



Universiteit
Leiden
The Netherlands

Phylogeny and biogeography of Spathelioideae (Rutaceae)
Appelhans, M.S.

Citation

Appelhans, M. S. (2011, November 15). *Phylogeny and biogeography of Spathelioideae (Rutaceae)*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/18076>

Version: Corrected Publisher's Version

License: [Licence agreement concerning inclusion of doctoral thesis in the Institutional Repository of the University of Leiden](#)

Downloaded from: <https://hdl.handle.net/1887/18076>

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

Zusammenfassende Betrachtungen

Die *Spathelia* / *Ptaeroxylon* Gruppe (=Spathelioideae sensu Chase *et al.*, 1999; =Cneoroideae sensu Kubitzki *et al.*, 2011) besteht aus sieben kleinen Gattungen, die der Ordnung der Seifenbaumartigen (Sapindales) angehören. Die Gattungen wurden früher in verschiedene Familien innerhalb der Sapindales eingeordnet, bis die ersten molekular-phylogenetischen Studien (Chase *et al.*, 1999) erste Hinweise auf ihre nähere Verwandtschaft ergaben. Diese Hinweise waren jedoch statistisch nicht stark unterstützt und sind nur schwer nachvollziehbar, wenn man die Morphologie der Gattungen betrachtet.

Die vorliegende Arbeit enthält eine detaillierte molekular-phylogenetische Analyse der *Spathelia* / *Ptaeroxylon* Gruppe. Es wurden fünf Bereiche der Chloroplasten DNA (*atpB*, *psbA-trnH*, *rbcL*, *rps16*, *trnL-trnF*) für 100% der Gattungen (einschließlich *Cedrelopsis*) und 83.3% ihrer Arten sequenziert, und die Phylogenie wurde mit den Methoden "maximum parsimony", "maximum likelihood" und "Bayesian inference" berechnet. Bayesische Methoden wurden für molecular dating (Altersabschätzung) und ancestral area reconstruction (Modellieren des Ursprungsgebiets) verwendet. Für vergleichende anatomische Studien wurden Präparate für Lichtmikroskop und Elektronenmikroskop erstellt. Schon bekannte Merkmale der Pflanzen wurden in einer Literaturstudie zusammengetragen.

Mit den beschriebenen molekularbiologischen, statistischen und mikroskopischen Methoden war es möglich, die in **Kapitel 1** formulierte Fragestellung sowie die folgenden Fragen zu beantworten:

Ist die Spathelia / Ptaeroxylon Gruppe monophyletisch und welches sind ihre verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Rautengewächsen (Rutaceae)?

Bisherige molekular-phylogenetische Untersuchungen an Rutaceae (Chase *et al.*, 1999; Gropo *et al.*, 2008) ergaben, daß die Rutaceae im engeren Sinn (sensu stricto, s.s.) und die *Spathelia* / *Ptaeroxylon* Gruppe verwandtschaftliche Schwestergruppen bilden. Chase *et al.* (1999) und Gropo *et al.* (2008) benutzten jedoch nur eine statistische Methode (maximum parsimony) zur Stammbaumberechnung, es wurden nur zwei Bereiche der Chloroplasten DNA sequenziert, und die statistische Unterstützung für die *Spathelia* / *Ptaeroxylon* Gruppe sowie die Anzahl der untersuchten Arten innerhalb der Gruppe waren niedrig. In **Kapitel 3** dieser Arbeit wurden drei Methoden zur Stammbaumberechnung (maximum parsimony, maximum likelihood, Bayesian inference) angewandt und fünf Bereiche der Chloroplasten DNA wurden sequenziert. Die drei Methoden der Stammbaumrekonstruktion belegten mit sehr hoher statistischer Unterstützung, daß die *Spathelia* / *Ptaeroxylon* Gruppe monophyletisch ist und die Schwestergruppe zu den Rutaceae s.s. bildet. Die vorläufigen Ergebnisse von Chase *et al.* (1999) und Gropo *et al.* (2008) konnten also bestätigt werden. Durch die Schwestergrup-

pen-Konstellation stellt sich nun die Frage ob die *Spathelia* / *Ptaeroxylon* Gruppe als Unterfamilie der Rutaceae betrachtet werden sollte, oder ob ein Abspalten der Gruppe als eine oder mehrere eigenständige Familien sinnvoll ist.

