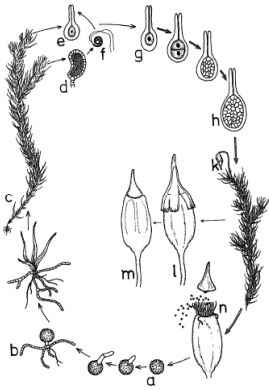


# Biodiversiteit van Planten

Academiejaar 2019-2020

Lars Chatrou – Tom Beeckman



**SYSTEMATIEK EN  
EVOLUTIE**



**MORFOLOGIE**

## 5. Klasse Magnoliopsida (= Angiospermae = Bloemplanten)

De Angiospermen (letterlijk = Bedektzadigen), vaak ook als **Bloemplanten** aangeduid, hebben zich vanaf het Boven-Krijt explosief ontwikkeld en de aarde veroverd. De oudst bekende fossielen (en betrouwbaar geïdentificeerd als Angiospermen) worden gedateerd op 125 miljoen jaar BP. Een schatting mbv een moleculair-genetische klok levert een ontstaan van de Angiospermen van tenminste 180-160 miljoen jaar BP. De angiospermie, de dubbele bevruchting en de co-evolutie met dieren (vnl. insecten) als bestuivers en verspreiders liggen wellicht (mee) aan de basis van dit succes. Recent zijn pollenkorrels van 240 miljoen oud beschreven als mogelijk Angiospermenresten.

Feild T.S., Upchurch G.R.Jr., Chatelet D.S., Brodribb T.J., Grubbs K.C., Samain M.S. & Wanke S. (2011). Fossil evidence for low gas exchange capacities for Early Cretaceous angiosperm leaves. *Paleobiology* 37 (2): 195-213.

### A. Kenmerken

1. Vruchtblad(en) gesloten (angiospermie), met vorming van "vruchten". De toppen van de vruchtbladen (carpellen) ontwikkelen zich tot stijl(en) en stempel(s), met bijzondere inrichtingen voor het "vangen" en herkennen van pollenkorrels.
2. De bestuiving gebeurt vaak met de medewerking van diverse dieren, wat de ontwikkeling van een bepaald syndroom met zich heeft meegebracht:
  - tweeslachtige bloemen, maar vaak met **dichogamie** = ongelijktijdige rijping van androecium en gynoecium, en dan ofwel proterandrie ofwel protogynie,
  - geuren als lokmiddel vanop afstand,
  - gekleurd, opvallend periant als lokmiddel van dichtbij, vaak met nectarmerken,
  - gediversifieerd voedselaanbod (vlezige bloeddelen, nectar, pollen, diverse klieren),
  - pollenkit (uniek voor de Angiospermae).
3. Verhoogde differentiatie van weefsels:
  - xyleem bezit vrijwel altijd tracheeën, samen met diverse andere celtypes,
  - floëem is opgebouwd uit zeefvaten en zusterzellen, die samen uit één cel zijn ontstaan.
4. Vegetatieve plasticiteit:
  - voornaamste oorzaak: modulair, open bouwpatroon,
  - in deze groep kent men bomen, struiken, lianen, kruiden, parasieten, waterplanten, etc.
  - wortel, stengel, en blad kunnen zeer verschillende tot sterk van de norm afwijkende vormen aannemen ("metamorfosen"), met daarbij intermediaire vormen (continuum morphology!)
5. Verdere reductie van de gametofyten:
  - pollenkorrel zonder microprothalliumcel(len), zonder steelcel, zonder spermatozoïden, met slechts een pollenbuiscel, en twee spermacellen,
  - zaadknop zonder veelcellig macroprothallium, zonder archegonia, embryozak met meestal slechts 8 cellen (kernen), waarvan één de enige eicel wordt.
6. Dubbele bevruchting:
  - de eerste spermakern versmelt met kern van eicel, tot vorming van de zygote,
  - de tweede spermakern versmelt met de twee poolkernen tot vorming van een triploïde kern, de start van de vorming van het triploperm.
6. Veelvormigheid van de diasporen:
  - seksuele diasporen (na amfimixis) (zaden, vruchten, complexe schijnvruchten of vruchtgestellen); elk van deze types kan soms bizarre aanpassingen vertonen.
  - asexuele diasporen, met twee subtypes:
    - vegetatieve vermenigvuldiging (rizomen, kruipende stengels, bollen, knollen, loskomen van broedknoppen, pseudoviviparie, fragmentatie, ...) = vorming van een clone,
    - agamospermie: ontstaan van zaden zonder seksuele processen.
7. Aanwezigheid bij veel soorten (maar niet bij Monocotylen) van twee stipulen (steunblaadjes):
  - twee kleine, bladachtige structuren, links en rechts aan de voet van de bladsteel,
  - bij vrij veel families zijn deze stipulen niet (meer ?) aanwezig, tenminste bij de volgroeide bladeren: bij enkele soorten zijn deze stipulen wel nog aangetoond bij de bladprimordia.

## **B. Bloem**

Een bloem ontstaat door een bijzondere omvorming van een topmeristeem, zij het op een hoofdas of een zijas.

Ze kan dus beschouwd worden als een omgevormd **kortlot**, met een (verkort en omgevormd) stengeldeel, waarop een aantal (omgevormde) bladeren staan ingeplant, op een meestal sterk samengetrokken schroeflijn ("spiraalig") of kransstandig (afhankelijk van de plastochron verdeling: continu of "ritmisch").

Door hun functie (indirect verzorgen van de seksuele voortplanting) hebben de organen die de bloem samenstellen een sterke omvorming ondergaan in vergelijking met hun vegetatieve homologen.

De bloem wordt meestal beschreven als de structuur die zorgt voor de seksuele voortplanting, maar eigenlijk is ze, als onderdeel van de sporofyt, **de sporevormende structuur**.

De vorming van microsporen (die vrijkomen van de plant) en macrosporen (die op de plant vastgehecht blijven) werd reeds eerder uiteengezet, en wordt hieronder kort herhaald.

