

Samenvatting Diversiteit van Wieren, Schimmels en Planten

1. Fylogenetische analyse

Examenvragen: levenscyclus van bepaalde groep, kenmerken van bepaalde groep, structuren op foto's/figuren herkennen en bij juiste groep plaatsen

Fylogenetische bomen

- Bomen kunnen rooted (zegt iets over relaties en evolutie in de tijd) of unrooted (zegt enkel iets over relaties tussen taxa) zijn
- Takken stellen populaties voor die soortvorming kunnen ondergaan → bij een cladogram geeft de lengte van de taken niets weer, bij een phylogram geven de taklengtes ook evolutie weer

Begrippen: monofyletische (a), polyfyletische (b) of parafyletische (c) groepen van taxa; (syn)apomorphy; knoop (node); evolutionaire lijn (lineage); voorouderlijk (ancestral); afgeleid (derived); basaal (basal); grade; clade; topologie; taklengte

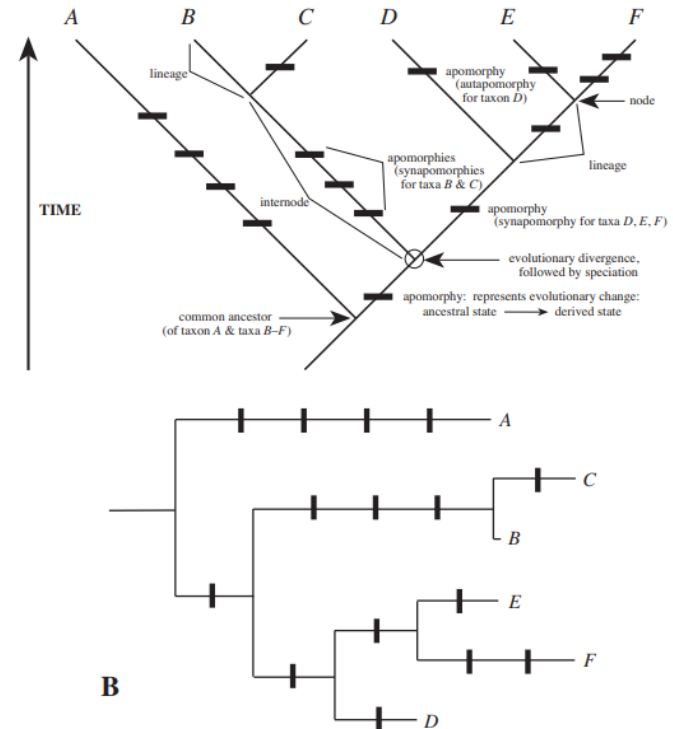
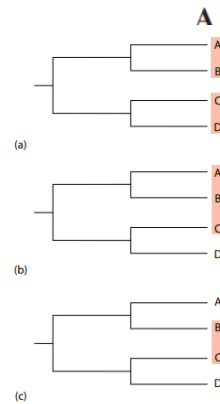


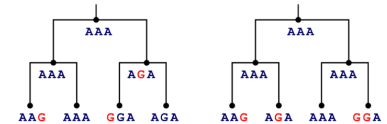
FIGURE 2.1 A. Example of a cladogram or phylogenetic tree for taxa A-F, with apomorphies indicated by thick hash marks. See text for explanation of terms. B. Same cladogram topology but drawn horizontally, with branch lengths scaled to number of apomorphic changes.

Analyseren

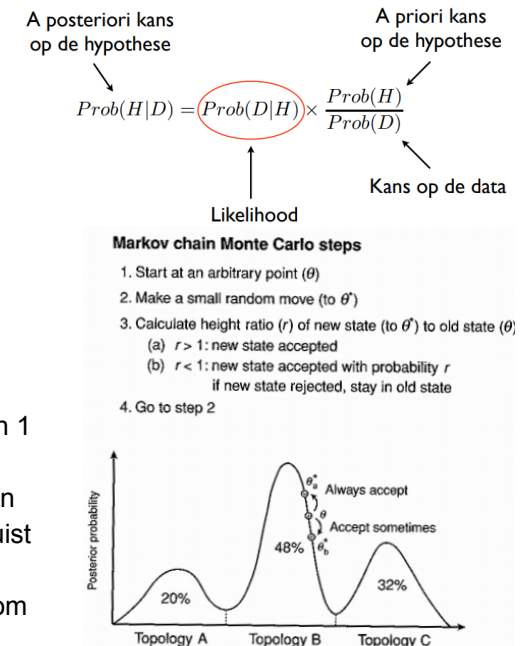
Fylogenetische bomen worden geschat op basis van nucleotide/aminozuren

aligneringen, divergeren van deze n/az sequenties worden veroorzaakt door mutaties (substituties). Kiezen van een meest juiste boom gebeurt op basis van verschillende criteria:

1. Afstandsanalyse → verschillen tussen sequenties tellen en als afstanden in matrix gebruiken/plaatsen, volgens de afstanden vd matrix taxa groeperen
2. Parsimonie / spaarzaamheid → veranderingen in takken optellen en deze minimaliseren (hier linkse boom vereist minder stappen voor de verandering, dus meest correcte boom); ondersteuning voor knopen in een fylogenetische boom = bootstrap percentages
3. Statistiek: maximum likelihood → gebruik van modellen en kansberekening voor kiezen van meest waarschijnlijke boom (niet alle substituties even waarschijnlijk, want afhankelijk van specifieke sequenties - weergegeven in substitutiemodel):
 - o Vb DNA substitutie model:
 - geven aan elke substitutie een kans
 - voor grote datasets moeten typische en meer complexe modellen gebruikt worden



- vaakst gebruikte model is meest algemene GTR (general time reversible)
 - Andere modellen voor eiwit sequenties
 - Alles samen: fylogenetische boom is een hypothese, een aligering van sequenties is data → likelihood quantificeert de waarschijnlijkheid van de geobserveerde data gegeven een hypothese (likelihood van een enkele site is de som van de kansen van elke mogelijke voorouderlijke kenmerktoestand, gegeven een substitutiemodel) → vb slide 20
 - Ondersteuning voor knopen in een fylogenetische boom = bootstrap percentages (perturberen van dataset op verschillende manieren zodat bootstrap of dataset als geheel quantificeren voor de ondersteuning van relaties)
4. Statistiek: Bayesian analyse → a posteriori waarschijnlijkheid van de hypothese (fylogenetische boom) gegeven de data, regel van Bayes - a priori geloof updaten in een a posteriori kans door naar data te kijken (zie vb slide 24)
- A posteriori kansverdeling te complex om analytische te berekenen, dus benaderd door veel individuele punten te berekenen met Markov Chain Monte Carlo → Hastings ratio berekenen en vergelijken met random getal *r*:
 - er worden stappen uitgeprobeerd
 - de stap wordt effectief genomen wanneer deze een verbetering van de a posteriori kans betekent
 - de stap wordt eventueel genomen wanneer de a posteriori kans verslechtert, waarbij eventueel betekent dat:
 - de verhouding van de a posteriori kansen wordt berekend = Hastings ratio
 - deze verhouding wordt vergeleken met een random getrokken getal tussen 0 en 1
 - wanneer de verhouding groter is dan het random getal wordt de stap aanvaard
 - wanneer de verhouding kleiner is dan het random getal wordt de stap verworpen
 - deze manier van samplen garandeert mathematisch dat de a posteriori kansverdeling juist wordt beschreven na een initiële inloop periode (burnin)
 - Hierna kunnen bootstrap waarden uitgezet worden op de knopen van de optimale likelihood boom



Verschillen Likelihood en Bayesiaanse analyse

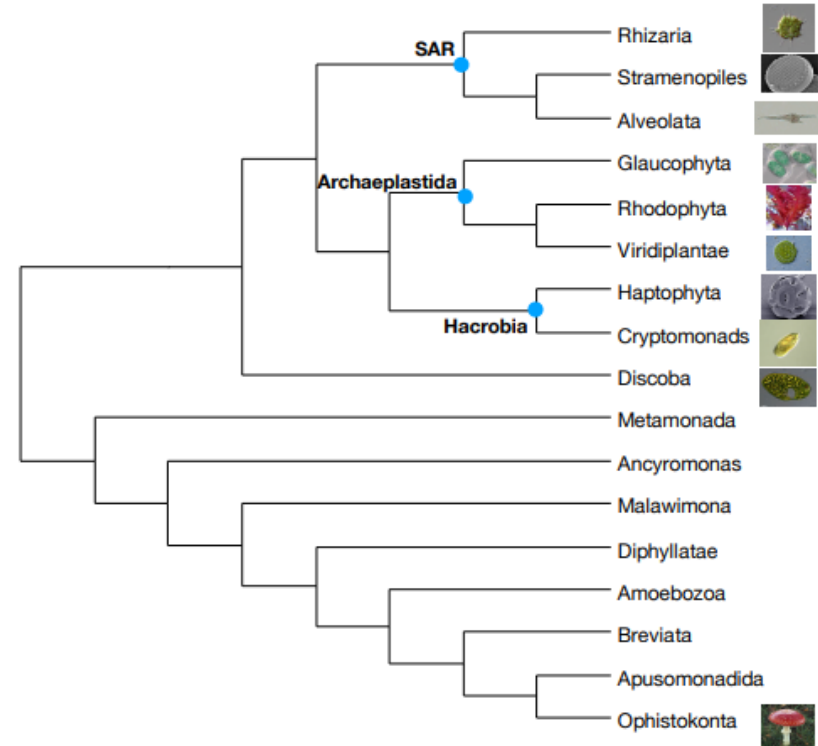
- Als ondersteuningswaarde voor knopen gebruikt likelihood de bootstrap terwijl Bayesiaanse analyse de posterior probability gebruikt
- De meest likely boom wordt theoretisch gevonden door voor iedere mogelijke boom de likelihood te berekenen en deze te vergelijken, terwijl Bayesiaanse analyse gebruikt maakt van de Markov Chain Monte Carlo methode waarbij bomen genomen worden volgens hun a posteriori kans, of hun waarschijnlijkheid
- Likelihood bootstrap waarden zijn inherent iets conservatiever dan a posteriori kansen. Kansen moeten ook als kans geïnterpreteerd worden, waarbij 0.99 hoog is, maar kleiner dan 0.95 minder overtuigend is

Fylogenie voor classificatie = taxonomie

Zelf maken in verschillende stappen:

1. Verzamel data in databank
 - Bv GenBank: zoek sequentiedata
2. Maak een alignment
 - Bv via phylogeny.fr
3. Doe de fylogenetische analyse
 - Bv via phylogeny.fr → maximum likelihood analyse, afstandsanalyse, Bayesiaanse analyse
4. Interpreteer de boom
 - Meer data → accuratere statistiek

Bv waarschijnlijke fylogenie voor de Eukarya (groepen met foto komen voor in het vak)



2. Schimmels (Eumycota)

https://www.youtube.com/watch?v=ZGEdHxiWo_Y → documentaire, concepten en aspecten begrijpen/kennen

Plaats in de fylogenie

Samen met de dieren: monofyletische groep van de Ophistokonta

Evolutie schimmels

- Zustergroep schimmels is wss *Nuclearia*, multinucleaire amoeben met pseudopodia die in de bodem en zoet water voorkomen
- Vroegste schimmels waren wss eencelligen met een posterieure flagel ter verplaatsing, afhankelijk van waterige omgeving (kenmerken nog aanwezig bij Chytridiomycota, sommige sporen bij schimmels en zaadcellen bij dieren)

Naamgeving

Afdeling mycota: Zygomycota, Chytridiomycota, Glomeromycota, Ascomycota (2-kernig),

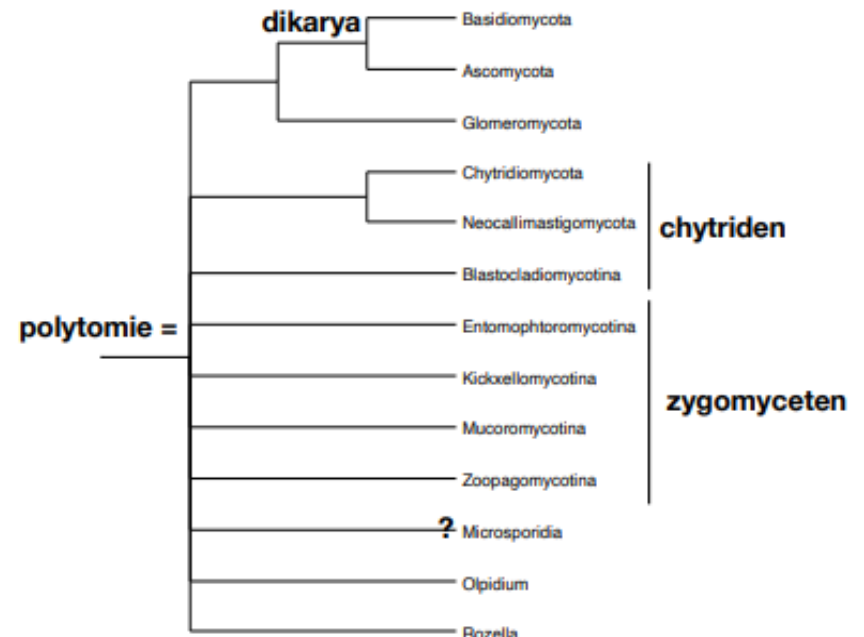
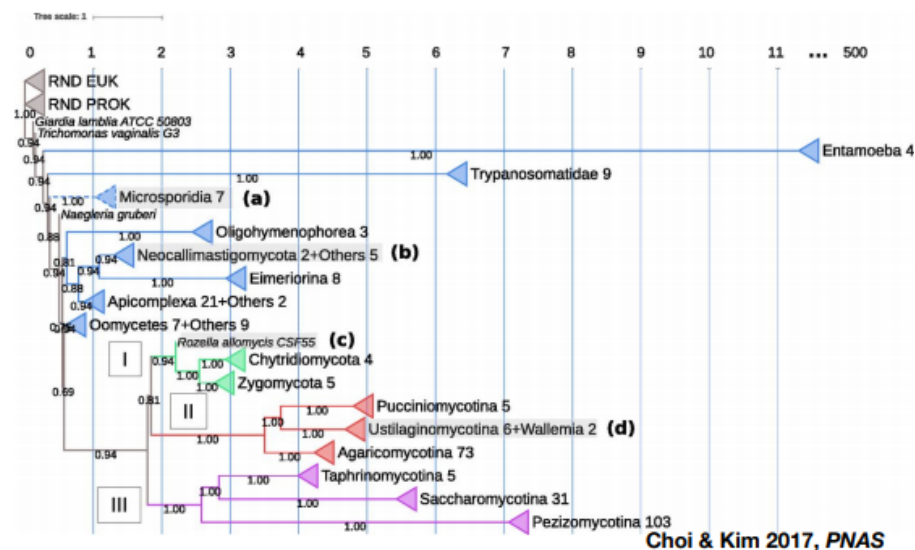
Basidiomycota (2-kernig)

Onderafdeling mycotina

Klasse/subklasse mycetes

Genus myces

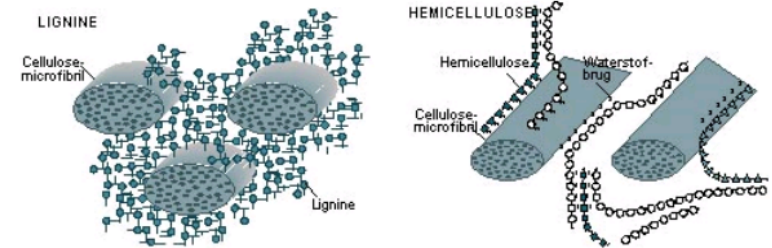
(a), (b), (c), (d) → 4 grote groepen, maar fylogenie nog niet volledig uitgeklaard



Diversiteit en kenmerken

Diversiteit

- Vermoeden van bestaan van 1.5 miljoen soorten, meer dan 100 000 beschreven
- Veel soorten gevonden obv partiële sequentie via metagenomics benadering
 - Metagenomica: uit een staal DNA isoleren en sequencen, geeft beeld van soorten diversiteit in bepaalde omgeving (bv diversiteit in bodemstaal, darm...)
- Succes van fungi door:
 - Terrestrische levenswijze verlies flagellen bij reproductieve stadia; hoeveelheid niches op land veel groter dan in de zee
 - Heterotrofe levenswijze → schimmels zijn reducers: cellulose, hemicellulose en lignine afbreken, sommigen zelfs chitine en keratine afbreken (bv bruinrot, witrot, *Mucor* sp, *Rhizopus* sp)
 - Morfologie → bodem en voedselbronnen binnendringen, hoge oppervlakte/volume ratio voor absorptie (kunnen tot gigantische netwerken van hyfen groeien, of eencellig blijven)
 - Snelle reproductie → grote aantallen microscopische sporen verspreid door wind, water, dieren



Schimmels kunnen ziekten veroorzaken bij planten en dieren (vb meeldauw, edelrot, chytridiomycosis, voetschimmel, candidiasis)

Kenmerken

- Heterotroof (geen plastiden) – absorptie
- Celwand (chitine) ipv cellulose
- Filamenteus (hyfen) ipv parenchymatisch
- Lipiden/glycogeen als reserve
- Vorming talrijke sporen (verspreiding, overleving, reproductie)
- Mitose gebeurt binnen de persistente kernmembraan met 'spoelfiguurpoollichaampjes', geen centrosomen zoals bij dieren of door kernmembraan zoals bij planten

Fylogenie en voorbeelden

Rozella

= basale fungi met onduidelijke plaatsing in fylogenie, bestaan 27 sterk verspreide soorten van

- Leeft als obligate endoparasiet in *Oomyceten* en *Chytriden* in bodem, zoet en zeewater: hun infectueuze zoösporen hechten zich aan gastheer die ze via een kiembuis penetreren en dus infecteren → in de gastheer produceren ronde thalli die nutriënten van de gastheer absorberen → thalli transformeren in dikwandige rustsporen/sporangia met stekelige oppervlakte

Olpidium

= basale fungi met onduidelijke plaatsing in fylogenie

- Infectiemechanisme zeer gelijkaardig aan *Rozella*, veroorzaakt omvalziekte bij kool, vaak vertonen geïnfecteerde planten geen symptomen maar verspreid de fungus virussen waardoor de plant ziek wordt

Glomeromycota

= arbusculaire schimmels aan basis van dikarya

- Vormen arbusculaire mycorrhiza in de wortels van vaatplanten en de rhizoiden van mossen (niet verwarren met ectomycorrhiza of ericoide mycorrhiza) → bij 80% van de vaatplanten aanwezig (zie slide 26 voor figuur als niet snapt)
- Bestaan slechts 230 soorten
- Zijn coenocytische mycelia die asexueel voortplanten

Zygomyceten

= basale schimmelgroepen die aan conjugatie doen

- Binnen zygomyceten verdeling in Mucoromycotina (saprofyten op hout, mest en bodem, maar breken geen lignine af), Entomophthoromycotina (insectenparasieten, soms gebruikt bij insectenbestrijding), Kickxellomycotina (meestal saprofyten, dikwijls op mest, hebben septate hyphae), Zoopagomycotina (parasieten van nematoden en amoeben)
- Eigenschappen:
 - Zijn meestal saprofyten waarvan sommigen planten of dieren parasiteren en sommigen in symbiose met planten leven (bv veel schimmels van voedingswaren - *Rhizopus stolonifer* is een broodschimmel die model staat voor de *Mucoromycotina*, zie slide 23 en 24 voor levenscyclus)
 - Meeste bestaan uit coenocytische hyphae (cellen met meerdere haploïde kernen), septae zijn uitzonderlijk
 - Aseksuele reproductie door sporenvorming in gespecialiseerde sporangia op hyphae → meestal in voedselrijke omgeving
 - Seksuele reproductie (minder frequent) door gametangiogamie en vorming van zygosporangia die in zygosporangium ontwikkelen (zygosporangium is soort van rustspore dat moeilijkere levensomstanigheden kan overleven) → meestal in voedselarme omgeving

Chytriden

= basale schimmelgroepen met zoösporen

- Polyfyletische groep van drie afdelingen (Chytridiomycota met ~700 soorten, Neocallimastigomycota met ~20 soorten, Blastocladiomycotina met ~180 soorten) waarvan sommige soorten pathogeen zijn
- Hebben nog zoösporen en zijn nog aangepast aan water door de aanwezigheid van een flagel, ze leven vnl in de bentische zone (dus aquatische fungi); sommige soorten leven als decomposerende terrestrische fungi
- Zoösporen en gameten hebben één zweepflagel (opisthokont) en soms geselflagel (akrokont → beweging in richting inplanting flagel)
- Ééncellig of coenocytisch (= meerdere kernen per cel) en asepta (heel soms in latere levensfase ontwikkeling van septa), met chitine in de celwand

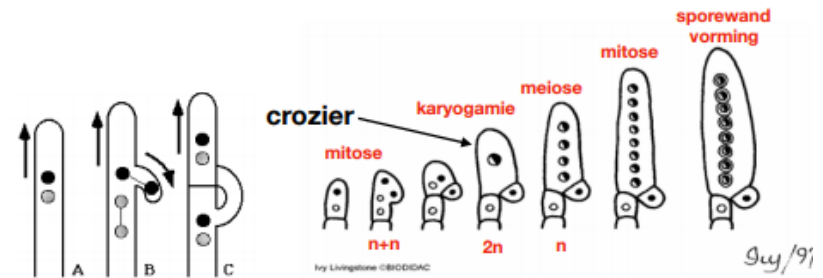
Voorbeeld Blastocladiaceae

Allomyces arbusculus met voor schimmels uitzonderlijke levenscyclus: diplohaplont met isomorfe generatiewissel → zie slide 21 levenscyclus

Dikarya

= schimmels met 2 kernen

- Onderverdeeld in:
 - Ascomycota: zakfungi of Ascomycetes, bestaan 65 000 soorten (vb morieljes, truffels, bakkersgist, korstmossen) onderverdeeld in:
 - Taphrinomycotina
 - Saccharomycotina
 - Pezizomycotina (6 klassen - Dothideomycetes, Eurotiomycetes, Laboulbeniomyces, Lecanoromycetes, Leotiomyces, Sordariomycetes)
 - Basidiomycota: steeltjeszwammen of Basidiomycota, bestaan 30 000 soorten (vb paddestoelen, cantharellen, boleten, polyporen) onderverdeeld in:
 - Pucciniomycotina
 - Ustilaginomycotina
 - Agaricomycotina (paddestoelen)
- 2 kernen houden op verschillende manieren stand:
 - Ascomycota: ascogene hyfen en ascocarop tweekernig en mycelium vooral eenkernig, vorming van croziers (haak) houdt tweekernig stadium in stand
 - Basidiomycota: tweekernige toestand is dominant, clamp formation (gespvorming) houdt de twee kernen in stand



Ascomycota

Kenmerken: de ascus, leven terrestrisch of parasitisch (sommige aquatisch geworden), hyfen zijn septaat, septa hebben poriën, Woronin lichaampjes controleren de septale poriën

Levenscyclus: asexueel en seksueel

- Asexuele voortplanting: door conidia (mitosporen) die afgesnoerd worden aan de top van de conidioforen (gespecialiseerde hyphae) → anamorfe fase
- Seksuele voortplanting: vorming van een ascus (zakachtige structuur met 8 haploïde meiosporen - ascosporen) die dikaryoot zijn en in de ascoma(ta) of ascocarop (vruchtlichaam) gevormd worden → teleomorfe fase
 - Vóór vorming ascus: vorming antheridia en ascogonia op hyphae, uitwisseling celkernen (plasmogamie) via trichogyne - uitstulping van ascogonium - (gametangiogamie) dus ascogene weefsel is dikaryoot

- Ascogene of dikaryotische hyfen ($n+n$) vertakken zich binnen het parahyfen/steriele hyfen (n , monokaryotische weefsel) dat het ascocarp (vruchtlichaam) vormt → karyogamie, meiose, mitose → 8 ascosporen gevormd in de asci, welke weggeschoten kunnen worden en uit kunnen groeien tot haploid mycelium
- Ascomycota kunnen homo- of heterothalisch zijn

Taphrinamycota

Thaphrina sp. veroorzaken plantenziekten zoals krulziekte bij perzik (*T. deformans*) en heksenbezem bij berk (*T. betulina*); *S. pombe* wordt gebruikt als model voor het begrijpen van de celcyclus, is dus belangrijk model in moleculaire biologie en celbiologie

Saccharomycotina

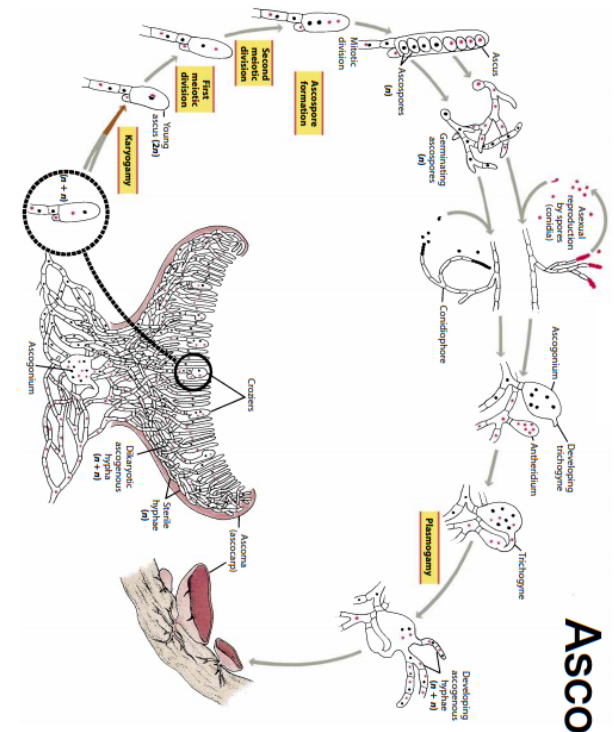
Echte gisten

- *S. cerevisiae* (bakkergist) leeft in natuur op rijpe vruchten in suikerrijke omgeving, vertoont een generatiewissel → kan als haploïd of diploïd organisme leven en vertoont 2 mating types, a en α ; laboratorium stammen kunnen niet van het ene type in het andere overgaan
- *C. albicans* is opportunistische pathogene gist in mond- en darmflora, wordt gebruikt als model voor pathogene fungi → veroorzaakt candidiasis, is vaak aanwezig als biofilm op implantaten, kan van morfologische vorm veranderen (gist of filamenteuze hyfen)

