

Revízia morfolologickej terminológie, 2. Vývojové štádiá listových orgánov

Revision of morphological terminology, 2. Evolutionary stages of leaf organs

MICHAL HRABOVSKÝ¹

¹ Univerzita Komenského, Prírodovedecká fakulta, Katedra botaniky, Révová 39,
811 02 Bratislava; michal.hrabovsky@uniba.sk

Abstract: Novelties on leaf evolution can bring news into botanical terminology. Although it is believed that the primary form of a sporophyte is a stem, the leaves are more important in the plant lineages determination. A described relationship between microphyllous and megaphyllous leaves led to the concept of new leaf type called archaeophyll, which lacks any morphological terminology. The existence of archaeophyll can also clarify the relationships in the variable meiophylls, also called appendages. Despite all efforts it is very difficult to determine the boundaries among leaf types since the leaf evolution is a continual process. The revision of terminology is useful for teaching about evolution of plant organs.

Key words: archaeophyll, euphyll, lycophyll, meiophyll, pteridophyll, sphenophyll.

Úvod

Botanická terminológia nie je z globálneho hľadiska konzistentným celkom a v lokálnom či celosvetovom meradle sa môže v definícii rôznych termínov rozchádzať (Hrabovský & Randáková 2019). Slovenská botanická terminológia sa vyvinula z českej terminológie a jej prvými tvorcami boli Horecký (1959), Černohorský (1962) a Červenka (1968). Najucelenejším terminologickým súpisom je Flóra Slovenska I (Futák 1966), na tvorbe ktorej sa spolupodieľali českí i slovenskí botanici J. Dostál, F. A. Novák, J. Futák a J. Záborský. Terminológia týkajúca sa listov je uvedená v týchto publikáciách pomerne výstižne a až na niekoľko opráv si nevyžaduje zásadné zmeny, iba doplnenie chýbajúcich kategórií.

Podľa Zimmermannovej teórie (Zimmermann 1938) sú všetky typy listov odvodzované od telómov rýnií. Zimmermann (1938) vychádzal zo staršej koncepcie, ktorá rozdeľovala cievnaté rastliny na dve morfologické línie – mikrofylovú a megafylovú. Približne v rovnakom období Bower (1935) navrhol pre mikrofylové plavúňovité rastliny novú koncepciu vzniku listu z takzvaných enácií. Mikrofyly sa od megafylov líšia absenciou listových lakún (Jeffrey 1902). Benson (1921) odvodzovala tri typy listov od psilofytných rastlín. Haplofyly stotožnila s mikrofylovými listami a priradila ich k plavúňom a k radu *Psilotales*. Megafylové listy rozdelila na meiofyly (prasličky, ginká a ihličnany) a merifyly (paprade, semenné paprade, cykasy a krytosemenné

rastliny). Turpin (1937) použil pre meiofyl prevzatý termín prívesok, ktorý Moquin-Tandon (1841) navrhol ako náhradu za eufyl (termín prisudzovaný M. Dunalovi), čo bol dovtedy hypotetický orgán, z ktorého sú odvodené všetky typy listov. Pojem merifyl bol nahradený termínmi pteridofyl (list papradí) a eufyl (list krytosemenných), čím sa stratil pôvodný význam pojmu eufyl. Klotz (1985) rozdelil listy podľa príslušnosti k systematickým skupinám na mikrofylové lykofyly a pinofyly a makrofylové sfenofyly, pterofyly, cykado-fyly, veľviciofyly, magnóliofyly a liliofyly. V súčasnosti sa v zahraničnej, prevažne paleobotanickej literatúre (Taylor et al. 2009) používajú hlavne pojmy mikrofyl, prívesok (vo význame meiofyly) a megafyl (vo význame merifyly), zatiaľ čo v slovenskej terminológii (Futák 1966, Červenka 1968) poznáme mikrofyl, meiofyl, pteridofyl aj eufyl. Zásadný rozdiel je taktiež v používaní termínu megafyl, ktorý bol zavedený do slovenskej terminológie ako makro-fyl. Raunkiaer (1916) navrhol kategorizovať listy nezávisle na ich fylogénéze podľa veľkosti na nanofyly, mikrofyly, mezofyly, makrofyly a megafyly, čím vytvoril dve homonymá. Keďže opak predpony mikro- nezodpovedá predpone mega-, nový pojem makrofyl sa začal zamieňať v nemeckej terminológii s megafyloom (napr. Zimmermann 1938, Klotz 1985), čo sa prenieslo aj do slovenskej terminológie (Horecký 1959, Futák 1966, Červenka 1968). Predpony mikro- a mega- sa spájajú aj s výtrusnicami a tam nedošlo ku korekcii megana makro. Jedným z riešení je návrat k celosvetovo rozšírenému termínu megafyl, keďže makrofyl je mladšie slovenské synonymum megafyly. Ďalšou možnosťou je rozlišovať medzi makrofylovými a megafylovými listami, ako je to v tomto príspevku.

