

De ontmanteling van de Helmkruidfamilie (Scrophulariaceae)

Pieter (P.B.) Pelsler (Nationaal Herbarium Nederland / Leiden branch,
Postbus 9514, 2300 RA Leiden; e-mail: pelsler@nhn.leidenuniv.nl)

Disassembling the Scrophulariaceae

In preparation for the forthcoming edition of the Dutch Flora (*Heukels' Flora van Nederland*), the effects of recent molecular phylogenetic studies on the classification of the plant family Scrophulariaceae in its traditional circumscription are discussed. The results of these studies have major consequences for the classification of the Scrophulariaceae, as well as the families Orobanchaceae, Phrymaceae, and Plantaginaceae. The implications of a new classification for the Dutch Flora are discussed and the importance of using up-to-date classifications in our floras, reflecting current knowledge of evolutionary relationships in plants, are underlined.

Inleiding

Een flora is niet alleen gereedschap om planten te identificeren, maar geeft de gebruiker ervan ook informatie over de evolutionaire verwantschappen tussen plantensoorten. De naam van elke soort is namelijk onlosmakelijk verbonden met zijn evolutionaire positie, omdat de wetenschappelijke naam van een soort altijd de naam van het geslacht bevat waarin de soort geplaatst is. Zo geeft de wetenschappelijke naam van Madeliefje (*Bellis perennis*) aan dat deze soort tot het geslacht *Bellis* behoort en daarmee meer verwant is met andere *Bellis*-soorten dan met soorten uit andere geslachten. De classificatie die in een flora gebruikt wordt geeft ook nog meer gedetailleerde informatie over de evolutionaire positie van een soort: geslachten worden ingedeeld in families en families op hun beurt weer in orden, etc. Als onze inzichten in de evolutionaire verwantschappen tussen plantensoorten veranderen is het noodzakelijk om de classificaties die we in onze flora's gebruiken aan te passen.

Sinds het verschijnen van de 22^e editie van de Heukels' Flora van Nederland in 1996¹ is onze kennis van de evolutie van de bloemplanten enorm toegenomen. Mede dankzij nieuwe moleculaire technieken zoals 'DNA sequencing' hebben we nu een goed beeld van de onderlinge verwantschappen van veruit de meeste plantenfamilies. Ook op het geslachts- en soortsniveau is er veel vooruitgang geboekt. Deze nieuwe kennis vereist een aanpassing van de classificatie van de bloemplanten. Een nieuwe editie van de Heukels' Flora zal daarom veel veranderingen in de naamgeving en classificatie van veel soorten bevatten ten opzichte van de voorgaande edities. In dit artikel wil ik ingaan op veranderingen in de classificatie van de geslachten die in het verleden tot de Helmkruidfamilie (Scrophulariaceae) werden gerekend.

De Helmkruidfamilie is met ongeveer 3000 soorten in haar traditionele omgrenzing een van de grootste families in de orde Lamiales. Planten die tot de Helmkruidfamilie gerekend worden komen over de hele wereld voor, maar veruit de meeste soorten

groeien in gematigde streken op het noordelijk halfrond. Volgens de classificatie van bloemplanten die in de 22^e editie van de Heukels' Flora¹ gebruikt wordt, telt de Helmkruidfamilie in Nederland twintig geslachten.

