



Universiteit
Leiden
The Netherlands

Disentangling a complex genus: systematics, biogeography and bioactivity of the genus *Phyllanthus* L. and related genera of tribe Phyllantheae (Phyllanthaceae)

Bouman, R.W.

Citation

Bouman, R. W. (2022, December 6). *Disentangling a complex genus: systematics, biogeography and bioactivity of the genus *Phyllanthus* L. and related genera of tribe Phyllantheae (Phyllanthaceae)*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/3492676>

Version: 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/1887/3492676>

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

SAMENVATTING

De afgelopen 50 jaar was er een revolutie in de plantensystematiek met de komst en snelle en relatief goedkope toegankelijkheid van moleculaire technieken. Deze hebben een enorme invloed gehad op hoe taxa bestudeerd en geïnclassificeerd worden. Hoewel veel groeperingen van organismen en theorieën werden bewezen, is ook gebleken dat sommige complexer zijn dan eerder werd gedacht. Het plantengeslacht *Phyllanthus* (Phyllanthaceae-tribus (= stam) Phyllanthaceae) is een goed voorbeeld van een groep soorten waarbij vorige auteurs verschillende opvattingen hadden. Deze groep is altijd beschouwd als nauw verwant aan de geslachten *Glochidion*, *Breynia* (inclusief *Sauropus*) en *Synostemon*. Eerdere studies vonden dat de laatst genoemde ontstaan zijn binnen *Phyllanthus* en dat resulteerde in een voorstel om alles samen te voegen. Dit zou uitmonden in één gigantisch geslacht met meer dan 1200 soorten met een enorme variatie in morfologische kenmerken. Om de evolutionaire geschiedenis en mogelijkheden in classificatie te bestuderen, hebben we dit geslacht in detail onderzocht. Verscheidene soorten van *Phyllanthus* worden ook gebruikt in de traditionele geneeskunde en twee bekende voorbeelden zijn soorten die worden gekweekt voor hun eetbare vruchten die een hoog gehalte aan vitamine C bevatten.

Het geslacht *Phyllanthus* werd voor het eerst beschreven door Linnaeus in 1753 en door de daaropvolgende publicaties in de afgelopen 250 jaar is de groep gegroeid en bevat het meer dan 800 soorten. Sommige zijn door sommige auteurs als afzonderlijke geslachten behandeld, maar in de 19e eeuw werden clusters van vergelijkbare soorten gegroepeerd in een classificatie van meer dan 40 secties onder het geslachtsniveau. Vanaf de jaren vijftig van de 20^{ste} eeuw werd de relatie tussen deze secties georganiseerd in verschillende ondergeslachten. Dit was een op anatomie gebaseerde classificatie die werd uitgebreid met de opname van verschillende morfologische kenmerken, waaronder groeivorm, vertakkingsstelsel en pollenmorfologie. Floristische werken zijn meestal gericht op specifieke regio's in plaats van op (sub)groepen zodat een overzicht van alle soorten per groep ontbrak, daarom hebben we in hoofdstuk 3 een checklist samengesteld waarin alle gedefinieerde subgroepen zijn opgenomen met bijna alle soorten erin geplaatst. De verschillende ondergeslachten waren sterke kandidaten voor een nieuwe indeling van het geslacht *Phyllanthus* en de gerelateerde groepen in meerdere geslachten. We volgden de checklist op met de publicatie van een nieuwe soort (hoofdstuk 2), een studie over het ondergeslacht *Macraea* (hoofdstuk 4) met soorten die nog nooit eerder in die groep waren geplaatst en een studie van de soorten beschreven door Koorders voor het eiland Sulawesi (hoofdstuk 5). Bijna alle soorten waren in dit systeem geplaatst, gebaseerd op morfologische kenmerken en classificaties uit het

verleden en het resulteerde in een indeling met 18 ondergeslachten, 70 secties en 14 subsecties.

