



Universiteit
Leiden
The Netherlands

Evolutionary diversification and historical biogeography of orchidaceae in Central America with emphasis on Costa Rica and Panama

Bogarin Chaves, D.G.

Citation

Bogarin Chaves, D. G. (2019, July 2). *Evolutionary diversification and historical biogeography of orchidaceae in Central America with emphasis on Costa Rica and Panama*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/74526>

Version: Not Applicable (or Unknown)

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

Downloaded from: <https://hdl.handle.net/1887/74526>

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

Cover Page



Universiteit Leiden



The handle <http://hdl.handle.net/1887/74526> holds various files of this Leiden University dissertation.

Author: Bogarin Chaves, D.G.

Title: Evolutionary diversification and historical biogeography of orchidaceae in Central America with emphasis on Costa Rica and Panama

Issue Date: 2019-07-02

Samenvatting

De landengte, waar Costa Rica en Panama deel van uitmaken, is altijd een bron van fascinatie geweest voor natuurwetenschappers vanwege de strategische positie tussen Noord- en Zuid-Amerika. Het is één van 's werelds meest biodiverse regio's en orchideeën zijn er de meest soortenrijke plantengroep. In het gebied komen meer dan 2.010 wilde orchideeënsoorten voor, dat is ongeveer 8% van alle soorten in de familie, op ongeveer 1% van het totale oppervlak van de aarde. Drie genera van orchideeën behoren tot de zes meest soortenrijke angiosperm-groepen met elk meer dan 1,000 soorten: *Epidendrum* L. (1,459 soorten), *Lepanthes* Sw. (1,125 soorten) en *Stelis* Sw. (1,128 soorten). Het grote aantal soorten orchideeën wordt toegeschreven aan een combinatie van epifytische leefwijzes, CAM-fotosynthese, bestuivingsmechanismen, orogene processen, historische klimaatfluctuaties en belangrijke andere innovaties zoals kolonisaties en kenmerkevolutie. De individuele invloed van al deze factoren op de soortvorming van orchideeën is nog onvoldoende bekend. In dit proefschrift heb ik het soortenrijke orchideeën genus *Lepanthes* als onderzoeksmodel gebruikt om de evolutionaire processen te onderzoeken die leiden tot het ontstaan van nieuwe soorten. Om een aantal van bovengenoemde hypothesen over soortvorming bij deze miniatuurorchideeën te testen, hebben we eerst de taxonomie van *Lepanthes* en nauwe verwanten aangepast aan de laatste wetenschappelijke inzichten. We hebben daarvoor morfologische kenmerken gecombineerd met fylogenieën, gereconstrueerd op basis van moleculaire markers, een nieuw bestuivingsstelsel beschreven, en morfologische kenmerken kunnen associëren met verschillende bestuivingsmechanismen. Tot slot hebben we de mogelijke invloed van orogene processen, zoals de vorming van de Andes in Midden-Amerika bestudeerd op de huidige soortenrijkdom van *Lepanthes*. Mijn promotie-onderzoek heeft nieuwe inzichten opgeleverd in de taxonomie en systematiek, bestuivingsbiologie, biogeografie en evolutionaire geschiedenis van *Lepanthes* en nauwe verwanten, waardoor we de complexe evolutie van één van de meest soortenrijke angiospermen uit de Neotropen nu beter begrijpen. *Lepanthes* bevat momenteel 1128 soorten en nieuwe soorten worden nog voortdurend ontdekt. Ik beschreef twee nieuwe soorten uit Panama op basis van morfologische kenmerken: *Lepanthes aures-ursinae* en *Lepanthes vertebrata*. Sommige soorten zijn morfologisch gemakkelijk van elkaar te onderscheiden, maar voor soortcomplexen is dat veel moeilijker vanwege de morfologische sterk op elkaar lijkende bloemen. Daarnaast zijn fylogenieën van soorten, ontstaan uit snelle diversificaties, vaak niet betrouwbaar te reconstrueren met alleen morfologische kenmerken of slechts enkele DNA-fragmenten. Ik heb daarom gebruik gemaakt van een innovatieve methode, *Anchored Hybrid Enrichment* (AHE), om 446 nieuwe DNA-fragmenten mee te identificeren voor fylogenie-reconstructie. Deze innovatieve markers waren afkomstig uit het nucleaire genoom en de genomen van de chloroplasten en mitochondria van een selectie van soorten uit de *Lepanthes horrida* groep uit Costa Rica en Panama. Met deze innovatieve markers kon een volledig opgeloste en betrouwbare fylogenie worden gereconstrueerd van de *L. horrida* groep. Op basis van de topologie van deze fylogenie heb ik nog twee nieuwe soorten beschreven: *L. amicitiae* en *L. genetapophantica*. Omdat de verwantschappen tussen de taxa volgens de individuele markers vaak niet met elkaar overeenkomen, hebben hybridisatie en polyploidie waarschijnlijk een rol gespeeld bij de soortvorming van de *L. horrida* groep. Handmatig gemaakte kruisingen zullen hier in de toekomst meer duidelijkheid over geven. Naast het ophelderen van de verwantschap-