Rutaceae (Spathelioideae), oder Cneoraceae, Harrisoniaceae, Ptaeroxylaceae und Spatheliaceae?

Da Rutaceae s.s. und die *Spathelia* / *Ptaeroxylon* Gruppe Schwestergruppen darstellen, hängt eine Eingliederung bzw. eine Abspaltung der *Spathelia* / *Ptaeroxylon* Gruppe von der Bewertung anatomischer und morphologischer Eigenschaften ab. Eine Eingliederung der *Spathelia* / *Ptaeroxylon* Gruppe in die Rutaceae wäre sinnvoll, wenn die Hauptmerkmale der Rutaceae zumindest in einigen Gattungen der *Spathelia* / *Ptaeroxylon* Gruppe vorhanden wären. Falls das nicht der Fall ist, sollte die Gruppe unter dem Familiennamen Cneoraceae getrennt betrachtet werden. Alternativ dazu könnte die Gruppe wegen ihrer großen morphologischen Unterschiede auch in vier kleine Familien aufgespalten werden: die Zwergölbaumgewächse (Cneoraceae; nur die Gattung *Cneorum* [Zwergölbaum, Zeiland] enthaltend), die Harrisoniengewächse (Harrisoniaceae; nur *Harrisonia*), die Niesholzgewächse (Ptaeroxylaceae; Gattungen *Bottegoa*, *Cedrelopsis* und *Ptaeroxylon* [Niesholz]) und die Spatheliengewächse (Spatheliaceae; Gattungen *Dictyoloma* [schwarzer Fischtöter], *Sohnreyia* und *Spathelia* [Bergschönheit]).

Vergleichende anatomische und morphologische Studien ergaben, daß mehrere typische Merkmale der Rutaceae in der *Spathelia* / *Ptaeroxylon* Gruppe vorkommen. Hier sind das gut entwickelte intrastaminale Diskusnektarium (interstaminal bei *Cneorum*), durchscheinende Punkte (Sekretbehälter) in den Blättern und eine Lage von Zellen mit spiralförmigen Wandverdickungen in der Samenschale (tracheidales Tegmen) zu nennen. Neben diesen charakteristischen Merkmalen der Rutaceae kommen in den Blättern aller Gattungen der *Spathelia* / *Ptaeroxylon* Gruppe außer *Dictyoloma* Ölzellen vor, welche in Rutaceae nur sehr selten vorhanden sind. Sie kommen jedoch in einzelnen anderen Gattungen vor (Metcalfe & Chalk, 1957; Baas & Gregory, 1985) und daher steht dieses Merkmal nicht im Widerspruch zu der gegenwärtigen Umschreibung der Familie Rutaceae. Neben den anatomischen und morphologischen Merkmalen unterstützen auch chemische Untersuchungen der Sekundärmetabolite die Eingliederung der *Spathelia* / *Ptaeroxylon* Gruppe in die Rutaceae. Limonoide, Alkaloide und Cumarine sind charakteristische Inhaltsstoffe beider Gruppen.

Eine Eingliederung der *Spathelia* / *Ptaeroxylon* Gruppe in eine ausgeweitete Familie Rutaceae scheint daher angemessen und wird in **Kapitel 3** vorgeschlagen. Der Name 'Spathelioideae' wird für die *Spathelia* / *Ptaeroxylon* Gruppe vorgeschlagen und die Unterfamilie Spathelioideae wird aufgrund der großen morphologischen Unterschiede in vier Tribus (Cneoreae, Harrisonieae, Ptaeroxyleae, Spatheliaceae) aufgespalten.

Kurz vor der Fertigstellung dieser Arbeit wurde eine neue Klassifikation der Rutaceae veröffentlicht (Kubitzki *et al.*, 2011), in welcher der Name 'Cneoroideae' für die *Spathelia* / *Ptaeroxylon* Gruppe verwendet wird. An dieser Stelle sei erwähnt, dass weder der Begriff 'Cneoroideae' noch der Begriff 'subfamily' (Unterfamilie) in der Originalpublikation (Webb, 1842), die von Kubitzki *et al.* (2011) zitiert wird, genannt wird.