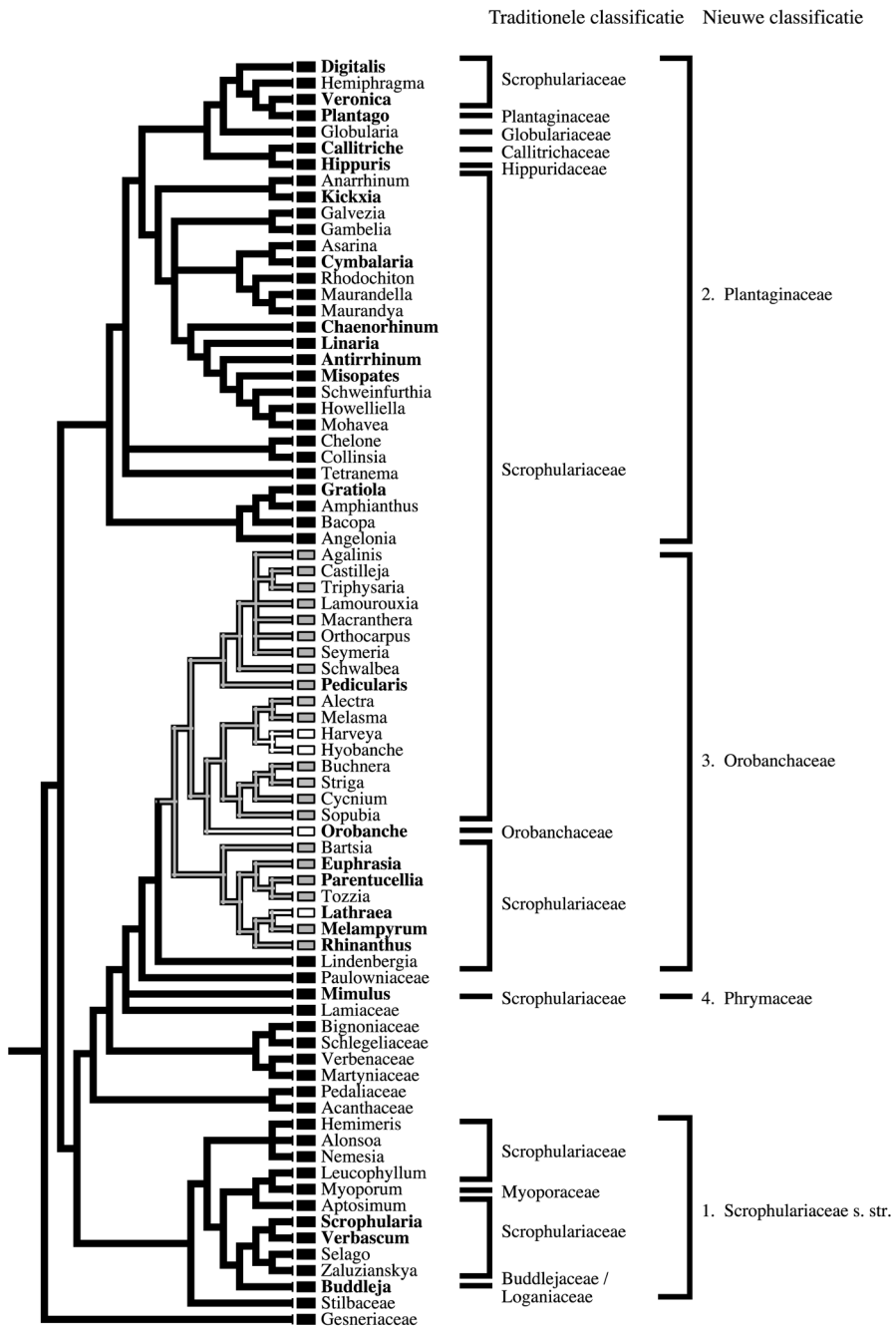
Waarschijnlijk vindt U het niet zo moeilijk om een plant uit de Helmkruidfamilie te onderscheiden van soorten uit relatief verwante families zoals de Lipbloemenfamilie (Lamiaceae). Toch heeft een typisch 'Helmkruid' vooral kenmerken die tevens aanwezig zijn in een of enkele andere families, zoals tweezijdig symmetrische, vaak buisvormige bloemen, tweehokkige vruchtbeginsels met hoekstandige zaadlijsten, veel zaadknoppen en doosvruchten. De herkenning van een 'Helmkruid' vindt dus niet plaats aan de hand van kenmerken die karakteristiek zijn voor leden van de Helmkruidfamilie, maar eerder door de *afwezigheid* van kenmerken die typisch zijn voor andere families.

Dit gebrek aan unieke familiekenmerken en de enorme variatie in uiterlijke kenmerken van de soorten die in deze familie geplaatst zijn, deden botanici vermoeden dat sommige geslachten die traditioneel tot de Helmkruidfamilie gerekend werden misschien meer verwant zijn met geslachten uit andere families dan met elkaar. Als dit zou kloppen, zou de Helmkruidfamilie in haar huidige omschrijving geen geschikte eenheid zijn in een classificatie van het leven die de evolutionaire geschiedenis weerspiegelt^{2,3} en moet deze groep heromschreven worden om wèl als een goede, natuurlijke familie beschouwd te kunnen worden.

