Szakdolgozat

Szabó Gábor István
biológia- és egészségtan-tanár – kémiatanár
osztatlan tanári mesterszak

EÖTVÖS LORÁND TUDOMÁNYEGYETEM
TERMÉSZETTUDOMÁNYI KAR

Szakdolgozat

A virágzatok korszerű terminológiája és osztályozása

A virágzatok hazai koncepciójának elavultsága és megújításának szükségessége

TÉMAVEZETŐ:
Dr. Podani János
egyetemi tanár
Növényrendszertani, Ökológiai és Elméleti Biológiai Tanszék

KÉSZÍTETTE:
Szabó Gábor István
biológia- és egészségtan-tanár – kémiatanár osztatlan tanári mesterszak

2022

Eredetiségi nyilatkozat

Alulírott **SZABÓ GÁBOR ISTVÁN** (Neptun-kód: **ASU1JP**) ezennel kijelentem és aláírásommal megerősítem, hogy az ELTE **biológia/egészségtan – kémia** osztatlan tanári mesterszakján írt jelen diplomamunkám saját szellemi termékem, melyet korábban más szakon még nem nyújtottam be szakdolgozatként, és amelybe mások munkáját (könyv, tanulmány, kézirat, internetes forrás, személyes közlés stb.) idézőjel és pontos hivatkozások nélkül nem építettem be.

Budapest, 2022. november 27.

Szabó Gábor István

a hallgató aláírása

Tartalom

BEVEZETÉS 7

1. A VIRÁGZATMORFOLÓGIA TÖRTÉNETÉNEK MÉRFÖLDKÖVEI 11
1.1. Linné: az *inflorescentia* fogalmának születése 12
1.2. Link, Roeper, de Candolle: az első virágzatosztályozások 16
1.3. Schimper, Braun, Bravais fivérek: a bog fogalmának kiterjesztése 20
1.4. Wydler: az elágazási mintázatok hármas felosztása 22
1.5. Hofmeister, Sachs, Eichler: kísérletek a szintézisre 25
1.6. Čelakovský: a reform sürgetése 30
1.7. Összefoglalás 33

2. A VIRÁGZATOKRÓL ALKOTOTT MODERN KONCEPCIÓ 37
2.1. Wilhelm Troll és a tipologikus morfológia 38
2.2. A virágzatok tipológiája 41
2.2.1. *A virágzat fogalmának helyes értelmezése* 41
2.2.2. *A virágzó növény általános szerkezete* 43
2.2.3. *Politelikus és monotelikus virágzatok* 45
2.2.4. *A fürtös–bogas felosztás problematikája* 49
2.3. A virágzatok Troll-féle terminológiája és osztályozása 53
2.3.1. *Az elágazási mintázatok* 53
2.3.2. *A tengelyek relatív hosszúsága* 56
2.3.3. *Az elágazási mintázatok ismétlődése* 57
2.3.4. *Egyéb szempontok* 59
2.3.5. *Összefoglalás* 62
2.4. A trolli virágzatmorfológia kritikája 65
2.5. Összefoglalás 70

3. A VIRÁGZATMORFOLÓGIA HAZAI HELYZETE 73
3.1. A virágzatmorfológia hazai alakulása 73
3.1.1. *Diószegi–Fazekastól Filarszkyig* 73
3.1.2. *Almádi: kísérlet a Troll-féle koncepció átvételére* 79
3.2. A virágzatokra vonatkozó hazai irodalom tematikus kritikája 82
3.2.1. *A régi koncepció belső ellentmondása: egyszerű és összetett bogas virágzatok* 82
3.2.2. *A bogak körüli további problémák* 84
3.2.3. *A buga és a tirzusz fogalma* 87
3.2.4. *Egyéb problematikus pontok* 89
3.3. Összegzés: javaslatok a virágzatok korszerű kezelésére 93
3.4. A virágzatok témája a közoktatásban 96

IRODALOM 109

ÁBRÁK ÉS TÁBLÁZATOK JEGYZÉKE 121

REZÜMÉ 123

KULCSFOGALMAK 125

FÜGGELÉK 127

A) Kiegészítés a 2.4. részhez 127

A_1) *A Troll-lal szembeni korai, morfológiai kritikák* 127

A_2) *Fejlődésgenetikai szempontok* 129

B) Kiegészítés a 2. fejezethez: a virágzatok evolúciója 131

B_1) *Korai elméletek: Parkin, Pilger, Zimmermann* 132

B_2) *Troll hatása: Maresquelle és Sell* 135

B_3) *Ökológiai megközelítés: Stebbins, Prusinkiewicz* 138

B_4) *Néhány újabb eredmény* 142

Bevezetés

„Es ist ja durch das Herkommen geheiligt, den Blüthenstand oberflächlich zu behandeln."[1]

ROEPER 1849, 437.

A növénymorfológia (növényalaktan) a növényi test makroszkopikus leírásával és értelmezésével foglalkozó tudomány. Mivel a hajtásos növények – különösen pedig a zárvatermők – megjelenési formái rendkívül sokfélék, a morfológia terjedelmes fogalomrendszert dolgozott ki e diverzitás leírására. Ezekre a fogalmakra számos botanikai tudományág – így többek között a növényanatómia, az élettan, a rendszertan, a filogenetika és az ökológia – alapoz, ezért fontos, hogy pontosan definiáltak és következetesen használtak legyenek; ugyanakkor éppily fontos, hogy a valóságot, azaz a növényi test szerveződésének törvényszerűségeit minél hitelesebben és természetesebben írják le. E kritériumnak pedig úgy felelhetnek meg a morfológiai szakkifejezések, ha a változatos növényi formákat nem egymástól elszigetelten kezeljük, hanem tekintettel vagyunk arra, hogy azok evolúciós folyamatok eredményeként alakultak ki, azaz fejlődéstörténeti kapcsolat van közöttük, és így jogosan összehasonlíthatók egymással (az összehasonlítás természetesen nem történhet akárhogy: figyelembe kell venni, hogy a növényi test mely részei feleltethetők meg egymásnak mint homológ struktúrák).

A növénymorfológia azonban régi tudomány: fogalomkészletének máig meghatározó alapjai több mint száz évvel Darwin evolúcióelméletének megszületése előtt, főként Linné nyomán, a XVIII. században alakultak ki; így érthető, hogy a növényalaktan eredendően nem törekedett természetes, azaz a sokféle forma evolúciós szempontú összehasonlításán alapuló terminológia kidolgozására.

A zárvatermők virágzatainak leírása a növénymorfológia gazdag fogalomkészlettel rendelkező, önálló területét képezi. Ennek szakkifejezései is nagyrészt a XVIII. században alakultak ki, és máig meghatározók. A XIX. században aztán – főként a német morfológusok munkássága révén – a virágzatok terminológiája újabb kifejezésekkel gazdagodott, illetve a régebbieket is többször újraértelmezték, azonban nagyrészt ezek is mellőzték a filo-

[1] „Immár a hagyomány szentesítette, hogy a virágzattal felületesen foglalkozzunk."

genetikai és komparatív szempontokat, így csak terjedelmesebbé, és gyakran zavarosabbá, homályosabbá tették a virágzatok terminológiáját. Lényegében máig ez zavarosság és homály honol a virágzatmorfológiában, annak ellenére, hogy a XX. század második felében két német növénymorfológus, Wilhelm Troll és tanítványa, Focko Weberling egy rendkívül következetes és logikus virágzatmorfológiát dolgozott ki: a zárvatermők valamennyi családját bevonva a kutatásukba, mintegy húszezer faj virágzatát tanulmányozták szigorú komparatív módszerekkel. Mivel fő műveik német nyelven jelentek meg, a virágzatok általuk képviselt új koncepciója nem került át maradéktalanul a nemzetközi szakirodalomba. Ma már Troll és Weberling neve szinte megkerülhetetlen bármilyen, virágzatokkal kapcsolatos kutatásban, azonban a különböző növénytani tudományokban – így például a rendszertanban – egyáltalán nem vagy nem következetesen használják a virágzatokra vonatkozó korszerű terminológiát.

Ez a hiányosság még kifejezettebben észlelhető a magyar nyelvű növénytani irodalomban. Hazánkban elsőként FILARSZKY Nándor 1911-ben kiadott *Növénymorphologia* című egyetemi tankönyvében jelent meg igazán részletes leírás és alaposan kidolgozott terminológia a virágzatokról, elsősorban a kor német szakirodalma alapján. Gyakorlatilag máig ennek elavult koncepciója határozza meg a hazai botanikai tan- és kézikönyveket. Újabban ugyan a hazai irodalomban is fel-feltűnnek a Troll–Weberling-féle virágzatmorfológia egyes elemei, azonban jellemzően hiányosan, félreértelmezve, következetlenül és – ami a legnagyobb probléma – a régi koncepcióval és terminológiával ellentmondásosan keveredve. A magyarországi növénymorfológiának erre az elmaradottságára eddig egyedül csak Almádi László botanikus, a keszthelyi Georgikon növénytani tanszékének professzora hívta fel a figyelmet néhány rövid tanulmányban, könyvkritikában és tankönyvrészletben, ugyanakkor terjedelmesebb, a koncepcionális félresiklások nemzetközi és hazai történeti hátterét is bemutató, a Troll–Weberling-féle virágzatmorfológia gazdag részleteit kibontó és egyben alaposabb reformjavaslattal is előálló írás mindeddig nem jelent meg. Dolgozatom célja tulajdonképpen e hiány pótlása.

A szakdolgozatot három fejezetre osztottam. Hogy megérthessük a virágzatokkal kapcsolatos, jelenleg is uralkodó terminológiai zavart, *elsőként* áttekintjük a virágzatmorfológia történetét különös hangsúlyt fektetve a legtöbb problémát okozó fogalmak – így a bog *(cyma)*, a buga *(panicula)* és a tirzusz *(thyrsus)* – alakulásának vizsgálatára. *A második fejezetben* a Troll–Weberling-féle virágzatmorfológia részletes bemutatása következik: megismerjük a virágzatok helyes értelmezését és összehasonlítását lehetővé tevő tipológiai koncepciót, a fürtös és bogas virágzatok mint főtípusok egymással való szembeállításának

problematikáját és a virágzatok ezeken alapuló helyes és korszerű osztályozását. Ehhez a fejezethez tartozik – függelékbe helyezve – a virágzatok evolúciójáról alkotott jelenlegi elképzelések bemutatása, hisz ezek szorosan összefüggnek a Troll–Weberling-féle virágzatmorfológiával. Ezt követően *a harmadik fejezetben* figyelmünket a virágzatmorfológia hazai helyzetére irányítjuk: ennek keretében – a mi nézőpontunkból legfontosabb szervezet- és rendszertani tan- és kézikönyveket, botanikai szótárakat és növényhatározókat felhasználva – áttekintjük, hazánkban hogyan alakult a virágzatokról alkotott koncepció, és feltárjuk annak jelenlegi elmaradottságát, hiányosságait. E rész végén összefoglalom, milyen reformokat javaslok a hazai virágzatmorfológiai terminológia és osztályozás korszerűsítésére. Végül – tanárszakon írott szakdolgozatok kötelező részeként – kitérek arra, hogy miként emelhető be a virágzatmorfológia témája a közoktatásba.

1. FEJEZET

A virágzatmorfológia történetének mérföldkövei

„Maximi autem momenti esse in plantarum vita distributionem florum, et optimos characteres eandem nobis offere a modo allatis exemplis videri jamquidem potest, adhuc magis tamen probabitur inflorescentiarum variarum descriptione. Inflorescentiam autem eam vocamus caulium vel ramorum (axium) partem, quae nullos alios profert axes (ramos) ac florigeros."[2]

ROEPER 1826, 441.

A virágzatok terminológiájában és osztályozásában máig uralkodó zűrzavar okait akkor tárhatjuk fel igazán mélyen, ha főbb vonalaiban végigkövetjük e diszciplína történeti alakulását. Az áttekinthetőség kedvéért korszakokra osztjuk a virágzatmorfológia történetét: minden korszak kisebb-nagyobb koncepcionális újdonságot jelent a virágzatok kutatásában és szerkezetük értelmezésében. Az egyes korszakokat azoknak a szerzőknek a nevével fémjelezzük, akik révén az újabb és újabb elméleti előrehaladás történt. Már előre hangsúlyozni kell, hogy ez az „előrehaladás" olykor valójában csak újdonság volt, és nem hozott valódi fejlődést, hanem hamis útra terelte a virágzatokról való gondolkodást, és ezzel együtt terminológiájukat és osztályozásukat. Mivel a virágzatmorfológiában kezdettől fogva a bog (*cyma*), a buga (*panicula*) és a tirzusz (*thyrsus*) nem pontosan definiált fogalmai okozták a legtöbb zavart, különösen nagy hangsúlyt fektetünk e terminusok változásainak feltárására. E fejezet megírásában erősen támaszkodtam RICKETT 1944-ben írt *The Classification of Inflorescences* (A virágzatok osztályozása) című hosszú tanulmányára, amely máig a legalaposabb áttekintés a virágzatmorfológia történetéről, illetve VELENOVSKÝ (1905) növénymorfológiai kézikönyvének virágzatokról szóló fejezetére, amely számos szerző virágzatosztályozását hasonlítja össze.

[2] „Az eddig felhozott példákból már jól látszik, hogy a növények életében a virágok felosztásának van legnagyobb jelentősége, és a legjobb jellemzőket ez adja számunkra, de még inkább bebizonyosodik ez a különböző virágzatok leírása során. Virágzatnak hívjuk a száraknak vagy ágaknak azt a részét, amely virágtermő ágon kívül mást nem hajt." (Idézi WEBERLING 1989, 201.)

1.1. Linné: az *inflorescentia* fogalmának születése

A virágzatot mint a növényi test jellegzetes, a vegetatív hajtástól elkülönült részét már korán, a Linné előtti botanikusok is megfigyelték (KUSNETZOVA 1988). A növénytan atyja, a görög Theophrasztosz ugyan nem foglalkozott a növényi test szisztematikus leírásával, így alaktani terminológiát sem dolgozott ki, műveiből mégis kitűnik, hogy számos alapvető morfológiai megfigyelést tett, amelyekkel messze megelőzte korát. A virágzatokkal kapcsolatban is több fontos felfedezése volt, és olyan jelenségeket írt le, amelyek aztán évszázadokra feledésbe merültek. Felismerte például, hogy az *Asteraceae* fészkei és a *Poaceae* kalászai nem elemi virágok, hanem számos virágból álló képződmények; megkülönböztette a növények kétféle – ma mono- és szimpodiálisnak nevezett – növekedési formáját, és ehhez kapcsolódóan megfigyelte, hogy virágokat hordozó szárrész csúcsa olykor maga is virágot bont, máskor nem végződik virágban. Leírta tehát – mai terminusokat használva – a determinált és indeterminált virágzatokat (MORTON 1981).[3] Bármennyire is figyelemre méltóak Theophrasztosz virágzatokkal kapcsolatos felismerései, a mélyebb morfológiai természetüket nem ismerte fel: a virágzat mint fogalom nem jelenik meg nála.

A középkort követően, a XVI–XVII. században ismét fejlődésnek indult botanika, amely ekkor elsősorban a herbáriumirodalom felvirágzását jelentette, de fokozatosan a növényi test szerveződése is az érdeklődés tárgyává vált. Theophrasztosz és Andrea Cesalpino, a híres itáliai botanikus munkáitól ihletve a német matematikus és filozófus, Jung 1653-ban *Opuscula botanico-physica* (Kis mű a növényi természetről) címmel jelentetett meg könyvet kifejezetten a növények szervezetéről; elsőként ebben tűnik fel a virágzatok szisztematikus felsorolása – anékül azonban, hogy a virágzat fogalmát használta volna. Jungnál a szár egyik típusa a *caulis determinatus* („determinált szár"), amely *fastigiis stipitis flores & semina producit, ideoque vel in capitulum, vel in spicam, sive thyrsum, vel paniculam, vel umbellam, vel corymbum terminatur*, azaz „csúcstájékán virágok és magvak csoportját hozza létre, így fészekben, füzérben – más néven tirzuszban –, bugában, ernyőben, sátorban végződik" (JUNG 1653, 19). E felsorolást követi az egyes típusok jellemzése rövid definíciókkal és példafajokkal. Különösen érdekes a tirzusz és buga meghatározása.

[3] Theophrasztoszt a magyar növénytani szakirodalom leginkább növényosztályozása kapcsán szokta emlegetni, és nem hangsúlyozza kellőképpen zsenialitását, amellyel a botanika egyéb területein is lenyűgöző megfigyeléseket tett. Nem véletlenül fogalmaz róla ekképp KÁDÁR (1984): „az Arisztotelész utáni ókori tudomány legszélesebb horizontú, legeredetibb gondolkodású képviselője".

Jung az előbbit egyszerűen a füzér szinonimájaként használja, az utóbbit pedig mint *spica laxe diffusa* („lazán szétterülő füzér”) írja le.[4]

A virágzatokkal való tudományos igényű foglalkozás ténylegesen Linné munkásságával kezdődik, még akkor is, ha az általa használt fogalmak nem előzmény nélküliek. Linné érdeme, hogy az elmúlt korok számos botanikai kifejezését rendszerezetten összegyűjtötte, definiálta, és létrehozott egy nemzetközileg is elfogadott terminológiát; tehát nem pusztán az élőlények rendszerezésében alkotott kiemelkedőt: a növénytani terminusok közötti rendszerező munkája éppily jelentős.

LINNÉ terminológiai műve az először 1751-ben megjelenő *Philosophia botanica* (Növénytani filozófia) volt. Ebben a növényi testet három részre osztja: *radix* (gyökér), *herba* (lényegében a vegetatív hajtás) és *fructificatio* (szaporítószervek). Azok a fogalmak, amelyeket ma a virágzatokra használunk, Linnénél nem a *fructificatió*hoz, hanem a *herbá*hoz kapcsolódóan kerülnek kifejtésre. Különösen érdekes ez annak fényében, hogy napjainkban minden növényszervezettani mű – tegyük hozzá, helyesen – a virágzatokat a virághoz kapcsolódóan, a generatív hajtásrendszer részeként tárgyalja. Világosan látszik azonban, hogy Linné szemlélete egészen más volt: számára a virágzatok nem önálló entitások a növényi testen, hanem a vegetatív hajtásrendszer speciálisan elágazó folytatásai.

Linné a *herbá*t négy részre osztja: *truncus* (szár), *folia* (lomblevelek), *fulcra* (támasztólevelek) és *hybernaculum* (hagymák és rügyek). A *truncus*nak az a része, amely a leveleket hordozza, a *caulis* (tulajdonképpeni szár), folytatása pedig a *pedunculus*, amely definícója szerint *truncus partialis, elevans fructificationem, nec folia* („a szár része, a szaporítószervek hordozója, lomblevelek nélkül”). Linné a *pedunculus* különböző típusait helyzetük (*radicalis, axillaris, terminalis* stb.) és virághordozási módjuk (*modo, quo flores gerit, et connectic summitate*) szerint rendszerezi. A mi szempontunkból az utóbbinak van jelentősége, mert lényegében itt találjuk a virágzatok formáinak felsorolását és definícióját példafajokkal az alábbiak szerint (LINNÉ 1751, 39–41; **1. ábra**):

– *fasciculus*: szorosan, párhuzamosan rendeződő virágok alkotta köteg (például *Dianthus barbatus*); a magyar terminológiában csomóvirágzat néven szerepel;
– *capitulum*: virágai tömötten állnak gömbszerű formában (például *Gomphrena*); magyarul fejecskevirágzatként ismeretes;

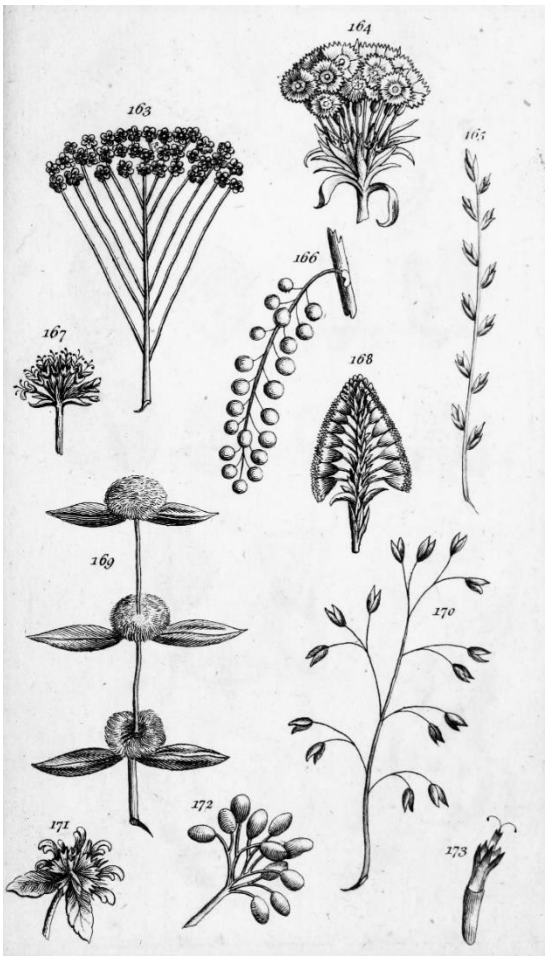
[4] A virágzat koncepciójának történeti alakulására jellemzően csak Linnétől kezdve reflektálnak a különböző szerzők – még RICKETT (1944) is –, legfeljebb csak halovány utalásokat tesznek a korábbi fejleményekre. Így a virágzatok megismerésének „pre-linnéi” történetének alaposabb feltárása és elemzése további kutatásokat igényel.

– *spica:* a szesszilis virágok egy el nem ágazó, közös tengelyen ülnek egy vagy két sorban (ennél példát nem találunk); magyar neve füzér, de Linné az egyszerű fürtöt is ide érti;
– *corymbus:* olyan fürt, amelynél a virágkocsányok úgy aránylanak egymáshoz, hogy a virágok egy magasságba kerülnek (például *Spiraea, Ledum, Siliquosae*[5]); megfelel az egyszerű sátorvirágzatnak;
– *panicula:* rendezetlenül álló, különböző mértékben elágazó tengelyekből áll (példát nem találunk); magyarul leggyakrabban ezt hívjuk bugavirágzatnak;
– *thyrsus:* olyan buga, amelyben a virágok viszonylag szorosan állnak, és alakja tojásszerű (azaz alapja felé egyre szélesedik; például *Syringa, Petasites*); a magyar terminológiában nincs rá önálló szó;
– *racemus:* főtengelye rövid oldalágakat hordoz (például *Vitis, Ribes*); magyarul az egyszerű fürtöt hívjuk így, de Linné a lecsüngő, akár többszörösen elágazó fürtöt is ide érti (hisz például a *Vitis* virágzata összetett fürt);
– *verticillus:* a virágok egymás alatt, gyűrűszerű csoportokat alkotnak a tengelyen (példát nem találunk); a *Lamiaceae* álörvös füzéreire használjuk az elnevezést.

E lista több pontján nem világos, mi alapján vannak elválasztva egymástól az egyes típusok (például a *fasciculus* és a *capitulum* lényege is a szoros elrendeződésben van; a *panicula, thyrsus* és *racemus* között sincs egyértelmű különbség). Linné definíciói tehát inkább intuitív leírások, semmint egzakt, egyértelmű meghatározások, ami már a kezdet kezdetén determinálta a virágzatokkal kapcsolatos, máig ható fogalmi zűrzavart.

Meglepő még, hogy a listából hiányzik két jól ismert terminus: az *umbella* (ernyő) és a *cyma* (bog). Felettébb érdekes – és a zavarosságot fokozza –, hogy ezeket Linné a *fructificatio* részeként tárgyalja néhány oldallal később, és a *receptaculum* típusaiként mutatja be. Az *umbella* és *cyma* Linné szerint szoros kapcsolatban lévő struktúrák: közös bennük, hogy az elsődleges elágazásaik egy pontból indulnak; a különbség közöttük, hogy míg az ernyő másodlagos elágazásai is egy pontból erednek, addig a bog esetén ezek szórtan ágaznak ki az oldaltengelyekről (Linné példája a *Cornus sanguinea*). Míg az ernyő definíciója lényegében megfelel a mainak, a bog koncepciója gyökeresen átalakuláson ment át az évszázadok alatt. Az ernyő és a bog mellett itt szerepel a *spadix* mint a pálmák jellegzetes *receptaculum*-formája; ez a magyar szóhasználatban a torzsavirágzat.

[5] Linné növényrendszerében a *Siliquosae* rend („becősök") a XV. osztályban, a *Tetradynamia* (négyfőporzósok) csoportjában található, amely lényegében a keresztesvirágúakat foglalja magában. Ezeknél valóban gyakori virágzattípus az egyszerű sátor.



1. ábra. Linné virágzatábrázolásai ROSE (1775, X. tábla) művéből: **163** *corymbus* (sátor); **164** *fasciculus* (csomó); **165** *spica* (füzér); **166** *racemus* (fürt); **167** *flos aggregatus* (virágaggregátum, *Scobiosa*); **168** *thyrsus* (tirzusz); **169** *verticillus*; **170** *panicula* (buga); **171** *capitulum* (fejecske); **172** *cyma* (bog, bogernyő); **173** virág egy fészekvirágzatból.

Nincs pontos magyarázat arra, hogy Linné miért tárgyalja két külön fejezetben – a *pedunculus*hoz, illetve *receptaculum*hoz kapcsolódóan – azokat a struktúrákat, amelyekben láthatóan közös, hogy mind virágokat hordozó elágazásrendszerek. Az indok az lehet, hogy valóban eltérő értékű – mai szóhasználattal: analóg – szerkezetnek tekintette a külön tárgyalt formákat.[6]

A virágzatok ma használatos tudományos elnevezését, az *inflorescentiá*t – amelyből az angol *inflorescence* és a német *Infloreszenze* is származik – az eddigiekben nem használta Linné. E fogalom csak a *Philosophia botanica* hatodik, *Characteres* című fejezetében kerül elő, amelyben Linné már nem a növényi test struktúráival, hanem jelenségeivel foglalkozik, mint például a *placentatio* (Linnénél ez a sziklevelek csíranövényeken való elhelyezkedését jelenti), a *gemmatio* (a rügyek elhelyezkedése), a *foliatio* (a levelek elhelyez-

[6] Tovább bonyolítja a helyzetet, hogy Linné később, a virág leírásakor (76–77) megkülönböztet *simplex* (egyszerű) és *aggregatus* (aggregált) virágokat; az utóbbiak hétfélék lehetnek: *umbellatus* (ernyős), *cymosus* (bogas), *compositus* (fészkes), *aggregatus*, *amantaceus* (barkaszerű), *glumosus* (gomolyszerű) és *spadiceus* (torzsaszerű). Habár ezeket ma mind virágzatoknak tekintjük, kompakt, virágszerű (pszeudantikus) megjelenésük miatt Linné a virágok közé helyezi őket.

kedése) és a *lactescentia* (a növényi tejnedv színe). A jelenségek közül utolsóként szerepel az *inflorescentia* (112), amely a leírás szerint *modus, quo flores pedunculo plantae annectuntur, quem Modum Florendi dixere antecessores* („a mód, amellyel a virágok növény pedunculusához kapcsolódnak, és amit a régiek virágzás módjának neveztek"). Linnénél az *inflorescentia* valódi jelentése nem igazán „virágzat", hanem inkább „virágzás", azaz nem a növényi test strukturális egységét érti alatta, hanem a virágzás módját (vö. KUSNETZOVA 1988).

1.2. Link, Roeper, de Candolle: az első virágzatosztályozások

A *Philosophia botanica* – Linné sok más művével együtt – nagy nemzetközi sikert aratott. Rövidesen megjelentek angol, francia és német fordításai és átdolgozásai. Utóbbiak szinte mindig módosították a virágzatok csoportosítását, bizonyítván, hogy a kor botanikusai is ellentmondásosnak érezték Linné leírásait. Így például német GISEKE (1787) az ernyőt és a bogat is a többi virágzathoz sorolta (és nem a *receptaculum*hoz, mint Linné).

A virágzatok kutatásában az igazi fordulatot azonban nem a Linné-féle hiátusok toldásafoldása hozta magával, hanem a német nyelvterületen kibontakozó, teljesen új szemléletű botanikai gondolkodás. Ennek szellemi hátterét a német idealizmus filozófiája, közvetlen alapját pedig a nagy német költő, GOETHE (1790) növénytani írásai, elsősorban a *Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären* (Kísérlet a növények átalakulásának magyarázatára) adta.

A német idealizmus Platón filozófiájából ered, ezért úgy véli, hogy a természet minden egyedi létezője egy *idea* evilági megvalósulása (KECSKÉS 1981). Ebből származik Goethe botanikai metamorfózis-tana, amely abból indul ki, hogy a „növény" nem pusztán fogalom, hanem idea; ezt az „ideális", archetipikus növényt *Urpflanzé*nak („ősnövény") nevezi. Minden növény a szellemi természetű *Urpflanze* egyedi megvalósulása az empirikus világban. E felismerésre a növényi lét kettőssége vezette, amely egyszerre szinte végtelenül sokféle, ugyanakkor egységes. A növényi sokféleség mögött meghúzódik egy közös alapszerkezet, amelyből levezethető bármely növényi forma, legyen az látszólag bármennyire is eltérő attól az alapszerkezettől, amelyet az *Urpflanze* hordoz (CLAßEN-BOCKHOFF 2001). Goethe szerint az *Urpflanze* egyszerű felépítésű: gyökér, szár és levél alkotja. Minden egyéb növényi szerv ezekből vezethető le; így például a virág részei végső soron mind átalakult levelek.[7]

[7] Goethe így fogalmaz a levél központi jelentőségével kapcsolatban: „Minden levél, és ez az egyszerűség lehetővé teszi a legnagyobb sokféleséget." (Idézi CLASSßEN-BOCKHOFF 2001, 1155.)

Az idealizmusból táplálkozó Goethe-féle „növényfilozófiának” – annak ellenére, hogy tudományos értéke csekély – két fontos hatása volt a német botanika fejlődésére, amely a virágzatmorfológia történeti alakulása szempontjából is jelentős:

(1) A növénymorfológia német nyelvterületen kilép az *ancilla systematicae* („a rendszertan szolgálóleánya”) szerepéből, és önálló diszciplínává fejlődik. Itt a morfológiai kutatásokat nem pusztán az motiválta, hogy a szisztematikában felhasználható eredményekhez jussanak, hanem a növényi test szerkezetének törvényszerűségeit és logikáját kívánták minél mélyebben feltárni.

(2) Goethe a növényi sokféleség mögött meghúzódó egységet kereste, ellentétbe állítva magát Linnével, aki a sokféleség leírója volt.[8] Linné *Philosophia botanicá*ja ugyan alaposan és rendszerezetten gyűjti össze a morfológiai fogalmakat, a közöttük lévő kapcsolatokkal egyáltalán nem foglalkozik. Ellenben a német növénymorfológia kezdettől fogva a változatos növényi formák közötti egységet kereste azok összehasonlítása révén.

Nem véletlen tehát, hogy német nyelvterületen született meg az igény arra, hogy a változatos virágzati formák között valamilyen egységet találjanak, és ezek alapján osztályozzák őket. Ezt elsőként LINK tette meg az 1798-ban megjelent *Philosophiae botanicae novae prodromus* (Bevezetés az új növénytani filozófiába) című művében. Ebben a virágzatokat egységesen *inflorescentia* névvel illeti, és már nem a virágzás módjaként definiálja azokat, mint Linné, hanem elágazásrendszerként (*complexum pedunculorum*). A virágzatok osztályozásánál mégsem az elágazási mintázatok szabályszerűségeit, hanem az efflorácio (virágnyílás) rendjét vette alapul. Eszerint a virágzatoknak két alapformája van: az *inflorescentia centriflora* és *basiflora*. Az előbbieknél a csúcstájékon vagy – egy magasságban lévő virágok esetén – a középen lévő virág nyílik először (az ilyet ma bazipetális efflorácionak hívjuk), az utóbbiaknál a bazális vagy szélső virágok bontanak először szirmot (ezt akropetális efflorácionak nevezzük). Link felosztását ebben a formában később egyetlen szerző sem használta, aminek egyik oka, hogy az *inflorescentia centriflora* alkategóriái meglehetősen bonyolult rendszert alkotnak (*subcentrica, centralis, subeccenctrica, eccentralis* típusok). Erre azért volt szükség, mert az centriflorális virágzatok esetében valóban komplikált lehet a virágnyílási sorrend: az apikális (centrális) virág kifeslését nem feltétlen a közvetlen szomszédságában lévők követik; ezeket az eltéréseket igyekezett leírni Link a négy alkategóriával.

[8] Goethe így ír a Linné és közte lévő lényegi különbségről: „Azt, amit ő [ti. Linné] erővel próbált szétválasztani, lényem legbensőbb szükségletéből adódóan egyesítenem kellett” (idézi STEINER 2005, 65).

Link volt a Linné utáni első botanikus, aki a virágzatokon átfogó megfigyeléseket tett, és ennek eredményeként a virágnyílási sorrendet találta olyan tulajdonságnak, amely alkalmas a virágzatok összehasonlítására. A virágnyílási sorrend önmagában ugyan – ma már tudjuk – nem elégséges szempont ahhoz, hogy egy komparatív módszer alapját jelentse[9], segítségével Link mégis fontos következtetésekre jutott: „Abban különbözik az ernyő a bogtól, hogy míg az előbbiben […] a legkülső vagy legalsó virág nyílik először, addig az utóbbiban […] a központi virág hajt ki két oldalvirága között" (LINK 1812, 175). Bebizonyította tehát, hogy a bog és az ernyő – hasonló megjelenésük ellenére – nem rokon struktúrák; a *cyma* az *inflorescentia centriflora*, míg az *umbella* az *inflorescentia basiflora* csoportba került. Ezzel együtt a Linné bog-fogalma is pontosabbá vált: Link álernyőnek *(Afterdolde)* nevezi, amely akropetális efflorációja alapján megkülönböztethető a valódi ernyőtől.

Link virágzatosztályozásából indult ki ROEPER (1826) *Observationes aliquot in florum inflorescentiarumque naturam* (Néhány megfigyelés a virágok és virágzatok természetéről) című művében, azonban módosította azt. A Link-féle centriflorális virágzatokban közös, hogy a virágzat főtengelye terminális virágban végződik; ez az, ami elsőként nyílik. Ezt a típust Roeper determinált virágzatnak (*inflorescentia determinata*) nevezi. A baziflorális virágzatok ezzel szemben nem viselnek terminális virágot, így főtengelyük elvileg korlátlan növekedésű; ezek indeterminált virágzatok (*inflorescentia indeterminata*). Habár úgy tűnhet, Link és Roeper virágzatosztályozása között pusztán formális a különbség, ennél többről van szó: a terminális virág megléte vagy hiánya a virágzatok sokkal egyértelműbb besorolását teszi lehetővé, továbbá a centriflorális–baziflorális és a determinált–indeterminált fogalompár nem mindig fednek át: ismertek ugyanis olyan determinált virágzatok, amelyek bazipetális virágnyílásúak.

Roeper a determinált virágzatokhoz sorolta a *glomerulus*t (gomolyvirágzat), a *cymá*t (bog) és a *fasciculus*t (csomóvirágzat). A bognak új, pontosabb definíciót adott: olyan determinált virágzat, amely biradiálisan (például *Caryophyllaceae, Valerianaceae, Erythraea*) vagy egy pontból indulva multiradiálisan (például *Cornus, Viburnum, Euphorbia*) ágazik el. Egyfajta biradiális bognak tekintette a *fasciculus*t is, amelyek ágai rendkívül rövidek. Ebben a felosztásban felismerhetjük a bogas virágzatok későbbi két csoportját, a kettős- és többesbogat. Az egyesbogak Roeper rendszeréből még hiányoztak, mert azok szimpodiális természete nem volt ismert (egyszerű fürtvirágzatokként értelmezték őket).

[9] A virágnyílás sorrendjét a környezet tényezők (például a fény- és hőviszonyok) is befolyásolhatják.

Az indeterminált virágzatoknak kilenc típusát találjuk Roepernél: *spica, amentum, spadix, racemus, corymbus, umbella, capitulum, panicula* és *thyrsus*. Ezek definíciója lényegében megegyezik azzal, ami ma is használatos. A *paniculá*t és a *thyrsus*t egyaránt összetett fürtként írja le, de míg az előbbinél a laterális tengelyek hosszúak, addig az utóbbinál rövidek.

A franciák sokáig gyanakodva tekintettek az „új német botanikára", és a morfológiában a linnéi hagyományhoz ragaszkodtak. A XIX. század első felének legnagyobb francia botanikusa, DE CANDOLLE azonban meglátta a német növénymorfológiában rejlő progressziót, és 1827-ben megjelenő növényszervezettani műve, az *Organographie végétale* (Növényi szervtan) már ennek szellemében íródott. A virágzatokat Link és Roeper alapján terjedelmesen tekinti át kiegészítve saját megfigyeléseivel.

DE CANDOLLE (1827) alkalmazza Roeper buga- és bog-definícóját, ugyanakkor leírja, hogy a bi- és multiradiális bog mellett létezik egy „unilaterális" típusú is, ahol mindegyik virágzati tengely egyetlen újabbat fejleszt, és így egy látszólagos fürt jön létre, amelyen a virágok cikcakkosan helyezkednek el, és egyes esetekben az egész virágzat a skorpió potrohához hasonlóan bekunkorodik.[10] Ezt a sajátos szerkezetet a *Boraginaceae*-virágzatok kapcsán *cime scorpioïde* néven írta le (ma használatos elnevezése *cincinnus*), felfedezve ezzel az első egyesbogat (monocháziumot) és a szimpodiális növekedést[11].

Egy eddig gyakran előkerülő, de homályos terminus, a *thyrsus* (tirzusz) is de Candollenál kap határozott jelentést. Feltűnt neki ugyanis, hogy Roeper osztályozása nem alkalmazható egyértelműen minden virágzatra, mert vannak ún. kevert virágzatok (*inflorescences mixtes*), amelyekben determinált és indeterminált elemek keverednek. Ezt a *Lamiaceae*-virágzatokon figyelte meg, amelyek főtengelye indeterminált, a rajta lévő részvirágzatok viszont determináltak, konkrétan dichotomikus bogak. A tirzusz tehát olyan indeterminált főtengelyű virágzat, amelynek részvirágzatai bogak. De Candolle leírja, hogy a tirzusz bogaiból akár magános virágok is levezethetők, és így – a virágkocsányok hosszától függően – fürt- vagy füzérszerű tirzuszról (*thyrse racémiforme, thyrse spiciforme*) beszélhetünk. Ismeretes továbbá olyan tirzusz, amelynek indeterminált másodlagos tengelyein ülnek a bogak, és nem a főtengelyen; ezt összetettsége miatt bugaszerű tirzusznak *(thyrse paniculiforme)* nevezi.

---

[10] Nem törvényszerű, hogy egy forgóvirágzat vége bekunkorodik. Ez kifejezetten a *Boraginaceae* családra jellemző, ezért is szoktak boragoid virágzatról beszélni (vö. SCHUMMAN 1889, 53). Forgókat számos más kétszikűcsaládban is találunk (például *Caryophyllaceae, Saxifragaceae*).

[11] Habár de Candolle még sem a „monocházium", sem a „szimpodiális" kifejezést nem használja. Az előbbi EICHLER (1875), az utóbbi HOFMEISTER (1868) terminusa. A szimpodialitást a hajtás egyik általános növekedési típusaként sem ismeri fel.

Kissé mesterkélt módon de Candolle a tirzusszal a *corymbus*t állítja szembe mint a kevert virágzatok másik típusát. Ezen olyan virágzatot ért, amelynek főtengelye determinált, részvirágzatai viszont indeterminálták. Legfontosabb példaként az *Asteraceae* összetett virágzatait említi, ahol az elemi fészkek mint „indeterminált virágaggregátumok" determinálnak minden virágzati tengelyt.

1.3. Schimper, Braun, Bravais fivérek: a bog fogalmának kiterjesztése

A XIX. század második negyedében a német növénymorfológia érdeklődésének középpontjába a növényi test geometriai és szimmetriaviszonyai kerültek. Schimper és Braun a fillotaxis (levélállás) szabályszerűségeit tanulmányozva a virágzatokban található profillumok (előlevelek) helyzetével is foglalkozott.[12] Schrimper 1834-ben Stuttgartban tartott előadást megfigyeléseiről, amelyeket BRAUN (1835) dolgozott ki részletesen. Leírja, hogy a kétszikűek virágzataiban meglehetősen gyakori jelenség, hogy egy virágkocsányon két nódusz és két profillum található. A profillumok hónaljából aztán virágok erednek, melyik ismét két nóduszt és profillumot hordoznak, amelyekből megint csak virágok fejlődnek. Ezt a szerveződést bogként írja le, közelebbről *dichasium*nak nevezi, amely a kettősbog máig használt tudományos neve. Ismeretesek azonban olyan bogak, amelyeknél a virágkocsányok csak egyetlen profillumot hordoznak, így csak egyetlen újabb virág létrehozására képesek (ezeket magyarul egyesbogaknak nevezzük). Az így felépülő virágzatok geometriai viszonyai kétfélék lehetnek:

(1) Ha a profillumok és a hónaljukban fejlődő virágkocsányok jobb és bal oldalon váltakozva fejlőnek ki, és az így az egész virágzat felülnézetben cikcakkos mintázatú, forgóról beszélünk, amelyet Schimper *cicinus*nak nevez [mai neve WYDLER (1851) nyomán *cincinnus*]. Ez megfelel de Candolle szkorpioid bogjának (*cyma scorpioidea*).

(2) Ha a profillumok és a virágkocsányok egymáshoz képest úgy helyezkednek el, hogy a látszólagos főtengely körül hélixet alkotnak, a virágzat neve kunkor. Schimper e szerkezetre – amelyet lényegében ő maga fedezett fel – a *bostryx* terminust alkalmazta.

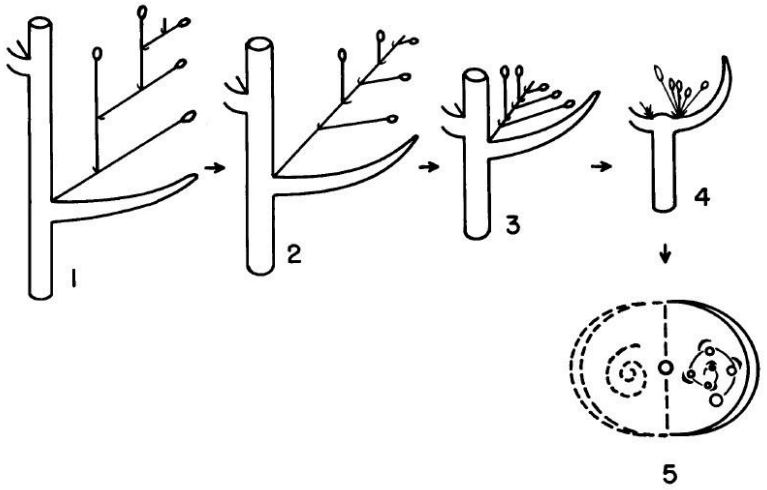
Nem csak német nyelvterületen foglalkoztak a fillotaxis kérdéseivel. Franciaországban L.-F. BRAVAIS és A. BRAVAIS érdeklődésének középpontjában a természet geometriája

[12] A dolgozatban gyakran használt fogalmak az *előlevél, murvalevél* stb., ezért itt egy rövid terminológiai tisztázásra van szükség. Minden olyan levelet – legyen az lomblevél vagy murvalevél –, amelynek hónaljából potanciálisan elágazás eredhet, *fillóm*ának (*phylloma*) nevezzük. Amennyiben egy fillóma hónaljából az oldalág ténylegesen kifejlődik, *ferofillum*nak (*pherophyllum*) vagy támasztólevélnek hívjuk. Az oldalágak első egy vagy két levele a *profillum* vagy előlevél. Ha a ferofillum hónaljából virág vagy virágzat – azaz reproduktív hajtás vagy hajtásrendszer – ered, akkor *bractea* vagy *murvalevél* névvel illetjük. Nem ritka jelenség, hogy egy virágzatban a murvalevelek hónaljából nem ered virág vagy virágzat. A virágzat szerkezetének helyes értelmezése szempontjából ezeknek a murvaleveleknek nagy jelentősége van.

állt.[13] 1837-ben jelent meg *Essai sur la disposition symétrique des inflorescences* (Esszé a virágzatok szimmetrikus elrendeződéséről) című nagy tanulmányuk. Több hasonló megfigyelésre jutottak, mint Schimper és Braun, de tőlük függetlenül. A *Hemerocallis* és az *Alstroemeria* virágzatának szerkezeti vizsgálata alapján megállapították, hogy a szkorpioid bog mellett létezik egy hozzá hasonló, de geometriájában eltérő típus, a helikoid bog (*helicoid cime*), amelynek lényege, hogy a virágkocsányok alkotta áltengelyen – ezt ők *pseudothallé*-nak nevezik – helikálisan rendeződnek az előlevelek. Ez megegyezik a Schimper–Braun-féle *bostryx* leírásával. A szkorpiod és helikoid bogat közös névvel illetik: unipár bog (*unipare cime*). Közös jellemzőjük, hogy a virágkocsányokon egyetlen előlevél található, amelynek hónaljából ered a következő virág. Az egyszikűek unipár bogai egyben uninodálisak is (*uninodale cime*), azaz mindig csak egyetlen nóduszuk van, amelyről az előlevél és a virág ered. A kétszikűek ellenben mindig binodális bogakat (*binodale cime*) fejlesztenek. Abban az esetben, ha mindkét nóduszon előlevél és virág fejlődik, bipár binodális bogról (*bipare binodale cime*) van szó; ez lényegében Schimper és Braun dicháziuma. Ha viszont csak az egyik nódusz fertilis, a bog unipár binodális (*unipare binodale cime*). A kétszikűek egyesbogai mind ilyen típusúak. Ezek alapján a Bravais fivérek állítják, hogy a kétszikűek egyesbogai valójában redukálódott kettősbogak, amelyekben csak az egyik nódusz fejleszt előlevelet és virágot. Ezt a megfigyelésüket az is igazolja, hogy a kétszikűek számos csoportjában (például *Caryophyllaceae, Hypericaceae, Saxifragaceae, Boraginaceae, Solanaceae*) kettős- és egyesbogak egyaránt jellemzőek, sokszor egy virágzaton belül mindkét típus előfordulhat. Utóbbi esetben ráadásul az jellemző, hogy egy virágzaton belül a kettősbogak mennek át egyesbogakba; ennek fordítottja nem fordul elő.

A Bravais fivérek megfigyeléseik alapján felvetették, hogy az uninodális bogak sokkal gyakoribbak lehetnek a zárvatermők körében, mint korábban vélték, hisz egyes forgók és a kunkorok is felvehetnek fürt- és füzérszerű formákat, így a múltban számos virágzatot tévesen indeterminált, bazipetális fürtként értelmezhettek; példaként a *Musa* virágzatát hozzák. Leírták továbbá, hogy az egyszikűek körében jellemző ernyőszerű virágzatok – példaként az *Amaryllis*t, *Allium*ot és *Narcissus*t említik – valójában olyan helikoid bogak, amelyeknél az elágazások közel egy pontból erednek **(2. ábra)**.

[13] Auguste Bravais elsősorban nem a növényi test, hanem a kristályok geometriája iránt érdeklődött; nem véletlen tehát, hogy neve elsősorban a fizikában, ásványtanban és krisztallográfiában ismert. Ő kezdte el kutatni a kristályok makroszkopikus formái és belső szerkezete közötti összefüggéseket, aminek eredményeként leírta a kristályok tizennégyféle elemi celláját (Bravais-cellák).



2. ábra. Az *Allium*-virágzat kunkoreredetű, ernyőszerű részvirágzatainak levezetése a BRAVAIS fivérek (1837) leírása alapján MANN (1959, 730) tanulmányából: **1** kunkor egy támasztólevél hónaljában; **2** a kunkorból szimpódium képződik, fürtszerű formát ölt; **3** a szimpódium internódiumai megrövidülnek; **4** ha a nóduszok egy pontba húzódnak, kialakul egy ernyőszerű forma; **5** az ernyőszerű kunkor helikális elrendeződése felülnézetben.

Tanulmányuk legmaradandóbb hatása azonban a bog fogalmának kiterjesztése minden determinált virágzatra. Ha ugyanis megkülönböztetünk uni- és binodális bogakat, beszélnünk kell multinodális bogakról (*cime multipare*) is, amelyeknek főtengelye egyrészt számos (kettőnél több) nóduszt találunk, és – mint minden bog – terminális virágban végződnek (330). Alakjuk gyakran *panicula* vagy *corymbus* alakját veszi fel. Náluk e két fogalom pusztán a virágzat alakját írja le: az előbbi kúpszerű, mert alapja felé haladva egyre gazdagabban ágazik el, míg az utóbbi virágai közel egy magasságban helyezkednek el. Számos példát is találunk a két típusra: „sátorozó boggal” bír többek között a *Cornus sanguinea, Viburnum, Sambucus, Crataegus, Tilia, Sedum* és *Spiraea*, „bugaszerű boggal” a *Polemonium, Melia, Syringa, Ligustrum* és *Cornus paniculata*.

Az angolszász botanikai szakirodalom a XIX. században átvette Bravais fivérek koncepcióját, és máig alig változott: bogasnak tekintenek minden determinált virágzatot függetlenül annak egyéb tulajdonságaitól. Ugyan több szerző német nyelvterületen is szinonimizálta a „determinált” és „bogas” jelzőket (FRANK 1883; ZIMMERMANN 1935, 1965), mások ezt problematikusnak érezvén újabb szempontokkal gazdagították a virágzatokról való gondolkodást.

1.4. Wydler: az elágazási mintázatok hármas felosztása

Wydler svájci német botanikus volt az első a növénytan történetében, akit valóban virágzatmorfológusnak nevezhető: érdeklődésének középpontjában a virágzatok szerkezete állt. Rengeteg kisebb-nagyobb tanulmányt írt ebben a témában, amelyek máig értékes források egy-egy zárvatermőcsoport virágzati jellemzőinek tanulmányozásához. Munkáiban rendszeresen kifejezte elégedetlenségét a virágzatok kutatásának felületessége és hiányosságai

miatt. Nagyra becsülte Schimper, Braun és a Bravais fivérek munkásságát, és sajnálatosnak tartotta, hogy az új tudományos eredmények alig-alig kerültek át a botanikai irodalomba (WYDLER 1851).[14]

Wydler szerint a virágzatok pontos megértésének nyitja, hogy a lehető legtöbb tapasztalati ismeretből indulunk ki, azaz minél több zárvatermőcsalád minél több fajának virágzati szerkezetét írjuk le és hasonlítjuk össze; így világossá válik, melyek azok az alapformák, amelyekből minden virágzat levezethető (WYDLER 1843).

A virágzatok osztályozásánál WYDLER (1851) nem a virágnyílási sorrendet, a terminális virág meglétét vagy hiányát, hanem az elágazási mintázatot tekintette elsődleges szempontnak. Amint *Ueber die symmetrische Verzweigungsweise dichotomer Inflorescenzen* (A dichotomikus virágzatok szimmetrikus elágazásmódjáról) című művében leírja, a virágzatok elágazási mintázata tulajdonképpen háromféle lehet: a fürtös (*ährig*), villás (*dichotom, gabelig*) és bugaszerű (*rispig*), ahol a villás tulajdonképpen a bogas elágazást jelenti, ezért a továbbiakban így nevezzük. A három elágazási mintázat a következőket jelenti Wydlernél **(3. ábra)**:

(1) Fürtös elágazási mintázat esetén a virágzati főtengelyről (elsőrendű tengely) egyetlen virágot hordozó oldaltengelyek (másodrendű tengelyek) erednek. A főtengelyen lévő oldaltengelyek száma nem korlátozott, viszont a tengelyek rendűsége limitált: másodrendűnél magasabb rendű tengelyek nem fordulnak elő, azaz a másodrendű tengelyek nem ágaznak további tengelyekre.

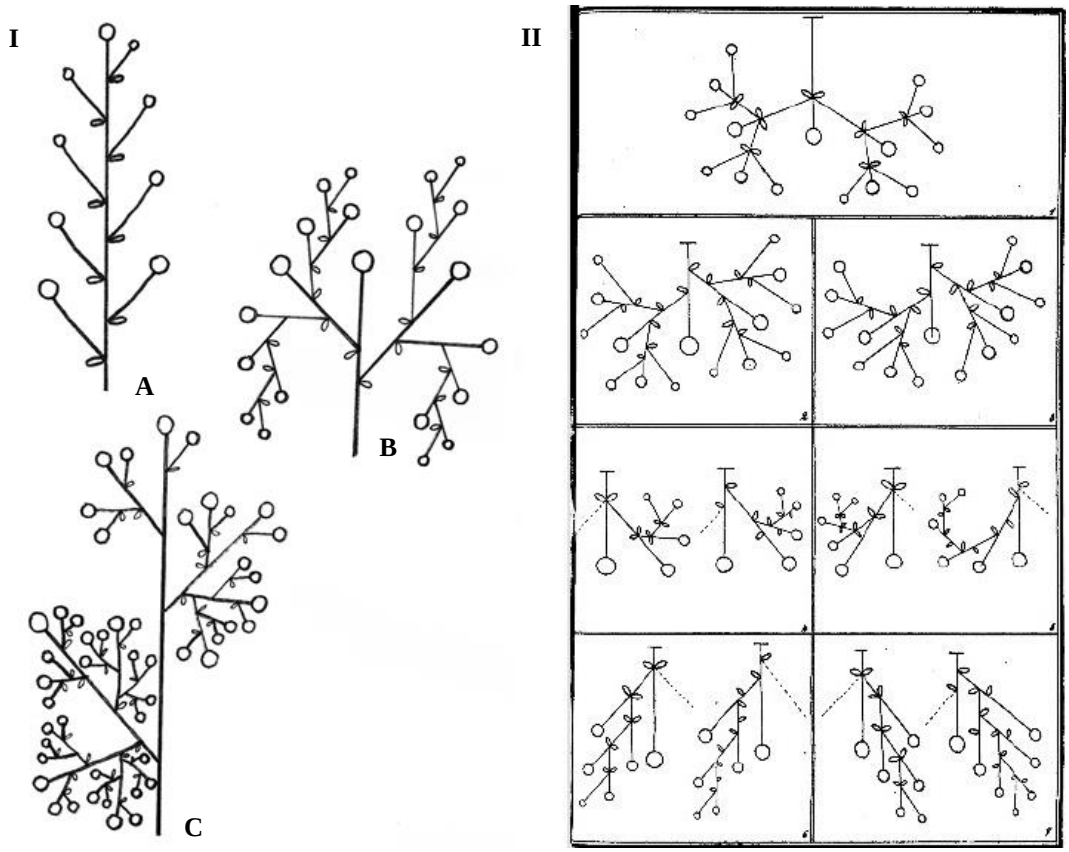
(2) A bogas elágazási mintázatot ellenben az jellemzi, hogy az elsőrendű tengelyről eredő másodrendű tengelyek száma legfeljebb kettő, mert az kettőnél több nóduszt és profillumot nem visel. Azonban a másodrendű ágak ugyanígy ágaznak tovább: legfeljebb két elágazást viselnek, amelyek ismét továbbágazhatnak legfeljebb két oldaltengellyel. E mintázat esetén tehát az elágazások rendűsége az, ami nem limitált, az egy tengelyen lévő elágazások száma ellenben korlátozott, hisz legfeljebb kettő lehet.

