



Universiteit
Leiden
The Netherlands

Phylogeny and biogeography of the Platystictidae (Odonata)

Tol, J. van

Citation

Tol, J. van. (2009, February 26). *Phylogeny and biogeography of the Platystictidae (Odonata)*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/13522>

Version: Not Applicable (or Unknown)

License: [Leiden University Non-exclusive license](#)

Downloaded from: <https://hdl.handle.net/1887/13522>

Note: To cite this publication please use the final published version (if applicable).

9. Nederlandse samenvatting

De waterjuffers van de familie Platystictidae voldoen in weinig opzichten aan het algemene beeld van tropische insecten, een rijkdom van kleurrijke soorten met grote vleugelspanwijdte, zich soepel voortbewegend boven de boomkruinen of tussen de lianen. De meeste Platystictidae, die in het Nederlands 'bosjuffers' kunnen worden genoemd, zijn als larven gebonden aan bronbeken of andere kleine stromen in het regenbos, waar zij een onopvallend bestaan lijden tussen organisch materiaal. De volwassen bosjuffers zijn vooral bruin of bruinzwart, soms met blauwachtige tekening op het borststuk. De mannetjes van vele soorten hebben een blauwe vlek op de bovenzijde van de laatste segmenten van het achterlijf; bij de vrouwtjes is een lichte tekening gewoonlijk minder opvallend. Volwassen bosjuffers bijna zonder uitzondering te vinden nabij de biotopen waar de larven kunnen worden aangetroffen. Sommige soorten verplaatsen zich blijkbaar in de nacht iets hoger naar de boomlaag of iets dieper het bos in, maar de meeste kunnen altijd hangend aan twijgen of aan een bladpunt vlak langs de waterkant worden gevonden. Het ontdekken van bosjuffers in het veld vraagt daarom bijzondere aandacht. In het dampende en donkere bos, tussen een wirwar van vegetatie, zijn alleen de blauwe punten van het achterlijf een indicatie van hun aanwezigheid, maar die gelijken onder die omstandigheden verrassend op een waterdruppel aan het eind van een takje. Door langzaam door een beek te lopen worden deze libellen enigszins verstoord, en verraden hun aanwezigheid dan door naar een volgend takje te vliegen. Over de biologie van deze groep is weinig bekend. Enkele soorten zetten de eieren in planten boven het wateroppervlak af. De volwassen stadia leven vermoedelijk enkele maanden. Over de levensduur van de larven zijn geen gegevens bekend. Het geringe verspreidingsvermogen van de bosjuffers

is zonder twijfel een van de oorzaken van het kleine areaal van de meeste soorten van Zuidoost-Azië.

Toch is de familie als zodanig breed verspreid. Naast een verspreiding in Zuidoost-Azië van Sri Lanka tot op Nieuw Guinea en de Salomon eilanden, met zelfs nog een soort op Palau, komt de familie ook voor in Midden-Amerika. Een dergelijke verspreiding kan alleen tot stand zijn gekomen in een, ook geologisch gesproken, ver verleden.

Dit proefschrift valt in twee delen uiteen. Deel 1 (hoofdstuk 1 en 2) behandelt de evolutie en de zoögeografie. In hoofdstuk 1 wordt de evolutie van de groep geanalyseerd aan de hand van morfologische en moleculaire kenmerken van een selectie van de soorten, en wordt een reconstructie gepresenteerd van de ontstaansgeschiedenis van de huidige verspreidingspatronen van de soorten. Hoofdstuk 2 bevat een overzicht van de huidige kennis van de zoögeografie van aquatische ongewervelden van Zuidoost-Azië. In deel 2 (hoofdstuk 3-8) wordt een bijdrage geleverd aan de kennis van de diversiteit van de bosjuffers van Zuidoost-Azië. Reeds beschreven soorten worden opnieuw beschreven en met elkaar vergeleken. In totaal worden in deze hoofdstukken, die alle reeds eerder werden gepubliceerd, 46 soorten nieuw voor de wetenschap beschreven.

