



# LUND UNIVERSITY

## Angiospermernas uppkomst, mångfald och släktförhållnaden

Kärnefelt, Ingvar; Björn, Lars Olof

*Published in:*

Botaniska Notiser: utgivna av Lunds botaniska förening (2001-)

2023

*Document Version:*

Förlagets slutgiltiga version

[Link to publication](#)

*Citation for published version (APA):*

Kärnefelt, I., & Björn, L. O. (2023). Angiospermernas uppkomst, mångfald och släktförhållnaden. *Botaniska Notiser: utgivna av Lunds botaniska förening (2001-)*, 156(4), 5-19.

*Total number of authors:*

2

*Creative Commons License:*

Annan

### General rights

Unless other specific re-use rights are stated the following general rights apply:

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal

Read more about Creative commons licenses: <https://creativecommons.org/licenses/>

### Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

LUND UNIVERSITY

PO Box 117  
221 00 Lund  
+46 46-222 00 00

# Angiospermernas uppkomst, mångfald och släktförhållnaden

Ingvar Kärnefelt & Lars Olof Björn

## Angiospermernas gryning

I slutet av jura, för ca 150 miljoner år sedan, hade evolutionen drivit fram de första blomväxterna, föregångare till dagens växter med mer avancerade pollineringsmekanismer. Detta skedde i vad som då var västra delen av superkontinenten Gondwanaland. I början av krita börjar den stora kontinenten brytas isär, blomväxterna utvecklas i racerfart och börjar tränga undan de nakenfröiga växterna. Senare kom perioder med svalare klimat att bidra till att de nakenfröiga växterna tappar mark. En egenhet hos blomväxterna som kan förklara deras framgång är bladens höga fotosynteskapacitet och den fina nervaturen som effektivt sköter transporten inuti plantan. En annan framgångsfaktor är den tvåkönade blomman som underlättar reproduktion.

Blomväxternas artantal är mycket större än andra växtgrupper. Det för tanken till insekterna, den allra artrikaste djurgruppen. Blomväxter och pollinerande insekter har drivit varandras evolution. Vid mitten av krita har blomväxterna hunnit bli ganska talrika. Under samma tid utvecklades många av de insektsgrupper vi känner igen från vår nutid, särskilt pollinerande insekter. De kom att spela en nyckelroll i utvecklingen av blommande växter. Den mångfald vi idag ser med en enorm variation i blommors form, färg och doft är ett resultat av en samevolution med insekterna. Den evolutionära drivkraften under krita gjorde att blomväxterna kunde erövra stora landmassor, diversifieras, och utvecklas genom sin mångfald till nya och anpassningsbara miljöer över vidsträckta arealer. Svaren på hur många blomväxterna är och hur de är

besläktade med varandra har alltid varit fascinerande för forskare (Björn m. fl. 2020).

## Blomväxternas släktskap

Idén till hur man tidigare försökte konstruera släkträd bland blomväxterna efter enkla iakttagelser kom efter att ha läst minnesordet över Klaus Kubitzki (1933–2022), en entusiastisk och hårt driven man som ville åstadkomma mycket med sin tid som professor i systematisk botanik vid Hamburgs universitet, men som saknade de molekylära verktyg som systematiker idag bygger sina släkträd med. Den yngre författaren (IK) hade träffat flera systematiker långt tidigare, Armen Takhtajan (1910–2009) under en stipendievistelse i Leningrad 1972 och den välkände Arthur Cronquist (1919–1992) i New York Botanical Garden 1976, och fick där en pratstund med honom om systematikens fallgror. I samband med Botanikkongressen i Berlin 1987 blev det tillfälle att höra båda dessa ikoner berätta om sina växtsystem och hur svårt det kunde vara att hitta de rätta släktleden inom en snårig och komplex morfologi. Den mest givande bekantskapen var emellertid Rolf Dahlgren (1932–1987), som var IK:s handledare någon tid före Dahlgrens flytt till Köpenhamn 1973. Han var då full av entusiasm och arbetade intensivt med ett nytt angiospermsystem, och han hade säkert lyckats om inte en trafikolycka hade tagit hans liv i februari 1987. Dahlgren hade varit en given talare på systematiksymposiet under Berlin-kongressen 1987. Dagens angiospermforskare har med hjälp av den molekylära tekniken funnit de vägar till förklarande av släktskap och ursprung som alla dessa hårt arbetande föregångare aldrig hade kunnat förutse.



Figur 1. George Bentham (1800–1884).



Figur 2. Joseph D. Hooker (1817–1911).

### Från *Systema Naturae* till Angiosperm Phylogeny Group (APG)

**Linné** (1707–1778) var ett geni av sin tid. Han var bara 28 år när *Systema Naturae* publicerades där Linné ordnade växterna efter blomornas uppbyggnad i 24 klasser (Linné 1735), och i ett följande välkänt arbete, *Genera plantarum*, beskriver Linné 935 växtsläkten (Linné 1737). Lite senare i den berömda *Species plantarum* namnger Linné 6000 arter växter, med den nya binära nomenklaturen, dvs. varje art har två namn, ett släktnamn och ett artnamn (Linné 1753). Totalt beskrev Linné 7700 växtarter under sin livstid, en siffra som moderna växtsystematiker aldrig kommer i närheten av.

**Albrecht von Haller** (1707–1777) var en av 1700-talets mest framstående anatomer, men hans intressen omfattade också botaniken där han försökte formulera ett ”naturligt system”, som dock inte fick någon större vetenskaplig betydelse (Haller 1768). Haller är annars känd som en av Linnes främsta kritiker och särskilt den binära nomenkulturen vilket troligen var orsaken till hans skoningslösa kritik av Linnés arbeten.

