

SUMMARY

The aims of this study are:

- 1) to reconstruct a skeleton phylogeny of the orchid genus *Coelogyne* and allied genera based on molecular and morphological characters;
- 2) to incorporate this phylogeny into a phylogenetic classification of the Coelogyninae;
- 3) to provide taxonomic revisions of a selection of species groups of *Coelogyne*.

Coelogyne comprises over 200 species distributed throughout southeast Asia with main centers of diversity in Borneo, Sumatra and the Himalayas. Most species are epiphytes and occur in primary forests. They have a fairly large number of medium-sized to large flowers with delicate colours and a sweet scent, which are pollinated by bees, beetles or wasps. The genus is placed in subtribe Coelogyninae (subfamily Epidendroideae) together with 15 other genera with a total of approximately 550 species. The subtribe is characterised by sympodial growth, pseudobulbs of one internode, terminal inflorescences, a winged column and massive caudicles. Separate maximum parsimony analyses of RFLPs, *matK* and nuclear rDNA ITS sequences, macromorphological and anatomical data collected for 27 *Coelogyne* species and 13 representatives of related genera produce largely congruent results. A total evidence analysis indicates that Coelogyninae are monophyletic and diverged early into three major clades.

Clade I comprises species of *Coelogyne* sect. *Coelogyne*, subgenus *Cyathogyne*, sect. *Rigidiformes*, *Tomentosae*, *Veitchiae* and *Verrucosae*, from which *Bracisepalum*, *Chelonistele*, *Dendrochilum*, *Entomophobia*, *Geesinkorchis* and *Nabaluia* split off. Synapomorphies for this group of species are the more than 15 flowers per inflorescence, presence of sterile bracts on the rachis and presence of hairs on the ovary. Elongate trichomes with acute top on the leaf surface, synanthous inflorescences, presence of sterile bracts at the base of the rachis, simultaneously opening flowers, persistent floral bracts, ovate-oblong petals, and hairy sepals are present in the majority of taxa in this clade. Clade II subsequently diverged into species of *Neogyna* and *Pholidota* nested within species of *Coelogyne* sect. *Bicellae*, *Brachypterae*, *Elatae*, *Flaccidae*, *Fuliginosae*, *Hologyne*, *Lentiginosae*, *Longifoliae*, *Moniliformes*, *Ptychogyne* and *Speciosae*. Synapomorphies for this group are the caducous floral bracts, glabrous ovaries, linear petals and a relatively low number of morphologically diverse keels on the hypochile. Hysteranthous inflorescences, less than 15 flowers per inflorescence, intermediate-sized flowers and a relatively low number of keels on the epichile are present in the majority of taxa in this clade. Clade III consists of species of *Pleione* and is characterised by short-living pseudobulbs, a lack of stegmata in all sclerenchymatous tissues, a hypochile without lateral lobes and an epichile apex with fimbriate margin.

The traditional circumscription of *Coelogyne* is not supported by the total evidence phylogeny presented here and should be abandoned. A redefinition of the genus is suggested by including *Neogyna* and *Pholidota* and removing the species of *Coelogyne* sect. *Coelogyne* (in part), *Cyathogyne*, *Tomentosae*, *Rigidiformes*, *Veitchiae* and *Verrucosae*. A formal proposal for the creation of a new genus for these species is not made yet, as most internal nodes of the total evidence tree are only poorly supported and need a larger taxon sampling and data from more variable genes.

