

Cover Page



Universiteit Leiden



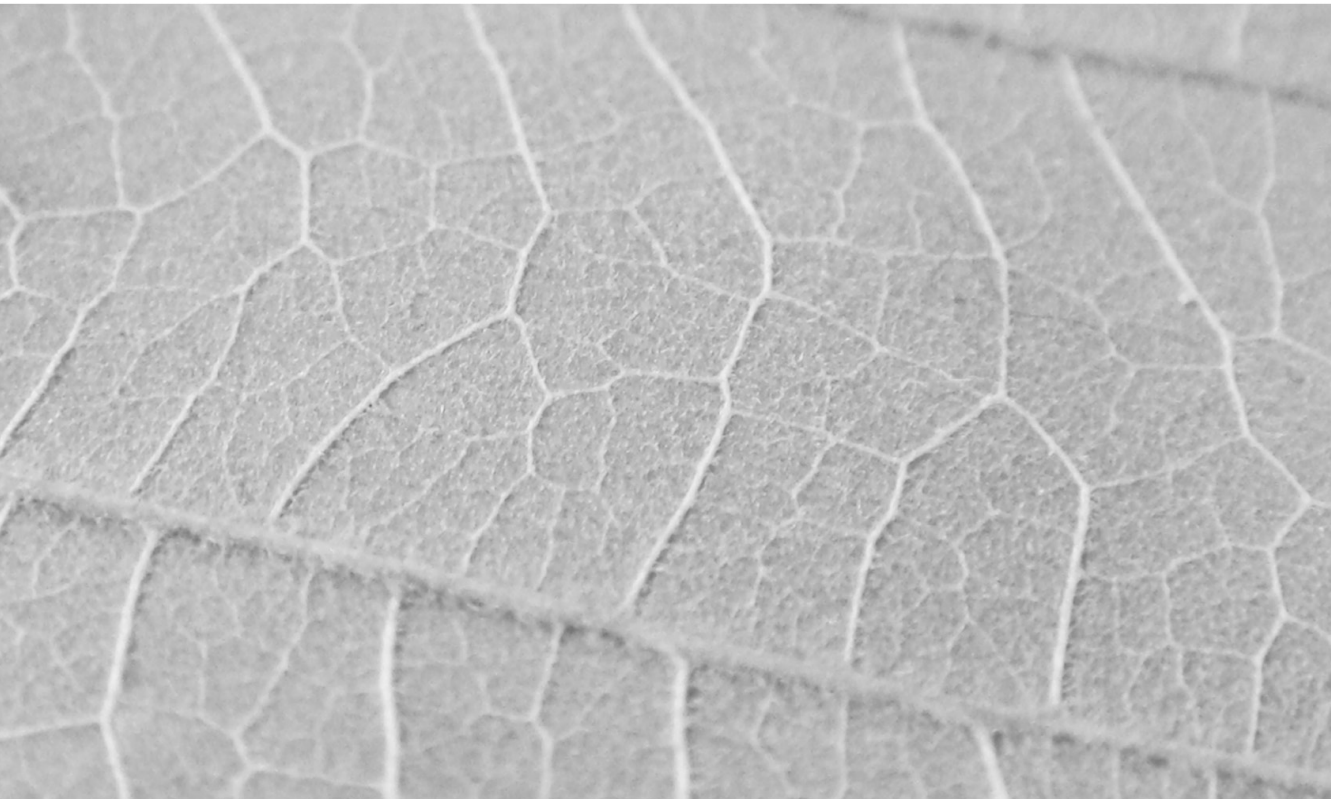
The handle <http://hdl.handle.net/1887/22521> holds various files of this Leiden University dissertation.