Pezizomycotina

Grootste groep → bevatten Ascomyceten en lichen (vrijwel alle ascus fungi met vruchtlichaam - reproduceren eerder via fission dan via budding). Voorbeelden:

- Truffels → *Tuber*, *Tuberaceae*, *Pezizales*, *Pezizomycetes*
 - Echte truffel (*Tuber aestivum*) symbiose met eik, sporen komen vrij bij openbreken vruchtlichaam (door gravende zoogdieren die aangetrokken worden door stof die truffel afscheidt die lijkt op feromonen van een beer - mannelijk varken)
- Iepenziekte → *Ophiostoma*, *Ophiostomataceae*, *Ophiostomatales*, *Sordariomycetes*
 - *Ophiostoma ulmi* - iepenspintkever verspreid de sporen, de schimmel blokkeert het xyleem (tracheomycose) waardoor de boom binnen enkele jaren afsterft
- Kastanjeziekte → *Cryphonectria*, *Cryphonectriaceae*, *Diaporthales*, *Sordariomycetes*
 - Komt stam van jonge exemplaren binnen via scheuren in schors en veroorzaakt celproliferatie
- Moederkoren → *Claviceps*, *Clavicipitaceae*, *Hypocreales*, *Sordariomycetes*
 - Parasitische fungus op cerealen - produceert toxines gevaarlijk voor de mens
- Poeder meeldauw → *Erysiphales*, *Leotiomyces*
 - Obligate plantenparasieten, vormen oppervlakkig mycelium met haustoria → veroorzaken poedermeeldauw
- Edelort → *Botrytis*, *Sclerotiniaceae*, *Helotiales*, *Leotiomyces*



ASCO

- Veroorzaakt nobele rotting - druiven worden grijs, gaan rimpelen en verschrompelen (verliest dus deel van zijn vocht, waardoor de zuurtegraad daalt en het suikergehalte verhoogt) - gebruikt in witte wijn productie
- Quorn → *Fusarium*, *Nectriaceae*, *Hypocreales*, *Sordariomycetes*
 - In de natuur bodemschimmel, gebruikt voor voedselproductie ter vervanging van vlees (zitten veel mycoproteïnen in)
- *Penicillium* en *Aspergillus* → *Penicillium*, *Trichocomaceae*, *Eurotiales*, *Eurotiomycetes* en *Aspergillus*, *Trichocomaceae*, *Eurotiales*, *Eurotiomycetes*
 - Penicilline, kaasschimmel, sake

Ongeveer helft van Ascomycota leeft in symbiose als lichens

- Lichen = fotobiont (cyanobacterium of wier) + mycobiont (98% van de gevallen Ascomycota) → worden genoemd naar de schimmel; zijn verschillende keren ontstaan dus polyfyletisch
- 90% van alle lichens hebben *Trebouxia*, *Pseudotreboouxia*, *Trentepohlia* (wieren) of *Nostoc* (cyanobacteria) als fotobiont
- Eigenschappen:
 - Veel lichens huisvesten een derde symbiont: *Cyphobasidium* gist (van de Basidiomycota)
 - Ontwikkeling lichen: fotobiont zit verspreid in de schimmel thallus of in een laagje, asexuele voortplanting gebeurt via soredia (slide 50-52)
 - Lichens kunnen verschillende morfologische vormen hebben en zijn wijdverspreid (kunnen leven in moeilijke omstandigheden want kunnen snel uitdrogen en groeien bijzonder traag → lichens vaak watergehalte van amper 2%, waarbij schimmellaag de fotobiont beschermt maar zo ook fotosynthese voorkomt; groeien het snelst in vochtige omgevingen van 0.1 tot 10 mm per jaar - kunnen zo tot 4500 jaar oud zijn)

Basidiomycota

Kenmerken: mycelium altijd septaat maar septa zijn geperforeerd, opening steeds verdikt en heeft doughnut-achtige structuur: dolipore septa, waarrond het parentosoom zich bevindt (membranen). Spelen een sleutelrol in vertering van strooisel en maken tot 2/3 van de plantaardige biomassa in de bodem uit, zijn belangrijke mycorrhizavormers

Voortplanting: vorming basidiosporen in basidia (uitstulpingen), grote en complexe basidiocarpen/basidiomata (vruchtlichamen) gemaakt door vergroeiing van hyfen (anastomose) met een vlezige, gelatineuze, kurkachtige tot houtige structuur

Pucciniomycotina

Roesten die schadelijk zijn voor landbouwgewassen (bv *Puccinia graminis*, levenscyclus slide 61)

- Ongeveer 8000 soorten (vooral roesten)
- Vormen sori ipv basidiomata
- Vormen wel dikaryote hyphae en basidia
- Zijn enorm economisch belangrijk
- Complexe levenscyclus (aeciosporen, urediniosporen, teliosporen, basidiosporen) en constante uitdaging voor planten pathologen

Ustilagomycotina

Brandschimmels die bloemplanten parasiteren

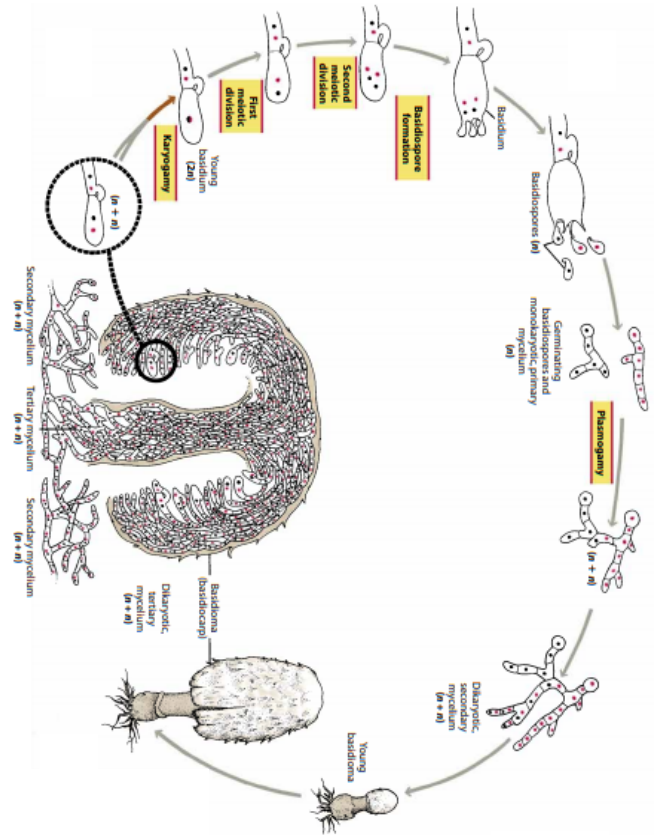
- Ongeveer 1000 soorten
- Naam verwijst naar zwarte teliosporen (karakteristieke rustsporen)
- Eenvoudige levenscyclus met 1 gastheer

●

Agaricomycotina

Grootste en meest diverse groep (paddenstoelen, ook Hymenomycetes genoemd) → ongeveer 20 000 soorten

- Basidiocarpen die sterk variëren in grootte
- Leven terrestrisch, functioneren in hout afbraak
- Ordes:
 - Dacrymycetales - kleine atypische orde, saprofyten op dood hout, gelatineuze basidiomata, basidiosporen vormen septa bij vrijkomen
 - Cantharellales - hymenofoor op vouwen in vruchtlichaam (dichotoom vertakt of netvormig), unieke carotenoïde pigmenten, vaak zeer lekker (*Cantharellus cibarius* of *Cantharellus cornucopioides*)
 - Auriculariales - voorkeur voor vlier, vb *Auricularia*
 - Phallales - hemi-angiocarpe basidiomata, jong stadium: duivelsei, verspreiding sporen door insecten, vb *Dictyophora*, *Phallus*
 - Russulales - stelen breken als krijtje, witte sporen, vb *Lactarius* sp. met melksap, *Russula*
 - Polyporales - hymenium in buisjes, vb *Daedalea*, *Phaeolus*, *Trametes*
 - Boletales - uitsluitend mycorrhiza, hymenofoor in poriën, hyfen zonder gespen, hymenium in buisjes, vb *Boletus*, *Leccenium*, *Suillus*
 - Agaricales - 13 000 soorten en 400 genera, paddenstoelvormige vruchtlichamen, vrijwel uitsluitend terrestrisch, enkele families:
 - Pleurotaceae (produceren nematotoxines om nematodes te doden en verteren, hyfen groeien in nematoden)
 - Omphalotaceae (eetbare paddenstoel uit Azië)
 - Amanitaceae (hallucinogeen, toxisch maar meestal niet dodelijk)
 - Lycoperdaceae
 - Agaricaceae (parijse champignon *Agaricus bisporus* bvb)



Verschillen en gelijkenissen tussen Basidiomycota en Ascomycota

Verschillen:

- Structuur van de porus (Dolipore bij Basidiomycota vs. Woronin body bij Ascomycota)
- Dikaryofase is dominant bij Basidiomycota. Bij de Ascomycota zijn enkel de ascogene hyphae tweekernig (uitz.: Taphrinales)
- Gespvorming bij Basidiomycota vs. haakvorming bij Ascomycota
- Meiosporen worden uitwendig gevormd op de basidia bij Basidiomycota en IN de ascus bij Ascomycota

Gelijkenissen:

- Hyphae met chitine, regelmatige septa
- Centrale porus in de septa
- Complexe vruchtlichamen mogelijk
- Dikaryofase aanwezig

3. Wieren / Algen

Inleiding

→ algen zijn een heterogene groep die helpt om de oorsprong van Eukaryoot leven te begrijpen (waarvan de fylogenie nog niet is opgelost en de boom sterk is aan het veranderen onder invloed van fylogenomica)

SIDENOTE → cyanobacteria vroeger ook als algen gezien (blauwwieren, blauwgroen), zijn echter bacteriën die aan fotosynthese doen (dus zijn prokaryoten), deze bacteriën wel belangrijk om oorsprong van planten via endosymbiose te begrijpen en de oorsprong van atmosferische zuurstof te verklaren

Eigenschappen:

- Eencellig of meercellig (kunnen bvb kelpwouden vormen in zee)
- Polyfyletisch (afhankelijk van definitie)
- = experimenten met endosymbiose

Effect op aarde:

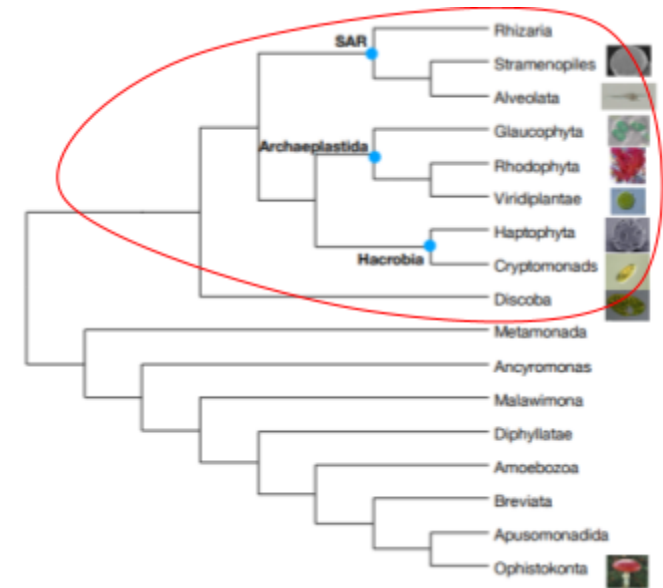
- Algen + cyanobacteria → atmosfeer voorzien van zuurstof (great oxidation event 2.2 miljard jaar geleden)
- Fossiele brandstoffen - petroleum (anaerobe decompositie van phytoplankton)
- Algen als biobrandstof - nieuwe toepassingen
- Probleem: algenbloei (= snelle groei van microscopische, bvb cyanobacteria, of macroscopische algen, bvb kelpwouden) waardoor het licht wordt geblokkeerd en er een gebrek aan zuurstof ontstaat, daarnaast kunnen toxines afgescheiden worden

Gebruik:

- Als modelorganismen (*Chlamydomonas reinhardtii*, *Volvox*, *Coleochaete*)
- Als voedselbron (nori *Pyropia* sp. is een roodwier gebruikt in shushi)
- Geleermiddel (agarose *Gelidium* sp. is een roodwier)

Types algen:

- Microalgen → gebruik van microscoop voor waarnemen eencelligen, coccoiden, coenobium (kolonie met specifiek aantal cellen en specifieke vorm), flagellaten, phytoplankton (drijve/:zwemmen in open water)
- Macroalgen → met blote oog zichtbaar, type coenocytisch (zonder celwand) of type parenchymatisch (met celwand)



Voortplanting:

- Ongeslachtelijk:
 - Zoospore (aseksuele eencelligen met flagellen)
 - Aplanospore (aseksuele eencelligen zonder flagellen, kunnen genetisch wel flagellen produceren)
 - Autospore (aseksuele eencelligen zonder flagellen)
 - Autokolonie (miniaturversie van coenobium waarbij alle cellen gedeeld zijn)
 - Fragmentatie (filamenteuze vormen die opdelen)
 - Akinete (aseksuele cellen kunnen overleven onder stress condities, bvb winter)
- Geslachtelijk:
 - Haplont: zygotische meiose
 - Diplont: gametische meiose
 - Diplohaplont: sporische meiose

Algen in biogeochemie

Fotosynthese!!! Accessorische pigmenten naast chlorophyl a voor absorptiespectrum te vergroten (chlorophyl b, carotenoiden, phyconillines, chlorophyl d)

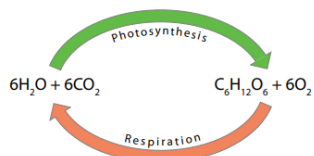


Figure 2.1 Photosynthesis and cellular respiration. The reactants in photosynthesis are the products of cellular respiration and vice versa. At the ecosystem level, if respiration were to occur at the same rate as photosynthesis, atmospheric oxygen and carbon dioxide levels would not change.

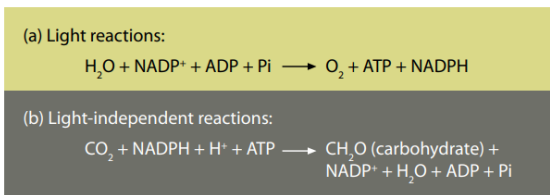
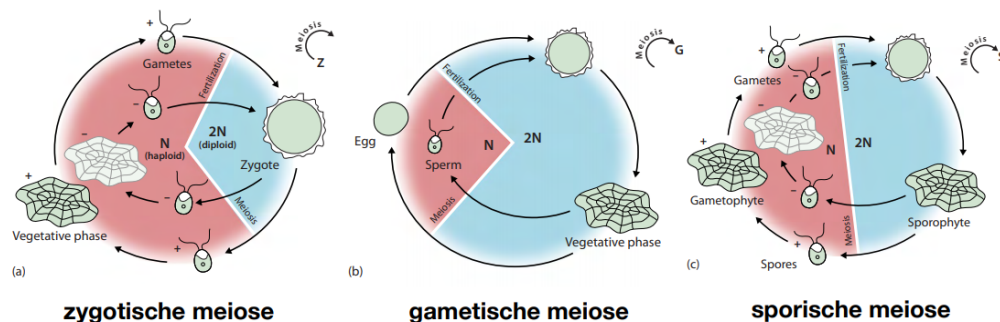


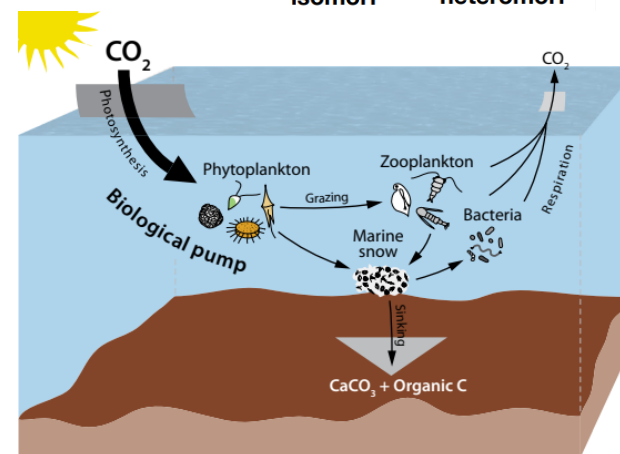
Figure 1.22 The light-dependent and light-independent reactions of photosynthesis. (a) The light-dependent reactions. (b) The light-independent reactions. Pi = inorganic phosphate.



zygotische meiose gametische meiose sporische meiose

alternering van generaties

isomorf heteromorf



- Zuurstofrijke atmosfeer door Great Oxidation event 2.2 miljard jaar geleden → tegelijk met grote radiatie (en wss oorsprong) van Eukaryoten
- Algen zorgen voor organische koolstof sequestratie (biologische pomp)
- CO₂ niveaus waren vroeger veel hoger, daling hiervan liet kolonisatie van het land toe waardoor CO₂ niveaus verder daalden

Biotische interacties

Verdediging algen: vermijden van zinken (vormen kolonies), afscheiden van slijm, harde scherpe vormen, bioluminescentie, toxines, vormen van kolonies
 Associaties: *Anabaena* (cyanobacteria) in *Azolla*, korstmossen (lichens), *Nostoc* (cyanobacteria) in *cycas*, algen + dinoflagellaten = koralen

Overzicht pigmenten, opslag- en celwandcomponenten

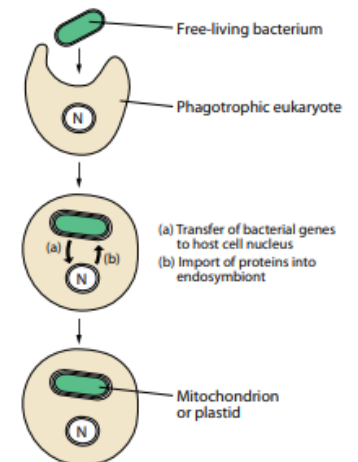
Table 1.1 Predominant photosynthetic pigments, storage products, and cell wall components of the major algal groups			
Group	Photosynthetic and protective pigments	Storage products	Cell covering
Cyanobacteria	Chlorophyll <i>a</i> (chlorophyll <i>d</i> instead of <i>a</i> in some; chlorophylls <i>a</i> and <i>b</i> in some), phycobilins, β -carotene, xanthophylls	Cyanophycin granules, cyanophytan starch (glycogen)	Peptidoglycan
Glaucophytes	Chlorophyll <i>a</i> , phycobilins, β -carotene, xanthophylls	Starch	Cellulose
Chlorarachniophytes	Chlorophylls <i>a</i> and <i>b</i> , β -carotene, other carotenes, xanthophylls	Carbohydrate	Naked
Euglenoids (photosynthetic forms)	Chlorophylls <i>a</i> and <i>b</i> , β -carotene, other carotenes, xanthophylls	Paramylon	Proteinaceous pellicle beneath plasma membrane
Cryptomonads	Chlorophylls <i>a</i> and <i>c</i> , phycobilins, α - and β -carotene, xanthophylls	Starch	Proteinaceous periplast beneath plasma membrane
Haptophytes	Chlorophylls <i>a</i> and <i>c</i> , β -carotene, xanthophylls	Chrysolaminarin	CaCO ₃ scales common
Dinoflagellates (most photosynthetic forms)	Chlorophylls <i>a</i> and <i>c</i> , β -carotene, xanthophylls	Starch	Vesicles beneath plasma membrane, often containing cellulosic plates
Photosynthetic stramenopiles	Chlorophylls <i>a</i> and <i>c</i> (chlorophyll <i>a</i> alone in some), β -carotene, xanthophylls	Chrysolaminarin, lipids	Some naked, some with silica/organic scales, cellulose and alginates in some
Red algae	Chlorophyll <i>a</i> , phycobilins, α - and β -carotene, xanthophylls	Floridean starch	Cellulose, sulfated polysaccharides, some calcified
Green algae	Chlorophylls <i>a</i> and <i>b</i> , β -carotene, lutein, other carotenes, xanthophylls	Plant-like starch	Wall of cellulose/other polymers, organic scales on some, some naked, some calcified

Endosymbiose, oorsprong eukaryote algen

Eukaryote cellen zijn groter en meer gecompartmenteerd dan cyanobacteria, maar primaire endosymbiose van een cyanobacterie in een fagotrofe eukaryoot kan de oorsprong van eukaryote algen verklaren

In de cel kunnen transit peptiden mitochondriale of chloroplast eiwitten importeren vanuit nucleus in respectievelijke organellen

Primaire plastiden wss maar één keer ontstaan (aan oorsprong Archaeplastida), niet in stappen (1 keer en daarna evolutie naar groene algen en landplanten, rode algen, en glaucophyten)



Endosymbiose komt meerdere keren terug in de evolutie: diatomeeën met endosymbiotische cyanobacteria, zooxanthellae in koraal-poliepen, sommige anemonen met algen als endosymbionten, zoetwaterorganismen met endosymbiotische groene algen (*Hydra*, protisten, sponzen)...

Kleptoplastiden → predator organisme 'steelt' plasmiden uit een prooi organisme (een tijdelijk fenomeen met verschillende endosymbiotische processen)

Secundaire endosymbiose → endosymbiose van groenwieren bij Chlorarachniophyta, Euglenoiden en Dinoflagellaten; endosymbiose van roodwieren bij sommige haptophyta, cryptomonads en fotosynthetiserende stramenopiles → **zie slide 30**

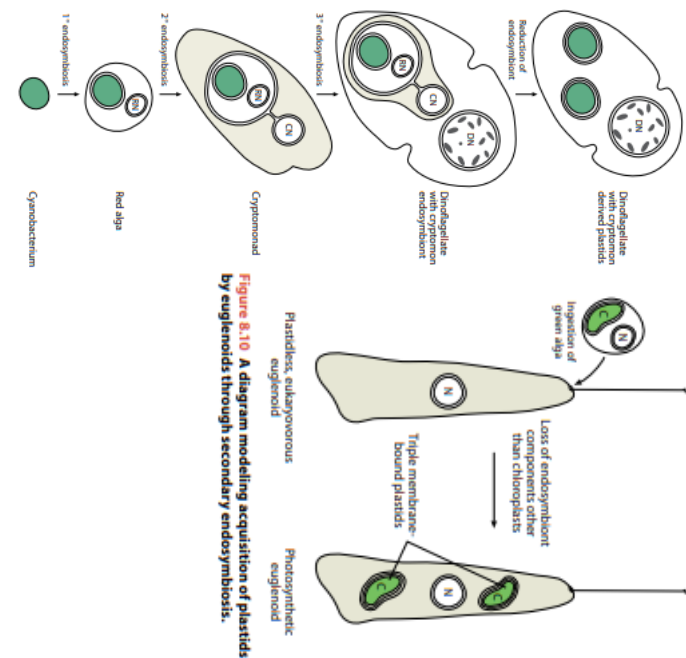


Figure 8.10 A diagram modeling acquisition of plastids by euglenoids through secondary endosymbiosis.

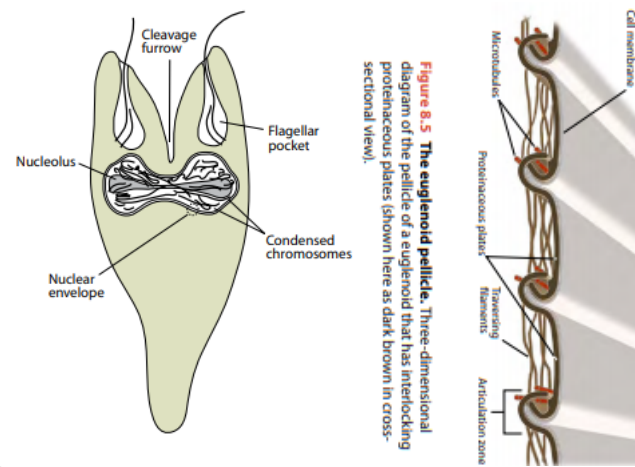


Figure 8.5 The euglenoid pellicle. Three-dimensional diagram of the pellicle of a euglenoid that has interlocking prothecaceous plates (shown here as dark brown in cross-sectional view).