**Augustin de Candolle** (1778–1841) blev senare känd som en av 1800-talets viktigaste botaniker, och hans publikationer omfattade bl.a. stora bidrag inom klassificering, morfologi och geografiska utbredning av växter (1818–1821). De Candolles försök till klassificering blev dock inte helt vetenskapligt accepterat.

**Antoine Laurent de Jussieu** (1748–1836) försökte också utarbeta ett system för klassificering, baserat på karaktärer. Senare försökte Jussieu tillämpa sina idéer på hela växtriket som kulminerade i hans stora verk, *Genera plantarum* (1789), ett arbete som började accepteras i vetenskapliga kretsar,

Under 1800-talet och början 1900-talet publicerades flera större arbeten för att nå konsensus i växternas släktskap och omfattning från Bentham & Hooker, *Genera plantarum* (1862–1883) till Engler & Prantl, *Die natürlichen Pflanzenfamilien* (1887–1915).

**George Bentham** (1800–1884) var en engelsk botaniker verksam vid Kew Gardens och medarbetare till Joseph D. Hooker i projektet *Genera Plantarum*. Han beskrev och katalogiserade själv ca 7000 arter. Bentham publicer-

rade också den första av sju volymer av *Flora Australiensis* som innehöll beskrivningar av över 8000 arter kärlväxter (Bentham & Müller 1863–1878).

**Joseph D. Hooker** (1817–1911), var chef vid Kew Gardens 1865–1885 och genomförde långa forskningsresor i världen. *Genera Plantarum*, blev en unik översikt av världens flora, som beskriver 7569 släkten och cirka 97000 arter av blomväxter, och baserades på Hookers personliga undersökning av citerade exemplar.

**Adolf Engler** (1844–1930), var en tysk botaniker och professor i Berlin, som publicerade ett arbete över blomväxterna baserat på släktskap mellan olika grupper. Det monumentala verket genomfördes delvis tillsammans med den tyske botanikern **Karl Prantl** (1849–1893), men som avslutades av Engler efter Prantls tidiga död som *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* i 23 volymer 1887–1915.

Andra viktiga bidragsgivare till förståelsen av blomväxternas släktskap under senare delen av 1900-talet var **Armen Takhtajan** (1910–2009) en sovjetisk-rysk växtsystematiker främst känd för sitt blomväxsystem *Flowering plants, origin and dispersal*, samt genom **Arthur Cronquist** (1919–1992), professor vid New York Botanical Garden, känd för *The Cronquist system*, men också för flera större floraarbeten (Cronquist 1981, 1988) (Takhtajan 1969, 1991, 1997). Vidare bidrog Rolf Dahlgren (Dahlgren et al. 1985), och **Robert F. Thorne** (1920–2015), känd särskilt för Thorne-systemet (Thorne & Reveal 2007), med flera arbeten för att belysa blomväxternas släktskap.

**Klaus Kubitzki** (1933–2022), som gick bort i december 2022, vid 89 års ålder, blev känd för sitt stora engagemang med projektet *The families and genera of vascular plants*, som publicerades i 15 volymer 1990–2018 (Renner 2023). Det var 1976 som Kubitzki i samband med ett symposium om *Flowering Plants–Evolution and Classification of Higher Categories* i Hamburg lanserade planen om en modern översikt för angiospermerna

(Bates & al. 1980; Kubitzki ed. 1977). Planen stöddes av samtida välkända forskare däribland **Rolf Dahlgren** (1932–1987), **Vernon H. Heywood** (1927–2022), och **Frans A. Stafleu** (1921–1997). Dahlgren hade själv då påbörjat ett projekt över angiospermernas släktskap (Dahlgren & Clifford 1982; Dahlgren & Rasmussen 1983; Dahlgren et al. 1985). Heywood, var ett välkänt namn inom systematiken, med en meritlista om 80 böcker och över 400 vetenskapliga artiklar när han gick bort 2022 (Heywood 1993; Heywood & Dowdeswell 1995; Heywood et al. 2007), och Frans Stafleu också ett välkänt namn med sina encyklopediska kunskaper inom projektet *Taxonomic Litteratur* (Stafleu & Cowan 1988).

*The families and genera of vascular plants* hade som målsättning att beskriva mångfalden bland de viktigaste grupperna av gröna landväxter (Kubitzki et al. 1993, Kubitzki, ed. 1998). Tillgänglig information av allmän och systematisk relevans presenteras på familjenivå, där kunskapsläget från alla discipliner som är viktiga för modern taxonomi gjorde verket till en värdefull referenskälla för systematiker och andra intresserade av växternas mångfald. Texterna inkluderade en inventering av släkten, deras diagnostiska egenskaper, nycklar för identifiering och ingående litteraturreferenser.

Idag är serien *The families and genera of vascular plants* föråldrad och överskuggad av den molkylärfylogenetiska systematiken inom APG-systemet, men projektets verksamhetsbas och vetenskapliga miljö resulterade samtidigt i en utbildning av flera av Kubitzkis välkända elever, bland dessa **Susanne Renner** (1956–) och **Joachim Kadereit** (1956–). Renner är idag prof. em. vid Washington University i St. Louis och research associate vid Missouri Botanical Garden (Chanderbali m.fl. 2001, Renner 2014). Kadereit är professor emeritus vid Johannes Gutenberg-Universität i Mainz, avdelningen för Speciell Botanik och en av författarna från 35:e upplagen för *Strasburger Lehrbuch der Botanik* (Kadereit m.fl. 2021).