Author: Sirichamorn, Yotsawate

Title: Systematics and biogeography of Aganope, Brachypterum and Derris (Fabaceae) in Asia

Issue Date: 2013-11-28

Samenvatting & Conclusies



Samenvatting en conclusies

Derris Lour. [familie Fabaceae (Vlinderbloemigen) – tribus Millettieae] is een redelijk goed bekend geslacht van de Vlinderbloemigen, m.n. omdat veel soorten een bron zijn van Rotonone een commercieel insecticide en een visvergif, dat in veel landen wordt gebruikt. Vanwege de giftigheid worden diverse soorten in sommige Zuidoost Aziatische landen ook gebruikt als traditioneel medicijn voor veel aandoeningen. Het genus wordt gecharacteriseerd door de niet-openspringende, platte, dunne maar leerachtige peulen, meestal voorzien van een (of twee) vleugels langs een (of beide) suturen. Er zijn echter in het tribus Millettieae in tropische gebieden meer genera met vergelijkbare peulen en andere kenmerken waardoor deze genera op *Derris* lijken. In dit proefschrift worden ze *Derris*-achtige taxa genoemd, verdeeld over twee groepen: de paleotropische en de neotropische *Derris*-achtige taxa. In de loop der tijd zijn er door verscheidene taxonomen verschillende generische omgrenzingen voorgesteld. Bijvoorbeeld: Bentham (1860) verenigde de meeste *Derris*-achtigen in een groot genus *Derris* met een wijde omgrenzing (sensu lato: s.l.) en verdeelde de soorten over enkele secties; Geesink (1984) en Adema (2000) gebruikten een nauwere omgrenzing (sensu stricto: s.s.) en verhieven de meeste secties tot genera. Geesink en Adema verschillen in hun opvatting van *Brachypterum* (Wight & Arn.) Benth. Dit genus werd door Geesink (1984) als apart genus erkend, terwijl Adema (2000) het verenigde met *Derris* s.s. Moleculair fylogenetische studies van het tribus Millettieae (Hu et al., 2000, 2002) tonen aan dat *Derris* s.l. een polyfyletisch taxon is en daarom niet acceptabel. *Derris* s.s. daarentegen is waarschijnlijk wel een goed genus. In deze studies zijn echter te weinig *Derris*-achtigen gebruikt om een goede conclusie over de omgrenzing van de verschillende genera, met name van die van de oude wereld te trekken. *Derris* s.s. is morfologisch nogal variabel, wat soortidentificatie moeilijk maakt. De belangrijkste doelstellingen van dit proefschrift zijn: 1. de verwantschap tussen soorten en genera binnen deze complexe groep *Derris*-achtige taxa vast te stellen (vooral gericht op de Aziatische genera); 2. een nieuwe classificatie op te stellen, die de evolutionaire en biogeografische verwantschap tussen deze planten weergeeft.

Hoeveel en welke soorten Derris-achtigen komen er in Thailand voor? Wat zijn de morfologische en ecologische verschillen? Wat zijn hun diagnostische morfologische kenmerken?

De revisie van *Derris*-achtige taxa in Thailand (Sirichamorn et al., 2012a, zie hoofdsatuk 2) toonde aan dat in Thailand 3 soorten *Aganope* Miq., 4 soorten *Paraderris*

(Miq.) Geesink en 16 soorten *Derris* (*Brachypterum* ingesloten) voorkomen. Het nieuwe concept besproken in hoofdstukken 3 en 4 volgend dan blijft *Aganope* het zelfde, maar het opnieuw onderscheiden genus *Brachypterum* zal 4 soorten omvatten, terwijl *Derris* (nu met *Paraderris* samen) 16 soorten heeft. Twee *Derris* soorten zijn als nieuw beschreven, maar onlangs werd een nieuwe, nog te beschrijven, soort gevonden in een kalkgebied in midden Thailand. *Aganope* kan worden onderscheiden door zijn echte pluimen, bloemensteeltjes die meestal korter zijn dan die van *Brachypterum* en *Derris* s.s., vrije zwaarden, 10 vrije vingervormige honingklieren en tweebroederige meeldraden (9 + 1). Gedroogde exemplaren zijn vaak zwart. Typisch voor *Derris* (zonder *Brachypterum* of *Paraderris*) zijn de pseudotrossen/pseudopluisen (tussenvormen en echte pluimen komen zo nu en dan voor), brachyblasten met bloemen verspreid over een brachyblast, zwaarden met de kiel verkleefd en eenbroederige meeldraden (alle tien vergroeid). *Paraderris* verschilt weinig van *Derris* in zijn enigszins grotere bloemen, die met enkele aan de top van de brachyblasten staan en in de vlag, die basale verdikkingen heeft. De soorten van *Brachypterum* hebben meer blaadjes per blad, vaak stipellae, een buisvormige en gelobde discus en peulen die alleen langs de bovenste sutuur gevleugeld zijn en, als ze droog zijn duidelijk 'zaadkamers' hebben. *Derris* en *Paraderris* zijn waarschijnlijk waterminnende planten, die gewoonlijk langs waterstromen voorkomen. Zij schijnen door water te worden verspreid vanwege de lichte, drijvende peulen. De vleugels langs de suturen kunnen een aanwijzing zijn voor windverspreiding, maar het lichte gewicht en de dunheid van de peulen kunnen belangrijker zijn voor verspreiding door de wind dan de vleugels die klein en smal zijn. Slechts enkele *Derris* soorten groeien in droge (kalksteen) gebieden. *Aganope* prefereert, evenals *Derris*, vochtige, maar open zonnige terreinen. *Brachypterum* daarentegen schijnt meer droogte tolerant te zijn, daar de soorten een grotere habitat range benutten, en zelfs voorkomt in zeer verstoorde gebieden ver van waterstromen. Bestuiving van Thaise *Derris*-achtigen gebeurt gewoonlijk door bijen.