pen tussen soorten in de *L. horrida* groep zijn ook de verwantschappen tussen verschillende genera in de *Lepanthes* groep door ons onderzocht. Dat was nodig vanwege de vele bloemmorfolologische convergenties. Om hier meer duidelijkheid in te krijgen zijn vergelijkende fylogenetische methodes toegepast op een selectie aan diagnostische kenmerken, die van oudsher gebruikt worden om verschillende genera in de *Lepanthes* clade van elkaar te onderscheiden. Op basis van de resultaten van dit onderzoek heb ik een nieuwe systematische indeling voorgesteld, waarin 14 genera worden onderscheiden, waarvan vier nieuw voor de wetenschap. Van de 18 onderzochte morfologische kenmerken bleken er 16 plesiomorf (basaal), 12 homoplastisch (niet evolutionair informatief) en 7 synapomorf (evolutionair informatief). De laatste categorie bestond uit reproductieve kenmerken, betrokken bij bestuiving door pseudocopulatie (zgn. seksuele mimicrie). De basale toestand van deze kenmerken bleek geassocieerd te zijn met steeds weer dezelfde bestuivingsvormen, die mogelijk tot de evolutie van convergente bloemvormen hebben geleid. De rol van bestuivers als drijvende krachten achter de huidige soortenrijkdom van *Lepanthes* bleek helaas niet goed te onderzoeken omdat er nog nauwelijks bestuivers van deze orchideeën bekend zijn. De enige gedocumenteerde bestuivers van *Lepanthes* soorten betreffen allemaal mannelijke rouwmuggen (Diptera, Sciaridae, *Bradysia*). In dit proefschrift beschrijf ik de bestuiving van het aan *Lepanthes* verwante genus *Trichosalpinx*. Verschillende soorten *Trichosalpinx* blijken bestoven te worden door vrouwelijke knutten (Diptera, Ceratopogonidae, *Forcipomyia*). Met behulp van microscopie en histochemische kleuringen heb ik ontdekt dat de lip van de bloemen van *Trichosalpinx* koolhydraten en eiwitten afscheidt. Deze afscheidingen stimuleren het eiwitverzamelingsinstinct van vrouwelijke knutten. De knutten hebben kaken met slechts rudimentaire lobjes erop, wat suggereert dat ze zich vooral voeden met hemolymfe, dat ze opzuigen uit ongewervelde prooien. Met de afgescheiden eiwitten en koolhydraten bootsen de *Trichosalpinx* bloemen ongewervelde prooien na (mimicrie). Andere angiospermen, zoals *Bulbophyllum* (Orchidaceae), *Ceropegia* spp. (Asclepiadaceae) en *Theobroma cacao* (Malvaceae), die ook donkerpaarse bloemen met trilhaartjes hebben, worden net als *Trichosalpinx* door knutten bestoven. Deze onverwante plantengenera gebruiken een vergelijkbare mimicriestrategie om bestuivers aan te trekken. Het betreft in dit geval het nabootsen van myofilie (vliegen die aangetrokken worden door nectar en pollen), sapromyofilie (vliegen die aangetrokken worden door kadavers of mest) of kleptomiofilie (vliegen die aangetrokken worden door hemolymfe, dat uit verse prooien druppelt, die gevangen zijn door bijvoorbeeld spinnen of bidsprinkhanen). Omdat kleptoparasitisme bekend is van *Forcipomyia* is het goed mogelijk dat kleptomiofilie op *Trichosalpinx* bloemen van toepassing is. Soorten uit de nauw verwante genera *Anathallis* en *Lankesteriana* hebben een vergelijkbare bloemmorfologie als *Trichosalpinx*. Met behulp van microscopie en histochemische kleuringen werden ook in de lip van deze bloemen koolhydraten en eiwitten ontdekt. Onze hypothese is dat meerdere malen een vergelijkbare bloemvorm, -kleur en -chemie ontstond tijdens de evolutie van deze orchideeën, als aanpassing aan bestuiving door kleptoparasitische bestuivers. Meer waarnemingen van bestuivers zijn nodig om deze hypothese verder te onderbouwen of verwerpen. Tijdens dit promotie-onderzoek is niet alleen de invloed van biotische maar ook die van abiotische factoren op de soortvorming van orchideeën onderzocht. De focus lag daarbij op de vorming van de Andes en de Amazone in centraal Amerika en de Antillen en de invloed daarvan op ontstaan, extinctie en migratie van soorten uit twee Neotropische orchideeëngroepen, de Cymbididae en Pleurothallidinae. Het merendeel van deze soorten ontstond 20-15 miljoen jaar