The number of subgeneric groups recognised by various authors in *Coelogyne* varies between 5 and 23, which is mainly due to the relative lack of morphological characters available to define groups of species. Of the 17 sections sampled in *Coelogyne*, just three (with only two sampled species each) form strongly supported monophyletic groups in the total evidence analysis: sect. *Longifoliae*, *Moniliformes* and *Verrucosae*. This is consistent with the clear morphological synapomorphies that characterise those sections. Monophyly of *Coelogyne* sect. *Flaccidae* and *Tomentosae* is weakly supported, which is in accordance with the few and not unique synapomorphies that define these sections. *Coelogyne* sect. *Coelogyne* and sect. *Elatae* are clearly paraphyletic. This was already expected as the morphological diversity in both sections is high. A well-supported subset of species is formed by *C. fimbriata* (sect. *Fuliginosae*) and *C. stricta* (sect. *Elatae*), which share the presence of sterile bracts on the base of the scape. To investigate whether this clade warrants the status of a new section, a much larger sampling within *Coelogyne* is needed. The species sampled of subgenus *Bicellae*, *Cyathogyne*, *Hologyne* and *Ptychogyne* seem well nested within several sections of *Coelogyne* and do not warrant the status of subgenus.

Several of the traditionally used floral traits for (sub)generic and sectional delimitation within Coelogyninae and *Coelogyne* (the ‘key’ characters) were plotted on the total evidence tree. Inflorescence type, number of flowers per inflorescence, persistence of floral bracts, presence of sterile bracts on the rachis, ovary indumentum, petal shape, presence and shape of lateral lobes of hypochile, number of keels on the epichile and presence of a fimbriate margin on the epichile appear to be good synapomorphies for major clades in Coelogyninae and *Coelogyne*. The number of leaves per pseudobulb, size of the flowers, shape of the lip base and petals and presence of stielidia and calli on the lip show many reversals and appear not to be phylogenetically informative.

With the phylogenetic boundaries of the total evidence analysis as a reference, a start with a taxonomic treatment of the whole genus is made by revisions of three different groups of species in *Coelogyne*. An integrated phylogenetic analysis of morphological and molecular characters is performed for the 16 species of sect. *Speciosae* and 8 species of sect. *Verrucosae* to check monophyly and study interspecific relationships, whereas a complex of the closely related species of sect. *Fuliginosae* is resolved with a phenetic analysis using morphological characters. The last three chapters of this thesis contain descriptions of all species (including three new ones), synonyms, photographs, drawings, distribution maps and identification keys.

SAMENVATTING

Coelogyne Lindl. is een orchideeëngeslacht van ongeveer 200 soorten, die hun verspreidingsgebied hebben door geheel zuidoost Azië, met Borneo, Sumatra en het Himalaya gebied als belangrijkste centra van diversiteit. De naam is afgeleid van het Griekse 'koilos' = 'hol' en 'gyne' = 'vrouw' hetgeen verwijst naar de holle stempel. Lindley beschreef het geslacht in 1821 en onderscheidde toen vijf soorten. Sindsdien zijn er nog zeker 400 soorten beschreven, maar daarvan zijn vele namen ongeldig of synoniem voor eerder beschreven soorten. De meeste *Coelogyne* soorten groeien in laagland- en bergbos en hebben een epifytische levenswijze (= op bomen en rotsen groeiend). Het aantal bloemen per bloeiwijze varieert van klein tot zeer groot. De bloemen zijn overwegend wit of groen/bruinachtig, met een opvallende bruine of gele tekening op de lip. Ze hebben vaak een zoete geur, wat een groot aantal verschillende bestuivers- typen aantrekt, o.a. bijen, kevers en wespen. Een beperkt aantal soorten staat bekend als de 'necklace orchids' vanwege de lange, hangende, veelbloemige bloeiwijzen.

Coelogyne behoort tot de Coelogyninae (onderfamilie Epidendroideae), dat daarnaast uit nog 15 andere geslachten bestaat en in totaal ongeveer 550 soorten omvat. Al deze geslachten zijn sympodiaal (= groei vanuit de okselknoppen van de hoofdas van de wortelstok en niet vanuit de top) en hebben pseudobulben (= verdikte stengeldelen), die bestaan uit één stengellid, eindstandige bloeiwijzen, een gevleugeld zuiltje (= met stijl en stempel vergroeide meeldraad) en een sterk vergroot caudiculum (= kleeverige hechtschijfje, dat de stuifmeelklompjes verenigt). De omgrenzingen van de verschillende geslachten zijn niet duidelijk, en er zijn de afgelopen 150 jaar diverse indelingen gepubliceerd. Er bestaat veel verschil van mening over de relatieve belang- rijkheid van bepaalde morfologische kenmerken. Wat de ene onderzoeker reden genoeg vindt voor het onderscheiden van een nieuw geslacht, doet een ander af als slechts een soortsondercheidend kenmerk. Een aantal geslachten wordt onderscheiden op basis van de afwezigheid van kenmerken. *Coelogyne* wordt bijvoorbeeld gedefinieerd door de afwezigheid van een sterk zakvormige lipbasis, die in alle andere geslachten van de Coelogyninae wel aanwezig zou zijn.