Aktuálne boli opísané bližšie vzťahy medzi mikrofylovými a megafylovými listami (Hrabovský 2020). Niektoré typy nájdených fosílnych ale i recentných listov si vyžadovali doplnenie morfolologickej terminológie. Išlo prevažne o špecifikáciu typov mikrofylov a vzťahy medzi meiofyloom, pteridofyloom a eufyloom. Tieto zmeny je potrebné zaviesť aj do slovenskej terminológie, lebo existujúcimi pojmami fylóm, telóm alebo mezóm sa nedajú opísať niektoré evolučné štádiá premeny listov. V snahe nadviazať na tradíciu v botanickej terminológii boli listy v uvedenej publikácii (Hrabovský 2020) rozdelené na tradične neprirodené skupiny – mikrofylovú a megafylovú. Alternatívnym delením (obr. 1), ktoré sa zdá byť prirodzenejšie a približne zodpovedá Bensonovej klasifikácii (Benson 1921), pretože zohľadňuje progres vo foliácii listov, je rozdeľovanie listov na tri typy: mikrofyly (lykofyl a archeofyl), makrofyly (meiofyl a sfenofyl) a megafyly (pteridofyl a eufyl), pričom mikrofyly zodpovedajú Bensonovej haplofyloom (s výnimkou tzv. psilofylov), makrofyly sú to-

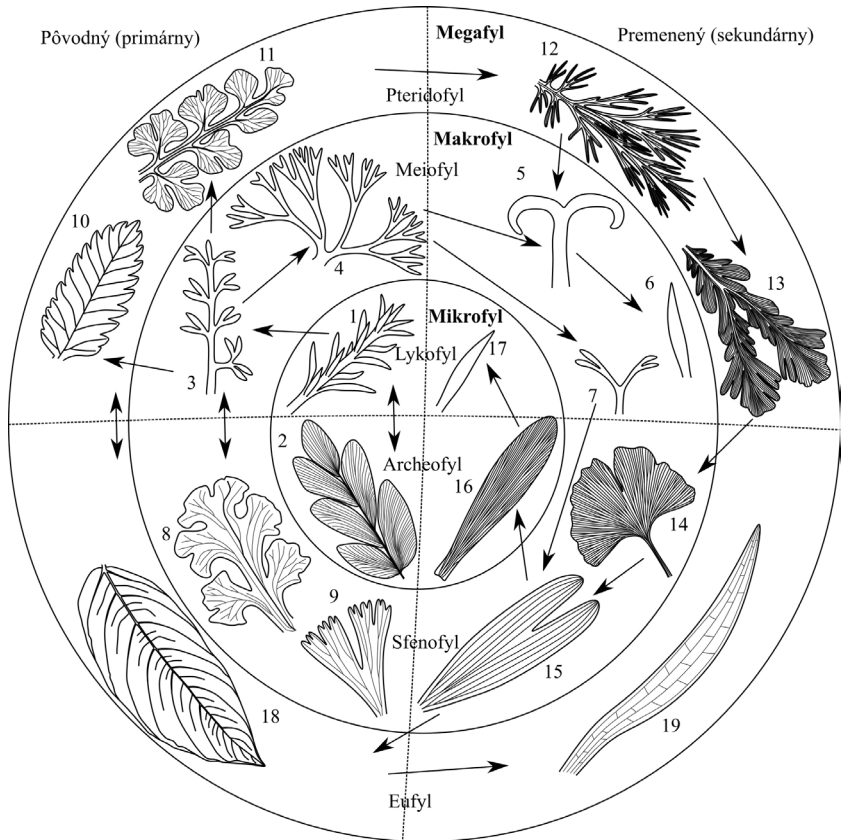
tožné s meiofylmi (vrátane sfenofylov) a merifyly sú megafyly v úzkom slova zmysle.