geleden. Soorten uit de Andes blijken af te stammen van voorouders uit het laagland van het Amazonegebied, Centraal Amerika en de Antillen. Soortvorming bleek in de tijd sterk gecorreleerd te zijn met de vorming van de Andes. Meerdere migraties en herkolonisaties van soorten aan verschillende kanten van de Andes laten echter zien dat deze bergketen vervolgens geen barriere vormde voor de verdere verspreiding van soorten. Het lijkt erop dat de vorming van de Andes op verschillende hoogtes tot het ontstaan van nieuwe soorten heeft geleid, dus zowel in laaglandbos als bergbos en alpiene zones. In de Pleurothallidinae hebben we drie verschillende snelheden van soortvorming gevonden en de *Lepanthes* clade bleek het snelst te divergeren en pas 10-5 miljoen jaar oud te zijn. Om meer inzicht te krijgen in de diversificatie en biogeografie van *Lepanthes* is het aantal onderzochte soorten tot 25% verhoogd. Toen bleek dat het genus waarschijnlijk 8-7 miljoen jaar geleden in de Centrale Andes ontstaan is. *Lepanthes* soorten hebben Zuidelijk Centraal Amerika vervolgens tweemaal bereikt vanuit de Andes. The huidige soorten uit Noordelijk Centraal Amerika en West-Indië zijn waarschijnlijk ontstaan uit voorouders uit Zuidelijk Centraal Amerika. De landengte, waar Costa Rica en Panama deel van uitmaken, heeft hier waarschijnlijk een belangrijke rol bij gespeeld. Net als voor het gehele tribus van de Pleurothallidinae blijkt ook voor *Lepanthes* lokale soortvorming het meest toepasselijke biogeografische model. De meest voorkomende dispersies lijken te hebben plaatsgevonden van Zuidelijk Centraal Amerika naar Noordelijk Centraal Amerika en de Noordelijke Andes en van de Noordelijke Andes naar de Centrale Andes. Twee van de meest recente soortengroepen van *Lepanthes* zijn pas 2.5 miljoen jaar geleden ontstaan. Deze soortvorming lijkt niet gelijk op te gaan met het ontstaan van plaatselijke gebergteketens maar wel met een daling van de temperatuur in Zuid Centraal Amerika ca. 2.7 miljoen jaar geleden. De meeste *Lepanthes* soorten zijn tegenwoordig te vinden in hoog gelegen mistbossen. Dit kwetsbare biotoom wordt steeds meer in haar voortbestaan bedreigd vanwege de toenemende opwarming van de aarde. Het is dus zaak dat deze mistbossen zoveel mogelijk de status van beschermd natuurgebied krijgen om niet alleen de orchideeën, die daar groeien voor uitsterven te behoeden maar ook de bomen, bestuivers en andere organismen waar zij mee samen leven.