



Universiteit
Leiden
The Netherlands

Systematics and biogeography of the *Dissochaeta* alliance (Melastomataceae)

Kartonegoro, A.

Citation

Kartonegoro, A. (2021, October 14). *Systematics and biogeography of the *Dissochaeta* alliance (Melastomataceae)*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/3217085>

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/1887/3217085>

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

SAMENVATTING EN CONCLUSIES

Samenvatting en Conclusies

Dissochaeta Blume (Melastomataceae, tribus Dissochaeteae) staat bekend als een klimmend plantengeslacht dat voorkomt in Zuidoost-Azië in de tropische regenwouden of groenblijvende bossen. Het geslacht wordt gekenmerkt door zijn liaan-achtige klimgewoonte, kleurrijke bloeiwijzen in de vorm van een kroon en vlezige vruchten. Dit geslacht maakt ook deel uit van een grotere groep geslachten verspreid in Zuidoost-Azië met vergelijkbare morfologische kenmerken, en samen worden ze de *Dissochaeta*-alliantie genoemd. Sinds de eerste botanische studies van deze geslachten in de 19e eeuw lopend tot nu toe, hebben botanici veel verschillende classificaties voorgesteld om de geslachten in de *Dissochaeta*-alliantie te scheiden en te herkennen op basis van morfologische kenmerken (Fig. 8-1). Baillon (1877) verenigde de meeste verwante geslachten in een groot geslacht *Dissochaeta* sensu lato (s.l. = in de ruimere zin) en verdeelde dit grote geslacht in verschillende secties op basis van morfologische overeenkomsten. Later accepteerden Cogniaux (1891) en Bakhuizen van den Brink (1943) *Dissochaeta* in striktere zin (sensu stricto = s.str.) door de meeste secties van Baillon weer terug te brengen naar het geslachtsniveau. Maxwell (1984) had een iets andere mening dan Cogniaux (1891) en Bakhuizen van den Brink (1943), hij vereenvoudigde het geslachtsconcept binnen de *Dissochaeta*-alliantie door slechts vijf geslachten te accepteren, *Creochiton*, *Diplectria*, *Dissochaeta*, *Macrolenes* en *Pseudodissochaeta*. Dit generieke concept werd gevolgd door Renner (1993), maar Renner et al. (2001b) verenigde alle klimmende struik geslachten tot het enkele geslacht *Dissochaeta*. Moleculaire fylogenetische studies van de stam Dissochaeteae (Clausing & Renner 2001a; Zhou et al. 2019b) gaven aan dat *Dissochaeta* monofyletisch is (één voorouder en al zijn nageslacht in één groep) met *Diplectria* en *Macrolenes* erin genesteld. Afgezien daarvan werd *Pseudodissochaeta* erkend als een apart geslacht, het zuster geslacht van *Dissochaeta*. Deze resultaten suggereerden dat een breed generiek taxonomisch concept van *Dissochaeta* (s.l.) de evolutie van het geslacht beter weerspiegelt. Deze onderzoeken zijn echter over het algemeen niet alomvattend genoeg om definitieve conclusies te trekken over de omschrijving van de geslachten omdat de steekproeven te beperkt waren. *Dissochaeta* en zijn bondgenoten zijn morfologisch variabel, wat vaak de identificatie van soorten of geslachten belemmert omdat ze op elkaar lijken. De belangrijkste doelstellingen van dit proefschrift zijn om de relaties tussen soorten en geslachten binnen de *Dissochaeta*-alliantie te verduidelijken en om een nieuwe classificatie te bieden, die de evolutionaire en biogeografische eigenschappen van deze plantengroep weerspiegelt. De studie concentreert zich op drie aspecten van de *Dissochaeta*-alliantie: de taxonomie, moleculaire fylogenie en historische biogeografie.

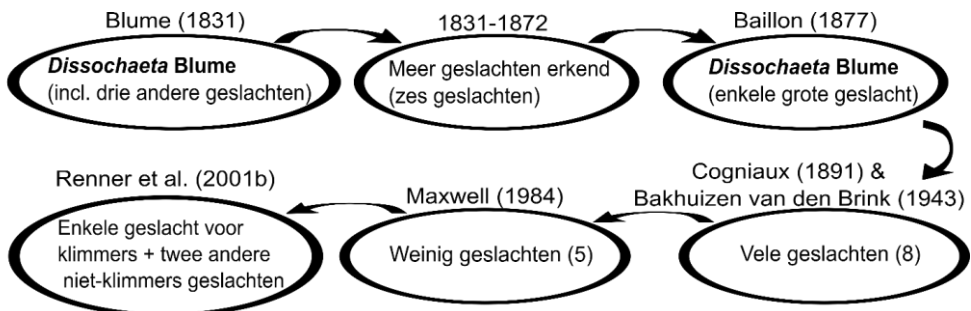


Fig. 8-1. Samenvatting en tijdslijn van de verschillende geslachts omschrijvingen (= de afbakening waarvan ondergeschikte taxa deel uitmaken van het bestudeerde geslacht) binnen de *Dissochaeta*-alliantie

- Welke soort moet worden toegewezen aan de *Dissochaeta*-alliantie? Hoe verschillen ze morfologisch en ecologisch? Wat zijn hun diagnostische morfologische kenmerken?