(3) Mintegy átmenetet képez a kettő között a panikulátus, azaz bugaszerű elágazási mintázat, mert abban sem az egy tengelyen lévő virágok száma, sem az elágazás rendűsége nincs korlátozva. Nem nevezhető fürtösnek, mert vannak ágai, amelyeken kettőnél

[14] Számos botanikus egyáltalán nem vett tudomást a virágzatokkal foglalkozó kutatások eredményeiről – még a morfológiai szempontból legprogresszívebb német nyelvterületen se. Különösen nevezetes közülük a sejtelmélet egyik kidolgozójaként ismert Matthias J. Schleiden, aki elvetette a virágzatok szimpodiális növekedését. Az egyesbogakat pusztán olyan fürtvirágzatoknak tekintette, amelyeken a virágok egyoldalra (forgó) vagy spirálisan (kunkor) rendeződnek. Emellett kritizálta a virágzatok kettős felosztását, mert azt mesterségesnek tartotta (SCHLEIDEN 1843).

magasabb rendű elágazások lehetnek, ugyanakkor nem tarthatjuk bogasnak sem, mert minden ágnak több mint két elágazása lehet.

Fontos látni, hogy Wydler a fürtös, bogas és bugaszerű elágazásokat alapvető szerkezeti mintázatoknak tekinti, nem pedig virágzatoknak, annak ellenére, hogy egy virágzatot teljes egészében uralhat egy-egy mintázat (például egy egyszerű fürt önmagában megfelel a fürtös mintázat definíciójának, míg egy kettős- vagy egyesbogas virágzat a bogas mintázatának). Ezek a mintázatok építenek fel minden bonyolultabb virágzatot. Így például egy többszörösen összetett fürtben a fürtös mintázat ismétlődik, míg egy tirzuszban a fürtös elágazású főtengelyen bogas elágazású részvirágzatok találhatók.



3. ábra. Wydler virágzatmorfológiája: **I** a virágzatok háromféle típusa (egyben elágazási mintázata; saját ábrázolás); **II** WYDLER (1851, VIII. tábla) rajza a bogas mintázat két lehetséges típusáról: a kettősbogról és az egyesbogról; **A** fürtös típus: az elsődleges tengelyen nincs elágazásszám-korlátozottág; **B** bogas típus: nincs korlátozottság az elágazás rendűségében; **C** bugaszerű típus: sem az elágazásszámban, sem a rendűségben nincs korlátozottság.

A virágzatoknak ilyetén rendszerezése merőben új az eddigiekhez képest. Egyrészt az osztályozás alapjává az elágazási mintázatot teszi, és szakít azzal a hagyománnyal, amely a virágnyílás sorrendjét és a hozzá kapcsolódó determinált–indeterminált jelleget tekinti a besorolás fő szempontjának. Másrészt egészen konkrét és az eddigiektől eltérő jelentést ad

a bognak. Ennek lényege az elágazásszám-korlátozottságban van: „a virágzatok [e] csoportját az jellemzi, hogy minden virágzati elágazás két előlevél létrehozása után egy virágban végződik, és ezeknek az előleveleknek a hónaljából oldalágak indulnak” (WYDLER 1851, 291). Ezzel elveti a Bravais fivérek *cime multinodale*-koncepcióját, amely szerint egy bognak tetszőleges számú elágazása lehet, lényegét pedig az adja, hogy főtengelye virágban végződik. Ezzel szemben Wydler felosztása szerint egy fürtös virágzat főtengelye is végződhet virágban (gyakori jelenség ez a *Berberidaceae* családban), és egy bogas virágzat is lehet terminális virág nélküli (ahogyan az a *Fagaceae*, a *Betulaceae*, a *Begoniaceae* és a *Valerianoideae* esetében előfordul).

Felvetődik a kérdés, nem mesterséges-e Wydler felosztása: miért tekintsük még bogasnak az egy vagy két ágat hordozó virágzati tengelyt, és már fürtösnek a három vagy ennél több elágazással rendelkezőt? A kettő és három egymást követő laterális tengely közötti határ meghúzása tapasztalati alapon indokolható[15]: a zárvatermők körében rendkívül gyakori az egymást követő egy és kettő elágazás, ellenben a három szinte elő sem fordul, csak az ennél jóval nagyobb, határozatlan számú elágazás.

Wydler koncepciója soha nem tett szert akkora népszerűségre, mint korábban Roeper rendszere, és mint a későbbiekben Hofmeisteré, illetve Eichleré. Az előző részben emlegetett BRAUN (1864) azonban adaptálta Wydler virágzatosztályozását azzal a módosítással, hogy a fürtös és bugaszerű mintázatot közös csoportban vonta össze mint „virágzatok meghatározatlan számú fellevéllel”. Ezzel a bogas virágzatokat állította szembe, mert azokra a tengelyenkénti meghatározott, legfeljebb két fellevél jellemző. ČELAKOVSKÝ (1893) szintén a wydleri elvekhez való visszatérést javasolja (vö. 1.6. rész), amelyek ennek ellenére hosszú időre feledésbe merültek mindaddig, míg TROLL (1964) ismét alkalmazta azokat.

1.5. Hofmeister, Sachs, Eichler, Pax: kísérletek a szintézisre

Hofmeister a botanika történetének kétségkívül az egyik legjelentősebb alakja, aki többek között felismerte a növényekre általánosan jellemző életfázis-váltakozást és a zárvatermők kettős megtermékenyítését. Életművének legfontosabb hozadéka, hogy bebizonyította: a kripto- és fanerogám növények nem olyan merőben különbözők, mint azt addig hitték. Ez a szemlélet hatja át az 1868-ban megjelenő *Allgemeine Morphologie der Gewächse* (A növények általános morfológiája) című művét: a növényi testszerveződésben is keresi a kap-

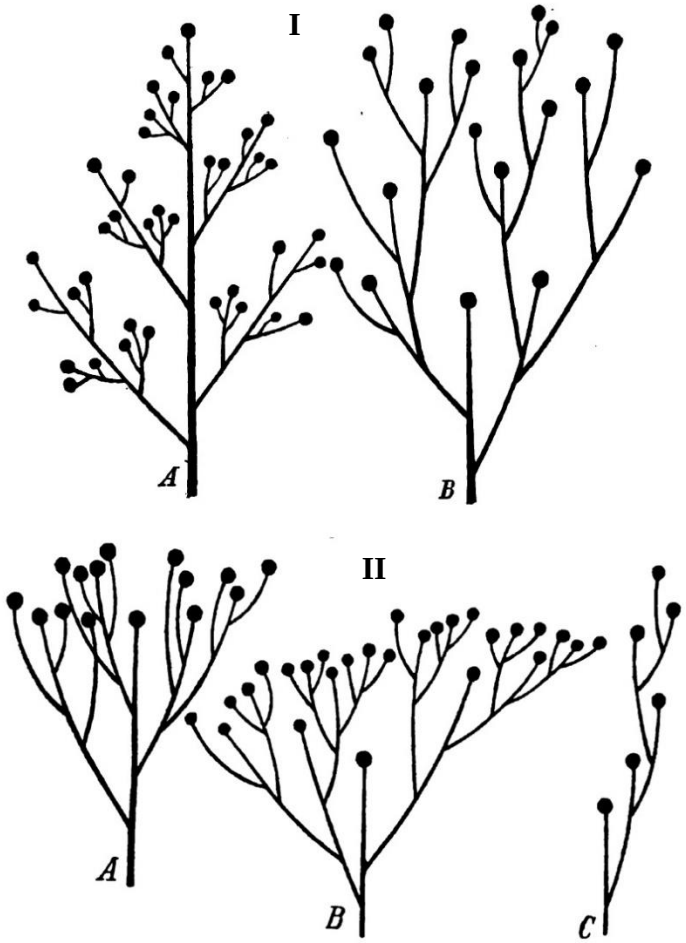
[15] WYDLER (1843, 153) így fogalmazza meg ezt tanulmánya elején: „Mindenütt arra törekedtem, hogy a természettől kérjek tanácsot, ahogyan azt a bemutatott példák kiválóan igazolni fogják.”

csolatot az alacsonyabb- és magasabbrendű növények között, így például az elágazásrendszer szabályszerűségeiben. Egyetlen fejezetben tárgyalja a telepes és hajtásos növények elágazását, amelynek két fő típusát különbözteti meg: a fürtös (racemózus) és bogas (cimózus) elágazást. Ezzel tulajdonképpen Hofmeister a virágzatok leírására használt terminusokat kiterjesztette a vegetatív hajtásrendszer növekedési típusaira, sőt a telepes növényekre is, miközben az eddigiektől eltérően határozta meg e fogalmak lényegét. Szerinte a két típust a fő- és oldaltengelyek növekedésének eltérő mértéke alapján lehet leírni.

(1) A fürtös rendszerek – legyenek azok virágzatok, vegetatív hajtásrendszerek vagy elágazó telepek – közös jellemzője, hogy a főtengely növekedése erőteljesebb az oldaltengelyekénél, amelyek így sohasem növik túl a főtengelyt. Hofmeister centripetálisnak is nevezi az ilyen elágazásmódot, „mert a negyed- és ennél magasabb rendű tengelyek már nem távolodnak el olyan jelentős mértékben az elsőrendű tengelytől, mint a harmadrendű tengelyek, és gyakran még inkább megközelítik az elsőrendű tengelyt" (HOFMEISTER 1868, 436), vagyis az elágazásrendszer „középpontja" felé mutatnak.

(2) Ezzel szemben a bogas rendszereknél a főtengely fejlődése elmarad az oldaltengelyekhez képest, amelyek így túlnövik a főtengelyt. Ennek oka általában az, hogy a főtengely eleve korlátolt növekedésű, azaz a csúcstájék egy idő után beszünteti működését, mert például valamilyen szervet (levelet, virágot stb.) hoz létre. Szembeállítva az előbbivel, centrifugálisnak is nevezi e típust, „mert az egyre fiatalabb tengelyek végpontjai az elágazás előrehaladtával egyre távolabb kerülnek az elágazásrendszer középpontjától" (HOFMEISTER 1868, 432). A bogas elágazás háromféle lehet aszerint, hogy főtengelyt hány oldaltengely növi túl: „egykarú" (*einarmig*), „kétkarú" (*zweiarmig*) és „többkarú" (*mehrarmig*); ezek megfelelnek az egyes-, kettős- és többesbog kategóriáinak. Az egykarú bogak közé két típus, a forgó és a kunkor tartozik, amelyeket elágazását Hofmeister szimpodiálisnak nevezi (de nem érti ide a két- és többkarú bogakat, ahogyan a mai terminológia).

Hofmeister volt tehát az első, aki a jól ismert fürtös–bogas felosztást javasolta a virágzatokra, sőt minden elágazástípus leírására **(3. ábra)**. Ahogyan az 1.3. rész végén utaltunk rá, számos szerző (például FRANK 1883; ZIMMERMANN 1935, 1965) ezt az osztályozást egyszerűen azonosítja Roeper indeterminált–determinált kategóriáival, annak ellenére, hogy maga Hofmeister nyomatékosítja, hogy egy fürtös rendszer is lehet determinált: „mindegy, hogy a virágzat elsőrendű tengelye végvirágban záródik-e vagy sem. A *Berberis vulgaris* fürtje éppen ezért nem kevésbé fürt, ahogy a *Mahonia aquifolium*é sem, noha a főtengely virágban végződik […]" (437).



4. ábra. A virágzatok típusai HOFMEISTER (1868) túlnövéses koncepciója szerint PAX (1890, 149, 150) tankönyvéből: **I** a virágzatok két főtípusa: **A** fürtös, azaz „túl nem növő" virágzat; **B** bogas, azaz „túlnövéses" virágzat; **II** a bogas virágzatok típusai: **A** többesbog; **B** kettősbog; **C** egyesbog.

Hofmeister szemlélete, mely szerint a virágzatok elágazása csak az általános elágazás egyik speciális esete, a későbbiekben meghatározó lett, és ezzel együtt terminológiája és osztályozása is. SACHS (1868) még abban az évben adaptálta Hofmeister rendszerét botanikai tankönyvébe. Fürtös (*racemöse*) és bogas (*cymöse*) virágzatokat különböztet meg. Az előbbin belül egyszerű fürtös (*ährige*) és bugaszerű (*rispige*) virágzatokról beszél; utóbbi kategória magában foglal minden összetett fürtös virágzatot. A bogas virágzatokat szimpodiálisakra és nem szimpodálisakra osztja. Előbbiek a mai értelemben vett egyesbogak (forgó, kunkor), utóbbiak a kettős- és többesbogak. A nem szimpodiális bogas virágzatok között kap helyet az ecsetvirágzat (*anthela, Spirre*), amelyet MEYER (1819) írt le a *Juncus* nemzetségről szóló tanulmányában; eddig jellemzően a bugák, tehát a fürtös rendszerek között tartották számon. Mivel azonban túlnövéses tendenciát mutat, átkerült a bogas virágzatok közé.

A virágzatok terminológiájának és osztályozásának viszontagságokkal teli másfél évszázados történetében EICHLER (1875) hozott átmeneti nyugalmat *Blüthendiagramme* (Virágdiagramok) című nagy munkájával, mert az ebben vázolt virágzatosztályozás a későbbi

– főleg a kontinentális – botanikai irodalom számára mintául szolgált. A virágzatokat a következőképpen rendszerezi:

(I) egyszerű virágzatok (*einfache Inflorescenzen*)
(A) fürtös típus (*botrytischer Typus*)
– füzér (*Ähre*)
– fürt (*Traube*)
– ernyő (*Dolden*)
– fészek (*Köpfchen*) stb.
(B) bogas típus (*cymöser Typus*)
(1) többesbog (*Pleiochasium*)
(2) kettősbog (*Dichasium*)
(3) egyesbog (*Monochasium*)
(a) az oldalágak keresztezik az áltengelyt:
– kunkor (*Scraubel, bostryx*)
– forgó (*Wickel, cincinnus*)
(b) az oldalágak az áltengely síkjában vannak:
– legyező (*Fächel, rhipidium*)
– sarló (*Sichel, drepanium*)
(II) összetett virágzatok (*zusammengesetzte Inflorescenzen*)
(A) dibotriumok (*Dibotryen*)
(B) cimobotriumok (*Cymo-Botryen*)
(C) botriocimák (*Botryo-Cymen*)
(D) dicimák (*Dicymen*)

Amint látszik, Eichler átvette Hofmeister és Sachs fürtös–bogas felosztását, és az egyszerű virágzatokra alkalmazta azt, ugyanakkor e szerzők bog-fogalmát azzal pontosította – el nem vetve a túlnövés jelentőségét –, hogy annak lényeges eleme az elágazásszámkorlátozottság (ebben Wydlerhez áll közel). Eszerint a fürtökben meghatározatlan a főtengelyen lévő elágazások száma, a bogakban meghatározott. A kettős- és egyesbogak esetében érthető is a meghatározottság, a többesbognál azonban nem alkalmazható e kritérium, ezért Eichlernél a pleiocházium fogalmához tartozik, hogy annak oldaltengelyei ernyőszerűen, egy pontból indulnak, és van terminális viráguk. Maga a szerző is érzékelte, hogy definíciója kevéssé következetes; nem véletlen tehát, hogy a többesbogat átmenetnek tartja a fürtös rendszerek felé: „A sugarak számának csökkenése dicháziumokhoz vezet, ugyanezek határozatlan számúvá válva fürtös virágzatokat eredményeznek” (36).

Magát a mono- és pleiocházium kifejezést is Eichler alkotta meg a dicházium mintájára, hogy egységesítse a bogas virágzatok terminológiáját. A monocháziumok közé két újabb típust emelt be a kunkor és a forgó mellé: a legyezőt és a sarlót. Mindkét típust BUCHENAU (1866) írta le a *Juncaceae*-ről szóló tanulmányában; közös bennük, hogy az őket alkotó vi-

rágzati tengelyek mind egy síkban helyezkednek el. A legyezőnél a profillumok és a belőlük eredő virágzati tengelyek egyik oldalról a másikra váltakozva helyezkednek el, így tulajdonképpen egy olyan kunkor, amely olyan erőteljesen „bekunkorodik", hogy a virágzat „egysíkúvá" válik. Ugyanígy a sarló is levezethető a kunkorból: olyan erőteljesen „kikunkorodik", hogy elágazásai mindig egyazon oldalról eredve egy síkba rendeződnek. Buchenau a görög eredetű *rhipis* ('legyező') és *drepanum* ('sarló') kifejezéseket használja ezekre a virágzatokra; Eichler mindkettőt deminutív alakban alkalmazza (*rhipidium, drepanium*).

Egészen újszerű az összetett virágzatok rendszere, habár nem előzmények nélküli. HOFMEISTER (1868, 437–439) is leírta, hogy léteznek kevert (*gemischt, heterogen*) elágazásrendszerek: fürtös alapon bogas, és bogas alapon fürtös elágazások. Ezt emelte be virágzatosztályozásába Eichler, az elnevezéseket azonban a francia GUILLARDtól (1857) kölcsönözte, aki az összetett virágzatok meglehetősen bonyolult rendszerét dolgozta ki. A *botrye* (fürt) és a *cyme* (bog) fogalmakat már ő maga is használja. Guillard megfogalmazásában a fürtös az a virágzat, amelynek legidősebb virága axilláris (levélhónalji), bogas pedig akkor, ha apikális (csúcsi) helyzetű (ez tulajdonképpen Roeper virágzatosztályozásának egy más szempontú megfogalmazása). Az összetett virágzatok elnevezésénél a *botrye* és *cyme* terminusokat kombinálta aszerint, hogy az virágzatban a különböző rendű elágazások milyen típusúak. A kétszeresen összetett (bináris) virágzatok típusai eszerint: *Dibotrye, Cymo-Botrye, Botry-Cyme, Dicyme*. Az ennél összetettebb virágzatoknál a különböző rendű elágazások típusának megadásával áll elő a név. Így például a *Rumex patientia* szenáris (hatszorosan összetett) virágzata – Guillard jelölésével – *C-2B-C-B-Cyme* (cimo-dibotrio-cimo-botrio-cima), azaz a virágzat alapszerkezetében bogas, másodrendű elágazásai fürtösek, harmadrendű elágazásai ismét bogasak, majd a negyed- és ötödrendben fürtös, végül bogas elágazások következnek. Guillard összetettvirágzat-rendszerét annak bonyolultsága miatt senki sem vette át, azonban szakkifejezéseit Eichler alkalmasnak találta az összetett virágzatok egyértelmű megnevezésére. Nála a tisztán fürtös összetételű virágzatok összefoglaló neve dibotrium *(Dibotryen)*, míg a tisztán bogas rendszerűek a dicimák *(Dicymen)*. Ha egy fürtös alapszerkezetű virágzat bogakat hordoz, cimobotriumokról *(Cymo-Botryen)*, míg fordított esetben – bogas alapszerkezeten fürtös részvirágzatok találhatók – botriocimákról *(Botryo-Cymen)* beszélünk. Eichler a cimobotrium terminussal szinonimnak tekintette, és ezzel ki is váltotta a de Candolle-féle tirzusz fogalmát, ugyanakkor a bugát a továbbiakban nem javasolta használatra, mert ez régóta csupán a többszörösen összetett,

igen gazdagon elágazó virágzatokat jelenti, de pontosabban nem definiálható, így a fogalom „a virágzatot nem annak valódi természete szerint írja le” (EICHLER 1875, 42).

Főbb vonalaiban Eichler felosztását követte PAX (1858–1942) 1890-ben megjelent növénymorfológiai tankönyvében, azonban az „egyszerű–összetett” megkülönböztetés helyett homotaktikus és heterotaktikus típusokra osztotta a virágzatokat (a görög *taktosz* jelentése ‘elrendezett, szabályozott’). Minden virágzat, amely Eichler rendszerében egyszerű, dibotrikus és dicimózus, Paxnál a homotaktikus típusba került, mert ezek azonos, tehát vagy csak fürtös, vagy csak bogas elemekből épülnek fel. A cimobotriumok és a botriocimák ellenben mind heterotaktikus virágzatok, mert bennük keveredik a két különböző alapszerkezet, a fürtös és a bogas. Érthető, hogy Pax miért részesíti előnyben a homo- és heterotaktikus felosztást az egyszerű és összetett virágzatok megkülönböztetésénél: az előbbi ugyanis a virágaztok egy természetesebb kategorizálása. Számos zárvatermőcsaládban jellemző tendencia, hogy egy-egy virágzati típusnak egyszerű és összetett formái is előfordulnak. Például a *Fabaceae* körében összetett és egyszerű fürtök is jellemzőek, tehát mindig homotaktikus rendszerek. Eichler felosztásában a *Robinia pseudoacacia* egyszerű és a *Styphnolobium japonicum* összetett fürtvirágzata két különböző főtípusban kap helyet, noha mindkét faj ugyanabba a családba tartozik. Paxnál ellenben minden *Fabaceae*-virágzat egységesen homotaktikusként jellemezhető. Természetesen a homotaktikus–heterotaktikus kettéosztásnak is megvannak a maga korlátai, hisz heterotaktikus virágzatok egyszerűsödésével létrejöhetnek látszólag homotaktikusak.

1.6. Čelakovský: a reform sürgetése

Hofmeister és Eichler hatása maradandónak bizonyult a virágzatok terminológiájában és osztályozásában. Német nyelvterületen és környező országokban gyorsan elterjedt koncepciójuk. Az angolszász botanikai terminológia ellenben egyáltalán nem adaptálta a virágzatokra vonatkozó új szemléletet, hanem továbbra is Linné, illetve a XIX. század első felének terminusait alkalmazták meglehetősen zavarosan, következetlenül, képlékeny definíciókat használva.

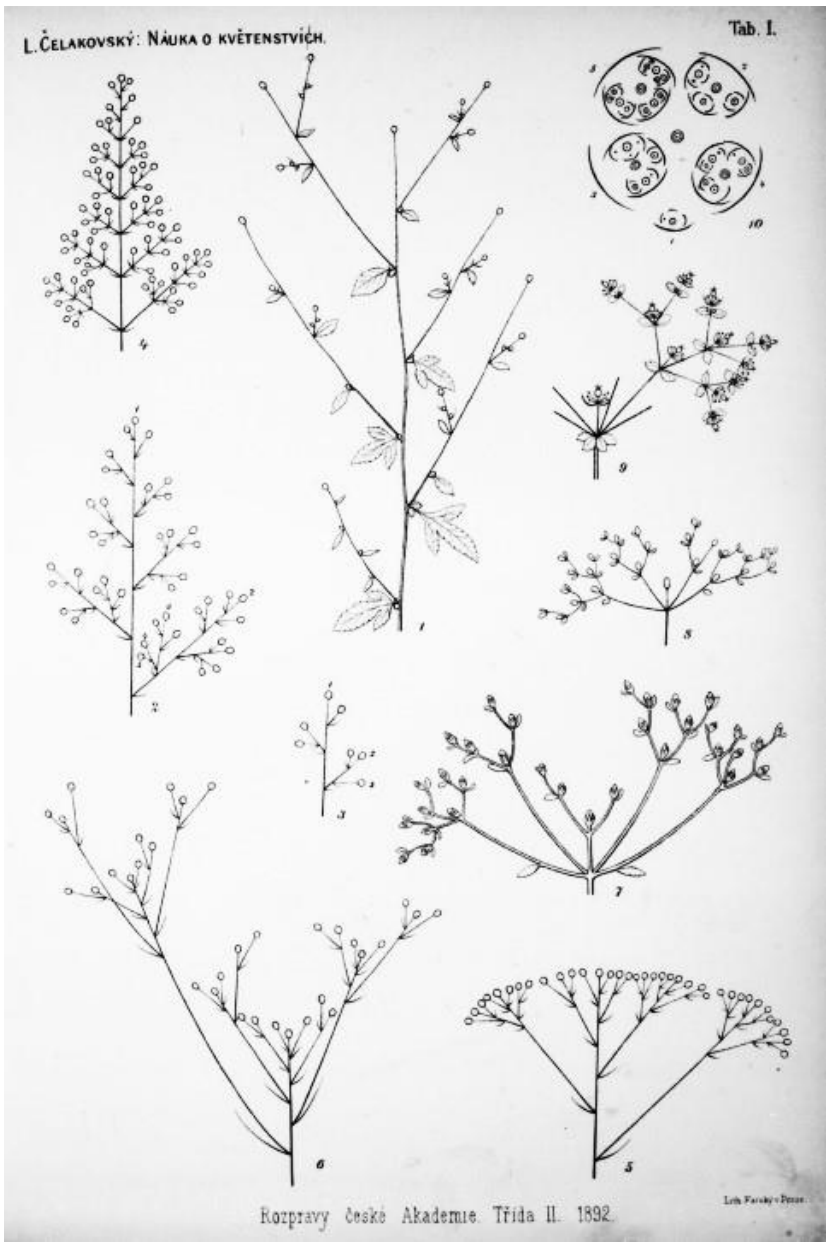
Habár úgy tűnt, hogy a Hofmeister-féle túlnövéses koncepció jelenti a bog fogalma körüli konfúzió végét, míg Eichler „egyes–kettős–többesbog” felosztása a cimózus virágzatok tartható kategorizálása, már 1893-ban megjelent egy tanulmány a cseh Čelakovský tollából *Gedanken über eine zeitgemäße Reform der Theorie der Blütenstände* (Gondolatok a virágzatok elméletének időszerű reformjáról) címmel, amelyben erős kritikával illeti mind Hofmeister, mind Eichler virágzatokra vonatkozó megállapításait. Hibásnak tartja

Hofmeister bogra vonatkozó túlnövéses koncepcióját, mert az hagyományosan bognak nevezett struktúrákra olykor nem alkalmazható, és egyértelműen fürtösként meghatározott virágzatokat tesz bogassá: „Hofmeister, Sachs és újabban Pax is e különbséget abban látja [ti. a fürt és bog közötti különbséget], hogy a bog oldalágai a főtengelyt túlnövik, de fürt esetében nem. Noha ez a bélyeg sok esetben kifejezett, semmi esetre sem valósul meg általános és állandó jelleggel; mivel egyfelől a bogak (kettős- és egyesbogak) efféle túlnövés nélkül is kifejlődhetnek, mint az ajakosvirágúak esetében, másfelől a bogak Hofmeister-féle meghatározása nem veszi figyelembe, hogy a túlnövés jelensége a valódi ernyő esetében is […] egész határozottan kimutatható. Ezenkívül némely buga esetében is karakterisztikus a túlnövés, amit azonban némelyek – mint Pax és Buchenau – különleges formaként tartanak számon, és a fürtök közé sorolnak, mint például a sátorozó bugát és az ecsetvirágzatot. E két utóbbit azonban Sachs is következetesen – de nem követendően – a bogas virágzatok közé sorolja be" (ČELAKOVSKÝ 1893, 34).

Čelakovský az egyik fő problémát abban látja, hogy a virágzatok és a vegetatív hajtásrendszer elágazásának törvényszerűségeit nem lehet összemosni egymással, ahogyan Hofmeister teszi: „[Hofmesiter] abból a feltételezésből indul ki, az elágazás a virágzási zónában pusztán egy különleges esetét képezi az általános elágazásnak, amelynek törvényszerűsége mérvadó kell, hogy legyen a virágzatok esetében is. Mindenekelőtt tehát elkülönítette az általános […] elágazás két típusát, amelyre aztán a virágzatokkal kapcsolatos nómenklatúrát alkalmazta […]. Noha ennek a két elágazás- és növekedéstípusnak az elkülönítése elméletileg helytálló, mégsem lehet ezeket közvetlenül a virágzatokra ugyanúgy alkalmazni és a legfőbb osztályok elkülönítésére ugyanúgy felhasználni" (ČELAKOVSKÝ 1893, 34–35). A vegetatív hajtás szimpodiális növekedése ugyanis minden esetben azzal jár, hogy az újabb és újabb elágazások túlnövik azt a tengelyrészletet, amelyről erednek, hisz a növényi test hosszanti növekedését, ezzel a fényhez való hozzájutást biztosítják. A virágzatok szimpodiális növekedésének, azaz a bogak kifejlődésének ezzel szemben nem szükségszerű jellemzője a túlnövés. Hibás tehát ekvivalensnek tekinteni a vegetatív hajtás mindig túlnövéssel járó szimpodiális növekedését és a virágzatok bogas elágazásmódját: a virágzatok elágazásában más szabályszerűségek uralkodnak, mint a vegetatív hajtásrendszer kifejlődésében, még ha ezek között van is fejlődéstani kapcsolat.

Čelakovský szerint a virágzatok elméletének zavarosságából egyedül az jelenthet kiutat, ha feladjuk a virágzatok kettős felosztását. A Linné utáni botanikusok mind kettős distinkciókkal próbálkoztak: száz év alatt számos fogalompár született (akropetális–bazipetális; determinált–indeterminált; fürtös–bogas; túlnövő–túl nem növő; monopodiális–szimpodiá-

lis; centrifugális–centripetális), amelyek amellett, hogy egymásnak nem feleltethetők meg – hiába próbálkoztak ezzel újra és újra –, gyakran még mesterségesek is: „A mesterséges, egyetlen kiragadott bélyegen alapuló besorolások […] a morfológiában éppoly kevéssé kielégítőek, mint a növényrendszertanban. A természetes módszernek, amely a hasonlóság és a rokonsági viszony mértékét veszi figyelembe, a morfológiában is uralkodnia kell, és ennek egyáltalán nem felel meg a »túlnövő« és a »túl nem növő« virágzatok kategóriáiba való besorolás” (ČELAKOVSKÝ 1893, 35).



5. ábra. Bugák **(1–6)** és „álernyők” **(7–10)** ábrázolása ČELAKOVSKÝ (1892, I. tábla) művéből: a bugákat Wydlerhez hasonlóan alaptípusnak tekinti, az „álernyőket” pedig nem a bogas virágzatok közé sorolja, hanem fürtös alapszerkezetű, bogakat hordozó heterotaktikus virágzatként írja le; **1** *Geum urbanum* (Čelakovský szerint a virágzatok „protoípusa”); **2** tipikus buga; **3** egyszerűsödött buga; **4** átellenes, fürtszerű buga (Ligustrum vulgare); **5** sátorozó buga; **6** ecsetszerű buga (*Luzula albida*); **7–8** *Sedum spurium* álernyője; **9–10** *Euphorbia helioscopia* álernyője.

Čelakovský már jóval e fontos tanulmányának megírása előtt, 1865-ben felvázolta a virágzatok egy hármas felosztását a korban közkedvelt, Hochstetter-féle növényatlasz cseh kiadásában: a fürtös és bogas virágzatok mellett alaptípusnak javasolja a bugát is, mert az mind a fürtök, mind a bogak szerkezeti jellemzőit hordozza. Ugyanarra az eredményre jutott tehát, mint Wydler 1851-ben, tőle függetlenül. Čelakovský később megismerte Wydler dolgozatát, így 1893-as tanulmányában már hangsúlyozza, hogy a wydleri elvek jelentik a virágzatok értelmezésének helyes kulcsát: „[…] Wydler teljesen feladta a régi formát, és az új bort új tömlőbe töltötte. Már 40 évvel ezelőtt […] a virágzatok három csoportját azonosította, név szerint a fürtös, bugaszerű és bogas virágzatokat" (ČELAKOVSKÝ 1893, 39).

Amennyiben következetesen Wydler bog-definícióját alkalmazzuk, a pleiocháziumot el kell távolítani a bogas virágzatuk közül, mert ez alapszerkezetében olyan fürtös rendszer, amelynek oldalágai egy pontból erednek, és főtengelyt túlnövik. Čelakovský ekképp fogalmaz: „A többesbog megtartásának oka […] nyilvánvalóan az volt, hogy az ernyő sugarai általában di- vagy monochaziálisan ágaznak tovább, így azt a benyomást keltik, hogy a főtengely elágazásmódját követik egy vagy két sugárra redukálva. Ez a feltételezés azonban nem indokolt, mert nem ritka, hogy egyébként fürtös virágzatok kettősbogakba ágaznak tovább, azaz ismertek heterotaktikus virágzatok" (ČELAKOVSKÝ 1893, 36).

Čelakovský a virágzatok egy saját osztályozását is felvázolja a tanulmányban, illetve egy korábban megjelent cseh nyelvű művében (ČELAKOVSKÝ 1892); ennek alapja a Wydler-féle felosztás, tehát három fő csoportot különbözet meg: tirzuszok, botriumok és a brachiumok. Tirzuszoknak nevezi a bugaszerű virágzatokat, és négy típust sorol ide: a bugát, a sátorozó bugát, az ecsetvirágzatot és az álernyőt. A botriumok a fürtös virágzatok öt alaptípussal: fürt, sátorozó fürt, ernyő, füzér, fészek. A bog terhelt fogalmát brachiumra cseréli, így a kettősbog dibrachium, az egyesbog monobarchium nála. Utóbbit – Eichler nyomán – a forgó, a kunkor, a legyező és a sarló képviseli. A heterotaktikus virágzatok bonyolult rendszerét is kidolgozza, de ez nem mentes az ellentmondásoktól.

1.7. Összefoglalás

A virágzatmorfológia zavarba ejtően átláthatatlan, kusza mellékvágányokkal teli történetének nyomonkövetése során számos problematikus kérdést érintettünk, azonban mindig igyekeztünk a célkitűzésnek megfelelően a bog, a buga és a tirzusz fogalmi alakulását figyelemmel követni. A következő két oldalon látható **1. táblázat** e terminusok különböző szerzőknél való jelentését hasonlítja össze, ugyanakkor az egyéb fontos koncepcionális újdonságokat is számba veszi.

1. táblázat:

	BOG	BUGA
JUNG	—	füzérvirágzat
LINNÉ	a virágzati tengelyek egy pontból erednek, amelyeken a virágkocsányok szórtan állnak	különböző mértékben elágazó tengelyekből álló virágzat
LINK	olyan (ál)ernyő, melyre akropetális virágnyílás jellemző	—
ROEPER	olyan determinált virágzat, amely bi- vagy multiradiálisan ágazik el	összetett fürtvirágzat, amelyben az oldaltengelyek hosszúak
DE CANDOLLE	olyan determinált virágzat, amely uni-, bi- vagy multiradiálisan ágazik el	
BRAUN		a virágzat egy tengelyen meghatározatlan számú elágazást visel, alakja pedig piramisszerű (Wydler buga-fogalma alapján)
BRAVAIS	determinált virágzat	az alapja felé kúpszerűen kiszélesedő determinált (bogas) virágzat
WYDLER	a virágzatok olyan elágazási mintázata, amelyben egy virágzati tengelyről legfeljebb két oldaltengely ered, és a továbbiakban is így ágazik el	a virágzatok olyan elágazási mintázata, amelyben sem az egy tengelyen lévő virágok száma, sem az elágazás rendűsége nincs limitálva
HOFMEISTER	a virágzat magasabb rendű tengelyei túlnövik az alacsonyabb rendűeket (a bog túlnövéses koncepciója)	—
SACHS		minden összetett fürtös virágzat összefoglaló neve
EICHLER	olyan virágzatok, amelyekben a főtengelyről egy, kettő, ritkán több oldaltengely ered, és ugyanígy ágazik tovább	mellőzi a fogalmat, mert az pusztán a nagyon gazdagon elágazó, bonyolult szerkezetű virágzatok megnevezésére szolgál
ČELAKOVSKÝ	átveszi Wydler definícióját, de *cyma* helyett *brachium*nak nevezi	átveszi Wydler definícióját, és a bugaszerű elágazási mintázatot mutató virágzatokat tirzusznak nevezi

A virágzatmorfológiai terminusok és koncepciók történeti alakulása

TIRZUSZ	EGYÉB
lazán szétterülő füzérvirágzat	elsőként gyűjti egybe a virágzatok típusainak elnevezéseit
olyan buga, amelyben a virágok szorosan állnak, és alakja tojásszerű	elsőként használja az *inflorescentia* fogalmát, és mint *modus florendi* (a virágzás módja) definiálja
—	a virágzatot mint *complexum pedunculorum* definiálja; a virágnyílási sorrend alapján csoportosítja a virágzatokat (centriflorális és baziflorális virágzatok)
összetett fürtvirágzat, amelyben az oldaltengelyek rövidek	a virágzatokat a terminális virág megléte vagy hiánya alapján determinált és indeterminált típusokra osztja
indeterminált főtengelyű összetett virágzat, amelynek részvirágzatai bogasak	felfedezi a boragoid virágzatok szimpodiális természetét
—	leírja az egyesbogak két leggyakoribb típusát, a forgót és a kunkort; bevezeti a *dichasium* fogalmát
—	Brauntól függetlenül leírják a forgót és a kunkort; a bog fogalmát kiterjesztik minden determinált virágzatra
—	egészen új koncepciót alkot, miszerint a virágzatok elágazási mintázatai háromfélék lehetnek: fürtös, bogas és (a kettő közötti) átmenet a bugaszerű mintázat
—	a vegetatív és generatív hajtásrendszer fogalmait megfelelteti egymásnak; a fürtös–bogas virágzatokat centrifugális–centripetális jelzővel illeti
—	—
a tirzusz fogalmát kiváltja a cimobotrium fogalmával: olyan összetett virágzat, amely fürtös alapszerkezetű, részvirágzatai pedig bogasak	széles körben használt virágzatosztályozást dolgoz ki; bevezeti a *monochasium* és *pleiochasium* fogalmát; a monocháziumok közé veszi a legyezőt és a sarlót; új terminológiát alkot az összetett virágzatokra
minden bugaszerű mintázatot mutató virágzat összefoglaló neve	kritikával illeti Hofmeister, Sachs és Eichler virágzatokról alkotott nézeteit, főleg a túlnövéses koncepciót; reformként Wydler elveit javasolja; kiveszi a pleiocháziumot a bogas virágzatok közül

2. FEJEZET

A virágzatokról alkotott modern koncepció

„Correct interpretation of the morphology of inflorescences which reflects natural relationships must try to ascertain the flower-bearing elements which may legitimately be compared as identical structures. This, however, is connected with the elucidation of the structural plans of flowering plants."[16]

WEBERLING 1983, 918.

A virágzatmorfológia a XIX. századi mozgalmas története után a XX. század elejére holtpontra jutott. A kontinentális botanikai irodalomban javarészt Hofmeister és Eichler koncepciója vált uralkodóvá, az angolszász világban pedig minden szerző a saját terminológiáját és osztályozását követte: némelyek egészen maradian a linnéi hagyományokhoz ragaszkodnak, mások figyelembe vették a későbbi – elsősorban de Candolle-hoz és a Bravais fivérekhez kötődő – változásokat. Wydler és Čelakovský javaslatai nagyrészt feledésbe merültek.

A XX. század első felében már nem születtek új, átfogó koncepciók, terminológiák és osztályozások. Egyes botanikusok figyelme inkább a virágzatok evolúciója felé terelődött, s e téren értékes eredmények születtek (PILGER 1914; PARKIN 1921; ZIMMERMANN 1935), amelyek lendületet adtak a további ilyetén kutatásoknak [vö. *B)* függelék]. Angolszász nyelvterületen RICKETT (1955) igyekezett megoldani a kilátástalan terminológiai helyzetet azzal, hogy tizenhét alapvető fogalmat gyűjtött össze (*cyme, dichasium, monochasium, pleiochasium, bostryx, cincinnus, rhipidium, drepanium, raceme, corymb, umbel, spike, spadix, capitulum, ament, panicle, thyrse*), definíciókat adott hozzájuk, és a továbbiakban ezeket javasolja használatra. Ugyanakkor feleslegesnek tartotta a virágzatok osztályozását, mert szerinte a különböző típusok között folyamatosak az átmenetek, így csak mesterségesen határolhatók el egymástól. A kettősbogat tartja a virágzatok alaptípusának, amelyből a többi – közvetlenül vagy közvetetten – levezethető.

[16] „A virágzatok morfológiájának helyes értelmezése, amely tekintettel van a természetes rokonsági viszonyokra, csak úgy lehetséges, ha tisztázzuk, hogy melyek azok a virágzati elemek, amelyek igazolhatóan összehasonlíthatók mint azonos eredetű, egymásnak megfeleltethető struktúrák. Ehhez azonban a virágzó növény szerkezetének ismerete szükséges."

A probléma gyökere azonban sokkal mélyebbre nyúlt, mintsem hogy az megoldható lett volna holmi újrafogalmazott definíciókkal és az osztályozás szempontjainak megváltoztatásával – ezt elsőként egy német botanikus, Wilhelm Troll ismerte fel világosan. Ő a fő problémát abban látta, hogy a morfológusok Linné óta implicite homológnak tekintettek minden virágzatot, holott azok fő- és oldaltengelyei, továbbá a rajtuk lévő levelek rendkívül változékonyak, továbbá a vegetatív hajtásrendszeren lévő elhelyezkedésük is igen sokféle lehet. Ugyanakkor a virágzó hajtások nem homológ (analóg) szerkezeti elemei a szaporodás hatékony szolgálata érdekében egymáshoz nagyon hasonló változásokon mehetnek keresztül (pl. ernyőalakú virágzatok többféleképpen létrejöhetnek; vö. FROEBE 1971). E kritériumok ismeretének hiányában lehetetlenné vált a virágzatok szerkezetének helyes interpretációja, ebből adódóan megfelelő osztályozásuk, és az ezen alapuló alkalmas terminológiájuk kidolgozása is (KUSNETZOVA 1988).

2.1. Wilhelm Troll és a tipologikus morfológia

A virágzatmorfológia történetének legnagyobb hatású alakja kétségkívül Wilhelm Troll volt. 1919–1922 között a müncheni egyetemen tanult természettudományt, ahol érdeklődése a növénymorfológia felé fordult, elsősorban botanikatanára, Goebel hatására, aki célul tűzte ki egy modern, interdiszciplináris morfológia létrehozását, amely a növényi test szerveződésének megértéséhez fejlődéstani, evolúcióbiológiai, fiziológiai és ökológiai szempontokat is figyelembe vesz (CLAßEN-BOCKHOFF 2001a; 2001b). Habár Troll nagyra becsülte mestere munkásságát, maga egészen másként gondolkodott a morfológiáról: Goethe idealisztikus nézeteit osztotta, miszerint minden növényi forma visszavezethető egy archetípusra (vö. 1.2. rész), amelyet Troll egyszerűen *típus*nak (*Typus*) – esetleg tervrajznak (*Bauplan*) – nevez. A morfológia feladata a típusok megtalálása, mert ezek jelentik a kulcsot a növényi formák sokféleségének értelmezéséhez. Ezt a „típuskereső" morfológiát – amely a növényi diverzitást típusokra redukálja – *tipológiá*nak nevezzük (TROLL 1964, 145).

A típusok felismerése nem könnyű feladat, mert a *forma* elfedi azokat. Troll a típus fogalmával – amelyből csak egy vagy nagyon kevés van – a forma (*Gestalt*) fogalmát állítja szembe: a típusok formákban manifesztálódnak. A típus jelenti a növényi lét egységét, a forma a sokféleségét. A formákat vizsgáljuk empirikus úton, és belőlük vezetjük vissza a típusokat. Ha a típust jól megtaláljuk, akkor minden növényi forma megértésének kulcsát kapjuk kezünkbe. A tipologikus morfológia tehát a formákból kiindulva induktíve típusokat keres, majd a típusokból deduktíve magyarázza a formákat.

A típusok helyes felismerése úgy lehetséges, ha a növényi formák egymásnak megfeleltethető, azaz homológ szerkezeti elemeit hasonlítjuk össze. A *homológia* kifejezés ma erősen kötődik az evolúcióbiológiához, azonban már Darwin előtt is használatos volt: megalkotása Richard Owen angol anatómus, paleontológus nevéhez fűződik, aki a gerincesek különböző csoportjainak vázrendszereit tanulmányozva rájött, hogy a csontok mérete és alakja jelentősen eltérhet, de azok elrendeződése, pozíciója nem változik. Ezt a szerkezeti azonosságot homológiának nevezte; ezzel az *analógia* fogalmát állította szembe, amely szerkezeti megfelelés nélküli funkcionális azonosság. Az élőlények szerkezeti elemei közötti homológiák megállapításának ma már számos kritériuma van, eredetileg azonban a relatív pozíciójuk azonossága jelentette a feltételt, azaz a homológ struktúrák azonos pozíciókat foglalnak el az összehasonlított fajok testében. Troll összehasonlító virágzatmorfológiájának alapját is a homológia effajta eredeti, „pozicionális" értelmezése jelenti (CLAßEN-BOCKHOFF 2001a).

Troll sajátos nézetei egészen fiatal korában jelentkeztek: már 1922-ben – közvetlenül doktori címének megszerzése után – tanulmányt írt Goethe verseinek természetszemléletéről (TROLL 1922a), és ugyanebben az évben növénymorfológiai filozófiájának alapjait is összefoglalja egy publikációban *Das Grundproblem der modernen Pflanzenmorphologie* (A modern növénymorfológia alapproblémája) címmel (1922b). Tipológiai módszere rendkívül hatékonynak bizonyult: rengeteg morfológiai tanulmánya jelent meg a növényi test különböző részeiről, a gyökérzettől a magvakig. Emellett összefoglaló műveket is írt: Németország-szerte sikeres növénytani tankönyvet (utolsó kiadása: 1973), kétkötetes morfológiai praktikumot (utolsó kiadása: 1984) és egy nagy monográfiát három részben a hajtásrendszer (1937), a levelek (1939) és a gyökérrendszer (1943) összehasonlító morfológiájáról. 1946-ban kinevezték a mainzi egyetem növénytani intézetének és botanikus kertjének igazgatójává, amelyet húsz éven át vezetett.

Troll komoly érdeklődéssel fordult a virágzatok morfológiájának kérdésköre felé is, amellyel mestere, GOEBEL is behatóan foglalkozott (1931). Troll feltett szándéka volt, hogy abban a káoszban, amely a virágzatok morfológiáját immár két évszázada uralja, rendet teremtsen, azonban tanulmányai, tankönyve, praktikuma ide vonatkozó vizsgálatainak csak vázlatos kifejtésére volt elegendő. Életének utolsó harmadát aztán teljes szellemi erejével e témának szentelte: mintegy kétszáz zárvatermőcsalád közel húszezer fajának virágzatain végzett összehasonlító kutatásokat. Ebben a nagy munkában hűséges tanítványa, Focko Weberling, az ulmi egyetem későbbi professzora volt segítségére. Troll monumentális vállalkozása élete fő művében kulminált *Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im*

Aufbau des Vegetationkörpers (Virágzatok. Tipológiájuk és helyzetük a vegetatív test felépítésében) címen. Eredeti tervei szerint négy vaskos kötetben, kilenc részben kívánta a zárvatermők virágzatait bemutatni a következőképpen:

1. kötet: I. rész. A virágzatok leíró morfológiája;
II. rész. A virágzatok tipológiája;
2. kötet: III. rész. Monotelikus virágzatok;
IV. rész. Politelikus virágzatok;
V. rész. A politélia levezetése a monotéliából;
3. kötet: VI. rész. Proliferáló virágzatok;
VII. rész. Az ernyősök és a fészkesek virágzatai;
4. kötet: VIII. rész. A fás szárú növények virágzó hajtásai;
IX. rész. Az egyszikűek virágzatai.

Az első kötet 1964-ben jelent meg Troll hatvanhét éves korában; érthető tehát, hogy a tervezett monográfia minden kötete nem készült el. 1969-ben még publikálta a második kötet III. részét a monotelikus virágzatokról, de a IV–V. rész csak jóval Troll halála után, 1998-ban került kiadásra Weberlingnek köszönhetően mestere hátrahagyott jegyzetei, illetve a politelikus virágzatú zárvatermőcsaládokon végzett saját kutatásai alapján. Szintén Weberling állított össze egy további művet Troll kiadatlan kéziratai és saját eredményei alapján *Infloreszenzuntersuchungen an monotelen Familien* (Virágzatok vizsgálata monotelikus családokban) címmel, amelyben húsz kétszikűcsalád több száz fajának virágzatait elemzik (1989).

Nem lenne hiteles a Troll életművéről alkotott kép, ha nem ejtenénk szót arról, hogy nézetei erősen megosztották a tudományos köröket.[17] Tanítványainak nagy része – akik közül legalább tizenhatan váltak különböző német egyetemek botanikai fakultásainak vezető professzoraivá – rajongva tisztelte. Még az a tanítványa is, Hermann Meusel geobotanikus, akivel súlyos konfliktusai támadtak, így nyilatkozott róla: „Troll egy intézmény. Ilyen professzor kevés van a német nyelvterületen, erre föltétlen oda kell figyelni" (ALMÁDI 2004, 35). Trollt legtöbben idealisztikus-tipológiai szemlélete miatt támadták, amellyel elutasította a darwini evolúcióelméletet, illetve a morfológia és szisztematika filogenetikai megközelítését. Egyik legelszántabb kritikusa Walter Zimmermann, a telómaelmélet atyja volt, akivel haláláig polemizált (NICKEL 1996). A Troll-lal szembeni bírálatok jogossága kétségtelen, hisz predarwini és antievolucionista nézetei elfogadhatatlanok. Tény, hogy a tipoló-

[17] Troll életéről, életművéről és tudományfilozófiájáról rendkívül izgalmas képet nyújt MEISTER (2005); RIEPPEL (2001); RIEPPEL (2016, 149–168).

gia filozófiai háttere nem egyeztethető össze a darwinizmussal, de annak metodikája alkalmas a növényi test szerkezetének egzakt leírására és értelmezésére. Tanítványai – például Weberling – mint módszert továbbra is alkalmazták a tipológiát annak idealista szellemi háttere nélkül, amely így már nem mond ellent a filogenetikai gondolkodásnak. Ha a típust mint őst, a formák manifesztálódását és levezetését mint evolúciót, a homológ struktúrákat mint divergens fejlődés eredményeit értelmezzük, nyilvánvalóvá válik, hogy a tipológiai és filogenetikai koncepció nem áll messze egymástól (CLAßEN-BOCKHOFF 2001a). Troll avítt természetszemlélete ellenére a XX. századi növénymorfológia legnagyobb alakja volt, aki a tipológia releváns módszerével a növényi test makroszkopikus szerveződésének – azon belül különösen a virágzatok szerkezetének – eddigi legteljesebb képét nyújtotta; ezzel bázist teremtett egy olyan modern morfológiának, amely fejlődéstani, genetikai, fiziológiai, ökológiai stb. irányból közelít a növényi architektúrához (vö. BARTHÉLÉMY–CARAGLIO 2007).

2.2. A virágzatok tipológiája

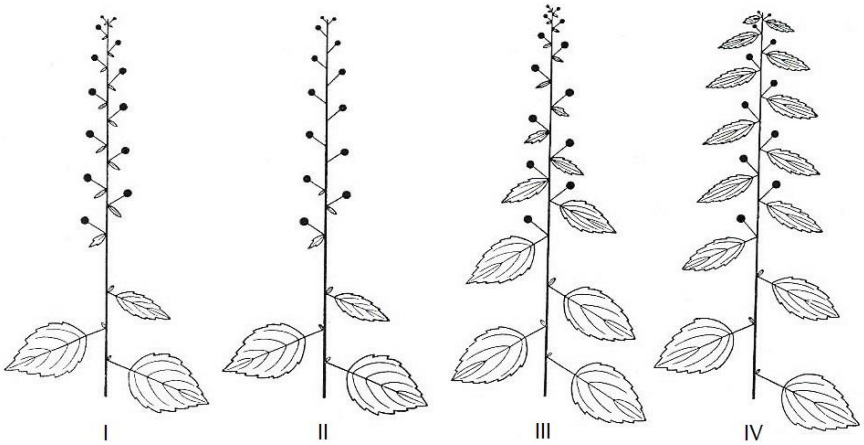
Troll összehasonlító, tipologikus virágzatmorfológiájának legfontosabb megállapítása, hogy a virágzatoknak mindössze két típusa van, amelyből minden egyéb virágzati forma levezethető: a *monotelikus* és a *politelikus virágzat*. Hogy miként jutott erre az eredményre, mit jelent pontosan e két fogalom, és milyen következményei vannak a Troll előtti virágzatmorfológiai fogalomkészletre és a virágzatok osztályozására, a következőkben tárgyaljuk részletesen.

2.2.1. *A virágzat fogalmának helyes értelmezése*

A virágzatok homológiákon alapuló összehasonlító morfológiájának kiindulópontja, hogy magát a virágzatot megfelelően határoljuk el a növény vegetatív hajtásrendszerétől. TROLL (1964, 5) a következőképpen definiálja a virágzatot: „virágképzésre szolgáló és ennek megfelelően módosult hajtásrendszer”. Hiányosnak tűnhet ez a meghatározás, ugyanis Linné óta az *inflorescentia* fogalmához szigorúan hozzátartozott, hogy az lombleveleket semmiképpen nem visel (vö. 1.1. rész), legfeljebb csökevényes felleveleket, ún. murvaleveleket. Ez a nézet két évszázadon keresztül tartotta magát. Ha egy hajtáson a virágok lomblevelek hónaljából erednek, azokat minden szerző magános virágoknak minősítette, és az ilyen virágos hajtásokat eleve nem kezelték virágzatként. GOEBEL (1931) ezekre a struktúrákra külön bevezette a „virágzó hajtás” (*blühender Spross*) fogalmát, azokat összeha-

sonlította a virágzatokkal, és arra a megállapításra jutott, hogy a virágzó hajtások és a virágzatok között nem lehet éles határt vonni.

Ebből indul ki TROLL *Über den Infloreszenzbegriff und seine Anwendung auf die Blühende Region krautiger Pflanzen* (A virágzat fogalmáról és annak alkalmazásáról a lágyszárúak virágzó régiójában) című tanulmányában (1950), és megállapítja, hogy számos esetben mesterséges a virágzó hajtás és a virágzat fogalmának megkülönböztetése, hisz közeli rokonságban lévő fajokon megfigyelhető – például a *Lamium, Salvia, Hybanthus, Veronica* és *Myriophyllum* nemzetségben –, hogy egyeseknek valódi virágzatuk van, amely legfeljebb murvaleveleket hordoz, másoknak virágzó hajtásuk, azaz virágjaik lomblevelek hónaljából erednek. Mivel a virágzó hajtások lomblevelei kimutathatóan homológok a virágzati murvalevelekkel, legfeljebb mesterségesen különíthetjük el magukat a virágzó hajtásokat és a virágzatokat is. Helyesebb, ha kiterjesztjük a virágzat fogalmát a virágzó hajtásokra is, mert „ezzel egy jól használható virágzatfogalomhoz jutunk" (TROLL 1964, 8). Ha ezt nem tesszük meg, a tipológiai módszer eleve kudarcra van ítélve, mert nem állapíthatjuk meg helyesen a homológiákat.