De resultaten van eerdere fylogenetische studies waren gebaseerd op ongeveer 10% van het aantal soorten binnen *Phyllanthus* waarbij niet alle ondergeslachten waren bemonsterd. In onze fylogenetische studie, gebaseerd op vijf markers (hoofdstuk 6), hebben we soorten uit alle subgenera en 53/70 secties opgenomen terwijl we patronen van morfologische evolutie en verschillende gevallen van convergente evolutie bespraken. Een kenmerk zoals het gespecialiseerde vertakkingssysteem dat in de meeste soorten aanwezig is, is in verschillende takken van de stamboom onafhankelijk van elkaar verloren gegaan. Er is ook een specialistisch bestuivingssysteem met mutualistische motten en in dit systeem hebben de bloemen vaak geen nectarschijf meer en zijn de stijl en stempel simpeler of geslotener dan bij andere systemen. Deze kenmerken lijken een aantal keren onafhankelijk te zijn geëvolueerd. Door de fylogenie te vergelijken met de groepenindeling van de soortenlijst van hoofdstuk 3, vonden we meerdere gevallen van parafyletische subgroepen (niet alle soorten die afstammen van een voorouder verenigd). Vaak werd dit veroorzaakt doordat kleinere taxa met meestal maar één soort genesteld waren in grotere groepen. De stamboom toonde een sterke ondersteuning voor de grotere groepen die vaak ook morfologisch verschillend zijn.

Naast hun diversiteit en evolutie is *Phyllanthus* ook een interessante groep met betrekking tot het medicinaal gebruik van verschillende soorten. Verscheiden soorten worden gebruikt tegen verschillende kwaaltjes en sommige worden ook verkocht als vitaminesupplementen of om de nier- en leverfunctie te ondersteunen. Een paar soorten komen voor in botanische tuinen in Europa, wat een geweldige kans bood om hun antimicrobiële en antischimmeleffecten te bestuderen. In hoofdstuk 6 hebben we verschillende soorten uit de levende collecties van de Hortus botanicus Leiden bemonsterd en hebben we Proton Nuclear Magnetic Resonance (1H NMR) gebruikt om hun metabolietprofielen in kaart te brengen. Dit werd vergeleken met de resultaten van een screening op bioactiviteit tegen *Escherichia coli* en *Staphylococcus aureus* en vervolgens gebruikten we High Performance Thin Layer Chromatography (HPTLC). Voor *P. arbuscula*, *P. muellerianus*, *P. tenellus* en *P. urinaria* werden aanwijzingen gevonden voor significante activiteit tegen gramnegatieve bacteriën, maar de onderliggende stoffen konden we helaas niet identificeren. Toekomstige studies zouden een grotere steekproefset nodig hebben, maar onze resultaten geven aan dat hun focus zou kunnen liggen op de fenolen die door deze soorten worden geproduceerd.

Na de resultaten van ons fylogenetische werk was het noodzakelijk om een nieuwe classificatie voor *Phyllanthus* en de nauw gerelateerde geslachten te creëren. Terwijl eerdere studies hadden voorgesteld om alles samen te voegen, besloten we *Phyllanthus* op te delen in kleinere groepen (hoofdstuk 8). Hiervoor werden de groepen *Cathetus*, *Cicca*, *Dendrophyllanthus*, *Emblica Kirganelia*, *Moeroris*, *Nellica* en *Nymphanthus* weer als aparte geslachten beschouwd en het ondergeslacht

Lysiandra werd ook als een aparte groep beschreven. Met deze indeling worden de geslachten *Glochidion*, *Breynia* en *Synostemon* behouden, terwijl er een classificatie wordt gecreëerd op basis van monofyletische groepen. Meer dan 600 soorten werden in deze nieuwe classificatie verplaatst van *Phyllanthus* naar een andere groep. Als *Glochidion* en de andere geslachten in *Phyllanthus* werden opgenomen, dan zou dit ook hebben geleid naar de overzetting voor 400 verschillende soorten. Verschillende parafyletische secties en ondergeslachten werden uitgebreid met de soorten die erin genesteld zijn. Beide oplossingen voor de parafylie van *Phyllanthus* zijn mogelijk, maar door het geslacht op te delen in kleinere groepen zoals hier voorgesteld, vinden we dat dit de evolutionaire geschiedenis van de groep beter weerspiegelt. In plaats van een gigantische groep met meer dan 1200 soorten, wordt er zo een onderscheid gemaakt tussen kleinere geslachten met een variabel aantal soorten van 20 tot 210 soorten.

