

Fossiele bestuiver dateert orchideeënfamilie

Barbara Gravendeel

TREFWOORDEN

Proplebeia dominicana, *Meliorchis caribea*, pollinia, moleculaire klok

Entomologische Berichten 68(2): 42-44

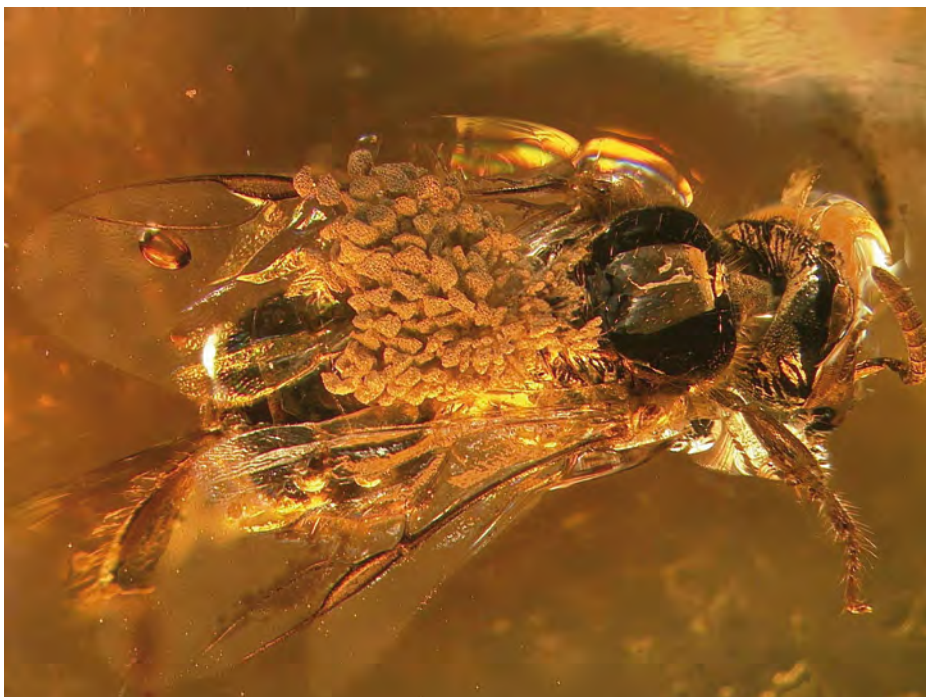
Een 20 miljoen jaar oud barnsteenfossil uit de Dominicaanse Republiek van een inmiddels uitgestorven angelloze bij (*Proplebeia dominicana*) bleek orchideeënpollinia op de rug te hebben. Aan de hand van de vorm, grootte en samenstelling van de pollinia kon de bijbehorende orchidee gedetermineerd worden als een Goodyerinae. Het fossiel is daarop officieel beschreven als *Meliorchis caribea*. Met moleculaire klokanalyses werd vervolgens nieuw licht geworpen worden op de ouderdom van de orchideeën. Deze blijken al 80-miljoen jaar geleden ontstaan te zijn; veel eerder dan tot nog toe werd aangenomen.

Barnsteenfossil

In 2000 werd in een mijn ten oosten van de stad Santiago in de Dominicaanse Republiek een uniek barnsteenfossil gevonden. Het stuk barnsteen bevatte een inmiddels uitgestorven angelloos bijtje, *Proplebeia dominicana* (Wille & Chandler) met orchideeënpollinia op de rug (figuur 1). Orchideeënbloemen bevatten geen losse stuifmeelkorrels, maar stuifmeelklompjes oftewel pollinia (enkelvoud: pollinium). Pollinia lopen doorgaans taps toe in een kleefschijfje, het zogenaamde viscidium. Dit kleefschijfje steekt uit het helmhokje dat aan de top van het zuiltje zit. Het zuiltje wordt gevormd door de met elkaar vergroeide meeldraden en stempel. Als bestuivers orchideeënbloemen bezoeken gaan ze vaak op de lip zitten, een sterk uitvergroot kroonblad dat als landingsplaats dient. Hierbij stoten ze tegen de top van het zuiltje met het uit het helmhokje stekende

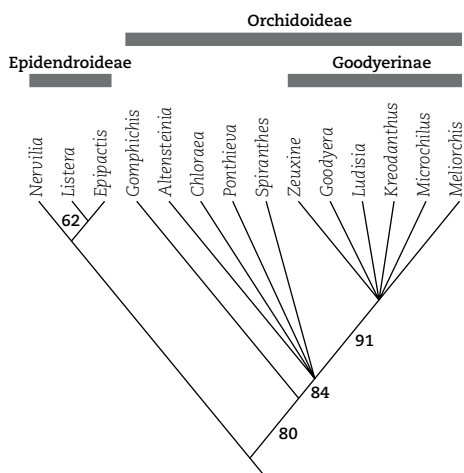
kleefschijfje dat zich vervolgens razendsnel aan bepaalde lichaamsdelen hecht zoals de kop, buik, rug, antennes, poten, zuignuit of roltong. De stuifmeelklompjes worden hierop meegenomen naar een volgende bloem. Als ze daar tegen de stempel geduwd worden vindt bevruchting plaats.

