



Universiteit
Leiden
The Netherlands

The rise and fall of Sauropus (Phyllanthaceae) : a molecular phylogenetic analysis of Sauropus and allies

Pruesapan, K.

Citation

Pruesapan, K. (2010, November 23). *The rise and fall of Sauropus (Phyllanthaceae) : a molecular phylogenetic analysis of Sauropus and allies*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/16170>

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/1887/16170>

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

Samenvatting en Conclusies

Sauropus Blume (Phyllanthaceae/Euphorbiaceae sensu lato) is een plantengeslacht dat zeer variabel van gestalte is; er zijn houtige kruiden, struiken en soms kleine boompjes. De soorten zijn verspreid vanaf Mauritius en India tot zuidoost Azië, Maleisië en Australië. *Sauropus*, in de meest brede omschrijving, bevat twee regionale centra van speciatie: één op het zuidoost Aziatische vasteland; deze bevat het genus *Sauropus* in de meest nauwe omschrijving (verder aangeduid als *Sauropus* s.s.); en de andere in Australië, waar de vertegenwoordigers voornamelijk bestaan uit het voormalige geslacht *Synostemon* F.Muell. De morfologische kenmerken van beide groepen zijn in hoge mate hetzelfde. *Sauropus* vertoont ook een grote gelijkenis met het geslacht *Breynia* J.R. Forst. & G. Forst., maar beide geslachten zijn nooit samengevoegd in vorige studies omdat ze verschillen in de morfologie van de bloemen; kenmerken die inderdaad altijd gebruikt zijn om ze te scheiden. Naast problemen op het niveau van geslachten, zijn er ook uitdagingen op het infragenerische niveau, omdat de soorten die recentelijk beschreven zijn niet goed passen in de geldende infragenerische classificatie van *Sauropus*. Het doel van dit onderzoeksproject is de mogelijke evolutionaire relaties tussen alle soorten van *Sauropus* en verwante geslachten op te lossen en deze te verwerken tot een nieuwe classificatie.

Vormen het zuidoost Aziatische geslacht Sauropus en het Australische Synostemon een monophyletische groep?

Tot nu toe hebben moleculair fylogenetische (evolutionaire) studies zich vooral geconcentreerd op het geslacht *Phyllanthus* L. Deze studies laten zien dat *Sauropus* (incl. *Synostemon*) en de verwante geslachten *Breynia* en *Glochidion* J.R.Forst. & G.Forst. eigenlijk verenigd moeten worden met *Phyllanthus* om een monofyletisch geslacht te krijgen. De moleculaire fylogenetische studies in dit proefschrift onderzoeken de relaties tussen *Sauropus*, *Breynia* en *Glochidion* in relatie tot *Phyllanthus* en de studies zijn gebaseerd op de sequentie data van chloroplast (*accD-psaI*, *matK*, *trnG-trnS*) en nucleaire (ITS and *PHYC*) DNA ‘markers’, welke geanalyseerd zijn met behulp van ‘Maximum Parsimony’ en ‘Bayesian inference’. De analyses laten zien dat *Sauropus* in de brede opvatting uit twee duidelijke

groepen bestaat, het Australische, voormalige *Synostemon*, en het zuidoost Aziatische *Sauropus* s.s. *Synostemon* is monofyletisch en het is duidelijk bewezen dat de soort *Synostemon bacciformis* (L.) G.L.Webster misplaatst was binnen *Sauropus* in de morfologische fylogenie van Van Welzen (2003). *Synostemon* moet dus weer erkend worden als apart geslacht. Het vormt een zustergroep van een evolutionaire tak (clade) waarin het geslacht *Breynia* onderdeel is van *Sauropus* s.s. *Sauropus/Breynia* en *Synostemon* samen vormen de zustergroep van *Glochidion* en allen zitten ingebed in het parafyletische *Phyllanthus*. De fylogenie van het soortenrijke *Phyllanthus* is nog steeds zeer incompleet, maar de resultaten van fylogenetisch onderzoek geven een sterke onderbouwing voor de erkenning van monofyletische groepen zoals *Glochidion*, *Synostemon*, en *Sauropus/Breynia*. Deze geslachten zijn morfologisch herkenbaar, terwijl een synoniemisering met *Phyllanthus* (zoals gesuggereerd door Hoffmann en mede-auteurs in 2006) een groep oplevert die zowel onherkenbaar als onhandelbaar groot is. Het is een betere strategie om eerst de complete fylogenie van *Phyllanthus* op te lossen, om de groep daarna op te delen in kleinere, monofyletische geslachten die herkenbaar zijn.

Ondersteunt de moleculaire fylogenie de infragenerische groepen binnen Sauropus in de stricte omschrijving?