De vermoedens dat de Helmkruidfamilie in haar traditionele omschrijving wel eens geen natuurlijke groep zou kunnen zijn, werden bevestigd door gedetailleerd onderzoek met behulp van moleculaire technieken.⁴⁻⁶ Deze studies toonden aan dat veel geslachten die tot dusver als leden van de Helmkruidfamilie gezien werden, in andere families geplaatst moeten worden om de Helmkruidfamilie aan de criteria van een natuurlijke familie te laten voldoen. De resultaten van deze studies hebben daarmee niet alleen verstrekkende gevolgen voor de omschrijving van de Helmkruidfamilie, maar ook voor de omgrenzing van onder andere de Weegbreefamilie (Plantaginaceae), de Buddlejafamilie (Buddlejaceae), de Lidstengfamilie (Hippuridaceae), de Sterrenkroosfamilie (Callitrichaceae) en de Bremraapfamilie (Orobanchaceae). Ik wil de gevolgen voor de classificatie van de in Nederland voorkomende geslachten van deze families bespreken aan de hand van een verwantschapsdiagram van deze planten (Fig. 1; zie Intermezzo voor een korte uitleg). Dit zogenaamde 'cladogram' is samengesteld uit de resultaten van Young *et al.*⁴, Ghebrehiwet *et al.*⁵ en Olmstead *et al.*⁶ (zie Appendix) en laat zien dat de (voormalige) soorten uit de Helmkruidfamilie in vier grote groepen worden geplaatst (in Fig. 1 en onderstaande tekst genummerd met de cijfers 1 t/m 4). Verrassend genoeg vinden we in het cladogram *tussen* deze groepen een aantal grote families zoals de Lipbloemenfamilie (Lamiaceae) en IJzerhardfamilie (Verbenaceae).

Fig. 1. Verwantschapsdiagram ('cladogram') van de Helmkruidfamilie en verwante families gebaseerd op de resultaten van Young *et al.*⁴, Ghebrehiwet *et al.*⁵ en Olmstead *et al.*⁶ Zie Appendix op p. 124 voor details. Genera opgenomen in de Heukels' Flora van Nederland zijn vetgedrukt weergegeven. De kleur van de takken in dit verwantschapsdiagram geeft de evolutie van parasitisme in deze groep weer: zwart: afwezigheid van parasitisme, grijs: half-parasitisme; wit: volledig parasitisme.

→



Intermezzo

Een cladogram – een verwantschapsdiagram of stamboom – geeft de evolutionaire verwantschappen tussen soorten en hogere taxonomische eenheden zoals geslachten en families (taxa) weer. Aan de hand van zo'n cladogram kunnen uitspraken gedaan worden over onder andere:

1. de verwantschappen tussen twee of meer taxa in vergelijking tot één of meer andere taxa,
2. de volgorde van soortsvorming, en
3. de evolutie van kenmerken van de taxa in het cladogram.

Enkele voorbeelden:

1. Het cladogram in Fig. 2 laat zien dat soort A en soort B meer met elkaar verwant zijn dan elk van beide is met soort C, omdat A en B een meer recente vooroudersoort (uitgebeeld als het een splitsingspunt van twee 'takken' in het cladogrammen) met elkaar delen dan met C. Op dezelfde manier geeft dit cladogram ook weer dat A, B en C meer met elkaar verwant zijn dan elk van deze soorten is met soort D en dat soort D minder verwant is met soort E dan met A.

2. De relatieve volgorde waarin taxa of groepen taxa zich in een cladogram aftakken is een indicatie van de volgorde van soortsplittingsmomenten. Taxa die dicht bij de basis van een cladogram in verbinding staan met de rest van het cladogram zijn eerder in de evolutie ontstaan dan taxa die pas later aftakken. Fig. 2 laat bijv. zien dat in de loop van de evolutie soort E eerder ontstaan is dan soort D, dat soort D eerder ontstaan is dan soort C, etc. Een cladogram brengt daarmee de evolutionaire geschiedenis in beeld.

3. Op dezelfde manier als een cladogram de volgorde van soortsplittingsmomenten laat zien, kan een cladogram ook gebruikt worden om de loop van de evolutie van kenmerken te bestuderen. Als soorten A en B een samengesteld blad hebben en soorten C, D en E een enkelvoudig blad, dan kan geconcludeerd worden dat in de evolutie van deze groep soorten een samengesteld blad zich heeft ontwikkeld uit een enkelvoudig blad en niet andersom.