## Angiosperm Phylogeny Group (APG)

Under 1970- och 80-talen började metoder utvecklas för att testa hypoteser över fylogener och efter att PCR-metoden uppfunnits av Kari Mullis 1983, blev denna metod standard inom växtsystematiken (Johansson & Oxelman 2018). Mot slutet av 1990-talet startades ett större projekt, *Angiosperm Phylogeny Group* (APG), av en informell internationell grupp av systematiker som samarbetar för att etablera konsensus avseende angiospermernas systematik genom fylogenetiska studier, och snart visade analysresultaten att man kunde se huvuddragen hos angiospermernas släktskap (APG I 1998; Bremer & Bremer 2000; Soltis, m.fl. 1999; 2000). Från och med 1998 har fyra versioner av klassificeringssystemet presenterats från samarbetet utgivna 1998, 2003, 2009 och 2016 (Angiosperm Phylogeny Group 1998; Angiosperm Phylogeny Group. 2003; Angiosperm Phylogeny Group. 2009; Angiosperm Phylogeny Group, 2016), samt av Stevens (2001, 2012), och Johansson (2013).

En viktig motivering till förverkligandet av samarbetet var kända brister i tidigare klassificering baserat på icke monofyletiska grupper. Publikationer från APG-systemet blir alltmer inflytelserika, genom att ett antal stora herbarier har arrangerat sina samlingar för att överensstämna med det senaste APG-systemet. Principerna för APG:s tillvägagångssätt för klassificering blev fastställt 1998 och har förblivit oförändrade:

- Det Linnéiska systemet med ordningar och familjer bör behållas.
- Grupper av växter bör vara monofyletiska, dvs. alla är ättlingar till en gemensam förfader. Den främsta anledningen till att befintliga system förkastas är för att de inte har denna egenskap, de är inte monofyletiska.
- Ett brett synsätt används för att definiera gränserna för ordningar och familjer, dvs. familjer som bara innehåller ett enda släkte och ordningar som bara innehåller en enda familj bör undvikas utan att bryta mot kravet på monofyli.
- Över eller parallellt med nivån för ordningar och familjer kan termen klader användas. Vissa klader har senare fått formella namn, men sys-

tematiker måste komma överens om namn för vissa klader för att underlätta kommunikation och diskussion.

Angiosperm Phylogeny Group (APG) har haft som främsta målsättning att klassificera angiospermerna baserat på resultat från molekylära analyser, dvs. analyser av sekvensdata som kan användas för att konstruera träd för släktskap mellan recenta angiospermer. APG-systemet är inriktat på omfattning av familjer, ordningar och klader på högre nivå hos blomväxterna. APG IV-systemet innehåller inte fossila grupper, men klassificeringen har tillräckligt material i fossilregistret för användning av paleobotanister.

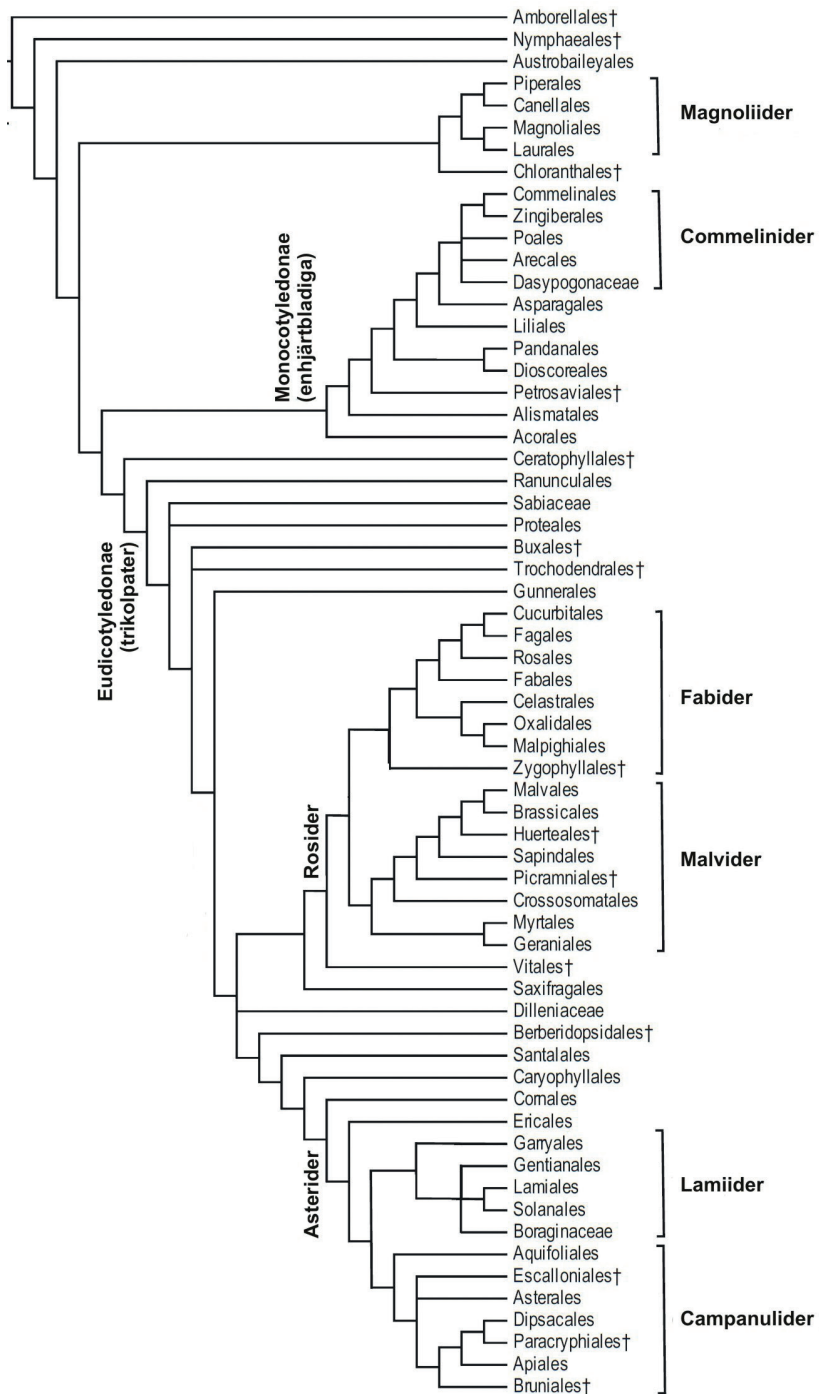
Angiospermerna inkluderar nu över 295 000 recenta arter av växter, en siffra som ständigt ökar med ca 2000 upptäckta arter varje år (Christenhusz & Byng 2016). Även om uppdelningen av angiospermträdet i klader för klassificeringsändamål är något godtycklig, kan ungefär åtta huvudgrupper eller klader erkännas under APG IV-schemat, dvs. Amborellales, Nymphaeales, Austrobaileyales, Chloranthales, Magnoliids, Monocots, Ceratophyllales och Eudicots. Två av dessa, monocotyledoner (enhjärtbladiga) och eudicotyledoner (tvåhjärtbladiga), representerar den stora majoriteten av recenta angiospermer, medan de andra är relativt små grupper, men väl representerade som fossil och viktiga i den tidiga historien av angiospermernas utveckling (Hendricks et al. 2015).