De herziening van de *Dissochaeta*-alliantie (Kartonegoro & Veldkamp 2013; Kartonegoro et al. 2018, 2019, 2020; zie hoofdstukken 2–5) toonde aan dat *Creochiton* 12 soorten bevat, *Dissochaeta* (incl. de voormalige geslachten *Dalenia* en *Diplectria*) 54 soorten en twee variëteiten, *Macrolenes* bevat 17 soorten en *Pseudodissochaeta* bevat 5 soorten. Morfologisch vertonen deze geslachten overeenkomsten zoals houtigheid (struiken of lianen), cymose thyrsoid bloeiwijzen met tetramere tweevoudige bloemen, acht meeldraden in twee kransen (buitenste = afwisselend met kroonbladen en binnenste = tegenover kroonbladen), met verschillende aanhangsels aan de connectieven en vlezige bessen als vruchten. Alle soorten die in deze taxonomische herzieningen worden erkend, zijn verspreid in Zuidoost-Azië, variërend van Oost-Bhutan, Noordoost-India, Andaman-Nicobaren in oostelijke richting tot Myanmar, Zuid-China, Indochina, Thailand, zuidwaarts door de hele Maleise regio maar afwezig in het oostelijke deel van de Kleine Soenda-eilanden (Fig. 8-2 & 8-3).

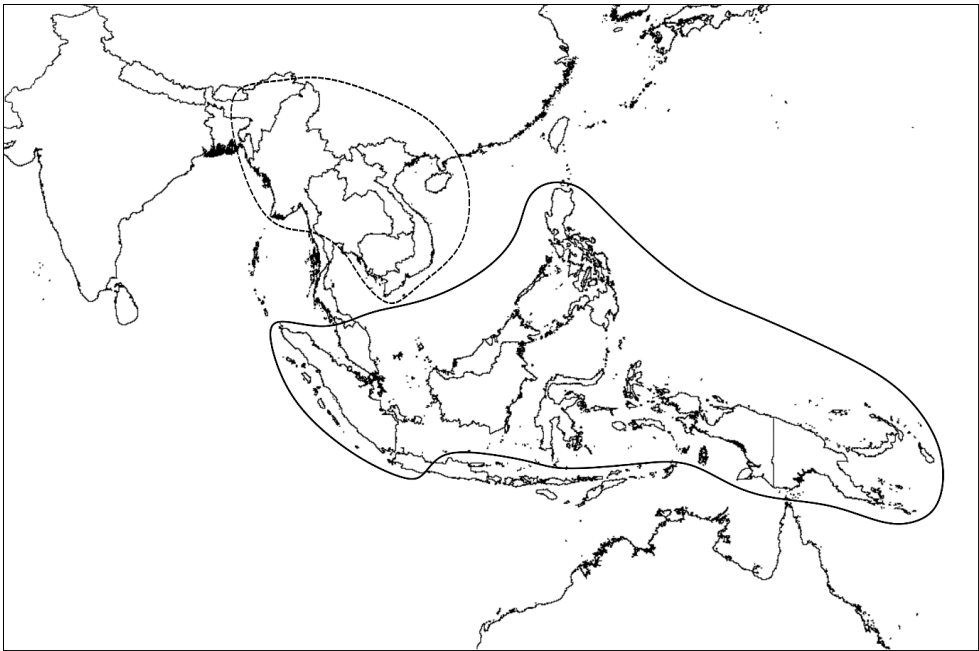


Fig. 8-2. Verspreidingskaart van *Creochiton* (doorlopende lijn) & *Pseudodissochaeta* (stippellijn).

Creochiton bestaat uit epifytische struiken of zelden klimmers (hoofdstuk 2). Het geslacht is gemakkelijk te herkennen aan zijn aparte paar schutbladen, die de bloemknoppen omhullen. Sommige soorten hebben vlezige en concave schutbladen en wanneer deze de bloemknoppen omsluiten, zien ze er bolvormig uit (Fig. 8-4A&B). In tegenstelling tot de andere geslachten in de *Dissochaeta*-alliantie, heeft *Creochiton* axillaire pseudoumbellate bloeiwijzen behalve de West-Maleisische *C. anomalus* (King) Veldkamp. *Creochiton* wordt meestal gevonden op grote hoogte, tot 2000 m hoogte, in bergbossen. De soort geeft de voorkeur aan een vochtig maar open habitat.

Dissochaeta (incl. *Dalenia* en *Diplectria*) is het grootste geslacht in de alliantie en ook wijd verspreid in Zuidoost-Azië. Het geslacht heeft een klimmende gewoonte, terminale of zelden axillaire cymose-pluimen, bloemen met gewoonlijk acht dimorfe meeldraden in twee kransen (Fig. 8-4C&D). Sommige

soorten hebben maar vier vruchtbare meeldraden, omdat de andere vier onontwikkeld zijn en staminodia zijn geworden (onvruchtbare, gedeeltelijk verkleinde meeldraden) of volledig verdwenen zijn (Fig. 8-4E&F). De onontwikkelde meeldraden vormen de buitenste krans of de binnenste krans. De meeldraden hebben verschillende verbindende aanhangsels, ze zijn dorsaal driehoekig of gespoord en ventraal biligulaat of zelfs zonder aanhangsel.