Is het meest recente generische concept van Derris Derris sensu Adema, monofyletisch? Indien niet zijn Derris sensu Geesink of andere eerdere concepten wel monofyletisch?

Zoals boven vermeld was *Derris* s.l. al verworpen door de moleculair fylogentische studies van Hu et al. (2000, 2002). In dit proefschrift tonen moleculair fylogenetische studies met chloroplast (*trn K-matK*, *psbA-trn H IGS* en *TrnL-F IGS*) en kern DNA (Its/5.8S) markers en gebruikmakend van maximale zuinigheid (maximum parsimony) en Bayesian inference (statistiek van Bayes) aan dat het concept van Adema (dat *Brachypterum* omvat) een polyfyletisch taxon is. *Derris* sensu Geesink, die *Brachypterum* erkent als genus, is parafyletisch omdat *Paraderris* niet is ingesloten.

Paraderris [zonder *P. laotica* (Gagn.) Adema] is een monofyletisch groep genesteld in het parafyletisch geslacht *Derris* sensu Geesink. Om *Derris* s.s. monofyletisch te maken moet *Paraderris* er mee worden verenigd.

Hoe zijn de drie geslachten Brachypterum, Derris s.s. en Paraderris verwant aan elkaar en aan andere genera van de Millettieae, met name Derris-achtige genera als Aganope, Deguelia, Leptoderris, Lonchocarpus, Ostryoderris en Philenoptera?