In deze sporen ontwikkelt een zeer sterk gereduceerde intrasporale (resp. mannelijke en vrouwelijke) gametofyt.

Deze sterk verkleinde gametofyten vormen dan de eigenlijke gameten, resp. de twee spermacellen en de éne eicel.

Deze uitgesproken heteromorfe generatiewisseling vormt de uiteindelijke climax van een zeer lange reeks, waarin de sporofyt steeds belangrijker, en de gametofyt steeds kleiner werd.

## **C. Seksuele voortplanting**

### **1. Ontwikkeling van de zaadknop**

Op de placentae (zaadlijsten) in het ovarium (vruchtbeginsel) ontstaan knopvormige uitgroeiingen, die differentiëren tot ovula (zaadknoppen), waarbij volgende onderdelen zijn te onderscheiden:

- binnenste integument
- buitenste integument
- micropyle
- chalaza
- nucellus

In de nucellus is er één macrosporemoeder cel, die een meiose ondergaat. Van de vier dochtercellen zal gewoonlijk maar één macrospore verder uitgroeien (monosporische type of Polygonum-type). Deze ene cel ondergaat drie mitotische delingen, waarbij dus acht kernen worden gevormd, die zich tenslotte op een bijzondere wijze gaan schikken in de embryozak.

Uiteindelijk vinden we in de embryozak, aan het micropylaire uiteinde: de eicel en twee synergiden, aan het chalazale uiteinde: drie antipoden, en tussen beide groepen in de centrale cel met de twee poolkernen.

### **2. Ontwikkeling van het pollen**

Een meeldraad is opgebouwd uit een filament (helmdraad) en een anthere (helmknop).

De wand van de helmknop bestaat uit een aantal lagen: exothecium, endothecium, tussenlaag, tapetum. In de helmknop bevinden zich gewoonlijk vier microsporangia, waarin telkens een groep pollenkorrelmoeder cellen (= microsporogeen weefsel), waarvan elke cel na reductiedeling aanleiding geeft aan de vorming van een tetraede.

Deze tetraden (met 4 pollenkorrels) worden als zodanig verspreid (eerder ongewoon, maar kenmerkend voor bepaalde families), of de 4 pollenkorrels lossen en komen individueel vrij. In dit stadium zijn de pollenkorrels van de meeste soorten tweecellig (vegetatieve + generatieve cel).

Een pollenkorrel die op een passende (compatibele) stempel terecht komt, gaat kiemen. De stijve buitenste laag, de exine, opgebouwd uit niet-rekbaar en zeer weerstandig sporopollenine, wordt door de groeiende pollenbuis doorboord thv een gepreformeerde zwakke plek (een apertura). De wel rekbare binnenste laag, de intine, vormt de wand van de pollenbuis, die heterotroof groeit doorheen de stijl (via een inwendig ± gepreformeerd stijlkanaal) in de richting van de zaadknoppen (chemotactische stimulus). De vegetatieve kern gaat mee in de top en dirigeert de groei, de generatieve cel volgt wat achterop en deelt zich ondertussen in twee spermacellen.

### 3. Bevruchting

Zoals reeds aangegeven, is voor deze groep van planten dit type van dubbele bevruchting een bijzonder en wellicht uniek kenmerk.

Een eerste spermakern dringt doorheen een synergide de embryozak binnen, gaat langs de kern van de eicel liggen, en versmelt uiteindelijk hiermee: vorming van een diploïde zygote. **Let op de puur maternale overerving van het chloroplast en mitochondriaal genoom!**

De tweede spermakern dringt dieper in de embryozak door, gaat zich leggen bij de twee poolkernen, en versmelt tot vorming van een triploïde kern.

### 4. Ontwikkeling van vrucht en zaad

<u>Vóór bevruchting</u>	= ná bevruchting, bij rijpheid
ovarium (vruchtbeginsel)	= vrucht
ovariumwand	= vruchtwand
ovula (zaadknoppen)	= zaden
integumenten	= zaadhuid
nucellus	= perisperm (zeldzaam!) de nucellus wordt meestal geresorbeerd
eicel (+ eerste spermakern)	= embryo
poolkernen (+ tweede spermakern)	= triplosperm (secundair endosperm)

Aan een embryo kunnen meestal volgende delen worden onderscheiden:

- wortel,
- hypocotyl (= stengelachtig deel onder de cotylen, boven de wortel),
- cotylen,
- stengeltop (soms met reeds kleine, maar herkenbare blaadjes: samen = plumula).

### 5. Reservestoffen

Als reservestof wordt vooral zetmeel aangelegd, soms ook andere stoffen, zoals lipiden, inuline, eam. Waar worden deze stoffen gestapeld?

1. In het (secundair!) endosperm (**triplosperm**), een triploïd weefsel, voortkomend uit de triploïde cel die is ontstaan tijdens de dubbele bevruchting, door versmelting van de twee poolkernen ( $2n =$  moederlijk) in de embryozak en de tweede haploïde spermakern ( $n =$  vaderlijk) uit de pollenbuis.
2. In het **perisperm**: een diploïd weefsel ( $2n =$  moederlijk), ontstaan uit het nucellusweefsel, dat bij sommige planten uitgroeit, vaak wanneer de endospermvorming onderdrukt is.
3. In de **cotylen** (= zaadlobben = "kiembladen"): bij een vrij groot aantal planten stapelen deze structuren het reservevoedsel, en vormen in rijpe zaden quasi de hele inhoud van de zaadhuid (de cellen van de cotylen zijn ls deel van het embryo  $2n = n$  moederlijk +  $n$  vaderlijk).
4. Een combinatie van twee of meer van de vermelde types.

## **D. Indeling van de Angiospermae**

De traditionele indeling van de Bedektzadigen in twee klassen, Dicotylen en Monocotylen, elk met een herkenbaar "bouwplan" (evenwel met tal van uitzonderingen), is momenteel achterhaald, en moet worden vervangen door de inzichten gepubliceerd door een groep botanici, APG (Angiosperm Phylogeny Group).

