

Het systeem van de bloemplanten (Angiospermen)

door prof. dr. A. L. Stoffers

Door de overweldigende verscheidenheid in de natuur zal iedereen die er bewust mee in aanraking komt onbewust gaan classificeren. Hij zal proberen deze veelvormigheid in te delen in kleinere, meer overzichtelijke eenheden. Dit kan op praktische gronden gebeuren, zoals de mens vanaf het begin van het civilisatie proces gedaan zal hebben, waarbij 'eetbare', 'giftige' of anderszins 'bruikbare' planten werden onderscheiden. Deze classificatie kan ook op basis van andere criteria tot stand komen.

Wij moeten hierbij steeds van individuen uitgaan. Door onderlinge vergelijking zien we al spoedig dat het mogelijk is groepen van sterk op elkaar lijkende planten te onderscheiden die in meer of mindere mate verschillen van andere groepen waarvan de individuen ook zeer grote onderlinge overeenkomsten vertonen. We duiden deze groepen aan als 'soorten'. Dit is dus mogelijk omdat in de bijna eindeloze variatie in het plantenrijk de organismen niet steeds door tussenvormen onderling verbonden zijn en er geen sprake is van geleidelijke overgangen maar van een duidelijke discontinuë variabiliteit. Daarom kunnen de groepen door bepaalde kenmerken onderling onderscheiden worden.

De groep waarin individuen (en hun nakomelingen) op basis van gemeenschappelijke kenmerken worden samengevoegd noemen we een systematische soort of *species* (meervoud eveneens *species*). Voor deze soorten geldt nu ook weer dat twee of meer soorten een zo sterke onderlinge overeenkomst vertonen dat zij kunnen worden samengevoegd tot een eenheid van hogere rangorde: het geslacht of *genus* (meervoud *genera*). De soorten van verschillende genera verschillen dus meer dan soorten binnen één genus.

Op een zelfde wijze worden genera samengevoegd tot families, families tot orden, orden tot klassen en klassen tot afdelingen.

Elke eenheid van een bepaalde rangorde, zoals soort, genus, familie, orde, wordt een *taxon* genoemd (meervoud *taxa*). De afdelingen zijn dan de taxa van hoogste rangorde waarin het plantenrijk wordt onderverdeeld zoals: bacteriën, groenwieren, korstmossen, mossen, varens, zaadplanten, enz.

Voor de namen van de verschillende taxa zijn vaste uitgangen afgesproken:

families: *-aceae*; orden: *-ales*.

Voorbeeld: orde *Ranales*, waarin de familie *Ranunculaceae*, genoemd naar het geslacht *Ranunculus*, waarbinnen de soorten *Ranunculus acer*, *R. bulbosus*, *R. repens* enz.

Voor sommige families blijft de oude naam, die niet aan deze afspraak beantwoordt, nog in gebruik: *Cruciferae* (kruisbloemigen); *Compositae* (samengesteldbloemigen).

De wetenschap die zich bezig houdt met de diversiteit in het plantenrijk is de plantensystematiek. Deze heeft tot doel:

- a. een overzicht te geven van de soorten die onderscheiden kunnen worden;
- b. de onderlinge samenhang van deze soorten en hogere taxa te onderzoeken;
- c. de processen te bestuderen die tot soortvorming ('speciatie') leiden.

Het spreekt welhaast vanzelf dat - als gevolg van een toenemende kennis van de bouw van de planten en haar onderdelen - de indeling regelmatig gewijzigd en verfijnd werd en wordt, zodat achtereenvolgens verschillende 'systemen' (indelingen van het plantenrijk) ontwikkeld zijn.

Ook wanneer we ons beperken tot de bloemplanten (Angiospermen) kunnen we een viertal grote perioden in de geschiedenis van de systematiek onderscheiden.

