

# Karplantenes systematikk

Kjell Ivar Flatberg og Håkon Holien



# Karplantenes systematikk

Kjell Ivar Flatberg og Håkon Holien



Høgskolen i Nord-Trøndelag  
Kompendium  
Avdeling for naturbruk, miljø- og ressursfag  
ISBN 82-7456-185-6  
Steinkjer 2000



## Forord

Dette kompendiet gir en innføring i karplantenes systematikk, morfologi og livssyklus. Stoffet er ment som et supplement til lærebøker og forelesninger til kurs i systematisk botanikk ved høyskoler og universitet. Ved Høgskolen i Nord-Trøndelag er kompendiet pensum i faget botanikk - floristikk (Bi 637) i den 3-årige utdanningen i miljø- og ressursfag.

I stoffutvalget er det lagt hovedvekt på behandling av plantegrupper som er representert i norsk flora. Fossile grupper er utelatt. Kompendiet bygger på et tidligere kompendium fra 1984 med samme tittel av Kjell Ivar Flatberg og er en omarbeiding og utvidelse av dette.

Forsidebildet er hentet fra Larsen (1977) og viser kvist med blad og frukter av alm (*Ulmus glabra*).

Trondheim og Steinkjer, mars 2000

Kjell Ivar Flatberg

Håkon Holien

**Kjell Ivar Flatberg**, Norges teknisk-naturvitenskapelige universitet, Vitenskapsmuseet, Institutt for naturhistorie, 7491 Trondheim.

**Håkon Holien**, Høgskolen i Nord-Trøndelag, Avdeling for naturbruk, miljø og ressursfag, 7700 Steinkjer.

## Innhold

|   |    |
|---|----|
| Forord.....                                       | 2  |
| Innledning.....                                   | 4  |
| Utfordringer knyttet til liv på land.....         | 6  |
| Karsporeplanter.....                              | 8  |
| Avd. Lycopodiophyta - kråkefotplanter.....        | 9  |
| Familie Lycopodiaceae - kråkefotfamilien.....     | 9  |
| Familie Selaginellaceae - dvergjamnefamilien..... | 11 |
| Avd. Equisetophyta - snelleplanter.....           | 14 |
| Avd. Pteridophyta - bregneplanter.....            | 17 |
| Frøplanter.....                                   | 22 |
| Nakenfrøete - Gymnospermer.....                   | 24 |
| Dekkrøete - Angiospermer.....                     | 33 |
| Blomstens oppbygning.....                         | 33 |
| Ulike blomstertyper.....                          | 34 |
| Det hanlige kjønnsapparatet (andrøciet).....      | 37 |
| Det hunlige kjønnsapparatet (gynøciet).....       | 38 |
| Kjønnformering.....                               | 41 |
| Dannelse av den hunlige gametofytten.....         | 41 |
| Dannelse av den hanlige gametofytten.....         | 43 |
| Pollinering og befruktning.....                   | 44 |
| Fruktdannelse og frukttyper.....                  | 46 |
| Frukt som åpnes ved modning.....                  | 46 |
| Frukt som forblir lukket ved modning.....         | 47 |
| Sammensatte frukter.....                          | 47 |
| Ukjønna reproduksjon hos dekkfrøete planter.....  | 49 |
| Taksonomisk inndeling.....                        | 53 |
| Tofrøblada (Magnoliopsida).....                   | 54 |
| Enfrøblada (Liliopsida).....                      | 56 |
| Referanser.....                                   | 59 |

## INNLEDNING

**Planteriket** består av fire relativt klart avgrensede grupper: moser, karsporeplanter, gymnospermer (nakenfrøete) og angiospermer (dekkfrøete) som har noe uklart slektskapsforhold. De fire gruppene behandles ofte under fellesbetegnelsen embryofytter og kan trolig betraktes som underriker. Hver for seg er de oppdelt i ulike avdelinger (phyla) med unntak av angiospermene som kun består av en avdeling. I dette kompendiet omtales kun de tre siste gruppene som gjerne går under fellesbetegnelsen **karplanter** (vascular plants) mens mosene (nonvascular plants) omtales i et eget kompendium.

Stort sett omfatter karplantene **landplanter** som er differensiert i rot, stengel og blad. En del arter har imidlertid sekundært tilpasset seg et liv som vann- eller sumpplanter og således utviklet spesielle bygningstrekk.

Stengelen har støttevev, og uttørring hindres gjennom et beskyttende lag av **epidermisceller** (overhud). Epidermis er dessuten i mange tilfeller dekket av et voksaktig overtrekk som kalles **kutikula**. Gassutvekslingen (assimilasjon og respirasjon) med omgivelsene kan reguleres ved hjelp av **spalteåpninger** (stomata) og stengelen har et velutviklet ledningsvev (silrør og vedrør) som muliggjør effektiv transport av vann og oppløste næringsstoffer (jfr. navnet karplanter). Denne transporten skjer først og fremst fra rota og oppover i planten.

De aller fleste karplanter er fototrope, d.v.s. at de reagerer på lys som stimuli, og bladene er normalt de viktigste fotosynteseorganer. De grønne kloroplastene har klorofyll a og b mens assimilasjonsproduktet er stivelse. Celleveggene er oppbygd av cellulose.

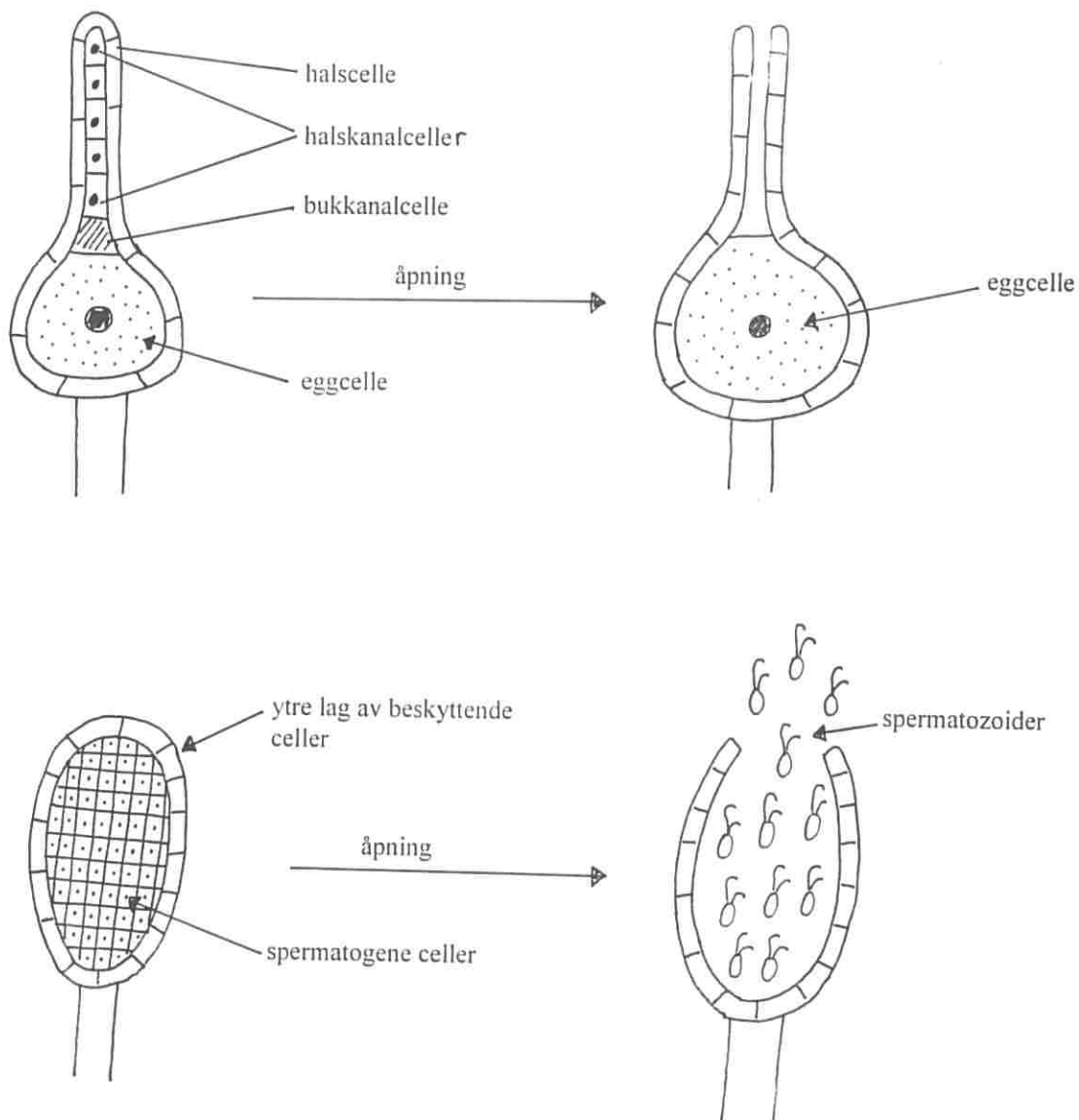
Alle karplanter har generasjonsveksling mellom en diploid ( $2n$ ) sporofytt-generasjon og en haploid ( $n$ ) gametofytt-generasjon. Med hensyn på evolusjonære trekk innenfor planteriket skal det pekes på to klare utviklingslinjer som går parallelt fra opprinnelige (primitive) grupper til avledete (avanserte) grupper.

- (1) Gradvis reduksjon av gametofytt-generasjonen.
- (2) Befruktningsprosessen blir gradvis mer og mer uavhengig av vatn.

Organene som produserer kjønnsceller og sporer (gametangier og sporangier) er flercellede, og omgitt av sterile beskyttende celler (sml. alger). De hanlige gametangiene kalles i likhet med hos alger for **antheridier** mens de hunnlige kalles **arkegonier** (fig. 1). Antheridiene er som regel kølle- eller kuleformete, mens arkegoniene er flaske- eller kolbeformete. Felles for karplanter og moser er at den befruktete eggcellen (zygoten) utvikler seg til en ung sporofytt

mens den ennå befinner seg innenfor veggene av det hunlige gametangiet, arkegoniet (unntak angiospermer hvor reduksjonen av gametofyten har gått så langt at arkegonier mangler).

Den unge sporofyten kalles for et **embryo** (plantefoster, kim). På sporofyten sitter sporangiene som ved reduksjonsdeling (R!) produserer sporer som er helt uten flageller. Hos primitive grupper er det isospori mens avanserte grupper har heterospori med makrosporer og mikrosporer produsert i henholdsvis makrosporangier og mikrosporangier.



**Figur 1.** Lengdesnitt gjennom arkegonium (øverst) og antheridium (nederst) hos en karplante.

## UTFORDRINGER KNYTTET TIL LIV PÅ LAND

Et liv på land medfører en rekke problemer for karplantene. Disse problemene krever både morfologiske og fysiologiske løsninger som er utviklet gjennom en lang evolusjonær prosess. En ser at tilpasningen til landliv har nådd ulike stadier hos de ulike gruppene av karplanter. Seks slike problemer er listet opp nedenfor samt noen tilhørende morfologiske tilpasninger.

### (1) Avstivningsproblem

Manglende oppdrift medfører at planter står overfor et avstivningsproblem ved opprett vekst. Dette er løst gjennom avstivningsvev (**støttevev**) i stengel. Hos enkelte grupper finnes dessuten **lignin** i celleveggene eller avstivende cellevegg-strukturer.

### (2) Uttørkingsproblem

Reduksjon eller begrensning av vanntap ved fordampning er et alvorlig problem som karplantene står overfor. Det er mange morfologiske tilpasninger som bidrar til rasjonering med vannet.

- a) **epidermis med kutikula**
- b) regulerbare **spalteåpninger** for gassutveksling
- c) **flercellede sporangier og gametangier** (beskyttet av et lag med sterile celler)
- d) **tykkveggede sporer og frø**
- e) embryo (ung sporofytt) utvikles innenfor det beskyttende hunnlige prothallium

### (3) Problem knyttet til vann- og næringsopptak

Hos karplantene skjer ikke næringsopptaket ved diffusjon til alle celler slik som hos de fleste alger. Den morfologiske løsningen på dette er **rota** som et oppsugingsorgan. Rota har derfor dobbel funksjon i og med at den også er et festeorgan.

### (4) Transportproblem

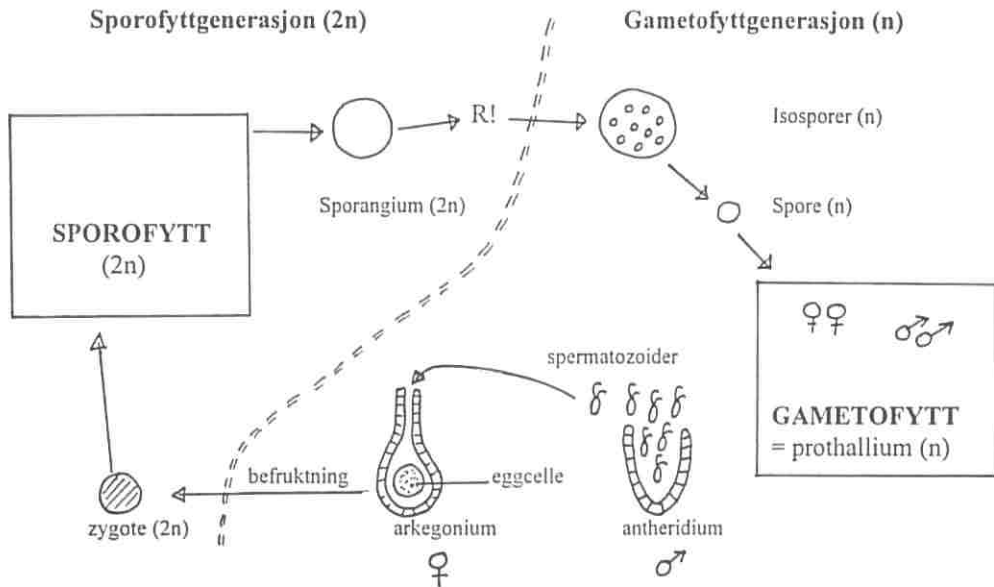
Flercellete, komplisert bygde karplanter med differensiering i rot, stengel og blad trenger et effektivt transportsystem for vann med oppløste næringsalter og assimilasjonsprodukter. En finner derfor velutviklet **ledningsvev** samlet i karstrenger.

### (5) Spredningsøkologisk problem

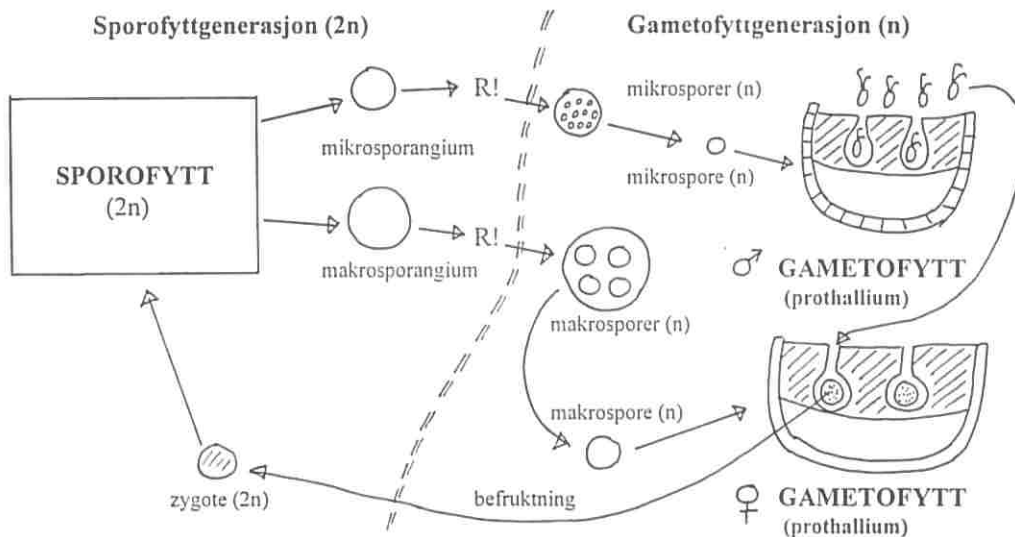
I og med at svært mange (de fleste) karplanter har frigjort seg fra vann som spredningsmedium er det nødvendig med andre løsninger for spredning av diasporer. I luft er det derfor en fordel med **lette sporer og frø**, men som trenger tykke vegger.

## (6) Vekstorieringsproblem

Opprett vekst på land skaper også problemer for karplantene i den forstand at stengel og rot må orienteres i forhold til tyngdekraften. Problemet er løst gjennom **geotropisme** som sørger for at stengelen vokser oppover og rota nedover.



Figur 2. Skjematisk livssyklus hos en **isospore** karstørplante.



Figur 3. Skjematisk livssyklus hos en **heterospore** karstørplante.



## KARSPOREPLANTER

Alle karsporeplanter har generasjonsveksling. I motsetning til hos mosene er det sporofytten som er den dominerende generasjonen. Den er normalt flerårig, grønn og assimilerende. Morfologisk er den differensiert i ekte rot, stengel og blad (hos alle nålevende grupper). Ledningsvevet er velutviklet og samlet i **karstrenger**.

Sporofytten er diploid ( $2n$ ) og fysiologisk helt uavhengig av gametofytten (jfr. moser). På denne dannes sporangier (sporehus) som ved meiose ( $R!$ ) produserer haploide ( $n$ ) sporer. Hos de fleste karsporeplantene er sporene like i form og størrelse. Vi snakker om **isospori**. Hos noen grupper (f. eks. dvergjamne - *Selaginella*) er imidlertid sporene av ulik størrelse. Vi snakker da om **heterospori**. Få og store makrosporer dannes i **makrosporangier** og mange små mikrosporer dannes i **mikrosporangier**.

Gametofytten hos karsporeplantene kalles ofte for **prothallium**. Prothalliene er små og uanselige, uten differensiering i stengel og blad (thallusaktig) og som regel mindre enn 1 cm. De er frittlevende og festa til underlaget ved hjelp av rhizoider og lever i symbiose med sopp. Gametofyttens levetid varierer fra noen få dager til flere år. Ved isospori utvikles normalt bare en type prothallium som danner både antheridier og arkegonier (fig. 2). Ved heterospori derimot danner makrosporene hunnlige prothallier med arkegonier mens mikrosporene danner hannlige prothallier med antheridier (fig. 3). Hos heterospore arter er prothalliene sterkt reduserte og utvikles helt eller delvis innenfor sporeveggen.

Antheridiene og arkegoniene har en oppbygning som er svært lik den en finner hos mosene. Befruktningen er avhengig av vann og alle grupper danner selvbevegelige spermatozoider. Ved befruktning dannes en zygote som kan spire og vokse opp til en ny sporofytt. Sporene spirer ikke til noe mellomstadium (protonema) før dannelsen av gametofytten slik som hos mosene.

Karsporeplantene kan deles i 7 avdelinger (phyla - entall: phylum).

|                            |                        |
|----------------------------|------------------------|
| Avd. Rhyniophyta *         | urbregner              |
| Avd. Zosterophyllophyta *  |                        |
| Avd. Psilotophyta          |                        |
| <b>Avd. Lycopodiophyta</b> | <b>kråkefotplanter</b> |
| Avd. Trimerophytophyta *   |                        |
| <b>Avd. Equisetophyta</b>  | <b>snelleplanter</b>   |
| <b>Avd. Pteridophyta</b>   | <b>bregneplanter</b>   |

De stjerne-merkede gruppene er bare kjent som fossiler. Kun gruppene med uthevet skrift er representert i norsk flora. En antar at det er to parallelle utviklingslinjer innenfor karsporeplantene. Den såkalte **mikrofyllinjen** er representert ved kråkefotplantene mens **megafylinjen** er representert ved sneller og bregner. Den sistnevnte linjen antar en fører fram til frøplantene.

## **Avd. Lycopodiophyta - kråkefotplanter**

(syn. Lycophyta)

Hos kråkefotplantene er sporofyttens blad som regel små og 1-nerva og kalles mikrofyller. Sporangiene kan sitte enkeltvis på oversida av vanlige blad, men er oftest å finne på oversida av modifiserte blad kalt sporofyller.