Met behulp van de fylogenie uit hoofdstuk 5 hadden we eerder gekeken naar verschillende morfologische evolutionaire patronen, maar we wilden verder kijken hoe de hele stam Phyllantheae zo divers werd en hoe deze zich in de loop van de tijd verspreidde. Terwijl een breed gedefinieerd geslacht *Phyllanthus* voor zou komen in alle tropische gebieden op aarde, zijn de hier afgesplitste groepen vaak alleen aanwezig op een of twee continenten. In hoofdstuk 9 duiken we in de verspreidingsgeschiedenis en hoe de huidige distributie van verschillende groepen tot stand is gekomen. Hierbij wilden we ook kijken naar de diversificatie van verschillende groepen, omdat deze niet allemaal even soortenrijk. De verspreiding die we zien bij de Phyllantheae wordt meestal toegedragen aan een oorsprong ten tijde van het zuidelijke continent Gondwana. Onze resultaten toonden aan dat de Phyllantheae-stam waarschijnlijk is ontstaan tijdens het Laat-Paleoceen dichtbij het Paleoceen-Eocene Thermal Maximum (PETM). De geslachten *Nellica* en *Cathetus* duiden op een vroege uitwisseling van soorten tussen Afrika en Azië. *Nellica* is een kleinere groep soorten die op de stamboom zuster is van de rest van de soorten vroeger toegedragen aan *Phyllanthus*. Deze groep komt voor in Afrika, Azië en Noord-Amerika. Deze verdeling ten tijde van het PETM komt overeen met een mogelijke oorsprong in wat bekend staat als de boreale tropen. Dit was een tropisch regenwoud hoog op het noordelijk halfrond aan het eind van het Paleoceen dat zorgde voor een verbinding en makkelijkere uitwisseling tussen Europa en Noord-Amerika en toen het na het PETM afkoelde, verspreidden veel planten zich naar het zuiden richting Afrika en zuidelijk Azië. Veel tropische groepen waaronder wellicht *Nellica* stierven daarna uit in Europa. Vondsten van fossiel pollen in Europa wijzen er ook op dat *Flueggea* uit de stam Phyllantheae (zustergroep van *Nellica* en de andere groepen) of een verwant geslacht daar destijds aanwezig was. Binnen clades/genera vonden we dat hun verspreiding vaak het resultaat is van een beperkt aantal verspreidingsgebeurtenissen. Vaak werd het grote aantal soorten voor sommige groepen verklaard door een bestuivingsmutualisme met kleine motjes. Zowel de plant als bestuiver zouden een co-diversificatie zijn ondergaan. Bij het bestuderen

van verschuivingen in de diversificatiesnelheid binnen de stam, ontdekten we dat het onderlinge bestuivingsmutualisme in verschillende clades niet altijd gelijk staat met een toename in de soortsvorming. In sommige clades heeft dit niet geleid tot een hogere mate van diversificatie en dit wordt mogelijk (maar niet volledig) verklaard door een verschil in verspreidingsvectoren/mechanismen.

De evolutie van de stam Phyllanthae werd hier onderzocht in relatie tot zijn systematiek en verspreidingsgeschiedenis, maar zoals uiteengezet in hoofdstuk 10, zijn er nog genoeg onderwerpen om verder te onderzoeken. Toekomstige studies kunnen de evolutie van specifieke clades proberen te ontrafelen en hoe de verschillende soorten zich hebben aangepast aan verschillende omstandigheden en zo van elkaar zijn gaan verschillen. Vooral het bestuivingsmutualisme met motten die in verschillende clades aanwezig zijn, biedt een geweldige kans om te bestuderen hoe zowel bestuiver als plant opgesloten zitten in een evolutionaire strijd en hoe ze zich aan elkaar aanpassen. In dit proefschrift heb ik onze kennis van de fylogenie van *Phyllanthus* en zijn verwante geslachten uitgebreid. Daarbij probeerden we de taxonomie weer te baseren op monofylie met groepen die nog steeds morfologisch van elkaar te onderscheiden zijn. Hoewel deze classificatie in de toekomst weer kan veranderen, blijft de stam een interessante studiegroep.