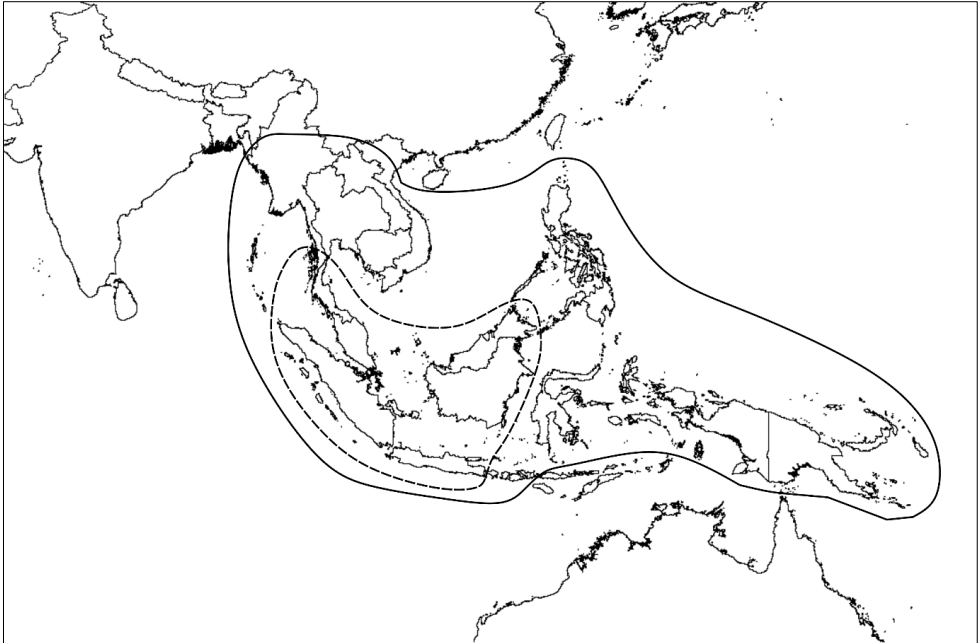


Fig. 8-3. Verspreidingskaart van *Dissochaeta* (doorlopende lijn) & *Macrolenes* (stippellijn).

Macrolenes heeft ook een klimmende gewoonte en cymose-pluimen als bloeiwijzen, vergelijkbaar met *Dissochaeta*. Het geslacht kan van de laatste worden onderscheiden door zijn paar haarkussens op de bladbasis aan de onderzijde, axillaire bloeiwijzen en ventraal fimbriate draadvormige aanhangsels op de buitenste krans meeldraden (Fig. 8-4I&J). *Dissochaeta* en *Macrolenes* leven voornamelijk in secundaire vegetaties of kleine open plekken zoals openingen ontstaan door vallende bomen of ze zijn aanwezig langs de berm. Er zijn maar weinig soorten in de bergbossen tot een hoogte van 2500 m.

Pseudodissochaeta zijn rechtopstaande en spreidende struiken, een habitus die anders is dan alle andere geslachten in de *Dissochaeta*-alliantie. Ze komen alleen voor op het vasteland van Zuidoost-Azië, buiten de Maleise regio. De bloemen hebben acht isomorfe meeldraden, gelijk of bijna gelijke meeldraden (Fig. 8-4K&L). Sommige soorten zijn ook te herkennen aan hun aparte schuine bladbasis en gekartelde bladrand. *Pseudodissochaeta* groeit meestal in tropische groenblijvende bossen met vrij open vegetatie.

Alle hier herziene geslachten groeien in een niet-seizoensgebonden klimaat, dus zonder seizoensvariaties in temperatuur en regenval. Hierdoor kunnen ze het hele jaar door groeien en bloeien. De bestuiving van de bloemen is nooit waargenomen. Waarschijnlijk zijn kleine vliegende insecten of bijen bestuivers en zorgen zo voor de biologische voortplanting in de alliantie. Er zijn mieren gezien die de bloemen van sommige soorten bezochten, maar bezoekers zijn niet noodzakelijk bestuivers en het is nog steeds zeer de vraag of de mieren bestuivers zijn. Verspreiding van de vruchten is waarschijnlijk zoöchoor (door dieren). De

vlezige en kleurrijke rijpe vruchten worden gegeten door vogels of kleine zoogdieren. De kleine en talrijke zaden per vrucht verspreiden zich via ontlasting waarschijnlijk gemakkelijk naar andere, hopelijk ook geschikte habitats.