## En kortfattad sammanfattning över de åtta urskilda kladerna

### Amborellales

Amborellales är en märklig klad omfattande en enda familj, ett enda släkte och en enda art, *Amborella trichopoda*. Arten uppmärksammades i början av 2000-talet då det i molekylära studier framkom att den utgjorde en systergrupp till alla andra nu levande blomväxter. Den har ett buskformigt växtsätt, hanblommor och honblommor på olika plantor, och förekommer endast på ön Grande Terre i Nya Kaledonien öster om Australien.

ANGIOSPERMER



Figur 3. Blomväxternas stamträd enligt The Angiosperm Phylogeny Group. Överst i diagrammet ser vi ordningen Amborellales med sin enda art, sittande ensam på trädets ena huvudgren. För en mera detaljerad översikt av angiosperm fylogeni och klassificering ner till ordningar se (Hendricks, J.R., Stigall, A. L., and Lieberman, B. S. 2015).



Figur 4. Blommande hanexemplar av *Amborella trichopoda*. Wikimedia commons. Foto: Paul Keirn.



Figur 5. Egyptisk blålotus *Nymphaea caerulea*. Wikimedia commons.

*Amborella* uppvisar primitiva egenskaper som frånvaro av kärlelement, som är karakteristiska för de flesta angiospermer, samt en unik typ av embryosäck som har utvecklats från enklare tidigare former. *Amborella* är den enda levande ättlingen som kan spåras tillbaka till en mycket gammal uppdelning av tidiga angiospermformer, och den är en produkt av 100 miljoner år av oberoende evolution. Inga fossil kan med säkerhet hänföras till Amborellales.

### Nymphaeales

Nymphaeales omfattar familjerna Hydatellaceae, Cambombaceae och Nymphaeaceae, 8 recenta släkten och nära 90 arter. Gruppen omfattar vattenlevande limniska arter, och förekommer nästan över hela världen. Många fossila representanter inkluderar material från tidig krita. Hydatellaceae, med ett släkte *Hydatella*, har oansenliga, ovanliga blommor.

### Austrobaileales

Austrobaileales omfattar familjerna Austrobaileyaceae, med släktet *Austrobaileya*, Schisandraceae, med släktena *Illicium*, *Kadsura* och *Schisandra* och Trimeniaceae med släktet *Trimenia*, och ca 100 arter av träd, buskar och lianer. *Austrobaileya* och *Trimenia* förekommer främst i Oceanien, medan Schisandraceae förekommer i östra Nordamerika, Karibien, Mexiko, Sri Lanka och sydöstra Asien. Austrobaileales är känt som fossil från tidig krita.



Figur 6. *Kadsura japonica*, Aichi Prefecture, Japan, Wikimedia commons. Foto: Alpsdake.



Figur 7. *Schisandra grandiflora*, Small Dole, England, Wikimedia commons. Foto: Steve Law.



### Chlorantales

Chlorantales omfattar en enda familj Chloranthaceae, med fyra släkten och över 70 arter. I vissa träd för angiospermfylogener, är denna grupp systergrupp till magnoliiderna. Chloranthaceae förekommer främst i subtropiska eller tropiska delar av Amerika, Madagaskar och Asien till sydöstra Asien och Stillahavsöarna. Chloranthaceae är kända som fossil från tidig krita.

### Ceratophyllales

*Ceratophyllum*, eller sårvar, är det enda bevarade släktet i familjen Ceratophyllaceae och ordningen Ceratophyllales; med fyra bevarade arter. *Ceratophyllum* är sötvattensväxter som förekommer över hela världen, varav två arter växer vilt i Sverige. De saknar rötter och har sönderdelade blad. Ceratophyllales är kända som fossil från tidig krita.

### Magnoliids

Magnoliiderna är en större klad känd från slutet av krita, omfattar över 10 000 recenta arter fördelade på fyra ordningar: Canellales, med 2 familjer, 10 släkten; Laurales, 7 familjer, 86 släkten; Magnoliales, 6 familjer, 131 släkten och Piperales, 3 familjer, med 16 släkten. Magnoliider är kända framför allt ur ett ekonomiskt och kulturellt perspektiv eftersom de används för att göra kryddor genom förekomst av eteriska oljor i vävnader, en del har ätbara frukter; och en del odlas som prydnadsväxter.