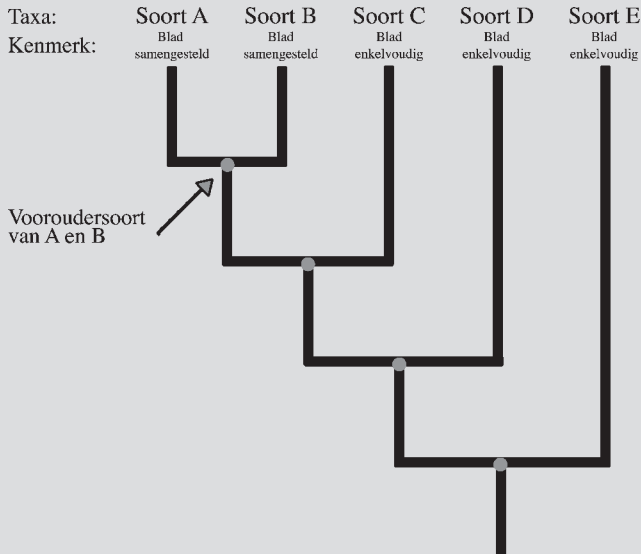


Fig. 2. Voorbeeld van een cladogram (uitleg zie tekst Intermezzo).

1. Willen de echte Helmkruiden opstaan?

Toen aan het eind van de 18^e eeuw de Helmkruidfamilie voor het eerst beschreven werd, werd dat gedaan aan de hand van het geslacht Helmkruid (*Scrophularia*). Dit betekent dat een groep planten die de naam Helmkruidfamilie draagt volgens de regels van de wetenschappelijke botanische naamgeving altijd het geslacht Helmkruid moet bevatten. Dit gegeven – samen met de eis dat de leden van de Helmkruidfamilie in haar nieuwe omschrijving (vanaf hier aangeduid met ‘Helmkruidfamilie *s. str.*’) allen meer verwant met elkaar moeten zijn dan met de leden van andere families – zorgt ervoor dat het aantal in Nederland voorkomende geslachten van de Helmkruidfamilie *s. str.* terug moet worden gebracht van twintig naar drie: Helmkruid, Toorts (*Verbascum*) en *Buddleja* (Fig. 1). Dit laatste geslacht, in Nederland vertegenwoordigd door de Vlinderstruik (*Buddleja davidii*), werd voorheen beschouwd als een lid van de Loganiaceae of de Buddlejafamilie, maar is eerder ook wel eens in de Helmkruidfamilie geplaatst.⁷ Andere *Buddleja*-soorten en de meeste overige geslachten in de Helmkruidfamilie *s. str.* komen vooral in Afrika voor.

2. Een nieuwe omschrijving van de Weegbreefamilie

Nu we weten dat de Helmkruidfamilie *s. str.* slechts drie geslachten in ons land kent, rest de vraag in welke familie(s) onze overige geslachten uit deze eens zo grote familie thuishoren. Acht van deze geslachten, namelijk Vingerhoedskruid (*Digitalis*), Ereprijs (*Veronica*), Stoppelleeuwenbek (*Kickxia*), Muurleeuwenbek (*Cymbalaria*), Vlasleeuwenbek (*Linaria*), Leeuwenbek (*Antirrhinum*), Akkerleeuwenbek (*Misopates*) en Genadekruid (*Gratiola*), blijken nauwer verwant te zijn met soorten uit de Weegbreefamilie, de Lidstengfamilie en de Sterrenkroosfamilie dan met de Helmkruidfamilie *s. str.* (Fig. 1).

Deze nauwe verwantschap werd tot op heden over het hoofd gezien, omdat er nauwelijks uiterlijke overeenkomsten zijn tussen Weegbree-, Lidsteng- en Sterrenkroossoorten aan de ene kant en de voormalige Helmkruidgeslachten aan de andere kant. Een verklaring hiervoor is dat Weegbree- en Lidstengsoorten aangepast zijn aan windbestuiving en Sterrenkroossoorten aan waterbestuiving, terwijl de soorten uit de Helmkruidfamilie in haar traditionele omgrenzing door insecten bestoven worden. Deze aanpassing aan de wijze van bestuiving heeft wellicht zoveel invloed op het uiterlijk van de planten gehad, dat de uiterlijke sporen van de nauwe verwantschap tussen de voormalige Helmkruiden en deze soorten grotendeels uitgewist zijn (vergelijk de aanpassing aan bestuivers in bijv. het Orchideeëngeslacht *Anacamptis*³). Desondanks waren veel botanici in het verleden van mening dat de Weegbreefamilie nauw verwant is aan de Helmkruidfamilie. Hallier⁸ beschouwde bijvoorbeeld de Weegbreefamilie zelfs als een onderdeel van de Helmkruidfamilie.