Die Einteilung in vier Triben unterstreicht die morphologischen und anatomischen Unter-

schiede der Gattungen der Spathelioideae. Es gibt jedoch auch gemeinsame Merkmale der Spathelioideae. So sind die Ölzellen in den Blättern möglicherweise als Synapomorphie der Spathelioideae zu betrachten. Alle Gattungen mit Ausnahme von *Harrisonia* besitzen Blüten mit nur einem Staubblattkreis. Die Staubfäden der Staubblätter von *Dictyoloma*, *Harrisonia* und *Spathelia* haben flügelartige und haarige Anhängsel im unteren Bereich und leicht geflügelte Staubfäden sind auch bei *Bottegoa* vorhanden. Neben diesen wenigen anatomischen und morphologischen Gemeinsamkeiten sind wieder phytochemische Merkmale zu nennen, welche für eine Zusammenlegung zu einer Unterfamilie sprechen. Die wichtigste Stoffklasse, die in allen Spathelioideae vorkommt, sind die Chromone, die auch als potenzielle Synapomorphie der Spathelioideae in Betracht kommen.

Sind die sieben Gattungen der Spathelioideae monophyletisch?

Die molekular-phylogenetischen Analysen zeigen, daß die meisten Gattungen monophyletisch sind. In diesen Fällen sind die statistischen Unterstützungen in Form von 'bootstrap' und 'posterior probability' Werten sehr hoch. Aufgrund der großen morphologischen Unterschiede und der verschiedenen und normalerweise nicht überlappenden Verbreitungen der Gattungen war dies auch so erwartet. Drei Gattungen sind monotypisch und sie sind daher per Definition monophyletisch.

Die Gattungen *Cedrelopsis* und *Ptaeroxylon* sind sich sehr ähnlich, jedoch durch mehrere Merkmale klar voneinander trennbar. In **Kapitel 3** erscheint die monotypische Gattung *Ptaeroxylon* als Teil von *Cedrelopsis*, jedoch ohne statistische Unterstützung. In **Kapitel 2** sind beide Gattungen Schwestergattungen und der statistische Support hierfür ist hoch.

Die Gattung *Spathelia* hat eine weite Verbreitung vom nördlichen Südamerika bis zu den Karibischen Inseln. Die südamerikanischen Arten sind jedoch deutlich von den karibischen Arten unterscheidbar. Die südamerikanischen Arten von *Spathelia* wurden früher als eigene Gattungen – *Diomma* Engl. ex Harms und *Sohnreyia* K. Krause – bezeichnet und durch Cowan & Brizicky (1960) in *Spathelia* eingegliedert. Die Resultate in **Kapitel 3** zeigen, daß die südamerikanischen Arten von *Spathelia* eine separate Linie bilden und daß die karibischen Arten die Schwestergruppe der südamerikanischen Gattung *Dictyoloma* bilden. Die Gattung *Spathelia* nach Cowan & Brizicky (1960) ist daher nicht monophyletisch und die südamerikanischen Arten müssen von *Spathelia* abgetrennt werden um *Spathelia* monophyletisch zu machen. Die Gattung *Sohnreyia* wurde daher wieder etabliert und umfasst nun alle südamerikanischen Arten von *Spathelia*. *Sohnreyia* und *Spathelia* sind klassische Schopfbäume, die einen unverzweigten Stamm bilden und nach der Fruchtbildung sterben. Wie *Sohnreyia* und *Spathelia* hat auch *Dictyoloma* endständige Blütenstände, aber *Dictyoloma* zeigt ein sympodiales Wachstum, wodurch der Vegetationspunkt durch die Blüte nicht aufgebraucht wird, sodaß ein weiteres Wachstum nach der Blüte möglich ist. Der genetische Mechanismus der Verzweigung des Stammes könnte sehr ähnlich sein und der Vorfahr der drei Gattungen könnte ein unverzweigter Schopfbaum gewesen sein. Die sympodiale Verzweigung wäre demzufolge in der *Dictyoloma*-Linie entstanden.

Welche phylogenetische Position hat Cedrelopsis und was lässt sich daraus für die Familie Ptaeroxylaceae folgern?

