

## Systematiek van de Cyathophoroideae: een introductie.

Hans Kruijer

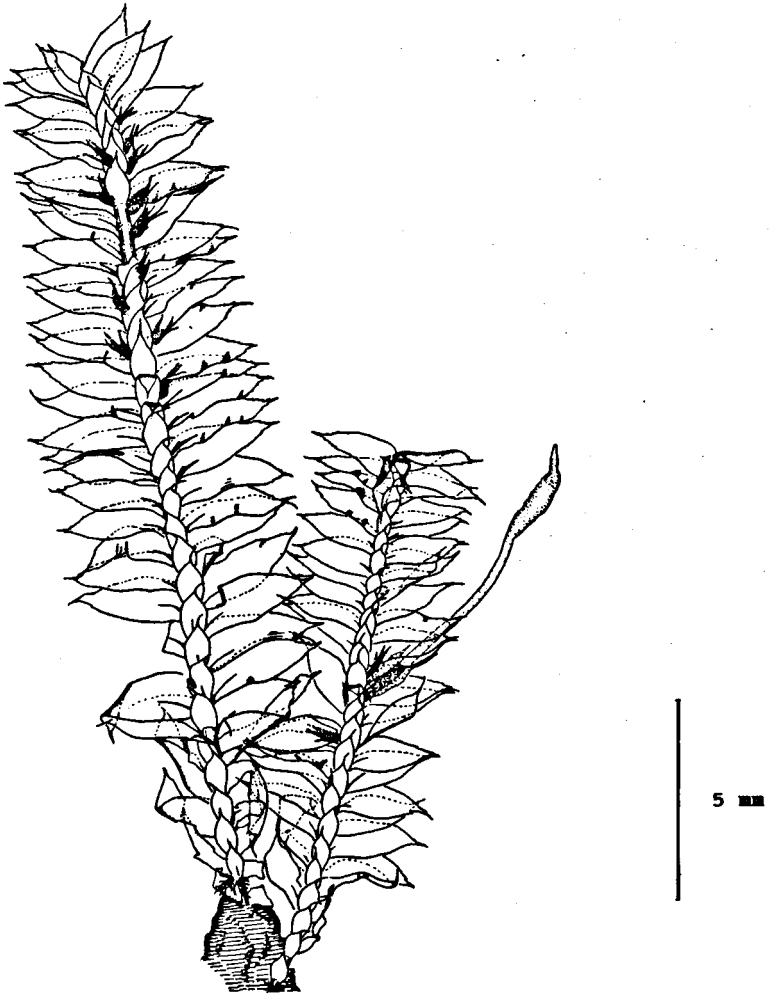
*Cyathophorum* P.Beauv. en *Cyathophorella* (Broth.) Fleisch. worden traditioneel gerekend tot de Cyathophoroideae (Kindb.) Broth. Deze subfamilie wordt geacht te behoren tot de Hypopterygiaceae Mitt., een kleine familie van pleurocarpe mossen, die traditioneel wordt gekenmerkt door 1) complanaat en dorsi-ventraal bebladerde stengels en takken, 2) een drie-rijige bladstand, 3) sterke bladdimorfie in vorm en grootte, met twee laterale rijen asymmetrische bladeren en één ventrale rij van kleinere, symmetrische amphigastria (fig. 1 en 2).

De Hypopterygiaceae groeien in vochtige bossen in tropische tot warm-gematigde gebieden.