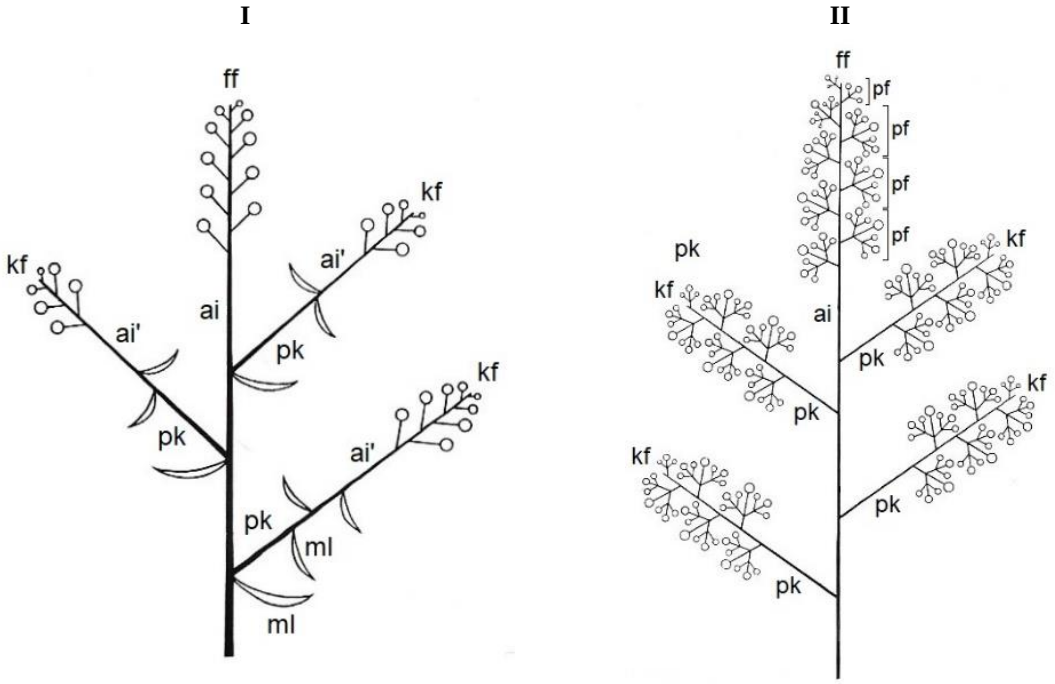


6. ábra. A virágzatok foliációja TROLL (1964, 7) monográfiájából: **I–II** brakteózus virágzatok: csak murvaleveleket *(bractea)* viselnek; **III** frondo-brakteózus virágzat: a lomblevelek fokozatosan mennek át murvalevelekbe; **IV** frondózus virágzat: végig lombleveleket visel, amelyek hónaljából virágok erednek.

Hogy mégis megkülönböztethetők legyenek a murvaleveles és lombleveles virágzatok, Troll sajátos terminológiát vezet be. Azokat a virágzatokat, amelyek murvaleveleket viselnek – tehát amelyeket eredendően virágzatként definiáltak – *brakteózus*nak nevezi (a *bractea* a murvalevél tudományos neve), míg a lombleveleket hordozókat *frondózus virágzatok*nak (a latin *frondeus* jelentése 'lombos'). A kettő között átmeneti formák is lehetségesek: a lomblevelek mindjobban murvalevelek alakját veszik föl. Ebben az esetben *frondo-brakteózus virágzatok*ról beszélhetünk **(6. ábra)**.

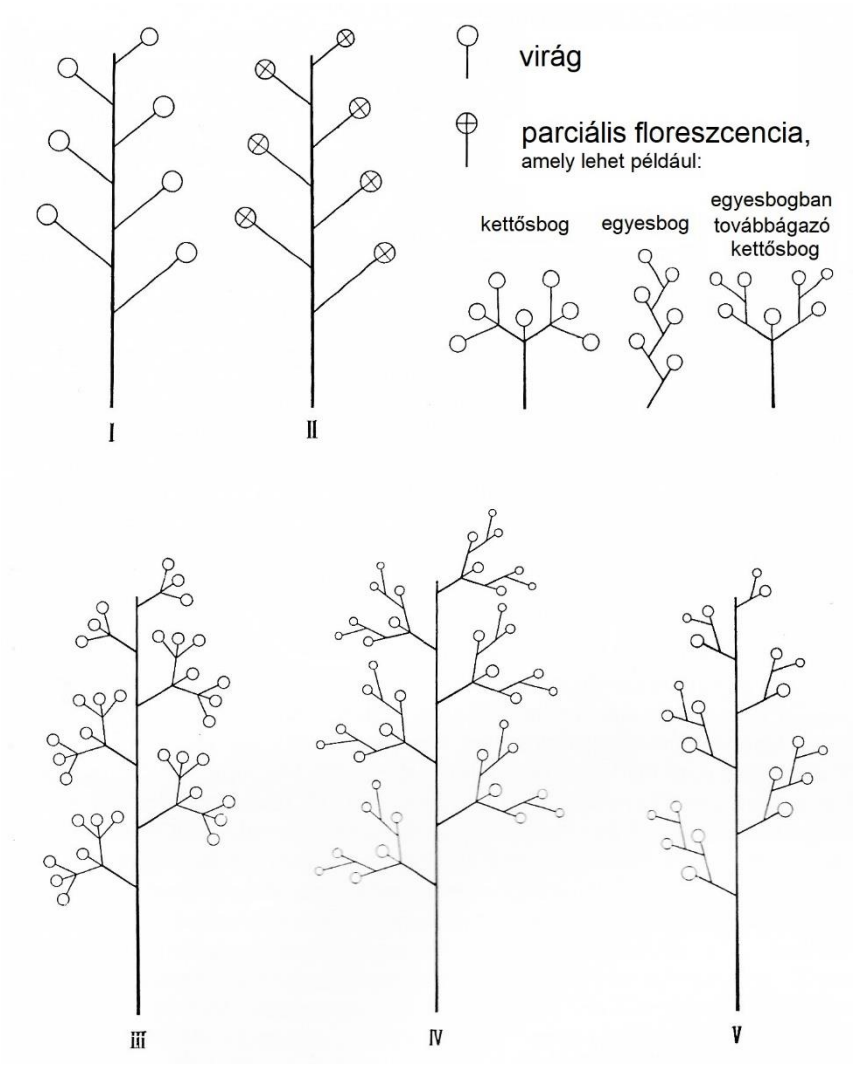
2.2.2. *A virágzó növény általános szerkezete*

TROLL (1964) virágzatmorfológiai monográfiájában a tipológiai módszer bevezetéseként a virágzó hajtásrendszerek felépítésével foglalkozik, azaz megállapítja, milyen strukturális elemek, zónák különböztethetők meg azokon. Példaként egy összetett fürtvirágzatból indul ki **(7. ábra, I)**. Ebben kitüntetett jelentősége van a főtengelyt lezáró szerkezeti egységnek, hisz az összetett virágzat oldalágai kivétel nélkül ennek a szerkezetét „ismétlik" meg. Elsőként BRAUN (1851) ismerte fel, hogy a főtengelyt lezáró részvirágzat és a laterális részvirágzatok szerkezete minden összetett virágzatban megegyezik, éppen ezért utóbbiakat ismétlőhajtásoknak (*Wiederholungstriebe*) nevezte. Troll a főtengelyt lezáró részvirágzatnak a *főfloreszcencia* (*Hauptfloreszenz*) nevet adta, míg az ismétlőhajtásokon lévő részvirágzatokat *kofloreszcencia* (*Cofloreszenz*) névvel illette. A kofloreszcenciában végződő teljes oldalhajtás (ismétlőhajtás) neve *parakládium* (a görög *para* + *kladosz* szó szerinti jelentése 'oldalhajtás'). A főfloreszcenciát alapinternódium (*Grundinternodium*) választja el a parakládiumok zónájától; a kofloreszcenciák alatt szintén találhatók alapinternódiumok. Az alapinternódiumok gyakran erősen megnyúlnak, hogy a virágzatban a floreszcenciák kellő távolságban legyenek egymástól.



7. ábra. A virágzatok általános szerkezete TROLL (1964, 146, 149) nyomán (feliratok módosítva): **I** összetett fürt; **II** összetett virágzat parciális floreszcenciákkal (bogakkal); **ff** főfloreszcencia; **kf** kofloreszcencia; **pk** parakládium; **ai** alapinternódium; **ai'** parakládium alapinternódiuma; **ml** murvalevél; **pf** parciális floreszcencia (itt: kettősbog).

Nem ritka jelenség, hogy a floreszcenciákban olyan virágok fejlődnek, amelyek kocsányán egy vagy legfeljebb kettő előlevél található; ezek hónaljából újabb virágok fejlődnek, majd azokból ismét újabbak. Ebben az esetben tehát az egyedi virágok helyét egyes- vagy kettősbogak veszik át. A virágzat alapvető struktúrája ebben az esetben is változatlan, pusztán a virágok helyét velük pozicionálisan homológ bogak veszik át, amelyek a tipológiai koncepcióban a *parciális floreszcenciák*nak nevezünk **(7. ábra, II; 8. ábra)**.



8. ábra. Parciális floreszcenciák (TROLL 1964, 147): **I** floreszcencia virágokkal; **II** floreszcencia parciális floreszcenciákkal; **III** floreszcencia, amelyen kettősbogak a parciális floreszcenciák; **IV** floreszcencia, amelyen egyesbogakban továbbágazó kettősbogak a parciális floreszcenciák; **V** floreszcencia, amelyen egyesbogak a parciális floreszcenciák.

A főfloreszcencia alapinternódiuma alatti virágzati régió a *parakládiumok zónája* vagy *gazdagító zóna* (*Bereicherungszone*); utóbbi név onnan származik, hogy a parakládiumok a rajtuk lévő kofloreszcenciák révén számos virággal gazdagítják a virágzatot. A gazdagító zóna alatt egy *gátlási* (*inhibíciós*) *zóna* (*Hemmungszone*) található, amely már a vegetatív

hajtáshoz tartozik; itt gátolva van a parakládiumok kifejlődése. Ennek az elágazás nélküli hajtásszakasznak köszönhető, hogy a virágzatok jól elkülönülnek a növény vegetatív testétől, és biztosítja, hogy a beporzást, illetve az effloráció utáni termés- és magterjesztést ne akadályozzák kifejlődő hajtások. Évelő lágyszárúak esetében a hajtás alapjánál lévő hónaljrügyek nem hajtanak ki az adott vegetációs időszakban, hanem a következő szezonban megújulási hajtásokat fejlesztenek, ezért ezt a tájék mint *megújulási* (*innovációs*) *zóna* különíthető el. A fás szárú növényeknél a gátlási és megújulási zóna nem különíthető el, mert ezeknél a következő vegetációs időszakban a virágzat alatti levelek hónaljrügyeiből fejlődnek új hajtások.[18]

2.2.3. *Politelikus és monotelikus virágzatok*

TROLL (1964) a 10. ábrán látható összetett fürtvirágzat példáján mutatja be a virágzatok alapszerkezetét. Az ábrán látható, hogy a főfloreszcenciát alkotó virágok mind axilláris helyzetűek, azaz nóduszokról, murvalevelek hónaljából erednek – még ha ezek a murvalevelek teljesen redukálódnak is –, de apikális helyzetű virágok egyáltalán nincsenek. A kofloreszcencia indeterminált csúcsmerisztémában végződik, amely újabb és újabb virágok képzésére képes, majd előbb-utóbb beszünteti működését, de soha nem alakul át egy apikális, terminális virággá.[19] Azokat a virágzatokat, amelyek tengelyei axilláris helyzetű virágaggregátumokban végződnek, csúcsuk pedig indeterminált (nyílt), az oldalágakat pedig nagyfokú egyöntetűség jellemzi, Troll *politelikus virágzatok*nak nevezni, utalva ezzel arra, hogy a főtengelyt és a parakládiumokat számos virág zárja le (a görög *polüsz* [‘sok’] + *telosz* [‘vég’] alapján a *politelikus* szó szerinti jelentése ‘sok [virág]-ban végződő, sokvégű’). A floreszcenciák virágai mindig akropetális virágnyílási sorrendűek, és a csúcs közelében elhelyezkedő virágok gyakran ki sem fejlődnek rendesen, hanem csökevényesek maradnak.[20]

Ismeretes azonban a virágzatok egy másik típusa, amelyeknél a főtengely nem sokvirágú floreszcenciában, hanem egyetlen, apikális, terminális virágban (*Endblüte, Terminal-*

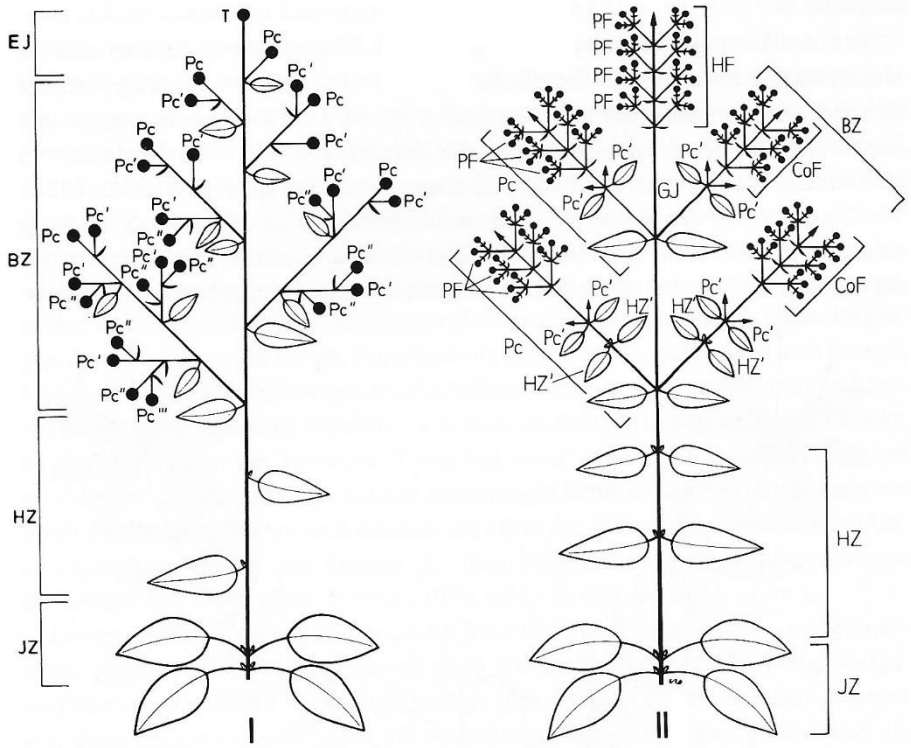
---

[18] A fás szárú növények virágzatainak a teljes hajtásrendszeren való elhelyezkedése és kifejlődése sokféle formában valósulhat meg. E téma további részletezése meghaladja a szakdolgozat kereteit. Troll virágzatmorfológiai monográfiájának negyedik – kiadatlan – kötete részben ezzel foglalkozott volna. Tanítványa, Weberling komoly kutatásokat végzett ezen a téren, már csak azért is, mert az ősi, nagyrészt fás szárú zárvatermőcsaládok virágzatainak morfológiai elemzése elvezethet az ősi virágzati formák megtalálásához. Néhány fontos publikáció a fás szárúak virágzatairól általánosságban: WEBERLING 1981; 1983; 1989; 1992; 1988; CLAßEN-BOCKHOFF 2000.

[19] Az is előfordul, hogy a virágzat csúcsmerisztémája a virágzás után vegetatív szerveket hoz létre. Ezt látjuk például az *Ananas comosus* esetében, ahol a virágzat csúcsa levélüstökben folytatódik.

[20] Különösen jól látszik ez egy kukoricacsövön, amelynek csúcsi régiójában ki nem fejlődő virágok maradványai láthatók.

blüte) végződik. Ebben az esetben ez a végvirág a virágzatban elfoglalt helyzete alapján homológ struktúrának tekinthető a fő floreszcenciával. Ezt a típust Troll *monotelikus virágzat*nak nevezi, mert a főtengely csúcsmerisztémája egyetlen virág képződésére használódik fel (a görög *monosz* jelentése 'egyetlen'); ezek tehát determinált (zárt) virágzatok. Ezeknél az oldalágak egyöntetűsége sem általános jelenség, hanem gyakran proximális irányban egyre gazdagabban ágaznak el.

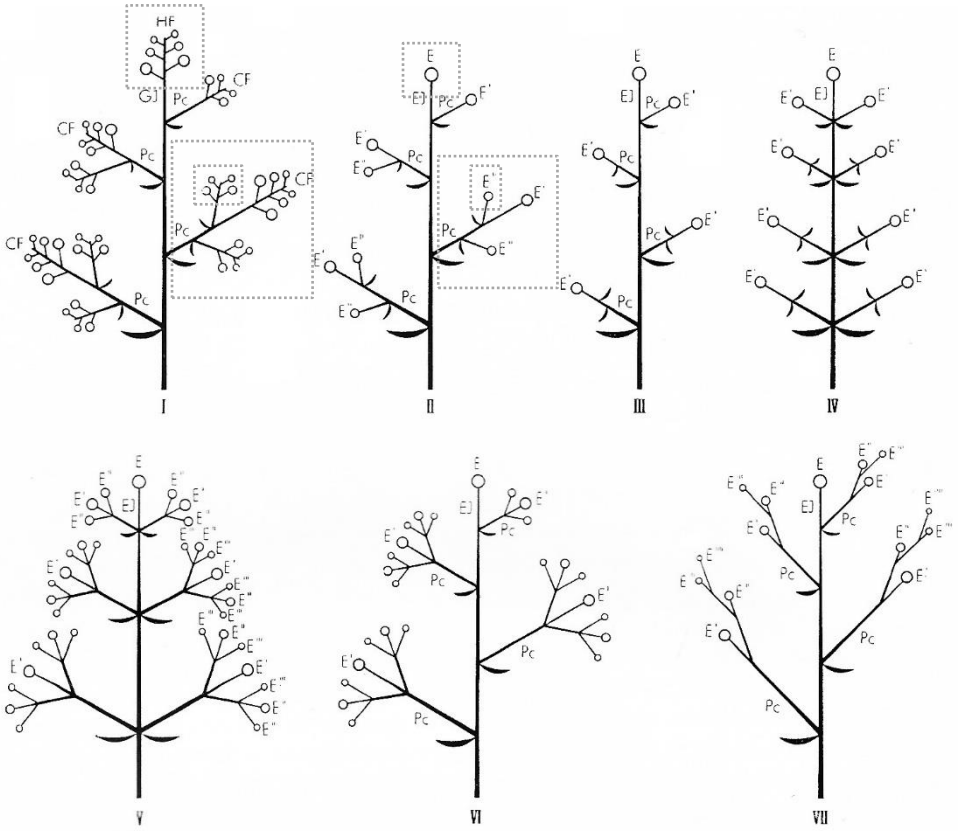


9. ábra. A monotelikus és politelikus virágzat szerkezete WEBERLINGtől (1983, 7): **I** monotelikus virágzat; **II** politelikus virágzat; **T** terminális virág; **Pc, Pc', Pc'', Pc'''** különböző rendű parakládiumok; **EJ** véginternódium; **GJ** alapinternódium; **HF** fő floreszcencia; **CoF** kofloreszcencia; PF parciális floreszcenciák (itt: kettősbogak); **BZ** gazdagító zóna (parakládiumok zónája); **HZ, HZ'** gátlási (inhibíciós) zóna (különböző rendű elágazásokon); **JZ** megújulási (innovációs) zóna.

A monotelikus virágzatokon hasonló szerkezeti elemek ismerhetők föl, mint a politelikus típusúakon. A terminális virág alatt alapinternódium található, amelyet Troll véginternódiumnak (*Endinternodium*) is nevez, de hangsúlyozza ennek homológiáját a politelikus virágzat alapinternódiumával. Ez alatt a parakládiumok zónája, azaz a gazdagító zóna található, majd a gátlási és megújulási zóna következik **(9. ábra)**.

Ahogyan a politelikus virágzatok esetén a parakládiumokon megismétlődik a főtengely szerkezete, ugyanez jellemző a monotelikus virágzatokra: a parakládiumok mindegyike terminális virágban végződik. Ebből következően minden elágazás egy-egy parakládiumnak tekinthető, akkor is, ha arról nem erednek újabb virágok. Tehát amíg egy egyszerű zárt

fürt axilláris virágai mind parakládiumok, egy egyszerű nyílt fürt általában egy főfloreszcenciaból vagy egyetlen parakládium kofloreszcenciájából származtatható.



10. ábra. Szünfloreszcenciák szerkezete és a közöttük lévő homológiák (TROLL 1964, 150): **I** politelikus szünfloreszcencia (kétszeresen összetett fürt); **II** politelikus szünfloreszcencia (tirzo-panikulátus rendszer[21]); **I–II** a két szünfloreszcencia pozicionálisan homológ szerkezeti elemeit jelölik a keretezések; **III** a II. képen lévő monotelikus szünfloreszcencia elszegényedett parakládiumokkal; **IV** átellenes fillotaxisú monotelikus szünfloreszcencia; **V** monotelikus szünfloreszcencia átellenesen rendeződő kettősbogas parakládiumokkal (tirzoid virágzat); **VI** monotelikus szünfloreszcencia szórtan álló kettősbogas parakládiumokkal (tirzoid virágzat); **VII** monotelikus szünfloreszcencia, amelynek kettősbogas parakládiumai egyesbogakká redukálódtak (tirzoid virágzat); **HF** főfloreszcencia; **CF** kofloreszcencia; **GJ** alapinternódium; **Pc** parakládium; **EJ** véginternódium; **E** a főtengely terminális virága; **E'** másodrendű tengelyt lezáró terminális virág; **E''** harmadrendű tengelyt lezáró terminális virág; **E'''** negyedrendű tengelyt lezáró terminális virág; **E''''** ötödrendű tengelyt lezáró terminális virág.

Troll egy további terminust is bevezet a tipológiai koncepcióhoz kapcsolódóan: a szünfloreszcencia fogalmát (*synflorescentia*, *Synfloreszenz*). A kifejezést eredetileg GOEBEL (1931) használta kifejezetten az összetett virágzatokra. TROLL (1964) némiképp módosítja jelentését: a szünfloreszcencia a virágzati főtengelyt lezáró szerkezeti elem – amely politelikus virágzatoknál többvirágú floreszcencia, a monotelikusaknál egyetlen terminális virág – és a hozzá tartozó parakládiumok rendszere. Vannak összetett virágza-

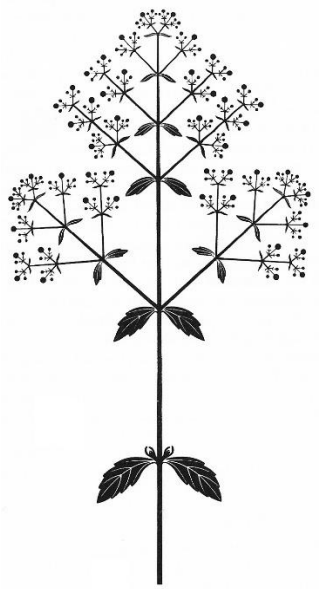
[21] Ha egy monotelikus virágzat nem kellően gazdag elágazásrendszerű, gyakran nem dönthető el egyértelműen, hogy bugavirágzat (bugaszerű elágazási mintázatot mutató parakládiumai vannak) vagy tirzoid (bogas mintázatú parakládiumokkal rendelkezik). Ilyenkor *tirzo-panikulátus* virágzatról beszélünk.

tok, amelyek nem szünfloreszcenciák – ha például egy politelikus virágzat bogakat hordozó főfloreszcenciájára redukálódik –, miközben nem minden szünfloreszcencia összetett virágzat, hisz például az egyszerű zárt fürtök mint monotelikus virágzatok a főtengely terminális virága és a külön-külön parakládiumoknak tekintendő axilláris virágok alkotta rendszer. Az infloreszcencia kifejezés azonban továbbra is alkalmazható: „Az infloreszcencia fogalmát (a legáltalánosabb értelemben vett virágzat) nem hagyjuk el. […] Használható ott, ahol nem kell, vagy előzetesen nem tudunk részletesebb megállapításokat tenni egy virágaggregáció morfológiai jellegéről" (148). Ha tehát egy virágzatra a szünfloreszcencia kifejezést alkalmazzuk, implikálja, hogy a virágzat tipológiai szempontú morfológiai leírásáról van szó **(10. ábra)**.

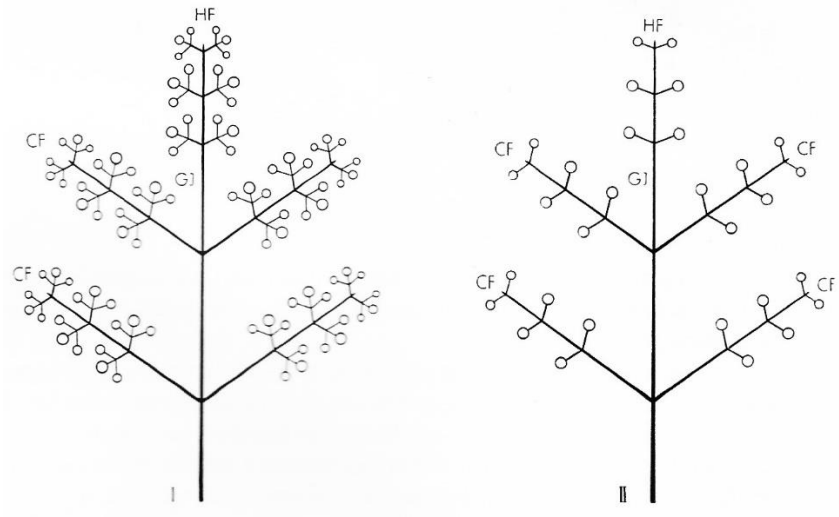
A poli- és monotelikus típusból minden virágzati forma levezethető; másként fogalmazva: szinte minden virágzat egyértelműen besorolható az egyik vagy a másik típusba. Emellett a virágzatoknak egyedül ez a felosztása alkalmas arra, hogy teljes zárvatermőkládok virágzati struktúráját egységesen jellemezzük. A korábbi virágzatosztályozások (például akropetális–bazipetális; fürtös–bogas; egyszerű–összetett) egyike sem elégséges az egységes jellemzéshez.[22] A virágzatok tapasztalható rendkívüli változatosságát az adja, amit Troll *változó arányok elvé*nek (*Prinzip der variablen Proportionen*) nevez. Mindkét típus különböző szerkezeti elemei sokféle kvantitatív szempontból változhatnak: a virágkocsányok megnyúlhatnak vagy megrövidülhetnek (utóbbi esetben füzérszerű formát létrehozva); a virágzati tengelyek szintén megnyúlhatnak vagy megrövidülhetnek, akár egy pontból – ernyőszerűen – indulhatnak. A virágok száma a politelikus floreszcenciákon és a monotelikus parakládiumokon is rugalmasan változhat, akár egyre redukálódhat. A parakládiumok teljesen eltűnhetnek: ilyenkor a politelikus szünfloreszcenciából egyetlen nyílt fürt marad, a monotelikusból pedig magános virág. A főfloreszcencia és a terminális virágok egy része is elcsökevényesedhet: ekkor hiányos, ún. *trunkát-politelikus* és *trunkát-monotelikus* virágzatok alakulnak ki (vö. 22. jegyzet; **11. ábra**). A parakládiumok növe-

[22] Néhány zárvatermőkládban megfigyelhető az átmenet a monotéliából a politéliába, sőt újabban ennek fordítottját is leírták. Ez azonban nem olyan gyakori, hogy a megkérdőjelezné a monotelikus–politelikus felosztás alkalmasságát. TROLL (1964, 156–157) leírja, hogy az általa feltárt két típus leginkább Roeper virágzatosztályozásához (determinált–indeterminált) áll közel, hisz a monotelikus virágzatok parakládiumai mindig determináltak, a politelikusaké mindig indeterminálták. Ügyelni kell azonban arra, hogy a politelikus virágzatok floreszcenciájának legfelső virága apikális pozícióba tolódva ún. *szubterminális* vagy *pszeudoterminális virág*gá válhat (pl. *Convallaria majalis, Delphinium elatum*), megnehezítve egy virágzat típusának helyes felismerését (uo. 25–32). A monotelikus virágzatok esetén pedig olykor az lehet félrevezető, hogy a terminális virág redukálódik, azaz *trunkát-monotelikus virágzat* jön létre (pl. *Valeriana officinalis*). Mind a szub- és pszeudoterminális virágok, mind a trunkát-monotélia felismerését az ontogenetikai vizsgálatok és a közeli rokon fajokkal való összehasonlítás segítheti.

kedhetnek bazi-, mezo- és akrotóniával. A virágok és a parakládiumok fillotaxisa szintén változó lehet, ahogyan a virágzat foliációja is.



11. ábra. A *Valeriana officinalis* trunkát-monotelikus virágzata (WEBERLING 1989, 217): az összetett tirzoid (tritirzoid) főtengelyének és egyes parakládiumainak terminális virágai hiányoznak, mert a merisztéma felhasználódik a proximálisabb helyzetű parakládiumok létrehozására.



12. ábra. Egy tirzikus (bogas parciális floreszcenciákat hordozó) és egy botrikus (fürtös) alapszerkezetű politelikus virágzat közötti homológia (TROLL 1964, 152): **I** ditirzusz (bogas parciális floreszcenciákat hordozó politelikus virágzat, amelynek elsőrendű parakládiumai vannak); **II** dibotrium (kétszeresen összetett [átellenes fillotaxisú] fürtvirágzat); **I–II** ha a ditirzusz minden parciális floreszcenciája egyetlen virágra redukálódik (nem fejlődik ki a kettősbogas struktúra), dibotrium áll elő. A régi terminológiában az I. képen lévő virágzat heterotaktikus, a II. képen lévő homotaktikus, tehát más alaptípusba kerül, annak ellenére, hogy könnyű az átmenet közöttük. A trolli tipológiában mindkét virágzat politelikus, és nyilvánvaló a közöttük lévő kapcsolat. **HF** főfloreszcencia; **CF** kofloreszcencia; **GJ** alapinternódium.

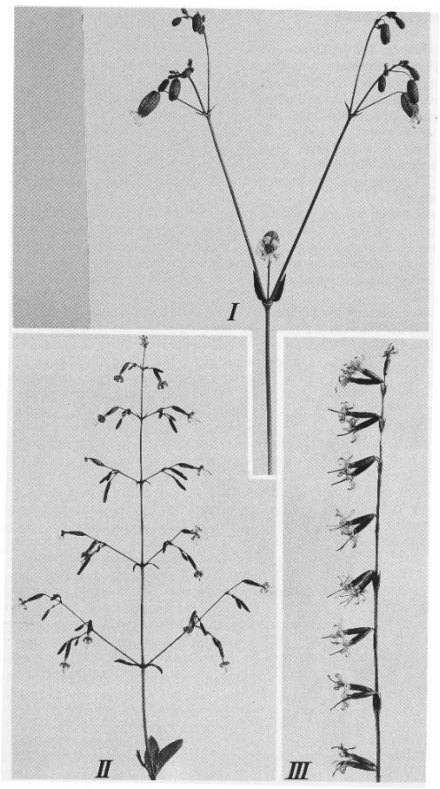
2.2.4. *A fürtös–bogas felosztás problematikája*

A 12. ábrán látható, hogy a virágzatok mindkét típusa monopodiális szerkezetű. Bogak (szimpodiális elágazású egységek) legfeljebb a monopodiális főtengelyről vagy a parakládiumokról erednek, de az egész virágzatot nem uralja bogas szerkezet. Ez a modern összehasonlító virágzatmorfológia egyik fontos felismerése: „Létezik ugyan a virágzati zónában bogas (cimózus) elágazási forma, de nincsenek bogas virágzatok. Ez egyben azt is jelenti, hogy minden virágzat monopodiális alapszerkezetű” (TROLL 1964, 33). A fürtös–bogas felosztás tehát a virágzatok esetében nem természetes szembeállítás – ellenben a mono- és politéliával –, nem lehet az osztályozás és a virágzatok homológiákon alapuló összehasonlításának alapja.

Nagyon gyakori jelenség, hogy egy-egy zárvatermőcsoportot fürtös és bogas virágzatokkal egyaránt jellemeznek. Kiváló példa erre a *Caryophyllaceae,* amelynek például *Silene* nemzetségében fürtös és bogas virágzatú fajok is előfordulnak. A *S. nutans* öszetett

(bogas részvirágzatokat hordozó) fürtös, a *S. vulgaris* kettősbogas, a *S. tatarica* egyszerű fürtös virágzattal rendelkezik **(13. ábra)**. Troll tipológiájában mindhárom faj virágzata monotelikus, és a homológiák alapján nyilvánvaló a közöttük lévő kapcsolat. Amennyiben a *S. nutans* minden parakládiuma annak terminális virágára redukálódik, előáll a *S. tatarica* egyszerű zárt fürtje. Ha viszont a *S. nutans* bogakat hordozó elsőrendű parakládiumai közül csak kettő marad meg – amelyek ráadásul akrotón növekedésűek –, és ugyanígy a másod- és harmadrendű parakládiumok elágazásai is kettőre korlátozódnak, a *S. vulgaris* kettősbogas virágzata jön létre (TROLL 1964; WEBERLING 1989; ALMÁDI 2004a).

A *S. vulgaris*éhoz hasonló szerkezetű, tisztán bogasnak tűnő virágzatok nagyon gyakoriak a zárvatermők körében. Önálló típusnak azonban nem tekinthetők, mert mindeb esetben levezethetők olyan monopodiális, monotelikus virágzatokból, amelyeknek bogas parakládiumai vannak (ezeket *tirzoid virágzat*nak nevezzük – részletesebben lásd a 2.3.1. részben). Gyakoriságukra való tekintettel azonban Troll új és hasznos terminust vezet be rájuk: *cimoid virágzatok* vagy egyszerűen *cimoidok* (*Cymoide*). Találó elnevezés ez, hisz bogas (cimózus) virágzatok nincsenek, de a bogas parakládiumokat hordozó monotelikus virágzatok – a tirzoidok – úgy módosulhatnak, hogy teljes szerkezetükben egyetlen bognak tűnő, bogszerű (cimoid) virágzatokká alakulnak (az *-oid* végződés a görög *-eidész* szóból ered, amelynek jelentése 'hasonló, -szerű').



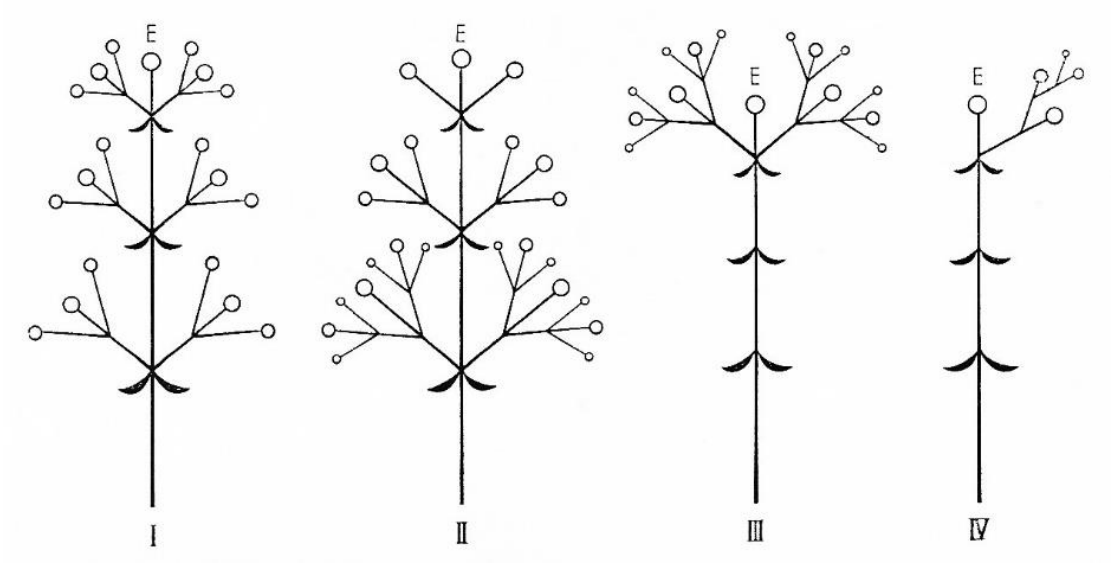
13. ábra. *Silene*-fajok virágzatai (WEBERLING–TROLL 1989, 10): **I** a *S. vulgaris* „bogas" virágzata; **II** a *S. nutans* összetett fürtje (kettősbogakkal); **III** a *S. tatarica* egyszerű fürtje. Valójában minden *Silene*-virágzat levezethető egy tirzoidból, azaz bogas részvirágzatokat hordozó monotelikus virágzatból

TROLL (1964) részletesen, példákkal illusztrálva mutatja be, hogy egy tirzoid virágzatból mely kétféle módon jöhetnek létre cimoidok:

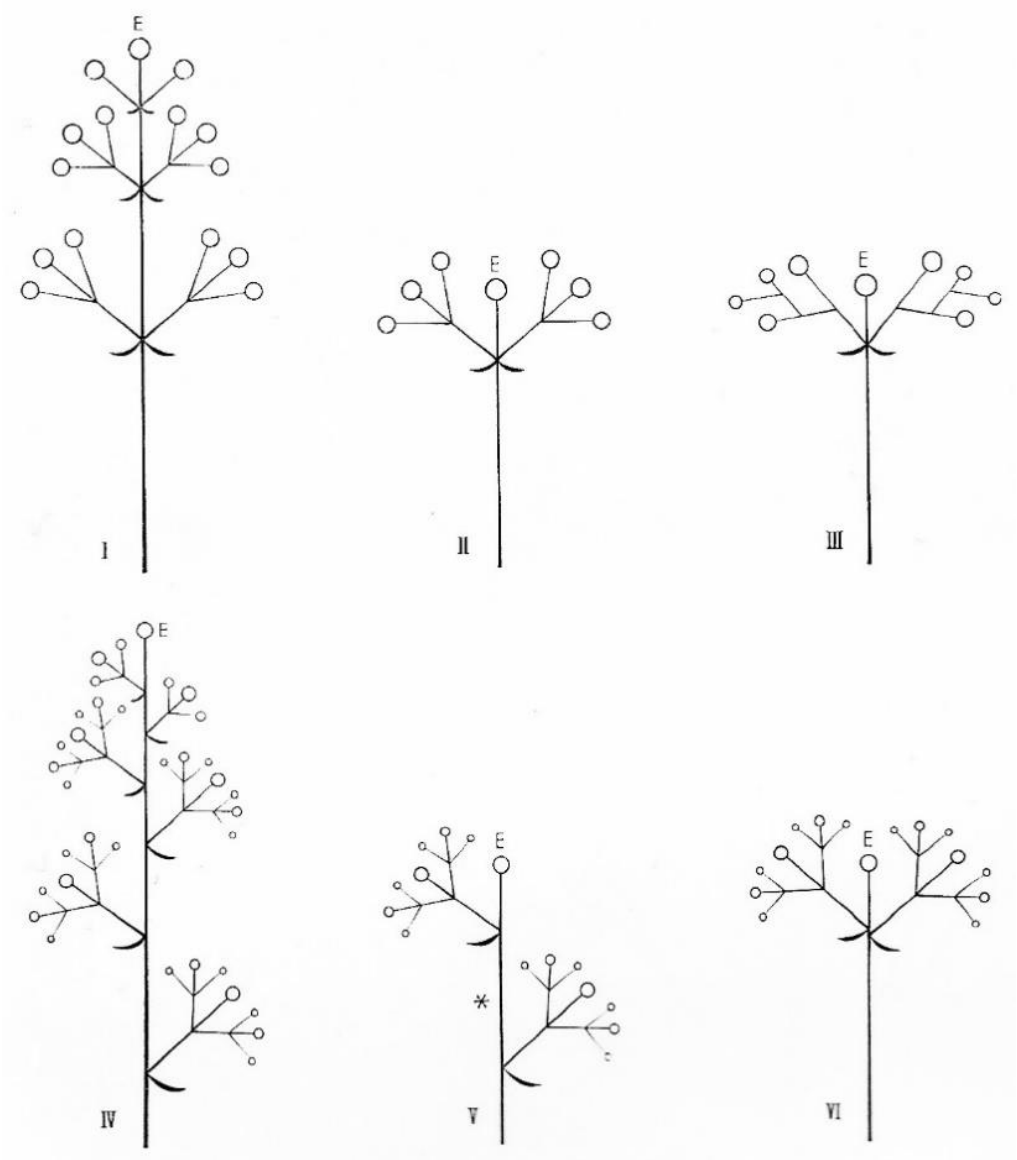
(1) A tirzoid virágzat elágazásrendszere szélsőségesen akrotón növekedésűvé válik, olyannyira, hogy végül a proximális parakládiumok teljesen gátlódnak, ki sem fejlődnek, csupán a terminális virág szomszédságában lévő egy vagy két disztális ág, amelyeken megismétlődik ez a növekedési mintázat. Így jönnek létre például az imént bemutatott *Silene* nemzetség cimoid virágzatai (**14. ábra**).

(2) A fejlődő tirzoid virágzat főtengelye egy vagy két parakládium létrejötte után befejezi növekedését, terminális virágban zárul. Kiváló példái ennek a *Fragaria* nemzetség dichocimoid („kettősbogas") virágzatai, amelyeknél a két parakládium eredendően nem egy pontból ered, habár a köztük lévő internódium összehúzódásával kialakulhat átellenes szerkezet **(15. ábra)**.

A cimoidokhoz hasonlóan tirzoidokból származtathatók a hagyományosan pleiocháziumnak nevezett virágzatok. Ezek olyan tirzoidokból származnak, amelyeknek több bogas parakládiuma is van, és ezek a köztük lévő internódiumok megrövidülésével egy pontba húzódnak (pl. *Greenovia aurea, Sedum rupestre, Euphorbia cyprassias*). Számos monotelikus ernyővirágzat cimoidból származtatható úgy, hogy a parakládiumok összes tengelye egy pontból ágazik ki (pl. *Holosteum umbellatum, Sparmannia africana*).



14. ábra. A cimoid virágzatok kialakulása *Silene*-fajoknál TROLL (1964, 102) szerint: **E** terminális virág; **I** egyenletes növekedésű tirzoid; **II** bazitón növekedésű tirzoid (pl. *Silene nutans*); **III** szélsőségesen akrotón növekedésűvé vált tirzoid, azaz cimoid virágzat (pl. *Silene vulgaris*); **IV** redukált cimoid (pl. *Silene gallica*)



15. ábra. A cimoid virágzatok egy más úton való levezetése (TROLL 1964, 107): **E** terminális virág; **I** tirzoid virágzat; **II** a tirzoid két proximális bog kifejlődése után terminális virágban zárul, ezzel cimoid jön létre; **III** két egyesbogban folytatódó cimoid virágzat; **IV** szórt fillotaxisú tirzoid; **V** az előbbi tirzoidból származtatható cimoid virágzat, amelynek két bogát hosszú internódium (*) választja el; **VI** az internódium (*) megrövidülésével átellenes kettősbogakat hordozó cimoid jön létre (pl. *Fragaria*)

A fürtös–bogas osztályozás problémakörének eddigi leírásából már nyilvánvalóvá vált, hogy a tipológiai koncepcióban a bog fogalma wydleri értelemben szerepel. TROLL (1957) két feltételt fogalmaz meg, amely szükséges ahhoz, hogy egy virágzati elágazást bognak nevezhessünk: (1) az egymás utáni ágak nóduszainak száma legfeljebb kettő; (2) minden ág virágban végződik. Az ilyen elágazási mintázatok, tehát az egyes- vagy kettősbogak nagyon gyakoriak mind a monotelikus, mind a politelikus virágzatok főtengelyén vagy parakládiumain, azonban többesbogak mint parakládiumok vagy parciális floreszcenciák egyáltalán nem fordulnak elő, ezért ezeket nem lehet bogaknak tekinteni (vö. MÜLLER-DOBLIES et al. 1992).

2.3. A virágzatok Troll-féle terminológiája és osztályozása

A tipológiai koncepcióban a virágzatok egyetlen helyes, természetes felosztása a monotelikus–politelikus megkülönböztetés. Egyedül ez van ugyanis tekintettel a virágzatok szerkezetében mutatkozó homológiákra, így ez alkalmas arra, hogy a virágzatokat egymással összehasonlítsuk, és morfológiailag helyesen interpretáljuk. Ugyanakkor a virágzatoknak – trolli értelemben – e két típusa (*Typus*) a változó arányok elvéből következően formák (*Gestalt*) rendkívüli sokféleségében jelenik meg: ezt az alakgazdaságot valamiképpen szükséges leírni, fogalomrendszert, terminológiát alkotni rá.

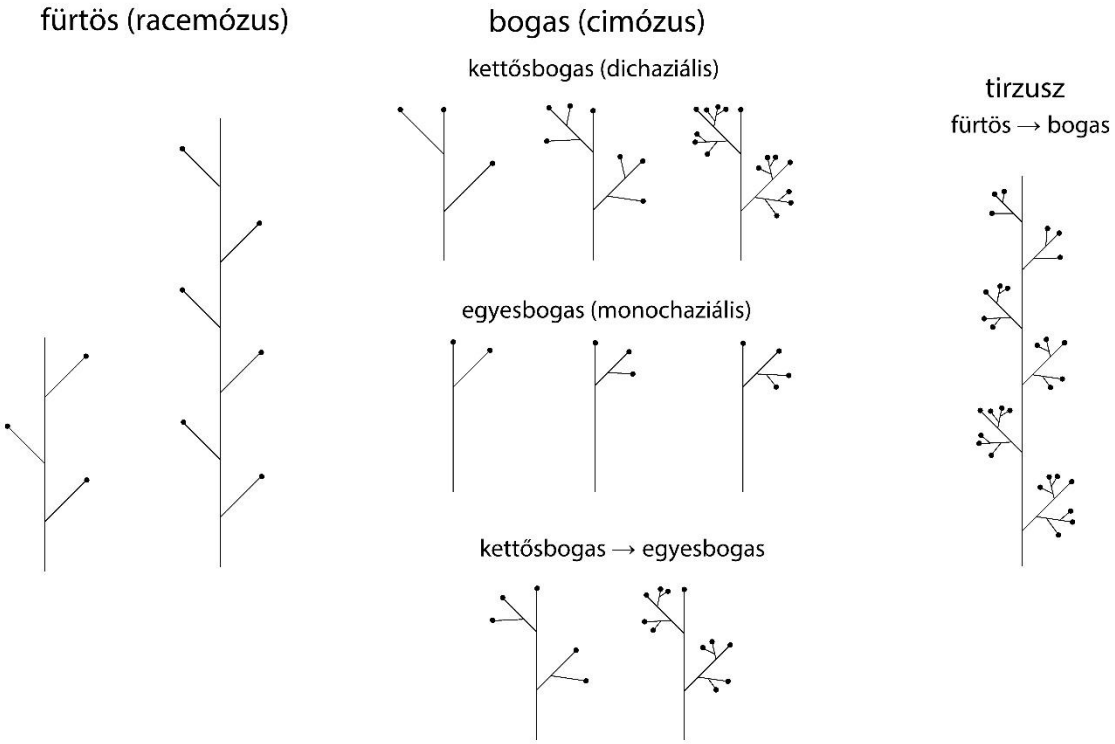
Troll a monotélia és politélia fogalmán túl ugyan számos új terminust vezetett be a virágzatmorfológiába – ezek közül említettük már a cimoidot –, de a régi leíró alaktan fogalmait sem mellőzte, hanem igyekezett ezeket úgy rendszerezni, definiálni és használni, hogy – amint ő maga fogalmaz – „azok nem hogy nem állják útját annak, hogy a tipológia áthassa a virágzatmorfológiát, hanem épp az igényeinkhez vannak szabva" (TROLL 1964, 34; vö. HY 1894).

TROLL (1964) terjedelmesen és sok példával tűzdelve fejti ki virágzatok leíró morfológiáját. A következő áttekintésben azonban nem egészen ennek tárgyalásmódját követjük, hanem egyrészt a szerző ide vonatkozó műveit igyekszünk szintetizálni, másrészt ENDRESS (2010) összefoglaló tanulmányát használjuk, amely három szempont köré csoportosítva mutatja be a Troll-féle terminológiát és osztályozást: (1) az elágazási mintázat, (2) a különböző rendű tengelyek viszonylagos hosszúsága a fürtös virágzatokban és (3) az elágazási mintázatok ismétlődése alapján. Továbbá azokat a terminológiai finomításokat is számba vesszük, amelyek ugyan a Troll koncepcióját alapjaiban nem befolyásolják, de nem közvetlenül tőle, hanem iskolájának későbbi morfológusaitól – elsősorban Weberlingtől, illetve Dietrich és Ute Müller-Dobliestól – származnak.

2.3.1. *Az elágazási mintázatok* **(16. ábra)**

Troll kétféle elágazási mintázatot különböztet meg; ezek a fürtös (racemózus) és a bogas (cimózus). Ismét hangsúlyozni kell, hogy ezek nem önálló virágzattípusok, hanem elágazási módok. Definíciójukat tekintve Troll visszatér Wydlerhez (vö. 1.4. rész): eszerint a *fürtös mintázat* esetén a virágzati főtengelyen (elsőrendű tengely) az elágazások száma korlátlan, viszont rendűségük korlátozott: legfeljebb másodrendűek. Ellenben a *bogas mintázat*ban az elágazások száma korlátozott, mert egy tengely kettőnél több elágazást sosem hordoz, mert nincs kettőnél több nódusza és profilluma, azonban az elágazások rendűsége korlátlan, vagyis a tengelyek sokszor továbbágazhatnak egy vagy két oldalággal. A kétféle

mintázatot érdemes úgy tekinteni, mint a zárvatermők kétféle stratégiáját virágaik számának növelésére egy virágzatban. A fürtös mintázat esetén ez úgy lehetséges, hogy a főtengely megnyúlik, és több laterális virág képződhet rajta, míg a bogas elágazásnál az elágazások rendűségének növelése szaporítja a virágok mennyiségét.



16. ábra. A virágzatok elágazási mintázatának két szélső formája a fürtös és bogas, és ezek kombinálódása a tirzuszban (ENDRESS 2010, 227; módosítva). *Fürtös mintázat* esetén az elágazások rendűsége korlátozott (legfeljebb másodrendű elágazás lehetséges), de az egy tengelyen lévő virágok száma korlátlan. *Bogas mintázat* esetén ezzel szemben az egy tengelyen lévő virágok száma korlátozott: egy (*egyesbogak* esetén) vagy kettő (*kettősbogak* esetén) lehet, az elágazás rendűsége azonban korlátlan. A kettősbogak gyakran egyesbogakban ágaznak tovább, de ennek fordítottja nem fordul elő. A virágzatok alapszerkeztükben mindig fürtösek (monopodiálisak), de hordozhatnak bogas részvirágzatokat: ebben az esetben *tirzusz*ról beszélünk.

Lényeges különbség a kétféle mintázat között, hogy míg a fürtös uralhat egy teljes virágzatot, addig a bogas sohasem – ahogyan a fürtös–bogas felosztás problémaköre kapcsán kifejtettük. Troll ezt úgy fogalmazza meg, hogy „minden virágzat monopodiális alapszerkezetű" (vö. 2.2.4. rész). Bogas mintázat kizárólag másod- és magasabb rendű elágazásokon lehet, ami kifejezetten gyakori a zárvatermők körében. Azokat a virágzatokat, amelyek főtengelyén bogas mintázatú részvirágzatok ülnek, *tirzus*nak *(thyrsus)* nevezzük. Troll ezzel a definícióval végleges jelentést ad e hányatott sorsú terminusnak, követve de Candolle (vö. 1.2. rész) meghatározását. Azokat a politelikus virágzatokat, amelyek elemi virágok helyett bogakat hordoznak – azaz bogas parciális floreszcenciáik vannak –, ténylegesen tir-

zusznak, azonban a bogas mintázatú parakládiumokat hordozó monotelikus virágzatokat *monotel-tirzusz*nak, még gyakrabban *tirzoid*nak nevezzük (BRIGGS–JOHNSSON 1979; WEBERLING 1998). Másképp fogalmazva: a tirzusz bogakat hordozó nyílt főtengelyű virágzat, a tirzoid ugyanez zártban. Ha a tirzoidnak csak egy vagy két parakládiuma fejlődik ki, az előző részben bemutatott *cimoidok*hoz jutunk. TROLLnál (1969) a két parakládiummal induló cimodiok a *dichocimoidok* (*Dichocymoide*), míg az egyparakládiumosak a *haplocimoidok* (*Haplocymoide*).[23] Ha egy dichocimoid magasabb rendű elágazásai is kettősek – azaz megőrzi kettősbogas szerkezetét –, *diplocimoid* a neve; ha két forgóban folytatódik, *dicincinnus*, ha pedig két kunkorban, *dibostryx* (MÜLLER-DOBLIES–MÜLLER-DOBLIES 1987).

Az eddig leírtakból következik, hogy egy fürtös mintázat továbbágazhat bogasan, de ennek fordítottja sosem fordul elő, mert a bogágak mindig elemi virágokban végződnek. A bogas mintázatok alapvetően kétfélék lehetnek: kettősbogak (dicháziumok) és egyesbogak (monocháziumok). A részvirágzatok többesbogas mintázata nem ismert, a pleiocháziumnak nevezett struktúra egy sajátos tirzoid virágzat (vö. 2.2.4. rész). A dicháziumok lehetnek teljes szerkezetükben dichaziálisak, azaz mindig kettősbogasan ágaznak el, de nem ritka jelenség az sem, hogy egy bog dichaziálisan indul, majd fokozatosan monocháziumba megy át, és ebben végződik. Ezzel szemben a monocháziumok magasabb rendű elágazásai sosem fordulnak át dicháziumokba.

Troll a tisztán fürtös virágzatokat összefoglalóan *botriumok*nak (*Botryen*) nevezi. Ezekben bogas mintázat egyáltalán nem jelenik meg. A tirzusz–botrium tehát egymással szembeállítható fogalompár: ugyan mindkettő fürtös (monopodiális) alapszerkezetű – hisz eredendően minden virágzat az –, de az előbbi bogas, az utóbbi elemi virágokat vagy újabb fürtöket hordoz. Tisztán fürtös rendszerek a politelikus és monotelikus virágzatok között egyaránt előfordulhatnak. Míg a politelikus (nyílt) fürtök a tényleges botriumok, addig a monotelikus (zárt) fürtök csak *botrioidok* (*Botryoide*), kifejezve ezzel, hogy csak analógjai a botriumoknak. Míg a botriodok ugyanis – még ha egyszerű virágzatok is – mindig szünfloreszcenciák, azaz minden axilláris viráguk önálló parakládium, addig a botriumok gyakran csak floreszcenciák (TROLL 1964). (Ugyanígy az analógiás viszony fejeződik ki a tirzusz–tirzoid, cima–cimoid fogalompárokban.)