Omdat de wetenschappelijke naam van de Weegbreefamilie de oudste beschikbare naam is voor de groep bestaande uit de Weegbree-, Lidsteng-, Sterrenkroossoorten en een deel van de voormalige Helmkruidsoorten, is dit de juiste naam voor deze groep. Dat betekent dat niet alleen de acht eerder genoemde Helmkruidgeslachten van familie veranderen, maar ook dat Lidsteng (*Hippuris*) en Sterrenkroos (*Callitriche*) voortaan tot de Weegbreefamilie gerekend moeten worden.

3. De Bremraapfamilie: parasieten en halfparasieten

Zeven in Nederland voorkomende geslachten die zijn opgenomen in de traditionele Helmkruidfamilie, zijn voor hun voorziening van koolhydraten en/of water en minerale voedingsstoffen geheel (Schubwortel, *Lathraea*) of gedeeltelijk (*Ogentroost*, *Euphrasia*; Zwartkoren, *Melampyrum*; *Parentucellia*; Kartelblad, *Pedicularis*; Ratelaar, *Rhinanthus*; Helmogentroost, *Odontites*) afhankelijk van andere planten. Deze parasieten en halfparasieten blijken nauwer verwant te zijn met soorten uit de Bremraapfamilie dan met soorten uit de Helmkruidfamilie *s. str.* en de Weegbreefamilie.⁹ Vanwege hun parasitaire levenswijze werd er al eerder een nauwe verwantschap tussen de Bremrapen en de (half)parasitaire soorten uit de Helmkruidfamilie verondersteld. Moleculaire kenmerken bevestigen deze relatie en pleiten voor opname van deze (half)parasieten in de Bremraapfamilie. Een andere interessante uitkomst van deze verwantschapsanalyses is dat, hoewel parasitisme in de Bremraapfamilie verschillende keren onafhankelijk van elkaar ontstaan is (bijvoorbeeld onafhankelijk in Bremraap en Schubwortel, Fig. 1), volledig parasitaire soorten altijd ontstaan zijn uit halfparasitaire vooroudersoorten (Fig. 1).

Het tropische geslacht *Lindenbergia* is het enige niet-parasitaire geslacht in de Bremraapfamilie in haar nieuwe omschrijving. *Lindenbergia* lijkt uiterlijk echter zeer veel op de andere leden van de Bremraapfamilie en is relatief vroeg in de evolutie van deze familie ontstaan (Fig. 1).

4. De Phrymaceae, een nieuwe familie in Nederland

Naast de hierboven beschreven geslachten, werden Slijkgroen (*Limosella*) en Maskerbloem (*Mimulus*) traditioneel ook als vertegenwoordigers van de Helmkruidfamilie in Nederland beschouwd. Slijkgroen is in het hier beschreven moleculaire onderzoek helaas niet geanalyseerd, maar Maskerbloem blijkt thuis te horen in de Phrymaceae¹⁰, een familie met veel Amerikaanse soorten. Aangezien er geen andere vertegenwoordigers van deze familie in Nederland voorkomen, is er, naar mijn weten, nog geen Nederlandse naam voor de Phrymaceae voorhanden en ik stel hierbij dan ook de naam Maskerbloemfamilie als Nederlandse naam voor.

Conclusie

Als gevolg van nieuwe inzichten in de evolutionaire verwantschappen in de Lamiales moet de classificatie en omschrijving van een flink aantal families in deze orde aangepast worden. Voor de Nederlandse flora heeft dit tot gevolg dat veel soorten die we als vertegenwoordigers van de Helmkruidfamilie kenden, in een nieuwe editie van de Heukels' Flora als leden van andere families geclassificeerd zullen worden. Het aantal geslachten in de Helmkruidfamilie daalt hierdoor van twintig naar drie, de Bremraapfamilie en de Weegbreefamilie nemen in omvang toe, de Buddlejafamilie, de Lidstengfamilie en de Sterrenkroosfamilie worden opgeheven en de Maskerbloemfamilie is een nieuwe familie voor Nederland.