Een fylogenetische analyse (= op basis van verwantschap) met expliciet gecodeerde morfologische kenmerken, RFLPs (Restriction Fragment Length Polymorphisms), *matK* en ribosomaal kern DNA (ITS) sequenties met 40 soorten uit de Coelogyninae staat centraal in dit onderzoek. De analyse van alle moleculaire kenmerken (Hoofdstuk 2) en een gezamenlijke analyse van moleculaire en morfologische kenmerken (Hoofdstuk 3) laat zien dat de Coelogyninae monofyletisch (= ontstaan uit één voorouder) zijn en al vroeg in hun evolutie in drie groepen opgesplitst raakten.

De eerste groep bestaat uit soorten van verschillende onderverdelingen (zgn. secties en ondergeslachten) van *Coelogyne*, waaruit de geslachten *Bracisepalum*, *Chelonistele*, *Dendrochilum*, *Entomophobia*, *Geesinkorchis* en *Nabaluia* afsplitsten. Gemeen- schappelijke kenmerken voor deze groep van soorten zijn de bloeiwijzen met meer dan 15 bloemen en haren op het vruchtbeginsel. Kenmerken, die aanwezig zijn in het merendeel van de soorten in deze groep zijn: haren met een spitse top op het blad- oppervlak, synanthe bloeiwijzen (= bloeiwijzen, waarbij de jonge pseudobulb zich later ontwikkelt dan de bloemen) met steriele schubben aan de basis, bloemen die

gelijktijdig open zijn, niet afvallende schutbladen, en eironde, behaarde bloemdekbladen.

De tweede groep bestaat uit soorten van de geslachten *Neogyna* en *Pholidota* samen met verschillende secties van *Coelogyne*. Gemeenschappelijke kenmerken voor deze groep zijn de afvallende schutbladen, onbehaarde vruchtbeginsels, lijnvormige en onbehaarde bloemdekbladen en bloeiwijzen met minder dan 15 bloemen en morfologisch sterk gedifferentieerde kielen op het bovenste deel van de lip. Kenmerken, die aanwezig zijn in het merendeel van de taxa in deze groep zijn: hysteranthe bloeiwijzen (= bovenop volgroeide pseudobulb met bladeren), bloemen van gemiddelde grootte en een relatief klein aantal kielen op het onderste deel van de lip.

De derde groep bestaat uit *Pleione* soorten en wordt gekenmerkt door kortlevende pseudobulben, de afwezigheid van silica korrels in het sklerenchym en een lip zonder duidelijke zijlobben, met een gewimperde rand.

De fylogenetische analyse van morfologische en moleculaire kenmerken laat zien dat de traditionele omgrenzing van het geslacht *Coelogyne* geen goede weergave is van evolutionaire verwantschappen. Voorgesteld wordt om soorten uit *Neogyna* en *Pholidota* met *Coelogyne* te laten samenvallen en soorten uit *Coelogyne* sect. *Coelogyne*, *Cyathogyne*, *Tomentosae*, *Rigidiformes*, *Veitchiae* en *Verrucosae* te verwijderen. Een formeel voorstel voor een nieuw geslacht voor deze *Coelogyne* soorten wordt hier nog niet gedaan, omdat de resultaten van de fylogenetische analyse van moleculaire en morfologische kenmerken samen daarvoor nog niet genoeg zijn opgelost. Hiervoor is een uitgebreidere steekproef van soorten nodig, en moeten meer genen bekeken worden.