De moleculaire fylogenie in dit proefschrift laat zien dat *Aganope* monofyletisch is en de zustergroep van het Afrikaanse geslacht *Ostryocarpus* Hook.f. Beide genera worden beschouwd als basale taxa in de Millettieae, overeenkomend met de eerdere moleculair fylogenetisch studies van Hu et al. (2000, 2002). De *Aganope* clade kan worden verdeeld in twee subclades gecharacteriseerd door enkele apomorfieën en een andere geografische verspreiding. De ene is een Aziatische subclade met drie soorten die vooral voorkomt vanaf India door een groot deel van Zuidoost Azië. De andere is een Afrikaanse subclade, die ook de voormalige genera *Ostryoderris* Dunn en *Xeroderris* Roberty omvat. Het Afrikaanse geslacht *Leptoderris* Dunn was evenals *Aganope*, gezien als een onderdeel van de 'Basal millettioïd and Phaseoloïd group' (Gasson et al., 2004), echter mijn resultaten tonen aan dat dit genus niet verwant is aan *Aganope*, maar zuster is van het Afrikaanse *Derris*-achtige geslacht *Philenoptera* Fenzl ex A. Rich. ('Bayesian inference') danwel van het 'American *Derris*' genus *Deguelia* Aublet (zuinigheid). In de 'Core Millettieae' zijn zowel *Deguelia* als *Philenoptera* monofyletisch en niet verwant aan het neotropische genus *Lonchocarpus* Kunth. Het concept van *Lonchocarpus* s.l., dat soms *Deguelia* en *Philenoptera* omvat, is daarom niet correct. Dit resultaat is ook in overeenstemming met de fylogenie van *Lonchocarpus* s.l. (Da Silva et al., 2012). Alle eerder vermelde genera vormen hun eigen clades, allen met hoge statistische ondersteuning. Ook zijn ze duidelijk gescheiden van de Aziatische genera *Brachypterum*, *Derris* en *Paraderris*. *Brachypterum* is nauw verwant aan *Derris* (+ *Paraderris*). De combinatie vorm een sterk ondersteunde clade in de 'Core Millettieae' in zuinigheidsanalyses (parsimony) en is in Bayesiaanse analyses de zustergroep van de clade gevormd door *Fordia* Hemsl. en *Millettia pinnata* (L.) Panigrahi. *Derris* (*Paraderris* ingesloten) is monofyletische en bestaat uit twee clades, een met *Derris* (sensu Geesink) soorten en *Paraderris laotica* (morfologische tussenvorm van *Derris* en *Paraderris*), de andere met de overige *Paraderris* soorten en twee soorten van *Derris* s.s. [*D. amoena* Benth. en *D. monticola* (Kurz) Prain]. De laatste twee soorten zijn morfologisch hetzelfde als *Derris*. Het is daarom geen optie om de tweede clade te erkennen als *Paraderris* (de andere clade is dan *Derris*). Beide groepen zijn morfologisch niet te scheiden en *Paraderris* is daarom verenigd met *Derris*.

Hoe zijn de infragenerische groepen, die vroeger werden onderscheiden, verwant aan elkaar? Zijn die groepen monofyletisch en worden zij, of anderen groepen, fylogenetisch ondersteund?

De vijf secties van *Derris*, die door Benthams (1860) werden onderscheiden en geaccepteerd door sommige andere taxanomen, o.a. Thothathri (1961, 1982) worden niet geaccepteerd. De secties *Aganope* (Miq.) Benth. en *Brachypterum* Wight & Arn. worden beschouwd als aparte genera. De overige secties (*Eu*)*Derris* Benth., *Dipteroderris* Benth. en *Paraderris* Miq. vormen het geslacht *Derris*. *Paraderris*, herkenbaar aan zijn apomorfeën zou een infragenerisch rang kunnen worden toegekend, dit houdt echter in dat dezelfde rang ook aan zowel *D. amoena* als aan *D. monticola* worden toegekend. dit wordt als niet wenselijk beschouwd. Secties *Derris* (*Euderris*) en *Dipteroderris* verschillen vooral in het aantal vleugels van de peul. *Derris* heeft peulen met een vleugel langs de bovenste sutuur, *Dipteroderris* peulen zijn geveugeld langs beide suturen. De eerste sectie bestaat slechts uit *D. trifoliata* en *D. elegans* Graham ex Benth. (Thothathri, 1961); de overige soorten van *Derris* behoren tot de sectie *Dipteroderris*. Ongelukkigerwijs zijn beide sectie fylogenetisch niet onderscheidbaar. Een mogelijke subgenerische opdeling zou het erkennen zijn van de subclade die soorten met echte pluimen en intermediaire bloeiwijzen omvat, deze subclade wordt echter slechts zwak ondersteund. Daarom wordt in dit proefschrift geen infragenerische classificatie van *Derris* s.s. voorgesteld.

*Kunnen de clades als genera of als infragenerische taxa worden onderscheiden? Zijn zij morfologische herkenbaar en hoe kunnen we de trends in de morfologische evolutie van *Derris*-achtige taxa verklaren?*

Samen met de molecularire gegevens van de eerdere studies worden 20 kwalitatieve morfologische kenmerken geanalyseerd. Hoofdstuk 4 laat zien dat alle genera verscheidene apomorfische kenmerken bezitten. Alleen voor *Derris* s.s. (+ *Paraderris*) zijn maar twee apomorfeën (lianhabitus en tweevleugelige peulen) gebruikt samen met enkele plesiomorfen om het genus te characteriseren.