Vissa magnoliider har historiskt sett också varit av intresse för botaniker på grund av förekomsten av egenskaper som tolkas som primitiva hos blommande växter. Till exempel saknar arter inom Winteraceae i Canellales kärlelement som i övrigt förekommer hos de flesta angiospermer. I magnoliafamiljen, Magnoliaceae, har blommor många spiralformade ståndare och pistiller på en långsträckt blombas. Hos vissa Magnoliales är ståndare laminära, bladliknande. Hos *Degeneria*, Degeneriaceae, och *Drimys*, Winteraceae, är fruktbladen vikta och inte helt förseglade där deras kanter möts.



Figur 8. *Chloranthus oldhami*, Botanic Gardens, Cambridge, Wikimedia commons. Foto: Keith Edkins.



Figur 9. Hornsärva *Ceratophyllum demersum*, Schwäbisch Fränkische Waldberge, Wikimedia commons. Foto: Bernd Haynold.



Figur 10. Lager *Laurus nobilis*, Parque del Retiro, Madrid, Wikimedia commons. Foto: Adrian Pablo Rodriguez Quiroga.

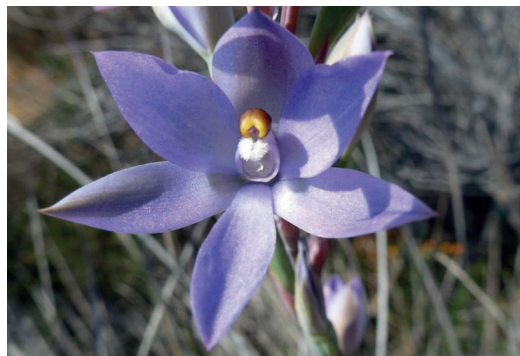
## Monocots

Monocotyledoner eller enhjärtbladiga växter är den näst största kladen. Den omfattar idag omkring 70 000 arter. Gruppens benämning kommer av att embryot redan i fröet har ett enda hjärtblad, *cotyledon*. Det är det första bladet som kommer upp när fröet gror och det ser annorlunda ut än övriga blad. Enhjärtbladiga växter har ofta tre, eller multipler av tre, av varje blomdel, och bladnerverna är parallella. Enhjärtbladiga växter saknar det speciella vaskulära kambiumet som producerar trä hos en del andra fröväxter. Trädformade arter i den här kladen, till exempel palmer, har därför utvecklat andra metoder för att stabilisera stammen.

Den överlägset största familjen av enhjärtbladiga, och den största familjen av angiospermer totalt sett, är Orchidaceae, som inkluderar

uppskattningsvis 28 000 recenta arter i över 730 släkten. Den näst största gruppen är gräsfamiljen, Poaceae, med cirka 12 000 arter i 780 släkten, också den ekonomiskt viktigaste familjen av spannmålsväxter med t.ex. ris *Oryza*, vete *Triticum* och majs *Zea*. Andra stora familjer inkluderar Araceae, Arecaceae, Bromeliaceae och Musaceae. De rikaste makrofossila fynden tillhör palmerna, Arecaceae, som uppstod under krita och idag omfattar cirka 180 släkten och 2 600 arter. Palmer har hållbara vävnader i sina stjälkar, blad och frukter, vilket ökar deras potential för bevarande. Andra enhjärtbladiga makrofossil kommer från akvatiska miljöer.

Några bildexempel med olika representanter bland Monocotyledoner hämtat från resor till Australien och Makaronesien visas i figur 11–17.



Figur 11. *Thelymitra* cf. *crinita*, ca 100 arter Australien, Oceanen, Asparagales, Orchidaceae, 763 släkten, 28 000 arter. Foto: I. Kärnefelt, Western Australia 2011.



Figur 12. Äkta aloe *Aloe vera*, Asparagales, Asphodelaceae. Foto: I. Kärnefelt, Teneriffa 2018.



Figur 13. *Lomandra hastilis*, Asparagales, Asparagaceae, släktet *Lomandra* med 51 arter, endemiska för Australien. Foto: I. Kärnefelt, Western Australia 2011.



Figur 14. *Angiozanthos* sp., *Angiozanthos* 11 arter endemiska för Western Australia, Haemodoraceae, Commelinales, 115 arter i familjen, 14 släkten. Foto: I. Kärnefelt 2011.





Figur 15. *Xanthorrhoea preissii*,  
Asparagales, Asphodelaceae.  
*Xanthorrhoea* med 30 arter,  
endemisk för Australien.  
Foto: I. Kärnefelt, Western  
Australia 2011.



Figur 16. *Kingia australis*,  
Dasygogonaceae, Arecales,  
endemisk, Western Australia.  
Foto: I. Kärnefelt 2011.



Figur 17. Italienskt rör *Arundo  
donax*, Poaceae med 780  
släkten, 12 000 arter.  
Foto: I. Kärnefelt, Teneriffa 2015.

## Eudicots

Eudicotyledoner eller tvåhjärtbladiga växter är den största kladen med över 210 000 arter. Gruppens benämning kommer av att embryot redan i fröet har två hjärtblad. Fossila fynd visar att gruppen började utvecklas under tidig krita, men att den stora diversifieringen skedde först under sen krita. Tre stora familjer står för över 25 procent av de nu levande tvåhjärtbladiga växterna – korgblommiga växter med cirka 24 700 arter i cirka 1 600 släkten, ärtväxter med cirka 19 500 arter i cirka 750 släkten och kaffeväxter med cirka 13 600 arter i cirka 590 släkten.