- *Is de Dissochaeta-alliantie monofyletisch? Welke taxa zijn nauw verwant met de alliantie? Welke evolutionaire kenmerken kunnen worden gebruikt om de clade(s) / groepen te herkennen?*

Het tribus Dissochaeteae, in zijn vorige omschrijving (sensu lato), bleek polyfyletisch te zijn (meer dan één oorsprong) in sommige moleculair fylogenetische studies (Clausing & Renner 2001a; Zhou et al. 2019b). Hun fylogenetische bomen vertoonden drie belangrijke afstammingslijnen binnen de Dissochaeteae: 1) de *Medinilla*-alliantie; 2) *Dinophora* + *Ochthocharis*; en 3) de *Dissochaeta*-alliantie (Clausing & Renner 2001a; Zeng et al. 2016; Zhou et al. 2019b). In dit proefschrift werd bij de moleculaire fylogenetische studie gebruik gemaakt van chloroplast (*ndhF*, *psbK-psbL*, *rbcL* en *rpl16*) en nucleaire (nrETS en nrITS) markers en werden de data statistisch geanalyseerd met behulp van Maximum Parsimony (MP), Maximum Likelihood (ML) en Bayesian Inference (BI) analyses, wat de polyfyly van Dissochaeteae s.l. bevestigde. De analyses geven aan dat de bessenvruchten en de cochleate zaden, die als diagnostische kenmerken voor het tribus worden gebruikt, homoplaas zijn en meerdere parallelle oorsprongen hebben; de bessen zijn binnen de familie minstens drie keer zijn geëvolueerd.

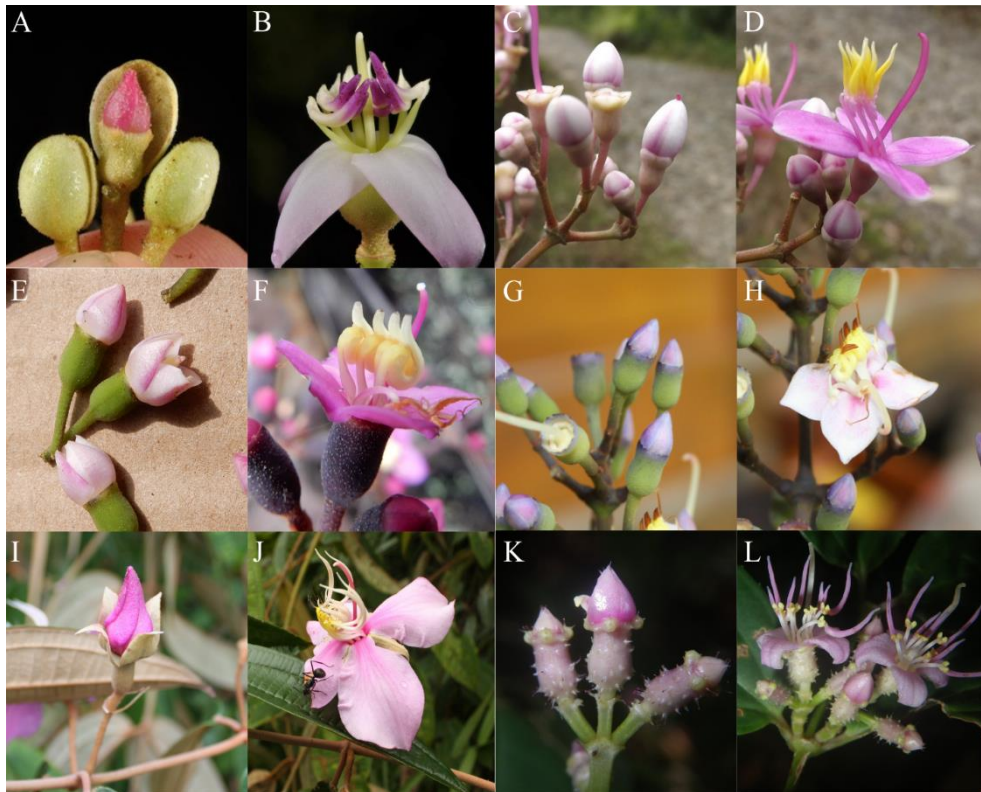


Fig. 8-4. Bloemknoppen en volwassen bloemen in de *Dissochaeta*-alliantie. **A&B.** *Creochiton roseus*; **C&D.** *Dissochaeta bakhuizenii*; **E&F.** *Dalenia glabra*; **G&H.** *Diplectria conica*; **I&J.** *Macrolenes nemorosa*; **K&L.** *Pseudodissochaeta* sp. Foto's door P. Pielser (A&B), A. Kartonegoro (C, D, G, H, I, J), D. Penneys (E&F), M. Nuraliev (K&L).

In overeenstemming met de eerdere studies is de *Dissochaeta*-alliantie een sterk ondersteunde monofyletische groep, die de geslachten *Creochiton*, *Dissochaeta* (inclusief *Dalenia* en *Diplectria*), *Macrolenes* en *Pseudodissochaeta* omvat. De *Dissochaeta*-alliantie vormt een zustergroep met het Zuid-Amerikaanse tribus Cambessedesieae. De monofylie van de *Dissochaeta*-alliantie wordt ook ondersteund door de volgende gemeenschappelijke morfologische kenmerken: thyrsoïde bloeiwijzen, tetramere bloemen met acht ongelijke / subgelijke meeldraden in twee kransen en bessen (Maxwell 1984). Wat de houtanatomie betreft, heeft de *Dissochaeta*-alliantie afwisselende stippels tussen vaten, vat elementen met een wijde diameter en stralen tot 7 cellen breed (Van Vliet 1981).