Fossiele insecten dragen vrijwel nooit stuifmeel op het lichaam. Als dat toch het geval is kan vaak niet met zekerheid geconcludeerd worden dat het om fossiele bestuivers gaat. Dat het bovendien ook nog om fossiel orchideeënstuifmeel gaat maakt dit geval helemaal spectaculair. Hoewel de orchideeënfamilie een van de soortenrijkste plantenfamilies is, zijn er nog nooit eerder volledig onomstreden fossiele orchideeën gevonden. Mogelijk komt dat doordat de meeste orchideeënsorten hoog in de kronen van tropische bomen leven, waar ze minder gemakkelijk bewaard blijven voor de eeuwigheid. Verder zijn de

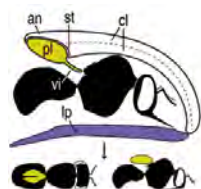


1. Barnsteenfossil uit de Dominicaanse Republiek van een uitgestorven angelloze bij (*Proplebeia dominicana*) met op de rug pollinia van een uitgestorven orchidee (*Meliorchis caribea*). Het bijtje is ca. 2 mm lang. De structuur op de linkervleugel is een ingesloten luchtbel. Foto: Santiago Ramirez.

1. Amber fossil from the Dominican Republic with an extinct stingless bee (*Proplebeia dominicana*) carrying pollinia of the extinct orchid *Meliorchis caribea*. The bee is approximately 2 mm in length. The structure on the left wing is an enclosed air bubble.



2. Stamboom van *Meliorchis caribea* en de nauwste verwanten. De getallen zijn een indicatie voor de statistische ondersteuning van splitsingsmomenten tussen voorouders en nakomelingen.
2. Evolutionary tree of *Meliorchis caribea* and its closest relatives. The numbers indicate the amount of statistical support for the nodes between ancestral lineages and their derivatives.



3. Reconstructie van de bloem van *Meliorchis caribea*. Afkortingen: an = helmhokje; cl = zuiltje; lp = lip; pl = pollinia; st = stempel; vi = kleefschijfje.
3. Reconstruction of the flower of *Meliorchis caribea*. Abbreviations: an = anther; cl = column; lp = lip; pl = pollinia; st = stigma; vi = viscidium.

structuren die het beste blijken te fossiliseren, de stengelbladen en vruchten, niet bijzonder uniek wat de identificatie als orchidee ook bemoeilijkt. Ten slotte wordt het stuifmeel van orchideeën niet door de wind verspreid, maar alleen door bestuivers, wat de kans om als fossiel te eindigen nog verder verkleint.

Stamboomanalyse

Met een camera is heel gedetailleerd gekeken naar de pollinia op de rug van het bijtje. Grootte, vorm en samenstelling van de pollinia zijn vergeleken met pollinia van andere orchideeënsoorten uit de Dominicaanse Republiek in de collecties van de Harvard Herbaria en het Nationaal Herbarium Nederland. Nadat een lijst van kenmerken was opgesteld is daarmee een stamboomanalyse uitgevoerd. Toen bleek niet alleen dat het fossiel heel duidelijk binnen de orchideeënfamilie viel, maar ook nog eens in een van de vijf subfamilies, de Orchidoideae, en zelfs overduidelijk in subtribus Goodyerinae (figuur 2), waartoe ook de dennenorchis (*Goodyera repens*) behoort.

Het orchideeënfossiel is daarop officieel beschreven als *Meliorchis caribea* (Ramirez et al. 2007). De genusnaam refereert naar de bestuiver (een meliponine bij) en de Griekse naam voor orchidee (*orchis*) terwijl de soortnaam verwijst naar het Caraiësch gebied waar deze orchideeënsoort ooit voorkwam.

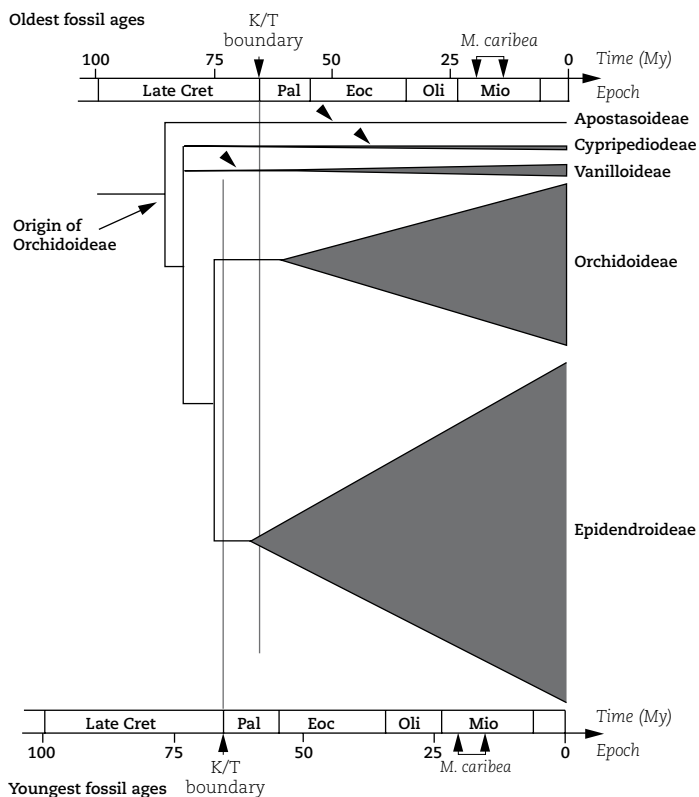
Door naar de plaats van de pollinia op het bijtje te kijken zijn ook nog speculaties gedaan over de vorm van de bloem van *Meliorchis caribea*. Normaliter plakken de pollinia van Goodyerinae aan de monddelen van de bestuivers en niet aan het ruggedeelte van de thorax. In plaats van het afzoeken van bloemen met de tong moeten de bestuivers van *Meliorchis caribea* dan ook volledig in de bloem zijn gekropen (figuur 3).

