

Systematiek van de Hypopterygiaceae

H. Kruijer

The Hypopterygiaceae are a small family of pleurocarpous mosses. After completing a taxonomic revision of this family, its c. 160 validly published species and infraspecific taxa will be reduced to 26 species. The phylogenetic relationships between these species and with representatives of taxa that are possibly related with the Hypopterygiaceae were analyzed. It is suggested that the Hypopterygiaceae are polyphyletic, because its genus *Cyathophorum* seems to be closely related to the Hookeriaceae s.l. However, the phylogeny of the Hypopterygiaceae s.l. is not completely satisfactorily resolved. For a definite transfer of *Cyathophorum* to the Hookeriaceae s.l. further research of the relationships of the Hypopterygiaceae s.l. is necessary, and should include other possibly related pleurocarpous moss families or the use of molecular techniques.

De Hypopterygiaceae Mitt. vormen een kleine familie van pleurocarpe bladmossen die vooral voorkomen in de vochtige bossen van warm-gematigde tot tropische gebieden. Ze worden gekenmerkt door geheel of deels 1) complanaat en 2) drie-rijig bebladerde stengels en takken, met daarbij 3) sterke bladdimorfie in de vorm van twee zijdelingse rijen van asymmetrische bladeren en één onderliggende rij van kleinere, symmetrische amfigastria.

Sinds de zeventiger jaren staan de classificatie en verwantschap van de Hypopterygiaceae ter discussie. Zo plaatste Crosby (1974) de geslachten met een weinig ontwikkeld peristoom (*Catharomnion* Hook. f. & Wils. en *Cyathophorella* (Broth.) Fleisch.) in de Daltoniaceae Schimp., en die met een goed ontwikkeld peristoom (*Cyathophorum* P. Beauv., *Dendroclyathophorum* Dix., *Hypopterygium* Brid., en *Lopidium* Hook. f. & Wils.) in de Hookeriaceae Schimp.; beide families behoren tot de Hookeriales. *Can-*

lohypopterygium Frey & Schaepe werd toen nog tot *Hypopterygium* gerekend.

Buck (1987, 1988) gebruikte voor zijn classificaties kenmerken van gametofyt en sporofyt, waaronder de bouw van axillaire haren en de vorm en bouw van de calyptra. Hij plaatste de Hypopterygiaceae s. str. (zonder *Cyathophorum*, *Cyathophorella*, en *Dendroclyathophorum*) in de Bryales, en de drie laatstgenoemde geslachten in de Hookeriaceae (Hookeriales). De Daltoniaceae plaatste hij ook in de Hookeriales. Whittemore & Allen (1989) baseerden zich op Buck's (1987) classificatie bij hun studie naar de verwantschapsrelaties binnen de Hookeriales, maar ze beschouwden *Dendroclyathophorum* als een vertegenwoordiger van de Hypopterygiaceae. Zij classificeerden de geslachten *Cyathophorum* en *Cyathophorella* ook in de Hookeriales, maar plaatsten deze in de Daltoniaceae. Wel vinden zij, dat veel Hypopterygiaceae s. str., en in het bijzonder *Dendroclyatho-*

rum, sterke gelijkenis vertonen met *Cyatophorum* en *Cyathophorella*, en merkten ze op, dat de traditionele classificatie van de Hypopterygiaceae in de Hookeriales mogelijk toch correct is. Zij wezen er verder op dat *Dendrocyathophorum* door het bezit van een centrale holte in stengels en takken sterke overeenkomst vertoont met *Canalohypopterygium*, die perifere holtes heeft.

Voor de Hypopterygiaceae bestaan ca. 160 geldig gepubliceerde namen voor taxa op soortsniveau en lager. Na mijn wereldrevisie blijven daar 26 goede soorten van over, waaronder een nieuwe *Hypopterygium*-soort met afvallende bladeren van Nieuw-Guinea en de Solomon Eilanden. De familie vindt haar grootste vormenrijkdom in de Indo-maleise Archipel (10 soorten), continentaal Zuid- en Zuid-oost Azië (8 soorten), en Nieuw-Zeeland (8 soorten).

