



Universiteit
Leiden

The Netherlands

**Phylogenetic and taxonomic studies in *Macaranga*,
Mallotus and other acalyphoid genera (Euphorbiaceae s.s.)**

Kulju, K.K.M.

Citation

Kulju, K. K. M. (2007, October 4). *Phylogenetic and taxonomic studies in Macaranga, Mallotus and other acalyphoid genera (Euphorbiaceae s.s.)*. Nationaal Herbarium Nederland, Leiden University branch. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/12383>

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/1887/12383>

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

SAMENVATTING

Deze studie kijkt nader naar de verwantschappen (fylogenie) van een selectie plantengeslachten uit de subfamilie Acalyphoideae van de wolfsmelkfamilie (*Euphorbiaceae* s.s.). Het onderzoek richt zich op *Macaranga*, *Mallotus* en een aantal verwante geslachten uit de subtribus Rottlerinae. De volgende onderzoeksvragen staan centraal in dit proefschrift: 1) Zijn *Macaranga* and *Mallotus* monofyletisch (elk van één voorouder afstammend en alle nakomelingen aanwezig in de groep), of is *Macaranga* genest binnen *Mallotus*, zoals recent gesuggereerd? 2) Wat is de verwantschap van de kleinere geslachten binnen de Rottlerinae in relatie tot *Macaranga* en *Mallotus*? 3) Wat zijn de evolutionaire verwantschappen, binnen *Macaranga* and *Mallotus* en zijn de in het verleden onderscheiden secties binnen deze geslachten monofyletisch? 4) Wat zijn de verwantschapsrelaties tussen de soorten uit *Macaranga* en *Mallotus* uit Afrika en Madagaskar met die uit Azië en welk biogeografisch scenario zou de Afrikaans-Aziatische verspreiding kunnen verklaren? Daarnaast zijn de Maleise soorten van het geslacht *Cleidion* taxonomisch gereviseerd. Dit geslacht was een potentiële buitengroep bij het fylogenetisch onderzoek aan *Mallotus* en *Macaranga*. Verder zijn de morfologie, pollenstructuur en de verwantschapsrelaties van *Afrotrewia* onderzocht, een tot voor kort weinig bekend Afrikaans geslacht, dat mogelijk deel uitmaakt van de *Mallotus* groep.

In hoofdstuk 2 worden de verwantschapsrelaties van *Macaranga*, *Mallotus* en de verwante geslachten uit de Rottlerinae geanalyseerd. De fylogenetische relaties werden bestudeerd aan de hand van de basevolgordes in een viertal genfragmenten: één stukje plasmide (*trnL-F*) en drie nucleaire sequenties (ITS, *ncpGS*, *phyC*) zijn voor meer dan 90 soorten onderzocht. De steekproef bevatte alle geslachten uit de Rottlerinae, behalve *Avellanita* uit de Nieuwe Wereld en alle groepen binnen de geslachten *Macaranga* en *Mallotus*. Uit de resultaten blijkt dat *Macaranga* monofyletisch is en *Mallotus* parafyletisch (wel uit één voorouder ontstaan, maar niet alle soorten in de groep aanwezig), waarbij er drie goed ondersteunde takken blijken te zijn: 1) de *Cordemoya* s.l. tak, die de geslachten *Cordemoya* en *Deuteromallotus* omvat en de secties *Hancea* en *Oliganthae* uit het geslacht *Mallotus*; 2) de *Macaranga* tak met alle bemonsterde *Macaranga* soorten; en 3) de *Mallotus* s.s. tak met de overige soorten uit *Mallotus* samen met de geslachten *Coccoceras*, *Neotrewia*, *Octospermum* en *Trewia*. Bovendien blijkt dat de *Macaranga* and *Mallotus* s.s. takken zustergroepen zijn en de *Cordemoya* s.l. tak aan de basis staat aan de twee andere hoofdvertakkingen.

In de *Macaranga* tak zijn twee basale groepen aangetoond (deze omvatten de meeste soorten uit de sectie *Pseudorottlera*) en een groep aan de top van het cladogram met drie biogeografisch homogene hoofdgroepen. De helft van de groepen die binnen *Macaranga* beschreven waren, blijken niet monofyletisch te zijn. Helaas resulteerden

de DNA-gegevens van *Mallotus* s.s. niet in een goed ondersteunde stamboom. In zowel de *Macaranga* als *Mallotus* s.s. takken zijn de taxa uit Afrika en/of Madagaskar binnen de Aziatische takken genesteld. Dit suggereert dat Afrika en Madagaskar waarschijnlijk drie keer (éénmaal in *Macaranga* en twee keer in *Mallotus* s.s.) vanuit Azië zijn gekoloniseerd.

