csoportosulnak, levelei fűneműek. A különös *Geosiris* következik, melynek három faja – egyedülálló módon az *Iridaceae* kládon – klorofill nélküli, gombákra utalt parazita. Hajlékony kis szárukon apró fehér vagy lila virág fejlődik, leveleik pikkelyszerűek. Egy-egy faj Madagaszkáron (9.57c ábra), illetve a közeli Mayotte szigeten él, a harmadikat nemrég fedezték fel Ausztráliában. Eme távoli rokonság mögött ráadásul az a feltételezés áll, hogy az őshaza Ausztráliában volt. Ez az állítás biztosan igaz a *Patersonia* nemzetségre, amelyben a 24 fajból 22 Ausztráliában él. Tőleveleik tömött csomót alkotnak, virágaikban három nagy és három jóval kisebb lepellevelet találunk, porzószálaik összenőttek egymással. Színük fehér, vörös vagy liláskék (9.57d ábra). A szárazsághoz való alkalmazkodás jeleként gázcserenyílásaik mélyen besüllyedtek a levél szövetébe. Az




**9.56 ábra. a:** *Crocus heuffelianus* (Hargita), **b:** *Gladiolus caryophyllaceus* (Dél-Afrika), **c:** *G. orchidiflorus* (Dél-Afrika, M. Johnston, CC BY-NC), **d:** *Freesia leichtlinii* (Ny-Ausztrália), **e:** *Romulea requienii* (Szardínia), **f:** *Sparaxis tricolor*, **g:** *Babiana ringens*, **h:** *Ixia scillaris*, **i:** *Crocosmia aurea*, **j:** *Chasmanthe floribunda*, **k:** *Watsonia meriana*, **l:** *Lapeirousia arenicola* (**f-l:** Dél-Afrika).



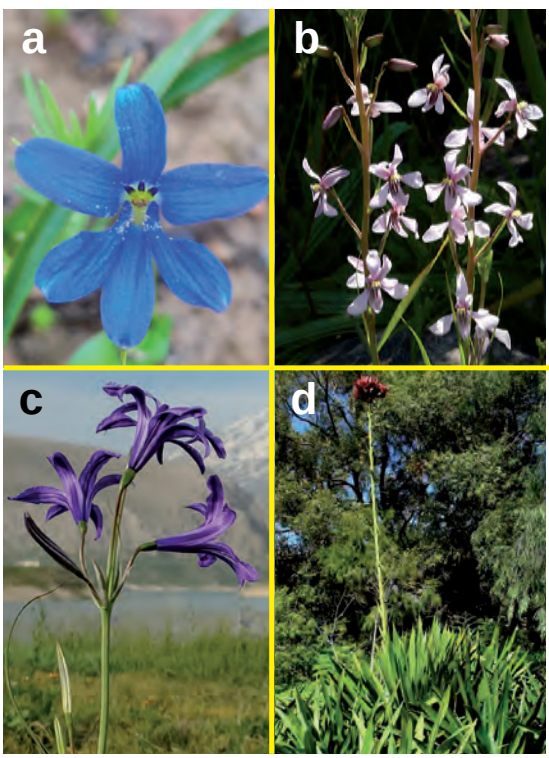

**9.57 ábra. a:** *Witsenia maura* (Dél-Afrika, N. Ntsobi, CC BY-NC), **b:** *Aristea ecklonii* (Zimbabwe, B. Wursten, CC BY-NC), **c:** *Geosiris aphylla* (Madagaszkár, R. Rabarijaona, CC0), **d:** *Patersonia ocidentalis* (Ny-Ausztrália), **e:** *Isophysis tasmanica* (Tasmania, M. Berger, CC BY).

*Iridaceae* alapi helyzetében pedig az *Isophysis tasmanica* (9.57e ábra) áll, melynek fő jellegzetességét már említettük: magháza felső állású. A virágban nem termelődik nektár, ellentétben az iriszek többségével.

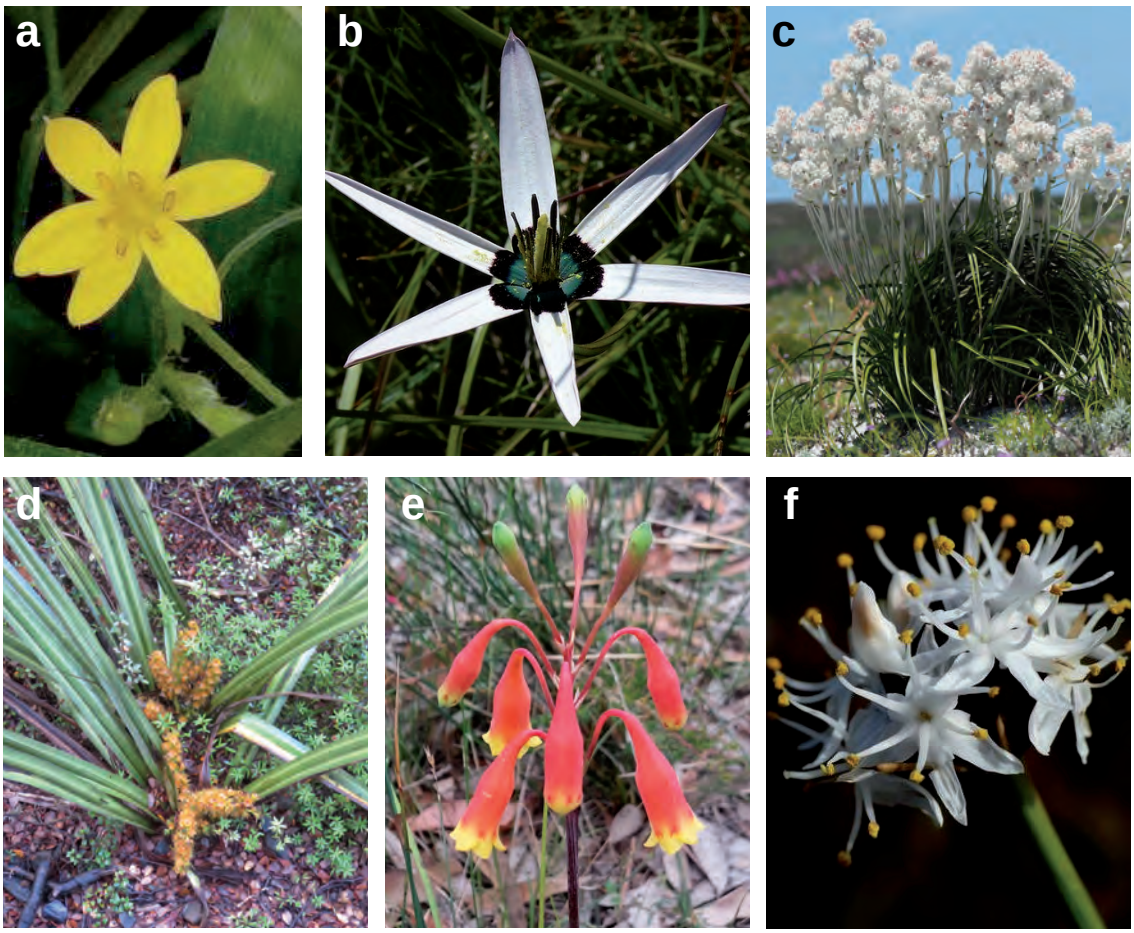
*Tecophilaeaceae* (27). Hagymagumós növények, színes, időnként orchideákat idéző – egy fajon belül is változó megjelenésű – virágokkal, melyekben a kétoldali szimmetriáért a lepellevelek mellett a porzók is „felelősek". Elsősorban poszméhek porozzák be őket. A hét génuszba sorolt fajok elterjedése mégis széles körű, bár diszjunkt: Afrikának az Egyenlítőtől délre eső részei, Chile és Kalifornia. Ennek magyarázata, hogy lényegileg a száraz, mediterrán klímához jól alkalmazkodott csoportról van szó, és őseik más területekről ma már hiányzanak. A *Tecophilaea violiflora* a génusz két chilei képviselőjének egyike: változatos, hol fehér, kék vagy éppen bíborszínű virágokkal (9.58a ábra). A dél-afrikai félsivatagokban őshonos a *Cyanella* kilenc faja, melynek egyike már jelzi, hogy közeledünk az egyik legnagyobb és legváltozatosabb csoporthoz (*C. orchidiformis*, 9.58b ábra).

*Ixiolirion* (4). Ázsiai elterjedésű fajok tartoznak ebbe a csoportba. Virágaik eltérő színűek. Leggyakoribb az *I. tataricum*: áreája a Sinai-félszigettől Közép-Ázsián át Kínáig terjed. Fél méter magasra megnövő hagymagumós növény, fürtben álló, látványos, mélykék virágokkal, egyforma lepellevelekkel és alsó állású magházzal (9.58c ábra). Különböző szerveinek etanolos kivonatában sok antioxidáns anyagot mutattak ki, így ígéretes gyógynövényről beszélhetünk. A kertészek viszont már régóta felfedezték.

*Doryanthes* (2). Az előző két klád testvércsoportja, a két faj Kelet-Ausztráliában honos. Korábban – a megjelenésbeli hasonlóságok miatt – az agavék között szerepelt, később pedig egy kis családot különítettek el számukra. Két métert meghaladó leveleik nagy rozettában nőnek, csúcsukon rostosak. Az 5–6 m hosszú virágzati tengely végén tömötten álló vörös virágai csak a tíz évnél idősebb példányokon jelennek meg. A magház itt is alsó állású, a porzók pedig csövet formálnak. A *D. excelsa* (9.58d ábra) kifejezetten a savas kémhatású (pH = 4), tápanyagban gazdag talajt kedveli.




**9.58 ábra. a:** *Tecophilaea violiflora* (Chile, B. Navarrete, CC BY-NC), **b:** *Cyanella orchidiformis* (Dél-Afrika), **c:** *Ixiolirion tataricum* (Irán, M. Mehrin, CC BY-NC), **d:** *Doryanthes excelsa* (Ausztrália)




**9.59 ábra. a:** *Hypoxis villosa* (Dél-Afrika), **b:** *Pauridia capensis* (Dél-Afrika), **c:** *Lanaria lanata* (Dél-Afrika, F. Riegel, CC BY-NC), **d:** *Astelia solandri* (Új-Zéland, L. Mucina), **e:** *Blandfordia nobilis* (New South Wales, David, CC BY-NC), **f:** *Borya scirpoidea* (Ny-Ausztrália).

*Hypoxidaceae* (170). Ezen a kládon 6 nemzetséget találunk. Trópusi és szubtrópusi elterjedésűek, néhányan jelen vannak a meleg mérsékelt övben is, de Európából teljesen hiányzanak. Hagymagumós, gyöktörzsesgumós vagy rizómás növények, rozettában álló levelekkel. Tőkocsányon fejlődő sugaras virágaikban az alapszám 3, többnyire sárgák vagy fehérek, csillag alakúak, a külső lepellevelek alsó felülete gyakran zöld, de mindenképpen eltér a felsőtől. A magház alsó állású, termésük tok vagy bogyó. Nektárt nem termelnek, a beporzó rovarok „jutalma" maga a pollen. A *Hypoxis* (9.59a ábra) géncentruma Dél-Afrika (87 faj), ahol – a leletek tanúsága szerint – az ember elődei már 170.000 éve fogyasztották ehető rizómájukat, A *H. hemerocallidea* gumójából készült kivonat a tradicionális medicina szerint a kankó, sőt a HIV ellen is hatásos – amit friss kutatások részben alá is támasztanak. A *Pauridia* Ausztráliában (6 faj) és Dél-Afrikában (29 faj) egyaránt megtalálható. Nedves helyeken él a *P. capensis* (9.59b ábra), melynek virágai fehér, sárga vagy rózsás színben pompáznak, közepük kékesen irizáló. A délkelet-ázsiai *Curculigo* (31) *latifolia* termése ehető, a benne található curculin nevű protein édesítő hatása legalább ezerszerese a répacukorénak.

*Lanaria* (1). A *L. lanata* (= *plumosa*) képezi ezt a kládot, az előző testvércsoportjaként. Linné még gyapjas jácintként (*Hyacinthus lanatus*) írta le. Fokföldön él, a fynbos növényzetben, ahol tüzeket követően tűnik fel jelenléte. Levelei fűneműek, örökzöldek – az első tűzig. Elágazó virágzatát dús szőrzet borítja, apró virágai sugarasak, lepellevelei fehérek, lilás szegéllyel (9.59c ábra). Termése tok.

*Asteliaceae* (37). Fajait három génuszba sorolják. A déli félgömbön élnek, elsősorban Új-Zélandon, Ausztrália délkeleti sarkában, Új-Guineában és a pacifikus szigeteken, Dél-Amerikában és az Atlanti-óceánban fekvő Réunion szigetén. Géncentruma egyértelműen Új-Zélandon van, mai előfordulásukat hosszú távú terjedéssel lehet magyarázni. Az *Astelia* (31) fajok mindenféle élőhelyen előfordulnak a tengerparti zónától a szubalpin régióig. Vannak közöttük fánlakók (epifiton)

is, amelyek a talajra esve is megmaradnak (pl. *A. solandri*, 9.59d ábra). Kétlaki növények, igen hosszú levéllel, végálló fürtös virágzattal. A virágok sugarasak, a lepellevelek száma 4–7, a magház felső állású, termésük ehető bogyó – s nem véletlen, hogy állatok terjesztik.

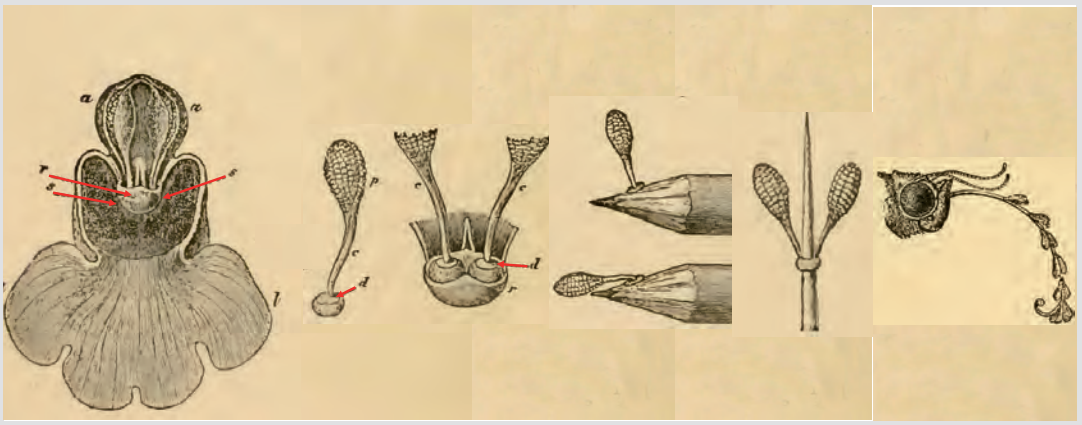
*Blandfordia* (4). Ausztrália keleti, elsősorban trópusi partvidékén honos. Tőlevélrózsás növények, hosszú levelekkel, fürtös virágzattal. Virágaik sugarasak, bókolók, lepelleveleik harangszerűen összenőttek. Színük vörös, sárga vagy mindkettő (9.59e ábra). A porzók a lepellevelekhez nőttek. Beporzóik elsősorban madarak, de önmegporzás is előfordul, amiben hangyák „segítik" a növényt. Termésük sokmagvú tok.

*Boryaceae* (13). Két génusz, Ausztrália különböző pontjairól, diszjunkt elterjedésben. Egyes értékelésekben az orchideák testvércsoportjaiként mutatkoznak. Szárazságtűrő, gyepes növények. Fehér vagy sárga virágaik tőkocsányos fejecskébe tömörülnek, porzóik két körben állanak. A felső állású magházból toktermés fejlődik. Gránitkibúvások növénye a *B. scirpoidea* (9.59f ábra). A *B. sphaerocephala* hosszú és száraz ausztrál nyárban teljesen elveszítheti a klorofillját, de eső hatására újra kizöldül – azaz feltámadó növény (l. 6.3 cédula).

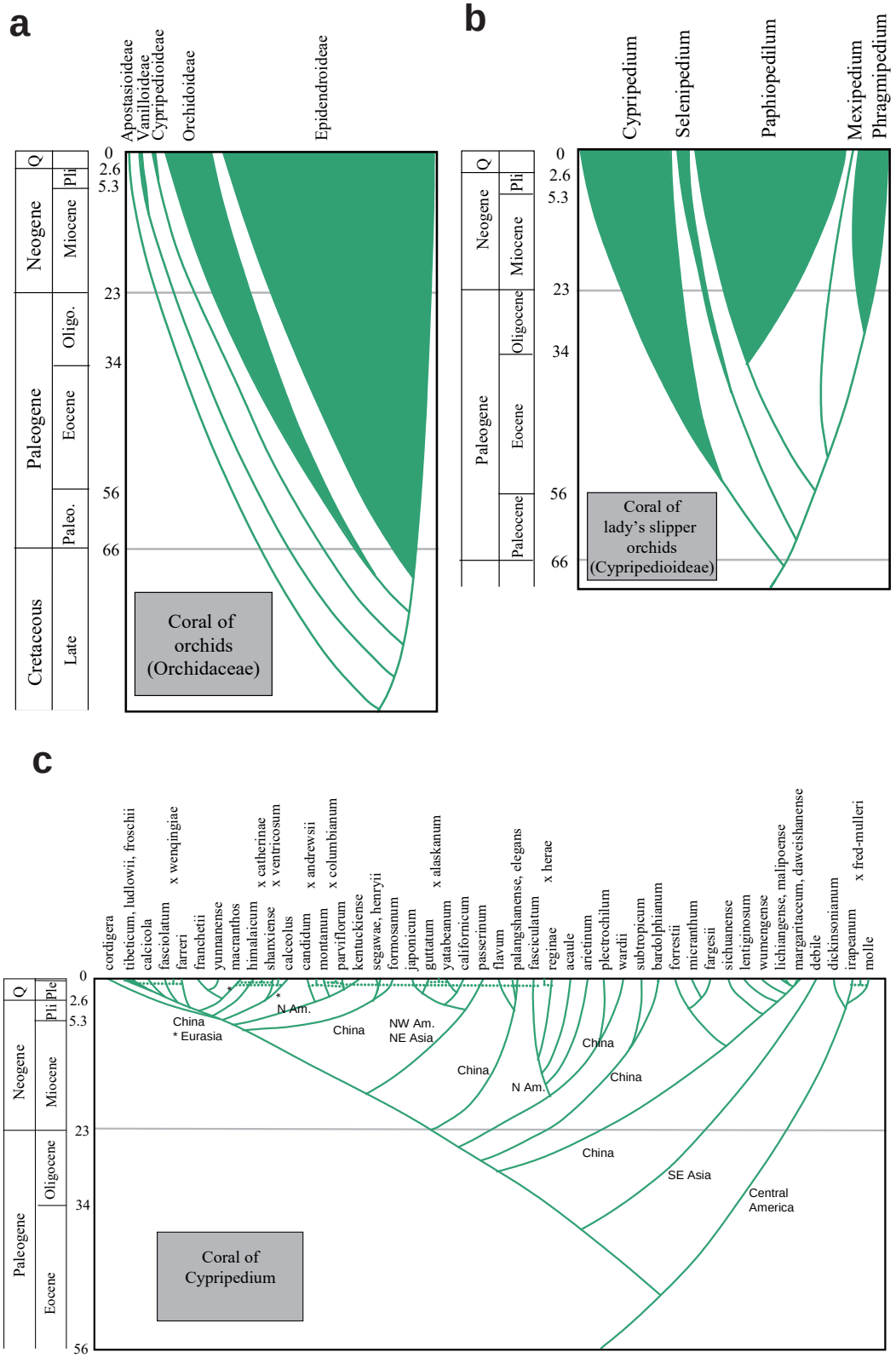
*Orchidaceae* (kosborfélék, 30.560). Morfológiailag jól körülhatárolható ez az *Asparagales* többi kládjával testvércsoporti viszonyban álló taxon, amely a klasszikus rendszerek egyik legfajgazdagabb, sok helyen még vitatott taxonómiájú családja. Az irodalom nem is egységes a fajszámot és a génuszok számát illetően. Pár példa: 800 génusz, 30.560 faj (worldplants.de, 2024), 880 és 26.000 (Angiosperm Phylogeny Website, 2024), 775 és 19.550 (Judd et al. 2002), 736 és 28.000 (Christenhusz & Byng 2016) – vagyis a zárvatermő fajok kb. 10%-át adják. Kivétel nélkül (akár sok évtizedig) évelő lágyszárúak, fás szárnak nyoma sincs. Növekedésük monopodiális vagy szimpodiális. Ez utóbbi esetben a szárból, két vagy több nódusz között tápanyagtároló álgumók fejlődhetnek, ebből nő ki a levél és a virágzat is (legjellegzetesebb formában a *Bulbophyllum* esetében). Leveleik épek, általában párhuzamos erezetűek, de a *Vanilloideae* kládon hálózatos erezet is előfordul (pl. *Pogonia* és *Isotria*). Általában több évig fennmaradnak a növényen, de egyes orchideák (pl. *Catasetum*) évente lecserélik levélzetüket. Fürtben csoportosuló vagy magános virágaik majdnem mindig zigomorf (kétoldali) szimmetriájúak, fejlődésük során 180°-ban megcsavarodnak (resupinus virág) – ami ritkán elmarad, vagy még egy 180°-os fordulattal áll vissza az eredetivel megegyező helyzetbe. A virágtakaró két különböző, 3–3 tagú lepelkörből áll. A belső kör középső levele eltér az oldalsóktól, változatos megjelenésű mézajakká (labellum) alakul, s csak a megcsavarodás révén kerül az alsó pozícióba. A mézajak vonzza a rovarokat a virághoz, s akár leszállópályaként vagy csapdaként is funkcionál. Egy porzójuk van (ritkábban 2 vagy 3 is lehet), ami a bibével többé-kevésbé összenőve a bibeoszlopot (gynostemium) alkotja. A pollenszemek ezrei két nagy csomóban (polliniumok) fejlődnek az oszlop tetején. Egyes kosboroknál (*Orchidinae*, 9.17 cédula) a pollencsomók rövid nyéllel csatlakoznak egy ragadós testhez vagy koronghoz (így együtt: pollinárium), és azzal tapadnak rá a virágot látogató rovarra, amelyek ezután – rendszerint – ugyanazon faj egy másik virágának bibéjére juttatják azt. Becslések szerint a kosborfajok 60%-át méhek porozzák be, a többit más rovarok, de madár- és emlősporozta orchideák is léteznek. Hűvösebb helyeken – általában: beporzók hiányában – az önbeporzás is előfordul. Az orchideák a rovarokat nektárral jutalmazhatják, ami a labellumon kialakult sarkantyúban halmozódik fel, vagy a lepellevelek csúcsán és a termőlevelek szeptumain termelődik. Más esetekben valamilyen „trükkel" csalogatják őket, ami sokféleképpen valósulhat meg, például a virág a rovarfaj nőstényére emlékeztető egyedi mintázatot visel, feromont termel, a rovar eredeti táplálékforrását „utánozza", vagy ideális peterakó helyként álcázza magát. A háromosztatú bibe két karéja fogadóképes, a harmadik rendszerint csökevényes, ún. csőröcske (rostellum), melynek szerepe általában az önbeporzás megakadályozása, de részt vehet a pollen kiszórásában is (*Catasetum*). A rajta képződő ragadós anyag elősegíti a pollen rátapadását a rovarokra. Az alsó állású magház három termőlevélből áll. A termés oldalt nyíló tok, benne igen sok (1000 – négymillió!) apró, szinte endospermium nélküli mag fejlődik, ezek – igen kevés kivétellel – csak mikorrhiza jelenlétében képesek kicsírázni, sőt, teljes növénnyé fejlődni. Nem véletlen, hogy mitokondriális genomjukban egy 270 bp hosszú szakasz kimutathatóan gombáktól származik. A kosborfélék életformája talaj- vagy fánlakó, a kevés kúszónövényt a *Vanilla* képviseli. Vegetatív részeik változatossága összemérhető a virágokéval. A talajon lakó fajok rizómásak, gyökértörzsük vagy gumójuk van. A rizóma elágazásaival vagy sarjgumókkal egyes orchideák vegetatívan is szaporodnak. Sokszor teljesen klorofill nélküliek (210 faj, legalább 30 független kialakulás), gombákra utalt holoparazita életmódot folytatnak (*Limodorum, Neottia, Corallorrhiza*), máskor a hiányzó levelek asszimilációs szerepét a gyökér (*Taeniophyllum, Dendrophylax*) vagy a szár (*Vanilla*) veszi át. Hosszan tartó vízhiányt is elviselő, szukkulens taxonok is bőven akadnak közöttük (*Dockrillia*). Könnyen kereszteződnek, így kedvelt alanyai a kertészeti kísérleteknek. Úgymond „intergenerikus" hibridek is előállíthatók – s bár ennek a fogalomnak a kladisztikában nincs különösebb értelme, azt egyértelműen sugallja, hogy morfológiailag jócskán eltérő fajok is képezhetnek – rendszerint terméketlen – utódokat. Mindenesetre legalább 100.000 kultúrváltozatot tartanak már nyílván. Az or-

**9.17 cédula: Darwin és az orchideák**

A köztudatban az angol tudós neve elsősorban a fajok eredetével és az ember származásával foglalkozó műveihez kapcsolódik, zoológiai és főleg botanikai tevékenysége kevéssé ismert. Darwin azonban kiváló botanikai érzékkel rendelkezett, ami már a föld körüli útján készített feljegyzéseiből is kiviláglik. Később könyveket és tanulmányokat írt a kereszt- és önbeporzás hatásairól, az ugyanazon a növényen előforduló de eltérő formájú virágokról, a rovarevő növényekről, a háziasítás hatásairól, a liánokról és – nem utolsósorban – az orchideák és a rovarok különleges kapcsolatáról. Nem messze a Down House-i házától elég sokféle orchidea nőtt, felkeltve Darwin érdeklődését eme különleges virágszerkezetű növények iránt. Vizsgálódásai során hamar felismerte, hogy a növények is legalább olyan jó bizonyítékokat szolgáltatnak elméletéhez, mint az állatok – melynek legérdekesebb példáit éppen a növény-állat kapcsolat különféle megnyilvánulásai szolgáltatják. *„I never saw anything so beautiful*”, írta az orchideák rovarok általi megporzásáról az egyébként igen sokat látott biológus. Megfigyeléseit és kísérleteit a *The Various Contrivances by which Orchids are Fertilized by Insects* c. könyvében (első kiadás: 1862), kilenc fejezetben ismertette. Az *Orchis mascula* (ma is így hívják, magyarul: füles kosbor) beporzásával foglalkozik először, bemutatva a két pollináriumot, amint a rostellum tetején egy folyadékkal teli üregben ülnek. Egy poszméh a labellumon landol, szájszervével nektárt keres, s közben óhatatlanul beleütközik a rostellumba, az felhasad, az egyik vagy mindkét pollinárium pedig ráesik a rovarra. A korong ragadós anyaga a levegőn hamar megszilárdul, a pollináriumok így erősen rögzülnek a poszméh fején, felfelé állnak. Az így „felszarvazott” rovar ezután egy másik virágra száll ahol a pollináriumok 45°-os szögben előrefeszülnek, s nekiütköznek a bibének. Darwin megmérte: ez a folyamat éppen 30 másodpercig tart, pontosan addig – mert azt is megmérte –, ameddig a poszméh átlagosan a virágban időzik. A bibe ugyan tapadós, de nem annyira, hogy az egész polliniumot magához ragadja, a pollen egy része fennmarad a poszméh fején, és további virágokra kerül át. Ez utóbbi jelenséget – ahogy Darwin rámutat – már R. Brown, a híres skót botanikus is leírta. További *Orchis* fajoknál is megfigyelte ezt a beporzási formát, de nem mindegyiknél. Láthatólag nem ezek, hanem az *Orchis pyramidalis* (tornyos vitézvirág) volt a kedvence, amihez azt a taxonómiai megjegyzést fűzte, hogy egyesek szerint az *Anacamptis* génuszba különítve kezelendő (ma így is van). A vitézvirág beporzási stratégiája sok tekintetben hasonló a füles kosboréhoz, az eltérések azzal magyarázhatók, hogy nem méhek, hanem lepkék porozzák be. A két pollinárium egyetlen félköríves ragadóstesthez csatlakozik. Amikor a lepke szájszerve (proboscis) behatol a virágba, ez ráragad, és teljesen körülöleli azt. Egy másik virágban a pollináriumok ugyanúgy előredőlnek, mint a füles kosbor esetében, a két nagy bibekaréjnak ütköznek, s a pollen egy része ott is marad. Darwin egy varrótű segítségével több barátjának is megmutatta ezt a jelenséget, s mindannyian el voltak ragadtatva a növény találékonyságától. Láthatták például azt, hogy az *Acontia luctuosa* nevű bagolylepke (*Noctuidae*) több virág bejárása után hét pár pollináriumot viselt a pödörnyelvén – ami valószínűleg megakadályozta, hogy hozzájusson a keresett nektárhoz. Hosszasan lehetne részletezni a többi fejezetben ismertetett megporzási módokat, de erre nincs elég helyünk, viszont a legérdekesebbeket a megfelelő helyen megemlítjük majd.

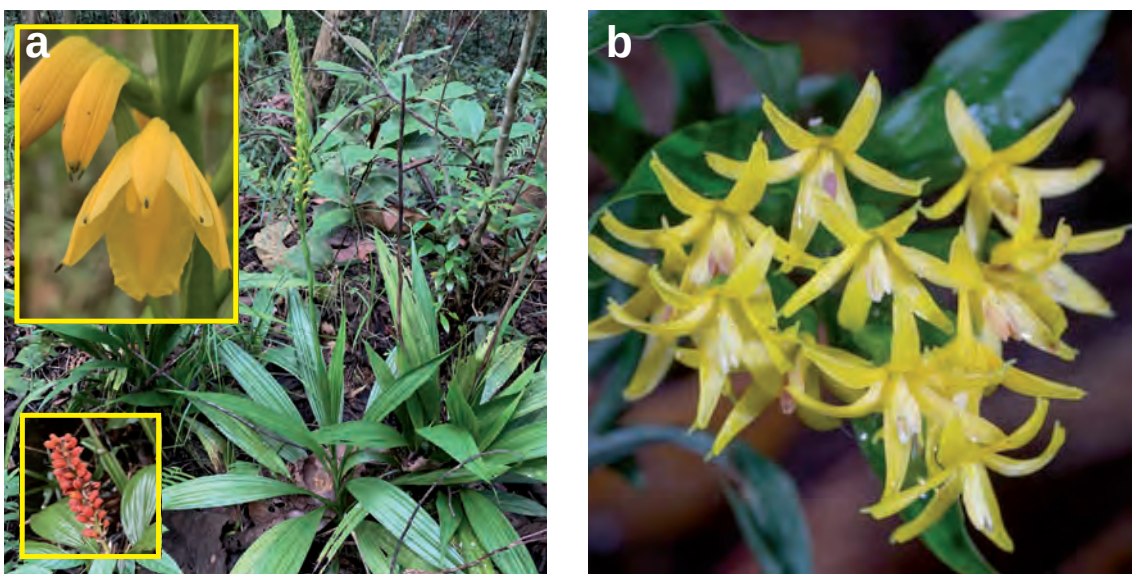


A bal szélen Darwin (1862, p. 8 és 12) rajzai (a nyilak megerősítésével) az *Orchis mascula* virágáról, az öt lepellevél nélkül. a: porzó, r: rostellum, s: bibe, l: mézajak, p: pollinium, c: nyelecske, d: ragadós test (korong). A pollinárium előrehajlását egy, a virágba szúrt ceruza segítségével mutatta be. A jobb szélen az *A. pyramidalis* pollináriumait tűre ragadva láthatjuk (p. 18), mellette a bagolylepke a nyelvéhez ragadt, részben üres pollináriumokkal (p. 31).

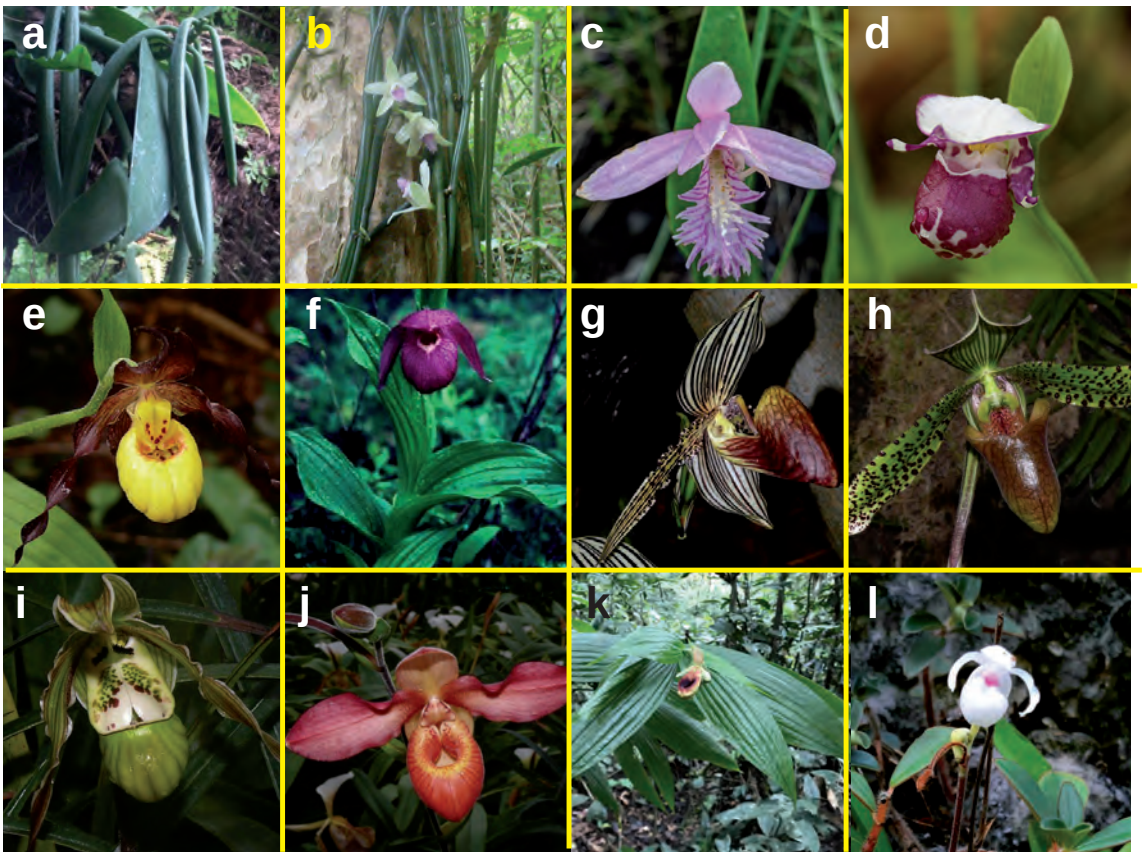



**9.60 ábra.** Az *Orchidaceae* (**a**), *Cypripedioideae* (**b**), és a *Cypripedium* (**c**) leszármazási viszonyai koralldiagramokon.

chideák túlnyomó része trópusi, de jelentős számban jelennek meg a többi klímaövezetben is, s még a déli sarkkört is átlépik. Európából és a mérsékelt övi Ázsiából kb. 60 nemzetséget ismerünk. Nincs orchidea a Szaharában és Ausztrália nagy, központi sivatagos területein sem. A fosszilis fajok – amúgy rendkívül hiányos – ismeretét a borostyánnak köszönhetjük: a Balti-tengerből került elő egy gombaszúnyog (*Mycetophilidae*) maradványa, rajta maiakkal nem azonosítható polliniummal, amit *Succinanthera baltica* néven rögzítettek az irodalomban. Kora csak nagyjából becsülhető, de legalább 40 millió éves (eocén), így a legidősebb ma ismert orchidealelet (Poinar et al. 2017). Dominikában is előkerült egy ennél fiatalabb fosszília (kb. 20 millió éves, miocén), egy borostyánban megőrződött méh, melynek szárnyán orchideapollenre bukkantak, s *Meliorchis caribea* néven írták le. A molekuláris óra módszerével kimutatták, hogy a ma élők legközelebbi közös őse kb. 83 millió éve élhetett a Laurázsia szuperkontinensen, ugyanakkor a recens fajok túlnyomó többsége csak pár millió éves – tehát nagyon gyors speciációs események eredményeképpen jelent meg a Földön (Pérez-Escobar et al. 2024). Ebben nagy szerepe lehetett az orchideák „találmányainak", a pollináriumnak és a rovarok félrevezetésének, illetve az ezzel járó rovarbeporzásnak. Evolúciójuk és elterjedésük további hajtóereje az élőhelyek feldarabolódása és magvaik könnyű terjeszthetősége lehetett. Az orchideák kétségkívül sugaras szimmetriájú ősökből evolválódtak, amit fésűszerű kladogramjuk (9.39 ábra) alapi helyzetű és kevés számú képviselői is jól mutatnak (lásd még az orchideák koralldiagramjait a 9.60 ábrán). Az *Apostasioideae* kládon ugyanis két, kevéssé kosborszerű génusz van: a kelet-ázsiai *Neuwiedia* 9 faja még három szabad porzóval bír, s virága majdnem szabályosan sugaras, csaknem egyforma lepellevelekkel (9.61a ábra). A *N. singapureana* termése húsos falú, színes (9.61a ábra, alsó kis kép), és madarak terjesztik – a mag vastag fala biztosítja, hogy ne emésztődjön meg az állat begyében. A többi faj magja rovarokkal terjed. A Himalájától Queenslandig honos *Apostasia* (7) hasonló virágokkal bír, három porzója már részben összenő a bibeoszloppal, az egyik porzó sterilis. Virágporuk lisztszerű, teljesen elkülönül pollenszemekre. Az *A. shenzenica* (9.61b ábra) genomjának szekvenálásával kimutatták (Zhang et al. 2017), hogy teljes génállománya egy korábbi megduplázódás eredménye, ami az összes többi orchideát is jellemzi. A dupla génkészlet nagymértékben hozzájárulhatott a csoport diverzifikációjához. Az *Apostasioideae* tulajdonságai mindenesetre alátámasztják azt a gyakori feltételezést, hogy az alapi helyzetű taxon nem őse ugyan a testvércsoportnak, de sok ősi sajátságot megőrizhet. A következő, *Vanilloideae* nevű kládon már 15 nemzetség 180 faja található, pántrópusi elterjedéssel. A porzók száma egy, a többi staminódiummá redukálódik, s a virágban megjelenik a labellum. A mintegy 110 fajt számláló *Vanilla* génusz tagjai monopodiális növekedésű liánok, akár 35 m hosszúságot is elérnek. Ovális-elliptikus leveleik gyakran pikkelyszerűvé redukálódnak, egyes fajok teljesen levéltelenek, és a kissé húsos szár veszi át a fotoszintézis funkcióját. A nódusokból léggyökerek erednek. Édeskés illatú, fürtös virágaik fehérek, sárgásak vagy zöldesek, a mézajak általában színesebb. Elsősorban méhek porozzák be őket. A mexikói eredetű *V. planifolia* (vanília, 9.62a ábra) hosszú toktermése az egyik legdrágább fűszer – tulajdonképpen ez az egyetlen orchidea, amelyet nem




**9.61 ábra. a:** *Neuwiedia veratrifolia* (Malajzia, nolliecilliers, CC BY-NC) és a *N. singapureana* termései, **b:** *Apostasia shenzenica* (Hong-Kong, Setsuna, CC BY-NC).




**9.62 ábra. a:** *Vanilla planifolia*, **b:** *V. aphylla* (Laosz, T. Calame, CC BY-NC), **c:** *Pogonia ophioglossoides* (Florida, A. de la Paz, CC BY-NC), **d:** *Cypripedium guttatum* (Szibéria, ellie_pate, CC BY-NC), **e:** *C. parviflorum* (Ontario), **f:** *C. macranthos* (É-Korea), **g:** *Paphiopedilum rotschildianum*, **h:** *P. sukhakulii*, **i:** *Phragmipedium pearcei*, **j:** *Ph. besseae*, **k:** *Selenipedium aequinoctiale* (Ecuador, cynthia_gvillegas, CC BY-NC), **l:** *Mexipedium xerophyticum* (Mexikó, G. Hernandez, CC BY-NC-SA).

dísznövényként termesztenek. Miután csak egy napig virágzik, akár a fajtársai, az ültetvényeken kézzel porozzák be a biztosabb termés reményében. A délkelet-ázsiai *V. aphylla* (9.62b ábra) egyike a levéltelen vanília-aknak. Érdekes, hogy a levél a nemzetségen belül három evolúciós vonalon, egymástól függetlenül is elveszett, nevezetesen a Karibi-térségben, Madagaszkár környékén és Ázsiában – mégpedig a szárazabb klímához való alkalmazkodásként. A dél-amerikai *V. palmarum* igencsak válogatós növény, kizárólag a pálmák kilenc fajára hajlandó felkapaszkodni. A *Pogonia* fajok mézajka szakállas, a beporzást náluk is méhek végzik. K-Ázsiában és É-Amerika keleti felében fordulnak elő, csatlakozva sok más, hasonló kettős elterjedésű csoporthoz (vö. 8.9 cédula). Leveleikben hálózatos erezet fut, de az amerikai *P. ophioglossoides* (9.62c ábra) az egyetlen faj, melynek szabadon végződnek a levélerei, a többieké anasztomizál. Fajnevét onnan kapta, hogy szárán csak egy, a kígyónyelvhez (206. oldal) hasonló levele van. A *Cypripedioideae* kládon 165 faj van 5 nemzetségben (9.60b ábra). Ausztráliából és Afrikából teljesen hiányzanak, egy algériai *Cypripedium calceolus* előfordulástól eltekintve. Két termékeny oldalsó porzójuk van, a harmadik – a középső – pajzsos staminódiummá redukálódott. Pollenjük ragacsos állományt képez, csak ritkán áll össze polliniummá. A három bibekaréj megvan, egybeolvadt, rostellum tehát nincs. A külső lepelkör két tagja összeforrt. Jellemző rájuk a zsákszerű, erőteljes mézajak, mely rovarcsapdaként szolgál. A látogatók – főleg méhek – csak egy irányban juthatnak ki belőle, és óhatatlanul beszereznek egy kis pollent, amit később egy másik virágra visznek át. „Szolgáltatásukért" semmiféle jutalmat nem kapnak (kivétel lentebb), a virágra a színek, formák és különleges illatanyagok csábították őket, és nem nektár. A rovarok azonban kiismerik ezt a trükköt, ezért a megporzási százalék ebben a csoportban elég alacsony. Ezt ellensúlyozhatja, hogy az önbeporzás nem kizárt. A *Cypripedium* csaknem 60 faja É-Amerika és Eurázsia orchideája, kladogramjuk a 9.60c ábrán látható. Alapi helyzetben közép-amerikai fajok vannak, mint például a sárga virágú, másfél méterre is megnövő *C. irapeanum* – ami a génusz származási helyét jelzi, ahonnan

későbbi szétsugárzott Ázsia irányában. Igen hideg klímában a tundra övben is megtalálhatók, mint például az Eurázsiában és Amerikában is élő *C. guttatum* (9.62d ábra), és eljutnak a trópusokra is (*C. plectrochilum* Myanmarban). A kínai *C. subtropicum* két módszerrel is vonzza a levéltetvekkel táplálkozó zengőlegyeket. A mézajak felszíne szőrös, levéltetvek kolóniáját mímeli, a rajta levő bevonat pedig a tetvek által kiválasztott mézharmatot utánozza. Ez egyben fogyasztható táplálékot is jelent a rovaroknak. Ezenkívül a tetvek riasztó feromonjaihoz hasonló anyagok is termelődnek a virágban, amelyek nyilván még jobban felkeltik a zengőlegyek érdeklődését. Rendkívül változatos megjelenésű (nagy fenotípusos plaszticitású) az északamerikai *C. parviflorum* (9.62e ábra). Ez eltérő virágmérettel is jár, következésképpen a hártyásszárnyú fajok széles választéka jön számításba megporzóként. Ázsia legelterjedtebb faja a *C. macranthos* (9.62f ábra), és idetartozik a legféltettebb hazai orchidea, a még nagyobb áreájú, de egyáltalán nem gyakori *C. calceolus* (boldogasszony papucsa) is. Délkelet-Ázsia trópusi erdeinek növénye a *Paphiopedilum* 80-nál is több faja. Gázcserenyílásaik zárósejtjeiben nincsenek kloroplasztiszok, így a sejtek csak kék fényre reagálnak, vörösre nem. Látványos virágaik és viszonylagosan könnyű tarthatóságuk miatt igen népszerűek, ami egyes fajok megritkulását is okozta egyben. Kiemeljük a *P. rotschildianum*-ot Indonéziából (9.62g ábra) és a *P. sukhakulii*-t Thaiföldről (9.62h ábra). Valamivel hűvösebb klímát is elvisel a dél-amerikai *Phragmipedium* kéttucatnyi faja. Többségük két külső lepellevele bajuszszerűen csüng (*Ph. pearcei*, 9.62i ábra). A *P. besseae* kilóg a sorból, vöröses virágai (9.62j ábra) egyedülállóak a génuszban. 1981-ben fedezték fel Peruban (vö. 9.21 cédula), de sajnos az eredeti populációját a gyűjtők (vagy inkább lelkiismeretlen csempészek) szinte teljesen eltüntették egy hét leforgása alatt. A *Selenipedium* (6) virágai viszonylag kisebbek, de nem kevésbé látványosak (9.62k ábra). Magvaik aprók, és ellentétben a többiekkel, lencse alakúak. A *Mexipedium xerophyticum* (9.62l ábra) igen ritka növény, Mexikó Oaxaca tartományában pár lelőhelye ismert csupán. Sziklákon nő, jól elviseli a szárazságot és abban is különbözik a többi orchideától, hogy indákkal is terjed.

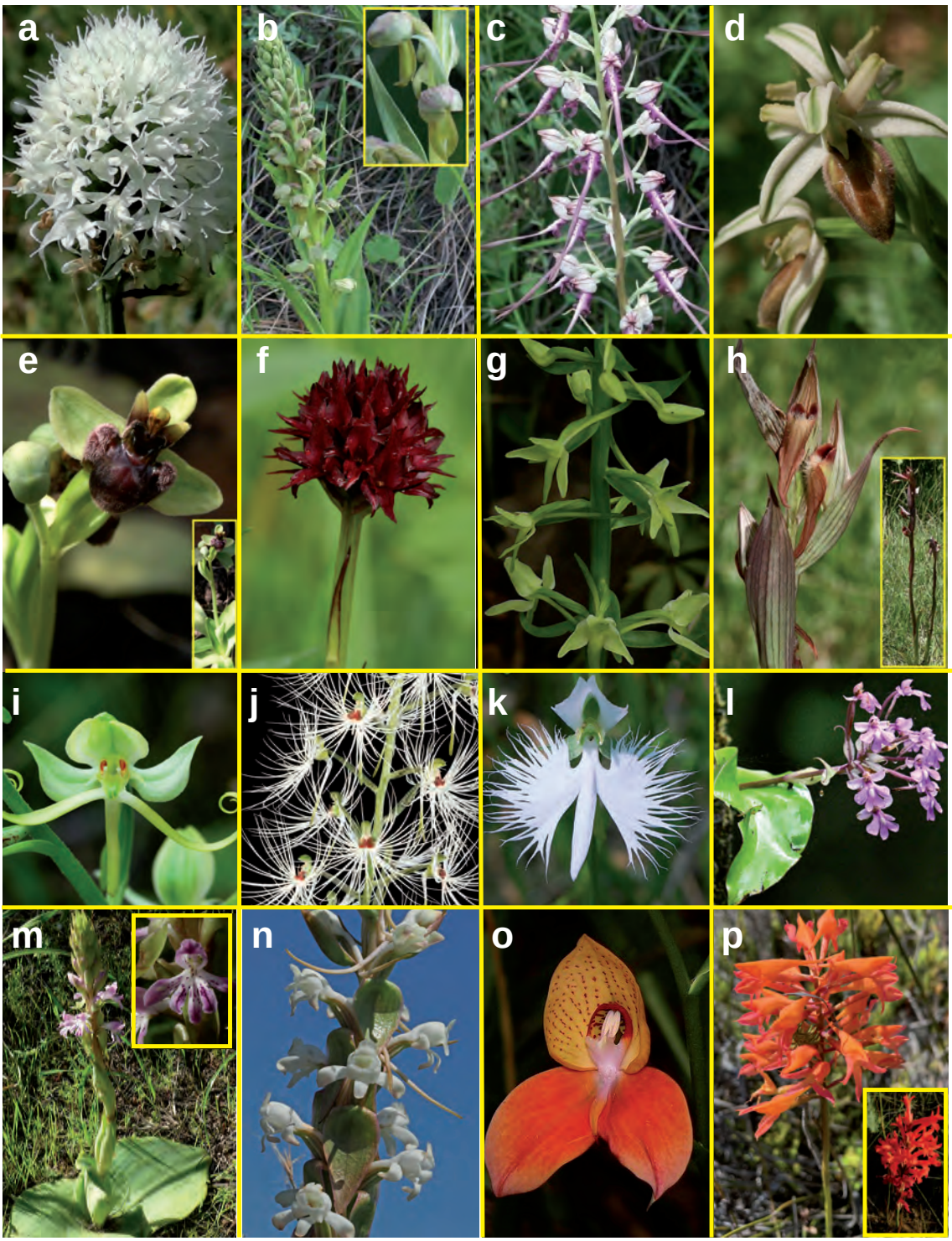
A kosborfélék túlnyomó része az utolsó két kládon található, mindegyiknél csak egy termékeny porzó van két portokféllel, a pollent viszont a bibe váladéka kis csomókká tapasztja össze, és – rovarbeporzás esetén – sokszor a pollenzsák teljes tartalma (pollinium) egyben ragad rá az állatra (9.17 cédula). Az így beporzott virágban igen sok magkezdemény termékenyülhet meg egyszerre. A mérsékelt öviek túlnyomó része az *Orchidoideae* kládra esik, amelyben kb. 3800 faj található 200 génuszba sorolva. A klád egyik szünapomorfiája a kihegyezett portokcsúcs, többségüket a páros pollinárium megléte is jellemzi. Három belső,



**9.63 ábra.** *Orchis italica* (Capri).

monofiletikus csoport ismerhető fel. Az elsőben (*Orchideae*) sok, hazánkban is előforduló nemzetség található, így maga az *Orchis* (kosbor, 29 faj, nálunk 5, pl. *O. mascula*, 9.17 cédula). Minden faja talajlakó, gyökérgumós-ikergumós, felálló szárral, többnyire tömött füzérvirágzattal, amelyben az eddig ismertetett csoportokhoz képest kicsik a virágok. A mediterrán vidékek egyik gyakori faja az *O. italica* (9.63 ábra), erősen osztott mézajakkal, amely az ember alakjára emlékeztet. Az *O. simia* hasonló, de mézajka inkább majomszerű. Mig az *Orchis* fajok 3 külső lepellevele szabad, a közel rokon *Anacamptis* (23) esetében a tövüknél összeforrtak. Ebbe a génuszba, ahová korábban csak az *A. pyramidalis*-t sorolták, sok egyéb kosbort is áthelyeztek, így a nálunk is élő *A. morio, coriophora* és *palustris* fajnevűeket. Az *Orchis*-tól „vett át" néhányat, a molekuláris eredményeknek köszönhetően, az ugyancsak hasonló megjelenésű *Neotinea* génusz is, amelynek Magyarországon élő képviselői a *N. tridentata* és *ustulata*. S van még egy közeli rokon, a *Traunsteinera globosa* (gömböskosbor), melynek csak egy fajtársa van, a kaukázusi *T. sphaerica* (9.64a ábra). A *Dactylorrhiza* (ujjaskosbor, 46) nemzetségbe legalább hat hazai faj tartozik, pláne, ha idevesszük a korábban különálló, nektárt termelő *Coeloglossum viride*-t (zöldike [nem a madár], 9.64b ábra). A fajszám itt azonban erősen szubjektív megfontolások eredője, és megnő ha egyes alfajokat fajként kezel a taxonómus. A *Himantoglossum* (sallangvirág, 9) eléggé nagytermetű növényeket egyesít. A mézajak három hasábra osztott, a középső több cm hosszú. Nálunk két faj él, mindkettő meglehetős ritkaságnak számít, különösen a *H. adriaticum*. A másik faj, a bíbor sallangvirág (9.64c ábra)

nevezéktana meglehetősen zavaros, volt már *caprinum* és *jankae* is, de most ott tartunk, hogy a *H. hircinum* az „elfogadott". Az *Ophrys* (bangó) fajok virága nagyobb, mint az eddigieké, és kevesebb is van belőle. A fajok száma nehezen állapítható meg pontosan (ha létezik „pontos" szám egyáltalán): vannak akik 400 kisfajt ismernek fel, míg a másik szélsőséges vélemény szerint ezek valójában csak 10–50 faj változatainak tekinthetők. Egy újabb molekuláris elemzés 82 fajt különít el (Hennecke 2021) – melyek többsége a Mediterránban és Anatóliában él. A bangók klasszikus példái a megtévesztő kosboroknak, a mézajak valamely méh nőstényét utánozza, amivel a hímek párosodni próbálnak, s közben rájuk rakódik a virágpor. A hímeket ezen kívül a virágban termelődő szexferomonok is erősen vonzzák. Az átvert rovarok azonban nem nagyon próbálkoznak még egyszer, így a növényi populáció kb. 10%-a porzódik csak meg. Ezt a hátrányt a nagyon sok apró mag ellensúlyozza. Sok fajnak csak egy beporzója ismert, pl. az *O. exaltata* (9.64d ábra) virágain eddig csak a tavaszi selyemméhet (*Colletes cunicularius*) sikerült megfigyelni. Az *O. bombyliflora* (9.64e ábra) virágain az *Eucera* (hosszúcsápú méh) génusz hét faját is megtalálták. A leggyakoribb hazai bangó, az *O. sphegodes* magyar neve ugyan pókbangó (a mézajak mintázatára utalva), de a beporzó itt is méh, nevezetesen az *Andrena* (bányászméh) két faja (Paulus 2018). Érdekesség, hogy az *O. apifera* (méhbangó) ugyanúgy rendelkezik két tapadótestes pollináriummal, mint az *Orchideae* többsége, mégis önbeporzó csupán. Ezt egy apró módosulás teszi lehetővé (vagy okozza): a polliniumot tartó nyelecske gyenge felépítésű, kisebb szél hatására is meghajlik, s a pollen a bibére tapad. Az ivaros szaporodás hiányában a mézfejtő méhet utánzó mintázata „feleslegessé" válik, de mivel nincs szelekciós nyomás alatt, nem biztos, hogy hamar eltűnik. Mindenesetre a fajnak már vannak majdnem egyszínű virágmódosulatai. A bangókkal szemben a *Gymnadenia* (bibircsvirág) nektárt termel, ami a hosszú sarkantyúban halmozódik fel, így a megporzós vektorok elsősorban a lepkék közül kerülnek ki. A nyolc faj elterjedési területe Portugáliától Kínáig húzódik, nálunk is van három. Apró virágaikból akár 150 is lehet egy virágzatban. Korábban egybevonták a *Nigritella* (17) génusszal, de egy újabb, a teljes genomot megmintázó elemzésből (Brandrud et al. 2019) kiderült, hogy a két génusz (ma) különálló. Hozzánk legközelebb a Kárpátokban élnek, mint például a *N. nigra* (9.64f ábra). Ez a faj tetraploid, és így vegetatívan szaporodik (agamospermia révén, azaz a magok megtermékenyítetlen kezdeményből fejlődnek). A nálunk is képviselt nemzetségek sorát a *Platanthera* (sarkvirág) zárja, ugyancsak vitatott fajszámmal (min. 155). Igen sok él Észak-Amerikában, valamint Kelet-Ázsiában, ahol a trópusokig lehatolnak, Magyarországról kettőt ismerünk, egyikük, a *P. bifolia* (9.64g ábra) meglehetős gyakori erdei faj. Sarkantyús virágaikban nektár termelődik, a beporzók rendszerint lepkék, de szúnyogok is lehetnek. A *Serapias* fajok (kb. 20) géncentruma a mediterrán régió. Virágaikat általában színes murvalevelek övezik (9.64h ábra), a nagy méretű labellumon nincs sarkantyú, a többi lepellevél jóval kisebb, a külsők sisakszerűen átfednek egymással és el is takarják a belsőket. A beporzókat, amelyek főleg a bogarak és a hártyásszárnyúak közül kerülnek ki, a színes virág vonzza. Magvaikat a szél terjeszti. A *Habenaria* nemzetség az orchideológusok rémálma, persze nem a szépségét, hanem a rendszertanát illetően. Jelenleg 870 fajt sorolnak ide, de akadnak splitterek, akik több génuszra darabolják. Ha egységesnek tekintjük, akkor elterjedési területe elsősorban pántrópusi, főleg brazíliai, de a meleg mérsékelt övben is honos, elsősorban szárazföldi és mocsári élőhelyeken. Itt is megvan a sisak és a sarkantyú, a bibén pedig bunkószerű kiemelkedés van, amit a génusz elkülönítő bélyegének tekintenek. A labellum általában igen keskeny és hosszú lebenyekre hasad. A mérsékelt övieket a kínai-tibeti *H. glaucifolia* (9.64i ábra) illusztrálja: hidegtűrő, a Himalájában 4300 méteres magasságig is felhatol. Hosszú sarkantyújából szenderek szívják ki a nektárt, s közben elvégzik a beporzás „feladatát". A trópusiak közül a fehér, csillagos virágú *H. medusa* (9.64j ábra) érdemel említést, melynek elterjedési területe elsősorban Indonézia nagy szigetei és Indokína. A *Pecteilis* 10 faja nemrég „vált ki" a *Habenaria*-ból, jellegzetességük a madárszárnyszerűen osztott labellum. A *P. radiata* (9.64k ábra) kelet-ázsiai mocsári növény, Japánban már nagyon megritkult. Afrikába térve a *Cynorkis* nemzetséget érdemes megemlíteni; a 180 faj majdnem fele Madagaszkár endemizmusa, esőerdők talaj- vagy fánlakó növényei (9.64l ábra). A döntően afrikai, pár fajjal Indiában és Jáván is megjelenő *Satyrium* (kb 100 faj, 9.64m ábra) virágai nem fordultak el 180°-ban, így a labellum felső állásban van és sisakot formál. Ráadásul – szokatlan módon – két sarkanyú van rajta, melyekben nektár termelődik (9.64n ábra). Emiatt és főleg a sokféle virágszerkezet miatt a beporzók is változatosak, még madarak is vannak közöttük. A *Disa* génusz 160 faja is döntően afrikai, egyedül a fynbos vegetációban él vagy 100. Kiváló példái a konvergens evolúciónak: a beporzási stratégiát „rávetítve" a kladogramra kiderül, hogy az éjszaka illatozó, molyokat vonzó fajok három független vonalon, a hosszú sarkantyúval rendelkező, hosszú szájszervű legyeket csalogatók négyszer, a nagy, színes és nektárt tartalmazó virágúak pedig kétszer is kialakultak, egymástól függetlenül. Ez utóbbit példázza a *D. uniflora* (9.64o ábra), melynek rendszerint csak egy virága van, kárminvörös, nagy külső lepellevelekkel, akár 10 cm-es átmérővel. Vízfolyások mentén él, kosborhoz képest nagy (1,5 mm-es) magvai vízzel terjednek, csírázásukhoz szokatlan módon nem kell gombapartner. A *D. ferruginea* is feltűnő színű, nektárt



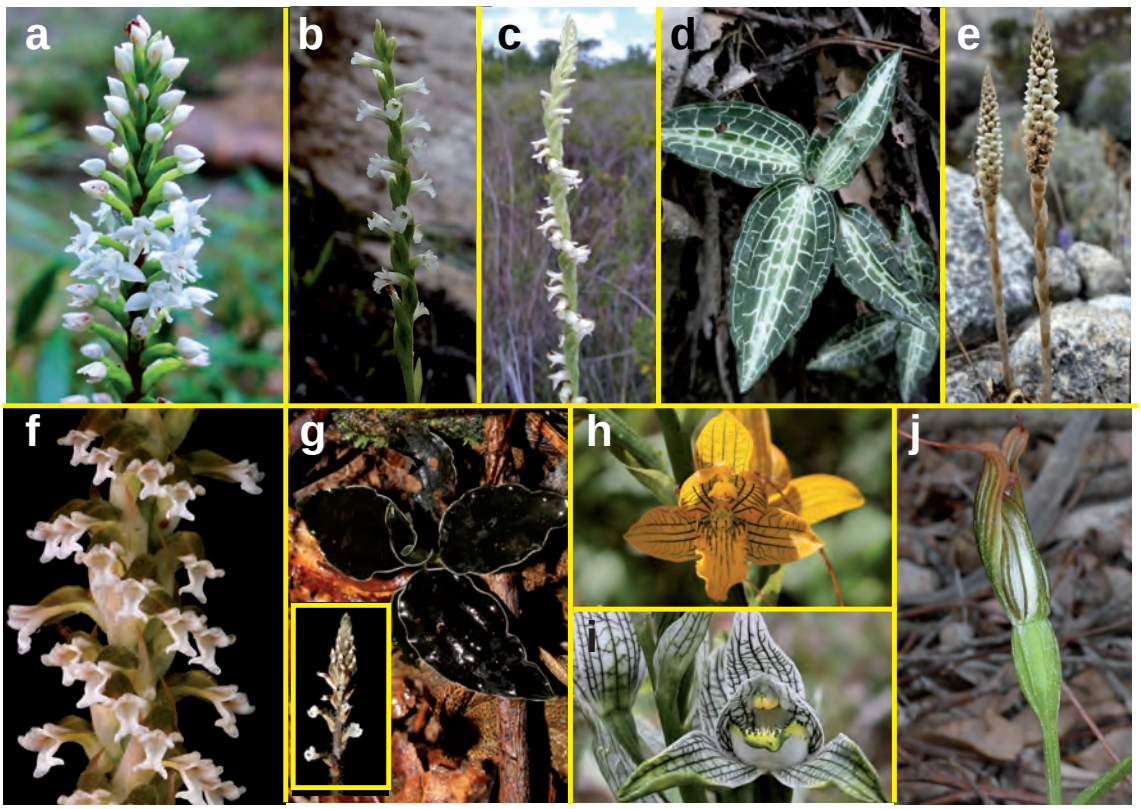

**9.64 ábra. a:** *Traunsteinera sphaerica* (Grúzia, M. Ackermann, CC BY-NC), **b:** *Dactylorhiza viridis*, **c:** *Himantoglossum hircinum*, **d:** *Ophrys exaltata* (Itália), **e:** *O. bombyliflora* (Itália), **f:** *Nigritella nigra* (Norvégia, lesfreck, CC BY-NC), **g:** *Platanthera bifolia,* **h:** *Serapias vomeracea* (Itália), **i:** *Habenaria glaucifolia* (Yunnan, Kína, Ying-Ji Lu, CC BY-NC), **j:** *H. medusa* (H. Lahti, Smithsonian, CC0), **k:** *Pecteilis radiata* (Japán, T.N., CC BY-NC), **l:** *Cynorkis calanthoides* (Madagaszkár, markusgmeiner, CC B-NC), **m:** *Satyrium erectum* (Dél-Afrika), **n:** *S. longicauda* (Dél-Afrika, F. Riegel, CC BY-NC), **o:** *Disa uniflora* (Dél-Afrika), **p:** *D. ferruginea* (Dél-Afrika, Shelly_sa, CC BY-NC), kis kép: *Tritoniopsis triticea* (*Iridaceae*).

**9.18 cédula: Mimikri a szaporodás szolgálatában**

A mimikri (mimeistai = utánozni, gör.) általánosságban az a jelenség, hogy egy élő szervezet evolúciós okokból erősen hasonlít egy másikra vagy akár egy élettelen objektumra. A hasonlóság adaptív előnyt biztosít a kérdéses faj számára, elősegíti annak szaporodását és túlélését, ugyanakkor az így megtévesztett egyéb fajok kisebb-nagyobb hátrányt szenvednek. Hosszú ideig a mimikrit állati képességnek tartották, a növényeket ebből a szempontból teljesen elhanyagolták. A természetes szelekció azonban a növényekre is hat, következésképpen a mimikri különféle módozatait is kialakíthatja. A szaporodást segítő mimikri legismertebb növényi formáját a rovarok nőstényeit (vizuálisan vagy illatanyagokkal) utánzó orchideák virágai képviselik. Az odaszálló hímeket semmiféle jutalommal nem honorálják, azaz becsapják (*Ophrys, Chloraea, Drakaea* stb.), míg azok továbbviszik a virágport, és pszeudokopuláció révén még spermiumot is veszíthetnek (*Cryptostylis*). A szakirodalom ezt a francia amatőr botanikus M.-A. Pouyanne után Pouyanne-féle mimikrinek nevezi. Ő írta le 1916-ban egyértelműen, hogy az *Ophrys speculum*-ot látogató légy párosodni próbál a labellummal. Egy másik szaporodással kapcsolatos mimikritípusban sem jár jutalom megporzó rovarnak, ami azért téved oda, mert a virág nagyon hasonlít egy másik faj virágára, ami viszont megjutalmazza a beporzókat. Ezt példázza az itt ismertetett *Disa* és a *Tritoniopsis* virágainak hasonlósága, amelyet az amerikai orchideakutató C.H. Dodson emlékére Dodson-féle mimikrinek neveznek. Ő egyébként azt találta, hogy egyes *Epidendrum* orchideák lángvörös virágai nagyon hasonlítanak nektárt tartalmazó egyéb fajok (pl. *Lantana: Verbenaceae,* 643. oldal) virágaira, ezzel tévesztve meg a beporzókat. A harmadik eset a Baker-féle mimikri, így megörökítve H.G. Baker angol természetbúvár nevét. Ez fajon belüli utánzás (automimikri), és az egyivarú virágok jellemzője: a nektár nélküli női virág utánozza a hím virágot, ami viszont termel nektárt. Példa a *Begonia involucrata* (520. old.), melynek bibéje erősen emlékeztet a portok alakjára. Az evolúciós előny nyilvánvaló: a női virág „költsége" csökken. Egyéb, itt nem részletezett, beporzókat megtévesztő trükkök például a peterakóhely vagy táplálékforrás utánzása (*Corybas*).

azonban nem termel, mégis ugyanaz a lepke (*Aeropetes tulbaghia*) porozza be, mint az *uniflora*-t. Ezt úgy „éri el", hogy virágai egyéb, nektárt termelő virágot utánoznak (bár nem a fajtársét). Különösen az élénkvörös színű változat érdekes, mert igen erősen emlékeztet a *Tritoniopsis triticea* (*Iridaceae*) nektárban bővelkedő virágára (9.64p ábra), ami a Dodson-féle mimikri (9.18 cédula) egy esetének tekinthető. Több elemzésben is erre a kládra került a dél-amerikai *Codonorchis,* amit néha külön alcsaládként kezelnek a linnéi rendszerek. Két faját nagy fehér külső lepellevelek jellemzik. A következő, *Cranichideae* kládon elsősorban talajlakó, apró virágú fajokat találunk, mintegy 15 (újabban sokkal több) nemzetségben. A pollinium nem általános, bőven vannak itt nem összetapadt virágporral rendelkező fajok is. Hasonlóan nem általános a virág csavarodottsága sem. Névadója a *Cranichis,* melynek 60 faja Floridától Argentináig honos. A Karib-tenger vidékének növénye a *C. muscosa* (9.65a ábra), négy-öt rozettában álló levéllel, fehér és nem csavarodott virágokkal, amelyben a labellumot (ami „felül" van) zöld petytyek díszítik. Kísérletesen igazolták, hogy önmegporzó. A hazai flórában három, de inkább csak két faj képviseli a kládot. Igen szórványos a csavarodott virágzatú (és virágú) *Spiranthes spiralis* (füzértekercs, 41), ősszel nyílik, ami szokatlan a kosborfélék körében minálunk. A *S. aestivalis* (9.65b ábra) nyári virágzású, Magyarország területén már valószínűleg kihalt. Mindkettő nektárt termel és méhek, illetve legyek porozzák be. A génusz negyven faja széles körben elterjedt É-Amerikában és Eurázsiában, míg a *S. australis* Ausztráliában és több pacifikus szigeten is előfordul. Legszebben talán az USA délkeleti államaiból származó *S. laciniata* virágzata csavarodik (9.65c ábra). Flóránk tagja még a *Goodyera* (93) *repens* (avarvirág), egy indákkal kúszó, talajlakó orchidea. Nagyon ritkán kerül a szemünk elé, az Őrségből van csak friss előfordulási adata. A génusz elterjedése hasonló az előzőéhez. A kettőt a levél alakja és rajzolata különbözteti meg egymástól, az avarvirágoknak ugyanis – szemben a füzértekercs keskenyebb és dísztelen leveleivel – széles, foltokkal tarkított vagy csíkos levelei vannak, szinte mindegyiknek. Ennek legmarkánsabb képviselője a *G. reticulata* (9.65d ábra) DK-Ázsiából. Az Andokban élő *Aa* furcsa nevének eredetére két magyarázat is van: egyesek szerint a 19. század fő orchideológusa, a német H.G. Reichenbach azt akarta, hogy mindenképpen első legyen a névmutatóban, míg más vélemények szerint Pieter van der Aa-ról, egy holland könyvkiadóról emlékezett így meg. Sűrű füzérvirágzatuk tőlevélrózsából ered, virágaik nem csavarodottak, gyakran ki sem nyílnak. Említésre méltó a bőven 3000 m felett élő *Aa matthewsii* (9.65e ábra). Ezen a kládon a legtöbb faj (kb. 300) a trópusi-szubtrópusi Amerikában honos *Microchilus* génuszban van. Az idetartozó fajok kinézete meglehetős jelentéktelen (ha szabad ilyent mondani orchideákról), de van pár kivétel, mint például a csavart virágzatú *M. erythrodoides* (9.65f ábra) és a sötétlila levelű *M. tridax* (9.65g ábra). Szöges ellenétben velük, a Dél-Amerika mérsékeltebb klímájú részein élő *Chloraea* mind az ötven fajának virágai ékszerként sorakoznak a füzérben (9.65h ábra). Tőlevélrózsás száruk pár cm-től 1 méterig terjed. Megporzásbiológiájuk változatos, a virág színe és formája hatékonyan csalogatja a rovarokat, a labellumon megje-

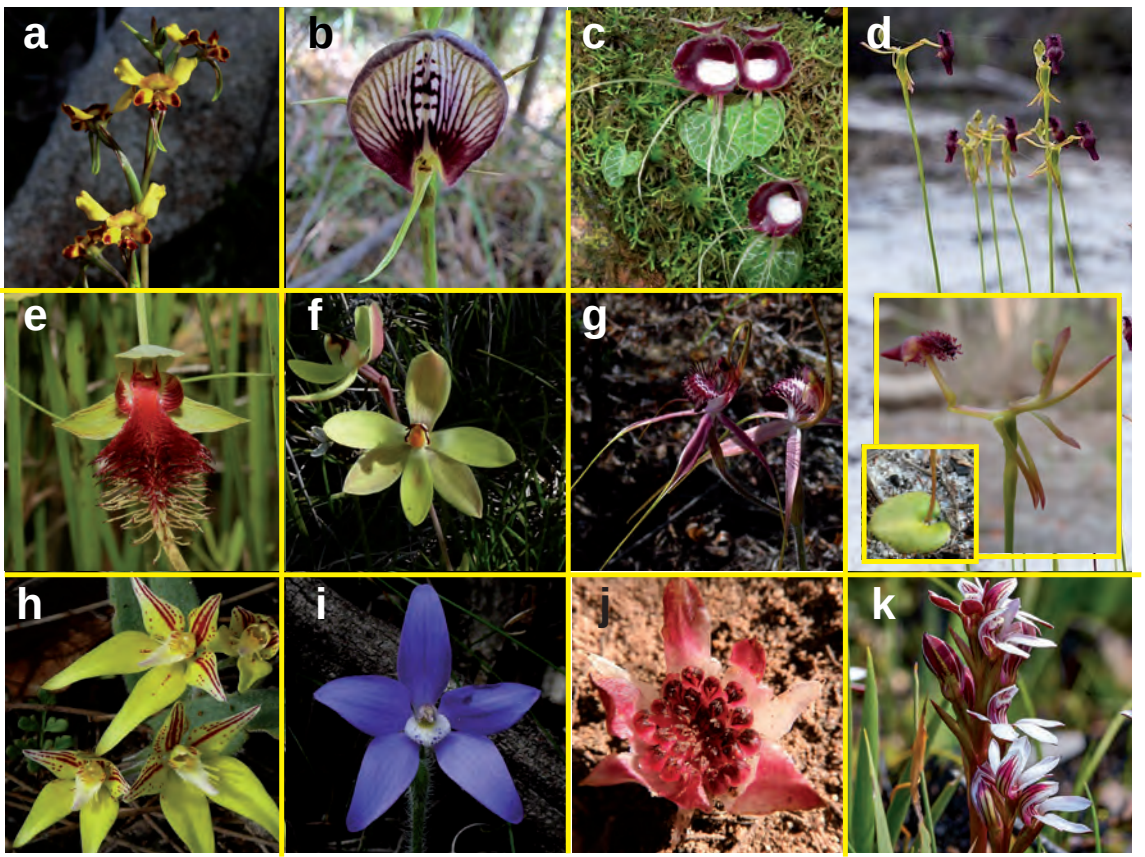
lenő nyúlványok termelte illatanyagok is sokat számítanak, de nektárt nem mind termel. Emellett az önbeporzás is elég gyakori. A *C. magellanica* (9.65i ábra) talán a Föld leginkább hidegtűrő orchideája, hóolvadáskor virágzik Patagónia déli részén, és az erős felmelegedést nem is tűri. Az indiánok gyógynövényként tisztelték. A *Pterostylis*-ek elterjedési területe a következő kládéval fed át. Jellegzetességük, hogy három lepellevelük csővé nőtt össze (9.65j ábra), a labellum pedig érintésre zár és csapdába ejti a rovart, ami csak pollennel megrakva tud kikászálódni a virágból. Az *Orchidoideae* harmadik kládja a *Diurideae* messze elkerüli Európát, a trópusi Ázsiában, Ausztráliában és a pacifikus szigetvilágban honos. Megporzásbiológiájuk a maximális diverzitást mutatja, erős összefüggésben a virág felépítésével. Az ausztráliai *Diuris* (100) fajok túlnyomó része sárga virágú, szamárfülként elálló két nagy lepellevéllel („donkey-orchid", 9.66a ábra). Cukros oldat nincs benne, nem is igazán illatozik, így a rovarokat a virág mintázata csalogatja. Egyes fajok igen száraz gyepekben élnek, tűz után virágzanak, túlélésüket a gumók biztosítják. A két tucat fajt számláló *Cryptostylis* virágaiban a labellum nagy méretű, míg a lepellevelek erősen redukáltak. A *C. erecta* (9.66b ábra) felül álló mézajkának mintázata egy fürkészdarázs nőstényére emlékeztet, illata is van, s így csapja be a beporzó hímeket. Az átverés annyira sikeres, hogy – más orchideákon még nem tapasztalt módon – a hím jobban vonzódik a virághoz, mint saját fajának nőstényeihez, és spermáját is a virágra bocsátja. A 160 fajos *Corybas* nemzetség apró termetéről ismerszik meg: egy tőlevelük és egy bukósisakszerű viráguk van, benne egy feltűnő és négy fonalas lepellevéllel (9.66c ábra). Gombákra hasonlítanak, s nem meglepő, hogy ezzel igen sok apró, beporzó rovart is megtévesztenek. A *Drakaea* nemzetség nagyon szépen példázza a rovarokkal történő koevolúciót, melynek eredményét a 9.16 cédula részletezi. Mind a tíz faj DNy-Ausztrália homokos területein nő, és a megporzók ritkasága és szűk ökológiai tűrőképességük miatt igencsak veszélyeztetettek. A *Spiculaea ciliata*, nemzetségének egyetlen faja, hasonlóképpen „viselkedik" a rovarokkal, s ráadásul olyan hőségben virágzik, amiben a környező vegetáció már teljesen kiszárad. A *Calochilus* 30 fajának feltűnő jellegzetessége a szakállas mézajak (9.66e ábra), ami darazsakat vonz magához. Megfigye-




**9.65 ábra. a:** *Cranichis muscosa* (Kuba, T. Aronson, CC BY-SA), **b:** *Spiranthes aestivalis* (Szardínia), **c:** *S. laciniata* (Florida, S. Ward, CC BY), **d:** *Goodyera reticulata* (Jáva, T. Atmoko, CC BY-NC), **e:** *Aa matthewsii* (Peru, J. Vandermeulen, CC BY-NC-ND), **f:** *Microchilus erythrodoides* (Kolumbia, A. Rockefeller, CC BY), **g:** *M. tridax* (Costa Rica, L. Álvarez-Alcazar, CC BY-NC), **h:** *Chloraea pavonii* (Peru, C. Gonzáles, CC BY), **i:** *C. magellanica* (Argentína, D. Borzone, CC BY), **j:** *Pterostylis recurva* (Ny-Ausztrália).

**9.19 cédula: A tőrösdarázs esete a mézajakkal – túlspecializáció**

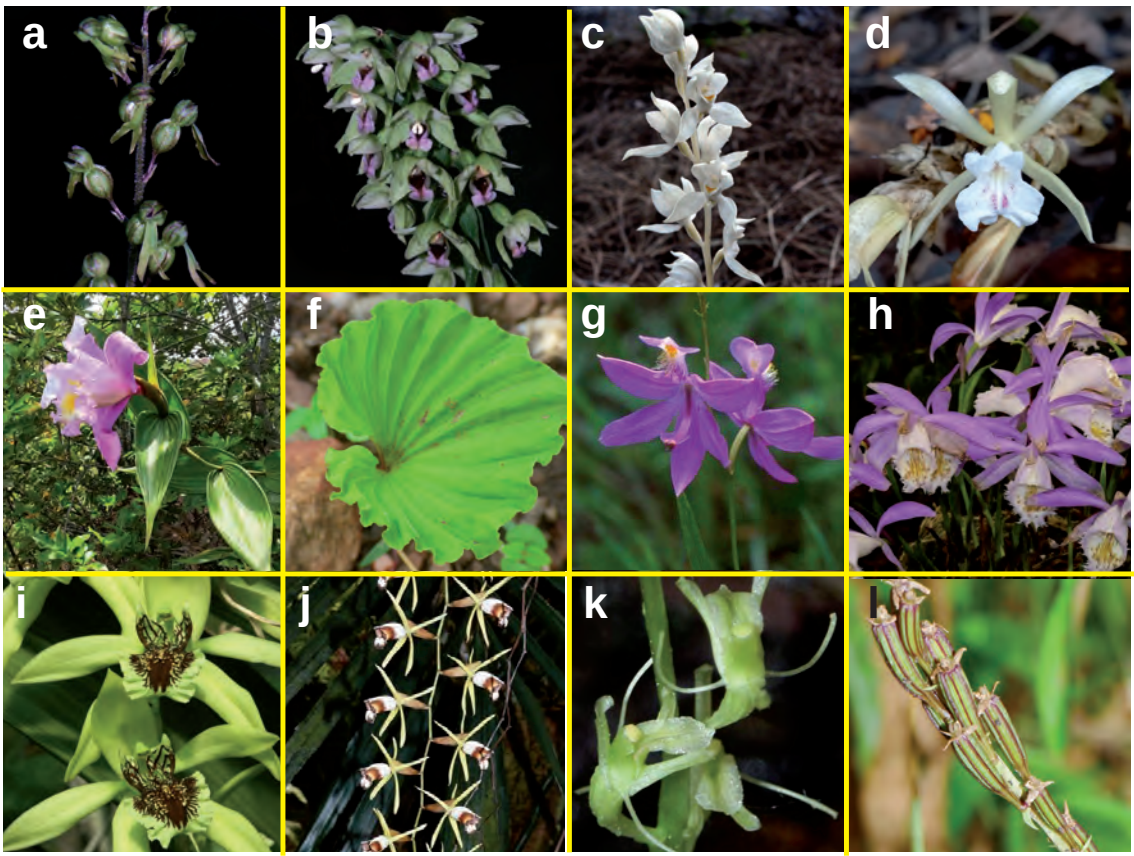
A *Drakaea* fajok virága szinte csak a lényegre szorítkozik: lepelleveleik igen vékonyak, csak a labellum és az ivaroszlop feltűnő. A rovarra emlékeztető labellum csuklóval kapcsolódik a virághoz, és csak visszafelé, a széles ivaroszlop irányában tud behajlani. Maga a növény igen karcsú, fűszerű, kivéve az egyetlen széles tőlevelet (9.66d ábra). Az utánzott rovar nem akármi, az újvilági tőrösdarazsak (vagy álhangyák, *Thynnidae*) egyik képviselője, amelyek erős ivari dimorfizmusukról nevezetesek: a zömök nőstények szárnyatlanok, vöröses-barnás színűek; a hímek karcsú termetűek, jól fejlett szárnyakkal, nagy szemekkel. A párzásra váró nőstény felmászik egy fűszálra, ott várja a hímet, miközben feromonokat bocsát ki. Az odarepülő hím megragadja a nőstényt, egy táplálékforráshoz viszi és párosodik vele. A hímet azonban a *Drakaea* virág könnyen becsapja, amiben a benne termelődő hamis feromonok is segítik; nem is beszélve a növény fűszálat idéző megjelenéséről. A hím megpróbálja a labellumot magával ragadni, de az nem enged, visszacsap, és a rovar potrohát odaveri a portokhoz. Egy idő után a darázs feladja, nem próbálkozik tovább, és egy másik virágra repül, s hasonló eseménysort követően beporozza azt. Miután a legtöbb *Drakaea* egy rovarfajhoz kötődik, a beporzók elmaradása igencsak veszélybe sodorja a növény populációját. A *D. elastica* (9.66d ábra) például összesen 42 helyről ismert, általában tucatnyinál kisebb példányszámban. A jelenséget túlspecializáltságnak (overspecialization) nevezzük: a rovarral való szoros kapcsolat kezdetben, stabilis környezetben kedvező a faj számára, mert így biztosabb és hatékonyabb a populáción belüli keresztbeporzás, és erősödik a reproduktív izoláció. Ennek azonban kockázata is van, hiszen a beporzó megritkulásával és esetleges kihalásával a növény is komoly veszélybe kerül. Sőt, elegendő, ha a klímaváltozásnak köszönhetően a növény és a rovar aktív fenológiai fázisai elcsúsznak és lerontják a beporzás esélyét. Becslések szerint (Ackerman et al. 2023) az orchideák 88%-a önbeporzó (obligát vagy fakultatív), ami ellensúlyozhatja a megporzó vektor eltűnését, de csökkenti a variabilitást és a környezet változásaihoz való alkalmazkodás képességét.




**9.66 ábra. a:** *Diuris brumalis* (Ny-Ausztrália), **b:** *Cryptostylis erecta* (New South Wales, coolduck, CC BY-NC), **c:** *Corybas pictus* (Borneo, chipmunk, CC BY-SA 2.0), **d:** *Drakaea elastica* (DNy-Ausztrália, Michelle_p és ramcad, CC BY-NC), **e:** *Calochilus grandiflorus* (Queensland, G. Tasney, CC BY-SA), **f:** *Thelymitra antennifera* (Ny-Ausztrália), **g:** *Caladenia denticulata* (Ny-Ausztrália), **h:** *C. flava* (Ny-Ausztrália), **i:** *C. gemmata* (Ny-Ausztrália), **j:** *Rhizanthella gardneri* (Ny-Ausztrália, ramcad1, CC BY-NC), **k:** *Burnettia cuneata* (Tasmania, B. Costello, CC BY).

lések szerint a rovar elmaradó vizitje önbeporzásra készteti a növényt. Még sokáig folytathatnánk a klád növényeinek megporzásbiológiai értékelését, de vannak más érdekességek is. A *Thelymitra* nemzetség 116 fajának nincs mézajka, a hat lepellevele nagyjából egyforma, ami a kladisztikai zsargonban visszafordulásnak (reversal) tekinthető az ősi állapothoz. Ennek ellentéteként az ivaroszlop erősen módosult, gyakran szárnyas. A virág ilyen formában más *Lilianae* fajok sugaras virágaira hasonlít, és azok megporzóit vonzza magához. Úgy tűnik azonban, hogy sok fajnál leginkább az önbeporzás vált be. A legtöbb Ausztráliában él (pl. *T. antennifera*, 9.66f ábra), de előfordulnak távolabb is, pl. a Fülöp-szigeteken. Még nem szóltunk a klád legfajgazdagabb génuszáról, a döntően ausztráliai *Caladenia*-ról, amibe újabban több másikat is bevontak, így létszáma a 300-at is túllépi. Ennek megfelelően meglehetősen nagy a virágok diverzitása színben is, és alakban is, amit három faj bemutatásával szemléltetünk (9.66g–i ábra). Általában ez a sokféleség és az illat vonzza a megporzókat, amelyek elsősorban a méhek és darazsak közül kerülnek ki. Igazi különlegesség a *Rhizanthella* hat faja Ausztráliából. Klorofilljuk nincs, így egész életükben gombákra vannak utalva. Így nem csoda, ha jól bírják a föld alatti létet, ugyanis még virágzáskor is talaj lepi be őket. A *R. gardneri* (9.66j ábra) plasztiszgenomja erősen redukált, eddigi ismereteink szerint a hajtásos növények között a legkisebb. A génvesztés nagyon gyakori és természetes jelenség a fotoszintézissel felhagyó növények körében. Igen ritkán kerül emberi szem elé, csakúgy mint a fajtársai, és emiatt a megporzásukról keveset tudunk. Megfigyeltek már felszínre törő virágokat rajtuk hangyákkal és termeszekkel (ez utóbbi egyedülálló eset a virágos növények körében). Apró virágai fejecskében állanak, amit húsos fellevelek vesznek körül. Termésük húsos, bogyószerű. Ismerjük a hozzájuk tartozó bazidiumos gombát, ami ugyanazt a fajnevet viseli (*Thanatephorus gardneri*), és kapcsolatot létesít *Melaleuca* (*Myrtaceae*) fákkal, hármas együttélést alkotva. A mirtuszfélékkel másik orchidea is közvetett viszonyban áll, a DK-Ausztráliában élő *Burnettia cuneata*, egy levéltelen, több, fehéres alapon bíborosan csíkozott virágú mocsári növény (9.66k ábra).

Az orchideák záró csoportja, az *Epidendroideae* klád növényein a porzó az oszlop megnyúlása miatt előrehajlik. Virágporuk legtöbbször kemény, viaszos pollencsomóvá áll össze, amihez a fajok egy részében nyelecske és ragadóstest csatlakozik, másik részükben ezek hiányzanak. A bibe ép vagy három lebenyű, a magház egyrekeszes. Túlnyomó részük epifiton, de vannak bőven talajlakók is közöttük. Mint sok más növénycsoportban, itt is felbukkan pár holomikotróf, azaz gombákon élősködő faj. Életformájuknak megfelelően a többség a trópusokon és szubtrópusi területeken él, elsősorban humid esőerdőkben, ugyanakkor megjelennek a mérsékelt övben is, de Dél-Amerika déli részéről hiányzanak, Ausztráliában pedig viszonylag jelentéktelen a részesedésük. A klád fajszáma egyes becslések szerint 20.000 felett van, így számosságuk nagyobb, mint az eddig ismertetett *Asparagales* csoportoké összesen! Több génuszuk, így a *Bulbophyllum, Dendrobium*, *Epidendrum* és a *Pleurothallis* fajszáma külön-külön is meghaladja az ezret – ez öröm és sok nehézség forrása is egyben a botanikusok számára. Leszármazási viszonyaik még nem teljesen tisztázottak, és ennek megfelelően osztályozásuk sem tekinthető véglegesnek. Itt Zhang et al. (2023) cikkét követjük, miszerint a csoport kladogramja fésűszerűen építkezik: a kezdeti tíz klád a nyilvánvalóan parafiletikus „alsó” epidendroid csoportot alkotja, majd három hatalmas kláddal zárul: {*Vandeae* {*Epidendrae, Cymbidieae*}}, az idetartozókat nevezik „felső” epidendroid orchideáknak. Az alábbi összefoglaló természetesen csak igen tömör, némileg önkényes válogatást nyújthat a klád fajaiból. Alapi helyzetben a *Neottieae* csoport található, kb. 230 talajon élő rizómás fajjal melyek nagyja mérsékelt övi elterjedésű. Megporzóban viszonylag kevéssé válogatnak. Fotoszintetizáló szervezetből több vonalon is leegyszerűsödtek gombára utalt parazitává. Ilyen a hazai erdőkben nem ritka *Neottia* (85) *nidus-avis*, melynek neve, a görög nemzetség- és a latin fajnév, valamint a magyar is a madárfészekre hasonlító gyökérzetre utal. Klorofilltartalma minimális, szemben a génusz sok más fajával, mint pl. a *N. ovata* (békakonty, régebben *Listera o*., 9.67a ábra). A *Limodorum* (gérbics) két fajának (nálunk *L. abortivum*) fotoszintézise erőtlen, a gombapartner nélkül elpusztulnának. Az *Epipactis* (nöszőfű, 37) egyes fajaiból is hiányozhat több-kevesebb klorofill, de a többség autotróf. Rendszertanuk eléggé bizonytalan és inkább csak specialistáknak való, hazánkból a legoptimistább vélekedés szerint már 21 fajt (és kisfajt) is kimutattak, de ezt a finom felosztást nem mindenki fogadja el. Az *E. helleborine* (9.67b ábra) viszont „túl bő faj”, a Mediterrántól Kínáig terjedt el, Amerikában is meghonosodott, sőt, inváziós gyomként kezelik (ami egész szép „teljesítmény” egy kosbortól). Sikerét jó ökológiai tűrőképességének köszönheti, jelen van utak mentén, parkokban és kertekben is. Megkönnyíti a dolgát az is, hogy nem nagyon válogat megporzó rovarokban, amelyek bőségesen részesülnek nektárban. Emellett a virág illata sérült levelek szaganyagát utánozza, ami a leveleket fogyasztó herbivór rovarokra vadászó darazsakat csapja be. Több *Epipactis* kisfaj viszont kizárólagos önbeporzó. A *Cephalanthera* (madársisak, 20/3) fajok is jelentősen igénybe veszik gombapartnerüket, egyesekből szinte teljesen hiányzik a klorofill (*C. austiniae* É-Amerikából, 9.67c ábra). Rovarok porozzák be őket, de ha elmarad a látogatás, akkor önbeporzással segítenek magukon, más esetekben ki sem nyílnak (kleisztogámia). Dél- és közép-amerikai rokonság a *Palm-*



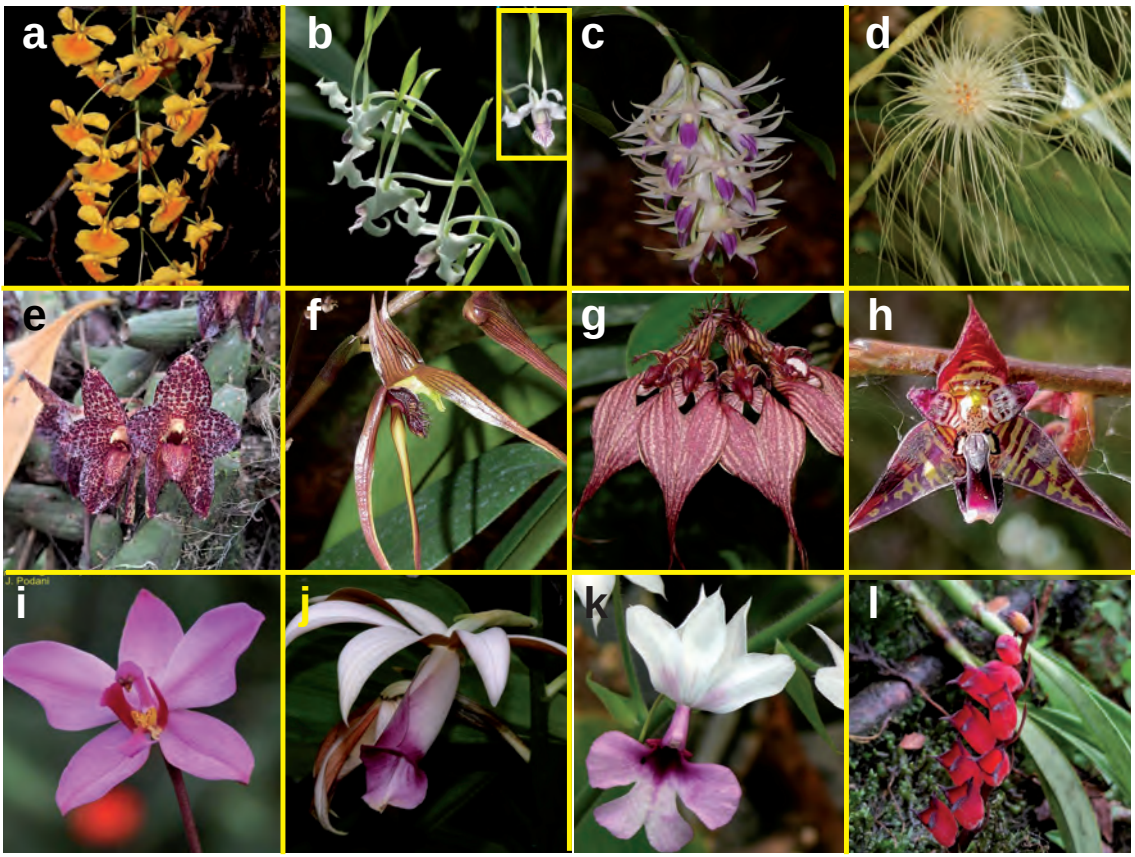

**9.67 ábra. a:** *Neottia ovata*, **b:** *Epipactis helleborine,* **c:** *Cephalanthera austiniae* (California, B. Sweatt, CC BY-NC), **d:** *Palmorchis pubescens* (Francia Guyana, R. Heymans, CC BY-NC), **e:** *Sobralia violacea* (Peru, C.P. Peña, CC BY-NC), **f:** *Nervilia concolor* (India, K.S. Gopi Sundar, CC BY-NC), **g:** *Calopogon tuberosus* (Texas, Standovár T.), **h:** *Pleione formosana*, **i:** *Coelogyne pandurata*, **j:** *C. pulverula*, **k:** *Liparis loeselii*, **l:** *Crepidium resupinatum* (Tahiti, Mattward, CC BY-NC).

*orchis* majdnem negyven faja, amelyek pálmamagoncokra (nevezetesen *Geonoma*) emlékeztetnek (9.67d ábra). Pár óráig nyitott virágaikban négy puha pollencsomag fejlődik. A következő kládon már megjelennek a félig-meddig epifitonok, ráadásul látványos virágokkal, mint például a neotrópusi *Sobralia* (193, 9.67e ábra), melynek ivaroszlopán nem kevesebb, mint nyolc polliniumot találunk – „megelőlegezve" a később is megjelenő állapotot. Méhek porozzák be őket, de „jutalmat" nem kapnak érte. A jóval kisebb virágú *Elleanthus*-ok (135) viszont már nektárt termelnek, amivel kolibrikat vonzanak magukhoz. A talajszintet még nem hagyjuk el teljesen, példaként az amerikai *Triphora* (24), a paleotrópusi *Nervilia* (76, 9.67f ábra) és a klorofill nélküli, eurázsiai-paleotrópusi *Epipogium* (5, bajuszvirág, nálunk *E. aphyllum*) említhető. A következő kládon (*Arethuseae*) non-reszupinátus virágú kosborok is vannak, mint az észak-amerikai *Calopogon* (5, 9.67g ábra). Virágaik csapdába ejtik az odacsábult rovarokat, azok csak a mézajak és az alatta (!) lévő ivaroszlop közötti résen tudnak kimászni, mindenképpen érintve a pollencsomókat. A *Pleione* fajok (26, 9.67h ábra) a Himalája környékén és attól délre honosak, egészen Tajvanig. Hidegtűrő képviselőik is vannak. Növekedésük jól jellemzi a csoportot, évente egy álgumót fejlesztenek, egy-két levéllel és a virággal. Ezek elhervadását követően az álgumón megjelenik a következő, és minden kezdődik elölről. Közeli rokon a *Coelogyne* tekintélyes fajszámmal (600), paleotrópusi elterjedéssel, döntően epifiton életformával. Virágaik általában fehérek, édeskés illatúak és rovarbeporzásúak. A polliniumok száma négy. Sok faj igen rugalmas az élőhelyet tekintve, pl. a *C. pandurata* (9.67i ábra) rizómái fákon, talajon és sziklákon is megkapaszkodnak. A *C. pulverula* (9.67j ábra) magas fán és sziklaperemeken él, hosszan lelógó virágzatában hatvan, egyszerre nyíló virág is lehet. Az epidendroid kosborok kladogramján a *Malaxideae* következik, több, a mérsékelt övben is meglévő nemzetséggel, mint például a *Malaxis* (hazánkból eltűnt a *M. monophyllos*, a trópusokon 160 fajjal). Közel rokon a *Hammarbya paludosa*, génuszának egyetlen faja, lápi növény az északi félgömb hűvösebb régióiból, igen ritka hazánkban (Bereg). Nevét Linné nyári rezidenciájának kisvárosáról, Hammarbyról nyerte. Apró termetű, nem feltűnő növény – az viszont már Darwinnak is feltűnt,

hogy virága 360°-ban csavarodott, azaz a „helyére” került. A *Liparis* is nagy nemzetség (320, főleg paleotrópusi faj), melynek egyetlen európai képviselője nálunk is előfordul (*L. loeselii*, hagymaburok, 9.67k ábra). Ennek a fajnak az (ön)beporzásában az eső szerepe már bizonyítást nyert. Az ausztráliai *L. reflexa* romlott tojássárgájaszagot áraszt, és húslegyeket vonz, míg a *L. coelogynoides* vizeletillatú, amivel még nem pontosan ismert apró legyeket csalogat magához. Az Andokban élő apró termetű *L. aphylla* képviseli ebben a génuszban a mikoheterotróf szervezeteket. A *Crepidium* (300 faj, egyedül Új-Guineában 90) paleotrópusi nemzetség, hajtásuk általában a talajon fekszik, virágaik nem csavarodottak (a *C. resupinatum*-nak sem, név ide, név oda, vö. 9.67l ábra). A *Malaxideae* alapi helyzetében van két igen nagy tetvérnemzetség, a paleotrópusi *Dendrobium* kb. 1600 fajjal, a pántrópusi *Bulbophyllum* pedig 2180 fajjal (amivel korántsem rekorder a növényvilágban, mert az *Astragalus*-nak 3080 van, l. 504. oldal). Mindketten nagyban felelősek a kosborláz kitöréséért (9.20 cédula), és nagyon népszerűek ma is. A *Dendrobium* legtöbb faja epifiton vagy litofiton, gyökereik álgumókból erednek, csakúgy mint az évente lehulló levelek és a virágzati tengely. Ez utóbbin egy vagy több virág fejlődik, amelyek nem mindig csavarodottak. A mézajak jelentősen eltér az öt lepellevéltől, amelyek nem feltétlenül azonos alakúak. Beporzóként elsősorban hártyásszárnyúak jönnek számításba, autogámia (önbeporzás) a fajok felében kizárt, így ezek vannak elsősorban veszélyben, ha az élőhely kiszárad és a rovarok egyedszáma csökken. Sok fajuk él a kontinentális DK-Ázsiában (pl. *D. lindleyi,* 9.68a ábra), de a géncentrum vitathatalanul Új-Guineában van, ahol eddig 626 fajt találtak. Kiemelésre érdemes közülük a *D. antennatum* (9.68b ábra) és a 9–10 hónapig virágzó *D. cuthbertsonii*. A Fülöp-szigeteken „csak” 138-an vannak, ebből 38 endemikus, melyek legszebbike talán a *D. amethystoglossum* (9.68c ábra). Ha eltekintünk a borostyánba zárt pollenleletektől, akkor a *Dendrobium* levelek számítanak a legrégebbi fosszilisan ismert orchideának (alsó miocén, Új-Zéland). A kínai orvoslás több fajukat is alkalmazza, az ausztrál őslakók pedig az álgumókat ehetőnek tartják. A *Dendrobium*-mal ellentétben a *Bulbophyllum* génusz jelen van minden kontinens trópusi területein, ugyanakkor ennek is Új-Guineában van a géncentruma (kb. 600 faj). Rizómájukon pár cm-es távolságra vannak egymástól a tojás vagy gömb alakú álgumók, csúcsukon 1–1 levéllel. A levelek oválisak, majdnem ülők, meglehetős vékonyak. Magános virágaik vagy fürtös virágzatuk az álgumó tövéből ered. Lepelleveleik általában szabadok, a labellum gyakran húsosan megvastagodott. A polliniumok száma 2 vagy 4. Beporzóik szinte mindig legyek, sokféle mechanizmus révén. A *Bulbophyllum* fajok közül több százat csak herbáriumokban őrzött típuspéldány alapján ismerünk. Morfológiai változatosságuk igen nagy, egyes taxonómusok 120 szekciót különítenek el. Létezik azonban egy egyszerűsített négycsoportos, molekuláris kladisztikailag alátámasztott és földrajzilag is jól interpretálható felosztás: neotrópusi, afrikai, madagaszkári és ázsiai-csendes-óceáni fajokra. Hosszú kúszó rizómája van a keleti Himalájában élő apró termetű *B. obrienianum*-nak (9.68d ábra). Megporzásukat *Muscidae* legyek végzik, amelyeket más orchideákon még nem figyeltek meg; gyenge illatok és a sajátságos mintázat vonzza őket a virágra. Az alsó ajak hintázó mozgása nyitja és zárja, majd a megporzás után újra nyitja a virágot, csakúgy mint a celebeszi *B. klabatense* (9.68e ábra) és sok más faj esetében. A DK-ázsiai *B. medusae* 10–15 virága fejecskébe tömörül, oldalsó lepellevelei 12 cm hosszúak is lehetnek (9.68f ábra). Ugyanott honos a *B. rotschildianum* (9.68g ábra), egyike a kellemetlen illatot árasztó fajoknak ebben a génuszban. Az újvilági *B. involutum* (9.68h ábra) és más fajok beporzását nőstény legyek végzik abban a tévedésben, hogy a virág jó peterakó hely számukra (ebben csalódnak). A rovart a szél löki az ivaroszlopnak, és a nektár pedig elég hosszú ideig a virág belsejében marasztalja azt. A Pápua Új-Guineához tartozó Új-Britannia szigeten fedezték fel nemrégiben a *B. nocturnum*-ot, az egyetlen ismert, egész éjszaka virágzó orchideát, ami nappalra már véglegesen bezárja „szirmait” (mely jelenség más csoportokban is igen ritka). Ezt üvegházban figyelték meg, így a megporzókról nincs ismeretünk (Schuiteman et al. 2011). Feltehető, hogy a kicsiny virágból kinyúló függelékek mozgása kelti fel a rovarok figyelmét. A kelet-ausztráliai *B. minutissimum* egy igazi minatűr,

**9.20 cédula: Orchidelirium – azaz a nagy kosborláz**

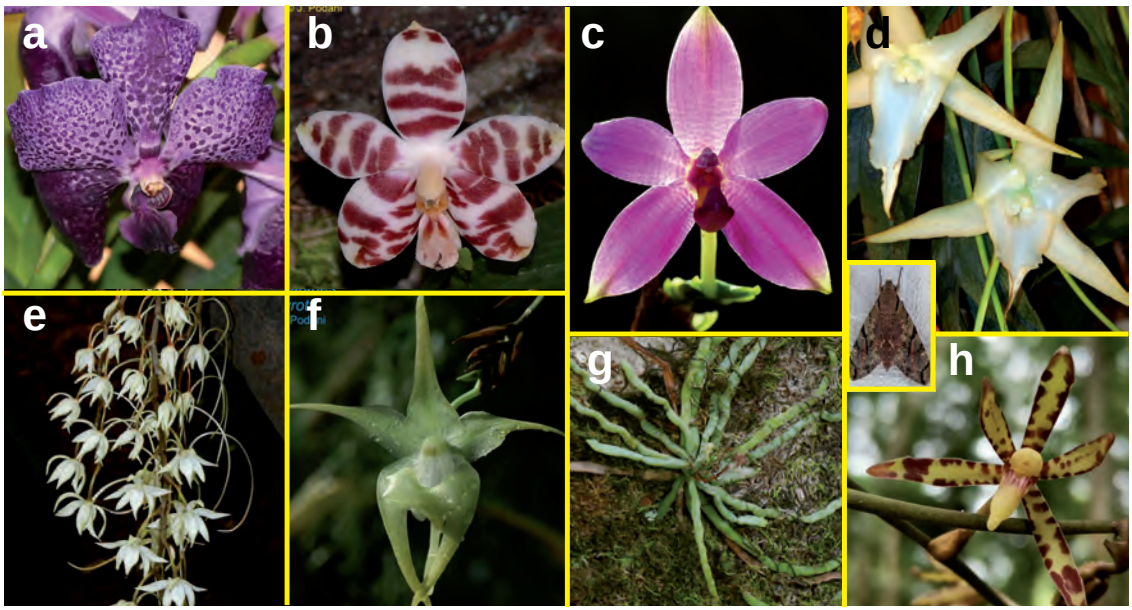
A botanika történetét áttekintve megállapíthatjuk, hogy három növénycsoport okozott igazán nagy felfordulást és kivételes izgalmakat a növénykedvelők körében, a páfrányok (pteridománia, 7.14 cédula), a tulipánok (349. oldal) és az orchideák. A 19. század viktoriánus Angliája volt a fő színhely; az expedíciók sorra szállították a szebbnél szebb, újonnan felfedezett fajokat a trópusi világ minden részéből. Londonban aukciókat szerveztek, ahol hatalmas pénzeket is kifizettek egy-egy különlegességért. Kockázatos kalandjaikat a cseh író, František Flos (1864–1961) egy ifjúsági regényben, az *Orchideavadászok*ban örökítette meg 1920-ban. Az orchideák iránti vonzódás ma sem szűnt meg, a nagy igényeket rengeteg, futószalagon „gyártott” hibriddel elégítik ki. A lelőhelyek ennek ellenére igen nagy veszélyben vannak továbbra is, mint a *Phragmipedilum besseae* esete is jól mutatja (379. oldal). Történik ez annak ellenére, hogy a vadon gyűjtött orchideák kereskedelme 1973 óta szigorúan tiltott.




**9.68 ábra. a:** *Dendrobium lindleyi*, **b:** *D. antennatum*, **c:** *D. amethystoglossum,* **d:** *B. medusae* (Szingapur, ytw, CC BY-NC)**, e:** *Bulbophyllum obrienianum* (Bhután, P. Wangdi, CC BY-NC), **f:** *B. klabatense*, **g:** *B. rotschildianum,* **h:** *B. involutum* (Brazília, J. Ambrósio, CC BY-NC), **i:** *Spathoglottis plicata*, **j:** *Phaius tankervilleae*, **k:** *Calanthe vestita,* **l:** *Cryptochilus sanguineus* (Bhután, P. Wangdi, CC BY-NC).

amit jól mutatnak a méretei: álgumó 3 mm, szár 3 mm, magános virág 3 mm, levél 1 mm. Ennek ellentéte az új-guineai *B. fletcherianum*, ami a legnagyobb kosborlevéllel dicsekedhet, hossza ugyanis meghaladhatja a két métert. A virág átható „illata" tapasztalt utazók szerint döglött elefántok szagára emlékeztet, nem csoda, hogy döglegyek a beporzói. Az alsó epidendroid kládok sorát egy nagy, a linnéi taxonómiából átvett *Collabieae* és *Podochileae* testvércsoport zárja, amelyben sok talajlakó faj található, felálló szárral, nagy virágzattal. Polliniumaik száma nyolcig felmehet. Az idetartozók közül megemlítjük a *Spathoglottis* 40 faját, amiket a nagyjából egyforma öt lepellevél, és a három részre tagolt, nagy középső lebennyel bíró mézajak jellemez. Virágaik több héten át nyílnak, de nem egyszerre, így egy virágzat több hónapig is kitart. A trópusi Ázsia-Ausztrália és a pacifikus szigetek lakói, de az önbeporzó *S. plicata*-t (9.68i ábra) Közép-Amerika több országába is behurcolták. Hasonló elterjedésű és szinte ugyanott invazív az igen változékony *Phaius tankervilleae* (9.68j ábra) ami az első trópusi orchidea volt, ami Európába hozva virágzott, mégpedig 1788-ban. Egyébként a *Phaius* is 40 fajt számlál, és megjelenik a trópusi Afrikában is. Igen népes a *Calanthe* nemzetség (163), melynek virágaiban a labellum három vagy négy lebenyre oszlik és összenőtt az ivaroszloppal. A sarkantyú nem mindig tartalmaz nektárt, így becsapja az odaszálló méheket és lepkéket. A talajlakó *C. vestita* (9.68k ábra) ázsiai faj, lombhullató. A *Cryptochilus* (9.68l ábra) génusz is délkelet-ázsiai, 8 faja epifiton, kétlevelű álgumóval, hosszan lelógó, egyoldalas fürtös virágzattal. Kis méretű virágaikban a külső lepel csővé nőtt össze, ami teljesen betakarja a belső lepelt és a mézajkat. Egy virágban nyolc pollinium fejlődik, amelyeket méhek terjesztenek.

A felső epidendroid csoportban a *Vandeae* klád válik le először, több mint 150 nemzetségbe sorolt 2000 fajjal. Paleotrópusiak, nagyrészt epifitonok, álgumóik nincsenek, növekedésük monopodiális. Virágaik rendszerint nagyok, színesek, a polliniumok száma kettő vagy négy. A *Vanda* délkelet-ázsiai-ausztráliai génusz (80 faj), bőrnemű levelekkel, erős léggyökerekkel, rajtuk szellőztetőnyílásokkal, virágukban rövid sarkantyúval. Kifejezetten fény- és nedvességigényesek. A *V. hindsii* virágaiban megmérték, hogy mennyi

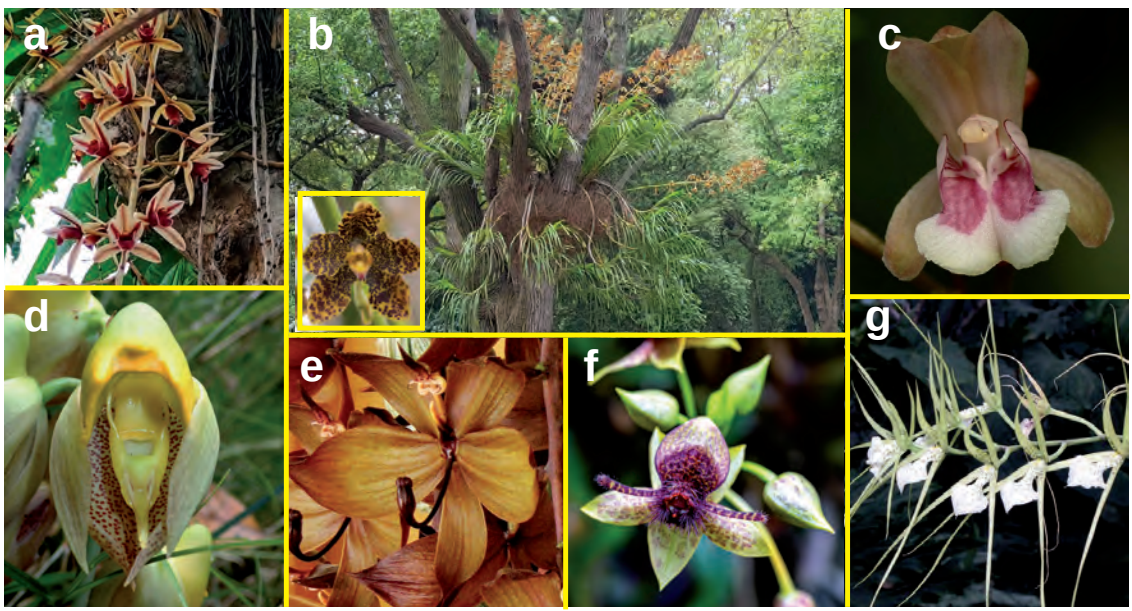



**9.69 ábra. a:** *Vanda coerulea,* **b:** *Phalaenopsis amboinensis,* **c:** *Ph. violacea* (Wikimedia Commons, CC BY-SA), **d:** *Angraecum sesquipedale* (kis kép: *Xanthopan praedicta*, Madagaszkár, A. Pierce, CC BY-NC), **e:** *Aerangis fuscata,* **f:** *Aeranthes peyrotii,* **g:** *Taeniophyllum fasciola* (Niue, M. Ward, CC BY-NC), **h:** *Arachnis labrosa* (Yunnan, Kína, guanhong, CC BY-NC).

idő telik el a megporzástól a megtermékenyítésig, s eredményül 10 hónap jött ki, ami még a nyitvatermőknek is dicséretére válna. Az indiai-thaiföldi-kínai *V. coerulea* (9.69a ábra) kékes-bíboros virágairól általánosan ismert, hiszen kedvelt komponense a kertészeti hibrideknek. Gyógynövénynek is tekinthető, hályog elleni szemcseppben és a bőr öregedésének lelassításában tartják fontosnak Indiában és Kínában. Több okból is gyűjtötték tehát, ezért természetes állománya nagyon megritkult. Ehhez nagymértékben járult hozzá élőhelyeinek drasztikus zsugorodása is. Ugyanolyan népszerű, és sok tulajdonságában is hasonló az előzőhöz a *Phalaenopsis* nemzetség (82 faj). Lepelleveleik egy síkba rendezettek, „lapított" formát kölcsönözve a tartós, gyakorta illatos virágnak. A belső két lepel nagyobb is lehet, mint a külsők. A mézajak három lebenyre oszlik, a középső függelékeket is viselhet. A beporzó rovarokat általában nektár jutalmazza, de egyes fajok (például *Ph. pulcherrima*) ezt megspórolják, s a többi orchideához való hasonlóságuk révén csapják be „áldozataikat" (vö. 9.18 cédula). Celebeszen és a Molukkaszigeteken él a *Ph. amboinensis* (9.69b ábra), két színváltozatban, az előzőn sötét- az utóbbin világossárga virágokkal. A megporzást és a pollentömlő magházba nyomulását követően a legtöbb orchidea virága hamar elhervad, nemúgy a *Ph. violacea* (9.69c ábra) esetében. Lepellevelei kezdetben valóban a hervadás jeleit mutatják, lelankadnak, színük sápadttá, majd üvegszerűvé válik. Pár nap múlva azonban helyreáll bennük a turgornyomás, és az újonnan kialakuló kloroplasztiszoknak köszönhetően megzöldülnek, sokáig szabályos levélként fotoszintetizálnak. A harmadik jól ismert nemzetség a *Vandeae* kládon, a főképpen trópusi afrikai *Angraecum* (230), más okból nevezetes. A madagaszkári *A. sesquipedale* (9.69d ábra) sarkantyúja a 30 cm-t is eléri. Híres, többször is említett 1862-es tanulmányában (9.17 cédula) Darwin megjósolta, hogy a beporzó – akkor még ismeretlen – lepkének is ilyen hosszú szájszerve van.[3] Öt évre rá Wallace rámutatott, hogy Afrikában létezik egy ilyen, *Xanthopan morganii* néven ismert szender, és megjósolta, hogy Madagaszkáron is lehet egy. Később, Darwin halála után 20 évvel, meg is találták a *X. praedicta* (= „megjósolt") néven leírt lepkét, melynek kitekeredett pödörnyelve majdnem ilyen hosszúnak bizonyult (Minet et al. 2021). Ezt az esetet gyakran a találó evolúcióbiológiai sejtések legjobb példájaként emlegetik. Ráadásul 2024-ben ugyanonnan leírtak egy közel rokon, még hosszabb sarkantyút (33 cm) viselő, bár *nem megjósolt* orchideát (*Solenangis* (6) *impraedicta*) is – amiről teljes bizonyossággal megjósolhatjuk, hogy szender porozza be. Az *Aerangis* 56 faja is a trópusi Afrikában és Madagaszkáron él (9.69e ábra), s csak egy fordul elő Sri Lankán. Kicsiny virágaik viszonylag hosszú sarkantyút viselnek. Az *Aeranthes* (45, 9.69f ábra) minden faja, egy kivétellel, Madagaszkár szige-

3 „…*in Madagascar there must be moths with proboscides capable of extension to a length of between ten and eleven inches!*" (p. 163, Darwin 1862). Ezután Darwin fanyarul megjegyzi, hogy az entomológusok kinevették emiatt, mígnem F. Müller megnyugtatta, hogy Brazíliában már találtak ilyen szendert, melynek nyelve hússzorosan volt feltekerve.

tén honos. Virágaik sárgásak, zöldesek, áttetszőek, szinte „légiesek”. A paleotrópusi régióban széles körben elterjedt *Taeniophyllum* 9.69g ábra) fán vagy sziklán lakó 250 fajának levelei barna pikkelyekre redukálódtak, száruk igen rövid, így a fotoszintézist a gyökerek végzik. A trópusi ázsiai *Arachnis* 18 fajának lepellevelei igen keskenyek is lehetnek, általában sárga alapon barnásan foltosak-csíkosak (9.69h ábra). Növekedésük szimpodiális, amivel másfél-két méteres magasságot is elérhetnek, hosszú leveleik két sorban állanak. Az epidendroid kládot a *Cymbidieae* + *Epidendreae* párosa zárja le (Zhang et al. 2023), az orchideák döntő többségével, kb. 3700, illetve 8000 fajjal. Az első klád névadója a *Cymbidium* egy ausztrál-ázsiai génusz (85). Jellemzőik az álgumó, a szimpodiális növekedés, sok évig kitartó levelek, a szabad és változatos színű lepel és a tőle erősen elütő mézajak. Könnyen képeznek hibrideket, akár a természetben is. Beporzóikat vagy becsapják, vagy a virágban termelődő olajjal honorálják, mint például a *C. aloifolium* (9.70a ábra) az *Apis cerana* nevű méheket Indiában. A kínai *C. serratum* viszont nem illeszkedik az eddigi sémákba: a virág illatanyaggal és a színezetével a *Rattus fulvescens* nevű rágcsálót vonzza magához. Az állat a labellummal táplálkozik, közben rátapad a virágpor, ami nagy eséllyel egy másik virág bibéjére kerül. Közeli rokon a *Grammatophyllum* nemzetség (13 faj), benne a világ legnagyobb orchideájával, a Myanmartól a Fülöp-szigetekig honos *G. speciosum*mal (9.70b ábra). Egy egyede akár 7 méter magasra is megnőhet, és tetemes súlyt is elérhet: a londoni Kristálypalotában (9.4 cédula) 1851-ben bemutatott példánya két tonnát (!) nyomott, és több ezer virágot hozott. Hajtásainak tömege gyakran teljesen beborítja a gazdanövényt, de „szerencsére” ez az orchidea talajon is megél. Nemcsak a méretbeli, hanem a dokumentált életkori rekord is ehhez a fajhoz fűződik: egy, a szingapuri botanikus kertben 1861-ben ültetett egyede ma is él, azaz 164 éves. A főleg afrikai, de általában paleotrópusi a tág értelemben vett *Eulophia* génusz a maga 270 fajával. Páran, így az *E. ecristata,* megvannak a mérsékelt övben, az USA délkeleti államaiban. Az Afrikában általánosan elterjedt *E. maculata* (9.70c ábra) Dél-Amerikában is megjelent a 18. században, és fokozatosan terjed olyannyira, hogy egyes helyeken kiirtására törekednek. Nyomulóban van Közép-Amerikában egy rokona, az ázsiai *E. graminea* is, mert a tengerpartoktól a kerti gyepekig szinte minden élőhelyet elvisel. A *Catasetum* közel 200 faja neotrópusi elterjedésű, brazíliai géncentrummal. Lombhullató csaknem minden faja. Különlegességük, hogy virágaik egyivarúak, és nem egy növényen fejlődnek. A két ivar között jelentősek az eltérések, így régen külön fajnak tekintették őket. Csak Darwin tisztázta a helyzetet a *C. macrocarpum* (akkor még *tridentatum,* 9.70d ábra) vizsgálatával, melynek női példányait *Monacanthus viridis* néven ismerték akkoriban. További érdekes megfigyelése volt, hogy a pollinium erős ragadósteste szokatlan módon a virág belseje felé néz, ahol a meddő bibe található. Ez egyáltalán nem segíti elő azt, hogy a pollinium a virágot látogató rovarra kerüljön, önbeporzás pedig nyilván nem lehetséges. A magyarázat igencsak egyedi: a rostellumon található két érzékeny serte (antenna), s ha ezeket



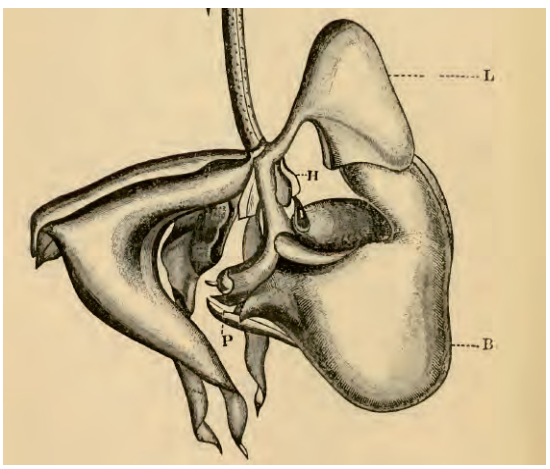

**9.70 ábra. a:** *Cymbidium aloifolium* (India, Smritirekha Bortamuly, CC BY-NC), **b:** *Grammatophyllum speciosum* (Szingapur, Cheongweei Gan, ill. Budak, CC BY-NC), **c:** *Eulophia maculata*, **d:** *Catasetum macrocarpum* (Francia Guyana, E. Cocchi, CC BY-NC), **e:** *Cycnoches cooperi* (A. B. Tamayo, CC BY-SA), **f:** *Trichoceros antennifer* (Peru, D. Lawrence, CC BY-NC), **g:** *Brassia verrucosa*.

a rovar megérinti, a pollinium kirugódik, s rátapad a rovarra, ami előbb-utóbb egy női virágra is rászáll. A testvérkládján lévő, ugyancsak neotrópusi *Cycnoches* fajok (30) is kétlakiak, vagyis a közös ősük is ilyen volt, de a különböző nemű egyedek többé-kevésbé hasonlóak. Virágaik viszont nem csavarodottak, a női ivaroszlop rövid és egyenes, a hím hosszan ívelt és vékony (kyknos = hattyú, auchen = nyak, görög). A *C. cooperi* (9.70e ábra) barnás színű virágai csokoládéillatot árasztanak; Peruban honos, mint igen sok más orchidea (9.22 cédula). A *Trichoceros* kicsiny nemzetségének mind a 10 faja a Kolumbiától Bolíviáig honos, az Andokban még a 4100 m-es magasságon is előfordulnak. Legrégebben a *T. antennifer*-t (9.70f ábra) ismerjük Humboldt és Bonpland expedíciójának egyik összesítéséből (9.21 cédula). A faj jellemzésében megemlítik, hogy a labellum légyre emlékeztet, s mint később kiderült, igen erős a hasonlóság egyes *Paragymnomma* (*Diptera: Tachnidae*) fajok nőstényeihez. A becsapott hímek csak rövid ideig maradnak a virágon, de ez is elég ahhoz, hogy a pollinium rájuk tapadjon. A

**9.21 cédula: Humboldt és Bonpland két orchideája**

A. von Humboldt (1769–1859) német természettudós, felfedező, utazó és humanista tevékenysége és érdeklődése sok mindenre kiterjedt. Figyelemre méltó felfedezéseket tett a geográfia, a növényföldrajz, a néprajz és a meteorológia területén valamint írói munkássága is igen jelentős volt. Botanikával egyetemi évei alatt foglalkozott először, és ezirányú érdeklődése akkor kapott újra lángra, amikor francia barátjával, az orvos-botanikus A. Bonplanddal (1773–1858) 1799 és 1804 között kalandos kutatóúton vettek részt Dél-Amerikában, spanyol támogatással (és királyi garancialevéllel). A mai Venezuela, Bolívia, Peru, Ecuador, Mexikó és egyes karib szigetek területén vagy 6000 növényt gyűjtöttek és hoztak később haza Európába. Ezek jelentős része a tudományra nézve teljesen új volt. Az 1808-ban megjelent kutatási beszámolójukban (*Plantes Équinoxiales*, Vol. 1, Paris) 65 fajt írtak le, közöttük volt két orchidea is, az *Epidendrum grandiflorum* és az *E. antennifer*. Az első később átkerült a *Stanhopea* nemzetségbe, de elvesztette fajnevét, mert ott már volt egy *grandiflora* nevű faj (Linné és járt így, lásd 9.12 cédula) – így hiába ők az első fajleírók, az 1852-ben született *S. jenischiana* a ma elfogadott elnevezés. A másikkal kicsit jobban jártak, mert a fajnév megtartása mellett sorolta át Kunth az általa 1816-ban javasolt *Trichoceros* nemzetségbe. Igaz, hogy Reichenbach 1856-ban megpróbálkozott a *T. armillatus* névvel, éppenséggel a Hannoverben 1853–1859 között kiadott *Bonplandia* nevű folyóiratban, de ez később szinonímának bizonyult.

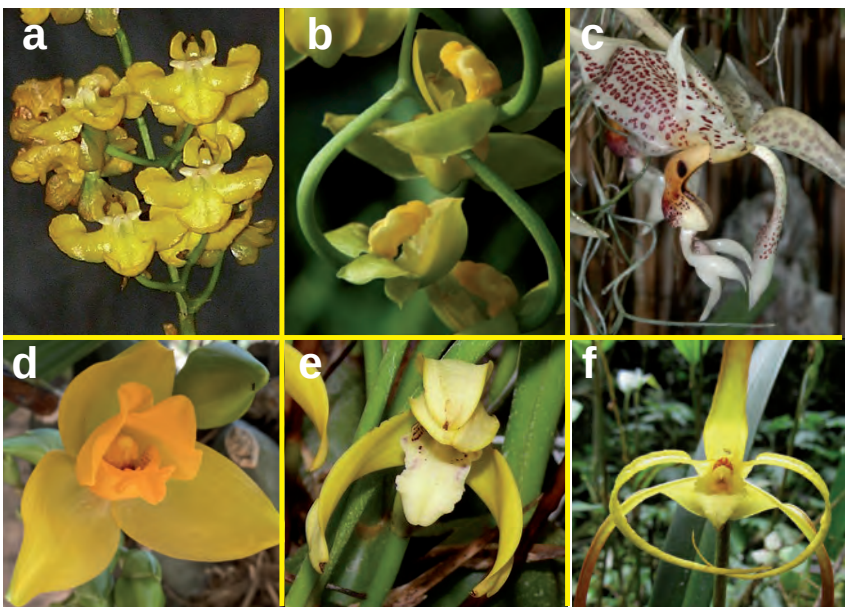
*Brassia* 70 faja Floridától Brazíliáig honos. Jellegzetességük az igen hosszú, 50 cm-t is elérő lepellevél (9.70g ábra). Sajátos alakjukkal pókokra vadászó útonállódarazsakat (*Pepsis*) csalogatnak. A rovar teljesen hiábavalóan szúrja meg fullánkjával a labellumot, de közben rátapad a pollencsomó – és a történet folytatását jól ismerjük. Az *Oncidium* mintegy 340 faja neotrópusi elterjedésű. Főleg fánlakók, jellegzetességük az ivaroszlopon lévő szárnyak és a kalluszos labellum. A virágokat *Centris* méhek hímei porozzák be. A labellum nem nőstény rovart, hanem éppenséggel egy ellenséges fajt utánoz, amit a hím megpróbál elzavarni a területéről – s közben a polliniumok a fejére tapadnak. A karibi *O. altissimum* akár 5 m magasra is megnőhet. A Közép-Amerikában szélesebb körben elterjedt *O. cheirophorum* (6.72a ábra) alacsony termetű, gazdagon virágzó, citrusillatú faj. A *Gongora* (81) génusz legtöbb képviselője is itt honos, mint például a barackszínű *G. armeniaca* (6.72b ábra). Igazi epifitonok, amit az mutat leginkább, hogy virágzatuk tengelye igen vékony, lelógó. Beporzóik kizárólag az *Euglossini* orchideaméhek közül kerülnek ki, amelyeket erős illatukkal és nektárral vonzanak magukhoz. Ugyanezek a méhek porozzák be a fánlakó *Coryanthes* 70 fajának nagy méretű, akár 30 cm, széles virágait is, igen kalandos formában és „állat-növény egyetértésben", amit érdemes röviden összefoglalni. Az ivaroszlop alján lévő mirigyek folyadékot termelnek, akár egy unciányit, ami a vödörszerűen kiöblösödött mézajakban halmozódik fel (9.71 ábra). A rovarokat illatanyagok csábítják, amelyeket a lábukon található szivacsos kosárba gyűjtenek, és násztáncukban használják fel a nőstények „meggyőzésére". Gyűjtögetés közben a rovar könnyen belecsúszik a síkos falú vödörbe, ahonnan csak egy irányban van kiút: kis csomókon felfelé lépdelve egy kivezető nyíláson át. Amikor azonban a rovar




**9.71 ábra.** A *Coryanthes speciosa* virága, Lindley rajza Darwin (1862) könyvéből. L: labellum, B: a labellum köblösödése, H: folyadéktermelő mirigyek, P: kijárat a „vödörből", felette a gynostemiummal.

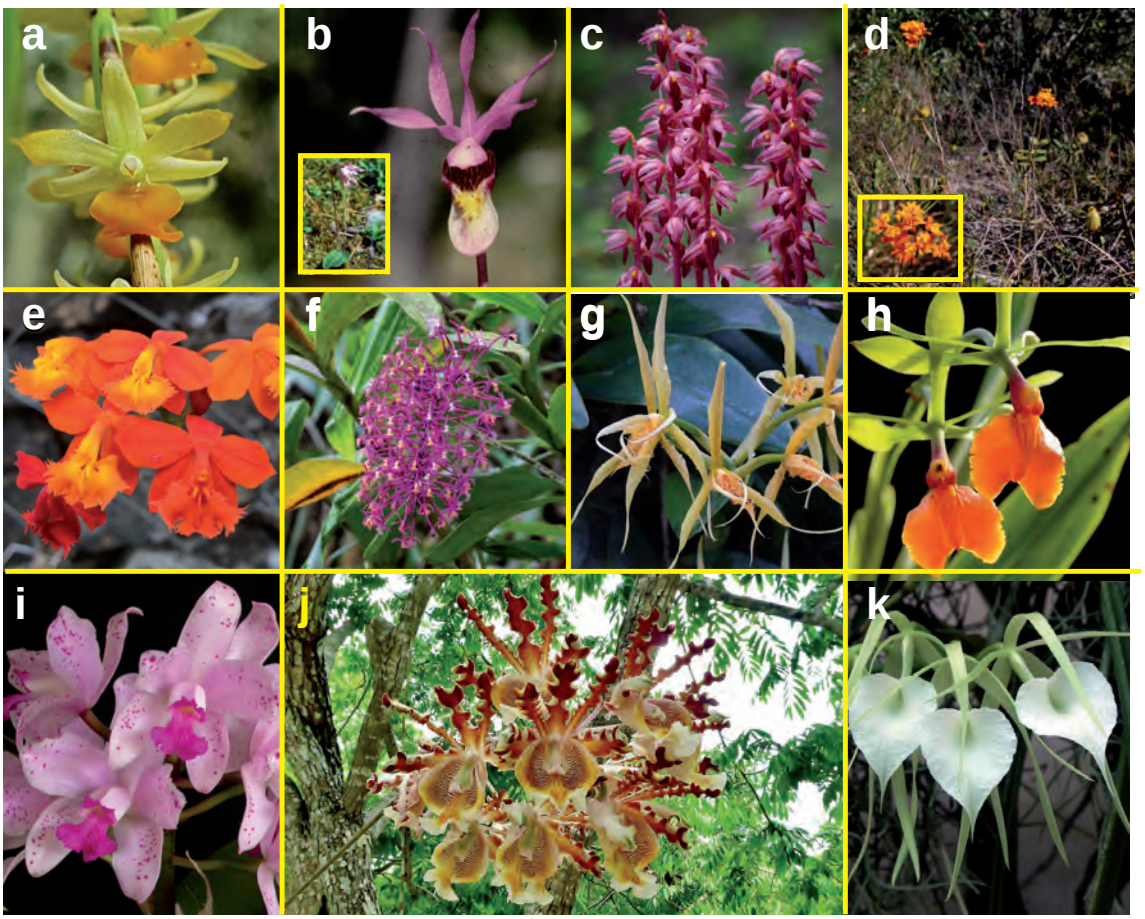
odaér, a nyílás hirtelen összehúzódik és a felette fejlődő pollencsomók a torára csapódnak. A rovar mindaddig a csapdában marad, amíg a pollinium ragasztója meg nem szilárdul, szárnya pedig meg nem szárad, így megpróbáltatása akár háromnegyed óráig is eltarthat. Végül kirepül a virágból, de egy másikra szállva ugyanígy jár és a magával hozott pollent rátapasztja a bibére. Erről Darwin is beszámol a kosborfélékről írt tanulmányában, de nem a saját, hanem a trinidadi Crüger megfigyelései alapján. A *Coryanthes* fajok más érdekességeket is tartogatnak, mint a legösszetettebb hangya-növény kapcsolat résztvevői. Fák lombkoronájában, ún. hangyakertekben nőnek, kb. 1 m átmérőjű telepekben. Venezuelában megfigyeltek egy nagy *Mangifera indica* (524. old.) egyedet, amelyen tíz hangyakert volt egyszerre (Gerlach 2011). Eme sajátos társulás virágos növényei (az orchideákon kívül bromeliák, kontyvirágfélék stb.) csak itt tudnak fennmaradni, másutt elpusztulnának. Extraflorális (nem virágban termelődő) nektárral táplálják a hangyákat, egyre növekvő gyökérzetük pedig fészekül szolgál számukra. A gyökerek alkotta hálóval pedig sok avart fognak fel. Mindezt a hangyák azzal „viszonozzák", hogy minden egyéb, a növények érzékenyebb részeihez közelítő állatot távol tartanak. Egyes méhek pedig szívesen gyűjtenének egy kis nektárt, növényevők (egyenesszárnyúak, lepkehernyók) pedig alaposan megrágnák a leveleket, bimbókat. Emellett a hangyák állati ürüléket cipelnek a kolóniába, így gazdagítva a sajátos talaj szervesanyag-tartalmát. (Emlékeztetőül: növényvédő hangyák másutt is előfordulnak, pl. az *Ocotea* [327. oldal] és a *Piper* [331. oldal] esetében.) Az biztos viszont, hogy hangyák semelyik orchidea megporzásában nem vesznek részt. Egy másik génusz, a *Stanhopea* (77 faj) esetében is orchideaméhek végzik el a beporzást, de máshogy. A feromonok csalogatta hím rovar gyűjtés közben megcsúszik a síkos labellumon, s miközben leszánkázik rajta, beleütközik az ivaroszlopba. Erősen illatos a pettyezett virágú *S. oculata* (6.72c ábra), amely az Andokban 3000 m magasan is megél. A neotrópusi *Lycaste* (46) egyes fajainál a mézajak nem különbözik jelentősen a másik két belső lepellevéltől (6.72d ábra). Álgumóik tövisesek. Magános virágaik erős és jellegzetes anyagokat termelnek, a *L. aromatica* pl. fahéjillatot áraszt. A *Maxillaria* a legnagyobb nemzetség a *Cymbidieae* kládon – összesen 660 fajt számlál, bár sok orchideológus kisebb taxonra hasogatja, ami komoly káoszt eredményez a csoport nevezéktanában. Az álgumó tövénél eredő tőkocsányon egyetlen virág ül. A legtöbb faj epifiton, kis méretű virágokkal – a látványos, nagy méretek itt ritkák (pl. a brazil *M. porphyrostele*, 6.72e ábra). Az eső- és köderdők lakói Mexikótól É-Argentínáig. A neotrópusokon elterjedt *M. obtusa* kétféle virágot fejleszt külön növényeken, az egyik típusnál a külső, a másiknál a belső lepel dekoratívabb. A virágot nősténynek vélő méhek jutalmat nem kapnak, viszont okulnak a kudarcból, s az adott típust később elkerülik. Feltételezhető tehát, hogy a virágdimorfizmus a méhek tanulékonyságát „cselezi ki", ezzel biztosítva a keresztbeporzást is egyben. Összességében a *Maxillaria* fajok kb. 56%-a csapja be így vagy úgy a látogatóit, a többiek nektárral, viaszos anyagokkal és a labellumon termelődő lisztszerű, fehérje- és keményítőtartalmú pszeudopollennel viszonozzák a rovarok tevékenységét. Ez utóbbival sincs mindig minden rendben, a *M. lepidota* (6.72f ábra) hamis virágpora duplán hamis, ugyanis szinte semmi tápanyagot nem tartalmaz – alaposan becsapva a virágra szálló érdeklődőket!

Az orchideák kladogramját lezáró csoport (*Epidendreae*) belsejében az első leágazáson (alapi helyzet-




**9.72 ábra. a:** *Oncidium cheirophorum.* **b:** *Gongora armeniaca*,**c:** *Stanhopea oculata,* **d:** *Lycaste cruenta* (Guatemala, J.P.M. Ruiz, CC BY-NC), **e:** *Maxillaria porphyrostele,* **f:** *M. lepidota* (Ecuador, N. Apolo, CC BY-NC).

ben) kisvirágú, paleotrópusi és pacifikus elterjedésű fajokat találunk; az *Earina* (8) megjelenik Új-Zéland mindkét nagy szigetén (9.73a ábra). A következő ágon a fajok kb. fele még a mérsékelt övre jellemző, sőt, az egylevelű/egyvirágú *Calypso bulbosa* a boreális régióban (Alaszka, Labrador, Yukon, 9.73b ábra) is jelen van. Közel áll hozzá a *Corallorhiza* génuszba sorolt kb. 15, gombákra utalt faj, egyikük holarktikus elterjedésű (a nálunk is előforduló *C. trifida*, korallgyökér) ami kismértékű fotoszintézisre is képes. Egy van a Himalájában, a többiek észak- és közép-amerikaiak (pl. *C. striata*, 9.73c ábra). „Felfelé" haladva a kladogramon a mérsékelt öviek lassanként eltűnnek (pl. a *Bletia*-nak még van pár mikotróf, sivatagi faja Arizonában és Texasban, a többi már csak délebbre fordul elő), és a trópusi-szubtrópusi elterjedésű szervezetek szinte kizárólagossá válnak az *Epidendreae* hátralévő két nagy belső kládján. Az elsőben találjuk az *Epidendrum* génuszt, amibe Linné eredetileg minden fánlakó kosborfélét beosztott, de mai értelemben csak amerikai fajok tartoznak ide, az USA délkeleti államaitól Argentináig húzódó elterjedéssel, Andok-beli géncentrummal. Így is van benne vagy 2000 faj, és taxonómus legyen a talpán, aki egy új fajt akar leírni egy, még nem foglalt névvel. Nagy taxonról lévén szó meglehetősen jelentős az idetartozók morfológiai változatossága, és nehéz olyan tulajdonságot találni, ami általánosan jellemző lenne. Vannak is próbálkozások a felbontásra, de itt a génuszt tág értelemben vesszük tekintetbe. Hajtásrendszerük szimpodiális vagy álmonopodiális. Virágzatuk rendszerint tömött füzér vagy ernyő. A rostellum repedt, ragadós folyadékot termel, a ragadóstest ritka. Az ivaroszlop összenőtt a labellummal. A pollináriumban kettő, négy vagy nyolc pollinium van. Nektárt vagy ahhoz hasonló váladékot kisebb-nagyobb mennyiségben sokan termelnek, és bőven vannak nektár nélküli (vagy ilyennek tűnő) fajok is. Az önbeporzóktól eltekintve mindet rovarok (pl. lepkék) porozzák be, a nektármentesek táplálékforrást imitálva csapják be őket. A közép-amerikai *E. nocturnum* vegyes stratégiát „alkalmaz":

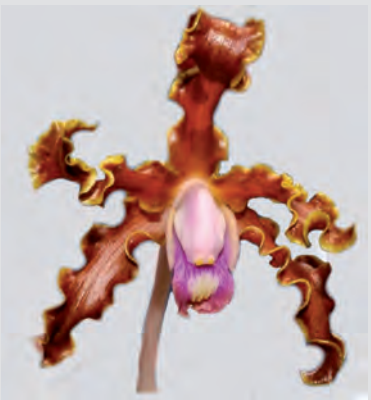


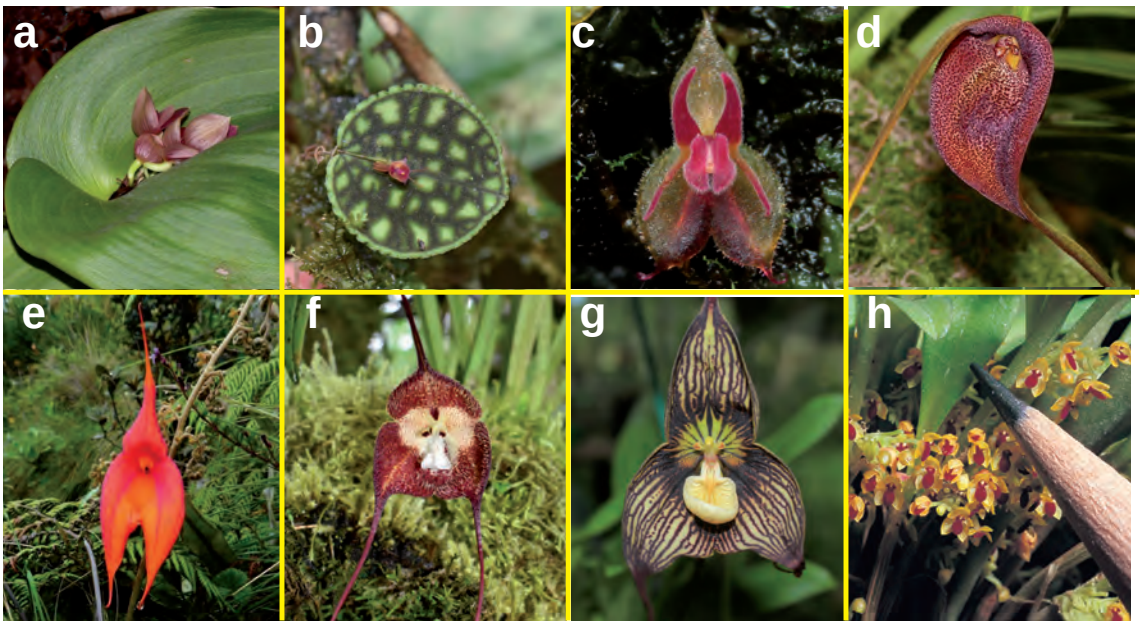

**9.73 ábra. a:** *Earinia aestivalis* (Új-Zéland, C. Ecroyd, CC BY-NC), **b:** *Calypso bulbosa* (British Columbia), **c:** *Corallorhiza striata* (Ontario, A. Fyon, CC BY-NC), **d:** *Epidendrum fulgens* (Brazília), **e:** *E. radicans* (Kolumbia, C. Wood, CC BY-NC-ND), **f:** *E. syringothyrsus* (Peru, T. Aronson, CC BY-SA), **g:** *E. ciliare*, **h:** *E. pseudepidendrum* (Costa Rica, V. Dinets, CC BY-NC-ND), **i:** *Cattleya amethystoglossa* (Dalton Holland Baptista, CC BY-SA 3.0), **j:** *Myrmecophila christinae* (Mexikó, T. Aronson, CC BY-SA 4.0), **k:** *Brassavola nodosa*.

nektárt termel, és éjszakai lepkék porozzák be, de Floridában, ahol a megporzó fajok már hiányoznak, önbeporzó, sőt kleisztogám. A névvel ellentmondásban nem mindegyik epifiton, egyesek talajon élnek, mint például a nyúlánk *E. fulgens* (9.73d ábra), ami még abban is különleges, hogy virágai nem csavarodottak. Rokonaihoz hasonlóan a labellumnak három lebenye van és kereszt alakot ölt – innen az angol elnevezés („crucifix orchid"). Közel áll hozzá a közép-amerikai *E. radicans* (9.73e ábra), ami nem igazán válogat élőhelyekben, sziklákon, tűző napon és köderdőben is megvan, és közönséges út menti gyomnövénynek számít egyes helyeken. Sziklás kibúvások növénye bolíviai-perui Andokban az orgonára emlékeztető, apró virágú *E. syringothyrsus* (9.73f ábra). Az epifitonok közül megemlítjük a széles körben elterjedt *E. ciliare*-t (9.73g ábra), ami nem az egyetlen faj, amit a virág sajátos alakja miatt pókorchideának neveznek. Az *E. pseudepidendrum* (9.73h ábra) beporzói kolibrik, ami nem gyakori eset ebben a génuszban. Az *E. flexuosum* csak hangyakertben képes fennmaradni. Jóval kevesebb faj található a klád többi nemzetségében. A *Laelia* például csak 26 fajt számlál. Többségük mexikói és kolumbiai epifiton, egyik fajukat a perui „orchideacentrumból" írták le (*L. moyobambae*, 9.22 cédula). Virágaikban az ivaroszlop és a labellum nem nőtt össze, a polliniumok száma nyolc. A *Cattleya* fajok (120) többsége Brazíliában honos, szintén fánlakók. A lepellevelek és a csövet formáló labellum szabadok. Az elsőként Európába került faj a *C. labiata* volt. Virágai halványlilák vagy fehérek. Ennél szokatlanabb megjelenésű a *C. amethystoglossa* (9.73i ábra) Brazília Bahia államának tengerparti sávjából. Nemcsak fán, hanem sziklákon és pálmákon is megtelepedik, s egy méteres magasságot is elér. Sok *Cattleya* hibridként jelenik meg a kertészeti kultúrákban. A *Myrmecophila* génusz (10) neve önmagát magyarázza; az idetartozó fajok álgumói hangyákat látnak vendégül. Táplálékul a növény nektárt juttat a rovaroknak, azok pedig lebontó tevékenységük révén ásványi anyagokkal gazdagítják az álgumó belsejében felhalmozódott törmeléket. A látványos virágú *M. christinae*-t (9.73j ábra) 2001-ben fedezték fel a Yucatan-félszigeten, a tengerparti zóna dűnéin és mangrove (*Rhizophora mangle*) erdeiben. A *Brassavola* (20) fajok virágaiban a lepellelevek igen keskenyek, a labellum viszont kiszélesedett, részben körülzárja az ivaroszlopot, amelyen két sarlószerű kiemelkedés található. Naplemente után citromillatoznak, éjszakai lepkék a beporzóik. A polliniumok száma 8 vagy 12. A *B. nodosa* (9.73k ábra) már a 17. század végén eljutott Hollandiába, s az egyik legkedveltebb üvegházi dísznövénnyé vált. Az *Epidendreae* utolsó belső kládján döntően epifitonok vannak; az újvilági *Pleurothallis* csaknem 600 fajjal bír. A molekuláris taxonómiai revízió előtt kétszer ennyien voltak. Így is nagy a morfológiai változatossága, az egyetlen biztos bélyeg a kládon szokatlanul kevés pollinium, azaz kettő. Számos fajuk igen nagy leveleket visel, kis virágaik pedig a levél tövénél, szinte a levélről erednek, mint például a kolumbiai *P. marthae* (9.74a ábra). Megporzóik kis méretű legyek és darazsak. A hasonló elterjedésű és sok szempontból az előzőre emlékeztető *Lepanthes* génusz viszont most is majd 1200 fajt számlál, melyek nagy része szűk elterjedésű endemizmus az Andok különböző magassági régióiban, köderdőkben és az alpesi paramó vegetációban. Csak Kolumbiából 300 faj került eddig elő. Az ecuadori epifiton *L. calodictyon* (9.74b ábra) apró virágú faj, leginkább sajátos mintázatú leveléről ismerhető fel. A *L. lycocephala* (9.74c ábra) fényes, rőtvörös, szőrös peremű virágai a levél alsó oldalán jelennek meg. A nagy fajszámú génuszoknak még nincs vége, a *Masdevallia* is büszkélkedhet 600-nál többel. Ezek is elsősorban Kolumbia, Ecuador, Peru és Bolívia bennszülöttjei, az Andok 2500–4000 m magas hegyeiből. Álgumójuk nincs, száruk a rizómából fejlődik, rajta egy levéllel és magános virággal vagy fürtös virágzattal. Virágaik nagyobbak és látványosabbak, mint az előző két gé-

**9.22 cédula: Moyobamba, az orchideák fővárosa**

Peruban, az Amazonas medence nyugati szélén, az Andok keleti oldalán fekszik Moyobamba városa, San Martin megye székhelye. Felmérések, és a helybeliek szerint ezen a vidéken mintegy 3500 orchideafaj fordul elő – szinte hihetetlen fajgazdagság, melynek valószínűleg nincs párja a világon. Ezt – legalábbis részben – a trópusi párás klíma, és a környék változatos geológiai viszonyai magyarázzák. A növénykedvelők itt rendezik meg minden évben a Festival de la Orquídea nevű népünnepélyt, orchideavásárral kiegészítve. Ebben a megyében találták meg először a 379. oldalon említett *Phragmipedium besseae*-t, és innen írtak le öt kosborfajt is *moyobambae* néven, bár csak az egyik elfogadott ma is, a *Laelia moyobambae*:






**9.74 ábra. a:** *Pleurothallis marthae*, **b:** *Lepanthes calodictyon* (Ecuador, arethusa, CC BY-NC), **c:** *L. lycocephala* (Kolumbia, bioexploradoresfarallones, CC BY-NC), **d:** *Masdevallia goliath,* **e:** *M. veitchiana* (Peru, caliologist, CC BY-NC-SA), **f:** *Dracula simia* (Ecuador, P. Ordóñez M., CC BY-NC), **g:** *D. vampira* (Kolumbia, Apipa, CC BX-NC), **h:** *Platystele stenostachya* (M. Béhar, CC BY-SA 3.0).

nuszban: nagyjából háromszögletűek, a külső lepellevelek tövüknél összenőttek, hosszú nyúlványt viselnek, mint például a *M. goliath* (9.74d ábra). A *M. veitchiana* (9.74e ábra) állítólag az inkák egyik kedvenc virága volt, ma is megvan a Machu Picchu környékén, de a populáció egy része már tüzek áldozatává vált, másutt pedig erdőirtás fenyegeti. Meghökkentő megjelenésű a *Dracula* nemzetség mind a 140 faja, melyek fele Ecuadorban honos. Virágaik ezeknek is háromszögletűek, és megvannak a külső lepellevelek hosszú nyúlványai is. A belső kör és a labellum, a fejlett ivaroszlop a két polliniummal, illetve a virág mintázata tovább fokozza a szokatlan hatást. Több faj virágából (pl. *D. simia,* 9.74f ábra) mintha egy aprócska majom nézne kifelé. Ha a génusznév nem lenne elegendő a furcsa megjelenés érzékeltetésére, akkor megjegyezzük, hogy van *D. vlad-tepes* és *D. vampira* (9.74g ábra) nevű is közöttük. Amúgy a növények természetesen teljesen ártalmatlanok, beporzóik gombaszúnyogok, amiket a virág külseje téveszt meg, de gombaillatú fajt is találtak már (*D. lafleurii*). És az orchideák jellemzését nem zárhatnánk jobban, mint egy újabb rekorddal: a legkisebb (a *Bulbocodium minutissimum*-nál is kisebb) virágú fajok a neotrópusi *Platystele* génuszban (125) vannak, mint a *P. jungermannioides* (azaz májmohaszerű) és a *P. stenostachya* (9.74h ábra): az 1–2 mm-be minden belefér, ami egy orchideavirághoz szükségeltetik. A fent elmondottak ismeretében pedig talán nem meglepő, hogy a fajok többsége önbeporzó.

## *9.6.2 Commelinidae – kommelinafélék (31.071)*

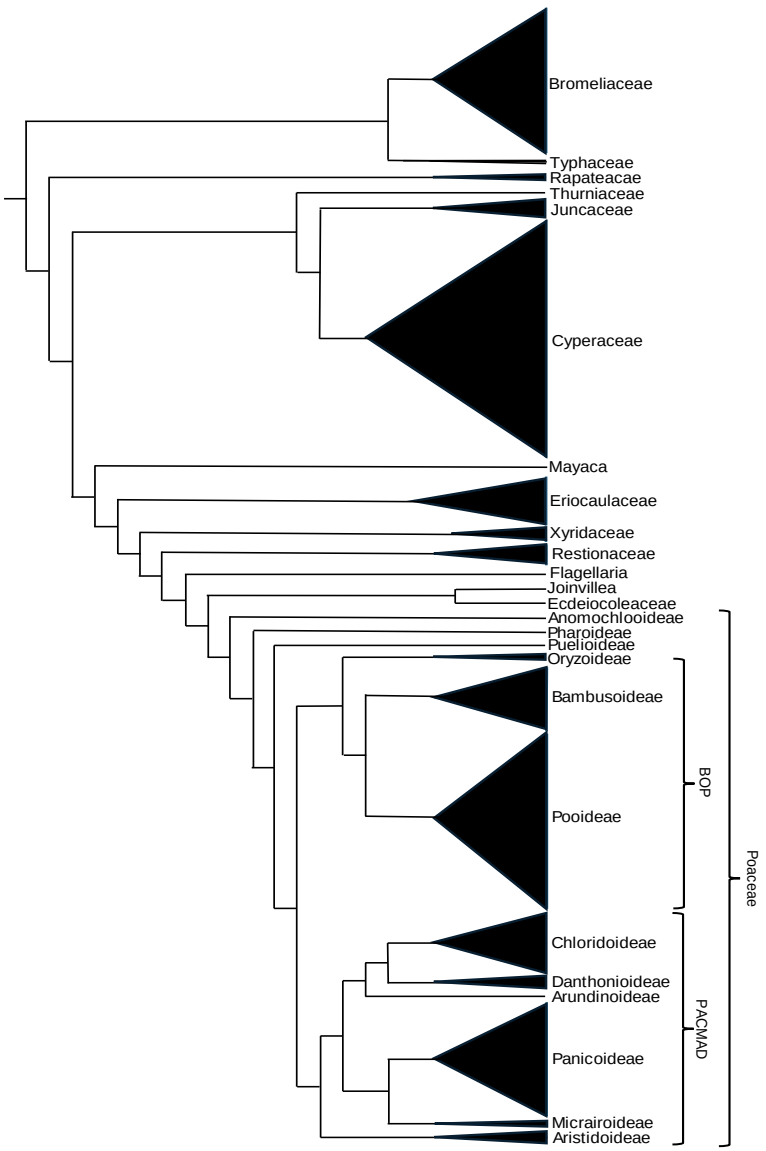
Az egyszikűek kladogramján a *Lilianae* klád testvércsoportja (9.6 ábra); tagjai a plasztisz rbcL és atpB gének, valamint a 18S riboszomális DNS-szekvenciák kombinált elemzéséből kiindulva egyértelműen közös leszármazásúak. Morfológiai szünapomorfiákat azonban nem könnyű találni: a levelek kovatestei, a keményítőtartalmú pollen és endospermium, valamint a sajátságos mintázatú kutikuláris viasz jöhetnek számításba (de Queiroz et al. 2020). Gyakran emlegetik a sejtfalban található UV-fluoreszcens ferulsavat is, ami – bár pl. a füvekben igen nagy mennyiségben van jelen – más növénycsoportoknál is megvan. A lepel mindig kétkörös. Korábbi elemzések szerint az *Arecaceae* (pálmák) voltak alapi helyzetben, náluk az endospermiumban keményítő nem található (visszafordulás?), szemben a többiekkel, melyek bővében vannak ennek az anyagnak. Zuntini et al. (2024) értékelése szerint azonban ez nem tartható, és a pálmák beljebb vannak a kladogramon (9.6 ábra). Ehelyett a fajgazdag *Poales* és a többiek (*Dasypogonaceae, Arecaceae, Commelinales, Zingiberales*) testvércsoporti kapcsolata vált nyilvánvalóvá.

**Definíció:** A *Commelinidae* a legkisebb koronaklád, amely tartalmazza a következőket: *Commelina communis* (*Commelinaceae*), *Dasypogon hookeri* (*Dasypogonaceae*), *Oryza sativa* (*Poaceae*) és *Roystonea princeps* (*Arecaceae*) (de Queiroz et al. 2020).

## *Poales* (24.167)

A molekuláris kladisztikai vizsgálatok eredményeképpen igen nagyra duzzadt csoport. Kondenzált kladogramjuk (9.75 ábra) mutatja, hogy elsőként a *Bromeliaceae* (broméliafélék) és a *Typhaceae* (gyékényfélék) kettőse válik el a többiektől. Morfológiai alapon nem sok taxonómus tenné őket egy csoportba, és valóban, már nagyon régen elváltak egymástól: a felső krétában, csaknem 100 millió éve. A megmaradók között – a kis dél-amerikai *Rapateaceae*től eltekintve – két fő evolúciós vonal bontakozik ki, az egyik irány a szittyó- és palkafélék, a másik pedig a pázsitfüvek felé. Általános sajátosságaik a következők: az epidermiszben lévő kovakristályok, a szabad, esetleg elágazó bibeszál, a magház szeptumairól hiányzó nektáriumok. Figyelemre méltó molekuláris karakter, és egyben a közös leszármazás jelzője a sejtlégzésben fontos mitokondriális sdh3 gén kiesése, pontosabban a sejtmagba vándorlása ezen a kládon (Adams & Palmer 2003).

*Bromeliaceae* (broméliafélék, 3600). Tőlevélrózsás növények, a szárazságtűrő vagy fán lakó életmódhoz való alkalmazkodás számtalan jelével. A vastag, gyakran tüskés levelek felszínét vízfelfogó pikkelyek borítják, a mesophyllum szövetei víz tárolására alkalmasak. A virágzat a levelek közül emelkedik ki, a virágok sugarasak, általában kétivarúak. A lepel 3–3 tagú csészére és pártára különül, a párta felálló, és csövet formál. A porzótáj is háromtagú, kétkörös. Termőlevélből és a bibéből is három van. Termésük tok vagy bogyó, a mag sokszor szárnyas vagy szőrcsomót visel és széllel terjed. Mutatós virágaikat rovarok, madarak vagy denevérek porozzák be. Kizárólag a szub-




**9.75 ábra.** A *Poales* kondenzált kladogramja.

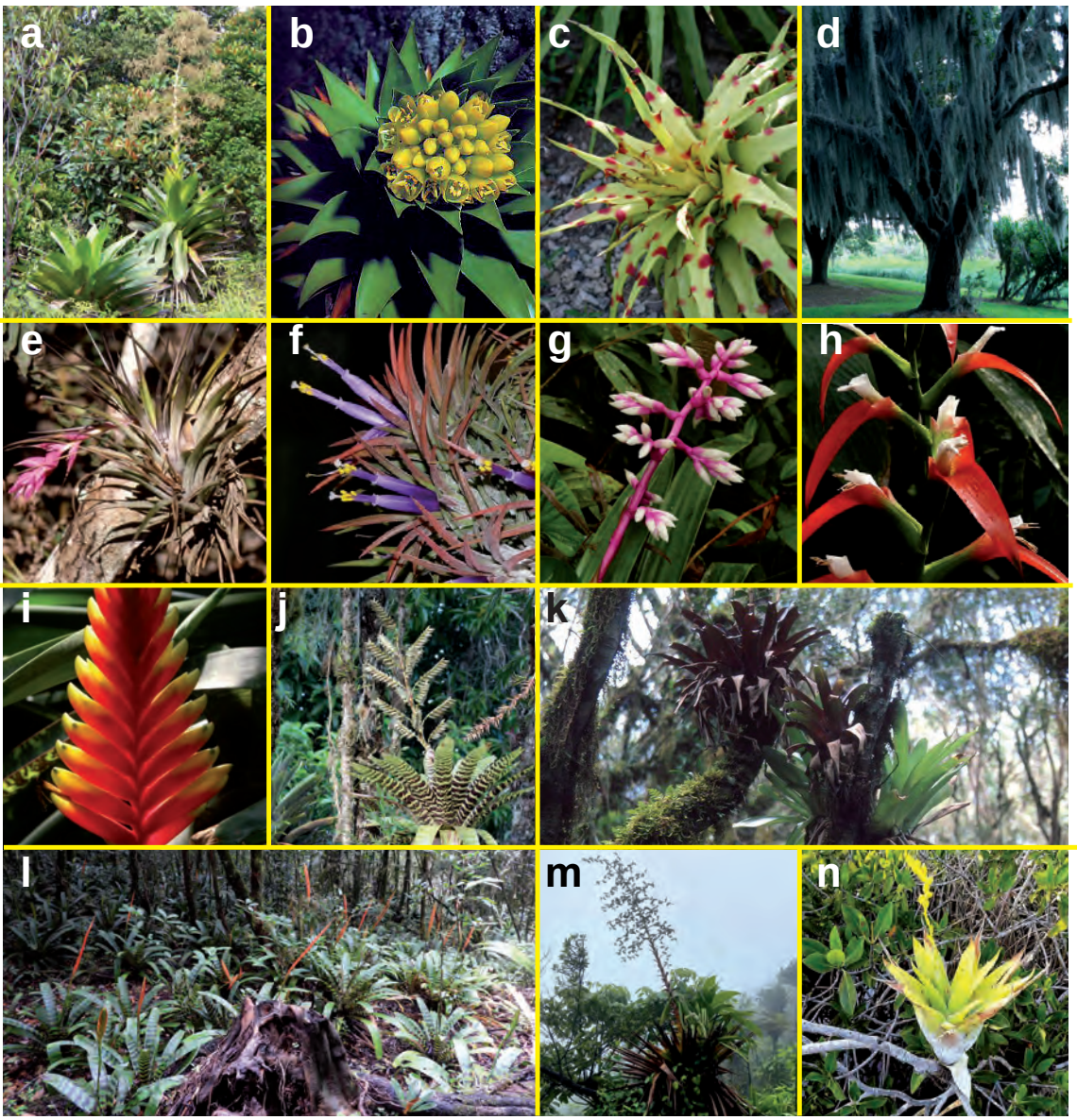
trópusi és trópusi tájakon élnek, egyetlenegy faj (l. lentebb) kivételével mindannyian újvilágiak. Biztosan ide tartozó fosszilis leleteket csak a pleisztocénből ismerünk. A 78 génuszba sorolt kb. 3600 recens fajuk nagyjából 7 csoportra bontható, ezek láncszerűen vannak felfűzve a *Bromeliaceae* kladogramján. Alapi helyzetben a Guyanai-pajzs endemikus *Brocchinia* génuszát (20) találjuk, ami körülbelül 15 millió éve különült el a többiektől – azaz a többi pár ezer faj diverzifikációja viszonylag rövid idő alatt, evolúciós értelemben robbanásszerűen zajlott le. A legelsőként elváló fajok talajlakók, és már közöttük kialakul a tőlevélrózsa közepének víztartálya, benne sajátságos élővilággal (9.23 cédula). Kiemelkedik az apró virágú *B. micrantha* (9.76a ábra), már csak termete miatt is, ugyanis hosszú virágzatával együtt elérheti a nyolcméteres magasságot. Más fajok, így a *B. reducta* fehérjeemésztő („rovarevő") képessége valószínűsíthető: szinte függőlegesen álló leveleik erősen savas (3-as pH-jú), nektárillatú, foszfatáz enzimeket tartalmazó folyadékot termelnek, a tartályban pedig rengeteg hártyásszárnyú maradvány lelhető fel. A levelek tövében növő trichómák aminosavak felvételére is képesek. A *B. acuminata*-t a vele együtt élő hangyák táplálják a vízgyűjtőbe jutó anyagcseretermékeikkel. A *B. tatei* egyik populációjában N-kötő cianobaktériumokat fedeztek fel a víztartályokban. A következő ágon található *Lindmania* (9.76b ábra) mind a 36 faja is a Guayanai-pajzs lakója, így eléggé egyértelműnek tűnik, hogy a bromeliák őshazája valahol errefelé keresendő. Ezeket a *Hechtia* 90 fajának kládja követi, már szélesebb elterjedéssel, Texastól Nicaraguáig, mexikói géncentrummal. Kétlakiak, a szárazsághoz való alkalmazkodás számos jelét mutatják – némelyikük első látásra akár egy agavével is összetéveszthető. Sztómáikat a minimális vízvesztés érdekében csak éjszaka nyitják ki, s a szén-dioxidot négy szénatomos formában (például almasav) kötik meg. Nappal az almasav lebomlik a sejtekben, s a felszabadult $CO_2$ a megszokott módon alakul át szénhitrátokká (CAM-

**9.23 cédula: Társulás néhány literben – a phytotelma és magyar vonatkozásai**

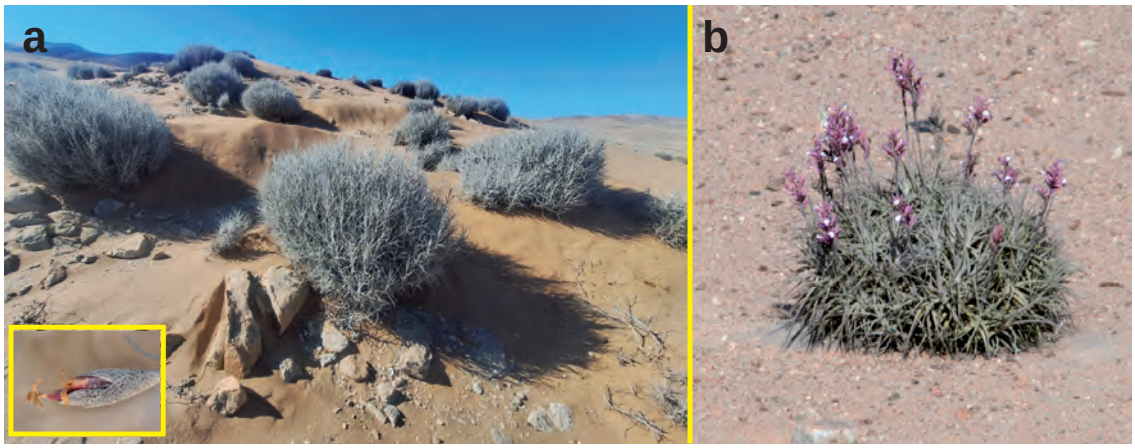
A bromeliafélék szorosan álló levelei csészét formálnak, ezáltal sokáig hasznosítható csapadékvizet fognak fel. Egyik fő típusát képviselik szárazföldi növények sajátságos, vízzel telt üregeinek, amelyeket a magyar zoológus és hidrobiológus Varga Lajos (1890–1963) phytotelmának nevezett el (phyto: növény, telma: tavacska, gör.). 1928-ban jelent meg első közleménye a mácsonya leveleiből formálódott víztartályokról, és a bennük előforduló szervezetekről magyarul (*Vizsgálatok az erdei mácsonya* (*Dipsacus silvester Huds*.) *vízgyűjtőinek biocönosisáról,* Erdészeti Kísérletek 30: 353–369) és németül (Biologisches Zentralblatt 48: 143–162). Ez utóbbit, bár munkahelyként a soproni erdészeti főiskolát jelölte meg, Ludwig Varga néven jegyezte. Talán emiatt, talán a német nyelv miatt a téma egyik összefoglaló munkájában az ausztrál Kitching (2004) „német biológus"-ként hivatkozik a fogalom megalkotójára. Mielőtt megsértődnénk ezért, meg kell jegyeznünk, hogy az MTA-tag Varga ez irányú úttörő munkásságáról nem szól Rapaics *A magyar biológia történet*ében (1953, pedig ő maga is foglalkozott társulásokkal), és Balogh sem a *Zoocönológia alapjai*ban (1954), bár az irodalomjegyzékben – s csak ott – feltüntet párat Varga talajzoológiai tárgyú cikkeiből. Érdekesség, hogy Varga a bírálóbizottság tagja volt Balogh nagydoktori disszertációjának védésén 1954. május 7-én. További érdekesség, hogy F. Darwin ugyanezt a *Dipsacus* fajt (= *fullonum*) találta rovarevőnek, érthetően (10.35 cédula).

Tehát elő-előfordul a biológiában, hogy csak évtizedekkel később derül ki, mennyire érdekes és fontos valamilyen megállapítás vagy felfedezés. Így volt ez a vízgyűjtő növényekkel is, amelyekre az utóbbi évtizedekben összpontosult igazán az ökológusok figyelme. A bromeliák levélrózsái általában kis mennyiségű vizet és szerves törmeléket halmoznak fel, de felmértek már 20 literes „akváriumot" is (*Glomeropitcairnia*). Egy Kolumbiában végzett becslés szerint egy hektárnyi köderdőben kb. 175.000 felnőtt bromélia egyed élt, tartályaikban összesen 50.000 liternyi vízzel. Eddig több száz vízi szervezetet azonosítottak bennük: planktonikus egysejtűeket, gombákat, mikrogeri ncteleneket (kerekesférgeket, rovarokat, pókokat, atkákat, rákokat), valamint kétéltűeket és kígyókat is, időnként vízinövényekkel (pl. rence) kiegészítve. A fauna jelentős részben endemikus, kizárólag bromeliákkal szimbiózisban létezik, teljes életciklusuk idekötődik, amire a costaricai C. Picado (1887-1947) már 1913-ban felhívta a figyelmet (s aki Fleming előtt már felfedezte a *Penicillium* baktericid hatását, de hiába jelentette be a párizsi akadémián). Különösen érdekes a békák esete: Sabagh et al. (2017) összesítése szerint 99 békafaj él együtt 69 bromeliafaj valamelyikével. Az *Anomaloglossus beebei* nevű béka – a hímnél sokkal színesebb – nőstény e például a *Brocchinia micrantha* leveleire helyezi petéit, az ebihalak a vízgyűjtőben szúnyoglárvákkal táplálkoznak, s a hímek védelmében érik el a kifejlett állapotot. Ez nem mindig sikerül, ragadozó rákok, egyenlő szárnyú szitakötők lárvái és pókok vadásznak rájuk. Egy ragadozó itt áldozattá is válhat, a *Metopaulias depressus* nevű rák lárváit úgy védelmezi, hogy a konkurenciát teljesen eltünteti a vízgyűjtőből. A phytotelma szerves anyagai nemcsak külső forrásból származnak, hanem elsődleges termelőktől is. A jó megvilágítású helyeken élő *Catopsis berteroniana* levéltölcsérében 40.000 algasejt (főleg *Xanthophyceae*) is lehet $cm^3$-enként. Nem véletlen, hogy ezek a kis méretű ökoszisztémák, mint modellek, a táplálékláncokat vizsgáló kutatók érdeklődését is felkeltették – amiről a fent említett Kitching is beszámolt.

típusú fotoszintézis, vö. 10.8 cédula). A *H. roseana* levelei kisebb-nagyobb mértékben vörössel színezettek (9.76c ábra). A legtöbb bromeliaféle a következő kládon (*Tillandsioideae*) található. Leveleik szinte szürkék a sok trichómától, amelyek nemcsak a tápanyagfelvételben játszanak szerepet, hanem a túl erős megvilágítást is csökkentik. Felületük sima, tüskék nincsenek rajtuk. Virágaik illatosak; a fákon és sziklákon való megtelepedésüket a mag csomós szőrzete segíti elő. A névadó *Tillandsia* 650 fajt számlál, 15 kivétellel mind epifiton. Széles körben elterjedt a *T. usneoides* (9.76d ábra); szakállzuzmóra emlékeztető csomói nemcsak fák ágain lelógva, de még a villanyvezetékeken és másutt is megélnek. Gyökerei nincsenek, a nedvességet trichómák veszik fel. Virágai aprók, nem feltűnőek. Ez a faj hatol a legészakabbra az összes bromélia közül, egészen az USA Maryland államáig megtalálható. Ténylegesen epifiton a széles elterjedésű *T. stricta* (9.76e ábra). Apró virágait feltűnő, rózsaszínű fellevelek övezik. Közép-amerikai, de Floridában is meg-



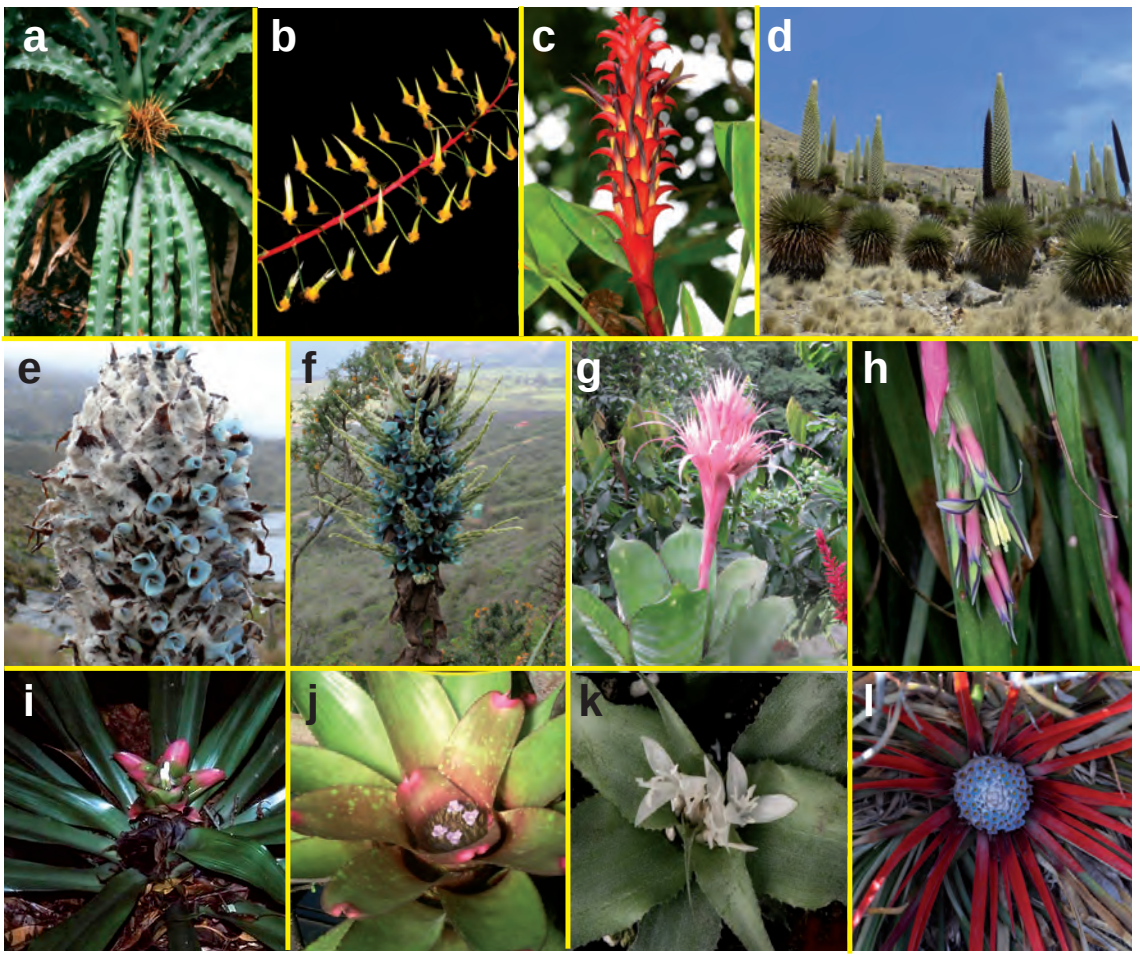

**9.76 ábra. a:** *Brocchinia micrantha* (Venezuela, Lepidoptera Colombiana, CC BY-NC), **b:** *Lindmania navioides* (Venezuela, Orbitz, CC BY-SA 4.0), **c:** *Hechtia roseana* (Mexikó, J. Santore, CC BY-NC), **d:** *Tillandsia usneoides* (Louisiana), **e:** *T. stricta* (Brazília), **f:** *T. ionantha,* **g:** *Guzmania alborosea* (Ecuador, H. Beck, CC BY-NC), **h:** *G. wittmackii,* **i:** *Vriesea carinata,* **j:** *V. hieroglyphica* (Brazília, R. Garcia, CC BY-NC), **k:** *V. reitzii* (jobbra lent) és *Aechmea recurvata* (Brazília), **l:** *Lutheria splendens* (Francia Guyana, S. Sant, CC BY-NC), **m:** *Glomeropitcairnia penduliflora* (Dominika-sziget, R. Latham, CC BY-NC), **n:** *Catopsis berteroniana* (Florida, damiby, CC BY-NC).




**9.77 ábra.** Sivatagi bromeliák. **a:** *Tillandsia landbeckii* (Chile, monseraimon, CC BY-NC, virág: J. Santore, CC BY-NC), **b:** *T. purpurea* (Peru, M. Lowry, CC BY-NC).

honosodott a *T. ionantha* (9.76f ábra) nemcsak epi-, hanem litofiton is lehet. Sok más bromeliához hasonlóan nedvességet ez is fel tud venni a légkörből, és virágzáskor a levelei megvörösödnek. A *Tillandsia* génuszban – talán meglepő módon – száraz és forró, gyakorlatilag esőmentes klímát elviselő fajok is akadnak. A chilei Atacama-sivatag és a perui parti sáv mozgó homokján él a *T. landbeckii* (9.77a ábra), ami a nedvességet és a tápanyagokat a levegő ködéből veszi fel a leveleit sűrűn beborító trichomák segítségével. Fotoszintézise CAM típusú. Élőhelyén ez az egyetlen hajtásos növényfaj, míg másutt a *T. purpurea* (9.77b ábra) veszi át az „egyfajos társulás" funkcióját. A *Guzmania* génusz 210 faja ép szélű, fényes, esetenként vékony hosszanti csíkokkal díszített leveleiről ismerszik fel leginkább. Füzéres virágzataikban a narancs, sárga vagy vörös murvalevelekkel fedett virágok ugyanebből a három színből és a fehérből válogatnak. Többnyire fánlakók. Floridától Brazíliáig honosak, igen sok faj Ecuadorban él – vagy élt, mert élőhelyük, a pacifikus oldal esőerdeinek igen nagy része mára már eltűnt. A fenyegetett fajok között van a *G. alborosea* (9.76g ábra), melynek rózsás virágzati tengelye éles ellentétben áll a fehér lepellevelekkel. Beporzói kolibrik. Más fajok önbeporzók és vegetatívan is szaporodnak (pl. a nem ritka *G. monostachia*). A *G. wittmackii* (9.76h ábra) elterjedési területe Ecuador és Kolumbia, fő ékessége a hosszú virágzati fellevelek, amelyek jóval rövidebb fehér virágokat takarnak. Hasonló áreájú a *G. harlingii*, melynek tőlevélrózsája akár 1 m átmérőjű is lehet. A *Vriesea* nemzetség is legalább 240 fajjal örvendezteti meg a bromeliakedvelőket. Sőt, ennél is többel, hiszen viszonylag könnyen hibridizálódnak, és számos kultúrváltozat származik tőlük. Ilyen szülőfaj például a brazíliai *V. carinata* (9.76i ábra), melynek lapított virágzata elsősorban a piros fellevelektől díszes. A „bromeliák királya", a *V. hieroglyphica* (9.76j ábra) inkább a világos sávokkal mintázott leveleivel hívja fel magára a figyelmet. Dél-Brazíliában honos, csakúgy mint a *V. reitzii* (9.76k ábra), mégpedig elsősorban a bennszülött növényekben igencsak bővelkedő, de erősen veszélyeztetett atlanti erdő-biomban (Mata Atlântica), ahol a génusz 166 faja van jelen! Ebből a nemzetségből választották le nemrégiben, elsősorban DNS-szekvenciák alapján, a Dél-Amerika északi részén előforduló *Lutheria* négy fajját (pl. az ugyancsak csíkos levelű, talajlakó *L. splendens*t, 9.76l ábra). Mint kiderült, sok morfológiai egyezés ellenére a *Lutheria* még csak nem is testvére a *Vriesea*-nak a kladogramon. A *Tillandsioideae* alapi heyzetében két génusz van. Egyikük a *Glomeropitcairnia* (9.76m ábra), melynek két faja tárolja a legtöbb vizet a phytotelmában. A *Catopsis* nemzetségben (22) van egy a fehérjeemésztés képességével – állítólag – rendelkező faj, a *C. berteroniana*, amivel Floridától Dél-Brazíliáig találkozhat a jó szemű utazó. Igencsak figyelnie kell, mert ez a bromélia a fák koronájának legfelső szintjén, azt is túlnőve fejlődik, így leginkább az alacsony mangrove-növényzetben kerül szem elé (9.76n ábra). Árnyékolás hiányában sok fényt kap, ami kedvező a moszat-szimbiontáknak (9.23 cédula) – de a kiszáradás veszélye miatt a víztartály még fontosabb neki mint más brómeliáknak. A növényt érő káros UV-sugárzást a leveleken kiváló fehér por veri vissza. A következő kládon (*Navioideae*) csak 5 génusz van, összesen 100-nál alig több fajjal. Nagy részük a Guyanai-pajzs bennszülöttje, de lehatolnak az Amazonas medencéjébe is. Xeromorf talaj- vagy sziklalakó növények, virágaik kevéssé feltűnőek, a lepellevelek kicsinyek. Leveleik ép vagy szúrós szélűek. A *Navia* fajok szélbeporzásúak, virágzatuk a rozetta közepén ül, a murvalevelek erősen tövisesek (9.78a ábra). A kolumbiai *Sequencia serrata*-t nemrég választották le a *Brocchinia*-ból, mint neve is mutatja, DNS-szekvencia adatok alapján – tehát nem is közeli rokonok. A *Pitcairnioideae* kládon már 600-nál is több faj van, a többség (420) a *Pitcairnia* nemzetség-

ben. Mexikótól a trópusi Dél-Amerikáig terjedtek el, míg egy fajuk (*P. feliciana*) Nyugat-Afrikában él – ősének magját valószínűleg madarak hozták be ide kb. 10 millió évvel ezelőtt. Ez a faj nyilván nem a kontinentális elszakadás utáni hírmondó, hiszen az kb. 140 millió éve következett be. A nemzetség nagyrészt talaj- és sziklalakó, de epifitonok is vannak közöttük. Virágzatuk általában hosszú és laza fürt vagy füzér, néha igen látványos (9.78b ábra). Sok fajt kolibrik poroznak be, magjuk repítőkészüléket visel és széllel terjed. A *P. nigra* (9.78c ábra) feketés-bíboros virágai igencsak elütnek a vörös murvalevelektől, levelei nyelesek, lándzsásak, bennük egy erős főérrel – azaz nem igazán bromeliaszerűek. A következő kládot Kessous et al. (2024) értékelése szerint maga a *Bromelia* génusz adja (70), melynek egyes fajai Mexikótól Argentínáig fellelhetők, de géncentruma egyértelműen a trópusi Brazíliában van. Általános, de nem kizárólagos sajátságuk a mélyen hasított csésze, az ívelten tövises szélű és hosszú levelek és a bogyótermés. A *B. scarlatina* jelent kivételt, hiszen levelei nyelesek, ép szélűek és oválisak – hasonlóan a *Pitcairnia nigra*-hoz. Inkább tipikus az egészen Uruguayig honos *B. antiacantha* (9.79 ábra), melynek murvalevelei és belső levelei vörösesek, a lepel élénk lila színű. A virág bőven termel nektárt, amivel kolibrikat és méheket is csalogat, de az utóbbiak viselkedése inkább az ön-, mintsem a keresztbeporzást segíti elő – vagy még azt sem, mert „ellenszolgáltatás" nélkül csenik el a pollent és a nektárt. A következő kládon a magas Andok endemikus nemzetsége, a *Puya* található a maga 230 fajával. Vannak közöttük monokarp (vagy „semelparous") fajok, vagyis egyszer virágzanak és termésérlelés után elpusztulnak – ami nem túl gyakori a hosszú életű növények körében, bár legalább 20-szor megjelent náluk is a növényi evolúcióban. Így viselkedik a legismertebb, a peruibolíviai *P. raimondii* (az Andok királynője, 9.78d ábra), ami egyben a legmagasabb is: vegetatív állapotban 3–4



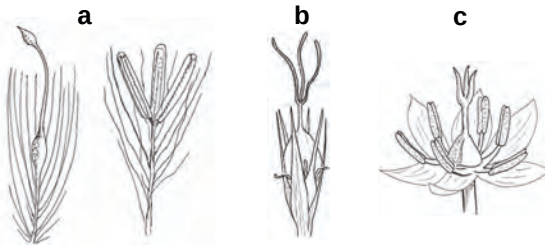

**9.78 ábra. a:** *Navia splendens* (Venezuela, odenwaelder, CC BY-NC), **b:** *Pitcairnia spectabilis* (Ecuador, J.L. Clark, CC BY-NC), **c:** *P. nigra* (Ecuador, D. Tighe, CC BY-NC), **d:** *Puya raimondii* (Peru, martishte, CC BY-NC), **e:** *Puya clava-herculis* (Ecuador, Haplochromis, CC BY-SA 3.0), **f:** *P. alpestris* (Chile, P. Novoa, CC BY-2.0), **g**: *Aechmea fasciata* (Brazília, D. Luiz, CC BY-SA), **h:** *Billbergia nutans,* **i:** *Nidularium innocentii* (Brazília), **j:** *Neoregelia spectabilis*, **k:** *Cryptanthus acaulis*, **l:** *Fascicularia bicolor* (Chile, D. Alarcón, CC BY-NC).



**9.79 ábra.** *Bromelia antiacantha* (Brazília, robertamaidana, CC BY-NC).

méter, és amikor 40–100 évesen virágba borul, a 10 métert is eléri. Hajtásának átmérője 40 cm is lehet, így ez a faj a legnagyobb termetű a *Bromeliaceae* kládon. A kecsua indiánok már régóta ismerik és számos nevet is ragasztottak rá, így a „puya" is nekik köszönhető. Első európai természetbúvárként a francia A. d'Orbigny számolt be róla 1830-ban, de virágok híján nem tudta hova sorolni. Az olasz A. Raimondi írta le tudományos pontossággal a fajt *Pourretia gigantea* néven 1874-ben, majd a német H. Harms sorolta át a *Puya* génuszba, ahol „ma is van". Azért nem lehetett *Puya gigantea*, mert azon a néven már volt egy chilei növény – vagyis Raimondi is úgy járt mint Linné, illetve Humboldt és Bonpland (9.12, ill. 9.21 cédula), azzal a lényeges különbséggel, hogy az új kombináció a nevét legalább megőrzi. Szerinte egy növényen 8000 apró fehér virág nyílik, de más becslések 20.000-ig felmennek. Kolibrikkal való megporzást követően sok toktermés képződik, mindegyikben rengeteg apró szárnyas maggal. Ezek csírázási százaléka igen magas, s többek között ennek köszönhető, hogy a jelenlegi populációméret elég nagy, kb. 830.000 egyed. A lassú életmenet, a beszűkült genetikai változatosság és antropogén hatások azonban hosszú távon erősen veszélyeztetik a faj túlélését. Látványosságban ez korántsem unikum, az északabbra, Ecuadorban honos *P. clava-herculis* (9.78e ábra) is megnő vagy 6 méterre. Virágai halványkék színben pompáznak, erősen szőrösek, ami a nagy magasságban (4000 m felett is) fennálló hidegtől véd és nagyobb maghozamot biztosít. Déli irányba haladva pedig a chilei Andok lejtőin lakó *P. alpestris* (9.78f ábra) emelhető ki: virágai türkizkékek, az elágazó virágzat belső részein nyílnak, a csúcsi részek sterilisek. A megporzást, magtermést és az életmenetet illetően megegyezik a *P. raimondii*-val. Magassága „csak" 4,5 m lehet, a tengerszinttől 2000 m-ig él, így magtermését nagy hidegek nem akadályozzák. A *Bromeliaceae* kládjainak sorát a „*Bromelioideae*" zárja, melynek neve mára értelmetlenné vált, hiszen épp a *Bromelia* került ki belőle. Alapállapotban fánlakó növények, de vannak terresztris fajok is közöttük. Ilyen például a legismertebb broméliaféle, a világ trópusain sokfelé termesztett *Ananas* (2) *comosus* (ananász). Leletek tanúsága szerint a maják és az aztékok is jól ismerték, első európaiként Kolumbusz találkozott vele Guadeloupe szigetén. A magházak beporzás nélkül válnak bogyóvá, összeolvadnak egymással és a virágzati tengellyel, és lédús, de meddő gyümölcs jön létre (a mag csak „rontaná" a minőséget). Szaporítása vegetatívan történik, a termés feletti üstökkel vagy sarjakkal. A vadon élők fánlakók, kolibrik vagy denevérek a beporzók. Az ananász adhatná esetleg a klád új nevét is; miért ne lehetne az *Ananasoideae*? Igen fajgazdag a neotrópusi *Aechmea* génusz (250). Leveleik zöldek és sávozottak, mint a legismertebb, brazíliai *Ae. fasciata* esetében (9.78g ábra), vagy – a fénynek erősebben kitett helyen élő fajoknál – ibolyás-vöröses színezetűek (*Ae. recurvata*, 9.76k ábra). Az *Ae. mertensii* hangyákkal él együtt obligát szimbiózisban, főleg N-ban dús tápanyagokhoz jutnak általuk. Másik ismert epifiton génusz a hasonló elterjedésű *Billbergia* (60). Virágzatuk gyakran lelógó, a murvalevelek rendszerint vörösek, kékes beütéssel, a lepellevelek hervadáskor felcsavarodnak (9.78h ábra). A *B. horrida* levelének széle erősen tüskés, virágaik a többségtől eltérően zöldes színűek. Egész nap nyitva vannak, nappal kolibrik, éjszaka denevérek látogatják őket. A *Nidularium* összes faja (46) Brazília keleti részén, főleg az atlanti erdős biomban él. Talajlakók is vannak közöttük (pl. *N. innocentii*, 9.78i ábra), virágzatuk beágyazódik a rozetta közepébe. Nagyon hasonlók a szélesebb elterjedésű *Neoregelia* (116) génusz epifiton fajai, virágaik mélyen, a víztartályból éppen kiemelkedve fejlődnek (pl. *N. spectabilis* Brazíliából, 9.78j ábra). A virágok kissé rejtve maradnak a *Cryptanthus* esetében is, amint a név is mutatja. Nem az első génusz ezen a kládon, melynek minden faja (63) Brazíliában honos (pl. *C. acaulis*, 9.78k ábra). Sajnos egyes *C.* fajok az erdőirtás következtében már teljesen eltűntek természetes élőhelyeikről. A *C. lacerdae* például már csak kultivált formában létezik. A *Fascicularia bicolor* – nemzetségének egyetlen faja – nem trópusi, hanem Chile mérsékelt övi régiójából származik, egyike a leginkább hidegtűrő broméliaféléknek. Bíborvörös levelei éles kontrasztban állanak a kék virágokkal (9.78l ábra). Kertekből kiszabadulva Európában (Scilly-szigetek) is meghonosodott.

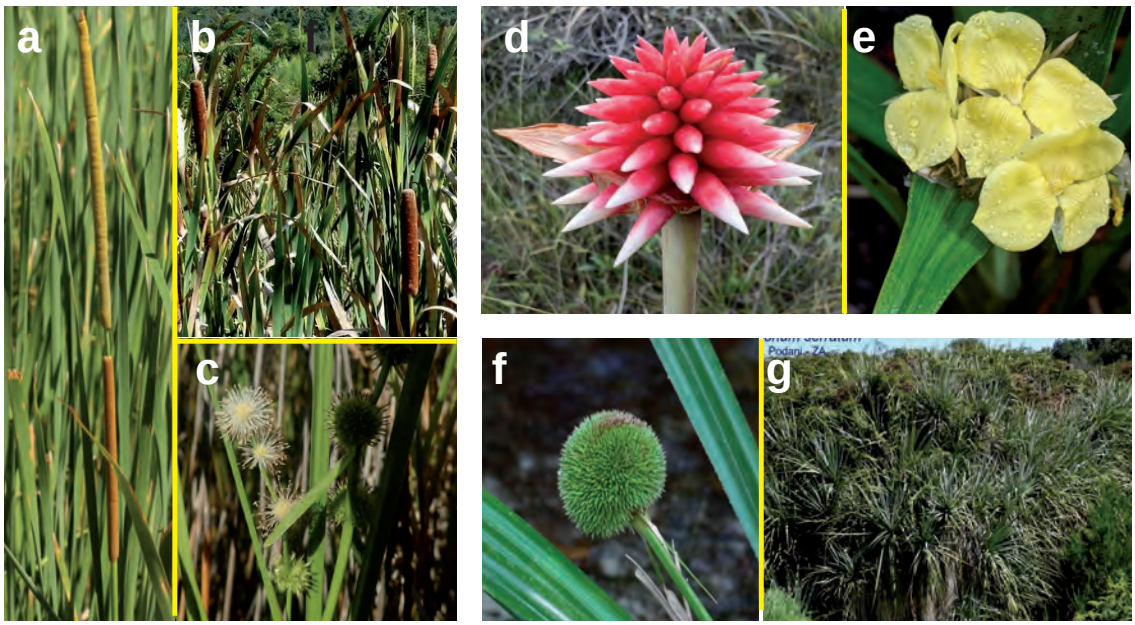
*Typhaceae* (gyékényfélék, 60). Sokfelé „megjelentek” már a különböző osztályozásokban, hiszen sajátságaik több csoporttal is párhuzamba hozhatók. Mostanra talán megtalálták végleges helyüket a bromeliák testvércsoportjaként. E kapcsolat mellett molekuláris érvek szólnak elsősorban, de közös alaktani sajátságuk is van, a levélhüvely nélküli levél. Rizómás vízi/vízparti növények, két sorban álló, hosszú levelekkel. Virágzatuk végálló, benne a virágok sűrűn tömörülnek. A virágok igen kicsik (max. 3 mm) egyivarúak, a lepel pikkely- vagy szőrszerű (9.80a ábra). A porzók száma 1–8, tövüknél vagy hosszabban összenőttek. Mint a redukált virágtakarójú növények általában, szélbeporzásúak. Magkezdemény egy van egy termőlevélben. A növény egylaki, felül vannak a porzós virágok. A virágzat torzsaszerű „buzogány” (*Typha*) vagy fejecske (*Sparganium*). A két génusz már elég régen, kb. 90 millió éve elvált egymástól. Sokáig húzódott (húzódik) az értelmetlen vita, hogy „külön linnéi családba tartozzanak-e.” A *Typha* (gyékény, ma már 43 fajnál tartunk, mert sok újat írtak le Ázsiából) kozmopolita, csak a sivatagos és igen hideg régiókból hiányzik, elterjedésben a megnyúlt torzsájú *T. domingensis* (9.81a ábra) a csúcstartó, mert minden kontinensen, igen sok országban megvan. Afrikának több saját faja van, mint pl. a *T. capensis* (9.81b ábra). Nálunk három faj közönséges vagy gyakori, a negyedik (*T. minima*) valószínűleg már eltűnt. A *Sparganium* (békabuzogány, 17) főleg az északi félgömb mérsékelt övének taxonja, pár faj megjelenik az indonéziai szigetvilágban, egy pedig Ausztráliában és Új-Zélandon is (*S. subglobosum*, 9.81c ábra). A hazai flóralistán három szerepel. A *Sparganium* fajok könnyen képeznek hibrideket.




**9.80 ábra. a:** *Typha* virágok, **b:** *Juncus* virág, **c:** *Luzula* virág.

*Rapateaceae* (94). Elterjedése kísértetiesen hasonló a bromeliákéhoz: egy kelet-afrikai faj kivételével mindegyik dél-amerikai, főleg guyanai. Az afrikai (külön génuszban: *Maschalocephalus dinklagei*) nagy esélyel Dél-Amerikából származik. Csaknem 100 fajukat 17 génuszba sorolják. Magas, tőlevélrózsás növények, tőkocsányos fejecskevirágzattal, benne csészére és pártára tagolódó, hatporzós, feltűnő virágokkal – mint például a *Guacamaya superba* (9.81d ábra). A *Rapatea* fajok (22, 9.81e ábra) portokja pórusokkal, pollenje körkörösen nyílik fel. Állati (méhek és valószínűleg kolibrik is) beporzású növények, mely sajátság a szitytyó-sás irányban majdnem teljesen eltűnik. Általában vizes, homokos, táplálékban nem túl gazdag élőhelyek lakói.

*Thurniaceae* (4). Erőteljes vízparti növények, két génuszba sorolva. Ötkörös virágaikat hártyás lepelleve-

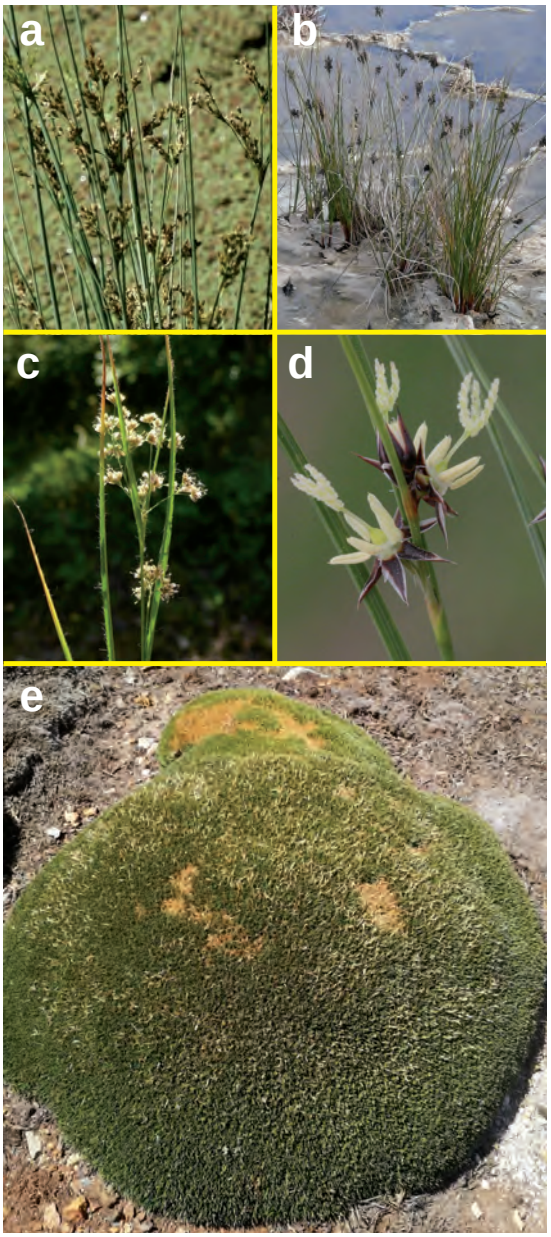



**9.81 ábra. a:** *Typha domingensis* (Texas, N. Taylor, CC BY-NC), **b:** *T. capensis* (Dél-Afrika), **c:** *Sparganium subglobosum* (Új-Zéland, M. Ford, CC BY-NC-SA), **d:** *Guacamaya superba* (Kolumbia, L. Miguel, CC BY-NC), **e:** *Rapatea paludosa* (Francia Guyana, accidentalshrike, CC BY-NC), **f:** *Thurnia sphaerocephala* (Brazília, N. Hartley, CC BY-NC), **g:** *Prionium serratum* (Dél-Afrika).

lek övezik. A *Thurnia* három faja Dél-Amerika északi felén honos. Virágaik tömött fejecskébe csoportosulnak (9.81f ábra). Tőlük távol, Dél-Afrikában él a laza bugás virágzatú *Prionium serratum* (9.81g ábra), amely megjelenésben jobban emlékeztet a következő két klád tagjaira. Nagy kolóniái csökkentik a kisebb folyók partvonalának erózióját.

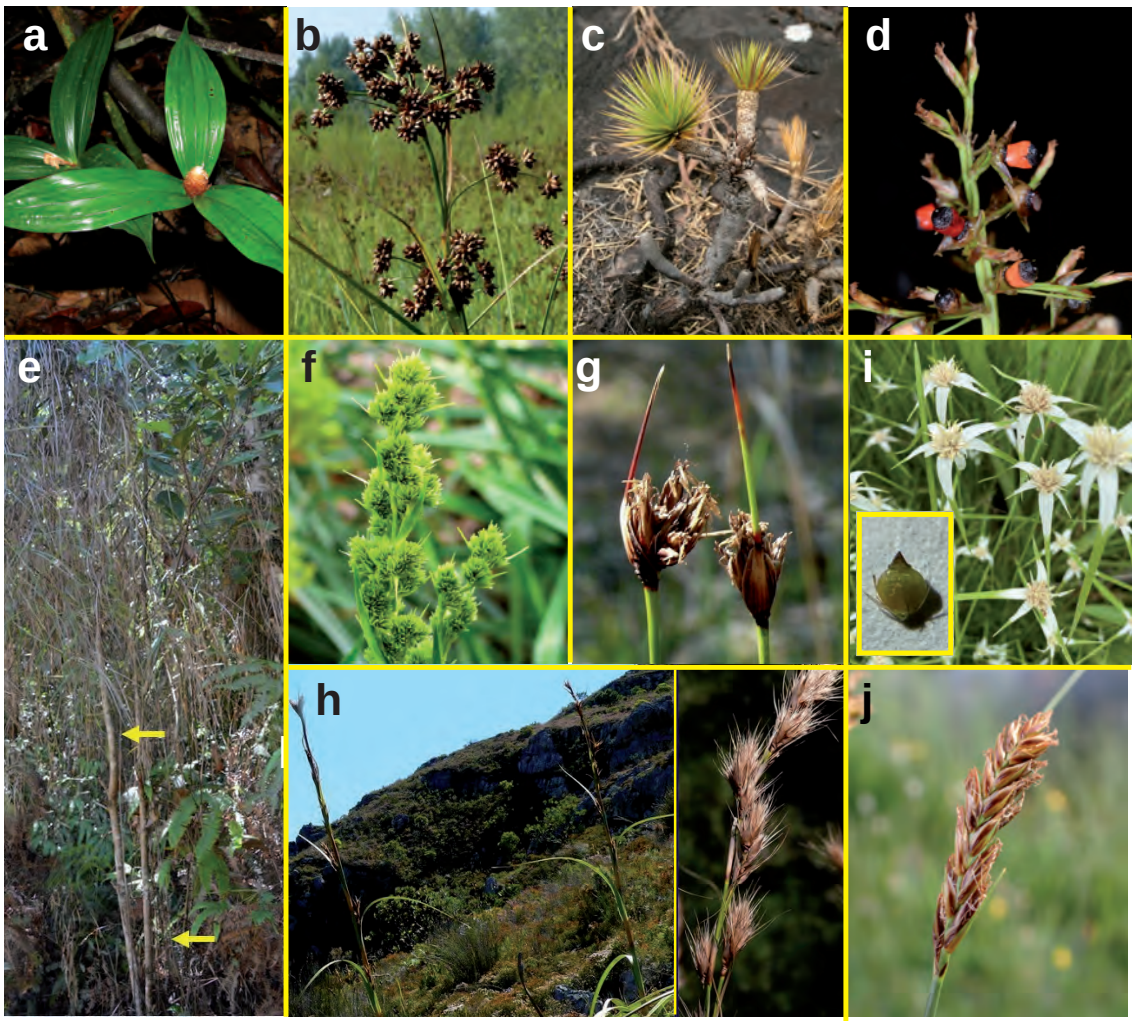
A molekuláris bizonyítékok mellett a merev szár, a hüvelyre és lemezre tagolódó, két vagy három sorban álló levelek, a hasonló jellegű mikropile, mikrosporogenezis és a kromoszómák morfológiája szól a következő két klád – egyértelmű – rokonsága mellett. Ők alkotják a redukált virágú egyszikűek egyik fő vonalát. A fentieken kívül az is összeköti őket, hogy nincs mikorrhizájuk, viszont az *Entorrhiza* génusz obligát gyökérparazita gombái csak rajtuk fordulnak elő. A sótűrés képessége több (összesen 60!) evolúciós vonalon, egymástól függetlenül alakult ki a két csoportban.

*Juncaceae* (szittyófélék, 450). Szemben minden korábbi nézettel, a szittyók nem a liliomfélék leegyszerűsödött virágú származékai, hiszen filogenetikailag meglehetősen távol esnek tőlük. Nyolc génusz tartozik ide. Lágyszárú, gyepes, rizómás vagy tarackos, többségében évelő növények, a legforróbb vidékeket kivéve szinte mindenütt előfordulnak. Száruk keresztmetszete mindig kör alakú, a levélhüvely nyitott. Virágaik sugaras szimmetriájúak, öt háromtagú örvből állanak (9.80b-c ábra). A két lepelkör egyforma, viszonylag jelentéktelen (barna, zöld, ritkán fehéres). A porzók száma 2–6. Vannak közöttük egyivarú virággal bíró fajok, amelyek kétlakiak. Szélbeporzásúak, a rovarok közvetítő szerepe ritka (ugyanakkor pl. a kínai *Juncus alloides* alig válogat beporzó rovarokban). A termés tok, sok apró maggal. Kifejezetten a mérsékelt, hűvös vagy hideg klímát kedvelik, éppen csak az Antarktiszról hiányoznak, a trópusokon a magas hegységekre korlátozódnak. Nedves területek lakói a *Juncus* (szittyó) nemzetség fajai, összesen 335 (nálunk 17). A fajok zöménél a levél erősen redukált, az ecsetszerű virágzatot ölelő murvalevél a szár meghosszabbításának tűnik, így a virágzat oldalállásúnak hat (pl. az óvilági *J. inflexus*, 9.82a ábra). A másik csoportban lévők nem ilyenek, fürtös virágzatuknak nincs mindig murvalevele (pl. *J. bufonius*). A *J. kraussii* (9.82b ábra) a déli félgömb sótűrő – inkább sóigényes (halofita) – faja, mocsarakban és folyótorkolatokban él Ausztráliában, Dél-Afrikában és Dél-Amerikában. Fontos talajstabilizáló, rostjaiért termesztik is. A második legnagyobb génusz a *Luzula* (perjeszittyó) 124 fajt számlál, ezek inkább az erdők növényei. Leveleik lapítottak, pillás szélűek, a virágzatot két murvalevél övezi. Magvaikat elsősorban hangyák terjesztik (myrmecochoria), amit a magon kifejlődő tápanyagban gazdag elaioszómák segítenek elő (9.7 cédula). A hazai 7 fajból kiemeljük a *L. luzuloides*-t, melynek lepellevelei fehéresek (9.82c ábra), míg az Alpok és a Pireneusok perjeszittyója, a *L. nivea* tiszta fehér. Európában van még egy génusz (mióta a *Juncus*-ról leválasztották), a kétfajos *Oreojuncus*, benne az arktikus és alpesi előfordulású *O. trifidus*-szal (9.82d ábra). Az Andok magas vonulatain három endemikus nemzetség található. Minden fajuk egyedei apróságok, sűrű és több méteres félgömbbe csoportosulnak, s így tipikus képviselői a kedvezőtlen magashegységi vagy tundra klímához alkalmazkodó párnanövény formának (pl. *Patosia clandestina*, 9.82e ábra).




**9.82 ábra. a:** *Juncus inflexus,* **b:** *J. kraussii* (Ny-Ausztrália), **c:** *Luzula luzuloides,* **d:** *Oreojuncus trifidus* (Ausztria, H. Schachner, CC0), **e:** *Patosia clandestina* (Chile, A.F.F. Fallau, CC BY).

*Cyperaceae* (palkafélék, 5700). Lágyszárúak, nagyrészt rizómás évelők, kisebb részben gyepes egyévesek. A szár többnyire háromoldalú (ritkán lapított vagy sokszögű), alapja fölött általában levéltelen, a levélhüvely zárt. A levél és szár bőrszöveti sejtjei kúpos kovatesteket tartalmaznak – ez minden más egyszikűtől megkülönbözteti őket. A virágzat általában összetett buga, több füzérkéből áll, változó szerkezettel, ritkábban csak egy füzérke vagy egyetlen virág van benne. A virág erősen redukált: lepelleveleik vagy egyáltalán nincsenek, vagy pedig szőr- és pikkelyszerű képletek formájában ismerhetők csak fel; egy murvalevél övezi. Porzó 1–3, a tetrádban fejlődő pollenből három elhal, majd beépül a negyedik falába (l. még *Epacridoideae*, 572. oldal). Bibe 3, a 2–3 termőlevélből csak egy magkezdemény fejlődik makkszerű zárt termessé. Ha a virág egyivarú, akkor a növény egylaki. Döntően szélbeporzásúak, de rovarbeporzás is felbukkan több független evolúciós vonalon. Az Antarktiszt kivéve minden kontinensen általánosan elterjedtek. A statisztikákat illetően a különféle irodalmi források eléggé egybehangzóak: 90–95 nemzetségbe sorolt kb. 5700 fajról számolnak be. A klád belső csoportjait Larridon et al. (2021) tárta fel igen részletesen, eredményeiket egy hatoldalas ábrán mutatták be. A *Cyperaceae* kladogramja szabályosan láncszerű/lépcsőzetes; az 1–16-tal jelölt kládokhoz különböző linnéi kategóriák vannak rendelve, rendkívül ingadozó számú génusszal és fajjal. Itt nem tárgyaljuk mind a 16-ot, és a leágazások sorrendjében csak a nagyobb fajszámú, illetve a hazai flórában meglévő génuszokat vesszük számba – kiegészítve néhány különlegességgel. Az alapi helyzetben lévő kládon (*Mapanioideae*) a virágzat korlátozott növekedésű füzérkékből (spicoid) áll, amiket két tarajos murvalevél vesz körül. A virág eltér a fenti általános jellemzéstől, egy-egy porzót pikkelyszerű murvalevél övez, a bibeszál pedig a füzérke csúcsán ül. A levél is szokatlan megjelenésű: széles, lapos, alapjánál nyélszerűen elkeskenyedő, három fő érrel. Az ideeső 186 faj pántrópusi vagy pedig a déli félgömb mérsékeltebb klímájú területein él. A *Mapania* (100) génusz kifejezetten trópusi elterjedésű, erdőlakó fajokból áll (pl. *M. assimilis*, 9.83a ábra). A testvérkládon (*Cyperoideae*) van a palkafélék túlnyomó többsége, náluk a füzérke „korlátlan" növekedésű. Az elsők között ágazik le a *Cladium* kládja, 3 fajjal. Nálunk is él az erőteljes, leveles szárú, nagy bugájú *C. mariscus* (éles télisás, 9.83b ábra) ami Ázsiában és Észak-Afrikában is megtalálható. Közeli rokona a *Microdracoides* egyetlen faja, a *M. squamosa* (9.83c ábra) Nyugat-Afrikából. Másodlagosan vastagodó (!) törzsét a tartósan megmaradó levélhüvelyek tömege borítja. A *Scleria* (258) fajok is bugás virágzatúak, az igen kemény makkocska termés egy csészeszerű képletben (hypogynium) ül (9.83d ábra). Megjelenésük rendkívül változatos: kevés vagy sok levél, pár centis vagy több méteres magasság, egy vagy akár 100 füzérke egy virágzatban. A trópusi afrikai *S. boivinii* (9.83e ábra) fák törzsének támaszkodik, így eléri a 10–12 m-es magasságot is, levelei veszélyesen borotvaélesek. Cserjésekben, másodlagos erdőkben áthatolhatatlan állományokat képezhet. A *Carpha* fajok (maximum egy tucat) Afrikában, Kelet-Ázsiában és Új-Zélandon fordulnak elő mocsaras, magas sótartalmú élőhelyeken. Füzérkéik tömött csomókban sorakoznak a száron (9.83f ábra). A következő kládon ismét van jó ismerős, a 153 fajos *Schoenus* nemzetségből a *S. nigricans* (csáté, 9.83g ábra). Nálunk nem túl gyakori, ugyanakkor Eurázsiában, Afrikában és Amerikában is él, lápokon, lápréteken. Fajtársainak zöme a déli félgömbön honos. A közeli rokon *Tetraria* kb. 40 faja főképpen dél-afrikai elterjedésű, hiszen 38-an csak az ottani fynbos vegetációban (9.14 cédula) lelhetők fel. A *T. thermalis* (9.83h ábra) magas termetű pionír növény, tüzeket követően gyorsan kihajt és elősegíti a növényzet felújulását. Terméseit páviánok fogyasztják. A következő kládot a *Rhynchospora* (tőzegkáka) génusz négyszáz faja alkotja, amiből nálunk már egy sincs, egykoron előfordult a *R. alba*. A fajok nagy része neotrópusi, egyedül Venezuelában 130-at találtak. Terméseik csúcsán gumót viselnek (9.83i ábra, kis kép), virágzatukat olykor látványos murvalevelek övezik (pl. *R. colorata*, 9.83i ábra). A *Blysmus* (kétsoroskáka) 3 fajának füzérkéi két sorban állanak a lapos virágzatban; a *B. compressus* (9.83j ábra) Európától a Himalájáig honos, nálunk igen ritka. Több kisebb kládot követően a *Scirpeae* csoport következik, legnagyobb nemzetségeik a *Scirpus* (45, erdeikáka) és az *Eriophorum* (15, gyapjúsás). A *Scirpus* fajok a mérsékelt öv mocsarainak, nedves élőhelyeinek a növényei, virágzatuk sokágú, rajtuk csomókba rendeződött füzérkékkel, egy csomóban akár 15-tel. Magas termetűek, elérik a 3 métert is. Nálunk két fajuk él. Észak-Amerika keleti felén honos a *S. cyperinus* (9.84a ábra), dús virágzatú növény, melynek hajtásait az indiánok számos célra felhasználták. A gyapjúsások a holarktikus régiótól Indokínáig megvannak, nedves réteken, hideg-hűvös klímában. Három fajuk hazánkban is él, de erősen csökkenő egyedszámban (pl. *E. angustifolium*, 9.84b ábra). A virágzatban vagy csak egy füzérke van, ha pedig több, akkor különböző hosszúságú kocsányon ülnek, virágaikban sok sertével, amelyek a termésen is megmaradnak és elősegítik a széllel történő terjedést. Kistestvére, a *Trichophorum* (kisgyapjúsás, 22) szára egy füzérkében végződik, hosszú sertékkel díszítve. Sűrűn gyepes lápi növények, elterjedésük holarktikus, de a magas hegyekben a trópusokon is megvannak, Ázsiában és Dél-Amerikában egyaránt. Nálunk valaha két fajt is jegyeztek, egyikük a *T. alpinum* (9.84c ábra) a Kőszegi-hegységben feltehetően csak az osztrák oldalon fordul elő. Ezután következik a *Cyperaceae* messze legnagyobb fajszámú csoportja, a *Carex* (sás) génusz a maga valamivel több, mint 2000

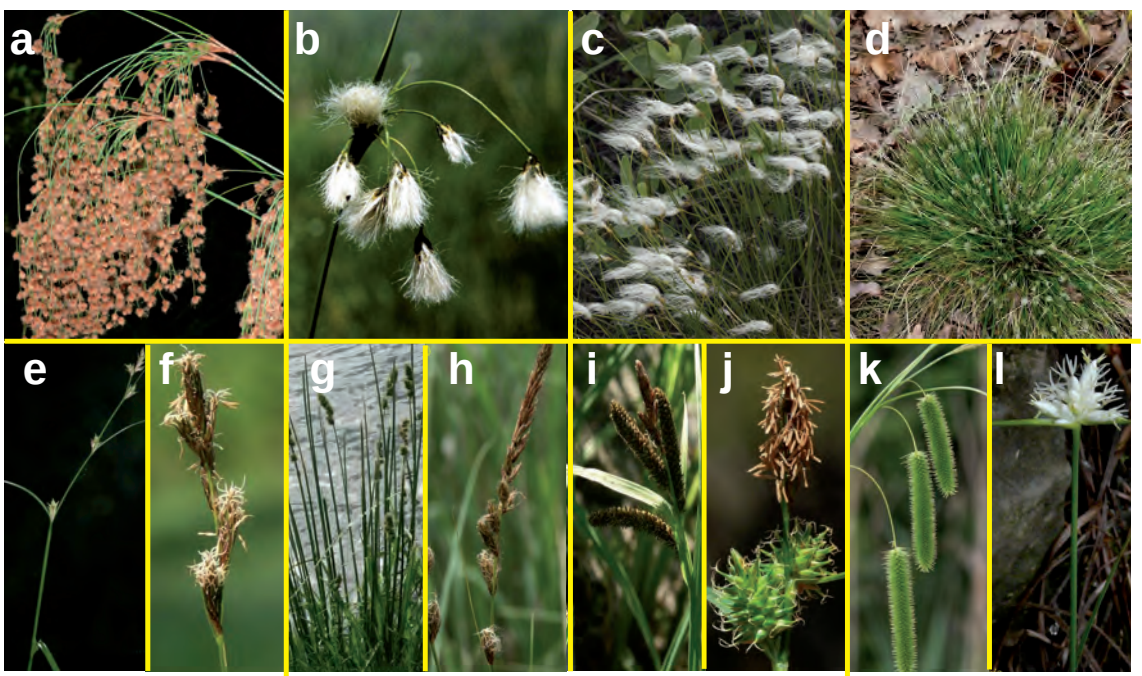



**9.83 ábra. a:** *Mapania assimilis* (Panama, J. Meerman, CC BY-NC), **b:** *Cladium mariscus*, **c:** *Microdracoides squamosa* (Kamerun, M. Schmidt, CC BY-NC-SA), **d:** *Scleria sumatrensis* (Tajvan, lecanorchis, CC BY-NC), **e:** *S. boivinii* – szára nyíllal jelölve (Madagaszkár, J. Galán, CC BY-NC-SA), **f:** *Carpha glomerata* (Dél-Afrika), **g:** *Schoenus nigricans*, **h:** *Tetraria thermalis* (Dél-Afrika), **i:** *Rhynchospora colorata,* kis kép: *R. globularis* (Texas, ubitex, CC BY-NC, illetve Alabama, D. Spaulding, CC BY-NC), **j:** *Blysmus compressus* (Szlovákia, M. Duffell, CC BY-NC).

fajával. A karikológia (carycology) tudománya csak velük foglalkozik. Nyílván a fajgazdagság is magyarázza, hogy igen nagy az ökológiai spektrumuk: a zsombékostól az erdőkig, a száraz sziklagyepekig, a homokdűnéktől és a sivatagokig mindenfelé előfordulnak, sok társulásban uralkodók. Az egész glóbuszon jelen vannak, de elsősorban a szubarktikus, mérsékelt övi és alpesi zónában találunk sok fajt, egyedül É-Amerikában mintegy 450-et. Magyarországon is honos vagy 70. A trópusi Afrika viszont igen szegény sásfajokban. Általános jellemzést nehéz adni róluk, szinte mindenben vannak kivételek. Rizómás vagy indás, ritkábban gyepalkotó évelők. Leveleik többnyire hosszúak és laposak, de bőven vannak más formák is. A levél és a szár találkozásánál találjuk a nyelvecske (ligula) nevű képletet. Többségük egylaki, a különböző nemű virágok általában külön füzérkében vagy fejecskében fejlődnek, melyek alakja feltűnően különbözik (heterosztachius), de vannak nagyszámú kivételek, és a füzérkékben mindkét nemű virág meglehet (homosztachius). Az első esetben a virágzatban inkább a porzósak vannak felül, a második típusnál a két nem helyzete változó. Női virágaikat palack alakú murvalevél (utriculum, tömlő) védi, ez csőrbe csúcsosodhat, vagy két ágban végződik. Benne alakul ki az egymagvú termés, ami a tömlővel együtt alkotja a szütyőt. A sok fajból itt természetesen csak néhányat tudunk kiemelni. A viszonylag kevés számú kétlaki fajból a *C. davalliana* (9.84d ábra) említhető: szárainak csúcsán egyetlen füzérke fejlődik. Tipikus európai-anatóliai faj, lápréteken találkozhatunk vele. A homosztachius sások közül a füzérkékben a termős virágok vannak felül a ritkás

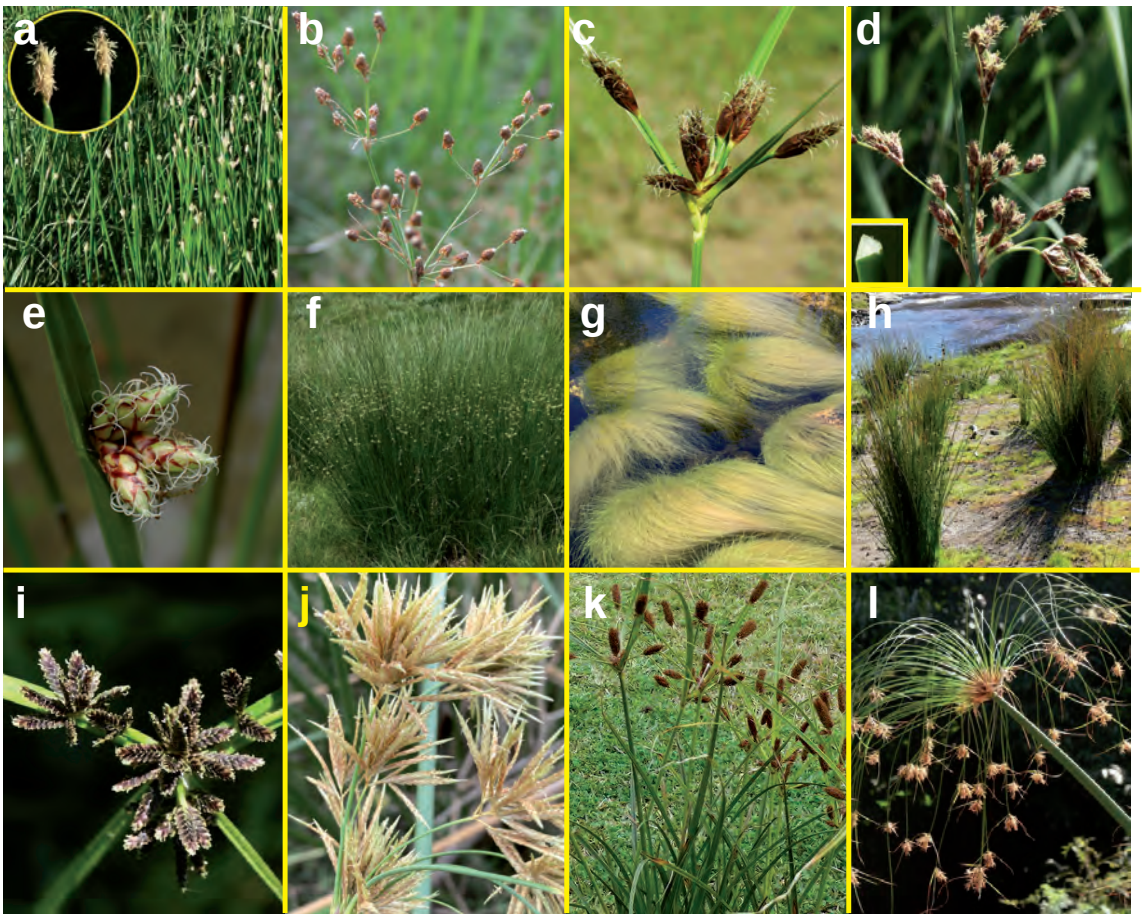
virágzatú, erdőlakó *C. remota* esetében (9.84e ábra). Európán kívül a Kaukázusban és Észak-Afrikában is honos. Hasonló a virágok elrendeződése a *C. praecox* (9.84f ábra) virágzatában is. Száraz gyepekben él, mérsékelt övi eurázsiai faj. A porzós virágok kerülnek felülre a *C. vulpina* (9.84g ábra) füzérkéiben. Elsősorban mocsárréteken, vízpartokon él, áreája a *C. remota*-éhoz hasonló, Tibettel kiegészítve. A *C. disticha* (9.84h ábra) virágzati szerkezete komplikáltabb: a legfelső füzérke termős, a középsők porzósak, a legalsók termősek, de az utóbbi két szinten vegyes füzérkék is vannak. A heterosztachius sások példája a *C. acuta* (9.84i ábra) magassásos rétek magas növénye, eurázsiai-észak-afrikai elterjedéssel. A *C. viridula* (9.84j ábra), az északi félgömb hűvös-mérsékelt régióinak lápjain honos. Bókoló termős füzérkéiről könnyű felismerni a hasonló elterjedésű *C. pseudocyperus*-t (9.84k ábra). Vannak a fenti – praktikus – osztályozásba kevéssé illeszkedő fajok is. Az Alpokban élő *C. baldensis* (9.84l ábra) virágzata például egyetlen tömör fejecske, benne a női füzérkék alul vannak. Korántsem biztos, hogy ezek a virágzati tulajdonságok tökéletesen magyarázzák a génuszon belüli filogenetikai viszonyokat, amelyek teljes tisztázása még messze van.

A következő klád is egyetlen génusz a linnéi osztályozásban, az *Eleocharis* (csetkáka), 300 fajjal. Levéltelen növények tartoznak ide, csupán levélhüvelyeik vannak a fotoszintetizáló szár legalján. Virágzatuk egyetlen füzérke a szár csúcsán. Mocsári és vízi élőhelyek kedvelői, egyes fajok alámerülten (is) élnek. A szár általában nem ágazik el, de a vízbe merült egyedek sok oldalágat fejlesztenek. A csoport taxonómiája nem könnyű, már csak a nagy fajon belüli fenotípusos variabilitás miatt sem – s valószínűleg a fajok számát emiatt nehéz megbecsülni is. Kozmopolita elterjedésű génusz, mint ahogy sok faja önmagában is az. Az *E. palustris* (9.85a ábra) például az északi félgömb mérsékelt övében általánosan elterjedt – nálunk is megvan, hét másik fajjal együtt, ugyanakkor bőven vannak ausztráliai, dél-amerikai és afrikai csetkákák is. Az *E. vivipara* egyike a „kétéltű" fajoknak, a szárazföldi egyedek C4-es fotoszintézist folytatnak, levelükben Kranz-anatómiával, míg a víz alatt élők szárában nincs Kranz-anatómia, a fotoszintézis pedig C3-as (vö. 9.8 cédula). E két állapot között váltani is tudnak. A kínai *E. dulcis* gyökerein fejlődő gumók emberi táplálkozásra alkalmasak. A *Cyperoideae* következő belső kládján (*Abildgaardieae*) 10 génusz van 570 fajjal. Messze elkerülik Európát, döntően trópusiak és szubtrópusiak, Afrikából, Ausztráliából, Délkelet-Ázsiából és Amerikából. Legnagyobb a *Fimbristylis* nemzetség a maga 320 fajával. Bordázott száruk van, ami keresztmetszetben nem mindig háromszögű (hanem lapított, pl. az észak-amerikai *F. autumnalis* esetében, vagy ötszögű, a trópusokon terjedő *F. quinquangularis*-nál, 9.85b ábra). Virágzatuk általában sokszorosan összetett, nyeles füzérkékkel. Nem meglepő módon ezek is a vizes élőhelyeket részesítik előnyben. Ezután




**9.84 ábra. a:** *Scirpus cyperinus* (North Carolina, D. Goldman, CC BY-SA), **b:** *Eriophorum angustifolium*, **c:** *Trichophorum alpinum* (Szahalin-sziget, S. Nesterova, CC BY-NC), **d:** Carex *davalliana,* **e:** *C. remota,* **f:** *C. praecox,* **g:** *C. vulpina,* **h:** *C. disticha,* **i:** *C. acuta,* **j:** *C. viridula,* **k:** *C. pseudocyperus,* **l:** *C. baldensis.*

megint egygénuszos klád következik, a kozmopolita *Bolboschoenus*, mindössze 15 fajjal. Nálunk régen egyről tudtunk, ma inkább négyről-ötről, elsősorban a *B. maritimus* (zsióka) felbontásának köszönhetően. Az újak közötti különbségek nem túlzottan feltűnőek, a virágzati ágakban és a makkocska termés sajátságaiban mutatkoznak. Tipikus halofitonok, a *B. yagara* (9.85c ábra) kivételével, amelyet Kelet-Ázsiából ismertek csak eredetileg, de nemrég Közép-Európában is kimutatták jelenlétét. Minden zsióka faj szára csomókkal tagolt, háromélű. Még három klád következik. Az elsőben a *Schoenoplectus* (egyszerűen: káka), az 5 hazai faj nagy arányban képviseli a kifejezetten mérsékelt övi elterjedésű nemzetséget, melyben összesen 19 van. Hosszú, gumós rizómával terjednek, száruk nem csomós, leveleik általában a levélhüvelyre szorítkoznak. A virágzat alatt viszont van murváskodó levél, ami a szár folytatásának tűnik, így a virágzat oldalt álló (pszeudolaterális). A *S. lacustris* Eurázsiában, Afrika északi részén és Ausztráliában is honos, állományalkotó vízparti növény. A *S. litoralis* (9.85d ábra) ugyancsak vízparti, elterjedése a trópusokra is áthúzódik. Az első szára hengeres, a másodiké háromélű. A hasonló *Schoenoplectiella* (64) következik, benne két hazai fajjal (*supina, mucronata*, 9.85e ábra), amelyek, sok egyéb fajjal együtt, a molekuláris vizsgálatoknak köszönhetően kerültek ebbe a 20 éve kialakított taxonba. Itt találjuk a nyugat-afrikai Bioko-sziget (Egyenlítői Guinea) endemizmusát, a *S. heptangularis*-t, melynek szárkeresztmetszete szabálytalanul hétszögű. A *Cyperaceae-Cyperoideae* záró kládjára (*Cypereae*) is jut nyolc nemzetség és 1130 faj. A *Scirpoides* (szürkekáka) füzérkéi kerekded fejecskében állanak, ami magános vagy többesével áll. A hat faj erősen szórt elterjedésű (Dél-Afrika, Kanári-szigetek, Mexikó). Az egyetlen eurázsiai a nedves réteken, homokos talajon nálunk is honos *S. holoschoenus* (amit Linné eredetileg *Scirpus romanus* néven ismertetett, 9.85f ábra). A déli félgömbön él a legtöbb az *Isolepis* 70 fajából, de északon is van néhány, és egy (*I. setacea*) nálunk




**9.85 ábra. a:** *Eleocharis palustris,* **b:** *Fimbristylis quinquangularis* (Japán, Keisotyo, CC BY-SA 3.0), **c:** *Bolboschoenus yagara* (Csehország, A. Zvára, CC BY-NC), **d:** *Schoenoplectus litoralis*, **e:** *Schoenoplectiella mucronata* (Hong-Kong, esdena, CC BY-NC), **f:** *Scirpoides holoschoenus*, **g:** *Isolepis digitata* (Dél-Afrika, N. Küffer, CC BY-NC), **h:** *Ficinia nodosa* (Dél-Afrika). **i:** *Cyperus fuscus*, **j:** *C. articulatus* (Eswatini, L. Loffler, cc BY-NC), **k:** *C. thunbergii* (Dél-Afrika), **l:** *C. papyrus*.

is megvan. Kistermetű, fonalas szárú, higrofil, gyepes növények. Az *I. digitata* (9.85g ábra) vízesésekben, patakok szikláin, alámerülten él. A *Ficinia* (90) trópusi, illetve déli elterjedésű, dél-afrikai géncentrummal (9.85h ábra). Virágzatuk pszeudolaterális, jellegzetességük a ginofórium, a termő rövid nyele a virágon belül. A *Cyperus* (palka) nagyon fajgazdag (955), a mérsékelt, szubtrópusi és trópusi öv – többnyire – vízi, vízparti növényei. Füzérkéikben a virágok általában két sorban állanak, a füzérkék ernyőszerű virágzatot alkotnak. Száruk levéltelen, sokszor a klasszikus háromélű típust képviseli, de bőven vannak körkörös keresztmetszetűek is. Tőleveleik fűneműek. Magyarországon nyolc faj él; egyikük, a *C. fuscus* (9.85i ábra) eurázsiai–észak-afrikai faj, egyike a kevés egyévesnek ezen a kládon. A *C. esculentus* meleg égövi növény, termesztik is (elsősorban takarmánynak), ugyanakkor erősen inváziós világszerte, életformája egyéves vagy évelő. A *C. pannonicus* nemcsak Pannóniában honos, elterjedési területe Ausztriától Mongóliáig húzódik. A pántrópusi *C. articulatus* (9.85j ábra) szárát interszeptumok tagolják. Amazóniában jól ismert fűszer és gyógynövény, hajtásait a kézművesipar hasznosítja Dél-Afrika flórájából a *C. thunbergii* (9.85k ábra) emelhető ki; másfél méteres erőteljes növény. A legerőteljesebb azonban egy másik afrikai, a *C. papyrus* (egyiptomi papirusz, 9.85l ábra): általában 4–5 m magasra nő, de a kenyai magashegységekben mértek már 9 méterest is. Háromoldalú, egy oldala max. 18 cm széles. Mára csaknem teljesen eltűnt a Nílus deltavidékéről, ugyanakkor nagy állományokat alkot Afrika trópusi területein; másutt inváziós is lehet. Ernyőjét akár 1000 ág is alkothatja, mindegyik végén füzérkével. A sásfélék közül talán ennek a legnagyobb a kulturális jelentősége (9.24 cédula).

*Mayaca* (5). Álámerült, legyökerező hínárok, első látásra korpafüvekre emlékeztetnek. Sugaras virágaik a levelek hónaljában fejlődnek, alapszámuk 3, a két lepelkör különböző, a belső lepel élénk színű. Főleg trópusi vizekben élnek, 4 fajuk újvilági, egy pedig közép-afrikai. A *M. fluviatilis* (9.86a ábra) az USA-tól Argentínáig honos, hajtása akár az egyméteres hosszúságot is elérheti. Élénkzöld színe miatt kedvelt akváriumi disznövény.

*Eriocaulaceae* (1300). Mondhatnánk, ez a 7 génuszos csoport felel meg az egyszikűek „fészkeseinek”. Apró, párta nélküli, főleg egyivarú virágaik fejecskébe tömörülnek, amelyet hártyás fellevelek vesznek körül. A fejecskék magánosan vagy ernyőszerű virágzatban, de mindig egy hosszú tőkocsány végén állanak. Leveleik tömött rozettát formálnak. Elsősorban nedves élőhelyek lakói, de vízfelszínen úszó fajaik is vannak. Elterjedésük gyakorlatilag pántrópusi, megvannak a mérsékelt övben, és felhatolnak 4000 m-es tengerszint feletti magasságba is. Az *Eriocaulon* 490 faja meglehetősen egységes megjelenésű (9.86b–c ábra). Az *E. aquaticum* Kanada és USA mellett a Brit-szigeteken is megjelenik. Az alámerült *E. decangulare* a $CO_2$-t az iszapból veszi fel jól fejlett gyökérzetével. Az előzőnél morfológiailag változatosabb *Paepalanthus* nemzetség is számol vagy 500 fajjal, de ez erősen függ a taxonómiai felfogástól. A döntő többség (>450) Brazíliában honos, de eljutnak az USA-ig és van pár afrikai és japán faj is. A *P. bromelioides* (9.86d ábra) levélrózsája vizet

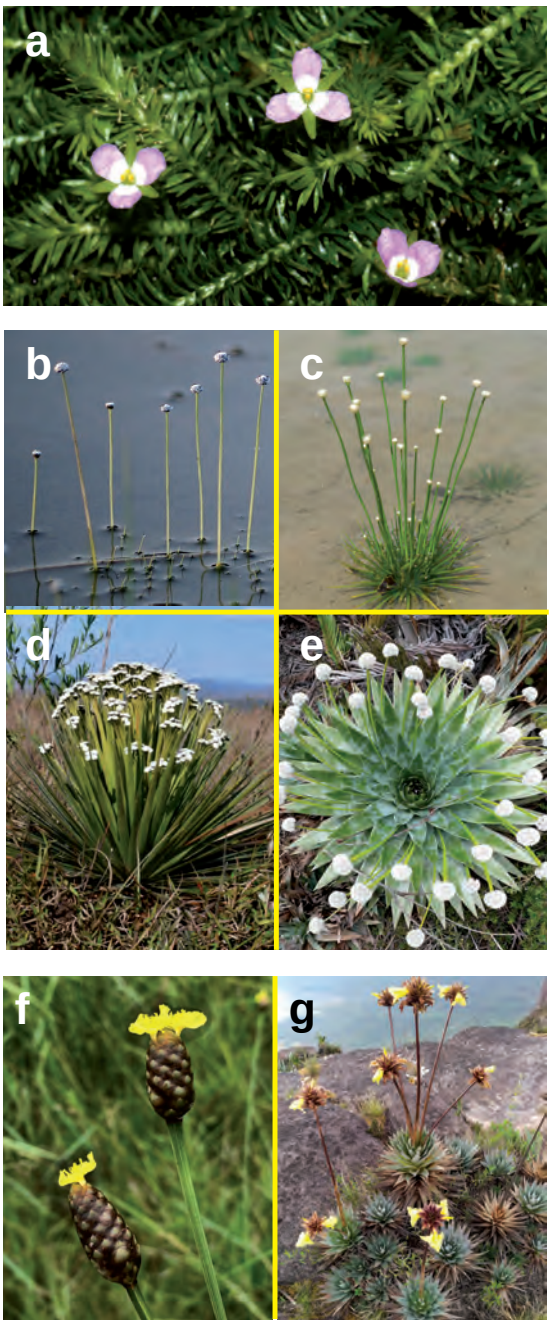
**9.24 cédula: A papír és a papirusz**

A papiruszsás egyes részei ehetők, szárából pedig tutajok és csónakok készíthetők. A biológus hátterű norvég etnográfus-felfedező T. Heyerdahl (1914–2002) például ebből készíttette a Ra és Ra II nevű hajóit, amivel be akarta bizonyítani, hogy az Atlanti-óceán áthajózása Kolumbusz előtt is elvileg lehetséges volt. Első hajójával 1969-ben kudarcot vallott, de egy évre rá a másodikkal sikeresen eljutott Barbadosig. A csónakkészítés ötlete természetesen nem volt eredeti, hiszen már az ókori egyiptomiak is építettek papiruszhajókat. Kulturális szempontból azonban talán ennél is fontosabb volt egy másik felhasználási terület, a papír. Leletek bizonyítják, hogy ezt már a Kr. e. harmadik évezredben is ismerték. A szár rostos belső részét vékony csíkokra szabdalták, ezeket egymás mellé illesztve lapos lemezeket kaptak, és végül két ilyen lemez átlós irányú összeragasztásával és préselésével kapták meg a papírt. Sok ilyen lemez egybefűzésével állították elő a papirusztekercseket. A papirusz több ezer éven át volt használatban Európában is, míg végül felváltotta az állati bőrből készült pergamen majd a kínai módra készített, jóval olcsóbb papír ma ismert változata. A papiruszt persze ma is termesztik, de elsősorban tetőfedésre, kosárfonásra, szőnyegkészítésre használják. Mindenesetre Egyiptomban a turisták szinte minden bazárban vehetnek papiruszra nyomtatott ókori egyiptomi festményeket – melyhez egy (kínai módon készült) papírra nyomtatott eredetigazolást is mellékelnek:



Kinában is évezredekkel ezelőtt kidolgozták a papírkészítés módszerét, leginkább bambusz és eperfa levele volt a nyersanyag.

raktároz, nitrogénszükségletéről a rajta élő pókok és az alatta élő termeszek „gondoskodnak”. A *P. alpinus* (9.86e ábra) a kolumbiai páramo vegetáció tagja, azaz igazi magashegységi faj. Rozettája kövirózsaszerű,




**9.86 ábra. a:** *Mayaca fluviatilis* (Georgia USA, B. Finzel, CC BY-SA), **b:** *Eriocaulon aquaticum* (Ontario, A. Fyon, CC BY-NC), **c:** *E. cinereum* (Tajvan, ntm-bio, CC BY), **d:** *Paepalanthus bromelioides* (Brazília, J. Santore, CC BY-NC), **e:** *P. alpinus* (Kolumbia, S. Liliana, CC BY-NC), **f:** *Xyris platylepis* (Mississippi, J. Wright, CC BY-NC), **g:** *Orectanthe sceptrum* (Venezuela, a_f_r, CC BY-NC).

belőle sok tőkocsány emelkedik ki. A legmagasabbra hatoló *P.* fajok szabályos párnanövények.

*Xyridaceae* (403). Tőlevélrózsásak, virágzatuk hosszú tőkocsányon fejlődik, a virágok feltűnőek, de hamar elhervadnak. A bennük lévő staminódiumok erősen szőrösek. Általában vízhez kötöttek, elsősorban meleg vidékek mocsarainak, nedves rétjeinek lakói, fénykedvelők. Pántrópusi és szubtrópusi elterjedésűek, az 5 génuszból négy csak Dél-Amerikában honos, a névadó *Xyris* pedig a többi kontinensen is. A 403 fajból 380 ebbe a génuszba tartozik. Vékony levelű, gyepes növények, a tőkocsány végén álló tobozszerű virágzatukban sűrűn álló merev murvalevelek vannak, és csak a felsőknél találunk egy-egy virágot (pl. *X. platylepis*, 9.86f ábra). A külső lepellevelek murvalevélszerűek, a belsők színesek. A másik négy nemzetség fajai jóval szűkebb elterjedésűek, leginkább a Guyanai-pajzs szigetszerűen kiemelkedő táblahegyeinek lakói (9.25 cédula). Az *Abolboda* 21 fajából a többség a tepuik lakója, az *Orectanthe* két faja is több tepuin megvan, így az *O. sceptrum* (9.86g ábra), ami a legismertebb táblahegy, a Mt. Roraima egyik nevezetessége. Az *Achlyphila disticha* egyetlenegy nemzeti parkban él.

*Restionaceae* (540). Az első azon növénycsoportok közül, amelyek már erősen emlékeztetnek a pázsitfüvekre. Az idetartozó fajok (45–48 génuszban) jelentős része (kb. 330) Fokföld bennszülöttje, a tápanyagban szegény talajokon fejlődő fynbos vegetácó (9.14 cédula) fő összetevője (az erikák és a próteafélék mellett). A többiek Afrika északabbra eső területein, Madagaszkáron és Ausztráliában élnek, Új-Zélandon négy van, s még Dél-Amerikában és a trópusi Ázsiában is akad néhány. Az Egyenlítőt ez utóbbi helyen lépik át. A dél-amerikai *Apodasmia* (4) *chilensis* és az új-zélandi *A. similis* taxonómiai közelsége azt sejteti, hogy a chilei faj 30 millió éve vándorolhatott erre a kontinensre. Rizómás, erősen redukált levelű, sokszor erőteljes és fotoszintetizáló szárú kétlaki növények (kivéve 35 fajt, l. lentebb), kis virágokkal. Különlegességük a virágzat erős ivari dimorfizmusa: a termősben egy nagyobb, a porzósban 2–10 kisebb füzérke van. Első látásra leginkább nagy termetű szittyókra vagy – csomós száruk folytán – kis bambuszokra emlékeztetnek. Minden faj szélbeporzású, termésük tok v. makkocska, ami egyes fajoknál a rajta lévő szárnyak révén széllel terjed. A fynbosra jellemző gyakori tüzek fő táplálói, magról vagy rizómáról regenerálódnak. Mérések szerint a füst jelentősen fokozza a mag csírázóképességét. Egyes területeken nagy állományokat alkothatnak, mintegy átvéve a fűfélék „szerepét”. A *Restio* (168) a legnagyobb génusz, összes faja Dél-Afrikában él. A *R. dispar* (9.87a ábra) nádszerű, a női példányok jóval magasabbak a hímeknél (erre az eltérésre utal a faj neve), elérik a 2 m-t. Megjelenésében csenkeszekre emlékeztet a *R. festuciformis*. A levél maradványai

**9.25 cédula: Tepuik – szigetek a szárazföldön**

A Guyana-pajzsról, mint különleges növények előfordulási helyéről ebben a fejezetben már többször szóltunk (pl. az *Orchidaceae, Bromeliaceae,* és *Rapateaceae* esetében). A kb. egymillió km$^2$-es terület a Föld egyik diverzitási forró pontjának tekinthető, az endemizmusok nagy részesedésével: az itt honos kétéltűek fele, a hüllők negyede, a májmohák 10%-a és még a madarak 8%-a sem fordul elő másutt. A zárvatermő fajok száma meghaladja a 13,000-et, melynek 42%-a bennszülött (vö. a dél-afrikai fynbossal, 9.14 cédula). A pajzs magasabban fekvő területei alkotják a nagyrészt Venezuela területére eső Guyanai-magasföldet, melyet jelentős részben trópusi esőerdő kisebb részben szavanna borít. Az erdő-szavanna zónából száznál is több meredek oldalú táblahegy emelkedik ki. Ezeknek a tepuinak nevezett lapos tetejű, szigetszerűen elszórt hegyeknek a biodiverzitása még a Guyanai-pajzson belül is kiemelkedően nagy. A tepuik mindösszesen kb. 5000 km$^2$-es területéről eddig 2600 növényfaj került elő, ezek 40%-a a táblahegyek bennszülöttje, 25% pedig csak egyetlenegy tepuin fordul elő! A fauna és flóra története, az itteni fajok evolúciós háttere már régóta izgatja a szigetbiogeográfiával foglalkozó kutatókat. A legfontosabb tényező a tepuik kialakulása: elsősorban prekambriumi homokkőből állanak amely mintegy 300 millió évvel ezelőttig teljesen befedte a gránitos alapkőzetet. A homokkő lassú eróziója vezetett ahhoz, hogy 70 millió évvel ezelőtt már csak a táblahegyek[1] utaltak a korábbi geológiai viszonyokra. Kézenfekvőnek tűnik tehát, hogy az így kialakult fizikai elkülönülés volt a fő mozgatóereje a korábban egységes populációk szétválásának, az allopatrikus fajképződésnek. Az élőlények különböző csoportjai azonban igencsak eltérően viselkedhettek, hiszen mások a terjedési, vándorlási és életmódbeli sajátságaik. Így érthető, hogy még vagy tíz további hipotézis látott napvilágot olyan folyamatokról, amelyek a későbbiekben igencsak bonyululttá tették az összképet (Rull & Vegas-Vilarrúbia 2020). Egyik ilyen a glaciálisok és interglaciálisok szerepét veszi tekintetbe. Lehűléskor a növények jelentős része a magas hegyekből lefelé vándorolhatott, de a felmelegedéssel járó interglaciálisokban ez a tendencia megfordult. Mindez a fajok hibridizációját, adaptív szétsugárzását és új ökológiai nichekhez való alkalmazkodását segíthette elő. A változatosságot viszonylag állandó klimatikus viszonyok között is csak növelte az állatok által vagy a széllel terjesztett növényi propagulumok sokasága. Mohaspórák a területen kívülről is érkeztek, s ezzel magyarázható, hogy sok májmohafaj eredete az Andok-beli géncentrumra vezethető vissza. Amit ma látunk tehát az sok, párhuzamosan zajló folyamat eredőjeként jött létre.