In dit proefschrift wordt getracht een antwoord te geven op de volgende vragen:

- (a) welke soorten Platystictidae leven op aarde, met name in Zuidoost-Azië, en hoe zijn deze soorten verspreid?
- (b) welke morfologische en moleculaire kenmerken kunnen worden gebruikt om de verwantschappen tussen de soorten te kunnen reconstrueren?
- (c) vormt de familie Platystictidae een monofyletische

- eenheid, en welke verwantschap bestaat er met ander families van waterjuffers (Zygoptera)?
- (d) welke evolutionaire verwantschappen bestaan er tussen de soorten van de bosjuffers, gebaseerd op morfologische en moleculaire kenmerken?
- (e) welke ‘gebieden van endemisme’ kunnen worden herkend op basis van verspreidingspatronen van bosjuffersoorten?
- (f) welke relaties kunnen worden gereconstrueerd tussen de herkende gebieden van endemisme, gebaseerd op fylogenetische verwantschappen van de soorten van de Platystictidae, en hoe verhouden deze zich tot relaties tussen gebieden van endemisme gebaseerd op andere groepen organismen?
- (g) hoe ontstonden de huidige verspreidingspatronen van bosjuffersoorten, bijvoorbeeld in relatie tot de paleogeografie en paleoclimatologie?

Hoofdstuk 1 bevat een introductie tot de Platystictidae, en een overzicht van wat tot heden bekend is van deze groep waterjuffers. Door het grote aantal soorten en de kleine arealen vormen de soorten van deze groep een ideale keuze voor de biogeograaf. De fylogenetische verwantschappen van de waterjuffers zijn nog steeds onvoldoende bekend. Mogelijk door de ouderdom van de groep zijn morfologische kenmerken vaak moeilijk te interpreteren. Door de Leidse groep libellen-onderzoekers is inmiddels een aanzienlijk aantal soorten van vele verschillende genera uit Zuidoost-Azië bijeengebracht voor moleculair onderzoek. De analyse van deze moleculaire gegevens (16S rRNA en 28S rRNA) bevindt zich nog in een vroeg stadium, maar er is eenduidig naar voren gekomen dat de Platystictidae een monofyletische eenheid binnen de Zygoptera vormen. Gebaseerd op de morfologie van 53 soorten is vervolgens getracht een reconstructie te maken van de fylogenie van de Platystictidae. De soort *Lestes temporalis* werd als outgroup gebruikt. In totaal werden 38 morfologische kenmerken. In de resulterende ‘strict consensus’ boom is de soort *Sinosticta ogatai* van Hong Kong het meest basale taxon. De ondersteuning van de takken van deze boom is niet significant.

De analyse gebaseerd op moleculaire kenmerken heeft geen grote verschillen aangetoond met de resultaten gebaseerd op de morfologische kenmerken, maar het kleine aantal soorten dat moleculair kon worden onderzocht is hierbij een belemmering geweest. In de fylogenetische reconstructie gebaseerd op morfologische kenmerken zijn de subfamilies Palaemnematinae en Platystictinae als zuster groepen herkend¹. Vervolgens splitsen aan de basis van deze boom een aantal soorten van Sri Lanka af. Deze tak van de fylogenetische boom heeft zich naar het noorden niet verder ontwikkeld. Vanuit de grens van Laurazië en het Indiaas schiereiland heeft de verbreiding naar het oosten plaatsgevonden. In de eerste plaats kan hierin een ‘West-Malesische tak’ worden onderscheiden, met onder meer de soorten van het geslacht *Protosticta*, dat vooral op Sulawesi veel voorkomt. Ook veel *Drepanosticta* soorten die beperkt zijn tot het vasteland en Borneo behoren tot deze ‘West-Malesische’ tak (zie figuren 56-60 in hoofdstuk 1).

De ‘Oost-Malesische tak’ heeft meer expansief via een zuidelijke route de Indonesische archipel bezet. De reconstructie toont aan dat deze uitbreiding via Java en Sulawesi heeft plaatsgevonden. Veel soorten van de Filipijnen behoren tot deze tak. Vanuit de Filipijnen werden de noordelijke Molukken en zelfs Nieuw Guinea bereikt.

Een andere groep van Nieuw Guinea, in de analyse gerepresenteerd door *Drepanosticta dorcasion* en *D. conica*, blijkt echter in de morfologische analyse meer verwant aan soorten van Sri Lanka. Nader onderzoek, ook met moleculaire kenmerken, zal moeten aantonen of deze uitkomst van de analyse reëel is, want een paleogeografische verklaring voor deze relatie is niet beschikbaar.