Eudikoter inkluderar fem basala ordningar, Ranunculales, Proteales, Trochodendrales, Buxales och Gunnerales och två stora klader: Superrosiderna, med 19 ordningar och Superasteriderna med 20 ordningar. Mångfalden av eudicotyledoner är så stor att gruppen är mycket svår att sammanfatta. Tre stora familjer står för mer än 25% av de levande eudicotyledonarterna. Asteraceae, korgblommiga växter, inkluderar över 1 600 släkten och uppskattningsvis 24 700 recenta arter. Fabaceae, ärtväxter, omfattar cirka 750 recenta släkten

och 19 500 arter. Rubiaceae, kaffeväxter, har cirka 590 släkten och över 13 600 arter. Den mest välbekanta medlemmen i denna familj är *Coffea*. Exempel på andra typer av eudicotyledoner är Cactaceae kaktusväxter, Cucurbitaceae gurkväxter, Brassicaceae korsblommiga växter och Solanaceae potatisväxter.

Liksom i andra stora angiospermgrupper förekommer de tidigaste fynden för eudicotyledonerna i tidig krita som spridda, trikolpollenkorn. Makrofossila rester av eudikotyledoner från tidig krita är också kända. Gruppen diversifierade snabbt, och växter relaterade till moderna familjer och släkten känns igen från sen krittid. Liksom hos enhjärtbladiga, korrelerar den nuvarande mångfalden av eudicotyledoner inte nödvändigtvis med deras representation i fossilregistret. Asteraceae, den största bevarade av eudicotyledonfamiljen efter antal arter, är kända från pollen men dåligt representerade i makrofossilregistret.

Några bildexempel med olika representanter bland Eudicotyledoner hämtat från resor till Australien och Makaronesien visas i figur 18–28.



Figur 18. *Pericallis echinata*. *Pericallis* med 14 arter endemiska för Macaronesien. Asteraceae, Asterales. Foto: I. Kärnefelt, Teneriffa 2011.



Figur 19. *Hakea victoria*, *Hakea* med 150 arter, Proteaceae 83 släkten och 1 660 arter. Foto: I. Kärnefelt, Western Australia 2011.





Figur 20. *Grevillea pterosperma*. *Grevillea* med ca 350 arter endemiska för Australien. Proteaceae, Proteales.  
Foto: I. Kärnefelt, Western Australia 2011.



Figur 21. *Banksia coccinea*, *Banksia* 170 arter, endemiska för Australien, Proteaceae 83 släkten och 1660 arter, Proteales.  
Foto: I. Kärnefelt, Western Australia 2011.



Figur 22. *Lambertia inermis*, 10 arter Australien, Proteaceae, 83 släkten, 1660 arter, Sydhemisfären.  
Foto: I. Kärnefelt, Western Australia 2011.



Figur 23. *Eucalyptus macrocarpa*, endemisk för Australien, *Eucalyptus* ca 700 arter, Myrtaceae ca. 5950 arter, 132 släkten, Myrtales. Foto: I. Kärnefelt..



Figur 24. *Kunzea baxteri*, 63 arter endemiska för Australien, Myrtaceae 132 släkten och 5950 arter, Myrtales.  
Foto: I. Kärnefelt, Western Australia 2011.



Figur 25. *Asteriscus sericeus*. *Asteriscus* endemiskt för Kanarieöarna, ca 10 arter, i Asteraceae familj om över 30000 arter i 1900 släkten, i Asterales. Foto: I. Kärnefelt, Teneriffa 2018.



Figur 26. *Swainsona formosa*. *Swainsona* med 85 arter endemiska för Australien. Fabaceae en stor grupp med 765 släkten och nära 20 000 arter. Foto: I. Kärnefelt, W. A. 2011.



Figur 27. *Pimelea physodes*, *Pimelea* 150 arter, främst Australien, Thymelaeaceae 50 släkten och 898 arter, Malvales. Foto: I. Kärnefelt, Western Australia 2011.



Figur 28. *Spathodea campanulate*, monotypisk, Bignoniaceae, ca. 80 släkten, ca. 820 arter, Laminales. Foto: I. Kärnefelt, Teneriffa 2018.

## Den fjärde versionen av APG publicerades 2016

Den fjärde versionen av APG publicerades 2016 efter en konferens vid Royal Botanic Gardens i Kew september 2015. I princip blev systemet från tidigare versioner behållet men flera nya ordningar inkluderades, Boraginales, Dilleniales, Icaciniales, Metteniusales och Vahliales, samt en del nya familjer upprättades Kewaceae, Macarthuraceae, Maundiaceae, Mazaceae, Microteaceae, Nyssaceae och Peteaceae. Aristolochiaceae inkluderar nu Lactoridaceae och Hydnoraceae; Restionaceae återinkluderar Anarthriaceae och Centrolepidaceae; och Buxaceae inkluderar nu Haptanthaceae. Familjenamnet Asphodelaceae ersätter Xanthorrhoeaceae, och Francoaceae används istället för Melianthaceae p.g.a prioritet. Antal ordningar och familjer som erkänns i APG-systemet blir 64 respektive 416. Två ytterligare informella huvudklader erkänns, superrosider och superasterider, som var och en omfattar ytterligare de ordningar som ingår i de större kladerna som domineras av rosiderna och asteriderna.

En mera detaljerad översikt av angiosperm fylogeni och klassificering ner till ordningar finns i *The Digital Atlas of Ancient Life*. Familjer som ingår i varje ordning listas här till höger (Hendricks, J.R., Stigall, A.L., and Lieberman, B.S. 2015).