Group	Mitochondrial cristae	Plastid origin(s)
Glaucophytes	Flattened	Primary
Cryptomonads	Flattened	Secondary (red)
Red algae	Flattened	Primary
Green algae	Flattened	Primary (possibly secondary)
Euglenoids	Disk-shaped	Secondary (green)
Chlorarachniophytes	Tubular	Secondary (green)
Haptophytes	Tubular	Secondary (red)
Dinoflagellates	Tubular	Secondary or tertiary (various sources)
Apicomplexans	Tubular	Secondary (red)
Photosynthetic stramenopiles	Tubular	Secondary (red)

Groepen binnen Wieren/Algen

Discoba (Euglenoiden)

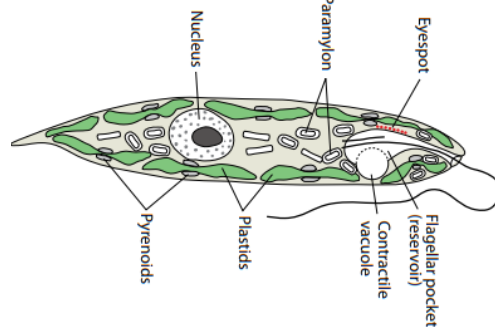
Euglenoiden = een afgeleide groep binnen de Discoba (= een van de oudste evolutionaire lijnen in de eukaryoten)

Kinetoplastida ook afgeleide groep binnen Discoba, medisch belangrijk door *Trypanosoma* (slaapziekte) en *Leishmania*

Kenmerken Euglenoiden:

- Samen met andere Discoba: flagellen uit een 'pocket', reproductie volgens longitudinale mitose
- Afgeleide kenmerken: paramylon (reserve granules), pellicel

Vb *Euglena* → pyrenoiden (CO₂ concentrerend, RuBisCo eiwit → verhogen de efficiëntie van fotosynthese), eyespot (fotoreceptoren, beschermt tegen veel licht - gaat ervan weg)



SAR super groep

→ Stramenopiles, Alveolata, Rhizaria

Rhizaria

Chlorarachniophyta + 3 soorten in genus *Paulinella* zijn fotosynthetisch

Bv *Chlorarachnion*, *Gymnochlora*, *Paulinella chromatophora*

Alveolata

Dinoflagellata

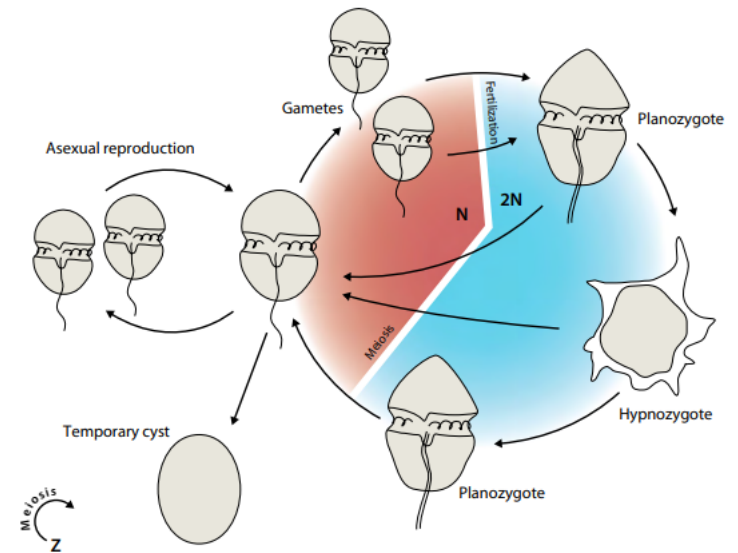
Kenmerken (zie slide 40&41, foto's):

- Eencelligen met twee flagellen die de cellen doen draaien tijdens voortbeweging
- Alveoli (vesikels) aan celoppervlak (alveolata) bevatten cellulose platen die dienst doen als celwand
- Defensieve projectielen
- Dinokaryon, een ongewone celkern met permanent gecondenseerde chromosomen
- Enorm grote genomen, een aantal keer het menselijke genoom
- Peridinine (een xanthofyl) als accessoirisch pigment
- Veroorzaken soms rode getijden & bioluminescentie
- Phytoplankton
- Grote variatie aan rollen: autotrofen, mixotrofen (zowel fotosynthese als fagotrofie), fagotrofen, osmotrofen
- Grote cellen (1000x bacteriële cellen)
- Complexe cellulaire structuren met verschillende functies (oog, kaak, nier..)

Levenscyclus → zie figuur

Voorbeeld van dinoflagellaat in symbiose met koraal (Zooxanthellae, *Symbiodinium*)

- Dinoflagellaat levert suikers in ruil voor bescherming, geeft kleur aan koraal
- Door temperatuurstress (opwarming oceaan) *Symbiodinium* uitgestoten, coral bleaching



Stramenopiles

Ook Heterokont genoemd, vanwege twee ongelijke flagellen (1 met mastigonemen -soort van haar- en een gladde)

Kleuren van bruine of olijfgroene Heterokonta veroorzaakt door Fucoxanthin (een xanthofyl) → aanwezig in meeste Heterokonta

Fotosynthetiserende Stramenopiles

= monofyletische groep

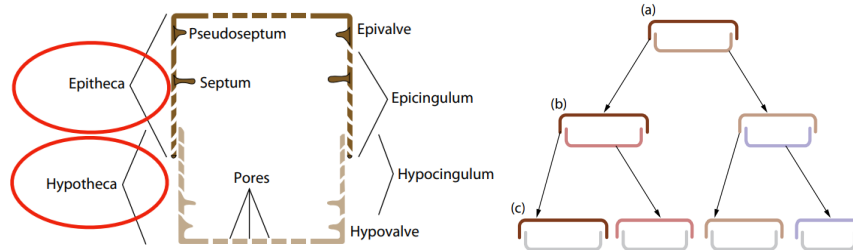
Grote diversiteit, kleine eencelligen tot kelp

Bespreken 3 groepen: Diatomeeën en verwanten, Chrysophyceae en verwanten, Phaeophyceae en verwanten

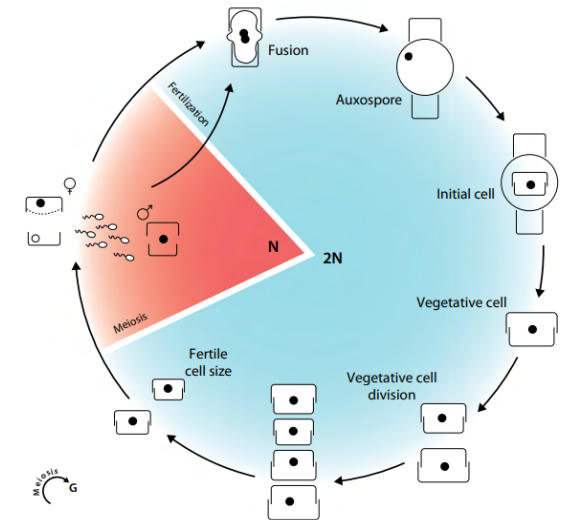
Diatomeeën

Kenmerken:

- 2 helften van silica celwand (frustulen)
 - Hierdoor worden klonale populaties gemiddeld kleiner in celgrootte



- Silica skelet bestaat dus uit 1 stuk met veel perforaties, fossiliseerd goed
- Gametische levenscyclus (uitzonderlijk in deze groep)
 - Diploide, meiose vormt gameten (hersteld celgrootte), spermacellen zijn geflagelleerd (zoals verwacht bij heterokonta), zygote wordt auxospore genoemd → zie figuur
- Komen voor in zoet en zout water
- Evolutionair zeer succesvol: meer dan 200 000 soorten waarbij het lijkt dat ze fylogenetisch volgens vorm ingedeeld kunnen worden (radiale vormen = basaal), veel fossielen (door silica skelet)
- Zeer abundant (tot 20% van globale koolstoffixatie)



Chrysophyceae en verwanten

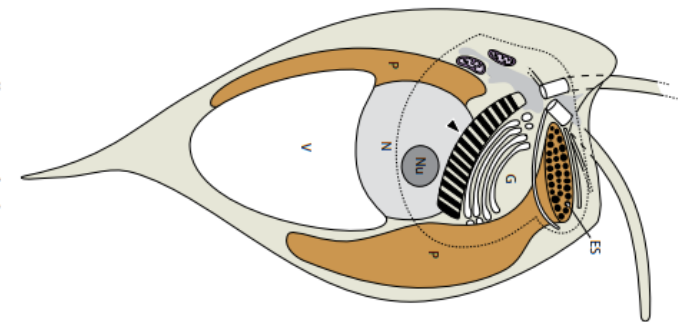
Gekenmerkt door goudbruine pigmentatie door aanwezigheid van veel fucoxanthin → vormen ruststadium met silica (stomatocysten)

Bv *Ochromonas*

Verwante familie *Synurophyceae*

- Gekenmerkt door silica schalen (2 plaatjes die bescherming vormen) en 2 flagellen in parallelle oriëntatie waardoor ze zwemmen met beide flagellen naar de voorkant
- Bv *Mallomonas*

Figure 13.1 Cell structure of *Ochromonas*. Note the relative positions of the posterior vacuole (V), central nucleus (N) with nucleolus (Nu), lateral plastids (P) with apically positioned eyespot (ES), and anterior Golgi (G). The flagellar apparatus includes a robust, banded rhizoplast (arrowhead). (Re-drawn from Bouck and Brown, 1973.)



Phaeophyceae (bruinwieren) en verwanten

- Raphidophyceae (slide 58 foto's)
 - Relatief grote naakte cellen (30-80 μm)
 - 2 flagellen: 1 grote voorwaarts met haren en 1 naakt achterwaarts (typisch voor Stramenopiles)
 - Geen oogvlek of andere fotoreceptor
- Xanthophyceae (slide 59 foto's)
 - Geel-groene algen (want geen fucoxanthin)
 - Produceren geen zetmeel (groene algen wel)
 - Kunnen matten maken
 - Bvb *Vaucheria*
- Phaeophyceae (slide 60-63 foto's)
 - = bruinwieren
 - 250 genera en 1500 soorten → van microscopische filamenten tot gigantische kelp
 - Sommige kelpsoorten zijn eenjarig en sommigen meerjarig
 - Algemene kenmerken:
 - Celwand bevat alginezuur, fucanen en cellulose
 - Cellulose op verschillende manieren geproduceerd → op verschillende momenten in de evolutie gevormd
 - Laminaran = reservestof
 - Fysoden = cytoplasmatische sferen die polyfenolen bevatten om herbivoren af te schrikken
 - Hebben plasmodesmata en kunnen meristemen vormen → parallele evolutie met planten (niet verwant!!)
 - Voortplanting:
 - Meeste bruinwieren vertonen alternatie van generaties
 - Diploïde sporofyt → productie van haploïde meiosporen → haploïde gametofyt → productie van geflagelleerde gameten die fusioneren tot zygote
 - Uitzondering: *Fucus* en verwanten → gametische meiose (diplote cyclus) zoals diatomeeën en dieren (2de figuur)
 - Vb *Laminaria* → heteromorfe diplohaplonte cyclus (3de figuur)

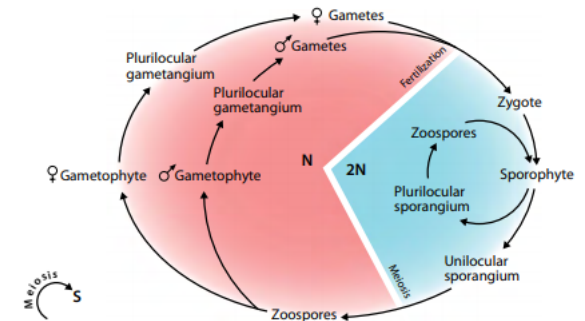


Figure 14.21 The isomorphic life cycle of *Ectocarpus*.

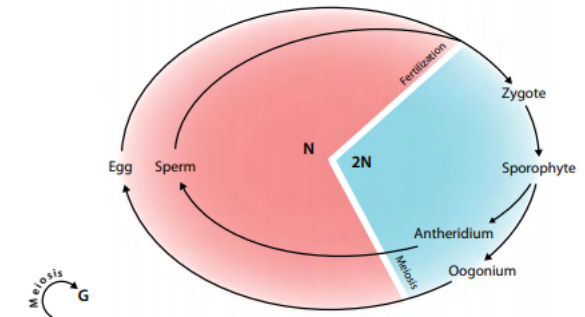


Figure 14.23 The life cycle of *Fucus*.

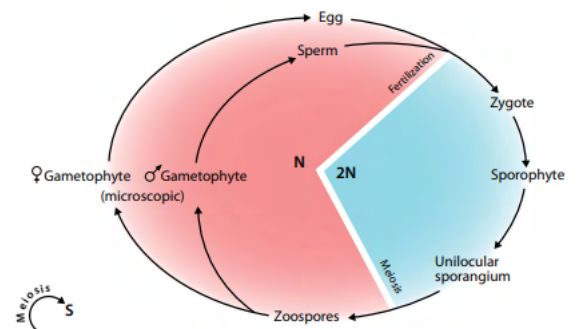


Figure 14.22 The heteromorphic life cycle of *Laminaria*.

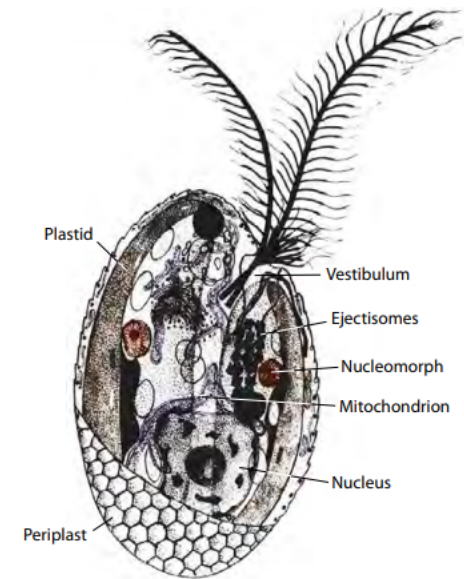
Hacrobia

Cryptomonads

= kleine eencellige algen (crypto = klein, monad = eencellig)

Kenmerken:

- Morfologische kenmerken:
 - Klein (3-50 μm)
 - Eencellige flagellaten met korte flagellen van ongeveer gelijke lengte, ingeplant in een depressie (=vestibulum)
 - Periplast = 2 proteïnelagen waartussen celmembranen liggen → functie = celwand
 - Ejectisomen = cytoplasmatische structuren die hevig weggeschoten kunnen worden
 - Echte nucleus, ook nucleomorf in plastiden
- Vaak in koude, diepe habitats
- Verwant met flagellaten zonder plastiden
- Bewijs van secundaire endosymbiose want = endosymbiontisch eencellig roodwier, nucleomorf



Haptofyten

→ talrijk en divers in mariene waters

Kenmerken:

- Hebben haptonema: naast 2 flagellen, gebruikt voor voedsel te verzamelen
- Grote groep haptofyten vormen coccolieten → essentieel voor CO_2 uit de atmosfeer te halen
 - Veel coccolietafzettingen tijdens Krijt (witte kliffen van Engeland)
- *Phaeocystis* kunnen slijm uitscheiden wat tot strandschuim kan leiden

Archaeplastida

= heel waarschijnlijk een monofyletische groep, waaronder de Glaucophyta, Rhodophyta en Viridiplantae (Chlorophyta en Streptophyta) vallen

→ zeer waarschijnlijk 1 enkele oorsprong van het primaire plasmide hier aanwezig

(verwante Cyanobacteria aan deze plastiden is onbekend)

Glaucofyten

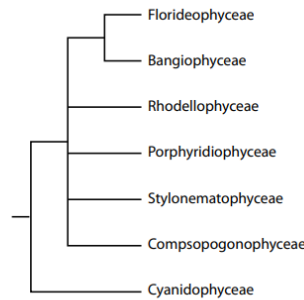
= kleine groep zoetwater algen (15 soorten - bvb *Cyanophora paradoxa*)

(interessante primaire) Kenmerken:

- Cyaanellen (blauwgroene kleur) ipv plastiden
 - Hebben peptidoglycaan wand (zoals sommige cyanobacteria)
- Fycobilliproteïnen in fycobillisomen op het oppervlak van thylakoiden (transfer lichtenergie naar chlorofyl a)
- Zetmeel geproduceerd in cytoplasma (zoals bij roodwieren, niet in stroma zoals groenwieren)

Rhodofyten

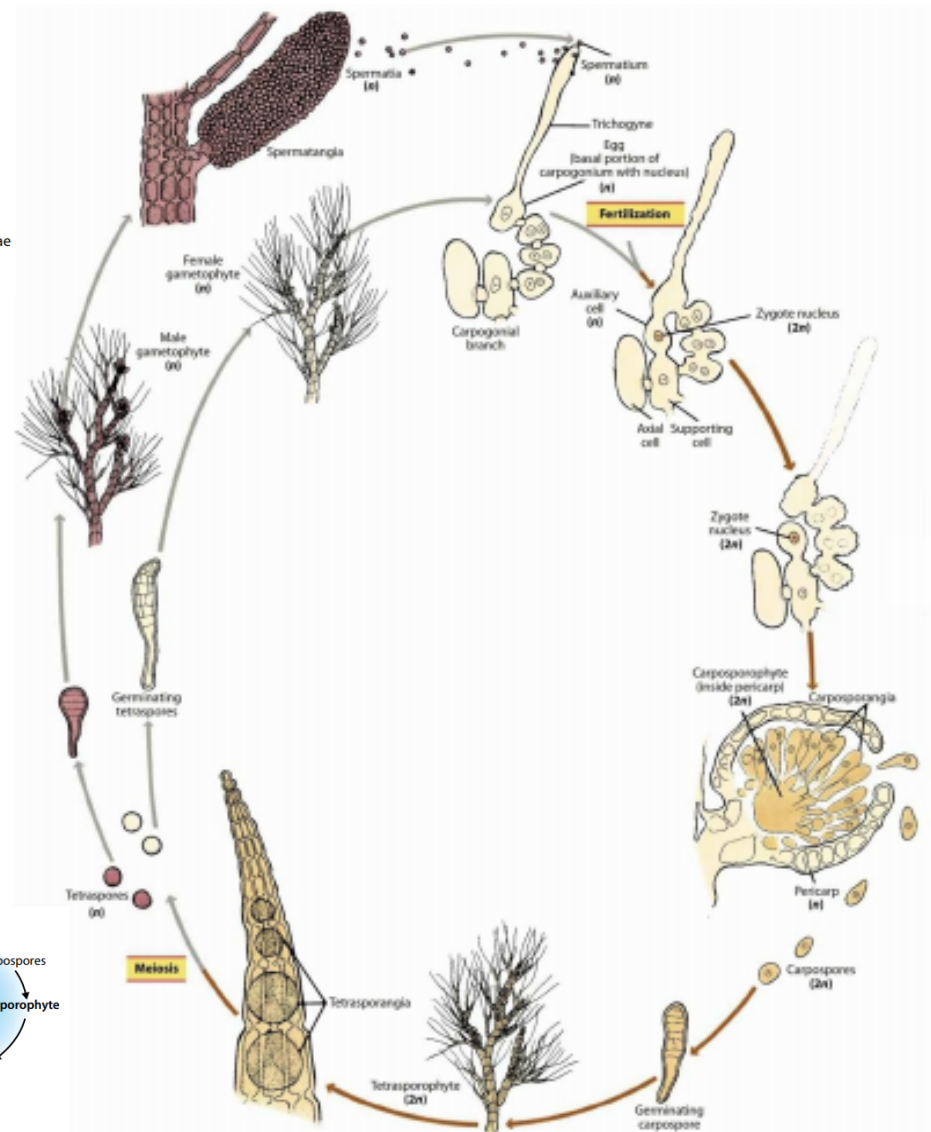
= roodwieren → koraliene rode algen (door aanwezigheid fycobilisomen)
 = monofyletische groep, waarvan Cyanidophyceae meest basaal zijn (zijn eencellig en komen voor in zuinig zoetwater)
 Gebruik: nori in sushi, agar/agarose (wordt hard, dus algen liggen vaak op bodem oceaan), carrageen (gellerende stof) in voedsel (afgeleide) Kenmerken:



- Geen centriolen
- Geen flagellen
- Plastiden met 2 membranen (primaire endosymbiose)
 - Fycobilisomen (ronde structuren met hulp pigmenten op de thylakoiden) en fycoerythrine (fycobilliproteïne, als rood pigment)
- Floridoside = glucose polymeer, opgeslagen in cytosol (dus geen gewoon zetmeel) → reservestof
- Celwand = cellulose celwand met extracellulaire matrix (hieruit agar of carrageen gewonnen)
- Onvolledige cytokinese, blijft tussen cellen altijd een verbindingselement (pit plug)
- Complexe levenscyclus
 - Aseksuele voortplanting via monosporen
 - Seksuele voortplanting complex → bi- of trifase (1 haploide + 2 diploide fasen, komt voor bij Florideophyceae)

Florideophyceae

= meest afgeleide groep, meer complexe structuur en voortplanting (bifasisch of trifasisch), groei via apicale cel
 Bv koraalalgen: koraliene roodalggen, stapelen calciumcarbonaat op dus fossiliseren goed (op zeebodem), geniculate en non-geniculate koraalalgen (geniculaat = met niet gecalcificeerde scharnieren)



Levenscyclus van *Polysiphonia* (Eichhorn & Evert, 2013).

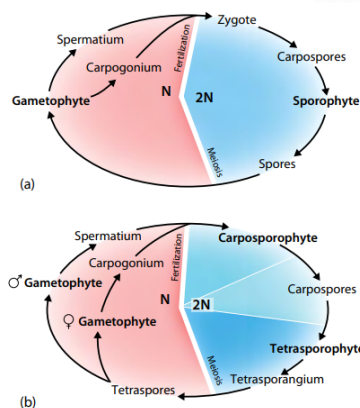


Figure 15.11 Red algal life histories. (a) Biphasic life history of early-divergent red algae. (b) The triphasic life history of later-divergent florideophytes.

Viridiplantae

Unieke kenmerken:

- Cellulose in de celwand (kan ook vroeger geëvolueerd zijn)
- Chloroplasten van Viridiplantae
 - Chlorofyl a en b
 - Thylakoiden gestapeld in grana
 - Zetmeel geproduceerd als reservestof

Opgedeeld in Chlorophyta en Streptophyta

Groenwieren

= monofyletische groep, vroeger ingedeeld volgens structuurtype maar nu volgens fylogenie (duidt snelle evolutie van structuurtypes aan)

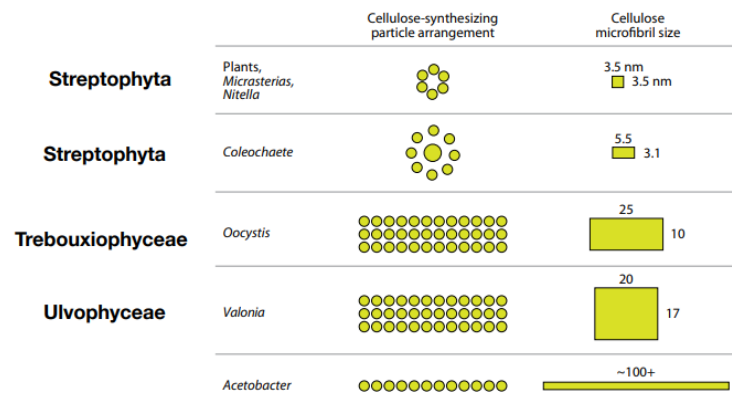
Komen voor als eencelligen, kolonies, coenocytische vormen, onvertakte en vertakte filamenteuze vormen

Gebruikt: vroeger gebruikt als modelorganismen (bv 1 kern per cel, kan - op een niet natuurlijke wijze - tussen soorten migreren, dus celkern = waar genetische info ligt):

- *Chlorella* gebruikt in onderzoek naar Calvin-cyclus door Melvin Calvin
- *Acetabuaria* in transplantatie experimenten gebruikt om aanwezigheid mRNA aan te tonen (was toen nog niet chemisch gekend)
- *Chlamydomonas* = genetisch onderzoekssysteem

Kenmerken groenwieren (vaak gedeeld met landplanten):

- Sterstructuur in flagellen met gelijke lengte (door microtubuli, zie slide 86)
- Thylakoiden in gestapelde grana
- Diverse vormen van plastiden (kunnen als afgeleid kenmerk worden gebruikt)
- Vooral Chlorofyl a en b aanwezig, naast andere accessorische pigmenten, daardoor groene kleur
- Geen fycobiline of fycobilisomen aanwezig (wel bij cyanobacteria, glaucocyten en roodwieren)
- Zetmeel opgeslagen in stroma (niet in andere compartimenten)