In hoofdstuk 3 worden de resultaten van hoofdstuk 2 verwerkt in een nieuwe classificatie en herindeling van het geslacht *Mallotus*, zodat deze monofyletisch wordt. Drie kleine Aziatische geslachten, te weten *Neotrewia*, *Octospermum* en *Trewia*, worden in *Mallotus* opgenomen (*Coccoceras* was al met *Mallotus* verenigd). In aanvulling daarop zijn van alle overgeplaatste soorten nieuwe taxonomische beschrijvingen gemaakt en is de morfologie vergeleken met die van *Mallotus*. *Neotrewia* en *Octospermum*, die beiden monotypisch zijn (geslachten met één soort), waren oorspronkelijk beschreven binnen *Mallotus* en zijn daar nu teruggeplaatst. *Trewia* daarentegen was nooit binnen *Mallotus* geplaatst en voor de twee soorten uit *Trewia* zijn nieuwe combinaties van namen gemaakt binnen *Mallotus*. De secties van *Mallotus* die deel uitmaakten van de *Cordemoya* groep zijn door Sierra et al. (2006) daarnaar verplaatst en zijn dus uit *Mallotus* verwijderd. Dit levert nu drie monofyletische geslachten op: *Cordemoya*, *Macaranga* en *Mallotus* s.s. In het aansluitende hoofdstuk 4 wordt voorgesteld om de naam *Mallotus* te conserveren ten koste van de oudere naam *Trewia*, die anders de correcte naam voor het hier nieuw omschreven geslacht zou zijn.

In hoofdstuk 5 worden de verwantschapsrelaties binnen het hier nieuw omschreven geslacht *Mallotus* (*Mallotus* s.s.) in meer detail bestudeerd. Hiertoe is het aantal taxa in de steekproef significant uitgebreid. De dataset omvat ook meer gegevens, zowel moleculaire sequenties (een DNA plasmide, en nucleair DNA, *matK* en *gpd*), macromorfologie en blad-anatomie. Ongebruikelijk is dat naast kwalitatieve ook kwantitatieve morfologische kenmerken gebruikt zijn. De kwantitatieve kenmerken zijn op twee manieren gecodeerd, opgesplitst in afzonderlijke kenmerktoestanden d.m.v. de 'gap weighting' methode (een manier om te bepalen waar je een doorlopende reeks in delen kunt knippen) en door de reeks te analyseren zoals die is (als polymorfe kenmerken) in het programma TNT. In beide gevallen blijkt de ondersteuning voor de meeste clades toe te nemen. Dit duidt er op dat ook de kwantitatieve kenmerken informatie over verwantschappen bevatten. De resultaten van deze gecombineerde analyses tonen aan dat binnen *Mallotus* de secties *Mallotus*, *Polyadenii* en *Stylanthus* monofyletisch zijn. Anderzijds zijn de secties *Axenfeldia* en *Rottleropsis* polyfyletisch (meerdere voorouders) en blijkt de sectie *Philippinenses* parafyletisch. Daarnaast zijn er van zes andere monofyletische takken (vroeger in *Axenfeldia* en/of *Rottleropsis*) typerende kenmerken (synapomorfieën) vastgesteld. Vele takken in de stamboom, waaronder die van de monofyletische secties, beslaan een groot verspreidingsgebied wat duidt op een uitgebreide verspreiding en/of migratie tijdens de evolutie van *Mallotus*. Niettemin zijn de verwantschappen op een hoger niveau slecht ondersteund en is de exacte plaatsing van veel taxa in de stamboom onduidelijk.

In hoofdstuk 6 wordt de taxonomische revisie van het geslacht *Cleidion* in Maleisië gepresenteerd. Dit pantropische geslacht dat uit c. 33 soorten bestaat, behoort tot eenzelfde tak als *Cordemoya*, *Macaranga* en *Mallotus*. binnen de Acalyphoide subgroep A1. De soorten binnen *Cleidion* bezitten een uniek meeldraadtype binnen de Euphorbiaceae. De structuur van de bloemclusters in de mannelijke bloeiwijzen blijkt taxonomisch

belangrijk. Er is één nieuwe soort beschreven, te weten *C. luziae*, voorkomend op de Molukken, Nieuw Guinea en de Solomon eilanden. Doordat *C. salomonis* gesynonimiseerd is met *C. papuanum* en *C. lanceolatum* als een botanische variëteit van *C. ramosii* wordt gezien, worden er in totaal zeven Maleise soorten in *Cleidion* onderscheiden. Daaraan moet worden toegevoegd dat *C. megistophyllum* uit de Filippijnen hier als soort wordt beschouwd waarbij er twijfels zijn of deze soort wel bij het geslacht *Cleidion* behoort.

Hoofdstuk 7 onderzoekt *Afrotrewia*, een monotypisch Afrikaans geslacht uit de wolfsmelkfamilie dat voorheen zeer weinig bekend was. Recent is nieuw materiaal gevonden zodat het mogelijk werd dit geslacht te neotypificeren, de beschrijving te verbeteren en afbeeldingen ervan te publiceren. Naast Kameroen blijkt *Afrotrewia* nu ook in Gabon voor te komen. De verwantschap van dit geslacht is bepaald m.b.v. twee basesequenties uit de DNA plasmides, *trnL-F* and *rbcL* in combinatie met een dataset die al eerder gebruikt is om een basisfylogenie van de Euphorbiaceae s.s. te verkrijgen. De analyse toont aan dat *Afrotrewia* deel uitmaakt van de kern van de Acalyphoide tak en niet verwant is aan het geslacht *Necepsia*, zoals eerder werd gedacht. De exacte verwantschap van *Afrotrewia* blijft echter ook na deze analyse problematisch. Het pollen van *Afrotrewia* is eveneens onderzocht met behulp van lichtmicroscopie en rasterelectronenmicroscopie. De pollenstructuur lijkt sterk op die van pollen uit enkele andere geslachten binnen de Acalyphoide tak. Deze geslachten zijn echter verspreid over de stamboom en zijn niet sterk verwant met *Afrotrewia*.