Deze resultaten hebben geleid tot de hypothese dat de Platystictidae mogelijk al ongeveer 100 miljoen jaar geleden zijn ontstaan. Hoewel de familie recent niet in Afrika voorkomt, wordt de hypothese geponeerd dat de groep in dat continent is ontstaan. Als

1 Na afsluiting van het manuscript is gebleken dat de subfamilie Sinostictinae ook in de moleculaire analyse de zuster groep is van alle andere Platystictidae.

alternatief zou oostelijk Azië in aanmerking komen. De Afrika-hypothese wordt ondersteund door het feit dat de meest primitieve vormen nu voorkomen in Sri Lanka en de noordrand van de Himalaya. De Palaemnematinae van Zuid-Amerika zijn het nauwst verwant aan het geslacht *Platysticta* van Sri Lanka en zuidelijk India. De Aziatische groep van de Sinostictinae en de Platystictinae zou dan met de verschuiving van India van Afrika naar Azië het gebied hebben bereikt, en zich daarna in oostelijke richting hebben verbreid. Zo'n verspreidingsgeschiedenis is voor enkele andere diergroepen, en voor planten, al aangetoond. De voorgangers van de Palaemnematinae zouden Zuid-Amerika hebben kunnen bereiken door zich van Afrika naar Europa te verplaatsen, en gebruik te maken van een landbrug tussen het noordelijke deel van Europa en Noord-Amerika tijdens het Eoceen, ongeveer 45 miljoen jaar geleden. Er heersten toen tropische omstandigheden in dit gebied. Bij het koeler worden van het klimaat werden de soorten van de Nieuwe Wereld 'naar het zuiden verdrongen'. De verbreiding van de Aziatische soorten naar het oosten zou vanaf circa 40 miljoen jaar geleden kunnen hebben plaatsgevonden. Er is met name in het vasteland van Azië een grote morfologische diversiteit. Meer naar het oosten neemt deze diversiteit af. Het aantal soorten is op de eilanden van Indonesië wel groot, maar de soorten zijn duidelijk van recentere oorsprong. Zo hebben Borneo en de noordelijke Filipijnen nog een tamelijk grote diversiteit in structuurkenmerken, maar hebben eilanden als Sulawesi en de Molukken vooral 'soortenzwermen'. Zoals hiervoor als opgemerkt wijkt Nieuw Guinea van dit patroon af, en is nader onderzoek noodzakelijk om dit patroon te begrijpen.

Hoofdstuk 2 is een overzichtsartikel van de historische biogeografie van de aquatische ongewervelden van Zuidoost-Azië, met speciale aandacht voor libellen. Van de meeste insectenordes zijn fossielen bekend vanaf het Vroege Perm, of het Midden Carboon (libellen). Hiermee is ook het opbreken van Gondwana (Late Jura) relevant voor ons begrip van de huidige verspreidingspatronen van insectengroepen. Met name

de complexe geologische geschiedenis van Zuidoost-Azië wordt samengevat, en geologische 'gebieds-cladogrammen' gepresenteerd. De studie van de historische biogeografie wordt ernstig belemmerd door de beperkte informatie over het feit of gebieden, zoals de eilanden van Indonesië, onder dan wel boven water lagen tijdens hun ontstaansgeschiedenis.

In dit hoofdstuk wordt de historische biogeografie van de breedscheenjuffers (Platynemididae), en dan met name de subfamilie Calicnemiinae, gepresenteerd als een van de eerste voorbeelden van een goed gefundeerde studie van een wijdverbreide groep aquatische insecten. Dit onderzoek werd verricht door co-auteur D. Gassmann. De soorten van Zuidoost-Azië stammen af van Afrikaanse voorouders. De Malesische Calicnemiinae stammen af van voorouders die voorkwamen op het vasteland van Zuidoost-Azië, en zich mogelijk hebben verspreid langs de zogeheten Izu-Bonin eilandboog (40-50 Ma), of langs de 'Inner Melanesian Arc' sensu Polhemus gedurende het Laat Krijt. De groep van de verwante geslachten *Liefinckia* en *Risocnemis* (Solomon eilanden en de Filipijnen) vormen een recentere (Oligoceen) uitbreiding naar het westen van de Calicnemiinae, via de Caroline en Filipijnen eilandbogen.