Het aantal onderverdelingen dat binnen *Coelogyne* onderscheiden wordt varieert per onderzoeker van 5 tot 23. Dit wordt mede veroorzaakt door het relatieve gebrek aan morfologische kenmerken om groepen van soorten mee te definiëren. Van de 17 secties/ondergeslachten, die in dit onderzoek bekeken zijn, blijken er maar drie duidelijk monofyletisch te zijn: sect. *Longifoliae*, *Moniliformes* en *Verrucosae*. Deze secties worden gekenmerkt door duidelijke gemeenschappelijke morfologische kenmerken. *Coelogyne* sect. *Flaccidae* en *Tomentosae* zijn waarschijnlijk ook monofyletisch, maar statistische ondersteuning hiervoor is niet groot, wat mede veroorzaakt wordt door het kleine aantal niet unieke kenmerken, dat deze sectie definieert. *Coelogyne* sect. *Coelogyne* en sect. *Elatae* zijn duidelijk parafyletisch (= niet ontstaan uit één voorouder), wat de hoge morfologische diversiteit binnen deze groepen van soorten al deed vermoeden. Een goed ondersteunde groep van soorten wordt gevormd door *C. fimbriata* (sect. *Fuliginosae*) en *C. stricta* (sect. *Elatae*). Bij beide soorten zijn steriele schubben aanwezig op de basis van de bloeiwijze. Om te kunnen zeggen of deze groep van soorten de status van een nieuwe sectie verdient, is een grotere steekproef van *Coelogyne* soorten nodig. De ondergeslachten *Bicellae*, *Cyathogyne*, *Hologyne* en *Ptychogyne* blijken nauw verwant te zijn met soorten uit verschillende secties van *Coelogyne* en verdienen dus geen aparte status.

Voor enige traditioneel gebruikte bloemkenmerken voor het onderscheiden van onderverdelingen binnen *Coelogyne* en *Coelogyne* (de zogenaamde sleutelkenmerken) werd onderzocht of zij fylogenetische informatie bevatten. Het type bloeiwijze, aantal bloemen per bloeiwijze, niet of wel afvallende schutbladen, aanwezig-

heid van steriele schubben aan de basis van de bloeiwijzen, aanwezigheid van haren op het vruchtbeginsel, vorm van de bloemdekbladen, aanwezigheid en vorm van de zijlobben en het aantal kielen op de lip en de aanwezigheid van een gewimperde rand aan de lip blijken goede kenmerken te zijn voor het onderscheiden van monofyletische groepen van soorten binnen de Coelogyinae en *Coelogyne*. Het aantal bladen per pseudobulb, grootte van de bloemen, vorm van de basis van de lip en bloemdekbladen en aanwezigheid van stelidia (= uitsteeksels op het zuiltje) en calli (= verdikkingen) op de lip blijken niet fylogenetisch informatief te zijn.

Met de resultaten van de gezamenlijke fylogenetische analyse als referentiekader wordt een begin gemaakt met een systematische bewerking van het gehele geslacht *Coelogyne*. Een fylogenetische analyse met *matK* en ribosomaal kern DNA (ITS) sequenties en morfologische kenmerken van de 16 soorten uit sect. *Speciosae* (Hoofdstuk 4) en acht soorten uit sect. *Verrucosae* (Hoofdstuk 6) werd gebruikt om de monofylie van deze groepen vast te stellen en verwantschappen tussen de soorten te onderzoeken. Een complex van de sterk verwante soorten uit sect. *Fuliginosae* (Hoofdstuk 5) werd opgelost met behulp van een fenetische analyse (= op basis van similariteit) van morfologische kenmerken. Deze laatste drie hoofdstukken bevatten beschrijvingen van alle soorten (waaronder drie nieuwe), synoniemen, foto's, tekeningen, verspreidingskaartjes en determinatiesleutels.