Metodika

Zásady pri revízii národnej terminológie boli načrtnuté v predchádzajúcom príspevku tejto série (Hrabovský & Randáková 2019). Vhodným riešením pri nevhodných alebo nesprávne zavedených termínoch je návrat k pôvodnému významu termínu. Avšak nie vždy je pôvodný termín správne vytvorený a preto niekedy je vhodné používať aj mladšie synonymá, ak sú celosvetovo uznávané.

Výsledky a diskusia

Flóra Slovenska 1 v kapitole 73, rozoznáva viacero typov listových orgánov. Listový orgán, čiže fylóm alebo skrátene len list, je opísaný ako bočný orgán výhonku s pravidelným postavením a obmedzeným rastom. Od palistka, ktorý sa vyskytuje pri gametofytickej generácii machorastov alebo výtrusných cievnatých rastlín, sa odlišuje prítomnosťou cievného zväzku. Ekvivalentom palistka pri sporofytickej generácii môže byť vaskularizovaný bočný listok, čiže mikrofyl. Z fylogenetického hľadiska môže ísť o vaskularizovaný metablastém (enáciu), sploštenú bočnú stonku alebo nový orgán *sui generis* vzniknutý vaskularizáciou prílistku. Zlistnatý konárik s mikrofylmi vytvára makrofyl. Ak proces listnatenia (foliácie) prejde z koncových konárikov na konáre nižších stupňov, môžeme hovoriť o megafyle, čiže o zlistnatej stonke nesúcej makrofyly. Megafyl má pôvodne otvorenú žilnatinu, a vtedy ho možno označovať termínom pteridofyl, akonáhle však dochádza k vzniku anastomóz, pteridofyl sa mení na eufyl. Navrhnuté evolučné vzťahy medzi listami (obr. 1) možno správne chápať ako kruhový kalendár, kde sú všetky tri kruhy znázorňujúce typy listov schopné rotácie oboma smermi, pričom k premene listu dochádza obojsmerne medzi dvoma susednými kruhmi. Preto z hocíjakého typu mikrofyly môže vzniknúť hocíjaký makrofyl, megafyl môže byť zjednodušený na akýkoľvek typ makrofyly a podobne. Šípky medzi kruhmi znázorňujú len vybrané príklady, ako je napr. vznik ihlic alebo vejárovitého listu ginka a i. Ako symbolizuje horizontálna prerušovaná čiara, podkategórie troch hlavných skupín (lykofyly+archoefyly, meiofyly+sfenofyly, pteridofyly+eufyly) sú čisto systematické. V prírode existovali druhy, ktoré majú napr. makrofyly meiofylvého aj sfenofylvého typu na tom istom jedinci (napr. *Denglongia hubeiensis*).



Obr. 1. Vývoj listov. – 1: konár s indeterminovaným rastom s lykofylmi; *Lycopodium* – 2: konár s determinovaným rastom s archeofylmi; *Sauropteris* – 3: jednoduchý meiofyl, čiže zlistnatý konár s bazálnym konárnikom a mikrofylmi – 4: zložený mnohodielný meiofyl, čiže dichotomicky rozkonárený jednoduchý meiofyl; *Multifurcatus* – 5: nahý meiofyl, čiže zložený meiofyl bez mikrofylov; *Celatheca* – 6: ihlicovitý meiofyl; *Calamites* – 7: dvojočetný meiofyl, čiže meiofyl redukovaný na dva mikrofyly; *Foozia* – 8: perovitý sfenofyl, čiže meiofyl čiže jednoduchý meiofyl s listovou čepeľou – 9: vejárovitý sfenofyl, čiže zložený meiofyl s listovou čepeľou; *Sphenophyllum* – 10: lístoček zloženého pteridofylu, čiže jednoduchý meiofyl s listovou čepeľou; paprade – 11: lístok zloženého pteridofylu, *Eusphenopteris* – 12: premenený perovito strihaný dvojdielný pteridofyl; *Dichophyllum* – 13: premenený perovito zárezový dvojdielný pteridofyl; *Psygmpophyllum* – 14: premenený vejárovitý sfenofyl, čiže redukovaný dvojdielný pteridofyl; *Ginkgo* – 15: dvojjárezný premenený sfenofyl – 16: archeofyl vzniknutý redukciovou makrofyly;