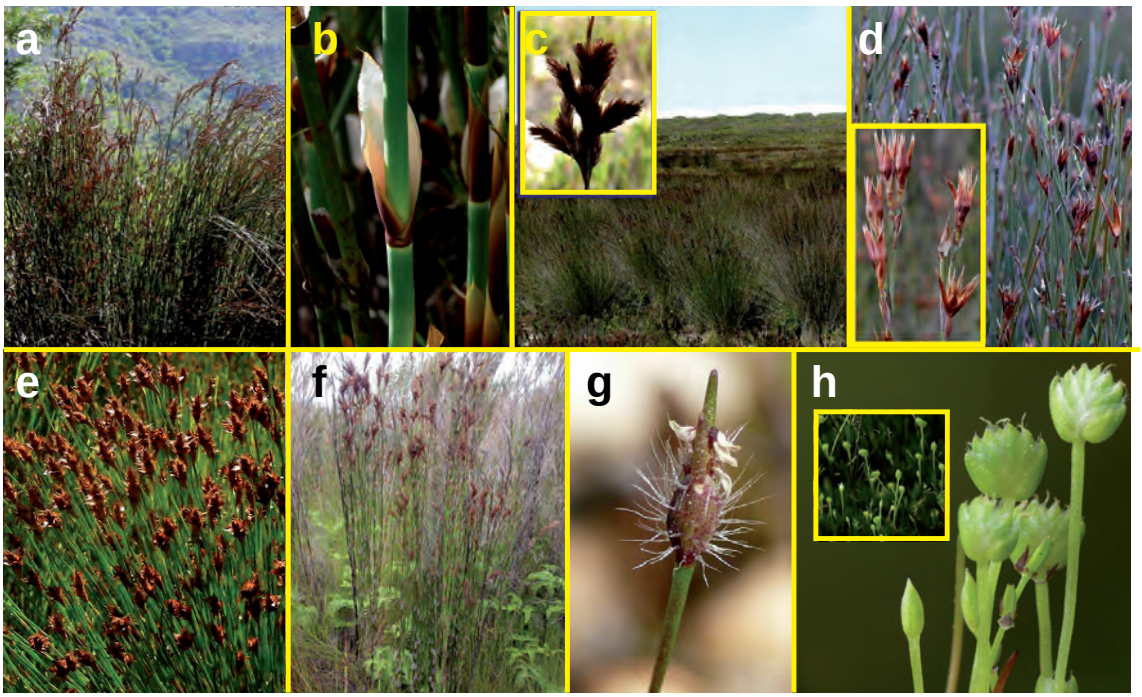
1 Az Auyán tepuin van a Föld legmagasabb vízesése, az Angel, melynek magassága 21 m híján egy kilométer.

leginkább feltűnőek a hasonló elterjedésű *Elegia* esetében (50, 9.87b ábra). A fynbos kizárólagos nemzetsége a nagy területeket beborító *Thamnochortus* (34, 9.87c ábra), melynek egyes fajai 2–3 méter magasra is megnőnek. Az *Elegia* és *Thamnochortus* nagy számban termel meddő terméseket, ennek oka még ismeretlen. A *Ceratocaryum argenteum* 1 cm-es termése trágyaillatú, s ennek megfelelően ganajtúró bogarak terjesztik. A *Willdenowia* (12, 9.87d ábra) rokonsági körében a makkocska rövid, húsos nyelet visel, ami a hangyákkal történő terjesztést segíti. Az erős rizómájú *Platycaulos* (12) *callistachyus* (9.87e ábra) patakok partján könnyen megkapaszkodik még árvíz idején is. Új-Zéland északi szigetének bennszülöttje, dagadólápok növénye a *Sporadanthus* (8) *ferrugineus* (9.87f ábra). A lecsapolások miatt áreája jelentősen lecsökkent. Ebbe a kládba ékelődik be a korábbi *Centrolepidaceae* család 35 tőkocsányos, egylaki faja, benne apró vagy közepes termetű, mohaszerű növényekkel. A *Restio*-k csíranövényeire emlékeztetnek, ezért a pedomorfia (juvenilis kinézetű, de ivarérett szervezet) lehetséges példájaként említik őket. A *Centrolepis*-ek „felelősek" azért, hogy a klád az északi félgömbön is jelen van, ugyanakkor a génusz 20 faja csak Ausztráliában él. A *C. pilosa* (9.87g ábra) talán a legtermetesebb, eléri a 90 cm-t. Az *Aphelia* (6) lapított füzérkéiben két sorban állanak a virágok, alul a porzósak (9.87h ábra). A dél-amerikai *Gaimardia australis* esete hasonló az *Apodasmia*-hoz, három rokona él Ausztráliában.

*Flagellaria* (5). Paleotrópusi kúszónövények. Hajtásaik villásan elágazók (szimpodiálisak), nagy leveleik kacsban végződnek, leveleiket két apró fülecske övezi. A *F. indica* (9.88a ábra) a legelterjedtebb, esőerdei faj, másfél cm vastag szára akár 15 m magasra is felkapaszkodik. Apró, illatos fehér virágaiból a porzók hosszan kiállanak, alapszámuk 3, virágzatuk buga. A termés piros színű csontár.

*Joinvillea* (3). Első látásra alig térnek el a pázsitfüvektől, magasra növő évelők, bugás virágzattal (9.88b ábra). Virágaik sugarasak, kétivarúak, 3-as alapszámmal, termésük húsos falú csontár. A csendes-óceáni szigetvilágban és a Maláj-félszigeten élnek.

*Ecdeiocoleaceae* (3). Két génuszba sorolt három faj van mindössze ezen, a *Joinvillea*-val testvércsoporti kapcsolatban álló kládon. Mindegyik Ny-Ausztrália endemizmusa. Erősen gyepes, egylaki növények, kúszó rizómával. Virágaik alapszáma 3, füzéres virágzatuk hím és női virágú „emeletekre" tagozódik, az *Ecdeiocolea* (2, 9.88c ábra) esetében elsősorban termős-porzós-termős-porzós-termős sorrendben. Egy növényen egyszerre csak az egyik nem virágzik, így az önbeporzás kizárt – a szélbeporzás viszont nem. Termésük tok. A harmadik faj a *Georgeantha hexandra.*

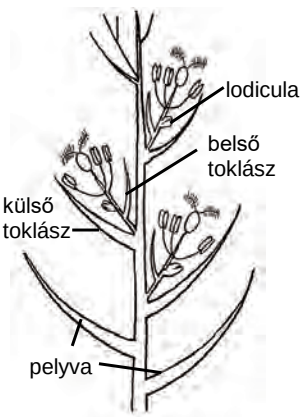



**9.87 ábra. a:** *Restio dispar,* **b:** *Elegia capensis*, c: *Thamnochortus insignis,* **d:** *Willdenowia incurvata,* **e:** *Platycaulos callistachyus* (mind Fokföld), **f:** *Sporadanthus ferrugineus* (Új-Zéland, Kalapos T.), **g:** *Centrolepis pilosa*, **h:** *Aphelia brizula* (mindkettő Ny-Ausztrália).




**9.88 ábra. a:** *Flagellaria indica* (Tajvan, taiwan_reevesia, CC BY-NC), **b:** *Joinvillea plicata* (Új-Kaledónia, S. Carnahan, CC BY), **c:** *Ecdeiocolea monostachya* (Ny-Ausztrália).

*Poaceae* (pázsitfűfélék, 12.000). A 800 génuszba sorolt fajok többsége lágyszárú, de idetartoznak a trópusok magasra növő, elfásodó bambuszai is. Nálunk 70–72 nemzetség kb. 210 faja jelenik meg, ami a virágos flóra 10%-át teszi ki. A szár csomókkal internódiumokra tagolt, keresztmetszete kör vagy ellipszis alakú, belül többnyire üreges (szalmaszár). Leveleik két sorban állanak, lemezre és hüvelyre tagolódnak, ezek találkozásánál áll a nyelvecske (ligula) és a fülecske (auricula). A levélhüvely szorosan körülöleli a szárat, de szélei ritkán nőnek össze. A csomókon és a levelek alapján lévő merisztéma folytonosan osztódik, biztosítva az erősen legelt vagy taposott füvek túlélését. Egyszerű virágaik szerkezete egyértelműen elválasztja őket a *Poales* többi taxonjától, és közös származásuk egyik



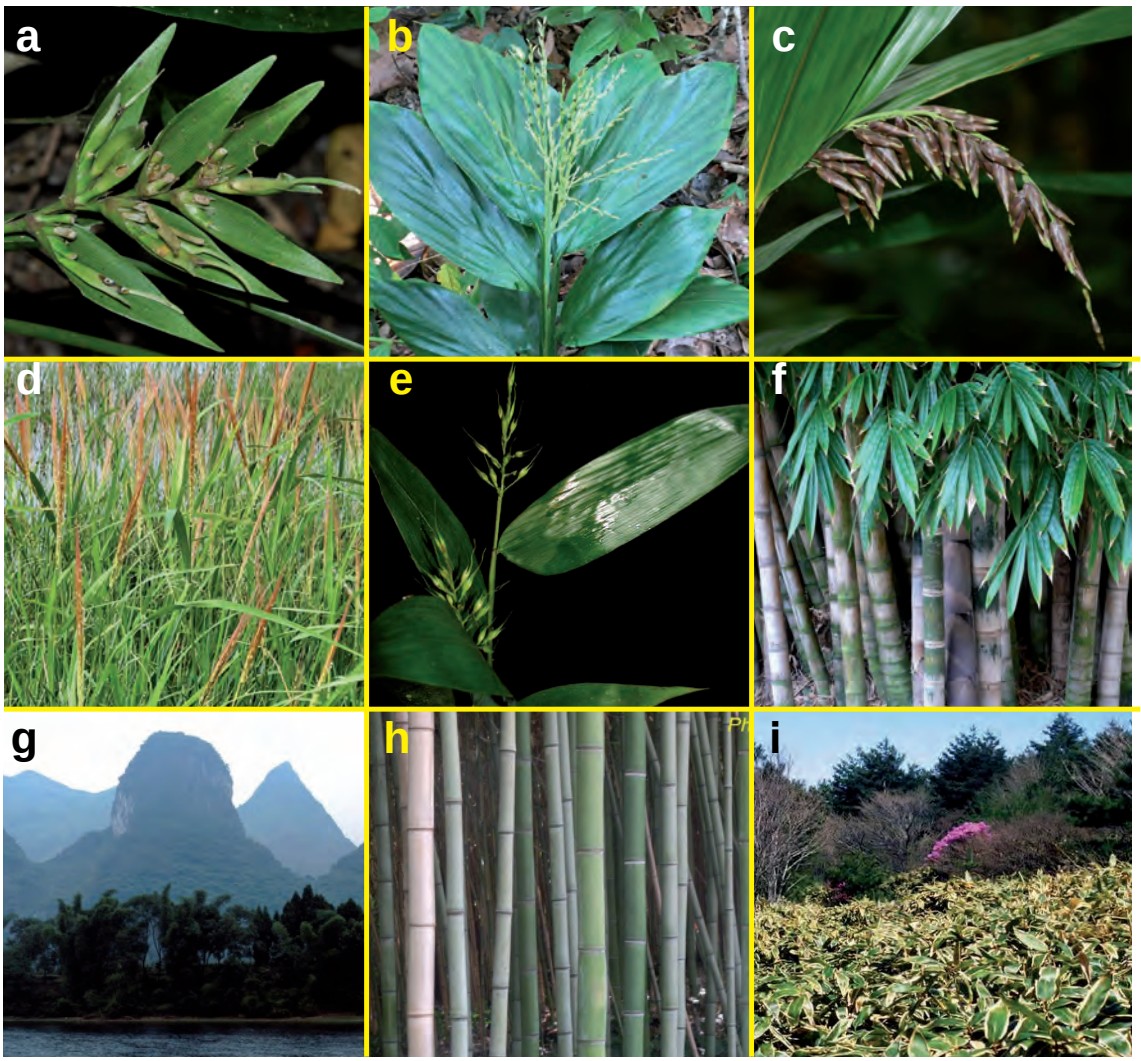

**9.89 ábra.** Egy átlagos pázsitfű füzérke szerkezete.

fő bizonyítéka – amit a molekuláris módszerek csak megerősíteni tudnak. A virágzat alapegysége a füzérke (9.89 ábra), melynek aljában pelyvák (általában 2) állanak. A füzérkék összetett virágzatba – többnyire bugába vagy kalászba egyesülnek. A füzérke tengelyén két sorban a külső toklászok váltakoznak, ezek hónaljában nőnek az apró virágocskák. A virág tengelyén a belső toklászt, majd két (v. három) apró pikkelyt, a virágot nyitó lodiculákat (lepelserte) találjuk. Ezt követi az általánosan három (olykor kevesebb vagy több) porzó és az egyrekeszű termő. A bibe tollas, a magház felső állású. Az egyetlen magkezdemény fala éréskor összenő a termő falával, így hozva létre a jellegzetes szemtermést – ami nem teljesen általános. Az embrió oldalsó helyzetű, erősen módosult képlet (scutellum). A pázsitfüvek túlnyomó része szélbeporzású, az érett temést tartalmazó füzérkéket gyakran állatok terjesztik. Fontosságukat nehéz lenne alábecsülni, hiszen számos fajukat igen nagy területen termesztik világszerte. Sok pázsitfűféle pedig különféle növénytársulások domináns összetevője, a trópusoktól a hideg övig. Becslések szerint a földi növénytakaró 25%-án füvek dominálnak. Mindez összefügg a füvek C3 és C4 típusú fotoszintézisével (l. 9.8 cédula). A C3-as a mérsékelt klímájú területeken élő füvekre jellemző elsősorban. A C4-es folyamat igen hatékony, nagy biomasszát termel, de leginkább a trópusi fajokra jellemző. A *Poaceae* kladogramján alapi helyzetben két neotrópusi esőerdei nemzetség található (*Anomochloa, Streptochaeta*) négy fajjal. Még nincs is füzérkéjük, a bibe nem tollas, a levéllemez széles és alapja felé elkeskenyedik (álnyél), benne erős középérrel. Az *A. marantoidea* (9.90a ábra) Brazíliában honos alacsony tengerszint feletti magasságon. Hosszú ideig csak az Európába hozott üvegházi példányokat ismerték, mígnem 1976-ban rátaláltak három vad – és erősen veszélyeztetett – populációjára. Ezután az egyvirágú füzérkével jellemezhető, ugyancsak trópusi *Pharoideae* klád következik 12 fajjal. A dél-amerikai *Pharus* (7) levelei álnyelesek, visszás tojásdadok, ferdén futó erezettel (9.90b ábra), virágaik egyivarúak. A következő csoportban, a *Puelioideae*-n hasonló növényeket találunk, s megjelenik a többvirágú füzérke. A *Puelia* fajok (5, pl. *P. olyriformis*, 9.90c ábra) a trópusi Afrikában honosak. Mivel ez a három klád, és a *Poaceae* tesvércsoportja (*Joinvillea* + *Ecdeiocoleaceae*) az egykori Gondwana területén él, jó okkal gondoljuk, hogy a fűfélék innen származtathatók.

A taxonok döntő többsége a „valódi" füvek két fő testvérkládjának valamelyikébe esik (9.75 ábra). Az első, korábban „BEP"-, most BOP-kládnak nevezett csoport három kládra oszlik. Az *Oryzoideae* (= *Ehrhartoideae*, innen az E a klád régi nevében) kládon kb. 120 faj van. Jellemzőik a 3 vagy 6 porzó, 2 bibe és a C3-as fotoszintézis. Közismert nemzetsége az *Oryza* (rizs) mintegy 20 ma elismert fajjal (eddig a génuszon belül legalább 300 különféle nevet javasoltak, mutatva a csoport erős morfológiai változatosságát). Füzérkéjükben egy virág van, a pelyva erősen redukált. Az ázsiai *O. sativa* adja a világ gabonatermésének 20%-át, már több mint tízezer éve termesztik. Vad őse feltehetőleg a trópusi délkelet-ázsiai *O. rufipogon* (9.90d ábra). Az afrikai rizst (*O. glaberrima*) mindössze 3000 éve vonták termelésbe, és Ny-Afrikában ma is kultiválják. Ennek is megvan a feltételezett őse, az *O. barthii*, a trópusi Afrika szavannáin elterjedt, álló és lassan morgó vízben élő faj. Gyökérgumóiban N-kötő baktérium-szimbionták élnek. A két termesztett rizs nem áll túl közel egymáshoz genetikailag, ennek ellenére már hibridjüket is előállították. A nemzetség legközelebbi rokona a *Leersia* (18), benne a nálunk is honos, vizek parti zónájában állományalkotó *L. oryzoides*-szel (rizsfű). A *Bambusoideae* (porzó 3 vagy 6, bibe 3, lodicula 0–3, C3, 1700 faj) növényei részben fásszárúak (elsődleges vastagodással és nyeles levelekkel). Pántrópusi elterjedésűek, de a meleg mérsékelt övbe is behatolnak (USA, Japán, Kína, Korea); erdőalkotó fajok bőven vannak közöttük. A bambuszok híresek gyors növekedésükről: erőteljes rizómájuknak (is) köszönhetően egy nap alatt 90 cm-t nőhetnek, de a rekorder a japán *Phyllostachys bambusoides* 120 cm-rel. Sok fajuk csak egyszer virágzik egész életében, akár 3 éven keresztül, majd elpusztul. Termésük – füvektől szokatlan módon – nemcsak szemtermés, hanem bogyó vagy csonthéjas is lehet. Ilyen az indiai-thaiföldi *Melocanna* (2) *baccifera*, melynek állományai egy időben, szinkronizáltan virágzanak (9.26 cédula). A latin-amerikai *Chusquea* génusz egyik faja a 200-ból, a *C. nobilis* növeszti leghosszabbra a leveleit a füvek körében: egyesek elérik az 5 métert is. Az *Olyreae* kládon csak trópusi lágyszárú fajok vannak, főleg dél-amerikaiak. Egy füzérkében csak egy virág van, az is egyivarú. Az *Olyra* (15) *latifolia* (9.90e ábra) Afrikában is honos, esőerdők aljnövényzetének igen gyakori faja. A *Bambuseae* klád döntően trópusi elterjedésű fás bambuszokat foglal magába. Idetartoznak a legnagyobb termetű „füvek", mint például a *Dendrocalamus* (81) *sinicus*. Kína Yunnan tartományában találtak már 37 cm-es törzsátmérőjű, 46 m magas példányt is, melynek becsült tömege 450 kg szálanként. Nem sokkal marad el tőle a *D. giganteus* (9.90f ábra) sem, a maga 42 méteres csúcsmagasságával, amit Indiában ért el. A délkelet-ázsiai *Bambusa* fajok (150) erősen elágazók is lehetnek, az ágak közül néhány erősen túlnövi a többieket. Dél-Kínában honos a *B. sinospinosa* (9.90g ábra), amit gyakran ültetnek folyópartok stabilizálására. Az *Arundinarieae* a bambuszok harmadik nagy csoportja, bennük szubtrópusi-meleg mérsékelt övi elterjedésű fajokkal. Az *Arundinaria* mind a négy faja a DK-USA növénye, az egyetlen bambusz taxon arrafelé. Magot ritkán teremnek, klonálisan viszont nagy területeket meghódíthatnak. A már említett *Phyllostachys* fajok

(63) a szárukon húzódó barázdákról ismerszenek fel. A *P. dulcis*-t (9.90h ábra) fogyasztható friss hajtásaiért Kínában termesztik. Nem minden bambusz nő óriásira, a *Sasa* (törpebambusz) mind a 40 faja relatíve alacsony termetű. A szárcsomókból gazdagon elágaznak, széles leveleket fejlesztenek. A legtöbb faj Japánban és a környező szigeteken él, egyes esetekben szinte egyedüliek az erdők aljnövényzetében és a tisztásokon (9.90i ábra).

A BOP klád utolsó csoportja a *Pooideae* 4200-nál is több fajjal, 200 nemzetséggel. A hazai fűfajok döntő többsége idetartozik. Egy virágban általában 3 porzójuk és 2 bibéjük van. Füzérkéjük egy vagy sokvirágú, a virágzat buga vagy kalász. Különösebben nagy termetű fajok nincsenek közöttük, a többség jóval 1,5 m alatt marad (de pl. a *Melica* és *Glyceria* ezt meghaladhatja). Kivétel nélkül mind C3-as fotoszintézisű. Az egész világon, főképpen az északi félgömb mérsékelt övében és a (szub)trópusi hegyek felső régióiban terjedtek el, jól tolerálják a hűvös és száraz klimatikus viszonyokat. Sőt mi több, nagy részük eleve igényli a vernalizációt, anélkül nem is virágzik. Evolúciós robbanásuk éppen az oligocén elején, kb. 30 millió éve bekövetkezett erős lehűléssel esik egybe. Ezzel erősen összefügg az endofiton *Epichloë* gombákkal (*Ascomycota*) való mutualisztikus együttélés: eddigi ismereteink szerint a mérsékelt övi füvek kb. 30%-a érintett. A gomba hifái behatolnak a szár és a levelek szöveteibe, az általuk termelt alkaloidok a legelő állatok jelentős részét (rovarok, emlősök) elriasztják, közben a növénytől tápanyagokat kapnak. Ritkábban a gomba a levelek külső felszínén is megjelenik. A



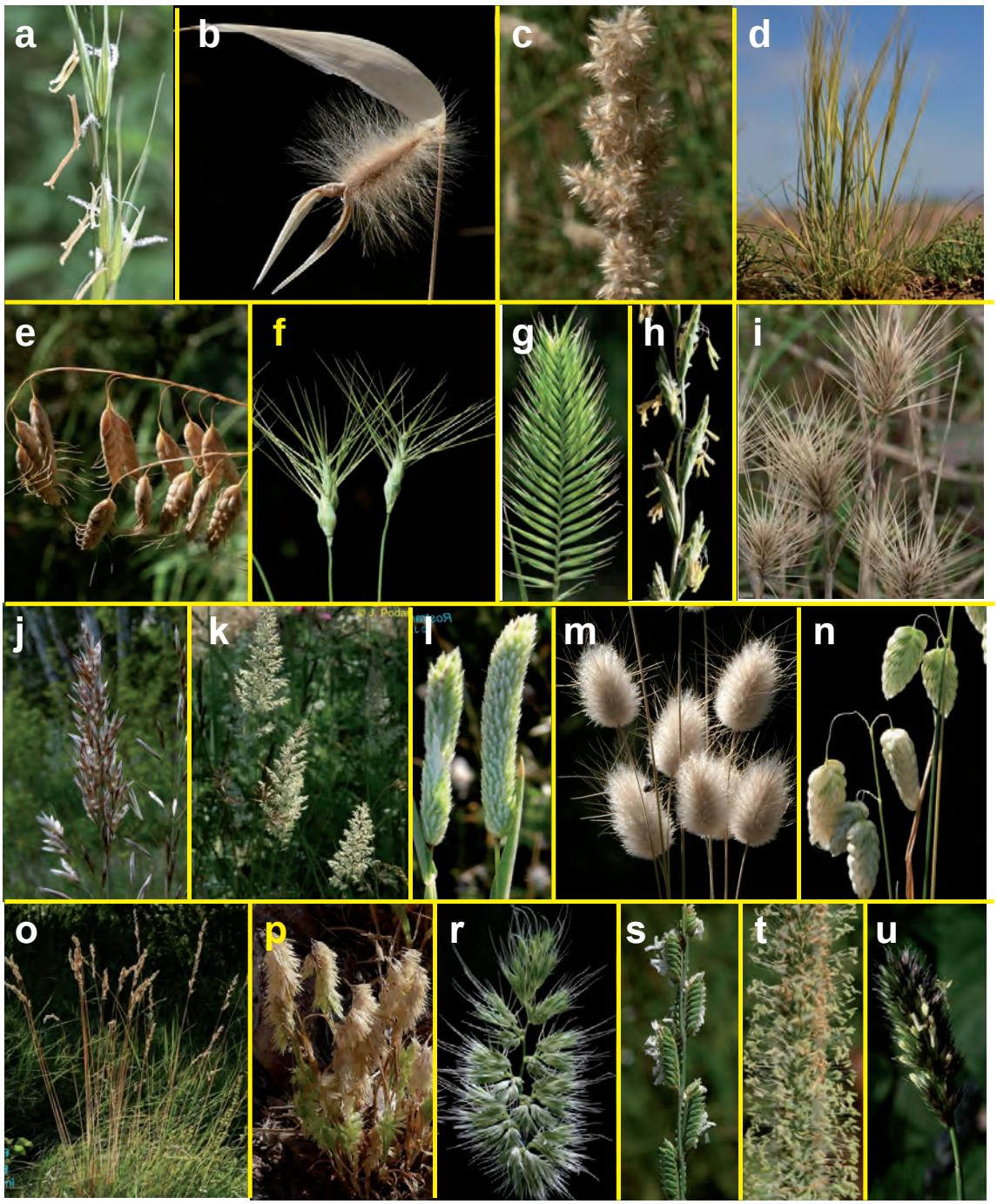

**9.90 ábra. a:** *Anomochloa marantoidea* (Brazília, C. da Silva, CC BY-NC-SA), **b:** *Pharus latifolius* (Brazília, G. Siqueira, CC BY-NC), **c:** *Puelia olyriformis* (Gabon, E. Bidault, CC BY-NC-ND), **d:** *Oryza rufipogon* (India, K.D: Kolli, CC BY-NC), **e:** *Olyra latifolia* (Belize, J. Meerman, CC BY-NC), **f:** *Dendrocalamus giganteus,* **g:** *Bambusa sinospinosa* (Li-folyó, Kína), **h:** *Phyllostachys dulcis,* **i:** *Sasa palmata* (Cheju-sz., Dél-Korea).

**9.26 cédula: Periódusos bambuszvirágzás, éhínség és az evolúció**

A *Melocanna baccifera* populációi megfigyelések szerint kísérteties pontossággal 48 évenként virágzanak, az eddig dokumentált esztendők 1864, 1911-1912, 1958-1959 és 2007-2008. Ekkor kitesznek magukért és órási mennyiségű bogyótermést hoznak, hektáronként 80 tonnát. A nagy cukortartalmú gyümölcstömeg odavonzza a gyorsan szaporodó házi patkányokat (*Rattus rattus*), amelyek a táplálék kimerülésével a más terményekre (főleg rizsre) állnak át, és éhínséget is okozhatnak. Ez, a mautam-nak nevezett jelenség leginkább India északkeleti államaiban (Tripura, Mizoram, Manipur és Assam) és Myanmarban fenyeget. De ezzel még nincs vége a történetnek, hiszen a periodikus virágzás más fajokra is jellemző. A *Bambusa tulda* a mautam után szinte hajszál pontosan 18 év múlva nyílik, hasonló következményekkel. Ugyanabból a bambusz-klónból származó egyedek összehangolt virágzása, akár ezer mérföldnyi távolságra is, nem ritka jelenség. A periódusidő legalább 32 év, míg a kínai *Phyllostachys reticulata* virágzik legritkábban, kb. 120 évenként. Erre az 1960-as évek végén került utoljára sor, s legközelebb 2090-re várható. A tömeges termésre Janzen (1976) magyarázata tűnik elfogadhatónak: a túltermelésből mindenképpen marad elegendő mag ahhoz, hogy az elpusztult szülőpopulációt felváltsa az új (sok patkány ellenére), míg kevés példány folyamatos magtermése nagyobb eséllyel válik a fogyasztók martalékává. Az evolúció során tehát – hosszú távon – a tömegtermelők vannak előnyben. A hosszú időtartamra pedig Veller et al. (2015) matematikai modellje ad magyarázatot: évmilliók során a szelekció a bambuszok populációjából azokat részesíti előnyben, amelyek virágzási ideje kis egész számszorosa a többiekének. Így egész hosszú időtartam is kialakulhat, a *P. reticulata* esetében egy ötévesből kiindulva a következőképpen: 5 x 3 x 2 x 2 x 2 = 120. A *M. baccifera*-nál pedig a következő valószínű: 3 x 2 x 2 x 2 x 2 = 48.

következőkben a sok taxonból a kladogramon történő leágazásaik sorrendjében szemezgetünk. A legkorábban leváló klád a *Brachyelytrum*, érdekes (és már tárgyalt, 8.9 cédula) diszjunkt elterjedéssel: két faj Észak-Amerika keleti részén él (pl. a hosszú szálkájú *B. erectum*, 9.91a ábra), a harmadik pedig Kína és Japán növénye. A *Lygeum spartum* (magános a következő kládon) a Földközi-tenger vidékének legszárazabb vidékein honos, sótűrő. Hosszan szőrös füzérkéit feltűnő murvalevél övezi (9.91b ábra). Rostjai igen erősek, így egykoron kötél készült belőle – és papír is. Testvére a nálunk is megtalálható *Nardus stricta* (szőrfű). Ezután a *Melica* (gyöngyperje, 93/6 azaz 93 faj, ebből 6 hazai, 9.91c ábra) következik: Ausztrália kivételével minden kontinensen megvan. A *Glyceria* (harmatkása, 53/5) évelő, vízparti növényeket egyesít, Afrikában csak északon él, Ausztráliában is honos. A *Stipa* (árvalányhaj, 111/8) fajok az óvilági füves puszták és szavannák növényei (9.91d ábra). Másokkal nehezen, de egymással igen könnyen összetéveszthetők. Feltűnő sajátságuk a hosszú szálkában folytatódó külső toklász. Közeli rokon az *Achnatherum* (3/1), melynek hazai faja (*A. virescens*) igazi „vándorfű", az *Urachne* génuszban kezdte, Borbás Vince a *Milium*-ba helyezte, majd jött az *Oryzopsis* és utána a *Piptatherum*. A legutolsó változás hátterében a molekuláris kladisztika eredményei állnak – talán maradandóan. Az előzőekkel ellentétben a hazai fajjal főleg erdőkben találkozhatunk. Az erőteljes *Ampelodesmos* két faja a Földközi-tenger mentén gyakori erdőkben, erdőszéleken, akár kiterjedt foltokban. A *Brachypodium* (szálkaperje, 22/3) sűrűn gyepesedő, többnyire erdei fajokat egyesít. Elsősorban eurázsiai elterjedésűek, de van képviselőjük Mexikóban és Dél-Afrikában is. A *B. distachyon* genomja relatíve kicsi (haploid: 270 Mbp, 5 pár kromoszóma), így ideális alany molekuláris genetikai vizsgálatokhoz – 2010-ben teljes gészekvenciáját meghatározták. A *Bromus* (rozsnok, 161/22) gyakorlatilag az egész földkerekségen megvan (azaz kozmopolita). Sok faj száraz gyepekben, gyomtársulásokban honos (9.91e ábra), eredeti élőhelyéből kiszakítva invázióssá válik (pl. az óvilági *B. tectorum* É-Amerikában). A testvérkládon (*Triticeae*) 27 génusz van, közöttük a mediterrán-közép-ázsiai *Aegilops* (kecskebúza, 21/1, 9.91f ábra). Itt a génuszok közötti genetikai határvonalak már elmosódni látszanak: a ma termesztett búza (*Triticum aestivum*) felmenői között szerepel a diploid *Ae. tauschii* (= *squarrosa*) is. Hogy miképpen, annak magyarázatát megnehezíti a búzafajok és alfajok igencsak kaotikus nómenklatúrája. Annyi bizonyos, az *Ae. tauschii* egy régóta termesztett tetraploid búzával hibridizálódva, majd a „sterilis" genomot megkettőzve képezte a hexaploid *T. aestivum*-ot, kb. 8000 évvel ezelőtt valahol a „termékeny félhold" Mezopotámiától a Nílus vidékéig húzódó ívén (Jia et al. 2013). Eme tetraploid partner származását illetően megoszlanak a vélemények: a neve *T. turgidum* Jia et al. (2013) és Petersen et al. (2006) munkáiban, és az utóbbiak szerint ez két diploid faj, a *T. urartu* és egy másik kecskebúza, az *Ae. speltoides* hibridje. Vagyis a mi búzánk genetikailag kétharmad részben kecskebúza eredetű – melynek kladisztikai következménye a két génusz összevonása kellene, hogy legyen. Miután mindkét név Linnétől származik, bármelyiket megtarthatjuk, de a közismertség okán nyilván a *Triticum* lenne a jó döntés. A tetraploid búzák közül a *T. durum* terem a legnagyobb területen, a búzatermés 8%-át adva. Ez is hibrid, a *turgidum* fajkomplex része. A *Triticum*-hoz igen közel áll a *Thinopyrum* (tarackbúza, 15/2) génusz, két hazánkban is meglévő faját korábban az *Elymus*-ba (azelőtt az *Agropyron*-ba) sorolták: ezek

a száraz gyepekben élő *T. intermedium* és a *T. elongatum*. Az Olaszországtól a Kaukázusig honos *T. obtusiflorum* egy változatát Szarvason nemesítették biomassza termelés céljából (energiafű). Egyes *Triticum* és *Thinopyrum* fajok hibridjeit is előállították már, amelyek az utóbbi génjeinek köszönhetően ellenáll-




**9.91 ábra: a:** *Brachyelytrum erectum* (New York state, jsolfrian, CC BY-NC), **b:** *Lygeum spartum* (Spanyolország), **c:** *Melica transsilvanica*, **d:** *Stipa glareosa* (Mongólia, Sramkó G.), **e:** *Bromus squarrosus*, **f:** *Aegilops neglecta* (Itália), **g:** *Agropyron pectiniforme*, **h:** *Elymus hispanicus* (Spanyolország), **i:** *Hordeum geniculatum*, **j:** *Avenula pubescens*, **k:** *Koeleria glauca*, **l:** *Rostraria cristata* (Itália), **m:** *Lagurus ovatus* (Itália), **n:** *Briza maxima* (Itália), **o:** *Festuca rupicola*, **p:** *Lamarckia aurea* (Spanyolország), **r:** *Cynosurus echinatus* (Itália), **s:** *Beckmannia eruciformis*, **t:** *Alopecurus pratensis*, **u:** *Sesleria sadleriana* (Budai-hegység).

nak a *Fusarium* és más gombák okozta fertőzésnek. Meg kell említenünk még az *Agropyron* (búzafű, 15/1, 9.91g ábra), a *Hordelymus* (hajperje, 1/1) és az *Elymus* (ez is tarackbúza, 180/2, 9.91h ábra) génuszokat. Az utóbbi géncentruma Kínában van, kb. 90 fajjal. Két másik gabonanemzetség is idetartozik. A *Secale* (rozs, 9/1) eurázsiai elterjedésű, egy dél-afrikai fajjal. A *S. cereale*-t termesztik, őse a *S. strictum* kelet-anatóliai populációja lehetett. A termesztett búzából és rozsból többszörös visszakeresztezések után sikerült fertilis hibridet előállítani, a tritikálét (×*Triticosecale* ×*rimpaui*), ami a hűvösebb területeken is jól terem – és tovább bonyolítja a kladisztikai nómenklatúra problémáit. A nálunk szórványos *S. sylvestre* képviseli a vad rozsokat. A harmadik kiemelt fontosságú gabona a *Hordeum* (árpa, 40/2) génuszban van, nevezetesen a *H. distichon* (kétsoros), a *H. vulgare* (négysoros) és ez utóbbi hatsoros változata, amit Linné még külön fajként kezelt („*hexastichon*"). A kétsoros árpa őse a Mediterráneumtól Szecsuánig elterjedt *H. spontaneum*. Szikeseken él nálunk is a *H. geniculatum* (= *hystrix,* 9.91i ábra), míg a száraz ruderális területek közönséges faja a *H. murinum*. Több faj jövevényként bukkan fel a hazai flórában, mint például a hibrid eredetű amerikai-ázsiai *H. jubatum*, ami általában kertekből „szökik meg".

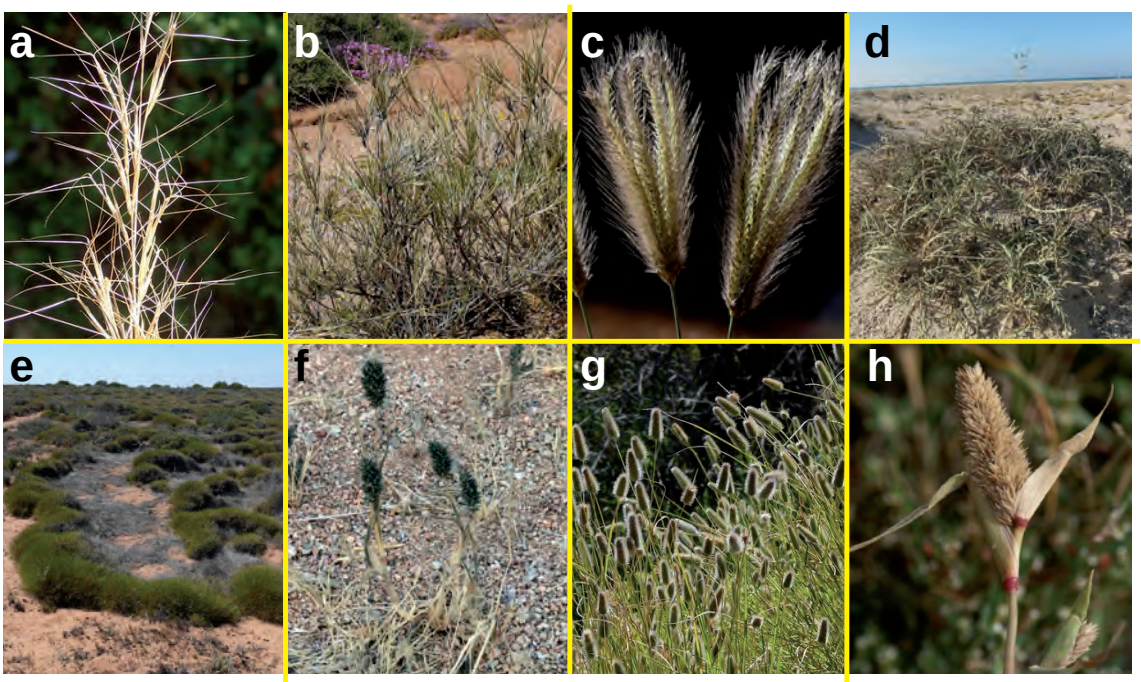
*A Pooideae* kládját lezáró két nagy testvércsoportot, bennük 2500 fajjal, a kloroplasztisz génszekvenciák alapján egyszerűen 1. és 2. kloroplasztiszcsoportnak nevezik. Az elsőben is van gabonanövény, az eurázsiai-észak-afrikai elterjedésű *Avena* (zab, 24/3) génuszban, mégpedig a hexaploid *A. sativa*. Származási helye és annak módja hasonló a búzáéhoz, ősei között három diploid és két tetraploid zabfaj található. A *Helictotrichon* (zabfű, 28/3) az északi félgömb génusza, a trópusi övben a magas hegyekben honos. Nevét a csavarodott szálkáiról kapta. A rokon *Avenula* génusz egyfajos (*A. pubescens*, nálunk is, 9.91j ábra). Az *Arrhenatherum* (franciaperje, 7/1) európai, észak-afrikai és középázsiai elterjedésű. Az *A. elatius* viszonylag magasra növő, élőhelyben nem válogató, így meglehetősen gyakori – mára kozmopolitává lett faj. A *Koeleria* (fényperje, 77/5) minden kontinensen előfordul, kivéve az Antarktiszt – *nota bene*, a *K. antarctica* is csak ausztráliai és új-zélandi. A hazai fajok homokos területeken és sziklagyepekben élnek (9.91k ábra). A génusz rendszere és nevezéktana sokat változott az utóbbi időben, nehezen áttekinthető, és úgy tűnik, sokkal több név van a kelleténél (pl. a *K. macrantha* szinonimái jelenleg a *gracilis*, a *cristata*, a *majoriflora* és a *nyaradyi*, többek között). A *Rostraria* (10) nagyon hasonló a fényperjékhez, főleg a Földközi-tenger vidékén (9.91l ábra) és Ázsiában fordul elő, és van egy dél-amerikai képviselője is. A *Lagurus* egyetlen faja (*ovatus*, 9.91m ábra) a Makaronéziai-szigetvilágtól az Arab-félszigetig honos a Mediterrán-medencében. A nyulakkal való névazonosságot (vö. 44. oldal) nyilván a nyúlfarokra emlékeztető pamacsos virágzata „indokolja". Mint számos egyéb fűféle, ez is meghonosodott más kontinenseken. A *Trisetum* génusz is monotipikus, a *T. flavescens* (aranyzab) európai-kelet-ázsiai faj. A kicsit szélesebb elterjedésű *Briza* (rezgőfű) nemzetség sok faját elveszítette, a megmaradók a bókoló és könnyen mozgó füzérkéik mérete szerint sorba rendezhetők és nevezhetők (*B. minor, media, maxima,* 9.91n ábra). Az *Agrostis* (tippan, 213/5) is kozmopolita jellegű, és tartalma ennek is jelentős változásokon ment át a molekuláris szisztematikai vizsgálatok során. Az erősen tarackos *A. stolonifera* sok helyen nemkívánatos gyom, kivéve a golfpályákat. A közel rokon *Calamagrostis* (nádtippan, 132/8) legismertebb tagja az óvilági *C. epigejos*, ami Amerikában is megtelepedett, és még őshazájában is invázióssá válhat. A *C. recta* és a *C. effusa* az Andok paramo növényzetének uralkodó faja. További idetartozó nemzetségek a *Phalaris* (pántlikafű, 17/1), az *Anthoxanthum* (borjúpázsit, 13/2) és a *Hierochloe* (szentperje, 39/2). A 2. kloroplasztiszcsoportban találjuk a következő, közismert génuszokat. A *Festuca* (csenkesz, 640/22) igen nagy kozmopolita taxon, szisztematikája bonyolult, sok – főleg európai – faj elhatárolása nem könnyű. Csomókban fejlődő, rizómás, ritkán tarackos évelők, sokféle növénytársulásban uralkodók (9.91o ábra). Egyes klónjaik hosszú életűek lehetnek, egy *F. ovina* folt korát 1000 évre becsülik. Nemcsak idősek, nagy kiterjedésűek is: a *F. rubra* egy „egyede" elérheti a 250 m-es átmérőt. Rokona a *Lolium* (vadóc, 31/7) annyira közeli, hogy molekuláris elemzések eredményeképpen három hazai, korábbi csenkeszfaj is ide került át, és nevük ma már *L. arundinaceum*, *L. giganteum* és *L. pratense*. Ez utóbbi hibridje a *L. perenne*-vel (angolperje) tehát mégse „intergenerikus" forma, így a *Festulolium* név is értelmetlenné vált. A *Vulpia* (egércsenkesz) pedig annyira közeli, hogy meg is szűnt, fajai a *Festuca*-ba olvadtak (pl. *F. myuros, bromoides*) – ahova eredetileg is tartoztak Linné szerint (vö. még 9.15 cédula). A *Dactylis* (ebír, 4/2) egyik fajának, a *glomerata*-nak igen változatos az alakköre, el is különítenek 16 alfajt – mindegyik eurázsiai elterjedésű, másutt behurcolt és esetlegesen inváziós. Lamarckra egy kistermetű növényke nevével emlékezünk (ahogy Linnére is, vö. 595. oldal): a *Lamarckia aurea* (9.91p ábra) a Mediterrántól Indiáig elterjedt egyéves fűféle. Nálunk is felbukkanhat, mint ahogy a rokon *Cynosurus* (cincor, 4/2) egyik melegkedvelő faja, a *C. echinatus* (9.91r ábra) már megtette. A *Puccinellia* (mézpázsit, 117/3) sótűrő fajai meglehetős extrém klímát is elviselnek, pl. Alaszkában és Grönlandon. A *P. distans* nálunk az Alföld szikes rétein gyakori állományalkotó. A *Sclerochloa* (kőperje, 3/1) fajok rendkívül tűrőképes növények, a *S. dura* leginkább a zavart, taposott és forgalmas helyeken jellemző apró egyéves. Ezek ökológiai ellentéte a *Catabrosa* (forrásperje, 6/1), fajai az



**9.92 ábra:** *Poa bulbosa.*

északi félgömb és Dél-Afrika vizes élőhelyeinek lakói. A több klád nevét adó *Poa* (perje, 576/14) fajgazdagsága vetekszik a csenkeszekével. A forró és párás, alacsony fekvésű égtájak kivételével szinte mindenütt előfordulnak. Alaktani jellegzetességük a levél középen húzódó árokszerű mélyedés. Az eurázsiai *P. pratensis* (a *Poaceae* típusfaja a linnéi taxonómiában) valódi pázsitnövény, különösen É-Amerikában vetik nagy előszeretettel. Ottani neve, a „Kentucky bluegrass" a kékes árnyalatúnak mondott bugavirágzatra utal – s egyben a különböző stíluselemeket ötvöző bluegrass zenei irányzatot is jelöli. A mára kozmopolitává lett *P. bulbosa* (9.92 ábra) töve hagymás, virágzatában pedig apró hagymácskák képződnek, és ezekkel szaporodik elsősorban. Egyéves perjék is vannak, pl. az ugyancsak kozmopolita, ill. azzá vált *P. annua*. Allotetraploid faj, valószínű ősei a diploid *P. supina* és *P. infirma*. Amerikában van pár tucat kétlaki *Poa* is (elsősorban Argentínában és Chilében, észak-amerikai ősökkel). A két nem általában a füzérke, a pelyva és a virág méretében tér el egymástól. A *Milium* (kásafű, 6/1) fajok terebélyes bugájú erdei növények. A *Phleum* (komócsin 17/4) bugái keskeny hengert formálnak, kalászos virágzat benyomását keltve. Általában óvilágiak, de a *P. alpinum* cirkumboreális elterjedésű, megél a hideg övben is. A *Beckmannia* (hernyópázsit, 2/1) egyik faja eurázsiai (évelő, *B. eruciformis*, 9.91s ábra), a másik (egyéves) Észak-Amerikában is megjelenik. A *Pholiurus* egyetlen faja, a *P. pannonicus* (kígyófark), nevével ellentmondásban Spanyolországtól a Kaukázusig és még keletebbre is honos, nedves, szikes réteken él. Az *Alopecurus* (ecsetpázsit, 46/4) bugája, az előzőekhez hasonlóan, sűrűn tömött, hengeres. Az egyik leggyakoribb fűfélénk az *A. pratensis* (réti ecsetpázsit, 9.91t ábra). Az erőteljes *Scolochloa* (mocsáricsenkesz, 2/1) egyik faja holarktikus elterjedésű, a másik egy ritkaság, csak Közép-Európában él. A *Sesleria* (nyúlfarkfű, 32/5) fajokkal sziklagyepekben, hegyi réteken találkozhatunk elsősorban. Erősen gyepes növények, rövid kalászuk sokszor acélkék árnyalatú (pl. a kárpát-medencei *S. sadleriana,* 9.91u ábra). A *Deschampsia* (sédbúza, 67/2) sűrűn gyepesedő fajai közül nálunk is gyakori a *D. caespitosa*. A *D. antarctica* dél-amerikai elterjedésű, egyike az Antarktiszon őshonos két virágos növényfajnak (a másik a szegfűféle *Colobanthus quitensis*), melyekhez a behurcolt *Poa annua* csatlakozik harmadikként. További, hazánkból is ismert kis fajszámú nemzetségek ezen a kládon az *Apera* (széltippan, 5/2), a *Ventenata* (vékonyzab, 4/1), az *Aira* (lengefű, 11/2), a *Corynephorus* (ezüstperje, 6/1) és a *Holcus* (selyemperje, 12/2).

A BOP testvércsoportja a PACMAD klád, melynek neve a hat belső csoport kezdőbetűiből származik, de nem tükröz semmiféle sorrendiséget. Összesen kb. 5700 faj tartozik ide, a fűfélék fele. Ez az egyetlen pázsitfűféle csoport, ahol előfordul a C4-es típusú fotoszintézis – ami ráadásul egymástól függetlenül, több vonalon is kialakult (a hat klád közül csak a *Danthonioideae* és az *Arundinoideae* kivétel). A C4-es fotoszintézis az igen meleg vagy a nagyon száraz klímában, és csökkent $CO_2$-tartalom esetén jelent előnyt a füvek számára; kialakulása a miocén-oligocénre tehető, ami erős diverzifikációval járt együtt, különösen a fajok többségét magába foglaló *Panicoideae* kládon. Az alapi helyzetben lévő *Aristidoideae* esetében a füzérkében csak egy virág van, a toklászon található szálka hármas elágazású. Száraz-félszáraz élőhelyek, sivatagok és félsivatagok lakói, főleg trópusi, meleg-mérsékelt övi elterjedésűek világszerte, de Európában alig vannak jelen (a 300 *Aristida* fajból kettő). Sok egyéves van közöttük. Három nemzetségük van, kb. 360 fajjal összesen. Az *Aristida* génusz kládján alapi helyzetben a dél-amerikai *A. longifolia* áll, az egyetlen C3-as az egész társaságban, mutatva, hogy a C3-as az ősi állapot. Az észak-amerikai *Aristida purpurea* (9.93a ábra) szálkái a 10 cm-t is elérik. A C4-es *Stipagrostis* (57) kifejezetten óvilági, legtöbb faja Afrika déli részére korlátozódik (pl. *S. namaquensis*, 9.93b ábra). Testvérnemzetsége, a hatfajos dél-afrikai-madagaszkári *Sartidia* viszont C3-as – elterjedésében erősen visszaszorult C4-es rokonaihoz képest. Az *Arundinoideae* kládon mind a 40 faj C3-as. Az *Arundo* génusz 5 faja méretes növény, különösen az *A. donax* (olasznád) – a nádak nádja, hiszen a Linné adta génusz és fajnév is nádat jelent, latinul, illetve görögül. Zavart területeken, homokdűnéken és folyópartokon sokfelé előfordul ez a 6–10 méteres magasságot is elérő faj. Gyorsan és főleg




**9.93 ábra. a:** *Aristida purpurea* (California, R. Vandwerhoff, CC BY-NC), **b:** *Stipagrostis namaquensis* (Dél-Afrika), **c:** *Chloris virgata* (Dél-Afrika), **d:** *Zaqiqah mucronata* (Oman, S. naser, CC BY-SA-4.0), **e:** *Triodia plurinervata* (Ny-Ausztrália), **f:** *Enneapogon desvauxii* (Namíbia, J. Keller, CC BY-NC), **g:** *Fingerhuthia africana* (Dél-Afrika), **h:** *Sporobolus schoenoides*.

vegetatívan terjed, nagy a biomasszája, és ezért energiafűként is számon tartják. A másik nádnemzetség a *Phragmites* (7/1), melynek igen zavaros a rendszertana: a közönséges nádnak (*Ph. australis*) legalább húsz szinonimája van. Ma úgy tűnik, az egész világon megtalálható populációi egy fajba tartoznak. A további öt nádfaj óvilági. Közeli rokonnak számít a *Molinia* (kékperje, 2/2), melynek többféle ploidia szintű állományait korábban külön fajként kezelték, kimutatható méretbeli összefüggéssel. A legelfogadottabb vélemény szerint a *M. coerulea* lényegileg tetraploid vagy hexaploid, a *M. arundinacea* pedig főleg dodekaploid. A *Chloridoideae* csaknem minden faja C4-es, a többség szárazság- és sótűrő, afrikai és ausztráliai elterjedésű, mint a névadó *Chloris* (54 faj, 9.93c ábra). Mindenesetre az első leágazáson itt is van C3-as növény, a dél-afrikai *Ellisochloe* nemzetség mindkét faja. Hazánkban is megvan az eurázsiai *Cleistogenes* (késeiperje, 17/1), a mára kozmopolitává lett *Tragus* (benne az afrikai eredetű tövisperje, *T. racemosus*, 7/1), a *Cynodon* (csillagpázsit, 25/1) és a kelet-ázsiai eredetű *Eleusine* (nálunk ugyancsak behurcolt és terjedő aszályfű, 10/1). Afrika szarván és az Arab-félszigeten él a legszúrósabb fűféle, a *Zaqiqah mucronata* (9.93d ábra), amit korábban O. Stapf az általa leírt *Odyssea* génuszba helyezett, miután a faj vagy 10 másik nemzetség odüsszeáját már megjárta. Mint látjuk, a megpróbáltatásoknak ezzel még nem lett vége… Ausztrália melegebb területeinek jellegzetes fűféléje a *Triodia*, a maga csaknem 90 fajával (9.93e ábra). Évelő, nagy zsombékszerű csomókat képző növények – az őslakók kosárfonástól gyógyszerig sokféleképpen hasznosították őket. A toklászaikon kilenc szálkát viselő *Enneapogon* (28) fajok főleg Ausztráliában és Afrikában élnek, egy Spanyolországban is honos. A több kontinensen is jelenlévő *E. desvauxii* (9.93f ábra) különlegessége, hogy növekedését egy baktérium is elősegíti, nem „érdek nélkül” (9.27 cédula). A *Chloridoideae* klád legtöbb faja az *Eragrostis* (tőtippan, 430/3) génuszban van, a többség afrikai. Tíz fajuk a szavannák állományalkotója, mint például az *E. superba* és *capensis*. Sok közöttük az inváziós faj, egyeseket pedig gabonanövényként is termesztenek, mint például Afrika szarván (már megint) az *E. tef*-et. A hengeres bugájú *Fingerhuthia* egyik faja a kettő közül, a *F. africana* (9.93g ábra) különleges diszjunkt áreájú: Afrika déli részét, az Arab-félszigetet és Afganisztánt foglalja magába. Végezetül: a *Sporobolus* génusz (226/3) meglehetősen meghízott az utóbbi években, idesorolták a korábbi *Crypsis* (bajuszfű) összes faját, melyekből a magyarországi szikes, iszapos legelőkön három is él (9.93h ábra). Rajtuk kívül így járt a tengerparti sós mocsarak jól ismert nemzetsége, a *Spartina* is (9.28 cédula). A *Danthonioideae* klád mintegy 300 faja főleg a déli félgömbön honos, mind C3-as. A 19 génusz elhatárolása itt-ott bizonytalan, a sejtmagban és a kloroplasztiszban kódolt gének alapján nyert kladogramok nem egyeznek – jelezve a hibridizáció fontosságát a csoport evolúciójában. A *Danthonia* (fogtekercs, 27/2) fajok főleg Dél- és É-Amerikában élnek, Eurázsiában

**9.27 cédula: Állat, baktérium, fű – körbe-körbe**

Namíbiában figyelték meg (Ganz et al. 2014), hogy lépfenében elhullott zebrák maradványai mellett szépen zöldell az *Enneapogon desvauxii*, ami éppenséggel a zebrák egyik kedvenc eledele, és más fűfélék is. Kísérletesen igazolták, hogy ez nem véletlen, hanem egy fertőzési ciklus legfeltűnőbb, évről évre ismétlődő szakasza. Az elpusztult növényevő emlős (nem csak zebra) vérével a lépfene kórokozója, a *Bacillus anthracis* a talajba kerül. Itt nem bírná a versenyt más baktériumokkal, de a növény gyökerére kerülve biofilmet képez és fennmarad. A dögből kikerülő ásványi anyagok mellett maga a baktérium is elősegíti a füvek növekedését – hiszen ez a hatás akkor is mérhető, amikor nincs is állati tetem a közelben. És ez a hatás nem unikum, más baktériumokról is kimutatták, hogy kedvező hatással vannak a növények fejlődésére. A gyökéren és szövetekben megtelepedett spórák nagy eséllyel újabb legelésző állat szervezetébe kerülnek, majd megbetegítik és megölik azt. A kör bezárul – két faj jól, egy igen rosszul jár. A növények fejlődését serkentő mikróbák („plant gowth promoting microbes", PGPM) egyébként ígéretesek agrobiológiai szempontból; azt remélik a kutatók, hogy segítségükkel a termés mennyisége jelentősen növelhető.

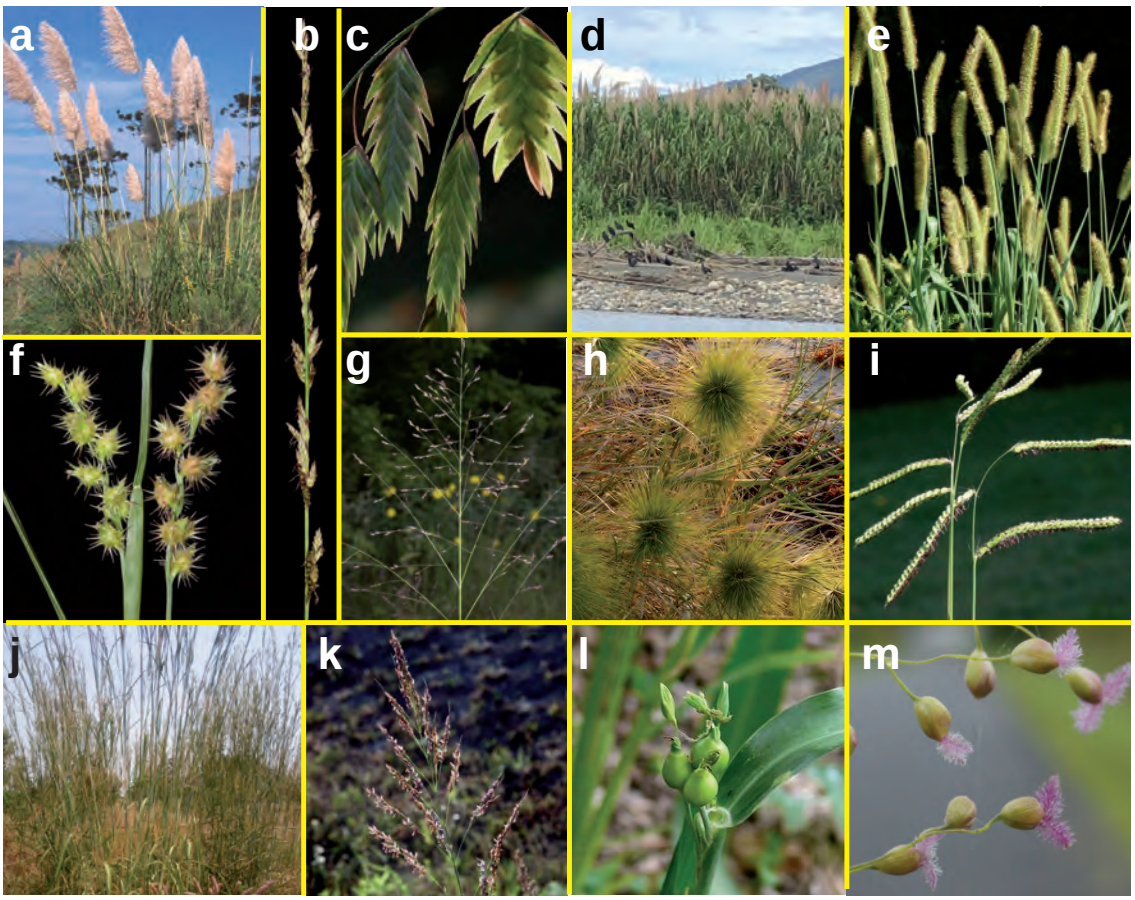
**9.28 cédula: *Spartina* vagy *Sporobolus* – Linné „bosszúja"**

A *Spartina* önálló génusz rangjáért egy 44 szerzős ökológus csoport állt ki határozottan a – nem szisztematikai profilú – *Ecology* nevű folyóirat hasábjain (Bortolus et al. 2019). Lényegileg azzal érveltek, hogy a *Spartina* név már oly erősen rögzült az ökológusok tudatában világszerte, hogy nagy felfordulást okozna a *Sporobolus*-ra váltás. Valóban, a *Spartina* önmagában monofiletikus, de mélyen beágyazódik a jóval nagyobb *Sporobolus*-ba, parafiletikussá téve azt. Peterson et al. (2014) ábrája szépen mutatja, hogy ha a *Spartina* megmaradna külön nemzetségnek, akkor vagy nyolc-tíz új génuszt kellene kreálni – ezért a szerzők inkább az összevonó stratégia (vö. 1.7 cédula) mellett döntöttek. A változások pedig kisebb mértékűek, gondolták, ha a *Spartina* bő tucatnyi faját nevezik csak át. Egyelőre a szisztematikai adatbázisok a *Spartina*-t legfeljebb szubgénuszként vagy csak szinonimaként jegyzik, ugyanakkor az ökológusok sem engednek a 48-ból: az inváziós és környezetátalakító *Spartina alterniflora*-ra keresve a Google Scholar 250 cikket jelez egyetlen évből (2024), míg a *Sporobolus alterniflorus*-ra mindössze kilencet. Mondhatnánk, jó kis káoszt okozott Linné azzal, hogy a binomen első tagja és az osztályozás nem független egymástól (vö. 44. oldal) – bár nem tudhatta, hogy az utókor az általa biztosnak hitt génuszneveket szüntelen módosítgatja majd.

kevés van. A *D. alpina*-t Kitaibel Pál 1863-ban *Avena paradensis* néven ismertette – feltehetően a füzérkében lévő sok szálka miatt. Közép- és Dél-Amerikában a gyepvegetáció fontos összetevője a *Cortaderia* 20 faja. Általánosan ismert a *C. selloana* (pampa[sz]fű, 9.94a ábra) amely hazáján kívül inváziós és dísznövényként is jól ismert világszerte. A *C. jubata* nagy magtermést produkál megtermékenyítés nélkül, apomiktikusan, amivel nem áll egyedül a füvek körében (9.29 cédula). A *Panicoideae* kládon is a C3-as fotoszintézis az ősi állapot, ami több vonalon is C4-esre változott, így a döntő többség ez utóbbi típust képviseli. Alapi helyzetben van a centothecoid klád, száznál kicsivel több fajjal, melyből harminc C3-as. Az ausztráliai *Spartochloa scirpoidea* (9.94b ábra) szinte teljesen levéltelen, palkaszerű növény. A *Chasmanthium latifolium* (9.94c ábra) észak-amerikai faj, lapított füzérkéi bókolók. A *Thysanolaena latifolia* Délkelet-Ázsia bambuszképű növénye, virágzatából sokfelé seprűt készítenek (hasonlóan a cirokhoz Európában). A másik kládon van a *Panicoideae* fajok döntő többsége, majd 3500. A sorban az első a neotrópusi *Gynerium sagittatum* (9.94d ábra), egy hat méterre is megnövő C3-as növény, melynek 2 m-es bugavirágzata a legnagyobb a füvek körében. A következő csoportban (*Paniceae*) döntően trópusi-szubtrópusi fajok vannak, C3-as és C4-es vegyesen. Mindenesetre a *Setaria* (muhar, 140/4, 9.94e ábra) nálunk is honos, elsősorban lepusztult élőhelyeken, tarlókon, gyomtársulásokban. A többiek jelentős része kozmopolita, hasonló élőhelyű növény, míg a *S. viridis*-ből nemesített *S. italica*t már kb. 8000 éve termesztik. Az ős és a leszármazott közötti praktikus különbség, hogy az előző elszórja magvait, a másodiknál viszont csépelni kell. A hazaiak közül őshonosnak tekinthető a *Digitaria* (ujjasmuhar, 250/3) és az *Echinochloa* (kakaslábfű, 41/1). A *Digitaria eriantha* az afrikai szavannák egyik leggyakoribb komponense. A *Cenchrus* (112) kozmopolita génusz, nálunk az adventív *C. spinifex* (= *incertus*, átoktüske, 9.94f ábra) van erősen terjedőben. Ebbe a génuszba került át a korábbi *Pennisetum* minden faja, így az afrikai *C. villosum* és *C. purpureus* – az utóbbi leginkább elefántfű néven ismert, és ma már sokféleképpen hasznosítják (takarmány, biogáz, papír, műanyag, energia, talajjavítás, stb). Rokonuk a klád névadója, a *Panicum* (köles, 250) egy döntően meleg égövi növényeket magába foglaló csoport. A nálunk megtalálható fajok vagy termesztettek (*P. miliaceum*), vagy meghonosodott adventív növények (neofitonok). Az észak- és közép-amerikai *P. virgatum* (9.94g ábra) a magasfüves préri egyik domináns eleme, felhasználása sokoldalú. A *Spinifex* (9.94h ábra) négy faja Afrikától Ázsiáig és Új-Zélandig a tengerparti homokdűnék jellegzetes növénye, igen fontos mindegyik a laza talaj stabilizálásában. A *Paspaleae*

**9.29 cédula: A megtermékenyítés kimarad: apomiktikus szaporodás**

A páfrányoknál már láttuk (7.11 cédula), hogy a megszokottól eltérő szaporodásmód nem is olyan ritka közöttük, és a diploid utód a megtermékenyítés kihagyásával is kifejlődhet. Valami hasonló történik a zárvatermőknél is, amikor az embrió nem ivaros úton jön létre. A szűznemzés (parthenogenezis) egyik esete ez, amit apomixisnek nevezünk. Két fő formája van. 1) A gametofiton-típusban diploid embriózsák képződik, vagy a nucellus szomatikus sejtjeiből mitózissal (apospória), vagy pedig a megaspóra anyasejtből a meiózis elmaradásával (diplospória). 2) A sporofiton-típusban maga az embrió alakul ki a magkezdemény szomatikus sejtjeiből, akár az integumentumból is. A végeredmény ugyanaz, a mag és benne az embrió egyszülős. Az apomiktikus magképzés leginkább a poliploid egyedekre jellemző, azok közül is a hibrid eredetű allopoliploidokra. Egy rokonsági körben a hibridizációs kapcsolatok sok apomiktikus populációt („kisfajt", nothotaxont) hoznak létre, amelyek filogenezise nem írható le a klasszikus dichotomikus evolúciós fákkal, csak hálózatokkal. Bár a megtermékenyítés megkerülése evolúciós hátránynak tűnhet, hiszen szűkíti a változékonyságot, az apomiktikus taxononok stressztűrése nagyobb, mint a szülőké és új ökológiai niche-ket foglalhatnak el. Biogeográfiailag ez abban nyilvánul meg, hogy az apomiktikus növények a diploid rokonok/ősök áreájánál északabbra fekvő területeket is meghódíthatnak. Az ivaros szaporodást, mint ősi állapotot, a zárvatermők körében sok vonalon, egymástól függetlenül is felváltotta az apomixis. Ha linnéi kategóriákat tekintjük, akkor 32 rendben 74 családban és kb. 300 génuszban is előfordul (Hörandl et al. 2024). Leginkább koncentrált formában jelenik meg az apomixis a *Poaceae*, az *Asteraceae* és a *Rosaceae* esetében. A füveknél az első kis kládokon még nincs, de mintegy 240 fajnál már kimutatták a BOP (pl. *Poa, Calamagrostis*) és a PACMAD (pl. *Cortaderia, Danthonia, Chloris, Paspalum*) kládokon.




**9.94 ábra. a:** *Cortaderia selloana* (Brazília), **b:** *Spartochloa scirpoidea* (Ny-Ausztrália, K. Thiele, CC BY2.0), **c:** *Chasmanthium latifolium,* **d:** *Gynerium sagittatum* (Peru, J. Shorma, CC BY), **e:** *Setaria pumila,* **f:** *Cenchrus spinifex,* **g:** *Panicum virgatum* (Wisconsin, A. Gunnar, CC BY), **h:** *Spinifex longifolius* (Ny-Ausztrália), **i:** *Paspalum dilatatum* (Itália), **j:** *Andropogon gayanus* (Nigéria, N. Rabs, CC BY-NC), **k:** *Sorghum halepense*, **l:** *Coix lacryma-jobi,* **m:** *Isachne globosa* (New South Wales, Macleay Grass Man, CC BY-2.9).

következik, döntően a trópusi és szubtrópusi Amerika bennszülöttjei, másutt inkább mint inváziós fajok jelentkeznek, kivéve például a *Hymenachne* mocsárlakó füveit Ázsiából és a pacifikus régióból. A *Paspalum* 360 fajából – szinte véletlenül – néhány Eurázsiában is megvan, így a *P. thunbergii* őshonosként (Kaukázus), a *P. dilatatum* (9.94i ábra) pedig állandósult „vendégként". Gyakori náluk az apomiktikus szaporodás, ezért a génusz taxonómiája igen bonyolult (Hörandl et al. 2024). Végezetül az *Andropogoneae* klád következik, melynek mind az 1200 faja C4-es fotoszintézisű, főképpen trópusi-szubtrópusi elterjedésű. Magyarországon mindössze kettő őshonos, a *Chrysopogon* (50/1) nemzetségből a *C. gryllus* (élesmosófű) és a *Bothriochloa* (37/1) tagja a *B. ischoemum* (*sic*), azaz a fenyérfű – mind a ketten kifejezetten száraz, napos élőhelyek, így a dolomit-sziklagyepek lakói. Az utóbbi génusz számos faja az afrikai szavannákon honos, csakúgy mint egyes *Andropogon* fajok (pl. *A. gayanus*, 9.94j ábra). A paleotrópusi *Cymbopogon* (55) nevezetes tagja a citromillatú *C. citratus*, csak kultúrából ismert gyógy- és fűszernövény. Itt kell megemlítenünk három, kiemelten fontos haszonnövény-nemzetséget is. A *Zea* (kukorica, teosinte, 5) génuszba tartozik a már 9000 éve nemesített, mexikói eredetű *Z. mays*, amit nem kell különösebben bemutatni. Ebből termesztik a legtöbbet a világon, a búzát és a rizst is megelőzve. Közvetlen őse jelenlegi ismereteink szerint a *Z. mays* ssp. *parviglumis* nevű alfaj, amiből szelekcióval alakult ki, de közben a *Z. mays* ssp. *mexicana* introgressziós hatása is érvényesült. A többi *Zea* faj ma is hiridizálódhat a termesztett kukoricával, de ez a génimport nem minden termelőnek tetszik. A trópusi-szubtrópusi *Saccharum* (16) legismertebb tagja a *S. officinarum* (cukornád), melynek elődje (*S. robustum*) Új-Guineából terjedt el szerte a világon – miközben más fajjal (*S. spontaneum*) is kereszteződött, kialakítva a ma ismert típust. Az összes cukortermelés 70%-a a cukornádból származik, de a cukros szirup mellett a növény más részei is hasznosíthatók (pl. takarmány, papír). A harmadik haszonnövénycsoport a *Sorghum* (cirok, 18) nemzetségben van. A *S. bicolor* Afrika Sahel övezetéből származik, 5000 éves szudáni és egyiptomi leletek igazolják korai kultúrába vételét. Az ötödik legfontosabb gabonaféle a világon, a liszten kívül takarmány, szirup és etanol is készül belőle. Jól viseli a szárazságot és a forróságot, allelopatikus hatásával a gyomokat sem tűri maga körül – tehát ott is terem, ahol más gabona meg se maradna. Afrikában és Ázsiában él a *S. arundinaceum* (vad cirok), amit az előző közvetlen ősének is tekintenek. Az ős és az utód kereszteződéséből származik a *S. ×drummondii* (szudáni fű), ami szintén termesztenek. Az eredetileg ázsiai-észak-afrikai elterjedésű *S. halepense*-t (9.94k ábra) is termesztik takarmánynak és a talajerózió csökkentésére, de a világ legtöbb részén inkább terhes inváziós fajnak tekintik. A *Coix* három fajából az ázsiai *C. lacryma-jobi* (9.94l ábra) is gabonaféle, főleg ahol a rizs nem elég produktív. A vad változat nagy áltermése igen kemény héjú – s ékszer készül belőle. A *Miscanthus* (14) génusz kelet-ázsiai eredetű. A *M. fuscus*-t gyakran elefántfűnek nevezik, elsősorban biomasszája miatt termesztik, míg a *M. sinensis* ezen kívül dísznövény is. A PACMAD csoport utolsó kládja a *Micrairoideae* 190 fajjal, két génuszban C4-esekkel. Legnagyobb fajszámú az *Isachne* (104), számos vízi életmódú képviselővel, mint pl. a rizsföldeken gyomként számon tartott *I. globosa* (9.94m ábra).

## *Dasypogonaceae (20)*

Ausztrália délnyugati sarkában és Victoria állam déli részén honos négy nemzetség tartozik ide. Félcserjék vagy kisebb fák, szórtan elrendeződő levelekkel, melyek keresztmetszetben U vagy V alakúak. Kétivarú virágaikban 2 színes lepelkör, 6 porzó és 1–3 rekeszes termő van. Túlságosan nem hasonlítanak a pálmákra, holott korábban azok testvércsoportjaként kezelték őket. Ami közös bennük, az kevéssé feltűnő: a sejtfal UV-fluoreszcens anyagai, a kutikuláris viasz és a gázcserenyílások segédsejtjei. Mindenesetre a pálmákra megjelenésében leginkább a *Kingia australis* (9.95a ábra) emlékeztet, bár a nem virágzó példányok még hasonlatosabbak a *Xanthorrhoea*-hoz (366. oldal). Lassú növekedésű faj, nem ritkák a 400 éves és hatméteres példányok. Áltörzse főleg levélmaradványokból



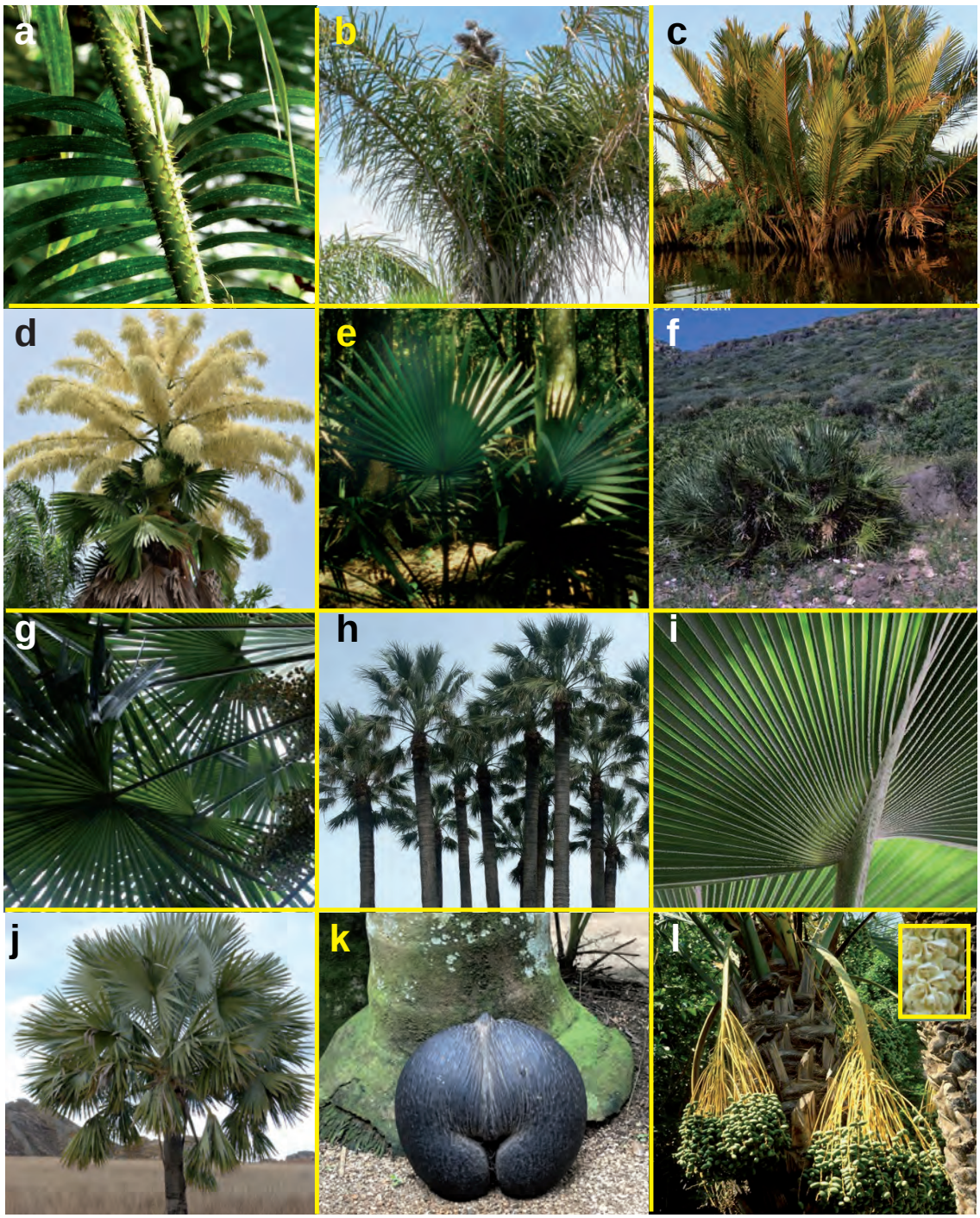

**9.95 ábra. a:** *Kingia australis*, **b:** *Dasypogon obliquifolius,* **c:** *Calectasia narragara* (mindhárom Ny-Ausztrália).

áll, másodlagos vastagodása nincs. A levelek nagy üstököt képeznek a törzs végén. Tojásdad virágzatai a levelek közül kilógó hajtások végén fejlődnek. A *Dasypogon* (9.95b ábra) három faja alacsonyabbra nő, törzse (ha van) sokkal vékonyabb. A *Calectasia* (15, 9.95c ábra) félcserjés fajokat foglal magába, száruk gazdagon elágazó, levélhüvelyek borítják. Csillag alakú, lila vagy kék virágaik magánosak az ágvégeken. A porzók csövet formálnak, amiből alig áll ki a bibe. Egyes fajok virága orchideákat utánoz, a Dodson-féle mimikri eseteként (vö. 9.18 cédula).

### *Arecaceae – pálmák (2800)*

Fák, cserjék és liánok. Jellegzetességük a pálmatörzs, amely elsődleges vastagodás, valamint az elhalt levelek révén gyarapodik, de az ún. anomáliás másodlagos vastagodás is előfordul. Ritkán (pl. *Nypa*) a törzs villásan elágazó, ami feltehetően a pleziomorf állapot. A törzs belsejében sok ezer szórt edénynyaláb található, erős és ellenálló rostokkal keveredve – melyek olyan stabilitást kölcsönöznek a növénynek, hogy hurrikánok után is állva maradnak. Leveleik nagyok, hüvelyesek, nyelesek, üstökben állanak a törzs végén. A nyél és a lemez találkozásánál található lándzsa alakú képlet a hastula. A levéllemez szárnyasan összetett, ez a tenyeresen összetett leveleknél is így van, csak a gerinc rövid. A nyélen és a lemez szélén gyakran tüskesor húzódik. Virágaik viszonylag jelentéktelenek. A virágtakaró általában három csészelevélre és három sziromra különül, de hiányozhat is. Alapesetben a porzók két háromtagú körben állanak, körbefogva a 3 levélből alakult termőt, de a porzók száma akár a 150-et is elérheti. Rendszerint azonban a virág egyivarú, s a növény egy- vagy kétlaki. A sokszorosan elágazó, a bogas és buga szerkezetet kombináló virágzatot általában buroklevelek övezik. A beporzást többnyire rovarok (fontossági sorrendben: bogarak, méhek, legyek, tripszek, lepkék), jóval ritkábban a szél, még ritkábban madarak és denevérek végzik. Érdekes összefüggés mutatható ki a virágzat alakjával: a bogarakkal porzódó fajok virágzata rövid és tömör a többiekhez képest. A termőlevelek szabadok vagy összenőttek. Termésük csonthéjas, az endospermium olajban és szénhidrátokban gazdag. Melegkedvelő növények – tehát túlnyomórészt trópusiak, legnagyobb sokféleségben a 30° déli és a 30° északi szélesség között mutatkoznak. A csapadék kevéssé meghatározó számukra, élőhelyeik a sivatagoktól az esőerdőkig terjednek. Az európai kontinensen csupán a *Chamaerops humilis* (törpepálma) és a *Phoenix theophrasti* fordul elő, a Földközi-tenger partvidékén. Az első a legészakibb faj Európában (Liguria), amivel legfeljebb a kínai *Trachycarpus fortunei* vetekedhet, a legdélebbre élő pálma pedig az új-zélandi *Rhopalostylis sapida* (*Arecoideae*). Széles elterjedésű pálma kevés van, az endemizmus annál gyakoribb: csak Új-Kaledónián 17 bennszülött nemzetség és 32 faj honos, Madagaszkár endemikus nemzetségeinek száma 14. A botanikusok egyébként összesen 180 génuszt különböztetnek meg, 64-ben mindössze egyetlen fajjal – a splitterek nagy dicsőségére. Mindenesetre fajgazdag nemzetségek is bőven vannak, mint például a paleotrópusi *Calamus* (417), *Licuala* (147), *Pinanga* (144), *Chamaedorea* (104) és a *Bactris* (80). Sok pálma nevezetes haszonnövény, és régóta jelen van az emberiség kultúrájában. A pálmák jól fosszilizálódnak, így az egyszikűek körében az ő múltjukat ismerjük a legjobban. Egyértelmű leleteik a krétából, kb. 90–86 millió évvel ezelőttről származnak. Levélmaradványok (*Sabalites, Phoenicites*) és törzsmaradványok (*Palmoxylon*) meglehetős gyakoriak ebből az időszakból. A maiak közül pedig a *Nypa fruticans* pollenje már 69 millió éves rétegekből is előkerült. A pálmák öt belső kládját különítjük el (Yao et al. 2023) a következőképpen: {*Calamoideae* {*Nypa* {*Coryphoideae* {*Arecoideae, Ceroxyloideae*}}}}. A *Calamoideae* kládon van a pálmafajok negyede, de csak négy honos az újvilágban. Többségük kúszónövény, erősen tövises (9.96a ábra). A délkelet-ázsiai elterjedésű *Calamus rotang* (kúszópálma) törzse vékony, szórtan elhelyezkedő levelekkel. Pár méteres magasságot elérve a hajtás a többi növényre borul, horogszerű levéltöviseivel beléjük kapaszkodva akár 200 m távolságra is eljuthat. Bútorok és fonott tárgyak készülnek belőle. A jávai *C. ruber* (= *draco*) termése vörös gyantát („sárkányvér") tartalmaz, ami a gyógyászatban és élelmiszeriparban hasznosul, mivel elfedi a keserűanyagok ízét. A *Raphia* (22) fajok egy kivétellel afrikaiak, életükben egyszer teremnek, majd elpusztulnak. A mocsárerdei *R. farinifera* (raffiapálma, 9.96b ábra) szinte minden részét feldolgozzák. Levelének bőrszövete adja a sok mindenre, pl. kötözésrefonásra alkalmas rostokat, törzsének belseje lisztet szolgáltat, terméséből olaj és alkohol is készíthető. A *R. regalis* nagy méreteiről közismert; Kongóban találtak egy majdnem 26 m hosszú levelet, ami rekord a növényvilágban. A *R. taedigera* dél- és közép-amerikai, de Ny-Afrikában is meghonosodott. A *Metroxylon* hét faja is egyszer termő, vastag törzsük dúskál a keményítőben. Elsősorban az új-guineai *M. sagu* (szágópálma) adja a legtöbb szágót (nem tévesztendő össze a cikászokkal, 260. old.). A fentebb már kétszer is említett *Nypa fruticans* (mangrovepálma, 9.96c ábra) egyedül árválkodik a következő kládon. Délkelet-Ázsiában és Óceániában honos, de másfelé is megtelepedett folyóparti- és torkolati növény, a mangrovevegetáció egyik fő komponense. A tiszta tengervizet nemigen tolerálja, elsősorban a brackvizet kedveli. Törzse víz alatti, csak a 9 métert is elérő levelek jutnak a felszínre. Felhasználása, mint sok egyéb pálmának, sokoldalú (alkoholtól tüzelőanyagig). A *Coryphoideae* kládon találjuk az összes tenyeresen összetett levelű fajt („legyezőpálmák"), bár vannak itt szárnyasan

összetett levelű fajok is. A jelenleg ismert legnagyobb virágzatú növény (amivel a *Furcraea* vetekszik csak, 357. old.) az Indiában és Srí Lankán őshonos *Corypha umbraculifera* (ernyőpálma, 9.96d ábra). A 6–8 m hosszú és széles virágzatban több (akár 10) millió virág nyílik. A növény csak egyszer virágzik, majd 1–2 tonna termést érlelve el is pusztul. Ehhez a nagy produkcióhoz megfelelő levélfelület is kell: egy legyező alakú




**9.96 ábra. a:** *Calamus vestitus*, **b:** *Raphia farinifera* (Madagaszkár, Linah, CC BY-NC), **c:** *Nypa fruticans* (Malajzia, seasav, CC BY-NC-ND), **d:** *Corypha umbraculifera* (Nandani Bridglal, CC BY-NC), **e:** *Sabal minor* (Louisiana), **f:** *Chamaerops humilis* (Szardinia), **g:** *Trachycarpus fortunei*, **h:** *Washingtonia filifera*, **i:** *Pritchardia forbesiana,* **j:** *Bismarckia nobilis* (Madagaszkár, M. Casado, CC BY-NC), **k:** *Lodoicea maldivica* (Seychelles, julgo2230, CC BY-NC), **l:** *Phoenix dactylifera* (Marokkó).

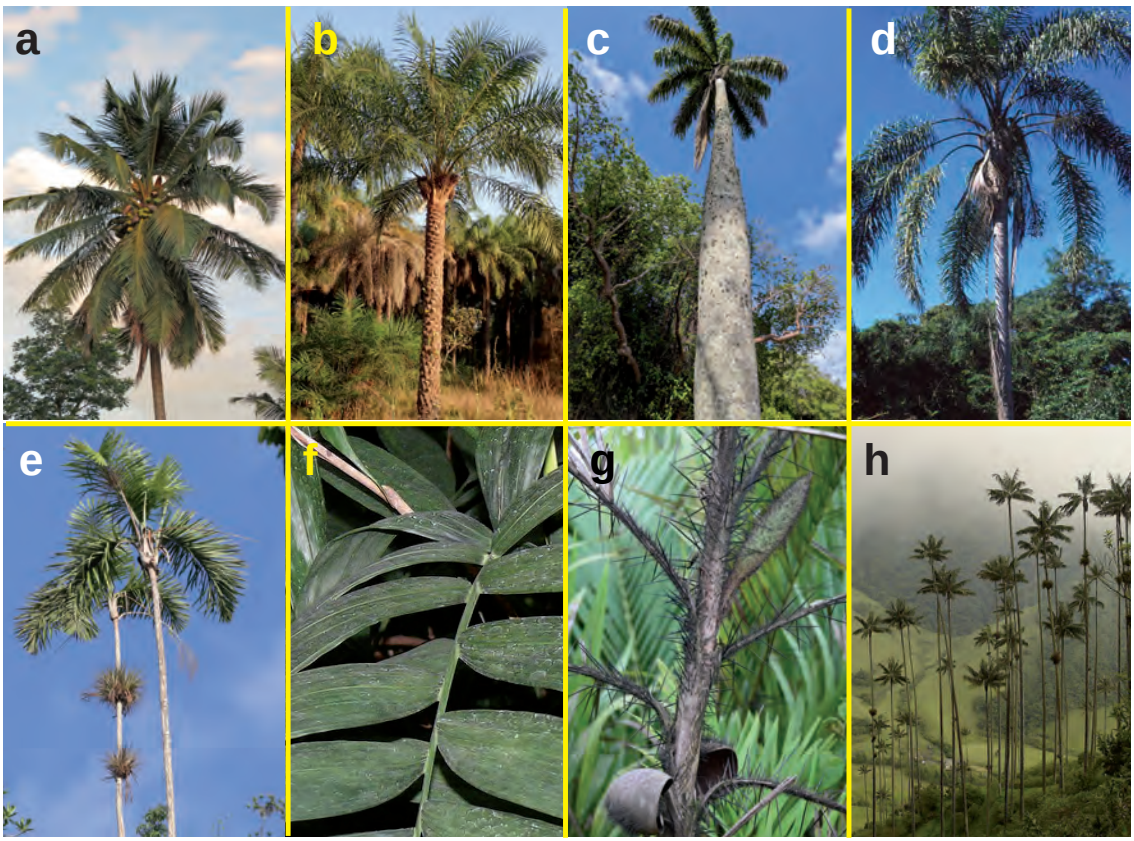
levél 5 m átmérőjű és 4 m hosszú nyele van. Levele Indiában papírként szolgált még 500 évvel ezelőtt is. Ebből a szempontból talán még fontosabb volt a *Borassus flabellifer* (palmyra pálma), egy délkelet-ázsiai eredetű, Dél-Indiában széles körben kultivált faj. A szanszkrit ABC-t először pálmalevélen rögzítették, de a hagyományok szerint ennek a pálmának még 799 más felhasználási lehetősége volt és van, a bortól a legyezőig. 12–20 évenként virágzik, és kb. százéves kort is megér –Semmelweis megjegyzésével ellentétben (9.30 cédula). A *Corypha* génuszra visszatérve megjegyzendő, hogy van még négy faj benne, egyikük Ausztráliáig is eljut – a *C. utan*, melynek tekintélyes vastagságú, másfél méter átmérőjű törzse van. A *Sabal* (16) amerikai nemzetség, több faja él az USA-ban is, sőt egyikük (*S. etonia*) csak Floridában honos. A *S. minor* (törpe palmetto, 9.96e ábra) szélesebb elterjedésű, Mexikóban is él. Ez az egyik leginkább fagytűrő pálmaféle – a kemény mínuszokat is tűri, ami egyáltalán nem jellemző a pálmákra. Sok mindent elvisel a *S. palmetto* is, a széltől a tűzig. Levélrügyeinek csomója ehető, egyeseket káposztára vagy articsókára emlékeztet. A *Chamaerops humilis* (9.96f ábra) egyfajos nemzetség tagja, meglehetős gyakori a mediterrán régió partvidékeire jellemző bokros-bozótos növényzetében, a macchiában és a garrigueban. Alacsony, tövénél elágazó növény, legfeljebb 5 m magasra nő. Rizómáiból kiindulva a tüzek után is könnyen felújul. A megporzó ormányos bogarat vonzó illatanyagokat nem a virág, hanem a levél fejleszti. A bogár egyébként nemcsak beporzó vektor, hanem szinte egész életét ugyanazon a növényen tölti el. Rokona, a sudár, nagyobb termetű, ugyancsak tűrőképes *Trachycarpus* (10) távol, Indokínában honos. A *T. fortunei*t (9.96g ábra) régóta kultiválják, mára széles körben ismert dísznövénnyé vált. Hasonlóan jól ismert az észak-amerikai *Washingtonia* nemzetség két faja, különösen a *W. filifera* (9.96h ábra), amivel Kalifornia sivatagainak oázisaiban találkozhat az utazó. A paleotrópusi sivatagi *Hyphaene* (8) *thebaica* törzse elágazó. Egyes *Licuala* (148) fajok kerek levelei pedig épnek hatnak, mert a levélszeletek nem mindig válnak el egymástól. Az óvilági *Caryota* (14) nemzetségben vannak kétszeresen szárnyalt levelű fajok, ami ritkaság a pálmák körében. A *Pritchardia* (30) génusz a Csendes-óceán szigetein jellemző, egyedül Hawaiin 19 endemikus faj él (pl. a *P. forbesiana* Maui szigetén, 9.96i ábra). Az Indiai-óceán egyes kisebb szigetein (pl. Mauritius) pedig a *Latania* három faja őshonos. A legnagyobb itteni sziget, Madagaszkár sem marad el a többiektől, a 170 őshonos pálmájából 165 csak itt fordul elő, pl. az ezüstös levelű *Bismarckia nobilis* (9.96j ábra). A Seychelles-szigeteki *Lodoicea maldivica* fejleszti a legnagyobb magot („maldive dió"). A nevek magyarázata, hogy a távoleső Maldív-szigeteken találták meg először a tengeráramlással odasodródott magvait. A francia felfedező, M.-J. M. du Fresne jött rá



**9.97 ábra.** *Areca catechu* (Tajvan, Onion Hu, CC BY-NC).

**9.30 cédula: Semmelweis, a botanikus**

Felmerülhet az Olvasóban a kérdés, hogy kerül ide egyáltalán az anyák megmentőjének a neve? Köztudott, hogy Semmelweis a bécsi egyetemen szerzett orvosi diplomát, és sokáig ott is dolgozott, de az már kevéssé közismert, hogy diplomamunkája a növények életéről szólt. Ignatius Philippus Semmelweis, Hungarus Budensis a *Vita plantarum* rövidített című értekezését 1844 márciusában védte meg, s munkája nyomtatásban is megjelent 30 oldalon a bécsi Ueberreuter kiadásában. A kor szokásának megfelelően latin nyelven írt szöveg a kor színvonalának megfelelően foglalja össze azt, amit a szerző a növények szervezetéről, anyagcseréjéről és szaporodásáról megtudhatott. A 22. oldalon említi a pálmát mondván: „A *Borossus flabelliformis* (*sic*) 35 évnyi idő után hoz virágot, de ezzel egyúttal utolsó napját is elérte" (Pelle Pál fordítása). Sajnos a forrást nem jelöli meg sehol sem, így nem derül ki, honnan vette ezt a téves információt. Egyébként az orvos-botanikus kapcsolat teljesen természetes volt akkoriban, s még inkább az volt az előző évszázadban. Maga Linné is orvosként végzett 1735-ben Hollandiában, majd hazájában praktizált is, mire az uppsalai egyetem gyakorlati orvoslástan tanszékén álláshoz jutott – és a gyógynövényekkel kezdve ezután ásta bele magát a rendszerezés tudományába.




**9.98 ábra. a:** *Cocos nucifera* (Thaiföld, M.D. Read, CC BY_NC), **b:** *Elaeis guineensis* (Szenegál, S. Piry, CC BY-NC), **c:** *Roystonea regia* (Florida, A. van den Beemt, CC BY), **d:** *Syagrus romanzoffiana* (Brazília), **e:** *Gaussia princeps* (Kuba, J. Bailey, CC BY-NC), **f:** *Chamaedorea schiedeana*, **g:** *Bactris major* (Francia Guyana, R. Heymans, CC BY-NC), **h:** *Ceroxylon quindiuense* (Kolumbia, D: Torquemada, CC BY-3.0).

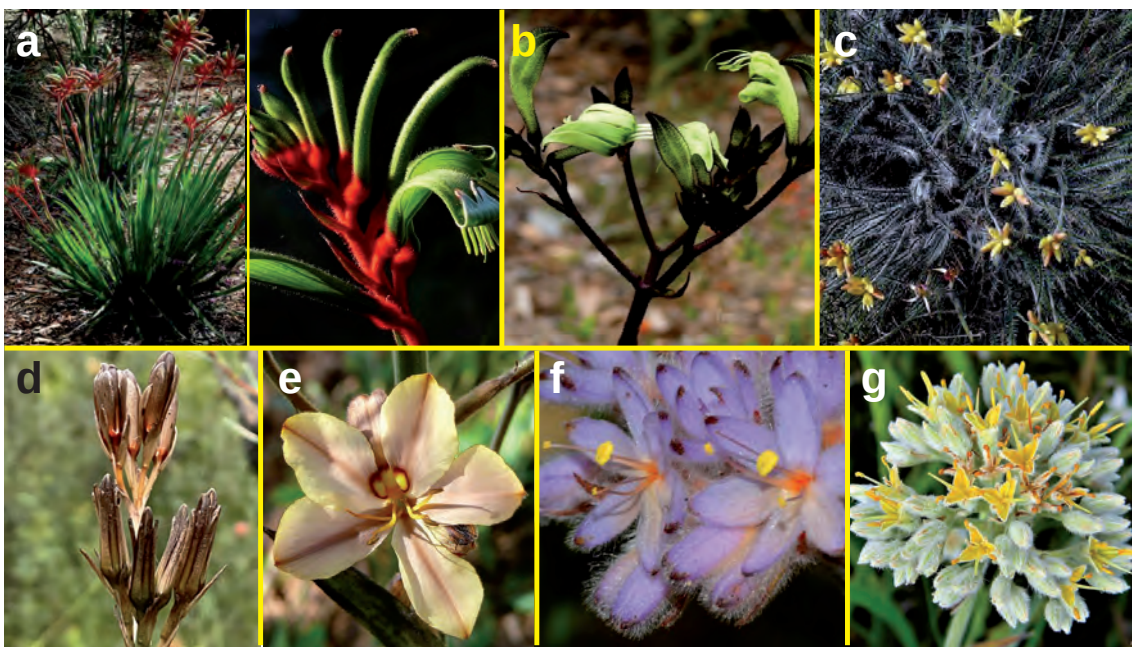
a magvak eredetére 1768-ban. Egy mag tömege elérheti a 17,6 kg-ot is (9.96k ábra). A termés hat évig érik, a mag lassan, két év alatt csírázik. A növény méretei egyébként vetekszenek az ernyőpálmáéval, levele 10 m átmérőjű. A klád szárnyalt levelű taxonjai közül egyértelműen a *Phoenix* (14) emelendő ki. A trópusi és mediterrán óvilág (a Kanári-szigetektől a Fülöp-szigetekig) nemzetsége, élőhelyben kevéssé válogat, megvan a száraz, sivatagos területektől a mocsarakig sokfelé. A levelek alsó szárnyai erőteljes tövisekké (acanthophyllum) módosultak. A *P. dactylifera* (datolyapálma, 9.96l ábra) Arábiában őshonos, de máshol is megtelepedett és sokfelé termesztik. Leletek szerint leglább 8000 éve kultiválják, elsősorban nagy cukortartalmú bogyós termése miatt. Magvai sokáig csírázóképesek maradnak; a judeai változat 2000 éves magvai közül hét teljes növénnyé fejlődött Izraelben. Törzséből szirup fejthető, ami sajnos denevérekről emberre közvetíti a nipa vírust. Az *Arecoideae* klád foglalja magába a pálmák többségét, vagy 100 nemzetségben. Leveleik egyszeresen vagy kétszeresen szárnyaltak, virágaik hármasával csoportosulnak: egy termős mellett két porzós. Az *Areca* (45) a névadó génusz, a maláj és indokínai régióból. Termésüket Ázsiában komoly kultusz övezi: a vallási rituáléktól a tradicionális medicináig sok mindenre használják. Az Új-Guineán és a Fülöp-szigeteken őshonos *A. catechu* (bételpálma, 9.97 ábra) a legfontosabb faj: terméséből készül a bétel, ami sok ember számára élvezeti cikk, azaz rágógumi. Használatától a fog vörösesen elszíneződik, a zománc és a fogíny jelentősen károsodik is. A *Cocos* génusz egyetlen faja a *C. nucifera* (kókuszpálma, 9.98a ábra) valószínűleg a maláj szigetvilágból származik, de mára az egész világon elterjedt, és a trópusi szigetek szimbólumává vált. A pálma minden porcikáját felhasználják, csonthéjas termésének tejnedve és lisztje (kopra) közismert táplálékforrás. Akár 30 m magasra megnövő egyedei évente 30–75 „diót” is adnak. Az *Elaeis* (olajpálma) két faja (az amerikai *E. oleifera* és az afrikai *E. guineensis*, 9.98b ábra), különösen az utóbbi és a kettő hibridje mostanra nemhogy híressé, hanem hírhedtté vált. A csomókban fejlődő terméseikben lévő nagy mennyiségű olaj számos kedvező tulajdonsággal bír, és sok célra használható. Az élelmiszeripar egyre növekvő igénye miatt termőterületét fokozatosan növelik – az

esőerdők rovására. Az újvilági *Roystonea* (10) fajok erőteljes felépítésű növények, olajat és takarmányt szolgáltatnak. A *R. regia* (királypálma, 9.98c ábra) emellett széles körben ültetett, néha inváziós fa a trópusokon. „Hitvese" a neotrópusi *Syagrus* (70) nemzetségbe sorolt *S. romanzoffiana* (királynőpálma, 9.98d ábra) kecsesebb termetű, egy levelén 3–500 levélkével. Brazília déli részén és a környező országokban meglehetős gyakori, nemcsak vadon, hanem kultúrában is. Idetartozik a közép-amerikai *Gaussia* öt faja, melyek közül a kubai *G. princeps* (9.98e ábra) nevezéktani szempontból nevezetes (45. oldal). A mészkőkúpokon élő 8–10 m magas pálmának mindössze 3–6 nagy levele fejlődik. Az ázsiai *Pinanga* (144) génusz képviselője a *P. andamanensis*, melyet 100 éven át kihaltnak véltek, mire újra felfedezték. A neotrópusi esőerdei *Chamaedorea* (108) fajok alacsony termetűek, megjelenésükben kissé a bambuszokra emlékeztetnek (9.98f ábra). A *Bactris* (79) is amerikai nemzetség, szárukat és leveleiket erős tövisek borítják (9.98g ábra), egyes fajoknál még a szárcsomókat is. A *Ceroxyloideae* főképpen amerikai fajokat foglal magába, kivéve a *Ravenea*-t (23 faj, Madagaszkár, Comoro-szigetek) és az *Oraniopsis appediculata*-t (Queensland) – azaz elterjedése diszjunkt. A venezuelai-bolíviai Andok nemzetsége a *Ceroxylon* (viaszpálma, 13). Törzsüket jellegzetes viaszréteg borítja. A kolumbiai *C. quindiuense* (9.98h ábra) a legmagasabb egyszikű, eléri a 60 m-t is, és egyben a legmagasabban élő pálma (3000 m felett is megél).

## *Commelinales (951)*

A kommelina-félék kivétel nélkül lágyszárú növények, virágaik többnyire színesek, feltűnőek, közepes- vagy nagy méretűek. Szöveteikben nincsenek kovatestek, ellenben a portok tapetuma bővelkedik kalcium-oxalát kristályokban. Mikorrhizájuk nincs. Feltűnő közös – de nem általános – sajátságuk a következő kláddal a forgóvirágzat. A csoport belső szerkezete: {{{*Haemodoraceae, Pontederiaceae*} *Philydraceae* {*Hanguana, Commelinaceae*}}}.

*Haemodoraceae* (116). Kevés kivétellel a déli félgömb növényei, földrajzi elterjedésük szigetszerű: Ausztrália, Új-Guinea, Dél-Afrika és Amerika. Leveleik többnyire kard alakúak, kétsorosak, bőrneműek. Sok faj gyökere vörös színű nedvet tartalmaz. Virágaik kétivarúak, erősen szőrösek-gyapjasak, sugaras vagy gyengén kétoldali szimmetriájúak. Lepelleveleik (3+3) szabadok, vagy csaknem teljesen csővé nőttek össze, ami a 9 cm-t is elérheti. Pollenjük a monoszulkát típuson kívül egy-, két- vagy többpórusú is lehet. Megporzóik főleg rovarok, esetleg madarak és emlősök. Két belső kládjuk közül az egyik kizárólag Ny-Ausztráliában honos, idetartozik az *Anigozanthos* (kengurumancs) 11 dekoratív faja. Az *A. manglesii* (9.99a ábra) az endemizmusokban igencsak bővelkedő állam emblémája, zöld és piros színben pompázik – nem csoda, hogy kedvelt dísznövény lett belőle. A közeli rokon *Macropidia fuliginosa* virágai még szokatlanabb színezetűek (9.99b ábra). A legtöbb faj a *Conostylis* (45) génuszban van: egyszínű virágaik



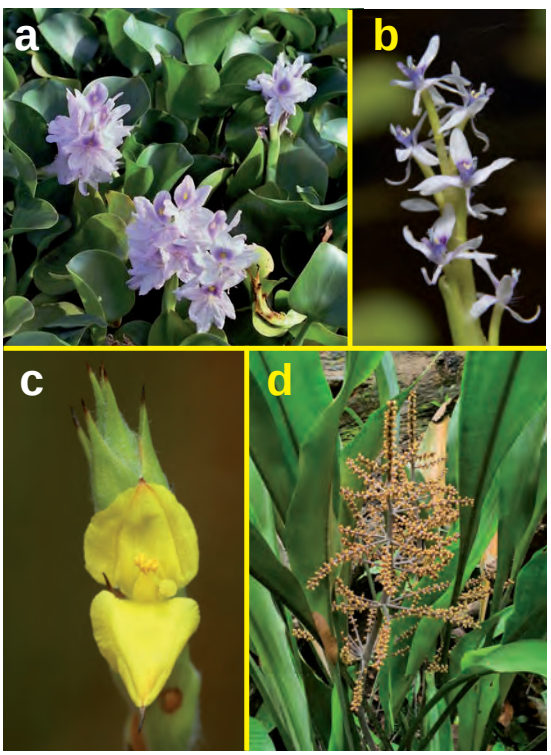

**9.99 ábra. a:** *Anigozanthos manglesii,* **b:** *Macropidia fuliginosa,* **c:** *Conostylis setigera* (mindhárom Ny-Ausztrália), **d:** *Haemodorum corymbosum* (New South Wales, polyscias099, CC BY-NC), **e:** *Wachendorfia paniculata* (Dél-Afrika), **f:** *Dilatris paniculata* (Dél-Afrika, R.T. Borlinghaus, CC BY-NC), **g:** *Lachnanthes caroliniana* (Florida, B. Peterson, CC BY-SA).

fejecskében csoportosulnak, tőkocsányon fejlődnek, leveleik szinte szálasak, néha erősen szőrösek (9.99c ábra). A másik klád kevert biogeográfiájú. Itt van a névadó *Haemodorum* (30), ami Ausztrálián kívül Új-Guineában is él. A *H. corymbosum* (9.99d ábra) vörös tejnedvének tumorellenes hatást tulajdonítanak. A *Wachendorfia* és a *Dilatris* 4–4 faja a dél-afrikai fynbos (914 cédula) vegetációban honos. Mindkét génusznál három porzó van egy virágban. A *Wachendorfia* három porzója közül az egyik hosszabb, mint a másik kettő, és a bibével ellentétes irányba fordul (heterantheria, 9.99e ábra). Ráadásul a virág két tükörképi változatban létezik (enantiostylia): a bibe vagy balra, vagy jobbra irányul. A beporzó rovarokat nektár jutalmazza. Miután egy növényen csak egyféle virág van, a jelenség hátterében az önbeporzás esélyének csökkentése állhat. Ezt kísérletesen igazolták is: keresztbeporzással több mag termett. A *Dilatris*-nál a heterantheria kifejezettebb, a hosszabbak portokja piros, a rövidebb portokja sárga (9.99f ábra). A piros portokban jön létre a megporzásra képes virágpor, míg a sárga a virágot látogató rovart (általában méheket) jutalmazza proteinben dús virágporral – miután itt nem termelődik nektár. A jobbos és a balos virágok azonban ugyanabban a virágzatban jelennek meg, így az önbeporzás esélye nem csökken, s valószínűleg az erőforrásokkal való takarékoskodás áll a porzók „munkamegosztása" mögött. Az amerikai *Lachnanthes caroliniana* (vérgyökér, 9.99g ábra) nedves-lápos élőhelyek növénye, áreája messze északra, Új-Skóciáig nyúlik. Az áfonyaültetvények tulajdonosai nem igazán kedvelik.

*Pontederiaceae* (sellővirágfélék, 46). Szubtrópusi és trópusi vízi növények, kevés mérsékelt övi képviselővel. Levelük lemezre és nyélre tagolódik, amely hüvellyel ízesül a szárhoz, de a víz alá merülő fajok levele fonalas vagy szalag alakú. A virág háromtagú örvökből áll, a belső lepel élénk színű. A lepellevelek az összenövés különféle fokozatait mutatják, a porzók gyakran csökevényesek vagy sztaminódiummá alakulnak. A virágzat fürtszerű. Termésük tok vagy makkocska, általában a víz alatt érik meg. A *Pontederia* (26) fajok egész Amerikában elterjedtek, levelük viaszos felületű, pozsgás jellegű. A *P. crassipes* (vízijácint, korábban *Eichhornia c.*, 9.100a ábra) dél-amerikai eredetű, vegetatívan és ivarosan is könnyen terjedő faj. A trópusi vizekben sokfelé terhes gyom, a vízfelület beborításával súlyosan károsítja az élővilágot. A növényt a levelek felfújt nyele tartja a felszínen, bíboros gyökerei lebegők. A kelet-ázsiai *P. korsakowii* a rizsföldeket veszélyezteti, nálunk is felbukkant (Hortobágy). A *Heteranthera* (20) génusz amerikai és afrikai. A *H. limosa* is lehet rizsföldi gyom, magánosan álló virágai gyakran ki sem nyílnak (kleisztogámia). A nektárt nem fejlesztő *H. multiflora* (fajnevéhez hűen) is kétféle tükörképi virágot növeszt (9.100b ábra). Kimutatták, hogy ez szabályos egygénes mendeli öröklődésmenetet mutat, a jobbra forduló bibe a domináns sajátság, a balra forduló a recesszív. A porzók sem egyformák, amire pedig a génusz neve utal: egy virágban több sárga és egy kék portokú porzót található, ez utóbbi a bibeszállal ellentétes irányba fordul. A sárgák jutalmazzák a beporzó rovarokat, a kék pedig a fertilis (vö. a *Wachendorfia* és a *Dilatris* esetével az előző kládon). A kétféle virág külön növényen fejlődik, így az enantiostylia+heterandia kombináció leginkább a keresztbepozásnak kedvez.

*Philydraceae* (6). Kelet-ázsiai és ausztráliai elterjedésű évelők, három génuszba sorolva. Fajai kardszerű levelükről és gyapjas virágzatukról ismerhetők fel. Zigomorf virágaik kétivarúak, két körben álló, legfeljebb a tövüknél összenőtt lepellevelekkel. Mindössze egy porzójuk van, a termőlevelek száma három. Vízi vagy vízparti növények. A *Philydrum lanuginosum* (9.100c ábra) iszapban gyökerező faj, sárga virágai hosszú füzérben sorakoznak, egyesével nyílnak.

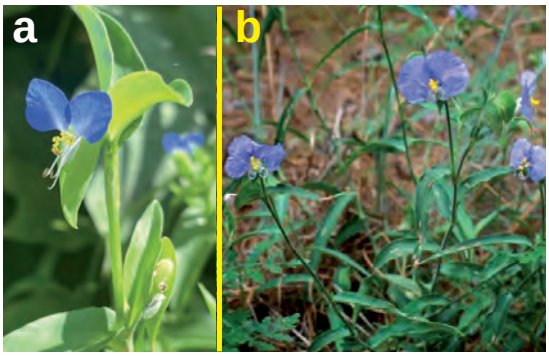
*Hanguana* (23). Thaiföldtől Ausztráliáig honos kétlaki, mocsári és erdei növények. Legtöbb fajukat az utóbbi években írták le. Sokáig okoztak fejtörést a botanikusoknak: szerepeltek már a *Poales*-ben és a *Liliales*-ben is, míg végül a molekuláris filogenetika módszerei tisztázták rokonságukat. Leveleik szélesek és hosszúak.




**9.100 ábra. a:** *Pontederia crassipes*, **b:** *Heteranthera multiflora* (Argentína, T.C. Perales, CC BY), **c:** *Philydrum lanuginosum* (Queensland, P. Squires, CC BY), **d:** *Hanguana rubinea* (Szingapur, plantboyofsingapore, CC BY).

Elágazó, fürtös virágzataikban apró aktinomorf, trimer virágok vannak, termésük bogyó (9.100d ábra).

*Commelinaceae* (760). Pántrópusi csoport, mintegy 40 nemzetséggel, Európát kivéve minden kontinensen megvannak, kevés fajjal a mérsékelt övben is. Főleg évelő lágyszárúak, kevés az egyéves. Jellegzetességük a puha, szinte pozsgás levél, amely zárt hüvellyel csatlakozik a (sokszor felfújt) csomókkal tagolt szárhoz. A bogas-forgós virágzatot gyakran nagy, csónakszerű fellevelek övezik. Az egy nap alatt, de legalábbis elég hamar elnyíló virágokban csészét és pártát találunk 3–3 levéllel, a párta általában feltűnő, kék vagy rózsás színű, ritkábban sárga. A porzók száma 6 vagy 3, de az utbbi esetben 3 sztaminódium is van. Gyakori a virágok heterandriás változatossága, ami a porzók hosszában és számában nyilvánul meg. Emellett egy növényen együtt fejlődhetnek tisztán hím és kétivarú virágok is, amelyek nem egyszerre nyílnak. Ritkábban a teljes és női virágok, vagy akár mindhárom típus is megvan egy egyeden. Nektárt nem termelnek, a beporzók honorárriuma a proteinben dús virágpor. Az eredetileg sugaras virágszerkezet néhány porzó vagy takarólevél kiesésével vagy módosulásával sok génusznál zigomorffá válik. A termés tok, kivételesen bogyó. A legtöbb faj a talajon él, de vannak epifitonok (*Cochliostema*) és liánok (*Streptolirion*) is közöttük. A klád alapi helyzetében az ausztráliai-új-guineai *Cartonema* (7, 9.102a ábra) áll, melyeknek – a többiekkel ellentétben – nincsenek Ca-oxalát kristályai, leveleik szinte szálasak, nyél nélküliek, mirigyszőrösek. Az egyik lepellevél redukciója miatt jellemző a zigomorf virág a *Commelineae* kládon, ahol a *Commelina* (195) a legismertebb génusz. Legtöbb faja afrikai, de más kontinenseken is megvan. A név a holland Commelijn család két botanikusára utal, akiket Linné szándéka szerint a két felső lepellevél jelképez. A *C. communis*-t (9.101a ábra) Japánban kék színű festékanyagáért termesztették, ma a világ más részein, Európában is, behurcolt gyomnövénynek tekintik. Hasonló a helyzete a paleotrópusi *C. benghalensis*-nek, bár Ázsiában gyógynövény és fogyasztják, a legtöbb helyen nemkívánatos betolakodó. A *C. erecta* (9.101b ábra) egy igazi kozmopolita faj, Afrikában, Ázsiában és Amerikában is honos, az utóbbin a mérsékelt övben (New York, Nebraska) is. Az *Aneilema* (66) elterjedési területe hasonló az előző génuszéhoz, afrikai dominanciával. Az *A. aequinoctialis* (9.102b ábra) akár 2 m-re is megnövő, szinte cserjeszerű növény, szokatlan, sárga virágokkal. Kenyától Nigériáig gyógynövényként ismerik. Megfigyelések szerint a trichómák borította leveleit a csimpánzok egészben nyelik le, s így szabadulnak meg féregparazitáiktól. A legnagyobb belső klád, az előző testvére a *Tradescantieae*, amit – kevés kivétellel – az aktinomorf virág jellemez, három feltűnő és egyforma külső lepellevéllel (pártával). A *Tradescantia* (86) amerikai nemzetség, Kanadától Argentináig húzódó áreával, de egyes fajai dísznövényként sokfelé

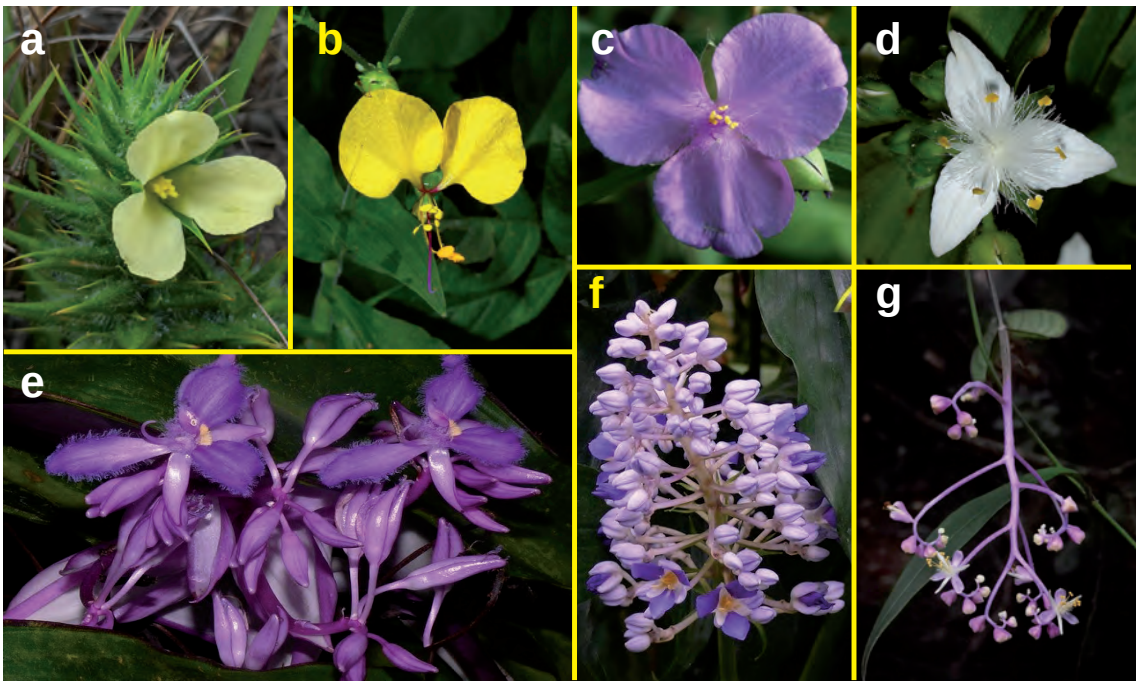



**9.101 ábra. a:** *Commelina communis* (Japán, mathieudes, CC BY-NC), **b:** *C. erecta* (Texas).

eljutottak és meghonosodtak. Virágaik színe fehér, lilás-kékes vagy bíboros, ritkán négy külső lepellel és nyolc porzóval. A *T. virginiana* (9.102c ábra) bírja legjobban a telet, Ontarioban is megtalálható. Mint legtöbb rokonát, ezt is méhek porozzák be, de kolibrik és lepkék is látogatják virágait. Rokonaival könnyen képez hibrideket. Vigyázni kell vele, mert enyhén mérgező és bőrkárosító hatása van. A dél-amerikai *T. fluminensis* (9.102d ábra) ezen kívül szinte kiirthatatlan, inváziós növény, még ott is, ahol a környezeti feltételek nem kedvezőek számára. Virágaiban, sok egyéb kommelinaféléhez hasonlóan, jellegzetes porzószőrök vonzzák a beporzó méheket. A sávos levelű, mexikói *T. zebrina* népszerű dísznövény minálunk. A *Cochliostema* két faja Nicaraguától Ecuadorig honos epifiton, de ha lakóhelye kidől, a talajon is megmarad. A *C. odoratissima* (9.102e ábra) – a bromeliákhoz hasonlóan – vizet tárol a levelek tövében. Levelei egyméteresek is lehetnek, maga a növény még magasabbra megnő. Lepellevelei rojtosak, a porzószálak összenőttek. A *Dichorisandra* (59) is neotrópusi génusz, összetett virágzatban (thyrsus) álló sok viránggal (9.102f ábra), amelyek enyhe zigomorfiát mutatnak. A *Spatholirion* (7) indokínai nemzetség, minden faja kúszónövény. A *S. longifolium* (9.102g ábra) virágai és kocsányai ibolyaszínűek, s így jobban vonzzák a beporzókat.

## *Zingiberales (3133)*

Nagy vagy közepes termetű, rizómás lágyszárúak (az elfásodás ritka), szárnyas erezetű leveleik lemezre és nyélre tagolódnak. További jellemzőik a kétoldalian szimmetrikus vagy szimmetriasík nélküli virág alsó állású magházzal, kovatestek jelenléte az edénynyalábokban, és keményítő a rostacsőplasztidokban. A virágban két különnemű körben állanak a takarólevelek, a külsők csésze-, a belsők sziromszerűek. A porzók száma alapesetben 6 (*Ravenala*), amelyek mutatós sztaminódiummá alakulhatnak, s általában öt vagy csak egy termékeny porzó marad. A pollenen többnyire egyáltalán nincsenek nyílások, az exine erősen redukált,

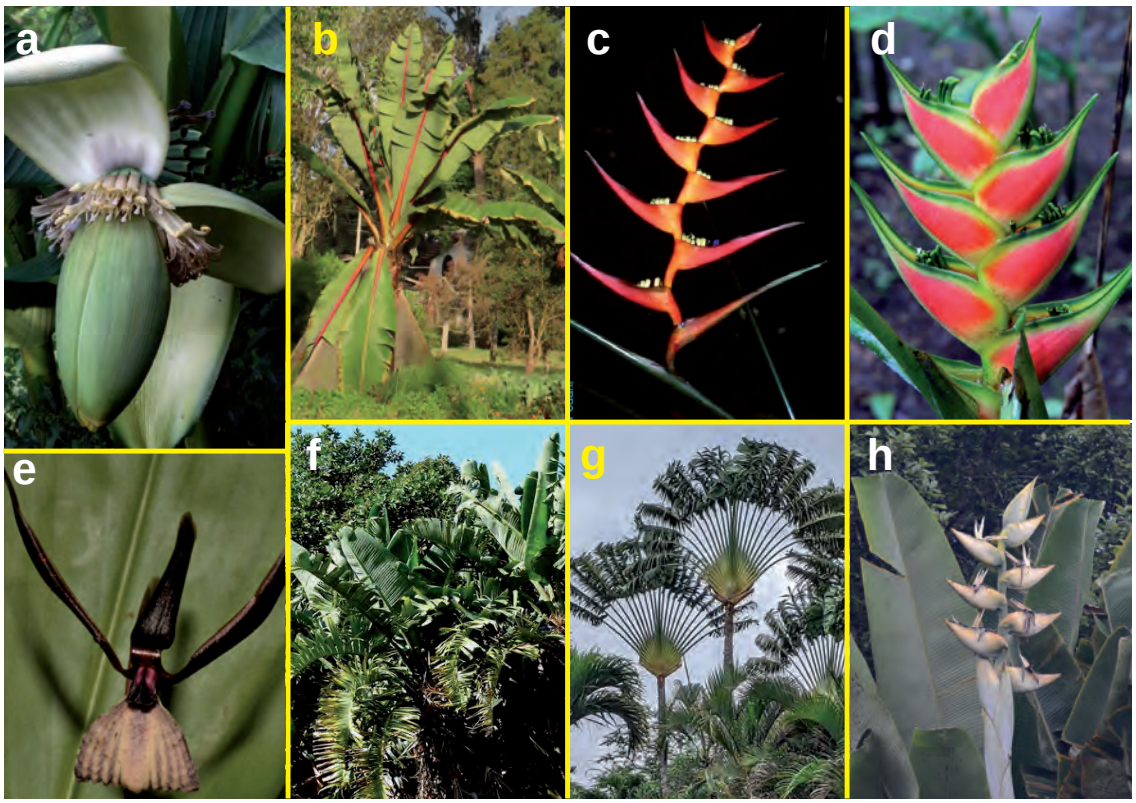



**9.102 ábra. a:** *Cartonema spicatum* (Queensland, hbexplore, CC BY-NC), **b:** *Aneilema aequinoctialis* (Eswatini, L. Loffler, CC BY-NC), **c:** *Tradescantia virginiana,* **d:** *T. fluminensis* (E. Dans, CC BY-2.0), **e:** *Cochliostema odoratissima,* **f:** *Dichorisandra thyrsiflora,* **g:** *Spatholirion longifolium* (Kunming, Kína, syz, CC BY-NC).

ami a klád másik feltűnő szünapomorfiája (kivétel a *Costaceae*). Az idetartozó taxonok szinte mindannyian trópusi vagy szubtrópusi elterjedésűek. Kladogramjuk szerint két kládra bomlanak, a banánnal, illetve a gyömbérrel fémjelzett csoportokra: {{*Musaceae* {*Heliconia* {*Orchidantha, Strelitziaceae*}} {{*Canna, Marantaceae*} {*Zingiberaceae*, *Costaceae*}}}}.

*Musaceae* (banánfélék, 93). Nagy termetű paleotrópusi lágyszárúak, erőteljes rizómával. Szórt elrendeződésű leveleikben párhuzamosan futó, majdnem derékszögben leágazó oldalereket találunk. A levél alapja hüvelyt alkot; sok ilyen átfedő hüvelyből alakul ki az ún. áltörzs. A virágzatok nagy, lehulló murvalevelek tövében állanak, bennük az egyivarú zigomorf virágok elkülönülten sorakoznak (a proximális részen a porzósak), ritkábban kétivarú virágokkal keveredve. Öt lepellevél összenőtt, egy szabadon áll. A virágpor ragadós, denevérek, ritkábban cickányok és madarak terjesztik. A termés húsos, bogyószerű. A *Musa* (banán, 85) több faját és nemesített változataikat széles körben termesztik a meleg égövben. A legkedveltebb banán (*M.* ×*paradisiaca*) a kelet-ázsiai *M. acuminata* és *M. balbisiana* triploid származéka. Meddő és csak vegetatívan szaporítható. Felhasználása kettős: émelyítően édes gyümölcs vagy kevéssé édes, nagy keményítőtartalmú főzőbanán formájában, de takarmánynak és sörfőzésre is alkalmas. A kínai-japán *M. basjoo* (9.103a ábra) alacsony termetű faj, áltörzsét hosszú rostokra szabva hasznosítják – és papírt is készítenek belőle. Az új-guineai *M. ingens* eléri a 20 méteres magasságot, s egykoron állítólag még nagyobb példányok is voltak. Egy egyeden akár 300 darab ehető termés is kifejlődhet. Nagyon hasonló a banánhoz az *Ensete* (7) és a *Musella* (1). Az *E. ventricosum* (103.b ábra) 6–10 métert is elérő, örökzöld évelő, egyszer virágzik, majd elpusztul. Termése ehetetlen, ezzel szemben rizómája és hajtásának belseje igen fontos táplálékforrás Afrikában, különösen Etiópiában. Zöld részeit sok egyéb célra, így takarmányozásra és kosárfonásra is felhasználják. A *Musella lasiocarpa* a kínai magashegységek hidegtűrő törpebanánja, áltörzsén a lótusz virágára emlékeztetően csoportosulnak a levelek.

*Heliconia* (200). Elsősorban neotrópusi génusz, csak néhány faj honos a csendes-óceáni régióban. Nagy termetű rizómás lágyszárúak, törzsük a banánokhoz hasonlóan formálódik. Leveleik nyelesek, hosszúak, nagy csomóban fejlődnek – egyes fajoknál fitotelmaként (9.23 cédula) funkcionálnak. Összetett virágzatukban az élénk színű, viaszos, csónak alakú fellevelek mindegyike egy-egy forgóvirágzatot vesz szorosan körül. A virágzatot viselő hajtás változatos formát ölt, sokszor látványos megjelenésű (pl. *H. farinosa* és *wagneriana*, 9.103c–d ábra). A virágok ötkörösek, zigomorfak, a lepel és a porzó alul összenőtt és csövet formál. A hat porzóból 5 fertilis, a hatodik staminódiummá redukálódott. Nagy mennyiségű nektár termelődik bennük, ez vonzza a beporzó kolibrikat. Termésük csonthéjas, húsos külső réteggel, ami éréskor kékesen elszíneződik.




**9.103 ábra. a:** *Musa basjoo*, **b:** *Ensete ventricosum* (N.H. Schmidt, CC BY-NC-SA), **c:** *Heliconia farinosa* (Brazília), **d:** *H. wagneriana* (Costa Rica, D.J. Stang, CC BY-SA-4.0), **e:** *Orchidantha maxillarioides* (R. Abbott, CC BY-NC), **f:** *Strelitzia nicolai* (Dél-Afrika), **g:** *Ravenala madagascariensis* (Dicklyon, CC BY SA-4.0), **h:** *Phenakospermum guyannense* (Kolumbia, D.J. Ringer, CC BY-NC).

*Orchidantha* (34). A linnéi osztályozásban ma is a „*Lowiaceae*" család egyetlen nemzetsége, vagyis elfogadott *Lowia* génusz ma már nincs. A kladisztikai rendszerben ez értelmetlen, így természetesen az *Orchidantha* nevet alkalmazzuk. Délkelet-Ázsiában honos minden faja, a fele Borneó endemizmusa. Évelő, rizómás növények törzs nélkül, lándzsás, csomóban álló és igen hosszú tőlevelekkel. Nagy viráguk alsó lepellevele labellummá alakult, s így az orchideákra emlékeztet (9.103e ábra) – amint a nevük is sugallja. A porzók száma öt, a termő három levélből nőtt össze. A virágok a talajszinten fejlődnek, és a toktermés gyakran a földbe fúródva érik be. Az *O. inouei* és más fajok virágának nem túl kellemes az illata, ganajtúró bogarak (*Onthophagus*) porozzák be. Az *O. gigantea* kiemelkedik a többiek közül, akár 3,5 m magas is lehet.

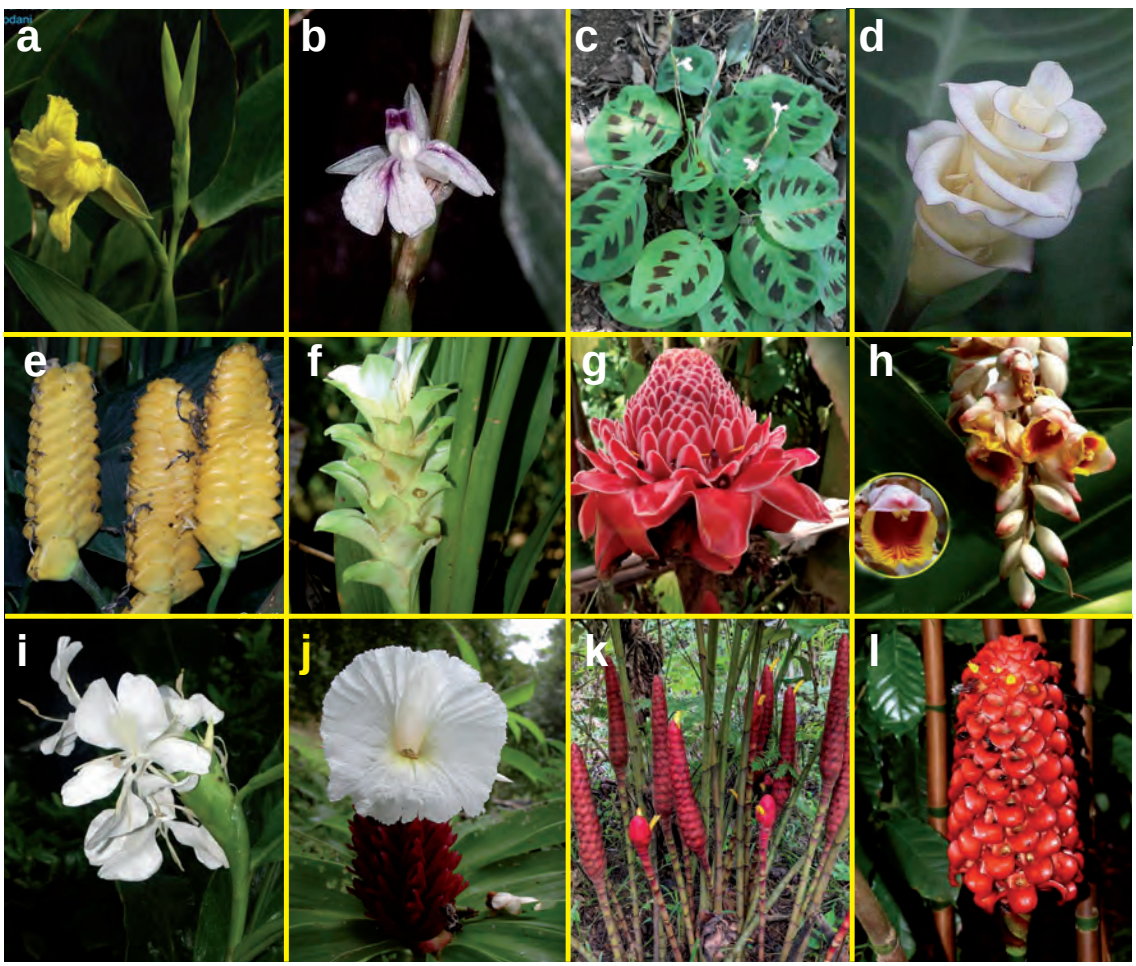
*Strelitziaceae* (12). Afrika déli felén, Madagaszkáron és Dél-Amerikában elkülönülő három nemzetség tartozik ide. Magas termetű lágyszárúak, áltörzsük szilárdsága a banánfélékhez és a *Heliconia* fajaihoz hasonlóan a levélhüvelyek összetapadásával alakul ki. Leveleik nagyok, nyelesek, erőteljes középérrel. Forgóvirágzatuk egy kemény, fehér vagy narancsszínű, csónak alakú fellevél hónaljában ül. Több ilyen összetett virágzatot formálhat. Virágaik zigomorfak, a csészelevelek hosszúak, hegyesek, a porzók száma 6 vagy 5, termésük tok. A dél-afrikai *Strelitzia* (5) beporzói madarak, amelyeket a fellevelekben felhalmozódott nektár csábít a virághoz. A *S. nicolai* (9.103f ábra) fás szár nélkül is eléri a tízméteres magasságot. A többiek alacsonyabbak, mint a leginkább ismert *S. reginae*, melynek belső lepellevelei kék színűek. Idetartozik a *Ravenala madagascariensis* (9.103g ábra), jellegzetes, a törzs csúcsán legyezőszerűen álló 11 méteres leveleivel Madagaszkár vegetációs képének nélkülözhetetlen „tartozéka". Áltörzse a 30 métert is eléri, így számot tarthat a legmagasabbra növő lágyszárú címre. A beporzást félmajmok, nevezetesen a *Varecia* nemzetségbe tartozó lemurfélék végzik! Hosszú nyelvükkel a virág megsértése nélkül tudják kiszívni a nektárt, s közben rengeteg virágpor tapad rájuk. Köznapi nevének („utazók fája") eredetére kétféle magyarázat is kering az irodalomban: 1) a levélhüvelyben felgyülemlett víz alkalomadtán jól jöhet a megszomjazott kirándulónak, vagy 2) a levélzet kelet-nyugat irányban terül el, mintegy iránytűként szolgál (bár olvastam észak-déli szembeállításról is). Változékony, 2021-ben hat, földrajzilag többé-

kevésbé elkülönülő fajra bontották. A neotrópusokra szakadt távoli rokon *Phenakospermum guyannense* (9.103h ábra) a *Heliconia*-ra emlékeztető, de jóval erőteljesebb összetett virágzattal.

A gyömbérfélék utolsó négy kládja egyértelműen elkülönül a többitől. Mindegyikben csak egy (vagy fél: *Canna, Marantaceae*) funkcionális porzó van, a többi sztaminódiummá alakult. A virág szimmetriája is megkülönböztető bélyeg.

*Canna* (12). Dél-Karolinától Chiléig honos génusz, a banánét idéző, de annál jóval kisebb levelekkel, amelyek először hengeresen fejlődnek, majd kicsavarodnak. A virágban három, feltűnő színű külső lepellevél van, míg a belső három redukált, a staminódiumok is eltakarják. A bibeszál is sziromszerűen ellaposodó, egy háromrekeszes termőhöz csatlakozik. Beporzóik méhek vagy gerincesek. A *C. indica* több ezer éve kultivált növény, egyike a legelőször termesztésbe vont fajoknak Amerikában – rizómája ugyanis keményítőben gazdag. Sok más felhasználása van, és rengeteg változatban dísznövényként ismerik, ugyanakkor a trópusi országokban gyorsan terjedő, inváziós faj. Neve nem Indiára, hanem a félreértett Indiára, azaz Közép-Amerikára utal. A sárga virágú *C. flaccida* (9.104a ábra) az USA délkeleti államaiban, vizes élőhelyeken honos.

*Marantaceae* (582). A *Canna* testvércsoportja, 25 nemzetséggel, pántrópusi elterjedéssel, bár a többség dél-amerikai. Rizómás növények, nyeles és hüvelyes levelekkel, amelyek kis párnával csatlakoznak a szárhoz. A levelek több génuszban színesek, különleges rajzolattal díszítettek. Virágaik füzéres vagy bugás virágzatban csoportosulnak, aszimmetrikusak, az egy párban lévők egymás tükörképei (9.104b ábra). Csak rájuk jellemző egy robbanásszerű megporzó mechanizmus. A bibét körülvevő staminódium egy rovar érintésére elengedi a bibét, ami hirtelen kipöndörödik és a virágport a rovarra viszi, a rovaron lévőt pedig ezzel




**9.104 ábra. a:** *Canna flaccida*, **b:** *Maranta cristata*, **c:** *M. leuconeura* (Brazília, E.L.F. Gasperin, CC BY-SA), **d:** *Goeppertia warszewiczii*, **e:** *Calathea crotalifera*, **f:** *Curcuma longa* (India, Aniruddha Singhamahapatra, CC BY-NC), **g:** *Etlingera elatior* (A. Loria, CC BY-SA), **h:** *Alpinia zerumbet,* **i:** *Hedychium coronarium,* **j:** *Hellenia speciosa* (Forest & Kim Starr, CC BY-3.0), **k:** *Costus erythrocoryne* (Peru, D. Skinner, CC BY-NC), **l:** *Tapeinochilos ananassae.*




**9.105 ábra.** *Zingiber officinale* (A. Tvera, CC BY-NC), **b:** *Z. spectabile* (karswenson, CC BY-NC).

egyidejűleg felveszi. A *Maranta* (50) trópusi amerikai taxon, napi ritmust mutató ovális levelekkel. Ez más génuszokban is megfigyelhető, de a legismertebb példa a brazíliai *M. leuconeura* (9.104c ábra) fehéres erezetű, sajátos mintázatú levele ami nappal ellapul, éjszakára a főér mentén becsukódik (nyctinasztia). A *M. arundinacea* (nyílgyökér) rizómája sok, könnyen emészthető keményítőt tartalmaz – a *Canna* mellett ez is igen régóta kultivált növény Közép-Amerikában. A legnagyobb nemzetség a klád fajainak kb. felét (244) magába foglaló *Goeppertia* szintén a trópusi Amerikában és a Karib-térségben honos. Virágai tobozszerűen csoportosulnak (pl. a közép-amerikai *G. warszewiczii*, 9.104d ábra). A rokon *Calathea* (56) virágzata lépcsőzetes (9.104e ábra), levelei és murvalevelei sok vizet tárolnak, így apró gerinctelenek számára élőhelyet jelentenek (vö. 9.23 cédula). A két utóbbi génuszban a murvalevelek és nem a lepellevelek a legdíszesebbek. Afrikában és Madagaszkáron honos a *Halopegia* (3), Indokínában pedig a *Donax canniformis*.

*Zingiberaceae* (gyömbérfélék, 2040). Trópusi növények, a mintegy 50 génuszba sorolt fajok 95%-a óvilági, a többi amerikai. Talajlakók vagy epifitonok. Évelő lágyszárúak, gyakran erőteljesen megvastagodott, gumószerű rizómával. Áltörzsük két sorban álló leveleikből képződik. Zigomorf virágaikban a belső lepelkör és a staminódiumok lepelcsövet formálnak. Jellegzetességük a két sztaminódium összenövéséből kialakult ajak. Bibéjük állandóan változtatja a helyzetét (*Alpinia*), vagy csavarodott (*Roscoea*). Összetett virágzataik gyakran a rizómából növő külön hajtásokon alakulnak ki, a szórt állású és feltűnő színezetű murvalevelekkel élénkítve. Szöveteikben aromás illóolaj képződik, szinte minden génuszban, így nem csoda, hogy a kládon sok fűszer- és gyógynövény van. A *Zingiber* (216) nemzetség közismert képviselője a *Z. officinale* (gyömbér, 9.105a ábra). A kínaiak régóta művelik, rizómája Európába már a görög-rómaiak idején eljutott. Jelenleg a világtermelés – szinte hihetetlen – 4,3 millió tonna évente, melynek csaknem a fele Indiából származik. A vad fajok közül a *Z. spectabile* (9.105b ábra) Thaiföldről az egyik leglátványosabb. A *Curcuma* (175) génuszból a *C. longa* (kurkuma, 9.104f ábra) érdemel említést: fontos élelmiszerszínezék, a curry egyik összetevője. A *C. angustifolia* méteres rizómája nemcsak gyógyhatású anyagokat, hanem rengeteg keményítőt is tartalmaz. Az *Elettaria* (7) kiemelt faja az *E. cardamomum* (kardamom). Erős illatú magja adja az indiai konyha egyik legfontosabb fűszerét és az Ayurveda medicina nagyra becsült gyógyszerét. Az *Etlingera* (154) génuszból sem hiányoznak a fogyasztható fajok, így az *E. elatior* (fáklyagyömbér, 9.104g ábra), amely dekoratív virágzatával a kertészek szívét is meghódította. További fűszer- és gyógynövény a *Kaempferia* (65) génuszból a *K. galanga,* valamint az *Alpinia*-ból (252) az *A. galanga* és *A. officinarum* – mindhárom faj rizómája, kissé megtévesztően, a galangal néven ismert és a gyömbérhez képest kevéssé intenzív curry alkotórészt adja. A kelet-ázsiai *A. zerumbet* (9.104h ábra) már átmenet a dísznövények felé, melyeket leginkább a bíboros fellevelű *A. purpurata* testesít meg. Egészen más felhasználási területe van a *Hedychium* (100) fajoknak, melyek áreája Madagaszkárt is magába foglalja. A Himalájában élő *H. coronarium* (9.104i ábra) édeskés, jázminhoz hasonló illatú virágait illatszerekben hasznosítják. A növény külhoni megítélése mindenesetre kettős: Kuba nemzeti virágának választották (talán nem volt erre alkalmas endemizmusuk?), ugyanakkor sokfelé (Brazília, Hawaii) agresszív gyomként tartják számon, különösen vizes élőhelyeken. Dél-Amerikában van egy őshonos génusz is, a *Renealmia* (94), amely bizonyíthatóan afrikai elődökkel rendelkezik, hiszen számos faja ma is ott él.

*Costaceae* (160). Az előző testvércsoportja, egyes linnéi rendszerek egy családban kezelték őket (ami nyilván felfogás kérdése). Fontos különbség, hogy illóolajokat nem tartalmaznak. Elterjedésük pántrópusi. Virágaikban sokszor öt összeforrt staminódium alkot egy alsó ajakot, ami erős vonzerő a beporzó rovarok számára. Feltűnő apomorfia a pollen változatos kifejlődése (diszulkát, porát stb.). A *Hellenia* (8) egyik faja, a *H. speciosa* korábban *Costus speciosus* volt (maláj gyömbér, 9.104j ábra); régóta ismert gyógynövény és afrodiziákum a kelet-ázsiai kultúrákban. A *Costus* (114) tehát megszabadult legismertebbb fajától, így is maradt benne jó néhány feltűnő érdekesség (9.104k ábra). A *Tapeinochilos* (16) egyik faja, a *T. ananassae* (9.104l ábra) Queenslandtől a Maluku-szigetekig fordul elő. Az élénkvörös és viaszos fellevelektől alig látható sárga virágai tömör virágzatot formálnak – a névadót ananászra emlékeztetve. Beporzói a nektármadarak közül kerülnek ki.

*Summa summárum*

- Az egyszikűek egy koronaklád a zárvatermők kladogramján, mintegy 80.000 fajjal. Többnyire évelő lágyszárúak, a fás fajoknál a másodlagos vastagodás ritka. Egyes kivételektől eltekintve edénynyalábjaik szórtak, a sziklevelek száma egy. Alapállapot a párhuzamos levélerezet és a mellékgyökérrendszer, de ezek nemcsak az egyszikűeknél fordulnak elő. A rostacsőplasztiszokban általában proteinkristályok vannak.
- A pleziomorf virág trimer és sugaras szimmetriájú, majd igen gyakran megjelenik a zigomorf és kevésbé gyakran a szimmetriasík nélküli virág is. A monoszulkát pollent az egyes evolúciós vonalakon redukált vagy tovább differenciálódott pollen váltja fel.
- Alapsajátságaik összességében vízi eredetre utalnak; az árnyékos élőhelyekre jellemző hálózatos erezet és az állatok terjesztette húsos falú termés sok evolúciós vonalon, egymástól függetlenül is kialakult.
- Az egyszikűek jól alkalmazkodtak a napos, száraz körülményekhez is, például xeromorf megjelenés, C4-es fotoszintézis, pozsgásság, poikiloklorofillia. Ehhez kapcsolható a sokszoros megjelenésű elaioszóma, amely a hangyákkal történő terjesztés biztosítéka. Több vonalon parazita életformát vettek fel, és más hajtásos növényekre vagy gombákra vannak utalva. A fehérjeemésztés képessége viszont ritka.

## Kérdezz! – Válaszolok...

**K:** Az *Amborella trichopoda* tényleg különleges növény, alaposan utána is néztem az interneten. Valahol olvastam egy mondatot, miszerint természetvédelmi szempontból ez a faj igencsak megérdemli a fokozott figyelmet. Esetleges kihalásával ugyanis „nemcsak egy génusz, egy család és egy rend, hanem az utóbbi 140 millió év növényi evolúciójának egyetlen tanúja is eltűnne.” Gondolom, ezzel a megállapítással nem teljesen értesz egyet.

**V:** Azzal, hogy az *Amborella trichopoda* és új-kaledóniai élőhelye a szokottnál is erősebben védendő, természetesen maximálisan egyetértek (egyébként félszáznál is több lelőhelye ismeretes). Az a tény azonban, hogy sok különleges és ősinek tartott tulajdonságot megőrzött, és egyedüli testvére a többi zárvatermőnek, még nem jelenti azt, hogy 140 millió éve változatlan, „élő kövület”, a többi növény evolúciójának tétlen „szemtanúja” lenne. A testvércsoporti kapcsolat teljes félreértéséről van szó, ami gyakran előfordul az ismeretterjesztő irodalomban is – és hadd utaljak az alapi helyzetű taxonokról írottakra a 3.1 cédulában. Az *Amborella* eltűnése valóban egy unikum elvesztése lenne, egy külön klád utolsó képviselőjéé – de azt kladisztikai szempontból nemigen kell kommentálnom, hogy mennyire értelmetlen három rang együttes kieséséről beszélni. És egyébként is: hol van az alcsalád, az alrend és sok egyéb közbeiktatott rang? Chase & Reveal (2009) mellesleg *Amborellanae* néven főrendet javasol neki, nem beszélve arról, hogy találkoztam én már az *Amborellopsida* elnevezéssel – vagyis osztályszintű elkülönítéssel is. Maga a botanikai szabályzat mondja ki egyébként azt, hogy „*Every individual organism is treated as belonging to an indefinite number of taxa of consecutively subordinate rank, among which the rank of species is basic*.” „Indefinite” = határozatlan, vagyis akárhány rangot felsorolhatnánk. No comment… A kladisztikai osztályozásra alkalmazva viszont nem olyan rossz a fenti állítás, ha a rangot kláddal helyettesítjük be: az *Amborella* benne van az *Angiospermae*-ben, az benne van a *Pan-Angiospermae*-ben, ezután jön a *Spermatophyta*… és még pár skatulya az *Archaeplastida*-ig, és azon is túl. „Csupán” annyi a különbség, hogy itt az *Amborella* kiesése már nem érintené a többi kládot. Ebből is jól látszik a kétféle hierarchia közötti alapvető eltérés.

**K:** Úgy tűnik ezek szerint, hogy a kladisztikai alapú rendszertan egy kicsit kihúzza a talajt a természetvédők lába alól, hiszen nem mondhatják, hogy adott terület azért védendő a szokottnál is fokozottabban, mert valamely növénycsalád egyetlen génusza egyetlen fajának élőhelye.

**V:** Valóban, de szerintem máshogy is lehet hatásosan érvelni. Az *Amborella* esetében például elég lenne annyit mondani, hogy az összes többi zárvatermő testvére, egy különleges evolúciós vonal utolsó hírmondója…

**K:** Rendben van, de akkor ezután tilos lesz ilyen szavakat kiejteni, mint „család”, „rend” meg „osztály”? Most már nem lesz értelme olyan egyszerű kérdéseknek sem, hogy egy adott növény „melyik családba tartozik”?

**V:** Ahogy fent is említettem: csak „kladisztikai szempontból” van gond ezekkel a kifejezésekkel. Nincsenek illúzióim azzal kapcsolatban, hogy a rangok hamar eltűnnének a szakmai és a köznyelvből. Már utaltam rá, ez hosszú folyamat lesz – ha egyáltalán megvalósul. És nyilván az én számon is kicsúszik majd olykor-olykor a „pázsitfüvek családja” típusú szóösszetétel. A fő az, hogy tudjuk, miről, milyen kontextusban beszélünk. Az „*Orchidaceae*” tartalma ugyanaz marad, bármely osztályozásban gondolkodunk is.

**K:** Az orchideákról egy nómenklatúrai kérdés jut eszembe. Írtad, hogy a rendszertan a *Lowiaceae* család egyetlen génuszának az *Orchidantha* nemzetséget ismeri el, és *Lowia* „már nincs”. Én úgy tudtam, hogy minden magas rang nevét valamely génuszból kell származtatni, és ha nincs *Lowia*, akkor miért nem *Orchidanthaceae* a család neve, ha már család rangról beszélünk?

**V:** Ilyesmi másutt is előfordul (7.13 cédula). Az ebben a fejezetben *Hydatellaceae*-nek nevezett korábbi családban is ma már a *Trithuria* az egyetlen génusz (317. oldal). A következő fejezetben pedig előkerül egy számodra talán ismertebb eset is: a *Grossulariaceae* egyetlen nemzetsége a *Ribes* (ribiszke)! Furcsaságok, úgy általában, eléggé gyakran felbukkannak a prioritás elvét időnként mindennél fontosabbnak tekintő nómenklatúrai szabálykönyvben. Ezekben az esetekben ún. konzervált nevekről van szó (*nomen conservandum*, rövidítve *nom. cons.*), vagyis a *Lowiaceae* név akkor született, amikor a *Lowia* nemzetség még „létezett", és a családnév szerzője ezt választotta a család típusául. Később valamilyen oknál fogva a nemzetség neve érvénytelenné vált, de a család neve megmaradt. A konzervált nevek a rendszer stabilitását is szolgálják, mondván: maradjon meg minden régi név, ami csak maradhat, amúgy is rengeteg változást kell követni.

**K:** Ezek szerint olyan családnév is van, ami „konzervált", de nem feltétlenül egyetlenegy génusz van benne.

**V:** Hogyne, sok ilyen van, hiszen a *Poaceae*, a *Bromeliaceae* vagy éppen a *Typhaceae* is ilyen. A kihaltak közül már utaltam a *Bennettitales*-re. A *Gramineae* (=*Poaceae*) pedig jó példa a *nomen conservandum et nomen alternativum*-ra, mert ez nem génusznévből származtatott, de széles körben ismert, és a szabályok szerint „megtűrt" elnevezés.

**K:** Mitől lesz egy család neve konzervált? Ki dönti ezt el?

**V:** A botanikai gyakorlat szerint a javaslattevő az International Association for Plant Taxonomy (IAPT) *Taxon* című folyóiratában közli a problémát. Ezután egy bizottság dönt, hogy a téma alkalmas-e részletes megvitatásra. Ha igen, egy még nagyobb hatáskörű bizottság elé kerül az ügy, ami – ha úgy akarja – a soron következő Nemzetközi Botanikai Kongresszus elé terjeszti a javaslatot. Ott egy nómenklatúrai tanács hozza meg a végső döntést, amit a kongresszus plenáris ülése „szentesít". A filogenetikai kód, a PhyloCode ennél talán rugalmasabb, de ha elterjed, akkor szerintem ott is lesznek majd szövevényes névváltoztatási ügyek.

**K:** Hát ez elég érdekesen hangzott, mintha egy bírósági döntésről lenne szó, első-, másod- és felsőfokú ítélettel... Sejtem, nem nagyon akarod ebbe az irányba terelni a beszélgetést, de van még egy nevekkel kapcsolatos kérdésem. Jó néhány esetben hiányoltam a magyar elnevezéseket. Például a gyömbér rokonságába tartozó *Canna* magyar nevét már hallottam: rózsanád. Te viszont nem tetted még záró- vagy idézőjelbe se ezt a nevet.

**V:** Nem véletlenül, mert általában nem lelkesedem a nálunk nem élő növényeknek adott nevekért. A *Canna*-nak se rendszertanilag, se megjelenésben nincs köze a rózsához és a nádhoz – így nem tudok a névvel mit kezdeni. A *Restionaceae* javasolt neve, a „szittyópázsit" is jól mutatja, hogy íróasztal mellett kiagyalt nevekről van szó. Akinek ezekről a levél nélküli, többnyire merev szárú, zsombékszerűen fejlődő, szittyószerű növényekről a „pázsit" jut eszébe, az biztosan nem látott egyet sem élőben. Az előző fejezetben is utaltam már arra, hogy a „páfrányfenyő" és a „szobafenyő" sem szerencsés, hogy finoman fogalmazzak. A következő fejezetben is megpróbálom majd elkerülni az ilyen neveket, úgyhogy a „barbadoszi cseresznyét" (*Malpighiaceae* és nem *Rosaceae*, ahova a cseresznye tartozik) és a „kapaszkodó szégyenlősvirágot" (*Gesneriaceae*) nem említeném túl lelkesen. Szerintem jobban tesszük, ha a névgyártás helyett inkább idegen neveket fogadunk be nyelvünkbe, mert ezzel csak gazdagodhat – gondolj például a bambuszra, a pálmára, a kaktuszra vagy a mahagónira. Az előző fejezetbeli jelöltjeim pedig a genomo és a tumboa...

Persze beismerem, vannak jól sikerült névadások is, például a sellővirág kifejezetten tetszik nekem – úgyhogy a megfontolt és költői nyelvújításnak se vagyok ellenzője.

**K:** Hadd térjek vissza még egyszer az előző fejezet végén érintett témakörre, a kihalt növényi taxonok parafiletikusságára. Ez a kérdés csak nem hagy nyugodni. Nyilvánvaló, hogy sose fogjuk biztosan megtudni, hogy mondjuk, a *Caytonia* őse vagy oldalági rokona volt-e a zárvaterműknek. De vajon mi a *valószínűsége* annak, hogy az őse volt, vagyis annak, hogy a *Caytonia* parafiletikus?

**V:** Akár azt is megkérdezhetted volna, hogyan keletkezett az élet! Erre a kérdésre ugyanis talán még ennél is nehezebb válaszolni. Foote (1996) már felvetett egy ehhez hasonló problémát, miszerint mi a valószínűsége annak, hogy a fosszilis anyagban meglévő adott faj leszármaztatott faját is megleljük. Ennek becsléséhez sok mindent kell figyelembe venni, például a speciációs modelleket (1.4 cédula), a kihalás és az új fajok keletkezésének sebességét, annak az esélyét, hogy az ős és a leszármazott megőrződik-e és megtaláljuk-e egyáltalán, azt, hogy mindezek változatlanok-e térben, időben és a különböző evolúciós vonalakon és így tovább. Foote szerint a fosszilizálódó tengeri gerinctelenek utolsó 540 millió éves történetét nézve kb. 1-10% annak az esélye, hogy egy ismert kihalt faj egy másik, ugyancsak ismert faj őse. Ha a speciációt csak lefűződéssel képzeljük el (1.4c ábra), akkor lehetséges, hogy a ma élő fajok felének az őse még nem is halt ki – állítja Foote. De ez csak a – nagy eséllyel egészben fosszilizálódó – állatok egy csoportjára érvényes, és még nem is érinti a génuszváltás problémáját! A növényeknél pedig sokkal kisebb a fosszilizáció esélye, mint mondjuk, a kagylóknál, és az egyben megmaradt növényi leletek pedig olyan ritkák, mint a fehér holló. Az általad keresett valószínűségről tehát csak annyit mondhatok: nem nulla. Arra pedig hadd emlékeztesselek, hogy az egész parafiletikusság

ügye csak a linnéi típusú hierarchiát érinti – a tisztán kladisztikait nem.

## Felhasznált és ajánlott irodalom


Ackerman, J.D. et al. 2023. Beyond the various contrivances by which orchids are pollinated: global patterns in orchid pollination biology. Botanical Journal of the Linnean Society 202: 295–324.

Adams, K.L. & Palmer, J.D. 2003. Evolution of mitochondrial gene content: Gene loss and transfer to the nucleus. Molecular Phylogenetics and Evolution 29: 380–395.

APG IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. Botanical Journal of the Linnean Society 181: 1–20.

Baker, W.J. et al. 2021. Exploring Angiosperms353: An open, community toolkit for collaborative phylogenomic research on flowering plants. American Journal of Botany 108: 1059–1065.

Bortolus, A. et al. 2019. Supporting Spartina: Interdisciplinary perspective shows Spartina as a distinct solid genus. Ecology 100(11): e02863.

Boukhamsin, H. et al. 2023. Early Cretaceous angiosperm radiation in northeastern Gondwana: Insights from island biogeography theory. Earth-Science Reviews 242: 104454.

Brandrud, M.K. et al. 2019. Restriction-site associated DNA sequencing supports a sister group relationship of Nigritella and Gymnadenia (Orchidaceae). Molecular Phylogenetics and Evolution 136, 21–28.

Cantino, P.D. et al. 2007. Towards a phylogenetic nomenclature of Tracheophyta. Taxon 56: 822–846.

Chase, M.W. &. Reveal, J.L. 2009. A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. Botanical Journal of the Linnean Society 161: 122–127.

Christenhusz, M.J.M. & Byng, J.W. 2016. The number of known plants species in the world and its annual increase. Phytotaxa 261: 201–217.

de Queiroz, K. et al. (eds.), 2020. Phylonyms. A companion to the PhyloCode. CRC Press, Boca Raton.

de Waal, C. et al. 2012. The effect of mammalian herbivory on inflorescence architecture in ornithophilous Babiana (Iridaceae): Implications for the evolution of a bird perch. American Journal of Botany 99: 1096–1103.

Doyle, J.A. 2012. Molecular and fossil evidence on the origin of angiosperms. Annual Review of Earth and Planetary Sciences 40: 301–326.

Doyle, J.A. & Endress, P.K. 2011. Tracing the early diversification of the angiosperm flower. In: Wanntorp, L. & L.P. Ronse de Craene (eds.), Flowers on the Tree of Life. Cambridge University Press, Cambridge. [Systematics Association Special Volume 80.] pp. 88–119.

El Ottra, J.H.L. et al. 2024. Pollen transfer within flowers: how pollen is secondarily presented. International Journal of Plant Sciences 185: 15–31.

Endress, P. & Doyle, J. 2009. Reconstructing the ancestral angiosperm flower and its initial specializations. American Journal of Botany 96: 22–66.

Erbar, C. et al. 2017. Nectaries in fly-deceptive pitcher-trap blossoms of Aristolochia. Flora 232: 128–141.

Fernández, P. et al. 2024. A 160 Gbp fork fern genome shatters size record for eukaryotes. iScience 27: 109889.

Fielding, C.R. et al. 2019. Age and pattern of the southern high-latitude continental end-Permian extinction constrained by multiproxy analysis. Nature Communications 10(1): 385.

Foote, M. 1996. On the probability of ancestors in the fossil record. Paleobiology 22: 141–151.

Friedman, W.E. 2009. The meaning of Darwin's „abominable mystery". American Journal of Botany 96: 5–21.

Gerlach, G. 2011. The genus Coryanthes: A paradigm in ecology. Lankesteriana 11(3): 253–264.

Gomez, B. et al. 2015. Montsechia, an ancient aquatic angiosperm. PNAS 112 (35) 10985–10988.

Gonçalves, D.J.P. et al. 2019. Incongruence between gene trees and species trees and phylogenetic signal variation in plastid genes. Molecular Phylogenetics and Evolution 138: 219–232

Halle, T.G. 1929. On the habit of Gigantopteris. Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar 51(2): 236–242.

Hassler, M. 1994 – 2025. World Plants. Synonymic Checklist and Distribution of the World Flora. www.worldplants.de.

Hennecke, M. ed. 2021. Beiträge zur Gattung Ophrys. Koeltz, Oberreifenberg.

Heywood, V.H. et al. 2007. Flowering Plant Families of the World. Royal Botanic Gardens, Kew.

Janzen, D.H. 1976. Why bamboos wait so long to flower. Annual Review of Ecology and Systematics 7: 347–391.

Jia, J. et al. 2013. Aegilops tauschii draft genome sequence reveals a gene repertoire for wheat adaptation. Nature 496: 91–95.

Johnson, S. D. 1994. Evidence for Batesian mimicry in a butterfly-pollinated orchid. Biological Journal of the Linnean Society 53: 91–104.

Johnson, M. et al. 2019. A universal probe set for targeted sequencing of 353 nuclear genes from any flowering plant designed using k-medoids clustering. Systematic Biology 68: 594–606.

Judd, W.S. et al. 2002. Plant Systematics. A Phylogenetic Approach. 2nd ed. Sinauer, Mass.

Kessous, I.M. et al. 2024. New insights into the classification, diversification, and evolutionary dynamics of bromeliads. Botanical Journal of the Linnean Society 20: 1–14.

Király G. (szerk.) 2009. Új magyar füvészkönyv. Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság.

Laczkó, L. et al. 2019. Is Nymphaea lotus var. thermalis a Tertiary relict in Europe? Aquatic Botany 155: 1–4.

Leebens-Mack et al. (One Thousand Plant Transcriptomes Initiative) 2019. One thousand plant transcriptomes and the phylogenomics of green plants. Nature 574: 679–685.

Lengyel, Sz. et al. 2010. Convergent evolution of seed dispersal by ants, and phylogeny and biogeography in flowering plants: A global survey. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 12: 43–55.

Li, H.-T. et al. 2021. Plastid phylogenomic insights into relationships of all flowering plant families. BMC Biology 19: 232.

López-Martínez, A.M. et al. 2024. Angiosperm flowers reached their highest morphological diversity early in their evolutionary history. New Phytologist 241: 1348–1360.

Ma, F.J. et al. 2022. A new gigantopterid taxon Paragigantopteris qingloongensis gen. et sp. nov. from the Permian (Wuchiapingian) of southwestern China: Taxonomic and biogeographic implications. Review of Palaeobotany and Palynology 300: 104625.

Magallón, S.A. 2010. Using fossils to break long branches in molecular dating: A comparison of relaxed clocks applied to the origin of angiosperms. Systematic Biology 59: 384–399.

Manning, J. 2007. Field guide to Fynbos. Struik Publishers, Cape Town.

McLoughlin, S. et al. 2011. Ptilophyllum muelleri (Ettingsh.) comb. nov. from the Oligocene of Australia: Last of the Bennettitales? International Journal of Plant Sciences 172: 574–585.

Minet, J. et al. 2021. A new taxonomic status for Darwin's "predicted" pollinator: Xanthopan praedicta stat. nov. Antenor 8: 69–86.

Molnár V.A. & Csábi M. 2021. Magyarország Orchideái. Debreceni Egyetem.

Molnár V.A. et al. 2011. Az európai orchideák megporzásbiológiája – áttekintés a Magyarország Orchideáinak Atlasza című kötethez. Kitaibelia 16: 21–35.

Naumann, J. et al. 2013. Single-Copy Nuclear Genes Place Haustorial Hydnoraceae within Piperales and Reveal a Cretaceous Origin of Multiple Parasitic Angiosperm Lineages. PLoS ONE 8: e79204.

Paulus, H.F. 2018. Pollinators as isolation mechanisms: field observations and field experiments regarding specificity of pollinator attraction in the genus Ophrys (Orchidaceae und Insecta, Hymenoptera, Apoidea). Entomologia Generalis 37: 261–316.

Petersen, G. et al. 2006. Phylogenetic relationships of Triticum and Aegilops and evidence for the origin of the A, B, and D genomes of common wheat (Triticum aestivum). Molecular Phylogenetics and Evolution 39(1): 70–82.

Peterson, P.M. et al. 2014. A molecular phylogeny and new subgeneric classification of Sporobolus (Poaceae: Chloridoideae: Sporobolinae). Taxon 63(6): 1212–1243.

Pérez-Escobar, O.A. et al. 2024). The origin and speciation of orchids. New Phytologist 242: 700–716.

Poinar, G. et al. 2017. Orchids from the past, with a new species in Baltic amber. Botanical Journal of the Linnean Society 183: 327–333.

Pulido, M. & Casacuberta, J.M. 2023. Transposable element evolution in plant genome ecosystems. Current Opinion in Plant Biology 75: 102418.

Roy, B.A. & Widmer, A. 1999. Floral mimicry: a fascinating yet poorly understood phenomenon. Trends in Plant Science 4: 325–330.

Rull, V. & Vegas-Vilarrúbia, T. 2020. The Pantepui "Lost World": Towards a Biogeographical, Ecological and Evolutionary Synthesis of a Pristine Neotropical Sky-Island Archipelago. In: V. Rull & A.C. Carnaval (eds.), Neotropical Diversification: Patterns and Processes, Fascinating Life Sciences. Springer. pp. 369–413.

Sabagh, L.T. et al. 2017. Host bromeliads and their associated frog species: Further considerations on the importance of species interactions for conservation. Symbiosis 73(3):1–11.

Schrempf, D. & Szöllösi, G. 2020. The Sources of Phylogenetic Conflicts. In: Scornavacca, C. et al.(eds), Phylogenetics in the Genomic Era, chapter 3.1, pp. 3.1:1–3.1:23.

Schuiteman, A. et al. 2011. Nocturne for an unknown pollinator: first description of a night-flowering orchid (Bulbophyllum nocturnum). Botanical Journal of the Linnean Society 167: 344–350.

Smith, C.I. & Leebens-Mack, J.H. 2024. 150 Years of Coevolution Research: Evolution and Ecology of Yucca Moths (Prodoxidae) and Their Hosts. Annual Review of Entomology 69: 375–391

Soltis, D.E. et al. 1995. Chloroplast gene sequence data suggest a single origin of the predisposition for symbiotic nitrogen fixation in angiosperms. PNAS 92: 2647–2651.

Soltis, P.S. et al. 2019.. Darwin review: angiosperm phylogeny and evolutionary radiations. Proceedings of the Royal Society B 286, 20190099.

Som, A. 2015. Causes, consequences and solutions of phylogenetic incongruence. Briefings in Bioinformatics 16: 536–548.

Stevens, P.F. 2001 onwards. Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, July 2017 [and more or less continuously updated since]. http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/.

Stewart, W.N. & Rothwell, G.W. 1993. Paleobotany and the Evolution of Plants. 2nd ed. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Stuessy, T.F. 2004. A Transitional-Combinational Theory for the Origin of Angiosperms. Taxon 53(1): 3–16.

Sun, M. et al. 2015. Deep phylogenetic incongruence in the angiosperm clade Rosidae. Molecular Phylogenetics and Evolution 83: 156–166.

Takhtajan, A.L. 2009. Flowering Plants. 2nd ed. Springer.

Tillie, N. et al. 2002. Molecular studies in the genus Iris L.: a preliminary study. Annals of Botany n.s. (Italy) 1(2): 105–112.

Veller, C. et al. 2015. Extended flowering intervals of bamboos evolved by discrete multiplication. Ecology Letters 18: 653–659.

von Caemmerer, S. et al. 2014. Single cell C4 photosynthesis: a gas exchange perspective. Aquatic Botany 118: 71–80.

Willis, K.J. & McElwain, J.C. 2014. The Evolution of Plants. 2nd ed. Oxford Univ. Press, Oxford.

Yao, G. et al. 2023. A plastid phylogenomic framework for the palm family Arecaceae. BMC Biology 21(1): 50.

Zhang, G. et al. 2023. Comprehensive phylogenetic analyses of Orchidaceae using nuclear genes and evolutionary insights into epiphytism. Journal of Integrative Plant Biology 65: 1204–1225.

Zhang, G.-Q. et al. 2017. The Apostasia genome and the evolution of orchids. Nature 549: 379–383.

Zuntini, A.R. et al. 2024. Phylogenomics and the rise of the angiosperms. Nature 629: 843–850.

# 10

# *Eudicotyledoneae:* valódi kétszikűek

*„A trikolpát pollen és a pentamer virág kombinációja teszi a valódi kétszikűeket az alaktanilag legjobban meghatározott csoporttá a magvas növények között."*
P.J. Rudall (2011, p. 144)

A zárvatermők alapi helyzetű kládjain (az ANITA csoport plusz a *Ceratophyllum*) nagyon kevés fajt találunk. Az idetartozó szárazföldiek előfordulása ráadásul szűk területre korlátozódik, legfeljebb a vízi élőhelyekhez alkalmazkodott fajoknál tapasztalható globális léptékű elterjedés. Az utánuk következő magnolidák már lényegesen nagyobb fajszámot mutatnak fel, de szerepük a mérsékelt övben nem túl jelentős. Az előző fejezet zárvaterméi közül az egyszikűek a legsikeresebbek. Egyes csoportjaik nagy fajszámban és igen nagy mennyiségben vannak jelen a Föld vegetációjában, főleg a gyepekben (például füvek, sások), mások pedig nagy evolúciós hajlékonyságot mutatva különleges formákat fejlesztettek ki és speciális élőhelyeket hódítottak meg (például broméliák, kontyvirágfélék és különösképpen az orchideák). Szervezetük felépítése azonban nem tette lehetővé, hogy az erdőtársulásokban is dominánssá váljanak. A fává növő bambuszok, pálmák, csavarpálmák és még néhány, a másodlagos vastagodás valamilyen formáját is felmutató kis csoport nem bírta a versenyt a kréta időszak éghajlati viszonyait jobban kiaknázó valódi kétszikűekkel. Valószínűleg a szimpodiális növekedési forma, vagyis az elágazásra kevéssé alkalmas szár is oka annak, hogy a mérsékelt és hűvös éghajlati övben a nagy termetű egyszikűek alig vagy egyáltalán nem életképesek – és szerepük a fás vegetációban alárendelt még a trópusokon is. Fajszámuk, elterjedésük, ökológiai tűrőképességük maximumát a zárvatermők a valódi kétszikűekkel érték el. Ezek voltak a fő összetevői a kréta-paleogén időszaki zárvatermő szárazföldi forradalomnak („Angiosperm Terrestrial Revolution", Benton et al. 2022) amely nagymértékben hozzájárult az állat- és gombavilág diverzifikációjához is. Eddig csaknem 250.000 recens fajukat írták le, de ez a szám még jelentősen növekedhet.

Első olvasásra talán vitatható a „valódi" kétszikűek (eudicot) elnevezés, de ez már olyannyira meggyökeresedett a szakirodalomban, hogy mi is átvehetjük. Persze nem arról van szó, hogy az eddig megismert kétszikűek „valótlanok" lennének bármilyen értelemben, mert ez inkább afféle jól hangzó megkülönböztetés a zárvatermő klád alapi részein elhelyezkedő komplex kétszikűi (ANITA, *Ceratophyllum* és a magnolidák) és az utánuk következő, egyértelműen monokladisztikus nagy csoport között. Morfológiailag a pollen tulajdonságai között kereshetjük a fő eltérést: az eudicot csoportban a pollen alapállapotban háromhasítékú, vagyis trikolpát. A három rés a fő tengellyel párhuzamosan fut, egymástól kb. azonos távolságra. Ez is hozzájárulhatott az eudicot csoport sikeréhez, ugyanis a három hasíték jelentősen megnövelte annak esélyét, hogy egy virágporszem legalább az egyik a bibe felületéhez érjen. Az első ilyen leletek mintegy 125 millió évvel ezelőttről, a kréta elejéről származnak, és az akkori nagy változatosságuk az eudicot klád jóval korábbi elkülönülését valószínűsíti. A trikolpát pollen hamar tovább differenciálódott, és a trikolporát átmeneten keresztül a pórusok és a rések, valamint a pollenszem alakjának változatos kombinációit alakította ki – mutatva, hogy komoly szelekciós nyomás helyeződött a zárvatermők eme, eddig kevéssé fontosnak tekintett tulajdonságára. A magnolidákra oly jellemző olajtartó sejtek hiányzanak. A rostacsőplasztiszokban keményítő- (starch-) szemcsék vannak a legtöbb fajnál (S-típusú plasztiszok). A termőben a posztgenitális fúzió mindig teljes. A molekuláris filogenetikai értékelések kezdettől fogva jelzik a valódi kétszikűek közös leszármazását (9.6 ábra), és ez a vélemény minden vizsgálattal csak tovább erősödött az utóbbi években.

## 10.1 A valódi kétszikűek kládjai (246.186)

A 9.6 ábra kladogramján néhány egymást követő csoport alapi helyzetben van (*Ranunculales*, *Proteales* és a *Trochodendraceae* + *Buxaceae* duó), majd a központi pozíciójú nagy klád („core eudicots", *Gunneridae*) következik. Az alapi helyzetű valódi kétszikűek között bőven találunk dimer – vagyis 2-es alapszámú – örvös elrendeződésű virágokat. Meglehet, ez a típus többször is kialakult a trimer/spirális virágból (*Papaveraceae* a *Ranunculales*-en belül, *Proteaceae* a *Proteales*-en belül, majd később a *Trochodendraceae, Buxaceae* és a *Gunnerales* esetében is, l. lentebb), később utat adva a központi kétszikűeken belüli *Pentapetalae* szünapomorfiájának, a pentamer virágnak. (Az ötös szám azonban nemcsak itt, hanem pl. a *Ranunculaceae*-n belül is megjelent.) Az ötszirmúak kládján belül is van egy alapi

**Definíció:** Az *Eudicotyledoneae* a legkisebb koronaklád melyben megvan a *Ranunculus acris* és a *Helianthus annuus* (mindkettő jelen fejezet; De Queiroz et al. 2020).

helyzetű csoport (*Gunnerales* + *Dilleniaceae*), majd egy markáns dichotómia vágja ketté a megmaradó, nagyszámú taxont a *Superrosidae* és a *Superasteridae* kládra.

## *Ranunculales (5974)*

A klasszikus osztályozásokban – Bessey óta – a *Ranunculales* „helye" a magnolidák és tündérrózsafélék közelében volt, a törzsfás ábrázolásokon pedig igen közel a fa gyökeréhez. Az alaposabb morfológiai és – főleg – az rbcL-, atpB- és 18S rDNS-szekvenciaértékelések azonban elmozdították őket ebből a helyzetből, és az összes többi eudicot testvércsoportjának hozták ki, meglehetősen nagy statisztikai támogatottsággal. Mindez megerősödött a nukleáris genom figyelembevételével végrehajtott elemzéssel (Zuntini et al. 2024). A csoport kozmopolita, azaz az egész világon megtalálható, a többség azonban nem trópusi. Döntően lágyszárúak, de a pleziomorfnak tekintett fás szár is előfordul (pl. *Euptelea*). Alkaloidákat (például benzilizokinolint) tartalmaznak. Virágtakarójukban a 2×3 takarólevél az ősi állapot, ami sokféleképpen módosult, emellett általában sok porzójuk van. Rovarok és a szél a fő beporzó. Megporzást követően a megtermékenyítés több hónapot is késhet – ami nyitvatermő „örökség". Magházuk felső állású, a magban kicsiny embrió található. A klád belső szerkezete a következő: {*Euptelea* {*Papaveraceae* {{*Lardizabalaceae, Circaeasteraceae*} {{*Ranunculaceae, Berberidaceae*} *Menispermaceae*}}}}.

*Euptelea* (2). Az alapi helyzetben lévő *Euptelea* két faja alacsony lombhullató fa Indiából, Kínából (*E. pleiosperma*) és Japánból (*E. polyandra*, 10.1a ábra). Leveleik erősen fogazottak, a szárnyasan leágazó oldalerek a fogakban végződnek. Virágaikban nincsenek takarólevelek, porzó sok, a termőlevelek szabadok.

*Papaveraceae* (mákfélék, 1000). Elsősorban a mérsékelt öv és a magas hegységek növényei, a trópusi Ázsiából és Ausztráliából, Amazóniából, valamint Afrika nagy részéből hiányoznak. Többségük lágyszárú, de cserjék és fák is vannak közöttük. Gazdagok a különféle metabolitokban, legtöbb fajuk fehér, sárga vagy vörös tejnedvet vagy éppen színtelen nyálkaanyagot tartalmaz. A virágok kétivarúak, a 2–3 csészelevél gyorsan lehulló, a négy vagy hat sziromlevél meglehetősen összegyűrt állapotban kerül ki a bimbóból. A toktermés sok termőlevél összenövésének az eredménye. Két nagy csoportra oszlik, nagyjából egyenlő fajszámmal, s az utóbbiban a linnéi osztályozások három további alcsaládot különítenek el. Kladisztikailag a helyzet a következő: {*Papaveroideae* {*Pteridophyllum* {*Hypecoum, Fumarioideae*}}}. A *Papaver* (63/4) nemzetség legismertebb és gazdaságilag legfontosabb faja a kelet-mediterrán eredetű *P. somniferum* (mák), melynek ma már tejnedv nélküli és ópiumot alig-alig tartalmazó változatait is termesztik. A hazai négy faj elsősorban gyomnövényként ismert. A mediterrán vidékek és Kelet-Ázsia bővelkednek mákfajokban (pl. *P. orientale*, 10.1b ábra), de a korábbiakhoz képest kevesebbel büszkélkedhetnek, mert egyes fajok rokon génuszokba kerültek át – mint például a nyugat-európai *Parameconopsis cambrica*. A „valódi" *Meconopsis* (95) őshazája keletebbre, a Himalájában található, szinte mindegyik kék virágú – és ópiummentes. Az *Argemone* (33) amerikai nemzetség, leveleik szúrósak-tövisesek. Sok magot teremnek, és így egyes fajok könnyen invázióssá válnak más kontinenseken (pl. *A. ochroleuca*, 10.1c ábra). Hasonló a helyzet a fás szárú, 6 m magasra is megnövő *Bocconia frutescens*-sel. A *Chelidonium* (4/1) fajok sárga virágúak és sárga tejnedvet termelnek, mint a *C. majus* (fecskefű), míg az észak-amerikai *Sanguinaria canadensis* fehér virágú és tejnedve vérvörös (10.1d ábra). A kelet-ázsiai *Macleaya* (10.1e ábra) két fajának virága párta nélküli; üreges szárukban igen erősen mérgező tejnedvet fejlesztenek. Az USA és Mexikó száraz, sivatagos élőhelyein néha tömegesek az *Eschscholzia* (15) fajok, különösen Kalifornia állam virága az *E. californica* (10.1f ábra). Európától Közép-Ázsiáig húzódik az elterjedési területe a *Glaucium* (szarumák, 25) nemzetségnek, a tengerparti, nagy sótartalmú élőhelyek tűrőképes, kemény levelű növényeinek (10.1g ábra). A másik klád alapi helyzetében Japán endemizmusa, a *Pteridophyllum racemosum* található – nevének magyarázata a páfrányszerű levél és a fürtös virágzat (10.1h ábra). Az eurázsiai *Hypecoum* (10.1i ábra) 18 fajának tejnedve színtelen, négy porzójuk és szirmuk van, a belső két sziromlevél lebenyezett. A pollen rájuk ragad, a levelek először betűrődnek majd kitekerednek, így felajánlva a pollent a rovaroknak (9.5 cédula). A *Fumarioideae* klád sok botanikai műben külön családként szerepel. Elterjedése az északi félgömb és ettől távol, Dél-Afrika. Mind lágyszárú, színes tejnedv nélkül, a zigomorf virág sarkantyús, kicsiny csészével, 4–6 sziromlevéllel – mint például a fajok túlnyomó többségét magába foglaló *Corydalis* (531/4), keltike), valamint a *Fumaria* (53/5, füstike, 10.1j ábra). Az előzőek inkább évelők, az utóbbiak egyévesek. A közép-európai, bár nálunk hiányzó *Pseudofumaria* két faja szerepelt már mindkét nemzetségben (*P. lutea* és *P. alba*). Különleges a biszimmetrikus virág, amiben két szimmetriasík azonosítható. Erre jó példa a kelet-ázsiai *Lamprocapnos spectabilis* (szívvirág, 10.1k ábra), amit korábban a *Dicentra* génuszba soroltak – és amiben azért maradt 8 faj Észak-Amerikából és Ázsiából. Dél-Afrika nem túl gazdag mákfélékben, de van néhány endemikus faja, mint például az egyéves, kacsokkal




**10.1 ábra. a:** *Euptelea polyandra* (Japán, virág: skycat, levél: M. Shimoda, CC BY-NC), **b:** *Papaver orientale*, **c:** *Argemone ochroleuca*, **d:** *Sanguinaria canadensis* (Ontario), **e:** *Macleaya cordata*, **f:** *Eschscholzia californica*, **g:** *Glaucium flavum* (Spanyolország), **h:** *Pteridophyllum racemosum* (Japán, Y. Uchiyama, CC BY), **i:** *Hypecoum trilobum* (Türkmenisztán, C. Cameron, CC BY-NC), **j:** *Fumaria capreolata* (Itália), **k:** *Lamprocapnos spectabilis*, **l:** *Cysticapnos vesicaria* (Dél-Afrika).

kapaszkodó kúszónövény, a *Cysticapnos vesicaria* (10.11 ábra).

*Circaeasteraceae* (2). Kis termetű lágyszárúak, többékevésbé villásan elágazó levélerekkel, apró virágokkal, szabad termőlevelekkel. Emiatt sokszor „ősi jellegű" csoportként emlegetik az idetartozó két génusz két faját. A *Circaeaster agrestis* (10.2a ábra) a Himalájában, a *Kingdonia uniflora* Ny-Kínában él.

*Lardizabalaceae* (40). Délkelet-Ázsiában honos öt, fás szárú nemzetség, kettőnek (a névadó *Lardizabala* és a *Boquila*, 1–1 fajjal) pedig Chilében és Argentínában van a hazája. Kúszónövények, az egyetlen kivétel a cserje termetű *Decaisnea insignis* (10.2b ábra), melynek csak csészelevelei vannak, pártája hiányzik. Termése 8–10 cm hosszú, kék színű tüsző (a magyar neve, „kékhüvely" tehát félrevezető). A termés zselatinszerű belseje ehető, a magvak azonban nem. Az *Akebia* (5) fajok színes lepelleveleikkel tűnnek ki; mind kúszónövény. Az utóbbi évtizedben a botanikusok figyelme a chilei mérsékelt övi esőerdőkben élő *Boquila trifoliata* (10.2c ábra) különös viselkedésére összpontosult (10.1 cédula).

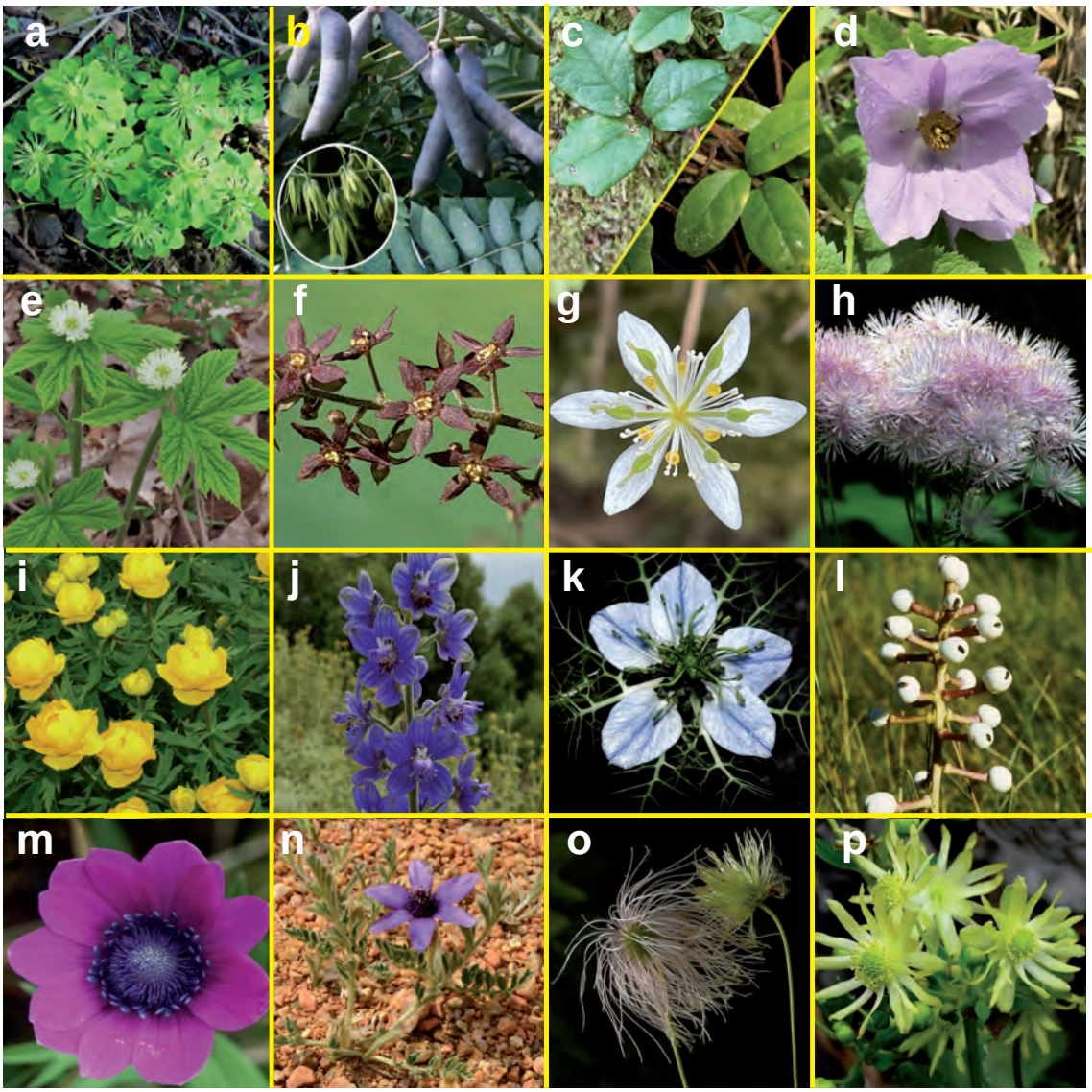
*Ranunculaceae* (boglárkafélék, 3700). Fajgazdag csoport, 52–55 génuszba szétosztva. Világszerte elterjedtek, de elsősorban az északi félteke mérsékelt övének lakói. Évelő vagy egyéves lágyszárúak, ritkán fásodók (*Clematis*). Viráguk rendszerint kétkörös, 3–8 sziromszerű csésze-, illetve 5–50 sziromlevéllel, vagy a csésze- és sziromlevelek közötti fokozatos átmenettel. A párta azonban gyakran redukált vagy hiányzik. A lapított sziromlevél az ősi állapot, ami általában aktinomorf szimmetriával jár, míg a csónak vagy egyéb alakú szirom a bilaterális virág jellemzője. Egy virágban sok (5-től kezdődően felmehet akár 100-ig) spirális elrendeződésű porzó van, egyesek sztaminódiummá, illetve nektáriummá alakultak, a kládon belül több független vonalon is. A termőlevelek rendszerint számosak, szabadok (apokarp termőtáj), a termés csoportos tüsző, aszmag vagy ritkán bogyó (*Actaea*). Rovarbeporzásúak, néhány génuszban (*Thalictrum*) szélbeporzásúak. Sok alkaloidot tartalmaznak, nagy részük toxikus. A *Ranunculaceae* kladogramján három kezdeti egy- vagy kevésfajos leágazást követően két nagy csoport bontakozik ki, amelyek egyáltalán nem felelnek

**10.1 cédula: A növényvilág kaméleonja (?)**

Chilei kutatók 2014-ben közölték, hogy a *Boquila trifoliata* levelének alakja igen változékony: kísértetiesen emlékeztet annak a fának a levelére, amire a lián éppen felkúszik. Eredeti méretének sokszorosát is elérheti, alakja, a levéllebenyek száma, erezete és a színezete is a gazdanövény levelét utánozza! Legalább egy tucat különböző fafajra, mint például a mirtuszfélékhez tartozó *Luma apiculata*-ra tud ily módon reagálni. A mimikri olyan egyedülálló – és eléggé hihetetlen – esetéről van szó, amit eddig csak az állatvilágban, például a kaméleonoknál ismertünk. Még azokat is felülmúlja, mert egy adott liánegyed különböző ágain fejlődő levelek más és más fajt képesek utánozni – ami épp a közelükben van. Természetesen hamar elkezdődött a találgatás, mire jó ez a képesség, és hogy lehetséges ez a mimikri egyáltalán. A „mire jó" kérdésre talán megvan az – evolúciósan is értelmezhető – válasz: a lián olyan fajokat utánoz, amelyek kevéssé kedveltek a növényevők körében, tehát „átveri" az esetleges fogyasztókat. A másik kérdés már jóval nehezebb. Először azt feltételezték, hogy a gazdanövény illékony anyagai befolyásolják a lián fejlődését, de a horizontális géntranszfer eshetősége is felmerült. Mindezt megcáfolta White & Yamashita (2021) kísérlete: a lián a közelébe helyezett, műanyagból készült levelekre is reagált mind alakjában, mind pedig erezetében! Ez már csak azzal magyarázható, hogy a növény valamiféle látószerv (ocellum) segítségével képes érzékelni a környezetében található levelek alakját (Yamashita & Baluska 2023). Az ocellum léte egyelőre feltételezés, de ha igaznak bizonyul, akkor bizony további izgalmas kérdésekre kell választ találnunk. Elsősorban arra, hogy a vizuális ingerület miképpen adódik tovább és fordítódik le a növényben az alakformáló mechanizmusok módosítására.

meg a klasszikus rendszertan *Helleboraceae* és *Ranunculaceae* családjainak. Alapi helyzetben – nem először – japán növényt találunk, a *Glaucidium palmatum*-ot (10.2d ábra). Két tenyeresen osztott levele és magános, halványlila virága van. Ezután az erőteljes gyökérzetű, észak-amerikai *Hydrastis canadensis* (10.2e ábra) következik – hasonló levelekkel és ugyancsak magános virággal, melynek nincsenek szirmai, viszont tucatnyi bibeszál van benne. Gyógynövény, gyűjtik és termesztik is. Az USA-ban élő *Xanthorhiza simplicissima* (10.2f ábra) bugában álló virágai aprók, sötét bíboros színűek. Sziromleveleinek száma – mintegy megelőlegezve a későbbi állapotot – öt. A *Coptis* (17) Észak-Amerika és a Távol-Kelet nemzetsége, évezredek óta ismert, kiemelt fontosságú gyógynövényeket foglal magába. Csak tőleveleik vannak, virágaikban a szabad termőlevelek nyelesek, a sziromlevelek száma általában itt is öt (10.2g ábra). Az első nagy kládon (*Thalictroideae*) kb. 450 faj van, 9 nemzetségben. A *Thalictrum* (borkóró, 200/7) legtöbb faja kínai. Leveleik kétszeresen szárnyaltak, sűrű virágzatban csoportosuló virágaik sziromtalanok, porzóik színesek, hosszúak (10.2h ábra). Sokuk szélbeporzású. Az *Aquilegia* (harangláb, 100/2) virágaiban az ötös szám dominál, szirmaik sarkantyút vagy zsákot viselnek, bennük nektárral. Az *A. longissima* sarkantyúja a 18 cm-t is eléri – ami kiugró érték az eudicot kládon. Beporzóikkal gyakran speciális kapcsolatban vannak – az orchideákhoz hasonlóan. A hosszú sarkantyús fajokat szenderek porozzák be, a többit sokféle rovar és – az *A. formosa* esetében – kolibrik is. Az *Isopyrum* (galambvirág, 4/1) sok faja más génuszokba került át, bár azok virágaiban is öt az alapszám, a szirmok fehérek. Nálunk is él az európai elterjedésű, erdei *I. thalictroides*. A *Ranunculoideae* kládon 10 csoportot („tribuszt") különítenek el – ezekre nem térünk ki részletesen. Az eurázsiai *Adonis* (hérics, 35/4) virágaiban sok a sziromlevél, színük égővörös vagy élénk sárga. Ez utóbbiak közé tartozik az elterjedési területének nyugati határát nálunk elérő *A. volgensis*, a löszös puszták jellegzetes növénye. Közeli rokona a *Trollius* (zergeboglár, 40/1), az északi félgömb hűvös-hideg klímájú területeinek nemzetsége. Gömbded virágaik többnyire sárgák, rikábban narancsos vagy lilás színűek (10.2i ábra). A következő génuszokban a zigomorf és sarkantyús virág jellemző. Az *Aconitum* (sisakvirág, 330/5) sisakja a csészelevelek összenövéséből formálódott, benne mézfejtőkkel. Leveleik tenyeresen osztottak, szeldeltek. Beporzóik hosszú nyelvű poszméhek. A többi boglárkaféléhez képest is igen mérgezők. Az egyéves *Consolida* (szarkaláb) fajokról nemrégiben derült ki, hogy beágyazódnak az évelő *Delphinium* (520/2) kládjába, így ez a név is felkerült a szinonimák hosszú listájára. A korábban nálunk csak dísznövényként ismert nemzetségnek most már két őshonos faja van, a *D. ajacis* és a *D. consolida*. Ez utóbbival Linnét rehabilitáljuk (vö. 9.15 cédula), hiszen a később *Consolida regalis*ra átnevezett növényt eredetileg ezen a néven írta le. A mediterránban élő *D. staphisagria*-val viszont fordított a helyzet – mert ez az *Aconitum +Delphinium* testvércsoportjában van, így a ma érvényes nevében a génusz őrzi Linné emlékét (*Staphisagria macrosperma*, 10.2j ábra). Magvairól Dioszkoridész és Plinius is megemlítette, hogy kivonatuk sikeresen használható az emberen élősködő tetvek ellen. A *Nigella* (kandilla, 21/1–3) nemzetség fő lelőhelye a Mediterrán térség és a Közel-Kelet. A többrészes és színes nektáriumoknak köszönhetően sugaras virágaik felépítése bonyolultnak tűnik (10.2k ábra). Termésük sokszor felfújt. A főképpen európai *Helleborus* (hunyor, 14/3) is önálló klád, többé-kevésbé örökzöld, korán nyíló fajokkal. Virágaikban sziromszerű lepelle-

velek (5 db) veszik körül a nektáriummá módosult sziromleveleket. Egy fajuk szakadt távolra, a *H. thibetanus*. Egy másik kládon van az *Actaea* (békabogyó, 28/2), amelybe beolvadt a korábbi *Cimicifuga* nemzetség is, így a nálunk meglehetős ritka poloskavész neve *A. europaea*. A génusz tehát viszonylag kis termetű, bogyós terméseket (10.2l ábra) és nyúlánk, tüszőterméses fajokat is magába foglal. Pláne nem hasonlít hozzájuk, bár közeli rokon az eurázsiai *Eranthis* a maga 12 fajával, melyek egyike nálunk is meghonosodott (*E. hyemalis*, téltemető). Vizes élőhelyek, tó- és folyópartok növényei a *Caltha* (gólyahír, 15/1) fajok. Elterjedésük igencsak szokatlan a boglárkafélék körében: Amerika Alaszkától a Tűzföldig, Eurázsia mérsékelt övi és hideg-hűvös klímájú területei Kínáig és Indiáig, Új-Zéland, valamint Ausztrália magas hegyei. Szirmaik elcsökevényesedtek, csészeleveleik viszont sziromszerűen színesek – sárgák vagy fehérek, ritkán bíborosak. Mézfejtőik nincsenek, de a színes virág így is vonzza a rovarokat. A *Callianthemum* (15) szép virágú fajai a magashegységek lakói az Alpoktól Japánig. Fehér színű virágaikban mézfejtők is vannak. A következő rokonsági kör (*Anemoneae*) fajgazdag és kozmopolita nemzetsége az *Anemone* (szellőrózsa,




**10.2 ábra. a:** *Circaeaster agrestis* (Kína, littlegroundjay, CC BY-NC), **b:** *Decaisnea insignis*, **c:** *Boquila trifoliata* kétféle levele – a sokból (Chile, M. Almada, ill. C. Maureira, CC BY-NC-SA), **d:** *Glaucidium palmatum* (Japán, nanying, CC BY-NC), **e:** *Hydrastis canadensis* (Indiana, D. Sembroski, CC BY-NC), **f:** *Xanthorhiza simplicissima* (Alaska, zanegreen, CC BY-NC), **g:** *Coptis trifoliata* (Nova Scotia, doublej67, CC BY-NC), **h:** *Thalictrum aquilegiifolium*, **i:** *Trollius altaicus*, **j:** *Staphisagria macrosperma* (Görögország, T. Boland, CC BY), **k:** *Nigella damascena* (Itália), **l:** *Actaea pachypoda* (Ontario), **m:** *Anemone hortensis* (Itália), **n:** *Pulsatilla bungeana* (Mongólia, Sramkó G.), **o:** *Clematis tangutica*, **p:** *Knowltonia vesicatoria* (Dél-Afrika).

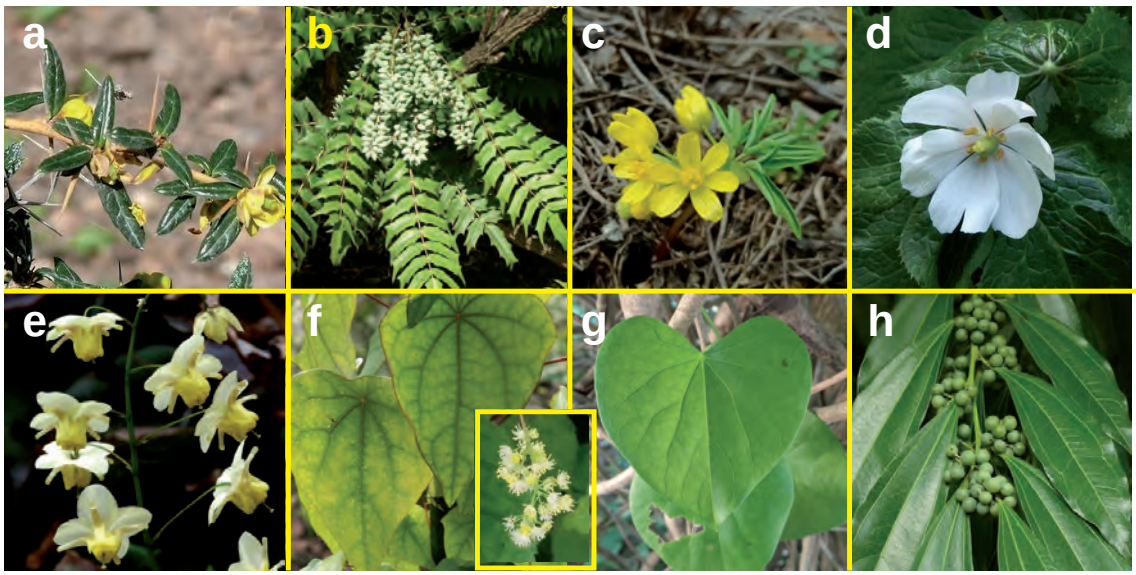
100/4), az északi félgömbön túlmenően jelen van Dél-Afrikában, Dél-Amerikában és az indonéz szigetvilágban is. Szirmaik nekik sincsenek, amik annak tűnnek, azok színes csészelevelek (10.2m ábra). Közeli nemzetség a *Pulsatilla* (kökörcsin, 45/5), melynek fajait időnként az előző génuszba sorolják. Leveleik finoman osztottak, nagy virágaik magánosak, terméseik – a bibeszál maradványaként – hosszú szőrűek. Szirmaikkal ugyanaz a helyzet, mint az *Anemone*-nél. Rétek, puszták és sztyeppék növényei a mérsékelt klímájú Eurázsiában (10.2n ábra). A *Hepatica* (májvirág, 9/1) kis termetű évelők nemzetsége az északi félgömbről. Tőleveleik karélyosak, színes virágaik magánosan állanak a rövid tőkocsányon. A fás szárúakat a *Clematis* (iszalag, 378/5) képviseli a kládon, legtöbbjük a levelek nyelével kapaszkodó kúszónövény. Aszmagterméseik hosszú repítőkészüléket viselnek (10.2o ábra). A génusz géncentruma vitathatatlanul Kínában van (150 faj), de mindkét félgömb mérsékelt övében jelen vannak, néhányan a trópusi Afrikában is. Látványos, négytagú virágaik régóta arra késztetik a kertészeket, hogy keresztezéssel még látványosabbakat állítsanak elő. Európában nemigen, de más földrészeken kis mennyiségben gyógyszerként és fűszerként is használták az amúgy erősen mérgező leveleiket, magvaikat. Afrikának mindenesetre vannak endemikus boglárkái, mint például a *Knowltonia* 12 faja (10.2p ábra), de a génusz egy faja Ausztráliában, másik 12 pedig Dél-Amerikában honos. Virágaik általában sárgásak-zöldesek, termésük húsos bogyó. Vigyázni kell velük, mert a hajtásaikból szivárgó nedvek erősen károsíthatják a bőrt. Az utolsó csoport ezen a kládon a *Ranunculeae*, benne a *Ranunculus* génusszal. Itt van a legtöbb faj (1700), közülük kb. 1000 egy nagy fajaggregátumnak, a *R. auricomus*-nak apomiktikusan szaporodó tagja. A mutációk felszaporodásának és a rekombináció elmaradásának evolúciós hátrányait az alkalmankénti ivaros szaporodás egyenlíti ki. Ha ezt egynek számítjuk, akkor a hazai fajok száma 28. A sok színes lepellevél említése után végre elmondhatjuk, hogy színes sziromlevelei vannak, többnyire öt, míg a csészelevelek száma 3–7. A szirmok fényesek (10.3a ábra), erősen vonzzák a megporzó rovarokat. Termésük csoportos aszmag. Egy részük vízi- vagy vízparti növény, ami talán megindokolja a génusznév jelentését: „kis béka” – bár korábban éppen a vízieket *Batrachium* néven külön nemzetségként kezelték. Jellegzetességük a kétféle levél: vagy a víz színén úszó lapos, vagy alámerült és sallangos. A Föld egyik legelterjedtebb faja a *R. trichophyllus* (10.3b ábra). A szárazföldi *Ranunculus*-ok némelyike széles körben elterjedt, mint a *R. acris* (réti boglárka). Erre É-Amerikában és másutt is özönnövényként tekintenek. A *Ficaria* (salátaboglárka) génusz egymásra erősen hasonlító 7 faja viszont ma is külön génuszt alkot; sziromleveleik száma ötnél rendszerint sokkal több, száruk levéltelen. További, kevéssé feltűnő és nálunk is megtalálható nemzetségek a *Ceratocephala* (sarlóboglárka, 3/1) és a *Myosurus* (egérfarkfű, 9/1).




**10.3 ábra. a:** *Ranunculus macrophyllus* (Szardínia), **b:** *R. trichophyllus.*

*Berberidaceae* (borbolyafélék, 680). Főleg kis fák és cserjék, de akadnak közöttük évelő lágyszárúak is. Leveleik épek vagy összetettek, sokszor örökzöldek (összes *Mahonia*) vagy tövisekké módosulnak (*Berberis*). A virág kétivarú, aktinomorf, többkörös – a belső sziromszerű vagy nektáriummá redukálódik. Porzó 4–18. Az egyetlen termőlevél bogyó-, ritkábban toktermessé alakul. A fatest és főleg a gyökér gyakran sárga festékanyagot tartalmaz, benne alkaloidokkal. Elsősorban mérsékelt öviek, a trópusokon szórványosak, Ausztráliából és a pacifikus szigetekről hiányoznak. A 18 génusznak távolról sem egyenletes a fajszáma, a legtöbbet a *Berberis* (borbolya, 520/1), tudhat magáénak, majd a hozzá közel álló *Mahonia* (73) következik. Rokonságukat mi sem bizonyítja jobban, hogy fajaik könnyen hibridizálódnak egymással (×*Mahoberberis*) – így akár össze is vonhatók egy génuszba. Igen sok fajuk kelet-ázsiai (10.4a–b ábrák). Az egyfajos *Nandina* (*N. domestica*) Kínából és Japánból származik; kedvelt díszcserje – elsősorban a színes levélzete miatt. Minden része mérgező! A lágyszárúak közül a *Gymnospermium* 11 faja eurázsiai, néhányan a Balkánon is megvannak (10.4c ábra). Neve („nyitott magvú”) természetesen nem tévesztendő össze a nyitvatermőkkel, csupán arra utal, hogy a száraz termés fala felhasad, mire a mag beérik. A hasonló *Leontice leontopetalum* száraz, félsivatagos helyeken él a Földközi-tengertől Közép-Ázsiáig. A *Podophyllum peltatum* észak-amerikai, a *Sinopodophyllum hexandrum* (10.4d ábra) pedig főképpen kínai – holott igen közeli rokonok. A kínai géncentrummal rendelkező eurázsiai *Epimedium* (64) virágai négytagúak, három lepelkörrel – a belsőkön nagy nektártermelő sarkantyúval (10.4e ábra).

*Menispermaceae* (550). Az előző kettő testvércsoportja döntően trópusi elterjedéssel. A botanikusok kb. 80 génuszt különböztetnek meg – átlagos fajszámuk tehát nem túl magas. A többség fásszárú és lián (akár 40 m-ig), de vannak kisebb fák, cserjék és évelők is közöttük. Leveleik bőrneműek, tenyeres erezettel. Trimer,




**10.4 ábra. a:** *Berberis candidula*, **b:** *Mahonia oiwakensis*, **c:** *Gymnospermium odessanum* (Ukrajna, K. Kalashnik, CC BY-NC), **d:** *Sinopodophyllum hexandrum*, **e:** *Epimedium alpinum*, **f:** *Menispermum dauricum*, virágzat: *M. canadense*, **g:** *Tinospora cordifolia* (India, rejilkrishna_pr, CC BY), **h:** *Pachygone laurifolia.*

egyivarú virágaik kicsinyek, termésük kis csontár (drupeola), magvaik gyakran holdsarló alakot vesznek fel (nevük szó szerinti fordításban: „holdmagvúak"). A *Menispermum* két faja (10.4f ábra) csatlakozik a diszjunkt elterjedésű nemzetségek listájához (8.9 cédula), a *M. canadense* É-Amerika keleti felén, a *M. dauricum* Kelet-Ázsiában honos. A *Chondrodendron* (3), *Curarea* (9) és más idetartozó génuszok alkaloidja az amazóniai indiánok nyílmérge, a kuráre. Ezen génuszokban a virágzat közvetlenül a törzsön fejlődik (kauliflória). Az indiai kinin néven ismert *Tinospora cordifolia* (10.4g ábra) kesernyés ízű drogja hosszú ideje fontos komponense az ayurvédikus orvoslásnak – érdekes módon gyógyhatását eddig nem sikerült bebizonyítani. Majdnem 30 különböző gombafaj micéliumát találták meg eddig szöveteiben. A *Pachygone* 12 faja távol-keleti, de a pacifikus szigeteken is van öt. A legszélesebb elterjedésű a *P. laurifolia* (10.4h ábra), kis örökzöld fa, Tibettől a Fülöp-szigetekig húzódó áreával.

## *Proteales (1970)*

A {*Sabiaceae* {*Nelumbonaceae* {*Platanaceae*, *Proteaceae*}}} klád közös eredetét a nukleinsav alapú elemzések egyértelműen igazolják, viszont közös morfológiai sajátságuk nem sok van, mint például a termőlevelenkénti 1-2 magkezdemény, a kevés endospermium és a hosszúkás embrió. Mindenesetre nem csoda, hogy a korábbi rendszerekben eléggé távol szerepeltek egymástól.

*Sabiaceae* (160). Trópusi, többnyire örökzöld fák vagy liánok, apró, pentamer virágokkal – amelyek vagy magánosak, vagy bugás virágzatba tömörülnek. Leveleikben az erek erősen anasztomizálnak. DK-Ázsiában és Amerika trópusi területein honosak. A *Sabia* (26) minden faja kúszónövény, aktionomorf virágokkal, csontáras terméssel (10.5a ábra). A *Meliosma* (124) fajok ezzel ellentétben kisebb fák, zigomorf virágokkal (10.5b ábra). Porzóikat sztaminódiumok zárják körül a bibében, s több faj esetében is a portok robbanásszerűen nyílva lövi ki a virágport.

*Nelumbonaceae* (lótuszfélék, 2). Vízinövények, a víztükör fölé emelkedő pajzs alakú, tenyeres erezetű nagy levelekkel, szórt edénynyalábokkal. A két ma élő faj, a *Nelumbo nucifera* és a *N. lutea* (10.5c ábra), Ázsiából, illetve Észak-Amerikából jól példázza a morfológiai és a molekuláris információ közötti – esetenként éles – ellentéteket. Virágaik ugyanis a tündérrózsafélékéhez hasonlítanak (2 csészelevél, 10–30 spirálisan elhelyezkedő szirom, sok spirális állású porzó) – s emiatt régebben egy családba sorolták őket. A termőlevelek azonban szabadok, egy nagy vacokszerű virágtengelybe ágyazódnak, így a termés leginkább öntözőkanna rózsájára emlékeztet. Bibeszál nincs, a bibe ülő, szétterülő. A mag igen sokáig (állítólag 3000 évig) megőrzi csíraképességét. Fosszilisan legalább öt másik génuszt ismerünk; a *Notocyamus* az alsó krétából, kb. 125 millió éves rétegekből került elő.

*Platanaceae* (platánfélék, 8). A tradicionális taxonómia szemlélete szerint ez a nemzetség a redukált virágú, szél porozta fákat egyesítő *Hamamelidae* alosztály jellegzetes képviselője volt. Mára tehát egészen máshova került, nem minden alap nélkül. A lótuszrokon, fent említett fosszilis *Notocyamus* nemzetségnek ugyanis

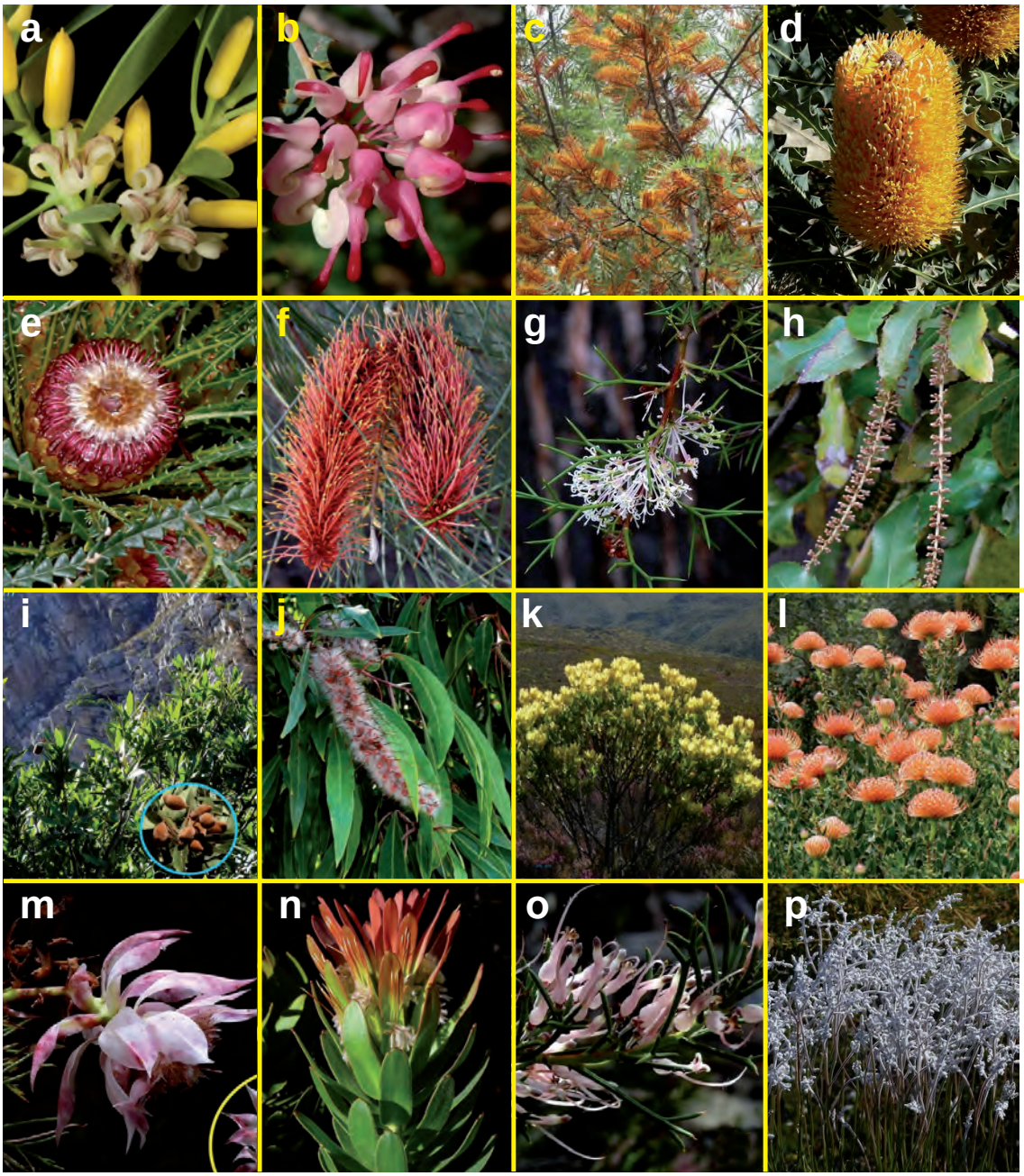



**10.5 ábra. a:** *Sabia swinhoei* (Kína, tausher, CC BY-NC), **b:** *Meliosma pinnata* (India, madhavan_a_p, CC BY), **c:** *Nelumbo lutea* (Texas), termés: *N. nucifera*, **d:** *Platanus orientalis* (Törökország).

platanoid levele volt. Fejlődéstani és paleobotanikai vizsgálatok pedig kimutatták, hogy a virág alapesetben dimer (kettes alapszámú), s ebben a platánok részben megegyeznek a próteákkal. A mai fajok virágában (leginkább a porzósban) 3, 4 vagy 7 apró csésze- és sziromlevél van, amelyek mindig egyivarú fejecskevirágzatba egyesülnek. A termőlevelek szabadok, a hajlott bibeszálon végigfutó bibefelülettel. A termés makkocska, alapján hosszú szőrökkel. A platánok könnyen felismerhetők jellegzetes, kisebb-nagyobb lapokban leváló, friss foltot hagyó kérgükről és pálhás leveleikről. Magas termetűek, elérik az 50 m-t. A vietnami-laoszi – tehát trópusi – *P. kerrii* kivételével lombhullatók. Vízpartok, nedves területek fái, elterjedési területük Észak-Amerika és Eurázsia. Legnevezetesebb talán a keleti platán (*P. orientalis*, 10.5d ábra), számos nép kultúrájában kiemelt fontosságú fa. Fosszilisan az alsó kréta óta ismertek (*Platanocarpus*, 98-110 M éve). Idesorolható a platánokénál erősebben osztott levelű *Sapindopsis* (9.3 ábra), ugyancsak a krétából.

*Proteaceae* (próteafélék, 1800). A déli félteke lakói ausztráliai és dél-afrikai géncentrummal, de Közép-Amerikában, Közép-Afrikában és legészakabbra DK-Ázsiában átjutnak az Egyenlítőn – azaz az egykori Gondwana szuperkontinens részein honosak. Fajkeletkezési forró pontjaik a mediterrán klímájú területekhez kötődnek. 81 nemzetségükből 25 egyfajos, de az egyenetlen megoszlást jól jelzi a *Grevillea* (392), a *Banksia* (181) és a *Hakea* (154) nagy fajgazdagsága – mely génuszok csaknem teljesen ausztráliaiak. Az előző csoporttal kimutatott kapcsolatukat rengeteg platanoid jellegű levélfosszília támasztja alá – ugyanakkor biogeográfiailag ma már erősen elválnak tőlük. Keménylombú fák és cserjék, a fatestben széles sugarakkal. Jellegzetességük az ún. proteoid oldalgyökér, amelyet a növény az avarban fejleszt, mert a talajban nincs elég ásványi anyag. A gyökér által kiválasztott szerves savak elsősorban a foszfor felvételében segítenek. Arbuszkuláris mikorrhiza nincs rajtuk, a növekedési időszak végeztével elpusztulnak. A virágok feltűnőek, kétivarúak, aktinomorfak vagy zigomorfak. A lepellevelek és a porzók száma négy, a porzók gyakran a lepelre nőnek. A pollen háromszögletű, triporát vagy kétpórusú – vagyis a pleziomorf állapot itt már eltűnik. Az egyetlen termőlevél felső állású magházat formál, a bibeszál hosszú, a bibe gömbölyded vagy megnyúlt. A nagy és sokszor látványos virágzatba egyesülő virágokat a rovarokon kívül madarak, sőt erszényesek és rágcsálók is beporozhatják, rendszerint szárnyas magvaikat viszont a szél terjeszti. Egyes csoportjai (például *Grevillea*) jól példázzák a pollenkínálat (9.5 cédula) jelenségét: a növekedő bibeszál magával viszi a vele egy virágban fejlődő pollent, s a virágból kiemelkedve az odalátogató állatokra juttatja. Ezek később egy másik virágot poroznak be vele. Az önbeporzást protandria zárhatja ki, illetve az így képződött magok elhalnak (lásd még *Asterales*). A *Proteaceae* három fő kládra válik szét. Az alapi helyzetben lévőn (*Persoonioideae*) van a legkevesebb faj: az itteni 6 génuszból 5-ben csak egy-egy van, míg a *Persoonia* 101-et számlál. Mind ausztráliai, a *Toronia toru* (Új-Zéland) és a *Garnieria spathulifolia* (Új-Kaledónia) kivételével – de egyes elemzések szerint ezek is a nagy génuszba ágyazódnak (s oda helyezendők). A *Persoonia*-k cserjék és kisebb fák, szabad és visszafelé csavarodott lepellevelekkel (10.6a ábra) – méhek a beporzóik. A következő, már jóval nagyobb klád (*Grevilleoideae*) fajainak többsége is Ausztráliában honos, más kontinensre kevesen jutnak. A három fent említett nagy nemzetség is idetartozik; közös ökológiai jellemzőjük, hogy jól viselik a tüzeket, s fő komponensei a kwongan vegetációnak (10.2 cédula). A *Grevillea* (10.6b ábra) zigomorf virágai párosával, a hajtástengely végén fürtben sorakoznak, termésük egy oldalon felnyíló tüsző. Leveleik alsó és felső oldala eltérő. A majdnem 400 cserjenemű fajból csak 15 él Ausztrálián kívül, leginkább Új-Kaledónián. A rovarporozta fajok általában fehér, a madárporozta fajok pedig feltűnően színes virágúak. Egy fajuk (*G. robusta,* 10.6c ábra) a kontinens egész területén és más trópusi országokban is megjelent, ahol nemkívánatos betolakodónak tekintik. A *Banksia* (181, 10.6d–e ábra) nemzetségben már magas (30 m) fákat is találunk, de a cserjés és törpecserjés megjelenés a gyakoribb. Leveleik egészen hosszúak,

fogazottak vagy szeldeltek. Virágaik tömött „fejecskében” párosával állanak – bár a kicsinyítő képző nem is helytálló, mert a virágzat akár 40 cm hosszú is lehet 6000 virággal (*B. grandis*). Elfásodó tüszőterméseik tobozszerű képletben fejlődnek. Egy faj kivételével, ami Új-Guineán is honos, mind ausztráliai – amelyek 90%-a délnyugat endemizmusa. Nagy mennyiségben termelnek nektárt, így beporzóik között nemcsak rovarok, hanem madarak, rágcsálók, erszényesek és denevérek is vannak. A fajok fele túléli a tüzeket, de a többi is gyorsan regenerálódik magról. Sok faj az egykori *Dryandra* génuszból került ide, a parafiletikusságot megszüntetendő (10.6e ábra). A *Hakea* (154, 10.6f–g ábra) levelei kisebbek, alul-felül egyformák, többnyire




**10.6 ábra. a:** *Persoonia elliptica* (Ny-Ausztrália, K. Thiele, CC BY-2.0), **b:** *Grevillea insignis*, **c:** *G. robusta*, **d:** *Banksia ashbyi*, **e:** *B. nivea*, **f:** *Hakea bucculenta*, **g:** *H. lissocarpha*, **h:** *Macadamia tetraphylla*, **i:** *Brabejum stellatifolium,* **j:** *Faurea saligna,* **k:** *Leucadendron gandogeri*, **l:** *Leucospermum cordifolium,* **m:** *Serruria florida,* **n:** *Mimetes cucullatus,* **o:** *Adenanthos pungens,* **p:** *Conospermum stoechaidis* (**b–h** és **o–p:** Ny-Ausztrália, **i-n:** Dél-Afrika).

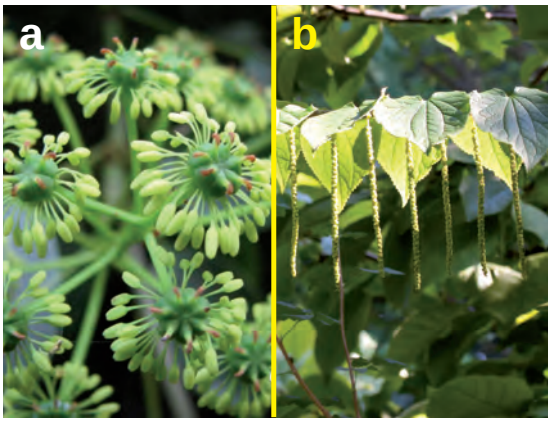



**10.7 ábra. a:** *Protea cynaroides,* **b:** *P. aurea* (mindkettő Dél-Afrika).

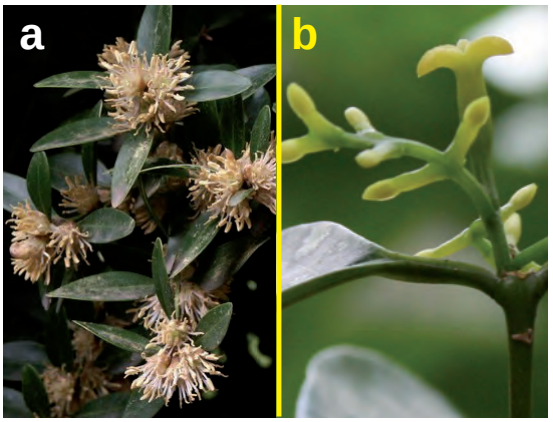
### 10.2 cédula: Kwongan – az ausztrál mediterrán növényzete

A mediterrán klíma jellegzetessége az enyhe, csapadékos tél, a forró, száraz, napsütéses nyár, a bőven 0 C° feletti havi középhőmérséklet, és a viszonylagos változékonyság. Ez nem csak a hozzánk közeli, valóban földek között fekvő tenger környékére igaz, mert hasonló éghajlat másutt, a Föld legkülönbözőbb tájain is kifejlődik – s mindenütt magával hozza egy geofitonokban gazdag, keménylombú cserjés vegetáció kialakulását, mint az erurópai macchia, a chilei matorral, a kaliforniai chaparral és a dél-afrikai fynbos (9.14 cédula). Fajgazdagságban és az endemizmus magas fokában ez utóbbi méltó párja az Ausztrália délnyugati sarkában kiterjedt kwongan vegetáció, melyet merev levelű, 1 m-nél alig magasabb cserjék uralnak, bár szórványosan fák, akár *Eucalpytus*-ok is megjelenhetnek benne. A délnyugat-ausztráliai flóraterület 7200 zárvatermő növényfajának 70%-a él itt, melyek fele sehol máshol nem él a világon, még Ausztráliában sem. A dél-afrikai viszonyokhoz nem csak a klíma hasonló; itt is tápanyagban szegény a talaj, gyakoriak a tüzek – alaposan próbára téve a növényi populációk túlélőképességét, és serkentve gyors evolúciós változásukat. A kwonganra jellemző növények közül már említettünk jó néhányat (pl. az *Asparagales*-ből, *Haemodoraceae*-ből és a *Dasypogonaceae*-ből), de az igazán feltűnő társulásalkotók a *Proteaceae* egyes csoportjaiból kerülnek ki (különösen a *Grevilleoideae*), kiegészítve más taxonokkal, pl. a mirtuszfélékkel (*Myrtaceae*), pillangósokkal (*Fabaceae*), orchideákkal (*Orchidaceae*) és az erikákkal (*Ericaceae*). A legtöbb idetartozó faj a gyökérzetével, mikorrhizájával és N-kötő szimbiontáival alkalmazkodott a speciális körülményekhez (Mucina et al. 2014), és megjelenésükben úgyanúgy mutatják a morfológiai konvergencia jelenségét, mint a dél-afrikai növények.

épek; virágzatuk levelek hónaljában fejődik. Mindegyik ausztráliai. A kisebb fajszámú nemzetségek inkább esőerdei-erdei növényeket foglalnak magukba. Ilyen például a *Macadamia* (4, 10.6h ábra) a kontinens keleti feléből, melynek két faját (*M. integrifolia* és *ternifolia*) sokfelé másutt is termesztik – s makadámdió néven nálunk is árusítják. A *Helicia* (104) fajok Ausztráliától a legészakabbra, Tibetig és Japánig elterjedtek, míg a *Roupala* (44) nemzetség neotrópusi, Mexikóig eljut. Közeli rokona az egyfajos *Knightia* (*K. excelsa*) viszont Új-Zéland bennszülöttje. A *Grevilleoideae* klád egyetlen afrikai képviselője a *Brabejum stellatifolium (*10.6i ábra*)*, egy terebélyes fa Fokföldről, így a Gondwana ezen lemezén igazi reliktumnak számít. A *Proteoideae* klád, testvércsoportjával ellentétben, Dél-Afrikában a legnépesebb, igen sok endemizmussal a fynbos vegetációban. Nem felnyíló termésük választja el legjobban az előzőektől. A legtöbb faj száraz, tűzzel gyakran felégetett élőhelyek növénye. Virágaik rendszerint zigomorfak, íveltek. A névadó *Protea* 106 fajából 85 csak a Fokföldön él, de pár faj áreája egészen Szudánig húzódik. Pár cm-es virágaik tömötten állanak, igen dekoratív fellevelekkel körülvéve (10.7a-b ábra). Legnagyobb a virágzata Dél-Afrika szimbólumának, a királypróteának (*P. cynaroides*). A tüzet nemhogy tűri, hanem igényli is, és föld alatti gyökérzetéből újul fel. Más *Protea* fajok a magbankból regenerálódnak. A próteák legközelebbi rokonai a *Faurea* (15) fajok sem szorítkoznak Dél-Afrikára, a kontinens trópusi részein is elterjedtek. Fatermetűek, füzéres virágzattal (10.6j ábra). A fokföldi fynbos macchiaszerű növényzetében állományalkotó fajokat találunk a *Leucadendron* (85, 10.6k ábra) és a *Leucospermum* (48, 10.6l ábra) nemzetségekben. Mindegyik pár méteres cserje tömöttkúpos virágzattal, az elsőben aktiomorf, a másodikban zigomorf virágokkal. Az utóbbiaknak a bibéi hosszan kinyúlnak a virágból. További érdekes génuszok ugyaninnen a *Serruria* (55, 10.6m ábra) pikkelyszerű fellevelekkel, és a *Mimetes* (13, 10.6n ábra), melynek csúcsi levelei színesebbek a pártánál és a murvaleveleknél. Ezen a kládon ausztráliai nemzetségek is bőven vannak. Az *Adenanthos* (31, 10.6o ábra) virágai magánosak, bibéi hosszan kiállnak. Az *Isopogon* (42) gömbded virágzatot, kemény, rendszerint szeldelt leveleket visel. A *Conospermum* (53, 10.6p ábra) fajokat méhek, legyek és – ami ritkaság – hangyák porozzák be. A virágba bújó rovar hatására a bibe kipattan, nekiütődik a rovarnak, olyan erővel, hogy az állat el is pusztulhat. Közben egy portok felnyílik, és tartalma a rovarra kenődik. A *Leioproctus* méhek egy-egy *Conospermum* fajhoz ragaszkodnak. A koevolúció szép példájaként fehér szemre és szárnyra, és fehéresen szőrös potrohra tettek szert, így álcázva magukat. A *Lomatia* (12) *tasmanica* egyetlenegy nagy, genetikailag azonos klónja él a nevében jelzett szigeten, jelenleg a legidősebbnek tartott növényi kolónia a maga 43.000 évével – csak vegetatívan szaporodik (lásd még 10.25 cédula).




**10.8 ábra. a:** *Trochodendron aralioides* (Tajvan, chinaberryhuang, CC BY-NC), **b:** *Tetracentron sinense* (D. Prévôt, CC BY-SA-3.0).




**10.9 ábra. a:** *Buxus balearica*, **b:** *Haptanthus hazlettii* (Honduras, A. Shipunov, Public Domain).

### *Trochodendraceae (2)*

Örökzöld fák, fatestükben csak tracheidák vannak, tracheák nincsenek. A magban kicsi az embrió, amit gazdag tápszövet vesz körül. Szélbeporzásúak. A kréta elejétől fogva ismertek, régebben szélesebb eltejedésűek voltak, mai lelőhelyük Kelet-Ázsia. A *Trochodendron aralioides* 20 m magas fa, bőrnemű, álörvösen álló levelekkel, apró, majdnem csupasz virágokkal (10.8a ábra). Nagyszámú porzói több körben állnak, szinte spirálisak. A 4–17, részben összenőtt termőlevél hasi barázdáitól jellegzetes. A *Tetracentron sinense* (10.8b ábra) még magasabb fa. Füzérben álló, kis virágaiban, nevéhez hűen, 4–4 lepel, porzó és termőlevél található, a bibe rövid és szétterülő.

### *Buxaceae (puszpángfélék, 132)*

Az előző klád testvércsoportja (9.6 ábra). Hat génusz tartozik ide, egyes linnéi osztályozásokban több családba szétosztva. Ausztrália kivételével minden kontinensen megvannak, főleg a trópusi és szubtrópusi övben, de erősen szétdarabolt áreával. Örökzöld fák és cserjék (kevés kivétellel), tracheáik mellett valódi tracheidákkal. Legnagyobb a *Buxus* (puszpáng, 104) génusz, kozmopolita, ugyanakkor egyedül Kubában 34 faja él. Leveleik átellenesen vagy váltakozva állanak, többnyire ép szélűek. Általában egy-, ritkábban kétlakiak. Az első esetben a termős virágok a virágzatban központi, a porzósak szélső helyzetben vannak. A porzós virágban 2–5, a murvalevelektől kevéssé elkülönülő lepellevél van, a porzók száma 4–6 vagy sok. A pollen változatos megjelenésű. többnyire poliaperturát, vagyis sok helyen felnyíló, ami kétségtelenül a trikolpát típus származéka. A termős virágban jóval több takarólevél van, ezek spirálisan állanak, a bibefelület a bibeszál teljes hosszában húzódik. A 2–3, legalább részben összenőtt termőlevélből kialakuló magház felső állású. A beporzók főleg rovarok. A toktermésen a bibeszál maradványai is láthatók. A mediterrán vidékek nyílt erdeinek fénykedvelő, jellegzetes illatú cserjéje vagy kisebb fája a *B. sempervirens*. Jól tűri a nyírást, dísznövényként és sövényként nálunk is népszerű. Közeli rokona a *B. balearica* (10.9a ábra) Spanyolországból és Marokkóból. Honduras egyetlen pontján él a botanikusok szeme elé igen ritkán kerülő *Haptanthus hazlettii*. Kis virágzatában egy központi termős virágot és több porzósat találunk, párta nélkül, a terméost is csak 2 murvalevél övezi (10.9b ábra). A porzós virágot kétféleképpen interpretálják: 1) két összetapadt porzószálból áll csupán, vagy 2) a „porzószál" tulajdonképpen a kocsány, a „portok" pedig összenyomott lepellevél a porzókkal. Bármelyik is igaz, ez a szerkezet teljesen egyedi a zárvatermők körében. A madagaszkári *Didymeles*-nek két örökzöld faja van, kétlakiak, virágaikban nincsenek takarólevelek. Esetükben a termős virág szerkezete vitatott: a két közeli termőlevél külön virágot alkot, vagy ugyanazon virág részei.

## *10.2 Gunneridae* – központi kétszikűek

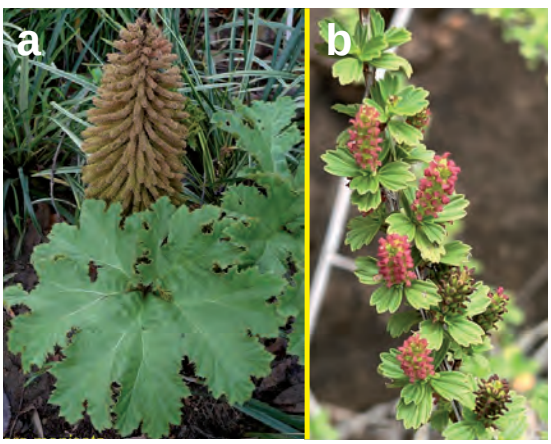
Az alapi helyzetű valódi kétszikűeknél még sok ősi jellegű tulajdonság kombinálódik a leszármaztatott bélyegekkel, ami a most következő nagy kládról, a valódi kétszikűek központi csoportjáról („core eudicots") már nem mondható el. Az rbcL- és atpB-szekvenciák értékelése révén már régóta ismert közös eredetük (Chase et al. 1993) – és ez csak megerősödik az újabb vizsgálatoknak köszönhetően. A 18S riboszomális DNS-ből egy szakasz hiánya is általános, és jellemző számos, a virág fejlődésében fontos (ún. MADS-box) gén megduplázódása. A benzilizokinolin alkaloidok csak szórványosan fordulnak elő (például *Apiaceae*), az ellaginsav és a galluszsav gyakori. A névadó *Gunnerales* és a *Dilleniaceae* párosa után az ötszirmúak hatalmas

**Definíció:** A *Gunneridae* a legkisebb koronaklád a következőkkel: *Gunnera perpensa* (*Gunnerales*), *Viscum album* (*Santalales*), *Berberidopsis corallina* (*Berberidopsidales*), *Stellaria media* (*Caryophyllales*), *Dillenia indica* (*Dilleniaceae*), *Saxifraga mertensiana* (*Saxifragales*), *Vitis aestivalis* (*Vitaceae*), *Photinia ×fraseri* (*Rosidae*), és *Helianthus annuus* (*Asteridae*) (de Queiroz et al. 2020).

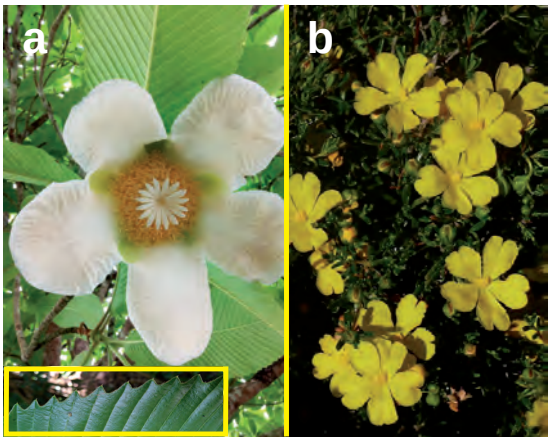
csoportja, a *Pentapetalae* válik le. Egyes szerzők szerint a kis tartalmi különbség miatt nem is érdemes a *Gunneridae*-t és a *Pentapetalae*-t külön kezelni – de a virágbeli eltérések nem támogatják ezt a vélekedést.

### *Gunnerales (60)*

Virágtakarójuk nincs vagy jelentéktelen, murvaszerű, 2–4 levélből áll, virágzatuk pedig sűrű füzér. Kétlakiak és szélbeporzásúak. A déli féltekén (plusz Mexikó, Hawaii) élő *Gunnera* (58) hosszú, elágazó virágzatáról ismert. A porzós virágban 1–2 porzó, a termősben két termőlevél van. Tőleveleik erős erezetűek, egyes fajoknál a 3 méteres szélességet is elérhetik. A levél eredési helyén nitrogénkötő *Nostoc* cianobaktériumok élnek szimbiózisban. A fajok többsége dél-amerikai (pl. a legméretesebb a *G. manicata* – brazil „rebarbara" vagy óriáslapu, 10.10a ábra), onnan terjedtek szét a trópusokon. A *Myrothamnus* (Afrika, Madagaszkár) két faja pedig erős szagú, kétlaki, vesszős cserje. A szárazságot legjobban tűrő kétszikűek közé tartoznak. A *M. flabellifolius* (10.10b ábra) elviseli a teljes kiszáradást, akár két éven át is, majd vízhez jutva teljesen visszanyeri életképességét, s megbarnult levelei teljesen kizöldülnek. Ez az egyetlen fásszárú feltámadó növény (vö.6.3 cédula). Virágaiból hiányoznak a takarólevelek, porzó 3–8, a bibék feltűnő vörösbarna színűek, a termőlevelek száma 3–4.




**10.10 ábra. a:** *Gunnera manicata,* **b:** *Myrothamnus flabellifolius* (Eswatini, L. Loffler, CC BY-NC).




**10.11 ábra. a:** *Dillenia indica* (Kína, Guanhong, CC BY-NC) levél: S. Fitzgerald, CC BY-SA), **b:** *Hibbertia hypericoides* (Ny-Ausztrália).

### *Dilleniaceae (616)*

Újabb elemzések (Zuntini et al. 2024) helyezik az előzővel testvércsoporti viszonyba az idetartozó 11 génuszt. Főleg fásszárú, a trópusi és meleg mérsékelt égövben előforduló növények. Leveleikben erőteljes a párhuzamos másodlagos erezet, mely a levél fogazott szélén végződhet. A virágtakaró pentamer jellegű, aktinomorf, különálló csészével és pártával, vagyis a csésze öttagú, az általában ugyancsak öttagú párta hamar lehulló (az ötös számtól vannak lefelé és felfelé is eltérések). Nektárt nem termelnek. A porzók száma igen változó, egy, három, öt vagy nagyon sok is lehet (akár 900!). A termőlevelek is számosak, részben szabadok. Magvakat főleg hangyák terjeszik. A *Dillenia*-k (59) liánok vagy fák, időnként tekintélyes méretekkel. A *D. baillonii* levele például 2 m hosszú, a *D. indica* virága pedig 16–20 cm átmérőjű (10.11a ábra). Ez utóbbi magas fa, odafenn érő gyümölcse ehető – de csak a nagyobb állatok férnek hozzá, s így érthető az „elefántalma" elnevezés. A népes *Hibbertia* (386) nemzetségben lágyszárúakat és kisebb cserjéket és félcserjéket találunk. Döntő többségük Ausztráliában honos (pl. az enyhén zigomorf virágú *H. hypericoides*, 10.11b ábra), de megvannak Új-Kaledónián és más szigeteken is, Fidzsitől Madagaszkárig. Leveleik változatos alakúak, a száraz helyeken élőké erikoid; magános virágaik csaknem mindig élénksárgák, termésük tüsző.

## 10.3 *Pentapetalae* – ötszirmúak (237.432)

A valódi kétszikűek túlnyomó többsége idetartozik. Nevüknek megfelelően a virág pentamer, azaz ötös alapszámú, de ettől vannak eltérések. A virágtakaró csészére és pártára tagolódik, a csészelevelekben általában három, a sziromlevelekben egy érrel. A sziromlevelek feltehetően murvalevél (lepel-) eredetűek, és

nem a porzók származékai – a szegfűfélék kivételével. A porzók alapszáma is öt: egy körben 5 vagy két körben 5–5, de nagyon gyakran sokszorozódik. A porzók vagy egy gyűrűs, vagy 5, illetve 10 különálló primordiumból indulnak fejlődésnek. Amennyiben öt porzó van, akkor azok a sziromlevelekkel szemben – és nem velük váltakozva – állanak. A porzók részben vagy teljesen összenőhetnek egymással. A pollen alapállapotban trikolporát. A bibeszál általános, termőlevél 5 vagy 3, ritkábban csak 1 vagy 2. A pollentömlő bejutását a magházba a compitumnak nevezett csatorna biztosítja (még *Gunnerales*). A *Pentapetalae* két nagy, többé-kevésbé egyforma fajszámú kládra, a szuperrosid és szuperasterid csoportra válik szét. A belső kladisztikai viszonyokban 2015 óta bekövetkezett főbb változásokat (Zuntini et al. 2024) a 311. oldalon már összefoglaltuk.

**Definíció**: A *Pentapetalae* a legkisebb koronaklád a következő taxonokkal: *Viscum album* (*Santalales*), *Berberidopsis corallina* (*Berberidopsidales*), *Stellaria media* (*Caryophyllales*), *Saxifraga mertensiana* (*Saxifragales*), *Vitis aestivalis* (*Vitaceae*), *Photinia* × *fraseri* (*Rosidae*), és *Helianthus annuus* (*Asteridae*). A de Queiroz et al. (2020, p. 321) által megadott definícióból tehát kimaradt a *Dillenia indica,* mert a *Dilleniaceae* az újabb vizsgálatok (Zuntini et al. 2024) szerint a *Gunnerales* testvércsoportja.

## 10.4 *Superrosidae* – a szuperrosid klád (117.617)

A korábbi szuperasteridbeli alapi helyzetből ennek a kládnak az alapi helyzetébe került át a *Caryophyllales* és az ezt követő *Santalales*. A többiek mind itt voltak, és itt is maradtak, de most a *Vitaceae, Saxifragales, Crossosomatales* + *Geraniales, Myrtales* + *Zygophyllales* sorrendben válnak le. Végezetül a fabid és malvid kládok dichotómiája következik (9.6 ábra). A szuperrosid nevet Soltis et al. (2011) javasolták. Azon kívül, hogy a DNS-szekvenciák erősen támogatják a csoport monofiletikusságát, egyértelmű morfológiai szünapomorfiát még nem találtak.

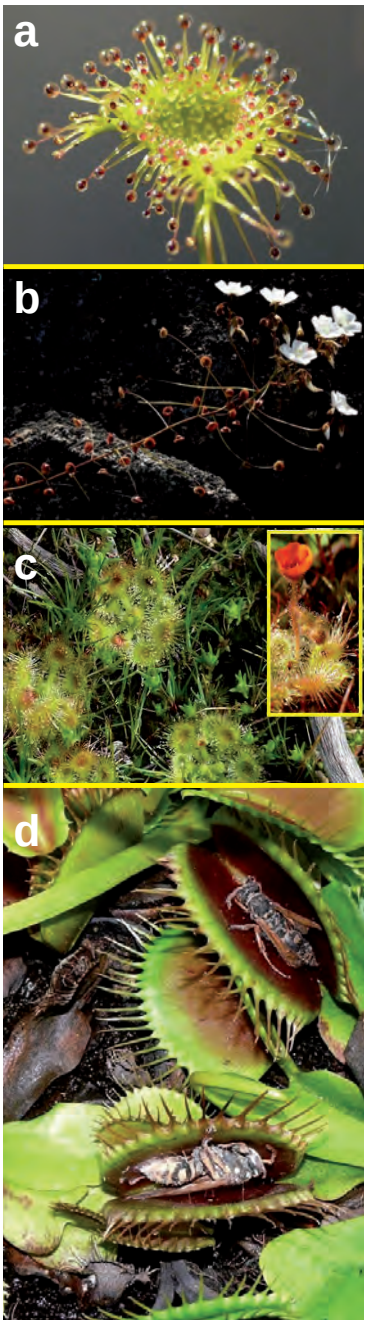
**Definíció:** A *Superrosidae* a legnagyobb koronaklád, amelyben megvan a *Rosa cinnamomea* (*Rosidae*/*Rosales*) de hiányzik belőle az *Aster amellus* (*Asteridae*/*Asterales*) (de Queiroz et al. 2020).