APG IV (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. Bot. J. Linn. Soc. 181: 1-20.

De meer eenvoudig waarneembare verschillen tussen de Eudicotylen en de Monocotylen worden in het volgende tabelletje opgesomd.

### **Eudicotylen** (> 200 000)

### **Monocotylen** (> 70 000)

#### **Embryo**

embryo met 2 cotylen

embryo met 1 "cotyl"

#### **Wortel**

hoofdwortel blijft lang groeien

hoofdwortel snel vervangen door bijwortels

actinostele oligarch

actinostele polyarch

secundaire diktegroei mogelijk

geen of abnormale secundaire diktegroei,

#### **Stengel**

eustele

atactostele

open collaterale vaatbundel

gesloten collaterale vaatbundel

secundaire diktegroei mogelijk

geen of abnormale secundaire diktegroei

boomvorming algemeen

meestal kruiden, zelden boomvorming

zijtak start met twee bracteolen

zijtak start met één profyl

#### **Blad**

bladen hand- of veernervig

blad langwerpig, parallel- of kromnervig

stipulen vaak aanwezig

zonder stipulen

bladsporen 1-3-5

bladsporen talrijk, aantal onbepaald

#### **Bloem**

bloemen 4-5-tallig, of met talrijke tepalen

bloemen 3-tallig

pollen tricolpaat (en afgeleide types)

pollen uniaperturaat (en afgeleide types)

### Een derde groep!

Momenteel worden de **Monocotylen** en de **Eudicotylen** als twee monofyletische groepen erkend: beide zijn natuurlijke verwantschapsgroepen, die elk door een set van unieke kenmerken worden gekarakteriseerd. De huidige omschrijving is bepaald ahv moleculaire technieken (genoomanalyse), een morfologische bevestiging is aan het groeien.

De Dicotylen in de oude, klassieke omschrijving (= alle niet-Monocotylen!) zijn nu "uitgezuiverd", en beperkt tot de échte dicotylen, nu aangeduid als Eudicotylen.

De hieruit verwijderde groepen staan nu bekend als de **Basale Angiospermen**, en stellen de laatste resten (parafyletische restgroep) voor van een aantal zeer oude fylogenetische lijnen van Bedektzadigen, die tot ontwikkeling waren gekomen eerder dan de splitsing Monocotylen - Eudicotylen.

Deze parafyletische restgroep wordt ook omschreven als de **ANITA-grade + Magnoliids**, de eerste opnieuw een parafyletische groep, de tweede een monofyletisch taxon.

### Een alfabetische lijst van de families:

Amborellaceae	Amborellafamilie
Annonaceae	Annonafamilie
Aristolochiaceae	Pijpbloemfamilie
Asaraceae	Asarumfamilie
Atherospermataceae	Atherospermafamilie
Austrobaileyaceae	Austrobaileyafamilie
Calycanthaceae	Specerijstruikfamilie
Canellaceae	Canellafamilie
Chloranthaceae	Chloranthusfamilie
Degeneriaceae	Degeneriafamilie
Eupomatiaceae	Eupomatiafamilie
Gomortegaceae	Queulefamilie
Hernandiaceae	Hernandiafamilie
Himantandraceae	Himantandrafamilie
Hydnoraceae	Hydnorafamilie
Lactoridaceae	Lactorisfamilie
Lauraceae	Laurierfamilie
Magnoliaceae	Magnoliafamilie
Monimiaceae	Monimiafamilie
Myristicaceae	Muskaatnootfamilie
Nymphaeaceae	Waterleliefamilie
Piperaceae	Peperfamilie
Saururaceae	Saururusfamilie
Schisandraceae	Schisandrafamilie
Siparunaceae	Siparunafamilie
Trimeniaceae	Trimeniafamilie
Winteraceae	Winterafamilie

Een systematisch overzicht van de Basale Bloemplanten, met aantallen genera en soorten.

**Basal Angiosperms** **g**    **sp**

1. Amborellales	Amborellaceae	1	1
-----------------	---------------	---	---

2. Nymphaeales	Nymphaeaceae	6	74
	Cabombaceae	2	6
	Hydatellaceae	1	10

3. Austrobaileyales	Austrobaileyaceae	1	1
	Schisandraceae (incl. Illiciaceae)	3	89
	Trimeniaceae	1	5

**Magnoliids**

2. Canellales	Canellaceae	5	14
	Winteraceae	5	90

3. Piperales	Saururaceae	4	6
	Piperaceae	9	2689
	Asaraceae	2	71
	Aristolochiaceae	10	405
	Lactoridaceae	1	1
	Hydnoraceae	2	18

4. Magnoliales	Myristicaceae	18	391
	Magnoliaceae	7	165
	Annonaceae	119	2134
	Eupomatiaceae	1	2
	Himantandraceae	1	2
	Degeneriaceae	1	2

5. Laurales	Calycanthaceae	4	10
	Siparunaceae	1	154
	Atherospermataceae	7	16
	Gomortegaceae	1	1
	Monimiaceae	25	269
	Lauraceae	53	2740
	Hernandiaceae (incl. Gyrocarpaceae)	5	57

**Positie onduidelijk**

1. Chloranthales	Chloranthaceae	4	77
------------------	----------------	---	----

## **Survey of Angiosperms, adapted from APG IV 2016 & APWeb 2015 (Goetghebeur 2015)**

<b>Basal Angiosperms</b>	1. Amborellales 2. Nymphaeales 3. Austrobaileyales
--------------------------	--

Magnoliids	1. Canellales 2. Piperales 3. Magnoliales 4. Laurales
------------	--

<b>position unclear</b>	<b>1. Chloranthales</b>
-------------------------	-------------------------

### **Monocots**

Basal Monocots	1. Acorales 2. Alismatales
----------------	-------------------------------

Liliids	1. Petrosaviales 2. Dioscoreales 3. Pandanales 4. Liliales 5. Asparagales
---------	---