Verscheidene meer beperkte fylogenetische reconstructies en biogeografische analyses van andere groepen zoetwater-ongewervelden worden behandeld, vooral van libellen en water- en oppervlaktewantsen. Gebleken is dat 'gebieden van endemisme' op Nieuw Guinea goeddeels congruent zijn met geologische eenheden, in het bijzonder de '*microterranes*' langs de noordrand van het eiland. Speciale aandacht wordt besteed aan de fauna van Sulawesi. De reconstructie van de historische relaties tussen gebieden van endemisme gebaseerd op fylogenetische reconstructie van o.m. de soorten van het geslacht *Protosticta* Selys, en verschillende libellen van de familie Chlorocyphidae, toont een vergelijkbaar beeld als de geologische geschiedenis van de gebieden (noordarm (zuidwest arm – centraal deel plus zuidoost arm)).

De biogeografische patronen van zoetwaterongewervelden verschillen niet principieel van die van strikt terrestrische taxa. De drijvende kracht bij het ontstaan

van patronen in de soortvorming lijkt de verdeling van land en water tijdens het Cenozoïcum te zijn. Het is echter onopgelost welk onderliggende mechanisme de belangrijkste rol bij het ontstaan van deze patronen heeft gespeeld, t.w. vicariantie door het verplaatsen van biotas op de elementen van verschillende eilandbogen, of actieve gesynchroniseerde verbreiding. De extreme milieu-eisen en het gebrekkig verbreidingsvermogen van vele soorten maken een verbreidings-scenario over grote afstanden echter onwaarschijnlijk.

Hoofdstuk 3, het eerste hoofdstuk van het tweede deel, revidereert de Vietnamese soorten van het genus *Protosticta*. In dit hoofdstuk komt naar voren dat de soorten van het vasteland tamelijk grote arealen hebben. Zo werd de soort *Protosticta grandis* Asahina oorspronkelijk uit noordelijk Thailand beschreven; deze soort bleek in zuidelijk Vietnam plaatselijk vrij talrijk te zijn. Ook twee andere, eerder beschreven soorten, werden oorspronkelijk gemeld uit andere landen in de regio, al moet worden opgemerkt dat de geografische variatie tamelijk groot is en de populaties mogelijk later toch als verschillende soorten zullen moeten worden opgevat. De gecompliceerde situatie blijkt ook uit het feit dat *Protosticta satoi* Asahina in deze publicatie als een goede soort, en niet als ondersoort van *P. khaosoidaoensis* Asahina moet worden gezien, zoals tot op heden werd verondersteld. De nominale soort *P. beaumonti* Wilson, beschreven uit Hong Kong, is waarschijnlijk een synoniem van *P. satoi*, maar het materiaal was ontoereikend om tot een eenduidige conclusie te komen. In de bergen van Tamdao werd een morfologisch identieke, maar zeer donkere vorm van *P. satoi* aangetroffen. Deze wordt beschouwd als conspecifiek met de donkere vorm van *P. beaumonti*, die eerder in de bergen van Guangxi (China) werd gevonden.

Tenslotte worden in dit hoofdstuk twee soorten nieuw voor de wetenschap beschreven van zuidelijk Vietnam. Deze soorten werden vernoemd naar C. Linnaeus, ter gelegenheid van de 250e verjaardag van het verschijnen het de tiende editie van *Systema Naturae*, welk boek wordt gebruikt als uitgangspunt van de zoölogische naamgeving.

Hoofdstuk 4 beschrijft een nieuwe soort *Drepanosticta* van de Filipijnen. Dit artikel is een voorloper van de meer complete bewerking van de bosjuffers van de Filipijnen in hoofdstuk 5. De bewerking is vooral gebaseerd op een collectie bijeengebracht door Roland A. Müller, die professionele verzamelaars naar vele odonatologisch slecht onderzochte gebieden van vrijwel alle eilanden van de Filipijnen heeft uitgestuurd. Deze uiterst belangrijke collectie, met tientallen onbeschreven soorten libellen, werd in de jaren '90 van de vorige eeuw door Museum Naturalis verworven. De bewerking van het materiaal door Dr M. Hämäläinen heeft geleid tot de beschrijving van talloze nieuwe soorten, vooral van het geslacht *Risicnemis*, behorend tot de familie van de breedscheenjuffers (Platynemididae). Het voorlopig beeld van Hämäläinen en Müller dat ook een grote, onbekende diversiteit van Platystictidae in het materiaal was vertegenwoordigd, werd door het voorliggend onderzoek bevestigd. In dit hoofdstuk wordt een soort beschreven die sterk afwijkt van wat eerder bekend was van de variatie van *Drepanosticta*. Een voorlopige analyse leidde tot de hypothese dat de zustergroep-relatie tussen de Platystictinae en de Palaemnematinae tenminste terug moet gaan tot het Krijt.