De morfologische kenmerken werden geplot op de moleculaire fylogenie van hoofdstuk 4. Enkele van de meer interessante ontwikkelingen worden hier samengevat. De lian habitus is waarschijnlijk afgeleid van een boomachtige habitus, zoals die wordt gevonden in meer basale genera van de 'Core Millettieae', o.a. *Lonchocarpus*, *Piscidia* L., *Pongamiopsis* R. Viguier en *Neodunnia* R. Viguier. Alleen voor *Brachypterum* is dit onbeslist, omdat dit genus deel uitmaakt van een onopgeloste trichotomie, hoewel de lian habitus vermoedelijk de afgeleide toestand is, omdat de boomachtige habitus voorkomt in de lokale outgroup: de *Millettia pinnata-Fordia* clade. Een pluimvormige bloeiwijze is het meest primitieve type bloeiwijze

in de Dalbergieae-Millettieae-groep, pseudopluisen/pseudotrossen zijn de afgeleide toestand. Intermediaire vormen worden beschouwd als overgangen tussen deze twee typen bloeiwijzen. Kenmerkoptimalisering toont ook aan dat de terugkeer naar echte pluimen redelijk vaak heeft plaatsgevonden gedurende de evolutie van het tribus. Wrat- of knobbelvormige brachyblasten met meer bloemen verspreid over de brachyblasten worden meestal als plesiomorfie gevonden, terwijl langere, cilindrische brachyblasten met twee of drie bloemen op de top de afgeleide toestand is. Zwaarden tonen een algemene trend om over te gaan van vrij van of onduidelijk naar duidelijk samenhangend met de kiel kroonbladen. Samenhang tussen zwaarden en kiel petalen is niet gecorraleerd met de aanwezigheid van 'lateral pockets' aan deze kroonbladen. 'Lateral pockets' komen voor bij alle gesamplede taxa, zelfs bij *Aganope* en *Ostryocarpus* die vrije of onregelmatig met de kiel samenhangende zwaarden hebben. Teruggebogen zwaarden worden in slechts enkele soorten van *Derris* gevonden. Deze typisch apomorfie ontstond meer dan eens. Vergroeide meeldraden worden als afgeleid van vrije meeldraden beschouwd. In de bloemen van de verschillende genera van de Millettieae worden verscheiden discus vormen gevonden; een onduidelijke of ringvormige discus is de primitieve toestand. Gevleugelde peulen zijn afgeleid van ongevleugelde. De aanwezigheid van slechts een vleugel langs de bovenste sutuur is een synapomorfie voor *Brachypterum*, *Deguelia* en *Leptoderris*. De aanwezigheid van vleugels langs beide suturen is een synapomorfie voor *Aganope* en *Derris*, maar reductie naar een vleugel heeft verschillende malen plaatsgevonden in de *Derris* hoofdgroep. Zaadkamers duidelijk zichtbaar in droge peulen is een afgeleide toestand, een synapomorfie niet alleen voor *Brachypterum*, maar ook voor *Deguelia* en *Philenoptera*. De plaats van het hilum van het zaad veranderd van duidelijk excentrisch naar ietwat excentrisch en centraal.

Waar en wanneer hebben belangrijke splitsingsgebeurtenissen in de Derris-achtige taxa plaatsgevonden? Hoe kunnen we de paleotropische intercontinentale disjuncties (PIDs) van Aganope en sommige Brachypterum en Derris soorten verklaren?

Moleculaire daterings analyses (Hoofdstuk 6) suggereren een oorsprong van drie paleotropische *Derris*-achtige genera in het vroeg Mioceen (*Brachypterum* is iets later ontstaan tijdens de overgang van vroeg naar midden Mioceen). Een groot voorouderlijk verspreidingsgebied wordt aangegeven voor *Aganope* stam- en kroongroepen en vicariantie tussen Africa en Azië in het vroeg Mioceen wordt ondersteund. De PID in *Aganope* is waarschijnlijk het resultaat van vicariantie, vermoedelijk veroorzaakt door klimaatverslechtering volgend op het Midden