CONCLUSIES EN TOEKOMSTIG ONDERZOEK

Dit onderzoek verduidelijkt de verwantschappen tussen *Macaranga*, *Mallotus* en de kleine geslachten behorend tot de Rottlerinae. Omdat de drie belangrijkste clades sterk ondersteund worden, kunnen de taxonomische veranderingen die nodig zijn om *Mallotus* monofyletisch te maken overtuigend worden gemaakt. Hoewel er ook veel duidelijkheid is verkregen over de verwantschappen binnen *Macaranga* en *Mallotus*, is er op dit gebied nog onderzoek nodig om eenduidige conclusies te kunnen trekken.

De DNA fragmenten zoals genoemd in hoofdstuk 2, hebben tot een goed opgeloste en ondersteunde fylogenie (stamboom) geleid voor het geslacht *Macaranga*. Daar staat tegenover dat er slechts 20% van de soorten uit dit geslacht voor de analyse is gebruikt. Deze 20% bevat wel alle groepen die binnen *Macaranga* ooit zijn onderscheiden en bevat het grootste deel van de morfologische variatie. In toekomstig fylogenetisch onderzoek van *Macaranga* zou iedere hoofdtek apart moeten worden geanalyseerd en zal ook het aantal taxa in de steekproef sterk moeten toenemen. Om de verwantschappen tussen nauw verwante soorten op te kunnen lossen zou er in vervolgstudies gebruik gemaakt moeten worden van DNA uit snel evoluerende delen van het genoom. Daarnaast moet de macromorfologische en anatomische kennis van *Macaranga* verdiept worden.

In tegenstelling tot *Macaranga*, blijken verwantschapsrelaties in *Mallotus* erg moeilijk op te lossen. Een grotere taxon steekproef en het gebruik van nieuwe bronnen voor data (hoofdstuk 5) heeft het mogelijk gemaakt de traditionele classificatie te beoordelen en om enkele nieuwe clades met morfologische en anatomische synapomorfieën te identificeren. Doordat in deze studie de verwantschapsrelaties zwak worden

ondersteund, worden er geen nieuwe voorstellen voor aanpassing van de bestaande classificaties gemaakt en kan er ook geen gedetailleerde biogeografische analyse uitgevoerd worden. De moeilijkheid om tot een robuuste fylogenie te komen, waarbij vooral de basale relaties slecht te achterhalen blijken, zou veroorzaakt kunnen worden door bepaalde gebeurtenissen in de vroege evolutie van het geslacht, bijv. een zeer snelle verspreiding (zogenaamde adaptieve radiatie). Door verdere uitbreiding van de dataset zoals in hoofdstuk 5 gebruikt (o.a., een uitgebreidere taxon steekproef) en door gebruik te maken van extra DNA-fragmenten in de analyse zou een beter ondersteunde stamboom gevonden kunnen worden. Mogelijk zou het ontdekken van complicerende factoren, zoals soortvorming door hybridisatie tussen soorten, m.b.v. fylogeografische methoden licht kunnen werpen op de evolutionaire geschiedenis van *Mallotus*.

Het onderzoek aan *Cleidion* en *Afrotrewia* dat in de hoofdstukken 6 en 7 uit de doeken werd gedaan vraagt ook om aanvullend onderzoek. Als een relatief klein pantropisch geslacht is *Cleidion* een interessant onderwerp voor fylogenetisch onderzoek, waarbij de nadruk dan zou moeten liggen op de biogeografische geschiedenis. Daardoor zou ook de monofyletische status van het geslacht, gebaseerd op een uniek meeldraadtype, geverifieerd kunnen worden. De genetische merkers die al voor de verwante geslachten *Macaranga* en *Mallotus* zijn getest, zouden ook voor *Cleidion* gebruikt kunnen worden. In dit onderzoek is het niet duidelijk geworden wat de fylogenetische plaats van *Afrotrewia* is. Dit toont aan dat de fylogenetische datasets die momenteel voor de onderfamilie Acalyphoideae s.s. beschikbaar zijn, moeten worden uitgebreid met zowel de grootte van de taxon steekproef als met nieuwe DNA-fragmenten. Daarnaast toont het onderzoek van *Afrotrewia* aan dat de waarde en de rol van pollenkenmerken binnen de classificatie van de Euphorbiaceae s.s. geëvalueerd moet worden in het licht van moleculaire verwantschapsresultaten.