Cordaites – 17: ihlica, čiže lykofyl vzniknutý redukciou makrofylu – 18: eufyl; *Gnetum* – 19: eufyl jednodielnych listových rastlín. Vertikálna prerušovaná čiara znamená, že niektoré listy sa po zložitých evolučných premenách vracajú do pôvodného stavu, a hoci z morfológického hľadiska predstavujú pôvodný stav, netreba zabúdať ani na ich fylogénu (napr. ihlica vznikla redukciou megafylu cez makrofyl na mikrofyly). (autor: M. Hrabovský)

Fig. 1. Leaf evolution. – 1: a branch with indeterminate growth and lycophylls; *Lycopodium* – 2: a branch with determinate growth and archaeophylls; *Sauropteris* – 3: a simple appendage that is a foliated branch with basal branchlet and microphylls – 4: a compound multipartite appendage that is a dichotomised simple appendage; *Multifurcatus* – 5: a naked appendage that is a compound appendage without the microphylls; *Celatheca* – 6: a needle-like appendage; *Calamites* – 7: a binate appendage that is a meiophyll simplified to the two microphylls; *Foozia* – 8: a pinnate sphenophyll that is a compound meiophyll with a leaf blade – 9: a fan-shaped sphenophyll that is a compound appendage with a leaf blade; *Sphenophyllum* – 10: a pinnule from a compound pteridophyll homologous to a simple meiophyll – 11: a pinna from a compound pteridophyll, *Eusphenopteris* – 12: a metamorphosed pinnatisect bipartite pteridophyll; *Dichophyllum* – 13: a metamorphosed pinnatifid bipartite pteridophyll; *Psymnophyllum* – 14: a metamorphosed fan-shaped sphenophyll that is a reduced bipartite pteridophyll; *Ginkgo* – 15: a bifid metamorphosed sphenophyll – 16: an archaeophyll originating from a macrophyll reduction; *Cordaites* – 17: a needle that is a lycophyll originating from a macrophyll reduction – 18: an euphyll; *Gnetum* – 19: an euphyll of monocots. The vertical dashed line means that some leaves return to the primary form after complex evolutionary transformations, and although from a morphological point of view they look like the primary form, their phylogeny must not be forgotten (eg the needle was formed by megaphyll reduction via macrophyll to microphyll). (author: M. Hrabovský)

DE PHYLOGENESE FOLIORUM – termíny pre fylogénu listov

1. **mikrofyly** (*microphyllum*); angl. microphyll – najstarší typ listu, pôvodne s jednou žilou, ktorá sa druhotne dichotomicky rozkonáruje. (obr. 2. 1–6)

1.1. **lykofyl (list plavúňov)** (*lycophyllum*); syn. haplofyl p.p., angl. lycophyll (obr. 2. 1) – mikrofyly v pôvodnom ponímaní termínu; má nedeľenú listovú čepeľ a jednu strednú žilu. Keď stredná žila lykofylu nevojde do pletiva listovej čepele (napr. *Asteroxylon*), takýto list sa nazýval enácia, ale vhodnejšie je pomenovať ho ako **bezžilový lykofyl** (*l. anervium*) (obr. 2. 2), keďže ide o redukovaný mikrofyly lykofylového typu. Mikrofyly lykofylového typu je aj **ihlica** (*acicula*), niekedy nazývaná aj **pinofyl (list ihličnanov)** (*pinophyllum*), ktorá vznikla redukciou megafylového listu na jeden mikrofylový segment. Z morfológického hľadiska síce ide o pravý lykofyl, ale kvôli pôvodu sa používa radšej triviálne meno ihlica.



Obr. 2. Vývojové typy listov. – 1: lykofyl; *Lycopodium* – 2: bezžilový lykofyl; *Asteroxylon* – 3: vidlicovitý archeofyl; *Svalbardia* – 4: delený archeofyl; *Barrandeina* – 5: celistvý archeofyl; *Archaeopteris* – 6: celistvý archeofyl so splyvajúcou žilnatinou; *Drewria* – 7: jednoduchý perovitý meiofyl; *Wattieza* – 8: jednoduchý perovitý meiofyl s osou (ax) a s bazálnym konárikom (br); *Pseudosporochnus* – 9: dvojdielny vidlicovitý meiofyl; *Calamophyton* – 10: mnohodielny meiofyl; *Metacladophyton* – 11: perovito zložený meiofyl; *Gillespiea* – 12: nahý meiofyl; *Stauropteris* – 13: ihlicovitý meiofyl; *Annularia* – 14: šupinkovitý meiofyl; *Equisetum* – 15: kučeravý sfeno-