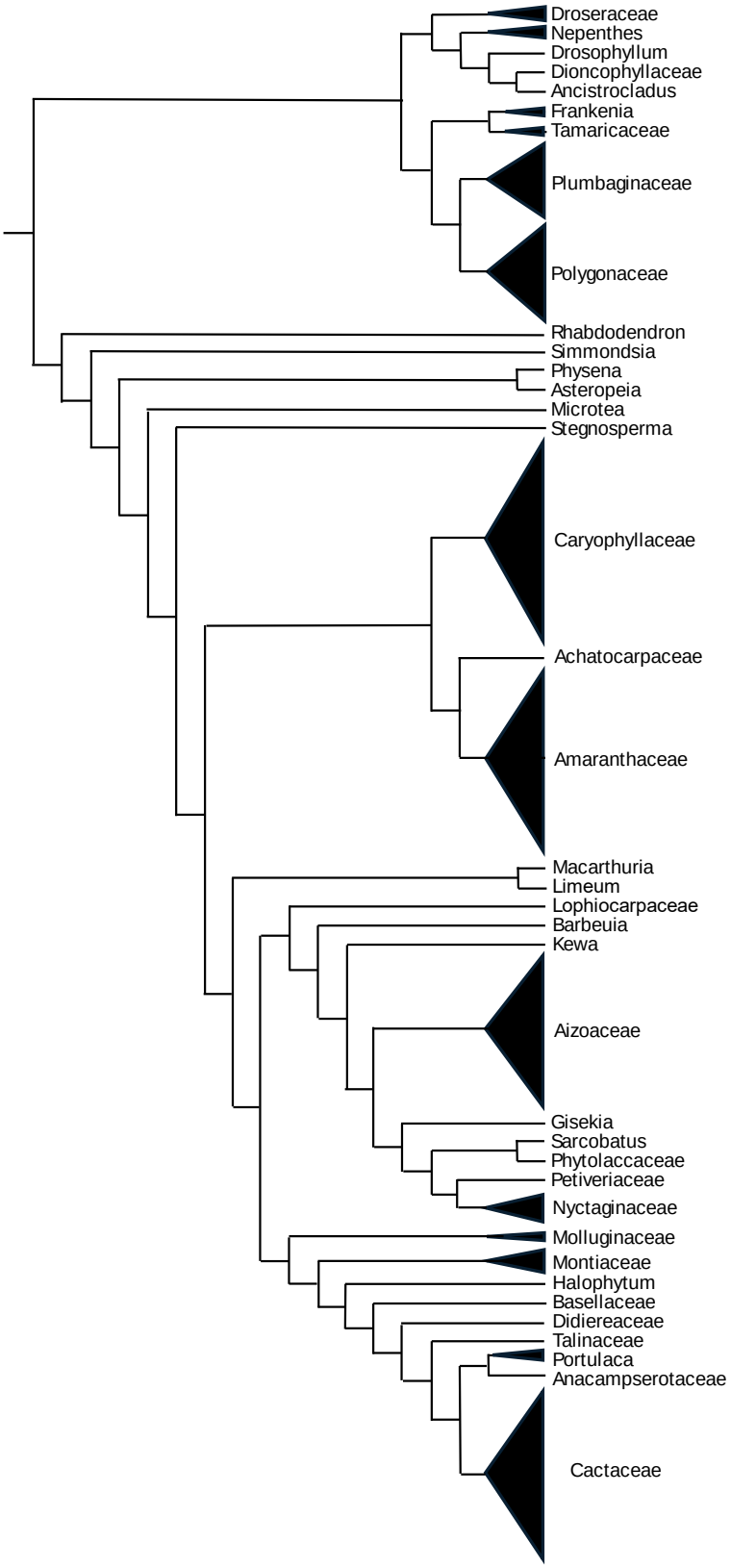
### *Caryophyllales (13.137)*

Sok különleges életmódú növényt találunk ezen a kládon, például szukkulenseket, sótűrőket, fehérjeemésztőket, horoggal kapaszkodó liánokat, valamint C4-es és CAM típusú fotoszintetikus utakat követő fajokat. Fitokémiai különlegességük a betalainok jelenléte (kivéve a „húsevő”+FTPP kládot, a *Caryophyllaceae*-t és *Molluginaceae*-t, ahol antociánok vannak), melyekhez hasonló anyagok rajtuk kívül egyes bazidiumos gombákban képződnek csupán. Filogenetikai viszonyaikat külön kladogramon is bemutatjuk (10.12 ábra). Mint látható, a 38 csoport mérete nagyon egyenlőtlen, van jó néhány 10-nél kisebb fajszámú közöttük, melyeket külön kell kezelnünk, hogy elkerüljük a parafiletikus taxonokat. A kladogram persze nem „végleges” – az eddigi tapasztalatokból kiindulva feltételezhető, hogy kisebb-nagyobb változások még bekövetkezhetnek. Az első nagy klád egyik felén tápanyagszegény körülmények között megélő, rovarfogó, „húsevő” növényeket találunk (10.3 cédula), kivéve két tucat liánfélét. Valószínűsíthető, hogy a fehérjeemésztés képessége egyszer jelent meg a klád alapjánál, eme liánoknál elveszett, a többiekben viszont megmaradt. A rovarfogók testvérkládján négy csoport található (kezdőbetűik után FTPP klád). A másik nagy klád nagyobb fajszámú, többé-kevésbé a klasszikus „*Centrospermae*” (központi magvúak) megfelelője, ahol a magkezdemények egy központi oszlopon helyezkednek el (centrális placentáció) – plusz a kaktuszok, ahol a placentáció parietális. Ezt a nagy csoportot a szakirodalom „core *Caryophyllales*” névvel jelöli.

*Droseraceae* (harmatfűfélék, 215). A „rovarfogó-húsevő” vagy inkább fehérjeemésztő klád három nemzetsége tartozik ide. A *Drosera* (harmatfű, 213/1) foglal magába kettő kivételével minden fajt. A harmatfüvek leveleinek ragadós mirigyszőrei (10.13a ábra) fogják meg áldozataikat, amelyeket a váladék illatanyaga vonz oda. A csapda nem teljesen passzív, néhány szőr érintése a levél többi szőrének mozgását is kiválthatja. Találkozhatunk itt a páfrányoknál megismert pásztorbotszerűen csavarodó levelekkel is. Aktinomorf, pentamer és teljes virágaik magasan kiemelkednek a levelek síkjából – így a beporzó rovarok elkerülhetik a légypapírként működő csapdákat. A harmatfüvek kozmopolita elterjedésűek, de legnagyobb fajgazdagságban Dél-Afrikában és főképpen Ausztráliában jelennek meg. Az ottani 126 faj között nemcsak kis termetű lápi növények, hanem magasra törő kúszónövények is vannak. Ilyen például a nagyvirágú *D. macrantha* (10.13b ábra), melynek hajtása a másfél métert is eléri. Ráadásul erőteljes föld alatti gumója van, ami viszont egyáltalán nem szokatlan a harmatfüvek körében. A dél-afrikai *D. regia* levelei igen hosszúak, akár 70 cm-t is elérik, felső oldalukon végig mirigyszőrökkel. Különlegessége az enyhén

**10.12 ábra.** A *Caryophyllales* kondenzált kladogramja, melynek topológiája Zuntini et al. (2024) vizsgálatán alapszik, s nagy az átfedése Yao et al. (2019) eredményeivel.




**10.13 ábra. a:** *Drosera radicans*, **b:** *D. macrantha,* **c:** *D. glanduligera* (mindhárom Ny-Ausztrália), **d:** *Dionaea muscipula.*



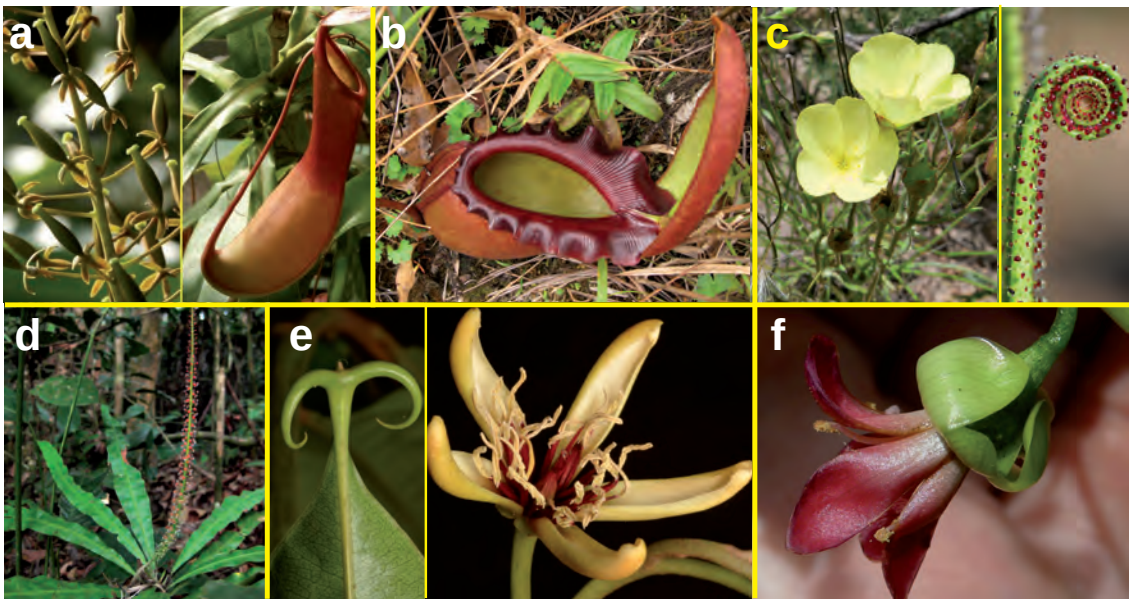
**10.14 ábra:** *Aldrovanda vesiculosa* (Botswana, R. Taylor, CC BY).

fásodó rizómája. Sok *Drosera* megéri a 40. életévet is, de vannak egyévesek is közöttük. Példa az ausztráliai *D. glanduligera* (10.13c ábra), melynek levelein kétféle mirigyszőr fejlődik: a kívül állók érzékenyek a rovar érintésére, s katapultszerűen a levél közepe felé lökik az áldozatot. Az ott lévő szőrök ragadósak, s pár perc alatt a levél közepén húzódó mélyedésbe húzzák a rovart. Az észak-amerikai (É- és D-Karolina) *Dionaea muscipula* (vénusz légycsapója, 10.13d ábra) egészen más módszert alkalmaz: levelének végén két félből álló csapda található, benne apró érzékelőszőrökkel. Érintésre a csapda először részben, majd újabb érintésekre teljesen bezárul, s ily módon csak nagyobb méretű állatot fog meg végérvényesen. Egy-egy levél csak néhányszor képes ezt a műveletet megismételni, utána kimerül és elpusztul. Testvére az óvilági elterjedésű *Aldrovanda vesiculosa* (10.14 ábra) gyökér nélküli hínár, csomós szárán örvösen álló levelekkel. Levele kisebb, de felépítése hasonló az előző fajéhoz, a belső szőrök közül többet kell megérinteni, hogy a csapda teljesen bezáruljon. Tagja a hazai flórának, csakúgy mint a *D. rotundifolia* – de ritkák és erősen veszélyeztetettek.

*Nepenthes* (kancsóka, 200). Indonézia, Új-Guinea és a Fülöp-szigetek tudhatja magáénak a legtöbb fajt, míg a többiek elterjedése Madagaszkártól Új-Kaledóniáig húzódik. Többségük igen meleg és nedves klímában élő kúszónövény – akár 15 méteres hosszúsággal. Kard alakú leveleik végén álló kacsokból formálódott kancsóik csapdaként funkcionálnak (10.15a ábra). A belecsúszott rovar nem képes kimászni a síkos szélű kancsóból, melynek alján emésztőnedvek fejlődnek. A kancsó tetején egy fedő található, ami egyrészt megakadályozza, hogy az esővíz felhígítsa a tartály tartalmát, másrészt pedig nektárral csalogatja áldozatait. A növényen kétféle kancsó fejlődik: az alsók nagyok és a földön ülnek, a felsők jóval kisebbek és színesebbek. Az áldozatok többnyire rovarok, de találtak már békákat, madarakat és kisemlősöket is a kancsókban. Egyes fajok mókuscickányok (*Scandentia*) ürülékével egészítik ki étrendjüket. A kancsók igen nagyok is lehetnek, a *N. attenboroughii* esetében a másfél-két literest is elérik – és teljesen meg is telhetnek vízzel. A kancsó alsó és felső részének tartalma azonban nem keveredik, és a felső rész élő faunát is eltart, ami főleg moszkitólárvákból áll. A lesüllyedt szervezeteknek nincs kegyelem,

**10.3 cédula: „Húsevés" – konvergencia vagy közös eredet?**

Egy növényt akkor tekintünk „húsevőnek", ha két alapvető feltételt teljesít: 1) az élő állatok (elsősorban ízeltlábúak) befogását és elpusztítását valamilyen speciális adaptív tulajdonság segíti elő, és 2) áldozatából tápanyagokat képes felszívni, amit saját szervezetének felépítésre használ fel. Ez a kettős képesség igencsak ritka növényi sajátság, s nem véletlen, hogy Darwin fantáziáját is megmozgatta. Egyszer azt írta egy levelében, hogy a *Drosera rotundifolia* pillanatnyilag jobban érdekli, mint az összes többi növényfaj származása. De nem csak ez a faj keltette fel a figyelmét: az 1875-ben megjelent tanulmányában megjegyezte, hogy a vénusz légycsapójának hirtelen erőkifejtése az egyik legcsodálatosoabb dolog a világon. Arra a következtetésre jutott, hogy a fehérjeemésztés képessége többször, egymástól függetlenül kialakult a zárvatermők körében: vagyis a *Drosera*, a *Nepenthes* (kancsóka) és az *Utricularia* (rence, 641. oldal) egymástól filogenetikailag távol álló taxonok. Tehát konvergenciáról van szó, melynek hátterében a hasonló, N-ben szegény élőhelyi viszonyokhoz való alkalmazkodás áll. Vele ellentétben az olasz-francia botanikus, L. Croizat 1960-ban úgy vélte, hogy a „húsevés" egy ősi sajátság, és minden ezzel rendelkező növény ugyanabba a rendszertani csoportba tartozik, valahol a zárvatermő-törzsfa gyökerénél. Szerinte a rence volt a legősibb típus és a kancsóka belőle alakult ki. Igazságot a molekuláris módszerek segítségével tehetünk. Ma már tudjuk, hogy harmatfű és a kancsóka közeli rokonok, s a képességet közös ősüktől örökölték, a rence viszont igen távol esik tőlük (*Lamiales*). Vagyis Darwinnak se volt teljesen igaza, de Croizat nagyot tévedett. A rovarfogás-fehérjeemésztés képessége a zárvatermők öt fő evolúciós vonalán jelent meg, azokon belül sem mindig egyszer, mégpedig igen változatos formában: 1) *Poales-Bromeliaceae: Brocchinia, Catopsis* (csapda), 2) *Caryophyllales* itt tárgyalt taxonjai (csapda, légypapír módszer, légycsapó módszer), 3) *Oxalidales: Cephalotus* (csapda), 4) *Ericales: Sarracenia, Darlingtonia, Heliamphora, Roridula* (csapda, légypapír) és 5) *Lamiales: Utricularia, Genlisea, Byblis, Philcoxia, Pinguicula* (légypapír, szívócsapda, rákcsapda). Minden esetben levélmódosulásokról van szó, más szervről még nem derült ki, hogy részt venne a csapdázásban-emésztésben.




**10.15 ábra. a:** *Nepenthes alata,* **b:** *N. rajah* (Malajzia, R.E. Gray, CC BY-NC), **c:** *Drosophyllum lusitanicum* (Spanyolország, J.C. Yuste, levél: L. Giardi, CC BY-NC), **d:** *Triphyophyllum peltatum* (Libéria, B. Phalan, CC BY), **e:** *Dioncophyllum thollonii* (Gabon, E. Bidault, CC BY-NC-ND), **f:** *Ancistrocladus pachyrrachis* (Libéria, C. Jongkind, CC BY-NC).

még félig emésztett mókuscickány is előkerült a kancsóból. A legnagyobb méretű azonban nem ez, hanem a borneói *N. rajah* (10.15b ábra), a maga 3 és fél literes űrtartalmú kancsóival. A benne élő gerinctelenek közül jó néhány más élőhelyen elő sem fordul (nepenthebiont fajok). A kancsókák mind kétlakiak, virágaik fürtös virágzatban csoportosulnak. Morfológiailag és genetikailag is igen hasonlóak, így feltételezhetően igen friss evolúciós szétsugárzás eredményei.

*Drosophyllum* (1). Az egyetlen faj, a *D. lusitanicum* (10.15c ábra) Portugália, Dél-Spanyolország és Marokkó szűk területen előforduló különlegessége. Fásodó szárú, hosszú, ragadós mirigyszőröktől dús levelekkel ellátott növény. 20 cm hosszú levelei pásztorbotszerűen tekerednek (10.14c ábra). Virágaiban ötlebenyes csésze, 5 sárga szirom, 2 × 5 porzó és 5 termőlevél van, mindegyiken bibeszállal – azaz tökéletesen megtestesíti a pentamer virágtípust. A többi húsevőtől ökológiailag megkülönbözteti, hogy termőhelye száraz, szinte sivatagos.

*Dioncophyllaceae* (3). Nyugat-afrikai liánok, három fajuk külön génuszba sorolva (régen egyben voltak, hajrá splitterek!). A *Triphyophyllum peltatum* (10.15d ábra) egy furcsa, ha nem a legkülönösebb zárvatermő. Neve is jelzi, hogy háromféle levele van: rozettában álló, csaknem félméteres hosszúságú, lándzsás tőlevelek fejlődnek először, a később kialakuló másodlagos levelek keskenyek, sok mirigyszőrrel, rovaremésztő képességgel. Miután elegendő tápanyagot felhalmozott, kúszónövénnyé válik, és a levelek csúcsán kialakuló kettős horoggal kapaszkodik a többi növénybe. Ily módon több tíz méteres távolságra is elérhet. Terjesztési módja is különleges: minden egyes magon egy 10 cm-es átmérőjű, ernyőszerű repítőkészülék található. A másik két faj nem jelent veszélyt az állatokra. A *Dioncophyllum thollonii* is kettős kaccsal kapaszkodik (10.15e ábra). A *Habropetalum dawei* is magasra törő kúszónövény, megcsapolva sok nedvesség távozik belőle, melynek gyógyhatást tulajdonítanak. Magvai a termés külső oldalán fejlődnek ki.

*Ancistrocladus* (19). Fás kúszónövények, 10 cm-es átmérőjű törzzsel, melynek oldalán horgok sorakoznak. Leveleik bőrszöveti üregeiben viasztermelő mirigyek vannak. Virágaik kicsik, alul forrt pártával, visszahajló csészelevelekkel (10.15f ábra). Elterjedési területük a trópusi Afrika és Ázsia. Több faj gyógynövény, az *A. korupensis* Kamerunból reménybeli szert szolgáltat a HIV ellen.

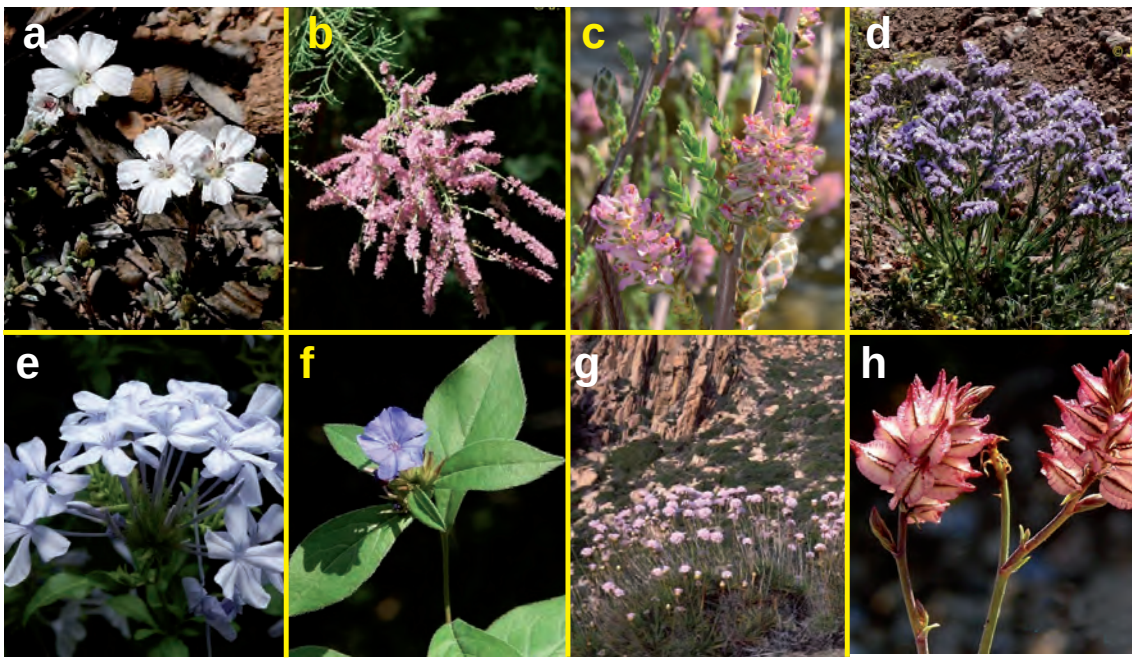
A most következő FTPP kládon az első két csoport közelsége már a morfológiai alapú rendszerekben is nyilvánvaló volt, míg a *Plumbaginaceae* és *Polygonaceae* testvércsoporti viszonyát a molekuláris módszerek derítették fel.

*Frankenia* (84). Cserjék, félcserjék és lágyszárúak a mérsékelt és szubtrópusi övből – a Mediterráneumban, Közép-Ázsiában, Afrikában, Amerikában és Ausztráliában – ez utóbbi kontinensen honos a fajok fele (10.16a ábra). Leveleik átellenesek, aprók (erikoid típus) – ami jól tükrözi azt, hogy rendszerint száraz helyeken és sós környezetben élnek, azaz xero- és halofitonok. Virágaik eltérhetnek az alaptípustól: a csésze- és sziromlevelek száma 4–6, a porzóké 2 × 3 vagy több, a termőleveleké 2–4. Termésük tok.

*Tamaricaceae* (tamariskafélék, 110) Az előző csoporthoz hasonlóan só- és szárazságtűrő növények, többnyire fák és cserjék, eurázsiai és afrikai elterjedéssel. Három (vagy négy) génuszba sorolják őket, nálunk is meghonosodott a *Tamarix* (tamariska, 71/3, 10.16b ábra), és megvan, de nagyon ritka a *Myricaria* (csermelyciprus, 12/1), melynek egy ázsiai faját mutatjuk be (10.16c ábra). Szórt állású leveleik aprók, sokszor pikkelyszerűek, a fotoszintézis nagy részét a szár végzi. Jellemző a sok kicsi, füzérben álló teljes és általában pentamer virág, a toktermés és a szőrös függelékekkel ellátott mag. A legtermetesebb tamariska a sivatagi, széles körben elterjedt *T. aphylla* – akár 18 m magas is lehet. Levelei igen kicsik, sókiválástól fehérek. A só nagy része előbb-utóbb leválik, a fennmaradó kristályok elősegítik a harmatból való vízfelszívást. A sónak köszönheti a növény, hogy a tüzeknek is keményen ellenáll. Eredeti áreájukon kívül sok tamariska faj inváziós lehet.

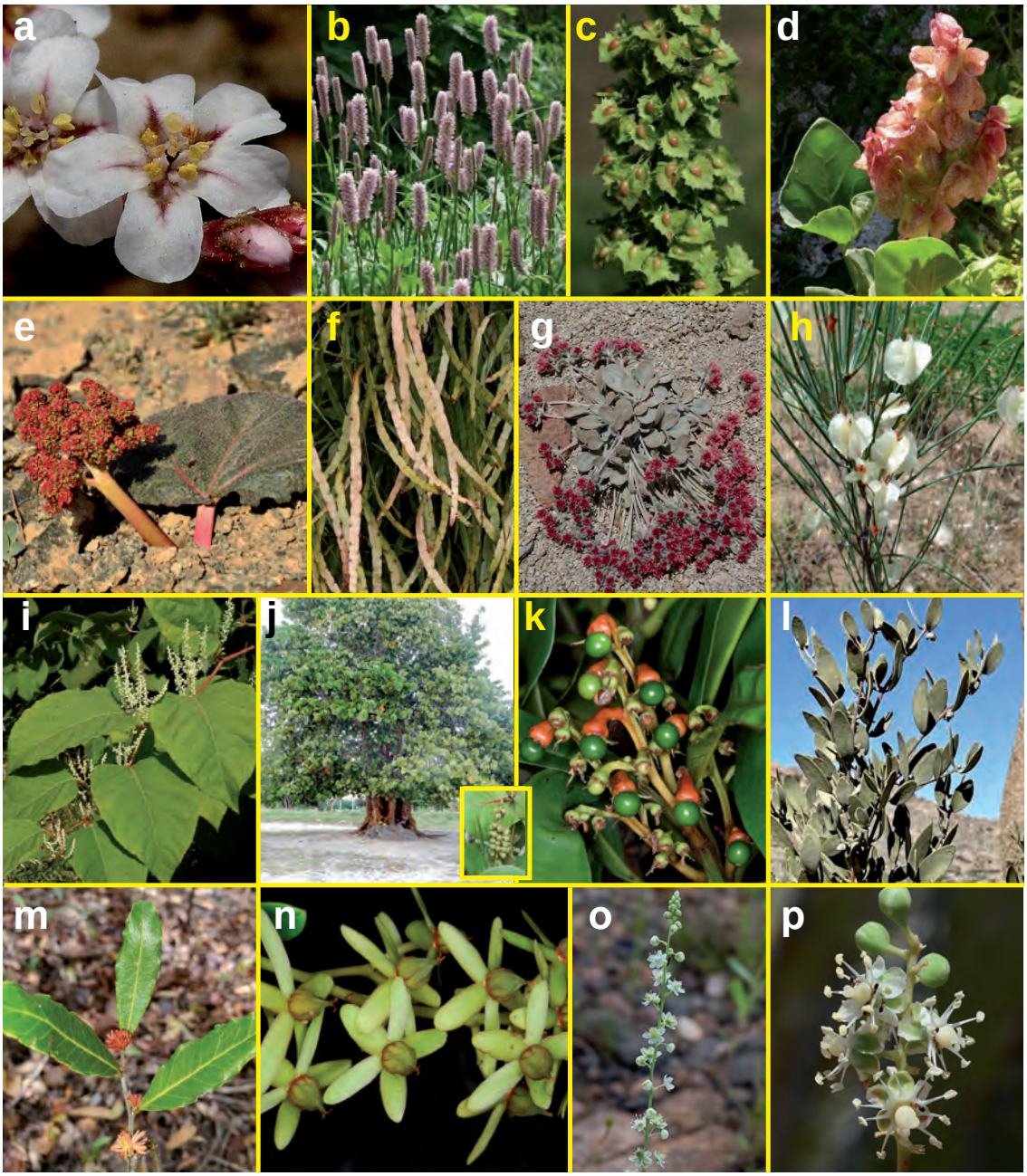
*Plumbaginaceae* (kékgyökérfélék, 1090). 30 génusz tartozik ide, évelők vagy cserjék, kozmopolita elterjedéssel, de mediterrán dominanciával. Ennek a túlsúlynak hátterében van a nagyon sok *Limonium* (593/1) faj, melyek között sok apomiktikus kisfaj található. A többség nagy sótartalmú vagy homokos talajú élőhelyek növénye – elsősorban tengerpartokon és szikes pusztákon gyakoriak (nálunk a *L. gmelini*, sziki sóvirág, a Mediterránban a *L. sinuatum*, 10.16d ábra). Pentamer virágaikban a csészelevelek viszonylag nagyok, sokszor színesek és tartósak. Termésük tok vagy makkocska, a magvak szárnyat viselnek. A *Plumbago* (18) fajok inkább trópusiak-szubtrópusiak, csöves és szélesen lebenyes pártával, mint pl. a *P. auriculata* (10.16e ábra). A *Ceratostigma* (8) a trópusi Kelet-Afrika és Indokína nemzetsége, legismertebb – mert dísznövény – a kínai *C. plumbaginoides* (10.16f ábra). Az *Armeria* (istác, 98/1–2, 10.16g ábra) virágai tömött fejecskében tömörülnek, amelyet hártyás fellevél övez. A *Dyerophytum* (4) Dél-Afrika, India és a jemeni Socotra-sziget xerofitonja, ez utóbbi helyen két faja is él. Csészéje jellegzetes lilás-vöröses színű (10.16h ábra).

*Polygonaceae* (keserűfűfélék, 1440). Az előző testvércsoportja, amit a sok közös metabolit is igazol. Világszerte elterjedtek, a botanikusok 55 nemzetséget „ismernek el". Lágyszárú fajok vagy liánok és kevéssé ismert trópusi fák tartoznak ide, apró virágokkal, rendszerint lepelszerű, csak ritkán színes virágtakaróval. A virágtagok számáról nehéz általánosat mondani: lepellevél 3–6, porzó 2–9, termőlevél 2–4. Termésük egymagvú, gyakran szögletes makkocska, amelyet néha elhúsosodó virághlevelek vesznek körül. A lágyszárúakat felfújt csomók jellemzik, a szórt állású leveleket csővé nőtt pálhalevelek (pálhakürtő) övezik. A *Polygonum* (keserűfű, 150/6, 10.17a ábra) még nincs igazán rendbe téve taxonómiailag, egyes fajait már régen másik génuszba helyezték (pl. *Fallopia,* 9/2; *Bistorta,* 44/1 [10.17b ábra]; *Persicaria*, 132/6 stb.), és emiatt a szakirodalom meglehetősen zűrzavaros. A keserűfüvek többsége lágyszárú, egyéves vagy évelő,




**10.16 ábra. a:** *Frankenia cinerea* (Ny-Ausztrália), **b:** *Tamarix gallica*, **c:** *Myricaria longifolia* (Mongólia, Sramkó G.), **d:** *Limonium sinuatum* (Spanyolország), **e:** *Plumbago auriculata* (Dél-Afrika), **f:** *Ceratostigma plumbaginoides*, **g:** *Armeria pungens* (Szardínia), **h:** *Dyerophytum africanum* (Dél-Afrika).

és elsősorban az északi féltekén honos. A megszokott növekedési formától eltérő például a *Fallopia convolvulus* (lián) és a *Persicaria amphibia* (hínár). A *Rumex* (sóska, lórom, 195/17, 10.17c–d ábra) fajok közül sokan ruderális társulásokban bukkannak fel leggyakrabban, de vannak termesztett növények is közöttük, csakúgy mint a *Fagopyrum* (pohánka, 29) és a *Rheum* (rebarbara, 55) nemzetségekben. Ez utóbbiak általában nagy termetűek, de vannak kivételek (10.17e ábra). A *Muehlenbeckia* a trópusi DK-Ázsia, Ausztrália és Dél-Amerika közös génusza. A *M. platyclada* fotoszintézisét a nyíl alakú levelek mellett az ellaposodott




**10.17 ábra. a:** *Polygonum arenarium*, **b:** *Bistorta officinalis*, **c:** *Rumex stenophyllus*, **d:** *R. vesicarius* (Ny-Ausztrália), **e:** *Rheum nanum* (Mongólia, Sramkó G.), **f:** *Muehlenbeckia platyclada*, **g:** *Eriogonum lobbii* (Nevada, C. Beyer, CC BY-NC), **h:** *Calligonum aphyllum* (Dagesztán, urij777, CC BY-NC), **i:** *Reynoutria xbohemica*, **j:** *Coccoloba uvifera* (Kuba, B. Dodge, CC BY), **k:** *Rhabdodendron amazonicum* (Brazília, R. Heymans, CC BY-NC), **l:** *Simmondsia chinensis* (California, Irene, CC0), **m:** *Physena sessiliflora* (Madagaszkár, feno, CC NY-NC), **n:** *Asteropeia multiflora* (Madagaszkár, E. Bidault, CC BY-NC), **o:** *Microtea glochidiata* (Brazília, S.D. da S. Martins, CC BY-NC), **p:** *Stegnosperma halimifolium* (Mexikó, jrebman, CC BY-NC).

szár végzi, virágai aprók (10.17f ábra). Pillanatnyilag a legtöbb faj az *Eriogonum*-ban (256) található, melyek É-Amerikában honosak, ott is inkább nyugaton, kifejezetten száraz élőhelyeken (10.17g ábra). Elkülönítő negatív bélyegük a pálhakürtő hiánya. A fás szár többször is kialakult a lágy szárból, mint például a közelkeleti C4-es *Calligonum* (37, 10.17h ábra) esetében, melynek egyes egyedei a 8 méteres magasságot is elérhetik. A távol-keleti *Reynoutria* (6) két faja (*R. japonica* és *sachalinensis*) eljutott más kontinensekre is, ahol invázióssá vált, mint ahogy az Európában keletkezett hibridjük is (*R.* ×*bohemica,* 10.17i ábra). A neotrópusi génuszok közül a *Coccoloba* (179) érdemel említést: a legtöbb faj örökzöld lián vagy fa. A brazíliai *C. gigantifolia* levele a 2,5 métert is elérheti, de idősebb korban alakot változtat és lerövidül. A Közép-Amerika tengerpartjain nagy fává növő *C. uvifera* (10.17j ábra) terméscsoportja szőlőfürtre emlékeztet, amiből akár bor is erjeszthető. Emellett a növény szinte minden része hasznosítható. Linné először – mint sok mást – a *Polygonum*-ba helyezte, majd 1762-ben maga sorolta át, innen a nem túl gyakori nevezéktani furcsaság: *C. uvifera* (L.) L.

*Rhabdodendron* (3). Mindhárom faj Amazóniában él. Ritkásan elágazó, örökzöld fák vagy cserjék, nagy levelekkel, öttagú csészével és pártával, három örvben álló igen sok (<53) porzóval, húsos álterméssel, melynek formálásában a csésze és a virágkocsány is részt vesz (10.17k ábra).

*Simmondsia* (1). A *S. chinensis* (jojoba, 10.17l ábra), nem Kínában, hanem az USA és Mexikó sivatagaiban, kanyonokban és a tengerpartokon él. (A nevet adó német botanikus, J.H.F. Link a „Calif." feliratú cimkét olvasta Kínának – és a szabályok szerint ezen nem lehet utólag sem változtatni.) Alacsony örökzöld cserje, vastag, kékeszöld, elliptikus levelekkel. Kétlaki, a porzós virágok fejecskében fejlődnek, a termősek magánosak, mind sziromtalan. Bár a porzós virágok vonzzák a rovarokat, a termősek nem, így a szél végzi a beporzást. A jojoba magja gazdag viaszos olajokban, amit a szépipar hasznosít elsősorban. Sokfelé termesztik is, ily módon közvetve kímélve a hasonlóan tartós és finom olajat termelő bálnákat.

*Physena* (2). Mindkét faj Madagaszkár esőerdei endemizmusa. Alacsony kétlaki fák vagy cserjék, ép és bőrnemű levelekkel (10.17m ábra). A virágtakarót egy körben álló 5–9 lepellevél akotja, a porzók száma 8–25, ugyancsak egykörösek. Szélbeporzásúak. A kettős magkezdeményből toktermés fejlődik. Szerveikben erősen citotoxikus vegyületek képződnek.

*Asteropeia* (8). Az előző testvércsoportja, s nem meglepő módon Madagaszkár a hazája az idetartozó örökzöld fáknak és cserjéknek is. Bugás virágzatban álló kis kétivarú virágaikban 5–5 csészelevél és szirom található (10.17n ábra), porzó 9–15, a 2–3 termőlevélből fejlődő termés vastag falú, nem felnyíló. A beporzást rovarok végzik. Fájuk sokféleképpen hasznosítható.

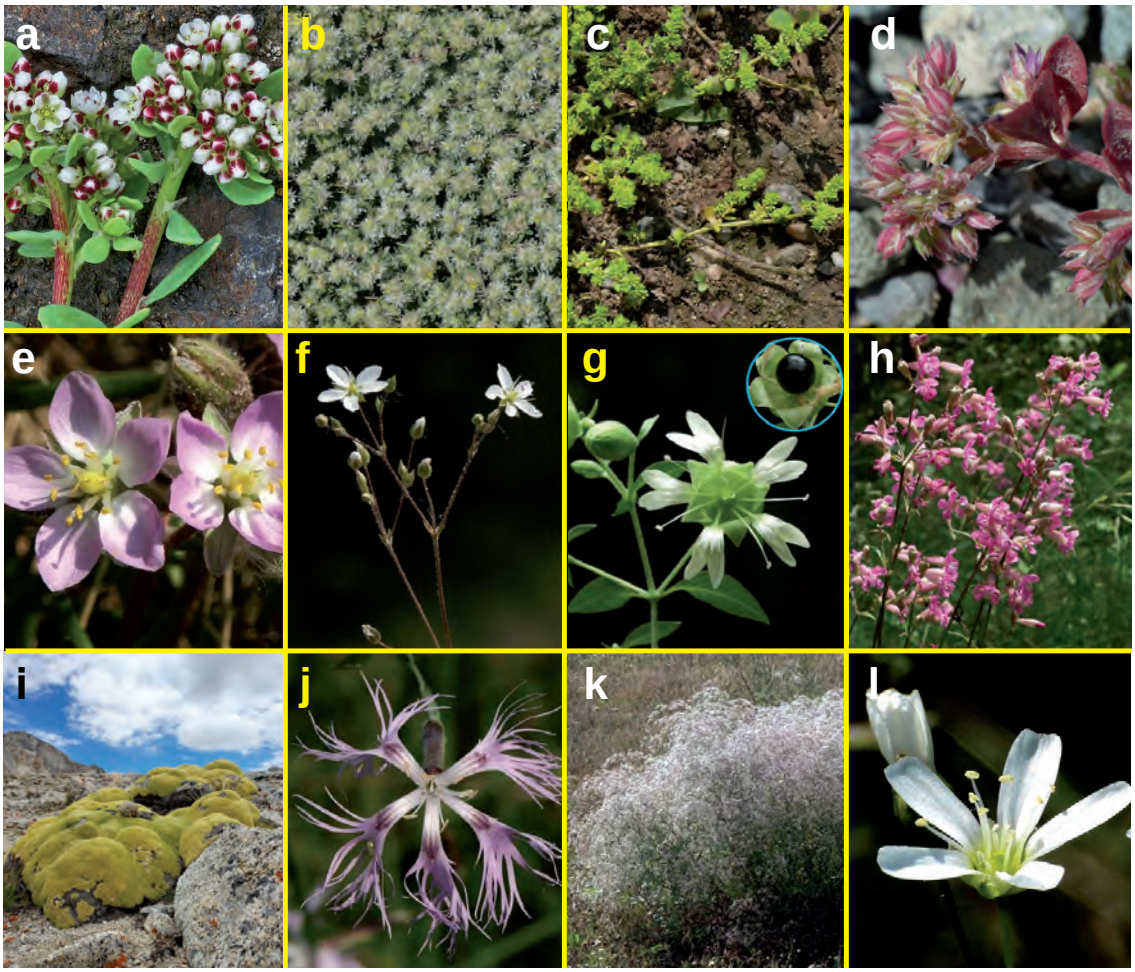
*Microtea* (11). Közép- és Dél-Amerika a hazája. Tőlevélrózsás lágyszárúak, virágaikban 4–5 lebenyű pártakörrel, 4–8 porzóval (10.17o ábra). Termésük tollas-szőrös külsejű egymagvú makkocska.

*Stegnosperma* (3). Közép-Amerikában élő kúszónövények, nem teljesen szabályos másodlagos vastagodással. A kambium először kifelé phloemet, befelé xylemet fejleszt, majd kívül újabb kambiumgyűrű képződik, az előzőhöz hasonlóan működik, és így tovább (szukcesszív kambium). Ez másutt is megfigyelhető (pl. a *Phytolaccaceae* sok faja). Leveleik húsosak, virágaik majdnem szabályosan pentamerek (5–5 csésze- és sziromlevél, 5–10 porzó, 10.17p ábra). Termésük tok, a magvakon nagy piros arillussal.

*Caryophyllaceae*[1] (szegfűfélék, 3250). A 100 génuszba sorolt számos faj nagy része eurázsiai, de a többi kontinensen is jelen vannak. A pázsitfüvek mellett itt a leggyakoribb a C4-es típusú fotoszintézis, és a CAM-anyagcsere is. Főleg lágyszárúak, keresztben átellenesen álló ép, keskeny levelekkel, duzzadt szárcsomókkal. Sok közöttük (kb. 160 faj) az erősen elágazó, tömött, alacsony párnanövény, megtestesítve a magas hegyek jellegzetes növekedési formáját. A virágzat bogas. A virágok rendszerint hímnősek, sugarasak, 4–5 szabad vagy összenőtt, csészelevéllel – de az egylakiság és a kétlakiság különféle formái is megtalálhatók. A párta eredete vitatott, sokan a sziromleveleket a külső kör módosult porzóinak tekintik. A szirom nyélből (köröm) és ép, lebenyezett vagy fodros szélű lapos lemezből áll – de teljesen hiányozhat is. A porzók száma 1–5, 8 vagy 10, az összenőtt termőlevelekből rendszerint toktermés, ritkán bogyó fejlődik. A beporzók között több lepkefajt is találunk. A *Caryophyllaceae* klasszikus felosztását három alcsaládra: „*Paronychioideae*" (pálhás levéllel, párta nincs), „*Alsinoideae*" (szabad csészével) és „*Silenoideae*" (összenőtt csészével) a molekuláris elemzések nem támogatják. A filogenetikai kép lényegesen bonyolultabb, s összesen 12 belső klád bontakozik ki (Xue et al. 2023): {*Corrigolieae* {*Paronychieae* {*Polycarpeae* {*Sperguleae* {{*Scleranthеae, Sagineae*} {{*Arenarieae, Alsineae*} {{*Sileneae, Thylacospermeae*} {*Caryophylleae, Eremogeneae*}}}}}}}. Ezt a sorrendet követve emelünk ki számos nemzetséget. A fránya molekulák miatt több hazai faj neve megváltozott és új génuszok kerültek flóránk listájára – ezekre külön felhívom a figyelmet. A *Corrigiola* (12) erősen diszjunkt elterjedésű, Ausztráliát kivéve minden kontinensen őshonos. A *C. litoralis* (10.18a ábra) ingadozó vízállású tenger- és

1 Érdekességként jegyezzük meg, hogy a névadó, a *Caryophyllus* génusz már nem érvényes taxon (régen a mirtuszfélékhez tartozó szegfűszegre utalt, 495. oldal), így a *Caryophyllaceae, Caryophylleae* és a *Caryophyllales* – tipikus nomen conservandum.

tóparti területek földön heverő egyévese Európában és Afrikában. A *Paronychia* (ezüstvirág, 119/1, 10.18b ábra) elismerten nehezen kezelhető taxon, sok kisfajjal. Elterjedésük az előzőhöz hasonló, élőhelyük igen változatos. Egyévesek, évelők, esetleg fásodó tővel. Apró virágaikat náluk nagyobb murvalevelek takarhatják. A génusznév megegyezik egy körömbetegséggel, melynek gyógyítására használták egykoron. A *Herniaria* (porcika, 52/3, 10.18c ábra) egyéves, földön elterülő fajokat egyesít; neve arra a korábbi vélekedésre utal, hogy sérvet lehet vele gyógyítani (nem lehet). A *Polycarpaea* (80) és a *Polycarpon* (5) elsősorban pántrópusi, leveleik átellenesek vagy örvösek, virágzatuk bogas, szirmaik rövidebbek a csészeleveleknél. Nálunk is meghonosodott a mediterrán elterjedésű *Polycarpon tetraphyllum* (10.18d ábra). A *Spergula* (csibehúr, 12/2) egyéves, apró levelű növényeket foglal magába. A *S. arvensis* minden kontinensen meghonosodott, száraz gyepekben és gyomtársulásokban sokfelé megtalálható. Rokona a *Spergularia* (budavirág, 60/3, 10.18e ábra). Tipikus halofitonok, világszerte elterjedtek. A *Scleranthus* (szikárka, 15/4) fajok többnyire egyévesek, de van közöttük fásodó tövű évelő is. A *Geocarpon groenlandicum* észak-amerikai növény, sziklakibúvások lakója Grönland szigetén is. A *Sagina* (zöldhúr, 36/6) fajok törpenövésű gyepesedő növények. Szirmaik aprók vagy teljesen hiányoznak. A hideg övben honosak, a melegebb tájakon pedig magas hegységekben élnek. Közeláll hozzájuk a nagyobb termetű *Minuartia* (kőhúr, 66/4), száraz területek, sziklagyepek évelő vagy félcserjés növényei, inkább az északi félgömbön. Két korábban idesorolt hazai faj ma már a *Sabulina* (74/2) génuszt gazdagítja, nevezetesen a *S. glaucina* (10.18f ábra) és a *S. viscosa*. Az *Arenaria* (homokhúr, 175/2) is főleg az északi félgömbön honos, hideg-hűvös klímában, de megvan délen is, magashegységekben. A *Moehringia* (csitri, 28/2) csak északon él, hasonló az előző génuszhoz, de



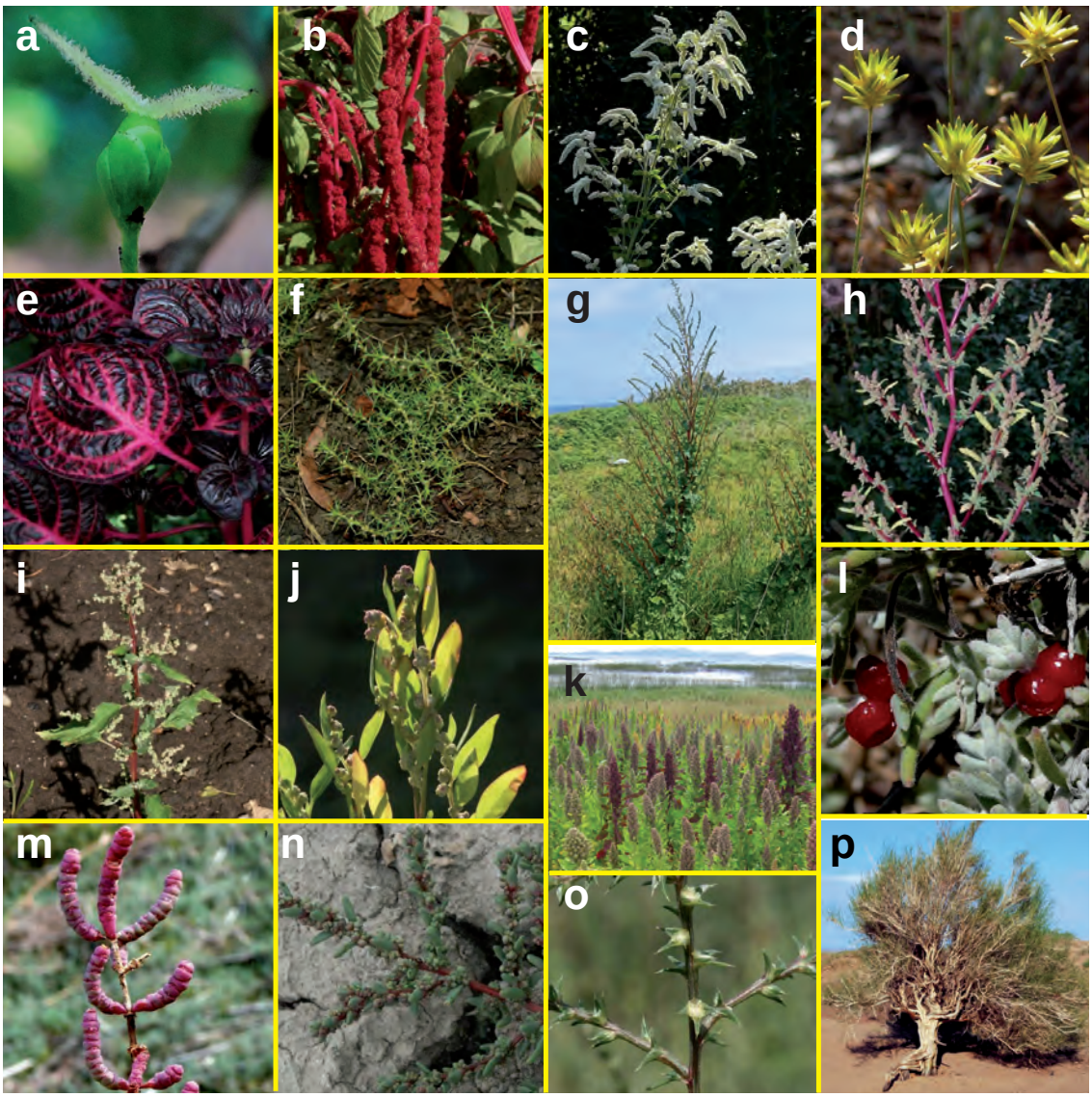

**10.18 ábra. a:** *Corrigiola litoralis* (K.P. Schablewski, CC BY-NC), **b:** *Paronychia capitata* (Spanyolország), **c:** *Herniaria glabra*, **d:** *Polycarpon tetraphyllum* (Új-Zéland, harrylurling, CC BY-ND), **e:** *Spergularia media*, **f:** *Sabulina glaucina*, **g:** *Silene baccifera*, **h:** *Viscaria vulgaris*, **i:** *Thylacospermum caespitosum* (Kasmír, T. Chondol, CC BY-NC), **j:** *Dianthus superbus*, **k:** *Gypsophila paniculata*, **l:** *Eremogone saxatilis*.

a magon arillus található. A *M. grisebachii*-t magyar botanikus, a Növénytár egykori vezetője, Janka Viktor nevezte el német kollegájáról, aki viszont a *M. jankae* nevet ragasztotta egy másikra. A *Colobanthus* (23) génusz faja a *C. quitensis*, amely egyike az Antarktiszon is őshonos virágos növényeknek (kettő van, a másik a *Deschampsia antarctica* nevű pázsitfű) és egyben a legdélebbre élő eudicot. Az *Alsineae* kládon, és máshol sincs már *Alsine* génusz, melynek tagjai más nemzetségekbe olvadtak be. A *Stellaria* (csillaghúr, 187/8) viszont megvan, és a többiek közül kirí erősen kettéosztott fehér szirmaival. Kozmopolita elterjedésű, akár faji szinten is (*S. media*, tyúkhúr). A *S. decumbens* párnásan növő apró növényke, igen magasra hatol, a Himalájában 6100 méteren is megtalálták (10.30 cédula). Idetartozik a vizes élőhelyek növénye, a *S. aquatica*, melyet egyes botanikusok minduntalan külön génuszba sorolnak. Viszont már nem ide tartozik, hanem „lehullott csillag" a *Stellaria holostea* (olocsán csillaghúr), s új neve *Rabelera holostea* (Sharples & Tripp 2019). További, Magyarországon is meglevő nemzetségek erről a kládról a *Cerastium* (madárhúr, 200/12, de a *C. dubium* most már *Dichodon viscidum*), a *Holosteum* (olocsán, 4/1) és a *Moenchia* (rigószegfű, 4/1). A *Caryophyllaceae* fajok harmada a *Silene* génuszba tartozik (habszegfű, mécsvirág, 914/19), és mind az északi féltekén él, két géncentrummal: az egyik a Pamírban, a másik a Kaukázuson túli területeken. Sok közöttük a kétlaki, az egyed nemét – az emberhez hasonlóan – ivari kromoszómák határozzák meg. A korábbi *Melandrium* (mécsvirág) és a *Lychnis* (kakukkszegfű) egyes fajai (pl. *L. coronaria*) itt kötöttek ki, és a *Cucubalus baccifer* is a *S. baccifera* (10.18g ábra) névre „hallgat". A *Lychnis* génusz egyébként – a molekuláris eredményeknek köszönhetően – teljesen felszívódott a többiben (pl. *L. viscaria* ma már *Viscaria vulgaris* [10.18h ábra] – de a magyar név megmaradt enyves szurokszegfűnek). Az *Agrostemma* (konkoly, 2/1) egyik faja csak Törökországban és Izraelben él, a másik (*A. githago*) eurázsiai, s nálunk gyomnövényből védett növénnyé lett. A *Thylacospermum* két faja közép- és dél-ázsiai évelő párnanövény, egy-egy „telep" 3 méteres átmérőjű is lehet. A *T. caespitosum* (10.18i ábra) a közép-ázsiai magas hegyek, így a Himalája jellegzetes magashegyi faja, majdnem 6000 méterig felhatol. A *Caryophylleae* legnagyobb génusza a *Dianthus* (szegfű, 360/12). Döntően eurázsiai elterjedésű, megvan Afrikában (délen és északon), és egyetlenegy faja Észak-Amerikába is eljutott. Rózsaszínű, lila vagy fehér (ritkán sárga) virágaik magánosak, vagy fellevelekkel övezett fejecskében jelennek meg, szirmaik rojtos szélűek (10.18j ábra), csészéjük sokerű. A génusz diverzifikációs rátája igen magas Európában: kb. 5 faj/millió év, ami a legmagasabb értékek egyike a növényvilágban. Ennek interpretációját megnehezíti a gyakori hibridizáció. Közismert dísznövények kerültek ki közülük, mint a 2000 éve kultivált *D. caryophyllus* a Földközi-tenger környékéről és a *D. barbatus*, melynek eredeti áreája Európától Koreáig terjed. Nagyon hasonló a szegfüvekhez a *Petrorhagia* (aszúszegfű, 31/3): virágaik mindig kicsinyek, csészéjükben kevesebb érrel. Előfordulási területük a Kanári-szigetektől Kasmírig húzódik. A *Saponaria* (szappanfű, 40/1) Portugáliától Pakisztánig honos. Legalább egy faja (*S. officinalis*) szaponinokat halmoz fel a gyökerében, amit egyes helyeken még ma is mosásra használnak. A *Gypsophila* (fátyolvirág, 152/5, 10.18k ábra) az eddigiekél szélesebb elterjedésű, egy fajuk Ausztráliában él. A *Vaccaria* nemzetségbe egy ideig tucatnál több fajt soroltak, de ma mindegyiket *G. vaccaria* (tinóöröm) néven jegyzik. Végezetül az *Eremogone* (100) nemzetséget említjük. Az északi félgömb lakója minden faja, nálunk is megvan legalább az egyik (*E. saxatilis,* syn. *Arenaria procera*, hegyi homokhúr, 10.18l ábra).

*Achatocarpaceae* (10). Amerikában élő kétlaki fák és cserjék két génuszban. Leveleik épek, váltakozva állanak, oldalhajtásaik töviseket viselhetnek. Apró virágaikban 4–5 csészelevél van, a szirmok hiányoznak, porzó 10–20 (10.19a ábra). Az egyetlen termőlevélből bogyótermés képződik.

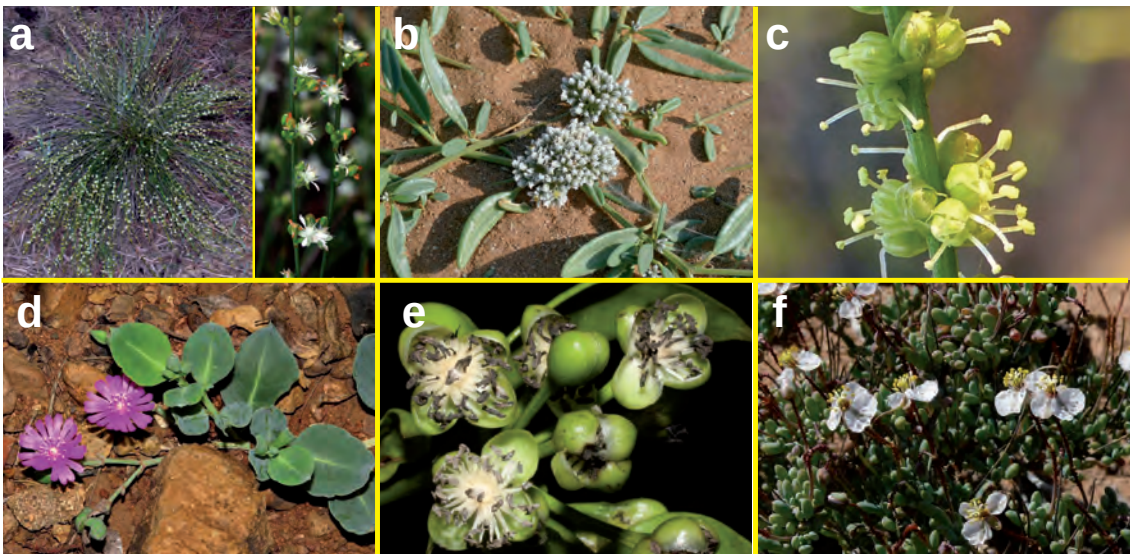
*Amaranthaceae* (disznóparéjfélék, 2400) Az előző testvércsoportja, nagyszámú génusszal (185), ami annak az eredménye, hogy egybeolvadt a korábbi *Chenopodiaceae*-vel. Filogenetikai kapcsolatukat már sokan elemezték, változó sikerrel, attól függően, hogy milyen géneket vettek figyelembe – még az egyes kloroplasztiszgének is erősen eltérő eredményeket adtak. Morales-Briones et al. (2021) részletesen elemezték a problémát, és arra jutottak, hogy az eltéréseket korai hibridizációs és rendkívül gyors speciációs események magyarázzák. Annyi bizonyosnak látszik, hogy a régi *Amaranthaceae* (*Amaranthoideae* néven), az egykori *Chenopodiaceae*-ből két klád (Ch1 és Ch2), valamint további két kisebb csoport (*Betoideae* és *Polycnemoideae*) külön-külön monofiletikus, de kapcsolataik feloldatlanok, és nagy eséllyel azok maradnak a jövőben is, akármekkora adatbázist használunk. Mindenesetre az említett cikk 900-nál több, sejtmagban kódolt gén alapján a következő topológiát javasolja: {*Amaranthoideae* {*Polycnemoideae* {*Betoideae* {Ch1, Ch2}}}} – vagyis akár meg is tarthatnánk a két korábbi családot mint kládokat (az első vs a másik négy együtt). Génusz szinten is vannak gondok, többen (így a korábbi *Chenopodium* is) parafiletikusak, így jó néhány nómenklatúrai változással kell szembesülnünk most és a közeli jövőben. Sajnos a csoport amúgy is terhelt a nevezéktani problémákkal. A klád növényei egyévesek, évelők, kisebb cserjék és nagyon ritkán liánok vagy fák, kozmopolita elterjedéssel. Mindegyikre érvényes morfológiai jellemzést nehéz adni, hiszen leveleik igen változatosak: lemezük ép, fogazott széllel vagy anélkül,

pozsgásak vagy pikkelyszerűek. Virágaik magánosak vagy – többnyire – különféle típusú virágzatba egyesülnek (bogas, fürtös, bugás). A virágok általában nem feltűnők, sugarasak, többnyire kétivarúak, de egyivarúak is lehetnek. A virágtakaró többnyire 5 (ritkán 8) hártyás vagy zöld lepellevélből áll, a párta gyakran forrt. A porzók száma 1–5, magházuk 1, 3 vagy 6 termőlevél összeolvadásából alakult. Többségüket a szél porozza be. Termésük általában szütyő (utriculum), ritkábban tok vagy bogyó is lehet. A növények különböző részei, a betalainnak köszönhetően, a vörös különféle árnyalataiban pompázhatnak. Ökológiájuk rendkívül változatos, többnyire meleg és száraz helyek növényei, gyakori a sós körülményekhez való alkalmazkodás (*Haloxylon*), a pozsgás termet (*Salicornia*) és a zavarástűrés – sőt kedvelés –, mint azt a *Chenopodium*, az *Atriplex* és az *Amaranthus* is példázza. 800 fajuk C4-es fotoszintézisű, ami éppen fele az eudicot kládon található C4-es fajoknak. Ehhez sokféle levélanatómia társul, mutatva, hogy a C4-es típus több (legalább 15) evolúciós vonalon egymástól függetlenül is kialakult ezen a kládon – a csökkenő $CO_2$-szint, vízhiány és emelkedő hőmérséklet hatására. Ismertetésük a fent említett ötös csoportosítást követi. Az




**10.19 ábra. a:** *Achatocarpus praecox* (Argentína, T.R.F. Sinani, CC BY), **b:** *Amaranthus caudatus,* **c:** *Ouret leucura* (Dél-Afrika), **d:** *Ptilotus gaudichaudii* (Ny-Ausztrália), **e:** *Iresine herbstii*, **f:** *Polycnemum heuffelii* (Ukrajna, T. Sova, CC BY), **g:** *Beta maritima* (Azori-szk., C. Picanço, CC BY-NC), **h:** *Oxybasis glauca,* **i:** *Chenopodiastrum hybridum,* **j**: *Lipandra polysperma.* **k:** *Chenopodium quinoa* (Bolívia, M. Hermann, CC BY-SA-3.0), **l:** *Enchylaena tomentosa* (Ny-Ausztrália), **m:** *Salicornia pillansii* (Dél-Afrika), **n:** *Suaeda maritima*, **o:** *Salsola tragus*, **p:** *Haloxylon ammodendron* (Mongólia, Báthory P., CC BY-SA-4.0).

*Amaranthoideae* elsősorban trópusi, de kevés fajjal a mérsékelt övben is jelen van. Az *Amaranthus* (disznóparéj, 91/11) világszerte elterjedt, a többség amerikai, kevés az európai, de a nálunk élő fajok mindannyian behurcolt, többé-kevésbé meghonosodott növények. Nagy részük egyéves, virágzatuk csomós vagy füzéres, gyakran feltűnően színes. Ma is erősen terjednek, eredeti lelőhelyükről a Föld minden tájára eljuthatnak – az *A. caudatus* (10.19b ábra) például Dél-Amerika nyugati feléről indulva hódított. A Sonorai-sivatagban honos *A. palmeri* igen magas fotoszintetikus rátájól ismert, amit azzal ér el többek között, hogy leveleit mindig a napsugarakra merőlegesen tartja. Így nem csoda, hogy egyes helyeken terhes gyommá vált. Közeli rokon a *Celosia* (44), főleg afrikai és dél-amerikai. Virágzatuk színes, kúpos-tarajos; egyes fajokat régóta kultiválnak és nemesítenek. Ebből a szempontból a *C. argentea* jön leginkább számításba. Különlegessége, hogy dodekaploid. A paleotrópusi *Ouret* (10) fajok tekintélyes méretet, 1,5–2 méteres magasságot is elérhetnek, virágzatuk erőteljes, többszörös fürt. Az *O. lanata* Dél-Afrikától a Fülöp-szigetekig él, a klád egyik leggyakoribb faja, Indiában élelmiszerként is számításba jön, az *O. leucura* csak afrikai (10.19c ábra). A rendkívül változatos *Ptilotus* nemzetség (127) egy faj kivételével Ausztrália bennszülöttje, ott is leginkább a középső területeken a sivatagi vegetáció jellegzetes komponense (10.19d ábra). A *Gomphrena* (138) pántrópusi génusz, könnyen felismerhető tömött, gömbös virágzatáról. Az *Iresine* (37) fajokon Ausztrália és Dél-Amerika osztozik. Leveleik gyakran feltűnő színűek, főleg bíborvörösek (10.19e ábra). Az amerikai *Froelichia* (16) és a sokkal elterjedtebb *Alternanthera* (109) ún. metaretikuláris pollennel bír: a virágporszem felülete hatszögesen rácsos, minden egység közepén egy pórussal – egy pollenen összesen akár 250-nel. A *Polycnemoideae* kevés fajú klád, négy génusz összesen 13 fajával, erősen diszjunkt elterjedéssel: a *Polycnemum* (torzon, 6/4, 10.19f ábra) Észak-Afrikától Szibériáig, a *Nitrophila* Amerikában, a *Surreya* és a *Hemichroa* Ausztráliában. Lágyszárúak vagy félcserjeszerűek, fotoszintézisük C3-as, virágaik a levelek hónaljában ülnek. A *Betoideae* sem fajgazdag, kb. húszan vannak. Legismertebb maga a *Beta* (13), felálló szárral, erőteljes, húsosan megvastagodott gyökérrel. A *B. vulgaris* változatai a cukorrépa, a takarmányrépa, a cékla és a mangold – ősük a *B. maritima* (10.19g ábra), a Földközi-tenger partvidékén és másutt ma is honos. Az egykori *Chenopodiaceae* fajainak döntő többsége (Ch1+Ch2) most is monofiletikus csoportot alkot. A Ch1 kládon a *Chenopodium* (libatop, 118/7) azonban erősen megfogyatkozott, a hazánkban élő fajok közül 15 már más génuszba tartozik. Ezek: a nálunk adventív *Teloxys aristata*, a *Dysphania* (48/5, *ambrosioides, pumilio, botrys, schraderianum, atriplicifola*), a *Blitum* (11/2, *virgata* és *bonus-henricus*), az *Oxybasis* (16/4, *glauca* [10.19h ábra], *rubra, chenopodioides, urbica*), a *Chenopodiastrum* (11/2, *hybridum* és *murale* [10.19i ábra]) és a *Lipandra polysperma* (10.19j ábra). A megmaradtak közül a *C. album* a legelterjedtebb (Eurázsia, É-Afrika, USA). Termesztik is, de sokfelé nemkívánatos gyom, mert rendkívül könnyen terjedő pionír növény. Az Andokból származik a *C. quinoa*, melynek magja sokféle tápanyagot tartalmaz, és újabban igen népszerű Európában. Őshazájában, a Titicaca-tó medencéjében (10.19k ábra) már évezredek óta ismerik, ma pedig 75-nél több országban foglalkoznak a termesztésével. A libatoppal ellentében az *Atriplex* (laboda, 251/7) összetétele kevéssé változott – de például a *Halimione* 3 faja különvált tőle. Az egész világon elterjedt fajok többsége sótűrő sivatagi vagy tengerparti növény – a sót leveleikben tárolják. Java részük C4-es. Több fajuk szolgáltat ehető salátát, különösen az *A. hortensis*. Még inkább ehető, különösen a gyerekek kedvence a *Spinacia* (3) nemzetségből a *S. oleracea* (spenót). A Ch2 kládon találjuk a legszélsőségesebb viszonyokat is elviselő fajokat, amelyek sokszor pozsgásak, levéltelenek. A *Camphorosma* (3/1) hazai képviselője a vakszikben is megmaradó *C. annua* (bárányparéj). A nálunk jól ismert *Kochia* név „nem elfogadott", a három hazai fajt a *Bassiá*ba sorolták (seprőfű, 19/3, pl. *B. scoparia*), ugyanakkor a *B. sedoides* ma már egy másik génusz egyetlen faja, a *Sedobassia sedoides* (seprőparéj). Az *Enchylaena* (2) fajok alacsony, igen tűrőképes cserjék Ausztráliából, bogyótermésük különlegesség ezen a kládon (10.19l ábra). A *Corispermum* (poloskamag, 67/4) többnyire egyéves, erősen murvaleveles és bokrosodó pusztai növényeket tartalmaz, nevét félig domború termésének köszönheti. A *Salicornia* (sziksófű, 57/1) nehéz taxonómiájú, változékony, poliploidokat is magába foglaló kozmopolita génusz. Leveleik erősen redukáltak, ízelt szártagjaik pozsgásak, végső szártagjaikba süllyedt 1–3 virágú bogas virágzattal (10.19m ábra). Szikes puszták, kiszáradt sós tavak egyéves növényei. A közeli rokon *Tecticornia* (48) fajok, kettő kivételével, Ausztrália bennszülöttjei. Nemcsak egyévesek, hanem évelők és kisebb cserjék is akadnak közöttük. A *Suaeda* (sóballa, 92/1–2) folytatja a sótűrő/sókedvelő növények, azaz halofitonok listáját. Az egész világon elterjedt nemzetség, kivált sós mocsarakban és a mangrove-növényzetben. Leggyakoribb az igen változatos *S. maritima* (10.19n ábra), amely több kontinensen is jelen van. A *Salsola* (ballagófű, 32/2) neve a sóra utal, bár ökológiai igényei szélesek: mindenféle gyeptársulásokban és homokos talajon találkozhatunk vele. Leveleik szálasak, nem pozsgásak. Félcserjék, cserjék és kisebb fák tartoznak ide. Hazánkban sokfelé megtalálható a *S. tragus* (= *S. kali*, 10.19o ábra) Ebben a génuszban volt valamikor, de most *Soda* (23/1) *inermis* a neve a sziki ballagófűnek – ami nevéhez hűen szikes puszták növénye. A *Haloxylon* (szakszaul, 12, 10.19p ábra) fajok kisebb (max. 12 m-es) fává nőnek, tömzsi törzsük felett




**10.20 ábra. a:** *Macarthuria australis* (Ny-Ausztrália, R. Cumming, CC BY-NC), **b:** *Limeum argute-carinatum* (Namíbia, jambobwana, CC BY-NC), **c:** *Lophiocarpus tenuissimus* (Botswana, C. Sydes, CC BY-NC), **d:** *Corbichonia decumbens* (Eswatini, K. Braun, CC BY-NC), **e:** *Barbeuia madagascariensis* (Madagaszkár, P.B. Phillipson, CC BY-NC-ND-3.0), **f:** *Kewa angrae-pequenae* (Dél-Afrika).

gazdagon elágaznak. Csak a friss hajtásaik zöldek, leveleik pikkelyszerűek, virágaik igen kicsik. Marokkótól Kínáig fordulnak elő, különösen Közép-Ázsia homoksivatagaiban jellegzetesek, néha „erdőt" akotnak.

*Macarthuria* (9). Ausztrália a hazája az összes fajnak. Merev szárú (szinte szittyószerű) évelők vagy félcserjék (10.20a ábra), tőlevelekkel és felfelé haladva egyre inkább pikkelyszerűvé váló szárlevelekkel, kicsiny pentamer virágokkal melyekben 8 porzó és 3 bibe van. Termésük tok. Homokos területeken, főleg tengerparton, és utak mentén élnek.

*Limeum* (21). Elterjedési területük Afrika és DNy-Ázsia. Egyévesek, évelők vagy félcserjék. Leveleik kissé pozsgásak, virágaikban az 5-ös szám dominál, de porzóból több is lehet. A párta zöldes vagy fehér (10.20b ábra). Termésük két részterméssre esik szét. Nyílt vagy zavart helyeken, félsivatagokban érzik magukat a legjobban.

*Lophiocarpaceae* (7). Lágyszárúak vagy pozsgás félcserjék két génuszban. Afrika déli és keleti részén, valamint Indiában honosak. A pártakör vagy teljesen hiányzik (*Lophiocarpus*, 10.20c ábra) vagy sok staminódiumból áll (*Corbichonia*, 10.20d ábra) – ez utóbbi esetben erősen emlékeztetnek egyes *Aizoaceae* fajokra (l. lentebb).

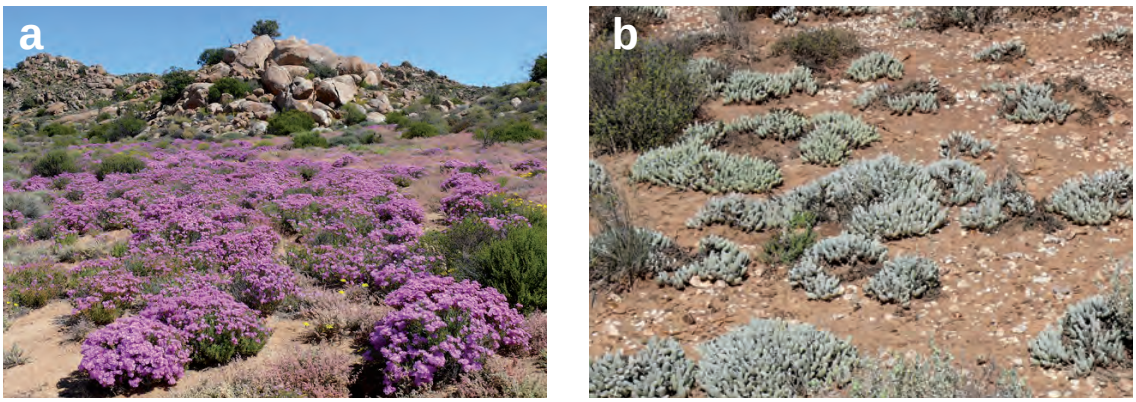
*Barbeuia* (1). Az egyetlen faj, *B. madagascariensis* neve elárulja, hol él. Nagy termetű, fás szárú lián a sziget esőerdeiből. Másodlagos vastagodása szukceszív kambiumból zajlik (ahogy a *Stegnosperma* esetében is, 455. oldal). Kétkörös öttagú virágtakarója van, egy virágban akár száz szabadon álló porzóval (10.20e ábra). Termése tok.

*Kewa* (8). Afrika déli felében élnek, kivéve a Szent Ilona szigetén honos *K. acida*-t. Nemrég választották le őket a *Hypertelis*-ből, melynek megmaradt fajai a *Molluginaceae* kládon vannak. Egyévesek vagy évelők, utóbbi esetben enyhén fásodók. Leveleik pozsgásak. Az öt csészelevélből három vagy négy sziromszerű és fehér vagy színes – míg valódi sziromlevelek nincsenek (10.20f ábra). Porzó 5–15, a termés tok.

*Aizoaceae* (kristályvirágfélék, kb. 1800). Szukkulens lágyszárúak vagy kisebb cserjék, időnként egészen fantasztikus megjelenéssel. A nemzetségek száma – jelenleg – 127. Jellegzetes, de nem általános a CAM vagy C4-es fotoszintézis, a nagyszámú porzó, amelyek sziromszerű sztaminódiumokká alakulnak, s így a pártakör is soklevelűvé válik (a *Mesembryanthemum* + *Ruschioideae* kládon). A többieknek csak öt lepellevelük van, melyek fonáka mindig zöld (csészeszerű) felső oldala sziromszerű. A virág csak teljes napfényben nyílik ki, méhek porozzák be őket. Toktermeséiket a szél terjeszti, a magvak – elsősorban a fenti két kládon – nedvesség hatására szabadulnak ki belőlük (10.4 cédula). Bőrszövetükben nagy, hólyagszerű víztartó sejteket találunk. Az extrém szárazsághoz és az erős napsugárzáshoz való alkalmazkodás rekorderei, különös sokféleségben Dél-Afrikában, a fokföldi szukkulens karoo félsivatagban jelennek meg (10.22 ábra), ahol a növényi biomassza 90%-át is adhatják. A Dél-Afrikán kívül őshonos fajok száma mindössze 20 körül van. Belső kládjaik a következők: {*Sesuvioideae* {*Aizooideae* {{*Mesembryanthemum, Ruschioideae*} *Acrosanthes*}}}. Elterjedési területük ebben a sorrendben szűkül: a trópusi-szubtrópusitól a dél-afrikaiig oly mó-




**10.21 ábra. a:** *Sesuvium portulacastrum* (Brazília, W. Florentino, CC BY-NC, virág: Texas, N. Block, CC BY), **b:** *Tetragonia rosea* (Dél-Afrika), **c:** *Aizoon canariense* (Zöldfoki-szk., L. Casset, CC BY-NC), **d:** *Acrosanthes humifusa* (Dél-Afrika, T. Rebelo, CC BY-SA).




**10.22 ábra.** A szukkulens karoo vegetáció a *Leipoldtia schultzei* dominanciájával (**a**, Goegap Nature Reserve, Dél-Afrika), illetve a *Gibbaeum pubescens*-szel (**b**, Klein Karoo, Dél-Afrika).

don, hogy az utolsó kis csoport már csak a fynbos vegetáció lakója. Az alapi helyzetben lévő *Sesuvioideae* fajai ránézésre erősen emlékeztetnek a porcsinfélékre, ami nevükben is megerősödik (*Trianthema portulacastrum*, *Sesuvium portulacastrum*, 10.21a ábra). Az első inkább sivatagokban, száraz helyeken él, a második pedig a világtengerek partjain honos – kivéve Európát. Heverő növények, hajtásaik gyakran vörösek, virágaik kicsik, fotoszintézisük C4-es. Ez a növekedési forma kevéssé változik az *Aizooideae* kládon, melyben a *Tetragonia* (50) génuszban van a legtöbb faj. A déli félgömb trópusi-szubtrópusi részein és Kelet-Ázsiában élnek. Lágyszárúak vagy kisebb cserjék, pozsgás levelekkel, 1–2 cm-es virágokkal, a többiektől eltérően makkocska terméssel. A tengerparti sávban, szárazabb élőhelyeken gyakoriak, sok fajuk fokföldi bennszülött (pl. *T. rosea*, 10.21b ábra). A *T. tetragonioides* (új-zélandi paraj) igazi haloszukkulens, DK-ázsiai, ausztráliai és új-zélandi elterjedéssel. Sokfelé inváziósnak tekintik, másutt viszont salátának termesztik. Az *Aizoon* 42 fajából 41 kizárólagosan dél-afrikai, míg egy (*A. canariense*, 10.21c ábra) Afrikán kívül Madeirától a mediterrán régión át egészen Pakisztánig megtalálható. Alacsony termetű lágyszárúak vagy kisebb cserjék, virágzatuk erősen leveles, egész testüket szőrök vagy papillák borítják. A harmadik csoport, ahol lepellevelek vannak, az *Acrosanthes* (6) Fokföldről, azon belül is egy nagyon szűk területről. Az előzőektől a termő sajátságaiban különbözik, például a bazális placentációban. Kúszó ágaik kissé elfásodnak, leveleik hengeresek, pozsgásak, virágaik levélhónalji helyzetben egyesével állanak (10.21d ábra). A staminódiumos virággal jellemezhető két kládon a *Mesembryanthemum*-ot a tövüknél csövet formáló sziromlevelek, a bazális placentáció és a 4–5 kagylószerű mézfejtő különbözteti meg a többiektől. Molekuláris vizsgálatoknak köszönhető, hogy az eredetileg 12 külön génuszba sorolt 104 faj most együtt van, így (lumper módra) feloldva a korábbiak parafiletikusságát. Ennek eredményeképpen a génusz makromorfológiája igen változatos lett: vannak közöttük egyévesek és évelők, geofitonok, levél- és szárszukkulensek, törpecserjék és akár 1 m magasságot elérő cserjék is. A *M. crystallinum* (10.23a ábra) Dél-Európában is honos, általában C3-as növény, de vízhiány esetén CAM-anyagcserére vált – ami egyébként egyes kaktuszok jellemzője (*Pereskia*). Egész hajtásfelülete csillog a vízhólyagoktól, a bennük felhalmozódott nagy mennyiségű só a növény elpusztulásakor kijut a környezetbe, és más fajok magvainak a csírázását gátolja. A szárszukkulensek

**10.4 cédula: Magszórás esőben**

A terméseket sokféleképpen lehet csoportosítani, például aszerint, hogy a termésfal érés után sem hasad fel (kaszat), vagy felnyílik, lehetővé téve a magok kiszóródását (tüsző, hüvely, tok). Ez utóbbit általában a szövetek kiszáradása okozza (xerochastic termések), ami az *Aizocaeae* esetében viszont csak a fajok 2%-ánál figyelhető meg. A kristályvirágfélék bonyolult szerkezetű toktermése ugyanis jellemzően víz hatására nyílik fel (hygrochastic termés), ami a sivatagi-félsivatagi körülményekhez történő alkalmazkodás egyik velejárója. Az érett termés a száraz és forró időszakban zárva marad, hiszen akkor a magoknak nem sok esélyük van a csírázásra. Ha azonban – ritka téli eseményként – elered az eső, akkor a tok megtelik vízzel, a záró lemezek kinyílnak és a magok szabaddá válnak (lásd az alábbi ábrát). Itt azonban még nincs vége a történetnek. A tok középső részei egy kis csövet formálnak, ami kilövő szerkezetként szolgál. További esőcseppek mozgási energiája a magokat ezen a csövön keresztül valósággal kirobbantja a szabadba (ombrohydrochoria). A magok ezáltal nagyobb távolságra jutnak el, mintha csak egyszerűen kipottyannának a tokból. Ha az eső eláll, a termés megszárad és becsukódik – és a még benne levő magok megvárják a következő esőt.



A *Cheiridopsis denticulata*, és termésének felnyílása víz hatására (Dél-Afrika).

egyik érdekes képviselője a *M. pseudoschlichtianum* (10.23b ábra) Namíbiából és a dél-afrikai Namaqua-földről. Ugyanott él egy szártalan levélszukkulens, a *M. digitatum* (10.23c ábra), melynek vastag levelei emberi ujjakra emlékeztetnek. A dél-afrikai *M. cordifolium* inkább *Aptenia cordifolia* néven ismert, széles körben kultivált, gyorsan terjedő, magános, bíboros virágú sziklakerti növény. A *Ruschioideae* klád messze a legnagyobb fajszámú (kb. 1580), de elterjedési területe Afrika déli részére korlátozódik, különösen sok fajjal a szukkulens karoo (10.22 ábra) és a fynbos vegetációban. A *Delosperma* pár faja Kelet-Afrikában, az Arab-félszigeten és Madagaszkáron is előfordul, a *Carpobrotus* (15) Ausztráliában (10.23e ábra) és – egy fajjal – Dél-Amerikában is jelen van, a *Disphyma* pedig a Fokföld, Ausztrália és Új-Zéland közös nemzetsége. Inváziós tengerparti növényként egyes fajok több kontinensen is szétterjedtek, a *Carpobrotus edulis* (sárga) és *C. acinaciformis* (bíbor) a Földközi-tenger mentén. A legtöbb faj a taxonómiailag nehezen kezelhető *Ruschia* génuszban van, mintegy 220. Morfológiailag sokkal egységesebbek, mint a *Mesembryanthemum*-ok. Leveleik vastagok, keresztmetszetben háromszögűek, a porzók gyakran kúpszerűen összenőttek. Többségük alacsony termetű, párnás növény, de erőteljes félcserjék is vannak közöttük (10.23d ábra). Hasonló hozzájuk a *Leipoldtia* (12, 10.22a ábra) és a *Cheiridopsis* (40, 10.3 cédula). A *Cleretum* (13) fajok közül a *C. bellidiforme* (10.23f ábra) emelkedik ki a változó színű virágaival. Nagy méretű, látványos és színes virágok vannak még a *Lampranthus* (81, 10.23g ábra) és a *Jordaaniella* (7, 10.23h ábra) génuszokban. Keskeny és hosszú leveleivel tűnik ki a *Conicosia* (2, 10.23i ábra). A *Faucaria* (8, 10.23j ábra) leveleinek szélén tüskesor húzódik. A sivatagi lét számos különleges életformát alakított ki a *Ruschoideae* kládon. A *Haworthia*-khoz (366. oldal) hasonlóan itt is megjelenik az ablakos növényi típus, nevezetesen a *Fenestraria rhopalophylla* (10.23k ábra), ami Namíbiában és az északi Fokföldön honos. A homokba süppedt növényből jóformán csak a levelén található áttetsző felület, az „ablak" látszik ki. Az itt bejutott fény kálcium-oxalát kristályokból formálódott szálak vezetésével jut a növény belsejébe. Életformájában és megjelenésében hasonló hozzá a *Frithia pulchra*, amely Dél-Afrika keleti felén, a nyáron csapadékos Gauteng tartomány sztyeppéin éli túl földbe fúródva a száraz évszakot. A túlélés másik formája a mimikri: apró, pár cm-es magasságú, a környezetben bőven található kavicsokra, kövekre és sziklákra hasonlító növények számos génusza alakult ki Dél-Afrikában. A *Lithops* (38) fajok egyszerre testesítik meg az ablakos és a kavicsnövény életformát. Rövid szárukon két vastag levél fejlődik, felületükön áttetsző epidermisszel. Alakjuk és színük pedig az arra tévedő növényevőket vezeti félre. Viráguk és az új levélpár a levelek közötti hasíték merisztémájából fejlődik. A *L. dinteri* (10.23l ábra) színe – egyes források szerint – a környezettől függően vörösbarnától sárgásig változó, így a faj akár növényi kaméleonnak is felfogható. Hasonló nemzetségek az *Argyroderma* (11, 10.23m ábra) és a *Conophytum* (107, 10.23n ábra). Számos fajuk igen lassan nő és hosszú életű, de 50 év múltán sem nagyobb pár cm-nél. Talán még náluk is kisebb az *Oophytum* két




**10.23. ábra. a:** *Mesembryanthemum crystallinum* (Szardínia), **b:** *M. pseudoschlichtianum*, **c:** *M. digitatum,* **d:** *Ruschia* sp., **e:** *Carpobrotus virescens* (Ny-Ausztrália), **f:** *Cleretum bellidiforme*, **g:** *Lampranthus aureus*, **h:** *Jordaaniella spongiosa*, **i:** *Conicosia elongata*, **j:** *Faucaria felina*, **k:** *Fenestraria rhopalophylla*, **l:** *Lithops dinteri*, **m:** *Argyroderma delaetii*, **n:** *Conophytum minutum*, **o:** *Oophytum nanum*, **p:** *Didymaotus lapidiformis* (**b-d, f-p:** Dél-Afrika).

faja (10.23o ábra). A *Didymaotus lapidiformis* (10.23p ábra) inkább a szabályosan szögletes vonalaival, mintsem a színével téveszti meg a herbivórokat. Az eddigiekkel ellentétben a csoportosan fejlődő *Gibbaeum* (10.22b ábra) fajok levelei egyenlőtlen méretűek. Az *Aloinopsis* (8) levelei laposak, szemölcsös felületük jelzi a környezethez való hasonulásukat.

*Gisekia* (7). Afrikai nemzetség, elterjedési területe átnyúlik Dél-Ázsiába. Tulajdonságaiban kombinálja a rokon kládok sajátságait. Kissé pozsgás, csupasz egyévesek, átellenes levelekkel, ernyőszerű levélhónalji virágzattal, 5 szabad lepellevéllel, szirmok és staminódiumok nélkül, 5–20 porzóval. Egyes vélemények szerint akár egyetlenegy fajkomplexnek

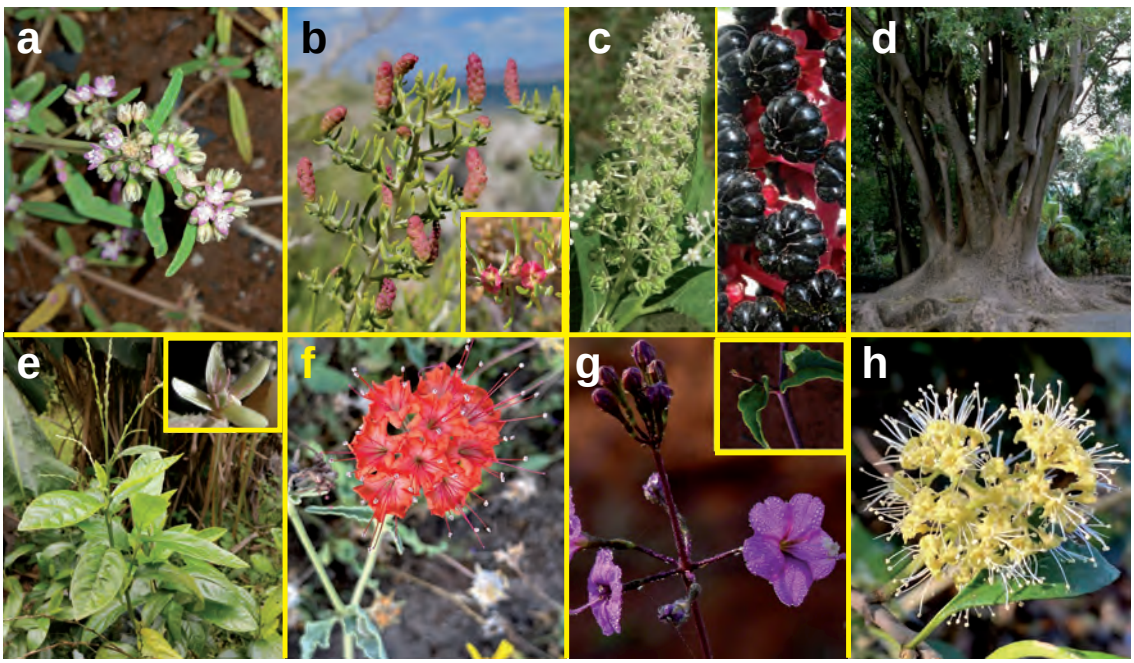
tekinthető: *G. pharnaceoides* agg. (10.24a ábra). Fotoszintézisük C4-es.

*Sarcobatus* (2). Az egyik faj Amerika nyugati felén terjedt el Albertától a Sonorai-sivatagig (10.24b ábra), a másik csak Nevadában lelhető fel. Napos, száraz helyeken élő halofiton, lombhullató, egylaki, tüskés, legfeljebb 3–5 méteres cserjék. Keskeny leveleik pozsgásak, a pártakör hiányzik, a lepellevelek pikkelyszerűek. A női virágok magánosak, a porzósak barkában fejlődnek, bennük mindössze 1–4 porzóval, a portok hosszabb a porzószálnál. A növény nagy mennyiségű sót, szárazanyag-tartalmának 20%-áig képes felhalmozni.

*Phytolaccaceae* (alkörmösfélék, 30). Lágy- és fásszárú fajok, 5 génuszban. Leveleik vastagok, húsosak, virágzatuk fürtös. Sziromtalanok, négy vagy öt lepellevelük van, a porzók száma 5–30. A felső állású magházban levő több termőlevélből bogyótermés fejlődik. A melegebb tájak lakói, főleg pántrópusiak, de nálunk is előfordul – elvadulva – a *Phytolacca americana*, melynek minden része mérgező, mégis borszínezésre használták egykoron. Ugyancsak adventív a tömöttebb virágzatú, tompább és szélesebb levelű, kelet-ázsiai származású *P. acinosa* var. *esculenta* is (10.24c ábra). Európában mindkettő könnyen terjedő özönnövény. Termésük a fő terjesztők, azaz a madarak számára nem mérgező. Erőteljes fává nő a kétlaki *P. dioica* (10.24d ábra), melynek őshazája Dél-Amerika pampáin keresendő. Lombozatának átmérője majdnem nagyobb a fa magasságánál, ami 18–20 m is lehet. A sok ágú fa töve gumószerűen megvastagodott, palánkos. Vastagodása rendellenes kambiumból történik, mutatva, hogy lágyszárú ősökkel rendelkezik – ennek megfelelően fája puha, késsel vágható. Az *Adestis clematidea* lián, bugában álló, sok fehér virággal. Floridától Közép-Amerikáig honos – és csak felületesen hasonlít az iszalagra (*Clematis vitalba*). Riasztóan erős bűzt áraszt; hatalmas gyökere 68 kg tömegű is lehet.

*Petiveriaceae* (23). A viszonylag kevés fajt 10 génuszba sorolják. A többség közép- és dél-amerikai, egy faj (*Monococcus echinophorus*) Ausztráliában és pár közeli szigeten él. Hasonlítanak az előző klád növényeire, korábban oda is sorolták őket, de a termés egy termőlevélből alakul ki, virágaikban pedig – a többségnél – négy lepellevél van. A *Petiveria alliacea* (10.24e ábra) erősen hagymaillatú évelő lágyszárú, apró virágai füzérben állanak. Aromája olyan erős, hogy a növényt elfogyasztó háziállatok húsában, tejében és tojásaiban is érezhető.

*Nyctaginaceae* (csodatölcsérfélék, 460). Felfújt szárcsomókkal bíró lágyszárúak, liánok és fák a trópusi és meleg mérsékelt övből. Leveleik általában átellenesek és szürkészöldek. Aktinomorf virágaik kétivarúak, egyes fajoknál feltűnő murvalevelekkel. Az öt lepellevél csővé nőtt össze. Ennek alapi része részt vesz a termés kialakításában (anthocarpium). Sok faj este és éjszaka nyílik, ugyanakkor nem ritka a kleisztogámia (önbeporzás bimbóban). A *Nyctaginia capitata* (10.24f




**10.24 ábra. a:** *Gisekia pharnaceoides* (Dél-Afrika, R. Tippett, CC BY-NC), **b:** *Sarcobatus vermiculatus* (California, tigran82, női virág: Colorado, H. Floyd; CC BY-NC), **c:** *Phytolacca acinosa*, **d:** *P. dioica*, **e:** *Petiveria alliacea* (Kolumbia, K. Maya, CC BY-NC), **f:** *Nyctaginia capitata* (Texas, mochabonsai, CC BY-NC), **g:** *Commicarpus australis* (Ny-Ausztrália), **h:** *Pisonia aculeata* (Florida, D.J. Ringer, CC BY-NC).

ábra) az USA déli részén és Mexikóban honos; skarlátvörös és illatos virágai és a belőlük hosszan kiálló porzói jellegzetesek. Az egyik legnépesebb nemzetség a *Mirabilis* (62). Idetartozik a nevezetes, mexikói eredetű *M. jalapa*, amely a német C. Correns (1864–1933) úttörő genetikai kísérleteinek alanya volt a 20. sz. első évtizedében. Az észak-amerikai *M. nyctaginea* a klád egyetlen, nálunk is – behurcoltan – előforduló faja. A szárazföldi zárvatermők legnagyobb méretű virágporszemét (0,2 mm vagy kicsit nagyobb) a csodatölcsérféléknél találjuk. A 32 nemzetségből a legszélesebb elterjedési területe a hasonlóan tölcséres virágú *Commicarpus*-nak van (38): főleg afrikai, de jelen van a Arab-félszigeten, Ausztráliában (10.24g ábra), DK-Ázsiában, Dél- és Észak-Amerikában – és unikumként pár helyen Spanyolországban is (*C. plumbagineus*). A *Pisonia* (25, 10.24h ábra) fajok fák és cserjék, erősen ragadós magvakkal, amelyek állatokkal terjednek, de a fiatal madarak számára fatálisak lehetnek. Trópusi Amerika a hazája a *Bougainvillea* (17) kúszónövény-génusznak. Virágaik kicsinyek, de annál inkább feltűnőek a különféle színekben pompázó felleveleik. Dél-Európában törzsfajokkal (pl. *B. glabra*) nemigen találkozunk, inkább a hibrideket ültetik nagy előszeretettel.

*Molluginaceae* (100). A *Caryophyllales* utolsó nagy belső kládján vagyunk, annak alapi helyzetében (10.12 ábra). Ez korábban sok, nehezen besorolható de egyértelműen szegfűképű génuszt tartalmazott. A molekuláris vizsgálatoknak köszönhetően a sokszorosan parafiletikus (azaz polifiletikus) csoportból több taxont leválasztottak (pl. *Macarthuria, Kewa, Limeum*) – maradt 11 nemzetség összesen 100 fajjal. Pántrópusi előfordulású lágyszárúak vagy félcserjék örvösnek látszó levélállással, virágaikban lepellevelekkel, akár 30 porzóval. A *Caryophyllaceae*-hez hasonlóan és a többiektől eltérően anthociánt taralmaznak. A *Mollugo* (11) újvilági, egyetlen indiai fajjal. Lepellevelei alul zöldek, felül fehérek, termése tok. Négy faj a Galapagos-szigeteken él, ebből három endemikus (pl. *M. flavescens*, 10.25a ábra), a negyedik Peruval közös – sejtetve, hogy onnan kerülhettek át a szigetekre. Fajon belül is változékonyak, több alfaj csak egy szigeten fordul elő – amit a speciáció kétségtelen jeleként más taxonoknál is meg lehet figyelni Galapagoson (pl. *Opuntia*, 469. oldal). A kozmopolia gyomnak tekintett *M. verticillata* volt az első, melynél kimutatták a C3-C4 átmenetet. A *Pharnaceum* (26) Afrika déli részén egészen Kongóig honos. Lágyszárúak vagy kisebb cserjék, bogas virágzattal, benne örvösen álló murvalevelekkel minden elágazáson (10.25b ábra). A virágtakaró öttagú, porzó öt, bibe három, a termés tok. A *Psammotropha* (11) fajok elsősorban magashegységiek, az előzőéhez hasonló áreával és morfológával. Leginkább a sűrű tőlevélrózsa különbözteti meg tőlük (10.25c ábra).

*Montiaceae* (250). A korábbi *Portulacaceae* „felbomlásával" megnövekedett klád, 16 nemzetséggel, itt-ott kaotikus nómenklatúrával. Egyéves vagy évelő lágyszárúak, ritkábban félcserjék, sok faj tőlevélrózsás. Virágaikban a lepellevelek száma 4–19 között változik. Elterjedésük kozmopolita, de elsősorban a mérsékelt övben vannak jelen, míg Afrikából szinte teljesen hiányoznak. A *Montia* (forrásfű, 21/1) a legelterjedtebb, míg a génuszok többsége vagy csak amerikai, vagy ausztrál-új-zélandi. Nálunk is őshonos, de nem gyakori a kis fehér virágú *M. fontana* (10.25d ábra), egy félig-meddig vízinövény. A legnagyobb génusza az ausztráliai *Parakeelya* (69, = *Rumicastrum*), fehér vagy gyakrabban halványlila virágokkal (10.25e ábra). Az újvilágiak közül az északnyugat-amerikai *Lewisia* (19) a legismertebb. Élőhelyük változatos, a tengerparti chaparral vegetációban és a magashegységi gyepekben éppúgy jelen vannak – de többnyire extrém környezetben. A *L. cotyledon* (10.25f ábra) 7–13 tagú virágtakarója változatos színekben pompázik.

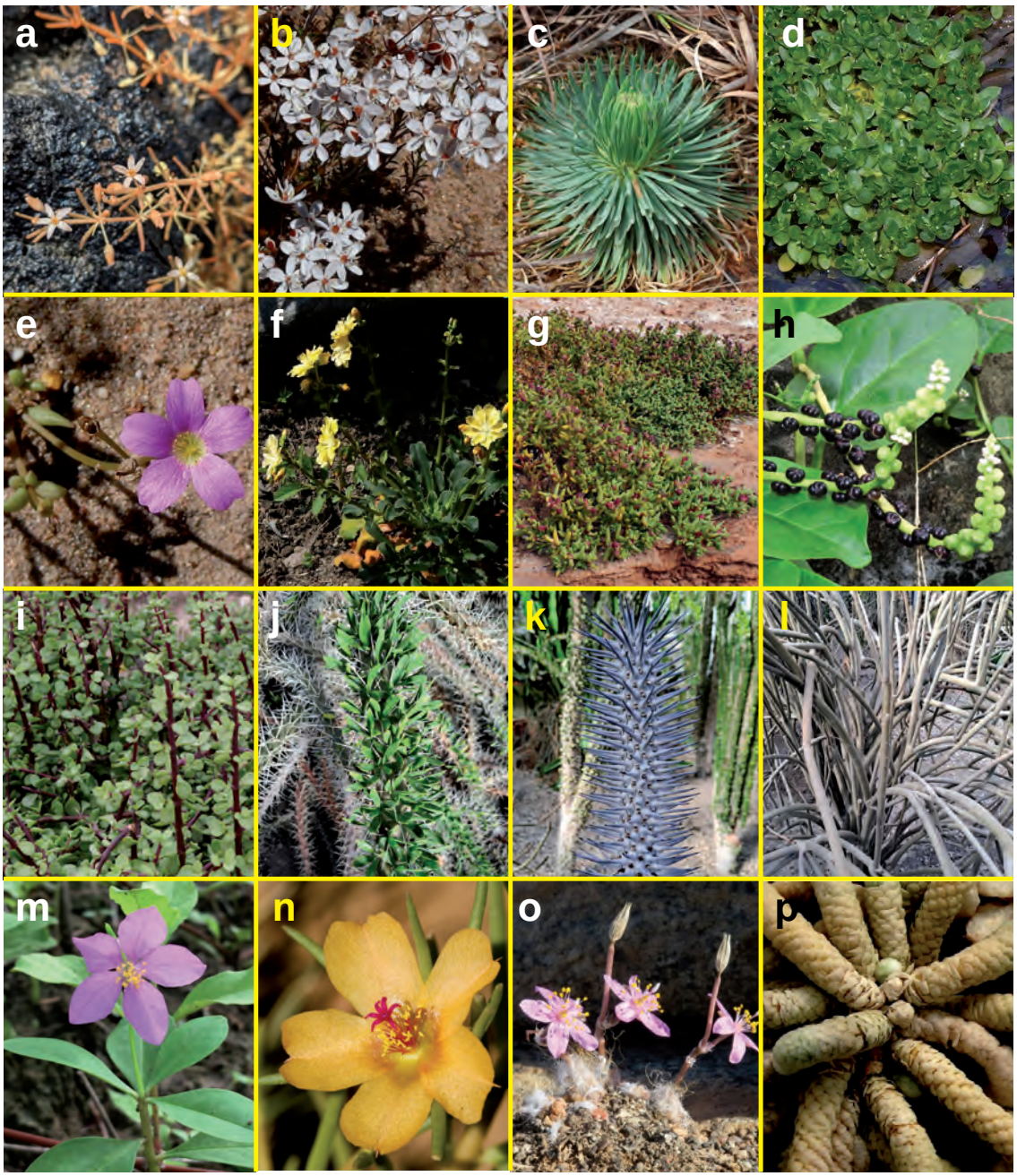
*Halophytum* (1). A *H. ameghinoi* (10.25g ábra) Patagónia száraz területein növő egyéves, pozsgás levelű növény. Egylaki, a termős virágok magánosak, hártyás csészelevelekkel, a porzós virágokban négy lepellevél van, és végálló füzérben csoportosulnak. Termése bogyószerű.

*Basellaceae* (19). Többé-kevésbé szukkulens évelő kúszónövények az Újvilágból, Afrikából és Madagaszkárról, 4 nemzetségben. Virágaik aprók, 4–13 lepellevéllel, 4–9 porzóval, egy termőlevélből fejlődő szütyőterméssel, amelyen megmarad a bogyószerűen elhúsosodó virágtakaró is. Virágzatuk többnyire fürtös. A *Basella alba* (10.25h ábra) levele malabári spenót néven közismert eledel Ázsiában – ahova Afrikából vitték be. Nedves és meleg klímában gyorsan nő, akár 10 m-es hosszúságot is elér. Betalainokban gazdag vörös színváltozatából Kínában festéket állítottak elő.

*Didiereaceae* (20). Afrika és Madagaszkár száraz vidékeinek növényei, diszjunkt elterjedéssel, 6 nemzetségben. Lombhullató, elfásodó szárú pozsgások, gyakran tövises törzzsel, különleges megjelenéssel, CAM fotoszintézissel. A húsos levelű *Portulacaria* (7, 10.25i ábra) és a *Calyptrotheca* (2) a kontinensen honos, míg másik négy génusz összesen 11 fajának (*Didiereoideae*) elterjedése Madagaszkár délnyugati, szárazabb vidékeire korlátozódik. Ez utóbbiak tövises, áthatolhatatlan bozótot formálnak, elérhetik a 20 m-es magasságot. Vastag törzsük vizet raktároz, leveleik a hosszú száraz évszakban lehullanak. Egy faj kivételével kétlakiak. Virágaikban négy lepellevél és két murvalevél van. A *Didierea* tövisei csomókban állanak, rövidhajtásokon álló levelekkel keverednek (10.25j ábra). Az *Alluaudia* fajok tövisei egyesével jelennek meg, igen sűrűn és levelekkel keveredve (*A. montagnacii,* 10.25k ábra) vagy a szinte teljesen csupasz

száron elszórtan (*A. dumosa,* 10.25l ábra). A tövisek a növényevő lemurok elleni védekezést szolgálják, de ez gyakran sikertelen. A kaktuszokhoz való viszonylag közeli rokonságukat mutatja, hogy sikerrel olthatók pl. *Pereskia* alanyokra.

*Talinaceae* (28). Lágyszárúak vagy liánszerű cserjék, három amerikai és afrikai nemzetségben. Leveleik laposak, enyhén pozsgásak, virágaikban 5 lepellevél és 15 vagy több porzó található. A *Talinum fruticosum*-ot (10.25m ábra) ma már szerte a világon termesztik,




**10.25 ábra a:** *Mollugo flavescens* (Galapagos, Ecuador, M. Schoenitz, CC0), **b:** *Pharnaceum lanatum* (Dél-Afrika), **c:** *Psammotropha myriantha* (Dél-Arika, M. Schrenk, CC BY-NC), **d:** *Montia fontana* (Szardínia), **e:** *Parakeelya eremaea* (Ny-Ausztrália), **f:** *Lewisia cotyledon*, **g:** *Halophytum ameghinoi* (Argentína, A. Prina, CC BY-NC), **h:** *Basella alba* (Hong-Kong, Alan Kwok & Ada Tai, CC BY-NC), **i:** *Portulacaria afra* (Dél-Afrika), **j:** *Didierea trollii,* **k:** *Alluaudia montagnacii*, **l:** *A. dumosa*, **m:** *Talinum fruticosum* (Ecuador, efierroc, CC BY-NC), **n:** *Portulaca suffrutescens* (New Mexico, P. Alexander, CC0), **o:** *Anacampseros filamentosa* (Dél-Afrika, K. Murray, CC BY), **p:** *Avonia papyracea* (Dél-Afrika).

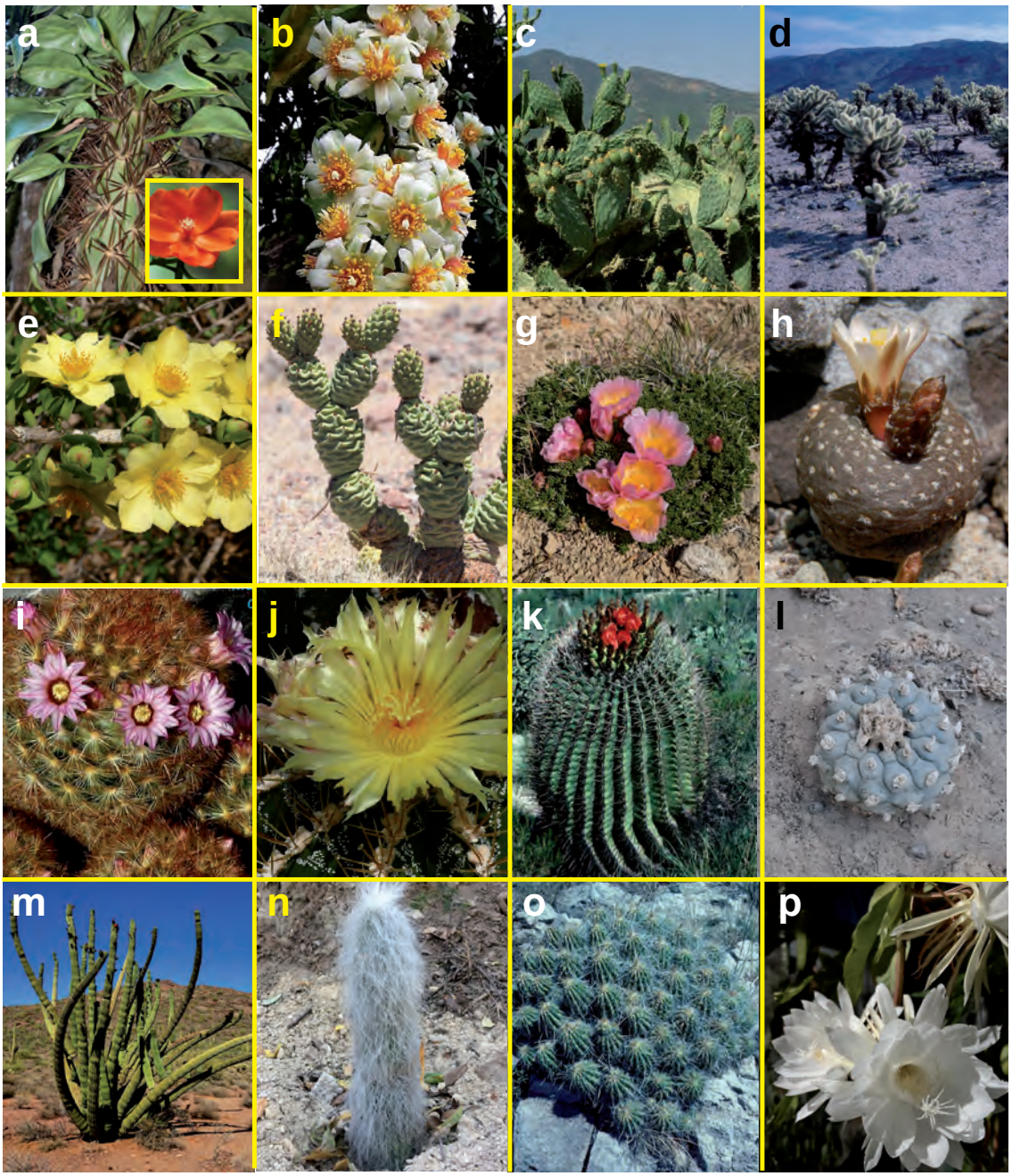
egyes helyeken – amerikai származása ellenére – ceyloni vagy fülöp-szigeti spenótnak nevezik. Magas vitamin- és ásványianyag-tartalma miatt nagyon népszerű levesekben, salátákban.

*Portulaca* (porcsin, 100). Egyetlen génusz (egyelőre), pozsgás levelű, egyéves vagy évelő fajokkal, elsősorban trópusi és szubtrópusi elterjedéssel. Virágaik fejecskében tömörülnek, a virágot övező két nagy murvalevél csészelevélnek hat, a többnyire öt lepellevél színes, a porzók száma nagy. Nálunk is közönséges kozmopolita gyom a *Portulaca oleracea* (kövér porcsin), lapos levelű, földön heverő növény. A *P. grandiflora* dél-amerikai eredetű faj, nagy méretű és változatos színű virágokkal. Egyidejűleg képes C4-es és CAM fotoszintézisre – természetesen egymástól elválasztott, különböző sejtekben. Az észak-amerikai *P. suffrutescens* (10.25n ábra) évelő, gumós gyökerű, felálló szárú, sárga virágú faj.

*Anacampserotaceae* (46). A porcsinfélék testvércsoportja, ketten együtt pedig a kaktuszokkal állnak legközelebbi rokonságban. Alacsony, pozsgás félcserjék, a porcsinfélékhez hasonló virágszerkezettel. Elterjedésük foltszerű. Három génuszuk közül az *Anacampseros* (22) a legnagyobb, dél-afrikai és namíbiai elterjedéssel, míg egy fajuk Szomália endemizmusa. Alacsony, sűrű, oszlopos levélzetű növények, igen rövid gumós szárral. Leveleiket több-kevesebb szőr borítja (10.25o ábra). Ebből választották le az *Avonia* (18) nemzetség tagjait. Rövid törzsüket sok pikkely borította kis oldalág tetézi. A pikkelyek pálha eredetűek, és teljesen elfedik az apró, félgömbszerű leveleket (10.25p ábra). Virágaik az ágak csúcsán jelennek meg és csak pár óráig vannak nyitva. A *Grahamia* 5 faja Amerikában, 1 pedig Ausztráliában él – porcsinra emlékeztető virágokkal, rövid, hengeres levelekkel.

*Cactaceae* (kaktuszfélék, kb. 1750). Közismert, 135 génuszba besorolt újvilági növények. Elterjedési területük Patagóniától Kanada Alberta tartományáig húzódik, de az újvilági jelző kicsit sántít: egy faj természetes körülmények között másutt is előfordul (l. lentebb). Fő jellemzőik a víztároló pozsgás szár, CAM-fotoszintézis, a növényevőket távol tartó, tövisekké módosult pálhák a rövidhajtásokon (areolák), az alsó állású magház, a nagyszámú, spirálisan elrendeződött porzó és lepellevél a kétivarú virágban. Az utóbbiak kívül csészeszerűek, s fokozatosan mennek át a sziromszerű belső lepellevelekbe. A pollen nemcsak trikolpát, hanem poliporát is lehet. A beporzást rovarok, kolibrik és denevérek végzik – az utóbbi esetben a virág éjszaka nyílik – míg az önbeporzás elhanyagolható. A termés húsos bogyó. A sok morfológiai tulajdonság mellett a kaktuszok monokladisztikus jellegét igazolja egy 6000 bázispár hosszú invertált szakasz a plasztisz DNS-ben. A vegetatív sajátságok egyértelműen jelzik, hogy száraz. forró sivatagos körülményekhez alkalmazkodtak, és olyan helyeket is elviselnek, ahol másfajta növényi lét szinte lehetetlen. A molekuláris filogenetika eddigi eredményeit összegezve a belső kladisztikai viszonyok a következők: {*Leuenbergeria* {*Pereskia* {*Opuntioideae* {*Maihuenia, Cactoideae*}}}}. A pleziomorf állapotot kétségkívül az alapi kládon elhelyezkedő *Leuenbergeria* (8) képviseli. A karib-tengeri térségben és Dél-Amerika északi részén élő alacsony (<10 m) fák és cserjék szabályos levelekkel rendelkeznek, törzsüket fiatalon kéreg borítja, s nincsenek rajta gázcserenyílások. Kaktusz mivoltukat a töviseket és leveleket viselő areolák megléte árulja el (10.26a ábra). A következő ágon a *Pereskia* 10 faja található (benne a *Rhodocactus*-szal). Dél-Amerika a hazájuk, fák vagy liánszerű cserjék, levelekkel, kezdeti kéreggel – az előzőtől való különállásukat a parafiletikusság megszüntetése indokolja elsősorban. Szárukon megjelennek a kaktuszokra oly jellemző gázcserenyílások, virágaik magánosak vagy nagy virágzatba tömörülnek (*P. aculeata*, 10.26b ábra). A következő klád az *Opuntioideae* (fügekaktuszok), ahol már csak a fiatal hajtásoknak és a csíranövényeknek van pozsgás levele, a szártagok (kladódiumok) lapítottak vagy hengeresek, rajtuk szigonyos tövisekkel és nagyon szúrós areolaszőrökkel (glochidiumok). Vannak közöttük kétlakiak is. Az idetartozó 15 nemzetségben kisebb fák, cserjék, geofitonok és nagy oszlopos megjelenésű növények is találhatók. Szártagjaik felülete egyszerű, hiányoznak belőle a víz abszorpciójára alkalmas struktúrák. Ezt a kladódiumok nagy víztartó képessége ellensúlyozza. Két nagy csoportjuk többé-kevésbé átfed a szártagok morfológiájával. A lapos szártagúak között az *Opuntia* (125) génusz a legnagyobb. Az *O. ficus-indica* (10.26c ábra) bizonytalan eredetű, valószínűleg dél-amerikai, régóta kultivált növény, Európában is meghonosodott. Gyümölcse ehető, és különféle italokat is készítenek belőle. Tövistelen változatait takarmányozás céljából termesztik. Gyorsan terjed, egyes országokban veszélyes, inváziós növénynek tekintik. A mexikói *O. cochenillifera* és más fajok egy kártevőnek, a bíbortetűnek (*Dactylopius coccus*) köszönhetik kedveltségüket – a rovarból festékanyagot lehet előállítani. Sok fajuk kifejezetten hidegtűrő, a legészakabbra hatoló kaktusz, az *O. fragilis*, a kanadai Alberta tartományban is megél, nem messze a sarkkörtől! Így egyáltalán nem meglepő, hogy nálunk is könnyen elvadulnak és megtelepednek, mint pl. az észak-amerikai *O. humifusa*, ami nem lebecsülendő kockázatot jelenthet a homoki gyepeinkben. A galapagos-szigeteki *O. galapageia* tíz-tizennégy változatát írták le eddig, érdekes példaként a szigeti fajképződésre (10.5 cédula). A hengeres hajtású fügekaktuszok közül a *Cylindropuntia* (35) az USA délkeleti államaiban, Mexikóban és a karibi térségben honos. Sokszorosan elágazó hajtásain csökevényes levelek is megjelenhetnek. Egyes fajok (pl. *C. bigelowii*, 10.26d ábra) sűrűn álló horgas tövisei eltávolíthatatlanul bele-

ragadnak az állatok bundájába, bőrébe, az ember ruhájába. A növény nem is annyira magról, hanem a tapadó szártagokkal szaporodik. Sivatagi patkányok előszeretettel halmozzák fel a kaktusz szártagjait lakásaik védelmében. A *C. fulgida* (10.27 ábra) kis fává, akár 4 m magasra is megnő, szártagjai erősen göcsörtösek. Virágzása meglehetősen pontos időben, du. 3-kor kezdődik – állítólag akár „órát lehet állítani" hozzá.




**10.26 ábra. a:** *Leuenbergeria bleo* (Ecuador, D. Torres, virág: Kolumbia, G.C.J. Giraldo; CC BY-NC-SA), **b:** *Pereskia aculeata* (Brazília, J. Pereira, CC BY-NC), **c:** *Opuntia ficus-indica* (Marokkó), **d:** *Cylindropuntia bigelowii* (Kalifornia), **e:** *Pereskiopsis porteri* (Mexikó, M.O. Geraldo, CC BY-NC), **f:** *Tephrocactus articulatus* (Argentína, Rosario, CC BY-NC), **g:** *Maihuenia patagonica* (Argentína, T. Boland, CC BY), **h:** *Blossfeldia liliputana* (id. Papp L.), **i:** *Mammillaria carmenae*, **j:** *Astrophytum ornatum*, **k:** *Ferocactus wislizeni* (Arizona), **l:** *Lophophora williamsii,* **m:** *Stenocereus thurberi* (Arizona, ob1913, CC BY-NC), **n:** *Cephalocereus senilis* (Mexikó, A.P. Zárate, CC BY-NC), **o:** *Echinocereus stramineus* (New Mexico), **p:** *Epiphyllum oxypetalum* (Ecuador, nayerlyg, CC BY-NC).

**10.5 cédula: A növényvilág „Darwin-pintyei", a galapagosi fügekaktuszok**

*„I certainly recognise S. America in ornithology, would a botanist?"*
Darwin (1835)

Az adaptív radiáció, azaz egy faj egyedeinek szétterjedése és kisebb populációkra való széttagolódása, majd önálló alfajra vagy fajra való elkülönülése a speciáció sokat tanulmányozott formája. Egyik, mára ikonikussá vált esetét Darwin ismertette a Galapagos-szigetekről: a *Geospiza* nemzetségbe tartozó madarak (szigorúan véve nem is pintyek) egyetlen, 3 millió éve odajutott őstől kiindulva terjedtek szét a szigeteken, és az eltérő táplálkozási lehetőségektől vezérelve váltak el egymástól olyannyira, hogy mára már szaporodásban is izoláltak. Kevéssé ismert viszont, hogy a szigetvilág növényi példát is szolgáltat az eltérő körülmények közé jutó utódpopulációk szétválására. Darwin 1835-ben szállt partra Santiago szigetén és gyűjtötte be az első herbáriumi példányokat, amelyeket a botanikus J.S. Henslow írt le 1837-ben *Opuntia galapageia* néven. A kaktuszok azonban kevéssé kötötték le Darwin figyelmét: a naplójába írt (fent idézett) megjegyzése is mutatja, nem gondolta, hogy a növények a madarakéhoz hasonlóan érdekes és fontos biogeográfiai problémákat jelentenének. Ebben azonban – mint később kiderült – igencsak tévedett. A szigeteken élő fügekaktuszok elképesztő fenotípusos változatosságot mutatnak: magasságban négyszeres, a mag méretében és termésenkénti darabszámában százszoros különbségek is megfigyelhetők. Nagy a variabilitás a szártagok nagyságában, valamint a tövisek elrendeződésében és hosszában is. Az egyik populáció (*myriacantha*) tövisei 25 cm hosszúak – amit csak kevés kaktusz múl felül. Mindehhez érdekes földrajzi elkülönülés társul: a 14 eddig felismert taxon közül 13 egyetlenegy, közepes vagy nagy méretű szigeten fordul csak elő, kivétel a négyen is honos *helleri.* A taxonómusok azonban ma sem értenek egyet abban, hogy milyen rangot társítsanak az egyes populációkkal. Vannak, akik legalább hat fajról és azok alfajairól beszélnek, a másik szélsőséges vélemény pedig egyetlen egy fajt, ill. annak változatait (var.) tekinti „érvényesnek" (végül is mindegy, ez a humán faktor, amire már többször is utaltam ebben a könyvben). Mindenesetre az utóbbi mellett szól az a pár éves eredmény, hogy genetikailag rendkívül kicsik a különbségek közöttük! Ez azt a felfogást támogatja, hogy egyetlen, igen nagy fenotípusos plaszticitással rendelkező fajról lehet szó. Továbbá, a hibridizáció sem elhanyagolható, mutatva, hogy egymástól független evolúciós vonalakról még nem beszélhetünk. A szétsugárzás egyébként az utóbbi 2-3 millió évben ment végbe, amikor nemcsak az ökológiai viszonyok változtak (két tucatnyi glaciális periódussal a háttérben), hanem szigetek tűntek el, darabolódtak fel vagy éppen keletkeztek. Miután a kaktuszok élőhelyet és táplálékforrást jelentenek sokféle állat számára, nyugodtan állíthatjuk, hogy a szigeteken tapasztalt fajképződés a növényi-állati kodiverzifikáció egyik legszebb példája.



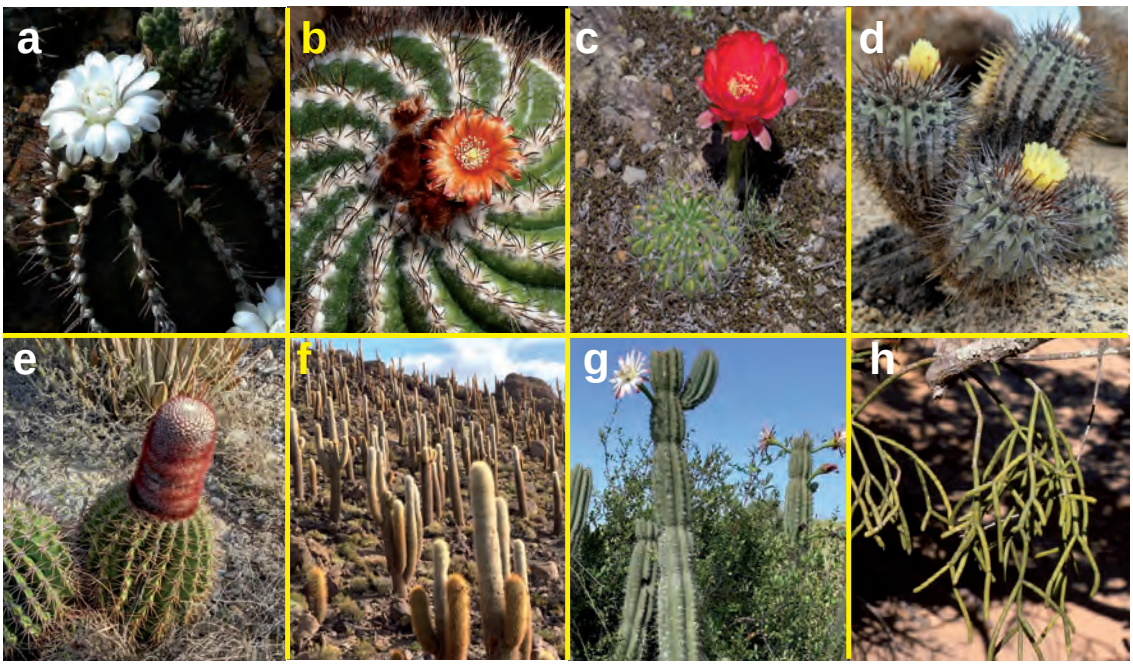
*Opuntia galapageia* rövid tövisű változat.

Termései láncszerűen egymásra fűzve jelennek meg a növényen. A cserjés, fás megjelenésű, szelvényezetlen szárú *Pereskiopsis* (10.26e ábra) lapított levelekkel rendelkezik, megőrizve a kaktuszok pleziomorf sajátságát – és nagyon eltérve a fügekaktusz rokonságtól. A *Tephrocactus* (10) fajok is különböznek a hengeres alaptípustól, szártagjaik gömb alakúak is lehetnek. Az argentín *T. articulatus* (10.26f ábra) tövisei, ha vannak, laposak, pergamenszerűek. A chilei-argentin *Maihuenia* (10.26g ábra) két faja adja a következő kládot: párnás növekedésű, nyálkatermelő, magashegységi növények – C3-as fotoszintézissel. Henger alakú, pozsgás, állandó leveleik miatt korábban *Pereskia*-rokonnak tartották őket – ma már látjuk, hogy kistestvérei a *Cactoideae* kládnak, ahova a kaktuszok döntő többsége tartozik. Náluk már teljesen eltűnik a levél, vagy csak a csíranövényeken jelenik meg, a szár – többnyire – erősen bordázott és tagolatlan, hengeres vagy gömb alakú és – többnyire – a talajhoz rögzül. Alapi helyzetben a törpe növésű *Blossfeldia liliputana* (10.26h ábra) van, az egyik, ha nem a legkisebb termetű kaktuszféle a maga 1,2 cm-es átmérőjével. Sziklarepedésekben, vízesések közelében él a magas Andokban – és se nem bordázott, se nem tüskés. Ráadásul gázcserenyílásból is kevés jutott neki. A többiek három, nagyjából egyforma fajszámú kládba sorolhatók. Az elsőnek a géncentruma egyértelműen Mexikóban van, 27 génusszal. A többség alacsony és gömb alakú, mint a *Mammillaria* (142, 10.26i ábra) vagy az *Astrophytum* (7, 10.26j



**10.27 ábra.** *Carnegiea gigantea* és *Cylindropuntia fulgida* a Sonorai-sivatagban (Saguaro National Park, Arizona).

ábra), amelyek egy része ún. mikroendemizmus, azaz nagyon kicsi az elterjedési területük. Éppen ezért erősen veszélyeztetettek, de nemcsak az élőhelyek zsugorodása, hanem a szenvedélyes gyűjtők illegális tevékenysége miatt is. A nagy termetűek, a hordókaktuszok, a *Ferocactus* (20) és az *Echinocactus* (5) nemzetségekben vannak. A *Ferocactus*-ok fiatalon még karcsúak, majd tömzsi alakot vesznek fel, s nagyon magasra, akár 5 méteresre is megnőnek. Virágon kívüli mézfejtőkben nektárt termelnek, ezzel hangyakolóniákat tartanak fenn. A sonorai *F. wislizeni* (10.26k ábra) tövisei vastagok és horgasak, és nem jó velük túl közeli kapcsolatba kerülni. Felnőtt korban a növény erősen a Nap felé dől, csak az árnyékos oldalon nő, és egy idő után egyensúlyát vesztve fel is borulhat. A *F. emoryi* tartja a kaktusztövisek hosszúsági rekordját: mértek már 32 cm-est is. A *Echinocactus*-okat erősen gyapjas termésük különíti el az előbbi génusztól, míg a mexikói Querétaro államban honos, és a pozsgásbarátok körében népszerű *Kroenleinia grusonii* különválásának okát a DNS-molekulákban kell keresni. A *Lophophora* (3) nem túlzottan nagy csoport, de egyik faja (*L. williamsii*, 10.26l ábra) peyotl néven annál ismertebb. Ez a tövis nélküli növény tele van pszichoaktív alkaloidokkal, melynek hatása már vagy 5000 éve ismert a közép-amerikai népek körében. A meszkalin előnyös sajátságai és fogyasztásának esetleges káros következményei vitatottak, a drog az USA-ban inkább csak vallási ceremóniákban engedélyezett, míg Kanadában szabadon termelhető és használható. A második nagy kládon dél-amerikai taxonok vannak alapi helyzetben, de helyüket pár elágazást követően északamerikaiak veszik át. Idetartoznak a legtermetesebb kaktuszok, megjelenésükben oszloposak, mint például a *Pachycereus pringlei*, Mexikó észak-nyugati államaiból, melynek legmagasabb lemért példánya 19,2 m volt 1 méteres átmérővel. Nem sokban marad el mögötte a sonorai *Carnegiea gigantea* (saguaro, 10.27 ábra) sem, amely általában 12–14 méteres magasságot ér el – de egy el nem ágazó egyede a feljegyzések szerint 78 láb, azaz csaknem 24 méter magas volt, amíg egy szélvihar ki nem döntötte 1986-ban! Mindkét faj lassan növekszik, évente kb. 10 centimétert, 70 évesen virágzanak és 150-200 évesen érik el a maximális termetüket. Kulcsfajnak számítanak, állatfajok tucatjai vannak valamilyen kapcsolatban velük: beporzóik rovarok, madarak és denevérek, húsos törzsükbe kisebb madarak vájnak odút, míg a nagyobbak az oszlopkarok között raknak fészket, egyes emlősök pedig vízszükségleteiket fedezik belőlük. Ez pedig már csak azért is lehetséges, mert az esős időszakban egy-egy kaktusz akár kéttonnásra is felszívhatja magát. A saguaro a legjobban tanulmányozott kaktuszfaj, sok mást is tudunk róla. Fehér virágait naplemente után nyitja, s akkor kezd nektárt termelni. Pollen is bőven képződik, hiszen egy virágban már csaknem 3500 porzót is megszámoltak. Húsos termése és magvai is ehetők. Sziluettje a vadnyugat egyik szimbólumává vált, és egyes filmekben olyan tájakon is megjelenik, ahol egyáltalán nem fordul elő. De meg kell említenünk egy harmadik, itt élő óriáskaktusz-fajt is, az orgonasípokra emlékeztetően sűrűn ágas, 7 m magas *Stenocereus thurberi*-t (10.26m ábra). Az ugyancsak oszlopos, mexikói *Cephalocereus* (13) fajok is megnőnek vagy 15 méterre. A *C. senilis* hosszú hófehér szőrzete (erősen módosult tövisei) fiatalon teljesen beboríthatja a növényt (10.26n ábra). Ez védelmet nyújt a túlzott hideg és a forróság ellen is, s közben rejtve tartja az alatta lévő normális töviseket. Az *Echinocereus* (sünkaktusz, 71) egy fajgazdag génusz, jóval alacsonyabb, sokszor csoportosan növő egyedekkel (10.26o ábra). Különlegességük a virág kialakulása: a bimbók a hajtás belsejében fejlődnek ki, s csak a virágzás kezdetén törnek ki belőle – melynek magyarázata feltehetőleg a fiatal virág hidegtől való megvédése. Ennél tovább csak a perui *Calymmanthium substerile* virága marad rejtve, s csak teljes virágzásban bújik elő. Az *Epiphyllum* (20) elterjedési területe átnyúlik Dél-Amerikába. Fánlakó (de nem levéllakó, vö. epifill mohák, 6. fejezet) növények, akár 6 métert elérő, szárnyalt oldalú hajtással, 15 cm-es virágokkal (10.26p ábra). A harmadik nagy kaktuszcsoport dél-amerikai; fajszámban ugyan kisebb az előzőnél, de ökológiai és morfológiai sokfélesége nagyobb. A gömbös vagy alacsony oszlopos növekedési típus több génuszra is jellemző. A *Gymnocalycium* (66) bimbói csupaszok, színes virágaiban a porzók két körbe rendeződnek (10.28a ábra). A *Parodia* (75) mé-




**10.28 ábra. a:** *Gymnocalycium stenopleurum*, **b:** *Parodia tuberculata*, **c:** *Lobivia cardesiana* (Bolívia, M. Lowry, CC BY-NC), **d:** *Copiapoa calderana* (Chile, C. Howard-Morton, CC BY-NC), **e:** *Melocactus intortus* (Puerto Rico, C. O'Neill, CC BY-NC), **f:** *Leucostele atacamensis* (Bolívia, baphomatt, CC BY-NC), **g:** *Cereus hildmannianus* (Uruguay, Erika06, CC BY-NC), **h:** *Rhipsalis teres* (Brazília).

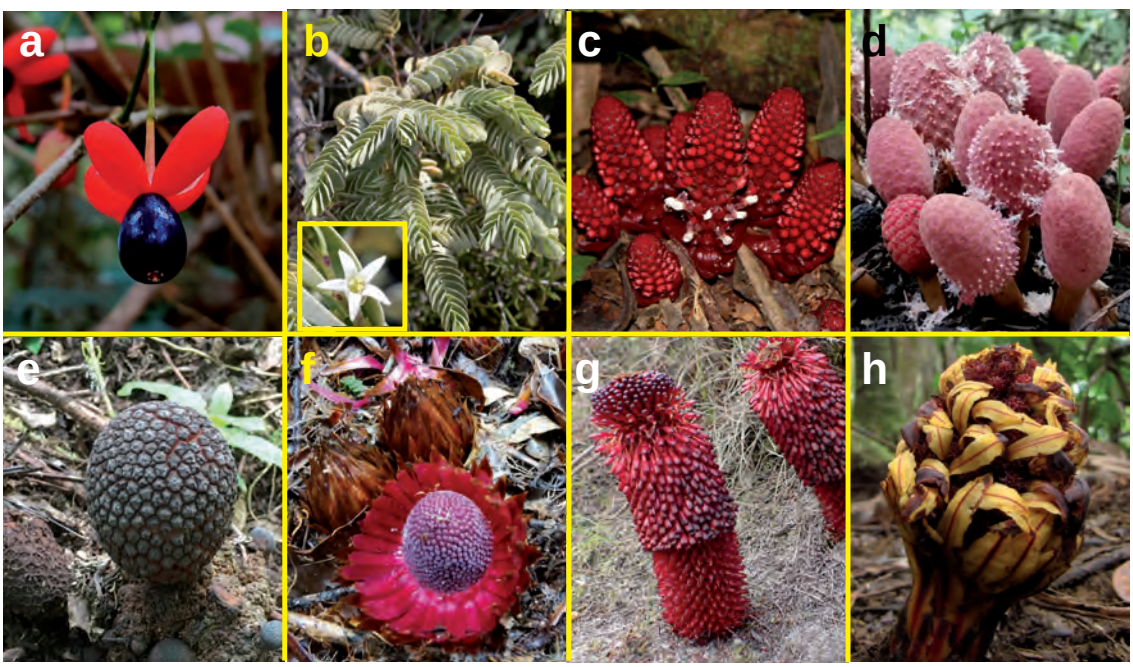
lyen bordázott, sűrűn tövises és csak egy vagy kevés virágot növeszt (10.28b ábra). Az elsősorban bolíviai *Lobivia* (28) fajok tölcséres virágai viszonylag nagyok, hosszú kocsányon jelennek meg (10.28c ábra). A *Copiapoa* (31) csoportosan növő, alacsony példányai a chilei Atacama sivatag túlélői (10.28d ábra). A *Melocactus* (dinnyekaktusz, 42) jellegzetessége a hajtáscsúcson kialakuló, néha nagyon magasra kiemelkedő, sűrűn gyapjas-sörtés „turbán", a cephalium, melynek areoláiból bújnak ki a kis virágok (10.28e ábra). Elterjedési területe a karibi térségig kiszélesedik, több, csak egy szigeten előforduló endemizmussal. A magas, oszlopos fajok délen sem maradnak el. A *Leucostele atacamensis* (10.28f ábra) Chile, Argentína és Bolívia 10 méterre is megnövő erőteljes, sűrűn bordázott növénye. Tövisei igen hosszúak, törzse annyira fás, hogy bútor is készülhet belőle. A *Cereus* (34) génuszból vált ki, amelyben még magasabbra növő fajok is akadnak. Törzsükön kevés, erősen kiálló borda húzódik végig, a virágok nemcsak a csúcson, hanem oldalt is megjelenhetnek (10.28g ábra). A *Rhipsalis* (43) Dél- és Közép-Amerikában is honos. Epifitonok vagy sziklalakó életmódúak, erősen tagolt, vékony, hengeres szárral, apró virágokkal (10.28h ábra). Elsősorban esőerdőkben, és nem sivatagokban élnek. Egy faj, az amerikai *R. baccifera* Afrikában, sőt Srí Lankán is jelen van – ezeket a populációkat külön alfajokként kezelik. Az óvilági előfordulások valamikori behurcolás eredményei lehetnek, a kérdés csupán az, hogy korai utazók vagy madarak voltak-e a terjesztők. Az utóbbi mellett szól, hogy a *Rhipsalis* magvait általában madarak terjesztik. Egy másik fánlakó, közeli rokon csoport a délkelet-brazíliai *Schlumbergera* (7), benne a közismert *S. truncata* (karácsonyi kaktusz, régi nevén *Zygocactus truncatus*). Száruk villásan elágazó, szártagjaik laposak vagy hengeresek. Virágaik hosszúkásak, zigomorfiába hajlók.

## *Santalales (2464)*

A szuperasterid klád következő csoportjának belső viszonyai: {*Olacaceae* {*Balanophoraceae* {*Mystropetalaceae* {{*Opiliaceae*, *Santalaceae*}{*Loranthaceae* {*Misodendron*, *Schoepfiaceae*}} – vagyis a korábbiakhoz képest a linnéi osztályozás kevesebb családot kezel, így kládból is kevesebb van (Zuntini et al. 2024). Ez különösen az *Olacaceae*-t és a *Santalaceae*-t érinti, amelyeket a taxongyártók előszeretettel osztanak fel kisebb családokra. Némelyik taxon monokladisztikussága még kérdéses, úgyhogy valószínűleg lesznek változások a közeljövőben. Túlnyomórészt fán vagy gyökéren élősködő növények, de ez az életmód csak később jelenik meg a kládon – s ezzel párhuzamosan eltűnik gyökereikről a mikorrhiza. Az alapi helyzetű *Olacaceae* növényei még nagyrészt „normális" fák és cserjék, vagyis a tápanyagelszívás képessége a klád egyértelmű szünapomorfiája. Saját gyökerüket szívószervek (haustorium) helyettesítik, részben vagy egészben, ezek ha-

tolnak be a gazdanövény szervezetébe. Az élősködés legkülönbözőbb módozatait fejlesztették ki az evolúció során (10.6 cédula): a fotoszintetizálni tudó félparaziták leginkább vizet, az erre képtelen holoparaziták szerves anyagokat is elszívnak a gazdanövénytől. Ennek hatékonyságát jelzi, hogy egyes fajok fává nőnek, és bőven meghaladják a 10 m-es magasságot. A virág többnyire apró és pártakör nélküli, de feltűnő, élénk színű is lehet. A magot gyakran ragadós bevonat borítja.

*Olacaceae* (184). Egységes kládként, vagy 7 kisebb klád lépcsőzetesen leágazó sorozataként is jelentkezik a különféle elemzésekben – most az elsőt követjük, a hetes sorozatra pedig egy-egy génuszt kiemelve utalunk. Fák, cserjék vagy liánok pántrópusi elterjedéssel, a déli félgömbön a meleg mérsékelt övben is megjelennek. A *Strombosia* (11) virágai aprók, öttagúak, az ágakon fejlődnek, termésük csonthéjas, húsos pericarpiummal. A *S. pustulata* a közép-afrikai esőerdők egyik gyakori fája, akár 35 m magasra is megnő. Sárgás-rózsaszínes fája igen kemény, a termeszeknek is ellenáll. Génuszának egyetlen faja az *Erythropalum scandens* (10.29a ábra), indokínai elterjedésű, kacsokkal kapaszkodó fásszárú kúszónövény, apró virágokkal. Érett termése vörös szeletekre hasad, felfedve az egyetlen indigókék magot. Levelét Vietnamban salátaként fogyasztják. Az *Octoknema* (14) a trópusi Afrika kevéssé ismert nemzetsége. Örökzöld, kétlaki cserjék vagy magas fák; női virágaik fürtös virágzatban, a porzósak füzérben állanak, termésük csontár. Az *O. borealis* kérge gyógyszer, fája pedig sokféleképpen hasznosul. A *Ximenia* négy fajából a *X. americana* az egész trópusi világban jelen van, elsősorban a szavannák kis fája vagy kúszónövénye. Szilvaszerű termése ehető, magjából sokféleképpen hasznosítható olaj vonható ki. Fakultatív félparazita, azaz a gyökerével más fajokra szívódhat – de enélkül is megvan. Mindenesetre jól mutatja a tendenciát az élősködés felé, ami majd felerősödik a *Santalales* többi ágán. Az *Aptandra* (4) fajok kétlaki liánok, horgas tövisekkel kapaszkodnak, színes csészéjük kiszélesedett. Esetükben még bizonytalan, hogy vannak-e félparaziták közöttük. A *Coula* monospecifikus génusz, a *C. edulis* a trópusi Ny-Afrika örökzöld fája, diószerű termését nagy becsben tartják. Az *Olax* fajgazdag (52) nemzetség a trópusokról, két sorban álló levelekkel, kicsiny virágokkal, benne 3–5–6 sziromlevéllel, 3-as alapszámú termő- és porzótájjal. Termésük csontár. Az *O. scandens* 5 méteres, erősen tövises kúszónövény, leveleit Indiában régóta gyógyhatásúnak tartják számtalan betegség ellen. A DNy-Ausztráliában élő *O. phyllanthi* (10.29b ábra) már félparazitának tekinthető, hiszen fotoszintetizál, de szívógyökereivel sok mást faj gyökerére is rácsatlakozhat. Áldozatai között rokonok, a *Santalales* fajai is szerepelnek (pl. az *Exocarpos* génuszból), azaz parazita élősködik egy másik élősködőn (hiperparazitizmus). Sőt mi több, ezen faj egyik egyede elszívhatja a vizet egy másik egyed gyökeréből is, ha úgy adódik, amit autoparazitizmusnak nevezünk (10.6 cédula).




**10.29 ábra a:** *Erythropalum scandens* (India, C. Gonsalves, CC BY), **b:** *Olax phyllanthi* (Ny-Ausztrália, K. Nicolson, CC BY), **c:** *Balanophora fungosa* (Thaiföld, Wangworn Sankamethawee, CC BY-NC), **d:** *Helosis cayennensis* (Ecuador, B. Tomalá, CC BY-NC), **e:** *Corynaea crassa* (Costa Rica, A.M. Bradford, CC BY-NC), **f:** *Langsdorffia hypogaea* (Bolívia, J. Balderrama, CC BY-C), **g:** *Mystropetalon thomii* (Dél-Afrika, amandadixon, CC BY-NC), **h:** *Hachettea austrocaledonica* (Új-Kaledónia, hervevan, CC BY-NC).

**10.6 cédula: Egy bevált életforma, az élősködés**

Az ember szempontjából az élősködés nem túl szép dolog: egy másik élőlénnyel közeli fizikai kapcsolatba kerülni, együtt élni, annak táplálékát vagy testnedveit elvonni, és szervezetét huzamos időn át károsítani visszatetszőnek hat. Az evolúció azonban „más véleményen van", és évmilliók során az élősködés számtalan formáját alakította ki – bizonyítva, hogy nagyon is „megéri" rátérni erre az életformára. Weinstein & Kuris (2016) összesítése szerint az állatvilágban a parazitizmus legalább 223 egymástól független vonalon alakult ki, és ennek eredményeként a ma élő fajok csaknem fele élősködésből tartja fenn magát. Az eddig leírt kb. 150.000 gombafajból is legalább 10,000 tekinthető élősködőnek, nem kis részük betegségokozónak is – és akkor még nem említettük az egysejtű eukarióták különféle csoportjait, a baktériumokat és a vírusokat. Ezekhez képest a növények visszafogottnak tűnnek, bár az élősködés náluk is felbukkan sok vonalon és változatos formában. A 3.4 cédula már bemutatta, hogy legalább 120 vörösalgafaj kényszeríti rokonait, hogy szaporodásába „besegítsen". A zöldalgák között is vannak élősködők, mint például a *Trebouxyphyceae*-be tartozó *Helicosporidium* és *Coccomyxa* (107. oldal), valamint a *Cephaleuros* nemzetség (108–109. oldal). A mohák körében viszont igazi ritkaság az élősködés (*Aneura mirabilis*, 142. oldal), és érdemes elfelejteni azt a gyakori kitételt, hogy a „sporofiton élősködik a gametofitonon". A harasztok körében egyáltalán nincsenek paraziták, esetükben pedig azt a félreértést kell tisztázni, hogy az epifiton fajok élősködők lennének.
A nyitvatermőknél egy nevezetes élősködő ismert, a *Parasitaxus ustus* (271. oldal). A zárvatermőknél viszont bőven találunk élősködőket, amelyek két teljesen különböző stratégiát követnek. Az első típusba a gombákra utalt fajok tartoznak. Leake (2005) becslése szerint kb. 400 klorofill nélküli (vagy nem funkcionális kloroplasztiszú) fajt ismerünk, amelyek mindent a velük együtt élő gombáktól, rajtuk keresztül más virágos növényektől vesznek el. Ilyen obligát miko-heterotróf növényeket bőven találunk az egyszikűek között (pl. klorofill nélküli orchideák, *Burmanniaceae, Thismiaceae, Petrosaviaceae*), és a fent említett mohafaj is ebbe a sorba illeszkedik. Régen szaprofitonnak tekintették mindet – ma tudjuk, ennél semmi sem állhat távolabb az igazságtól. Jóval több, kb 30.000 fotoszintetizáló faj részlegesen van gombákra utalva, például csírázáskor (az orchideák döntő többsége), mert fejlődésük későbbi szakaszában már többé-kevésbé függetlenednek tőlük. A második típusba a haustoriumot fejlesztő és azzal más zárvatermők hajtásrendszerébe hatoló növények tartoznak, kétszikűek mindannyian. Nickrent (2020) csak ezeket tekinti igazi élősködőnek. Adatai szerint ez a típus 12-szer alakult ki egymástól filogenetikailag távol eső vonalakon, és 4750 faj képviseli, ebből 2428 van a *Santalales*-ben, és 2100-nál több az *Orobanchaceae*-ben (638. oldal). Kisebb részük klorofillmentes (-szegény) holoparazita, nagyobbik részük fotoszintézisre képes félparazita. Gyakran egy másik élősködő fajhoz tartozó növénybe fúrják szívógyökereiket, ezt nevezzük hiperparazitizmusnak. Ekkor a lánc közepén elhelyezkedő szervezet egyszerre gazda és élősködő. Bár az élősködés alapértelmezésben két különböző, huzamosan együtt élő faj kapcsolata úgy, hogy az egyik kárt okoz a másiknak (Rózsa & Garay 2023), egyes szerzők autoparazitizmusnak nevezik azt, amikor egy faj egyede ugyanannak a fajnak egy másik egyedével, esetleg saját magával lép kontaktusba. Ezt tekinthetjük akár jóindulatú támogatásnak vagy botanikai kannibalizmusnak is. Inkább az első megfogalmazás találó, hiszen ez a fajta kapcsolat az erőforrások átrendeződését szolgálhatja, amit jól ismerünk a klonális növények köréből is.

*Balanophoraceae* (41). Obligát gyökérparazita, klorofill nélküli fajokat összesítő klád, 16 génusszal. Színük vöröses vagy barna, fürtben álló virágaik végletesen leegyszerűsödtek, s néha összesen csak 50 sejtből (!) állnak. A virágzat a föld alatti gumóban kezd kifejlődni, csak később jut ki a felszínre. Először sokszögű pikkelyek vagy bibircsek burkolják, majd azok felszakadásával láthatóvá válnak a virágok. Beporzóik többnyire rovarok. Termésük csontár vagy makk. Külsejük meghökkentő, változatos, de leginkább gombákra emlékeztetnek, különösen fiatal állapotban. A *Balanophora* (24, 10.29c ábra) fajok a trópusi Afrikától a csendes-óceáni szigetekig élnek, esőerdei fákon élősködnek. Igen kellemetlen illatot árasztó, kétlaki növények. A *Helosis* (10.29d ábra) két faja amerikai, a harmadik Malajziában honos. A virágok pár milliméteresek, talán a legkisebbek az egész növényvilágban. A dél-amerikai *Corynaea crassa* (10.29e ábra) gazdában nemigen válogat, kékesszürke vagy vöröses gömbök képében jelenik meg először a felszínen, majd megnyúlik, és kiszabadulnak a virágok. Neve (perui viagra) elárulja, milyen hatást tulajdonítanak neki. A *Thonningia* és a *Langsdorffia* (10.29f ábra) leginkább egy prótea virágzatát juttatja eszünkbe.

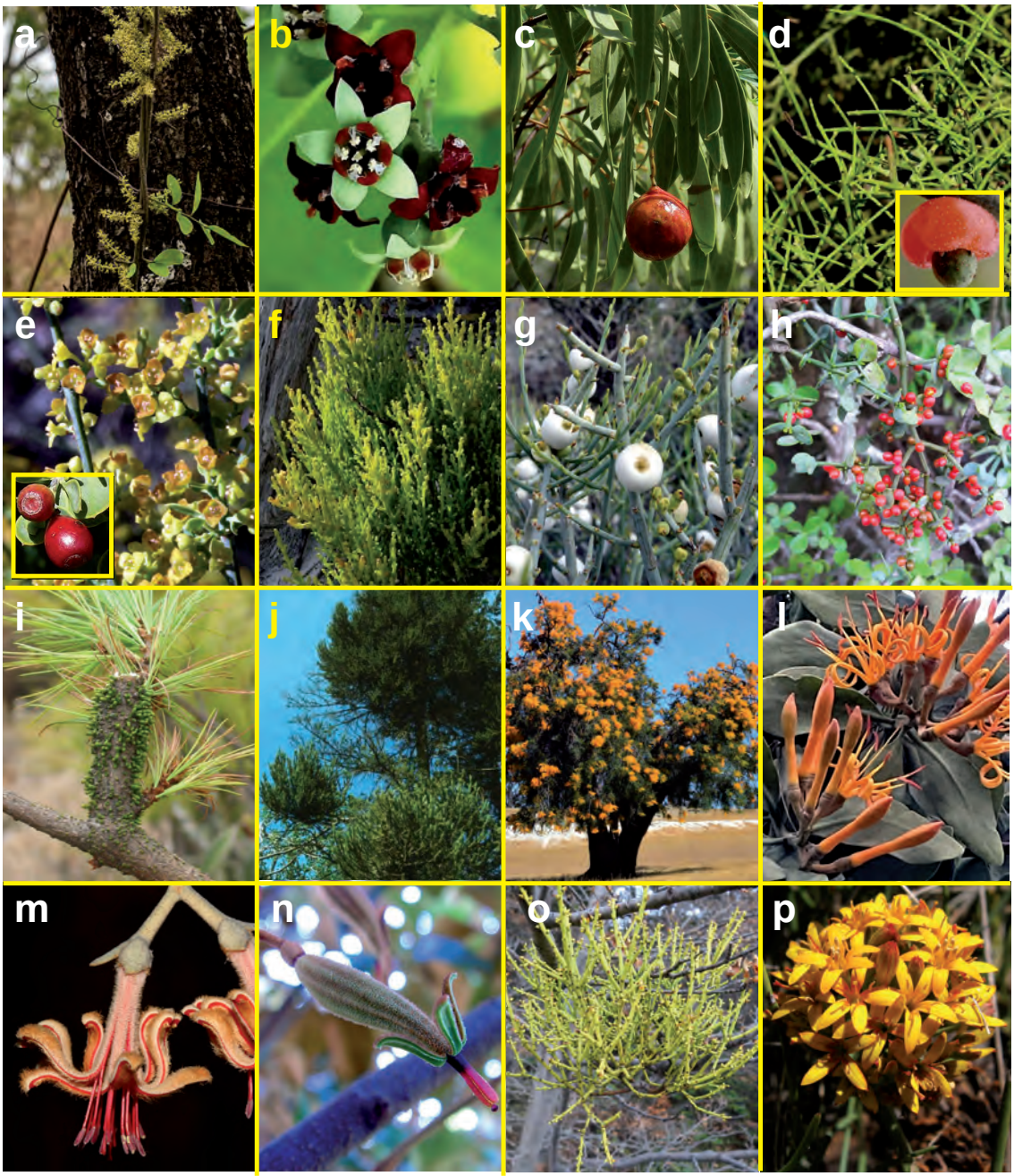
*Mystropetalaceae* (3). Minden faj külön génuszban. Elterjedésük igencsak elszigetelt: dél-afrikai, új-kaledóniai és új-zélandi – azaz gondvánai reliktumok. Sok szempontból megegyeznek az előzőekkel, de újabban kiderült, hogy külön kládot, ezáltal egy saját fejlődési vonalat jelentenek. Míg a *Balanophoraceae* növényei igen gyorsan változtak molekulárisan, ebben a csoportban igen alacsony volt a mutációs ráta. A *Mystropetalon thomii* (10.29g ábra) virágzatában vegyesen van jelen mindkét nem, vagy csak termősek vannak benne. Illatanyaguk rágcsálókat vonz, ők is porozzák be. A *Hachettea austrocaledonica* (10.29h ábra) kis termetű növény, akár a többiek, sűrűn álló levelekkel, megjelenésében ananászra emlékeztet. Kétlaki, a hím virágzat sárga, míg a női bíboros színezetű.

*Opiliaceae* (38). Pántrópusi fák, kétsoros levelekkel, rajtuk alig látható erezettel, cisztolit csomókkal. Bizonyos mértékig mind élősködő. Apró, egy pártakörös, redukált virágaik barkaszerű virágzatban csoportosulnak. A 12 génuszból néhányat említünk meg. Az *Opilia* egyik faja paleorópusi, a másik kelet-afrikai. Az első az *O. amentacea* (10.30a ábra) örökzöld fás növény, igen változatos megjelenésben, a 30 m-t elérő liántól kisebb fáig. Virágzatai részben a levelek hónaljából nőnek ki, a termés sárga színű csontár. Levele salátaként és gyógyhatású anyagok forrásaként is szóba jön. A *Champereia manillana*-t hamis olíva néven sokfelé termesztik DK-Ázsiában. Amerika trópusain csak egy génusz (*Agonandra*) 10 faja él; cserjék és igen magas fák is vannak közöttük. Az amazóniai esőerdők fája az *A. brasiliensis* sokszor esik favágók áldozatául: értékes fája sokféleképpen hasznosítható az iparban.

*Santalaceae* (szantálfafélék, 990). Jól felismerhető csoportjaikat a linnéi osztályozások hét kisebb családra bontják vagy egységesként kezelik – itt az utóbbit választjuk, hiszen így is teljesül a monokladisztikusság kritériuma. A génuszok száma 44. Meglehetősen sikeresek, kozmopolita elterjedésűek, de a szaharai és mongóliai-kínai sivatagokból, valamint a holarktikus régióból hiányoznak. Alapállapotban gyökérparaziták, de a kládon belül három vonalon kialakult a szárparazitizmus is. A *Santalum* (szantálfa, 17) fajai Indonéziától és Ausztráliától keletre, a polinéz szigetvilágig és Hawaiiig honosak, mindannyian örökzöld gyökér- és félparaziták. A gazdanövény (fák és akár lágyszárúak, pl. *Atriplex*) gyökerét valósággal átölelik haustoriumukkal; ez a „kímélő" módszer a génusz sajátsága. A *S. album* a legnevezetesebb közülük; Indonéziából került át több ezer évvel ezelőtt Indiába, ahol széles körben el is terjedt – de vadon ma már alig fordul ott elő. Illatos fája egyes vallások, így a hinduizmus rituáléiban nélkülözhetetlen. Termesztése – érthető módon – eléggé nehézkes, fája az egyik legdrágább a világon. Virágai kicsinyek, négy vagy öttagú csészéje először világoszöld, majd megbarnul (10.30b ábra). Vékony húsú csontáras termése ehető. Talán még nála is jobbnak értékelik az ausztráliai sivatagokban és egyéb száraz területeken élő *S. acuminatum* (10.30c ábra) termését. Íze kissé fanyar, a barackéra emlékeztet. Az *Exocarpos* (28) hazája DK-Ázsia és Ausztrália. Cserjék vagy alacsony fák, egyes fajok elvesztették levélzetüket, s a hajtások fotoszintetizálnak (pl. *E. aphyllus*, 10.30d ábra). Áltermésük húsos része kisebb a magnál – innen az elnevezés. A mediterrán tájakon találkozhatunk az *Osyris* (6) egyik fajával, az apró, sárgásfehéres virágú *O. alba*-val (10.30e ábra). Sűrűn ágas alacsony cserje, önállóan is életképes. Hasonló hozzá, de jóval magasabb a dél-afrikai *O. compressa* (termés: 10.30e ábra), szintén fakultatív félparazita. Az *Exocarpos* és az *Osyris* fajok más *Santalales* növények gazdái is lehetnek. A legnagyobb nemzetség a nálunk is megtalálható *Thesium* (zsellérke, 360/4), melynek géncentruma egyértelműen Dél-Afrikában van (pl. *Th. fragile*, 10.30f ábra), de Ázsiában is sok faj képviseli. Gyökérparazita lágyszárúak, apró, hosszúkás vagy pikkelyszerű levelekkel, kis virágokkal, makkocska terméssel. A molekuláris vizsgálatoknak köszönhetően sok, korábban máshova sorolt faj került ebbe a génuszba, mások viszont kikerültek innen és új nemzetségnevet kaptak (pl. a dél-afrikai *Lacomucinaea lineata* [10.30g ábra], Fokföld és Namíbia erősen mérgező, fehér termésű növénye). Az obligát hajtás- és félparazita *Viscum* (113/1) ízelt, törékeny, villásan vagy örvösen elágazó hajtásairól és jelentéktelen, erősen redukált virágairól ismert. Erősen toxikus minden faja. Főleg paleotrópusiak, különösen Madagaszkáron bontakoznak ki nagy változatosságban, nálunk a *V. album* (fehér fagyöngy) gyakori. A kínai *V. nudum* eljutott a levéltelenség határáig, levelei alig 1 mm hosszúak, így az átlagosnál jobban van gazdáira (pl. nyár, körte) utalva. A dél-afrikai *V. crassulae* (10.30h ábra) valószínűleg az egyetlen kertészetileg is érdekes hajtásparazita, amit az élénkvörös termésének köszönhet. Ehhez azonban először a gazdanövény, *Portulacaria afra* (465. oldal) sikeres megtelepítése szükséges. Nevezetes „ultraélősködőket" találunk az északi félgömbön elterjedt *Arceuthobium* (30) génuszban. A himalájai *A. minutissimum* (10.30i ábra) teljes egészében a gazdanövény törzsében él, kívülről csak az apró virág, majd a termés látható. Az észak-amerikai *A. campylopodum* női virága a pollent nektárcseppel fogja fel, ami inkább nyitva-, mint zárvatermő sajátság! Az *A. americanum* (10.30j ábra) jól példázza, hogy az élősködők (az ember szempontjából) nagy károkat is okozhatnak. Észak-Amerika erdeiben oly nagy menynyiségben telepszenek meg a fenyők koronájában, hogy el is pusztítják azokat – óriási, évi több millió köbméternyi veszteséget okozva az erdőgazdaságoknak. Persze ezzel elérik saját végzetüket is, azaz „maguk alatt vágják a fát". Európában az *A. oxycedri* fordul elő a *Juniperus oxycedrus* élősködőjeként. A mexikói *Phoradendron durangense* és a *P. falcatum* kizárólag közeli rokonokon, a génusz más fajain hajlandó élősködni – van választék, a nemzetség összfajszáma ugyanis 266, mind a trópusi-meleg mérsékelt Amerika lakója. Esetük kimeríti az obligát hiper-, rokon-, fél- és szárparazitizmus összes kritériumát. Időnként erősen megritkíthatják gazdafajaik populációit.

*Loranthaceae* (1050). Ugyanúgy monokladisztikus csoport, mint a hasonló méretű *Santalaceae* – még több génusszal (71), de a további kis családokra bontást itt kevéssé erőltetik. Három kivétellel mind szárparazita. Átellenes, vastag leveleik, nem ízesülő száruk, redukált csészelevelű, hosszú, csöves, színes, kétivarú virágaik megkülönböztetik az előző csoporttól. Termésük húsos és ragadós, madarak terjesztik. Elsősorban trópusiak,

kevés mérsékelt övi képviselővel. A kládon belül alapi helyzetben a délnyugat-ausztráliai *Nuytsia floribunda* (10.30k ábra) 10 m-es fává növő, gazdában egyáltalán nem válogató gyökérparazita áll. Szívógyökereinek rendszere elérheti a 150 m-es hosszúságot. Termése is eltér a többségétől, szárnyas és száraz, szikleveleinek száma pedig 3 (–6)! Egyidejűleg sok növényre rákapcsolódik, „feladatukat megosztva így kíméli" azokat.




**10.30 ábra. a:** *Opilia amentacea* (Mozambik, B. Wursten, CC BY-NC), **b:** *Santalum album* (Tajvan, Ping an Chang, CC BY-SA 4.0), **c:** *S. acuminatum* (Ny-Ausztrália), **d:** *Exocarpos aphyllus* (Ny-Ausztrália), **e:** *Osyris alba* (Itália, termés: *O. compressa*, Dél-Afrika), **f:** *Thesium fragile* (Dél-Afrika), **g:** *Lacomucinaea lineata* (Dél-Afrika, T. Koffel, CC BY), **h:** *Viscum crassulae* (Dél-Afrika, seanaltern, CC BY-NC), **i:** *Arceuthobium minutissimum* (Bhután, Darabant A., CC BY), **j:** *A. americanum* (Manitoba), **k:** *Nuytsia floribunda* (Ny-Ausztrália, M. & C. Beamish, CC BY-NC), **l:** *Psittacanthus calyculatus* (Mexikó, R. White, CC BY-NC), **m:** *Amyema nestor* (Ny-Ausztrália, R. Davis, CC BY-NC), **n:** *Taxillus yadoriki* (Japán, Loasa, CC0), **o:** *Misodendrum punctulatum* (Argentína, M.R. Silva, CC BY), **p:** *Quinchamalium chilense* (Chile, pabloendemico, CC BY 2.0).

**10.7 cédula: Névadó génuszok**

Megszokhattuk, és többször részleteztük is (vö. 5.4 cédula), hogy nemzetségek százainak az elnevezése botanikusok vagy más fontos személyiségek nevét őrzi. Azt viszont még nem vizsgáltuk meg, hogy maguk a génusznevek szerepelnek-e egyéb dolgok elnevezésében. Érdekes kérdés például, hogy hány növénytani témájú folyóirat viseli valamely növény nevét. Nos, nem sok. Valószínűleg nem a parazita életforma „dicsérete", hanem inkább feltűnő megjelenésének köszönhető, hogy a nyugat-ausztráliai botanikusok lapját Nuytsiának keresztelték el – mely mögött persze egy személynév, a holland felfedező P. Nuyts áll. Egy indiai botanikai periodikum neve Nelumbo, tavaly már a 66. kötete is megjelent. A hondurasi kiadású, agrobotanikai témájú Ceiba nagy eséllyel egy trópusi amerikai génusznak felel meg. A Linnaea már a 19. században megszűnt, ma már nem emlékeztet sem Linnére, sem a róla elnevezett *Linnaea*-ra. A Rhodora, a New England Botanical Society lapja jól van, neki viszont a névadója, a *Rhodora* szűnt meg és olvadt bele a *Rhododendron*-ba. A texasi botanikusok lapja egykoron a Sida (*Malvaceae*) névre hallgatott, ma helyette egy nyolc szavas címe van. A Willdenowia és a Blumea hátterében egyformán áll egy nemzetség és a nevet adó botanikus is. A Camellia Journal az amerikai Camellia társaságé. A továbbiak már nem kifejezetten botanikai témájúak: a Heliconia Kanadában jelenik meg, és kalandtúrások lapja, a brit Quercus egy nemrég indult lap fafaragók és asztalosok számára. Többet már a ChatGPT segítségével se találtam.

A déli félgömb karácsonyán igen bőven virágzik a rovarok nagy örömére. Nevét egy újság is viseli (10.7 cédula). A következő két leágazáson levő *Atkinsonia ligustrina* (Ausztrália keleti oldalán élő alacsony cserje) és *Gaiadendron punctatum* (Közép- és Dél-Amerika) is gyökérparazita, de ezt az életformát a többiek szárélősködésre cserélik. Jó néhány nagy fajszámú nemzetség van a kládon, így az óvilági *Macrosolen* (50), a közép- és dél-amerikai *Psittacanthus* (120), valamint az *Amyema* (95), a Maláj-félsziget, Ausztrália és a pacifikus szigetek génusza. A *Macrosolen parasiticus* indiai cserjefaj, kocsánytalan virágai többszínűek, íveltek. Linné eredetileg élősködő loncként (*Lonicera*) írta le. A *Psittacanthus* fajok virágai nagyok (10.30l ábra), feltűnő sárga vagy vörös színben pompáznak, szívógyökereik sűrű fonadékot alkotnak. Életciklusukat jól ismerjük, a mag megtapadását követően az első levél öt hónap múlva jelenik meg, a virágzásra négy évet kell várni. Megporzóik kolibrik és énekesmadarak. A termés érlelése még egy évbe telik. Az *Amyema nestor* (10.30m ábra) is epifiton félparazita Ausztrália sivatagos területeiről – sok rokonával ellentétben megválogatja a gazdanövényeket, s csak *Acacia* fajokat támad. A trópusi Afrika *Globimetula* fajai obligát hiperparaziták, szintén erősen igényesek és csak a génuszon belülről választanak gazdát. A *Loranthus* (9) eurázsiai elterjedésű, nálunk a *L. europaeus* (sárga fagyöngy) él. Korábban fajok százait sorolták ide, de java részük más nemzetségekben kapott helyet. A *Taxillus* (38) fajok lehetnek más szantálfafélék gazdái és félélősködők is egyben. Nem válogatósak, a koreai-japán *T. yadoriki* (10.30n ábra) több száz egyedes populációjában például kimutatták, hogy a nyitvatermőket és zárvatermőket egyaránt kedveli, s legalább 40 különböző fajon fellelhető.

*Misodendrum* (8). Dél-Amerika mérsékeltebb klímájú vidékein, Chilében és Argentínában előforduló növények. Kétlakiak, a *Nothofagus* (507. old.) szárparazitái (10.30o ábra). Saját száruk igen vastag, ellenben leveleik erősen redukáltak. Virágzatuk fürt vagy füzér, virágaik aprók. Termésük szütyő, tollas függelékekkel – így ezek az egyetlen széllel terjedő félparaziták. Hiperparazita kapcsolataik nincsenek.

*Schoepfiaceae* (50). Közép- és Dél-Amerikában, illetve Indokínában fordulnak elő, három nemzetségük van. Gyökérparazita, lágyszárú évelők vagy kisebb cserjék. Virágaik kicsik, kétivarúak, és jól mutatják a heterosztília jelenségét: a rövid porzós virágok csövesek, a hosszú porzósak kissé felfújtak. Általában ez az önmegtermékenyítést teszi lehetetlenné, de jelen esetben a növények önbeporzók is lehetnek.A *Quinchamalium chilense* (10.30p ábra) különleges példája az összevonásnak: korábban 21 külön fajnak tekintett populációiról kiderült, hogy valójában egy, morfológiailag nagyon változékony faj részei. Évelő, rizómás növény, pentamer virágai a hajtás végén csomóban fejlődnek.

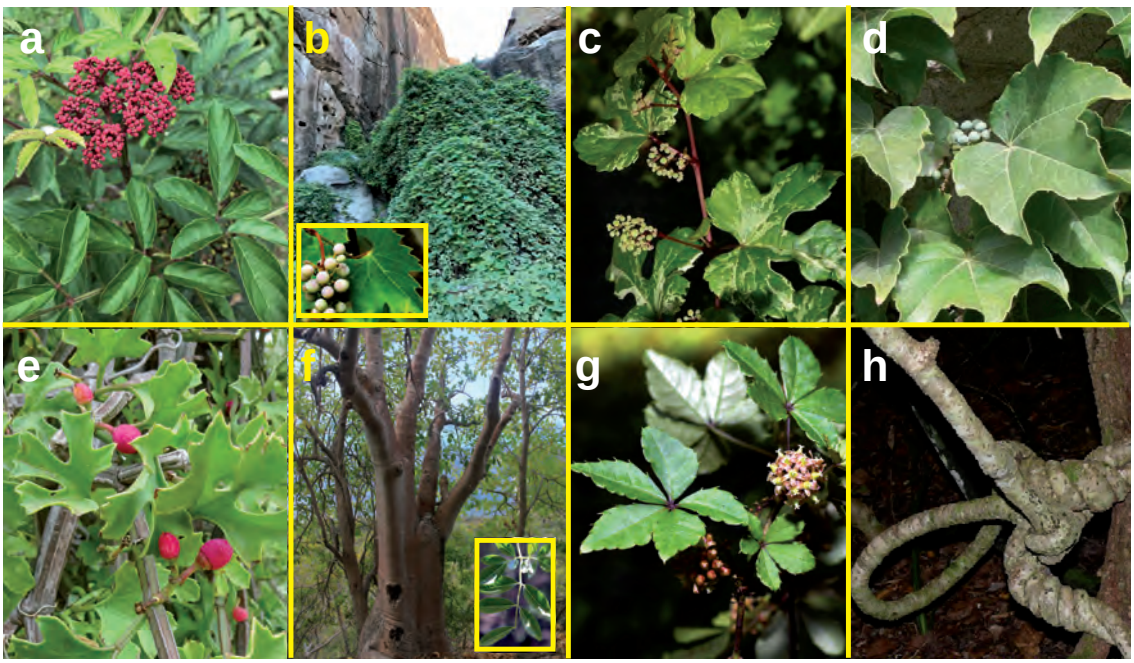
### *10.4.1 Rosidae (102.006)*

A valódi kétszikűek két nagy csoportjának az egyike. Összetétele nem volt mindig egyértelmű az Angiosperm Phylogeny Group különféle osztályozásaiban, és a filogenetikai eredmények sem voltak egybehangzóak. Mindeddig a *Saxifragales*-t egyértelműen kizárták belőle, míg a *Vitaceae* (linnéi osztályozásokban a *Vitales* rend egyetlen családja) hol belül, hol testvércsoportként kívül szerepelt (de Queiroz et al. 2020). Moore et al. (2010) elemzése szerint a superrosid klád alapi helyzetében bukkan fel a *Saxifragales*-szel együtt. Zuntini et al. (2024) vizsgálata ezen lényegesen változtatott, ugyanis a *Saxifragales* beljebb került, mint a *Vitaceae* – és javaslatuk alapján mindegyik része a rosid kládnak. Az új topológiához tartjuk magunkat, és eszerint módosítjuk a *Rosidae* korábbi meghatározását:

**Definíció:** A *Rosidae* a legnagyobb koronaklád amiben benne van a *Rosa cinnamomea*, de hiányzik belőle a *Viscum album*, a *Stellaria media*, a *Berberidopsis corallina*, a *Helianthus annuus*, a *Dillenia indica* és a *Gunnera perpensa* (de Queiroz et al. 2022 után, módosítva). Talán túl részletes is ez a felsorolás, a 9.6 ábra kladogramja alapján elegendő lenne csak a *Viscum album*-ot (*Santalales*) és – a biztonság kedvéért – a *Stellaria media*-t (*Caryophyllales*) kizárni. A *Vitaceae* és a *Saxifragales* tehát része a kládnak.

## *Vitaceae (szőlőfélék, 1000)*

Pántrópusi és meleg mérsékelt övi növények, 16–17 nemzetségben. Hosszú nyelű leveleik változatos alakúak, épek, de gyakran lebenyesek, tenyeresen tagoltak vagy összetettek. A virágzat többnyire fürtszerű vagy bugás, benne sok apró virággal. A magházban – általában – két rekesz, mindegyikben két magkezdemény van, termésük bogyó. Életformájuk nagyrészt fás szárú lián, a levelekkel átellenben álló kacsokkal kapaszkodnak. A csoport híres a nagy genomméretbeli változatosságáról, tízszeres különbségek is előfordulnak. Alapi helyzetben a *Leea* (39) nemzetséget találjuk. Paleotrópusi lágyszárúak vagy fák, összenőtt porzókkal, a termőben három rekesszel, egyenként csak 1 magkezdeménnyel. Elkülönülésüket a klád többi nemzetségétől a kacsok hiánya és szárnyalt levél is mutatja. Fájuk szerkezete azonban a szőlőket idézi. Rovarok vagy nektármadarak porozzák be őket, az önbeporzást dichogámia (egy virágban egyszerre csak az egyik nem aktív) akadályozza meg. A *L. rubra* (10.31a ábra) esőerdők cserjéje, nemcsak a termése, hanem a bimbói és fiatal hajtásai is vörösek. A morfológiailag változékony *Vitis* (szőlő, 80/1) géncentruma kettős: Kína és Észak-Amerika, míg Európában csak két faja őshonos, a nálunk is élő *V. gmelinii* (= *sylvestris*) és a Mediterrán–Ny-Ázsia közös növénye, az előző leszármazottja, a világszerte kultivált *V. vinifera*. Törökországi ásatások szerint már hétezer éve is termesztették, a Kárpát-medencében a római korból származó magleletek bizonyítják korai megjelenését. Mint a többi szőlőfaj, eredetileg kétlaki volt, de a domesztikáció során virágai kétivarúvá váltak. Szirmai a csúcsuknál összenőttek, a párta kis sapkaként válik le a virágról. A *Vitis*-ek kérge csíkokra szabdalva válik le. Könnyen hibridizálódnak, eddig jó néhány vad fajt kereszteztek a termesztett szőlővel, és ezáltal számtalan kultúrváltozatot állítottak elő. Az amerikai *V. rupestris* például betegségeknek és kártevőknek ellenálló fajták gyakori szülője, és oltási alanyként is alkalmazzák. Vannak sterilis hibridek is, ezek legfeljebb dísznövényként jönnek számításba. Az észak-amerikai *V. arizonica* (10.31b ábra) kifejezetten a kanyonok, szűk folyóvölgyek erősen elágazó, gyorsan terjedő növénye. Termése ehető, de az állatok jobban kedvelik, mint az ember. A trópusokon élő kevés faj egyike




**10.31 ábra. a:** *Leea rubra* (Szingapur, haokai, CC BY-NC), **b:** *Vitis arizonica* (Texas, nikkiro, CC BY-NC), **c:** *Ampelopsis glandulosa,* **d:** *Parthenocissus tricuspidata,* **e:** *Cissus cactiformis* (Dél-Afrika, Alexander 1951, CC BY-NC), **f:** *Cyphostemma mappia* (Mauritius, anogramma2009, CC BY-NC), **g:** *Tetrastigma obtectum* (Kína, bolin1988, CC BY-NC), **h:** *Rhoicissus tomentosa* (Dél-Afrika).

a *V. flexuosa* – szőlőtől szokatlan módon gyógynövény. Hasonlítanak hozzájuk az *Ampelopsis* (16) fajok, de náluk nincs összenőve a párta, és kéreg sem válik le csíkokban. Diszjunkt elterjedésűek Észak-Amerikából és Kelet-Ázsiából. Az *A. glandulosa* (10.31c ábra) egyfajta híd a két terület között, Ázsiából Amerikába kerülve erősen inváziós fajjá vált. A *Parthenocissus* (vadszőlő, 13) ugyancsak észak-amerikai és délkelet-ázsiai génusz – az előző helyen egy levélben 5 vagy 7, az utóbbi helyen 1, 3 vagy 5 levélkével. A kacsok többágúak, a rögzítés hatékonyságát tapadókorongok fokozhatják. Szirmaik szabadok, virágzatuk bogernyő. Három fajukat dísznövényként Európába is behozták (10.31d ábra), elvadultan is gyakoriak, különösképpen a *P. inserta*. A legtöbb faj a trópusokra korlátozódó *Cissus* (266) nemzetségben van. Ökológiai igényeik változatosak, számos fajuk szára pozsgás (pl. a kelet-afrikai *C. cactiformis*, 10.31e ábra). A szukkulens fajok fotoszintézise CAM típusú. Hasonlóan fajgazdag és széles ökológiai spektrumú a *Cyphostemma* (241), mely csaknem kizárólag Afrikában fordul elő. Vastag palacktörzsű, vizet tároló fától (*C. mappia,* 10.31f ábra) pozsgásokon át a lágyszárúakig igen változatos a megjelenésük. A négylebenyes bibéjű *Tetrastigma* (141, 10.31g ábra) hírnevét nem is annyira magának, hanem annak köszönheti, hogy kizárólagosan rajta élősködik a *Rafflesiaceae* (550. old.) összes faja. A gazda és a parazita közötti kapcsolat olyan szoros, hogy a szőlő számos génje átvándorolt az élősködőbe és működik is. A *Rhoicissus* (10.31h ábra) fajok erőteljes liánok, elsősorban Dél-Afrika erdeiben gyakoriak.

### *Saxifragales (2894)*

A klád számos, a korábbi rendszerekben egymástól távol állónak tartott linnéi családot egyesít, monokladisztikusságára elsősorban molekuláris bizonyítékok vannak, amit újabb morfológiai kladisztikai értékelések is alátámasztanak. Idetartozik például a platánokkal egykoron rokonított, barkás/fejecskés virágzatú *Hamamelidaceae* és *Cercidiphyllum* is. A névadó *Saxifragaceae* morfológiailag a rózsafélékre emlékeztet, de azoktól a pálha hiánya, a kevesebb porzó, a toktermés és a fejlett endospermium alaktanilag is jól elhatárolja. Érdekes az iridoidok jelenléte három kládon is; ezen anyagok előállításának képességét – úgy tűnik – az asterid fajaitól teljesen függetlenül szerezték meg. A *Saxifragales* kladogramján alapi helyzetben a *Cynomorium* egyetlen faja áll, ezt követően két fő csoport különül el. Az elsőn az alábbi sorrendben, fésűszerűen ágaznak le a következők: {*Peridiscaceae* {*Paeonia* {*Daphniphyllum* {*Hamamelidaceae* {*Cercidiphyllaceae, Altingiaceae*}}}}}. Ezek döntően fásszárúak, szemben a másik, nagyobb kláddal, ahol a lágyszárúak vannak többségben. Ennek összetétele és topológiája: **{**{*Iteaceae* {*Saxifragaceae*, *Ribes*}} + {*Crassulaceae* {*Tetracarpaea* {*Aphanopetalum* {*Haloragaceae, Penthorum*}}}}}. A csoportok száma ugyan jelentős, de az összfajszám 3000 alatt van, így kondenzált kladogramos ábrázolásra nincs igazán szükség.

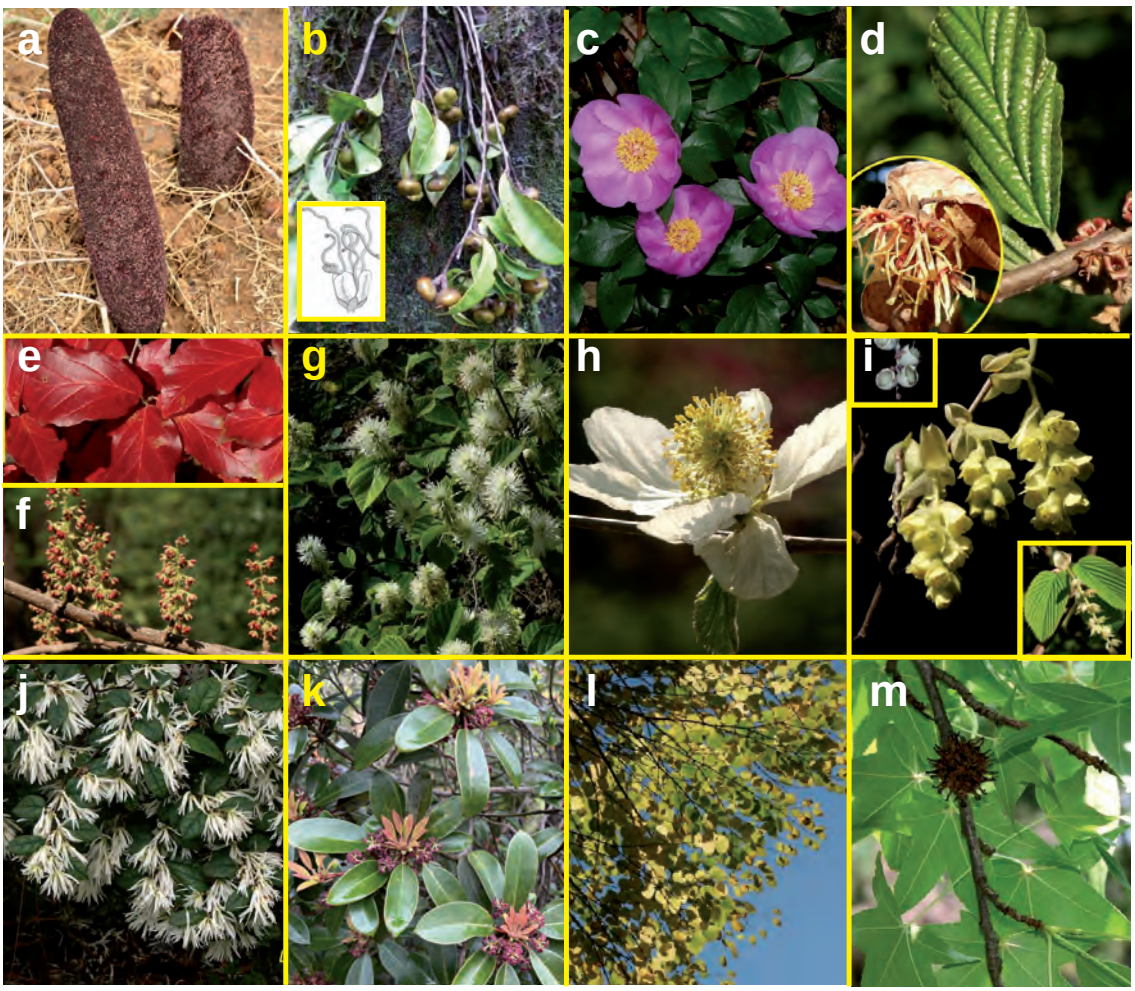
*Cynomorium* (1). Régebbi rendszerekben a *Balanophoraceae*-be tartozott, nem teljesen indokolatlanul, hiszen holoparazita ez is, rájuk emlékeztető, gombaszerű megjelenéssel. Molekulák (persze nem kloroplasztiszbeli, hanem mitokondriális és sejtmagbeli génszekvenciák) alapján viszont egyértelműen idetartozik. Horizontális géntraszfer a gazda és az élősködő között itt is belezavarhat a képbe: ha csak egy mitokondriális gén alapján készül a kladogram, akkor a *Cynomorium* könnyen a gazda, és nem a többi *Saxifragales* faj mellé kerülhet (Cusimano & Renner 2019, lásd még 7.2 cédula). Egyes vélemények szerint egy faj két alfaja alkotja, míg mások két külön fajként kezelik *C. coccineum* (Mauritániától Afganisztánig) és *C. songaricum* (Közép-Ázsia, Mongólia, 10.32a ábra) néven. Végül is mindegy – a kettő között a különbség a porzók színében van, míg a genetikai szétválás jelentéktelen. Sziklás, homokos, sós területeken meglehetősen ritkák. Erős rizómájuk kapcsolódik a gazdanövény gyökeréhez – ami főleg a *Cistaceae* és *Amaranthaceae* köréből kerül ki. Virágzatuk húsos hajtáson, pikkelyszerű hártyás levelekkel övezve tavasszal jelenik meg. Virágaik egy- és kétivarúak is lehetnek. Kellemetlen, egyes források szerint káposztára emlékeztető illatot árasztanak, beporzóik legyek. A termés makkocska. Megjelenésük annyira megtévesztő, hogy a középkorban gombának vélték őket („máltai gomba"). Linnét azonban nem csapták be, és az egylaki, egyporzós növények közé helyezte a *Cynomorium*-ot. Számtalan betegség gyógyításában használták egykoron a „máltai gombát", hogy bevált-e, nem igazán tudjuk.

*Peridiscaceae* (11). Dél-Amerika (főleg Guyana) és Ny-Afrika osztozik az idetartozó fajokban, amelyeket négy génuszba sorolnak. Ép vagy enyhén fogazott levelű fák, apró, kétivarú aktinomorf virágaik fürtben csoportosulnak. A szirmok vagy hiányoznak, vagy öt van belőlük. Toktermésükben egyetlen nagy mag van, mint pl. a legtöbb fajjal rendelkező, kelet-afrikai *Soyauxia* (7) esetében (10.32b ábra). A kameruni *Medusandra* (2) hosszan kiálló, kanyargós porzóiról nevezetes (10.32b ábra). A guyanai *Whittonia guianensis*-t egyetlen példány alapján írták le 1962-ben, azóta nem találják.

*Paeonia* (bazsarózsa, 37). Különös „sorsú" ez a génusz, hiszen sok helyen szerepelt már a növényrendszerekben, hogy csak a boglárkaféléket vagy a *Dilleniales*-t említsük. További nehézség, hogy a bazsarózsafajok igen sok kultúrváltozata ismert, és ez erősen befolyásolja (torzítja) osztályozásukat. Kromoszómaszámuk alapesetben 5, és a sok fertilis, 20-as tetraploid faj mutatja, hogy a hibridizáció igen jelentős volt speciációjukban.

Az északi félgömb mérsékelt klímájú területein élnek, főleg Eurázsiában, míg Amerika nyugati felén kettő van. Rizómás lágyszárúak vagy félcserjék, nagy, összetett levelekkel és feltűnő virágokkal. A csészelevelekből általában öt (3–7), a sziromból 5–13, az öt kötegben álló porzóból pedig igen sok van. Jól ismert jelenség, hogy a megtermékenyített *Paeonia* petesejt magja sok (8–10) osztódáson is átmegy a sejtfalak kialakulását megelőzően. Kezdetben több embrió is fejlődésnek indulhat. A termőlevelek szabadok, a tüszőtermésben húsos magok fejlődnek. Magyarországról két fajt közöltek, a nevezetesebbik a mecseki bazsarózsa (*P. officinalis* ssp. *banatica*), melynek törzsalakja Romániától Franciaországig megtalálható. Korzika, Szardínia és Ny-Görögország az áreája a *P. corsica*-nak (10.32c ábra). A cserjés formák Kínából származnak, mint például a hibrid eredetű *P.* ×*suffruticosa.*

*Hamamelidaceae* (varázsmogyoró-félék, 107). Mérsékelt övi (USA, Dél-Ázsia) és trópusi (Közép-Amerika, Kelet-Afrika, Indokína) fák és cserjék, meglehetősen sok (27) nemzetségbe szétszóratva. Pálhás leveleik tenyeresen erezettek, két sorban állanak. Virágaik igen változatos megjelenésűek (a párta például teljesen hiányozhat, ha van, akkor keskeny szálas vagy kerekded), sűrű fejecskébe vagy fürtbe tömörülnek. Porzó 1–24. Beporzóik rovarok, szél és ritkán madarak. Termőtájuk két termőlevélből áll, a termés tok. A *Hamamelis* (5) fajok magvaikat katapultszerűen lövik ki, akár több méteres távolságra. Ebben megegyeznek számos más nemzetséggel (pl. *Corylopsis, Loropetalum*). Lombhullás előtt, ősszel virágzik a *H. virginiana*, s csak fél évvel a megporzást követően megy végbe a megtermékenyítés. A többi faj viszont kora tavasszal, lombfakadás előtt nyílik (pl. az észak-




**10.32 ábra a:** *Cynomorium coccineum* ssp. *songaricum* (Mongólia, Sramkó G.), **b:** *Soyauxia kewonii* (Libéria, C. Jongkind, CC BY-NC, kis kép: *Medusandra richardsiana*, Plants of the Cambridge Expedition, 1947-1948, CC0), **c:** *Paeonia corsica* (Szardínia), **d:** *Hamamelis vernalis*, **e:** *Parrotia persica*, **f:** *Fortunearia sinensis,* **g:** *Fothergilla latifolia*, **h:** *Parrotiopsis jacquemontana,*. **i:** *Corylopsis glabrescens*, **j:** *Loropetalum chinense*, **k:** *Daphniphyllum pentandrum* (Hong-Kong, Toby Y, CC BY), **l:** *Cercidiphyllum japonicum*, **m:** *Liquidambar styraciflua.*

amerikai *H. vernalis*, 10.32d ábra). Hasonló hozzájuk az ázsiai *Parrotia* két faja, melyek virágaiban azonban nincsenek sziromlevelek. Arborétumokban (is) szép látvány a *P. persica* őszi lombozata (10.32e ábra). Az egylaki *Fortunearia sinensis* virágaiban színes porzók és bibék tűnnek fel (10.32f ábra). Hasonlóan sziromtalan az észak-amerikai *Fothergilla* (3), amit a kora tavasszal kibomló hosszú, fehér porzók „ellensúlyoznak" (10.32g ábra). Velük ellentétben a himalájai *Parrotiopsis jacquemontana* (10.32h ábra) szirmai nagyok, melyek hatását a nagyszámú porzó is fokozza. A legtöbb faj a *Corylopsis* (25) génuszban van, java részük kínai, koreai vagy japán. Bókoló füzéres virágzatukról, öt darab, centiméternél rövidebb szirmaikról, a mogyoróéra emlékeztető leveleikről jól felismerhetők (10.32i ábra). Az ugyancsak kínai *Loropetalum* (5) szirmai szálas-hosszúkásak, fehérek vagy bíborosak (10.32j ábra) – nem véletlenül keltették fel a kertészek figyelmét.

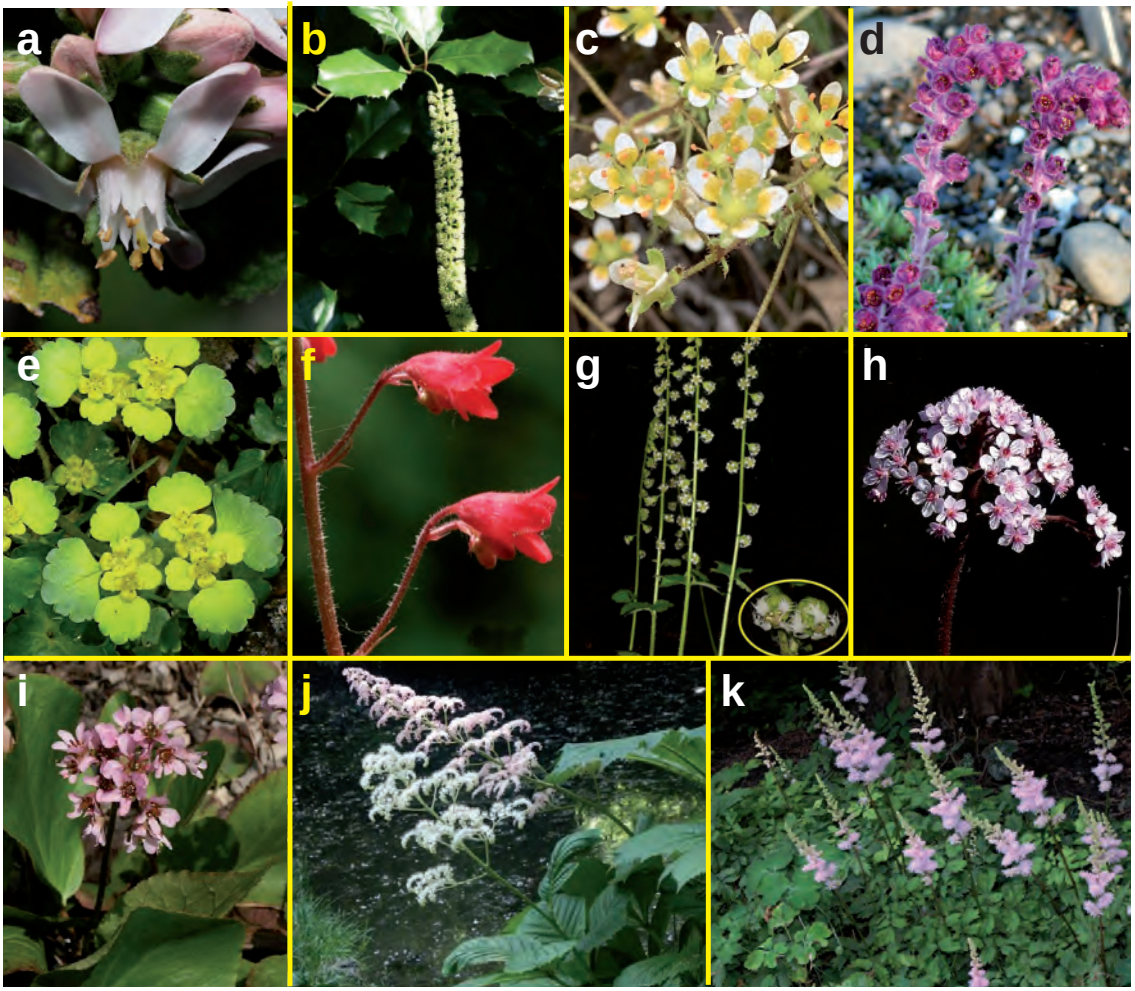
*Daphniphyllum* (31). Áreájuk Indiától a Kuriliszigetekig terjed. Örökzöld, kétlaki fáin a levelek majdnem örvösen állanak, a murvaleveles virágok fürtszerűen vagy csomókban tömörülnek (10.32k ábra). Az egykörös virágtakaró csészeszerű vagy hiányzik. Termésük húsos, egymagvú csontár.

*Cercidiphyllaceae* (2). Kétlaki fák Kínából és Japánból. Apró, csupasz virágaikat szél porozza be, termésük tüsző, magvaik szárnyasak. A *C. japonicum* (10.32l ábra) akár 45 méteres magasságot is elérhet; a rövidhajtásokon fejlődő levelek eltérnek a hosszúhajtások leveleitől: szíves vállúak (a *Cercis*-ére emlékeztetnek), illetve oválisak. Őszi lombszíneződése miatt kedvelt, sokfelé ültetett díszfák. Fosszilis rokonaik a paleocénből ismeretesek.

*Altingiaceae* (15). A linnéi rendszerben az egyetlen ma élő nemzetsége a *Liquidambar*, az *Altingia* fajok már mind ebbe kerültek át – ezt a nevet ma már csak fosszilis génuszok őrzik (*Microaltingia, Paleoaltingia*). Egylaki, lombhullató fák, tenyeresen osztott levelekkel és fejecskébe tömörült, takarólevél nélküli virágokkal, melyekből toktermések fejlődnek. Megsebezett törzsükből gyantás nedv ered, innen a nevük: „folyékony borostyán". A fajok döntő többsége kínai-vietnami elterjedésű, egy fordul elő a Mediterráneumban (*L. orientalis*), egy pedig É- és Közép-Amerikában (*L. styraciflua*, 10.32m ábra). Őszi lombszíneződése két okból is elmaradhat: hidegebb területeken levelét zölden is levetheti, meleg klímában pedig le sem hullatja. Fáját sokféleképpen hasznosítják, gyantájából egykoron még rágógumi is készült.

*Iteaceae* (25). Két fás szárú génusz, erősen diszjunkt elterjedésű fajokkal: az *Itea* többsége délkelet-ázsiai, egy afrikai és egy amerikai, míg a *Pterostemon* mindhárom faja mexikói. A két nemzetség szemre erősen elkülönül: az *Itea* fajok kis virágai hosszú, néha elágazó fürtös virágzatban állanak, a *Pterostemon* virágai nagyok (10.33a ábra), pártával, öt szárnyas és fogas szélű porzóval, öt staminódiummal. Az *I. ilicifolia* (10.33b ábra) Kína nyugati részéből származó, 3–5 m magas cserje, hosszan lelógó virágzattal, a magyalléhoz (*Ilex*) hasonló örökzöld levelekkel.

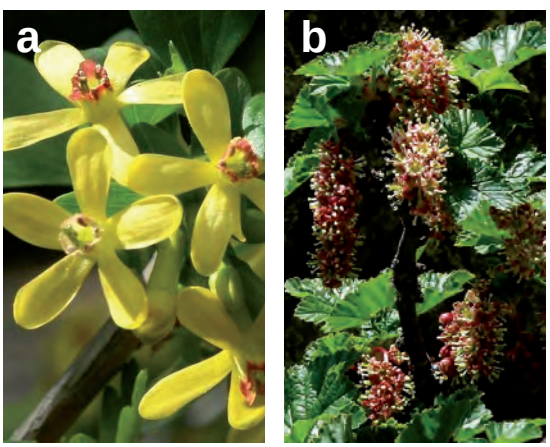
*Saxifragaceae* (kőtörőfűfélék, 800). Nem igazán nevezetesek az egyöntetűségükről – ugyanakkor sok felületes hasonlóságot mutatnak a rózsafélékel. A klád összetételét molekuláris módszerek tisztázták, kiemelve innen a régen idesorolt *Parnassia* és *Hydrangea* nemzetségeket. Évelők, ritkán egy- vagy kétévesek, mirigyes-fogas levelekkel – amelyek általában épek, ritkán összetettek. Virágzatuk fürtös vagy bogas. A virágban 4–5 csészelevél és ugyanennyi szirom van, de ez alól vannak kivételek. Jellegzetes a vacokkehely. A termőtáj kifejlődése nem egységes, a 2–5 termőlevél az összenövés különféle fokozatait mutatja, a magház felső vagy alsó állású, a termés tok vagy tüsző, bennük igen sok apró maggal. Főleg a mérsékelt és hideg öv, valamint a magas hegységek lakói az északi féltekén, míg a trópusokon az Andok vonulatát követik, Afrikában éppenhogy megvannak egy kis foltban, míg Ausztráliában nem élnek. Negyven génuszuk csaknem fele „monotipikus", azaz egy fajt tartalmaz. Két belső kládjuk érdemel említést, az egyiken a *Saxifraga*, a másikon az összes többi taxon. A *Saxifraga* (kőtörőfű, 465/4–5) foglalja magába a fajok nagy részét, amelyekből egyedül Kínában 216 honos. Páran távolra szakadtak, a *S. magellanica* és még néhányan az Andokban, a *S. hederifolia* Etiópiában, a *S. gemmipara* (10.33c ábra) pedig Kínán kívül Thaiföldön is honos. „Kőtörő" nevük inkább a vesekő elleni gyógyhatásukra, mintsem élőhelyük szikláinak szétzúzására utal. Porzóik közül többen is sziromszerűek lehetnek. Számos fajuk alacsony termetű, tőlevélrózsás hidegtűrő növény, mint például a balkáni *S. stribnyi* (10.33d ábra). A másik kládon van a holarktikus elterjedésű (+2 az Andokban!) *Chrysosplenium* (veselke, 88/1). Alacsony lágyszárúak, általában nedves, árnyas élőhelyekről. Murvalevelekkel övezett apró, sárgás-zöldes virágaikban négy sziromlevél van (10.33e ábra). A *Heuchera* (51) Mexikóban és attól északra honos, egy fajuk él Szibériában. Virágaik fehérek vagy rózsaszínűek, míg a *H. sanguinea* (10.33f ábra) élénkvörös színéről nevezetes. Beporzóik méhek vagy kolibrik. A *Mitella* holarkikus elterjedésű két fajának apró virágaiban a szirmok finoman szabdaltak (10.33g ábra). Az Oregontól Kaliforniáig honos *Darmera peltata* (10.33h ábra) nagy levelű, rizómás évelő, rózsaszínű virágai 2 m magasra növő hajtásokon fejlődnek. Hasonló hozzá a *Bergenia* 10 faja, Kelet-Ázsia mérsékelt klímájú területeiről. Virágaik élénkbíbor színűek, leveleik bőrneműek. A *Bergenia crassifolia* (10.33i ábra) és változatai kedvelt dísznövények nálunk is. A *Rodgersia* (5) növényei elsősorban patak menti társulásokban élnek, Tibettől Koreáig. Összetett




**10.33 ábra. a:** *Pterostemon rotundifolius* (Mexikó, B. Sullender, CC BY-NC), **b:** *Itea ilicifolia*, **c:** *Saxifraga gemmipara* (Tibet, dronsse, CC BY-NC), **d:** *S. stribnyi*, **e:** *Chrysosplenium alternifolium*, **f:** *Heuchera sanguinea,* **g:** *Mitella diphylla,* **h:** *Darmera peltata,* **i:** *Bergenia crassifolia,* **j:** *Rodgersia aseculifolia,* **k:** *Astilbe japonica.*

leveleik méteresek is lehetnek, apró csupasz virágaik hosszú bugában állanak (10.33j ábra). Ázsia és DK-USA közös génusza az *Astilbe* (24), páfrányszerű levelekkel, látványos „tollas" virágzattal (10.33k ábra).

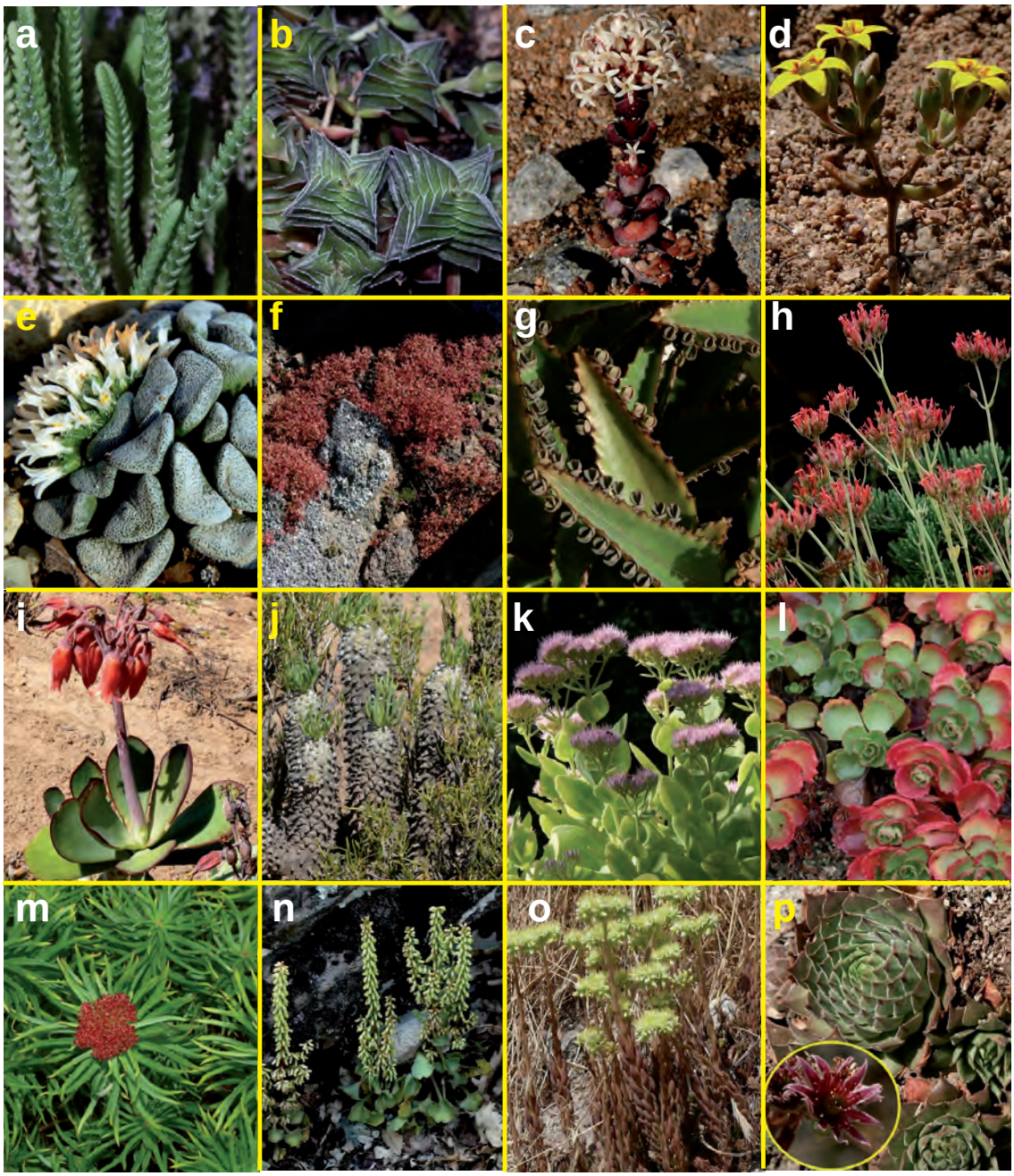
*Ribes* (ribiszke, 192). A *Saxifragaceae* testvérkládja, amit a klasszikus rendszerek a „*Grossulariaceae* nom. cons." egynemzetségű családjába sorolnak – a *Grossularia* most egy alnemzetség neve. Mind cserje, jellegzetes erezetű levelekkel, egyes fajok tövisekkel, sok mirigyszőrrel. Csészeleveleik nagyobbak a szirmoknál, alsó állású magházukból bogyótermés fejlődik. Az északi félgömb mérsékelt övi területein élnek, de az Andokban a Tűzföldig is lehatolnak. A Magyarországon is termesztett egres (*R. uva-crispa*), a fekete és vörös ribiszke (*R. nigrum*, ill. *R. rubrum*), a dísznövényként ültetett egyéb fajokkal (pl. az észak-amerikai *R. aureum*, 10.34a ábra) együtt vadon is megjelenik. A havasi ribiszke (*R. alpinum*) nálunk meglehetősen ritka. A Földközi-tenger vidékén él a Kitaibel Pál által leírt *R. multiflorum* (10.34b ábra).




**10.34 ábra. a:** *Ribes aureum*, **b:** *R. multiflorum* (Szardínia).

*Crassulaceae* (varjúhájfélék, 1500). Pozsgás lágyszárúak és kisebb cserjék, ritkán fák, 35 nemzetségbe sorolva. Virágaikban a csészelevelek, a szirmok, a két körben lévő porzók és a termőlevelek száma azonos, általában öt. A termőlevelek tövében nektáriumok vannak, termésük tüsző. Néhány vízi fajtól eltekintve száraz helyeken élnek, de a sós talajt nem viselik el. Jellegzetességük a róluk elnevezett CAM-anyagcsere, melynek révén jól alkalmazkodnak a csapadékszegény környezethez (10.8 cédula). Mikorrhizájuk nincs. Három belső kládjukat különböztetjük meg. Alapi helyzetben a *Crassula* (216) nemzetsége van, legnagyobb fajszámban Dél-Afrikában, a csoport „szülőhelyén", félsivatagos körülmények között él, míg a vízi fajok kozmopolita elterjedésűek. Virágaikban a porzótáj egykörös, a porzók és szirmok száma megegyezik. Leveleik alakja és elrendeződése meghökkentő formákban variál. Van, amelyik korpafűre emlékeztet (*C. muscosa*, 10.35a ábra), egy másik faj levelei szabályos mértani elrendeződést mutatnak (*C. socialis*, 10.35b ábra), lehetnek alacsony termetűek, hengeres levelekkel (*C. columnaris,* 10.35c ábra) és sárga virágokkal (*C. dichotoma,* 10.35d ábra). Mások, a virágtól eltekintve, az *Aizoaceae*-t idézik (*C. mesembryanthemopsis,* 10.35e ábra) és egyéves, vízi fajok is vannak közöttük (*C. aquatica* és *C. natans*, 10.35f ábra), melyeknek a megváltozott életmód ellenére szintén CAM-anyagcseréjük van. Ezekkel távolról sem merítettük ki a génusz sokféleségét. A következő két kládon két kör porzó van, így a porzók száma kétszerese a szirmokénak. Az egyiken (*Kalanchoöideae*) tetra- vagy pentamer, csöves és színes pártájú, lapos, vastag levelű növények vannak, elsősorban afrikai és madagaszkári elterjedéssel, főleg sivatagi-félsivatagi élőhellyel. A *Kalanchoe* (169) számos faja arról nevezetes, hogy leveleik szélén apró növénykék sorakoznak („elevenszülés", 10.35g ábra), melyek a földre hullva önálló egyeddé fejlődnek. A nemzetség évelő növényei közül a *K. beharensis* a 6 méteres magasságot is elérheti. Kertészeti körökben a *K. blossfeldiana* (korallvirág) a legkedveltebb. Hozzá hasonló, de magasabb termetű a *K. rutundifolia* (10.35h ábra). A *Cotyledon* (19) levelei keresztben átellenesek, változatos formájúak, de virágai meglehetősen egységes megjelenésűek. Jellegzetes képviselője a dél-afrikai karoo növényzetben a *C. orbiculata* (10.35i ábra). A *Tylecodon* (51) szórt állású leveleiben különbözik az előzőtől. Egyes fajai vastag törzsű kis fácskává nőnek (10.35j ábra). A klád tagjai különleges hatóanyagokat, a varangyok mérgéhez hasonló hatású bufadienolidokat tartalmaznak, amelyek súlyos veszélyt jelentenek a háziállatokra, és még a húsukat fogyasztó emberre is. A harmadik klád (*Sempervivoideae*) taxonómiája és filogenetikai viszonyai eléggé kaotikusak, ugyanis a hagyományos rendszertan nemzetségei nagyrészt para-, sőt polifiletikusak. A tisztánlátást elnevezésbeli viták nehezítik; csak a *Sedum*-nak összesen 42 szinonimája van! Az osztályozást a legnagyobb nemzetközi adatbázisok (POWO, World Plants) alapján tárgyaljuk, a taxonokat abban a sorrendben, ahogy a legfrissebb eredmények (Messerschmid et al. 2020) szerint leágaznak a kladogramon. A legnagyobb gondot a *Sedum* jelenti, hiszen négy kládon szóródik szét, többségük a „Leucosedum" és az „Acre" csoportban. A fent hivatkozott cikk ezt részben „Linné ostobaságának" tulajdonítja még a címben is – szerintem méltánytalanul. Az alapi helyzetű „Hylotelephium" kládon a *Hylotelephium* (28/1) elsősorban kelet-ázsiai fajokat egyesít, kigészítve néhány európai (nálunk a *H. maximum*) és egy északamerikai fajjal. (Messerschmid et al. „Telephium" kládnak nevezik, de ez nem jó, mert *Telephium* nevű génusz már van a *Caryophyllaceae*-ben – a névadás tehát eme szerzők „ostobasága".) Közepes termetű, lapos, húsos levelű és húsos szárú évelők, virágaik tömött bogernyőben csoportosulnak, kétivarúak. Közismert fajuk a kelet-ázsiai *H. spectabile* (10.35k ábra). Hozzájuk hasonló, de alacsonyabb termetű, kisebb levelű és lazább virágzatú a *Phedimus* (20) Eurázsiából. A kaukázusi *P. spurius* (10.35l ábra) erősen elágazó, tűrőképes növény, kertekből kiszabadulva Európában is meghonosodott, itt-ott közönséges gyomként jelenik meg. A *Rhodiola* (71) Ázsiában él, főleg Kínában, néhány faj Észak-Amerikában fordul elő, egy pedig holarktikus elterjedésű (*R. rosea*, a szomszéd országokban is). Általában hűvös és hideg klímában élnek, 4300 m-ig is felhatolnak (pl. *R. sinuata*, 10.35m ábra). A *Crassulaceae*-n belül egyedül itt fordul elő a kétlakiság, ami legalább háromszor kialakult, egymástól függetlenül, és vissza is alakult a kétivarúság felé. Az *Umbilicus* (14) nemzetség géncentruma a mediterráneum, néhány faj afrikai és Ny-ázsiai. Virágzatuk füzér, rozettában álló leveleik pajzs alakúak (10.35n ábra). A következő, „Petrosedum" klád névadója, a *Petrosedum* is a Földközi-tenger vidékére jellemző. Nevük, különösen a *P. sediforme* (10.35o ábra) esetében nem véletlen, a *Sedum*okra erősen hasonlítanak. Itt már megjelenik egy, „hivatalosan" ma még a *Sedum*-ba tartozó faj is (*S. nanum*). Tovább haladva a „Sempervivum/Jovibarba" csoportja következik, benne a *Sempervivum* (kövirózsa, 47/3) melybe „visszaolvasztották" az egy ideig különállónak tekintett *Jovibarba* három faját. A különállásnak azonban kladisztikai akadálya nincs, hiszen ezek (köztük a nálunk is élő *J. globifera*) a többiek önálló testvércsoportját adják. A különválasztás morfológiailag is indokolható, ugyanis a *Jovibarba* virágaiban 6 csésze- és sziromlevél van, a többiekében pedig tíznél több (10.35p ábra). Amúgy erősen hasonlatosak egymáshoz a tömör, gömbded tőlevélrózsájukat tekintve, amely indával kapcsoltan számos fióknövényt fejleszt. Az „Aeonium" klád következik, ennek egyik különlegessége a *Hypagophytum abyssinicum,* az etiópiai magashegységek pozsgás-gumós, sok szirmú

növénye. Az *Aeonium* (45) majdnem minden faja a makaronéziai szigetvilágban, főleg a Kanári-szigeteken honos, és csak kettő él Afrikában. Jellegzetességük a fekvő (10.36a ábra) vagy magasan fejlődő tömött tőlevélrózsa és az abból kiemelkedő virágzat (10.36b ábra). A növény teremésérlelés után elpusztul, bár az oldalsó rozetták túlélhetnek. Könnyen kereszteződnek egymással, eddig 80 hibrid fajt írtak le. Az *Aichryson* (15) fajok elterjedési területe átfed az *Aeonium*-éval, általában ezek is sziklalakók, tőlevélrózsával, sárga, csillag alakú virágokkal. A molekuláris elemzések ide is beosztottak néhány *Sedum*-ot, például a *S. caeruleum*-ot,

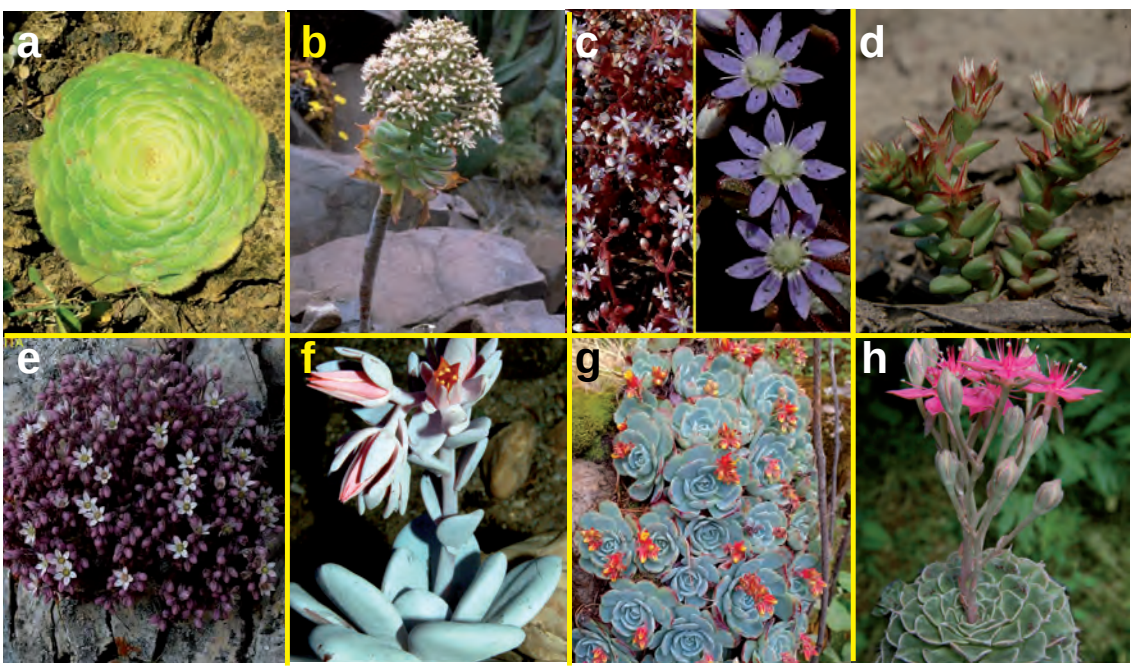



**10.35 ábra a:** *Crassula muscosa*, **b:** *C. socialis*, **c:** *C. columnaris* (Dél-Afrika), **d:** *C. dichotoma* (Dél-Afrika), **e:** *C. mesembryanthemopsis* (id. Papp L.), **f:** *C. natans* (Dél-Afrika), **g:** *Kalanchoe daigremontiana*, **h:** *K. rotundifolia* (Dél-Afrika), **i:** *Cotyledon orbiculata* (Dél-Afrika), **j:** *Tylecodon wallichii* (Dél-Afrika), **k:** *Hylotelephium spectabile*, **l:** *Phedimus spurius*, **m:** *Rhodiola sinuata,* **n:** *Umbilicus rupestris* (Itália), **o:** *Petrosedum sediforme* (Spanyolország), **p:** *Sempervivum marmoreum.*

**10.8 cédula: Trükközés az éjszakában – a CAM-anyagcsere**

Már eddig is többször (bár nem mindenhol, ahol lehetett/kellett volna) volt szó a fotoszintézis eme speciális formájáról, de részletes bemutatása most vált igazán aktuálissá, ugyanis CAM = „*Crassulacean Acid Metabolism*". A hajtásos növények 7%-a (16.000 fajról tudunk) követi ezt a fotoszintetikus utat, ami legalább 110-szer (!) alakult ki egymástól függetlenül a növényi evolúcióban, és először a *Crassulaceae* esetében mutatták ki. Ökológiai háttere a meleg és a – legalább időszakosan – száraz klíma, amelyben a nappali gázcserével járó vízveszteség pótolhatatlan lenne a növény számára. Sok tekintetben hasonló a C4- es változathoz (9.8 cédula), de a szén-dioxid megkötését a cukrok szintézisétől nem térben (különböző sejtekben), hanem időben választja el. A gázcserenyílások éjszaka nyitva vannak, a felvett $CO_2$ enzimatikus úton négy C-atomos almasavvá alakul és a vakuólumokban halmozódik fel. Nappalra a sztómák bezárulnak, így az éjszakai, nem túl jelentős evapotranspiráció nullára csökken. A citoplazmában az almasavból egy fordított enzimreakcióval $CO_2$ szabadul fel, belép a kloroplasztiszba és feldúsul a RuBisCO környezetében. Ez a „módszer" tehát akkor is beválik, amikor a környezet $CO_2$-szintje viszonylag alacsony, és ezért akár vízinövényekben is előnyös lehet (példák lent). Innentől minden „normálisan" folytatódik, egy három C-atomos cukor képződik, amiből a Calvin-ciklusba kerülve glükóz termelődik – melyhez az energiát a napfény szolgáltatja. Sok epifiton faj (főleg orchideák) fotoszintézise kizárólagosan ilyen, csakúgy mint a levéltelen kaktuszoké (obligát CAM). Ez a hosszú ideig, akár egy teljes éven át tartó nedvességdeficithez való adaptáció jele. Más esetekben, amikor a szárazság súlyos ugyan, de rövidebb időre korlátozódik, a növény akár váltogathatja is fotoszintetikus stratégiáit, a C3-mal vagy a C4-gyel (fakultatív CAM).

A CAM fotoszintézis nemcsak a közismert szukkulens xerofiton taxonokban (a *Poales, Asparagales, Caryophyllales, Vitales, Saxifragales* és *Malpighiales* kládokon belül) fordul elő. A szárazság, az alacsony $CO_2$-szint, vagy mindkettő sok évmillió évvel ezelőtt olyan növényekben is kialakította, ahol kevéssé várnánk, mint például a durdafüvek (*Isoetes*), a páfrányok (*Vittaria, Polypodiaceae*), a cikászfélék (*Dioon*), a tumbo (*Welwitschia*) vagy az *Alismatales* egyes vízi nemzetségeiben (*Hydrilla, Sagittaria*) és a *Zamioculcas zamiifolia* esetében, ami az *Araceae* egyetlen CAM-os faja. Kivételes előfordulású a magnolidáknál, a *Peperomia* génuszban. Szórványosan szinte minden nagyobb eudicot kládon megjelenik, a *Ranunculales*, *Myrtales, Rosales* és a *Malvales* kivételével. A száraz, de sós környezet nem kedvez a CAM-fotoszintézisnek, ellenpélda a halofiton *Mesembryanthemum crystallinum*. A cserjék és fák közül igencsak keveset tudunk felsorolni, mint például a *Dodonaea* (523. old.) és a *Clusia* (546. old.) egyes fajait. A *Santalales* növényeinek egyáltalán „nincs szükségük" rá, még a félélősködőknek sem, és ezt mondhatjuk el a fehérjeemésztés képességével bíró növényekről is.



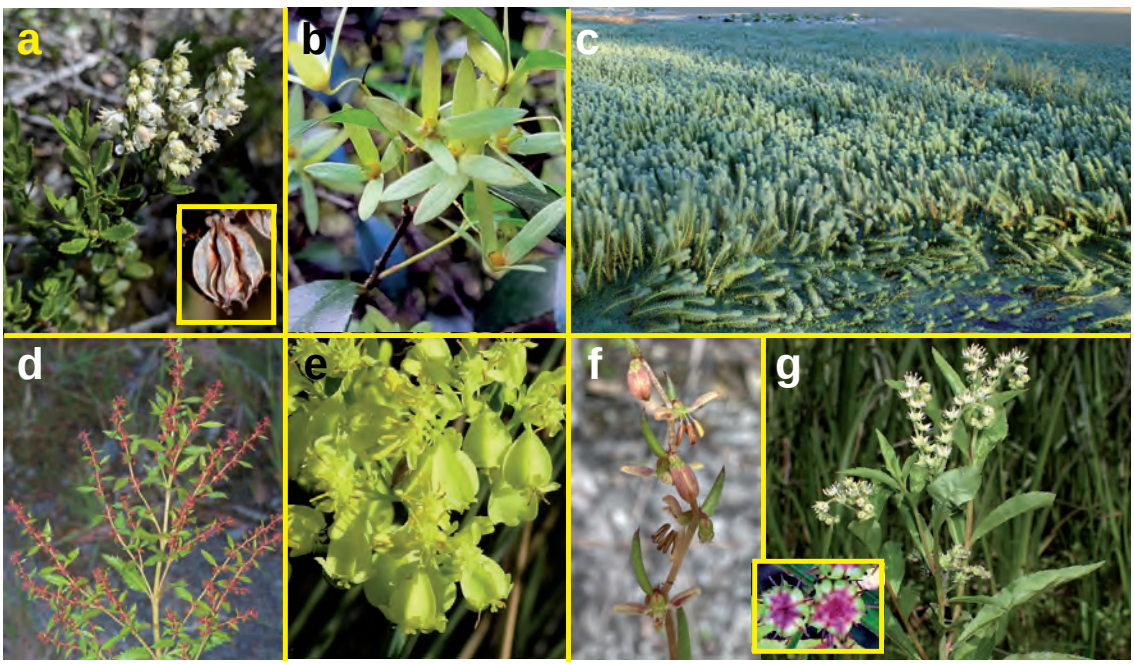

**10.36.ábra. a:** *Aeonium tabuliforme* (Tenerife), **b:** *A. urbicum* (Tenerife) **c:** *Sedum caeruleum* (Szardínia), **d:** *S. cespitosum* (id. Papp L.), **e:** *S. dasyphyllum* (Szardínia), **f:** *Echeveria laui* (id Papp L.), **g:** *E. secunda* (Mexikó, D. Medina, CC BY-NC), **h:** *Graptopetalum bellum* (id. Papp L.).

a nyugat-mediterrán egyéves, kék virágú, apró termetű faját (10.36c ábra). A záró két klád a „Leucosedum" és az „Acre" tartalmazza a *Sedum*ok (varjúháj) jelentős részét, ahogy fentebb már utaltunk is rá. A fajszám nehezen mondható meg, 465-től 755-ig felmehet. Jelen esetben a 480-as értéket vesszük alapul. A génusz nagyrészt az északi félgömb mérsékelt és szubtrópusi területein honos, kevés él Közép- és Dél-Amerikában, illetve Kelet-Afrikában. Egyévesek vagy évelők, igen változatos morfológiával. Általában kis termetű, talajon fekvő vagy felálló, húsos, hengeres levelű növények. Biztosan idetartozik a hazánkban őshonos hat faj (pl. *album, acre, cespitosum*, 10.36d ábra), a Mediterráneumban pedig kb. tíz (10.36e ábra). A varjúhájfajok közé ékelődik néhány egyéb nemzetség, közülük a közép-amerikai, nagyrészt mexikói *Echeveria* emelkedik ki a maga 186 fajával (10.36f–g ábra). Első pillantásra inkább a kövirózsákat idézik, bár az örökzöld, gyakran színes levelek közül kiemelkedő virágos hajtás már varjúháj jellegű. Az *Aeonium*-okkal ellentétben egy egyed többször is virágozhat életében. Közel állanak hozzájuk, sőt keverednek velük a *Graptopetalum* fajok (16), mértanilag szabályos rozettával, élénk színű virágokkal (10.36h ábra). Összefoglalásul elmondható, hogy a nevek itt még nem véglegesek, jó néhány taxont keresztelnek majd át a közeljövőben, elsősorban az utóbbi génuszok rokonsági körében.

*Tetracarpaea* (1). Az egyetlen faj, a *T. tasmanica* (10.37a ábra) alacsony, örökzöld cserje, az ausztráliai sziget endemizmusa. Apró, fehér, tetramer virágai végálló fürtökben állanak, termése négyes tüszőcsoport. A klasszikus botanika egyik „fenegyereke", több családban járt már, mostani helyét a DNS-molekulák döntötték el.

*Aphanopetalum* (2). Ez is Ausztráliából származik, de már két fajjal. Kúszónövények, finoman fogazott levelekkel, párta nélküli virággal. Van viszont négy csészelevelük, amelyek később teljesen körülveszik a makkocska termést. A kontinens nyugati felén él az *A. clematideum*, a keletin az *A. resinosum* (10.37b ábra). Ez utóbbit nem más, mint S. L. Endlicher, alias Endlicher László írta le 1839-ben, a *Genera Plantarum* c. művében (10.9 cédula).

*Haloragaceae* (süllőhínárfélék, 168). Morfológiájukat feltűnő kettősség jellemzi. Egyik részük vízi, vízparti lágyszárú, általában erősen redukált virágokkal. Világszerte elterjedt a *Myriophyllum* (süllőhínár, 70/2) nemzetség, úgy is, hogy 43 faj csak Ausztráliában fordul elő. Hajtásaik megnyúltak, levegővel telt edényekkel, örvös vagy átellenes levelekkel. Jellemző a heterofillia: a víz fölé emelkedő levelek keményebbek, kisebbek mint az alámerültek. Észak-Amerikában, a Britszigeteken és másutt több fajuk is veszélyes, inváziós növénnyé vált. Egyikük a dél-amerikai *M. aquaticum* (10.37c ábra), melynek elfásodó hajtásai magasan kiemelkedhetnek a vízből. A félcserjés, a fás életforma és az elfásodó gyökér gyakori a szárazföldi taxonok között. A *Haloragis* (34) fajok főleg lágyszárúak vagy kisebb cserjék, leveleik fogazott szélűek, vagy




**10.37 ábra. a:** *Tetracarpaea tasmanica* (Tasmania, L. Cooper, termés: J. Santore, CC BY-NC), **b:** *Aphanopetalum resinosum* (Queensland, S. Csurhes, CC BY-NC), **c:** *Myriophyllum aquaticum* (California, S. McNeir, CC BY-NC), **d:** *Haloragis erecta* (Új-Zéland, M.Lusk, CC BY-NC), **e:** *Glyschrocaryon aureum* (Ny-Ausztrália), **f:** *Trihaloragis hexandra* (Ny-Ausztrália, K. Paterson, CC BY-NC), **g:** *Penthorum sedoides* (New York state, ulsterbotany, CC BY-NC).

**10.9 cédula: Endlicher, egy magyarbarát „labanc”**

Az 1804-ben Pressburgban-Pozsonyban született, osztrák-magyar Stephan Ladislaus Endlicherről két fontos dolgot kell megjegyeznünk: igazi polihisztor volt, és nézeteiben erősen meghaladta korát. Eredetileg papnak készült, 19 évesen már a pesti egyetemen szerzett fokozatot filozófiából (ezt nem említi minden forrás). A teológiával hamar felhagyott, helyette az ókori és középkori latin szerzőket tanulmányozta és magyar történeti okiratok után kutatott intenzíven. Ezt az 1827-ben kiadott *Anonymi Belæ Regis Notarii de Gestis Hungarorum Liber* c. munkája fémjelzi. A bécsi udvarban először kéziratok katalogizálásával, majd a természettudományi gyűjteménnyel foglalkozott. Érdeklődése ekkor a botanika felé fordult, s már 1840-ben a bécsi egyetemen professzornak, a botanikus kertben pedig igazgatónak nevezték ki. Fő növénytani művei a *Genera plantarum* (1831–1841) és a *Grundzüge einer neuen Theorie der Pflanzenerzeugung* (1838). Rendszerében megkülönböztette a telepes (*Thallophyta*) és a hajtásos (*Cormophyta*) növényeket. Időközben nem hagyott fel a bölcsészkedéssel sem, 1837-ben a japán és kínai pénzérméket katalogizálta, 1845-ben megírta az első német-kínai nyelvkönyvet. A bécsi udvar nem igazán értékelte, hogy sok magyar vonatkozású munkája van – talán ez is hozzájárulhatott ahhoz, hogy önkezével vetett véget életének 1849-ben. Nevét már korábban is említhettük volna, hiszen ő a névadója például a *Sequoia* és a *Widdringtonia* fenyőnemzetségeknek – mulasztásunkat most pótoljuk –, a *Saxifragales*-en belül pedig a *Glyschrocaryon* keresztapja. Beszámolónk hiányos maradna, ha elmulasztanánk, hogy róla pedig az *Endlicheria* génuszt (*Lauraceae*) nevezte el Nees von Esenbeck német botanikus. A pesti füvészkertben 1864-ben emlékművet állítottak neki, és kollégájának, F. Ungernek (10.19 cédula) – melynek követ később Jurányi Lajos emlékművénél használták fel. Ennek hátoldalán azonban ma is megvan egy Endlicherről szóló emléktábla.

fűrészesek, átellenesek vagy örvösek. Virágaik aprók, csomókban vagy füzérben egyesülnek (10.37d ábra). A fás szárú ausztrál endemizmus, a *Glyschrocaryon* (9) virágai nagyobbak, feltűnőek (10.37e ábra). Száruk gyakran szinte levéltelennek tűnik, termésük szárnyas. Az ugyancsak ausztráliai *Trihaloragis hexandra* (10.37f ábra) egyike a nagyon kevés számú eudicotnak, melynek virágaiban hármas az alapszám.

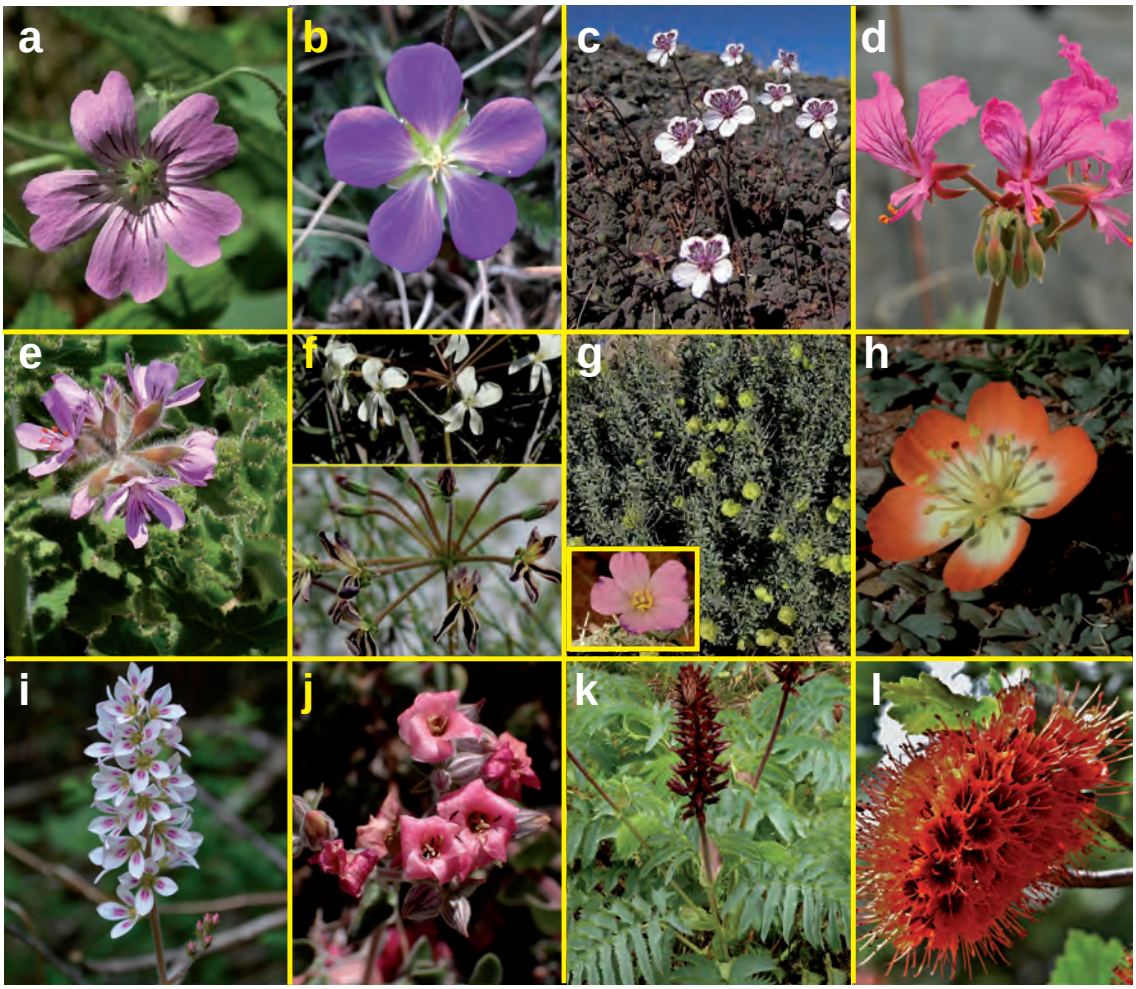
*Penthorum* (2). Az egyik faj észak-amerikai (*P. sedoides,* 10.37g ábra), a másik pedig kelet-ázsiai (*P. chinense*); de a távolság ellenére igen kicsiny a morfológiai eltérés közöttük. Közepes termetű rizómás évelők, szórt állású, ép levelekkel. Kis virágaikban szirmok nincsenek, az 5–7 csészelevél sárgászöld. A termés tok, csillag alakban szétálló résztermésekkel.

## *Geraniales (840)*

A DNS-szekvenciaelemzéseknek köszönhetően a korábbi rendszerekhez képest fokozatosan szűkült az idetartozó taxonok köre, mára kettő, egy nagyobb és egy kisebb klád maradt: a *Geraniaceae* és a *Francoaceae*. Ráadásul kikerültek a malvid csoportból, akárcsak (az újonnan csatlakozó) testvércsoportjuk, a *Crossosomatales* (Zuntini et al. 2024, l. 9.6 ábra). Többnyire lágyszárúak (egy-, kétévesek és évelők), de fás növények is vannak közöttük. A virág általában tisztán pentamer, de négytagú is akad, a porzók néha redukáltak, vagy éppen megsokszorozódnak. A porzótáj az obdiplosztemónia jelenségét mutatja: a belső kör porzói a csészelevelekkel, a külső köré a sziromlevelekkel állnak szemben. A szabad szirmok csavarodottak, a csésze rendszerint a felső állású magházból kialakuló termésen marad. A nektáriumok a porzókörön kívül fejlődnek, a csészelevelekkel átellenben.

*Geraniaceae* (gólyaorrfélék, 775). Világszerte elterjedtek, elsősorban a mérsékelt övben, ugyanakkor a trópusi Afrika és Dél-Amerika jelentős részéből hiányoznak. Virágaik sugaras vagy zigomorf szimmetriájúak, a porzók száma és alakja nemzetségenként eltérő. Beporzóik rovarok, de az önbeporzás sem ritka. A csészén gyakran megfigyelhető egy odanőtt sarkantyú. A száraz, csőrszerű termés éréskor részekre hasad a központi oszlop (ami maga a bibeszál) mentén, a részek meggörbülnek vagy összecsavarodnak, a magokat kilövik, vagy a talajba fúrják. A hat vagy hét génuszból három viszi el a fajok nagy részét. A termés alakjára utal a *Geranium* (gólyaorr, 314/15) és az *Erodium* (gémorr, 109/3) magyar neve, a tudományos elnevezés pedig három génusz esetében is madárra utal (geranos = daru, erodios = gém, pelargos = gólya, görög). A *Geranium*-ok levele tenyeresen tagolt-összetett, virágzatuk bogas, egy virágban 10 porzó található (kiv. a *G. pusillum*, melyben csak 5 van). Szirmaikban feltűnő az erezet. Géncentrumuk a kelet-mediterrán régió és a Közel-Kelet (pl. *G. gracile*, 10.38a ábra), de él gólyaorr például Tajvanon, Dél-Afrikában, Hawaiin vagy éppen Mexikóban (10.38b ábra) is. Az erősen mirigyes *G. viscosissimum* (É-Amerika) sok rovart ragad magához, de fehérjeemésztő képességét nem sikerült egyértelműen bebizonyítani. Az *Erodium* levelei szárnyaltak, virágaiban öt porzó staminódiummá redukálódott, fertilis porzóból is öt van. Elterjedési területe az előző nemzetségéhez hasonló. Virágaik általában fehéresek, rózsaszínűek vagy lilák, ritkábban díszes megjelenésűek, mint például a nyugati Mediterránban honos *E. cheilanthifolium* (10.38c ábra) esetében. Az *Erodium*-ból választották le a *California* egyetlen

faját (*C. macrophylla*), melynek alaktani magyarázata, hogy mind az öt porzója széles szárnyat visel. Nemcsak Kaliforniában, hanem Oregonban és Mexikóban is honos. A *Pelargonium* (muskátli, 302) életformája lágyszárú, félcserjés és szukkulens is lehet. Virágai kétoldali szimmetriájúak, álernyőben állanak. Tíz porzójukból 3–8 staminódiumként jelenik csak meg. Erősen szagos-illatos növények, de általában nem virágban termelt nektár, hanem a töménytelen mennyiségű mirigyszőr termelte illóolajok miatt (egy kivétel lentebb). A génusz Afrika déli részén jelenik meg legnagyobb formagazdagságban, de másfelé, még Új-Zélandon is előfordul. Hozzánk legközelebb pedig a *P. endlicherianum*-mal (10.38d ábra, a fajnévhez l. 10.9 cédula) találkozhatunk vadon, a Kaukázusban. A fokföldi fynbos vegetáció sok fajnak ad otthont, mint például a *P. capitatum* (10.38e ábra), egyméteres magasságú félcserje. Illóolaja miatt termesztik is, de például Ausztráliában kellemetlen inváziós gyomnak tekintik. A csapadékszegény vidékeken élő *P. triste* (10.38f ábra) nagy föld alatti gumóban tárolja a vizet, szára kissé szukkulens, csillag alakú virágai pedig estefelé kezdik ontani a szegfűszegre emlékeztető illatukat. Egyes fajok (*P. echinatum*) erős töviseket viselnek. A muskátli a „magyarság virágává" lett, bár nem túl korán, csak a 19. század elején, amikor Diószegi és Fazekas már 12 faját is említi „isztragor" néven. Kertekben, erkélyeken ma is sokfelé látható, leginkább a *P. zonale* és a *P. inquinans* hibridje, azaz a *P.* ×*hybridum* formájában. Természetes *Pelargonium* hibridek úgyszólván teljesen ismeretlenek. Erősen pozsgás fajokat az egykori *Sarcocaulon* génuszban találunk – „természetesen" mindannyian dél-afrikaiak. Molekuláris vizsgálatoknak köszönhetően mára már a *Monsonia* részét




**10.38 ábra. a:** *Geranium gracile*, **b:** *G. goldmanii* (Mexikó, S. Sondergaard, CC BY), **c:** *Erodium cheilanthifolium* (Spanyolország, A. Mihoric, CC BY-NC), **d:** *Pelargonium endlicherianum* (Törökország, C. Gilli, CC BY-NC), **e:** *P. capitatum* (Dél-Afrika), **f:** *P. triste* (Dél-Afrika), **g:** *Monsonia l'heriteri*, virág: *M. patersonii*, Dél-Afrika), **h:** *Hypseocharis pimpinellifolia* (Argentína, A. Aparicio, CC BY-NC), **i:** *Francoa appendiculata* (Chile, D. Alarcón, CC BY-NC), **j:** *Vivianiа marifolia* (Chile, N. Exe, CC BY), **k:** *Melianthus major* (Dél-Afrika), **l:** *Greyia sutherlandii* (Dél-Afrika, J.P. Martin, CC BY-NC).

képezik (10.38g ábra). Porzóik száma 15, amelyek alapjuknál gyűrűszerűen összenőttek. A *Hypseocharis* hat faja a magas Andokban honos. Gumós geofitonok, szárnyalt levelekkel, enyhén pozsgás levélgerinccel. A *H. pimpinellifolia* (10.38h ábra) levele egyszeresen vagy kétszeresen szárnyalt, 15-porzós virága fehér, sárga, narancs vagy vörös színű.

*Francoaceae* (38). Az egykoron külön családnak tekintett *Vivianiaceae*, *Melianthaceae* és *Greyiaceae* a linnéi rendszerekben ebbe olvadt bele, így kládként is egyben tárgyaljuk ezeket. Fajszámát tekintve így sem különösebben nagy csoport, de annál nagyobb a formagazdagsága. A tíz génuszból négyet veszünk szemügyre. A *Francoa appendiculata* (10.38i ábra) Chile déli felének endemizmusa. Méternyi magas évelő, levelei mélyen osztottak, négytagú virágai hosszú fürtben sorakoznak. A *Viviania* (6) nemzetség Dél-Amerika déli felében fordul elő egészen a Tűzföldig, elsősorban magashegységekben, hideg klímában. Félcserjék, keresztben átellenes és ép levelekkel, végálló bogban álló négy- vagy öttagú virágokkal (10.38j ábra). A délafrikai *Melianthus* (mézcserje, 6) fajok örökzöldek, hatalmas szárnyalt levelekkel. Nagy fürtben fejlődő, négytagú, kétoldalian részarányos virágaikban sarkantyús a csésze. A virágok fejlődés közben 180°-ban elfordulnak, csakúgy mint az orchideáké. Sok nektárt termelnek, egyes fajaikat madarak porozzák be. A növény erősen mérgező, mint például a *M. major* (10.38k ábra), melynek virágzata akár 80 cm hosszúra is megnőhet. A *Greyia* (3) Dél-Afrika keleti, szubtrópusi, nyáron esős vidékein honos. Alacsony, ép levelű fák, az ágak végén tömötten álló élénkvörös, tölcséres virágokkal, hosszan kiálló porzókkal (10.38l ábra).

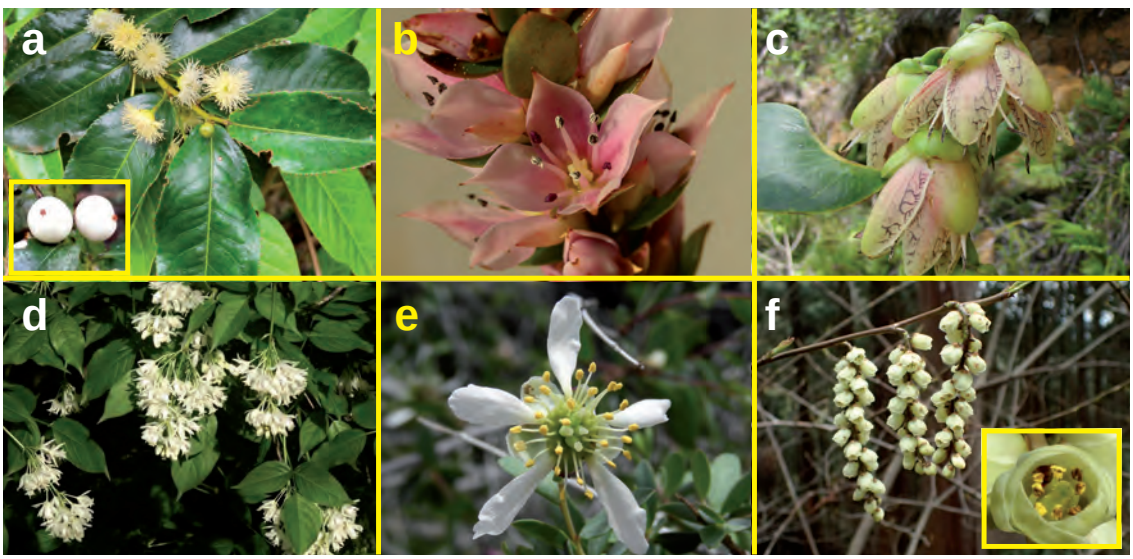
## *Crossosomatales (68)*

A linnéi rendszerben ez a taxon leginkább a redundancia jó példájaként említendő: a hét családból háromban egy-egy génusz, azokban egy-egy faj van csak, a negyedikben pedig egy génusz sok fajjal. Fák és cserjék, örökzöld levelekkel. A virág négykörös, a vacokkehely a csésze, a párta és a porzók összenövéséből alakul ki. A termő egy rövid nyélen ül. További jellegzetességük a megvastagodott, fás maghéj. A klád belső szerkezete: {*Aphloia* {*Geissoloma*, *Strasburgeriaceae*}} + {*Guamatela* {*Staphyleaceae* {*Crossosomataceae*, *Stachyurus*}}}.

*Aphloia* (1). Az *A. theiformis* (10.39a ábra) a trópusi Kelet-Afrika és az Indiai-óceán egyes szigeteinek 10 m magasra is megnövő fája. Virágai a levelek hónaljában ülnek, a virágtakaró 4–6 fehéres csészelevélből áll, sok porzóval. A termés fehér színű bogyó. Bár az angol neve Malagasy tea (nyilván a fajnév után), leveleit csak a kozmetikai ipar hasznosítja.

*Geissoloma* (1). A *G. marginata* (10.39b ábra) egy fokföldi endemizmus. Xerofiton cserje, kicsiny bőrnemű levelekkel, melyek elrendeződése a *Penaea*-ra emlékeztet (ahova Linné eredetileg sorolta, 498. old.). Virágaiban négy, rózsaszínes sziromszerű csészelevél van, kárminvörösre színeződő murvalevelekkel övezve. Porzótája kétkörös: 4 + 4. Termése négymagvú tok.

*Strasburgeriaceae* (2). Két génusz szerepel itt, egyes osztályozásokban külön családba sorolva (vagyis akkor öt egyfajos família van a *Crossosomatales*-ben). Kétivarú virágaik öttagúak. A *Strasburgeria robusta* (10.39c ábra) Új-Kaledónia szigetén él, erősen bázikus, mafikus alapkőzeten. Levelei nagyok, fogazott szélűek,




**10.39 ábra. a:** *Aphloia theiformis* (Réunion, R. Godon, CC BY-NC), **b:** *Geissoloma marginata* (Dél-Afrika, J.B. Lignaut, CC BY-SA 4.0), **c:** *Strasburgeria robusta* (Új-Kaledónia, amouly, CC BY-NC), **d:** *Staphylea colchica*, **e:** *Crossosoma bigelovii* (Arizona, M.J. Plagens, CC BY-NC), **f:** *Stachyurus praecox* (Japán, renshuchu, CC0, virág: W. Friedman, CC BY-SA 4.0).

magános virágai bókolók, tíz csészelevéllel és porzóval, öt sziromlevéllel, egy nagy gyűrűs mézfejtővel. Gyümölcse almaillatot áraszt, A poliploidia extrém esetét példázza, ikozaploid, azaz kromoszómaszáma az alapszám hússzorosa (20n = 500). Az *Ixerba brexioides* Új-Zélandon él, 10 m-es fa, virágai fehérek, kisebbek, bugás virágzatban fejlődnek. Bőven termelik a nektárt; meg is mérték, hogy egy virágban akár 18 µl-t. Így nem csoda, hogy több beporzója van, pl. madarak, akár az előző fajnak.

*Guamatela* (1). Az egyetlen faj, a *G. tuerckheimii* Közép-Amerikában honos, neve Guatemala anagrammája (vö. *Lobivia*, 471. old.). Terpedt cserje, átellenes, fehér fonákú, kissé szíves vállú levelekkel. Apró, rózsaszínes virágaiban 5–5 csésze- és sziromlevél van.