Commelinids	1. Dasygogonales 2. Arecales 3. Poales 4. Commelinales 5. Zingiberales
-------------	--

### **Eudicots**

Basal Eudicots	1. Ceratophyllales 2. Ranunculales 3. Sabiales 4. Proteales 5. Trochodendrales 6. Buxales 7. Gunnerales
----------------	---

### **Rosids**

Basal Rosids	1. Saxifragales 2. Vitales
--------------	-------------------------------

Fabids	1. Zygophyllales 2. Celastrales 3. Malpighiales
--------	---

	4. Oxalidales 5. Fabales 6. Rosales 7. Cucurbitales 8. Fagales
--	--

Malvids	1. Geraniales 2. Myrtales
---------	------------------------------



3. Crossosomatales
4. Picramniales
5. Sapindales
6. Huerteales
7. Brassicales
8. Malvales

**"Caryophyllids"**

1. Dilleniales
2. Berberidopsidales
3. Santalales
4. Caryophyllales

**Asterids**

Basal Asterids

1. Cornales
2. Ericales

Lamiids

1. Icaciniales
2. Metteniusales
3. Garryales
4. Gentianales
5. Lamiales
6. Solanales
7. Vahliales
8. Boraginales

Campanulids

1. Aquifoliales
2. Escalloniales
3. Asterales
4. Bruniales
5. Apiales
6. Paracryphiales
7. Dipsacales

## E-AS 1. Stampers & bestuiving

### 1. Vrijgeprepareerde carpellen

A: uitgebloeide bloem, met één enkel carpel (waarvan het basisdeel, het vruchtbeginsel, zal uitgroeien tot een vrucht)

B: 3D beeld en dwarse doorsnede van deze uitgroeïende vrucht

C: dwarse doorsnede, met ligging van rugnerf, buiknerven, 2 placentae, en de ovula (zaadknoppen)

D: drie vrije carpellen in één bloem: apocarpie

E: vijf carpellen, met vergroeide basisdelen (tot vorming van één vruchtbeginsel), met vijf vrije stijlen

F: twee volledig vergroeide carpellen, met 1 vruchtbeginsel, 1 stijl, en 1 stempel

### 2. Bloemen en hun bestuivers

A-D: een bloem van een Salie-soort met dichogamie (in casu: proterandrie)

A: bloem in mannelijke fase: abdomen van insect wordt door de open anthere aangeraakt

B: bloem in vrouwelijke fase: de stijl is gestrekt en raakt het abdomen van de bezoeker

C: stand van hefboomsysteem aan de basis van een meeldraad bij binnendringen van een insect

D: id., vóór het binnendringen van het insect

E-F: een bloem van een tropische soort uit de familie Acanthaceae (gele bloemkleur)

G: bloemgestel van een Aronskelk, met vbno steriele bloemen, mannelijke bloemen, en vrouwelijke bloemen

H-K: bestuiving bij de Vijg

H: bloemgestel, overlangse doorsnede

I: mannelijke bloem

K: vrouwelijke bloem, langstijlig, functioneel inzake voortplanting

L: vrouwelijke bloem, kortstijlig, functioneel als galbloem

## E-AS 2. Geleidingsweefsels

1. Links. Dwarse doorsnede doorheen xyleem, met vaten (leeg: dode cellen) en parenchymcellen (met cytoplasma en kern: levende cellen)

1. Rechts. Overlangse doorsnede doorheen xyleem, met dode ring-, spiraal-, ladder- en stippelvaten, en levende parenchymcellen

2. Links. Dwarse doorsnede doorheen floëem, met zeefvaten (poriën), zustercellen (kleine cellen met dens cytoplasma), en parenchymcellen (grotere cellen met grote vacuole)

2. Rechts. Deling en groei van een zeefvatelement met haar zustercellen

3. Links. Asymmetrische deling van een floëemcel, met aanleg van een zeefvatelement en enkele zustercellen

3. Rechts. Vier houtvatelementen, met toenemende specialisatie (van lange smalle elementen met scalariforme perforatie tot korte brede elementen met enkelvoudige porie)

## E-AS 3. Modulaire bouw bij planten

1. Schematisch beeld van een bloemplant, met aanduiding van de modulaire bouw

2. Bericht over een grote clone

3. Fenotypische plasticiteit bij twee elementen van een clone van een Zonneroosje (*Helianthemum*) (L: Parijs, B: hooggebergte)

#### E-AS 4. De bloem als kortlot

Vergelijking van een bladrozet met een bloem.

I: bladrozet van een *Sempervivum*-soort

II: overlangse doorsnede van id.

III: schematische overlangse doorsnede doorheen een bloem, met vbunbi: kelk, kroon, meeldraden, en carpellen

IV: anthere (helmknop) met 2 thecae en 4 loculamenta

V: carpel, met ovula (zaadknoppen)

#### E-AS 5. Bestuiving en bevruchting

##### 1. Stamper

A: stamper net vóór de bevruchting

op de stempel liggen een aantal pollenkorrels, enkele daarvan zijn gaan kiemen, één pollenbuis is doorheen het stijlkanaal gegroeid, en heeft de micropyle bereikt

B: embryozak bij de bevruchting

de pollenbuis is doorheen een synergide gegroeid, barst daar open, de ene zaadcel migreert richting eicel, de tweede richting poolkernen, deze 2 x 2 kernen versmelten met elkaar: dubbele bevruchting

##### 2. Meeldraad

A: jonge pollenkorrel, met intrasporale ontwikkeling van de mannelijke gametofyt, in het tweecellig stadium: vegetatieve en generatieve kern zijn aangeduid

B: rijpe pollenkorrel, die zal worden verspreid

C: deze rijpe pollenkorrel is op een compatibele stempel terecht gekomen, en kiemt: de pollenbuis begint te groeien (celwand met enkel de intine!), de vegetatieve kern staat in voor de groei van de pollenbuis, de generatieve kern volgt