De eerste periode begint bij de oudste schriftelijke nalatenschap van Theophrastus (370-285 v.Chr.), een leerling van Aristoteles. Zijn systeem was gebaseerd op de habitus (het uiterlijk voorkomen, de 'gestalte') van de plant: bomen, heesters, half-heesters en kruiden. Deze laatste groep wordt onderverdeeld in één-, twee-

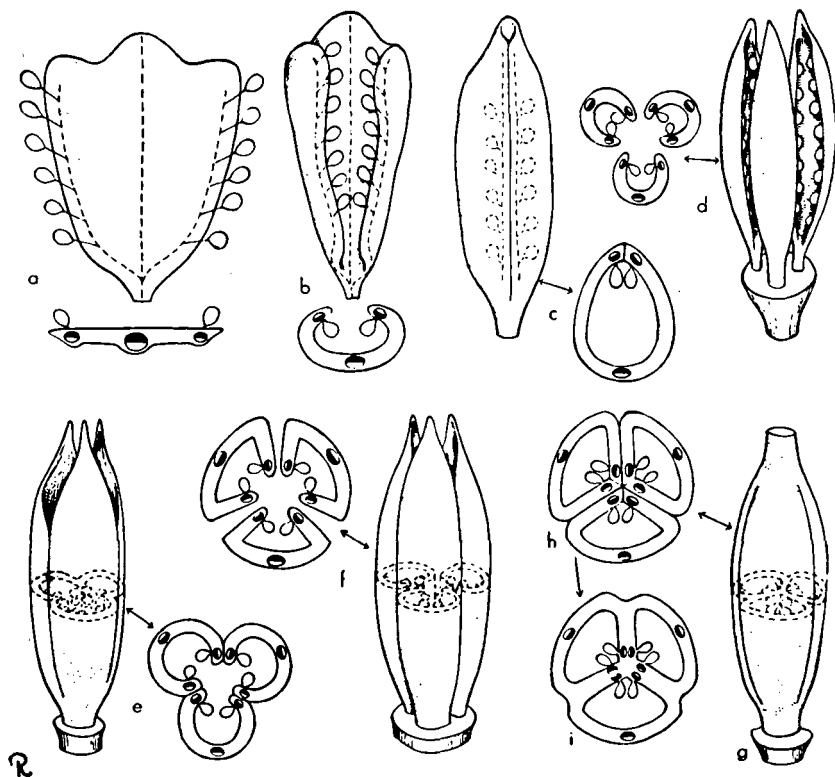


Fig. 1. Ontwikkeling van het vruchtbeginsel uit één vruchtblad. a: vruchtblad met zaadknoppen; b-c: vergroeiing van de randen; d: apocarp gynoeceum met drie vruchtbeginsels.

en overjarige kruiden. De bouw van de bloeiwijze, de stand van het vruchtbeginsel en het al of niet vergroeid zijn van de bloemkroonbladen werden als verdere kenmerken gehanteerd voor de indeling van ca. 480 in Griekenland inheemse planten. Verwantschap tussen de groepen heeft Theophrastus niet gezien.

Systemen van dit type, in meer of mindere mate uitgewerkt, hebben zich tot de tweede helft van de 18e eeuw gehandhaafd. Het was de tijd van de 'Herbalisten', auteurs van de 'kruidenboeken', waarin naast uitvoerige beschrijvingen en fraaie afbeeldingen ook de medicinale toepassingen van planten werden gegeven. Namen van veel herbalisten leven nog voort in de namen van plantengenera, zoals *Fuchsia* (naar de Duitser Leonard Fuchs, 1501-1566), *Lobelia* (naar de Nederlander Mathias de L'Obel, 1538-1616) en *Caesalpinia* (naar de Italiaan Cesalpino, 1519-1603).

De tweede periode wordt gekenmerkt door de 'kunstmatige systemen', die in feite uitsluitend dienden om tot identificatie van een plant te kunnen komen: om de plant te kunnen determineren. De belangrijkste exponent uit deze periode is Carolus Linnaeus, waarover eerder in *Natura* werd geschreven (zie o.a. Sterk 1978).