fyl (pteridofyl); *Eophyllophyton* – 16: mnohokrát strihaný sfenofyl; *Pseudobornia ursina* – 17: mnohozárezový sfenofyl; *Cladoxylon* – 18: mnohodielný sfenofyl; *Sphenophyllum priveticense* – 19: dvojdielný sfenofyl; *Sphenophyllum majus* – 20: vejárovitý sfenofyl pteridofylového pôvodu; *Ginkgo* – 21: sfenofyl pteridofylového pôvodu so sieťovitou žilnatinou; *Glossopteris* – 22: perovito strihaný pteridofyl; *Rhodeites* – 23: eufyl; *Gnetum*. (autor: M. Hrabovský)

Fig. 2. Evolutionary leaf types. – 1: lycophyll; *Lycopodium* – 2: veinless lycophyll; *Asteroxylon* – 3: dichotomous archaeophyll; *Svalbardia* – 4: dissected archaeophyll; *Barrandeina* – 5: entire archaeophyll; *Archaeopteris* – 6: entire archaeophyll with anastomoses; *Drewria* – 7: simple pinnate appendage (meiophyll) ; *Wattieza* – 8: simple pinnate appendage with an axis (ax) and a basal branchlet (br); *Pseudosporochnus* – 9: bipartite dichotomous appendage; *Calamophyton* – 10: multipartite dichotomous appendage; *Metacladophyton* – 11: compound pinnate appendage; *Gillespiea* – 12: naked appendage; *Stauropteris* – 13: needle-like appendage; *Annularia* – 14: squamiform appendage; *Equisetum* – 15: curly sphenophyll (pteridophyll); *Eophyllophyton* – 16: multisect sphenophyll; *Pseudobornia ursina* – 17: multifid sphenophyll; *Cladoxylon* – 18: multipartite sphenophyll; *Sphenophyllum priveticense* – 19: bipartite sphenophyll; *Sphenophyllum majus* – 20: fan-shaped sphenophyll originating from a pteridophyll; *Ginkgo* – 21: sphenophyll with reticulate venation originating from a pteridophyll; *Glossopteris* – 22: pinnatisect pteridophyll; *Rhodeites* – 23: euphyll; *Gnetum*. (author: M. Hrabovský)

1.2. archeofyl (list archeoptér) (*archaeophyllum*); angl. archaeophyll – predstavuje rovnomerne dichotomicky (vidlicovito) rozkonárený mikrofyl (napr. *Protolepidodendron*) alebo nerozkonárený viacžilový mikrofyl (napr. *Archaeopteris*, *Agathis*¹). Základný typ dichotomicky rozkonáreného archeofylu, pri ktorom ešte nedošlo k tvorbe listovej čepele, možno volať **vidlicovitý archeofyl** (*a. dichotomum*) (obr. 2. 3). Vidlicovito rozkonárený archeofyl s delenou čepeľou je vhodné nazývať **delený archeofyl** (*a. divisum*) (obr. 2. 4), kým archeofyl s nedelenou čepeľou a množstvom paralelných, bazálne vidlicovito rozkonárených žíl je **celistvý archeofyl** (*a. integrum*) (obr. 2. 5). Pri tomto type mikrofyly dochádza niekedy aj k spĺvaniu žíl a tvorbe sieťovitej žilnatiny (napr. *Selaginella schaffneri*, *Drewria* – obr. 2. 6), napriek tomu ide stále o mikrofyl a nemožno hovoriť o eufyle. V prípade deleného

¹ Tento typ listu bol v minulosti prehliadaný alebo zamieňaný za megafylové listy. Napríklad listy kordaitov (*Cordaites*) alebo damarovníka (*Agathis*) boli označované za megafylové, čo je síce z fylogenetického pohľadu pravda, ale ich morfológická stavba je mikrofylová, keďže došlo k spätnej redukcii megafylu cez makrofyl až na mikrofyl. Kto chce pri identifikácii archeofylov zohľadniť fylogenezu, môže pri ihličnanoch s viacžilovými ihlicami používať termín **ihličovitý archeofyl** (*a. aciculare*). Pri väčšine súčasných druhov je archeofyl v premenenom stave súčasťou megafylových listov a možno ho identifikovať ako koncové segmenty v zložených papradovitých listov alebo ako sieťovanú žilnatinu v listoch semenných rastlín, keďže práve archeofyl je zodpovedný za anastomózy v listoch.

archoefylu je možné použiť terminológiu pre delené typy listy (FS 1 90/1–8; strihaný, dielny, zárezový, laločnatý list).