*Staphyleaceae* (45). Három génusz van itt, de egyes vélemények szerint egy nemzetségbe is összevonhatók, feloldva a különféle molekuláris elemzések ellentmondásait. DK-Európa és DK-Ázsia, valamint Amerika (Kanadától Bolíviáig) cserjéi vagy kisebb fái. Átellenes leveleik épek vagy páratlanul szárnyaltak, a levélkék fűrészes szélűek. Öttagú virágaikban a csészelevelek sziromszerűek, 2–3 termőlevelük van. A *Staphylea* (hólyagfa, 14/1) virágai bókoló bugában vagy fürtben csoportosulnak. Termésük felfújt, 2–3 rekeszes tok, melynek mérete a 10 cm-t is elérheti. Nektárt termelő virágaikat legyek porozzák be. Hazai lomberdeinkben nem ritka a *S. pinnata*. A kaukázusi *S. colchica* (10.39d ábra) rügyei Grúziában különleges csemegének számítanak. A *Turpinia* (11) Ázsia és Amerika közös nemzetsége, a *Dalrympelea* (8) csak a trópusi Ázsiában honos.

*Crossosomataceae* (8). Xerofiton, fényes levelű és sokszor tövises fajai Észak-Amerika nyugati felén terjedtek el. Négy génuszba sorolják őket. Magánosan álló virágaikat bögreszerű vacok jellemzi, szélén a csésze-, szirom- és porzólevelekkel, felső állású magházzal. A *Crossosoma* két fajából a *C. bigelovii* az arizonai-kaliforniai sivatagok cserjéje, kicsiny levelekkel és nagy virágokkal (10.39e ábra).

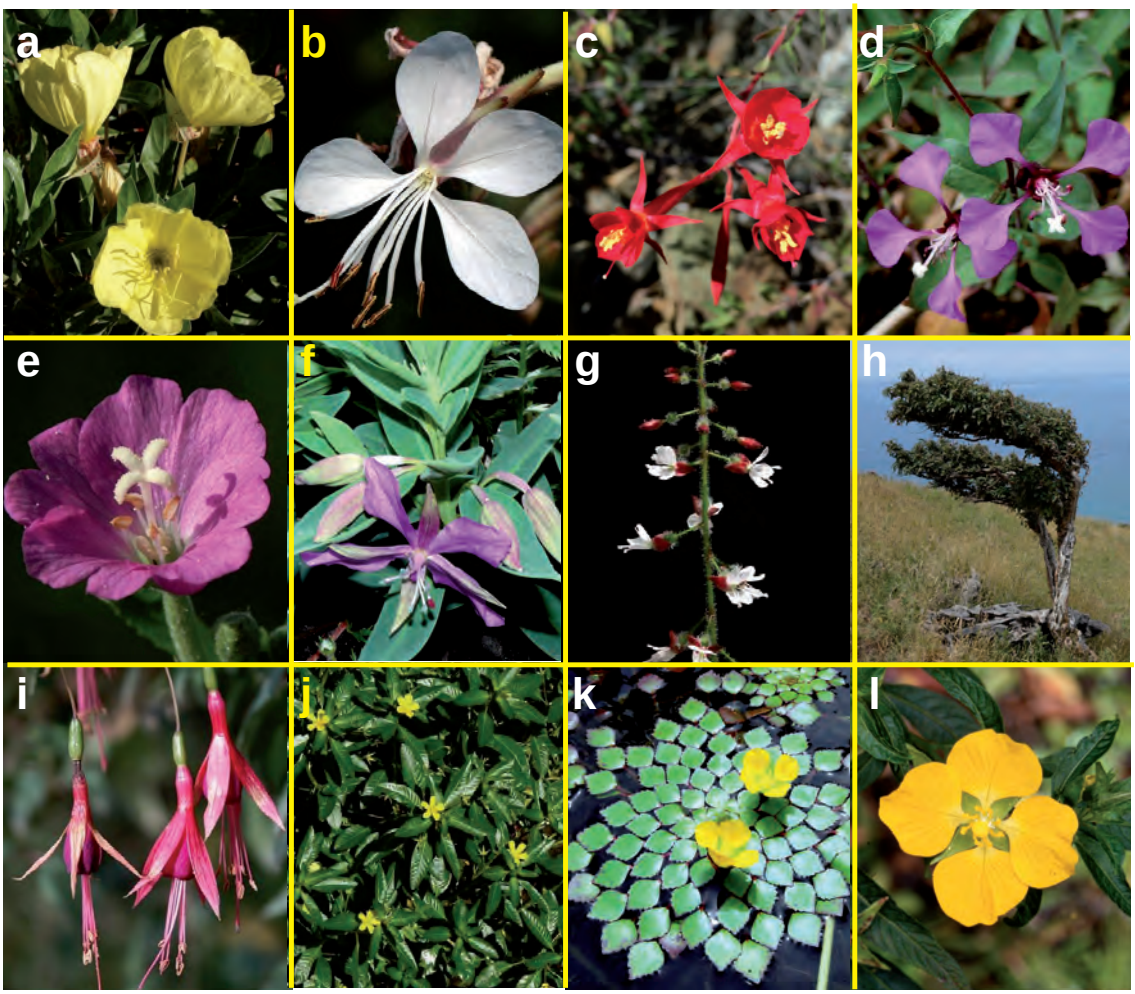
*Stachyurus* (10). Elterjedési területe Kelet-Ázsia és a Himalája. Lombhullató cserjék és fák, lelógó fürtben álló négyes alapszámú virágokkal, amelyek bőven lombfakadás előtt nyílnak. Termésük bogyó. Japán bennszülöttje a 4 m magasra is növő *S. praecox* (10.39f ábra).

## *Myrtales (14.693)*

Sokgénes értékelések eredményeképpen kikerült a malvid kládból, testvércsoportnak pedig a rosidból ragadott el új párt, nevezetesen a *Zygophyllales*-t. Morfológiailag sokrétű társaság, trópusi és szubtrópusi elterjedésű fákkal és szélesebb elterjedésű lágyszárúakkal. A virágok általában négy- vagy öttagúak, a porzók száma nagyon sok is lehet, a vacokkehely (hypanthium) bővelkedik nektáriumokban. A termőlevelek összenőttek és szünkarp magházat formálnak. Jellegzetes a réteges/pikkelyes kéreg, az átellenes levéllállás, a bikollaterális nyalábrendszer (háncselemek a fatesten belül). A klád belső szerkezete: {*Onagraceae, Lythraceae*} + {*Combretaceae* {{*Myrtaceae, Vochysiaceae*} {*Melastomataceae* {*Crypteroniaceae* {*Alzatea, Penaeaceae*}}}}}.

*Onagraceae* (ligetszépefélék, 700). Széles elterjedésűek, legnagyobb sokféleségben Amerika nyugati régióiban honosak. A nemzetségek száma 20 körüli. Főleg lágyszárúak, virágaikban kettő vagy négy az alapszám. A vacokkehely erősen fejlett, benne az alsó állású magházzal. A pollenszemeket ragadós fonalak tartják apró csomókban. Emiatt a legtöbb rovar nem alkalmas a megporzásra, csak az erre a csoportra specializálódott fajok (oligolectia). *Onagra* génusz már „nincs", fajai ma nagyrészt az *Oenothera* (ligetszépe, 157, 10.40a ábra) génuszban vannak, amely a *Gaura* (10.40b ábra) összes faját is magába olvasztotta (molekuláris okokból). Este, meglehetősen hirtelen nyitják ki többnyire sárga virágaikat. Tipikus élőhelyeik a száraz, félsivatagos területek, gyakran jelennek meg pionír társulásokban, tarlókon, zavart helyeken. Genetikai vizsgálatuk, pl. a holland H. de Vriesnek (1848-1935) köszönhetően, számos fontos eredménnyel gazdagította a genetika tudományát. De Vries vezette be a mutáció fogalmát, amit az *Oe. lamarckiana* (=*grandiflora*) kertekből kiszabadult és erősen megváltozott példányain tapasztalt. Később kiderült, a nagymérvű hirtelen változások hátterében poliploidia áll, valamint az a jelenség, hogy a meiózisban a kromoszómák párok helyett gyűrűt formálnak. Nem meglepő, hogy a fajok közötti határvonalak elmosódnak, igencsak megnehezítve a taxonómus dolgát (és álmaikat). Nálunk nagyjából nyolc-tíz fajt mutattak ki eddig, mindegyik észak-amerikai eredetű, akkor is, ha Európában keletkezett. A *Xylonagra arborea* (10.40c ábra) egy xerofiton, szinte levéltelen cserje a Kaliforniai-félszigetről; feltűnő skarlátvörös virágaikat kolibrik porozzák be. Észak-Amerika nyugati felén honosak a *Clarkia* fajok, a 42-ből 37 Kaliforniában. Legtöbb fajuknál a sziromlevelek alsó része, a köröm erősen elkeskenyedő (10.40d ábra). A *C. pulchella* vízbe süllyedt virágporszemeinek vizsgálatával fedezte fel 1827-ben, Cambridge-ben R. Brown (a többször említett botanikus) az apró részecskék rendezetlen, róla elnevezett mozgásformáját. Érdekes, hogy mikroszkópjával valami ellenkezőt, a megterményítést lehetővé tevő irányított mozgást akart eredetileg tanulmányozni. Az *Epilobium* (füzike, 179/9) nemzetség a legnagyobb ezen a kládon, egyéves, évelő, és nagyon kevés félcserjés fajokkal. Virágaik általában kicsik, termésük tok, benne számos, szőrüstököt viselő apró maggal, amelyeket a szél terjeszt. Az *E. hirsutum* (10.40e ábra) eurázsiai, afrikai és észak-amerikai elterjedésű

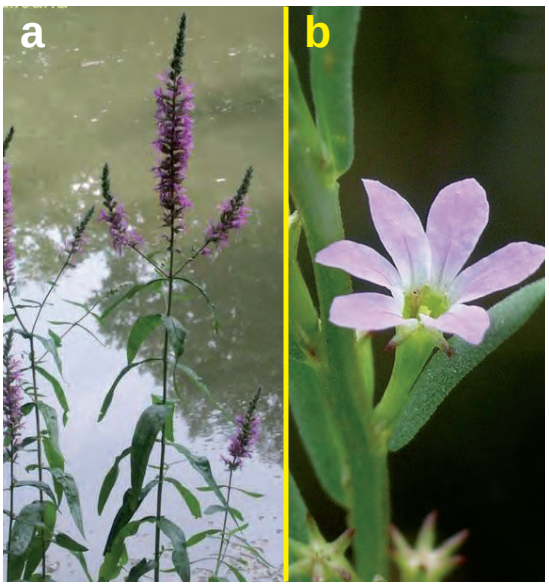
– gyakorlatilag kozmopolita faj. A füzike nemzetség közeli rokona (időnként be is olvasztja magába) a *Chamaenerion* (deréce, 10/2) génusz. Termésben hasonlóak, de a deréce virágok enyhén vagy akár erősen zigomorfak (10.40f ábra), leveleik nem átellenesek, hanem szórtak, szirmaik nem nőttek össze a tövüknél. Különválasztásuk DNS-vizsgálatok alapján is indokolt lehet. A *Circaea* (varázslófű, 11/2, 10.40g ábra) évelő növényeket egyesít, amelyek szerényen meghúzódnak az északi félgömb erdeiben. Viráguk a dimer típust képviseli: csészelevélből, sziromból és porzóból is kettő van benne. A toktermés terjedését sok horgas szőr segíti elő. Talán meglepő, de a varázslófüvek testvércsoportja a közép- és dél-amerikai *Fuchsia* (107) génusz, melynek pár képviselője Új-Zélandon és Tahitin is előfordul. Az egyik új-zélandi nem is akármi, a *F. exorticata* egy 15 m magasra is megnövő fa, melynek alakját a tenger felől fújó szél erőteljesen torzíthatja (10.40h ábra). A többiek inkább cserjék és kisebb fák, főleg trópusi és szubtrópusi éghajlaton, de egy fajuk (*F. magellanica,* 10.40i ábra) a Tűzföld rideg klímáját is elviseli. Lelógó virágaikban négy piros csészelevél övezi a négy bíborszínű sziromlevelet, de ettől a kombinációtól vannak eltérések. Megporzói kolibrik. Termésük bogyó, egyes fajoké ehető, másoké rossz ízű. A *Ludwigia* (tóalma, 87/1) az *Onagraceae* alapi helyzetében van. Vízi- és vízparti növények, sárga, általában négy- (vagy öt- és hat-) tagú virágokkal, hosszú körmű sziromlevelekkel. Trópusi vizekben gyakoriak, egyikmásik fajuk könnyen és gyorsan terjed, így invázióssá válik. Ilyen például Amerika és Ausztrália közös faja, a *L. peploides*, amely különösen Franciaországban okoz súlyos gondokat (10.40j ábra). Hasonló módon terjed a víz felszínén úszó *L. sedioides* (10.40k ábra) a trópusi Amerikából. Levélzete szerintem kevéssé hasonlít a *Sedum*-ra, mint a sulyomra (köv. bekez-



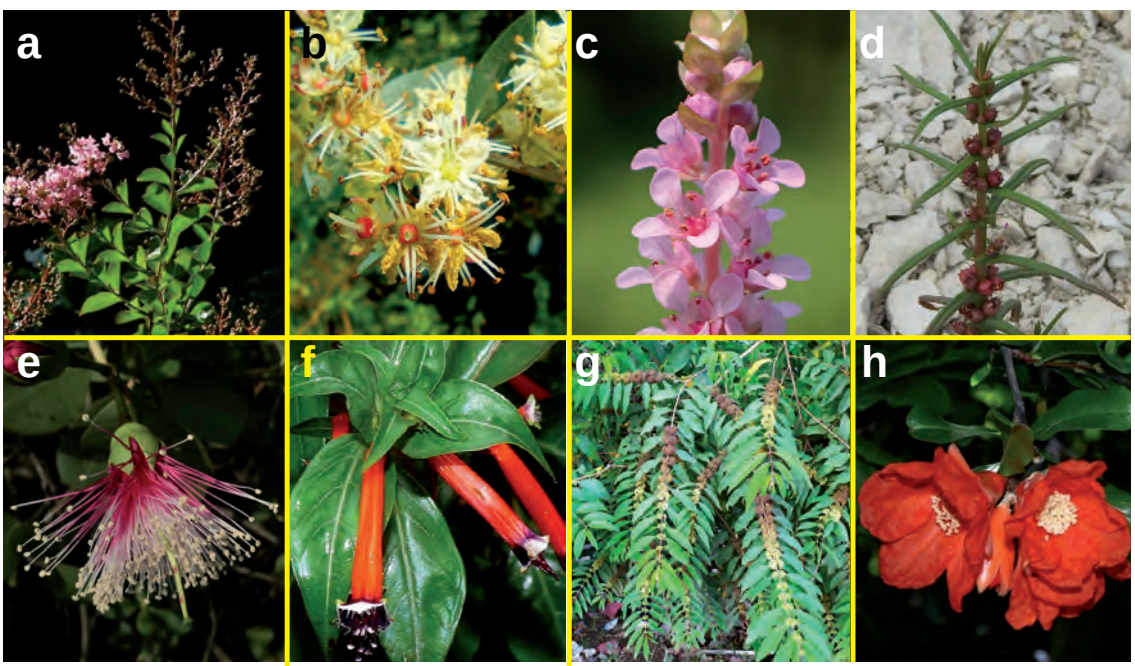

**10.40 ábra. a:** *Oenothera macrocarpa*, **b:** *Oe. lindheimeri*, **c:** *Xylonagra arborea* (Mexikó, V. Scheidt, CC BY-NC), **d:** *Clarkia unguiculata*, **e:** *Epilobium hirsutum*, **f:** *Chamaenerion latifolium* (Izland), **g:** *Circaea lutetiana*, **h:** *Fuchsia exorticata* (Új-Zéland, J. Barkla, CC BY), **i:** *F. magellanica*, **j:** *Ludwigia peploides* (Franciaország), **k:** *L. sedioides* (Brazília, N. Wisnik, CC BY-NC), **l:** *L. elegans* (Brazília).

dés), de a Humboldtnak és Bonplandnak köszönhető név kétségtelenül ötletes palindrom – akár szándékos, akár nem. A *L. elegans* (10.40l ábra) és két méhfaj kapcsolata hármas koevolúciót sejtet: a virágzás, a nektártermelés és a beporzás éves és napi ritmusa a méhek aktivitását időben választja el egymástól.

*Lythraceae* (füzényfélék, 680). A fenti testvércsoporthoz hasonló méretű taxon, de a nemzetségek száma nagyobb (30). Földrajzi elterjedésük is egyező, ugyanakkor alaktani változatosságuk jelentékenyebb. Elsősorban fák és cserjék, viszonylag kevés lágyszárúval. Leveleik épek, átellenesek, sziromleveleik a csöves csésze szélén erednek. A csészelevelek száma 4–8, a meglehetősen gyűrött szirmoké 4-6, a porzóké kétszer ennyi. Kevéssé feltűnő sajátság a mag többrétegű külső integumentuma. Két, nagyjából azonos méretű belső kládját ismerjük. Az elsőn van a névadó *Lythrum* (füzény, 38/5), lápos, mocsaras élőhelyek növényeivel (10.41 ábra). Lágy száruk szögletes keresztmetszetű, virágzatuk hosszú füzér, virágaikban a porzók hossza nem egyforma (heterosztília), ami elsősorban a keresztbeporzást segíti elő, míg az önbeporzás lehetőségét csökkenti – így fenntartva a genetikai variabilitást. Az eltérő hossz többféle beporzó rovarnak kedvez, mint az azonos. A *Peplis* (tócsahúr) szétesését követően sok faj idekerült, így például a nálunk is élő *L. portula*. A *Lagerstroemia* (48) az indopacifikus régió fásszárú génusza. Magasságuk széles intervallumon belül változik, 30 cm-től 25 m-ig, az utóbbi szélsőséget a *L. speciosa* képviseli. Nyáron virágzanak, meglehetős hosszan tartóan. A sokfelé ültetett *L. indica* (10.42a ábra) virágai a fehértől a sötétvörösig terjedő színekben pompáznak. A Madagaszkártól Myanmarig honos *Lawsonia inermis* (10.42b ábra) egy cserje vagy alacsony fa, a leveléből kivonható vörösbarna festékről, a hennáról nevezetes. Jó néhány további nemzetség erősen vízhez kötött. A *Trapa* (sulyom, 2/1) felszínen úszó és alámerült levelei erősen különbözőek, a tetramer virágok a levelek hónaljában fejlődnek, termésük hegyes szarvakat visel.



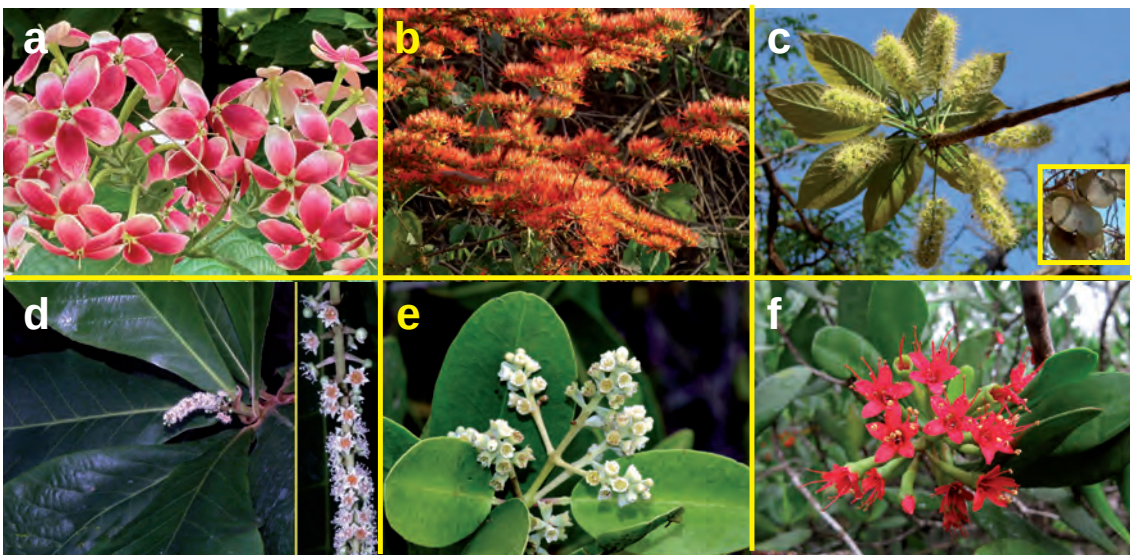

**10.41 ábra. a:** *Lythrum salicaria*, **b:** *L.hyssopifolia.*




**10.42 ábra. a:** *Lagerstroemia indica,* **b:** *Lawsonia inermis* (India, Sandeep Sakhare, CC BY-NC), **c:** *Rotala rotundifolia* (Tajvan, leaf0605, CC0), **d:** *Ammannia robusta* (Texas, saltyhiker, CC BY), **e:** *Sonneratia caseolaris* (India, aathiraperinchery, CC BY-NC), **f:** *Cuphea ignea*, **g:** *Adenaria floribunda* (Bolívia, I. Manrriquez, CC BY-NC), **h:** *Punica granatum*.

Az eurázsiai *T. natans* és a távol-keleti *T. incisa* között csak kisebb morfológiai különbségek vannak. A *Rotala* (72) meleg égövi hínárnemzetség, alámerült és felszín feletti formákkal. Apró virágaik lilás rózsaszínűek, 4–6 sziromlevéllel (10.42c ábra). Néhányat akváriumokban is előszeretettel tartanak. Hasonló megjelenésűek az *Ammannia* fajok (102). Elsősorban a trópusi Afrika vizeinek, mocsaras társulásainak növényei, de más kontinenseken is jelen vannak (10.42d ábra). Virágaik alapszáma 4 (v. 5). A *Sonneratia* hat faja az óvilági tengerpartok mangrove-vegetációjának fontos összetevője. Túllépik a 30 méteres magasságot is, terjedelmes lombkoronával. Az oxigénben szegény környezetben légzőgyökereket (pneumatophore) fejlesztenek. Virágaik nagyok, s bár sziromtalanok, csészéjüknek és a számtalan porzónak köszönhetően látványosak. Érett gyümölcseik is méretesek, sok maggal, amelyeket a víz terjeszt. Az egyik leggyakoribb képviselője a *S. caseolaris* (10.42e ábra), melynek termése és levele is ehető. A másik belső kládon a *Cuphea* (259), az amerikai trópusok nemzetsége emelkedik ki. Életformájuk alacsony évelőktől 2 m magas cserjékig terjed. Csészéjük hosszú csővé nőtt össze, többnyire sárga vagy vörös színű, a kevéssé feltűnő sziromlevelek száma 2–4 (10.42f ábra). Beporzóik főleg a kolibrik közül kerülnek ki. Számos fajukat olajukért termesztik, például abban a reményben, hogy a pálmaolajat váltják fel vele. Az *Adenaria floribunda* (10.42g ábra) közép- és dél-amerikai cserje vagy fa, rózsás, csöves virágokkal, melyek szinte robbanásszerűen nyílnak. Fontos gyógynövény a tradicionális medicinában. A *Punica* (gránátalma, 2) egyik faja, a *P. granatum* (10.42h ábra) iráni eredetű, de mára világszerte művelik a meleg mérsékelt területeken. Maximum 10 méteres fa élénkvörös virágokkal. Bogyótermését vastag pericarpium borítja, a magok (akár 1000 db) a belső szivacsos mesocarpiumban fejlődnek. A húsos magburok tartalmazza az édes-savanykás levet. A másik faj a Socotra sziget endemizmusa (*P. protopunica*), rózsaszínű virággal, kisebb terméssel. Neve arra utal, hogy első leírója, a skót botanikus I.B. Balfour (1853-1922) a másik faj elődjének tartotta.

*Combretaceae* (580). Tagjai trópusi fák és liánok, sokszor igen jellegzetes növekedési formákkal. Tetramer vagy pentamer virágukra jellemző a csöves vacok, a párta gyakori redukciója. A porzók két körben állanak, sokszor hosszan kiemelkednek, a toktermés általában szárnyas, így a szél terjeszti. A *Combretum* (285) pántrópusi elterjedésű, főleg afrikai fajokból áll, a szavannák és monszunerdők jellegzetes fái. Színes virágaik sűrű fürtben vagy füzérben állanak (10.43a–b ábra). Rovarok és madarak a megporzók, de Dél-Amerikában erszényesek is lehetnek. Számos fajukat gyógynövényként hasznosítják. Közeli rokon a *Terminalia* (280), melynek levelei az ágak, gallyak végén, rozettaszerűen jelennek meg (10.43c ábra). A parti erdőségek fája, a *T. catappa* (10.43d ábra) ágrendszere emeletes, pagodaszerű, lombhullás előtt vörösre színeződő levelekkel. Termésfala húsos, majd parás és belül kőkemény rétegekből áll, így terjesztésében állatok és a víz is részt vállal. A megmaradó tucatnyi nemzetségre már kevés faj jut. Megemlítendő a *Laguncularia racemosa* (10.43e ábra), Nyugat-Afrika, Amerika és a Galapagos-szk. fehér mangrovéja. Tengerparton, folyótorkolatokban élő, apró, fehér virágú, legfeljebb 18 m magas fa. Oxigénhiányos helyeken légzőgyökereket fejleszt. Az indopacifikus régióban helyét a *Lumnitzera* két faja tölti be, az egyik piros (10.43f ábra), a másik



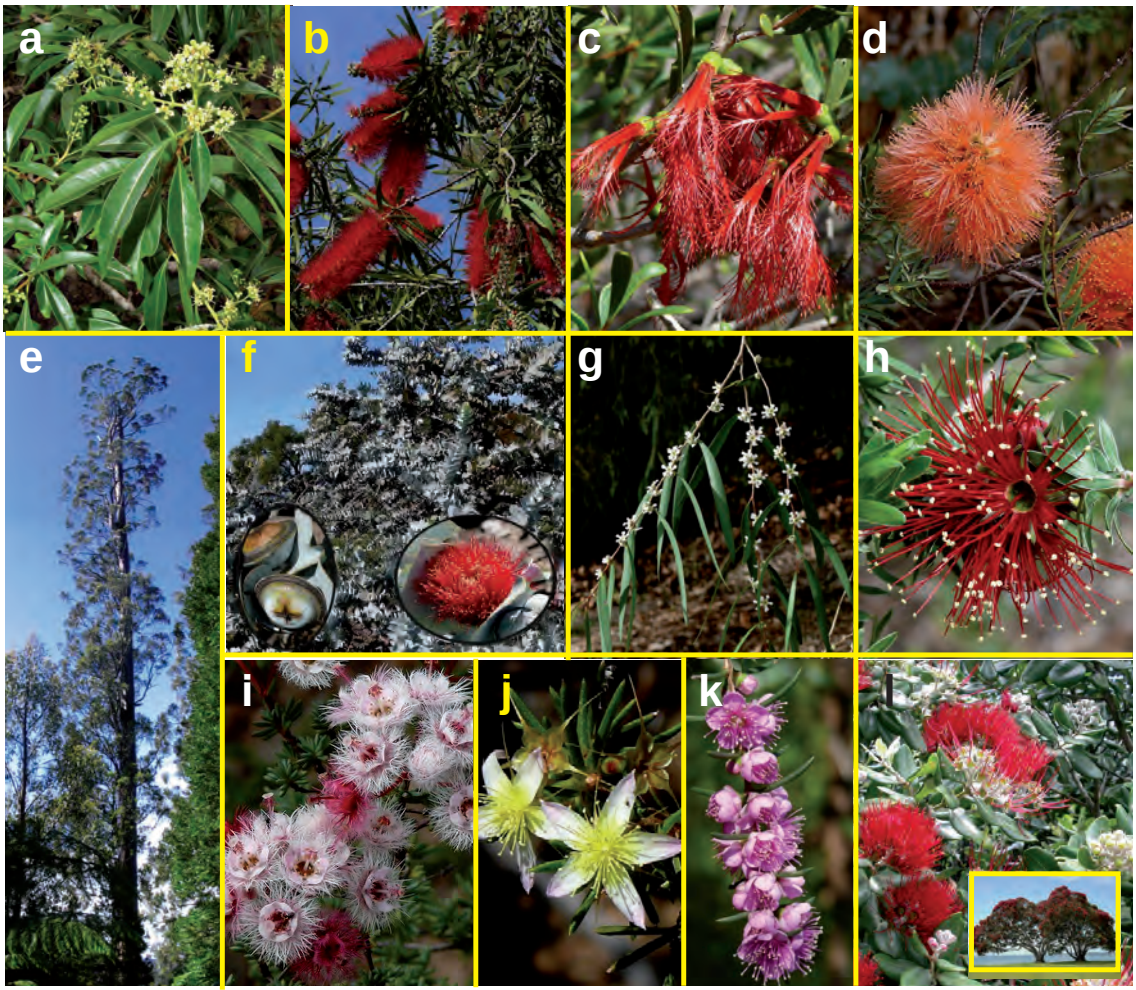

**10.43 ábra. a:** *Combretum indicum* (India, hemavani, CC Y-NC), **b:** *C. paniculatum* (Benin, iles-ecologiques, CC BY-NC), **c:** *Terminalia argentea* (Brazília, J. Medeiros, CC BY, termés: V. de Paiva), **d:** *T. catappa*, **e:** *Laguncularia racemosa* (Galapagos, C. Peter, CC BY-NC), **f:** *Lumnitzera littorea* (Queensland, K. Coleman, CC BY-NC).

fehér virágú – áreájuk érintkezési területén rózsaszínes virágú hibridet képeznek.

*Myrtaceae* (mirtuszfélék, 6400). Rendkívül fajgazdag klád, 134 nemzetséggel – amelyből négy (*Eucalyptus, Eugenia, Myrcia* és *Syzygium*) összesen 4000 fajt lefed. Levelük, viráguk és termésük nagyon változatos. A virágtakaró gyakran hiányzik, a porzók látványosak, erősen módosulhatnak, átvéve a párta csalogató funkcióját. A termő alsó állású, bogyóterméssé fejlődik, vagy felső állású, s akkor toktermessé válik. Sok közöttük az örökzöld, keménylombú fa vagy cserje, lágyszárú egy sincs. Jellegzetesek az olajtartó sejtek, így nem meglepő, hogy számos fűszernövényt találunk közöttük. Elterjedésüknek három súlypontja van: Dél-Amerika, a paleotrópusi régió és Ausztrália, az utóbbi kontinensen 1600 fajjal. Őseik gondvánai eredetűek, mai előfordulásaikat azonban nemcsak a szuperkontinens szétdarabolódásával és későbbi fajképződéssel, hanem nagy távolságra való szétterjedéssel is magyarázhatjuk. Kladogramjuk ennek megfelelően eléggé bonyolult: az alapi helyzetben levő kis csoport (*Heteropyxidoideae*) Kelet-Afrika és Madagaszkár környékéről való, a többi 15 kládból 12 csak Ausztráliában és kisebb részben DK-Ázsiában él. A *Metrosidereae* a csendes-óceáni régióban honos Új-Zélandtól Dél-Amerikáig. A két megmaradó csoport (nem testvérek) a paleotrópusi túlméretes (1230 fajos) *Syzigium* génusz és a *Myrteae* főleg dél-amerikai nemzetségekkel. Ez utóbbiba tartozik az egyetlen, Európában is megtalálható faj, a *Myrtus communis* (közönséges mirtusz) melynek származását egyelőre homály fedi. Nincs teljesen egyedül, testvérfaja, a *M. nivellei* a Szaharában él. Észak-Amerikából (Mexikótól északra) és Ázsia hűvös területeiről a mirtuszfélék teljesen hiányoznak. Az alapi helyzetben lévő kládon mindössze négy faj van, közülük a *Heteropyxis natalensis* (10.44a ábra), egy örökzöld, kétlaki fa Afrika délkeleti sarkából. Apró (pár mm-es), illatos, pentamer virágai végálló virágzatban fejlődnek, a szirmok körme viszonylag hosszú (ez ősi állapot lehet, de legalábbis nem ritka a *Myrtales*-ben). Szárnyas magvait a szél terjeszti. Ezek után több, döntően ausztráliai elterjedésű klád következik, ebből szemezgetünk. A molekuláris eredményeknek köszönhetően a *Melaleuca* (387) nemzetség alaposan meghízott, mert több génuszt is idehelyeztek (ami nem feltétlenül tetszik mindenkinek). Néhány faj igen magasra is megnőhet, a rekord 46 m (*M. cajuputi*). Leveleik változatosak, élőhelyüktől függően aprók, keskenyek, xeromorf jellegűek vagy nagyobbak. Virágaik sűrű, kefeszerű virágzatban nőnek, murvalevéllel övezve kettesével vagy hármasával csoportosulnak. Öt csészelevelük gyűrűvé egyesülhet, öt szirmuk hamar lehull, porzóik színesek. Nektárjuk rovarokat, madarakat és emlősöket csalogat. Toktermésük többnyire csak tűz hatására vagy a növény elpuszulásakor nyílik fel. Queenslandból származik a leglátványosabb faj, a *M. citrina* (=*Callistemon citrinus*, 10.44b ábra), ami egyben a legkorábban, 1770-ben került Európába. Különleges megjelenését piros porzószálainak és bíborszínű portokjainak köszönheti elsősorban. Féloldalasan hozza virágait a *M. quadrifida* (= *Calothamnus quadrifidus*, 10.44c ábra) melynek porzói csomókban állanak, sokágúak, széles sziromlevelek hatását keltik. Régen is idetartozott a *M. fulgens* (10.44d ábra); porzói ennek is csomókban nőnek, változatos színűek. A *M. nematophylla* hosszú „tűleveleivel" tűnik ki. Az ausztrál mirtuszflóra felét az *Eucalyptus* (770) nemzetség adja, melynek pár képviselője a legmagasabb növények közé tartozik (10.10 cédula). Ausztrália erdeinek fáit 90%-ban eukaliptuszok adják (10.45 ábra), amelyek közismerten sok fényt engednek át az aljnövényzetnek. Viszonylag nagy virágukban nincs se csészelevél, se párta: a takarólevelek ugyanis a vacokkelyhet lezáró operculummá olvadtak össze (10.44f ábra). A fedő felnyílása után sok színes porzó szabadul ki, amelyek a nektárral együtt ellenállhatatlan vonzerőt jelentenek a beporzó állatok számára. Ezek nemcsak rovarok, hanem madarak, denevérek és erszényesek is lehetnek. Magjuk csak 1 mm átmérőjű. Az eukaliptusz legtöbb faja örökzöld, pár trópusi faj lombhullató. Sokan vörös tejnedvet tartalmaznak. Mindössze egyetlenegy faj él csak Ausztrálián kívül (*E. deglupta*, Indonézia-Fülöp-szigetek). Az eukaliptuszok testvércsoportja a *Corymbia* (55), ami leginkább a kettős tokfedélben tér el tőlük. Az *Agonis* (5) fajok virágai is öttagúak, kétivarúak, a porzók száma viszont 15–30 (10.44g ábra). A *Kunzea* (63) porzói általában jóval hosszabbak a csésze- és sziromleveleknél, feltűnő színűek (10.44h ábra). A *Verticordia* (102) fajok élénk

**10.10 cédula: Melyik a legmagasabb zárvatermő?**

Hosszú ideig az *Eucalyptus regnans* számított a földkerekség legtermetesebb zárvatermőjének, kicsivel lemaradva a nyitvatermőktől (*Sequoia*, *Pseudotsuga, Cupressus*). A rekordot egy Centurionnak nevezett fa (10.44e ábra) tartotta Tasmania szigetén. Magasságát a kutatók a lehető legegyszerűbb módon állapították meg: 2008-ban felmásztak rá, és 99,6 m-nek találták, míg 2018-ban lézeres műszerrel már 100,5 m-t mértek. Egy évre rá azonban egy nagy tűz miatt 96 m-re zsugorodott – és el is vesztette elsőségét. Időközben ugyanis a legnagyobb vetélytárs, a malajziai *Richetia faguetiana* (*Dipterocarpaceae*) egy egyede 100 m körülinek bizonyult (528. old.). Minden idők ismert zárvatermő rekordere viszont talán mégis egy *Eucalyptus* (*E. amygdalina*), mert egyes források szerint egykoron 122 m magas példányokat is kivágtak, ugyancsak Tasmaniában. Ez a sziget igencsak kedvező a magas fáknak, mert él ott még másik négy *Eucalyptus* faj is, jóval 85 m feletti csúcsmagassággal.




**10.44 ábra. a:** *Heteropyxis natalensis* (Eswatini, K. Braun, CC BY-NC), **b:** *Melaleuca citrina,* **c:** *M. quadrifida,* **d:** *M. fulgens,* **e:** *Eucalpytus regnans* (Tasmania, Eucalyptus 99, CC BY-SA 4.0), **f:** *E. macrocarpa*, **g:** *Agonis flexuosa*, **h:** *Kunzea baxteri,* **i:** *Verticordia huegelii*, **j:** *Calytrix depressa*, **k:** *Hypocalymma robustum*, **l:** *Metrosideros excelsa* (Új-Zéland, Kalapos T., kis kép: ede323, Public Domain), (**b–c** és **f–k:** Ny-Ausztrália).

színű – de sohasem kék – szirmaikkal és finoman rojtos csészéjükkel tűnnek ki (10.44i ábra), a *Darwinia* (54, 10.11 cédula) pedig színes murvaleveleivel csábít. A *Calytrix* (92) fajok viszonylag nagy méretű, öt csészelevele hegyes szálkában végződik (10.44j ábra). A *Hypocalymma* (32) teljes egészében Ny-Ausztrália bennszülöttje, kisebb cserjék, nem túl nagy, de feltűnő virágokkal. Kertészetekben a *H. robustum* (10.44k ábra) a legkedveltebb. A *Metrosidereae* kládon nincs ausztráliai faj, bár a többség a pacifikus régióban honos, Új-Zélandtól (12 faj) Új-Kaledónián (21) át Hawaii-ig (5), és van egy dél-afrikai meg egy dél-amerikai rokonuk is. Széles elterjedésükben a könnyű, de erősen ellenálló magvak is szerepet játszhattak. Úgy tűnik viszont, hogy kisebb szigeteket könnyebben kolonizáltak, mint az ausztrál kontinenst, ahol a többi mirtuszféle erős versenytárs lehetett. A helyzetet tovább bonyolítja, hogy Tasmaniában fosszilisan már előkerült egy *Metrosideros* lelet. Cserjék, kisebb fák, de liánok és epifitonok is vannak közöttük. Virágzatuk nem tér el lényegesen a többi mirtuszfélétől. Új-Zéland karácsonyfája a *M. excelsa* (10.44l ábra), egy örökzöld, rendkívül tűrőképes, bőven virágzó fa. A paleotrópusi régió fő



**10.45 ábra.** *Eucalyptus loxophleba* (Ny-Ausztrália).

mirtusz nemzetsége a több mint 1200 fajt egyesítő *Syzygium* külön kládot képvisel. Elterjedési területe Afrika, Dél-Ázsia, a Csendes-óceán vidéke, Kelet-Ausztráliát is beleértve. Igen változatos, taxonómiailag nehezen kezelhető csoport. A szegfűszegként ismert fűszer a Molukka-szigetekről – vagyis a Fűszer-szigetekről – származó *S. aromaticum* rügye. Az emberiség régóta ismeri és szereti, Szíriában egy Kr. e. 1720-ból származó régészeti lelőhelyen is megtalálták. A világtermelés 185.000 tonna évente, melynek háromnegyede Indonéziából származik. A *S. paniculatum* (10.46a ábra) egy esőerdei fa New South Walesből, termése jóízű, így termesztik is. Nyers gyümölcsként vagy lekvárként még másik tíz faj is számításba jön, így a *S. malaccense* és a *S. jambos*. Az új-kaledóniai *S. acre* (10.46b ábra) megjelenése pálmaszerű: törzsét

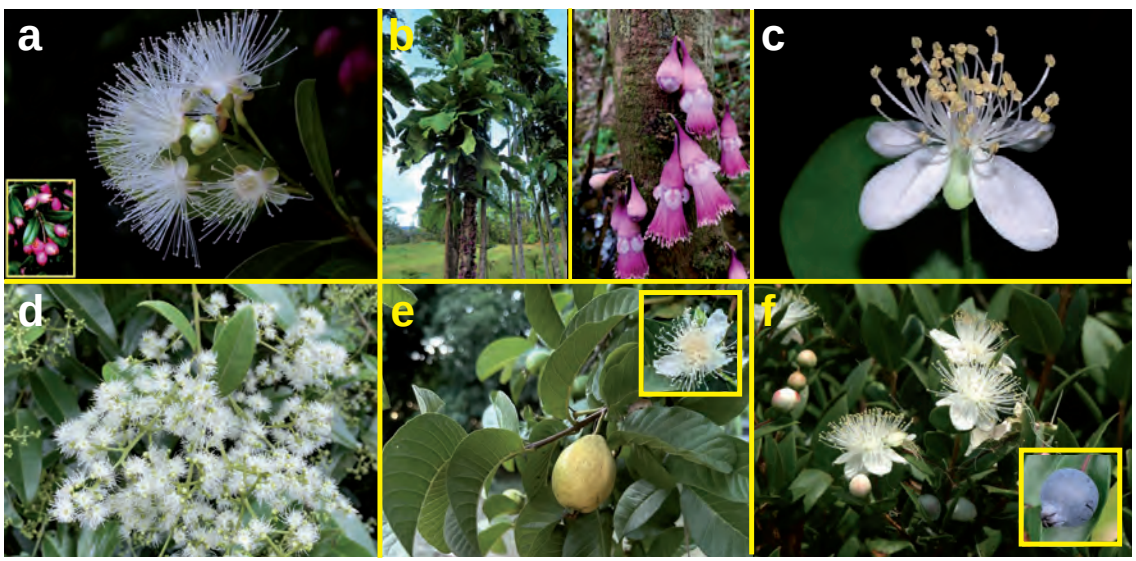
**10.11 cédula: Az idősebb Darwin és a *Darwinia***

A mirtuszfélék tisztán ausztráliai elterjedésű nemzetsége, a *Darwinia* nem Charles Darwin, hanem nagyapja, Erasmus Darwin (1731–1802) emlékét őrzi – E. Rudge angol botanikusnak köszönhetően – és nem érdemtelenül. Sok szempontból a nagyapa hozzájárulása a tudomány fejlődéséhez legalább olyan jelentős volt, mint az unokáé. Orvos végzettséggel kora leginkább felvilágosodott szabadkőműves gondolkodói közé tartozott, foglalkozott pszichológiával, természetfilozófiával és költészettel is. Figyelemre méltó volt botanikai munkássága, Linné követőjeként könyvet adott ki a növények rendszeréről, családjairól és a növények szerelmi életéről verset is írt. Legismertebb műve a *Zoonomia* (1794–1796), melynek számos gondolata az evolúcióelmélet kialakulásához is hozzájárult. Megfogalmazta benne a „survival of the fittest” elvét, ami unokája könyvében központi fontosságúnak bizonyult.



A *Darwinia* géncentruma Ausztrália délnyugati sarkában van, a legtöbb eddig leírt faj innen származik, mint a mellékelt képen látható, veszélyeztetett *D. oxylepis* is.

Érdekes sajátsága az ausztrál botanikának, és az ottani flóra gazdagságának, hogy egy-egy új faj felfedezésekor nem sietnek a fajleírással: a növényt csak félhivatalos (informális) néven nevezik mindaddig, amíg alaposan meg nem ismerik. De végül nem marad el a közlés; az egyetlen ismert populációval rendelkező *Darwinia* sp. Canna például 2007-ben vált ismertté, de csak 2020-ban nyerte el a *D. sphaerica* nevet.

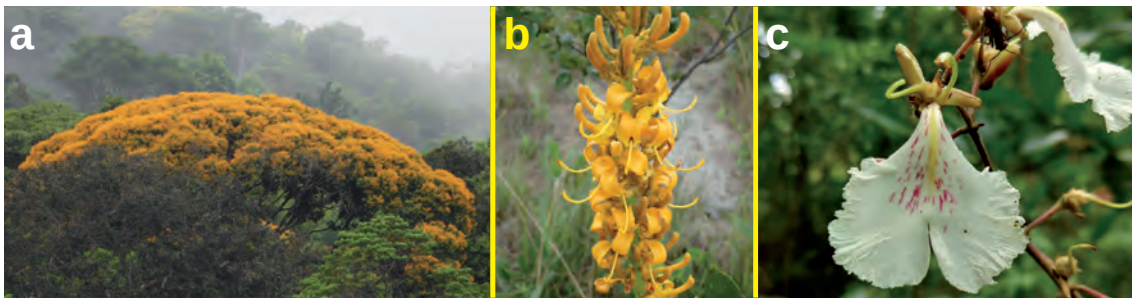



**10.46 ábra. a:** *Syzygium paniculatum*, **b:** *S. acre* (Új-Kaledónia, C. Blanchon, virágok: A. Simon, CC BY-NC), **c:** *Eugenia uniflora*, **d:** *Myrcia gilsoniana* (Brazília, G. Siqueira, CC BY-NC), **e:** *Psidium guajava* (Mgwhite 302, CC BY-NC), **f:** *Myrtus communis* (Itália).

óriási, másfél méteres levelek üstöke zárja le. Virágai közvetlenül a törzsből erednek (kauliflória, 10.46b ábra). A mirtuszok kládjainak hosszú sorát a *Myrteae* zárja le, benne ó- és újvilági taxonokkal vegyesen. Az *Eugenia*-nak éppen annyi faja ismert, mint a *Syzygium*-nak, Amerikán kívül másodlagos géncentrumai vannak Madagaszkáron és Új-Kaledónián. A génusznév a magyar történelemből is jól ismert Savoyai Jenő emlékét őrzi. Morfológiailag nem könnyű ezt a két nagy génuszt megkülönböztetni, az előzőben a párta lehulló, a másodikban hosszabban maradó, a magház félig alsó állású, illetve alsó állású. A káoszt még a molekuláris kladisztika se oldotta fel teljesen. Az *E. uniflora* (10.46c ábra) egyike az ehető bogyótermésű fajoknak, Dél-Amerika keleti partivédékéről. Virágában – csakúgy, mint a legtöbb *Eugenia* faj virágában – négy csésze- és sziromlevelet találunk, sok fehér porzóval. Körte alakú termése van az *E. pyryformis*-nak. A *Myrcia* (800) sem jelentéktelen csoport, összes faja trópusi és szubtrópusi amerikai. Megjelenésében (10.46d ábra) hasonló az előző génuszhoz, virágzata rendszerint sűrűbb, virágai öttagúak, termésükben több a mag. A *Psidium* (101) is neotrópusi génusz, számos faja, leginkább a *P. guajava* (10.46e ábra), kiváló gyümölcsöt terem. De nemcsak azért, hanem illóolajáért, fájáért és gyógyhatású drogjáért is termesztik. A kétfajos chilei *Luma* fáit már említettük a 10.1 cédulában. A végére maradt a klád névadója, a *Myrteae* alapi helyzetében lévő, a többiektől igencsak távol élő *Myrtus* (2). A *M. communis* (10.46f ábra) a Makaronéziai-szigetvilágtól Indiáig őshonos. Bogyótermése fűszerként vagy éppen likőr alapanyagaként is hasznosul, ugyanakkor központi szerepe van a görög-római mitológiában, a zsidó és az afgán tradícióban.

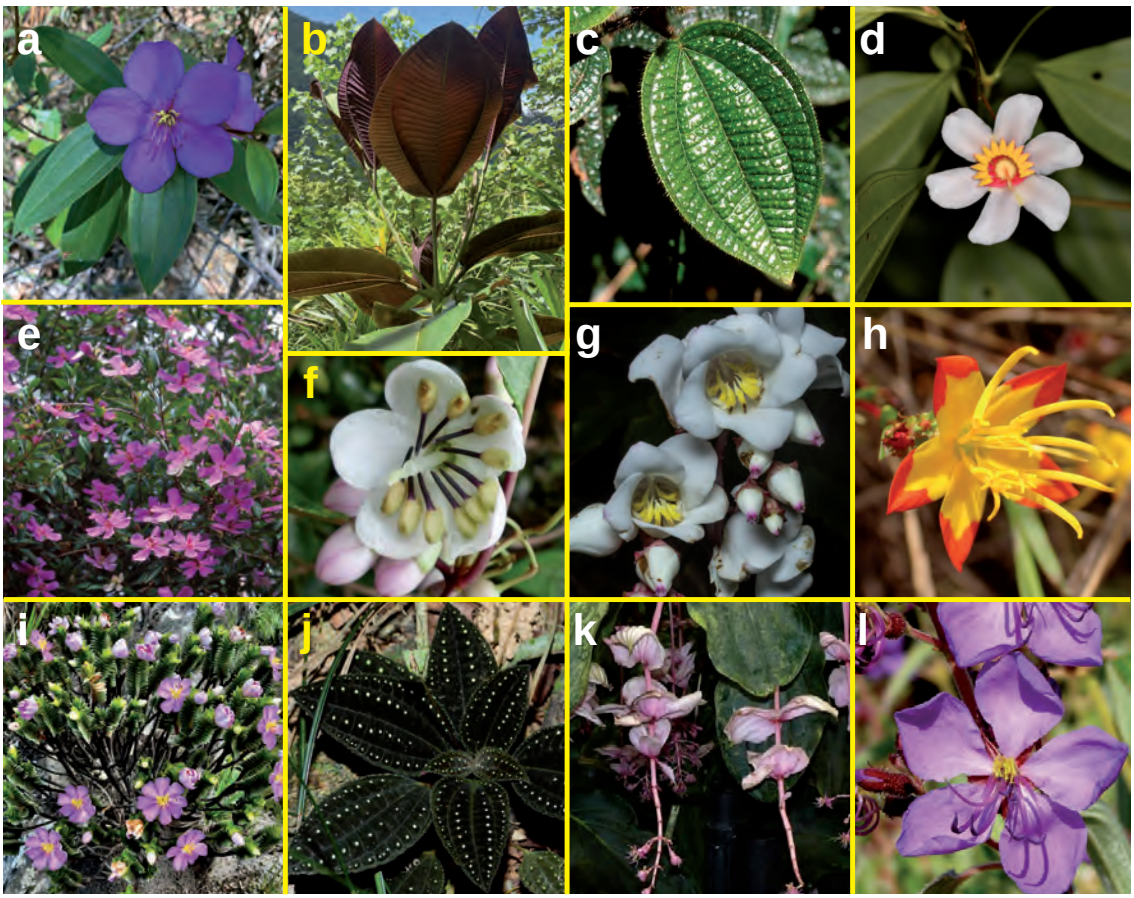
*Vochysiaceae* (248). Döntően dél- és közép-amerikai elterjedésű csoport, az idetartozó hét nemzetségből kettő Nyugat-Afrikában honos, őseik nyilván Amerikából kerültek oda. Fák, kúszónövények vagy rizómás évelők. Ép leveleik átellenesek vagy örvösek, a levél szélén anasztomizáló erekkel. Virágaik zigomorfak vagy aszimmetrikusak. A sarkanyús csészelevelek száma öt, pártájuk viszont ritkán öttagú, inkább háromra vagy egyre redukált. Fertilis porzójuk mindössze egy van, a többi staminódiummá alakult. A portok viszonylag hosszú. Nektárt bőven termelnek, megporzóik – ahogy sok más látványos virágú neotrópousi növénynél már szinte megszokott – méhek és kolibrik. Termésük lependék vagy tok. Eme leírás alaján némileg meglepő, hogy a hozzájuk egyáltalán nem hasonlító *Myrtaceae* a testvércsoportjuk – de a molekulák nem tévednek. A legnagyobb a *Vochysia* (146) génusz, általában három sárga sziromlevéllel. A *V. ferruginea* (10.47a ábra) széles lombozatú, egyes források szerint 35 m magasra is megnövő fa. A középbrazíliai cerrado nevű szavanna-vegetáció egyik tipikus faja a *V. pruinosa* (10.47b ábra). A *Qualea* (53) fajok kisebb fák és cserjék, virágaikban csak egy kétlebenyes sziromlevél található (10.47c ábra). Fájuk sokféleképpen hasznosul, bútortól a népi gyógyászatig.

*Melastomataceae* (6040). Az összes trópusi területen megtalálható, azaz pántrópusi csoport, dél-amerikai központtal (Brazíliában él a fajok fele). A nemzetségek száma nem kevés, „egyelőre” 184. Az esőerdők aljnövényzetének egyik fő alkotói, cserjék vagy lágyszárúak, sok fajuk kúszónövény vagy fánlakó. Morfológiailag meglehetősen egységesek. Viráguk kétivarú és aktinomorf vagy enyhén zigomorf, rendszerint feltűnő, ibolyás vagy rózsás (ritkábban más színű), szirmaik kissé csavarodottak. Alapszámuk négy-nyolc, a porzók sokszor egy irányba nőnek. Magánosak vagy bugás virágzatot alkotnak. Nektárt nem termelnek, a megporzó méhek jutalma maga a pollen. Termésük tok vagy bogyó, bennük sok csavarodott maggal. Ép leveleik erezete sajátságos: néhány (3–7) vastagabb hosszanti érből s az ezekre merőleges, szabályosan álló oldalerekből áll (10.48c ábra). Nevezetesek az alumíniumfelhalmozó képességükről is. Idegenhonos növényként veszedelmesen terjedhetnek egyes trópusi területeken. Az ausztrálázsiai térség nemzetsége a *Melastoma* (93). Nevét („fekete száj”) az ehető bogyó sötét színű levéről kapta, ami feketére színezi a szájat és a fogakat is. A *M. malabathricum* (10.48a ábra) széles körben elterjedt 2–3 m magas pionír cserje. Az amerikai *Miconia* az egyik legnagyobb fajszámú génusz: többször próbálták felosztani, de sikertelenül, így megmaradt benne legalább 1916 faj. Legismertebb talán a

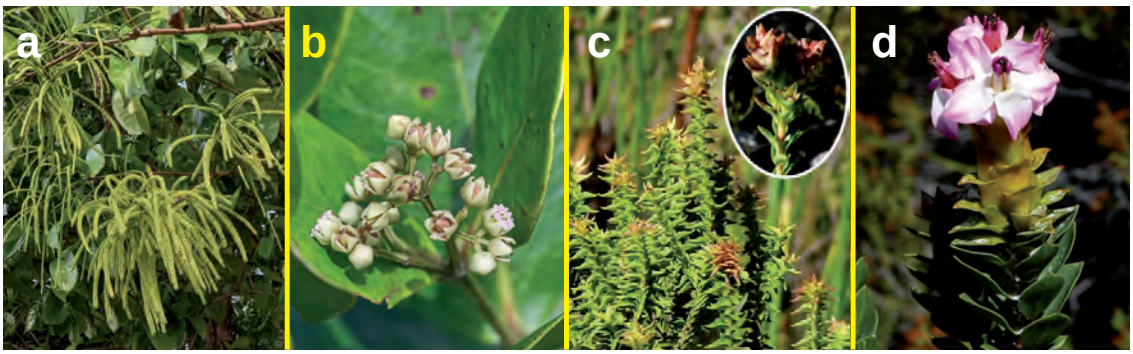



**10.47 ábra. a:** *Vochysia ferruginea* (Panama, R.Miro, CC BY-NC), **b:** *V. pruinosa* (Brazília, Tssss, CC0), **c:** *Qualea multiflora* (Brazília, T.R.F. Sinani, CC BY).

*M. calvescens* (10.48b ábra), amit a trópusi országokban az egyik legveszélyesebb szárazföldi özönnövénynek tartanak. Egy fiatal fa akár 200.000 apró magot is teremhet, s mivel a bogyótermés a madarak kedvenc eledele, könnyű és gyors terjedésének nincs akadálya. Mindent beárnyékoló hatalmas levelei alul bíbor, felül élénkzöld színűek – s ennek megfelelően „bíborvésznek" vagy „zöld ráknak" is nevezik. A *M. australis* (10.48c ábra) egyike a partközeli atlanti esőerdő idetartozó fajainak, termése – mint minden *Miconia* fajnak – bogyó. A *Blakea* (200) számos faja – a többségtől eltérően – fehér virágú, hat sziromlevéllel (10.48d ábra). Az ugyancsak neotrópusi *Tibouchina* (28) fajok fák és cserjék, virágaikban öt, lila színű szirom van, tíz porzójuk gyakran heterosztíliás. Ezt a régebben jóval nagyobb nemzetséget újabban felosztották, egyik utód a *Pleroma* (185 fajjal, pl. *P. sellowianum*, 10.48e ábra). További, látványos virágú neotrópusi génuszok az *Axinaea* (40), a *Bertolonia* (36) és a *Cambessedesia* (26) – egy-egy képviselőjüket a 10.48f–h ábra mutatja be. A *Microlicia* (300) vagy harminc faja csak Brazília Minas Gerais államában, annak is a campo rupestre elnevezésű hegyvidéki gyepes területein él (korábban a *Lavoisiera* tagjaiként), és megjelenésében (10.48i ábra) emlékeztet a dél-afrikai fynbos növényeire (pl. *Penaea*, l. 498. oldal). Természetesen konvergens jelenségről van szó, melynek hátterében a két terület ökológiai viszonyainak hasonlósága állhat (tüzek, táplálékszegény, vékony talaj stb.) – amivel magas fokú endemizmus is párosul. Leveleivel, s nem virágaival tűnik ki a *Macrocentrum* (26) génusz, melynek ékessége a *M. latifolium* (10.48j ábra). A paleotrópusi régió legnagyobb nemzetsége a *Medinilla* (400), örökzöld cserjékkel és liánokkal, négyes, ötös vagy hatos alapszámú virágokkal. A *M. magnifica* (10.48k ábra) a Fülöp-szigetek és Új-Guinea növénye, 3 méteresre is megnövő epifiton. Rózsás-lilás virágait hasonló színű murvalevelek övezik egy tekintélyes méretű bugában. Igen sok kultúrváltozatát ismerjük. Afrikából a *Rosettea* (21) nemzetséget emelhetjük ki. Lágyszárúak, végálló bugáikon lila vagy fehér virágok fejlődnek. Úgy tűnik, mintha a porzói kétféle színűek lennének,




**10.48 ábra. a:** *Melastoma malabathricum* (Queensland, Dion, CC BY-NC), **b:** *Miconia calvescens* (Francia Polinézia, S.E. Lawrence, CC BY-NC), **c:** *M. australis* (Brazília), **d:** *Blakea anomala* (Costa Rica, T. van Loon, CC BY), **e:** *Pleroma sellowianum* (Brazília), **f:** *Axinaea wurdackii* (Peru, R. Rijalba, CC BY-NC), **g:** *Bertolonia nymphaeifolia* (Brazília, H.M. Alexande, CC BY-NC), **h:** *Cambessedesia semidecandra* (Brazília, agujaceratops, CC BY), **i:** *Microlicia* sp. (Brazília, S.E. Martins, CC BY-NC), **j:** *Macrocentrum latifolium* (Francia Guyana, S. Sant, CC BY-NC), **k:** *Medinilla magnifica*, **l:** *Rosettea princeps* (Dél-Afrika).




**10.49 ábra. a:** *Crypteronia paniculata* (Andaman-szigetek, A. Gadkari, CC BY-NC), **b:** *Alzatea verticillata* (Costa Rica, S. Holt, CC BY-NC), **c:** *Penaea mucronata* (Dél-Afrika), **d:** *Saltera sarcocolla* (Dél-Afrika).

de a lefelé álló sárgák csak porzófüggelékek. A *R. princeps* (10.48l ábra) a kládon kevéssé jellemző módon mocsári és vízparti növény.

*Crypteroniaceae* (12). Az indomaláj térség fái, három génuszba sorolva. Leveleik nagyok, épek és átellenesek. Pár milliméteres aktinomorf, 4 vagy 5 tagú virágaik hosszú és tömött füzérben vagy bugában állanak (10.49a ábra). Virágzatuk eléggé feltűnő a beporzó kis termetű rovarok számára. Termésük tok.

*Alzatea* (1). Egyetlenegy faja, az *A. verticillata* (10.49b ábra) Közép-Amerikában és Dél-Amerika északi részén honos. Hegyvidéki erdők közepes termetű fája, átellenes levelekkel. Virágaiban a csésze hosszan maradó, de a párta hiányzik, porzóból öt van. A termés tok.

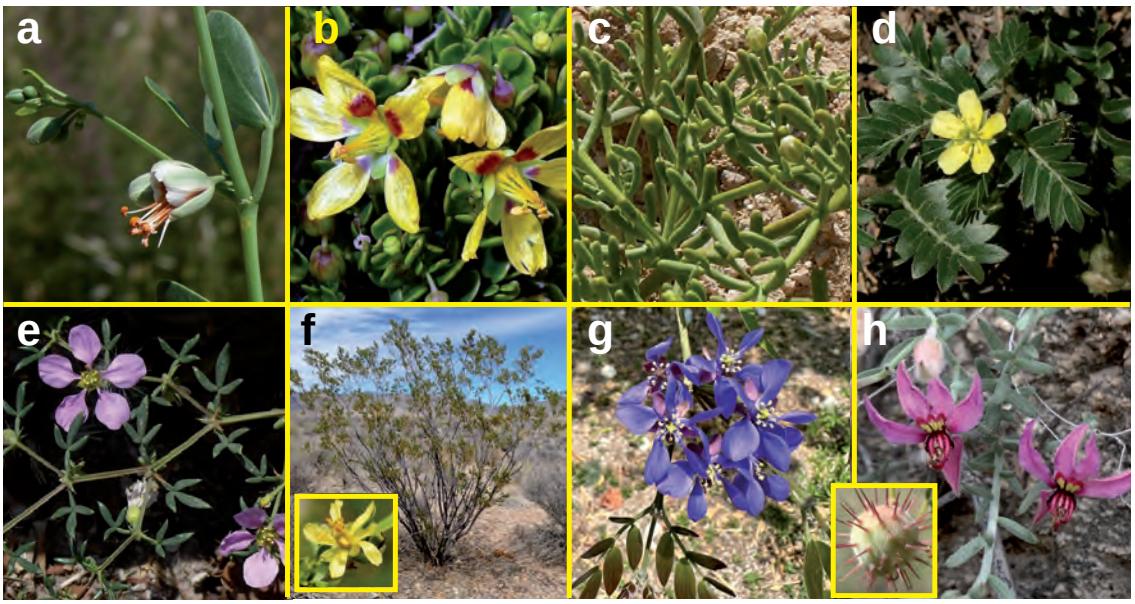
*Penaeaceae* (32). Afrikában, főleg délen és keleten honos csoport, egy faja (*Olinia ventosa*) Dél-Afrika mellett Szt. Ilona szigetén is megjelenik. A nemzetségek száma kilenc. Cserjék vagy félcserjék, négyszögletes keresztmetszetű hajtással, felfújt szárcsomókkal, örökzöld, bőrnemű levelekkel. Virágaik tetramerek, a párta hiányzik, a csészelevelek sziromszerűek. Nektártermelők, rovarbeporzásúak, magvaikat hangyák terjesztik. A dél-afrikai fynbos szárazságtűrő vegetációjában élő fajok erikoid jellegűek, apró leveleik sűrű sorban állanak, mint például a *Penaea* (4) és a *Saltera sarcocolla* esetében (10.49c–d ábra).

## *Zygophyllales (307)*

Az idetartozó *Zygophyllaceae* és a *Krameria* génusz a DNS-szekvencia elemzések szerint testvérek, de morfológiailag erősen eltávolodtak egymástól. Virágaikban ötös az alapszám, a sziromlevelek körme viszonylag hosszú. A legtöbb faj száraz helyeken, pusztákon, félsivatagokban és sivatagokban él.

*Zygophyllaceae* (királydinnyefélék, 290) Fák, cserjék vagy lágyszárúak – 26 nemzetségbe sorolva. Kozmopolita elterjedésűek, az északi félgömb hűvös és hideg régióiból hiányzanak. Növekedésük szimpodiális, a csomóknál ízesült hajtásrészletekkel. Pálhás leveleik szárnyasak, a virágok sugarasak, 10–15 porzójuk van. Nektárt termelnek, rovarbeporzásúak. Termésük csonthéjas vagy tok. A *Zygophyllum* (52) nemzetség legtöbb faja Közép-Ázsiában és Kínában fordul elő, egy van a Mediterráneumban (*Z. fabago*, 10.50a ábra) és talán egy pedig Dél-Afrikában. Ez utóbbi helyen a *Roepera* (60) nagyobb sokféleségben mutatkozik, már csak azért is, mert több fajt „átvett" a *Zygophyllum*-tól, és Ausztráliában is jelen van. A fokföldi *R. flexuosa* (10.50b ábra) 1 méter magas és több méter átmérőjű cserje, sárga sziromlevelei tövükön foltosak. A leginkább pozsgás megjelenésű *Tetraena* (36) az óvilág sivatagainak jellemző taxonja, a *T. coccinea* elsősorban a Vörös-tenger partvidékének növénye (10.50c ábra). Nálunk a kládot a *Tribulus* (29/1) génusz óvilági elterjedésű faja, a *T. terrestris* (királydinnye, 10.50d ábra) képviseli. Homokos talajon találkozhatunk vele, gyomként is erősen terjed. A *Fagonia* (36) génusz az északi félgömb melegebb vidékein honos, hármas levelét tövises pálha övezi (10.50e ábra). A *Larrea* (5) nemzetség É- és D-Amerika sivatagos tájainak cserjéit adja. Egyes fajainál, zárvatermőtől szokatlan módon, a kloroplasztiszok apai ágon öröklődnek. A *L. tridentata* (10.50f ábra) gyakran az egyetlen fás növény az élőhelyén, erőteljes allelopátiás hatása miatt térbeli eloszlása a szabályoshoz közelít. Klónjai elérik a 11.000 éves kort, megközelítve a *Populus tremuloides* (10.25 cédula) egy utahi klónjának becsült korát. A *Guaiacum*-ban (5) maximum 20 m magas fák vannak a trópusi Amerikából. A *G. officinale* és a *G. sanctum* (10.50g ábra) fája (lignum vitae) a legkeményebbek közül való.

*Krameria* (17). Mind félparazita cserje vagy lágyszárú, haustoriummal csatlakoznak más növények gyökereire. Zigomorf virágaik 180°-ban csavarodottak (10.50h ábra), csészéjük sziromszerű. Két sziromlevelük mirigyszőrei olajat termelnek, ezzel vonzzák az erősen specializált megporzó *Centris* méheket. Gömbded termésük horgas-tövises. Az USA déli államaitól Chiléig honosak.




**10.50 ábra. a:** *Zygophyllum fabago* (Spanyolország), **b:** *Roepera flexuosa* (Dél-Afrika), **c:** *Tetraena coccinea* (Egyiptom), **d:** *Tribulus terrestris*, **e:** *Fagonia cretica* (Spanyolország), **f:** *Larrea tridentata* (Nevada, N.O. Frakes, CC BY-NC), **g:** *Guaiacum sanctum* (Mexikó, M.G. Gallo, CC BY-NC), **h:** *Krameria bicolor* (Arizona, E. Hough, termés: *K. sonorae,* Mexikó, carianne, CC BY-NC).

### *10.4.2 Fabidae (40.891)*

A sejtmagban kódolt gének elemzése (Zuntini et al. 2024, l. 9.6 ábra) szerint négy fő csoportot különítünk ezen a kládon belül, kevesebbet, mint korábban. A *Celastrales*, az *Oxalidales* és a *Malpighiales* ugyanis átkerült a malvidba, holott kloroplasztisz alapon még idetartoztak. Ennek magyarázata akár az is lehet, hogy elődjük egy fabid és egy malvid ős kimérája volt, az elsőtől a plasztiszgenomot, a másodiktól a többit örökölve (Sun et al. 2015). A *Fabidae* klád növényeinek kevés morfológiai szünapomorfiája van, mint például a mag csekély mennyiségű endospermiuma. Lényeges, továbbá, hogy az összes ma ismert, gyökérlakó N-kötő baktériumokkal szimbiózisra képes zárvatermő idetartozik. Vagyis az együttélés képessége egyszer, ezen a kládon jelenhetett meg az evolúció során – bár később egyes belső evolúciós vonalakon el is veszett.

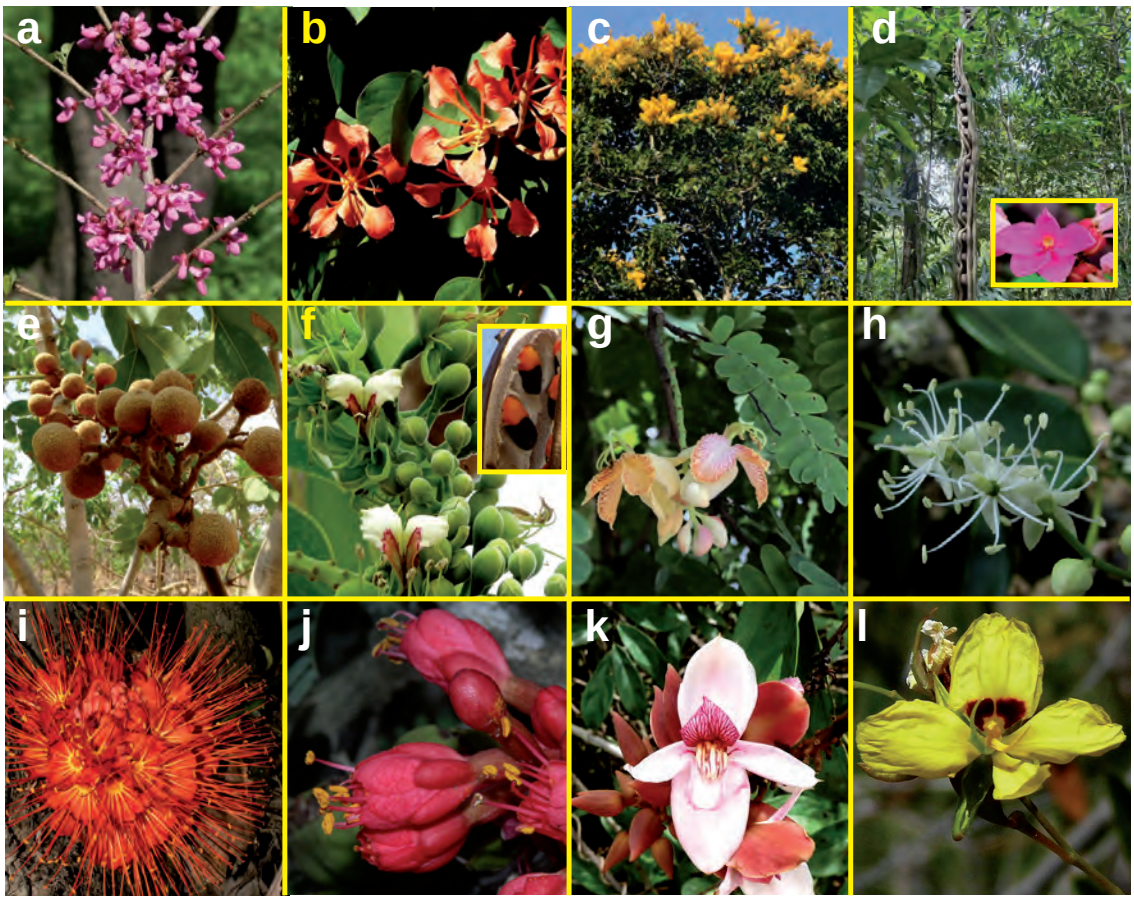
**Definíció:** A *Fabidae* a legnagyobb koronaklád, amiben a *Vicia faba* (*Fabaceae*) megvan, a *Malva sylvestris* (*Malvaceae*) viszont nincs benne (de Queiroz et al. 2020).

### *Fabales (23.661)*

Egy nagy létszámú, egy közepes méretű és két kisebb fajszámú kládra osztható tovább a következők szerint: {*Fabaceae* {*Polygalaceae* {*Surianaceae, Quillaja*}}}. Morfológiailag eléggé heterogén, általánosan jellemző sajátságokból kevés van (például a zöld színű embrió, köröm a sziromleveleken). *Faba* génusz már nincs, a név eredete a *Vicia faba*-ra vezethető vissza.

*Fabaceae* (hüvelyesek, 22.300). 728 génusz kozmopolita elterjedéssel, csak az igazán hideg régiókból hiányzanak. Sok tekintetben egységesek, bár az alapszabályokat sokszor kivételek „erősítik”. A virágban majdnem mindig egy termőlevél található, általános a hüvelytermés – de a kivételek sorában aszmag, csonthéjas termés és bogyó is van. A virágtakaró-levelek száma általában 5–5, a csészelevelek rendszerint összenőttek, porzóból alapesetben tíz, bibeszálból egy van. A virág sugaras, vagy a sziromlevelek differenciálódásának köszönhetően kétoldalian részarányos, ritkán aszimmetrikus (*Senna*). A fajok döntő többségét méhek porozzák be, de más rovarok is szóba jöhetnek, s a madár- és denevérbeporzás sem ritka. Gyakoriak a virágon kívüli nektáriumok. A nektár mellett maga a virágpor jelenti az állatok számára a fő vonzerőt. Sok faj hangyákat lát vendégül az ún. domatiumokban (l. még 327. old. és 10.13 cédula). Leveleik pálhásak, egyszeresen vagy kétszeresen összetettek, viszonylag ritkán épek, egyes levélkék kaccsá módosultak. Lágyszárúak (főképp a mérsékelt övben), cserjék és fák (főként a meleg égövben), valamint liánok egyaránt vannak közöttük – és a pozsgás életforma is felbukkan. Fontos komponensei a szezonálisan száraz trópusi erdőknek és szavannáknak. A dél-amerikai trópusi esőerdők fásszárú flórájából is jelentősen, mintegy 16%-ban kiveszik a részüket, de ez az arány Közép-Afrikában 90%-ig is felmehet! Lényeges, és a földi élet szempontjából is igen fontos képességük a nitrogénkötő baktériumokkal

való együttélés. A baktériumok, elsősorban az α-proteobaktériumok közé tartozó *Rhizobium*-ok és a β-proteobaktériumokat képviselő *Burkholderia* „fajok" a gyökér gümőiben, míg a vízben élő fajoknál a szár fejlesztette csomókban lakoznak. Hat belső kládjukat a leágazás sorrendjében tárgyaljuk. A *Cercidoideae* (335) döntően trópusi, néhány mérsékelt övi képviselővel, mint például az eurázsiai-észak-amerikai *Cercis* (júdásfa, 10), melynek virágai zigomorfak, a törzsön és az ágakon jelennek meg (kauliflória, pl. a kínai *C. glabra*, 10.51a ábra) – ami a trópusi ősök öröksége lehet. A nagyobbik szirmot a rügyben a többiek beborítják (vö. *Faboideae*). Leveleik épek vagy kétlebenyesek, mint a *Bauhinia* (171) génuszban, melybe változatos növekedési formákkal (törzsfonatok, lapos törzs), sugaras virágszimmetriával jellemezhető kúszónövények vagy fák tartoznak (10.51b ábra). A *Barklya syringifolia* (10.51c ábra) Ausztrália trópusi esőerdeiben élő közepes termetű fa, tömött virágzattal. A neotrópusi erdők gyakori liánjai kerülnek ki a *Schnella* nemzetségből, lapított, kötéllétraszerű hajtásokkal (10.51d ábra). A *Detarioideae* (760) majdnem minden faja trópusi elterjedésű fa vagy cserje, 50%-ban afrikai és madagaszkári. Összetett leveleik fonákán nagy mennyiségű nektárt termelnek. Virágaik felépítése és részeik számossága változatos, megjelenésük sohasem pillangós, gyakori a csésze- és sziromlevelek kiesése. A *Detarium* (3) Közép-Afrikából származó génusz, fontos gyümölcstermő (10.51e ábra) és a mahagónira emlékeztető fájú növényekkel. Az *Afzelia* (11) nemzetségből legismertebb az *A. africana*, egy 30 m magasra is megnövő, széles lombkoronájú fa. Nagy termésében fekete színű mérgező magok képződnek, rajtuk narancsszínű – és ehető – arillussal (10.51f ábra). A korhadásnak és a termeszeknek is ellenálló fája értékes (hajó)építőanyagnak számít. A *Tamarindus indica* (10.51g ábra), nevével ellentétben, afrikai eredetű, de a legtöbbet manapság valóban Indiában kultiválják. Hosszú termését húsos mezokarpium tölti ki, amit sokféleképpen hasznosítanak, italoktól fémtárgyak fényesítéséig. A *Copaifera* (43, 10.51h ábra) jó néhány, elsősorban dél-amerikai faja az olajos-gyantás exudá-




**10.51 ábra. a:** *Cercis glabra*, **b:** *Bauhinia galpinii* (Dél-Afrika), **c:** *Barklya syringifolia* (Queensland, P. Storer, CC BY-NC), **d:** *Schnella kunthiana* (Costa Rica, A. Delera, virág: G. Léotard, Francia Guyana, CC BY-NC), **e:** *Detarium microcarpium* (Benin, M. Saoupkai, **f:** *Afzelia africana* (Togo, O. Oebenin, virág: Bahleman, CC BY-NC), g: *Tamarindus indica* (Hawaii, chatchang, CC BY-NC), **h:** *Copaifera arenicola* (Brazília, V. de Pavia, CC BY-NC-ND), **i:** *Brownea macrophylla* (Ecuador, D. Torres, CC BY-NC), **j:** *Schotia afra* (Dél-Afrika), **k:** *Duparquetia orchidacea* (Libéria, C. Jongkind, CC BY-NC), **l:** *Labichea lanceolata* (Ny-Ausztrália).

tumáról híres, ami manapság már biodízel előállítására is számításba jön – egyetlen fa évente 40 liter olajat is adhat. A *Brownea* (20) látványos, gömb alakú, a törzsön fejlődő élénk színű virágzatáról, az egyes virágokból hosszan kiálló porzóiról és bibeszáláról nevezetes (10.51i ábra). A térítőket legmesszebbre a *Schotia* (4) lépi át, a dél-afrikai *S. afra* (10.51j ábra) bőven virágzó, nektártermelő, sokféle madarat vonzó alacsony fa. Hüvelytermése robbanásszerűen nyílik fel, messzire lövellve a magvakat. A következő kládon egyetlen faj, a *Duparquetia orchidacea* (10.51k ábra) található. A trópusi Nyugat-Afrika liánja, melynek egyedülálló sajátsága a pollen körkörös felnyílása. Ezután a *Dialioideae* (85) pántrópusi fái következnek. Termésük nem hüvely, hanem csontár vagy lependék. A *Dialium* (42) fajok többsége közép-afrikai, de Amerikába is jut belőlük, a *D. guianense* például a maják kedvenc fája volt (élelem, építkezés). A *Labichea* (13) hazája Ausztrália, virágai négytagúak, zigomorfak (10.51l ábra). A malájföldi-új-guineai *Koompassia* (3) egyik faja (*K. excelsa*) az esőerdők legmagasabb termetű fái közé tartozik, mértek már 85 m magasat is. A *Caesalpinioideae* (4400) fajgazdag, pántrópusi elterjedésű csoport, kevés fajjal a mérsékelt övben is megjelenik. Leveleik kétszeresen szárnyaltak, virágzatuk fejecske, fürt vagy füzér, virágaik többnyire sugarasak, 10 vagy több porzóval. Európában csak a *Ceratonia siliqua* (szentjánoskenyérfa, 10.52a ábra) fordul elő őshonosan, a Földközitenger partvidékén – egészen Jemenig. Kétlaki fa, vöröses virágai a törzsön jelennek meg, termése – éretten – ehető. További mérsékelt övi, de Európában is jól ismert nemzetségek a *Gleditsia* (lepényfa, 12) és a *Gymnocladus* (vasfa, 5), mindkettőben amerikai és ázsiai fajokkal. A névadó *Caesalpinia* (10) neotrópusi génusz, kisebb fákkal és cserjékkel. Színes virágaik fürtben csoportosulnak, magvaik – éretlenül – ehetők. A karibi *C. pulcherrima* (10.52b ábra) melegebb vidékeken kedvelt díszfa. A *Senna* (295) és a közeli rokon *Cassia* (34) pántrópusi elterjedésű. A *Senna* fajai fák, cserjék vagy évelők, összetett leveleikben akár 25 pár levélke is lehet. Szirmaik szinte mindig sárgák, fényesek. Gyakori náluk a másodlagos pollenkínálat: a virágpor a szirmok közvetítésével kerül a megporzó méhekre. Legalább 50 faját termesztik a trópusokon. A délamerikai *S. corymbosa* (10.52c ábra) ritka kivételként jól tűri a hűvösebb klímát. A *Delonix* (12) kelet-afrikai-madagaszkári eredetű génusz. A *D. regia* (10.52d ábra) páfrányra emlékeztető levelű, igen dúsan virágzó, maximum 12 m magas, a leggyakrabban ültetett trópusi fák egyike. Madagaszkári eredetére csak 1932-ben derült fény, mert akkor fedezték fel vad populációját. Brazíliában bukkantak rá a hüvelyesek, és egyben Amazónia legmagasabb termetű fájára, a *Dinizia excelsa* egy 88,5 m magas egyedére. A kládon belül külön csoportot képeznek a morfológiailag eléggé egységes mimózafélék és rokonaik, egyes génuszok igen nagy fajszámmal. Sugaras szimmetriájú apró virágaik tömött, pamacsos virágzatban állanak, szirmaik keskenyek és hasadtak. A nagyszámú színes, általában igen mutatós porzó hosszan kiáll a virágból; a rovarok – és a madarak – csalogatásához emellett a folyton termelődő nektár is hozzájárul. A pollenszemek 4, 8, 16 vagy 32-es csoportokban együtt maradnak, ellentétben a *Fabaceae* klád többi növényével. A trópusi, szubtrópusi és meleg mérsékelt öv szárazabb területeinek (például szavannák, félsivatagok) növényei. A *Mimosa* (633) pántrópusi, főleg amerikai elterjedésű. Legismertebb a lágyszárú *M. pudica*, melyek levelei érintésre vagy hirtelen hőhatásra összecsuklanak (10.12 cédula). Van a génuszban erdőalkotó fa is bőven (*M. scabrella*, 10.52e ábra). Észak- és Dél-Amerika a hazája a *Neltuma* (42) génusznak, benne a *N. juliflora* (régi,

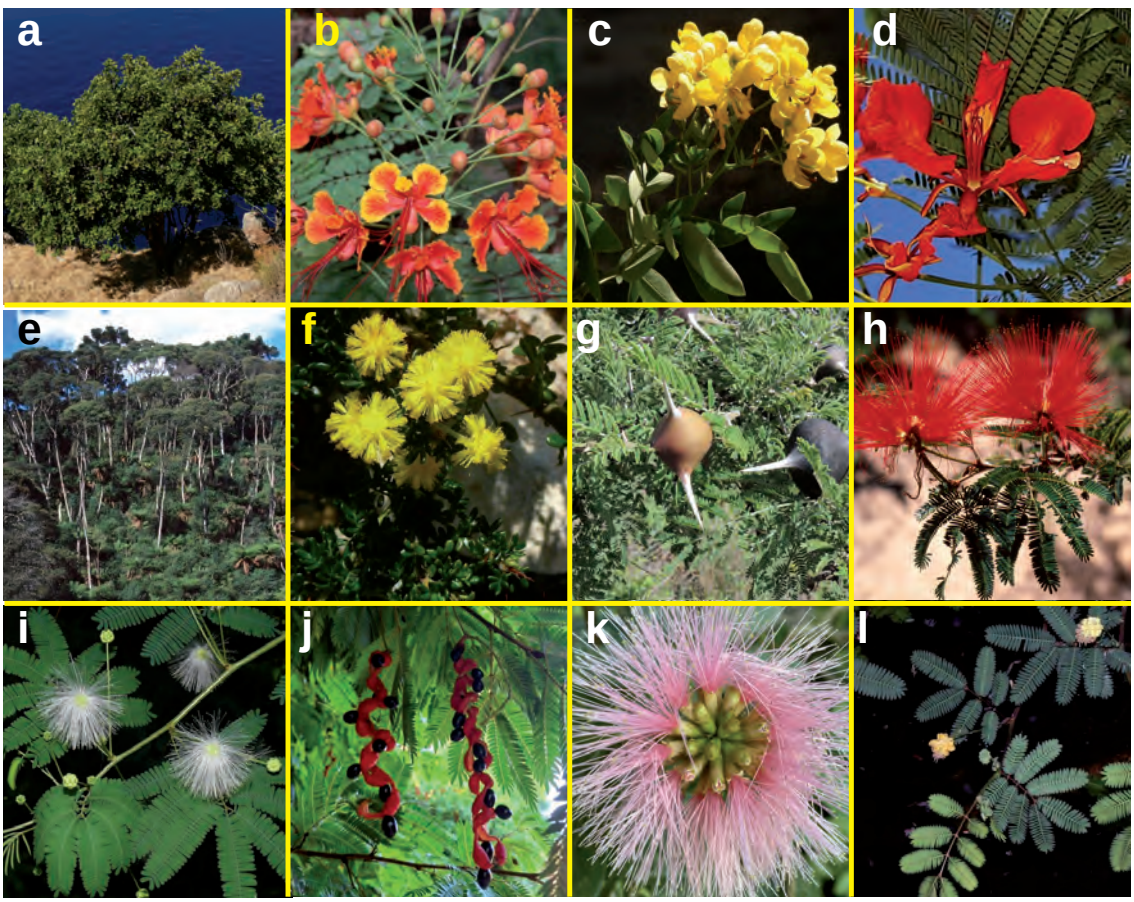
**10.12 cédula: a növényi érzékelés – és tanulás – klasszikus példája, a mimóza**

A mimóza érzékenysége és mozgása régóta ismert jelenség; a „pudica” nevet Linné adta, ami latinul szégyenlőst jelent. A szeizmonasztia – azaz a növény irányítatlan mozgásreakciója valamilyen külső ingerre – persze nemcsak nála, hanem számos rokonánál (pl. *Neptunia*) és más növényeknél is megfigyelhető, de a *M. pudica*-t vizsgálták eddig meg a legalaposabban. A megérintett levélkében akciós potenciál keletkezik, ami a tövénél levő kis párnában, a pulvinusban okoz változásokat. A középen lévő szklerenchimatikus szövetet alul és felül vízzel telt kollenchima övezi. Inger hatására az alsó rész ozmotikus nyomása megváltozik, hirtelen vizet veszt, összehúzódik, és a levélke lekonyul. Az ingerület az összetett levél többi pulvinusához is gyorsan eljut, hasonló reakciót kiváltva, de a levél alapjánál lévő nagy pulvinusnál nem jut tovább – így a növény többi része „érzéketlen” marad. Pár perc elteltével a levél lassan visszanyeri eredeti alakját. Feltételezések szerint a nasztia evolúciós előnye a rágás és a szárazság elleni védelemben rejlik. Sok, egymás utáni azonos típusú inger (pl. érintés) hatására azonban a levél „elfárad” (habituálódik) és nem reagál, passzivitása akár napokig is eltarthat. Kimutatták, hogy másfajta ingerlésre (pl. rázás) viszont igen, így a mimóza reakciója mögött egyfajta speciális növényi „tanulás” húzódik.



közismert nevén *Prosopis j.*), a félsivatagok és egyéb szárazabb területek közepes termetű fája. Sok magot hoz, könnyen terjed, és régóta súlyos gondot okoz szerte a világon – de Európába még nem jutott el. Sok mézet termel, nektárját szúnyogok is fogyasztják, így ez a növény közvetve hozzájárul a malária terjedéséhez. Az új nómenklatúra szerint az *Acacia* (1080) legtöbb faja, 1000 körül (pl. *A. lasiocarpa*, 10.52f ábra), ausztráliai, egyéb területekre alig jut belőle, Afrikában csak behurcolva, invazív növényként jelenik meg. Afrika szavannáinak jellegzetes, ernyő alakú, zsiráf legelte akáciáit ma már a botanika a *Vachellia* (163) nemzetségben tárgyalja. Egyikük, a *V. drepanolobium* (10.52g ábra) Tanzániában, Kenyában és a környező országokban monodomináns erdőket alkot, ökoszisztémabeli kulcsszerepe ezért (is) vitathatatlan (lásd még 10.13 cédula). Az *Albizia* száz faja paleotrópusi elterjedésű. Viszonylag rövid életű cserjék vagy fák, tömött virágzattal, dekoratív porzókkal. A mérsékelt övben is megél pár fajuk, pl. a nálunk is egyre népszerűbb, ázsiai eredetű *A. julibrissin*. Amerikai megfelelője a *Calliandra* (151), melyben lágyszárúak is bőven vannak. A brazíliai atlanti esőerdőkben él a *C. tweediei* (10.52h ábra). A dél-amerikai flórát még számos mimózarokon gazdagítja, így a *Zapoteca* (23, pl. *Z. portoricensis,* 10.52i ábra) és a *Samanea* (2). Az Ázsiában és másutt is kultivált *S. saman* magasságát (25 m) csak koronájának átmérője (30 m) múlja felül. Eső idején nem túl jó menedék, levelei ugyanis élükkel felfelé fordulnak. Az értékes fájú *Cojoba* (22) *arborea* (10.52j ábra) magjai érés után 25 nappal már nem csíráznak. Az Amerikára korlátozódó *Inga* (288, 10.52k ábra) fajok evolúciója a rovarkártevés elleni védekezés számos formáját alakította ki (10.14 cédula). A pántrópusi *Neptunia oleracea* vízinövény, szivacsos hajtásai gyorsan terjednek a víz felszínén (10.52l ábra). A szárazföldön is megmarad, de ott sokkal kevesebb aerenchyma alakul ki benne. Levélzete időnként olyan vastag réteget képez, hogy más növények nem élnek meg alatta.

Az utolsó belső klád a pillangósoké (*Papilionoideae* vagy *Faboideae*). Nevükhöz híven általános náluk a kétoldalian részarányos pillangós virág, forrt csészével.




**10.52 ábra. a:** *Ceratonia siliqua* (Törökország), **b:** *Caesalpinia pulcherrima,* **c:** *Senna corymbosa,* **d:** *Delonix regia* (Azul B.M., CC BY-NC-ND), **e:** *Mimosa scabrella* (Brazília), **f:** *Acacia lasiocarpa* (Ny-Ausztrália), **g:** *Vachellia drepanolobium* (Kenya, M. Plagens, CC BY-NC), **h:** *Calliandra tweediei* (Brazília), **i:** *Zapoteca portoricensis,* **j:** *Cojoba arborea* (Bolívia, Csányi B.), **k:** *Inga vulpina* (Brazília, vittoor, CC BY-NC), **l:** *Neptunia plena*.

A felső (adaxiális) szirom, a vitorla nagyobb és gyakorta élénkebb színű, mint a többiek, és a rügyben be is borítja azokat. A két alsó szirom tövénél szabad, de végénél összenőtt és a csónakot formálja. Oldalsó helyzetben van a két evező. Kivétel persze itt is van bőven, például a *Cadia* (8, 10.54n ábra) virágai sugarasan szimmetrikusak, a szirmokban egyformán kifejeződő virággéneknek köszönhetően, míg a *Swartzia* virágai erősen zigomorfak, de nem pillangósak. A tíz porzó különbözőképpen összenőhet, leginkább a 9+1-es formában. Tíznél azonban lehet jóval több is: a *Swartzia* virágaiban igen sok rövid porzó van középen, és tíznél több hosszú porzó alsó pozícióban, a bibeszál mellett (10.54b ábra). Ezt a porzó-dimorfizmust általában „munkamegosztásként" értelmezik a kutatók, a rövid porzók a rovarokat csalogatják és pollennel jutalmazzák, míg a szaporodást csak a hosszú porzók szolgálják. A zigomorf szimmetria és a nektártermelés a rovar- (elsősorban méh-) beporzást segíti elő: a virágba bújó rovar mindenképpen érintkezik a porzókkal és a bibével. A *Faboideae* döntő többsége lágyszárú, különösen a mérsékelt övben, sok közöttük a gyorsan lezajló életciklusú egyéves – mintegy jelezve a fásszárú, melegkedvelő ősök evolúciós szétsugárzásának sikerességét. A gyökérgümők ritkán hiányzanak. Leveleik legalább hármasan összetettek, ritkán épek. Változatos kialakulású hüvelytermésük mindkét oldala felnyílik, majd kicsavarodik. Viszonylagos egységességük megtartásával 15.000-nél több fajuk alakult ki gyors diverzifikációs képességüknek megfelelően. Génuszaik puszta felsorolása is sok helyet igényelne, így az alábbi tárgyalás szükségszerűen hiányos. A klád belső struktúráját, kisebb kládjait filogenetikai, és nem linnéi alapon Wojciechowski (2013) tárgyalja – a következőkben ezt a rendszert követve szemezgetünk belőlük. Az alapi helyzetben a három kiemelt génusza nevének kezdőbetűiből alkotott „ADA" klád (80) található, trópusi fákkal és cserjékkel, zigomorf virágokkal: az *Angylocalyx* (7) nagy csészével és vastag sziromlevelekkel, a *Dipteryx* (11, 10.54a ábra) kétlebenyes csészével és az *Amburana* (3) egylevelű pártával. A következő *Swartzieae* (231) klád ugyancsak trópusi és fásszárú, jellegzetes képviselője a fent már említett *Swartzia* nemzetség (194, pl. *S. costaricensis,* 10.54b ábra). A

**10.13 cédula: Sípoló tövis, a hangyák, a növényevők és az oroszlán**

A *Vachellia drepanolobium* mindennapi elnevezése, a „sípoló tövis", némi magyarázatra szorul. Ennek a fának, mint általában az akáciaféléknek, erős, párosával álló pálhatövisei vannak. Egyikük-másikuk üres gömbbé duzzad, és több különböző hangyafajnak is otthont (domatium) ad (10.52g ábra). A hangyák vájta réseken átfújó erős szél okozza a nevet indokló hangjelenséget. Ezek a rovarok nem véletlenül választják lakásul a tövishólyagokat. Amellett, hogy búvóhelyként használják azokat, a levélalapnál lévő (extraflorális) nektáriumokból fejlődő sziruppal táplálkoznak. Mindezért „cserébe" a mandibuláris mirigyeikben képződő mérgező és csípős feromonokkal elriasztják a növényevő állatokat, így az elefántokat is – szép példát szolgáltatva a hangya-növény mutualizmusra. A fa gondoskodásáért azonban számos hangyafaj van egymással versenyben. A *Crematogaster nigriceps* például visszarágja a fa rügyeit, így az oldalirányú növekedés akadályozásával csökkenti a többi fával és a riválisi kolóniákkal való érintkezés esélyét. A *Tetraponera penzigi* pedig nem tart igényt a növény nedveire és a nektármirigyek elpusztításával teszi kevéssé vonzóvá a fát a többi hangyafaj számára. A nagy növényevő állatok kizárása egyébként drasztikus módon zavarja meg az idillinek tűnő növény-hangya kapcsolatot. Bebizonyosodott, hogy növényevők hiányában a fa kevesebb hólyagot fejleszt, és csökkenti a nektár termelését is. A fő fogyasztó partner, a *C. mimosae* ezért visszaszorul, és a kevéssé erőszakos védelmező, a *C. sjostedti* lép a helyébe. Ez viszont a fát parazitáló bogarak járatait részesíti előnyben, elősegítve eme élősködők elterjedését. Végezetül – paradox módon – maguk a fák válnak kevéssé ellenállóvá az esetlegesen visszatérő állatok rágásával szemben.
De más – közvetett – veszély is leselkedik az akáciákra, mégpedig a *Pheidole megacephala* nevű nagyfejű hangya formájában (rokonáról, a *P. bircornis*-ról, mint növényvédőről a 331. oldalon már szóltunk). Ez egy igen erőszakos ragadozó, egyike a legveszélyesebb inváziós trópusi rovaroknak, amely többek között a *Crematogaster* kifejlett példányaival és petéivel táplálkozik. A védelem nélkül maradó fák már sokkal inkább ki vannak téve az elefántok étvágyának, és állományuk erősen megritkul. Számítógép is segített annak bemutatásában, hogy az így nyíltabbá vált szavannán a zebrák jobban észlelik az oroszlánokat (amelyek előszeretettel lesnek áldozataikra a fák árnyékában hűsölve), és veszteségeik a harmadára csökkennek. A ragadozó hangya miatt tehát az oroszlánok kockázatosabb prédára, így kafferbivalyokra „kénytelenek" vadászni, a túlszaporodott zebrapopuláció pedig a gyepnövényzet degradációját okozhatja (Kamaru et al. 2024).

Az akácia-hangya kapcsolat nem korlátozódik Afrikára. Dél-Amerikában a *Vachiella* más fajai és az *Acaciella* fejleszt nagy, lakható töviseket a *Pseudomyrmex* fajok számára, amelyek a fa nélkül egyébként életképtelenek lennének. A növény apró kis élelemcsomagokat (hangyakenyér) is felkínál a rovaroknak, ugyanakkor egy újabb résztvevő is bekapcsolódik a rendszerbe. A tövis belsejében baktériumok egész közössége lakozik, akár 30 prokarióta faj, melyek jelentős része (pl. a *Burkholderia*) N-kötőként járul a hangyamenü gazdagításához (Eilmus & Heil 2009).

**10.14 cédula: Herbivória mint az evolúció serkentője**

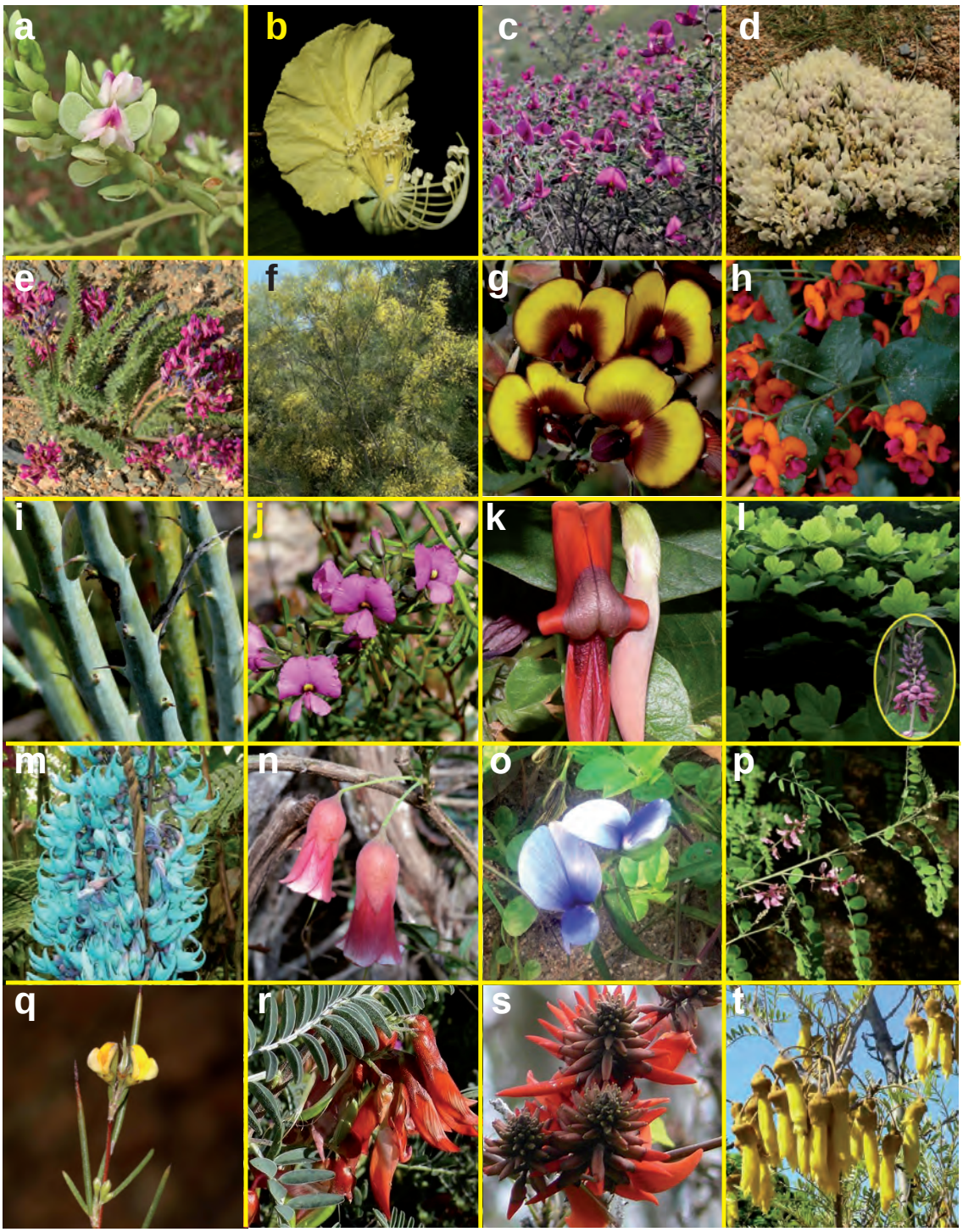
A *Fabaceae* növényei jelentős részben a N-kötő baktériumokkal való szimbiózisnak köszönhetik evolúciós sikerességüket, hiszen tápanyagban szegény talajon is megélnek, sok versenytársukkal ellentétben. A túlélés ezen stratégiája azonban hátrányokkal is jár. A nitrogénben dús leveleket ugyanis a rovarok nagy előszeretettel fogyasztják, és nem véletlen, hogy a hüvelyeseknek igen sok a rovarkártevője. Az evolúció azonban erre is kialakította az ellenreakció különféle formáit, amit legrészletesebben az *Inga* génuszon tanulmányoztak. Egy élőhelyen akár 43, egymástól morfológiailag kevéssé különböző faj is élhet együtt, de ezek rovarnézőpontból egyáltalán nem hasonlóak. Eddig csaknem 10.000 különféle másodlagos, rovarriasztó anyagcsereterméket mutattak ki leveleikben. Egy adott faj akár 300-féle metabolitot is előállíthat, össztömege a levelek szárazanyag-tartalmának 40%-át is elérheti. A fiatal zsenge levelekben kétszer annyi metabolit van, mint a jóval keményebb érettekben, és tárolt anyagok összetétele még a fajon belül is változhat. Ezen kívül az igen gyors lombfakadás és késleltetett zöldülés rövidítheti le jelentősen a veszélyes időszakot. Természetesen hangyák is szóba jönnek, mint növényvédők. Az *Inga* fajok tehát sokféleképpen és gyorsan tudnak reagálni a rovarok támadására, akár egymással is vetélkedve – ugyanakkor a rovarok sem restek, számos lepkefaj hernyója időközben igencsak megkedvelt egyes metabolitokat. Elmondható, hogy nem tipikus koevolúcióról, hanem inkább egy „fegyverkezési verseny" megnyilvánulásairól van szó az *Inga*-rovar sajátságos evolúciós színpadán.

következő „Cladrastis" kládon (16) mérsékelt övi (amerikai, kelet-ázsiai) fajok is vannak, és ami a legfontosabb: megjelenik a pillangós virág, legszebben a kaliforniai chaparral vegetációt gazdagító *Pickeringia montana* (10.54c ábra) esetében. És itt már egy régebbi ismerőssel is találkozhatunk, a *Sophora* génuszból (Schott nem új, 1829-es javaslatának megfelelően) ide került át a Kínából származó „japán" akác, azaz a *Styphnolobium japonicum* gyöngysorra emlékeztető, szaggatott hüvelyterméssel. A fajok túlnyomó része a most következő *Meso-Papilionoideae* kládon van, melynek belső (és még nem teljesen tisztázott) szerkezetét már nem részletezzük. Sok, Európában is termesztett haszonnövény tartozik ide, például a *Glycine* (szója, 27), az *Arachis* (földimogyoró, 84), a *Vicia* (bükköny, lencse, lóbab 230/20), a *Phaseolus* (bab, 81), a *Lathyrus* (lednek, borsó, 180/19), a *Vigna* (tehénbab, 108), a *Cicer* (csicseriborsó, 45) és a *Medicago* (lucerna, 85/8) nemzetségekből. A legnagyobb génusz az *Astragalus* (csüdfű), a maga 3080, főképpen közép-



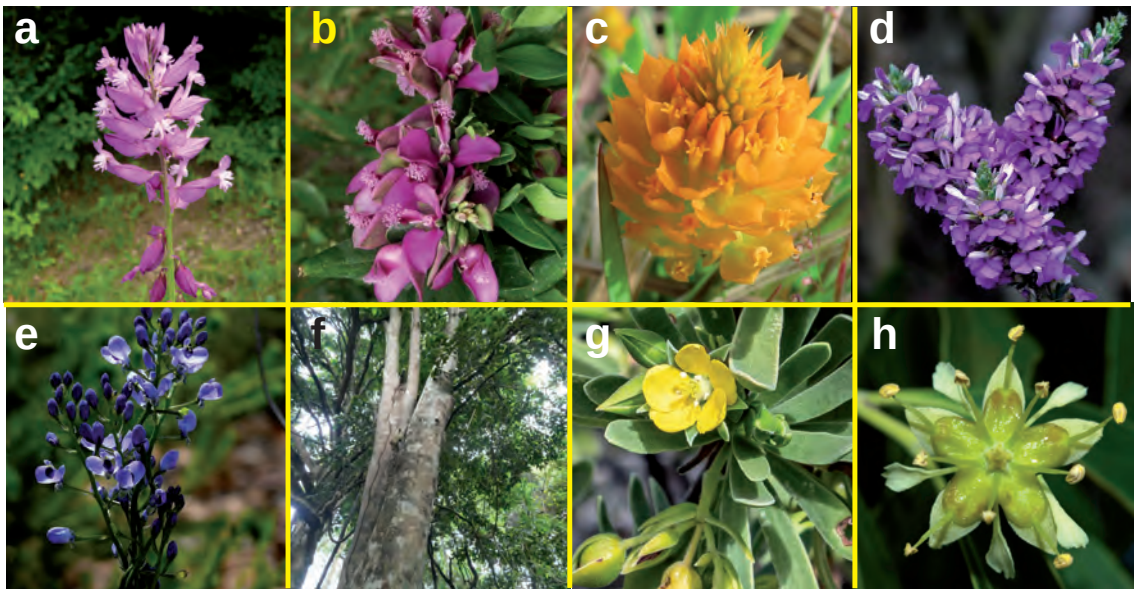
**10.53 ábra.** *Cytisus supranubius* (a felhők felett, Tenerife).

ázsiai elterjedésű fajával. Egyedül Iránban 1000-nél több honos, ugyanakkor É-Amerikában, az Andokban és Afrika hegységeiben is megtalálható. Nálunk „mindössze" tucatnyi képviselteti magát. Mindegyik ún. „jó faj" és nem apomiktikus kisfaj, mutatva, hogy mennyire döbbenetes alaktani változatosság bontakozhat ki egy mégoly egységes csoporton belül is. Gyakori közöttük, a hűvös klímához való alkalmazkodás jeleként, a párnás növekedés (10.54d ábra). További nagy fajszámú, főképp mérsékelt övi nemzetségek a *Trifolium* (here, 286/30), a *Lupinus* (csillagfürt, 535), az *Oxytropis* (csajkavirág, 577/1, 10.54e ábra), az *Onobrychis* (baltacim, 203/1) és a *Genista* (rekettye, 153/4, 10.54f ábra). Hazánkban is van képviselője a *Glycyrrhiza* (édesgyökér, 16/1), az *Ononis* (iglice, 89/4), a *Melilotus* (somkóró, 23/4), a *Trigonella* (lepkeszeg, 106/2), az *Anthyllis* (nyúlszapuka, 20/1), a *Galega* (kecskeruta, 8/1) és a *Hippocrepis* (patkófű, 35/2) génuszoknak. A közismert pillangósok közül nemcsak a lencse és a borsó olvadt bele egy nagyobb nemzetségbe (helyesen), hanem például a *Dorycnium* is, mely ma már a *Lotus* (kerep, dárdahere, 127/7) egyik szinonimája. Hasonló a helyzet a *Lembotropis*, *Sarothamnus* és *Corothamnus* besorolásával, amelyeket ma már nem választanak külön a *Cytisus*-tól. Eme génusz esetében azonban nem egyértelmű a botanikus közvélemény, mi is legyen a „valid" génuszbesorolás és név: a cserjés-félcserjés *Cytisus* (zanót, 75/14, 10.53 ábra) vagy magában foglalja a *Chamaecytisus*-t (World Plants) vagy nem (Plants of the World), és a *Coronilla* (koronafürt) is vagy egyesül a *Securigera*-val (Plants of the World, POWO), vagy nem (World Plants). Egyéb hasonló életformájú génuszok a *Laburnum* (aranyeső,




**10.54 ábra. a:** *Dipteryx alata* (Brazília, L.H.P. Nogueira, CC BY-NC), **b:** *Swartzia costaricensis* (Costa Rica, A. Mailhos, CC BY_NC), **c:** *Pickeringia montana* (California, F. Melgert, CC BY-NC), **d:** *Astragalus brevifolius* (Mongólia, Sramkó G.), **e:** *Oxytropis myriophylla* (Mongólia, Sramkó G.), **f:** *Genista etnensis* (Itália), **g:** *Bossiaea ornata*, **h:** *Chorizema varium*, **i:** *Daviesia euphorbioides*, **j:** *Hovea stricta*, **k:** *Kennedia rubicunda* (**g–k:** Ny-Ausztrália), **l:** *Pueraria montana*, **m:** *Strongylodon macrobotrys,* **n:** *Cadia pedicellata* (Madagaszkár, F. Rakotonasolo, CC BY-NC), **o:** *Crotalaria bifaria* (India, C. Shanker, CC BY-NC), **p:** *Indigofera tinctoria*, **q:** *Aspalathus linearis* (Dél-Afrika, B. du Preez, CC BY-SA), **r:** *Lessertia frutescens* (Dél-Afrika), **s:** *Erythrina lysistemon* (Dél-Afrika), **t:** *Sophora tetraptera.*

2/1), a *Colutea* (dudafürt, 26/1) és a *Caragana* (borsófa, 87/1). Természetesen érdemes Európán túlra is kitekintetni, hiszen a kládnak több diverzitási forrópontja van a világon. Először Ausztráliát említhetjük, ahol kb. 140 génusz legalább 1100 faja tekinthető őshonosnak, például a *Bossiaea* (77), *Chorizema* (23), *Eutaxia* (20), *Gastrolobium* (109), *Hovea* (38), *Isotropis* (16), *Jacksonia* (77), *Pultenaea* (128), *Kennedia* (15), *Leptosema* (13), *Mirbela* (28) és a *Daviesia* (131) génuszokban. Gyakran tövisesek, levéltelenek, és pozsgás szárú félsivatagi faj is van közöttük (*D. euphorbioides*). Eme sokféleségből a 10.54g–k ábra képei adnak némi ízelítőt. A trópusi Ázsiába áttérve is gazdag pillangós flóra tárul elénk. A *Pueraria* (16) fajok erős gyökérgumóval bírnak, egyesek kúszónövények, mint pl. a könnyen terjedő *P. montana* (10.54l ábra). Ez nemcsak a többi növényt gátolja a fejlődésben, hanem a talajvízbe túl sok nitrogént juttat és izoprén-szintézisével még a levegőt is szennyezi. Tipikus ázsiai génuszok a *Campylotropis* (42), *Spatholobus* (34) és az *Ammodendron* (4). Egészen Madagaszkárig húzódik az elterjedési területe a *Strongylodon* (16) nemzetségnek, benne a feltűnő türkizzöld virágú *S. macrobotrys* (10.54m ábra) a Fülöp-szigetekről. Madagaszkári a már említett *Cadia* (10.54n ábra) fajok többsége is, amelyek igencsak kirínak sugaras szimmetriájú virágaikkal. A trópusi Afrikában a *Crotalaria* (708) a legnagyobb hajtásos növényi nemzetség, de Ázsiában is előfordul (10.54o ábra). A paleotrópusi, főképpen afrikai *Indigofera* (750) génuszba tartozó *I. tinctoria* (10.54p ábra) leveléből vonták ki nem is olyan régen az indigófesték alapanyagát. A *Lablab purpureus* nevű futóbab Afrika egyik legnépszerűbb konyhakerti növényévé vált. Dél-Afrika pillangósokban is igen gazdag. Az *Aspalathus* (296) legtöbb faja a fynbos vegetáció alkotója, egyedül a Cape-félszigetnek (470 km²) van vagy 50 endemizmusa. A hosszú, ép levelű *A. linearis* (10.54q ábra) adja a rooibos néven ismert és egyre népszerűbb teát. További nagy génuszok ugyaninnen a *Cyclopia* (26), a *Podalyria* (17) és a *Lessertia* (61). A madárbeporzású *L. frutescens* (10.54r ábra) közneve, rákbokor, abból a hitből származik, hogy jól gyógyítja a rákot. A pántrópusi *Erythrina* (123) fái elsősorban Afrika és Dél-Amerika jellegzetességei, virágaik nagyok, általában vörös színűek (10.54s ábra), bár egyes fajok színbeli polimorfizmust mutatnak. A beporzó madarakat ezen kívül nektárral is csalogatják. Magvaik („tengeri bab") fennmaradnak a vizen, és igen nagy távolságra is eljutnak. Amazónia gazdag flórájának érdekessége, hogy a sok mimózaféle génusz mellett nemigen találunk itt tisztán endemikus faboid nemzetséget (az *Andira* [30] majdnem az). Listánkról nem maradhat ki az észak-amerikai elterjedésű *Robinia* (4) benne a nálunk is híres-hírhedtté vált *R. pseudoacacia* (fehér akác), illetve az *Amorpha* (16) benne az inváziós *A. fruticosa* (gyalogakác). A *Wisteria* (4) Kelet-Ázsia és Észak-Amerika közös kúszónövény-nemzetsége, benne az órajárás szerint tekeredő *W. floribunda* és ennek ellentéte a *W. sinensis*. Ez utóbbinak egy Kaliforniában nevelt példánya alig 130 éves, törzse is csak 1 méter átmérőjű, de ágai fél hektár területet elfoglalnak, és évente másfél millió fürtös virágzat jelenik meg rajtuk. A *Sophora* (64) gyakorlatilag kozmopolita, elsősorban trópusi, a kivételek közé tartozik az új-zélandi *S. tetraptera* (10.54t ábra).




**10.55 ábra. a:** *Polygala major*, **b:** *P. myrtifolia* (Dél-Afrika), **c:** *Senega lutea* (Florida, Dave, CC BY-NC), **d:** *Muraltia macropetala* (Dél-Afrika), **e:** *Comesperma ciliatum* (Ny-Ausztrália), **f:** *Xanthophyllum vitellinum* (Szingapur, usebcm, CC BY-NC), **g:** *Suriana maritima* (Új-Kaledónia, ranierburkard, CC BY), **h:** *Quillaja saponaria* (Uruguay, G. Menéndez, CC BY-NC).

*Polygalaceae* (pacsirtafűfélék, 1350). 27 lágy- és fásszárú génusz tartozik ide, kozmopolita elterjedéssel – Új-Zéland és az arktikus régió kivételével. Virágaik hasonlósága a pillangósokéhoz csak felületes, hiszen „evezőik" csészelevél eredetűek, a „csónak" pedig egyetlen sziromlevél. Ezt gyakran pamacsszerű kiemelkedések díszítik. Egyes feltételezések szerint (Uluer et al. 2022) ez egy speciális mimikri, vagy inkább a rovarbeporzáshoz való párhuzamos alkalmazkodás eredménye. A sziromlevelek száma öt vagy csak három. A termés mindig tok. Nálunk is él a *Polygala* (pacsirtafű, 460/6) nemzetség több faja (pl. *P. major,* 10.55a ábra), melyek rokonai között cserjéket, tüskés sivatagi és partvidéki fajokat is találunk. Ilyen például a *P. myrtifolia* (10.55b ábra), egy pár méteres kis bokor Dél-Afrikából, ami már sokfelé másutt is meghonosodott. Korábban egy génuszba tartoztak, de az amerikai rokonságot ma már a különálló *Senega* (230, 10.55c ábra) képviseli. További méretes nemzetségek az afrikai erikoid jellegű *Muraltia* (120, 10.55d ábra) és az ausztráliai endemikus *Comesperma* (38, 10.55e ábra). A trópusi Ázsiában a legtöbb fajt az elsárguló levelű *Xanthophyllum* (108) nemzetség adja. Egyesek, így a *X. vitellinum* (10.55f ábra) 25 m magas fává nőnek.

*Surianaceae* (9). Öt génusz különös elterjedéssel: a trópusi tengerpartokon egy faj általánosan elterjedt, ez pedig a *Suriana maritima* (10.55g ábra), egy kis termetű fa, magánosan álló apró virágokkal, sós vízben is jól terjedő terméssel. Egy génusz Mexikóban (*Recchia*, 4), a többiek pedig Ausztráliában honosak.

*Quillaja* (2). Az idetartozó két faj Dél-Amerika mérsékelt klímájú részein honos. Alacsony, örökzöld fák, fogazott levelekkel, szélesre tárt virágokkal. A szirmokkal szembeni porzók a nektáriumnál, a csészelevelekkel átellenesek pedig egy nagy korongról erednek. Kérgük szaponint tartalmaz, amint a *Q. saponaria* (10.55h ábra) neve is tükrözi.

## *Fagales (1051)*

Sok előző kláddal ellentétben ez a csoport morfológiailag is egységes, és ezáltal könnyebben jellemezhető. Összetétele: {*Nothofagus* {*Fagaceae* {{*Myricaceae, Juglandaceae*},{*Casuarinaceae* {*Ticodendron, Betulaceae*}}}}}. Az egykori *Hamamelidae* alosztály együtt maradt tagjai, ahonnan a platánok és a varázsmogyorófélék – mint láttuk – egészen más kládokra kerültek az rbcL és a matK génekre alapozott elemzések alapján. A virág általánosan egyivarú, lepelleveles vagy sokszor csupasz. A virágok sűrű virágzatba csoportosulnak (barka, fejecske, füzér), rendszerint szélbeporzásúak, így nincsenek is nektáriumaik. A porzós barka rendszerint lecsüngő, a termős pedig kevés virágú, felálló. Az alsó állású magházban 2–3 termőlevelet találunk, a magburok (integumentum) rétegeinek száma változó, egy vagy kettő. A pollentömlő nem a mikropilén, hanem a köldöknél hatol be a magházba (chalazogámia). A termés nem felnyíló. Általában egylaki fák és cserjék tartoznak ide, váltózó állású levelekkel. A nitrogénkötő baktériumokkal való szimbiózis képessége több taxonnál is megvan.

*Nothofagus* (39). Ez a klád a déli félgömb „bükkfáit" foglalja magába, szétszórt előfordulásuk az egykori Gondwana-beli elterjedés maradványának tűnik, de az óceánokon átívelő elterjedés sem kizárt. Egyes források a génuszt négy részre szabdalják, itt megmaradunk a régi osztályozás mellett. Örökzöldek vagy lombhullatók. Porzós „viráguk" több virág összeolvadásával keletkezett egyszerű virágzat. A termős virágzatban a belső virágok termőtája 2, a külsőké 3 termőlevélből áll. A kupacsok murvalevél eredetűek, a termés makk – egy kupacsban 1–7. A déli bükkfajok időszakosan, átlag 4–6 évenként produkálnak kiugróan nagy termést. Számos fajuk elszigetelt endemizmus, Új-Kaledónia 4, Új-Guinea 13, Tasmania 1, Új-Zéland 5 fajjal dicsekedhet. Ez utóbbiak közé tartozik a *N. solandri* (10.56 ábra), ami majdnem 30 m magasra is megnő, törzsét fekete tömlősgomba-telepek vastagon boríthatják.

*Fagaceae* (bükkfélék, 1200). Az északi félgömb lakói, legdélebbre az indonéz szigetvilágban hatolnak, Afrikában csak északon honosak, Ausztráliából és a pacifikus régióból teljesen hiányzanak. Egyes fajok örökzöldek, a többség lombhullató. Leveleik osztatlanok, általában karéjos vagy fogas szélűek, sohasem kétszeresen fűrészesek (vö. *Betulaceae*). A sugaras szimmetriájú virágok jelentéktelenek, a lepellevelek száma (ha vannak) hat. A hím virágban legalább négy, de sokszor jóval több porzó van. Jellegzetes bélyegük a tüskés vagy pikkelyes kupaccsal borított makktermés, ami általában 3 termőlevélből alakul ki. A kupacs – ellentétben a *Nothofagus*-szal – feltehetően egy bogas virágzat külső ágainak összeolvadásával keletkezett. A *Fagus* (bükk, 13/1) és *Quercus* (tölgy, 400–627/6) szélbeporzású. Mindkét nemzetségben sok erdőalkotó faj található – gazdasági jelentőségüket nemigen kell hangsúlyozni. A bükkök pár kelet-ázsiai fajának sima kérge sárgás, a többieké szürkés-ezüstös. Európában két faj fordul elő, a *F. sylvatica* és a *F. orientalis,*



**10.56 ábra.** *Nothofagus solandri* (Új-Zéland, Kalapos T.).

amelyek egymás testvérei, elérhetik a 45 méteres magasságot. Ha azt hinnénk, hogy a bükk-taxonómia már végleges, akkor tévedünk: Azerbajdzsánból nemrég írtak le egy új fajt (*F. caspica*). Észak-Amerikában széles elterjedésű a *F. grandifolia* (10.57a ábra). A fosszilis, főleg levélmaradvány alapján leírt bükkfajok száma meghaladja a százat! A bükkök taxonómiájában is vannak még bizonytalanságok, s pláne ez a helyzet a tölgyekkel. A fajok elkülönítése sokszor a lehetetlennel határos: a tölgyek könnyen hibridizálódnak, vagyis az egyes evolúciós vonalak még nem stabilizálódtak. Ez (is) magyarázza a nagyon eltérő fajszámokat a különféle adatbázisokban. Egy észak-amerikai és egy kínai géncentrumuk van, jelen vannak Észak-Afrikában és a maláj régióban is. A rekordokból nem maradnak ki: a kaliforniai *Q. palmeri* egy klonálisan terjedő csoportja a becslések szerint 13.000 éves. A *Q. castaneifolia* (10.57b ábra) egy egyedét Iránban 60 m magasnak találták, jelen helyzet szerint ez a legmagasabbra növő faj a tölgyek körében. Amerikában egykoron élt a *Q. alba* egy igen nevezetes példánya, ami a feljegyzések szerint picivel még ennél is magasabb volt. A mediterrán elterjedésű *Q. suber* (paratölgy) vastag kérge szolgáltatja a parafát. A művelésbe vont fákról kb. 10 évenként lehet a kérget learatni. Az örökzöld fajok közül az amerikai *Q. virginiana* és a dél-európai *Q. ilex* emelhető ki. A kelet-ázsiai *Q. dentata* nagy leveleivel, a trópusi közép-amerikai *Q. insignis* (10.57c ábra) tenyérnyi méretű makkterméseivel tűnik ki. A lombhullató *Castanea* (gesztenye, 9/1) is kettős géncentrummal bír: Észak-Amerika és Kelet-Ázsia, míg Európában egy, a *C. sativa* (10.57d ábra) honos. Porzós virágaik feltűnőek, illatosak, a pollen ragadós – mutatva, hogy a beporzást rovarok végzik. Termésuk tüskés kupaccsal fedett makk – amit elsősorban az édesipar hasznosít. A *Castanopsis* (142) minden faja Kelet-Ázsia trópusi és szubtrópusi vidékein él, esőerdőkben is. Örökzöld leveleik kemények, merevek, termésük a gesztenyére emlékeztet. A közepes termetű, japán *C. cuspidata* (10.57e ábra) leginkább arról nevezetes, hogy holtfáján nevelkedik legjobban a népszerű shiitake gomba. Hasonló elterjedésű a klád második legfajgazdagabb génusza, a *Lithocarpus* (345). Leveleik örökzöldek, bőrneműek. Kupacsaikat apró lamellák fedik, magvaik burka kőkemény (10.57f ábra).

*Myricaceae* (47). Fás növények, szórtan álló ép, pálha nélküli levelekkel. Egyivarú virágaikban nincs párta. A kevés faj négy génuszba sorolható, elterjedésük meglepően széles körű: a *Morella* (44) jelen van a trópusokon, Dél-Afrikában (10.57g ábra) és Észak-Amerikában is, de Európában csak a *Myrica* (2) *gale* (fenyérciprus) honos, északon és nyugaton, lápos területeken, nedves réteken. Fűszer- és gyógynövény, egykoron sör ízesítésére is használták.

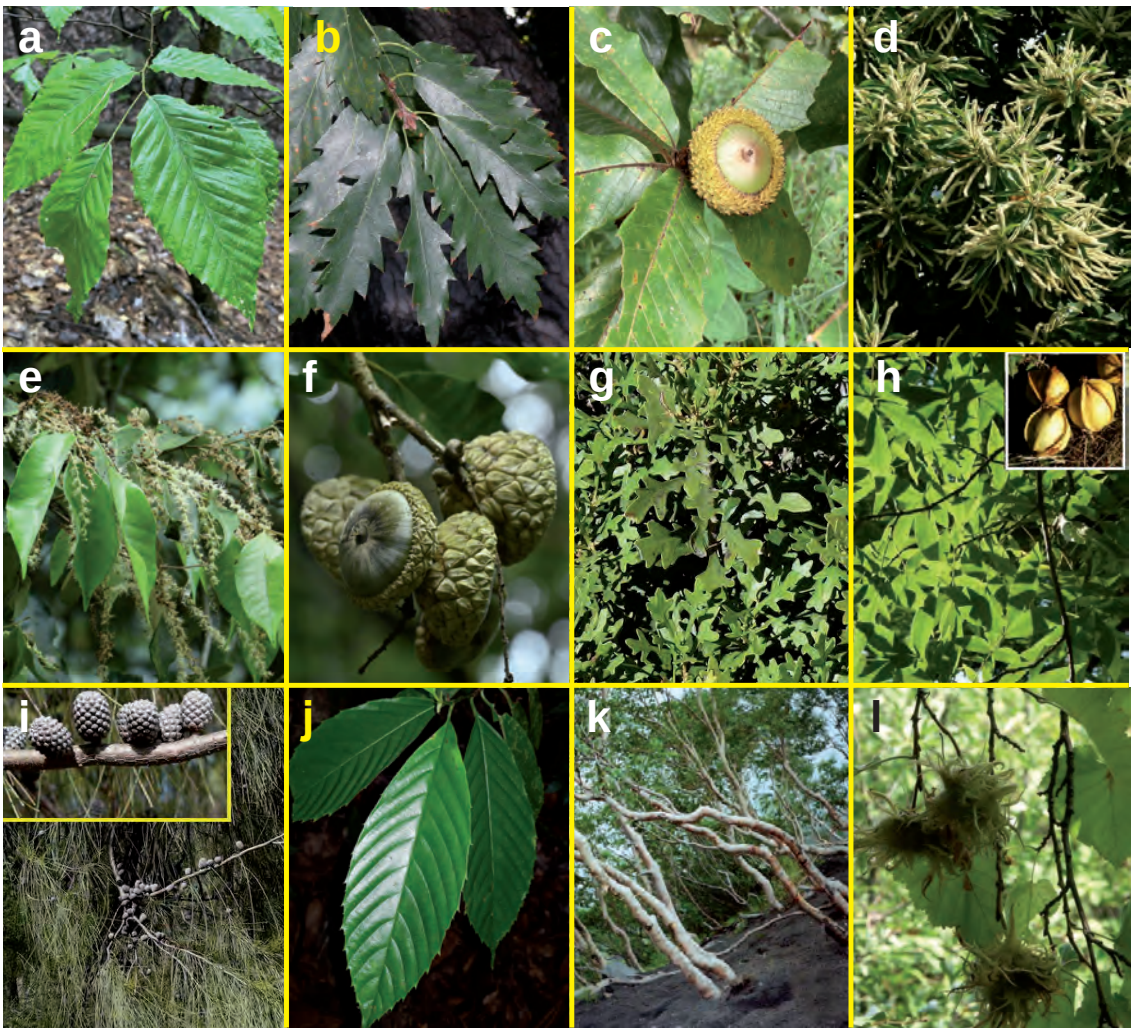
*Juglandaceae* (diófélék, 75). Trópusi és mérsékelt övi elterjedésű, örökzöld vagy lombhullató fák és cserjék. Aromatikus olajokat és gyantát is tartalmaznak, leveleik szárnyasan összetettek. A lepel rendszerint hiányzik, a porzók száma változó, termőlevélből kettő van. A porzós virágban megtaláljuk a termő csökevényeit is. A megporzás idején a magkezdemények még fejletlenek. Főbb génuszok a *Juglans* (dió, 22) és a *Carya* (hikoridió, 20), mindkettőben csonthéjas jellegű makktermést, benne ehető magot hozó fajokkal. Elterjedésük eurázsiai és amerikai, dél felé az Andokban Argentináig lehatolnak (*J. australis*). Világszerte termesztik a *J. regia*-t, ami egyébként a Balkántól Kínáig őshonos. Az amerikai *J. nigra*-hoz (feketedió) hasonlóan elvadulhat. A hikoridiók közül legismertebb a *C. illinoinensis* (pekándió), melynek őshazája az USA és Mexikó. Vastag terméshéja, fajtársaihoz hasonlóan négyrétre hasadó (pl. *C. cordiformis,* 10.57h ábra). A kelet-ázsiai *Pterocarya* (szárnyasdió, 6) génuszt hosszan lelógó barkái és kétszárnyú száraz termései jellemzik. Régen külön családot is elkülönítettek a *Rhoiptelea chiliantha* nevű, Kína és Vietnam határvidékén élő fajnak. Elágazó barkáiban a virágok hármasával állanak, termése kerekded szárnyú makk.

*Casuarinaceae* (kazuárfafélék, 92). Négy génusza az indopacifikus régió lakója, főképpen száraz termőhelyeken fordulnak elő. Első látásra ciprusokra, sőt zsurlókra emlékeztetnek, örökzöld ágaik lehajlók, leveleik pikkelyszerűek, örvösen állók, a fotoszintetizáló hajtás bordázott. Egy- vagy kétlakiak, a lepel hiányzik, a hím virágban egy porzó, a nőiben két termőlevél van. A termések tobozszerű barkában ülnek, akár az *Alnus*-nál, magvaik szárnyasak. Gyökérgümőikben a *Frankia* nevű N-kötő baktériumok élnek. A legtöbb faj az ausztráliai bennszülött *Allocasuarina* (62, 10.57i ábra) génuszban található, míg a sokszor emlegetett Új-Kaledónián a *Gymnostoma* (14) génusz 8 faja tekinthető eme viszonylag kis sziget endemizmusának. Ez utóbbiak esőerdei fajok. A két régió közös génusza a névadó *Casuarina* (92), benne az egylaki *C. equisetifolia*-val, a klád leggyakoribb képviselőjével. Tengerparti, akár 30 m magasra is megnövő, laza ágrendszerű, gyorsan terjedő, a körülményekhez hamar alkalmazkodó fa. A meleg égövben sokfelé idegenhonos özönnövény.

*Ticodendron* (1). Egyetlen faja, a *T. incognitum* (10.57j ábra) közép-amerikai elterjedésű, szélbeporzású fa. Váltakozó állású levelei fűrészes szélűek. Virágai egyivarúak, a termősben két hosszú bibe található. Neve azt jelzi, hogy – nem túl feltűnő növény lévén – sokáig rejtve maradt a botanikusok előtt, s csak 1989-ben írták le.

*Betulaceae* (nyírfélék, 172). Az északi félgömbön élnek, igen hideg klímában is, és csak az *Alnus* húzódik át Dél-Amerikába (*A. acuminata* az Andok magas hegyeiben), amit ezenkívül a nitrogénkötő bakteriális

szimbionták (*Frankia*) jelenléte is elkülönít a többi nemzetségtől. Lombhullató, közepes termetű, viszonylag rövid életű fák vagy cserjék, leveleik épek, pálhásak, kétszeresen fűrészesek. Virágzatuk barka. A lepel itt is gyakorta hiányzik, a porzók száma legfeljebb hat, de többnek tűnik, mert egy „virág" valójában három közel álló apró virág összeolvadásával alakult ki. A termőtáj két termőlevélből áll, a termés makk, kaszat vagy lependék. Az integumentum egyrétegű. Kladogramjuk a hat génusz két fő csoportra való elválását mutatja, az egyikben a *Betula* (nyír, 59/2) és az *Alnus* (éger, 42/3), a másikban pedig a *Corylus* (mogyoró, 16/1), a *Carpinus* (gyertyán, 44/2), az *Ostrya* (komlógyertyán, 8/1?) és az *Ostryopsis* (3) génuszokkal. A *Betula* jellegzetessége a termős barkák szétesése és a vékony, papírszerű fehér, sárga vagy szürkés kéreg, ami különösen az amerikai *B. papyrifera* esetében válik le könnyedén. Eurázsiában a *B. pendula* közönséges, Kelet-Ázsiában a *B. ermanii* hatol fel a fahatárig (10.57k ábra), míg a holarktikus régió törpenövésű nyíre a *B. nana*. Az *Alnus* termős barkái elfásodók, a fenyők tobozaihoz hasonlóan nyílnak fel, s szabaddá válnak a szárnyas makkocska termések. Többnyire nedves és hűvös élőhelyek vagy magas hegységek lakói. A *Corylus* termése is makk, amit a virágzatot körülvevő murvalevelekből formálódó kupacs vesz körül. A nálunk is őshonos *C. avellana* és a Déli-Kárpátokban már megtalálható *C. colurna* (10.57lábra) régóta termesztett kultúrnövények is egyben. A *Carpinus* szárnyas magvait egyszerű vagy hármasan osztott murvalevelek veszik körül. Európában a *C. betulus* általánosan elterjedt, a *C. orientalis* délkeleti előfordulású, s harmadikként csatlakozik hozzájuk a *C. austrobalcanica*, amit 2024-ben írtak le az albán-görög határvidékről. A közép-amerikai trópusi esőerdők gyer-




**10.57 ábra. a:** *Fagus grandifolia* (Michigan, B. Corder, CC BY), **b:** *Quercus castaneifolia*, **c:** *Q. insignis* (Costa Rica, F. Joyce, CC BY-NC), **d:** *Castanea sativa*, **e:** *Castanopsis cuspidata* (Tajvan, mitrastemon, CC BY-NC), **f:** *Lithocarpus corneus* (Tajvan, Yu-Cheng Zheng, CC BY), **g:** *Morella quercifolia* (Dél-Afrika), **h:** *Carya cordiformis*, **i:** *Allocasuarina campestris* (Ny-Ausztrália), **j:** *Ticodendron incognitum* (Costa Rica, L. Álvarez-Alcázar, CC BY-NC), **k:** *Betula ermanii* (Fuji, Japán), **l:** *Corylus colurna*.

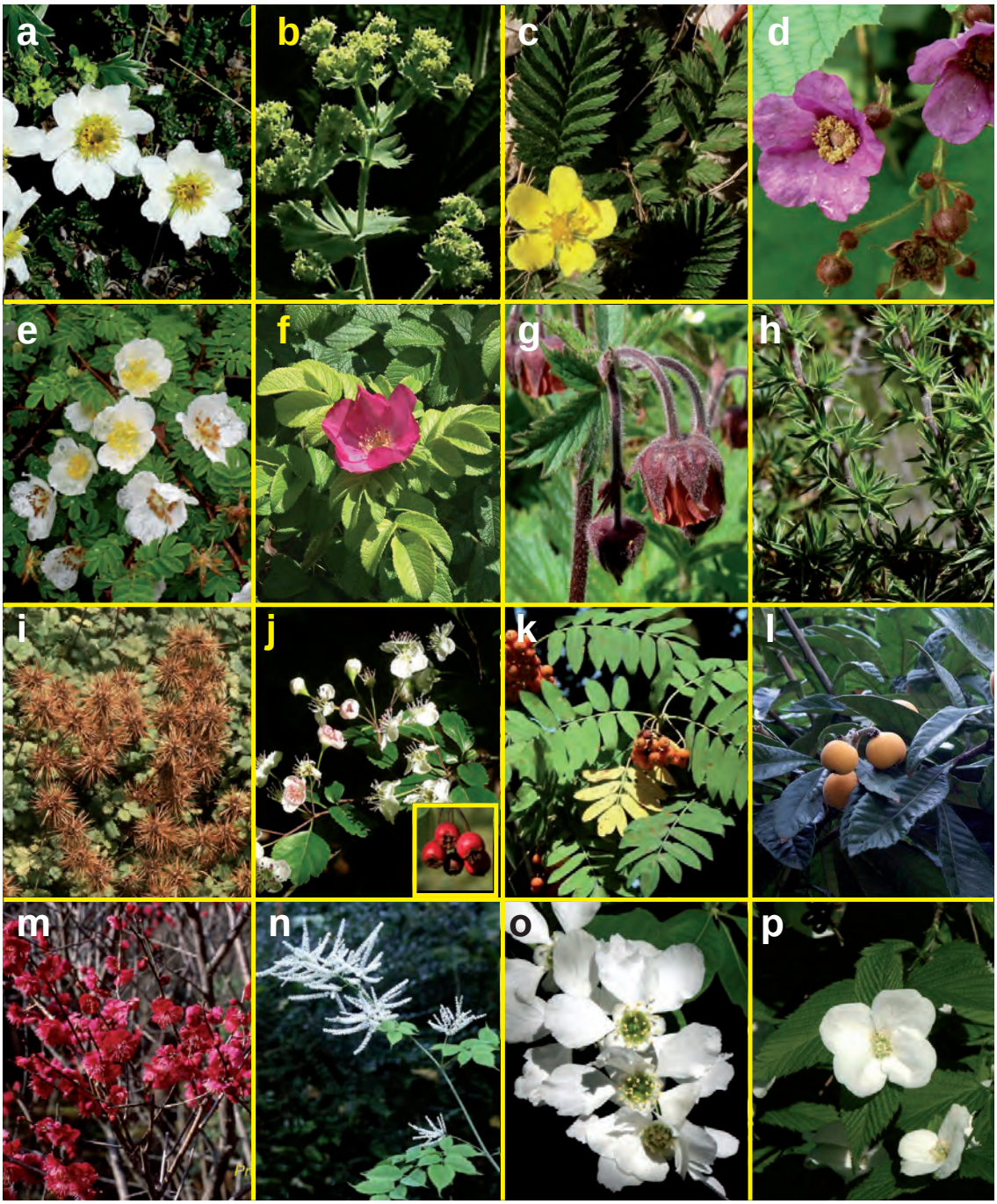
tyánja a *C. tropicalis*, míg egyedül Kínából kb. húsz faj ismert.

## *Rosales (12.368)*

A rózsafélék és rokonsági körük bizonyos értelemben „etalonnak" számítanak a zárvatermők osztályozásában: a velük való összehasonlítás a rendszertani okoskodások alapvető eleme. A molekuláris filogenetikai értékelések a korábbi *Rosaceae* család tartalmán nem sokat változtattak ugyan, de közvetlen „környezetük" már alaposan átalakult a korábbi osztályozásokhoz képest. A *Rosales* morfológiai szünapomorfiájaként az erősen redukálódott vagy hiányzó endospermiumot említhetjük – bár a közeli rokon csoportok sem büszkélkedhetnek túl sokkal. Az rbcL és a sejtmagban kódolt gének szekvenciájának értékeléséből kiderül, hogy a *Rosaceae* van alapi helyzetben, amit a *Dirachma* nemzetség követ. A többiek két kládra válnak szét, az egyikbe redukált virágtakarójú, tejnedvet és cisztolitokat gyakorta tartalmazó növények tartoznak, amelyeket korábban *Urticales* néven a *Hamamelidae* alosztályba helyeztek: {*Ulmaceae* {*Cannabaceae* {*Moraceae, Urticaceae*}}}. A testvérklád összetétele: {*Rhamnaceae* {*Barbeya, Elaeagnaceae*}}.

*Rosaceae* (rózsafélék, 7660). Világszerte elterjedtek, de az északi félgömbön sokkal több fajuk él, mint a délin. A sivatagokban és az esőerdőkben elenyésző a jelenlétük. Fajszámukat a sok „kisfajt" tartalmazó *Rubus* növeli jelentősen. A nemzetségek számát illetően megoszlanak a vélemények, az értékek 90-től 110-ig terjednek. Fák és lágyszárúak vegyesen, hajtásaik sokszor erősen tüskések vagy mirigyszőrösek (*Rosa, Rubus*). A szórt állású levelek gyakran összetettek, pálhásak és fogazott szélűek – bár ettől eltérő formák is megjelenhetnek. Virágmorfológiájuk alapesete: a csésze- és a mindig szabad sziromlevelek száma 5 (pleziomorf állapot), a porzók száma minimum 10, a termőleveleké 1–sok, ezek összenőttek egymással, vagy szabadon állnak. A vacokkehely lapos, csészeszerű vagy hengeres, és a termés kialakításában is gyakran részt vesz. Rajta vagy a porzók tövében jól fejlett nektáriumok vannak. A beporzók általában rovarok, de szélbeporzás is előfordul (*Cliffortia*). A termés morfológiája egyáltalán nem egyöntetű: lehet tüsző, aszmag, csonthéjas, almatermés vagy más, sokszor csoportos. Belső evolúciós viszonyaik még nem teljesen világosak, de a tradicionális, négy alcsaládra történő és a termésre nagymértékben alapozó felosztást (*Maloideae* – almatermés, *Rosoideae* – aszmag, csontár, *Spiraeoideae* – tüsző, tok, *Amygdaloideae* – csonthéjas) a molekuláris eredmények, a metabolitok megoszlása és a kromoszómaszámok csak részben támogatják. Ehelyett három, más összetételű klád ismerszik fel, a *Rosoideae,* az *Amygdaloideae* és a *Dryadoideae*. Kladisztikai kapcsolatrendszerük háromféle lehet, s az irodalomban mindegyikre találunk igazolást. Az ellentétek hátterében, mint más esetekben is, a külön-külön vagy együttesen elemzett kloroplasztiszbeli, illetve a sejtmagbeli gének konfliktusa áll. A kloroplasztisz inkább az A{RD}, a sejtmag pedig a D{AR} topológiát támogatja. A *Dryadeoideae* 21 faját és négy nemzetségét közösen jellemzi a gyökérgümőikben élő, már említett *Frankia* (*Actinobacteria*) jelenléte, ami a *Rosales*-en belül még megvan az *Elaeagnaceae* és a *Rhamnaceae* esetében, a *Cucurbitales* kládon is itt-ott. Kromoszómaszámuk n = 9. A négyből három génusz északamerikai, míg a félcserjés *Dryas* (magcsákó, 4) Eurázsiában is honos. A *D. octopetala* (10.58a ábra) széles elterjedésű, ma is előfordul minden szomszédos országban, míg a jégkorszakban „nálunk" is élt; jelzője és névadója az akkori tundra flórájának. Pártája „rendellenes" módon 8 (7–10) sziromból áll, sárgásfehér színű, termése tüsző. A *Rosoideae* esetében n = 7 az alapszám, a termőlevelek nagyszámúak. Idetartozik a *Rubus* (szeder, 3750/6–250?), az *Alchemilla* (palástfű, 750/10, 10.58b ábra), a *Potentilla* (pimpó 520/18, 10.58c ábra) és a *Rosa* (rózsa, 280/35). Poliploidia és hibridizáció nehezíti meg a fajok pontos elhatárolását ezeken a génuszokon belül – vagyis a *Rosoideae* jelentős része éppen evolúciós „forrongásban" van. A szeder fajszámát vitatják a legtöbben, egyes – szélsőséges – vélemények szerint egyedül Franciaországban 2000 (!) él. Nálunk leggyakoribb a *Rubus caesius* alakköre. Őshonos és termesztik a finom gyümölcsöt hozó *R. idaeus*t (málna) és a *R. fruticosus* néven összefoglalt fekete szederféléket. Nincs tüskéje az észak-amerikai *R. odoratus*-nak (10.58d ábra). A rózsák közül általánosan elterjedt a változékony *Rosa canina*. Csipkebogyónak nevezett áltermése sok C-vitamint tartalmaz. Egykoron büszkén emlegettük a szentendrei rózsát (*R. sancti-andreae*) mint egy igen ritka endemizmust, ami ma már a *R. villosa* alakkörébe tartozik, és nem tekintik külön fajnak. Kivételes esetként négy szirma és csészelevele van a délkelet-ázsiai magashegységek rózsájának, a *R. sericea*-nak (10.58e ábra). Több rózsafaj (pl. a kelet-ázsiai *R. rugosa*, 10.58f ábra) az őse a több tízezernyi nemesített változatnak, amelyek a legkedveltebb dísznövények közé tartoznak. A *R. gallica* és *moschata* hibridjét (*R.* ×*damascena*) illóolajáért számos országban termesztik. A *Comarum palustre* (tőzegeper) feltűnő színű virágaival elüt a pimpók génuszától, ahova néha besorolják. Ez a művelet azonban bizonyosan téves, hiszen a *Comarum* filogenetikailag az *Alchemilla* testvércsoportja. Valamivel stabilisabb a többi génusz, amelyek közül hazánkban is honos az *Agrimonia* (párlófű, 21/2), az *Aphanes* (ugarpalástfű, 18/2), az *Aremonia* (kispárlófű, 1/1), a *Filipendula* (legyezőfű, 13/2), a *Fragaria* (szamóca, 22/3), a *Geum* (gyömbérgyökér, 71/3, 10.58g ábra), a *Sanguisorba* (vérfű, 16/2) és a *Waldsteinia* (Waldstein pimpó, 6/1). Ez utóbbi magyar neve nem jelenti azt, hogy a *Potentilla*

rokona lenne, ugyanis a gyömbérgyökér-félékhez, vagyis a *Geum*-hoz van legközelebb. A délszakiak közül a *Cliffortia* (12, 10.58h ábra) nemzetség emelendő ki, melynek majdnem minden faja dél-afrikai endemizmus. Felálló szárú, apró, szúrós levelű (erikoid) cserjék, virágaik egyivarúak, szirmaik nincsenek, és a szél porozza be őket. Virágaik alapszáma amúgy 3: három csészelevél és 6 porzó, amiből több vonalon négy lett (4 csészelevél, 4 v. 8 porzó). Ausztrália és Dél-Amerika közös génusza az *Acaena* (10.58ibra). Ezek is sziromta-




**10.58 ábra. a:** *Dryas octopetala* (Izland), **b:** *Alchemilla mollis*, **c:** *Potentilla anserina*, **d:** *Rubus odoratus*, **e:** *Rosa sericea*, **f:** *R. rugosa*, **g:** *Geum rivale* (Svájc), **h:** *Cliffortia ruscifolia* (Dél-Afrika), **i:** *Acaena anserinifolia*, **j:** *Crataegus laevigata*, **k:** *Sorbus aucuparia*, **l:** *Raphiolepis bibas,* **m:** *Prunus mume* (Japán), **n:** *Aruncus dioicus*, **o:** *Exochorda racemosa,* **p:** *Rhodotypos scandens*.

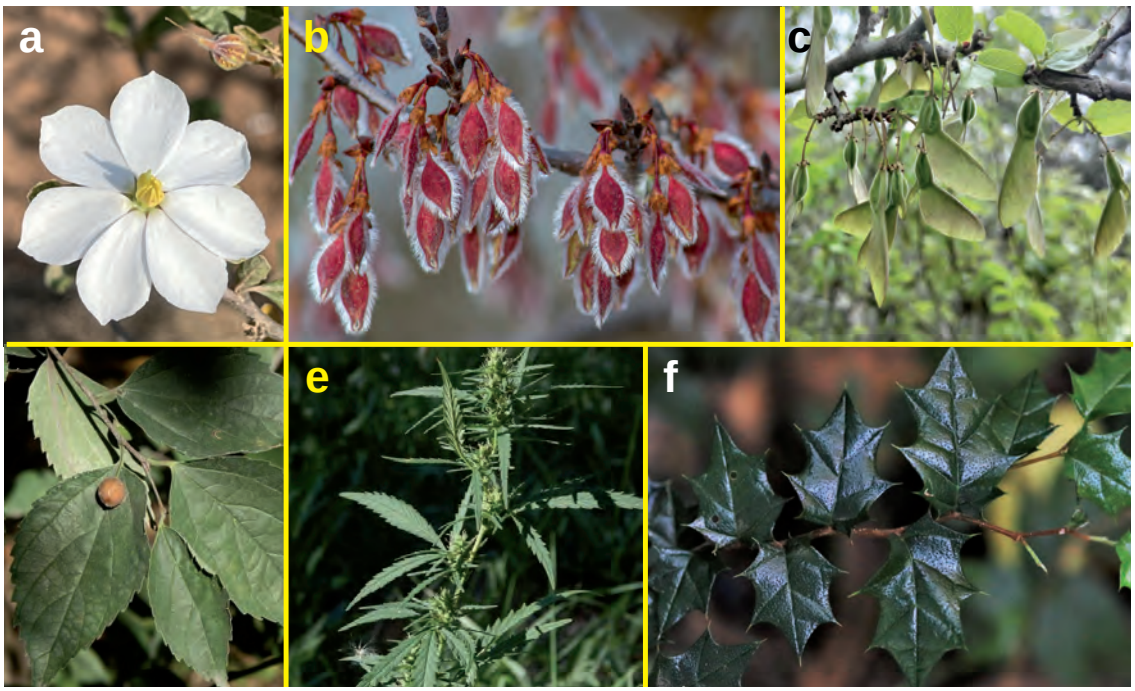
lanok, kis virágaik fejecskében fejlődnek, magvaik apró horgot viselnek és állatokkal terjednek. Az *A. anserinifolia* (10.58i ábra) Új-Zéland növénye, levelei a libapimpóéra emlékeztetnek. A többi rózsaféle a kibővült *Amygdaloideae*-re esik, ahova a molekuláris/citológiai információ alapján néhány tok- vagy tüszőterméses génusz is bekerült. Mindegyik fás szárú. A kromoszómaszám többnyire n = 15, 16, de főleg 17, ami feltehetően egy korábbi n = 8 vagy n = 9 állapotból, allopoliploidia révén keletkezett. A 2–5 termőlevél általában összenőtt, nemcsak egymással, hanem a vacokkehellyel is (almatermés), ha pedig egy van, abból többnyire csonthéjas termés alakul. Egyes, főleg almaterméses génuszokat erőteljes hibridizáció és agamospermia tesz igen változékonnyá, taxonómiailag nehezen „kezelhetővé", például a *Crataegus* (galagonya, 233/4, 10.58j ábra) és a *Cotoneaster* (madárbirs, 245/3). A magyar flóra elsősorban a problematikus berkenye (kis)fajokban gazdag, de a korábban egységesnek tekintett *Sorbus* (105–168/1) összetétele a molekuláris elemzéseknek köszönhetően erősen megváltozott, és a sok kelet-ázsiai és amerikai faja mellett csak egy hazai képviselője maradt, a *S. aucuparia* (madárberkenye, 10.58k ábra). A hozzá hasonlóan szárnyalt levelű házi berkenye a *Cormus domestica* nevet viseli, ami nem új ötlet, mert Spachtól, 1834-ből származik. Hasonló a helyzet az egyfajos *Torminalis*-szal (*T. glaberrima*, barkóca berkenye), ami 1789-ben íródott le. Magyarország igen gazdag az apomiktikus, szűk elterjedésű taxonokban, mégpedig az *Aria* (57/13) és a Kárpáti Zoltán (1909–1972) emlékét őrző *Karpatiosorbus* (88/32) nemzetségekben. A csoport evolúciós flexibilitását mutatja, hogy tele van „intergenerikus" hibridekkel: a francia *K. latifolia* például a *T. glaberrima* és valamelyik *Aria* faj kereszteződéséből jött létre – azaz két génuszból egy harmadik (!), s így el is gondolkodhatunk, van-e egyáltalán értelme a kis nemzetségekre való hasogatásnak. További, különböző génuszokba sorolt fajok közötti hibridekre példa a japán ×*Sorbomeles*, az észak-európai ×*Scandosorbus* és a mediterrán ×*Tormimalus*. Gazdaságilag és kulturálisan is fontosabb a *Malus* (alma, 37/1) és a *Pyrus* (körte, 75/2) számos faja, illetve a belőlük nemesített fajták. Az endemizmusnak tekintett *P. magyarica* vagy nem is szerepel az adatbázisokban, vagy egyszerűen a termesztett körte (*P. communis*) szinonimájának tekintik. További almaterméső nemzetségek a *Cydonia* (*C. oblonga*, birs), a *Chaenomeles* (japánbirs, 4), a *Mespilus* (*M. germanica*, naspolya) és az *Amelanchier* (fanyarka, 21/1). Távol-keleti nemzetség a *Raphiolepis* (47), melynek egyik örökzöld képviselőjét (*R. bibas,* 10.58l ábra) melegebb tájakon a gyümölcséért és díszfaként is termesztik – korábbi neve *Eriobotrya japonica* volt. Délkelet-Ázsia bővelkedik a rokon nemzetségekben, amelyeket leginkább kertekből ismerünk, mint például a *Pyracantha* (tűztövis, 10) és a *Photinia* (27). A *Prunus*-nál (353/6) egy termőlevél van, ebből majdnem mindig csonthéjas termés fejlődik. A kromoszómaszerelvény alapszáma egységesen n = 8, az ősi állapotnak megfelelően. Ebben a termesztett fajokban bővelkedő nemzetségben egyesül több, egykor külön génuszként kezelt taxon, mint például az *Amygdalus* (mandula), a meggy, cseresznye (*Cerasus*), a babérmeggy (*Laurocerasus*), a barackok (*Armeniaca* és *Persica*) és a fürtösmeggy (*Padus*) – míg a szilva és a kökény mindig is idetartozott. Nemcsak gyümölcstermő, hanem nagyrabecsült díszfák is vannak ebben a génuszban, főleg a kelet-ázsiai *P. serrulata* és *P. mume* (10.58m ábra) alakkörében. A *Prunus*-splitterek és lumperek vitája azonban talán sohasem záródik le véglegesen. A *Spiraea* (gyöngyvessző, 118/3) az északi félgömb mérsékelt övi régióinak cserjéje, kelet-ázsiai géncentrummal. Virágzata ernyőszerű fürt, termése tüszőcsoport. Az *Aruncus* (tündérfürt, 4/1, 10.58n ábra) kétlaki évelő, igen apró, fürtös-bugás virágzatban álló virágokkal, tüszőterméssel. A közép-ázsiai-kínai *Exochorda* taxonómiája vitatott, egy (*E. racemosa,* 10.58o ábra) vagy több fajt különítenek el. Bőven virágzik, termése száraz, csillag alakban álló bordázott részterméseket áll. Az észak-amerikai *Gillenia* (2) termése tok. Az aranysárga virágú *Kerria japonica* nálunk is felbukkan mint dísznövény. Termése pár mm-es aszmag. Közeli rokonának, a *Rhodotypos scandens*-nek (10.58p ábra) 4 szirma és erősen mérgező, csonthéjas termése van.

*Dirachma* (2). Két faj tartozik ide, a jemeni Socotra sziget bennszülöttje a *D. socotrana* (10.59a ábra) és a szomáliai *D. somalensis*. Apró levelű, szárazságtűrő cserjék nagy, magános, 5–8-as alapszámú virágokkal, száraz ernyőszerű, belül gyapjas termésekkel.

A következő négy csoport egy viszonylag szoros rokonsági kört képvisel. Pollenjük egységesen pórusokkal nyílik, az első csoportban akár héttel.

*Ulmaceae* (szilfafélék, 100). Fásszárúak, két sorban álló, erősen fűrészes, pálhás levelekkel. A virágok általában kétivarúak, 4–9 apró lepellevéllel, ugyanennyi porzóval. A két termőlevélből szárnyas makk (lependék) fejlődik. A hat génuszból legismertebb az *Ulmus* (szil, 40/3), melyben számos kisfaj is található. Levelei a tövüknél aszimmetrikusak. Majdnem minden szil az északi mérsékelt övben él (pl. *U. alata*, 10.59b ábra), de egyikük Ázsiában átlépi az Egyenlítőt (*U. lanceifolia*). Elsősorban Kelet-Ázsiára jellemző, de a Mediterráneumban is előforduló génusz a *Zelkova* (6), kevésbé aszimmetrikus és fényes levelekkel. A trópusi Amerika nemzetsége a *Phyllostylon* (2), fél juharlependékre emlékeztető termésekkel (10.59c ábra).

*Cannabaceae* (kenderfélék, 105). 10 nemzetségük lágy- és fásszárú egyaránt lehet. Gyakran kétlakiak, sziromtalanok, szélbeporzásúak, termésük száraz, egymagvú. A fásszárúak a *Celtis* (ostorfa, 66, 10.59d ábra)




**10.59 ábra. a:** *Dirachma socotrana* (Socotra, Jemen, R.J. Vašut, CC BY-NC), **b:** *Ulmus alata* (Texas, L. Sheppard, CC BY-NC), **c:** *Phyllostylon rhamnoides* (Nicaragua, B.A.G. Namendy, CC BY-NC), **d:** *Celtis caucasica*, **e:** *Cannabis sativa*, **f:** *Aphananthe philippinensis* (New South Wales, A. Gale, CC BY-NC)

génuszba tartoznak, ezeket korábban a szilfafélékhez sorolták, de azoktól a levél erezettsége és a csontártermés is megkülönbözteti. Az ostorfák mérsékelt övi és trópusi elterjedésűek, hozzánk legközelebb a *C. australis* honos a Földközi-tenger vidékén, utcai sorfaként leginkább az észak-amerikai *C. occidentalis*-sal találkozhatunk. A lágyszárúak közül a *Cannabis* (kender, 1/1) és a *Humulus* (komló, 6/1) nemzetségeket említjük, amelyeket erősen murvaleveles virágzat, 5 lepellevél és makkocskatermés jellemez. A kender (*C. sativa*, 10.59e ábra) fontos rostnövény (és kábítószer-alapanyag), több változata ismert, részben indiai, részben pedig európai eredettel. A kúszónövény komló (*H. lupulus*) női virágzata a sörgyártás céljaira szolgáltat aromaanyagokat. Az *Aphananthe* (5, 10.59f ábra) magas, örökzöld fákat foglal magába, fogas levelekkel, jelentéktelen virágokkal. Elterjedésük diszjunkt, jelen vannak Délkelet-Ázsiában, Ausztráliában, Madagaszkáron és Mexikóban.

*Moraceae* (eperfafélék, 1200). Főleg trópusi fák, cserjék, kúszónövények és epifitonok, de lágyszárúak is, a mérsékelt övben viszonylag kevés képviselővel. Nemzetségeik száma kb. 50. Jellemző a tejnedv, amely minden parenchimatikus szövetben megtalálható, és a cisztolitok. A növények egy- vagy kétlakiak, tömör virágzatba csoportosuló jelentéktelen virágokkal, kevés lepellevéllel vagy a lepel teljes hiányával. Termésük csonthéjas vagy kaszat, amelyek terméscsoportot alkothatnak, sokszor bevonva a tengelyképleteket is. Túlnyomó többségük örökzöld. A trópusi és szubtrópusi *Ficus* (füge, fikusz) génusz több mint 870 faja széles alaktani változatosságával tűnik ki. Hasonlóan változatosak a megporzóikkal való kapcsolataik, amelyek evolúcióbiológiai szempontból a legérdekesebbek közé tartoznak (10.15 cédula). A *F. benghalensis* (banyánfa) és sok hasonló viselkedésű rokona epifitonként kezdi életét, majd léggyökereket fejleszt, amelyek később elfásodnak, körülnövik és valósággal megfojtják a gazdanövényt. Támasztógyökereinek köszönhetően a fa vízszintesen is nagy területet képes meghódítani. Az indiai Andhra Pradesh államban él a „Thimmamma Marrimanu" nevű banyán (10.60a ábra), majdnem 20.000 m² területet fed le, s még egy kis templom is elfér alatta! Ezenkívül még sok más, hasonlóan nagy példányát is számon tartják. A keletausztráliai *F. macrophylla* (10.60b ábra) nő a legmagasabbra, akár 70 méterre. Ennek ellentéteként az újguineai *F. nana* az egy métert sem éri el. A viszonylag kis levelű *F. benjamina*-t (10.60c ábra) sokfelé ültetik és zárt térben is tartják, holott súlyos allergiás reakciót válthat ki. Európában, a Földközi-tenger vidékén széles körben termesztik a fügét (*F. carica*), ami feltehetőleg közel-keleti származású. A *F. sycomorus* Dél-Afrikától Ciprusig fordul elő, bár nem biztos, hogy mindenütt őshonos, hiszen hiányzanak a megporzói. Levelei szív alakúak, általermései nagy csomókban fejlődnek az ágakon és a törzsön is. Régészeti adatok szerint az egykori egyiptomiak kedvelt gyümölcse és épületfája lehetett.

**10.15 cédula: Darazsak a zártkertben**

*„A fügék és a fügedarazsak az evolúció csúcsteljesítményét képviselik."*
R. Dawkins (A valószínűség hegyének meghódítása, 2001: 228.)

A *Ficus* fajok és az őket beporzó hártyásszárnyúak (*Agaonidae*: fügedarazsak) között az evolúció során rendkívül szoros kapcsolat, obligát mutualizmus alakult ki, mintegy 70–90 millió év alatt. A sok egyéb megporzó-növény párossal összehasonlítva a fő újdonság a *Ficus* virágzatában rejlik. Ez egy bögreszerűen kiszélesedett kehely, ún. serlegvirágzat (coenanthium vagy syconium), melynek felső pereme is összenőtt és csak egy szűk nyílást hagy szabadon. Az egyivarú virágok (50–7000 darab, fajtól függően) a kehely belső falán, tehát csaknem teljesen zárt térben fejlődnek ki, megporzásuk a nyíláson át bejutó, sokszor szárnyukat vesztő nőstény darazsaktól függ. A beporzó nőstény petéit a női virágok magházába helyezi, majd elpusztul.

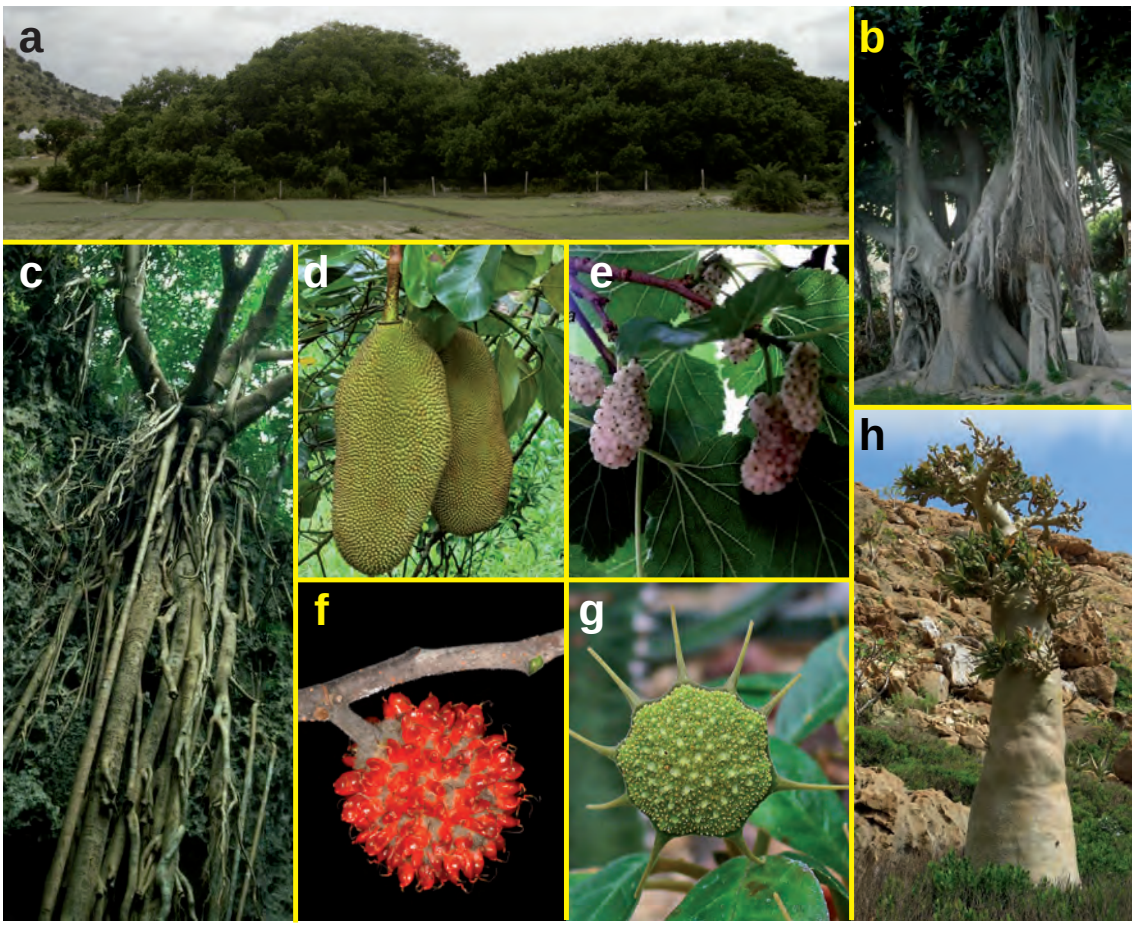


A kikelő lárvák körül gubacsok képződnek, és az érintett magházak sterilizálódnak. A termős virágokból kétféle van, rövid, illetve hosszú bibéjű. Az utóbbiaknál a rovar peterakó csöve nem éri el a magházakat, így azok érintetlenek maradnak, beporzódnak, s apró csontártermések fejlődnek belőlük. Az érett füge tehát egy megvastagodott virágzati tengelyen sorakozó sok kis termésből tevődik össze, valójában összetett áltermésnek tekinthető. Csak a nőstény darazsak tudnak repülni, míg a szárnyatlan hímek egész életüket a füge belsejében töltik. A frissen kikelt hímek a még éretlen nőstényekkel párosodnak – ezek tulajdonképpen „terhesen" jönnek a világra. A hímek ezután átfúrják az áltermés falát, hogy a frissen kikelt, virágporral megrakott nőstények a szabadba jussanak. A bent elpusztult állatokat a növény a ficin nevű enzim segítségével lebontja, anyagaikat a termések érleléséhez felhasználja. A legújabb vizsgálatok kimutatták, hogy egy fügefajra négy beporzó darázsfaj is juthat, és a beporzók sem feltétlenül egy fügefajra specializáltak. A füge és a darázs taxonok kladogramja tehát eleve nem lehet teljesen egybevágó, ennek ellenére sok bennük a párhuzamosság, ami egyértelműen igazolja a két csoport koevolúciós kapcsolatait. Az bizonyos, hogy a megporzó rovarok eltűnésével a *Ficus*-ok is jelentősen károsodnak, populációméretük lecsökken, és ezáltal élőhelyük is degradálódik – a darazsak tehát sok ökoszisztéma kulcsfajainak tekinthetők. Számos egyéb csoportjuk (hat linnéi rovarcsaládban) úgy használja a fügét, hogy részt sem vesz annak megporzásában – azaz „csal". Egyesek olyan hosszú tojócsővel rendelkeznek, hogy kívülről is át tudják szúrni a füge falát. Mások a megporzó darazsakhoz hasonló módon kerülnek be a vacokkehely belsejébe, ahol vagy a növényen, vagy a már ott lévő fügedarazsakon élősködnek.

A fentiek csak általánosságban igazak, fajonként vannak bőven eltérések. A fügék és a darazsak kapcsolatáról az Olvasó jóval többet megtudhat Dawkins fent idézett könyve 10. fejezetéből, a „Titkos Kert"-ből.

A hasonló *F. religiosa* nem véletlenül szent, a hagyomány szerint Buddha egy ilyen fa alatt világosodott meg a mai Bihar állam területén, Indiában. Ez a faj nem fafojtó, gyökerei a gazdanövény törzsébe hatolnak és felhasítják azt. A délkelet ázsiai *F. elastica* bőven szolgáltat tejnedvet, de köznevével (gumifa) ellentétben, legfeljebb dísznövényként hasznosul. Az *Artocarpus* (55) délkelet-ázsiai nemzetség, fákkal és cserjékkel. Egylakiak, leveleik épek vagy erősen osztottak, sok száz zöldes színű virágaikból csoportos áltermések fejlődnek, melyek kialakításában a húsos vacok és a pártakör is részt vesz. Az *A. altilis* (kenyérfa) terméscsoportja kb. 6 kg tömegű, míg az *A. heterophyllus*é (jackfruit, 10.60d ábra) sokkal nagyobb, akár 55 kg-os is lehet, ami valószínűleg rekord a növényvilágban. Ez a két faj a legfontosabb és a legszélesebb körben termesztett trópusi gyümölcsök közé tartozik. Beporzásuk lényegesen egyszerűbb, mint a fügéé, vagyis a szél vagy rovarok közvetítésével történik, de ennek részletei még vitatottak. A *Morus* (eperfa, 17) lombhullató fajai a mérsékelt övben honosak. Egy- vagy kétlaki fák. Fejecskében álló női virágaikból csoportos áltermés fejlődik. Egyes fajok szélbeporzásúak, amihez a virágport kivető porzó gyors mozgása is hozzájárul: videofelvételes mérések szerint a kelet-ázsiai eredetű *M. alba* (10.60e ábra) porzója a hangsebesség felének megfelelő tempóban lövelli ki a pollent.[2] E faj levele a selyemhernyók kedvelt csemegéje. Közismert gyümölcsöt terem még a *M. nigra* a kaukázusi régióból és a *M. rubra* É-Amerikából, míg a kevéssé közismert *M. indica* inkább gyógynövényként jön számításba, pl. a diabétesz kezelésében. A *Maclura* (13), benne a *M. pomifera* (narancseper) terméscsoportjai hasonlóak, de nagyobbak, és – számunkra – ehetetlenek. A *Broussonetia* (papíreperfa, 10.60f ábra) négy faja pedig kevéssé a terméséről, mint a papírként hasznosítható finom kérgéről ismert.

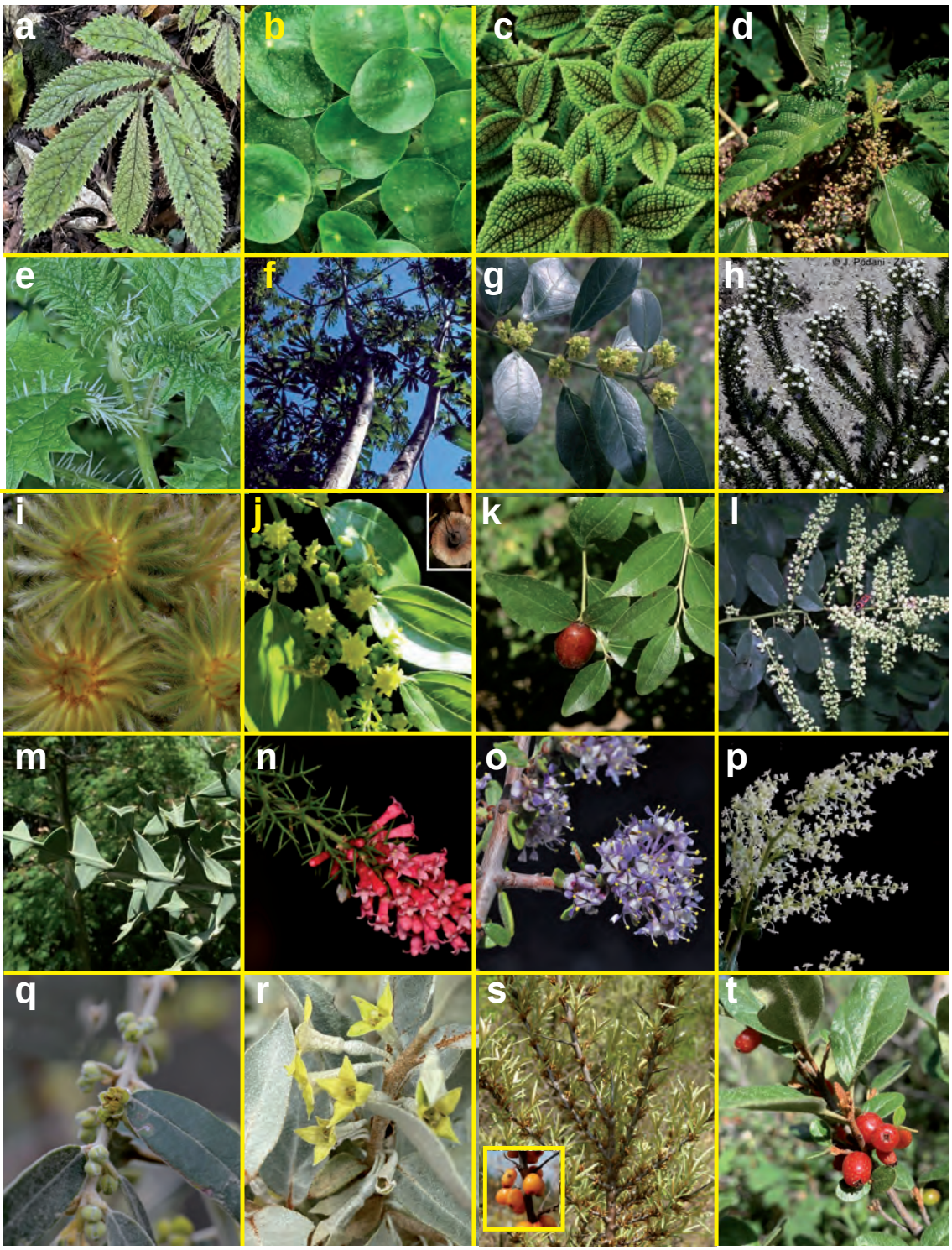
2 Mindez videón is megtekinthető a következő internetcímen: https://www.youtube.com/watch?v=A0gmPf-hs1I.




**10.60 ábra. a:** *Ficus benghalensis* (India, P. Jeganathan, CC BY), **b:** *F. macrophylla,* **c:** *F. benjamina* (Tajvan), **d:** *Artocarpus heterophyllus* (Kína, A. Borzée, CC BY-NC), **e:** *Morus alba*, **f:** *Broussonetia papyrifera* (Pennsylvania, D. Goldman, CC BY-SA), **g:** *Dorstenia foetida* (H. Zell, CC BY-SA 3.0), **h:** *D. gigas* (Socotra, Jemen, A. Mihoric, CC BY-NC).

A klád második legnagyobb génusza, a *Ficus* után, a pántrópusi *Dorstenia* (120), benne egészen különleges növekedési formákkal, rendszerint tányér alakú, murvákkal övezett virágzattal (10.60g ábra). Többségük egyéves vagy évelő lágyszárú, s van közöttük törzs nélküli, pár centiméteres, gumós, szukkulens levelű faj is, mint az afrikai *D. barnimiana*, vagy palacktörzsű fa, mint a socotrai *D. gigas* (10.60h ábra).

*Urticaceae* (csalánfélék, 2050). Az eperfafélék testvércsoportja, talán meglepően sok, 55 génuszba szétosztva. Itt már főképpen lágyszárúakkal találkozunk, de fák és liánok is vannak közöttük. Tejnedvet legfeljebb a kéregben fejlesztenek, de ez is sok esetben átlátszó, ragadós váladék csupán. A virágok mindig egyivarúak, bennük 3–6 lepellevéllel. A porzószál sok fajnál a bimbó nyílásakor hirtelen kiegyenesedik, s így szórja ki a pollent, ami széllel terjed. Termésük makkocska, amit a csésze maradványai teljesen beborítanak. A legnagyobb nemzetség a paleotrópusi *Elatostema* (671), benne sok, az esőerdők aljnövényzetére jellemző fajjal (10.61a ábra). A név a robbanásszerűen nyíló porzókra utal. A *Pilea* (610) a második legnagyobb génusz, benne trópusi és szubtrópusi, ritkán mérsékelt övi cserjékkel és lágyszárúakkal. Többségük árnyéktűrő. Nemcsak a pollent, hanem termésüket is kilövellik. Néhányan gyógyhatásúak, valamivel többen kedvelt dísznövények, mint például a pajzsos levelű, kínai *P. peperomioides* (10.61b ábra) vagy a dél-amerikai *P. mollis* (10.61c ábra). A kozmopolita, de főleg mérsékelt övi *Urtica* (csalán, 68/3) és a neotrópusi *Urera* (26) pedig maró csalánszőreiről nevezetes, ez utóbbinak a termése elhúsosodó, bogyószerű (10.61d ábra). Az újzélandi *Urtica ferox* (10.61e ábra) egy alacsony cserje, szőrei merevek, 6 mm hosszúak, fájdalmas szúrásuk napok múlva is érezhető. Túl sok egyidejű csípés akár halálos kimenetelű is lehet. A 30 méteres fává növő *Dendrocnide excelsa* mérge még hetek múlva is hat. A *Boehmeria* (54) fajok nem szúrósak, de megjelenésükben csalánszerűek. A *B. nivea* (rami) egyike a legrégebben ismert rostnövényeknek, belső kérge talán a legszívósabb is egyben. A *Parietaria* (falgyom, 26/1) is ártalmatlan, egyes fajaikkal humán környezetben ta-




**10.61 ábra. a:** *Elatostema rugosum* (Új-Zéland, bevc, CC By-NC), **b:** *Pilea peperomioides*, **c:** *P. mollis*, **d:** *Urera baccifera* (Brazília), **e:** *Urtica ferox* (Új-Zéland, S. Hansen, CC BY), **f:** *Cecropia glazovii* (Brazília), **g:** *Rhamnus alaternus* (Olaszország), **h:** *Phylica ericoides* (Dél-Afrika), **i:** *P. pubescens* (Dél-Afrika), **j:** *Paliurus spina-christi,* **k:** *Ziziphus jujuba,* **l:** *Berchemia floribunda*, **m:** *Colletia paradoxa*, **n:** *C. ulicina* (Chile, A.C. Véliz, CC BY-NC), **o:** *Ceanothus pauciflorus* (Nevada, J. Bisbee, CC BY-NC), **p:** *Trymalium odoratissimum* (Ny-Ausztrália), **q:** *Barbeya oleoides* (Szaúd-Arábia, A.M. Alzahrani, CC BY-NC), **r:** *Elaeagnus commutata* (Alberta, stefan, CC BY-NC), **s:** *Hippophae rhamnoides,* **t:** *Shepherdia* canadensis (Alberta, K. McDonald, CC0).

lálkozhaunk elsősorban. A trópusi amerikai *Cecropia* (62) nemzetség kétlaki fái lepusztult trópusi területek pionír növényei, tenyeresen osztott, nagy leveleikről ismerhetők fel (10.61f ábra). Virágaikat kezdetben spátaszerű buroklevél borítja. Internódiumaikban fehéres bélszövet található, ami az *Azteca* hangyák fészkelőhelye. A hangyákat a levelek alapjánál fejlődő glikogénben (!) dús mirigyszőreikkel (Müller-féle testek) táplálják. A fa „haszna" ebben a kapcsolatban az, mint általában (pl. az akáciáknál): a hangyák elriasztják a növényevőket.

*Rhamnaceae* (bengefélék, 1150). Fák, cserjék és kacsos liánok – mintegy 70 nemzetségben. Világszerte elterjedtek, kivéve az extrém sivatagokat és a leghidegebb területeket. A fajok negyede a mediterrán vidékek lakója. Leveleik pálhásak, épek, gyakorta erőteljes másodlagos párhuzamos erezettel. A pálhák vagy az ágvégek jó néhány fajnál tövissé módosultak. A sugaras szimmetriájú virág kicsiny, 4, 5 vagy 6 tagú, bögreszerű vacokkal, benne nektáriumokkal, 0, 4 vagy 5 szirommal. Porzóból is 4–5 van egy virágban. Szél- vagy rovarbeporzásúak. A termés csonthéjas, bogyó vagy tok, érés után széteső. A *Rhamnus* (benge, 123/2) fajok többnyire lombhullatók, ritkán örökzöldek (10.61g ábra), a 15 m magasságot néha elérik. A *R. cathartica* (varjútövis) Európától Kináig honos, Észak-Amerikában invazív. Több bengefaj gyógy- vagy festéknövény. A *Phylica* fajok, mintegy 150-en, Afrikában, leginkább a fokföldi fynbos növényzetben honosak. Az ottani körülményekhez való alkalmazkodás jeleként erikoid megjelenésűek (10.61h ábra), vagy erősen szőrösek (10.61i ábra). A *Frangula* (52) nemzetségből nálunk is honos a húsos terméső *F. alnus* (kutyabenge), melynek kérge gyógyhatású anyagokat tartalmaz. Az eurázsiai *Paliurus* öt fajából egy jut Dél-Európára is, a *P. spina-christi* (krisztustövis, 10.61j ábra). Pálhatövisei igen szúrósak, termése széllel terjedő kerek lependék. A *Ziziphus jujuba* (kínai „datolya", 10.61k ábra) termése, a *Hovenia dulcis* (japán „mazsolafa") terméskocsánya ehető. A *Berchemia* (38) génuszban elsősorban Ázsiában honos kúszónövények vagy kis termetű fák vannak (*B. floribunda*, 10.61l ábra). A dél-amerikai *Colletia*-k erősen tövises, levéltelen cserjék, a fotoszintézist módosult szártagjaik végzik, amelyek keresztben átellenesen állanak és lapítottak (*C. paradoxa,* 10.61m ábra) vagy fenyőtűszerűek (*C. ulicina,* 10.61n ábra). Nitrogénkötésre képes baktériumokat tartanak a gyökérgümőikben, akár az észak-amerikai *Ceanothus* fajai (10.61o ábra). Ausztráliában a kládot több bennszülött nemzetség képviseli, mint például a *Trymalium*, melynek apró virágai sűrű virágzatba tömörülnek (10.61p ábra).

*Barbeya* (1). Az egyetlen faj, a *B. oleoides* Szomáliától az Arab-félszigetig élő, lombhullató, sziromtalan kétlaki fa. Ép leveleinek fonákát sűrű szőrzet borítja (10.61q ábra).

*Elaeagnaceae* (ezüstfafélék, 100). Fák vagy cserjék, ép levelekkel, vastag csillagszőr borítással, amely ezüstszürke fényt kölcsönöz a növénynek. A virágban nincs párta, a csésze többnyire négytagú, a vacok megnyúlt. Az *Elaeagnus* nemzetség viszi el a fajok többségét (92); elsősorban eurázsiai, de jelen van Ausztráliában és Észak-Amerikában is. A nyugat-ázsiai (és kevésbé kelet-mediterrán) eredetű *E. angustifolia* (keskenylevelű ezüstfa) csonthéjas termése olajat tartalmaz, az elhúsosodó vacokkal áltermést alkot. Nálunk ültetik, könnyen elvadul, gyorsan terjed, főleg az Alföldön. Termése ehető, de ebből a szempontból inkább amerikai rokona, az *E. commutata* (10.61r ábra) jön számításba. A génusz fajai általában erősen illatos virágúak, rovarbeporzásúak, szemben a nektár nélküli, szélbeporzású *Hippophae* (6) fajokkal. A dűnevegetáció tipikus tagja a rendkívül ellenálló *H. rhamnoides* (homoktövis, 10.61s ábra) – nálunk ritka és védett. Nagy C-vitamin tartalmú gyümölcse sokféleképpen felhasználható. Az észak-amerikai *Shepherdia* vörös bogyói (10.61t ábra) kesernyés ízűek, inkább állatok fogyasztják. Mindhárom génusz növényei nitrogénkötő szimbiontákkal (*Frankia*) élnek szimbiózisban.

## *Cucurbitales (3311)*

A szállítószövet sajátságai, a keserűanyagok jelenléte és a tenyeresen erezett levelek kapcsolják össze az idetartozó taxonokat: {*Anisophylleaceae* {{*Coriaria, Corynocarpus*} {*Cucurbitaceae* {{*Tetramelaceae, Datisca*} *Begoniaceae*}}}}. Döntően trópusiak, változatos életformákkal.

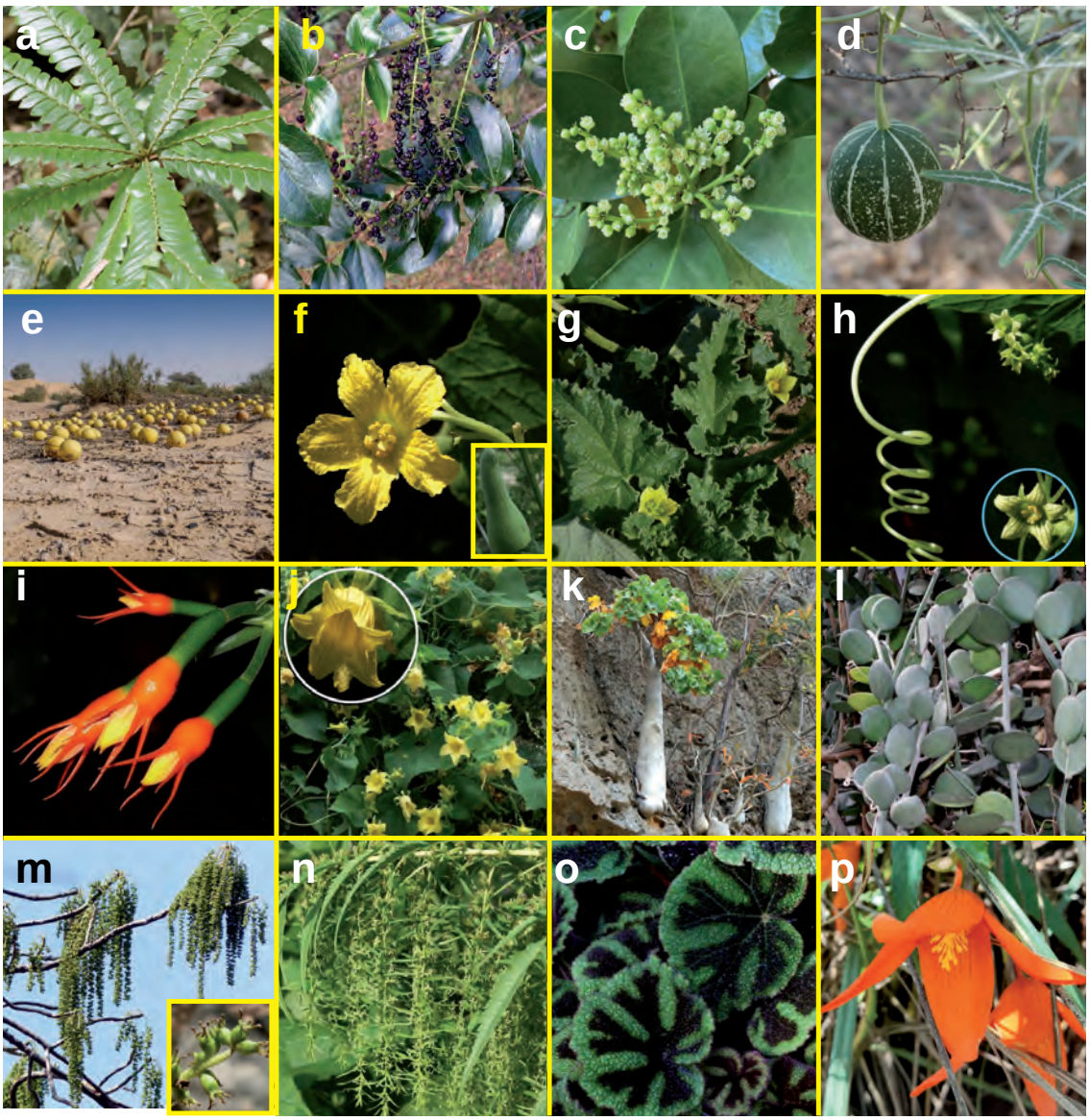
*Anisophylleaceae* (60). Örökzöld pántrópusi fák és cserjék, nagy többséggel kétlakiak. Leveleik épek, kissé bőrneműek, alapjukon aszimmetrikusak. Virágaik aprók, alapszámuk 3–5, termésük többféle lehet (csontár, tok, lependék). Az itt szereplő négy génusz sok szempontból eltér egymástól – és a klád többi taxonjától is; helyüket molekuláris vizsgálatok jelölték ki. Az *Anisophyllea* (56) levelei kétféle méretűek is lehetnek, kettő vagy négy sorban állanak (10.62a ábra).

*Coriaria* (15). A diszjunkt elterjedés iskolapéldája: az idetartozó fajok a világ legkülönbözőbb helyein (Himalája, Japán, Ny-Mediterrán, Új-Guinea, Dél-Amerika, ill. a legtöbb fajjal Új-Zéland, 10.62b ábra) bukkannak fel, elszigetelve egymástól. Cserjék és fák, nagy, átellenes levelekkel. Apró zöldes virágaik fürtben csoportosulnak, termésüket a felfújt párta maradványai övezik. Sok bennük a mérgező anyag. Gyökerükben nitrogénkötő *Frankia* baktériumok élnek.

*Corynocarpus* (5). Örökzöld fák és cserjék, elterjedési területük Új-Guineától Új-Zélandig húzódik. Kis virágaik bugás virágzatot alkotnak (10.62c ábra), termésük

húsos, erősen mérgező magvaikat a terjesztő madarak – szerencsére – nem tudják megemészteni.

*Cucurbitaceae* (tökfélék, 1080). Többnyire egyéves, kúszó-kapaszkodó, döntően trópusi növények, csak kivételesen fásszárúak. Nemzetségeik száma 100 körül mozog. Sok fajuk alkalmazkodott a sivatagi körülményekhez. Levelük pálha nélküli, rendszerint erős szőrzettel. A levél tövében állnak a hosszú, elágazó kacsok. Szállítószövetük sajátságos, két nyalábkörös felépítésű. Öttagú virágaik majdnem mindig egyivarúak, a párta általában forrt (leszármaztatott állapot), a porzók teljesen szabadok (ősibb állapot), illetve részben vagy egészben összenőttek, és egy portok van rajtuk. A különféle kialakulású vacokban nektáriumok váladéka csalogatja a rovarokat. A három összenőtt termőlevélből sajátságos bogyótermés (kabak) fejlődik, melynek tömege grammokban (*Bryonia*), dekagrammokban (*Cucumis*) vagy akár többször tíz kilóban (*Cucurbita*, de lásd 10.16 cédula) mérhető. A *Cucurbita* (18) trópusi amerikai, főleg mexikói génusz, legalább öt egyéves faját termesztik (*C. pepo, moschata, maxima, ficifolia, argyrosperma*), amelyek




**10.62 ábra. a:** *Anisophyllea disticha* (Szingapur, L. Christofides, CC0), **b:** *Coriaria arborea* (Új-Zéland, Kalapos T.), **c:** *Corynocarpus laevigatus* (Új-Zéland, S. Brown, CC BY 4.0), **d:** *Cucurbita digitata* (Arizona, Kijkrum, CC BY-SA 3.0), **e:** *Citrullus colocynthis* (Egyesült Arab Emirátusok, J. Pereira, CC BY-NC), **f:** *Luffa aegyptiaca*, **g:** *Ecballium elaterium* (Ciprus), **h:** *Bryonia alba*, **i:** *Gurania malacophylla,* **j:** *Thladiantha dubia,* **k:** *Dendrosicyos socotranus* (Jemen, prasadkotian, CC BY-NC), **l:** *Xerosicyos danguyi*, **m:** *Tetrameles nudiflora* (India, R. Veach, CC BY-NC), **n:** *Datisca cannabina,* **o:** *Begonia masoniana*, **p:** *B. boliviensis* (Argentína, A. Le Hérissé, CC BY-NC).

könnyen képeznek egymással sterilis hibrideket. A *C. ficifolia* kivételével nagyszámú termesztett, termésben erősen különböző változatuk van. A *C. pepo* vadon Mexikótól Panamáig fordul elő, egyike a legkorábban háziasított növényfajoknak: Mexikóban 8–10.000 évvel ezelőtt már termesztették. A *C. maxima* vadon nőtt termése kb. teniszlabda méretű, s hogy ebből a „nemesítés" révén mi lett, azt a 10.16 cédula foglalja össze. A *C. argyrosperma* nagy olaj- és fehérjetartalmú magjával emelkedik ki a többiek közül. A *Cucurbita* legalább négy faja kifejezetten szárazságtűrő évelő növény, nagy répaszerű gyökerekkel. Ilyen például az észak-amerikai *C. digitata* (10.62d ábra). Még számos tökféle bír nagy gazdasági jelentőséggel, főleg a paleotrópusi *Cucumis* (64). A *C. sativus* (uborka) indiai-kínai eredetű, Indiában kultiválták először, ma már az egész világon termesztik, rengeteg változatban. Az ókor óta kedvelt *C. melo* (sárgadinnye) eredete tulajdonképpen ismeretlen. Afrikai, közel-keleti és közép-ázsiai „gyökereket" is emlegetnek a botanikusok. Kevésbé (legalábbis nálunk) ismert, ehető terméső fajok a *C. prophetarum* és a *C. anguria*, tövises-szőrös felületű termésekkel. A *Citrullus* (dinnye, 7) fajok egy kivétellel afrikaiak, eredeti élőhelyük a sivatagok és egyéb száraz területek. A *C. lanatus* (görögdinnye) természetesen nem görög, mert eredete ÉK-Afrikába vezethető vissza. Ma már ezernyi változatban termesztik az egész világon. Kabaktermése akár a 60 cm-es átmérőt is elérheti. A kivétel a *C. colocynthis* (10.62e ábra), egy sivatagi, Afrikától Bangladesig honos faj, melynek alma nagyságú termése igen keserű és mérgező, viszont ehető magvaiért és virágaiért többfelé is termesztik. Az ember használta tökféle génuszok listája korántsem ért még véget. Megemlítendő a *Luffa* (szivacstök, 8), mely a kis fajszám ellenére pántrópusi elterjedésű, egyéves, indás növényeket egyesít. A *L. aegyptiaca* (10.62f ábra) termése fiatalon ehető, éretten erősen rostossá válik, kiáztatva szivacs állítható elő belőle. A *Lagenaria* (6) főleg afrikai, egyik faja azonban a trópusi Ázsiában is honos. Ez nem más, mint a *L. siceraria* (lopótök), melynek hosszú kabakja ehető ugyan, de inkább a kézművesipar hasznosítja. A *Momordica* (51) paleotrópusi, évelők is cserjék is vannak benne. Tüskésrücskös uborkaszerű termésük miatt több fajukat is kultiválják, elsősorban a *M. charantia*-t. A gyógynövényként ismert *M. balsamina* élénkvörös termése sima felületű. Az eurázsiai *Ecballium elaterium* (magrúgó, 10.62g ábra) a termésből messzire kilökődő magvairól nevezetes. Hazánkban csak a *Bryonia* (földitök, 11/2) tekinthető őshonosnak. Évelő, kaccsal kapaszkodó növények, apró zöldes virággal, kicsi és mérgező bogyóterméssel (10.62h ábra). Az *Echinocystis lobata* (süntök) észak-amerikai eredetű, gyorsan terjedő ártéri kúszó-, nálunk özönnövény. A Dél-Amerika tópusi tá-

**10.16 cédula: Tökverseny és szelekciós háttere**

A többször tíz kiló az bizony nagyon sokszor tíz kiló is lehet. Az Andok völgyeiből származó *Cucurbita maxima* egyik változata, az óriástök, termése manapság apróságnak számít, ha csak 50-60 kilót nyom. Feljegyzések szerint ezt a tömeget egy Amerikában nevelt példány már 1857-ben elérte. Azóta Észak-Amerikában valósággal sportot űznek az óriástök nemesítésből, fesztiválszerű versenyeket rendeznek és gondosan rögzítik a rekordokat. Az alapcsúcsot az 1893-ban Kanadában növesztett 166 kg-os tök állította fel, majd 1900-ban a párizsi világkiállításon ugyanaz a termesztő már egy 180 kg-os példánnyal nyert kitüntetéseket. Ezt 1904-ben 183-ra tornázta fel, amit csak 1976-ban sikerült megdönteni (205 kg) az USA-ban. Ezt követően a két ország gazdái egymást váltogatva múlták felül a rekordokat, s 2013-ra a kaliforniai napsütéses Napa-völgyben elérték a 922 kg-ot. Ezután azonban Európa vette át a vezetést, Svájcban sikerült átlépni az egy tonnát (1054 kg, 2014), ezt tovább növelni Belgiumban (1190 kg, 2016), majd Itáliában (1226 kg, 2021). Két évre rá az USA visszavette a vezetést: a minnesotai T. Gienger produktuma a San Francisco közelében rendezett Half Moon Bay Művészeti és Tökfesztiválon 1247 kg-osnak bizonyult, ami fontban még szebben hangzik: 2749! A könyv írásakor ez számít a (növény)világcsúcsnak, de nem jóslunk túl hosszú jövőt neki. Kiszámították, hogy a mostani lineáris növekedési rátát tartva elvileg a 9 tonna is elérhető anélkül, hogy a kabak szétesne. Felmerül persze a kérdés, hogyan lehetséges ez? Nos, először is mesterséges szelekcióval (irányított evolúcióval) szűkítik le a populációt egyre nagyobb méretű kabakot termő egyedekre, s ily módon valószínűleg ki is iktatják a termésreguláló géneket. A populációk történetét pedigrével (1.2 cédula) dokumentálják. Egy-egy jól sikerült tök magvait hatalmas összegekért (850 US$ darabja) árusítják, hiszen szó szerint beléjük van kódolva egy újabb rekord lehetősége. Emellett természetesen a kerti gondozásra is ügyelni kell: tápanyagdús talaj, csirketrágya, mikorrhiza-hozzáadás, metszés, a kártevők távoltartása, tápsók, üvegházi nevelés a tenyészidő meghosszabbítására, hosszabb nappalok – és természetesen bőséges öntözés, ami nélkül nem nagyon menne a napi 20-23 kg-os növekedés. Az eredmény egy 94%-os víztartalmú „gyümölcs", melynek ízéről és fogyaszthatóságáról már megoszlanak a vélemények.



A kép forrása: https://www.youtube.com/watch?v=VXkQJjZlIlA

jain honos *Gurania* (43) fajok dzsungeluborka néven ismertek, virágaik tömör fejecskébe csoportosulnak, élénkvörös vagy rózsás színűek (10.62i ábra), megporzóik lepkék vagy kolibrik. A *Thladiantha* (27) gumósrizómás gyökérzetű futónövényeket foglal magába. A *T. dubia* (kabakpityóka, 10.62j ábra) kelet-ázsiai eredetű, nálunk is meghonosodott – de inváziósnak korántsem tekinthető. A klád legfajgazdagabb génusza, legalábbis egyelőre, a kelet-ázsiai *Trichosanthes* (113). Megjelenésben a földitökhöz hasonló, annál nagyobb virágú és termésű kúszónövények. Egyesek zöldségként, mások a tradicionális kínai és indiai gyógyászatban játszanak szerepet. Nem maradnak el a kivételes növekedési formák sem. A fás termet ilyennek számít ezen a kládon, amit a palacktörzsű *Dendrosicyos socotranus* (10.62k ábra) képvisel a jemeni Socotra szigeten. A másik különlegesség is szigethez kötődik: a *Xerosicyos* (6) fajok liánok, pozsgás, pénzérmére emlékeztető levelekkel Madagaszkárról (10.62l ábra). A *X. pubescens* ágai a földön fekvő nagy szárgumóból (caudex) fejlődnek.

*Tetramelaceae* (2). Két faj van itt, a *Tetrameles nudiflora* (10.62m ábra), amely Indiától Queenslandig honos, és az Indonézia-Fülöp-szigetek régióra szorítkozó *Octomeles sumatranum*. Az első egy lombhullató fa, mértek már 64 méterest is, így általában kiemelkedik az esőerdők lombozatából. Kis virágaiban nincs párta, a csészelevelek és a bibék száma négy. A második 10 méterrel még magasabb is lehet, örökzöld, igen gyorsan nő, egy évgyűrűje 6 cm széles – de ennek rövid életkor (<85 év) az ára. Ülő virágaiban akár nyolc csészelevél és nyolc bibe is lehet – s így már értjük az elnevezéseket. Mindkét faj növekedését, helyesebben állva maradását széles palánktörzsük is segíti.

*Datisca* (2). Az egyik faj eurázsiai (*D. cannabina,* 10.62n ábra), jelen van Krétán és Cipruson is, míg a másik észak-amerikai (*D. glomerata*). Kétlaki lágyszárúak, leveleik szórtan állanak, szárnyaltak. Zöldessárga virágaik aprók, lelógó füzérben csoportosulnak. Az egyedüli lágyszárúak *Frankia* szimbiontákkal.

*Begoniaceae* (2147). Egy faj kivételével (*Hillebrandia sandwicensis* Hawaiiról) mindegyik *Begonia*. Ez a pántrópusi génusz a hatodik legnagyobb a növényvilágban – bár voltak próbálkozások 39 nemzetségre való felosztásra is (splitter világcsúcs?). Évelők, szöveteik sok vizet tartalmaznak, szinte pozsgásak, így nem meglepő a növények nagy vízigénye. Jellegzetességük a sokféle mirigyszőr, a lomblevél mintázatának változatossága, aszimmetriája és fogazottsága. Gyakori a gumó és a rizóma. A virágok egyivarúak, a lepellevelek száma nemcsak fajonként, hanem nemenként is változhat, a bibék és porzók feltűnő sárga színűek. A bogas virágzatban először a porzós, majd a termős virágok nyílnak. Toktermésükben rengeteg igen kicsi mag képződik. Számos fajuk közismert, pl. az indokínai *B. rex* és *B. masoniana* (10.62o ábra) és főképpen a brazil *B. semperflorens*, melynek kertészeti változatait és hibridjeit nálunk szabad térben is kiültetik a nyár folyamán. A Malajziában honos *B. pavonina* levele kékesen irizál, ezzel utalva arra a fényszegény környezetre, ahol a növény él. Míg a begóniák többsége díszes leveléről híres, a *B. boliviensis* (10.62p ábra) ékessége a skarlátvörös virága. A nemrég Tibetben felfedezett *B. giganticaulis* a legtermetesebb begónia, majdnem 4 méter magasra is megnő.

### *10.4.3 Malvidae (41.340)*

„Törzstagjai" a *Brassicales, Malvales, Sapindales, Huerteales* és a *Picramniaceae*, akár kloroplasztisz, akár magban kódolt géneket veszünk figyelembe. Az egykori „COM klád" (*Celastrales, Oxalidales, Malpighiales*) taxonjai „csak" a magban kódolt gének alapján szerepelnek itt, a kloroplasztisz DNS-elemzések alapján korábban a *Fabidae* kládban voltak. Ugyanakkor kikerült innen a *Crossosomatales*, a *Myrtales* és a *Geraniales*. Erről már szóltunk a *Fabidae* bevezetőjében (499. oldal). Morfológiai szünapomorfiákat nem nagyon találni, a monokladisztikusságot és a klád belső szerkezetét (9.6 ábra) a nukleinsavmolekulák támogatják.

**Definíció:** A *Malvidae* a legnagyobb koronaklád, amelyben megvan a *Malva sylvestris* de a *Vicia faba* nem (De Queiroz et al. 2020).

#### *Picramniaceae (52)*

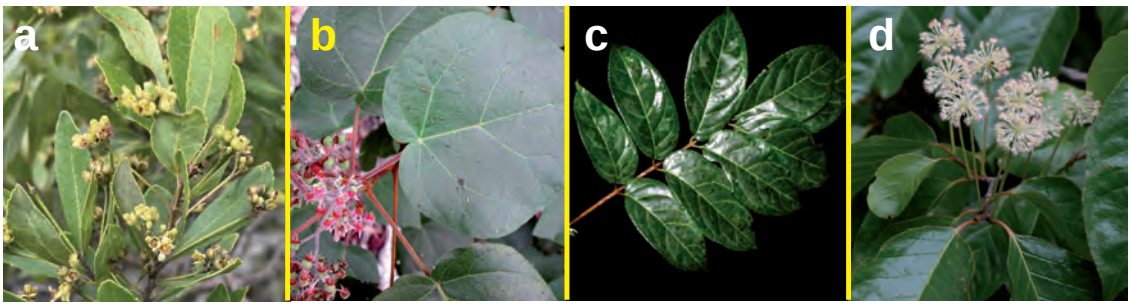
Kétlaki, alacsony termetű neotrópusi fák, négy génuszba sorolva. Leveleik szórtak, összetettek, 3–6-os alapszámú virágaik barkaszerű fürtben vagy füzérben fejlődnek. A porzós virágokban nincsenek szirmok. Termésük lependék vagy bogyó. Kérgük keserűanyagokat tartalmaz, egyes másodlagos anyagcseretermékeik másutt nem fordulnak elő a természetben. A legnagyobb nemzetség a *Picramnia* (42, 10.63a ábra), melynek maghéjában ereket is találunk. Az amazóniai esőerdőkből előkerült *Aenigmanu* egyetlen faja vagy ötven évig azonosíthatatlan volt, míg 2021-ben sikeresen le nem írták. Jellegzetessége az erősen szögletes piros bogyótermése (10.63b ábra).

#### *Huerteales (30)*

Kevésfajos, de génuszgazdag klád, taxonjait a linnéi rendszer négy külön családba sorolja. Ezek a növények korábban sok fejtörést okoztak a botanikusoknak, morfológiai alapon a legkülönbözőbb csoportokba voltak besorolva, mígnem a molekuláris módszerek segítségével sikerült rendet teremteni. Trópusi és meleg mérsékelt övi cserjék és fák mindannyian, s egyikük




**10.63 ábra. a:** *Picramnia latifolia* (Panama, R. Fortier, CC BY-NC), **b:** *Aenigmanu alvareziae* (Peru, P. Álvarez-Loayza, EurekAlert).




**10.64 ábra. a:** *Gerrardina foliosa* (Dél-Afrika, T. van der Merwe, CC BY-NC), **b:** *Petenaea cordata* (Mexikó, N.R. Marcial, CC BY), **c:** *Huertea glandulosa* (Costa Rica, A. delgado, CC BY-NC), **d:** *Dipentodon sinicus* (Kína, narido, CC BY-NC).

sem mondható közismertnek. Elterjedésük erősen elszigetelt.

*Gerrardina* (2). Kelet- és dél-afrikaiak. Apró, ötös alapszámú, kicsiny virágaikban a porzók a sziromlevelekkel vannak átellenben, a csészelevelek nem egyformák. Leveleik aprón fogazottak (10.64a ábra).

*Petenaea* (1). A *P. cordata* (10.64b ábra) közép-amerikai növény, Mexikó, Belize és Guatemala néhány régiójában őshonos, főleg nyílt élőhelyeken. Szinte minden részében molyhos, vöröses-rózsás beütéssel. Levelei nagyok, szíves vállúak. Szirmai nincsenek, virágai inkább a szőrzet alapján ismerhetők fel, termése bogyó.

*Tapisciaceae* (6). Összetett leveleik szórtak, kissé fényesek, enyhén fűrészesek. Kis méretű, aktinomorf, kétivarú virágaikban a csésze forrt. Termésük csontár vagy bogyó. A *Tapiscia* (2) kínai nemzetség, míg a *Huertea* (4, 10.64c ábra) a karibi térségben és attól délre terjedt el.

*Dipentodontaceae* (21). A dél-kínai-burmai *Dipentodon sinicus* (10.64d ábra) levelei épek, fehéres virágai ernyőben állanak, termése tok. A többi faj a *Perrottetia* (20) nemzetségben van. Főleg délkelet-ázsiaiak, de van képviselő Hawaiin és a trópusi Amerikában is. Leveleik fűrészes szélűek, virágaik szinte jelentéktelenek, a levelek tövében fejlődő virágzatokban csoportosulnak.

## *Sapindales (6777)*

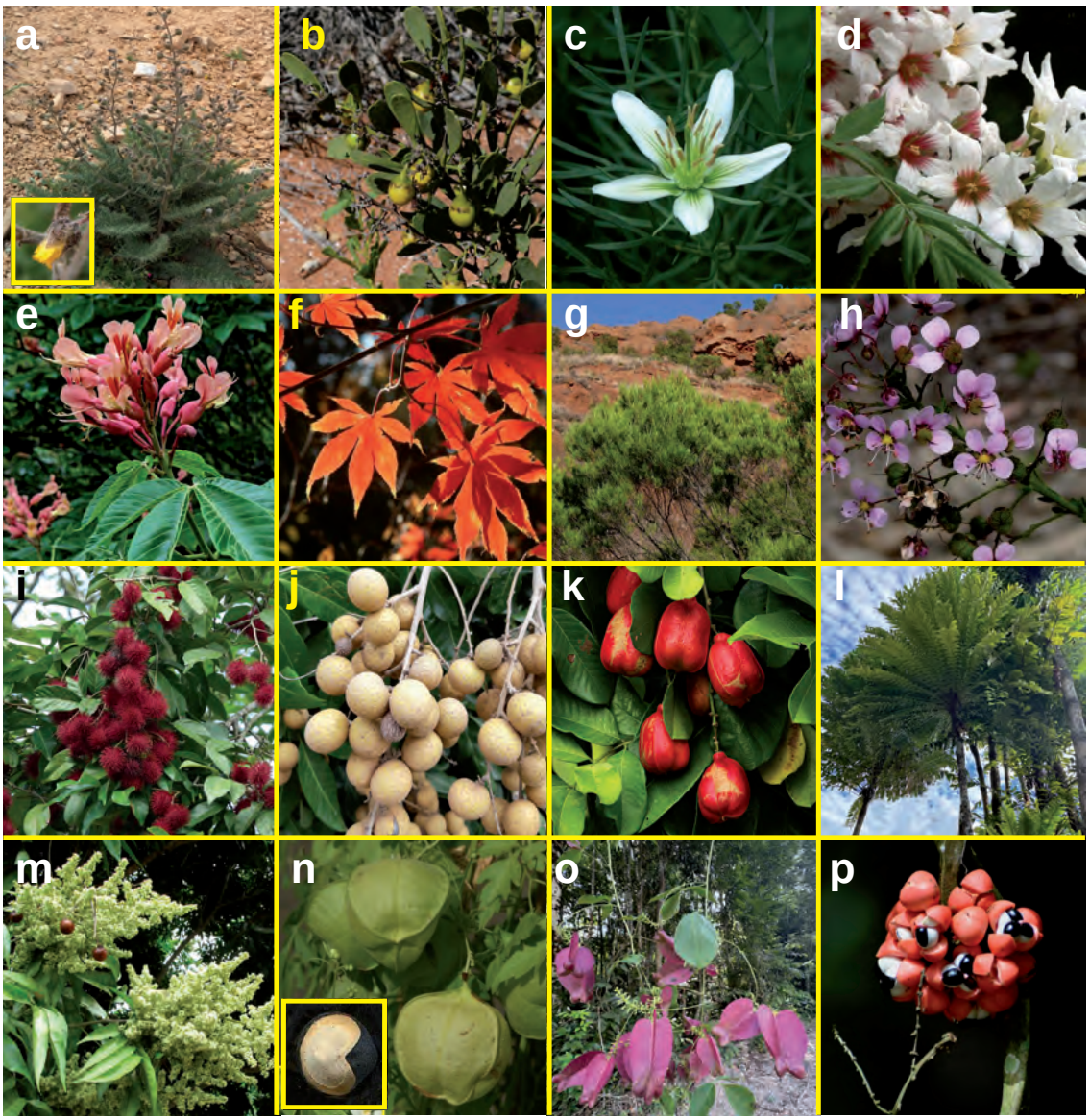
Túlnyomórészt fák és cserjék, főleg trópusi és szubtrópusi elterjedésűek, de a mérsékelt övben sem elhanyagolható a jelenlétük. Közös morfológiai bélyegeik a szárnyasan vagy tenyeresen összetett levél, ami hármas vagy egyszerű is lehet. Szórt állásúak, pálhátlanok. A termős, illetve a porzós virágokban gyakran találunk sziromszerű sterilis porzókat, illetve bibeszálakat (sztaminódium, pistillidium) és mézfejtő diszkuszt. Virágzatuk bogas jellegű. A klád szerkezete: {*Biebersteinia, Nitrariaceae*} + {*Sapindaceae* {{*Kirkia* {*Burseraceae, Anacardiaceae*}},{*Simaroubaceae* {*Meliaceae, Rutaceae*}}}}. A fajok számához képest rendkívül sok nemzetséget, csaknem 500-at különítenek el.

*Biebersteinia* (4). Rizómás, szártalan évelők, páratlanul szárnyalt tőlevelekkel, szeldelt levélkékkel. Felálló fürtös, mirigyes virágzatukban nagy, kétivarú virágok fejlődnek. Általában kellemetlen illatot árasztanak, rovarbeporzásúak. Elterjedési területük Közép-Ázsia és a Közel-Kelet (*B. multifida*, 10.65a ábra), míg egy fajuk (*B. orphanidis*) Törökországban és pár helyen Görögországban is él.

*Nitrariaceae* (16). Főleg eurázsiai-észak-afrikai elterjedésűek, de megvannak Közép-Amerikában és Ausztráliában is – mindenütt arid tájakon. Évelő lágyszárúak vagy cserjék. Négy génuszuk közül a legnagyobb a *Nitraria* (9, 10.65b ábra) Európától Ausztráliáig húzódó áreával. Sótűrők, leveleik kissé pozsgásak, termésük ehető. A *Peganum* (4) legismertebb képviselője a *P. harmala* (törökpirosító, 10.65c ábra) a Mediterrántól Indiáig honos, dúsan ágas, szárnyasan sallangos levelű festőnövény. A keleti kultúrák

mindig nagyra becsülték, a törökök hazánkba is elhozták, és a budai Gellért-hegyen még a múlt század közepén is megvolt egy kis populációja.

*Sapindaceae* (szappanfafélék, 1900). Nagyrészt fatermetűek, de kaccsal kapaszkodó liánok is vannak közöttük, különösen az újvilági trópusi esőerdőkben. Elterjedésük centruma a trópusok, de néhány génusz a mérsékelt övben éri el a legnagyobb fajszámot. Örökzöldek vagy lombhullatók. Leveleik rendszerint összetettek, párosan szárnyaltak, de egyes taxonoknál épek, akkor viszont tenyeres erezetűek. A virág 4–5 tagú, egyivarú, a porzószálakat gyakran szőrök vagy papillák borítják. A nektáriumok többnyire a 4–10 tagú porzókörön kívül találhatók. A virágok rendszerint összetett fürtben vagy forgóvirágzatban állnak, kis méretűek. Termésük terjedését sok fajnál különféle típusú repítőkészülékek segítik elő, még a toktermés esetében is. A 157 nemzetségből vett alábbi „minta" a klád belső leágazásrendszerét követi. Alapi helyzetben a *Xanthoceras sorbifolium* (10.65d ábra), egy észak-kí-




**10.65 ábra. a:** *Biebersteinia multifida* (Jordánia, R. Frumkin, CC BY-NC), **b:** *Nitraria billardierei* (Ny-Ausztrália), **c:** *Peganum harmala*, **d:** *Xanthoceras sorbifolium,* **e:** *Aesculus pavia* (Texas, PacoDad, CC BY-NC), **f:** *Acer palmatum,* **g:** *Dodonaea viscosa* (Dél-Afrika), **h:** *Diplopeltis huegelii* (Ny-Ausztrália), **i:** *Nephelium lappaceum* (Malaysia, nixey, CC BY-NC), **j:** *Dimocarpus longan* (Thaiföld, Badger_88, CC BY-NC), **k:** *Blighia sapida* (B. Wursten, CC BY-NC), **l:** *Pseudopteris decipiens* (Madagaszkár, Guraiwa, CC BY-NC), **m:** *Sapindus saponaria* (Hawaii, D. Elckhoff, CC BY-2.0), **n:** *Cardiospermum halicacabum*, **o:** *Serjania dentata* (Brazília, G. Siqueira, CC BY-NC), **p:** *Paullinia cupana* (Brazília, E. Guilherme, CC BY-NC).

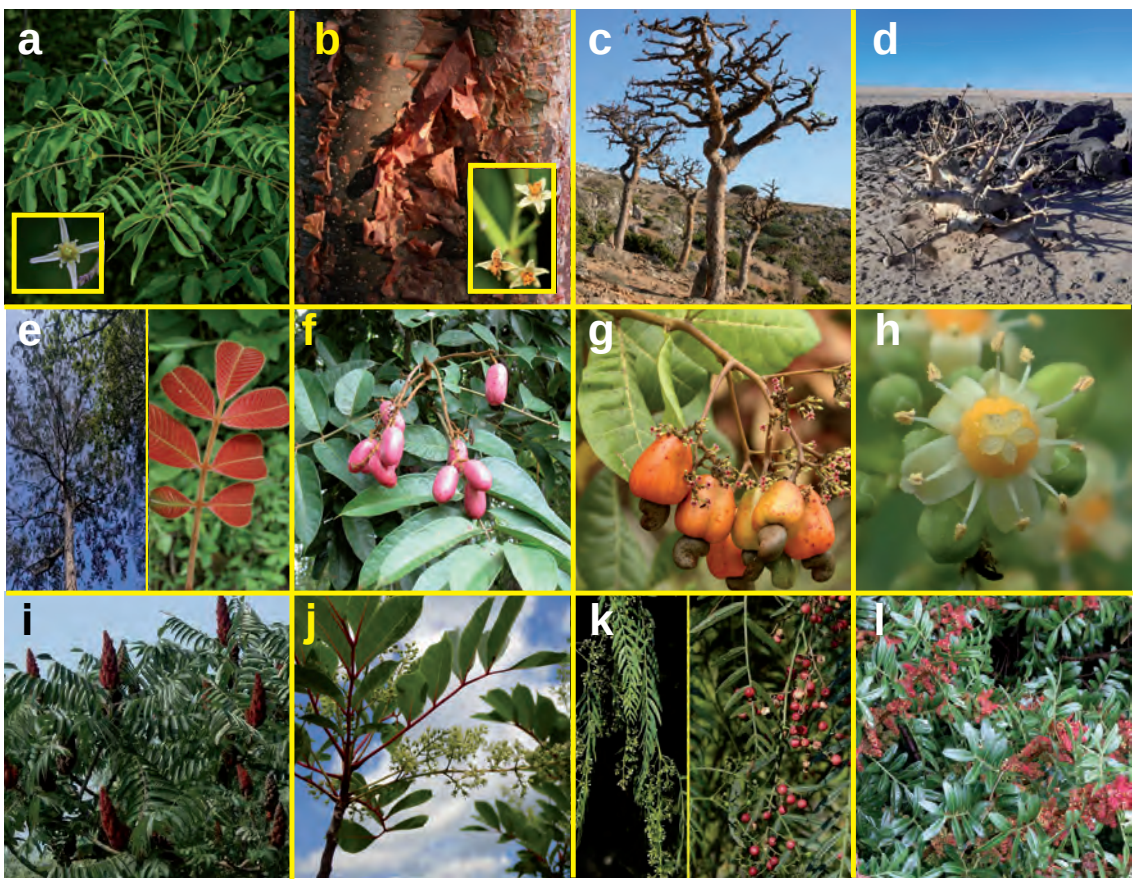
nai, hosszú életű fafaj árválkodik. Levelei páratlanul szárnyaltak, virágai nagyok, termése tok. Az *Aesculus* (vadgesztenye, 12) eurázsiai-észak-amerikai elterjedésű. Rügyei gyantásak-ragadósak, levelei tenyeresen osztottak, akár 65 cm átmérővel (*Ae. turbinata* Japánból). Szirmai pártacsövet formálnak, függelékeket viselnek, a toktermésben egy–három nagy mag fejlődik, amelyek enyhén mérgezőek, pl. szaponint is tartalmaznak. Hozzánk legközelebb az *Ae. hippocastanum* őshonos, a Balkánon. A DK-USA-beli *Ae. pavia* (10.65e ábra) alacsony, gyakran többtörzsű fa, feltűnő sötétpiros virágokkal, amelyeket – nem meglepő módon – kolibrik poroznak be. A vadgesztenyék könnyen képeznek hibrideket, ezek – és a törzsfajok is – kedvelt dísz- és sorfák. A közel rokon *Acer* (juhar, 140/4) nemzetség az északi félgömb lakója. Leveleik tenyeresen karéjosak, ritkán összetettek (pl. az észak-amerikai, nálunk is terjedő *A. negundo*), átellenesek, ősszel látványosan elszíneződnek. Jellegzetességük az ikerlependék, amely két, egyoldalasan szárnyas résztermésből áll. Az *A. saccharum* és mások törzséből csapolják a juharszirup alapanyagát; számos faj fája bútorban, hangszerekben végzi. Az észak-amerikai *A. macrophyllum* feltehetően a legmagasabb juhar, a „Humboldt Honey”-nak nevezett egyede Kaliforniában kb. 48 m magas. Emellett a levélrekordot is ez a faj tartja: 61 cm nyél nélkül. A kínai *A. griseum* fahéjbarna, könnyen lehámló kérgéről, a japán *A. palmatum* (10.65f ábra) jellegzetes őszi lombjáról nevezetes. A juharok testvércsoportja a mindössze kétfajos kínai *Dipteronia*, a magot teljesen körülövező lependékkel. Az 59 ausztráliai endemizmust felmutató *Dodonaea* (71) virágaiban nincsenek szirmok, a portok hosszabb a porzószálnál, a termés szögletes vagy szárnyas tok. A *D. viscosa* (10.65g ábra) a két térítő között csaknem mindenütt jelen van, egyike az óceánokon legmesszebbre jutott növényeknek: kétmilió éve még csak az ausztrál kontinensen élt. Sikeréhez gyantás anyagainak allelopatikus hatása is hozzájárulhatott. A *Diplopeltis* (5) virágai egyivarúak, négy- vagy öttagúak, színes pártával. A *D. huegelii* (10.65h ábra) leírója, mint sok más ausztráliai fajé, Endlicher (10.9 cédula) volt. Felfújt toktermést hoz a *Koelreuteria paniculata* (csörgőfa), egy észak-kínai, sárga virágú fa, nálunk is ültetik. Gyümölcsfa is akad a kládon: a meleg égövben sokfelé kultivált, indokínai eredetű *Litchi chinensis* (licsi) és a *Nephelium* (23) *lappaceum* (rambutan, 10.65i ábra). Az ugyancsak ehető *Dimocarpus* (12) *longan* (10.65j ábra) húsos termése áttetsző, fekete magja szemként villan át rajta. A trópusi afrikai *Blighia* (3, 10.65k ábra) három részre hasadó piros termése csábító ugyan, de csak a mag húsos arillusa ehető (előkészítés után), a többi rész súlyosan mérgező. A *Pseudopteris* (3) méltó honfitársa a sok madagaszkári különlegességnek: hosszú, sokszorosan szárnyalt levelei a törzs végén üstököt formálnak, így a növény – messziről nézve – páfrányfának tűnik (10.65l ábra). A *Sapindus* (szappanfa, 13) fajok termése csontár, a benne fejlődő 1–3 mag nagy mennyiségű (<37%) szaponint tartalmaz, különösen az amerikai-óceániai *S. saponaria* (10.65m ábra) és az indokínai *S. mukorossi* esetében. Sokfelé ma is mosásra használják, de a kozmetikai és gyógyszeripar is alkalmazza. A paleotrópusi *Cardiospermum* fajok (8) lágyszárú kúszónövények, viráguk enyhén zigomorf, termésük felfújt tok (10.65n ábra), magjukon stilizált szívre emlékeztető fehér folt látható. A végére maradt a két legnagyobb nemzetség, egyikük a trópusi amerikai *Serjania* (254). Kaccsal kapaszkodó, összetett levelű liánok, fürtben álló virágaikban 5 csészelevél és négy szirom található, termésük szárnyas szélű (10.65o ábra). A *Paullinia* (188) is neotrópusi, egy faja afrikai. Virágaik aprók, termésük annál feltűnőbb színes tok, húsos arillussal övezett magokkal. A *P. cupana* (guarana, 10.65p ábra) piros toktermése koffeint tartalmaz, akár 8%-ban is, így nem kétséges, hol és mire használják (ha mégis az: energiaitalokban).

*Kirkia* (6). Dél- és a trópusi Afrika a hazája az idetartozó közepes termetű fáknak. Leveleik az ágak végén sűrűsödnek, szárnyaltak, fogazott szélűek. Kis virágaik kétivarúak (10.66a ábra), de ez egyik csökevényes is lehet, az alapszám négy (azaz a virág tetramer). Termésük szögletes vagy bordázott schizocarpium.

*Burseraceae* (tömjénfélék, 756). Paleotrópusi csoport, 19 nemzetséggel. Fásszárúak, kérgük nagy sima lapokban válik le. Szinte minden szövetük jellegzetes gyantaszerű illatanyagot termel. Leveleik – kevés kivétellel – páratlanul szárnyaltak. Virágaik nem túl nagyok, egyivarúak, csészéjük gyakran forrt, 4–5 lebenyű. Termésük csontár vagy tok. A *Bursera* (122) géncentruma Mexikóban van, de megtalálható mindenütt a neotrópusi régióban. A *B. simaruba* (10.66b ábra) 30 m magasra is megnövő fa, jellegzetes alkotója a közép-amerikai mangrove növényzetnek. Ellenáll a legerősebb hurrikánnak is. Floridában „túristafának” nevezik, mert vöröses kérge úgy hámlik le, mint a meggondolatlanul gyorsan lesülő nyaralóké. A *Boswellia* (23) nemzetségből a legismertebb a *B. sacra* (tömjén), egy Arábiában és Afrika szarván őshonos alacsony fa. Mézgás gyantájából ősidők óta füstölőt állítanak elő, csakúgy mint az indiai *B. serrata* kérgéből. A nemzetség legkülönlegesebb formái Socotrán honosak, a sziget valósággal tobzódik bennük (11 faj, pl. *B. ameero*, 10.66c ábra). Madagaszkáron is van egy kétlaki faj, ami ma már az *Ambilobea madagascariensis* nevet viseli. A *Commiphora* (170) a klád legnagyobb fajszámú nemzetsége, főleg afrikai fajokkal. Elsősorban száraz élőhelyeken fordulnak elő, megjelenésük xerophyton, amit a sok tövis és az olykor pozsgás szár is mutat (10.66d ábra). Kérgük gyakran fotoszintetizál. Gyantájuk adja a gyógyhatású mirhát (pl. *C. myrrha*). A *C. simplicifolia* ritka kivételként ép levelű. A paleotrópusi *Canarium* (124) fajok között igen magas fákat

(<50 m) is találunk. A *C. indicum* és *ovatum* olajban gazdag terméséről, a *luzonicum* és *strictum* (10.66e ábra) gyantájáról nevezetes, Az utóbbiéból fekete lakkot készítenek. A *Pachylobus* trópusi afrikai nemzetség. Örökzöld fák, elérik a 40 m magasságot is. Termésük húsos, különösen a Nigériától Zambiáig honos *P. edulis*-é (10.66f ábra), melynek olajtartalma eléri a 48%-ot. Afrika egyik legismertebb és legnépszerűbb gyümölcse.

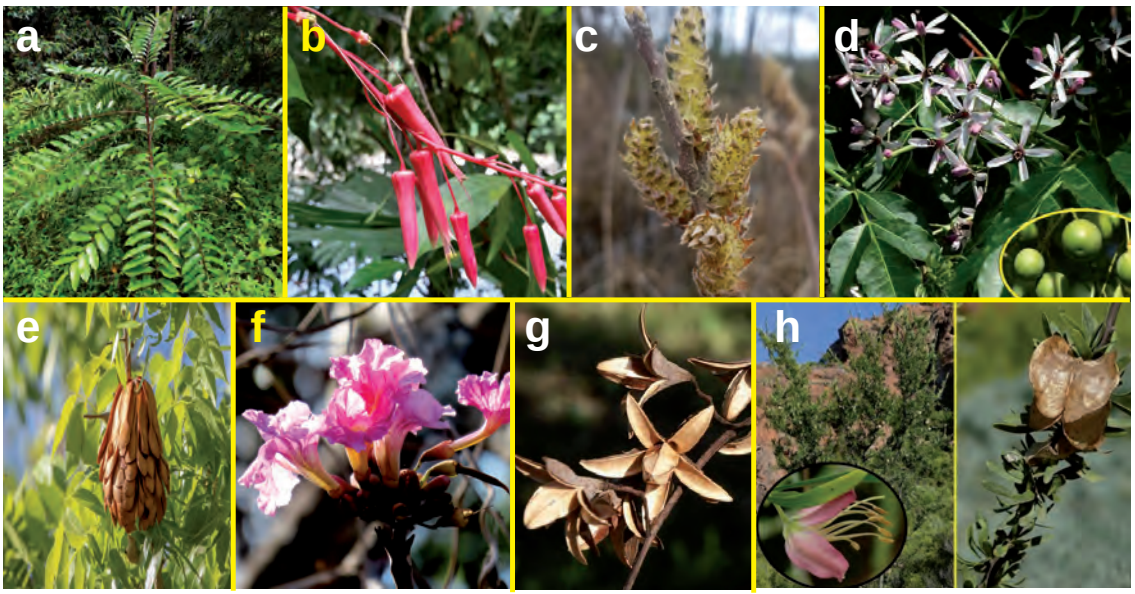
*Anacardiaceae* (szömörcefélék, 900). Kozmopolita elterjedésűek, kivéve a holarktikus régiót és Ausztrália száraz vidékeit. A nemzetségek száma 80. Fák, cserjék, de kúszónövényeket is találunk közöttük. Szinte mindegyikük kétlaki, hajtásaikban gyantaszerű váladék fejlődik. Leveleik általában nagyok, épek vagy páratlanul szárnyaltak, elhervadva elszíneződnek. A csésze- és a sziromlevelek száma 5-5, míg az alapesetben 5–10 porzó akár egyre is redukálódhat, de meg is sokszorozódhat egyes fajoknál. Maguk a virágok általában kis méretűek, összetett virágzatban állanak. Az *Anacardium* (14) a trópusi Amerikában honos, csontáras termésű fajokat tartalmaz. A széles körben termesztett *A. occidentale* (10.66g ábra) terméshéja mérgező, pirított csupasz magvait „kesudió" néven árusítják. Az éves világtermelés – szinte hihetetlen – a terméshéjat is beszámítva 4 millió tonna körül van. A vacokból és a kocsányból érés után kialakuló hipocarpium „kesualmaként" ismeretes. A fa nem túlságosan magas, kb. 10 m, de oldalirányban erőteljesen elágazó és legyökeresedő. A brazíliai Natal államban egy 1000 éves egyedének lombozata 7300 m²-t is beborít. A magasra növő *A. excelsum* erősen mérgező termése csak pirítva fogyasztható, a húsos rész gyümölcsevő denevérek kedvence. A *Mangifera* (63) nemzetség tagjai esőerdők lombkoronaszintjében uralkodók, géncentrumuk Indonézia és Malajzia. A fajok fele nagy méretű, húsos, valamilyen formában ehető termést fejleszt, legismertebb közülük a *M. indica* (mangó). Indokína, Óceánia és Dél-Amerika közös génusza, a *Spondias* bővelkedik a mangóhoz hasonló gyümölcstermő fajokban (*dulcis, mombin, purpurea* és még hét másik,, 10.66h ábra). A *Rhus* (szömörce, 51) minden melegebb égövben jelen van, afrikai fajait viszont ma már a




**10.66 ábra. a:** *Kirkia acuminata* (Zimbabwe, B. Wursten, CC BY-NC), **b:** *Bursera simaruba* (Guatemala, R.B. Reverte, CC BY, virág: A. Vila), **c:** *Boswellia ameero* (Socotra, Jemen, dolzhansky, CC BY-NC), **d:** *Commiphora saxicola* (Namíbia, Nogga_ Eugene, CC BY-NC), **e:** *Canarium strictum* (India, T.R.S. Raman és P. Jeganathan, CC BY), **f:** *Pachylobus edulis* (Gabon, L. Keith-Diagne, CC BY), **g:** *Anacardium occidentale* (Trinidad, B. Ahern, CC BY-NC), **h:** *Spondias dulcis* (Tajvan, leaf0605, CC0), **i:** *Rhus typhina,* **j:** *Toxicodendron vernix* (New York, C. Buelow, CC BY-NC), **k:** *Schinus molle,* **l:** *Pistacia lentiscus* (Itália).

*Searsia* (109) nemzetségbe sorolják. Csontáras termése-ik sűrűn tömörülnek az ágvégeken. A *R. coriaria* a Földközi-tenger mentén is él, népszerű keleti fűszert szolgáltat. Az észak-amerikai *R. typhina* (10.66i ábra) hajtásait vastag rozsdás szőrzet borítja, lombja ősszel látványosan elszíneződik. Ezért gyakran ültetik, de itt-ott nemkívánatos mértékben elszaporodhat. A *Toxicodedron* (30) fajok váladéka komoly bőrgyulladást okozhat, ilyen szempontból az észak-amerikai *T. radicans* a legismertebb, de a *T. vernix* (10.66j ábra) a legveszélyesebb. Más fajokból lakkot vagy éppen biodízelt állítanak elő. A karibi *Metopium* (4) fajok is erős allergént tartalmaznak, ami még a levelekről le-csurgó esővízben is kifejti hatását. A *Cotinus*-ok (7/1) az északi félgömb enyhébb klímájú vidéken élnek. Cserjék vagy kisebb fák. Apró virágaik nagy bugában állanak, leveleik épek. Nálunk karsztbokorerdőkben él a *C. coggygria* (cserszömörce), levelei ősszel vörösre színeződnek. A *C. szechuanensis*-t magyar botanikus, Pénzes Antal írta le 1958-ban. Az *Attilaea* egyfajos nemzetségnek is van magyar vonatkozása, mexikói kutatók kollégájuk, Borhidi Attila tiszteletére nevezték el. A Dél-Amerikában élő *Schinus* (38) fajok, például a *S. molle* (10.66k ábra) és a *S. terebinthifolia* szolgál-tatja a rózsabors néven ismert, enyhén csípős fűszert. Az *Operculicarya* (9) minden faja Madagaszkár száraz sziklás területein élő, rövid törzsű fa. Végezetül a *Pistacia* (10) említendő, amit sokszor külön családként kezelnek, mert virágaik erősen redukáltak, bibéjük pe-dig osztott. Egy kivétellel (*P. mexicana*) óvilági növé-nyek. A *P. vera* a mediterráneumban és Közel-Keleten termesztett kisebb fa, olajos magvaiban nagy, zöld – és ehető – sziklevelek vannak. Irán és az USA járul hozzá a legnagyobb mértékben az évi egymillió tonnás világtermeléshez. A Balkánon is jelen van a *P. lentis-cus* (10.66l ábra), melynek gyantája ragasztóanyagot ad, de italokat (a görög mastikát) is ízesítenek vele. A Mediterránban elterjedt *P. terebinthus* gyantája sok ter-pentint tartalmaz.

*Simaroubaceae* (120). 24 génusz tartozik ide. Saját-ságos keserűanyagokat (kvasszinoidok) tartalmazó kétlaki fák vagy cserjék. Leveleik általában páratlanul szárnyaltak, virágaik bugába egyesülnek. A csész-levelek és a sziromlevelek száma 4–6, porzó 8–10–12. Termésük apró, lapított csontár vagy lependék. Elsősorban a trópusi esőerdők növényei, mint például a *Simarouba* (6) Amerikából. Több fajuk kérge a gyó-gyászatban hasznosul, a *S. amara* (10.67a ábra) minő-ségi bútorfát szolgáltat. Az ugyancsak amerikai eredetű *Quassia* (2) *amara* fájából is gyógyhatású (pl. malária és diabétesz ellen ható) anyagokat vonnak ki, van is benne vagy harmincféle. Vöröses virágzati tengelyén dekoratív, kívül piros, belül fehér virágok állanak, ben-nük csőszerűen álló sziromlevelekkel (10.67b ábra). A kevés mérsékelt övi faj közül legismertebb a kelet-ázsiai eredetű *Ailanthus altissima* (bálványfa, 6), ami feltűnően jól érzi magát Európában is, különösen a városokban és degradált területeken. Neve nem veendő komolyan, magassága legfeljebb 15–20 m lehet. A nem-zetség további öt faja Ázsia jóval melegebb régióiban honos, mint például az esőerdők valóban magas (<55 m) fája, az *A. integrifolia*. A *Leitneria* két faja csak DK-USA-ban él, érdekességük, hogy korábban külön csa-ládot, sőt rendet különítettek el számukra – de a génusz idesorolásával az USA már elvesztette eme rendszer-tani büszkeségét. Fájuk igen könnyű, sűrűségük a para-




**10.67 ábra. a:** *Simarouba amara* (Guadeloupe, G. Martin, CC BY-NC), **b:** *Quassia amara* (Kolumbia, mathias_s, CC BY-NC), **c:** *Leitneria pilosa* (Arkansas, J. Ledvina, CC BY-NC), **d:** *Melia azederach*, **e:** *Swietenia humilis* (Mexikó, B. Artigas, CC BY-NC), **f:** *Cedrela odorata* (Honduras, O. Komar, CC BY-NC), **g:** *Toona sinensis*, **h:** *Nymania capensis* (Dél-Afrika).

fáénál is kisebb. Egyivarú virágaik felálló barkában csoportosulnak (10.67c ábra), ez meglehetős egyedi jelleget kölcsönöz ennek a nemzetségnek.

*Meliaceae* (mahagónifélék, 775). Főleg trópusi elterjedésű, örökzöld fákat és nagyon kevés lágyszárút találunk ezen a kládon, mintegy 50 nemzetségben. Esőerdők középső szintjén, mangrovében és száraz vidékeken is megélnek. Mint majd látni fogjuk, elsősorban fájuk miatt jelentősek az ember számára. A legtöbb faj levele összetett, akár többszörösen is. Apró, kétivarú vagy annak látszó virágaik gazdagon elágazó fürtös vagy bogas virágzatba tömörülnek. A porzók szabadok vagy csővé nőttek össze, termésük és magvaik nagy méretűek. A *Melia* (2) közismert képviselője a *M. azederach* (10.67d ábra) az indomaláj régióból származó közepes termetű fa, világszerte ültetik az enyhe mérsékelt övben is – de sokfelé túlságosan elszaporodik. Csomókban fejlődő virágai illatosak, halványlilák. Termése és levelei mérgezők, rovarok elriasztására használhatók. Idetartozik a közép-amerikai eredetű *Swietenia* (mahagóni, 3), amely vörösbarna, szemcsés szerkezetű fájáról nevezetes. Eredeti élőhelyén mindhárom faj igencsak megritkult, így védett, de az ültetvényekből származó fájával lehet kereskedni. Virágaik kicsinyek, zöldes-sárgásak. Nagy, felfelé álló tokterméseikben számos szárnyas mag fejlődik (10.67e ábra). A *Swietenia* afrikai „megfelelője" a hasonló minőségű fát adó *Khaya* (8). A *Cedrela* (cédrófa, 18) közép- és dél-amerikai elterjedésű nemzetség. A *C. odorata* (10.67f ábra) a cédruséhoz hasonló minőségű, termeszeknek és a rothadásnak ellenálló, mégis könnyű fája sok mindenre alkalmas, például gitár és más hangszerek készítésére. Az *Azarodachta indica* magvai sok, peszticidként és gombaölőként használható olajat tartalmaznak. A *Toona* (7) levelei csaknem méteresek, még egy levélke is majdnem 20 cm hosszú. Tömegével fejleszti apró, csöves virágait, terméseit és szárnyas magvait. A dél-ázsiai-ausztrál *T. ciliata* állományait a favágók erősen megritkították, szerencsére már sokfelé ültetik. A *T. sinensis* (10.67g ábra) felhasználása hasonló a többiekéhez, emellett egyes részei fogyaszthatók is. Tűrőképes, Európa hűvösebb részein is megmarad. A legnagyobb génusz az *Aglaia* (129) Délkelet-Ázsiából. Rocaglamid nevű anyagaiknak rákellenes hatást tulajdonítanak. Dél-Afrika félsivatagainak bennszülöttje a *Nymania capensis* (10.67h ábra), ami sok mindenben eltér rokonaitól: levele egyszerű, termése felfújt tok, és az ember nemigen használja semmire, legfeljebb díszcserje formájában.

*Rutaceae* (rutafélék, 2200). Főleg fák és cserjék, de lágyszárúak is vannak a 148 génusz egyikében-másikában. Jellegzetességük a sok illóolajtartó a szárban, a levélben és a termésben, amelyek apró áttetsző pontokként tűnnek ki. Ez valójában a klád szünapomorfiája. A virágban négy vagy öt az alapszám, a porzók és a termőlevelek kis- és nagyszámúak egyaránt lehetnek. A porzók gyakran gyűrűbe rendeződnek, a porzószálak vastagok. A virágon túlmenően a termés is változatos kialakulású: tok, bogyó (hesperidium), lependék, csonthéjas vagy tüszőcsoport a leggyakoribb formák. A klád alapi helyzetében a *Cneorum* (2) és rokonai vannak. A *C. tricoccon* (10.68a ábra) a Földközi-tenger nyugati medencéjében honos alacsony cserje, sárga virágokkal, hármas lebenyű bogyótermést. A *Ruta* (12) fajok a Kanári-szigeteken és a Mediterránban összpontosulnak. Jellegzetesek a kanál alakú sziromleveleik, melyekből – és más részekből – a belső virágokban öt, a külsőkben négy van. A *R. graveolens* (nehézszagú ruta) méter magas félcserje, egykori fűszernövény, ma inkbb gyógy- vagy díszítő hatása miatt termesztik. Leírója Linné volt, csakúgy mint a Kanári-szigeteken élő *R. pinnata* (10.68b ábra) nevű fajé is, egy kis különbséggel (10.17 cédula). Nálunk a nagy illóolaj-tartalmú *Dictamnus* (3/1) génusz eurázsiai faja, a *D. albus* (nagy ezerjófű, 10.68c ábra) képviseli a kládot. Zigomorf virága ritkaságnak számít ezen a kládon. A délkelet-ázsiai eredetű *Citrus* (17) nemzetség kisebb fákat (<15 m) és cserjéket egyesít. Őseik a Himalája lejtőiről származnak, mai sokféleségüket 7 millió év alatt érték el. Ágaik tövisesek, leveleik ép szélűek, örökzöldek, néhány fajnál hármasak. Fehér, sokporzós, illatos virágaik magánosak vagy kis ernyőben állanak, termésük a sok termőlevélből kialakuló hesperidium. Ez 20 cm átmérőt is elérhet, fala a három rétegű, kívül bőrnemű pericarpium. A temés belsejében vannak a termőleveleknek megfelelő gerezdek, sugaras elrendezésben, bennük magokkal és

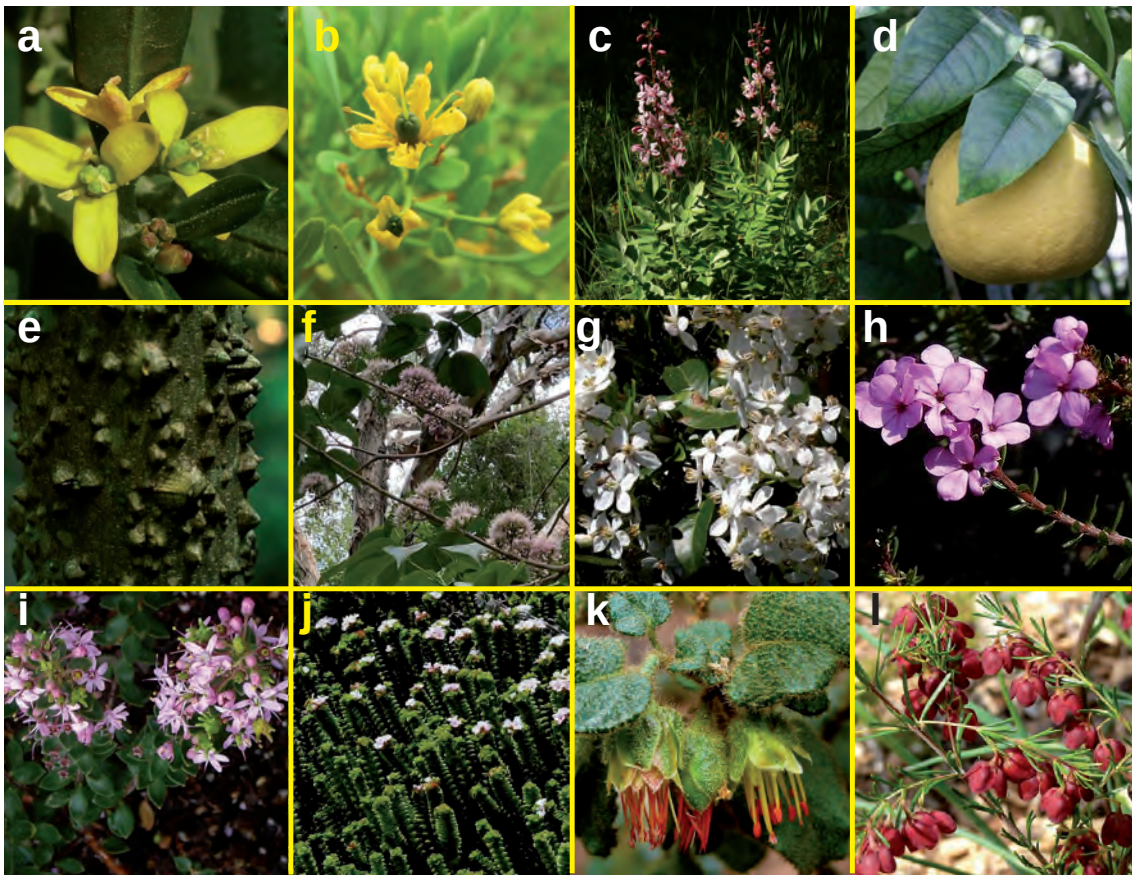
**10.17 cédula: Két Linné – az alma nem esett messze a fájától**

Kevéssé közismert, hogy Carl Linné (1707–1778) hét gyermekéből az első, bizonyos Carl Linné (1741–1783) ugyancsak botanikus érdeklődésű volt, s apját – némi protekcióval – már 22 éves korában felváltotta az uppsalai egyetem egyik tanszékén. Rövid élete során kifejtett munkássága nem lehetett akkora súlyú, mint apjáé, de hozzá fűződik a nagyszabású *Supplementum Plantarum Systematis Vegetabilium* összeállítása 1781–1782-ben. A *Ruta graveolens* L. és a *R. pinnatum* L.f. illusztrálja, hogy a fiú szerzőségét az L.f., azaz a Linnaeus *filius* rövidítése különbözteti meg az apjáétól. Az L.f. szerzőnév ezernél jóval több faj neve után szerepel, melyek döntő többsége azonban ma már nem elfogadott, mert időközben szinonimmá minősíttetett. A fiú maga is aktív átnevező-átsoroló volt, s pár esetben „nem restellte" apját is felülbírálni. A mályvaféle *Theobroma augustum* L. például neki köszönhetően vette fel az *Abroma augustum* (L.) L.f. nevet, ami ma is érvényben van (530. oldal).

nedvvel telt szőrökkel. Számos faj vad formájában is ehető gyümölcsöt terem, ezek közül legfontosabbak a *C. medica, reticulata* és *maxima* (10.68d ábra). Sok ezer évvel ezelőtt már eljutottak Európába is, hibridjeik és nemesített változataik közismertek (citrom, narancs, mandarin, grapefruit stb.). A fásszárú rutaféléket még sokáig lehetne sorolni, Magyarországon jól ismert a *Ptelea* (alásfa, 3), különösen a hidegtűrő, északamerikai *P. trifoliata*. Termésük erősen emlékeztet a szilfák lependékére. A *Zanthoxylum* (238) elterjedése pántrópusi. Fájuk belseje sárga színű, amire a génusz név is utal (bár a Z helyett X-szel kellene kezdődnie). Törzsüket gyakran erőteljes tüskék borítják, mint pl. az észak-amerikai *Z. clava-herculis* (10.68e ábra) esetében. Több ázsiai fajt csípős, borsra emlékeztető termése miatt sokfelé kedvelik és művelik (*Z. piperitum, armatum*). A *Melicope* (241) még több fajt számlál, bár szétesése erősen valószínűsíthető. A pacifikus szigetektől Madagaszkárig honosak, jól mutatják a szigetek közötti adaptív szétsugárzás jelenségét. Egyedül a Hawaii-szigeteken 47 fajuk él, sokuk a kihalás szélén. Négyes alapszámú virágaik kétivarúak, bugába rendeződnek. Termésük az alapnál összenőtt tüsző. A *M. elleryana* egyike a feltűnő virágzatú fajoknak (10.68f ábra). A *Phellodendron* két, kelet-ázsiai faja közül a *Ph. amurense* a hideg klímát is elviseli. Vastag kérge gyógyhatású anyagokat, termése olajat tartalmaz. A mexikói *Choisya* virágai és azok illatanyagai erősen emlékeztetnek a citromfélékre (10.68g ábra). Termésük 2–6 rekeszű tok. Sok további rutaféle él a mediterrán klímájú vidékeken, így Dél-Afrikában és Ausztráliában. A fokföldi fynbos vegetáció fontos elemei az erikoid levelű, endemikus *Acmadenia* (33, 10.68h ábra), *Adenandra* (18), *Agathosma* (139, 10.68i ábra), *Coleonema* (8) és *Euchaetis* (23, 10.68j ábra). Ausztráliában, elsősorban délnyugaton jellemzőek a *Diplolaena* (15, 10.68k ábra), *Geleznowia* (6), *Philotheca* (34) és a *Boronia* (132). A *B. megastigma* (10.68l ábra) virágaiból olajat állítanak elő, amit parfümökben, teában, fűszerekben használnak fel.