Binnen de Hypopterygiaceae bestaan twee duidelijk herkenbare groepen. Kindberg (1898) onderscheidde deze als twee aparte families. Meer navolging kreeg de classificatie van twee onderafdelingen binnen één familie (Brotherus, 1925; Fleischer, 1908). In mijn voorlopige indeling (Kruijjer, 1993) volgde ik Brotherus' classificatie.

De Cyathophoroideae (Kindb.) Broth. worden gekenmerkt door bijna altijd onvertakte stengels en een meestal onder of soms in het vlak van de gametofoor liggend sporogoon. Tot deze onderfamilie behoren 2 geslachten. *Cyathophorum* omvat de eerste groep soorten zoals beschreven in mijn introductie in de systematiek van de Cyathophoroideae (Kruijjer, 1993), *Cyathophorella* komt overeen met mijn tweede groep. In genoemde introductie wordt ook een kort overzicht van de soorten gegeven.

De Hypopterygioideae bezitten vertakte stengels en een boven de gametofoor liggend sporogoon (fig. 1.a). De seta is doorgaans lang en de theca is doorgaans sterk geneigd tot hangend. Tot deze onderfamilie worden de monotypische geslachten *Canalohypopterygium*, *Catharomnion* en *Dendro-*

cyathophorum gerekend, alsmede *Lopidium* (2 soorten), en *Hypopterygium* (14 soorten). Een kort overzicht van de soorten en geslachten volgt hieronder.

Canalohypopterygium (fig. 1.a) en *Catharomnion* (fig. 1.b) zijn beide endemen van Nieuw-Zeeland. Planten van *Canalohypopterygium* zijn altijd boomvormig en hebben een acht-rijig bebladerde stam. Het sporogoon heeft een horizontale tot hangende theca met een goed ontwikkeld exostoom en een ciliaat endostoom. *Catharomnion* is veer- tot waaivormig en is altijd geheel drie-rijig bebladerd. Het sporogoon heeft een rechtopstaande theca. Een exostoom is echter afwezig, en cilia ontbreken bij het endostoom. Beide geslachten delen een voor mossen uniek kenmerk: rudimentaire takjes. Deze korte, bladloze takjes hebben een centrale holte en staan tussen de bladeren aan gewone stengels en takken. De centrale holte staat in verbinding met een grotere holte in de schors van de dragende stengel of tak, en is gevuld met een olie-achtige vloeistof (fig. 1.c). Deze vloeistof is kleurloos tot bleek geel (*Catharomnion*) of geel tot bruin (*Canalohypopterygium*), en kan ook nog worden aangetroffen in ruim anderhalve eeuw oud herbarium materiaal. Een verkennende chemische analyse van de vloeistof van *Canalohypopterygium* heeft laten zien dat het hierbij waarschijnlijk gaat om een mengsel van veel flavenoiden, en terpenen, vetten en/of vetzuren. De functie van de rudimentaire takjes en hun inhoud voor de plant is nog een groot raadsel.

Ook bij andere Hypopterygiaceae s.l. komen centrale of perifere holtes in stengels en takken voor. Deze holtes zijn vaak gevuld met vaste of vloeibare inhoudsstoffen. Centrale holtes worden gevonden in *Dendrocyathophorum*, *Lopidium struthiopteris* (Brid.) Fleisch., *Cyathophorella africana* Dix. (soms), en het bovenste deel van stengels en takken van *Hypopterygium arbuscula* (P. Beauv.) Brid., *H. filiculaeforme* (Hedw.) Brid. en *H. sandwichense* Broth.

Perifere holtes komen voor in *L. concinnum* (Hook.) Wils.

Planten van *Hypopterygium arbuscula* (endemisch in zuidelijk Zuid-Amerika) en *H. filiculaeforme* (een endem van Nieuw-Zeeland), zijn altijd boomvormig en hebben een acht-rijig bebladerde stam. *H. arbuscula* heeft een enkelvoudig tot tweedelig geveerde kroon. *H. filiculaeforme* een fijn drie- tot vierdelig geveerde kroon.