In de tweede helft van de 18e eeuw komt er een belangrijke ommekeer. Vanuit alle delen van de wereld brachten verzamelaars nieuwe plantesoorten mee, waardoor een sterke toename van de vormenrijkdom bij de bloemplanten bekend werd. Met de vergroting van de kennis van de flora van verschillende gebieden op aarde werd het duidelijker dat er meer en grotere natuurlijke overeenkomsten tussen de planten bestaan dan het Linneaanse systeem deed verwachten. Bovendien was de kennis van de structuren van de organen en van het functioneren van de plant toegenomen.

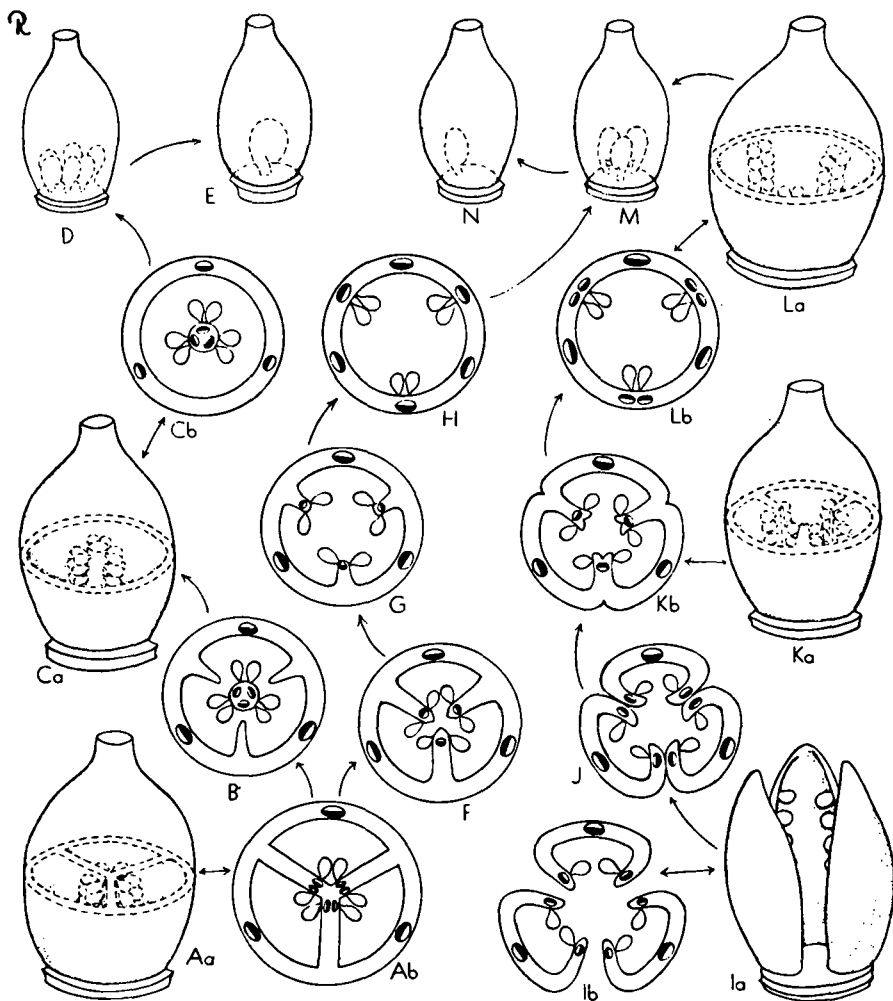


Fig. 2. Afleiding van 1-hokkige vruchtbeginsels met één bodemstandige zaadknop uit een drie- en een éénhokkig vruchtbeginsel die elk uit drie vruchtbladen zijn opgebouwd.