## *Malvales (7362)*

Több morfológiai sajátság, például a háncsrész rétegezettsége, a nyálkatartó üregek, a csillagszőrök és a



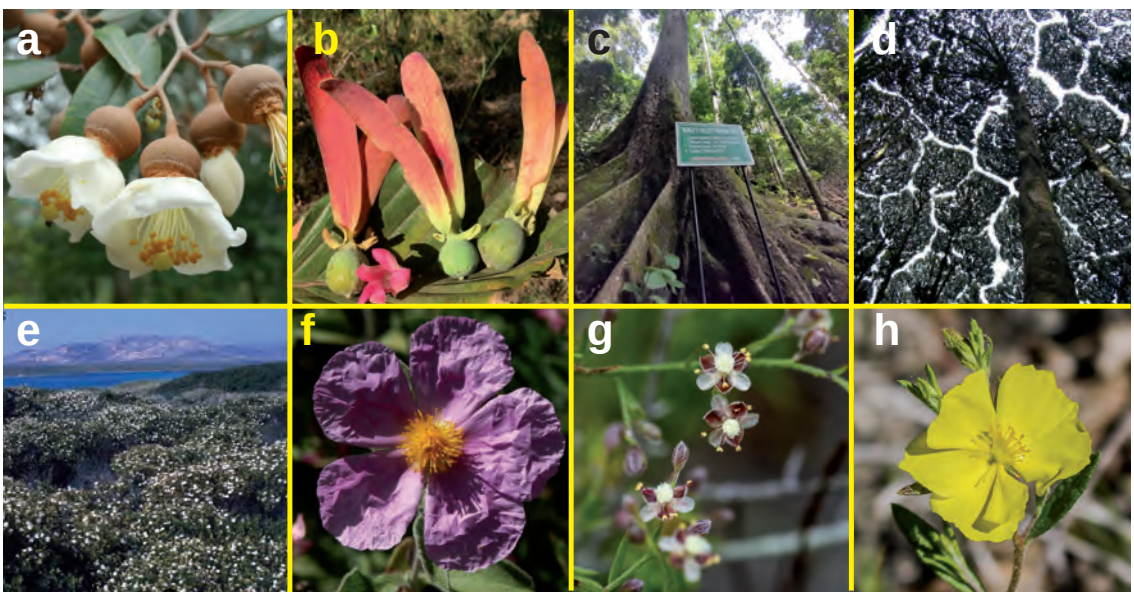

**10.68 ábra. a:** *Cneorum tricoccon* (Itália), **b:** *Ruta pinnata* (Tenerife, H. Chavez, CC BY-NC), **c:** *Dictamnus albus*, **d:** *Citrus maxima*, **e:** *Zanthoxylum clava-herculis* (Louisiana), **f:** *Melicope elleryana* (Queensland, M. Rouse, CC BY-NC), **g:** *Choisya ternata*, **h:** *Acmadenia obtusata* (Dél-Afrika), **i:** *Agathosma ovata* (Dél-Afrika), **j:** *Euchaetis meridionalis* (Dél-Afrika), **k:** *Diplolaena andrewsii* (Ny-Ausztrália), **l:** *Boronia megastigma* (Ny-Ausztrália).

szórt állású, tenyeres erezettségű levél tekinthető általánosnak. A kéreg sokszor rostos és kemény. A csésze általában összenőtt. A párta többé-kevésbé csavarodott, a porzók száma nagy is lehet, de ezek csak kisszámú primordiumból fejlődnek ki – vagyis a porzók másodlagos sokszorozódásáról van szó. Beporzóik elsősorban rovarok. A termés többnyire tok. Kladogramjuk szabályos fésűszerű, a *Sarcolaenaceae+Dipterocarpaceae* páros hoz egyenként kapcsolódik a többi taxon, a lent megadott sorrendben.

*Sarcolaenaceae* (72). A 10 génusz mindegyike Madagaszkár bennszülöttje. Örökzöld fásszárúak, bőrnemű levelekkel. Virágaik sugarasak, kétivarúak, rendszerint 5–5 csésze- és sziromlevéllel. Magvaik gyakran szárnyasak. A névadó *Sarcolaena* nyolc fajt számlál, elsősorban esőerdők lakói, de a *S. oblongifolia* (10.69a ábra) szárazabb élőhelyeken is előfordul. A legnagyobb génusz a *Schizolaena* (22).

*Dipterocarpaceae* (542). Elsősorban délkelet-ázsiaiak, a legtöbb faj Borneo szigetén él, míg Afrikában és Dél-Amerikában csak páran honosak. 17 génuszt különítenek el közöttük. Nagy, időnként hatalmas termetű fák, erdőalkotók, néha monodomináns állományokat alkotnak. Értékes fát és olajat szolgáltatnak, és sajnos ennek köszönhetően erdőirtás áldozataivá válnak. Szinte folyamatosan virágzanak, és így – az emlősök nagy örömére – termést is folytonosan érlelnek, bár a klímaváltozásnak köszönhetően ez rendszertelenné válhat. Nagy, bőrnemű leveleikben a másodlagos erek párhuzamosan futnak. A *Dipterocarpus* (66) nevét a széllel terjedő, két szárnyat viselő terméséről kapta (10.69b ábra). A *Richetia* (32) büszkesége a *R. faguetiana*, a jelenleg ismert legmagasabbra növő zárvatermő faj (10.10 cédula). Egy malajziai egyede a mérések szerint 100,6 méteres (10.69c ábra). A faóriás biztonságát, mint sok más trópusi fa esetében, a palánktörzs támasztéka biztosítja. Ennek segítségével a fa még viszonylag sekély talajon is állva marad. A *Dryobalanops* (7) termése makk, a *D. aromatica* fájából kámfort állítanak elő. Ez a faj mutatja talán a legszebben a lombozati elkülönülés jelenségét (10.18 cédula, 10.69d ábra).

*Cistaceae* (szuharfélék, 220). Meglehetősen egységes csoport. Kisebb cserjék, félcserjék vagy lágyszárúak, nyolc génuszban. Elsősorban a meleg mérsékelt öv lakói, a mediterrán vidékek macchia és törpecserjés garrigue növényzetének elmaradhatatlan komponensei. Feltűnőek a hosszú nyári szárazsághoz való alkalmazkodás jelei: erős szőrzet, korai lombhullás, gyors termésérés. Virágzatuk kevés virágú. A csésze és párta általában öttagú, porzóból akár száz is lehet, amelyek centrifugálisan fejlődnek ki (először a belsők, majd a külsők). A termés tok. A *Cistus* (szuhar, 36) nemzetség a Földközi-tenger vidékén honos, elterjedési területe a Kanári-szigetekig és Iránig nyúlik. Könnyen képeznek hibrideket. Fehér vagy rózsás szirmaik gyűröttek, tövükön sokszor foltosak. Helyenként nagy állományokat képeznek (10.69e ábra). A *C. ladanifer* és a *C. creticus* (10.69f ábra) mirigyszőrei sok váladékot termelnek, ami gyógy- és illatszer alapanyagként jön számításba. Magyarországon a *Helianthemum* (napvirág, 113/2) és a *Fumana* (naprózsa, 20/1) fordul elő, elsősorban sziklagyepekben. Eddig a naprózsa három




**10.69 ábra a:** *Sarcolaena oblongifolia* (Madagaszkár, F. Rakotonasolo, CC BY-NC), **b:** *Dipterocarpus obtusifolius* (Thaiföld, dechaphaetkrathok, CC BY-NC), **c:** *Richetia faguetiana* (Malajzia, J.J. Jackson, CC BY-NC), **d:** *Dryobalanops aromatica* (Malajzia, Patrice78500, CC 0), **e:** *Cistus monspeliensis* (Szardínia), **f:** *C. creticus* (Szardínia), **g:** *Lechea torreyi* (Florida, z7nikon CC BY-NC), **h:** *Crocanthemum canadense* (Wisconsin, aarongunnar, CC BY).

**10.18 cédula: A szégyenlős lombozat**

Már láttunk példákat arra, hogy a növények is aktívan érzékelik, mi folyik körülöttük (pl. 10.1 cédula). A jelenségek sorát a lombozati elkülönülés gazdagítja: viszonylag sűrűn álló fák koronája nem érintkezik egymással, és egy keskeny, egyenletes szélességű szakadék választja el őket. Ez általában ugyanahhoz a fajhoz tartozó egyedek között alakul ki; legszebben a *Dryobalanops* mutatja, de hasonlóan viselkednek egyes fenyők (*Pinus contorta*), eukaliptuszok és még néhány más fafaj is. Van példa eltérő fajok közötti elválásra is (*Celtis spinosa* és *Pterocymbium beccarii* Új-Guineában). A jelenség magyarázatát vagy száz éve keresik a kutatók, és ma már úgy tűnik, hogy több tényező van a háttérben. A mechanikai elképzelés szerint a szél mozgatta ágak növekedése a sok ütközés és dörzsölődés miatt áll le. Az is felmerült, hogy a növekedő árnyékolódással járó infravörös fényt fotoreceptorok érzékelik, és ezért áll meg abban az irányban a növekedés. Mindezek azonban nem magyarázzák azt, hogy az elkülönülés legszebben az azonos fajhoz tartozó fák között mutatkozik. Egyelőre még csak lágyszárúakon, nevezetesen az *Arabidopsis thaliana*-n sikerült kimutatni, hogy a levél fejlődése során a rokon egyedeket elkerüli, de a nem rokonokat már be is árnyékolja. Ennek kísérletes igazolása fákon még várat magára.

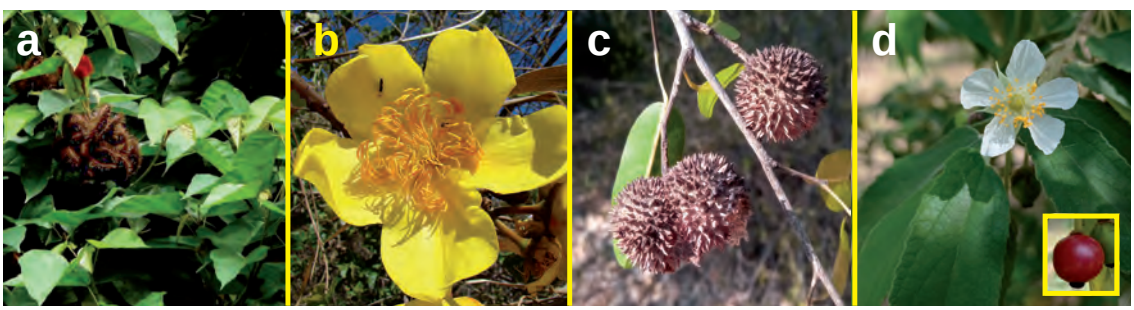
faját tudtuk magunkénak, a *H. canum* (a kisvirágú) taxonómiája nem vitatott, a másik kettőt ma inkább a *H. nummularium* alfajaiként listázzák (a törzsalak, és ssp. *obscurum* [= *H. ovatum*], amihez hozzávehetjük – a World Plants szerint – a ssp. *grandiflorum*-ot is). Amerikai rokonság a *Lechea* (18), melynek virágai lényegesen kisebbek, szinte gombostűfejnyi méretűek (10.69g ábra). Az ugyancsak amerikai *Crocanthemum* (24) fajok kétféle virágot fejlesztenek: a tenyészidő elején nagy, keresztbeporzásúakat (10.69h ábra), később pedig párta nélküli, kicsi, kleisztogám virágokat. Késő ősszel a szár tövében kialakuló repedésekben jégkristályok jelennek meg.

*Bixaceae* (28). Három génuszba sorolják őket, a *Bixa* (6) neotrópusi, a *Cochlospermum* (21) pántrópusi, a *Diegodendron* egyetlen faja pedig madagaszkári. Mind fásszárú, kétivarú virágokkal, bennük öt szirommal. Jellemzőik a sok mirigyszőr és a vöröses/sárgás tejnedv. A *Bixa* (6) termése húsos, tüskés, benne igen sok maggal. A *B. orellana* (10.70a ábra) magvainak viaszos rétegéből állítják elő az annatto nevű narancsvörös festéket – ami ételfestékként hasznosul. A *C. vitifolium* („brazil rózsa”, 10.70b ábra) 12 méteres fa, virágai igen nagyok, akár 10 cm átmérőjűek is lehetnek. Fája sárga festőanyagot termel, magvai gyapotszerű szőröket viselnek.

*Sphaerosepalaceae* (20). Madagaszkári elterjedésű taxon, névadóját „elvesztette”, mert az beolvadt a *Rhopalocarpus* (17) nemzetségbe. Lombhullató, akár 25 m magas fák, elsősorban száraz erdők növényei. Pálháik körülölelik a hajtást, virágaik sugarasak, kétivarúak, tetramerek, a csészelevelek keresztben átellenesek. Porzóból akár 160 is lehet egy virágban. A *Rhopalocarpus* termése négymagvú, erősen rücskös bogyó, s leginkább a licsire emlékeztet (10.70c ábra).

*Muntingiaceae* (3). Közép- és Dél-Amerikából származó három fajukat három nemzetségbe sorolják. Fák, fogazott leveleik két sorban állanak. Virágaik sugarasak, kétivarúak, 5–5 csésze- ill. sziromlevéllel. A *Muntingia calabura* (10.70d ábra) jamaikai cseresznye néven ismert, ehető bogyóterméső fa. Meglehetősen igénytelen, könnyen terjed a másodlagos vegetációban és a galériaerdőkben – s minden trópusi területen megvan.

*Malvaceae* (mályvafélék, 5513). A klád néhány, korábban család szinten elkülönített, de nem monokladisztikus csoportot (*Bombacaceae, Sterculiaceae, Tiliaceae*) is magába foglal, így igen nagyra nőtt, csakúgy mint a génuszok száma is (250). Kozmopolita elterjedésűek, trópusi súlyponttal. Mindenféle életforma megtalálható közöttük. Szünapomorfiaként a mirigyszőrökből képződött nektáriumok a többnyire forrt csészeleveleken, a tenyeresen erezett levelek és a ciklopropenil zsírsavak jelenléte említhető. A virágban 5-ös az alapszám, ha sokkal több a porzó, akkor azok csoportokban állnak vagy összenőttek (gyakori a termő körül csövet formáló



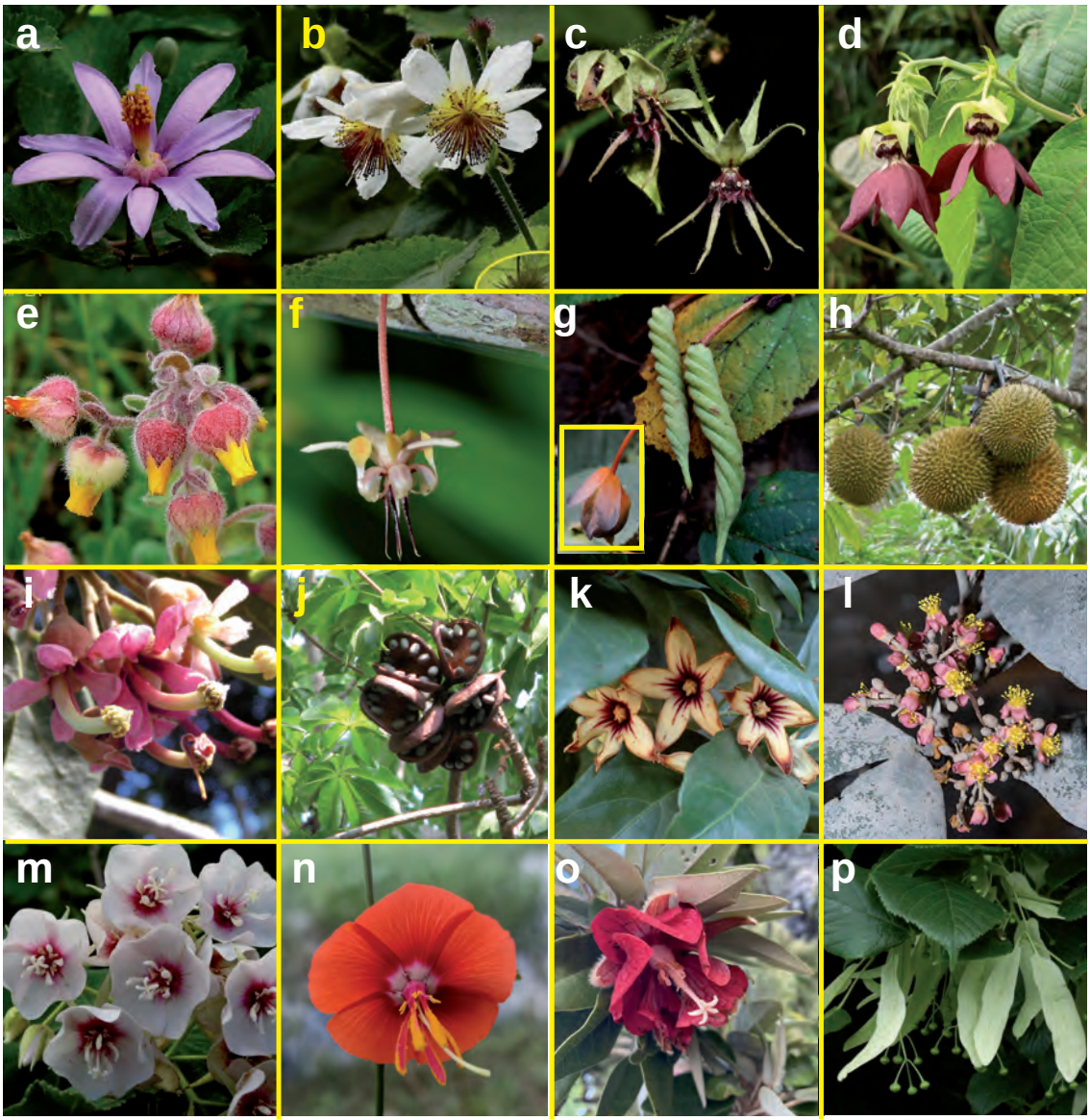

**10.70 ábra. a:** *Bixa orellana*, **b:** *Cochlospermum vitifolium* (Nicaragua, D. Culbert, CC BY 2.0), **c:** *Rhopalocarpus lucidus* (Madagaszkár, esrakotoarisoa, CC BY-NC), **d:** *Muntingia calabura* (Mexikó, E. Barraza, CC BY-NC).

egyfalkás porzótáj). A porzók a termővel együtt egyes esetekben (pl. *Sterculia*) az androginofórumon emelkednek ki a virágból. Döntően rovarbeporzású növények, egyes méhtaxonok kifejezetten a mályvafélékre specializáltak, az önbeporzást protandria előzi meg. A két vagy több termőlevélből sokféle termés fejlődik (tok, schizocarpiumokra széteső „papsajt" termés, makkocska, nem felnyíló hüvely stb.). A termés belső fala vagy a mag felülete sokszor szőrökkel dúsan borított. A klád belső szerkezete a következő: {*Grewioideae, Byttnerioideae*} + {*Helicteroideae* {*Sterculioideae* {{*Brownlowioideae* {*Dombeyoideae, Tilioideae*}} {*Malvoideae, Bombacoideae*}}}}, s a továbbiakban ezt a sorrendet követjük, mindig a névadó nemzetséggel kezdve. A *Grewia* (270) paleotrópusi génusz, csak Madagaszkáron mintegy 70 faja él. Rokonsági körében a virágzat a levelekkel átellenben fejlődik, szirmaiknak körme van, tövükön nektárt termelő mirigyszőrbevonattal. A virágban az ötös alapszám megduplázódhat, termésük húsos vagy tövises tok. A *G. occidentalis* (10.71a ábra) délkelet-afrikai elterjedésű cserje vagy kisebb fa, ehető terméssel. A *Sparrmannia* (4) hasonló elterjedésű kisebb fákat foglal magába. Sárga és piros porzóik (10.71b ábra) érintésre gyors mozgásba kezdenek (haptonasztia), ami a beporzást segíti elő. A pántrópusi *Byttneria* (139) génusz egyes vélekedések szerint parafiletikus és a trópusi amerikai *Ayenia-val* (81) kell összevonni, de ezt a vélekedést nem mindenki osztja. Az alapállapotban fás szárú ősökből Amerikában tövises, félig-meddig kúszó növények, a paleotrópusi régióban pedig „fegyvertelen" liánok alakultak ki. Apró virágaik bonyolult szerkezetűek, csészeleveleik viszonylag nagyok, ívelt szirmaik alul és felül összenőttek a porzók oszlopával, a sziromszerű staminódiumok hosszan kilógnak a virágból (10.71c ábra), és – a kellemetlen illattal együtt – a megporzó legyeket csábítják. Közel rokon, és hasonló virágszerkezetű a már említett (10.17 cédula) *Abroma augustum* (10.71d ábra), Délkelet-Ázsia és a pacifikus régió esőerdeiből. Magvait sűrű rost veszi körül, emiatt sokfelé termesztik is. A *Hermannia* (171) legtöbb faja délafrikai, cserjék, évelők és egyévesek. Szinte minden faj szűk elterjedésű, kisebb tájegységek endemizmusa, sokat még le sem írtak (magam is találtam ilyent). Virágaikat sok murvából álló álcsésze veszi körül (10.71e ábra) – ami a kládon másutt is megvan. A csoport legismertebb taxonja vitathatatlanul a trópusi amerikai *Theobroma* (42), benne a *T. cacao* (kakaófa, 10.71f ábra). 2 cm-es virágai közvetlenül a törzsön és a vastag ágakon jelennek meg (kauliflória); apró legyek porozzák be őket. A termés igen nagy, akár 30 cm hosszú is lehet. A benne lévő húsos matrix ehető, és italok is erjeszthetők belőle, a nagy zsírtartalmú magvait pedig az édesipar hasznosítja a jól ismert módokon. Több mint 3000 éve termesztik, jelentős szerepe volt a maják és a aztékok kultúrájában. Jelenleg az évi csaknem 6 millió tonnás világtermelés több mint felét két afrikai ország, Elefántcsontpart és Ghana adja. A pántrópusi *Helicteres* (73) fákat és cserjéket egyesít; köznevük („csavarfa") is fő jellegzetességükre, a sokszorosan csavarodott temésre utal. A *H. isora* (10.7g ábra) nagy piros virágait elsősorban madarak porozzák be. A malájföldi *Durio* (30) több faja ehető termést produkál, közülük az erősen tüskés felületű *D. zibethinus* (durian, 10.71h ábra) a legismertebb. Gyümölcse rendkívül rossz (egyesek szerint rohadt hagymára emlékeztető) szagú, de jó ízű. Nem mindig az íz győz, sok ázsiai hotelből kitiltották, és volt már repülőjárat is, amit az utastérbe jutó átható illat miatt viszafordítottak. Az *Ungeria floribunda* (10.71i ábra) az ausztráliai Norfolk-sziget bennszülött fája, rózsás virágainak fő látogatói szintén madarak. Egy 2003-as felmérés során 502 egyedet számoltak össze. A génusznév osztrák hátterét a 10.19 cédula részletezi. A *Sterculia* (179) fajok mind fásszárúak, egy- vagy kétlakiak, a szárazabb vidékeken lombhullatók. Kis virágaik sziromtalanok, szerepüket a csésze színes lebenyei veszik át. Termésük nagy, tüszőszerű, benne egyes fajoknál (pl. a trágyaszagú *S. foetida*, 10.71j ábra) ehető magokkal. A trópusi Afrika a hazája az összes *Cola* (134, kóladió) fajnak, amelyek

**10.19 cédula: Franz Unger, a növényvilág teremtéstörténetétől Mendelig**

A Norfolk-szigetén élő különlegesség, az *Ungeria floribunda* nevét Schott és Endlicher (10.9 cédula) adta 1832-ben, kollégájuk F. Unger (1800–1870) tiszteletére. A grazi illetőségű Unger először jogot tanult, majd a bécsi és a prágai egyetemen medicinát hallgatott és orvosi diplomát szerzett. Praktizált is, de a betegek nagy sajnálatára az történt vele, ami a kor sok más orvosával: elragadta a botanika. Munkái a talaj és a növények kapcsolatának úttörő jellegű vizsgálatáról, a növények szervezet- és élettanáról és a fosszilis fajokról szóltak. Az 1852-ben megjelent *Versuch einer Geschichte der Pflanzenwelt* c. művében a növényvilág fejlődéstörténetét tárgyalta a paleontológus szemével. Úgy képzelte, hogy az egyes időszakok mindegyikében van egy uralkodó növénycsoport: először a Thallophyta, a kőszénkorban az Acrobrya, a triászban az Amphibrya, a jurában a nyitvatermők, a krétában az Apetala, majd a Gamopetala és végül a Dialypetala. Szemlélete szerint minden növény visszavezethető egy növényi alaptípusra. Ennél is fontosabb, hogy egyetemi kurzusain bevezette a matematikai gondolkodás elemeit, feltételezte, hogy a sejten belül egyszerű elemek kombinációi szabják meg az örökletes sajátságokat. A bécsi egyetemen G. Mendel is hallgatta a növényanatómia és élettan előadásait – amelyek nyilvánvaló hatással voltak későbbi munkásságára.

fő jellemzőikben megegyeznek az előző génusszal, de koffeintartalmuk alapján biztosan különböznek. A *C. nitida* (10.71k ábra) a legszélesebb körben termesztett kóladió, akár 20 m magasra is megnő. Felhasználása sokrétű, az üdítőitaloktól kezdve a tűzifán át a csirketápig terjed. A délkelet-ázsiai *Brownlowia* (29) apró virágai teljesek, sok porzóval. A *B. tersa* (10.71l ábra) nagy termetű cserje vagy kisebb fa, a tengerparti mangrovemocsarak lakója. A paleotrópusi *Dombeya* (193) sok fajából 175 Madagaszkáron (is) honos, és csak egyetlen jut el Laoszig. Látványos virágaik ernyőszerűen csoportosulnak (10.71m ábra). A próteáktól eltérő pollenkínálatról nevezetesek: a virágpor a szirom levelek csúcsára kerülve tűnik fel a rovarok számára. A trópusi ázsiai *Pentapetes phoenicea* (10.71n ábra) virága ugyancsak felűnő, délben nyílik és másnap reggelre el is hervad. A Mauritiuson és a környező szigetvilágban honos *Ruizia* (13) egyes fajai színes nektárt termelnek, ami meglehetős ritkaság a növényvilágban. Megporzóik nemcsak madarak, hanem gekkók

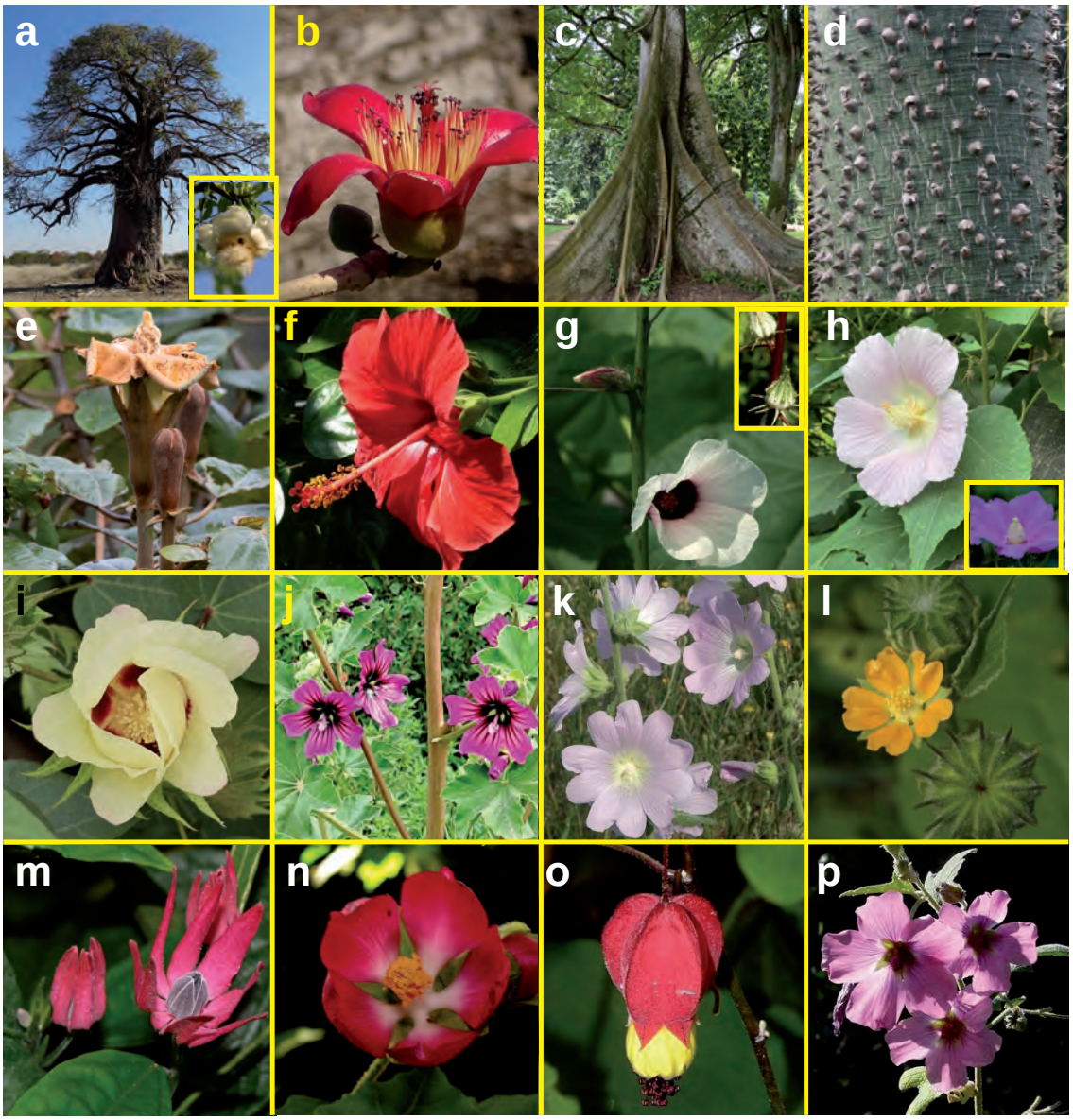



**10.71 ábra a:** *Grewia occidentalis,* **b:** *Sparrmannia africana* (Dél-Afrika), **c:** *Blyttneria urticifolia* (Uruguay, A. Mailhos, CC BY-NC), **d:** *Abroma augustum* (Nepál, B.D. Neupane, CC BY-NC), **e:** *Hermannia althaeifolia* (Dél-Afrika), **f:** *Theobroma cacao* (Francia Guyana, verneau, CC BY-NC-ND), **g:** *Helicteres isora* (India, F. Mhetar, CC BY-NC), **h:** *Durio zibethinus* (Indonézia, M.A. Naturalist, CC BY-NC, **i:** *Ungeria floribunda* (Norfolk-sz., Ausztrália, P. de Lange, CC0), **j:** *Sterculia foetida* (India, shivaprakasy, CC BY-NC), **k:** *Cola nitida* (Szenegál, S. Piry, CC BY-NC), **l:** *Brownlowia tersa* (Szingapur, Ria Tan, CC BY-NC-SA 4.0), **m:** *Dombeya burgessiae*, **n:** *Pentapetes phoenicea* (India, P. Dawn, CC BY-NC), **o:** *Ruizia boutoniana* (Mauritius, S. Philizot, CC BY-NC), **p:** *Tilia platyphyllos*.

is lehetnek. Igen nagy ritkaságnak számítanak, egy-két lelőhelyen kevés egyeddel maradtak fenn, mint pl. Mauritius nemzeti virága, a *R. boutoniana* (10.71o ábra). A *Tilioideae* klád az északi félgömbre szorítkozik. Porzóik többé-kevésbé szabadok, az androginofórum alig mutatható ki. Ebből az alakkörből a mérsékelt övi *Tilia* (hárs, 31/3) emelendő ki, hiszen több fajukat nálunk is megtaláljuk. Leveleik tk. szív alakúak, aszimmetrikusak. Rovarporozta virágaik viszonylag kicsik, teljesek. Legmagasabbra, állítólag akár 40 méterre a *T. platyphyllos* (10.71p ábra) nő. A *Malvaceae*-n belül csak itt fordul elő ektomikorrhiza. A hársak virágai gyógyteák fő összetevői, nektárjuk különleges aromájú mézet szolgáltat. Közép-amerikai trópusi rokonai a *Mortoniodendron* 17 faja, közülük legkülönlegesebb a törzsön virágzó *M. cauliflorum*. Az eddig tárgyalt taxonokban a portok kettős, a végső kládon (*Malvatheca*) azonban az egyik portok (theca) eltűnik. A *Bombacoideae* fő jellemzői a váltakozó állású, tenyeresen osztott levelek, a gyakran palackszerűen megvastagodott törzs, amelyen fiatalon erős tövisek fejlődnek, az aktinomorf, kétivarú, sokporzós virág és trópusi elterjedés. Az *Adansonia* (majomkenyérfa, baobab, 8) hat faja madagaszkári, egy van Ausztráliában, de a leggyakoribb az afrikai szavannák növénye, az *A. digitata* (10.72a ábra). Törzse elérheti a 40 m-es kerületet is, és hatalmas mennyiségű víz tárolására alkalmas. Illatos virágai naplementekor szinte robbanásszerűen nyílnak, a megporzást denevérek végzik, s másnap a virág már terméketlenné válik. A termések nagyok, általában a földre hullva nyílnak fel, benne bab alakú magokkal. Óvilági elterjedésű a *Bombax* (8) nemzetség, ahova a puha fájú *B. ceiba* (gyapotfa) is tartozik. Virágai lombfakadás előtt jelennek meg (10.72b ábra), gyapotszerű rostjai a toktermésben fejlődnek. Közel áll hozzá a trópusi amerikai *Ceiba* (21), melynek legismertebb képviselője a *C. pentandra* (kapokfa, bár ez a név más fajokra is illik) már más kontinenseken is meghonosodott. Szálegyenes, palánkos törzse (10.72c ábra) a 70 méteres magasságot is meghaladja, a rekord 77 m. Termésének hosszú rostjaiért elsősorban Indonéziában termesztik. A *C. insignis* a (szub)trópusi városok gyakori sorfája (10.72d ábra). Az ugyancsak dél-amerikai *Ochroma pyramidale* (balsafa[1], 10.72e ábra) kemény (!), évgyűrű nélküli fájának átlagos sűrűsége száraz állapotban mindössze 0,16 g $cm^{-3}$. Használata sokrétű, a repülőmodellektől Heyerdahl hajójáig terjed/terjedt. Gyorsan és magasra nő, 15 év alatt majd' 30 métert is elér, de 40 évnél nemigen él tovább. Beporzói között találjuk a kapucinusmajmokat és – különös módon – két ragadozó emlőst is, madarakról nem is beszélve. A majomkenyérfák testvércsoportja a szűkebb értelemben vett mályvafélék (*Malvoideae*). Ezt a tüskés pollen, a csövet formáló porzószálak, és a murvalevél eredetű külső csésze jellemzi (ez utóbbi alól kivétel az *Abutilon*). Alapi helyzetű komplexet formálnak a sokmagvú toktermést fejlesztő fajok, mint például a *Malvaceae* legnagyobb nemzetsége, a *Hibiscus* (410/1) cserjéi és lágyszárúi, valamint a *Gossypium* (gyapot, 55). Mindkét nemzetség döntően trópusi és szubtrópusi elterjedésű. A *Hibiscus* pár faja mérsékelt övi, főleg Ázsiában él, mint például a távol-keleti *H. syriacus*, Dél-Korea nemzeti virága/cserjéje (a fajnév csupán arra utal, hogy Linné szíriai kertekből származó egyed alapján írta le). Egyes kultúrváltozatai gyakran felbukkannak kertekben, parkokban, nálunk is. A *H. rosa-sinensis* (10.72f ábra) sem odavaló, ahova a Linné adta neve utal, egyes források szerint dél-amerikai, de újabb genetikai vizsgálatok szerint inkább a polinéziai eredetű *H. cooperi* és *kaute* régen keletkezett, s széles körben elterjedt hibridje. Nálunk is honos egy faj, az egyéves *H. trionum* (varjúmák) – hacsak nem fogadjuk el azt a javaslatot, hogy inkább az egyfajos *Trionum* génuszba tartozzon. Hasonló a helyzet a *H. sabdariffa* (10.72g ábra) nevű afrikai hibiszkusszal, ami néha szintén külön génuszban találja magát. Régóta kultivált élelmiszer-, gyógy- és rostnövény. A kínai *H. mutabilis* (10.72h ábra) reggel fehér virágúként kezdi, de délutánra sötétpirosra változik. A pántrópusi *H. tiliaceus* virága is sötétedik a nap folyamán. Tengerpartok 10 méterre is megnövő, hárslevelű fája, sokféle felhasználással (kötél, gyógyszer, dísztárgy, tűzifa stb.). A gyapot fajok nagy morfológiai változatossággal tűnnek ki, évelő lágyszárúak és fák egyaránt vannak közöttük. Az amerikai *G. hirsutum*-ot (10.72i ábra) szőrös magjáért Mexikóban vonták művelésbe több mint 5000 évvel ezelőtt. Jelenleg, hibridjeivel együtt az egyik legfontosabb rostnövény, s emellett magvaiból olajat is sajtolnak. A lágyszárú termet és a papsajttermés válik dominánssá az utolsónak maradó csoportban, ahonnan a *Malva* (mályva, 52/6) nemzetséget kell először megemlítenünk. A molekuláris vizsgálatok eredményeképpen ez a nem túl nagy génusz a *Lavatera* fajokkal és az *Althaea hirsuta*-val (= *M. setigera*) gazdagodott. Az „újak" közé tartozik a mediterrán parti vidékek nagy termetű évelő mályvája, a *M. arborea* (10.72j ábra) is. Halofiton, a szervezetébe jutott sókat a levelén keresztül választja ki. A világ túlsó felén özönnövénnyé vált, irtóhadjárat is folyik ellene. Az *Althaea* (ziliz, 8/2) amúgy igen közel áll a mályvához, amit a ×*Malvalthaea* ×*transcaucasica* természetes eredetű „intergenerikus" hibrid puszta léte is igazol. Az *Alcea* (77) egy faja él vadon nálunk (*A. biennis*, 10.72k ábra), egy pedig elmagyarosodott, népszerű kerti dísznövény (*A. rosea*). Az *Abutilon* (167) trópusi génusz, főleg amerikai fajokkal, nagyon kevesen jutnak el a mérsékelt övbe. Ezek közé tartozik az *A. theophrasti* (selyemmályva, 10.72l ábra), nálunk adventív, terjedőben lévő faj. Egykoron

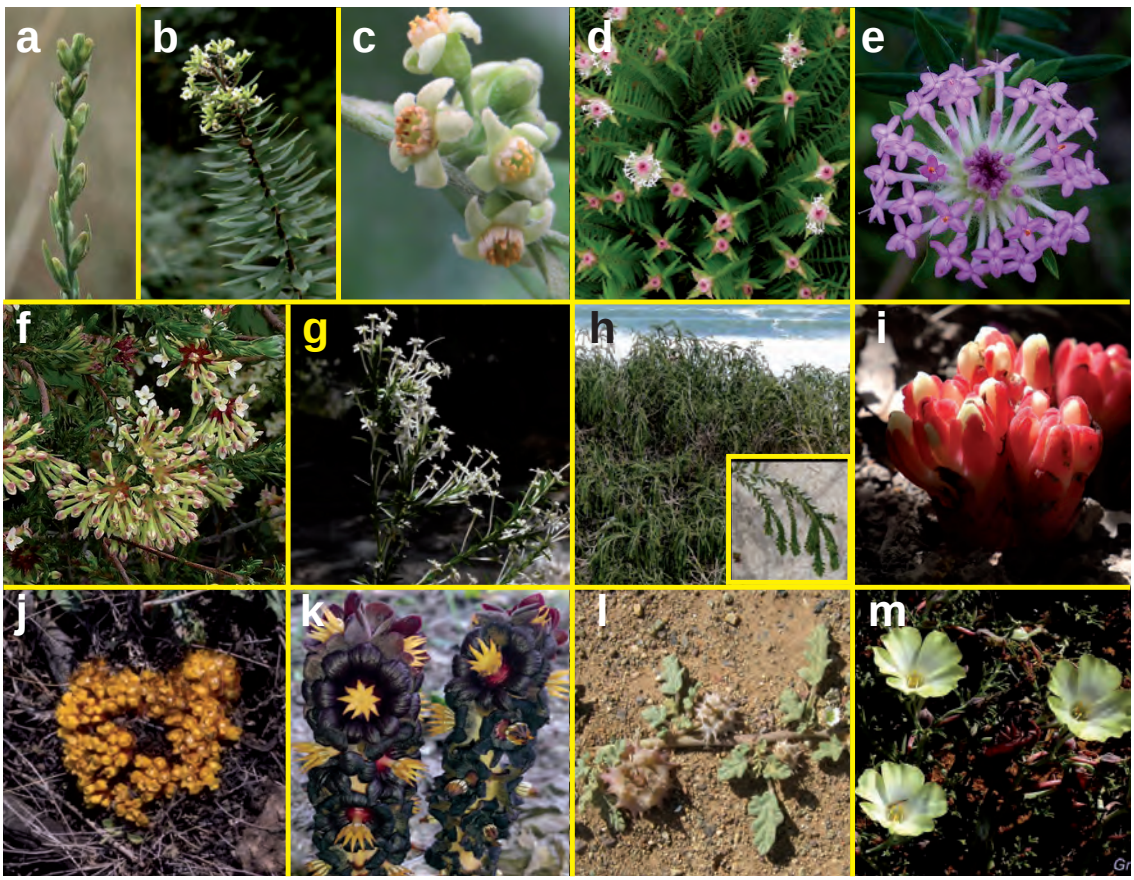
1 Nem tévesztendő össze a *Fabaceae*-be tartozó, trópusi afrikai *Aeschynomene elaphroxylon*-nal, aminek legalább enynyire könnnyű fája van, és ugyancsak balsafa néven említik.

rostjaiért termesztették, ma már nemkívánatos jövevény a legtöbb országban. A *Kitaibelia* (2) egyik faja nyugat-balkáni, a másik kis-ázsiai. A szűkebb értelemben vett mályvák legnagyobb csoportja a *Pavonia* (290), melynek rendszertana még nem tisztázott és további génuszokat is magába olvaszthat. Pántrópusi elterjedésű, amerikai géncentrummal. A *P. multiflora* (10.72m ábra) örökzöld cserje, bíboros virágait feltűnő vörös murvalevelek övezik, porzói sötétkékek – így nem csoda, hogy népszerű a növénykedvelők körében. Ugyancsak méretes a *Sida* (278) nemzetség, melynek legtöbb faja szintén amerikai. A *S. spinosa* és a *rhombifolia* pántrópusi növények, mindkettő könnyen alkalmazkodik, sokféle élőhelyen megjelenik. Virágaik kevésé látványosak, ellentétben a közép-amerikai *Phymosia* (10.72n ábra) és a túlnyomórészt brazíliai *Callianthe* (10.72o ábra) fajaival. Még hosszan lehetne sorolni a dekoratív mályvaféléket, de csak egy további taxont említünk, ezúttal Dél-Afrikából, nevezetesen az egyenlőtlenül fogazott levelű *Anisodontea* (19) nemzetséget (10.72p ábra).




**10.72 ábra a:** *Adansonia digitata* (Botswana, J. Louis, virág: C. Rautenbach, CC BY-NC-ND), **b:** *Bombax ceiba* (India, R. Vinod, CC BY-NC), **c:** *Ceiba pentandra* (Indonézia, Kósa G.), **d:** *Chorisia insignis*, **e:** *Ochroma pyramidale* (Galapagos-szk., leekelai, CC BY-NC), **f:** *Hibiscus rosa-sinensis,* **g:** *H. sabdariffa*, **h:** *H. mutabilis* (Kína, fehér: bluepenguin75, vörös: X. Chuan, CC BY-NC), **i:** *Gossypium hirsutum* (Mexikó, N. Tóth, CC BY-NC), **j:** *Malva arborea* (Itália), **k:** *Alcea biennis,* **l:** *Abutilon theophrasti,* **m:** *Pavonia multiflora*, **n:** *Phymosia umbellata,* **o:** *Callianthe megapotamica,* **p:** *Anisodontea julii* (Dél-Afrika).

*Thymelaeaceae* (boroszlánfélék, 945). Elterjedésük kozmopolita, főleg a trópusi Afrikában és Ausztráliában összpontosulnak. A nemzetségek száma 49. Fásszárúak, liánok, ritkábban lágyszárúak, jelentős részük erősen mérgező. Virágaikban a vacok és a sziromszerű csésze színes, a párta viszont erősen csökevényes vagy hiányzik. A porzók száma 1-től (*Pimelea*) százig (*Gonystylus*) terjed, és sok staminódium is lehet a virágban. A virágrészek elkülönítése nem mindig egyértelmű, megnehezítve a morfológiai jellemzést. Termésük sokféle lehet, csontár, makkocska, bogyó vagy tok. A *Thymelaea* (32/1) egyetlen hazai faja egyéves, apró virágú, szálas levelű növény (cicó, *T. passerina*, 10.73a ábra). Eurázsiában a *Daphne* (boroszlán, 77/3) nemzetség a legismertebb. Lombhullató vagy örökzöld (fél)cserjék, illatos virágokkal, színes csontártermésse. Leveleik sokszor a hajtás végén tömörülnek. Hazai sziklagyepek lakója a *D. cneorum*, a Mediterránban a *D. gnidium* (10.73b ábra) a leggyakoribb. Ez utóbbi a többi faj közül is kiemelkedik mérgező hatásában, puszta érintése is bőrgyulladást okozhat. Az *Aquilaria* (22, sasfa) délkelet-ázsiai nemzetség. Az *A. malaccensis* (10.73c ábra) és más fajok értékes fája füstölőt és parfümöt szolgáltat. Ezt a hatást a fában élősködő gombáknak köszönheti. Hasonló az elterjedése, borneói géncentrummal, a *Gonystylus* (32) génusz magas fáinak, melyek közül a *G. bancanus* a 45 métert is elérheti. A favágás és az élőhelykárosítás olyannyira megritkította, hogy ma már a szigorúan védett fajok közé sorolják. Legnépesebb az ausztráliai-új-zélandi *Pimelea* (147), ernyőszerűen álló, párta nélküli, színes csészéjű virágokkal, keresztben átellenes, sokszor mérnöki pontossággal elrendezett levelekkel (10.73d–e ábra). Afrika s főleg annak legdélibb csücske a hazája a *Gnidia* (79), *Struthiola* (32) és a *Passerina* (21) nemzetségeknek (10.73f–h ábra). Mindegyiknek csőszerű vacka van, a szirmok gyakran hiányzanak, leveleik aprók, így a növény erikoid megjelenésű, ami tipikus a mediterrán növényzetben. Amerikában a *Daphnopsis* a legnagyobb fajszámú (71) nemzetség, benne kétlaki cserjékkel és fákkal. Az amazóniai




**10.73 ábra a:** *Thymelaea passerina,* **b:** *Daphne gnidium* (Portugália), **c:** *Aquilaria malaccensis* (India, Vinayaraj, CC BY-SA 4.0), **d:** *Pimelea spectabilis* (Ny-Ausztrália), **e:** *P. rosea* (Ny-Ausztrália), **f:** *Gnidia squarrosa* (Dél-Afrika), **g:** *Struthiola myrsinites* (Dél-Afrika), **h:** *Passerina ericoides* (Dél-Afrika), **i:** *Cytinus ruber* (Izrael, Y, Orgad, CC BY-NC), **j:** *C. hypocistis* (Szardínia), **k:** *Bdallophytum americanum* (Mexikó, E.A.R. Bautista, CC BY-NC), **l:** *Neurada procumbens* (Marokkó, J.Mutke, CC BY-NC), **m:** *Grielum grandiflorum* (Dél-Afrika).

esőerdők liánjai, a *Lophostoma* (4) fajok kapaszkodását a virágzat tövében elhelyezkedő tövisek segítik elő.

*Cytinaceae* (12). Klorofill nélküli, gyökérparazita növények, két nemzetségben. A *Cytinus* (8, 10.73i–j ábra) elterjedése diszjunkt, a mediterránban két fajjal, amelyek a nem túl távoli rokon *Cistaceae* cserjéin élősködnek. Két faj Dél-Afrikában, a többi pedig Madagaszkáron él. Közép- és Dél-Amerika a hazája a különleges megjelenésű, kétlaki *Bdallophytum*-oknak (10.73k ábra). Áldozataik a *Bursera* fajok, különösen a *B. simaruba* (524. oldal). Szinte mondanunk sem kell, hogy filogenetikai helyzetüket molekuláris módszerekkel sikerült tisztázni, a korábbi rendszerekben eleddig sokfelé kalandoztak.

*Neuradaceae* (7). Kevés fajukat három génuszba sorolják. A *Neurada procumbens* (10.73l ábra) a Kanári-szigetektől Indiáig honos sivatagi növény, erősen tövises terméssel. Afrika déli felén, ugyancsak száraz helyeken él a *Grielum* (10.73m ábra) négy faja. Túlélésüket a tápanyag és vízraktározó karógyökereik segítik elő, virágaik viszonylag nagyok, teljesek, ötös alapszámmal.

## *Brassicales (4200)*

Az idekerült csoportok iskolapéldát szolgáltatnak a másodlagos metabolitok, illetve a szekvenciák alapján történő osztályozások egybevágóságára. A mustárolajat tartalmazó fajok összes képviselője (kiv. *Drypetes*, 556. old.) itt van az rbcL-elemzéseknek köszönhetően, holott sokukat (például a *Caricaceae, Tropaeolum*) a morfológiai rendszerek korábban egészen más taxonokba osztották. A levelek általában szórtak, a virágzat fürtös. A 19 belső klád döntő többségén csak néhány faj, illetve génusz áll, a *Brassicaceae* viszont önmagában kb. 4080 fajt számlál. A klád kisebbik „fele” az {{*Akaniaceae, Tropaeolum*}{*Moringa, Caricaceae*}}. Ennek testvércsoportja a következő: {*Setchellanthus* {*Limnanthaceae* {{*Tiganophyton* {*Batis, Salvadoraceae*}},{*Koeberlinia* {*Emblingia* {{*Capparaceae* {*Cleomaceae, Brassicaceae*}}+{{*Tovaria, Pentadiplandra*},{*Gyrostemonaceae, Resedaceae*}}} *Stixidaceae* }}}}}.

*Akaniaceae* (2). Egy ausztráliai örökzöld fa (*Akania bidwillii*) és egy kínai-thaiföldi lombhullató fa (*Bretschneidera sinensis*) tartozik csak ide. Leveleik páratlanul szárnyaltak. Az elsőt retekfának is nevezik, a kivágásakor érezhető átható illata miatt. Sztómái különösen szabályos eloszlást mutatnak a levél fonákán (10.74a ábra). A második faj virágai a vadgesztenyééhez hasonló virágzatban állanak (10.74b ábra)

*Tropaeolum* (sarkantyúka, 92). Dél-amerikai elterjedésű nemzetség, legtöbbjük az Andok lejtőin honos. Többnyire nedvdús, kapaszkodó egyévesek vagy évelők. Zigomorf kétivarú virágaikban 5 nyeles sziromlevél, 5 csészelevél és mindig 8 porzó található. A csészéhez nektárban dús sarkantyú kapcsolódik (10.74c ábra). Termésük makkocska vagy bogyó. Leveleik változatosak, pajzs alakúak vagy akár osztottak is lehetnek, és részt vesznek a kapaszkodásban. A *T. majus* közkedvelt kerti növény, természetes állományai nem ismertek. Bőven vannak nála látványosabb, szokatlanabb megjelenésű fajok is, pl. *T. azureum* (10.74c ábra) vagy a *T. speciosum* (10.74d ábra), amely virágzó és terméses állapotban egyárant feltűnő jelenség. Nemcsak viráguk, hanem levelük is érdekes megjelenésű lehet, amint a *T. lindenii* is példázza (10.74e ábra).

*Moringa* (13). Nyugat-Afrikától Indiáig fekvő, elszigetelt területrészeken honos, zömök törzsű lombhullató fák vagy cserjék (10.74f ábra). Többszörösen szárnyalt leveleik megdözsölve kellemetlen (torma-, retek-?) szagot árasztanak. Zigomorf virágaik talán a pillangósokat idézik, termésük hosszúkás tok. A *M. oleifera* (10.74g ábra) termesztett növény, elsősorban a gyógyászatban és takarmányozásban jön számításba. A trópusokon sokfelé, különösen Amerikában nemkívánatos özönnövény.

*Caricaceae* (papájafélék, 40). A trópusi Amerikában és Afrika néhány kisebb régiójában honos zömök fák vagy liánok, ritkán lágyszárúak – öt génuszban. Gyakran tüskések-szúrósak, tejnedvet tartalmaznak. Leveleik tenyeresen szeldeltek vagy összetettek, virágaik rendszerint egyivarúak, termésük bogyó. A trópusokon mindenütt ültetett gyors növésű, rendkívül fagyérzékeny kultúrnövény a *Carica papaya* (papája, 10.74h ábra). India és Dominika a fő termelők. Női virágai magánosak, de mindenképpen kevesen vannak a levelek hónaljában, a porzósak nagy virágzatot alkotnak. Vad populációik Floridában és Mexikó esőerdeiben még megtalálhatók, de terméseik jóval kisebbek a termesztett változaténál. Megporzóik éjszakai lepkék, terjesztőik madarak és kisebb emlősök. Vadon még három fajrokona él Dél-Amerikában. A főképpen ecuadori *Vasconcellea* (27) jó néhány faja is ehető termést hoz. Afrikában a *Cylicomorpha* (10.74i ábra) két faja honos, palackos törzsű fák, termésük 8–10 cm hosszú, leginkább madarak és főemlősök eszik.

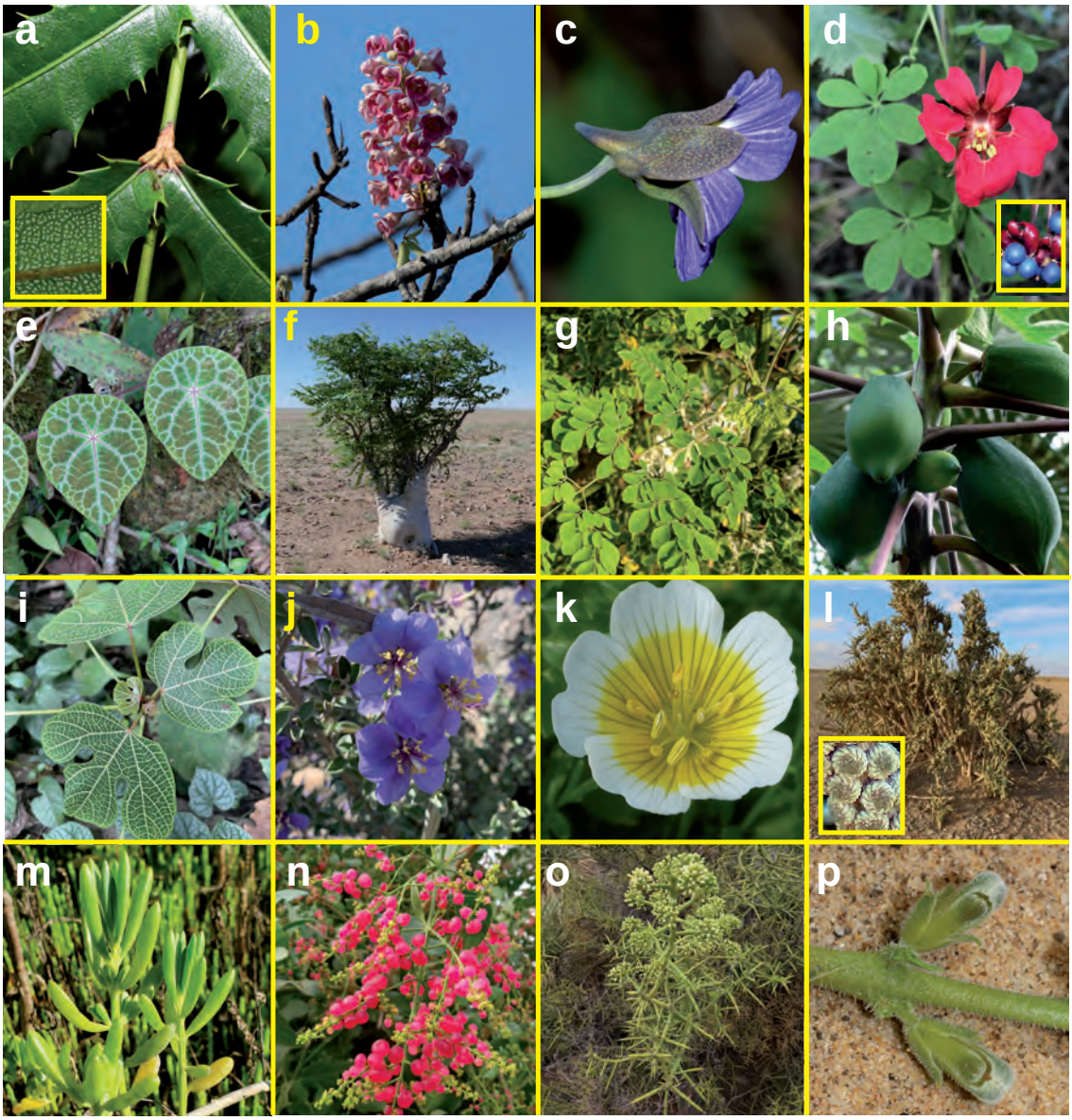
*Setchellanthus* (1). Mexikóban él a *S. caeruleus* (10.74j ábra), egy csípős szagú, apró levelű, nagy, kék virágú cserje. A virágban 6 az alapszám, hajtásait T alakú szőrök fedik.

*Limnanthaceae* (9). A *Limnanthes*-ek (8) időszakos tavacskák és nedves rétek egyéves növényei, É-Amerika nyugati partvidékén honosak, helyenként tömegesen nőnek. Virágaikban vagy 3–5 sárga/fehér sziromlevél van (10.74k ábra), és akkor méhbeporzásúak, vagy pedig redukáltak a sziromlevelek, ami önbeporzással jár. Termésük makkocska, illatuk a keresztesvirágúakat idézi. A *L. alba*-t termesztik is, magjából tartós olajat sajtolnak. A kilencedik faj, a *Floerkea proserpinacoides* apró virágú, hosszúkás levelű, ugyancsak északamerikai növény.

*Tiganophyton* (1). A *T. karasense* Namíbia délkeleti sarkának ritka sivatagi xerofitonja, öt évvel ezelőtt fedezték csak fel. Virága tetramer, S alakú ginofóriummal, makkocska terméssel. Apró leveleik tömötten álló rozettákat alkotnak a rövidhajtásokon (10.74l ábra).

*Batis* (2). Halofiton félcserjék, a *B. argillicola* Ausztráliából-Új-Guineából, a *B. maritima* (10.74m ábra) pedig Amerikából (Hawaii-t és a Galapagos-szigeteket is ideértve). Sós mocsarak lakói, örökzöld, húsos levelű kis cserjék. Vízvesztésüket finom szőrbevonat csökkenti.

*Salvadoraceae* (9). A három nemzetség Afrikától Jáva szigetéig honos. Kis levelű cserjék vagy fák, tetramer virágokkal, húsos terméssel. A *Salvadora* (5) legismertebb képviselője a sótűrő *S. persica* (10.74n ábra),




**10.74 ábra a:** *Akania bidwillii* (New South Wales, T. Mesaglio, C BY), **b:** *Bretschneidera sinensis* (Thaiföld, Khemthong Tonsakulrungruang, CC BY-NC), **c:** *Tropaeolum azureum* (Chile, R.T. Borlinghaus, CC BY-NC), **d:** *T. speciosum* (Chile, J.R. Benavides, termés: E.C.T. Pinto, CC BY-NC), **e:** *T. lindenii* (Kolumbia, D. Mesa, CC BY), **f:** *Moringa ovalifolia* (Namíbia, jambobwana, CC BY-NC), **g:** *M. oleifera* (Mexikó, E. Knight, CC BY), **h:** *Carica papaya*, **i:** *Cylicomorpha parviflora* (Tanzánia, andreaudzungwa, CC BY-NC), **j:** *Setchellanthus caeruleus* (Mexikó, A.O. Chufani, CC BY-NC-ND), **k:** *Limnanthes douglasii* (California, Lorri G., CC BY-NC-ND), **l:** *Tiganophyton karasense* (Namíbia, dune_ninja, CC0), **m:** *Batis maritima* (Florida, flashberry, CC BY-NC), **n:** *Salvadora persica* (India, S. Sakhare, CC BY-NC), **o:** *Koeberlinia spinosa* (New Mexico, symbioptic, CC0), **p:** *Emblingia calceoliflora* (Ny-Ausztrália, R. Davis, CC BY-NC).

hajtásait és gyökerét az arab-perzsa világban fogtisztításra használják ma is, levelei és termése ehető.

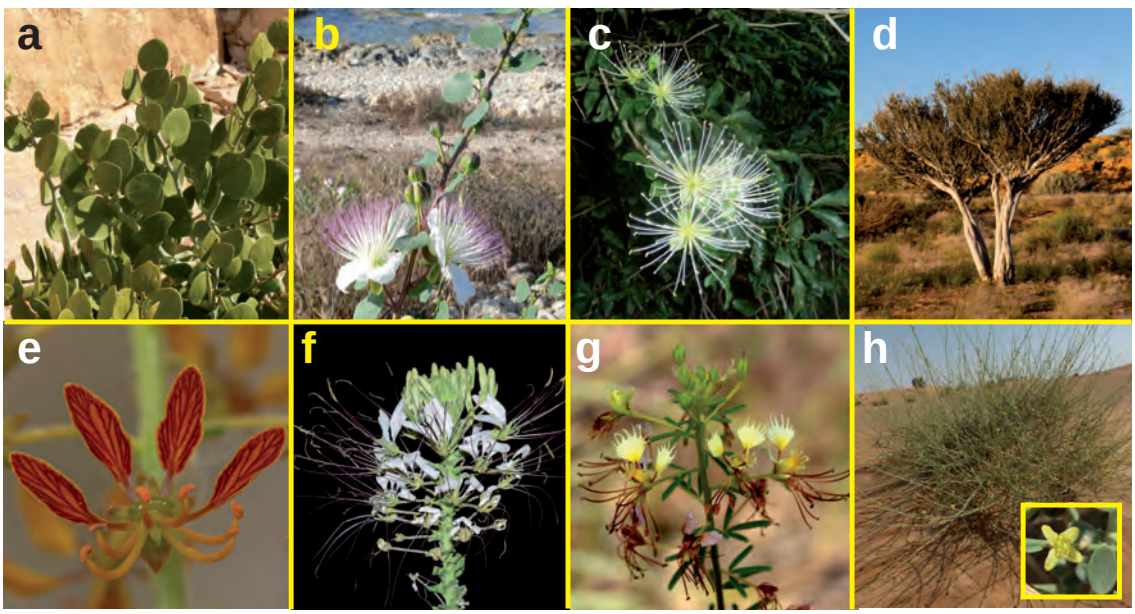
*Koeberlinia* (2). Erősen tövises, gazdagon elágazó sivatagi cserjék, egyik fajuk (10.74o ábra) az USA-Mexikó határon, a másik Bolíviában él. Zöldesfehér virágaik aprók, leveleik kicsiny, könnyen lehulló pikkelyekké redukálódtak. Termésük bogyó.

*Emblingia* (1). Az *E. calceoliflora* (10.74p ábra) Nyugat-Ausztráliában élő, homokon heverő félcserje, zigomorf, felfelé forduló virágokkal, melyekben két papucsszerű sziromlevél van, alsó részükön nektáriumokkal.

A következő három taxon rokonsága régen sem volt kérdéses, legfeljebb a testvércsoporti kapcsolataik módosultak.

*Capparaceae* (430). Fásszárúak, ép levelekkel, fürtös (ernyős, fejecskés) virágzattal, kétoldali szimmetriájú teljes virágokkal, számban megsokszorozódott, hosszú porzókkal és termőlevelekkel, hosszú ginofórummal (termőtartó). Termésük bogyó(szerű). Elsősorban trópusi és szubtrópusi elterjedésűek, 33 nemzetségben. Legismertebb és legnagyobb génuszuk az óvilági, melegebb éghajlatot kedvelő, szárazságtűrő *Capparis* (138, 10.75a–b ábra), melynek virágában 4 csészés sziromlevél van. A Földközi-tenger mentén élő és termesztett fűszernövény a *C. spinosa* (kapricserje), melynek egyes változatai Mozambikig és a pacifikus szigetekig is megtalálhatók. Bimbóit és termését már az ókor óta táplálékkiegészítőként ismerik. Sok fajtársa hasonló szerepet tölt be az ember életében, emellett dísznövény is. A *Maerua* (719) paleotrópusi nemzetség, cserjék és kisebb fák tartoznak ide. Virágaik kicsik, többesével állanak, porzóik igen hosszúak. A trópusi afrikai *M. triphylla* (10.75c ábra) és rokonai toxikusak, drogjukat kis mennyiségben afrodiziákumként és kígyómarás ellen használják a népi gyógyászatban. A *Boscia* (29) fák elterjedése hasonló, több faját (pl. *B. senegalensis*) terméséért termesztik is. A *B. albitrunca* (10.75d ábra), a pásztorok fája, szárazságtűrő örökzöld növény, a nehéz környezeti körülmények ellenére is megnő vagy 10 m magasra. Ezt a növényvilágban rekordnak számító mély gyökérzetével éri el: a Kalahári-sivatagban 68 m-est is mértek (ezt csak egy dél-afrikai barlang járataiban lehatoló *Ficus* gyökér haladta eddig meg).

*Cleomaceae* (270). Kozmopolita taxon, nemzetségeik száma az utóbbi időben 28-ra nőtt – de e tekintetben elég nagy a véleménykülönbség a botanikusok között. Lágyszárúak, ritkán cserjék és kisebb fák. Leveleik tenyeresen összetettek, rendszerint pálhásak, amelyek tövissé módosulhatnak. Gyakran mirigyes, fürtben álló virágaik kétoldalian szimmetrikusak. Négy nyeles sziromlevelük és hat porzójuk felfelé hajlik, termőjük egy nyélen (ginofórum) ül. A virágrészek számában persze vannak ettől eltérések, pl. a *Polanisia* több porzóval rendelkezik. A becőszerű termés, valamint a néha benne lévő álválaszfal (replum) testvércsoportjukkal, a keresztesvirágúakkal kapcsolja őket össze. A *Cleome* (31) trópusi génusz, pár faj honos a mediterránban és Közép-Ázsiában, sok közöttük a szárazságtűrő, sivatagi faj (10.75e ábra). Az amerikai *Tarenaya* (38) nemzetségbe esik (most már) a legismertebb faj, a *T. spinosa*

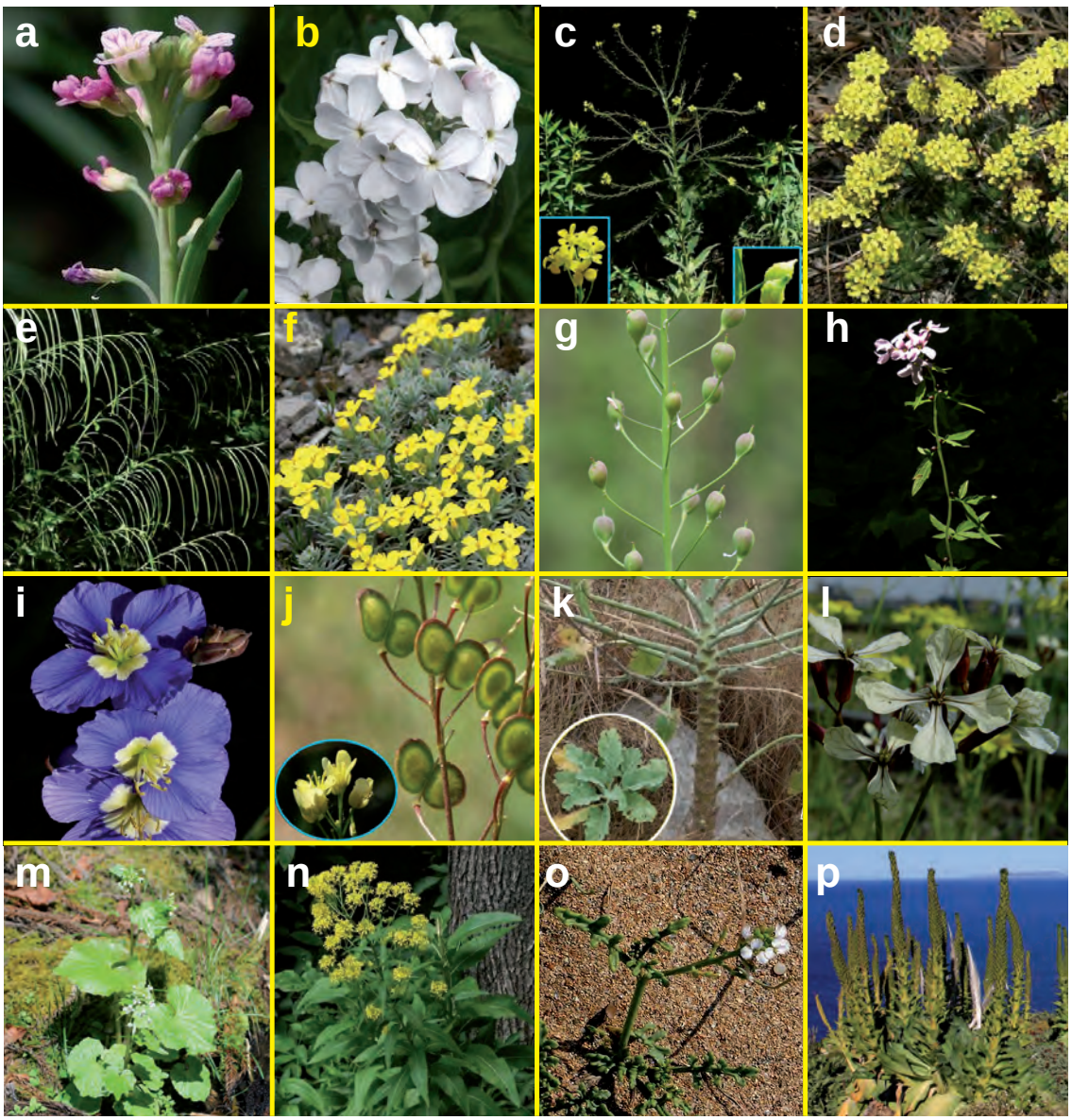



**10.75 ábra a:** *Capparis cartilaginea* (Egyesült Arab Emirátusok), **b:** *C. spinosa* var. *aegyptica* (=*zoharyi*, Ciprus), **c:** *Maerua triphylla* (Dél-Afrika, M. Kriek, CC BY-SA), **d:** *Boscia albitrunca* (Dél-Afrika, twigatravel, CC BY-NC), **e:** *Cleome arabica* (Izrael, M. Neeman, CC BY-NC), **f:** *Tarenaya spinosa* (Mexikó, D. Cordero, CC BY-NC), **g:** *Polanisia erosa* (Texas, R. Deans, CC BY-NC), **h:** *Dipterygium glaucum* (Egyesült Arab Emirátusok, A. Manthorpe, CC BY-NC).

(Kleopátra tűje, 10.75f ábra) – nálunk dísznövény. A *Polanisia* (6) észak-amerikai génusz, pillangóra emlékeztető pártával, sok porzóval (10.75g ábra). A *Dipterygium glaucum* (10.75h ábra) Egyiptomtól Indiáig honos, apró virágú, megjelenésében csikófarkra emlékeztető, vesszős sivatagi cserje. Nevét a termését övező két keskeny szárnyról kapta.

*Brassicaceae* (*Cruciferae*, keresztesvirágúak, 4080). Általános sajátosságaik a keresztben álló négy szabad sziromlevél és csészelevél, a hat (két rövid és négy hosszabb) porzó és a többé-kevésbé kiemelkedő ginofórum – a virágban tehát két szimmetriasík ismerhető fel. A lágyszárúság (a fás vagy elfásodó hajtás viszonylag ritka), a becő és becőkettermés, valamint az álválaszfal (replum) is fontos közös tulajdonságok. Pálhátlanok, sok faj tőlevélrózsás – ép vagy osztott levelekkel. Túlnyomórészt rovarbeporzásúak. Kozmopolita elterjedésűek, bár egyes trópusi területekről (Brazíliában, Kongóban, Ausztráliában) teljesen hiányoznak. Géncentrumuk, s feltehető származási helyük az iráni-turáni régió mintegy 900 ma élő fajjal. Filogenetikai kapcsolatrendszerük jó ideig homályban maradt, de mára már kialakult egy konszenzus (Hendriks et al. 2023), miszerint 6 fő kládjukat érdemes elkülöníteni, ezeken belül összesen 58 kisebbet. Itt a főbb csoportokat vesszük alapul, a következők szerint: {*Aethionema* {*Hesperodae* {*Arabodae* {*Camelinodae* {*Heliophilodae, Brassicodae*}}}}}. Szinte minden, korábban fontosnak tartott bélyeg homoplasztikus, egymástól függetlenül többször is megjelent az evolúció során, így a becő és a becőke megléte sem korlátozódik egy adott kládra. Az *Aethionema* (sulyoktáska, 70/1, 10.76a ábra) a majdnem ülő termőjével, a levéllemez és nyél közötti ízesüléssel a többi keresztesvirágú testvércsoportja. Szárnyas termése kevés- vagy egymagvú. Mediterrán elterjedésű növények, Afganisztánig megvannak, legtöbben Törökországban. A *Hesperodae* klád névadója a *Hesperis* (estike, 56/3), fehér, sárgás vagy bíboros, főleg estefelé illatozó virágokkal. Nagyrészt mediterrán-közép-ázsiai elterjedésűek, áreájuk Mongóliáig húzódik. A *H. matronalis* (10.76b ábra) elsősorban Dél-Európában él, sokfelé közkedvelt dísznövényből inváziós fajjá vált, leginkább Észak-Amerikában. A *Matthiola* (viola, 54) elterjedése és illatozása hasonló az előzőekéhez, egy faja Dél-Afrikában honos. A *M. incana* leginkább dísznövényként ismert minálunk, különösen teltvirágú, terméketlen formában. A nagy termetű *Bunias* (szümcső, 2/1) egyik faja, a *B. orientalis* (10.76c ábra) sokfelé nemkívánatos gyom, nálunk nem túlzottan gyakori, s nem is veszélyes. Termése, gyökere és virága viszont ehető. Az *Euclidium syriacum* (táskazár) génuszának egyetlen fajaként nálunk is él, főleg szikeseken. Az *Arabodae* több, nagy fajszámú nemzetséget egyesít. Egyikük, a *Draba* (daravirág, 416/3, benne az egykori *Erophila*) az északi félteke mérsékelt övében, Dél-Amerikában pedig a magasabb hegyekben honos. Sokuk kifejezetten a nehéz körülményekhez alkalmazkodott, korán nyíló, pionír, szűk elterjedésű faj. Egyévesek vagy alacsony évelők, rozettás levelekkel, apró virágokkal (10.76d ábra). Jelentős az apomiktikus kisfajok száma, könnyen kereszteződnek, így nem csoda, hogy taxonómiájuk eléggé nehézkes – és instabil. További méretes nemzetségek az *Alyssum* (ternye, 113/4) és az *Arabis* (ikravirág, 100/6, 10.76e ábra), míg nálunk is fellelhető kisebb taxonok a *Berteroa* (hamuka, 6/1) és az *Aurinia* (sziklaiternye, 6/1). Az *Aubrieta* (pázsitviola, 23) DK-Európától Irakig honos, alacsony termetű növényeket foglal magába, több fajukat kertekben művelik. A *Degenia velebitica* (10.76f ábra) több szempontból is érdekes: neve a magyar botanikusra, Dégen Árpádra utal, ő írta le ezt a csak Horvátország hegyeiben élő, védett növényt. A turisták – ha máshol nem is – a horvát 50 lipás érmékre tekintve biztosan találkozhatnak vele. A *Camelinodae* kládon a *Camelina* (gomborka, 9/3) nem igazán tartozik a közismert keresztesek közé, talán a *C. sativa* (sárgarepce, 10.76g ábra) kivételével. Ez egy Eurázsiában elterjedt növény, amit egykoron széles körben kultiváltak, míg a repce – és a napraforgó – ki nem szorította. Jövője azonban ígéretesnek látszik, hiszen a magjából sajtolt olaj omega-3 lipidtartalma relatíve igen magas. Egészen más irányú felhasználási területe a kerozin legalább részleges kiváltása lehet. A *Cardamine* (kakukktorma, 252/10) nemcsak az északi félgömb nemzetsége, hiszen Új-Zélandon is él vagy 30 faja. Egyik legismertebb képviselőjét Linné még a *Dentaria* génuszba tette, ez a levelek tövében sarjrügyeket fejlesztő *C. bulbifera* (hagymás fogasír, 10.76h ábra). További népes génuszok ezen a kládon az *Erysimum* (repcsény, 270/9 – benne az egykori *Syrenia*), a *Lepidium* (zsázsa, 267/9, benne az egykori *Cardaria* és *Coronopus*), a *Rorippa* (kányafű, 88/27), a *Descurainia* (sebforrasztófű, 49/1), a *Barbarea* (borbálafű, 29/2), a *Capsella* (pásztortáska, 7/1), a *Neslia* (sömörje, 2/1) és a *Nasturtium* (vízitorma, 6/1). Az *Armoracia* (3/1) génuszból a termesztett torma (*A. rusticana*) említendő elsősorban. A *Turritis* (toronyszál, 3/1) távol esik az *Arabis*-tól, ahová sokszor besorolják. A *Hornungia* (szirtőr, 8/1) apró termetű egyévesei igencsak széles körben szóródtak szét Eurázsiában és É-Afrikában). A végére hagytuk a klád legnevezetesebb növénykéjét, a már sokat emlegetett *Arabidopsis thaliana*-t (lúdfű), a 13 fajt számláló *Arabidopsis* génuszból (1.1 cédula, valamint a 43–44. oldal). A molekuláris biológia és a kísérletes genetika egyik – ha nem a – legkedveltebb eukarióta alanya. Nukleotidszekvenciája teljes egészében ismert, és sokat tudunk a virágzást reguláló MADS-box génjeinek működéséről is. Rokona az egykori *Cardaminopsis*-ból átkerült *A. arenosa* (kövifoszlár), középhegységi sziklagyepeink gyakori lakója. A *Heliophiloda* klád névadója a *Heliophila* (96, 10.76i ábra), Afrika déli-délnyugati részéről származik. Ez az

egyetlen számottevő keresztesvirágú génusza ennek a növényfajokban egyébként igen gazdag flóraterületnek. Magyarországi képviselőkkel is rendelkező nemzetségek a *Biscutella* (korongpár, 54/1, 10.76j ábra), a *Lunaria* (holdviola, 3/1) és a *Teesdalia* (rejtőke, 3/1) – terméseik többé-kevésbé elütnek a tipikus becőke formától. A Földközi-tenger vidékének gyakori sziklalakó növényeit találjuk az *Iberis* (30) és a *Lobularia* (4) nemzetségekben. A *Brassicodae* alapnemzetsége maga az eurázsiai *Brassica* (31/1, 10.76k ábra) benne egy nálunk is honos fajjal (*B. elongata*). A sokféle termesztett változat a *B. rapa* (tarlórépa, réparepce) és *B. oleracea* (káposzta, kel, karalábé, karfiol, brokkoli) alakköréből, valamint a kettő hibridjéből (olajrepce, karórépa) kerül ki. Ritkábban termesztik a *B. nigra*-t (fekete mustár). A művelésbe vont taxonok sorát az *Eruca* (rukkola, borsmustár, 46, 10.76l ábra), a *Sinapis* (fehér mustár, vadrepce, 2/1) és a *Raphanus* (retek, 3) nemzetségekkel folytathatjuk – nem megfeledkezve az *Eutrema* (43) elsősorban Japánban kultivált fűszer- és gyógynövényéről, a wasabiról (*E. japonicum*, 10.76m ábra) sem. A *Thlaspi* (tarsóka) korábban egységesnek




**10.76 ábra a:** *Aethionema saxatile,* **b:** *Hesperis matronalis*, **c:** *Bunias orientalis,* **d:** *Draba lasiocarpa*, **e:** *Arabis turrita*, **f:** *Degenia velebitica* (Horvátország, M. Wolf, CC BY-SA), **g:** *Camelina sativa* (Ausztria, N. Sauberer, CC BY-NC), **h:** *Cardamine bulbifera,* **i:** *Heliophila coronopifolia* (Dél-Afrika), **j:** *Biscutella laevigata,* **k:** *Brassica incana* (Itália), **l:** *Eruca sativa* (Németország, odenwaelder, CC BY-NC), **m:** *Eutrema japonicum* (Japán, skycat, CC BY-NC), **n:** *Sisymbrium strictissimum,* **o:** *Cakile maritima* (Szardínia), **p:** *Pringlea antiscorbutica* (Kerguelen-szigetek, pougeon, CC BY-NC).

**10.20 cédula: Az elszigetelt káposzta**

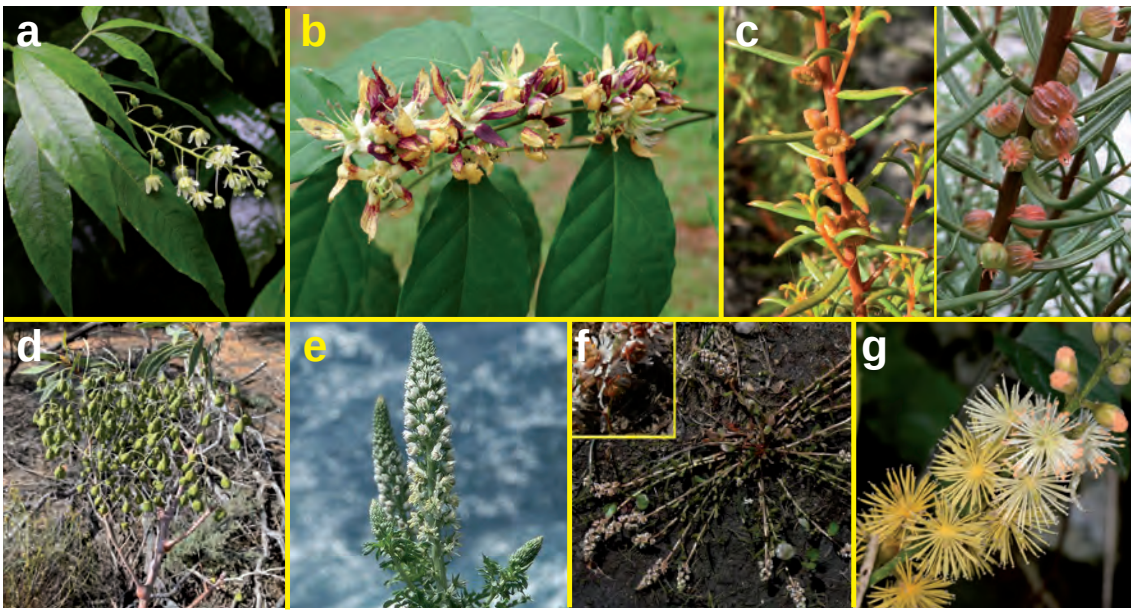
Az Indiai-óceán déli részén található Kerguelen-szigetek és más kisebb földdarabok különlegessége a *Pringlea antiscorbutica* (Kerguelen cabbage). Elfásodó hajtása nagy rozettát tart, abból nő ki a hosszú virágzata, ami évekig is fennmarad. Nevéhez hűen a 19. században még igen fontos táplálékkiegészítőt jelentett a szigetekre vetődő hajósok számára. Ehető, levele sok C-vitamint tartalmaz, gyökerének íze tormára emlékeztet. A szigeteken állandóan fújó igen erős szél lehetetlenné teszi a szélbeporzást, beporzó rovarok – egy röpképtelen légyfaj kivételével – szinte nincsenek, így az önbeporzás igen jelentős. Annak ellenére, hogy előfordulási helyei lényegileg Afrika és Ausztrália közé esnek, molekuláris bizonyítékok szerint ősei Dél-Amerikából származnak, a hosszú távú elterjedés érdekes példájaként.

vélt nemzetségében mára csak 4 faj maradt (nálunk a *T. arvense*) – a többiek a molekuláris eredményeknek köszönhetően három másikba kerültek át, nevezetesen: a *Microthlaspi* (4/1) *perfoliatum*, a *Mummenhoffia* (2/1) *alliacea* és a *Noccaea* (122/5) a megmaradó öttel (pl. *N. jankae*). Fajokban viszonylag gazdag az *Isatis* (csülleng, 93/1), a *Sisymbrium* (zsombor, 43/6, 10.76n ábra), a *Crambe* (tátorján, 36/1), a *Diplotaxis* (kányazsázsa, 34/3) és az *Erucastrum* (nyurgaszál, 25/2). Kisebb, nálunk is honos nemzetségek az *Alliaria* (kányazsombor, 2/1), a *Calepina* (matyó, 1/1), a *Conringia* (nyilasfű, 3/2), a *Myagrum* (légyfogó, 1/1), a *Peltaria* (pajzstok, 3/1) és a *Rapistrum* (rekenyő, 2/1). Tenger- és tópartok, sós, homokos, tápanyagszegény helyek növényei a *Cakile* (7, 10.76o ábra) és a *Cochlearia* (12). A *Moricandia* (8) fajok fotoszintetikus útjaikról nevezetesek (C2-es, illetve átmeneti C3-C4-es). A keresztesvirágúak legérdekesebbike talán a *Pringlea* egyetlen faja, a *P. antiscorbutica* (10.76p ábra, 10.20 cédula).

*Tovaria* (2). Egy trópusi amerikai (10.77a ábra) és egy jamaicai faj tartozik ide. Lágyszárúak, pálhás, hármas levéllel és bókoló fürtös virágzattal. A virág sokszirmú és sokporzós (6–9), termésük bogyó.

*Pentadiplandra* (1). Nigériától Angoláig honos a *P. brazzeana* (10.77b ábra), egy gumós lián. Virágai pentamerek (öt szirom, tíz porzó, ahogy a név is jelzi), a bibe hosszan kilógó, a termése bogyó, magvai bozontosak. A termés nem túl energiadús, de a benne lévő édes anyagok (brazzein) mégis fogyaszthatóvá teszik az emlősök számára. A gorillákat azonban nem lehet becsapni, ugyanis egy mutáció miatt nem érzékelik a gyümölcs édes ízét.

*Gyrostemonaceae* (20). Öt génusza van, mind Ausztráliában honos. Egy- vagy kétlaki cserjék vagy kis fák, keskeny, jelentéktelen levelekkel, kicsiny, párta nélküli virágokkal, összenőtt csészével és sok porzóval (7–100). Nektáriumuk nincs, szélbeporzásúak. A *Gyrostemon* (10.77c ábra) termőlevelein fekvő bibék egy sajátos koronát formálnak a virágban. A *Codonocarpus*-ok (10.77d ábra) Ausztrália „nyárfái”, a sivatagi vegetáció gyakori összetevői. E két génusz egyes fajai mérgezőek, részben rovásukra írják az elvadult tevék megritkulását Ausztráliában.




**10.77 ábra a:** *Tovaria pendula* (Ecuador, G. Torres, CC BY-NC), b: *Pentadiplandra brazzeana* (Kongó, Scamperdale, CC BY-NC), **c:** *Gyrostemon australasicus* (Dél-Ausztrália, davidsando, CC BY-NC), **d:** *Codonocarpus cotinifolius* (Victoria, Davgriff99, CC BY-NC), **e:** *Reseda alba* (Itália), **f:** *Sesamoides interrupta* (Szardínia), **g:** *Stixis suaveolens* (India, Y. Gurjar, CC BY-NC).

*Resedaceae* (rezedafélék, 90). Száraz élőhelyeken előforduló lágyszárúak és félcserjék hat nemzetségben. Elterjedési területük Európa, Észak-Afrika, Kelet-Ázsia és É-Amerika. Virágzatuk végálló fürt. Zigomorf, öthat tagú virágaikat nektáriumként funkcionáló diszkusz és a kissé kiemelkedő termőtáj (ginofórum) jellemzi. Beporzóik rovarok, főleg méhek. A *Reseda* (67/4) *luteola* (sárga rezeda) és rokonai a bibefelületről és az érés után nyitott termőlevelű magházról nevezetesek. A gyökerükből kivont anyagokat régebben textilfestésre használták (szárítva a növény megsárgul), virágaikat a kozmetikai ipar hsználja fel. A fehér virágú *R. alba* (10.77e ábra) kivételes, mert nincs ginofóruma. A *R. odorata* egyike volt Darwin kísérleti alanyainak: meglepődve figyelte meg, hogy a rezeda porzói a bibe felé fordulnak ugyan, mégis kizárt az önbeporzás. Később derült csak ki, hogy emögött egygénes szabályozás áll, a fertilitás allélja a domináns, a sterilek pedig birecesszívek. A hasonló *Sesamoides* (6, 10.77f ábra) Földközi-tenger partvidékén honos nemzetség.

*Stixidaceae* (26). Négy génusza a trópusi Amerika és Ázsia lakója. Ép vagy hármas levelű cserjék vagy kúszónövények. Korábban a rezedafélék közé sorolták őket, de a sejtmagban kódolt gének alapján jóval odébb kerültek a *Brassicales* kladogamján. Csészéjük 4–8 lebenyű, pártájuk hiányozhat, porzó sok (15–100), a ginofórum kb. olyan hosszú, mint a porzók. A *Stixis* (10, 10.77g ábra) fajok ázsiai liánok, feltűnő porzókkal. Több fajuk csak igen kis területről ismert.

## *Oxalidales (2049)*

Ebben a csoportban a virágok 4, 5 vagy 6 tagúak, gyakori a heterosztília, a szirom sokszor hiányzik, a levelek pedig összetettek. Az idetartozó kládokon a korábbi osztályozásokban egymástól eléggé távoleső taxonokat találunk, a csoport összetétele tehát meglepetés a klasszikus botanika ismerőinek: {{*Connaraceae, Oxalidaceae*} {*Cephalotus* {*Cunoniaceae* {*Brunellia, Elaeocarpaceae*}}}}. Elterjedésük főleg trópusi és meleg mérsékelt övi, leginkább a déli félgömbön.

*Connaraceae* (230). Döntően trópusi-szubtrópusi fajok 13 génuszban. Cserjék, kisebb fák vagy fásszárú liánok, örökzöld, pálhátlan, összetett levelekkel. Virágaik aprók, sugarasak, kétivarúak, 2 × 5 porzóval. Termésük tüsző, magvaik színesek, arillust viselnek. Legnagyobb nemzetségük a *Connarus* (99), benne a dél-amerikai *C. lambertii* (10.78a ábra) a legnevezetesebb, fájának rajzos mintázata miatt. A *Rourea* (85) összes faja lián, minden kontinens trópusi erdeiben jelen vannak. Egyes fajok mérgező termését csalétekként és kártevők irtására használják. A nyugat-afrikai *Jollydora* (4) kauliflóriás.

*Oxalidaceae* (madársóskafélék, 660). Világszerte elterjedt csoport, sok közöttük a lágyszárú. Leveleik éjszakára becsukód(hat)nak, egyes fajoké érintésre is. Virágaik öttagúak, két körben álló öt–öt porzóval, öt termőlevéllel. Termésük többnyire tok. A pollen gyakran keményítőt tartalmaz. Az öt nemzetségből kétségkívül az *Oxalis* (madársóska, 566/2) a legnépesebb. Geofitonok. Jellegzetes a hármas leveleik oxalát-tartalma (vö. 10.21 cédula), ami nagy mennyiségben mérgező, ugyanakkor egyes fajok (pl. az Andokból származó *O. tuberosa*) gumói ehetők. Sok (kb. 270) faj él Dél-Afrikában, egyikük, az *O. pes-caprae* (10.78b ábra) mára világszerte elterjedt, elsősorban föld alatti hagymácskáinak köszönhetően. Jelentős veszélyt akkor képvisel, ha a legelő állatok – más élelem hiányában – ráfanyalodnak erre a savanyú ízű, tulajdonképpen tápláló növényre, mert az oxalát hosszú távon pusztu-

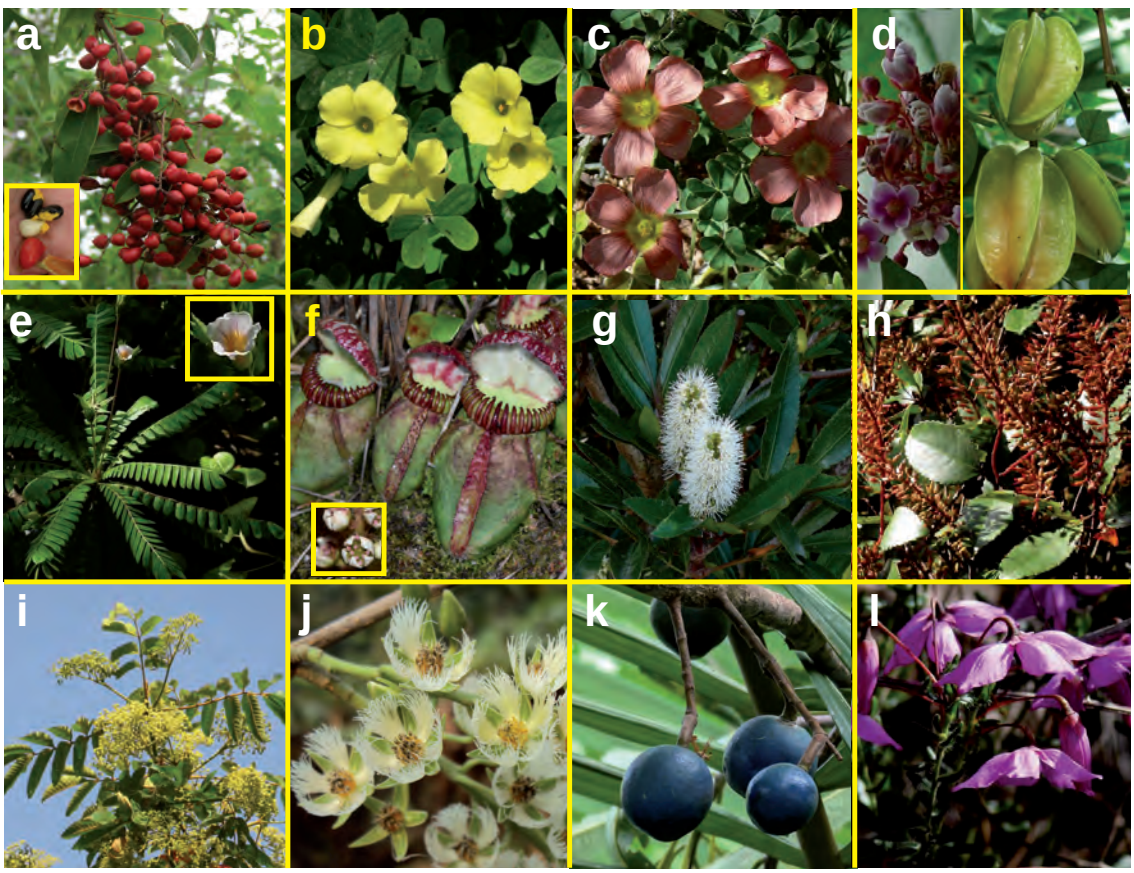
**10.21 cédula: „Öröklött" oxalátevő baktériumok**

Növények és mikróbák együttélésének közismert, és jelen könyvben többször is említett példáit adják a gyökérgümőkben élő N-kötő *Rhizobium* és *Frankia* baktériumok. Mint láttuk, még a lépfene kórokozója (*Bacillus anthracis*) is, egy fűfaj gyökerén biofilmet képezve, előnyösen befolyásolhatja annak növekedését (9.27 cédula). Már abban a cédulában céloztunk rá, hogy a növény-baktérium szimbiózis sokkal általánosabb jelenség, hiszen szinte minden növényben találhatunk endofiton (EP) baktériumokat. Megjelennek a gyökérben, a hajtás bármelyik részének szöveteiben, ugyanakkor kárt nem okoznak, ellenben egész sor előnnyel járnak a gazdanövény szempontjából. Segítik a tápanyagfelvételt, hormontermelésükkel serkentik a növény növekedését, védik a gazdát a patogénektől és javítják a stressztűrést is. „Viszonzásul" a növény szerves szenet juttat és védett környezetet biztosít a baktériumok számára. Eme kapcsolatról már régóta tud a tudomány, de fontosságát csak mostanában kezdik felismerni, így egyes típusairól is egyre többet tudunk. Kiderült például, hogy a mikróbák általában a környezet közvetítésével jutnak át egyik növényből a másikba. Eme horizontális átadás mellett a vertikális „öröklődés" is jelentős lehet, amikor a baktérium az anyanövényen fejlődő magokba kerül, s így adódik át az utódokba. Ennek különösen érdekes eseteit adják egyes fokföldi *Oxalis* fajok (pl. *O. obtusa*, 10.78c ábra). A nitrogénben igen szegény élőhelyeken a növény számos *Bacillus, Azospirillum* és *Methylobacterium* fajt tart a szervezetében, amelyek nemcsak a növekedésben, hanem N-fixációval is segítik a fejlődésüket. A baktériumok az oxalátkristályokat tartalmazó sejtüregekben élnek és – különös módon – az oxalátok széntartalmát hasznosítják. Ezt a jelenséget a kutatók oxalotrófia néven írták le (Jooste et al. 2019). A teljesség kedvéért meg kell jegyezzük, hogy nemcsak baktériumok, hanem igen sok gomba, sőt vírus is EP partner lehet.

lásukat okozza. Más fajok is könnyen terjednek, nálunk is meghonosodott egy mediterránbeli és egy északamerikai faj. Megjelenésében igencsak eltér tőlük az délkelet-ázsiai *Averrhoa* génusz örökzöld, szárnyalt levelű, alacsony (max 10–12 m) fává növő négy faja. Jól ismert a kis, bíboros virágú, ötszögletű, jó ízű termést adó *A. carambola* (10.78d ábra). Rokona az *A. bilimbi* („uborkafa"), melynek termése igen savanyú, és leginkább csak némi előkészítés után fogyasztják. A klád másik fásszárú génusza a *Sarcotheca* (12), benne a 30 m magasságot is elérő *S. diversifolia*-val, amit ehető termése miatt szintén termesztenek. A *Biophytum* igazi „bionövény", az összes trópuson megvan a maga 76 fajával. A *B. sensitivum* (10.78e ábra) Nepálban és Indiában népszerű gyógynövény. Érzékenysége kettős: levélkéi könnyen károsodnak a nedveket szívogató takácsatkák miatt és érintésre a mimózákat megszégyenítő gyorsasággal mozdulnak.

*Cephalotus* (1). Az egyetlen faj, a *C. follicularis* (10.78f ábra) előfordulása Délnyugat-Ausztrália kis területének lápjaira, patakpartjaira korlátozódik. Rozettás levelei részben lomblevélszerűek, részben pedig fedeles rovarfogó kancsóvá módosultak. A kancsók megtévesztésig hasonlítanak a *Nepenthes* (451. old.) és a *Sarracenia* (569. old.) hasonló szerveihez, a konvergens evolúció szép példájaként. A növény fehérjeemésztő enzimeket termel, így dolgozza fel a csapdába esett rovarokat. Ennek ellenére egy szárnyatlan légyfaj idehelyezi a petéit, s lárvái a kancsókban fejlődnek. Apró hexamer virágai tőkocsányon fejlődnek, pártájuk nincs, termőleveleik szabadok.

*Cunoniaceae* (320). Elsősorban a déli félgömb trópusi és szubtrópusi területein honos 27 génusz tartozik ide, ebből 15 jelenik meg Tasmania szigetén, míg Afrikában összesen két fajt találunk csak. Fásszárúak, többnyire örökzöldek, kevés közöttük a lombhullató. Leveleik épek, vagy szárnyasan vagy tenyeresen összetettek. Virágaik aprók, többnyire fürtös virágzatba egyesülnek, a porzók hosszan kilógnak belőlük. A *Cunonia* a diszjunkt elterjedés szép példája: 22(–24) faj Új-Kaledónia endemizmusa, de egy elszakadt tőlük a távoli Dél-Afrikába (*C. capensis*, 10.78g ábra). Linné csak




**10.78 ábra. a:** *Connarus lambertii* (Belize, J. Meerman, CC BY-NC), b: *Oxalis pes-caprae* (Dél-Afrika), **c:** *O. obtusa* (Dél-Afrika), **d:** *Averrhoa carambola,* **e:** *Biophytum sensitivum,* **f:** *Cephalotus follicularis* (Ny-Ausztrália, J. Santore, CC BY-NC), **g:** *Cunonia capensis* (Dél-Afrika), **h:** *Pterophylla racemosa* (Új-Zéland, Kalapos T.), **i:** *Brunellia sibundoya* (Kolumbia, M.H. Schmidt, CC BY-NC-SA), **j:** *Elaeocarpus serratus* (India, Vinayaraj, CC BY-SA 3.0), **k:** *E. angustifolius* (Ausztrália, I. Becker, CC BY-NC), **l:** *Tetratheca hirsuta* (Ny-Ausztrália).

ezt az egy fajt ismerte/ismerhette. Jellegzetesek a hajtáscsúcsot körülölelő kanálszerű pálháik. Kétivarú virágai pillangókat és méheket vonzanak. A legnépesebb nemzetségek a *Weinmannia* (87), melynek géncentruma az Andok, és a belőle leválasztott *Pterophylla* (67), indopacifikus elterjedéssel. Új-Zéland egyik leggyakoribb fája a *P. racemosa* (10.78h ábra), míg a génusz legtöbb faja Madagaszkáron honos.

*Brunellia* (58). Amerikai elterjedésű taxon, legtöbb faja az Andokban él. Fás szárú, esetleg 30 m magasra megnövő, lapított ágú, páratlanul szárnyalt levelű növények (10.78i ábra). Sziromtalan virágaikban szabadok a termőlevelek. Termésük tüsző, magvaikon vörös hosszanti bordával. Főleg az erősen nedves hegyi és esőerdőkben fordulnak elő, termőterületük zsugorodása miatt veszélyeztetettek.

*Elaeocarpaceae* (780). Ázsia, Ausztrália és Amerika trópusain honos 12 nemzetség tartozik ide. Az *Elaeocarpus* (460) igen sok faja délkelet ázsiai. Örökzöld fák és cserjék, ép levelekkel, amelyek idővel megsárgulnak-vörösödnek. Bókoló virágaik fürtben állanak. A csészelevelek száma 4–9, a lebenyezett vagy rojtos szirmoké 3–6, porzó akár igen sok is lehet. Termésük általában kék vagy zöldes színű csontár. Az *E. serratus* (10.78j ábra) Sri Lanka és India meglehetős magasra (<60 m) növő szárazságtűrő fája. Termése különösen a szigetországban népszerű eledel, savanyítva fogyasztják, míg Nepálban inkább gyógynövényként tekintenek rá. Az egészen Ausztráliáig és Új-Kaledóniáig megtalálható *E. angustifolius* is magas fa, palánkos törzzsel. Termését (10.78k ábra) imafüzérbe fűzve a hinduk jól ismerik – elsősorban a teheneken átment, összeaszott példányokért fizettek sokat egykoron. Kék színét nem pigmentek, hanem a termés felületének finom vonalai gerjesztik. Amúgy nagy madarak és gyümölcsevő denevérek kedvencei. A *Tetratheca* (52) összes faja Ausztráliában él (10.78l ábra), általában kis területek bennszülöttjei, egymástól térben elkülönülve. Porzóik négy portoknegyedre (theca) válnak szét. Az *Aristotelia* (5) Ausztrália és Dél-Amerika közös génusza, nem nehéz kitalálni, kinek a tiszteletére kapta a nevet.

## *Celastrales (1282)*

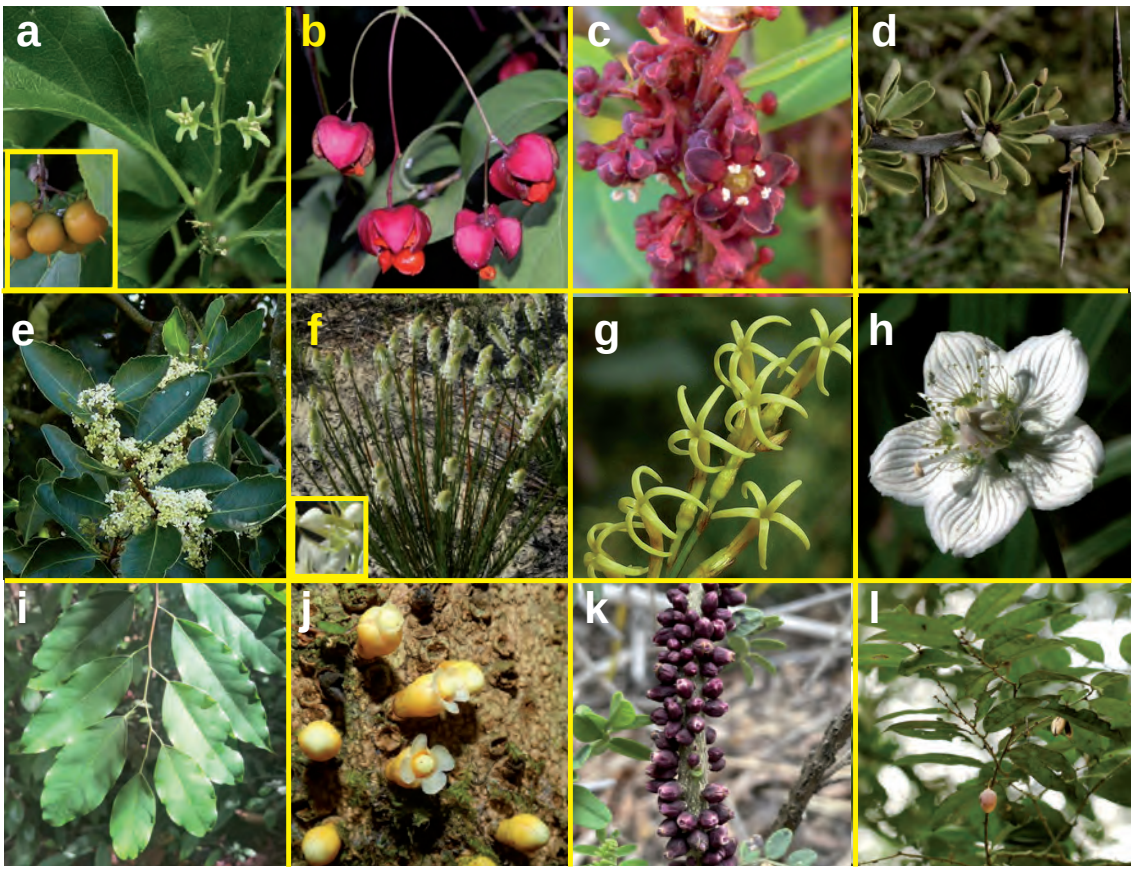
Alakgazdag, túlnyomórészt fásszárú taxonokat összefogó, fajszámban nagyon eltérő két klád esik ide. Elsősorban trópusi és szubtrópusi elterjedésűek, nagyon kevés faj jut át a hűvösebb területekre. Közös morfológiai sajátságuk kevés van, mint például a nektáriumok korongja, amihez hasonló a *Sapindales*-nél is van – és nyilván konvergens jelenség.

*Celastraceae* (kecskerágófélék, 1280). A nemzetségek száma vitatott, 100 körül van, nagy részükről mifelénk alig hallani. Kevés lágyszárú és lián is van közöttük. Virágaik kicsik, négy-öt tagúak, különféle típusú virágzatokba tömörülnek. Termésük többnyire tok, a magon köpenyt (arillus) vagy szárnyat találhatunk. A mérsékelt övben négy nemzetség képviselteti magát pár fajjal: a névadó *Celastrus* (41) Észak-Amerikában és Ázsiában (*C. orbicularis*, 10.79a ábra). Az *Euonymus* (kecskerágó, 182/2) génusz az óvilágban terjedt el, főleg Kínában. Termésük színes, felhasadva láthatóvá válik az ugyancsak színes magjuk (10.79b ábra). Nem csoda, hogy sok állatfaj kedvencei. Sok fajuk lombozata ősszel színesre vált, és vannak közöttük örökzöldek is. A *Maytenus* (34) Amerikában déli irányban jut el hűvösebb tájakra, egészen a Tűzföldig (*M. magellanica*, 10.79c ábra). A *Gymnosporia* (128) az óvilági trópusok nemzetsége, kétlaki félcserjék, cserjék vagy fák. Erősen tövisesek (10.79d ábra), termésük tok, magjuk arillust visel. Nevük arra utal, hogy a kecskerágóhoz hasonlóan magjuk csupasznak tűnik a felnyíló termésben. A *Cassine* három faja Dél-Afrikában honos. A *C. peragua* (10.79e ábra) egy kis termetű, bőven és illatosan virágzó örökzöld fa, lehulló kérge alatt feltűnő sáfrányszínű törzzsel. Ausztrália több génuszt is magáénak mondhat, mint például a *Stackhousia* (16), amelyben egyévesek és félcserjék (10.79f ábra) egyaránt vannak, hosszú végálló fürtös virágzattal, benne fehéres-sárgás ötszirmú virágokkal. Hasonló hozzá a *Tripterococcus brunonis* (10.79g ábra) – a faj és génusz neve is Endlichertől (10.9 cédula) származik, aki nyilvánvalóan hármas szárnyat viselő termésre utalt. A *Parnassia* (56/1) fajok lágyszárúak, virágaikban mirigyes sztaminódiumok tűnnek fel (10.79h ábra). Az északi félgömb hűvös-hideg területein élnek, a többség Kínában, de pár faj eljut Szumátrára vagy Floridába is. A botanikusok sokszor külön egygénuszos linnéi családnak tekintik – ez nem mond ellent sok molekuláris értékelésnek (elsősorban kloroplasziszgenom alapján), mert a többi *Celastraceae* testvércsoportjaként jelentkeznek. Ugyanakkor más alapon (riboszomális DNS) már megbontják azok monofiletikusságát – célszerű tehát együtt kezelni őket.

*Lepidobotryaceae* (2). Kétlaki fák, ép, két sorban álló levelekkel, apró, sűrű virágzatban tömörült szabadszirmú virágokkal. Egyik fajuk afrikai (*Lepidobotrys staudtii*), a másik pedig trópusi amerikai (*Ruptiliocarpon caracolito,* 10.79i ábra). Ez utóbbi fajneve onnan ered, hogy endocarpiuma csigaházra emlékeztet. Közép-Amerika lakói régóta ismerik ezt a 40 méter magasra is megnövő fát („csigacédrus"), de a botanika hivatalosan csak 1993 óta tud róla.

## *Apodanthaceae (12)*

A korábbi (mitokondriális) molekuláris filogenetikai vizsgálatok alapján valahol a *Cucurbitales* kládon keresték a helyüket. Most már a malvid kládon, a nagy *Malpighiales* közelében találjuk. A bizonytalanság oka egyértelmű: fás növények (*Salicaceae,*




**10.79 ábra. a:** *Celastrus orbicularis*, **b:** *Euonymus sachalinensis,* **c:** *Maytenus magellanica* (Argentína, san_tiago, CC BY-NC), **d:** *Gymnosporia capitata* (Dél-Afrika), **e:** *Cassine peragua* (Dél-Afrika), **f:** *Stackhousia monogyna* (Ny-Ausztrália), **g:** *Tripterococcus brunonis* (Ny-Ausztrália), **h:** *Parnassia palustris*, **i:** *Ruptiliocarpon caracolito* (Costa Rica, E.C. Madrigal, CC BY), **j:** *Apodanthes casearіae* (Panama, K. Squires, CC BY), **k:** *Pilostyles berteroi* (Chile, P. Arana, CC BY-NC), **l:** *Hua gaboni* (Kongó, B. Wursten, CC BY-NC).

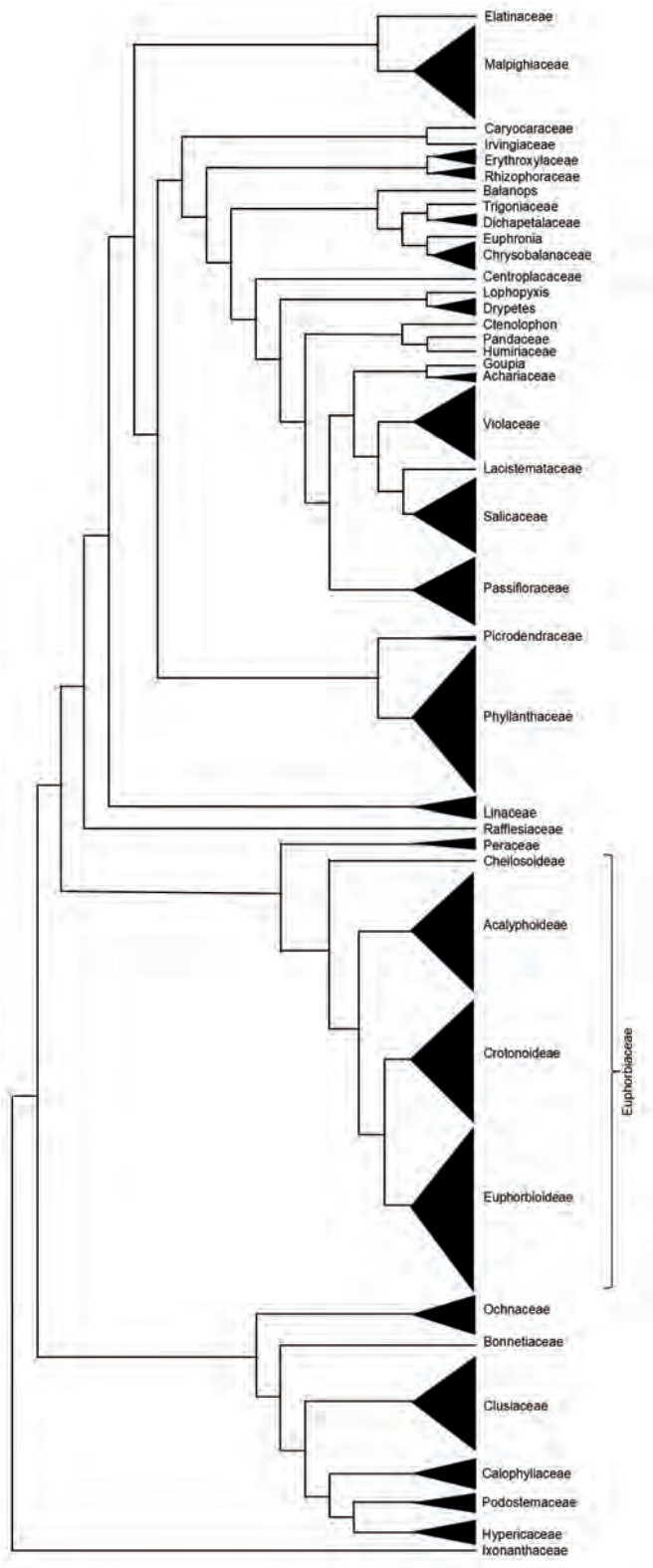
*Fabaceae*) törzsében élő, redukált genomú endoparazitákról van szó, amelyben a gazda génjei is megjelennek. Kloroplasztiszaik nincsenek, vagy erősen redukáltak, és csak 5–6 gént tartalmaznak. Testük fonalszerű, csupán a gazda törzséből kibújó, apró virágaik árulják el jelenlétüket. Ezek a virágok néha teljesen elfedik a gazdanövény ágát. Egy termésben igen sok, 1 mm-nél is kisebb apró mag képződik. Az *Apodanthes* (10.79j ábra) egyetlen faja trópusi amerikai, a többi fajt magába foglaló *Pilostyles* (10.79k ábra) áreája erősen szaggatott, Amerikában, Afrikában, és Ausztráliában, egy fajjal még Törökországban és Iránban is (*P. haussknechtii*). Virágaik egyivarúak, a két nem ritkán jelenik meg ugyanazon a gazdanövényen.

### *Huaceae (4)*

A egyik legkisebb klád a zárvatermők 9.6 ábrán látható kladogramján, a *Malpighiales* testvércsoportja (abba talán be is olvasztható). Két génusz (*Hua* és *Afrostyrax*) egy, illetve három faja esik ide, mind Közép-Afrikából. Fák, cserjék vagy liánok, erős fokhagymaillattal. Leveleik épek, két sorban állanak, virágaik kétivarúak, sugaras szimmetriával. Csészelevél és szirom 4 vagy 5. Egy körben álló porzóiból kétszer annyi van, mint sziromlevélből. Termésük tok (*Hua*) vagy csontár (*Afrostyrax*), egy maggal. A *H. gaboni* (10.79l ábra) gyógynövényként ismert.

### *Malpighiales (18.684)*

A taxonómus – akár tradicionális, akár kladista – „rémálma" ez a csoport. Összetétele eddig a plasztisz rbcL- és atpB-szekvenciák alapján alakulgatott így vagy úgy, de mára a sejtmagbeli DNS bevonása sok régi problémát tisztázott. Általános alaktani jellemzést adni róla szinte lehetetlen, bár sokuknál a virág egyöntetűen három termőlevelet tartalmaz, és más apróbb egyezések is mutatkoznak. Mindenesetre a morfológiai változatosság igen nagy: van itt sok kis virágú fa, nagy virágú egyéves és még nagyobb virágú trópusi holoparazita egyaránt. Sok korábbi linnéi család esik ide, s főleg ezek adják a tárgyalás alapját képező 39 belső kládot (10.80 ábra). Az eddigiekhez hasonlóan a kládok




**10.80 ábra.** A *Malpighiales* kondenzált kladogramja, melyben az elágazások mintázata Zuntini et al. (2024) eredményein alapszik.

fajszáma rendkívül ingadozó. Meg kell jegyezzük azonban, hogy az eudicoton belül itt van a legtöbb kis támogatottságú elágazás (négy helyen 50% alatt, Zuntini et al. 2022, Supp. Fig. 4), így nem lesz meglepő, ha a közeljövőben újra át kell rajzolnunk a *Malpighiales* kladogramját.

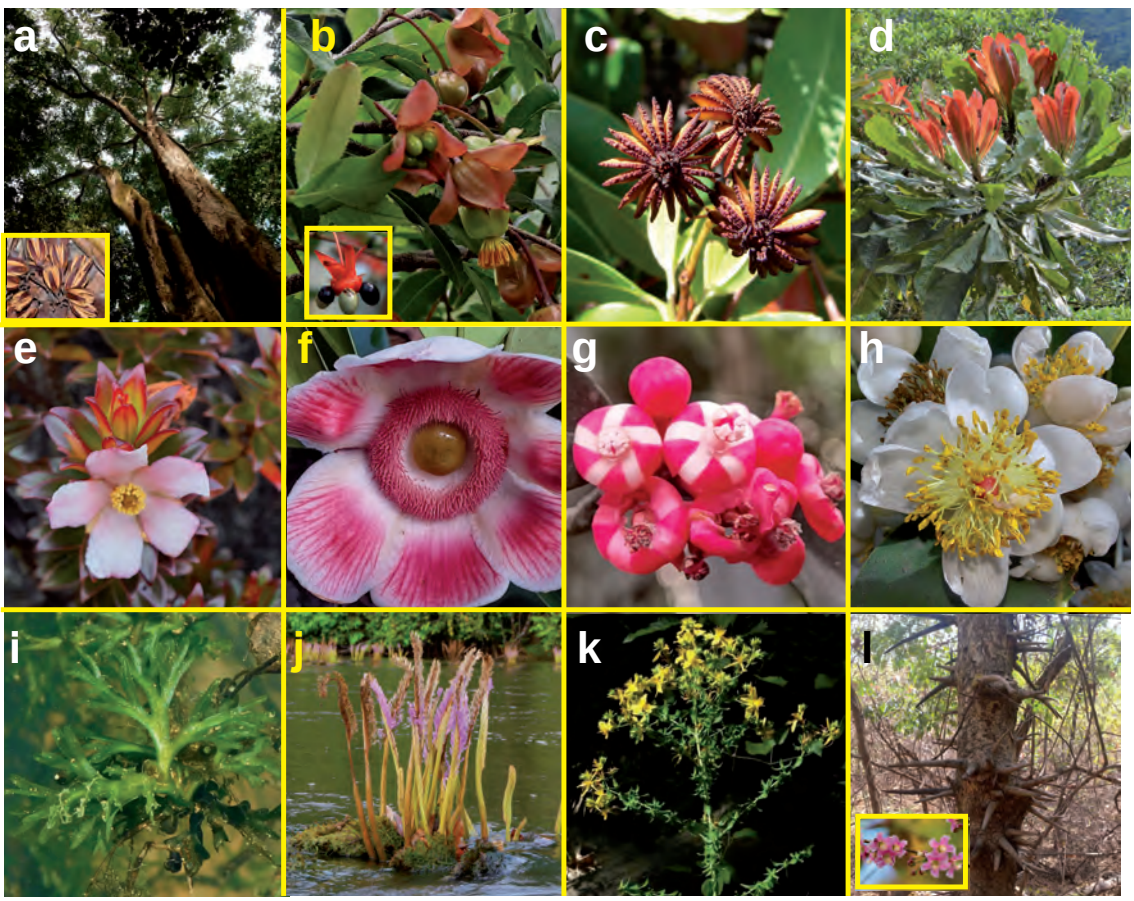
*Ixonanthaceae* (19). Ez az alapi helyzetben lévő kis csoport öt nemzetségbe sorolt, pántrópusi elterjedésű fákat összesít. Mindegyik örökzöld, széles, ép levelű növény, kétivarú, aktinomorf, kis méretű virágokkal, melyekben 5 az alapszám. Termésük a rekeszek mentén felnyíló tok. Bár többségük termetes fává nő (pl. *Ixonanthes reticulata*, 10.81a ábra), felhasználásukról nincs adat.

*Ochnaceae* (640). Egy csaknem 100%-os támogatottságú belső klád (10.80 ábra) alapi helyzetében lévő taxon, 33 pántrópusi nemzetséggel. Cserjék és fák, ritkán lágyszárúak. Sűrűn álló leveleik fényesek, bőrneműek, általában pálhásak. Csészelevél 3–5, szirom 3–8, porzó 1-sok. A virágokban nem fejlődik nektár, így is poszméhek a fő beporzók. A virág evolúciójában a kládon belül kétszer is megfigyelhető visszafordulás az aktinomorf állapotba, illetve a termés esetében az apokarpiába. Termésük amúgy igen sokféle lehet. A *Sauvagesia* nemzetségben a virág egyedfejlődése során megy át aktinomorfból kétoldali szimmetriába. Az *Ochna* (79) elsősorban afrikai, kisebb részben délkelet-ázsiai elterjedésű. A délafrikai *O. serrulata* (10.81b ábra) sárga szirmai hamar lehullanak, az öt csészelevél termőre forduláskor skarlátvörössé válik, a mag először zöld, majd megfeketedik. Dekoratív megjelenése miatt sokfelé ültetik a trópusi országokban, de állati (főleg madár-) terjesztéssel könnyen kiszabadul a kertekből és nemkívánatos özönnövénnyé válik. Az *Ouratea* (295) fajgazdag nemzetsége elsősorban Brazíliában honos, ebből választották le az afrikai *Campylospermum*-ot (53). Elsősorban a népi gyógyászatban jönnek számításba. A *Medusagyne oppositifolia* (10.81c ábra) a Seychelles-szigetek egyikének (Mahé) endemizmusa, a világ egyik legritkább fája. Már kihaltnak vélték, mire 1970-ben csak ráakadtak néhány példányára. Bár nevét a jellegzetes alakú termőtájról kapta, de maga a felnyíló termés is medúzára emlékeztet. A közép-afrikai *Lophira* (2) vörösbarna, igen kemény és ellenálló, a vízben elmerülő fájáról nevezetes. Levelei a 25

cm-t is elérik, amit azonban messze túlszárnyal a dél-amerikai *Cespedesia spathulata* (10.81d ábra) rozettában álló, méteres leveleivel.

*Bonnetiaceae* (36). Két nemzetsége dél-amerikai-kubai, egy pedig tőlük távol, Indokínában és Indonéziában honos. Cserjék és kisebb fák, hosszú, kihegyezett rügyekkel, sűrűn álló örökzöld levelekkel. Fájukban sárga vagy fehér színű gyantás váladék képződik. Virágaik sugarasak, 5–5 csészelevéllel és szirommal, sok porzóval. Termésük sokmagvú tok. A *Bonnetia roraimae* (10.81e ábra) a venezuelai szigethegyek (tepuik, 9.25 cédula) egyik jellegzetes növénye.

*Clusiaceae* (930). Főleg örökzöld trópusi fák, cserjék, liánok és epifitonok, 13 génuszban. Szárukban, leveleikben és a termésekben fehér vagy sárga tejnedv fejlődik. Leveleik átellenesek, vastagok, esetleg pozsgásak, ép szélűek. Virágaikban szabadok a csésze– és sziromlevelek, számuk változó, csakúgy mint a porzóké (4 – sok száz). Termésük leggyakrabban tok. A *Clusia* (326) neotrópusi nemzetség, de megvan Madagaszkáron és Új-Kaledónián is. A *C. grandiflora* (10.81f ábra) hatalmas, 15 cm átmérőjű virágaival tűnik ki, amelyekben darazsak is fészket építhetnek. Egyes amazóniai fajok arról ismertek, hogy a beporzó méheket szokatlan módon gyantaszerű anyaggal jutalmazzák, amit a rovarok fészkük építésnél használnak fel. Ez az anyag a termős virágokban megmaradó staminódiumokban fejlődik. Ahol ilyesmi nincs, a virágokat pollennel táplálkozó bogarak porozzák be. A guyanai *C. blattophila* beporzói csótányok, melyeket a virágban termelődő feromonok csalogatnak. Több faj epifitonként kezd növekedni, majd a *Ficus*-okhoz hasonlóan hosszú gyökereket fejleszt, teljesen belepi, el is pusztítja a támaszként használt fákat. A legtöbb fajt, többségében kétlakiakat, a trópusi *Garcinia* (425) nemzetségben találjuk. Termésük nagy bogyó, ami néhány fajnál fogyasztható is – ebből a szempontból a *G. mangostana* (mangosztán) a legnevezetesebb. Több faj magjából fűszereket is előállítanak. A *G. gummi-gutta* egy ideig




**10.81 ábra. a:** *Ixonanthes reticulata* (Szingapur, S. Chong, termés: Malajzia, tansh91, CC BY-NC), **b:** *Ochna serrulata* (Dél-Afrika), termés: C.T. Johansson, CC BY 3.0), **c:** *Medusagyne oppositifolia* (Seychelles, J. Hardcastle, CC BY), **d:** *Cespedesia spathulata* (Kolumbia, P. Zika, CC BY-NC), **e:** *Bonnetia roraimae* (Venezuela, J.P. Souza, CC BY-NC), **f:** *Clusia grandiflora* (Brazília, J.P. Souza, CC BY-NC), **g:** *Symphonia globulifera* (Costa Rica, E.C. Madrigal, CC BY), **h:** *Calophyllum inophyllum* (India, R. Shenai jr., CC BY), **i:** *Podostemum ceratophyllum* (North Carolina, M.J. Papay, CC BY), **j:** *Mourera fluviatilis* (Francia Guyana, V. Rufray, CC BY-NC), **k:** *Hypericum perforatum*, **l:** *Cratoxylum formosum* (Thaiföld, U. Pummarin, virág: F. Botial-Jarvis, CC BY-NC).

étvágy- és súlycsökkentőként volt népszerű, de túl sok a mellékhatása. A szép nevű – és virágú – *Symphonia* (16) csaknem minden faja Madagaszkár endemizmusa, kivéve a *S. globulifera*-t (10.81g ábra), ami Afrikában és Dél-Amerikában is megvan – valószínűleg nagy távolságú terjedés eredményeképpen. Sokféle módon hasznosítják (bútorfa, gyógyszer, dísz). A *Platonia insignis* egy 40 m magasra is megnövő, kúpos koronájú fa nagy méretű, a papajára emlékeztető terméssel. Termesztik, elsősorban Brazília Pará államában.

*Calophyllaceae* (460). Trópusi fák, ép levelekkel, az előző klád fajait idéző virágokkal. Abban is megegyeznek velük, hogy fájuk színes vagy színtelen tejnedvet tartalmaz. A génuszok száma 16. A *Calophyllum* (200) leveleiben az erek gyantajáratokkal váltakoznak. Termésük kívül húsos csontár, egy nagy maggal. A *C. inophyllum* (10.81h ábra) az óvilági trópusok tengerparti zónájában honos, 30 m magasra is megnövő fa. Rokonaival együtt ősidők óta használják csónak- és hajóépítésre. Magvaiból Polinéziában olajat sajtolnak. A *Caraipa* (44) dél-amerikai génusz. Váltakozó állású leveleikben a harmadlagos erek merőlegesek a másodlagosakra, porzóik nagy mirigyet viselnek. A mirigyek funkciója illatanyagok kiválasztása.

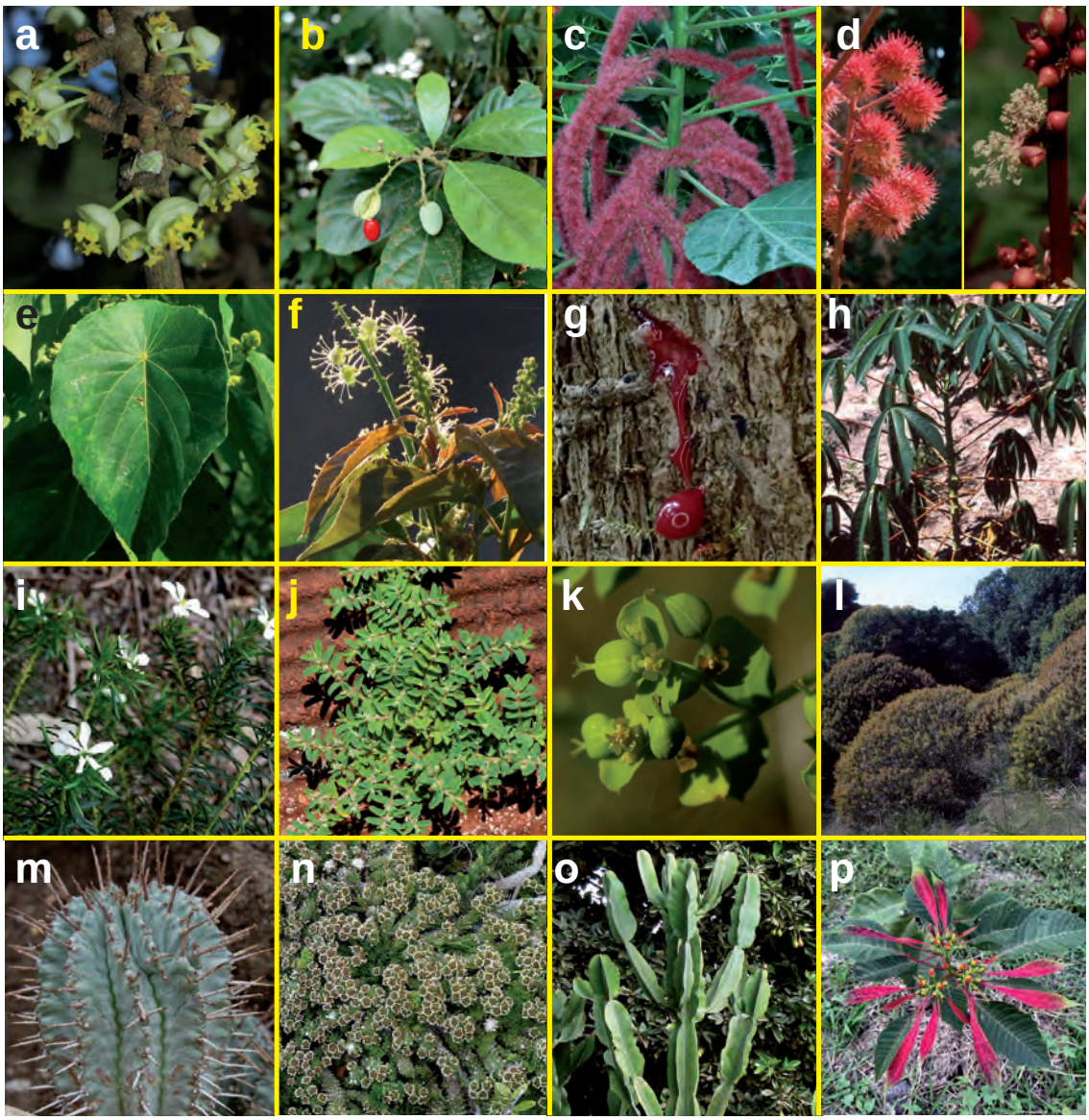
*Podostemaceae* (365). Mintegy 50 génuszt különítenek el ebben a – nálunk nem közismert – csoportban. Pedig igencsak érdekes társaság. Lágyszárúak, kivétel nélkül gyors folyású vizekben élnek, sziklákra tapadva bevonatot alkotnak (10.81i ábra) a trópusokon és a meleg mérsékelt övben. Első ránézésre leginkább mohákra, sőt, villásan elágazó algák telepeire emlékeztetnek. Számos fajuk elterjedése csak egy-egy folyóra vagy éppen egy vízesésre korlátozódik, így erősen veszélyeztetettek. A csapadékos évszakban alámerülten élnek, a száraz(ab)ban kiemelkednek (10.81j ábra), virágzanak és termést hoznak. Egyes fajaik viszont víz alatt virágzanak és önbeporzók. Virágzataik a gyökerekből fejlődő járulékos hajtásokon jelennek meg. Virágaikat a fajok egy részénél apró, hártyaszerű spáta (spathella) védelmezi. A lepellevelek hiányozhatnak is, porzó 1–sok, a termés tok. Morfológiai rendszerük elsősorban a fotoszintetizáló gyökérzet (!) felépítésén alapszik. Alaktanilag a molekuláris alapon bizonyítottan legközelebbi rokonaiktól, az orbáncfűféléktől is jelentősen eltérnek. Mintegy 60 millió évvel ezelőtt váltak el tőlük, s ezt követően kimutathatóan gyors változásokon mentek keresztül. A megnövekedett mutációs ráta az UV-sugárzás által elősegített nagyobb AT-tartalomban nyílvánul meg, s ennek hátterében az élőhelyváltás lehetett a legfontosabb tényező.

*Hypericaceae* (orbáncfűfélék, 600). Nyolc nemzetségük van, világszerte elterjedtek, bár Afrika, Ausztrália és Ázsia nagy területeiről hiányoznak. Kisebb fák, cserjék vagy lágyszárúak. Gyakoriak az olajtartók, amelyek a leveleken és a hajtás más részein is áttetsző pontokként tűnnek fel. Sugaras virágaik alapszáma 4 vagy 5 (ritkán 3), a sziromlevelek gyakorta megcsavarodottak, a porzók számosak, öt falkába tömörülnek. Beporzóik rovarok. Termésük tok, benne igen sok fekete maggal, vagy bogyó. A fajok döntő többsége a *Hypericum*-ba (511/9) tartozik. Az orbáncfüveknek kétféle mirigyük van, fekete, illetve fehér színnel, a bennük termelődő anyagok a növényevők elriasztásának hatékony eszközei. Virágaik, két faj kivételével, sárgák, annak minden árnyalatával. Több fajt ősidők óta gyógynövényként tartanak számon, Európában elsősorban a *H. perforatum*-ot (10.81k ábra) és a dél-kelet európai *H. calycinum*-ot, mely utóbbi – nagy virága miatt – a kertészek figyelmét is felkeltette. Az ázsiai *Cratoxylum* (7) fajok fája igen kemény, de leginkább faszenet állítanak elő belőle. A *C. formosum* (10.81l ábra) biztosan nem a fára mászó gyerekek kedvence: törzséből riasztóan hosszú, erős tövisek meredeznek, éles „ellentétben" enyhe rózsaszínes virágaival. A közép-afrikai *Harungana* három faja a magas hegységek növénye, erdőirtás után elsőként megjelenő, azaz pionír növény. Vörös tejnedvet tartalmaznak, ami a néphit szerint vérzéscsökkentő hatású.

*Peraceae* (104). A második, 100%-os támogatottságú nagy klád alapi helyzetében találjuk ezt a kis csoportot, amit korábban összevontan kezeltek testvérével, az *Euphorbiaceae*-vel. Génuszaik száma öt. Pántrópusi elterjedésű fák és cserjék, de Ausztráliában és Óceániában hiányzanak. Egy- vagy kétlakiak, váltakozó állású, sokszor kétsoros levelekkel. Virágaik kicsik, sugarasak, a levelek hónaljában fejlődő kötegekben vagy bugában állanak. A virágtagok száma nemzetségenként változó. Az amerikai *Pera* (32) csupasz virágait színes fellevelek élénkítik (10.82a ábra). Porzós virágaikat (5–15 porzó) redukálódott termős virágok veszik körül.

*Euphorbiaceae* (kutyatejfélék, 6700). Igen fajgazdag klád, 210 nemzetséggel, melyek közül a névadó génusz önmagában is több mint 2000 fajt számlál. Alaktanilag igen változatos fák, cserjék, liánok és lágyszárúak tartoznak ide – sokuk erősen pozsgás, kaktuszszerű. A hideg égövet kivéve mindenütt előfordulnak. Leveleik változékonyak, akár ugyanazon az ágon is. Virágaik egyivarúak, többnyire erősen redukáltak (a párta ritka, inkább csak csészeleveleik vannak, összesen 2–6). A növény egy- vagy kétlaki is lehet. A hím virágban a porzók száma 1–10 vagy nagyon sok. A rovarbeporzás elsődleges, de a szélbeporzás is jelentős egyes csoportokban. A termő három levélből nőtt össze, érés után szétesik. A mag jellegzetessége egy párnaszerű duzzanat, a karunkula, amely olajtartalmú testté (elaioszóma) alakulhat – a magot hangyák terjesztik. Négy belső csoportját emeljük ki (10.80 ábra). A *Cheilosoideae* hét faja alkotja az első leágazást. Náluk hiányzik a karunkula. A *Cheilosa montana* egy 35 m magasra is

megnövő fa DK-Ázsia hegyvidékeiből. Virágai alig 3 mm-esek, de ezekből tízszer akkora, ehető termés fejlődik. Hat faj a *Neoscortechinia* nemzetségbe tartozik, mindannyian a maláj szigetvilágból származnak (10.82b ábra). Az *Acalyphoideae* klád növényeiről sokáig úgy vélték, hogy – az utána következőkkel ellentétben – nem találunk bennük tejnedvet. Egy friss anatómiai vizsgálat azonban kimutatta, hogy igenis vannak bennük tejcsövek és kevéssé feltűnő tejnedvet is fejlesztenek. Az *Acalypha* (439) az *Euphorbiaceae* harmadik legnagyobb génusza. Nagyrészt trópusiak, 60% amerikai, 30% afrikai. A legismertebb fajuk, az *A. hispida* (10.82c ábra), viszont bizonytalan, talán ázsiai eredetű. Csaknem 4 méterre is megnövő cserje, bíborvörös, hosszú füzérben csoportosuló apró, női virágokkal. Porzós egyedei ismeretlenek, a növényt így csak vegetatívan lehet szaporítani. Az afrikai *A. bipartita* emberi és állati fogyasztásra is egyaránt alkalmas. A szélbeporzás általános a nemzetségben, amit a kicsiny, finoman barázdált pollenszemek és a rojtos bibe is mutat. Hasonlóan szélbeporzású a jelentéktelen virágú *Mercurialis* (szélfű, 10/3), az óvilág mérsékelt




**10.82 ábra. a:** *Pera arborea* (Kolumbia, Apipa, CC BY-NC), **b:** *Neoscortechinia sumatrensis* (Malajzia, H.P. Lim, CC BY-NC), **c:** *Acalypha hispida*, **d:** *Ricinus communis*, **e:** *Macaranga tanarius* (Tajvan), **f:** *Croton tiglium* (Tajvan, leaf0605, CC0), **g:** *C. lechleri* (Ecuador, Sternberg Museum, CC BY-NC-ND), **h:** *Manihot esculenta* (Brazília), **i:** *Ricinocarpos tuberculatus* (Ny-Ausztrália), **j:** *Euphorbia maculata*, **k:** *E. seguieriana*, **l:** *E. dendroides* (Szardínia), **m:** *E. horrida* (id. Papp L.), **n:** *E. caput-medusae* (Dél-Afrika), **o:** *E. ampliphylla* (Etiópia, M. Grandis, CC BY-NC), **p:** *E. pulcherrima* (Mexikó, D. Ris, CC BY-NC).

övéből. Az afrikai-mediterrán eredetű, akár 12 m magasra megnövő *Ricinus communis* (10.82d ábra) esetében is működik a szélbeporzás, de rovar-, sőt önbeporzás is gyakori. Ez utóbbi esetben a pollen ugyanazon egyedről, de másik virágból származik. A ricinus (hízott kullancsra emlékeztető) magja igen sok (akár 60%) olajat tartalmaz, melynek számos felhasználási területe van – legkevésbé a gyógyászatban. A *Macaranga* (303) tipikus paleotrópusi, fás szárú nemzetség. Nagy leveleik sokszor pajzs alakúak. Üreges szárukban *Crematogaster* (503. old.) hangyákat látnak vendégül, amelyek elriasztják a növényevő rovarokat. Sok faj termése tövises. Az indokínai-ausztrál *M. tanarius* (10.82e ábra) is megnő 12 méterre; kérgét bőrcserzésre használják. A *Crotonoideae* növényeiben jól megfigyelhető hosszú tejedények vannak. Virágaikban száznál több porzó is kifejlődhet, a pollen poliporát, a bibeszál elágazó – ez is elsősorban szélbeporzást jelez. A legtöbb fajt a *Croton* (1150) nemzetségben találjuk. Lágyszárúak, cserjék és fák egyaránt, trópusi-szubtrópusi elterjedésűek, főleg szárazabb éghajlaton. Diverzitási centrumuk Brazília, Mexikó és Madagaszkár. Nevük ugyanúgy a kullancsra emlékeztető magra utal, mint a ricinusé. Ahhoz hasonlóan, az ázsiai *C. tiglium* (10.82f ábra) „gyógyhatását" ma már túl erősnek tekintik, így lekerült a gyógynövények listájáról. A *C. lechleri* az amazóniai esőerdők fája, sűrű, vörös színű tejnedvet választ ki (10.82g ábra), amit sárkányvér néven régen alkalmaz a népi gyógyászat (sebekre, gyulladás ellen). Sokszor krotonnak nevezik a *Codiaeum* (17) kerti díszként elterjedt faját, az ausztrálázsiai *C. variegatum*-ot is. Fényes, kissé bőrnemű levelei igen változatos színekben pompáznak, talán ez az oka, hogy legalább 50 szinonima utal ugyanerre a fajra. Nevezetesek a trópusi haszonnövényeket adó *Hevea* (kaucsukfa, 10) és *Manihot* (manióka, 159) nemzetségei. A 43 m-t is elérő amazóniai *H. brasiliensis* levelei hármasak, egyivarú virágai külön virágzatban csoportosulnak. Három magot tartalmazó termései robbanásszerűen nyílnak fel. Sárga vagy fehér tejnedve a kéreg hosszú tejedényeiben fejlődik. Gumit készítenek belőle évezredek óta, ma leginkább Ázsiában termesztik, de jelentősége mára lecsökkent. A *M. esculenta* (10.82h ábra) viszont



**10.83 ábra.** *Euphorbia canariensis* (Tenerife).

ma is az egyik legfontosabb trópusi élelmiszernövény, sok keményítőt tartalmazó gumójáért kultiválják. Vad populációi Brazíliában honosak, ahol sok ezer évvel ezelőtt termesztésbe fogták. Az ausztráliai endemikus *Ricinocarpos* (30) viszonylag nagy, egyivarú virágaival tűnik ki (10.82i ábra) – s nem meglepő módon rovarok porozzák be. Az *Euphorbioideae* kládon a tejnedv nagy méretű sejtekben halmozódik fel, a pollen trikolporát. Az *Euphorbia* (kutyatej, 2030/19) kozmopolita elterjedésű génusz hatalmas vegetatív változatossága a kis egyévesektől a fatermetű, CAM-fotoszintézisű pozsgás fajokig terjed – s nem véletlenek a több génuszt javasló eddigi próbálkozások. Egységesek azonban a „virágot" tekintve, ami csak látszólagosan az, hiszen valójában egy erősen módosult virágzatról van szó (cyathium). Ezt öt fellevél övezi, melyek tövében nektármirigyeket és erősen redukált porzós virágokat láthatunk. Az egyetlen termős virág kis kocsányon emelkedik ki. Sok fajuk tejnedve tradicionális gyógyszer. Az egyévesek között bőven akadnak adventív, gyomtársulásokban felbukkanó fajok, a hazai flórában mindjárt három is (10.82j ábra). Jelentős az évelő lágyszárúak és a félcserjés fajok száma, a többi hazai faj életformája ilyen (pl. *E. seguieriana*, 10.82k ábra). Több fajukat dísznövényként ültetik, s ezek is elvadulhatnak. A cserjés-bokros megjelenésű kutyatejek klasszikus példája a mediterrán vidékek faja, az *E. dendroides* (10.82l ábra). A sivatagos-félsivatagos tájak kutyatejei rendszerint megtévesztésig hasonlóak a kaktuszokra, a konvergens evolúció szép példáiként. Ilyen a dél-afrikai, hosszú tövises *E. horrida* (10.82m ábra), és a Kanári-szigeteken állományalkotó *E. canariensis* (10.83 ábra). Fokföldön igen sok kutyatejfaj él, az *E. cauput-medusae* (10.82n ábra) egyike a bennszülötteknek, fás tövéből hosszan kitekeredő hajtásairól nevezetes. A pozsgás, de nem szúrós fajok közül a kelet-afrikai esőerdők 30 méternél is magasabbra növő fája, az *E. ampliphylla* (10.82o ábra) emelhető ki. A pozsgás fajok Amerikában nem jelentenek versenytársat a kaktuszok számára, hiszen egyetlenegy sem őshonos arrafelé. A kontinens persze nem nélkülözi a kutyatejeket, elég ha a közép-amerikai eredetű, piros fellevelű *E. pulcherrima*-t (10.82p ábra) említjük, ami karácsony felé közeledve bukkan fel egyre nagyobb mennyiségben a virágboltokban. Egykoron az aztékok is kultiválták, ma különösen az angolszász országokban népszerű, ahol poinsettia néven árusítják (vö. 10.22 cédula). A kelet-ázsiai fásszárú *Triadica* (3) magvaiból mérgező, ipari célú olajat állítanak elő. Nektárja viszont nem toxikus, és kiváló méz forrása. A *Hippomane* (3) génuszba tartozó *H. mancinella* egyik neve, „parti alma", csupán az almára emlékeztető termésére és tengerparti élőhelyére utal, a másik neve, a „halál almája" viszont annál inkább mutatja valódi jellegét. A fa minden szervében bőven termelődő tejnedv halálosan mérgező, az állítólag jóízű terméstől óva-

**10.22 cédula: Egy botanikus hadügyminiszter**

A *Poinsettia* név egykoron egy nemzetséget, ma „csupán" az *Euphorbia* egy szubgénuszát jelöli, ahova két tucat észak-amerikai kutyatejfélét sorol a tudomány. A skót R. Graham vélte úgy 1836-ban, hogy egy amerikai politikus, diplomata és utazó, a kalandos életű J. R. Poinsett (1779–1851) nevét köti egy új nemzetséghez, amibe az *E. pulcherrima*-t is elhelyezte. Poinsett meglehetős nyughatatlan ember volt, alig múlt 20 éves és már fél Európát bejárta, közben Bécsig is eljutott. Később hosszabb időt eltöltött Sándor cár vendégeként azt vizsgálva, hogy miként lehetne az orosz birodalomban gyapotot termeszteni – nemleges konklúzióval. Az uralkodó ennek ellenére marasztalta, Poinsett azonban inkább a Kaukázusba és az Oszmán Birodalomba ment, majd az amerikai-brit háború hírére utazott csak haza. Onnan Dél-Amerikába küldték, mint a Chilébe akkreditált első külföldi követet. Később képviselőnek választották, majd ő írta alá az első USA-mexikói egyezményt. 1837-ben az amerikai kormány hadügyminiszterének nevezték ki, s ezt a tisztséget négy évig be is töltötte. Felmerül persze a kérdés, ilyen életút mellett mi köze volt neki a kutyatejekhez? Nos, Poinsett mellesleg amatőr botanikus is volt, és mexikói útján figyelt fel az élénk színű növényre, amiből ő küldte haza az első példányokat. Ötlete annyira bevált, hogy ma már évente 70 millió tövet is eladnak belőle az USA-ban. De nem ő volt az első botanikus, aki erre a növényre rátalált – legelőször Humboldt és Bonpland (9.21 cédula) gyűjtötte 30 évvel korábban, s az ő példányaik alapján írták le a fajt. Arról nincs információm, hogy ma hány had- (vagy egyéb-) ügyminiszter hódol a scientia amabilisnek – valószínűleg egy sem.



**10.84 ábra.** *Hippomane mancinella* (Barbados, allentherush, CC BY-NC).

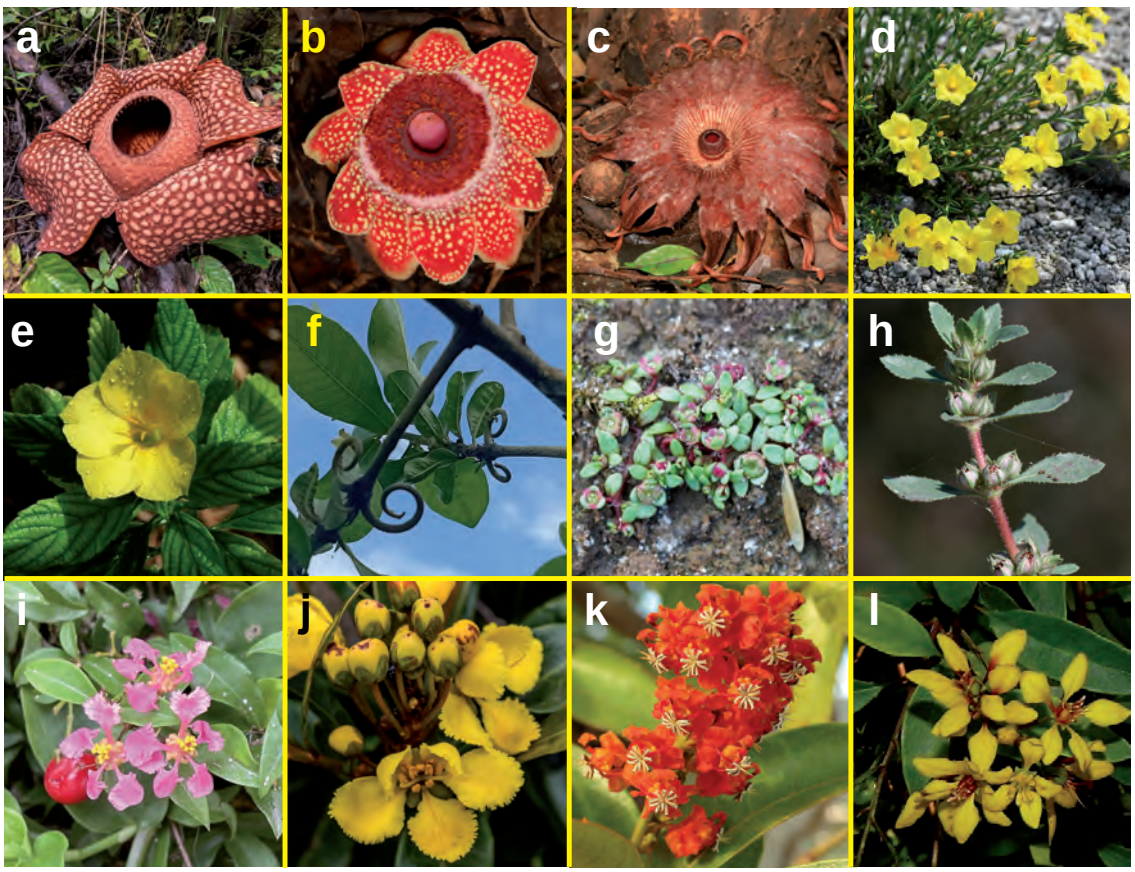
kodni kell. Esőben a fa alá állni nagyon nem tanácsos, hiszen néhány, a leveleket lemosó esőcsepp is súlyos bőrkiütéseket okozhat. A fa égetésekor keletkező füst vakságot idézhet elő. Számos karib-tengeri szigeten minden egyes fát feltűnően megjelölnek, így figyelmeztetve a turistákat a veszélyre (10.84 ábra).

*Rafflesiaceae* (46). Három délkelet-ázsiai holoparazita nemzetség tartozik ide. Mindig is sok fejtörést okoztak a taxonómusoknak, mert egész szervezetük élősködésre állt át, és csak szívógyökérből és egy nagy virágból állanak. Emiatt morfológiai alapon lehetetlen megállapítani, melyek is a legközelebbi rokonaik. Ebbe a csoportba soroltak más, hasonlóan „problematikus" élősködőket is, amelyekről mára kiderült, hogy filogenetikailag egészen máshova tartoznak (vö. *Hydnora, Cytinus, Apodanthes, Mitrastemon*). A tisztázás természetesen molekuláris alapon történt, de ez sem volt rutinfeladat. Az idetartozó növényeknek ugyanis egyáltalán nincsenek kloroplasztiszaik, genetikai állományukban szinte nyoma sincs a plasztiszgéneknek. A kezdetben nagyrészt ezekre alapozó értékelések tehát nem segíthettek. A mitokondriális és sejtmagban kódolt gének alapján kiderült, hogy a *Malpighiales*-be sorolhatók, valahova az *Euphorbiaceae* közelébe. Pontos helyük a kladogramon azonban ma sem teljesen egyértelmű, a 10.80 ábrán mutatott pozíciójuk támogatottsága sem nagyobb 50%-nál. Gazdanövényeik a *Tetrastigma* liánnemzetségből kerülnek ki, ez meglátszik a mitokondriális génállományukon is, amely tele van a gazdától HGT-vel átvett DNS-szakaszokkal. Sőt, a sejtmagban is van működő gazdagén. Minden faj kétlaki, a populációban gyakran jóval több a porzós, mint a termős virág. A két nem sokszor annyira izoláltan jelenik meg, hogy az embrió megtermékenyítés nélkül is kialakul (agamospermia). A növények rothadó hús erős szagát árasztják, ezzel a megporzó döglegyeket vonzzák magukhoz. Terméseik bogyószerűek, a húsos állományban rengeteg apró maggal – egy gyümölcsben akár negyedmillióval. Elsősorban emlősök terjesztik őket. A *Rafflesia* (38) virága öt nagy csészelebenyből áll, belül egy párta eredetű kúpos képződménnyel, alatta redukált koronával. A borneói-szumátrai *R. arnoldi* (10.85a ábra) tartja a legnagyobb virág világcsúcsát, egy 2019-ben lelt példány majdnem 120 cm-es átmérőjű volt, és 10 kilónál is többet nyomott. A legkisebbnek, a *R. baletei*-nek is 12 cm-es a virága. A *Sapria* (4) fajok a kontinensen élnek, tíz csészelevelük van, belül koronával, pártakúp nélkül. Nem nagyobbak 20 cm-nél. A *S. himalayana* (10.85b ábra) részletes genetikai vizsgálatával kimutatták, hogy egy átlagos eurosidhoz képest génjeinek 44%-át elveszítette, ugyanakkor az eddig ismert leghosszabb intronokat építette be génállományába. A hamadik génusz a *Rhizanthes* (4) még több, hegyes végű csészelevéllel, max 43 cm-es átmérővel. A Maláj-félszigeten, Szumátrán és Borneón egyaránt előforduló *R. lowii* (10.85c ábra) azzal a ritka képességel rendelkezik, hogy szabályozni tudja a virág belsejének hőmérsékletét. Ez mindig 7–9 fokkal magasabb a külső hőmérsékletnél, ezzel fokozva szagának rovarcsalogató hatását.

*Linaceae* (lenfélék, 280). Felfogástól függően 10–14 nemzetség tartozik ebbe a csoportba, mint ahogy az is

szemlélet kérdése – legalábbis a linnéi osztályozásokban –, hogy két családként kezeljék-e ezt a jól érzékelhetően két kládra váló taxont. Egyikük, a *Linoideae* döntően lágyszárúakat foglal magába, nagyon kevés benne a fás. Világszerte elterjedtek, bár Afrika és Ausztrálázsia jelentős részéről hiányoznak. Aktinomorf, általában öttagú virágaikban 5 termékeny porzó van, termésük tok. Gyakori a heterosztília: a virágok egy részében a porzó hosszú és a bibe rövid, másik részében fordítva. Ez a keresztbeporzást segíti elő. Itt van a legnagyobb nemzetség, maga a *Linum* (len, 195/8) rendszerint kék vagy sárga virágokkal, ritkán más színben. A *L. usitatissimum*-ot Mezopotámiában vonták művelésbe, valószínűleg a *L. bienne* domesztikálásával. Igen elterjedt haszonnövénnyé vált a mérsékelt övben. Többszörös hasznosítású; rostja, értékes olajtartalmú magja teszi jelentőssé. A *L. dolomiticum* egyike a kevés, csak nálunk előforduló növényfajoknak, megjelenésben igen közel áll a balkáni *L. elegans* (10.85d ábra) populációihoz. Egyetlenegy lenfaj, az afrikai *L. keniense* tetramer virágú, amiben az egyfajos *Rodiola* (*R. linoides,* csepplen, 1/1) génusszal megegyezik. A kevés fásszárúra példa az indokínai *Tirpitzia* (4) és a *Reinwardtia* (3, 10.85e ábra). A *Hugonioideae* klád mintegy hatvan faja pántrópusi elterjedésű fa, cserje vagy lián. Virágaik ugyancsak sugarasak, de porzóból tíz van, két körben és eltérő hosszúsággal, a termés pedig csonthéjas. A *Hugonia* (39) paleotrópusi nemzetség, benne a gyógyhatású *H. mystax* (10.85f ábra) nevű, Indiában honos fával. A Linné adta fajnevet a párosával álló, szabályosan pöndörödő tövisei indokolják (mystax = bajusz, latin).

*Elatinaceae* (látonyafélék, 54). Minden kontinensen megtalálhatók, kivéve az arktikus zónát és – érdekes módon – a legesősebb és legforróbb dél-amerikai és afrikai területeket. Nedves, ingadozó vízállású élőhelyeken, gyakran alámerülten élő, erősen specializálódott lágyszárúak (*Elatine*, 29/5, 10.85g ábra), de akadnak közöttük szárazabb helyeken élő félcserjés fajok is, mégpedig a másik génuszban (*Bergia,* 25, 10.85h ábra). Apró, sugaras, kétivarú virágaik alapszáma változó (2–6), porzó 1 vagy a csészelevelek




**10.85 ábra. a:** *Rafflesia arnoldi* (Indonézia, M. Wagner, CC BY-NC), **b:** *Sapria himalayana* (Kína, tuirnee, CC BY-NC), **c:** *Rhizanthes lowii* (Sarawak, H. Lam, CC BY-NC), **d:** *Linum elegans* (Görögország, J. Wirth, CC BY-NC), **e:** *Reinwardtia indica*, **f:** *Hugonia mystax* (India, muscicapa, CC BY-SA 4.0), **g:** *Elatine hexandra* (Németország, tobi123, CC BY-NC), **h:** *Bergia texana* (Mexikó, J.P. Rebman, CC BY-NC), **i:** *Malpighia emarginata* (suchihfen, CC BY-NC), **j:** *Acridocarpus natalitius* (Dél-Afrika, garahm_g, CC BY-NC), **k:** *Byrsonima crassifolia* (Mexikó, K. Schulz, CC BY-2.0). **l:** *Galphimia glauca.*

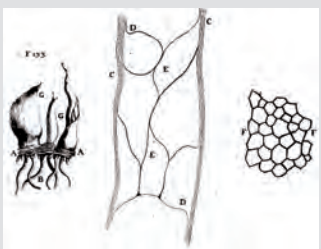
számának kétszerese. Igen gyakori náluk az önbeporzás. Toktermésükben számtalan, finoman mintázott, többé-kevésbé ívelt mag fejlődik. Időnként, különösen rizsföldeken, erősen elszaporodnak.

*Malpighiaceae* (1466). Az előző klád „nagy testvér”-csoportja (10.80 ábra), kb. 75 nemzetségben. Nagyrészt trópusiak, a fajok 90%-a amerikai, a többiek Afrikában a Szaharától délre, illetve Ázsiában a Himalájától délre honosak. Főleg fák, cserjék és liánok, kevés lágyszárúval. Leveleik épek, pálhásak, rendszerint átellenesek. Szőreik egysejtűek, kétágúak – ami erre a csoportra jellemző sajátság. Virágaik szerkezete meglehetősen egységes: tipikus az 5–5 csésze- és sziromlevél, a 10 porzó egy körben és a 3 termőlevél. Szimmetriájuk sugaras vagy enyhén zigomorf – ez utóbbi esetben a zászlószirom a virág 180°-os megfordulásának betudhatóan alulra kerül. Jellegzetes a sziromlevelek fűrészes-fogacskás széle és hosszú körme. Sok faj virága olajjal jutalmazza az odalátogató méheket. Az egységesség mellett a viszonylagos állandóság is igaz: kimutatták, hogy az olajfogyasztó beporzókkal való kapcsolatuk felelős a virág hosszú idejű változatlanságáért (stasis, 8. old.). A termés három részre esik szét, vagy pedig fel nem nyíló csonthéjas. Két fő kládot különböztethetünk meg. A *Malpighioideae* tartalmazza a fajok döntő többségét. A *Malpighia* (97, lásd 10.23 cédula) diverzitási centruma Közép-Amerika. Cserjék és alacsony fák, örökzöld levelekkel, magános v. ernyőben álló színes pártájú virágokkal, gyakran erős tövisekkel. A *M. emarginata* (barbadosi „cseresznye”, 10.85i ábra) termése nagy C-vitamin-tartalommal tűnik ki. Sokfelé, így Dél-Európában is termesztik. A legtöbb faj a *Heteropterys* (166) nemzetségben van, majdnem mind trópusi amerikai, egyikük viszont (*H. leona*) Afrikával közös. A kládot az óvilágban ennél sokkal jobban képviseli az *Acridocarpus* (34), főleg a trópusi Afrikában, de egy fajjal még Új-Kaledónián is. Virágaikon szépen látszik a kétoldali szimmetria (10.85j ábra). A másik klád a *Byrsonimoideae*, benne a névadó *Byrsonima* (158) brazíliai géncentrummal. A *B. crassifolia* (10.85k ábra) kicsiny, de erősen illatos és édes termése ehető, állatok számára is vonzó csemege. A *Galphimia* (26) a *Malpighia* anagrammája, igen hasonló hozzá megjelenésben és elterjedésben is. A *G. glauca* (10.85l ábra) gyakori dísznövény a trópusi országokban.

*Phyllanthaceae* (2101). Ebben a nagy csoportban mindenféle növekedési forma megtalálható, a fáktól a pozsgásokon és levéltelen, kladódiumos növényeken át egészen a víziekig. Többségük trópusi, de behatolnak a mérsékelt övbe is, különösen a déli félgömbön. Fajaikat sok forrás mindmáig a kutyatejfélék közé sorolja. Általános leírást nehéz adni róluk, minden alól vannak kivételek. Például az 58 génusz szinte mindegyike egyivarú virágokkal bír (kivétel az *Aporosa*), egy- vagy kétlaki. A virágok kis méretűek, sugarasak, csészelevél 3–8, sziromlevél 0 vagy 4–6, porzó 3–10, szabad vagy összenőtt. A virágzat általában a levelek hónaljában jelenik meg, míg az *Uapaca* (25) fajoknak pszeudanthiuma, azaz virágnak tűnő tömött virágzata van, fellevelekkel körülvéve (10.86a ábra). Számos fajnak egészen különleges a megporzásbiológiája (10.24 cédula). Minden termőlevélben két magkezdemény fejlődik. Termésük száraz és hasadó (schizocarpium), csontár vagy bogyó. Tejdnedvet nem, ragadós gyantát kevesen termelnek. Sok génuszra jellemző az ún. phyllantoid elágazás: a növény fő hajtásai határozatlan növekedésűek, legfeljebb pikkelyszerű levelek (cataphylllum) vannak rajtuk, míg a virágok és a levelek rövid oldalágakon jelennek meg (10.86b ábra). A *Phyllanthus* (226) neotrópusi elterjedésű nemzetség, a molekuláris

**10.23 cédula: Malpighi 4×**

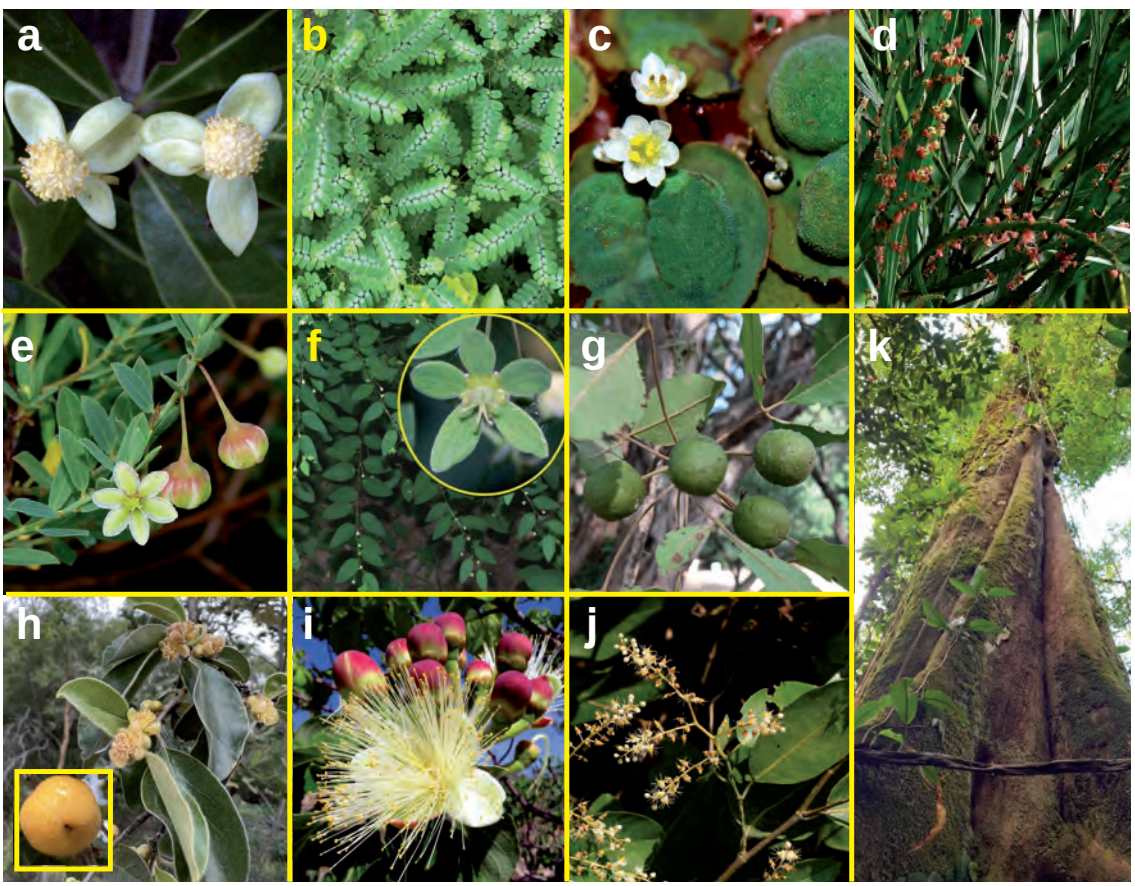
*Malpighiales, Malpighiaceae, Malpighioideae, Malpighia*… nyilván ismerősen cseng eme nevek sora a biológus szakot végzettek számára, noha nem feltétlenül az alapos botanikai stúdiumaik miatt. A nemzetség nevét, s ebből következően az egymásba ágyazódott taxonokét is, Linné fogadtatta el a tudományos világgal, M. Malpighi (1628-1694) itáliai tudós tiszteletére. Állatanatómiai ismereteinkben központi helyen vannak a vese alapegységei, a Malpighi testecskék és a Malpighi piramisok, vagy a rovarok kiválasztásában fontos Malpighi-edények – szintén a bolognai anatómus emlékét őrző elnevezések, félreérthetetlenül utalva széles körű zoológiai munkásságára. Ő azonban botanikusként is megállta a helyét, például a Malpighi gyűrűként említett kísérlettel. 1672-ben egy fa kérgét pár cm-es szélességben körbevágta s egy idő múlva azt tapasztalta, hogy a seb felett a kéreg megvastagszik – ezzel igazolva a háncsban történő tápanyagszállítást. Emellett alaposan megfigyelte a virágok nektáriumait és egyes növények csírázását és egyedfejlődését. A londoni Royal Society 1675–79-ben adta ki az *Anatome Plantarum* c. növényszervezettani összefoglaló művét. Az első kötet írja le a szár, a levél és a virág sajátosságait, a második kötetben – többek között – a magokról és a csíranövényekről, a gubacsokról, a szőrökről és tövisekről, a kacsokról és a gyökérről számol be. Részletes szervezettani ábráit részben mikroszkóp felhasználásával készítette, és 61 + 39 táblán tette közzé.



**10.24 cédula: A koevolúció újabb esete?**

A *Phyllanthus, Glochidion* és *Breynia* igen sok faját az *Epicephala* génuszba tartozó aknázómolyok nőstényei porozzák be, hosszú és szőrös pödörnyelveik segítségével. Közben azonban petéiket a magházba helyezik, és a kikelő hernyók a növény szöveteiből táplálkoznak. A növény „szerencséjére" a moly sokkal több virágot poroz be, mint amennyi petét lerak, így bőven maradnak érett magok is. A növény emellett védekezik is a túlzott peterakás ellen, és a túlterhelt virágokat leveti. A hím és a női virágoknak eltérő az illatanyaga, és a női virágok illata beporzás után meg is változhat – így elkerülve az újabb, fölösleges látogatók érkezését. Egyes esetekben a peték hónapokig ki sem kelnek, később a hernyók be is bábozódnak, és az imágó csak a tok felnyílása után szabadul ki. A rovarok is trükköznek, mert sok esetben a beporzás elmarad, de a pete mégis bekerül a virágba. Egy másik lepkenemzetség (*Deltophora*) esetében pedig megfigyelték, hogy szájszerveik erős váladéka meg tudja emészteni a virágporszem igen ellenálló sporopollenin falát. Ez egyedülálló az állatvilágban, hiszen az eddig megismert pollenfogyasztók a virágpor felületéhez kötött lipidekkel táplálkoznak, a beltartalmat pedig a pollen nyílásán keresztül érik el.

Sok lepkefaj egyetlen növényfajra specializálódott, és az is igaz, hogy számos növényfajnak egyetlen beporzója van. Ez felveti a növény-rovar koevolúció lehetőségét, aminek ellentmond az a tény, hogy az egy-az-egyhez kapcsolat nem általános, mert vannak egyáltalán nem válogatós lepkefajok és növényfajok is. Az is előfordul, hogy két gazda igen közeli rokon, de szimbionta lepkéik egyáltalán nem. Tehát a koevolúció mellett igen jelentős a gazdaváltás szerepe is – hiába, semmi sem olyan egyszerű az élővilágban (lásd még a 9.11 cédulát).




**10.86 ábra. a:** *Uapaca bojeri* (Madagaszkár, N. Hahn, CC BY-NC), **b:** *Phyllanthus niruri* (Argentína, iganciogarcia55, CC BY-NC), **c:** *P. fluitans* (Brazília, R.E. Llanos, CC BY-NC-SA), **d:** *P. angustifolius,* **e:** *Lysandra calycina* (Ny-Ausztrália), **f:** *Leptopus chinensis,* **g:** *Picrodendron baccatum* (Dominika, Jardin Botanico de Santiago, CC BY-NC), **h:** *Petalostigma pubescens* (Queensland, M. Alcorn, CC BY-NC), **i:** *Caryocar brasiliense* (Brazília, L. A. Santos, CC BY-NC), **j:** *Irvingia smithii* (Kongó, B. Wursten, CC BY-NC), **k:** *Anthodiscus chocoensis* (Costa Rica, L. Alvarez-Alcázar, CC BY-NC).

eredményeknek köszönhetően jóval kisebb, mint korábban. Ezt a véleményt nem mindenki osztja és megmarad az 1000-nél is nagyobb diverzitású, pántrópusi elterjedésű régi – nem monokladisztikus – taxonnál. A *P. niruri* (10.86b ábra) Texastól Argentináig honos, kőtörő tea elnevezését a neki tulajdonított vese- és epekő elleni gyógyhatásának köszönheti. Amazóniában honos a vízfelszínen lebegő, vörös gyökerű és vöröses levelű, kis termetű *P. fluitans* (10.86c ábra). Őshazáján kívül könnyen terjedő, tavakat beborító özönnövénnyé válhat. Egészen más megjelenésű a karibi *P. angustifolius* (10.86d ábra): nevével ellentétben a levéltelen, ellaposodott szára fotoszintetizál, és ez viseli a virágokat is. A génusz neve (levél+virág = phyllon+anthos, gör.) is erre a félreértésre utal – növényünk neve tehát duplán félrevezető. A *Lysiandra* (27) Ausztráliában honos, egyike a *Phyllanthus*-ból leválasztott nemzetségeknek. A *L. calycina* (10.86e ábra) egy kis termetű, erősen elágazó cserje, az egyetlen a génuszban, ami Sulawesi szigetén is él. Az *Andrachne* (21) egy nem túlzottan feltűnő képviselője megvan Európában is; az *A. telephioides* mediterránbéli előfordulása jelenti a *Phyllanthaceae* elterjedésének északi határát. A *Leptopus* (12) nemzetségből a *L. chinensis* (=*colchicus*, 10.86f ábra) honos a Kaukázusban is. Alacsony, kislevelű-kisvirágú, nem különösebben feltűnő cserje, mégis gyakori dísznövény.

*Picrodendraceae* (100). Fák és cserjék, 27 génuszban, főleg trópusi elterjedéssel, kevés fajjal É-Amerikában és Új-Zélandon. Új-Guinea és Ausztrália 10–10 endemikus nemzetséggel büszkélkedhet. Leveleik alakja és állása sokféle lehet, sugaras szimmetriájú virágaik egyivarúak, sziromtalanok, a növény egy- vagy kétlaki. Csészelevél és porzó 2–sok. A karibi térség növénye a *Picrodendron baccatum*, ami Linnét igencsak megtévesztette, mert a *Juglan*s (dió) génuszban talált neki helyet. Emellett talán az szól, hogy levelei hármasak, és csontáras termése van, de érdemes megnézni a 10.86g ábrát is. Virágai ugyanakkor magánosan állanak a levelek hónaljában, a porzósak 3, a termések négy lepellel. A *Petalostigma* (5) egyes fajait kininbogyónak nevezik, utalva feltételezett gyógyászati hatásukra. Narancsszínű termésük keserű ugyan, de kinint nem tartalmaz, ugyanakkor antibakteriális hatását már igazolták. A *P. pubescens* (10.86h ábra) Ausztrália és Új-Guinea közös faja, termése három lépésben terjed, legalábbis a nagyobbik „szigeten". A húsos, enyhén szőrös termés az emuk kedvence, szervezetüket elhagyva csak a fás endocarpium marad meg. Ez kiszáradva valósággal felrobban, s 2–3 méterre lövelli a magokat, amelyeket hangyák cipelnek tovább.

*Caryocaraceae* (25). Közép- és Dél-Amerika, valamint a Karib-térség fái, két nemzetségben. Leveleik örökzöldek, hármasak. Virágaik nagyok, rengeteg hosszú porzóval, amelyek közül a legbelsők staminódiummá redukálódtak (10.86i ábra). Beporzóik denevérek. Termésük nagy méretű, csonthéjas, benne bab alakú magokkal. A *Caryocar* (16) fajai fát, olajat és nyílmérget szolgáltatnak. Az *Anthodiscus* (10) egyedei magas termetűek, akár a 40 métert is elérik (10.86k ábra). Értékes fát szolgáltatnak, nagy állományaik estek a fejsze áldozatául, így védettségre szorulnak.

*Irvingiaceae* (10). Afrika és DK-Ázsia a hazája az idetartozó 3 nemzetségnek. Igen magas fák (<55 m), leveleik nagyok, párhuzamos másodlagos erezettel. Virágaik kicsik, a porzók hosszan kilógnak belőlük. Az *Irvingia* (7, 10.86j ábra) termése a mangóéra emlékeztet, magja fehérjékben és olajokban gazdag. Az *I. gabonensis* magvaiból kocsonyás leves készül Nyugat- és Közép-Afrikában.

*Erythroxylaceae* (kokacserjefélék, 270). Pántrópusi, főleg amerikai fák és cserjék, négy génuszban. Leveleik épek, két sorban állanak. Virágaik kicsik, magánosak vagy csomókban fejlődnek, a virág aktinomorf, kétivarú, a csésze- és sziromlevelek száma 5, a porzóké 10, két körben. Termésük egymagvú csontár, maradó csészével. Az *Erythroxylum* (267) viszi el majdnem az összes fajt. A génusz a nevét a kéreg (s nem a fa) vörösvörösbarna színéről nyerte. Számos faj levele igen sok tudat- és hangulatbefolyásoló (pszichoaktív) alkaloidot tartalmaz, elsősorban kokaint. Hatásuk régóta ismert a dél- és közép-amerikai népek körében, s felhasználásuk – legalábbis nyers levél formájában – általában ma is legális. A levélből főtt tea nem okoz függőséget, szemben a belőle előállított tiszta kokainnal. Az *E. coca* (10.87a ábra) tartalmazza legnagyobb százalékban, s emiatt termesztik is, elsősorban Kolumbiában. Közeli rokona, az *E. novogranatense* ugyanilyen hatékony, de kevésbé igényes és többfelé termeszthető. Az *E. vaccinifolium* közismert afrodiziákum Brazíliában. A kokacserjék levelét sok hernyó rágja, az alkaloidokat elkülönítve tárolják szervezetükben, vagy kiválasztják. Sokszor az imágókban is találni kokaint.

*Rhizophoraceae* (140). Az előző testvércsoportja, ugyancsak alkaloid termelő. Örökzöld fák és cserjék 14 génuszban, pántrópusi és szubtrópusi előfordulással. Közülük a legismertebbek a tengerpartok árapályzónájában élnek, ennek megfelelően meszszíről kitűnnek a támasztó- vagy légzőgyökereikkel (*Rhizophora, Ceriops, Bruguiera*, 5–5 fajjal). A „mangrovefélék" elnevezést nem alkalmazzuk a kládra, mert még másik négy kládon is vannak mangrovenövények (pl. *Sonneratia, Avicennia*). Sugaras és kétivarú virágaikban 4–16 csésze- és 4–16 vagy még több sziromlevél van, a porzók száma 8 vagy sokkal több – azaz igencsak változatos a virágszerkezetük. Termésük bogyó, csontár vagy tok. Fontos sajátságuk a sótűrés: a sok fölös sót egy sajátságos citológiai pumpa választja ki a környezetbe. A *R. mangle* (vörös mangrove, 10.87b ábra) a trópusi tengerpartokon sokfelé megvan – akár

őshonosként, akár özönnövényként. Nevét a vöröses gyökérzetének köszönheti. Szirmai erősen szőrösek, valószínűleg innen kerül a virágpor a rovarokra, bár szélbeporzás is előfordul. Szaporodását az elevenszülés egy érdekes változata jellemzi: a szárnyas magban lévő nagy embrió még a termésen belül fejlődésnek indul, a szik alatti szár (hipokotil) át is növi a termés falát, majd a csíranövény lehull az anyanövényről, egy ideig lebeg a vizen, vagy meg is gyökerezik. Ez a gyökér sokáig víz felett tartja a fiatal növényt. Ehhez hasonló az ázsiai-afrikai *Bruguiera* (10.87c ábra) fajok szaporodása is. Az előző nemzetségtől leginkább a kisebb lomblevelek és a virág erősebben osztott takarólevelei különböztetik meg. A klád fajainak többsége azonban nem mangrovenövény, hanem a szárazföld belsejében él. A pántrópusi *Cassipourea* (70) tartalmazza a legtöbb fajt. Csészéjük harang alakú, virágaikban az alapszám négy vagy öt, szirmaik épek vagy erősen rojtosak (10.87d ábra).

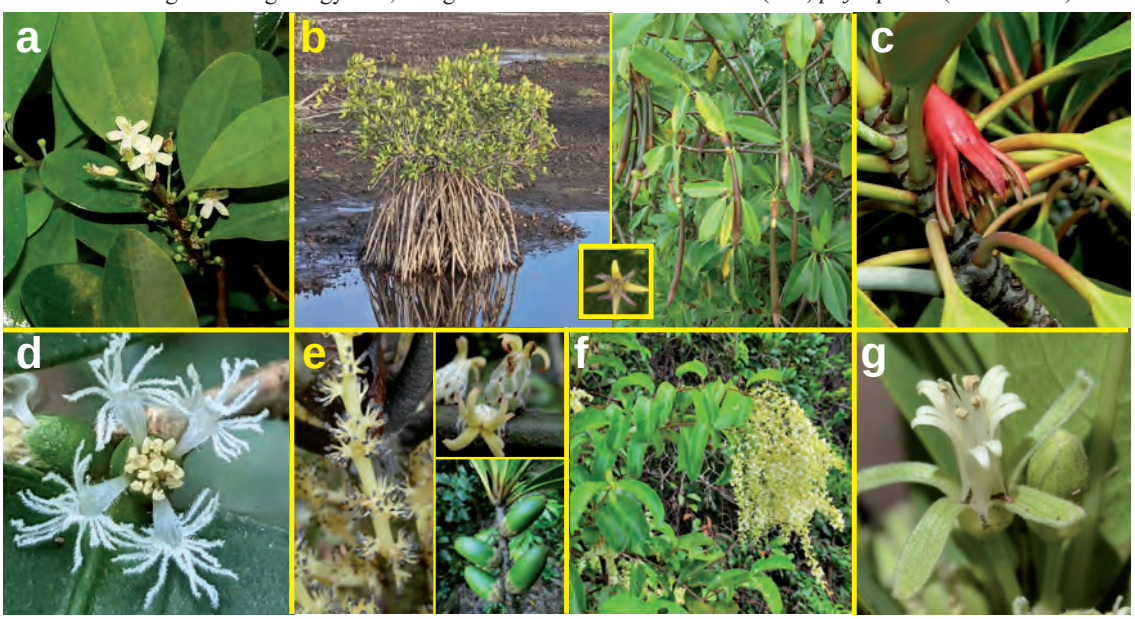
*Balanops* (9). Hét faj Új-Kaledónia endemizmusa, a másik kettő Ausztráliában, illetve Fidzsin és Vanuatun honos. Kétlaki fák, bőrnemű, tk. fogazott levelekkel. Porzós virágaik barkában, a termősek egyesével, murvalevelekkel körülvéve fejlődnek, a termés igencsak hasonlít a tölgyek makkjára (10.87e ábra).

*Trigoniaceae* (33). Magas, örökzöld fák, cserjék vagy liánok. Elterjedésük diszjunkt, az öt nemzetségből négy egyfajos, ebből kettő Dél-Amerikában, egy Madagaszkáron, egy pedig Malajziában él. A többi 29 faj a dél-amerikai *Trigonia* (10.87f ábra) génuszba tartozik. Virágzatuk buga vagy fürt, virágaik kissé zigomorfak, a pillangósokéra emlékeztetnek, a vitorla zsákos vagy sarkantyús. Termésük tok vagy lependék.

*Dichapetalaceae* (210). Pántrópusi fák, cserjék és liánok, 3 génuszban. Leveleik épek, erősen anasztomizáló erezettel. Bogas virágzatuk a levelek hónaljából ered. Virágaik aprók, szirmaik épek vagy kettéhasadtak. Termésük csontár. A fajok túlnyomó része a *Dichapetalum* (160) génuszba tartozik. A dél-afrikai *D. cymosum* (10.87g ábra) alig nő meg 15 cm magasra, élénkzöld levele rendkívül mérgező, s nagy veszélyt jelent a legelő állatokra – ugyanakkor a termése ehető.

*Euphronia* (3). A Guyanai-pajzs szigethegyeinek lakói. Fák, molyhos fonákú ép levelekkel. Virágaik kétoldalian szimmetrikusak, három színes szirommal, egy staminódiummal, és 2–3 köteg porzóval (10.88a ábra). Termésük tok, benne szárnyas magokkal.

*Chrysobalanaceae* (540). Pántrópusi elterjedésű esőerdei fák és cserjék, 20 nemzetségben. Fájuk a magas kovatartalom miatt igen kemény és ellenálló. Leveleik épek, virágzatuk többnyire tömött fürt vagy buga. Virágaik kétivarúak, általában 5–5 csésze- és sziromlevéllel, porzóból viszont akár 300 is lehet bennük (*Couepia*). Beporzóik rendszerint rovarok, Termésük csontár. A *Chrysobalanus* (4) génusz legismertebbje a szilvaszerű termést adó, maximum 10 méteres fa a *C. icaco* (10.88b ábra). A terméshús és a mag is ehető. Két ökotípusa van, egy sótűrő tengerparti és egy szárazföldi. Az amerikai *Licania* (102) számos fajának magjából olajat állítanak elő, termesztik is. A *L. ternatensis* fáját víz alatti építkezésekhez használják. Az ugyancsak amerikai *Hirtella* (108) *physophora* (10.88c ábra) leve-



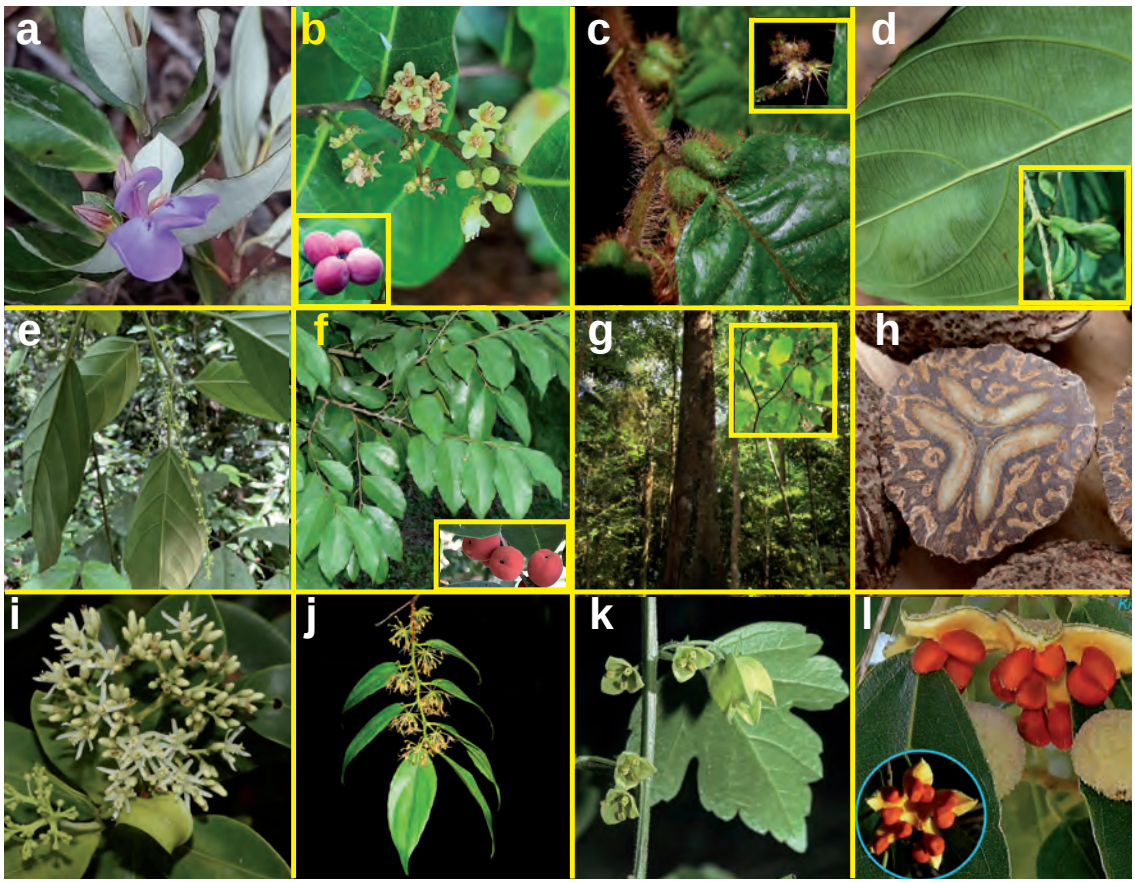

**10.87 ábra. a:** *Erythroxylum coca*, **b:** *Rhizophora mangle* (Florida, D. Ticonderoga & mssjordan, CC BY-NC), **c:** *Bruguiera gymnorhiza*, **d:** *Cassipourea guianensis* (Francia Guyana, accidentalshrike, CC BY-NC), **e:** *Balanops pancheri*, termés: *B. vieillardii* (Új-Kaledónia, S. Traclet, CC BY-NC), **f:** *Trigonia laevis* (Francia Guyana, G. Léotard, CC BY-NC), **g:** *Dichapetalum cymosum* (Dél-Afrika, J.H. Keel, CC BY-NC).

leiben ragadozó hangyák (*Allomerus decemarticulatus*) élnek. Egy fát akár 1200 dolgozó is meglakik, egy levélre negyven példány is juthat. A növény leveleiben lévő nektáriumok és a hangyakenyér vonzza a fiatal rovarokat, amelyek kifejlett állapotban a fát látogató, náluk jóval nagyobb rovarokat is elcsípik. Kimutatták, hogy a hangya domatiumokban a megszokottnál jóval kevesebb a kloroplasztisz, vannak benne nagy gázcserenyílások és a sejtfalban jóval több a cellulóz, mint általában – a növény tehát erőteljesen alkalmazkodott a hangyatartáshoz. A paleotrópusi *Parinari* (59) nemzetségbe igen magas fák tartoznak, mint például a közép-afrikai, 50 m-t is elérő *P. excelsa*.

*Centroplacaceae* (9). A *Centroplacus glaucinus* trópusi afrikai, a *Bhesa* 8 faja pedig trópusi ázsiai elterjedésű fa. A két génusz nem különösebben hasonlít egymásra, a molekuláris elemzések előtt egészen másfelé kerültek az egyes osztályozásokban. Közös bennük, hogy örökzöldek, ép levelekkel, apró, de nagy virágzatba tömörült virágokkal, bennük öt porzóval. A *Bhesa* leveleiben a harmadlagos erezet szabályos párhuzamosságot mutat, a termés kétágú (10.88d ábra).

*Lophopyxis* (1). Monotipikus, a *L. maingayi* (10.88e ábra) egy levél eredetű kacsokkal kapaszkodó lián Malajziából és az indonéz szigetvilágból. Levelei hasonlóak az előzőekéhez. Virágai aprók, egymagvú termésüknek öt szárnya van.

*Drypetes* (220). Általában a *Putranjivaceae* néven hivatkoznak erre a taxonra, amiben csak a *Drypetes* maradt, mert a *Putranjiva* összes faja beleolvadt. Névválasztásunkat a kladisztika logikája indokolja. Pántrópusi elterjedésű, főleg kétlaki fák és cserjék, két sorban álló, bőrnemű, alapjuknál kissé aszimmetrikus levelekkel. Virágaik aprók, sziromtalanok, a csészelevelek száma 3–7, porzó 2–50, a termés csontár. Érdekességük a mustárolajok jelenléte – ezzel az anyaggal másutt csak a *Brassicales*-nél találkozunk. Tormára emlékeztető illatuk a keresztesvirágúakon élő lepkehernyókat vonzza. Sok fajuk termését állatok eszik és terjesztik, van közöttük emberi fogyasztásra is




**10.88 ábra. a:** *Euphronia hirtelloides* (Brazília, J.P. Souza, CC BY-NC), **b:** *Chrysobalanus icaco* (Gabon, A.-H. Paradis, CC BY-NC, termés: loarie, CC0), **c:** *Hirtella physophora* (Francia Guyana, S. Sant, CC BY.NC), **d:** *Bhesa robusta* (Szingapur, H.P. Lim, CC BY-NC), **e:** *Lophopyxis maingayi* (Malajzia, T. Leao, CC BY-NC), **f:** *Drypetes gerrardii* (Dél-Afrika, termés: *D. lateriflora*, A.R. Franck, CC BY-NC), **g:** *Ctenolophon parvifolius* (Szingapur, R.C.J. Lim, CC BY-NC-SA), **h:** *Panda oleosa* (Libéria, C. Jongkind, CC Y-NC), **i:** *Humiria balsamifera* (Francia Guyana, G. Léotard, CC BY-NC), **j:** *Goupia glabra* (F. Guyana, S. Sant, CC BY-NC), **k:** *Acharia tragodes* (Dél-Afrika, SAplants, CC BY-SA 4.0), **l:** *Kiggelaria africana* (Dél-Afrika).

alkalmas faj, ami gyógynövényként számításba jön (pl. *D. lateriflora*, 10.88f ábra). A *D. gerrardii* (10.88f ábra) Afrikában honos, fája ellenáll a termeszek rágásának.

*Ctenolophon* (2). Magas (<50 m), az esőerdők felső lombkoronaszintjében megjelenő palánktörzses fák, az egyik faj afrikai, a másik délkelet-ázsiai. Leveleik épek, átellenesek, a harmadlagos erezet hálózatos. Virágaik kicsik, sárgásfehérek, bugában csoportosulnak. Termésük kétrekeszes tok. A *C. parvifolius* (10.88g ábra) fája tartós, sok mindenre felhasználható.

*Pandaceae* (18). Örökzöld, kétlaki fák és cserjék, Kelet-Közép-Afrikából és az indomaláj térségből. Három nemzetségük van. Leveleik épek, váltakozó állásúak, hosszú nyélen állanak és összességükben szárnyalt levélnek tűnnek. Sugaras, kétivarú pentamer virágaik alig észrevehetők, porzó 5–15, két körben. Termésük csontár. Az afrikai *Panda oleosa* (10.88h ábra) termésfala igen kemény, nehezen feltörhető – de már csimpánzokat is megfigyeltek, hogy sikerrel jártak. Mindkét kontinensen jelen van a *Microdesmis* (11), melynek ehető levelei és kemény fája elsősorban az afrikai kultúrák számára fontos.

*Humiriaceae* (67). Örökzöld fák, nyolc génuszban, a trópusi Amerikából és Afrika nyugati partvidékéről (ott csak a *Sacoglottis* (11) *gabonensis*). Leveleik fogazottak vagy ép szélűek, nyelük rövid, fiatal gallyaik gyakran szárnyasak. Bugás virágzataikban apró, kétivarú sugaras virágok ülnek, porzóik (kb. 15–20) csővé nőttek össze. Termésük csontár, 1–2 bordázott kőmaggal. A *Humiria* (5) *balsamifera* (10.88i ábra) nevét az indokolja, hogy fájából gyantát lehet nyerni, ami sokféle célra felhasználható. Gombával fertőzött gallyai illatossá válnak és füstölőként használatosak.

*Goupia* (1). Monotipikus; a *G. glabra* (10.88j ábra) egy közép- és dél-amerikai fa, két sorban álló, jellegzetes erezetű levelekkel. Kis virágai a levelek hónaljában álló ernyőkben fejlődnek. Termése sokmagvú bogyó.

*Achariaceae* (182). 32 génusz, az összes trópuson megvannak. Leveleik többnyire tenyeresek, pálhásak, épek, megdörzsölve-megsértve ciánszagot áraszthatnak. Ezzel a növényevőket tartják maguktól távol. Az egyivarú virágban a csésze- és sziromlevelek száma különböző (3–5), s gyakran pikkelyekkel egészülnek ki. Általában egyivarúak, a hím virágban hosszú porzókkal, amelyekből szintén 3–5 van. Termésük tok, ami időnként nagy méretű is lehet. A fokföldi *Acharia tragodes* (10.88k ábra) alacsony félcserje, meglehetős ritka erdei növény. A *Kiggelaria africana* egy erőteljes fa, elterjedése a Szaharától délre húzódik. Virágai nem különösebben feltűnőek, annál inkább azok a felnyílt tokból kivirító, húsos, narancssárga arillusú magok (10.88l ábra). Nem meglepő módon madarak terjesztik. A *Xylotheca* (4) *kraussiana* kemény tokban fejlődő magvain is színes az arillus, de a virágok is igen nagyok a többiekhez képest. A dél-afrikai *Guthriea capensis* megporzói gyíkok. A *Ryparosa* (26) ausztráliai képviselője, a *R. kurrangii* eddigi ismereteink szerint a legtöbb cianogén vegyületet tartalmazza, 1 g szárazanyagban 12 mg-ot. Egyes indokínai *Hydnocarpus* (45) fajok magvaiban olyan olaj képződik, ami a lepra korai fázisában igen hatékony gyógyszernek bizonyult.

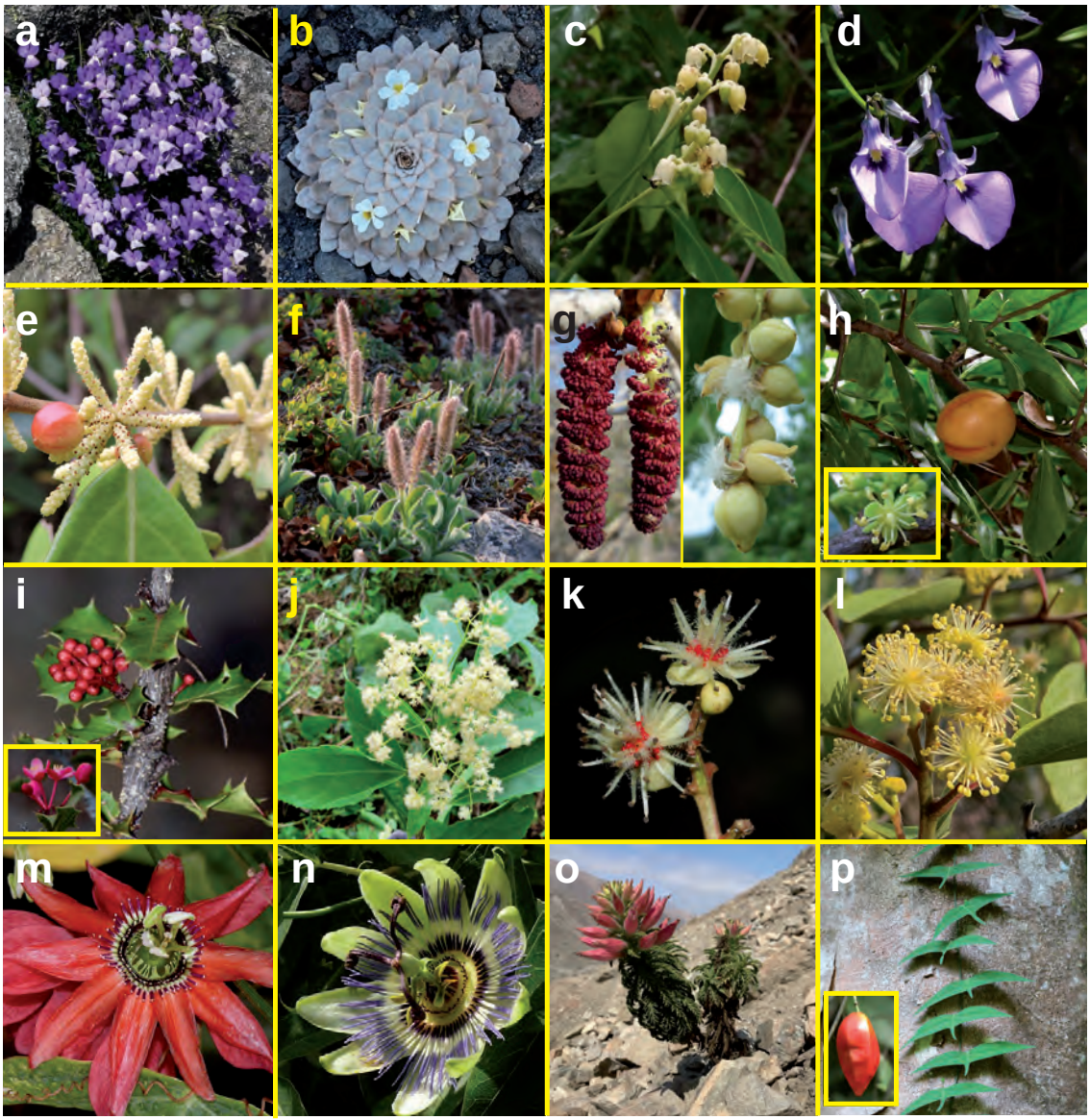
*Violaceae* (ibolyafélék, 1080). Kozmopolita csoport, bár India nagy része és a Szahara jókora fehér foltként tűnik fel az elterjedési térképén. Fák, lágyszárúak és liánok egyaránt vannak közöttük, a génuszok száma 32. Jellegzetességük a pálhás levél, az 5–5 csésze-, sziromlevél és porzó és a 3 termőlevél. A virág általában kétivarú és zigomorf, s az alsó sziromlevél sarkantyút visel (ami az amerikai *Viola rostrata* esetében a leghosszabb). A portokokat összekötő csatlón függelék található. A magot a toktermés valósággal kilövelli magából. Eme leírás alól bőven vannak kivételek, például sok génuszban a virág sugaras szimmetriájú. A fajok döntő többsége a mérsékelt övi vagy magashegységi *Viola* (ibolya, árvácska, 650/19) nemzetségbe tartozik. Sok faj él a Földközi-tenger mentén (10.89a ábra), míg a magas Andokban rozettás, a klímához alkalmazkodott ibolyát is találunk (10.89b ábra). A génusz taxonómiája még ma is bizonytalanságokkal terhelt, sok a leíratlan faj, különösen Dél-Amerikában, és a hibridizáció is megnehezíti az osztályozást. Gyakori eset az ibolyáknál, hogy a beporzás már a bimbós virágban bekövetkezik (kleisztogámia) – de emellett a rovarok közvetítette keresztbeporzás is gyakori. Nyilván ezzel függ össze az ibolyafélék közismerten kellemes illata. Megszoktuk, hogy a közép-európai fajok kivétel nélkül lágyszárúak, de a nyugat-mediterránban akad félcserjés ibolya is, a párnás növésű, fokozatosan elfásodó szárú *V. arborescens*. A többi, már trópusi elterjedésű nemzetségben viszont általános a fás szár, még a kúszónövények esetében is. Közülük is kiemelkedik a *Rinorea* (225) morfológiailag igen változatos csoportja. Virágaik általában kicsik, harang alakúak – azaz aktinomorfak (pl. *R. pauciflora*, 10.89c ábra). A *R. ilicifolia* levele szúrós-tüskés, a *R. dentata* 10 m magasra is megnő. Több faj, így a fülöp-szigeteki *R. niccolifera* nehézfém-felhalmozó, nikkel-hiperakkumulátor – melynek szerepe lehet szennyezett területek rehabilitációjában és akár nikkel előállításában is. Óvilági elterjedésűek a *Pigea* (32) cserjés fajai, az ibolyákkal vetekedően látványos, zigomorf virágokkal (10.89d ábra).

*Lacistemataceae* (16). Az idetartozó két génusz neotrópusi. Örökzöld, viszonylag alacsony fák és cserjék, picinke (1 mm) virágaik sűrű fürtben vagy barkában sorakoznak (10.89e ábra), alig látható pártával, egyetlenegy porzóval. Morfológiájuk némileg a testvércsoportot, a fűzfaféléket idézi. Termésük tok, benne színes magokkal.

*Salicaceae* (fűzfafélék, 1400). Kivétel nélkül kétlaki fásszárúak. Elterjedésük kozmopolita, belértve az ark-

tikus területeket is, de a Szaharában és Ausztrália nagy részén nem fordulnak elő. Pálhás leveleik váltakozó állásúak, általában aprón fogazottak vagy fűrészesek. Az erezet a fogakon levő kis mirigyekben végződik. A virágok erősen redukáltak (szirom nincs vagy jelentéktelen, a csészelevelek sokszor csökevényesek), különféle virágzatokba, leginkább barkába tömörülnek. A porzók száma minimum kettő, de sok is lehet, a magház 2–15 levélből nőtt össze. Termésük a leggyakrabban tok, a magok szőrös-szöszös repítőkészüléket viselnek.

A *Populus* (nyár, 67/3) több pleziomorf bélyeget mutat fel (sok rügypikkely, kettős integumentum), míg a *Salix* (fűz, 486/12) esetében magasabb fokú a specializáció (1–2 rügypikkely, egyrétegű integumentum). Ugyanakkor a nyár szélbeporzású, míg a legtöbb fűz az ősibb jellegű rovarbeporzásról nevezetes. Ezt a csészében kialakult nektármirigyek segítik elő. Különálló egyedként általában nem hosszú életűek, viszont klonálisan növekvő csoportjaik, különösen a nyáré, igen nagy kort is megérnek (10.25 cédula). Termetük

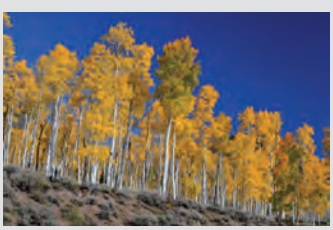



**10.89 ábra. a:** *Viola limbarae* (Szardínia), **b:** *V. rosulata* (Chile, elsbethi, CC BY-NC), **c:** *Rinorea pauciflora* (Madagaszkár, nomentsoa, CC BY-NC), **d:** *Pigea calycina* (Ny-Ausztrália), **e:** *Lacistema pubescens* (Brazília, L.C. Marinho, CC BY-NC), **f:** *Salix arctica* (Alaska), **g:** *Populus trichocarpa* (Washington state, T. Tuason, CC BY-SA 4.0), **h:** *Dovyalis afra* (Dél-Afrika), **i:** *Casearia crassinervis* (Kuba, A. Felipe, virág: C. Pirkl, CC BY-NC), **j:** *Hasseltia floribunda* (Kolumbia, J.F.C. Mejia, CCBY-NC), **k:** *Bennettiodendron leprosipes* (Kína, smalltown_huang, CC BY-NC), **l:** *Flacourtia indica* (India, ravuri, CC BY), **m:** *Passiflora racemosa*, **n:** *P. caerulea*, **o:** *Malesherbia tocopillana* (Chile, stefan, CC BY-NC), **p:** *Adenia cordifolia* (Malajzia, leekelai, termés: Indonézia, M. Silvius, CC BY-NC).

a törpe, hidegtűrő fajok esetében pár dm (*S. arctica*, 10.89f ábra), míg az észak-amerikai *S. nigra* akár 45 m, a *P. trichocarpa* (10.89g ábra) pedig 60 m is lehet. Ez utóbbi fajból N-kötő mikroorganizmusok sokaságát sikerült kimutatni, ideértve *Burkholderia* baktériumokat, *Nostoc* cianobaktériumokat és archaeákat is (Doty et al. 2016). A csoport evolúciós értelemben még kevéssé stabilizálódott, a magas fokú hibridizáció miatt különösen a fűzfajok elhatárolása nehéz. A közismert füzeken és nyárakon kívül még 53, főleg trópusi génusz tartozik ide, mint például a több, ehető bogyótermésű fajt magába foglaló *Dovyalis* (18). Az afrikai *D. afra* (10.89h ábra) a legsavanyúbb gyümölcsök közé sorolható. Pántrópusi, de főleg DK-Ázsiára és Dél-Amerikára jellemző a *Casearia* (245) génusz, benne az inkább *Ilex*-re, mint a füzekre emlékeztető levelű, piros virágú *C. crassinervis* (10.89i ábra). A *Hasseltia* (6) Dél-Amerikában honos, apró, de látványos virágokkal, amelyek – szokatlan módon – összetett ernyős virágzatban állanak (10.89j ábra). Az indokínai *Bennettiodendron* (2) örökzöld cserje vagy kis fa, hím virágai a porzók tövén feltűnő bíborszínű mirigyeket viselnek (10.89k ábra).Végül meg kell említenünk a paleotrópusi *Flacourtia* (20) nemzetséget, az egykori *Flacourtiaceae* linnéi család névadóját, ami „kétes hírét" annak köszönheti, hogy annak idején mindent mellé soroltak, aminek nem találtak másutt helyet. A molekuláris filogenetika eredményeinek köszönhetően ezek ma már vagy 20 különböző kládra szóródtak szét. A *F. indica* (10.89l ábra) egy erősen tövises fa, csupasz, sokporzós virágokkal, sokféle célra felhasználható termésekkel.

**10.25 cédula: A legnagyobb (és legidősebb?) klón**

Botanikai és népszerűsítő munkákban léptennyomon felmerül a bulváros kérdés: melyik a Föld legidősebb élő növénye? A témát többször érintettük mi is, potenciális jelöltként megemlítve a *Cryptomeria japonica* (277. old.), a *Fitzroya cupressoides* (285. old.), a *Pinus longaeva* (286. old.), illetve a *Picea abies* (289. old.), a *Lomatia tasmanica* (446. old.) és a *Larrea tridentata* (498, old.) különálló egyedeit, illetve klónjait. Egyes, mint kiderült: elhamarkodott, becslések szerint ezeken messze túltesz a *Populus tremuloides* egy, az USA Utah államában élő hím telepe („Pando" vagy „The Trembling Giant"). Szó volt egykoron 1 millió évről is, majd a becslések lementek 80.000 évre. De még ez is erős túlzás, hiszen a jégkorszakbeli nagy gleccserek pusztítását azon a helyen nemigen élhette túl semmiféle növény. Gyökérzete így „csak" 9-16.000 éves lehet, vagyis sokkal fiatalabb a 46.000 éves *Lomatia* klónnál. Azonban nem veszített el minden titulust: a kb. 47.000, egyenként száz-százharminc éves fatörzsből álló, genetikailag és morfológiailag is homogén kolónia több mint 40 hektár területet foglal el és a biomasszája elérheti a 6000 tonnát – ezt más növény eddig még nem tudta felülmúlni.



(fotó: J. Zapell, CC0)

*Passifloraceae* (golgotavirág-félék, 760). Trópusi-szubtrópusi elterjedésűek, a mérsékelt övbe nagyon kevesen jutnak el. Fák, cserjék, lágyszárúak – jelentős részben kacsokkal kapaszkodó kúszónövények (a legtöbb *Passiflora*, néhány *Adenia*). Leveleik többnyire épek, ritkábban összetettek, pálhásak. Sugaras, kétivarú és általában feltűnő virágaik magánosak, bogas vagy fürtös virágzatban csoportosulnak. A csészelevelek száma 3–8, a szirmoké ezzel megegyező vagy 0. A porzók száma 4–10, a széles virágtengelyen találhatók, vagy a termőlevelekkel együtt egy nyélszerű képleten (androginofórum) emelkednek ki a virágból. A porzókörön kívül egy vagy több porzóeredetű mellékpárta (korona) is található. A termőlevelek száma, mint a *Malpighiales* sok más kládján, itt is többnyire 3, ritkán 2 vagy 5. A termés sokmagvú bogyó vagy tok. A bonyolult virágszerkezetnek megfelelően beporzóik rovarok, kolibrik vagy denevérek – gyakran erős specializációval. Van olyan kolibri az Andokban, amely egyedüli beporzója 37 idetartozó növényfajnak. A *Passiflora* (600) Amerika és Ausztrálázsia közös nemzetsége, de a fajok 95%-a neotrópusi. Virágaik nagyok, színesek, változatos megjelenésűek, termésük pedig 20 cm hosszú is lehet. Rajtuk kívül a levél is sokféle formát ölthet, és ugyanazon a növényen akár ép és ötösztatú levél is megjelenhet. Felülete erősen szemcsés, azt a látszatot keltve, hogy a levél már tele van petével – így tartva távol a peterakó lepkéket (több-kevesebb sikerrel). Néhányat termesztett gyümölcsként tartanak számon sokfelé, így a *P. edulis* (maracuja) és a *P. quadrangularis* (granadilla). Nemcsak ehetők, hanem gyógyászati célokból is hasznosíthatók, sok bennük például az alkaloid. Nem meglepő módon kedvelt dísznövények is vannak közöttük, mint a brazíliai *P. racemosa* (10.89m ábra). Kevéssé kedveltek, ha özönnövénnyé válnak, mint a *P. tarminiana* Hawaiin és a *P. caerulea* (10.89n ábra) a mediterránban. A *Malesherbia* 30 faja az Andokban és a nyugati partvidéken terjedt el, szárazság- és hidegtűrő, egyszerűbb virágszerkezetű génusz. A mellékpárta redukált, a vacok csöves, az alapszám 5. Az Atacama-sivatagban honos *M. tocopillana* (10.89o ábra) igen ritka, állítólag pár tucatnyi példánya él csupán. Afrikában és Ázsiában a kládot elsősorban az *Adenia* (96) képvise-

li. Sokféle életformát megtalálunk ebben a nemzetségben, félsivatagi pozsgásakat és rövid törzsű, pachycaul fajokat, valamint esőerdei liánokat (10.89p ábra) is. A többiekkel ellentétben kétlakiak, a női virágban csak staminódiumokat találunk, termésük élénkvörös színű tok. A legerősebben mérgező növények közé tartoznak.

## *10.5 Superasteridae* – a szuperasterid klád (119.815)

Korábban itt volt, az alaphoz közeli helyzetben, a *Santalales* és a *Caryophyllales* is, elsősorban Moore et al. (2010) 83 kloroplasztiszgén-szekvencián alapuló maximum likelihood elemzésének köszönhetően. A sejtmagban kódolt gének „máshogy döntöttek", ez a két csoport átkerült a szuperrosidba, s a megmaradók statisztikai támogatottsága így 100%-ossá vált (Zuntini et al. 2024). Egyértelmű morfológiai szünapomorfiája egyiknek sincs, de – mint az alábbi ismertetésből kiderül – akadnak olyan tulajdonságok, amelyek dominánsak, ha nem is kizárólagosak valamelyik csoportban. A szuperasterid nagyjából (de korántsem egy az egyben) megfelel a korábbi forrtszirmú-négykörös fejlődési szintnek („Sympetalae tetracyclicae"), hozzáadva jó néhány, korábban rosid (például ernyősök, somfélék) és dilleniid (például erikafélék, kankalinfélék) rokonságúnak tartott taxont. Ezzel az evolúciósan igen sikeres csoporttal zárul a növényvilág rendszerének tárgyalása. Kétségtelenül jó a befejezés olyan értelemben, hogy sok tulajdonságuk apomorf (levezetett) jellegű – ha nem is szünapomorf, azaz kizárólagos. Megemlítendő ezek közül az egyrétegű, vastag integumentum (amely nem csak itt figyelhető meg, vö. *Fagales*), a makrosporangium (nucellusz) fala vékony (tenuinucellatus állapot, szemben az átlagos, sokrétegű, ún. crassinucellatus magkezdeménnyel). Az endospermium (túlnyomórészt) celluláris, a pollenszemek 3 sejtet tartalmaznak, a metabolitok közül az iridoidok jelenléte általános (bár a szintetizálás képessége elveszett sok taxonban). Dominál a forrt párta (de ez másutt is előfordul, például *Plumbaginaceae* és *Cucurbitaceae*), az egyik porzókör teljes hiánya, a lágyszárú termet és a kétivarú, rovar porozta virág. A tendenciákat a szuperrosiddal való összehasonlításban a 10.1 táblázat foglalja össze. A kládon belüli viszonyokat a kloroplasztisz gének és a magban kódolt 18S rDNS-szekvenciái alapján nagy vonalakban már tisztázták, ezek csak tovább finomodtak, s általában megerősödtek a Zuntini et al.-féle (2024) filogenomikai értékeléssel. Alapi helyzetben a *Berberidopsidales* kis csoportja található, az asterid klád testvéreként. Az asteriden belül a *Cornales* és az *Ericales* kettőse ágazik le először, míg a központi (euasterid) csoport két markáns fejlődési vonalra válik szét, a *Lamiidae* és *Campanulidae* kládokra (a korábbi euasterid I és II). Mindezt a 9.6 ábra (313. old.) szemlélteti.

**10.1 táblázat.** A szuperrosid és szuperasterid kládok összehasonlítása, elsősorban morfológiai alapon.

| | *Superrosidae* | *Superasteridae* |
|---|---|---|
| Szár | lágy és fás egyaránt | túlnyomórészt lágy |
| Levél | ép vagy összetett, a pálha gyakori | főleg ép, a pálha kevéssé jellemző |
| Virág | egy- vagy kétivarú, átmenetekkel | döntően kétivarú |
| Virág-szimmetria | főleg aktinomorf | főleg zigomorf |
| Porzókör | általában 2 | általában 1 |
| Párta | elsősorban szabad szirmú | elsősorban forrt szirmú |
| Megporzók | állatok és a szél egyaránt | főleg állatok |
| Termés | nagyon változatos | a száraz típus dominál |
| Integumentum | általában 2 | általában 1 |
| Nucellus | rendszerint 2 vagy több sejtsoros (crassinucellatus) | rendszerint 1 sejtsoros (tenuinucellatus) |
| Endospermium | általában sokmagvú | általában sejtes, ha van |
| Iridoidok | ritkák | gyakoriak |

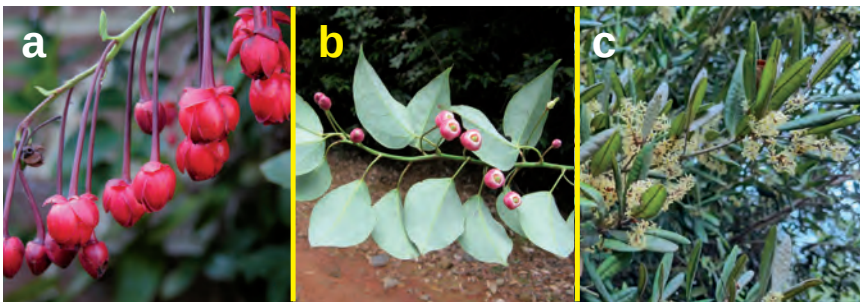
**Definíció:** A *Superasteridae* (a névadó Soltis et al. 2011) a legnagyobb koronaklád, ami tartalmazza az *Aster amellus*-t, de nincs benne a *Rosa cinnamomea* (de Queiroz et al. 2021). Más szóval, minden eudicot taxon idetartozik, ami filogenetikailag közelebb van az *Asteraceae*-hez mint a *Rosaceae*-hez.

### *Berberidopsidales (4)*

Örökzöld, pálhátlan és ép levelű fák vagy liánok tartoznak ide, három nemzetségben. Előfordulásuk diszjunkt: Chile és Kelet-Ausztrália, ami Gondwana eredetet sugall. A *Berberidopsis* (2) abban különleges, hogy viráglevelei spirális elrendeződésűek, a murva-, csésze- és sziromlevelek közötti átmenetekkel, méretben befelé növekedve (10.90a–b ábra). Porzó 11–13, a termés bogyó. Hasonló hozzá a *Streptothamnus moorei*, csak jóval több porzóval, szív alakú levéllel. A tölük távolabb álló chilei *Aextoxicon* egyetlen faja (*punctatum*) magas (<15 m) fa, tracheidákkal. Fürtben álló virágaiban 5 az alapszám, jól elkülönül a csésze és a párta, a sziromlevelek lapát alakúak (10.90c ábra). A virágok funkcionálisan egyivarúak: 5 porzó, illetve két termőlevél van bennük, a másik nem csökevényes szerveivel. Termése az olajbogyóra hasonlító csontár.

### *10.5.1 Asteridae (119.811)*

Lényegében megegyezik a *Superasteridae* kládd al, a fenti négyfajos csoport kivételével – melynek külön




**10.90 ábra. a:** *Berberidopsis corallina* (Chile, A. Basil, CC BY), **b:** *B. beckleri* (New South Wales, T. Bean, CC BY-NC), **c:** *Aextoxicon punctatum* (Chile, C. Ormazabal, CC BY-NC).

kezelése a sajátságos morfológia miatt indokoltnak tűnik.

## *Cornales (698)*

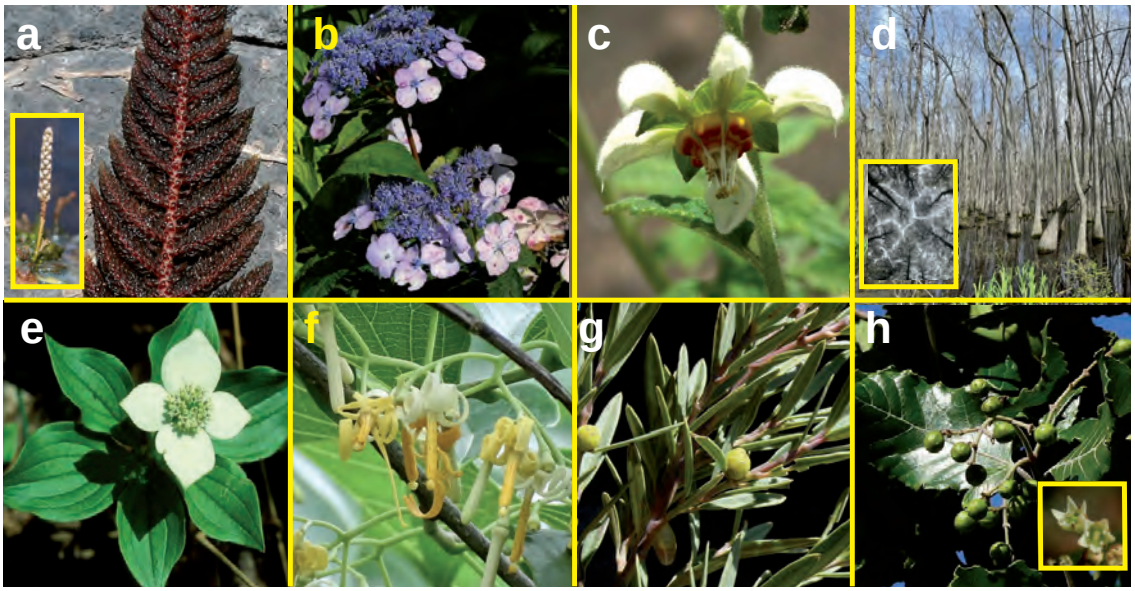
Ezen a kládon még több a fásszárú, mint a lágyszárú. Az idetartozó taxonok: *Hydrostachys* + {{*Hydrangeaceae, Loasaceae*}, {*Nyssaceae* {*Cornaceae* {*Grubbia, Curtisia*}}}}. A virágokban általában a 4(–5) az alapszám, a szirmok szabadok. A magház alsó állású, rajta egy nektáriumkoronggal. Az iridoidok jelenléte, az egyrétegű integumentum és a vékony nucelluszfal egyértelműen az asterid jelleget igazolja, amit a nukleinsavszekvencia-adatok még erősebben alátámasztanak.

*Hydrostachys* (22). A trópusi és déli Afrika génusza, Madagaszkáron honos 15 faj. Ahogy a név is jelzi, vízinövények, gyors folyású patakok és folyók sziklás fenekéhez (erősen!) rögzülten élnek – azaz haptofitonok. Leveleik mélyen osztottak, tollszerűek, tele apró dudorokkal (enációkkal), életmódjuknak megfelelően gázcserenyílásaik nincsenek. Murvás, csésze- és sziromlevelek nélküli, egyivarú virágaik sűrű füzérben emelkednek a felszín fölé (10.91a ábra). A hím virág egyporzós, a női kétbibés. Termésük tok, apró magvakkal, amiket nyílvánvalóan az áramlás terjeszt. Sajátságos morfológiájuknak köszönhetően a botanikusoknak mindig meggyűlt velük a bajuk, többnyire a *Podostemum* (546. old.) rokonainak vélték, mígnem a molekulák a *Cornales* alapi helyzetébe nem tették.

*Hydrangeaceae* (hortenziafélék, 210). Cserjék, liánok vagy lágyszárúak, elsősorban a meleg mérsékelt övből, meglehetősen szétszabdalt elterjedéssel. Nemzetségeik száma 9. Leveleik átellenesek, a csésze- és sziromlevelek száma 4–5, porzó kétszer annyi, a termés tok, a magok gyakran szárnyat viselnek. A *Hydrangea* (100) kelet-ázsiai géncentrumából ismert elsősorban, de előfordul Észak-Amerikában is. Erőteljes cserjék, sőt kisebb fák is vannak közöttük. Virágzatuk nagy fejecske vagy buga, látványos (és sterilis) virágaik elsősorban a nemesített fajtáknak vannak, a vad típusoknak legfeljebb a virágzat szélén (10.91b ábra). Termésük csőszerű tok. A *Deutzia* (64) is Ázsia és Amerika közös nemzetsége, egyedül Kínában 41 endemikus fajt tartanak nyilván. Lombhullató és örökzöld fajok is vannak közöttük, virágaik többnyire fehérek. A *Philadelphus* (43) elterjedése szélesebb; egyetlen idetartozó európaiként, a kelet-mediterrán elterjedésű *P. coronarius* (jezsámen) gyakran elvadul hazai erdeinkben. Csésze- és sziromlevélből 4–4, porzóból sok van virágaikban. Ezt a csoportot a molekuláris filogenetikai elemzések „mozdították ki" biztosnak vélt *Rosidae*-beli pozíciójából.

*Loasaceae* (320). A 15 nemzetség lényegileg amerikai elterjedésű, egy faj él Afrikában, egy az Arab-félszigeten és három a pacifikus Marquesas-szigeteken. Legtöbbjük a száraz és félszáraz élőhelyeket kedveli, 4500 m magasság fölé is eljutnak. Lágyszárúak vagy félcserjék, ritkán fák (*Mentzelia arboresens*). Sok faj hajtásait erős, néha csalánszerűen szúrós szőrzet borítja. Sugaras virágaikban 4–8 szétálló csésze- és sziromlevél található. Porzóból igen sok lehet, de egy részük staminódiummá vagy nektáriummá redukálódhat. Rovarok érintésére gyorsan reagálnak (tigmonasztia). Nektárjuk igen sok cukrot tartalmaz. A fő beporzók méhek, egy részük éjszakai aktivitással, de lepkék, kolibrik is akadnak közöttük. A dél-amerikai *Loasa* (24), *Nasa* (102) és *Blumenbachia* (11) szirmai csónak alakúak, nektáriumaik feltűnő színezetűek, amiről hamar felismerhetők (10.91c ábra). A *Mentzelia* (99) virágaiban lévő mirigyszőrök ragadós váladéka sok ízeltlábút ejt fogságba, de ez csak védekezés, ugyanis emésztésről nem beszélhetünk.

*Nyssaceae* (37). Fák és cserjék, elsősorban ázsiaiak, kevés észak-amerikaival kiegészítve, 5 génuszban. Leveleik épek, szórtak vagy átellenesek. Virágzatuk buga, fejecske vagy kevésvirágú fürt. Virágaik penta- vagy tetramerek, rendszerint egyivarúak. A csésze 4–10 lebenyű, a párta a női virágokban hiányozhat. Nektárt termelnek, ezzel méheket, legyeket és bogarakat vonzanak. Csontáras termésüket emlősök és madarak terjesztik, a mocsári fajokét feltehetően a víz is. A *Nyssa* (11) génusz elterjedése diszjunkt, öt faja indokínai, a többi észak- és közép-amerikai. Legismertebb a *N. sylvatica*, az észak-amerikai mocsárerdők fája, Ontariotól Guatemaláig, míg a *N. aquatica* (10.91d ábra) és a *N. ogeche* az USA délkeleti államaira szorítkozik. Fájuk jól faragható, s kiváló minőségű papírt szolgáltat, míg az utolsó nagyon értékes mézet ad. Az egyes fák lombja




**10.91 ábra. a:** *Hydrostachys polymorpha* (Angola, O. Mateus, virágzat: *H. verruculosa,* Madagaszkár, romer, CC BY-NC), **b:** *Hydrangea serrata*, **c:** *Nasa triphylla*, **d:** *Nyssa aquatica* (Illinois, P. Marcum, kis kép: *N. sylvatica*, Massachusetts, C. Mathey, CC BY-NC **e:** *Cornus canadensis* (Ontario), **f:** *Alangium chinense* (Hong-Kong, Toby Y, CC BY), **g:** *Grubbia tomentosa* (Dél-Afrika), **h:** *Curtisia dentata* (Dél-Afrika, virág: J. Whatmore, CC0).

elhatárolódik egymástól (10.91d ábra, vö. 10.18 cédula), ősszel drámaian elszíneződik.

*Cornaceae* (somfélék, 105). Két génusza a mérsékelt és a trópusi övben egyaránt előfordul. Fák és cserjék. Az északi féltekén élő, de Afrikában és Dél-Amerikában is felbukkanó *Cornus* (som, 51/2) nemzetségben a levelek átellenesek, kicsiny virágaik főleg tetramerek, kétivarúak. A bogernyő- vagy fejecskevirágzatot sok fajnál feltűnő, szirom jellegű fellevelek övezik. A fajok zöme rovarbeporzású, többnyire csonthéjas terméseiket madarak és emlősök terjesztik. Pár somféle termése emberi fogyasztásra is alkalmas. A *C. canadensis* (10.91e ábra) É-Amerika és K-Ázsia közös faja, évelő növény, az eperfáéhoz hasonló sebességgel lövelli ki a pollent – amit a szél visz tovább. A másik génusz (*Alangium*, 58) paleotrópusi, illetve szubtrópusi, a legtöbb fajjal Délkelet-Ázsiában. Leveleik szórtak, tenyeres erezetűek, virágaik jóval nagyobbak, szirmaik általában visszafelé hajlók (10.91f ábra).

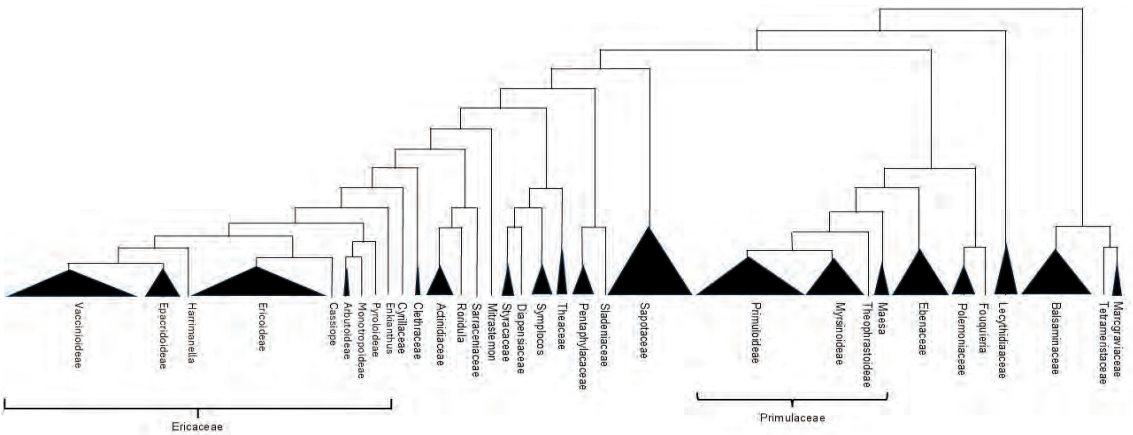
*Grubbia* (3). Örökzöld erikoid cserjék a fokföldi fynbos vegetációból. Leveleik bőrneműek, keskenyek, átellenesek (10.91g ábra). Apró virágaik kettesével-többesével a levelek hónaljában vannak, csészéjük négy lebenyű, párta nincs, a termés schizocarpium.

*Curtisia* (1). A *C. dentata* is dél-afrikai endemizmus, inkább a keleti, esősebb régióból. Örökzöld, maximum 20 méteres fa, fogazott, osztatlan, fényes felszínű levelekkel (10.91h ábra). Virágai szinte jelentéktelenek, nektárt nem termelnek, elsősorban önbeporzók. Termésük keserű bogyó, de sok állat kedveli – és ily módon terjeszti. Fája értékes, kérge gyógyhatású.

## *Ericales (12.768)*

A szuperasterid többi kládjától eltérően itt sok a fásszárú, a szirmok szabadok vagy forrtak egyaránt lehetnek. Más tulajdonságaikban is igen változatosak, porzóból minimum kétszer annyi van, mint sziromból, míg az euasterid kládon a porzószám kisebb a szirmok számánál vagy azonos vele. De ez nem mindig igaz: a kankalinféléknél redukció is megfigyelhető. Általános a theoid levél: az erek mirigybe vagy egy lehulló kis sapkába futnak. Érdekes kémiai tulajdonság, hogy a sok zárvatermőben meglévő, de az euasterid kládon hiányzó ellágsav itt is gyakori. A belső kladisztikai viszonyok ma már többé-kevésbé tisztázottak, a 10.92 ábra kladogramja a legfrissebb eredményeken alapul, s a kládok diverzitását is érzékelteti. Az elágazások közül mindössze háromnak kisebb a támogatottsága 50%-nál. Az egész Földön elterjedtek, a trópusi esőerdőkben a fajszám 10%-át is kiadják.

*Marcgraviaceae* (135). Az idetartozó nyolc génusz mindegyike neotrópusi. Esőerdei liánok, hajtásaikkal tekerednek vagy járulékos gyökereikkel tapadnak más növények szárára. Ha elvesztik a talajjal a kapcsolatot, epifitonná válnak. Leveleik vastagok, feltűnő erezettel, ugyanazon a növényen teljesen eltérő alakúak is lehetnek. Virágaikban a sok (5–100) porzó mellett 4–5 csészelevél és 3–6 sziromlevél van – az utóbbiak szabadok vagy összeforrtak. Egészen különleges, ernyőszerű, lelógó virágzatuk tövén zsákszerű, színes nektáriumok vannak, amik elsősorban megporzó denevéreket vonzanak. A *Marcgravia* (62) *evenia* (10.93a




**10.92 ábra.** Az *Ericales* kondenzált kladogramja, a topológia Zuntini et al. (2024) szerint.

ábra) virágzata felett kialakult homorú murvák pedig „antennaként" szolgálnak. Az általuk felerősítve visszavert hanghullámok kimutathatóan segítik a denevéreket, hogy a kusza növényzetben megtalálják virágaikat. Rajtuk kívül kolibrik is szóba jönnek, mint beporzók. Termésük bogyószerű tok.

*Tetrameristaceae* (4). A négy örökzöld, fás szárú faj három nemzetségbe van besorolva. A *Tetramerista glabra* Malajzia és Indonézia 35 m magas fája, a többiek közép- és dél-amerikaiak. Leveleik váltakozó állásúak, épek, virágzatuk ernyő vagy fejecske. Virágaikban négyes – vagy ötös – az alapszám. A *Pelliceria rhizophorae* (10.93b ábra) támasztógyökeres mangróvenövény. Gazdagon virágzik, bőven termő nektárjával beporzó kolibrikat vonz magához.

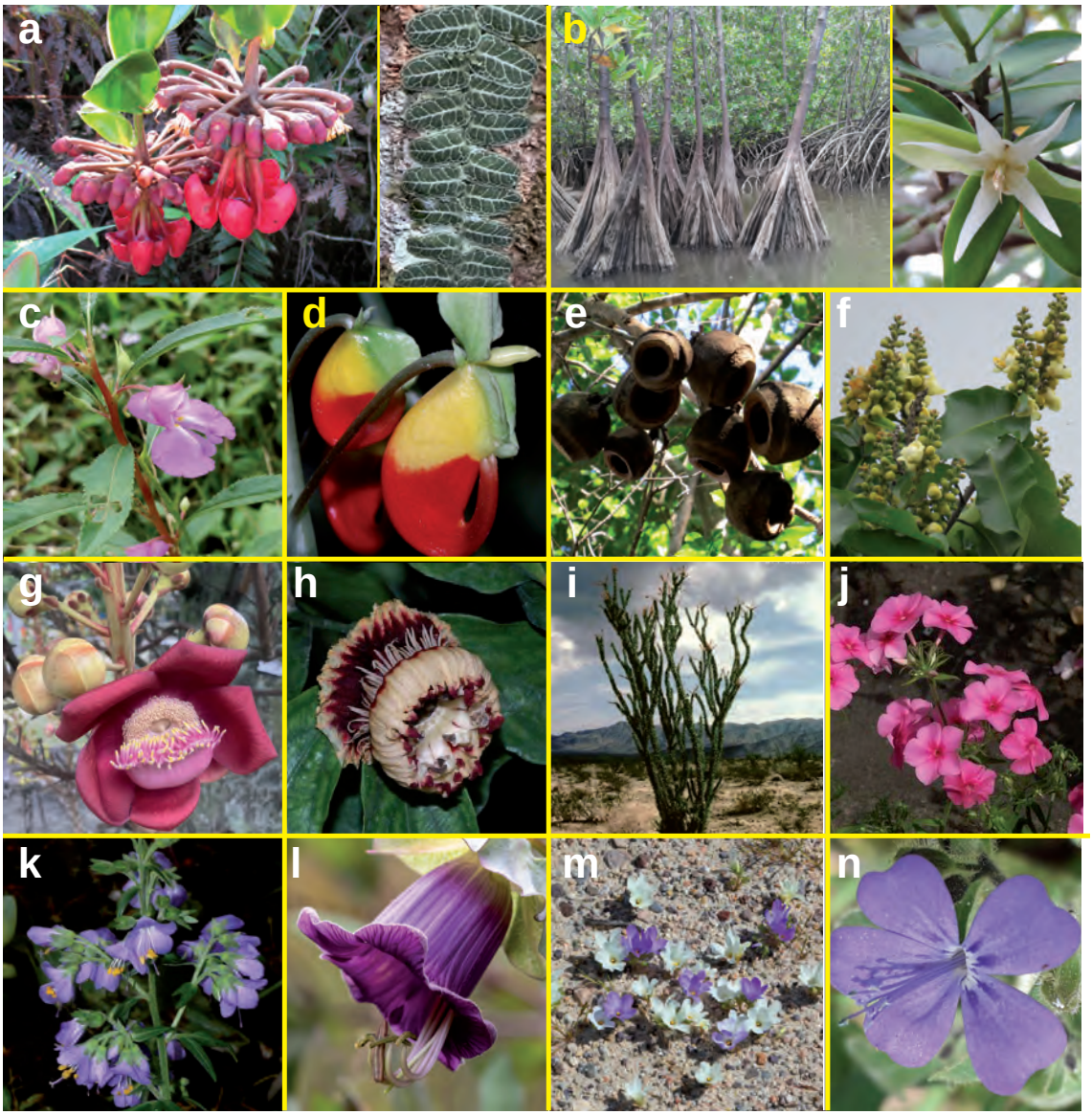
*Balsaminaceae* (nebántsvirágfélék, 1175). Lágyszárúak, kissé pozsgás szárral, szórt elrendezésű, fűrészes szélű levelekkel és zigomorf, 180º-ban csavarodott, ötszirmú virágokkal. Az öt csészelevélből kettő erősen redukált, harmadik sarkantyút visel – ami csak egyes madagaszkári fajoknál hiányzik. Beporzóik rovarok és madarak. Az 5 termőlevélből fejlődő toktermés a nagy belső feszültség miatt már érintésre is „robban", s messze kilövelli a magvakat. Az *Impatiens* (nebántsvirág vagy nenyúljhozzám, 1174/1) nemzetség géncentruma Afrika és Ázsia trópusi területeire esik, de a mérsékelt övben is sok faj él, míg Dél-Amerikában és Ausztráliában egy sem. A klád neve legfeljebb az *I. balsamina*-ra (10.93c ábra) utal, ui. a „Balsamina" génusz régen lekerült az érvényes nevek listájáról. Ez egy változatos virágszínű faj, Indiában és a környező országokban régóta megbecsült gyógynövény, sok helyen kerti virág, egyes trópusi szigeteken pedig özönnövény. Az „elözönlésre" más fajok is hajlamosak, nálunk is van kettő, míg őshonosnak csak az *I. noli-tangere*, az északi félgömb legelterjedtebb nebántsvirága tekinthető. Az *I. mirabilis* egy 3 m magasra növő, félméteres törzsátmérőjű kis fa Thaiföldről, növekedési formája kivételes ebben a taxonban. A leginkább meghökkentő virága az afrikai *I. niamniamensis*-nek van (10.93d ábra). Az egyetlen nem ideeső faj a *Hydrocera triflora*, egy rózsaszínes virágú mocsári-rizsföldi növény a trópusi Indokínából.

*Lecythidaceae* (380). Jelenleg 24 génuszuk ismeretes. Pántrópusi fák, az esőerdők gyakori összetevői, többnyire kiemelkednek a felső lombkoronaszintből. Még inkább jellegzetes a nagy méretű toktermésük, ami eléri a 30 cm-es átmérőt és az ötkilós súlyt is. Virágaik sem adják alább, átmérőjük 15 cm is lehet, a lepellevelek száma 12, porzóból meg akár 1200 is elfér egyetlen virágban! A porzók össze is nőhetnek egymással, és a termőt sapkaszerűen be is boríthatják. A névadó *Lecythis* (4) számos egykori faja ma már más nemzetséget gazdagít. Tokfedelük éréskor lelökődik (10.93e ábra), így a majmok hozzáférhetnek a tápláló magokhoz. A növény igen hatékony szelénfelhalmozó, emiatt mérgezést is okozhat. A *Bertholletia excelsa* (brazil dió vagy paradió, 10.93f ábra) az amazóniai esőerdők legmagasabb (50 m) fái közé tartozik, és az 1000 évet is elérő kora sem megvetendő. Termését a vadonban kell begyűjteni, az ültetvényeken csak kevés érik be – a megporzást követően erre egyébként 14 hónap kell. A lombhullató *Couroupita* (3) *guianensis* (ágyúgolyófa, 10.93g ábra) nevét az igen kemény, gömb alakú termésének köszönheti, melynek érése akár másfél évig is eltarthat. Nektárt nem termel, beporzóit viszont bőven jutalmazza pollennel. A *Napoleonaea* (12) *imperialis* (10.93h ábra) a megnevezett császár koronázási évében (1804) kapta büszke nevét a francia természetbúvártól, F. Palisot de Beauvois-tól. Kelet-Afrikában honos, alacsony fa, látványos virágainak köszönhetően népszerű kerti növény a trópusi vidékeken.

*Fouquieria* (11). Észak-Amerika sivatagaiban őshonos, fás szárú xerofitonok, kicsiny levelekkel, pálhatövisekkel, feltűnő forrt szirmú, pentamer, sokporzós virágokkal. A *F. splendens* (ocotillo, 10.93i ábra) a legelterjedtebb faj, lassan növekszik, 100 évre is szüksége van az érettség eléréséhez. Lángvörös virágai a szétálló haj-

tások végén fejlődnek, a kolibrik és méhek legnagyobb örömére akár két hónapig is nyitva tartanak.