Zu Beginn dieser Arbeit waren keine DNA Sequenzen der Gattung *Cedrelopsis* bekannt. Wie oben beschrieben scheint *Cedrelopsis*, basierend auf morphologischen Studien, nah mit *Ptaeroxylon* verwandt zu sein. Diese nahe Verwandtschaft konnte mit molekular-phylogenetischen Methoden belegt werden (**Kapitel 2** und **3**). Weiterhin konnte in **Kapitel 2** und **3** gezeigt werden, daß die Gattung *Bottegoa* der nächste Verwandte von *Cedrelopsis* und *Ptaeroxylon* ist. Diese drei Gattungen wurden aufgrund anatomischer und morphologischer Merkmale als nah verwandt eingestuft und bildeten zusammen die kleine Familie Ptaeroxylaceae (Van der Ham *et al.*, 1995). Die vorliegende Arbeit liefert daher den ersten molekularbiologischen Beleg für die Monophylie der Ptaeroxylaceae. Die frühere Familie Ptaeroxylaceae wird fortan als Tribus Ptaeroxyleae innerhalb der Familie Rutaceae geführt (**Kapitel 3**).

Ist die Gattung Cneorum ein Relikt aus dem frühen Tertiär?

Cneorum ist eine kleine Gattung aus dem westlichen Mittelmeerraum und den Kanarischen Inseln. Die Entdeckung einer weiteren Art aus Kuba hatte einen großen Einfluß auf die taxonomische Position und auf die Abschätzung des Alters der Gattung. Wegen der angenommenen transatlantischen Verbreitung wurde die Gattung oft als Relikt aus dem frühen Tertiär angesehen (Borhidi, 1991; Riera *et al.*, 2002). Diese Ansichtswiese wurde durch einige seltene morphologische Merkmale wie dreizähligen Blüten und ein interstaminales Diskusnektarium bestärkt. Makromorphologische und palynologische Studien (Lobreau-Callen & Jérémie, 1986) ergaben, daß es keinerlei Unterschiede zwischen der kubanischen Art *C. trimerum* und der mediterranen Art *C. tricocon* gibt. Andererseits wurden sehr große Unterschiede in der Holzanatomie festgestellt (Carlquist, 1988). In **Kapitel 4** wird beschrieben, daß die meisten Herbarbelege von *C. trimerum* falsch identifiziert waren und zu den Gattungen *Hypericum* [Johanniskraut] oder *Schoepfia* gehören. Der Typusbeleg von *C. trimerum* ist möglicherweise der einzige verlässliche Beleg eines kubanischen *Cneorum*. Entgegen der bisherigen Erkenntnisse, entspricht die Holzanatomie des Typusbeleges sehr genau der der mediterranen Art (**Kapitel 4**). Ebenso gibt es kaum Unterschiede auf DNA Ebene. In einer molekular-phylogenetischen Analyse bildete der Typusbeleg aus Kuba eine Polytomie mit mehreren Exemplaren von *C. tricocon* und daher ist nicht davon auszugehen, daß der kubanische *C. trimerum* eine eigenständige Art darstellt (**Kapitel 4**). Vielmehr ist die Verbreitung von *Cneorum* auf Kuba nicht natürlich und die Gattung wurde vermutlich durch den Menschen in Kuba eingeführt. Es gibt daher aufgrund der Verbreitung der Gattung keinen Grund zur Annahme, daß es sich um eine Reliktgattung aus dem frühen Tertiär handelt. Molecular dating Analysen (**Kapitel 5**) liefern weitere Argumente gegen einen Ursprung der Gattung im frühen Tertiär. Die Stammlinie der Gattung hat sich möglicherweise im Eozän oder Oligozän von der Ptaeroxylaceae-Linie getrennt und die Aufspaltung in die rezenten Arten könnte im späten Oligozän oder Miozän erfolgt sein.

Wann und wo sind die Spathelioideae entstanden?

Molecular dating Analysen (**Kapitel 5**) deuten darauf hin, daß die Rutaceae und die Spathelioideae in der späten Kreidezeit entstanden sind. Die Aufspaltung in eine neotropische und eine paläotropische Linie der Spathelioideae ist daher möglicherweise zu jung um durch das

Auseinanderbrechen des Gondwana Kontinents verursacht worden zu sein.