2. **makrofyl** (*macrophyllum*), angl. appendage, macrophyll – termín označujúci list stonkového pôvodu, ktorý vznikol foliáciou koncových osí s mikrofyliami.² (obr. 2. 7–20)

2.1. **meiofyl (list príveskoviek)** (*meiophyllum*); angl. appendage, meiophyll (obr. 2. 7–14) – makrofyl bez listovej čepele (nemyslí sa krídlatá os), ktorý vznikol listnatím osí nesúcich mikrofyly. Staršie formy meiofylov môžu mať mikrofylové segmenty usporiadané v závitnici, odvodenejšie formy sú vždy planárne s mikrofylovými segmentami v dvoch radoch. Základným typom je **jednoduchý meiofyl** (*m. simplex*) (obr. 2. 7), ktorý je tvorený jednou osou nesúcou niekoľko mikrofylov archeofylového alebo lykofylového typu a väčšinou krátky konárik s dvoma mikrofyliami na báze osi (obr. 2. 8). Jednoduchý meiofyl je vo svojej podstate deleným listom a má vždy perovitý vzhľad. Vo fylogenetických vetvách so zachovaným vidlicovitým rozkonárovaním stoniek často dochádza k jednoduchému až mnohonásobnému rovnoramennému rozkonárovaniu hlavnej osi, čím vzniká **zložený meiofyl** (*m. compositum*) (obr. 2. 9–12). Podľa stupňa rozdelenia hlavnej osi sa zložený meiofyl rozdeľuje na **dvojdielny meiofyl** (*m. bipartitum*) (obr. 2. 9) až **mnohodielny meiofyl** (*m. multipartitum*) (obr. 2. 10). Podľa tvaru rozoznávame **vidlicovitý meiofyl** (*m. dichotomum*)³ (obr. 2. 9–10,12), napr. *Tmesipteris*, a **perovitý (perovito zložený) meiofyl** (*m. pinnatum*)

² V anglickej literatúre je termín makrofyl nahradený termínom 'appendage' (prívesok). Meiofyl a sfenofyl sú väčšinou chápané len ako synonymá pre makrofyl či prívesok. Hoci nie je potrebné bližšie rozlišovať medzi meiofylom a sfenofylom, ak chceme zachovať oba termíny, môžeme nimi od seba odlišiť pôvodné alebo premenené formy bez čepele a formy s listovou čepeľou. Napriek tomu, že oba termíny označovali v minulosti makrofyly bez čepele aj s čepeľou, typový rod pre sfenofyl *Sphenophyllum* má listovú čepeľ a meiofyl je tradičné meno redukovaného listu pre prasličky, z čoho bude vychádzať ich rozdeľovanie. Súčasný slovenský alternatívny názov pre meiofyl znie list prasličiek, ale napriek tomu je lepšie nazývať ho list príveskoviek, keďže je typický pre túto skupinu rastlín z podtriedy *Psilophytidae*. Sfenofyl je zasa lepšie nazývať list prasličiek, lebo takmer všetky vyhynuté prasličkovité typy rastlín mali tento typ listu, hoci rod *Equisetum* má druhotne makrofyly meiofylového typu.

³ Z pohľadu opisnej morfológie je prakticky nemožné od seba odlišiť vidlicovitý archeofyl, vidlicovitý meiofyl a nahý meiofyl v sterilnej forme, keďže vidlicovitý meiofyl je z evolučného hľadiska rovnoramenné dichopódium vidlicovitých archeofylov. Nahý meiofyl je zasa homologickejšie s mnohoramenným dichopódiom bez listov. Preto je potrebné pri diferenciácii porovnávať fertílné formy týchto troch typov listov.

(obr. 2. 7–8, 11), ktorý vzniká pri pseudomonopodiálnom rozkonárovaní osí (napr. *Gillespiea*). Z hľadiska opisnej morfológie aj jednoduchý meiofyl možno nazývať ako perovitý. Pri niektorých vývojových skupinách (napr. rýniové rastliny, prasličky a i.) dochádza k redukcii početných mikrofylov a osi sa stávajú bezlisté. Hoci pri týchto skupinách je ťažké určiť hranicu medzi stonkou a meiofylom⁴, prípadný meiofyl bez mikrofylových segmentov možno nazývať **nahý meiofyl** (*m. nudum*) (obr. 2. 12), napr. *Ceratophyllum*. Nahý meiofyl možno nazvať podľa tvaru vidlicovitý meiofyl (pozri vyššie), napr. *Trichopitys*, **ihlicovitý meiofyl** (*m. aciculare*) (obr. 2. 13), napr. *Calamites*, alebo **šupinkovitý meiofyl** (*m. squamuliforme*) (obr. 2. 14), ktorý vznikol redukciou ihlicovitého meiofyly, napr. *Equisetum*.