*Polemoniaceae* (csatavirágfélék, 400). Az előző testvércsoportja, benne 27 nemzetséggel. Főleg lágyszárúak, leveleik átellenesek, a virág sugaras, a csésze és a párta is forrt, a porzók a szirmokra nőttek (ez a tulajdonság a *Campanulidae* kládra jellemző igazán). Illatuk általában nem túl kellemes, de beporzóik között lepkék, madarak és denevérek egyaránt szerepelnek. Termésük tok, benne sokszor csak egy maggal. Szinte kizárólag amerikaiak, bár a *Phlox* (69), és a *Polemonium* (37) pár fajával Eurázsiában is találkozhatunk. Afrikából, a trópusi Ázsiából és Ausztráliából hiányzanak. A *Phlox* fajok egy része felálló szárú (10.93j ábra), míg a magasabb hegyekben élők inkább párnanövények. Közép-Európában csak a *Polemonium coeruleum* (kék csatavirág, 10.93k ábra) fordul elő, de nálunk az sem. A közép- és dél-amerikai *Cobaea* (20, 10.93l ábra) fajok fásodó szárú, kacsokkal kapaszkodó liánok. Virágaik harang alakúak, zöld, ibolya vagy bíbor színben

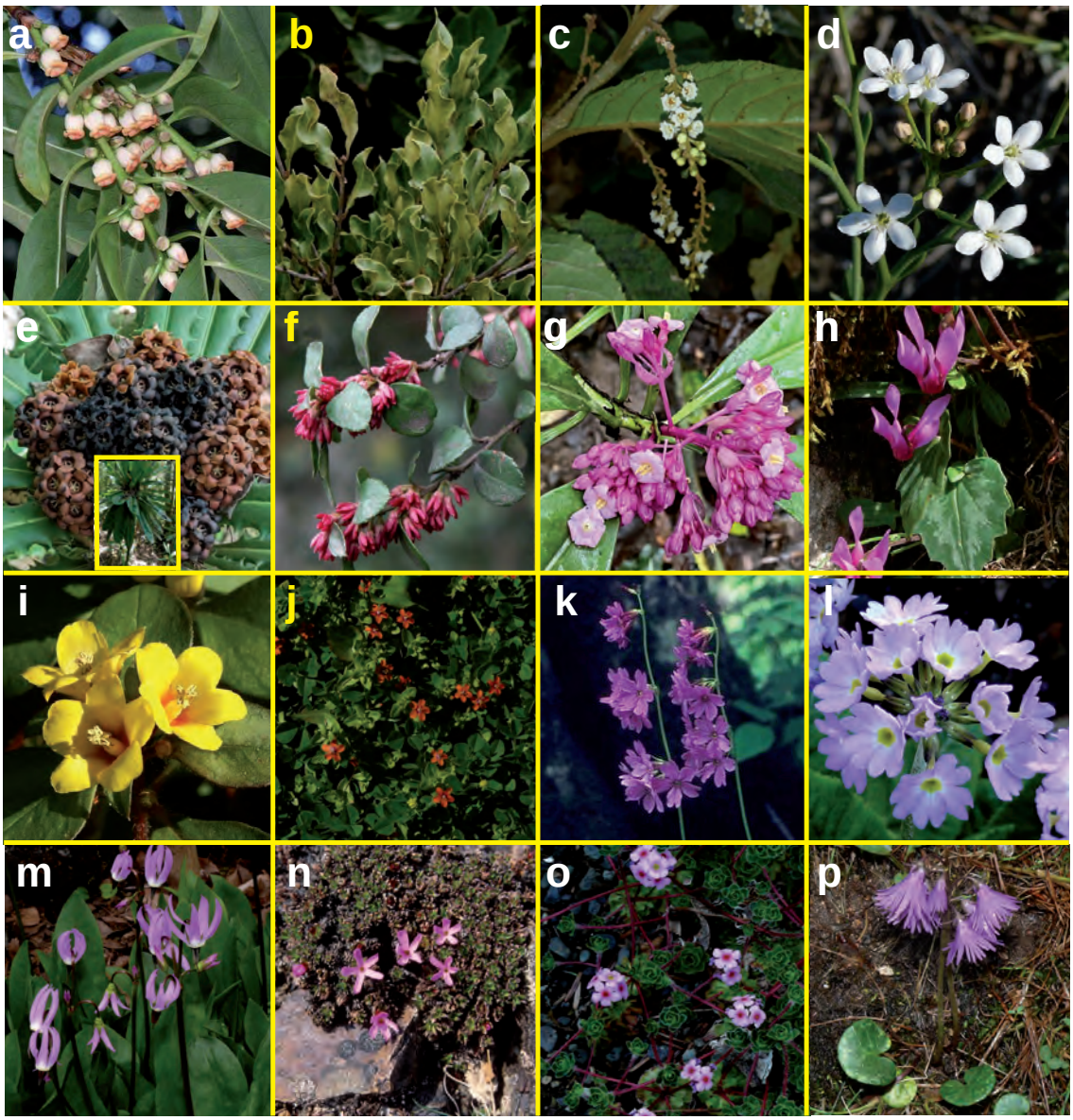



**10.93 ábra. a:** *Marcgravia evenia* (Kuba, P. González, CC BY-NC, levél: *Marcgravia* sp., Ecuador, heimatlos, CC0), **b:** *Pelliceria rhizophorae* (Costa Rica, fabsiar, virág: S.V. Cubero, CC BY-SA 4.0), **c:** *Impatiens balsamina* (India, P. Kokane, CC BY-NC), **d:** *I. niamniamensis,* **e:** *Lecythis pisonis* (Brazília, V.F. Pontes, CC BY), **f:** *Bertholletia excelsa* (Bolívia, V.A. Vos, CC BY), **g:** *Couroupita guianensis* (Brazília, R. Bachman, CC0), **h:** *Napoleonaea imperialis,* **i:** *Fouquieria splendens* (California), **j:** *Phlox drummondii*, **k:** *Polemonium caeruleum*, **l:** *Cobaea scandens* (Peru, T. Aronson, CC BY-SA), **m:** *Linanthus parryae* (California, R. Martin, CC BY-NC), **n:** *Bonplandia geminiflora* (Mexikó, hektor_me, CC BY-NC).

pompáznak. A *Linanthus* (27) *parryae* a földből alig kiemelkedő sivatagi egyéves Kaliforniából. Virágai kékek vagy fehérek, amit egyetlenegy locus kontrollál. Bár a kék a domináns allél, egyes populációkban csak fehérek vannak, s ahol a két szín keveredik (10.93m ábra), ott is elég stabilis az arányuk. Több genetikus, így S. Wright és T.G. Dobzhansky is kereste a jelenség magyarázatát. Mára már kiderült, hogy természetes szelekció van a háttérben, amit az erősen esős évek befolyásolnak. A fehér (recesszív) színű virágok ilyenkor nagyobb fitnesszel bírnak, mint a kékek, és több magot termelnek. A mexikói *Bonplandia geminiflora*-t (10.93n ábra) a francia botanikusról (9.21 cédula) nevezték el akkor, 1800-ban, amikor még javában kalandozott Dél-Amerika őserdeiben.

*Ebenaceae* (ébenfafélék, 811). Főképpen trópusi elterjedésű, örökzöld vagy lombhullató fák és cserjék tartoznak ide, három nemzetségbe sorolva. Ökológiai igényeik igen változatosak, megjelennek a mangrove-vegetációban és az esőerdőkben is. Ép leveleik általában kétsorosak, fonákukon nektármirigyekkel. Kémiai érdekességük a sötét színű naftakinonok jelenléte, amelyek a fatest, a kéreg és a gyökerek jellegzetes színezetét és az elszáradt levelek feketedését okozzák. Kétlakiak, trimer vagy pentamer virágaik magánosak, ha nem, akkor is kevesen vannak egy virágzatban. Pártájuk csavarodott, sugaras szimmetriájú. A hím virágban a porzók két körben állanak, számuk a pártalebenyek számának 2–4-szerese. A női virágokban is van legalább egy kör staminódium. Termésük bogyó, húsos perikarpiummal. A fajok túlnyomó többsége a *Diospyros* (785) nemzetségben van. A *D. ebenum* és *D. reticulata* (ébenfák) adja a legszebb fekete fát, míg a *D. defectrix* (=*rubra*) fája vöröses. A *D. melanoxylon* fájában sötét és világos sávok váltakoznak. Több faj bogyótermése ehető, de csak teljesen éretten, mert egyébként túl sok bennük a tannin. Ennek köszönhetően az állatok is csak az érett bogyókat fogyasztják, ezáltal csak az érett magokat terjesztik. Legismertebb a *D. kaki* (kakiszilva) amit sokfelé, például Dél-Európában is termesztenek. A kisebb termésű, ugyancsak ehető *D. lotus* (10.94a ábra) vadon is előfordul a mediterráneumban, egészen Kelet-Ázsiáig. A *Lissocarpa* (8) Dél-Amerikában honos, az *Euclea* (18, 10.94b ábra) pedig Afrikában és az Arab-félszigeten. Ez utóbbi fajai is kitűnnek tartós és értékes fájukkal.

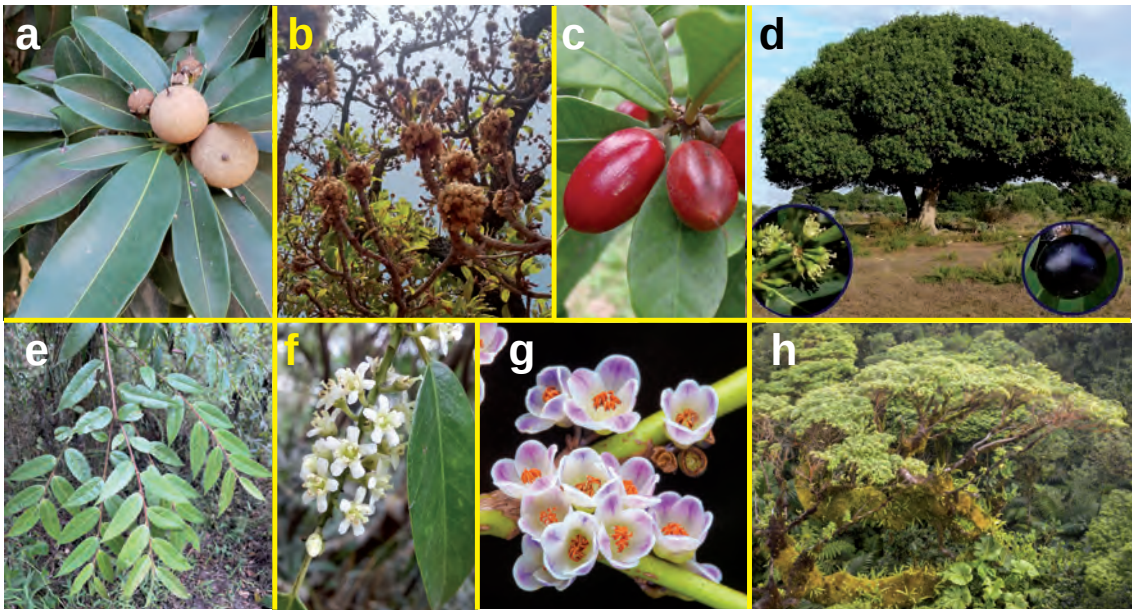
*Primulaceae* (kankalinfélék, 3290). Túlnyomórészt lágyszárúak, 55–60 nemzetségben – a bizonytalanság magyarázata, hogy még van néhány feldolgozatlan csoportjuk. Leveleik pálhátlanok, a levélállás többféle lehet, és gyakori a tőlevélrózsa. Virágzatuk fürt, füzér, ernyő vagy fejecske. A virág kétivarú, sugaras, a párta forrt vagy szabad szirmú, a pártára nőtt porzók a szirmokkal átellenben erednek. A csésze elvirágzás után is maradó. Termésük tok, a magok robbanásszerűen repülnek ki belőle. Négy belső kládjukat különböztetjük meg (l. 10.92 ábra). A paleotrópusi *Maesa* (183) adja az alapi csoportot. Liánok és fák is vannak benne. Fürtös virágaik aprók, a párta kis csövet formál. Több fajuk gyógynövény (10.94c ábra). A *Theophrastoideae* kládon is gyakran csöves a párta, a termés bogyó is lehet. A döntő többség dél-amerikai elterjedésű, egyetlen hazai képviselője a *Samolus* (15/1) *valerandi* (árokvirág), ami egyébként Eurázsia és Dél-Amerika közös faja, míg a nemzetség a többi kontinensen is honos (10.94d ábra). A fás *Theophrasta* (2) Haiti és Dominika, vagyis Hispaniola szigetének endemizmusa. Fogas szélű nagy leveleik a vékony törzs végén, üstökben állanak (10.94e ábra), rossz szagú virágaik csak a döglegyeket vonzzák (szapromiofília). A *Myrsinoideae* fajai elsősorban (szub)trópusi fásszárúak és liánok, de mérsékelt övi lágyszárúak is vannak közöttük bőven. A fásszárúak közül a *Myrsine* (289) említendő először, már csak a névadás okán is. Pántrópusi génusz, örökzöld levelekkel, egymagvú csontárterméssel. A *M. africana* (10.94f ábra) Dél-Afrikától az Arab-félszigetig előforduló, kétlaki, piros virágú cserje – sokfelé ültetik. Az *Ardisia* (700, 10.94g ábra) elterjedése hasonló az előző génuszéhoz, egyedül Kínából leírtak vagy 65 fajt. Egy részük (a *Crispardisia* szubgénusz) bakteriális szimbiontákat (endofitonokat, pl. *Burkholderia*) tart a levélszéli hólyagocskákban, amelyek nemzedékről nemzedékre „öröklődnek" (vö. 10.21 cédula). Funkciójuk nem teljesen tisztázott, ugyanis a *Burkholderia* fajok N-kötő aktivitásához szükséges gének hiányzanak az itt előforduló baktériumokból. Leginkább arról lehet szó, hogy az endofitonok anyagcseretermékei a növényevők elriasztását szolgálják. A lágyszárúakat a nálunk is előforduló, főképp európai *Cyclamen* (ciklámen, 22/1, 10.94h ábra), és a kozmopolita *Lysimachia* (lizinka, 190/8, 10.94bi ábra) képviseli, ez utóbbiba olvadt bele – a molekuláris filogenetikának köszönhetően – a *Glaux* (bagolyfű), a *Centunculus* (centike), a *Trientalis*, az *Anagallis* (tikszem) és még más génuszok összes faja. A piros, ritkán kék virágú, afro-eurázsiai mezei tikszem elfogadott neve tehát *L. arvensis* (10.94j ábra) – színben gazdagítva az eddig főképpen sárga virágúakat magába foglaló nemzetséget. A *Primuloideae* kládon tőlevélrózsás, általában hosszú kocsányon álló virágzattal bíró növények vannak (kivétel például a *Primula vulgaris*). Az észak félgömbön terjedt el a *Primula* (kankalin, 532/4) majdnem minden képviselője, pár fajt hagyva Új-Guinea és Dél-Amerika hegyeinek. Különösen sok faj, 300-nál is több él Kelet-Ázsiában (10.94k-l ábra). Észak-amerikai elterjedésű a bókoló virágú, visszahajlott szirmú *Dodecatheon* (17, 10.94m ábra), a kankalinok közeli rokona, egyes osztályozások szerint egy nemzetségbe tartoznak. A beporzó méhek a pollent a virág rezegtetésével szerzik meg. Az *Androsace* (gombafű, 170/2) kis termetű, álta-




**10.94 ábra. a:** *Diospyros lotus*, **b:** *Euclea undulata* (Dél-Afrika), **c:** *Maesa indica* (India, M. Kulkarni, CC BY-NC), **d:** *Samolus repens* (Ny-Ausztrália), **e:** *Theophrasta americana* (Dominika, kitkleinschmidt, habitus: M. Guzmán, CC BY-NC), **f:** *Myrsine africana*, **g:** *Ardisia opegrapha* (Costa Rica, D.L. Montoya, CC BY-NC), **h:** *Cyclamen repandum* (Szardínia), **i:** *Lysimachia congestiflora*, **j:** *L. arvensis*, **k:** *Primula jesoana* (É-Korea), **l:** *P. denticulata*, **m:** *Dodecatheon jeffreyanum,* **n:** *Androsace constancei* (Alaszka), **o:** *A. sempervivoides*, **p:** *Soldanella alpina* (Németország).

lában párnás növekedésű növényei az északi félgömbön, magas hegyekben és hűvös klímában honosak (10.94n ábra) – géncentrumuk a Himalájában van (pl. *A. sempervivoides* Indiából, 10.94o ábra). A *Soldanella* (harangrojt, 20) tölcséres, rojtos szirmú virágaival az Alpokban (10.94p ábra), a Kárpátokban és a Balkánon is találkozhatunk, de Magyarországon még a *S. hungarica*-val sem. A *Hottonia* (2/1) életformájával igencsak kilóg a többiek közül. Vízinövény mindkét faj, a felszín fölé emelkedő virágzattal, alámerült, sallangos (*H. palustris*) vagy szálas (*H. inflata*) levelekkel.

*Sapotaceae* (1350). Trópusi, szubtrópusi, örökzöld fák és cserjék (ritkán geofitonok), kb. 70 génuszban. Leveleik épek, gyakran sűrűn tömörülnek. Az *Ericales*-en belül csak itt fordul elő fehér tejnedv és a szaponinok. Virágaik illatosak, a 4–11 csészelevél 1–2 körben vagy spirálisan áll, szirom ból ugyanennyi van, de ezek szabdaltak is lehetnek. A termés bogyó, benne nagy méretű, fényes magok fejlődnek. A klád neve a *Manilkara* (75)




**10.95 ábra. a:** *Manilkara zapota* (Mexikó, V. Cervantes, CC BY-NC-ND), **b:** *Vitellaria paradoxa* (Burkina Faso, lale2023, CC BY-NC), **c:** *Synsepalum dulcificum* (H. Lyman, CC0), **d:** *Sideroxylon inerme* (Dél-Afrika), **e:** *Ficalhoa laurifolia* (Ruanda, S. Nshutiyayesu, CC BY-NC), **f:** *Pentaphylax euryoides* (Hong-Kong, a_cyl, CC BY), **g:** *Eurya rubiginosa* (Kína, H. Baochen, CC BY-NC), **h:** *Freziera undulata* (Saba, reefguard, CC BY-NC).

*zapota* (10.95a ábra) fajnevében szerepel, s a növény mexikói elnevezésére utal. Világszerte ültetik, ragacsos tejnedve egykoron a rágógumit adta, gyümölcse ma is népszerű. A legnagyobb génuszba tartozó *Pouteria* (163) *sapota* neve már latinizált formában idézi a népi nevet. Ez egy 45 m magasra is megnövő, rendkívül termékeny faj, egy fán akár ezer darab gyümölcs is megérik egy év alatt. További haszonfa az afrikai *Vitellaria paradoxa* (10.95b ábra), a kozmetikai iparban fontos sheavaj forrása és a legtöbb tejnedvet (guttapercha) adó délkelet-ázsiai *Palaquium* (120) *gutta*. A közép-afrikai *Synsepalum* (39) *dulcificum* (10.95c ábra) nevezetessége (csodája) a gyümölcs mirakulintartalma. Keveset is elég megenni belőle, hogy a nyelvünkön megtapadó anyag az utána elfogyasztott savanyú ételeknél is édes ízt váltson ki a receptorokból. A mirakulin csak alacsony pH-n köt meg az érzőbimbókon, semleges pH-n nincs hatása. A *Sideroxylon* (81) génusz pántrópusi, elsősorban a kemény fájáról nevezetes (sideros = vas, gör.). Dél-Afrikában egyetlen faja él, a *S. inerme* (10.95d ábra), melynek szintén ehető a termése. Ellenáll a tűznek, és sorba ültetve annak terjedését is gátolja. Az elsősorban Marokkóban élő, és ott kultivált *Argania spinosa* (= *S. spinosa*) magvaiból préselik az argánolajat, ami az olívaolajnál is tartósabb. A széles lombkoronájú fa igen tűrőképes, elviseli a sivatag 50 °C-os hőmérsékletét is. Terméséért a kecskék a fa tetejére is felmásznak (10.96 ábra).



**10.96 ábra.** *Argania spinosa* (Marokkó, M. Menchetti, CC BY).

*Sladeniaceae* (3). Örökzöld fák, teljesen ép vagy fogazott szélű levelekkel. Apró, 55 mm-nél kisebb, harang alakú virágaik a levelek hónaljában fejlődnek, bogas virágzatban. Szabadszirmúak, alapszámuk 5 vagy 6. Porzó 8–15, szabad vagy a pártához nőtt. Nektáriumuk nincs, beporzóik ennek ellenére rovarok. Termésük schizocarpium vagy tok. A *Sladenia* két faja indokínai, a *Ficalhoa laurifolia* (10.95e ábra) afrikai.

*Pentaphylacaceae* (450). Az előző klád testvércsoportja, jóval több fajjal, 12 génusszal. Elterjedésük trópusi. Fák vagy cserjék, fényes, kissé bőrnemű leveleik két sorban állanak. Virágaik kis méretűek, redukált levelek hónaljában általában magánosan vagy kisebb csomókban jelennek meg. Porzó sok, a termés bogyó, amit állatok terjesztenek. A *Pentaphylax euryoides* (10.95f ábra) délkelet-ázsiai faj, sugaras, kétivarú pentamer virágokkal. A legnagyobb nemzetség a pántrópusi *Ternstroemia* (167), amelyben a kétivarúak mellett a funkcionálisan hím virágok is megjelennek. Az alapszám itt is öt. A *T. gymnanthera* ázsiai faj, gyakran ültetik, a mexikói

*T. lineata* gyógynövény. A délkelet-ázsiai *Eurya* (159) génusz fajszámban nem marad el sokkal. Az *E. rubiginosa* (10.95g ábra) Kínában nagyrabecsült faj, degradált területek helyreállításában van szerepe. *Visnea mocanera* a Kanári-szigetek és Madeira őshonos fája, kivételesen eléri a 10 m magasságot. Harang alakú kis virágaik illatosak, kétivarúak. A *Freziera* (74) összes faja Dél-Amerikában és a karibi térségben él (10.95h ábra). Leveleik kissé fogazottak, szélük kifejletten is begyűrt. Urna alakú pentamer virágaik egyivarúak és szabad szirmúak – ez nem túl gyakori állapot az *Ericales*-ben (vö. az előző és a következő kládda l).

*Theaceae* (teacserjefélék, 360). A nyolc génusz trópusi-szubtrópusi, de Afrikából teljesen hiányoznak. Vastag levelű fák és cserjék. Sugaras, kétivarú virágaikban általában 5–5 csésze- és sziromlevél található, amelyek nem válnak el élesen egymástól, és legfeljebb az alapjuknál nőttek össze. A murvalevelek is fokozatosan mennek át a csészelevelekbe. Igen sok porzójuk van, amelyek másodlagos sokszorozódás eredményei. A termés rendszerint tok. A közismert tea leveleit a *Camellia* (238) *sinensis* szolgáltatja. Más *Camellia* fajok magjából olajat állítanak elő, továbbiakat pedig dísznövényként ültetnek, megint mások mindkét célra alkalmasak (pl. a japán *C. sasanqua*, 10.97a ábra). A *Franklinia alatamaha* egyike azon fajoknak, amelyek eredeti élőhelyükről (USA: Georgia) már eltűntek, mégpedig nem mostanában, hanem már a 18. században. Kerti kultúrákban szerencsére mindmáig fennmaradt. A *Stewartia* (22) az USA és K-Ázsia közös génusza, örökzöld és lombhullató fajokkal. Dekoratív kérgük narancsos színezetű, fehér virágaik igen nagyok lehetnek (<11 cm) – és nem meglepő módon kedvelt díszei a szubtrópusi kerteknek (10.97b ábra).

*Symplocos* (411). Trópusi elterjedésű, de a teafélékhez hasonlóan az afrikai kontinensen nem előforduló fák és cserjék. Leveleik épek, ép vagy fogazott szélűek, sokszor édes ízűek. Összetett virágzatban egyesülő virágaik többnyire pentamerek, 5–60 porzóval, amelyek csővé nőttek össze. A termés csontár. Legismertebb faja a kelet-ázsiai *S. paniculata* (10.97c ábra), egy kis fa vagy cserje, díszítő hatását fehér virágainak és ragyogó sötétkék termésének is köszönheti. A *S. cochinchinensis* sokkal szélesebb elterjedésű, mint neve sejtetné, nemcsak Vietnamban és Laoszban él, hanem Tibettől Queenslandig, a Ryukyu-szigetektől Szumátráig sokfelé, mégpedig 25 különböző változatban. Jáva szigetén például lávamezők törpe növésű pionír növényeként mutatkozik, míg a legtöbb változat erdők cserjeszintjében él.

*Diapensiaceae* (17). Kis termetű félcserjék vagy évelők a holarktikus és a mérsékelt északi övekből (főleg É-Amerika, Kelet-Ázsia). A kevés faj hat nemzetségbe van szétosztva. Öttagú virágaikban a párta tölcséres csővé nőtt össze, a porzók mellett staminódiumok is megjelennek. Termésük apró magvú tok. A *Diapensia* (6) fajok párnás növekedésűek, egy fajuk cirkumboreális elterjedésű, a többiek a Himalájában és DNy-Kínában honosak. A *D. lapponica* (10.97d ábra) annyira hidegkedvelő, hogy a kisebb felmelegedést sem viseli el. Európában legdélebbre Skóciában hatol; egyes kanadai egyedeinek korát 200 évesre becsülik. A *Schizocodon* egyik faja (*S. soldanelloides*) erősen emlékeztet a harangrojtra.

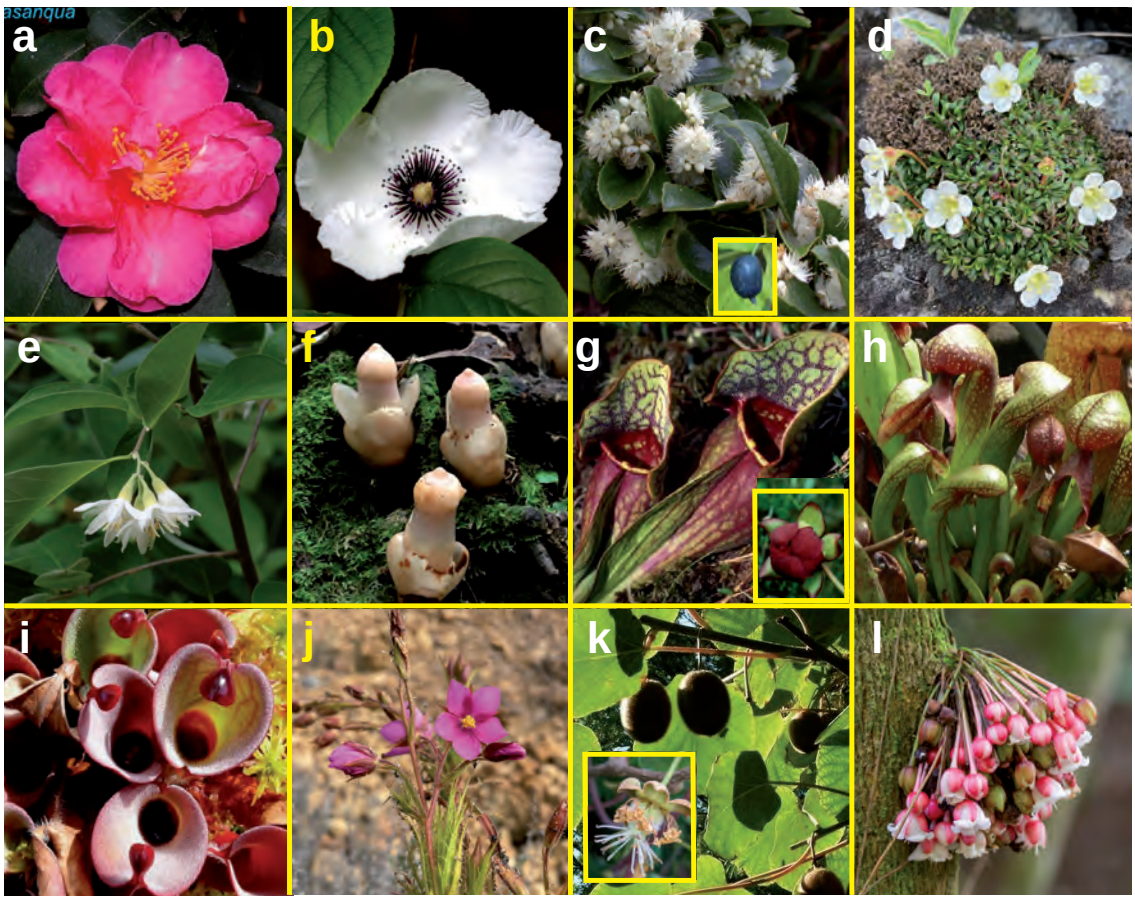
*Styracaceae* (benzoéfafélék, 150). Fák és cserjék, 12 génuszban. Elterjedési területük nagyjából három részből áll: DK-Ázsia, a Mediterráneum és Amerika. Leveleik váltakozó állásúak, osztatlanok. Virágaik sugarasak, általában kétivarúak és fehérek, a párta csővé nőtt össze legalább a tövénél. A pártalebenyek száma 4–9, a feltűnő sárga porzóké ugyanennyi vagy a kétszerese. A termés tok vagy csontár. Az Indonéziában gyakori *Styrax* (125) *benzoin* fehéres színű tejnedvét szárítva az illatszer- és gyógyszeripar hasznosítja. Számos közeli rokonát díszcserjeként tartják számon. A Földközi-tenger vidékén a *S. officinalis* (10.97e ábra) él, ez inkább gyógynövény. A bókoló virágú *Halesia* négy faja észak-amerikai, az ötödiket, a kínai *Perkinsiodendron macgregorii* néven nemrég választották külön.

*Mitrastemon* (2). Klorofill nélküli paraziták, szívógyökereikkel elsősorban *Fagaceae* fajok gyökereibe hatolnak. Helyük az *Ericales*-en belül már korábban is biztos volt, mitokondriális és riboszomális gének alapján, s ezt most megerősítette – és pontosította – a sejtmag genomja is. A parazitizmus egyik független kialakulását demonstrálják (vö. 10.6 cédula). Az egymástól leginkább csak méreteikben eltérő *M. yamamotoi* (10.97f ábra) délkelet-ázsiai elterjedésű, a *M. matudae* pedig közép-amerikai. Vegetatív időszakuk 3–4 évig is eltarthat, ezalatt a gazdanövény gyökerében, majd a kérgében növekszenek. Leveleik pikkelyszerűek, virágaik a földfelszín fölé jutnak, sugarasak, először a süvegszerűen összenőtt porzók érnek meg bennük. Később a süveg lelökődik, és szabaddá válik a termő. Bőven termelnek nektárt, beporzóik rovarok, nappal elsősorban darazsak és legyek, éjszaka még csótányok is. A nappali események inkább a keresztbeporzást, az éjszakaiak az önbeporzást segítik elő. Bogyószerű terméseiket madarak terjesztik.

*Sarraceniaceae* (31). Három nemzetsége lágyszárú, rovarfogó növényeket egyesít – mutatva, hogy a rovaremésztés képessége többször kialakult a zárvatermő evolúcióban (vö. még *Caryophyllales, Cephalotus, Utricularia*). Ami ilyenkor megszokott, ezek is táplálékszegény, savanyú talajon élnek, például tőzegmohalápokban. Áldozataikat a kancsókáéhoz hasonló, tőrózsás, módosult levelek ejtik csapdába, ahonnan – a csúszós felület és a lefelé álló szőrök miatt – nincs menekvés. A csapda vízzel és emésztőnedvekkel

telt, mely utóbbiakat leginkább a szimbionta baktériumok termelik – bár néhány enzimet a növény is elő tud állítani. Tőkocsányos és magános virágaikban 3–6 az alapszám, a csésze- és sziromlevelek szabadon állnak, a porzók száma 8 vagy sok, a bibe ernyőszerű vagy osztott. Nektárt termelnek, beporzóik leginkább a méhek közül kerülnek ki. Toktermésükben sok apró mag fejlődik. A *Sarracenia* (11) Észak-Amerika keleti felének génusza. Az állatokkal való kapcsolatuk nem merül ki a fehérjeemésztésben. Az *Exyra* lepkék hernyói lyukat fúrnak a kancsó aljába, lecsapolják belőle a nedvességet, és növény szöveteivel táplálkoznak. A *S. purpurea* (10.97g ábra) és a többi faj kancsójában valóságos mikrokozmosz (vö. 9.23 cédula) alakul ki. A baktériumokkal például kerekesférgek táplálkoznak. A csapdán belüli táplálékláncs csúcsán szúnyoglárvák vannak, amelyek nagyrészt az emészthetetlen állati maradványokat takarítják el. Van olyan faj, melynek fejlődésmenete teljes egészében ezekhez a növényekhez van kötve. Közeli rokon az Oregonban és Kaliforniában élő *Darlingtonia californica* (10.97h ábra); hajlott kancsója a kobra fejére emlékeztet. Nemcsak lápokban, hanem szárazabb, fémekben gazdag talajon is megél. Víztartalmát, a *Sarracenia*-któl eltérően, szabályozni tudja. A befogott áldozatokat zárt, átlátszó, kijáratnak tűnő foltokkal csapja be, így azok elfáradnak a hiábavaló keresésben és előbb-utóbb feladják. Távolabbra, mégpedig a venezuelai tepuik (9.25 cédula) tetején, lápokon találjuk a klád feltehető géncentrumát. A *Heliamphora* (22) összes faja ottani endemizmus. A legnagyobb egyedek akár fél méter magasra is megnőnek. A kancsón nincs fedél, helyette egy kanálszerű nektáriumot találunk (10.97i ábra). Alul leeresztő „csapok" is vannak, amelyek sok eső után lépnek működésbe. Táplálékuk főleg a hangyák közül kerül ki.

*Roridula* (2). Sűrű mirigyszőrökkel borított, örökzöld, a hajtásvégeken hosszú és vékony leveleket fejlesztő cserjék, elérik a 2 méteres magasságot is. Mindkét fajuk Fokföld bennszülöttje. Közepes méretű, sugaras,




**10.97 ábra. a:** *Camellia sasanqua*, **b:** *Stewartia malacodendron* (Georgia, USA, S. Kelsey, CC BY-NC-SA), **c:** *Symplocos paniculata* (Tajvan, lecanorchis, CC BY-NC), **d:** *Diapensia. lapponica* (New Hampshire, er-birds, CC BY), **e:** *Styrax officinalis* (Törökország, J. Bom, CC BY-NC), **f:** *Mitrastemon yamamotoi* (Japán, tne-omm, CC BY-NC), **g:** *S. purpurea* (Ontario), **h:** *Darlingtonia californica,* **i:** *Heliamphora pulchella,* **j:** *Roridula dentata* (Dél-Afrika, M. Berger, CC BY), **k:** *Actinidia chinensis* (virág: L. Weichgrebe, CC0), **l:** *Saurauia rubens* (Malajzia, I. van der Brugge, CC BY-NC-ND).

**10.26 cédula: A poloska megdolgoztatása**

A *Roridula dentata* és *gorgonias* szinte minden, a rovaremésztő növényeket tárgyaló áttekintő műben szerepel. Stratégiájuk azonban eltér az átlagostól és egyedülálló szimbiotikus kapcsolatot képvisel a növényvilágban. A levelek és a csésze mirigyszőreinek bő váladékába sok apró ízeltlábú ragad bele, melyeket nem a növény emészt meg. Testnedveiket a félfedelesszárnyúak (*Hemiptera*), azon belül a poloskák (*Heteroptera*) közé tartozó *Pameridea* két faja szívogatja. A *P. roridulae* mindkét növényfajon, a *P. marlothii* csak az elsőn található meg. A poloskák nitrogéntartalmú ürüléke a levelekre tapad, kutikuláris nyílásokon át jut be a szövetekbe, már a növény számára is feldolgozható formában. A poloskák egyébként egész életüket ezeken a növényeken töltik, petéiket is rájuk helyezik, fiatalon pedig a beporzást is elvégzik. Felmerül persze a kérdés: ők maguk miért nem ragadnak bele a sűrű mirigyszőrökbe? Lábaikon a kutikulát vastag zsíros réteg borítja, ami taszítja a növény váladékát, így a rovar szabadon mászkálhat a leveleken. Ha ezt a bevonatot kísérletesen eltávolítják, a poloska ugyanúgy áldozattá válik, mint bármely más ízeltlábú.

öttagú virágaikban a csésze- és sziromlevelek szabadok (10.97j ábra). Porzóik a tövüknél összenőttek, ahol feltűnő színű nektáriumokat viselnek. A lefelé hajló porzók érintésre kipattannak és kiszórják a virágport. A rovaremésztés közvetett formájáról nevezetesek (10.26 cédula).

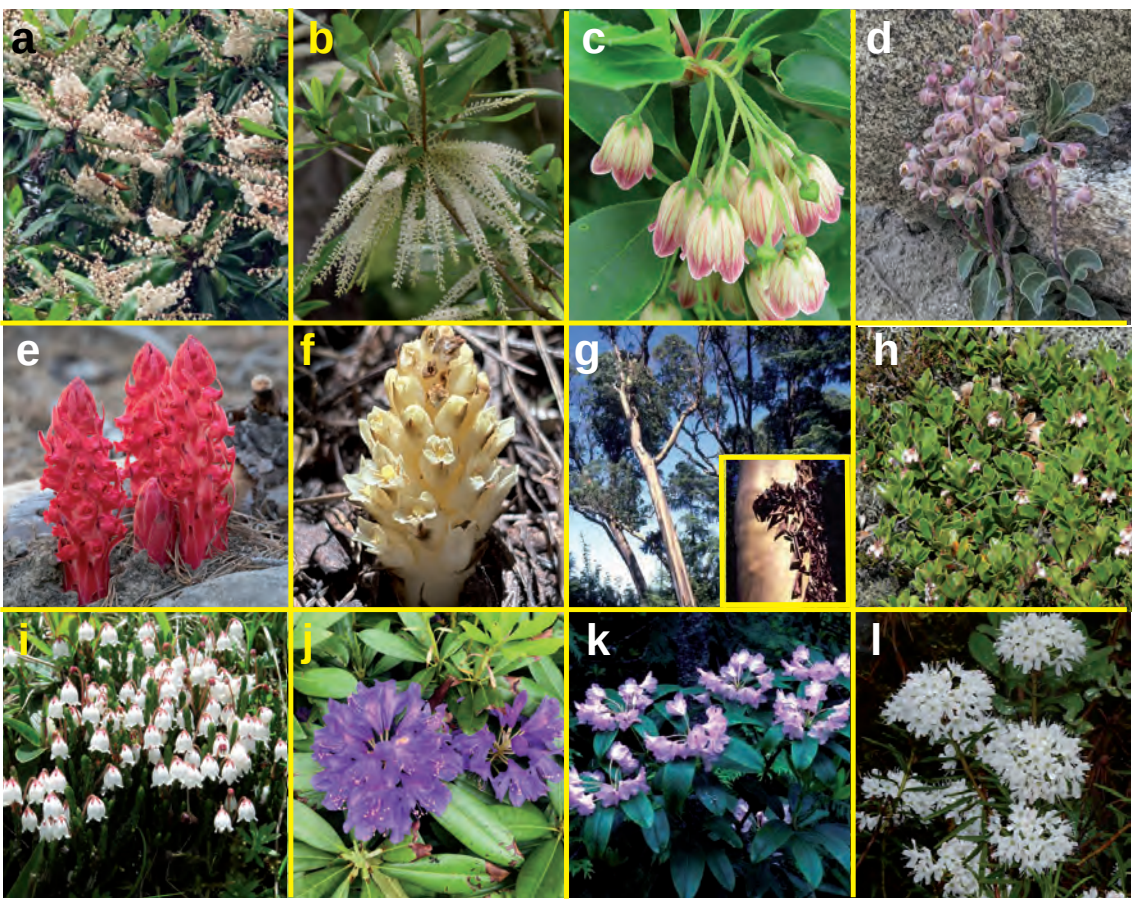
*Actinidiaceae* (450). A három idetartozó génuszba fák, cserjék és liánok tartoznak. Elsősorban trópusiak, de Dél-Amerika nagy részéből, Afrikából pedig teljesen hiányzanak. Leveleik váltakozó állásúak, fogazott-fűrészes szélűek, párhuzamos másodlagos erezettel. Virágaik sugarasak, szabad csésze- és sziromlevelekkel. Porzóból minimum 10 van. Termésük bogyó. Az *Actinidia* 55 fajából 48 Kínában él, kúszó hajtásaik a 30 m-t is elérhetik. Néhányukat, különösen az *A. chinensis*-t (10.97k ábra) jóízű bogyótermésükért termesztik (kivigyümölcs, ami persze nem őshonos Új-Zélandon, csak ott termesztik nagy mennyiségben). Belső, élénkzöld színét klorofill okozza. Jóval kevésbé ismert a jóval nagyobb nemzetség, a *Saurauia* (419), melynek fajain Ázsia és Amerika osztozik. Egy- vagy kétlakiak, s ebben eltérnek a klád többi fajától. A malajziai *S. rubens* (10.97l ábra) egy 12 méteres fa, csomós virágzata a törzsből nő ki (kauliflóriás). Termésük apró kivigyümölcsre emlékeztet, de savanyú, összehúzó hatású. Több fajt gyógy-, illetve dísznövényként tartanak számon.

*Clethraceae* (99). Fás növények, fogazott szélű, csillagszőrös levelekkel, amelyek általában az ágvégeken tömörülnek. Hosszú fürtben álló virágaikban ötös az alapszám, de porzóból igen sok lehet. Az amerikai és kelet-ázsiai trópusok növényei, egy fajuk Madeirán és – behurcolva – az Azori-szigeteken él. Ez a *Clethra* (86) *arborea* (10.98a ábra), egy kis termetű fa, sűrű lombozattal, gyöngyvirágra emlékeztető, illatos virágokkal. A dél-amerikai *C. scabra* egy termetes, 25 méterre is megnövő magashegységi fa. A másik génusz, a nagyobb virágú *Purdiaea* (13) közép-amerikai, 11 faja csak Kubában fordul elő.

*Cyrillaceae* (l2). Két nemzetség tartozik ide, a fajok közül pedig – a *Purdiaea*-hoz hasonlóan – 10 kubai bennszülött, egy terjedt el az USA-tól Brazíliáig (*Cyrilla* (11) *racemiflora,* 10.98b ábra), egy pedig (*Cliftonia monophylla*) az USA-ban. Fásszárúak, szórt állású, fényes és osztatlan levelekkel. Öttagú virágaik hosszú fürtben állanak, illatosak, megporzó méheket és lepkéket vonzanak. A termés tok. Vizes élőhelyek kedvelői.

*Ericaceae* (erikafélék, hangafélék, 4584). Igen fajgazdag társaság, 127 génuszba szétosztályozva, amelyek jelentős részében 1–2 faj van csupán. Kozmopolita elterjedésűek, a trópusi területeken azonban nagy foltokban hiányoznak (pl. Amazónia, Ausztrália északi területei, a Szaharától a Góbi-sivatagig). Különleges, de jó megvilágítású élőhelyeken (például magas hegyekben, tundrán, savanyú talajon) az erikafélék a vegetáció arculatát döntően meghatározhatják. Túlnyomó részük fásszárú (fa, cserje, törpecserje életformával), de van közöttük epifiton, lágyszárú és klorofill nélküli parazita is. Nagy részük örökzöld, leveleik többnyire bőrneműek, örvösek, átellenesek vagy szórtak. Virágaik fürtösek, kétivarúak, többnyire sugarasak, a 2–9 csészelevél csak a tövénél nőtt össze, a 3–9 szirom azonban majdnem végig forrt (ha nem, akkor azt karakter-visszafordulásnak tekinthetjük). A párta sokszor hengeres vagy urna alakú, belül két körben álló 5–5 porzóval. Beporzóik főleg (posz)méhek és – Amerikában – kolibrik. A termés tok, bogyó vagy csontár. Kilenc, rendkívül egyenlőtlen méretű belső kládot különböztethetünk meg, tárgyalásuk a 10.92 ábrán látható sorrendet követi. Alapi helyzetben a kelet-ázsiai *Enkianthus* (13) található, igen sok (60 körüli) pleziomorf bélyeggel (pl. a virágkocsányon nincsenek murvák). Több fajuk (pl. *E. campanulatus*, 10.98c ábra) dísznövényként ismert. A *Pyroloideae* mind a négy nemzetsége egykoron *Pyrola* (körtike) volt, nálunk is megvannak (*Pyrola* (42/4, 10.98d ábra), *Orthilia* (2/1), *Chimaphila* (5/1) és az egyetlen virágával igencsak kilógó egyfajos *Moneses* (1/1) de igen ritka mindegyik, s néhány fajuk esetleg már el is tűnt. A mérsékelt és hideg öv lakói az északi félgömbön. Rizómás lágyszárúak, leveleik sokszor redukáltak, csírázásuk nem megy gombapartner nélkül. A *Monotropoideae* növényei még inkább gombákra vannak utalva, ugyanis

nincs bennük klorofill, így fotoszintézisre képtelenek – azaz élősködők. Eltartóik a *Russulaceae* (galambgombák) köréből kerülnek ki, fonalaik közvetítésével fenyőkkel is kapcsolatban vannak. Évelő gyökérzetük minden évben friss szárakat hajt, amelyeken egy vagy több virág fejlődik. Pollenjük egyesével szabadul ki, míg az *Ericaceae* többségét tetrádok vagy pollencsomók jellemzik. Géncentrumuk egyértelműen Észak-Amerika nyugati része. Magyarországon a kládot a *Hipopytys* (fenyőspárga) mindkét faja képviseli (*H. monotropa* és *hypophegea*), a hasonló *Monotropa* (2) kelet-ázsiai és észak-amerikai. Néhányuk meghökkentő külsejű, mint például a *Sarcodes sanguinea* (10.98e ábra) és a *Pleuricospora fimbriolata* (10.98f ábra). Az *Arbutoideae* növényei is gombákra vannak utalva, még ha nem is élősködők. Közepesen magas (30–35 m) fává nőnek egyes *Arbutus* fajok (11), amelyek fő jellegzetessége a vöröses, könnyen hámló vékony kéreg és a bogyótermés. Többségük a Földközi-tenger vidékén és Észak-Amerikában él (10.98g ábra). Az *Arctostaphylos* (73) nemzetségben lecsepült cserjéket és kis fákat találunk. Leveleik oválisak, virágaik kis csomókban fejlődnek, fehérek vagy rózsaszínűek, a termés itt is bogyó. Az észak-amerikai chaparral mediterrán jellegű növényzetének jellegzetes tagjai, a legelterjedtebb azonban a hidegtűrő *A. uva-ursi* – a medvék „szőlője" (10.98h ábra). A *Cassiope* (16, 10.98i ábra) is az északi és magashegyi tájak nemzetsége, leveleik pikkelyszerűek, és e tekintetben a következő csoport előképei. Kis virágaik általában magánosak, harang alakúak. Az *Ericoideae* legnagyobb génusza a *Rhododendron* (1089), majd kissé lemaradva maga az *Erica* (834) következik. Kivétel nélkül fásszárúak, leveleik szórt állásúak vagy örvösek, virágaik sugarasak vagy kissé zigomorfak, a termés tok. A *Rhododendron* (havasszépe, azálea) a molekuláris eredményeknek köszönhetően nőtt ekkorára, magába olvasztva több génuszt. Elsősorban valóban a havas és hideg vidékeken és a magashegységekben honosak, a mérsékelt övben igen sok faj él a Himalájában és Tibetben, a szubtrópu-




**10.98 ábra. a:** *Clethra arborea* (Madeira, V. Jorge, CC BY), **b:** *Cyrilla racemiflora* (Missouri, lillie, CC BY-NC), **c:** *Enkianthus campanulatus* (Japán, Qwert1234, CC BY-SA 3.0), **d:** *Pyrola dentata* (California, C. Barrows, CC BY-NC-SA), **e:** *Sarcodes sanguinea* (California, R.G. Agarwal, CC BY-NC), **f:** *Pleuricospora fimbriolata* (California, A. Cortese, CC BY-NC), **g:** *Arbutus menziesii* (British Columbia), **h:** *Arctostaphylos uva-ursi* (Izland), **i:** *Cassiope selaginoides* (Kína, yaoshawn, CC BY-NC), **j:** *Rhododendron ponticum* (Törökország, hnde, CC BY-NC), **k:** *Rh. macrophyllum* (British Columbia), **l:** *Rh. tomentosum* (=*L. palustre*).

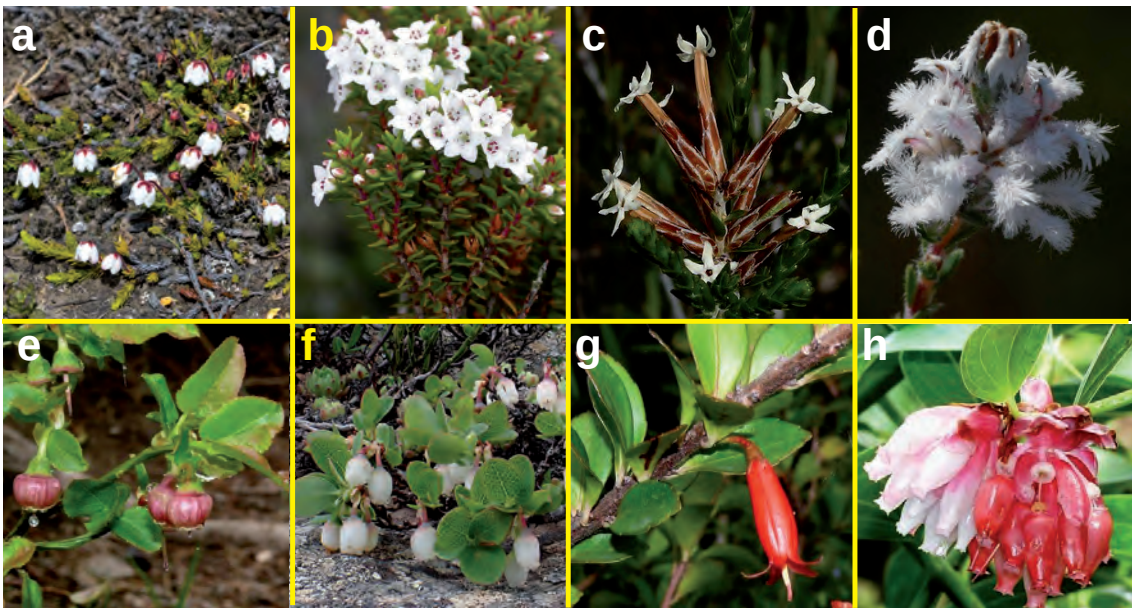


**10.99 ábra.** *Erica* fajok Dél-Afrikából. Első sor, balról jobbra: *abietina, afra, articularis, bauera, bolusiae, calycina, cerinthoides, corifolia*, második sor: *formosa, glandulosa, hispidula, imbricata, intervallaris, labialis, lutea, mammosa*, harmadik sor: *nana, patersonii, perspicua, regia, rhopalantha, tegulifolia, versicolor, verticillata*.

sokon Délkelet-Ázsiában, a trópusokon pedig Új-Guineában. Másutt, pl. Európában és Észak-Amerikában is megvannak (10.98k ábra), de kisebb fajgazdagságban. Örökzöldek és lombhullatók is vannak közöttük. Többségük cserje, míg az Indiában és Kínában is élő *Rh. protistum* akár 30 m magas fává nőhet. Vannak közöttük kis termetű epifitonok is, például az új-guineai *Rh. caespitosum* csak 10 cm-es. Leveleik laposak, alul szőrösek vagy pikkelyesek, méretük a 2 cm-től a 90 cm-ig terjed (ez utóbbi: *Rh. sinogrande*). Tölcséres virágaik viszonylag nagyok, látványosak, egyes fajoknál elérik a 12 cm-es átmérőt. Nektárt bőven termelnek, beporzóik elsősorban méhek, de az általuk gyűjtött mézzel igencsak vigyázni kell (10.27 cédula). Persze nem minden faj mérgező, egyes cirkumpoláris fajokból (korábban *Ledum,* 10.98l ábra) jóízű tea készíthető. Sokuk nemzeti büszkeségnek számít egyes államokban és provinciákban (Nepál, India, Kína), kertészeti fontosságukat pedig szinte említenünk sem kell. Az *Erica* (erika, hanga) fajok virágai kisebbek, általában tetramerek. Örvösen álló leveleik aprók, pikkelyszerűek vagy tű alakúak, begöngyölt szélűek, a szárazságtűrést jelző erikoid levéltípus megtestesítői. Többnyire alacsony termetűek, bár a déleurópai-afrikai *E. arborea* és *E. scoparia* 7 méteres fává is megnő. Őshazájuk feltehetően Európa, de igazi sokféleségben Afrikában, különösen annak déli részén bontakoztak ki. A fokföldi fynbos (9.14 cédula) vegetáció az igazi diverzitási forrópontjuk: a viszonylag kis területen kb. 6–700 faj él (a becslések erősen szórnak): kis túlzással mondva szinte minden hegyen más faj fordul elő. A 10.99 ábra csak töredékesen mutatja be azt a morfológiai változatosságot, amit az evolúció ugyanabból az alaptípusból létrehozott. Az *Erica* fajok speciációja Fokföldön robbanásszerű volt, 15 millió év alatt zajlott le, vagyis fajképződési rátája messze meghaladta minden más növénycsoportét. Erre a kládra esik még – többek között – a *Calluna* (csarab, 1/1), a *Kalmia* (9) és a *Phyllodoce* (7), mindegyik az északi félgömb mérsékelt övéből, míg az *Empetrum* (5) egyik faja Dél-Amerikában honos. A különálló *Harrimanella* (10.100a ábra) két faja cirkumboreális elterjedésű, mohapárnára emlékeztető vegetatív megjelenéssel, apró, magános virágokkal. Az eddigiekkel ellentétben az *Epacridoideae* klád elterjedése Ausztráliára, Malajziára, az indonéz szigetvilágra és Dél-Amerikára szorítkozik. Virágzatukban száraz murvalevelek vannak, amelyek fokozatosan mennek át a csészébe, a virág csöves, de a sziromlevelek szétterülnek, sokszor rojtosak. A levél bőrszövete lignint tartalmaz. A névadó

### 10.27 cédula: Az édes méreg

A *Rhododendron* egyes fajai nem is annyira szépségükről, hanem erős mérgükről nevezetesek. Több, az ókorból származó történeti leírás részletezi a mediterrán havasszépe fajok (*R. ponticum* [10.98j ábra]*, R. luteum*) „rossz mézének" kedvezőtlen hatásait, amelyek még a háborúk kimenetelét is befolyásolhatták. Xenophón már Kr. e. 401-ben beszámolt arról, hogy katonái feltehetően méztől készültek ki teljesen (Kis-Ázsiában): aki keveset evett, csak részeg lett, aki sokat fogyasztott, azt megérintette a halál szele, és csak napok múlva nyerte vissza öntudatát. Mithriadész a római csapatokat szabályosan „lépre csalta": az útjukba helyezett mézzel teli lépeket a támadók örömmel fogadták, de annyira legyengültek, hogy csatát vesztettek. A rossz mézről Plinius is beszámolt a *Naturalis Historia* c. művében, utalva annak szokatlanul sötét színére és nagy sűrűségére. A benne felgyülemlő grayanotoxinok mind a mai napig súlyos mérgezéseket okozhatnak, különösen Törökország fekete-tengeri partvidékén. Nemcsak a méz, hanem a levelek is toxikusak, és a legelő állatokra talán nagyobb veszélyt jelentenek, mint az emberre.




**10.100 ábra. a:** *Harrimanella hypnoides* (Izland, A.E. Velasco, CC BY-NC), **b:** *Epacris pauciflora* (Új-Zéland, Kalapos T.), **c:** *Lysinema pentapetalum* (Ny-Ausztrália), **d:** *Leucopogon polymorphus* (Ny-Ausztrália), **e:** *Vaccinium myrtillus* (Svájc), **f:** *V. uliginosum* (Spanyolország, J.V. Ferrández, CC BY-NC), **g:** *Agapetes buxifolia*, **h:** *Cavendishia bracteata.*

*Epacris* (55, 10.100b ábra) főképpen kelet-ausztráliai és új-zélandi, a *Lysinema* (5, 10.100c ábra) és a *Leucopogon* (112, 10.100d ábra) inkább nyugatabbra fordul elő. A *Vaccinioideae* klád képviselői minden kontinensen jelen vannak, különösen É-Amerikában és Eurázsiában. A *Vaccinium* (áfonya, 477/3) a legjelentősebb, már gazdasági értelemben is, hiszen több fajukat termesztik (10.100e ábra). Kisebb cserjék, elsősorban az északi félgömbről, kevesen a csendes-óceáni régióból és Madagaszkárról. Porzóik hosszú függeléket viselnek, ezen keresztül jut ki a pollen a virágból. Termésük élénk színű bogyó. A *V. arboreum* kisebb fává is nőhet, a *V. uliginosum* a leginkább fagytűrő, megvan az arktikus zónától a Pireneusokig (10.100f ábra) és Kaliforniág. Az *Andromeda polifolia* (tőzegrozmaring) É-Amerika és Eurázsia tőzegmohalápjainak közös növénye, nálunk is élt egykoron. Ugyanazt a grayanotoxint termeli, mint egyes *Rhododendron*ok (10.27 cédula), így vigyázni kell vele. A *Gaylussacia* (58) *brachycera* egy pennsylvaniai kolóniája egy ideig korelnöknek tűnt a növényvilágban, korát ma már „csak” 8000 évre becsülik. Az *Agapetes* (114) is tekintélyes méretű nemzetség, fajai Indiától a Fidzsi-szigetekig honosak. Hosszan nyíló virágaik lekerekítetten vagy szögletesen csövesek, pártájuk piros vagy rózsás színű (10.100g ábra). További jelentős nemzetségek a *Cavendishia* (114, 10.100h ábra) és *Bejaria* (14) a trópusi Amerikából, a csaknem kozmopolita *Gaultheria* (289) és a diszjunkt elterjedésű *Pieris* (9) a Himalájából, Észak-Amerikából és Kubából.

### *10.5.2 Campanulidae (46.217)*

A molekuláris elemzésekben először euasterid II néven szerepelt ez a csoport. A klád növényein a levelek sokszor fogazott szélűek, váltakozó állásúak. A virágok viszonylag kicsik, a sziromlevelek gyűrű alakú merisztémából erednek, így már a korai fejlődési stádiumban is forrtak („early sympetaly”). A magház alsó állású, a termés általában nem felnyíló (pl. kaszat). E tulajdonságokról még nem tudjuk egyértelműen, hogy melyik a szünapomorfia, és melyik a szünpleziomorfia. Sok a kivétel is, amelyeket karakter-visszafordulásként és párhuzamos fejlődés eredményeként is értelmezhetünk. Alapi helyzetben a legfrissebb értékelések szerint egy pár kis fajszámú csoport áll, majd a *Bruniaceae* következik. Eddig mindháromnak igen bizonytalan volt a filogenetikai pozíciója, talán mostanra megvan a végleges helyük.

**Definíció:** A *Campanulidae* (Cantino et al. 2007) a legnagyobb koronaklád amiben megvan a *Campanula latifolia*, viszont nincs benne a *Lamium purpureum*, a *Cornus mas* és az *Erica carnea* (de Queiroz et al. 2022).

### *Oncotheca (2)*

Mindkét faja Új-Kaledónia bennszülöttje. Közepes (max. 30 m) termetű örökzöld fák, ép és bőrnemű, fordított lándzsás alakú levelekkel (10.101a ábra). Virágaik aprók, kétivarúak, sugarasak, többé-kevésbé




**10.101. ábra. a:** *Oncotheca humboldtiana* (Új-Kaledónia, hervevan, CC BY-NC), **b:** *Metteniusa tessmanniana* (Costa Rica, T. Hammel, CC BY-2.0), **c:** *Brunia fragarioides* (Dél-Afrika), **d:** *Berzelia albiflora*, alul *B. alopecuroides* (Dél-Afrika).

szabad csésze- és sziromlevelekkel, a porzók ez utóbbiak aljához nőttek. Termésük csontár.

### *Metteniusaceae (65)*

Pántrópusi elterjedésű klád, a kevés faj 11 génuszba van besorolva. Örökzöld, kisebb részben lombhullató fák, cserjék és liánok, ép levelekkel. Változatos megjelenésűek, s leginkább csak a molekulák tartják őket egy csoportban. Virágzatuk a levelek hónaljából ered, csomós vagy fürtös (barkás), virágaik nemzetségenként jelentősen eltérnek. A *Metteniusa* (7) az Andok génusza, egy faja Costa Ricában is él (10.101b ábra). Pentamer virágai sugarasak, kétivarúak, a portok fonalas, a termés csontár. Az északabbra, Közép-Amerikában honos *Oecopetalum* (2) termését a helybeliek begyűjtik, pirítva fogyasztják.

### *Bruniaceae (80)*

Örökzöld, nyúlánk cserjék, minden fajuk Dél-Afrikában, egy kivétellel csak a fokföldi fynbos növényzetében él – a kivétel (*Brunia trigyna*) pedig KwaZulu-Natalban. Megjelenésük erikoid, leveleik hengeresek, ép szélűek, csúcsukon egy fekete paranyúlvánnyal (10.101d ábra). Apró, pentamer és kétivarú virágaik fejecske- vagy fészekszerű virágzatot alkotnak, benne akár 400 virággal – szinte megelőlegezve a közeli rokon *Asterales* néhány sajátságát. Porzóik berzedten kiállnak a virágzatból. A hat nemzetségből a *Brunia* (38) és a *Berzelia* (15) adja a legtöbb fajt (10.101c–d ábra). A *B. albiflora* nem szórja ki érett magvait, hanem mindaddig tárolja, amíg az anyanövényt egy tűz el nem pusztítja. Tűz hiányában a magok csírázási százaléka kisebb.

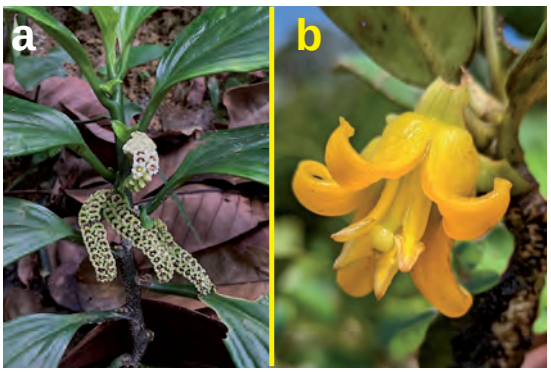
### *Asterales (38.675)*

Főleg lágyszárúak, de néhány fásszárú taxon is akad közöttük. Világszerte elterjedtek. Általánosan jellemző a fruktóz alapegységű tartaléktápanyag, az inulin, és a poliacetilének, míg iridoidjaik nincsenek. A porzók rendszerint összenőnek egymással. A fajok döntő többségénél megfigyelhető a másodlagos pollenkínálat: a bibe átnő a portokok formálta csövön, s a rajta lévő szőrök vagy más pollengyűjtő szerkezet segítségével virágport visz magával. A bibeszál tovább nyúlik, s a pollen hozzáférhetővé válik a megporzó állatok (főleg rovarok) számára – vagyis nem a porzóról kerül közvetlenül rájuk. A bibe csak később terül szét, és válik alkalmassá a pollenszem fogadására, így az önmegtermékenyítés esélye minimális (lásd még 9.5 cédula). A virág általában öttagú, szimmetriája sugaras vagy zigomorf – vagy mindkettő lehet egy virágzatban, ami ekkor látszólagos virágot (pszeudanthium) alkot. A klád belső szerkezetét tekintve a legfrissebb eredmények között van némi eltérés, itt Zuntini et al. (2024) vizsgálatait vesszük figyelembe, beillesztve a *Donatia* nemzetségét: {*Pentaphragma* {*Rousseaceae* {*Campanulaceae* {{*Stylidiaceae* {*Donatia* {*Phelline* {*Alseuosmiaceae*, *Argophyllaceae*}}}} {*Menyanthaceae* {*Goodeniaceae* {{*Calyceraceae*, *Barnadesioideae*} *Asteraceae*}}}}}}.

*Pentaphragma* (32). Elterjedési területe Délkelet-Ázsia és az indonéz szigetvilág. Kissé húsos lágyszárúak, leveleik kétsorosak, aszimmetrikusak. Bogas virágzatuk csavarodott, sok apró, ülő virággal (10.102a ábra). Ezek sugarasak, feltűnő csészével és csészelevelekkel, lebenyezett pártával. Nektártermelők. A termés bogyó.

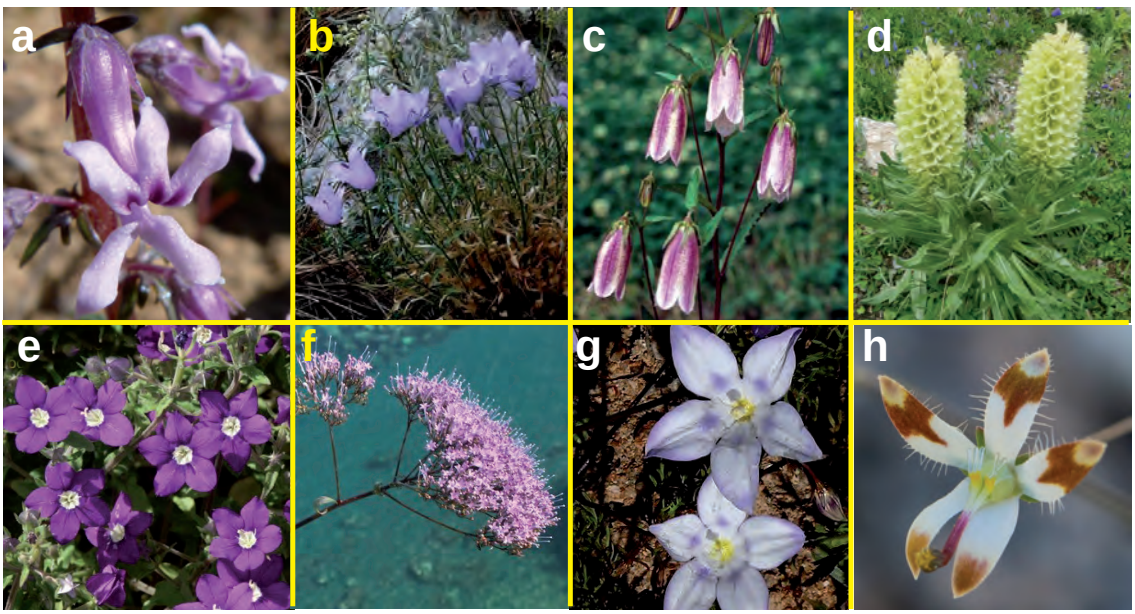
*Rousseaceae* (14). Kis termetű fák és liánok, fűrészes szélű levelekkel. Virágaik sugarasak, kétivarúak, az alapszám 4–6. A négy génuszba sorolt fajok nagy része szigetlakó az indopacifikus régióban. Különösen elszigetelt a névadó, a *Roussea simplex* (10.102b ábra), Mauritius bennszülöttje. Nagy, magános virágú cserje, bogyóterméssel. Erősen veszélyeztetett, hiszen kb. 100 egyede maradt fenn csupán. A többi faj virágai kisebbek, bugában állanak, a termés pedig száraz.

*Campanulaceae* (harangvirágfélék, 2466). A 85 idetartozó génusz növényei tejnedvet tartalmaznak, leveleik épek vagy karéjosak, meglehetősen lágyak, szórt ál-

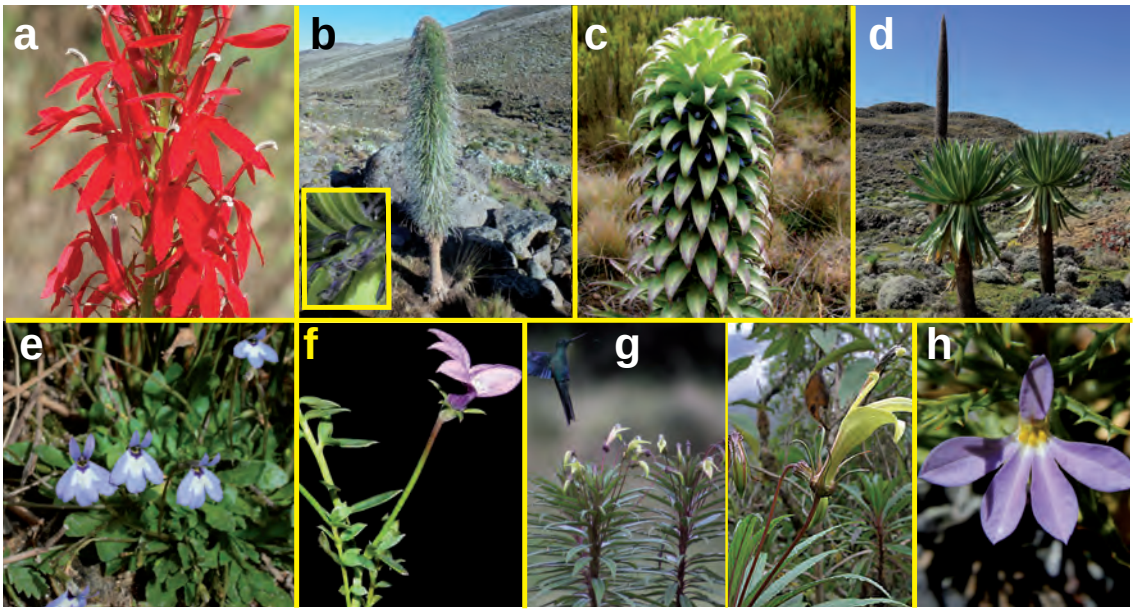



**10.102 ábra. a:** *Pentaphragma ellipticum* (Szingapur, Sylvia, CC BY-NC), **b:** *Roussea simplex* (Mauritius, kesramdhan, CC BY-NC).

lásúak. A csésze- és a sziromlevelek száma egyaránt 5, mindkét kör – részben vagy teljesen – forrt. Az 5 porzószál szabad, a portokok összetapadtak (legalábbis a bimbóban) vagy összenőttek, a bibeszál a portokcsövön áthaladva kefeszerű szőrökkel ragadja magával a virágport. Termésük tok vagy bogyó, 2–5 termőlevélből fejlődik. Két nagyobb, azokon belül összesen öt kisebb kládra bontható: {*Cyphia*, *Campanuloideae*} + {*Nemacladoideae* {*Lobelioideae, Cyphocarpus*}}. A *Cyphia* (69) afrikai nemzetség, gumós gyökérzettel, fürtös, zigomorf virágokkal, szabad porzókkal. Könnyen felismerhető arról, hogy csöves virágai két pártalebenye lefelé, három pedig felfelé néz (10.103a ábra). A *Campanuloideae* kozmopolita csoport, lágyszárúak, virágaik sugarasak, a portokok teljes kifejlődésben szabadok. A *Campanula* (harangvirág, 450/13) fajszáma, úgy tűnik, csökkenőben van, egyes adatbázisok 450-re teszik, mások 243-ra, a további csökkenés ígéretével. Fő elterjedési területe Dél-Európa, a Kaukázus és Nyugat-Ázsia, délebbre inkább csak a magashegységekben lelhető fel. Virágaik általában halványkékek (pl. *C. forsythii* Szardínia szigetéről, 10.103b ábra), ritkán rózsásak, pettyesek (*C. punctata* Kelet-Ázsiából, 10.103c ábra) vagy sárgák (*C. thyrsoides* az Alpokból, 10.103d ábra). E három példa egyidejűleg a virágzatban mutatkozó eltéréseket is mutatja. A sok, főleg sziklakerti dísznövény mellett egyedül a *C. rapunculus*-t termesztették egykoron, zöldségnövényként. További közel rokon génuszok, hazai képviselőkkel, az európai-kis-ázsiai *Jasione* (kékcsillag, 15/1), a *Legousia* (tükörvirág, 6/1, 10.103e ábra) mediterrán géncentrummal, a döntően kínai *Adenophora* (csengettyűvirág, 67/1). Az eurázsiai, főleg törökországi *Asyneuma* (harangcsillag, 36/1) igen közel áll a jóval keskenyebb virágú *Phyteuma* (varjúköröm, 28/2) fajokhoz, a két génusz fúziója elképzelhető a jövőben. A mediterrán partok jellegzetes nagy termetű és kis virágú növényei a *Trachelium*-ok (2, 10.103f ábra). A *Platycodon grandiflorus* nagy virágú, kelet-ázsiai faj, sokfelé ültetik. A déli félgömb legnagyobb génusza a *Wahlenbergia* (260), döntően Dél-Afrikából (10.103g ábra), s Szent Ilona szigetének is vannak endemizmusai, de kettő már kihalt. A *Nemacladoideae* fajok virágai leginkább a *Cyphia*-ra emékeztetnek, legalábbis a szimmetriát tekintve (10.103h ábra). A *Lobelioideae* kb. 33 nemzetségét erősen zigomorf, 180°-ban megfordult virág (a három pártalebeny tehát alul van) és összenőtt portok jellemzi. A nemzetségek, két kivétellel, a déli




**10.103 ábra. a:** *Cyphia bulbosa* (Dél-Afrika, sallyhey, CC BY-NC), **b:** *Campanula forsythii* (Szardínia), **c:** *C. punctata* (É-Korea), **d:** *C. thyrsoides* (Itália, I. Olariaga, CC BY-NC), **e:** *Legousia speculum-veneris* (Itália), **f:** *Trachelium caeruleum* (Itália), **g:** *Wahlenbergia annularis* (Dél-Afrika), **h:** *Nemacladus rubescens* (California, K. Ueda, CC BY).




**10.104 ábra. a:** *Lobelia cardinalis*, **b:** *L. telekii* (Kenya, P. Flood, CC BY-NC-SA), **c:** *L. deckenii* (Tanzánia, Szabó A.), **d:** *L. rhynchopetalum* (Etiópia, miwi, CC BY-NC), **e:** *Solenopsis minuta* (Kréta, alexcm, CC BY-NC), **f:** *Monopsis unidentata* (Dél-Afrika), **g:** *Siphocampylus lucidus* (Ecuador, T. Sharrow, CC BY-NC, virág: D. Culbert, CC BY), **h:** *Cyphocarpus rigescens* (Chile, danielaperezorellana, CC BY-NC-ND).

félgömb és Amerika lakói. Az egyik kivétel maga a *Lobelia* (427), egy kozmopolita csoport, melyben lágy- és fásszárúak egyaránt vannak. Főleg a mérsékelt és a szubtrópusi övekben terjedtek el (pl. az amerikai *L. cardinalis*, 10.104a ábra) – míg a trópusokon inkább a hegyvidékek lakói, mint például a kelet-afrikai hegyek magas termetű „zászlóshajója", a *L. telekii* (10.104b ábra). Tőlevélrózsája évtizedekig fejlődik, majd egy háromméteres virágzatot fejleszt, amiben a virágok alig látszanak a hosszú és szőrös murvalevelektől, majd termésérés után elpusztul. Hozzá sok tekintetben hasonló a *L. deckenii* (10.104c ábra), melynek több rozettája van, így egy klón sokáig él. A bennük felhalmozódott víz éjszakára befagy, és ezáltal megvédi az érzékeny belső részeket (a csúcsi merisztémát) a megfagyástól. Mindkét fajt, és még vagy tucatnyi rokonukat madarak porozzák be. Pálmára emlékeztető megjelenése van, legalábbis virágzásig, az etiópiai magasföldeken élő *L. rhynchopetalum*-nak (10.104d ábra). Óriás lobéliák nemcsak Afrikában, hanem másutt, például Hawaiin is vannak. Európában a félméteres évelő, a *L. urens* él nedves réteken, a kertekből ismert ugyancsak évelő *L. erinus* pedig dél-afrikai. A génusz sok fejtörést okoz a taxonómusoknak: úgy tűnik, erősen parafiletikus, amit csak más génuszok beolvasztásával, vagy igen sok kis nemzetség elhatárolásával lehetne feloldani. A mediterránban, a Kanári-szigeteket is ideértve, őshonos a *Solenopsis* (13) minden faja, általában ritka, alig feltűnő növénykék (10.104e ábra). Kevéssé feltűnőek Dél-Afrikában is vannak, mint például a *Monopsis* (15, 10.104f ábra). A neotrópusok nagy génusza a *Siphocampylus* (234), benne erőteljes cserjékkel, színes, kolibri- és denevérbeporzású, csöves virágokkal (10.104g ábra). Élőhelyük elsősorban az Andok köderdei és gyepjei, magas tengerszinten. A *Cyphocarpus* kis kládja négy fajt tartalmaz, mind Chiléből, hármuk az Atacama-sivatagból (10.104h ábra). Virágaikban a párta alul négy-, felül egylebenyes.

*Stylidiaceae* (328). Négy-öt nemzetség tartozik ide, túlnyomórészt a déli félgömb növényei, nedves-lápos élőhelyekről. Tőlevélrózsásak, de leveleik csomóban is nőhetnek. Virágzatuk bog, buga vagy fejecske. A virágok kétivarúak, túlnyomórészt kétoldali szimmetriával, a pártalebenyek száma 4–9, az alsó gyakran labellummá alakul. Nektárt bőven termelnek. A *Stylidium* (305, 10.105a–b ábra) fajok két porzója a bibeszálhoz nőtt, méh vagy légy érintésére előrecsapódik, s a rovarra keni a virágport. A növény reakcióideje igen rövid, kb. 15 msec. Rövid nyugalmi periódus után a bibeoszlop visszaáll eredeti helyzetébe. Ezt a mutatványt többször is megismételheti, mielőtt végleg kimerül. Egyes fajok tőkocsányát és virágát igen sok mirigy borítja, melyek ragacsos váladékába apró ízeltlábúak ragadnak be. Lehetséges, hogy ez a fehérjeemésztés „előszobája", de azt, hogy a növény ebből nitrogénhez jut, még eddig nem sikerült egyértelműen bebizonyítani. A fajok 95%-a Ausztráliában, ott is inkább nyugaton él, de ketten Kínáig is eljutottak. A *Phyllachne* (4) adja a klád egyetlen dél-amerikai képviselőjét, a tűzföldi *P. uliginosa*-t.

*Donatia* (2). Korábban az előzőbe sorolták, de azt parafiletikussá tette, morfológiailag is különbözik attól, így ma már külön kládként tekintünk erre a génuszra.

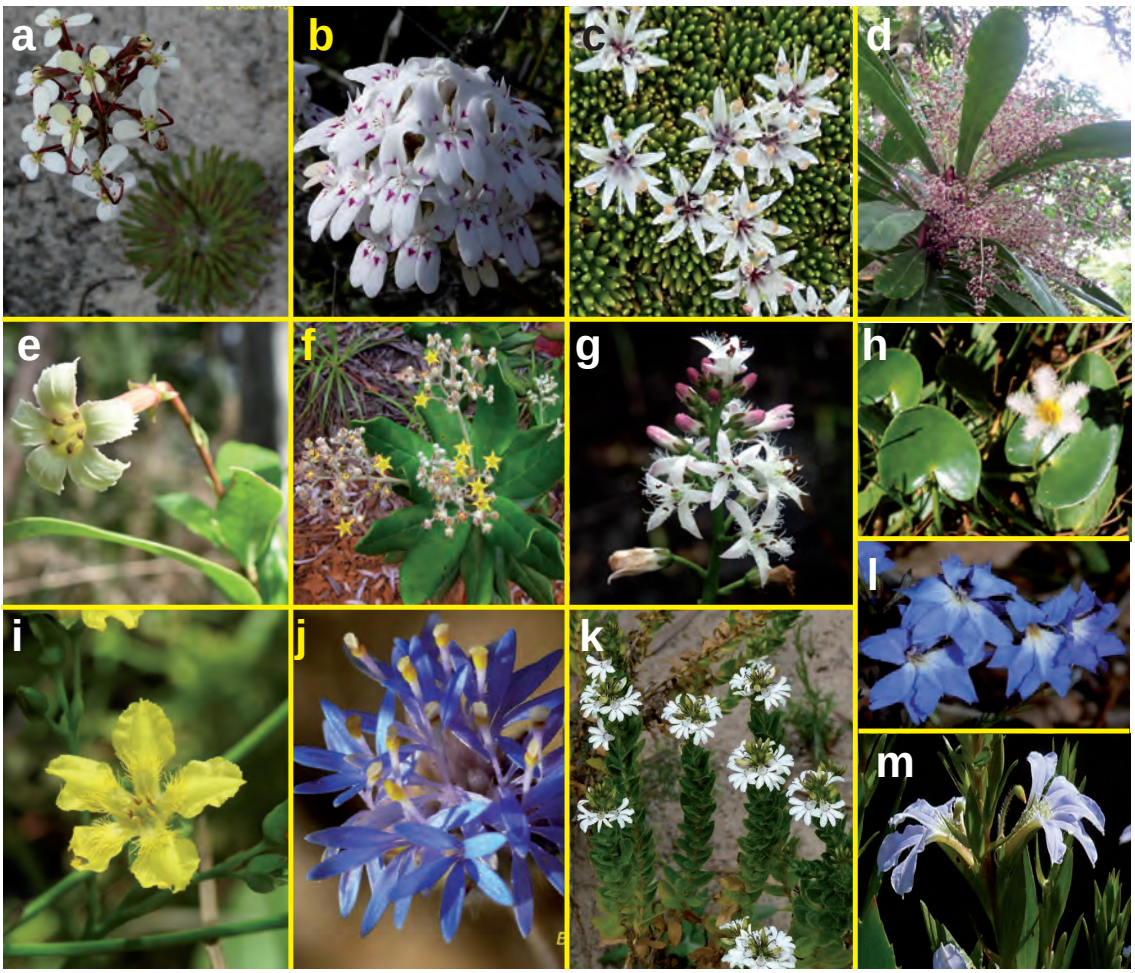
Egyik faja Tasmanián és Új-Zélandon, a másik pedig a Tűzföldön él. Alacsony növésű, szabad szirmú, aktinomorf virágú, hidegtűrő párnanövények (10.105c ábra).

*Phelline* (10). A flóraparadicsom, Új-Kaledónia bennszülöttje minden faja. Örökzöld fák és cserjék, ép és bőrnemű levelekkel. Virágaik aprók, egyivarúak, fürtben vagy bugában csoportosulnak (10.105d ábra). Virágaikban az alapszám 4–6, szirmaik szabadok, a termés csontár.

*Alseuosmiaceae* (11). Elterjedési területük Új-Guineától Új-Zélandig húzódik. Az öt génusz közül a legtöbb faj az *Alseuosmia* (6) része, háromban csak egy-egy faj található. Cserjék és alacsony fák, szórt állású, eredésük helyén erősen szőrös levelekkel. Virágaikban a párta csöves, lebenyeik rojtosak vagy szárnyasak. A termés bogyó, igen sok maggal. Az új-zélandi *A. pusilla* a *Pseudowintera axillaris* leveleit utánozza, melynek metabolitjai elriasztják a növényevőket (Batesmimikri). Az *A. banksii* (10.105e ábra) változatos morfológiájával mintha több fajt is utánozna (vö. *Boquila,* 10.1 cédula), hasonló előnyökért. A növényről készült képeket nézegetve valóban többféle levélváltozat tárul elénk.

*Argophyllaceae* (24). A két génuszból az *Argophyllum* (18, 10.105f ábra) a trópusi Ausztrália és Új-Kaledónia növénye, a *Corokia* (6) pedig Polinéziában és a Húsvét-szigeteken is megtalálható. Örökzöld fák és cserjék, váltakozó állású, vastag és fehér fonákú nagy levelekkel. Terjedelmes, bugás virágzatuk levélhónalji eredetű.

*Menyanthaceae* (vidrafűfélék, 75). Kladiszikai helyzete talán meglepetés a régi rendszer ismerőinek. Felső állású magházukkal és a fent említett pollenkináló mechanizmus teljes hiányával el is ütnek a többi csoporttól, inulint viszont tartalmaznak. Vízi vagy mocsári




**10.105 ábra. a:** *Stylidium bicolor* (Ny-Ausztrália), **b:** *S. crossocephalum* (Ny-Ausztrália), **c:** *Donatia fascicularis* (Chile, A. Ryan, CC BY-NC), **d:** *Phelline dumbeensis* (Új-Kaledónia, E. Ducouret, CC BY-NC-ND), **e:** *Alseuosmia banksii* (Új-Zéland, J. Geux, CC BY), **f:** *Argophyllum montanum* (Új-Kaledónia, R. Chesher, CC BY-NC), **g:** *Menyanthes trifoliata*, **h:** *Nymphoides indica*, **i:** *Liparophyllum exaltatum* (Queensland, S.W. Gavins, CC BY-NC), **j:** *Brunonia australis,* **k:** *Goodenia decursiva*, **l:** *Leschenaultia biloba*, **m:** *Scaevola crassifolia* (**j–m:** Ny-Ausztrália).

évelők, nyilas, kerekded vagy tenyeresen osztott levelekkel, a vízi életmódhoz való alkalmazkodás jeleivel (ennek tekinthetjük a szórt nyalábokat, amelyeket más kétszikűeknél, például a tündérrózsáknál is megfigyelhetünk). A kis fajszám ellenére a legsivatagosabb területek kivételével az egész világon találkozhatunk velük. Virágzatuk a rizómából ered, fürtös, bugás vagy fejecske. Virágaik alapszáma 5, a szirmok rendszerint rojtosak, a beporzók rovarok, a termés tok vagy ritkán bogyó. Szinte általános a heterosztília, vagyis a populáció egyedei különböző hosszúságú bibeszálat viselnek. A *Menyanthes trifoliata* (vidrafű, 10.105g ábra), nemzetségének egyetlen fajaként Eurázsiában és Észak-Amerikában honos. Erőteljes rizómával gyorsan terjed, és nagy területet is beboríthat. A *Nymphoides* (tündérfátyol, 54/1) levelei a víz felszínén úsznak, virágaik a felszín fölé emelkednek. Néhány fajuk kétlaki. Európában csak a *N. peltata* él, a *N. indica* (10.105h ábra) viszont paleotrópusi, és a neotrópusi vizekben nemkívánatos özönnövény. Az ausztráliai *Liparophyllum* (8) *exaltatum* magasra nő, más vízinövények között akár másfél métert is elérhet. Szirmai a szélükön szárnyakat, tövükön erős szőrzetet viselnek (10.105i ábra).

*Goodeniaceae* (460). A 12 nemzetség fő előfordulási helye Ausztrália, de más kontinensek trópusain is megjelenik. Lágyszárúak és (ritkán) cserjék, szórt állású levelekkel. Viráguk zigomorf (legkevésbé a *Brunonia australis*, 10.105j ábra), a párta lebenyezett, gyakran szárnyat visel (vö. *Menyanthaceae*) és alsó-felső szirmokra tagolódik, ebben kissé a lobéliafélékre emlékeztet. Bibeszáluk bögreszerűen kiszélesedett, s ez gyűjti a már a bimbóban felnyílt portokokból a virágport. Beporzóik változatosak: rovarok, madarak, denevérek – és néha a szél. Termésük csontár, tok vagy makkocska. A *Goodenia* (248) a legfajgazdagabb csoport, de csak néhány faja él Ausztrálián kívül, nevezetesen Délkelet-Ázsiában. Szirmaik sárgák vagy fehérek (10.105k ábra). Elterjedésében hasonló hozzá a *Le(s)chenaultia* (32) melynek virágaiban inkább az égszínkék és a piros dominál. A *L. biloba* (10.105l ábra) megporzásbiológiája Darwin érdeklődését is felkeltette (10.28 cédula). A második legnagyobb génusz, a *Scaevola* (117) jutott el a legtöbb helyre (Új-Kaledónia, Hawaii, Socotra, Tajvan stb.). A *S. plumieri* – sok más tengerparti növényhez hasonlóan – kozmopolita; Afrikában, Ázsiában és a neotrópusokon is honos. A *S. crassifolia* (10.105m ábra) egy húsos levelű, másfél méteres cserje. A *S. aemula* egy széles körben kultivált dísznövénnyé vált, számos kertészeti változata ismeretes – nálunk is, legyezővirág néven.

*Calyceraceae* (46). A nyolc génusz mindegyike délamerikai elterjedésű, lágyszárú fajokkal. Leveleik vagy rozettában fejlődnek, vagy szórtak. Virágaik sugarasak, nagyrészt kétivarúak, fejecskébe tömörülnek – ami a tipikus fészekvirágzatot idézi. A fejecskét körülvevő murvák levélszerűek. A csésze- és sziromlevelek száma 4–6, csakúgy mint a porzóké. A portokok szabadok, a porzószálak részben a pártára nőttek. A *Calycera* (6) *crassifolia* (10.106a ábra) egy rizómás növény, főképpen az atlanti partok mentén él.

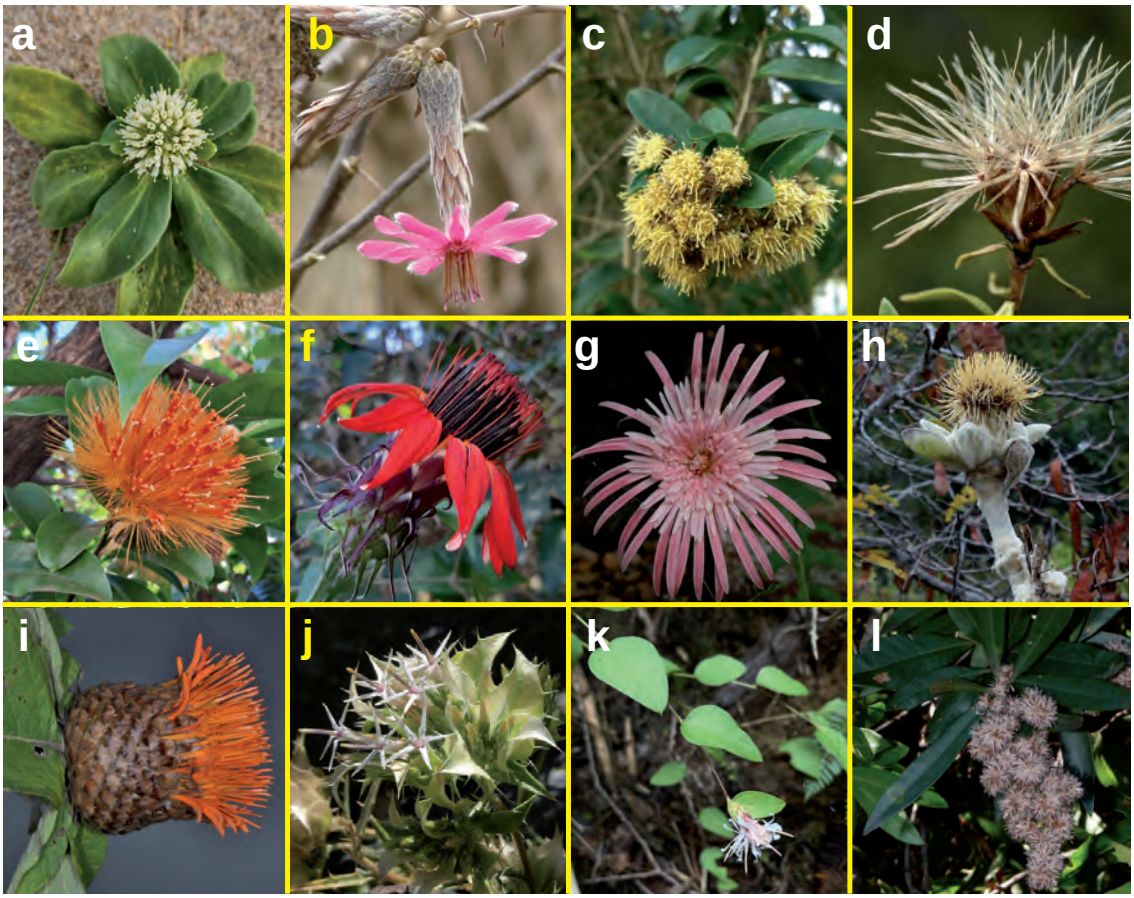
*Barnadesioideae* (92). Lágyszárúak, cserjék, liánok és akár 30 m magasra növő fák, dél-amerikai elterjedéssel. Ez a kilenc génuszból álló klád jó ideig az *Asteraceae* belsejében, annak alapi helyzetében állt. Speciális helyzetét a kloroplasztisz DNS-ből hiányzó két inverzió is támogatta, amely a többi fészkest egyöntetűen jellemzi. A sejtmagban kódolt gének alapján mindezt Zhang et al. (2024) megerősítették, Zuntini et al. (2024) viszont a különállást még erősebbnek találták: elemzéseikben ugyanis ez a csoport a *Calyceraceae* testvéreként mutatkozik. Emellett szól pl. az is, hogy a virágok legalább részben itt is sugarasak, a porzószálak itt sem teljesen szabadok. Egyedi sajátságaik a levélhónalji tövisek és a háromsejtes trichómák. A *Barnadesia* (23, 10.106b ábra) gömbded fejecskéjében kétféle virág van, a 8 vagy 13 nyelves sugárvirág kétivarú, a belső csöves virágok részben kétivarúak, de a porzók és a termő is elcsökevényesedhet. A legnagyobb génusz a *Dasyphyllum* (36, 10.106c ábra), jellemzően tányér alakú virágzattal, mindig egyforma virágokkal, amelyek csövesek,

**10.28 cédula: Darwin beszámolója egy kertészújságban**

A rendkívül széles érdeklődési körű Darwin sokat foglalkozott a növények megporzásbiológiájával. Az orchideáknak külön kötetet szentelt (vö. 9.17 cédula), egy másikban pedig 60 különböző fajon végzett kísérleteiről számol be (*The Effects of Cross and Self Fertilisation in the Vegetable Kingdom*, 1876). Eredményeit azonban nemcsak könyvben, hanem cikkekben, sőt olvasói levelekben is közzétette. A The Gardeners' Chronicle and Agricultural Gazette nevű, nem kimondottan biológiai témájú lap is büszkélkedhet egy ilyennel. 1871-ben Darwin rövid jelentésben reagált F.W. Burbridge brit utazó és növénykedvelő megjegyzésére, miszerint a *Leschenaultia* portokjai már a bimbóban kinyílnak, ezzel elősegítve az önbeporzást. Darwin szerint azonban ez nagyon nem valószínű, és megmutatta, hogy a pollent begyűjtő kis bibebögre csak egy rovar érintésére nyílik fel. A rovarra került pollen másik virágra jut, ott megtapad a ragadós bibén és könnyen tömlőt fejleszt. Darwin azt is megfigyelte, hogy ha mégis önbeporzás megy végbe, akkor az utána képződött magok nem csíráznak ki. Számára tehát ez egy újabb bizonyíték volt arra, hogy az evolúció milyen sokféle – és „ötletes" – mechanizmust alakított ki az önbeporzás elkerülésére.

nyelvesek vagy kevert típusúak is lehetnek. Pollenje a felső krétából (kb. 70 M éve) került elő.

*Asteraceae* (*Compositae*, fészkesek, 35.200). Fajszámában, és a génuszok számában (most 1600 körül) egyre növekvő csoport; túl sokat nem veszített a *Barnadesioideae* kiválásával. Az egész földkerekségen elterjedtek, szinte mindenütt jelen vannak, ahol hajtásos növényi élet egyáltalán lehetséges (de nem élnek pl. a kevésfajos Antarktiszon, tengerekben). Leginkább az extratrópusi területeken tobzódnak nagy fajszámban. Vegetatív részeiket tekintve rendkívül változatosak, általános jellemzést adni majdnem lehetetlen. Alapvető sajátságuk a fészekvirágzat, amit a levelektől teljesen eltérő murvák vesznek körül (a ritka kivételekről a megfelelő helyeken szólunk). Az egyes virágok tövén serte- vagy pikkelyszerű vacokpelyvát (palea) találunk, murvalevelek általában nincsenek. A csészelevelek csökevényesek, és a termésen bóbitaként maradnak fenn. A párta 4–5 fogú és csöves-tölcséres, vagy nyelv alakú és erősen féloldalas. A 4–5 porzószál szabad, míg a portokok összenőttek, s róluk a bibeszál kefeszőrei szedik le a pollent. A fészkesek beporzói elsősorban hártyásszárnyúak, legyek és lepkék. A két termőlevélből fejlődő magház egymagvú kaszatterméssé alakul, a magban nincs endospermium (vö. *Dipsacales*), viszont a sziklevél fehérje- és olajtartalma magas. A növények sok inulint tartalmaznak, iridoidokat viszont egyáltalán nem. A belső evolúciós viszonyok többé-kevésbé tisztázottak, s csak kismértékben vannak összhangban a tradicionális *Liguliflorae/Tubuliflorae* (nyelvesvirágúak/csövesvirágúak) szembeállítással. A legfrissebb elemzés (Zhang et al. 2024) szerint tucatnyinál több, egymás után szinte végig fésűszerűen leváló, fajszámban rendkívül eltérő kládjukat lehet elkülöníteni: {*Famatinanthus* {{*Stifftioideae, Mutisioideae*} {*Wunderlichioideae* {*Gochnatioideae* {*Hecastocleis* {*Pertyoideae* {{*Tarchonanthoideae, Carduoideae*} {*Dicomoideae* {*Gymnarrhenoideae* {*Vernonioideae*




**10.106 ábra. a:** *Calycera crassifolia* (Uruguay, gusgomez, CC BY-NC), **b:** *Barnadesia hutchinsoniana* (Peru, W.J. Crins, CC BY-NC), **c:** *Dasyphyllum brasiliense* (Argentína, S. Ortega, CC BY), **d:** *Famatinanthus decussatus* (Argentína, A. Mailhos, CC BY-NC), **e:** *Stifftia chrysantha* (Brazília, Lisabel M.S., CC BY-NC), **f:** *Mutisia coccinea* (Brazília, Y. Dominguez, CC BY-NC), **g:** *Gerbera jamesonii* (Dél-Afrika), **h:** *Wunderlichia mirabilis* (Brazília, M. Mercadante, CC BY-NC-SA), **i:** *Cnicothamnus lorentzii* (Argentína, aacocucci, CC BY), **j:** *Hecastocleis shockleyi* (California, J. Morefield, CC BY), **k:** *Pertya scandens* (Japán, B. Chao, CC BY-NC), **l:** *Brachylaena neriifolia* (Dél-Afrika).

{*Cichorioideae* {*Corymba* {*Helianthodae, Senecionodae*}}}}}}}}}}}}. Mindegyiket megemlítjük vagy alaposan részletezzük is. Ez nem kerülhető meg, hiszen mégiscsak a zárvatermők fajszámának 10%-át kiadó csoportról van szó. Ugyanakkor persze a bemutatott fajok csak igen piciny töredékét képviselik a klád hatalmas diverzitásának, melynek egyébként elég sokrétű a magyarázata (10.29 cédula). A *Barnadesioideae* „kiválásával" az alapi helyzetbe egyetlen faj, az argentin Andokban honos *Famatinanthus decussatus* (10.106d ábra) került. A Sierra de Famantina endemikus cserjéjét már a 19. században leírták, sokáig csak egy lelőhelye volt ismert, mai tudásunk szerint 10 kisebb populációja létezik. Fészkében nem sok, kb. 10 nyelves és sugárvirág található. A *Stifftioideae* fái, cserjéi és liánjai is dél-amerikai elterjedésűek. Fészkük magánosan vagy tömött bogernyőben áll a hajtások végén, virágaik egyformák, kétivarúak A virágok tollas, narancsos vagy rózsás színű serteszőrei sok fajnál a pappuson is megmaradnak (10.106e ábra). Testvércsoportja a *Mutisioideae* 750 fajából kb. 50 már nem újvilági. Maga a *Mutisia* (65, 10.106f ábra) nemzetség még szigorúan dél-amerikai, levélkacsos kúszónövény, a közismert *Gerbera* (23, 10.106g ábra) viszont Afrikában és Madagaszkáron honos, az *Oreoseris* ázsiai, egy kisázsiai fajjal, az *Amblysperma spathulata* pedig Ausztráliában él. A sorozatosan leváló kládok sorát a dél-amerikai *Wunderlichioideae* folytatja, ebben szélporozta fákat is találunk, mint például a brazíliai endemikus *Wunderlichia* esetében (10.106h ábra). A *Chimantaea* (9) a venezuelai tepui szigethegyek paramó növényzetének domináns fajait adja. Itt is vannak ázsiai elterjedésűek (*Leucomeris*). A *Gochnatioideae* is főleg fásszárúakat foglal magába, északon az USA-ig is eljutnak, az újvilágon kívül nem fordulnak elő. Idetartozik a *Cnicothamnus* két, 5 méteres fává növő faja, harang alakú, látványos fészekvirágzattal (10.106i ábra). A következő ágon egyetlenegy faj van, a nevadai és kaliforniai sivatagokban élő *Hecastocleis shockleyi* (10.106j ábra). Ez egy erősen tövises xerofiton, melynek fészekvirágzata nem is virágzat, hiszen csak egy sugaras, kétivarú virág van benne. Ezek azonban fészeknek látszó csoportos szupervirágzatba tömörülnek. A *Pertyoideae* az első a kládok hosszú sorában, ami teljesen elszármazott az újvilágból és Afganisztántól keletre, Ázsiában fordul csak elő. Cserjék vagy lágy szárúak, szabálytalanul hasadt pártával. A *Pertya* (29) *scandens* (10.106k ábra) finomlevelű kúszónövény, Japánban egykoron seprű készült belőle. A következő leágazáson újra egy kettős csoport következik. A *Tarchonanthoideae* a kisebbik, 20 faja Dél-Afrikától az Arab-félszigetig terjedt el. Itt a *Brachylaena* (12) számlálja a legtöbb fajt, benne a legmagasabbra (<40 m) növő fészkesvirágzatú fával, a madagaszkári *B. merana*-val. Dél-Afrika folyói mentén él a „csak" hatméteres *B. neriifolia* (10.106l ábra), amit arrafelé fehér égernek neveznek, bár tudományos neve a leanderre utal. Mindegyik kétlaki. Az *Oldenburgia* (4) Dél-Afrika endemizmusa, benne az 5 m magasságot is elérő, parás kérgű, fehéren szőrös levelű *O. grandis*. A *Tarchonanthus* (6) szélesebb elterjedésű, az ugyancsak dél-afrikai *T. littoralis* akár 8 m magas kis fává is megnőhet. Eme kis klád testvércsoportja a több mint

**10.29 cédula: A siker záloga**

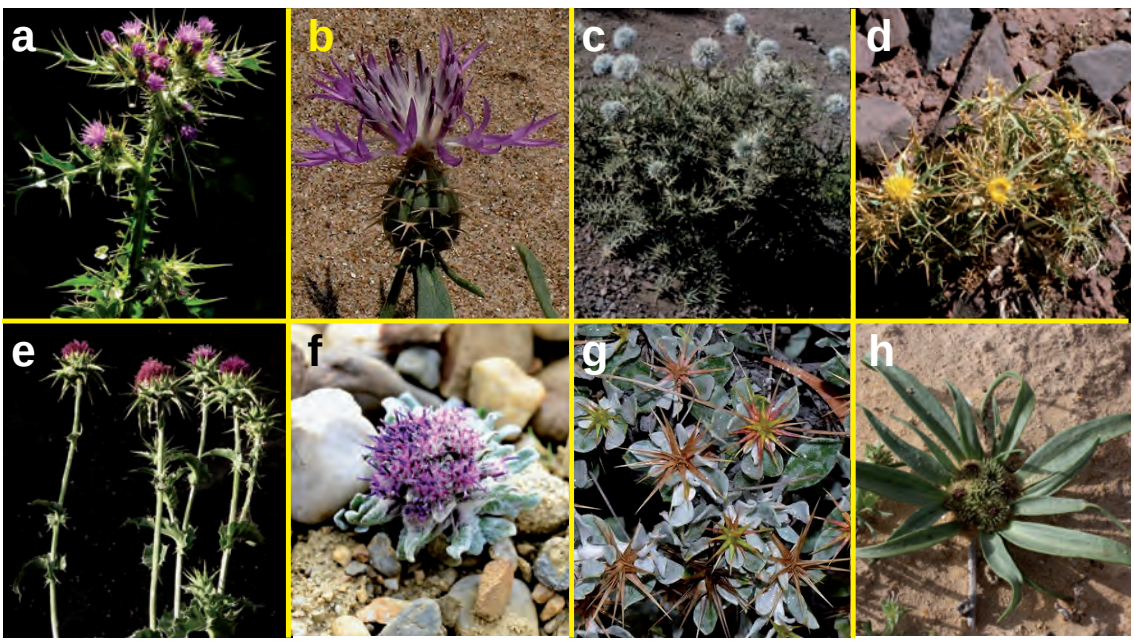
Az *Asteraceae* klád evolúciója egyértelmű sikertörténet. A nagy fajszám mellett földrajzi elterjedésük is tekintélyes, ökológiai igényeik változatosak, tűrőképességük szinte határtalan, a tengerszinttől a 6400 méteres magasságig jelen vannak a legkülönfélébb élőhelyeken és növényzeti típusokban. Szinte magától adódik a kérdés: mi ennek az evolúciós magyarázata? Egyszerű, erre a csoportra kizárólagosan jellemző okozati összefüggések sajnos nincsenek, és valószínűleg sok tényező szerencsés kombinációja van a háttérben. A fészekvirágzatban sok apró virág van, ugyanakkor egy nagy virágnak tűnik, ami kétségtelenül „költségcsökkentő" hatású. A látványos megjelenésű pszeudanthium sokféle generalista megporzót vonz, elősegítve a genetikai változatosságnak kedvező keresztbeporzást. Ezek hiányában az önbeporzás is „megoldható", akár egy virágzaton belül. A termés széllel történő terjedését repítőkészülékek segítik elő, míg a szálkák, szőrök és horgok a madarak és emlősök általi még távolabbi elterjesztést szolgálják. A mag viszonylag hosszú ideig, sokszor évtizedekig csíraképes, ami nyilvánvalóan fontos a túlélés szempontjából. A genetikai változatosságot poliploidizáció és hibridizáció növeli, ami egyes génuszokban (pl. *Crepis, Hieracium, Taraxacum, Centaurea*) ma is erősen kifejezett (és megnehezíti a diszkrét egységekben gondolkodó taxonómus dolgát). A másodlagos anyagcseretermékek (alkaloidok, terpenoidok, flavonoidok) hatékonyan tartják távol a növényevőket és a patogén szervezeteket, ezért a fészkesek könnyen előnybe kerülnek más növénycsoportokkal szemben.

A nagyfokú diverzifikáció igen gyakran adaptív szétsugárzást jelent, s ennek eredményeképpen nagyfokú endemizussal jár. Az óceáni szigeteken majdnem kétezer fészkesvirágzatú faj él, ezek fele bennszülött, közöttük sok fásszárú taxonnal amelyek egymástól függetlenül alakultak ki lágyszárú ősökből – az *Asteraceae* esetében legalább 47-szer (!), például Hawaiin és a Kanári-szigeteken. Hasonló a helyzet a szigetként „viselkedő" hegyeken: a magas Andokban, a venezuelai tepuikon, a közép-kelet-afrikai szigethegyeken és másutt is, ahol nagyszámú endemikus fészkes lépett vissza a fásszárúság pleziomorf állapotába.

2500 fajt felölelő *Carduoideae*, ami elsősorban az északi félgömbre jellemző – így Európára is. Lágyszárúak, egy- és kétévesek egyaránt. Főleg csöves virágaik vannak, mélyen felhasított pártával, leveleik pedig általában erősen szeldeltek, igen sokszor szúrósaktövisesek. A fészekben lévő hőmérsékletet – párologtatás révén – a külsőnél 5–14 °C-kal alacsonyabban tudják tartani. Nálunk is képviselt nemzetségeik a *Carduus* (bogáncs, 88/6, 10.107a ábra), a *Centaurea* (imola, 780/15, 10.107b ábra), a *Cirsium* (aszat, 380/12), az *Echinops* (szamárkenyér, 217/2, 10.107c ábra), a *Serratula* (zsoltina, 4/1), az *Onopordum* (szamárbogáncs, 58/1), az *Arctium* (bojtorján, 45/4), a *Crupina* (magvasodró, 3/1), a *Xeranthemum* (vasvirág, 5/2), a *Carlina* (bábakalács, 30/2, 10.107d ábra), a *Carthamus* (pórsáfrány, 15/1) és a *Jurinea* (hangyabogáncs, 246/2). Molekuláris vizsgálatoknak köszönhetően két, nálunk is élő zsoltinafaj az eurázsiai *Klasea* (56) génuszba került (*K. lycopifolia, radiata*). A Földközi-tenger vidékén és a Közel-Keleten honos a *Cynara* (10), benne a *C. cardunculus* (kárdi), melynek kerti változata (var. *hortensis* = *C. scolymus*, articsóka) közismert zöldségnövény; éretlen, zsenge fészkét az ókor óta nagy becsben tartják. Nálunk nem igazán népszerű, alig kerül hozzánk pár mázsa az évente másfél millió tonnát kitevő világtermelésből. Magának a törzsfajnak a levélnyele számít kulináris különlegességnek, elsősorban a nyugati Mediterráneumban. A hasonló elterjedésű *Silybum* (2) egyik faja, a *S. marianum* (máriatövis, 10.107e ábra) inkább gyógynövényként ismert. Hasonló felhasználású a benedekfű, mely a *Cnicus* génusz szétesésével már *Centaurea benedicta* néven nevezendő. További nagy nemzetségek erről a kládról a középázsiai géncentrummal bíró *Cousinia* (675) és a kele-

**10.30 cédula: Meglenni minél magasabban**

1935-ben egy brit expedíció a Himalájában két növényfajt is talált mintegy 6400 méteres tengerszint feletti magasságban. Egyikük a *Saussurea gnaphalodes* (10.107f ábra), egy alacsony növésű, tőlevélrózsás, az UV-sugárzás ellen erős szőrzettel felfegyverzett növény, amit már 1835 óta ismert a tudomány, hiszen széles körben elterjedt Közép-Ázsia hegyvidékein. Hosszú ideig ezt a fajt tartották a legmagasabbra hatoló hajtásos növénynek, amitől csak kevéssel marad el két másik *Saussurea* rokon: azok „mindössze" 6150 m-ig jutnak. A másik lelet egy aprócska keresztesvirágú faj volt, amit azonban csak 2000-ben írtak le *Lepidostemon everestianus* néven. Ez máshonnan még nem került elő. Jelenlegi tudásunk szerint ők ketten osztoznak a dicsőségben, míg az *Androsace*, a *Stellaria*, a *Saxifraga* és az *Arenaria* egy-egy faja 50–65 méterrel elmarad tőlük. Könnyen lehet, hogy ha az alpinisták még jobban odafigyelnek, akkor ez a sorrend megváltozik, a rekord megdőlhet, s akár újabb fajok is előkerülhetnek. Nem meglepő, hogy ökológiai igényeikről keveset tudunk, de az valószínűnek tűnik, hogy nincs mikorrhizájuk: a gombák talán kevéssé viselik a mostoha körülményeket mint a növények.




**10.107 ábra. a:** *Carduus cephalanthus* (Szardínia), **b:** *Centaurea sphaerocephala* (Szicília), **c:** *Echinops spinosissimus* (Marokkó), **d:** *Carlina brachylepis* (Marokkó), **e:** *Silybum marianum* (Itália), **f:** *Saussurea gnaphalodes* (Kína, gbno, CC BY-NC), **g:** *Macledium spinosum* (Dél-Afrika), **h:** *Gymnarrhena micrantha* (Izrael, Yuval, CC BY-NC).

tebbre honos *Saussurea* (519). Ez utóbbiba számos magashegységi faj tartozik (10.30 cédula). Az ázsai háromfajos *Oligochaeta* génusz névadója a svájci De Candolle volt, aki nyilvánvalóan a termésen lévő kevés sertére utalt – és nem sejthette, hogy a német Grube később, 1850-ben ugyanezt a nevet ragasztja majd a gyűrűsférgek egyik linnéi alosztályára.[4] A következő kládon (*Dicomeae*) nyolc nemzetség van, összesen 111 fajjal. Afrikától az Arab-félszigeten át Indiáig honos lágyszárúak, cserjék és kis fák, általában xeromorf megjelenéssel. Virágzatuk az előző csoportra emlékeztet, pártájuk csőre és ajakra tagolódik, leveleik szúrós hegyűek. Tipikus nemzetsége a *Macledium* (18), főleg dél-afrikai fajokkal (10.107g ábra). Az észak-afrikai-közel-keleti *Gymnarrhena micrantha* (10.107h ábra) és a Himalájában élő *Cavea tanguensis* párosa alkotja a következő kládot (*Gymnarrhenoideae*). Az első egy tőlevélrózsás egyéves, hosszú, nyél nélküli levelekkel. Kétféle virágzata van: a levelek alatt fejlődők nem nyílnak ki, virágaik önbeporzásúak, míg a rövid nyélen fejlődő fejecskékben külön állanak a funkcionálisan hím és a magános női virágok. Ez az érdekes karakterkombináció igencsak megnehezítette a tradicionális taxonómusok dolgát. A testvérfaj hasonló jellegű, de egy fejecskében mindkét ivar is előfordulhat, illetve megjelenik a kétlakiság is. Nagy magasságokban él, akár a *Saussurea* fajok némelyike.

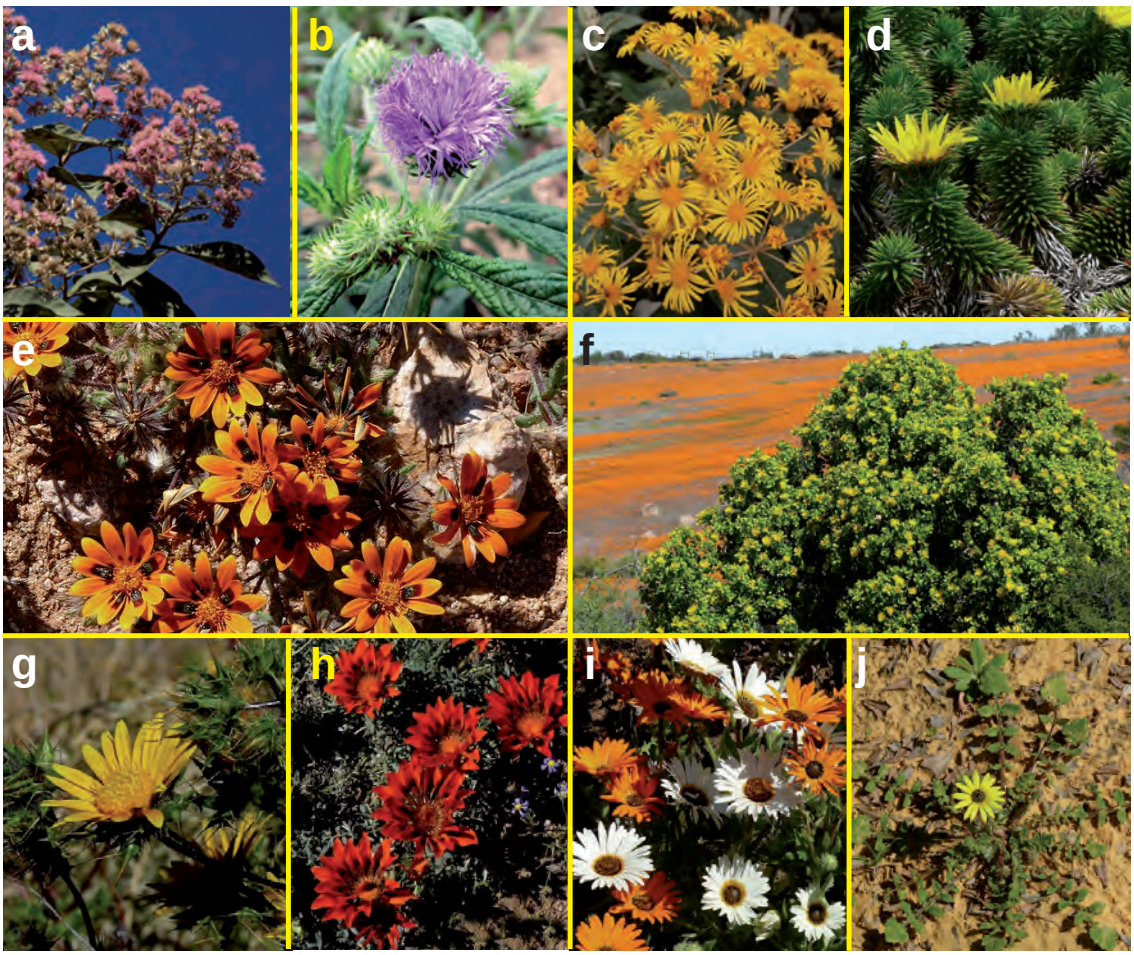
A következő klád a *Vernonioideae*, mintegy kétezer fajjal és 170 nemzetséggel. Csöves és nyelves virágaik is vannak, vegyesen vagy egy fészekben csak az egyik. Döntő többségük trópusi és szubtrópusi, az ó- és újvilágból egyaránt, Európában és Ausztráliában nem őshonosak. Lágyszárúak, kevés cserjével és igen ritkán fatermettel. A kivétel azonban igen magas, a *Brachylaena*-val (580. oldal) vetekedő *Strobocalyx* (9) *arborea* (10.108a ábra) eléri a 34–36 méteres magasságot. Nemzetsége egykoron az ezernél is több fajt számláló *Vernonia* része volt, amiben a molekuláris taxonómusok mára csak 322-t hagytak meg, míg a többit új génuszokba sorolták be. A megmaradtak döntő többsége afrikai, mint például a *V. galamensis* (10.108b ábra) melynek olajtartalmú magját a műanyag- és festékipar hasznosítja. Több országban kultiválják, vadon terhes gyommá válhat. A *Gymnanthemum* (34) *amygdalinum* Afrikában és Dél-Amerikában is honos, levele rendkívül keserű, gyógyító hatású. Megfigyelték, hogy alkalomadtán csimpánzok is eszik, feltehetőleg paraziták elleni védekezésül. A *Liabum* (38) és rokonsági köre dél-amerikai, perui géncentrummal, élőhelyük az Andok alacsonyabban fekvő régiói. Fészkükben sugár- és csöves virágok egyaránt vannak, színük többnyire sárga, sok faj fehér tejnedvet fejleszt. Humboldt és Bonpland fedezte fel a *L. igniarium*-ot (10.108c ábra). Dél-Afrika bővelkedik endemikus génuszokban és fajokban. A *Cullumia* (16) törpecserje, sűrűn leveles szárral, végálló virágzattal. Összes faja a fynbos vegetáció tagja, mint például a Jóreménység-fok ékessége, a *C. squarrosa* (10.108d ábra). A *Gorteria* (11) nemzetség egyik fajának a meddő sugárvirágain fényes foltok találhatók, fontos funkcióval (10.31 cédula). A *Didelta* (2) levelei pozsgásak, tövisesek, tükrözve élőhelyük száraz, félsivatagos jellegét. A *D. spinosa* akár 2 méteres bokorrá is megnő (10.108f ábra). A *Berkheya* (79, 10.108g ábra) 95%-ban dél-afrikai, erősen szúrós levelű növényeket egyesít. Sugárvirágaik meddők, egy virágzatban olykor csak csöves virágok vannak. Kétségkívül a változatos virágszínű *Gazania* (19, 10.108h ábra) a legismertebb génusz ezen a kládon, hiszen több faját dísznövényként tartják számon, nálunk is. Az *Arctotis* (70, 10.108i ábra) és az *Arctotheca* (5) lényegileg dél-afrikai, pár fajuk azonban már megtalálta az utat Európába, Észak-Amerikába és Ausztráliába is, ahol már inváziós jövevényként kezelik őket (10.108j ábra).

Ezután a *Cichorioideae* következik, kb. 95 nemzetséggel és 1600 ivarosan szaporodó fajjal. Lágyszárúak, de van közöttük kevés cserje is. Nagyjából megfelel a nyelvesvirágúak taxonjának, de van benne csöves-

**10.31 cédula: *Gorteria*, a merész génkombinátor**

A megporzó legyek (*Megapalpus*) nőstényeit idéző foltos és papillás dudorok a *Gorteria diffusa* sugárvirágain (10.108e ábra) egyedülálló jelenségnek számítanak a fészkesek körében. A hímek erősen vonzódnak ezekhez a foltokhoz, de természetesen hiába próbálkoznak. A fészekben ficánkolva viszont igen sok virágport gyűjtenek be, amit egy másik növényre visznek át – elősegítve a keresztbeporzást. A foltok teljesen véletlenszerű elrendezésben jelennek meg, így a rovarok nem tanulják meg, hogy melyikkel nem érdemes próbálkozni, és sosem adják fel. Mint nemrégiben kiderült (Kellenberger et al. 2023) ez a mintázat nem egyetlenegy mutáció eredményeként alakult ki az evolúció során. A háttérben három, már korábban is működő, de más funkciót ellátó géncsoport újszerű kombinációja áll, amit a faj őse kb. 2 millió évvel ezelőtt „fejlesztett ki". Az első a vasanyagcserét szabályzó géncsoport, ami a sziromlevél színének a megváltozását okozza. A második a gyökérszőr növekedését kontrollálja, s ennek hatására alakulnak ki a papillák. A harmadik a virágfejlődést irányítja, és ez felelős a foltok megjelenéséért vagy hiányáért. A dél-afrikai száraz régiók mostoha viszonyai között, melyben kőkemény verseny van a pollinátorokért, ezzel a trükkel a *Gorteria* kétségtelen előnyhöz jut a többi növénnyel szemben.

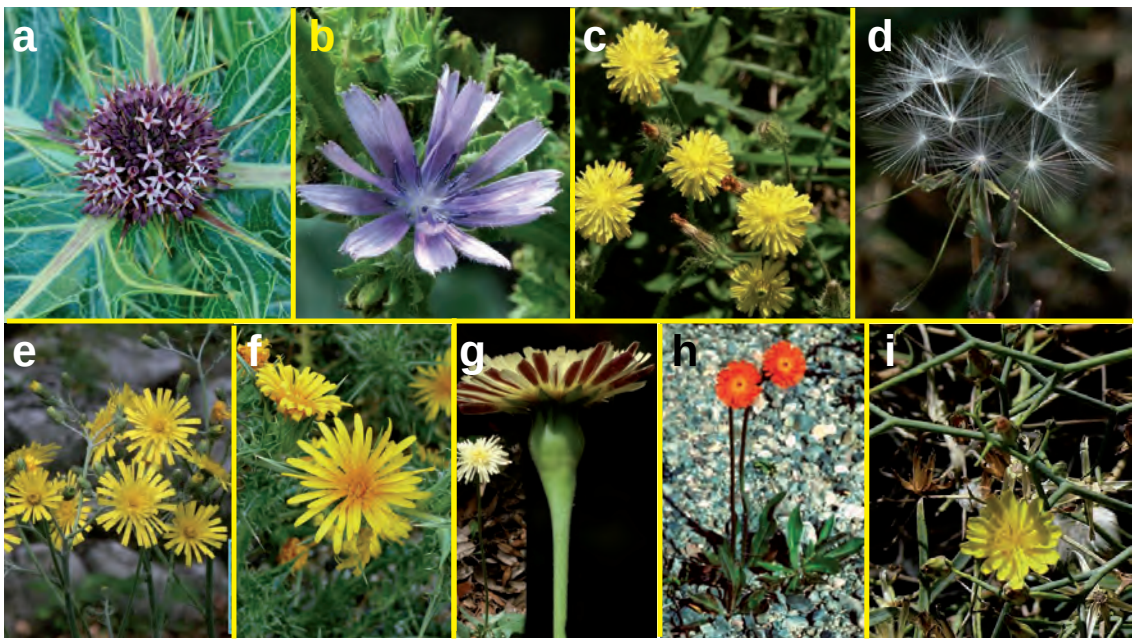
4 Az *Oligochaeta* kiváló példája annak, hogy milyen káoszt okozhat az állattani és növénytani nevezéktan „függetlensége", ha az informatikusok csak kicsit figyelmetlenek: a GBIF (Global Biodiversity Information Facility) honlapján (https://www.gbif.org/species/5401803) a nemzetség elterjedési térképén nemcsak ázsiai lelőhelyek szerepelnek, hanem Norvégia teljes területe is!




**10.108 ábra: a:** *Strobocalyx arborea* (India, madhavan a.p., CC BY), **b:** *Vernonia galamensis* (Kenya, davduf, CC BY-NC), **c:** *Liabum igniarium* (Ecuador, erick_vega, CC BY-NC), **d:** *Cullumia squarrosa* (Dél-Afrika), **e:** *Gorteria diffusa* (Dél-Afrika), **f:** *Didelta spinosa* és a háttérben *Ursinia cakilefolia* állománya (Dél-Afrika), **g:** *Berkheya spinosissima* (Dél-Afrika), **h:** *Gazania leiopoda* (Dél-Afrika), **i:** *Arctotis hirsuta* (Dél-Afrika), **j:** *Arctotheca calendula* (Ny-Ausztrália).

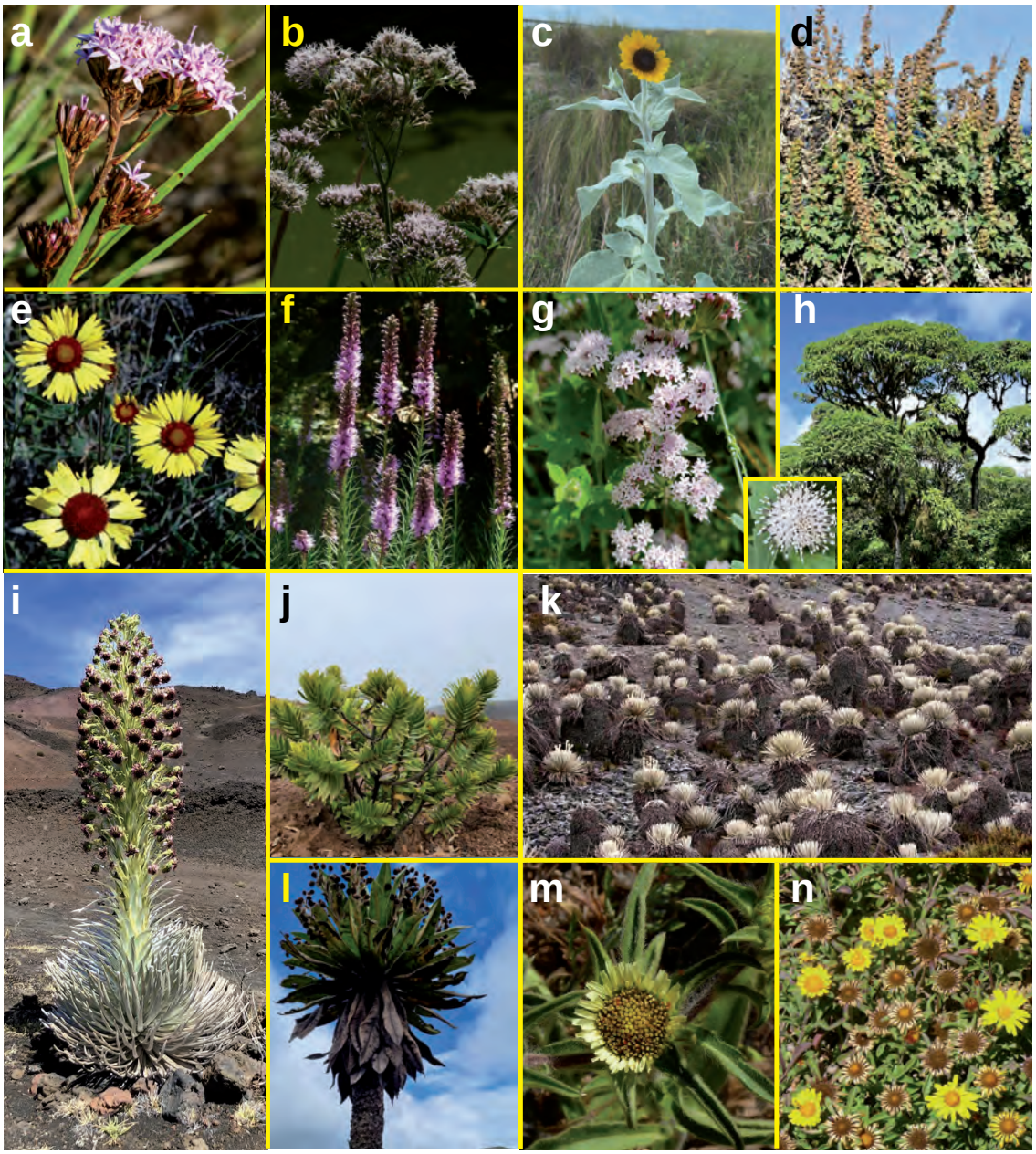
virágú is. Ez a kis-ázsiai, cserjés életformájú *Gundelia* (17), melynek ráadásul egyvirágú és egyivarú murvás fészkei vannak, tehát virágzata valójában egy szuperfészek (10.109a ábra). Az ötlebenyes nyelves virág kétivarú. A levelek rozettában vagy váltakozva állanak. A gyökér, a szár és a levél gyanta- és tejedényei általánosak ezen a kládon, néhány kivétellel (pl. *Cichorium*, katáng, endivia, 7, 10.109b ábra). Az északi félgömb mérsékelt övének növényei, elsősorban Eurázsiában, míg a trópusokon alig vannak jelen. Jól alkalmazkodnak a változásokhoz, bőven van közöttük idegen tájakon meghonosodott és gyorsan terjedő özönfaj. Nagy nemzetségeik, hazai képviselettel, a következők: *Crepis* (zörgőfű, 200/11, 10.109c ábra), *Scorzonera* (pozdor és szikipozdor, 37/5), *Tragopogon* (bakszakáll, 128/3), *Lactuca* (saláta, 133/5, 10.109d ábra), *Sonchus* (csorbóka, 98/4), *Hypochaeris* (véreslapu, 65/2), *Picris* (keserűgyökér, 42/1), *Leontodon* (oroszlánfog, békapitypang, 39/3) és *Chondrilla* (nyúlparéj, 30/1). Nemzetségeikben egyedüli fajként szerepel a *Mycelis muralis* (kakicsvirág), a *Prenanthes purpurea* (nyúlsaláta) és a *Lapsana communis* (bojtorjánsaláta). A *Thrincia* és *Podospermum* neveket hiányolók számára jelezzük, hogy ezek beolvadtak a *Leontodon*, illetve a *Scorzonera* génuszokba. Ez utóbbiból viszont 2020-ban kikerült a *S. austriaca*, ami ma már az eurázsiai *Takhtadjanantha* (13) része, illetve a *S. hispanica,* ami *Pseudopodospermum* (51) *hispanicum*-ra változott. További újdonság a *Leontodon autumnalis* „átalakulása" *Scorzoneroides autumnalis*-szá. Szándékosan nem szóltunk a *Hieracium* és *Pilosella* (hölgymál, 500/kb. 20 ill. 278/14) és a *Taraxacum* (pitypang, 60/5) fajszámáról, mert az apomixisra való fokozott hajlam miatt nehéz beszélni klasszikus értelemben vett fajokról. A becslések egyébként a hölgymáloknál 5200-ig, a pitypangnál 2400-ig is felmennek. Az apomiktikus fajok ivartalanul szaporodnak, az utódok morfológiailag egységesek, a többi vonaltól való eltéréseiket megtartva kü-

lönálló taxon látszatát keltik. Ezek akár alfajként is kezelhetők, a *H. hypochoeroides*-nek (~*wiesbaurianum,* 10.109e ábra) például 87 alfaját sorolhatjuk fel. Zöldség- és fűszernövényként az európai *Cichorium intybus*, a közel-keleti *C. endivia* (10.109b ábra), a bizonytalan eredetű, már az egyiptomiak által is kedvelt *Lactuca sativa*, a mediterránban ma is elő *Tragopogon porrifolius,*a nálunk is gyakori *Sonchus oleraceus* és a *Pseudopodospermum hispanicum* említhető. A mediterrán vidékek faja, a *Scolymus* (3) *hispanicus* (10.109f ábra) gyógynövényként is számításba jön, és gyomnövényként is erősen terjed. A közép-ázsiai *Taraxacum kok-saghyz* (gumipitypang) tejnedvéből jó minőségű gumi állítható elő. Ez különösen a 2. világháború alatt volt lényeges, amikor a *Hevea* gumija nehezen volt beszerezhető. Termesztésének újraindítása intenzív kutatások tárgya. A *T. officinale*-t (gyermekláncfű) nem kell bemutatni, egyike a legközismertebb növényfajoknak, s egyben a pázsitkedvelők legfőbb ellensége (Észak-Amerikában legalábbis). Az amerikai populáció triploid egyedekből áll és csak apomiktikusan szaporodik. Az ugyanoda eljutott *Tragopogon* fajok és hibridjeik szép és jól dokumentált példái a hibrid fajképződésnek. A *T. dubius* és *porrifolius* allopoliploid hibridje (*T.* ×*mirus*) állandósult és ivarosan szaporodik, de többszörös újraképződését is megfigyelték. A Földközi-tenger környéki *Urospermum* (10.109g ábra) két faja más kontinenseken, így Ausztráliában is meghonosodott. A *Pilosella aurantiaca* különleges példája az özönfajoknak: őshazájában, Európa hegyvidékein sokfelé nagyrabecsült, védett faj, míg például Kanadában út menti gyom (10.109h ábra), melynek kiirtására önkéntesek fognak össze többfelé is. A trópusokon a *Hieracium* és a *Crepis* a magas hegyekben jelenik csak meg. Általánosabb elterjedésű a *Launaea* (58), melynek fajai Dél-Afrikáig és Délkelet-Ázsiáig is eljutottak, s főképpen száraz vagy tengerparti élőhelyeken gyakoriak. Európában a *L. arborescens* (10.109i ábra) fordul elő Spanyolország déli részén, míg dél felé a Zöldfoki-szigetekig megtalálható. Másfél méterre is megnövő cserjeszerű évelő xerofiton. A fészkesek kladogramjának végén a dél-afrikai *Corymbium* (9 faj) és az *Asteroideae* (>16.000 faj kb. 1200 génuszban) alkot igencsak kiegyensúlyozatlan méretű testvércsoportokat. Az első elkülönülése morfológiailag is egyértelmű: egy „fészekben" egy virág van, hosszú leveleikben párhuzamos az erezet (10.110a ábra). Az *Asteroideae* fajaiban mindig vannak csöves virágok, a fészek peremén pedig háromlebenyes nyelves sugárvirágok sorakoznak – bár ez utóbbiak igen sokszor hiányozhatnak is. A többiektől még az különíti őket el, hogy a bibefelület a bibeágak szélére korlátozódik, tejnedvük pedig nincs. Főleg lágyszárúak, de fává növő képviselőik is vannak. Az egész világon elterjedtek. A klád két nagyjából egyfoma méretű csoportra oszlik: *Helianthodae* és a *Senecionodae,* és természetesen további, egyre kisebb fajszámú csoportok is elkülöníthetők bennük. Összetételük és belső kapcsolatrendszerük még eléggé bizonytalan, különösen a *Helianthodae* esetében (Zhang et al. 2024), így a finomabb felbontást csak a másik esetében követjük. Az alábbi ismertetés eleve csak a génuszok kis töredékét érinti-




**10.109 ábra. a:** *Gundelia armeniaca* (Örményország, T. Vrána, CC BY-NC), **b:** *Cichorium endivia*, **c:** *Crepis setosa*, **d:** *Lactuca saligna*, **e:** *Hieracium hypochoeroides,* **f:** *Scolymus hispanicus* (Albánia), **g:** *Urospermum dalechampii* (Itália)*,* **h:** *Pilosella aurantiaca* (Ontario), **i:** *Launaea arborescens* (Spanyolország).

érintheti, a hazánkban is ismerteken kívül felsorolunk/bemutatunk több taxont a rendkívül sokféle fészkest felvonultató afrikai, amerikai és ausztrál flórából. A *Helianthodae* kládon kevés számú Magyarországon őshonosnak tekinthető nemzetséget találunk, ezek a következők: *Inula* (peremizs 76/9), *Pulicaria* (bolhafű 80/2), *Carpesium* (gyűrűvirág 24/1), *Buphthalmum* (ökörszem [nem a madár!], 3/1), *Eupatorium* (sédkender, 62/1, 10.110b ábra) és a *Bidens* (farkasfog, 223/2), valamint a *Telekia speciosa* (Teleki-virág). Az *Arnica* (árnika, 31/1) hegyi faja, az *A. montana* mára sajnos nagy valószínűséggel eltűnt a magyar flórából. A *Xanthium* (szerbtövis, 7) egy vitatott taxonómiájú és honosságú génusz, hat faja amerikai, a hetedik (*X. orientale*)




**10.110 ábra. a:** *Corymbium africanum* (Dél-Afrika, V. Brink, CC BY-NC), **b:** *Eupatorium cannabinum*, **c:** *Helianthus argophyllus* (Texas, fracturing, CC BY-NC), **d:** *Ambrosia maritima* (Törökország, S. Tamson, CC BY-NC), **e:** *Gaillardia aristata* (British Columbia), **f:** *Liatris spicata*, **g:** *Stevia rebaudiana* (Ecuador, A- Chamba, CC BY-NC), **h:** *Scalesia pedunculata* (Galapagos, J.K.Wetterer, virágzat: B. Köhler, CC BY-NC), **i:** *Argyroxiphium sandwicense* (Maui, jkadry, CC BY-NC), **j:** *Dubautia menziesii* (Maui, abonmassip, CC BY-NC), **k:** *Espeletia timotensis* (Venezuela, Pócs T.), **l:** *E. uribei* (Kolumbia, A. Duguetia, CC BY-NC-ND), **m:** *Asteriscus aquaticus* (Itália), **n:** *Pallenis maritima* (Spanyolország).

Ázsiában is megvan. Ma már szinte az egész világon elterjedtek és özönnövénynek számítanak. A *Helianthus* (56) észak-amerikai eredetű, a gazdaságilag igen fontos *H. annuus*-szal (napraforgó) és a kevésbé fontos *H. tuberosus*-szal (csicsóka), amelyeket olajos magjukért, illetve magas inulintartalmú gumójukért termesztenek. Az ezüstös levelű *H. argophyllus* (10.110c ábra) 3 m magasra is megnövő egyéves faj, igen ellenálló a betegségekkel szemben, s ezért a napraforgó genetikai módosításában jön számításba. Ugyancsak amerikai „importból" származik az *Ambrosia* (46) nemzetségbeli *A. artemisiifolia* (parlagfű), ami talán az egyik leggyakrabban emlegetett inváziós növény minálunk – az okok közismertek. Egy óvilági rokona van, az *A. maritima* (10.110d ábra), ami a Földközi-tenger vidékén is él. Az özönnövények sorában az észak-amerikai *Cyclachaena xanthiifolia* (egykoron *Iva x.*) következik, ami nálunk még nem terjedt el túlságosan. Nem ez a helyzet a dél-amerikai, apró fészkű *Galinsoga* (gombvirág, 12) fajokkal, nálunk kettő is gyakori az ember közeli élőhelyeken. Igazságtalanok lennénk, ha csak a gyomjelleget hangsúlyoznánk, ugyanis a klád igen sok képviselője jól ismert dísznövény Európában, mint például az *Ageratum* (37), *Gaillardia* (21, 10.110e ábra), *Coreopsis* (47), *Cosmos* (35), *Dahlia* (41), *Rudbeckia* (33), *Liatris* (39, 10.110f ábra), *Tagetes* (51), *Echinacea* (9) és a *Zinnia* (24) – mind kizárólagosan amerikai eredetű fajokkal. A *Sigesbeckia* (10) kis fajszáma ellenére széles elterjedésű, megjelenik Afrikában, Ausztráliában és Ázsiában is, de leginkább tudománytörténetileg érdekes (10.32 cédula). Az elsősorban trópusi dél-amerikai *Stevia* (270) nevét a spanyol humanista orvos-botanikusról, P. J. Stevusról (eredetileg P. J. Esteve, 1500-1556) kapta egy másik spanyoltól, megérdemelten. A *S. rebaudiana* (10.110g ábra) levelei a cukornál sokkal édesebb glikozidokat tartalmaznak. Ezt az indiánok már régóta tudták, de a Stevia-kivonat elterjedését elég sokáig és sokfelé (az EU-ban is) adminisztratív módon akadályozták, holott jóval előnyösebb tulajdonságai vannak a mesterséges édesítőszereknél. Ma már egyedül Paraguayban több ezer tonna levelet termelnek évente. A *Scalesia* mind a 15 faja a Galapagos-szigetek bennszülöttje. Cserjék és fák, puha belű fatesttel. Az *Opuntia*-k (10.5 cédula) mellett ezek is szép növényi példái a szigeteken végbement adaptív szétsugárzásnak. A *S. pedunculata* (10.110h ábra) a legmagasabb (20 m) és legelterjedtebb faj. Azonos korú egyedei erdőalkotók, s szárazság vagy túl sok eső okozta földcsuszamlás miatt egy időben pusztulnak el, átadva helyüket a magoncoknak. Ez történt például az El Niñonak köszönhetően 1982–83-ban is. Négy szigeten is él, Darwin a Santiago (James) szigeten gyűjtötte első herbáriumi példányait. Több faj csak egyetlenegy szigeten fordul elő – így erősen veszélyeztetett. Talán még náluk is jobban mutatja az adaptív radiáció – és a vele szinte kötelezően járó fásszárúság – jelenségét a Hawaii-szigetek *Argyroxiphium* (5, 10.110i ábra) nemzetsége és rokonsági köre (*Dubautia* 27, *Wilkesia* 2). Közös ősük kb. 5 millió évvel ezelőtt került a kontinensről a szigetekre, ma harmincnál is több leszármazott faja ismeretes, amelyek párnás vagy liános növekedésűek is lehetnek, és a legváltozatosabb élőhelyeken jelennek meg, pl lávamezőkön (10.110j ábra). Dél-Amerikába visszatérve az *Espeletia* (141) génuszról kell szólnuk. Az Andokban, Kolumbia, Venezuela és Ecuador területén nagy tengerszint feletti magasságban, a páramo növényzetben (10.110k ábra) honos minden faja. Törzsük igen vastag, leveleik pozsgásak és nagy üstököt formálnak, fészkeik összetett virágzatban csoportosulnak. Magasságuk általában néhány méter, míg az *E. uribei* (10.110l ábra) a 18 métert is meghaladhatja – a pálmákat megszégyenítően. A konvergens evolúció szép példáiként erősen emlékeztetnek Kelet-Afrika ha-

**10.32 cédula: *Sigesbeckia* – egy „hitvita" nevezéktani következménye**

Az ivarszerveken alapuló rendszerével Linné sok ellenséget szerzett magának, mert művét egyesek teológiai és erkölcstani alapon is kifogásolhatónak találták, és azzal vádolták, hogy még a legobszcénebb regényírón is túltesz. Az ellentábor élén a német J. G. Siegesbeck (1686–1755) állt, aki 1737-ben írt munkájában Linné rendszerét „erkölcstelennek" nevezte, mondván: Isten bizonnyal nem engedné meg, hogy húsz vagy több hímre (férjre, vagyis a porzókra) mindössze egyetlen nő (feleség, vagyis a termő) jusson! „Ártatlan és kedves növényeink ilyen alapokon történő jellemzése teljességgel elfogadhatatlan a vallásos ember számára", tette hozzá Siegesbeck. „Bírálata" nem volt hatástalan, Linné közvetlen környezete egy ideig elhidegült tőle, munkáit a pápa pedig 1774-ig be sem engedte a vatikáni könyvtárba. Mindez Linnét lelkileg is rendkívül súlyosan érintette, hiszen mélységesen hitt Istenben. Egyes tudománytörténészek szerint sajátos módon állt bosszút támadóján: Siegesbeckről egy jellegtelennek tetsző, szőrös növénykéket tartalmazó nemzetséget nevezett el – ezzel érzékeltetve sommás véleményét a botanika történetébe ily módon bevonuló kollégájáról. Köztudott volt ugyanis, hogy Linné egyes kortársairól – általa megítélt – érdemeik arányában nevezett el növénynemzetségeket.



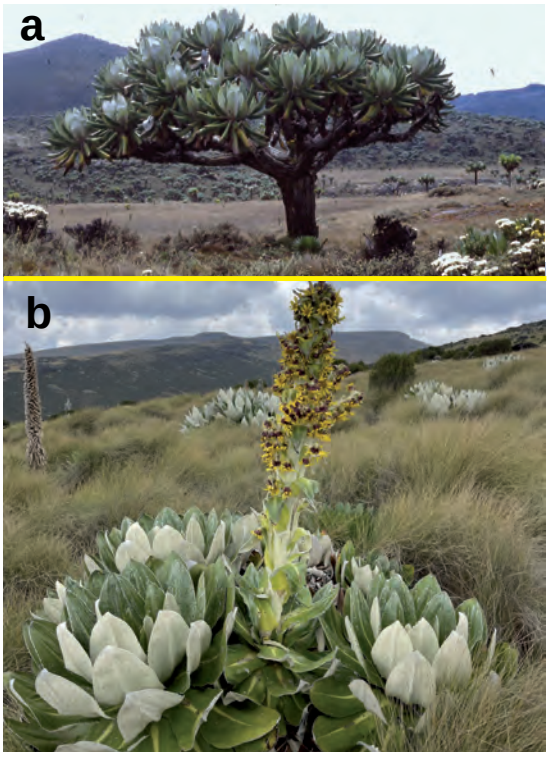
*Sigesbeckia pubescens*




**10.111 ábra. a:** *Doronicum hungaricum*, **b:** *Calendula suffruticosa* (Portugália, Sarzedas, CC BY-NC), **c:** *Dimorphotheca ecklonis* (1), *pinnata* (2), *pluvialis* (3), *sinuata* (4, Dél-Afrika), **d:** *Osteospermum moniliferum* (Dél-Afrika).

sonló körülmények között élő üstökösfáira (*Dendrosenecio*, l. lentebb). Az európaiak közül érdemes még szólnunk az *Asteriscus* (10) *aquaticus*ról (10.110m ábra), ami – nevével ellentétben – nem vízinövény, bár kedveli a nedves, tengerparti élőhelyeket. A *Pallenis* (5, 10.110n ábra) a mediterráneum sajátja, általában a parti zóna homokján és szikláin találkozhatunk az idetartozó fajokkal.

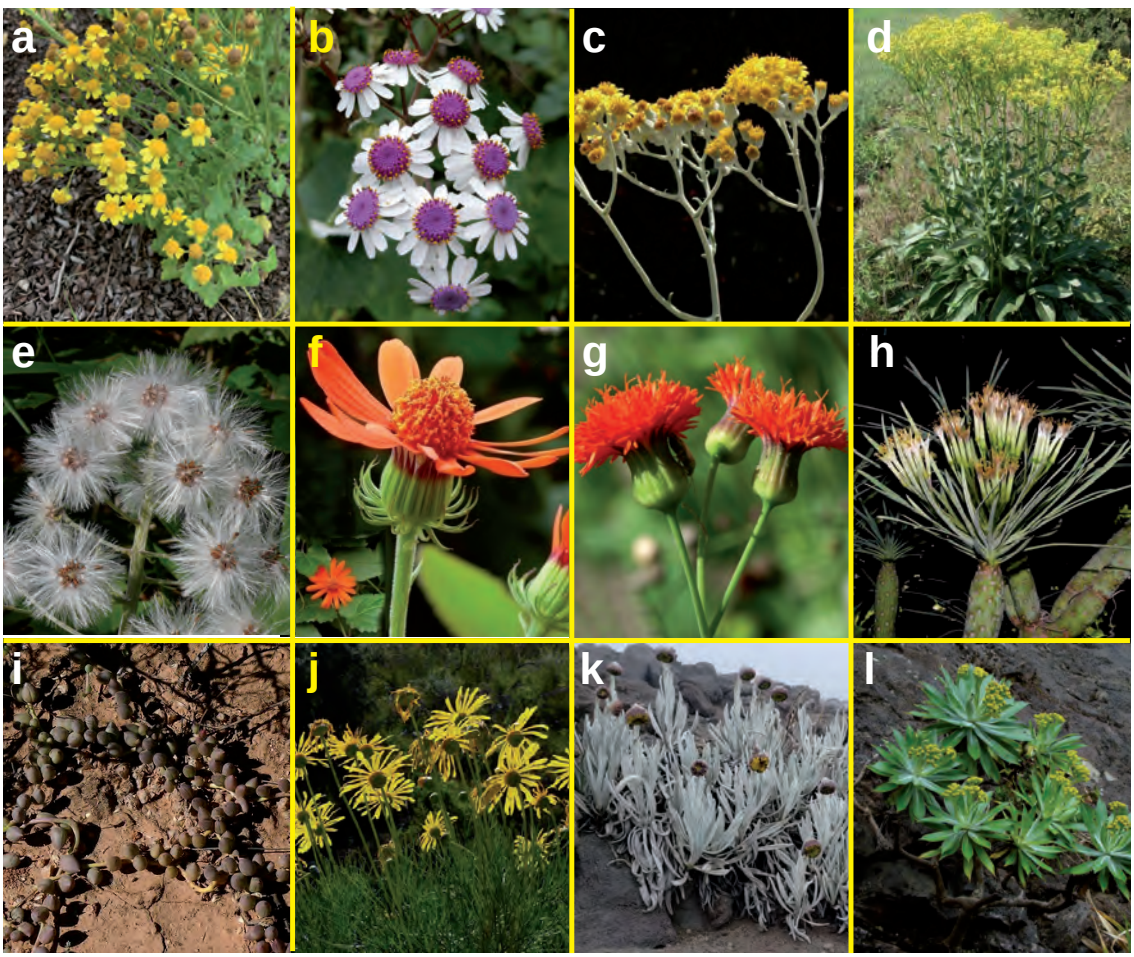
A *Senecionodae* kládon már nincs meg az az amerikai dominancia, ami a testvérkládon tapasztalható volt, és minden kontinensen van sok-sok faja. A lépcsőzetesen leváló kládok rengeteg génuszából csak néhányat sorolhatunk fel, ugyanakkor magas fajszáma miatt már most kiemeljük a *Senecio* (aggófű, 1446/10), *Helichrysum* (szalmagyopár, 557/1) és *Artemisia* (üröm, 486/8) nemzetségeket. Zhang et al. (2024) értékelése szerint az első leágazáson a *Doronicum* (zergevirág, 29/3, 10.111a ábra) áll „egymagában”, majd a *Calenduleae* következik. Ez utóbbiak fő elkülönítő bélyege a kétféle kaszattermés. Ideesik maga a *Calendula* (körömvirág, 17), benne a *C. officinalis*, egy jól ismert, sokféle célra alkalmas gyógynövény a mediterrán vidékekről. Hasonló elterjedésű a *C. suffruticosa* (10.111b ábra) de főleg a parti zóna dünéin és szikláin él. Afrika déli részének mediterrán klímájú csücskén, Fokföldön, számos endemikus faj él az *Osteospermum* (75) és a színpompás *Dimorphotheca* (20, 10.111c ábra) nemzetségekből, melyek tagjai többször is cserélődtek az utóbbi években. Az *O. moniliferum* (10.111d ábra) örökzöld kétméteres cserje, igazi különlegessége a bogyószerű, fényes egymagvú termés, ami igencsak szokatlan a fészkesek körében. Jól viseli a tápanyagszegény és/vagy sós talajokat, amiből Ausztráliában is bőven van, így oda kerülve özönnövénnyé vált. A harmadik belső klád a *Senecioneae*, benne a névadó génusszal. Ez másoktól is „átvett” jó néhány fajt, de veszített is. Az egyik leváló a *Dendrosenecio* (12, 10.112a-b ábra), az egykori kelet-afrikai vulkánok magasra növő üstökösfáival. A kilenc érintett hegyen, a Kilimandzsárótól a Mitumbáig, legfeljebb 3 faja él egyszerre, bár különböző tengerszint feletti magasságon és eltérő ökológiájú élőhelyeken. Alkalmazkodásuk fő jelei az elszáradt levelekkel védett törzs víztároló képessége, a fagyálló poliszacharidos szekrétumok, a hidegben bezáródó lombozat. Kromoszómaállományuk dekaploid. Legközelebbi rokonaik nem is a *Senecio*, hanem a nagyrészt afrikai *Cineraria* (48, 10.113a ábra) nemzetségben vannak. Ez sem a régi már: a kertészetekben is jól ismert, a Kanári- és Azori-szigetekről és Madeiráról származó egykori „cinerária” most mind a *Pericallis* (15, 10.113b ábra) nemzetségben vannak. További egykori *Senecio*-k találtak új helyet a *Jacobaea* (62/5, 10.113c ábra) és a *Tephroseris* (47/4) génuszokban, így „valódi” aggófűként nálunk csak tíz faj maradt, közöttük a nagy termetű *S. doria* (10.113d ábra) és a vasutak mentén gyorsan terjedő,




**10.112 ábra. a:** *Dendrosenecio elgonensis* ssp. *barbatipes* (Kenya, Pócs T.), **b:** *D. keniensis* (Kenya, J. Lincenberg, CC BY).

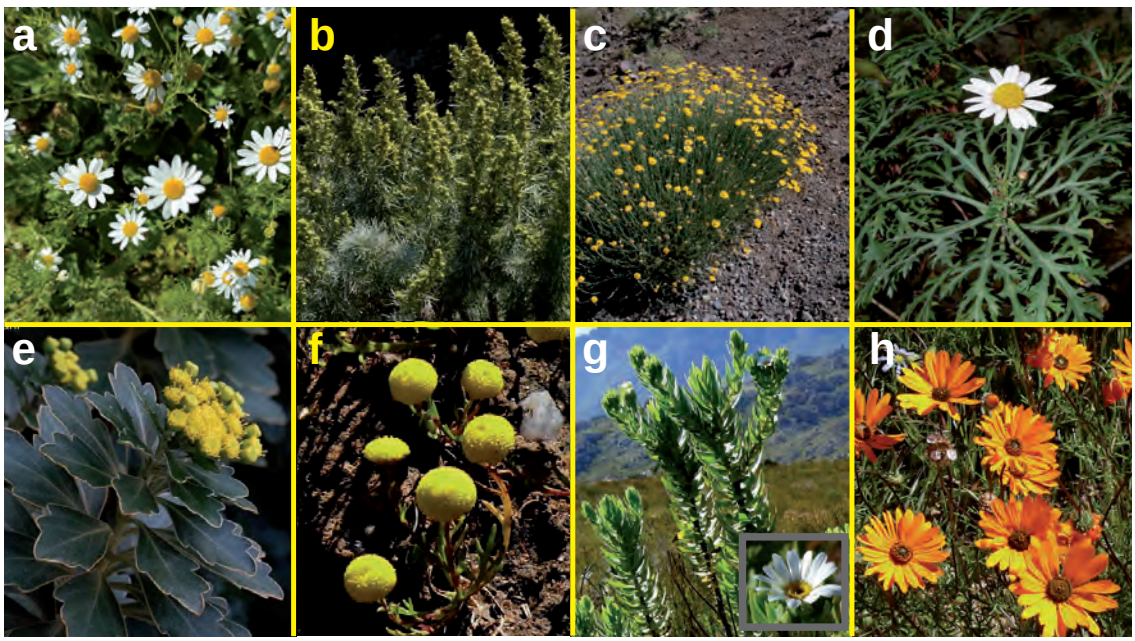
kora tavaszi neofiton *S. vernalis*. Vigyázat, a *S. vulgaris* nem tévesztendő össze a *J. vulgaris*-szal, mely utóbbi korábban *S. jacobaea* volt. További kavarodást okozhat a fokföldi *S. maritimus* és a mediterránbéli *J. maritima* – az elsőt eredetileg a fiatalabb, a másodikat az idősebb Linné írta le. Az aggófüvek közvetlen rokonsági körébe tartozik még vagy 150 további génusz, közöttük a *Petasites* (acsalapu, 18/2, 10.113e ábra) és a *Ligularia* (hamuvirág, 149/1†), valamint a *Tussilago farfara* (martilapu) is. Az *Erechtites*-t (8/1) hazánkban az amerikai eredetű *E. hieracifolius* (keresztlapu) képviseli. A fészkesek között ritka életforma, a liánok képviselője a *Pseudogynoxys* (16) *chenopodioides* (10.113f ábra) Közép- és Dél-Amerikából. Az *Emilia* (128) paleotrópusi elterjedésű, virágaikban az eddigekkel ellentétben nem a sárga, hanem a narancsvörös dominál (10.113g ábra). Az ugyancsak óvilági *Kleinia* (54, 10.113h ábra) fajok cserjék, vastag és pozsgás szárral, levelekkel – jelezve, hogy száraz, félsivatagos helyeken élnek. Hasonló élőhelyeken találhatók a pozsgás évelő *Curio* (20) fajok – egyikről-másikról első ránézésre biztosan nem a fészkesek jutnak eszünke (10.113i ábra). Az *Euryops* (103, 10.113j ábra) és az *Othonna* (86) fajok többsége dél-afrikai, nagy részük a fynbos növényzetben fordul csak elő. A *Culcitium* (5) a Magas-Andok nemzetsége, benne a bókoló fészkű, 4800 m-ig hatoló *C. nivale* (10.113k ábra). A *Robinsonia* (8, 10.113l ábra) minden faja a chilei Juan Fernandez-szigeteken honos, ahol nem más, mint a regénybeli Robinson Crusoe ihletője, a skót tengerész, A. Selkirk töltött el néhány évet (akire viszont az érdeslevelű *Selkirkia* génusszal emlékezünk, 617. oldal).

A *Senecioneae* kládot az *Anthemideae* követi. Elterjedése kozmopolita, de legnagyobb sokféleségben Eurázsiában és Afrika déli részén bontakozik ki, míg egyes fajai Amerikában inkább nagy tömegükkel tűnnek ki. A fajok száma csaknem 2000, a génuszoké 110. A névadó az *Anthemis* (pipitér, 168/5) főképpen a Közel-Kelet jellegzetes nemzetsége, benne az *A. cotula*




**10.113 ábra. a:** *Cineraria geifolia* (Dél-Afrika, D. Richardson, CC BY), **b:** *Pericallis webbii* (Gran Canaria, N. Nils, CC BY-NC), **c:** *Jacobaea bicolor* (Ischia), **d:** *Senecio doria*, **e:** *Petasites albus* (Svájc), **f:** *Pseudogynoxys chenopodioides,* **g:** *Emilia coccinea*, **h:** *Kleinia neriifolia*, **i:** *Curio radicans* (Dél-Afrika), **j:** *Euryops speciosissimus* (Dél-Afrika), **k:** *Culcitium nivale* (Ecuador, G. Pushkal, CC BY), **l:** *Robinsonia gayana* (Juan Fernandez sz., charif_tala, CC BY-NC).

(10.114a ábra), egy nehéz szagú egyéves növény, ami közvetlen veszélyt jelent a legelő állatokra. Idetartozott, de ma más a besorolása a *Chamaemelum* (2) *nobile* nevű dél-európai-rokonának, ezt gyógynövényként tartják számon, de hatása gyengébb a kamilláénál. A hazai flórában meglévő génuszok közül kiemelendő a nehézkes taxonómiájú *Achillea* (cickafark, 140/14), és a már említett, rendszertanilag nem kevésbé problémás *Artemisia* (üröm). Az *Artemisia* több faját is termesztik, az *A. dracunculus* (tárkony) fűszernövény, az *A. absinthium* gyógynövény, egyes alkoholos italok nélkülözhetetlen ízesítője és dísznövény is. Ugyancsak kedvelt az *A. abrotanum* (istenfa), ami persze félcserjés évelő csupán. Gyógyászati alkalmazásai mellett rovarriasztó illatanyagai miatt is művelik. Az *A. arborescens* (10.114b ábra) egy erőteljes örökzöld és illatos félcserje a Földközi-tenger vidékéről, elsősorban a sziklás tengerpartokon gyakori. Észak-Amerikában, a vadnyugati sztyeppék és félsivatagok sok domináns növénye is *Artemisia*, melyek közül talán az *A. tridentata* (10.33 cédula) a legfontosabb. A *Matricaria* (székfű, 5/2) génuszban van a jól ismert kamilla, melyet először Linné *M. chamomilla* néven jellemzett, de később gyakorlatilag ugyanarra a fajra a *M. recutita* nevet javasolta. Ezzel elég korán jelezte azt a kisebbfajta káoszt, ami a csoport rendszertanát ma is jellemzi. Nagy az átfedés például a *Tripleurospermum* (ebszékfű, 42/2) nemzetséggel, bár ezt a tömör vacok jól megkülönbözteti az üreges fészkű *Matricaria*-tól. Hasonló a helyzet a margitvirág-félékkel, amelyek legalább három génuszba szóródtak szét (*Leucanthemum*, 52/3; *Leucanthemella*, 2/1; *Tanacetum*, 141/3), s itt van mellettük a kelet-ázsiai *Chrysanthemum* (36) is, melynek csak egy faja (*C. zawadzkii*) él vadon a közelben, nevezetesen Szlovákiában és Lengyelországban. A krizantém néven ismert kerti növény egy bizonytalan eredetű, nyilván Ázsiában létrehozott hibridfaj, a *C. ×morifolium* (= *hortorum*). A Földközi-tenger vidékén találkozhatunk a *Santolina* (27) és a *Cladanthus* (5) félcserjés, sugárvirág nélküli fajaival, ez utóbbiak eljutnak az Atlasz nagy magasságaiba is (10.114c ábra). Az *Argyranthemum* (24, 10.114d ábra) a makaronéziai szigetvilág, elsősorban a Kanári-szigetek endemikus margarétája, több fajuk meglehetősen dekoratív megjelenésű, kertészeti művelésbe került, és igen népszerű hibrideket is képez. Közép-Ázsiában és a Távol-Keleten, így Szibériában, Kínában és Japánban az *Ajania* 40 faja bukkan fel (10.114e ábra). Virágaik általában sárgák, sugárvirágaik aprók vagy hiányzanak. A pipitérfélék diverzitását tekintve „természetesen" Dél-Afrika nem marad el Eurázsiától, itt él ugyanis a *Cotula* (55, 10.114f ábra) legtöbb, az *Athanasia* (41), az *Oncosiphon* (8) és az *Osmitopsis* (9) minden faja, vagy a fynbosban, vagy a félsivatagokban. A kámforillatú *Osmitopsis asteriscoides* (10.114g ábra) kissé kilóg ebből a társaságból, ugyanis nedves réteken és mocsarakban él. Szokatlanul magas (2 m) növésű, termését valószínűleg a víz terjeszti, mert teljesen hiányzanak róla a repítő vagy ragadó képletek. Az *Ursinia* (45) fajok, amelyekből mindössze egy jutott el Etiópiáig, időnként óriási területeket borítanak be, mint például az egyéves *U. cakilefolia* (10.114h ábra, lásd




**10.114 ábra. a:** *Anthemis cotula* (Anglia, cc3007, CC BY-NC), **b:** *Artemisia arborescens* (Szardínia), **c:** *Cladanthus scariosus* (Marokkó), **d:** *Argyranthemum frutescens*, **e:** *Ajania pacifica*, **f:** *Cotula coronopifolia*, **g:** *Osmitopsis asteriscoides*, **h:** *Ursinia cakilefolia* (**f–h:** Dél-Afrika).

**10.33 cédula: Kommunikáció növények között**

Az *Artemisia tridentata* óriási területeket foglal el Észak-Amerikában, ezáltal igen nagy az ökológiai jelentősége. Sokágú, sűrű, szürkezöld lombozatával számos állatnak és növénynek biztosít élő- és búvóhelyet. Erőteljes gyökérzetével nagy mélységből is felhozza a vizet, ami azután más fajok számára is elérhetővé válik. Nagy biomasszája miatt táplálékforrásként is számolni kell vele – ezzel azonban már van egy kis gond. A növény igen sok illóolajat termel a növényevők elleni védekezésül, és bizony ezek az anyagcseretermékek mérgezők is lehetnek, például a kérődzők bélflóráját károsítják. Egyedül a villásszarvú antilop (ami inkább szarvas, *Antilocapra americana*) képes nagyobb mennyiséget elfogyasztani belőle. Megfigyelték, hogy a növény a rágás hatására megnöveli az olajkibocsátást, s ezzel nemcsak elriasztja a támadókat, hanem tulajdonképpen „figyelmezteti" a szomszéd fajtársait is a veszélyre, hogy azok „időben felkészülhessenek" a fokozott illóolaj-kiválasztásra. Mindezeket mérésekkel igazolták, kimutatva, hogy az információ hatékonyan terjed a sérült növény körüli 60 cm-es sugarú körben. Sőt, az üröm más fajokat is megvédhet. Kiderült ugyanis, hogy a megrágott hajtású *Artemisia* közelében nőtt dohány kevésbé károsodott, mint másutt.

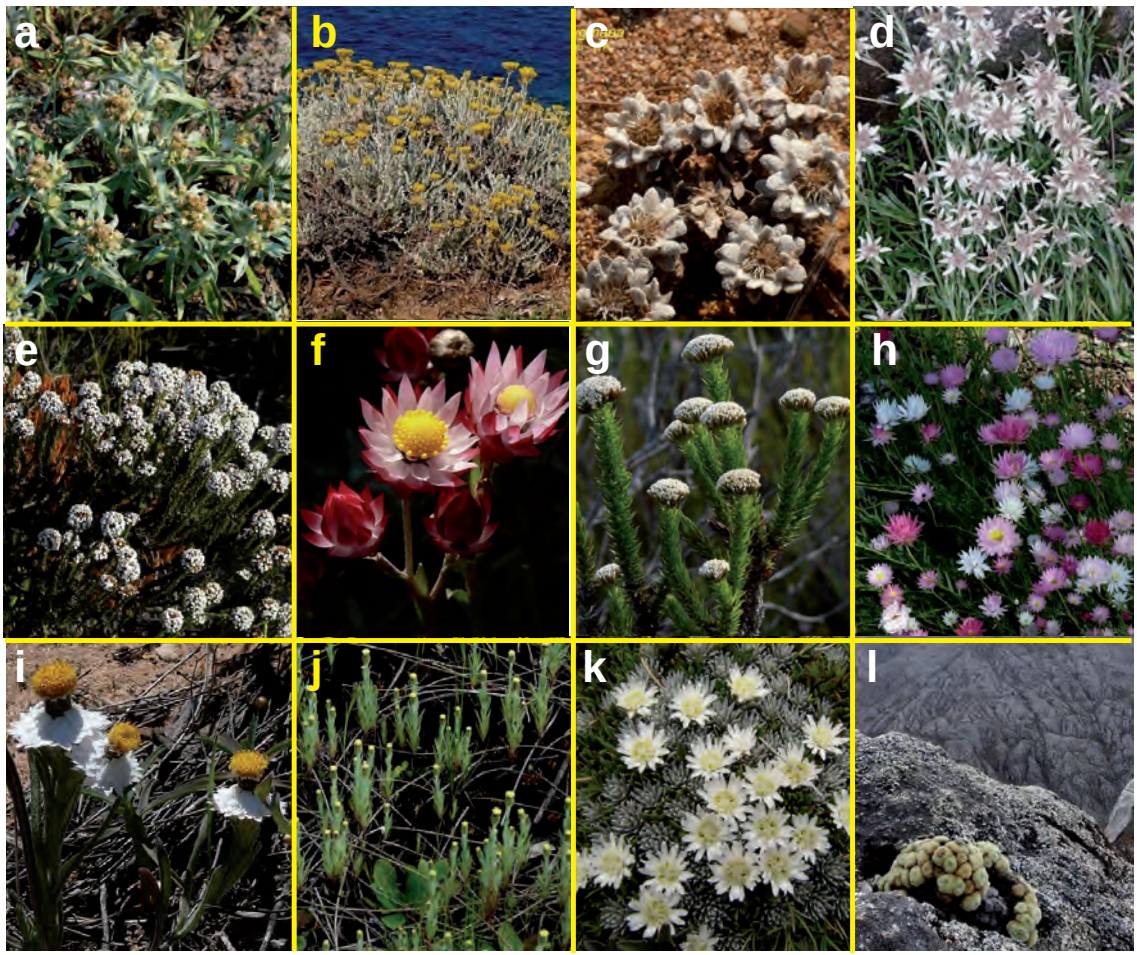


*Artemisia tridenata* (British Columbia)

még 10.108f ábra) a Namaqua-földön. „Fényesszemű margarétának" nevezik a helyiek, utalva a még zárt csöves virágok csillogó felületére.

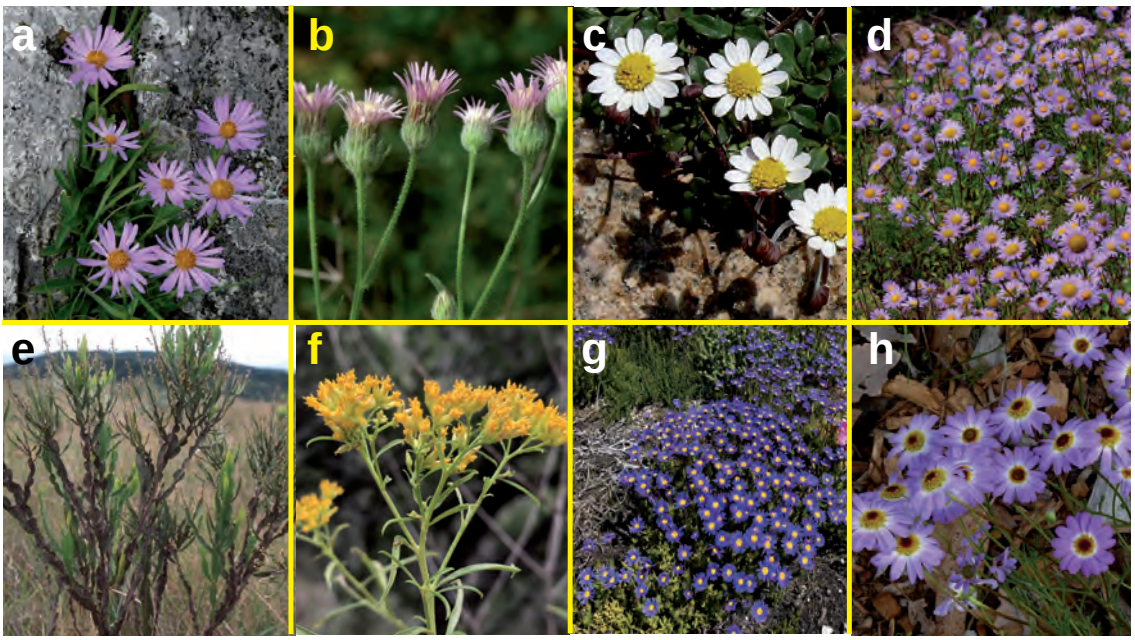
Az *Asteroideae* kládot a *Gnaphalieae* és az *Astereae* kettőse zárja le. Az előzőben a déli félgömb növényei dominálnak; a dél-afrikai géncentrumból kiindulva Dél-Amerikába és Ausztráliába sikeresen, észak felé már kisebb számban terjedtek el. Ha lehet ilyesmit mondani, megjelenésük szerényebb, virágzatuk általában kevésbé lárványos, mint a többi csoport növényeié, haszonnövényként nem túlzottan jelentősek és nem kertekben, hanem leginkább csak száraz csokrokban jelennek meg. Gyakori náluk ugyanis a színtartó, nem hervadó „szalma"virágzat és az erőteljes és tartós szőrzet. Életformájuk az egyévestől a cserjéig terjed. A molekuláris taxonómia eredményei igencsak felforgatták osztályozásukat. A névadó *Gnaphalium* (gyopár, 31/1) nemzetségben a hazai három faj közül egy maradt meg (*G. uliginosum*, 10.115a ábra), a másik kettő a *Pseudognaphalium*-ban (111/1), illetve az *Omalotheca*-ban (9/1) kötött ki. A legnagyobb fajszámú génusz a *Helichrysum* (szalmagyopár, 557/1), főleg a trópusi Afrikából, illetve Madagaszkárról, ahol a 112 faj csaknem fele endemikus. A mediterrán eredetű *H. italicum* (10.115b ábra) több országban fűszerként jön számításba. Hazai faj is van az *Antennaria* (macskatalp, 44/1), a *Bombycilaena* (topagyom, 3/1), a *Logfia* (9/1) és a *Filago* (47/3) génuszokban, az utóbbi kettőnél penészvirág a magyar megfelelő. A mediterránbeli *F. pygmaea* (10.115c ábra) egy különleges, a földből éppen kilátszó egyéves faj, első látásra apró termetű kövirózsának hat. A *Leontopodium* (58, 10.115d ábra) egyértelműen ázsiai magashegyi nemzetség, egyetlen faja (*L. nivale*, havasi gyopár) honos Európában. Afrikában, elsősorban délen, a *Stoebe* (51) bizonytalan rendszertanú, hol egyesített, hol felbontott nemzetsége a legjelentősebb. A *S. rhinocerotis* szerepe kicsit hasonló az észak-amerikai ürőméhez: a Fokföldön elterjedt renosterveld formáció uralkodó növénye, amelyet tápanyagban gazdag talaj de nem túl sok csapadék támogat. Megjelenésében viszonylag egyhangú, a fynbossal ellentétben igen kevés bennszülöttel rendelkezik. Nevét onnan kapta, hogy sok orrszarvú élt ezen a területen – egykoron. A fynbos növényzetében igen jelentős viszont sok más *Stoebe* faj (10.115e ábra), a teljesen endemikus *Achyranthemum* (7, 10.115f ábra) és *Metalasia* (57, 10.115g ábra) erikoid megjelenésű növényeinek részesedése. A szalmavirágok legszínesebb csoportját Ausztráliában találjuk, mint például a *Rhodanthe* (47, 10.115h ábra) és a száraz vidékek génusza, a *Waitzia* (7, 10.115h ábra). Jóval szerényebb megjelenésű az apró termetű, egyéves *Millotia* (17, 10.115j ábra). Új-Zélandon az endemikus *Raoulia* (23) honos a zordon klímájú magas hegyekben, ahol sűrűn tömött párnabevonatot képez a sziklákon (10.115k ábra). Amerikában a már említett, egyébként nagyrészt pántrópusi elterjedésű *Pseudognaphalium* a leggyakoribb, az Andokban a *Gamochaeta* (60) terjedt el széles körben, míg a páramó vegetáció különlegessége a *Raouliopsis* két faja (10.115l ábra).

A fészkesek tárgyalása az *Astereae* kláddal zárul, melyben 3000-nél is több faj szerepel vagy 250 nemzetségben. Többségükben lágyszárúak, leveleik általában osztatlanok, keskenyek. Virágzatuk jellemzően mindkét virágtípust felmutatja, de a nyelves virágok – nem kevés fajnál – hiányozhatnak is. Elágazó bibéjük szőrökkel, függelékekkel díszített. Világszerte megtalálhatók, de elsősorban a mérsékelt övre jellemzők. Morfológiailag meglehetősen egységesek, az utóbbi évtizedek molekuláris alapú elemzései viszont kimutatták, hogy a hasonlóság korántsem mindig jár együtt




**10.115 ábra. a:** *Gnaphalium uliginosum*, **b:** *Helichrysum italicum* (Szardínia), **c:** *Filago pygmaea* (Szardínia), **d:** *Leontopodium palibinianum*, **e:** *Stoebe kraussii* (Dél-Afrika), **f:** *Achyranthemum recurvatum* (Dél-Afrika), **g:** *Metalasia calcicola* (Dél-Afrika), **h:** *Rhodanhe chlorocephala* (Ny-Ausztrália), **i:** *Waitzia podolepis* (Ny-Ausztrália), **j:** *Millotia tenuifolia* (Ny-Ausztrália), **k:** *Raoulia grandiflora* (Új-Zéland, B. Barratt, CC BY-NC), **l:** *Raouliopsis seifrizii* (Kolumbia, ulsterbotany, CC BY-NC).

a közös eredettel. Ennek következtében talán a többi növénycsoportnál is nagyobb náluk a nevezéktani felfordulás. Az első „áldozat" maga az *Aster* (őszirózsa), amelybe korábban legalább 600 fajt soroltak, de mára csak 146 eurázsiai képviselője maradt benne, plusz – kivételt erősítő szabályként – az *A. alpinus* (10.116a ábra) egy Kanadában és az USA-ban is élő változata (var. *vierhapperi*). Ebbe a leszűkített taxonba se fért bele minden hazai őshonosságú őszirózsa, és csak egygyel büszkélkedhetünk (*A. amellus*). A sziki őszirózsa ma már a *Tripolium (3) pannonicum*, amivel szintén büszkélkedhetünk, mert legalább nem *T. vulgare* az elfogadott neve (prioritási okokból). Másik három fajunk hivatalosan *Galatella* (34) *cana, villosa* és *linosyris*, plusz az utóbbi kettő hibridje, a *G.* ×*feketegabori*, amely Fekete Gábor (1930–2016) ökológus emlékét őrzi (Takács et al. 2020). Kimutatták, hogy az eurázsiai *Aster*-ek közelebb állnak a déli félgömb taxonjaihoz, mint a korábban *Aster*-ként leírt észak-amerikaiakhoz. Így a nálunk is erősen terjedő amerikai eredetű őszirózsák a *Symphiotrichum* (100, pl. *S. novi-belgii*) nemzetséget gazdagítják. További, nálunk is meghonosodott fajok találhatók az *Erigeron* (480/3, küllőrojt) nemzetségben, így az *E. canadensis* (betyárkóró, egykoron *Conyza c.*) és az *E. annuus* (seprence), míg öt faj (pl. *E. acris,* 10.116b ábra) őshonosnak tekinthető. Darwinnak nincs szerencséje az őt tisztelő növénynevekkel (vö. 10.11 cédula), ugyanis a Galapagos-szigetek három endemikus *Darwiniothamnus* faja is valójában *Erigeron*, ezáltal a név szinonimmá degradálódott. A *Solidago* (aranyvessző, 147/1) szintén É-Amerika és Eurázsia közös nemzetsége, egyetlen hazai faja, az erdei-erdőszéli *S. virgaurea* szinte ritkaságnak számít a megállíthatatlanul terjedő *S. canadensis*-hez és *gigantea*-hoz képest. Van még egy őshonos fajunk, az európai-kis-ázsiai *Bellis* (14) génuszban; a gyepekben, parkokban szinte egész évben megtalálható *B. perennis* (százszorszép). Közel áll hozzá a




**10.116 ábra a:** *Aster alpinus*, **b:** *Erigeron acris*, **c:** *Bellium bellidioides* (Szardínia), **d:** *Callistephus chinensis* (Kína, homemountain, CC BY-NC), **e:** *Baccharis gaudichaudiana* (Brazília), **f:** *Gymnosperma glutinosum* (Texas, Sophia K., CC BY), **g:** *Felicia ebracteata* (Dél-Afrika, amidarose, CC BY-NC), **h:** *Brachyscome iberidifolia* (Ny-Ausztrália).

**10.34 cédula: Túlélés négy kromoszómával**

A zárvatermők körében rendkívül ingadozó a kromoszómaállomány mérete, ami jelentősen hozzájárul a morfológiai sokféleséghez, és ezáltal összefügg a csoport evolúciós sikerével is. A haploid alapszám elérheti az n = 320-at (ami persze szinte „semmiség” az *Ophioglossum*-okkal összehasonlítva, vö. 206. oldal), elsősorban a többszörös poliploidizáció miatt. Ezt a zárvatermő rekordot a mexikói *Sedum suaveolens* (*Crassulaceae*) tartja, és 20-szoros poliploidia szintnek felel meg (vagyis eredetileg n = 16, ami nem ritka a *Sedum* génuszban). Általában azonban a zárvatermők kromoszómaszáma az n = 6–30 tartományba esik. Felmerül a kérdés, hogy mi a helyzet az ellenkező irányban, azaz hol tapasztalunk nagyon alacsony kromoszómaszámot? Eddigi ismereteink szerint a negatív rekord a fészkesek evolúciósan újnak tekinthető csoportjában, az *Astereae* kládon bukkan fel: az észak-amerikai *Xanthisma* (21) *gracile* és az ausztráliai *Brachyscome dichromosomatica* alapszáma mindössze n = 2. Ilyen alacsony értékhez a sokszorozódással ellentétes folyamatok vezetnek, melynek révén a kromoszómák száma csökken kromoszómakiesés (aneuploidia) vagy kromoszómák összefűződése (leszálló diszploidia) révén. Amennyiben a változás nem letális, a csökkenés elősegíti a reproduktív izolációt s ezzel egyidejűleg kedvező lehet a fajképződés szempontjából. Escudero et al. (2012) vizsgálatai szerint a poliploidizáció inkább a régmúltban jelentett maradandó és lényeges változást a zárvatermők evolúciójában, míg a legfiatalabb kládokon inkább kihaláshoz vezet. Ezzel ellentétben a kromoszómaszám csökkenése (és apránkénti növekedése) a fiatalabb csoportokban okoz észrevehető sokféleség-növekedést. Bármennyire is kevésnek tűnik tehát első látásra, még a 2n = 4-es szám is elviselhető, bár a ritkaságából ítélve már nagyon kockázatos. Az állandósult kis kromoszómaszám mellett egyes egyedekben akad 1–3 extra, ún. B-kromoszóma is, amelyek nem kódoló DNS-t vagy „önző” genetikai elemeket tartalmaznak.

Megjegyzendő, hogy az eukarióták körében nem az őszirózsafélék a negatív csúcs tulajdonosai. A hangyák *Myrmecia pilosula* fajkomplexében, ami történetesen szintén ausztráliai, előfordul az abszolút és megdönthetetlen rekord, az n = 1 is. Ugyanez a helyzet egyes fonálféreg (*Nematoda*) fajok esetében (pl. *Parascaris univalens*).



*Xanthisma gracile*
(Arizona, J. Towne, CC BY-NC)

Mediterráneum génusza, a *Bellium* (5, 10.116c ábra). Dísznövényként leginkább a *Callistephus chinensis*-t (10.116d ábra) ismerjük – Kínában legalább 2000 éve, Európában 1728 óta. Mint sok kerti fajjal megesik, alkalmanként kiszabadul és meghonosodik. Nagy fajszáma miatt kiemelendő a *Baccharis* (430), amiben lágyszárúakat, cserjéket és kisebb fákat is találunk. Döntő többségük dél- és közép-amerikai, egy faj, a *B. halimifolia* elterjedése Kanadáig húzódik. Leveleik viszonylag aprók, a sugárvirágok hiányzanak, a csöves virágok pedig egyivarúak. Maga a növény kétlaki. Virágaik nektárban gazdagok, jelentős mézforrásnak számítanak. A szavannák gyakori faja, a cserjetermetű *B. gaudichaudiana* (10.116e ábra) rengeteg másodlagos metabolitot termel, hatásos – többek között – a cukorbetegség ellen is. Szinte teljesen levéltelen, a fotoszintézist a hosszában szárnyalt szár sejtjei végzik. Az amerikai *Gymnosperma glutinosum* (10.116f ábra) – kissé félrevezető – génuszneve a pappus nélküli kaszattermésére, fajneve a ragadós levelekre utal. Az észak-amerikai sivatagok növényei a *Xanthisma*-k (21), közöttük néhány kis termetű, és igen alacsony kromoszómaszámú fajjal (10.33 cédula). Afrika és az Arab-félsziget a hazája a *Felicia* (88) nemzetségnek, benne egyévesekkel, évelőkkel és cserjékkel. A fajok túlnyomó többsége fokföldi (10.116g ábra), sokukat kertekben is kultiválják. A génusz jó példája annak, hogy a prioritás elve nem feltétlenül érvényesül a rendszertanban. A de Cassini által 1818-ban javasolt névnél jóval korábbi a M. Adanson-féle *Detris*, s még három másik szinonima is régebbi a *Felicia*-nál. Egy bizottság döntése szerint, és a „nomen conservandum" elve alapján a gyakorlatban már elterjedt, későbbi név is megtartható. Ausztráliában, Új-Guineában és Új-Zélandon a *Brachyscome* száz faja él, például a *B. iberidifolia* (10.116h ábra). A génusz erősen variáló kromoszómaszáma n = 2-től 18-ig terjed (l. még 10.33 cédula).

## *Columelliaceae (7)*

A *Columellia* 4 és a *Desfontainia* 3 faja az Andok hegyvonulatain fordul elő. Örökzöld cserjék és alacsony fák, alaktanilag nem nagyon hasonlítanak egymásra. Leveleik átellenesek, nyelesek, tövises szélűek (D.) vagy fűrészesek (C.), bőrneműek. Szirom- és csészelevélből 5–5 van, porzó 2–3 (C.) vagy 5 (D.), termőlevél 2 (C.) vagy 5 (D.), a termés tok (C.) vagy vékony falú bogyó (D.), sok-sok maggal. A *D. spinosa* (10.117a ábra) esőerdők és meredek lejtők növénye, madárporozta, élénkvörös virágokkal, magyalra emlékeztető levelekkel. Terméseit oposszumok terjesztik, nyilván nem zavarják őket a növényben felhalmozódott hallucinogén anyagok. Egyes példányai epifitonok, a *Fitzroya* (283. old.) lombozatában akár 30 méteres magasságban is megélnek, más fánlakó fák társaságában.

## *Dipsacales (1300)*

Általánosan jellemző rájuk az átellenes levélállás, a levelek sok esetben szárölelők, a virágzat változatos, a termőlevelek száma rendszerint 3 (ritkábban 2 vagy 4–5). Közös sajátság a sejtes endospermium. Kladogramjukon két nagy csoport van testvéri viszonyban, a *Viburnaceae* (=*Adoxaceae*) és a *Caprifoliaceae*, 5, illetve 32 nemzetséggel.

*Viburnaceae* (bangitafélék, 220). Mérsékelt övi, szubtrópusi elterjedésű csoport, kevés trópusi fajjal, főképpen az északi félgömbről. Alacsony fák, főleg cserjék és évelők tartoznak ide. A melegebb helyeken élők örökzöldek, a többi lombhullató. Leveleik épek, hármasak vagy szárnyasan összetettek. Kétivarú apró virágaik sugarasak, 4–5 forrt szirommal, és ugyancsak forrt csészelevelekkel, rövid bibével, öt porzóval. Nektárium nincs mindig a virágban (*Sambucus*). A virágzat fejecske vagy lapított tetejű bogernyő, a szélén egyes fajoknál nagyobb, a beporzókat csalogató sterilis virágokkal. A termés egymagvú csontár, ami bizonyehető, de mérgező is lehet. Terjesztőik elsősorban madarak. A *Viburnum* (bangita, ostorménfa, 198/2) osztatlan levelű, a három termőlevélből kettő sterilis (hasonlót figyelhetünk meg más génuszoknál a *Dipsacales* többi kládján is). Géncentruma Kínában van, ahol legalább 75 faja él (pl. *V. betulifolium*, 10.117b ábra). A *V. tinus* (10.117c ábra) a mediterrán vidékek gyakori babérlevelű, kis termetű fája. Termésének kék színét nem vegyületek, hanem mikroszkopikus zsírcseppek okozzák – ez a fajta fizikai kék ritkaság a növényvilágban (de lásd *Elaeocarpus*, 543. old.). Leveleik domatiumai apró atkákat látnak vendégül. Több bangitaféle kertekben és arborétumokban bukkan fel. A másik (de nem mindig) fásszárú génusz a *Sambucus* (bodza, 22/3), elsősorban Eurázsiából és É-Amerikából, néhány Dél-Amerikában, illetve kettő Ausztráliában (10.117d ábra) őshonos fajjal. Leveleik szárnyaltak, nagy és levélszerű vagy gyorsan lehulló apró pálhával. A *S. ebulus* évelő lágyszárú, erőteljes rizómával terjed. A *S. nigra* kisebb fává nőhet, termése – több fajtestvérével ellentétben – nem mérgező, és az élelmiszeripar hasznosítja, csakúgy mint a friss virágzatát is. A lágyszárúakat a holarktikus régióban egy apró növény, az *Adoxa moschatellina* (pézsmaboglár, 10.117e ábra) képviseli, szintén összetett levelekkel, fejecskében álló zöldes virágokkal. A *Sinadoxa* és a *Tetradoxa* egy-egy faja Kínában honos.

*Caprifoliaceae* (loncfélék, 1080). Ennek a kládnak a nevéről érdemes először pár szót szólni. Az angol Millernek betudható *Caprifolium* nemzetség ma már „nem létezik", minden faja a *Lonicera*-ba (lonc) olvadt bele. A loncfélék név tehát teljesen indokolt (a „Loniceraceae" is az volna), annál is inkább, mert a nálunk sokáig használt, és itt-ott ma is felbukkanó „bodzafélék" elnevezés a bodza hiányában már értelmetlen. A csoport fésűszerűen leágazó kisebb kládok

sorozata: {*Diervillioideae* {*Caprifolioideae* {*Linnaeoideae* {*Valerianoideae, Dipsacoideae*}}}} – ez egyben a tárgyalásuk menetét is meghatározza. Kisebb fák, cserjék, liánok és lágyszárúak, széles elterjedéssel, de legtöbb fajjal az északi félgömb mérsékelt övében. Leveleik épek vagy osztottak is lehetnek, pálha nélkül. A virág kétivarú, többé-kevésbé zigomorf, alapesetben pentamer – bár a porzószám 1-re, a termőlevelek száma 2-re is lemehet. A bibeszál hosszú, ép bibével, a pollen tüskés. Nektáriumuk a pártacső belsejében sűrűn álló szőrökből áll. Termésük változatos: leginkább tok, bogyó vagy csontár. A *Diervilla* három faja északamerikai cserje, virágaik sárgák (10.117f ábra), míg testvére, a *Weigela* 10 faja kelet-ázsiai, inkább más virágszínnel (rózsás, ibolyás, fehér), termésük tok. Dekoratív megjelenésük miatt kedvelt dísznövények. A




**10.117 ábra. a:** *Desfontainia spinosa* (Chile, J.M. Cancino, CC BY-NC), **b:** *Viburnum betulifolium*, **c:** *V. tinus* (Itália, termés: T. Dreux, CC BY), **d:** *Sambucus australasica* (Queensland, G. Tasney, CC BY-SA), **e:** *Adoxa moschatellina*, **f:** *Diervilla lonicera* (Quebec, J.F. Noulin, CC BY-NC-SA), **g:** *Lonicera periclymenum*, **h:** *Leycesteria formosa,* **i:** *Heptacodium miconioides,* **j:** *Linnaea borealis* (Szibéria), **k:** *Kolkwitzia amabilis,* **l:** *Valeriana pyrenaica,* **m:** *Centranthus ruber* (Itália), **n:** *Dipsacus fullonum* (Hollandia), **o:** *Lomelosia stellata* (Spanyolország), **p:** *Sixalix atropurpurea* (Szardínia), **q:** *Knautia macedonica,* ***r:*** *Succisa pratensis*.

*Caprifolioideae* kládján a termőlevelek száma 4–5, a termés bogyó vagy csontár. Liánok vagy cserjék, mint például a *Lonicera* (lonc, 165/2) és a *Symphoricarpos* (hóbogyó, 15) – elsősorban amerikaiak és eurázsiaiak. A loncfajok döntő többsége kínai elterjedésű, de a *L. japonica* már dísznövényként és kellemetlenül agresszív özönnövényként világszerte meghonosodott. Ivarosan és ivartalanul is szaporodik, kúszó hajtása 10 méter hosszúra is megnő. A *L. periclymenum* (10.117g ábra) európai faj, bár nálunk éppen hiányzik. Erős illatát a beporzó szenderek sok száz méterről megérzik. A *Leycesteria* (10.117h ábra) hat faja a Himalája endemizmusa, a *Heptacodium miconioides* (10.117i ábra) Kínában honos. Ez utóbbi viszonylag tekintélyes magasságú fa, elérheti a 9 m-t. A neve tévesen utal hétre, a fejecskében ugyanis csak hat virág fejlődik. A kis fajszámú *Linnaeoideae* legismertebb képviselője a hűvös klímájú vidékek cirkumboreális elterjedésű, apró, páros virágú cserjéje, a *Linnaea borealis* (10.117j ábra). Könnyen szaporodik, klonálisan elég nagy területet beboríthat. Nevét Gronovius adta Linné kedvenc növényének. Rokonai a *Kolkwitzia amabilis* (10.117k ábra) és az *Abelia* (4), már melegebb éghajlatú vidékeken honos Kelet-Ázsiában. A *Valerianoideae* (macskagyökérfélék) minden kontinensen (az Antarktisz kivételével) jelen van. Lágyszárúak, apró, tölcséres virágaik összetett virágzatba csoportosulnak. A kis csésze terméséréskor megnő, s terjesztőképletté (például bóbita) módosul. A porzók száma akár egyre is lecsökkenhet – a nálunk is előforduló *Valeriana* (macskagyökér, 365/5) esetében például három van. Könnyen lehet, hogy a csoport parafiletikus, amit csak a rokon génuszok (*Valerianella*, galambbegy, 69/6, *Centranthus* 12, stb.) beolvasztásával, vagy a *Valeriana* felbontásával lehet megszüntetni. E tekintetben az irodalom még nem egységes. Sok idetartozó faj gyógynövény, pl. a *Valeriana officinalis*, melynek rizómájából nyugtató állítható elő. A *V. pyrenaica* (10.117l ábra) a Pireneusok és az ibériai hegyek termetes, bennszülött évelője, inkább dísznövényként ismert. A *Centranthus ruber* (vagy *Valeriana rubra*, Linnétől származó eredeti nevén, 10.117m ábra) a mediterrán vidékek gyakori faja. Só- és zavarástűrő, nemcsak vadon, hanem útszéleken és lakott területeken is jól megél – más kontinenseken is. A *Dipsacoideae* (mácsonyafélék) virágzata gallérozó murvalevelekkel övezett fészek. Az egyes virágoknak bordázott külső csészéje (epicalyx) is van, tövében vacokpelyvával vagy szőrökkel (10.117p ábra). A zigomorf párta 4–5 hasábú, a porzók száma 4, a termés kaszat, amelyet a külső csészéből alakuló burok védelmez. A 11 génuszba tartozó mintegy 300 faj elterjedése óvilági, mediterrán géncentrummal. A magyar flórában meglevő nemzetségek közül először a *Dipsacus* (mácsonya, 18/3, 10.117n ábra) említendő, amely tüskés-szúrós hajtásaival jól elkülönül a többiektől. Jellegzetes a virágzata is, melyben először középen nyílnak a virágok, s haladnak le-, illetve felfelé. A magok gyakran a virágzati fejecskében csíráznak ki. Az alapjuknál összenőtt szárölelő levelekben víz halmozódik fel, fitotelmáta alakul ki, benne apró szervezetekkel, főleg legyek lárváival (vö. 9.23 cédula). Arról, hogy az elpusztult állatokat a növény meg tudja-e emészteni, a 10.35 cédula szól. A pártacimpák száma öt a *Scabiosa* (ördögszem, 55/4) génuszban. Ebből vált ki a *Lomelosia* (63), a virágzás után jól látszó külső csészével (10.117o ábra), és erősen hasonló a *Sixalix* 12 faja is (10.117p ábra). A *Knautia* (varfű, 59/3) pártája négy cimpájú, fajai könnyen kereszteződnek, rendszertanuk vitatott. A halványlila virágzatú fajok sorából kitűnik a bíborosan pompázó balkáni *K. macedonica* (10.117q ábra). További génuszok a *Cephalaria* (fejvirág, 108/1) – ami egészen Pakisztánig és Dél-Afrikáig eljut, a *Succisa* (ördögharaptafű, 3/1, 10.117r ábra) – melynek *S. trichotocephala* nevű faját Baksay Leona írta le Kamerunból – és a *Succisella* (csonkaír, 5/1). A *Pterocephalus* (33) a Mediterráneum helyett inkább közép-ázsiai és afrikai elterjedésű.

**10.35 cédula: A húsevő (?) mácsonya**

Charles Darwin harmadik fia, Francis Darwin (1848–1925) botanikus volt, apjával együtt kísérletesen vizsgálta a növények mozgását, és segédkezett a „*The power of movement in plants*” c. könyv megírásában. Később maga szerkesztette az „*Insectivorous Plants*” második kiadását, 1888-ban. Francis hosszú ideig próbálta bebizonyítani, hogy a *Dipsacus fullonum* (= *sylvestris*, 10.117n ábra) levéltartályaiban elpusztult rovarokat a növény meg is emészti. A vízben protoplazma-fonalakat vélt felfedezni, amelyeket ragadós rovarbefogó anyagok prekurzorának tekintett. Apja hitt neki, és részletes vizsgálatra biztatta. Az ifjabb Darwin cikket is írt a Royal Society számára, ami azonban nem jelenhetett meg, mert szerzője még nem volt a társaság tagja. Egyértelmű bizonyítékot végül nem talált, annyit viszont elért, hogy a tudományos világot mind a mai napig izgatja a kérdés. 2019-ben Krupa & Thomas járt utána a problémának, azt találva, hogy a tápanyagszegény talajon nőtt növény nem tudta hasznosítani a tartályba töltött fehérjeoldatot. Francis Darwin feltételezése tehát – egyelőre – nincs igazolva, és a mácsonya nem került fel a fehérjeemésztő növényfajok nem túl hosszú listájára.

## *Paracryphiaceae (37)*

Tetramer, szabad levelekből álló virág, fürtös virágzat és toktermés jellemzi az idetartozó örökzöld fákat és cserjéket. Elterjedési területük a Fülöp-szigetektől Új-Zélandig húzódik – félúton, Új-Kaledónián a bennszülött *Paracryphia alticola*-val. Ez már bizonnyal nem




**10.118 ábra. a:** *Quintinia serrata* (Új-Zéland, C. Stephens, CC BY-NC), **b:** *Escallonia rubra*, **c:** *Anopterus glandulosus* (Tasmania, J. Todd, CC BY-NC).

meglepetés a sziget botanikai fontosságának ismeretében. Virágai aprók, a lepellevelek száma 4, a porzóké 8. A *Quintinia* (27) is elterjedt Új-Kaledónián (5), de még több van belőle Új-Guineán (13), Új-Zélandon viszont csak 2 (10.118a ábra). Kis virágaik hosszú fürtben állanak, kétivarúak, ötös alapszámmal.

## *Escalloniaceae (130)*

Dél-Amerikában, Ausztráliában és Kelet-Ázsiában, diszjunkt foltokban elterjedt fák és cserjék, ritkábban egyéves lágyszárúak.Virágzatuk bogas vagy fürtös, de virágaik magánosak is lehetnek. Leveleik többnyire épek, örökzöldek. Virágaikban az alapszám 4, 5 vagy 9. A hét génusz sok szempontból heterogén és kevéssé kutatott. Az *Escallonia* (10.118b ábra) elsősorban az Andokban él, örökzöld fajait gyakran sövénynek ültetik, virágai élénk színűek. A fehér virágú *Anopterus* két faja Ausztráliában honos, egyikük csak Tasmania szigetén (10.118c ábra).

## *Apiales (5521)*

Kozmopolita csoport, különösen a mérsékelt övben nagy a sokfélesége, ugyanakkor egyes kisebb kládok elterjedése a déli félgömbre korlátozódik. Az ernyősök kivételével mindegyikben fásszárúak dominálnak. A rájuk jellemző szabad szirmú aktinomorf párta másodlagosan alakul ki az eredetileg teljes gyűrűt formáló primordiumból. A virág viszonylag kicsiny, a porzók szabadok, alapesetben 5–5 csészelevéllel, szirommal és porzóval. A virágzat gyakran összetett, általában ernyő vagy fejecske, de fürtös is lehet – amelyek az egyedi virágoknál jóval inkább feltűnnek a beporzók számára. A termés száraz, rendszerint egymagvú (kivétel pl. *Pittosporaceae*). Kladogramjuk szerkezete – szinte megszokottan – fésűszerű: {*Pennantia* {*Torricelliaceae* {*Griselinia* {*Pittosporaceae* {*Araliaceae* {*Myodocarpaceae, Apiaceae*}}}}}}.

*Pennantia* (4). Ausztrália, Új-Zéland és a környező szigetek a hazája. Kétlaki fák és cserjék, sokszor több törzzsel, váltakozó állású ép és fényes levelekkel. Virágzatuk a hajtás végén jelenik meg, egy fajnál pedig megfigyelhető a kauliflória. Ez a *P. baylisiana*, ami az egyik legritkább növényfaj a világon,[5] hiszen csak egy példánya él vadon a Three Kings szigetek egyikén, az is termős. Úgy tűnik, vegetatív szaporítással sikerül a fajt fenntartani, ugyanakkor a vad példányon is találtak már érett terméseket, azaz a kétlakiság nem 100%-os. Az alkalmi önbeporzás azonban nem volt túlzottan sikeres, a magok egy ezreléke sem bizonyult csíraképesnek. Jóval gyakoribb Új-Zélandon a *P. corymbosa* (10.119a ábra), amely arról nevezetes, hogy levelének alakja egészen más fiatal, illetve idősebb korban.

*Torricelliaceae* (11). Madagaszkár és Délkelet-Ázsia (egészen a Himalájáig) az otthona az idetartozó három nemzetségnek. Fák és cserjék, részben lombhullatók. Virágaikban az alapszám 3–5, a növény egylaki (*Torricellia*) vagy kétlaki (*Aralidium*). E két ázsiai génusz mellé került a molekuláris eredményeknek köszönhetően a távoli Madagaszkár nyolc endemikus *Melanophylla* (10.119b ábra) faja is. Ezek nem túl magas, legfeljebb 20 m-es esőerdei fák. Leveleik félmeteresek vagy nagyobbak, épek és fényesek. Virágaik kétivarúak, ötfogú csöves csészével, 5 szabad szirommal és porzóval. Élőhelyük egyre szűkül, így csatlakoznak a szigeten amúgy is nagyszámú veszélyeztetett fajhoz.

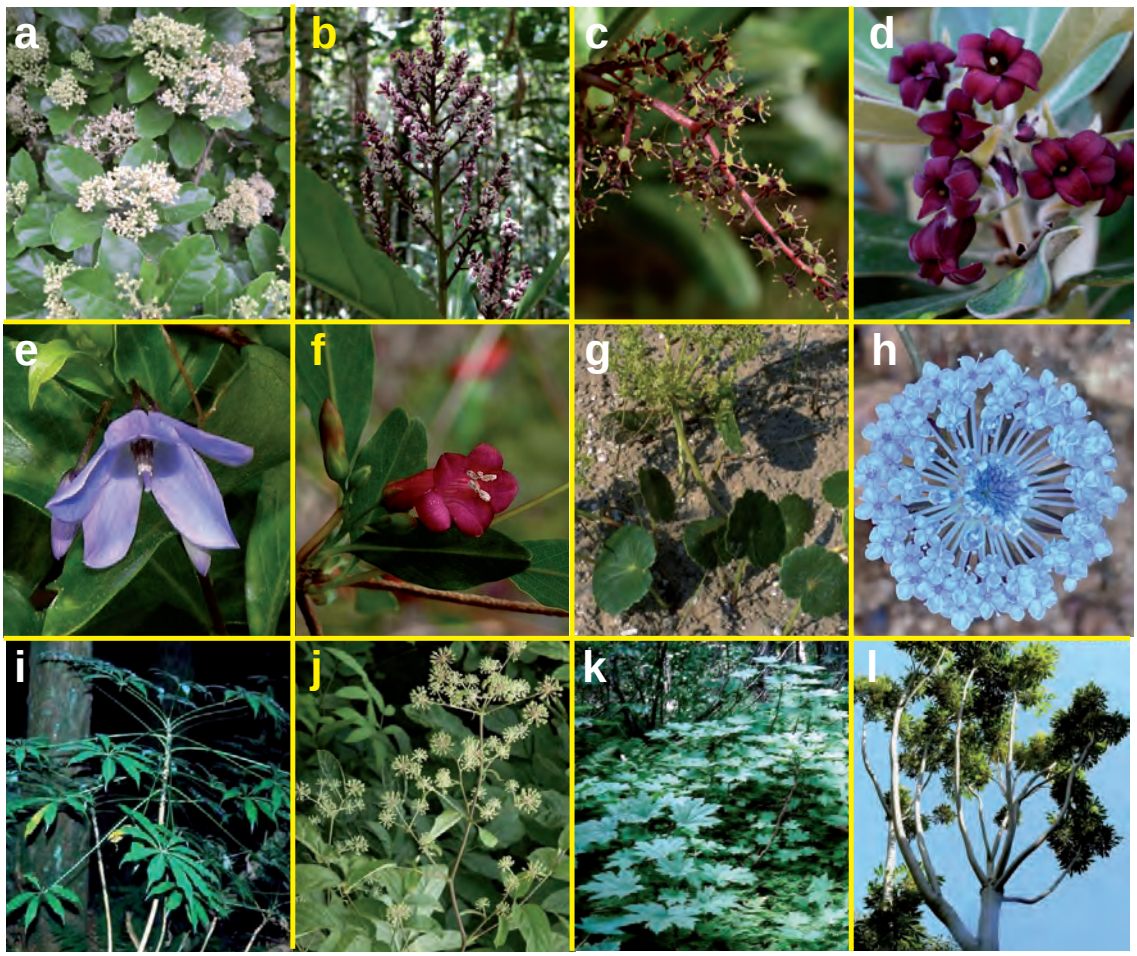
*Griselinia* (7). A fajok elterjedése Gondwana-eredetet sugall: kettő Új-Zélandon, öt Dél-Amerikában honos. Kétlaki, alacsony, örökzöld fásszárúak. Leveleik épek, fogazott szélűek, vagy szúrósak, két sorban állanak. Virágaik sugarasak, ötös alapszámmal. Termésük, az *Apiales*-en belül szokatlan módon, egymagvú bogyó. Egyik-másik fajuk fánlakó életmódú is lehet. A más növényekre felkúszó *G. scandens* (10.119c ábra) pártája apró, barnásvörös színű.

A következő kládokra általában jellemző a sok illóolaj és egyéb metabolitok (pl. kumarin, alkaloidok) termelődése, a háromsejtes pollen és a két fertilis levélből álló termő. Molekuláris szünapomorfiájuk az mRNS szintézisében nélkülözhetetlen RPB2 riboszomális gén megduplázódása.

5 A másik, a szintén egy példányban és ugyanott felfedezett *Tecomanthe speciosa* (*Bignoniaceae*). Mindkét faj megritkulásáért a szigetre betelepített kecskék felelősek, s csak a már számukra is elérhetetlen sziklaszirteken élő növények úszták meg rágásukat. Sok egyéb faj is veszélybe került miattuk, ezért az összes kecskét levadászták 1946-ban.

*Pittosporaceae* (280). Paleotrópusi eredetű, főleg Ausztráliában élő növények, egyesek egészen messzire, Hawaii-ig és Japánig is eljutottak. Fák, cserjék vagy liánok, örökzöldek és illatosak, sokszor erősen tövisesek. Virágaikban a csészelevelek, sziromlevelek és porzók száma megegyezik. Magvaik a toktermés ragadós anyagába ágyazva fejlődnek, ez magyarázza a csoport tudományos, és egykoron sokat emlegetett magyar nevét is (enyvesmagvúak). Tizenegy nemzetségükből a *Pittosporum* (235) a legnagyobb, fajainak negyede Új-Kaledónia endemizmusa. Tetszetős virágaik és lombozatuk miatt némelyiket dísznövényként tartják számon. Dél-Európában mindenfelé, főleg parkokban és sétányokon találkozhatunk a japán-kínai eredetű *P. tobira*-val. Az új-zélandi *P. crassifolium* (10.119d ábra) toktermése sokáig a növényen marad, majd felhasad, és láthatóvá lesz a színes belseje. Ettől fogva vonzóvá válik a termést terjesztő rágcsálók és oposszumok számára. A liánszerű *Billardiera* (21, 10.119e ábra) fajoknak Ausztráliában „könnyebb dolga van", termésük eleve élénk színű és húsos. Ugyanerről a kontinensről, annak is délnyugati sarkából származik a hasonlóan bogyós termésű, élénk virágszínű *Marianthus* (10.119f ábra) mind a 15 faja.

*Araliaceae* (aráliafélék, 1700). Tagjai többnyire örökzöld fák, cserjék és kúszónövények, rövid törzzsel, rajta feltűnő levélnyomokkal. A lágyszárú életforma is megvan a 44 génusz egyikében-másikában. Leveleik legtöbbször tenyeresen vagy szárnyaltan összetettek, de épek is lehetnek. Apró virágaik ernyőbe vagy fejecskébe tömörülnek, s több ilyen alkot egy összetett virágzatot. A virág felépítése igen változatos, a porzók és a termőlevelek száma a százat is meghaladhatja. Termésük olajjárat nélküli, csonthéjas. A növény rendszerint erős illatú. Metabolitjaik számos farmakológiai előnnyel bírnak, pl. gomba-, malária- és gyulladásellenes hatással. Főképpen (szub)trópusiak, a mérsékelt övben kevés fajuk él. A klád két, nem

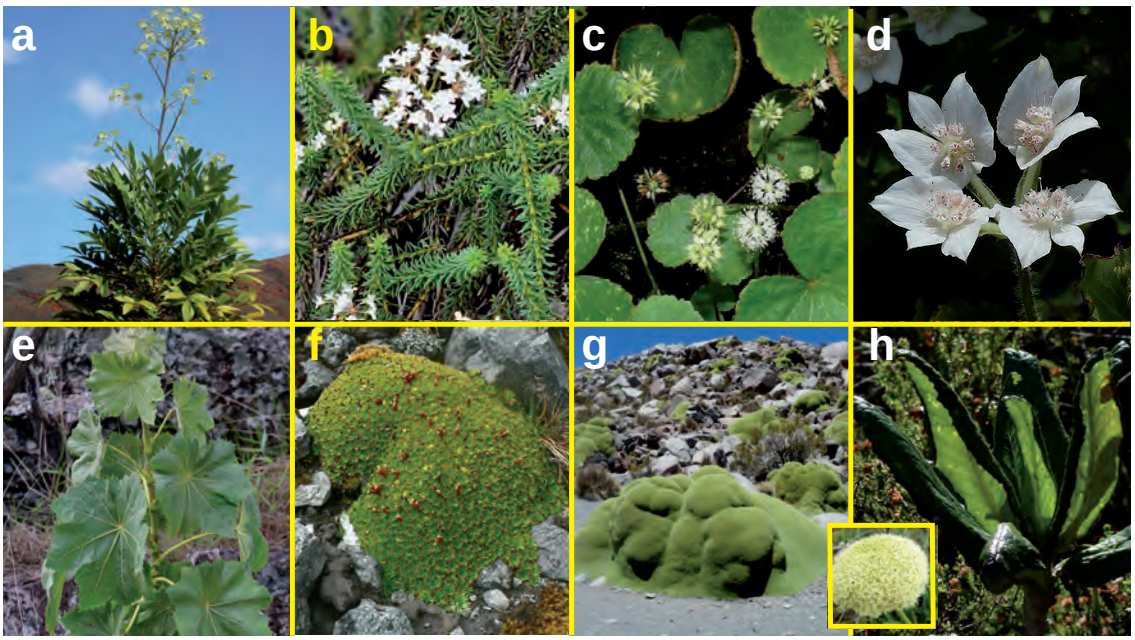



**10.119 ábra a:** *Pennantia corymbosa* (Új-Zéland, A. McKay, CC BY), **b:** *Melanophylla modestei* (Madagaszkár, R.N. Rabarijaona, CC0), **c:** *Griselinia scandens* (Chile, L. Mondaca Lara, CC BY-NC), **d:** *Pittosporum crassifolium* (Új-Zéland, Wyatt, CC BY-NC), **e:** *Billardiera heterophylla* (Ny-Ausztrália), **f:** *Marianthus erubescens* (Ny-Ausztrália), **g:** *Hydrocotyle bonariensis* (Louisiana), **h:** *Trachymene coerulea* (Ny-Ausztrália, J. Harrison, CC BY-NC), **i:** *Heptapleurum taiwanianum* (Tajvan), **j:** *Aralia racemosa*, **k:** *Oplopanax horridus* (British Columbia), **l:** *Neocussonia umbellifera* (Dél-Afrika).

egyforma méretű csoportra válik szét. Egyikük, a *Hydrocotyloideae*, mindössze két, gömbded ernyőjű nemzetséget foglal magában: *Hydrocotyle* (gázló, 187/1) és a *Trachymene* (62). Mindkettő az ernyősök egykori családjából került ide. Az első az egyetlen vízi génusz az *Araliaceae*-n belül, kerekded és több esetben pajzsos levelű, klonálisan terjedő fajai sűrűn benövik az álló- és folyóvizek, illetve mocsarak felületét. Néhányan a tengerpati homokdűnék növényei (*H. bonariensis*, 10.119g ábra). Elterjedésük kozmopolita, míg a második nemzetség csak Indonéziától Ausztráliáig honos. A *Trachymene* levelei változatos megjelenésűek, gyakran erősen osztottak. Elsősorban száraz, homokos és sziklás élőhelyeket kedvelnek. A sok fehéres virágú faj közül kitűnik az azúrkék *T. coerulea* (10.119h ábra). Az összes többi génusz természetesen a másik kládra, az *Aralioideae*-be esik. Egykoron a *Schefflera* volt a legnagyobb, sok száz fajjal, de para-, sőt polifiletikusnak bizonyult, így feldarabolták. Csak húszan maradtak benne, mindegyik a Csendes-óceán nyugati szigetein honos. Utódai közül legnagyobb a *Heptapleurum* (320, 10.119i ábra) Délkelet-Ázsiából, pár fajjal Ausztráliából. Az *Aralia* (73) megvan Ázsiában és Amerikában is. Életformája alacsony termetű rizómás lágyszárúaktól a 20 m-es fákig terjed, levelei kétszeresen – vagy akár háromszorosan – szárnyaltak. Legismertebb az *A. cordata*, amit Japánban és Koreában salátaként, gyógynövényként és kerti cserjeként ismernek. É-Amerika keleti felén honos lágyszárú az *A. racemosa* (10.119j ábra). A *Panax* (14) földrajzi elterjedése diszjunkt: két fajuk észak-amerikai, a többiek kelet-ázsiaiak. A *P. ginseng* (ginszeng) lágyszárú növény, húsos gyökerét a kínaiak régóta nagy becsben tartják, s univerzális gyógyhatást tulajdonítanak neki. Modern vizsgálatok ezt kétségbe vonják arra utalva, hogy több a mellékhatása, mint a haszna. Ugyancsak kettős áreája van az igen szúrós, erősen tövises, tenyeresen osztott levelű *Oplopanax* (3) fajoknak. Az *O. horridus* (10.119k ábra) esőerdei szervezet, de nem a trópusokon, hanem É-Amerika nyugati partján, a mérsékelt övi esőerdőkben él és nagy területű kolóniákat alkot. Egyes „elkóborolt" populációi még a Nagy-tavak szigetein is megmaradtak. A *Fatsia* (3) nagy levelei 7–9 hasábra osztottak, nyelük is igen hosszú lehet. A *F. japonica* kedvelt díszcserje sokfelé a világon, kertekből kiszabadulva a számára kedvező helyeken meghonosodik. Fák törzsére és más kiemelkedő objektumokra kapaszkodik a makaronéziai szigetvilágtól Tajvanig őshonos *Hedera* (16/1) minden faja. A föld felszínén nőve pár 10 cm-esek, felfelé viszont 30 méterre is eljutnak. Leveleik bőrneműek, örökzöldek. Termésük madarak révén terjesztett bogyó. Könnyen hibridizálódnak, s nem csak egymással. A *Hedera* és a *Fatsia* rokonságát bizonyítja a ×*Fatshedera* nevű hibrid puszta léte – amit a *H. helix* (borostyán) és a *Fatsia japonica* keresztezésével állítottak elő. A két génusz ráadásul nincs is testvércsoporti viszonyban, s nem meglepő, hogy a hibrid terméketlen. Afrika déli felén honos a *Cussonia* (20) és a *Neocussonia* (16), bennük nagy termetű fává nővő, pálmára emlékeztető fajokkal. Ilyen például a *N. umbellifera* (10.119l ábra) a csapadékos, magasabb hegyek lakója.

*Myodocarpaceae* (19). Alacsony fák, szárnyasan összetett vagy egyszerű levelekkel, összetett ernyős virágzattal. Az előző csoporttal ellentétben termésükben speciális olajjáratok vannak. Két nemzetségük (*Myodocarpus* és *Delarbrea*) szinte minden faja, kettő kivételével, Új-Kaledónia bennszülöttje. A *M. fraxinifolius* (10.120a ábra) fűrészes szélű leveleivel a kőrisekre emlékeztet. Legszélesebb a *D. paradoxa* elterjedése, pl. Új-Guineán és a környező szigeteken is megvan.

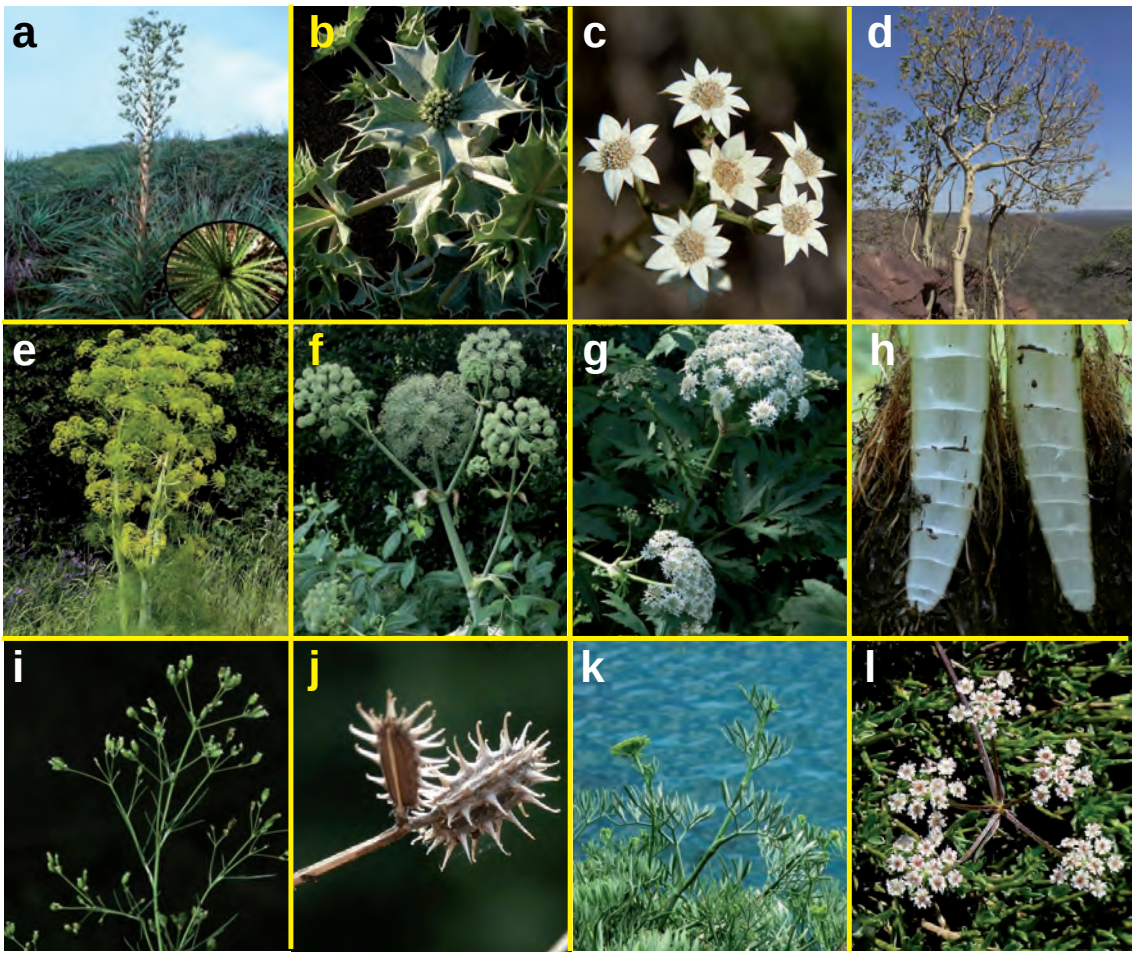
*Apiaceae* (*Umbelliferae*, ernyősök, 3900). A 470 nemzetség erősen aromatikus növényeket, döntően lágyszárúakat foglal magába. Száruk többnyire üreges, vaskos csomókkal. Leveleik összetettek, ritkábban épek, széles hüvelyes alappal. A virágzat egyszerű (*Centella*) vagy többnyire összetett ernyő, amelyben a szélső virágok szimmetriája zigomorf is lehet. Előfordul a fejecskevirágzat is. A csésze- és sziromlevelek szabadok, számuk általában 5–5, csakúgy mint a porzóké, s gyakran erősen redukáltak. A két termőleveles magházból száraz és zárt termés alakul ki, amely két egymagvú részre hasad. A szénhidrátokat az umbelliferóz nevű triszacharid formájában tárolják. Anyagcseretermékeiknek köszönhetően a fajok egy része kedvelt zöldség- vagy fűszernövény, másik része viszont kellemetlen szagú vagy éppen erősen mérgező. Kladogramjuk fésűszerűen elágazó: {*Platysace* {*Mackinlayoideae* {*Klotzschia* {*Azorelloideae* {*Hermas* {*Saniculoideae, Apioideae*}}}}}}. Az alapi helyzetben lévő *Platysace* (23) Ausztráliában honos, lágyszárú vagy félcserjés fajokkal. Leveleik épek és keskenyek vagy lebenyezettek, virágzatuk szabályosan összetett ernyő. A *P. deflexa* (10.120b ábra) apró levelei a varjúhájat idézik, ehető gumói az ausztrál őslakók számára jelentettek táplálékot. A *Mackinlayoideae* klád legismertebb génusza a *Centella* (55) pántrópusi elterjedésű, vizes élőhelyeken gyakori fajokkal. A *C. asiatiaca* (10.120c ábra) régóta ismert saláta- és gyógynövény. Kivonatát a kozmetikai ipar hasznosítja, mert bőrvédő hatást tulajdonítanak neki. Ausztráliában honosak a *Xanthosia* (21) félcserjés vagy évelő növényei, osztatlan levelekkel. A *X. rotundifolia* (10.120d ábra) fő ernyője négy fő ágból áll („dél keresztje"), szirom és csészelevelei aprók, s jóval feltűnőbbek náluk a kis ernyők murvalevelei. A *Klotzschia* (3, 10.120e ábra) elterjedése Brazíliára korlátozódik. Magas termetű, nagy levelű növények, pollenjük az aráliákéra emlékeztet. Az *Azorelloideae* 16 génusza nagyjából délamerikai és ausztráliai elterjedésű, de egy faj a Kanári-




**10.120 ábra a:** *Myodocarpus fraxinifolius* (Új-Kaledónia, rwpurdie, CC BY-NC), **b:** *Platysace deflexa* (Ny-Ausztrália, colibri87, CC BY-SA), **c:** *Centella asiatiaca,* **d:** *Xanthosia rotundifolia* (Ny-Ausztrália), **e:** *Klotzschia glaziovii* (Brazília, M. Mercadante, CC BY-NC-SA), **f:** *Azorella corymbosa* (Ecuador, F. Anthelme, CC BY-NC), **g:** *A. compacta* (Chile, C.L. Abad, CC BY-NC), **h:** *Hermas villosa* (Dél-Afrika, virágzat: Q. Groom, CC0).

szigeteken, egy másik pedig Kínában él. Az *Azorella* (58) jellegzetes párnás növésű félcserje, rozettás levelekkel, alig látszó virágokkal. Fajai igen nagy tengerszint feletti magasságokba hatolnak fel az Andokban (10.120f ábra), és megjelennek a szubantarktikus szigeteken is. Némelyikről első látásra biztosan nem az ernyősök jutnak eszünkbe (10.120g ábra). Más idetartozó génuszokban magasabb növésű évelők vannak. A *Hermas* kilenc fajával egy másik kontinensre, Dél-Afrikába jutunk, ahol a fynbos növényzetben jelennek meg. Méter magas félcserjék, nagy méretű, felül fényes, alul bársonyos szőrzetű levelekkel, tömötten gömbded virágzattal, szárnyat viselő terméssel (10.120h ábra). Ezen a ponton érkezünk el az ernyősök kladogramját lezáró testvércsoportokhoz. A *Saniculoideae* kládon a levelek többnyire épek vagy osztottak lehetnek, a virágok fejecskébe vagy egyszerű ernyőbe csoportosulnak. A legtöbb faj, szám szerint 250/2 az *Eryngium* (iringó) génuszba tartozik. Világszerte elterjedt, de a legnagyobb diverzitásban Dél-Amerikában találjuk. Leveleik és a kúpos vagy gömbös virágzatot övező murvalevelek erősen szúrósak (10.121a ábra). Európai fajaik többnyire napsütötte, száraz területeken, tengerparti dünéken élnek, tipikus xerofitonok (10.121b ábra). Közeli rokonai a mérsékelt övi kozmopolita *Sanicula* (gombernyő, 47/1) és az európai-közel-keleti *Astrantia* (völgycsillag, 8/1). Afrikai bennszülött génusz az utóbbira emlékeztető *Alepidea* (29), melynek szinte minden faja délen él, s csak egy jut el Etiópiáig, elsősorban a magas hegyekben (10.121c ábra). Az ugyancsak afrikai *Steganotaenia* (3, 10.121d ábra) fajok az ernyősöknél ritkaságnak számító, relatíve magas (<10 m), vastag törzsű fák, tenyeresen összetett leveleik csak a virágzás után jelennek meg. Erős sárgarépaillatot árasztanak. Dél-Afrika bennszülöttjei a kétlaki, szártalan, karógyökerű *Arctopus* (3) fajok.

Az ernyősök jelentős része (3200) az *Apioideae* kládon van. Döntő többségük évelő lágyszárú, cserje kevés van közöttük (pl. *Anginon*). Legtöbb fajuk az északi félgömb mérsékelt övi zónájában honos, igen sok közülük száraz, félsivatagos vagy magashegyi élőhelyeken. A molekuláris elemzések tanúsága szerint a régi rendszer alapjául szolgáló terméssajátságok (például horgok) a terjesztéshez való adaptáció során konvergens módon több úton is kialakultak. Ugyanakkor a klád belső szerkezete még nem teljesen tisztázott, melynek oka elsősorban a plasztiszban és a sejtmagban kódolt gének alapján szerkesztett kladogramok konfliktusa. Ennek hátterében pedig korai hibridizációs események, és a gyors fajképződés állhatnak. Wen et al. (2021) vizsgálatai szerint az első elágazásokon a *Chamaesieae*, majd a *Bupleureae* van, az elsőben néhány kelet-ázsiai taxonnal, a másodikban a *Bupleurum*-mal (l. lentebb). Ezután, több kisebb klád mellett az *Oenantheae*, a *Daucinae*, a *Torilidinae* és a *Scandicinae* kapcsolatrendszere mindkét genom alapján kb. azonos. A konfliktus a kladogram végső ágain, azaz a fiatalabb csoportok körében szembeötlő. Az *Apioideae* finom




**10.121 ábra a:** *Eryngium horridum* (Brazília), **b:** *E. maritimum* (Itália), **c:** *Alepidea peduncularis* (Kenya, dwergenpaartje, CC BY-SA 4.0), **d:** *Steganotaenia araliacea* (Namíbia, P. Donahue, CC BY-NC), **e:** *Ferula communis* (Szardínia), **f:** *Angelica archangelica*, **g:** *Heracleum mantegazzianum,* **h:** *Oenanthe aquatica*, **i:** *Trinia kitaibelii*, **j:** *Caucalis platycarpos*, **k:** *Crithmum maritimum* (Itália), **l:** *Bunium alpinum* ssp. *corydalinum* (Szardínia).

részleteit figyelmen kívül hagyva az alábbi ismertetés inkább a gyakorlati szempontokra összpontosít. Morfológiailag meglehetősen egységesek, leveleik tenyeresen összetettek, és összetett az ernyős virágzat is. A szélső virágok kétoldalian szimmetrikusak, a termés a terméstartón (karpofórum) ülő ikerkaszat. Legalább 60 fajnak csak egy csőszerű sziklevele van, ezek elsősorban mediterrán vidékek gumós gyökerű geofitonjai. A cső valószínűleg a két sziklevél összeolvadásából jött létre, és a csíranövény gyököcskéjének a talajba fúródását segíti elő. Ez a sajátság is több vonalon jelent meg egymástól függetlenül (pl. *Bunium, Pimpinella*). A legnagyobb génuszok közé tartozik az ép levelű *Bupleurum* (buvákfű, 221/8), főleg eurázsiai elterjedéssel, de jelen van Észak- és Dél-Afrikában, valamint Alaszkában is. A többi génuszban az erősen tagolt, vagy szárnyalt levél dominál. Nagy termetű fajok vannak az eurázsiai-afrikai *Ferula* (husáng, 226/1, 10.121e ábra) és a közel-keleti-közép-ázsiai *Prangos* (42) génuszokban. A nagy illóolaj-tartalomnak tudható be, hogy sok ernyős fűszernövény, elsősorban az *Anethum* (kapor, édeskömény, 9), a *Coriandrum* (koriander, 2), a *Carum* (kömény, 10/1), a *Pimpinella* (ánizs, földitömjén, 161/3), a *Pastinaca* (pasztinák, 16/1), az *Anthriscus* (turbolya, /4), a *Trachyspermum* (ajovan, 13) és a *Cuminum* (rómaikömény, 3) nemzetségekben, ideszámítva még kettőt, a *Levisticum officinale*-t (lestyán) és a *Myrrhis odoratát* (mirhafű). A *Ferula* és az *Eryngium* egyes fajai is számításba jönnek, pl. az asafoetida nevű szúrós szagú, gyantaszerű anyagot a husángfélék gyökeréből vonják ki, elsősorban Indiában. Fűszer- és zöldségnövény is a *Petroselinum crispum* (petrezselyem, fehérrépa), a *Daucus* (murok, sárgarépa, 42/1) és az *Apium* (zeller, 11). Inkább gyógynövényként kezelhetjük az *Angelica* (angyalgyökér, 92/1) egyes fajait, ugyanakkor az *A. archangelica* (10.121f ábra) élelmiszerként is kiváló. Az ártani tudó ernyősök közül kiemelkedik a *Heracleum* (medve-

**10.36 cédula: Rock és a botanika**

A Genesis együttes 1971-ben kiadott *Nursery Crime* c. albumán szerepel egy dal, a *The Return of the Giant Hogweed*, azaz az óriás medvetalp visszatérése. Szövegírója, Peter Gabriel nyilvánvalóan már jól értesült eme faj potenciális veszélyeiről, s kissé ironikus formában felvázolt egy sötét jövőt, amelyben növényünk átveszi a hatalmat az emberiség felett. Igénybe véve a Google fordítói segítségét, majd a megkapott nyersanyagot kissé átírva, a szabad (de nem költői igényű) fordítást a következő formában teszem ezúttal közzé:

Fordulj meg és fuss!
Nincs, ami megállíthatja
Folyók mentén nő hatalmuk mindenütt
Tipord el őket!

Pusztítsuk el őket!
Sűrű, sötét, átható szaguk beszivárog városainkba

Legyőzhetetlenek
Immunisnak tűnnek minden gyomirtóra

Réges-rég az orosz hegyekben
Egy viktoriánus felfedező rátalált
A királyi medvetalpra egy mocsárnál
Kiásta és hazavitte

Ő azonban bosszút forral
A királyi fenevad nem felejt

Felfedezőnk Londonba jövet
A királyi Kew Gardensnek ajándékozta

Ne habozzunk
A növény támad
Siessünk, hogy menedékre találjunk

Csapj le éjjel!
Hisz védtelenek
A napfény kell nekik
Hogy mérgüket élesítsék

Még mindig legyőzhetetlenek
Még mindig ellenállnak minden gyomirtónak

Divatnak hódoló vidéki uraságok
Vadont idéző kertjeikben
Gyanútlanul elültették
Az óriás medvetalpat szerte az országban

Ő azonban bosszút forral
A királyi fenevad nem felejt

Hamarosan kiszökött, magvait sokszorozva
Támadásra készült
Az emberiséget fenyegetve

A hatalmas medvetalp bosszúra kész
Emberek teste hamar megismeri dühét
S szőreid által éri őket a halál,
Heracleum mantegazziani
Csak előre!

A (nagyjából) G-mollban indított darab számomra meglehetősen kaotikusan folytatódik, így illusztrálva zeneileg azt, ami a növény eluralkodásával ránk vár. A rock hatalmas irodalmában persze nem ez az egyetlen botanikai tárgyú mű. Stevie Wonder egy egész albumot szentelt a témának (*Journey Through the Secret Life of Plants*), ami a hasonló című film aláfestő muzsikája, amely pedig a hasonló című, és áltudományokba erősen hajló könyv alapján készült. A Deep Purple a mandragóra gyökerét énekelte meg nagy hangerővel; Eric Clapton *Let it Grow* című lassú – és szentimentális – dala is „botanikai ihletésű": javaslata szerint ültesd el szerelmed és hagyd növekedni, virágozni.

talp, 86/1), benne két erősen terjedő, erősen mérgező, nálunk nem őshonos fajjal. Hatásuk fototoxikus, érintésre a bőr érzékennyé válik a napfényre. Egyikük, a *H. mantegazzianum* (10.121g ábra) igen termetes, eléri az 5 méteres magasságot. Évelő, de csak egyszer hoz termést, mégpedig sokat. Eredetileg a Kaukázusban honos, dísznövényként már a 19. század elején behozták Európába. Mára már szinte közutálatnak örvend, és a rock történetébe is bevonult – negatív szereplőként (10.36 cédula). A közel-keleti-európai-észak-afrikai *Ammi* (4) *majus* furanokumarin metabolitjai hasonló hatást váltanak ki, már évezredekkel ezelőtt ismerték és használták pigmenthiányos bőr kezelésére. További erősen mérgező növényeket találunk a *Conium* (bürök, 6/1), az *Oenanthe* (métely kóró, borgyökér, 32/4, 10.121h ábra) és a *Cicuta* (csomorika, 4/1) nemzetségekben. Ezt a sort gyarapítja az *Aethusa cynapium* (ádáz), melynek alkaloidjai szárítás után hatástalanná válnak. A hazai flóra igen gazdag ernyősökben, a még nem említett nemzetségek a következők: *Aegopodium* (podagrafű, 9/1), *Berula* (békapohár, 6/1), *Bifora* (poloskagyom, 2/1), *Chaerophyllum* (baraboly, dudatönk, 68/6), *Hippomarathrum* (gurgolya, 2/1), *Kadenia* (gyíkvirág, 2/1), *Laser* (sujtár, 7/1), *Laserpitium* (bordamag, 7/1), *Orlaya* (Orlay-turbolya, 3/1), *Physospermum* (dudamag, 2/1), *Pleurospermum* (borzamag, 16/1), *Scandix* (berzenke13/1), *Selinum* (nyúlkömény, 8/1), *Seseli* (gurgolya, tömjénillat, 140/5), *Silphiodaucus* (bordamag, 3/1, benne a *S. prutenicus*), *Sium* (békakorsó, 10/2), *Smyrnium* (őzsaláta, 5/1), *Tordylium* (szarvasgyökér, 16/1), *Torilis* (tüskemag, 18/3), *Trinia* (nyúlkapor, 14/2, 10.121i ábra) és a *Turgenia* (ördögpirula, 2/1). Egyfajos, nálunk is honos taxonok a *Falcaria vulgaris* (sarlófű), a *Silaum silaus* (kígyókapor), a *Gasparinia peucedanoides* (=*Seseli p.*, zöldes gurgolya), és a *Caucalis platycarpos* (ördögbocskor, 10.121j ábra). Azt, hogy vannak-e minálunk további egyfajos nemzetségek, a 10.37 cédulában részetezzük a *Peucedanum* példáján. A mediterrán régióba áttérve érdemes megemlítenünk a *Crithmum maritimum*-ot (tengerikömény, 10.121k ábra), az Európát övező tengerek mentén húzódó sós és sziklás parti élőhelyek gyakori faját – melynek gyűjtési veszélyeire Shakespeare

**10.37 cédula: Most minek nevezzelek?**

A *Peucedanum* (kocsord) az *Apiaceae* egyik legnagyobb génusza volt hosszú időn át, több száz fajjal és kozmopolita elterjedéssel. Morfológiai alapon a termés sajátságai (összenyomott pericarpium, halvány vagy hiányzó dorzális bordák, keskenyen szárnyas oldalsó bordák) tartották őket úgy-ahogy egyben, ugyanakkor számos egyéb sajátságban igencsak különböztek. Nem volt meglepő tehát a molekuláris vizsgálatok eredménye, miszerint a kocsord fajok elvegyülnek a többiek között a kladogramon. Az sem volt meglepő, hogy a „splitterek" sok új vagy „újra felfedezett" nemzetség alkalmazásával oldották meg a problémát. Az egyik javaslat szerint csak 10 faj marad benne, míg a többiek más nemzetségekbe szóródnak szét. Ezt követi a World Plants adatbázis is. Eszerint a nálunk élő nyolc kocsord fajból mindössze egy marad *Peucedanum* (*P. officinale*, sziki kocsord), míg a többiek elfogadott nevei a következők: *Tommasinia verticillare* (magasszárú k.), *Xanthoselinum alsaticum* (buglyos k.), *Thysselinum palustre* (mocsári k.), *Cervaria rivini* (szarvas k.), *Oreoselinum nigrum* (citrom k.), *Dichoropetalum carvifolia* (köménylevelű k.) és *Taeniopetalum arenarium* (homoki k.) – vagyis minden kocsordunk külön nemzetségbe tartozik! Megjegyzendő, hogy az újnak tűnők egyáltalán nem újak, mert a fenti hét génusznév már régóta ismert: mindegyik az 1754-től 1866-ig tartó időszakból származik – vagyis nemcsak a molekuláris taxonómusok a „felelősek" az esetleges zűrzavarért. Ugyanakkor azt is hozzá kell tenni, hogy a világflóra-adatbázisok nem értenek egyet mindenben, a Kew és a World Flora a fentiek közül csak az utolsó kettőt fogadja el, a többiek maradnak a *Peucedanum*-ban, melynek fajszáma szerintük 74. A dilemma tehát nem szűnik meg, s emiatt célszerű minden alkalommal jelezni, melyik nevezéktani munkát követjük. A magyar nevek egyébként más ernyősöknél sem fednek át egy az egyben az elismert génusznevekkel. Mint láttuk, a gurgolya is áldozat, bár nem ma lett az, mert a *Hippomarathrum* 1799-es, a *Gasparinia* 1839-es „évjáratú", viszont a *Seseli* gazdagodott is eggyel, átvéve a *Libanotis pyrenaica*-t (tömjénillat). Gondjaink szerencsére csak részlegesek: Linné döntése, miszerint a nevek és az osztályozás nem független, a magyar elnevezéseket természetesen nem érinti – minden kocsord ezután is kocsord, a gurgolya pedig gurgolya marad!



*Cervaria rivini* alias *Peucedanum cervaria*

Lear Királya is felhívta a figyelmet. Kissé pozsgás levelei saláták és savanyúságok összetevői. A *Bunium* (32) elterjedése Közép-Ázsiáig húzódik, a Waldstein és Kitaibel által leírt *B. alpinum* (10.121l ábra) is ehető, de leginkább csak éhínség idején jött számításba a múltban. A ernyősök endemizmusának másik forró pontja Dél-Afrika, ahol fás szárú (*Anginon,* 12) és geofiton (*Glia*, 3) fajok honosak.

### *10.5.3 Lamiidae (60.128)*

A zárvatermő fajok kb. 15%-a tartozik ide – a klasszikus rendszertanban 9 rendbe, 48 családba és 2500 nemzetségbe sorolva. Olyan alaktani sajátságuk nincs, ami minden idetartozó taxonra kivétel nélkül jellemző lenne és szünapomorfiaként kezelhetnénk. Általában átellenes a levélállás, a levelek ép szélűek – de rengeteg a kivétel. A sziromlevelek különálló primordiumokból erednek, s csak később forrnak össze („late sympetaly"). A porzószálak a pártacsőre nőttek. A magház felső állású, többnyire két termőlevélből áll, a termés csontár, tok vagy valami hasonló. Érdemes ezt a leírást összevetni a *Campanulidae* jellemzésével (573. old). Az RNS polimeráz II gén egyik intronjának kiesése molekuláris szünapomorfiának tekinthető. Zuntini et al. (2024) vizsgálatában a legtöbb elágazás 50–100%-os támogatottságú, egyedül az *Icacinaceae* 50% alatti megbízhatóságú pozíciója „inog" (l. 9.6 ábra).

**Definíció:** A *Lamiidae* a legnagyobb koronaklád a *Lamium album*-mal, de a *Campanula latifolia,* a *Cornus mas* és az *Erica cinerea* nélkül (de Queiroz et al. 2020).

### *Cardiopteridales (122)*

A *Lamiidae* alapi helyzetében van ez a két kicsi kládra bontható csoport. A molekuláris adatok mellett leginkább a termés sajátságaiban egyeznek meg. Korábban, az *Aquifoliales*-szel együtt, a campanulid kládba tartozott, a sejtmagban kódolt gének alapján viszont inkább ide sorolandó.

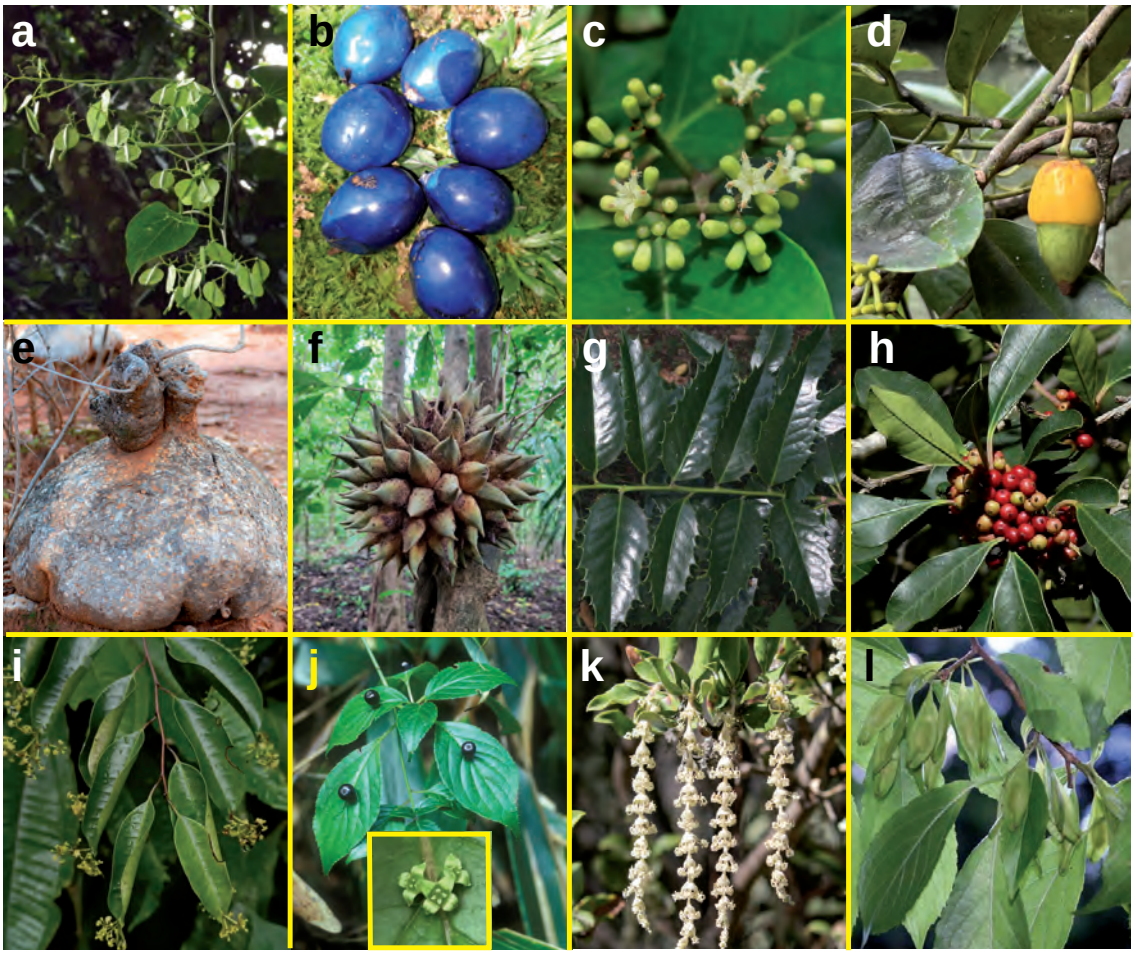
*Cardiopteridaceae* (42). Kicsi, de minden kontinens trópusi övében jelenlévő csoport, 5 nemzetséggel – a legtöbb faj délkelet-ázsiai. Mind fás szárú vagy lián. Morfológiailag eléggé heterogének. Virágaik sugarasak, 4-es vagy 5-ös alapszámmal, míg bibeszál csak 1 vagy 2 van. A termés csontár, többféle megjelenésben. A *Cardiopteris* (2) első látásra az egyszikű *Dioscorea*-félékre emlékeztető kúszónövény, levelei szív alakúak

vagy nyilas vállúak, termése szárnyakat visel (10.122a ábra). A *Pseudobotrys* két faja Új-Guinea szigetének endemizmusa (10.122b ábra). A törzsén fejlődő termése kívül kék és húsos, belül kőkemény endocaprium övezi az egyetlen magot.

*Stemonuraceae* (80). Örökzöld fák és cserjék, ép, váltakozó állású levelekkel. Virágzatuk bogas vagy bugás, az egyes virágok általában aprók, sugarasak és pentamerek. A párta szabad szirmú, a porzószálak szőrösek, a bibe ülő. Gyakori a kétlakiság. Termésük egymagvú, több cm-es csontár, színes függelékekkel. Minden jelentős trópusi erdővidéken jelen vannak, nemzetségeik száma 12. A legtöbb faj a *Gomphandra* (44, 10.122c ábra) és a *Stemonurus* (13, 10.122d ábra) génuszban van, mindkettő Délkelet-Ázsiában és a pacifikus szigeteken fordul elő.