D: tijdens de groei van de pollenbuis doorheen het stijlkanaal zal de generatieve cel delen tot twee mannelijke gameten: de spermacellen

#### E-AS 6. Dwarse doorsnede van een eudicotyle en een monocotyle stengel

1. Stengel van een Lipbloemsoort (Lamiaceae), dwarse doorsnede, met (vbunbi):

- epidermis
- collenchym (in de 4 hoeken van de doorsnede)
- cortex
- open collaterale vaatbundels (met floëem, cambium, xyleem), extern voorzien van een sklerenchymkap
- primaire mergstralen
- mergparenchym
- mergholte

2. Stengel van Maïs (*Zea mays*), dwarse doorsnede (links) en overlangse doorsnede (rechts), met atactostele, waarvan de organisatie duidelijk blijkt op de overlangse doorsnede

#### E-AS 7. Embryo en kiemplant van Monocotylen en Eudicotylen

1. Vergelijking van een eudicotylen-embryo en een monocotylen-embryo, met cotyl(en) (Co), primaire stengeltop (S), hypocotyl (Hy) en kiemwortel (= radicula) (W)

2. Een eudicotylen-kiemplant, met sterk ontwikkelde hoofdwortel en zijwortels, twee cotylen, veernervige bladeren, een perifere krans van geleidingsweefsel (eustele)

3. Een monocotylen-kiemplant, met zwak ontwikkelde hoofdwortel die vervangen wordt door talrijke gelijkwaardige bijwortels, één cotyl, parallel- of kromnervige bladeren, talrijke verspreide vaatbundels in de stengel (atactostele)

## E-AS 8. Schematische vergelijking van dicotyle en monocotyle planten

In de tekst wordt deze vergelijking uitgebreid en genuanceerd.

## E-AS 9. Cladistics: polyfyletische, monofyletische en parafyletische groepen

Polyfyletisch: het taxon omvat meerdere deelgroepen, zonder een gemeenschappelijke voorouder van die verschillende deelgroepen

Monofyletisch: het taxon omvat een bepaalde voorouder, samen met alle recente (en ook de ev. verdwenen) afstammelingen van die ene voorouder, dergelijke groep wordt aangeduid als een cladon

Parafyletisch: het taxon omvat een aantal recente (en ook een aantal ev. verdwenen) afstammelingen van een bepaalde voorouder, maar niet alle; een deel van de recente (en een deel van de ev. verdwenen) afstammelingen van die voorouder worden tot een afzonderlijke groep gerekend

## E-AS 10-11-12. Een recente classificatie: APG III 2009

De **Monocotylen** blijven erkend als een monofyletische groep.

Het parafyletische karakter van de vroegere Dicotylen wordt bevestigd, nu uitgezuiverd tot de monofyletische groep **Eudicotylen**. De **Basale Bloemplanten** blijven achter als parafyletische restgroep.

## E-AS 13. *Magnolia* (Magnoliafamilie, Magnoliaceae)

Verklaring bij de figuren.

## E-AS 14. Waterlelie (*Nymphaea*) (Waterleliefamilie, Nymphaeaceae)

- A. Drijvende bladschijven, met enkele bloemen.
- B. Rizoom, met adventiefwortels en littekens van bladeren.
- D. Bloem.
- E. Bloem, bloemdekbladen verwijderd, meeldraden zichtbaar.
- F. Id., overlangse doorsnede, met de ingezonken carpellen en de talrijke zaadknoppen
- G. Een van de buitenste meeldraden.
- H. Een van de binnenste meeldraden.
- I. Bloem, zonder bloemdekbladen, zonder meeldraden: bekervormige boembodem, met aan de top de talrijke stempels.
- J. Bovenzicht op de talrijke stempels.

## E-AS 15. Pijpbloemsoorten (*Aristolochia*) (Aristolochiaceae)

Bloemen drietallig, met sterk uitgegroeide kelk (kroon volledig gereduceerd). Kelk zygomorf, met zoom, vernauwd kanaal en verbrede ketel.

## E-AS 16. *Peperomia polybotrya* (Piperaceae)

- A. Habitus, bladeren (sub)peltaat, bloemgestel opgebouwd uit meerdere bloeikolven.
- B. Bovenzicht op een bloem, met peltate bractee, twee antheren, vruchtbeginsel met borstelvormige stempel.
- C. Id., zijzicht.
- D. Bloem, met twee meeldraden en de stamper.
- E. Stamper, overlangse doorsnede: eenhokkig met één orthotrope zaadknop.



# HISTOLOGIE VAN LANDPLANTEN

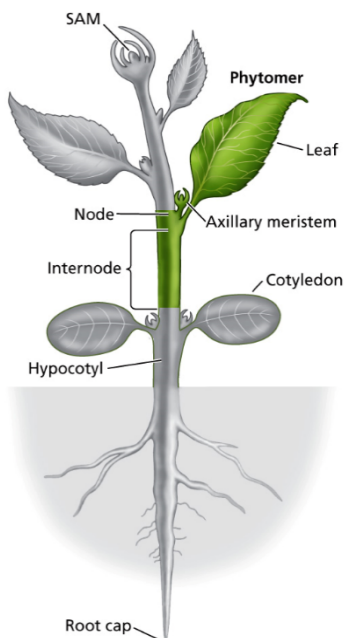
Cellen verenigen zich tot weefsels en de studie van de weefsels staat bekend als histologie.

Hierbij denken we aan een groep cellen met

- gelijkaardige bouw
- gelijkaardige (of synergetische) functie

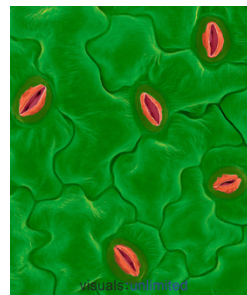
Naast deze gelijkende cellen kunnen binnen een weefsel ook **idioblasten** (afwijkende cellen) aanwezig zijn.