- Als de *Dissochaeta*-alliantie monofyletisch is, hoe kunnen de fylogenetische resultaten dan worden vertaald in een nieuwe classificatie van monofyletische en herkenbare geslachten? Welke morfologische apomorfieën (nieuw ontwikkelde kenmerken) ondersteunen de classificatie?

De fylogenetische resultaten, samen met de morfologie en de houtanatomie, ondersteunen een terugkeer naar een smallere stam *Dissochaeteae* (met de *Medinilla*-alliantie en de geslachten *Dinophora* en *Ochthocharis* uitgesloten). De tak (= monofyletische groep in een fylogenetische boom) met de *Dissochaeta*-alliantie of subtribus *Dissochaetinae* wordt hierbij verheven tot de rang van tribus en heet *Dissochaeteae*. Door deze herdefiniëring is *Dissochaeteae* alleen aanwezig in Oost-Bhutan, Noordoost-India tot Zuid-China, door heel Zuidoost-Azië naar Nieuw-Guinea zonder vertegenwoordigers in Tropisch Afrika, Madagaskar, Sri Lanka en het vasteland van India (Fig. 8-2 & 8-3). Binnen de *Dissochaeta*-alliantie worden zes takken teruggevonden met sterke statistische ondersteuning in alle analyses. De fylogenie van het tribus *Dissochaeteae* laat zien dat drie takken samenvallen met drie (monofyletische) geslachten, *Creochiton*, *Macrolenes* en *Pseudodissochaeta* (Fig. 8-5). *Dissochaeta* (sensu Kartonegoro et al. 2018) is parafyletisch (één voorouder maar niet alle afstammende soorten inbegrepen) en omvat vijf geslachten, elk met sterke of matige statistische ondersteuning (Fig. 8-5). De eerste tak (A) bestaat uit wat bekend stond als de *Dissochaeta* sectie *Dalenia* tak. De tweede is *Dissochaeta* sectie *Disparistemones* (B). De derde tak (C) is *Dissochaeta* sectie *Diplectria*. De vierde tak (D) is het *Dissochaeta rostrata*-complex (informele groep), die de zustergroep is van de *Macrolenes* tak. De laatste tak (E) bestaat uit de overgebleven *Dissochaeta* soorten (*Dissochaeta* s.str.) inclusief *Dissochaeta* sectie *Anoplodissochaeta*, sectie *Diplostemones*, sectie *Dissochaeta*, sectie *Dissochaetopsis*, sectie *Isostemones*, sectie *Omphalopus*. Op basis van deze moleculaire fylogenetische resultaten worden *Dalenia* en *Diplectria* weer teruggebracht tot geslachts niveau, wat het geslachts concept van *Dissochaeta* smaller maakt (*Dissochaeta* s.str.). *Dissochaeta* sectie *Disparistemones* is nu een deel van *Dalenia*. Het *Dissochaeta rostrata*-complex, dat nauw verwant is aan *Macrolenes*, maakt deel uit van de laatste, waardoor de omschrijving van *Macrolenes* wordt verbreed.

Pseudodissochaeta vormt de meest basale tak binnen de *Dissochaeta*-alliantie, de zus van alle andere taxa in de alliantie. Vervolgens vertakt *Creochiton* af en is het zuster geslacht van alle geslachten met klimmende struiken (*Dalenia*, *Diplectria*, *Dissochaeta* en *Macrolenes*). Binnen de klauterende struiktak splitst *Dalenia* basaal af, gevolgd door *Diplectria* en de laatste splitsing is tussen *Dissochaeta* en *Macrolenes*. Verschillende morfologische kenmerken ondersteunen de verschillende takken. Sommige kenmerktoestanden zijn individueel typerend voor een geslacht / tak, maar andere takken worden gekenmerkt door een combinatie van kenmerktoestanden. De struik habitus wordt gedeeld door alle taxa in de *Dissochaeta*-alliantie in drie verschillende toestanden. Rechtopstaande, terrestrische struiken

is de plesiomorfe (oorspronkelijke of primitieve) toestand, aanwezig in *Pseudodissochaeta*, maar als zodanig typerend voor dit geslacht binnen de alliantie. Dit wordt gevolgd door epifytische struiken die typisch zijn voor *Creochiton*. De meest voorkomende toestand is klimmende struik, de meest afgeleide (laatst ontwikkelde) kenmerktoestand, aanwezig bij *Dalenia*, *Diplectria*, *Dissochaeta* en *Macrolenes*. Het klimmen is slechts één keer geëvolueerd in de oude wereld Melastomataceae (Clausing & Renner 2001a). Interpetiolaire groei wordt meestal getoond tussen de aanhechtingen van de bladstelen van de tegenovergestelde bladeren en het vergemakkelijkt waarschijnlijk het klimmen door een houvast te bieden. Geslachten met klimmende struiken hebben verschillende vormen van interpetiolaire groei. De interpetiolaire groei van *Diplectria*, *Dissochaeta* en *Macrolenes* bestaat alleen uit een eenvoudige verhoogde lijn of kleine ribbels. *Dalenia* is het enige geslacht met een meer ontwikkelde interpetiolaire groei, die lobben vormt of een pectinate structuur produceert.