2.2. sfenofyl (list prasličiek) (*sphenophyllum*); angl. appendage, sphenophyll (obr. 2. 15–20) – makrofyl s listovou čepeľou. Pri delených sfenofyloch sa okrem krídlatých osí nachádzajú na liste časti čepele, čím ho možno odlíšiť od meiofyly. Vznik čepele je pravdepodobne spôsobený časovým posunom v delení vnútorných a vonkajších vrstiev listového primordia (delí sa len vnútorne cievny zväzok, vonkajšie pletivá ostávajú celistvé). Sfenofyl predstavuje prechodný typ listu medzi meiofylom a pteridofylom. Podľa niektorých klasifikácií nerozlišujúcich makrofyly od megafylov môže byť označovaný už ako pteridofyl. Morfológicky je trojrozmerný (napr. *Euphyllphyton*) (obr. 2. 15) alebo plochý (napr. *Cladoxylon*, *Sphenophyllum*) (obr. 2. 16–19). Redukované zložené pteridofyly, napr. vejárovitý list ginka (obr. 2. 20), sú z morfológického hľadiska tiež sfenofylmi. V prípade sieťovitej žilnatiny pri sfenofyle (obr. 2. 21) stále nemožno hovoriť o eufyle (napr. *Glossopteris*). Pri koncepcii, ktorá zjednocuje makrofylové a megafylové listy, možno sfenofyl so sieťovitou žilnatinou nazývať eufyl.

3. megafyl (*megaphyllum*); syn. merifyl, angl. megaphyll (obr. 2. 22–23) – predstavuje najpokročilejší typ listu, z fylogenetického hľadiska predstavuje zlistnatenú stonku nesúcu makrofyly⁵. Rozdeľuje sa na pteridofyl a eufyl.

⁴ Rýnie, kuksónie či zosterofyly vytvárajú nadzemné, pôvodne husto olistené stonky, vyrastajúce z podzemia. Hoci sú homologické s makrofyly až megafylmi, podobne ako pri rode *Psilotum* sa pri nich nedá ešte hovoriť o listoch. Až pri odvodenejších formách sa tieto nadzemné osi postupnou foliáciou premieňajú na list, napr. rod *Botrychium* či *Taeniocrada*.

⁵ Megafyl priamo nadväzuje na makrofyl a hranica medzi nimi je často umelo stanovená. Pokročilé meiofyly (napr. *Racophyton*) mali zlistnatené osi viacerých stupňov. Morfológicky rov-

Megafyl má primárne vytvorenú listovú čepeľ, ale sekundárne môže byť redukovaná (napr. *Foeniculum*).

3.1. **pteridofyl (list papradí)** (*pteridophyllum*); syn. pterofyl (*pterophyllum*), angl. pteridophyll (obr. 2. 22) – megafyl s otvorenou žilnatinou. V pravom slova zmysle ide o zložené listy, ktoré vznikli foliáciou celých nadzemných výhonkov s koncovými meiofylmi. Koncový lístoček v zložených pteridofyloch je homologický s jednoduchým meiofylom, zatiaľ čo segmenty lístočka sú pôvodom mikrofyly. Pteridofyly sa líšia predovšetkým vo fertilnej forme. Ich morfológická klasifikácia sa riadi všeobecnou terminológiou pre listy. Hranica medzi pteridofylom a eufylom nie je jednoznačná, lebo v minulosti boli všetky listy papradí označované za pteridofyly. Napriek tomu mnohé papraďorasty a vyhynuté nahosemenné rastliny majú listy so sieťovitou žilnatinou, ktoré sa veľmi nelíšia od listov krytosemenných rastlín. Preto pteridofyly s akýmkoľvek stupňom splývania žíl možno označiť ako eufyly⁶.