## *Icacinaceae (163)*

Bizonytalan helyzetű taxon még ma is, sok elemzésben a *Lamiidae* alapi helyzetébe kerülnek, másutt a *Garryales*-szel alkotnak testvércsoportot, vagy pedig – mint most – az {*Aquifoliales, Garryales*} testvércsoportja. Többnyire trópusi fák és liánok, 24 génuszban. Leveleik épek, nyeletlenek, virágaik kis méretűek, az előző klád fajait idézik. Termésük csontár. A kelet-afrikai félsivatagok növénye a *Pyrenacantha* (37) *malvifolia* (10.122e ábra). Rövid törzse (caudex) erősen megvastagodott, eléri a másfél méteres átmérőt is, így a tetején alig látszik a kúszó, leveles hajtása. Közneve („monkey chair") furcsa termetére utal. A *Phytocrene* (11) *macrophylla* 10 m magasra is felkúszó kétlaki lián. Kauliflóriás, apró virágaiból 6–7 cm-es csontártermések fejlődnek nagy csomókban (10.122f ábra). A névadó *Icacina* öt faja nyugat- és közép-afrikai elterjedésű. Az




**10.122 ábra a:** *Cardiopteris moluccana* (Queensland, K. Coleman, CC BY-NC), **b:** *Pseudobotrys cauliflora* (Indonézia, I.T. Hidayat, CC BY-NC), **c:** *Gomphandra luzoniensis* (Tajvan, Ah Jin, CC BY-NC), **d:** *Stemonurus ammui* (Palau, jarthurjohnson, CC BY-NC), **e:** *Pyrenacantha malvifolia* (Etiópia, Zein et Carlo, CC BY-NC), **f:** *Phytocrene macrophylla* (Indonézia, R. Murtazaliev, CC BY-NC), **g:** *Ilex latifolia*, **h:** *I. mitis* (Dél-Afrika), **i:** *Phyllonoma ruscifolia* (Kolumbia, J.L. Peña, CC BY-NC), **j:** *Helwingia japonica* (Japán, O. Kosterin, virág: Tajvan, jessie-diver, CC BY-NC), **k:** *Garrya elliptica* (California, D. Fitzgerald, CC BY-NC), **l:** *Eucommia ulmoides.*

*I. triacantha* hatalmas föld alatti gumókat fejleszt, bennük sok keményítővel. Gyógyhatásúnak és afrodiziákumnak tekintik sok nyugat-afrikai országban.

## *Aquifoliales (620)*

Kisebb fák, cserjék vagy liánok. A legtöbb fajnál a virágok egyivarúak, a növények kétlakiak. Virágaik relatíve kicsinyek, sugarasak, a sziromlevelek legfeljebb az alapnál nőttek össze. A bibeszál hiányzik, a bibe közvetlenül a magházon ül. Termésük húsos, csonthéjas. A klád összetétele: {*Ilex* {*Phyllonoma, Helwingia*}}.

*Ilex* (magyal, 612). A korábbi „*Aquifoliaceae*" család egyetlen nemzetsége (P. Miller brit botanikus Linné után egy évvel, 1754-ben adta az „Aquifolium" (= szúrós levelű) nemzetségnevet – ami a klád nevében meg is maradt). Sok a cserje termetű, de akár 25 m magas fák is vannak közöttük. Leveleik szórt állásúak, általában örökzöldek, egyes fajoknál erősen fogasak vagy tövisesek, olykor ép szélűek. A virágrészek száma nagyon változó, általában 4–6, de több is lehet. Bár nektárt ritkán termelnek, a virágok illatosak, s beporzóik a méhek közül kerülnek ki. Húsos falú termésük gyakran élénk színű és mérgező. Elsősorban a trópusi hegyvidékek babérlevelű erdeinek növényei. Dél-Amerikában legalább 300, Kínában 200 faj honos. Az *I. paraguariensis* levelei szolgáltatják a magas koffeintartalmú matétea alapanyagát. Európai képviselője az *I. aquifolium*. Népszerű és sok változatban művelt dísznövény, karácsonykor kiemelt figyelem övezi, elsősorban az angolszász országokban. Az ázsiaiak közül az *I. latifolia* (10.122g ábra) jelenik meg leggyakrabban a parkokban és templomkertekben. Nevéhez híven levelei nagyok, a legszélesebbek a génuszban. Tea is főzhető belőlük. Az ép, alig-alig fogazott szélű levéllel jellemezhető fajokra példa az *I. mitis*, Afrika Szaharától délre eső területeinek egyetlen magyal faja (10.122h ábra). Beporzói darazsak és méhek, termését madarak terjesztik.

*Phyllonoma* (4). A trópusi amerikai elterjedésű fák és cserjék. Különlegességük a levél felszínével összenőtt (epifill) virágzati kocsány (10.122i ábra). A levelek váltakozó állásúak, apró pálhával. Virágaik sugarasak, kétivarúak, alapszámuk 4–5. A termés bogyószerű.

*Helwingia* (4). Kelet-ázsiai génusz. Örökzöld fák és cserjék. Az előzővel megegyeznek a levélfelszíni virágzatban (10.122j ábra) és az apró pálhákban. Különböznek tőle abban, hogy kétlakiak és egy lepelkörük van. Termésük húsos falú csontár. Miután testvércsoportok, a linnéi alapokon osztályozó botanikusok akár egy családba is helyezhetnék őket, ugyanis jelenleg két külön, egygénuszos család az „elfogadott".

## *Garryales (28)*

Ezen a kládon erőteljes redukciós változások figyelhetők meg: a virágok egyivarúak, a virágtakaró jelentéktelen vagy teljesen hiányzik, s dominál a szélbeporzás.

*Garryaceae* (27). Ez a kis klád észak-amerikai és kelet-ázsiai elterjedésű kétlaki növényeket foglal magába. Leveleik épek, örökzöldek, bőrneműek és átellenesen helyezkednek el. A virág eredetileg tetramer, de az egykörös takaróleveleknek sokszor csak a csökevényei figyelhetők meg. Virágzatuk barkaszerű vagy elágazó, a termés bogyó. Észak- és Közép-Amerikában a *Garrya* 17 faja él. A *G. elliptica* tél végi porzós barkái feltűnőek, akár a 30 cm-t is elérik (10.122k ábra). Az *Aucuba* (10) fajok kelet-ázsiaiak, fényes, ugyanazon az egyeden fejlődő ép szélű vagy fűrészes levelekkel. Virágaik aprók, tetramerek, bíboros vagy zöldes színűek. Termésük feltűnő színű bogyó. Minden részük, főleg a levél és a termés mérgező. Az *A. japonica* nálunk is kultivált, tarka levelű díszcserje.

*Eucommia* (1). Az *E. ulmoides* (kínai guttapercha) lombhullató, 20 m-es kétlaki fa Kínából. Meglehet, vadon már nem is fordul elő. Ovális leveleiben ragadós tejnedv fejlődik. Ezt szigetelőanyagként lehet felhasználni, ugyanakkor gyógyhatása is van. Magános virágai csupaszok, röpítőkészülékes termése a szilfáéra emlékeztet (10.122l ábra). A linnéi osztályozásokban „természetesen" külön, egygénuszos-egyfajos családba sorolják.

## *Gentianales (23.283)*

Monokladisztikussága molekuláris alapon kétségtelen, a morfológiai sajátságok szerint már nehezebb a körülhatárolás: szünapomorfiaként a pálhákat, a rajtuk és a levélalapon (néha a csészén is) lévő gyantás mirigyszőröket említhetjük (bár ezek másodlagosan hiányozhatnak). Lágy- vagy fásszárúak. Leveleik épek, virágaikban az ötös szám dominál. A sziromlevelek a bimbóban összesodort állapotban vannak, forrtak. Váladékuk védi a növekvő hajtáscsúcsot. Gyakori az indolalkaloidok előfordulása. Világszerte elterjedtek, elsősorban a trópusokon. Kladogramjuk: {*Rubiaceae* {{*Gentianaceae, Gelsemiaceae*} {*Loganiaceae, Apocynaceae*}}}.

*Rubiaceae* (buzérfélék, 14.200). Fák, cserjék, liánok és lágyszárúak tartoznak ide; a fajok döntő hányada a trópusokon él, különösen az Andokban és Madagaszkáron. A *Gentianales* többi csoportjával ellentétben a nyalábjuk nem bikollaterális, magházuk pedig nem felső, hanem alsó állású. Leveleik átellenesek vagy örvösek. A virágzat gyakorta fejecskeszerű. A 4–5 csészelevél forrt, a 4–5 szirom is csővé nőtt össze (gamopetalus), a porzók száma is 5. Általános a kétivarúság, a keresztbeporzást több csoportban másodlagos pollenkínálat és a hím és női részek érésének időbeli eltérése (dichogámia) segíti elő. A virág sokszor illatos, nektárt termel, a beporzók leggyakrabban különféle rovarcsoportokból kerülnek ki, de madarak és a szél is szóba

jöhet. A termés tok, de bogyó, csonthéjas és kaszattermés is bőven akad. Terjesztésének módja igen változatos. Fajgazdagságából kifolyólag jogosan merül fel a kérdés: milyen a csoport belső filogenetikai rendszere? Razafimandimbison & Rydin (2024) foglalja össze a legfrissebb kladisztikai eredményeket, 580 génuszt és 71 linnéi tribuszt különít el, ezekből három besorolatlan, 38 a *Dialypetalanthoideae*, 30 pedig a *Rubioideae* alcsaládban kapott helyet. Verstraete munkatársaival (2025) a nemzetségekre összpontosít, 615-öt említ és részletesen megvizsgálja a névadási jellegzetességeket is (10.36 cédula). Kladisztikai értelmezésben a besorolatlanok alapi helyzetben vannak, a két alcsalád pedig két nagy kládként fogható fel. Tradicionális okokból érdemes a *Dialypetalanthoideae* további felosztása a közismert *Ixoroideae* és *Cinchonoideae* csoportokra. Nyilvánvaló, hogy ebből a nagy sokféleségből csak szemezgetni tudunk, és nem jut hely a 71 tribusz részletezésére, még csak említésére sem. A nevek jelentős része egyébként még a legpallérozottabb botanikus számára is ismeretlennek hat, kivéve a specialistákat. Alapi helyzetben a délkelet-ázsiai *Acranthera* (16), *Luculia* (4, 10.123a ábra) és *Coptosapelta* (56) található, közvetve utalva a buzérfélék ázsiai, vagy legalábbis paleotrópusi eredetére. Fásszárúak, félcserjék és lágyszárúak. Magános vagy ernyőben álló virágaik sokszor látványosak, csakúgy mint a nagy, fényes és dekoratív leveleik. A kozmopolita *Rubioideae* kládon igen sok a lágyszárú, gyakori a heterosztília. A névadó *Rubia* (86) génuszba tartozik az egykoron nálunk is termesztett és megmaradt, mediterrán eredetű *R. tinctorum* (festő buzér, 10.123b ábra). Gyökeréből vörös színű textilfestéket állítottak elő, de népszerűségét a szintetikus festékváltozat megjelenését követően hamar elveszítette. Hasonló sorsra jutott az indiai *R. cordifolia*, bár gyógynövényként ma is jól ismerik. Közeli rokonai a következő, Közép-Európában is meglévő génuszok: *Galium* (galaj, 635/24), *Asperula* (müge, 88/5), *Cruciata* (keresztfű, 8/3), valamint a *Sherardia arvensis* (csillagfű). Könnyen lehet, hogy a nagyobbak, különösen a *Galium*, parafiletikusnak bizonyul, és emiatt a nevek megváltoznak a közeljövőben. A *G. verum* (tejoltó galaj, 10.123c ábra) festékével régebben sajtot színeztek, enzimes kivonatával pedig a tej megalvadását gyorsították. Gyógyteában tán ma is használják, de vigyázni kell vele, mert mérgező lehet. A mediterrántól Közép-Ázsiáig honos a kevéssé feltűnő *Crucianella* (31) génusz, benne a sziklás-homokos tengerpartok sótűrő, alacsony félcserjéjével, a *C. maritima*-val (10.123d ábra). A *Morinda* (39) pántrópusi, főleg ázsiai, fás nemzetség. Több faja gyógyhatásúnak tekinthető, és ugyancsak festőnövény. A *M. citrifolia* (10.123e ábra) széles körben termesztett faj, annak ellenére, hogy csak kevéssé ízletes, összetett csonthéjas gyümölcsöt ad, ami üdítőitalok összetevője – de túlzott fogyasztása egyáltalán nem ajánlott. Leveleinek fonákán (a domatiumokban) hangyák lakoznak, amelyek megvédik a növényt a parazitáktól. Hasonló, sőt erősebb

**10.38 cédula: Egy kis buzérstatisztika**

A *Rubiaceae* 615 génusza elegendően nagy sokaság ahhoz, hogy a nevezéktani gyakorlatot kielemezzük, és különféle, pl. nyelvi statisztikákat is készítsünk. A munkát Verstraete et al. (2025) már elvégezték, nekünk csak annyi a teendőnk, hogy az eredmények garmadájából kiemeljünk pár érdekességet. Főleg azokat, amelyek a botanikusok névadási szokásairól fednek fel néhány rejtett összefüggést. A 615 érvényesnek tekintett név mellett van további 771 szinonima, azaz valamilyen okból érvénytelen elnevezés. Jelen állás szerint tehát a génusz szintű taxonómai munka 56%-a „használhatatlan" túlsúlyként nehezedik a buzérfélék amúgy sem egyszerű szisztematikájára. A nemzetségenkénti fajszám rendkívül ingadozó, a *Psychotria* 1645-ös kiugróan magas fajgazdagsága mellett még harminc génusz mérete haladja meg a százat. A másik szélsőség a 191 monospecifikus nemzetség, ami a splitterek fokozott aktivitását tükrözi: kb. minden harmadikban tehát csak egyetlenegy faj van. A fajszám mediánja, az az érték, ami két egyenlő nagyságú halmazra bontja a 615-ös mintát, 4 körüli. A nevek 3-20 betűből állanak, a legrövidebb az *Osa*, a leghosszabb a *Cuatrecasasiodendron*, ami azonban már a szinonimák egyre gyarapodó listájára került. A növényeknél ennél hosszabb (nem hibrid) génusznév csak a fészkesek között van, a *Pseudoblepharispermum,* míg a gombáknál akad 26, az állatoknál 31 betűs is. Az elfogadottak közül a 19 betűs, egészen friss *Razafimandimbisonia* a nyertes. A taxonómusok nem spórolnak a betűkkel, átlagban 10-re van szükségük ahhoz, hogy értelmes(nek tűnő) és új nevet kreáljanak. Mindez kicsit ellentétben van Linné gyakorlatával, hiszen ő a rövidségre törekedett. A kezdőbetűket illetően nincs egyensúly, az összes nevet nézve a P (183), a C (169) és az S (133) áll elöl, míg a Q (1) kullog leghátul a sorban – ez érdekes módon megfelel az angol nyelvre készült rangsor első három, illetve legutolsó helyezettjének. Még jobban felborul az egyensúly, ha a névadók nemét vizsgáljuk: csaknem 96%-ban férfiak az auktorok, ami nyilvánvalóan nem tükrözi a növénykedvelők valóságos, nemek szerinti arányát. Azt persze tükrözheti, hogy a taxonleírás inkább a férfiak mániája. A nevek etimológiáját tekintve valamivel jobb a helyzet: 593 név a növény valamilyen sajátsága alapján kapta a nevét (a legjobb példa a *Dialypetalanthus*), 433 egy-egy személynek állít emléket (eponíma), 156 más taxon nevének a felhasználásával született, 127 kulturális eredetű, 68 háttere pedig a földrajzban keresendő. Mindössze 9 név van, amire nincs egyértelmű magyarázat. Arra sajnos nem találtam adatot, melyik szerző járt leginkább pórul, azaz ki javasolta a legtöbb, ma már nem használt elnevezést…

növény-hangya kapcsolat más buzérféle nemzetségekben is kialakult (lásd lentebb). Az 1600-nál is több fajt számláló gigantikus, pántrópusi elterjedésű, fásszárú *Psychotria* génusz is szolgáltat a gyógyászatban használható vegyületeket. Egyes fajaik tudatmódosító hatású anyagokat tartalmaznak, mint például a *P. viridis*, melynek szimbionta védelmezői az atkák közül kerülnek ki. Más, főleg afrikai fajok (pl. *P. punctata*, 10.123f ábra) mirigyszerű levélcsomóiban szimbionta baktériumok (*Burkholderia*) élnek – ezekről korábban azt feltételezték, hogy N-kötők vagy őrző-védők, de a mai álláspont szerint inkább a növény növekedését és virágképzését befolyásolják. A baktériumokat először a *Pavetta* leveleiben észlelték a 20. század elején, s ma

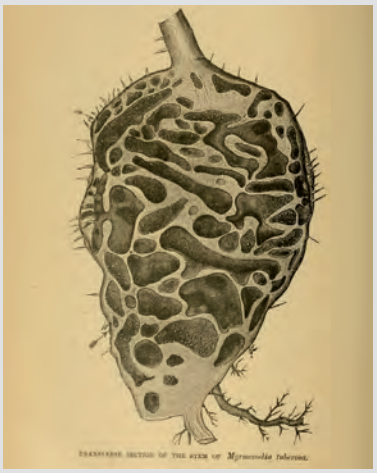



**10.123 ábra a:** *Luculia gratissima* (Nepál, B.D. Neupane, CC BY-NC), **b:** *Rubia tinctorum,* **c:** *Galium verum,* **d:** *Crucianella maritima* (Szardínia), **e:** *Morinda citrifolia* (Tarama-sz., Japán, K. Watanabe, CC BY-NC), **f:** *Psychotria punctata,* **g:** *Coffea canephora* (Madagaszkár, sammatey, CC BY-NC), **h:** *Ixora coccinea* (Indonézia, Kósa G.), **i:** *Burchellia bubalina* (Dél-Afrika), **j:** *Breonadia salicina* (Dél-Afrika), **k:** *Dialypetalanthus fuscescens* (Brazília, R. Hoyer, CC BY-BC-SA), **l:** *Gardenia thunbergia* (Dél-Afrika, virág: unathimnyamana, CC BY-NC), **m:** *Myrmecodia beccarii* (Queensland, ryanthughes, CC BY-NC), **n:** *Cinchona lancifolia* (Kolumbia, N.B. Uribe, CC BY), **o:** *Rondeletia odorata,* **p:** *Cephalanthus occidentalis* (Louisiana, Standovár T.).

már tudjuk, hogy csomók képződése nélkül is megvannak más *Rubiaceae* fajokban. A paleotrópusi *Pavetta* mintegy 330 faja egyébként máshova, az *Ixoroideae* kládra esik. Idetartozik a legnevezetesebb buzérféle, a *Coffea* (134) génusz is, benne a világ kávétermésének nagyobbik hányadát adó *C. arabica* és kisebbiket szolgáltató *C. canephora* („robusta", 10.123g ábra). A két kávécserjefaj őshazája az etióp felföld, illetve Közép-Afrika. Csontáras terméseik magjából, a „kávébabból" készül a világ legnépszerűbb élvezeti itala, az elsőből savasabb és aromásabb, a másodikból kissé nyersebb ízű, de koffeinben gazdagabb. A *C. canephora* a másiknál jóval ellenállóbb a gombás fertőzésekkel szemben, ezért egyre jobban teret hódít. Az éves világtermelés meghaladja a 11 millió tonnát, melynek felét Brazília és Vietnam adja, s amihez az őshaza, Etiópia is hozzájárul félmillió tonnával. Madagaszkáron több száz endemikus buzérféle honos, közülük 59 a *Coffea* génuszt gyarapítja. Kávét ezek is adhatnak, de sajnos a fajok többsége az élőhelyek zsugorodása miatt erősen veszélyeztetett. Az *Ixora* (562) mindegyik faja trópusi fa vagy cserje, ázsiai géncentrummal. Leveleik bőrneműek, virágaik viszonylag kicsik, ernyőszerű virágzatban állanak. Az indiai szubkontinensen őshonos *I. coccinea* (10.123h ábra) világszerte kultivált díszcserje, a távoli Suriname (Dél-Amerika!) skarlátvörös (vagy narancssárga) nemzeti virágává lett. Több fajtársa hasonlóan népszerű, s általában gyógyhatásuk is van. Dél-Afrikában honos a *Burchellia bubalina* (10.123i ábra), egyik képviselője a sok egyfajos génusznak (vö. 10.38 cédula). Termése vörös színű bogyó, maradó csészével – talán emiatt a helybeliek vad gránátalmának nevezik (bár a „szelíddel" természetesen nincs közeli rokonságban). A *Breonadia salicina* (10.123j ábra) magas termetű fa a trópusi Afrikából és az Arab-félszigetről. A *Dialypetalanthus* is egyfajos (*D. fuscescens*), Peruban, Bolíviában és Brazíliában honos magas fa. Génuszneve a buzérfélék között ritkaságnak számító szabad szirmokra utal (10.123k ábra), amihez sok porzó és különleges felépítésű termőtáj is járul. A *Gardenia* (123) elterjedése paleotrópusi. Többségük cserje vagy kis fa, míg az Új-Guineában élők 30 m magas fákká nőnek. Kivételként epifiton cserje is van közöttük (*G. epiphytica*, Kamerun). A dél-afrikai *G. thunbergia* virágai nagyok, erősen illatosak, a pártacső alját csak a szenderek pödörnyelve éri el. Termésük is igen nagy, kemény és hosszan maradó (10.123l ábra). Az ausztrálázsiai *Myrmecodia* (26) és még négy másik génusz fajainak a *Morinda*-énál is szorosabb a kapcsolata hangyákkal (10.39 cédula). A *Cinchonoideae* klád névadója az örökzöld *Cinchona* (24, 10.123n ábra), melynek legtöbb faja az Andokban él. Kisebb fák vagy cserjék, sokuk kérge nagy mennyiségben tartalmazza a kinin nevű alkaloidot, ami a korábbi évszázadokban az egyetlen hatásos szer volt a malária ellen. Széles körben termesztették

**10.39 cédula: Már megint a hangyák**

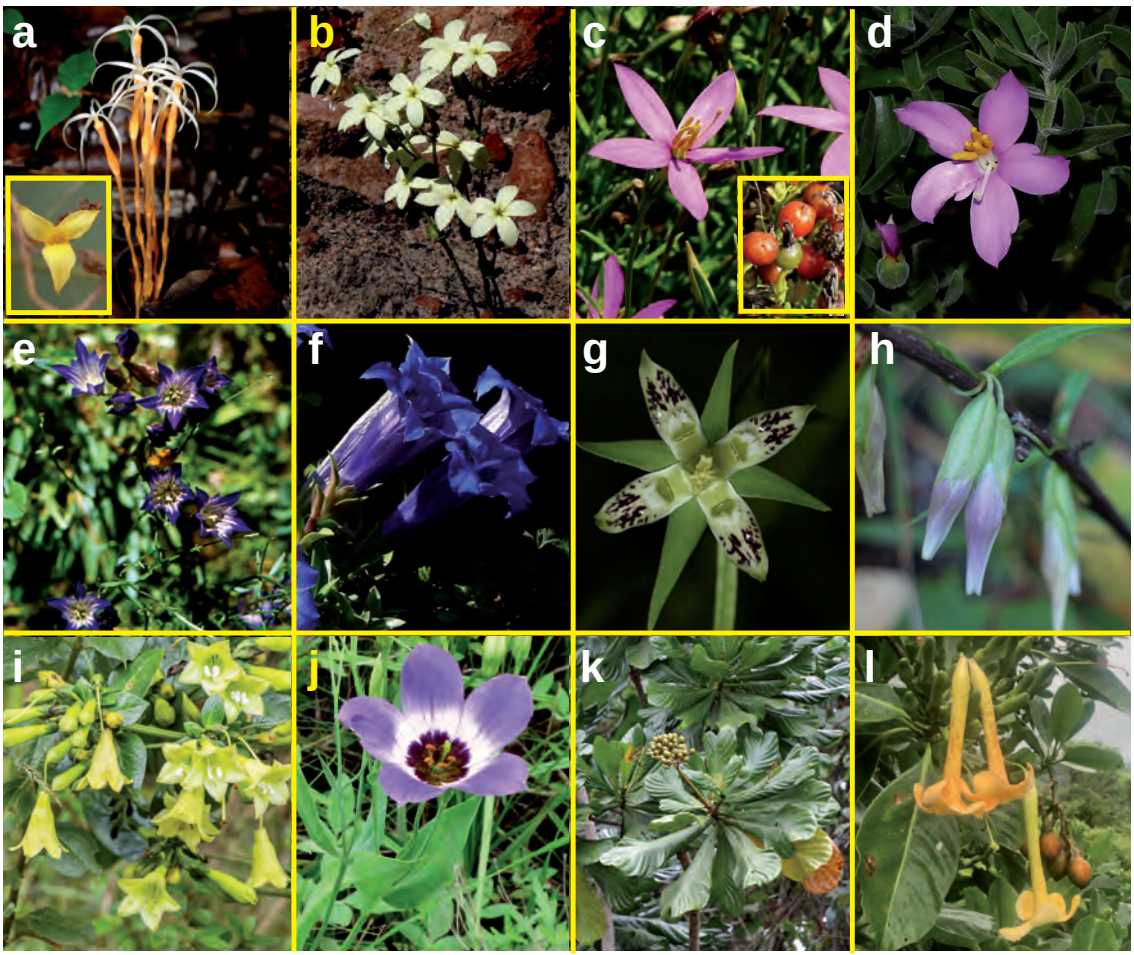
Az evolúció a hangya-növény kapcsolat számos formáját alakította ki, ezekről már korábban is szóltunk (pl. 9.7 és 10.13 cédula). Vitán felül a legkülönlegesebb – és talán a legszorosabb – a *Myrmecodia* (10.123m ábra) és a *Philidris* hangyák szimbiózisa. A növény epifiton, rövid törzse nagy, gyakran erősen tövises gumóvá alakult, külső falán apró lyukakkal, belül kisebb-nagyobb üregekkel és járatokkal. Ezekben a külvilágtól védetten laknak a hangyák: a sima falú kamrákban nevelik utódaikat, a durva falú üregekbe pedig állati eredetű táplálékuk maradványait és a kolóniában elpusztult egyedeket helyezik el. A vastag falú üregekből a növény szerves anyagokat képes abszorbeálni, a vékony falúakból viszont nem. A szerves anyagok a kamrákba jutott nedvesség és mikrobiális aktivitás segítségével bomlanak le és válnak felszívhatóvá. A hangyák ezenkívül védelmet nyújtanak a növény számára egyéb gerinctelenek, pl. csigák rágása ellen. A gumóból a legkisebb érintésre kitódulnak, s rágóikkal a növényevőre támadnak (fullánkjaik nincsenek). Az üregeket nem a hangyák rágása hozza létre, hanem maga a növény: a gumók belsejében a kamrák hangyák hiányában is kialakulnak. Az is igaz, hogy a hangyák az üregek belsejében maradt parenchimatikus szöveteket gondosan eltakarítják. A *Myrmecodia* virágai aprók, önbeporzók, bogyóterméseiket madarak terjesztik. A magokat a hangyák előzőleg kirágják a termésből és „el is vetik" a közelben. Ha a bogyókat a madarak érik el előbb, a hangyák a földről is képesek összegyűjteni, s alkalmas helyre vinni a madarak bélcsatornáján sértetlenül átjutott magokat.



*Myrmecodia tuberosa* Jáva szigetéről (p. 78, in: Forbes, H.O. 1885. A naturalist's wanderings in the Eastern archipelago; a narrative of travel and exploration from 1878 to 1883. New York).

Ázsiában is, és az újabb gyógymódok térhódítása ellenére ma is kultiválják, pl. Indiában. A *Rondeletia* (164) is neotrópusi elterjedésű, legtöbb faja a karibi térségben honos. A *R. odorata* (10.123o ábra) nevét nem a virágának, hanem jó szagú gyökérzetének köszönheti. A fás szárú buzérfélék közül legészakabbra talán a *Cephalanthus* (5) *occidentalis* jutott: Kanada Nova Scotia tartományában is honos ez a cserje vagy 6 m magasra növő kis fa. Elsősorban mocsarakban, folyópartokon vagy nedves erdőkben él. Virágzata erősen tömött fejecske (10.123p ábra).

*Gentianaceae* (tárnicsfélék, 1860). Elsősorban lágyszárúak, de a trópusokon fás képviselőik is előfordulnak. Elterjedésük kozmopolita, de a Szahara, Ausztrália sivatagai és a Góbi nagy része nélkül. Leveleik épek, átellenesek, a pálhák és a szőrök hiányoznak. Virágaik általában sugarasak, kétivarúak. Zigormofiát okoz, ha a porzók egy oldalra szorulnak és a bibeszál is elfordul. Csészéjük forrt, relatíve nagy, a párta rendszerint tölcséres vagy harang alakú, 4–16 (–24) sziromból forr össze. A porzók száma megegyezik a pártalebenyek számával. Virágzatuk többnyire bogas. Beporzóik rovarok, esetleg denevérek. A termés tok vagy ritkábban bogyó, bennük sok apró maggal. A nemzetségek száma 95. A csoport kladogramja fésűszerű: {*Saccifolieae* {*Voyria* {*Exaceae* {*Chironieae* {*Gentianeae* {*Helieae, Potalieae*}}}}}}, és az elterjedési adatok figyelembevételével dél-amerikai, pontosabban guyanai eredetre utal. Egyes nemzetségek mikoheterotróf életmódot folytatnak, a partner főleg a *Glomeraceae*-ből kerül ki, a mikorrhiza tehát arbuszkuláris, ami egyben a fotoszintetizáló növényekhez is kapcsolatot létesít. Klorofillmentes leveleik kis pikkellyé csökevényesedtek – ez az állapot négyszer, egymástól függetlenül is kialakult a tárnicsok kládján. Rögtön az alapon, a *Saccifolieae* ágon van például a neotrópusi *Voyriella parviflora*, egy apró virágú heterotróf növényke. A




**10.124 ábra a:** *Voyria tenuiflora* (Francia Guyana, S. Sant, virág: *V. spruceana*, R. Heymans, CC BY-NC), **b:** *Sebaea exacoides* (Dél-Afrika), **c:** *Chironia laxa* (Dél-Afrika, kis kép: *C. baccifera*), **d:** *Orphium frutescens* (Dél-Afrika), **e:** *Gentiana olivieri* (Üzbegisztán), **f:** *G. acaulis*, **g:** *Swertia arisanensis* (Tajvan, Y.-C. Zeng, CC BY), **h:** *Pterygocalyx volubilis* (Tajvan, yueranc, CC BY-NC), **i:** *Macrocarpaea glabra* (Kolumbia, O.J.L. Gómez, CC BY-NC), **j:** *Eustoma exaltatum* (Texas, J. McIntyre, CC BY-NC), **k:** *Anthocleista vogelii* (Gabon, B.A. Roy, CC BY-NC), **l:** *Fagraea berteroana* (Samoa, J.R. Kuethe, CC BY-NC).

*Saccifolium bandeirae* a venezuelai szigethegyek egyikének igen ritka cserjéje, 2700–3000 m magasan él. Pár centis, zöld levele lefelé fordított zsákra vagy fapapucsra emlékeztet, ami egyedülálló a zárvatemőknél. A *Voyria* mind a 20 faja mikoheterotróf, egy afrikai kivétellel neotrópusiak (10.124a ábra). Az afrikai faj (*V. primuloides*) valószínűleg az amerikai kontinensről az óceánon át került oda. A *Voyria* magjai ugyanis annyira aprók, szinte virágporszerűek, hogy a széllel könnyen terjednek. Az *Exacum* (75) ezzel szemben paleotrópusi-szubtrópusi génusz, csakúgy, mint a *Sebaea* (50). Madagaszkáron egyedül vagy 40 *Exacum* faj él, a *Sebaea* fajok többsége pedig dél-afrikai (10.124b ábra). Az *Exochaenium oliganthus* inkább mixotróf jellegű: a gombára utaltság nem teljes, mert zöld példányokat is találtak már. A *Chironieae* kládon is egy-, kétéves vagy évelő lágyszárúak vannak; itt találjuk a *Centaurium* (ezerjófű, 27/3) és a *Blackstonia* (gyíkpohár, 4/1) génuszokat, hazai képviselőkkel. Az ezerjófüvek géncentruma a Mediterráneum, a dél-amerikai fajok valószínűleg más nemzetségekbe valók. A *Chironia* (25, 10.124c ábra) és az *Orphium frutescens* (10.124d ábra) is afrikai elterjedésű, a fynbos vegetációban jellegzetesek. Felbukkan náluk a bogyótermés (10.124c ábra). A *Gentiana* (tárnics, 346/3) a *Gentianopsis* (prémestárnics, 21/1) és a *Gentianella* (tárnicska, 307/2) inkább a mérsékelt övben terjedt el, sokan kifejezetten magashegységiek (10.124e–f ábra). A *Gentiana* kb. 250 faja például csak a Himalájában fordul elő. A sok kék és lila virágú faj közül néhányan kirínak, mint például a *G. lutea* (sárga tárnics). Hosszú gyökerének nagy a keserűanyag- (iridoid) tartalma, amivel – likőrökhöz adagolva – étvágygerjesztő hatást lehet elérni. Egyesek fiatalon – az orchideákhoz hasonlóan – gombákra vannak utalva, ami az apró magvaikat tekintve érthető is. Az ugyancsak fajgazdag, főleg kínai-tibeti *Swertia* (10.124g ábra) génusszal összevetve úgy tűnik, hogy a monokladisztikusság csak sok áthelyezéssel lesz majd megoldható – ha vállalkozik valaki a revízióra. A kelet-ázsiai *Pterygocalyx volubilis* (10.124h ábra) – a kládon szokatlanul – kúszónövény, még felnőtt korában is részlegesen gombákra van utalva. A *Helieae* klád névadója (*Helia*) már felmorzsolódott a rokon génuszokban, elsősorban a neotrópusi *Macrocarpaea* (120) „vette őket át". Fajainak java része szintén magashegységi, azaz az Andokban honos. Van közöttük epifiton és kisebb fa is, leveleik általában (és a kládon kivételesen) szőrösek (vagy mégsem, pl. *M. glabra*, 10.124i ábra), virágaik nagyok, tölcséresek. Ez utóbbi összefügg azzal, hogy beporzóik sokfélék: nappal mindenféle rovarok és madarak, éjszaka szenderek és denevérek. Egy további faj nevéről a 10.40 cédula szól részletesen. A *Potaliae* kládon is vannak lágyszárúak, mint például a neotrópusi *Lisianthus* (32) és az abból kivált *Eustoma exaltatum* (10.124j ábra), amivel dísznövényként is találkozhatunk. Ide esik több fás szárú taxon is, amelyeket korábban a *Loganiaceae* linnéi család részének tekintettek. A dél-amerikai *Potalia* és az afrikai *Anthocleista* virágaiban a pártalebenyek száma 8–24, míg a csészeleveleké 4 marad, a termés pedig bogyó. A *Potalia* fajok sok tejnedvet fejlesztenek. Az *Anthocleista* különlegessége, hogy a fiatal fák levelei jóval nagyobbak, mint az idős fáké. Az *A. vogelii* (10.124k ábra) esetében 2,3 méteres, illetve 1 méteres hosszúságot mértek. Mindkét nemzetségben sok a gyógynövény. Kelet-Ázsia és a pacifikus szigetek a hazája a *Fagraea* fajoknak, közöttük a 40 m magasra is megnövő *F. fragrans*-nak. A *F. berteroana* (10.124l ábra) érdekessége, hogy hosszú, tölcséres virágai kezdetben fehérek, majd megsárgulnak.

**10.40 cédula: Botanika és a rock**

Ha a 10.36 cédulában már feltettük a kérdést, hogy a rockzene mit vett át a botanikából, akkor persze ennek a fordítottja is elképzelhető. Hol és milyen formában jelentkezik a rock a növénytanban? A válasz egyszerű: a névadásban. Erre már láttunk példát korábban is, meglehetősen kirívót, mégpedig nemzetséget (*Gaga*, 7.8 cédula). A tárnicsfélék között találjuk a következőt: a *Macrocarpaea dies-viridis* fajneve onnan származik, hogy felfedezői és leírói ecuadori utazásuk közben sokat hallgatták az amerikai Green Day együttes zenéjét. Ugyancsak zenehallgatás vezetett a *Dudleya hendrixii* (*Crassulaceae*) elnevezéséhez. Felfedezője Jimi Hendrix *Voodoo Child* nevű számát hallgatta éppen, amikor meglátta ezt az akkor még ismeretlen fajt a Californiai-félszigeten, Mexikóban. Ha másik fajnév nem is akad (nem találtam), kertészeti változatokra a nemesítők annál többször ragasztották kedvenc számaik címét, hiszen esetükben lazábbak a nevezéktani szabályok (*Dahlia* 'Foxy Lady' – Jimi Hendrix, *Asteraceae*; *Allium* 'Pinball Wizard' – The Who, *Allioideae*; *Sambucus* 'Instant Karma' – John Lennon, *Viburnaceae*; *Symphoricarpos* 'Proud Berry' – Creedence Clearwater Revival, *Caprifoliaceae*), vagy éppen egy albumét (*Hylocereus* 'Physical Graffiti' – Led Zeppelin, *Cactaceae*; *Euonymus* 'White Album' – The Beatles, *Celastraceae*). Zenekarra további példa a *Coreopsis* 'Jethro Tull', *Asteraceae*, amit a sugárvirágok fuvolára emlékeztető alakja egyértelműen megmagyaráz. Az állatrendszertanban lényegesen többször szerepelnek a rock képviselői, ami érthető, hiszen állatfajból (és zoológusból) sokkal több van, mint növényfajból (és botanikusból), lásd még: 246. old.

*Gelsemiaceae* (13). Kis csoport, 3 génusszal, széles körű (pántrópusi) elterjedéssel. Fák, cserjék és liánok. Levelek épek, átellenesek, virágaik csövesek, fehér, sárga vagy rózsaszín pártával, a termés tok vagy lependék. A *Gelsemium* két faja amerikai, egy pedig ázsiai.




**10.125 ábra a:** *Gelsemium elegans* (Hong-Kong, B. To, CC BY-Nc-SA), **b:** *Strychnos nux-vomica* (India, Dr. Adil A., CC BY-NC), **c:** *Logania albiflora* (New South Wales, meygels, CC BY-NC), **d:** *Antonia ovata* (Brazília, M. Mercadante, CC BY-NC-SA).

Dúsan virágzó, hosszan elnyúló kúszónövények, mint például a *G. elegans* (10.125a ábra). Sok (akár halálosan) mérgező alkaloidot termelnek, ami még a nektárból is kimutatható. Ennek hatását (ha van) a beporzó méhekre még nem ismerjük, de az általuk gyűjtött méz is igen veszélyes az emberre (lásd még 10.27 cédula).

*Loganiaceae* (sztrichninfafélék, 500). Többnyire fás szárúak, leveleik ép szélűek, átellenesek. Virágaik hasonlítanak az előző két csoportéhoz: 4–16 sziromból forrt párta, velük megegyező számú porzó. Termésük tok, csontár vagy bogyó. Az összes trópusi területen előfordulnak, legnagyobb sokféleségben Ausztráliában és Új-Kaledónián. A 15 génuszból a legnagyobb a *Strychnos* a maga 202 fásszárú fajával. A trópusi ázsiai *S. nux-vomica* (10.125b ábra) egy legfeljebb 20 m magas fa. Magja, és más részei is tartalmazzák a súlyosan mérgező sztrichnin nevű alkaloidát, dél-amerikai rokonai (pl. *S. toxifera*) pedig a nyílmérgek egyik fajtáját adják. A dél-afrikai *S. cocculoides* és még pár rokona ugyanakkor ehető, 10 cm-es átmérőjű, narancsszínű gyümölcsöt produkál. Több faj anyagcsereterméke, kivált kis mennyiségben, gyógyszerként használatos. Ilyen például a 20 méteres lián, a *S. wallichiana*. A *Logania* (23) fajok nagy része Ausztráliában honos, s akár díszcserjeként is számításba jön (10.125c ábra). A dél-amerikai *Antonia ovata* (10.125d ábra) ichthyotoxikus, azaz halakra nézve veszélyes. Az amazóniai indiánok régóta ismerik, és azt is tudják, hogy a mérgezett halakat az ember kockázat nélkül fogyaszthatja.

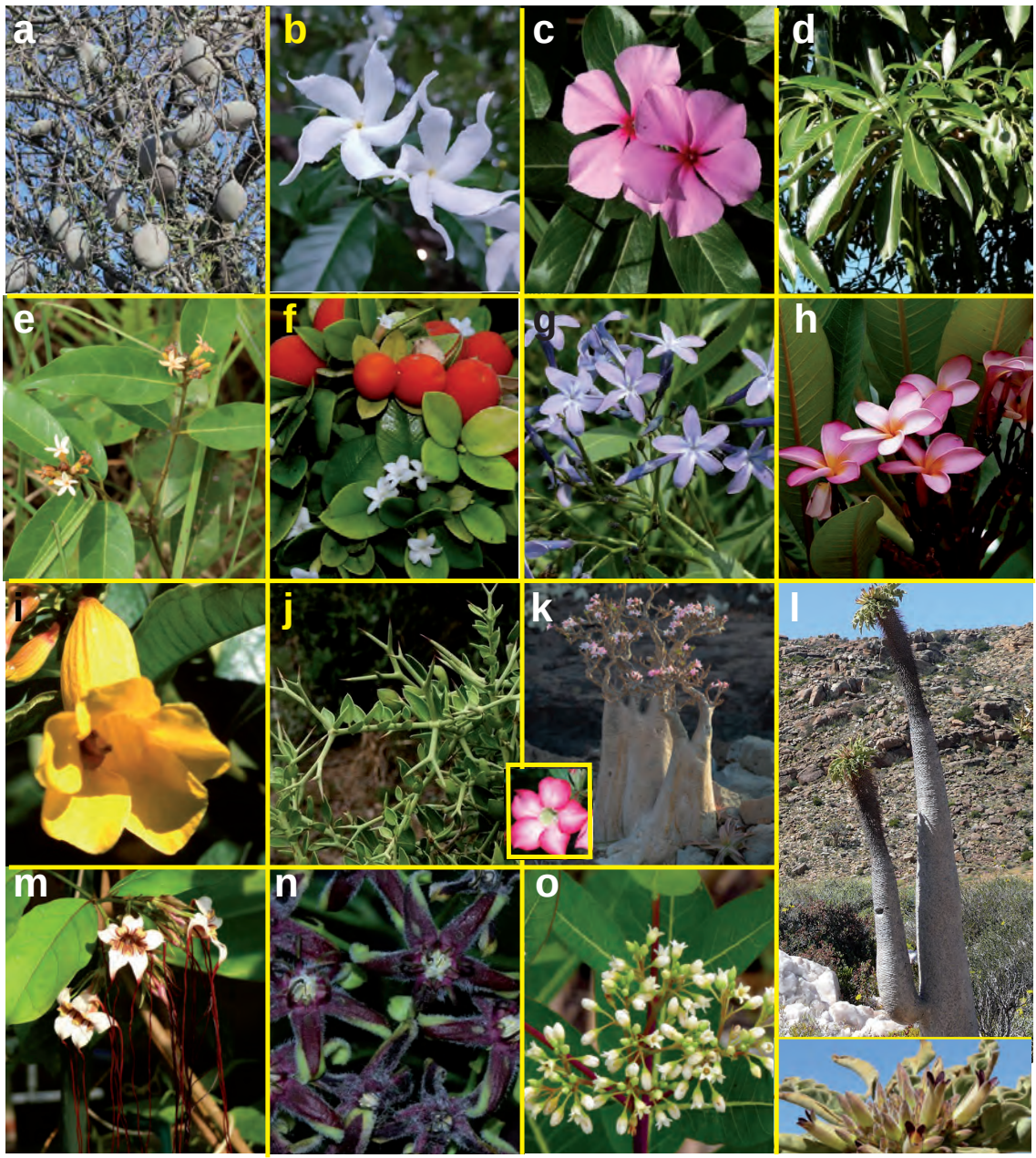
*Apocynaceae* (meténgfélék, 6710). Túlnyomó többségük trópusi-szubtrópusi lián vagy félcserje, de fatermetű és szukkulens képviselőik is bőven vannak. A mérsékelt övben, főleg az északi félgömbön, alárendelt a szerepük. Leveleik épek, átellenesek vagy örvösek. Általános a szinte minden esetben mérgező (színtelen, fehér, sárga vagy vörös) tejnedv, bár a benne levő alkaloidok kis mennyiségben gyógyhatásúak lehetnek. A virág pentamer, kétivarú, illatos, a párta általában kerék alakú, sokszor csavarodott, legalább az alján forrt, belül nektáriumokkal. A termőtáj sajátságosan módosult: a bibe duzzadt, ötoldalú, a viscin nevű ragadós alkaloidot termeli. A kládon sokféle megporzási mechanizmus és ezzel párhuzamosan változatos virágszerkezet evolválódott – e tekintetben az orchideákkal vetélkednek. Gyakoriak a sziromlevelekből, a porzókból vagy mindkettőből kialakuló függelékek, amelyek mellékpártát (koronát) alkotnak (*Asclepiadoideae*). Egyes génuszokban (például *Asclepias*) a bibe összenőtt az őt gyűrűszerűen körülvevő portokokkal (ginosztémium). A virágpor pollíniummá ragad össze. A pollíniumot a virágból távozó rovar a bibe váladékából képződött ragadós transzlátorral „húzza ki” a portokból (pl. *Periploca*) – ha ez nem sikerül, az állat el is pusztulhat. A változatos, botanikailag és kémiailag is izgalmas csoport osztályozása sokat változott a molekuláris módszereknek köszönhetően. Korábban két linnéi családban szerepeltek, de kiderült, hogy az *Asclepiadaceae* tökéletesen beágyazódik az *Apocynaceae*-be, parafiletikussá téve azt. Voltak próbálkozások ez utóbbi feldarabolására, de a parafiletikusság nem szűnt meg. Cole (2023) ábrája szerint legalább 14 fésűszerűen leágazó kládra bomlik, s majd csak azután következik a monokladisztikus *Asclepiadoideae*, ami gyakorlatilag azonos a hasonló nevű családdal. Cole 26 csoportot említ, az első kládok a rauvolfid, az utánuk következők pedig az apocynoid gyűjtőnevet viselik. A különbség közöttük elsősorban a termésben mutatkozik meg, a rauvolfid kládokon többnyire kevésmagvú csontár vagy bogyó, az apocynoid kládokon tüsző, sok, gyakran hosszú szőrös függelékeket viselő maggal. Utánuk a *Secamonoideae* ágazik le, majd a sort az *Asclepiadoideae* zárja. Az alábbi tárgyalásban a fenti sorrendet követjük. Az első rauvolfid kládokon fás növényeket találunk, ami azt jelzi, hogy valószínűleg a fás szár az ősi állapot. Az *Aspidosperma* (73) és rokonsági köre (+3 génuszban) neotrópusi, ez pedig amerikai eredetet sugall. Magas esőerdei fák, kemény fatesttel, amit az örökzöld *A. quebracho-blanco* fajneve (=fejszetörő) is jelez. Ennek ellenére, vagy éppen ezért, fáját sokféle célra felhasználják. Termése nagy méretű tüsző, benne szárnyas magokkal (10.126a ábra). Több faj kérge gyógyhatású anyagokat tartalmaz, az *A. ramiflorum* például a leishmaniasis ellen hatékony, és az lehet a malária ellen is. Az *Alstonia*-k (45) is ma-

gas fák, de másutt, a paleotrópusokon honosak. Felhasználási területük gyógyszertől bútorig terjed. A *Tabernaemontana* (126) életformája is fásszárú. Az idetartozó fajok elterjedése már szélesebb körű az előzőekénél, pántrópusiak. Alkaloidtartalmuk miatt ezek is gyógyhatásúak, ebből következően fontosak számos nép vallási szertartásaiban is. Az indokínai *T. divaricata* (10.126b ábra) egy villás elágazású cserje, vannak dupla pártás, erősen illatos kerti változatai is. Tejnedvéből 66-féle alkaloidot mutattak ki. Az eurázsiai *Vinca* (meténg, 7/2) növényei mérsékelt övi lágyszárúak vagy félcserjék. Szinte felesleges is megemlíteni, hogy gyógyhatásúak, alkaloidban az előzőeknél is gazdagabbak, kedvelt kerti talajtakarók, de egyes országokban özönnövénynek számítanak. Madagaszkár a hazája a *Catharanthus* (9) majdnem minden fajának, közülük a *C. roseus* (10.126c ábra) szinte már az összes melegebb éghajlatú vidéken meghonosodott. A *Rauvolfia* (75) paleotrópusi génusz, fái és cserjéi gazdagok gyógyhatású alkaloidokban. A *R. serpentina* hajtásaiból izolált reserpin Európában az 1950-es évek óta ismert vérnyomáscsökkentő szer. A *R. afra* (10.126d ábra) fáját is hasznosítják, nem is beszélve alkaloidjairól. Már a 19. században leírták, de fajneve mégis új – a magyarázatot lásd a 10.41 cédulában. A dél-amerikai *Hancornia speciosa* ízletes gyümölcsöt terem, kérgének tejnedve a múltban gumit szolgáltatott, ma inkább a medicinában való felhasználási lehetőségeit kutatják. Afrikában a *Landolphia* (66) cserjék és liánok adnak jó minőségű tejnedvet és gyümölcsöt, de – miután termesztésük nehezen oldható meg – jelentőségük minimális. Nem úgy a múltban: a *L. owariensis* (10.126e ábra) nevű lián és rokonai tejnedvéből készült gumiért Kongó lakosait durva kényszermunkára szorították a 19–20. század fordulóján. A helybelieknek iszonyú szenvedésükbe került a gyűjtés, a növény tejnedvét a bőrükre kenték, majd megszáradva letépték, súlyos sebeket okozva maguknak. Életével fizetett az, aki a megszabott napi adagot nem tudta teljesíteni. Több millió áldozata volt ennek a példátlan kegyetlenkedésnek. Délkelet-Ázsiától Új-Kaledóniáig és a Hawaii-szigetekig az *Alyxia* 117 faja honos, több gyógynövényként ismert a keleti kultúrákban. Az *A. ruscifolia* (10.126f ábra) Ausztráliában sokféle élőhelyen előfordul, így esőerdőkben vagy sziklakibúvásokon is. Érdekes a kék virágú *Amsonia* (16) fajok elterjedése, a többség észak-amerikai (főleg az USA területén), egy faj kelet-ázsiai és egy pedig a Mediterránban fordul elő. Ez az *A. orientalis* (10.126g ábra), a természetben erősen megritkult, Törökországtól nyugatra csak kertekben található meg. Lombja ősszel aranysárgára színeződik. Még inkább közismert díszcserje a neotrópusi *Plumeria* (19). Virágai illatanyagok tömkelegét árasztják magukból, ezzel kicsit becsapják a beporzó rovarokat, mert nektárt nem termelnek. Egymással átfedő sziromlebenyeik mindenféle színekben pom-

**10.41 cédula: Botanika a rasszizmus ellen**

Újonnan leírandó faj vagy génusz névadásakor eddig nem nagyon volt megkötve a taxonómusok keze. Kisebb jelentőségű nyelvtani előírások természetesen voltak/vannak, tautonímák (faj- és génusznév megegyezése) a növények esetében nem megengedettek, és persze kerülni kell a már használatban lévőket. Ezek betartása mellett szinte bárkiről és bármiről el lehetett nevezni a növényeket. Még akkor is, ha a név esetleg sértette egy népcsoport önérzetét, vagy más szempontból volt sokak számára kifogásolható. Tipikus példa a „caffra" (= hitetlen, arab) jelző, amely határozottan dehonesztáló az afrikai feketék számára, és rendkívül rossz emlékeket idéz fel bennük a gyarmati múltból. Linné és követői sem törődtek ezzel, vagy nem is voltak/lehettek teljesen tisztában a szó pejoratív jellegével, és sokszor ragasztották ezt a jelzőt afrikai növényekre (200-nál több fajnál a legutóbbi időkig érvényesen). A nómenklatúrai szabályzat szerint a prioritás szent dolog (bár nem mindig, lásd 9.12 cédula), s a nevek visszamenőleg még ilyen esetekben sem változtathatók meg. Nemrégiben azonban az erősen érintett Dél-Afrikai Köztársaságból kiindult egy kezdeményezés, hogy a „caffra" fajnevet mindenütt cseréljék le a semlegesebb, Afrikára földrajzilag utaló „afra" jelzőre. A javaslatot a madridi botanikai világkongresszuson 2024-ben vitatták meg és – az eddig meglehetősen merev hozzáállást megváltoztatva – el is fogadták azt! Igennel a bizottság tagjainak 60%-a szavazott, a többiek nem szavazata sem a rasszizmus elfogadását jelentette, hanem csupán „aggódást" a nevezéktani stabilitásért. Ma már tehát a *Rauvolfia afra* a helyes név csakúgy, mint a *Dovyalis afra* (559. oldal). A változás – be kell ismerni, kicsit orwelli módon – a múlt átírását is jelenti: például az *Erica afra* (10.99 ábra) mögött az L. rövidítés úgy jelenik meg a legfrissebb rendszertani összefoglalókban, mintha Linné maga adta volna eredetileg is ezt a nevet. Persze maradtak még vitatott esetek, például a *Hibbertia* génusz neve (448. oldal), ami G. Hibbert (1757–1837) angol politikusra, botanikai expedíciók bőkezű támogatójára emlékezik. A bőkezűség forrása azonban rabszolgatartás és -kereskedelem volt, aminek Hibbert fanatikus híve volt. Hasonlóan problematikus, bár kevéssé nyilvánvaló esetek még vannak bőven, s mivel nem lehet egészen pontosan meghúzni a határt az elfogadható és az elutasítandó között, a *Hibbertia* nevet egyelőre meghagyták. Az állattanban viszont meg van örökítve Hibbertnél jóval ismertebb személy is, aki biztosan ama határon túl van (az *Anophthalmus hitleri* nevű bogárra gondolok). Egyelőre azonban a zoológusok még ellenállnak a szabálymódosításnak. Szerintem az általuk hangoztatott érvelés, miszerint az emberek megítélése idővel megváltozhat („attitudes change in the future") ebben az esetben egyáltalán nem állja meg a helyét, s nekik is mihamarabb lépniük kellene.

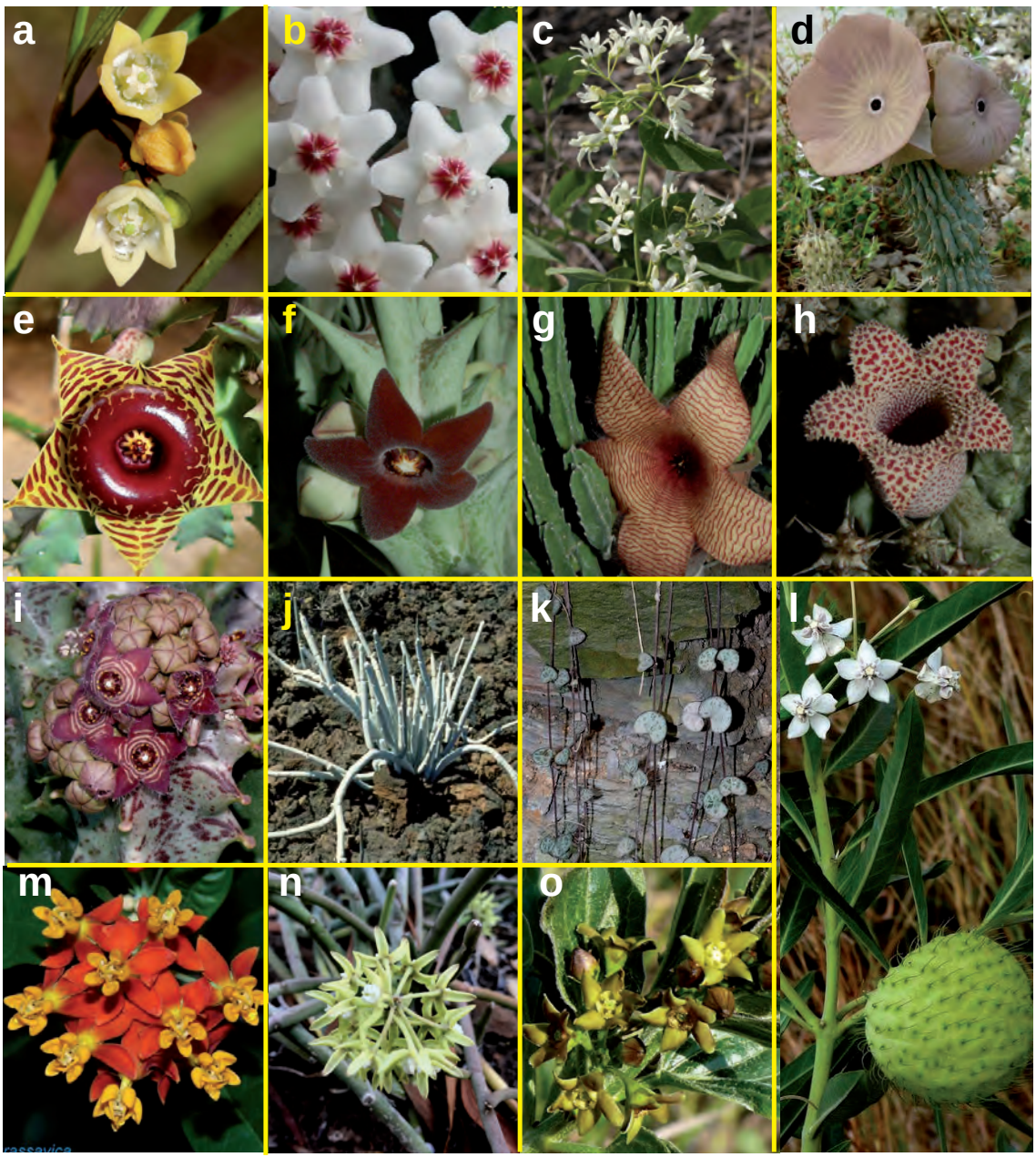
páznak (10.126h ábra). Vagy 10 faja Kuba bennszülöttje. A Csendes-óceán szigetein, ahova csak a 19. században vitték be, virágaiból nyakba akasztható füzéreket készítenek. Ázsiában is rendkívül népszerűvé vált, Indiában például megkülönböztetett szerepe van a gyászszertartásokban. Hasonlóan közismertek a sárga tölcséres virágú neotrópusi *Allamanda* (16, 10.126i ábra) fajok. Az *A. cathartica* több méter magasra megnövő cserje vagy kis fa, a trópusokon sokfelé meghonosodott. A rauvolfid kládok sorát a paleotrópusi *Carissa* (19) és az afrikai *Acokanthera* (5) párosa zárja le. A *Carissa* fajok sivatagi-félsivatagi cserjék és fák, némelyikük erős, villás elágazású tövisekkel és szúrós végű levelekkel (pl. *C. haematocarpa,* 10.126j ábra). Szilvaszerű terméseik fiatalon mérgezők, éretten viszont nem, egyébként a madarak nem ennék (és terjesz-




**10.126 ábra. a:** *Aspidosperma quebracho-blanco* (Argentína, R.G. Lencina, CC BY), **b:** *Tabernaemontana divaricata* (Thaiföld, La Blousse, CC BY-NC), **c:** *Catharanthus roseus,* **d:** *Rauvolfia afra* (Dél-Afrika), **e:** *Landolphia owariensis* (Gabon, bureaubenjamin, CC BY-NC), **f:** *Alyxia ruscifolia*, **g:** *Amsonia orientalis,* **h:** *Plumeria rubra*, **i:** *Allamanda schottii* (Brazília), **j:** *Carissa haematocarpa* (Dél-Afrika), **k:** *Adenium obesum* (Socotra, Jemen, M. Ross, CC BY-NC), **l:** *Pachypodium namaquanum* (Dél-Afrika), **m:** *Strophanthus preussii*, **n:** *Periploca graeca*, **o:** *Apocynum cannabinum* (Ontario, I. Whyte, CC0).

tenék). Az apocynoid kládokon is vannak európai fajok, melyek közül a *Nerium oleander* (leander) a legismertebb. A Mediterrántól Mianmarig honos, elsősorban vízfolyások mentén élő cserje. Mérgező, de mivel igen rossz ízű, a gerincesek nincsenek nagy veszélyben, míg egyes lepkék hernyói vidáman rágják leveleit. Szívglikozidjai miatt nevezetesek a hozzá közel álló *Adenium* (2) és *Strophanthus* (39) nemzetségek, Afrikából, az Arab-félszigetről, illetve az utóbbi Ázsiából is. A gerincesekre gyakorolt hatásukat az ember régóta ismeri (nyílméreg, halméreg). Az *A. obesum* egy pár méterre is megnövő, tömzsi (pachycaul) törzsű fa, pompás virágokkal. Népi nevei (sivatagi rózsa, kudu azálea, impala liliom) nem vallanak túl nagy fantáziára, persze egyik megnevezett génusszal sincs közelebbi rokonságban. A jemeni Socotra szigetén élő változatának van a legvastagabb törzse, 2,5 méteres átmérővel (10.126k ábra). A *Strophanthus* virágairól is nevezetes. Pártalebenyeik többféle színben pompáznak, csavarodott függeléket viselhetnek, ami akár 35 cm hosszú is lehet (10.126m ábra). A meghökkentő külsejű *Pachypodium*-ok (26) Madagaszkáron és Dél-Afrikában honosak, a szigetországban mintegy 20 fajjal, amelyek általában egy-egy hegy bennszülöttjei. Pozsgás törzsük vastag, csupasz vagy erős tövisek tömegeit viseli, magasságuk 8 cm-től 5 m-ig terjed (10.126l ábra). Váladékuk víztiszta. Élőhelyük nem feltétlenül sivatagi jellegű, de mindenképpen ki van téve egy hosszabb száraz évszaknak. A következő leágazáson találjuk a *Periploca* (16) génuszt, benne csavarodó szárral kapaszkodó cserjékkel. A *P. graeca* (görögtekercs, 10.126n ábra) a Balkántól Közel-Keletig honos, tejnedve mérgező, és virágillatát sem ajánlatos mélyen beszippantani. Tűrőképes faj, sokfelé meghonosodik és invázióssá válik. A névadó *Apocynum* nemzetségben egyes szerzők szerint mindössze két fajt találunk, illetve egy harmadikat is, a hibridjüket. Észak-amerikai évelők, s nemcsak kutyákat (mint a nevük sugallja) hanem más háziállatokat is megmérgezhetnek. Az *A. cannabinum* (10.126o ábra) szárának erős rostjaiból az indiánok különféle használati tárgyakat készítettek. Magja nem tartalmaz mérgező anyagokat, pirítva ehető. Másik használati területe a fitoremediáció: a környezetből ólmot képes felvenni és felhalmozni a szöveteiben, ezért szennyezett talaj megtisztítására is alkalmas. Korábban ebbe a génuszba sorolták a *Poacynum* (11) fajokat is, melyek Itáliától (*P. venetum*) a Balkánon és Szibérán át Japánig honosak. A neotrópusi *Mandevilla* (190) kúszónövényei színpompás tölcséres virágaikról híresek, de a kertészek nem elégedtek meg a vad formákkal, és számtalan hibridet is előállítottak. Többségük örökzöld, de a hűvösebb területeken élő *M. laxa* lombhullató. Az apocynoid csoportokat követi az óvilági *Secamonoideae*, melynek számos faja Madagaszkár, illetve Ausztrália bennszülöttje. Itt jelenik meg a korona, ami a későbbiekben általánossá válik, virágaik pedig kisebbek a fentieknél. A *Secamone* (149) génusz fajainak fele Madagaszkáron él (10.127a ábra). Az *Asclepiadoideae* is monokladisztikus. Idetartozik az 550 fajos paleotrópusi *Hoya* nemzetség, melyben elsősorban epifitonokat és liánokat találunk, a földbe gyökerező cserjés életforma viszonylag ritka. Leveleik örökzöldek, kissé pozsgásak. Virágzatuk ernyő vagy fürt, pártájuk húsos, viaszos megjelenésű, lebenyei a koronával váltakozva állanak (10.127b ábra). Európai rokona a szíves levelű *Cionura erecta* (10.127c ábra), melynek elterjedési területe a Balkán-félszigettől Afganisztánig húzódik. Egy belső klád (*Ceropegieae*) számos cserjét, liánt és pozsgás életformájú génuszt összesít. Kaktuszokra emlékeztet, így a konvergens evolúció szép példája a dél-afrikai-namíbiai-angolai-botswanai (fél)sivatagokban honos *Hoodia* (14). Levéltelenek, töviseik a száron sorakozó szemölcsökből vagy bordákról erednek. A *H. parviflora* virágai, a faj nevével ellentétben, meglehetős nagyok, 2 méteres termete pedig kiemeli a rokonai közül. A *H. gordonii* (10.127d ábra) csak fele akkora, dögszagú és hússzínű virágait ennek is legyek porozzák be. Egy téves elképzelés miatt, miszerint kivonata kiváló fogyasztószer, kissé megritkították állományait. Mint kiderült, egyes páciensek súlycsökkenése csupán egyéb, súlyosabb következmények járulékos tünete volt. Ugyancsak dögszagot árasztanak és pozsgásak, de nem tövisesek (legfeljebb fogacskásak) az Afrikában és az Arab-félszigeten élő *Huernia* (54, 10.127e ábra) és *Orbea* (55, 10.127f ábra) génuszok, csakúgy mint a Dél-Afrikára szorítkozó *Stapelia* (30, (10.127g ábra) növényei. Virágaik viszonylag nagyok, színesek és különleges mintázatúak. Belőlük vált le nemrégiben a dél-afrikai *Orbeanthus* (2) és a madagaszkári *Stapelianthus* (7, 10.127h ábra). Hozzájuk hasonló növény Európában is megjelenik, igaz, csak kevés mediterrán élőhelyen, mégpedig az *Apteranthes* (7) *europaea* (10.127i ábra). Az óvilág melegebb vidékein honosak a *Ceropegia* (450) fajok, amelyek morfológiailag is igen változatosak. Első látásra nem gondolnánk, hogy a lombhullató, néha igen csupasz *C. fusca* (10.127j ábra) és a szíves levelű, sziklákról lecsüngő *C. woodii* (10.127k ábra) ugyanabba a génuszba sorolható. Sok faj szabályosan csapdába ejti a beporzó rovarokat, amelyek a hosszú pártacsövön át jutnak be a virág belsejébe. A csalogató illatanyagok kémiai összetételét még kevéssé vizsgálták, de egy kínai faj esetében (*C. dolichophylla*) kiderült, hogy rovarok feromonjához hasonlóak. A növény ezzel csapja be a legyeket, amelyek egyébként pókok zsákmányát fosztogatják (azaz kleptoparaziták). A végső kládon van az *Asclepias* (210), Amerika és Afrika közös génusza. Különösen az USA-ban él sok fajuk, közülük egyet (*A. syriaca*, selyemkóró) Európába is betelepítettek. Elsősorban méhek porozzák be nektárban gazdag virágaikat, speciális ízzel gazdagítva a gyűjtött mézet (egyfajos mézet nehéz termelni belőlük).

Mint kiderült, a növény több kárt okoz, mint hasznot, agresszívan terjed, erősen megváltoztatva az eredeti vegetáció képét és összetételét. Hazájában ugyanakkor a „migráns” királylepke („monarch”, *Danaus plexippus*) hernyóinak legfontosabb tápnövénye. Nem vitatható, hogy dísznövényként is hatásos lehet, de erre a célra inkább más fajokat (pl. *A. curassavica*, 10.127m ábra) ajánlhatunk. A „syriaca” megtévesztő fajnevet Linné adta, nyilván rosszul volt megadva az általa ismert példány lelőhelye. Talán maga a szerző sem bánná a névváltoztatást, ami a szabályok szerint sajnos nem lehetséges (bár néha mégis, lásd a 10.41 cédulát). A közeli rokon *Gomphocarpus* (21) minden faja Afrikában honos, leginkább elterjedt a *G. fruticosus* (10.127l




**10.127 ábra. a:** *Secamone sparsiflora* (Madagaszkár, L. Casset, CC BY-NC), **b:** *Hoya carnosa*, **c:** *Cionura erecta* (Bulgária, F. Pühringe, CC BY-NC), **d:** *Hoodia gordonii* (Dél-Afrika), **e:** *Huernia zebrina* (Dél-Afrika, C. Fourie, CC BY-NC), **f:** *Orbea decaisneana* (id. Papp L.), **g:** *Stapelia gigantea* (id. Papp L.), **h:** *Stapelianthus decaryii* (id. Papp L.), **i:** *Apteranthes europaea,* **j:** *Ceropegia fusca* (Tenerife), **k:** *C. woodii*, **l:** *Gomphocarpus fruticosus* (Dél-Afrika), **m:** *Asclepias curassavica,* **n:** *Cynanchum viminale* (Dél-Afrika, M. Hatchuel, CC BY-NC), **o:** *Vincetoxicum pannonicum.*

ábra). Termésük nagyra felfújt, szőrös tüsző. Leveleiket az afrikai *Danaus* fajok hernyói fogyasztják. A *Cynanchum* (251) világszerte elterjedt a trópusi és a mérsékelt övben is. Többségük mérgező kúszónövény, néha levéltelen (*C. viminale,* 10.127n ábra). Nálunk is „megvolt" két fajuk, míg át nem kerültek a *Vincetoxicum* (méreggyilok, 280/2) nemzetségbe. Egyikük, a csak nálunk élő *V. pannonicum* tetraploid génállományú, két másik faj állandósult hibridje (10.127o ábra).

## *Boraginales (3492)*

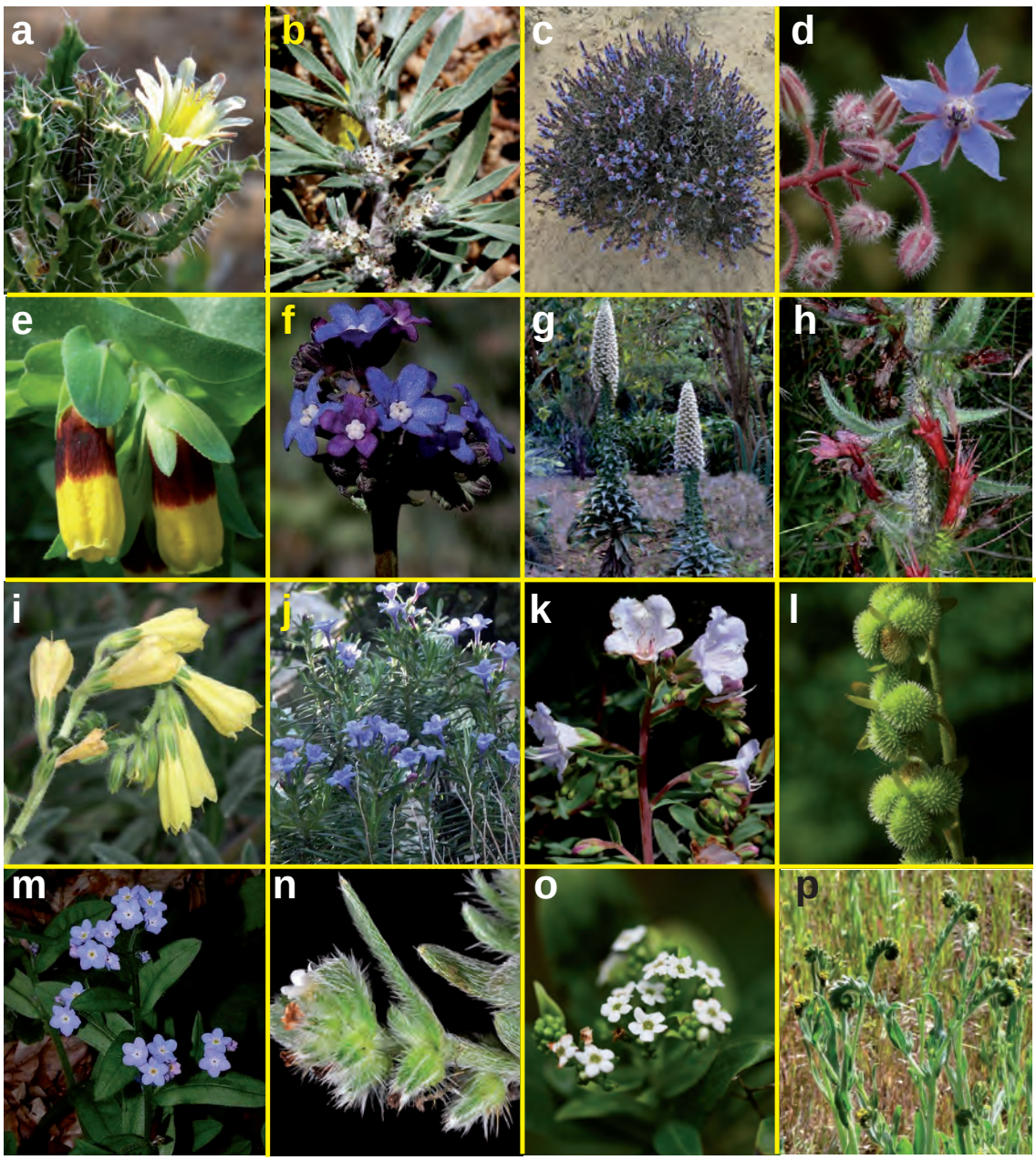
„Mostoha sorsú" csoport, már ami a molekuláris filogenetikai értékelések következményeit illeti. Helyzete a lamiid kládon belül elég sokáig bizonytalan volt, egy ideig a *Lamiales*-szel való testvércsoporti kapcsolata látszott egyértelműnek, Zuntini et al. (2024) szerint inkább a *Gnetianales* mellett van a helye (9.6 ábra). A linnéi osztályozásokban rangja is vitatott: az egész társaság egy nagy família, vagy 11 kisebb családból áll, ötben csupán egy-egy génusszal. A kladisztikában ilyesmin nem akadunk fenn, s a kizárólag ezzel a csoporttal foglalkozó „Boraginales Working Group" osztályozását is figyelembe véve a klád belső elágazásait a következőképpen nevezzük meg: {{*Codon* {*Wellstedia, Boraginaceae*}} {*Hydrophyllaceae* {*Namaceae* {*Heliotropiaceae* {*Lennoaceae, Ehretiaceae*} {*Hoplestigma* {*Coldenia, Cordia*}}}}}. Világszerte elterjedtek, jelentős fajszámmal a mérsékelt övben is. Főleg lágyszárúak, cserje, fa és lián viszonylag kevés van közöttük. Általános, bár nem kizárólagos jellegzetességük az erős szőrzet, ami inkább szúrós, mint selymes. Leveleik rendszerint épek, de szeldeltek és összetettek is lehetnek. A virág pentamer, általában aktinomorf, forrt szirmú, rendszerint kétivarú. A virágzat forgó vagy kunkor. A két termőlevélből fejlődő magház álválaszfalakkal négy részre tagolódhat. A makkocska, tok vagy csontártermés elterjesztésére számos módosulás alakult ki (például erősen ragadós függelékek).

*Codon* (2). Évelő, erőteljes, szúrós szőrű lágyszárúak, Dél-Afrikából és Namíbiából (10.128a ábra). Tölcséres pártájuk és csészéjük 10–12 lebenyre hasad, a csészelevelek szabadok. Porzóból is általában 12 van. Termésük tok. Szárazságtűrő, sivatagi vagy félsivatagi növények. Rengeteg nektárt termelnek, emiatt a helybeliek mézbokornak nevezik őket. Beporzóik hártyásszárnyúak, elsősorban méhek.

*Wellstedia* (6). DNy-Afrikában, Szomáliában (4 faj) és Socotra szigetén honos génusz, fajai diszjunkt elterjedésűek. Cserjeszerűek, rövid virágzataik két sorban fejlődnek az ágakon (10.128b ábra). Virágaik aprók, tetramerek, tokterméseik csak nedvesség hatására nyílnak fel (lásd még 10.4 cédula).

*Boraginaceae* (érdeslevelűek, 2000). Egyévesek vagy évelők, nagyon ritkán fásszárúak, főleg mérsékelt övi elterjedéssel. A bibeszál a termő aljából ered (gynobasic), magházuk két termőlevélből áll, négy, külön terjedő makkocskára esik szét. A virág pentamer, a párta és a csésze legalább a tövüknél forrt, néha zigomorf (pl. *Echium*). A párta színe sok fajnál megváltozik a beporzás után, a pH megváltozásának köszönhetően. Nemzetségeik száma kb. 120. Alapi helyzetben az *Echiochiloideae* található, benne két afrikai-mediterrán-ázsiai elterjedésű és egy amerikai génusszal. Félcserjék vagy lágyszárúak, virágaik enyhén zigomorfak, aprók. Az *Echiochilon* (16) Marokkótól Indiáig elterjedt sivatagi növényeket foglal magába (10.128c ábra). A többi érdeslevelű két nagy kládba sorolható: *Boraginoideae* és a *Cynoglossoideae*. Az első névadója a *Borago*, négy faja a Földközi-tenger vidékén honos, az ötödik (*B. officinalis*, 10.128d ábra) áreája a Kaukázusig húzódik. Egyéves növény, magja sok olajat tartalmaz. Ma főleg emiatt termesztik, ugyanakkor az európai kultúrában évezredek óta jelen van mint gyógy-, fűszer- és salátanövény, illetve egyes italok ízesítője. Gyógynövényeket találunk a *Symphytum* (nadálytő, 29/2) génuszban is, elsősorban a *S. officinale* számít annak, holott alkaloidjai jobban ártanak a májnak, mint amennyire más anyagai használnak teában vagy salátában a gyomornak. A *Pulmonaria* (tüdőfű, 20/4) neve is jelzi egykori fontosságát a tüdőbetegségek kezelésében, teakeverékekben ma is szerepel. Az *Alkanna* (67/1) viszonylag nagy nemzetség, sok faja él Kis-Ázsiában. Nálunk az egykori festőnövény, az *A. tinctoria* (báránypirosító) él csak, főleg az Alföldön. A *Cerinthe* (szeplőlapu, 6/1) azzal tűnik ki, hogy hajtásai kopaszak (10.128e ábra). A *Lithospermum* (85/1) és a *Buglossoides* (6/1) – mindkettő gyöngyköles – kőkemény, fehér vagy barna részterméseket produkál. A *Lithospermum* nemcsak óvilági, sok faja él Amerikában is. A legismertebb gyöngykölesünk amúgy már egy harmadik nemzetségben szerepel (*Aegonychon* [3] *purpureocaeruleum*). Az *Anchusa* (atracél, 29/4) diszjunkt elterjedésű, az északi félgömbön megvan Európától a Himalájáig, pár faja pedig Afrika déli részébe szakadt (10.128f ábra). Hasonlóan kettészakadt az áreája az *Echium* (kígyószisz, 70/2) génusznak. A makaronéziai szigetvilágban (pl. a Kanári-szigeteken) nagy termetű (<3 m), fásodó szárú fajai is vannak (10.128g ábra) – a lágyszárú ősöktől származó, szigeteken fásszárúvá diverzifikálódó taxonok újabb példájaként. A kígyószisz fajoknál előfordul a másodlagos pollenkínálat, ugyanis a virágpor először a portokon kialakuló szőrökre kerül. Ma már más génuszneve van a nálunk is honos piros kígyószisznek (*Pontechium maculatum*, 10.128h ábra), de hát korábban fajneve is volt tizenegy. További, Magyarország területén is képviselt nemzetségek a *Lycopsis* (farkasszem, 2/1) és a *Nonea* (apácavirág, 48/1). Az *Onosma* (vértő, 243/3) hatalmas, sok ázsiai fajt felvonultató génuszában van egyik büszkeségünk, a Jávorka Sándor által leírt *O. tornense*, amit a nemzetközi szakirodalom nem „ismer el". „Elfogadott" neve

*O. viridis* (10.128i ábra), és már nem szűk elterjedésű endemizmus, mert három országban is fellelhető. Az érdeslevelűek közül kikerülő kevés dísznövény egyike a *Brunnera* (3) *macrophylla*, Grúziából és Törökország északkeleti csücskéből származik. A mediterrán bennszülött génusza a *Glandora* (10.128j ábra), mind a nyolc faja a *Lithospermum*-ban kezdte. Dél-Afrika gazdag flórája nincs endemikus érdeslevelű nélkül, a *Lobostemon* 32 faja kivétel nélkül a fynbos növényzetben fordul elő (10.128k ábra). A *Cynoglossoideae* fajok döntően lágyszárúak, virágaik időnként egészen kicsinyek, termésükön többnyire kis horgokat (glochidiumokat) viselnek, így főképpen állatokkal terjednek. A *Cynoglossum* (ebnyelvűfű, 68/2, 10.128l ábra) óvilági taxon. Nevét onnan nyerte, hogy szürkés levele kutyák nyelvére emlékeztet, és régen – fura logikával – ha-



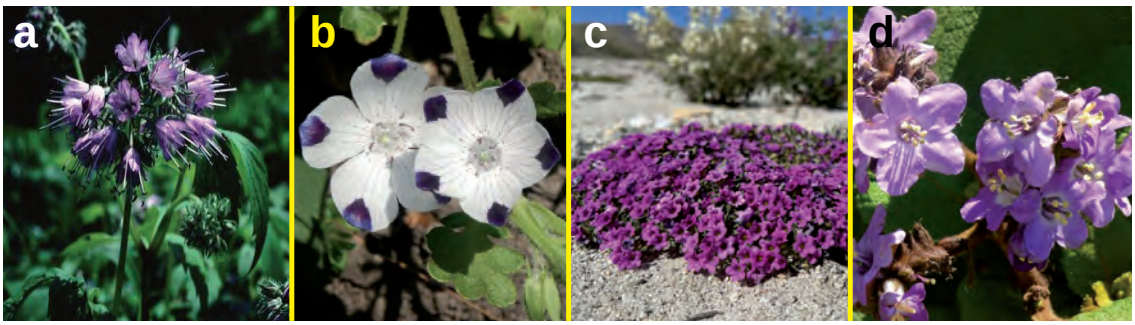

**10.128 ábra a:** *Codon royenii* (Dél-Afrika, K. Murray, CC BY), **b:** *Wellstedia dinteri* (Namíbia, ugor, CC BY-NC), **c:** *Echiochilon fruticosum* (Líbia, A. Abdulkarim, CC BY-NC), **d:** *Borago officinalis,* **e:** *Cerinthe major* (Itália), **f:** *Anchusa capensis* (Dél-Afrika), **g:** *Echium simplex* (Tenerife), **h:** *Pontechium maculatum,* **i:** *Onosma viridis* (Szlovákia), **j:** *Glandora rosmarinifolia* (Itália), **k:** *Lobostemon glaucophyllus* (Dél-Afrika), **l:** *Cynoglossum montanum* (=*hungaricum*), **m:** *Myosotis sylvatica,* **n:** *Cryptantha leiocarpa* (Oregon, G. Carr, CC BY-NC), **o:** *Selkirkia berteroi* (Chile, F. Saboureau, CC BY), **p:** *Amsinckia menziesii.*

tásosnak vélték harapás ellen. A *C. officinale* fajneve utal arra, hogy ezenkívül lehet valódi gyógyhatása is, bár ezt tudományosan még nem sikerült megerősíteni. Európától Ázsián át Új-Zélandig nyúlik a *Myosotis* (nefelejcs, 156/10) elterjedési területe. Egyévesek vagy évelők, tipikusan halványkék virágokkal. Élőhelyben kevéssé válogatnak, eljutnak a magashegyi zónába is. Számos fajuk népszerű dísznövény, a *M. sylvatica*-nak (10.128m ábra) kultúrváltozatai is vannak. Idetartozik még a *Lappula* (koldustetű, 82/4), valamint a *Memoremea scorpiodes* (békaszem, új génuszban) és az *Asperugo procumbens* (magiszák). A *Cryptantha* (111, 10.128n ábra) Észak-Amerika nyugati felén és Dél-Amerikában terjedt el, de közepütt hiányzik. A kaliforniai *C. clevelandii* virágporszeme mindössze pár µm, és ezzel valószínűleg csúcstartó a virágos növények körében. A *Selkirkia* dél-amerikai génusz, négy faja közül az egyik (*S. berteroi,* 10.128o ábra) csak Robinson Crusoe (azaz A. Selkirk, 1676-1721, lásd még *Robinsonia*, 588. old.) ideiglenes lakhelyén, a Juan Fernandez-szigeteken honos (ahol a növényfajok 60%-a endemikus). Az *Amsinckia* (14) is amerikai nemzetség, benne az *A. menziesii* (10.128p ábra) tartja valószínűleg a szinonímaszám-rekordot (a World Plants 156-ot sorol fel). Ennek egyik oka a faj változatos morfológiája.

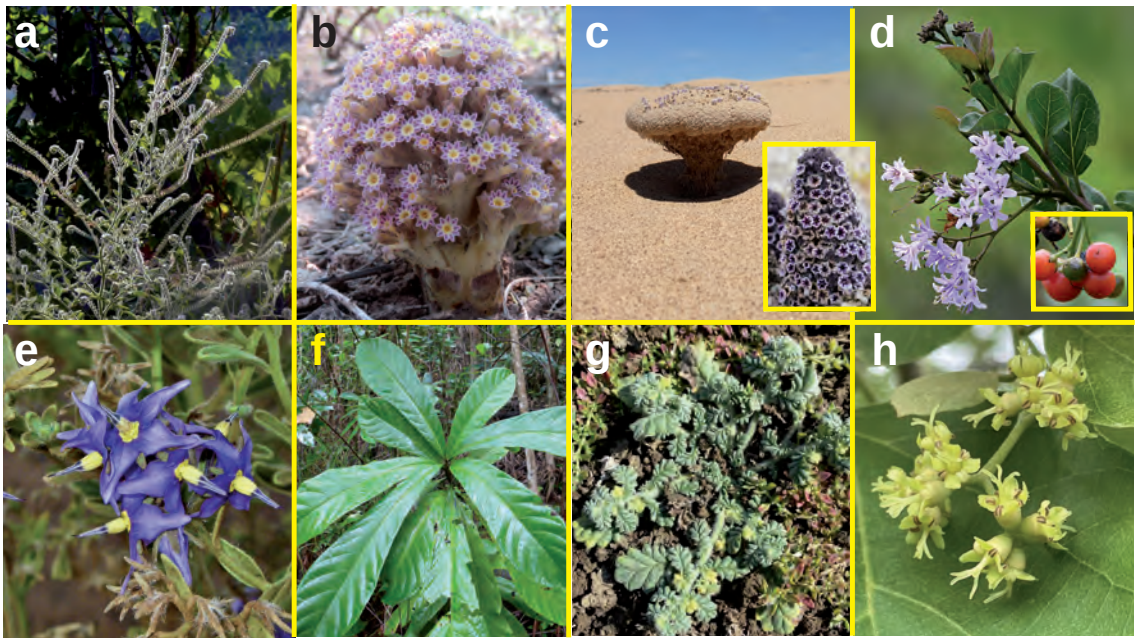
*Hydrophyllaceae* (320). Hazájuk É-Amerika, valamint D-Amerika nyugati része (vagyis az Andok). Az előző csoporthoz hasonlatosak, kivétel nélkül lágyszárúak. Leveleik nemcsak épek, hanem osztottak vagy szárnyaltak is lehetnek, az érdeslevelűeknél lágyabbak (a név is erre utal). A szőrzet nem általános, de ha van, akkor erőteljes. A feltűnő virágot rovarok porozzák be, mint például a méhek „legeltetésére" nálunk is termesztett *Phacelia* (mézontófű, 203) esetében. Leginkább vonzó az egyéves *Ph. tanacetifolia*, de vigyázni kell vele, mert a beporzók a többi növényről akár „el is feledkezhetnek" miatta. Termésük 2–4 részre széteső tok. A *Hydrophyllum* (10) kizárólag észak-amerikai, a *H. virginianum* (10.129a ábra) gyógynövénynek számít. A *Nemophila* (13) virágai viszonylag nagyok, többféle színűek vagy foltosak (10.129b ábra).

*Namaceae* (65). Az előzőből választották le az idetartozó 5 génuszt, így megszűnt annak parafiletikussága. Amúgy igen hasonlóak egymáshoz, kivéve a fás szárat. Elterjedési területük főleg É-Amerika délnyugati része. A karibi térségben is általánosan elterjedt *Nama* (50) *jamaicense* leveleit Argentínában dohánypotlónak használják, míg Mexikóban rákellenes hatást tulajdonítanak neki. A *N. sandwicense* igencsak kilóg a többiek közül, ugyanis a Hawaii-szigeteken honos. A *N. demissa* (10.129c ábra) pár cm-es sivatagi egyéves, (a ritka) eső után bíbor színnel borítja be a tájat például a Mojave-sivatagban. Trópusi területeken honos a másik végletet képviselő *Wigandia* (6). Nagy levelű, 6 méteres magasságot is meghaladó fák, fullánkszerű szőrökkel (trichómákkal) felfegyverezve (pl. *W. urens*, 10.129d ábra).

*Heliotropiaceae* (kunkorfélék, 520). Korábban biztos helyük volt a *Boraginaceae*-n belül, mostanra kicsit távolabbra kerültek tőle a kladogramon. Morfológiailag nagyon hasonlóak hozzájuk, de például a bibeszál a termő tetejéről ered. Öt nemzetségük van, a legnagyobb a *Heliotropium* (240/2) világszerte megtalálható, de leginkább az óvilági szárazabb területekre jellemző. Igazi megtestesítője a kunkor virágzatnak (10.130a ábra). A génusz neve onnan ered, hogy – egyes fajaik – virágzatukkal a nap felé fordulnak. A trópusi amerikai *H. arborescens* rövid életű cserje, liláskék, vanília-illatú virágai hamar népszerűvé tették a kertészek körében. Kevéssé kedvelik Ausztráliában, ahol elvadult, és a legtöbb kárt okozó inváziós növénnyé vált. A *H. velutinum* (egykoron *Tournefortia argentea*) magas, 12 méteres fa, az indopacifikus régió tengerpartjainak jellegzetes növénye. A pántrópusi, de főleg újvilági *Tournefortia* génuszban mindenesetre maradt még 68 faj, főleg fásszárúak. 1703-ban C. Plumier a *Pittonia* nevet javasolta neki, a nemzetség kategóriáját bevezető J. Pitton de Tournefort (1656–1708) tiszteletére, de Linné inkább az ismertebb Tournefort mellett döntött. A trópusi területek, főleg Amerika és Ausztrália génusza az *Euploca* (172) fajai között C4-es fotoszintézisűek, és mindenféle átmeneti formák is megtalálhatók.




**10.129 ábra a:** *Hydrophyllum virginianum* (Ontario), **b:** *Nemophila maculata*, **c:** *Nama demissa* (California, smfang, CC BY-NC), **d:** *Wigandia urens*.




**10.130 ábra a:** *Heliotropium hirsutissimum* (Törökország), **b:** *Lennoa madreporoides* (Mexikó, comuneroschilac, CC BY-NC), **c:** *Pholisma sonorae* (California, F. Melgert/C. Hoegen, kis kép: *P. arenaria*, J. Santore, CC BY-NC), **d:** *Ehretia rigida* (Dél-Afrika, M. Delport, CC BY-NC), **e:** *Halgania solanacea* (Ny-Ausztrália, J. Eichler, CC BY-NC), **f:** *Hoplestigma klaineanum* (Libéria, C. Jongkind, CC BY-NC), **g:** *Coldenia procumbens* (Indonézia, K. Khamhaengwong, CC BY), **h:** *Cordia dichotoma* (Tajvan, wulp, CC BY-NC).

*Lennoaceae* (4). Klorofill nélküli, bizarr külsejű évelő gyökérparaziták, 4–10-es alapszámú virágokkal. A Mexikótól Venezuelaig elterjedt *Lennoa madreporoides* (10.130b ábra) főleg a fészkes *Tithonia* fajokon élősködik, s csak a virágai árulják el (többé-kevésbé) az érdeslevelűekkel való rokonságát. Hasonló életformájú, cserjéken élősködő a másik génusz, a *Pholisma* mindhárom faja. A *P. sonorae* (10.130c ábra) húsos hajtása kiemelkedik a homokos talajból, gombára emlékeztető „kalapján" sorakoznak a virágok. Egy másik fajt a helybeliek sivatagi karácsonyfának neveznek – ez első hallásra furcsa, de a virágzó, kúpos hajtást látva már érthető elnevezés (10.130c ábra)!

*Ehretiaceae* (200). Trópusi elterjedésű, rostos kérgű fásszárúak, hat génuszban. Virágzatuk bogas, virágaik általában fehérek vagy lilásak, öt pártalebennyel, csontáras termésüket maradó csésze övezi. Az *Ehretia* (68) több faja gyógynövény. A dél-afrikai *E. rigida* (10.130d ábra) egy maximum 5 méteres fa, virágai erősen illatosak, termése zöld színből pirosra, majd feketére vált. A *Halgania* (16) Ausztrália endemikus nemzetsége. Virágaikat az 5-ös szám jellemzi, a portokokat kis szőrök kúppá fogják össze (10.130e ábra), így erősen emlékeztetnek a *Solanum* virágaira.

*Hoplestigma* (2). Két faja Nyugat-Afrikában, Kameruntól Libériáig honos. Lombhullató fák, nagy méretű levelekkel. Pártájuk 11–15 lebenyes, a bibeszál erősen elágazó, nagy bibékkel. A *H. klaineanum* (10.130f ábra) magas, akár 25 métert is elérő fa, épületfának használják.

*Coldenia* (1). A *C. procumbens* (10.130g ábra) paleotrópusi egyéves, földre terülő növény, járulékos gyökerekkel, tetramer virágokkal. Emberemlékezet óta gyógynövénynek tekintik, hatásosnak tartják számos betegség ellen.

*Cordia* (372). A fent említett szakértői csoport molekuláris alapon egy nagy génuszba vonja össze az összes fajt, míg más osztályozások szerint két nemzetség különíthető el, a *Cordia* (230) és a *Varronia* (142). Ez utóbbi mellett szólnak a porzókban mutatkozó különbségek (pártacsőben maradó vs kiemelkedő), a magasabb vs alacsonyabb termet és a virágzat eltérései (bogas vs fejecske). Elterjedésük pántrópusi. Sokuknak van illatos és mutatós virága, így kertekben is megjelennek. Másoknak a fája értékes, ami hangszertől bútorig sok mindenre alkalmas. A harmadik csoport ehető gyümölcse miatt fontos. Erre példa a közepes magasságú, ázsiai *C. dichotoma* (10.130h ábra), melynek termése – az *Ehretia*-hoz hasonlóan – éréssel feketedik, a termés húsa pedig ragadóssá válik.

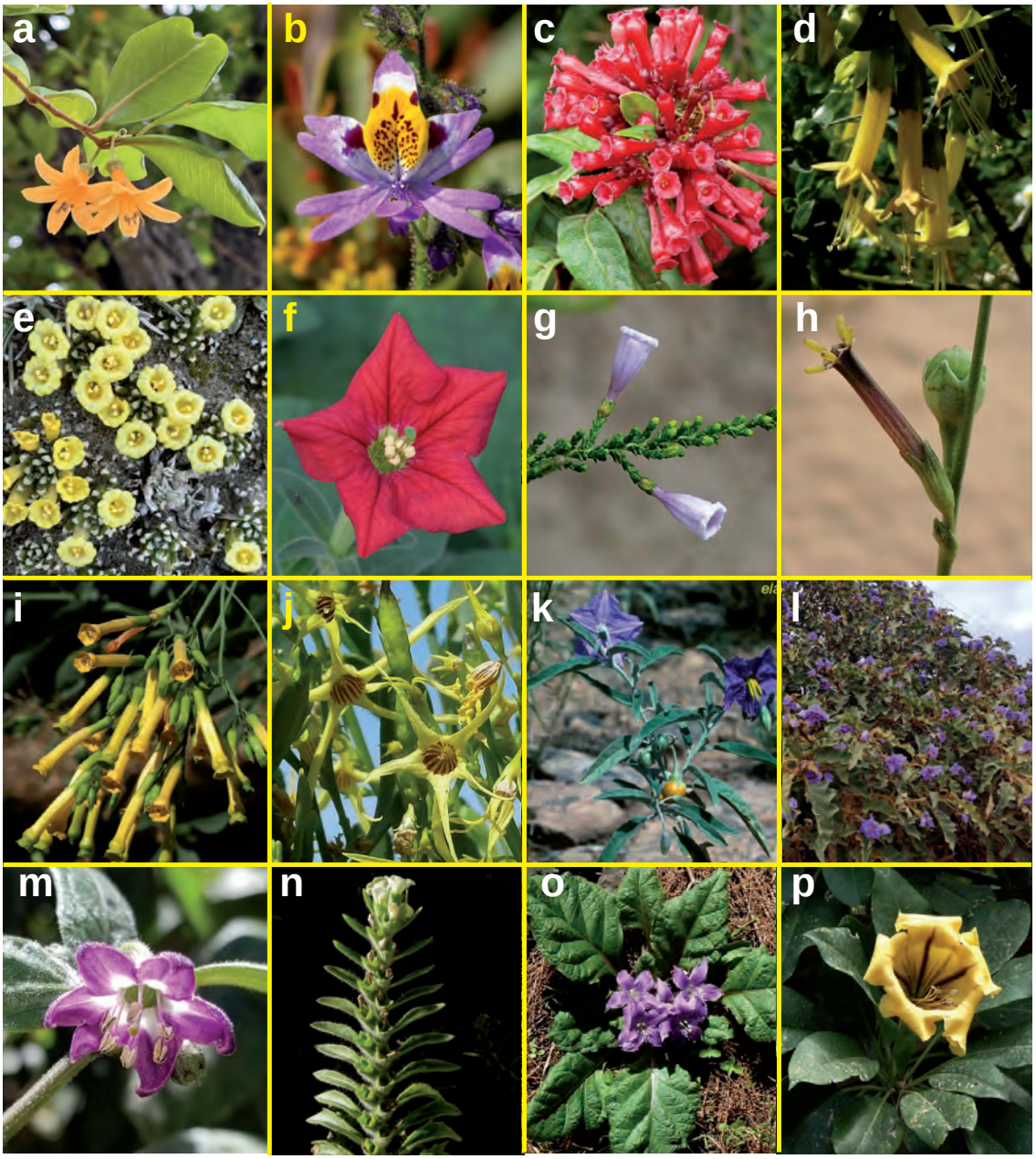
## *Solanales (4819)*

Világszerte elterjedt csoport; a fajok döntő többsége lágyszárú, cserje és lián nem sok van, fa még kevesebb. A virág sugaras, forrt szirmú, a pártára nőtt, többé-kevésbé egyenlőtlen hosszúságú porzókkal, 2

termőlevéllel, a termésen maradó csészével. A levelek állása – a *Lamiales*-szel ellentétben – többnyire szórt. Sok sajátság köti őket össze, például az iridoidokat felváltó alkaloidok jelenléte, a bikollaterális nyaláb és a kloroplasztisz-DNS tulajdonságai. Ugyanakkor a sejtmagban kódolt gének alapján a {*Gentianales, Boraginales*} testvércsoportja (9.6 ábra). A *Solanales* kladogramja: {{*Solanaceae, Convolvulaceae*}} {*Montiniaceae* {*Sphenoclea, Hydrolea*}}.

*Solanaceae* (burgonyafélék, 2900). Főleg az újvilági trópusokon van sok fajuk, ami ottani eredetet sugall, de minden kontinensen jelen vannak, az Antarktiszt kivéve. A lágyszárútól a fásig mindenféle életforma előfordul, közöttük vannak a *Solanales* legtermetesebb fái is. Leveleik nyelesek, épek vagy összetettek. Hajtásaik nem tartalmaznak semmiféle tejnedvet, alkaloidokat viszont igen, komoly védelmet nyújtva a herbivórok ellen. Virágaik általában kétivarúak, de az egyivarúság is előfordul. Csésze- és sziromleveleik száma rendszerint 5, mindkét kör forrt. A párta kerék, harang vagy tölcsér alakú, de a burgonyaféléken belül több vonalon is kialakult a zigomorfia. Porzó 4–5 vagy ezek sokszorosa. A virágban nektárkorong található, így érthető, hogy a rovarbeporzás általános. A termés bogyó, tok vagy csontár. A fenti leírástól vannak eltérések, így a csoport morfológiai változatossága igen nagy. A tradicionális és a molekuláris alapokon készített osztályozások egyáltalán nem egyeznek, és a plasztisz-, illetve sejtmaggenom sem ad azonos eredményt. Itt egy friss, tisztán kladisztikai szempontokat figyelembe vevő konszenzusosztályozást veszünk alapul (Deanna et al. 2025), amelyben 36 kládot írnak le a PhyloCode szerint. Ahogy már megszokhattuk más csoportoknál, a kladogram erősen fésűs szerkezetű, s minden részletére itt nem térhetünk ki. A tárgyalás alapja a következő csoportosítás: {*Goetzeoideae* {*Duckeodendron* {*Schizanthus* {*Cestroideae, Benthamielleae*} {*Petunieae* {*Schwenckieae* {*Nicotianoideae, Solanoideae*}}}}}}. Megjegyzendő, hogy az első három helyen még erősen bizonytalan a sorrend, a *Schizanthus* is elképzelhető a többiek egyedüli testvéreként. Ha a fenti sorrend a valós, akkor azt feltételezhetjük, hogy az ősök fásszárúak voltak, majd a gyors szétsugárzás során lágy szárúvá váltak, de másodlagosan később visszanyerték ezt a pleziomorf sajátságot (pl. a *Solanum*-ban). Az első leágazásokon lévő taxonokat egyenes vagy gyengén ívelt embrió, gömbded mag és toktermés jellemzi (például *Petunia*). A leginkább leszármaztatott csoport a *Solanoideae*, ahol ívelt embrió, lapos mag és – igazi apomorfiaként – bogyótermés található. A *Goetzea* (2, 10.131a ábra) és rokonsági körében nagy és ép levelű, magános/kettős virágú fásszárúakat találunk; a karibi térségben és ettől távol, Madagaszkáron honosak. A *Duckeodendron* egyetlen faja Amazóniában élő, nagy termetű örökzöld fa. A lágyszárú *Schizanthus* (14) virágai erősen zigomorfak, hasogatott-kicsípett szirmaik többféle színűek és látványosak (10.131b ábra). Az orchideákra abban is emlékeztetnek, hogy 180°-os elfordulás is megfigyelhető náluk. Fertilis porzó csak 2 van, a másik három staminódiummá redukálódott. Chilében és Argentínában honosak. A *Cestrum* (209) neotrópusi nemzetség; pár méteres cserjék, tömötten álló illatos virágokkal, többnyire örökzöld levelekkel. Számos fajt kertekben művelnek, van közöttük mérgező és hallucinogén hatású is. A legismertebb a *C. elegans* (10.131c ábra), amely – nem egyedüli esetként – dísznövényből sokfelé inváziós fajjá vált. Kevesebb virágáról és hosszan kiálló porzóiról ismert közeli rokona, a *Vestia foetida* (10.131d ábra) szintén Chiléből. Erősen mérgező, kellemetlen szagú cserje. A *Benthamiella* (12) fajok alacsony növésű párnanövények Patagónia hideg, fátlan vidékeiről (10.131e ábra). A *Petunia* (17) közismert képviselője egy kerti hibrid, a *P.* ×*atkinsiana*, szülei a *P. axillaris* és *integrifolia* Dél-Amerikából. Hosszú pártacsövű, tölcséres egyévesek – mármint nálunk, mert eredeti élőhelyükön inkább évelők. Beporzóik között kolibrik is vannak, mégpedig a rendkívül ritka brazíliai *P. exserta* (10.131f ábra) piros virágain. A *Fabiana* (16) fajok erikoid növények (apró, tűszerű levelek, kicsiny virág, 10.131g ábra), az Andok magasabban fekvő, viszonylag száraz klímájú részein élnek. Gyulladáscsökkentő és egyéb jótékony hatásaikat az ember régóta ismeri, legtöbbjüket friss kutatások is igazolták. A *Brunfelsia* (49) nagy virágait erős kontraszt, a szűk pártacső jellemzi. Erdei, pár méteres cserjék vagy ritkán liánok. Dísznövénynek inkább alkalmasak, mint gyógynövénynek. A *Schwenckia* (21) is neotrópusi nemzetség, egy újabb virágformát testesít meg: a párta szinte csak csőből áll, a lebenyek kevéssé feltűnőek. A *S. americana* virágain a lebenyeknél nagyobb, bunkószerű függelékek vannak (10.131h ábra). Ezek olajos termékei a beporzó rovarokat vonzzák, a nektár viszont mélyen a virág belsejében termelődik. A *Nicotianoideae* klád fajai már szélesebb elterjedésűek, nemcsak Amerikában, hanem a paleotrópusi és mérsékelt övben is megvannak. Több dísznövény (pl. a fás termetű *N. glauca,* 10.131i ábra) mellett, a *Nicotiana* (105) génuszban találjuk az elsőt a fontos *Solanales* haszonnövények sorában, a dohányt (*N. tabacum*). Nemcsak elfüstölésre, hanem gyógynövényként és rovarirtóként is használják sokfelé, de persze biztos, hogy hasznot nem mindenkinek hoz. A karibi térségből származó, valószínűleg hibrid eredetű, egyéves kultúrnövény. A magon kívül minden része tartalmaz nikotint. Éves világtermelése feltűnően eredményes, 6 millió tonna körül van. Az *Anthocercis* (10) nemzetségnek már nincs köze Dél-Amerikához, mert Ausztrália endemizmusa. Cserjék, virágaik viszonylag nagyok, erőteljes és hosszú pártalebenyekkel (10.131j ábra). A kládon egyedülálló módon erősen mirigyszőrösek. A *Solanoideae* igen nagy fajszámú burgonyaféle klád, melynek belső szerkezetét nem részletezzük.

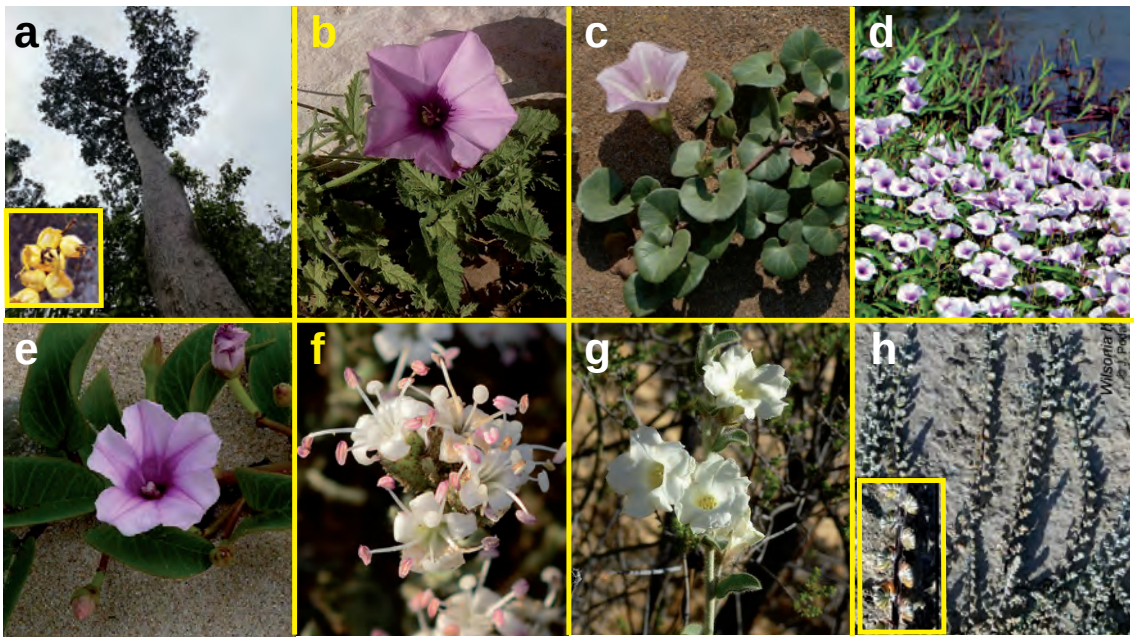
A fajgazdagságért a világszerte elterjedt *Solanum* (többek között: csucsor, 1230/4) a „felelős” igazán. Elsődleges géncentruma neotrópusi (900 faj), míg Afrika (50) és Ausztrália (110) is bőven rendelkezik endemizmusokkal. Növekedési formáik az egyévesektől a liánokon át a fatermetűekig terjednek, sokszor erősen tövisesek, tölcséres virágaikat tekintve meglehetősen egységesek. A génusz finomabb taxonómiája nem egyszerű (és távolról sem tisztázott), annyi biztos, hogy egykoron külön kezelt nemzetségek bevonása nélkül nem lenne monokladisztikus. Több faj termése (*S. lycopersicum* – paradicsom, *S. melongena* – padlizsán) vagy gumója (*S. tuberosum* – burgonya) évezredek óta nagy jelentőségű az ember táplálkozásában. A paradi-




**10.131 ábra a:** *Goetzea elegans* (Puerto Rico, I.M. Costas, CC BY-NC), **b:** *Schizanthus porrigens* (Chile, N.V. Merino, CC BY-SA), **c:** *Cestrum elegans*, **d:** *Vestia foetida*, **e:** *Benthamiella patagonica* (Argentína, D. Hämmerli, CC BY-NC), **f:** *Petunia exserta* (S. Zona, CC BY 2.0), **g:** *Fabiana imbricata*, **h:** *Schwenckia americana* (Brazília, L.C. Marinho, CC BY-NC), **i:** *Nicotiana glauca*, **j:** *Anthocercis littoria* (Ny-Ausztrália), **k:** *Solanum elaegnifolium* (Arizona), **l:** *S. crinitum* (Brazília, W. Nogueira, CC BY-NC), **m:** *Capsicum pubescens* (Kolumbia, AwadNeme, CC BY-NC), **n:** *Hyoscyamus albus* (Itália), **o:** *Mandragora officinalis* (Szicília), **p:** *Solandra maxima*.

csom és a burgonya őshazája Dél-Amerika, a padlizsán indokínai eredetű, közeli rokonai ma is vadon élnek mindegyiknek. Gyógynövényként sok faj számításba jön, a közönséges *S. nigrum* is. Mások széles elterjedésűek, meglehetősen igénytelenek, és könnyen inváziossá válnak (pl. a szívós, mélyen gyökerező *S. elaeagnifolium*, 10.131k ábra). A *S. torvum* beleesik mindhárom kategóriába: termése ehető, alkaloidjai gyógyhatásúak, és sokfelé özönnövényként terjed. Egyes fajok magas, akár 12 méteres fává nőnek, de legfeljebb 4–5 évig élnek (*S. crinitum*, 10.131l ábra). Ne feledkezzünk meg persze a *Capsicum* (paprika, 43) nemzetségről se, melynek számos faját termesztik a nem mérgező, de sokszor méregerős, felfújt bogyótermésért. Legfontosabb a részben „magyarrá" vált *C. annuum*, de ízesítőként számításba jön az amazóniai (és nem kínai) *C. chinense* és a *C. frutescens* is, amelyek több nagyságrenddel erősebbek a hazainál. Kevéssé ismert az erősen szőrös hajtású *C. pubescens* (10.131m ábra), ami már régóta benne van a dél-amerikaiak fűszerkínálatában, de pontos eredete nem ismert. A Galápagos-szigeteknek megvan a maga bennszülött paprikája: a *C. galapagoense* egy alacsony, bársonyos szőrzetű, fehér virágú félcserje. Azon kevesek szerint, akik megkóstolhatták, ennek is erősen csípős a bogyótermése. A nagy alkaloidtartalom következtében rendkívül mérgező az eurázsiai-észak-afrikai *Atropa* (nadragulya, 5/1), a *Hyoscyamus* (beléndek, 33/1, 10.131n ábra), a *Scopolia* (farkasbogyó, 2/1), valamint az amerikai eredetű és nálunk is meghonosodott *Datura* (maszlag, 13/1). Hasonló hatású a *Mandragora* (3) *officinarum* (10.131o ábra), ami a mediterrán kultúrákban inkább rituális okokból vált fontossá, ugyanis gyökérzete – némi fantáziával – az emberi testre emlékeztet. A perui eredetű *Nicandra* (3) egyik faja, az egyéves *N. physalodes* (szilkesark) mérgező és gyógyhatású anyagokban bővelkedik, világszerte terjedő gyom- s egyben dísznövény, mely utóbbit a felfújódó csészéje és dekoratív virága indokol. Ugyancsak perui a *Physalis* (87) *peruviana*, melynek felfújt csészéjében ehető bogyótermés fejlődik. Nemzetségének minden faja amerikai, és földrajzilag és molekulárisan sem illeszkedik bele az eurázsiai *Alkekengi officinarum* (zsidócseresznye), melynek csészéje éréskor narancsvörös színt vesz fel. A perzsa-arab eredetű génusznév korántsem a modern vizsgálatok eredményeképpen ragadt a növényre. Linné ugyan 1753-ban még a *Physalis* génuszban jegyezte, de egy évre rá P. Miller a Kertészeti Szótárába inkább a latinban már rögzült régi nevet vette fel – s ez került most újra elő. A burgonyával rokon díszcserjék sorát gyarapítja a nagy virágú neotrópusi *Brugmansia* (7) és *Solandra* (10, 10.131p ábra). Minden kontinensen képviselteti magát a *Lycium* (ördögcérna, 101), melynek sok faja erősen tövises, xerofita megjelenésű cserje. A kínai eredetű *L. barbarum*-ot hazájában terméséért termesztik, nálunk inkább sövénynek ültetik, és könnyen el is vadul. Saját – gyermekkori – tapasztalat, hogy leveleit a kacsák nagyon kedvelik.

*Convolvulaceae* (szulákfélék, 1900). Az 58 nemzetség növényei elsősorban kapaszkodó- és kúszónövények (kivétel pl. *Evolvulus*), tenyeres erezetű, ép vagy erősen redukált, pikkelyszerű levelekkel. Világszerte elterjedtek, de többnyire trópusiak. A szárukban található edények sokszor tejnedvet tartalmaznak, benne alkaloidokkal – a herbivórok elriasztására. Csészeleveleik szabadok, vagy kissé összenőttek, a sziromlevelek viszont tölcsér alakú, forrt pártakört alkotnak, amely a bimbóban szorosan csavarodott. Az öt porzó a párta csövére nőtt. A két összenőtt termőlevélből a fajok döntő többségében toktermés fejlődik. A klád alapi helyzetében különleges szervezet, a *Humbertia madagascariensis* (10.132a ábra), egy esőerdei örökzöld, max. 30 méter magas fa található. Zigomorf jellegű virágaiból messze kilógnak a porzók, a termés 1–2 magvú csontár. Simões et al. (2022) a szulákfélék között két nagy kládot azonosítottak, ezek a *Convolvuloideae* és a *Dicranostyloideae*. Az elsőben van a *Convolvulus* (szulák, 196/2) nagyrészt földön fekvő vagy más növényekre kapaszkodó fajokkal, pár cserjével. Egyesek könnyen terjednek és inváziossá válnak. A *C. althaeoides* (10.132b ábra) a mediterrán vidékek gyakori faja, levelei erősen szeldeltek. Testvércsoportja a *Calystegia* (sövényszulák, 26/1, 10.132c ábra) kozmopolita elterjedésű, de a fajok fele Kaliforniára korlátozódik. Kúszónövények, szórt állású levelekkel, nagy virágokkal, a csészét beborító murvalevelekkel. Egyes értékelések szerint a *Convolvulus*-ba ágyazódnak, s emiatt könnyen elbúcsúzhatunk a nemzetségnévtől. Az *Ipomoea* (823) főleg trópusi, legismertebb képviselője az *I. batatas* (édesburgonya), egy közép-amerikai eredetű, széles körben termesztett élelmiszernövény. A kelet-ázsiai *I. aquatica* (10.132d ábra) vizek felületén és nedves talajon végeláthatatlan bevonatot képezhet. „Vízi spenót" néven ismert, rendkívül népszerű salátanövény. Üreges, a csomóknál legyökerező szára több méter hosszú lehet. Az *I. pes-caprae* (10.132e ábra) pántrópusi faj, a tengerpartok homokjának szinte elmaradhatatlan lakója, laza talaj stabilizálója. Magja szőröket visel és a tengervízben könnyen terjed nagy távolságra. Egyes dél-amerikai *Ipomoea*-fajok hallucinogén anyagokat tartalmaznak. A *Dicranostyloideae* taxonjai egzotikusak, Európától távoli elterjedésűek – egy kivétellel: a *Cressa* (5) *cretica* a mediterrántól Bangladesig honos karcsú, fásodó tövű félcserje, kicsi levelekkel, fejecskében tömörülő virágokkal (10.132f ábra). Az *Evolvulus* (110) elsősorban a trópusi Amerika génusza, általában földön fekvő lágyszárúak vagy cserjék, sokszor selymesen szőrös levelekkel, tányér vagy harang alakú virágokkal. A *Cuscuta* (aranka, 220/6) nem illeszkedik egyik nagy kládba sem, hanem kettejük testvércsoportja. A mérsékelt övben és a meleg




**10.132 ábra a:** *Humbertia madagascariensis* (Madagaszkár, V. Ramarosandratana, CC BY-NC), **b:** *Convolvulus althaeoides* (Spanyolország), **c:** *Calystegia soldanella* (Szardínia), **d:** *Ipomoea aquatica* (Omán, R. Claeys, CC BY-NC), **e:** *I. pes-caprae* (Dél-Afrika), **f:** *Cressa cretica* (India, S. More, CC0), **g:** *Bonamia rosea* (Ny-Ausztrália), **h:** *Wilsonia humilis* (Ny-Ausztrália).

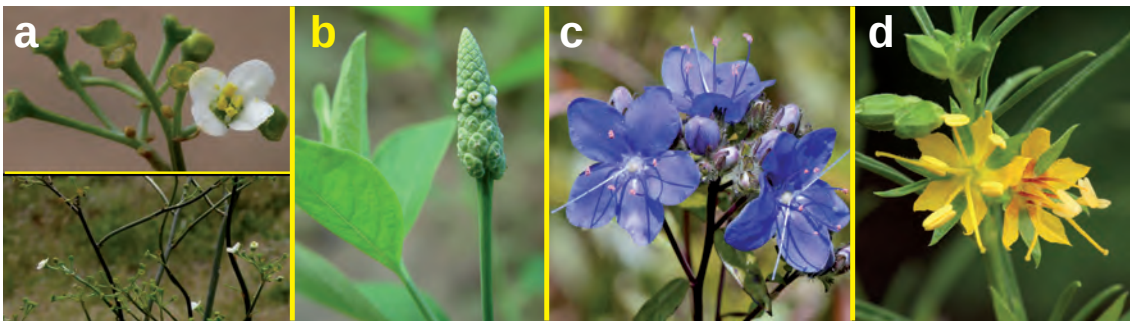
**10.42 cédula: Kikényszerített fotoszintézis**

A *Cuscuta campestris* (nagy aranka) nálunk is gyakori, gazdanövényben nem válogatós élősködő. Kloroplasztiszának genomja erősen redukált, mindössze 87.000 bázispárból áll – míg a *C. reflexa* genomja 125.000-nél is hosszabb. Érthető tehát, hogy génvesztesége miatt a nagy aranka fotoszintézisre már nem igazán képes – általában. Egyes állatok ugyanis durván beleavatkoznak a növények életébe, és még ezt is befolyásolhatják. A *Smicronyx* nemzetségbe tartozó ormányosbogarak petéiket az aranka hajtásaiba helyezik, azaz élősködnek az élősködőn (hiperparazitizmus). A rovar által kibocsátott anyagok hatására a növény gubacsot fejleszt a pete és a fejlődő lárva körül – ami eléggé gyakori jelenség az élővilágban. Az ormányosbogarak hatására azonban más is történik: megfigyelték, hogy a gubacsok hamarosan színt váltanak, megzöldülnek. Mérések szerint a gubacs belső rétegében beindul a fotoszintézis, holott a növények általában éppen ellentétesen reagálnak a gubacsképző parazitákra, azaz visszavesznek a fotoszintézisükből. Zagorchev et al. (2021) vélekedése szerint ez annak tudható be, hogy a rovar a kloroplasztisz génexpressziós mintázatára is hatni tud, felszabadítva a lappangó folyamatokat. Ily módon a lárvák környezetében megnövekszik a tápanyag-koncentráció, és gyorsabban fejlődnek.



*Cuscuta campestris*

klímájú régiókban általánosan elterjedtek, a hideget határozottan nem szeretik. Parazita életmódot folytató, szinte teljesen levéltelen, sápadt, redukált kloroplasztisszal bíró, de nem mindig klorofill nélküli növények. Az egyik végletet a holoparazita *C. europaea*, a másikat a *C. reflexa* képviseli, ez utóbbi fotoszintetizálni is tud az osztódó szöveteiben. Az aranka néha akkor is képes lehet erre, amikor „nem akar” (10.42 cédula). A *Bonamia* (70) pántrópusi nemzetség, főleg a déli félgömbön, legtöbb fajjal Brazíliában és Ausztráliában. Kúszónövények vagy félcserjék, ép levelekkel, bogas virágzattal, ami gyakran egyetlen virágra egyszerűsödik (10.132g ábra). Érdekes a termő alakulása: a bibeszál két fonalas részből áll, mindkettőn bab alakú bibével. A *Wilsonia* (3) Ausztrália endemizmusa, levelei aprók, pozsgások, hajtásai a földön fekszenek (10.132h ábra). Nagy sótartalmú élőhelyek, például tengerpartok vagy sós mocsarak növényei.




**10.133 ábra a:** *Montinia caryophyllacea* (Dél-Afrika), **b:** *Sphenoclea zeylanica* (Brazília, G. Léotard, CC BY-NC), **c:** *Hydrolea corymbosa* (Florida, M. Keim, CC BY-NC-SA), **d:** *Vahlia capensis* (Zimbabwe, B. Wursten, CC BY-NC).

*Montiniaceae* (5). Afrikában és Madagaszkáron honos három génusz, cserjékkel és kis fákkal. Virágaik kicsik, tetramerek, szirmaik szabadok. Széles bibéjük a toktermésen maradó. A *Montinia caryophyllacea* (10.133a ábra) Afrika sziklás lejtőinek szürkészöld, ágas-bogas, kétlaki cserjéje.

*Sphenoclea* (2). Az óvilági trópusok növényei, a *S. zeylanica* (10.133b ábra) Közép-Ázsiában is honos, és Amerikába is behurcolták. Kissé pozsgás levelű egyévesek, apró virágaik tömött, végálló füzérben állanak. Ártereken, folyópartokon, rizsföldeken gyakoriak. Kesernyés ízű levelük salátaként fogyasztható.

*Hydrolea* (12). Vízparti és vízi élőhelyeken honos lágyszárúak és cserjék, főleg a trópusokon és az USA-ban. Leveleik viszonylag kicsik, kék színű, tetra- vagy pentamer virágaik harang vagy kerék alakúak – az érdeslevelűekére emlékeztetnek (egyes fajaikat régen a *Nama* nemzetségbe sorolták). A *H. corymbosa* (10.133c ábra) virágzata ernyő, porzói messze kiállnak a pentamer virágból.

### *Vahlia (5)*

Kelet-Ázsiában, Afrikában és Madagaszkáron honos lágyszárúak vagy félcserjék, hajtásaikat mirigyszőrök borítják (10.133d ábra). Leveleik keskeny-szálasak, átellenesek. Pentamer virágaik kicsik, sugarasak, kétivarúak és szabad szirmúak. Termésük tok. Nyílt területeken, folyópartokon és sós lapályokon élnek.

### *Lamiales (27.596)*

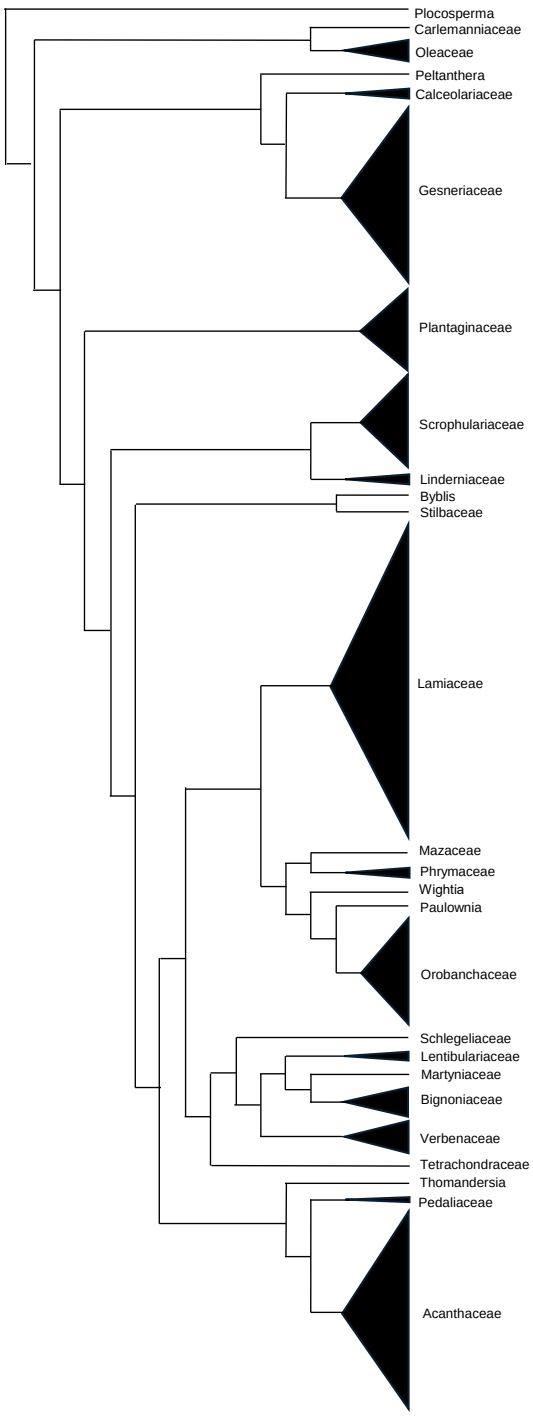
A lamiid klád utolsóként sorra kerülő, sok korábbi családot egyesítő csoportja, melynek monokladisztikussága a molekuláris elemzések alapján nehezen vonható kétségbe. Kémiailag többek között a keményítőt helyettesítő különféle oligoszacharidok, valamint flavonoidok jellemzik. Túlnyomórészt lágyszárúak, de fák és cserjék is bőven vannak közöttük. Leveleik általában átellenesek, a csészelevelek forrtak, a virág szimmetriája többnyire zigomorf. A porzók száma 2–5, ennél sohasem több, ritkán azonban egyre csökken. A rovarbeporzás a leggyakoribb, de széllel történő megporzás is előfordul. Bibeszál egy van, a termés (általában) két termőlevélből fejlődő tok, csontár vagy makkocska. Az endospermiumban feltűnő a hausztóriumok jelenléte. További finomabb sajátság a mirigyszőrökön figyelhető meg: a nyél egy sejtsoros, a fejrész pedig két vagy több sejtből áll. A hagyományos rendszerekhez képest a fő változás az egykori *Scrophulariaceae* család erőteljes „megfogyatkozása". Kiderült róla, hogy polifiletikus, és gyakran emlegetett morfológiai jellemzői szünpleziomorfiának bizonyultak a molekuláris eredmények tükrében – így sok nemzetsége a *Plantaginaceae*, az *Orobanchaceae*, a *Linderniaceae* és a *Phrymaceae* kládjaira került. A *Lamiales* – egészében véve – kozmopolita, de kisebb csoportjai rendszerint szűk elterjedésűek. A tárgyalás alapját jelentő kladogramot a 10.134 ábra mutatja be. Kapcsolatrendszerük egy idő óta lényegileg változatlan, főleg, ami a nagyobb kládokat illeti.

*Plocosperma* (1). A *P. buxifolium* (10.135a ábra) középamerikai örökzöld cserje, kicsi és fényes, puszpángra emlékeztető levelekkel, sugaras, tölcsér alakú virágokkal. A virágok formailag kétivarúak, funkcionálisan azonban nem, és a növény kétlaki. A női virágokban ugyanis vannak porzók, de sterilisek. Száraz, félsivatagos élőhelyeken fordul elő.

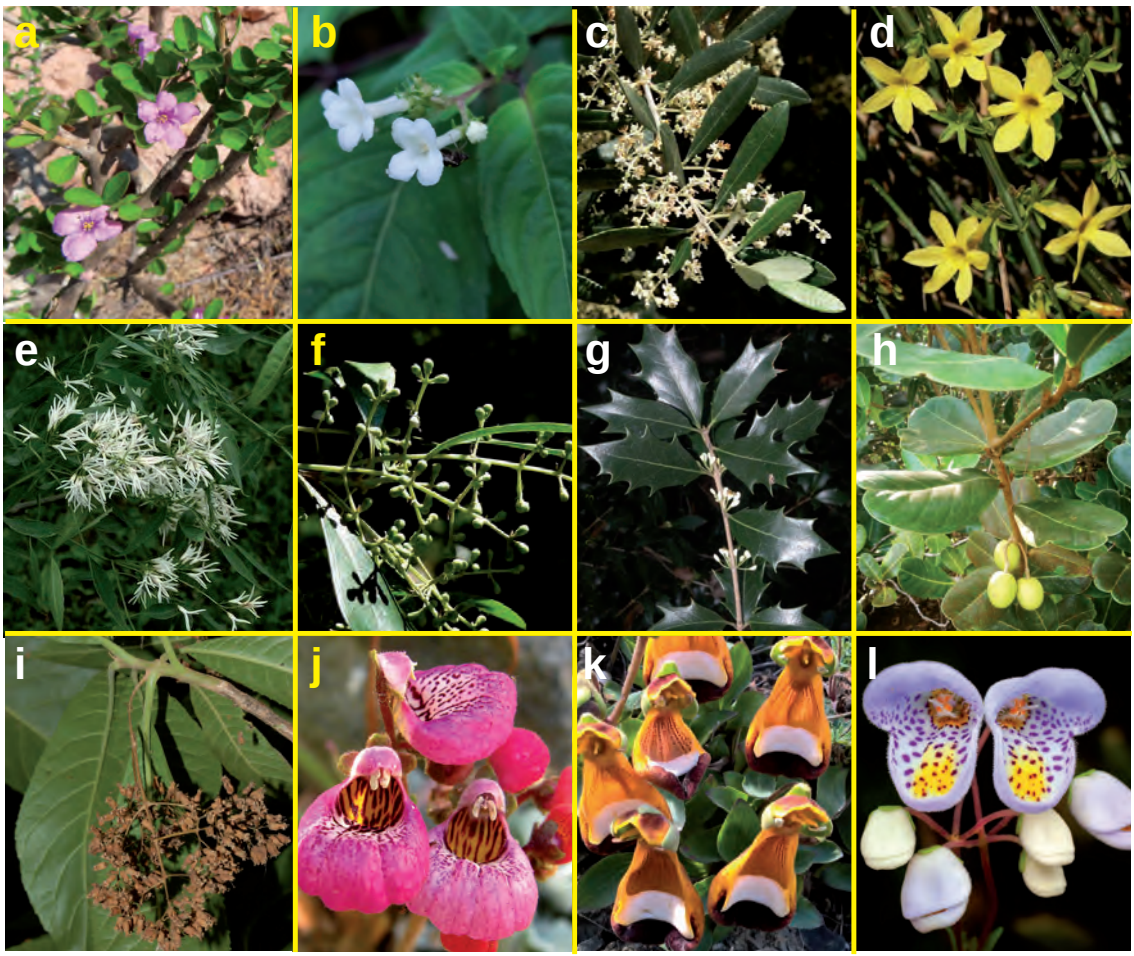
*Carlemanniaceae* (5). Nepáltól Szumátra szigetéig honos két nemzetség, erősen diszjunkt elterjedéssel. Évelők vagy cserjék, átellenes elrendeződésű, fűrészes szélű levelekkel. Virágaik zigomorfiába hajlók, alapszámuk négy vagy öt, míg porzóból csak kettő van. A bibeszál vége elágazó. Termésük száraz vagy húsos tok. A *Carlemannia congesta* (10.135b ábra) örökzöld évelő, kissé szukkulens tőlevélrózsával, sárgászöld virágokkal.

*Oleaceae* (olajfafélék, 760). A rendkívül száraz vagy hideg területektől eltekintve világszerte elterjedt csoport. A botanikusok 26 génuszba sorolják őket. Kivétel nélkül fásszárúak, leveleik épek vagy páratlanul szárnyaltak. Virágaik sugarasak, általában négytagú csészével és pártával, mindössze két, pártára nőtt porzóval. Előfordul náluk a zárvatermők között nem túl gyakori

androdioécia, vagyis a populációban hím és kétivarú egyedek is vannak (*Fraxinus, Phyllirea*). Termésük sokféle lehet, például lependék, tok vagy csontár. Az *Olea* (12) európai-afrikai nemzetség, egy faja Kelet-Ázsiában és Ausztráliában is honos. (Ez utóbbi lehet, hogy a tisztán ázsiai *Tetrapilus*-ba kerül majd át.) A Mediterráneumban széles körben és igen régóta termesztett faj az ezüstös levelű, csonthéjas termésű *O. europaea* (olajfa, olíva, 10.135c ábra). Körülbelül 7000 éve vonták művelésbe, s szinte minden antik kultúrában megkülönböztetett figyelem övezte. Gyümölcse, az abból préselt olaj és fája igen értékes – nem csoda, hogy számos országban termesztik, ott is, ahol egyáltalán nem őshonos. 2005-ös becslések szerint 865 millió egyede volt 66 országban. Szabálytalan növekedése miatt korát nehéz az évgyűrűk alapján meghatározni. Átlagosan 5-700 évig él, de a mediterrán országokban több ezer évesnek vélt példányokat is nyilvántartanak. A paleotrópusi-szubtrópusi *Jasminum* (jázmin, 194) génusz kissé „kilóg" a többiek közül, mert sziromleveleinek száma 12-ig is felmehet (de mindig 2 porzója van). Cserjék vagy liánok, fehér vagy sárga, jellegzetes illatú virágokkal. Hozzánk legközelebb vadon a kaukázusi *J. officinale* él. Ezt is, és még több más fajt (*J. sambac, grandiflorum*) termesztik, illóolajukat a kozmetikai ipar hasznosítja. Dísznövények is vannak közöttük, különösen a hideget jól tűrő, kora tavasszal virágzó *J. nudiflorum* (10.135d ábra). A *Fraxinus* (kőris, 58/3) nemzetségben a virág redukciója figyelhető meg, egyes fajoknak (például *F. ornus*, virágos kőris) van pártájuk, és rovarbeporzásúak, a legtöbbnél azonban a virág teljesen csupasz és szélbeporzású (például *F. excelsior*, magas kőris). Termésük széllel terjedő lependék. A mérsékelt öviek lombhullatók, a trópusiak örökzöldek. Az amerikai *F. anomala* egyes egyedei a többi fajtól eltérően ép (nem szárnyalt) levelet fejlesztenek. A közép-amerikai *F. uhdei* sorfa és haszonfa a trópusi országokban. A hasonló áreájú *F. cuspidata* (10.135e ábra) viszonylag nagy virágai a jázminokhoz hasonlóan illatosak. A *Ligustrum* (fagyal, 44/1) Európától a pacifikus szigetekig megtalálható cserjéket és kisebb fákat tartalmaz. Lombhullatók és örökzöldek, a kettő közötti átmenetekkel. Virágzatuk tömött, termésük általában fekete bogyó. A *Syringa* (orgona, 12) fajok DK-Európától Kelet-Ázsiáig honos cserjék. Nálunk a *S. vulgaris* meghonosodott, itt-ott szinte kipusztíthatatlan. A magyar orgona (*S. josikaea*) viszont nálunk nem honos (egykor az volt, a Kárpátokban). Mindkét fajt ütetik is, és ebből a szempontból más – főleg kelet-ázsiai – nemzetségek is számításba jönnek. A *Forsythia* (11) esetében leginkább a hibridek terjedtek el, míg a *Fontanesia* (2) és az *Osmanthus* (26) egy-egy vad faja (*F. fortunei* és *O. fragrans*) tekinthető népszerűnek. A kisázsiai *F. phyllir(a)eoides* (10.135f ábra) morfológiailag igen közel áll kínai rokonához, sokan egy fajba sorolják őket, ugyanakkor, mint neve sugallja, hasonlít a mediterránban honos *Phillyrea* (2) *angustifolia*-ra. Az *O. heterophyllus* (10.135g ábra) kétféle levelet visel, fiatalon tövises szélűeket (a rágás ellen), amelyeket




**10.134 ábra.** A *Lamiales* kondenzált kladogramja. A fa topológiája Zuntini et al. (2024) eredményein alapszik, a fajszámok a háromszögek alapjának hosszával arányosak (kivéve a nagyon kis fajszámú csoportokat, ahol egységesen néhány pixel szélességű vonal szerepel).




**10.135 ábra a:** *Plocosperma buxifolium* (Mexikó, E.A.T. Santiago, CC BY-NC), **b:** *Carlemannia congesta* (Bhután, phuentsho, CC BY-NC), **c:** *Olea europaea*, **d:** *Jasminum nudiflorum*, **e:** *Fraxinus cuspidata*, **f:** *Fontanesia phyllir(a)eoides,* **g:** *Osmanthus heterophyllus,* **h:** *Noronhia emarginata* (Madagaszkár, Gilbert, CC BY-NC), **i:** *Peltanthera floribunda* (B. Hammel, CC BY-NC-SA), **j:** *Calceolaria cana* (Chile, I. Vasquez, CC BY), **k:** *C. uniflora* (Chile, Oborny B.), **l:** *Jovellana violacea* (Chile, D. Parraguez, CC BY-NC).

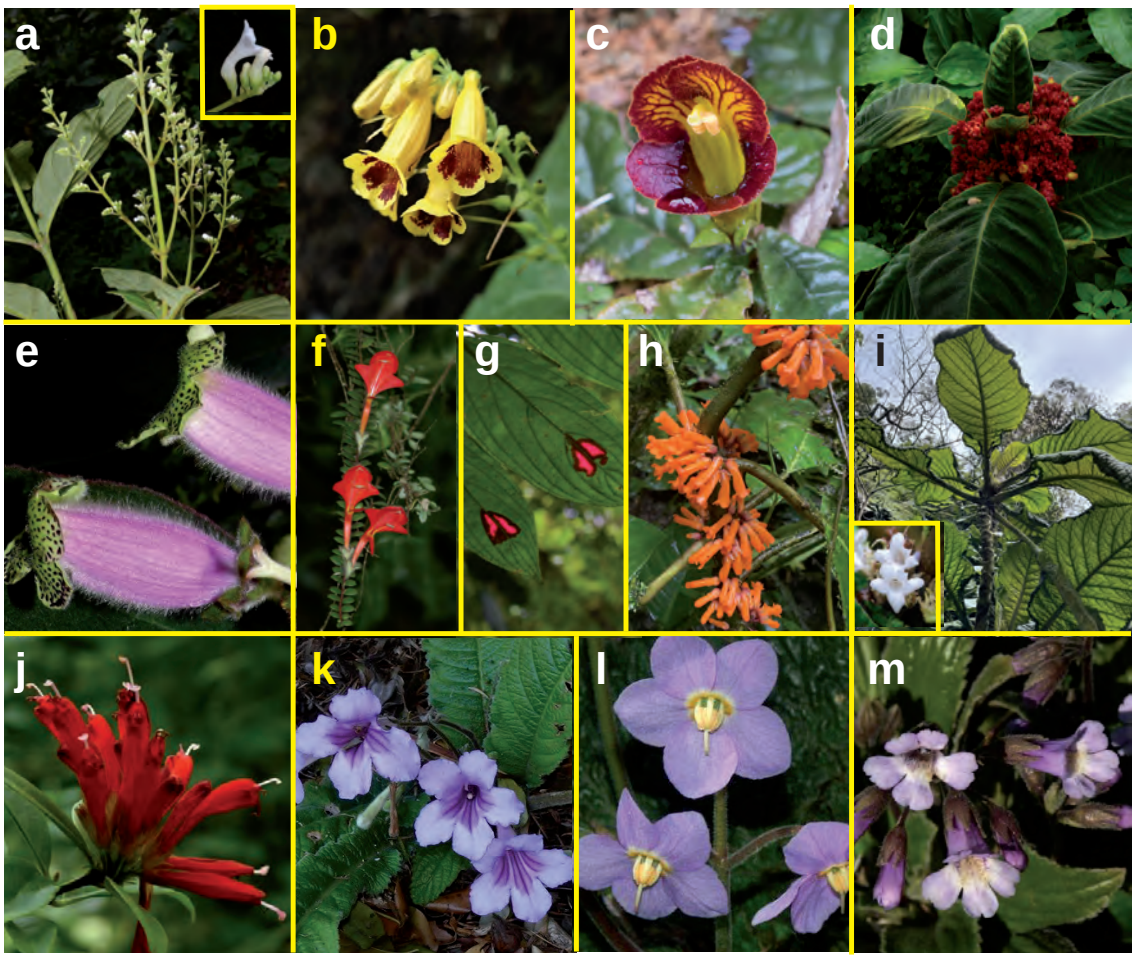
később ép szélű levelek váltanak fel. A trópusi nemzetségek közül az örökzöld *Noronhia* (105) érdemel említést. Virágaiban a pártacső és a porzók között korona húzódik, a levél nyele erősen fásodó. Géncentruma vitathatatlanul Madagaszkár, 83 fajjal, amelyekből a malgasi olajfát (*N. emarginata*, 10.135h ábra) szerte a trópusokon ültetik, kivadul és itt-ott invázióssá válik.

*Peltanthera* (1). A *P. floribunda* (10.135i ábra) átellenes levélállású kis fa Közép- és Dél-Amerikából. Fehér, illatos, sugaras virágai bogernyőben csoportosulnak, egy-egy ág végén kettő. Alapszámuk öt, a termő két részből áll.

*Calceolariaceae* (papucsvirágfélék, 270). A fajok zöme a Mexikótól a Tűzföldig elterjedt *Calceolaria* (265) génuszba tartozik, a míg a *Jovellana* 5 faján Chile és Új-Zéland osztozik. Lágyszárúak és kisebb cserjék, átellenes, fűrészes szélű levelekkel. Porzóból kettő van, a virágszimmetria pedig kétféle. A *Calceolaria* esetében a 3 szirom összeforrt, felfújt alsó ajak olajos mirigyszőröket visel, csapdájába a rovarok beleesnek, és az egyetlen kivezető út a porzók és a bibe érintésével járható csupán (10.135j ábra). Érdekesség, hogy a zártabb virágot inkább a nagy, a nyitottabbat a kis méhek látogatják. A *C. uniflora* (10.135k ábra) egy alacsony növény Chile és Argentína déli végeiről. Föld körüli útján Darwin is begyűjtötte, a nyelvzseni G. Bentham pedig róla nevezte el *C. darwinii*-nak – de később kiderült, Lamarck már jóval előbb bejelentkezett a ma is érvényes névvel. Az ellenkező végletet a hasonló áreájú, sárga virágú *C. integrifolia* képviseli, amely akár 2 méteres magasságot is elér. A *Jovellana* fajok virágai harang alakúak (10.135l ábra), nincsenek mirigyszőreik, a beporzók jutalma virágpor.

*Gesneriaceae* (3990). Trópusi és szubtrópusi növények, de Dél-Európában is jelen vannak (*Ramonda, Haberlea*). Döntően lágyszárúak, ritkábban cserjék

és kis fák. Talajon élnek, de van közöttük vagy 700 epifiton is. A nemzetségek száma 146. Leveleik átellenesek, lágyak, csaknem pozsgásak, puha, bársonyos szőrzettel és változatos mintázattal. Virágjuk viszonylag nagy és mutatós, a csésze is sok esetben színes – így nem véletlen, hogy sokukat dísznövényként ismerjük. Az öt sziromlevél rendszerint két ajkat formál (zigomorfia), de a virág tölcséres is lehet. A pártára nőtt porzók száma 2–4 (–5). A bogas virágzatban a végágakon két virág nő. A termő alatti diszkusz nektárt termel, amely rovarokat, madarakat és denevéreket csalogat. A magházban egy termőlevél van, a termés tok vagy bogyó, sok apró maggal. Kladogramjuk szerkezete elüt a többi nagy csoportétól (Ogutcen et al. 2021). Alapi helyzetben egyedül árválkodik az ecuadori-perui *Sanango racemosum* (10.136a ábra). Cserje vagy alacsony (<12 m) fa, ívelt tölcséres, öt lebenyes, fehér virágokkal. Ezután a *Gesneriaceae* két, nagyjából egyforma csoportra, a *Gesnerioideae* és a *Didymocarpoideae* kládokra hasad. Az első elterjedése döntően újvilági, alig van pár faja Ausztráliában és a környező szigeteken, és mindössze egyetlenegy él DK-Ázsiában (*Titanotrichum oldhamii,* 10.136b ábra). Porzóik száma általában négy, szikleveleik egyformák. Megporzóik rovarok, de a kétajkúak jelentős részét kolibrik látogatják. Legismertebb nemzetségei a *Gesneria* (57, 10.136c ábra) a karibi regióból, a *Gloxinia* (5), a *Corytoplectus* (12, 10.136d ábra) és a *Sinningia* (81) a kontinensről, elsősorban Brazíliából. A *Kohleria* (24) legtöbb faja kolumbiai, a többiekénél is élénkebb színű és különleges mintázatú virágokkal (*K. warszewiczii,* 10.136e ábra). Az epifitonok legnagyobb génusza a *Columnea* (223), sajátságos csöves virágokkal, kis levelekkel (10.136f ábra). A *C. consanguinea* levelein lévő vörös, szív alakú, áttetsző rajzolat (10.136g ábra) a kolibrikat csalogatja az egyébként nem túl feltűnő




**10.136 ábra a:** *Sanango racemosum* (Peru, V. Mártinez, CC BY-NC), **b:** *Titanotrichum oldhamii* (Kína, liboheng_reborn, CC BY-NC), **c:** *Gesneria depressa* (Kuba, carnifex, CC BY), **d:** *Corytoplectus capitatus,* **e:** *Kohleria warszewiczii,* **f:** *Columnea microphylla* (Costa Rica, MarcoDS, CC BY-NC), **g:** *C. consanguinea* (Costa Rica, E. Roseli, CC BY-NC), **h:** *Besleria notabilis* (Costa Rica, E. Gren, CC BY-NC), **i:** *Cyrtandra cyaneoides* (Hawaii, M. Kahokuloa, virág: K. Wood, CC BY-NC), **j:** *Aeschynanthus speciosus*, **k:** *Streptocarpus primulifolia* (Dél-Afrika), **l:** *Ramonda myconi,* **m:** *Haberlea rhodopensis.*

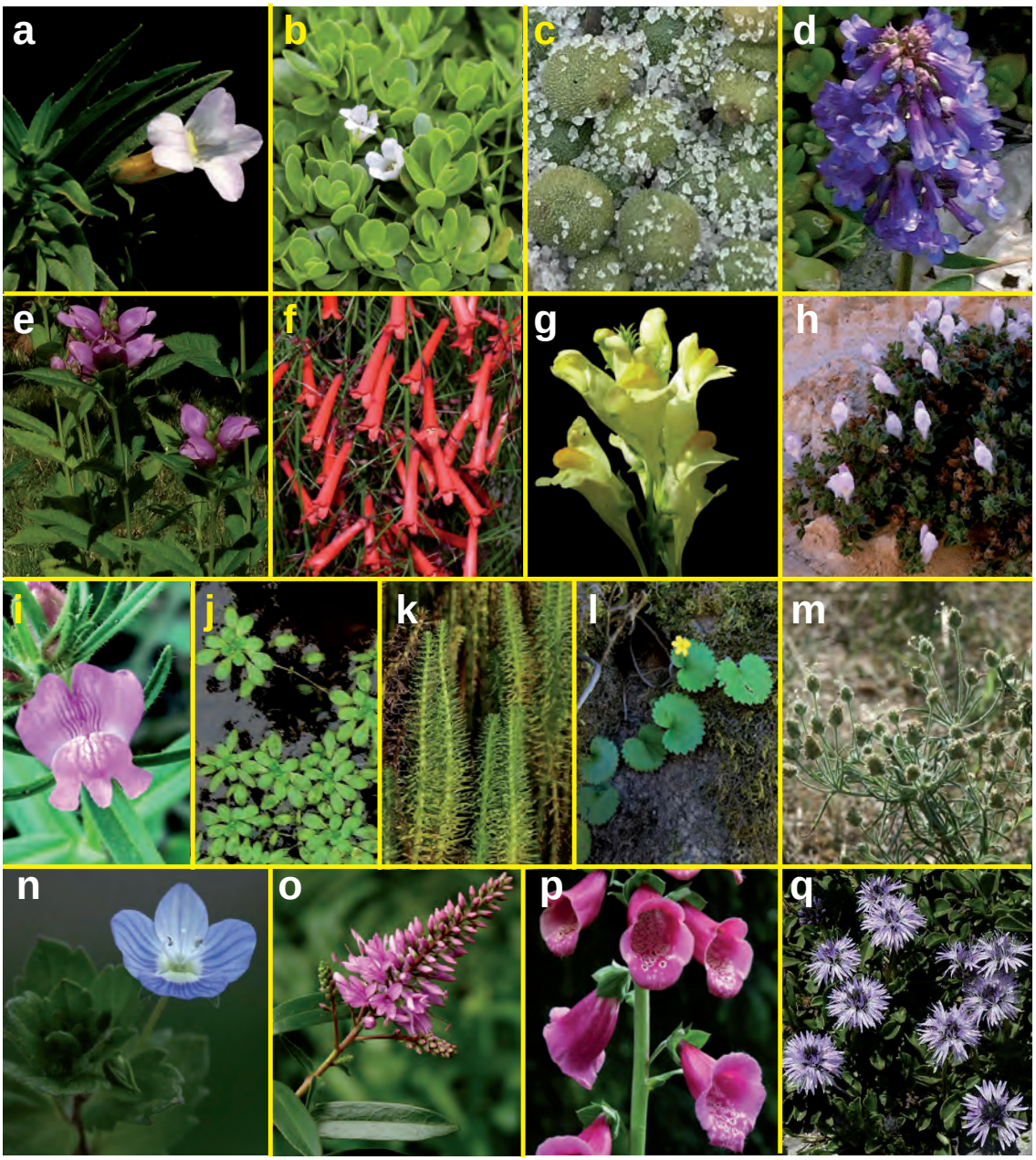
virágokhoz. A *Besleria* (175) minden faja termetes évelő, cserje vagy kisebb fa (10.136h ábra). A második klád döntően óvilági, főleg afrikai és ázsiai, pár fajjal Európában és egyetleneggyel Dél-Amerikában (*Rhynchoglossum azureum*, míg a többi 11 fajtársa délkelet-ázsiai). Porzóik száma általában kettő, szikleveleik nem egyformák és csak az egyik fejlődik nagy levéllé. A szigeteken (Indonézia, Fülöp-szk., Új-Guinea, Vanuatu, Hawaii stb.) elterjedt *Cyrtandra* jelenleg 678 fajt számlál, de szinte havonta fedeznek fel újabbakat. A legtöbbet elég kis área jellemzi, rendszertanukat az intenzív hibridizáció nehezíti meg. Nevüket a jellegzetesen ívelt porzóikról kapták. A Hawaii-szigetek 80 endemikus fajának többsége ritkaság: a cserje termetű *C. cyaneoides*-nek (10.136i ábra) teljes egyedszáma 800 alatt van. Az *Aeschynanthus* (188) DK-Ázsia másik fajgazdag nemzetsége, színes csészéből kiemelkedő, akár 10 cm-es virágokkal (10.136j ábra). Több fajuk fánlakó. Trópusi Afrika és Madagaszkár hegyvidékein honos a *Streptocarpus* (185) nemzetség, az ebbe beolvasztott egykori *Saintpaulia* génusszal együtt. Nálunk is közismert a *Streptocarpus ionantha* („fokföldi ibolya"), amely voltaképpen se nem fokföldi, se nem ibolya – hiszen a tanzániai Usambara-hegység bennszülöttje. Egyébként Fokföldön (az Eastern Cape tartományban) valóban él jó néhány rokon, így a kankalinlevelű *S. primulifolia* (10.136k ábra). A génusznév számos idetartozó faj jellegzetesen csavarodott termésére utal. Távolra, Európába szakadt két nemzetség is, a *Ramonda* (4, 10.136l ábra) az Ibériai-félszigeten és a Balkánon, a *Haberlea rhodopensis* (10.136m ábra) pedig a bolgár-görög határvidéken. Ez utóbbi hosszú kiszáradást elviselő, eső hatására újra kizöldülő túlélő növény. Állítólag egy herbáriumi példány három év elteltével is feléledt. De ez a faj nem csak erről nevezetes, legalábbis számunkra (10.43 cédula). Újjáéledő fajok egyébként Ausztráliában is vannak (*Boea* [13] *hygroscopica*).

*Plantaginaceae* (útifűfélék, 2050). Ez a korábban kevéssé figyelemre méltatott csoport jelentősen kibővült a molekuláris eredményeknek köszönhetően, s jelenleg három helyett 93 génuszát tartjuk számon. Kozmopolita, elsősorban mérsékelt övi elterjedésű növények. Lágyszárúak vagy ritkán cserjék, kétajkú és sokszor sarkantyús vagy többé-kevésbé sugaras virágokkal. A szirmok száma 5, de ezek közül a két felső teljesen összeolvadhat (*Plantago, Veronica*). A porzók száma 1–4, leggyakrabban 4, míg egy ötödik porzó nyomai is előtűnhetnek. Kémiailag egy iridoid (aucubin), a mannitol és több zsírsav jelenléte köti össze őket. A morfológiai szünapomorfiák nem jelentősek, és ilyen szempontból a klád nagyon heterogénnek tűnik, de megemlíthető például az, hogy a párta kialakulását megelőzi a porzótáj kifejlődése. A színes, zigomorfiába hajló vagy tisztán bilaterális szimmetriájú virágoknál a beporzók rovarok. A termés tok. A *Plantaginaceae* hat fő kládra válik szét, majd további 12-re, ez utóbbiakat a linnéi rendszertan tribusz szinten kezeli. Ehelyütt a hat, egymás után fokozatosan leváló kládot vesszük alapul, de – kidolgozott nómenklatúra hiányában – csak számozzuk őket. Az I-ben van a *Gratiola* (csikorgófű, 28/1) meglehetősen széles körben elterjedt, minden kontinensen előforduló nemzetsége. Ép leveleik átellenesek, virágaik kétajkúak. Nedves élőhelyeken, mocsarakban, folyópartokon élnek. A *G. officinalis* (10.137a ábra) régóta ismert gyógynövény. Hasonló ökológiai igényei vannak a *Bacopa* (62) elsősorban trópusi elterjedésű fajainak. Virágaik egyesével vagy párosával állanak a levelek hónaljában (10.137b ábra). A brazíliai *Philcoxia* (8) nemzetséget bizonytalan hovatartozású példányok alapján csak pár évtizede ismerjük. Száruk a homokos talajban húzódik, pajzs alakú leveleik a felszínen fekszenek (10.137c ábra), virágzatuk felálló fürt. Leveleik felületét mirigyszőrök borítják, s ebből azt gyanítják, hogy fehérjeemésztésre is képesek. Enzimek termelődését csak 2012-ben

**10.43 cédula: Miért magyar (is) a *Haberlea*?**

A *H. rhodopensis* egyik magyar vonatkozása, hogy leírója, Frivaldszky Imre (1799–1870) botanikus és zoológus a Magyar Nemzeti Múzeum akadémikus munkatársa volt. Első balkáni expedícióján fedezte fel a növényt 1834-ben a Rodope-hegységben, és úgy vélte, hogy nemcsak új fajjal, hanem új nemzetséggel van dolga. A Magyar Tudós Társaság Évkönyvének 2., 1835-ben megjelent kötetében közölt egyoldalas (249. old.), magyar nyelvű, s csak háromsoros latin jellemzést adó, kőnyomatos ábrával kiegészített leírásából idézünk: *„Ezen növény Linné' rendszere szerint a' két főbb hímesek' seregébe, 's a' magrejtősök› rendébe tartozik. A› Jussieu› természeti rendszerében az Acantoideák› családjában a› Rueliákhoz közelít. … Ezen új növény-nemet (melly mai időben Európában igen ritka tünemény) néhai Haberle Károly, a› magyar királyi pesti egyetemnél a› Füvészség› tanítója, egyszersmind szeretett, ‹s elfelejthetetlen tanítóm› nevére kívántam keresztelni."* A másik magyar vonatkozást tehát a mester, Karl Konstantin Haberle jelenti, aki 1764-ben Erfurtban született (németként, természetesen), és Európát beutazván, számos tudományt művelvén csak 1813-ban vetődött el Bécsbe, majd Budára. 1817-ben vette át az ELTE mai növényrendszertani tanszéke elődjének vezetését, szó szerint „felvirágoztatta" a botanikus kertet, majd orvosdoktor lett 1821-ben. Megbocsátható, és a növények láttán érthető is, hogy Frivaldszky nem ismerte fel a pontos rokonságot, és az *Acanthaceae*-be tartozó pántrópusi *Ruellia*-hoz hasonlította (647. oldal) ezt a valóban ritka tüneményt. (A *Gesneriaceae* név egyébként 1816-ban született, Richardnak és Jussieunek köszönhetően.)

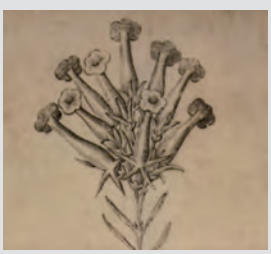
sikerült bebizonyítani. A II. kládon lévő *Penstemon* (bugatölcsér, 284) összes faja észak-amerikai (pl. *P. procerus*, 10.137d ábra), így a legnagyobb ottani endemikus génusz. Évelők vagy félcserjék. Feltűnő sajátságuk az egyetlen nagy staminódium, melynek igen változatos lehet az alakja. A *Chelone* (6, 10.137e ábra) nevét a teknőspáncélra emlékeztető virágairól kapta, minden faja észak-amerikai. A *Russelia* (43) középamerikai, elsősorban mexikói elterjedésű. Erősen elágazó, ívelt szárú cserjék, apró levelekkel, dekoratív csöves virágokkal. A *R. equisetiformis* (10.137f ábra) korallpiros virágai a trópusi és szubtrópusi kertek igen gyakori díszei. Európában a telet csak fedett helyen vészeli át. A III. kládon lévő fajok lágyszárúak, virágaik kétajkúak és sokszor sarkantyúsak. A *Linaria* (gyújtóványfű, 189/4), az északi félgömb mérsékelt




**10.137 ábra a:** *Gratiola officinalis*, **b:** *Bacopa monnieri* (Texas, H.A. Wise, CC BY-NC), **c:** *Philcoxia rhizomatosa* (Brazília, W. Hoyer, CC BY), **d:** *Penstemon procerus*, **e:** *Chelone obliqua*, **f:** *Russelia equisetiformis*, **g:** *Linaria vulgaris*, **h:** *Antirrhinum mollissimum* (Spanyolország), **i:** *Misopates orontium* (Portugália, malecadu, CC BY-NC), **j:** *Callitriche palustris,* **k:** *Hippuris vulgaris,* **l:** *Sibthorpia peregrina* (Madeira, eleonora_m, CC BY-NC), **m:** *Plantago arenaria*, **n:** *Veronica persica,* **o:** *V. salicifolia,* **p:** *Digitalis purpurea*, **q:** *Globularia cordifolia* (Svájc).

**10.44 cédula: A „megtréfált” Linné és a szörny**

1742-ben az uppsalai egyetemen a neves O. Celsius professzor egy furcsa herbáriumi példányra hívta fel tanítványa, Linné figyelmét. A növényt egy diáktól, M. Ziöbergtől kapta, aki egy Stockholm közeli szigeten gyűjtötte. Linné először azt hitte, meg akarják tréfálni azzal, hogy az általa jól ismert *Antirrhinum Linaria*[1] préselt példányára oda nem tartozó virágokat ragasztottak. A virág azonban teljesen ismeretlen volt számára, ezért megkérte a diákot, hozzon neki friss, gyökeres példányokat. A diák sikerrel járt, és a különös növény egy darabig életben is maradt a botanikus kertben. Linné rájött, hogy ez nem tréfadolog: elképedve vette tudomásul, hogy tényleg a gyújtóanyfűről van szó, de a virágok nem kétoldalian szimmetrikusak, hanem sugarasak, és nem egy, hanem öt sarkantyút viseltek. Vizsgálódásának eredményeit le is írta egy rövid disszertációban, amit hallgatója, D. Rudberg védett meg 1744-ben. (A mellékelt kép is a dolgozatból származik.) Linné kifejtette, hogy ekkora botanikai csodát ő még sohasem látott: „mintha egy tehén farkasfejű borjat szült volna”. Taxonómusként valahogy „el kellett” neveznie ezt az új leletet, és a *Peloria* (= szörny, gör.) mellett döntött. Rendszerébe azonban nem tudta beilleszteni, hiszen a vad forma négy porzóval rendelkezett, a *Peloria*-nak pedig öt volt. Linné arra gondolt, hogy a vad típust valami más növény pollenje termékenyítette meg, s ezzel össze is omlott a fajok állandóságába vetett hite. Más fajokkal kísérletezve győződött meg arról, hogy hibridizációval új fajok keletkezhetnek. A *Species Plantarum*-ban pedig a természet csodájaként hivatkozott a *Peloriá*ra, és nem szerepeltette külön génuszként. Már csak azért sem, mert időközben olyan példányok is előkerültek, amelyeken együtt volt mind a két virágtípus. A probléma később is sokakat foglalkoztatott, többek között Goethét, Darwint és de Vriest – de a megoldásig elég sokáig kellett várni. Ma már tudjuk: még csak nem is közönséges mutációról van szó, hiszen a virágzást szabályozó gének bázisszekvenciájában nincs különbség a két változat között. A DNS-metiláció a felelős a génexpresszió felülírásáért – de ez már egy messze vezető, molekuláris genetikai témakör, amire itt biztosan nem jut hely.



1 A *Linariá*t Miller 1754-ben emelte génusz szintre, s 1768-ban helyezte oda növényünket *L. vulgaris* néven – s ma is így nevezzük.

övében honos génusz testesíti meg a zigomorf alaptípust (bár nem mindig, vö. 10.137g ábra és 10.44 cédula). Hasonló hozzá a *Chaenorhinum* (tátos, 32/1), bár általában törékenyebb felépítésű, kisebb virágú. Az *Antirrhinum* (oroszlánszáj, 27) európai-mediterrán nemzetség, a virág két ajka erőteljes, a sarkantyú viszont hiányzik. Egyes fajai szűk területen fordulnak csak elő (*A. mollissimum,* 10.137h ábra). További nálunk is képviselt nemzetségek az Európától Indiáig megtalálható *Kickxia* (tátika, 23/2) és a *Cymbalaria* (17/1), bár a *C. muralis* (pintyő) dél-európai jövevény. A Földközi-tenger vidékén és Afrikában fordul elő a *Misopates* (8), karcsú növésű, kevés virágú fajaival (10.137i ábra). A IV. klád két, vízi környezetben élő, erősen specializált nemzetségé. A *Callitriche* (mocsárhúr, 72/2, 10.137j ábra) a mérsékelt övben és trópusi hegyekben honos. Apró virágaik csupaszok, egyivarúak, a hím virágban egy porzót, a női virágban két termőlevelet, majd az abból fejlődő négy makkocskát találunk. A fejlődő embriót az endospermium haustoriuma táplálja. A *Hippuris* (vízilófark, 3/1) az északi félgömbön elterjedt nemzetség – sokak szerint csak egyetlen fajjal (*H. vulgaris,* 10.137k ábra). Levelei örvösen állanak, s a növény felületesen vékonyka zsurlóra emlékeztet.Virágában peremszerű csésze, egy porzó és egy termőlevél található csupán. Az V. kládon kevesen vannak. A *Sibthorpia* (5) egy diszjunkt elterjedésű génusz, Amerikában és Afrikában magas hegyekben, az egyetlen európai faj (*S. europaea,* 10.137l ábra) pedig alacsonyabban, főleg vízpartokon él. Földön fekvő növények, kerekded vagy vese alakú levelekkel, apró virágokkal. Az utolsó, a VI. klád a legnagyobb. A *Plantago* (útifű, 240/10) kozmopolita nemzetségében a virágtakaró erősen redukált, a szirmok hártyások, a porzók hosszúak. A legtöbb faj tőlevélrózsás. Nagy mennyiségben termelődő pollenjüket a szél terjeszti, de az önbeporzás sem ritka. Számos fajukat (pl. *P. afra, arenaria,* 10.137m ábra) termesztik, magjukból különféle táplálékkiegészítők készülnek. A *Veronica* (veronika, 444) nemzetség „visszafogadta” a fürtös virágzatú *Pseudolysimachion*-t, pedig épp, hogy megszoktuk a különállását. A monokladisztikusság kedvéért pedig az új-zélandi *Hebe* és még más ausztráliai génuszok is beleolvadtak. Morfológiailag igen változatos csoport, életformájuk az apró és kora tavaszi egyévesektől (*V. persica,* 10.137n ábra) a fásszárúakig (*V. salicifolia,* ex *Hebe,* 10.137o ábra) terjed. Gyógynövények és dísznövények is vannak közöttük, ez utóbbiak inkább a nagy termetűek közül kerülnek ki. Külön nemzetség maradt az ázsiai, de egy észak-amerikai fajjal is büszkélkedő *Veronicastrum*. Virágzatuk feltűnően hosszú füzér, leveleik örvösen állanak (10.138 ábra). A *Digitalis* (gyűszűvirág, 26/3) fajai a Kanári-szigetektől Kaukázusig előforduló, nagy termetű évelők és kétévesek. Tölcséres, enyhén zigomorf virágaik hosszú füzérben sorakoznak. A *D. purpurea* (10.137p ábra) toxikus



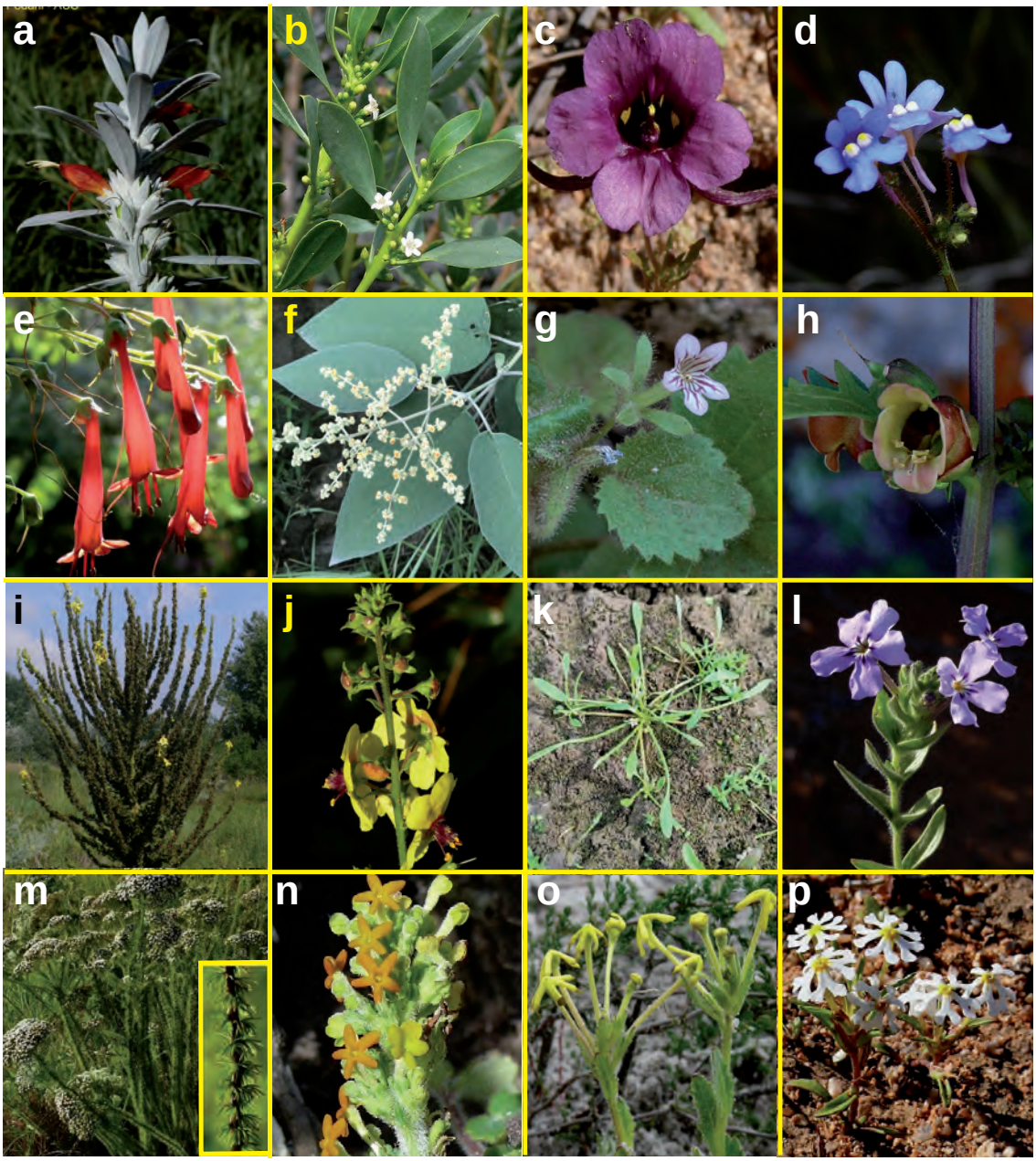
**10.138 ábra.** *Veronicastrum sibiricum* Linné botanikus-kertjében, Uppsala.

glikozidja elősegíti a szívizmok működését – természetesen kis adagban. Hasonló az elterjedése a *Globularia* (gubóvirág, 27/2) fajoknak.Virágaik ötcimpásak, kétajkúak, de – szemben az előzőek fürtös-füzéres virágzatával – fejecskébe csoportosulnak (10.137q ábra). Az *Erinus* két faja magashegységi növény Dél- és Közép-Európában, valamint Észak-Afrikában.

*Scrophulariaceae* (görvélyfűfélék, 2048). A molekuláris szisztematika nagy vesztese, de így is jó sok faja van, összesen 62 nemzetségben, amelyek nagy része a déli félgömbön honos. Nemcsak vesztett, gyarapodott is (*Buddleja*). Nem meglepő, hogy sok tekintetben hasonlóak az előző klád növényeihez – nincs is kizárólag rájuk jellemző morfológiai bélyegük. Lágyszárúak vagy cserjék, osztatlan levelekkel. Viráguk tetra- vagy pentamer, összenőtt szirmú és zigomorf vagy csöves, szétálló cimpákkal, s így sugaras hatást kelt. Porzóból is 4 vagy 5 van, kétféle hosszúsággal. A portokok összeolvadtak, hosszanti hasítékkal nyílnak fel. Termésük tok vagy – kevéssé jellemzően – bogyó és makkocska. Villaverde et al. (2023) nukleáris gének alapján végzett kladisztikus elemzésével 10 linnéi tribuszt különít el, amelyek két fő csoportot alkotnak. Az elsőben négy van, elterjedésük afrikai, amerikai és ausztráliai, ami Gondwana-eredetet sugall. Például ide esik az *Aptosimum* (22, Afrika), az *Androya* (1, Madagaszkár), a *Capraria* (6, Dél-Amerika), az *Eremophila* (249, Ausztrália, főleg délnyugaton, 10.139a ábra) és a *Myoporum* (36, Ausztrália és a pacifikus régió, 10.139b ábra). A nagyobbik kládon van 6 csoport: {*Hemimeridae* {*Teedieae, Buddleja*} {*Camptoloma* {*Scrophularieae, Limoselleae*}}}}. A *Hemimeridae* elterjedése dél-afrikai, jelezve a másodlagos diverzitási centrum helyét. Idetartozik a *Hemimeris* (4), a *Diascia* (63) és a *Nemesia* (70), igen sok fajjal a fynbos vegetációból. Az első kettő jellegzetessége a kettős sarkantyú (10.139c ábra), míg a *Nemesia*-nak „csak" egy van (10.139d ábra). Az ugyancsak dél-afrikai *Teedieae* kládon találjuk a *Phygelius* (2) génuszt, benne a *Ph. capensis* (10.139e ábra), egy másfél méteres félcserje, vörös vagy narancsszínű, lelógó virágokkal. A *Buddleja* (112) nagy fajgazdagsága viszont már egy erőteljes geográfiai szétsugárzás eredménye. Cserjék és akár 25 m magasságot is elérő fák (*B. cordata*, Mexikó, 10.139f ábra) tartoznak ebbe a nemzetségbe, amely néhány korábbi génuszt is magába olvasztott. Afrika és Amerika trópusi és szubtrópusi területein és DK-Ázsiában terjedtek el. Legismertebb a kínai-indiai *B. davidii* (nyáriorgona), amely bugás virágzatával valóban emlékeztet az orgonára. Kultúrváltozataival együtt sokfelé ültetik, és el is vadul, s elsősorban ruderális területeken pionír növényként viselkedik. Az óvilági fajok virágai kétivarúak, az újvilágiak viszont mind kétlakiak. A cserjés-félcserjés *Camptoloma* három faja igencsak szétszóródott a Kanári-szk., Namíbia (10.139g ábra), illetve Szomália és Jemen területén. Száruk négyélű, szárnyas és erősen mirigyes. A két záró kládban már vannak az északi mérsékelt övben, így Európában is megtalálható taxonok. A *Scrophularieae* két legnagyobb génusza kétségkívül a legismertebb is az összes közül. A *Scrophularia* (görvélyfű, 293/4) Amerikában, Afrikában és Eurázsiában is honos. Virágaik viszonylag kicsik, kétajkúak, nem túlzottan feltűnőek (10.139h ábra). A bennük fejlődő nektár rovarokat csalogat, s a virág speciális alakja miatt leginkább darazsak járnak sikerrel. Többnyire nedves élőhelyeken, üde erdőkben fordulnak elő. Testvércsoportja a *Verbascum* (ökörfarkkóró, 463/10) is elsősorban az északi mérsékelt öv génusza, igen sok fajjal Görögországban, Kis-Ázsiában és Iránban. Kétévesek vagy évelők, rozettával és sokszor erőteljesen elágazó, virágokkal tömött szárral. Ilyen a *V. speciosum* (10.139i ábra), amit mi szerényen pompás ökörfarkkórónak nevezünk, angolul viszont Hungarian mullein. Virágaik általában ötporzósak, sárgák (10.139j ábra), gyakran fehérbe hajlók, de van bíboros virágú is (*V. phoeniceum*). A *Limoselleae* kládon egy újabb dél-afrikai speciációs centrum tapasztalható, a 25 génuszból mindössze 4 jutott el távolabbra. Európában csak az egyébként kozmopolita *Limosella* (iszaprojt, 15/1) egyetlen képviselője fordul elő (10.139k ábra). A legtöbb faj vízi környezetben él. A *Jamesbrittenia*[6] (84) esete is érdekes; egyetlenegy faja eljut Egyiptomig és Bangladesig, a többi dél-afrikai (10.139l ábra). Elegáns

6 Viszonylag ritka, hogy egy nemzetség valakinek a kereszt- és vezetéknevét is viselje – de hát James Brittenről a British Museum-ból már volt egy másik génusz is elnevezve (*Brittenia, Melastomataceae*), így a névadó ehhez a megoldáshoz folyamodott. Más lehetőség is lett volna, ahogy Darwin példája mutatja. Mivel a *Darwinia* név Erasmus Darwinra utal (10.11 cédula), Charles Darwinra a következő génusznevekkel emlékezünk a botanikában: *Darwiniella, Darwiniothamnus, Darwinara* és *Darwiniera*. Charlesdarwiniáról nincs tudomásom.

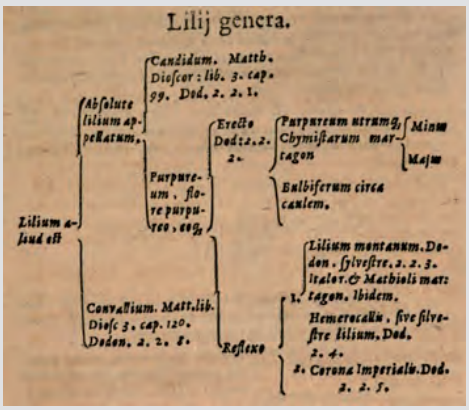
megjelenésű félcserjék, évelők és egyévesek, 5 egyforma szirommal, széles porzókkal. A *J. atropurpurea*-t egykoron a sáfrány helyettesítésére használták, ma néhány fajt inkább sziklakertekben kultiválnak. Dél-Afrika szárazabb területein élnek a *Selago* (190) fajok. Évelők vagy félcserjék, vékonyka levelekkel, tömött virágzattal. A *S. corymbosa* (10.139m ábra) levelei kis csomókban fejlődnek (mint sok fenyő tűlevelei). A *Manulea* (71) egész éjjel illatozó virágairól nevezetes, beporzói szenderek. A *M. tomentosa* (10.139n ábra) egy majd egyméteres évelő Fokföldről. Két ökotípusa létezik: az óceán partjának közvetlen közelében virágzata tömött és levelei is sűrűn állanak, vastagok és erősen szőrösek, míg távolabbra már a növény laza felépítésű és szőrtelen. A *Lyperia* (6) is éjszaka illatozik, a *L. tristis* (10.139o ábra) például fahéjszagú, ugyancsak szen-




**10.139 ábra a:** *Eremophila glabra* (Ny-Ausztrália), **b:** *Myoporum insulare* (Ny-Ausztrália), **c:** *Diascia namaquensis* (Dél-Afrika), **d:** *Nemesia versicolor* (Dél-Afrika), **e:** *Phygelius capensis* (Dél-Afrika), **f:** *Buddleja cordata* (Mexikó, mvz-juangonzalezromero, CC BY-NC), **g:** *Camptoloma rotundifolium* (Namíbia, A. Bridges, CC BY-NC), **h:** *Scrophularia trifoliata* (Szardínia), **i:** *Verbascum speciosum*, **j:** *V. blattaria,* **k:** *Limosella aquatica* (Németország, G. Kasperek, CC BY-NC), **l:** *Jamesbrittenia fruticosa*, **m:** *Selago corymbosa*, **n:** *Manulea tomentosa,* **o:** *Lyperia tristis,* **p:** *Zaluzianskya affinis* (**l-p:** Dél-Afrika).

**10.45 cédula: Az alig ismert Zaluzansky**

Egészen pontosan Adam Zalužanský ze Zalužan (1555–1613) cseh orvos-botanikus volt, akinek munkásságáról viszonylag kevés szó esik a szakirodalomban. A prágai egyetem professzoraként állását korán elvesztette. Ennek – mai szemmel nézve – furcsa oka volt: megházasodott, ami akkoriban összeférhetetlenséget jelentett munkakörével. Tudománytörténetileg igen fontos a *Methodi herbariae libri tres* (Prága 1592, Frankfurt 1604) c. műve, amelyben mindenki mást megelőzve tárgyalta a növények nemiségét. A könyvben nincs egyetlenegy rajz sem, csak jó néhány kapcsos zárójeles diagram, egy-egy csoport összefoglaló jellemzéseként. Ezek valójában dichotomikus fák, mintegy előképei a Lamarck által sokkal később bevezetett határozókulcsoknak. Álljon itt példaként a liliomfélék fája:



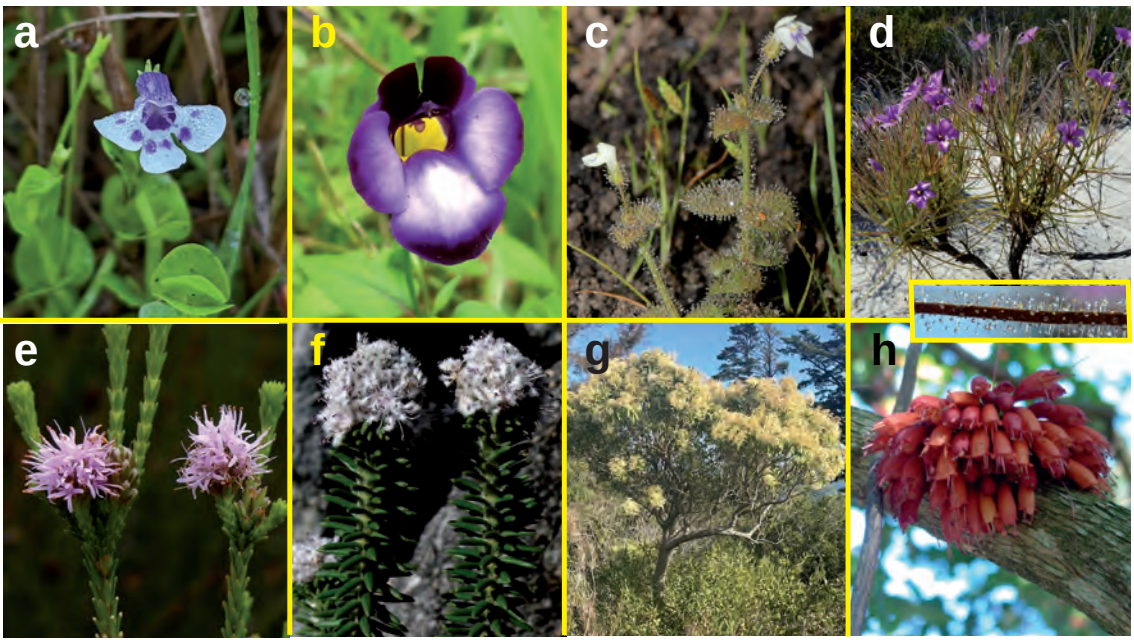

Munkássága nem kerülte el a német F.W. Schmidt figyelmét, aki 1793-ban adta a *Zaluzianskya* génusznevet és a *villosa* fajnevet a Jóreménység-fokánál gyűjtött növénynek – és indoklásul bőven idéz is a cseh tudós könyvéből.

derek a beporzók. Végezetül a *Zaluzianskya* (57) népes nemzetségéről szólunk. Általában alacsony termetű, hasadt vagy becsípett szirmú lágyszárúak, mindössze két porzóval. A *Z. affinis* (10.139p ábra) sárga közepe visszaveri a csak rovarok által látható UV-sugarakat, majd beporzás után megpirosodik. A név eredetéről – és ezzel összefüggésben néhány történeti érdekességről – a 10.45 cédulában olvashatunk.

*Linderniaceae* (300). Az előző klád testvércsoportja, amitől egyetlenegy morfológiai bélyeg sem választja el egyértelműen. Általában kis termetű lágyszárúak, átellenes levelekkel, szögletes szárral, zigomorf kétivarú virágokkal, 2+2, egymástól erősen eltérő hosszúságú porzóval. Több fajnál az embriózsák túlnyúlik a mikropilén, így a szinergida sejtek könnyen vizsgálhatók. Termésük tok. A húsz génuszból legismertebb a *Lindernia* (iszapfű, 65/2, 10.140a ábra). Trópusi és szubtrópusi vízi- és mocsári növények; egy Európában őshonos és egy másik, oda behurcolt, észak-amerikai eredetű. Több fajuk, elsősorban a *L. rotundifolia* népszerű akváriumi növény. A *Torenia* (70) paleotrópusi nemzetség, indokínai géncentrummal. Virágaik legalább két színben pompáznak (10.140b ábra). A *Chamaegigas intrepidus* Namíbia száraz vidékeinek időszakos tavacskáiban él, ahol 11 hónapig tart az esőmentes időszak. A túlélés rekordereként nagymérvű hőmérséklet- (6–40 °C), pH- (6–10) és nedvességtartalom-változásokat is elvisel – hasonló tűrőképességgel csak a harasztok és az egyszikűek egyes fajai rendelkeznek. A *Crepidorhopalon* (34) *droseroides*-t (10.140c ábra) 2017-ben találták Mozambikban és 2023-ban írták le. Mindössze pár cm-es, ragadós mirigyszőrökkel sűrűn borított növényke. Miután már láttak hozzáragadt apró rovarokat, nagy valószínűséggel gyarapítani fogja a rovaremésztő képességgel megáldott növényfajok sorát. Ehhez azonban az enzimtermelést igazolni kell, s a *Byblis* valamelyik módszere (l. lentebb) is szóba jöhet.

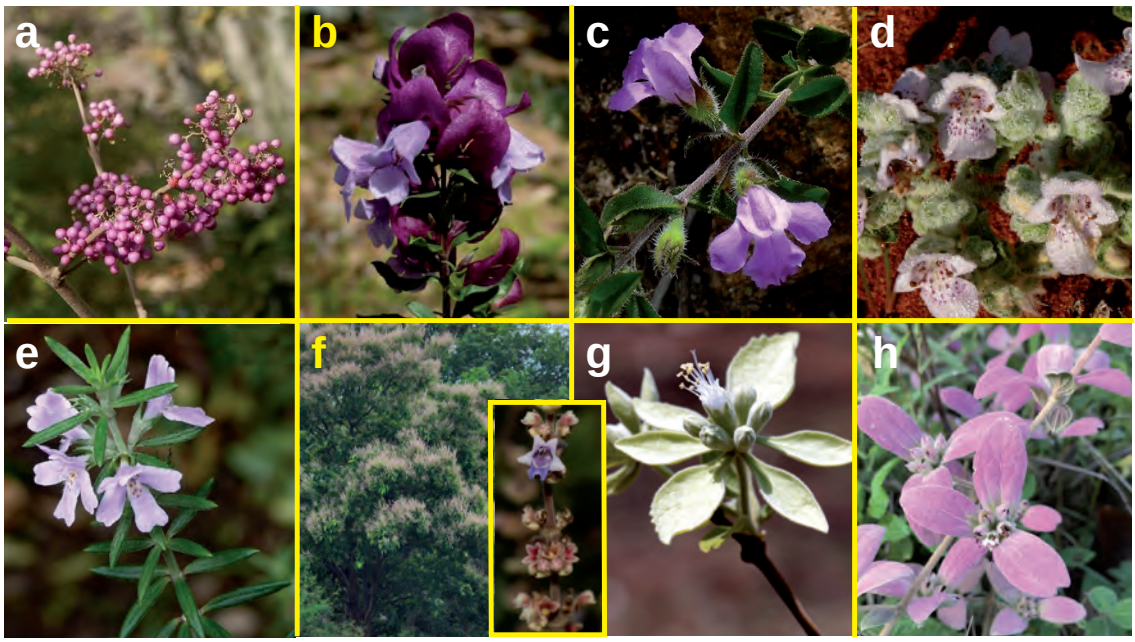
*Byblis* (8). Ausztrália trópusi részein és Új-Guineában honos nagy termetű lágyszárúak (10.140d ábra). Szirmaik csavarodottak és csak a tövüknél forrtak. Hosszú leveleiket sűrű mirigyszőrök borítják, egy részük nagy méretű és ernyőszerű, a többiek kisebbek és ülők. A megfogott rovarok emésztése esetleg a *Roridula*-éhoz (10.26 cédula) hasonló módon, ragadozó rovarok (*Setocoris, Hemiptera* – amelyek a *Drosera*-k zsákmányait is „fosztogatják") közvetítésével megy végbe. Vagyis a növény csak a rovar váladékait képes felszívni. Más vélemények szerint a nagy mirigyszőrökre tapadt rovarokat a kisebbekben termelődő enzimek segítségével maga a növény emészti meg.

*Stilbaceae* (40). Afrikában, elsősorban annak déli részén és Madagaszkáron elterjedt 13 nemzetség tartozik ide. Fák, cserjék és lágyszárúak. Leveleik épek, átellenesek vagy örvösek. Virágzatuk sokféle formát ölthet, virágaik akár magánosak is lehetnek. A forrt szirmú virágok általában kis méretűek, kétivarúak, sugaras vagy kétoldali szimmetriával. Porzóból rendszerint négy van, a beporzókat a virágban termelődő olajok vonzzák. A termés tok vagy bogyó. A *Stilbe* (7) és a *Kogelbergia* (2) fajok Fokföldön, a fynbos növényzetben honosak – ennek megfelelően erikoid megjelenésűek (10.140e–f ábra). A *Nuxia* (15) nemzetségbe cserjék vagy akár 20 m-es magasságot is elérő fák tartoznak. A fehéren és gazdagon virágzó *N. floribunda* (10.140g ábra) Közép- és Dél-Afrika nedvesebb, hegyvidéki, ún. afromontán erdeinek növénye. A *Halleria* (5) is fásszárú, kauliflóriás, nektárt bőven termelő növényeket egyesít Dél-Afrikából, hasonlóan hegyvidéki élőhelyekről (10.140h ábra).

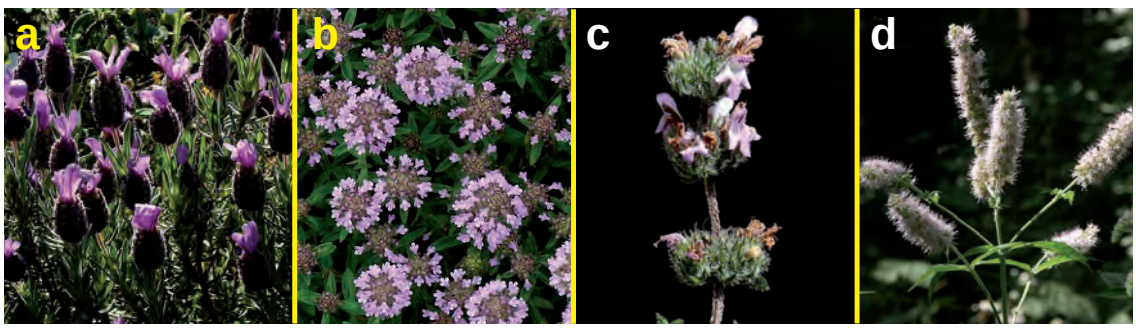



**10.140 ábra a:** *Lindernia grandiflora* (Florida, A. Mezheritskiy, CC BY-NC), **b:** *Torenia leucosiphon* (India, renjus box, CC BY), **c:** *Crepidorhopalon droseroides* (Mozambik, B. Wursten, CC BY-NC), **d:** *Byblis lamellata* (Ny-Ausztrália, T. Krueger, CC BY-NC), **e:** *Stilbe ericoides* (Dél-Afrika), **f:** *Kogelbergia verticillata* (Dél-Afrika), **g:** *Nuxia floribunda* (Dél-Afrika, vesper, CC BY-NC), **h:** *Halleria lucida* (Dél-Afrika, R. Taylor, CC BY-NC).

*Lamiaceae* (árvacsalánfélék, ajakosak, 7800). Az egész világon elterjedtek (kivéve Szahara, Góbi, Arab-sivatag). Túlnyomórészt négyélű lágyszárúak, de cserjék, fák és még liánok is vannak közöttük. Leveleik keresztben átellenesek vagy örvösek, épek vagy összetettek, sokszor fogas-csipkés szélűek. A virágok általában levélhónalji csomókban (látszólag örvökben) állanak. Az öt levélből forrt párta túlnyomórészt kétajkú (de nem mindig „ajakos"), a pártához nőtt porzók száma 2 vagy 4. Gyakori az egythecás porzó. Az 5 csészelevél is forrt. A beporzók általában rovarok, amelyek az alsó ajakra szállva jutnak be a virágba, s hozzáérnek a felső ajakban rejlő porzókhoz. A bibeszál sok génusznál a magház alapjából ered (azaz besüllyedt), a bibe kétlebenyes. Hamis válaszfalak kialakulása révén a két, külön-külön két magkezdeményes termőlevélből négy makkocskára széteső száraz termés (esetleg bogyó vagy csontár) fejlődik. A fenti jellemzés nem érvényes minden taxonra – kivételek bőven akadnak (pl. sugaras virágszimmetria, két csészelevél). A nemzetségek száma 250 körül van, tízben 200 feletti fajszámmal. Összetételét a molekuláris vizsgálatok nem nagyon érintették, kivéve a *Verbenaceae*-ből átvett génuszokat (pl. *Callicarpa, Vitex, Tectona, Clerodendrum*). Ahogy egy ilyen fajgazdag csoportnál szinte természetes, a különböző filogenetikai értékelések nem egyeznek teljesen. Itt Li et al. (Figs 2-3, 2016) munkájára alapozva a következő fő kládokat vesszük szemügyre: {*Calliprostantherina* {*Viticisymphorina* {*Nepetoideae* {*Tectona* {*Premnoideae* {*Ajugoideae, Perolamiina*}}}}}}. Az alapi helyzetű kládban a *Callicarpa* (163) Afrikán kívül minden kontinensen megtalálható. Cserjék és fák, a mérsékelt övben lombhullatók, a trópusokon örökzöldek. Virágaik kevésbé feltűnőek, sugarasak, ellentétben a sokáig fennmaradó, élénk színű, fémesen csillogó csontártermésekkel. Egyes fajokból rovarriasztó anyagok vonhatók ki. A kínai *C. bodinieri*-t (10.141a ábra) gyakran ültetik Európában is. A klád többi génusza Ausztrália endemizmusa, fásszárú fajokkal. A *Prostanthera* (113) virágai viszonylag nagyok, enyhén kétajkúak, csészéjük kétlebenyes. Porzó 2, a másik kettő staminódiummá redukálódott. A génusz neve a porzókon található függelékekre utal. A *P. magnifica* (10.141b ábra) legfeljebb 2 és fél méteres cserje, feltűnő bíboros színű csészével. További nemzetségek a *Hemigenia* (55, 10.141c ábra), a *Pityrodia* (20), a *Quoya* (8, 10.141d ábra) és a *Westringia* (32, 10.141e ábra). A *Viticisymphorina* kládon is minden faj fásszárú, erősen utalva a *Lamiaceae*n belüli pleziomorf állapotra. A *Vitex* (213) elsősorban trópusi elterjedésű, a mérsékelt övben kevés fajjal. Leveleik átellenesek, általában tenyeresen összetettek. Virágaik ágvégi fürtben vagy bugában csoportosulnak. A *V. agnus-castus* kelet-mediterrán eredetű cserje vagy kisebb fa. Csontáras termését régen borspótlónak használták. Fitoösztrogén tartalma pozitív hatással van az emberi hormonrendszerre. Nálunk parkokban találkozhatunk vele. Az indiai *V. altissima* (10.141f ábra) eléri a 30 m-es ma-




**10.141 ábra a:** *Callicarpa bodinieri*, **b:** *Prostanthera magnifica*, **c:** *Hemigenia incana*, **d:** *Quoya atriplicina,* **e:** *Westringia fruticosa* (**b-e:** Ny-Ausztrália), **f:** *Vitex altissima* (India, S. Ranganathan, virág: V.D. Prasad, CC BY-NC), **g:** *Symphorema polyandrum* (India, D. Valke, CC BY-NC), **h:** *Congea tomentosa* (W. Falcon).




**10.142 ábra a:** *Lavandula stoechas* (Szardínia), **b:** *Thymus pannonicus*, **c:** *Satureja thymbra*, **d:** *Mentha spicata.*

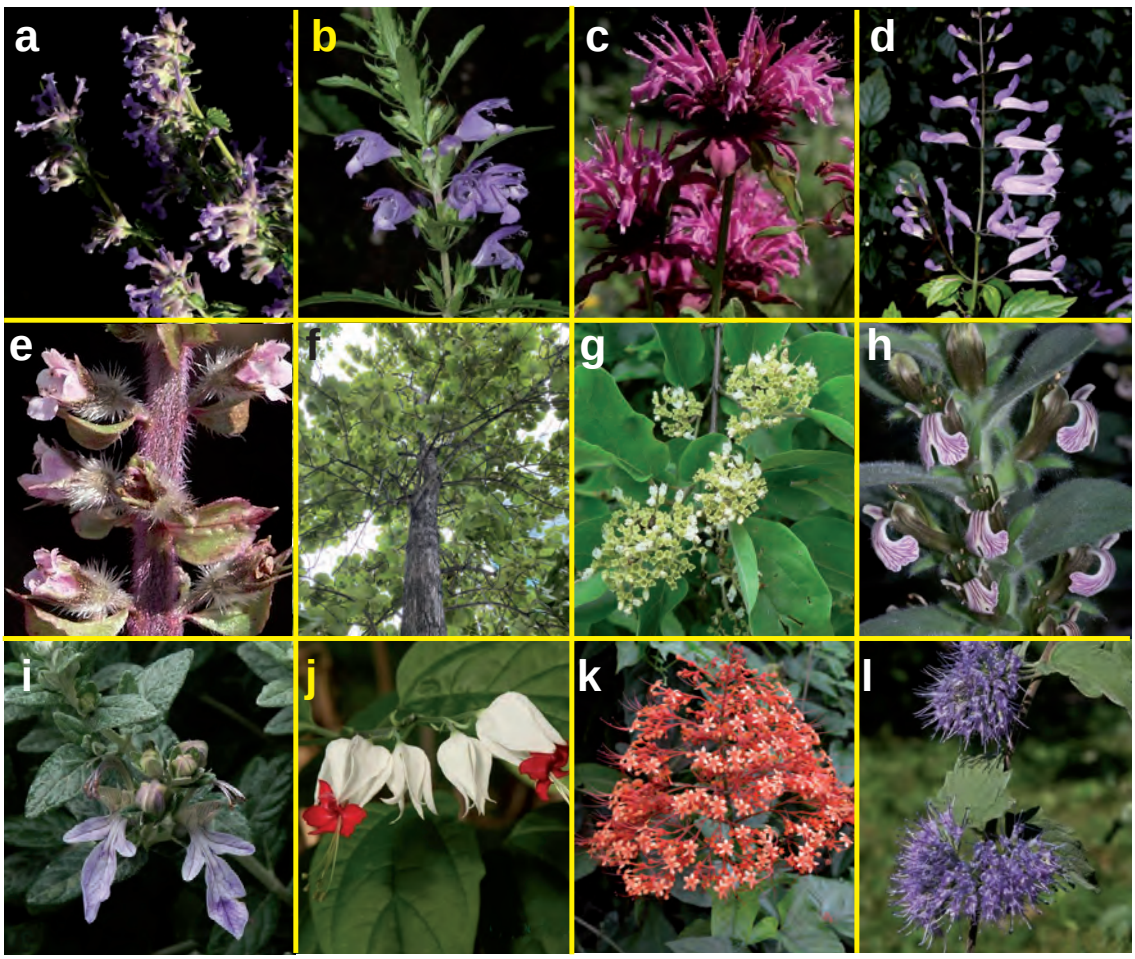
gasságot, fájából bútor készül. A délkelet-ázsiai *Symphorema* (3) fajok kúszónövények, ép levéllel, feltűnő murvalevelekkel. A *S. polyandrum* pártája 12–16 lebenyű, sok (12–18) porzója hosszan kinyúlik a virágból (10.141g ábra). A hasonló elterjedésű *Congea* (11) nemzetségben is liánok vannak, kis csomóban álló apró virágaikat három színes, bársonyos szőrzetű murvalevél veszi körül (10.141h ábra). *Nepetoideae* kládban találjuk az illóolajat bőven termelő, ezért gyógy- és fűszernövényként is jól ismert fajokat, mégpedig a *Lavandula* (levendula, 42, 10.142a ábra), az *Ocimum* (bazsalikom, 43), a *Thymus* (kakukkfű, 260/5, 10.142b ábra), az *Origanum* (szurokfű, majoránna, 43/1), a *Melissa* (citromfű, 5/1), a *Satureja* (csombor, 43, 10.142c ábra) és a *Hyssopus* (izsóp, 7) génuszokban. Jelentős részük a Mediterráneumban honos, de áreájuk Kelet-Ázsiáig is elérhet. A *Mentha* (menta, 26/5, 10.142d ábra) az északi félgömb mérsékelt övi régióján kívül Dél-Afrikában és Ausztráliában is megtalálható. A *Rosmarinus* (rozmaring), 2 fajjal, már beolvadt a gigantikus *Salvia* (zsálya, 1023/7) nemzetségbe – s mivel ott már van *Salvia officinalis*, a rozmaring új neve *S. rosmarinus*. A zsálya gyakorlatilag kozmopolita elterjedésű, Közép- és Dél-Amerikában 600, a Mediterránban és Közép-Ázsiában 250, Kelet-Ázsiában 90 fajjal. Kisebb cserjék és főleg évelők, rendszerint feltűnő, fürtben álló virágokkal. Porzóik sajátságos felépítésűek, így megporzásuk sem mindennapi. A két portokot hosszú csatló (konnektívum) köti össze, az egyik portok sterilis és virág alsó részén helyezkedik el. A virágra szálló beporzó rovar alatt ez lebillen, melynek hatására a felső ajakban rejtőző portokfél hozzácsapódik és rákeni a pollent. A rovar a virágport átviszi egy másik virágra, és sikeresen be is porozza, ha a termő már érett. Ennek a módszernek legalább tucatnyi válfaja ismert, és általában egy-egy rovarcsoportra



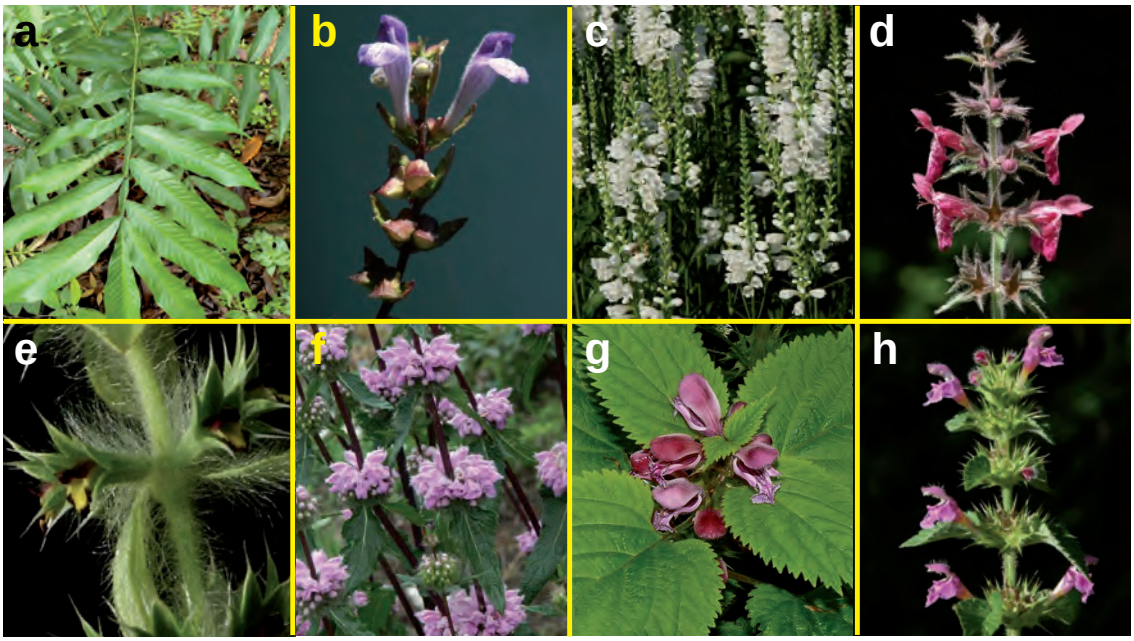
**10.143 ábra.** *Salvia* fajok diverzitása. Felső sor: *aethiopis, africana, azurea, canariensis,coccinea, dentata, fulgens*, alsó sor: *glutinosa, guaranitica, nemorosa, pratensis* színváltozat, *sclarea, splendens, verticillata.*

specifikus. Több száz dél- és közép-amerikai fajnak kolibrik a beporzóik, esetükben a konnektivum rövidebb, a bibeszál egyenes és a párta is nagyobb. A mexikói *S. hispanica* (chia) magja fontos szerepet játszott az aztékok táplálkozásában, ma is termesztik. Az ugyanott élő *S. divinorum* anyagai hallucinogén hatásúak. A mediterrán eredetű *S. officinalis* az ókor óta ismert gyógy- és fűszernövény, sok egyéb faj pedig dísznövény. Ezek közül, talán a brazil magashegyekből származó, skarlátvörös virágú *S. splendens* a legismertebb. A génusz nagy morfológiai diverzitását a 10.143 ábra képei szemléltetik – töredékesen. A következő génuszok összes faja (a *Clinopodium*-ig), néhány ritka kivételtől eltekintve, az északi félgömb mérsékelt övének lakója. A *Nepeta* (macskamenta, 290/3) egyes fajainak (pl. *N. cataria,* 10.144a ábra) illata felvidítóan hat a macskákra – és taszítón a szúnyogokra. Egyes fajok virágzatában funkcionálisan egyivarú virágok keverednek. A *Lycopus*-ok (peszérce, 19/2) magas termetű évelők, leginkább vízpartokon, nedves réteken és erdőkben nőnek. A *Prunella* (gyíkfű, 7/3) fajok alacsonyabbak, erdők aljnövényzetében és gyepekben fordulnak elő. A *P. vulgaris* gyógynövény, antioxidáns hatása miatt még testépítőknek szóló készítményekben is felhasználják. További, Magyarországon is honos nemzetségek a *Glechoma* (repkény, 7/2) és a *Dracocephalum* (sárkányfű, 84/2, 10.144b ábra). A kozmopolita borsfűfélék zavaros taxonómiája végre kitisztult, s a *Clinopodium* (borsfű, pereszlény, 194/5) immár magába foglalja az egykori *Calamintha* és *Acinos* fajait és párat a *Micromeria* (71) nemzetségből is. A Wagner János által Tolna megyéből leírt *C.* ×*pillichianum* eredetileg két *Calamintha* faj hibridjének számított, majd „intergenerikussá" vált, mostanában viszont intragenerikus *Clinopodium* hibridnek tekintjük. (Ilyen a hibridsors!) Észak-Amerikából származik a *Monarda* (22), melynek egyivarú virágai szinte fészekszerűen tömörülnek. A *M. didyma* (10.144c ábra) és rokonai ugyanazt a szerepet töltötték be az indiánok életében, mint sok *Nepetoideae* faj a mediterrán népeknél. A trópusi és a déli Afrikában, valamint Madagaszkáron honos *Plectanthrus* (77, 10.144d ábra) fajok is bővelkednek illóolajokban. Egyesek (pl. *P. esculentus*) erőteljes, ehető gumókat fejlesztenek – ezeket termesztik is. Indiától Jáva szigetéig honos a kelet-ázsiaiak kedvelt fűszer- és zöldségnövénye, a *Perilla frutescens* (10.144e ábra). A következő belső kládon a *Tectona* (tikfa) három, délkelet-ázsiai faja van. Magasra növő, terebélyes fák, bugában álló illatos, apró virágokkal. A *T. grandis* (10.144f ábra) lombhullató erdők egyik jellegzetes komponense. Kemény, a rovarok rágásának és víznek ellenálló fája számos célra felhasználható – emiatt igen keresett, és természetes élőhelyén veszélyeztetetté vált. Mianmarban egy 1,2 km hosszú híd összes cölöpje tikfából készült. Ugyanitt élnek a legnagyobb termetű egyedek, kb. 8 méteres átmérővel és 30 m feletti magassággal. A *Premnoideae* kládról a névadó *Premna* (123) génuszt emeljük ki. Paleotrópusi elterjedésű cserjék vagy kisebb fák. Apró tetramer virágaik bugás, bogas vagy fürtös virágzatban már feltűnőek (10.144g ábra). Legalább egy tucat fajuk gyógynövénynek számít az indiai és kínai népi kultúrákban. A kozmopolita *Ajugoideae* kládon a lágyszárú *Ajuga* (ínfű, 66/3, 10.144h ábra) és a gyakran félcserjés *Teucrium* (gamandor, 309/5, 10.144i ábra) esetében a virág felső ajka csökevényes vagy hiányzik. A *Clerodendrum* (245) elsősorban paleotrópusi elterjedésű fás nemzetség. Pártájuk általában egyenlőtlenül öttagú, majdnem szabályosan aktinomorf, a virág többi részére (porzó- és termőtáj) inkább a 4-es szám jellemző. Az önbeporzást protandria akadályozza meg. A *C. floribundum* Ausztráliában eléri a 30 m-es magasságot. A kelet-ázsiai *C. trichotomum* virágai illatosak, csészéje és termése érés után élénk színűvé válik. Több hasonló elterjedésű faj hangyákkal él szimbiózisban. A nyugat-afrikai *C. thomsoniae* (10.144j ábra) a kládon ritkaságnak számító lián életformát képviseli. Piros virágait a fehér csésze teszi még feltűnőbbé. Melegebb tájakon dísznövény, csakúgy, mint a *C. splendens* és *paniculatum* (10.144k ábra). A kelet-ázsiai *Caryopteris*-ek (8) kis cserjék,

csomóban álló kék virágaik zigomorfak (10.144l ábra). Az ajakosak nagy kládját a *Perolamiina* zárja le. Döntő többségük lágyszárú, megjelenésben nemigen különböznek az előzőektől. Feltűnő azonban, hogy bár bőven termelnek másodlagos anyagcseretermékeket, illóolaj-produkciójuk messze elmarad a nepetoid fajokétól. Gyógynövény tehát van közöttük bőven, fűszernövény kevésbé. A klád nevében is jelzett *Peronema* egyetlen faja (*P. canescens*, 10.145a ábra) délkelet-ázsiai, és erősen „kilóg" a többiek közül: 35 m-re is megnövő palánktörzsű fa, csaknem egyméteres levelei szárnyasan összetettek, apró virágai hatalmas bugában állanak. A közeli rokon *Hymenopyramis* (8) levelei osztatlanok, termését nagy felfújt csésze övezi. A kládon egymás után fokozatosan leváló taxonok közül, sorrendben, kiemeljük a következőket. A *Scutellaria* (csukóka, 473/4, 10.145b ábra) világszerte elterjedt, de Amazóniából hiányzik. Lágyszárúak, kevés félcserjés, illetve vízi fajjal. Jellegzetességük a kétajkú csésze, felül kerekded mélyedéssel. Az észak-amerikai *Physostegia* (12) virágai hosszú füzérben állanak (10.145c ábra). Ha egyenként elfordítjuk őket, egy ideig megmaradnak új helyzetükben. A *Melittis melissophyllum* (méhfű) igazi európai endemizmus lehetne, de Anatóliában is előfordul. Nemcsak méhek, hanem lepkék is gyakran látogatják a nektárban és pollenben bővelkedő virágaikat. A *Stachys* (tisztesfű, tarlóvirág, 370/6, 10.145d ábra) is kozmopolita taxon, bár Ausztráliából és a környező szigetekről nincs adata. Erős a gyanú, hogy nem monokladisztikus, és emiatt biztosan megváltozik majd a tartalma. Például az is lehet, hogy magába olvaszt más taxonokat, mint a ma még külön kezelt *Prasium majus*-t a Mediterráneumból, és a Kanári-szigetektől Törökországig elterjedt *Sideritis*-t (sármányvirág, 144/1, 10.145e ábra). A *Stachys affinis* viszonylag vastag rizómája ehető, kínai articsóka néven Európában is termesztik – egyetlen ajakos zöldségnövényként. A *Phlomis* (macskahere, 88/1) eurázsiai




**10.144 ábra a:** *Nepeta cataria*, **b:** *Dracocephalum moldavica*, **c:** *Monarda didyma,* **d:** *Plectanthrus saccatus* (Dél-Afrika), **e:** *Perilla frutescens,* **f:** *Tectona grandis* (Maldív-szigetek, aiysh, CC BY-NC), **g:** *Premna senensis* (Malawi, G. Baumann, CC BY-NC-SA), **h:** *Ajuga laxmannii*, **i:** *Teucrium fruticans*, **j:** *Clerodendrum thomsoniae*, **k:** *C. paniculatum* (Indonézia, Kósa G.), **l:** *Caryopteris incana*.

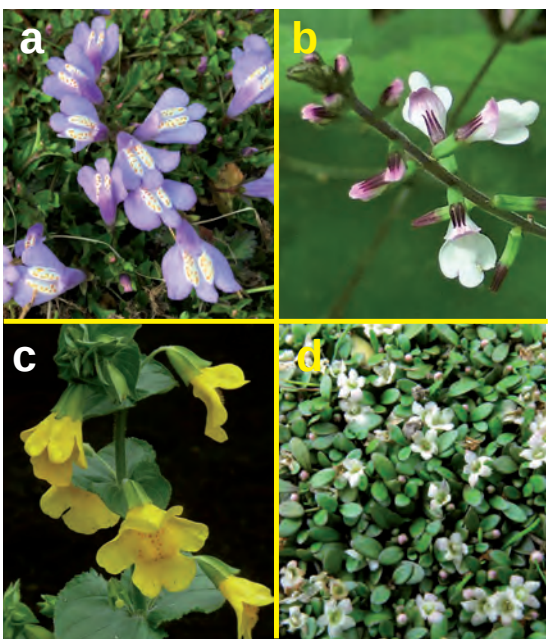



**10.145 ábra a:** *Peronema canescens* (Indonézia, asihdesci, CC BY-NC), **b:** *Scutellaria galericulata,* **c:** *Physostegia virginica,* **d:** *Stachys sylvatica,* **e:** *Sideritis montana,* **f:** *Phlomis tuberosa,* **g:** *Lamium orvala,* **h:** *Galeopsis tetrahit.*

nemzetség, virágaik örvösen rendeződnek el (10.145f ábra). A *Lamium* (árvacsalán, 35/6, 10.145g ábra) is elsősorban eurázsiai, de mára a földkerekség minden mérsékelt klímájú helyén meghonosodott. További, nálunk is meglévő, eurázsiai elterjedésű génuszok a *Leonurus* (gyöngyajak, 19/2), a *Marrubium* (pemetefű, 49/2), a *Ballota* (peszterce, 18/1), a *Galeopsis* (kenderkefű, 10/5, 10.145h ábra) és a *Betonica* (bakfű, 10/1).

*Mazaceae* (49). Diszjunkt elterjedésű lágyszárúak, kínai-japán géncentrummal, de megvannak a Kaukázusban és Új-Zélandon is – négy nemzetségbe sorolva. Megjelenésben tipikus képviselői a *Lamiales*-nek: virágaik zigomorfak, erős alsó ajakkal, termésük tok, benne sok maggal. A *Mazus* (45) *miquelii* (10.146a ábra) levelei szórtak, szára földön kúszó, legyökerező. Gyorsan terjed, nagy területet is beborít, kertekben előszeretettel ültetik.

*Phrymaceae* (220). Széles körben elterjedt csoport, bár Európából és Észak-Afrikából teljesen hiányzanak. A nemzetségek száma 15. Lágyszárúak és cserjék, átellenes levelekkel. Csészéjük tölcséres, a párta erősen vagy gyengén zigomorf, öt vagy ritkábban kevesebb lebennyel. A négy porzó a pártacsőre nőtt. A bibe két részre oszlik, érintésre összezárul. Beporzóik méhek vagy kolibrik. A termés tok, benne sok vagy ritkán (*Phryma*) egyetlenegy maggal. A legtöbb fajt régen a *Mimulus* génuszba sorolták, de mára már csak hét maradt benne, a többiek más génuszokba kerültek át. A leszűkült *Mimulus* az egységességét biztosan nem a földrajzi elterjedésének köszönheti: amerikai, ausztráliai, indokínai és afrikai fajok is vannak benne. A *Phryma* is diszjunkt elterjedésű: egy észak-amerikai és két kelet-ázsiai fajjal (10.146b ábra). Az *Erythranthe* (133) fajok változatos megjelenésűek, sokuk pézsmaillatú. Legismertebb közülük az *E. guttata* (10.146c ábra), egy viszonylag nagy virágú évelő. A kaliforniai *Diplacus* (50) *jepsonii* nem áll másból, mint egy pár




**10.146 ábra a:** *Mazus miquelii* (Virginia, A. Bradford, CC BY-NC), **b:** *Phryma leptostachya* (Texas, sehnature, CC BY-NC), **c:** *Erythranthe guttata,* **d:** *Glossostigma elatinoides* (Új-Zéland, J. Barkla, CC BY).




**10.147 ábra a:** *Wightia borneensis* (Borneo, L- Flint, CC BY-NC), **b:** *Paulownia tomentosa*.

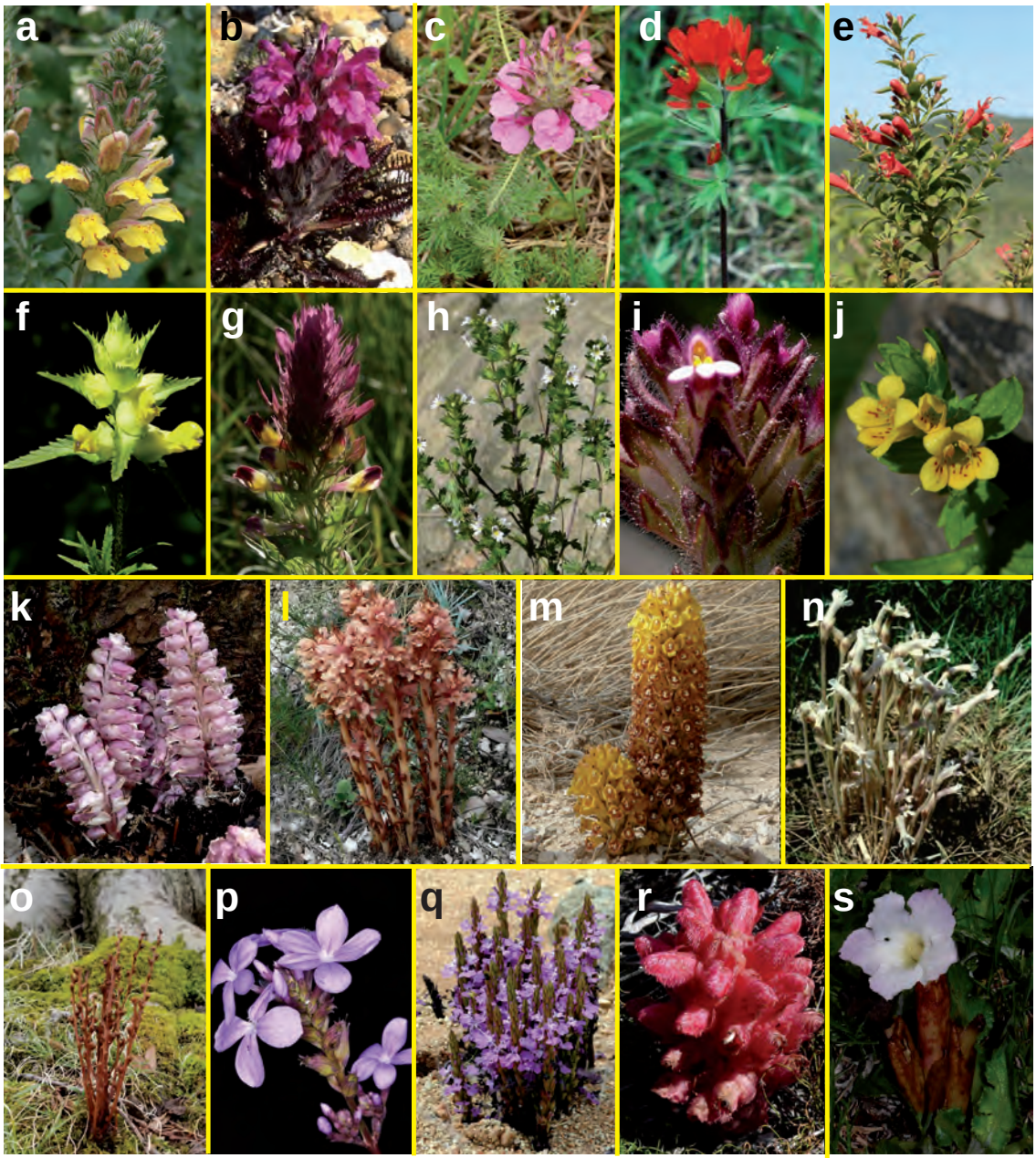
sziklevélből, egy pár lomblevélből és egy virágból. Ezt is alulmúlja az ausztráliai-afrikai *Glossostigma* (6) génusza, melynek növényei alig nagyobbak a békalencséknél (10.146d ábra). Vizes és iszapos felületeken bevonatot képeznek, önbeporzók.

*Wightia* (2). Fák vagy alkalmi fafojtó epifitonok, akár 15–18 méteres magassággal. Elterjedésük a Himalájától Vietnamig, illetve Borneóig húzódik. Bőrnemű leveleik átellenesek. Csészéjük tölcséres, a párta csöves, zigomorf, két ajakkal, hosszan kiálló porzókkal (10.147a ábra). Termésük tok, benne sok hosszúkás szárnyas maggal.

*Paulownia* (7). Kelet-ázsiai fák, nagy méretű, átellenes levelekkel, bugában virító tölcséres, zigomorf virágokkal, amelyek nektárban gazdagok. Növekedésük igen gyors, fájuk könnyű, de viszonylag ellenálló és sok célra felhasználható. Kérgükből festék állítható elő. A toktermés sok apró és könnyű magot tartalmaz, egy fán akár több milliót is. A kínai (és koreai?) származású *P. tomentosa* (10.147b ábra) kedvelt kora tavaszi virágzású díszfa, akár 25 méteres magasságot is elérhet. Miután könnyen terjed és viszonylag igénytelen, nemkívánatos özönnövénnyé is válhat. Ugyanakkor termesztése is megfontolandó, mert hatékony szén-csapdának bizonyulhat. Mérések szerint egy hektárnyi ültetvény évente 100 tonna szén-dioxidot is elnyel.

*Orobanchaceae* (vajvirágfélék, 2200). Kozmopolita csoport, elsősorban az északi mérsékelt övi zónában gyakoriak, döntő többségük lágyszárú. Virágzatuk fürtös vagy füzéres, benne zigomorf, kétivarú virágokkal. Beporzóik méhek vagy (*Castilleja*) kolibrik. Termésük tok, benne rengeteg apró maggal. Ezek széllel messze terjednek, így nagy eséllyel jutnak egy gazdanövény közelébe, amiben általában nem válogatósak. Szárítás után a növények, iridoid (orobanchin) tartalmuknak köszönhetően, megfeketednek. Az idetartozó 95 nemzetség jól példázza a parazitává válás egyes lépéseit. Kladogramjuk alapi helyzetében akad itt néhány teljesen önálló életmódú növény is (például a dél-ázsiai *Lindenbergia*, 15, 10.148a ábra), de a legtöbb nemzetség gyökérélősködő. Ezek közül számosan csupán félparaziták (hemiparazitizmus), ami azt jelenti, hogy normálisan fotoszintetizálnak, a vizet és a benne oldott anyagokat viszont hausztóriumaik segítségével a gazdanövénytől szívják el. Minden jel szerint erre egy lépésben tértek át a klád növényei. A *Pedicularidae* teljesen hemiparazita, itt van a vajvirágfélék fajban leggazdagabb nemzetsége a *Pedicularis* (kakastaréj, 677/1). Az északi félgömbön honos, egyedül Kínában 330 faja él (főleg a Himalájában), míg a *P. incurva* Kolumbiában és Ecuadorban kifejezetten unikumnak számít. Érdekes a név magyarázata: a tetűre (*Pediculus*) utal, abból a tévedésből – vagy inkább babonából – eredően, hogy a háziállatok tetvessé válnak, ha a szénába keveredett növényt megeszik (pl. Diószegi & Fazekas, Orvosi füvészkönyv, 1813. 273. old.). Sok faj kifejezetten a hideg klímájú helyeken élvezi a gazdanövények „szolgáltatásait" (10.148b–c ábra). A *Castilleja* (214, 10.148d ábra) az amerikai arktikus régiótól az Andokig terjedt el, különösen sok faja van az USA-ban. Pár képviselője Eurázsia északi tájain is megjelenik. Bár a többség lágyszárú, akad a génuszban félcserje és cserje is. Egyes fajok toxikusak, de a leveleiket rágó hernyóknak nem ártanak, sőt: a szervezetükben felhalmozódva megvédik őket a ragadozóktól. Az *Esterhazya* (6) nemzetség leírója a cseh J. C. Mikan (1769–1844) egy brazíliai osztrák expedíció során bukkant rá az újdonságra (*E. splendida*, 10.148e ábra). Mint 1820-ban megindokolta, a galántai Esterházy Miklós a kismartoni kastélyba a „világ minden részéről hozatott növényeket, s gyűjteménye minden más németországi télikertet felülmúl". A *Rhinantheae* kládon található *Rhinanthus* (kakascímer, 34/5, 10.148f ábra) és *Melampyrum* (csormolya 55/5, 10.148g ábra) fajoknak számos ökotípusa, illetve szezonális változata létezik, ami jelentősen megnehezíti faji szintű jellemzésüket. A *Rhinanthus* és *Melampyrum* fajok gyakran egymást fertőzik, sőt fajon belüli élősködés is előfordul náluk (autoparaziták). Aktivitásuk erőteljesen befolyásolja a növénytársulás szerkezetét is (10.46 cédula) További, nálunk is honos nemzetségek az *Odontites* (fogfű, 34/2) és az *Euphrasia* (szemvidító, 214/4, 10.148h ábra). Ez utóbbi esetében igen erős hibridizáció nehezíti meg a taxonómus dolgát. A *Parentucellia* (3) a Mediterráneumtól Irániig honos, erőteljesen mirigyes fajokkal (10.148i ábra). A *Bartsia alpina* (kantusfű) egy tipikus holarktikus faj, minden szomszédos országban megtalálható. A 243. oldalon már megemlítettük a HGT-vel kapcsolatban, mert jól példázza az élősködők és a gazdanövények közötti génátadás lehetőségét. Az apró virágú *Tozzia alpina* (torokvirág, 10.148j ábra) szűkebb elterjedésű európai faj, előfordul a Kárpátokban is. Akár tíz évig is elél a föld alatt, majd kihajt és fotoszintetizálni kezd – a teljes élősködés (holoparazitizmus) és a félélősködés egyfajta átmeneteként. Végleges áttérés a holoparazitizmusra legalább három független vonalon is bekövetkezett a

vajvirágféléknél. Az egyik ilyen esemény a *Rhinantheae*-ben történt, melynek „eredménye” az eurázsiai *Lathraea* (vicsorgó, 5/1, 10.148k ábra), a *Rhinanthus* közvetlen testvére. Kloroplasztiszaik vannak, de redukált genommal, benne néhány funkcionáló génnel és sok inaktív pszeudogénnel. A vajvirágok körében nekik van a legnagyobb plasztiszgenomjuk, alátámasztva, hogy egy evolúciósan fiatal, kb. 14 millió éves csoportról beszélünk. Az *Orobancheae* klád teljesen holoparazita, és a kloroplasztisz erősebben redukálódott: erre több mint kétszer annyi idejük volt, mint a vicsorgóknak. Az *Orobanche* (vajvirág, 121/16,




**10.148 ábra a:** *Lindenbergia philippensis* (Kína, Liu Guangyu, CC BY-NC), **b:** *Pedicularis lanata* (Alaska), **c:** *P. rubens* (Mongólia, Sramkó G.), **d:** *Castilleja coccinea* (Ontario), **e:** *Esterhazya splendida* (Bolívia, G.A. Parada, CC BY-NC), **f:** *Rhinanthus minor*, **g:** *Melampyrum arvense*, **h:** *Euphrasia officinalis* (Csehország), **i:** *Parentucellia latifolia* (Szardínia), **j:** *Tozzia alpina* (Franciaország, jltasser, CC BY-NC), **k:** *Lathraea squamaria*, **l:** *Orobanche lutea*, **m:** *Cistanche tubulosa* (Izrael, Oborny B.), **n:** *Aphyllon uniflorum* (Ontario), **o:** *Epifagus virginiana* (Illinois, imanaturenerd, CC BY-NC), **p:** *Buchnera lavandulacea* (Brazília, M. Mercadante, CC BY-NC-SA), **q:** *Striga gesnerioides* (Namíbia, jambobwana, CC BY-NC), **r:** *Hyobanche sanguinea* (Dél-Afrika), **s:** *Harveya purpurea* (Dél-Afrika).

**10.46 cédula: Paraziták és a diverzitás**

A vajvirágfélék nagymértékben befolyásolhatják a gyeptársulások fajösszetételét és szerkezetét. Azáltal, hogy egyes gyakori fajok (pl. füvek) biomasszáját redukálják, lehetőséget adnak más élőlénycsoportok térnyerésére. Ennek következtében főleg a kisebb termetű fajok jutnak nem várt előnyhöz, és a társulás diverzitása nemhogy lecsökkenne, hanem növekszik. Ez nem a fajszám megváltozásában, hanem az egyenletesség növekedésében nyilvánul meg. Emellett változatosabbá, foltossá válik a növényzet térbeli eloszlása is. Már komolyan felmerült annak a lehetősége, hogy *Rhinanthus* fajokat alkalmazzanak leromlott gyepek regenerálására, feljavítására. Az egyéves élősködők jelenléte pedig jelentősen befolyásolhatja a talaj tápanyagforgalmát, hiszen gyorsan lebomlanak és szerves anyagaik más fajok számára elérhetővé válnak.

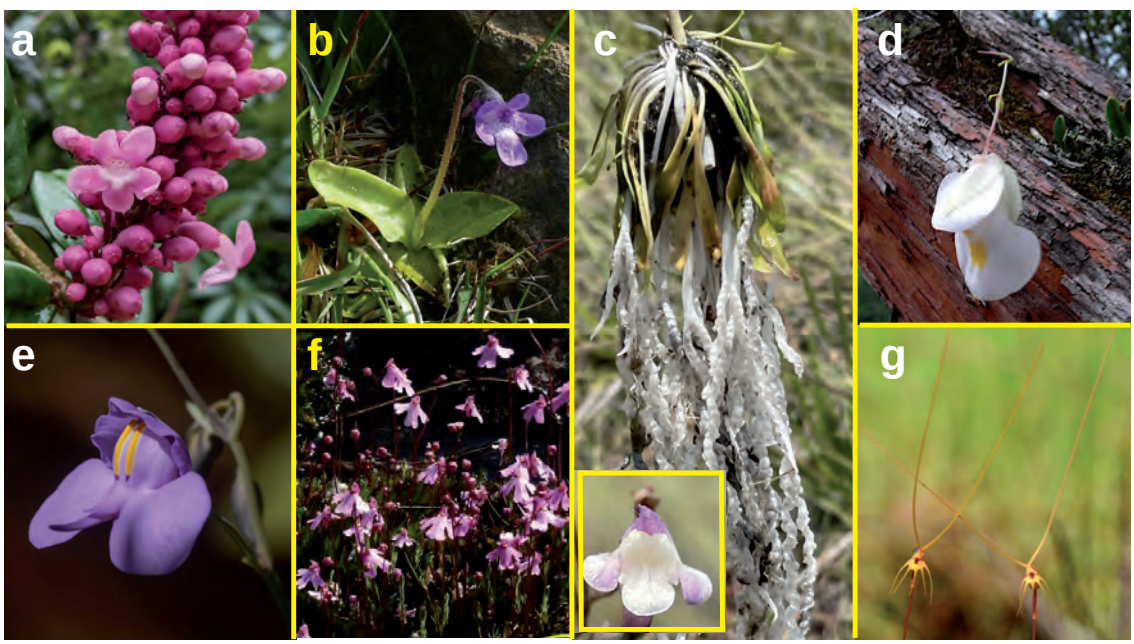
10.148l ábra) óvilági nemzetség, tagjai a hideg klímát nem kedvelik, ugyanakkor egyes fajai már világszerte elterjedtek és nemkívánatos özönnövénnyé lettek. Esetükben részletesen megvizsgálták a gazdával való kapcsolat kialakulását. Csíranövényeik rendkívül egyszerűek, sziklevél és csúcsi merisztéma nélkül. A leendő gazdanövény által kiváltott anyagok (pl. citokinek) stimulálják és irányítják a fiatal gyökerek növekedését. A hausztórium intercellulárisan hatol be a gazda gyökerének epidermiszébe, bár az *O. cumana* (napraforgó szádor) esetében a sejtfalat is feltöri, de érintetlenül hagyja a sejthártyát. Míg a félparaziták leginkább csak a xylembe hatolnak, az *Orobanche* fajok (és más holoparaziták) a floembe benyomulva jutnak szerves anyagokhoz. Az évelők szigorúan gazdaspecifikusak, míg az általában egyéves *O. minor* kevésbé finnyás, több száz fajon is élősködhet. A gazdanövények nem mindig tétlenek, sokszor erőteljes ligninképzéssel védekeznek a behatoló gyökerek ellen. Az *O. crenata* egyike az igen kevés fogyasztható parazita növényeknek, Itáliában, egészen pontosan Apuliában hajtásait begyűjtik és meg is eszik. Az eurázsiai-észak-afrikai *Phelipanche* (63/6) a virágzat levelességében és a forrt csészében tér el az előző génusztól. A *P. ramosa* a földfelszíntől elágazó növény, leginkább szántóföldi növényeken élősködik. A *Cistanche* (26) mediterrán-közép-ázsiai származású, sok faja kifejezetten száraz élőhelyeken fordul csak elő (10.148m ábra). Nagy méretű kromoszómáival tűnik ki a többi génusz közül. A rokonsági körből kiemeljük az amerikai *Aphyllon*-t (24), amely nemcsak földrajzilag, hanem molekulárisaan is elkülönül. Az *A. uniflora* (10.148n ábra) további érdekes sajátsága az egyvirágú hajtás. Az *Epifagus virginiana*, mint neve is jelzi, bükkön, nevezetesen a *Fagus grandifolia*-n élősködik (10.148o ábra). Évekbe is telhet, mire egy csíranövény teljesen kifejlődik. Hangyák porozzák be virágaik egy részét, a másik rész önbeporzó. Paradox módon a bükkösök jó állapotát jelzik, mert a leromlott állományokban már ritkaságnak számítanak. A negyedik nagy klád a *Buchnereae*, ahol részben hemiparazita génuszok vannak, mint például a pántrópusi, főleg afrikai szavannák lakója, a *Buchnera* (135) enyhén zigomorf, széles pártájú virágokkal (10.148p ábra). A másik nagy nemzetség a paleotrópusi *Striga* (55), melynek egyes fajai komoly veszteségeket okoznak az afrikai egyszikű és pillangós ültetvényeken (cirok, kukorica, köles, tehénbab stb), és másutt is, ha behurcolják őket. Becslések szerint az éves kár világszinten 10 milliárd dollárra tehető. Népszerűtlenségüket már a portugál botanikus-misszionárius, J. de Loureiro (1717-1971) adta génusznév is jól jelzi (striga = boszorkány, latin). A *Striga* fajok nagy része egyéves, virágaik kétajkúak, többnyire élénk színűek (10.148q ábra). Ezen a kládon van a holoparaziták harmadik független kialakulása, például az afrikai *Harveya* (28) és a dél-afrikai *Hyobanche* (9) rokonsági körében. A feltűnő korallpiros *Hyobanche sanguinea*-t (10.148r ábra) már Linné is ismerte. Az ő idejében a virágot a helybeliek begyűjtötték, megszárították, és az így kapott fekete porból tintát állítottak elő. Egyes források szerint szívógyökere akár két méterre is megnő, mire elér egy gazdanövényt. De nem csak egyet; a faj arról nevezetes ugyanis, hogy egy példánya akár több, különböző fajhoz tartozó növényen is élősködhet egyidejűleg. A többnyire egyéveseket magába foglaló *Harveya* (10.148s ábra) génuszon belül akad egy hemiparazita, a *H. obtusifolia* is. Ezt az állapotot életmódbeli visszafordulásnak is tekinthetjük (ami igencsak ritka a paraziták esetében, pl. rovarok is kiválthatják, vö. 10.42 cédula) – vagy pedig annak a jelzése, hogy háromnál többször bekövetkezett a teljes élősködésre való áttérés.

*Schlegeliaceae* (40). Az idetartozó négy génusznak az áreája a trópusi Közép-Amerikától Brazíliáig húzódik, kolumbiai géncentrummal. Esőerdei magas fák vagy epifiton liánok. Kérgük fehér, leveleik vastagok, bőrneműek és átellenesek. Virágzatuk fürt vagy buga. Csöves virágaik viszonylag nagyok és többé-kevésbé aktinomorfak, kétivarúak, termésük pedig húsos bogyó, akár 5 cm-es átmérővel. Ez utóbbi megkülönbözteti őket a rokon csoportoktól. A *Schlegelia* (24, 10.149a ábra) fajok járulékos gyökerekkel kapaszkodnak, kacsaik nincsenek. A *S. parasitica* tehát egy téves elnevezés – legalábbis a jelen felfogás szerint, mert korábban az élősködést másképpen értelmezték, mint ma. Az *Exarata chocoensis* palánktörzsű, 30 méter magas fa. A kubai ritkaság, a *Synapsis ilicifolia* levelei az *Ilex*-et idézik.

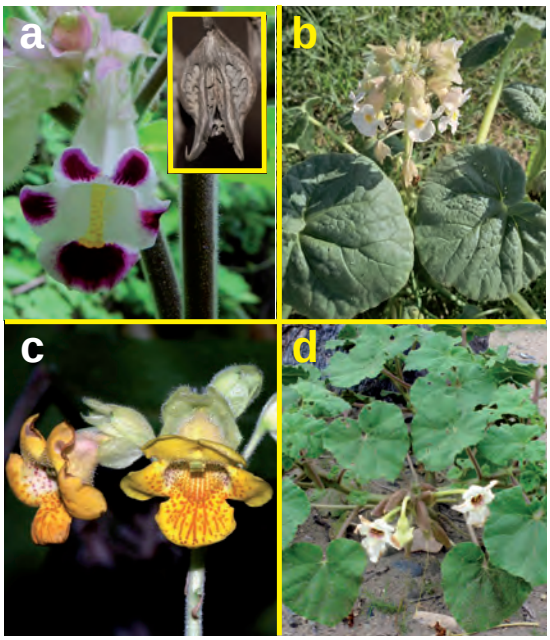
*Lentibulariaceae* (rencefélék, 420). Az egész világon elterjedtek, kivéve a sivatagokat. Elsősorban vizes,

rendszerint tápanyagszegény élőhelyeken fordulnak elő. Pártájuk forrt, kétajkú, nektárt tartalmazó sarkantyúval, két porzóval és két staminódiummal. Virágaik tőkocsányon állanak vagy a víz felszíne fölé emelkednek. A termés sokmagvú tok. Fehérjeemésztő képességgel rendelkeznek, ami egy újabb független megjelenés a zárvatermők körében. Az ízeltlábúfogás módja a három génuszban különböző. Az ép levelű, tőlevélrózsás *Pinguicula* (hízóka, 127/1, 10.149b ábra) a légypapír típust képviseli. Mirigyszőrei nyálkát és emésztőnedveket választanak ki. Miután az áldozat a levélhez ragadt, egyes fajoknál a levél szélei begöngyölődnek és további mirigyek kerülnek érintkezésbe vele. Ezt követően a levél érintett része „elhasználódik", további csapdázásra már alkalmatlan. A megemésztett és oldott anyagok a kutikula nyílásain át jutnak a növény szöveteibe. A *Genlisea* (29, 10.149c ábra) erőteljesen módosult föld alatti levelei kétágú, dugóhúzószerűen csavarodott tömlők, varsaként csapdázó szőrökkel. Az áldozatok egysejtűek vagy kisebb gerinctelenek, csapdázásuk és emésztésük folytonos. Az *Utricularia* (rence, 264) erősen osztott levelein apró hólyagok fogják meg áldozataikat. A szárazföldiek a nedves talajban élő kicsiny, max. 1,2 cm-es szervezeteket tudnak csapdázni. A vízben élő fajok alámerült levelein méretesebb hólyagok fejlődnek, és nagyobb állatokat, akár ebihalakat is elkaphatnak. A hólyagok sajátságos mechanizmussal nyílnak meg: az áldozat megérinti a csapda fedelén lévő szőröket, az kinyílik, és mivel a belső nyomás kisebb a külsőnél, a hólyag valósággal beszippantja az állatot. Az egész folyamat 10–15 milliszekundum alatt megy végbe. Dél-Amerika esőerdeiben vannak epifiton fajok is, viszonylag nagy – és látványos – virágokkal (10.149d ábra). Vízzel átitatott mohapárnákban vagy bromeliák vízzel telt tankjában (9.23 cédula) is élnek (10.149e ábra). A hidegebb égtájak rencéi túlélőrügyeket (turion) fejlesztenek a hajtás végén, a növény pusztulása után ezekből új egyedek fejlődnek. Kimutatták, hogy a rencék esetében az ősi állapot a szárazföldi volt, ami három független vonalon ment át vízibe. Az Ausztráliában élő 88 faj jelentős része például szárazföldi, gyakran gránitkibúvások nedves felületén él (10.149f ábra). A kontinens északi szélén pedig él hat faj, melyek hússzínű virágai szokatlanul hosszú (2–3 cm-es) fonálszerű „antennákat" viselnek vagy a felső (10.149g ábra), vagy az alsó ajakon. Ezek evolúciós magyarázata feltehetően a mimikri: a virágok naplementekor a legfeltűnőbbek a sötét háttér előtt és megporzó rovarokat csapnak be. *Lentibularia* génuszt már hiába keresünk a taxonómiai adatbázisokban, mind a négy faja beolvadt az *Utricularia*-ba.

*Martyniaceae* (13). Amerikai egyévesek (és egy cserje) 5 génuszba besorolva. Nagy virágaik szimmetriája (enyhén) kétoldali, tokterméseik méretes horgot viselnek, és állatokkal terjednek (innen a nevük: „egyszarvúnövény" vagy „ördögkarom"). Minden részük erősen mirigyszőrös, váladékaikba az ízeltlábúak könnyen beleragadnak. Mivel emésztőenzimek jelenlétét és tápanyagfelszívást még nem sikerült igazolni, legjobb esetben is az „előhúsevők" (protocar-



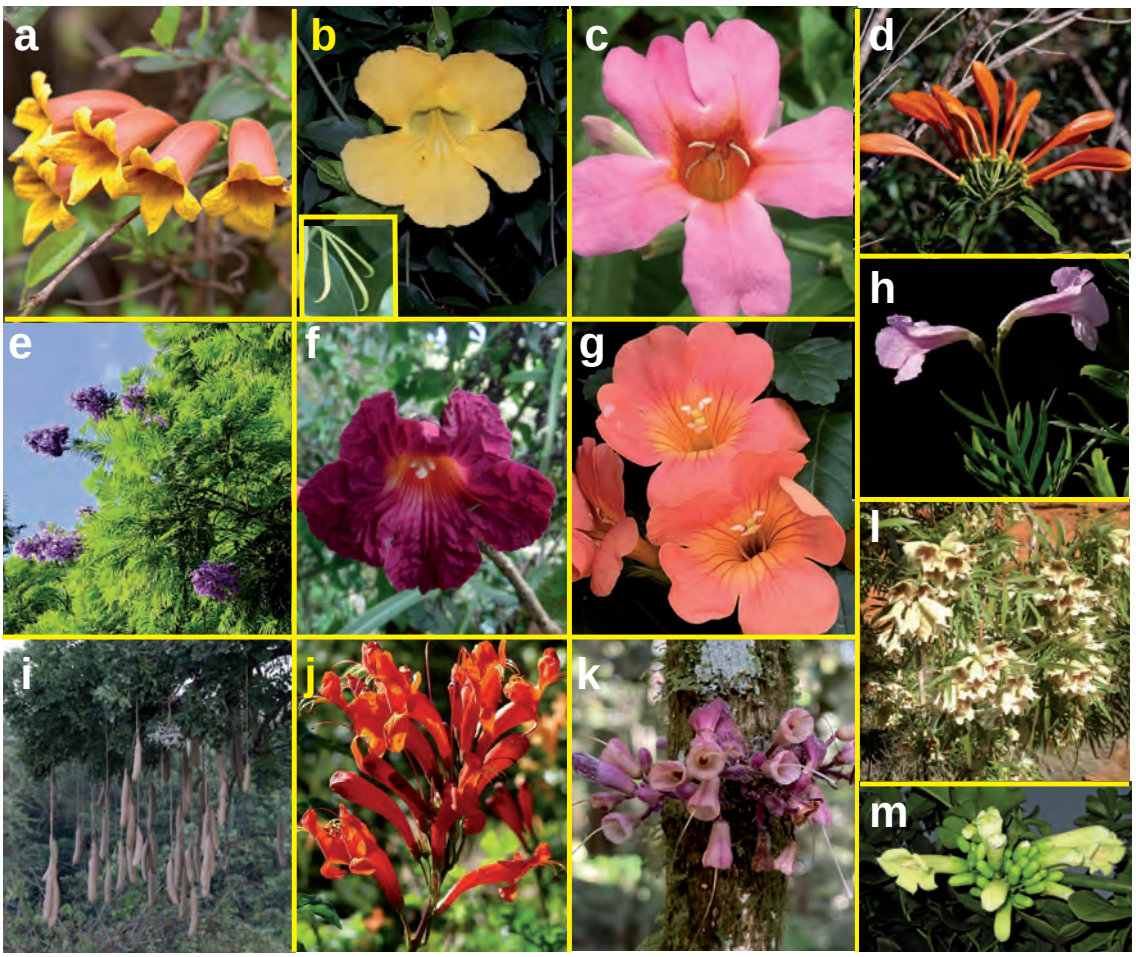

**10.149 ábra a:** *Schlegelia violacea* (Francia Guyana, accidentalshrike, CC BY-NC), **b:** *Pinguicula vulgaris* (Izland), **c:** *Genlisea angolensis* (Angola, R. Taylor, CC BY), **d:** *Utricularia alpina* (Venezuela, S. Bodzin, CC BY), **e:** *U. cornigera* (Brazília, F. Tubarão, CC BY-NC), **f:** *U. multifida* (Ny-Ausztrália), **g:** *U. capilliflora* (Northern Terrritories, AUS, T. Krueger, CC BY-NC).