## Engagerade APG forskare

**Birgitta Bremer**, född 1950, professor Bergianus em., Stockholm och **Kåre Bremer**, född 1948, professor em., rektor magnificus em. Stockholms universitet, mycket engagerade och meriterade forskare, ledamöter i KVA, båda deltog aktivt i APG 1, 2 och 3.

**Mark Wayne Chase**, FRS, född 1951 i USA, brittisk botaniker, känd för sitt arbete med växtklassificering, bland initiativtagarna till Angiosperm Phylogeny Group, författare i alla fyra versionerna, specialist på orkidéer, erhållit flera priser och utmärkelser, bl. a. 1998 The Linnean-medal, the Darwin-Wallace-medal, varit Keeper vid Jodrell Laboratory, nu pensionerad men fortfarande aktiv vid Royal Botanic Gardens, Kew.



**Michael Francis Fay**, född 1960, brittisk genetiker och botaniker, professor, senior forskningsledare vid Conservation Genetics, Royal Botanic Gardens, Kew. Har deltagit aktivt i alla fyra versionerna av APG.

**Maarten Christenhusz**, född 1976, holländsk botaniker, fotograf, utbildad i Utrecht och Åbo, aktiv medarbetare i Angiosperm Phylogeny Group, version 4, chefredaktör och initiativtagare till den botaniska tidskriften *Phytotaxa*, biträdande redaktör för *Botanical Journal of the Linnean Society*, huvudförfattare tillsammans med Michael F. Fay och Mark W. Chase till *Plants of the World* (Christenhusz m.fl. 2017).

**Peter Francis Stevens**, född 1944, forskare vid Missouri Botanical Garden, professor i biologi vid University of Missouri–St. Louis, aktiv medarbetare i Angiosperm Phylogeny Group, författare i alla versionerna, egen webbplats, APweb, vid Missouri Botanical Garden, som uppdaterats regelbundet sedan 2001.

**Douglas Soltis**, född 1953, professor vid Laboratory of Molecular Systematics & Evolutionary Genetics vid Florida Museum of Natural

History, University of Florida. Han har publicerat mycket tillsammans med sin fru Pamela Soltis (Qiu m.fl. 1999), gemensamma pristagarna av 2006 års Asa Grey Award, författare till *Angiosperm Phylogeny Group*, alla versioner.

**Pamela Soltis**, född 1957, amerikansk botaniker, professor vid University of Florida, kurator vid Florida Museum of Natural History, chef vid Laboratory of Molecular Systematics and Evolutionary Genetics vid Florida Museum of Natural History, grundare av University of Florida Institut för Biodiversity, författare till *Angiosperm Phylogeny Group*, alla versioner.

### Självständig forskare

**Jan Thomas Johansson**, född 1954, docent, universitetslektor em., Stockholms universitet, mycket välmeriterad angiospermforskare, främst inom nordisk systematik, sedan 2013 med en egen webbplats med ett eget framtaget system. Johansson, J. T. 2013 (och framåt). *The Phylogeny of Angiosperms*. Published online. ><http://angio.bergianska.se><, administreras genom Bergianska stiftelsen.



Figur 29. Jan Thomas Johansson fokuserar för en bra närbild på blomställningen av *Xanthorrhoea preissii*. Till höger på bilden syns en *Conospermum teretifolia*. Foto: I. Kärnefelt, Western Australia 2011.