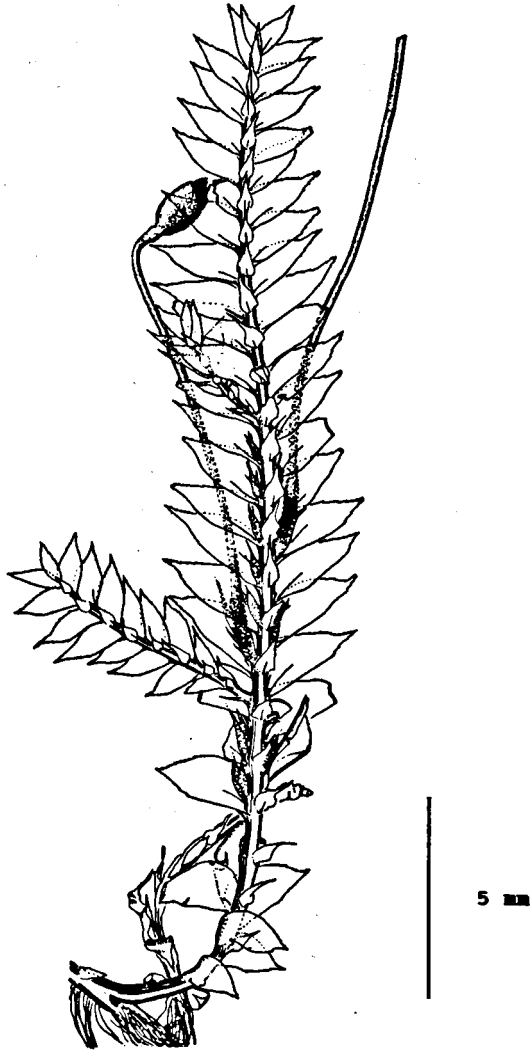
Binnen de Hypopterygiaceae zijn twee subfamilies te onderscheiden: de Cyathophoroideae en de Hypopterygioideae. De Cyathophoroideae hebben onvertakte stengels, korte seta's en rechtopstaande theca's (zie fig. 1). Het sporogoon ligt meestal onder en soms in het vlak van de gametofoor. De Hypopterygioideae (o.a. *Dendrocyathophorum* Dix.) hebben vertakte stengels vertakt, langere seta's en theca's die sterk geneigd tot hangend zijn (zie fig. 2). Het sporogoon ligt boven de gametofoor.

Er zijn binnen de Cyathophoroideae 7 soorten. Ze zijn wijd verspreid. *Cyathophorum bulbosum* (Hedw.) C.Müll. komt voor in Papua-Nieuw-Guinea, Oost-Australië en Nieuw-Zeeland. Het areaal van *Cyathophorella tahitensis* (Besch.) Fleisch. omvat Vanuatu, Fiji, Samoa en de Genootschapseilanden. De arealen van *Cyathophorella spinosa* (C.Müll) Fleisch. en *Cyathophorella parvifolia* (Bosch et Lac.) Fleisch. omvatten het Maleise gebied. *Cyathophorella adiantum* (Griff.) Fleisch. en *Cyathophorella hookeriana* (Griff.) Fleisch. hebben een Zuid- tot Zuidoostaziatische verspreiding (incl. Taiwan en Japan). *Cyathophorella africana* (Dix.) Broth. komt voor in Oost-Afrika.

*Cyathophorella africana* is autoecisch en heeft nooit gemmen. Alle andere soorten zijn dioecisch en hebben (soms tot vaak) gemmen.

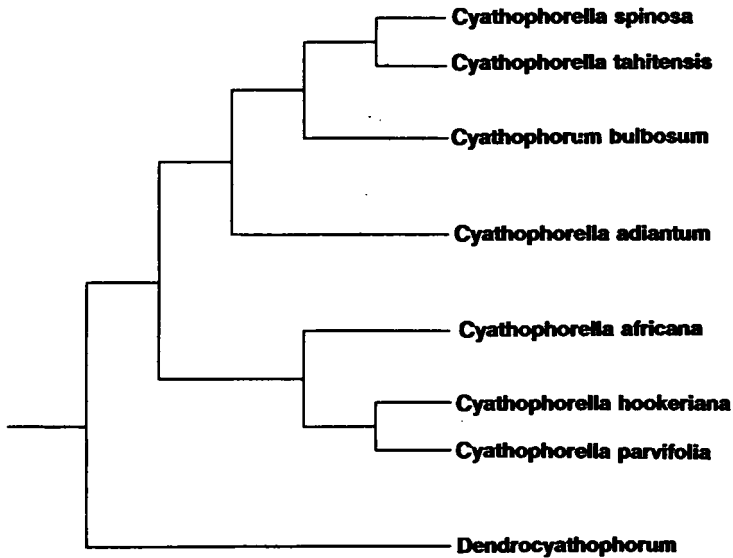


Figuur 1. *Cyathophorella parvifolia*. Habitus, onderaanzicht. Complanaat bebladerde stengels met een drie-rijige bladstand en sterke bladdimorfie. Het sporogoon ligt in het vlak van de gametofoor en heeft een korte seta met een rechtopstaande theca.



Figuur 2. *Dendrocyathophorum*. Habitus, onderaanzicht. Complanaat bebladerde stengels met een drie-rijige bladstand en sterke bladdimorfie. De sporogonen liggen boven het vlak van de gametofoor en hebben een lange seta. De theca is horizontaal.