3.2. **eufyl (list krytosemenných)** (*euphyllum*); angl. euphyll (obr. 2. 23) – megafyl s uzavretou žilnatinou. Tento typ listu môže zahŕňať aj pteridofyly s čiastočne sieťovitou žilnatinou. Na druhej strane, ani všetky listy krytosemenných rastlín nemožno označovať ako eufyly: prevažne pri vodných rastlinách, ktorých listy stratili listovú čepeľ, sa vyskytujú listy morfológicky pripomínajúce meiofyly. Podobne aj niektoré pokročilejšie asteridy majú listy buď ihlicovité, šupinovité alebo bez splynutých žíl. Pri nich sa dá zvažovať, či ide z pohľadu opisnej morfológie o meiofyl alebo pteridofyl. Samostatnou skupinou sú listy jednokličnolistových rastlín, ktoré vznikli premenou eufylu.

naké sa zdajú byť redukované megafyly vodných papradí alebo semenných rastlín (napr. *Salvinia*, *Cabomba*).

⁶ FS 1 ako diferenciacné kritérium uvádza činnosť meristémov pri ontogenetickom vývine listov. Rozlišovanie na základe žilnatiny je jednoduchšie a zároveň vystihuje pokrok v evolúcii listov. Kvetné fýlomy krytosemenných rastlín so slabou splynutou žilnatinou sa veľmi nelíšia od anas-tomozovaných pteridofylov, čo je ďalší dôvod prečo sme zvolili túto koncepciu klasifikácie.

Záver

V kapitole Výsledky a diskusia sme revidovali základnú klasifikáciu z pohľadu evolúcie listov. Evolúciu listov možno chápať ako kontinuálny proces, takže stanoviť presné hranice medzi listovými kategóriami je sporné. Napriek snahe čo najpresnejšie zadefinovať typy listov, bez bližšieho poznania východiskových tvarov alebo fertálných foriem listov je veľmi zložitá zaradiť niektoré listy do správnej kategórie. Keďže evolúcia akéhokoľvek orgánu prebieha v akomsi pomyslenom cykle, najstaršie formy sú takmer identické s najpokročilejšími, čo identifikáciu listov ešte sťažuje. Revidovaná terminológia však prevažne slúži na pedagogické účely, preto nezachádza ani do hlbších podrobností.

Literatúra

- Benson, M. 1921. The grouping of Vascular plants. *New Phytol.* 20/2: 82–89.
- Bower, F. O. 1926. The ferns (Filicales). Volume II. Cambridge University Press, Cambridge. 360 pp.
- Černohorský, Z. 1962. Základy rastlinnej morfológie. SPN, Bratislava. 264 pp.
- Červenka, M. 1968. Botanický terminologický slovník. Edičné stredisko Univerzity Komenského v Bratislave, Bratislava. 236 pp.
- Futák, J. 1966. Flóra Slovenska I. Vydavateľstvo SAV, Bratislava. 602 pp.
- Horecký, J. 1959. Terminológia botanickej morfológie. Vydavateľstvo SAV, Bratislava. 256 pp.
- Hrabovský, M. 2020. Leaf evolution and classification. 1. Lycopodiopsida. *Acta Bot. Univ. Comen.* 55: 19–37.
- Hrabovský, M. & Randáková, Z. 2019. Revízia morfolologickej terminológie, 1. Výbežky. *Bull. Slov. Bot. Spoločn.* 41: 127–139.
- Jeffrey, E. C. 1902. The structure and development of the stem in the Pteridophyta and Gymnosperms. *Phil. Trans. Roy. Soc. B.* 195: 119–146.
- Klotz, G. 1985. Zur Typologie des Blattes. *Flora* 176: 189–196.
- Moquin-Tandon, A. 1841. *Éléments de Tératologie végétale.* P.-J. Loss: Paris. 403 pp.
- Raunkiaer C. 1916. Om Bladstorrelsens Anvendelse i den biologiske Plantegeografi. *Bot. Tidsskr.* 34: 225–237.
- Taylor, E., Taylor, T. & Krings, M. 2009. *Paleobotany.* Academic Press, Amsterdam. 1230 pp.
- Tuprin, P.-J.-F. 1837. Esquisse d'organographie végétale, fondée sur le principe d'identité de composition organique et d'évolution rayonnante ou centrifuge pour servir à prouver l'identité des organes appendiculaires des végétaux et la métamorphose des plantes de Goethe. Abraham Cherbuliez et Cie: Paris. 468 pp.
- Zimmermann, W. 1938. Die Telomtheorie. *Biologe* 7: 385–391.

Došlo 13. 5. 2021

Prijaté 3. 11. 2021