De nu ontwikkelde systemen werden 'natuurlijke systemen' genoemd omdat de samenhang tussen de taxa gebaseerd werd op 'belangrijke' en 'minder belangrijke' kenmerken. Het waren de systemen waarin de groepen van hoge rangorde werden onderscheiden op basis van één- of tweezaadlobbigheid (Mono- en Dicotyledoneae), het afwezig zijn van kroonbladen (Apetalae) of de aanwezigheid hiervan en dan vergroeid (Monopetalae, later Sympetalae genoemd) of vrij (Polypetalae, later Choripetalae genoemd). Ook de soorten met éénslachtige planten werden als aparte groep (Diclinae) binnen de boven aangegeven taxa onderscheiden. Bekend zijn o.a. de systemen van Jean B. A. P. M. de Lamarck (1844-1829) en G. Bentham (1800-1884) & Sir J. D. Hooker (1817-1911).

Deze periode werd in feite afgesloten met de publicatie van Charles Darwin's theorie over afstamming en evolutie. In de nu volgende systemen werd niet alleen geprobeerd tot een ordening in het plantenrijk te komen, maar daarin tegelijkertijd de verwantschap tussen de onderscheiden vormen te geven.

Er werd getracht een 'stamboom' van het plantenrijk op te stellen, op basis van het meer of minder hoog ontwikkeld zijn van de organen van de plant. Dit wordt echter bemoeilijkt doordat we, naast vormen die duidelijk 'primitieve' kenmerken vertonen, planten aantreffen met 'afgeleide' kenmerken.