De evolutionaire verwantschap tussen de soorten van de Cyathophoroideae werd gereconstrueerd met de fylogenetische systematiek als uitgangsgedachte. In de opvatting van de fylogenetische systematiek worden soorten gegroepeerd op grond van het gemeenschappelijk bezit van afgeleide kenmerkstoestanden. Bij het analyseren van de kenmerks-toestanden van de Cyathophoroideae werd *Dendrocyathophorum* gebruikt als referentie voor de oorspronkelijke kenmerkstoestanden (de 'outgroup'). De analyses werden uitgevoerd met behulp van het computerprogramma Hennig86.

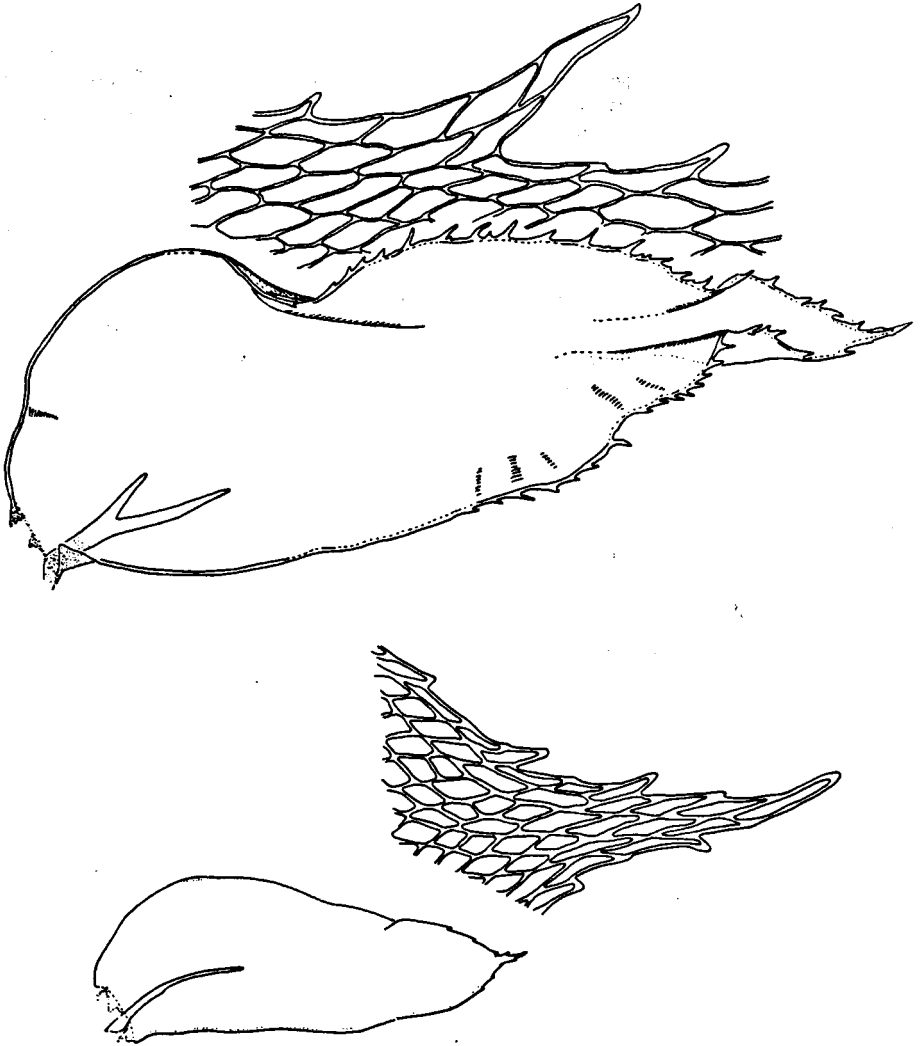


Figuur 3. Fylogenetische reconstructie (cladogram) van de evolutionaire verwantschap tussen de soorten van de Cyathophoroideae met *Dendrocyathophorum* als outgroup.

Binnen de Cyathophoroideae werden twee groepen soorten gevonden die elk gedacht worden te zijn ontstaan uit een gemeenschappelijke vooroudersoort (fig. 3). In volgorde van afsplitsing behoren tot de eerste groep: *Cyathophorella adiantum*, *Cyathophorum bulbosum*, *Cyathophorella tahitensis*, en *Cyathophorella spinosa*; tot de tweede: *Cyathophorella africana*, *Cyathophorella hookeriana*, en *Cyathophorella parvifolia*.