## Referenser

- APG I, Angiosperm Phylogeny Group. 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 85: 531–553. Read/download free at Biodiversity Heritage Library: <https://www.biodiversitylibrary.org/part/2234#/summary>. Read free on JSTOR (account sign-up or institutional access required): <https://doi.org/10.2307/2992015>.
- APG II, Angiosperm Phylogeny Group. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399–436. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2003.t01-1-00158.x>
- APG III, Angiosperm Phylogeny Group. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105–121. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x>
- APG IV, Angiosperm Phylogeny Group. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181: 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>Ayensu,
- Bates, D.M., Dahlgren, R., Green, P.S. & Kubitzki, K. 1980. A prospectus for a proposed new work: The families and genera of vascular plants. *Taxon* 29: 318–320. <https://doi.org/10.1002/j.1996-8175.1980.tb00635.x>
- Benthams, G. & Hooker, J.D. (1862–1883). *Genera plantarum ad exemplaria imprimis in herbariis kewensibus servata definita* (3 vols.). London: L Reeve & Co.
- Benthams, G.; & Müller, F. J. H. (1863–1878). *Flora Australiensis* (1–7 vols.). London..
- Björn, L. O., Shevella, D. & Kärnefelt, I. 2020. *Växtvärldens uppkomst och utveckling*, 196 pp, LBF.
- Bremer, B. & Bremer, K. 2000. Det nya blomväxstystemet. *Svensk Bot. Tidskr.* 94: 3-23.
- Chanderbali, A. S., van der Werff, H. & Renner, S. S. 2001. Phylogeny and Historical Biogeography of Lauraceae: Evidence from the Chloroplast and Nuclear Genomes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 88 (1): 104–134. doi:10.2307/2666133.
- Chase, M. W., Bremer, K., Stevens, P. 1998. Angiosperm Phylogeny Group (APG): An ordinal classification for the families of flowering plants. In Reihe: *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 85.
- Christenhusz, M.J.M., & J.W. Byng. 2016. The number of known plants species in the world and its annual increase. *Phytotaxa* 261: 201–217. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.261.3.1>
- Christenhusz, M. J. M., Fay, M. F. & Chase, M. W. 2017. *Plants of the World, an illustrated encyclopedia of vascular plants*. The university of Chicago press.
- Cronquist, A. 1968. *The evolution and classification of flowering plants (1st ed.)*. London: Nelson.
- Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. New York, Columbia University Press.
- Cronquist, A. 1988, [1968]. *The evolution and classification of flowering plants (2nd ed.)*. Bronx, N.Y., USA: New York Botanical Garden.
- Dahlgren, R. & Clifford, H. T. 1982. *The monocotyledons: A comparative study*. London and New York: Academic Press.
- Dahlgren, R. & Rasmussen, F.N. 1983. Monocotyledon evolution: characters and phylogenetic analysis. *Evol. Biol. Vol. 16*. pp. 255–395. doi:10.1007/978-1-4615-6971-8\_7.
- Dahlgren, R. M.; Clifford, H. T.; Yeo, P. 1985. *The families of the monocotyledons: Structure, evolution, and taxonomy*. Berlin och New York Springer-Verlag.
- de Candolle, Augustin Pyramus, (1818–1821). *Regni vegetabilis systema naturale, sive Ordines, genera et species plantarum secundum methodi naturalis normas digestarum et descriptarum, 2 vols*. Paris, Treuttel et Würtz.
- Engler, A. & Prant, K. eds. 1887–1915. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten. Vol. 33 parts (Abteilungen) in 23 volumes*. Leipzig, W. Engelmann.
- Von Haller, Albrecht, 1768. *Historia stirpium indigenarum Helvetiae inchoata*, Bern.
- Hendricks, J.R., Stigall, A.L., and Lieberman, B.S. 2015. The DIGITAL ATLAS OF ANCIENT LIFE: delivering information on paleontology and biogeography via the web. *Palaeontologia Electronica* 18.2.3E: 1–9. <https://doi.org/10.26879/153E>
- Heywood, V. ed. 1993. *Flowering Plants of the World. Ed.* Oxford University Press. 336 pp. ISBN 0-19-521037-9
- Heywood, V. H., Brummitt, R. K., Culham, A., & Seberg, O. 2007. *Flowering plant families of the world (Vol. 88)*. Ontario, Firefly books.
- Heywood, V. & Dowdeswell, E. 1995. *Global Biodiversity Assessment*. Cambridge University Press.
- Jussieu, Antoine Laurent de, 1789. *Genera plantarum: secundum ordines naturales disposita, juxta methodum in Horto regio parisiensi exaratam, anno M.DCC.LXXIV*.
- Kadereit, J. W. m.fl. 2021. *Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften, 38 aufgabe*. Springerverlag, Berlin.
- Johansson, J. T. 2013 (and onwards). *The Phylogeny of Angiosperms*. Published online. <http://angio.bergianska.se>

- Johansson, J. T. & Oxelman, B. 2018. Blomväxternas fylogeni – ett 25-års jubileum med DNA. *Svensk Botanisk Tidskrift* 112, 5: 269–307.
- Kubitzki, Klaus, ed. 1977. *Flowering Plants: Evolution and classification of higher categories*. Symposium, Hamburg, September 8–12, 1976. Plant Systematics & Evolution—Supplementum 1. Wien, Springer.
- Kubitzki, K., Rohwer, J. G., & Bittrich, V. 1993. *The Families and Genera of Vascular Plants. II Flowering plants - Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid families*. Berlin, Springer.
- Kubitzki, K. & Huber, H. eds. 1998. *Flowering plants. Monocotyledons: Liliales (except Orchidaceae). The families and genera of vascular plants. Vol. 3*. Berlin, Springer-Verlag.
- Linnaeus, C. 1735. *Systema naturae, sive regna tria naturae systematice proposita per classes, ordines, genera, & species*. Leiden: Haak. pp. 1–12.
- Linnaeus, C. 1737. *Genera plantarum*. Amsterdam.
- Linnaeus, C. 1753. *Species Plantarum: exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas*. Stockholm.
- Qiu, Y.-L.; Lee, J., Bernasconi-Quadroni, F., Soltis, D. E.; Soltis, P. S. et al. [...] 1999. The earliest angiosperms: evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. *Nature*, Bd. 402, S. 404–407.
- Renner, S. S. 2014. The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: Dioecy, monoecy, gynodioecy, and an updated online database. *American Journal of Botany*. 101 (10): 1588–1596. doi:10.3732/ajb.1400196.
- Renner, S., Ploppendick, H. H., Kardereit, J. W. & Rohwer, J. G. 2023. In memoriam Klaus Kubitzki (1932–2022). *Taxon* 72 (2): 466–467.
- Soltis, P. S.; Soltis, D. E.; Chase, M. W. (1999) Angiosperm phylogeny inferred from multiple genes: a research tool for comparative biology. *Nature*, Bd. 402, S. 402–404.
- Stafleu, F. A. and R. S. Cowan. 1988. *Taxonomic Literature: A Selective Guide to Botanical Publications and Collections with Dates, Commentaries and Types (Second edition, vol. 7)*. Bohn, Scheltema and Holkema. <http://rs.tdwg.org/tl/doc/v7/>
- Stevens, P. F. 2001, 2012 och senare. *Angiosperm phylogeny website. Version 12*. Continuously updated. MOBOT/research/APweb.
- Takhtajan, A. 1969. *Flowering plants. Origin and dispersal*. Oliver and Boyd. Edinburgh.
- Takhtajan, A. 1997. *Diversity and Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press.
- Takhtajan, A. 1991. *Evolutionary trends in flowering plants*. New York, Columbia Univ. Press.
- Thorne, R. F. & Reveal, J. I. 2007. An updated classification of the class Magnoliopsida (Angiospermae). *Bot. Rev.* 73: 67–182.