[23] Troll tanítványai, Dietrich és Ute MÜLLER-DOBLIES később (1987) javasolja, hogy a teljes szerkezetükben bogasnak tűnő virágzatokat cimoid helyett – ČELAKOVSKÝ (1892) nyomán – *brachium*nak nevezzük, a dichocimoidot *dibrachium*nak, a haplocimoidot *monobrachium*nak. Szándékuk ezzel az, hogy a bogas (cimózus) mint elágazási mintázat markánsan meg legyen különböztetve a bogasnak tűnő (cimoid) virágzat fogalmától, még nevében se utaljon rá. Ha azonban következetesen, definíciók szerint használjuk a cimózus és cimoid fogalmát, nincs szükség erre a terminológiai bonyolításra.

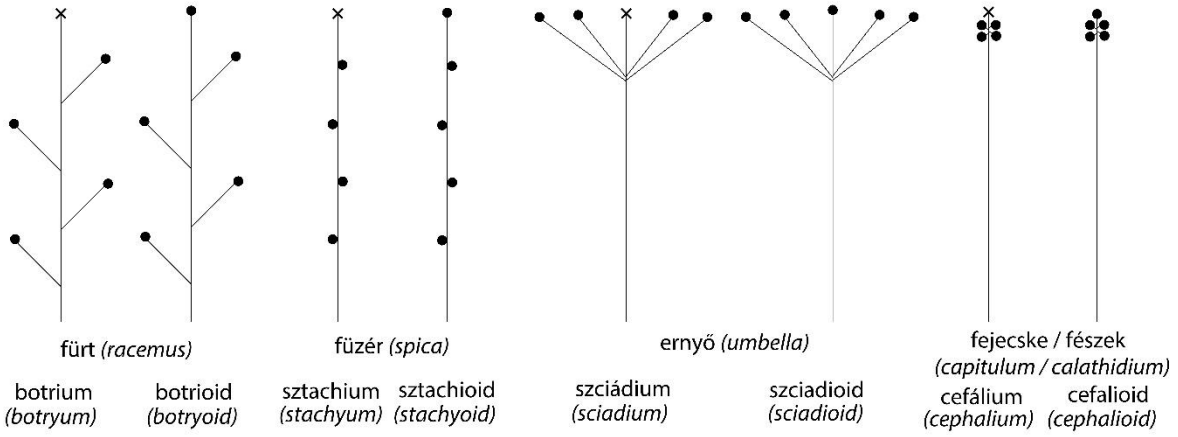
2.3.2. *A tengelyek relatív hosszúsága* **(17. ábra)**

A fürtös virágzatok – legyenek azok botriumok vagy botrioidok – jellegzetes formákat vehetnek fel aszerint, hogy az elsődleges és másodlagos tengelyük milyen mértékben van megnyúlva. Eszerint két lehetőség adódik két-két alesettel (TROLL, 1964; vö. ENDRESS 2010):

(1) A fürtös virágzat elsődleges tengelye (főtengelye) megnyúlt, az internódiumok viszonylag hosszúak, így a virágok több-kevésbé távol esnek egymástól. A másodlagos tengelyek (virágkocsányok) hossza alapján további két lehetőség:

(a) Ha a virágkocsányok meg vannak nyúlva, azaz a virágok viszonylag távol állnak a főtengelytől, szűkebb értelemben vett *fürtvirágzat*ról *(racemus)* beszélünk. Ha ennek nincs terminális virága, azaz politelikus (nyílt), akkor botrium *(botryum)* a neve, ha van terminális virága (monotelikus, zárt), akkor botrioid *(botryoid)*.[24]

(b) Ha a virágkocsányok olyan rövidek, hogy a virágok közvetlenül a főtengelyen ülnek, füzérvirágzatról *(spica)* beszélünk. Ennek politelikus formája a sztachium *(stachyum)*, monotelikus pedig a sztachioid *(stachyoid)*. Ha a füzér főtengelye megvastagszik, hagyományosan torzsavirágzatról *(spadix)* beszélünk.



17. ábra. A fürtös virágzatok formái az első- és másodrendű tengelyek relatív hossza alapján (ENDRESS 2010, 229; módosítva): *fürt* (mindkettő hosszú); *füzér* (az elsőrendű hosszú, a másodrendű rövid); *ernyő* (az elsőrendű rövid, a másodrendű hosszú); *fejecske/fészek* (mindkettő rövid). Mindegyik forma lehet politelikus (nyílt, indeterminált) és monotelikus (zárt, determinált).

[24] Fontos látni, hogy a botrium/botrioid kifejezés használható szűkebb és tágabb értelemben. Szűkebb értelemben magát a fürtvirágzatot, a *racemus*t jelenti, amelynek főtengelye és virágkocsányai is megnyúltak. Ebben az értelemben különbözik a füzér-, ernyő- és fejecskevirágzattól. Tágabb értelemben azonban a botrium/botrioid jelent minden fürtös (botrikus) rendszerű virágzatot, amelyben nincs elágazásszámkorlátozottság. Ebben az értelemben nemcsak a *racemus*, hanem a füzér, ernyő és fejecske is botrium, azaz fürtös virágzat. A magyar terminológiában esetleg a *fürtvirágzat* – mint összetett szó – jelenthetné magát a *racemus*t, a *fürtös virágzat* – mint jelzős kifejezés – pedig a tágabb értelemben vett botrikus rendszereket.

(2) A fürtös virágzat főtengelye megrövidült, internódiumai többé-kevésbé összehúzódtak, így a virágok látszólag egy pontból indulnak. A virágkocsányok ismét kétfélék lehetnek:

(a) Ha a virágkocsányok viszonylag hosszúak, a virágzat neve ernyő *(umbella)*. Politelikus formája a szciadium *(sciadium)*, monotelikus formája a szciadioid *(sciadioid)*.

(b) Ha a virágkocsányok rövidek, fejecskének *(capitulum)* hívjuk a virágzatot. Politélia esetén *cephalium*, monotelikusan *cephalioid* a helyes megnevezés. Ha a fejecskevirágzat összehúzódott tengelyképlete megvastagszik, fészeknek *(calathidium)* szokás hívni.

2.3.3. *Az elágazási mintázatok ismétlődése* **(18. ábra)**

A fürtös és a bogas elágazási mintázat két lehetséges útja annak, hogy a virágok száma növekedjék egy virágzatban; ugyanezt biztosítja az elágazási mintázatok ismétlődése. Azok a fürtös rendszerek, amelyekben nincs mintázati ismétlődés, azaz a virágzat egyszerű, a főtengelyen virágok találhatók, *monobotriumok*nak (politélia esetén) vagy *monobotrioidok*nak (monotélia esetén) nevezzük. A monobotriumok és monobotrioidok a régi terminológia szerint tehát az egyszerű fürtös virágzatok, és a terminus meg is tartható. Egy egyszerű, nyílt füzérvirágzat *monosztachium*, ugyanez zártban *monosztachioid*. Az egyszerű ernyő és fejecske elnevezése ugyanígy képezhető.

Ha egy monobotrikus rendszer virágait monobotriumokkal helyettesítjük egy összetett fürtös rendszert, *pleiobotrium*ot kapunk; ennek minden részvirágzata nyílt, tehát politelikus struktúra. Ugyanennek a monotelikus változata a *pleiobotrioid*. A pleiobotriumok és pleiobotrioidok neve pontosítható azzal, hogy hányszoros összetételűek, így beszélhetünk *dibotriumok*ról és *dibotrioidok*ról, *tribotriumok*ról és *tribotrioidok*ról stb.[25] Ugyanezek az elnevezések használhatók poli- és monotelikus összetett füzérekre (*pleiosztachium* és *pleiosztachioid*), összetett ernyőkre (*pleioszcadium* és *pleioszciadioid*), összetett fejecskékre és fészkekre (*pleiocefálium* és *pleiocefalioid*).

A pleiobotriumok – tehát a politelikus összetett fürtös virágzatok – kétféle formában fejlődhetnek ki. Ha a virágzat főfloreszcenciájából és kofloreszcenciákból áll, *heterotetikus pleiobotrium*ról beszélünk (a görög *thetosz* jelentése ‘rátett, ráhelyezett’).[26] Amennyiben a főfloreszcencia eltűnik, és így csak a kofloreszcenciák maradnak meg, *homotetikus pleio-*

[25] A szakirodalom az összetett virágzatok terminológiájában a *di-* helyett olykor *diplo-*, a *tri-* helyett *triplo-* előtagot használ, így a *diplobotrium* és a *triplobotrium*, illetve ezekkel analóg elnevezések is helyesek.

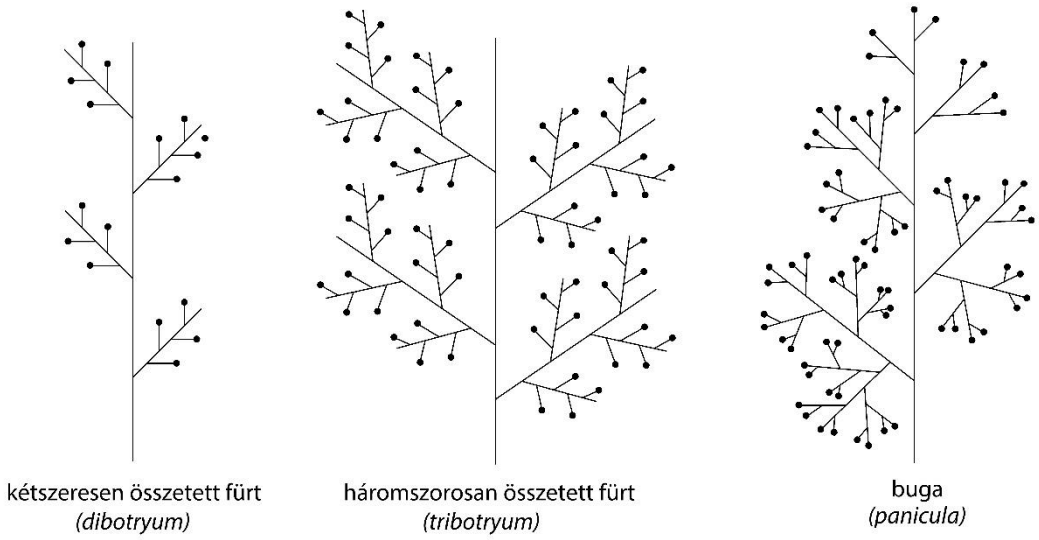
[26] Ilyen virágzat példáján tekintettük át a virágzó hajtás általános szerkezetét a 2.2.2. részben.

botrium jön létre. Ezzel lehetővé válik, hogy a virágzó hajtás növekése ne fejeződjék be egy részvirágzatban, hanem újabb és újabb axilláris helyzetű virágzatok jöjjenek létre, esetleg a hajtás generatív működése ismét vegetatívba váltson (vö. proliferáció jelensége: WEBERLING 1989).

A tirzikus és tirzoidikus virágzatok esetén is ismétlődhetnek a mintázatok. Ha egy virágzati főtengelyen kizárólag bogak találhatók, politélia esetén *monotirzuszok*ról, monotélia esetén *monotirzoidok*ról beszélünk. Ha a bogak helyét tirzuszokkal vagy tirzoidokkal helyettesítjük, *pleiotirzuszok* vagy *pleiotirzoidok* keletkeznek. Ha a bogak közvetlenül a másodrendű tengelyeken ülnek, a virágzat *ditirzusz,* illetve *ditirzoid*; még gazdagabb elágazások *tritirzuszok*at és *tritirzoidok*at eredményeznek. A pleiotirzuszok és -tirzoidokat alkotó tirzikus, illetve tirzoidikus elágazásokat Troll nyomán *speciáltirzusz*nak, illetve *speciáltirzoid*nak nevezzük. Tipológiai szempontból a speciáltirzuszok és -tirzoidok tulajdonképpen a virágzat parakládiumai. Ahogyan a pleiobotriumok, úgy a pleiotirzuszok is lehetnek heterotetikusak, ha főfloreszcenciájuk kifejlődik; ennek hiánya esetén homotetikusak.

Egészen sajátos formája a virágzatoknak a *buga* (*panicula*; németül *Rispe*), mert elágazásrendszere nehezebben írható le, mint akár a fürtös, akár a bogas mintázat. Nem véletlen, hogy Wydler és Čelakovský – ahogyan a történeti bevezetőben láttuk (vö. 1.4. és 1.6. rész) – önálló típusnak tekinti a másik kettő mellett. A buga nem fürtös és nem bogas mintázatú, mintegy átmenet a kettő között. Nem nevezhető bogasnak, mert minden elágazás kettőnél több oldalágat fejleszthet – nincs tehát elágazásszám-korlátozottság –, de nem is fürtös, mert minden oldalág elágazási rendje magasabb lehet kettőnél – azaz nincs korlátozottság az elágazás rendűségében sem. Az ilyen szerkezetű virágzatok mindig monotelikusak, minden elágazásukat – ideértve a főtengelyt is – terminális virág zárja le. További jellegzetességük, hogy a főtengelyen lefelé haladva egyre gazdagabban ágaznak el. Ha pleiobotrioidként kísérlejük meg leírni, azt mondhatjuk, hogy a bugavirágzatok olyan pleiobotriodok, amelyek főtengelyén felfelé haladva a parakládiumok virágának száma és elágazási rendűsége egyre csökken, gyakran olyannyira, hogy a legfelső parakládium már csak egyetlen virág. Nem szerencsés azonban a bugákat pleiobotrioidnak tekinteni, mert azok valódi fürtös rendszerek terminális virággal. A bugától eltérően egy valódi pleiobotrioid parakládiumai homogén szerkezetek; főtengelyükön felfelé haladva elágazásrendszerük nem szegényedik el fokozatosan, hanem a másodrendű botrioidokat egyszer csak laterális virágok váltják fel.

A bugavirágzat egészének elágazási mintázata megismétlődik a parakládiumokon, amelyek így tulajdonképpen kisebb bugavirágzatokként kezelhetők; ezeket nevezi Troll *speciálbugák*nak (amint a pleiotirzusz kisebb tirzikus egységei a speciáltirzuszok).[27]



18. ábra. A fürtös elágazási mintázat ismétlődése a *di-* és *tribotryum* esetében, illetve buga elágazásmódja, amelyben keverednek a fürtös és a bogas mintázat alapvető jellemzői (ENDRESS 2010, 229; módosítva): sem az elágazások rendűsége (mint a bogas mintázatban), sem az elágazások száma (mint a fürtös mintázatban) nincs korlátozva.

2.3.5. *Egyéb szempontok*

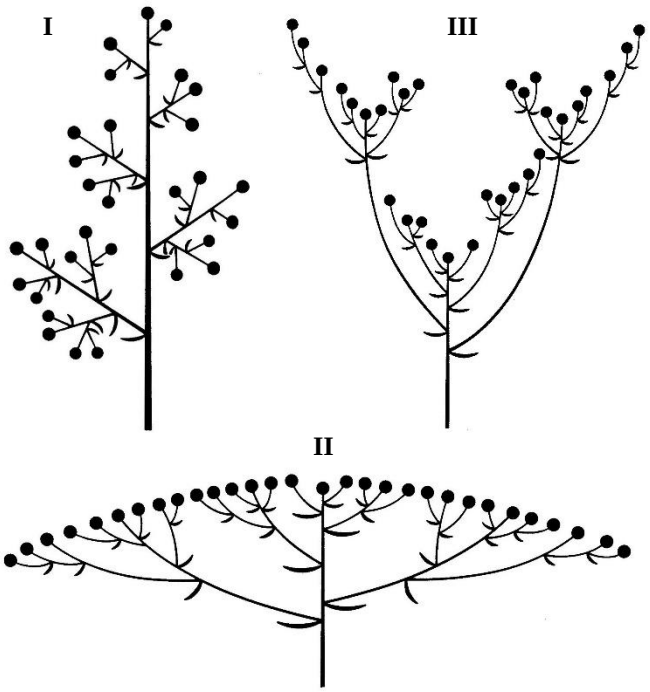
A teljesség kedvéért röviden érintenünk kell még három további olyan szempontot, amely befolyásolta a virágzatok trolli terminológiáját és osztályozását: (1) a virágok egymáshoz viszonyított helyzete a virágzatban; (2) a fillotaxis; (3) speciális politelikus virágzatok elnevezése.

(1) A virágzatok hagyományos terminológiájának sajátos fogalmai voltak a *corymbus* (sátorvirágzat) és az *anthela* (ecsetvirágzat), amelyekben a virágok egymáshoz képest sajátosan rendeződnek. Az előbbit elsősorban olyan fürtvirágzatokra használták, amelyeknek főtengelyén lefelé haladva a virágkocsányok egyre hosszabbak, így a virágok közel egy magasságba kerülnek. Klasszikus példái ennek a *Brassicaceae* virágzatai. Ugyanakkor egyes szerzők *corymbus*nak nevezték a *Sambucus nigra* virágzatát, amelyet a magyar botanikai irodalom is használ („sátorozó álernyő"), és a bogas virágzatok között tartják számon mint „összetett többesbog" vagy „bogernyő". Hagyományosan szintén a többesbogak

[27] A terminális virág alatti, egyetlen virágot hordozó elágazást gyakran *monád*nak, az ez alatti kétvirágú parakládiumot *diád*nak, a következő, háromvirágút pedig *triád*nak nevezik.

között szerepel az *anthela*, amelynek lényege, hogy az proximális „bogágak” túlnövik a disztálisakat; gyakori példája ennek a *Filipendula ulmaria* virágzata.

Ha eltekintünk a virágzat alakjától, pusztán az elágazási mintázatot vesszük figyelembe, kiderül, hogy mind a *Sambucus nigra,* mind a *Filipendula ulmaria* virágzata buga, hisz benne sem elágazásszám-, sem rendűségi korlátozottság nincs. Hogy a *Sambucus nigra* virágzata „szétterülhessen”, azaz a virágok nagyjából egy síkba rendződhessenek, a speciálbugák legmagasabb rendű elágazásai olyannyira elszegényednek, hogy egy ág csak egy újabbat hoz létre, így monocháziumok benyomását keltik, holott a teljes elágazásrendszer elemzéséből látszik, hogy erről szó sincs (TROLL 1969).

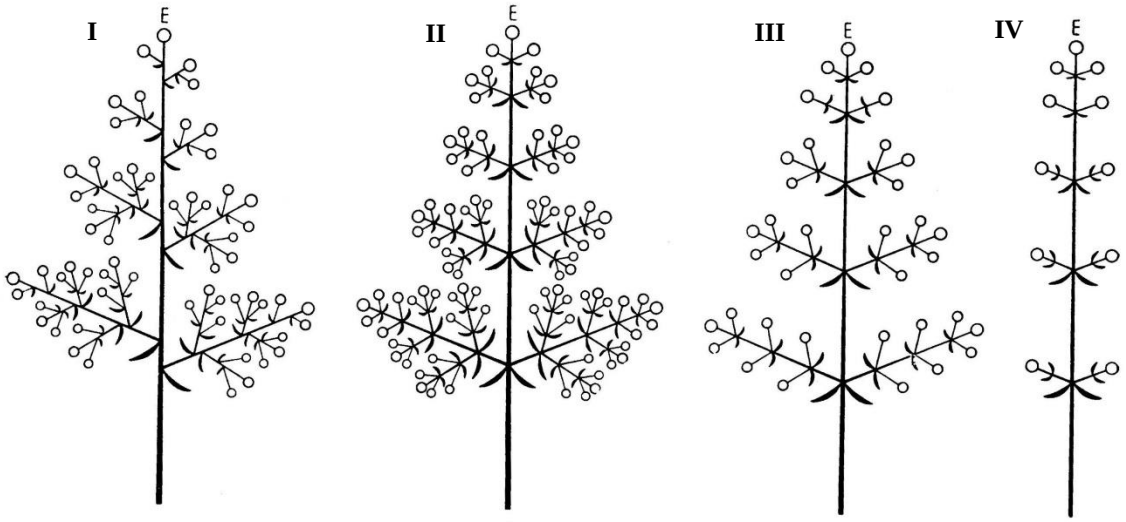


19. ábra. A bugavirágzatok három formája a virágok egymáshoz képest való elrendeződése alapján WEBERLINGtől (1989, 208, 212; módosítva): **I** kúpszerű buga vagy konipanikula; **II** sátorozó buga vagy planipanikula; **III** ecsetszerű buga vagy infundipanikula.

A *corymbus* és az *anthela* elnevezés tehát a virágzatok formális leírásának újabb szempontját vetik fel: egymáshoz képest milyen magasságban vannak a virágok. Ha a felsőbb és alsóbb tengelyek virágai közel egy magasságban vannak, a virágzat *cormybus*; ha az alsóbb tengelyek virágai vannak magasabban, *anthela*. Ezek a formák azonban botrikus, tirzikus és panikulátos elágazásrendszerekben is megjelenhetnek, így nem képviselhetnek önálló kategóriákat. E régi neveket kiváltandó a *corymbus* helyett használható a *plani-* (a latin *planus* jelentése ‘lapos’), az *anthela* helyett az *infundi-* (a latin *infundus* jelentése ‘besüllyedt’) és *coni-* (a latin *conus* jelentése ‘kúp’) előtagok a virágzatok alakjának leírására (MÜLLER-DOBLIES–MÜLLER-DOBLIES 1987). Utóbbi a leggyakoribb, amely a lefelé szélesedő virágzatokat jelöli; ezekben az alsóbb elágazások virágai alacsonyabban vannak,

mint a felsők. Ha tehát egy virágzat megnevezésekor annak alakjára is utalni akarunk, ezekkel a prefixumokkal megtehetjük. Így a *Sambucus nigra* virágzata *planipanicula*, a *Filipendula ulmariáé* pedig *infundipanicula*, míg egy „szokásos", lefelé szélesedő bugavirágzat *conipanicula* (SZABÓ 2019; **19. ábra**).[28] Sátorozó formák előfordulnak a tirzikus rendszerek, főleg a tirzoidok között, így ezek *planitirzoid*nak nevezhetők. A korábban említett *Brassicaceae*-sátorvirágzatok – amelyek mindig politelikusak – *planibotrium*ok.

(2) A virágzatok különbözhetnek egymástól fillotaxisukban is **(20. ábra)**. A leggyakoribb eset, hogy az előlevelek – ebből adódóan pedig a parakládiumok, a parciális floreszcenciák és a virágok is – szórtan állnak: ezeket *diszperz virágzatok*nak nevezzük. Az átellenes fillotaxisú, azaz *dekusszátus virágzatok* nagyon gyakoriak a tirzuszok körében, ahol mind a speciáltirzuszok, mind a rajtuk lévő bogak, mind a bogak elágazásai ezt az elrendeződést mutatják. Ugyanakkor egy tirzikus virágzat nem törvényszerűen dekusszátus; a tirzoidok lehetnek diszperzek is. Örvös elágazás virágzatokban nem fordul elő; erre utal például a *Lamiaceae* és az *Alismataceae* virágzataira használt, semmitmondó „álörvös" (verticillátus) kifejezés is. Előbbiek esetében a virágzat olyan dekusszátus mono- vagy pleiotirzusz, amely dicháziumainak elágazásai egy pontból indulnak (WEBERLING 1998), míg utóbbiaknál a diszperz mono- vagy pleiotirzoid parakládiumai egy pontba húzódtak, és a rajtuk lévő kunkoros egyesbogak ágai is egy pontból erednek (CHARLTON 1973).



20. ábra. Különböző fillotaxisú és redukálódott bugavirágzatok (TROLL 1964, 46): **I** diszperz (szórt virágelrendeződésű) buga; **II** dekusszátus (átellenes virágelrendeződésű) buga; **III** pleiobotrioiddá redukálódott dekusszátus buga; **IV** monobotrioiddá redukálódott dekusszátus buga; **E** terminális virág.

[28] TROLLnál (1969) eredetileg a *corymbus* kizárólag a *planipaniculá*t (49–99), az *anthela* az *infundipaniculá*t jelenti (99–107). A konipanikulákat „megnyúlt bugáknak" *(elongate Rispenformen)* vagy kúpbugáknak *(Kegelrispen)* nevezi (31–49).

(3) Néhány zárvatermőkládban, különösen az *Asteraceae, Apiaceae* és *Poaceae* körében rendkívül komplex virágzatok alakulnak ki úgy, hogy egy politelikus virágzati egység mintegy elemi virágként „viselkedik”, és bármilyen, eddig bemutatott struktúrát létrehozhat. Így az *Asteraceae* fészkei (monocefáliumok), az *Apiaceae* összetett ernyői (diszciádiumok) és a *Poaceae* füzérkéi (monosztachiumok) akár bugába is rendeződhetnek, azaz az eredendően monotelikus buga minden virágát elemi fészekre, ernyőre vagy füzérkére „cseréljük”. E struktúra elágazási mintázata megfelel a bugáénak, de végső soron politelikus, ezért csak analóg azzal. TROLL (1967) *paniculodium*nak nevezi az ilyen virágzatot, kifejezve ezzel, hogy szerkezetében bugaszerű, tipológiájában azonban politelikus. Az ehhez hasonló speciális politelikus virágzatok nevei mind *-odium* szuffixummal képezhetők. Így például a *Poaceae* füzérkés fürtjei *botryodium*ok, kalászai *stachyodium*ok, de előfordul körükben *thyrsodium* is, ahol a bogak virágait füzérkék helyettesítik. Az *Asteraceae* körében jellegzetesek a *planipaniculodium*ok és *infundipaniculodium*ok (Troll ezeket *corybodium*nak és *anthelodium*nak nevezi, vö. 28. jegyzet) (vö. KUNZE 1969; WEBER–TROLL 1973, 63–64; WEBERLING 1997; KOVÁCS 1999; REUTEMANN et al. 2012).

2.3.5. *Összefoglalás* **(21. ábra)**

A Troll-iskola terminológiája és osztályozása olyannyira részletgazdag, hogy talán áttekinthetetlennek tűnik, valójában azonban rendkívül logikusan van felépítve. Alapja, hogy a virágzatok egyetlen természetes felosztása a politelikus–monotelikus distinkció, ami egy virágzat nevében mindig egyértelműen megjelenik (pl. botrium–botrioid). E tipológiai megkülönböztetés után az elágazási mintázat (fürtös, bogas, bugaszerű) a meghatározó osztályozási szempont, amely alapján a botriumok és tirzuszok (illetve ezek monotelikus formái) állíthatók szembe egymással. A kettő közötti átmenet a buga, amely mindig monotelikus. A botrikus rendszerek a virágzati tengely és a virágkocsányok relatív hossza alapján csoportosíthatók négy kategóriába (fürt, füzér, ernyő, fejecske/fészek). A virágzatok elnevezései tovább pontosíthatók az elágazási mintázatok ismétlődésének számával (*mono-, pleio-*: *di-*/*diplo-*, *tri-*/*triplo-*). Az elnevezések tovább gazdagíthatók az összetett politelikus rendszerek heterotetikus–homotetikus megkülönböztetésével és a virágzatok alakjának leírásával (*coni-*, *plani-*, *infundi-*). Az így kidolgozott terminológia pedig átvihető az *Asteraceae, Apiaceae, Poaceae* stb. magasabb szervezettségű politelikus virágzataira.

E terminológia nagy előnye minden korábbival szemben, hogy a megnevezései szilárd, következes, összehasonlító vizsgálatokkal alátámasztott definíciókon alapulnak, és igen információgazdagok. Példaként álljon itt a *Cornus sanguinea* virágzata: ezt a régi terminoló-

gia ernyőnek, álernyőnek, legfeljebb sátorozó álernyőnek nevezte (SIMON 1992; KIRÁLY 2009). Ebből mindössze annyit tudunk meg a virágzatról, hogy a virágok nagyjából azonos magasságban vannak, és egy pontból indulnak (utóbbi nem is igaz). A Troll-féle terminológiában ez a virágzat *plani-monotirzoid*. Ez a megnevezés máris legalább öt fontos információt nyújt: (1) a virágzat monotelikus, azaz a főtengelye és minden elágazása virágban végződik (*-oid* végződés); (2) a részvirágzatok bogas elágazásúak (hisz tirzoid); (3) a bogak száma a főtengelyen kettőnél biztosan több (egyébként indokolt lenne cimoidnak nevezni); (4) a bogak közvetlenül a főtengelyhez kapcsolódnak, nincsenek speciáltirzoidok (ezért *mono-*); (5) a virágok nagyjából egy síkban helyezkednek el (vagyis *plani-*). Az elnevezés ugyanakkor kulcs más *Cornus*ok, főleg a pszeudantiumos fajok (pl. *C. canadensis*, *C. florida*) nehezebben interpretálható, fejecskeszerű (monocefalioid) virágzatának értelmezéséhez, amelyek tehát a főtengely megrövidüléséből és a bogágak egy pontba húzódásából vezethetők le (vö. FENG et al. 2011[29]).

A következőkben röviden összegezzük a virágzatok Troll-féle osztályozását, amely természetesen nem tartalmazza az összes szempont szerint lehetséges csoportosítást és megnevezést (vö. WEBERLING et al. 1997).

(I) MONOTELIKUS VIRÁGZATOK

(A) BUGÁK
- (1) konipanikula
- (2) planipanikula *(corymbus)*
- (3) infundipanikula *(anthela)*

(B) BOTRIOIDOK
- (1) monobotrioidok
  - (a) *monobotrioid* (b) *monosztachioid* (c) *monoszciadioid* (d) *monocefalioid*
- (2) pleiobotrioidok
  - (a) *pleiobotrioid* (b) *pleiosztachioid* (c) *pleioszciadioid* (d) *pleiocefalioid*

(C) TIRZOIDOK
- (1) monotirzoidok
- (2) pleiotirzoidok

(D) CIMOIDOK (valójában a tirzoidok speciális típusai, így beoszthatók oda)
- (1) dichocimoidok
  - (a) *diplocimoid* (b) *dicincinnus* (c) *dibosztrix*
- (2) haplocimoidok

[29] Ez a cikk egyébként kiváló példája a máig uralkodó terminológiai zűrzavarnak, amennyiben – annak ellenére, hogy hivatkozik ENDRESS (2010) fontos tanulmányára – a *Cornus sanguinea*, *C. marcophylla* és *C. controversa* virágzatait „összetett bognak” *(compound cyme)* és „panikulátus bognak” *(paniculate cyme)* – vajon melyik a rosszabb? – nevezi.

(II) POLITELIKUS VIRÁGZATOK

(A) BOTRIUMOK

(1) monobotriumok

(a) *monobotrium* (b) *monosztachium* (c) *monoszciádium* (d) *monocefálium*

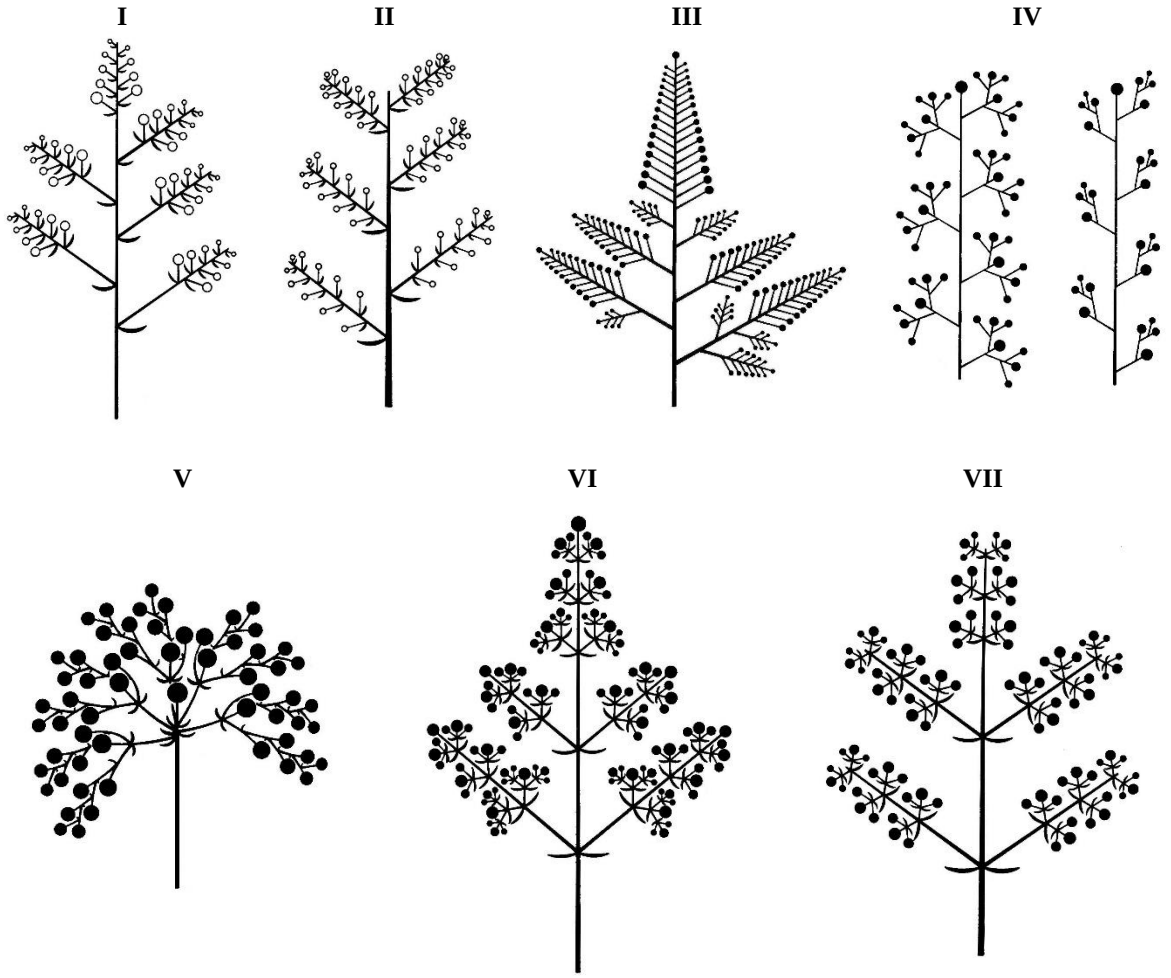
(2) pleiobotriumok

(a) *pleiobotrium* (b) *pleiosztachium* (c) *pleioszciádium* (d) *pleiocefálium*

(B) TIRZUSZOK

(1) monotirzuszok

(2) pleiotirzuszok



21. ábra. Különböző virágzatok elnevezése a trolli terminológia szerint: **I** heterotetikus dibotrium (WEBERLING 1989, 208); **II** homotetikus dibotrium (WEBERLING 1989, 208); **III** pleiobotrioid (tribotrioid; WEBERLING 1983, 18); **IV** monotirzoidok kettősbogakkal, illetve egyesbogakkal (TROLL 1969, 4); **V** monotirzoid egy pontból induló dicincinusokkal (régebben: „többesbog"; WEBERLING 1989, 220; módosítva); **VI** pleiotirzoid (ditirzoid; WEBERLING 1989, 208; módosítva); **VII** pleiotirzusz (ditirzusz; WEBERLING 1989, 227; módosítva).

Ahogyan már többször hangsúlyoztuk, a virágzatok legkategorikusabb elválasztása a monotelikus–politelikus felosztás, mert trolli értelemben csak ezek *típusok*. A közeli rokonságban lévő fajok, sőt akár nagyobb leszármazási körök is egységesen jellemezhetők

ezekkel a fogalmakkal. Az alsóbb kategóriák ezzel szemben *formák,* amelyek eléggé rugalmasan változnak, így könnyen átmennek egymásba, tehát relatíve mesterségesek. Ha egy dekusszátus buga elágazásrendszere elszegényedik, könnyen válik pleiobotrioiddá. Ha ennek minden parakládiumán csak egy virág fejlődik, monobotrioid jön létre. Ugyanakkor egy monotirzoid is viszonylag egyszerűen válhat monobotrioiddá, ha bogas részvirágzatai egyetlen virágra redukálódnak. Szintén könnyű az átmenet a tirziodok és cimoid között, ahogyan azt már a 2.2.4. részben részleteztük.

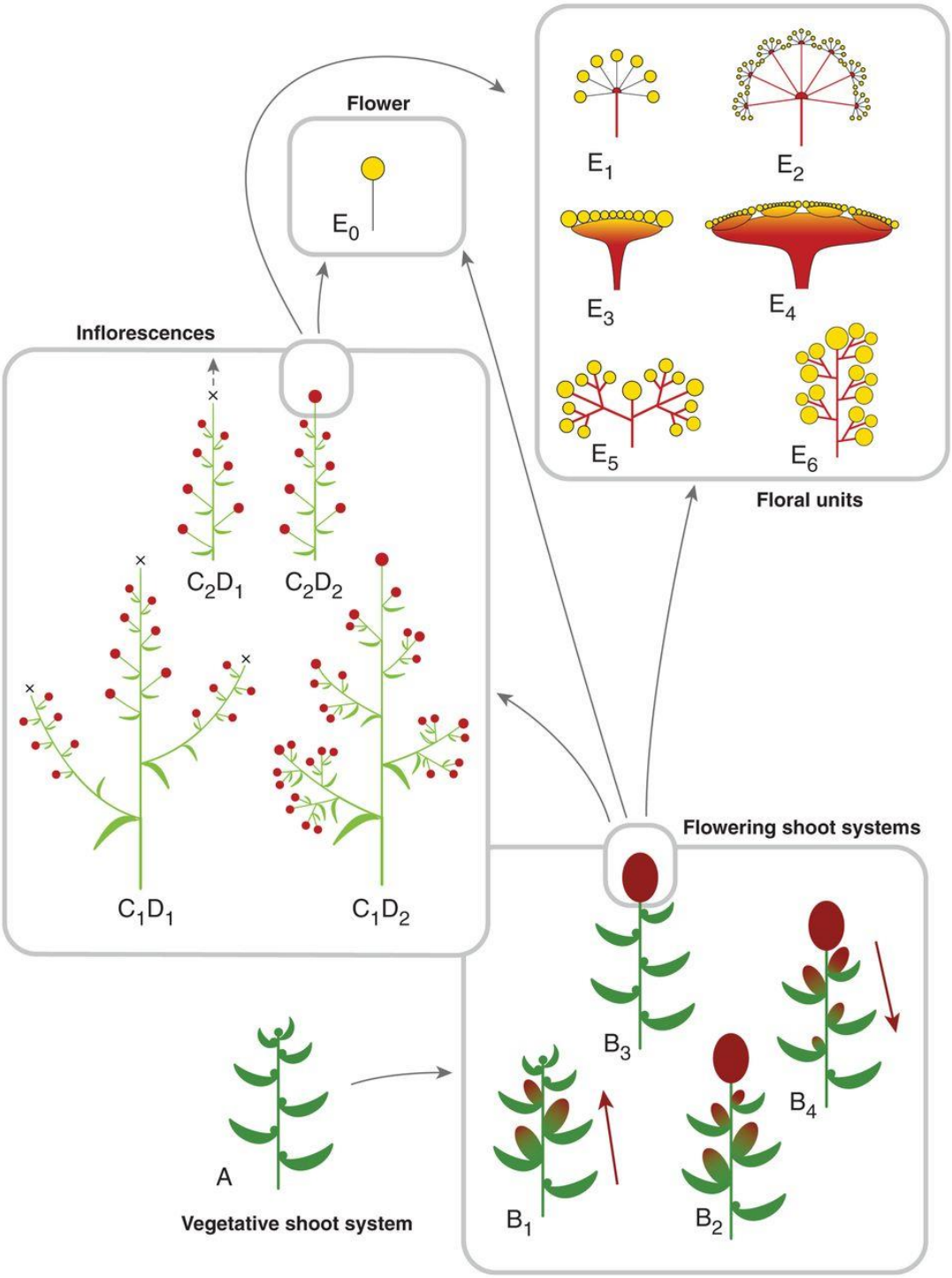
2.4. A trolli virágzatmorfológia kritikája

A virágzatok új koncepciója elsősorban Németországban keltett feltűnést, mert Troll minden ide vonatkozó művét anyanyelvén jelentette meg. Külföldön legfeljebb azok a kutatók és szerzők méltatták figyelemre, akik valamilyen szempontból kifejezetten érdeklődtek a virágzatok iránt. A függelék *A)* pontjában a korai morfológiai és fejlődésgenetikai kritikák összefoglalását találjuk.

A virágzatok trolli koncepciójának legteljesebb továbbgondolását CLAßEN-BOCKHOFF, a mainzi egyetem professzornője, a trolli iskola ma élő legjelesebb képviselője nyújtja *Towards an ontogenetic understanding of inflorescence diversity* (A virágzatok sokféleségének ontogenetikai értelmezése felé) című 2013-as tanulmányában. Elsősorban a Troll és Weberling tipológiai módszerének „statikus” szemléletét bírálja: a virágzatokat csak kifejlett állapotukban vizsgálják, és nem veszik figyelembe azok ontogenezisét, pedig szerinte ez elengedhetetlen a szerkezet mélyebb megértéséhez. Claßen-Bockhoff virágzatok egyedfejlődését vizsgálva fontos felismerésekre jutott, amelyek a virágzatok terminológiájára, osztályozására és evolúciójuk megértésére is nagy hatással vannak.

2. táblázat: *A vegetatív merisztéma és a három reproduktív merisztématípus összehasonlítása* CLAßEN-BOCKHOFF *(2013, 1526) alapján*

merisztéma-típusok	*akropetális aktivitása*	*determinációja*	*alakja*	*laterális primordiumai*	*axilláris merisztémáinak fejlődése*	*fejlődési szekvenciája*
VEGETATÍV MERISZTÉMA (VM)	végtelen	indeterminált	kicsi, gyakran kupolaformájú	levelek	késleltetett	akropetális
VIRÁGZAT-MERISZTÉMA (IM)	korlátozott	indeterminált → determinált	kiterjedt, kupolaformájú vagy lapos	murvalevelek	azonnali	akropetális
FLORÁLISEGYSÉG-MERISZTÉMA (FUM)	nincs	determinált	kiterjedt, kupolaformájú vagy lapos; csupasz	murvalevelek (ha vannak)	azonnali	centripetális vagy centrifugális (bogas)
VIRÁGMERISZTÉMA (FM)	nincs	determinált	kiterjedt, kupolaformájú vagy lapos; csupasz	virágrészek	nincs	centripetális (centrifugális)



22. ábra. A „virágzat" fogalma által takart három analóg struktúra (CLAßEN-BOCKHOFF 2013, 1531): a virágzó hajtásrendszer (*flowering shoot system*, FSS), a virágzat (*inflorescence*, I) és a florális egység (*floral unit*, FU): **A** vegetatív hajtásrendszer (*vegetative shoot system*, VSS) terminális és axilláris vegetatív merisztémákkal (zöld pontok); **B** virágzó hajtásrendszerek (FSS) reproduktív merisztémákkal (piros), amelyek lehetnek virágzat-, florálisegység- vagy virágmerisztémák; $\mathbf{B_1}$ indeterminált FSS axilláris reproduktív merisztémákkal, akropetális szekvenciával (nyíl); $\mathbf{B_2}$ FSS terminális és axilláris reproduktív merisztémákkal; $\mathbf{B_3}$ FSS kizárólag terminális reproduktív merisztémával; $\mathbf{B_4}$ FSS terminális és axilláris reproduktív merisztémákkal, bazipetális szekvenciával (nyíl); **C–D** virágzatok (infloreszcenciák) alaptípusai, amelyeken a piros körök virágokat vagy florális egységeket (!) jelölnek; $\mathbf{C_1D_1}$ politelikus virágzat: pleiobotrium; $\mathbf{C_1D_2}$ monotelikus virágzat: buga; $\mathbf{C_2D_1}$ politelikus virágzat: monobotrium; $\mathbf{C_2D_2}$ monotelikus virágzat: monobotrioid; **E** virágok és florális egységek; $\mathbf{E_0}$ magános virág; $\mathbf{E_1}$ egyszerű indeterminált ernyő (monoszciádium); $\mathbf{E_2}$ összetett indeterminált ernyő (diszciádium); $\mathbf{E_3}$ egyszerű indeterminált fészek (monocefálium); $\mathbf{E_4}$ összetett indeterminált fészek (diszciádium); $\mathbf{E_5}$ bog (kettős- vagy egyesbog); $\mathbf{E_6}$ ciátium.

Szerinte a „virágzat” fogalmának újragondolására van szükség, mert amit évszázadok óta „virágzat” névvel illettek, valójában három, egymással ugyan kapcsolatban lévő, de egymástól jól elkülöníthető, analóg struktúra. Ez a három pedig a virágzó hajtásrendszer (*flowering shoot system*, FSS), a – szűkebb értelemben vett – virágzat (*inflorescence*, I) és a florális egység (*floral unit*, FU). Ezek megkülönböztetése csak ontogenetikai alapon lehetséges, mert eltérő tulajdonságú merisztémákból fejlődnek ki: a szűkebb értelemben virágzatok ún. virágzatmerisztémából (*inflorescence meristem*, IM), a florális egységek florálisegység-merisztémából (*floral unit meristem*, FUM), míg a virágok ez utóbbihoz rendkívül hasonló virágmerisztémából (*flower meristem*, FM). E három, ún. reproduktív merisztéma (RM), továbbá a vegetatív merisztéma (VM) közötti lényeges különbségeket a **2. táblázat** foglalja össze.

A tágabb értelemben vett „virágzat” FSS-nek tekintendő, ha a vegetatív hajtásrendszer – amely VM-ből szerveződik – csúcs- és/vagy oldalrügyei virágzatot, FU-kat vagy virágokat hoznak létre. Ekkor az egész elágazásrendszer virágzat benyomását kelti, holott valójában virágzatokat, FU-kat vagy virágokat hordozó vegetatív hajtásról van szó. Claßen-Bockhoff egyik példája erre a *Melilotus officinalis* virágzata, amely Troll terminológiája szerint heterotetikus dibotrium, valójában azonban virágzatnak csak az egyes elemi monobotriumok („kofloreszcenciák”) tekinthetők, mert ezek alakulnak ki IM-ből. A növény vegetatív hajtásrendszerén lévő csúcs- és oldalrügyek virágzatmerisztémájából monobotriumok fejlődnek, és így az egész elágazásrendszer egy dibotrium benyomását kelti.

A szűkebb értelemben vett virágzatok – a tényleges infloreszcenciák – mindig IM-ből fejlődnek. Szerveződésük törvényszerűségeit lényegében jól leírja a trolli koncepció: két fő típusuk a monotelikus és politelikus; alapszerkezetük mindig monopodiális; lehetnek egyszerűek és összetettek; tengelyeik relatív hossza változékony, így felvehetnek fürt-, füzér-, ernyő- és fejecskeszerű, illetve konikális, korimbózus és infundózus formát. Tipikus infloreszcencia például – a monotelikusak közül – a *Ligustrum vulgare* bugája, *Mahonia aquifolium* pleiobotrioidja, *Aesculus hippocastanum* tirzoidja és – a politelikusak közül – az *Aruncus dioicus* pleiobotriuma, a *Phytolacca acinosa* monobotriuma és a *Salvia*-fajok tirzusza.

Különösen érdekesek az FU-k, amelyek a FM-hoz nagyon hasonló FUM-ból fejlődnek. A FUM eleinte valóban FM-re emlékeztet, azonban a *frakcionálódás*nak nevezett folyamat során nem egy, hanem számos virágprimordiumot hoz létre. *Centripetális* frakcionálódás eredményez olyan FU-kat, mint az egyszerű és összetett ernyő, az egyszerű és összetett fészek és számos, egymástól távol álló faj pszeudantiuma (pl. *Saururus cernuus*, *Houttuynia*

cordata, Parrotiopsis jacquemontiana, Mimosa pudica). *Centrifugális* frakcionálódás esetén bogas struktúrák jönnek létre. Mindig FSS részét képezi az *Euphorbia* jellemző ciátiuma. Hasonló módon fejlődő FU-k a *Diplolaena-, Dorstenia-, Hemerocallis-* és *Tacca*-fajok virágzatai. Infloreszcencia vagy FSS részeiként képződnek a kettős- és egyesbogak. Gyakran kettősbogakként kezdik fejlődésüket, majd egyesbogakba mennek át. Erőteljes frakcionálódás esetén az is előfordulhat, hogy nem virágokat, hanem más FU-kat, pl. fészkeket hoznak létre, amint az a *Polycalymma stuartii*nál megfigyelhető.

Az FU-k tulajdonképpen közelebb állnak a virágokhoz, mint az infloreszcenciákhoz. Lényegében olyan „virágoknak" tekinthetők, amelyek merisztémája valamilyen mutáció következtében „túlműködésbe" kezdett, frakcionálódott, és egyetlen virág helyett virágok halmazát hozza létre. Újabban egyre több reproduktív növényi struktúráról derül ki, hogy FU-t képvisel. Az imént felsoroltakon túl ilyenek az *Eriocaulaceae* (STÜTZEL–TROVÓ 2013), a *Dipsacus* (NIGHILOO–CLAßEN-BOCKHOFF 2017), a *Davidia involucrata* virágzatai (CLAßEN-BOCKHOFF–ARNDT 2018) és a *Ricinus* morfológusok nemzedékeinek fejtörést okozó hímvirágai (CLAßEN-BOCKHOFF–FRANKHÄUSER 2020).

Claßen-Bockhoff ontogenetikai megközelítése a következőkben módosítja, finomhangolja vagy megerősíti a virágzatok Troll-féle koncepcióját:

(1) Troll kiterjesztette a virágzat fogalmát minden virágzó hajtásrendszerre, és ezeket egymással homológnak tekintette függetlenül azok foliációjától (vö. 2.2.1. rész). Ez a kiterjesztés azonban az FSS-eket és az infloreszcenciákat mint analóg struktúrákat egyesíti, így nem alkalmas a virágzatok megfelelő interperációjára. A jelenlegi kutatási eredmények azt mutatják, hogy a frondo-brakteózus virágzatok valójában FSS-ek, míg a valódi infloreszcenciákban nem fejlődnek lomblevelek (ennek igazolása még kutatás tárgya). Ebből következően a trolli szünfloreszcencia-fogalmat is fenntartásokkal kell kezelni, mert egyaránt takarhat FSS-eket és infloreszcenciákat is.

(2) Troll állításának megfelelően az infloreszcenciák valóban mindig monopodiális alapszerkezetűek, és alaptípusaik a monotelikus és politelikus virágzat. Továbbkategorizálhatók aszerint, hogy egyszerűek vagy összetettek. Így Claßen-Bockhoff négy alaptípusra redukálja az infloreszcenciákat: buga és botrioid (monotelikusak)[30], illetve pleiobotrium és monobotrium (politelikusak). Az infloreszcenciákkal szemben az FSS-ek alapszerkezetükben mono- és szimpodiálisak is lehetnek. Egy szimpodiális elágazású FSS-t azonban nem lehet bogas virágzatnak nevezni, mert a bogak egy más szerve-

[30] A pleiobotrioidot nem különbözteti meg mint alaptípust, hisz az tekinthető egy homogén, „fürtösödött" bugának.

ződési szintet, az FU-kat képviselik. Tehát minden bog szimpodiális növekedésű reproduktív struktúra, de nem minden szimpodiális reproduktív struktúra bog.

(3) Azzal, hogy kiderült, a bogak mindig FU-k, maradéktalanul igazolódott Troll állítása, miszerint a bogak sohasem önálló virágzatok, csak virágzatok elágazásai. Emellett a bog wydleri definíciója is érvényben marad, hisz többesbogas FU-k nem fordulnak elő a természetben; pleiocházium kizárólag FSS és infloreszcencia lehet.

(4) A trolli terminológia tirzusz- és tirzoid-fogalma ugyan megtartható, de ezek nem képviselnek infloreszcencia-alaptípust. Egy buga, egy monobotrioid, egy pleio- és egy monobotrium virágai egyaránt helyettesíthetők kettős- vagy egyesbogakkal, és így pleio- vagy monotirzoidot, illetve pleio- vagy monotirzuszt kapunk. Megtartható fogalom a cimoid is, amely maga infloreszcencia, az általa hordozott egy vagy két elágazás pedig bogas FU. Látni kell azt is, hogy a tirzusz eredeti definíciója szerint vonatkozhat FSS-ekre (amennyiben egy FSS bogakat hordoz) és FU-kra is (pl. az *Euphorbia* ciátiuma esetében).

(5) Mivel a virágok és az FU-k – úgy tűnik – homológnak tekinthetők, igazolást nyer KUNZE (1989) azon feltételezése, hogy a *panicula* és a *paniculoidum* nem analóg struktúrák, amint Troll feltételezte. A buga fogalma ezzel még egységesebbé válik, hisz monotelikusnak tekinthető akkor is, ha egy centripetális FU, pl. egy fészek vagy ernyő zárja le, amelyek korábban önmagukban politelikus struktúraként voltak értelmezve. A KUSNETZOVA (1988) által már használt „florális egység” fogalom ontogenetikai alátámasztást nyert, és pszeudociklikus evolúciós elmélete érthetőbbé vált [vö. *A₁)* függelék].

A virágzatok diverizitásának Claßen-Bockhoff-féle ontogenetikai elmélete alapjaiban tehát nem váltja fel a trolli koncepciót, ugyanakkor tisztázza a virágzó hajtásrendszerek közötti homológiák és analógiák kérdését, egyszerűsíti a virágzatok terminológiáját és osztályozását, továbbá megkönnyíti számos, meglehetősen bonyolult reproduktív elágazásrendszer értelmezését **(22. ábra)**.