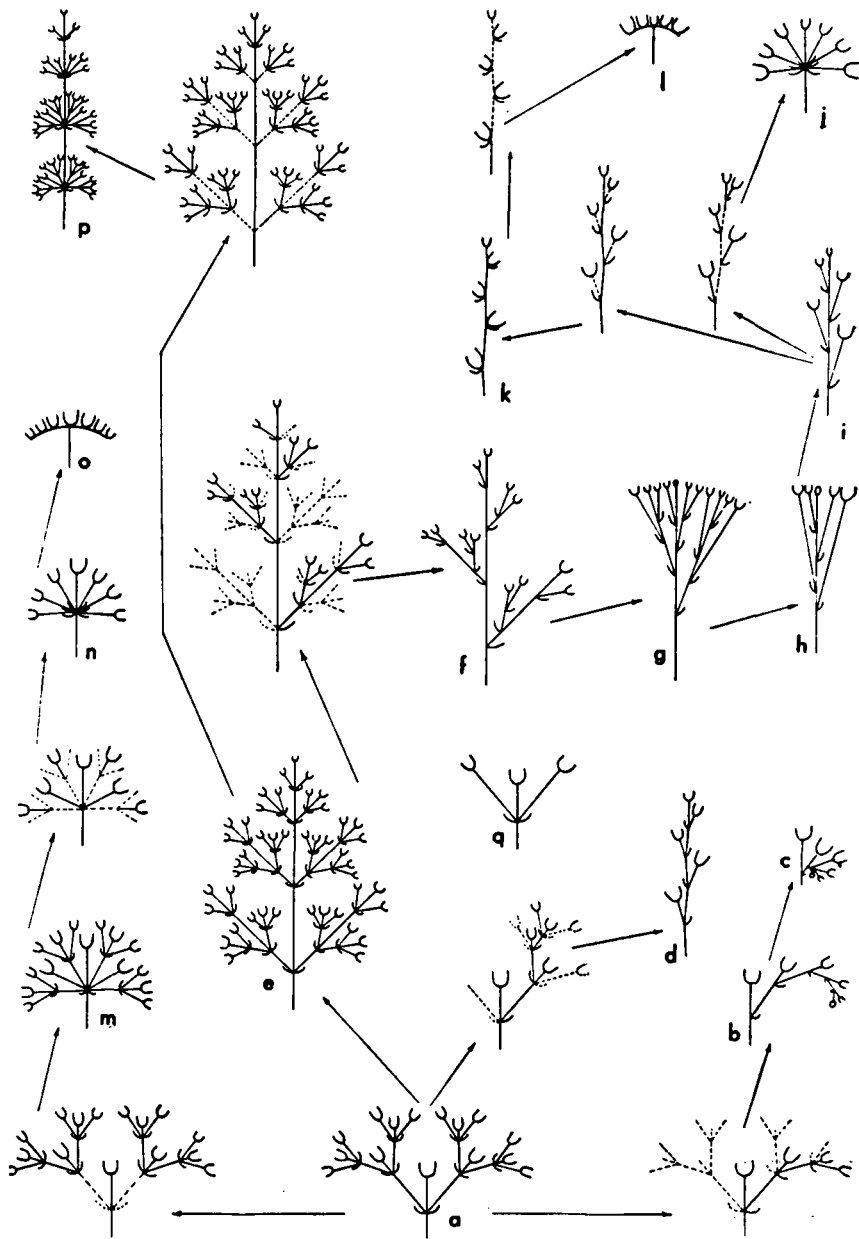


Fig. 3. Diverse typen bloeiwijzen kunnen door reductie uit meer complexe vormen worden afgeleid.

We kunnen bovendien vaststellen dat afgeleide kenmerken samen met primitieve kenmerken aan een en dezelfde plant of plantengroep kunnen optreden. Wat betekent dit nu voor de systematiek? We dienen te bedenken dat een bloem als een gemetamorfoseerde spruit beschouwd moet worden, waarin stengeldelen en bladvormige structuren voorkomen. Deze staan in dienst

van de voortplanting. Het stengelachtige deel, de bloembodem, kan nog sterk verlengd zijn, zoals bijv. bij *Magnolia*, bij andere bloemen daarentegen sterk verkort, vaak afgeplat en soms zelfs bekervormig ingezonken zijn. Deze laatste bloemtypen worden nu als 'afgeleid' beschouwd t.o.v. het eerste type, voorzover dit de structuur van de bloembodem betreft.

Op eenzelfde manier wordt een spiraalvormige inplanting van de bloemdelen op de bloembodem als primitief, een kransstandige inplanting als afgeleid beschouwd. Ook het voorkomen van meerdere vrije vruchtbeginsels in een bloem wordt als primitief en één vruchtbeginsel, opgebouwd uit meerdere vruchtbladen, als afgeleid gezien. Evenzo een veelzijdig (radiair-) symmetrische bloem tegenover een tweezijdig-symmetrische of een asymmetrische bloem, het bovenstandig tegenover het onderstandig vruchtbeginsel, hout met uitsluitend tracheïden tegenover hout waarin tracheïden en vaten¹⁾ voorkomen, enz. Op deze wijze kunnen we voor bepaalde organen 'ontwikkelingsreeksen' opstellen zoals er in fig. 1-3 enige zijn weergegeven.

Het zal begrijpelijk zijn dat deze nieuwe inzichten niet ineens in volle omvang in het systeem konden worden ingevoerd, vooral ook omdat veel anatomisch en morfologisch onderzoek noodzakelijk was om de relatie tussen structuren van homologe²⁾ organen vast te stellen. Daarenboven werd door de verschillende systematici lang niet altijd een zelfde waarde aan een bepaald kenmerk toegekend. Dit had tot gevolg dat een groot aantal systemen het licht zag waarvan de auteurs vaak pretendeerden de juiste fylogenetische (of stam-)verwantschap³⁾ te hebben weergegeven. Dit alles is er een bewijs van dat de fylogenetische systematiek nog steeds in ontwikkeling is. Pulle (1952) geeft dit zeer kernachtig weer in zijn 'Compendium': 'Om stabiliteit te krijgen moet eerst de wetenschappelijke plantensystematiek vermoord en begraven zijn'. Belangrijke meer of minder duidelijke fylogenetische systemen werden o.a. opgesteld door A. W. Eichler (1875), A.