Meestal vormen verschillende weefsels samen een hogere functionele eenheden: organen: **[histologie slides deel1: 3 – 5]**



PLANT PHYSIOLOGY AND DEVELOPMENT 6e, Figure 19.26  
© 2015 Sinauer Associates, Inc.

Stomata zijn idioblasten in de epidermis



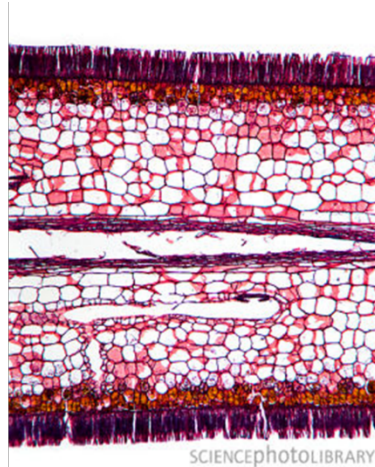
Fytomeren: de basismodules waarmee de stengel is opgebouwd

## Indeling

Wieren vertonen een meestal geringe weefseldifferentiatie: deze organismen zijn merendeels klein, en leven in een homogeen, stabiel, dragend, voedsel- en waterrijk milieu.



*Saccharina latissima*



SCIENCEPHOTOLIBRARY

Landplanten echter zijn sterk gedifferentieerd inzake weefselbouw, vanwege beperkende en sterk wisselende milieu-omstandigheden. Deze planten hebben nood aan afschermend weefsel, steunweefsel, geleidingsweefsel voor water en voedsel, enz.

Weefsels kunnen op diverse wijzen worden ingedeeld [**histologie slides deel1: 7 – 9**], zoals:

1) naar hun algemene vorm:

- (min of meer) isodiametrisch: parenchymweefsel
- langgestrekt: prosenchymweefsel
- afgeplat: afsluitweefsel

2) naar hun groeiwijze:

- cytoplasma-aangroei: geeft celgroei en -deling, bij **meristemen** (embryonale weefsels);  
celkenmerken: klein,  $\pm$  isodiametrisch, wand dun en met weinig cellulose, geen intercellulaire ruimtes, celkern centraal, meestal zonder centrale vacuole, geen reservestoffen, proplastiden, ...
- vacuole-aangroei: geeft celstrekking, bij **post-embryonale weefsels** (veel  $\neq$  types)  
celkenmerken: vrij groot tot zeer groot, meestal gestrekt in de richting van de lengte-as van het plantenorgaan, wand verdikt, kern excentrisch en vaak wandstandig, grote centrale vacuole; de cel heeft zich tijdens de strekking afgerond, en door plaatselijk oplossen van de middenlamella ontstaan intercellularen: met gas gevulde ruimten die via de stomata met de atmosfeer in verbinding staan.  
Enkele volgroeide weefsels vertonen geen intercellularen, het gaat daarbij om afsluitende weefsels, uitwendige zoals de epidermis, en inwendige zoals de endodermis en diverse types vaatbundelscheden.

## **MERISTEEMWEEFSELS**

### **Ontstaan [histologie slides deel1: 11 – 21]**

Na bevruchting groeit de zygote uit tot een embryo, door celdelingen, plasmagroei, en beginnende differentiatie.

*Ontwikkelingsbiologie* is de onderzoeksdiscipline die groei en differentiatie van een organisme bestudeert vanaf de bevruchte eicel tot de volwassen plant. Hierbij wordt voornamelijk gewerkt met modelplanten waarvan **Arabidopsis thaliana** of zandraket (Brassicaceae) het meest gebruikt wordt [histologie slides deel1: 12].

De eerste deling van de zygote is een asymmetrische deling en legt reeds de polariteitsas vast:

- apicale cel (gericht naar chalaza (=vaatmerk)): geeft ontstaan aan pro-embryo, met vorming van cotylen, stengel (en bladeren).
- basale cel (gericht naar micropyle (poortje)): geeft meestal ontstaan aan de radicula (= de kiemwortel die zal uitgroeien tot de primaire wortel), en de suspensor (= het steeltje waarmee het embryo vastzit aan de moederplant en dat later verdwijnt), soms echter vormt de basale cel enkel de suspensor.

Bij de verdere delingen (dwars, longitudinaal, anticlien, periclien) kunnen de cellen worden gevolgd naar hun latere positie en functie: cellijnen ("cell lineages"). Microscopische studie van de verschillende embryonale stadia laat toe deze cellijnen ("cell lineages") in kaart te brengen en groepen van cellen af te bakenen op basis van hun gemeenschappelijke afstamming of clonale verwantschap, hetgeen bekend staat onder "fate mapping" [histologie slides deel1: 21].

Bij wat grotere embryo's beperken de delingen zich grotendeels tot de toppen van stengels en wortels: de apicale meristemen.

Bij kiemplanten groeien deze meristemen verder uit, ook zijtakken en zijwortels ontstaan, en op hun beurt groeien deze verder uit hun eigen apicaal meristeem. Dit alles is wat men kent als de primaire groei.

Bij veel planten treedt later ook secundaire diktegroei op, door vorming en groei van een secundair meristeem (cambium).

### **Indeling**

Meristemen kunnen worden ingedeeld in:

- apicale meristemen: blijvend embryonaal weefsel aan de top van stengel en wortel [histologie slides deel1: 23].
- restmeristemen: bij differentiatie van weefsels blijven soms groepjes van cellen in de embryonale fase, met blijvende delingspotentie aanwezig (bv. intercalaire meristemen bij Monocotylen aan de bladbasis en de basis van stengelinternodia, pericyclus van wortels, fasciculair cambium in de open collaterale vaatbundel van Eudicotylen, okselknoppen, ...) [histologie slides deel1: 24]



- secundaire meristemen: ontstaan door re-embryonaliseren van reeds gedifferentieerde cellen (bv. wondweefsel, het interfasciculair cambium bij houtige Eudicotylen, fellogeen, bladgallen, ...) [**histologie slides deel1: 25**].