Ouderdomsbepaling

Omdat er tot nog toe geen volledig onomstreden fossielen bekend waren, liepen de meningen over de leeftijd van de orchideeënfamilie sterk uiteen. Het wereldwijd voorkomen van de familie deed vermoeden dat deze redelijk oud was. In veel orchideeënboeken en flora's staat echter vaak vermeld dat de familie relatief recent ontstaan zou zijn.

Met moleculaire klokanalyses (Kimura 1968) werd een poging gedaan om nieuw licht te werpen op de ouderdom van de orchideeën. Eerst werden daarvoor DNA-sequenties verzameld uit nu levende orchideeënsoorten. Daarmee werd vervolgens een stamboom gereconstrueerd van de orchideeënfamilie (Cameron et al. 1999). Het voor dit onderzoek gebruikte DNA-materiaal kwam niet uit het *Meliorchis* fossiel. Omdat het een eerste exemplaar, een holotype, van deze soort is, mocht het fossiel niet kapotgemaakt worden om er DNA uit te isoleren. Vervolgens werd de tak in de stamboom met de Goodyerinae gedateerd aan de hand van de lignietlaag in de Dominicaanse Republiek waarin het *Meliorchis*-fossiel gevonden was. Deze lignietlaag is circa 20 miljoen jaar oud. Er is daarom aangenomen dat de Goodyerinae minimaal 20 miljoen jaar geleden ontstaan moeten zijn. Vervolgens zijn nog andere fossielen gebruikt om een aantal verschillende splitsingsmomenten in de stamboom van een tijdstip te voorzien (figuur 4).

Tot slot: het principe van de moleculaire klok neemt aan dat mutaties in het DNA zich in een min of meer constant tempo opstapelen. Door de verschillen in de DNA-sequenties te tellen en dit aantal te leggen naast de aan de hand van fossielen geschatte ouderdom van bepaalde splitsingsmomenten kon een



4. Moleculaire klokanalyse van de orchideeënfamilie. De pijlpunten corresponderen met het tijdstip van ontstaan van de kleinere subfamilies Apostasioideae, Cyripedioideae en Vanilloideae. Calibraties met fossielen zijn uitgevoerd met minimale (onderste tijdas) en maximale leeftijdsschattingen (bovenste tijdas).
4. Molecular clock analysis of the orchid family. Arrow heads correspond with the estimated origin of the smaller Apostasioideae, Cyripedioideae and Vanilloideae subfamilies. Fossil calibrations were carried out using minimum (lower axis) and maximum age estimates (upper axis).

tijdsberekening gemaakt worden. Daaruit bleek overduidelijk dat de orchideeën al 80 miljoen jaar geleden ontstaan zijn – veel eerder dan tot op heden werd aangenomen.

Referenties

Cameron KM, Chase MW, Whitten WM, Kores PJ, Jarrel DC, Albert VA, Yukawa T, Hills HG & Goldman DH 1999. A phylogenetic analysis of the Orchidaceae: evidence from rbcL nucleotide sequences. *American*

Journal of Botany 86: 208-224.

Kimura M 1968. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature* 217: 624-626.

Ramirez SR, Gravendeel B, Singer RB, Marshall CR & Pierce NE 2007. Dating the origin of

the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator. *Nature* 448: 1042-1045.

Ontvangen: 3 december 2007
Geaccepteerd: 28 januari 2008

Summary

Fossil pollinator dates orchid family

A 20 million year old piece of amber, found in a mine in the Dominican Republic, revealed a well preserved extinct stingless bee, *Proplebeia dominicana* (Wille & Chandler), carrying orchid pollinia. Shape, size and composition of the pollinia placed the orchid in the Goodyerinae. The fossil was described as *Meliorchis caribea*. By combining this information with dates from related fossil plants, a new age estimate was obtained for the origin of the Orchidaceae. This estimate rejects the common assumption of a rather recent origin for orchids and suggests, instead, that they already originated around 80 million years ago.



B. Gravendeel

Nationaal Herbarium Nederland - Universiteit Leiden
Einsteinweg 2
2333 CC Leiden
gravendeel@nhn.leidenuniv.nl