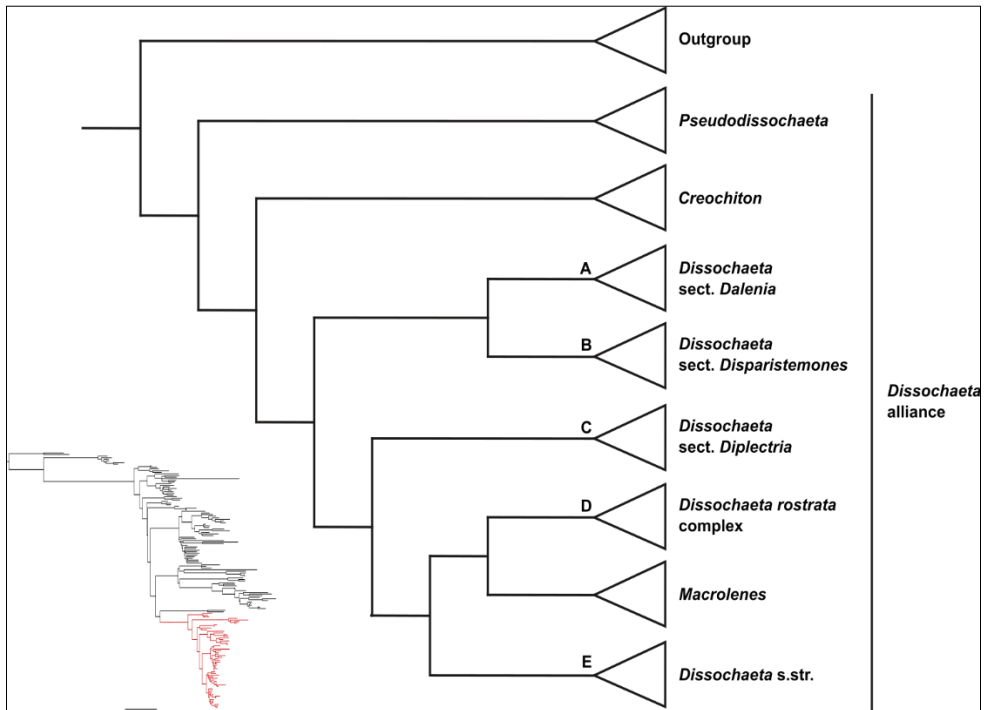


Fig. 8-5. Vereenvoudigde fylogenetische boom van de *Dissochaeta*-alliantie, waarbij de driehoeken de soorten voorstellen. **A.** *Dissochaeta* sectie *Dalenia* (nu *Dalenia*); **B.** *Dissochaeta* sectie *Disparistemones* (nu *Dalenia*); **C.** *Dissochaeta* sectie *Diplectria* (nu *Diplectria*); **D.** *Dissochaeta* *rostrata*-complex (nu *Macrolenes*); **E.** *Dissochaeta* s.str. (nu *Dissochaeta*). Linksonder: het cladogram van de complete set Melastomataceae-monsters waarbij de rode groep de *Dissochaeta*-alliantie vormt.

Afgeknotte of verenigde kelklobben zijn plesiomorf in de alliantie. Ze zijn meestal zichtbaar omdat er slechts vier kleine tanden of golvingen of soms driehoekige vormen aanwezig zijn als de uiteinden van het hypanthium (= uitgegroeide bloembasis). *Pseudodissochaeta* heeft gewoonlijk vier kleine verdikte tandenachtige enaties als kelklobben. *Creochiton*, *Dalenia* en *Diplectria* hebben ook afgeknotte kelklobben, maar die zijn zichtbaar als kleine golvingen aan de top van het hypanthium. Soms ontwikkelen deze golvingen zich niet eens en heeft het hypanthium alleen een platte rand. In *Dissochaeta* heeft de gedeeltelijk afgeknotte kelkbuis vier driehoekige uiteinden. De lengte van deze tips varieert binnen het geslacht van kort (half zo lang als het afgeknotte deel) tot lang (twee keer zo lang als het afgeknotte deel). De kelklobben van *Macrolenes* verschillen van alle andere geslachten in de alliantie. Het

geslacht heeft als afgeleid kenmerk vier, vrije, goed ontwikkelde kelklobben met een ronde, driehoekige of lineaire vorm. De lengte van de lobben varieert, tot zo lang als het hypanthium.

Isomorfe (gelijke) meeldraden worden beschouwd als de plesiomorfe toestand en ze worden gevonden in de basale takken, zoals *Pseudodissochaeta*. *Creochiton* heeft over het algemeen soorten met isomorfe meeldraden behalve *C. anomalus* en *C. monticola* (Ridl.) Veldkamp. Alle houtachtige klimmende geslachten hebben dimorfe meeldraden (2 vormen) als synapomorfie. Dimorfe meeldraden verschillen meestal in de grootte en vorm van de helmknoppen. Het hebben van alleen vruchtbare meeldraden in beide kransen is de plesiomorfe toestand in de *Dissochaeta*-alliantie en aanwezig in de meeste geslachten: *Pseudodissochaeta*, *Creochiton*, *Dissochaeta* en *Macrolenes*. Een onvruchtbare buitenste krans wordt gedeeld door *Dalenia* en *Diplectria*, waarvan de buitenste meeldraden zich ontwikkelen tot 1/3 van de vruchtbare meeldraden of ze zijn volledig verkleind. Een onvruchtbare binnenste krans van meeldraden wordt gevonden in een paar soorten *Creochiton* en *Dissochaeta*.