I norsk flora er 3 familier representert:

|                      |                    |
|----------------------|--------------------|
| Fam. Lycopodiaceae   | kråkefotfamilien   |
| Fam. Selaginellaceae | dvergjamnefamilien |
| Fam. Isoetaceae      | brasmegrasfamilien |

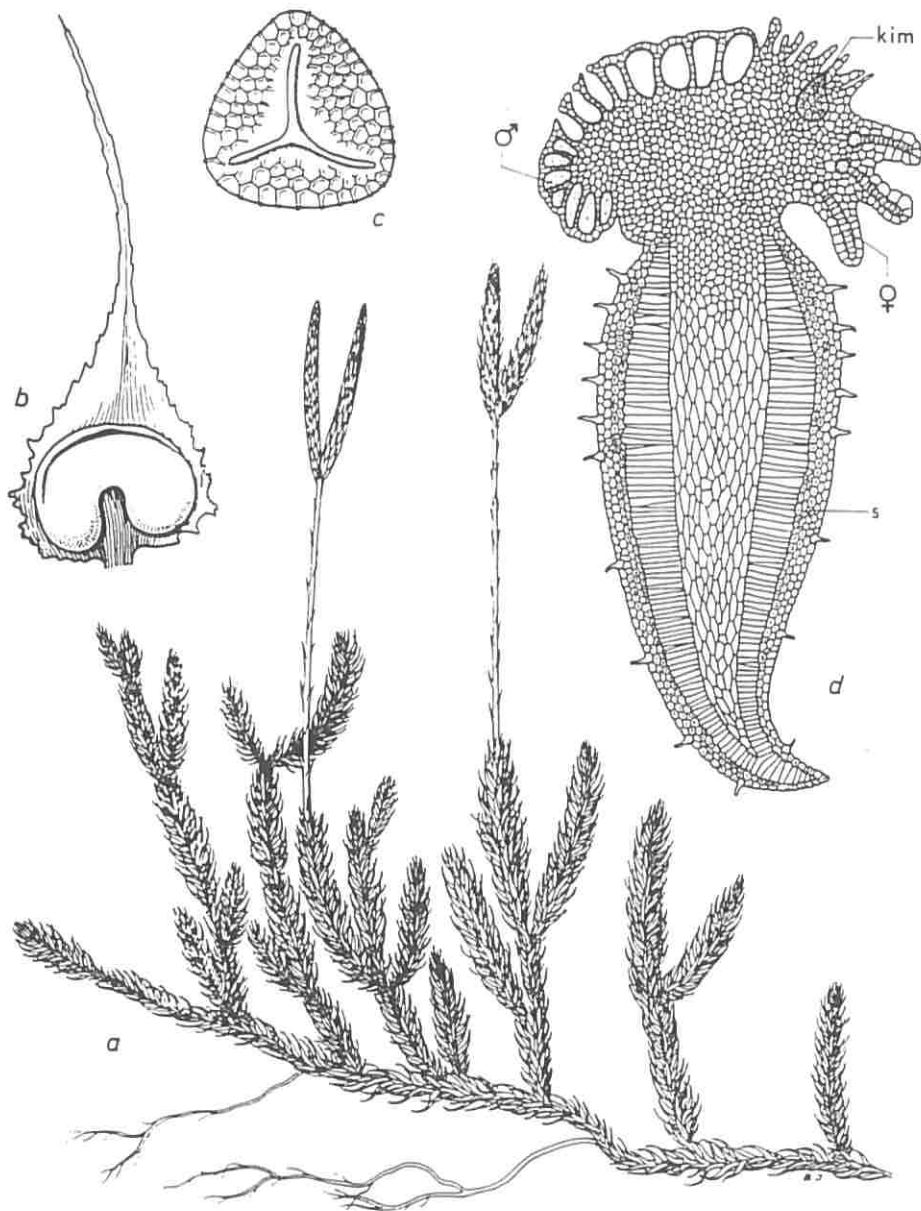
### **Familie Lycopodiaceae - kråkefotfamilien**

Familien omfatter 4 norske slekter med totalt 6 arter. Flere av artene viser stor variasjon og er delt i ulike underarter (se Lids flora).

Sporofytten hos kråkefot er gaffelgreina og krypende til opprett. Rotsystemet er svakt utvikla og stengelen er som regel tett besatt med **mikrofyller**.

Sporangiene kan være plassert på oversida av vanlige blad, f. eks. hos lusegras (*Huperzia selago*), eller de sitter på egne sporofyller som sitter samla i toppen av skuddene i såkalte **strobili** (entall: strobilus). En slik oppbygning finner en f. eks. hos mjuk kråkefot (*Lycopodium clavatum*), se fig. 4. Alle artene i familien er isospore.

Prothalliet er knollforma (ca. 0.5 - 1 cm) og lever delvis overjordisk, delvis underjordisk og er nesten uten klorofyll. Øverst består det av et uregelmessig klumpforma hode, hvor antheridier og arkegonier sitter nedsenket (fig. 4 d). Hodet fortsetter i et pelelignende organ som lever i symbiose med sopp (mykorrhiza). Prothalliet har lang utviklingstid. Ofte dannes ikke kjønnsceller før etter 15-20 år. Spermatozoidene har to flageller.



**Figur 4.** Mjuk kråkefot (*Lycopodium clavatum*): a) krypende skudd med stilkete sporeaks (strobili), b) sporofyll med åpent sporangium, c) spore, d) gametofytt med arkegonier og antheridier (etter Larsen 1977).

## Familie Selaginellaceae - dvergjamnefamilien

Familien omfatter kun slekten *Selaginella*. I Norge har vi bare én art, dvergjamne (*Selaginella selaginoides*).

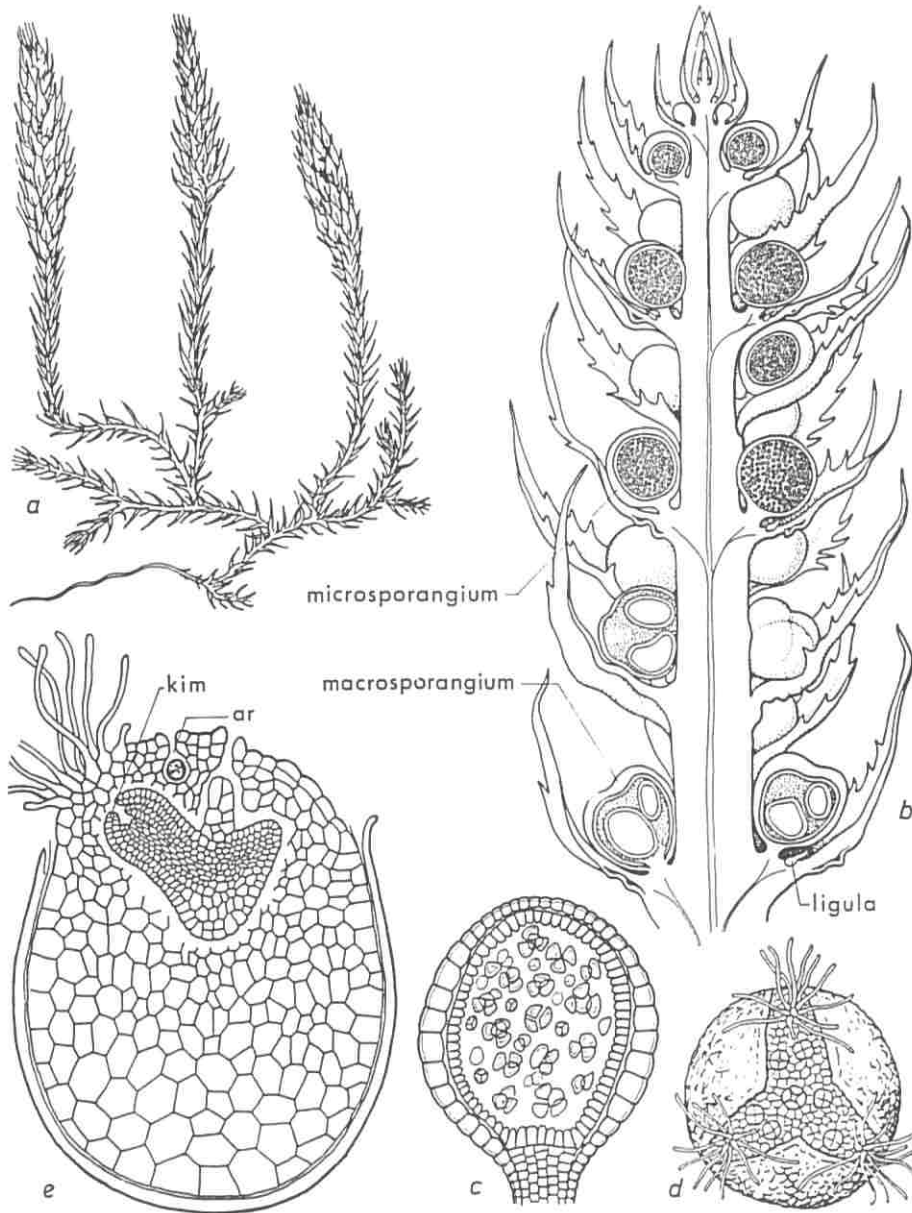
Sporofytten (fig. 5) ligner den en finner hos kråkefot med spiralstilte mikrofyll. Sporofyllene er noe lysere av farge enn de øvrige bladene og sitter samla i øvre del av skuddene i et strobilus. Vi har **heterospori**.

I nedre del av hvert strobilus har en makrosporofyll mens det i øvre del er mikrosporofyll. Hjørnestilt på oversida av hvert makrosporofyll sitter et makrosporangium hvor det dannes bare 4 makrosporer. I mikrosporangiet på oversida av hvert mikrosporofyll dannes tallrike mikrosporer. På oversida av begge typer sporofyll sitter dessuten en liten tungeaktig slimtapp som kalles **ligula** (fig. 5). Det er antatt at denne har vannlagringsfunksjon.

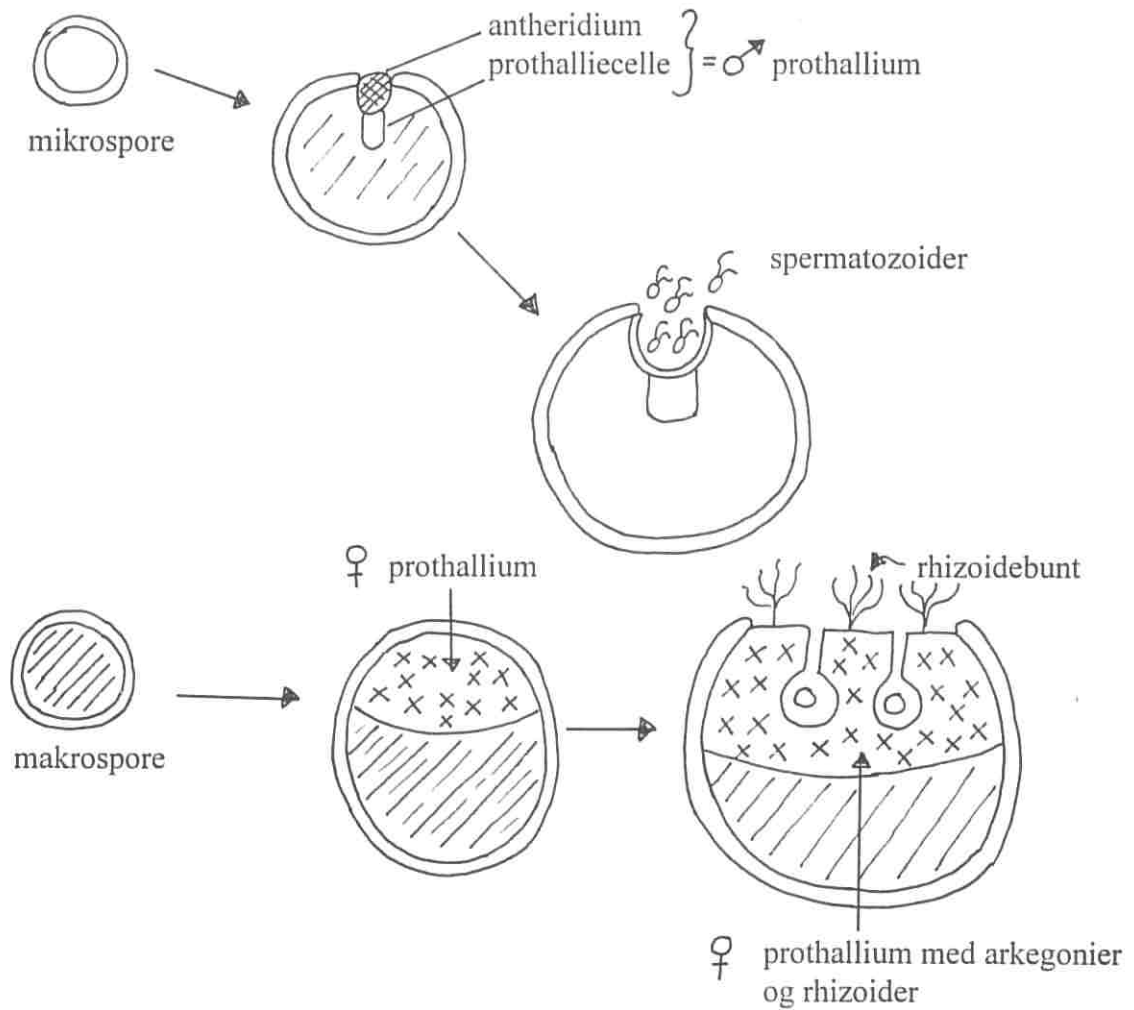
Prothalliene (gametofyttene) hos dvergjamne er sterkt reduserte og utvikles innenfor sporeveggen, jfr. frøplantene (konvergent evolusjon). Det **hanlige prothalliet** (fig. 6) består av 2 celler; en prothalliumcelle og et eneste antheridium. I antheridiet dannes tallrike spermatozoider med 2 flageller.

Det **hunlige prothalliet** (fig. 6) er mer utvikla enn det hanlige og består av mange celler som avsnøres i den ene enden av sporen. Her dannes flere arkegonier. I løpet av utviklingen sprekker makroporeveggen noe opp slik at prothalliet med arkegoniene eksponeres. Samtidig dannes 2-3 bunter med rhizoider som stikker ut av sporen. Rhizoidene har ikke festefunksjon, men en antar at de fungerer som oppfangingsorgan for mikrosporer. Prothalliene kan begynne utviklinga allerede mens sporene befinner seg i sporangiene.

Befruktning og dannelse av ny sporofytt skjer på omtrent samme vis som hos kråkefot.



**Figur 5.** Dvergjamne (*Selaginella selaginoides*): a) skudd med sittende sporeaks (strobili) i toppen, b) lengdesnitt gjennom sporeaks med mikrosporangier øverst og makrosporangier nederst, c) mikrosporangium, d) spirende makrospore med rhizoidebunter og arkegonier, e) lengdesnitt gjennom spirende makrospore med befruktet eggcelle (etter Larsen 1977).



**Figur 6.** Skjematisk snitt som viser prothallieutvikling hos dvergjamne (*Selaginella selaginoides*).

## Avd. Equisetophyta - snelleplanter

(syn. Sphenophyta, Arthrophyta)

Snelleplantene omfatter bare en nålevende familie (*Equisetaceae*) med slekta snelle, kjerringrokk (*Equisetum*). I Norge finnes 8 arter (se Lids flora).

Sporofytten består av en krypende **jordstengel** (rhizom) som går over i en opprett **luftstengel** (se fig. 7). Stengelen er leddelt og har langsgående furer. I tverrsnitt vil en se at stengelen har et stort sentralt hulrom omgitt av en krans av mindre hulrom (fig. 7 L). Den inneholder uvanlig mye kiselsyre og er derfor hard og stiv. Enkelte arter, f. eks. skavgras (*Equisetum hyemale*) ble derfor tidligere mye brukt som skuremiddel. Ved hvert stengelledd sitter en krans av små, skjellaktige, bleike til brunaktige 1-nervø blad. Dette er små **megafyller**, ikke mikrofyll som hos kråkefot. Mikro- og megafyll har utviklingsmessig helt forskjellig opprinnelse. I nedre del er disse innbyrdes vokst sammen til en slire som omslutter stengelen. Ved hvert ledd sitter det dessuten ofte en krans av klorofyll-holdige og assimilerende greiner.

I de fleste tilfeller er stengelen også grønn og assimilerende. Hos noen arter utvikles imidlertid spesielle **vårplanter** der stengelen er bleik og uten eller nesten uten klorofyll. Vårplanten er fertil. Senere på sommeren utvikles egne grønne, men sterile sommerplanter. Hos norske arter har engsnelle, skogsnelle og åkersnelle egne vår- og sommerplanter.

Sporofyllene sitter i toppen av stengelen samlet i et strobilus. De er sterkt omdanna og forskjellige fra de øvrige bladene, og kalles **sporangioforer** (sporehusbærere).

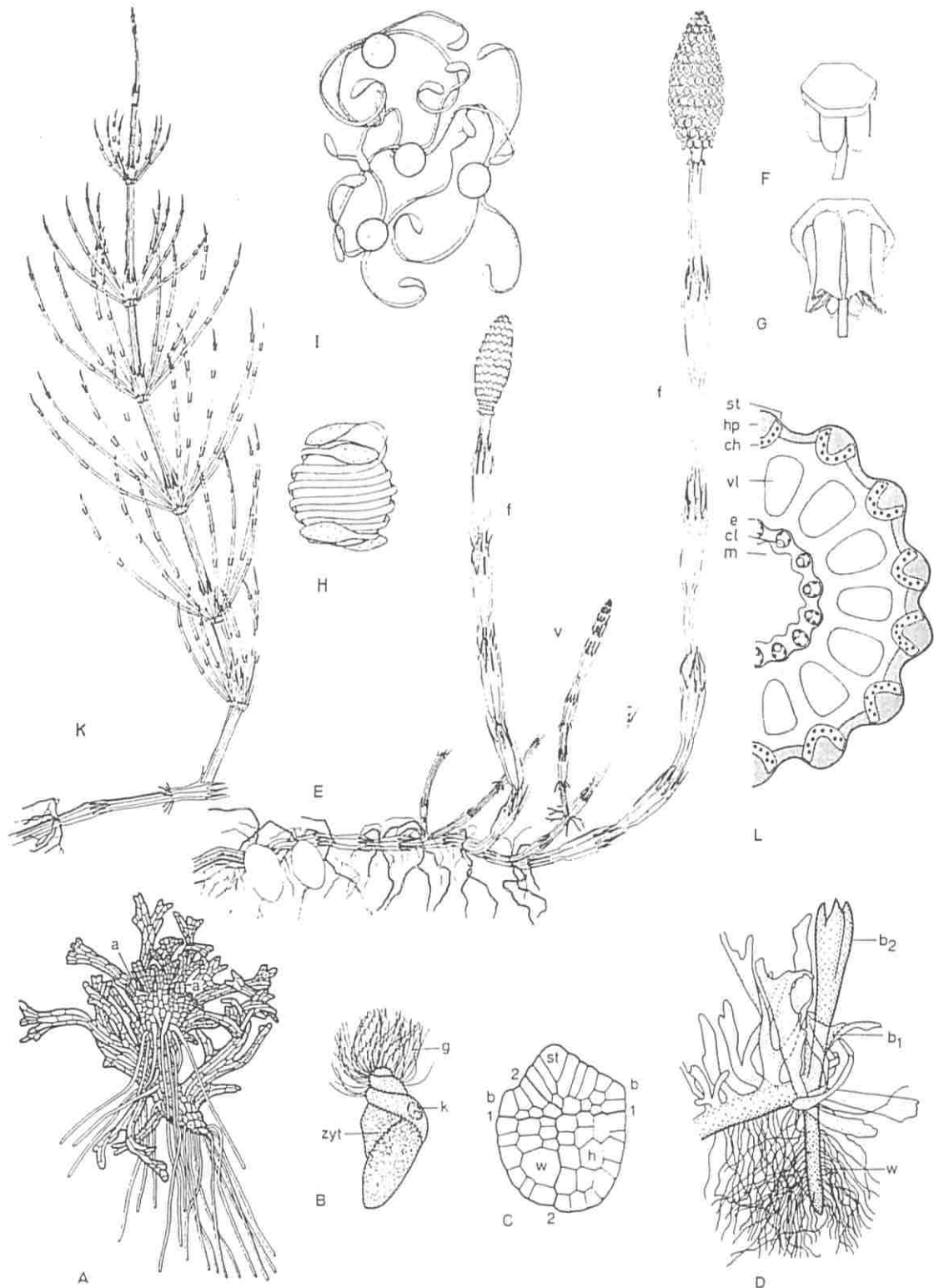
Sporangioforene er arrangert i kranser i strobilus. Hver sporangiofor består av en basal stilk og en skjoldforma, heksagonal øvre del. På undersida av hvert skjold, orientert mot strobilusaksen, sitter 5-10 sporangier i en ring rundt sporangioforens stilk (fig. 7 F-G).

Snellene har nesten uten unntak **morfologisk isospori** (sporene er like av størrelse og utseende). Ved meiose (R!) dannes tallrike sporer i hvert sporangium. Sporene er grønnfarga og forsynt med 4 **hygroskopiske spiralbånd** (fig. 7 H-I) som er danna fra sporeveggens yttersjikt. Disse båndene ruller seg spiralaktig sammen omkring sporen i fuktig vær. I tørt vær derimot strekker de seg ut og spriker til sidene. Disse bevegelsene antar en har en viss spredningsfunksjon.