Mioceen Klimaat Optimum. *Brachypterum* en *Derris* hebben Continentaal Z.O. Azië als voorouderlijk gebied. Een aantal verspreidingsgebeurtenissen worden aangegeven zowel oostwaards door Malesia en over de Wallacelijn naar Nieuw Guinea beginnend in het midden Mioceen toen de botsing tussen de Soedanese en Australische platen plaats vond en een eilandketen ontstond die oostwaardse migraties van Soedanese taxa toeliet (Hall, 2009), als westwaards naar India. De vastgestelde oorsprong van PIDs in *Derris* en *Brachypterum* (o.m. de wijdverspreide soorten *D. trifoliolata* en *B. scandens*) in het Plio-Pleistoceen komt het meest overeen met langeafstandsverspreiding. De verspreidingspatronen van *Brachypterum* en *Derris* komen overeen met patronen gevonden bij verschillende Z.O. Aziatische plantentaxa en stemmen goed overeen met geologisch gebeurtenissen in Z.O. Azië vanaf het vroeg Mioceen tot heden. Vooraanpassing aan een set milieumstandigheden en habitats, waaronder mangrovemoerassen, en een groot verspreidingsvermogen via hydrochrie kunnen zowel de grote verspreidingsgebieden van sommige soorten verklaren, alsook de vaak voorkomende verspreiding over oceanische wateren die West en Oost Malesia scheiden.

Toekomstig onderzoek.

Het onderzoek dat in dit proefschrift wordt gepresenteerd geeft ons een beter begrip van de evolutie van de paleotropische *Derris*-achtige taxa, vergroot onze kennis van het tribus Millettieae en helpt zelfs om nieuwe soorten te onderscheiden. Hoewel de fylogenie van *Aganope*, *Brachypterum* en *Derris* op genus niveau opgelost is en sterk wordt ondersteund, is de fylogenie van enkele taxa op soortsniveau nog steeds problematisch, met name die van *Derris* (+ *Paraderris*) soortsparen, die morfologisch op elkaar lijken, zoals *D. cuneifolia* Benth. en *D. montana* Benth., *D. ferruginea* (Roxb.) Benth. en *D. pubipetala* Miq., zijn volgens de fylogenie niet aan elkaar verwant. Echter van elke soort is slechts een exemplaar onderzocht vanwege problemen met DNA extractie van herbarium materiaal. *D. elliptica* (Wall.) Benth. is morfologisch een variabele soort, die vermoedelijk verscheidene cryptische lineages bevat, waarnaar verder onderzoek nodig is. Slechts vier exemplaren (drie morfologische varianten) zijn in dit proefschrift gebruikt, maar deze vormen geen monofyletische groep, zelfs niet beide exemplaren van de zelfde vindplaats met vrijwel dezelfde morfologie. Cytologische en populatiegenetische studies met meer exemplaren geven mogelijk meer duidelijkheid over de complexiteit van deze soort en een duidelijker onderscheid van deze morfologisch variabele taxa. Samengevat: De fylogenieën zijn gebaseerd op een uitgebreide en goede selectie van taxa, van *Aganope* en *Brachypterum* zijn

bijna alle soorten onderzocht, van *Derris* (incl. *Paraderris*) iets minder taxa. Maar een vollediger selectie, meer soorten en per soort meer exemplaren, zal ons inzicht in de fylogenie en historische biogeografie verbeteren en een infragenerische classificatie van de genera mogelijk maken.

De resultaten van dit proefschrift tonen aan dat *Derris* sensu Sirichamorn et al. slechts enkele synapomorfieën heeft. Dit wordt ten dele veroorzaakt door het feit dat meestal slechts kwalitatief grote en onderscheidene morfologische kenmerken in aanmerking komen, omdat zij gemakkelijker bruikbaar zijn om planten te classificeren en te determineren. Microscopische kenmerken van anatomisch en palynologisch onderzoek kan meer kenmerken opleveren, wat mogelijk meer apomorfieën voor *Derris* oplevert. Omdat paleotropische *Derris*-achtige planten chemische verbindingen voor allerlei toepassing bevatten, kan ook chemotaxonomisch onderzoek nieuwe kenmerken leveren om de classificatie te verbeteren en ook meer essentiële informatie over biochemische verbindingen, die van commercieel of medisch belang voor mensen in de toekomst kunnen zijn.