

Phylogenie der „Sphecidae“ (Hymenoptera: Apoidea) basierend auf molekularen Daten

Volker Lohrmann^{1,4}, Michael Ohl¹, Christoph Bleidorn² & Lars Podsiadlowski³

¹ Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin

² AG Evolutionsbiologie / Spezielle Zoologie, Universität Potsdam

³ AG Evolution und Systematik der Tiere, Freie Universität Berlin

⁴ aktuell: Abteilung Entomologie, Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe

Abstract: Sequences from the nuclear long-wavelength-rhodopsin and the mitochondrial cytochrome-c-oxidase (subunit I) from different representatives of the Apoidea, with special emphasis on digger wasps (Sphecidae sensu lat), were analysed using maximum parsimony, maximum likelihood and Bayesian inference methods. Compared with previous phylogenetic studies based on morphology, the results of the molecular analyses are controversial but correspond in the absence of support for the Sphecidae s. l (sensu BOHART & MENKE). The relationships within the Sphecidae sensu stricto correspond largely with recent morphological studies. There is circumstantial evidence that the Ampulicidae and Sphecidae s. str. together form a monophyletic group, whereas the relationships within this taxon are still uncertain. Although there is no evidence for a definitive phylogenetic position of the Heterogynaidae; it can be excluded that they are the sistertaxon to all other Apoidea. Instead, they are probably a derived group within the Crabronidae. In conflict to the majority of current morphological studies, the molecular analyses provide no support for the Crabronidae and Bembicinae. Some molecular analyses imply a close relationship between Philanthinae and bees.

Key words: Hymenoptera, Apoidea, Sphecidae, molecular phylogeny, *LWRh*, *cox1*

V. Lohrmann, Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe, Abteilung Entomologie, Erbprinzenstr. 13, D-76133; volker.lohrmann@smnk.de

M. Ohl, Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin, Systematische Zoologie, Invalidenstraße 43, D-10115 Berlin

C. Bleidorn, Universität Potsdam, Institut für Biochemie & Biologie – AG Evolutionsbiologie/Spez. Zoologie, Karl-Liebknecht-Str. 24-25, Haus 26, D-14476 Golm

L. Podsiadlowski, Freie Universität Berlin, Institut für Biologie, Chemie, Pharmazie – AG Evolution und Systematik der Tiere, Königin-Luise-Str. 1-3, D-14195 Berlin

Einleitung

Die Grabwespen (Sphecidae sensu BOHART & MENKE 1976; Sphecidae sensu lato in neueren, phylogenetischen Arbeiten), zu denen nach DAY (1984) und späteren Autoren auch die Heterogynaidae zählen, umfassen derzeit 266 Gattungen mit 9559 beschriebene Arten (PULAWSKI 2006). Zusammen mit den Bienen (= Apiformes nach MICHENER 2000, bzw. Anthophila nach ENGEL 2005) bilden die Grabwespen ein gut begründetes Monophylum, das nach MICHENER (1986) den Namen Apoidea trägt und eine der drei Hauptlinien innerhalb der aculeaten Hymenoptera ist. Die Monophylie der aculeaten Hymenoptera, der Apoidea sowie die der Bienen ist jeweils gut begründet (z.B. BROTHERS 1975, KÖNIGSMANN 1978, LOMHOLDT 1982, ALEXANDER 1992, BROTHERS & CARPENTER 1993). Anders verhält es sich mit den Grabwespen. Neben der phylogenetischen Untersuchung von BROTHERS & CARPENTER (1993), die die Monophylie der Grabwespen unterstützt, haben andere morphologische als auch molekularsystematische Analysen starken Zweifel an dieser Hypothese aufkommen lassen (z.B. KÖNIGSMANN 1978, LOMHOLDT 1982, ALEXANDER 1992, PRENTICE 1998, MELO 1999, OHL & BLEIDORN 2006).