### **Apicaal meristeem van de stengel [histologie slides deel1: 26 - 35].**

De jonge stengeltop is gewoonlijk kegelvormig (cf. Anatomie - Stengel)

Het apicaal meristeem bestaat uit 2 zones [**histologie slides deel1: 28-30**]:

- 1) Een **centrale zone** met een beperkt aantal **stamcellen** die zich ongelijk/asymmetrisch delen:
  - de ene dochtercel van deze asymmetrische deling wordt initiaalcel, groeit verder uit, en zal zich snel opnieuw delen, en verder haar deel van de weefsels van de primaire stengel vormen,
  - de andere dochtercel groeit wat aan, maar deelt zich niet of zeer zelden, waarbij dan weer een nieuwe initiaalcel wordt afgesplitst; op die manier worden een groep van traag delende stamcellen in centrum van het meristeem behouden. Dit behoud van stamcellen ligt aan de basis voor de hoge leeftijden die sommige planten kunnen bereiken (bijv. Methuselah tree, Pinus longaeva, 4845 jaar).
- 2) Een **perifere zone**: de centrale groep van stamcellen wordt dus omgeven door de zich snel delende dochtercellen, waaruit de jonge epidermis, het grondweefsel, en de procambiumstrengen ontstaan.

Bladprimordia worden snel aangelegd, en ontstaan uit de epidermale en subepidermale lagen. Een okselknop "blijft achter" in de embryonale vorm, als restmeristeem.

Rond het ontstaan van weefsels uit apices worden een aantal hypothesen/theorieën geformuleerd waarbij de stamcellen in diverse functionele eenheden binnen het meristeem gegroepeerd zijn en waarbij iedere stamcel unit geacht wordt het ontstaan te geven aan een welbepaald type weefsel van de volgroeide stengel.

Bijvoorbeeld de **tunica-corporis theorie** gaat ervan uit dat er 2 stamcelgroepen voorkomen. Aan de oppervlakte zijn er 1 of 2 afgebakende cellagen (**L1, L2**) die samen de **tunica** wordt genoemd. De tunica staat in voor de vorming van de epidermis en subepidermale weefsels. De meer naar binnen gelegen cellen zijn eerder willekeurig gerangschikt en vormen het **corpus of L3** die voornamelijk instaan voor de vorming van het centraal gelegen geleidingsweefsel.

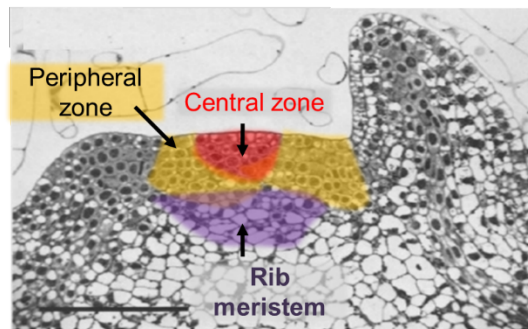
Onder de centrale zone in het corpusweefsel komt bij dicotylen nog een zone met snel-delende cellen voor: het **ribmeristeem** of **mergmeristeem**.

In de dermatogeen-peribleem-plerom onderscheidt men dan weer 3 verschillende groepen van stamcellen.

Cellen in de centrale zone zijn ongedifferentieerde stamcellen

Cellen in de perifere zone delen verder en differentiëren in laterale organen

Cellen in het ribmeristem delen en differentiëren in stengelweefsel



#### Andere structuren

1. Soms is de stengeltop verbreed en afgeplat, en dit is een opmerkelijk fenomeen bij veel houtige Monocotylen met primaire diktegroei, zoals de meeste Palmen. Deze brede stengeltop kan worden verklaard door het ontstaan van een breed uitgroeiende mantel van meristeenweefsel in de jeugdfase van deze planten **[histologie slides deel1: 31]** .
2. Bij Varens en Mossen is de stengeltop vaak anders georganiseerd, met één enkele tetraëdrische initiaalcel, die naar drie zijden dochtercellen afsplitst en in geval van vertakking zich opsplitst in 2 nieuwe stamcellen die elk zorgen voor de groei van een nieuwe stengel (dichotome vertakking) **[histologie slides deel1: 32-34]**.

## **GRONDWEEFSELS** [histologie slides deel1: 35-40]

Grondweefsel of "vul"weefsel is vaak weinig gedifferentieerd.

In zijn meest eenvoudige en meest voorkomende vorm is het **parenchymweefsel**. De cellen zijn meestal groot, ± isodiametrisch (breed te interpreteren !), dunwandig, levend, en ze vertonen grote intercellulairen.

Naar functie en vorm zijn ze veelzijdig, enkele van de diverse types worden hier kort beschreven of geïllustreerd:

- **hydrenchym**: waterhoudend parenchym bestaande uit grote cellen met grote vacuoles voor wateropslag bij bijv. vetplanten. [histologie slides deel1: 36].

- **aërenchym**: vaak goed ontwikkeld bij water- en oeverplanten

De zuurstofproductie bij waterplanten ligt overdag zeer hoog, en deze zuurstof kan niet snel genoeg diffunderen, dit probleem wordt omzeild door de aanleg van brede luchtkanalen.

Bij oeverplanten hebben deze luchtkanalen een transportfunctie: langs deze route wordt lucht en dus zuurstof naar de ondergrondse delen gebracht, die vaak in een zuurstofarm milieu moeten groeien.