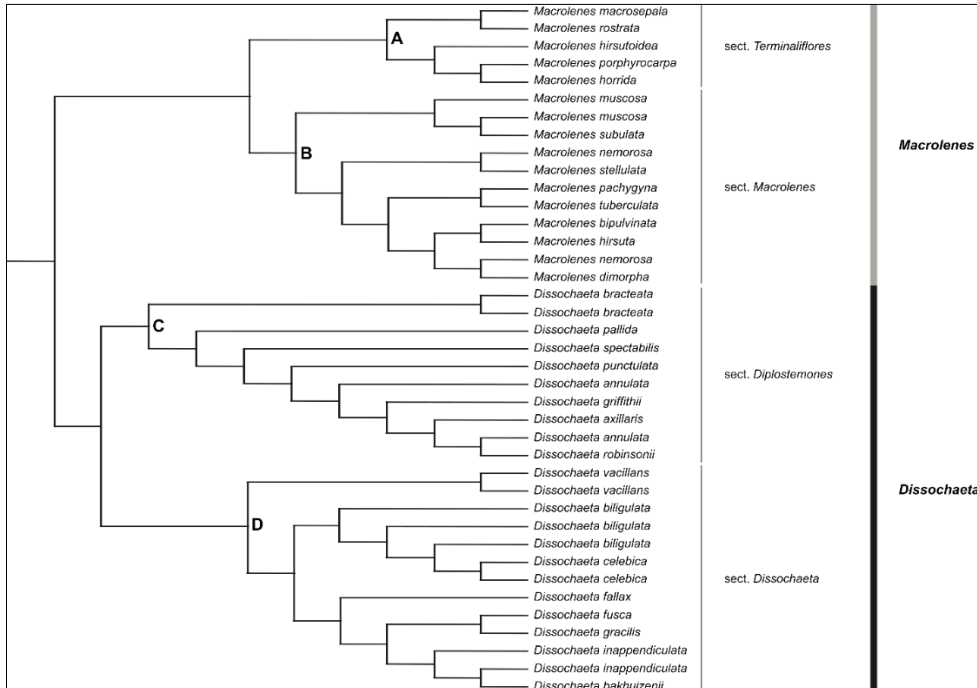


Fig. 8-6. Fylogenetische boom van de *Macrolenes* en *Dissochaeta* takken met de nieuwe infragenerische classificatie in secties.

- *Bevestigt de moleculaire fylogenie één van de eerder voorgestelde infragenerische taxa? Hoe verhouden ze zich tot elkaar?*

Alleen binnen *Dissochaeta* (in verschillende omschrijvingen) werden infragenerische taxa beschreven (Blume 1831a, 1831b; Baillon 1877; Cogniaux 1891; Merrill 1917). In dit proefschrift, gebaseerd op de resultaten van de fylogenetische analyses, worden sommige secties nu erkend als verschillende geslachten. Het zijn secties *Creochiton*, *Dalenia* en *Diplectria*. De overige secties maken nu nog deel uit van het geslacht *Dissochaeta*. De moleculaire fylogenie van *Dissochaeta* laat zien dat er binnen *Dissochaeta* slechts twee statistisch ondersteunde takken zijn, die kunnen worden beschouwd als infragenerische taxa op sectie niveau (Fig. 8-6). De eerste tak is geassocieerd met sectie *Diplostemones* (C) en de andere is sectie *Dissochaeta* (D). Infragenerische taxa waren nooit voorgesteld voor *Macrolenes*. De opname van het statistisch goed ondersteunde *Dissochaeta rostrata*-complex in het geslacht moet echter worden erkend en twee secties zijn nu duidelijk (Fig. 8-6); sectie *Terminaliflores* (A) is opgericht om de *rostrata* groep te erkennen, terwijl de

overige soorten (voorheen *Macrolenes* in strikte zin) nu zijn opgenomen in sectie *Macrolenes* (B).