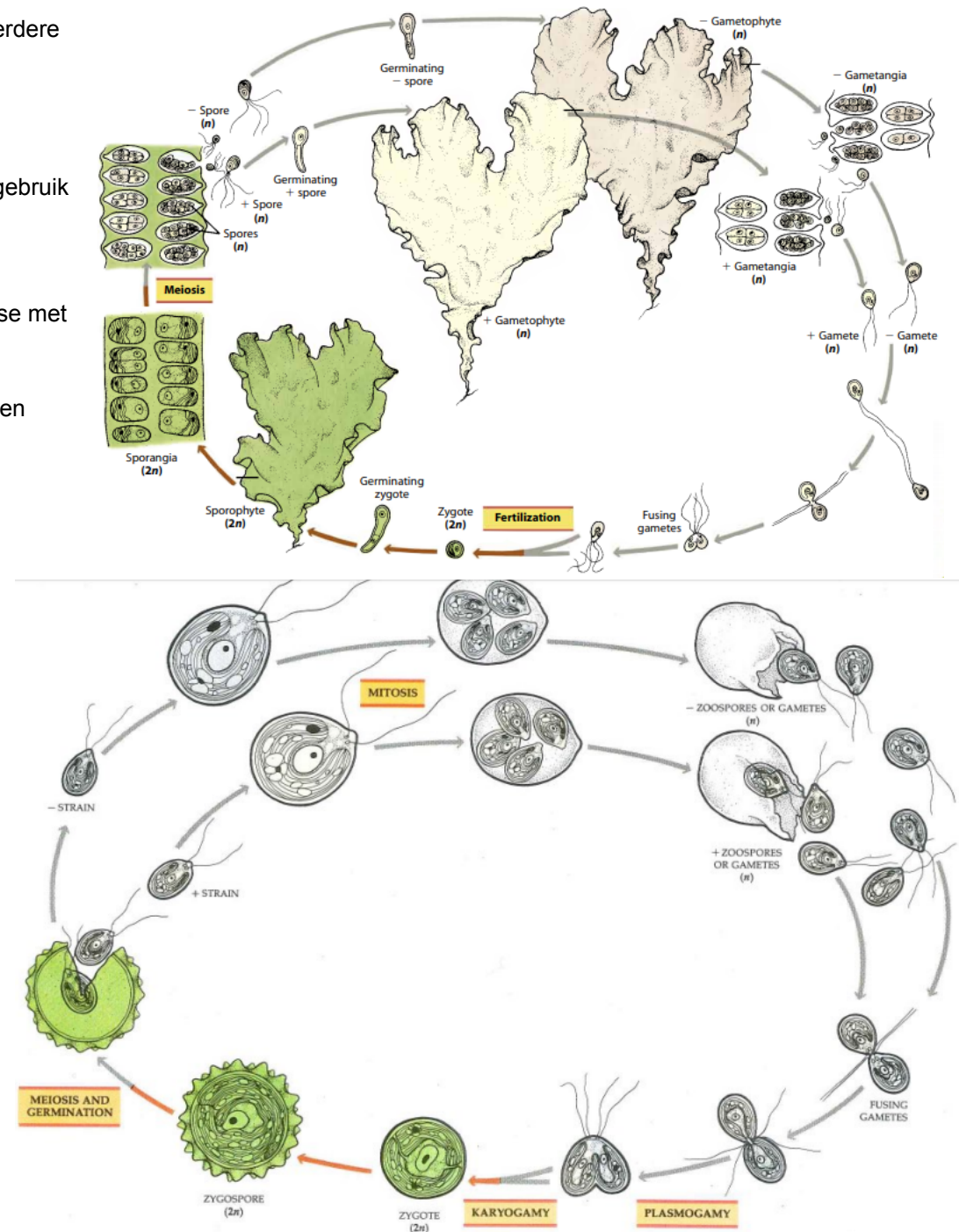
	Flagellar/cytoskeletal apparatus	Photorespiratory enzymes	Mitosis	Cytokinesis	Habitat (primary)	Life history
Prasinophytes	Cruciate roots, rhizoplasts, some with MLS, flagellar and body scales common	Variable	Variable	Furrowing	Marine	Zygotic meiosis
Trebouxiophyceae	Cruciate X-2-X-2 roots, CCW orientation, no scales, rhizoplast present	Glycolate dehydrogenase	Semi-closed, non-persistent spindle	Furrowing	Freshwater or terrestrial	Zygotic meiosis
Ulvophyceae	Cruciate X-2-X-2 roots, CCW orientation, +/- body and flagellar scales, rhizoplast present	Glycolate dehydrogenase	Closed, persistent spindle	Furrowing	Marine or terrestrial	Zygotic meiosis or alternation of generations or gametic meiosis
Chlorophyceae	Cruciate X-2-X-2 roots, CW or DO orientation, scales occur rarely, rhizoplasts	Glycolate dehydrogenase	Closed, non-persistent spindle	Furrowing; phycoplast, some with cell plate and plasmodesmata	Freshwater or terrestrial	Zygotic meiosis
Streptophyte algae	Asymmetric roots, MLS, body and flagellar scales usually present, rhizoplast rare	Glycolate oxidase and catalase in peroxisome	Open, persistent spindle	Furrowing, some with cell plate, phragmoplast, and plasmodesmata	Freshwater or terrestrial	Zygotic meiosis

Chlorophyta

Opbouw flagel wortel: afwisseling tussen 2 microtubuli en meerdere microtubuli (X-2-X-2) → zie slide 91

Binnen chlorophyta:

- Prasinophyceae (basale groep)
 - Prasino = groen
 - Wanneer cellen verstoord worden maken ze gebruik van ejectisomen (ter bescherming)
 - Vb *Pyramimonas parkae*
- Trebouxiophyceae
 - In zoetwater of terrestrisch in lichens (symbiose met schimmels)
 - Meestal microscopische niet-geflagelleerde eencelligen, of vertakte of onvertakte filamenten
- Ulvophyceae
 - Marine organismen
 - Sommige van grootste en meest opvallende groenwieren
 - Voorbeelden
 - *Caulerpa taxifolia* = invasieve soort in Middellandse Zee, verspreid door Duitse experimenten, overgroeit koralen en ander zeeleven
 - *Ulva* (zeesla) → zie figuur voortplantingscyclus
- Chlorophyceae
 - Divers in zoetwater
 - Diverse lichaamsvormen (algemeen bij groenwieren)
 - Afgeleide motorische en cytotkinetische eigenschappen en geflagelleerd voortplantingscellen
 - Bv *Volvox*
 - Figuur voortplantingscyclus *Chlamydomonas*
- Terrestrische groene algen
 - Vb *Pleurococcus* → groene boomschors



Streptophyta

(afgeleide) Kenmerken:

- Komen vnl voor in zoetwater
- Lichaamstype: geflagelleerde eencelligen, kolonies, vertakte en onvertakte filamenteuze groepen
- In basale lijnen → geflagelleerde eencelligen en onvertakte filamenten, latere taxa → complexere bouw
 - Asymmetrische flagelwortels met een meerlagige structuur (MLS)
 - Mitose: open en persistente spoelfiguur
 - Fragamoplast met celplaat en plasmodesmata
 - Cellulose productie door cellulose rozetten (zoals in landplanten)
 - Peroxisoom (organel met oxiderende enzymen, waterstofperoxide wordt geproduceerd)
- Cytokinese → figuur

Ordes binnen Streptophyta:

- Mesostigmatales (slide 104 foto's)
 - Eencelligen
 - 2 flagellen, 1 chloroplast (met pyrenoiden), eyespot
 - Bv *Mesostigma*
- Klebsormidiales (slide 105 foto's)
 - Onvertakte filamenten
 - 1 plaatachtige plastide
 - Bv *Klebsormidium*
- Zygnematales (slide 106&107 foto's)
 - Onvertakte filamenten
 - Nucleus zwevend in cytoplasma, ongeveer in het midden van de cel, laterale conjunctie/fusie mogelijk
 - Bv *Zygnema*, *Mougeotia*, *Spirogyra*
- Desmidiales (slide 108 foto's)
 - Karakteristieke celwand
 - Twee helften: elk 1 chloroplast, gescheiden door isthmus waarin celkern zich bevindt → samen 1 cel
 - Bv *Desmidium*, *Euastrum*, *Netrium*
- Coleochaetales (slide 109 foto's)
 - Pseudoparenchymatisch → interessant om te bestuderen
 - Vertakte filamenten
 - Bv *Coleochaete*
- Charales (= kranswieren) (slide 110 foto's)
 - Vertakte filamenten
 - Apicale cel, oorspronkelijk gedacht dat Charales afgeleid was van landplanten maar tegenwoordig relatie niet zo duidelijk
 - Oogonium en antheridium

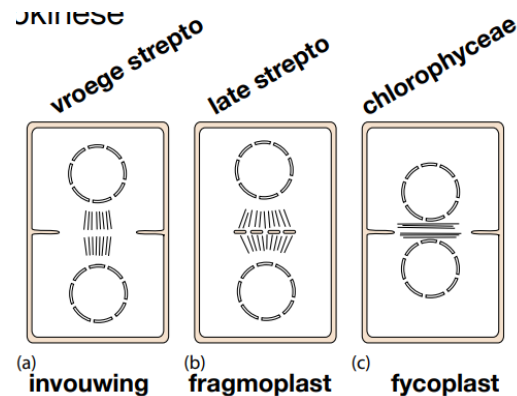


image in which the phragmoplast and forming cell plate are visible. (b) This image was made by fluorescently labeling the tubulin protein that makes up phragmoplast microtubules (green). The two forming daughter nuclei, stained with DAPI, appear blue-white. (a: M. E. Cook; b: K. Doty)

Figure 16.11 Diagrammatic comparison of specialized cytokinesis systems of green algae. (a) Early-diverging streptophyte algae divide by furrowing, though microtubules may be involved. (b) Later-diverging streptophyte algae display phragmoplasts very similar, if not identical, to those of land plants. In this cytokinesis system a cell plate develops from the center toward the cell periphery. Microtubules arranged perpendicular to the developing cell plate help guide vesicles to the developing cell plate and aid in the formation of plasmodesmata. (c) Chlorophytes often produce phycoplasts—arrays of microtubules lying parallel to the developing cleavage furrow. Such microtubules are believed to keep daughter nuclei—which may lie close together—apart during cytokinesis.

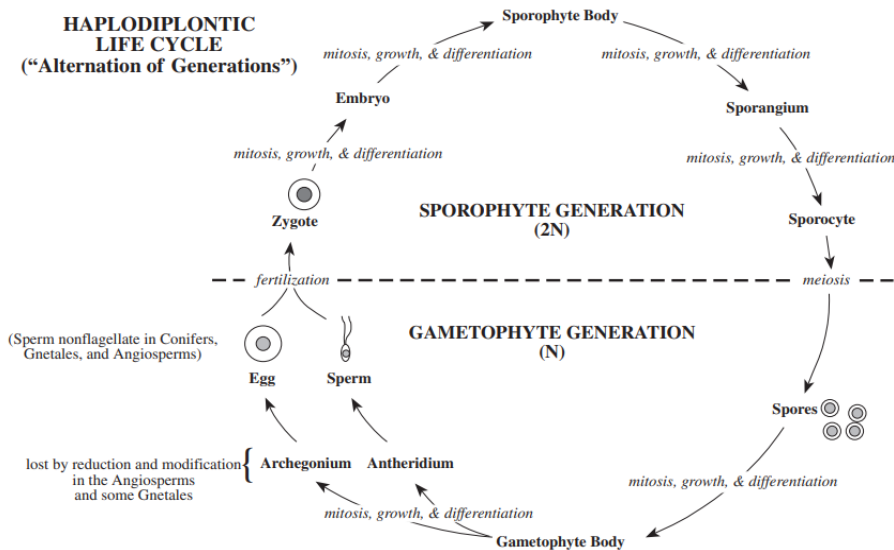
4. Mossen en varens

Examenvragen: kenmerken, foto's per familie/groep benoemen, grote relaties tussen groepen kennen

Inleiding Embryophyta

Landplanten = Embryophyta → afgeleid van Streptophyta met aanpassingen aan landleven:

- Embryo (vorig haplonte cyclus met zygote)
 - Alterneren van generaties waarbij de sporofytische generatie groot wordt maar de gametofytische generatie nog steeds de belangrijkste is → diplohaplonte levenscyclus



- Cuticula, weefselvorming (parenchym), reproductieve structuren met steriele cellagen: transitie van oogonium (algen) naar archegonium (♀) en antheridium (♂) (landplanten) → tekeningen slide 7

Landplanten zijn een monofyletische groep, maar relaties tussen landplanten nog niet 100% gekend → slide 3 - boom

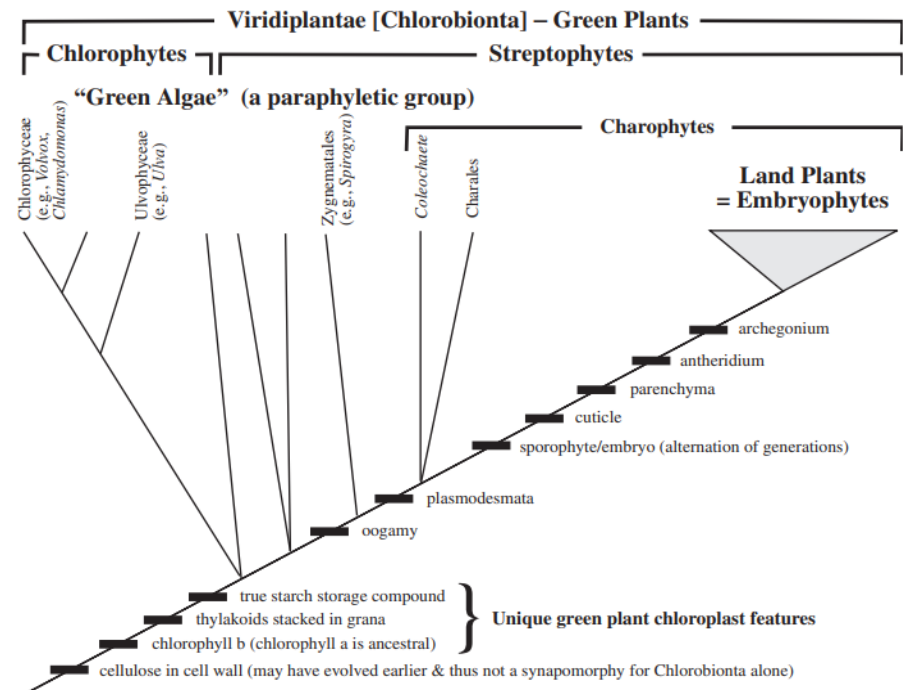
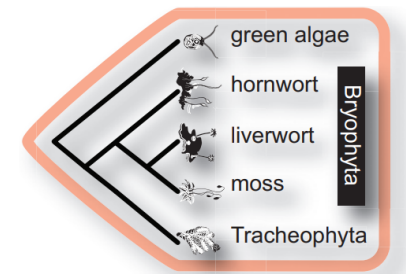


FIGURE 3.1 Cladogram of the green plants (Viridiplantae or Chlorobionta), modified from Bremer (1985), Mishler and Churchill (1985 and Mishler et al. (1994). Important apomorphies discussed in the text are listed beside thick hash marks.



Bryophyten

= mossen zijn een monofyletische groep (clade), met 3 groepen in (levermossen, mossen, hawmossen)

Kenmerken:

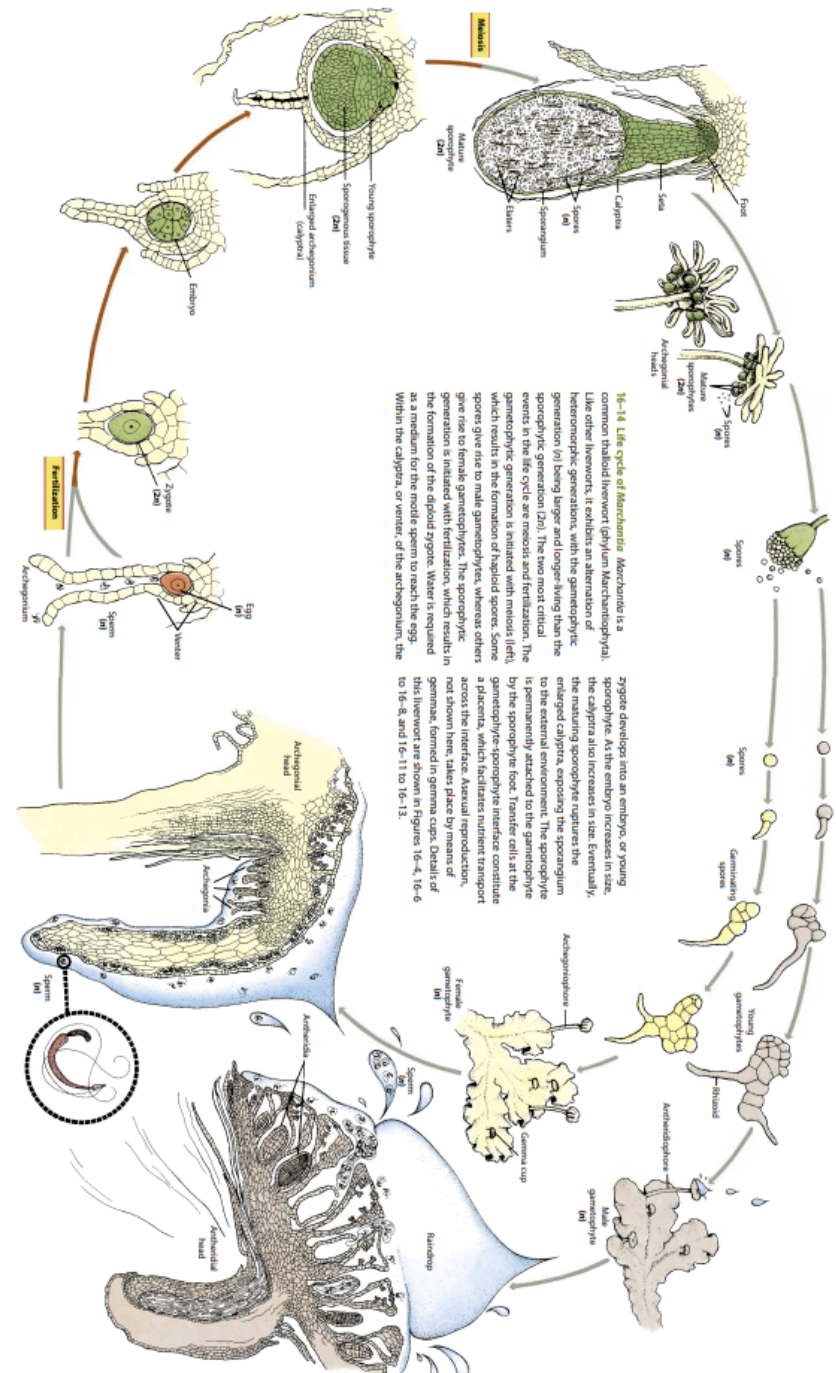
- Klein
- Verkiezen vochtige omgeving, hebben water nodig voor voortplanting
- Levenscyclus gedomineerd door gametofyt
- Geen echt vaatweefsel met lignine, maar enkelen hebben watertransportsysteem - zeer functioneel
- Organen lijken oppervlakkig op bladeren en wortels (rhizoiden)
- Sporofyt is onvertakt

Marchantiophyta

= levermossen

Kenmerken (slide 9 uitleggende figuren, slide 10 foto's):

- Hebben elateren tussen de sporen (= hygroscopische - wateraantrekkende - cel die van vorm veranderd oiv water)
- Geen echte stomata maar wel poriën (niet gereguleerd) → wss stomata verloren want monofyletische groep, ofwel fylogenie nog niet compleet
- Gemmae staan in voor aseksuele, vegetatieve voortplanting, bevinden zich in gemma cups
- Hebben antheridioforen en archegonioforen → dus vrouwelijke en mannelijke gametofyt
- Hebben sporangium of capsule
- Ofwel bladachtig (*Bazania*, *Porella*) ofwel thallusvormig
- Bv *Marchantia* = thallusvormend levermos (slide 11)
 - *Marchantia polymorpha* = modelsysteem → want is haploïd organisme dus fenotype van een knock-out is onmiddellijk zichtbaar en homologe recombinatie is mogelijk, daarnaast is genoom enorm gereduceerd (1 kopie per gen) → diplohaplonte cyclus met gereduceerde sporofyt
- Waarschijnlijk bestaat een symbiotische relatie tussen schimmels en levermossen



Bryophyta

= mossen, monofyletische groep

Kenmerken (slide 15&16 verklarende figuren en foto's):

- Gametofyt heeft geen stomata
- Hebben antheridia en archegonia (en nekkanaalcellen in archegonia, zie foto ih midden slide 16)
- Transportweefsels, omringd door perine laag:
 - Hydroiden → vervoer van water
 - Leptoiden → vervoer van suikers
- Perine laag in sporen
- Costa (lijkt op hoofdnerf)
- Calyptra (kapje) op sporofyt
- Operculum (dekseltje) met peristoom tanden (zijn hygroschopisch en 'scheppen' sporen uit sporangium - helpen dus bij verspreiding van sporen)
- Protonema = eerste ontwikkeling van filamenteuze structuur (gametofyt)
- Levenscyclus zeer gelijkaardig aan levermos, maar ontwikkeling van verschillende structuren (bv protonema, calyptra)

Bv *Physcomitrella patens* → foto's van levenscyclus in cultuur slide 18

- Gebruikt als modelmos want
 - Gesequeneerd genoom
 - Makkelijk transformeerbaar
 - Homologe recombinatie
 - Eenvoudig te groeien

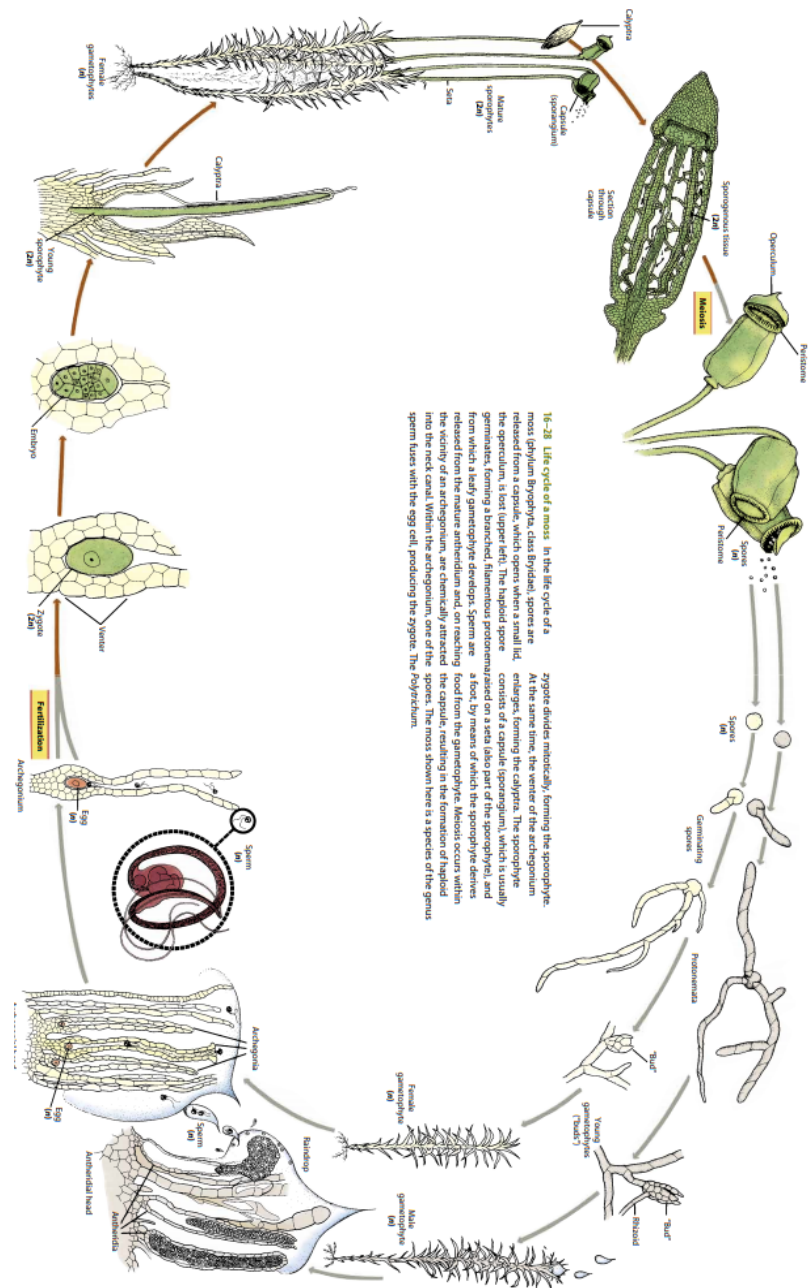
Anthocerotophyta

= hawmossen

(afgeleide) Kenmerken (foto's slide 19):

- Sommige soorten hebben stomata
- Symbiotische relatie met cyanobacteria die in openingen van de thalli leven
- Waarschijnlijk bestaat een symbiotische relatie tussen schimmels en hawmossen
- Dezelfde levenscyclus als mossen en levermossen
 - Cylindrische sporofyt groeit uit een intercalair meristeem met voet en kraag
- Hebben pseudo-elateren

OVERZICHTSTABEL KENMERKEN BRYOPHYTEN SLIDE 20



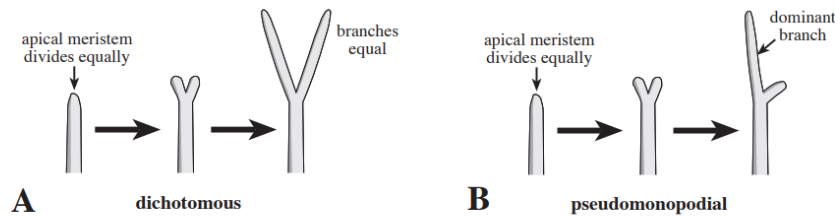
Tracheophyta

= vaatplanten → planten met xyleem en floem (dus eigenlijk de embryophyta MIN de monofyletische mossen)

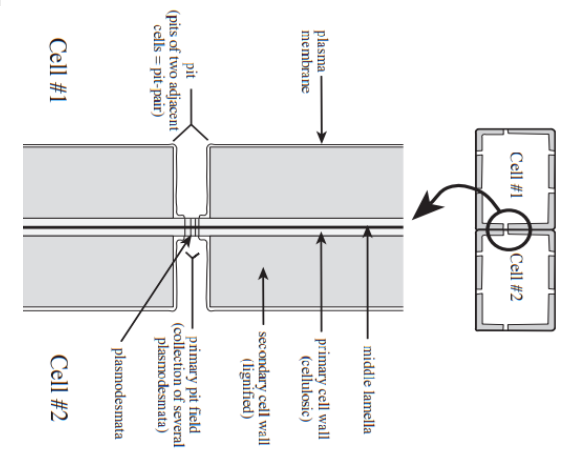
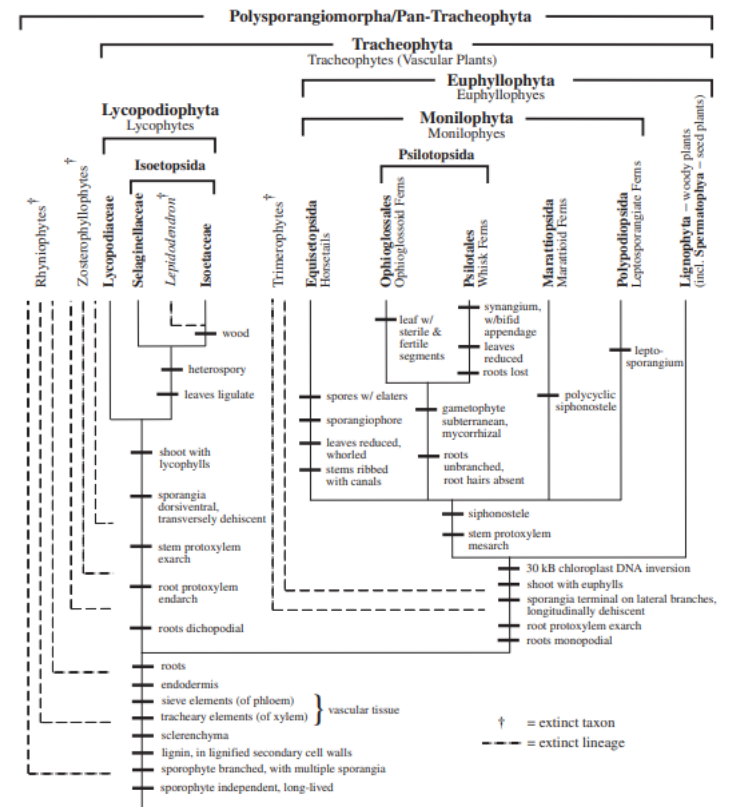
Opgedeeld in 2 groepen: Lycopodiophyta en Euphyllophyta