Fig. 4. Bloemen van *Magnolia* (links) en in lengte doorsnede (rechts). Spiraalvormige inplanting van meeldraden en vrije vruchtbeginsels.

Engler (1892), R. von Wettstein (1901), J. Hutchinson (1926, 1948), A. Cronquist (1968), A. Takhtajan (1959) en R. Dahlgren (1975).

Zoals reeds gezegd werd kennen we geen recente planten die alleen primitieve kenmerken bezitten. Er zijn wel families die een meer of minder groot aantal primitieve kenmerken bezitten. Daarom nemen zij in het systeem een basale plaats in, van waaruit 'ontwikkelingsreeksen' kunnen worden opgesteld. Hierbij is algemeen geaccepteerd dat de '*Polycarpicae*' deze basale plaats innemen van waaruit de reeks *Ranales* - *Rosales* - *Myrtales*, met enige zijtakken, als een dergelijke ontwikkelingsreeks kan worden bestempeld.

De *Polycarpicae* omvatten een tweetal orden: de *Magnoliales*, met alleen houtige planten, en de *Ranunculales* met overwegend kruidachtige planten. De *Magnoliales* omvatten ca. 25 families, met een verspreiding vooral in de tropen, maar ook in de gematigde gebieden van zowel het noordelijk als zuidelijk halfrond.

- 1) *Tracheïden*: langgerekte cellen met gesloten, puntvormige uiteinden, welke dienen als steun en voor het transport van water in het weefsel van de plant. *Vaten* hebben dezelfde functie, doch hebben de vorm van lange buizen.
- 2) *Homologe organen*: organen die fylogenetisch dezelfde afkomst hebben, doch in uiterlijk en functie verschillen; bijv. de voorpoot van een zoogdier en de vleugel van een vogel of (bij planten) de ranken die in plaats van bladeren komen.
- 3) *Fylogenese*: het ontstaan van verschillende groepen van organismen uit lagere vormen in de loop van de evolutie.