Airy Shaw (1969) creëerde de laatste infragenerische classificatie. Zijn secties zijn alom geaccepteerd. Echter, er zijn secties die overlap in morfologische kenmerken laten zien en daarnaast vonden verschillende onderzoekers het ondoenlijk om hun nieuwe soorten in één van de bestaande secties onder te brengen. Airy Shaw ondervond dit laatste probleem ook toen hij *Synostemon* samenvoegde met *Sauropus*. Om de evolutionaire kwaliteit van de secties vast te stellen, is er een fylogenetische analyse uitgevoerd, weer gebaseerd op moleculaire data, waarbij de soortselectie dusdanig was, dat alle secties vertegenwoordigers hadden en er zoveel mogelijk ongeclassificeerde soorten inbegrepen waren. De gebruikte sequentie data en technieken waren dezelfde zoals genoemd in de alinea hierboven. De resultaten laten zien, dat er alleen twee clades aanwezig zijn binnen de groep *Breynia/Sauropus* s.s. De eerste groep vormt de combinatie van de voormalige secties *Glochidioidei* Airy Shaw, *Sauropus*, en *Schizanthi* Pax & K.Hoffm. De tweede groep combineert de voormalige secties *Cryptogynium* Müll.Arg. en *Hemisauropus* Müll.Arg.

samen met het geslacht *Breynia*. Deze tweede groep valt op zijn beurt uiteen in twee groepen, een tak met *Breynia* in zijn oorspronkelijke omschrijving en een tak met de twee voormalige *Sauropus* secties. De resultaten laten ook zien dat *Sauropus spatulifolius* Beille, oorspronkelijk geplaatst in sectie *Cryptogynium* in de tweede clade, heringedeeld moet worden in de eerste groep. De nog niet geclassificeerde soorten in de analyse kunnen nu gemakkelijk ingedeeld worden. Dit zijn *Sauropus discocalyx* Welzen, *Sauropus poomae* Welzen & Chayam., *Sauropus thyrsoiflorus* Welzen, en drie recentelijk ontdekte en nog niet gepubliceerde soorten, *Sauropus “carnosa”*, *Sauropus “lithophila”*, en *Sauropus “repens”*.

Wat is de fylogenetische positie van Breynia en Sauropus?

De moleculaire fylogenetische resultaten in dit proefschrift maken veranderingen in de naamgeving nodig, omdat *Breynia* genesteld zit in *Sauropus* s.s. Als monofylie en herkenbaarheid noodzakelijke voorwaarden zijn voor een goede classificatie, dan is de combinatie van beide geslachten binnen *Breynia* de beste optie. *Breynia* is de oudste naam op geslachtsniveau, al geïntroduceerd door Forster & Forster in 1775, terwijl Blume *Sauropus* pas in 1825 voor het eerst beschreef. De combinatie van beide geslachten is dan *Breynia* in de brede omschrijving (hierna *Breynia* s.l.). Dit gecombineerde geslacht bestaat uit twee clades. Het is ook mogelijk om deze twee clades te erkennen op geslachtsniveau, men heeft dan een anders omschreven *Sauropus* en een wat grotere *Breynia*. Echter, beide groepen hebben dan bij een groot deel van de soorten dezelfde morfologische kenmerken en de geslachten kunnen dus niet gemakkelijk geïdentificeerd worden. Er kunnen drie groepen binnen *Breynia* s.l. onderscheiden worden. De basale splitsing in de fylogenie kan gebruikt worden om subgenera te onderscheiden, groep één is subgenus “*Sauropus*” (een naam al eerder voorgesteld door Pax & Hoffmann in 1922), welke een combinatie vormt van de voormalige *Sauropus* secties *Glochidioidei*, *Sauropus*, en *Schizanthi*. Groep twee is subgenus *Breynia*, welke onderverdeeld kan worden in twee secties. Sectie “*Cryptogynium*” combineert de voormalige *Sauropus* secties *Cryptogynium* en *Hemisauropus* (de naam *Cryptogynium* is de oudste); de tweede sectie moet *Breynia* heten en bevat alle *Breynia* soorten.

Kunnen de clades worden ingedeeld als genera en infragenerische taxa en zijn ze morfologisch herkenbaar?