Obgleich die Phylogenie der Rutaceae in dem Bereich (Toddalioideae s.l. wie beschrieben in **Kapitel 5**), in dem sich die meisten amerikanischen Gattungen befinden nicht gut aufgelöst und unterstützt ist, gibt es Hinweise darauf, daß die Rutaceae eine altweltliche Familie sind (Kubitzki *et al.*, 2011; **Kapitel 5**). Wenn man dies annimmt, wäre ein Ursprung der Spathelioideae im zentral westlichen und zentralen Afrika wahrscheinlich. Die Spathelioideae enthalten eine neotropische und eine paläotropische Gruppe und deren Trennung wurde möglicherweise durch ein long-distance dispersal während der späten Kreidezeit oder des Paläozän verursacht; also in einer Zeit, zu der die afrikanischen und südamerikanischen Kontinente noch relativ nah aneinander lagen. Innerhalb der neotropischen Linie passierte ein 'dispersal event' vom nördlichen Südamerika in Richtung Karibik (Gattung *Spathelia*). Eine Landbrücke über die heutigen kleinen Antillen bzw. eine Reihe von nahe gelegenen Inseln könnte den Weg zur Karibik geebnet haben. Meeresspiegelschwankungen im Pleistozän haben wiederholt Landmassen im Karibikraum verbunden und getrennt. Dies könnte zur Isolation von Populationen und anschließender Artbildung in der Gattung *Spathelia* geführt haben. Die paläotropische Linie der Spathelioideae hat ihren Ursprung in Afrika und von dort gab es mehrere 'dispersals' in den Mittelmeerraum und die Kanarischen Inseln, Madagaskar und Südost-Asien (inklusive nördliches Australien).

Weiterführende Studien

Das Statement: "Science, in the very act of solving problems, creates more of them" [sinngemäß: Die Wissenschaft löst fortlaufend Probleme, schafft aber gleichzeitig neue.] von Abraham Flexner (1930) trifft natürlich auch auf die vorliegende Arbeit zu.

Die Phylogenie der Spathelioideae ist auf Gattungsebene und meist auch auf Artebene gut aufgelöst und unterstützt; jedoch nicht für *Spathelia* und *Cedrelopsis*.

Innerhalb von *Spathelia* konnte *S. brittonii* – die einzige Art aus dem westlichen Kuba – als Schwestergruppe aller anderer Arten identifiziert werden. Außerdem bilden die jamaikanischen Arten eine monophyletische Gruppe. Weitere verwandtschaftliche Beziehungen konnten jedoch nicht eindeutig bestimmt werden. Erstaunlicherweise bildeten die drei in **Kapitel 3** beprobten Exemplare der Art *S. splendens* keine monophyletische Gruppe, wie es aufgrund der sehr andersartigen Morphologie der Art zu erwarten gewesen wäre. In **Kapitel 5** wurde ein sehr junges Alter der *Spathelia*-Linie aus Ost Kuba – Jamaika – Bahamas festgestellt. Weitere DNA Bereiche und vor allem variabelere Bereiche könnten hilfreich sein, um die genauen verwandtschaftlichen Beziehungen zu klären. Ein Vergleich von Kern- und Chloroplasten DNA und eine Studie von Mikrosatelliten könnte außerdem helfen herauszufinden, ob einige *Spathelia*-Arten durch Hybridisierung entstanden sind.

DNA Sequenzen konnten für 83.3% der Arten der Spathelioideae ermittelt werden. Die fehlenden Arten gehören meist zur madagassischen Gattung *Cedrelopsis*. Diese Gattung wurde in zwei Gruppen – *Cedrelopsis* A und *Cedrelopsis* B - aufgeteilt (Leroy *et al.*, 1990), welche als Untergattungen oder Sektionen zu betrachten sind. **Kapitel 3** liefert einen ersten Hinweis auf die Monophylie der beiden Gruppen, jedoch ist eine ausführlichere Analyse der Gattung, in der alle Arten einbezogen werden müssen nötig, um endgültige Rückschlüsse über die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb *Cedrelopsis* zu erhalten.

Ein großes Problem bei *Cedrelopsis* ist die unvollständige Kenntnis der Arten. Von mehreren Arten sind nur blühende oder fruchtende Exemplare bekannt, sodaß ein detaillierter Vergleich und ein Bestimmungsschlüssel zu den Arten nicht möglich sind. Weitere Sammlungen sind daher nötig um die Unvollständigkeiten in den Artbeschreibungen zu beseitigen und um festzustellen, ob die aktuellen Beschreibungen der Arten haltbar sind.