Nu de verwantschappen tussen de genera binnen de Lamiales redelijk goed bekend zijn, kunnen we deze kennis gebruiken om de evolutie van de uiterlijke kenmerken in deze groep te bestuderen. Welke van deze eigenschappen zijn kenmerkend voor de families in deze orde en welke kenmerken zijn minder geschikt

voor classificatiedoeleinden? Andere uitdagingen liggen bijvoorbeeld in het achterhalen van de geschiedenis van de verspreiding van de soorten in de Lamiales en het vinden van mogelijke overeenkomsten tussen de evolutie van deze planten en hun bestuivers. Maar ook ver buiten het vakgebied van het verwantschapsonderzoek zal de kennis over de evolutie van de geslachten in de Lamiales gebruikt worden, zoals bijvoorbeeld in ecologisch onderzoek, natuurbescherming en plantenveredeling. Mensen die in deze vakgebieden werkzaam zijn betrekken deze kennis vaak uit een flora, omdat dit een toegankelijk medium is voor mensen buiten het zeer gespecialiseerde wereldje van het verwantschapsonderzoek. Dit onderstreept opnieuw het belang van het gebruik van classificaties in flora's die de huidige kennis van de evolutionaire verwantschappen tussen planten weerspiegelen.

1. R. van der Meijden. 1996. Heukels' Flora van Nederland, ed. 22. Groningen.
2. P.B. Pelser. 2002. Waarom classificaties steeds veranderen: voorbeelden uit de Sleutelbloemfamilie (Primulaceae). *Gorteria* 28: 89–92.
3. P.B. Pelser. 2002. Spoorzoeken in de Orchideeën: naamsveranderingen als consequenties van modern systematisch onderzoek. *Gorteria* 28: 113–118.
4. N.D. Young, K.E. Steiner & C.W. DePamphilis. 1999. The evolution of parasitism in Scrophulariaceae/Orobanchaceae: plastid gene sequences refute an evolutionary transition series. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 86: 876–893.
5. M. Ghebrehiwet, B. Bremer & M. Thulin. 2000. Phylogeny of the tribe Antirrhineae (Scrophulariaceae) based on morphological and *ndhF* sequence data. *Plant. Syst. Evol.* 220: 223–239.
6. R.G. Olmstead, C.W. DePamphilis, A.D. Wolfe, N.D. Young, W.J. Elisons & P.A. Reeves. 2001. Disintegration of the Scrophulariaceae. *Am. J. Bot.* 88: 348–361.
7. G. Bentham. 1846. Scrophulariaceae. In: A. de Candolle (red.), *Prodromus* 10: 180–586.
8. H. Hallier. 1903. Über die Abgrenzung und Verwandtschaft der einzelnen Sippen bei den Scrophulariaceen. *Bulletin de L'Herbier Boissier* II (3): 181–207.
9. Helmogentroost is tot op heden niet meegenomen in verwantschapsonderzoek in de Helmkruiden *s.l.*, maar maakt hoogstwaarschijnlijk ook deel uit van de Bremraapfamilie.
10. P.M. Beardsley & R.G. Olmstead. 2002. Redefining Phrymaceae: the placement of *Mimulus*, tribe Mimuleae, and *Phryma*. *Am. J. Bot.* 89: 1093–1102.
11. J.L. Thorley & R.D.M. Page. 2000. RadCon: Phylogenetic tree comparison and consensus. *Bioinformatics* 16: 486–487.
12. D.L. Swofford. 2001. PAUP*: phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Version 4, Sunderland.

Appendix

Toelichting bij het cladogram van Figuur 1

Het cladogram in Fig. 1 is een 50% majority rule consensus 'supertree', berekend met behulp van de MRP-optie (component coding) in RadCon 1.1.5¹¹ en PAUP* 4.0b10¹² (*Heuristic search, default settings*) aan de hand van Fig. 4 in Young *et al.*⁴, Fig. 3 in Ghebrehiwet *et al.*⁵ en Fig. 2 in Olmstead *et al.*⁶ Namen van genera die niet in Nederland voorkomen en/of niet tot de Scrophulariaceae in haar traditionele omschrijving behoren zijn vervangen door de naam van de familie waartoe zij behoren. Om een eenvoudige interpretatie van dit cladogram mogelijk te maken, zijn enkele taxa na de 'supertree'-analyse door middel van 'pruning' uit het cladogram verwijderd: *Boschniakia*, *Cistanche* en *Epifagus* om *Orobanchae* monofyletisch te maken⁴ en *Kohleria* omdat dit geslacht, dat als een lid van de Gesneriaceae geassocieerd wordt, in de hier gepresenteerde 'supertree' geen monofyletische groep met de andere vertegenwoordigers van de Gesneriaceae vormt. Dit laatste is mogelijk een artefact van de 'supertree'-analyse en dient verder onderzocht te worden.