Sporene spirer og danner prothallier. Disse er uanselige (ca. 1 cm i utstrekning) med et lappete eller flikete utseende (fig. 7 A). De har rhizoider på undersida som fester dem til underlaget. Som regel er det bare flikene som har klorofyll. Vanligvis har en **isospori**, d.v.s. bare en type **tokjønna** prothallier dannes. Antheridiene dannes da i spissen av flikene mens arkegoniene

sitter i forsenkningene. Hos noen arter derimot, f.eks. hos åkersnelle (*Equisetum arvense*) har en **fysiologisk heterospori**. Sporene som er morfologisk like vokser opp til to typer prothallier. Litt over halvparten av sporene gir opphav til rent hanlige prothallier som danner bare antheridier. Resten av sporene gir til å begynne med rent hunnlige prothallier med utelukkende arkegonier. Dersom arkegoniene på disse prothalliene ikke kryssbefruktes vil de imidlertid bli biseksuelle og selv danne antheridier. Eksperimenter har vist at lav temperatur og høy lysintensitet favoriserer produksjon av biseksuelle prothallier hos åkersnelle. Spermatozoidene er utstyrt med tallrike flageller (fig. 7 B).





**Figur 7.** Åkersnelle (*Equisetum arvense*): A) hunlig prothallium med arkegonier, B) multiflagellat spermatozoide, C) embryo, D) hunlig prothallium med kimplante, E) vårplante (sporofytt) med sporeaks (strobili), F-G) heksagonale sporofyll med sporangier, H-I) sporer med elaterer i fuktig og tørr tilstand, K) steril sommerplante og L) tverrsnitt av luftstengel (etter Sitte et al. 1998).

## Avd. Pteridophyta - bregneplanter

(syn. Polypodiophyta, Pterophyta, Filicophyta)

Bregneplantene representerer den største gruppen av karsporeplanter. På verdensbasis er det beskrevet ca. 9000 arter. De deles i flere ordener hvorav bare 3 er representert i vår egen flora (NB! Filicales blir av enkelte, f.eks. Sitte et al. 1998, ytterligere oppdelt i mindre ordener).

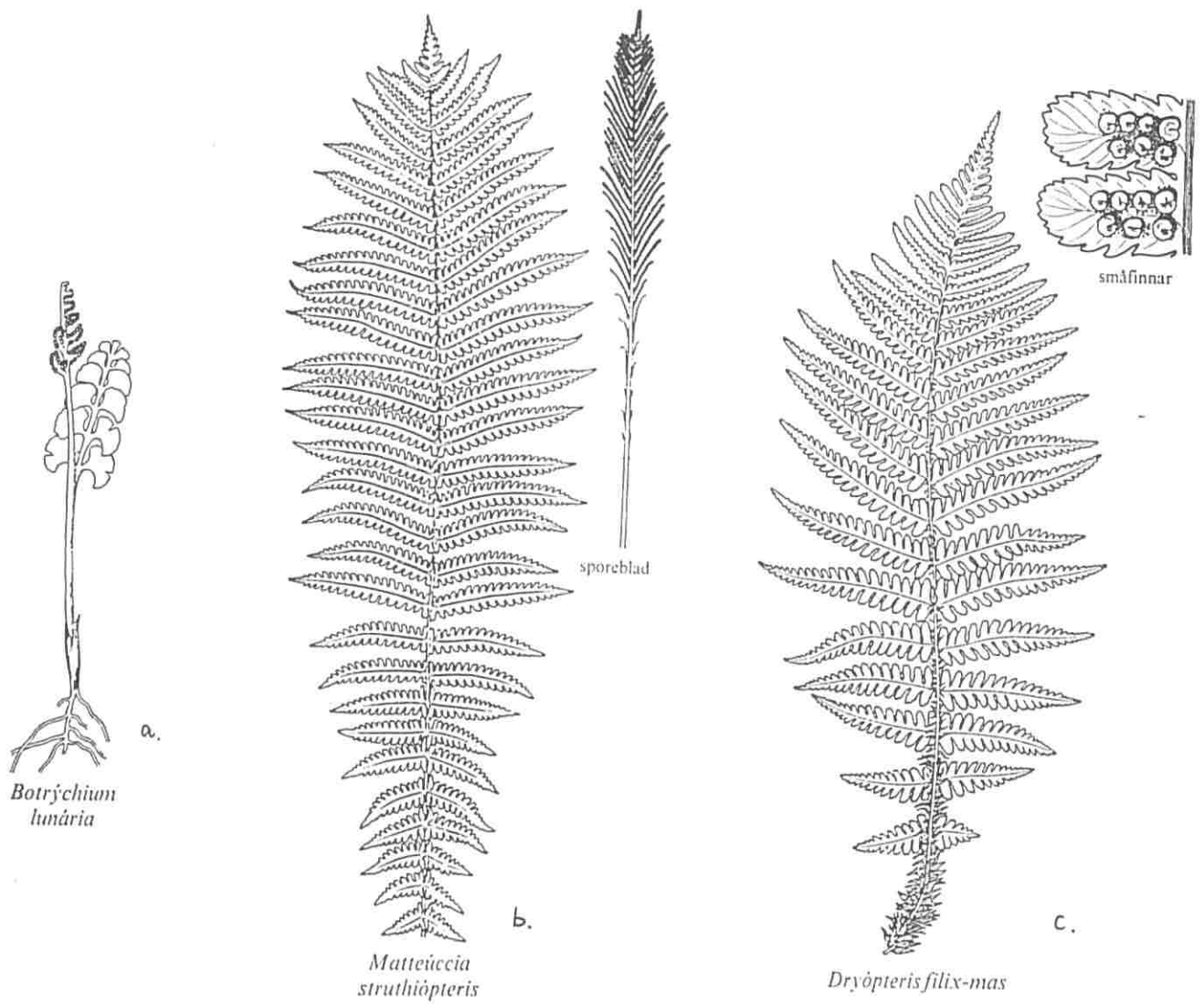
|                       |                   |
|-----------------------|-------------------|
| Orden: Ophioglossales | ormetungeordenen  |
| Orden: Filicales      | bregneordenen     |
| Orden: Marsileales    | vannbregneordenen |

I Norge er det kjent 49 arter fordelt på 12 familier (se Lids flora). De fleste av disse tilhører bregneordenen.

Sporofyten hos bregneplantene består av rot, stengel og blad. Hos de fleste artene er det en krypende eller opprett jordstengel mens luftstengelen er dårlig utviklet eller mangler helt. Ett viktig unntak er **trebregnene** som vokser i tropiske og subtropiske skoger. Trebregner har en luftstengel som kan nå en høyde av opptil 20 m. Det nærmeste en kommer trebregner i norsk flora er strutseving (*Matteuccia struthiopteris*) som har en tykk, kort (opp til 20 cm høy) stamme.

Bladene hos de fleste bregneplantene er relativt store (såkalte **megafyller**) og forsynt med mange nerver. Som regel er de mer eller mindre fjæraktig oppdelt og utgår direkte fra jordstengelen, eventuelt fra toppen av luftstengelen hos trebregnene. Hvert blad er normalt oppdelt i et bladskaft og ei bladplate.

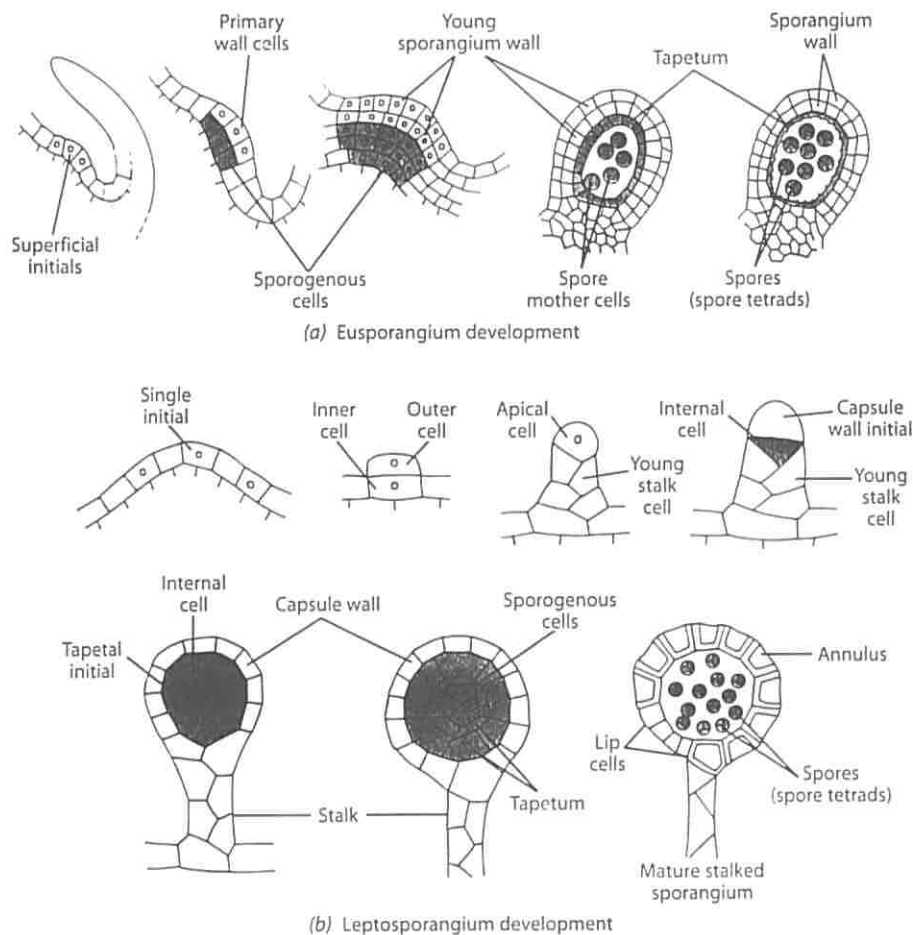
Sporangiene sitter vanligvis på undersiden (unntaksvis langs kanten) av vanlige, assimilierende blad. Imidlertid kan de hos enkelte arter være plassert på egne sporebærende avsnitt (fig. 8), f.eks. hos marinøkkel (*Botrychium lunaria*) og kongsbregne (*Osmunda regalis*). Hos andre arter igjen sitter sporangiene på spesielle omdannede sporebærende blad (såkalte **sporofyller**), f.eks. hos strutseving og bjønnkam (*Blechnum spicant*). Normalt er det tallrike sporangier på hvert blad. De fleste bregneplantene har isospori, men ett viktig unntak er vannbregnene (orden Marsileales) som har heterospori.



**Figur 8.** Plassering av sporangier hos a) marinøkkel (*Botrychium lunaria*), b) strutseving (*Matteuccia struthiopteris*) og c) ormetelg (*Dryopteris filix-mas*) (etter Lid & Lid 1994).

Sporangiene hos bregneplanter kan være av prinsipielt to forskjellige typer, **eusporangier** og **leptosporangier** (se fig. 9). Et eusporangium dannes ved at en rekke overflateceller gjennomgår periklinal deling slik at det oppstår en flerlaget celleplate. De ytre cellene i denne platen utvikler seg til sporangieveggen mens de indre cellene danner det sporogene vevet. Dette resulterer i relativt store sporangier med mange sporer. Pollenknapper og fruktblad hos frøplanter dannes på tilsvarende måte og eusporangier blir betraktet som den opprinnelige typen hos karplanter.

Et leptosporangium dannes ved at én enkelt overflatecelle gjennomgår periklinale delinger slik at det dannes en liten vorteaktig utvekst. Denne gjennomgår ytterligere delinger som resulterer i en liten samling av sporogene celler omgitt av et tynt dekke av sterile celler. Leptosporangier produserer bare noen få sporer.

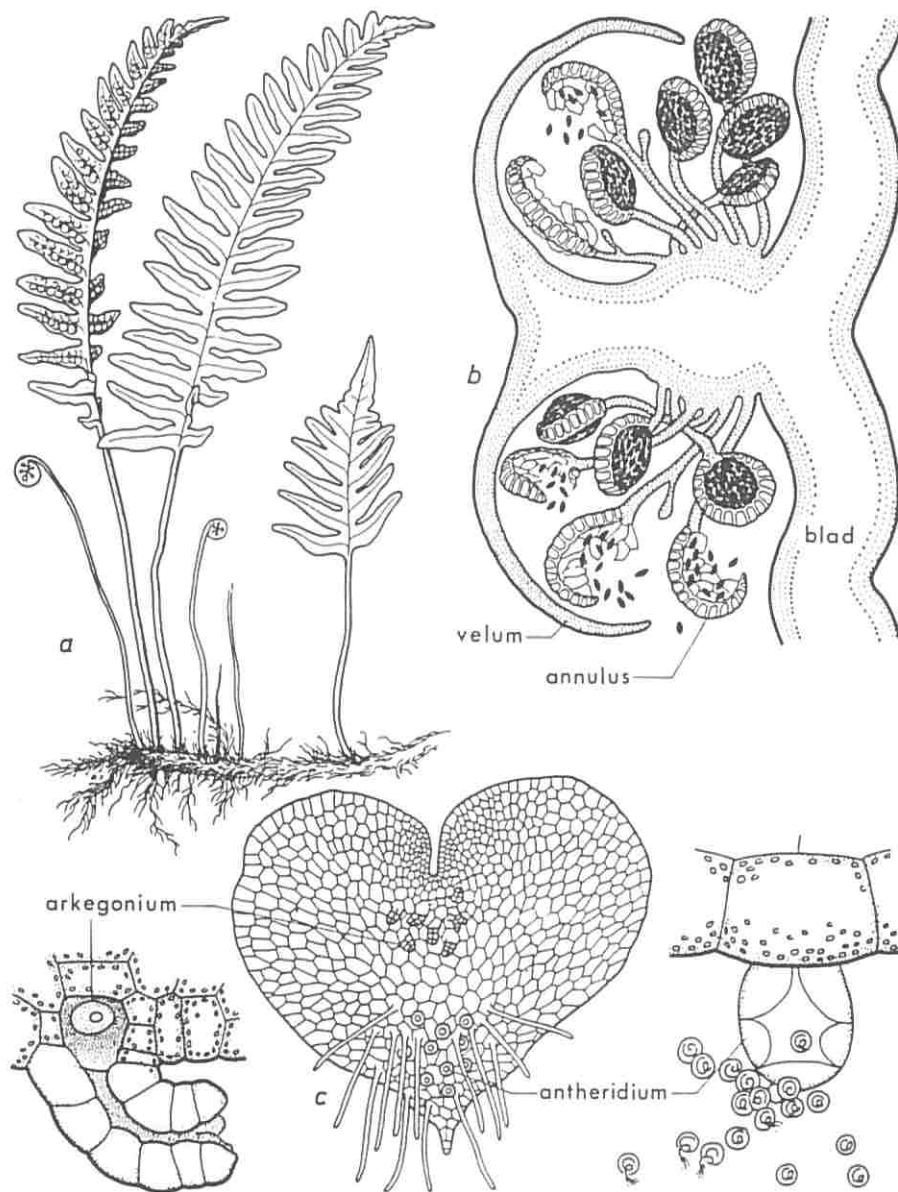


**Figur 9.** Utvikling av a) eusporangium og b) leptosporangium hos bregneplanter (etter Raven et al. 1999).

Prothalliet varierer sterkt i form hos de ulike bregneartene. Hos isospore arter er de tvekjønnet (sambu) med både antheridier og arkegonier.

Som eksempel for å belyse morfologi og livssyklus kan sisselrot (*Polypodium vulgare*) benyttes (fig. 10). Sporofyten hos sisselrot har en krypende jordstengel med spredtstilte blad. Bladene er enkeltfinna, d.v.s. at en har finner bare av 1. orden. Bladskafte har to (opptil fire) tydelige karstrenger. På undersiden av bladplata finner en tallrike sporangier samlet gruppevis (**sporehushoper**). Slike sporehushoper kalles **sori** (entall: sorus). Hvert sporangium sitter på en kort stilk og er omgitt av en ringformet cellerekke kalt **annulus**. Cellene i annulus er døde og vannfylte, og celleveggene er tykke med unntak av ytterveggen. Ved tørke vil vann fordampe fra cellene, med den følge at det oppstår et undertrykk som medfører at cellene trekker seg sammen i de tynne ytterveggene. Annulus retter seg derfor ut slik at sporehuset sprekker opp i en sone av tynnvegga celler når presset blir stort nok. Ved ytterligere fordampning bøyer annulus seg gradvis mer og mer tilbake. Til slutt brister kohesjonen mellom vannet og celleveggene i annulus med den følge at den plutselig klapper tilbake til sin opprinnelige form og slynger sporene ut i luften. Hos sisselrot er det isospori.

Prothalliet hos sisselrot (og hos de fleste andre artene i ordenen) er hjerteforma og grønnfarga (opptil 0,5 cm i diameter) og kan minne om en thalløs levermose (fig. 10 c). Det er festet til underlaget ved hjelp av rhizoider. Antheridier dannes i den spisse enden på undersiden mens arkegonier dannes i den andre enden. Spermatozoidene er utstyrt med en dusk av flageller. Befruktningen er avhengig av vann.



**Figur 10.** a) Sisselrot (*Polypodium vulgare*) med jordstengel og blad med bladskaft, midtribbe og finner av 1. orden, b) lengdesnitt gjennom sporangiesamling (sorus) hos oremetelg (*Dryopteris flix-mas*) med slør (velum), c) prothallium hos sisselrot med antheridier og arkegonier (etter Larsen 1977).

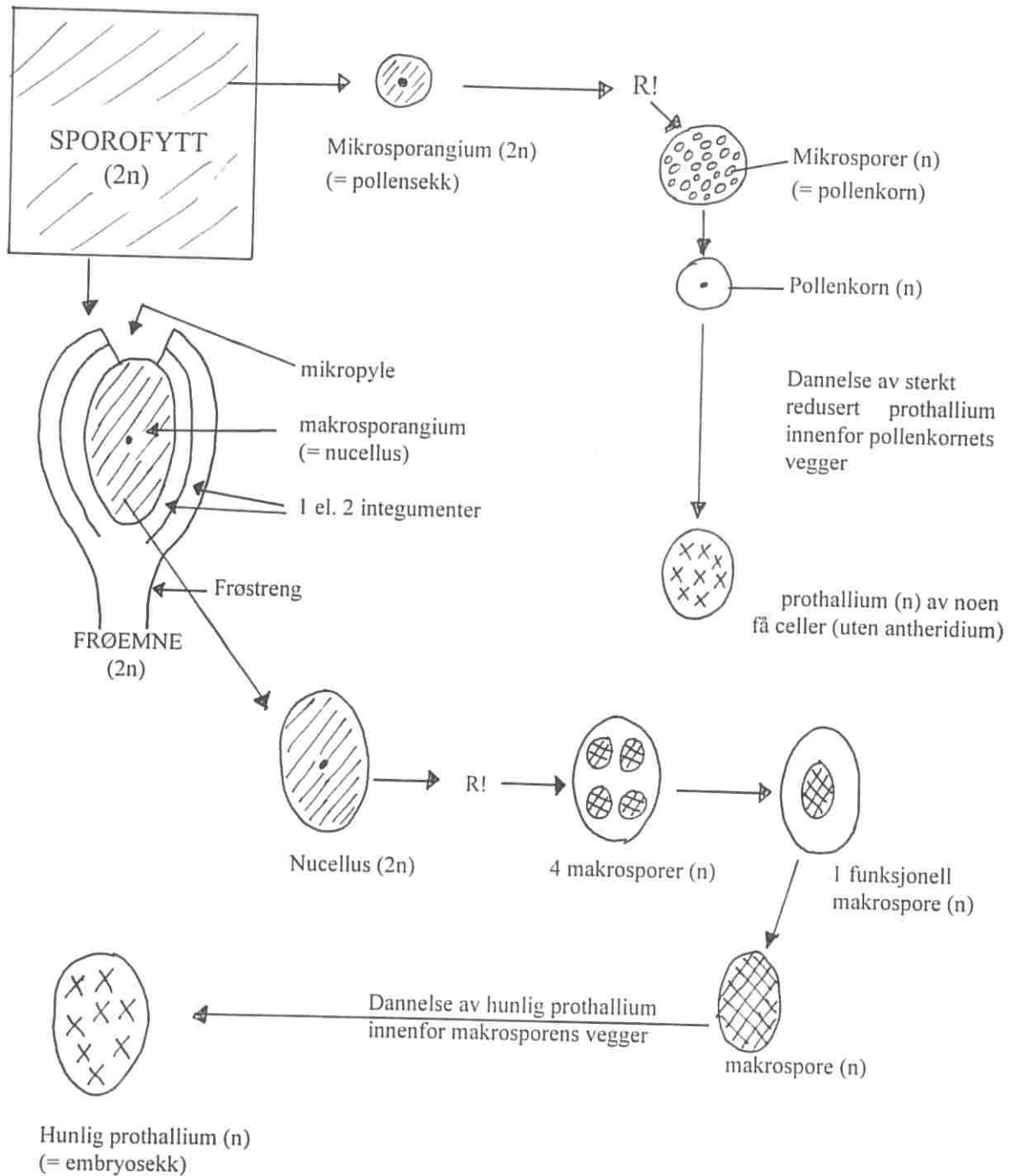
## FRØPLANTER

Alle frøplanter har generasjonsveksling med en sterkt redusert gametofytt-generasjon (fig. 11). Det er gjennomført **heterospori** med utvikling av mikro- og makrosporer. Sporofytten er rikt differensiert og oppviser mange ulike former (urter, busker, trær etc.).