Material und Methoden

Für die phylogenetischen Analysen wurden von verschiedenen Vertretern der aculeaten Hymenoptera (sieben Apidae, zwei Heterogynaidae, einer Ampulicidae, 17 Sphecidae s. str. und 14 Crabronidae sowie acht Außengruppenvertretern aus Vespoidea und Chrysoidea) Sequenzdaten zweier für phylogenetische Fragestellungen bereits häufig verwendete Gene erhoben. Zum einen handelt es sich dabei um die Cytochrom-C-Oxidase Subunit I (*coxI*), die unter anderem für das DNA-Barcoding verwendet wird, zum anderen um das Long Wavelength Rhodopsin (*LWRh*). Sequenzen von *LWRh* wurden bereits regelmäßig für phylogenetische Fragestellungen innerhalb der Bienen wie auch von OHL & BLEIDORN (2006) in der bisher einzigen molekular-phylogenetischen Untersuchung an Grabwespen zur systematischen Position der Heterogynaidae verwendet. Analysiert wurde jeweils ein Nukleotid- und Aminosäurealignment der beiden Gene. Als Analyseverfahren wurden Maximum Parsimony, Maximum Likelihood sowie die Bayesian Inference verwendet. Die Robustheit der Äste im Stammbaum wurde mittels Bootstrapanalyse ermittelt.

Ergebnisse & Diskussion

Die Ergebnisse der molekularen Analysen (Tabelle 1, Abbildung 1) stimmen in unterschiedlichem Grad mit denen der bisher geführten morphologischen Untersuchungen überein. In keiner der durchgeführten Analysen konnte die Monophylie der Grabwespen insgesamt, also der Sphecidae sensu lato, bestätigt werden, was im Einklang mit der Mehrheit der aktuellen Literatur steht (z.B. KÖNIGSMANN 1978, LOMHOLDT 1982, ALEXANDER 1992, PRENTICE 1998, MELO 1999, OHL & BLEIDORN 2006).

Gen	<i>LW Rh</i>				<i>coxI</i>			
	Nukleotid-		Aminosäure-		Nukleotid-		Aminosäure-	
	ML/B	MP	B	MP	ML/B	MP	B	MP
Anthophila	+	+			+	+	+	+
Sphecidae s. l. (alle Grabwespen)								
Sphecidae s. str.					+	+	+	
Crabronidae								
Heterogynaidae	+	+	+	+	+	+	+	+
Bembicinae								
Crabroninae	+	+			+	+	+	+
Sceliphrina					+		+	+
Prionychina	+	+	+	+	+	+	+	+
Ammophilini	+	+	+	+	+	+	+	
Sphecini	+	+						
Sphecini + Ammophilini					+		+	

Tabelle 1: Vergleich der vorläufigen Ergebnisse (Datensatz noch unvollständig) der Einzelanalysen mit Angaben welche Taxa in den Untersuchungen Unterstützung erhalten.

Die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Sphecidae sensu stricto (= Sphecinae sensu BOHART & MENKE) werden in Übereinstimmung mit jüngeren morphologischen Untersuchungen (z.B. OHL 1996) weitgehend bestätigt. Es ist anzunehmen, dass die Ampulicidae mit den Sphecidae sensu stricto eine monophyletische Gruppierung bilden, wie dies bereits von ALEXANDER (1992) angenommen wurde. Die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb dieses Monophylums bleiben aber unklar, zumal aufgrund fehlender Sequenzdaten keine Aussage für den *coxI*-Datensatz getroffen werden kann.

Die genaue Stellung der Heterogynaidae konnte mit Hilfe der molekularen Daten nicht endgültig ermittelt werden, ihre Zugehörigkeit zu den Apoidea wird allerdings durch alle durchgeführten molekularen Untersuchungen bestätigt. Ausgeschlossen werden kann hingegen, dass sie, wie von PRENTICE (1998) dargestellt,