(afgeleide) Algemene kenmerken (synapomorfieën) vaatplanten:

- Lang-levende onafhankelijke sporofyt
 - Generatiewisseling, maar sporofyt is dominant (gametofyt is kleiner en korter levend)
- Vertakte sporofyt (dus complexer)
 - Verschillend verpakingspatroon, waarbij er 1 dominante stengel is die kan vertakken (monopodiaal), eerder dan een dichotoom splitsende as



- Verhoute secundaire celwanden door lignine (slide 26)
 - Lignine = complex polymeer van fenolen dat celwand impregneert
 - Cellen met secundaire celwand vormen ook stippels en stippelvelden, waar verdikking afwezig is en plasmodesmata de cellen verbinden (zie figuur)
- Aanwezigheid van sclerenchym, xyleem en floem (figuren/foto's slide 27-29)
 - Sclerenchym ⇒ sterke verhouting zorgt voor stevigheid en dus grootte van planten (evt zelfs steencellen)
 - Xyleem zijn vaten voor watertransport
 - Floem zijn zeelementen/zeefplaten voor transport (opgeloste stoffen)
- Endodermis (slide 30)
 - = binnenste laag cortex, is verkrut
 - Houdt water en opgeloste stoffen tegen, moeten doorheen cellen naar binnen
- Wortel (geen rhizoiden) (slide 31)
 - Bestaan uit centrale stele en cortex



Fylogenie en oorsprong

Fossiele groepen geven informatie over oorsprong en evolutie van vaatplanten:

- Oudste fossiel met vaatweefsel uit het Siluur (443-420 mya) en Devoon (*Cooksonia* oudste bekende fossiele vaatplant)
- Rhyniophyta, Zosterophyllophyta en Trimerophyta (stippellijnen vorige pagina) → waren dominant tijdens het Devoon (420-360 mya)
 - Zaadloze vaatplanten
 - Dichotoom en complex vertakt (slide 34)
- Rhyniophyten = parafyletische groep aan de oorsprong van vaatplanten, vb *Rhynia* (heeft haplostele stengel), *Sigillari*, *Lepidodendro* (foto's slide 35)
- Gefossiliseerd plantenmateriaal (flora) uit Carboon ⇒ steenkoolafzettingen (houtschool = artificiëel, steenkool = natuurlijk)
 - Dominerende groepen (nu kleine plantjes maar vroeger wss heel groot, tekeningen slide 37):
 - Equisetales (bv *Calamites*)
 - Sphenophyllales (fossiele zustergroep van Equisetales)
 - Lycopodiales
 - Lepidodendrales (bv *Sigillaria*)
 - Filicales (varens)
 - Cordaitales (gymnospermen)

Lycopodiophyta

Takken eerst af in de Tracheophyta

Kenmerken:

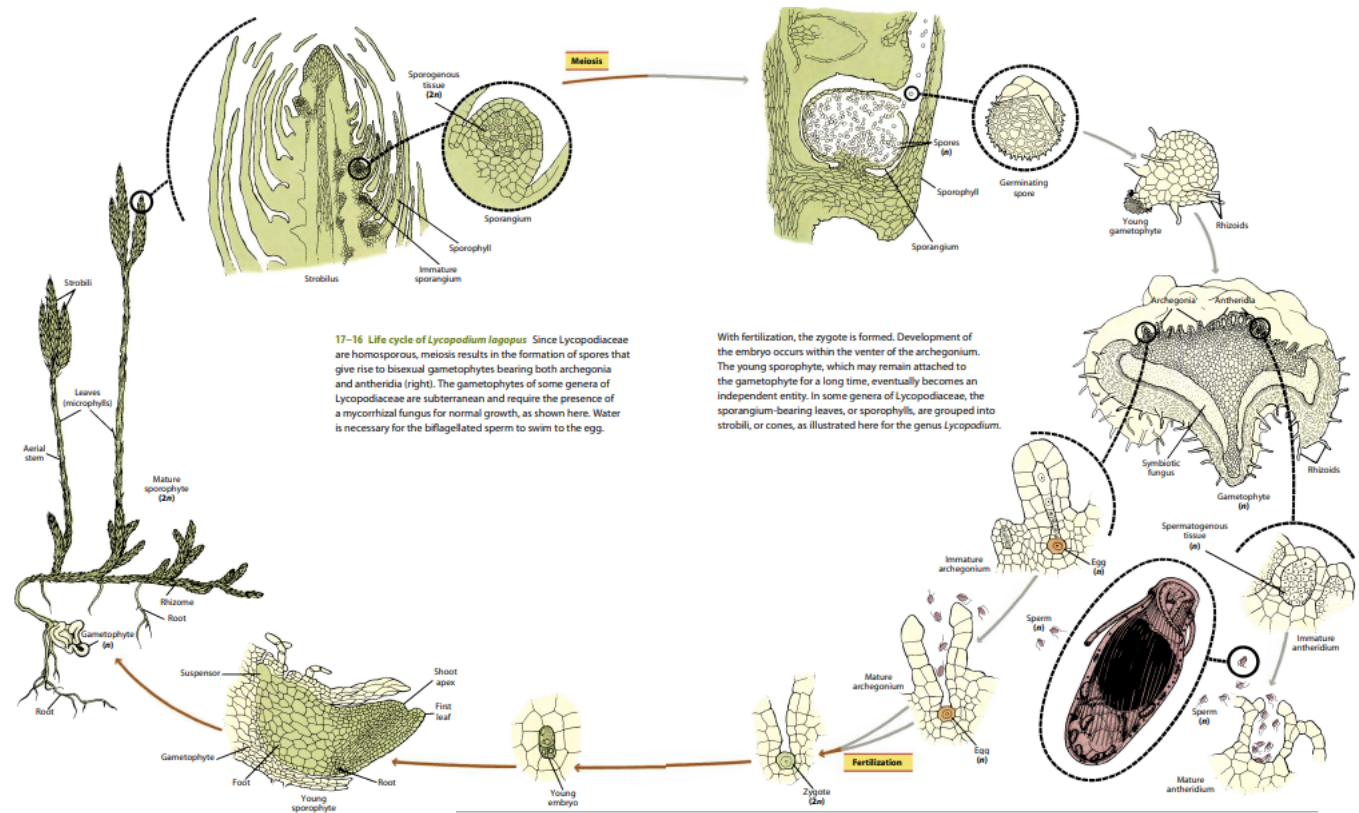
- Wolfsklauwen hebben dichotoom vertakt wortelstelsel
- Ontwikkelen laterale sporangia
- Exarch protoxyleem
- Vormen lycophyllen (→ onvertakte vaatbundel in blad, geen euphyll)
- Wortels hebben endarch protoxyleem en stengels exarch protoxyleem en lycophyllen (zie slide 39)
- Actinosteles of plectosteles stengel

Bestaan 3 families: Lycopodiaceae (wolfsklauw familie), Isoetaceae (biesvarens), Selaginellaceae

Lycopodiaceae

Foto's slide 40

- 1 type gametofyt
- Als fossiel heel grote planten, nu heel klein
- Groeien soms als epifyt op bomen
- Levenscyclus →
 - Homospore levenscyclus
 - Sporofyt is dominant, onafhankelijk van gametofyt
 - In strobilus ontwikkelen sporofyllen en daarin sporangia



Isoetopsida

= Isoetaceae + Selaginellaceae

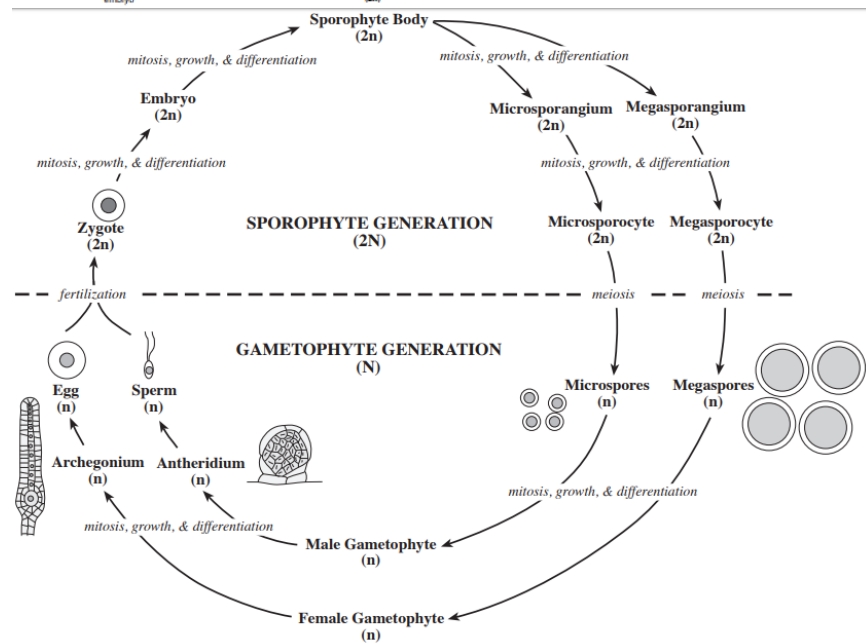
Afgeleide kenmerken:

- Heterosporie → mannelijke en vrouwelijke gametofyt → heterospore levenscyclus
- Ligula (tongachtig deeltje in strobilus) → mogelijk rol bij wateropname

Isoetaceae

= biesvaren (geen varens, lycopodiafyta)

Megasporangia en microsporangia aan basis van licofyllen (bladachtige structuren) - foto's slide 46



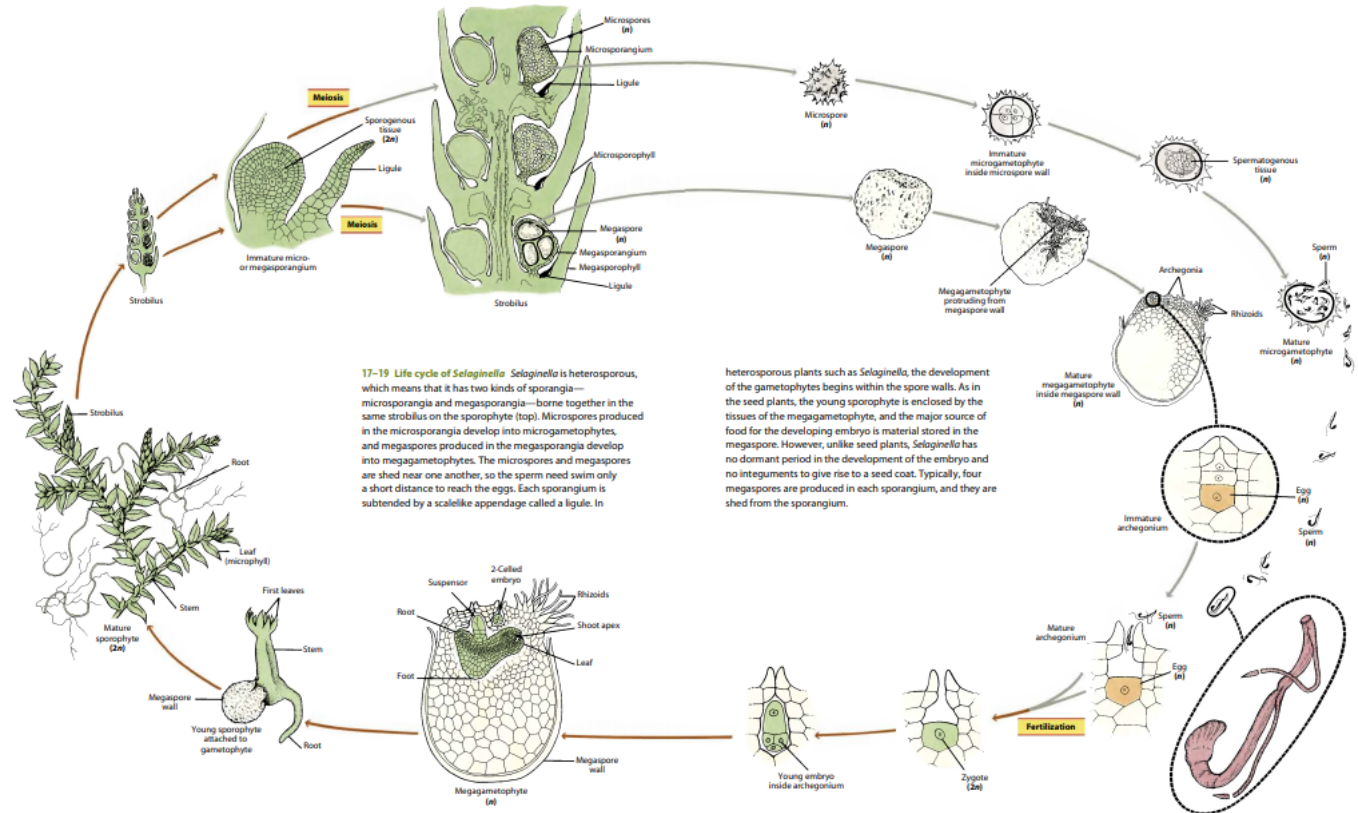
Selaginellaceae

Genus *Selaginella* met ca 600 soorten

Foto's slide 47 → rood = microsporangium, groen = megasporangium; triletten litteken van microsporen die samenzaten

Voorbeeld *Selaginella*

- In strobilus worden megaspore (eicellen) aangemaakt in megasporangia en microspore (spermacellen) in microsporangia
- Hoog trehalose gehalte (bij *Selaginella lepidophylla* - valse roos van Jericho - tot 20% → kan uitdrogen, macromoleculen beschermt door trehalose)



Euphyllophyta

Varens en zaadplanten (zijn zuster groepen) → gemeenschappelijke voorouder bij het ontstaan van bladeren

Afgeleide kenmerken (slide 49&50):

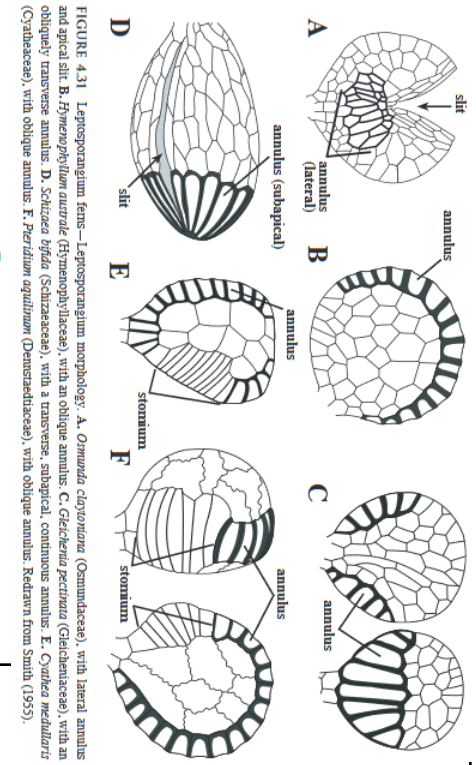
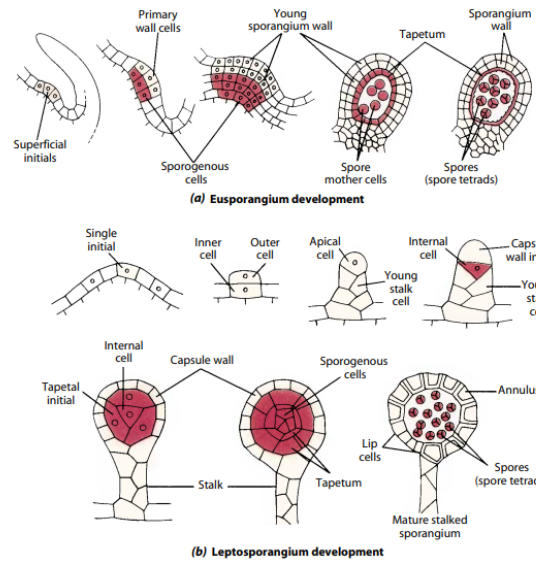
- Monopodiale wortels (itt dichotoom vertakte) → hoofdas vertakt, laterale wortels (vertakkingen) ontstaan intern
- Wortels = exarch protoxyeem
- Chloroplast genoom inversie
- Hebben echte bladeren (eufyl) met een bladvenster en vertakte nerven (figuur slide 49 → ontstaan meernervige bladeren)
- Apicaal meristeem
- Monopodiale groei
- Karakteristieke bladeren (eufyl of megafyl)

Polypodiopsida

= monilophyten = varens (monilo = parelsnoer)

Kenmerken:

- Siphonostele (ringvormig vasculair weefsel - zie slide 51)
 - Ectophloic siphonostele, met floëem buiten xyleem
 - Amfifloïde siphonostele, met xyleem volledig omringd door floeem
 - Dictyostele, xyleem opgedeeld in strengen met floeem errond
- Mesarch protoxyleem in stengel
- Verschillende ontwikkeling van sporangia:
 - Basale Eusporangiate (Equisetidae, Ophioglossidae, Marattiidae) → eusporangium, ontstaan uit meerdere initiaalcellen
 - Afgeleide Leptosporangiate (Polypodiopsida) → leptosporangium, ontstaan uit één enkele initiaalcel, staat op een steeltje



Equisetidae

= paardestaarten

Staan aan basis van varens (10.000 soorten varens) → basale grade

Calamites (fossiel) vertoont paardenstaart kenmerken maar dan als boom (geribbelde stengel, bladeren in kransen)

Equisetaceae

Kenmerken (foto's slide 54):

- Geribbelde stengel
- Gereduceerde bladeren in kransen
- Sporangioforen → sporangia hangen op parapluutje op steeltje
- Sporen met elateren

Marattiidae

Marattiaceae

= grote familie eusporangiate varens uit tropische en subtropische gebieden

Kenmerken:

- Eusporangia → zitten gegroepeerd in synangia

Ophioglossidae

- ❖ Addertong = *Ophioglossum* - slide 55

Psilotopsida

Psilotopsida = onderklasse, Psilotaceae = afgeleide familie die veel kenmerken verloren heeft

Kenmerken (foto's slide 56):

- Gegroepeerde sporangia (synangia - 2 of 3-lobbig, openen om sporangia vrij te zetten)
- Enaties (= kleine 'bladeren')

- Polycyclische siphonostele (afgeleide vorm van siphonostele, verschillende cycli die op elkaar staan)

- Protostele met centraal xyleem en perifeer floeem

Polypodiidae

= leptosporangiate varens = echte varens

Afgeleide kenmerken(foto's slide 58-60):

- Rizomen → onder- of bovengronds
- Pinna(e)
- Bladontrolling (vernatie - zeer belangrijk) circinate
- Trichomen en schubben
- Bladnervatuur (kan belangrijk zijn ter identificatie van varens)
- Leptosporangium (zie figuur)
 - Uit enkele cel
 - Annulus → kan verschillen van vorm
 - In sori (groepjes beschermd door indusium) → **slide 60**
 - Sori ⇒ rond, lineair, verspreid
 - Indusium ⇒ niervormig (reniform), lineair, peltaat
 - Parafyse (steriele haarachtige structuren)

Levenscyclus (slide 62)

- Varen = sporofyt = diploid, sporen = haploid → maken gametofyten met reproductieve weefsels → sperma en eicellen ontwikkelen zygoten
- Sporofyt ontwikkeld uit gametofyt
- Vb *Polypodium* → (ook slide 63)

<p><i>Osmundaceae</i></p>	<p>= Koningsvaren familie Slechts 20 soorten Kenmerken (foto's slide 64):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Sporendosjes niet gerangschikt in sori • Sporendosjes lijken nog beetje op die van eusporangiate varens: ontstaan uit meer dan 1 cel en produceren talrijke sporen • Vb <i>Osmunda regalis</i>
<p><i>Hymenophyllaceae</i></p>	<p>= vliesvaren familie Kenmerken (foto's slide 65)</p> <ul style="list-style-type: none"> • Kleine vochtminnende varens • Bald vaak maar 1 cellaag dik



	<ul style="list-style-type: none"> • Sori op het bladeinde op het einde van de nerven • Bivalvate indusia
<i>Gleicheniaceae</i>	<p>= tropische varens</p> <p>Kenmerken (foto's slide 66):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Bladeren gevorkt • Sori zonder indusium • Pseudodichotome vertakkingen
<i>Lygodiaceae</i>	<p>= oa klimvarens (enkel genus <i>Lygodium</i>)</p> <p>Kenmerken (foto's slide 67):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Dunne, lange, flexibele hoofdnerf
<i>Marseleaceae</i>	<p>= pilvarenfamilie, aquatische varens (klavervaren en pilvaren)</p> <p>Kenmerken (foto's slide 68):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Lijken op eerste zicht niet op varens, maar hebben dezelfde levenscyclus
<i>Salviniaceae</i>	<p>= vlotvaren familie</p> <p>Kenmerken (foto's slide 69):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Drijven op water • Symbiose met cyanobacteriaazola - enorm snelle vermenigvuldiging
<i>Cyatheaceae</i>	<p>= tropische boomvarens</p> <p>Kenmerken (foto's slide 70):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Immense bladeren • Boomachtige habitus (lijken op bomen)
<i>Pteridaceae</i>	<p>= lintvaren familie</p> <p>Kenmerken (foto's slide 71):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Lineaire sori op het einde van bladeren • Vals indusium (!!) → bladrand opgeplooid om sorus te beschermen
<i>Aspleniaceae</i>	<p>= streepvaren familie</p> <p>Kenmerken (foto's slide 71):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Lineaire sori • Echt indusium (beschermt sori)
<i>Dryopteridaceae</i>	<p>= niervaren familie</p> <p>Kenmerken (foto's slide 73):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Sori renivormig of peltaat • Indusium (wanneer aanwezig) renivormig of peltaat

<i>Polypodiaceae</i>	= eikvaren familie Kenmerken (foto's slide 74): <ul style="list-style-type: none">• Aantal gewone en herkenbare kenmerken (zie foto's)
----------------------	---

5. Gymnospermen

= naaktzadigen (alle zaadplanten MIN de bloemplanten) → hebben dus geen carpellen (beschermen zaden bij bloemplanten)

Oorsprong en fylogenie

Lignophyta = alle houtige planten (alle zaadplanten + houtige fossiele taxa zoals Progymnospermen en zaadvarens)

- Progymnospermen = houtige sporen producerende planten
 - Bv *Archeopteris* - eerste grote echt bossen
- Pteridophyta - zaadvarens = houtige zaadplanten die bladeren van varens vormden
 - Bv *Medullosa* - geen sporen! Zaden - zaadvarens!