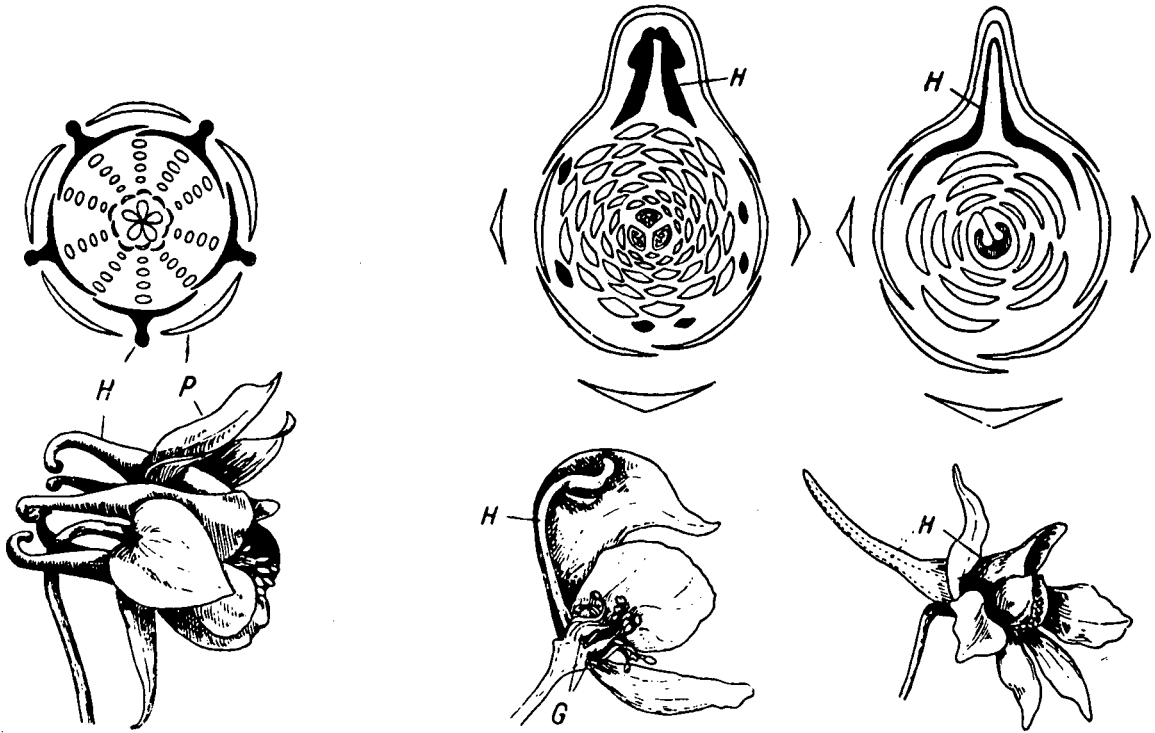


Fig. 5. Bloem en bloemdiagram van akelei (links), monnikskap (midden) en ridderspoor rechts. H = honingbuis; P = bloemdek; G = gynoecium.

In ons land worden o.a. soorten van het genus *Magnolia* als sierplant gekweekt. Aan deze soorten kunnen we een aantal primitieve kenmerken onderscheiden: de bloemen staan alleen aan de top van de twijgen, de bloemas is duidelijk verlengd (fig. 4), de bloembladen staan weliswaar in drie kransen maar er is geen differentiatie in kelk en kroon en de vele meeldraden en stampers staan in een spiraal op de verlengde bloemas ingeplant. Het grote, vaak wisselend aantal meeldraden en stampers en hun spiraalvormige inplanting is een duidelijk primitief kenmerk, evenals het 'apocarp gynoecium'⁴⁾, waarmee het niet-vergroeid zijn van de vruchtbeginsels wordt aangeduid. Bovendien heeft het hout geen houtvaten maar alleen tracheïden voor het watertransport, een kenmerk dat reeds als primitief vermeld werd.

Families binnen deze orde hebben soms één of meer afgeleide kenmerken zoals o.a. de

Calycanthaceae. De Aardbeiboom (*Calycanthus floridus*), een sierheester uit N. Amerika, heeft een ingezonken, uitgeholde bloembodem waarin de vrije vruchtbeginsels zijn geplaatst, een duidelijk afgeleid kenmerk tussen de overige, primitieve kenmerken. Binnen deze orde vinden we andere families waarbij het aantal vruchtbeginsels afneemt of onderlinge vergroeiing optreedt, het aantal meeldraden en bloembladen afneemt en/of de spiraalvormige inplanting naar een kransstandige overgaat. Tot de families die in toenemende mate afgeleide kenmerken hebben behoren o.a. de *Lauraceae* (met de Kaneel-, Kamfer en Laurierboom), de *Myristicaceae* (met de Nootmuskaat) en de *Annonaceae* (met de nu ook in ons land te krijgen tropische Zuurzak en Kaneelappel van het genus *Annona*).

Tot de orde *Ranunculales* behoort een aantal families waarvan de *Ranunculaceae* (met

4) *Gynoecium*: vruchtbeginsel (Gr.: gyne = vrouw, oikos (oecus) = huis).

onze boterbloemen) en de *Nymphaeaceae* (met de Waterlelies en Gele plomp) waarschijnlijk het meest bekend zijn. Ook hier vinden we naast apocarpie vaak een groot aantal spiraalvormig ingeplante bloemdelen. Bij *Paeonia*, de Kerstroos, is de bloemas sterk verbreed en vormt een ringvormige klierschijf om de vruchtbeginsels, een zgn. diskus, terwijl we alle mogelijke overgangen vinden van loof- naar bloembladen en van deze naar meeldraden. Deze laatstgenoemde overgangen kunnen we ook duidelijk zien bij de waterlelies die tot de nauwverwante familie *Nymphaeaceae* behoren.