Makrosporangiet; ofte kalt **nucellus**, dannes hos alle frøplanter i et såkalt **frøemne**. Et frøemne består av en **frøstreng** (funikulus) og 1 eller 2 beskyttende hinner (**integumenter**) som omgir nucellus unntatt i en trang åpning aller øverst, den såkalte **mikropylen**. Ved reduksjonsdeling i nucellus dannes 4 haploide **makrosporer**. Tre av disse går raskt til grunne slik at bare én funksjonell makrospore blir tilbake. Innenfor makrosporens vegger foregår så dannelsen av det **hunlige prothalliet** (gametofytten). Det hunlige prothalliet forblir innenfor makrosporens vegger, som igjen forblir innenfor frøemnet og som igjen sitter festet til sporofytten. Makrosporen med det hunlige prothalliet kalles hos frøplantene for **embryosekken** (fig. 11).

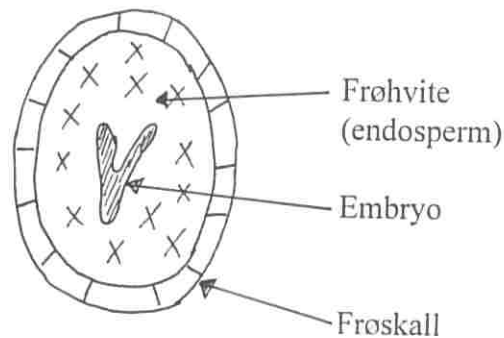
Mikrosporangiene kalles for **pollensekker** og danner ved reduksjonsdeling tallrike mikrosporer, kalt **pollenkorn**. Innenfor pollenkornets vegger dannes et sterkt redusert hanlig prothallium bestående av noen få celler eller kjerner (fig. 11). Befruktningen skjer i frøemnet og er som regel helt uavhengig av vann. Pollenkornene må imidlertid først overføres fra pollensekkene til det hunlige kjønnsapparatet. Denne overføringsprosessen kalles for **bestøvning** eller **pollinering** og må ikke forveksles med selve befruktningen. Når pollenkornet med det hanlige prothalliet spirer dannes en såkalt pollenslange som overfører de hanlige kjønnscellene til det hunlige prothalliet i embryosekken. Med unntak av noen få primitive nakenfrøete plantegrupper dannes ikke lenger bevegelige hanlige kjønnsceller (spermatozoider) og antheridier er totalt fraværende. Dannelse av pollenslange og pollinering er karakteristisk for frøplantene.

Etter befruktningen utvikles et **embryo** inne i frøemnet. Embryoet blir omgitt av opplagsnæring i form av frøhvite (**endosperm**) og går etter en stund over i en hvilefase. Det ene eller begge integumentene utvikles til et hardt ytre skall som kalles **frøskallet** (testa). Denne dannelsen, som inkluderer embryo, endosperm og frøskall kalles for et **frø** (semen) og er unik for denne gruppen, derav navnet frøplanter (fig. 12). Frøet frigjøres før eller senere fra morplanten (**frøspredning**) og går normalt over i en dvaletilstand før utviklingen fortsetter i form av **frøspiring**. Frøet tar da som regel opp vann slik at frøskallet brister. Den unge sporofytten (embryoet) gjenopptar sin aktivitet og spirer ved hjelp av opplagsnæringen til en ny frøplante.



**Figur 11.** Skjematisk framstilling av livssyklus hos en frøplante.





**Figur 12.** Frøets oppbygning.

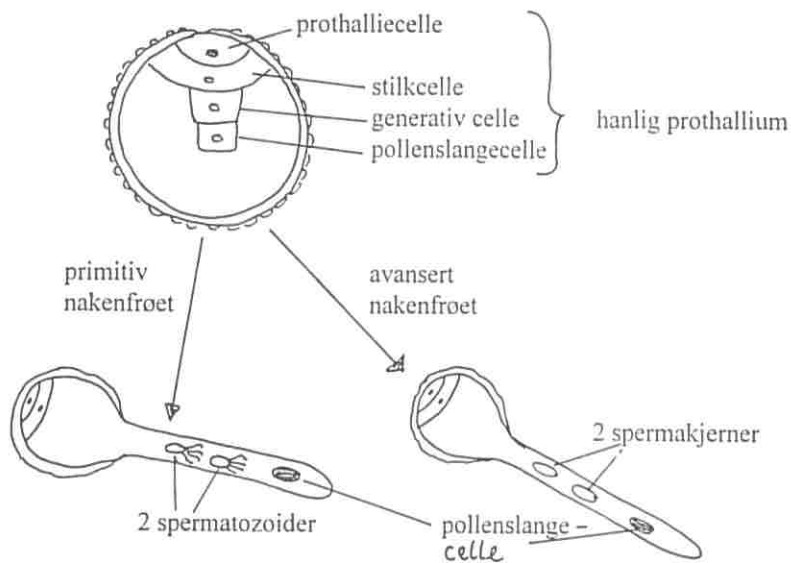
Frøplantene deles i to hovedgrupper, de **nakenfrøete** (gymnospermer) og de **dekkfrøete** (angiospermer).

## NAKENFRØETE - GYMNOSPERMER

De nakenfrøete plantene omfatter bare vedaktige planter i form av trær og busker.

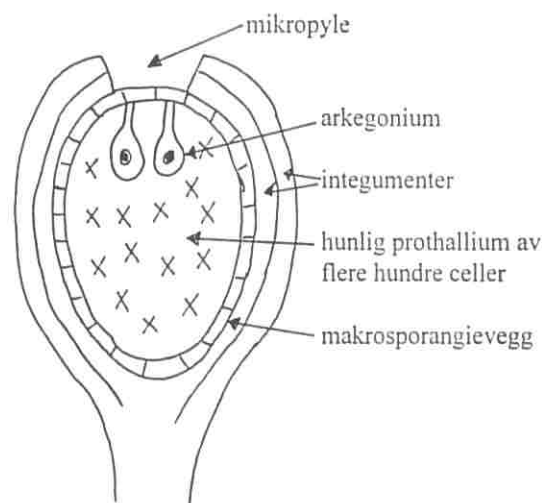
Pollensekkene (mikrosporangiene) utvikles på mikrosporofyller, normalt flere på hvert sporofyll. Frøemnene med makrosporangiene sitter på makrosporofyller, normalt ett eller noen få på hvert sporofyll. Hos fossile og primitive nakenfrøete grupper er sporofyllene ofte bladaktige og mer eller mindre fjæraktig oppdelte. Hos de fleste nålevende gruppene er sporofyllene imidlertid sterkt omdannet og forskjellig fra de ordinære, assimilierende bladene. Oftest sitter de spiralaktig og tett sammentrengt i **kongler** (strobili). Mikro- og makrosporofyllene sitter på ett og samme individ (sambu) hos noen grupper mens det hos andre er egne han- og hun-planter (særbu).

Det hanlige prothalliet (utviklet innenfor pollenkornets vegger) består hos de nakenfrøete fullt utviklet normalt av 3-4 celler. Som regel finnes 1 **prothalliumcelle**, 1 **stilkcelle**, 1 **generativ celle** og 1 **pollenslangecelle**. Stilk- og prothalliecellen går raskt til grunne. Pollenslangecellen besørger pollenslangens dannelse og vekst. Den generative cellen deler seg først etter at pollenslangen er dannet. Hos primitive nakenfrøete dannes 2 multiflagellate spermatozoider mens det hos mer avanserte grupper dannes 2 ubevegelige spermakjerner (se fig. 13). Pollineringen skjer oftast ved hjelp av vinden (**vindpollinering**).



**Figur 13.** Bygning av hanlig prothallium hos nakenfroet plante med dannelse av pollenslangen.

Frøemnene hos nakenfrøete sitter eksponert på åpne makrosporangier, d.v.s. at de ikke er omsluttet av en fruktknutevegg som hos de dekkfrøete (se senere). Innenfor makrosporangieveggen (jfr. generelt om frøplanter) utvikles gjennom tallrike mitosedelinger et **hanlig prothallium** (gametofytt) som vanligvis består av **flere hundre celler**. I den øverste (mikropylære) enden av prothalliet dannes to til flere arkegonier (fig. 14).



**Figur 14.** Frøemne hos nakenfrøet plante med ferdigdanna hunlig prothallium.

Pollenkorn som avsettes i eller nær mikropylen ved pollineringen vil før eller senere spire og danne en pollenslange. Denne trenger gjennom mikropyleåpningen og videre ned til det hunnlige prothalliet med arkegoniene. Prosessen tar fra noen uker til henimot et år alt etter hvilken gruppe det er snakk om.

En av spermatozoidene eller spermakjernene smelter før eller senere sammen med eggcellen i bare et av arkegoniene. Embryoet omgis av endosperm (frøhvite) som i hovedsak utgjøres av gametofyttens vev (d.v.s. at **endospermen er av haploid natur**).

Frøspredningen skjer oftest ved hjelp av vinden eller ved at frøene blir spist av fugler og andre dyr.

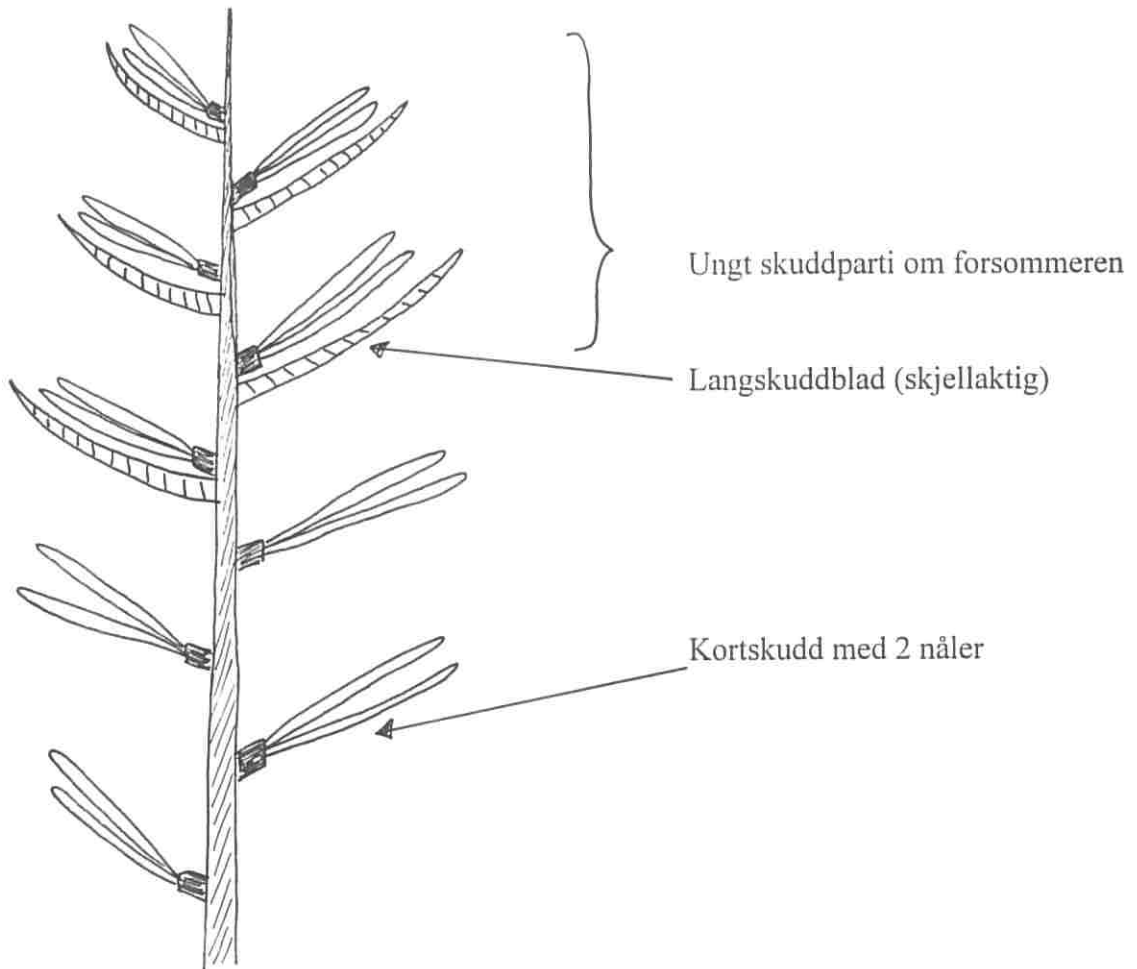
Systematisk kan de nakenfrøete deles i 7 avdelinger:

|                            |                |
|----------------------------|----------------|
| Avd. Progymnospermophyta * |                |
| <b>Avd. Pinophyta</b>      | <b>bartrær</b> |
| Avd. Pteridospermophyta *  | frøbregner     |
| Avd. Cycadophyta           | konglepalmer   |
| Avd. Cycadeoidophyta *     |                |
| Avd. Ginkgoophyta          | tempeltrær     |
| Avd. Gnetophyta            |                |

Kun avdeling Pinophyta (syn. Coniferophyta), bartrær, er representert i vår flora.

Stjernemerke avdelinger er bare kjent som fossiler. Bartrærne omfatter flerårige busker og trær med som regel nål- eller skjellaktige blad. I stamme, greiner og blad dannes ofte **harpiks**. Mikro- og makrosporofyll (eller korresponderende strukturer) er sammenstilt i **kongler**. I norsk flora er 2 ordener med 3 familier representert med tilsammen bare 4 opprinnelig, viltvoksende arter.

|                                   |                 |
|-----------------------------------|-----------------|
| Orden: Pinales (syn. Coniferales) |                 |
| Familie: Pinaceae                 | furufamilien    |
| Familie: Cupressaceae             | sypressfamilien |
| Orden: Taxales                    |                 |
| Familie: Taxaceae                 | barlindfamilien |



**Figur 15.** Skjematisk bygning av langskudd og kortskudd hos furu (*Pinus sylvestris*).

Som eksempel på bygning og livssyklus innenfor **Pinaceae** kan vi bruke **furu** (*Pinus sylvestris*), se fig. 15-16.

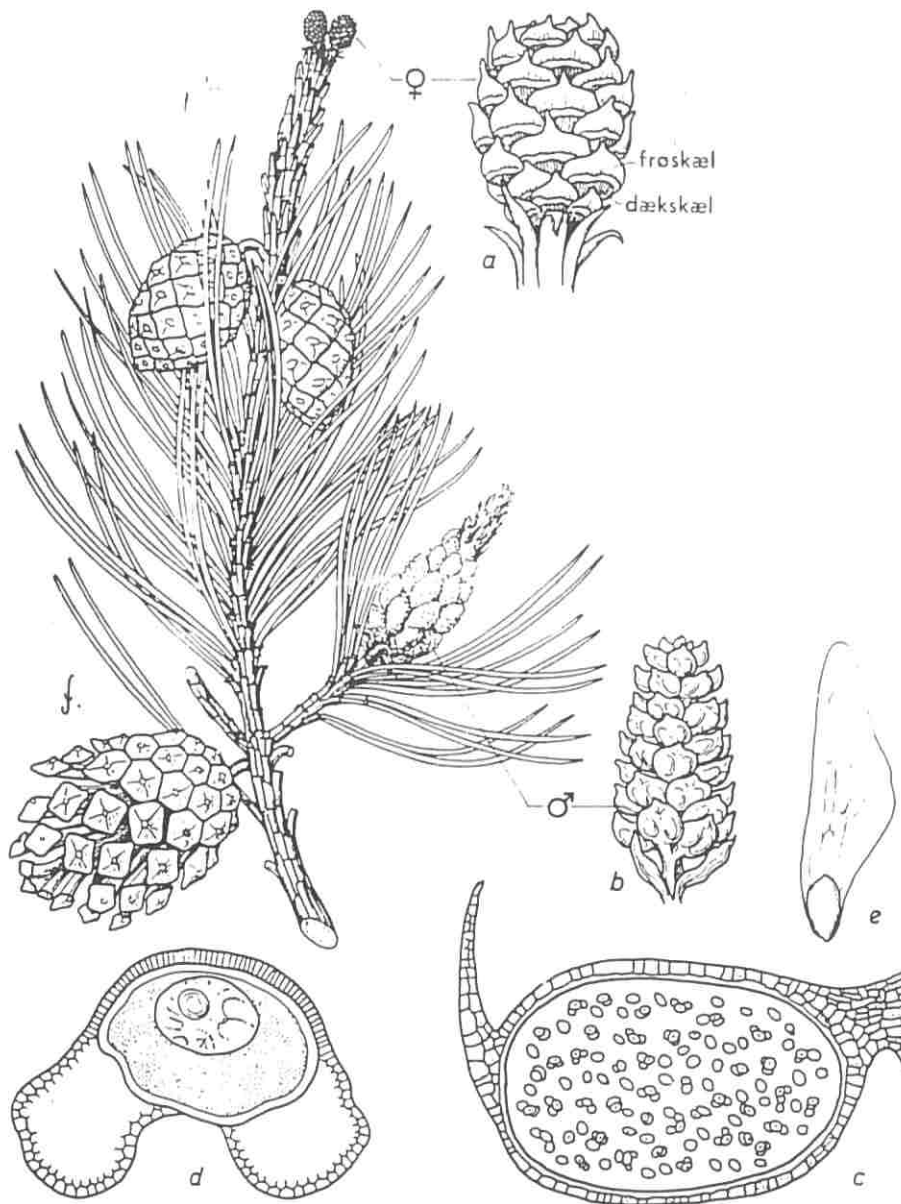
Vegetativt er furu oppbygd av to typer skudd, såkalte **langskudd** og **kortskudd** (fig. 15). De vanlige greinene og kvistene hos furu representerer langskuddene. Disse har hinnetynne, skjellaktige og noe brunaktige blad som bare kan sees på de helt unge langskuddene på tidlig forsommer. Deretter faller de av og forsvinner. Kortskuddene sitter på små forhøyninger på langskuddene, og består nesten i sin helhet av to nålaktige, grønne blad (furuas nåler). Kortskuddenes nåler har en levetid på ca. 3-6 år.

Under "blomstringen" om forsommeren dannes hankonglestander ved grunnen av de nye langskuddene (fig. 16). Hver hankonglestand består av mange hankongler, og hver av disse er ca. 3-6 mm lang og gul- til rødaktig av farge. En slik kongle består av tettstilte, skjellaktige pollenblad. På undersiden av hvert pollenblad sitter to pollensekker (mikrosporangier) som er sammenvokst med selve pollenbladet (fig. 17 a). Ved modning åpner hver av pollensekkene seg med en lengdespalte, og pollenkornene kan frigjøres. Disse dannes i enorme mengder (opptil 2,5 millioner pr. hankongle). Hvert pollenkorn er forsynt med to luftsekker på sidene slik at de effektivt kan transporteres med vinden (vindpollinering).