De meeste andere *Hypopterygium*-soorten zijn geveerd tot boomvormig. *H. didictyon* C. Müll., *H. elatum* Tix., *H. flavo-limbatum* C. Müll., en *H. sandwichense* hebben een acht-rijig bebladerde stam, de overige soorten een drie-rijig bebladerde stam. *H. didictyon* en *H. flavo-limbatum* zijn wijd verspreid. De eerste soort komt voor in zuidelijk Zuid-Amerika, Nieuw-Zeeland en Australië. De tweede soort wordt gevonden in de Indo-maleise Archipel, zuidelijk continentaal Azië, en langs de Pacifische kust van Oost Azië tot British Columbia (Canada). *H. elatum* Tix. is slechts bekend van twee locaties in Vietnam en Zuid-China. *H. sandwichense* is een endem van Hawaii.

Van de soorten met een drie-rijig bebladerde stam is de Oost-Australische soort *H. discolor* Mitt. vaak over het hoofd gezien. Toch is deze soort een opvallende verschijning met vrij grote, boomvormige planten en sterk serraat-dentate bladeren.

Hypopterygium muelleri Hampe, *H. tenellum* C. Müll., *H. laricinum* (Hook.) Brid., en *H. tamarisci* (Sw.) C. Müll. vormen een soorten-complex. Ze zijn moeilijk van elkaar te onderscheiden. Waarschijnlijk gaat het hierbij toch om goede soorten met veel infraspecificke variabiliteit in kenmerken, waarin ze mogelijk van elkaar zouden kunnen worden onderscheiden. *H. muelleri* is een Australische, *H. laricinum* een Afrikaanse, en *H. tamarisci* een neotropische soort. *H. tenellum* komt voor in continentaal Zuid- en Zuidoost Azië, Japan, en de Indo-maleise Archipel. Mogelijk behoort de West-Pacifische *H. debile* Reichdt. ook tot

dit soorten-complex.

Hypopterygium vriesei Bosch & Lac. komt voor in het Indo-maleise gebied en continentaal Zuid-oost Azië en bestaat uit vaak grote, geveerde planten. Van deze soort is veel materiaal verzameld, maar er zijn geen sporogonen van bekend. Veel planten zijn massaal bezet met gemmen. *H. vriesei* kent waarschijnlijk uitsluitend vegetatieve vermenigvuldiging.

Planten van *Lopidium* zijn geveerd. *L. concinnum* komt voor in Zuid-oost Australië, Nieuw-Zeeland, en Zuid-Amerika. De soort is éénhuizig en heeft geen gemmen. *L. struthiopteris*. kent een bijzonder groot verspreidings-gebied en komt voor van Noord-oost Australië, de Indo-maleise Archipel en de aangrenzende eilanden van de Grote Oceaan, continentaal Zuid- en Zuid-oost Azië en Japan tot in West-Afrika. Deze soort is tweehuizig en vormt vaak gemmen.

Dendrocyathophorum is onregelmatig tot veervormig vertakt. De enige soort wordt gevonden in Japan, continentaal Zuid- en Zuid-oost Azië en de Indo-maleise Archipel. Een afbeelding van *Dendrocyathophorum* staat in Kruijer (1993).

Uit het inleidende deel van dit verhaal is al duidelijk geworden, dat er onder bryologen geen overeenstemming bestaat over de classificatie en verwantschap van de Hypopterygiaceae. Om hierover toch meer inzicht te verkrijgen, werd de hypothetische evolutionaire geschiedenis van deze familie gereconstrueerd op basis van een fylogenetische analyse. Bij de fylogenetische systematiek worden soorten gegroepeerd op grond van gemeenschappelijk bezit van afgeleide kenmerktoestanden. Op basis van dit principe kunnen soorten op velerlei manieren worden gegroepeerd. Deze oplossingen worden bomen (cladogrammen) genoemd. Bij het uitvoeren van een fylogenetische analyse wordt gezocht naar de kortste boom: de oplossing met het kleinste aantal (evolutio-