De huidige geslachten *Breynia*, *Glochidion*, *Phyllanthus*, *Sauropus* en *Synostemon* hebben bloemen zonder kroonblaadjes. Typisch voor *Phyllanthus* is de aanwezigheid van een discus of nectarklier, afwezig in de andere geslachten. *Glochidion* is herkenbaar aan de verenigde, niet gespleten stempels, *Breynia*, *Sauropus* en *Synostemon* hebben gespleten stempels. *Breynia* en *Sauropus* werden altijd onderscheiden op verschillen in de kelk, typisch voor *Breynia* zijn buis- tot klokvormige kelken, terwijl ze schijfvormig zijn in *Sauropus*. Dit proefschrift laat zien dat *Synostemon* weer als geslacht erkend moet worden. Helaas doet *Synostemon* het geslachtsverschil tussen *Breynia* en *Sauropus* teniet omdat beide kelktypes voorkomen; er zijn soorten met buisvormige kelken, zoals in *Breynia*, en met schijfvormige kelken, zoals in *Sauropus*. Echter, de vruchten en zaden kunnen gebruikt worden om de geslachten te herkennen. *Synostemon* heeft een eivormig vruchtbeginsel met een stompe of gelobte top; de lobben omringen een depressie waarin de stempels ingeplant zijn. De stempels staan gewoonlijk recht omhoog en zijn niet of voor minder dan de helft van hun lengte gespleten, waarbij de armen dan niet oprollen. De vruchten zijn min of meer eivormig en hoger dan breed, waarbij de top stomp is of soms lobben vertoond. De zaden hebben meestal een sterke ornamentatie en zijn drie- tot viermaal zo lang als breed; het hilum is hol en bestrijkt ongeveer de helft van het zaad. De *Breynia* en *Sauropus* s.s. soorten hebben altijd een bijna bolvormig vruchtbeginsel, vaak plat van boven, en de stempels zijn voor minstens de helft tot over hun complete lengte gespleten, de stempel takken zijn vaak horizontaal en gedraaid of (relatief) kort en niet functioneel. De vruchten zijn bijna bol of iets afgeplat bol, maar altijd breder dan hoog en de zaden zijn bijna glad en ongeveer twee maal zo lang als breed, met een grotere hilum holte dan in *Synostemon*.

De fylogenie geeft aan dat er infragenerische groepen onderscheiden kunnen worden binnen *Synostemon*. Echter, dit geslacht wordt nog gereviseerd, dus een formele classificatie moet wachten tot Telford en co-auteurs klaar zijn.

De drie infragenerische groepen in *Breynia* s.l. kunnen morfologische gekenmerkt worden met behulp van blad- en bloemkenmerken. Subgenus “*Sauropus*” heeft grote blaadjes en een vruchtbeginsel met op de top geen verhoogde rand. Subgenus *Breynia* heeft kleine blaadjes en vruchtbeginsels met of zonder verhoogde rand. Sectie “*Cryptogynium*” binnen subgenus *Breynia* heeft altijd een verhoogde rand op de top van de vruchtbeginsels en horizontale, gedraaide stempels, terwijl de helmhokken aan de onderzijde van de horizontale of diagonaal

gerichte androfoorarmen geplaatst zijn. In sectie *Breynia* is de rand op het vruchtbeginsel gewoonlijk afwezig, staan de stempels rechtop en zitten de helmhokken verticaal langs de androfoor.

Hoe evolueerden Breynia en verwante geslachten biogeografisch?

De historische biogeografie van *Breynia* en *Synostemon* werd geanalyseerd met het computer programma S-DIVA. De basale soort in de fylogenie van *Synostemon* is de zeer wijdverspreide *Synostemon bacciformis* (Mauritius, door Azië en Maleisië tot in Australië). Deze soort of zijn vooroudersoort kan het begin gevormd hebben van de Aziatische *Breynia* s.l. en het verder Australische (soms Nieuw Guinese) *Synostemon*. *Breynia* s.l. vindt zijn origine in de westelijke helft van Thailand en het Malaysische schiereiland. Dit gebied komt overeen met wat geologisch bekend staat als het Sibumasu blok, een microplaat die ooit afbrak van het Australische continent, welke toen nog een onderdeel vormde van Gondwana. Twee voormalige *Sauropus* groepen (subgenus “*Sauropus*” en sectie “*Cryptogynium*”) verspreidden zich onafhankelijk naar India en Vietnam, waar zich secundaire centra van speciatie ontwikkelden. Subgenus “*Sauropus*” is waarschijnlijk ontstaan in het Thais-Malaysische schiereiland, terwijl sectie “*Cryptogynium*” mogelijk zijn oorsprong vond in noord en west Thailand. Sectie *Breynia* wordt nog gereviseerd en er waren maar enkele soorten opgenomen in de fylogenetische analyse. Daarom is het onmogelijk om een duidelijke historische biogeografie voor deze sectie aan te geven. De groep is mogelijk ontstaan in zuidoost Azië en heeft één of waarschijnlijk twee keer dispersie vertoond richting Australië, waarbij een secundair speciatiecentrum is ontstaan op Nieuw Guinea.

Toekomstige studies

De studies in dit proefschrift geven een beter inzicht in de evolutie van *Breynia* in de brede opvatting (incl. *Sauropus* s.s.), *Synostemon* en de gerelateerde geslachten. De informatie heeft al bijgedragen tot de nu lopende revisie van *Synostemon* en het heeft ook al geholpen bij het onderscheiden van nieuwe soorten binnen het subgenus “*Sauropus*”. Helaas moet een groot deel van *Breynia* in de brede omschrijving nog gereviseerd worden. De Maleise soorten van sectie *Breynia* zijn bijna allemaal gereviseerd, maar de Indochinese, Chinese en Indische soorten moeten nog bestudeerd worden. Als dat gebeurd is, dan kunnen

The rise and fall of Sauropus (Phyllanthaceae)

alle gegevens geanalyseerd worden en de resulterende fylogenie zal de basis vormen voor een veel beter biogeografisch inzicht in deze groep.