Progymnospermen + zaadvarens → bijdrage tot vroegere houtige bossen (fossiele bossen), hadden echt hout itt tot wolfsklauwen hadden vooral bast

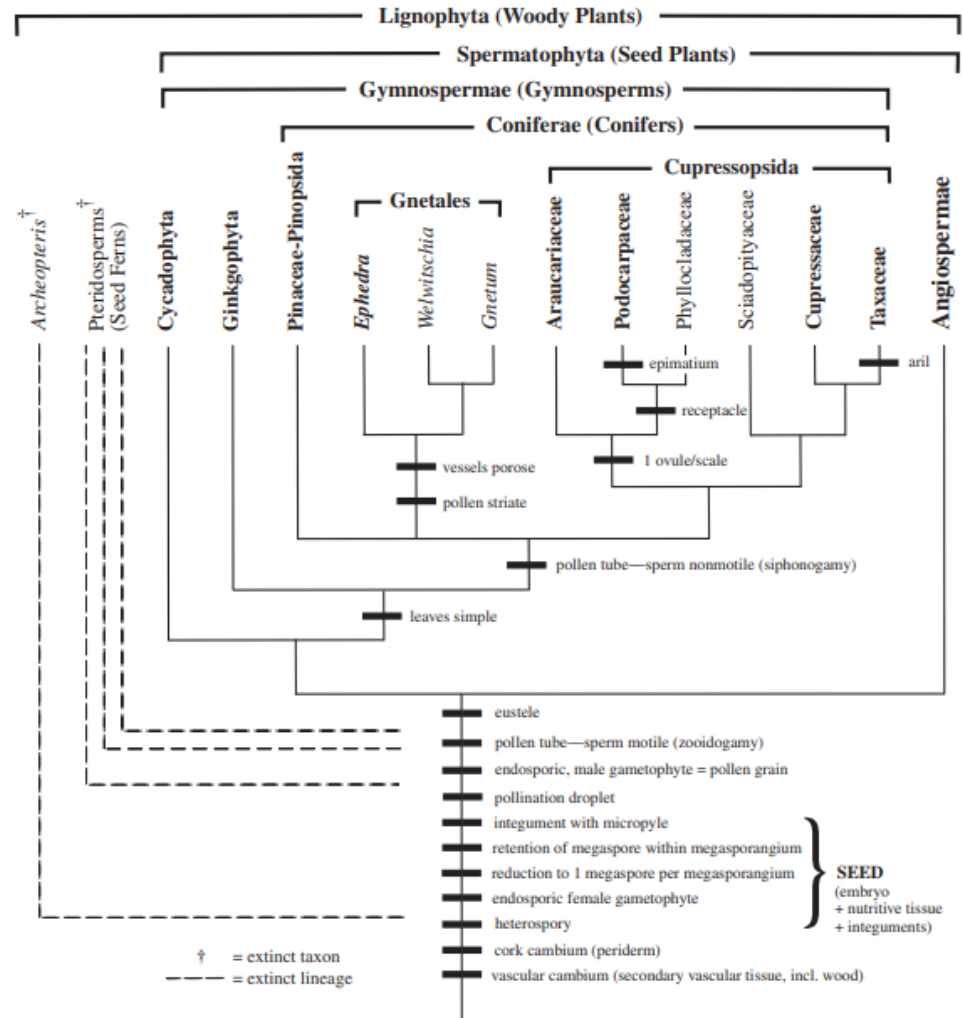
Onderaan schema synapomorfieën:

- Vasculair en kurkcambium (slide 4)
- Bifaciale groei → naar binnen houtafzetting, naar buiten bastafzetting (slide 4)
- Fossiele lycofyten en varens produceerden unifaciale secundaire groei (bast)
- Ontstaan pollenbuis → ontstaat siphonogamy (manier om niet motiele zaadcellen toch op juiste plaats af te zetten, want 2x verlies van flagellum van zaadcellen)
- Binnen presopsida: 1 ovule per porifeer

Gnetales wss dicht verwant aan Pinaceae, ondersteunt door recente fylogenie (bootstrap 100% - boom slide 6)

Huidig → slechts 1000 soorten overgebleven gymnospermen, economisch belangrijke en wetenschappelijk interessante groep (door ouderdom)

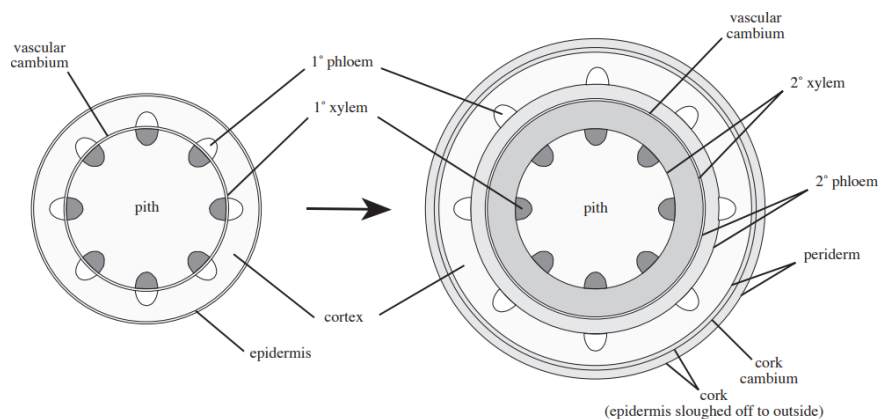
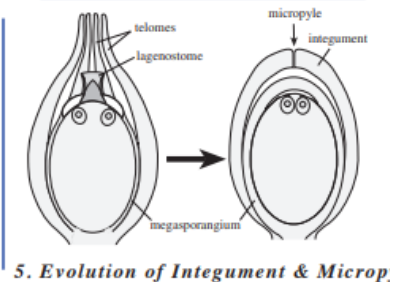
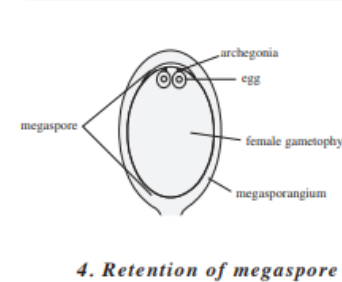
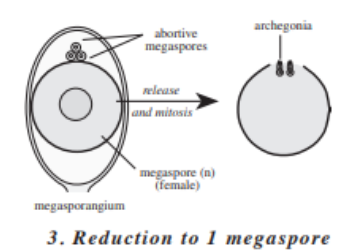
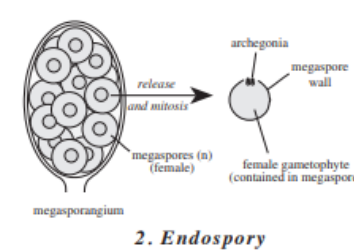
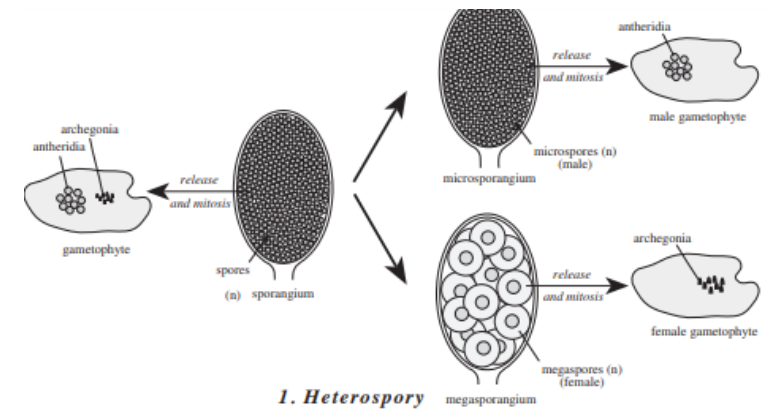
- Bv *Araucaria araucana*, *Gnetum gnemon*, *Cycas* sp., *Ginkgo biloba*, *Sequoia* sp.



Algemene kenmerken

Slide 7-12 figuren

- Zaad = naakt, geen carpellen/vrucht zoals bij angiospermen
- Pollinatiedruppel (slide 11) → suikerachtige vloeistof afgescheiden door megasporangium → vangt pollen → resorptie van pollinatiedruppel voor pollenkorrels zo dicht mogelijk bij eicellen te brengen in micropyle
- Pollen (zakjes aan pollen spelen rol bij windverspreiding)
- Pollenbuis (groeit haustoriaal door of parasiteert op nucellusweefsel van megasporangium)
 - Levert geflagelleerde cellen (=motiele spermacellen) aan bevruchtungskamer (in basale groepen *Ginkgo* en *Cycadophyta*) = zooidogamie
 - Pollenbuis fuseert met eicel (meer afgeleide soorten) = sifonogamie
- Ovule (= onbevrucht zaad) en zaadontwikkeling → oorsprong zaden in verschillende stappen:
 - Heterosporie
 - Endosporie
 - Reductie tot een enkele megaspore (4 megaspores → reductie tot 1 want de 3 andere aborteren → overblijvende groeit uit tot vrouwelijke gametofyt met 2 functionele archegonia met eicellen → na bevruchting groeit deze uit tot 1 of meerdere diploide embryo's - zie figuur volgende pagina)
 - Retentie van de megaspore (megaspore ontwikkeld zich verder in sporangium)
 - Ontstaan van integument en micropyle
- Oorsprong eustele → circulair geplaatste vascularisatie - later omringd door hout en bast



Voortplantingscyclus

Basis figuur zaadvorming +

Voorbeeld *Pinus* (alle gymnospermen gelijkaardig)

→ kegels zijn mannelijk OF vrouwelijk

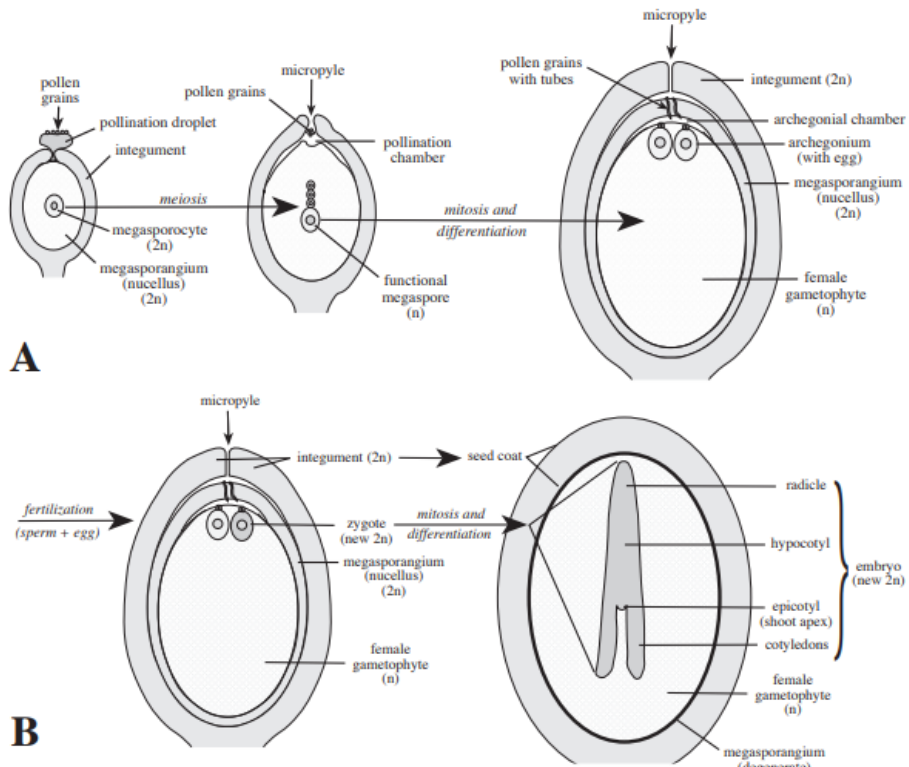
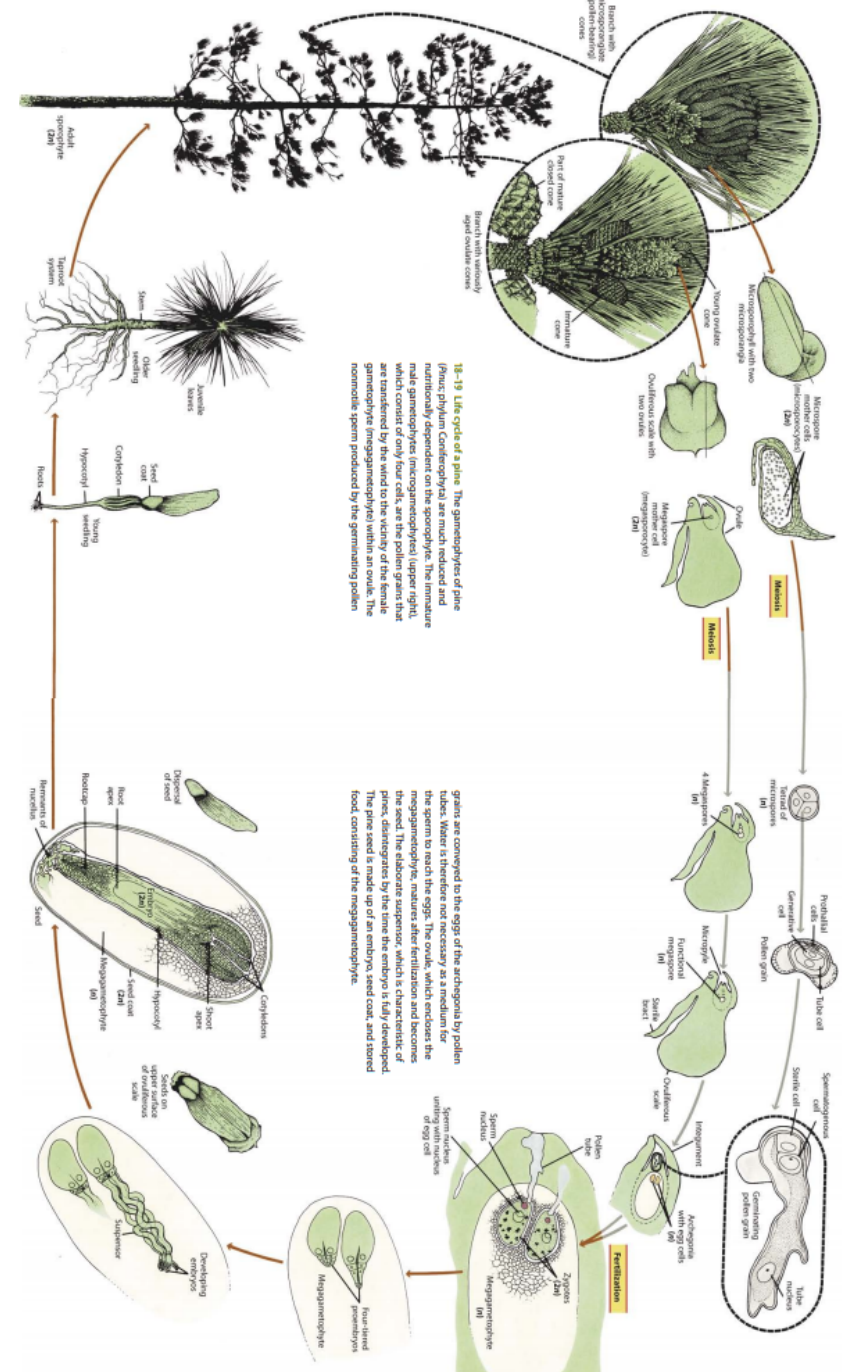


FIGURE 5.10 A. Ovule development in the nonflowering spermatophytes. B. Seed development.



gams are conveyed to the eggs of the archegonia by pollen tubes. Water is therefore not necessary as a medium for the sperm to reach the eggs. The ovule, which encloses the megagametophyte, matures after fertilization and becomes the seed. The elaborate suspensor, which is characteristic of the seed, is formed by the nucellus and integument. The pine seed is made up of an embryo, seed coat, and stored food, consisting of the megagametophyte.

Gymnospermae

Cycadophyta

Cycadaceae

Kenmerken (foto's slide 14):

- Onvertakt
- Circinate vernatie (samengestelde bladeren, ook bij varens)
- Tweehuizig → mannelijke en vrouwelijke planten
- Motiele spermacellen (gaat bij verder afgeleide gymnospermen verloren)
- Vrouwelijke reproductie structuren vormen geen kegels (wel megasporofyten → aparte megasporofyten lijken op kegel bij vrouwelijke planten) (echte kegel = megasporofyten verenigd op een as georganiseerd in een enkele strobilus (kegel) structuur, hier eerder aparte 'bladeren' - mannelijke planten hebben wel een kegel)

Zamiaceae

Kenmerken (foto's slide 15):

- Tweehuizig → mannelijke en vrouwelijke planten
- Bomen
- Bladeren pinnaat
- Peltate megasporophyllen in een kegel

Ginkgophyta

Ginkgoaceae

→ *Ginkgo biloba* is enige soort

Kenmerken (foto's slide 17):

- Tweehuizig → mannelijke en vrouwelijke planten
- Typische bladeren met dichotome nerven
- Twee ovules

Coniferophyta (= Coniferae = Pinophyta)

Pinopsida

Pinaceae

Kenmerken (foto's slide 18-21):

- Verlies van motiele spermacellen (siphonogamie met pollenbuis in de plaats)
- Twee microsporangia per microsporofyl
- Pollenkorrels hebben zakjes → helpen bij verspreiding door wind
- Vrouwelijke kegel met ovulifere schubben
- 2 gevleugelde zaden
- Genera:
 - *Pinus* (den, pijnboom) → bladeren in clusters met korte stengel internodiën (fasciculaat), grenenhout
 - *Picea* (spar, fijnspar) → vierkante bladeren, vurenhout
 - *Abies* (spar, zilverspar) → bladeren met 'zuignappen', dennenhout

Gnetophyta

→ Gnetales

Algemene kenmerken (foto's slide 22):

- Striaat pollen
- Vaten met perforatieplaten met veel poriën (porose)
- In vroegere fylogenie zustergroep van angiospermen, maar huidig midden in gymnospermen met veel afgeleide aanpassingen aan droogte

Gnetaceae & Welwitschiaceae

→ *Welwitschia mirabilis*

Kenmerken (foto's slide 23):

- Endeem van de Namib woestijn → afgeleide kenmerken om te overleven
- Tweehuizige soort
- Mannelijke en vrouwelijke kegels

Ephedraceae

Kenmerken (foto's slide 24):

- Aangepast aan droogte
- Schubachtige tegenoverstaande of kransstandige bladeren met axillaire kegels
- Syngangia ingeplant op een microsporangiofoor bij mannelijke kegels (microsporangia samengegroeid tot syngangia)
- Vrouwelijke kegels vormen een pollinatiebuis

Cupressopsida

Araucariaceae

Kenmerken (foto's slide 25):

- Bekend van slangentanden (*Araucaria araucana*)
- Enkel zaad per schub vrouwelijke kegel
- Levend fossiel (*Wollemia nobilis*)

Podocarpaceae

Kenmerken (foto's slide 26):

- Tweehuizig
- Enkele ovule per schub
- Vlezig receptaculum (bloembodem)
- Sommige soorten (*Phyllocladus*) met fylloiden (= samenstelling van takjes tot bladachtige structuren)

Cupressaceae

Kenmerken (foto's slide 27):

- Meerdere microsporangia
- Meerdere ovules per schub

Taxaceae

Kenmerken (foto's slide 28):

- Enkel zaad met arillus (vlezig aanhangsel, beloning voor de verspreiding van het zaad)
- Ontdekking en eerste productie van taxol (paclitaxel) gebruikt in chemotherapie → interfereert met celdeling

Vb *Taxus*

6. Angiospermen

Voor examen: fylogenie in grote mate kennen, zeker groepen in juiste orde kunnen plaatsen en relaties tussen ordes ook kunnen behandelen!

Oorsprong en fylogenie

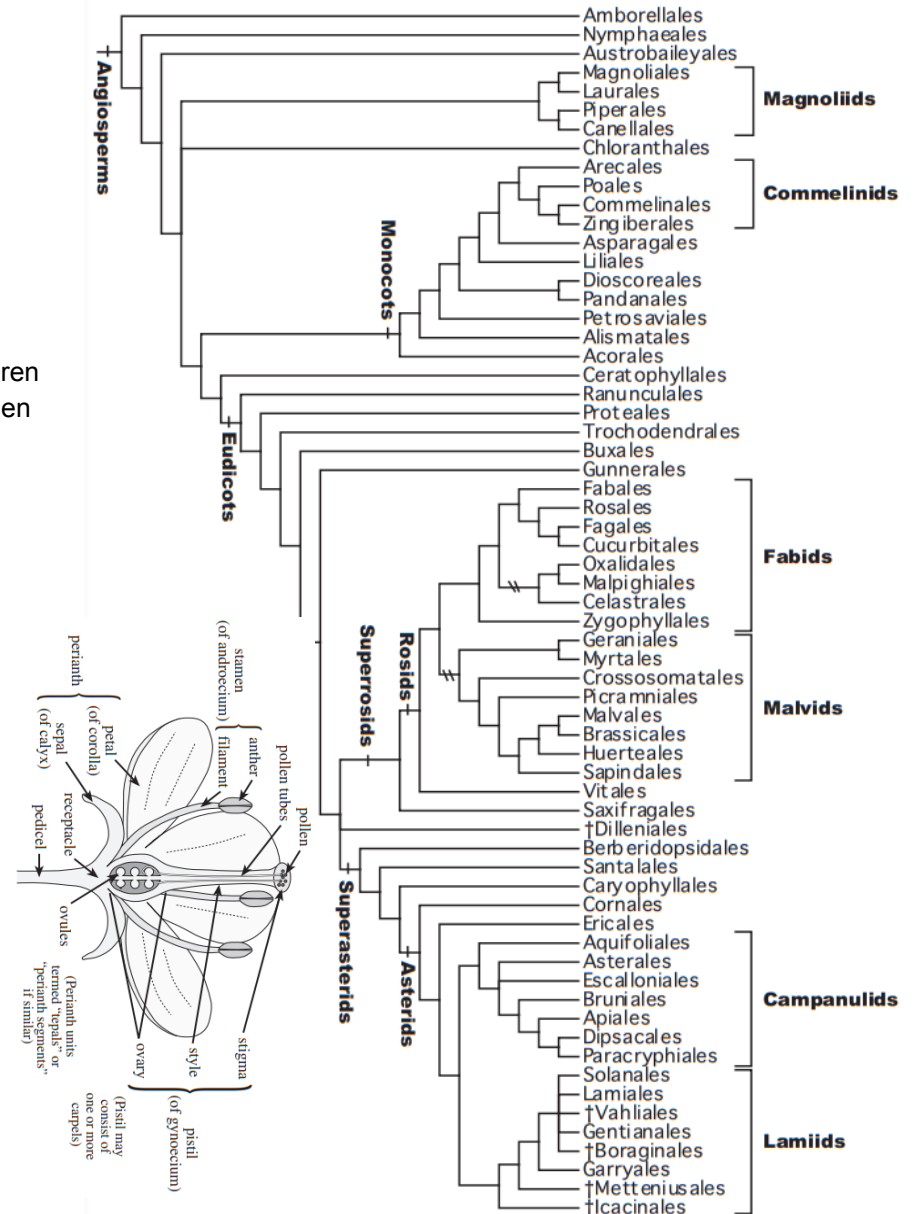
→ onder landplanten is diversiteit van bloemplanten (Angiospermen) het grootst (ongeveer 300.000 soorten in 400 families tegenover 1000 soorten gymnospermen)

- Vb *Dillenia indica*, *Marcgravia umbellata*, *Calycanthus floridus*, *Burmannia bicolor*

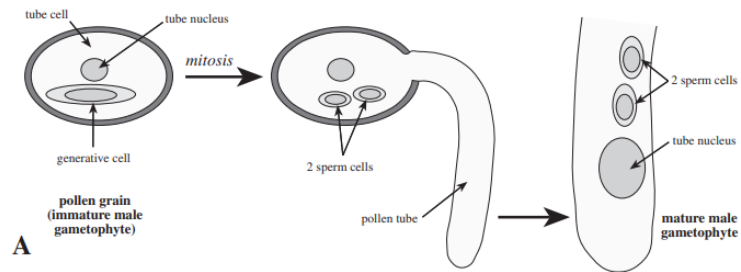
Ontstaan in het Krijt (ca 140 mya geleden) op basis van fossielen, op basis van evolutionaire lijnen wss wanneer gymnospermen en angiospermen uit elkaar evolueren ca 245-202 mya geleden (in het Trias dus) → moeilijke reconstructie van oorsprong en evolutie door weinig fossielen (over 2 pagina's boom met evolutie bloem)
Behandelen van 5 groepen: basale angiospermen, monocots, basale eudicots, superrosiden, superasteriden

Algemene kenmerken/synapomorfieën

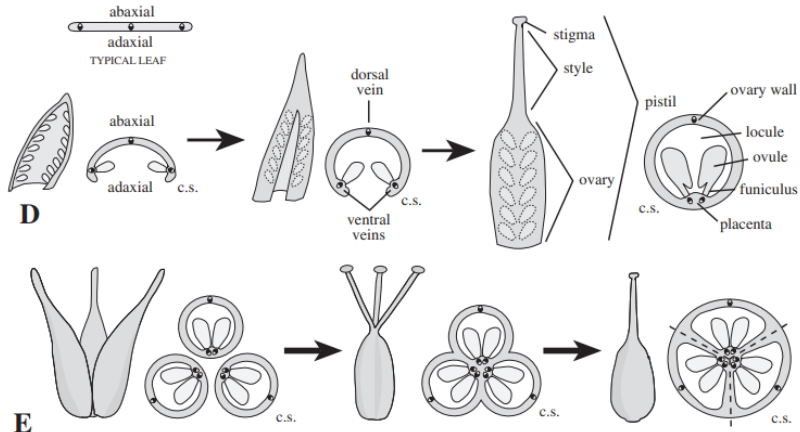
- Bloemen (meestal met perianth - bloemdek → zie figuur)
 - Volgens periant verschillende evolutionaire bloemtypes (slide 5):
 - Sepaloiden en petaloiden → tepalen → sepalen en petalen
 - Buitenste delen ontwikkelen eerst (bepaald door combinaties van MADS-box genen samen met ABC model - slide 7): sepal/buientepal + petal/binnentepal → meeldraad → carpel (slide 6)
- Meeldraden met 2 laterale thecae met elk 2 microsporangia (= gereduceerde mannelijke gametofyt) (slide 9)
- Mannelijke gametofyt is 3-nucleaat → dubbele bevruchting (slide 10)
- Carpel (beschermd zaden) en vruchten - verschillende soorten gynecia (slide 11)
- Ovules (zaadknoppen) met 2 integumenten (slide 12)
- Vrouwelijke gametofyt is gereduceerd (vaak 8 nucleaat) (slide 13)
- Endosperm en dubbele fertilisatie → ontstaan van 2 cotyldonen, dus dicotyl (slide 14)
- Zeevatelementen met begeleidende cellen in floëem, vaten in xyleem (slide 15)



Tekeningen van kenmerken



2 spermacellen → 1 bevrucht eicel en 1 bevrucht polaire kernen die een triploblastisch omhulsel rond embryo zullen vormen (=endosperm)



MADS-box genen en ABC model

MADS-box transcriptiefactoren = eiwitten die genexpressie van andere eiwitten regelen, bepalen dus identiteit van oa bloemdelen

Eigenschappen ook geregeld door MADS-box → evolueert in relatie tot bestuivers:

Ranunculus = gele bloem → bijen

Calonyction = witte bloemen die 's nachts openen → motten

Stapelia = sterke aasgeur bloemen → vliegen

Selenicereus, *Couroupita guianensis* = sterk aangepaste bloemvorm → vleermuizen

Strelitzia = rode bloem → vogels

Phyllospadix = surfgras bloemen → water

Gras → zaden → wind

FIGURE 6.12 Angiosperm ovule development and morphology. Note meiosis of megasporocyte, producing four haploid megaspores, one of which undergoes mitotic divisions and differentiation, resulting in an 8-nucleate female gametophyte.