naire) veranderingen in kenmerktoestanden. Alle soorten van de Hypopterygiaceae waarvan de sporofyt bekend is werden in de analyses meegenomen. Bij het analyseren van de kenmerktoestanden van geselecteerde kenmerken van gametofyt en sporofyt werden onder meer de in dit stuk genoemde kenmerken en kenmerktoestanden gebruikt. Een groep van soorten die alle afstammelingen van één vooroudersoort omvat, wordt een natuurlijke groep genoemd. Om een antwoord te krijgen op de vraag, of de Hypopterygiaceae een echte natuurlijk groep vormen, werden soorten die behoren tot mogelijk nauw verwante groepen van de Hypopterygiaceae in de analyses meegenomen. Om dezelfde reden werden ook de kenmerktoestanden van enkele vertegenwoordigers van ver verwant geachte slaapmosfamilies in de analyses meegenomen. Zo werd *Pterobryella longifrons* (C. Müll.) Jaeg. (Pterobryellaceae (Broth.) Buck & Vitt. gebruikt als referentie voor de oorspronkelijke kenmerktoestanden (de "outgroup"). De analyses werden uitgevoerd met behulp van het computerprogramma Hennig86.

De analyses resulteerden in 234 verschillende bomen. Zo'n groot aantal verschillende bomen houdt doorgaans in, dat de verwantschapsgeschiedenis van de bestudeerde groep niet eenduidig en bevredigend gereconstrueerd kan worden. Bij nadere bestudering bleek echter, dat delen van al die verschillende bomen (de takken) gelijk of bijna gelijk waren, en dus eenduidig of bevredigend waren opgelost. Fig. 2 laat een boom zien die is samengesteld uit al die 234 verschillende bomen. Alle bomen hebben twee grote takken, waarbij de bovenste voor alle bomen hetzelfde is. Tot deze bovenste tak behoren vertegenwoordigers van de Hookeriaceae en de Daltoniaceae. Daarnaast valt op, dat *Cyathophorum* in de Hookeriaceae s.l. wordt geplaatst.

Bij de onderste tak lijkt *Hypopterygium* noch een eindgroep noch een natuurlijke

groep te zijn. Binnen dit geslacht worden bovendien vele mogelijke verwantschapsrelaties tussen de soorten met een drie-rigig bebladerde stam gepresenteerd. Delen van deze onderste tak zijn gelukkig wel eenduidig of bijna eenduidig opgelost. In de meeste bomen worden *H. filiculaeforme* en *H. arbuscula* samen met de natuurlijke groep *Canalohypopterygium* en *Catharomnion* in een kleine groep aan de basis van de Hypopterygiaceae s. str. geplaatst. Soms wordt *H. filiculaeforme* als eigen afsplitsing nog onder de eenduidige groep van *Hypnodendron* en *Racopilum* geplaatst, maar deze bomen zijn niet beter opgelost dan de andere, en kunnen als minder waarschijnlijk worden beschouwd. De eindgroep, met *Dendrocycathophorum*, *Lopidium* en *Cyathophorella*, is bij alle gevonden 234 bomen hetzelfde en even stabiel als de bovenste tak van de boom.

Hoewel een indeling in onderfamilies niet kan worden gehandhaafd, is het duidelijk dat nog niet alle problemen zijn opgelost. Het grootste raadsel is de verwantschap van *Cyathophorum* met de Hookeriaceae. Dit geslacht wordt met name op grond van calyptra-kenmerken bij de Hookeriaceae geplaatst. De bebladering van de planten vertonen echter zulke opvallende overeenkomsten met die van de Hypopterygiaceae, en vooral met *Cyathophorella*, dat het moeilijk is voor te stellen, dat deze kenmerken onafhankelijk van elkaar in de evolutie zijn ontstaan. Voor de oplossing van dit probleem is verder onderzoek noodzakelijk. Hierbij moeten meer mogelijk verwante slaapmosfamilies worden betrokken of moeten andere technieken, zoals DNA-onderzoek, worden gebruikt om nieuwe gegevens voor de verwantschapsanalyses te verkrijgen.

Met dank aan Prof. dr. R. Verpoorte (Afd. Farmacognosie, Gorlaeus Laboratoria, RU Leiden) voor de analyse van de inhoudsstoffen van *Canalohypopterygium*, en aan Joop

Wessendorp voor de fraaie habitus tekeningen.