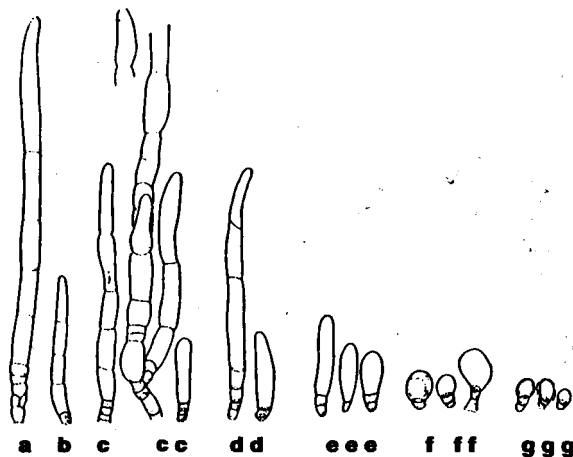
De eerste groep heeft als afgeleide kenmerkstoestanden serraat-dentate bladeren (fig. 4) en axillaire haren met gewoonlijk intermediaire cellen tussen de basale cellen en de topcel; de topcel is cilindrisch (fig. 5). Ook de mutsvormige, vlezige calyptra geldt als afgeleid (van *Cyathophorella tahitensis* is geen fructificerend materiaal bekend!). De tweede groep heeft als afgeleide kenmerkstoestanden gaafrandige tot serrate bladeren (fig. 4) en axillaire haren zonder intermediaire cellen; bij *Cyathophorella africana* is de topcel cilindrisch tot ellipsoïd (oorspronkelijke toestand), bij de andere twee soorten is de topcel ellipsoïd tot bolvormig (fig. 5). De vliezige calyptra geldt voor deze groep als oorspronkelijke kenmerkstoestand. Bij *Cyathophorella hookeriana* is de calyptra muts- tot kapvormig (afgeleid), bij de andere twee soorten kapvormig (zoals bij *Dendrocyathophorum*).

Bij de tweede groep geldt ook het gereduceerde peristoom als afgeleid. De soorten hebben een laag basaal membraan, gereduceerde trabeculae, en een papilleuze ornamentatie van het exostoom. Bij de eerste groep hebben *Cyathophorum bulbosum* en *Cyathophorella spinosa* de oorspronkelijke kenmerkstoestand: een goed ontwikkeld peristoom met een hoog basaal membraan, duidelijke trabeculae, en een striate ornamentatie van de dorsale platen in de onderste helft van de exostoomtanden. *Cyathophorum bulbosum* heeft bovendien als uniek kenmerk een ciliaat endostoom (net als *Dendrocyathophorum*). *Cyathophorella adiantum* heeft echter een gereduceerd peristoom, net als de soorten van de tweede groep.



Figuur 4. Laterale bladeren: a. serraat-dentaat blad (*Cyathophorella spinosa*),  
b. serraat blad (*Cyathophorella parvifolia*).

Hiermee leek de evolutionaire geschiedenis van de soorten van de Cyathophoroideae vrij duidelijk. Alleen met betrekking tot de systematische positie van *Cyathophorella adiantum* bleven er nog enige vragen. Recent uitgevoerde verwantschapsanalyses van de Hypopterygiaceae resulteerden echter in twee verschillende scenario's die elkaar in waarschijnlijkheid niet veel ontlopen: 1) de relaties tussen de soorten van de Cyathophoroideae zoals hierboven beschreven worden ondersteund, maar de Cyathophoroideae en de Hypopterygioideae worden geacht van twee verschillende vooroudersoorten af te stammen en dus niet nauw verwant te zijn; 2) de Cyathophoroideae komen voort uit de Hypopterygioideae, maar bestaan uit slechts één enkele groep soorten die één voor één afsplitsten, waarbij *Cyathophorella africana* als eerste en de soorten met een goed ontwikkeld peristoom als laatste afsplitsten (*Cyathophorella tahitensis* was niet in de analyse opgenomen). De tegenstrijdige uitkomsten van deze analyses laten zien dat het laatste woord over de systematiek van de Cyathophoroideae nog niet is gesproken.



Figuur 5. Axillaire haren: a. *Cyathophorum bulbosum*, b. *Cyathophorella tahitensis*, c. *Cyathophorella spinosa*, d. *Cyathophorella adiantum*, e. *Cyathophorella africana*, f. *Cyathophorella hookeriana* en g. *Cyathophorella parvifolia*.