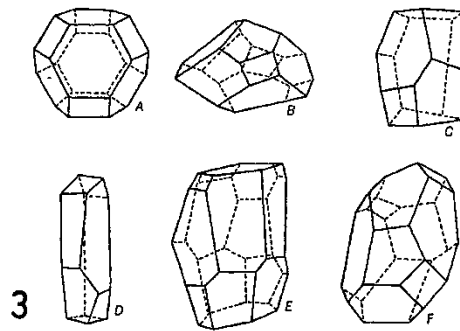
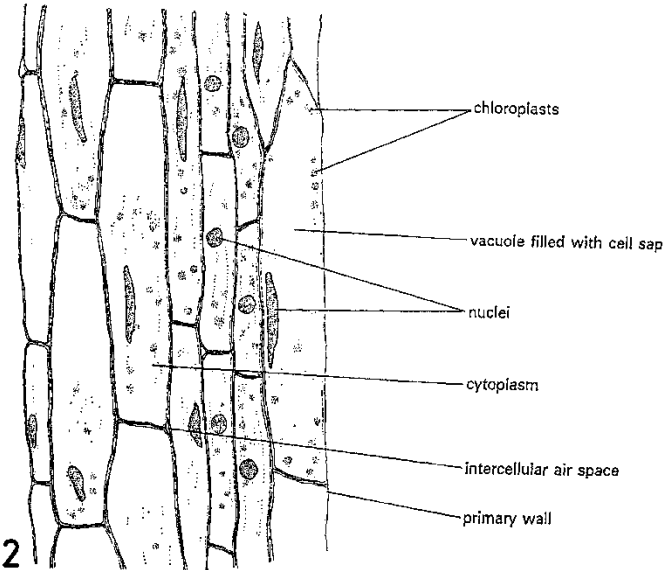
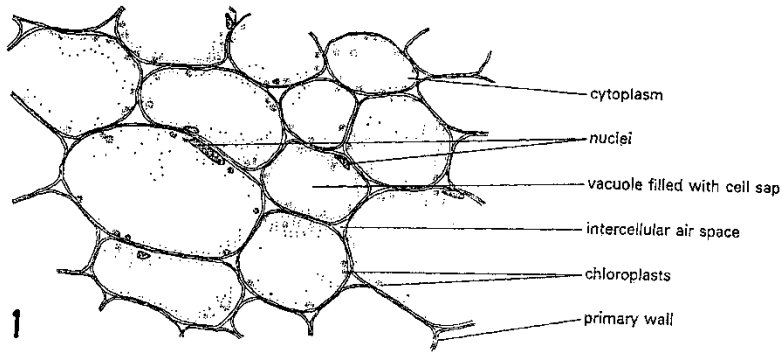
- \* **sterparenchym**: is een vorm van aërenchym waarbij de intercellulaire ruimtes zeer breed zijn en de parenchymcellen een stervorm aannemen [histologie slides deel1: 38].

- **chlrenchym**: Chlorofylhoudend parenchym, kenmerkend voor de groene delen van de plant, en best ontwikkeld in de bladeren [histologie slides deel1: 39]. In bladeren maakt men nog onderscheid tussen de volgende types van chlrenchym:

- **palissadeparenchym** [histologie slides deel1: 39]

- **sponsparenchym** [histologie slides deel1: 39]

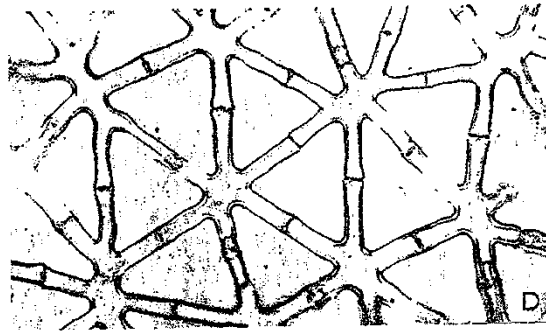
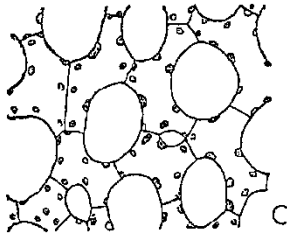
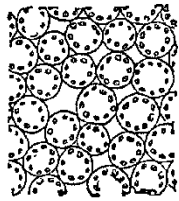
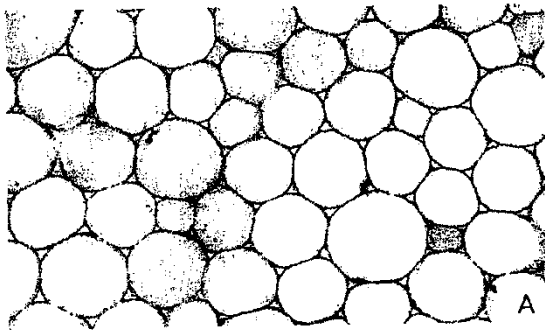
- **armpalissadeparenchym** [histologie slides deel1: 40]



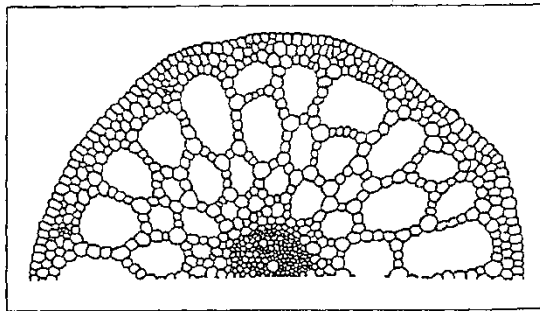
### **Parenchymweefsel**

1-2: Zonnebloem (*Helianthus annuus*) 1. Dwarse doorsnede, 2. Overlangse doorsnede

3. Voorbeelden van (sub)isodiametrische parenchymcellen uit het mergweefsel van Hemelboom (*Ailanthus altissimus*) en Leverkruid (*Eupatorium cannabinum*).



1



2

### Parenchymweefsel, diverse types

1. Parenchymtypes
  - A. Hydrenchym in de luchtwortel van een epifytische orchidee, dwarse doorsnede
  - B. Palissadeparenchym van Stinkend nieskruid (*Helleborus foetidus*), doorsnede parallel aan bladoppervlak
  - C. Sponsparenchym bij dezelfde soort, doorsnede idem
  - D. Sterparenchym central in de Stengel van Pitrus (*Juncus effusus*), dwarse doorsnede
  
2. Aerenchym in de stengel van Waterpest (*Elodea*), dwarse doorsnede