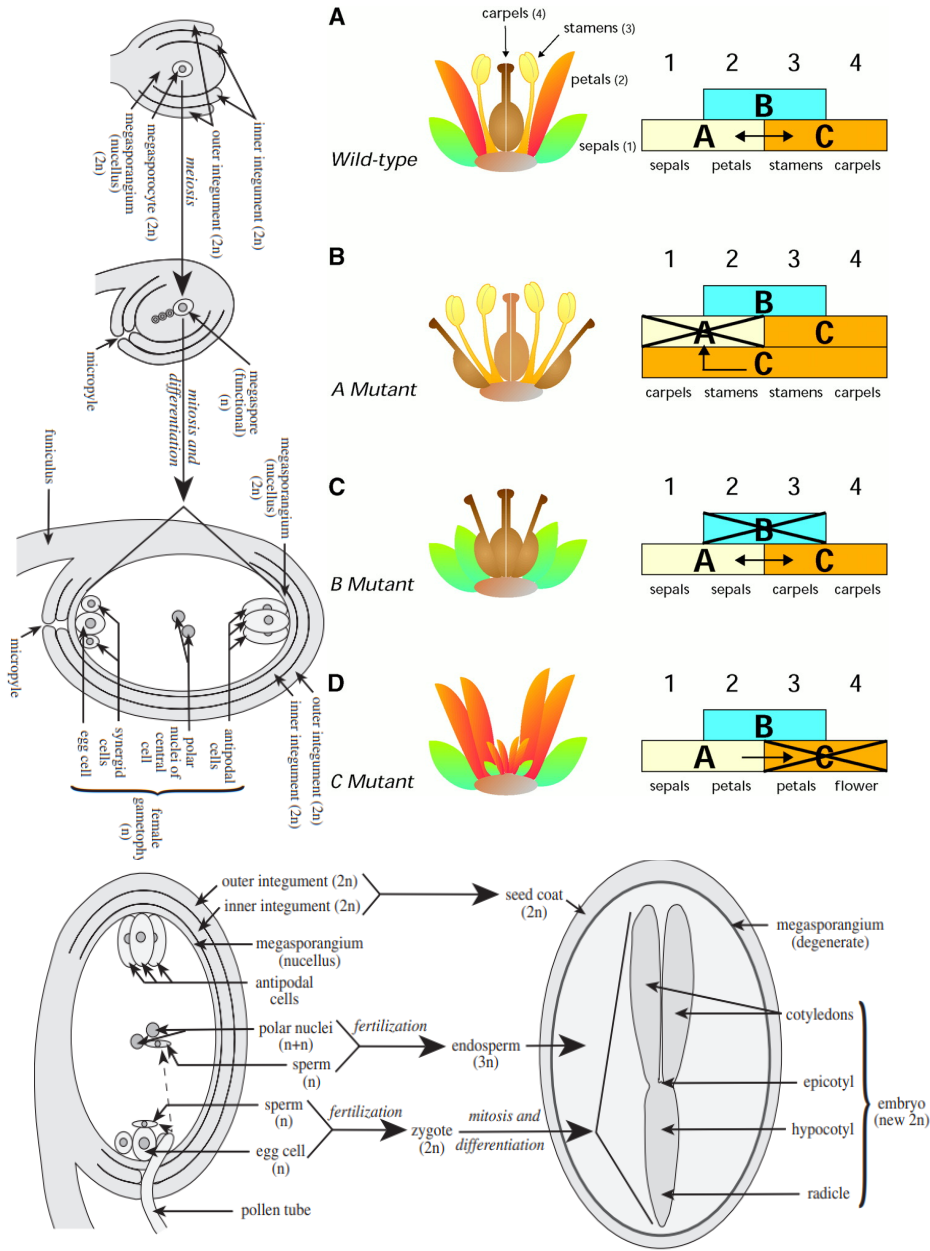


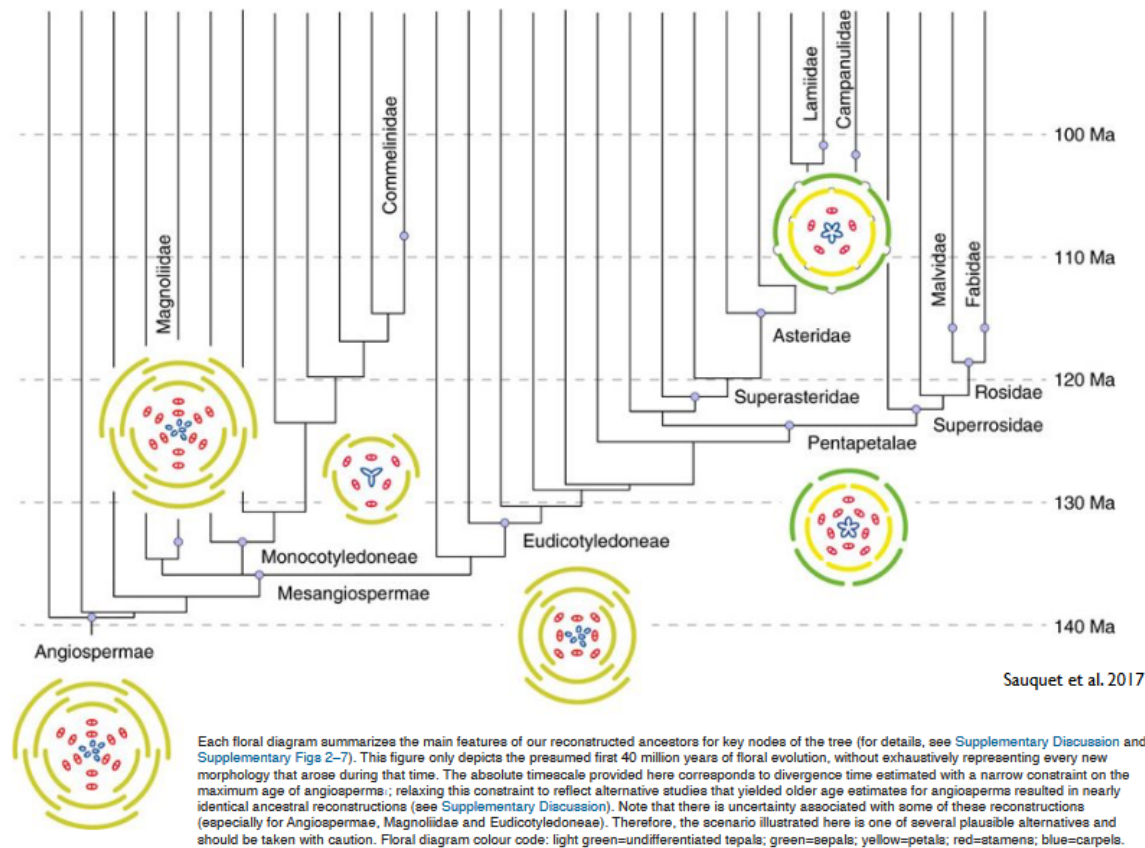
FIGURE 6.15 Angiosperm seed development and morphology. Note fertilization of egg, forming zygote and embryo, and fertilization of polar nuclei, forming triploid endosperm.

6.1 Basale angiospermen

Oorsprong en fylogenie

Ontstaan plots als een enorme diversificatie als fossielen in het krijt met weinig goede overgangsfossielen die relatie met gymnospermen doen begrijpen
 → heel lange tak naar oorsprong van bloemplanten (tak wss even oud als splitsing tussen angiospermen en gymnospermen)
 Zou afgeleide vorm van waterplanten kunnen zijn

Boom van algemene evolutie bloem:



Dus eerste bloem wss geen spirale bloemdelen, maar in kransen ingeplant (geen zekerheid), periant delen niet gedifferentieerd en losstaand van elkaar; eerste bloem was zeer waarschijnlijk bisexueel → slide 17 figuur van 1ste bloem

Basale angiospermen zijn een grade (geen clade, dus geen monofyletische maar parafyletische groep)
 Bespreken Amborellales, Nymphaeales, (Austrobaileyales) en Magnoliiden

Enkele verklarende figuren

Vlezige vruchttypes

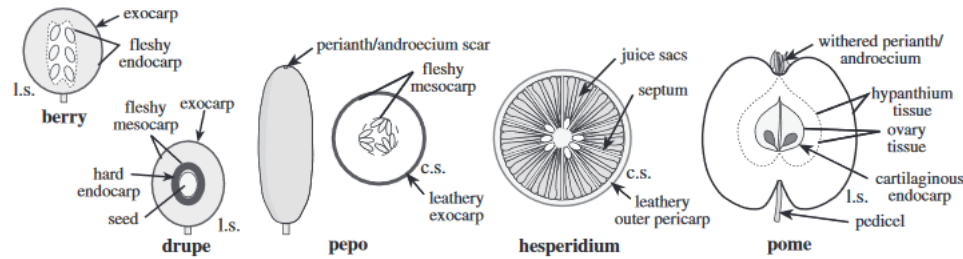


FIGURE 9.42 Fruits: simple, fleshy fruit types. (c.s. = cross-section; L.S. = longitudinal-section)

berry = bes, vlezig vruchttype met meerdere zaden in vlezig endocarp
 drupe = steenvrucht, hard zaad in vlezig mesocarp (hard endocarp, zacht mesocarp)
 pepo = soort bes maar specifiek van cucurbitaceae, meerdere zaden in vlezige vrucht
 hesperidium = typisch voor rutaceae (citrusvruchten)
 pome = vlezig hepanthium, vrucht van rosacea - onderstandig vruchtbeginsel

Hypanthium

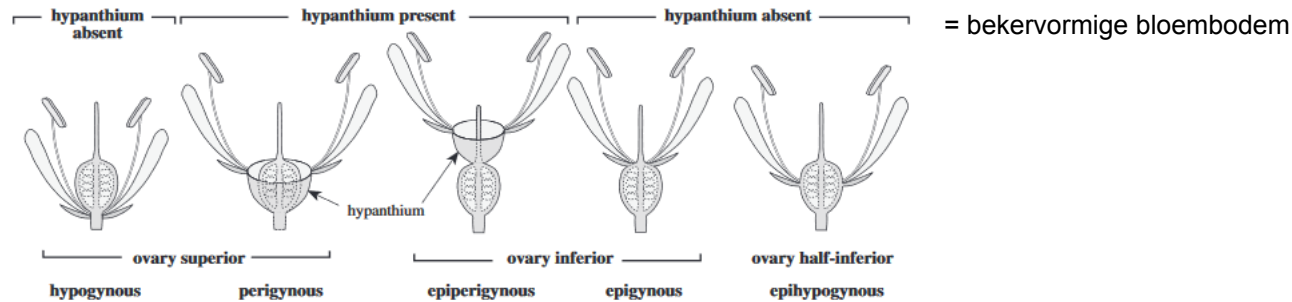


FIGURE 9.32 Ovary position and perianth/androecial position.

Gespecialiseerde bloeiwijzen

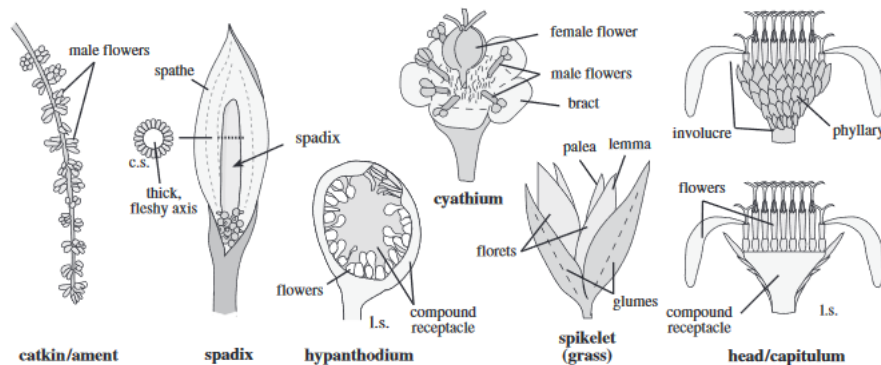


FIGURE 9.39 Specialized inflorescence types.

Spadix = uitgroeid vlezig receptaculum waarop bloemen staan ingeplant

Amborellales

Amborella trichopoda = meest basale bloemplant

Veel typische maar ook atypische kenmerken van basale bloemplanten (foto's slide 20):

- Geen vaten in xyleem (wel tracheïden)
- Geen etherische oliën
- Altijdgroene struik
- Eenslachtige bloemen, tweehuizig
- Spiralige periant
- Apocarp gynoecium, ascidiate carpellen
- Veel laminaire meeldraden

Nymphaeales

Nymphaeaceae

Hebben een aantal afgeleide kenmerken want zijn waterplanten, maar ook enkele basaal angiospermen kenmerken (foto's slide 21):

- Water planten
- Rizomen
- Drijvende enkelvoudige bladeren
- Veel spiralig ingeplante bloemdelen
- Petalen met overgangsvormen naar laminaire meeldraden
- Syncarp gynoecium
- Vrucht = een bes

Magnoliiden

Laurales

Lauraceae

Kenmerken (foto's slide 23):

- Altijdgroene bomen of struiken
- Aromatische olieklieren
- Ongedifferentieerde periant
- Hypanthium
- Meeldraden openen met klepjes
- 1 ovule met apicale placentae
- Zaden zonder endosperm

Economisch gebruikt: kruiden (cassia, kaneel), laurier (*Laurus nobilis*), avocado (*Persea americana*)

Magnoliales

Magnoliaceae

Kenmerken (foto's slide 25):

- Bomen of struiken
- Enkelvoudige bladeren met stipulen
- Alleenstaande bloemen
- Ongedifferentieerde petaloïde periant met veel delen
- Androgynofoor (zowel mannelijke als vrouwelijke delen)
- Veel meeldraden en spiralig ingeplante stampers
- Zaden met sarcotesta
- Samengestelde vruchten

Economische waarde: sierteelt (*Magnolia*, *Liriodendron*)

Piperales

Piperaceae

Kenmerken (foto's slide 26):

- Spiralig ingeplante enkelvoudige bladeren (nog geen samengestelde bladeren)
- Aar of spadix
- Kleine bloemen zonder periant
- Atactostele (geen houtvorming)
- Bes of steenvrucht met enkel zaad

Economische waarde: peper (*Piper nigrum*), horticulture (*Peperomia*)

6.2 Monocots

Diversiteit en fylogenie

Monocots = Monocotyledons = Monocotyledoneae = Lilianae (volgens Takhtajan)

Ca 22% van bloemplanten zijn monocots → ca 55.000 soorten

Meeste economisch belangrijke gewassen zijn monocotylen: graangewassen (rijst, mais, tarwe, ...), banaan, palmen

Monocots = monofyletische groep

(vroeger: monocotylen en dicotylen, dicotylen nu = basale angiospermen en eudicots, geen monofyletische groep)

Algemene kenmerken

- Atactostele vasculatuur (slide 4)
 - Hierdoor geen ringvormig cambium en dus geen echt hout (want geen secundair xyleem)
- Geen secundaire diktegroei
 - Bv palmen → geen secundaire diktegroei maar wel primaire diktegroei (parenchym ontwikkeld verder, verstevigd genoeg voor kolomvormige stevige boom te vormen - vandaar puntige boomvorm)
 - Monocots met secundaire diktegroei bestaan, maar hebben geen ringvormig cambium → anomalische diktegroei, geen echt bast of echt hout (bv Agavaceae, Asphodelaceae)
- Parallel nervatuur (of penni-parallel) (slide 6)
 - Verschillende monocots toch reticulate nervatuur (= afgeleid kenmerk) - Araceae, Dioscoreaceae, Smilacaceae
- Enkel cotyledon

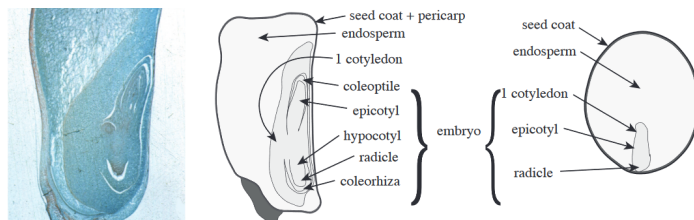


FIGURE 7.21 A single cotyledon, an apomorphy of the monocotyledons. Left, *Zea mays* (Poaceae). Right, *Xiphidium caeruleum* (Haemodoraceae).

- Trimere bloem (slide 8)
 - Basisgetal = 3 → reproductieve organen telkens in drievoud opgebouwd, tepalen (nog geen stabiel verschil tussen sepalen en petalen, pas aan oorsprong kerneudicotylen)

<p>Acorales Acoraceae Kenmerken (foto's slide 9):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Moerasplanten • Bloeiwijze met spadix en spatha (gezwollen aar met schutblad) • Distich (op 2 rijen ingeplant) ensiform (zwaardvormig) unifaciale bladeren, equifaciaal afgeplat • Etherische olie cellen • Geen rafide kristallen 	<p>Commelinids Acerales <u>Areaceae</u> Kenmerken (foto's slide 20):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Boomvormende stam • Grote schedevormende plicate (gevouwen) bladeren • Vlezige steenvruchten • Twee kransen van 3 tepalen • Bloeiwijze: pluim <p>Voorbeeld: dadelpalm</p>
<p>Alismatales Araceae Bestaan ongeveer 3300 soorten (bv <i>Amorphophallus titanum</i>, <i>Lemna</i>, <i>Wolffia</i>) Kenmerken (foto's slide 10-12):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Parallele of reticulate nervatuur • Spadix + spatha • Met rafide (naaldvormige) kristallen • Vrucht = bes • Zaden met endosperm <p>Economische waarde: sierteelt (<i>Monstera</i>, <i>Philodendron</i>, <i>Zantedeschia - calla</i> -, <i>Anthurium</i>) - aronskelkfamilie</p>	<p>Zingiberales <u>Musaceae</u> Kenmerken (foto's slide 22):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Overblijvende kruiden met ondergrondse stengels (rizomatisch) • Grote spiralig ingeplante schedevormige bladeren • Speudostam van bladeren • Eenslachtige bloemen met onderstandig vruchtbeginsel (gynoceium) - vergroeiing 5 tepalen + 1 aparte tepaal • Vrucht = bes • Bestuiving door vleermuizen en vogels • Penni-parallelernervatuur heel kenmerkend (voor hele orde) <p>Economische waarde: bananen</p>
<p>Liliales Liliaceae Kenmerken (foto's slide 13):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Overblijvende kruiden met bollen • Geen uiengeur (zoals bij Alliaceae) • Geen rafiden (zoals bij Araceae) • Bovenstandige stamper (heel karakteristiek voor deze groep!) • Geen fytomelaan (komt wel bij Asparagales voor) <p>Economische waarde: sierteelt (<i>Lilium</i>, <i>Tulipa</i>, <i>Fritillaria</i>)</p>	<p>Poales <u>Juncaceae</u> Kenmerken (foto's slide 23):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Kruiden • Bloemen trimeer en actinomorfe (heel eenvoudig) • Droge en dunne periant (scariëus) • Doosvrucht die opent volgens de locules • Unifaciale bladeren

Asparagales

Grote orde met als mogelijke synapomorfie: fytomelaan (is bij sommige taxa terug verloren gegaan, bv bij Orchidaceae) → beschermt tegen bacteria en UV, is een afgeleid kenmerk

Vertegenwoordigers: Asparagaceae (bv *Asparagus officinalis*), Hyacinthaceae, *Hemerocallis*, *Agapanthus*, grasbomen (Xanthorrhoeaceae), ...

Alliaceae

Kenmerken (foto's slide 15):

- Kruiden met bollen
- Smalle basaal ingeplante bladeren
- Uiengeur
- P 3+3
- Bloeiwijze: een scherm
- Bovenstandig syncarp gynoecium (!)
- Zaden met fytomelaan

Economische waarde: ui (*Allium cepa*), look (*Allium sativum*), prei (*A. ampeloprasum*), bieslook (*A. schoenoprasum*); sierteelt

Amaryllidaceae

Kenmerken (foto's slide 16):

- Kruiden met bollen
- Bloeiwijze: een scherm
- Hypanthium
- Periant met corona (corola = periant, corona = extra kroon op periant, dus eig kroon op kroon → bv *narcissus*)
- Onderstandig gynoecium

Orchidaceae

Kenmerken (foto's slide 17-19):

- Geen fytomelaan
- Vaak epifytisch (op andere planten)
- Resupinatie (ontwikkelen ondersteboven en draaien dan om)
- Opvallend labellum, het androecium en gynoecium adnaat (gynostegium, of gynostemium)
- De pollenkorrels vaak vergroeid tot meerdere pollinia, met een kleverig gedeelte (viscidium)

Cyperaceae

Kenmerken (foto's slide 24):

- Driekantige stengels
- Cyperaceae aartje (afgeleide bloeiwijze) → centrale as met sessiele bracteeën met elk een bloem met een afwezige of gereduceerde periant (borstels)
- Vrucht = dopvrucht (achene in het engels)

Poaceae

Kenmerken (foto's slide 25):

- Kruiden (behalve bamboe - verhout een beetje)
- Bladeren distich
- Holle stengels
- Bladeren met ligula en vaak schedevormig
- Bloeiwijze: grasaartje → 2 basale bracteeën (gluma) op een centrale as met een tot meerdere bloemen, elk met een lemmea en palea; bloemen gereduceerd tot 2-3 lodicules (zwellichamen zodat bloemen kunnen openen) met 2-3 meeldraden en een enkele ovule per vruchtbeginsel met plumose stigma
- Windbestuiving van monoporaat pollen
- Vrucht = caryopsis (= afgeleide vrucht)

Bloeiwijzen

Indeterminate bloeiwijzen → hoofdstam eindigt niet in bloem

Zijn allemaal racemeuze bloeiwijzen

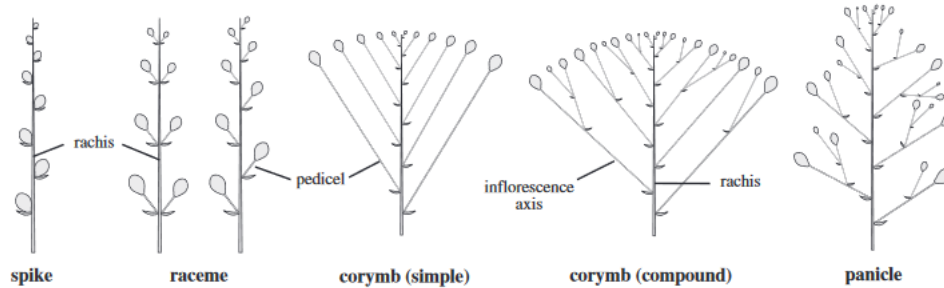


FIGURE 9.36 Indeterminate inflorescence types.

aar **raceem** **enkelvoudige tuil** **samengestelde tuil** **pluim**

Eenvoudige vruchttypes

Achene = dopvrucht; grain/caryopsis = typische afgeleide vrucht van grassen; utricle en samara zijn afgeleide vruchten

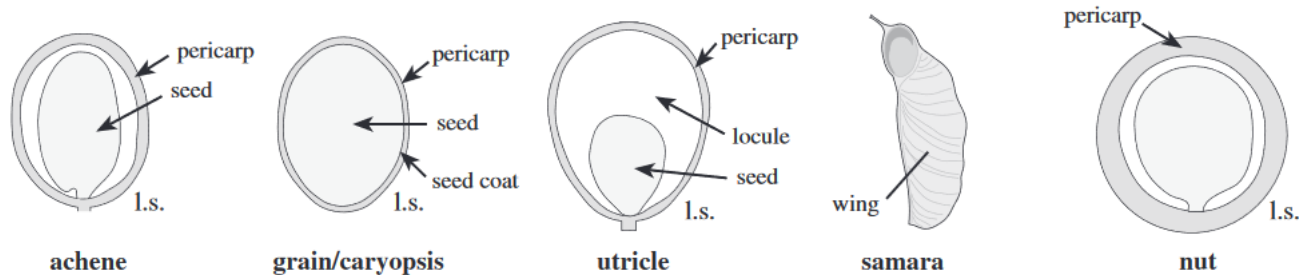


FIGURE 9.40 Fruits: simple, dry, and indehiscent fruit types. (l.s. = longitudinal-section)

Ceratophyllales

Losstaande orde tussen monocots en eudicots

Ceratophyllaceae

Kenmerken (foto's slide 4 - Basale eudicots):

- Aquatische kruiden
- Dichotoom vertakte bladeren in kransen (hoornblad)
- Eenhuizig, eenslachtige bloemen
- Periant met enkele krans tepalen
- Veel meeldraden
- Geen tricolpate pollen
- Gynoecium meet een carpel en een ovule per locule
- doosvrucht

6.3 Basale eudicotylen

Fylogenie en kenmerken

= een grade (dus monofyletische groep), voor moleculaire fylogenie hadden deze soorten nooit samen gezeten in een grade

Binnen eudicotylen 3 groepen:

- Eudicots: tricolpate pollen
- Core eudicots (kern eudicotylen): genomtriplicatie
- Pentapetalae: pentametrie (5-taligheid) en ontstaan van kelk en kroon (duidelijk onderscheid)

Ontstaan van tricolpaat pollen

= apomorfie van eudicots

Ontstaan goed te volgen in gefossiliseerde pollen

Genomtriplicatie

= gamma triplicatie → aan oorsprong van kern eudicotylen

Volledig genoom duplicatie → succesvol polyploidisme (meestal leiden deze lijnen tot uitsterven) → diversificatie van 75% van de bloemplanten

Zie slide 13

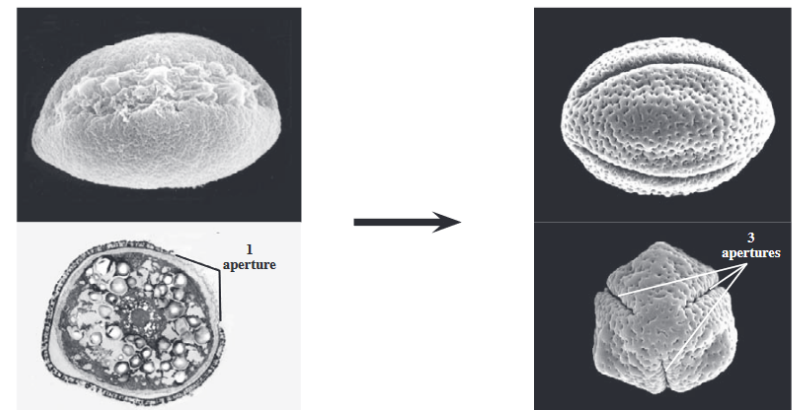
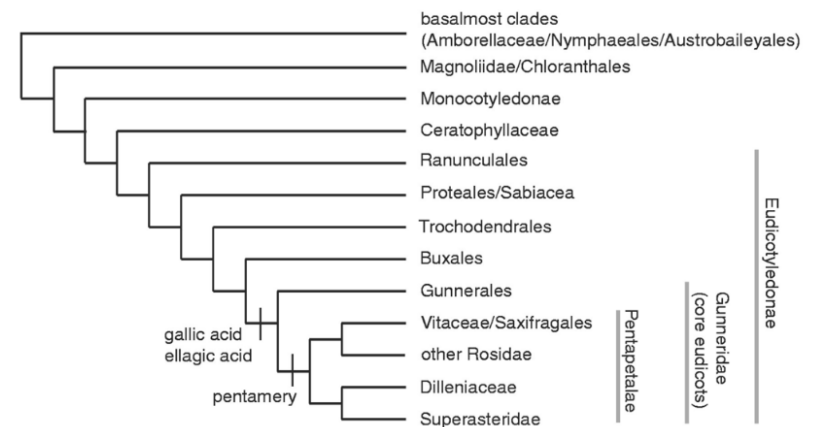


FIGURE 8.2 Transformation from monolocate to tricolpate pollen grain, the latter an apomorphy of the Eudicots.