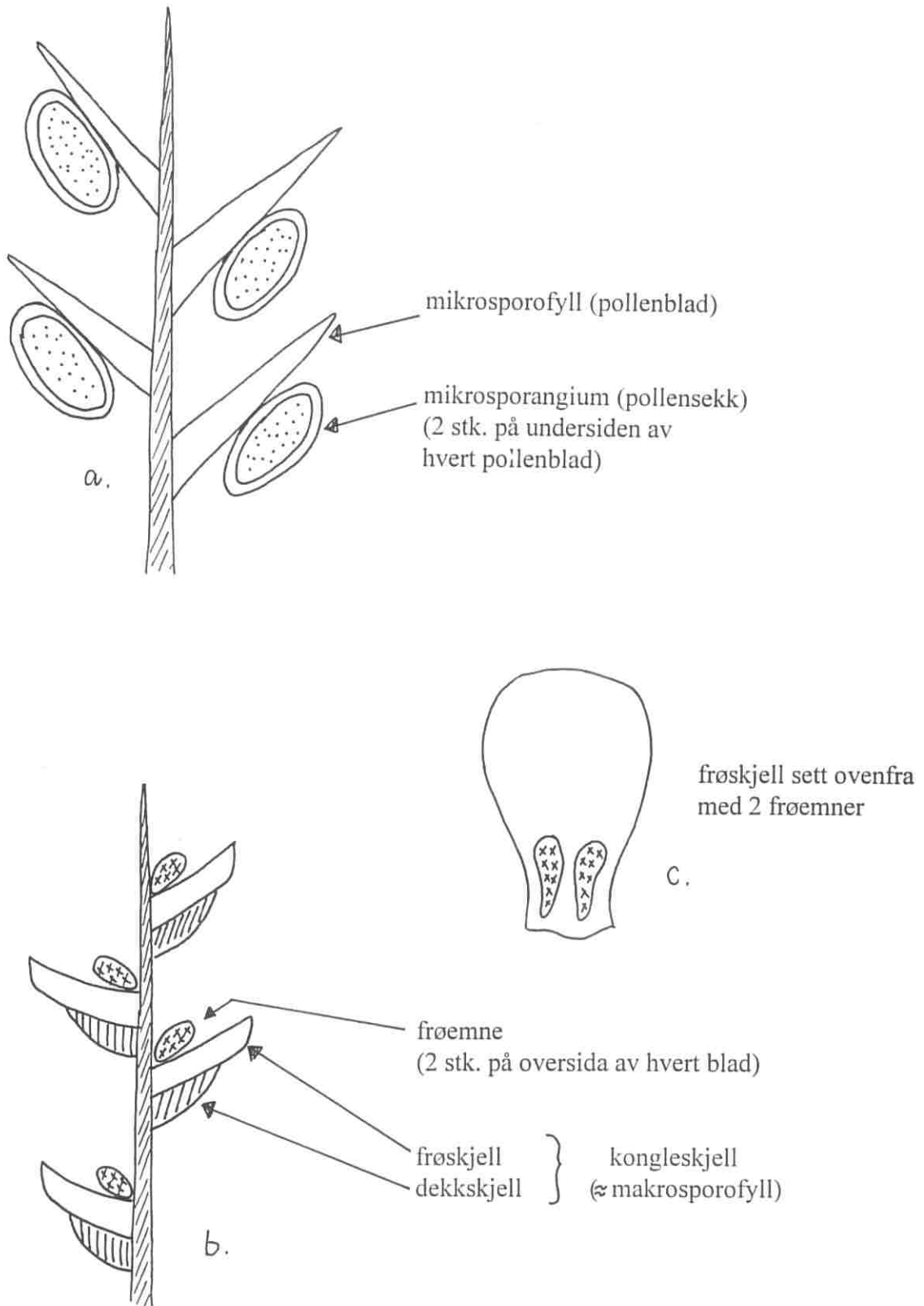
Hunkonglene dannes enkeltvis eller parvis i spissen av årets nye langskudd (fig. 16). De er noe rødfarget og nokså uanselig i størrelse. Hver enkelt hunkongle består av tett sammenstilte såkalte **kongleskjell** (fig. 17 b). Disse kan i noen grad sammenlignes med makrosporofyllet lenger ned i systemet. Det er imidlertid noe uklart hva slags opprinnelse de egentlig har. Hvert kongleskjell er oppbygd av et nedre **dekkkjell** og et øvre **frøskjell**. Ved modning av konglen vil disse strukturene hos furu etterhvert vokse sammen i motsetning til hos f.eks. lerk (*Larix*) hvor de også ved konglemodning er adskilte strukturer. På oversida og ved grunnen av hvert kongleskjell sitter det to eksponerte **frøemner** (ser ut som hvitaktige utposninger).

Befruktnings- og frømodningsprosessen hos furu tar lang tid og kan skisseres som følger:

1. "Blomstring" forsommer. Pollinering. Små rødaktige hunkongler.
2. Befruktning etter ca. 1 år, d.v.s. neste vår. Hunkongler fremdeles små, men brunaktige.
3. Frøutvikling i løpet av andre sommer. Rask vekst av hunkonglen som blir grønn av farge.
4. Hunkonglene er modne og åpner seg påfølgende vår og forsommer, d.v.s. omkring to år etter pollinering. Konglene er da brune eller gråaktige og frøene slippes ut.



**Figur 16.** Furu (*Pinus sylvestris*): a) hunkongle med frøskjell og dekk skjell, b) hankongle, c) lengdesnitt gjennom pollensekk (mikrosporangium), d) pollenkorn med 2 luftsekker, e) frø med vinge og f) kvist med hunkongler i 3 ulike stadier og hankonglestand (etter Larsen 1977).



**Figur 17.** Skjematisk lengdesnitt av kongler hos furu (*Pinus sylvestris*): a) hankongle, b) hunkongle, c) frøskjell med frø

Frøene er forsynt med en vinge som gjør at de lett kan transporteres med vinden.

Hos **gran** (*Picea abies*) sitter både han- og hunkongler enkeltvis. Hunkonglene er mye større enn hos furu og de er vakkert mørkerøde og opprette under "blomstringen". I løpet av sommeren blir de hengende og grønne, senere brunaktige. Befruktningen skjer umiddelbart etter pollineringen og frømodningen skjer i løpet av påfølgende senhøst og vinter. Deretter følger frøslipp på senvinteren slik at det er under ett år mellom "blomstring" og frøslipp.

Hos **einer** (*Juniperus communis*) sitter han- og hunkongler på adskilte busker (særbu), se fig. 18. Hankonglene har nederst skjellformede sterile blad. Ovenfor sitter pollenblad (mikrosporofyll) med 4 pollensekker på undersiden. Hunkonglen har nederst også sterile skjellformede blad. Ovenfor sitter 3 makrosporofyll med 3 frøemner. De tre makrosporofyllene svulmer opp og vokser under utviklingen sammen til en **bærkonge** som omslutter frøene. Bærkonglen er grønn første året. Året etter blir den blåsvart.

Også hos **barlind** (*Taxus baccata*) sitter han- og hunblomster på adskilte planter (særbu). Hanblomstrene sitter på stilker i bladhjørner. Ved basis av stilken sitter sterile skjellformede blad mens det i enden av stilken sitter 8 - 12 skjoldformede pollenblad som hver har 6 - 8 pollensekker. Kongler dannes ikke. Hunblomster sitter enkeltvis i enden av et kortskudd i et bladhjørne. Under modning dannes en rødfarget frøkappe opp omkring frøet. Nåler, kvister og frø er giftige (inneholder alkaloidet taxin).

Merk at begrepet "blomstring" brukes også hos nakenfrøete selv om en ekte blomst botanisk sett bare finnes hos de dekkfrøete!





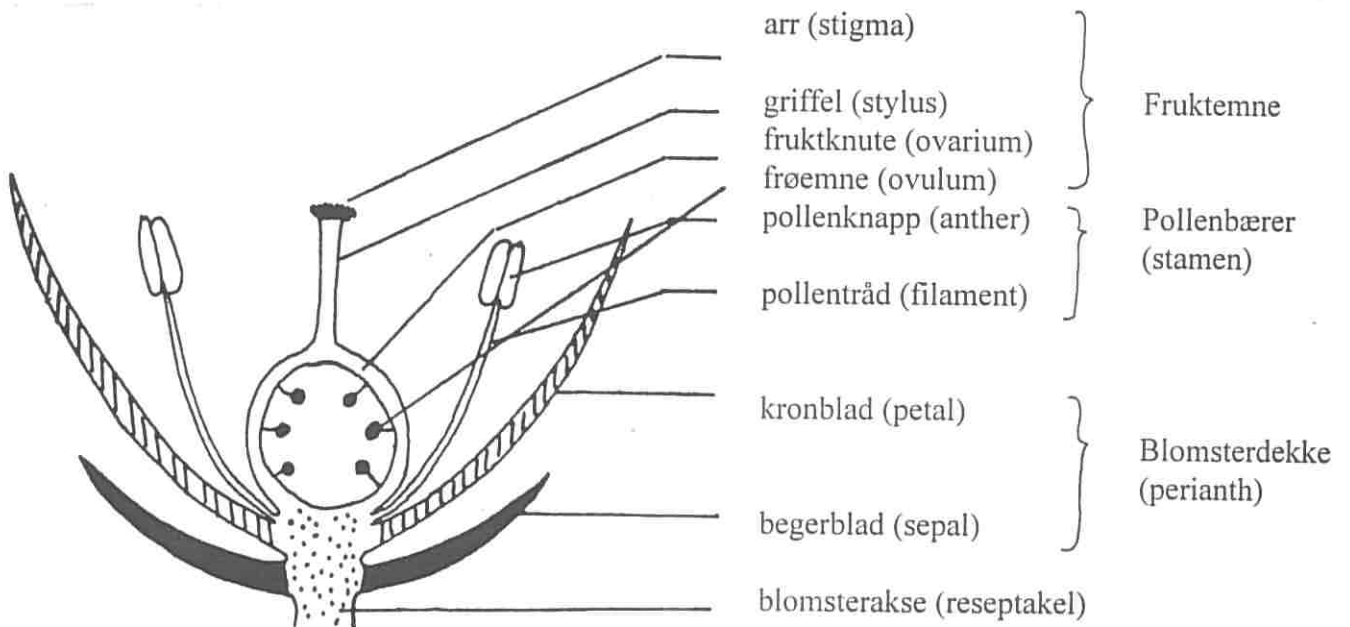
**Figur 18.** Einer (*Juniperus communis*): a) kvist av hunplante med bærkongler, b) hankongle med sporofyll og pollensekker, c) ung hunkongle, d) hunkongle med 3 «kongleskjell» med hvert sitt frøanlegg, e-f) moden bærkongle (etter Larsen 1977).

## DEKKFRØETE - ANGIOSPERMER

De dekkfrøete plantene er den yngste og mest vellykkede plantegruppen på jorda. Blant karplantene er dette den største gruppen med ca. 300 000 beskrevne arter. De omfatter et rikt utvalg av morfologiske typer og livsformer med bl.a. urter, busker og trær. Særlig oppviser urtene et stort mangfold. Mesteparten av jordas landområde er okkupert av dekkfrøete planter, og de utgjør hovedbestanddelen i jordas vegetasjon. I sin ytterste konsekvens er hele den menneskelige eksistens avhengig av de dekkfrøete plantenes tilstedeværelse. Fra disse plantene henter vi mesteparten av vår matforsyning, enten direkte eller indirekte. De dekkfrøete plantene er også en av jordas viktigste oksygenprodusenter.

### Blomstens oppbygning

De kjønna formeringsorganene hos de dekkfrøete plantene er plassert i en dannelse kalt en **blomst** (fig. 19). Blomsten sitter i enden av et sterilt, omdanna skudd som kalles **reseptaket** eller **blomsteraksen (blomsterbunnen)**. En standardblomst er oppbygd av en steril og en fertil del. Den sterile delen består av et **blomsterdekke (perianth)**, mens den fertile delen omfatter et **hanlig kjønnsapparat (andrøcium)** og et **hunlig kjønnsapparat (gynøcium)**.



**Figur 19.** Blomstens bygning hos en dekkfrøet plante med todelt blomsterdekke - skjematisk framstilling.

Hos primitive dekkfrøete er blomsterdekkets bestanddeler like eller omtrent like i form og farge. Et slikt blomsterdekke kalles et **perigon**. Hver bestanddel i et perigon kalles **perigonblad** (tepaler). Typiske eksempler på arter med perigon er tulipan (*Tulipa*), gullstjerne (*Gagea lutea*) og kvitveis (*Anemone nemorosa*).

Hos mer avanserte former finner vi imidlertid et tydelig todelt blomsterdekke. Ytterst er det da et som oftest grønnfarga **beger** (calyx) mens det innenfor er en **krone** (corolla) hvor fargen varierer, men hvor grønnfarge normalt mangler. De enkelte bestanddeler i beger og krone kalles henholdsvis **begerblad** (sepaler) og **kronblad** (petaler).

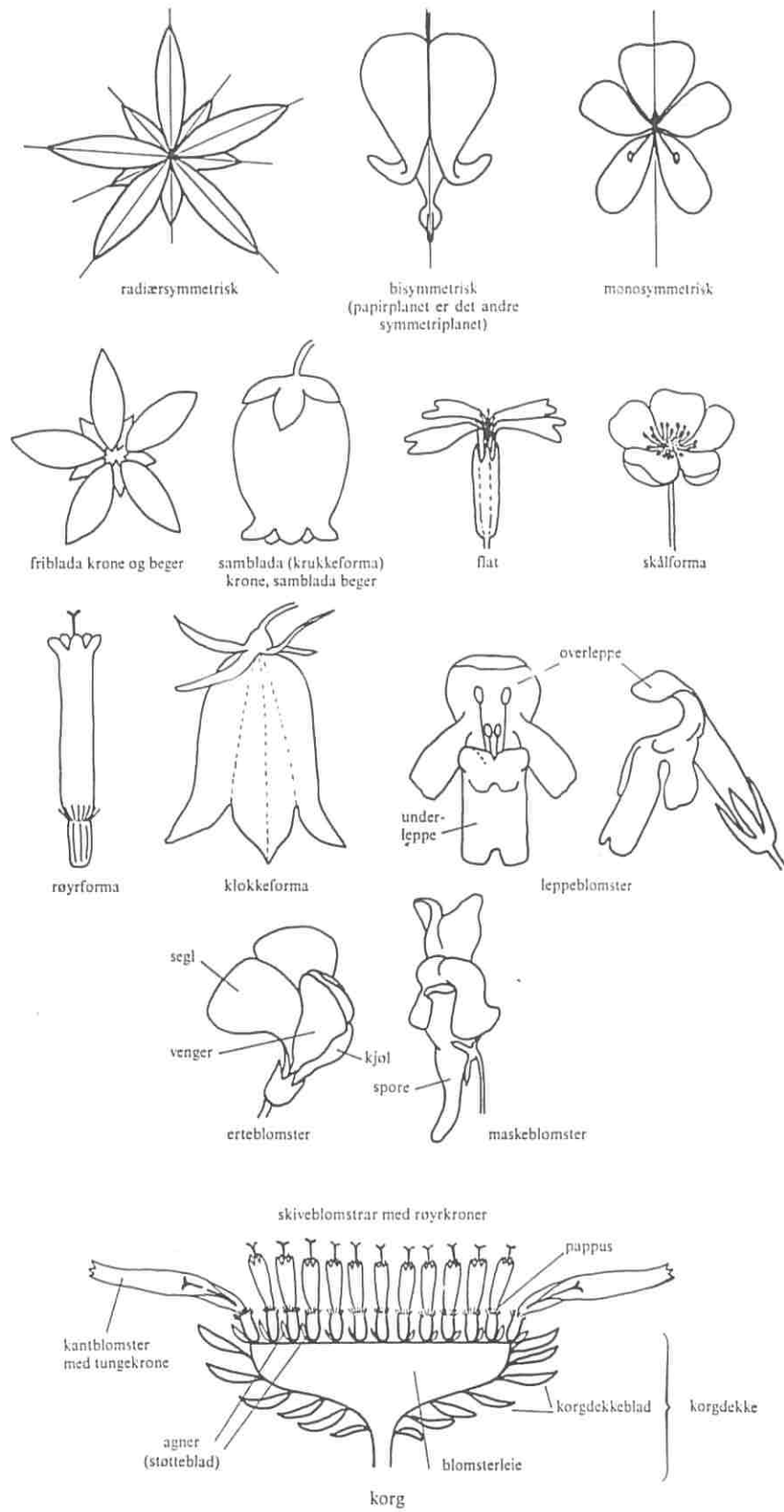
## Ulike blomstertyper

Den antatt mest primitive blomsterbygningen hos nålevende angiospermer finner vi hos treslekten *Magnolia* som vokser i Øst-Asia og østlige Nord-Amerika. Den er karakterisert ved følgende trekk:

- asymmetrisk blomsterbygning med  $\pm$  spiralstilte blomsterdeler
- mange friblada blomsterblad uten differensiering i beger- og kronblad
- mange pollenbærere (polyandri)
- pollenbærere bladaktige uten klar differensiering i pollentråd og pollenknapp
- fruktemne består av bare ett fruktblad (apokarpi)
- mange spiralstilte fruktemner
- fruktblad ikke helt sammenvokst
- belgkapsel

I vår flora har hvite nøkkeroser (*Nymphaea*) en relativt primitiv blomsterbygning. Nøkkeroseblomsten må likevel betraktes som avleda bl.a. ved differensiering i beger- og kronblad. Utviklingen antar en så har gått i retning av et redusert antall pollenbærere samt færre og bestemt antall kronblad som gjerne er sammenvokst. Spesialiseringen av blomstertyper kan i de fleste tilfeller sees på som tilpasning til en bestemt strategi for pollinering, i mange tilfeller insektpollinering. Det går derfor en utviklingslinje fra radiærsymmetriske blomster med friblada krone som f.eks. hos engsoleie (*Ranunculus acris*) til bi- og monosymmetriske blomster med samblada (sammenvokst) krone (se fig. 20).

Bisymmetriske blomster er relativt uvanlig, men et godt eksempel er hageplanten løytnantshjerte (*Dicentra spectabilis*). Som eksempel på den monosymmetriske blomsten kan nevnes fiol (*Viola*). Det finnes flere spesialformer av den monosymmetriske blomsten som er karakteristisk for bestemte familier (fig. 20). Gode eksempler er ertebloster (*Fabaceae*), leppeblomster (*Lamiaceae*), maskeblomster (*Scrophulariaceae*) og orkideblomster (*Orchidaceae*). Hos mange monosymmetriske blomster er det utviklet rørformede

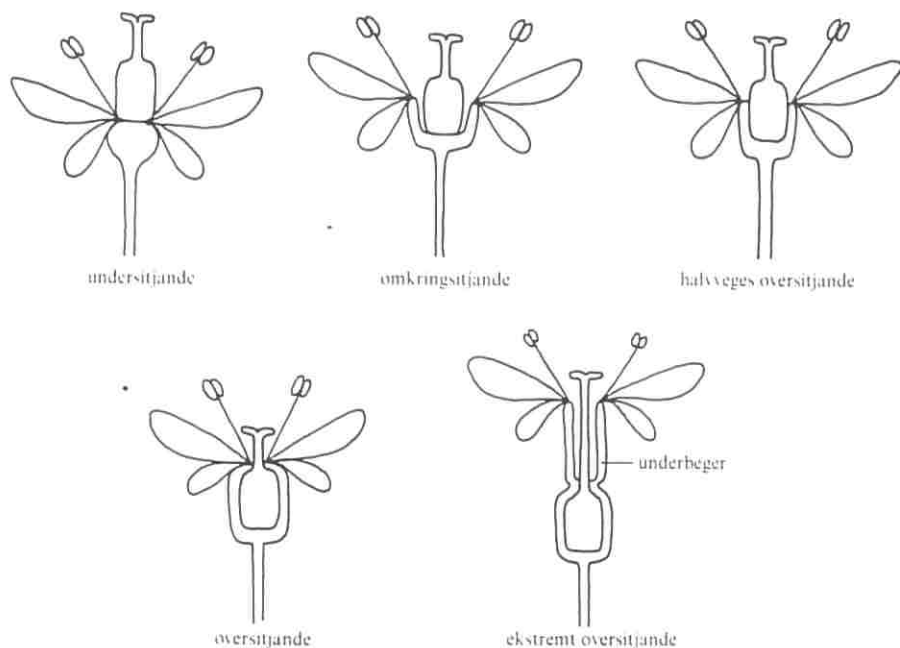


Figur 20. Noen ulike blomstertyper hos dekkfrøete planter (etter Lid & Lid 1994).

nektarsporer plassert bakerst i blomsten. Det er kun insekter med lang sugesnabel som kan få tak i nektaren i disse tilfellene og konstruksjonen på blomsten ellers er slik at insektene utfører pollineringen samtidig som de prøver å få tak i nektaren.

Det finnes også eksempel på radiærsymmetriske blomster med samblada krone, f.eks. hos mange lyngarter (*Ericaceae*) og i klokkefamilien (*Campanulaceae*). Hos korgplanter (*Asteraceae*), f.eks. prestekrage (*Leucanthemum vulgare*) sitter mange små enkeltblomster tett sammen i en korg (fig. 20). Enkeltblomstene er av to typer, rørkroner og tungekroner. De gulfarga rørkronene er samblada og radiærsymmetriske, omtrent som de vi finner hos klokkefamilien, og er plassert i midten, mens de hvite tungekronene er monosymmetriske og plassert langs kanten.

Blomsterdekket kan være noe forskjellig plassert i forhold til fruktknuten (se nedenfor). Hos undersittende blomster (hypogyni) er blomsterdekket plassert mellom blomsterbunn og fruktknuten. Hos ulike grupper av blomsterplanter har det imidlertid skjedd en utvikling hvor blomsterbunnen i ulik grad har vokst rundt fruktknuten som en ekstra beskyttelse. Avhengig av hvor langt denne utviklingen har gått får vi omkringsittende (perigyni), halvveis oversittende (epigyni), oversittende og ekstremt oversittende blomster (fig. 21). I sistnevnte tilfelle har blomsterbunnen ikke bare vokst rundt fruktknuten, men også rundt store deler av griffelen. Omkring- og oversittende blomster blir betraktet som mer avledet i utviklingen sammenlignet med undersittende blomster.