Een groot aantal afgeleide kenmerken is bij de *Ranunculaceae* vast te stellen. Zo treedt vergroeiing van de vruchtbeginsels op bij *Nigella*, het Juffertje-in-het-groen. Een kransstandige inplanting van de bloembladen zien we bij de Akelei, waar bovendien een differentiatie in een gekleurde kelk wordt aangetroffen, waarmee grote, gekleurde, tot honingbuizen omgevormde kroonbladen afwisselen (fig. 5). Bij de Monnikskap en de Ridderspoor vinden we ook honingbuizen, terwijl de bloem sterk tweezijdig symmetrisch is, een aanpassing aan de bestuiving door bijen (fig. 6).

Een andere aanpassing aan bestuiving door insecten - en dus een afgeleid kenmerk - is bij veel soorten de ontwikkeling van honingbladen of honingschubben, nectar afscheidende delen waarvan in fig. 7 enige vormen zijn afgebeeld. Binnen de familie zien we naast een bloemdek ook differentiatie in groene kelk en anders gekleurde bloemkroon optreden, o.a. bij de boterbloemen.

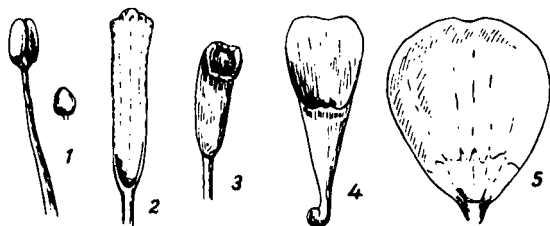


Fig. 7. Honingbuizen bij *Ranunculaceae*: 1 *Anemoon* (links gewone meeldraad, rechts honingbuis); 2 *Trollius*; 3 *Nieskruid*; 4 *Akelei*; 5 *Boterbloem* (kroonblad met honingschub).

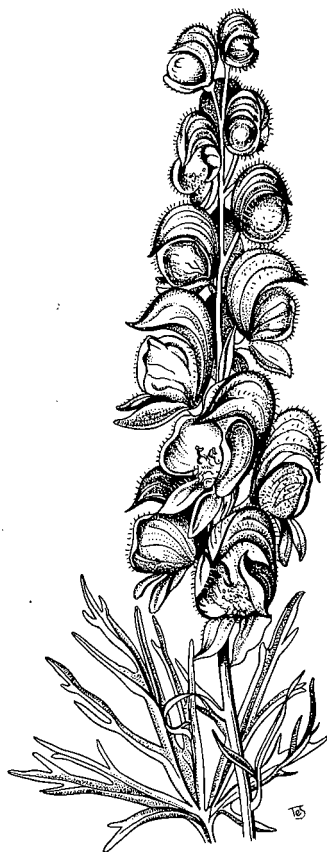


Fig. 6. *Monnikskap* (*Aconitum napellus*) met duidelijk zygomorphe (tweezijdig symmetrische) bloemen.

We zijn bij deze twee orden lang blijven stilstaan om een summier beeld te kunnen geven van het voorkomen van afgeleide kenmerken binnen een groep die vooral gekenmerkt wordt door een groot aantal primitieve kenmerken. Hier zien we dat vergelijkend morfologisch onderzoek van de bloem er toe heeft kunnen leiden dat b.v. honingbuizen en -bladen, hoe zeer ook uiteenlopend in vorm, afgeleid kunnen worden uit normaal voorkomende bloemdelen. Juist de reeksen die op deze manier opgesteld konden worden dragen er toe bij, een indeling van de bloemplanten te kunnen geven op fylogenetische basis, op stamverwantschap, gebaseerd.

Vanuit de *Polycarpicae* kan nu de reeks *Rosales* - *Myrtales* met aftakkingen worden afgeleid.

(wordt vervolgd)

adres van de schrijver:
 Instituut voor systematische plantkunde,
 Heidelberglaan 2, 3584 CS Utrecht.