**10.150 ábra a:** *Martynia annua* (Mexikó, E.N.T. Banda, termés: R.E. Llanos, CC BY-NC-SA), **b:** *Proboscidea lousianica* (Texas, Landon, CC BY-NC), **c:** *Ibicella lutea*, **d:** *Craniolaria integrifolia* (Argentína, A. Prina, CC BY-NC).

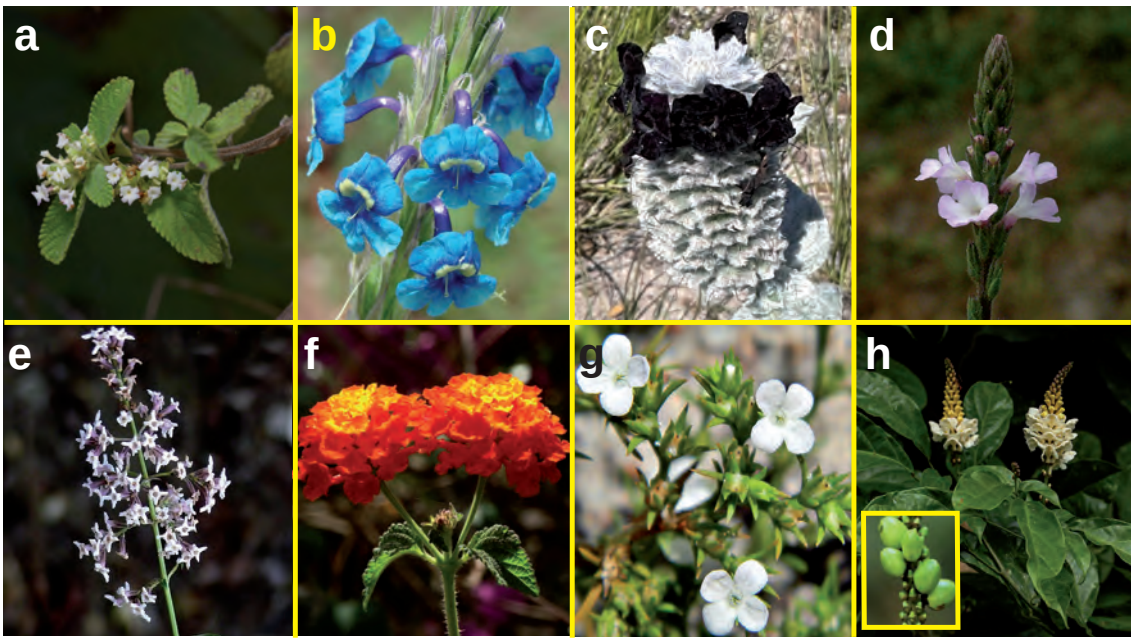
nivorous) kategóriájába sorolhatók. A *Martynia* (2) *annua* (10.150a ábra) közép-amerikai-karibi egyéves, akár 1 méterre is megnő. A trópusokon másutt is meghonosodott, különösen Indiában, ahol gyom- és gyógynövényként tekintenek rá. A *Proboscidea* (7, 10.150b ábra) termése éretlenül salátaként fogyasztható, éretten (és megfásodva) az indiánok kosárfonásra használták. Az *Ibicella* (2) *lutea* (10.150c ábra) nemcsak ragadós, hanem kellemetlen szagú növény. Dél-Amerika száraz, sivatagos területein él, de más kontinensek hasonló élőhelyein is meghonosodott. A *Craniolaria* (3) pártacsöve a 12 cm-es hoszúságot is elérheti (10.150d ábra).

*Bignoniaceae* (szivarfafélék, 900). Fák (a fajok fele), cserjék és liánok, nagyon kevés lágyszárúval. A 80 nemzetség java trópusi és szubtrópusi elterjedésű, dél-amerikai központtal, míg a mérsékelt klímát csak kevesen viselik el. Sajátságos másodlagos vastagodásuk következtében a farész lebenyezett vagy erősen barázdált. Levelük szárnyasan összetett, akár kétszeresen is – ez a kladisztikai eredmények szerint az ősi állapot –, amelyet tenyeres, hármas vagy ép levél vált fel egyes taxonoknál. A végső levélszárny a liánok egy részénél egyszerű vagy elágazó kaccsá módosult. Zigomorf virágaik feltűnőek, magánosak vagy fürtben állanak. Az öt (vagy 2) porzószál a pártához nőtt, egyesek staminódiummá redukálódtak. Nektár nemcsak a virágban, hanem a leveleken, a törzsön, a csészén és a magház felületén is termelődik. Beporzóik méhek és madarak, de más rovarok és denevérek is lehetnek. Termésük rendszerint hosszú tok, endospermium nélküli szárnyas vagy szőrös magvakkal, ritkán húsos falú (*Kigelia*). A részletes ismertetést az amerikai taxonokkal kezdjük. A *Bignonia* (31) fajok kacsos liánok, életformájukat tapadós váladék is elősegíti (*B. capreolata*, 10.151a ábra). A *Dolichandra* (9) kacsai erős horgokkal fokozzák hatékonyságukat, mint például a kifejező nevű *D. unguis-cati* (10.151b ábra) esetében. Az *Amphilophium*-ok (48) is liánok, legismertebb közülük a mexikói *A. buccinatorium* (10.151c ábra), amely 25 méteres magasságba is felkúszik. A *Pyrostegia* (2, 10.151d ábra) villásan elágazó kacsaival falakra is könnyedén felkapaszkodik, tűzpiros virágainak köszönheti népszerűségét. A *Jacaranda* (54) fajok némelyike, különösen a *J. mimosifolia* (10.151e ábra) is igen népszerű világszerte, helyenként inváziós, ugyanakkor hazájában (Dél-Amerika központi részén) a fakitermelés miatt már veszélyeztetettnek számít. Virágokkal gazdagon borított példányai 25 méter magasak is lehetnek. A *Tabebuia* (74, 10.151f ábra) összes faja fa vagy cserje termetű, a többség a karib-tengeri szigetvilágban él. Ágaik puha belsejében hangyák élnek, a szimbiotikus hangya-növény kapcsolatok újabb példájaként. Amerika és Kelet-Ázsia rendelkezik néhány közös nemzetséggel is, mint például a *Campsis* (trombitafolyondár, 2), benne a *C. radicans*, illetve a *C. grandiflora* (10.151g ábra). A másik közismert kettős áreájú taxon a *Catalpa* (szivarfa, 9), melynek hat faja amerikai (pl. *C. bignonioides*), három pedig kínai (pl. *C. ovata*). A mérsékelt klímát jól viselik, Európában is ültethetők. Kifejezetten a hűvösebb vidékekhez kötődik az Ázsiában (főleg a Himalájában és Tibetben) honos *Incarvillea* nemzetség, évelő lágyszárú fajokkal. Páran nyugat felé egészen Közép-Ázsiáig eljutnak, az *I. olgae* (10.151h ábra) elterjedése esik a legközelebb Európához. Alkaloidjaiknak köszönhetően számos fajukat gyógynövényként tartják nyilván, leginkább Kínában. Afrikában honos a *Kigelia africana* (kolbászfa), egy terebélyes, 25 m magas növény. Nagy tölcséres virágai hosszú fürtben lógnak le a fáról, hasonlóan a több deciméteres és akár 10 kilós termésekhez (10.151i ábra). Ezek nem fogyaszthatók, bár alkohol erjeszthető belőlük. A virágok illata nem túl kellemes, beporzóik denevérek és – nappal – madarak. Az ugyancsak afrikai *Tecomaria* (2, 10.151j ábra) fajok örökzöld cserjék vagy kisebb fák, beporzóik elsősorban nektármadarak. Madagaszkáron egy külön speciációs centrumot képvisel a csak ott és a környező szigeteken élő *Colea* (33). Virágaik színesek, több fajnál a törzsből erednek (10.151k ábra). Terméseiket lemurok terjesztik. A *Pandorea* (9) legtöbb faja Ausztrália bennszülöttje (10.151l ábra), míg egy (a tiszta fehér virágú *P. pandorana*) szélesebb körben elterjedt Ázsiában is. Fásszárú, örökzöld liánok, szárnyalt levelekkel, kacsok nélkül. Az új-zélandi *Tecomanthe* (6) *speciosa* a világ egyik legritkább növénye (5. lábjegyzet, 10.151m ábra).




**10.151 ábra** a: *Bignonia capreolata* (Texas, G. Lasley, CC BY-NC), **b**: *Dolichandra unguis-cati,* **c:** *Amphilophium buccinatorium*, **d:** *Pyrostegia venusta* (Brazília), **e:** *Jacaranda mimosifolia,* **f:** *Tabebuia conferta* (Haiti, M. Reith, CC BY-NC), **g:** *Campsis grandiflora* (Dél-Korea, kodarizzim, CC BY-NC), **h:** *Incarvillea olgae*, **i:** *Kigelia africana* (Uganda, T. Desloges, CC BY-NC), **j:** *Tecomaria capensis* (Dél-Afrika), **k:** *Colea pauciflora* (Madagaszkár, B.A. Roy, CC BY-NC), **l:** *Pandorea doratoxylon* (Northern Territories, AUS, alanayton, CC BY-NC), **m:** *Tecomanthe speciosa* (Új-Zéland, Kakuroa, CC0).

*Verbenaceae* (vasfűfélék, 883). Minden kontinensen jelen vannak, amerikai géncentrummal, de a hideg éghajlati övekből hiányoznak. A korábbi osztályozásokhoz képest ez a csoport sokat „veszített”, mert jó néhány nemzetség molekuláris alapon máshová, elsősorban a *Lamiaceae*-be került. A megmaradtak (35 génuszban) aromatikus illatú lágyszárúak, cserjék, liánok vagy fák. Morfológiailag meglehetősen egységesek, leveleik átellenesek, fűrészes szélűek. Virágzatuk fürtös vagy fejecskeszerű, virágaik csak gyengén kétoldali szimmetriájúak, tölcséresek. A pollen exinéje a nyílásoknál megvastagodott. A bibe duzzadt, aszimmetrikus, a magház négy termőlevélből áll. A termés csontár vagy négy részre eső száraz termés. A legnagyobb fajszámú génuszok kevésbé közismertek, mint például a *Lippia* (168) paleotrópusi nemzetsége. Több fajuk sok illóolajat adó fűszer- vagy élelmiszernövény, így a *L. abyssinica* Afrikában és a *L. origanoides* (10.152a ábra) Közép-Amerikában. A *Stachytarpheta* (126) amerikai elterjedésű, füzéres virágzatú évelőket és félcserjéket foglal magában. Rendkívül sok nektárt termelnek, így a lepkék és kolibrik kedvencei. Virágaik változatos színekkel örvendeztetik meg a botanikust, még (majdnem) fekete is akad közöttük (10.152b–c ábra). A *Verbena* (vasfű, 57/2) is döntően amerikai elterjedésű, de pár faja az óvilágban honos és széles elterjedésű (mint a *V. officinalis*, 10.152d ábra). Illóolaj-tartalmuk miatt inkább a kozmetikumokban használatosak. Az USA déli államaitól Argentináig megtalálható *Aloysia* (42) legismertebb képviselője az *A. citrodora* (10.152e ábra). Átható citromillatot áraszt, ízesítésre többféleképpen használható (pl. Inca Cola Peruban), de a bőrt érzékenyíti, így illatszerként nem javasolják. A *Lantana* (107) évelői és cserjéi trópusi és szubtrópusi elterjedésűek, de elsősorban újvilágiak. Virágaik színe a korral változik, s egy virágzaton belül többféle is lehet.



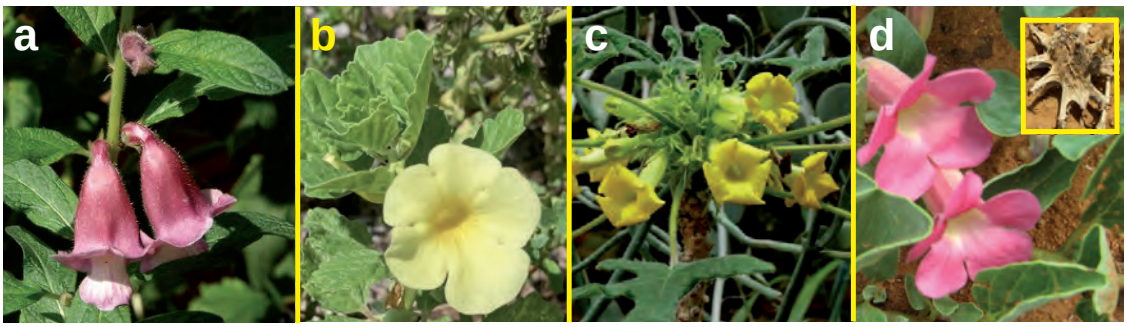

**10.152 ábra a:** *Lippia origanoides* (Texas, pufferchung, CC BY), **b:** *Stachytarpheta gesnerioides* (Brazília, J. Medeiros, CC BY), c: *S. glazioviana* (Brazília, aezanne, CC BY-NC), **d:** *Verbena officinalis*, **e:** *Aloysia citrodora*, **f:** *Lantana camara*, **g:** *Polypremum procumbens* (Florida, B. Peterson, CC BY-SA 2.0), **h:** *Thomandersia hensii* (Kongó, B. Wursten, CC BY-NC)

Dekoratív megjelenésűek, dísznövényként leginkább a *L. camara*-t (10.152f ábra) művelik. Mint azonban más fajokkal is megesik, a kertekből kiszabadulva nemkívánatos özönnövénnyé válhatnak. Elterjedésüket nagyban elősegíti, hogy a növényevők kerülik mérgező leveleiket, ugyanakkor terméseik a madarak számára finom falatokat jelentenek. Ausztráliában 30 rovarfajt is kipróbáltak a *Lantana* megfékezésére, de ezzel kevés sikert értek el, viszont jóval több gondot okoztak. Ugyanott azt is megfigyelték, hogy a *Lantana* kiiktatása a városi kertekből és parkokból a madárfauna diverzitását jelentősen csökkentette. Márpedig a madarak különösen viszonyulnak hozzájuk: Indiában például a bengáli szövőmadár (*Ploceus benghalensis*) hímje a *Lantana* virágokat fészkének díszítésére használja, így téve azt még vonzóbbá a nőstények számára.

*Tetrachondraceae* (3). Sugaras, kis méretű tetramer virágú lágyszárúak, átellenes, alul összenőtt levelekkel. A *Tetrachondra* egyik faja patagóniai, a másik új-zélandi elterjedésű – molekulárisan igen hasonlóak egymáshoz, s a második valószínűleg egy későbbi interkontinentális vándorlás eredménye. A *Polypremum procumbens* (10.152g ábra) Észak-Amerikában és a Karibi-térségben honos, földre terülő növény, levelei tűszerűek, erikoid jellegűek

*Thomandersia* (6). Fák és cserjék Nyugat- és Közép-Afrikából. Leveleik épek, átellenesek, alsó oldalukon sűrűn mirigyesek. Virágaik fürtben csoportosulnak, tokterméseikben minden egyes mag egy csészeszerű kiemelkedésen ül (10.152h ábra). A *T. laurifolia* keserű levelét a helybeliek paraziták ellen alkalmazzák, s megfigyelések szerint a gorilla is ebből a célból fogyasztja.

*Pedaliaceae* (80). Lágyszárúak vagy kisebb fák, szerveiket nyálkás szőrök borítják. Nagy virágaik kétoldalian részarányosak, általában magánosak. 2 vagy 4 porzójuk a pártára nőtt. Termésük tok, rajta különféle terjesztőképletekkel. Elsősorban paleotrópusi elterjedésűek, 14 nemzetségben. Idetartozik az emberiség egyik legrégebben, kb. 5500 éve kultivált olajnövénye, az indiai eredetű *Sesamum* (22) *indicum* (szezám, 10.153a ábra). Kiszáradt magjának olajtartalma kiemelkedően magas, 50%. Emellett az is előnyös, hogy olyan (száraz és forró) területeken is megterem, ahol más kultúrnövény meg sem marad. A világtermelés eléri a 6,7 millió tonnát évente. Egyes *Sesamum* fajok érett termései a növényen maradnak, és a szél rázza ki belőle a magvakat. Az egyéves *Pedalium murex* (10.153b ábra) Közép-Afrikában, Madagaszkáron és Délkelet-Ázsiában is honos. Hajtásai kissé pozsgásak, kellemetlen illatúak. Ennek ellenére leveleit fogyasztják és a gyógyászatban is alkalmazzák, elsősorban Indiában. Az *Uncarina* (14, 10.153c ábra) Madagaszkár bennszülöttje, minden faja többé-kevésbé pozsgás, szárazságtűrő, tömzsi víztároló törzzsel. Fásodó falú terméseik hatalmas horgokat viselnek, s alkalmasak kisemlősök csapdázására is. Hasonló termései vannak a dél-afrikai *Harpagophytum* két fajának (10.153d ábra), amelyek a száraz évszakot föld alatti gumóval vészelik át. Nagy mennyiségben gyűjtik, mert kivo-




**10.153 ábra a:** *Sesamum indicum*, **b:** *Pedalium murex* (Kenya, J. Zito, CC BY-NC), **c:** *Uncarina grandidieri*, **d:** *Harpagophytum zeyheri* (Botswana, botswanaugs, CC BY-NC).

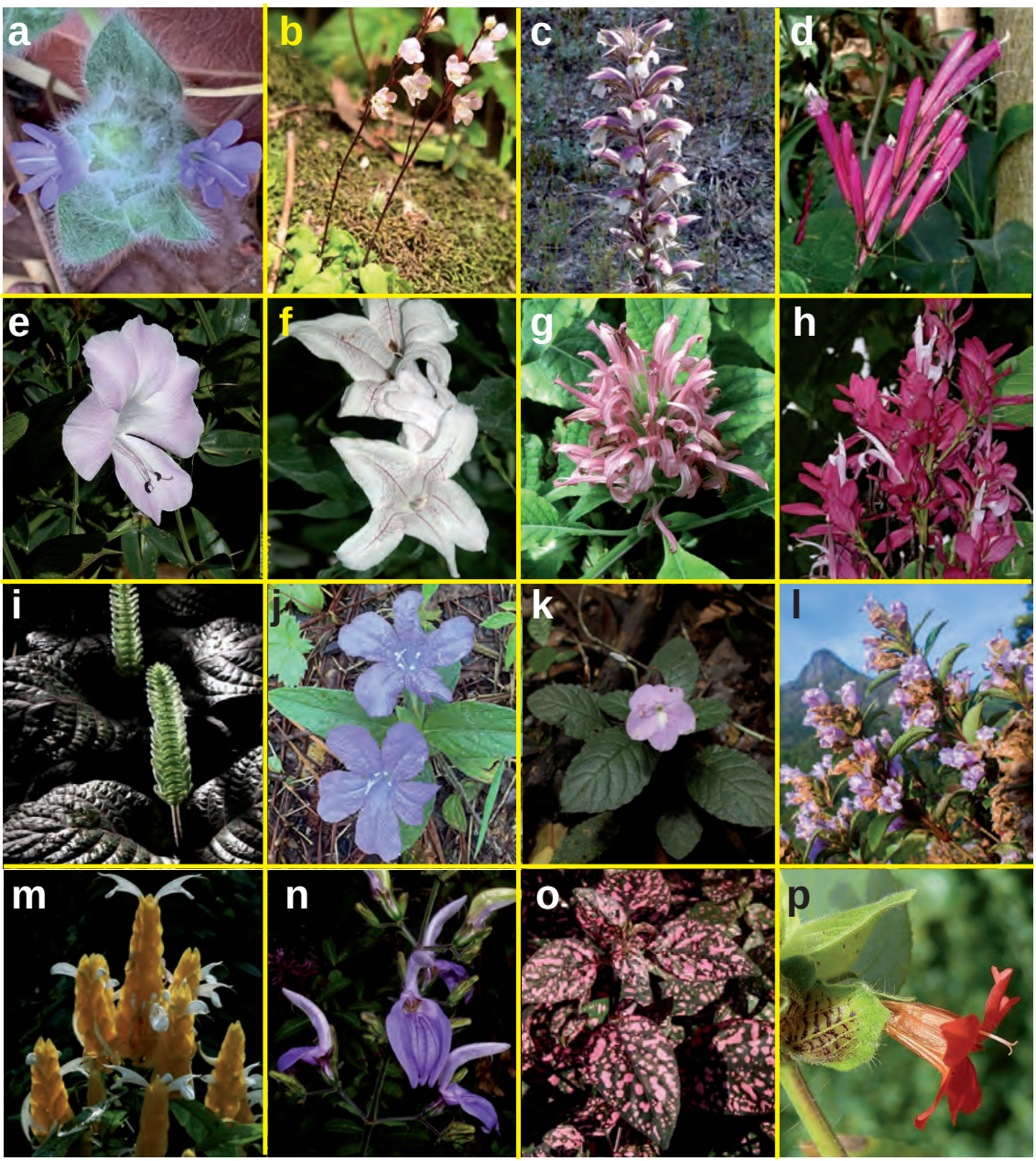
natai – vélhetően –fájdalomcsillapító hatásúak, amit egyes káros mellékhatások sajnos lerontanak.

*Acanthaceae* (akantuszfélék, 5500). Lágyszárúak, cserjék, kúszó- vagy mangrovenövények. Leveleik átellenesek, ép szélűek vagy fogasak-tövisesek. Fürtben, füzérben vagy bogernyőben álló virágaik kétivarúak, zigomorf vagy csaknem aktinomorf szimmetriával. Az egyes virágokat gyakran nagy méretű, színes murvalevél vagy kisebb levelek övezik. A csésze 4–5 lebenyű, a párta csöves, kétajkú vagy ötosztatú, nem mindig egyforma cimpákkal. Több független vonalon is megfigyelhető a pártacső részleges vagy 180°-os elcsavarodása. A pártához nőtt porzók száma 2 vagy 4. Pollenjük külső mintázata a legváltozatosabb a zárvatermők körében, egykoron az osztályozás egyik alappillérét jelentette. A fajok 15%-át kolibrik porozzák be (Amerikában, természetesen), a többit leginkább méhek és lepkék. Termésük általában kétrekeszes tok. Az érett magot a köldökzsinórból alakuló rövid nyél robbanásszerűen pergeti ki a termésből (kivéve az *Avicennia*-t és a *Thunbergioideae* egyes fajait). A nyél a nedvesség hatására, vagy éppen ellenkezőleg, a kiszáradás következtében lép működésbe. A kirepülő mag igen gyorsan forog, másodpercenként ezernél is többet (*Ruellia*). A forgás stabilizálja a röppályát, és a mag akár 7 méteres távolságra is kiszóródik. Az akantuszfélék körében több gyógy-, illetve dísznövény is van, ezeket külön nem részletezzük. Elterjedésük döntően trópusi-szubtrópusi, a mérsékelt övben igen kevés fajuk honos, Európában csak az *Acanthus*. Nemzetségeik száma kb. 190–200. Filogenetikai viszonyaikat négy fő csoportra bontva vizsgáljuk, a következő kladogram alapján: {*Nelsonioideae* {*Acanthoideae* {*Thunbergioideae, Avicennia*}}}. Az első klád névadója a *Nelsonia* (3) óvilági génusz, a *N. canescens* (10.154a ábra) a Zöldfoki-szigetektől Ausztráliáig fordul elő, és Dél-Amerikába is behurcolták. Ez a nem túlzottan feltűnő árnyéktűrő növény jól mutatja a taxonómia bizonytalanságait, hiszen korábban nyolc másik nemzetségbe is besorolták (az *Origanum*-ba is!). A pántrópusi *Staurogyne* (152, 10.154b ábra) fajokban jóval gazdagabb nemzetség, lágyszárúak vagy félcserjék. A *S. repens* életmódja kirí a klád többi faja közül: vízinövény, előszeretettel ültetik akváriumokba. Az *Acanthoideae* foglalja magába a fajok túlnyomó többségét. Az *Acanthus* (akantusz, medve„köröm”, 29) nemzetség a Földközi-tenger vidékén és Ázsiában éri el a legnagyobb fajszámot, de jelen van a trópusi Afrikában sőt, Új-Kaledónián is – nálunk nincs (vö. 10.47 cédula). Magas termetű évelők, hasábosan szeldelt, a legtöbb fajnál erősen szúrós levelekkel. Ezeket a leveleket, ha máshonnan nem is, a korinthoszi oszlopfőkről biztosan nagyon sokan ismerik. Díszítőelemként későbbi kultúrákban is központi szerepük volt. Az *A. mollis* a legkevésbé szúrósak közül való, ma már világszerte

**10.47 cédula: A magyar akantusz**

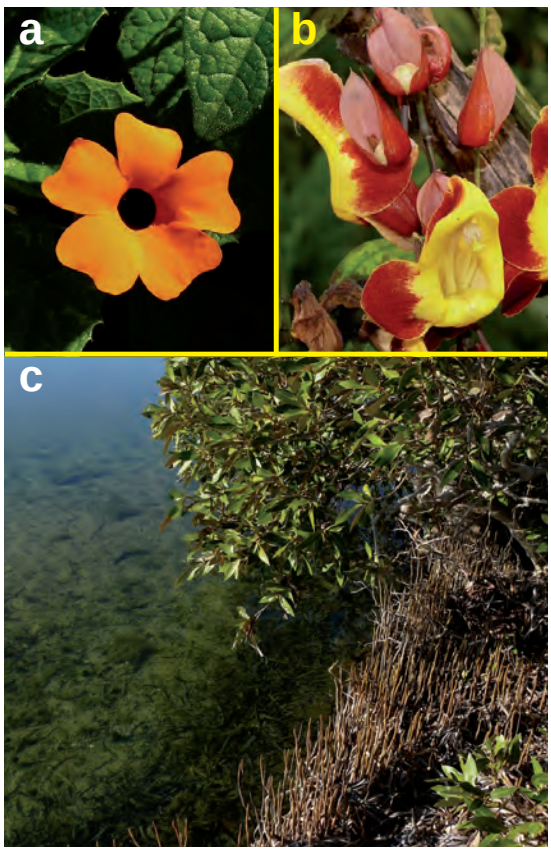
Borbás Vince (1844–1905) írta le a balkáni *Acanthus hungaricus*-t, az *A. longifolius* változataként – mégpedig nem máshol, mint a Pallas Nagy Lexikonában, 1893-ban. Rajz ugyan nincs róla a szócikkben (ami egyébként sem „szabályos” taxonjellemzés, bár az 1953 előtti esetekben ez nem elvárás), de a lelőhely alapján egyértelmű, milyen növényről van szó. A fajra az angol nyelvű szakirodalom mindmáig Hungarian Bear's Breeches (= magyar „medvebricseszknadrág”) néven hivatkozik, mondván, hogy a „specific epithet indicates the plant is native to Hungary.” Egyes adatbázisok a faj előfordulási helyeként Magyarországot is feltüntetik. Ténylegesen azonban hozzánk legközelebb a Domogled-hegységben, Herkules-fürdő felett él, mely terület Borbás idejében még valóban – és részben – Magyarországhoz tartozott. Határok ide, határok oda, ez az akantusz a szabályok értelmében nem változtatja meg nevét – bár az angol botanikus R. K. Brummitt azért megjegyzi: „The epithet *hungaricus* may now seem a little unfortunate since the species does not occur in the present-day Hungary.” Egyébként a magyar akantusz nincs is egyedül, hiszen – az érvényes nevűek közül – az *Aria hungarica* (= *Sorbus h.*), az *Erigeron hungaricus, az Erysimum hungaricum*, a *Soldanella hungarica,* és a *Tulipa hungarica* sem része a mai magyar flórának.

elterjedt, és itt-ott özönnövényként kezelt faj. Az *A. spinosus*-nak (10.154c ábra) nemcsak a levelei, hanem a csészéje is tövises. Az *A. arboreus* az Arab-félsziget déli részén élő erősen szúrós levelű fa. A neotrópusi *Aphelandra*-k (206, 10.154d ábra) örökzöld cserjék, rövid élettartamú virágokkal, de hosszan maradó színes murvákkal. A paleotrópusi, főleg afrikai *Barleria* (291) esetében a murvák kevéssé feltűnőek (10.154e ábra), ellentétben az akantuszfélék többségével. A *Mackaya* (6) elterjedése diszjunkt, a *M. bella* (10.154f ábra) dél-afrikai örökzöld cserje, nagy fehér virágokkal, a többiek kelet-ázsiaiak. A trópusok génuszai közül fajszámban – egyelőre – a *Justicia* (962) emelkedik ki, de előbb-utóbb nem kerüli el a túlméretezett (és nem monokladisztikus) taxonok sorsát. Örökzöld évelők vagy kisebb cserjék, csöves virágaik változatos színek-




**10.154 ábra a:** *Nelsonia canescens* (Botswana, R. Fourie, CC BY-NC), **b:** *Staurogyne concinnula* (Tajvan, wang1420, CC BY-NC), **c:** *Acanthus spinosus* (Albánia), **d:** *Aphelandra arborea*, **e:** *Barleria greenii* (Dél-Afrika), **f:** *Mackaya bella,* **g:** *Justicia carnea*, **h:** *Megaskepasma erythrochlamys*, **i:** *Fittonia albivenis*, **j:** *Ruellia caroliniensis* (North Carolina, E. Hiatt, CC BY-NC), **k:** *Physacanthus batangianus* (Gabon, J. Renoult, CC BY), **l:** *Strobilanthes kunthiana* (India, D. Raju, CC BY-NC), **m:** *Pachystachys lutea*, **n:** *Brillantaisia owariensis*, **o:** *Hypoestes phyllostachya,* **p:** *Petalidium coccineum.*

ben pompáznak (10.154g ábra). A rovarok a megnyúlt alsó ajakra szállnak, melynek hatására a felső ajak alatti porzók hozzájuk csapódnak. Elsősorban a trópusi Amerikában, illetve Afrikában és Indiában honosak. A *Megaskepasma* egyetlen faja (10.154h ábra) Venezuela endemizmusa, 3 méteres cserje. Kárminpiros murvalevelei jóval feltűnőbbek a kétajkú fehér virágoknál. A *Fittonia* (2) kevéssé a virágzatával, mint a tarka leveleivel tűnik ki (10.154i ábra). A *Ruellia* (400) pántrópusi nemzetség, egy faja az USA-ban is előfordul (*R. caroliniensis,* 10.154j ábra). Virágaik csaknem sugarasak, többé-kevésbé csavarodottak. Az afrikai ×*Physacanthus* (3, 10.154k ábra) különleges eset, neve elé nem véletlenül teszik az × jelet. Egy kloroplasztiszgén alapján szerkesztett kladogramon az idesorolt egyedek egy része a *Ruellia* közelébe, míg néhány másik egyed a távol álló *Acanthus* mellé került (Tripp et al. 2013). A *Physcanthus*-ok egyes mikromorfológiai sajátságait tekintve is keveredik bennük a két csoport. Ennek magyarázata az, hogy a nemzetség egy nagyon régen bekövetkezett kereszteződés eredménye. A *Strobilanthes* (461) mintegy 150 faja Indiában honos, 72 bennszülöttel, a többiek is ázsiaiak, két madagaszkári kivétellel. A *S. kunthiana* (10.154l ábra) összes egyede egy időben virágzik és érleli termését, majd elpusztul. Ez nagy területen többéves ciklusokban következik be. A virágban a beporzó rovarokra leső pókokra is kerül pollen, amit tovább is visznek más virágokra (pszeudo-pollinátorok). A tömeges virágzás, termésérlelés és -elhalás valószínűleg egy evolúciós versenyfutás eredménye, a magot fogyasztók elkerülésére (lásd még: bambuszok 9.26 cédula), de szerepet játszhat a keresztbeporzás elősegítésében is. A *Pachystachys* 18 faja a Karibi-térség és Közép-Amerika lakója, kétajkú fehér virágaik a sárga vagy vörös murvalevelek között szinte fel sem tűnnek (10.154m ábra). A *Brillantaisia* (15) hazája a trópusi Afrika. Szára négyélű, mint az ajakosaké, és virágai – legalábbis oldalról – is a zsályára emlékeztetnek (10.154n ábra). Termésük hosszú, szivar alakú tok. A *Hypoestes* (140) paleotrópusi génusz, madagaszkári géncentrummal. A *H. phyllostachya* virágai szerényen meghúzódnak a murvalevelek alatt, foltos-színes levelei annál feltűnőbbek, különösen a kultúrváltozatoké (10.154o ábra). Hasonlóan tarka levelű a *Graptophyllum* (15) *pictum* Új-Guineából. Az Afrika déli felében honos *Petalidium* (46) virágai szélesen tölcséresek, a murvalevelek feltűnő erezetet viselnek, vagy mirigyszőrösek (10.154p ábra). A *Thunbergioideae* klád növényei liánok vagy cserjék, virágaikban a csésze igen kicsiny. A *Thunbergia* (146) paleotrópusi elterjedésű, több faja inváziós világszerte, különösen Ausztráliában. Ilyen a Kelet-Afrikából származó *T. alata* (10.155a ábra), egy pár méteres kúszónövény, sugaras, sötét közepű narancsos virágokkal. Az indiai *T. mysorensis* virágai vele ellentétben zigomorfak, 180°-ban elfordultak, hosszú, lelógó fürtben állanak (10.155b ábra). Az *Avicennia* (8) fajok a Ráktérítőtől délre eső meleg tengerek partján az árapályzónában húzódó mangrovemocsarak jellemző növényei. Terméseikben egy nagy mag van, ezek már a fán csírázni kezdenek – és kis magoncként hullanak alá. Gyökérzetük rengeteg légzőgyökeret (pneumatofórák) fejleszt, így több oxigénhez jut. Levelükön sókiválasztó mirigyek fejlődnek, bár a só jelentős része már a gyökereken fennakad. Virágaik illatosak, sok nektárt fejlesztenek, és rovarok porozzák be őket. Az *A. marina* (fehér mangrove, 10.155c ábra) akár 14 métert is elérő fa, morfológiailag igen változatos. Virágai az 1 cm-t sem érik el, sárga színűek. Áreája Új-Zélandtól a Perzsa-öbölig és Afrika keleti partjáig húzódik.




**10.155 ábra a:** *Thunbergia alata* (Dél-Afrika), **b:** *T. mysorensis*, **c:** *Avicennia marina* (Ny-Ausztrália).

## 10.6 Záró megjegyzések a zárvatermőkről: a homoplázia tobzódása

A molekuláris kladisztika felhasználásával készített zárvatermő osztályozások és a hagyományos, főképpen a virágrészek sajátságaira támaszkodó „filogenetikai", de linnéi rangokat alkalmazó rendszerek között – mint láttuk – sok esetben szinte feloldhatatlan ellentét feszül. Míg a molekuláris információ, az egyes génszekvenciák elég részletesnek és robusztusnak bi-

zonyulnak ahhoz, hogy az evolúciós „jelzések" kihámozhatók legyenek belőlük, a morfológiai adatokról ez nem mondható el. A zárvatermők klasszikus leírásában viszonylag kevés számú alaktani sajátság jön egyáltalán számításba, ráadásul ezek mind a vegetatív, mind a reproduktív szervek esetében erősen hajlamosak a homopláziára – vagyis arra, hogy konvergencia, párhuzamos evolúció vagy visszafordulás révén egymástól független evolúciós útvonalakon hasonló sajátságaik jelenjenek meg. Ennek nyilvánvaló oka a zárvatermők erőteljes evolúciós plaszticitása, relatíve gyors reagálása a megváltozott körülményekhez. Ebben rejlik sikerük záloga, de egyben ez az oka annak, hogy a morfológiai adatok filogenetikai következtetésekre kevéssé alkalmasak. A molekuláris alapon készült osztályozás viszont – talán túl sokszor – nehezen interpretálható makromorfológiai bélyegekkel. Helyettük a szállítószövet, a mag, az embrió, a leveleket borító viasz, a mirigyszőrök – és még sorolhatnánk tovább – kevéssé feltűnő tulajdonságaira kell odafigyelnünk, vagyis a korábbi osztályozásokkal való egybevetés nem mindig kézenfekvő.

A 9-10. fejezetből kiderült, hogy sok – szinte bármelyik – tulajdonság kialakulhat egyidejűleg több fejlődési vonalon, vagy változhat vissza másodlagosan a pleziomorf állapotba, egy-egy újonnan szerzett képesség elvesztésével. Ezek valószínűsége a fajszám, a morfológiai diverzitás, az elterjedési terület és az ökológiai változékonyság növekedésével egyre nagyobb, s ezt a növényvilágban éppen a zárvatermők esetében tapasztalhatjuk. Filogenezisük így a homoplázia „tobzódásaként" fogható fel. A teljesség igénye nélkül, szinte csak felvillantásszerűen kiragadunk néhány gyakran felmerülő szempontot.

Többször is érintettük azt a kérdést, hogy az egyes taxonokban milyen a lágyszárúak és a fásszárúak aránya, ami evolúciós szempontból is érdekes. Bár a mai nyitvatermők körében a fás szár kizárólagos – és az erre alapozó, leginkább elfogadott feltételezés szerint a legősibb zárvatermők is ilyenek voltak – más lehetőség is felmerülhet. A fosszilis anyagban például csak a kréta közepe táján bontakoznak ki a fás zárvatermők, az időszak elejéről csak kevés lelet ismeretes. Találtak azonban apró magokat, kis leveleket, amelyek esetleg éppen a lágyszárúak elsőségét támogatják. Bízhatunk-e azonban a szükségképpen hiányos leletanyagban? A vitát leginkább a zárvatermők molekuláris kladisztikája döntheti el: alapi helyzetben – a nyitvatermőkre sok mindenben emlékeztető szerkezetű – fás *Amborella* van, közelében még három fásszárú csoporttal. Ugyanakkor a másodikként leváló *Nymphaeales* lágyszárú és erősen specializált, melynek lehetséges magyarázata a korai „visszatérés" a vízi környezetbe. Ha a zárvatermő-kladogram többi részét is alaposan megvizsgáljuk, akkor több kládnál tapasztaljuk, hogy fásszárúak ágaznak le először, s ezután következnek a tisztán vagy döntően lágyszárú csoportok (például *Euptelea – Ranunculales, Peridiscaceae – Saxifragales, Plocosperma – Lamiales, Cercidoideae – Fabaceae*, illetve a *Cornales* és *Ericales* alapi helyzete az asterid kládon). Miután a „vegyes" taxonokban a fásszárúak elsősorban trópusi elterjedésűek, azt a feltételezést is megengedhetjük magunknak, hogy a zárvatermők szétsugárzása a mérsékelt övek felé trópusi fás növényektől, sok csoportban, egymással párhuzamosan ment végbe. E jelenség egy lehetséges magyarázata. hogy kedvezőtlenebb körülmények között, amikor a vegetációs időszak lerövidül, leginkább a lágyszárú növekedés képes gyorsan reagálni – különösen, ha a lassabban evolválódó és „lelassult életet élő" nyitvatermőkkel vetjük őket össze. A lágyszárúság azonban nem szükségszerű végállapot, mert számos bizonyíték van arra, hogy a fás növekedésre való képesség könnyen visszanyerhető. Példaként a lágyszárú ősökkel bíró *Dendrosenecio* és *Lobelia* fákat említhetjük. Ennek hátterét a Kanári-szigeteken és Madeirán előforduló *Pericallis* (*Asteraceae*) esetében részletesebben is megvizsgálták. Ebben a génuszban több szigeten, egymástól függetlenül is végbement a „visszafásodás". Fő mozgatóerőnek bizonyult a nyílt vagy erdőszéli élőhelyekről való áttérés a fajgazdag területekre, ahol erőteljesebb a kompetíció, így a fatermet előnyei vitathatatlanok.

Sokkal egyértelműbb magyarázata van a homoplázia talán legklasszikusabb esetének, a pozsgásság kialakulásának. A vízhiányhoz való alkalmazkodás legfeltűnőbb jeleként a növény szövetei nagy mennyiségű víz tárolására képesek, elsősorban a szárban (*Cactaceae, Euphorbiaceae, Apocynaceae, Vitaceae* stb.) vagy a levélben (*Portulaca, Agave, Aizoaceae, Amaranthaceae, Crassulaceae* stb.). Az eredmény: megdöbbentő megjelenésbeli hasonlóság filogenetikailag távol álló csoportok között. Mindezt csak kiegészítik különféle szövettani és fiziológiai módosulások. A CAM-anyagcsere például igen sok zárvatermő kládon, de még a *Welwitschia*-nál és a polipodioid páfrányok körében is megfigyelhető, kétségkívül egymástól független evolúciós utak eredményeképpen.

De nem csupán a CAM-anyagcsere, hanem általában a másodlagos anyagcseretermékek elemzése is sokat segíthet a kladogramok értelmezésében. A kiinduló feltételezés az, hogy a metabolitok előállítása sok esetben olyan összetett kémiai folyamat, hogy ennek többszöri, egymástól független kialakulását nem tartjuk valószínűnek – vagyis egy speciális anyagcseretermék jelenléte általában a közös leszármazás mellett szól. Van is erre példa bőven: szekologanin indolalkaloidok (*Gentianales*), speciális tropánalkaloidok (*Solanaceae* és *Convolvulaceae*), poliacetilének (*Dipsacales* és *Asterales* egyes csoportjai), furanokumarinok és tri-

terpén-szaponinok (*Apiaceae* és *Pittosporaceae*) és kvasszinoidok (*Sapindales*). Az iridoidok jelenléte az *Ericales* és *Cornales* esetében megerősíti a génszekvenciák alapján nyert eredményt, miszerint az asterid kládon a helyük. Ezt az összképet azonban ellenpéldák is tarkítják, s emiatt a szekunder metabolitok döntő bizonyítékként nem mindig használhatók. Azaz sok esetben homoplasztikusak. A mustárolajok jelenléte a *Brassicales* szünapomorfiája, de a szintetizálás képessége egy másik vonalon (*Drypetes*) is kialakult. A legtöbb zárvatermő virágának színét az antocianoknak köszönheti, de a *Caryophyllales*-ben betalainokat is találunk. Ez akár szünapomorfia is lehet, de nem jellemző mindegyikre, ugyanis a *Caryophyllaceae* és a *Molluginaceae* fajaiban „normális" antocián-szintézis folyik. Ezek a taxonok azonban távol vannak egymástól a kladogramon (10.12 ábra), ebbéli hasonlóságuk tehát nem több, mint visszafordulásnak betudható szünpleziomorfia – azaz ősibb karakterállapotban való megegyezés. Az is igaz továbbá, hogy az iridoidok, bár általában az asterid kládot jellemzik, megtalálhatók a rosid *Saxifragales* növényeiben is.

A származásbeli közelség keresésében olykor speciális életformák is számításba jönnek. Egyik ilyen sajátság az élősködés. Ennek két formája, a hemiparazitizmus (víz és tápanyagok elvonása a gazdaszervezettől + fotoszintézis) és a holoparazitizmus (asszimilátumok elvonása is, nincs fotoszintézis), különböző utakon, legalább tízszer megjelent a növényvilág evolúciójában. Például a *Cuscuta* (*Solanales*) és a *Cassytha* (*Laurales*) vegetatív jellegei igen hasonlóak, csak a virág morfológiája választja el őket egyértelműen. Más esetekben az élősködés valóban a közös leszármazás bizonyítéka. A *Santalales* kládjaira gondolhatunk először, ahol alapi helyzetben még nem parazita életformájú növényeket találunk, s feltehetőleg a hemiparazitizmusra való áttérés csak egyszer jelent meg körükben. Ugyanez a helyzet az *Orobanchaceae* esetében. A *Lamiales*-ben található élősködőket korábban éppen a konvergenciára gondolva rendezhették két külön családba, de a közös eredet ma már kétségtelen. Az *Orobanchaceae* kládon csak a holoparazitizmus az, ami több vonalon jelent meg, egy félparazita közös ősből kiindulva. Sok holoparazita csoport (például *Balanophoraceae, Cytinaceae, Rafflesiaceae*) besorolása azért nehéz, mert erős módosulásaik miatt szinte nincs olyan sajátságuk, mely alapján összevethetők lennének a „normális" zárvatermőkkel. Itt a kloroplasztiszgenom redukciója miatt még az rbcL-gén szekvenciája sem sokat segít. Egyes *Rafflesia* fajok plasztiszában molekuláris filogenetikai szempontból teljesen használhatatlan génfragmentumokat tudtak csak kimutatni. A paraziták sejtmagban kódolt riboszomális génjei pedig olyan nagy sebességű evolúcióval tűnnek ki, hogy a lassabban evolválódó többi zárvatermővel nehéz az összehasonlítás. Ennek ellenére körülbelüli vagy biztos helyzetüket már ismerjük, olyan meglepetésekkel, mint a *Rafflesia* beékelődése a *Malpighiales* kellős közepébe. A parazitizmussal kapcsolatban egy régebbi nézetet is ideje felülvizsgálni: a közkedvelt orchideák gombapartnerre utalt fajairól (amelyek különféle evolúciós utakon jelentek meg, egymásól függetlenül) korábban nemigen mondta senki, hogy élősködők lennének, és a „szaprotrófiára" való utalással el is intéződött a dolog. Ma azonban már tisztán látjuk, hogy a klorofilljukat vesztett orchideák ténylegesen paraziták, gomba gazdájuk nélkül semmire se vinnék, míg a gombának csak veszteségeket okoz az együttélés eme formája.

Egy másik táplálkozástípus, a „húsevés", pontosabban a fehérjeemésztés képessége is érdemel néhány mondatot, hiszen ez is több kládon, kétszikűben és egy egyszikűben is jelentkezik, nagy morfológiai változatossággal párosulva. Talán nem közismert, hogy az első részletes kísérletes bizonyítékot Darwin szolgáltatta ebben a témában, majd tapasztalatait 1875-ben, a *The Carnivorous Plants* c. könyvében tette közzé. Egyes esetekben ezt a tulajdonságot a közös leszármazás bizonyítékának tekintették a rendszerezők. Félrevezetőnek bizonyult azonban a rovaremésztéssel járó levélmódosulások klasszikus esete, a kancsó, amivel a *Nepenthes*-nél, a *Cephalotus*-nál és a *Sarraceniaceae* három génuszában is találkozhatunk. Ma már bizonyos, hogy ez a sajátság három, egymástól távoli útvonalon is kialakult, mégpedig a *Caryophyllales,* a *Geraniales,* illetve az *Ericales* kládjain. A *Nepenthes* ugyanakkor a *Caryophyllales*-ben olyan egyéb rovarfogó növények közelébe került, amelyektől a korábbi osztályozásokban távol esett (például *Drosera*). Ezen a kládon az *Ancistrocladus* liánjai már elvesztették a fehérjeemésztés képességét, és a *Dioncophyllaceae* három lián fajából is csak egy maradt rovarfogó, a sok szempontból különleges *Triphyophyllum peltatum*. A *Philcoxia* (*Plantaginaceae*) egy újabb bizonyítéka a független megjelenésnek, és talán van egy még frissebb is, a *Crepidorophalon* (*Linderniaceae*). Az egyszerű, ragadós „légypapír" típus, az erősen mirigyes levélfelület még több helyen figyelhető meg, s nyilván az ősi állapotot képviseli a levélmódosulások felé vezető úton. Sajátságos átmeneti állapotot jelez a „piszkos munka" rovarokkal történő „elvégeztetése", amit a *Byblis* (*Lamiales*) és a *Roridula* (*Ericales*) esetében tapasztalhatunk – ugyancsak konvergens evolúció eredményeként. Minden fajra jellemző a tápanyagszegény, ugyanakkor jól megvilágított, igen nedves vagy vizes környezet – ez lehetett tehát a fő hajtóerő a hasonló jellegű módosulások kialakításában.

Ha már a liánoknál tartunk, akkor érdemes ezt az életformát is szemügyre venni. A liánok hosszú szárú, földben gyökerező (bár sokszor epifitonként csírázó) fásszárú növények, amelyek minden esetben támaszt keresnek annak érdekében, hogy jobb fényellátású

helyre jussanak. A támaszték pedig rendszerint egy másik, erőteljesebb növény, ami olykor egy különböző liánfaj is lehet! Elsősorban a nagy fajgazdagságú, igen gyors anyagforgalmú vegetációban, az Egyenlítő közeli trópusi esőerdőkben találkozhatunk liánokkal, de másutt is jelen vannak (a mérsékelt övben például a *Clematis* és *Lonicera*). Helyenként a fásszárú fajok számának 30%-át is kitehetik, az össz-levélfelületből pedig 40%-ban részesednek! Sikerességük bizonyítéka, hogy a lián életforma igen sok kládon megjelenik, a fent említetteken kívül például a *Menispermaceae, Dilleniaceae, Vitaceae, Clusiaceae, Moraceae, Bignoniaceae, Thunbergioideae* és a *Fabaceae*, az egyszikű *Dioscoreaceae* esetében – és még liánszerű pálma (*Calamus rotang*), orchidea (*Vanilla*), nyitvatermő (*Gnetum*) és páfrány (*Stenochlaena*) is van. „Céljaik érdekében" változatos eszközöket alkalmaznak: csavarodó szár, járulékos gyökerek, kaccsá módosult levelek, pálhalevelek, horgok, virágzatok és ágak segítik őket. Kimutatták, hogy fiatal korban, még „átlagos" növényként sok fajuk az árnyékos helyek felé növekszik, mert ott nagyobb eséllyel talál magának támasztékot. Nem véletlen, hogy Darwint a liánok is éppúgy lenyűgözték, mint a rovarfogók. A Linné-társaság lapjában meg is jegyezte (1867), hogy a lián életforma azért lehet olyan előnyös a növény számára, mert rengeteg erőforrást takarít meg azáltal, hogy a szilárdítás feladatát más növényre hárítja. Így azután gyorsan fejlődik, amiben az átlagosnál nagyobb átmérőjű edények segítik. Ennek azonban súlyos következményei lehetnek a gazdanövény számára, a csökkent növekedési rátától a teljes elpusztulásig (például *Cassytha* és *Ficus* fajoknak köszönhetően). Más élőlények, így az emlősök viszont életterük kiteljesedését köszönhetik nekik, hiszen a liánok különböző fák koronája között is kapcsolatot létesíthetnek. Rendszerint nagy virágaik számos beporzó rovar számára gyakorolnak vonzerőt. Ezek miatt sok ökológus egyenesen „ökoszisztémamérnököknek" tartja a liánokat.

A sort tovább folytathatnánk más vegetatív sajátságokkal, például a magashegységi viszonyok közepette kialakuló párnás növekedési típusokkal vagy a vízi környezethez való alkalmazkodás alaktani következményeivel, amelyek mindegyikénél nagy az esély a homopláziára. A vegetatív tulajdonságok óvatosan kezelendők tehát. Ezzel minden filogenetikai rendszerező egyetértett a múltban is. Nem véletlen, hogy a leszármazási kapcsolatok feltárásában inkább a reproduktív szervekre fektették a hangsúlyt, mondván: ezek tulajdonságai állandóbbak, a környezettől kevésbé függenek, ezáltal a leszármazási viszonyok megbízhatóbb jelzői mint, mondjuk, a szár vagy a levél sajátosságai. Vizsgáljuk meg az alábbiakban, bizonyosan mindig így van-e.

A nyitvatermők körében a szélbeporzás általános, pleziomorf tulajdonság, míg a rovarbeporzás ritkább (például cikászok). A zárvatermők esetében viszont a rovarbeporzású taxonok alapi helyzete erősen támogatja azt a már régóta megfogalmazott feltételezést, miszerint a rovarbeporzás az ősi jelleg. A rovarokkal történő beporzásra való áttérés feltehetőleg már a nyitvatermő stádiumban, a rovarokban igen gazdag trópusi környezetben bekövetkezhetett, azaz az első tényleges zárvatermők rovarbeporzásúak voltak. A szélbeporzás a későbbiek során sok független vonalon újra megjelenik, egyes csoportokban szórványosan (például *Ranunculales, Rosales, Lamiales*), míg másokban szinte kizárólagosan (például *Fagales*). Az áttérésnek több oka és sok morfológiai feltétele/velejárója volt. A zárvatermők trópusok felőli szétterjedésekor szárazabb, hűvösebb és nyíltabb területek meghódítására volt lehetőség, ahol ráadásul a megporzó ágensek egyedszáma jóval alacsonyabb volt („pollinátor limitáció"), s ezért „kockázatos volt rájuk hagyatkozni". Ezeken a helyeken előnyösebb a takarólevelek nélküli, barkába vagy fejecskébe tömörült virág, a kis méretű, nem ragadós felszínű száraz pollen, a sokágú, nagyobb felszínű bibe, a magas pollenszám/magkezdeményszám-hányados. Ezzel párhuzamosan már nincs szükség a rovarokat csalogató nektárra, illatanyagokra, színes pártára és egyéb fellevelekre – amelyek akár gátjai is lehetnek a pollen hatékony terjesztésének, és költségesek is. Az óhatatlanul nagyobb eséllyel bekövetkező önbeporzás lehetősége pedig egyivarú virággal csökkenthető, majd a kétlakivá válással küszöbölődik ki teljesen. Semmi okunk sincs azt feltételezni, hogy ezek a változások egy vagy csak igen kevés csoportban következtek volna be – azaz a fenti egyezések nem feltétlenül utalnak közös leszármazásra, mint azt például a *Hamamelidae* „alosztály" felállításakor korábban gondolták. A molekuláris alapon nyert kladogramon például a *Platanus,* a *Hamamelidaceae* és a *Fagales* meglehetősen távol esnek egymástól, s hasonlóságuk a szélbeporzásra való, egymástól független átváltás eredménye. Ellenpélda is akad: az egyszikűek körében a *Juncaceae, Cyperaceae, Poaceae* és sok más kisebb csoport a *Poales* kládon van, ezek körében a virág leegyszerűsödése és a szélbeporzás kialakulása közös kiindulópontról történhetett. A *Typhaceae* testvércsoporti kapcsolata a *Bromeliaceae*-vel viszont a redukció párhuzamos megnyilvánulását mutatja, még a *Poales*-en belül. A rovarbeporzásról szélbeporzásra való áttérés egyébként nem hirtelen változás, hanem apró lépések eredménye lehetett, amit a *Salix* példáján szemléltethetünk. Ebben a génuszban vannak fajok, amelyeket rovarok és a szél is beporozhat, mégpedig különféle arányban (ez az ún. ambofília jelensége): mérések szerint például a *S. lapponum* pollenjét 47%-ban a szél, 53%-ban rovarok terjesztik. A szélbeporzásról rovarbeporzásra való újabb váltás már ritkább esemény,

amire a túlnyomórészt szélbeporzású *Moraceae*-be tartozó *Ficus* szolgáltat jó példát.

Nem véletlenül említettük a szélbeporzást először, hiszen ez egy komplex jelleg, s a virág több attribútumával is összefügg, mint láttuk. Sok egyéb „klasszikus" virág- és terméssajátságot sorolhatunk még fel, amelyek a korábbi rendszerezők döntő fontosságúnak tekintettek: a virágrészek elrendeződése (spirális, hemiciklikus és ciklikus), a virágrészek (csészelevelek, sziromlevelek, porzók, termőlevelek) száma, összenövésének állapota, a magház helyzete, a virágkörök száma, relatív pozíciója a virágban, a szimmetriaviszonyok, és még folytathatnánk a sort. Ezek jelentős részéről nagy biztonsággal megmondható, hogy melyik az ősi, és milyen a leszármaztatott állapot: a szabadszirmúság megelőzte a forrt pártát, a sugaras szimmetria a kétoldalian részarányos virágot, a korikarp termő a szünkarp termőtájat, a felső állású magház az alsó állásút, a sima rovarbeporzás a pollenkínálat különböző módozatait, a „sok" a „keveset", és így tovább. A változások azonban, hasonlóan a vegetatív sajátságokhoz, egymástól függetlenül, több vonalon is végbemehettek. A reproduktív szervek módosulásait, mint a szélbeporzásnál láttuk, éppúgy befolyásolhatják a környezet változásai, mint a levelekét vagy a szárét, bár a növények evolúciós reagálása olykor kevéssé nyilvánvaló, s nehezebben interpretálható. A virág és a termés módosulásai mindig a reprodukciós siker maximalizálásával vannak összefüggésben (példa a mangrovenövények sok szaporodási és terjedésbeli „trükkje", a termések elterjesztésének hasonló módozatai stb.), s ez megint csak azt jelenti: több evolúciós úton is végbemehetnek ugyanazok a változások. Az ismételten átalakuló körülményekre pedig karakter-visszafordulás lehet a növény populáció szintű reakciója (például a porzók másodlagos megsokszorozódása, a magház állásának változásai sok kládon), vagyis a homopláziának elméletileg nincs gátja a reproduktív szervek esetében sem.

A szimbiózis különféle formái szintén megjelennek több vonalon is. Ezek ugyan nem szerepeltek/szerepelnek taxonómiai bélyegként egy osztályozásban sem, „ökológiai homopláziaként" alátámasztják a fent elmondottakat. Talán a legfeltűnőbb eseteket a növények és hangyák közötti kapcsolat sajátságos formái jelentik. Annyi a közös bennük, hogy mindkét partner, a növény is, és a rovar is védelmet nyújt a másik számára. Ilyen a *Coryanthes* orchideák fák lombkoronájába települt hangyakertje, az akáciafélék felfúvódott pálhatövise és a *Myrmecodia* gumószerűen megvastagodott hangyaszállása. Ez azonban csak a „jéghegy csúcsa a trópusokon", a kutatók felmérései szerint hangyadomatiumok legalább 160 esetben alakultak ki, egymástól függetlenül, és a szimbiózisban minimum 684 növényfaj és 113 hangyafaj vesz részt.

A filogenetikus rendszerezők minden tiszteletet megérdemelnek, hogy a hatalmas ismeretanyag felhasználásával megpróbáltak rendet teremteni ebben a „káoszban", de ismerjük el: próbálkozásaik eleve kudarcra voltak ítélve. A molekuláris eredmények viszont – összekapcsolva a klasszikus morfológiai ismeretanyaggal – segíthetnek bennünket abban, hogy a homopláziák zavaró hatását csökkentsük, s közelebb jussunk ama nagyon keresett egyetlen zárvatermő-kladogram megszerkesztéséhez. Mindenesetre biztató jel, hogy a kladisztikus elemzések egyre népszerűbbek, egyre több csoport belső viszonyait tisztázzák, és egyre kevesebb a bizonytalanság. Ezen a helyzeten ugyan változtatott, nem is kicsit, a magban kódolt gének egyre növekvő részesedése a molekuláris elemzésekben (melynek következtében pl. a *Caryophyllales* és a *Santalales* áthelyeződött a szuperrosid kládra), de mégis úgy tűnik, közeledünk egy meglehetősen stabilis zárvatermő kladogram és egy arra épülő rangmentes osztályozás felé.

### *Summa summárum*

- Az *Eudicotyledoneae,* vagyis a „valódi kétszikűek" sikeres, fajokban igen gazdag (kb. 246.000), alapvető morfológiai sajátságait illetően meglepően egységes koronaklád.
- Evolúciós értelemben a trikolpát pollen különbözteti meg a többi zárvatermőtől, de ez csak a kiinduló, a kládon belül pleziomorf állapot, amely számtalan más pollentípussá is átalakult.
- A viráglevelek számát tekintve az alapi helyzetű csoportokban nem ritka a 2-es és ennek többszöröse. A valódi kétszikűek szünapomorfiája az ötös alapszám, a központi eudicot, vagyis a fajok 90%-át egyesítő *Gunneridae* jellemzője, ami persze szintén ki van téve sorozatos változásoknak.
- A vegetatív és reproduktív szervek módosulásai hallatlan mértékű sokféleséget eredményeznek, és szinte kivétel nélkül homoplasztikusak.

## Kérdezz! – Válaszolok...

**K:** A könyv írásakor nyilván sokat lapozgattad a növényhatározó régi (Simon 2000) és újabb (Király 2009) változatait/kiadásait. Ezek rengeteg hasznos adatot szolgáltatnak a hazai flóráról, de feltűnően ragaszkodnak a linnéi struktúrához, családokhoz, rendekhez stb. – kládokról szó sincs egyikben sem. Az utóbbihoz írt *Előljáró beszéd*-ben Salamon G. oda is szúr egy kicsit az idézőjelezéssel, mondván: „A modern genetikai vizsgálatok taxonómiai »eredményeit« egy hagyományos határozókönyvnek nem áll módjában megjelentetni, hiszen a terepi körülmények között ilyetén

elkülönítésekre nincs lehetőség.” Mit szólsz ehhez a hozzáálláshoz?

**V:** Egyrészt értem, ugyanis a határozás művelete önmagában nem igényel modern genetikát, hiszen makromorfológiai bélyegeken alapul. Azonban a modern genetikai vizsgálatok úgymond „eredményei” a Király-féle határozókönyvből sem maradtak ki teljesen, és több csoport tárgyalásában felfedezhető a molekuláris taxonómai háttér. Azt a sok átrendeződést, amit a molekuláris szisztematikának köszönhetünk, igencsak módjában állana egy határozónak is követni – még linnéi alapokon is. Az pedig biztosan nem igaz, hogy a rangok helyett ne lehetne kládokra irányítani a kulcsok elágazásait. Ennek az lenne az előnye – szerintem –, hogy összekapcsolná a fajismeretet az evolúciós-filogenetikai szemlélettel. Ez különösen fontos például növénytársulás-ökológiai vizsgálatokban, ahol nemcsak a fajösszetétel, hanem a fajok filogenetikai viszonyai is kitüntetett figyelmet érdemelnek. Gondolj a faj-, a funkcionális- és a filogenetikai diverzitás hármas fogalmára.

**K:** A 10. fejezetben különösen sokat, több cédulában is foglalkoztál a névadással és az egyes nevek eredetével, illetve a névadók származásával, szakmai hátterével, magánjellegű problémáival. Egy helyen azt is említetted, zárójelesen, hogy nemcsak a tudományos génusznevek esetében fordul elő „érvényes” egyezés állatok és növények között, hanem a magyarban is. A példa az ökörszem volt. Ismersz továbbiakat is?

**V:** Igen, az ökörszem növény is (*Buphthalmum – Asteraceae*) és madár is (*Troglodytes – Passeriformes*) lehet (585. oldal). A madaraknál még két esetet említhetek. A füzike elnevezés növény- (*Epilobium – Onagraceae*) és madár- (*Phylloscopus – Passeriformes*) nemzetséget is jelöl – s abban reménykedem, hogy egyszer majd sikerül egy olyan fotót készítenem, amelyen egy, faág helyett füzikére szálló füzike látható. De van egy harmadik is, a hasonlóan gügyögős hangzású zöldike, ami egy orchidea (*Dactylorhiza viridis*) és egy zöldes színű énekesmadár (*Chloris*) magyar megfelelője. Ez utóbbiban az a szép, hogy a *Chloris* ugyanakkor egy pázsitfű nemzetséget (418. oldal) is jelöl. Madarunk tehát duplán terhelt az egyezésekkel! Nyilván más állatcsoportnál is előfordulhatnak ilyen párhuzamosságok, én hirtelen egyet sem tudok mondani – rád bízom a felfedezésüket.

**K:** Hát... ha a gomba növény lenne, akkor máris volna egy ötletem: a galóca, ami egyben hal is lehet. De most nézzük meg a kládok neveit! Már korábban is szólhattam volna, mert feltűnt, hogy egyáltalán nem adtál magyar nevet azoknak a kládoknak, amelyeket a hazai szakirodalom (is) rendként kezel. Például a *Lamiales* „ajakosvirágúak” néven szerepel egyes könyvekben és az interneten is.

**V:** Én nem látom sok értelmét ezeknek a neveknek, mert nehézkesek – és ráadásul félrevezetők. Még a tradicionálisan ajakosaknak nevezett *Lamiaceae* virágai sem mindig viselnek ajakot, nemhogy a *Lamiales*-be tartozó útifüvek vagy éppen az olajfa, a veronika, az orgona és a kőrisek. Hasonlóan furcsa mellékíze van számomra a „burgonyavirágú” névnek (mitől olyan pl. az aranka?) vagy a „tökvirágú”-nak (vö. *Begonia*) – de nem is folytatom.

**K:** Rendben! Ezt el kell fogadjam, s valószínűleg jó megoldás nincs is a rendek/kládok magyar megnevezésére. De nézzük a tudományos elnevezéseket! Itt – az esetek többségében – láthatólag átveszed a linnéi neveket, a kládokra „ragasztva”. Ezek a konvertált kládnevek egy előnnyel biztosan rendelkeznek: a végződések alapján ki lehet találni, hogy melyik van a másikba ágyazva. Tehát, ami tribuszból lett, az be van ágyazva az egykori szupertribuszba, majd alcsaládba, ezután egy családba stb. A fészkeseknél, mondjuk, *Astereae* ⊂ *Senecionodae* ⊂ *Asteroideae* ⊂ *Asteraceae* ⊂ *Asterales*. Ebből tehát azt eleve látjuk, hogy például az *Asteroideae* benne van a *Asteraceae*-ben. De a tisztán kladisztikai neveknél ez a hierarchia nem érzékelhető, nem látszik egyből, mi miben van, mert esetleg mindegyiknek *-phyta* a végződése: *Spermatophyta* ⊂ *Tracheophyta* ⊂ *Polysporangiophyta* ⊂ *Embryophyta.*

**V:** Igen, a linnéi rendszerből átvett nevek megtart(hat)ják a hierarchiát – bár ez nem kötelező, csak célszerű, mert megkönnyíti a váltást a kladisztikai osztályozásra. Amikor azonban új, nem linnéi nevek kerülnek elő, ez az előny már elvész. Nincs mese, jobban oda kell figyelni a beágyazódási sorrendre. Ebből a szempontból a növényesek jobb helyzetben vannak, mint mondjuk, az emlősökkel foglalkozó zoológusok. Az afrikai elefánt helyzete például a következő: *Loxodonta* ⊂ *Elephantini* ⊂ *Elephantidae* ⊂ *Proboscidea* ⊂ *Afrotheria* ⊂ *Atlantogenata* ⊂ *Placentalia* ⊂ *Theria* ⊂ *Mammalia*. Itt a „család” (*Elephantidae*) fölött a végződések nem segítenek – és igencsak figyelni kell akkor is, ha a kládok nevéhez mindenáron linnéi kategóriát rendelnek, pl. az *Atlantogenata* egy ún. „magnorder”, ami az óvilági *Afrotheria* és a dél-amerikai *Xenarthra* „főrendek” kettőséből áll. A kládok visszaerőltetése a linnéi osztályozásba tehát a rangok felesleges túlszaporodását idézte elő – amitől a két rendszer persze nem lett kompatibilis egymással.

**K:** Úgy látom, van itt sok nevezéktani újdonság, lesz mit megtanulni! Azt azonban ne tagadd, hogy mégiscsak egy linnéi osztályozást vettél alapul, amikor a zárvatermő kládokat sorba vetted. A külön alcímmel kezdődő ismertetések olyan csoportokra vonatkoznak, amelyek az Angiosperm Phylogeny Group osztályozásaiban rendnek felelnek meg, legyen az az egyfajos *Amborellales* vagy a sokfajos *Asterales*. Holott változtathattál volna ezen: például az *Orchidaceae*-t jogos lett

volna kivenni az *Asparagales*-ből, s külön „rendként” kezelni. Ennek következtében alakult ki szerintem az az egyensúlytalanság, hogy vannak egy vagy néhány tucatnyi fajt felmutató kicsiny és húszezer fajos óriáskládok is. Biztos vagy benne, hogy éppen ezeknek a kládoknak kellett megjelenniük a 9.6 ábrán, illetve az egyes bekezdések címsoraként?

**V:** Az a helyzet, hogy minden kezdet nehéz – és pláne megterhelő a rangokat alkalmazó osztályozásról a kládalapú rendszerezésre váltani. Az APG III és a IV ebben egy átmeneti állapotot képvisel: a magasabb rangokat kládok váltották fel, de a rendek és családok megmaradtak. Én ez utóbbiakat is – mint láthattad – kládoknak tekintem, azzal érvelve, hogy a két felfogás logikailag összeegyeztethetlen. Hogyan lehet az, hogy egy adott ponton, minden klád ripsz-ropsz egyforma rangúvá válik, holott a nagyobb kládoknál nem is tettünk ilyen összehasonlítást? (A nemzetséggel kapcsolatos problémákról pedig már beszéltünk – nómenklatúrai és tradicionális okokból ezek nálam is megmaradtak –, de lehet, hogy egyszer lesz majd jobb megoldás is.) A könnyű átmenet érdekében történt ez, természetesen. A legtisztább kladisztikus felfogás szerint mi döntjük majd el, hogy mely kládokat emeljük ki a kladogramon. Elképzelhető tehát, hogy a jövőben az APG IV-től is meg fogunk szabadulni, ha mondjuk – és most tényleg csak kiragadott példaként – a *Zygophyllales*-t és a *Myrtales*-t, vagy éppen a *Vahlia*-t és a *Lamiales*-t nem ábrázoljuk külön-külön a zárvatermő kladogramon (vö. 9.6 ábra), hanem összevonjuk valamilyen néven, de mondjuk, az *Orchidaceae*-t már az *Asparagales* többi részéről leválasztva, külön kládnak mutatjuk be. Tekintve az orchideák sok egyéni sajátságát, ezt akár maga az APG is megtehette volna, egy *Orchidales* „rend” elkülönítésével. A fajszámbeli egyensúly hiánya ettől persze sokszor megmarad, mert a kis csoportok összevonása a nagyobbakkal sok esetben megsértené a monokladisztikusság feltételét. Az *Amborella* mindaddig külön klád lesz, amíg valamilyen igen erős, újonnan felmerülő bizonyíték ennek ellenkezőjét nem sugallja. Az ilyen bizonyítékok felbukkanásának, az *Amborella*hoz hasonlóan eldugott helyen élő, eddig figyelembe nem vett taxon drasztikus hatásának azonban már egyre kisebb a valószínűsége.

**K:** Tehát akkor a kladisztikus osztályozás sem mentes teljesen az önkényes döntésektől! Míg a linnéi osztályozásban a rangok, a kladisztikusban a kládok megválasztása van ránk bízva.

**V:** Így van, az osztályozás mint emberi tevékenység sosem lesz teljesen objektív, a klasszifikáció folyamatában valahol van legalább egy döntés, ami ránk vár. De a két irányzat önkényessége nem egyforma mértékű: nem ugyanaz letörni egy fa ágát (kladisztika), mint ugyanabba a merev hierarchiába skatulyázni a fa fenn lévő és lehullott leveleit egyszerre (linnéi rangok ma élőkre és kihaltakra alkalmazva egyaránt).

**K:** Ha az APG a rendekhez érve megállt a kladisztikus elvek alkalmazásával, akkor még nincs is PhyloCode szerinti definíciója a korábbi rendeknek és családoknak?

**V:** Még nincs, valóban, a PhyloCode eddig részletesen csak a hajtásos növények nagyobb csoportjaira adott meg pontos definíciókat. A rendekre és családokra, és sok moha- és algakládra tudomásom szerint ma még nincs is az 1. fejezetben leírt módon megadott PhyloCode-meghatározás! A de Queiroz et al. (2022) által készített kétkötetes munkában sok definíció van, ezek egy jó részét át is vettem. Definíció hiányában linnéi rangon elhatárolt taxonokat alkalmaztam, lényegileg szögpont alapú kládnak tekintve azokat. A jövő kutatóinak feladata lesz, hogy ezekben az esetekben pontosan megmondják, mikor van szó szögpont alapú, testvér alapú, apomorfia alapon elkülönített, vagy éppen valamilyen teljes kládról. És nem kerülhető meg az a fájdalmas procedúra sem, hogy minden kládhoz megválasszuk a tartalmának leginkább megfelelő nevet – ami nem biztos, hogy azonos lesz az általam használt elnevezésekkel. Itt a prioritási viszonyokat is tisztázni kell majd, hiszen például könnyen lehetséges, hogy egy adott klád neve korábban család volt (*-ceae* végződéssel), de valaki még előbb, ugyanazzal a tartalommal egy alcsalád szintű nevet javasolt, *-oideae* végződéssel. A klád neve ekkor értelemszerűen az utóbbi lesz, hacsak valami nyomós érv nem szól ez ellen. Új nevekre is szükség lehet, ha a régiek értelmezhetetlen összetételű taxont jelölnek, vagy ha nincs is korábbi név, amit átvehetnénk. Remélhetően ezt a sziszifuszi tisztázó munkát is mielőbb elvégzi valaki. De van csoport, ahol a munka már le is zárult, lásd pl. a *Solanaceae* kladisztikai osztályozását (Deanna et al. 2025).

**K:** Akkor most megfogtalak! Algákat, mohákat és hajtásos növényeket emlegetsz, ami ugyebár egyfajta fokozatosságot kifejező kategorizálás. És ha azt vesszük, hogy a növényeket te fejezetekre osztva tárgyalod, a 3–10. fejezet külön-külön is egy osztályt képvisel egy olyan klasszifikációban (partícióban), ami engem inkább emlékeztet a természet lépcsőjére, mint egy kladogramra. Ezzel hogyan számolsz el magadban?

**V:** Én nem érzek ebben semmiféle ellentmondást. Ahogy már Haeckel példáján is említettem az 1. fejezetben (30. oldal), a természet mintázatára egyidejűleg sokféle módon tekinthetünk, különféleképpen összesíthetjük a benne felfedezhető lényeget. Maga Haeckel is ezt tette, amikor egyrészt átvette Lamarck felfogását, és az evolúciót átmeneti lépések, fokozatok sorozataként fogta fel, de elfogadta Darwin gondolkodásmódját is a széttartó, diverzitásnövelő evolúcióról. Juhász-Nagy

Pál (1972) után szabadon, aki sokszor beszélt különféle ökológiai struktúrák együttes létezéséről, én ezt filogenetikai szimultaneizmusnak nevezném.

**K:** Hadd vágjak közbe... A linnéi osztályozás belefér ebbe a szimultaneizmusba?

**V:** Első hallásra pesze nemmel felelnék, hiszen Linné idejében evolúcióról szó sem volt. Mégis, ha csak az evolúció eredményét nézzük, azaz az élővilágot egy idősíkban vizsgáljuk (szinkrón kladogrammal), a linnéi típusú hierarchia elfogadható összesítés. Ekkor ugyanis a nagyobb rendszertani egységek között nagyobb lehet az evolúciós távolság, mint a kisebbek között. A szinkrón kladogramok végső szögpontjait, az élő leveleket értelmes lehet tehát beskatulyázni. Persze a rangok szerintem ekkor is használhatatlanok és az azonos rangúnak tekintett csoportok összehasonlíthatatlanok maradnak, ha az Élet teljes kladogramját nézzük.

Ami a fokozatosságot illeti, John Maynard Smith és Szathmáry Eörs (1997) könyvére utalva pedig beszélnék még egy dologról, a növényi evolúció nagy átmeneteiről is. Ezek persze nem feltétlenül olyan jellegűek, mint az általuk kulcsfontosságúnak tekintett változások – de mindenképpen nagy hatásúak, a földi élet egészét nézve is döntő fontosságúak voltak. Nagy időtávlatban nézve mindegyik ugrásnak vagy lépésnek tűnhet, de szinte bizonyos, hogy hosszú időn át tartó kis változások eredményeképpen jelentkeztek. Szerintem az élővilág egyik legtermészetesebb csoportjának, az *Archaeplastida*-nak az evolúciójában hat fő átmenet emelhető ki, amit csak pár sorban foglalnék össze – hiszen a könyvben mindegyikről sok szó esett már:

1. A plasztisz kialakulása: az autotróf növényi lét kezdete, vagyis egy cianobaktérium bekebelezése, majd organellumként történő beépülése egy eukarióta sejtbe.

2. A kloroplasztisz megjelenése: a zöld növényi lét a b-klorofill kialakulásával veszi kezdetét, melynek révén jobban hasznosul a napfény energiája.

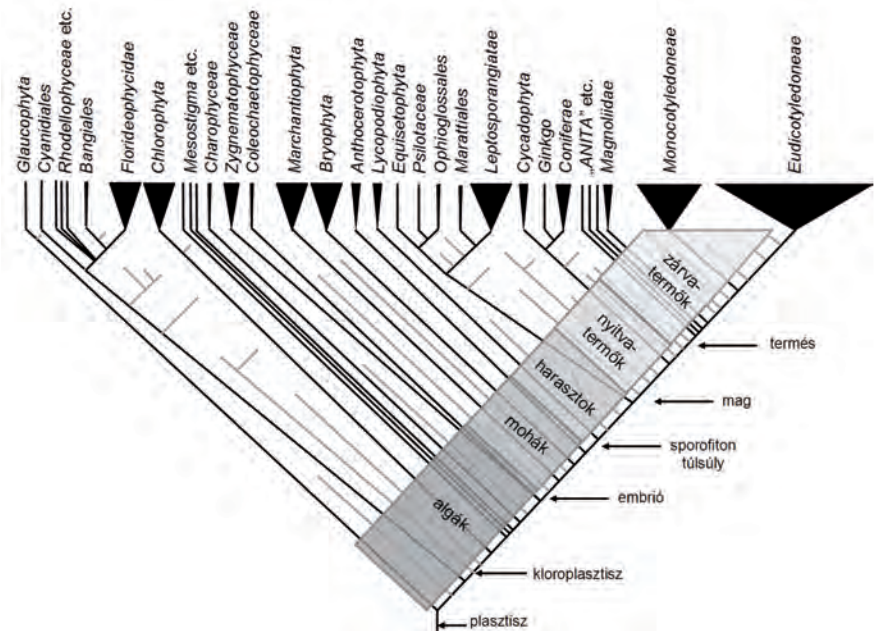
3. Az embrió megjelenése: a haploid életszakasz kizárólagossága megszűnik, melynek során az utód, a fiatal sporofiton életének első időszakát a szülő szervezetének belsejében, annak védelmében tölti el, közvetve lehetővé téve a szárazföld meghódítását.

4. A sporofiton önállóvá válása és dominanciájának kialakulása: a növény életében a hangsúly a diploid életszakaszra tolódik, ami elágazóvá válik, megjelennek benne a szilárdító- és szállítóelemek, minden eddiginél nagyobb mennyiségű spórát termel, és nagy evolúciós flexibilitást mutat a szárazföldi léthez való alkalmazkodásban.

5. A mag kialakulása: gametofiton/sporofiton viszony megfordul, vagyis a gametofiton szakasz elveszti önállóságát, redukálódik, és benne integumentummal védetten fejlődik ki az utód.

6. A zárt termés: a mag még védettebbé válik a külső hatások ellen, ugyanakkor terjedését a terméképletek nagymértékben elősegítik.

Úgy is fogalmazhatunk persze, hogy a fenti hat átmenet a növények hat legfontosabb szünapomorfiája,




**10.156 ábra.** A növények (*Archaeplastida*) evolúciójának összegzése a koronakládok kladogramjával, rávetítve a fokozati sor lényeges állomásait és a hat, kiemelt szünapomorfiát. A szürke színnel jelölt részletek az általunk nem ismert, kihalt kládokra utalnak képletesen. Megjegyzés: néhány kisebb csoport (például *Ceratophyllum*) nem szerepel az ábrán, ami nem változtat a lényegen. A háromszögek alapja NEM arányos a fajgazdagsággal.

ami egyúttal a főbb csoportok kladisztikai egymásba ágyazódásáért is „felelős". A természet lépcsőjét idéző fokozatokat, a főbb átmeneteket és az eredményül kapott kladisztikai osztályozásokat pedig hadd foglaljam össze egy újabb ábrával, ami az egész könyv mondanivalójának lamarcki-darwini összegzése is egyben (10.156 ábra). És egyúttal hadd köszönjem meg kitartásodat, lankadatlan figyelmedet és kérdéseidet. Ezek nélkül talán magam sem haladtam volna előre, mert sokat segítettek belső kételyeim feloldásában.

## Felhasznált és ajánlott irodalom


Allan, M. 1977. Darwin and his flowers. Faber and Faber, London.

APG IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. Botanical Journal of the Linnean Society 181: 1–20.

Benton, M.J. et al. 2022. The angiosperm terrestrial revolution and the origins of modern biodiversity. New Phytologist 233: 2017–2035.

Blamey, M. & Grey-Wilson, C. 2004. Wild flowers of the Mediterranean. A. & C. Black, London.

Briggs, D. & Walters, S.M. 2016. Plant variation and evolution. 4th ed. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Chase, M.W. et al. 1993. Phylogenetics of seed plants: An analysis of nucleotide sequences from the plastid gene rbcL. Annals of the Missouri Botanical Garden 80: 528–580.

Cole, T.C.H. 2023. Apocynaceae Phylogeny Poster (ApocynPP). Frei Univ. Berlin.

Cusimano, N. & Renner, S.S. 2019. Sequential horizontal gene transfers from different hosts to a widespread Eurasian parasitic plant, Cynomorium coccineum. American Journal of Botany 106: 679–689.

Darwin, C. 1867. On the movements and habits of climbing plants. Journal of the Linnean Society (Botany) 9: 1–118.

de Queiroz, K. et al. (eds.), 2020. Phylonyms. A companion to the PhyloCode. CRC Press, Boca Raton.

Deanna, R. et al. 2025. A new phylogeny and phylogenetic classification for Solanaceae. bioRxiv preprint doi: https://doi.org/10.1101/2025.07.10.663745

Doty, S.L. et al. 2016. Variable nitrogen fixation in wild Populus. PLOS One 0155979.

Eilmus, S. & Heil. M. 2009. Bacterial associates of arboreal ants and their putative functions in an obligate ant-plant mutualism. Applied Environmantal Microbiology 75(13): 4324–4332.

Escudero, M. et al. 2012. Selection and inertia in the evolution of holocentric chromosomes in sedges (Carex, Cyperaceae). New Phytologist 195: 237–247.

Escudero, M. et al. 2014. Karyotypic changes through dysploidy persist longer over evolutionary time than polyploid changes. PLoS ONE 9(1): e85266.

Hassler, M. 1994 – 2025. World Plants. Synonymic Checklist and Distribution of the World Flora. www.worldplants.de.

Hendriks, K.P. et al. 2023.Global Brassicaceae phylogeny based on filtering of 1,000-gene dataset. Current Biology 33: 4052–4068.e6

Heywood, V.H. et al. 2007. FLowering plant families of the world. Royal Botanic Gardens, Kew.

Jooste, M. et al. 2019. Nitrogen-fixing bacteria and Oxalis – evidence for a vertically inherited bacterial symbiosis. BMC Plant Biology 19: 441.

Judd, W.S. et al. 2002. Plant systematics. A phylogeneetic approach, 2nd ed. Sinauer, Sunderland, MA.

Juhász-Nagy P. 1972. A növényzet szerkezetvizsgálata: új modellek. 1. rész. Bevezetés. Botanikai Közlemények 59: 1–5.

Kamaru, D.N. et al. 2024. Disruption of an ant-plant mutualism shapes interactions between lions and their primary prey. Science 383: 6681.

Kellenberger, R. et al. 2023. Multiple gene co-options underlie the rapid evolution of sexually deceptive flowers in Gorteria diffusa. Current Biology DOI 10.1016/j.cub.2023.03.003.

Király G. (szerk.) 2009. Új magyar füvészkönyv. Aggtelek.

Krupa, J.J. & Thomas, J.M. 2019. Is the common teasel (*Dipsacus fullonum*) carnivorous or was Francis Darwin wrong? *Botany* 97(6): 321–328.

Kun Á. 2017. Evolúcióbiológia. Typotex, Budapest.

Leake J.R. 2005. The myth of the 'saprophytic' plants. Mycologist 19: 113–122.

Li, B. et al. 2016. A large-scale chloroplast phylogeny of the Lamiaceae sheds new light on its subfamilial classification. Scientific Reports 6: 34343.

Manning, J. 2007. Field guide to fynbos. Struik, Cape Town.

Maynard Smith, J. & Szathmáry, E. 1997. Az evolúció nagy lépései. Scientia Kiadó, Budapest.

Messerschmid, T.F.E. et al. 2020. Linnaeus's folly – phylogeny, evolution and classification of Sedum (Crassulaceae) and Crassulaceae subfamily Sempervivoideae. Taxon 69: 892–926.

Moore, M.J. et al. 2010. Phylogenetic analysis of 83 plastid genes further resolves the early diversification of eudicots. PNAS 107: 4623–4628.

Morales-Briones, D.F. et al. 2021. Disentangling sources of gene tree discordance in phylogenomic data sets: testing ancient hybridizations in Amaranthaceae s.l. Systematic Biology 70: 219–235.

Mucina L. et al. 2014. Biogeography of kwongan: origins, diversity, endemism and vegetation patterns. In: Lambers H., ed. Plant Life on the Sandplains in Southwest Australia, a Global Biodiversity Hotspot. University of Western Australia Publishing, Crawley, Australia. pp. 35–79.

Nickrent, D.L. 2020. Parasitic angiosperms: How often and how many? Taxon 69: 5–27.

Ogutcen, E. et al. 2021. Phylogenomics of Gesneriaceae using targeted capture of nuclear genes. Molecular Phylogenetics and Evolution 157: 107068.

Plants of the World Online. Royal Botanc Gardens, Kew.

POWO. lásd Plants of the World Online.

Razafimandimbison, S.G. & Rydin, C. 2024. Phylogeny and classification of the coffee family (Rubiaceae, Gentianales): Overview and outlook. Taxon 73 (3): 673–717.

Ren, Y. et al. 2024. Discovering and measuring giant trees through the integration of multi-platform lidar data. Methods in Ecology and Evolution 15: 1889–1905.

Rózsa, L. & Garay, J. 2023. Definitions of parasitism, considering its potentially opposing effects at different levels of hierarchical organization. Parasitology 150(9):761–768.

Rudall, P.J. 2011. Cenrifugal stamens in a modern phylogenetic context: was Corner right? In: Wanntorp, L. & L.P.R. de Craene (eds.), Flowers on the Tree of Life. Cambridge University Press, pp. 142–155.

Sharples, M.T. & Tripp, E.A. 2019. Phylogenetic relationships within and delimitation of the cosmopolitan flowering plant genus Stellaria L.(Caryophyllaceae): Core stars and fallen stars. Systematic Botany 44(4): 857–876.

Simões, A.R.G. et al. 2022. A bird's eye view of the systematics of convolvulaceae: novel insights from nuclear genomic data. Frontiers in Plant Sciences, 14 July 2022, Sect. Plant Systematics and Evolution, Volume 13, https://doi.org/10.3389/fpls.2022.889988

Simon T. 2000. A magyarországi edényes flóra határozója. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.

Stevens, P. F. 2001–. Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, July 2017 [and more or less continuously updated since]. http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/

Sun, M. et al. 2014. Deep phylogenetic incongruence in the angiosperm clade Rosidae. Molecular Phylogenetics and Evolution 83: 156–66.

Takács, A. et al. 2020. Evidence of hybridization between Galatella villosa and G. linosyris, and a taxonomic reappraisal of the hybrid G. ×subvillosa. Preslia 92: 375–390.

Tripp, E.A. et al. 2013. Origin of African Physacanthus (Acanthaceae) via wide hybridization. PLoS ONE 8(1): e55677.

Uluer, D.A. et al. 2022. Dataset of pollination traits in Fabales. Data Brief 43: 108480.

Verstraete, B. et al. 2025. A survey of generic names in Rubiaceae (Gentianales) with notes on context and patterns in naming. Taxon 74: 1153–1171.

Villaverde, T. et al. 2023. Phylogenomics sheds new light on the drivers behind a long-lasting systematic riddle: the figwort family Scrophulariaceae. New Phytologist 20: 1601–1615.

Wen, J. et al. 2021. Backbone phylogeny and evolution of Apioideae (Apiaceae): New insights from phylogenomic analyses of plastome data. Molecular Phylogenetics and Evolution 161: 107183.

White, J. & Yamashita, F. 2022. Boquila trifoliolata mimics leaves of an artificial plastic host plant. Plant Signalling and Behavior 17(1): 1977530.

Wojciechowski, M.F. 2013. Towards a new classification of Leguminosae: Naming clades using non-Linnaean phylogenetic nomenclature. South African Journal of Botany 89: 85–93.

WFO. lásd World Flora Online.

World Flora Online, http://www.worldfloraonline.org/

World Plants. lásd Hassler 1994.

Yamashita, F. & Baluška, F. 2023. Algal ocelloids and plant ocelli. Plants 12: 61.

Yao, G. et al. 2019. Plastid phylogenomic insights into the evolution of Caryophyllales. Molecular Phylogenetics and Evolution 134: 74–86.

Xie, P. et al. 2023. Plastid phylogenomic insights into the intertribal relationships of Plantaginaceae. Biology 12(2): 263.

Xue, B. et al. 2023. Phylogenetic analysis and temporal diversification of the tribe Alsineae (Caryophyllaceae) with the description of three new genera, Hesperostellaria, Reniostellaria and Torreyostellaria. Frontiers in Plant Sciences 14: 1127443.

Zagorchev, L. et al. 2021. Functional characterization of the photosynthetic machinery in Smicronix galls on the parasitic plant Cuscuta campestris by JIP-test. Cells 10: 1399.

Zhang, G. et al. 2024. Nuclear phylogenomics of Asteraceae with increased sampling provides new insights into convergent morphological and molecular evolution. Plant Communications 5(6): 100851.

Zuntini, A.R. et al. 2024. Phylogenomics and the rise of the angiosperms. Nature 629: 843–850.

# 11

# Evolution and systematics of plants (*Archaeplastida*) – Ordering without orders


## Summary

This book, a greatly expanded version of the third edition (2015), breaks again with the tradition of standard plant systematics texts in two major aspects:

- Plants are understood as members of one of the most natural group of the living world, the *Archaeplastida*, containing all organisms (except *Paulinella*) that are known to possess plastids of primary endosymbiotic origin. That is, glaucophytes, red algae and green plants are treated such that
- Linnaean ranks are almost completely rejected, only genera and species and therefore binomial names are retained for practical, rather than theoretical reasons. The PhyloCode is followed for clades with published names and contents, for extinct and extant plants alike. Clades for which no proper PhyloCode names and definitions have been established are considered node-based, with names and contents corresponding to Linnaean taxa as revised by molecular phylogenetic methods.

In addition, the text provides a relatively balanced treatment of clades independently of geographic origin and species number, especially for embryophytes. Circa 3000 species are mentioned, most of them illustrated, representing a little less than 1% of the world flora. Further novelty is the inclusion of coral diagrams and condensed cladograms (see below) to depict phylogeny of various groups. The book is divided into 10 major chapters; each concluded with an imaginary discussion between a student of plant systematics and her/his professor. This offers the possibility of relaxation and better digestion of what has been said in each chapter.

Chapter 1, **Introduction**, establishes the underlying theory of systematics. First, possibilities for selecting basic units of biological classification, ranging from cells through individuals to species, are examined. These units are represented by nodes (or vertices) in spatio-temporal graph theory models of evolution, such as networks and trees. Fundamental terms of cladistics are presented, with emphasis on the meaning of monophyletic and monocladistic groups which are interpreted with reference to *phylogenetic trees* and *cladograms*, respectively. The use of graphs is somewhat limited, however, because nodes and links are not always appropriate, especially if past and present are to be shown simultaneously. Therefore, Darwinian *corals* (a form of branching silhouettes) are also introduced; these graphical vehicles are useful tools to demonstrate cladistic relationships and the temporal change of species diversity along different lineages. Examples are the corals of embryophytes (p. 171) and angiosperms (p. 315). Figure 1.37 (p. 42) provides a comparison of different types of trees and branching silhouettes. If interest lies only in the present, *condensed cladograms* provide a simple solution. In these, dichotomies within large clades are compressed into isosceles triangles such that the length of their third side becomes proportional to the species diversity of the given group. Examples are on pages 312-313 and 450. Pages 134 and 135 offer the possibility of comparing the two types of diagrams for the same group, namely bryophytes. Sometimes, both extinct and extant organisms appear at the same time in a cladogram, these trees are called asynchronous cladograms in which sister group relationships are uncertain because extinct plant can be ancestors of recent plants. This uncertainty is expressed by dashed edges (as in Fig. 8.1). It is repeatedly emphasized that the Linnaean inclusive hierarchy of ranked categories is not compatible with evolution for several reasons. If organisms of the past and present are classified in the same system, boundaries between groups become paradoxical (Fig. 1.10): differences that we see between higher ranks of extant organisms diminish when we go back to their ancestors. Furthermore, the requirement of monophyly cannot be applied to all Linnaean groups in a diachronous system. Nestedness of groups is different in a cladistic, rank free classification, providing a hierarchy which is compatible with both the tokogenetic network and the Darwinian evolutionary tree of life. Consequently, hybrids between the Linnaean and the cladistic systems appear to be illogical constructs, such as the APG systems of angiosperms. Due to the interdependence of nomenclature and classification at the genus level, this ambiguity cannot be resolved completely, however. It is noted that a Linnaean nested system may still work well (with arbitrary ranks, of course) if adapt-

ed to a set of contemporary organisms only. Throughout the book, the cladogram for extant taxa is the basis for showing the phylogeny of a group (synchronous cladogram) and fossils – when applicable – are inserted within it to form asynchronous cladograms.

The origin of the plant life form is the starting subject of Chapter 2, **What is considered a plant?** First, a short overview examines how the concept of plant has changed in the history of systematics. Then, some fundamental aspects of the plastid and its cyanobacterial origin, and its relevance to the photosynthetic life of Earth are discussed. Chapter 3, **Red algae and glaucophytes**, discusses two groups of phytosynhetic organisms in which the plastids are not greed. One of them, the glaucophytes still have the bacterial cell wall around their plastids. Red algae, a much larger natural group of plants have lost the bacterial wall around the plastids and developed a high variety of plastid types and multicellularity. Chapter 5, **Green plants (*Viridiplantae*) – the algal grade,** is devoted to the deepest parts of the clade of green plants. These are characterized by the appearance of chlorophyll-b – one of the most significant evolutionary novelties in the history of plant life on Earth. The simplest green plants are algae, with a very early evolutionary split into chlorophytes and streptophytes. In the first group several kinds of multicellularity or multinuclearity evolved, but none of these forms allowed the plants to conquer the land. The latter group developed several cytological features which develop fully in embryophytes – eventually allowing them to tolerate the terrestrial habitat. Embedded into *Streptophyta*, plants starting their diploid stage of life as embryos on the mother individual constitute the next clade – *Embryophyta*. Considerable space is devoted to the abiotic and biotic conditions of switching to the terrestrial environment from the aquatic one. Extant bryophyte groups, liverworts, hornworts and mosses are the closest morphologically to the pioneering organisms (Chapter 5: **Protecting the young: Embryophytes**). Although some time ago the bryophytes were considered paraphyletic, the most recent understanding is that they are monophyletic. They share several fundamental features, such as the fairly balanced size of their gametophyte and sporophyte phases. Since each sporophyte bears a single sporangium, I suggest the clade name *Monosporangiophyta* to cover liverworts, mosses and hornworts. The next chapter – ***Polysporangiophyta*** – describes the early success of the rapidly evolving sporophyte – which produces more sporangia per plant than bryophytes. Which is equally if not more important, the sporophyte appears to adapt vegetatively to the harsh terrestrial environment more efficiently than any other preexisting organisms: vascularization – to mention only the most crucial aspect. A separate – now species poor – clade is the *Lycopodiophyta* discussed here. They are a good example for the transition from homospory to heterospory and, eventually, to the ovule or some analogous reproductive structure. Chapter 7 – ***Pan-Euphyllophyta*** – introduces the reader to ferns and fern allies, and some of their immediate ancestors. In these groups developed several times the macrophyll, a most efficient photosynthetic organ of plants. Extant representatives of this clade form two sister clades - one of them, *Monilophyta* is discussed in detail here. In this, horsetails, whisk ferns, adder's tongues and moonworts, marratioid and leptosporangiate ferns are included. Although the ovule and – possibly – the seed or some equivalent reproductive structures have already evolved independently several times, only one lineage proved successful – the one leading to the gymnosperms. These, together with their hypothesized ancestors or extinct sister groups („stem relatives") are discussed in Chapter 8 – ***Pan-Spermatophyta***. Much emphasis is laid on progymnosperms and various extinct groups of the so-called „seed ferns". Three clades of extant gymnosperms (*Acrogymnospermae*) have been recognized, these are cycads, ginkgos and conifers. Within the latter is embedded the all-time troublemaker in plant systematics, the *Gnetales* – as unanimously suggested by molecular phylogenetic analyses.

No doubt that the most successful group of plants is in every respect that of the angiosperms. Together with their extinct relatives, they form the ***Pan-Angiospermae*** clade. Their major morphological novelty is the flower and the fruit. Extant angiosperm clades are illustrated by the condensed cladogram on pages 312-313 and are treated in two chapters. The basalmost groups such as the ANITA grade plus *Ceratophyllum*, the chloranthoid group and the magnolids are discussed first, and then the monocots conclude Chapter 9. In this, I propose the clade name *Lilianae* for *Liliales+Asparagales*, recetnly recognized sister groups. Finally, the phylogeny and systematics of the ***Eudicotyledoneae*** clade are summarized in Chapter 10. The last figure of this book, Fig. 10.156 (p. 654) gives a summary of the cladistic relationships among crown clades of extant plants, with some gray edges added arbitrarily as symbols of extinct plant lineages. The classical gradist view of plant evolution, namely the transitional sequence given by „algae – bryophytes – pteridophytes – gymnosperms – angiosperms" is superimposed as a "ladder" upon the cladogram. This illustrates the simultaneity of two basic views on evolution – such that both of them can be perfectly explained by the six most important transitions: 1) the appearance of plastids as a result of endosymbiosis with cyanobacteria, 2) the development of chlorophyll-b, giving rise to green plants, 3) evolution of the embryo, 4) dominance of the sporophyte, 5) the occurrence of the ovule and the seed and, finally, 6) the evolution of the fruit of flowering plants.

## Availability, copyright, photo credits and acknowledgements

The book is a freely available ebook, downloadable as PDF files from various web sites, including the author's and the publisher's own sites. A limited number of copies were printed for libraries, referees, colleagues and private use, while the book is not commercially distributed. Thus, the author does not make a single penny after sales. I greatly appreciate the financial support from the Hungarian Academy of Sciences and the „A Füvészkertért" Foundation to cover the costs of editing and printing. Readers are encouraged to use any part of the text, the cladograms and coral diagrams in their work without permission, provided that appropriate reference is made to the source.

The book is richly illustrated by photographs of several thousand species. Approximately 40% of pictures are the author's own work. For these photos, in the figure captions the species names are followed by the location in parentheses. If no location is given at all, the photo was taken in Hungary in the wild or on plants cultivated in botanical gardens. The majority of the remaining photographs were taken from the worldwide biodiversity web site, iNaturalist.org, for which reference is made to the location, the photographer and the license type. I am grateful to all people who made their work accessible to the wide audience by allowing reproduction under different license agreements. I can only reciprocate their kindness by uploading my own photos to https://www.inaturalist.org/observations?place_id=any&user_id=podani&verifiable=any which is continuously expanded. In the bryological chapter, I used many photos from the website of the British Bryological Society (https://www.britishbryologicalsociety.org.uk/), by courtesy of C. Halpin and S. Pilkington. I also acknowledge Des Callaghan (Bryophyte Surveys Ltd, England) for generously allowing to use his photographs from https://bryophytes.myportfolio.com/. Further photos were obtained directly from their authors upon my request. My sincerest thanks are due to T. Pócs (Eszterházy Károly Catholic University, Eger), L. Mucina (Murdoch University, Western Australia), T. Kalapos, B. Oborny, T. Standovár, T. Tóth (Eötvös Loránd University, Budapest), L. Papp, Sr. (Botanical Garden, University of Debrecen), L. Papp, Jr. (Botanical Garden, Eötvös Loránd University, Budapest), A. V. Molnár, G. Sramkó (University of Debrecen), the late G. Kósa (Vácrátót Botanical Garden), V.S.F.T. Merckx (University of Amsterdam), M. Melkonian (Max Planck Institute for Plant Breeding Research, Cologne), J. Veselá and colleagues (Charles University, Prague, https://botany.natur.cuni.cz/algo/database/), R.H.G. Ranil (University of Peradeniya, Sri Lanka), Zs. Debreczy and I. Rácz (Budakeszi Herbarium, International Dendrological Foundation), C. Shirley (Auckland, New Zealand, http://www.hiddenforest.co.nz/), I. Vanha-Majamaa (Natural Resources Institute Finland, Helsinki), A. Wilson (Department of Geography, University at Buffalo), B. Csányi (Göd), and B. Páll-Gergely (Centre for Agricultural Research, Martonvásár). I suppose that they maintain the license conditions for their work, which are not specified here. A few photos were derived from the Tropicos database (https://www.tropicos.org/) and my thanks are extended to their authors.

# Névmutató

## A


Aa 382, 383
Abelia 595
Aberlemnia 174
Abies 267, 285, 287, 289, 290
Abietoideae 285
Abildgaardieae 406
Abolboda 409
Abroma 526, 530, 531
Abutilon 532, 533
Acacia 476, 502, 511, 512
Acaciaephyllum 306, 307
Acaena 510, 511
Acalypha 548
Acalyphoideae 548
Acanthaceae 645
Acanthochlamys 344
Acanthoideae 645
Acanthus 645–647
Acaryochloris 79
Acer 522, 523
Acetabularia 108, 109
Acharia 556, 557
Achariaceae 557
Achatocarpaceae 457
Achatocarpus 458
Achillea 589
Achlyphila 409
Achnatherum 414
Achyranthemum 590, 591
Acinos 635
Acmadenia 527
Acokanthera 612
Aconitum 440
Aconium 482
Acontia 375
Acorus 47, 122, 310, 332, 333
Acranthera 605
Acre 482, 485
Acridocarpus 551, 552
Acrochisma 149
Acrogymnospermae 253, 257, 258, 294, 296, 303
Acrosanthes 460, 461
Acrostichum 225, 226
Actaea 439, 441
Actinidia 569, 570
Actinidiaceae 570
Actinobacteria 510
Actinostachys 216
Actinostroboideae 282
Actinostrobus 283
acsalapu 588
Adansonia 532, 533
Adenandra 527
Adenanthos 445, 446
Adenaria 491, 492
Adenia 558, 559
Adenium 612, 613
Adenophora 242, 243, 575
Adestis 464
Adiantum 226, 227
Adonis 440
Adoxa 593, 594
Adoxaceae 593
Aechmea 398–401
Aegilops 414
Aegopodium 601
Aenigmanu 520, 521
Aeonium 483–485
Aerangis 389
Aeranthes 389
Aeropetes 382
Aeschyanthus 626, 627
Aeschyomene 532
Aesculus 522, 523
Aethionema 538, 539
Aethusa 601
Aextoxicon 560, 561
Afrocarpus 271, 272
Afrostyrax 544
Afrotheria 652
Afrothismia 340
Afzelia 500
Aganoidae 514
Agapanthus 361
Agapetes 573
Agathis 266–270
Agathosma 527
Agavaeoideae 356
Agave 353, 356–358, 648
Ageratum 586
aggófű 587
Aggtecella 95
Aglaia 526
Aglaomorpha 241
Aglaophyton 174–176
Agonandra 474
Agonis 493, 494
Agrimonia 510
Agropyron 414–416
Agrostemma 457
Agrostis 416
Ahnfeltia 89
Ahnfeltiophycidae 89
Aichryson 483
Ailanthus 525
Aiouea 327, 328
Aira 417
Aizoaceae 368, 460, 648
Aizooideae 460, 461
Aizoon 461
ajakosak 633
Ajania 589
ajovan 600
Ajuga 635, 636
Ajugoideae 633, 635
Akania 535, 536
Akaniaceae 535
akantusz 645
akác 506
akácia 503
Akdalophyton 166
Akebia 439
Alangium 562
alásfa 527
Albizia 502
Albuca 359, 360
Alcea 532, 533
Alchemilla 9, 510, 511
Alcyonacea 33
Aldinia 506
Aldrovanda 451
Alepidea 599, 600
Aletris 345
Alexandrium 67
Algae 55
Alisma 337
Alismataceae 333, 337
Alismatales 310, 332, 333, 484
Alkanna 615
Alkekengi 621
alkörmös 464
Allamanda 612
Alliaria 540
Allioideae 361, 609
Allium 346, 361, 609
Allocasuarina 508, 509
Allomerus 556
Alluaudia 465, 466
alma 512
Alnus 508, 509
Alocasia 335, 337
Aloe 364, 365, 368
Aloidendron 365, 366
Aloinopsis 463
Alopecurus 415, 417
Alophosia 150, 151
Aloysia 643, 644
Alpinia 431, 432
Alseuosmia 577
Alseuosmiaceae 574, 577
Alsine 455, 457
Alsinoideae 455
Alsophila 221, 246
Alstonia 610
Alstroemeria 350, 351
Alstroemeriaceae 347, 350
Alternanthera 459
Althaea 532
Altingia 480
Altingiaceae 478, 480
Alveolata 59, 62, 65, 66, 69
Alyssum 538
Alyxia 611, 612
Alzatea 498
Amaranthaceae 457, 478, 648
Amaranthoideae 457, 459
Amaranthus 458, 459
amarillisz 362
Amaryllidaceae 332, 333, 360, 361
Amaryllidoideae 362, 363, 368
Amaryllis 362, 363
Ambilobea 523
Amblysperma 580
Amborella 14, 26, 47, 78, 308–310, 314, 316, 319, 343, 433, 648, 653
Amborellaceae 14
Amborellales 14, 652
Ambrosia 585, 586
Ambuchanania 149
Amburana 503
Amelanchier 512
Amentiferae 294
Amentotaxus 272–274
Ammannia 491, 492
Ammi 601
Amoebophrya 64
Amoebozoa 60
Amorpha 506
Amorphea 41, 66, 74
Amorphophallus 336
Ampelodesmos 414
Ampelopsis 477, 478
Amphibolis 341
Amsinckia 616, 617
Amsonia 611, 612
Amphilophium 642, 643
Amyema 475, 476
Amygdaloideae 510, 512

Amygdalus 512
Anabaena 218, 259
Anacampseros 466, 467
Anacampserotaceae 467
Anacamptis 379
Anacardiaceae 521, 524
Anacardium 524
Anagallis 565
Anagramma 224
Ananas 401
ananász 401
Anaphyllum 335
ANA sor 318, 319
Anastatica 186
Anaxagorea 323
Anchusa 615, 616
Ancistrocladus 452, 649
Ancylonema 120, 121
Andira 506
Andrachne 554
Andreaea 149–151
Andreaeales 149
Andreaeobryum 150
Andreaeopsida 135, 148, 149
Andromeda 573
Andropogon 420, 421
Andropogoneae 421
Androsace 565, 566, 581
Androya 630
Aneilema 428, 429
Anemia 216, 217
Anemone 441, 442
Anemoneae 441
Anethum 600
Aneura 142, 473
Aneurophyton 251, 256
Angelica 600
Anginon 599, 602
Angiopteris 209, 210
Angiospermae 15, 22, 45, 47, 66, 250, 252, 303, 308, 312, 313, 433
Angraecum 389
angyalgyökér 600
Angylocalyx 523
Anigozanthos 426
Anisodontea 533
Animalia 57
Anisophyllea 517, 518
Anisophylleaceae 517
ANITA csoport 309, 310, 318, 319
Ankyropteris 211
Annona 321, 323, 324
Annonaceae 321, 323, 324
Anogramma 224
Anomaloglossus 397
Anomochloa 412, 413
Anomodon 162, 163,171
Anophthalmus 611
Anopterus 596
Antarcticycus 259
Antennaria 590
Anthemideae 598
Anthemis 588, 589
Anthericum 357
Anthocercis 619, 620
Anthoceros 16, 125, 137, 147
Anthocerotae 132, 136, 137, 139, 166
Anthocleista 608, 609
Anthodiscus 553, 554
Anthoxanthum 416
Anthozoa 34
Anthriscus 600
Anthrophytum 227
Anthyllis 504
Anthurium 334, 335
Antipatharia 34
Antirrhinum 628, 629
Antonia 610
apácavirág 615
Apera 417
Aphananthe 513
Aphanes 510
Aphanopetalum 478, 485
Aphanorrhegma 154
Aphelandra 646
Aphelia 410, 411
Aphloia 488
Aphyllanthes 359
Aphyllon 639, 640
Apiaceae 447, 596, 598, 602, 649
Apiales 596, 602
Apicomplexa 59, 65
Apidae 365
Apioideae 599
Apis 390
Apium 600
Apo–Angiospermae 47
Apocynaceae 604, 610, 648
Apocynum 612, 613
Apodanthaceae 543
Apodanthes 544, 550
Apodasmia 409, 410
Aponogeton 338
Apopellia 142, 143
Aporosa 522
Apo–Spermatophyta 47, 250
Apostasia 377
Apostasioideae 377
Apo–Tracheophyta 176, 177
Aptandra 472
Aptenia 462
Apteranthes 613, 614
Aptosimum 630
Aquifoliaceae 604
Aquifoliales 311, 603, 604
Aquilaria 534
Aquilegia 440
Arabidopsis 2, 43, 44, 66, 72, 98, 118, 154, 176, 538
Arabis 44, 538, 539
Arabodae 538
Araceae 332–335, 484
Arachis 504
Arachnis 389, 390
Arachnitis 353
Aralia 597, 598
Araliaceae 596–598
Aralidium 596
Aralioideae 598
aranka 621, 622
aranyeső 504
aranyfenyő 291
aranyvessző 591
aranyzab 416
Araripia 324
Araucaria 47, 221, 224, 256, 266–269, 287, 304
Araucariaceae 267, 268, 287
araukária 268
Arbutoideae 571
Arbutus 571
Arceuthobium 287, 474, 475
Archaea 31, 68
Archaeanthus 307, 308, 322
Archaefructus 307, 308, 316
Archaeocalamites 202
Archaeopteris 251, 252
Archaeopterix 21
Archaeosperma 252, 254
Archaeplastida 41, 62, 64, 66, 69, 72, 74, 77, 78, 93, 310, 433, 654
Archebacteria 68
Archegoniatae 125
Archephyta 55
Archezoa 60, 69
Archidium 155, 156
Archosauria 13, 21
Arctium 581
Arctopus 599
Arctostaphylos 571
Arctotheca 582, 583
Arctotis 582, 583
Ardisia 565, 566
Areca 331
Arecaceae 45, 260, 311, 332, 341, 395, 422
Arecoideae 422, 425
Aremonia 510
Arenaria 44, 456, 581
Arenarieae 455
Arethuseae 386
Argania 567
Argemone 438, 439
Argonychon 615
Argophyllaceae 574, 577
Argophyllum 577
Argyranthemum 589
Argyroderma 462, 463
Argyroxiphium 585, 586
Aria 512, 645
Arisaema 336
Aristea 371, 372
Aristida 417, 418
Aristidoideae 417
Aristolochia 322, 329, 330
Aristolochiaceae 328, 329
Aristotelia 543
Armeniaca 512
Armeria 453
Armoracia 538
Arnica 585
Aroideae 336
Arrhenatherum 416
Artaotrys 323, 324
Artemisia 587, 589, 590
articsóka 581
Artocarpus 514, 515
Arum 335, 336, 347
Aruncus 511, 512
Arundinaria 412
Arundinarieae 412, 417
Arundo 417
Asarum 329, 330
Ascarina 320, 321
Asclepiadaceae 610
Asclepiadoideae 610, 613
Asclepias 610, 613, 614
Ascomycota 287, 413
Asgardarchaeota 68
Asimina 323, 324
Aspalathus 505, 506
Asparagaceae 353, 354, 359
Asparagales 310, 311, 332, 346, 347, 353, 354, 374, 385, 446, 484, 652, 653
Asparagoideae 354
Asparagus 347, 354
Asperugo 617
Asperula 605
Asphodelaceae 363
Asphodeline 364, 365
Asphodeloideae 364, 368
Asphodelus 345, 364
Aspidistra 356
Aspidium 238
Aspidosperma 610, 612
Aspidotis 247
Aspleniaceae 232

Aspleniineae 212, 222, 223, 234
Asplenium 232–234, 245, 246
Asplundia 341, 342
Astelia 373
Aster 47, 449, 560, 591, 592
Asteraceae 148, 368, 574, 579, 580, 609, 652
Asterales 321, 444, 449, 574, 648, 652
Astereae 590, 592, 648, 652
Asteridae 47, 448, 449, 560
Asteriscus 585, 587
Asteroideae 584, 590, 652
Asteropeia 454, 455
Asteroxylon 178
Astilbe 481
Astragalus 387, 504, 505
Astrantia 599
Astrolepis 225, 226
Astrophytum 468, 469
Asyneuma 575
aszat 581
aszályfű 418
aszúszegfű 457
Athanasia 589
Atherosperma 325, 326
Atherospermataceae 324, 326
Athrotaxis 274, 276
Athyriaceae 230
Athyrium 229, 230
Atkinsonia 476
Atlantogenata 652
atracél 615
Atrichum 151, 152
Atriplex 458, 459, 474
Atropa 621
Attilaea 525
Aubrieta 538
Aucuba 604
Aulacomniaceae 159
Aulacomnium 147, 158, 159, 166
Aurinia 538
Austrobaileya 318, 319, 343
Austrobaileyales 309, 316, 318
Austrocedrus 283
Austrotaxus 272–274
Autunia 236, 237
avarvirág 382
Avena 416
Avenula 415, 416
Averrhoa 542
Aves 22
Avialae 21
Avicennia 554, 645, 647
avokádó 326
Avonia 466, 467
Ayenia 530
Axinaea 497
Azarodachta 526
azálea 571
Azolla 218, 219, 239, 244
Azorella 599
Azorelloideae 598
Azospirillum 541

## Á

ádáz 601
áfonya 573
áltiszafa 274
ánizs 600
árnika 585
árnyékvirág 356
árokvirág 565
árpa 416
árvacsalán 633, 637
árvalányhaj 414
átokhínár 337
átoktüske 419

## B

bab 504
babér 326
babérmeggy 512
Babiana 369, 370
Baccharis 592, 593
Bacillariophyta 59, 66
Bacillus 239, 541
Bacopa 627, 628
Bacteria 68
Bacteriophyta 55
Bactris 422, 425, 426
bagolyfű 565
bajuszfű 418
bajuszvirág 386
bakfű 637
bakszakáll 583
Balanophora 472, 473
Balanophoraceae 471, 473, 478, 649
Balanops 555
ballagófű 459
Ballota 637
balsafa 532
Balsaminaceae 563
baltacim 504
Bambusa 412–414
Bambusoideae 412
bambusz 412–414
banán 429
Bangia 85–87, 94
Bangiales 82, 85–88, 94
Bangiomorpha 81, 86, 87
Bangiophyceae 81
bangita 593
bangó 380
Banksia 444, 445
banyánfa 513
baobab 532
baraboly 601
barack 512
Baragwanathia 178, 179
Barbarea 538
Barbeuia 460
Barbeya 510, 516, 517
Barclaya 317
barkástiszafa 274
Barklya 500
Barleria 646
Barnadesia 578, 579
Barnadesioideae 574, 578–590
barnamoszatok 55, 59, 62
Bartramia 156, 157
Bartramiaceae 156
Bartsia 243, 638
Basella 465, 466
Basellaceae 465
Basidiomycota 282
Bassia 459
Batis 535, 536
Batrachium 442
Batrachospermum 88, 89
Bauhinia 500
bazsalikom 634
bazsarózsa 478
bábakalács 581
bálványfa 525
bárányparéj 459
báránypirosító 615
Bdallophytum 534, 535
Beckmannia 415, 417
becősmohák 132, 136, 222
Begonia 382, 518, 520, 652
Begoniaceae 517, 520
Bejaria 573
beléndek 621
Bellis 591
Bellium 592, 593
Bemisia 239
benedekfű 581
benge 517
Bennettiodendron 558, 559
Bennettitales 47, 303–305, 434
Bennettites 294, 304
Benthamiella 619, 620
Benthamielleae 619
benzoéfa 568
BEP–klád 412
Berberidaceae 308, 319, 438, 442
Berberidopsidales 310, 311, 448, 449, 560
Berberidopsis 448, 449, 477, 560
Berberis 22, 442, 443
Berchemia 516, 517
Bergenia 480, 481
Bergia 551
berkenye 512
Berkheya 582, 583
Berteroa 538
Bertholletia 563, 564
Bertolonia 497
Berula 601
Berzelia 574
berzenke 601
Besleria 626, 627
Beta 458, 459
Betoideae 457, 459
Betonica 637
Betula 142, 509
Betulaceae 308, 507, 508
békabogyó 441
békabuzogány 407
békakonty 385
békakorsó 601
békalencse 334
békalencse–moha 140
békapitypang 583
békapohár 601
békaszem 617
békaszőlő 339
békatutaj 337
bételpálma 425
Bhesa 556
Bidens 585
Biebersteinia 521, 522
Bifora 601
Bigelowiella 66, 123
Bignonia 642, 643
Bignoniaceae 596, 642, 650
Bikonta 60
Biliphyta 59, 78
Billardiera 597
Billbergia 400, 401
Biophytum 542
Biota 279
birs 512
Biscutella 539
Bismarckia 423, 424
Bistorta 453
Bixa 529
Bixaceae 529
bíborbaktériumok 69
Blackstonia 609
Blakea 497
Blandfordia 373, 374
Blasia 140, 146
Blasiales 139

Blastodinium 64
Blechnaceae 219, 230
Blechnoideae 230, 231
Blechnum 231, 239
Bletia 393
Blighia 522, 523
Blitum 459
Blossfeldia 468, 469
Blumenbachia 561
Blysmus 404, 405
Blyttneria 530, 531
Bobartia 369
Bocconia 438
bodza 593
Boea 627
Boehmeria 515
bogáncs 581
boglárka 22, 439, 442
bojtorján 581
bojtorjánsaláta 583
Bolbitis 235, 236
Bolboschoenus 407
Boldia 85
boldogasszony papucsa 379
boldófa 326
bolhafű 585
Bomarea 350, 351
Bombacaceae 529
Bombacoideae 530, 532
Bombax 532, 533
Bombycilaena 590
Bonamia 624
Bonnetia 546
Bonnetiaceae 546
Bonplandia 564, 565
BOP–klád 412
Boquila 439–441, 557
Boraginaceae 615, 617
Boraginales 615, 619
Boraginoideae 615
Borago 615, 616
Borassus 424
borbálafű 538
borbolya 442
bordamag 601
bordapáfrány 230
borgyökér 601
borjúpázsit 416
borkóró 440
Boronia 527
borostyán 598
boroszlán 534
boróka 277, 281
bors 331
borsfű 635
borsmustár 539
borsó 504
Borya 353, 373, 374
Boryaceae 374
borzamag 601
Boscia 537
Bossiaea 505, 506
Boswellia 523, 524
Bothriochloa 421
Botrychium 206, 207
Botryococcus 106, 107
Botyopteris 211
Bortypus 206–208
Bougainvillea 465
Bowenia 258–260, 262
Bowiea 360
Brabejum 445, 446
Brachyelytrum 414, 415
Brachylaena 579, 580
Brachypodium 414
Brachyscome 148, 592, 593
Brachythecium 162, 163, 165, 171
Bradypus 85
Brainea 231, 232
Brasenia 317
Brassavola 393, 394
Brassica 539
Brassicaceae 2, 98,131, 538, 541
Brassicales 520, 535, 556
Brasicodae 538, 539
brazildió 563
Breonadia 606, 607
Bretschneideria 535, 536
Breynia 553
Brillantaisia 646, 647
Brimeura 359, 360
Brittenia 630
Briza 415, 416
Brocchinia 397–399, 451
Brodiaea 359
Brodiaeoideae 359
brokkoli 539
Bromelia 400
Bromeliaceae 396, 397, 401, 410, 434, 451
Bromeliodeae 401
bromélia 396, 401
Bromus 414, 415
Broussonetia 514, 515
Brownea 500, 501
Brownlowia 531
Brownlowioideae 530
Brugmansia 621
Bruguiera 554, 555
Brunellia 541–543
Brunfelsia 619
Brunia 574
Bruniales 311
Bruniaceae 573, 574
Brunnera 616
Brunonia 577, 578
Brunsvigia 362, 363
Bryales 157
Bryidae 156
Bryobionta 136
Bryonectria 161
Bryonia 518, 519
Bryophyta 9, 133, 136
Bryopsida 136, 150, 152, 166
Bryopsidales 91, 101, 108, 110, 111, 123, 136
Bryum 150, 157, 158, 160, 171
Buchnera 639, 640
budavirág 456
Buddleja 630, 631
bugatölcsér 628
Buglossoides 615
buglyospáfrány 228
Bulbinella 364, 364
Bulbocodium 350, 395
Bulbophyllum 374, 385, 387, 388
Bunias 538, 539
Bunium 600, 602
Buphthalmum 585, 652
Bupleureae 599
Bupleurum 599, 600
Burchardia 350, 351
Burchellia 606, 607
burgonya 619
Burkholderia 500, 503, 559, 565, 606
Burmannia 344, 345, 347
Burmanniaceae 344, 347, 473
Burnettia 384, 385
Bursera 523, 524, 535
Burseraceae 521, 523
Butomus 333, 337, 338
buvákfű 600
Buxaceae 311, 437, 447
Buxbaumia 150, 153, 171
Buxus 447
buzér 604, 605
búza 414
búzafű 416
bükk 27, 507
bükköny 504
bürök 601
Byblis 451, 632, 633, 649
Byrsonima 551, 552
Byttneria 530
Byttherioideae 530

## C

Cabomba 316–318
Cabombaceae 316, 317
Cactaceae 467, 609, 648
Cactoideae 467, 469
Cadia 503, 504, 506
Caenorhabditis 2, 154
Caesalpinia 501, 502
Caesalpiniaceae 13
Caesalpinioideae 13, 501
Cakile 539, 540
Caladenia 384, 385
Calamagrostis 416, 420
Calamintha 635
Calamitaceae 202
Calamites 41, 202, 211
Calamocarpon 202
Caamoideae 422
Calamophyton 200
Calamopytiaceae 256
Calamostachys 202
Calamus 422, 423, 650
Calanthe 388
Calathea 431–433
Calceolaria 625
Calceolariaceae 625
Calectasia 421, 422
Calendula 587
Calenduleae 587
Calepina 540
California 486
Calla 336, 337
Calliandra 502
Callianthe 533
Callianthemum 441
Callicarpa 633, 634
Calligonum 454, 455
Calliphora 334
Calliprostantherina 633
Callipteris 257
Callistemon 493
Callistephus 592, 593
Callistophyton 256, 257, 303
Callitriche 628, 629
Callitris 283, 284
Callitroideae 278, 282
Callitropsis 278, 281, 282
Callixylon 251, 252
Calluna 572
Calocedrus 278–280
Calochilus 383, 384
Calochortus 348, 349
Caloda 307, 308
Calomnion 160, 161
Calophyllaceae 547
Calophyllum 546, 547
Calopogon 386
Calothamnus 493, 494
Caltha 441
Calycanthaceae 324
Calycanthus 324, 325
Calycera 578, 579
Calyceraceae 574, 578

Calymmanthium 470
Calypogeia 138, 147
Calypso 383
Calyptrotheca 465
Calystegia 621, 622
Calytryx 494
Camassia 358, 359
Cambessedesia 497
Camelina 538, 539
Camelinodae 538
Camellia 568, 569
Campanula 573, 575, 602
Campanulaceae 575
Campanuloideae 575
Campanulidae 310, 460, 464, 573, 602
Camphora 326, 327
Camphorosma 459
Campsis 642, 643
Camptoloma 630, 631
Campyloneurum 242, 243
Campylospermum 545
Campylotropis 506
Campynema 353
Campynemanthe 353
Campynemataceae 347, 353
Cananga 323
Canarium 523, 524
Canella 328
Canellaceae 328
Canellales 310, 328
Canna 429, 431
Cannabaceae 510, 512
Cannabis 513
Capparaceae 535, 537
Capparis 537
Capraria 630
Caprifoliaceae 146, 593, 609
Caprifolioideae 594, 595
Caprifolium 593
Capsella 538
Capsicum 620, 621
Caragana 506
Caraipa 547
Cardamine 538, 539
Cardaminopsis 558
Cardaria 538
Cardiopteris 602, 603
Cardiopteridaceae 602
Cardiopteridales 311, 602
Cardiospermum 522, 523
Carduoideae 579, 581
Carduus 581
Carex 404–406
Carica 535, 538
Caricaceae 535
Carissa 612
Carlemannia 623, 625
Carlemanniaceae 623
Carludovica 341, 342
Carnegiea 470
Carpesium 585
Carpinus 509
Carpobrotus 462, 463
Cartonema 428, 429
Carum 600
Carya 508, 509
Caryocar 553, 554
Caryocaraceae 554
Caryophyllaceae 449, 455, 457, 465, 649
Caryophyllales 310, 311, 448–451, 455, 465, 477, 484, 560, 568, 651
Caryophylleae 455, 457
Caryophyllus 455
Caryopteris 635, 636
Caryota 424
Casearia 558, 559
Cassia 501
Cassine 543, 544
Cassiope 571
Cassipourea 555
Cassytha 327, 328, 649, 650
Castanea 508, 509
Castanopsis 508, 509
Castilleja 638, 639
Casuarina 183, 508
Casuarinaceae 507, 508
Catabrosa 416
Catalpa 642
Catasetum 390
Catharanthus 611, 612
Catharinea 152
Cathaya 285, 287, 288
Catopridium 156
Catopsis 397–399, 451
Cattleya 393, 394
Caucalis 601
Caulerpa 111
Cavea 582
Cavendishia 573
Cavernulicola 83
Cavicularia 140
Caytonanthus 305
Caytonia 303–305, 314, 434
Caytoniales 304
Ceanothus 516, 517
Cecropia 516, 517
Cedrela 505, 516
Cedrus 285, 291, 292, 267
Ceiba 532, 533
Celastraceae 543, 609
Celastrales 311, 499, 520, 543
Celastrus 543, 544
Celosia 459
Celtis 512, 513, 529
Cenchrus 419, 420
Centaurea 580, 581
Centaurium 609
Centella 598, 599
Centranthus 594, 595
Centris 391, 498
Centrolepidaceae 410
Centrolepis 410, 411
Centroplacaceae 556
Centrospermae 449
Centunculus 565
Cephalanthera 385, 386
Cephalanthus 606, 608
Cephalaria 595
Cephaleuros 107–109, 473
Cephalocereus 468, 470
Cephalotaxaceae 267
Cephalotaxus 272–274, 266, 268
Cephalotus 451, 541, 542, 568, 649
Cephaloziella 145
Cerastium 457
Cerasus 512
Ceratocaryum 410
Ceratodon 155, 160, 165
Ceratonia 501, 502
Ceratophyllum 118, 308, 310, 311, 314, 316, 319, 437, 654
Ceratopteridoideae 224, 225
Ceratopteris 225, 239
Ceratostigma 453
Ceratozamia 260, 262, 263
Cercidiphyllaceae 478, 480
Cercidiphyllum 478–480
Cercidoideae 500, 648
Cercis 500
Cereus 471
Cerinthe 615, 616
Ceriops 554
Ceropegia 613, 614
Ceropegieae 613
Ceroxyloideae 422, 426
Ceroxylon 425, 426
Cervaria 602
Cespedesia 546
Cestroideae 619
Cestrum 619, 620
Ceterach 245
cédrus 291, 292
cékla 459
Chaenomeles 512
Chaenorhinum 629
Chaerophyllum 601
Chaetopelta 115
Chaetopeltidales 112, 115
Chaetophorales 112, 126
Chamaecyparis 278–282
Chamaecytisus 504
Chamaedorea 422, 425, 426
Chamaegigas 632
Chamaemelum 589
Chamaenerion 490
Chamaerops 422–424
Chamaescilla 356, 357
Chamaesieae 599
Champereia 474
Chara 101, 116–118, 126, 175
Charophyceae 116, 118, 119, 122, 126
Charophyta 100, 116
Chasmanthe 371, 372
Chasmanthium 419, 420
Cheilanthes 226, 247
Cheilanthoideae 224, 226
Cheilosa 547
Cheilosoideae 547
Cheiridopsis 462
Cheiroglossa 206, 207
Cheiropleuria 215
Chelidonium 438
Chelone 628
Chenopodiaceae 339, 457, 459
Chenopodium 457–459
Chenopodiastrum 458, 459
chia 635
Chimantaea 580
Chimaphila 570
Chimonanthus 324
Chionaster 121
Chironeae 608, 609
Chironia 608, 609
Chlamydomonadales 112, 113, 121
Chlamydomonas 98, 101, 112, 113, 116, 121
Chloraea 382, 383
Chloranthaceae 308, 310, 311, 319, 320, 343
Chloranthus 308, 316, 320
Chlorarachniophyta 62, 66, 122
Chlorella 73, 106, 107
Chlorellales 107, 121
Chloridoideae 418
Chloris 418, 420, 652
Chlorobiaceae 65
Chlorochytrium 107, 114
Chlorodendrophyceae
Chloroflexia 239
Chlorokybus 116, 117
Chloromonas 121
Chloroparva 107
Chlorophyceae 100, 102, 106–108, 111, 112, 122

Chlorophyta 100–106, 112, 115, 116, 123, 126, 127, 175
Chlorophytum 357–359
Chloropicon 104
Chloropicophyceae 105
Chloroplastida 97
Choeradodis 145
Choisya 527
Choloepus 85
Chondrilla 583
Chondrodendron 443
Chondrus 90
Chorisia 533
Chorizema 505, 506
Chorycistis 107
Christella 229, 230
Christensenia 209
Chromera 62
Chromista 59, 62, 65
Chroococcales 120
Chrysanthemum 589
Chrysobalanaceae 555
Chrysobalanus 555, 556
Chrysophyceae 57
Chrysopogon 421
Chrysosplenium 480, 481
Chusquea 412
Chytridiomycota 60, 69
Cianobaktériumok 60, 70, 71
Cibotiaceae 219
Cibotium 219, 220
Cicer 504
Cichorioideae 580, 582
Cichorium 583, 584
cickafark 589
cicó 534
Cicuta 601
cikászok 258, 259
ciklámen 565
Ciliata 59, 66
Cimicifuga 441
Cinchona 606, 607
Cinchonoideae 605, 606
cincor 416
Cineraria 587, 588
Cinnamomum 326, 327
Cionura 613, 614
ciprus 278, 279, 282
ciprusfélék 274–276
ciprusmoha 162
Circaea 490
Circaeaster 439, 441
Circaeasteraceae 438, 439
cirok 421
Cirsium 581
Cissus 477, 478
Cistaceae 478, 528, 535
Cistanche 639, 640
Cistus 528
citrom 527
citromfű 634
Citrullus 518, 519
Citrus 526, 527
Cladanthus 589
Cladium 404, 405
Cladophora 109, 111
Cladophorales 99, 100, 108, 109
Cladoxylon 200
Clarkia 489, 490
Clavatipollenites 307, 321
Claytosmunda 213
Cleistogenes 418
Clematis 439, 441, 442, 464, 650
Clemmys 162
Cleomaceae 525, 537
Cleome 537
Cleretum 462, 463
Clerodendrum 633, 635, 636
Clethra 570, 571
Clethraceae 570
Cliffortia 510, 511
Cliftonia 570
Clinopodium 635
Clintonia 348, 349
Clivia 362, 363
Closterium 122
Clusia 484, 546
Clusiaceae 546, 650
Cneorum 526
Cnicothamnus 579, 580
Cobaea 564
Coccoloba 454, 455
Coccomyxa 122, 264, 473
Cochlearia 540
Cochliostema 428, 429
Cochlospermum 529
Cocos 425
Codiaeum 549
Codium 111
Codon 615, 616
Codonocarpus 540
Codonorchis 382
Coeloglossum 379, 652
Coelogyne 386
Coffea 606, 607
Coix 420, 421
Cojoba 502
Cola 530, 531
Colchicaceae 347, 350, 351
Colchicum 350, 351
Coldenia 615, 618
Colea 642, 643
Coleochaetophyceae 119
Coleochaete 119, 126, 128, 129, 131
Coleonema 527
Coleoptera 14
Collabieae 388
Colletes 380
Colletia 516, 517
Collodictyonidae 67
Colobanthus 417, 457
Colocasia 336, 337
Cololejeunea 145
Columellia 593
Columelliaceae 311, 593
Columnea 626
Colura 142, 145
Colutea 506
Comarum 510
Combretaceae 492
Combretum 492
Comesperma 507
COM klád 311
Commelina 395, 428
Commelinaceae 395, 426, 428
Commelinales 22, 314, 395, 426
Commelineae 428
Commelinidae 310, 332, 341, 395
Commicarpus 464, 465
Commiphora 523, 524
Compositae 579
Compsopogon 81, 83–85
Compsopogonophyceae 81, 83, 85
Congea 634
Conicosia 462, 463
Coniferae 16, 265–268, 284, 303
Coniferophyta 257
Conium 291, 601
Conjugatae 100
Conjugatopyceae 119
Connaraceae 541
Connarus 541, 542
Conocephalum 140, 141, 160, 165, 166
Conophytum 462, 463
Conospermum 445, 446
Conostylis 426
Conringia 540
Consolida 440
Convallaria 356
Convallariaceae 355
Convoluta 106
Convolvulaceae 619, 621, 648
Convolvuloideae 621
Convolvulus 621, 622
Conyza 591
Cooksonia 172, 176, 178, 191
Copaifera 500
Copepoda 45
Copiapoa 471
Coptis 440, 441
Coptosapelta 605
Corallina 33, 55, 88
Corallinophycidae 89, 90, 95
Corallorhiza 393
Corbichonia 460
Cordaicarpus 265
Cordaitaceae 263
Cordaitales 266, 268
Cordaites 265–267
Cordia 615, 618
Cordyline 356
Coreopsis 586, 609
Coriandrum 600
Coriaria 517, 518
Corispermum 459
Cormophyta 37, 38, 486
Cormus 512
Cornaceae 561
Cornales 311, 560, 561, 648, 649
Cornus 47, 562, 573, 602
Corokia 577
Coronilla 504
Coronopus 538
Corothamnus 504
Corrigiola 455
Corrigolieae 455
Corsia 353
Corsiaceae 347, 353
Cortaderia 419, 420
Coryanthes 391, 392, 650
Corybas 382–384
Corydalis 438
Corylopsis 479
Corylus 509
Corymbia 493
Corymbium 580, 584
Corynaea 472, 473
Corynephorus 417
Corynocarpus 517, 518
Corynoplastis 83
Corypha 423, 424
Coryphoideae 422
Corytoplectus 626
Cosmarium 122
Cosmos 586
Costaceae 429, 432
Costesia 153, 154
Costus 431, 432
Cotinus 525
Cotoneaster 512
Cotyledon 482, 483
Couepia 555

Coula 472, 589
Couroupita 563, 564
Cousinia 581
Crambe 540
Cranichideae 382
Cranichis 382, 383
Craniolaria 642
Crassula 368, 482, 483
Crassulaceae 478, 482, 484, 592, 609, 648
Crataegus 511, 512
Cratosmilax 347
Cratoxylum 546, 547
Crematogaster 503, 549
Crepidium 386, 387
Crepidorophalon 632, 633, 649
Crepidomanes 213, 214
Crepis 580, 583, 584
Cressa 621, 622
Crinum 363
Crispardisia 565
Crithmum 600, 601
Crocanthemum 528, 529
Crocoideae 370
Crocosmia 370, 371
Crocus 370, 371
Cromatiaceae 73
Crossosoma 489
Crossosomataceae 489
Crossosomatales 311, 449, 486, 488, 520
Crotalaria 505, 506
Croton 548, 549
Crotonoideae 549
Crucianella 605, 606
Cruciata 605
Cruciferae 538
Crupina 581
Crustacea 45
Cryobiotus 121
Cryocystis 121
Crypsinoideae 239, 241
Crypsinus 241
Crypsis 418
Cryptantha 616, 617
Cryptanthus 400, 401
Crypteronia 498
Crypteroniaceae 498
Cryptista 64, 66
Cryptochilus 388
Cryptogamia 55, 199
Cryptogramma 215, 216
Cryptogrammoideae 224–226
Cryptomeria 276, 277, 559
Cryptophyta 59, 65, 69
Cryptosporidium 69
Cryptostylis 382–384
Cryptothallus 142
Ctenis 259
Ctenitis 235, 237
Ctenolophon 556, 557
Cuatrecasasiodendron 605
Cucubalus 457
Cucumis 518
Cucurbita 44, 518, 519
Cucurbitaceae 517, 518, 560
Cucurbitales 510, 517, 543
cukornád 421
cukorrépa 459
Culcita 219, 220
Culcitium 588
Cullumia 582, 583
Cuminum 600
Cunninghamia 165, 274
Cunonia 542
Cunoniaceae 542
Cuphea 491, 492
Cupressaceae 12, 267, 274, 278, 287
Cupressoideae 278
Cupressophyta 267
Cupressus 47, 162, 265, 268, 273, 278–280, 282, 287, 493
Curarea 443
Curculigo 373
Curcuma 431, 432
Curio 588
Curtisia 561, 562
Cuscuta 328, 621, 622, 649
Cussonia 598
CUT–klád 101, 106
Cyanella 372
Cyanidiales 81, 82, 84, 85, 93, 94, 104
Cyanidiophyceae 93
Cyanidiophyta 93
Cyanidioschyzon 82, 84
Cyanidium 81–83
Cyanobacteria 70, 194
Cyanophora 72, 92
Cyanophyceae 60
Cyathea 221, 246
Cyatheaceae 221
Cyatheales 219, 221
Cyathophorum 160
Cycadales 258, 259, 303
Cycadeoidea 304, 305
Cycadofilices 252
Cycadophyta 257, 258, 264
Cycas 47, 250, 257, 259–261, 303
Cyclachaena 586
Cyclamen 565, 566
Cyclanthaceae 341
Cyclanthus 342, 343
Cyclopia 506
Cycnoches 390, 391
Cydonia 512
Cylicomorpha 535, 536
Cylindrocystis 121
Cylindropuntia 467, 468, 470
Cymbalaria 629
Cymbidioideae 385, 390, 392
Cymbidium 390
Cymbomonas 99, 103, 105
Cymbopetalum 323, 324
Cymbopogon 421
Cymodocea 341
Cymodoceaceae 340
Cynanchum 614, 615
Cynara 581
Cynodon 418
Cynoglossoideae 615, 616
Cynoglossum 616
Cynomorum 478, 479
Cynorkis 380, 381
Cynosurus 415, 416
Cyperaceae 131, 404, 407, 650
Cypereae 407
Cyperites 193
Cyperoideae 404, 406, 407
Cyperus 407, 408
Cyphia 575
Cyphocarpus 575, 576
Cyphostemma 477, 478
Cypripedioideae 376, 378
Cypripedium 9, 376, 378
Cyrilla 570, 571
Cyrillaceae 570
Cyrtandra 626, 627
Cyrtomium 157, 158, 236, 237
Cysticapnos 439
Cystocarpium 228
Cystodium 223, 224
Cystopteridaceae 228
Cystopteris 228, 229, 240
Cytinaceae 535, 649
Cytinus 504, 535, 550
Cytisus 504
Czekanowskiales 263

## Cs

csajkavirág 504
csalán 515
csarab 572
csatavirág 564, 565
csavarpálma 341
csáté 404
cselling 226
csengettyűvirág 575
csenkesz 416
cseresznye 512
cserimojo 324
cserszömörce 525
csetkáka 406
csibehúr 456
csicseriborsó 504
csicsóka 586
csikorgófű 627
csikófark 277, 292, 293
csillagánizs 318
csillagfürt 504
csillagfű 605
csillaghúr 457
csillagos májmoha 140
csillagpázsit 418
csillagvirág 359
csillárkamoszatok 118, 126
csillósok 59
csipkeharaszt 186
csitri 456
csodabogyó 355
csodatölcsér 464
csombor 634
csomorika 601
csonkaír 595
csorbóka 583
csormolya 638
csörgőfa 523
csövesvirágúak 579
csukóka 636
csüdfű 504
csülleng 540

## D

Dacrydium 271, 272
Dactylis 416
Dactylopius 467
Dactylorrhiza 379, 381, 652
Dahlia 586, 609
Dairympelea 489
Damasonium 337, 338
Danae 355
Danaea 209, 210
Danaus 614, 615
Danthonia 418, 420
Danthonioideae 417, 418
Daphne 534
Daphniphyllum 478–480
Daphnopsis 534
daravirág 538
Darlingtonia 451, 569
Darmera 480, 481
Darwinara 630
Darwinia 494, 495, 630
Darwiniella 630
Darwiniera 630

Darwiniothamnus 591, 630
Dasycladales 109
Dasylirion 355
Dasyphyllum 578, 579
Dasypogon 395, 421, 422
Dasypogonaceae 311, 395, 421, 446
Datisca 517, 518, 520
datolyapálma 425
Datura 621
Daucinae 599
Daucus 600
Davallia 238, 239
Daviesia 505, 506
Dawsonia 150, 152
dárdahere 504
Decaisnea 439, 441
Degeneria 307, 314, 321, 322, 343
Degenia 538, 539
Delarbrea 598
Delonix 501, 502
Delosperma 468
Delphinium 440
Deltophora 553
Dendrobium 317, 385, 387, 388
Dendrocalamus 412, 413
Dendroceros 136
Dendrocnide 515
Dendrolycopodium 182, 183
Dendrophylax 374
Dendrophylla 34
Dendrosenecio 587, 648
Dendrosicyos 518, 520
Dennstaedtia 237
Dennstaedtiaceae 222, 224, 227
Dentaria 538
Deparia 229, 230
deréce 590
Deschampsia 417, 457
Descurainia 538
Desfontainia 593, 594
Desmidiales 119–121
Desmidium 122
Desmococcus 114
Desmophlebium 233, 234
Detarioideae 500
Detarium 500
Detris 593
Deutzia 561
délitiszafa 274
Dialioideae 501
Dialium 501
Dialypetalanthoideae 605
Dialypetalanthus 605–07
Dianella 366
Dianthus 456, 457
Diapensia 568, 569
Diapensiaceae 568
Diaphoretickes 66
Diascia 630, 631
Dicentra 438
Dichapetalum 555
Dichapetalaceae 555
Dichelostemma 359
Dichodon 457
Dichorisandra 428, 429
Dichoropetalum 601, 602
Dichotomosiphon 119
Dicksonia 220, 221
Dicksoniaceae 220
Dicomeae 579, 582
Dicranidae 154–156
Dicranopteris 215
Dicranostiloideae 621
Dicranum 150, 155, 160
Dicranella 155
Dictamnus 526
Dictyostelium 66
Didelta 582, 583
Didierea 465, 466
Didiereaceae 465
Didieroideae 465
Didymaotus 463
Didymeles 447
Didymocarpoideae 626
Didymochlaena 200, 234, 236
Didymodon 9, 10
Dieffenbachia 336
Diegodendron 529
Diervilla 594
Diervilloideae 594
Dietes 368
Digitalis 628–630
Digitaria 419
Dilatris 426, 427
Dillenia 448, 449, 477
Dilleniaceae 311, 438, 447–449, 650
Dilleniales 478
Dimocarpus 522, 523
Dimorphotheca 587
Dinizia 501
Dinoflagellata 59
Dinophysis 64
Dinophyta 59, 62, 64, 65
Dinosauriformes 21
dinnye 519
Dionaea 450, 451
Dioncophyllaceae 452, 649
Dioncophyllum 452
Dioon 259–262, 484
Dioscorea 343–345, 602
Dioscoreaceae 331, 344, 630
Dioscoreales 332, 344, 346
Diospyros 565, 566
dió 508
Dipentodon 521
Dipentodonaceae 521
Diphasiastrum 182, 183, 194
Diphasium 194
Diphylleidae 67
Diphyscium 150, 153, 154, 171
Diplacus 637
Diplarrena 369
Diplaziopsidaceae 232
Diplaziopsis 232
Diplazium 229, 230
Diplolaena 527
Diplopeltis 522, 523
Diploporus 273
Diplotaxis 540
Dipsacoideae 594, 595
Dipsacales 579, 593, 648
Dipsacus 397, 594, 595
Diptera 391
Dipteridaceae 215
Dipteris 215, 222
Dipterocarpaceae 493, 528
Dipterocarpus 528
Dipterygium 537, 538
Dipteryx 503, 505
Dirachma 510, 512, 513
Disa 380–382
Discalis 178
Discoba 41, 66
Diselma 283
Disphyma 467
disznóparéj 457
Diurideae 383
Diuris 383, 384
Dixoniella 83
Dockrillia 374
Dodecatheon 565, 566
Dodonaea 484, 522, 523
dohány 619
Dolichandra 642, 643
Dombeya 531
Dombeyoideae 530
Donatia 574, 576, 577
Donax 432
Doronicum 587
Dorstenia 515
Doryanthes 372
Dorycnium 504
Douglas–fenyő 289
Dovyalis 558, 559, 611
Draba 9, 538, 539
Dracaena 355
Dracocephalum 635, 636
Dracula 395
Drakaea 382–384
Drepanophycales 180
Drepanophycus 179
Drimia 359, 360
Drimiopsis 317
Drimys 314, 320, 328, 329
Drosera 449–451, 632, 649
Droseraceae 449
Drosophila 323
Drosophyllum 452
Dryadoideae 510
Dryandra 445
Dryas 510, 511
Drymophila 350
Dryobalanops 528, 529
Dryopteridaceae 213, 234, 235
Dryopteridoideae 234, 235
Dryopteris 211, 235–237
Dryostichum 237
Drynaria 240, 241
Drynarioideae 241
Drypetes 535, 556, 649
Dubautia 585, 586
Duckeodendron 619
dudafürt 506
dudamag 601
dudatönk 601
Dudleya 609
Dunaliella 113, 114
Duparquetia 500, 501
durdafüvek 187
durian 530
Durio 530, 531
Dyerophytum 453
Dysphania 459

## E

Earina 393
Ebenaceae 565
ebír 416
ebnyelvűfű 616
ebszékfű 589
Ecballium 518, 519
Ecdeiocolea 410, 411
Ecdeiocoleaceae 410, 412
Ecdysozoa 21
Echeveria 484, 485
Echinacea 586
Echinocactus 470
Echinocereus 468, 470
Echinochloa 419
Echinocystis 519
Echinodorus 337
Echinops 581
Echiochiloideae 615
Echiochilon 615, 616
Echium 615, 616
ecsetpázsit 417
Ectropothecium 163, 164

Egeria 337
egércsenkesz 416
egérfarkfű 442
egres 481
egyhajúvirág 350
egyszikűek 331
Ehretia 618
Ehretiaceae 615, 618
Ehrhartoideae 412
Eichhornia 427
Elaeagnaceae 510, 517
Elaeagnus 516, 517
Elaeis 425
Elaeocarpaceae 541, 543
Elaeocarpus 542, 543, 593
Elaphoglossoideae 234, 235
Elaphoglossum 234–236
Elatinaceae 551
Elatine 551
Elatostema 515, 516
elefántláb 344
Elegia 410, 411
Eleocharis 44, 406, 407
Elephantidae 652
Elephantini 652
Elettaria 432
Eleusine 418
Elimia 85
Elkinsia 250, 252, 254–256
Elleanthus 386
Ellisochloe 418
Elodea 337
előnyitvatermők 250, 251
Elymus 414–416
Emblingia 535–537
embriós növények 125
Embryobionta 125
Embryobiota 125
Embryophyceae 125
Embryophyta 116–119, 125, 128, 132, 652
Embryophytina 125
Embryopsida 125
emeletes moha 162
Emilia 588
emlősök 15
Emporia 265, 266
Encalypta 154
Encephalartos 260, 262
Enchylaena 458, 459
endivia 583
Endogonales 136, 139, 140
Enkianthus 570, 571
Enneapogon 418, 419
Ensete 429, 430
Entamoeba 60
Enteromorpha 110
Entorrhiza 403
enyvesmagvúak 597
Eophyllophyton 198
Eospermatopteris 200
Epacridoideae 572
Epacris 572, 573
eper 10
eperfa 513
Ephedra 47, 277, 292–295
Ephemeropsis 160, 161
Ephemerum 155
Epicephala 552
Epichloe 413
Epidendreae 385, 390, 392–394
Epidendroideae 354, 385
Epidendrum 382, 385, 391, 393
Epifagus 639, 640
Epilobium 489, 490, 652
Epimedium 442, 443
Epipactis 44, 385, 386
Epiphyllum 468, 470
Epipogium 386
Epipremnum 334, 335
Equisetophyta 200, 203
Equisetopsida 125
Equisetum 139, 178, 198, 204, 205
Eragrostis 418
Eranthis 441
erdeifenyő 285
erdeifenyőfélék 285
erdeikáka 404
Erechtites 588
Eremogone 456, 457
Eremogeneae 455
Eremophila 630, 631
Eremurus 364, 365
Erica 47, 571–573, 602, 611
Ericaceae 131, 368, 446, 498, 570, 571
Ericales 311, 451, 560, 562, 563, 568, 648, 649
Ericoideae 574
Erigeron 591, 592, 645
erika 571, 571
Erinus 631
Eriobotrya 512
Eriocaulaceae 408
Eriocaulon 408, 409
Eriogonum 454, 455
Eriophorum 404, 406
Eriospermum 356
ernyőfenyő 272
ernyőmoha 156
ernyőpálma 423
ernyősök 598
Erodium 486, 487
Erophila 538
Eruca 539
Erucastrum 540
Eryngium 599, 600
Erysimum 538, 645
Erythranthe 637
Erythrina 505, 506
Erythronium 348, 349
Erythropalum 472
Erythroxylaceae 554
Erythroxylum 554, 555
Escallonia 596
Escalloniaceae 596
Eschscholzia 438, 439
Espeletia 585, 586
Esterhazya 638, 639
estike 538
Etlingera 431, 432
euasterid klád 602
Eubacteria 31
Eucalyptus 270, 446, 493, 494
Eucera 380
Euchaetis 527
Euclea 565, 566
Euclidium 538
Eucommia 603, 604
Eucomis 356, 360
Eudicotyledoneae 22, 47, 310, 314, 437, 438, 651
Eudorina 113
Eugenia 493, 495, 496
Euglena 66, 122
Euglenozoa 59, ,66
Euglossini 391
Euglypha 73
Eukaryota 31, 64, 65, 67
Eulophia 390
Euonymus 543, 544, 609
Eupatorium 585
Euphorbia 548–550
Euphorbiaceae 547, 548, 550, 648
Euphorbioideae 549
Euphrasia 638, 639
Euphronia 555, 556
Euphyllophyta 173, 179, 189, 191, 197–199
Euplanta 125
Euploca 617
Eupodium 210, 211
Eupomatia 321, 322, 343
Euptelea 438, 439, 648
Eurhodophytina 81, 82
Eurya 567, 568
Euryale 317
Euryops 588
Eustoma 608, 609
Eutaxia 506
Eutrema 539
Evolvulus 621
Exaceae 608
Exacum 609
Excavata 41, 59, 62, 56, 66, 69, 81
Exocarpos 472, 474, 475
Exochaenium 609
Exocorda 511, 512
Exyra 569
ezerjófű 609
ezerjófű, nagy 526
ezüstfa 517
ezüstperje 417
ezüstvirág 456

## É

ébenfa 565
édesburgonya 621
édesgyökerű páfrány 234, 239
édesgyökér 504
édeskömény 600
éger 509
élesmosófű 421
életfa 279
érdeslevelűek 615

## F

Faba 499
Fabaceae 11, 13, 15, 368, 446, 499, 501, 504, 543, 648, 650
Fabales 11, 321, 499
Fabiana 619, 620
Fabidae 310, 312, 499, 520
Faboideae 500–503
Fagaceae 507, 568
Fagales 308, 507, 560, 650
Fagonia 498, 499
Fagopyrum 454
Fagraea 608, 609
Fagus 507–509
fagyal 624
fagyöngy 208, 243, 352, 474, 476
fahéjfa 326
Falcaria 601
Falcatifolium 95, 271, 272
falgyom 515
Fallopia 453, 454
Famatianthus 579, 580
fanyarka 512
farkasalma 329
farkasbogyó 621
farkasfog 585
farkasszem 615
farkasszőlő 352, 353
Fascicularia 400, 401

Fatshedera 598
Fatsia 598
Faucaria 462, 463
Faurea 445, 446
fáklyagyömbér 432
fátyolvirág 457
fecskefű 438
fehérrépa 600
fehértiszafa 274
fejvirág 595
feketefenyő 285
Felicia 592, 593
Fenestraria 462, 463
fenyérfű 421
fenyők 264, 266
fenyőspárga 571
Ferocactus 462, 470
Ferraria 369
Ferula 600
Festuca 415, 416
Festucololium 416
félholdas moha 140
fényperje 416
fészkesek 579
Ficalhoa 567
Ficaria 442
Ficinia 407, 408
Ficophyllum 306
Ficus 49, 513–515, 537, 546, 651, 651
Filago 590, 591
Filicales 55
Filices 200
Filicophyta 208
Filipendula 510
Fimbristylis 406, 407
Fingerhuthia 418
Fissidens 155, 156
Fittoia 646, 647
Fitzroya 277, 283, 284, 350, 559, 593
Flacourtia 558, 559
Flacourtiaceae 559
Flagellaria 410, 411
Floerkea 535
Florideophyceae 81–83, 85, 87, 88
Floydiella 115
Fodorka 228, 232, 234
fogasír 538
fogfű 638
fogtekercs 418
fokföldi ibolya 627
fokhagyma 361
Fokienia 279
Fontanesia 624, 625
Fontinalis 44, 152, 162, 163, 166
forrásfű 465
forrásmoha 162
forrásperje 416
Forsythia 624
Fortunearia 479, 480
Fossombronia 142, 143
Fothergilla 479, 480
Fouquieria 563, 564
földimogyoró 504
földitök 519
földitömjén 600
Fragaria 510
franciaperje 416
Francoa 487, 488
Francoaceae 486, 488
Frangula 512
Frankenia 452
Frankia 508, 510, 517, 541
Franklinia 568
Fraxinus 624, 625
Freesia 370, 371
Freycinetia 341, 342
Freziera 567, 568
Frithia 462
Fritillaria 348, 352
Fritschiella 115, 126
Froelichia 459
Frullania 142–144
FTPP klád 449,, 452
Fuchsia 490
Fumana 528
Fumaria 438, 439
Fumarioideae 438
Funaria 150, 153, 154
Funariidae 154
Fungi 55, 56
Furcraea 357, 358, 423
Fusarium 287, 416
Futabranchus 324
füge 513, 514
fügedarázs 514
fügekaktusz 467, 469
fürtösmeggy 512
füstike 438
füzény 491
füzértekercs 382
füzike 489, 652
fűszercserje 324
fűz 557, 558

## G

Gaga 225, 226, 246, 247, 609
Gagea 348, 349
Gaiadendron 476
Gaillardia 585, 586
Gaimardia 410
galagonya 512
galaj 605
galambbegy 595
galambgomba 571
galambvirág 440
Galanthus 362, 363
Galatella 591
Galbulimima 321, 322, 343
Galdieria 72, 82, 83
Galega 504
Galeopsis 637
Galinsoga 586
Galium 605, 606
galóca 652
Galphinia 551, 552
gamandor 635
Gamochaeta 590
Garcinia 546
Gardenia 606, 607
Garnieria 444
Garrya 603, 604
Garryaceae 604
Garryales 603, 604
Gasparinia 601, 612
Gasteria 366
Gastrolobium 506
Gaultheria 573
Gaura 489
Gaussia 45, 49, 425, 426
Gaylussacia 498, 573
Gazania 582, 583
gázló 598
Geissoloma 488
Geleznowia 527
Gelidium 90
Gelsemiaceae 604, 609
Gelsemium 609, 610
Geminigera 64
genemo 294, 296
Genista 504, 505
Genlisea 352, 451, 641
Gentiana 608, 609
Gentianaceae 131, 604, 608
Gentianales 604, 615, 648
Gentianeae 608, 609
Gentianella 609
Gentianopsis 609
genyőte 363, 364
Geocarpon 456
Geonoma 386
Georgeantha 410
Geosiphon 130
Geosiris 371, 372
Geospiza 469
Geraniaceae 486
Geraniales 311, 449, 486, 520, 649
Geranium 486, 487
Gerbera 579, 580
Gerrardina 521
Gesneria 626
Gesneriaceae 434, 625–627
Gesnerioideae 626
gesztenye 508
Geum 510, 511
gémorr 486
gérbics 385
Giardia 69
Gibbaeum 461, 463
Gigantopteridales 306
Gigantopteris 305, 306
Gigartina 90
Gigaspermaceae 154
Gigaspermum 153, 154
Gillenia 512
Ginkgo 47, 107, 197, 200, 250, 257, 258, 263, 264, 298, 303
Ginkgophyta 257, 258, 263, 264
ginkó 263, 264
ginszeng 598
Gisekia 463, 464
gímpáfrány 232
Gladiolus 370, 371
Glandora 616
Glaucidium 440, 441
Glaucium 438, 439
Glaucocystis 92
Glaucophyta 59, 62, 66, 72, 77, 78, 92–94, 103
Glaucosphaera 83
Glaux 565
Glechomaa 635
Gleditsia 501
Gleichenia 215, 215
Gleicheniaceae 215
Gleicheniales 214
Glia 602
Globimetula 476
Globularia 628–630
Glochidion 553
Gloeobacter 71
Gloeomarginata 71, 72
Gloeotheca 121
Glomeromycota 129, 130, 140, 164
Glomeropitcairnia 397–399
Glomus 130, 136, 140
Gloriosa 350, 351
Glossocalyx 324, 325
Glossopteris 255, 303–305
Glossostigma 637, 638
Gloxinia 626
Glyceria 413, 414
Glycine 504
Glycyrrhiza 504
Glyptostrobus 276–268
Glyschrocaryon 485, 486
Gnaphalieae 590

Gnaphalium 590, 591
gnepine klád 284
Gnetophyta 47, 250, 267, 292–294, 296–298, 301, 303,
Gnetum 47, 250, 257, 265, 292–296, 303, 308, 650
Gnidia 534
Gochnatioideae 579, 580
Goepperia 431, 432
Goetzea 619, 620
Goetzeoideae 619
golgotavirág 559
gombafű 566
gombák 129, 130
gombernyő 599
gomborka 538
gombvirág 586
Gomortega 324, 325
Gomphandra 603
Gomphocarpus 614
Gomphrena 459
Gongora 391, 392
Gonium 113
Gonystylus 534
Goodenia 577, 578
Goodeniaceae 574, 578
Goodyera 352, 353
Gorteria 582, 583
Gosslingia 176
Gossypium 532, 533
Goupia 556, 557
gólyahír 441
gólyaorr 486
gömböskosbor 379
görögdinnye 519
görögtekercs 613
görvélyfű 630
Gracilaria 88, 90
Grahamia 467
Grammatophyllum 390
Gramina 16
Gramineae 434
Grammitidae 241
Grammitis 223
granadilla 559
grapefruit 527
Graptopetalum 484, 485
Graptophyllum 647
Gratiola 627, 628
gránátalma 492
gránitmohák 149
Grevillea 444, 445
Grevilleioideae 444, 446
Grewia 530, 531
Grewioideae 530
Greyia 487, 488
Grielum 534, 535
Grimmia 154, 155
Griselinia 596, 597
Groenlandia 339, 340
Gronovia 146
Grossulariaceae 434, 481
Grubbia 561, 562
Guacamaya 402
Guaiacum 498, 499
Guamatela 489
Guatteria 323, 324
gubóvirág 630
gumipitypang 584
Gundelia 583
Gunnera 448, 477
Gunnerales 311, 437, 438, 447–449
Gunneridae 310, 437, 447, 448, 651
Gurania 518, 520
gurgolya 601
Guthriea 557
Guzmania 398, 399
Gymnanthemum 582
Gymnarrhena 581, 582
Gymnarrhenoideae 579, 582
Gymnocalycium 470, 471
Gymnocarpium 228, 229
Gymnocladus 501
Gymnodinium 64
Gymnosiphon 344
Gymnosperma 592, 593
Gymnospermae 252, 257
Gymnospermium 442, 443
Gymnosphaera 221
Gymnosporangium 282
Gymnosporia 543, 544
Gymnostachys 47, 332, 334, 335
Gymnostoma 508
Gynerium 419, 420
Gypsophila 456, 457
Gyrostemon 540
Gyrostemonaceae 535, 540

## Gy

gyalogakác 506
gyapjúsás 404
gyapot 532
gyapotfa 532
gyermekláncfű 584
gyertyán 509
gyékény 396, 402
gyíkfű 635
gyíkpohár 609
gyíkvirág 601
gyopár 590
gyömbér 432
gyömbérgyökér 510
gyöngyajak 637
gyöngyike 359
gyöngyköles 615
gyöngyperje 414
gyöngyvessző 512
gyöngyvirág 356
gyújtományfű 628
gyűrűvirág 385
gyűszűvirág 629

## H

Habenaria 380, 381
Haberlea 625–627
Habropetalum 452
habszegfű 457
Hackettea 472, 473
Hacrobia 65, 66, 74
Haemanthus 362, 363
Haematococcus 112
Haemodoraceae 426, 446
Haemodorum 426, 427
hagyma 361
hagymaburok 387
hajperje 416
Hakea 444, 445
Halesia 568
Halgania 618
Halimeda 111, 112
Halleria 632, 633
Haloarchaea 2
Halopegia 432
Halophila 338
Halophytum 465, 466
Haloragaceae 478, 485
Haloragis 485
Haloxylon 458, 459
Hamamelidaceae 478, 479, 650
Hamamelidae 443, 507, 510, 650
Hamamelis 479
hamisciprus 278
Hammarbya 386
hamuka 538
hamuvirág 588
Hancornia 611
hanga 570
Hanguana 426, 427
hangyabogáncs 581
Haplomitriales 139
Haplomitriopsida 135, 139, 166
Haplomitrium 130, 139
Haplopteris 227
Haptanthus 447
Haptista 66
Haptophyta 59, 65, 66
harangcsillag 575
harangláb 440
harangrojt 566
harangvirág 574, 575
harmatfű 449
harmatkása 414
Harpagophytum 644, 645
Harperocallis 333
Harrimanella 572, 573
Harveya 639, 640
hasadékmoha 154
hasadtlevelű páfrány 216
Hatena 64, 71, 75, 104
havasszépe 571
Haworthia 364, 366, 462
hárs 532
hártyapáfrány 213
Hebe 629
Hecastocleis 579, 580
Hechtia 397, 398
Hedera 598
Hedwigia 156, 157
Hedwigiales 156
Hedychium 431, 432
hegyi pajzsika 235
hegyipáfrány 229
Heinrichsia 224
Heliamphora 451, 569
Helianthemum 528
Helianthodae 580 584, 585
Helianthus 47, 438, 448, 449, 477, 585, 586
Helichrysum 587, 590, 591
Helicia 446
Helicodiceros 336
Heliconia 429–431
Helicosporidium 106, 107, 473
Helicteres 530, 531
Helicteroideae 530
Helieae 608, 609
Heliophila 538, 539
Heliophilodae 538
Heliotropiaceae 615, 617
Heliotropium 617, 618
Helleboraceae 430
Helleborus 440, 441
Hellenia 431, 432
Helminthostachys 207
Heloniopsis 351, 352
Helosis 472, 473
Helwingia 603, 604
Hematococcus 114
Hemerocallidoideae 366
Hemerocallis 366
Hemichroa 459
Hemidyctium 233, 234
Hemigenia 633, 634
Hemimastigiophora 67
Hemimeridae 630
Hemimeris 630

Hemiphylacus 354
Hemiptera 296, 570, 632
hemlockfenyő 291
Hepatica 442
Hepaticae 132, 136, 137, 139, 147
Hepacodium 594, 595
Heptapleurum 597, 598
Heracleum 600, 601
Herbertia 369
here 504
Hermannia 530, 531
Hermas 599
Hermodactylus 369
Hernandia 325, 326
Hernandiaceae 324, 326
Herniaria 456
hernyópázsit 417
Hesperis 538, 539
Hesperocyparis 281, 282
Hesperodae 538
Hesperoxyphion 369, 370
Hesperoyucca 357
Heteranthera 427
Heteroptera 570
Heteropteryx 552
Heteropyxidoideae 493
Heteropyxis 493, 494
Heuchera 480, 481
Hevea 549, 584
Hexacorallia 34
Hexogyne 329
hérics 440
Hibbertia 448, 611
Hibiscus 532, 533
Hieracium 9, 580, 583, 584
Hierochloe 416
hikoridió 508
Hildenbrandia 88, 89
Hildenbrandiales 88
Himantandraceae 322
Himantoglossum 379, 381
Hippeastrum 362, 363
Hippochaetum 204
Hippocrepis 504
Hippomane 549, 550
Hippomarathrum 601, 602
Hippophae 516, 517
Hippuris 628, 629
Hirtella 555, 556
hídőr 337
hízóka 641
Holcus 417
holdruta 208, 243
holdviola 539
Holomycota 66
Holosteum 457
Holozoa 66
Homalosorus 232, 233
Homo 66, 72
homokhúr 456
homokliliom 357
homoktövis 517
Homomellium 171
Hoodia 613, 614
Hookeria 160–162
Hookeriales 160, 162, 169
Hoplestigma 615, 618
Hordelymus 416
Hordeum 415, 416
Horneophyton 174, 175, 191
Hornungia 538
hortenzia 561
Hosta 358, 359
Hottonia 566
Houstonia 146
Houttuynia 330, 331
Hovea 505, 506
Hovenia 517
Howeogrammitis 243
Hoya 613, 614
hóbogyó 595
hólyagfa 489
hóvirág 363
hölgymál 583
hölgypáfrány 230
Hua 534
Huaceae 534
Huberantha 323, 324
Huernia 613, 614
Huertea 521
Huerteales 520
Hugonia 551
Hugonioideae 551
Huia 178
Humbertia 621, 622
Humiria 556, 557
Humiriaceae 557
Humulus 513
hunyor 440
Huperzia 180, 084, 185, 246
Huperziaceae 180, 184
husáng 600
hüllők 12
hüvelyesek 499
Hyacinthus 359, 373
Hydatellaceae 317, 434
Hydnocarpus 557
Hydnora 329, 330, 550
Hydnoraceae 328, 329
Hydra 107
Hydrangea 480, 561, 562
Hydrangeaceae 561
Hydrasperma 254
Hydrastis 440, 441
Hydrilla 337–339, 484
Hydrocera 563
Hydrocharis 337
Hydrocharitaceae 333, 337
Hydrocleys 337, 338
Hydrocotyle 597, 598
Hydrocotyloideae 578
Hydrodictyon 104
Hydrolea 619, 623
Hydrophyllaceae 615, 617
Hydrophyllum 617
Hydropteris 208, 209
Hydrostachys 561, 562
Hyenia 200
Hylocereus 609
Hylocomium 162, 163
Hylotelephium 482, 483
Hymenachne 421
Hymenasplenium 233, 234
Hymenodontopsis 159
Hymenophyllaceae 213
Hymenophyllum 158, 212–214
Hymenoptera 50, 369
Hymenopyramis 636
Hyobanche 639, 640
Hyoscyamus 620, 621
Hypagophytum 482
Hypecoum 438, 439
Hypericaceae 547
Hypericum 439, 546, 547
Hypertelis 460
Hyphaene 424
Hypnales 152, 161, 162, 167, 169
Hypnodendrales 152, 159
Hypnodendron 159
Hypnum 162, 163
Hypocalymma 494
Hypochoeris 583
Hypodematiaceae 234
Hypodematium 234, 236
Hypoestes 646, 647
Hypopterygiaceae 160
Hypopterygium 160, 161
Hypopityts 571
Hypoxidaceae 353, 373
Hypoxis 373
Hypseochoris 487, 488
Hyrcantha 308
Hyssopus 634

## I

Iberis 539
Ibicella 642
ibolya 557
Ibyka 203
Icacina 603
Icacinaceae 311, 603
Iciligorgia 34
Idiospermum 324, 325
iglice 504
Ignatis 109, 110
Ignatiales 110
ikravirág 538
Ilex 559, 603, 604
Illiciaceae 318
Illicium 308, 316, 318
imola 581
Impatiens 563, 564
Incarvillea 642, 643
Indigofera 505, 506
indigócserje 506
Inga 502, 504
inkaliliom 350
Inophyta 55
Inula 585
Ipheion 361, 362
Ipomoea 344, 621, 622
Iresine 458, 459
Iridaceae 353, 367–372, 381, 382
Iridoideae 367
iringó 599
Iris 367–369
Irvingia 553, 554
Irvingiaceae 554
Isachne 420, 421
Isatis 540
Isoetes 180, 187, 188, 194, 484
Isoetophytina 185
Isoetopsida 185
Isolepis 407
Isophysis 367, 372
Isopogon 446
Isopyrum 440
Isotria 374
Isotropis 506
istác 453
istenfa 589
iszalag 442, 464
iszapfű 632
iszaprojt 630
Itea 480, 481
Iteaceae 478, 480
Iva 586
Ixerba 489
Ixia 370, 371
Ixiolirion 372
Ixonanthaceae 545
Ixonanthes 545, 546
Ixora 606, 607
Ixoroideae 605
izsóp 634

## J

Jacaranda 642, 643
Jacksonia 506

Jacobaea 587, 588
Jaggermeryx 246
Jamesbrittenia 630, 631
jamszgyökér 344
japánakác 504
japánbirs 512
japánciprus 276
Japonolirion 346
Jasminum 624, 625
jácint 359
járommoszatok 119, 120
jázmin 624
jegenyefenyő 27, 289
jerikói rózsa 186
jezsámen 561
Johniphyllum 266
Joinvillea 410–412
Jollydora 541
Jordaaniella 462, 463
Jovellana 625
Jovibarba 482, 483
józsué fája 357
Jubula 138, 144
Jubulaceae 144
Juglandaceae 507, 508
Juglans 508
juhar 529
Juncaceae 403, 650
Juncaginaceae 337
Juncus 402, 403
Jungermannia 144, 146, 165
Jungermanniales 145, 146
Jungermanniidae 141, 142
Jungermanniopsida 139, 141
Jniperoxylon 278
Juniperus 266, 277, 278, 280,–282, 464
Jurinea 581
Justicia 646
júdásfa 500

## K

kabakpityóka 520
Kadenia 601
Kaempferia 432
kakaófa 530
kakascímer 638
kakaslábfű 419
kakasmandikó 349
kakastaréj 638
kakicsvirág 583
kakiszilva 565
kaktuszok 467–471
kakukkfű 684
kakukkszegfű 457
kakukktorma 538
Kalanchoe 482, 483
Kalmia 572
kancsóka 451
kandilla 440
kankalin 565
kantusfű 638
kapokfa 532
kapor 600
kapotnyak 329
Kappaphycus
kapri 537
karalábé 539
kardamom 432
kardvirág 370
Kareniaceae 64
karfiol 539
Karkenia 263, 298
karórépa 539
Karpatiosorbus 512
katalinmoha 152
katáng 538
kaucsukfa 549
kaurifenyő 270
kava 331
kazuárfa 508
káka 407
kálmos 332
kámforfa 326
kányafű 538
kányazsázsa 540
kányazsombor 540
káposzta 539, 540
kárdi 581
kásafű 417
kávécserje 607
kecskebúza 414
kecskerágó 543
kecskeruta 504
kel 538
kender 512, 513
kenderkefű 637
kengurumancs 426
Kennedia 505, 506
kenyérfa 514
kepel 324
Keratoisis 74
kerep 504
keresztesvirágúak 538
keresztfű 605
keresztlapu 588
Kerpia 263, 298
Kerria 512
Kerryia 254
keserűfű 453
keserűgyökér 583
kesu 524
Keteleeria 285, 289, 291
Keteleerioxylon 290
Kewa 460, 465
kékeszöld moszatok 79, 92
kékgyökér 453
kékperje 418
kénbaktérium 69, 73
kérészpáfrány 224
késeiperje 418
kétsoroskáka 404
Khaya 526
Kickxia 629
Kigelia 642, 643
Kiggelaria 556, 557
kikerics 350
Kingdonia 439
Kingia 421
királydinnye 498
királypáfrány 213
királypálma 426
királynőpálma 426
Kirkia 521–524
kisgyapjúsás 404
kispárlófű 510
Kitaibelia 533
kivigyümölcs 570
kígyófark 417
kígyófű 338
kígyókapor 601
kígyónyelv–páfrány 206
kígyószisz 615
Klasea 581
Klebsormidiophyceae 117
Klebsormidium 117, 118
Kleinia 588
Kleopátra tűje 538
Klotzschia 598, 599
Knautia 594, 595
Knightia 446
Kniphofia 364, 365
Knowltonia 442
koboldmoha 153
Kochia 459
kockásliliom 348
kocsord 601, 602
Koeberlinia 535–537
Koeleria 415, 416
Koelreuteria 523
Kogelbergia 632, 633
Kohleria 626
kokacserje 554
kolbászfa 642
koldustetű 617
Koliella 121
Kolkwitzia 594, 595
kolokán 337
komló 513
komlógyertyán 509
kommelina 395, 426
komócsin 417
konkoly 457
kontyvirág 333, 335
Koompassia 501
kopasodó moha 159
korall 33, 34, 38
korallgyökér 393
korallpáfrány 215
koriander 600
koronafürt 504
korongpár 539
korpafűfélék 180
kosbor 374, 379
kovamoszatok 59, 60, 64
kókuszpálma 425
kóladió 530
kökény 512
kökörcsin 442
köles 419
kömény 600
körömvirág 587
körte 512
körterozsda 282
körtike 570
kövirózsa 482
központi kétszikűek 447
kőhúr 456
kőperje 416
kőris 624
kőtörőfű 480
Krameria 498, 499
Krameropteris 228
kristályvirág 460
krisztustövis 517
Kroenleinia 470
krokodilok 12, 13
Kryptoperidinium 64
Ktalenia 304, 305
kukorica 421
kunkor 617
Kunzea 493, 494
kurkuma 432
kutya 10
kutyabenge 517
kutyatej 547, 549
kúszópálma 422
küllőrojt 591

## L

Labickea 500, 501
Lablab 506
laboda 459
Laburnum 504
Lacandonia 343
Lachenalia 359, 360
Lachnanthes 426, 427
Lacistema 558
Lacistemataceae 557
Lacomucinaea 474, 475
Lactoris 329
Lactuca 583, 584
Laelia 394
Lagarosiphon 337

Lagarostrobos 271, 272
Lagenaria 519
Lagenostoma 255, 298
Lagerstroemia 491
Laguncularia 492
Lagurus 415, 416
lajhár 85
Lamarckia 415, 416
Lamiaceae 652, 633, 643
Lamiales 353, 451, 615, 619, 623, 624, 637, 648–653
Lamiidae 310, 460, 602, 603
Lamium 47, 573, 602, 637
Lampranthus 462, 463
Lamprocapnos 428, 439
Lanaria 373
Landolphia 611, 612
Langiophyton 175
Langsdorffia 472, 473
Lantana 382, 643, 644
Lapageria 349, 350
Lapeirousia 371
Lappula 617
Lapsana 583
Lardizabala 439
Lardizabalaceae 438, 439
Larix 385, 287, 289, 266, 267
Larrea 498, 499, 559
Laser 601
Laserpitium 601
Latania 424
Lateristachys 182, 183
Lathraea 639
Lathyrus 504
Latisemenia 254
Launaea 584
Lauraceae 324, 326
Laurales 310, 324, 326, 649
Laurelia 326
Laurus 320, 324, 326, 327
Lavandula 634
Lavatera 532
Lavoisiera 497
Lawsonia 491
látonya 551
leander 613
Lechea 528, 529
Lechenaultia 577, 578
Leclercqia 185
Lecythidaceae 563
Lecythis 563, 564
Ledebouria 360
lednek 504
Ledum 572
Leea 477
Leersia 412
Legousia 575
legyezőfű 510
Leiomitra 144, 146
Leioproctus 446
Leipoldtia 461, 462
Leitneria 525
Lejeunea 145, 146, 165
Lejeuneaceae 145
Lembotropis 504
Lemna 334, 335
Lemnoideae 334
lemur 430
len 550, 551
lencse 504
lengefű 417
Lennoa 618
Lennoaceae 615, 618
Lentibularia 641
Lentibulariaceae 352, 640
Leontice 442
Leontodon 583
Leontopodium 590, 591
Leonurus 637
Leopoldia 362
Lepanthes 394, 395
lepényfa 501
Lepidium 538
Lepidobotryaceae 543
Lepidobotrys 543
Lepidocarpon 188–190, 193
Lepidodendrales 188, 189
Lepidodendron 41, 188, 189, 193, 204
Lepidodinium 63, 123
Lepidostemon 581
Lepidothamnus 272
Lepidozamia 260–262
Lepidozia 148
Lepidoziales 145
lepkeszeg 504
Leptocycas 259
Leptopteris 213
Leptopus 553, 554
Leptosema 506
Leptosporangiatae 198, 211
Lesqueria 307, 308
Lessertia 505, 506
lestyán 600
leszármaztatott páfrányok 222
Letharia 107
Leucadendron 445, 446
Leucanthemella 589
Leucanthemum 589
Leucobryum 155
Leucodon 162, 163
Leucojum 363
Leucomeris 580
Leucopogon 573
Leucosedum 482, 485
Leucospermum 445, 446
Leucostele 471
Leuenbergeria 467, 468
levendula 534
Levisticum 600
Lewisia 465, 466
Leycesteria 594, 595
légyfogó 540
Liabum 582, 583
Liatris 585, 586
Libanotis 602
libatop 459
Libocedrus 283, 284
Licania 555
licsi 523
Licuala 422, 424
ligetmoha 158
ligetszépe 489
Lignophyta 198, 250
Ligularia 588
Liguliflorae 579
Ligustrum 624
Liliaceae 16, 333, 346, 347, 353, 354
Liliales 311, 332, 346, 347, 427
Lilianae 346, 347, 353
liliom 347
Lilium 47, 332, 346–348
Limeum 460, 464
Limnanthaceae 535
Limnanthes 535, 536
Limodorum 374, 385
Limonium 453
Limosella 630, 631
Limoselleae 630
Linaceae 550
Linanthus 564, 565
Linaria 628, 629
Lindenbergia 638, 639
Lindernia 632, 633
Linderniaceae 623, 632, 649
Lindmania 397, 398
Lindsaea 223, 224
Lindsaeaceae 223, 224
Lindsaeineae 223
Linnaea 146, 476, 594, 595
Linnaeaoideae 594, 595
Linoideae 551
Linum 551
Lipandra 458, 459
Liparis 386, 387
Liparophyllum 577, 578
Lippia 643, 644
Liquidambar 47, 303, 479, 480
Liriodendron 320, 322
Lissocarpa 565
Listera 385
Litchi 523
Lithocarpus 508, 509
Lithophyta 39
Lithops 462, 463
Lithospermum 615, 616
Lithothamnion 89, 91
lizinka 565
Loasa 461
Loasaceae 461
Lobelia 576, 648
Lobelioideae 575
Lobivia 471
Lobophora 91
Lobostemon 616
Lobularia 539
Lodoicea 423, 424
Logania 610
Loganiaceae 604, 609, 610
Logfia 590
Lolium 416
Lomandra 356, 359
Lomandroideae 356
Lomariopsidaceae 213, 237
Lomariopsis 237
Lomatia 283, 446, 559
lombosmohák 147–164
Lomelosia 594, 595
lonc 593, 595
Lonchitis 223
Lonicera 476, 593–595, 650
Lophiocarpaceae 460
Lophiocarpus 460
Lophira 545
Lophocolea 146
Lophophora 468, 470
Lophopyxis 556
Lophostoma 535
lopótök 519
Loranthaceae 208, 471, 474
Loranthus 476
Loropetalum 479
Lotus 504
lovagcsillag 361
Lowia 430, 433, 434
Lowiaceae 430, 433, 434
Loxodonta 652
Loxogramma 239, 240
Loxogrammoideae 239
Loxsoma 219, 220
Loxsomopsis 219
lóbab 504
lórom 454
lótusz 443
luc 289
lucerna 504
Luculia 605, 606
Ludwigia 490
Luffa 518, 519
Luma 440, 496
Lumnitzera 492

Lunaria 539
Lunularia 140, 141
Lupinus 504
Lutheria 398, 399
Luzula 402, 403
Luzuriaga 350
lúdfű 538
Lycaste 352
Lychnis 457
Lycium 621
Lycopodiaceae 180, 182, 244
Lycopodiales 180, 185, 246
Lycopodiastrum 182, 183
Lycopodiella 181–183
Lycopodielloideae 182
Lycopodioideae 182
Lycopodiophyta 172, 179–181, 187, 189
Lycopodites 182
Lycopodium 177, 180, 182, 184, 194
Lycopsis 615
Lycopus 635
Lygeum 414, 415
Lyginopteris 250, 255, 256
Lygodium 215–217
Lyonophyton 174, 175
Lyperia 631
Lysandra 533, 534
Lysimachia 565, 566
Lysinema 573
Lythraceae 491
Lythrum 491

## M

Macadamia 445, 446
Macaranga 548, 549
Macarthuria 460, 465
Mackaya 646
Mackinlayoideae 598
mackómoha 144
Macleaya 438, 439
Macledium 581, 582
Maclura 514
Macrocarpaea 608, 609
Macrocentrum 497
Macromitrium 147, 158, 159
Macropidia 426
Macrosolen 476
Macrozamia 259–262
macskagyökér 595
macskahere 636
macskamenta 635
macskatalp 590
madarak 12, 13, 127
madárbirs 512
madárfészek 385
madárhúr 457
madársisak 385
madársóska 541
madártej 359
Madrepora 33
Maerua 537
Maesa 565, 566
magcsákó 510
magiszák 617
Magnolia 47, 125, 177, 250, 257, 307, 320–322
Magnoliaceae 321
Magnoliales 310, 321–324
Magnoliidae 314, 320, 330
Magnoliopsida 22
magrúgó 519
magvas növények 249, 250
magvasodró 581
magvaspáfrányok 255
magyal 480, 604
mahagóni 526
Mahoberberis 442
Mahonia 442, 443
Maianthemum 356
Maihuenia 467–469
majomkenyérfa 532
majoránna 634
Malaxideae 386, 387
Malaxis 386
Malesherbia 558, 559
Maloideae 510
Malpighia 551, 552
Malpighiaceae 434, 552
Malpighiales 311, 484, 499, 520, 543–545, 550, 552, 559, 649
Malpighioideae 552
Malus 512
Malva 499, 520, 532, 533
Malvaceae 308, 476, 499, 529, 532
Malvales 484, 520, 527
Malvalthaea 532
Malvatheca 532
Malvidae 310, 520
Malvoideae 530, 532
Mamiellophyceae 99, 103
Mammalia 652
Mammillaria 468, 469
mammutfenyő 276
mandarin 527
Mandevilla 613
Mandragora 601, 620, 621
mandula 512
Mangifera 392, 524
mangold 459
mangó 524
mangróve 647, 554
mangróvepálma 422
Manihot 548, 549
Manilkara 566, 567
manióka 549
Mankyua 207
Mannia 140, 141, 146
Mantamonadidae 67
Manulea 631
Mapania 404
Mapanioideae 404
maracuja 559
Maranta 431, 432
Marantaceae 44, 429, 431
Marasmius 329
Marattia 208–210
Marattiaceae 209
Marattiales 198, 200, 208, 209
Marcgravia 562, 564
Marcgraviaceae 562
Marchantia 44, 136, 139, 140, 146, 147, 165, 166
Marchantiales 140
Marchantiophyta 136
Marchantiopsida 139
margitvirág 589
Marianthus 597
Marrubium 637
Marsilea 217, 218
Marsileaceae 217
martilapu 588
Martynia 642
Martyniaceae 641
Masclalocephalus 402
Masdevallia 394, 395
Massonia 359, 360
Mastygostyla 369, 370
maszlag 621
Matonia 215
Matoniaceae 215
Matricaria 589
Matteuccia 230–232
Matthiola 538
matyó 540
Maundia 338, 339
Maxillaria 392
Mayaca 408, 409
Maytenus 543, 544
Mazaceae 637
Mazus 637
mácsonya 595
májmohák 129, 137–147
májvirág 442
mák 438
málna 510
mályva 529, 532
Meconopsis 438
Medeola 349
Medicago 504
Medinilla 497
medveköröm 645
medvetalp 600, 601
Medullosa 250, 256, 257
Medullosales 256
Medusagyne 545, 546
Medusandra 478, 479
Megapalpus 582
Megaskepasma 646, 647
meggy 512
Melaleuca 385, 493, 494
Melampyrum 638, 639
Melandrium 457
Melanophylla 596, 597
Melanthiaceae 347, 350
Melanthium 350, 352
Melastoma 496, 497
Melastomataceae 496, 630
Melia 525, 526
Meliaceae 521, 526
Melianthus 487, 488
Melica 413–415
Melicope 527
Melilotus 504
Meliorchis 377
Meliosma 443, 444
Melissa 634
Melithaea 34
Melittidae 369
Melittis 636
Melocactus 471
Melocanna 412, 414
Memoremea 617
Menispermaceae 438, 442, 650
Menispermum 443
menta 634
Mentha 634
Mentzelia 561
Menyanthaceae 574, 577, 578
Menyanthes 577, 578
Mercurialis 548
Mesangiospermae 301, 310, 311, 319
Mesembryanthemum 16, 460–463, 484
Mesodescolea 318
Meso–Papilionioideae 504
Mesostigma 99, 116, 117
Mesostigmatophyceae 116, 117
Mesotaenium 120, 121
Mespilus 512
Metalasia 590, 591
Metamonada 69
Metasequoia 266, 275, 276
Metaxya 219, 220
Metazoa 66
meténg 610, 611

Methylobecterium 541
Metopaulies 397
Metrosidereae 493, 494
Metrosideros 494
Metroxylon 422
Metteniusa 574
Metteniusaceae 311, 574
Metzgeria 142, 143, 146
Metzgeriales 142
Metzgeriidae 135, 141, 142
Metzgeriothallus 138
Mexipedium 378, 379
mécsvirág 457
méhfű 636
méreggyilok 615
mészmoszatok 59
mételyfű 217
mételykóró 601
mézcserje 488
mézontófű 617
mézpázsit 416
Miadesmia 187
Miconia 496, 497
Micrairoideae 421
Microaltingia 480
Microbiota 278–280
Microchilus 382, 383
Microcycas 260, 263
Microdesmis 557
Microdracoides 404, 405
Microgramma 242
Microlicia 497
Micromonas 99, 103, 105
Microsorum 239, 240
Microsoroideae 239
Microtea 454, 455
Microthamniales 107
Microthamnion 106, 107
Microthlaspi 540
Miersia 361, 362
Milium 414, 417
Millepora 33, 34
Millotia 590, 591
Mimetes 445, 446
Mimosa 501, 502
mimóza 501
Mimulus 637
Minuartia 456
Mirabilis 465
Mirbela 506
mirha 523
mirhafű 600
mirtusz 493
Miscanthus 421
Misodendrum 471, 475
Misopates 628, 629
Mitella 480, 481
Mitrastemon 550, 568
Mittenia 156
Mnium 157, 158, 171
mocsárciprus 276, 277
mocsárhúr 629
Moehringia 456
Moenchia 457
mogyoró 509
mohák 132–166, 222
Molinia 418
Molluginaceae 449, 460, 465, 649
Mollugo 465
Momordica 519
Monacanthus 390
Monachosorum 227
Monarda 635, 636
Moneres 55, 57
Moneses 570
Monetianthus 316
Monilophyta 21, 199, 200, 211, 212, 243, 249
Monimiaceae 324, 326
Monocercomonadides 69
Monoclea 140, 141
Monococcus 464
Monocotyledoneae 47, 310, 331, 332
Monopsis 576
Monosporangiophyta 132, 134–136, 169
Monotropa 571
Monotropoideae 570
Monsonia 487
Monstera 334
Monsteroideae 334
Montia 465, 466
Montiaceae 464
Montinia 623
Montiniaceae 619, 623
Montsechia 307, 308, 319
Moraceae 510, 513, 650, 651
Moraea 368
Morella 508, 509
Moresnetia 252, 254, 255
Moricandia 540
Morinda 605–607
Moringa 535, 536
Mortoniodendron 532
Morus 514, 515
Moszatpáfrány 218, 219
Mougeoutia 118, 120
Mourera 546, 547
mókusfark moha 162
Mucoromycotina 130
Muehlenbeckia 454
muhar 419
Mummenhoffia 540
Muntingia 529
Muntingiaceae 529
Muraltia 507
murok 600
Musa 429, 430
Musaceae 429
Muscari 359, 360
Musci 55, 132, 136, 147, 163
Muscidae 387
Musella 429
muskátli 487
mustár 539
Mutisia 580
Mutisioideae 579, 580
müge 605
Myagrum 540
Mycelis 593
Mycetophylidae 377
Mycocanthococcus 121
Mylia 144–146
Myodocarpaceae 596, 598
Myodocarpus 598, 599
Myoporum 630, 631
Myosotis 606, 607
Myosurus 442
Myrcia 493, 495, 496
Myrica 508
Myricaceae 507, 508
Myristica 320, 321
Myristicaceae 321
Myriophyllum 485
Myrmecia 592
Myrmecodia 606, 607, 651
Myrmecophila 393, 394
Myrothamnus 448
Myrrhis 600
Myrsine 565, 566
Myrsinoideae 565
Myrtaceae 385, 446, 493, 496
Myrtales 311, 449, 484, 489, 493, 520, 653
Myrtus 493, 495, 496
Mystropetalaceae 471, 473
Mystropetalum 472, 473

## N

nadálytő 615
nadragulya 621
nagymagvú tiszafa 274
nagysüvegű moha 154
Najas 337
Nama 617, 623
Namaceae 615, 617
Nandina 442
Napoleonaea 563, 564
napraforgó 586
naprózsa 528
napvirág 528
narancs 527
narancseper 514
Narcissus 362, 363
Nardus 414
Nartheciaceae 344
Narthecium 345
Nasa 561, 562
naspolya 512
Nasturtium 538
Navia 399, 400
Navioideae 399
nád 418
nádtippan 416
nárcisz 363
nebántsvirág 563
Nectarinia 370
nefelejcs 617
Nelsonia 645, 646
Nelsonioideae 645
Neltuma 501
Nelumbo 319, 443, 444
Nelumbonaceae 443
Nemacladoideae 575
Nemacladus 575
Nemalion 88
Nemaliophycidae 88
Nemastylis 369, 370
Nematoda 592
Nematophyta 55
Nemesia 630, 631
Nemophila 617
Nemuaron 326
nenyúljhozzám 563
Neoblechnum 231, 232
Neocalamites 202, 204
Neocallitropsis 279, 283
Neocussonia 597, 598
Neohodgsonia 139, 140, 146, 165, 175
Neoregelia 400
Neoscortechinia 548
Neotinea 379
Neottia 374, 385, 386
Neottieae 385
Neottopteris 232
Nepenthes 451, 452, 542, 649
Nepeta 635, 636
Nepetoideae 633, 634
Nephelium 522, 523
Nephrolepis 238
Nephroselmidophyceae 104
Nephroselmis 98, 104, 105
Neptunia 501, 502
Nerine 362, 363
Nerium 613
Nervilia 386
Neslia 538
Neurada 534, 535

Neuradaceae 535
Neuwiedia 377
négyfogú moha 150
Nicandra 621
Nicotiana 619, 620
Nicotianoideae 619
Nidularia 400, 401
Nigella 440, 441
Nigritella 380, 381
Nilssoniopteris 304
Nilssoniales 259
Niphidium 240, 242
Nitella 118
Nitraria 521, 522
Nitrariaceae 521
Nitrophila 459
Noccaea 540
Noctiluca 105
Noctuidae 375
Noeggerathiales 252
Nolina 355
Nolinoideae 354
Nonea 615
Noronhia 625
Nostoc 130, 136, 139, 448, 559
Nothofagus 476, 507
Nothotsuga 285, 281
Notocyamus 443
nöszőfű 385
nőszirom 367
Nucellangium 255, 265
Nuphar 317
Nuxia 632, 633
Nuytsia 475
Nyctaginaceae 464
Nyctaginia 464
Nyctotherus 69
Nymania 525, 526
Nymphaea 308, 317–319
Nymphaeaceae 316
Nymphaeales 309, 314, 316, 648
Nymphoides 337, 577, 578
Nypa 422, 423
Nyssa 561, 562
Nyssaceae 561

## Ny

nyár 558
nyáriorgona 630
nyelvesvirágúak 579
nyilasfű 540
nyitvatermők 252
nyitvatermő ősfák 265
nyílfű 387
nyílgyökér 432
nyír 508, 509
nyurgaszál 540
nyúlfarkfű 417
nyúlkapor 601
nyúlkömény 601
nyúlparéj 583
nyúlsaláta 583
nyúlszapuka 504

## O

Ochna 545, 546
Ochnaceae 544
Ochroma 532, 533
Ocimum 634
Ocotea 326, 327, 362
ocotillo 564
Octocorallia 33, 34
Octoknema 472
Octomeles 520
Odontites 638
Odontosoria 223, 224
Odyssea 418
Oecopetalum 574
Oedipodium 150, 151
Oedogoniales 112, 114
Oedogonium 115
Oenanthe 600, 601
Oenantheae 599
Oenothera 489, 490
Olacaceae 471, 472
olajfa 623
olajpálma 425
olajrepce 539
olasznád 417
Olax 472
Oldenburgia 580
Olea 624, 625
Oleaceae 623
Oleandra 238, 239
Oligochaeta 582
Olinia 498
olocsán 457
Oltmannsiellopsidales 110
Oltmannsiellopsis 109, 110, 123
Olyra 412, 413
Olyreae 412
Omalotheca 590
Onagraceae 489, 652
Oncidium 391, 392
Oncosiphon 589
Oncotheca 311, 573, 574
Onobrychis 504
Onoclea 230, 231
Onocleaceae 231
Ononis 504
Onopordum 581
Onosma 605, 616
Oodinium 64
Oomycetes 39, 129, 270
Oophytum 462, 463
Operculicarya 525
Ophioderma 206, 207
Ophioglossaceae 200, 208
Ophioglossales 198, 206, 208, 246
Ophioglossum 206, 207, 246, 592
Ophrys 380–382
Opilia 474, 45
Opiliaceae 471, 474
Opisthokonta 45, 46, 66, 69
Oplopanax 597, 598
Opuntia 465, 467–469, 586
Opuntioideae 467
Oraniopsis 426
orbáncfű 547
Orbea 613, 614
Orbeanthus 613
Orchidaceae 131, 374, 376, 446, 652, 653
Orchidales 653
Orchidantha 429, 430, 433
Orchideae 374, 379, 380, 410
Orchidoideae 379, 383
Orchis 375, 379
Oreojuncus 403
Orectanthe 409
Oreopteris 229
Oreoselinum 602
Oreoseris 580
orgona 624
Origanum 634, 645
Orlaya 601
Orlay–turbolya 601
Ornithogalum 359, 360
Orobanchaceae 243, 473, 623, 638, 649
Orobanche 243, 639, 640
Orobancheae 639
Orontium 334, 335
oroszlánfog 583
oroszlánszáj 629
Orphium 608, 609
orrszarvú 24
Orthilia 570
Orthodontiaceae 159
Orthodontium 158, 159
Orthotrichaceae 159
Orthotrichum 158, 159
Oryza 395, 412, 413
Oryzoideae 312
Oryzopsis 414
Osa 605
Osmanthus 624, 625
Osmitopsis 589
Osmunda 211, 213, 214
Osmundaceae 213
Osmundales 212
Osmundastrum 137, 213
Osteospermum 587
ostorfa 512
ostorménfa 593
Ostreobium 91
Ostreococcus 103, 105
Ostrya 509
Ostryopsis 509
Osyris 74, 475
Othonna 588
Ouratea 545
Ouret 458, 459
Oxalidaceae 541
Oxalidales 451, 499, 520, 541
Oxalis 541, 542
Oxybasis 458, 459
Oxycedrus 281
Oxytropis 504, 505
Oziroe 359

## Ö

ökörfarkkóró 630
ökörszem 585, 652
ördögbocskor 601
ördögharaptafű 595
ördögpirula 601
ördögszem 595
ötszirmúak 448

## Ő

ősfenyők 265
őszsurló 203
őszirózsa 591
őszmoha 154
őzsaláta 601

## P

PACMAD–klád 417
Pachycereus 470
Pachygone 443
Pachylobus 524
Pachypodium 296, 612, 613
Pachystachys 646, 647
pacsirtafű 507
padlizsán 620
Padus 512
Paeonia 308, 478, 479
Paepalanthus 408, 409
pajzsika 234, 236
pajzstok 540
Palaquium 567
palástfű 51
Paleoaltingia 480

Palhinhaea 182, 183
Paliurus 516, 517
Pallenis 585, 587
palka 404, 408
Pallavicinia 142, 143, 146
Pallavicinites 138, 142
Palmae 16
Palmaria 85
palmetto 424
Palmoclathrus 103, 105
Palmophyllum 103, 104
Palmorchis 385, 386
Palmoxylon 422
palmyra pálma 424
Pameridea 570
Pamianthe 363
pampaszfű 419
Pan–Angiospermae 250, 301, 315, 433
Panax 598
Pan–Coniferae 253, 264, 265
Pancratium 363
Panda 556, 557
Pandaceae 557
Pandanaceae 341
Pandanales 332, 341, 346
Pandanites 341
Pandanus 341–343
Pandorea 642, 643
Pandorina 112, 113
Pan–Euphyllophyta 172, 177, 197, 199
Pan–Filicophyta 208
Paniceae 419
Panicoideae 417, 419
Panicum 419, 420
Pan–Lycopodiophyta 177–179
Pan–Monilophyta 199–201
Pan–Spermatophyta 48, 199, 249, 250
Pan–Tracheophyta 171, 172
Papaver 22, 438, 439
Papaveraceae 437, 438
Papaveroideae 438
papája 535
Paphiopedilum 378, 379
Papilionaceae 16
Papilionoideae 502
Papillaria 162, 164
papirusz 408
papíreperfa 514
paprika 621
Papuacedrus 283
papucsvirág 625
Paracryphia 595
Paracryphiaceae 595
paradicsom 620
paradió 563
Paragymnomma 391
Parakeelya 465, 466
Paramecium 112
Parameconopsis 438
Parascaris 592
Parasitaxus 95, 271, 272, 473
Parategeticula 357
paratölgy 508
parázsmoha 155
Parentucellia 638, 639
Parietaria 515
Parinari 556
Paris 347, 352, 353
Parka 131
parlagfű 586
Parnassia 480, 543, 544
Parodia 470, 471
Paronychia 456
Paronychieae 455
Paronychioideae 455
Parrotia 479, 480
Parrotiopsis 479, 480
Parthenocissus 477, 478
Paspaleae 419
Paspalum 420, 421
Passeriformes 652
Passerina 534
Passiflora 558, 559
Passifloraceae 559
Pastinaca 600
pasztinák 600
patagónciprus
Patersonia 371, 372
patkófű 504
Patosia 403
Paulinella 65, 73, 75
Paullinia 522, 523
Paulownia 638
Pauridia 373
Pavetta 606
Pavonia 533
páfrányfák 219
páfrányok 200–242
pálmák 422
pántlikafű 416
párlófű 510
pásztortáska 538
pázsitfüvek 411
pázsitliliom 333
pázsitviola 538
pecsétfa 184, 188
Pecteilis 380, 381
Pedaliaceae 644
Pedalium 644, 645
Pediastrum 114, 115
Pedicularidae 638
Pedicularis 638, 639
Pediculus 638
Pedinomonas 105
Pedinophyceae 123
Peganum 521, 522
pekándió 508
Pelargonium 487
Pellaea 225, 226
Pellia 138, 142
Pelliceria 563, 564
Pelliidae 141
Peloria 629
Peltanthera 625
Peltaria 540
Peltaspermales 257, 303
Peltaspermopsis 256
Peltigera 107
pemetefű 637
Penaea 488, 497, 498
Penaeaceae 498
Peneroplis 83
penészvirág 590
Penicillium 397
Penium 122, 126
Pennantia 596, 597
Pennisetum 419
Penstemon 628
Pentadiplandra 535, 540
Pentapetalae 310, 437, 448, 449
Pentapetes 531
Pentaphragma 574, 575
Pentaphylacaceae 567
Pentaphylax 567
Pentastemona 343
Penthorum 478, 485, 486
Pentoxylon 303–305
Peperomia 320, 331, 484
Peplis 491
Pepsis 391
Pera 547, 548
Peraceae 547
peremizs 585
Pereskia 461, 467, 468
Pereskiopsis 468, 469
pereszlény 635
Pericallis 587, 588, 648
Peridiscaceae 478, 648
Perilla 635, 636
Periploca 610, 612, 613
perje 417
perjeszittyó 403
Perkinsiodendron 568
Perolamiina 633, 636
Peronema 636, 637
Perrottetia 521
Persea 326, 327
Persica 512
Persicaria 453 454
Persoonia 444, 445
Persoonioideae 444
Perssoniella 146
Perssoniellales 145
Pertica 197, 250, 251
Pertya 579, 580
Pertyoideae 579, 580
peszérce 635
peszterce 637
Petalostima 553, 554
Petermannia 347, 350, 351
Petalidium 646, 647
Petasites 588
Petiveria 464
Petiveriaceae 464
petrezselyem 600
Petrorhagia 457
Petrosavia 346
Petrosaviaceae 311, 332, 346, 473
Petrosedum 482, 483
Petroselinum 600
Ptunia 619, 620
Petunieae 619
Peucedanum 601, 602
Peumus325, 326
Peyssonniella 91
pézsmaboglár 593
Phacelia 615
Phaeoceros 136, 141
Phaeophyta 59
Phaius 388
Phalaneopsis 389
Phalaris 416
Phanerogamae 125
Phanerosorus 215
Pharnaceum 465, 466
Pharoideae 412
Pharus 412, 413
Phaseolus 504
Phedimus 482, 483
Phegopteris 212, 218
Pheidole 331, 503
Phelipanche 243
Phelline 574, 577
Phellodendron 527
Phenakospermum 430, 431
Philadelphus 561
Philageria 350
Philcoxia 451, 627, 628, 649
Philesia 350
Philesiaceae 347, 350
Pilidris 607
Philodendron 336
Philotheca 527
Philydraceae 426, 427
Philydrum 427
Phlebodium 242
Phlegmariurus 184, 185
Phleum 417

Phlomis 636, 637
Phlox 564
Phoenicites 422
Phoenicopsis 263
Phoenix 422, 423
Pholisma 618
Phoradendron 474
Phormium 367
Photinia 448, 449, 512
Phragmipedium 368, 379, 387, 394
Phragmites 418
Phragmoplastophyta 123
Phryma 637
Phrymaceae 623, 637
Phtiraptera 50
Phycodrys 91
Phygelius 630, 631
Phylica 516, 517
Phyllachne 576
Phyllanthaceae 522
Phyllanthus 522–524
Phyllirea 624
Phyllitis 232
Phyllocladoideae 270, 272
Phyllocladus 271, 272
Phyllodoce 572
Phylloglossum 184, 185, 187, 189
Phyllogonium 142, 164, 167
Phyllonoma 603, 604
Phylloscopus 652
Phyllostachys 412–414
Phyllostylon 512, 513
Phymosia 533
Physacanthus 646, 647
Physalis 621
Physcomitrella 154
Physcomitium 153, 154, 176
Physena 454, 455
Physospermum 601
Physostegia 636, 637
Phyteuma 575
Phytocrene 603
Phytolacca 464
Phytolaccaceae 455, 464
Phytophtora 270
Pica 44
Picea 285, 287–289, 559
Pickeringia 504, 505
Picobiliphyta 74
Picocystis 104, 105
Picocystophyceae 105
Picomonas 74
Picozoa 66, 74, 77, 78
Picramnia 520, 521
Picramniaceae 520
Picris 583
Picrodendraceae 551
Picrodenndron 553
Pieris 573
Pigea 557, 558
pikkelyfa 188
pikkelypáfrány 232
Pilea 515, 516
Pilgerodendron 283
pillangósok 502
Pilosella 583, 584
Pilostylis 544
Pilularia 217, 218
Pimelea 534
Pimpinella 600
pimpó 510
Pinaceae 47, 257, 266, 267, 285, 287, 293, 294, 296, 297
Pinanga 422
Pinguicula 451, 641
Pinoideae 285
Pinophyta 267, 284
pintyő 629
Pinus 47, 257, 265, 266, 268, 283, 285–289, 303, 392, 529, 559
Piper 320, 322, 330, 331
Piperaceae 231, 328, 330
Piperales 310, 328, 329
pipitér 588
Piptatherium 414
pirítógyökér 344
Pisonia 464, 465
Pistacia 524, 525
Pistia 336, 337
Pitcairnia 400
Pitcairnioideae 399
Pittonia 617
Pittosporaceae 596, 597, 649
Pittosporum 597
pitypang 583
Pytirodia 633
Pityrogramma 224, 225
Placentalia 652
Plagiochila 135, 144, 146
Plagiogyria 219, 220, 222
Plagiogyriaceae 219
Plagiomnium 157, 158
Plagiothecium 162, 163
Plantae 57, 59, 62, 66, 77
Plantaginaceae 623, 627, 649
Plantago 243, 627–629
Plasmodium 59
Platanaceae 443
Platanocarpus 444
Platanthera 380, 381
Platanus 47, 319, 444, 650
platán 27, 443
Platonia 547
Platycaulos 410, 411
Platycerioideae 239, 240
Platycerium 240, 241
Platycladus 278–280
Platycodon 575
Platysace 598, 599
Platystele 395
Platyzoma 224, 244–246, 296, 298
Platyzomataceae 244
Platyzomatales 244
Plectanthrus 635, 636
Pleodorina 113
Pleopeltis 186, 240, 241
Pleroma 407
Pleuricospora 570
Pleuromeia 188
Pleuromma 49
Pleurosorus 233
Pleurospermum 601
Pleurothallis 385, 394, 395
Pleurozia 142, 143
Pleurozium 162, 163
Plocosperma 623–626, 648
Plumbaginaceae 452, 4453, 560
Plumbago 453
Plumeria 611, 612
Pneophyllum 91
Poa 417, 420
Poaceae 368, 395, 411, 412, 417, 420, 434, 650
Poacynum 613
Poales 310, 311, 332, 395, 396, 411, 427, 451, 484, 650
podagrafű 601
Podalyria 506
Podocarpaceae 95, 267, 270, 287, 301
Podocarpoideae 270, 271
Podocarpus 47, 250, 257, 265, 266, 268, 270–272, 287, 303
Podochileae 388
podokarpusz 270
Podophyllum 442
Podospermum 583
Podostemaceae 547
Podostemum 546, 561
Pogonatum 151, 152
Pogonia 374, 378
pohánka 454
Pohlia 158
Poinsettia 549, 550
Polanisia 537, 538
Polemonium 564
Polemoniaceae 564
Polianthes 358
poloskagyom 601
poloskamag 459
Polyalthia 323, 324
Polybotrya 237
Polybotryoideae 234, 237
Polycarpeae 455
Polycarpaea 456
Polycarpon 456
Polycnemoideae 457, 459
Polycnemum 458, 459
Polydes 91
Polygala 11, 507
Polygalaceae 11, 499, 507
Polygonaceae 452, 453
Polygonatum 356
Polygonum 319, 453–455
Polypodiaceae 239, 484
Polypodiales 222
Polypodiidae 200, 212, 241
Polypodiineae 213, 213, 222, 234, 235
Polypodiopsida 200
Polypodium 215, 221, 239–241
Polypremum 643, 644
Polysiphonia 88, 91
Polysporangiophyta 132, 136, 169, 171–173, 189, 652
Polystichum 151, 171, 235–237
Polytoma 113
Polytrichaceae 150, 151
Polytrichum 151, 152, 160, 165, 166
Pontechium 615, 616
Pontederia 427
Pontederiaceae 426, 427
Pooideae 413, 416
Populus 558, 559
porcika 456
porcsin 467
Porella 142
Porellinae 142
Porphyra 85–87, 94, 245
Porphyridiophyceae 83
Porphyridium 83–85
Portulaca 16, 466, 467, 648
Portulacaceae 465
Portulacaria 465, 466, 474
Posidonia 100, 340
Potalia 609
Potalieae 608, 609
Potamogeton 44, 332, 339
Potamogetonaceae 339
Potentilla 510, 511
Pothos 334
Pottiaceae 9
Pouretia 401
Pouteria 567
pozdor 583

póréhagyma 361
pórsáfrány 581
Prasinococcus 103, 105
Prasinoderma 103, 104
Prasinodermophyta 102
Prasinophyceae 101
Prasiola 106, 107
Prasiolales 107, 101
Prasium 636
Premna 635, 636
Premnoideae 633, 635
Prenanthes 583
prémestárnics 609
Primoplantae 62, 66, 67
Primula 565, 566
Primulaceae 565
Primuloideae 565
Pringlea 539, 540
Prionium 402, 403
Pritchardia 423, 424
Probergrothius 296
Proboscidea (növ.) 642
Proboscidea (áll.) 652
Prochlorococcus 70, 71, 99
Prochloron 70, 99
Prochlorothrix 70
Prosopanche 329, 330
Prosopis 502
Prostanthera 633, 634
Protea 444, 446
Proteaceae 368, 437, 443, 444
Proteales 310, 437, 443
Proteorhodophytina 82–85
Proterocladus 99
Protista 57
Protoeuglena 115
Protolepidodendron 185
Protoctista 57, 58
Protosalvinia 131
Protosphagnum 147
Prototaxites 131, 132
Prototheca 107
Prunella 44, 635
Prunus 511, 512
Prymnesiophyta 66
Psammotropha 465, 466
Psaronius 209, 211
Pseudendoclodium 110
Pseudoblepharisma 73–75
Pseudoblepharispermum 605
Pseudobornia 203
Pseudobothrys 602
Pseudocharacium 110
Pseudofumaria 438
Pseudognaphalium 590
Pseudogynoxys 588
Pseudolarix 266, 285, 291
Pseudolysimachion 629
Pseudomyrmex 503
Pseudopodospermum 583, 584
Pseudopteris 522, 523
Pseudoscourfieldia 104
Pseudoscourfieldiales 104
Pseudosporochnus 200
Pseudosuchia 21
Pseudotaxus 272, 274
Pseudotsuga 267, 285, 288, 289, 493
Pseudovoltzia 265, 266
Pseudowintera 577
Psidium 495, 496
Psilophyton 176, 197, 198
Psilotaceae 198, 200, 205, 206, 246
Psilotum 200, 206–208
Psittacanthus 475, 476
Psychotria 605, 606
Ptelea 527
Pteridaceae 213, 222, 224, 235
Pteridium 197, 200, 208, 227
Pteridoideae 224
Pteridophyllum 438, 439
Pteridophyta 191, 200
Pteridospermae 255
Pteridospermatophyta 305
Pteris 190 212, 224, 225, 239, 244, 245, 296, 298
Pterocarya 508
Pterocephalus 595
Pterocymbium 529
Pterophylla 542, 543
Pterostemon 480, 481
Pterostylis 383
Pterygocalyx 608, 609
Ptilidiales 142
Ptilidium 142, 143
Ptilotus 458, 459
Ptisana 209, 210
Ptychomniales 160
Ptychomnion 160, 161
Ptylophyllum 304
Puccinellia 416
Pucciniales 282
Puelioideae 412
Puelia 412, 413
Pueraria 505, 506
Pulicaria 585
Pulmonaria 615
Pulsatilla 441, 442
Pultenaea 506
Punica 491, 492
Purdiaea 570
puszpáng 447
Putranjivaceae 556
Puya 400, 401
Pycnococcus 104
Pyracantha 512
Pyramimonadophyceae 99, 103
Pyramimonas 103, 104
Pyrenacantha 603
Pyrola 570, 571
Pyroloideae 570
Pyropia 86, 87, 94
Pyrostegia 642, 643
Pyrrhobryum 158
Pyrrosia 240, 241
Pyrus 282, 512

## Q

Qualea 496
Quassia 525
Quatanipollis 328
Quercus 9, 44, 507–509
Quillaja 499, 507
Quinchamalium 475, 476
Quintinia 596
Quoya 633, 634

## R

Rabelera 457
Radula 142, 143
Rafatazmia 81
raffiapálma 422
Rafflesia 550, 551, 649
Rafflesiaceae 478, 550, 649
Ramathallus 81
rambután 523
rami 515
Ramonda 625–627
Ranunculaceae 437–440
Ranunculales 22, 310, 321, 437, 438, 484, 648, 650
Ranunculeae 442
Ranunculoideae 440
Ranunculus 22, 438, 442
Raoulia 590, 591
Raouliopsis 590, 591
Rapatea 402
Rapateaceae 396, 402, 410
Raphanus 530
Raphia 422, 423
Raphidonema 121
Raphiolepis 511, 512
Rapistrum 540
Rattus 390, 414
Ravenala 428, 430
Ravenea 426
Rauvolfia 611, 612
Razafimandimbisonia 605
rebarbara 454
Recchia 507
Regnellidium 217, 218
Regnellites 218
Reinwardtia 531
rejtőke 539
rekenyő 540
rekettye 504
Rellimia 251
Remyophyton 176
Renalia 176–180
rence 451, 640, 641
Renealmia 432
repcsény 538
repkény 635
Reseda 540, 541
Resedaceae 308, 535, 541
Restio 409, 410
Restionaceae 368, 409, 434
retek 539
Retrophyllum 271, 272
Reymanownaea 305
Reynoutria 454, 455
rezeda 541
rezgőgomba 55
répa 459
réparepce 539
Rhabdodendron 454, 455
Rhachidosorus 232, 233
Rhacophyton 208, 209, 224
Rhamnaceae 510, 517
Rhamnus 516, 517
Rheum 454
Rhinantheae 638, 639
Rhinanthus 638–640
Rhipsalis 471
Rhizanthella 384, 385
Rhizanthes 550, 551
Rhizaria 59, 62, 65
Rhizobium 500, 541
Rhizoglossum 206, 207
Rhizogoniales 158
Rhizogonium 158
Rhizomnium 158
Rhizophora 394, 554, 555
Rhizophoraceae 554
Rhodanthe 590, 591
Rhodella 83, 84
Rhodellophyceae 83
Rhodelphis 74, 77, 78
Rhodiola 482, 483
Rhodocactus
Rhodobryum 166
Rhodocactus 467
Rhododendron 476, 571–573
Rhodophyceae 93
Rhodophyta 59, 62, 66, 71, 78, 81, 83
Rhodoplantae 77, 79, 81, 83, 91

Rhodora 476
Rhodosorus 84, 85
Rhodotypos 511, 512
Rhodymeniophyceae 89, 91
Rhoicissus 477, 478
Rhoiptelea 508
Rhopalocarpus 529
Rhopalostylis 422
Rhus 524, 525
Rhynchoglossum 627
Rhynchospora 404, 405
Rhynia 175, 176, 198, 206
Ribes 434, 478, 481
ribiszke 434, 481
Riccia 140, 141, 146, 166
Ricciocarpos 140, 141
Richetia 493, 528
Ricinocarpos 548, 549
Ricinus 548, 549
Rigifilida 67
rigószekfű 457
Rinorea 557, 558
Ripogonum 347, 349, 350
rizs 412
rizsfű 412
Robinia 506
Robinsonia 588
Rodgersia 480, 481
Rodiola 551
Roepera 498, 499
Romulea 370, 371
Rondeletia 606, 608
rooibos 506
Roridula 451, 569, 570, 632, 633, 649
Rorippa 44, 538
Rosa 9, 44, 45, 449, 477, 510, 511, 560
Rosaceae 420, 434, 510, 560
Rosales 13, 449, 484, 510, 650
Roscoea 432
Rosettea 497, 498
Rosidae 448, 449, 476, 477, 561
Rosmarinus 634
Rosoideae 510
Rostraria 415, 416
Rotala 451, 452
Roupala 446
Rourea 541
Roussea 574, 575
Rousseaceae 574
rovarok 50
Roystonea 395, 425, 426
rozmaring 634
rozs 416
rozsnok 414
rómaikömény 600
rózsa 510
Rubia 605, 606
Rubiaceae 146, 604, 605
Rubioideae 605
Rubus 9, 510, 511
rucaöröm 218
Rudbeckia 586
Ruellia 627, 645–647
Rufusia 84, 85
Ruizia 531
rukkola 539
Rumex 454
Rumicastrum 465
Rumohra 235, 236
Runcaria 252, 254
Ruppia 146, 340, 341
Ruptiliocarpon 543, 544
Ruscaceae 355
Ruschia 462, 463
Ruschioideae 460, 461
Ruscus 353, 355
Russelia 628
Russulaceae 571
Ruta 526
Rutaceae 368, 521, 526
Ryparosa 557

## S

Sabal 423, 424
Sabalites 422
Sabia 443, 444
Sabiaceae 443
Sabina 281, 282
Sabulina 456
Saccharum 421
Saccifolieae 608
Saccifolium 609
Saccoloma 223
Saccolomatineae 223
Sacoglottis 557
Sadleria 231, 232
Sagenopteris 303, 305
Sagina 456
Sagineae 455
Sagittaria 337, 484
saguaro 470
Saintpaulia 627
salamonpecsét 356
saláta 583
salátaboglárka 442
salátamoha 140
Salicaceae 543
Salicornia 458
Salinibacter 114
Salix 558, 650
sallangvirág 397
Salsola 458, 459
Saltera 498
Salvadora 536
Salvadoraceae 535, 536
Salvia 623, 635
Salvinia 217–218, 239
Salviniaceae 218
Salviniales 216, 224, 226
Samanea 502
Sambucus 593, 594, 609
Samolus 565, 566
Sanango 626
Sanguinaria 438, 439
Sanguisorba 510
Sanicula 599
Saniculoideae 599
Sansevieria 355
Santalaceae 287, 471, 474
Santalales 208, 310, 311, 448, 449, 471–473, 477, 484, 560, 649, 651
Santalum 474, 475
Santolina 589
Sapindaceae 521, 522
Sapindales 520, 521, 543, 649
Sapindopsis 306, 444
Sapindus 522, 523
Saponaria 457
Sapotaceae 566
Sapria 550, 551
Sarcandra 343
Sarcobatus 464
Sarcocaulon 487
Sarcodes 570
Sarcolaena 528
Sarcolaenaceae 528
Sarcotheca 542
sarlófű 601
sarkantyúka 535
SAR–klád 41, 65, 71
sarkvirág 380
Sarothamnus 504
Sarracenia 451, 542, 569
Sarraceniaceae 568, 649
Sartidia 417
Saruma 329, 330
Sasa 413
sasfa 534
saspáfrány 227
Sassafras 327
Sarureja 634
Satyrium 380, 381
Saurauia 569, 570
Sauropsida 21, 22
Saururaceae 328, 329
Saururus 331
Saussurea 581, 582
Sawdonia 178
Saxifraga 448, 449, 480, 481, 581
Saxifragaceae 478, 480, 481
Saxifragales 311, 448, 449, 476, 478, 484, 486, 648, 649
sáfrány 370
sárgadinnye 518
sárgarepce 538
sárgarépa 600
sárgolyó 218
sárkányfa 355
sárkányfű 635
sás 404
sásliliom 366
Scabiosa 595
Scaevola 577, 578
Scalesia 585, 586
Scandenta 451
Scandicinae 599
Scandix 601
Scandosorbus 512
Scenedesmus 112, 114, 155
Sceptidium 206
Schaffneria 232
Schefflera 598
Scheuchzeria 338
Schinus 524, 525
Schisandra 318
Schisandraceae 318
Schistochila 144, 145
Schistidium 155
Schistostega 155, 156
Schizaea 217, 217
Schizaeaceae 211, 213, 216
Schizaeales 216
Schizanthus 619, 620
Schizocodon 568
Schizolaena 528
Schizophyta 55
Schlegelia 640, 641
Schlegeliaceae 640
Schlumbergera 471
Schnella 500
Schoenocaulon 350–352
Schoenoplectella 407
Schoenoplectus 407
Schoenus 404, 405
Schoepfiaceae 471, 476
Schotia 500, 501
Schwenckia 619, 620
Schwenckieae 619
Sciadopytis 267, 268, 272, 273, 287
Sciaphila 342, 343
Scilla 359, 360
Scilloideae 317, 359, 360, 362, 368
Scirpeae 404
Scirpoides 405
Scirpus 44, 404, 406, 407

Scleractinia 34
Sclerantheae 455
Scleranthus 456
Scleria 404, 405
Sclerochloa 416
Scolochloa 417
Scolymus 584
Scorzonera 583
Scorzoneroides 583
Scotinosphaera 108, 109
Scotinosphaerales 109
Scrophularia 630, 631
Scrophulariaceae 623, 630
Scrophulariaeae 630
Scutellaria 636, 637
Searsia 525
Sebaea 608, 609
sebforrasztófű 538
Secale 416
Secamone 613, 614
Secamonoideae 610, 613
Securigera 504
Sedobassia 459
Sedum 16, 482–485, 592
Selaginella 180, 184–187, 197
Selaginellales 189
Selago 631
Selenipedium 378, 379
Selenotila 121
Selinum 601
Selkirkia 588, 616, 617
Selligua 240, 241
sellővirág 427
selyemmályva 532
selyemkóró 613
Semele 355
Sempervivoideae 482
Sempervivum 482, 483
Senecio 10, 587, 588
Senecioneae 587, 588
Senecionodae 580, 584, 587, 652
Senega 507
Senna 499, 501, 502
Sennicaulis 176
seprence 591
seprőfű 459
seprőmoha 155
Sequencia 399
Sequoia 275–277,486, 493
Sequoiadendron 268, 275, 276
Sequioideae 274, 276
Serapias 44, 380, 381
Serjania 522, 523
Serratula 581
Serritaenia 120
Serritaeniales 120
Serruria 445, 446
Sesamoides 540, 541
Sesamum 644, 645
Seseli 601, 601
Sesleria 415, 417
Sesuvioideae 460, 461
Sesuvium 461
Setaria 419, 420
Setaphyta 137
Setchellanthus 535, 536
Setocoris 632
sédbúza 417
sédkender 585
Sherardia 605
Shepherdia 516, 517
Sibthorpia 628, 629
Sida 533
Sideritis 636, 637
Sideroxylon 56
Sigesbeckia 586
Sigillaria 41, 188, 189
Silaum 601
Silene 456, 457
Sileneae 455
Silenoideae 455
Silphiodaucus 601
Silybum 581
simafenyő 286
Simarouba 525
Simaroubaceae 521, 525
Simmondsia 454, 455
Sinadoxa 593
Sinapis 539
Sinningia 626
Sinoherba 333
Sinopodophyllum 441, 443
Siparuna 325, 326
Siparunaceae 324
Siphocampylus 576
Sirogonium 120
sisakvirág 440
Sisymbrium 44, 539, 540
Sisyrinchium 369
Sium 601
Sixalix 594, 595
Sladenia 567
Sladeniaceae 567
Smicronyx 622
Smilax 347, 349
Smyrnium 601
Sobralia 386
Soda 459
Solanaceae 619, 648
Solanales 618, 619, 649
Solandra 620, 621
Solanoideae 619
Solanum 618–621
Soldanella 566, 645
Solenangis 389
Solenopsis 576
Solidago 591
som 562
somkóró 504
Sonchus 583, 584
Sonneratia 491, 492, 554
Sophora 504–506
Sorbomeles 512
Sorbus 9, 511, 512, 645
Sorghum 421
Sowerbaea 356
Soyauxia 478, 479
sóballa 459
sóska 454
sóvirág 453
sömörje 538
sövényszulák 621
Sparaxis 370, 371
Sparganium 402
Sparmannia 530, 531
Spartina 418, 419
Spartochloa 419, 420
Spathoglottis 388
Spatholirion 428, 429
Spatholobus 506
spárga 354
spenót 459
Spergula 456
Spergularia 456
Sperguleae 455
Spermatophyta 22, 47, 200, 250, 257, 433, 652
Sphaerocarpales 140
Sphaerocarpos 140, 141
Sphaeropleales 112, 114, 121
Sphaeropteris 220, 221, 246
Sphaerosepalaceae 529
Sphagnopsida 148
Sphagnum 125, 136, 137, 139, 147–150
Sphenoclea 619, 623
Sphenophyllum 203
Spiculaea 383
Spinacia 459
Spinifex 419, 420
Spinulum 182, 183
Spiraea 512
Spiraeoideae 510
Spiranthes 382, 383
Spiridens 152, 159
Spirodela 334, 335
Spirogloea 119
Spirogyra 60, 117–121
Spirogyrales 120
Spirotaenia 117
Splachnales 156, 157
Splachnum 156, 157
Spondias 524
Sporadanthus 410, 411
Sporobolus 418, 419
Sporogonites 147
Stachys 636, 637
Stachytarpheta 643, 644
Stachyurus 488, 489
Stackhousia 543, 544
Stangeria 258, 260, 262
Stanhopea 391, 392
Stapelia 613, 614
Stapelianthus 613, 614
Staphisagria 440, 441
Staphylea 488, 489
Staphyleaceae 489
Staurogyne 645, 646
Stauropteris 208, 209
Steganotaenia 599, 600
Steganotheca 174
Stegastes 91
Stegnosperma 454, 455, 460
Stelechocarpus 323, 324
Stellaria 448, 449, 457, 477
Stemona 342, 343
Stemonaceae 341, 343
Stemonuraceae 603
Stemonurus 603
Stenocereus 468, 470
Stenochlaena 231, 232, 650
Stenochlaenoideae 230, 232
Stenorrhyncha 239
Sterculia 530, 531
Sterculiaceae 529
Sterculioideae 530
Stevia 585, 586
Stewartia 568, 569
Stichoneuron 343
Stifflia 579
Stifflioideae 579, 580
Stigmaria 193
Stilbaceae 632
Stilbe 632, 633
Stipa 414, 415
Stipagrostis 417, 418
Stixidaceae 535, 541
Stixis 540, 541
Stoebe 590, 591
Stramenopila 65, 66, 69, 129
Strasburgeria 488
Strasburgeriaceae 488
Stratiotes 337
Strelitzia 430
Strelitziaceae 429, 430
Streptocarpus 626, 627
Streptochaeta 412
Streptolirion 428
Streptophyta 98, 100–102, 108, 116, 117, 199, 122, 126–128
Streptothamnus 560

Striga 639, 640
Strobilanthes 646, 647
Strobocalyx 582, 583
Strobus 235
Strombidium 62
Strombosia 472
Strongylodon 505, 506
Strophanthus 612, 613
struccpáfrány 230, 232
Struszia 246
Struthiola 534
Struthiopteris 231
Strychnos 610
Stylaster 34
Stylidiaceae 574, 576
Stylidium 576, 577
Stylonematales 85
Stypandra 366, 367
Styphnolobium 507
Styracaceae 568
Styrax 568, 569
Suaeda 458, 459
Succinanthera 377
Succisa 594, 595
Succisella 595
Succulentae 16
sujtár 601
sulyoktáska 538
sulyom 451
Superasteridae 310, 348, 560
Superrosidae 310, 348, 449, 560
Suriana 507
Surianaceae 499, 507
Surreya 459
süllőhínár 485
sünkaktusz 470
süntök 519
Swartzia 503, 505
Swartzieae 503
Swertia 608, 609
Swietenia 525, 526
Syagrus 425, 426
Symphiotrichum 591
Symphonia 546, 547
Symphorema 634
Symphoricarpos 595, 609
Symphytum 615
Symplocarpus 334, 335
Symplocos 458, 569
Synammia 241
Synapsis 640
Synsepalum 567
Syntrichia 155
Syrenia 538
Syringa 624
Syzygium 493, 495

## Sz

szakszaul 459
szalagpáfrány 224
szalmagyopár 587, 590
szamárbogáncs 581
szamárkenyér 581
szamóca 510
szandarakfa 279
szantálfa 474
szappanfa 522, 523
szappanfű 457
szarkaláb 440
szarumák 438
szarvasagancs páfrány 241
szarvasgyökér 601
szádor 640
szágópálma 422
szálkaperje 414
szárnyasdió 508
százszorszép 591
szeder 510
szegfű 455, 457
szegfűszeg 495
szellőrózsa 441
szemvidító 638
szentjánoskenyérfa 501
szentperje 416
szeplőlapu 615
szerbtövis 585
szerecsendió 321
szezám 644
székfű 589
szélfű 548
széltippan 427
szikárka 456
szikipozdor 583
sziklaiternye 538
sziklamohák 149
sziksófű 459
szil 512
szilkesark 621
szilva 512
szirtipáfrány 230
szirtőr 538
szittyó 403
szivacstök 519
szivarfa 642
szívvirág 438
szója 504
szömörce 524
szőlő 477
szőrfű 414
szőrmoha 151, 152
sztrichninfa 610
szudánifű 421
szuhar 528
szulák 621
szuperasterid klád 560
szuperrosid klád 449
szurokfű 634
szurokszegfű 457
szúrósfenyő 275
szümcső 538
szürkekáka 407

## T

Tabebuia 642, 643
Tabernaemontana 611, 612
Tacca 344, 345
Tachnidae 391
Taeniopetalum 602
Taeniophyllum 374, 389, 390
Taeniopteris 259
Tagetes 586
Taiwania 275, 276
Takakia 130, 147, 148, 150
takarmányrépa 459
Takhtadjanantha 583
Talinum 466, 467
Tamaricaceae 453
Tamarindus 500 ??
tamariska 453
tamariskamoha 160
Tamarix 453
Tamus 344
Tanacetum 589
Tapeinochilos 431, 432
Tapisca 521
Tapiscaceae 521
tarackbúza 414, 416
Taraxacum 580, 583, 584
Tarchonanthoideae 579, 580
Tarchonanthus 580
Tarenaya 537
tarlórépa 539
tarlóvirág 636
tarsóka 539
Tasmannia 328
tavirózsa 316, 317
Taxaceae 267, 272, 287
Taxillus 475, 476
Taxiphyllum 164
Taxodiaceae 12, 267, 274
Taxodioideae 276
Taxodium 266, 276, 277
Taxopsida 267
Taxus 265, 266, 272, 273, 287
Tayloria 156, 157
tárkony 589
tárnics 608, 609
tárnicska 609
táró 337
táskazár 538
tátika 629
tátorján 540
teacserje 568
Tecomanthe 596, 643, 644
Tecomaria 642, 643
Tecophilaea 372
Tecophilaeaceae 372
Tectaria 238, 239
Tectariaceae 238
Tecticornia 459
Tectona 633, 635, 636
Teedieae 630
Teesdalia 539
Tegeticula 357
tehénbab 504
Telekia 585
Teloxys 459
tengerikömény 601
teosinte 421
Tephrocactus 468, 469
Tephroseris 587
Terminalia 492
Ternstroemeria 567
ternye 539
Tetrabaena 113
Tetracarpaea 478, 485
Tetracentron 447
Tetrachondra 644
Tetrachondraceae 644
Tetraclinis 278–280
Tetradoxa 593
Tetraedron 121
Tetraena 498, 499
Tetragonia 461
Tetrahymena 66
Tetramelaceae 517, 520
Tetrameles 518, 520
Tetramerista 563
Tetrameristaceae 563
Tetraphidales150
Tetraphis 150, 151
Tetrapilus 624
Tetraria 404, 405
Tetraselmis 105, 106
Tetrastigma 477, 478, 550
Tetratheca 542, 543
Tetraxylopteris 250, 251
Teucrium 635, 636
télisás 404
téltemető 441
Thalassia 338
Thalassiosira 66
Thalassodendron 340, 341
Thalia 44
Thalictroideae 440
Thalictrum 439–441
Thallophyta 486
Thamnochortus 410, 411
Thanatephorus 385
Theaceae 568

Thelymitra 384, 385
Thelypteridaceae 228, 228
Thelypteris 229
Theobroma 526, 530, 531
Theophrasta 565, 566
Theophrastoideae 565
Theria 652
Theropoda 21
Thesium 474, 475
Thinopyrum 414, 415
Thiodictyon 73
Thismia 346
Thismiaceae 344–347, 473
Thladiantha 518, 520
Thlaspi 539, 540
Thomandersia 644
Thonningia 473
Thrincia 583
Thuja 278–282
Thujopsis 278, 280, 282
Thunbergia 647
Thunbergioideae 645, 647, 650
Thurnia 402, 403
Thurniaceae 402
Thylacospermae 455
Thylacospermum 456, 457
Thymelaea 534
Thymelaeaceae 533
Thymus 634
Thynnidae 384
Thyrsopteris 219, 220, 224, 239
Thysanolaena 419
Thysanotus 356
Thysselinum 602
Tibouchina 497
Ticodendron 507–509
Tiganophyton 535, 536
Tigridia 369
tikfa 635
tikszem 565
Tilia 49, 531, 532
Tiliaceae 529
Tilioideae 530, 532
Tillandsia 398, 399
Tillandsioideae 398, 399
Timmia 150, 154
Tinospora 443
tinóöröm 457
tippan 416
Tiputinia 346
Tirpitzia 551
tiszafa 272–274
tisztesfű 636
Titanotrichium 626
titánbuzogány 336
Tithonia 618
Tmesipteris 205–207, 352
tobozos nyitvatermők 266
Todea 213, 214
Tofieldia 333
Tofieldiaceae 332, 333
tollmoha 161
Tommasinia 602
Toona 525, 526
topagyom 590
Tordylium 601
Torenia 632, 633
Torilidinae 599
Torilis 601
torma 538
Tormimalus 512
Torminalis 512
torokvirág 638
Toronia 444
toronyszál 538
Torreya 268, 272–274, 279
Torricellia 596
Torricelliaceae 596
Tortula 154, 155
torzon 459
Tournefortia 617
Tovaria 535, 540
Toxicodendron 524, 525
Tozzia 638, 639
tóalma 490
tócsagaz 319
tócsahúr 491
tófonal 340
tök 24, 518, 519
tölgy 507
tölgyespáfrány 228
tömjén 523
tömjénillat 601
törökpirosító 521
törpebambusz 413
törpefenyő 285
törpepálma 422
tövisperje 418
tőtippan 418
tőzegeper 510
tőzegkáka 404
tőzegmohák 148, 149
tőzegpáfrány 228, 229
tőzegrozmaring 573
tőzike 369
Trachelium 575
Tracheophyta 132, 133, 171, 177, 189, 652
Trachyandra 364, 365
Trachycarpus 422–424
Trachymene 597, 598
Trachyspermum 600
Tradescantia 428, 429
Tragopogon 583, 584
Tragus 418
Trapa 491
Traunsteinera 379, 381
Trebouxia 106, 107
Trebouxiales 107
Trebouxiophyceae 106, 107, 473
Tremella 55
Trentepohlia 108, 109
Trentepohliales 107, 108
Treubia 130, 139, 146
Treubiales 139
Triadica 549
Trianthema 461
Tribulus 498, 499
Trichoceros 390, 391
Trichomanes 212–214, 233
Trichomonas 69
Trichoneuron 237
Trichophorum 404, 406
Trichosanthes 520
Tricolpatae 47
Tricolpites 307
Tricyrtis 348, 349
Trientalis 565
Trifolium 11, 15, 504
Triglochin 338
Trigonella 504
Trigonia 555
Trigoniaceae 555
Trigonocarpus 257
Trihaloragis 485, 486
Triletes 193
Trillium 351, 352
Trimenia 318, 319
Trimerophyton 197
Trimerophytopsida 197
Trinia 600, 601
Triodia 418
Triphora 386
Triphyophyllum 452
Tripleurospermumm 589
Tripolium 591
Tripteroconus 543, 544
Trisetum 416
Triteleia 359
Triticum 414, 415
Trithuria 316–318, 331, 434
Triticosecale 416
Tritomaria 144, 145
Tritoniopsis 381, 382
Triuridaceae 308, 332, 341, 343
Triuris 343
Trochiscia 121
Trochodendraceae 311, 437, 447
Trochodendron 447
Troglodytes 652
Trollius 440, 441
trombitafolyondár 642
Tropaeolum 535, 536
Trymalium 516, 517
Trypanosoma 59
Tsuga 267, 285, 290, 291
tubarózsa 358
Tuberosa 358
Tubipora 33
Tubuliflorae 579
tuja 278
Tulasnella 142
Tulbaghia 361
Tulipa 348, 349, 645
tulipán 349
tulipánfa 322
tumboa 295, 296
turbánliliom 348
turbolya 600
Turgenia 601
Turpinia 489
Turritis 538
Tussilago 588
tüdőfű 615
tükörvirág 575
tündérfátyol 578
tündérfürt 512
tündérrózsa 316
tüskemag 601
tüskéshínár 337
tűztövis 512
Tylecodon 482, 483
Typha 402
Typhaceae 396, 402, 434

## Ty

tyúkhúr 457
tyúktaréj 349

## U

Uapaca 522, 523
uborka 519
uborkafa 542
ugarpalástfű 510
ujjaskosbor 379
ujjasmuhar 419
Ulmaceae 510, 512
Ulmus 512, 513
Ulva 98, 109, 110
Ulvales 108, 110
Ulothrichales 108
Ulothrix 110
Ulvophyceae 101, 102, 107–109, 111, 123
Umbellatae 16
Umbelliferae 598
Uncarina 644, 645
Ungeria 530, 531
Unikonta 60, 65

Urachne 414
Urera 515, 516
Urospermum 584
Ursinia 583, 589
Urtica 515, 516
Urticaceae 510, 515
Urticales 510
Utricularia 451, 641
Uvularia 350, 351

## Ú

útifű 627, 629
útonállódarázs 391

## Ü

üröm 587, 589

## V

Vaccaria 457
Vaccinioideae 573
Vaccinium 573
Vachellia 502, 503
vadgesztenye 523
vadóc 416
vadrepce 539
vadszőlő 478
Vahlia 623, 653
vajvirág 638, 639
Valeriana 594, 595
Valerianella 595
Valerianoideae 594, 595
Vallisneria 337
valódi kétszikűek 437
Vanda 388, 389
Vandeae 385, 388
Vandenboschia 211, 242
Vanilla 374, 377, 378, 650
Vanilloideae 374, 377
vanília 377
varázslófű 490
varázsmogyoró 479
Varecia 430
varfű 595
varjúháj 482
varjúköröm 575
varjúmák 532
varjútövis 517
Varronia 618
Vasconcellea 535
vasfa 501
vasfű 643
vasvirág 581
vánkosmoha 155
Vellozia 343, 344
Velloziaceae 341, 344
Veltheimia 359, 360
Ventenata 417
Veratrum 350, 352
Verbascum 630, 631
Verbena 643
Verbenaceae 382, 633, 643
Vermes 33
Vernonia 582, 583
Vernonioideae 579, 580, 582
Veronica 527–529
Veronicastrum 629, 630
veronika 629
Verticordia 493, 494
veselke 480
vesepáfrány 237
Vestia 619, 620
vesszőspáfrány 205
vékonyzab 417
véreslapu 583
vérfű 520
vértő 615
viaszpálma 426
Viburnaceae 593, 609
Viburnum 593, 594
Vicia 11, 499, 504, 520
Victoria 317, 318
vicsorgó 639
vidrafű 577, 578
Vigna 504
világító moha 155
villáspálma 341
Vinca 611
Vincetoxicum 614, 615
Viola 557, 558
viola 538
Violaceae 557
virágkáka 337
Viridiplantae 59, 66, 72, 78, 97, 98, 101, 116, 128
Virola 320, 321
Virophyta 55
Viscaria 456, 457
Viscum 448, 449, 474, 475, 477
Visnea 568
Vitaceae 311, 448, 449, 476, 477, 648, 650
Vitales 476, 484
Vitellaria 567
Vitex 633, 634
vitézvirág 375
Viticisymphorina 633
Vitiphyllum 306
Vitis 448, 449, 477
Vitrella 62
Vittaria 213, 226, 227, 484
Vittarioideae 224, 226
Viviania 487, 488
vízesésmoha 144
vízicsipke 140
vízidara 334
vízijácint 427
vízilófark 629
vízipáfrányok 216
vízitorma 538
vízitök 317
Vochysia 496
Vochysiaceae 496
Voltzia 266
Voltziales 265, 266, 268, 285
Volvox 55, 112, 113, 115
Voyria 608, 609
Voyriella 608
völgycsillag 599
vörösfenyő 289
vöröshagyma 361
vörösmoszatok 77–91
Vriesea 398, 399
Vulpes 44
Vulpia 416

## W

Wachendorfia 426, 427
Wahlenbergia 575
Waitzia 590, 591
Walchia 265, 266
Waldsteinia 510
Warburgia 328
wasabi 539
Washingtonia 423, 424
Watanabea 107
Watsonia 371
Wattieza 200
Weigela 593
Weinmannia 543
Wellstedia 615, 616
Welwitschia 14, 47, 292, 293, 295, 296, 298, 484, 648
Welwitschiaceae 14
Welwitschiales 14
Westringia 633, 634
Whittonia 478
Widdringtonia 283, 284, 486
Wigandia 617
Wightia 638
Willdenowia 410, 411
Williamsonia 304, 305
Williamsoniella 305
Wilkesia 586
Wilsonia 622
Wintera 329
Winteraceae 308, 328
Winterales 328
Wisteria 506
Witsenia 371, 372
Wolffia 332, 334, 335
Wollemia 268–270
Woodsia 229, 230, 242
Woodwardia 231, 232
Woodwardioideae 230, 232
Wunderlichia 579, 580
Wunderlichioideae 579, 580
Wurmbea 350, 351

## X

Xanthisma 592, 593
Xanthium 585
Xanthoceros 522
Xanthocyparis 277, 278, 281, 282
Xanthopan 389
Xanthophyceae 59, 397
Xanthophyllum 507
Xanthoselinum 602
Xanthorhiza 440, 441
Xanthorrhoea 366, 421
Xanthosia 598, 599
Xeranthemum 581
Xeronema 367
Xerophyta 186, 342, 344
Xerosycios 518, 520
Ximenia 572
Xylonagra 489, 490
Xylopia 323, 324
Xylotheca 557
Xyridaceae 409
Xyris 409

## Y

Yimaia 263, 298
Yucca 356, 357

## Z

zab 416
zabfű 416
Zaluzianskya 631, 632
Zamia 258–260, 262, 263, 334
Zamioculcas 334, 335, 484
Zamioideae 260, 262
Zannichellia 340
zanót 504
Zantedeschia 336, 370
Zanthoxylum 527
Zapotheca 502
Zappa 246
Zaqiqah 418
zárvatermők 301–303, 308, 309, 314, 315
zászpa 350

Zea 47, 147, 421
Zelkova 512
zeller 600
Zephyranthes 363
zergeboglár 440
zergevirág 587
ziliz 532
Zingiber 432
Zingiberaceae 429, 432
Zingiberales 22, 314, 395, 427
Zinnia 586
Ziziphus 516, 517
Zoantharia 34
Zoophyta 33
Zoopsis 144, 146
Zooxantella 60, 64
Zostera 340
Zosteraceae 340
Zesterophyllopsida 180
Zosterophyllum 178
zöldalgák 97
zöldhúr 456
zöldike 379, 652
zöld növények 97
zörgőfű 583
Zygnema 118, 120
Zygnematales 117, 119–121, 222
Zygnematophyceae 116, 118–120, 122, 123, 126
Zygocactus 471
Zygophyllaceae 498
Zygophyllales 311, 449, 489, 498, 653
Zygophyllum 499
Zygopteris 209, 211

## Zs

zsálya 634
zsázsa 538
zsellérke 474
zsidócseresznye 621
zsióka 407
zsoltina 581
zsombor 540
zsurlófa 203
zsurlók 197, 202–205

A növények ismerete és rendszerezése a biológia iránt érdeklődő kutatók, tanárok és diákok számára alapvető fontosságú. A tájékozódást összefoglaló művek segítik, amelyeket tudásunk bővülésével újra meg újra át kell dolgozni. Manapság ez különösen fontos, két okból is. A növények világáról alkotott elképzeléseink az utóbbi évtizedekben jelentősen átalakultak. Csak azokat a fotoszintetikus szervezeteket tekintjük növénynek, amelyeknek a kloroplasztisza elsődleges endoszimbiotikus eredetű, azaz hajdani cianobaktériumok közvetlen leszármazottja. Ennek a feltételnek csak a kékeszöld és vörösalgák, illetve a zöld növények felelnek meg. Az élővilág osztályozásáról is megváltozott a biológusok felfogása: egyre többen ismerik fel, hogy az évszázadokon át kizárólagosan alkalmazott, rangokra építő rendszerek nem egyeztethetők össze az evolúcióval. A hagyományos kategóriákat (család, rend, osztály stb.) rangmentes csoportok, a kládok váltják fel. Egymásba ágyazottságuk természetes hierarchikus osztályozást tesz lehetővé, amelybe a múlt és a jelen szervezetei ellentmondásmentesen besorolhatók. A könyv lényeges újítása, hogy mindezt a darwini elvekre visszavezethető koralldiagramokkal szemlélteti, ugyanakkor nem mond le az egyszerűbb kladogramos ábrázolásokról sem. Ebben erősen támaszkodik az utóbbi tíz évben közölt eredményekre. A korábbi kiadásokhoz képest a kötet terjedelmesebbé vált, részben a bővített szövegnek, részben a több ezer fajt illusztráló színes képeknek köszönhetően. Így a növényvilág sokfélesége filogenetikai és földrajzi értelemben is jobban érzékelhető, mint más kiadványokban. A rendszertani művekre általában jellemző lexikális, ezért kissé száraz tudásanyagot a szerző és egy képzeletbeli kérdező párbeszédei teszik oldottabbá. A társtudományokkal, illetve a közismeretekkel való kapcsolatot cédulákban megfogalmazott kiegészítések és történetek erősítik. A könyv kereskedelmi forgalomba nem kerül, digitális változata szabadon másolható, terjeszthető, egyes részletei – megfelelően hivatkozva – külön engedély nélkül is közölhetők. Minden, a botanika iránt érdeklődő olvasónak javasoljuk, hogy keressen számára helyet a virtuális könyvespolcán.

ISBN 978-963-312-436-9
9 789633 124369

ELTE EÖTVÖS KIADÓ
Az ELTE hivatalos könyvkiadója