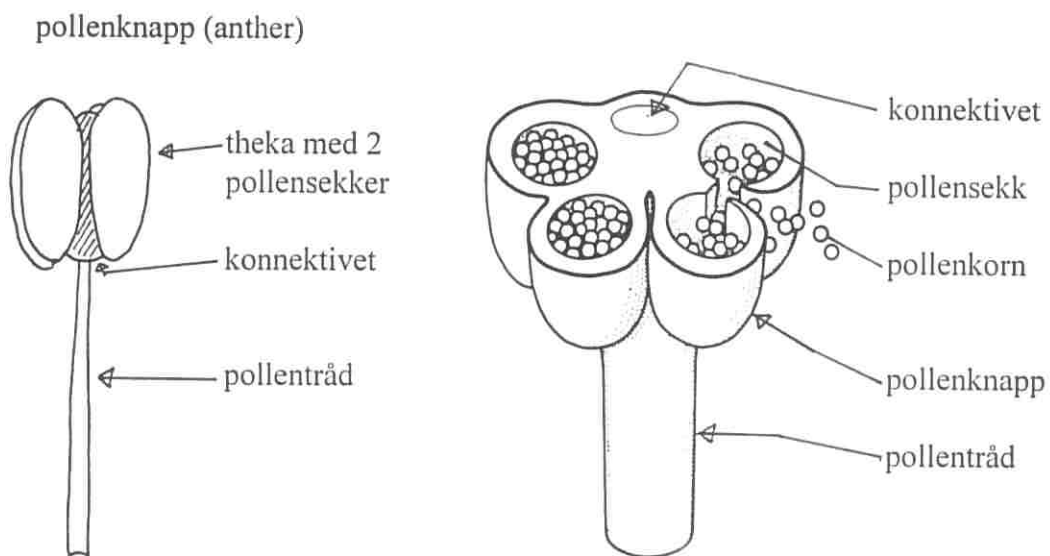


**Figur 21.** Plassering av blomsterdekke i forhold til blomsterbunnen hos ulike arter - skjematisk framstilling (etter Lid & Lid 1994).

## Det hanlige kjønnsapparatet (andrøciet)

Det hanlige kjønnsapparatet eller andrøciet er oppbygd av mikrosporofyller eller **pollenbærere** (pollenblad, støvblad). En pollenbærer består av en steril nedre del kalt for **pollentråden** (støvtråden, filamentet), og en fertil øvre del kalt **pollenknappen** (støvknappen, antheret). Pollenknappen består av et sterilt midtparti som kalles **konnektivet** og to beholdere som kalles **thekae** (entall: theka). Hvert theka inneholder to sidestilte mikrosporangier eller **pollensekker**. Totalt vil derfor hver pollenknapp romme 4 pollensekker. Pollensekkene åpner seg ved modningen normalt gjennom langsgående sprekker ved at veggen mellom pollensekkene i hvert theka revner, se fig. 22.

I blomsten sitter pollenbærerne normalt relativt få sammen (vanligvis 10 eller færre) i 1 eller 2 kranser. Hos primitive dekkfrøete sitter imidlertid pollenbærerne spiralstilt og da som regel i stort og varierende antall (polyandri), f.eks. hos kvitveis (*Anemone nemorosa*) og andre arter i soleiefamilien.



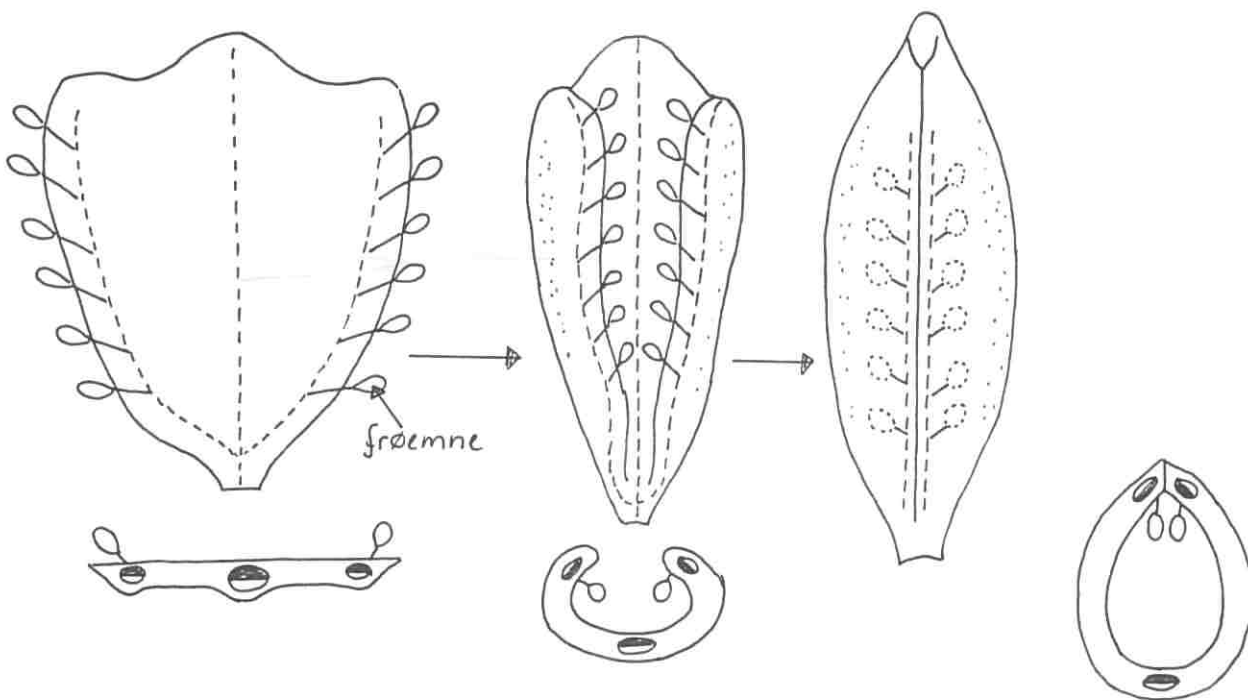
**Figur 22.** Pollenbærerens oppbygning hos en dekkfrøet plante (delvis etter Larsen 1977).

## Det hunnlige kjønnsapparatet (gynøciet)

Det hunnlige kjønnsapparatet eller gynøciet er oppbygd av ett eller flere organer som kalles et **fruktemne** (pistill, støvvei). Et fruktemne består igjen av ett eller flere sammenvokste **fruktblad** (karpeller). Fruktbladet er analogt med makrosporofyllet lenger ned i sytemet.

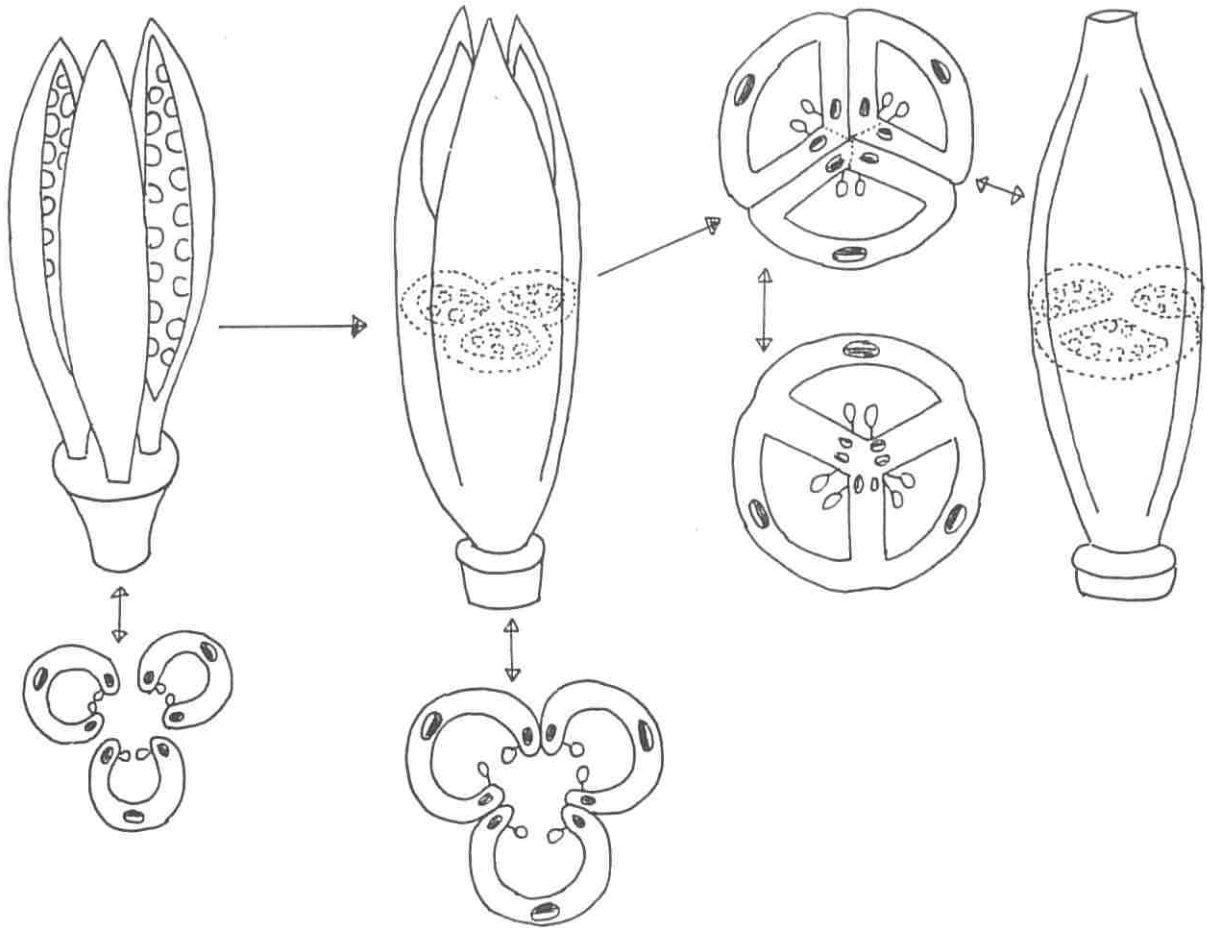
Fruktemnet har hos de fleste dekkfrøete planter en øvre steril del kalt **griffelen** (stylus). På toppen av griffelen sitter et klebrig organ kalt **arret** (stigma) som fungerer som oppfangingsorgan for pollenkorn. Den nedre, fertile delen av fruktemnet er utforma som en beholder kalt **fruktknuten** (ovariat). Fruktknuten omslutter og beskytter ett eller flere **frøemner** (ovuler), se fig. 19.

Hos primitive dekkfrøete er fruktemnet oppbygd av ett eneste fruktblad som er sammenvokst i sine kanter og danner en lukket beholder. Dette kalles for et **apokarpt fruktemne**, se fig. 23. Et slikt fruktemne finner vi f.eks. hos kvitveis og tyrihjelms (*Aconitum septentrionale*).



**Figur 23.** Antatt dannelsen av et apokarpt fruktemne med basis i et tenkt fruktblad.

Hos mer avledete former av dekkfrøete er fruktemnet oftest oppbygd av 2 eller flere fruktblad som er innbyrdes sammenvokst. En snakker da om et **cønokarpt fruktemne**, se fig. 24.

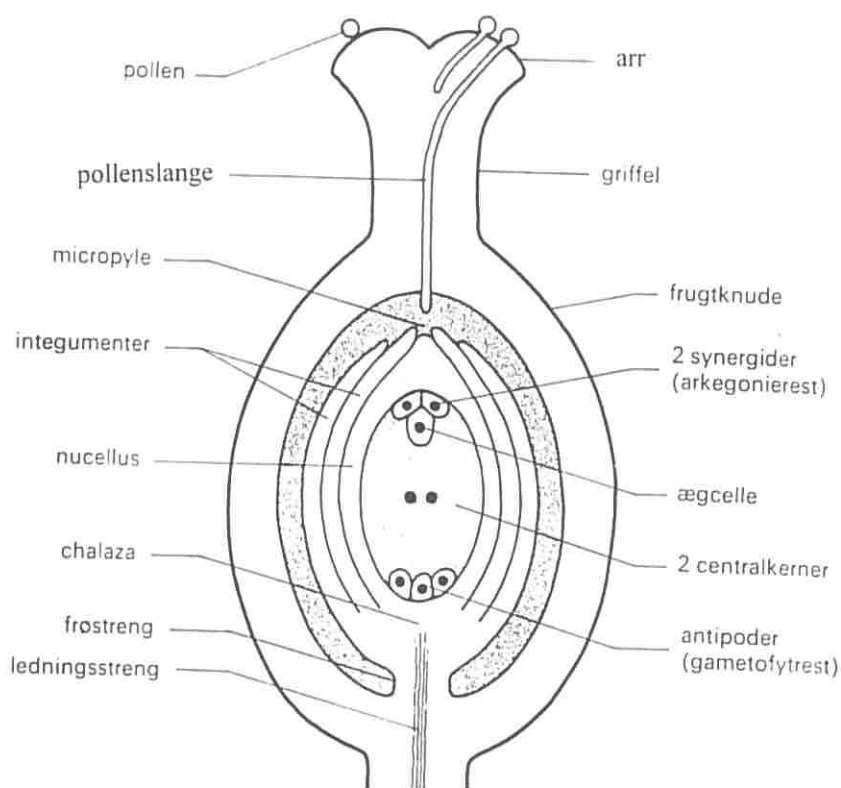


**Figur 24.** Antatt dannelse av et cønokarpt fruktemne med basis i tre sammenvokste fruktblad.



Frøemnene er plassert på fruktknutens innervegger (**plasantasjon**). Det finnes ulike former for plasantasjon som bl.a. er avhengig av hva slags fruktemnetype en har. Fruktknuten inneholder normalt flere frøemner, men hos enkelte plantegrupper er det kun ett frøemne i fruktknuten, f.eks. i de nøttlignende fruktene hos løvetann (*Taraxacum* spp.) og andre arter i korgplantefamilien.

Frøemnets oppbygning er i prinsippet som hos de nakenfrøete og består av **frøstreng** (funikulus), som er festeorgan til fruktknutevevet, og et **makrosporangium** (nucellus) samt 1 eller 2 integumenter som omgir nucellus unntatt i mikropylen (fig. 25).



**Figur 25.** Skjematisk tverrsnitt av fruktknute med ett frøemne hvor det hunlige prothalliet (gametofyten) er ferdigdanna (etter Larsen 1977). Pollenslangen har vokst ned gjennom griffelen og befruktning er nært forestående.

## Kjønna formering

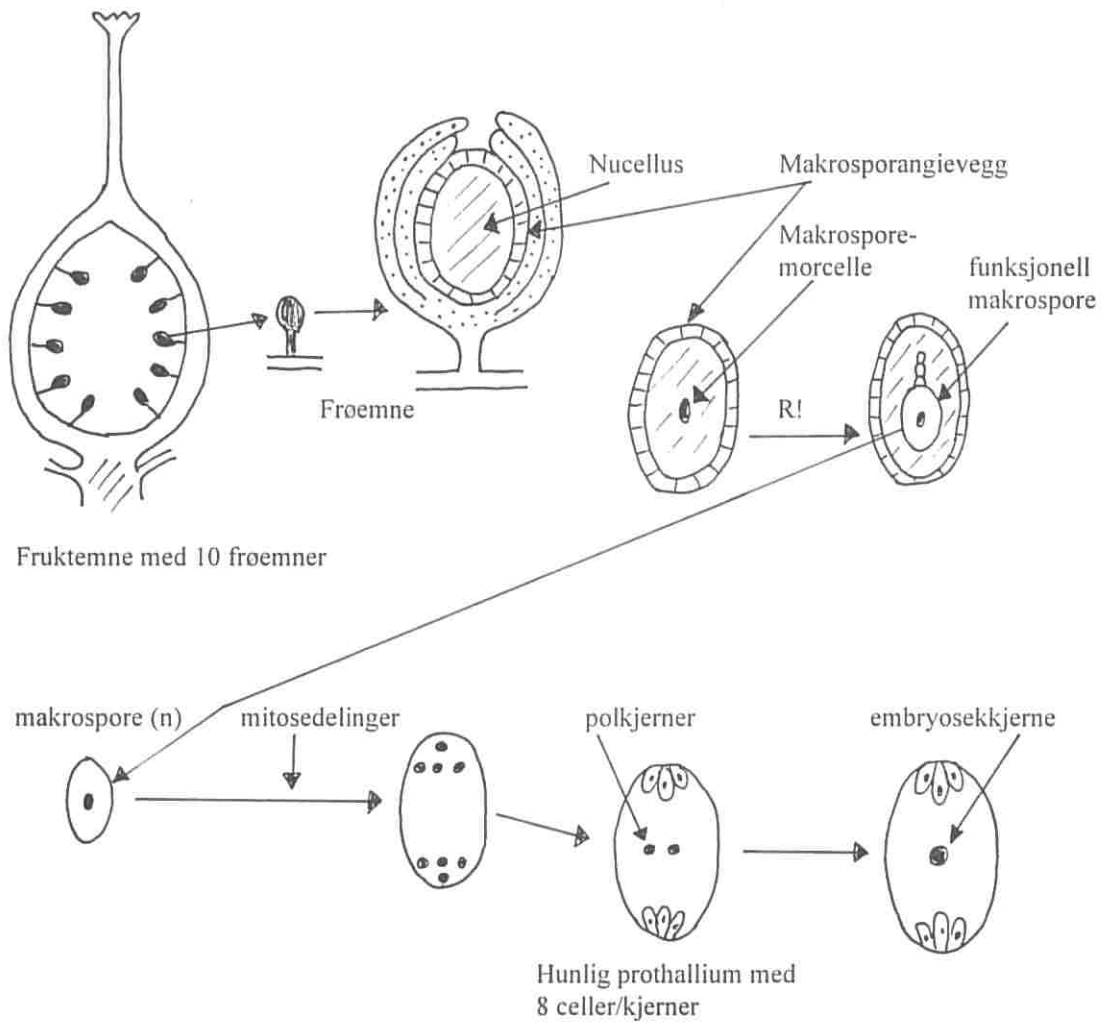
Generelt kan en si at de dekkfrøete plantene har generasjonsveksling med en sterkt redusert gametofyttfase. I de fleste tilfeller er denne reduksjonen gått enda lengre enn hos de nakenfrøete.

### Dannelse av den hunlige gametofytten (se fig. 26)

Ved reduksjonsdeling (meiose) i makrosporangiet dannes 4 makrosporer hvorav 3 degenererer slik at bare én funksjonell makrospore blir tilbake. Kjernen i makrosporen gjennomgår 3 påfølgende mitosedelinger slik at det dannes 8 kjerner. Disse vil etter hvert orientere seg slik at det blir liggende 4 kjerner i hver ende av makrosporen. Makrosporen med de 8 kjernene kalles for en **embryosekk**, og utgjør det sterkt reduserte **hunlige gametofytten**.

Utviklingsprosessen videre består i at 2 av kjernene, en fra hver ende, vandrer inn til sentrum av embryosekken og legger seg ved siden av hverandre. Disse to kjernene kalles for **polkjerner** og smelter før eller senere sammen til en diploid **embryosekkjerne**. De gjenværende 6 kjernene, 3 i hver ende, omgir seg med cellevegg. I den øvre (mikropylare) enden av embryosekken blir den midterste cellen til **eggcelle**, mens de to andre kalles **synergider**. De 3 cellene i den nedre (chalazale) enden kalles **antipoder**.

En skal merke seg at arkegonier, som fortsatt er til stede hos de nakenfrøete, totalt mangler hos de dekkfrøete, jfr. også fig. 25.

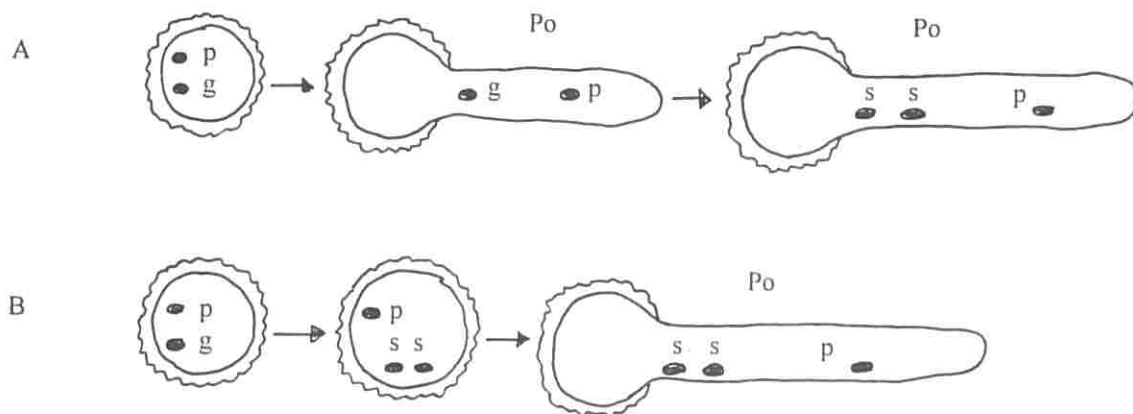


**Figur 26.** Dannelse av den hunlige gametofyten (prothalliet) hos en dekkfrøet plante.

### Dannelse av den hanlige gametofytten (se fig. 27)

Som hos de nakenfrøete gjennomgår kjernen i pollenkornt først en vanlig celledeling (mitose) under dannelse av en generativ kjerne og en pollenslangekjerne. Det videre forløpet kan følge to forskjellige hovedmønstre avhengig av hva slags plantegruppe en har med å gjøre. Hos noen dekkfrøete planter deler den generative kjernen seg i to nye, såkalte spermakjerner før pollenkornt har begynt å spire på arret (**trinukleært pollen**). Det vanligste er imidlertid at den generative kjernen først deler seg etter at pollenslangen er dannet (**binukleært pollen**).