Hoofdstuk 5 vormt een revisie van alle Platystictidae van de Filipijnen, met uitzondering van de wijd verspreide en heterogene *Drepanosticta halterata*-soortengroep, welke nog nadere studie vereist. De bewerking van de collectie heeft geleid tot de beschrijving van 22 nieuwe soorten; ook de reeds bekende soorten worden beschreven en afgebeeld. Sinds die tijd is overigens gebleken dat ook na de huidige revisie door veldwerk in meer afgelegen gebieden nog vele nieuwe taxa kunnen worden ontdekt.

De bewerking van de soorten van de Filipijnen heeft vele vragen opgeworpen. In de eerste plaats werd vastgesteld dat bijna alle soorten van deze eilandengroep (exclusief Palawan) werden gekenmerkt door variatie in de structuur van het pronotum (halsschild). De soorten van het vasteland van Zuidoost-Azië zijn vooral gekarakteriseerd door grote

structuurverschillen in de anale aanhangselen, maar deze verschillen zijn onder de soorten van de Filipijnen slechts gering. Toch laten de Filipijnse soorten zich op grond van het halsschildkenmerk niet onmiddellijk herkennen als een monofyletische eenheid. Een andere vraag die het Filipijnse materiaal opriep was de status en omgrenzing van de grote genera *Drepanosticta* en *Protosticta*. De meeste tot heden beschreven soorten lieten zich vrij eenvoudig in twee groepen opsplitsen, gebaseerd op aan- (*Drepanosticta*) of afwezigheid (*Protosticta*) van de zogeheten 'Anal bridge' (zie p. 19). Wel moet worden opgemerkt dat M.A. Liefstinck al in 1933 zijn verbazing heeft uitgesproken over het feit dat hij *Protosticta feronia* en *Drepanosticta dupophila* in verschillende genera moest plaatsen gebaseerd op dit kenmerk, terwijl hij op grond van overige kenmerken moest concluderen dat beide soorten 'naaste verwanten' (zustersoorten) waren². Deze constatering heeft echter daarna noch bij Liefstinck, noch bij andere onderzoekers geleid tot verdere groepering van soortengroepen in monofyletische eenheden. Onder het materiaal van Luzon kon, gebaseerd op een veronderstelde synapomorfie van de anale aanhangselen van de mannetjes, een monofyletische groep van drie soorten worden onderscheiden. Deze soorten waren echter variabel in het diagnostisch kenmerk van de genera *Protosticta* en *Drepanosticta*. Aangezien in het kader van dit onderzoek geen fundamentele oplossing kon worden geforceerd, werd als praktische oplossing het genus *Sulcosticta* van Tol opgericht. Hierbij werd uiteraard geen bijdrage geleverd aan de classificatie van de overige Platystictidae, maar werd wel een begin gemaakt met het onderscheiden van monofyletische eenheden. De soorten van het geslacht *Drepanosticta* konden veelal, op grond van unieke apomorfieën binnen de Platystictidae, in soortengroepen worden onderverdeeld. Gebaseerd op het recente onderzoek dat wordt besproken in hoofdstuk 1 is de positie van de Filipijnse taxa onbevredigend.

Hoofdstuk 6 en 7 presenteren een revisie van de Platystictidae van Sulawesi (Celebes) en enkele omliggende eilanden. De libellen-fauna van dit eiland was tot voor kort een van de minst bekende van het huidige Indonesië.

Hoofdstuk 6 behandelt het genus *Protosticta*. Er worden twaalf soorten herkend, die alle endemisch zijn voor Sulawesi en de omliggende eilanden (Buton en Sangihe eilanden). Dit is een opmerkelijk aantal soorten voor een relatief klein gebied, en er wordt dan ook gesproken van een radiatie van dit genus op Sulawesi, ook al is het nog niet zeker dat alle soorten een monofyletische eenheid binnen het genus vertegenwoordigen.