2.5. Összefoglalás

Troll koncepciója kétségkívül a vízválasztó a „premodern” és a modern virágzatmorfológia között. Érdeme kettős: egyrészt a virágzatok addigi legteljesebb szerkezeti vizsgálatát, legalaposabb összehasonlító elemzését és legtermészetesebb osztályozását – és a hozzá illő legelfogadhatóbb terminológiát – dolgozta ki; másrészt lendületet adott a virágzatok további kutatásának, amelyek a trolli koncepció fontosabb állításainak helyességét bizonyí-

tották, ugyanakkor számos ponton korrigálták azt. Mindazonáltal megfigyelhető tendencia, hogy miközben a virágzatok morfológiájáról, fejlődésgenetikájáról, ontogéniájáról, evolúciójáról és ökológiájáról egyre gazdagabb ismeretekkel rendelkezünk, a legtöbb tanulmány továbbra sem reflektál arra, hogy milyen terminológiát használ. A fejezetben sokat idézett ENDRESS-tanulmány (2010) *ars poeticá*ja éppen az, hogy ezen a siralmas helyzeten igyekszik változtatni: „Elfogadhatatlan, hogy a morfológusok és a fejlődésgenetikusok eltérő terminológiát használnak, és különösen zavaró, ha ugyanarra a jelenségre eltérő szakkifejezést használnak. […] A fogalmak hiányos összehangolása számos zavart okoz […] Remélhetőleg e tanulmány segíteni fog egy gondosan kidolgozott összehasonlító morfológiai alapon álló virágzatosztályozás kritikus alkalmazásában, amely elősegíti a különböző területeken dolgozó növénybiológusok közötti egyszerűbb kommunikációt.” Az újabb és újabb virágzatbiológiai tanulmányok egyre inkább figyelemmel vannak arra, hogy szóhasználatukban kövessék a trolli iskola (Troll, Weberling, D. és U. Müller-Doblies, Endress, Claßen-Bockhoff) következetes terminológiáját, azonban továbbra is számos „premodern” virágzatmorfológiai képzet tartja magát (pl. a *racemose–indeterminate* és *cymose–determinate* ekvivalencia; a *cymose inflorescence* mint önálló típus; a *panicle* fogalmának önkényes értelmezése és hanyag használata).

Mindazokkal az ismeretekkel felvértezve, amelyeket a dolgozatban eddig összegyűjtöttünk, a következő fejezetben áttekintjük a magyar nyelvű botanikai irodalom virágzatokra vonatkozó, sajnálatos módon máig „premodern” koncepcióját, terminológiáját és osztályozását, és javaslatot teszünk egy modern fordulatra.

3. FEJEZET

A virágzatmorfológia hazai helyzete

„[…] az összehasonlító morfológia a virágzatok területén érte a legjelentősebb eredményét […]. A fejlődésről szinte teljesen lemaradt a magyar tankönyvirodalom és a szakvélemény. Ezt a jövőben sürgősen pótolni kell."

ALMÁDI 1993, 21.

Habár az Almádi Lászlótól származó idézet harminc éve született, aktualitását nem vesztette el: a virágzatokról kialakult modern koncepció máig sem került át maradéktalanul a magyar nyelvű botanikai irodalomba. Mi magyarázza a hazai növénymorfológia e sajnálatos lemaradását? Milyen kísérletek történtek a Troll-féle tipológiai koncepció meghonosítására? Mi jellemzi a virágzatok terminológiáját és osztályozását a hazai művekben? Milyen problémák, ellentmondások, következetlenségek lelhetők fel ezekben? Hogyan lehetne a virágzatokat korszerűen kezelni úgy, hogy az minden tudományterület számára megfelelő, didaktikailag pedig alkalmazható legyen? Ebben a fejezetben ezekre a kérdésekre keresünk válaszokat.

3.1. A virágzatmorfológia hazai alakulása

Mikor a virágzatmorfológia hazai történetét áttekintjük, lényegében az ide vonatkozó külföldi szakirodalom recepciójának alakulását vizsgáljuk. Míg a XIX. században botanikai szakirodalomunk többé-kevésbé követte a virágzatokra vonatkozó ismeretek bővülését, addig a XX. században FILARSZKY (1911) nagy morfológiai műve hosszú időre kőbe véste az Eichler–Pax-féle terminológiát és osztályozást, amelyet az 1960-as évektől Almádi László botanikus „magányos harcosként" próbált a Troll–Weberling-féle koncepcióval felváltani.

3.1.1. *Diószegi–Fazekastól Filarszkyig*

A virágzatokra vonatkozó, Linné által összegyűjtött terminusokat elsőként a hazai földön híres Diószegi–Fazekas-féle, 1807-ben megjelent *Magyar füvészkönyv* közölte. Ez a mű elsősorban rendszertani jellegű, növényismereti kézikönyv, azonban viszonylag terjedelmes

morfológiai-terminológiai bevezetést tartalmaz, amely külön paragrafusban szerepelteti a virágzatokra vonatkozó fogalmakat. Az *inflorescentia* kifejezést még „virágzásnak" fordítja, amely valóban jobban megfelel Linné *modus florendi* virágzat-definíciójának. Linné művei alapján a virágzatok tizenkét formáját sorolják fel magyarított névvel: gyűrű vagy örv (*verticillaster*); búb vagy gomb (*capitulum*); csoportos virágok (*flores aggregati*; példaként az ördögszem pszuedantiuma szerepel); fészkes virágok (*flores compositi*); ernyő (*umbella*); bogernyő (*cyma*); csomós virág (*flos fasciculatus*); sátorozó virág (*flos corymbosus*); fürt (*racemus*); füzér (*spica*); ágbog vagy buga (*panicula*); barka (*amentum*). A bogernyő definíciója lényegében a *Philosophia botanicá*ban található meghatározás fordítása: „mikor a virágzás ernyősen indul, de aztán az ernyőkocsányok széjjelágaznak" (DIÓSZEGI–FAZEKAS 1807, 26); példaként a bodzát találjuk. A buga leírása szintén a linnéi definíciót követi: „mikor a kocsány rendetlenül széjjelágazik" (DIÓSZEGI–FAZEKAS 1807, 27). A *thyrsus* – fejesbugaként magyarítva – a buga egy altípusaként szerepel; tirzuszról beszélünk, „mikor a tömött bugának hosszúkás, bunkó formája van" (DIÓSZEGI–FAZEKAS 1807, 27); itt a fagyal virágzata a példa.

A *Magyar Füvészkönyv*vel szinte egyidőben, 1808-ban jelent meg Schuster János *Terminologia botanica* című műve, amely latin nyelven foglalja össze a növénytani szakkifejezéseket (KÁDÁR–PRISZTER 1992; PRISZTER 1990). A virágzatokra vonatkozó terminusokat meglehetősen nagy terjedelemben tágyalja (SCHUSTER 1808, 52–63). Természetesen Linné koncepciója szerint mutatja be a fogalmakat, de azokat sajátos módon rendszerezi, és néhol valamelyest átfogalmazza (pl. az *inflorescentia* definíciója nála nem *modus florendi* – mint Linnénél –, hanem *modus, quo flores plantae annectuntur*, azaz a „mód, ahogyan a virágok a növényhez kapcsolódnak" [SCHUSTER 1808, 52]). A virágzatok alaptípusaiként lényegében ugyanazokat sorolja fel, mint Diószegi–Fazekas műve (*verticillus, capitulum, spica, racemus, corymbus, umbella, cyma, fasciculus, panicula, thyrsus, amentum, inflorescenctia aggregata* és *composita*). Egyedül a *spadix* az, amely csak Schusternél szerepel.

A *Magyar füvészkönyv* terminológiája évtizedeken keresztül meghatározó volt, és az általa bevezetett magyar kifejezések jelentős része máig használatban van. Ugyanakkor Diószegi és Fazekas művének megjelenése után nem sokkal igény mutatkozott a korszerűbb növénymorfológiai ismeretek összefoglalására. Brassai Sámuel 1836-ban megjelent, *A füvészet elveinek vázolatai* című kis könyve kiváló bizonyítéka a reformkor szellemi pezsgésének, amely a hazai botanika fejlődését is lendületben tartotta. Korszerű morfológiai szemléletű műve előszavában így ír: „[…] nyújtok a közönségnek egy kis munkácskát,

mely rövid ugyan, de azért a Linné »szerelmetes tudományának« (scientia amabilis) könnyen átnézhető alaprajza, s azt azon polcán mutatja, melyre az újabb időkben több mély nézetű természet búvárai, egy Goethe, de Candolle, Agardh és mások által emeltetett" (BRASSAI 1836, IV). Brassai az *inflorescentiá*t virágzatnak nevezi, és Link *complexum pedunculorum* szemléletű definícióját alkalmazza rá: „a virágzat a plánta mag általi szaporodásra rendelt részének elágazása" (BRASSAI 1836, 66). A virágzatok formáinak leírásánál egyrészt használja a Linné-féle terminusokat, másrészt áthatja Goethe metamorfózistanának szemlélete: nem pusztán felsorolja és egy-egy mondatban meghatározza a típusokat, hanem igyekszik azokat levezetni egymásból. „A kosár [fészek] azon viszonyban van az ernyőhöz, miben a füzér a gerezdhez [fürthöz]; azaz a két alak abban különbözik, hogy a kosár bimbói tövön ülők, és az ernyőéi kocsánosak" (BRASSAI 1836, 69) – írja a fészek- és az ernyővirágzat kapcsán.[31] A bugát lényegében összetett virágzatként definiálja, amelynek „bimbói" újabb „bimbókat" hordozó oldalágakat fejlesztenek. Ettől csak alakjában különbözik mind a tirzusz, mind a bogernyő. Előbbi középtájékán kiszélesedő buga („fejesbuga"), utóbbi „elágazásai úgy vannak kinyúlásukban meggátolva, hogy ághegyei víziránybban állnak, és ezért ernyő szabásúnak látszik" (BRASSAI 1836, 70–71). Különösen figyelemre méltó ez utóbbi leírás, hisz a bogernyőnek nevezett virágzat panikulátus természete a későbbiekben feledésbe merül. Brassai továbbá átveszi Link „centriflorális–baziflorális" virágzatosztályozási kategóriáit, és de Candolle nyomán ezeket centrifugális, „középfutó", illetve centripetális, „középkereső" névvel illeti. Viszonylag részletesen ír arról, hogy a virágzat szerkezetének helyes értelmezésében mekkora jelentősége van a virágnyílási sorrendnek.[32]

A XIX. század második felében gombamódra szaporodtak a különféle természettudományi folyóiratok, így már nem csak könyvek, hanem tanulmányok is nagy számban jelentek meg magyarul. Ebből a korból egyetlen olyan dolgozat ismert, amely kifejezetten a virágzatokkal foglalkozik: Poór János piarista szerzetestanár *A virágok csoportosulásának törvényeiről flóránk ismertebb alakjain* című húszoldalas munkája, amely a nagykanizsai katolikus főgimnázium évkönyvében jelent meg 1889-ben. Ez ugyan elsősorban középiskolás diákoknak íródott, hogy kedvet csináljon a növények virágzatainak vizsgálatához és típusaik beazonosításához, mégis a legkorszerűbben foglalja össze a virágzatokra vonatkozó ismereteket a kor német morfológiai irodalmára – Hofmeisterre, Sachsra és Eichlerre –

[31] Brassai terminológiájában megjelenik a torzsavirágzat is „csutka" néven: „A csutka abban különbözik a füzértől, hogy a virágok tömötten rakvák egy húsos tengelyre, mely kámzsába van burkolva […]." Példaként a kontyvirág szerepel.

[32] E munka főleg LINDLEY (1832) angol botanikus műve alapján készült.

hivatkozva. Foglalkozik a virágzat fogalmával, a virágzatok „határolt” (determinált) és „határolatlan” (indeterminált) jellegével, monopodiális és szimpodiális természetükkel, a centripetális és centrifugális virágnyílással, illetve a fürt és a bog fogalmával. Osztályozásában Eichlert követi, amennyiben egyszerű és összetett típusokat különböztet meg, az előbbin belül fürtöst és bogast – Poór szóhasználatával villást –, az utóbbin belül pedig egyneműen és vegyesen összetetteket. Eichlerhez hasonlóan a bugát csupán egy gazdagon elágazó virágzatnak tekinti, amelynek nevéből a szerkezetre vonatkozó komolyabb következtetés nem vonható le: „egy kezdetben fürtös, később bármilyen alakot mutató összetett virágzat, mely piramishoz hasonlítható, bugának (panicula) neveztetik” (POÓR 1889, 20). A tirzusz fogalmát nem is említi, hisz az Eichler terminológiájának nem része.

Feltűnő, hogy Poór az egyesbogak tárgyalása kapcsán a *cincinnus*t kunkornak, a *bostryx*ot „csavarnak” nevezi; éppen fordítva, ahogy a mai terminológiában szerepel. Ugyanez a csere köszön vissza a tanulmányhoz tartozó ábrán is. Nem félreírásról van tehát szó. Miután az egyesbogak koncepciója és vele a *ci(n)cinnus* kifejezés bekerült a magyar növénytani irodalomba, a *Heliotropium* magyar neve alapján – melyre ez a virágzat jellemző – kunkornak fordították, hisz a monocházium disztális vége jellegeztesen bekunkorodik (RÉCZEY 1868; BORBÁS 1872; HAZSLINSZKY 1872). Ezzel szemben a *bostryx* – amelyet később kezdenek megkülönböztetni a *cincinnus*tól – forgóként szerepel (PÁTER–LASZ 1884). Érthetetlen módon – valószínűleg a sematikus ábrázolások félreérthetősége miatt – FEKETE Lajos és MÁGOCSY-DIETZ Sándor 1891-ben megjelent *Erdészeti növénytan*a fordítva használja a kétféle egyesbog megnevezését, amely könyvük széleskörű használata miatt tévesen rögzült a magyar terminológiában. A cserére BORBÁS (1893, 235) hívta a figyelmet, rámutatva annak következetlenségére: „Most az az anomália állott be, hogy az érdeslevelűek virágzatát, melyet idáig s pedig jellemzetesen és *per excellentiam* mindannyian kunkornak neveztünk, ezentúl forgónak kellene neveznünk s kunkor a *Hemerocallis* virágzata lenne, amely ritka eset virágzatának törtvonalas tengelyénél fogva, kunkornak jellemzetesen kevésbbé nevezhető”. Borbás azt ajánlja, hogy a kunkor továbbra is jelölje a boragoid virágzatot, a „forgó” – szerinte – semmitmondó terminusa helyett pedig használjuk az általa javasolt, képszerűbb *őzbog* fogalmát; a *Hemerocallis* virágzatának elágazása ugyanis emlékeztet az őzek agancsának formájára. A felvetett kifejezés egyáltalán nem vert gyökeret a botanikai szóhasználatban, ami nem is annyira sajnálatos, mint a kunkor és a forgó fogalmának szerencsétlen felcserélése.

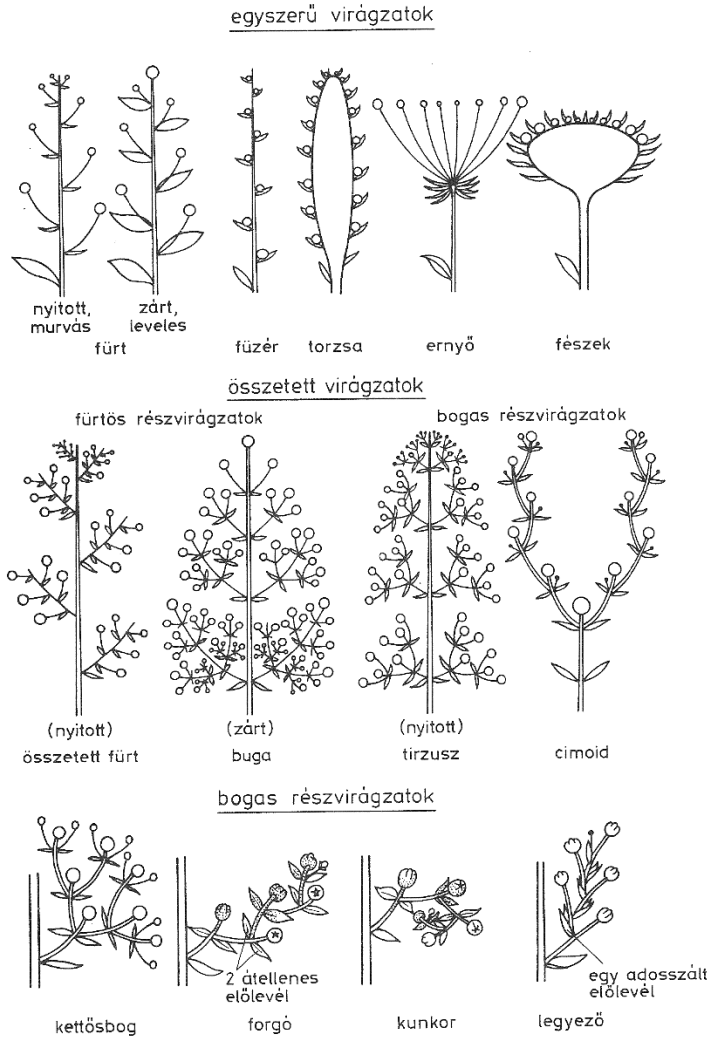
FEKETE–MÁGOCSY-DIETZ (1881) *Erdészeti növénytan*a egyébként – Poór tanulmányához hasonlóan – már Eichler rendszere és terminológiája alapján tárgyalja a virágzatokat.

Szinte szó szerint e könyv meghatározásait találjuk CSEREY Adolf 1907-es botanikai terminológiai szótárának virágzatokra vontakozó szócikkeiben. 1911-ben jelent meg FILARSZKY Nándor *Növénymorphologia* című műve, amely az addigi legteljesebb képet nyújtja magyar nyelven nem csak a növények testszerveződéséről, hanem a virágzatokról is. Ez utóbbiakat több mint harminc oldalon tárgyalja Eichler és Pax rendszere alapján gazdag ábraanyaggal, számos példával. Mivel a későbbi botanikai irodalom a virágzatok kezelését elsőrendűen Filarszky műve határozza meg, a benne található osztályozást és fontosabb terminusokat itt áttekintjük:

(I) EGYSZERŰ VIRÁGZATOK
- (A) FÜRTÖS VIRÁGZATOK
  - (1) *a virágzati tengely hosszúra nyúlt*
    - (a) a virágzati tengely vékony: füzér; barka; fürt; sátor
    - (b) a virágzati tengely vastag: torzsa (csutka); toboz
  - (2) *a virágzati tengely rövid*
    - (a) a virágzati tengely vékony: ernyő
    - (b) a virágzati tengely vastag: fejecs (gomb); fészek
- (B) BOGAS VIRÁGZATOK
  - (1) *monopodiális (közalapos) virágzatok*
    - (a) pleiocháziumok: bogernyő; ecset; csomó
    - (b) dicháziumok: álernyő; gomoly (csembők)
  - (2) *szimpodiális (áltengelyes) virágzatok (monocháziumok):* kunkor; forgó; legyező, sarló
  - (3) *összenőtt tengelyű virágzatok:* lepény; serleg

(II) ÖSSZETETT VIRÁGZATOK
- (A) HOMOTAKTIKUS (EGYNEMŰ) VIRÁGZATOK
  - (1) *dibotriák:* összetett füzér (kalász); összetett fürt (buga = tirzusz); összetett sátor; összetett ernyő; összetett fejecs stb.
  - (2) *dicimák:* összetett bogernyő; összetett ecset; összetett álernyő; összetett forgó stb.
- (B) HETEROTAKTIKUS (VEGYES) VIRÁGZATOK
  - (1) *heterotaktikus dibotriák:* fészkes fürt; fészkes sátor; fészkes buga; füzéres fürt; füzéres buga; füzéres ernyő stb.
  - (2) *heterotaktikus dicimák:* monochaziális dicházium; forgós pleicházium (ciátium); kunkoros ecset stb.
  - (3) *fürtös és bogas virágzatok összetételei:*
    - (a) cimobotriák: dichaziális füzér; pleiochaziális füzér; legyezős füzér; dichaziális barka; pleiochaziális fürt; forgós fürt; kunkoros ernyő; forgós fejecs; kunkoros fejecs stb.
    - (b) botriocimák: fészkes ecset; ernyős forgó; ernyős kunkor; fejecses legyező; füzéres gomoly; fürtös forgó; fészkes kunkor stb.

Feltűnő, hogy Filarszky – Eichlerrel ellentétben – nem veti el a buga fogalmának használatát, hanem összetett fürtként írja le, és szinonimizálja a tirzusszal. A *Moraceae* körében jellemző cönoszómákat (lepény- és serlegvirágzat) helyesen a bogas virágzatok között találjuk. Különösen fontos ez annak tükrében, hogy Fekete–Mágocsy-Dietz a fürtös virágzatok közé sorolta ezeket, mert a fészekhez hasonlóan megvastagodott virágzati tengely jellemzi őket. A könyv későbbi kiadásában (1929) is megmaradt e hibás beosztás.



23. ábra. A virágzatok ábrázolása JACOB–JÄGER–OHMANN (1985, 128) művében, amely Troll deskriptív virágzatosztályozását és terminológiáját követi. Az illusztráció erénye, hogy az egyesbogak ábrázolásakor hangsúlyozza a profillumok egymáshoz képesti térbeli helyzetét. Ugyanakkor félreérthető lehet, hogy a bugát átellenesnek ábrázolja – miközben az sokkal gyakrabban szórt fillotaxisú –, a tirzusz kettősbogas elágazásait pedig túlnövésesnek mutatja, miközben azok enélkül is kifejlődhetnek.

A XX. század első felének korszerű és igen didaktikus növényszervezettani tankönyve volt SZABÓ Zoltán *A növények szervezete* című munkája (1922), amelynek virágzatokra vonatkozó fejezete minden elemében Filarszkyt követi. Szükséges itt megemlíteni, hogy addig SZABÓ volt az egyetlen hazai botanikus, aki virágzatmorfológiával behatóan foglalkozott, és jelentős felfedezést tett: bebizonyította, hogy a *Dipsacales* fészekszerű virágzatai – melyeket hagyományosan a fürtös rendszerek közé soroltak – gazdagon elágazó bogas struktúrából származtathatók (1923a). E kutatási eredménye a nemzetközi irodalomba is

bekerült (1923b; RAZI–SUBRAMANYAM 1952; MAYER 2016; NAGHILOO–CLAßEN-BOCKHOFF 2017). Megfigyelései alapján kísérletet tett, hogy leírja a virágok számának törvényszerűségeit a fészkesek és mácsonyák pszeudantiumaiban (1924). Szabó dolgozatait olvasva a hivatkozásokból egyértelmű, hogy ismerte Wydler és Čelakovský munkáit is, ami kor más magyar botanikusairól valószínűleg nem mondható el.

Ahogy SZABÓé (1922), úgy az összes azóta megjelent tankönyv (pl. HORTOBÁGYI et al. 1952; SOÓ 1953; HARASZTY et al. 1966, 1979; KÁRPÁTI et al. 1968; SÁRKÁNY 1969; HORTOBÁGYI 1980; SÁRKÁNY–HARASZTY 1987; GYURJÁN 1996; GRACZA 2004), praktikum (pl. SÁRKÁNY–SZALAI 1966; BÓKA et al. 2010), botanikai szótár (PRISZTER 1963) és növényhatározó (pl. JÁVORKA 1924; JÁVORKA–CSAPODY 1926; JÁVORKA–SOÓ 1951; JÁVORKA–CSAPODY 1950; HORTOBÁGYI 1952; SIMON 1992) – néhány apró változtatástól eltekintve – Filarszkyt követi a virágzatok osztályozásában és a terminusok használatában.

Az imént felsorolt számos mű között egyetlen üdítő kivételt jelent egy 1985-ben megjelent kis kézikönyv, a *Botanikai kompendium*, amely három német szerző, JACOB, JÄGER és OHMANN munkájának magyar fordítása. Csak röviden foglalkozik a virágzatokkal, de – egy-két félreérthető apróságtól eltekintve – jól összefoglalja Troll deskriptív virágzatosztályozását és terminológiáját, ráadásul mindehhez remek szemléletést társít **(23. ábra)**. A hazai szakirodalomra azonban semmilyen hatást nem gyakorolt, amely érthető, hisz a hosszú évtizedek alatt rögzült Filarszky-féle szemléletet egy ilyen szűkre szabott áttekintés – a tipologikus virágzatmorfológia mélyebb ismertetése nélkül – nem volt képes felülírni.

3.1.2. *Almádi: kísérlet a Troll-féle koncepció átvételére*

A XX. századi magyar botanikusok ismerték Troll munkásságát. Az 1950-es évek ideologikus, dialektikus materialista légkörében Soó kötelességszerűen kidomborítja a tipológiai koncepció visszásságait: „a növényvilágot típusok szerint írja le, teljesen idealisztikus jellegű és benne a fejlődés gondolata nem tükröződik vissza. […] alapgondolata a szervezeti jellemvonások állandósága és függetlensége az alkalmazkodás jelenségeitől. Az idealisztikus alaktan tárgya a típus, amelynek alapterve minden környezetben változatlan marad. Az alakok, szervek és szervezetek összehasonlításával a közös jellemvonások alapján állapítja meg a típusokat. […] Az egy típushoz tartozó alakok fokozatos átmenete egymásba a metamorfózis. Az idealisztikus alak- és rendszertan szerint az alakrokonság nem vérrokonság, a típus nem ősalak, a rendszer nem törzsfa, a levezethetőség nem leszármazás, a metamorfózis nem evolúció. […] Az idealisztikus morfológia és rendszertan megalapítójának, mai vezéregyénisége, W. Troll Goethét tekinti, világnézetileg a platóni idealizmusra és a sko-

lasztikára megy vissza" (SOÓ 1953, 25). Ennek ellenére a már felsorolt növényszervezettani tankönyvek mindegyike hivatkozik TROLL műveire – elsősorban általános növénytani tankönyvére (1948) és népszerű morfológiai praktikumára (1954, 1957) –, illetve könyveinek igényes grafikái is megtalálhatók bennük. Mindazonáltal Troll virágzatmorfológiai koncepcióját egyaltalán nem alkalmazták, legfeljebb formális utalásokat találunk rá (pl. zárt és nyílt virágzatok említése: HARASZTY 1979, 366).

A virágzatok korszerű morfológiáját elsőként Almádi László igyekezett meghonosítani a hazai botanikai irodalomban. A morfológiai pontosság iránti elkötelezettségét Priszter Szaniszlótól örökölte, akinek 1961-ben tanársegédje lett a keszthelyi agártudományi egyetemen. Priszter keszthelyi évei alatt cserekapcsolatot épített ki a hallei egyetemmel, ahol egy ideig – 1932 és 1945 között – Troll is működött. Ennek köszönhetően jutott el Almádi aspiránsként Halléba, ahol amellett, hogy megismerkedett a neves geobotanikussal, Meusellel és a flóratérképezés korszerű módszertanával, figyelme Troll morfológiai munkássága felé fordult, akinek szépen kivitelezett, szemléltető, oktató ábrái még az egyetem falain lógtak. 1971-ben visszatért Keszthelyre, és – az időközben távozó Priszter helyére lépve – kezdett tanítani növényszervezettani és -rendszertani tárgyakat. Szívügye volt, hogy a hazai növénymorfológia hiányosságaira és elmaradottságaira felhívja a figyelmet (BÓDIS et al. 2016). Ezt elsőként 1974-ben írt *Megjegyzések a magyar növénytani terminológiához* című tanulmányában teszi meg, amelyben – sok más morfológiai kérdés megvitatása mellett – a virágzatok Troll-féle osztályozását javasolja használatra, és több kisebb-nagyobb terminológiai változtatást vagy finomítást eszközölt. Később könyvkritikákban (ALMÁDI 2004a; ALMÁDI–SZABÓ 2004), kisebb közleményekben és konferenciákon tartott előadásokon (ALMÁDI 1989; 1993; 2001b; 2004b) újra és újra szorgalmazta a virágzatmorfológia hazai reformját. Troll tanítványával, Weberlinggel is felvette a kapcsolatot, aki 1991-ben előadást tartott a VI. Növényanatómiai Szimpóziumon a virágzatok tipológiájáról és evolúciójuk tendenciáiról. Ez a következő évben nyomtatva is megjelent a *Botanikai Közlemények*ben (WEBERLING 1992).[33] Ennek nyomán a XI. Növényanatómiai Szimpóziumon kollégáival bemutatta a *Solidago gigantea* virágzó hajtásrendszerének tipológiai szemléletű morfológiai elemzését (DANCZA et al. 2001). Ugyanebben az évben jelent meg a *Mezőgazdasági növénytan* című egyetemi tankönyv, amelyben ALMÁDI írta a virágzatokról szóló részt. Szakít a hagyományos, Filarszky-féle tárgyalásmóddal, és a trolli koncepció szerint tárgyalja a virágzatokat, ugyanakkor igyekszik a már évszázadok alatt meghonosodott ma-

[33] Weberling Almádi kezdeményezésére 1996-ban a keszthelyi egyetem díszdoktora is lett (*https://uni-pannon.hu/az-egyetemrol/az-egyetem-tortenete/diszdoktoraink*; megtekintés dátuma: 2022. augusztus 13.).

gyar terminusokat – ha lehetséges – megőrizni. Leírásának sajnálatos hátránya, hogy azt ábrák egyáltalán nem egészítik ki, ami egy efféle meglehetősen komplex téma esetében felettébb szükséges lenne.

Habár a hazai növénytani szakkönyvek nagy része mindennek ellenére sem adaptálta a Troll-féle koncepciót, Almádi azon törekvése, hogy hazai virágzatmorfológiai szemléletet megreformjálja, nem maradt teljesen hatástalan. KOVÁCS (1999) a *Poaceae* virágzó hajtásainak szerkezetét a tipológiai szemlélet alapján mutatja be, továbbá összetett politelikus virágzataik megnevezésére a trolli terminusokat javasolja (*paniculodium, botryodium, thyrsoidium*), de érthetetlen módon a *stachyodium* fogalmát nem alkalmazza a kládban gyakran jellemző kalászokra. TÓTH (2003) tanulmányában – Almádi indíttatására – a *Salvia sclarea* virágzatának szerkezetét elemzi, és Trollra hivatkozva a pleiotirzuszként azonosítja, ugyanakkor zavarosan vagy pontatlanul használja a *thyrsus*, *speciál-thyrsus* és *thyrsoid* fogalmát. PAPP–MIKÓNÉ (2002) morfológiai jegyzetének, illetve a TUBA et al. (2007) szerkesztesében megjelent háromrészes *Botanika* első, szervezettani kötetének virágzatokról szóló szakasza a Filarszky-féle terminológiát és osztályozást igyekszik egyesíteni – meglehetősen ellentmondásosan – a trolli típusokkal és fogalmakkal. DARÓK (2011) *Növényanatómiai-botanikai terminológiai szótár*a határozottan arra törekszik, hogy a virágzatmorfológia régi terminusait a tipológiai koncepció új kifejezéseire cserélje, de még nem hagyja – hagyhatja – el a hagyományosan használt terminusokat. Minden szándéka ellenére a virágzatokra vonatkozó szócikkeiben ez a mű is tartalmaz hibákat.

Felmerülhet a kérdés, miért ilyen lassú és hibákkal terhelt a trolli virágzatmorfológia hazai alkalmazása. Erre több tényezőt figyelembe vevő magyarázat kínálkozhat:

(1) *A téma mellőzöttsége.* A XX. század második felében Almádi kivételével nem volt olyan szakember, akit kifejezetten foglalkoztatott volna a virágzatok morfológiája, és Almádinak sem ez volt a fő érdeklődési köre, inkább amolyan morfológiai „missziót" folytatott, hogy felhívja a figyelmet az ezzel kapcsolatos korszerűtlenségekre. A morfológia Magyarországon egyébként is az *ancilla systematicae* szerepében van, és nem szokás önálló diszciplínaként művelni.

(2) *Az új koncepció felületes ismerete.* Mindazok a szerzők, akik igyekeztek az új koncepciót alkalmazni, elsősorban Almádi virágzatokkal kapcsolatos írásaira, illetve magyarul elérhető szakcikkekre hivatkoznak (pl. WEBERLING 1992), és nem első kézből tanulmányozták Troll műveit (még KOVÁCS [1999] dolgozata is a Vegetti nevével fémjelzett argentin morfológiai iskola tanulmányai alapján íródott). Habár Almádi írásai

fontosak, inkább csak rövid foglalatai a tipológiai koncepciónak, amelyet mélyebben megérteni csak annak alapos tanulmányozásával lehet.

(3) *A terminusok rögzültsége*. A két évszázad alatt rögzült, ráadásul magyar etimológiájú alaktani fogalmak cseréje meglehetősen nehéz új, idegen hangzású, nem igazán magyarítható terminusokra (pl. tirzusz, tirzoid, botrium, bortioid, cimoid). Hovatovább a régi fogalmak (pl. fürt, bog, buga) újradefiniálása is meglehetősen problematikus, különösen úgy, hogy azokat rendszertani művek és növényhatározók is használják.

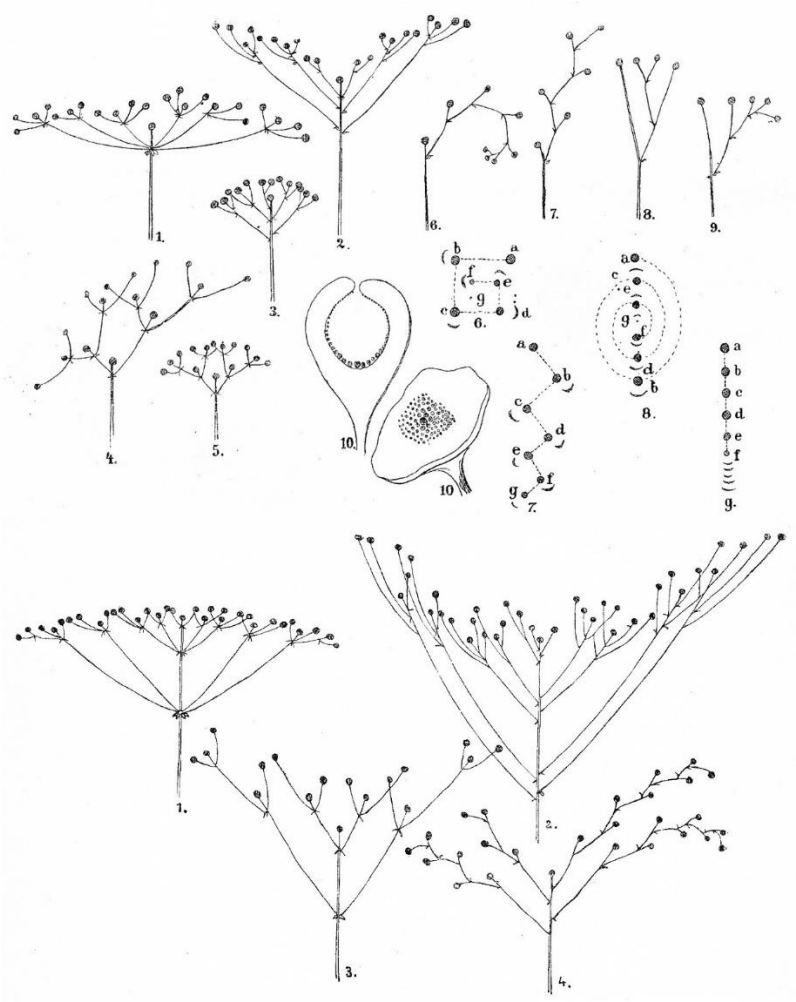
3.2. A virágzatokra vonatkozó hazai irodalom tematikus kritikája

A virágzatmorfológia magyarországi recepciójának történeti áttekintése után fontosabb témák mentén haladva számba vesszük a hazai botanikai művek virágzatokra vonatkozó problémás pontjait. Mivel a virágzatmorfológia fejlődésében a bog, a buga és a tirzusz fogalma okozta a legtöbb zavart, a hazai irodalomban is főként ezek körül alakultak ki értelmezési nehézségek, következetlenségek, ellentmondások.

3.2.1. *A régi koncepció belső ellentmondása: egyszerű és összetett bogas virágzatok*

Eichler nyomán FILARSZKY (1911) óta a hazai művek általában egyszerű és összetett virágzatokat különböztetnek meg. Az előbbin belül fürtöseket és bogasakat, az utóbbi belül pedig homo- és heterotaktikusakat. Ez a felosztás azonban ellentmondásos. Egyszerű egy virágzat, ha tengelyeinek rendűsége egynél nagyobb fokban nem különbözik egymástól, azaz a virágok közvetlenül a főtengelyről erednek. Az egyszerű fürtös virágzatokra alkalmazható ez a meghatározás, azonban a bogasakra nem. Egy bog lényege éppen abban van, hogy a főtengelyén fejlődő virágok kocsányain előlevelek, azok hónaljában pedig virágok fejlődnek, majd ez a szerkezet ismétlődik. Egy kettősbog definíció szerint akkor nevezhető egyszerűenek, ha terminális virága alatt kizárólag két virág képződik, ezek pedig újabbakat nem hoznak létre. Az egyszerű kettősbog tehát egy kétprofillumú, háromvirágú triád, amelyben a terminális virág nyílik először. Ilyen virágzat azonban csak elméletben létezik, a természetben lényegében nem: az axilláris virágok kocsányain szinte mindig határozatlan számú újabb axilláris virágok képződnek. Ugyanígy csak elvben van egyszerű egyesbog, amely egy- vagy kétprofillumú, kétvirágú diád lenne. Mindennek ellenére a legtöbb hazai mű egyszerű bogas virágzatnak tekinti a többszörösen elágazó kettősbogat, az *álernyő*t – PRISZTERtől (1963) eredeztethető tudományos nevén a *dichasium typicum*ot – a monocháziumok négy formáját, sőt a többesbogaknak nevezett virágzatok alapeseteit is (bogernyő, csomó, ecset).

TROLL (1957; vö. ALMÁDI 2004a) virágzatmorfológiai kutatásainak részben épp ez az egyszerű ellentmondás volt a kiindulópontja. Leíró virágzatosztályozásában ezért az egyszerű virágzatok mind fürtök, a bogak kizárólag összetett virágzatok részeként jelenhetnek meg (vö. 2.2.4. rész). Az „egyszerű bogas virágzat" fogalmában rejlő problémát a hazai szerzők is érezték. FILARSZKY (1911, 624) megjegyzi, hogy „gyakran nemcsak elsőrendű, hanem másod-, harmadrendű oldalágak is fejlődnek, úgy hogy akkor e virágzatok mintegy átmenetet látszanak képezni az összetett virágzatokhoz". SZABÓ (1922), HORTOBÁGYI (1952) és SOÓ (1953) kerüli, hogy a bogakat az egyszerű virágzatok alá sorolja, és inkább ekkép osztályoz: I. fürtös; II. bogas; III. összetett virágzatok. A későbbi tankönyvek nincsenek tekintettel erre, és egyszerű bogas virágzatokról beszélnek (pl. KÁRPÁTI 1968; HARASZTY 1979; HORTOBÁGYI 1980).



24. ábra. Az egyszerű (felül: 1–10.) és az összetett (alul: 1–4.) bogas virágzatok FILARSZKY (1911, 628, 640) tankönyvében. Az egyszerű bogernyő (felső 1.) és az összetett bogernyő (alsó 1.) egyaránt összetett virágzat, pusztán abban különböznek, hogy a főtengely egy vagy több pontjáról indulnak-e az oldalágak. Ugyanez igaz az egyszerű kettősbogakra (felső 4–5.) és az összetett kettősbogra vagy összetett álernyőre (alsó 3.). Nincs lényegi elágazásszerkezeti különbség a csomó (felső 3.) és az összetett kettősbog (alsó 3.) között, ahogyan az egyszerű ecset (felső 2.) és az összetett ecset (alsó 3.) között sem.

Ha tehát az „egyszerű bogas virágzatok” valójában *per definitionem* összetett virágzatok – hisz tengelyeik rendűsége egynél több fokban különbözik, azaz a virágok nem mind erednek közvetlenül a főtengelyről –, a régi koncepcióban hogyan értelmezhetők az „összetett bogas virágzatokat”? Ezek úgy képződnek, hogy a virágzat főtengelyéről több magasságban is bogas szerkezetű elágazások indulnak. Azonban egy ilyen értelemben vett összetett kettősbog (összetett álernyő) vagy összetett forgó valójában többesboggá minősül át, hisz főtengelye egy- vagy két elágazásnál többet hordoz. Így az összetett kettősbogat ebben az ellentmondásos osztályozásban is „kettősbogas többesbognak”, az összetett forgót „forgós többesbognak” kellene hívni **(24. ábra)**.

PAPP–MIKÓNÉ (2002), GRACZA (2004) és TUBA et al. (2007) tankönyvében az egyszerű kettősbog valóban csak triádot jelent, a többesbogak pedig csak másodrendű elágazásokat viselnek. Ha ezek újabb elágazásokat fejlesztenek, már összetett virágzatnak tekintendők: „A dikáziumok és a pleiokáziumok bogágai gyakran továbbágaznak, vagyis hozzájuk mint közös tengelyekhez parakládiumok kapcsolódnak. Ezek azonban már összetett virágzatok” (TUBA et al. 2007, 198). Ugyanakkor következetlenül a továbbágazó egyesbogakat mind egyszerű virágzatnak tekintik. DARÓK (2011, 107) szótárában az *egyszerű virágzatok* című szócikkben helyes a megfogalmazás, miszerint „ezek […] alapjában mindig monopodiálisok” – ahogyan Trollnál is szerepel. A bogas virágzatok e „kezelhetetlenségéből” a trolli koncepció jelent kiutat.

3.2.2. *A bogak körüli további problémák*

Amint volt róla szó, már ČELAKOVSKÝ (1893) ír arról, hogy a pleiocházium alapszerkezetében nem bogas, legfeljebb elágazásai lehetnek egyes- vagy kettősbogak (vö. 1.6. rész). Miután Troll révén világossá vált, hogy a bogak sohasem önálló virágzatok, hanem monopódiumok mono- vagy dichaziális elágazásai, a többesbogakat tirzoidként vagy bugaként kell értelmezni. Ezt a nagyon fontos paradigmaváltást még ALMÁDI sem hangsúlyozza kellőképp. A virágzatokról írt tankönyvi fejezetében (2001a) helyesen így ír: „A régebbi leíró morfológiai felfogás szerint a bogas virágzatokat önálló csoportnak tartották. Az ennek alapján kialakított megjelölések mint elágazástípusok továbbra is fenntarthatók”. Majd ezt követően a pleio-, di- és monocháziumot is besorolja a bogas elágazások közé, holott többesbogak mint másodrendű elágazások egyáltalán nem ismertek a természetben.[34] A DARÓK-szótár (2011, 63) ugyanazt a hibát követi el, mint Almádi, mikor így fogalmaz a *bo-*

[34] Ugyanakkor Almádi ugyanitt a tirzusz kapcsán leírja, hogy annak kizárólag egyes- és kettősbogas részvirágzatai lehetnek. Ez meglehetősen ellentmondásossá teszi a szöveget, mindenesetre erősen félreérthetővé.

gas virágzatok című szócikkében: „ezek nem önálló virágzatok, hanem csak elágazások. Virágzati főtengelyük sympodiális, virágban végződik, és ezt az elsőrendű elágazások túlnövik. Ezek száma alapján megkülönböztetünk egyes-, kettős- és többesbogot.” A *többesbog* szócikk szintén helytelenül fogalmaz, és nem tesz említést e struktúra valódi természetéről annak ellenére, hogy ezt könnyen megtehetné, hisz szótár a *thyrsoid virágzatok* fogalmát – amelyből egy pleiocházium levezethető – meghatározza. A modern koncepciót adaptálni igyekvő tankönyvek (PAPP–MIKÓNÉ 2002; TUBA et al. 2007) a Filarszky-hagyományt követve sajnos továbbra is önálló virágzatként kezelik a bogakat, így a többesbogak is szerepelnek közöttük.

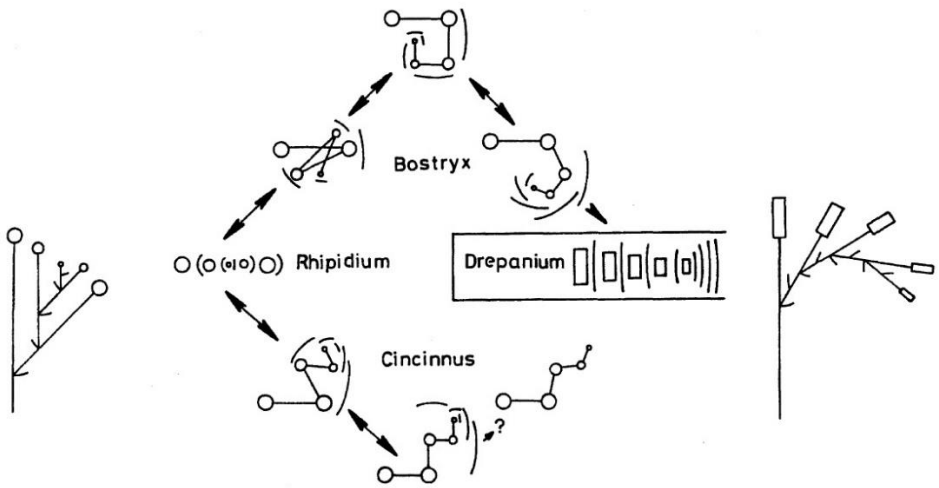
Az egyesbogak négy típusának (forgó, kunkor, legyező, sarló) kezelése sem kielégítő a magyar szakirodalomban. Ezeknek a szerkezeteknek a definiálásánál rendkívül fontos a profillumok és a virágok térbeli pozíciójának ábrázolása. A hazai művekben sajnos elsikkad ennek fontossága, és sokkal inkább a kocsányok egymáshoz képesti hosszát hangsúlyozzák, ami pedig nem lényegi elemi egy egyesbognak. HORTOBÁGYI (1968), ALMÁDI (2001), PAPP–MIKÓNÉ (2002) és KIRÁLY (2009) egyáltalán nem tesz említést a monocháziumok profillumainak fillotaxisáról és a virágkocsányok ebből adódó térbeli helyzetéről. ALMÁDI (2001) így definiálja a forgót: „A kocsányok kétoldalt váltakozva keletkeznek, és egyenlő hosszúak. Így a virágok különböző magasságban keletkeznek”; a kunkort pedig ekképp határozza meg: „A kocsányok mindig egy oldalon jönnek létre és egyenlő hosszúak. Ezért a virágok különböző magasságban helyezkednek el.” Mindkettőből hiányzik a térbeli pozíció pontos leírása, azaz a forgó esetében a virágok nem egy síkban, hanem egymással szöget bezárva, cikcakkosan, míg a kunkor esetében helikális formát felvéve rendeződnek el (vö. BUYS–HILGER 2003). Az egyesbogak egyébként nem határolhatók el szigorúan, hanem felfoghatók egy négyszög csúcsaiként, amelyek folytonos átmenetekkel kapcsolódnak egymáshoz (WEBERLING 1989).

A sarló (*drepanium*) – amelyet a *Juncus squuarrosus* virágzata kapcsán BUCHENAU (1865) írt le (vö. 1.5. rész) – azonban kivételes helyzetű a többi egyesbog között két szempontból is (MÜLLER-DOBLIES–STÜTZEL–WEBERLING 1992):

(1) Nem ismert átmenet sem a kunkor, sem a forgó felől a sarló irányában. A kunkorral rendelkező rokonsági körökben nem ismert az a jelenség, hogy az egyesbog olyannyira nyitottá válik, hogy az sarlónak lenne nevezhető (a legnyitottabb kunkorok az *Amaryllidaceae*-ben jellemzők, de itt sarló nem fordul elő; MÜLLER-DOBLIES [1977]). Ehhez hasonlóan azokban a kládokban, ahol forgót találunk, nincs olyan eset, hogy az elnyúlva sarlószerű alakot venne fel **(25. ábra)**.

(2) Az egyszikűek egyesbogainak virágkocsányai mindig egy profillumot hordoznak; ennek hónaljából erednek az újabb és újabb virágok. A sarló a *Juncaceae* körében jellemző, azonban minden virágkocsányon két profillum fejlődik, és mindig a disztálisabbik hónaljából ered az újabb virág. Ez azt jelzi, hogy a sarló valójában egy gazdagabban elágazó virágzatból, a rokonságon végigtekintve vélhetően bugából származtatható.

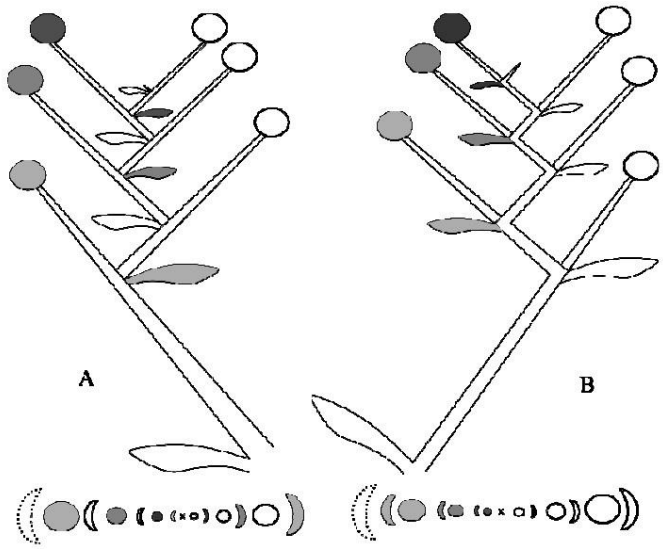
A sarló kivételes helyzete még TROLL (1959; 1964; 1973) figyelmét is elkerülte. Sokáig WEBERLING is a monocháziumok közé sorolta, habár virágzatmorfológiai kézikönyvének (1989, XVII) angol nyelvű fordításában található szómagyarázat *drepanium* tétele már érinti az imént vázolt problematikát: „Mivel az elágazás nem a szoros értelemben vett profillum hónaljából ered, a sarló szigorúan véve nem tartozik a bogas elágazási mintázatok közé.” Későbbi *Juncaceae*-kutatások megerősítették ezt a feltételezést (KÖBELE–TILLICH 2001), de a magyar szakirodalom továbbra az egyesbogak között szerepelteti a sarlót (pl. TUBA et al. 2007; BÓKA 2010).



25. ábra. A négy monocházium (*bostryx* – kunkor; *drepanium* – sarló; *cincinnus* – forgó; *rhipidium* – legyező) a négyszög csúcsaiként megjelenítve, amelyek között folytonos átmenetek is jellemzőek lehetnek (MÜLLER-DOBLIES–STÜTZEL–WEBERLING 1992, 63). A *drepanium* sajátos helyzetben van, mert sem a kunkor, sem a forgó felől nem jellemző átmenet az irányában, továbbá profillumainak száma nem felel meg az egyesbog definíciójának.

E helyen mindenképp megemlítendő újabb fejlemény, hogy egy másik egyesbog, a *rhipidium* (legyező) természetét is félreértelmezték: nem tekinthető bogas mintázatnak (HRABOVSKÝ 2019; **26. ábra**). A legyezőt – a sarlóhoz hasonlóan – Buchenau írta le a *Juncus acutus* kapcsán, és ugyanő az *Iris pseudacorus*nak is ilyen virágzatot tulajdonított. Máig leggyakrabban az *Iris* virágzata a példa a legyezőre, ahol a közelmúltban született tanulmányokban is találjuk (pl. SKRYPEC–ODINTSOVA 2017). Buchenau után EICHLER (1875)

a *Zostera*, ČELAKOVSKÝ (1887) a *Schoenus* virágzatát minősítette legyezőnek. Valójában azonban a *Juncaceae* legyezői – akárcsak az itt jellemző sarlók – redukált bugából származtathatók (KÖBELE–TILLICH 2001), míg a *Schoenus*nál (VRIJDAGHS et al. 2007), valósznűleg a *Zosterá*nál (vö. REMIZOWA et al. 2012) és az *Iridaceae*-nél fürtös rendszerek (HRABOVSKÝ 2019).



26. ábra. A legyező (*rhipidium*) morfológiai természete HRABOVSKÝ (2019) alapján: **A** *rhipidium* hagyományos értelmezése egyesbogként; **B** a *rhipidium* újszerű, helyes értelmezése „cikcakkos" szerkezetű fürtös virágzatként.

3.2.3. *A buga és a tirzusz fogalma*

A virágzatmorfológia hazai recepciója kapcsán (3.1. rész) kapcsán már érintettük a buga és a tirzusz fogalmának magyar botanikai szakirodalomban való értelmezését. FILARSZKY (1911) nyomán az a szemlélet terjedt el, hogy a buga összetett fürtvirágzat (pl. PRISZTER 1963). Mivel azonban a *Poaceae* laza szerkezetű, gazdagon elágazó virágzatainak is ez az elnevezése, így MÁNDY György (1948) agrobotanikus botanikai tankönyvében e fogalmat fenntartja a füzéres fürtre, amelyet néhány későbbi mű is átvett (HORTOBÁGYI 1952; 1980; HARASZTY 1968; 1979; TUBA et al. 2007[35]). PRISZTER (1963, 130) terminológiai szótárában erre fel is hívta a figyelmet, és szerinte „célszerűnek látszik a »buga« kifejezést mind a fürtös fürtre, mind pedig a füzéres fürtre egyaránt használni". E javaslattal számos szakkönyv élt is (pl. KIRÁLY 2009).[36]

[35] Különösen fura TUBA et al. (2007) tankönyvének elavult buga-értelmezése annak tükrében, hogy a 198. oldal III.85. ábra *B* részén egy Weberlingtől kölcsönzött illusztráció található, amely a tipológiai koncepciónak tökéletesen megfelelő, „mintaszerű" bugavirágzatot mutat be. A képaláírás ezt egyszerűen „monotelikus szünfloreszcenciának" nevezi, nem használja rá a buga kifejezést.

[36] A *Poaceae* bugavirágzatainak helyes megnevezése a trolli terminológiában egyébként *paniculodium* (vö. 2.3.4. rész).

A Troll terminológiája szerinti buga-fogalom ALMÁDInál (2001) és DARÓKnál (2011) jelenik meg. Almádi ugyanakkor „zárt, összetett fürtként” hivatkozik rá, amely nem kellően pontos, mert hiányzik belőle, hogy lefelé egyre gazdagabban elágazó, heterogén virágzatról van szó (egy zárt, összetett, homogén fürtvirágzat ugyanis inkább pleiobotrioid, mint buga). A bodza virágzata nála mint „összetett, zárt sátorvirágzat” szerepel; ez a megfogalmazás sem kellően pontos, mert a *Sambucus* esetében nem egy *planipleiobotryoid*ról van szó, hanem *planipaniculá*ról, így érdemes lett volna sátorozó bugáról beszélni. Fontos hiány még Almádinál, hogy az ecset panikulátus természete egyáltalán nem szerepel a leírásban. Almádi a monotelikus szinfloreszcenciák között „panikuloid” (bugaszerű), tirzoid és cimoid virágzatokat különböztet meg. Az osztályozás alapvetően helyes, de a „panikuloid” kifejezés ismeretlen a trolli terminológiában, hisz a *panicula* önmagában mindig determinált rendszert jelent, felesleges az *-oid* szuffixum használata (a tirzoid és cimoid esetében azonban természetesen indokolt).

Darók *buga* szócikkének szövege és ábrája is hibátlan. Ugyanakkor az ecsetvirágzatot mint bogernyőt határozza meg, és nem mint bugát. Érdekes KIRÁLY (2009, 14) alaktani glosszáriumának *bogernyő* szócikke, ahol a következő szerepel: „A szövegben bogernyő néven szerepel az olyan összetett fürtvirágzat is, amelynek nagyszámú virágú közel egy magasságban van (pl. *Sambucus*).” Előremutató, hogy itt a *Sambucus* virágzata – legalább utalás szintjén – a fürtös rendszerek közé van sorolva (még ha nem kellően pontos is a meghatározás, hisz nem igazi botrikus virágzatról, hanem bugáról van szó).