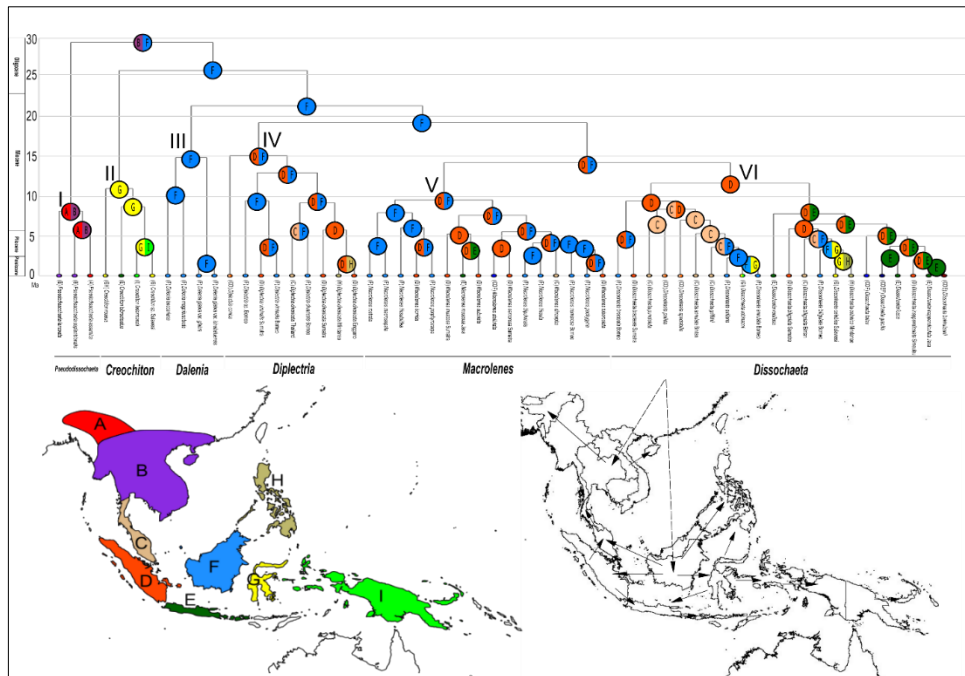


Fig. 8-7. Mogelijke voorouderlijke gebieden en verspreidingsroutes voor de *Dissochaeta*-alliantie. Kleuren in de cirkeldiagrammen en kaart komen overeen met geografische gebieden; Ma, miljoen jaar geleden. **A:** E Bhutan, NO India en NW Myanmar; **B:** Indochina, incl. C & E Myanmar, S China, Hainan en Thailand; **C:** S Thailand, Maleis schiereiland en Riau-archipel; **D:** Sumatra en omliggende eilanden; **E:** Java en Kleine Soenda-eilanden excl. Sumba, Flores en Timor; **F:** Borneo; **G:** Sulawesi; **H:** Filippijnen incl. Palawan; en **I:** Molukken en Nieuw-Guinea. Takken: **I.** *Pseudodissochaeta*; **II.** *Creochiton*; **III.** *Dalenia*; **IV.** *Diplectria*; **V.** *Macrolenes*; **VI.** *Dissochaeta*.

- Waar en wanneer vond de belangrijkste diversificatie plaats in de *Dissochaeta*-alliantie? Welk scenario is het resultaat van de historische biogeografische analyse van de geslachten en soorten? Hoe kunnen we de migratieroutes verklaren?

Moleculaire dateringsanalyses suggereren een oorsprong van de *Dissochaeta*-alliantie in Zuid-Amerika. De alliantie werd afgesplitst van de Zuid-Amerikaanse *Cambessedesieae* in het late Eoceen (39,32 Ma) en verspreidde zich naar Zuidoost-Azië waar het uitwaaierde in in het middelste Oligoceen (28,96 Ma). De voorouder van de *Dissochaeta*-alliantie is mogelijk gemigreerd van Zuid-Amerika naar Zuidoost Azië. Een brede voorouderlijke verspreiding in Zuidoost-Azië (Indochina en Borneo) is waarschijnlijk het gebied van oorsprong van de *Dissochaeta*-alliantie, waar veel van de soortvorming plaats vond (Fig. 8-7). Het vasteland van Zuidoost-Azië (gebieden AB; Fig. 8-7) is het oorsprongsgebied van het geslacht *Pseudodissochaeta* (I). *Creochiton* (II) is waarschijnlijk ontstaan op Sulawesi (gebied G; Fig. 8-7) en verspreidde zich verschillende keren noordwaarts naar de Filippijnen, westwaarts naar Java en oostwaarts naar Molukken-Nieuw Guinea. De geslachten met klimmende struiken (*Dalenia*, *Diplectria*, *Dissochaeta* en *Macrolenes*) zijn waarschijnlijk ontstaan op Borneo (gebied F; Fig. 8-7). *Dalenia* (III) is ontstaan op Borneo, gevolgd door

een radiatie van soorten op het eiland (gebied F; Fig. 8-7). *Diplectria* (IV) en *Macrolenes* (V) zouden een oorsprong in Borneo-Sumatra hebben (gebieden DF; Fig. 8-7), terwijl de oorsprong van *Dissochaeta* (VI) Sumatra zou kunnen zijn (gebied D; Fig. 8-7). Er zijn talrijke verspreidings gebeurtenissen binnen Borneo, westwaarts naar Sumatra, het Maleis schiereiland en Java of oostwaarts over de Wallace lijn naar Sulawesi, de Filippijnen en de Molukken-Nieuw-Guinea; de uitbreiding naar de laatste twee gebieden vond plaats met Sulawesi als springplank (Fig. 8-7). De recente verspreidingspatronen van de *Dissochaeta*-alliantie zijn ook gevonden voor verschillende andere Zuidoost-Aziatische plantengroepen, en ze zijn in hoge mate congruent met de geologische gebeurtenissen in Zuidoost-Azië.