Pollenslangen eller pollenkornt med de 3 kjernene, utgjør den **hanlige gametofytten**. Stilkcelle og prothalliumcelle, som en finner hos de nakenfrøete, mangler hos dekkfrøete planter. Likeså mangler totalt bevegelige spermatozoider.



**Figur 27.** Dannelse av den hanlige gametofytten (prothalliet) hos en dekkfrøet plante: A) binukleært pollen, B) trinukleært pollen (po = pollenslange, p = pollenslangekjerne, g = generativ kjerne, s = spermakjerne) («ssp-stadiet» utgjør den hanlige gametofytten).

## Pollinering og befruktning

Som hos de nakenfrøete må pollenkornene overføres fra det hanlige kjønnsorgan til det hunlige gjennom en bestøvnings- eller pollineringsprosess. Mens en hos de nakenfrøete i all hovedsak har vindpollinering, så opptrer det hos dekkfrøete en rekke pollineringsmåter (vind, insekter, vann, fugler etc.). Særlig er insekt-pollinering utbredt og i mange tilfeller svært spesialisert (f.eks. hos orkideer).

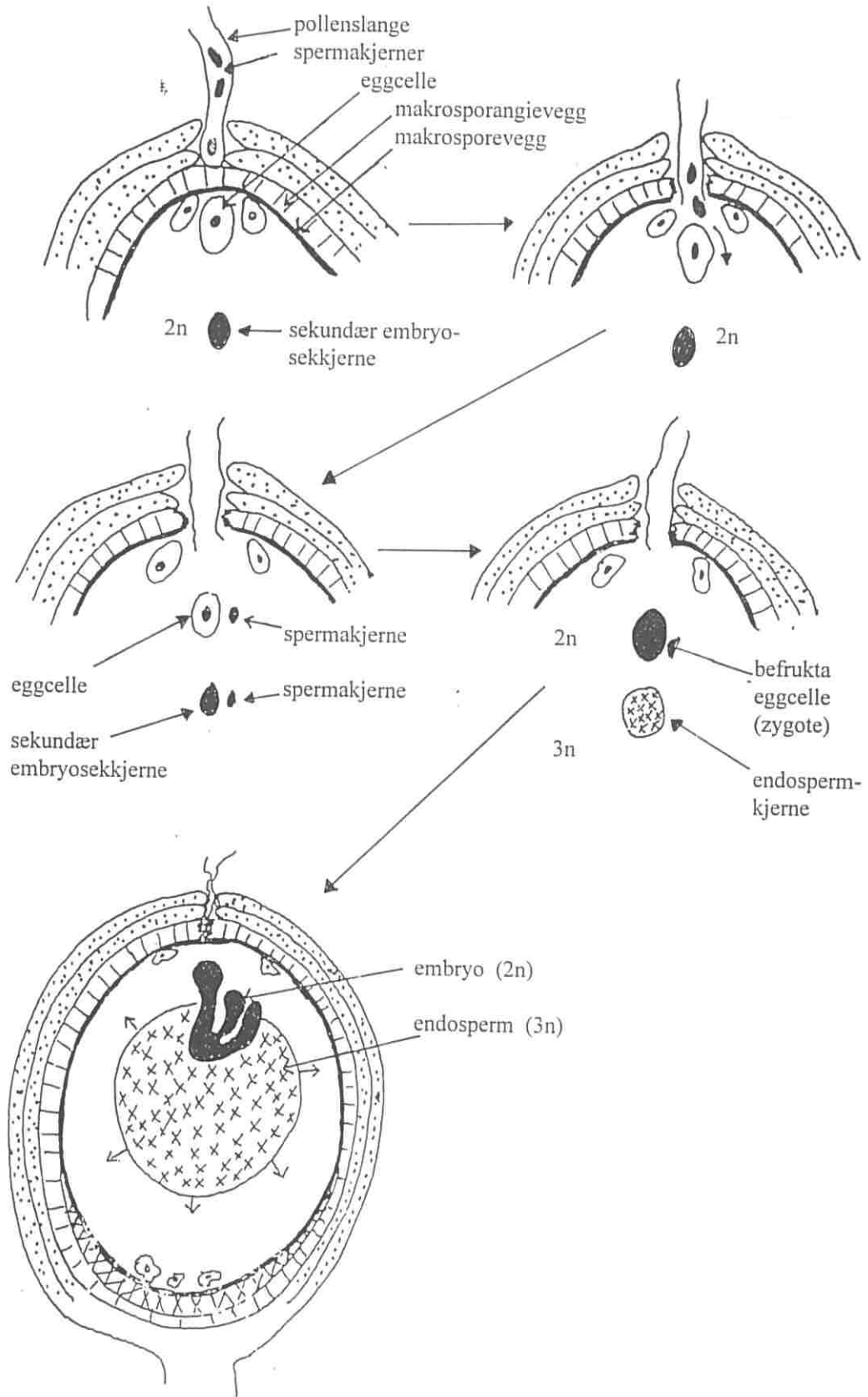
Hos de nakenfrøete blir pollenkornet ført direkte til det eksponerte frøemnets mikropyle, og spirer der med dannelse av pollenslange. Ettersom frøemnene hos de dekkfrøete er innesluttet i ovariet er en direkte pollinering her umulig. Pollenkornet avsettes på arret hvor det spirer. Pollenslangen vokser så ned gjennom griffelens vev ned til fruktknuten. Etter hvert trenger den fram til mikropyleåpningen på et frøemne, for til slutt å ende i embryosekken, den hunlige gametofyten. Pollenslangekjernen har nå utspilt sin rolle og dør mens de to spermakjernene frigjøres i embryosekken, se fig. 28.

Den ene av de to spermakjernene smelter sammen med eggcellen til en **diploid zygote** ( $2n$ ), mens den andre spermakjernen befrukter embryosekkkjernen og danner en **triploid endospermkjerne** ( $3n$ ). Denne prosessen kalles for dobbel befruktning og er unik for de dekkfrøete plantene. Antipode- og synergidecellene vil etter hvert normalt degenerere.

Etter befruktningen utvikler zygoten seg, som hos de nakenfrøete, til et **embryo**. Endospermkjernen gjennomgår tallrike mitosedelinger og gir **endosperm** (frøhvite). Denne vil etter hvert fylle hele embryosekken og omgi embryoet. Endospermen er næring for embryoet under frøutviklingen og senere under frøspiringen.

En skal merke seg at det er en prinsipiell forskjell på dannelsen av endospermen hos de nakenfrøete og hos de dekkfrøete. Hos nakenfrøete er endospermen haploid av natur og består hovedsakelig av restene av den hunlige gametofyttens vev. Hos de dekkfrøete er den normalt triploid av natur, og er som nevnt et resultat av en befruktningssprosess.

Frøutviklingen hos de dekkfrøete følger ellers hovedmønsteret for de nakenfrøete ved at integumentene omdannes til frøskall som omgir endosperm og embryo (fig. 29).

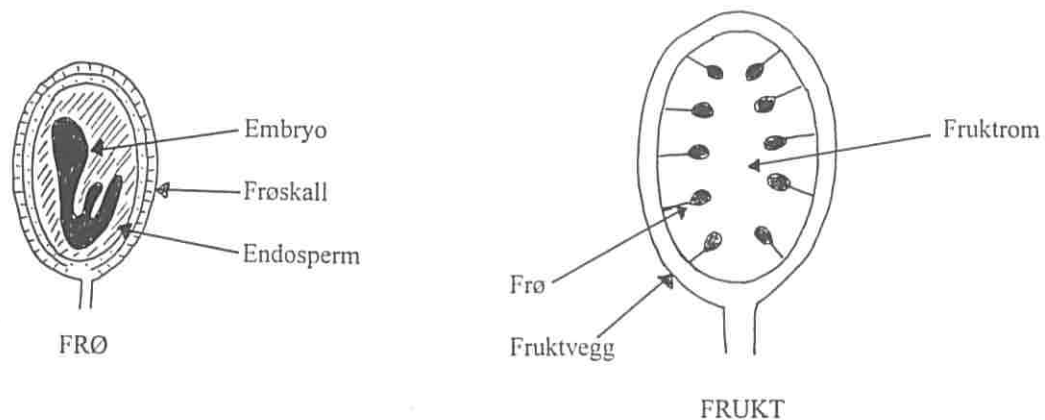


**Figur 28.** Befruktning og frøutvikling hos en dekkfrøet plante.

## Fruktdannelse og frukttyper

Helt spesielt for de dekkfrøete er utviklingen av en **frukt** (fig. 29). Dette skjer ved at fruktknuteveggen ved frømodningen omdannes til en **fruktvegg** (perikarp) som omgir frøene i et fruktrum. Frukten har først og fremst beskyttende funksjon og beskytter frøene mot uttørking, frost etc. I tillegg har den hos svært mange arter også fått sprednings-funksjon.

De ulike frukttypene kan deles i tørre og saftige frukter. Av tørre frukter kan nevnes nøttfrukt, kapsel, belgkapsel, skulpe, belg og spaltefrukt. Saftige frukter omfatter bær, steinfrukt, eplefrukt og ulike typer av falske frukter (fig. 30).



**Figur 29.** Frø og frukt - skjematisk.

### Frukter som åpnes ved modning

**Belg** (skolm) og **belgkapsel** (skolmkapsel) er begge dannet av ett fruktblad og er normalt enrommet. Belgkapselen åpnes bare på den ene siden, d.v.s. langs fruktbladets sammenvoksningslinje (buxsømmen). Slik frukt finner vi hos mange arter i soleiefamilien, f.eks. hos bekkeblom (*Caltha palustris*) og tyrihjelmsblom (*Aconitum septentrionale*). Belg er typisk for erteplanter (*Fabaceae*) og åpnes på begge sider, d.v.s. både langs fruktbladets sammenvoksningslinje og dets midtnerve (ryggsømmen).

**Skulpe** er en frukttype som er dannet av to fruktblad og som er delt i to rom adskilt av en tynn skillevegg. Frøene sitter festet til denne skilleveggen og ved modning løsner fruktbladene langs sine kanter og faller av. Skulpe er typisk for korsblomster (*Brassicaceae*) og finnes i to hovedtyper, kortskulpe og langskulpe.

**Kapsel** er dannet av to eller flere fruktblad og kan være en- eller flerrommet. Avhengig av hvordan oppsprekningen skjer deler en i flere ulike kapseltyper. Porekapsler fungerer etter saltbøsse-prinsippet og finnes bl.a. hos valmuer (*Papaver*). Tannkapsler har en rekke av

tenner langs kanten og finnes bl.a. hos rød jonsokblom (*Silene dioica*). Sprekk-kapsel som deler seg i 3 deler finner vi hos fioler (*Viola*) og perikum (*Hypericum*).

### **Fruktar som forblir lukket ved modning**

**Nøttfrukt** har tørr fruktvegg og vanligvis bare ett frø. Den kan være dannet av ett eller flere fruktblad. Som eksempel kan nevnes hassel (*Corylus avellana*) og mange representanter for starrfamilien (*Cyperaceae*), f.eks. slekten starr (*Carex*). Hos noen arter, f.eks. bjørk (*Betula*) er nøtta forsynt med vinger. Hos gras (*Poaceae*) og korgplanter (*Asteraceae*) forekommer spesielle nøttfrukter hvor fruktvegg og frøskall er sammenvokst.

**Spaltefrukt** har også tørr fruktvegg og bryt opp i én-frøete delfrukter ved modning. Disse delfruktene minner om nøttfrukter. Hver delfrukt tilsvarer ett fruktblad, f.eks. hos skjermplanter (*Apiaceae*), men kan også tilsvare et halvt fruktblad, f.eks. hos minneblom/forglemmegei (*Myosotis*) og leppeblomster (*Lamiaceae*).

**Bær** har kjøttfull fruktvegg og mykt, som regel saftig indre del med mange frø. Gode eksempler er bærlyngslekta (*Vaccinium*). Andre eksempler fra dagliglivet er agurk, melon, tomat, banan og vindruer.

**Steinfrukt** har kjøttfull ytre fruktvegg, mens den indre fruktveggen er hard (steiner). Innenfor denne er det normalt bare ett eller noen få frø. Et godt eksempel er plomme- og kirsebærslekta (*Prunus*).

**Eplefrukt** ligner steinfrukt, men den indre fruktveggen er tynn og pergamentaktig. Eksempler er eple (*Malus*) og pære (*Pyrus*).

### **Sammensatte frukter**

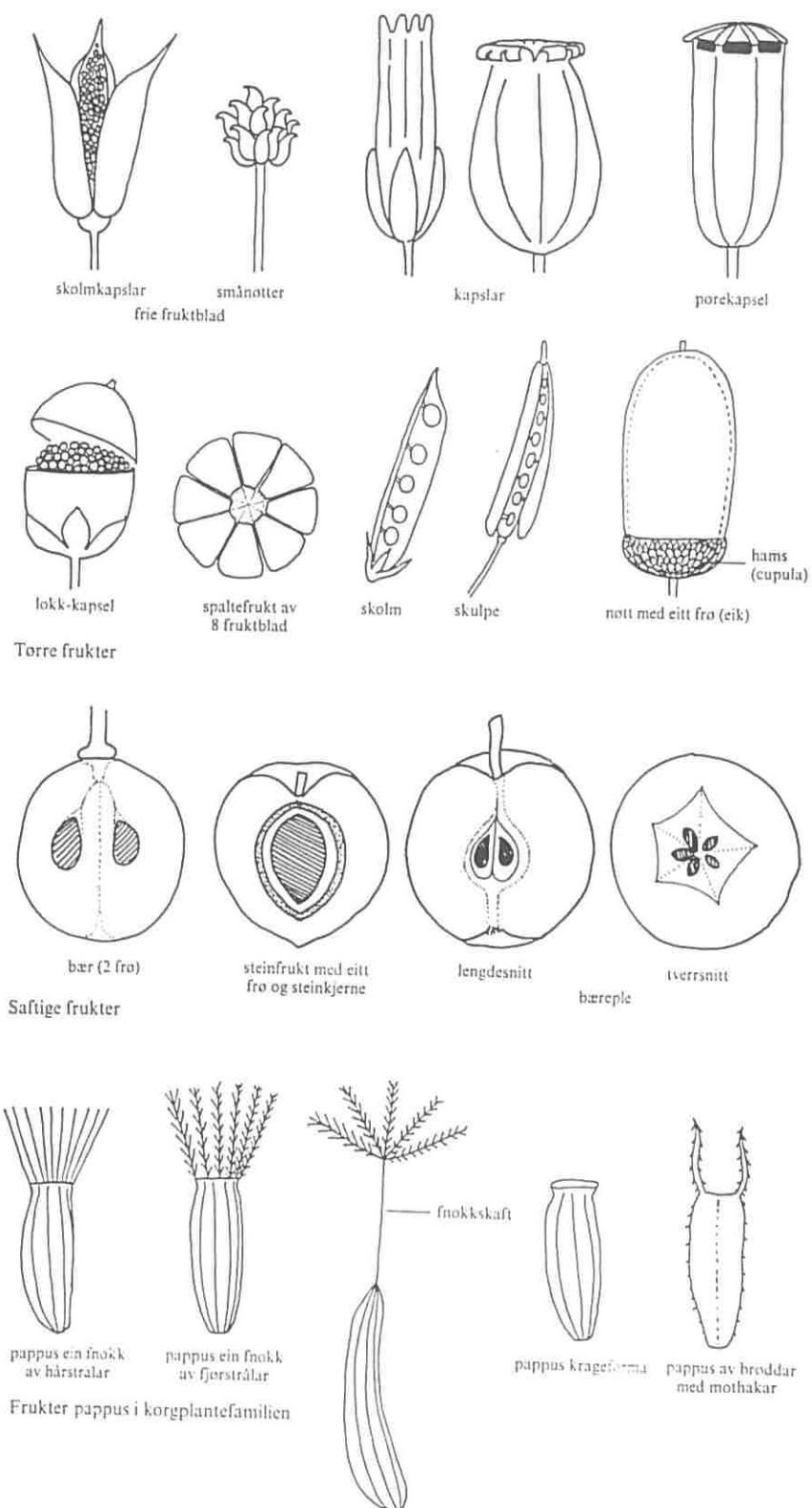
Sammensatte frukter innebærer at flere frukter spres samlet.

De enkelte fruktene kan være bundet sammen og blir frigjort som en enhet fra morplanten, f.eks. hos bringebær (*Rubus idaeus*) hvor hvert fruktblad danner en liten steinfrukt. Hos jordbær (*Fragaria*) er de enkelte, små nøttlignende fruktene festet på utsida av den saftfylte og oppsvulmede blomsterbunnen.

De enkelte fruktene kan også være frie, plassert i en kjøttfull, krukkeaktig beholder som hos nype (*Rosa*). De enkelte delfruktene hos nype er nøttfrukter.

Det finnes også eksempler på sammensatte frukter hvor hele blomsterstanden inngår, f.eks. hos ananas og fiken.





Figur 30. Ulike frukttyper hos dekkfrøete planter (etter Lid & Lid 1994).

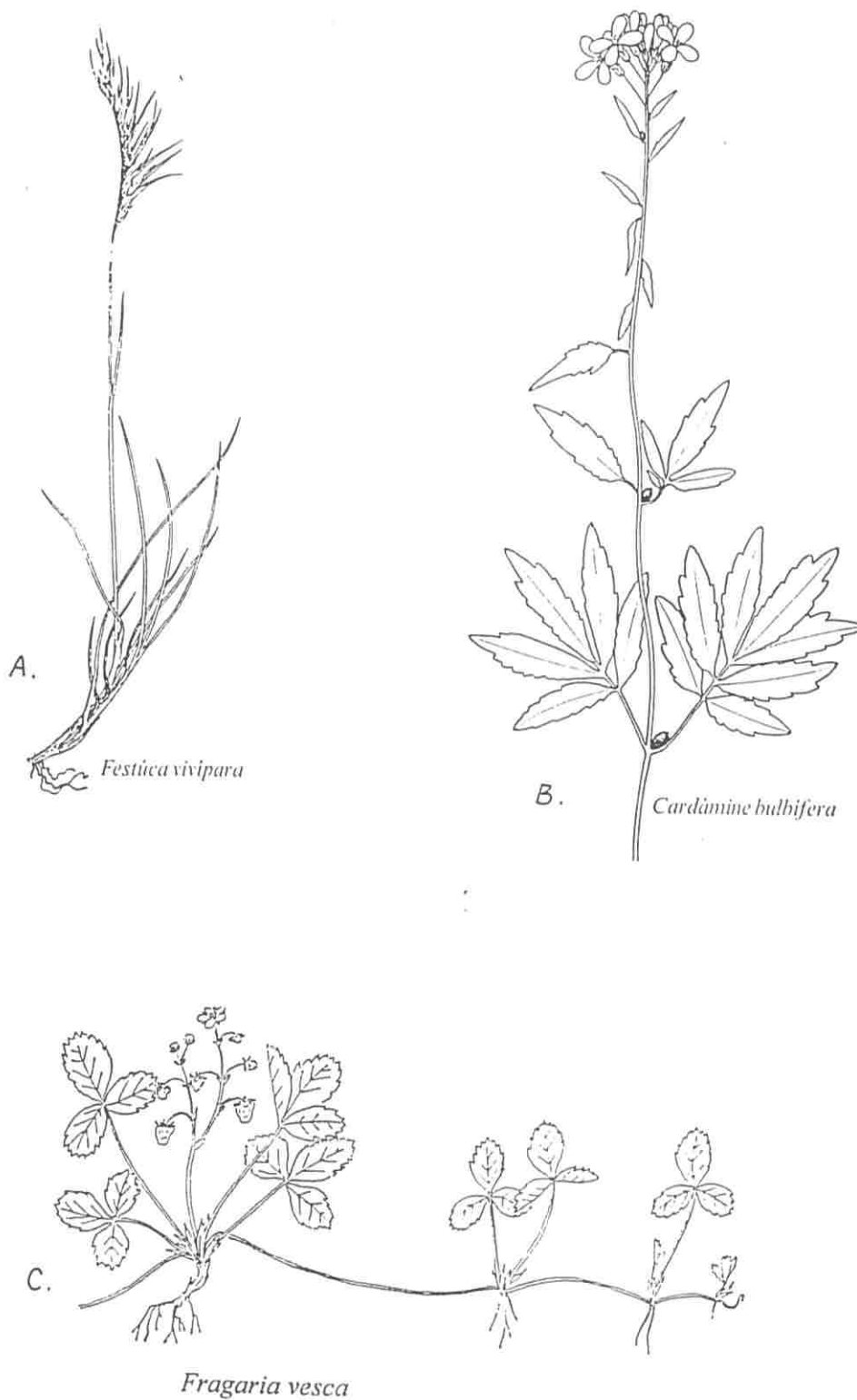
## Ukjønna reproduksjon hos dekkfrøete planter

Hos mange blomsterplanter er det i tillegg til kjønnnet reproduksjon også utviklet en rekke former for ukjønnnet eller vegetativ reproduksjon (fig. 31). Særlig vanlig er dette i fjellet hvor sesongen som regel er så kort at det er vanskelig å få fram modne frø i tide.