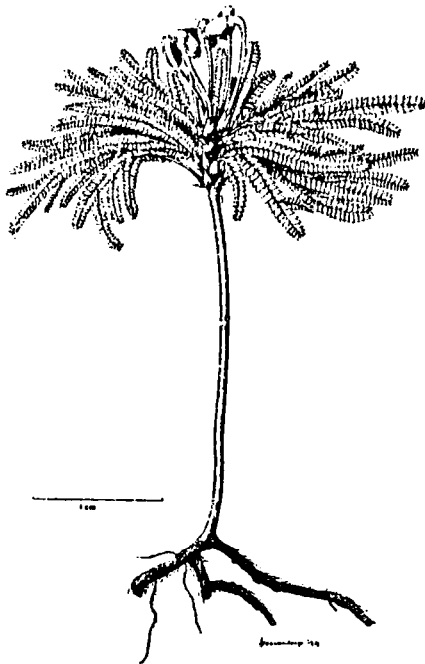
Literatuur

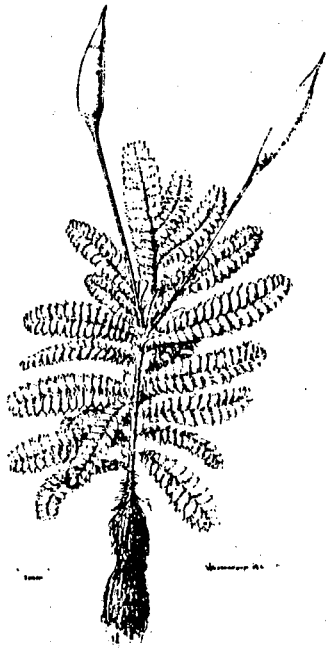
- Brotherus, V.F. 1925. Hypopterygiaceae. In: A. Engler & K. Prantl (A. Engler) (eds.), Die natürlichen Pflanzenfamilien. Musci (Laubmoos-e). Ed. 2, Bd. 11: 270–278.
- Buck, W.R. 1987. Taxonomical and nomenclatural arrangement in the Hookeriales with notes on West Indian taxa. *Brittonia* 39: 210–224.
- Buck, W.R. 1988. Another view of familial delimitation in the Hookeriales. *J. Hattori Bot. Lab.* 64: 29–36.
- Crosby, M.R. 1974. Toward a revised classification of the Hookeriaceae (Musci). *J. Hattori Bot. Lab.* 38: 129–141.

- Fleischer, M. 1908. Die Musci der Flora von Buitenzorg (zugleich Laubmoosflora von Java). Bd. 3. *Flora de Buitenzorg V*, 3, Leiden.
- Kindberg, N.C. 1898. Studien über die Systematik der pleurokarpischen Laubmoose. *Bot. Centralbl.* 76: 84–87.
- Kruijer, H. 1993. Systematiek van de Cyathophoroideae: een introductie. *Buxbaumiella* 31: 31–37.
- Whittemore, A. & B. Allen. 1989. The systematic position of *Adelothecium* Mitt. and the familial classification of the Hookeriales (Musci). *Bryologist* 92: 261–271.

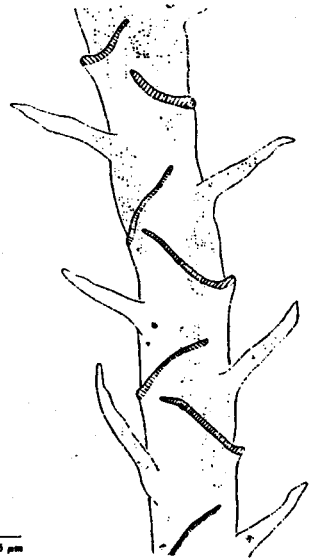
Figuur 1

a. *Canalohypopterygium*. Habitus, b. *Catharomnion*. Habitus, c. *Catharomnion*. Tak van de plant met rudimentaire takjes en olie-druppels (gestippeld weergegeven). De bladaanhechtingen zijn gearceerd.





b



c

Figuur 2

Hypothetische reconstructie (cladogram) van de evolutionaire verwantschap van de Hypopterygiaceae (zie tekst).