Drie soorten waren eerder beschreven. Twee soorten werden al in de 19e eeuw herkend, de typesoort van het genus *Protosticta*, *P. simplicinervis* Selys, en *P. gracilis* Kirby. Beide soorten werden beschreven gebaseerd op exemplaren uit de Minahassa, het noordoostelijk eind van dit eiland. Liefstinck beschreef *P. bivittata*; deze soort is beperkt tot het zuidwesten van Sulawesi. Er werden tijdens het onderzoek negen nieuwe soorten herkend, en deze worden hier beschreven. Onder meer door eigen veldonderzoek is de verspreiding en de intraspecifieke variatie van de soorten nu redelijk goed bekend. Sommige soorten, zoals *P. geijskesi* van Tol en *P. coomansi* van Tol zijn tamelijk wijd verspreid over het eiland, en beide vertonen een aanzienlijke geografische variatie. Elk riviersysteem lijkt wel een eigen herkenbare populatie te hebben, maar het materiaal was onvoldoende om te kunnen besluiten of hierin nog microsoorten kunnen worden herkend. De status van met name de nominale taxa *P. coomansi* en *P. gracilis* is hierdoor nog niet definitief opgelost. Het is niet onmogelijk dat *P. gracilis* een uiterste van een clinale variatie binnen *P. coomansi* vertegenwoordigt; de correcte naam voor dat taxonomische taxon zou dan overigens *P. gracilis* zijn. *Protosticta geijskesi* van Tol is de soort met de meest wijde verspreiding binnen Sulawesi. In tegenstelling tot de meeste andere soorten komt *P. geijskesi* vooral voor in iets bredere stromen in het laagland. Het centrale deel van Sulawesi is, net als bij vele andere groepen dieren, het meest soortenrijk.

² Liefstinck, M.A., 1933. A synopsis of the Bornean Platystictinae, with descriptions of three new species (Odon.). *Konowia* 11 (4): 281-296.

Hoofdstuk 7 behandelt de soorten van het genus *Drepanosticta* Laidlaw voorkomend op Sulawesi. Soorten van dit genus zijn veel minder talrijk op dit eiland dan de meeste *Protosticta*-soorten. Alleen de eerder beschreven *D. ephippiata* Lieftinck is van een groter aantal waarnemingen bekend. Deze soort komt vooral verspreid voor in het noordelijk schiereiland, en is bekend van enkele plaatsen in Centraal Sulawesi en de Banggai archipel. De andere soorten zijn slechts bekend van één of enkele dicht bijeen liggende vindplaatsen. Er zijn geen waarnemingen van *Drepanosticta* bekend van het zuidwestelijk schiereiland, het best onderzochte gedeelte van Sulawesi. De *Drepanosticta* soorten van Sulawesi zijn veel diverser dan de *Protosticta*-soorten, en vormen geen duidelijke monofyletische eenheid; dit resultaat werd bevestigd door de meer formele analyse zoals beschreven in hoofdstuk 1. *D. ephippiata* moet worden gerekend tot een groep van soorten die verder voorkomt in de zuidelijke Filipijnen. De andere soorten, afkomstig van het centrale en zuidoostelijk deel van Sulawesi, en van de eilanden Kabaena en Buton, hebben de duidelijkste verwantschap tot soorten die verder voorkomen op de Kleine Sunda-eilanden.

Hoofdstuk 8 presenteert een bewerking van het materiaal beschikbaar van de Molukken en Misool. In tegenstelling tot het normale patroon, waarin Platystictidae in lage dichtheden voorkomen en daarom in slechts kleine aantallen in collecties zijn gerepresenteerd, waren er van enkele soorten grote series van de Molukken in museum Naturalis. Slechts twee soorten waren eerder beschreven: één soort van Buru, en één van Kei. De revisie voegt negen nieuwe soorten toe aan de kennis van dit gebied. Sommige soorten waren al tientallen jaren geleden door M.A. Lieftinck herkend, maar zij waren nog niet formeel beschreven. De morfologische diversiteit van de soorten in het gebied is vrij gering. Soorten van de noordelijke Molukken kunnen worden gerekend tot twee soortengroepen die voorkomen van de zuidelijke Filipijnen tot in Nieuw Guinea. De andere soorten worden hier gerangschikt in de *D. moluccana* groep, welke is verspreid over Ambon, Buru, Obi en Kai, en mogelijk een zustergroep relatie heeft met een groep van soorten van Nieuw Guinea. De vaststelling van twee zustersoorten op Halmahera en Misool was een van de meer verrassende conclusies van deze revisie.