**Yngleknopper** forekommer i bladhjørnene hos en del arter. De er gjerne sterkt farget og inneholder mye opplagsnæring. Gode eksempler er harerug (*Bistorta vivipara*), tannrot (*Cardamine bulbifera*) og knoppsildre (*Saxifraga cernua*). Hos enkelte grasarter, f.eks. geitsvingel (*Festuca vivipara*) og fjellrapp (*Poa alpina*) kan småakset danne en liten miniplante i stedet for å gjennomføre en normal kjønnnet prosess. Dette fenomenet kalles **vivipari**.

Overjordiske utløpere, såkalte **stoloner**, forekommer hos en rekke arter, f.eks. tågebær (*Rubus saxatilis*), markjordbær (*Fragaria vesca*) og krypsoleie (*Ranunculus repens*). Slike utløpere danner småplanter som slår rot et stykke fra morplanten. Tilsvarende finnes underjordiske jordstengler, **rhizomer**, som kan gjennomveve jorda og sette opp luftskudd på mange ulike steder. Eksempler på arter med rhizom er mange av våre problematiske ugras i kornåkrer og hager som kveke (*Elytrigia repens*), åkertistel (*Cirsium arvense*) og skvallerkål (*Aegopodium podagraria*).

Hos enkelte planteslekter kan det utvikles frø uten at det skjer noen befruktning. Når eggcellen utvikles til et embryo uten befruktning snakker vi om **partenogenese** («jomfrufødsel»). Dette fenomenet forekommer f.eks. hos løvetann (*Taraxacum*), sveve (*Hieracium*), marikåpe (*Alchemilla*) og asal (*Sorbus*).



**Figur 31.** Ukjønna reproduksjon hos dekkfroete planter: A) vivipare aks hos geitsvingel (*Festuca vivipara*), B) yngleknopper i bladhjørner hos tannrot (*Cardamine bulbifera*) og C) stoloner hos markjordbær (*Fragaria vesca*). (A og B etter Lid & Lid 1994, C etter Dahlgren 1976).

**Tabell 1.** Oversikt over de viktigste forskjellene mellom nakenfrøete og dekkfrøete planter.

|   | NAKENFRØETE  | DEKKFRØETE  |
|---|--|---|
| VEKSTFORM                                 | Vedplanter   | Variert, men <u>urter</u> vanligst  |
| BLOMSTERDEKKE<br>(Perianth)               | Mangler  | Med <u>blomsterdekke</u> , oftest differensiert i beger og krone. Beskyttende og tillokkende funksjon.                      |
| MAKROSPOROFYLL<br>(Fruktblad)             | Innbyrdes frie, uten sammenvoksninger.   | Sammenvokst til et <u>fruktemne</u> . Dannelse av griffel, arr og fruktknute.   |
| FRØEMNER                                  | Eksponert på makrosporangiet.  | Inneslutta i et hulrom, <u>fruktknuten</u> . i nedre del av fruktemnet. Beskyttende funksjon.                               |
| MAKROSPORER                               | Én makrospore innenfor makrosporangiet ( <u>nucellus</u> )                                 | Én makrospore innenfor makrosporangiet ( <u>nucellus</u> ).   |
| HUNLIG PROTHALLIUM<br>(Gametofytt)        | Består av tallrike celler. Oftest 2 <u>arkegonier</u> . Dannes innenfor makrosporens vegg. | Består av normalt 8 celler innenfor makrosporens (embryosekkens) vegg. 1 eggcelle. Uten arkegonier.                         |
| MIKROSPOROFYLL<br>(Pollenbærer, støvblad) | Oftest bladaktig med spredte mikrosporangier.  | Differensiert i en steril del ( <u>filamentet</u> ) og en fertil del ( <u>antheret</u> ). 4 mikrosporangier (pollensekker). |
| MIKROSPORER<br>(Pollenkorn)               | Overføres direkte til frøemnet. Vindpollinering.   | Overføres til arret på griffelen. Oftest insektpollinering.   |
| HANLIG PROTHALLIUM<br>(Gametofytt)        | Sterkt redusert. Kjønnsceller ± bevegelige.  | Ytterligere redusert og består av 3 kjerner innenfor pollenkornets (eller pollenslangens) vegg. Ubevegelige kjønnsceller.   |
| BEFRUKTNING                               | Enkel, ± avhengig av vann.   | <u>Dobbel</u> (se nedenfor). Uavhengig av vann.   |
| ENDOSPERM                                 | Haploid. Utgjøres av restene av det hunlige prothallium.                                   | Oftest <u>triploid</u> . Dannes ved befruktning den diploide embryosekkkjernen med en av spermakjernene.                    |
| FRUKT                                     | Ingen. Frø ubeskytta.  | Frø inneslutta i en <u>frukt</u> som dannes av fruktknuten.   |

**Tabell 2.** De viktigste forskjellene mellom enfrøblada og tøfrøblada planter.

|                         | <b>LILIOPSIDA</b><br>(Enfrøblada)               | <b>MAGNOLIOPSIDA</b><br>(Tøfrøblada)                      |
|-------------------------|---|---|
| ANTALL FRØBLAD          | Oftest 1  | Oftest 2  |
| HOVEDROT                | Kortliva. Overtas av adventivrøtter (birotter). | Varig   |
| BLADNERVATUR            | Parallell                                       | Nettaktig   |
| BLADMORFOLOGI           | Oftest enkle, udelte blad.                      | Oftest oppdelte og sammensatte blad                       |
| KARSTRENGER (i stengel) | Spredd  | Anordnet i en krets                                       |
| BLOMSTERDEKKE           | Oftest perigon                                  | Oftest beger og krone                                     |
| TALLFORHOLD I BLOMST    | Oftest 3-tallig (f.eks. 3 + 3 perigonblad)      | Oftest 5- eller 4-tallig (f.eks. 5 begerblad, 5 kronblad) |

## Taksonomisk inndeling

De dekkfrøete plantene består av avdelingen **Magnoliophyta** som det tradisjonelt har vært vanlig å dele i to klasser som skiller seg på en rekke punkter, se tabell 2. Det hersker noe ulik oppfatning både om klasseinndelingen og om den videre inndelingen i underklasser. Sitte et al. (1998) opererer f.eks. med 3 klasser basert på nyere DNA-studier og pollentyper. Inndelingen nedenfor følger i hovedsak Cronquist (1981) som deler de tofrøblada i seks og de enfrøblada i fem underklasser. En mener at de tofrøblada er mer opprinnelig enn de enfrøblada plantene.

|                              |                   |
|------------------------------|-------------------|
| <b>Klasse: Magnoliopsida</b> | <b>tofrøblada</b> |
| Underklasse: Magnoliidae     |                   |
| Underklasse: Hamamelidae     |                   |
| Underklasse: Caryophyllidae  |                   |
| Underklasse: Dilleniidae     |                   |
| Underklasse: Rosidae         |                   |
| Underklasse: Asteridae       |                   |
| <b>Klasse: Liliopsida</b>    | <b>enfrøblada</b> |
| Underklasse: Alismatidae     |                   |
| Underklasse: Arecidae        |                   |
| Underklasse: Commelinidae    |                   |
| Underklasse: Zingiberidae    |                   |
| Underklasse: Liliidae        |                   |

## TOFRØBLADA (Magnoliopsida)

De tofrøblada omfatter ca. 165 000 arter og er karakterisert ved følgende trekk:

- \* Omlag halvparten av artene er vedaktige, trær, busker og lyng.
- \* Karstrengene i stengelen danner normalt en cylinder rundt en sentral marg eller en mer eller mindre nettformet oppdelt cylinder. Ledningsvevet er av den såkalte åpne typen. Dette innebærer at et sjikt mellom det første vedvevet (xylem) og det første silvevet (phloem) beholder evnen til å dele seg og gir opphav til såkalt sekundær tykkelsesvekst.
- \* Frøplantens rot (*radicula*) utvikles til den dominerende rota.
- \* Frøet spirer med 2 frøblad.
- \* Bladene er ofte oppdelte og normalt med hånd- eller fjærgreina nervatur og differensiert i bladfot, bladskaft og bladplate.
- \* Forblad (små blad på blomsterskaftet) er i den grad de forekommer sidestilte og opptrer parvis.
- \* Blomsterdekkblad er normalt gruppert i 4- eller 5-tallige kranser.
- \* Pollenkornene har som regel 3 til flere såkalte aperturer (tynne partier eller åpninger i det ytre sjiktet i veggen) som er ekvatorielt anordnet eller spredt over hele overflaten.

### Underklasse: Magnoliidae

Denne underklassen omfatter de mest primitive tofrøblada, f.eks. treslekten *Magnolia* hvor fruktbladene ikke er sammenvokst og hvor veden er lik den en finner hos nakenfrøete. Andre kjente eksempler fra tropiske og subtropiske strøk er pepperfamilien (*Piperaceae*) og laurbærfamilien (*Lauraceae*).

I norsk flora er nøkkerosefamilien (*Nymphaeaceae*), soleiefamilien (*Ranunculaceae*) og valmuefamilien (*Papaveraceae*) de eneste viltvoksende familiene innenfor denne underklassen.

### Underklasse: Hamamelidae

Omfatter en rekke ordener hvor alle arter har små, sterkt reduserte, enkjønna blomster og tilpasning til vindbestøvning. Mange av våre kjente løvtrær som f.eks. alm (*Ulmus*), bok (*Fagus*), eik (*Quercus*), bjørk (*Betula*), or (*Alnus*), hassel (*Corylus*) og busken pors (*Myrica gale*) hører til i denn underklassen. Ellers nevnes nesle (*Urtica*) og hamp (*Cannabis*).

Av fremmede løvtrær kan nevnes morbærtre (*Morus*), brødfrukttre (*Arctocarpus*), fiken (*Ficus*) og valnøtt (*Juglans*).

### Underklasse: Caryophyllidae

Omfatter bl.a. den store nellikfamilien (*Caryophyllaceae*) som i stedet for anthocyan-pigmenter har vannløselige betalainer i blomstene. Blomstenes kronblad har trolig en annen opprinnelse enn kronblad hos f.eks. soleier. Hos mange arter utvikles lite eller ingen endosperm. Foruten nelliker kan nevnes meldefamilien (*Chenopodiaceae*) og syrefamilien (*Polygonaceae*).

Av kjente utenlandske eksempler nevnes kaktusfamilien (*Cactaceae*), portulakkfamilien (*Portulacaceae*) og slekten *Bougainvillea*.

### Underklasse: Dilleniidae

Fra norsk flora nevnes soldogg (*Drosera*), fioler (*Viola*), lind (*Tilia*), vier (*Salix*), korsblomstfamilien (*Brassicaceae*), lyngfamilien (*Ericaceae*) og nøkleblomfamilien (*Primulaceae*).

Kjente utenlandske representanter omfatter bomull, hawaiirose (*Hibiscus*), tebusken, kakaotreet, balsatreet, gresskarfamilien og potteplanteslekten *Begonia*.

### Underklasse: Rosidae

Omfatter den største gruppen med hensyn til antall familier. Trolig avledet fra Magnoliidae, men mangler de opprinnelige trekkene en finner der.

Fra norsk flora nevnes rosefamilien (*Rosaceae*), bergknapp (*Sedum*), sildre (*Saxifraga*), erteplanter (*Fabaceae*), storkenebb (*Geranium*), mjølker (*Epilobium*), gaukesyre (*Oxalis*) og skjermplanter (*Apiaceae*).

Av utenlandske representanter nevnes særlig myrtefamilien (*Myrtaceae*), oliven (*Oleaceae*) og vindruer (*Vitaceae*).

### Underklasse: Asteridae

Omfatter de mest avledete formene av tofrøblada planter. Storparten av artene kan karakteriseres ved å dele følgende karakterer: (1) kronblad sammenvokst ved basis (danner



rør), (2) kun noen få pollenbærere, aldri flere enn antall kronblad, og (3) alternerende plassering av pollenbærere og kronblad.

Dessuten forekommer mange sofistikerte tilpasninger til insektpollinering.

Fra norsk flora nevnes de store familiene rubladfamilien (*Boraginaceae*), leppeblomstfamilien (*Lamiaceae*), maskeblomstfamilien (*Scrophulariaceae*), klokkefamilien (*Campanulaceae*), maurefamilien (*Rubiaceae*) og korgplantefamilien (*Asteraceae*).

Av utenlandske arter nevnes kulturplanter som potet, tobakk og tomat i søtvierfamilien (*Solanaceae*).

## **ENFRØBLADA (Liliopsida)**

De enfrøblada plantene omfatter ca. 55 000 arter som er karakterisert gjennom følgende karakterer:

- \* De består hovedsakelig av urter.
- \* Ledningsvevet i stengelen har ofte form av langsgående strenger. Stengeltverrsnittet viser derfor øyer av ledningsvev spredt i hele stengelen. Dette medfører at sekundær tykkelsesvekst (se de tofrøblada) normalt ikke kan foregå. Noen grupper har imidlertid ledningsvev som minner om det vi finner hos de tofrøblada.
- \* Frøplantens rot er kortlivet og overtas av siderøtter fra stengelens nedre del.
- \* Frøet spirer med ett frøblad.
- \* Bladene er ofte smale og hele og har som regel parallell nervatur (bladplate i egentlig forstand mangler ofte).
- \* Forblad opptrer normalt enkeltvis og er da plassert i blomstens medianplan.
- \* Blomsterdekkblad er normalt gruppert i to 3-tallige kranser. De fleste familier har blomster som mer eller mindre direkte kan føres tilbake til en grunntype med 3 + 3 perigonblad, 3 + 3 pollenbærere og 3 fruktblad.
- \* Pollenkornene har normalt én apertur.

### **Underklasse: Alismatidae**

Denne lille underklassen (ca. 500 arter) omfatter fortrinnsvis vann- og sumpplanter, hovedsakelig urter. Bladene er ofte skaftet og med velutviklet bladplate. Blomstene er som regel plassert i såkalte cymose (begrensede) blomsterstander, d.v.s. at toppblomst mangler. I sjeldne tilfeller forekommer blomstene enkeltvis. Selv om mange arter viser en del opprinnelige trekk har mange et forbausende velutviklet blomsterdekk som ikke sjelden er

differensiert i beger og krone. Gynœiet er oftest apokarpt og endosperm mangler i det modne frœet.

Eksempler fra norsk flora er vassgro (*Alisma plantago-aquatica*) og brudelys (*Butomus umbellatus*) samt slektene tjønnaks (*Potamogeton*) og saulœk (*Triglochin*).

#### **Underklasse: Arecidae**

Dette er også en forholdsvis liten underklasse (i underkant av 6000 arter) som består av hovedsakelig terrestriske og ofte treaktige arter. Bladene er skaftet og som regel med brei bladplate med hånd- eller fjærgreina nervatur. Blomstene er vanligvis mange og små, ofte enkjønnet. Blomsterdekke er ofte uanselig (kan være dobbelt) eller mangler helt. Både apokarpi og cœnokarpi forekommer. Endosperm mangler stivelse og består normalt av fett og proteiner. Hos noen arter mangler endosperm.

Arecidae er nesten utelukkende tropisk. Mest kjent er palmer (fam. *Palmaceae*) og aroider (fam. *Araceae*), sistnevnte med kjente stueplanter som *Dieffenbachia* og *Monstera*. Fra norsk flora nevnes vann- og sumpplanter som piggknopp (*Sparganiaceae*), dunkjevle (*Typhaceae*) og myrkongle (*Calla palustris*).

#### **Underklasse: Commelinidae**

Denne store underklassen (ca. 19 000 arter) omfattes av for det meste terrestriske arter hvorav graminider utgjør hovedtyngden. De fleste har smale, lineære blad med parallelle karstrenger. Mange har redusert blomsterdekke og tilpasning til vindpollinering. Cœnokarpi er vanligst og endospermen er velutviklet og består av stivelse.

Gode eksempler fra norsk flora er grasfamilien (*Poaceae*), starrfamilien (*Cyperaceae*) og sivfamilien (*Juncaceae*).

### **Underklasse: Zingiberidae**

Denne underklassen består hovedsakelig av tropiske arter (bl.a. mange epifytter) hvorav mange har store, iøynefallende blomster og tilpasning til pollinering av insekter, fugler og flaggermus. Blomstene er hos mange arter avanserte og modifiserte, ofte monosymmetriske, med sammenvoksninger og dannelse av kronrør og nektarier. I underkant av 4000 arter er kjent.

Mange kjente stueplanter, f.eks. *Canna* hører til her. Mest kjent er nok likevel de to store familiene ananasfamilien (*Bromeliaceae*) og bananfamilien (*Musaceae*). Zingiberidae er ikke representert i norsk flora.

### **Underklasse: Liliidae**

Denne underklassen er meget artsrik (over 30 000 arter) og omfatter for det meste terrestriske urter med smale blad og parallelle karstrenger. Blomstene er få til mange og varierende i størrelse. Blomsterdekket er normalt et perigon av 6 perigonblad fordelt på to kranser. Det er vanligvis cønokarpi og endospermen mangler stivelse. Hos orkideer mangler endosperm. Orkideene har forøvrig ofte komplisert blomsterbygning og meget avansert pollinasjonsbiologi som for manges vedkommende involverer kun én bestemt insektart.

Hit hører bl.a. liljefamilien (*Liliaceae*) og orkidefamilien (*Orchidaceae*).

## Referanser

- Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press.
- Dahlgren, G. (red.) 1976. *Systematisk botanik*. Lund.
- Larsen, K. 1977. *Kormofyternes taxonomi*. Akademisk forlag. København.
- Lid, J. & Lid, D. T. 1994. *Norsk flora. 6. utgave*. Det Norske Samlaget. Oslo.
- Mauseth, J. D. 1995. *Botany. An introduction to plant biology. 2. edition*. Saunders College Publishing.
- Raven, P. H., Evert, R. F. & Eichhorn, S. E. 1999. *Biology of plants. Sixth edition*. Freeman and Company, New York.
- Sitte, P., Ziegler, H., Ehrendorfer, F. & Bresinsky, A. 1998. *Strasburger Lehrbuch der Botanik. 34. Auflage*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

## **Publikasjoner fra Høgskolen i Nord-Trøndelag**

**HiNT - Forskningsrapport**

**HiNT - Utredning**

**HiNT - Arbeidsnotat**

**HiNT - Kompendium**

Opplysninger om publikasjonserien fås ved henvendelse  
HiNT, Fellesadministrasjonen v/hovedbibliotekar, Postboks 145, 7702 STEINKJER  
telefon: 74 11 20 50  
telefax: 74 11 20 01

---

### **Høgskolen i Nord-Trøndelag**

Kongens gate 42, 7713 Steinkjer  
telefon: 74 11 20 00  
telefax: 74 11 20 01

#### **Avdeling for samfunnsfag**

Skolegata 22, 7713 Steinkjer  
telefon: 74 11 22 61  
telefax: 74 11 22 01

#### **Avdeling for naturbruk, miljø- og ressursfag**

Kongens gate 42, 7713 Steinkjer  
telefon: 74 11 21 30  
telefax: 74 11 21 01

#### **Avdeling for lærerutdanning**

Røstad, 7600 Levanger  
telefon: 74 01 25 30  
telefax: 74 01 25 01

#### **Avdeling for ingeniørutdanning**

Røstad, 7600 Levanger  
telefon: 74 01 25 52  
telefax: 74 01 25 01

#### **Avdeling for helsefag, Levanger**

Røstad, 7600 Levanger  
telefon: 74 01 29 30  
telefax: 74 01 29 01

#### **Avdeling for helsefag, Namsos**

Finn Christiansensvei 1, 7800 Namsos  
telefon: 74 21 23 30