Eudicots**Ranunculales**Ranunculaceae

Kenmerken (foto's slide 6):

- Spiralige gerangschikte periantdelen, soms gespoord (kan uitgroeien)
- Veel meeldraden
- Apocarp gynoecium (voorouderlijk kenmerk)

Voorbeelden: *Ranunculus*, *Anemone*, *Clematis* (lianen), *Aquilegia*, *Delphinium*Papaveraceae

Kenmerken (foto's slide 7):

- Sepalen en petalen in 2 verschillende kransen
- Biseriate corolla
- Veel meeldraden
- Parietale placentatie
- Loculicidale of poricidale doosvrucht

Voorbeelden: onderfamilie Fumariaceae, *Papaver somniferum* (economische waarde: gebruikt voor opium, heroïne, morfine, ..., -alkaloïden)**Proteales**Nelumbonaceae

Illustreert hoe verwantschappen kunnen veranderen na ontdekking van moleculaire technieken voor fylogenie

Kenmerken (foto's slide 9):

- Aquatische kruiden
- Latex (melksap) productie
- Atactostele
- Grote alleenstaande bloemen
- Uitgegroeid sponsachtig receptaculum (bloembodem) waarin apicale ovules ingezonken in zitten
- Apocarp gynoecium
- Vrucht: aggregaat van nootjes
- Kever bestuiving

Lotus-effect: microscopische structuren in cuticula hebben een water- en vuilafstotende werking (slide 10)

Platanaceae

Kenmerken (foto's slide 11):

- Eenhuizige bomen
- Hangende aren/hoofdjes
- Stipules
- Apicale placentatie, 1 ovule per stamper
- Vrucht: veel dopvruchten met pendant en stijl (laatste 2 aanpassingen maken wind verspreiding mogelijk)

Kern eudicotylen**Gunnerales**Gunneraceae

Mammoetbladplanten → heel erg afgeleide kenmerken

Kenmerken (foto's slide 14):

- Kruiden (dus geen verhouting)
- Cyanobacterium *Nostoc*
- 2 sepalen, 2 meeldraden (dus zeer gereduceerde bloemen)
- Onderstandige stamper
- Enkele apicale ovule

Pentapetalae**Dilleniales**Dilleniaceae

Gekenmerkt door 5-taligheid (pentametrie) en onderscheid tussen kelk en kroon, vaak talrijke centrifugale meeldraden en talrijke stampers

Voorbeeld: *Hibbertia*

6.4 Super Asteriden

Fylogenie en eigenschappen

Monofyletische groep (clade) met enkele basale groepen en 2 grote groepen: Campanulids, Lamiids, basaal (Berberidposidales, Santalales, Caryophyllales, Cornale, Ericales)

Types ovules, placentatie en nucellus

Ovules & placentatie → super asteriden; nucellus → asteriden

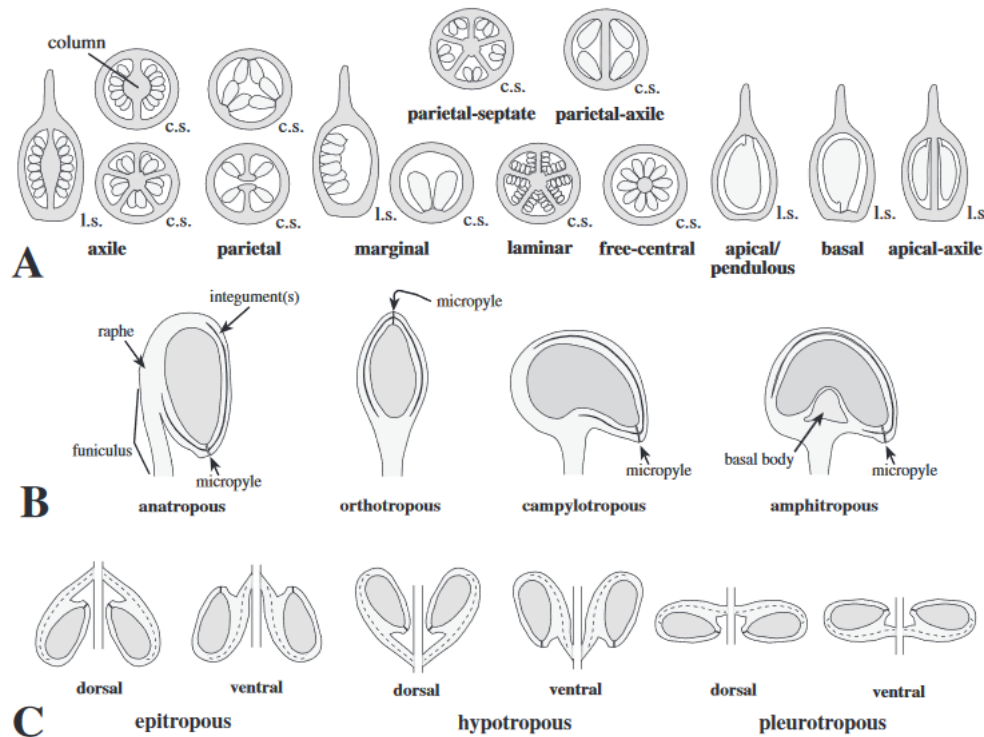


FIGURE 9.33 Gynoecium. A. Placentation. (c.s. = cross-section; l.s. = longitudinal-section). B. Ovule types. C. Ovule position, illustrated with anatropous ovules.

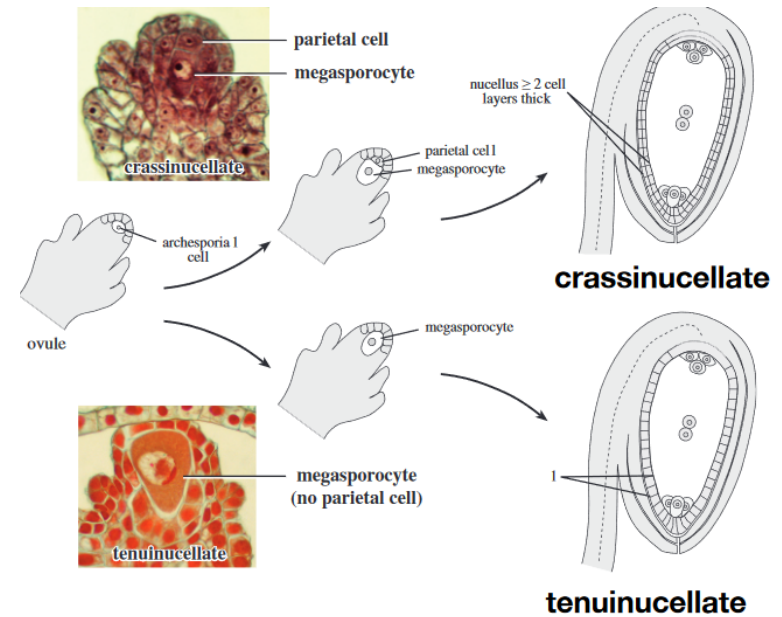


FIGURE 11.8 Nucellar type.

Basale groepen

Caryophyllales

Algemene kenmerken (slide 2):

- Centrale (op centrale as ingeplant) of basale (op basis ingeplant) placentae
- Campylotrope ovules (gekromd)
- Betalainen in plaats van anthocyanen (anthocyanen → rode kleur, dus deze orde geen rood)

<u><i>Aizoaceae</i></u>	<p>Kenmerken (foto's slide 4):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Tegenoverstaande succulente bladeren (levende steentjes) • CAM of C4 fotosynthese 	<ul style="list-style-type: none"> • Uniseriate periant (geen corolla maar petaloïde staminodien → = steriele meeldraden die afgeleid zijn en aanleiding geven tot periant die lijkt op corolla) • Veel meeldraden • Hypantium • Veel ovules 	
<u><i>Cactaceae</i></u>	<p>Kenmerken (foto's slide 5):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Komen voor in woestijnen vd nieuwe wereld (behalve <i>Rhipsalis</i>, komt voor in Afrika) • Stam succulenten met gereduceerde bladeren <ul style="list-style-type: none"> ○ Areolen homologe aan meristemen ○ Glochidia homologe aan bladeren 	<ul style="list-style-type: none"> • Spiralig ingeplante periant delen • Veel meeldraden • Hypantium • Vrucht: bes 	
<u><i>Caryophyllaceae</i></u>	<p>Kenmerken (foto's slide 6):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Gezwollen knoppen • Enkelvoudige tegenoverstaande bladeren • Geklauwde petalen (smalle basis en brede lip) • Kruiden, zelden struiken • Bladeren enkelvoudig, tegenoverstaand, gaaf, vrijwel zittend, aan een knopige stengel 	<ul style="list-style-type: none"> • Centrale placentatie • Bovenstandig • Doosvrucht • Anthocyanen wel aanwezig (!) 	<ul style="list-style-type: none"> • Bloemen in dichasia (gevorkt bij scherm) • Bloemen actinomorf, vijf- of viertallig • Kroonslippen vaak gedeeld of gespleten • Vruchtbeginsel bovenstandig (!)
<u><i>Polygonaceae</i></u>	<p>Kenmerken (foto's slide 7):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Ocrea (stipulen → aan basis bladsteel vergroeid tot schede) • Quincunciale tepalen (2 tepalen binnen, 2 tepalen buiten, 1 tepaal half buiten half binnen) 	<ul style="list-style-type: none"> • Driezijdige achene (driezijdige vruchtjes die bestaan uit 1 carpel die niet opengaan) • Anthocyanen wel aanwezig (!) <p>Economische waarde: boekweit (<i>Fagopyrum</i>), rabarber (<i>Rheum</i>)</p>	
<u><i>Droseraceae en Nepenthaceae</i></u>	<p>Gemeenschappelijk kenmerk: carnivorie</p> <p>Voorbeelden: <i>Drosera</i> sp. en <i>Nepenthes</i> sp.</p>		

Asteriden

3 synapomorfieën:

- Aanwezigheid van iridoïde componenten (wieren vraat af)
- Sympetaly (kroonbladeren vergroeid)
- Unitegmische, tenuinucellate ovules (1 integument, nucellus bestaat uit 1 cellaag die uiteindelijk verdwijnt)

<p>Basale groepen</p> <p><u>Cornales</u></p> <p><u>Cornaceae</u></p> <p>Kenmerken (foto's slide 11):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Enkelvoudige tegenoverstaande bladeren • Bloeiwijze: hoofdje of scherm • Soms petaloïde bracteeën (aantrekking verstuivers verlegd van bloem naar bloeiwijze) • Onderstandig vruchtbeginsel • Steenvrucht <p><u>Ericales</u></p> <p><u>Ericaceae</u></p> <p>Kenmerken (foto's slide 12):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Altijdgroene struiken of bomen, komen vaak voor in zure grond (bv heide) • Lineaire bladeren • Helmknop inversie & helmknop aanhangsels • Poricidale antheren (antheren openen met poriën) <p><u>Sarraceniaceae</u></p> <p>Kenmerken (foto's slide 13&14):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Bekerplanten • Persistente sepalen en afvallende petalen • Carnivorie (<i>Sarracenia</i> sp.) 	<p>Campanulids</p> <p>= monofyletische groep</p> <p><u>Aquifoliales</u></p> <p><u>Aquifoliaceae</u></p> <p>Kenmerken (foto's slide 22):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Altijdgroene struiken of bomen • Actinomorfe bloemen • Enkel ovule per carpel <p>Voorbeeld: hulst</p> <p><u>Asterales</u></p> <p><u>Asteraceae</u></p> <p>Kenmerken (foto's slide 21):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Bloeiwijze: capitulum (hoofdje met involucrum - omwindsel) • Kroon met buis- en lintbloemen (zygomorfie → buisbloemen actinomorf en lintbloemen sterker zygomorf) • Kelk vergroeid tot pappus (haren aan basis van elke bloem voor verspreiding te bevorderen) • Vergroeide antheren, maar aparte filamenten • Onderstandig gynoecium • Enkele basale ovule • Vrucht: achene (waaraan pappus blijft hangen ter verspreiding)
<p>Lamiids</p> <p>Polytomie aan de basis van Solanales, Lamiales, Gentianales, Boraginales → heeft wss te maken met volledige genoomduplicatie (oude hybridisatie)</p> <p>Dit zijn geen volwaardige ordes want weten relaties ertussen nog niet 100%</p>	

Boraginales

Boraginaceae

Kenmerken (foto's slide 16):

- Enkelvoudige bladeren
- Cymeuze bloeiwijze: cincinnus (**zie slide 17**) - meestal in schilden
- Actinomorfe bloemen, sympetaal
- Gynobasische stijl, vruchtbeginsel bovenstandig

Gentianales

Rubiaceae

Kenmerken (foto's slide 18):

- Enkelvoudige tegenoverstaande bladeren met interpetiolaire stipulen (= bladachtige organen tussen petiolen)
- Nectardiscus aan de basis van gynoecium
- Heel grote familie, bv koffie (*Coffea*)

Lamiales

Lamiaceae

Kenmerken (foto's slide 19):

- Vaak aromatisch met etherische oliën (dikwijls in speciale 'haren')
- Vierkantige stengel
- Tegenoverstaande bladeren
- Verticillaster (gereduceerd in kransjes) of thyrs (gemengd racemeuze chimeuze bloeiwijze → indeterminate op hoofdas en determinate chimeuze zijassen)
- Bilabiate bloemen (lipbloemen)
- Gelobd gynoecium met gynobasische stijl
- Schizocarp (verdeelde nootjes)

Voorbeelden: munt, verschillende andere kruiden

Solanales

Solanaceae

Kenmerken (foto's slide 20):

- Actinomorfe pentamere periant (niet zygomorf!!)
- Buisvormige corolla
- Bicarpellaat syncarp gynoecium
- Veel ovules per carpel

Voorbeelden: paprika (*Capsicum* sp.), tomaat (*Solanum esculentum*), tabak (*Nicotiana tabacum*)

Apiales

Apiaceae

Kenmerken (foto's slide 24):

- Kruiden
- Bladschede
- Bloeiwijze: samengesteld scherm
- Actinomorfe bloemen
- Enkele apicale hangende ovule
- Schizocarp

Voorbeelden: dille (*Anethum*), selder (*Apium*), koriander (*Coriandrum*), komijn (*Cuminum*), wortel (*Daucus*), venkel (*Foeniculum*), peterselie (*Petroselinum*)

Dipsacales

Dipsacaceae

Kenmerken (foto's slide 25):

- Bladeren tegenoverstaand of in kransen
- Hoofdje of cymeuze bloeiwijze
- Bloem met bracteeën en epicalyx (→ gereduceerde kelk met epicalyx bestaande uit vergroeide bladeren en bracteeën - schutbladeren)
- Onderstandig gynoecium met twee carpellen
- Enkele apicale ovule
- Persistente epicalyx en calyx (helpen bij verspreiding zaad)

6.5 Super Rosiden

Fylogenie en kenmerken

=informele groep

Super rosiden = een clade (monofyletische groep dus)

Onderverdeeld in 2 grote groepen: Fabids en Malvids, en basaal Saxifragales en Vitales

CAM fotosynthese

C4 → scheiding in ruimte

CAM → scheiding in tijd (huidmondjes overdag toe tegen uitdroging, open 's nachts voor gasuitwisseling → capteren CO₂ voor overdag te gebruiken in Calvin cyclus met behulp van licht)

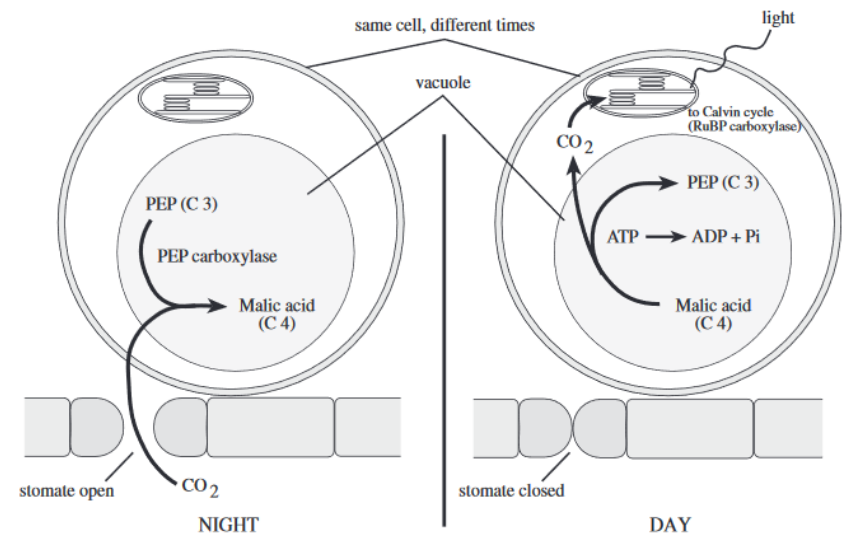


FIGURE 10.29 CAM photosynthesis. ADP = adenosine diphosphate; PEP = phosphoenolpyruvate; Pi = phosphate.

Basale groepen

Saxifragales

Saxifragaceae

= steenbreekfamilie

Kenmerken (foto's slide 2):

- Vaak bladeren in rozet
- Syncarp gynoecium
- Doosvrucht

Crassulaceae

Kenmerken (foto's slide 3):

- Succulente bladeren
- CAM fotosynthese
- Aapocarop gynoecium (verschillende carpellen vormen een aggregaat van vruchtjes)
- Vrucht: follicetum

Vitales

Vitaceae

Kenmerken (foto's slide 5):

- Lianen met ranken (ranken afgeleid van bloeiwijzen want komen genen bij tot expressie die typisch in bloeiwijzen tot expressie komen)
- Corolla valvaat (petalen als klepjes naast elkaar liggend, niet overlappend) of calyptraat (kapjes vormend)
- Meeldraden antipetaal (afwisselend met de petalen)
- 1 tot 2 zaden per carpel
- Vrucht: bes

Fabids

<p>Malpighiales <u>Euphorbiaceae</u> = wolfsmelkfamilie Kenmerken (foto's slide 7):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Meestal wit melksap (vaak giftig), vaak succulenten • Een subfamilie met cyatium • Eenslachtige bloemen, zeer afgeleide bloeiwijze <ul style="list-style-type: none"> ○ Geen individuele bloem, sterk afgeleide individuele bloemen waarbij meeldraden aparte mannelijke bloemen zijn (rood op figuur in slides) en carpel een vrouwelijke bloem is (blauw in slides) → bv <i>Euphorbia</i> sp. • Stamper met drie carpellen en 1 ovule per carpel <p>Economische waarde: cassava (<i>Manihot esculenta</i>), rubber (<i>Hevea brasiliensis</i>)</p>	<p>Fabales <u>Fabaceae</u> = vlinderbloemigen Kenmerken (fotos slide 10&11):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Symbiose met N-fixerende bacteria → vorming wortelnodules (zorgen dus voor eigen bemesting) • Stipulate samengestelde bladeren • Bovenstandig ovarium met enkele carpel en 1 locule 	<ul style="list-style-type: none"> • Marginale placentatie • Bloem: vlag, zwaarden, kiel • Vrucht: peul <p>Economische waarde: legumes (pindanoot - <i>Arachis hypogaea</i>, soja - <i>Glycine max</i>, linzen - <i>Lens culinaris</i>, bonen - <i>Phaseolus</i> spp., erwten - <i>Pisum sativum</i>); smaken (Johannesbroodboom, carob - <i>Ceratonia siliqua</i>); diervoeding en rotatie (alfalfa - <i>Medicago sativa</i>, klaver - <i>Trifolium</i> spp.)</p>
<p><u>Violaceae</u> Kenmerken (foto's slide 8):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Wanneer zygomorf een nectarspoor (= een van de kroonblaadjes vormt een uitgroei waarin zich nectar verzameld) • 5 connivente meeldraden (meeldraden komen samen maar zijn niet vergroeid, staan gewoon heel dicht op elkaar) • Bovenstandig gynoecium • 3 carpellen • Parietale placentatie (wandstandige placentatie) • Zaden met arillus 	<p>Rosales <u>Rosaceae</u> Kenmerken (foto's slide 12):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Bladeren met stipules 	<ul style="list-style-type: none"> • Actinomorfe pentamere bloem • Hypantium (bij appels en peren - vlezig en vergroeid)
<p><u>Salicaceae</u> = wilgenfamilie Kenmerken (foto's slide 9):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Bomen of struiken • Bladeren dentaat en alternerend • Parietale placentatie 	<p>Cucurbitales <u>Cucurbitaceae</u> Kenmerken (foto's slide 14):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Vooral lianen • Enkelvoudige palmate bladeren • Ranken • Eenslachtige bloemen, epiperigyn (hypantium) 	<ul style="list-style-type: none"> • Syncarp onderstandig gynoecium met 3 carpellen • Parietale placentatie • Vrucht: pepo, samara of doosvrucht <p>Economische waarde: voeding (meloen - <i>Cucumis melo</i>, watermeloen - <i>Citrullus lanatus</i>, pompoen, courgette - <i>Cucurbita</i> sp.), gedroogde vrucht als spons (<i>Luffa</i>)</p>
		<p>Fagales <u>Fagaceae</u> Kenmerken (foto's slide 15):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Bomen of struiken • Enkelvoudige bladeren

Malvids

<p>Geraniales <u>Geraniaceae</u> Kenmerken (foto's slide 17):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Nectarklieren alternerend met de petalen • Vrucht: gebekt schizocarp van mericarpen (mericarpen kunnen zich evt in grond boren voor zichzelf te planten) 	<p>Sapindales <u>Rutaceae</u> Kenmerken (foto's slide 19):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Nectardiscus (schijf onderaan het gynoecium) • Secretorische klieren met etherische oliën • Pellucide punctate klieren • Typisch puntjes in bladeren <p>Economische waarde: <i>Citrus</i> soorten</p>
<p>Myrtales <u>Myrtaceae</u> Kenmerken (foto's slide 18):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Glandulaire punctate of pellucide bladeren • Epiperygyne bloemen (hypantium) • Veel meeldraden <p>Economische waarde/voorbeelden: hout en olie (<i>Eucalyptus</i>), kruidnagel (<i>Syzygium</i> sp.), <i>Psidium guajava</i>, <i>Callistemon</i> (lampenpoetserplant)</p>	<p>Malvales <u>Malvaceae</u> Kenmerken (foto's slide 20):</p> <ul style="list-style-type: none"> • Stellate trichomes • Epicalyx • Valvate calyx • Convolute corolla • (mono- of di-)thecale meeldraden in een buis • Verbreedde stralen in hout • Bloemen met bijkelk • Kelk met nectarsecreterende trichomen • Kroonbladen soms aan de basis vergroeid • Meeldraden meestal talrijk, filamenten verenigd tot een zuil (columna) en vergroeid met de petalen • Vruchtbeginsel 2- of meerkokkig met 1 tot vele ovules per hok • Split- of doosvrucht <p>Economische waarde: katoen (<i>Gossypium</i> spp.), kapok (<i>Ceiba pentandra</i>), cacao (<i>Theobroma cacao</i>), cola (<i>Cola nitida</i>), durian (<i>Durio zebithinus</i>), baobab (<i>Adansonia digitata</i>)</p>
<p>Brassicales <u>Brassicaceae</u> Kenmerken (foto's slide 21), waarvan 1ste drie afgeleid:</p> <ul style="list-style-type: none"> • Glucosinolaten (mosterdachtige componenten als afweer tegen vraat) • Cruciate bloemen met tetramere periant (4-taligheid) • 2 (korte) + 4 (lange) tetradynome meeldraden • Twee carpellen (vergroeid, bij opengaan blijft replum over) • Vrucht: hauw (vrucht 3x langer dan breed) of hauwtje met twee helften en replum (tussenschot) <p>Economische waarde: voeding (broccoli, spruitjes, kool, bloemkool → <i>Brassica oleracea</i>), modelplant (<i>Arabidopsis thaliana</i>)</p>	