A tirzusz fogalmának hazai használata szorosan összefügg a bugáéval, hisz eleinte annak egy speciális alakú változataként tekintették (pl. DIÓSZEGI–FAZEKAS [1807] fejesbugának nevezte, amelynek bunkó alakja van). FILARSZKYnál (1911) a *panicula* és a *thyrsus* ekvivalens fogalmak. Később e terminust szakirodalmunk nem használta, amit PRISZTER (1963, 130) is javasol: „A többek által használt »thyrsus« kifejezést bizonytalansága miatt leghelyesebb mellőzni.”

Troll nyomán ALMÁDI kezdte ismét használatba venni a fogalmat. Az általa írt tankönyvi fejezetben (2001a, 164) így határozza meg a tirzuszt: „olyan virágzat neve, amelynek […] részvirágzatai egyes vagy kettős bogas elágazásúak”; ugyanakkor a zárt virágzatok között tárgyalja. DARÓK (2011) szótárának *thyrsus* szócikkében helyesen az olvasható, hogy „nyílt tengelyű fürt” – ezzel elválasztja a tirzoidtól –, ugyanakkor csak annyit tesz hozzá: „részvirágzatai bogas elágazásúak”; nem hangsúlyozza, hogy kizárólag egyes- vagy kettősbogakat hordoz.

A tirzusz terminust a modernebb tankönyvek is igyekeznek beemelni a virágzatokról szóló fejezetükbe, de ezek legtöbbször elég szerencsétlenül sikerült kísérletek. PAPP–MIKÓNÉ (2001, 127) és TUBA et al. (2007) az összetett virágzatok régi osztályozásán belül, a heterotaktikus virágzatok között említi a tirzuszt. Az előbbi tankönyv így definiálja: „Ha kettősbogak vagy gomolyvirágzatok helyezkednek el egy monopodiális tengelyen, akkor tirzuszról beszélünk"; míg az utóbbi ekképp: „Tirzusznak nevezünk minden olyan heterotaktikus virágzatot, ahol monopodiális tengelyhez kettős bogas parakládiumok kapcsolódnak." Sajnos mindkét meghatározás alapvető hibákat tartalmaz: a tirzusz nem csak kettősbogakat, hanem egyesbogakat is viselhet; a gomolyvirágzat maga is kettősbog, így helytelen elválasztani attól; a bogak csak tirzoid esetén parakládiumok, egy tirzusznál mindig parciális floreszcenciák; egyik definíció sincs tekintettel a tirzusz–tirzoid különbségtételre. A legalapvetőbb probléma azonban, hogy a régi fürtös–bogas, homotaktikus–heterotaktikus felosztás kontextusába helyezve – ahogy teszik a példaként hozott tankönyvek – a tirzusz jelentősége nem érthető meg, pusztán egy elszigelt fogalommá válik, ami csak feleslegesen szaporítja a hagyományos virágzatmorfológia egyébként is átláthatatlanul terebélyes terminológiáját.

3.2.4. *Egyéb problematikus pontok*

(1) *A virágcsoportozat fogalma*. A hazai tankönyvek egy része FILARSZKY (1911) óta használja a virágcsoportozat vagy virágcsoport fogalmát, amelyet mintegy átmenetnek tekintenek a magános virág és a virágzat között. PRISZTER (1963, 124) így definiálja e terminust: „a továbbnövekvő szár oldalán, egyetlen rügyből fejlődő, egymás felett vagy egymás mellett sűrűn elhelyezkedő olyan virágok, melyeknek kocsányai nem alkotnak külön hajtásrendszert". Egyes hazai művek teljesen mellőzik a fogalmat, mások szerint egy virágcsoportozat több rügyből fejlődő magános virág (pl. TUBA et al. 2007), nem egyetlen rügyből származik. Az ellentmondás ellenére általában minden szerző az *Aristolochiát*, *Cercist* és *Prunus cerasust* hozzák mint példát. A virágcsoportozat valójában nem más, mint vegetatív hajtásrendszeren (FSS) fejlődő egyszerűsödött virágzat, így a fogalom teljesen mellőzhető. Az *Aristolochia* levélhónalji virágzata néhány virágból álló, csökevényes tirzusz (GONZÁLEZ 1999), a *Cercis* kauliflór virágcsoportjai botriumokból (OWENS et al. 1995) származtathatók, a *Prunus cerasus*éi pedig szciadioidok (TROLL 1969).

(2) *Zárt és nyílt virágzatok*. FILARSZKY (1911) így jellemzi a fürtös virágzatokat: „a […] virágzati tengely mindig erősebb és jóval fejlettebb, mint a belőle eredő utolsórendű oldalágak vagy kocsányok. A fürtös virágzatnak hol van csúcsvirága, hol nincs." Ez összhang-

ban van HOFMEISTER (1868) szemléletével, aki szerint a fürtök is lehetnek zártak (vö. 1.5. rész). SZABÓ (1922) ezzel szemben a fürtös virágzat főtengelyét korlátlan növekedésűnek írja le, melyet szinte az összes későbbi szerző átvesz.[37] Ennek értelmében a fürtös virágzat fogalma a nyílt (indeterminált, korlátlan növekedésű), akropetális (centripetális) efflorációjú rendszerekre korlátozódik, ezzel párhuzamosan a zárt (determinált, korlátolt növekedésű), bazipetális (centrifugális) virágzatok mind bogassá váltak. Ugyanakkor az illusztrációk ellentmondanak ennek a felosztásnak, mert szinte minden tankönyvi ábra terminális virággal ábrázol fürtös virágzatokat (pl. KÁRPÁTI el al. 1968, 264, I. *A, B, F* ábra; HARASZTY 1979, 251. ábra: *1–2*; Tuba et al. 2007, III.82. ábra: *A, B*), sőt példaként hoznak nyílt, fürtös rendszerekre nyilvánvalóan zárt virágzatokat: pl. HARASZTY (1979) és TUBA et al. (2007) egyaránt egyszerű fürtös (nyílt) virágzatként írja a *Butomus umbellatus* – tirzoidikus – ernyőjét (vö. CHARLTON–AHMED 1973; WILDER 1974; MARTÍNEZ-GÓMEZ 2022).

Ahogyan többször érintettük, a fürtös–nyílt–akropetális, illetve a bogas–zárt–bazipetális fogalmak nem hozhatók fedésbe egymással, és ezzel – amint látható – a régi koncepció szerint íródott hazai művek is küzdenek. Sajnos ALMÁDI (2004, 43) egyik tanulmányában is előfordul a virágzatmorfológiai terminusok efféle összekapcsolása: „A virágzatok fő típusainak megközelítően, részben hasonló értelmű az elnevezése: bogas / zárt / determinált / monotel; fürtös / nyílt / indeterminált / politel.” Több szempontból is félrevezető egy ilyen felsorolás, melyeket már érintettünk is: (1) ismeretesek bogak redukálódott terminális virágokkal (trunkátus virágzatok); (2) monotelikus virágzatok létezhetnek bogas elágazások nélkül is (bugák, botrioidok); (3) nyílt és zárt fürtök egyaránt jellemzők a zárvatermők körében; (4) politelikus rendszerek is hordozhatnak bogakat (tirzuszok).

(3) *A túlnövéses koncepció*. Nincs botanikai tankönyv – ideértve ALMÁDIt (2001a) is –, amely a bog jellemzésénél elmulasztaná megemlíteni, hogy annak oldalágai a főtengelyt túlnövik. Ez érthető, hisz Hofmeister bog-fogalmának ebben állt a lényege, amelyet Sachs, Eichler, Pax és velük a hazai botanikai irodalom is átvett. Troll morfológiájában a bognak nem esszenciális jellemzője a túlnövés, ennek ellenére az őt adaptálni igyekvő hazai szerzők sem tudnak ettől a régi képzettől elszakadni. A hazai szakkönyvek a dicháziumot mindig túlnövéses formában és átellenes fillotaxissal ábrázolják. Habár mindkettő gyakori megjelenési formája a kettősbognak, ezek nélkül is kifejlődhet. Ugyanakkor fürtökre és bugavirágzatokra is jellemző lehet a túlnövés (pl. az *anthela* esetében) és az átellenes el-

[37] Ugyanakkor pl. PRISZTER (1963) hűséges marad Filarszky megfogalmazásához, és a fürtös virágzatokat nem nevezi korlátlan növekedésűnek, hanem lényegüket abban látja, hogy oldaltengelyeik rövidebbek a főtengelynél, illetve akropetális virágnyílásúak.

rendeződés is (pl. a *Syringa* bugájában). A modern terminológia éppen ezért meg is különbözteti a „mono- és dichaziális", illetve a „bogas" fogalmakat: „a bogak lehetnek mono- vagy dichaziálisak, de nem minden mono- vagy dicházium bogas elágazású. Így például a *Syringa vulgaris* virágzatán világosan felismerhető egy dichaziális, de nem bogas elágazási mintázat" (MÜLLER-DOBLIES et al. 1992). Monochaziális, de nem bogas elágazásra kiváló példa a 3.2.2. részben bemutatott *drepanium*, amelyet sokáig egyesbognak tekintettek.

Sem Almádi, sem az ő szemléletét követni kívánó későbbi szerzők (pl. DARÓK 2011) nem hangsúlyozzák azt, hogy a bogas mintázat lényege a profillumok számának és ebből adódóan az elágazások számának korlátozottságában van, míg a fürtösé az elágazás rendűségének limitációjában. Ugyanígy a buga kettő közötti átmeneti jellegét sem említi sehol a hazai növénytani irodalom.

(4) *Az összetett virágzatok osztályozása*. Az összetett virágzatok rendszerét a hazai irodalomban egy évszázad óta, gyakorlatilag máig PAX (1890) homotaktikus–heterotaktikus felosztása határozza meg, melyet szintén FILARSZKY (1911) vezetett be a morfológiai szaknyelvbe. Érdekes, hogy maga Pax csak a fürtös–bogas keveredésű virágzatokat nevezte heterotaktikusnak, a különböző típusú fürtökből, illetve a különböző típusú bogakból összeálló rendszerek nála mind homotaktikusak. Filarszkynál ez nem így szerepel: heterotaktikusak a különböző típusú fürtök vagy bogak keveredésével kialakuló virágzatok is. Egyes tankönyvek átveszik a heterotaktiának ezt az értelmezését (pl. SZABÓ 1922; KÁRPÁTI et al. 1968; BÓKA 2010), mások az eredeti Pax-féle elgondolás szerint értelmezik (pl. HARASZTY 1979; PAPP–MIKÓNÉ 2001; TUBA et al. 2007).

Itt kell megemlítenünk, hogy hazai botanikai irodalom Troll-recepciója zavaróan az összetett virágzatok típusaiként tekinti a mono- és politéliát. Ebben ALMÁDI (2001a) többször citált tankönyvrészlete is félrevezető, de a későbbi tankönyvek még nyilvánvalóbban követik el ezt a hibát (PAPP–MIKÓNÉ 2001; TUBA et al. 2007; DARÓK 2011). Mono- és politelikus virágzatok összetettek és egyszerűek egyaránt lehetnek; nem használható együtt a kétféle szempont, mert az egyszerű–összetett felosztás leíró morfológiai, míg a monotelikus–politelikus distinkció tipológiai. Ez a szemléletbeli különbség szorosan kapcsolódik az utolsó, ötödik problémához.

Különösen szerencsétlen próbálkozás TUBA et al. (2007) tankönyvében a Pax- és Troll-féle koncepció vegyítése az összetett virágzatok osztályozásánál. Megkülönböztetnek (1) homoiotaktikus[38] politelikus, (2) homoiotaktikus monotelikus és (3) heterotaktikus virág-

[38] A „homoiotaktikus" kifejezés pusztán szinonimája a „homotaktikusnak". Pax eredetileg az utóbbit vezette be, amelynek használata egyszerűbb is. (Pontosabban: jobb egyiket sem használni.)

zatokat. A példaként hozott növényfajok alapján azonban világossá válik, hogy a szerző a politelikust egyszerűen fürtösként, a monotelikust bogasként interpretálja – tehát teljesen félreérti a trolli tipológiát. Így állhat elő olyan abszurdum, mint hogy *Syringa vulgaris* nyilvánvalóan monotelikus virágzata a „homoiotaktikus politelikusak" között szerepel. Ebből a félreértésből következik az is, hogy a tankönyv a heterotaktikus virágzatok között nem különböztet meg mono- és politelikusakat, hisz szemlélete szerint e kettő keveredéséből állnak elő a heterotaktikus virágzatok. A természetben azonban a mono- és politelikus jelleg sosem keveredik egymással egy virágzaton belül, mert a parakládiumok mindig követik az alapinternódiumon fejlődő hajtásrész – a terminális virág vagy a főfloreszcencia – viselkedését.[39] A Tuba-tankönyv alapvető hibája, hogy a trolli koncepciót pusztán újfajta szóhasználatnak hiszi, holott az új terminusok mögött új tartalom, új paradigma húzódik meg.

(5) *Összetett virágzat és szünfloreszcencia*. A szünfloreszcencia fogalmát a magyar szakirodalom gyakran összemossa az összetett virágzatéval (pl. TUBA et al. 2007; DARÓK 2011), holott a kettő nem feleltethető meg egymásnak (vö. 2.2.3. rész). Almádi sem következetes ebben. Egyik előadásának rövidletében (1993, 21) a következő rövid utalást találjuk: „szünfloreszcencia ≠ összetett virágzat", míg másutt (2001a, 166) azt írja „a szinfloreszcencia összetett virágzat". A két fogalmat akkor használhatjuk helyesen, ha tisztán látjuk, hogy az összetett virágzat leíró morfológiai, míg a szünfloreszcencia tipológiai terminus. Szünfloreszcencia alatt mindig egy termális virág vagy főfloreszcencia és a hozzá tartozó parakládiumok rendszerét értjük, attól függetlenül, hogy ezek a parakládiumok egy vagy több virágot hordoznak-e. ALMÁDI (1974) kifejti, hogy a *Salix* barkája (*amentum*) és a *Zea mays* női virágzata (torzsa, *spadix*) nem egyszerű virágzat – amint az addigi tankönyvekben szerepelt –, hanem összetett. A deskriptív morfológia szerint ezek a virágzatok nevezhetők egyszerűeknek, hisz a virágzati főtengelyük közvetlenül virágot hordoz, azonban tipológiai szempontból szünfloreszcenciák, mert főtengelyük minden elágazása egy olyan parakládium, amely egyvirágúvá redukálódott (pl. a kukorica nővirágzata eredetileg kétvirágú füzérkékből áll, de csak az egyik virág fejlődik ki). Hasonlóan egyszerű virágzattá vált tirzikus szünfloreszcenciák a *Quercus* porzós barkái (BRETT 1963; KAUL

[39] Egy bog önmagában nem lehet monotelikus, mert nem szünfloreszcencia, hanem parakládium (monotélia esetén) vagy parciális floreszcencia (politélia esetén). A monotelikus–politelikus felosztás csak az egész szünfloreszcencia jellemzésére szolgál. Ugyanakkor egy cimoid nevezhető monotelikusnak, hisz az egy tirzoidikus monotelikus szünfloreszcencia.

1984; KAUL 1986).[40] A *Typha* jellegzetes virágzata deskriptíve szintén egyszerű virágzat, de egy gazdagon elágazó tribotriumból származtatható politelikus szünfloreszcencia, amelynek negyedrendű elágazásain fejlődnek a női virágok (ČELKOVSKÝ 1885; 1891; MÜLLER-DOBLIES 1970; CARVALHO–MARIATH 2019).[41]

3.3. Javaslatok a virágzatok korszerű kezelésére

A virágzatmorfológia történeti buktatóit, a Troll–Weberling-féle korszerű tipológiai megközelítést és annak modern finomhangolásait, illetve a hazai növénytani irodalom virágzatokra vonatkozó koncepciójának elavultságát és hibáit figyelembe véve az alábbi javaslatokat teszem, amelyek hozzásegíthetnek ahhoz, hogy a magyar botanikában gyökeret verhessen a virágzatok modern szemlélete:

(1) Troll virágzatfogalma Claßen-Bockhoff ontogenetikai kritikájának fényében erőteljes korrekcióra szorul (vö. 2.4. rész). A jövőben, mikor virágzatról beszélünk, meg kell különböztetni annak kétféle jelentését: a virágzat *sensu lato* virághordó elágazásrendszer, amely három, egymáshoz képest analóg szerkezetet takar: a virágzó hajtásrendszert (*flowering shoot system*, FSS), a virágzatot *sensu stricto* (*inflorescence*, I) és a florális egységet (*floral unit*, FU). Ezek a legkülönfélébb módokon kombinálódhatnak, ami a virágzatok diverizitásának egyik alapja. A virágcsoportozat fogalmát el kell hagyni, mert ez valójában egy virágzat.

(2) Míg a FSS-ek mono- és szimpodiális növekedésűek egyaránt lehetnek, a virágzatok *sensu stricto* – azaz az infloreszcenciák – kizárólag monopodiálisak, amely nem zárja ki, hogy terminális virágban végződjenek.

(3) Az infloreszcenciák két típusa a monotelikus és politelikus, amelyeket a terminális virág megléte vagy hiánya, illetve az oldalágak specializációja különböztet meg. Ez a különbözőség a virágzatok diverzitásának egy másik forrása.

---

[40] Míg a *Quercus* porzós barkájában minden parciális floreszcencia egyvirágúvá redukálódott, addig a *Fagus*nál egy dicháziumot húsznál is több, a *Castaneá*nál pedig általában hét virág alkot. A termős virágok kettősbogai ennél jóval redukáltabbak: a *Castaneá*nál három-, a *Fagus*nál két-, a *Quercus*nál egyvirágúak. A *Castanea, Fagus* és *Quercus* kupacsai (*cupula*) a hajdan gazdagon elágazó kettősbogas női részvirágzatok sterilis bogágainak összeolvadásából származtathatók (FEY–ENDRESS 1983), és nem fellevéleredetűek, ahogyan számos hazai botanikai szakkönyvben szerepel.

[41] A hazai növénytani tankönyvekben felettébb hibás módon az egyszerű virágzatok között szerepel a *julus* (magyarul tobozka, áltoboz), amely az *Alnus* tobozszerű virágzata. Ez azonban egy összetett virágzat, pontosabban tirzusz, amelynek tengelyén kétvirágú dicháziumok találhatók. Egyébként az egész *Betulaceae* tirzuszvirágzattal jellemezhető, amelynek tengelyéről mind a porzós, mind a termős virágzatokban két- vagy háromvirágú kettősbogak erednek (GENCSI–VANCSURA 1997; ZHU et al. 2018). Gyakran szerepelteti a magyar szakirodalom az egyszerű virágzatok között a tobozt (*conus*) is, amely a fenyők virágzata. Ezzel kapcsolatban ALMÁDIhoz (1974, 17) kell csatlakoznunk: „Újabb irodalom szerint a toboz ugyan egyértelműen virágzat, de mégis ajánlható lenne a zárvatermők virágzatait külön csoportosítani, és így a *Coniferae*-tobozt itt elhagyni."

(4) Az infloreszcenciák architektúrájának jellemzésére érdemes bevezetni a 2.2.2. és 2.2.3. részben megismert fogalmakat. Különösen fontos a terminusok helyes használata: ügyelni kell, hogy a pontosan definiált Troll-féle szakkifejezések (parakládium, főfleszcencia, kofloreszcencia, parciális floreszcencia) ne keveredjenek a magyar szóhasználattal (részvirágzat, fővirágzat, társvirágzat; vö. DARÓK 2011, 310). Utóbbiakat ezért talán jobb mellőzni.

(5) A monotelikus infloreszcenciák alaptípusa a buga, amely egyszerű virágzattá, monobotrioiddá redukálódhat, vagy mintegy átmenetként a politélia felé homogenizálódhat, pleiobotrioiddá alakulva. A politelikus infloreszcenciák alaptípusa a pleiobotrium, amely egy összetett fürtvirágzat. Szintén egyszerű virágzattá, monobotriummá redukálódhat.

(6) Az egyszerű és összetett virágzat fogalma praktikusan továbbra is használható, de fontos látni, hogy ezek csak leíró morfológiai terminusok. Tipológiailag a monotelikus–politelikus felosztás a helyes. Az összetett virágzat semmiképpen nem nevezhető szünfloreszcenciának, mert az tipológiai fogalom.

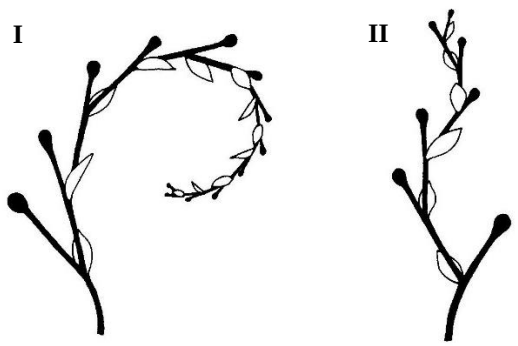
(7) Az infloreszcenciák a változó arányok elvének megfelelően rendkívüli formagazdagságban jelenhetnek meg: a virágok száma növekedhet vagy csökkenhet; politélia esetén a főfloreszcencia eltűnhet (hetero- és homotetikus virágzat); az elágazások száma gyarapodhat és redukálódhat; a virágkocsányok és internódiumok hossza változhat, így létrejöhetnek füzér-, ernyő- és fészek-, továbbá sátor- és ecsetszerű formák.

(8) Az infloreszcenciák elemi virágait helyettesíthetik FU-k, amelyek ontogenetikailag közelebb állnak a virágokhoz, mint a virágzatokhoz; „frakcionálódott virágoknak” tekinthetők. Az *Apiaceae* ernyőcskéi és ernyői, az *Asteraceae* fészkei és dicefáliumai, az *Euphorbia* ciátiumai, továbbá a bogak mind FU-k. Várható, hogy a jövőben a fejlődéstani vizsgálatok további struktúrákról tárják fel annak FU-jellegét.

(9) A fürtös–bogas felosztás teljesen meghaladott. Ezek elágazási mintázatokat jelölnek, és alkalmatlanok, hogy a virágzatok osztályozásának alapját adják. A fürtös mintázat lényege az elágazási rendűség korlátozottságában – és nem a korlátlan növekedésben vagy az akropetális efflorációban –, míg a bogasé az elágazásszám-korlátozottságban – és semmiképp se a túlnövésben – van. A buga mintázata mintegy átmenetet mutat a kettő között.

(10) A bogak FU-kká „minősültek vissza”, amely igazolja Troll megállapítását, miszerint nincsenek bogas virágzatok, legfeljebb monopódiumokról eredő bogas elágazások. A bogaknak csak két típusa van: kettősbog és egyesbog. Az utóbbinak ismét két típusa

ismert: forgó és kunkor. Ezek különbözőségét a profillumok és ebből eredően a bogágak térbeli elrendeződésének eltérése adja, amit a könnyebb megértés kedvéért érdemes lehet a jövőben úgy ábrázolni, ahogy BELL–BRYAN (2008) morfológiai kézikönyve teszi **(27. ábra)**. A sarló és a legyező nem bogas struktúra, hanem az infloreszcenciák elágazásrendszerének speciális térbeli formái.



27. ábra. Az egyesbogak ábrázolása BELL–BRYAN (2008, 173) művében: **I** forgó *(cincinnus)*; **II** kunkor *(bostryx)*. A profillumokat és a bogágakat úgy ábrázolja, hogy érzékelhetővé válik a struktúra teljes térbeli szerkezete. A jövőben a magyar tankönyveknek is érdemes lenne alkalmazni az efféle ábrázolást, hisz a síkbeli ábrázolások hiányosságai könnyen félreértésekhez vezetnek (pl. a kunkor és a forgó fogalmának felcserélése a magyar terminológiában).

(11) Azokat az infloreszcenciákat, amelyek elemi virágait bogak helyettesítik, politélia esetén tirzuszoknak, monotéliánál tirzoidnak nevezzük. Ezek nem képeznek alapvető formákat úgy, mint Trollnál, de mivel nagyon gyakoriak a zárvatermők körében, érdemes őket külön nevesíteni.

(12) Egyes tirzoidok teljes megjelenésükben egyetlen bognak tűnnek. Ezeket cimoidoknak nevezzük. Szintén nagyon gyakoriak a zárvatermők körében, ezért érdemes fenntartani rájuk e külön terminust. A kettősbogak speciális elnevezéseitől (álernyő, gomoly) érdemes megválni. Különösen problematikus az álernyő elnevezése, amelyet többféle értelemben is használnak (szűkebb értelemben: olyan kettősbog, amelynek bogágai egyenlő hosszúak; tágabb értelemben: minden olyan ernyőszerű virágzat, amely nem valódi, akropetális ernyő).

(13) A többesbog (pleiocházium) – és a hozzá kapcsolódó bogernyő – fogalmától meg kell válni. Ezek olyan tirzoidok (pl. *Euphorbia, Sedum*), esetleg sátorozó bugák (pl. *Sambucus, Viburnum*) amelyeknél internódium-rövidülés miatt több parakládium egy pontból látszik kiindulni. Korábban a többesbogak közé sorolt *anthela* (ecsetvirágzat) egy túlnövéses tendenciát mutató buga.

(14) A leíró morfológiában az egyszerű virágzatokat érdemes négy alapformára redukálni (ez didaktikai könnyebbséget is jelent): fürt, füzér, ernyő, fejecske; ezek a 2.3.2. rész logikája szerint adódnak. Fontos azonban látni, hogy mindegyik lehet mono- vagy politelikus, és sokféle konvergens evolúciós útvonalon kialakulhatnak. A magyar termi-

nológia speciális fogalmai megtarthatók: a torzsa megvastagodott főtengelyű füzér, a fészek pedig megvastagodott tengelyű fejecske. A barka és a tobozka azonban nem szerepelhet az egyszerű virágzatok között, mert ezek általában összetett szerkezetek (közelebbről tirzuszok).

Az eddigiekből látszik, hogy a virágzatok *sensu lato* hármas hierarchiája (FSS, I, FU) eléggé felülírja a virágzatok eddig megszokott osztályozását. A korszerű eredményeket mindenképp be kell emelni botanikai irodalmunkba, de nyilvánvalóan eltérő igényei lehetnek egy növényszervezettani vagy rendszertani műnek, egy gyakorlatorinetált mezőgazdasági vagy erdészeti szakkönyvnek és egy növényhatározónak. Egy teoretikusabb munkának érdemes a 2.3.5. részben lévő osztályozásból kiindulni, figyelembe véve a Claßen-Bockhoff-féle ontogenetikai szemléletváltást. Egy praktikusabb műnél – pl. növényhatározónál – a deskriptív morfológiai szempontok használata előnyösnek bizonyulhat, így például egy ehhez hasonló osztályozás alkalmazható:

(I) EGYSZERŰ VIRÁGZATOK (ideértve a botriumokat és botrioidokat is):
- – fürt (speciális formája a sátor);
- – füzér (speciális formája a torzsa);
- – ernyő;
- – fejecske (speciális formája a fészek);

(II) ÖSSZETETT VIRÁGZATOK
- (A) BUGÁK (elágazási mintázatuk panikulátus):
  - (1) kúpszerű bugák (konipanikulák);
  - (2) sátorozó bugák (planipanikulák);
  - (3) ecsetszerű bugák (infunidpanikulák vagy antelák);
- (B) PLEIOBOTRIUMOK[42] (a részvirágzatok elágazási mintázata fürtös):
  - – összetett fürt;
  - – összetett füzér;
  - – összetett ernyő;
  - – összetett fejecske;
- (C) TIRZUSZOK (a részvirágzatok elágazási mintázata bogas):
  - (1) nyílt tirzuszok (alcsoport lehet a koni- és planitirzuszok);
  - (2) tirzoidok, azaz zárt tirzuszok (alcsoport lehet a koni- és planitirzoidok);
  - (3) cimoidok (dicho- és haplocimoidok).

A másodfokú politéliát mutató, főleg *Asteraceae*- és *Poaceae*-virágzatoknál használhatók a korábban megismert terminusok (vö. 2.3.4. rész). A bugába tömörült fészkek vagy füzérkék panikulódiumot, a fürtbe tömörültek botriódiumot, a füzérbe tömörültek

[42] Ide érthetők a pleiobotrioidok is, bár ezek nem túl gyakoriak a természetben.

sztachiódiumot alkotnak. A meglévő magyar terminusok használata sem csorbítja az új koncepciót: így panikulódium helyett mondható fészkes és füzérkés buga, botriódium helyett fészkes és füzérkés fürt, sztachiódium helyett fészkes és füzérkés füzér, azaz kalász.

A felvázolt klasszifikáció nem kielégítő minden szempontból, hisz két, olykor nehezen összeegyeztethető igény kompromisszuma szülte: a modern Troll–Weberling-féle koncepció jelentse az alapját, miközben a gyakorlatban, a határozás során is viszonylag könnyen alkalmazható legyen.

3.4. A virágzatok témája a közoktatásban

A virágzat fogalma jelenleg egyáltalán nem képezi az érettségi követelményrendszer részét sem közép-, sem emelt szinten. A tankönyvek ennek ellenére legalább kiegészítő ismeretként említést tesznek róluk (pl. GÁL 2022) a növényi szaporodás és a virág témájához kapcsolódóan. A 2020-ban bezetett új Nemzeti Alaptanterv (NAT) a biológia-tantárgy óraszámát csökkentette, a növénytani ismereteket tovább redukálta, így az előbb példaként hozott – jelenleg legkiválóbb magyar nyelvű – tankönyv új NAT szerinti utódjában (GÁL 2021) már nem jutott hely a virágzatok említésének sem. Azért is fura ez, mert az általános iskolai természetismeret- és biológia-tananyag a szűkebb és tágabb környezetünkben élő növényfajok bemutatásakor említést tesz többek között a sárgarépa ernyő-, a napraforgó fészek- és a búza kalászvirágzatáról. Ezek az általános iskolában bevezetett fogalmak középiskolai szinten nem integrálódnak a növényszervezettani ismeretekbe, ami kiváló és sajnálatos példa az oktatás végiggondoltságának hiányára.

Egyetemi éveim alatt lehetőségem volt arra, hogy biológia-szakköröket szervezzek a budapesti Piarista Gimnáziumban. E hatosztályos gimnázium régi (2012-es) NAT szerinti helyi tanterve a 9. évfolyamnak is biztosított heti egy biológiaórát, amelyet a teljes tanévben a növénytan oktatásának szenteltek. Az érdeklődő diákok a biológiaórák kiegészítéseként kéthetente másfélórás botanikai szakkörön vehettek részt, amelyek sejt- és szövettani vizsgálatokból, a növényi szervek mikroszkópos anatómiájának és morfológiájának tanulmányozásból, alapvető algológiai, mikológiai, lichenológiai és briológiai megfigyelésekből, továbbá növényhatározási és terepi növényismereti gyakorlatokból tevődött össze. A tizennyolc alkalomból álló szakkör tematikáját a 2017–2018. és a 2018–2019. tanévben is úgy terveztem és valósítottam meg, hogy abban önálló blokkot kapott a virágzatok morfológiája.

A virágzatok vizsgálata kiváló lehetőséget nyújt a diákoknak, hogy viszonylag bonyolult struktúrák felépítésének törvényszerűségeit mindenféle segédeszköz nélkül saját ma-

guk fedezzék fel. Ilyen változatos makroszkopikus morfológiai megfigyelésekre a növényi test egyetlen más része sem ennyire alkalmas. Mint minden szakköri alkalomhoz, a virágzatokról szólóhoz is feladatlapot készítettem. Egy hozzávetőlegesen ötperces bevezető instrukció után a diákok párokban vagy hármas csoportokban dolgoztak a feladatokon. Minden csoport tálcáin számos növényfaj frissen szedett, vásárolt vagy préselt virágzata kapott helyett; ezekre vonatkozóan kellett az alábbi gyakorlatokat végrehajtaniuk.

Az 1. feladatban a virágzatok sematikus, diagrammatikus ábrázolását ismerik meg, mert a későbbi feladatok, illetve határozókönyvek használata szempontjából fontos. Egyrészt virágzatdiagram alapján nekik kell felismernük az *Amorpha fruticosa*, a *Gypsophila paniculata* és *Aesculus hippocastanum*, majd saját kezűleg ábrázolni az *Allium giganteum*, a *Ligustrum vulgare* és *Silene latifolia* virágzatát. Ezek között botrikus, tirzikus és panikulátus rendszerek is előfordulnak, így a diákok a virágok mindhárom elágazási mintázatával megismerkednek.

A 2. feladatban nevesítésre kerül a három elágazási mintázat: a fürtös, a bogas és a bugaszerű. Ezek definícióit és ábráit kell összekapcsolni egymással. A bogas mintázat aleseteit (kettős- és egyesbog, forgó és kunkor) ugyanezzel a módszerrel értik meg a diákok. Ez a feladattípus egyrészt nevesíti az előző feladatban megismert virágzatok elágzásának szabályszerűségeit, másrészt megteremti azt a fogalmi keretet, amely nélkül a következő feladat nem oldható meg, harmadrészt fejleszti a szövegértési kompetenciákat.

A 3. feladat lényegében egy virágzathatározó használata; ennek segítségével a tanulók beazonosíthatnak különböző virágzattípusokat, miközben azt is megtudják, melyik növényfajé az adott virágzat. A határozót magam állítottam össze úgy, hogy a deskriptív morfológiai gyakorlatias jellegét és trolli koncepció újdonságát is alkalmaztam. 31 faj különböző virágzatát vettem bele, amelyekből a tanulóknak tizet kell meghatározniuk. Ez a feladattípus amellett, hogy megismertet a virágzatok főbb formáival, a növényhatározás technikájába is bevezet, sőt gazdagítja a diákok növényismeretét.

A 4. feladat kifejezetten az ernyővirágzatokról szól. Ez a forma ugyanis sokféle, egymással csak távoli rokonságban álló zárvatermőcsoportban kifejlődött. Öt ernyős faj (*Polygonum zonale, Primula veris, Anethum graveolens, Butomus umbellatus, Allium giganteum*) virágzatának kialakulására vonatkozó rövid leírást kell ábrákkal összekötni. Ennek megoldásához szükséges a korábbi feladatokban előkerült morfológiai fogalmak ismerete. A feladat egyik fontos célja, hogy a konvergens evolúció egy olyan példáját is láttassa, amely eltér a közoktatásban szokásosan említettektől (pl. szukkulens növények; a fejlábúak és gerincesek hólyagszeme; a cápák, ichtioszauruszok és delfinek alaki hasonlósága).

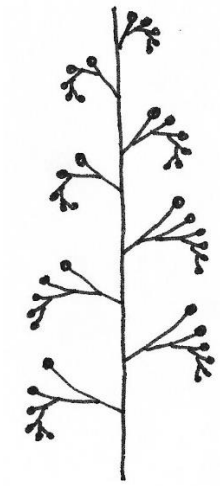
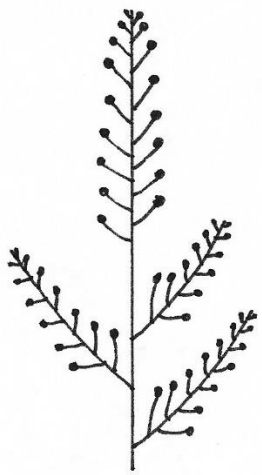
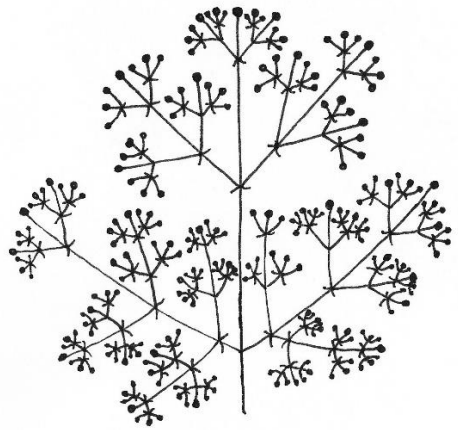
A feladatlapba nem tudtam és nem akartam a virágzatok terminológiájának és osztályozásának minden szempontját beemelni. Így például a zárt és nyílt virágzatok, a mono- és politélia kérdéskörét egyáltalán nem érintettem. Ennek oka, hogy a virágzatok elágazása biztosítja a legtöbb morfológiai vizsgálati lehetőséget, további szempontok használatával már túlságosan bonyolulttá válik a szerkezet megértése. A feladatlapban ezért nem is tettem különbséget tirzusz és tirzoid között. Hasonlóan elavult szemléletű – de formális levezetésre alkalmas – a 4. feladat *d)* részének azon állítása, hogy az összetett ernyő egy összetett fürt internódiumainak megrövidülésével jött létre, hisz Claßen-Bockhoff ontogenetikai elméletének értelmében egy összetett ernyő egy florális egység, azaz frakcionálódott virág. A szakköri feladatlap és hozzá tartozó virágzathatározó a következő oldalakon teljes terjedelmében olvasható.

A zárvatermők virágzatainak sokszínűsége

SZAKKÖRI FELADATLAP

1. Sematikus virágzatdiagramok

A virágzatok gyakran meglehetősen bonyolult elágazású hajtásrendszerek, ezért arra törekszünk, hogy minél átláthatóbban, egyszerűbben, sematikus virágzatdiagramon ábrázoljuk őket. Ezen a virágokat kis körök, az elágazásokat vonalak, az esetleges fellevelet kis körívek jelölik. Az I. számú tálcán hat virágzatot találsz. Döntsd el, hogy az 1–3. virágzatot melyik virágzatdiagram ábrázolja (írd a megfelelő számot a szürke mezőbe), majd a 4–6. virágzatot ábrázold te magad sematikus virágzatdiagrammal.

4. VIRÁGZAT	5. VIRÁGZAT	6. VIRÁGZAT

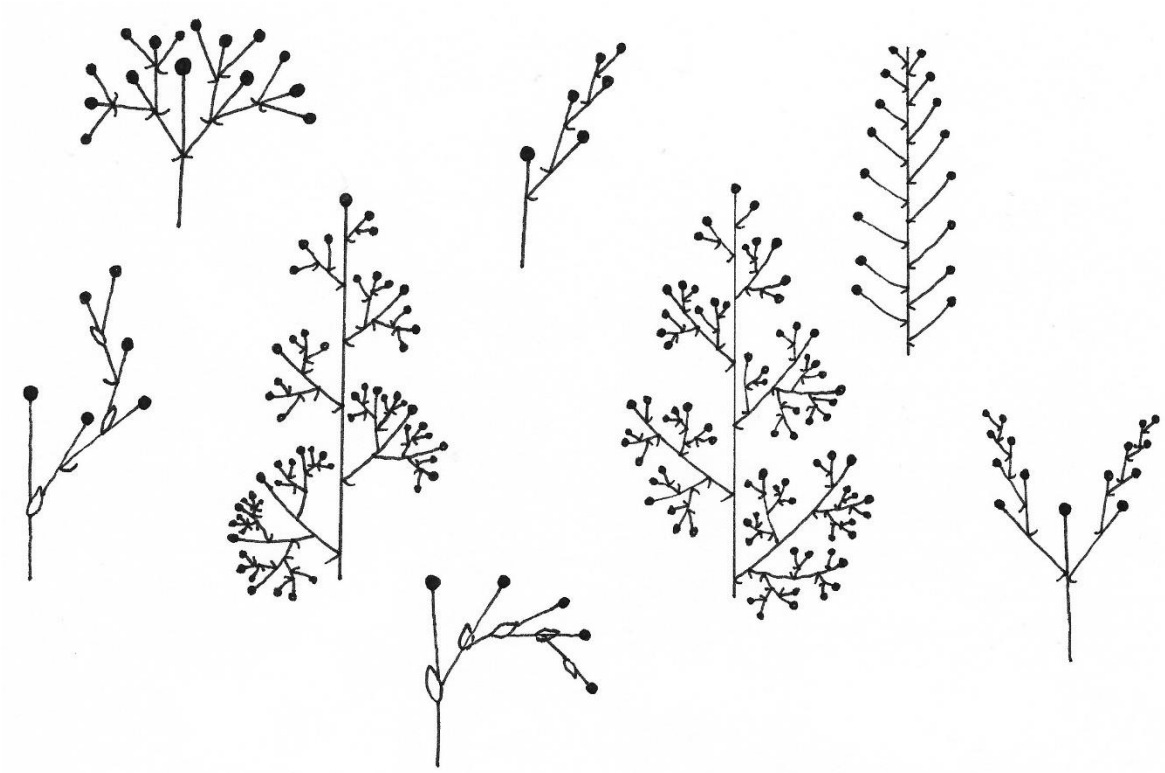
2. A virágzatok háromféle elágazási mintázata

A virágzatok csoportosítása többféle szempont alapján lehetséges. Ezek a szempontok nem egyforma fontosságúak, és különféle csoportosítási céloknak felelhetnek meg (pl. gyakorlatias, könnyen használható csoportosítás; evolúciós szempontú csoportosítás). A virágzatok csoportosításánál az egyik legfontosabb szempont az elágazás mintázata. Ebből alapvetően háromféle van a zárvatermők körében: fürtös, bogas és bugaszerű elágazási mintázat. Döntsd el a leírások alapján, melyik elágazási mintázatot látod ábrázolva! Írd a megfelelő betűjeleket az ábrákhoz!

a) **fürtös elágazási mintázat:** a virágzati tengelyen (elsőrendű elágazás) az elágazások száma elvileg nincs korlátozva, de a másodrendű elágazások nem ágaznak tovább

b) **bogas elágazási mintázat:** a virágzati tengelyen (elsőrendű elágazás) legfeljebb egy vagy kettő másodrendű elágazás lehet, de ezek ismét továbbágazhatnak egy vagy két oldalággal, majd ismét tovább: az elágazások rendűsége (első-, másod-, harmad-, negyedrendű stb.) elvileg nincs korlátozva

c) **bugaszerű elágazási mintázat:** a virágzatban sem az elágazások száma, sem az elágazások rendűsége nincs korlátozva; a virágzat a csúcsától az alapja felé jellemzően egyre gazdagabban elágazik



A bogas mintázatnak további sajátos formái lehetnek. Ha az elágazások száma újra és újra kettő, **kettősbog**ról **(d)** beszélünk. Ellenben, ha csak egy újabb és újabb oldalág képződik az előzőn, **egyesbog (e)** jön létre. Ez kétféle lehet: ha az egymás utáni virágok kocsányai hol jobb, hol bal oldalon képződnek, és nem egy síkban helyezkednek el, az egyesbog neve **forgó (f)**; ha viszont az egymás utáni virágkocsányok mindig ugyanabból a pontból erednek, és egymáshoz képest elfordulva hélixszerű formát képeznek, **kunkor**nak **(g)** hívjuk. Nem ritka, hogy egy **kettősbog egyesbogakban (h)** folytatódik, ennek fordítottja viszont nem fordul elő. A bogak nem önálló virágzatok, hanem egy fürtös mintázatú főtengelyen található részvirágzatok. A bogakat hordozó virágzat neve **tirzusz (i)**. Jelöld a megadott betűkkel (*d*–*i*), melyik ábra melyik bogas szerkezetet mutatja!

3. Virágzathatározás

A feladatlap végén lévő *virágzathatározó* segítségével határozd meg a II. számú tálcán lévő tíz virágzat típusát, illetve azt, hogy melyik növényfajé az adott virágzat!

VIRÁGZATTÍPUS		NÖVÉNYFAJ	VIRÁGZATTÍPUS		NÖVÉNYFAJ
1.			6.		
2.			7.		
3.			8.		
4.			9.		
5.			10.		

4. Ernyővirágzatok

A zárvatermők körében, egymással csak távoli rokonságban álló csoportokban is gyakori az ernyővirágzat. Oldd meg az ehhez kapcsolódó feladatokat!

a) Az eddigi feladatok alapján fogalmazd meg, mi jellemzi egy ernyővirágzat szerkezetét! _____

_____

b) Miért éppen ernyőnek nevezzük az ilyen virágzatokat? _____

_____

c) A III. számú tálcán két ernyővirágzatot láthatsz: a muskátliét és a virágkákáét. Helyezd erre a tálcára a I. és II. tálcáról azokat a virágzatokat, amelyek szintén ernyők!

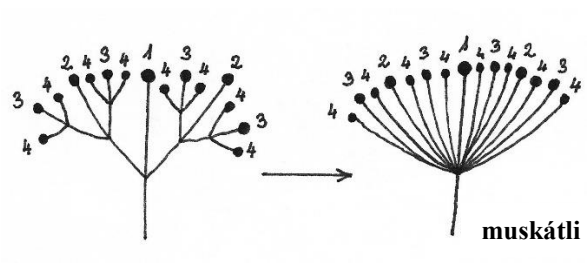
d) Ernyővirágzatok a legkülönfélébb módon kialakulhattak a zárvatermők evolúciója folyamán. A III. tálcán lévő öt ernyő is más-más módon érte el formáját. Az ábrák és a leírások alapján megtudhatod, melyik ernyővirágzat hogyan alakult ki. Írd a leírások mellé a megfelelő faj nevét!

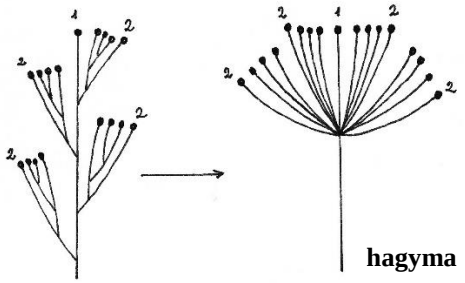
- ernyője egy tirzuszból származik, amelynek számos egyesbogas, kunkoros részvirágzata mind egy pontba húzódott, miközben a tirzusz főtengelye is megrövidült: _____
- úgy alakult ki ernyővirágzata, hogy egy összetett fürtvirágzat részvirágzatainak tengelyei és a virágzat főtengelye is megrövidült: _____
- ennek a fajnak az ernyője egy kettősbogas cimoidként értelmezhető, ahol a kettősbogak minden virágkocsánya egy pontból ágazik ki: _____
- ernyővirágzata egy egyszerű fürtvirágzatból vezethető le úgy, hogy a virágzat tengelye megrövidült: _____
- ez az ernyő egy olyan tirzusz származéka, amely három, egy pontból induló kettősbogat hordoz, amelyek kunkorokban folytatódnak: _____

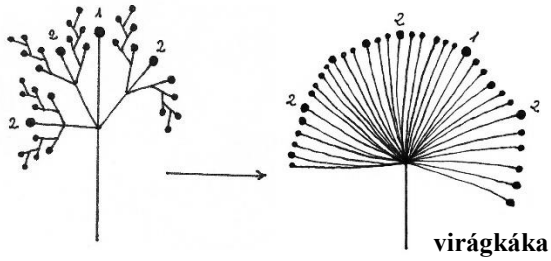
e) Hogy nevezzük azt az evolúcióbiológiai jelenséget, mikor egymással csak távoli rokonságban lévő élőlények egymástól függetlenül hasonló testfelépítésbeli sajátosságokra tesznek szert? _____

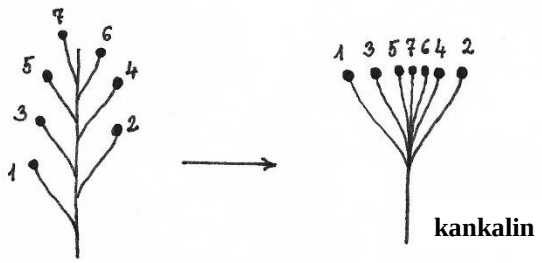
f) Hozz erre egy másik példát a növény-, illetve állatvilágból!

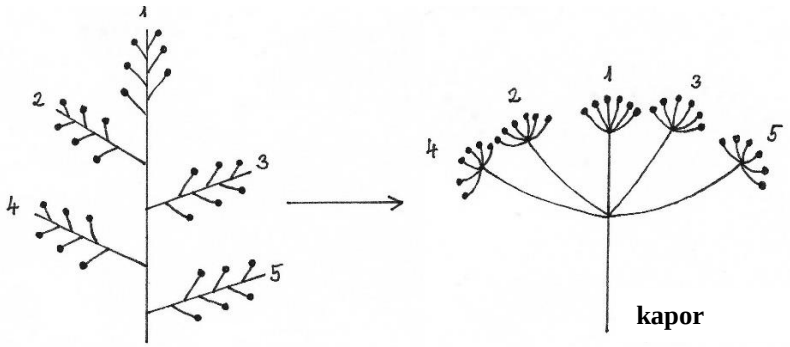
- példa a növényvilágból: _____
- példa az állatvilágból: _____


muskátli


hagyma


virágkáka


kankalin


kapor

Virágzathatározó

1 a A virágzat főtengelyen közvetlenül virágok találhatók …….. **2 (egyszerű virágzatok)**

b A virágzat főtengelyéről oldalágak erednek, nem közvetlenül virágok ……..... …….. **8 (összetett virágzatok)**

EGYSZERŰ VIRÁGZATOK (MONOBOTRIUMOK)

2 a A virágzati főtengely hosszú, a virágok viszonylag távol vannak egymástól, nem egy pontból indulnak ……...…… **3**

b A virágzati főtengely olyannyira rövid, hogy a virágok kocsányai egy pontból kiágazni látszanak ……..……..……... **6**

3 a A virágok kocsányai viszonylag hosszúak, jól láthatók ……... **4**

b A virágok kocsányai annyira rövidek, hogy a virágok közvetlenül a virágzati főtengelyen ülnek ……..……...……..……... **5**

4 a Az összes virágkocsány nagyjából egyforma hosszú, így a virágok nincsenek azonos magasságban ……..……..……... **fürt *(fehér akác)***

b A virágkocsányok legalább egy része a virágzati tengelyen felfelé haladva egyre rövidebb, így a virágzat felső részén a virágok nagyjából azonos magasságban helyezkednek el ……..……...……..……..….. **sátor *(örökzöld tatárvirág)***

5 a A virágzat főtengelye nincs megvastagodva, nem húsos ……..…… **füzér *(nagy útifű)***

b A virágzat főtengelye vastag, húsos; ebbe szinte belesüppednek a virágok …… ……..…….. **torzsa *(foltos kontyvirág)***

6 a A virágok kocsányai viszonylag hosszúak, jól láthatók …… **ernyő *(tavaszi kankalin)***

b A virágok kocsányai rövidek, így az egész virágzatban a virágok nagyon szorosan, tömötten rendeződnek ……..……..……... **7**

7 a A tömötten rendeződő virágok egy kúp- vagy tányérszerűen megvastagodott képleten ülnek ……... **fészek *(napraforgó)***

b A virágok ugyan tömötten állnak, de nem egy húsos, megvastagadott alapon foglalnak helyet ……..…….…..……... **fejecske *(fehér here)***

ÖSSZETETT VIRÁGZATOK

8 a A virágzatot alkotó kisebb virágzatok (részvirágzatok) mind fürtös elágazási mintázatúak (fürtök, sátorok, füzérek, ernyők, fészkek: vö. 2–7. kulcs), egyáltalán nem jelenik meg a virágzatban bugaszerű vagy bogas mintázat …….. **10 (pleiobotriumok)**

b A virágzatban nem csak fürtös elágazási mintázat fedezhető föl ……. **9**

9 a A virágzat alapszerkezetében bugaszerű elágazási mintázatot mutat; a végső elágazásokon virágok és kis fészekvirágzatok egyaránt lehetnek …… **16 (bugák)**

b A virágzatban a virágokat bogas elágazási mintázatú részvirágzatok hordozzák …...… ……...……..…. **22 (tirzuszok)**

PLEIOBOTRIUMOK

10 a A virágzat főtengelye fürt módjára ágazik el, nem füzér- vagy ernyőszerűen …..… **11**

b A virágzat főtengelye nem fürt, hanem füzér, ernyő vagy fészek módjára ágazik el …. …… **14**

11 a A részvirágzatok fürtök vagy sátorok ……...……..… **12**

b A részvirágzatok nem fürtök, hanem ernyők vagy fészkek …….....… **13**

12 a A részvirágzatok kivétel nélkül fürtök ……...…… **összetett fürt *(japánakác)***

b A részvirágzatok mind sátorok ……..……..… **összetett sátor *(torma)***

13 a A részvirágzatok ernyők ……...…….. **ernyős fürt *(borostyán)***

b A részvirágzatok fészkek ……..……. **fészkes fürt *(vörös acsalapu)***

14 a A virágzat főtengelye füzér módjára ágazik el, és kis fészkeket visel ……..... ……..……...…… **fészkes füzér *(ürömlevelű parlagfű)***

b A virágzat egésze ernyőkből vagy fészkekből tevődik össze ……..…….. **15**

15 a A virágzat főtengelye ernyőszerű, amelynek minden ága kisebb ernyőket hordoz, azaz egy ernyőkből álló ernyővel van dolgunk ……...……..…… **összetett ernyő *(kapor)***

b A virágzat főtengelye fészek, amely kisebb, gömbszerűen rendezett fészkeket visel ……..……...……..… **összetett fészek *(fehér szamárkenyér)***

BUGÁK

16 a A buga legvégső elágazásain virágok találhatók ……...…...… **17**

b A buga legvégső elágazásain kis fészkek találhatók …….…… **21**

17 a A bugában a virágok nem azonos magasságban találhatók ……...… **18**

b A bugában a virágok megközelítően azonos magasságban találhatók ……..…… **20**

18 a A buga főtengelyén lévő alsóbb elágazások túlnövik a fentebb lévőket; az elsőrendű elágazásokon is jellemző ez a túlnövéses tendencia …… ……. **ecsetszerű buga *(réti legyezőfű)***

b A bugán nem jellemző a túlnövés: a főtengely alsóbb elágazásainak virágai jellemzően alacsonyabban helyezkednek el, mint a felsőbb elágazások virágai ……. **19**

19 a A virágkocsányok szórtan, és nem átellenesen erednek a bugavirágzat elágazásairól ... ……...…….……...… **kúpszerű, szórt elágazású buga *(japán dérbabér)***

b A virágkocsányok átellenesen erednek a bugavirágzat elágazásairól ….....……..… ……..……. **kúpszerű, átellenes elágazású buga *(közönséges orgona)***

20 a A buga legalsó, egy pontból induló elsőrendű elágazásainak száma négy ……. ……...…….. **sátorozó buga *(fekete bodza)***

b A buga legalsó, egy pontból induló elsőrendű elágazásainak száma jellemzően hat, olykor nyolc is lehet ……..……..… **sátorozó buga *(ostorménbangita)***

21 a A buga elemi fészkei nem azonos magasságban találhatók ……..... ……..……...…… **kúpszerű fészkes buga *(betyárkóró)***

b A buga elemei fészkei közel azonos magasságban vannak ……..…….. ……... **sátorozó fészkes buga *(gilisztaűző varádics)***

TIRZUSZOK

22 a A tirzusz főtengelyéről kettőnél több elágazás indul ……...…… **23**

b A tirzusz főtengelyéről egy vagy két elágazás indul …….…....… **28 (cimoidok)**

23 a A tirzusz elágazásai nem egy pontból erednek ……...……..…… **24**

b A tirzusz elágazásai mind egy pontból erednek …….…. ……. **„bogernyős” tirzusz *(kövi varjúháj)***

24 a A tirzusz elágazásai közvetlenül bogakat hordoznak …… **25**

b A tirzusz bogai másod- vagy magasabb rendű elágazásokon találhatók ……
..... **26**

25 a A tirzusz főtengelyén egyesbogak (forgók) találhatók .....
…….. **forgós tirzusz *(terjőke kígyószisz)***

b A tirzusz főtengelyén kettősbogak találhatók …….
……. **kettősbogas tirzusz *(göcsös görvélyfű)***

26 a A tirzusz virágai nincsenek azonos magasságban ……. **27**

b A tirzusz virágai közel egy magasságban vannak ……..
…… **sátorozó tirzusz *(magas varjúháj)***

27 a A tirzusz másodrendű elágazásain a bogak szórtan helyezkednek el …….
…… **kúpszerű, szórt elágazású tirzusz *(bugás csörgőfa)***

b A tirzusz másodrendű elágazásain a bogak átellenesen helyezkednek el ……..
……..…… **kúpszerű, átellenes elágazású tirzusz *(kónya habszegfű)***

CIMOIDOK

28 a A cimoid főtengelyéről két elágazás ered ……...…….…. **29**

b A cimoid főtengelyéről egyetlen egyesbog (forgó vagy kunkor) indul …..... **30**

29 a A cimoid két elágazása újra és újra kettősbogakban folytatódik ……
……...……..……... **dichocimoid *(hólyagos habszegfű)***

b A cimoid két elágazása egyesbogakban (forgókban) folytatódik ……...
……...…… **forgós diplocimoid *(orvosi tüdőfű)***

30 a A cimoid főtengelyéről egyetlen forgó ered ……...
…… **forgós haplocimoid *(sárga apácavirág)***

b A tirzusz bogai másod- vagy magasabb rendű elágazásokon találhatók ……
..... **kunkoros haplocimoid *(sásliliom)***

Irodalom

ALMÁDI, L. (1974): *Megjegyzések a magyar növénytani terminológiához*. Keszthelyi Mezőgazdaság-tudományi Kar Közleményei 14 (11): 3–22.

ALMÁDI, L. (1989): Néhány észrevétel a virágzatok terminológiájához. *Greguss-centenárium. Összefoglalók*, JATE Press, Szeged, 6.

ALMÁDI, L. (1993): A virágzatok terminológiájának elavult fogalmai. *Annales Universitatis Scientiarum Budapestinensis de Rolando Eötvös Nominatae*. *Sectio biologica, Pars botanica, Supplementum* 43–44: 21–22.

ALMÁDI, L. (2001a): A virágzatok. In TURCSÁNYI, G.: *Mezőgazdasági növénytan*. Mezőgazdasági Szaktudás Kiadó, Budapest, 163–166.

ALMÁDI, L. (2001b): Koreferátum Gracza P.: Morfológiai és anatómiai megfigyelések a növények szervein c. dolgozatához. *A XI. Magyar Növényanatómiai Szimpózium összefoglalói.* Veszprémi Egyetem, Georgikon Mezőgazdaság-tudományi Kar, Növénytani és Növényélettani Tanszék, Keszthely.

ALMÁDI, L. (2004a): A növényszervtan terminológiája. In Szabó, I. – Czoma, L.-né: *Priszter Szaniszló 85 éves. Köszöntések és tanulmányok*, Ziegler Nyomda, Keszthely, 35–47.

ALMÁDI L. (2004b): Néhány terminológiai fogalom eltérése a közép-európai irodalomtól. *Aktuális flóra- és vegetációkutatások a Kárpát-medencében VI.*, Keszthely, 14.

ALMÁDI, L. – SZABÓ, I. (2004): Könyvismertetés (Gracza Péter *Növényszervezettan* című könyvéhez). *Botanikai Közlemények* 91 (1–2): 151–153.

ANDERBERG, A. A. (2004). Primulaceae. In KUBITZKI, K.: *The Families and Genera of Vascular Plants, VI. Flowering Plants. Dicotyledons*. Springer, 313–314.

BARTHÉLÉMY, D. – CARAGLIO, Y. (2007): Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny. *Annals of Botany* 99 (3): 375–407.

BENLLOCH, R. – BERBEL, A. – SERRANO-MISLATA, A. – MADUENO, F. (2007): Floral initiation and inflorescence architecture: a comparative view. *Annals of Botany* 100: 659–676.

BÓDIS, J. – DANCZA, I. – GÁL, L. – ÓVÁRI, M. – SAMU, Z. – SZALÓKY, I. (2016): Almádi László 80 éves. *Kitaibelia* 21 (1): 3–15.

BÓKA, K. (szerk.) (2010): *Növényszervezettani gyakorlatok II*. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.

BORBÁS, V. (1872): *A növényország tankönyve. Gymnasiumok, reáliskolák, erdészek, gazdászok és gyógyszerészek, valamint magántanulók használatára*. Budapest.

BORBÁS, V. (1893): A virágzat két formájának magyar megnevezése. *Pótfüzetek a Természettudományi Közlönyhöz*, XXV. kötet: 233–237.

BORHIDI, A. (1998): *A zárvatermők fejlődéstörténeti rendszertana*. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.

BRASSAI, S. (1836): *A füvészet elveinek vázolatai*. Kolozsvár.

BRAUN, A. C. H. (1835): Dr. Carl Schimper's Vorträge über die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verstännisses der Blattstellung, nebst Andeutung der hauptsächlichen Blattstellungsgesetze und insbesondere des neuentdeckten Gesetze der Aneinanderreihung von Cyclen verschiedener Maasse. *Flora* 18: 145–192.

BRAUN, A. C. H. (1851): *Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngungin der Natur*. Lipcse.

BRAUN, A. C. H. (1864): Uebersicht der Blüthenstände. In PAUL ASCHERSON (szerk.): *Flora der Provinz Brandenburg, der Altmark und Herzogthums Magdeburg*, Erster Abtheilung, Berlin, 17–21.

BRAVAIS, L.-F. – BRAVAIS, A. (1837): Essai sur la disposition symétrique des inflorescences. *Annales des Sciences Naturelles* 2 (7): 193–221, 291–348; (8): 11–42.

BRETT, D. W. (1964): The inflorescence of *Fagus* and *Castanea*, and the evolution of the cupules of the Fagaceae. *New Phytologist* 63 (1): 96–118.

BUCHENAU, F. G. PH. (1866): Der Blüthenstand der Junaceen. *Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik* 4: 385–440.

BULL-HEREÑU, K. (2011): *The terminal flower and the inflorescence. A history of apparitions and disappearances*. Südwestdeutscher Verlag für Hochschulschriften, Mainz.

BULL-HEREÑU, K. – CLAßEN-BOCKHOFF, R. (2010): Developmental conditions for terminal flower production in apioid umbellets. *Plant Diversity and Evolution* 128 (1–2): 221–232.

BULL-HEREÑU, K. – CLAßEN-BOCKHOFF, R. (2011): Ontogenetic course and spatial constraints in the appearance and disappearance of the terminal flower in inflorescences. *International Journal of Plant Sciences* 172 (4): 471–498.

BULL-HEREÑU, K. – CLAßEN-BOCKHOFF, R. (2011): Open and closed inflorescences: more than simple opposites. *Journal of Experimental Botany* 62 (1): 79–88.

BULL-HEREÑU, K. – CLAßEN-BOCKHOFF, R. (2013): Testing the ontogenetic base for the transient model of inflorescence development. *Annals of Botany* 112 (8): 1543–1551.

BUYS, M. H. – HILGER, H. H. (2003): Boraginaceae cymes are exclusively scorpiod and not helicoid. *Taxon* 52: 719–724.

CARVALHO, J. D. T. D. – MARIATH, J. E. D. A. (2019): Synflorescence morphology of species of *Typha* L. (Typhaceae): anatomical and ontogenetic bases for taxonomic applications. *Acta Botanica Brasilica* 33: 672–682.

ČELAKOVSKÝ, L. (1885): Über die Inflorescenz von *Typha*. *Flora* 68: 617–630.

ČELAKOVSKÝ, L. (1887): Ueber die ährchenartige Partialinflorescenzen der Rhynchosporeen. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 5 (1): 148–152.

ČELAKOVSKÝ, L. (1891): Über die Verwandtschaft von *Typha* und *Sparganium*. *Österreichische Botanische Zeitschrift* 41: 117–121, 154–160, 195–199, 224–228, 266–272.

ČELAKOVSKÝ, L. (1892): *Nauka o květenstvích na základě deduktivním*. Rozpravy České Akademie.

ČELAKOVSKÝ, L. (1893): Gedanken über eine zeitgemäße Reform der Blütenstände. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 16: 33–51.

CHARLTON, W. A. (1973): Studies in the Alismataceae. II. Inflorescences of Alismataceae. *Canadian Journal of Botany* 51: 775–789.

CHARLTON, W. A. – AHMED, A. (1973): Studies in the Alismataceae. IV. Developmental morphology of *Ranalisma humile* and comparison with two members of the Butomaceae *Hydrocleis* [sic] *nymphoides* and *Butomus umbellatus. Canadian Journal of Botany* 51: 899–910.

CLAßEN-BOCKHOFF, R. (2000): Inflorescences in Bruniaceae. *Opera Botanica Belgica* 12: 1–310.

CLAßEN-BOCKHOFF, R. (2001a): Plant Morphology: The Historic Concepts of Wilhelm Troll, Walter Zimmermann and Agnes Arber. *Annals of Botany* 88 (6): 1153–1172.

CLAßEN-BOCKHOFF, R. (2001b): Vom Umgang mit der Vielfalt – eine kurze Geschichte der Pflanzenmorphologie. *Wulfenia* 8: 125–144.

CLAßEN-BOCKHOFF, R. – ARNDT, M. (2018): Flower-like heads from flower-like meristems: pseudanthium development in Davidia involucrata (Nyssaceae). *Journal of plant research* 131 (3): 443–458.

CLAßEN-BOCKHOFF, R. – BULL-HEREÑU, K. (2013): Towards an ontogenetic understanding of inflorescence diversity. *Annals of Botany* 112 (8): 1523–1542.

CLAßEN-BOCKHOFF, R. – FRANKENHÄUSER, H. (2020): The 'Male Flower'of Ricinus communis (Euphorbiaceae) interpreted as a multi-flowered unit. *Frontiers in Cell and Developmental Biology* 8: 313.

COEN, E. S. – NUGENT J. M. (1994): Evolution of flowers and inflorescences. *Development* (Suppl.): 107–116.

CRONK, Q. C. – NEEDHAM, I. – RUDALL, P. J. (2015): Evolution of catkins: inflorescence morphology of selected Salicaceae in an evolutionary and developmental context. *Frontiers in Plant Science* 6: 1030.

CSEREY, A. (1907): *A növénytani kifejezések betűrendes ismertetése*. *Kiegészítésül a növényhatározóhoz*. Stampfel-féle Könyvkiadóhivatal, Budapest.

DAHLGREN, R. M. T. – CLIFFORD, H. T. – YOE, P. F. (1985): *The Families of Monocotyledons. Structure, Evolution, and Taxonomy*, Springer-Verlag, Berlin – Heidelberg – New York – Tokyo.

DANCZA, I. – BOTTA-DUKÁT, Z. – ALMÁDI, L. – SZABÓ, I. (2001): A Solidago gigantea Ait. fejlődéstani-morfológiai vizsgálata II. Virágzatrendszer. *A XI. Magyar Növényanatómiai Szimpózium összefoglalói.* Veszprémi Egyetem, Georgikon Mezőgazdaságtudományi Kar, Növénytani és Növényélettani Tanszék, Keszthely.

DARÓK, J. (2011): *Növényanatómiai–botanikai terminológiai szótár*. Akadémiai Kiadó, Budapest.

DE CANDOLLE, A. P. (1827): *Organographie végétale, ou description raisonnée des organes des plantes*. Paris.

DIÓSZEGI, S. – FAZEKAS M. (1807): *Magyar fűvész könyv, melly a' két magyar hazábann található növényeknek megesmerésére vezet, a' Linné alkotmánya szerént*. Csáthy György, Debrecen.

EICHLER, A. W. (1875): *Blüthendiagramme*, I. rész. Lipcse.

ENDRESS, P. K. (1980): The reproductive structures and systematic position of the Austrobaileyaceae. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 101: 393–433.

ENDRESS, P. K. (2010): Disentangling confusions in inflorescence morphology: Patterns and diversity of reproductive shoot ramification in angiosperms. *Journal of Systematics and Evolution*, 48 (4): 225–239.

ENDRESS P. K. – IGERSHEIM, A. (2000): The reproductive structures of the basal angiosperm *Amborella trichopoda* (Amborellaceae). *International Journal of Plant Sciences* 161: S237–S248.

ENDRESS, P. K. – LORENCE, D. H. (2020): Inflorescence structure in Laurales – stable and flexible patterns. *International Journal of Plant Sciences* 181 (3): 267–283.

ENDRESS, P. K. – SAMPSON, F. B. (1983): Floral structure and relationships of the Trimeniaceae (Laurales). *Journal of the Arnold Arboretum* 64: 447–473.

ERŐS-HONTI, ZS. (2011): *A kertészeti növények alaktana*. Egyetemi jegyzet. Budapesti Corvinus Egyetem Kertészettudományi Kara, Budapest.

FEHÉR, A. (2019): A virágzati merisztéma és a virágzati struktúra szabályozása. In *A növények élete. Egyetemi jegyzet.* Szegedi Tudományegyetem, Szeged, 251–252.

FEKETE, L. – MÁGOCSY-DIETZ, S. (1891): *Erdészeti növénytan I. Általános növénytan*. Országos Erdészeti Egyesület, Budapest.

FENG, C. M. – XIANG, Q. Y. – FRANKS, R. G. (2011): Phylogeny-based developmental analyses illuminate evolution of inflorescence architectures in dogwoods (Cornus sl, Cornaceae). *New Phytologist* 191 (3): 850–869.

FEY, B. S. – ENDRESS P. K. (1983): Development and morphological interpretation of the cupule in Fagaceae. *Flora* 173: 451–468.

FILARSZKY, N. (1911): *Növénymorphologia. A növények alaki tulajdonságai és a velök kapcsolatos életjelenségek*. Franklin Társulat, Budapest.

FISHBEIN, M. – VENABLE, D. L. (1996): Evolution of inflorescence design: Theory and data. *Evolution* 50: 2165–2177.

FRANK, A. B. (1883): *Synopsis der Pflanzenkunde*. Hannover.

FROEBE, H. A. (1971): Inflorescence structure and evolution in Umbelliferae. *The Biology and Chemistry of the Umbelliferae*. Academic Press, London.

GÁL, B. (2022): *Biológia 10. Az élőlények változatossága*. Mozaik Kiadó, Szeged.

GENCSI, L. – VANCSURA, R. (1997): *Dendrológia. Erdészeti növénytan II*. Mezőgazda Kiadó, Budapest.

GERRATH, J. M. – POSLUSZNY, U. – ICKERT-BOND, S. M. – WEN, J. (2017): Inflorescence morphology and development in the basal rosid lineage Vitales. *Journal of Systematics and Evolution*, 55 (6): 542–558.

GISEKE, P. D. (1787): *Caroli a Linné Termini botanici classium methodi exualis generumque plantarum characteres compendiosi*. Hamburg.

GOEBEL, K. von (1931): *Blütenbildung und Sproßgestaltung (Anthokladien und Infloreszenzen). Zweiter Ergänzungsband zur Organographie der Pflanzen*. Gustav Fischer, Jena.

GOETHE, J. W. von (1790): *Versuch die Metamorphosen der Pflanzen zu erklären*. Gotha. (Magyar kiadása [2005]: *A növények metamorfózisa*. Fordította: HEGEDŰS MIKLÓS. Pisztráng Kör Waldorf Természetvédő és Természetjáró Egyesület, Budapest.)

GONZÁLEZ, F. (1999): Inflorescence morphology and the systematics of Aristolochiaceae. *Systematics and Geography of Plants* 68: 159–172.

GRACZA, P. (2001): Morfológiai és anatómiai megfigyelések a növények szervein. *A XI. Magyar Növényanatómiai Szimpózium összefoglalói.* Veszprémi Egyetem, Georgikon Mezőgazdaság-tudományi Kar, Növénytani és Növényélettani Tanszék, Keszthely.

GRACZA, P. (2004): *Növényszervezettan*, Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.

GUILLARD, J. C. (1857): De l'inflorescence composée. *Bullatin de la Société botanique de France* 4: 374–381.

GYURJÁN, I. (2008): *Növényszervezettan*. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest.

HAKE, S. (2008): Inflorescence architecture: The transition from branches to flowers. *Current Biology* 18: R1106–R1108.

HARASZTY, Á. (szerk.) (1968): *Növénytan 1. Növényszervezettan és növényélettan*. Tankönyvkiadó, Budapest.

HARASZTY, Á. (szerk.) (1979): *Növényszervezettan és növényélettan*. Tankönyvkiadó, Budapest.

HAZSLINSZKY, F. (1872): *Magyarhon edényes növényeinek füvészeti kézikönyve*. Athaeneum, Pest.

HOFMEISTER, W. (1868): *Allgemeine Morphologie der Gewächse*. Lipcse.

HORTOBÁGYI, T. (szerk.) (1952): *Növénytan*. Tankönyvkiadó, Budapest.

HORTOBÁGYI, T. (szerk.) (1968): *Növényhatározó. Harasztok – Virágos növények*. Tankönyvkiadó, Budapest.

HORTOBÁGYI, T. (szerk.) (1980): *Agrobotanika*. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.

HRABOVSKÝ, M. (2019): A rhipidium is not a cyme. Short communication. *Acta Botanica Universitatis Comenianae* 54: 57–60.

HY, F. CH. (1894): Les inflorescences en botaique descriptive. *Revue générale de botanique* 6: 385–408.

ICKERT-BOND, S. M. – GERRATH, J. M. – POSLUSZNY, U. – WEN, J. (2015): Inflorescence development in the *Vitis–Ampelocissus* clade of Vitaceae: the unusual lamellate inflorescence of Pterisanthes. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 179 (4): 725–741.

JACOB, F. – JÄGER, E. I. – OHMANN, E. (1985): *Botanikai kompendium*. Natura, Budapest.

JÁVORKA, S. (1924): *A magyar flóra. Magyarország virágos és edényes virágtalan növényeinek meghatározó kézikönyve I*. Studium, Budapest.

JÁVORKA, S. – CSAPODY, V. (1926): *A magyar flóra kis határozója*. Studium, Budapest.

JÁVORKA, S. – CSAPODY, V. (1950): *Erdő-mező virágai. A magyar flóra színes kis atlasza*. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.

JÁVORKA, S. – SOÓ, R. (1951): *A magyar növényvilág kézikönyve. Magyarország vadontermő és termesztett növényeinek meghatározója, ökológiai és gazdasági útmutatója*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 1951.

JUNG, J. (1653): *Opuscula botanico-physica*. Coburg.

KÁDÁR, Z. (1984): Az élő természet. In SZABÓ, Á. – KÁDÁR, Z.: *Antik természettudomány*. Gondolat, Budapest, 239–411.

KÁDÁR, Z. – PRISZTER, SZ. (1992): *Az élővilág megismerésének kezdetei hazánkban. A magyar biológia rövid kultúrtörténetea kezdetektől a reformkorig (–1829).* Akadémiai Kiadó, Budapest.

KÁRPÁTI, Z. – GÖRGÉNYI, L. – TERPÓ, A. (1968): *Kertészeti növénytan I. Növényszervezettan*. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.

KAUL, R. B. – ABBE, E. C. (1984): Inflorescence architecture and evolution in the Fagaceae. *Journal of the Arnold Arboretum* 65 (3): 375–401.

KAUL, R. B. (1986): Evolution and reproductive biology of inflorescences in *Lithocarpus*, *Castanopsis*, *Castanea*, and *Quercus* (Fagaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 73 (2): 284–296.

KECSKÉS, P. (1981): A német idealizmus szelleme. In *A bölcselet története*. Szent István Társulat, Budapest, 321–403.

KIRÁLY, G. (szerk.) (2009): *Új magyar füvészkönyv. Magyarország hajtásos növényei*. Két kötetben: *Határozókulcsok / Ábrák*. Aggteleki Nemzeti Park Igazgatósága, Jósvafő.

KOVÁCS, J. A. (1999): A virágzatok tipológiájának aktuális kérdései a Poaceae családban. *Kanitzia* 7: 75–89.

KÖBELE, C. P. – TILLICH, H.-J. (2001): Die Infloreszenzen der Juncaceae. *Sendtnera* 7: 137–161.

KUNZE, H. (1989): Probleme der Infloreszenztypologie von W. Troll. *Plant Systematics and Evolution* 163: 187–199.

KUSNETZOVA, T. V. (1988): Angiosperm Inflorescence and Different Types of their Strucutural Organization. *Flora* 181: 1–17.

LINK, J. H. F. (1798): *Philosophiae botanicae novae seu institutionum phytographicum prodromus*. Göttingen.

LINNAEUS, C. (1751): *Philosophia botanica*. Stockholm.

MA, Q. – LIU, X. – FRANKS, R. G. – XIANG, Q. Y. (2017): Alterations of Cor *TFL1* and *CorAP1* expression correlate with major evolutionary shifts of inflorescence architecture in *Cornus* (Cornaceae) – a proposed model for variation of closed inflorescence forms. *New Phytologist* 216 (2): 519–535.

MÁNDY, GY. (1947): *Az alkalmazott növénytan alapjai II*. Szerzői kiadás, Budapest.

MANN, L. K. (1959): The *Allium* Inflorescence: Some Species of the Section *Molium*. *American Journal of Botany* 46: 730–739.

MARESQUELLE, H. J. (1970). Le thème évolutif des complexes d'inflorescences. Son aptitude à susciter des problèmes nouveaux. *Bulletin de la Société botanique de France* 117 (1–2): 1–4.

MARTÍNEZ-GÓMEZ, J. – ATLURI, T. A. – ROSE, I. J. – HOLLIDAY, A. J. – STROCK, C. F. – LYNCH, J. P. – SPECHT, C. D. (2022): Developmental Morphology and Anatomy Shed Light on Both Parallel and Convergent Evolution of the Umbellate Inflorescence in Monocots, Underlain by a New Variant of Metatopy. *Frontiers in plant science*, 1138.

MAYER, V. (2016). Dipsacaceae (inclusive Triplostegia). In KUBITZKI, K.: *The Families and Genera of Vascular Plants, XIV. Flowering Plants. Eudicots*. Springer, 145–163.

MEISTER, K. (2005): Wilhelm Troll (1897–1978). The tradition of idealistic morphology in the German botanical sciences of the 20th century. *History and Philosophy of the Life Sciences* 27 (2): 221–247.

MEYER, E. H. F. (1851): *Junci generis monographiae specimen*. Göttingen.

MORTON, A. G. (1981): *History of Botanical Science: An Account of Development of Botany from Ancient Times to the Present Day*. Academic Press, London–New York.

MÜLLER-DOBLIES, D. (1970): Über die Verwandtschaft von *Typha* und *Sparganium* im Infloreszenz- und Blütenbau. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 89: 451–562.

MÜLLER-DOBLIES, D. (1977): Über die geometrischen Zusammenhang der monochasialen Verzweigungen am Beispiel einiger Liliifloren. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 90: 351–362.

MÜLLER-DOBLIES, D. – MÜLLER-DOBLIES, U. (1987): Cautious improvements of a descriptive terminology of inflorescences. *Monocot Newsletter* 4: 1–13.

MÜLLER-DOBLIES, D. – STÜTZEL, TH. – WEBERLING, F. (1992): A Drepanium is not a Cyme. Short Communication. *Flora* 187: 61–65.

NAGHILOO, S. – CLAßEN-BOCKHOFF, R. (2017): Developmental changes in time and space promote evolutionary diversification of flowers: a case study in Dipsacoideae. *Frontiers in Plant Science* 8: 1665.

NAGHILOO, S. – DADPOUR, M. R. – GOHARI, G. – ENDRESS, P. K. (2013): Comparative study of inflorescence development in Oleaceae. *American Journal of Botany* 100 (4): 647–663.

NICKEL, G. (1996): *Wilhelm Troll (1897–1978). Eine Biographie*. Acta Historica Leopoldina 25. Deutsche Akademie der Naturforscher Leopoldina, Halle.

NICKRENT, D. L. – ANDERSON, F. – KUIJT, J. (2019): Inflorescence evolution in Santalales: integrating morphological characters and molecular phylogenetics. *American Journal of Botany* 106 (3): 402–414.

OWENS, S. A. – EWERS, F. W. – FLEGLER, S. L. – KLOMPARENS, K. L. (1995): Architecture of cauliflory in the genus *Cercis* (Fabaceae: Caesalpinioideae). *Canadian Journal of Botany* 73 (8): 1270–1282.

PAPP, M. – MIKÓNÉ, H. M. (2002): *A magvas növények életmenete és alaktana*. Debreceni Egyetem Növénytani Tanszék, Debrecen.

PARKIN, J. (1914): The evolution of the inflorescence. *Journal of the Linnean Society*, Botany 42: 511–563.

PÁTER B. – LASZ, S. (1884): *Növénytan felsőbb tanintézetek és magánhasználatra.* Budapest.

PAX, F. A. (1890): *Allgemeine Morphologie der Pflanzen*. Stuttgart.

PILGER, R. (1921): Bemerkungen zur phylogenetische Entwicklung der Blütenstände. *Bericht der Freien Vereinigung für Pflanzengeographie und systematische Botanik für das Jahr 1919*: 69–77.

PILGER, R. (1922): Über Verzweigung und Blütenstandbildung bei den Holzgewäschen. *Bibl. Bot. Heft Stuttgart* 90: 1–38.

POÓR, J. (1889): A virágzatok csoportosulásának törvényeiről flóránk ismertebb alakjain. *Értesítő a kegyes-tanítórendiek vezetése alatt álló nagykanizsai kath. főgymnasiumról az 1888–1889. tanévben.* Fischel Fülöp könyvnyomdája, Nagykanizsa.

POSLUSZNY, U. – TOMLINSON, P. B. (2003): Aspects of inflorescence and floral development in the putative basal angiosperm *Amborella trichopoda* (Amborellaceae). *Canadian Journal of Botany* 81 (1): 28–39.

PRENNER, G. – VERGARA-SILVA, F. – RUDALL, P. J. (2009): The key role of morphology in modelling inflorescence architecture. *Trends in Plant Science* 14: 302–309.

PRISZTER, SZ. (1963): *A növényszervtan terminológiája. Háromnyelvű szakszótár*. A Keszthelyi Mezőgazdasági Akadémia Kiadványai 7, Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.

PRISZTER, Sz. (1990): A magyar növényszervtani terminológia kialakulása. *Botanikai Közlemények* 77 (1–2): 79–85.

PRUSINKIEWICZ, P. – ERASMUS, Y. – LANE, B. – HARDER, L. D. – COEN, E. (2007): Evolution and development of inflorescence architecture. *Science* 316: 1452–1456.

RAZI, B. A. – SUBRAMANYAM, K. (1952): Embryology of the Dipsacaceæ. In *Proceedings of the Indian Academy of Sciences*, Springer, Section B 36 (6): 249–257.

RÉCZEY, I. (1968): *Jegyzetek a növénybonc- és idomtanból.* Jurányi L. tanár egyetemi előadásai után jegyzette és pályatársai számára kiadta. Pest.

REMIZOWA, M. V. – SOKOLOFF, D. D. – CALVO, S. – TOMASELLO, A. – RUDALL, P. J. (2012): Flowers and inflorescences of the seagrass Posidonia (Posidoniaceae, Alismatales). *American Journal of Botany* 99 (10): 1592–1608.

RICKETT, H. W. (1944): The classification of inflorescences. *Botanical Review* 10: 187–231.

RICKETT, H. W. (1955): Materials for a dictionary of botanical terms: III. Inflorescences. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 82: 419–445.

RIEPPEL, O. (2011): Wilhelm Troll (1897–1978): Idealistic Morphology, Physics, and Phylogenetics. *History and Philosophy of the Life Sciences* 33: 321–342.

RIEPPEL, O. (2016): *Phylogenetic Systematics. Haeckel to Hennig*. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton–London–New York.

ROEPER, J. A. C. (1826): Observationes aliquot in florum inflorescentiarumque naturam. *Linnaea* 1: 433–570.

ROEPER, J. A. C. (1849): Ueber den Blüthenstand einiger Ranunculaceen. *Botanische Zeitung* 7: 401–408.

ROSE, H. (1775): *The Elements of Botany*. London.

RUDALL, P. J. – BATEMAN, R. M. (2010): Defining the limits of flowers: the challenge of distinguishing between the evolutionary products of simple versus compound strobili. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365 (1539): 397–409.

SACHS, J. (1868): *Lehrbuch der Botanik nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft*. Lipcse.

SÁRKÁNY, S. (szerk.) (1969): *A növények világa I.* Gondolat Kiadó, Budapest.

SÁRKÁNY, S. – HARASZTY, Á. (1987): *Növényszervezettan*. Tankönyvkiadó, Budapest

SÁRKÁNY, S. – SZALAI, I. (1966): *Növényszervezettani gyakorlatok*. Tankönyvkiadó, Budapest.

SCHLEIDEN, M. J. (1843): *Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze*. Lipcse.

SCHMITZ, G. – THERES, K. (2005): Shoot and inflorescence branching. *Current Opinion in Plant Biology* 8: 506–511.

SCHUMANN, K. M. (1889): Untersuchungen über das Borragoid. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 7: 53–80.

SCHUSTER, J. (1808): *Terminologia botanica*. Buda.

SELL, Y. (1969): Les complexes inflorescentiels de quelques Acanthacées. Étude particulière des phénomènes de condensation, de racémisation, d'homogénéisation et de troncature. *Ann. Sci. nat., Bot. et Biol. végét.* 12 (10): 225–350.

SELL, Y. (1976): Tendances évolutives parmi les complexes inflorescentiels. Rev. Gén. Bot. 83: 247–267.

SELL, Y. (1980): Physiological and phylogenetic significance of the direction of flowering in inflorescence complexes. *Flora* 169 (4): 282–294.

SIMON, T. (szerk.) (2000): *A magyarországi edényes flóra határozója. Harasztok – Virágos növények.* Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.

SKRYPEC, C. H. – ODINTSOVA, A. (2017): Morphological structure of the inflorescence in *Gladiolus imbricatus* L. and *Iris sibirica* L. (Iridaceae). *Studia Biologica* 11 (1): 109–116.

SOÓ, R. (1953): *Fejlődéstörténeti növényrendszertan*. Tankönyvkiadó, Budapest.

STEBBINS, G. L. (1973): Evolutionary trends in the inflorescence of angiosperms. *Flora* 162: 501–528.

STEINER, R. (1790): *A metamorfózis-tan keletkezése*. In GOETHE (2005): A növények metamorfózisa. Fordította: HEGEDŰS LÁSZLÓ. Pisztráng Kör Waldorf Természetvédő és Természetjáró Egyesület, Budapest.

STÜTZEL, T. – TROVÓ, M. (2013): Inflorescences in Eriocaulaceae: taxonomic relevance and practical implications. *Annals of Botany* 112 (8): 1505–1522.

SZABÓ, G. (2019): Megjegyzések a *Sambucus nigra* „összetett bogernyő" virágzatához. *A budapesti Piarista Gimnázium évkönyve a 2018/2019. tanévről az iskola fennállásának 302. évében*. Budapest.

SZABÓ, I. (2013): Könyvismertetés (Darók Judit *Növényanatómiai-botanikai terminológiai szótár* című könyvéhez). *Botanikai Közlemények* 100 (1–2): 60–61.

SZABÓ, Z. (1923a): A Dipsacaceák virágzatának fejlődéstani értelmezése. *A Szent István Akadémia Értesítője*, VIII. kötet: 119–126.

SZABÓ, Z. (1923b): The Development of the Flower of the Dipsacaceae. *Annals of Botany* 37 (146): 325–334.

SZABÓ, Z. (1924): A virágzatok számbeli variációinak magyarázata. *A Szent István Akadémia Értesítője*, IX. kötet: 74–76.

SZABÓ, Z. (1933): *A növények szervezete. Az általános növénytan tankönyve*. Dunántúl Pécsi Egyetem Könyvkiadó és Nyomda, Pécs.

TAHTADZSJÁN, A. (1970): *Proiskhozhdenie i Rasselenie Tsvetkovykh Rastenii* [A zárvatermők eredete és elterjedése]. Akademia Nauk, Botanicheskiy Institut im. V. L. Komarova, Leningrad.

TAHTADZSJÁN, A. (1991): The Evolution of Inflorescences. In *Evolutionary trends in flowering plants*. Columbia University Press, New York, 112–133.

TERPÓ, A. (szerk.) (1987): *Növényrendszertan az ökonómbotanika alapjaival II.* Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.

TIMONIN, A. C. (2005): Cymoid evolution resulting in (closed) thyrse: Talinum Adans. (Portulacaceae) versus Wilhelm Troll. *Wulfenia* 12: 1–19.

TÓTH, Á. (2003): A muskotályzsálya (*Salvia sclarea* L.) thyrsus virágzata. *Kanitzia* 11: 127–132.

TROLL, W. (1922a): Goethes Naturanschauung in seinem Gedichten. *Naturwissenschaftliche Wochenschrift*, 37 (23): 313–317.

TROLL, W. (1922b): Das Grundproblem der modernen Pflanzenmorphologie. *Natur. Zeitschrift der Deutschen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft*, 13: 329–332.

TROLL, W. (1937): *Vergleichende Morphologie der höheren Pflenzen*. 1. kötet: *Vegetationsorgane*, 1. rész (1. főrész: *Die Gesaltungsverhältnisse der höheren Pflanzen in ihren Grundzügen dargestellt an Einzelbeispielen*. 2. főrész: *Der Aufbau des Sprosses und der Sproßesysteme*). Gebr. Borntraeger, Berlin.

TROLL, W. (1939): *Vergleichende Morphologie der höheren Pflenzen*. 1. kötet: *Vegetationsorgane*, 2. rész (3. főrész: *Morphologie des Blattes*). Gebr. Borntraeger, Berlin.

TROLL, W. (1943): *Vergleichende Morphologie der höheren Pflenzen*. 1. kötet: *Vegetationsorgane*, 3. rész (4. főrész: *Wurzel und Wurzelsysteme*). Gebr. Borntraeger, Berlin.

TROLL, W. (1954): *Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie*. 1. rész: *Der vegetative Aufbau*. Gustav Fischer, Jena.

TROLL, W. (1957): *Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie*, 2. rész: *Die blühende Pflanze*. Gustav Fischer, Jena.

TROLL, W. (1964): *Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers*, 1. kötet. Gustav Fischer, Stuttgart.

TROLL, W. (1969): *Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers*, 2. kötet, 1. rész. Gustav Fischer, Stuttgart.

TROLL, W. (1973[4]): *Allgemeine Botanik. Ein Lehrbuch auf vergleichend biologischer Grundlage* [első kiadás: 1948]. Ferdinand Enke, Stuttgart.

TROLL, W. – WEBERLING, F. (1989): *Infloreszenzuntersuchungen an monotelen Familien. Materialien zur Infloreszenzmorphologie*. Gustav Fischer, Stuttgart–New York.

TUBA, Z. – SZERDAHELYI, T. – ENGLONER, A. – NAGY, J. (szerk.) (2007): *Botanika I–III. Bevezetés a növénytanba, algológiába, gombatanba és a funcionális növényökológiába. Sejttan – szövettan – alaktan.* Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.

TUCKER, S. C. – GRIMES, J. (1999): The inflorescence: Introduction. *Botanical Review* 65: 303–316.

VELENOVSKÝ, J. (1905): *Vergleichende Morphologie der Pflanzen*. Fr. Řivnáč, Prága.

VRIJDAGHS, A. – GOETGHEBEUR, P. – SMETS, E. – CARIS, P. (2007): The *Schoenus* spikelet: a rhipidium? A floral ontogenetic answer. *Aliso: A Journal of Systematic and Floristic Botany* 23 (1): 204–209.

WEBERLING, F. – TROLL, W. (1998): *Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers*, 2. kötet, 2. rész. Gustav Fischer, Jena.

WEBERLING, F. (1983): Fundemantal features of modern inflorescence morphology. *Bothalia* 14: 917–922.

WEBERLING, F. (1988). Inflorescence structure in primitive angiosperms. *Taxon* 37: 657–690.

WEBERLING, F. (1992): A zárvatermők virágzatainak tipológiája és evolúciójuk tendenciái. *Botanikai Közlemények* 79 (2): 179–184.

WEBERLING, F. (1992): *Morphology of Flowers and Inflorescences*. Cambridge University Press, Cambridge.

WETZSTEIN, H. Y. – ARMITAGE, A. (1983): Inflorescence and floral development in *Pelargonium × hortorum*. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 108 (4): 595-600.

WHIPPLE, C. J. (2017): Grass inflorescence architecture and evolution: the origin of novel signaling centers. *New Phytologist* 216 (2): 367–372.

WILDER, G. J. (1974): Symmetry and development of *Butomus umbellatus* (Butomaceae) and *Limnocharis flava* (Limnocharitaceae). *American Journal of Botany* 61: 379–394.

WYDLER, H. (1843): Ueber dichotome Verzweigung der Blüthenaxen (cymöse Infloreszenz) dicotyledonischer Gewächse. *Linnaea* 17: 153–192.

WYDLER, H. (1851): Ueber die symmetrische Verzweigungsweise dichotomer Infloreszenzen. *Flora* 34: 289–312, 321–330, 337–348, 353–365, 369–378, 385–398, 400–412, 417–426, 433–448.

ZHANG, J. – STEVENS, P. F. – ZHANG, W. (2022): Evolution and development of inflorescences and floral symmetry in Solanaceae. *American Journal of Botany* 109: 746–767.

ZHU, J. – ZHANG, L. – REN, B. – CHEN, M. – LI, R. – ZHOU, Y. – CHEN, Z. (2018): Comparative flower and inflorescence organogenesis among genera of Betulaceae: implications for phylogenetic relationships. *The Botanical Review* 84 (1): 79–98.

ZHU, Y. – WAGNER, D. (2020): Plant inflorescence architecture: The formation, activity, and fate of axillary meristems. *Cold Spring Harbor perspectives in biology* 12 (1): a034652.

ZIMMERMANN, W. (1935): Die Phylogenie der Angiospermen-Blütenstände. Untersuchungen zur Gesamtphylogenie der Angiospermen I. *Beihefte zum Botanischen Centralblatt* 53: 95–121.

ZIMMERMANN, W. (1965): Die Blütenstände, ihr System und ihre Phylogenie. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 78: 3–12.

Ábrák és táblázatok jegyzéke

ÁBRÁK

1. ábra. Linné virágzatábrázolásai ROSE (1775, X. tábla) művéből 15

2. ábra. Az *Allium*-virágzat kunkoreredetű, ernyőszerű részvirágzatainak levezetése a BRAVAIS fivérek (1837) leírása alapján MANN (1959, 730) tanulmányából 22

3. ábra. Wydler virágzatmorfológiája 24

4. ábra. A virágzatok típusai HOFMEISTER (1868) túlnövéses koncepciója szerint PAX (1890, 149, 150) tankönyvéből 27

5. ábra. Bugák és „álernyők" ábrázolása ČELAKOVSKÝ (1892, I. tábla) művéből 32

6. ábra. A virágzatok foliációja TROLL (1964, 7) monográfiájából 42

7. ábra. A virágzatok általános szerkezete TROLL (1964, 146, 149) nyomán 43

8. ábra. Parciális floreszcenciák (TROLL 1964, 147) 44

9. ábra. A monotelikus és politelikus virágzat szerkezete WEBERLINGtől (1983, 7) 46

10. ábra. Szünfloreszcenciák szerkezete és a közöttük lévő homológiák (TROLL 1964, 150) 47

11. ábra. A *Valeriana officinalis* trunkát-monotelikus virágzata (WEBERLING 1989, 217) 49

12. ábra. Egy tirzikus (bogas parciális floreszcenciákat hordozó) és egy botrikus (fürtös) alapszerkezetű politelikus virágzat közötti homológia (TROLL 1964, 152) 49

13. ábra. *Silene*-fajok virágzatai (WEBERLING–TROLL 1989, 10) 50

14. ábra. A cimoid virágzatok kialakulása *Silene*-fajoknál TROLL (1964, 102) szerint ... 51

15. ábra. A cimoid virágzatok egy más úton való levezetése (TROLL 1964, 107) 52

16. ábra. A virágzatok elágazási mintázatának két szélső formája a fürtös és bogas, és ezek kombinálódása a tirzuszban (ENDRESS 2010, 227) 54

17. ábra. A fürtös virágzatok formái az első- és másodrendű tengelyek relatív hossza alapján (ENDRESS 2010, 229) 56

18. ábra. A fürtös elágazási mintázat ismétlődése a *di*- és *tribotryum* esetében, illetve buga elágazásmódja (ENDRESS 2010, 229) 59

19. ábra. A bugavirágzatok három formája a virágok egymáshoz képest való elrendeződése alapján WEBERLINGtől (1989, 208, 212) 60

20. ábra. Különböző fillotaxisú és redukálódott bugavirágzatok (TROLL 1964, 46) 61

21. ábra. Különböző virágzatok elnevezése a trolli terminológia szerint 64

22. ábra. A „virágzat" fogalma által takart három analóg struktúra (CLAßEN-BOCKHOFF 2013, 1531) 67

23. ábra. A virágzatok ábrázolása JACOB–JÄGER–OHMANN (1985, 128) művében 78

24. ábra. Az egyszerű és az összetett bogas virágzatok FILARSZKY (1911, 628, 640) tankönyvében 83

25. ábra. A négy monocházium (*bostryx* – kunkor; *drepanium* – sarló; *cincinnus* – forgó; *rhipidium* – legyező) a négyszög csúcsaiként megjelenítve (MÜLLER-DOBLIES–STÜTZEL–WEBERLING 1992, 63) 86

26. ábra. A legyező (*rhipidium*) morfológiai természete HRABOVSKÝ (2019) alapján 87

27. ábra. Az egyesbogak ábrázolása BELL–BRYAN (2008, 173) művében 95

28. ábra. A virágzatok szerkezeti fejlődésének genetikai háttere FEHÉR (2019, 251, 252) jegyzetéből 131

29. ábra. A virágzatok evolúciója PARKIN (1914, 18. tábla, 563) szerint 133

30. ábra. A virágzatok evolúciója PILGER (1922) szerint CLAßEN-BOCKHOFF (2000, 242) ábrázolásában 134

31. ábra. A virágzatok evolúciójának tendenciája MARESQUELLE (1970) és SELL (1969, 1976, 1980) szerint WEBERLING (1983, 18) ábrázolásában 137

32. ábra. A virágzatok evolúciója TAHTADZSJÁN (1991, 120, 116) szerint 139

33. ábra. A virágzatok evolúciója STEBBINS (1973, 503) szerint 139

TÁBLÁZATOK

1. táblázat: A virágzatmorfológiai terminusok történeti alakulása 34–35

2. táblázat: A vegetatív merisztéma és a három reproduktív merisztématípus összehasonlítása CLAßEN-BOCKHOFF (2013, 1526) alapján 66

Rezümé

A virágzatmorfológia fogalmi zavarokkal teli XVIII–XIX. századi története után a XX. század második felében két német botanikus, Troll és Weberling a virágzatok alaktanának újszerű koncepcióját dolgozták ki, amely csak lassan kerül(t) át a nemzetközi szakirodalomba. Ez a probléma fokozottan igaz a hazai botanikára: a tan- és kézikönyvek máig elavult fogalmakkal írják le és osztályozzák a virágzatokat. A klasszikus megközelítések, így a virágzatok *fürtös–bogas, egyszerű–összetett, heterotaktikus–homotaktikus* felosztásai mesterségesek: nem veszik figyelembe a formák közötti homológiákat. Troll és Weberling a zárvatermők kétszáz családjának közel húszezer faján végzett összehasonlító morfológiai vizsgálatokat, megállapítva, hogy a virágzatok természetes felosztása a *monotelikus* és a *politelikus* típus megkülönböztetése, amelyek a terminális virág meglétében vagy hiányában, illetve az oldalágak specializációjában térnek el egymástól. A *„fürtös”* és *„bogas”* terminusok nem jelölhetnek alaptípusokat, csupán mono- és politelikus virágzatokra egyaránt jellemző elágazási mintázatokat, amelyek között mintegy átmenetet képez a *bugaszerű* mintázat. Eredendően minden virágzat monopodiális szerkezetű, amelyen a bogak mint részvirágzatok fordulhatnak elő. A bogas részvirágzatok kettős- és egyesbogak lehetnek, többesbogak sosem. Az egyesbogakon belül is csak két forma lehetséges: a *forgó* (*cincinnus*) és a *kunkor* (*bostryx*); a *sarló* (*drepanium*) és a *legyező* (*rhipidium*) nem felel meg a bog új koncepció szerinti meghatározásának. A bogakat hordozó virágzatokat *tirzus*zoknak (ha politelikusak) vagy *tirzoid*oknak (ha monotelikusak) nevezzük. Ha egy tirzoid bogas részvirágazatai egy pontból erednek, „többesbog” áll elő, de ezt a terminust jobb mellőzni, mert teljes szerkezetükben bogas virágzatok nincsenek. Ha egy tirzoid egy vagy két bogas részvirágzatot hordoz, egy teljes szerkezetében bogas virágzatnak tűnő struktúra áll elő: ezeket *cimoid*oknak nevezzük. A Troll–Weberling-féle virágzatmorfológia megállapításait a legújabb fejlődéstani kutatások javarészt alátámasztják, azonban egy fontos új felismerést is tettek: a „virágzat” fogalma alatt három, egymással analóg szerkezet különböztethető meg: *virágzó hajtásrendszerek*, *virágzatok* (szűkebb értelemben) és *florális egységek* (amelyek lényegében frakcionálódott virágok). Utóbbiakhoz tartozik többek között az egyszerű és öszetett fészek, az egyszerű és összetett ernyő, illetve a bogak és a ciátium.

Kulcsfogalmak

virágzat, terminológia, monotelikus, politelikus, fürtös, bogas, egyesbog, kettősbog, buga, tirzusz, cimoid, virágzó hajtásrendszer, florális egység, Wilhelm Troll, Regine Claßen-Bockhoff, Almádi László

Függelék

A) Kiegészítés a 2.4. részhez

A_1) A *Troll-lal szembeni korai, morfológiai kritikái*

Közvetlenül a Troll-monográfia első kötetének 1964-es megjelenése után Zimmermann (1965) erőteljes kritikát írt róla, amelyben egyrészt Troll idealista, filogenetika helyett tipológiában gondolkodó szemléletét, másrészt a monotelikus–politelikus felosztást kifogásolja. Utóbbit egyszerűen a fürtös–bogas kifejezésekkel egyenértékűnek tekinti, és azt kérdezi, „hová jutnánk, ha minden olyan kifejezésre, amely még nincs megfelelően kidolgozva szinonimát akarnánk kitalálni?" Szerinte „tudományos szókincsünk túl nagy ahhoz, hogy fölösleges szinonimáknak örülhessünk". Ha egy fogalom problematikusnak tűnik, nem lecserélni kell, hanem a „a rossz vagy alkalmatlanná vált definíciót ki kell javítani vagy – amint a »fürtös–bogas« esetében – visszatérni egy jobb meghatározáshoz". Zimmermann szerint ugyanis az eredeti, megfelelő meghatározás Franktól (1893) származik, aki szerint a fürt indeterminált, akropetális, míg a bog determinált, bazipetális efflorációjú virágzat; lényegében tehát a Bravais fivérek koncepcióját tekinti követendőnek. Zimmermann számos ponton félreérti Trollt: leginkább ott, hogy a „monotelikus–bogas", illetve a „politelikus–fürtös" fogalompárok közé egyenlőségjelet lehet tenni. Még ha a bogas alatt minden determinált, fürtös alatt minden indeterminált virágzatot értünk is, ez az ekvivalencia akkor sem állja meg a helyét, hisz a politélia nem pusztán az indeterminációt jelenti, hanem egy sajátos virágzati struktúrát (ugyanígy a monotélia is). Ezen túl Zimmermann számára nem világos Wydler bog-fogalma, ezért azt sem érti, miért használja Troll továbbra is a „bogas" kifejezést, ha helyette bevezette a „monotelikust" (hisz valójában nem helyette vezette be). Ebből következően nem érti, miért állítja Troll, hogy nincsenek bogas virágzatok, miért tesz különbséget „cimózus" és „cimoid" fogalma között. A tipológiai koncepció meg nem értéséről tanúskodik továbbá, hogy a trolli szünfloreszcenciát összetett virágzatnak nevezi.

A későbbi kritikák azonban – Zimmermannétól eltérően – nem alapjaiban kérdőjelezik meg Troll koncepciójának helyességét, hanem annak pontosítását, továbbgondolását sürgetik. A felmerülő kifogások két nagy csoportba sorolhatók.

(1) Számos botanikus a legkülönfélébb zárvatermőcsaládok virágzatain végzett összehasonlító morfológiai megfigyeléseket a trolli koncepció alapján: ENDRESS (1970) a *Hamamelidaceae,* BRIGGS és JOHNSSON (1979) a *Myrtaceae,* JÄGER (1980) a *Betulaceae,* BAYER (1994) *Sterculiaceae* és *Elaeocarpaceae,* CLAßEN-BOCKHOFF (2000) a *Bruniaceae* fajain. Különböző módon, de mindegyikük beleütközött abba a nehézségbe, hogy a virágzatok Troll-féle zonációja, homologizációja és a vegetatív hajtásrendszertől való elhatárolása nem alkalmazható mindig egyértelműen, főleg egyes fás szárúak – különösen a trópusokon élők – esetében. Ennek a mi terminológiai és klasszifikációs nézőpontunkből kevésbé van jelentősége.

(2) Kifejezetten a különböző szerkezetű virágzatok közötti homológiák kérdéskörét feszegeti KUSNETZOVA (1988) és KUNZE (1989). Mindketten a különösen komplex összetett virágzatok szerkezetét tanulmányozták számos családban.

Kunze szerint szükséges megkülönböztetünk elsőfokú és másodfokú politelikus virágzatokat. Ezek éppen annyira különböznek egymástól, mint a monotelikus és politelikus virágzatok. Ahogyan a monotelikus virágzatban a virágokat virágaggregátumok, floreszcenciák helyettesítik, egy elsőfokú politelikus virágzat virágait is helyettesíthetik floreszcenciák, így másodfokú politelikus virágzathoz jutunk (ezeket illette Troll *-odium* végződéssel). A másodfokú politelikus virágzatok egységei gyakran pszeudantiumok, azaz maguk is virágszerű alakot vesznek fel – főleg az *Asteraceae* körében –, de ez nem törvényszerű: elemi fürtök alkotta másodlagos politelikus szerkezetek a legkülönfélébb csoportokban megtalálhatók, pl. az *Acacia* (*Fabaceae*) és *Phrynium* (*Marantaceae*) nemzetségben. Kunze szerint tehát a virágzatok Troll által feltárt alapszerkezete nem csak két típus megkülönböztetését teszi lehetővé, hanem ez a szerkezeti elv különböző szinteken ismétlődik. Ha tehát egy monotelikus virágzat terminális virágát homológnak tekintjük egy politelikus főfloreszcenciával, miért nem tekintjük homológnak egy első- és másodfokú politelikus virágzat szerkezeti elemeit is? Másként fogalmazva: Troll szerint miért analóg a *panicula* és a *paniculoidum,* ha egyszer a *panicula* és a *pleiobotrium* megfelelő szerkezeti elemei homológok?

Kusnetzova szerint Troll tipológiai koncepciója alapvetően helyes, de a virágzó hajtásrendszerekben ugyanazok a jelenségek analóg módon ismétlődnek. Ezeknek az azonos jelenségeknek az újbóli és újbóli jelentkezését a virágzatok *pszeudociklikus evolúció*jának nevezi. A monotélia átfordulása elsőfokú politéliába az első pszeudociklus *(pseudocycle I),* az elsőfokú politélia másodfokúvá válása a második pszuedociklus *(pseudocycle II),* és így tovább. Vizsgálatai alapján állítja, hogy a virágzatok evolúció-

ja a négy pszeudociklusig jutott (pl. az *Apiaceae* egyes *Ferula*- és *Aciphylla*-fajaiban). Kusnetzova azokat a virágzati egységeket, amelyek a pszeudociklikus evolúció különböző szintjein megismétlődnek, florális egységeknek (*floral unit,* FU) nevezi, és ös--szegyűjti ezek közös tulajdonságait: internódiumaik hajlamosak megrövidülni; bennük a virágok gyakran leegyszerűsödnek; fillotaxisuk és murvaleveleik külleme gyakran eltér az őket hordozó parakládiumétól; nem ritkán pszeudantiumokká alakulnak. Hozzáteszi továbbá, hogy egyes szövettani megfigyelések szerint a virágokat és a florális egységeket létrehozó merisztámák között nincs túlságosan nagy különbség (vö. 2.4. rész).

A homológiák kérdésköre és a florális egységek természete a későbbiekben még nagy jelentőségűnek bizonyult a virágzatok szerkezetének helyes értelmezésében (vö. 2.4. rész).

A$_2$) *Fejlődésgenetikai szempontok*

Az 1990-es és 2000-es években a virágzatok szerkezete és ontogéniája az érdeklődés fókuszába került, de immár nem morfológiai, hanem genetikai és molekuláris biológiai szempontból. Genetikai modell- és kultúrnövényeken (*Arabidopsis thaliana, Anthirrinum majus*, paradicsom, petúnia, kukorica, rizs, búza) vizsgálták, hogy mely gének és genetikai útvonalak szabályozzák a virágzati architektúra kialakulását. Ezeket a kutatásokat nem elméleti morfológiai, hanem elsősorban mezőgazdasági és dísznövénytermesztési szempontok motiválták, hisz a dúsabban elágazó, növekedési potenciálját hosszabb ideig megőrző virágzatok nagyobb terméshozamot és esztétikusabb, látványosabb virágdísznövényeket eredményeznek. A témának ma már könyvtárnyi irodalma van, amelynek áttekintésére itt se mód, se szükség nincs, mert a virágzatok terminológiáját és osztályozását különösebben nem érinti; az ide vonatkozó eredmények jó összefoglalását nyújtja ZHU–WAGNER (2020).

Mindazonáltal a genetikai kutatásoknak van néhány, a mi virágzatmorfológiai szempontunkból tanulságos eredménye. Az *Arabidopsis thaliana* virágzatfejlődésében három – ún. virágmerisztéma-azonossági – génnek van kulcsszerepe: ezek a *LEAFY* (*LFY*), az *APETALA1* (*AP1*) és a *TERMINAL FLOWER1* (*TFL1*). Az *LFY* szükséges a vegetatív merisztéma reproduktívvá és a virágzati levelek (murvalevelek) csökevényessé válásához. Az *lfy* mutánsok virágainak helyén leveles hajtások alakulnak, a murvalevelek pedig lomblevelekként fejlődnek ki. Az *AP1* szintén elengedhetetlen teljes virágok létrejöttéhez. Az *ap1* mutánsok virágai ugyan fertilisek, de hiányoznak normális fejlettségű takaróleveleik, és érdekes módon kocsányukon újabb virágokat hoznak létre, kettősbogak képződnek, vagyis a teljes virágzat tirzusszá alakul. Az előbbi génekkel ellentétes hatású a *TFL1*; ez megaka-

dályozza, hogy a merisztéma virággá alakuljon, tehát fenntartja a virágzat indeterminált jellegét. A *tfl1* mutánsok kóros terminális virágokat vagy azok kis csoportját képezik. Ennek a három génnek az ortológjai minden eddig vizsgált zárvatermőben megtalálhatók: erősen konzervált és ősi géncsaládokat alkotnak, amelyek tehát elsőrendűen a virágzat mono- és politelikus jellegét, illetve elágazási mintázatát befolyásolják (BENNLOCH et al. 2007; PRENNER et al. 2009).

RIJPKEMA et al. (2010) a *LFY/AP1* és *TFL1* ellentétes működésével magyarázza a különböző virágzati formák kialakulását. Fejlődésgenetikai alapon ugyanazt a három elágazási mintázatot különbözteti meg, mint Wydler (vö. FEHÉR 2019; **28. ábra**).

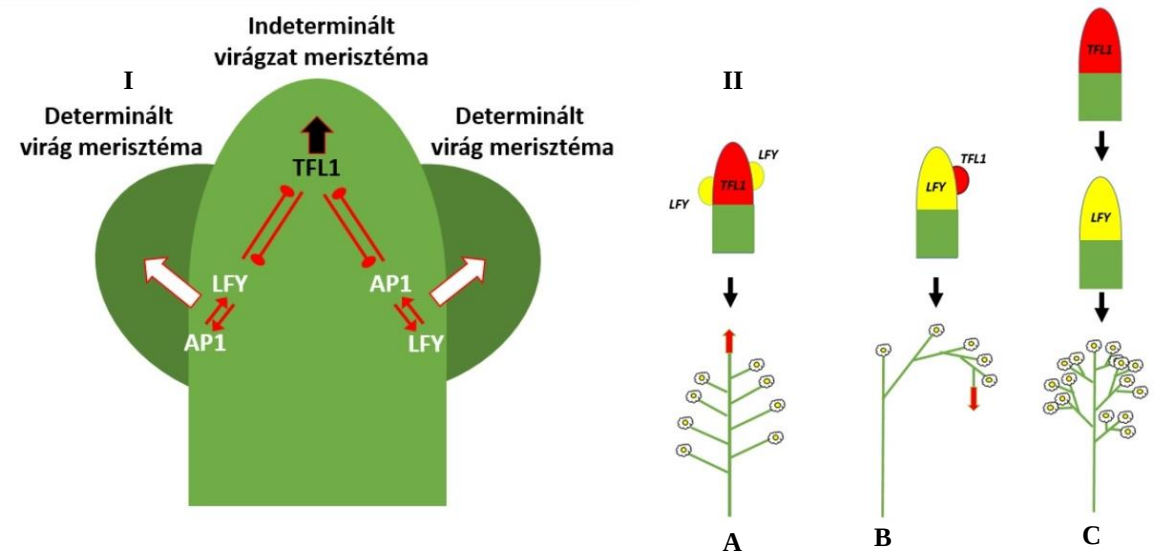
(1) Egy fürtös mintázat – pl. az *Arabidopsis* virágzata – úgy jön létre, hogy a virágzatmerisztáma középpontjában a *TFL1* expresszálódik, azaz itt biztosított a virágzati tengely indeterminált növekedése, míg a perifférián a *LFY/AP1* működése virágok kifejlődését eredményezi.

(2) A bogas mintázat épp az előbbi fordítottjaként áll elő: az *LFY/AP1* merisztéma közepén való kifejeződése azt eredményezi, hogy a tengely virágban zárul, míg a periferián lévő egy vagy két sejtcsoportban aktív *TFL1* biztosítja, hogy a kialakult terminális virág alatt egy vagy két laterális virág képződjön, egyes- vagy kettősbogat létrehozva.

(3) Ha kezdetben minden merisztéma csak *TFL1*-expressziót mutat, majd a hajtáscsúcs egésze *LFY/AP1*-kifejeződésre vált, és így minden tengely virágban végződik, buga keletkezik.

A *LFY/AP1* és *TFL1* expressziójának antagonizmusából levezethető minden további virágzati szerkezet: így pl. az 1–2. szabályozási mechanizmus egyidejű jelenléte tirzusz kialakulását eredményezi.

Számos egyéb leírt gén, amely a virágzati struktúrát befolyásolja, nem a determinációra és az elágazási mintázatra hat – amelyek elsődleges szempontok a virágzatok Troll-féle terminológiájában és osztályozásában –, hanem a részvirágzatok és a virágok számát, illetve a tengelyek relatív hosszát, tehát azokat a tulajdonságokat, amelyek mind a változó arányokhoz tartoznak (ENDRESS 2010).



28. ábra. A virágzatok szerkezeti fejlődésének genetikai háttere FEHÉR (2019, 251, 252) jegyzetéből: **I** a reproduktív hajtás determinciójának és indeterminációjának genetikai szabályozása: a virágképződést a *LFY* (*LEAFY*) és az *AP1* (*APETALA1*) transzkripciós faktorok egymást pozitívan szabályozva biztosítják; az ezekkel antagonisztikus működésű *TFL1* (*TERMINAL FLOWER1*) a hajtástengely indeterminációját tartja fenn; **II** a három virágzati elágazási mintázat létrejöttének fejlődésgenetikai háttere; **A** *fürtös mintázat:* a hajtástengely centrumában a *TFL1*, periferiáján a *LFY/AP1* fejeződik ki; **B** *bogas mintázat:* a hajtástengely centrumában a *LFY/AP1*, a periferián a *TFL1* működik; **C** *bugaszerű mintázat:* a kezdeti *TFL1*-expressziót később *LFY/AP1* kifejeződése váltja fel.

B) KIEGÉSZÍTÉS A 2. FEJEZETHEZ: A VIRÁGZATOK EVOLÚCIÓJA

A modern összehasonlító növénymorfológia törekvése, hogy a növényi formák közötti természetes relációkat, azaz evolúciós kapcsolatokat tárja fel. Épp a virágzatok azok a struktúrák, amelyek esetében ez a legnehezebben történt – és történik – meg. Trollnál a virágzatok egymásból való levezetése – idealista szemléletéből következően – csak formális, nem jelent leszármaztatást. Tanítványa, Weberling azonban már az evolúciósan szemléli a különböző virágzati formák közötti kapcsolatokat. Szerinte, ha a Troll-féle tipológiai módszerrel helyesen vezetjük le egymásból a különböző szerkezetű virágzatokat egy rokonsági körben, feltárulhatnak a csoporton belüli fejlődéstörténeti viszonylatok, amelyeket aztán a rendszerezésben fel lehet használni. WEBERLING (1983, 1992) hangoztatja írásaiban, hogy a modern összehasonlító virágzatmorfológia megtermékenyítően hathat a szisztematikai kutatásokra. A molekuláris filogenetika ugyan szükségtelenné tette, hogy a fajok közötti rokonsági viszonyokat morfológiai bázisra támaszkodva keressük, ennek ellenére továbbra is érvényesek és érdekesek a következő kérdések: Miként alakult a virágzatok evolúciója? Mi az az ősi forma, amelyből a többi származik? Milyen evolúciós tendenciák figyelhetők meg a zárvatermők különböző kládjaiban? Milyen adaptációs, szelekciós hatások alakították ki a virágzati formákat? E téma részletes kifejtése egy önálló munka témája lehetne,

így csak főbb vonalaiban, a teljesség igénye nélkül foglaljuk össze a kutatás történetét és jelenlegi állását.

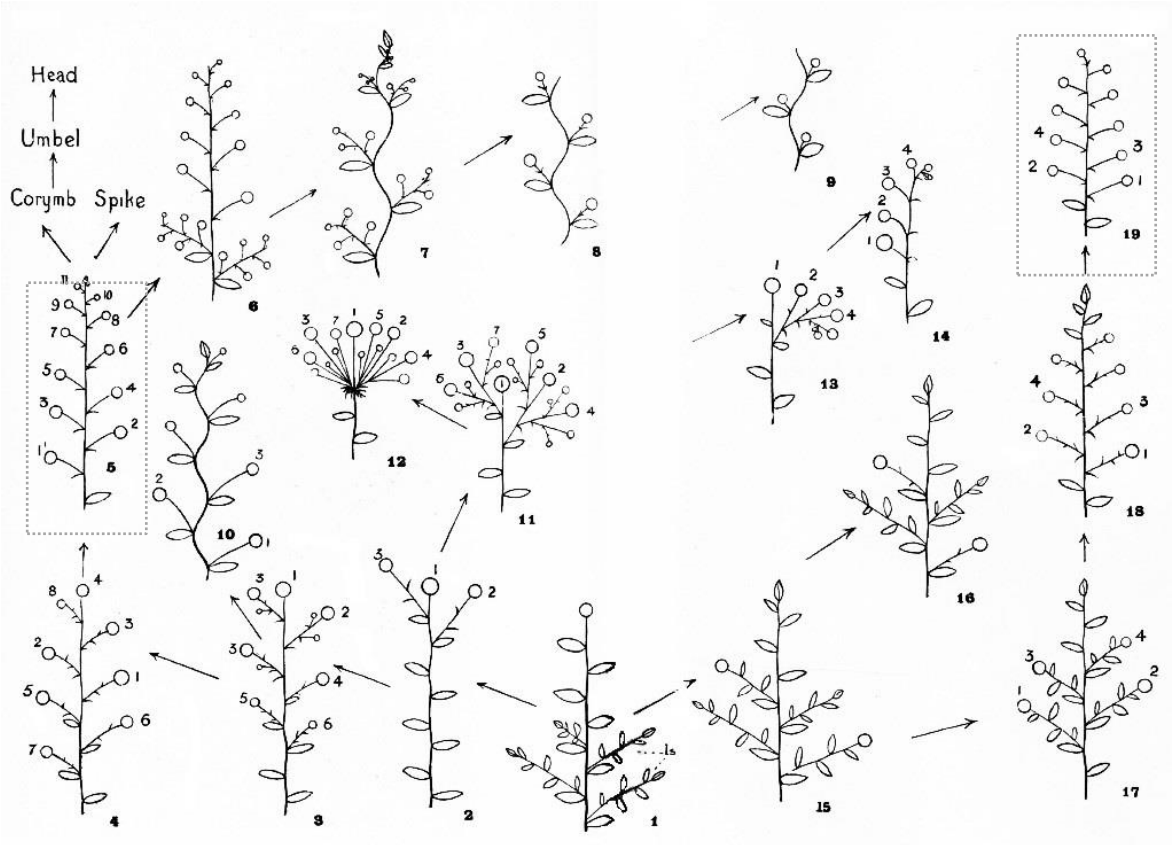
B1) *A Troll előtti elméletek: Parkin, Pilger, Zimmermann*

A morfológusok hosszú ideig még Darwin evolúcióelméletének megszületése után sem foglalkoztak a virágzatok fejlődéstörténetének kérdéskörével. Az angol Parkin 1914-ben írt *The Evolution of the Inflorescences* (A virágzatok evolúciója) című dolgozata nem véletlen kezdődik így: „A virágzatok evolúciós szempontú vizsgálatát különösen elhanyagolták" (PARKIN 1914, 511). Parkin szerint a hajtáscsúcsi helyzetű, magános virágok jelentik a virágzatok evolúciójának kiindulópontját, és leglevezetettebb formák pedig az indeterminált – az ő megfogalmazása szerint a fürtös – virágzatok.[43] Ezt a feltevést arra alapozta, hogy az ő korában evolúciósan legősibbnek tekintett zárvatermőcsoportokban (pl. *Magnoliaceae, Calycanthaceae, Ranunculaceae*) a magános, végálló virágok, illetve determinált virágzatok, míg az filogenetikailag fiatalabbnak számító csoportokban (pl. *Apiaceae, Asteraceae*) indeterminált virágzatok dominálnak. Gyakran az egyes családokon belül is felfedezhető a determinációtól az indeterminációig való átmenet. Parkin szerint kétféle módon származtathatók a magános virágokból indeterminált virágzatok: produkcióval, illetve szegregációval (**29. ábra**).

(1) A *produkció* során az ősi zárvatermő főhajtásának magános virága alatt idővel egyre több laterális virág produkálódik. Az így kialakuló determinált virágzatot eleinte bazipetális effloráció jellemzi, majd ez divergens, végül akropetális virágnyílási sorrendre vált. Az akropetális szekvencia szélsőséges esetben azzal jár – amely pl. a *Campanulaceae* esetében megfigyelhető –, hogy a csúcs közelében lévő virágok már nem fejlődnek ki rendesen, így létrejön egy indeterminált virágzat.

(2) A *szegregáció* során egy folyamatosan növő vegetatív főhajtás egymás utáni leveles oldalhajtásainak csúcsán fejlődnek virágok. Ezek a szegregált, virágban végződő oldalhajtások aztán idővel elvesztik lombozatukat, és mindjobban egy virágzat alakját veszik föl. Mivel maga a főhajtás eredendően nem végződött virágban, a szegregációval létrejövő fürtös rendszer indeterminált lesz. Parkin szerint ennek az evolúciós útnak a zárvatermők körében megfigyelhető – az ő szóhasználatával – „interkaláris" virágzatok a bizonyítékai, amelyekre az jellemző, hogy egy vegetatív hajtások oldalágain fejlődnek sorban egymás után virágok.

[43] Parkin idején az angolszász terminológiában már uralkodódvá vált az a szóhasználat, miszerint az indeterminált virágzatok fürtösek, és a determináltak pedig bogasak (vö. 1.3. rész). Ezért például Parkinnál egy egyszerű zárt fürt pleicháziumként szerepel, amely ráadásul a buga szinonimája.

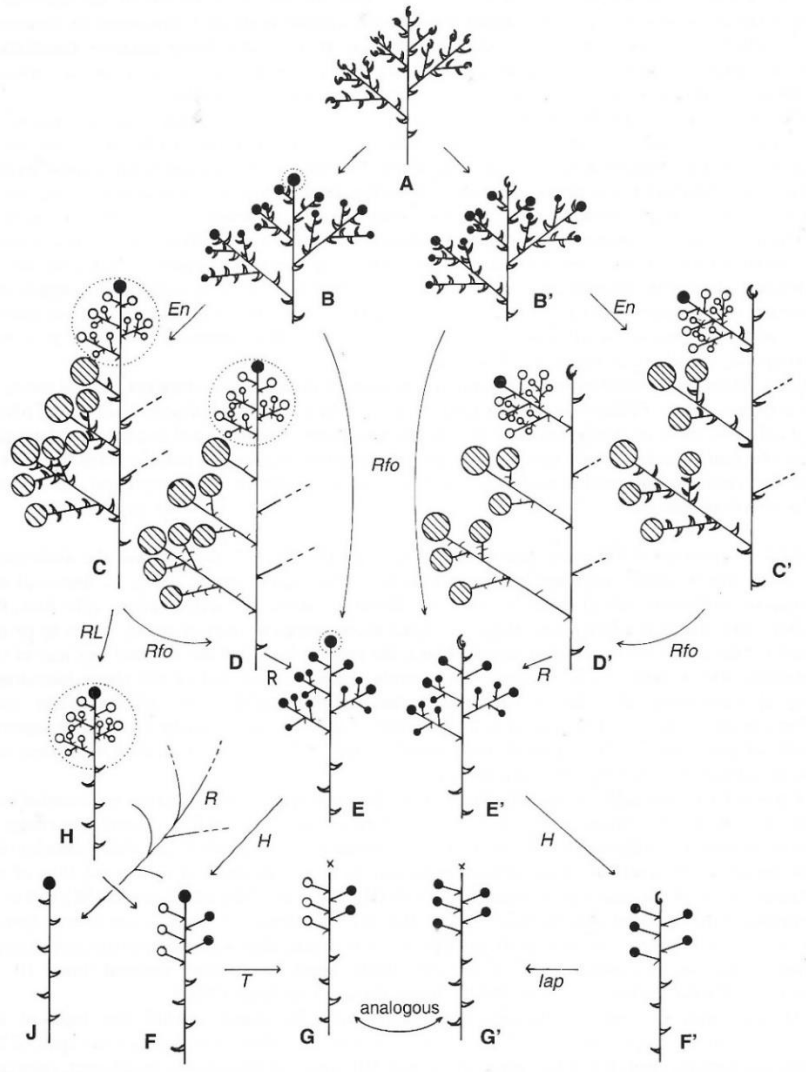


29. ábra. A virágzatok evolúciója PARKIN (1914, 18. tábla, 563) szerint: **1** → **2** → **3** → **4** → **5** indeterminált virágzat kialakulása *produkció*val; **1** → **15** → **17** → **18** → **19** indeterminált virágzat kialakulása *szegregáció*val; **1** magános terminális virág a főhajtáson (**ls** vegetatív oldalhajtások); **2** a terminális virág alatti levelek hónaljából axilláris virágok erednek, ezzel egyszerű kettősbog jön létre; **3** újabb és újabb axilláris virágok fejlődnek, ezzel buga jön létre (Parkin ezt többesbognak is nevezi); **4** a buga homogénebbé válik (harmadrendű elágazások nem fejlődnek), akropetális efflorációjúvá válik (botrioid alakul ki); **5** az akropetális effloráció végül nyílt fürt (monobotrium) kialakulását eredményezi; **6** összetett nyílt fürt kialakulása axilláris fürtök kifejlődése révén; **7** a terminális fürt visszafejlődik, a főtengely vegetatív továbbnövekedésére képes; **8–9** az axilláris fürtök magános virággá redukálódnak; **10** magános axilláris virágok közvetlenül az elszegényedő, terminális virágát elvesztő, vegetatív növekedésbe forduló bugából is kialakulhatnak; **11** az egyszerű kettősbog (2) gazdagon elágazó kettősboggá alakul; **12** a kettősbog elágazásai egy pontba húzódva ernyőszerű virágzatot hoz létre; **13** a kettősbog egyesboggá redukálódik; **14** az egyesbog fürtszerű formát ölthet; **15** nem a főhajtáson (1), hanem az oldalhajtások csúcsán fejlődnek magános virágok; **16** az előbbi, virágban végződő oldalhajtások elvesztik lombozatukat és internódiumaik megrövidülnek, amivel magános, axilláris virágok jönnek létre; **17** egymás alatt újabb és újabb oldalhajtás fejlődik, amely terminális virágot hordoz; **18** a virágot hordozó oldalhajtások elvesztik lombozatukat, interkaláris virágzat jön létre; **19** az interkaláris virágzat további átalakulása épp olyan akropetális nyílt fürtöt eredményez, amely az 5. stádiumban is látható (analógia) [keretezés saját].

Mind a produkciós, mind a szegregációs útvonal indeterminált virágzatokat eredményez, de ezek más módon alakulnak ki, így a divergens fejlődés és az evolúciós analógia példái.

A német PILGER (1921, 1922) vitatja Parkin föltételzését, miszerint a magános virág jelenti az ősi állaptot. Szerinte a magános virágok evolúciósan levezetettek – még ősi zárvatermőcsaládokban is. Feltételezése szerint az „ősvirágzat” egy gazdagon elágazó, lombos hajtásrendszer, amelynek mind fő-, mind oldaltengelyei virágban végződnek **(30. ábra)**.

Ezt leveles bugának (*beblätterte Rispe*) nevezi; ennek minden virága az alattuk lévő internódiumon virágok sokaságával gazdagodik. Eközben a lombevelek fokozatosan redukálódnak, így előáll egy dúsan elágazó bugavirágzat. Ha ennek minden részvirágzata magános virággá redukálódik, egyszerű zárt fürt keletkezik; ha minden részvirágzat eltűnik, magános virág áll elő, amely tehát egy erősen levezetett állapot a zárvatermők körében. Az egyszerű zárt fürtök egy trunkációnak nevezett folyamattal veszíthetik el terminális virágukat, amely – mint Parkinnál – az akropetális effloráció kialakulásával van kapcsolatban.



30. ábra. A virágzatok evolúciója PILGER (1922) szerint CLAßEN-BOCKHOFF (2000, 242) ábrázolásában: **A** vegetatív hajtásrendszer; **B** leveles buga kialakulása: a vegetatív hajtásrendszer minden ága virágot produkál; **B'** leveles buga, amelynek csak oldalhajtásai virágoznak; **C, C'** a lomblevelek murvalevelekké csökevényesednek, bugavirágzat alakul ki (közben az alsóbb oldalhajtásokon is bugavirágzatok képződnek [vonalkázott körök]); **D, D'** az oldalhajtásokon is végbemegy a lombozat elvesztése; **E, E'** bugavirágzat redukciója; **F** monobotrioid kialakulása a parakládiumok elszegényedésével; **F'** proleptikus virágzat képződése: a főtengely vegetatív növekedésre képes (mint eddig), a laterális bugavirágzatok redukálódnak; **G** akropetális effloráció eredményeként a terminális virág eltűnik, monobotrium alakul ki; **G'** a vegetatív hajtáscsúcs gátlódása eredményez monobotriumot, amely homológ *G*-vel; **H** csak a terminális bugavirágzat marad meg az oldalágak redukciója után; **J** magános virág kialakulása a bugavirágzat egyetlen, terminális virágának megmaradásával; **En** oldalhajtásokkal való gazdagodás; **R** redukció; **Rfo** lombozat redukciója; **RL** oldalhajtások redukciója; **H** homogenizáció; **T** trunkáció (terminális virág elvesztése); **Iap** csúcstájék gátlódása.

Pilger a leveles bugából egy másik lehetséges fejlődési utat is felvázol, amely Parkin szegregációjára emlékeztet. Ez abból indul ki, hogy a leveles buga főtengelyén eleve nem alakul ki virágzat, megőrzi vegetatív jellegét. Kizárólag az oldalágak specializálódnak: virágokkal gazdagodnak és lombozatuk elcsökevényesedik, vagyis kialakul Parkin „interkaláris" virágzata, amelyet Pilger „proleptikusnak" nevez. Az ebből kialakuló egyszerű virágzatok természetesen csak indeterminálták lehetnek.

ZIMMERMANN (1935) – akit Troll kritikája kapcsán már említeve lett [vö. *A1)* függelék] – a virágzatok evolúcióját a virág kialakulásának szempontjából közelíti meg. Mivel maguk a virágok egy hajtásszakasz csúcsi régióján sorakozó sporofillumok egy pontba húzódásával jöttek létre, az ősi virágzat első eleme csakis egy magános terminális virág lehetett. Mivel ennek képződése felhasználja a hajtáscsúcs merisztémáját, így ez alatt laterális virágok fejlődhettek; ezek tengelyein ismét újabb virágok jöttek létre. Ezzel kialakult a legősibb, determinált virágzat, amit Zimmermann bogas bugának *(zymöse Rispe)* nevez.[44] Ebből az archetípusból aztán néhány egyszerű változással levezethető minden más forma. Meghatározóak a – telómaelméletben is szereplő – túlnövés (egyes-, kettős- és többesbogak képződése) és redukció (magános virágok, illetve indeterminált és egyszerű virágzatok kialakulása), továbbá az internódiumok hosszváltozása (kettős- és többesbogak, füzérek, ernyők, fészkek létrejötte). ZIMMERMANN (1965) későbbi tanulmányában ősnövénytani bizonyosságot is említ arra, hogy a determinált virágzat az ősi: a *Bennettitales* csoportba tartozó *Wielandiella* és *Williamsoniella* virágzó hajtásrendszerei dichaziális elágazást mutatnak.

B2) *Troll hatása: Maresquelle és Sell*

Troll tipologikus virágzatmorfológiájának felismeréseit elsőként két francia botanikus, Maresquelle és Sell alkalmazta evolúciós tendenciák megfogalmazására. Az összetett virágzatokról írt tanulmányaikban bebizonyították, hogy a virágzatok evolúciójában néhány elemi folyamat ismétlődik.

MARESQUELLE (1970) nem foglal állást abban a tekintetben, hogy a magános virág vagy a virágzat az ősibb képződmény-e. Kifejezetten Troll monotelikus–politelikus megkülönböztetéséből indul ki. A *Fabaceae, Brassicaceae* és *Asteraceae* családokban végzett vizsgálatai alapján feltételezi, hogy a monotelikus virágzatok az ősibbek, amelyekből levezet-

[44] Amint a 2.4.1. részben szó volt róla, Zimmermann minden determinált virágzatot bogasnak nevez. A bogas buga nála olyan virágzat, amelynek főtengelyén kettőnél több, de legalább két nóduszból induló részvirágzat van, és minden elágazás virágban végződik. A fürtös buga *(razemöse Rispe)* ezzel ellentétben indeterminált részvirágzatokból összetett virágzat.

hetők a politelikusak két fő lépéssel: a racemizációval és a trunkációval. A *racemizáció* során az eredendően bazipetális virágnyílású monotelikus virágzat efflorációja akropetálissá válik. Ennek folyománya, hogy az előbb kifejlődő laterális virágok felhasználják a virágzat merisztematikus szöveteit, így a terminális virág kifejlődése már lehetetlenné válik. A terminális virág e redukciója a *trunkáció*. Ugyanezek a lépések megtörténhetnek egy összetett politelikus virágzattal is: a racemizáció során a kofloreszcenciák fejlődése megelőzi a főfloreszcenciáját, majd trunkáció során elcsökevényesedik a főfloreszcencia. Ebben az esetben tehát egy heterotetikus pleiobotriumból homotetikus keletkezik.

SELL (1969, 1976, 1980) további vizsgálatokat végzett azokban a családokban, amelyeket Maresquelle is tanulmányozott, illetve újabbakat vont be (*Rosaceae, Rutaceae, Acanthaceae*). Ezek alapján kiegészíti és pontosítja Maresquelle elméletét. Szerinte három folyamat során alakul át egy monotelikus virágzat politelikussá **(31. ábra)**:

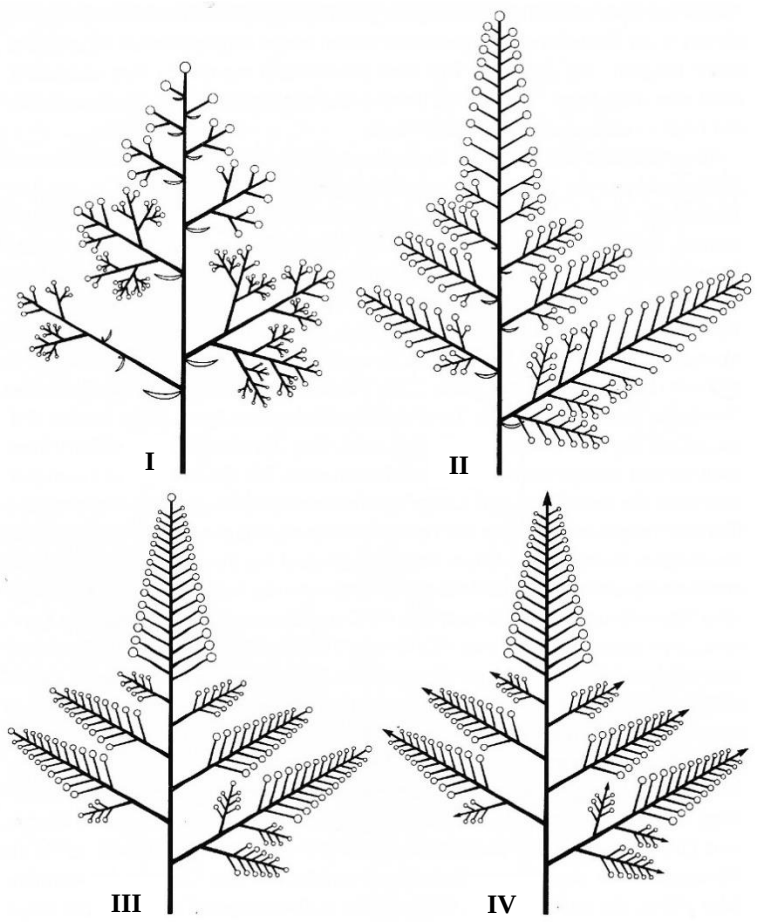
(1) A virágzatok kezdetleges állapota a buga, amely bazipetális efflorációjú. A racemizáció során elsőként a buga csúcsa tájékán válik a virágnyílási sorrend akropetálissá. Az alsóbb parakládiumokon belül ekkor még jellemzően bazipetálisan fejlődnek a virágok, majd fokozatosan ezeken is megfordul az effloráció.

(2) A racemizáció mindig együtt jár a *homogenizáció*val: a buga elágazási mintázata fokozatosan átalakul úgy, hogy az oldalágak nagyfokú egyöntetűsége jön létre. A lefelé egyre gazdagabban elágazó panikulátus parakládiumok helyét egyszerű laterális virágok vagy bogak foglalják el. A tirzoidok és a pleiobotrioidok tehát a monotéliából a politéliába való átmenetet képviselik.

(3) A racemizációval megváltozó virágnyílási sorrend – a Maresquelle által leírt okok folytán – elvezet a *trunkáció*hoz, azaz főtengely és a parakládiumok terminális virágai elcsökevényesednek.

Felvetődik a kérdés, hogy mire alapozza Maresquelle és Sell azt a kiinduló hipotézist, miszerint a monotelikus virágzatok ősibbek a politelikusaknál. Habár azt látva, hogy az ősibb kládokban nagyobb arányban jelenik meg a monotelikus virágzat, míg az evolúciósan kései csoportokban a politélia dominál, jogosan feltételezhetjük a monotélia elsődlegességét. Maresquelle és Sell hipotézise fiziológiai megfontolásokon nyugszik. Általános jelenség a hajtásos növények körében – az auxin hatásának következtében – az ún. csúcsdominancia vagy apikális inhibíció, azaz a főhajtás apikális merisztémája gátolja az oldalmerisztémák kifejlődését. A monotelikus virágzatok esetében a főtengely csúcsa virággá alakul, ezzel megszűnik az apikális gátlás, és lehetővé válik, hogy az oldalmerisztémák parakládiumokat fejlesszenek. A bazipetális effloráció tehát könnyen magyarázható a növé-

nyekben egyébként is működő fiziológiai mechanizmussal. Racemizáció azonban kifejezetten a virágzatokra jellemző folyamat, a növényi test vegetatív részein ilyen átfordulást nem ismerünk. Ennek hátterében tehát speciális, az evolúció folyamán később kifejlődő mechanizmusoknak kell állnia. Ezt kiegészítendő Sell megjegyzi, hogy az ősibb tulajdonságoknak számító monotélia gyakoribb a szintén ősibbnek tekinthető fásszárúak körében, míg a politélia főleg a lágyszárúak sajátossága.



31. ábra. A virágzatok evolúciójának tendenciája MARESQUELLE (1970) és SELL (1969, 1976, 1980) szerint WEBERLING (1983, 18) ábrázolásában: **I** ősi típust képviselő monotelikus virágzat (buga); **II** *homogenizáció:* a buga parakládiumain nagyfokú egyöntetűség alakul ki; **III** *racemizáció:* a virágnyílási sorrend megváltozása bazipetálisról akropetálisra; **IV** *trunkáció:* az akropetális effloráció eredménye a terminális virágok redukcióját eredményezi.

Habár maga Troll is tisztában volt vele, hogy egyes monotelikus virágzatok politelikus virágzatok alakját veszik föl (homogenizálódnak és virágnyílási sorrendjük megváltozik), tehát levezethetők a monotelikus típusból – erről szól monográfiájának már Weberling által írt ötödik része –, ezt sosem evolúciósan értelmezte (ahogyan korábban már hangsúlyoztuk). Trollnál épp ezért átmenetek sincsenek: minden formának egyértelműen besorolhatónak kell lennie – amint az az idelista természetszemléletből kérlelhetetlenül következik. Ebből származik Troll sajátos szemlélete, miszerint egy homogenizálódott, akropetálissá vált monotelikus szünfloreszcencia – melynek szép példája a *Cimicifuga dahurica* virágzata (WEBERLING–TROLL 1998) – főtengelyének terminális virága alatti axilláris virá-

gok egyöntetű sorozata nem homológ a politelikus virágzatok floreszcenciájával – a pozicionális homológia elve ezt kizárja –, ezért csak *pszeudofloreszcenciá*nak nevezhető. Mesterével ellentétben viszont Weberling késedelem nélkül alkalmazza a tipológiai koncepcióra Sell és Maresquelle elméletét, aminek legalább három okból nagy jelentősége van a virágzatmorfológia fejlődésében: (1) az evolúciós és fiziológiai szempontok feloldják a trolli koncepció szigorú idealista-tipológiai természetét; (2) érthetővé válik a virágzatok változásának evolúciós dinamikája; (3) bebizonyosodik a monotelikus virágzatok, főleg a buga ősisége a politelikus szünfloreszcenciákkal szemben (CLAßEN-BOCKHOFF 2000).

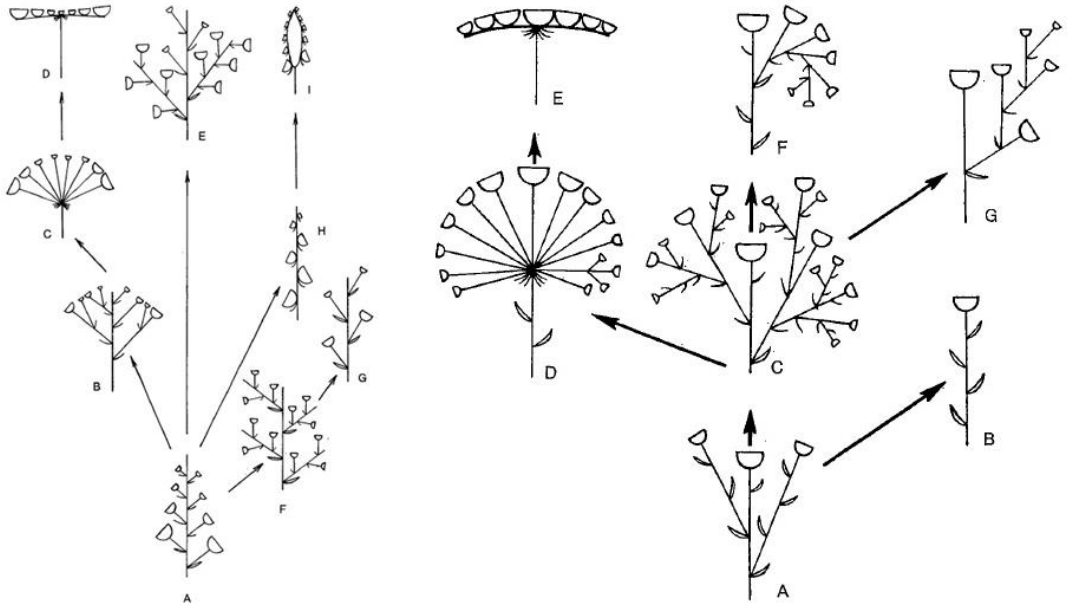
B3) *Ökológiai megközelítés: Stebbins, Prusinkiewicz*

Az amerikai botanikus és evolúcióbiológus, STEBBINS (1973) a virágzatok evolúciójának kérdéseit egészen újszerűen, ökológiai és adaptációs szempontok fényében vizsgálta. RICKETT (1944) és TAHTADZSJÁN (1970, 1991; **32. ábra**) feltételezéséből indult ki, miszerint a legősibb virághordó struktúra egy egyszerű dicházium, pontosabban leveles bog *(leafy cyme)* volt.[45] Rickett ezt – a meglehetősen elméleti – feltételezését arra alapozta, hogy egy kettősbogból származtatható legegyszerűbben a többi virágzat, míg Tahtadzsján az „ősi" zárvatermők, elsősorban a *Magnoliaceae* virágos hajtásainak fellevelei – pl. a *pseudocalyx* – alapján úgy vélte, hogy azok hónaljából valamikor virágok eredtek. Stebbins a többi virágzatot a **33. ábra** szerint származtatja a leveles bogból. A legfontosabb tendenciák a redukció (elágazás csökkenése) és az amplifikáció (elágazás felerősödése), továbbá a terminális virág eltűnése (átmenet a determinált virágokból az indetermináltakba).

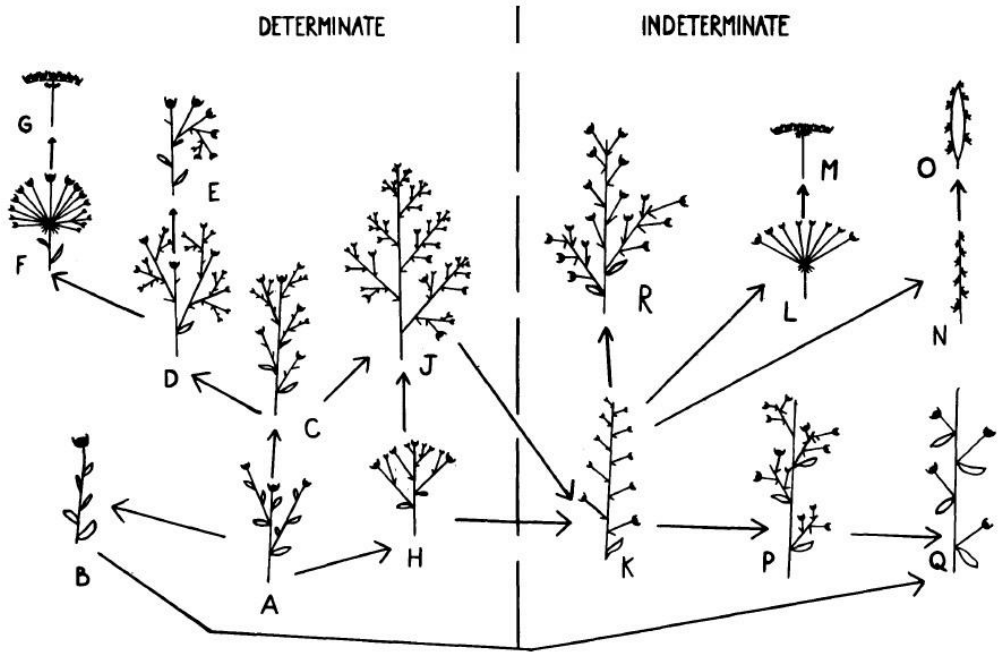
Stebbins azon okfejtése érdekes igazán, hogy a környezet miként alakította a virágzati struktúrát. Ehhez megvizsgálta, hogy a különböző formájú virágzatok milyen környezetben a legjellemzőbbek. Eszerint a magános virág gyakorta olyan lágyszárúak sajátossága, amelyeknek valamilyen oknál fogva – pl. rövid ideig jutnak elegendő fényhez vagy vízhez – gyors virágzási ciklust kell produkálniuk. Szintén gyakoriak a levélhónaljakban fejlődő magános virágok az erdőkben élő cserjék és kistermetű fák esetében. Stebbins szerint ezekben a növényekben a gyér fényviszonyok miatt sehol sem tudnak felhalmozódni a fotoszintetikus termékek, ezért virágaik az egész hajtásrendszeren egyenletesen szétszórva jelennek meg. A bogas elágazási mintázat az egyenlőtlen csapadékeloszlású, aszályra hajlamos területeken lehet előnyös, mert a szimpodiális növekedés lehetővé teszi, hogy kedvezőtlen körülmények között egyszerűen ne fejlődjön ki több virág. A fürtös virágzatok vi-

[45] Ez a struktúra – amint Tahtadzsján és Stebbins ábráján is látszik – a wydleri–trolli értelemben természetesen nem bog, sőt a profillumok elhelyezkedése alapján nem is cimoid, hanem egy háromvirágú buga vagy monobotrioid.

szont kifejezetten a rovarbeporzásnál előnyösek, hisz ez a forma lehetővé teszi, hogy egyszerre csak kevés virág legyen termékeny, így csökkenthető a virágzaton belüli önbeporzás, illetve ön-inkompatibilitás esetén a fertilizációra nem vezető önbeporzások valószínűsége.



32. ábra. A virágzatok evolúciója TAHTADZSJÁN (1991, 120, 116) szerint (vö. 24. ábra): **I** fürtös virágzatok evolúciója; **A** egyszerű fürt; **B** sátor; **C** ernyő; **D** fészek; **E** összetett fürt; **F** proliferáló hajtás axilláris fürtökkel; **G** proliferáló hajtás axilláris virágokkal; **H** füzér; **I** torzsa; **II** „bogas" virágzatok evolúciója; **A** leveles bog (a virágzat ősi formája); **B** magános virág; **C** gazdagon elágazó kettősbog; **D** ernyővé alakult bog; **E** lepény; **F** kunkor; **G** forgó.



33. ábra. A virágzatok evolúciója STEBBINS (1973, 503) szerint (vö. 23. ábra): **A** ősi leveles bog; **B** magános virág; **C** túlnövéses buga; **D** kettősbog; **E** egyesbog; **F** ernyővé vált bog; **G** lepény; **H** sátorozó buga; **J** kúpszerű buga; **K** egyszerű nyílt fürt; **L** ernyő; **M** fészek; **N** füzér; **O** torzsa; **P** proliferáló hajtás axilláris fürtökkel; **Q** proliferáló hajtás axilláris virágokkal; **R** összetett nyílt fürt.

A virágzatoknak azonban egy-egy rokonsági körben jellemző alapszerkezete van, amely radikálisan nem tud megváltozni. Ezt nevezi Stebbins a „szerveződés megőrződésének" (*conservation of organization*), amelyből következik, hogy a struktúra csak bizonyos határokon belül képes megváltozni: „Ha például egy adott család, tegyük föl, a pillangósvirágúak őseiben rögzült a fürtös fejlődési mintázat, nagyon valószínűtlen, hogy a megnövekedett virágszámra irányuló szelekciós nyomásra bogas mintázatú virágzat kialakulásával reagálnak […]. Ehelyett adaptív módosulások a legkisebb ellenállás mentén haladnak majd. A fürt indeterminált természete megmarad, és további virágok ennek hosszbeli növekedésével, illetve összetett fürtvirágzat kialakulásával képződhetnek […], mint a *Sophora japonica* esetében. Hasonlóan az aráliafélék *(Aralia californica)* és az ernyősök *(Heracleum lanatum)* virágzatának amplifikációja az […] ernyők és ernyőcskék számának megsokszorozódásával történt, amelyek bonyolult, bugaszerű mintázatban vannak elrendezve."

Stebbinst a virágzatok evolúciója kapcsán elsősorban nem az érdekelte, *hogyan* változott szerkezetük – azaz nem morfológiai nézőpontból közelített –, hanem hogy *miért*, milyen környezeti okokkal magyarázhatók az átalakulások. Ez a nézőpont utat nyitott a virágzatok újfajta, máig elhanyagolt ökológiai vizsgálatának.

A közelmúltban a virágzatok evolúciójának kutatására nagy hatást gyakorolt PRUSINKIEWICZ et al. evolúciós fejlődésbiológiai (*evo-devo*) megközelítésű, 2007-ben megjelent, *Evolution and Development of Inflorescence Architectures* (A virágzatok architektúrájának evolúciója és fejlődése) című tanulmánya. Ebben arra keresték a választ, hogy az elméletben lehetséges végtelenül sok virágzati forma közül miért csak néhány manifesztálódik a természetben. Magyarázatukat *tranziensmodell*nek nevezték el. Eszerint a létező virágzati architektúrákat a genetikailag rögzített fejlődési folyamatok és a szelekció együtt alakították ki. A virágzatok fejlődési folyamatában az ún. *vegetativitási faktor* (*veg*) a meghatározó, amely az idő előrehaladtával csökken, és ezzel merisztémák virágokká alakulását eredményezi. Ha a *veg* a merisztémák mindegyikében egyenletesen csökken, azaz az összes merisztéma egyidejűleg alakul virággá, buga keletkezik. A *veg* azonban nem csak ilyen homogén módon csökkenhet. Ha az apikális merisztémában lassabban, a laterálisakban gyorsabban csökken, fürt alakul ki, míg ha az apikális merisztémában ütemesebb a csökkenés, bog alakul ki. Ezt a modellt a fejlődésgenetikai eredmények is alátámasztják, amennyiben a *veg* változásai tulajdonképpen megfeleltethetők a *LFY* és a *TFL1* transzkripciós faktorok közötti kölcsönhatási mechanizmusoknak.

A tranziens modell segítségével mindhárom elágazási mintázat (buga, fürt, bog) generálható, és kirajzolható a virágzatok formatere (*morphospace*), amelyben átlósan helyezkednek el a bugavirágzatok, ettől egyik irányan a fürtök, a másikban a bogak.

A szerzők feltételezték, hogy a szelekciós hatás, amely kialakítja a különböző elágazási mintázatokat, a virágzáshoz, illetve termés- és magképzéshez rendelkezésre álló idő hosszúsága, illetve a növény élettartama. Ha a tenyészidőszak hossza nem változékony – mint az a trópusokon várható –, akkor az optimális virágzat a buga, hisz a növény vegetatív állapotban tartva merisztémáit, késleltetheti a virágzást; ilyenkor csak az elágazások száma növekszik, ami maximalizálja a virágok, és ebből adódóan a termések és magvak számát. Ha azonban a tenyészidőszak nem ilyen kiszámítható hosszúságú – amely főleg a mérsékelt égövben jellemző –, a „késleltetés" stratégiája kockázatos, hisz ha túlságosan rövid a reprodukcióra alkalmas időszak, a növény nem tud magot érlelni, így a túlélési esélyei csökkennek. Ilyen környezetben a fürtök és a bogak rendelkeznek nagyobb fitneszértékkel, mert a növény folyamatosan, a virágzásra alkalmas időszak kezdetétől képes virágokat létrehozni, és egy esetlegesen rövid szezon sem zárul magképzés nélkül. Elméletük igazolja, hogy a trópusoktól a mérsékelt égöv felé haladva a bugavirágzattal rendelkező zárvatermőfajok számának aránya csökken, míg a bogas virágzatú fajoké nő. A fürtök esetében is kimutatható a bogakra jellemző tendencia, de nem ilyen szignifikánsan. A tenyészidőszak hossza mellett a növény élettartama és virágzati architektúrája között is keresték a kapcsolatot. Itt az állítható biztosan, hogy a bogak ritkábbak a fásszárúak körében, mint az egynyáriak között.

A tranziensmodell alapján számos zárvatermőcsaládban vizsgálták a virágzatok evolúcióját. A modellt kiterjesztették egyéb virágzati formákra is, így a *Cornus*-fajok ernyőire és fészkeire (MA et al. 2017), továbbá a *Poaceae* bonyolultabb virágzataira is (WHIPPLE 2017); utóbbi esetben csak korlátozottan alkalmazhatónak bizonyult. Feltűnően nagy hiányossága az eredeti modellnek, hogy a zárvatermők körében oly gyakori szerkezet, a tirzusz kimarad az elemzésből (vö. ENDRESS 2010). A modell részben ontogenetikai megalapozást is nyert, mert kimutatták, hogy a bugavirágzatokban a virágzatmerisztéma kezdeti mérete korrelál a kifejlett virágzat nóduszainak számával, majd a merisztémák mérete a *veg* csökkenésével maga is fokozatosan csökken. A pleiobotriumok azonban nem illenek ebbe a képbe, amennyiben az apikális merisztémák mérete a parakládiumok képződésekor megsokszorozódik, és ez hozza létre a buga konjunkt (lefelé egyenletesen gazdagodó elágazású) szerkezetéhez képesti diszjunkt szerkezetet (a virágzat disztális–proximális irányban nem egyenletesen dúsul parakládiumokkal). Ez az ontogenetikai természetű felismerés

a tranziens modell korlátain túl arra is felhívja a figyelmet, hogy a monotelikus és a politelikus virágzatok között sokkal mélyebb a különbség, mint az a Maresquelle és Sell evolúciós levezetése feltételezi (BULL-HEREÑU–CLAßEN-BOCKHOFF 2013).

B4) *Néhány további eredmény*

A virágzatok evolúciójára vonatkozó újabb kutatási eredmények közül kiemelkedően fontos az a felismerés, miszerint a politelikus virágzatok kialakulása mögött nem egységes egyedfejlődési mechanizmus húzódik meg, hanem két eltérő úton is létrejöhet e típus (BULL-HEREÑU–CLAßEN-BOCKHOFF 2010; BULL-HEREÑU 2011). Ezeket *open I* és *open II* nevekkel illetik. Az olyan politelikus családokban, mint a *Brassicaceae, Fabaceae* és *Plantaginaceae* az *open I* típusú virágzat jellemző: a virágzatmerisztéma csúcsi régiójában mindvégig megmarad a centrális zóna (CZ), mert a benne lévő őssejtek nem használódnak fel a virágképzésre. Ezzel szemben a *Poaceae, Rosaceae, Ranunculaceae, Papaveraceae, Asteraceae, Apiaceae, Dipsacaceae* stb. esetében a CZ teljesen eltűnik a virágképződés során, mert az őssejtek a körülöttük lévő merisztematikus sejtekbe olvadnak, és az osztódószövet kimerüléséig virágokat hoznak létre. Ezek az *open II* típusú virágzatok. Ezeknél rikán előfordul a fakultatív monotélia is – főleg a *Rosaceae, Ranunculaceae* és *Papaveraceae* körében –, amelyet már TROLL (1964) is megfigyelt. Ez akkor lehetséges, ha az apikális merisztéma alakja és mérete megfelelő. Az *open II* esetében a politélia nem magyarázható egyszerűen a *LFY–TFL1*-kölcsönhatással, hanem a virágzatmerisztéma méretét befolyásoló gének is szabályozzák, hogy kifejlődik-e a terminális virág vagy sem. A politelikus virágzatok kialakulásának hátterében tehát nem egységes mechanizmus áll, hanem legalább kétféle módon alakultak ki az evolúció folyamán.

A virágzatok evolúciójának kutatásában új utat nyitott a molekuláris taxonómia születése. A fajok DNS- és fehérjeszekvenciái alapján generált kladogramok lehetőséget teremtenek arra, hogy a virágzatok szerkezetének változását is nyomon kövessük. Weberling még a virágzatmorfológia taxonómiában felhasználható eredményeit hangsúlyozta, mára azonban fordulat állt be: a molekuláris taxonómia nyújt segítséget ahhoz, hogy egy-egy kládban feltárjuk a virágzati struktúrák változását. Számos tanulmány von le következtetéseket kladogramok alapján egy-egy klád virágzatainak evolúciójára vonatkozóan.

A molekuláris eredmények tükrében nem állja meg a helyét az a feltételezés, hogy a magános virág, de az sem, hogy a buga a virágzatok legősibb formája. Ezt már WEBERLING (1988) is gyanította az általa legprimitívebbnek vélt zárvatermőcsoportok vizsgálata alapján, ugyanakkor hangsúlyozta, hogy ezekben a rokonsági körökben – ősiségük ellenére –

erősen levezetett virágzati formák lehetségesek. A ma alapi helyzetűnek tartott kládokban, az ún. ANITA-csoportban (*Amborella, Nymphaeales, Illiciales, Trimeniaceae, Austrobaileyaceae*) bugavirágzat egyáltalán nem fordul elő, és a magános virág is meglehetősen ritka (egyes *Illicium-, Austrobaileya-* és *Schisandra*-fajokra jellemző; ENDRESS 2010). Az *Amborella* például pleiobotrioiddal rendelkezik (ENDRESS–IGERSHEIM 2000; POSLUSZNY–TOMLISON 2003). A legtöbb *Austrobaileyaceae-* és *Trimeniaceae*-faj szintén botrioidokat fejleszt (ENDRESS 1980; ENDRESS–SAMPSON 1983). Mindebből ugyanakkor igazolódni látszik, hogy a monotelikus virágzatok ősibbek.

A közelmúltban a *Laurales* családjait vizsgálták virágzatmorfológiai szempontból, amiből kiderült, hogy ebben a viszonylag ősi kládban szintén nem jellemző a bugavirágzat leszámítva a *Lauraceae* néhány faját. Politelikus virágzatok szintén nagyon ritkák; a *Lauraceae* néhány fajára botrium, a *Hernandiaceae* körében tirzusz jellemző. A pleziomorfiát a tirzoidok képviselik, amelyek gyakran botrioidokra redukálódnak (ENDRESS–LORENCE 2020).

Az elmúlt években számos további zárvatermőkládban is végeztek olyan vizsgálatokat, amelyekben a virágzatok evolúciós változásait molekuláris kladogramok fényében igyekeztek értelmezni. Ennek köszönhetően derült ki többek között, hogy a *Cornus*-fajok körében jellemző ernyők (pl. *C. officinalis*) és fejecskék (pl. *C. florida*) egymástól függetlenül fejlődtek ki; az előbbiekből nem vezethető le egyszerű internódium-rövidüléssel az utóbbiak (FENG et al. 2011). Az *Oleaceae* családban tirzoidok képviselik a pleziomorf virágzati szerkezetet, amelyből pleio- és monobotrioidok származnak (NAGHILOO et al. 2013). A *Salix* és a *Populus* barkái (monobotriumai) közeli rokonaik (*Carrierea, Poliothyrsis, Idesia*) virágzatai alapján botrioidokból vezethetők le[46], és nem tirzuszból, mint a *Fagaceae* barkavirágzatai (vö. CRONK et al. 2015). A *Santalales* változatos virágzatai közül is a tirzoidok tűnnek a legősibbnek, amelyből aztán levélhónalji dicháziumok és triádok (háromvirágú egységek), tirzuszok és szciadioidok (monotelikus ernyők) alakultak ki (NICKRENT et al. 2019). A *Solanaceae* egyesbogai (forgói), nem kettősbogakból redukálódtak, mint a más egyesbogak, hanem épp fordítva: a dicháziumok levezetettebbek, és monocháziumokból származtathatók, sőt itt a cimoidok tirzoidokká is visszaalakultak (ZHANG et al., 2022; hasonló jelenséget figyeltek meg a *Portulacaceae* fajain [TIMONIN 2005]). Átfogó tanulmányok születtek a *Vitales* monotelikus (tirzoidikus és panikulátus) virágzatainak evolúciójáról is (ICKERT-BOND et al. 2015; GERRATH et al. 2017).

[46] Habár a citált tanulmány pontatlan terminológiával bugavirágzatokról beszél, az illusztrációk és a cikkben említett fajok virágzatainak tüzetesebb megszemlélése után nyilvánvaló, hogy pleio- és monobotrioidokról van szó.