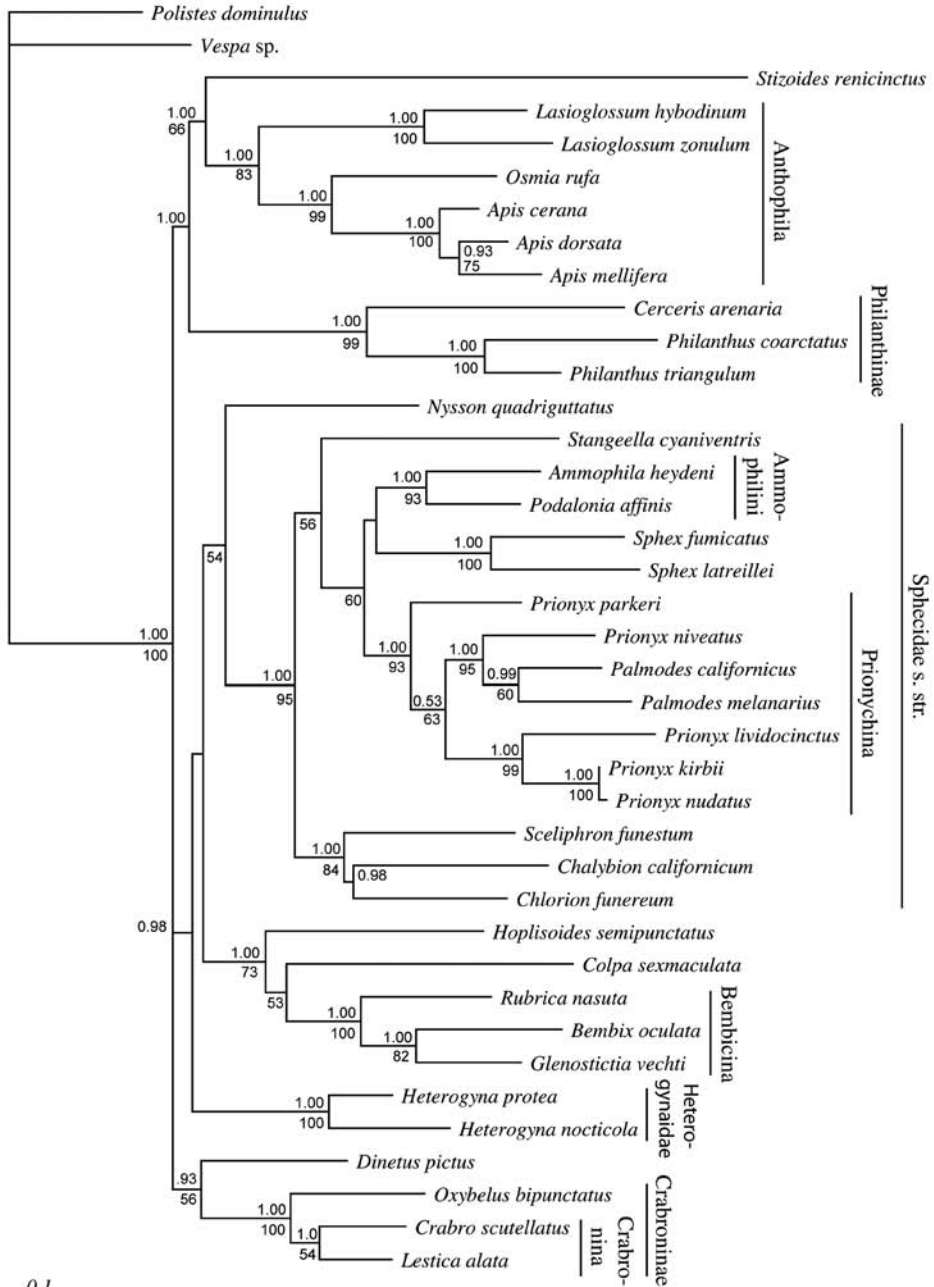


Abbildung 1: Maximum Likelihood (ML) Baum. Ermittelt aus dem *cox1*-Nukleotid-Alignment (vorläufiges Ergebnis – Datensatz noch unvollständig). Model TVM + I + G. Bootstrapwerte in % sind unter den Ästen dargestellt – es werden nur Werte über 50% dargestellt (Anzahl der Replikate = 100). Posterior-probability-Werte aus der Bayes-Analyse über den Ästen – (Maßstab: 0.1 Veränderungen pro Alignment-Position).

die Schwestergruppe der übrigen Apoidea bilden. Mit großer Wahrscheinlichkeit sind sie nicht einmal eines der ursprünglichsten Taxa innerhalb der Apoidea, wie es zahlreiche morphologische Analysen nahe legen (z.B. PRENTICE 1998), sondern eine stärker abgeleitete Gruppe innerhalb der Crabronidae.

Im deutlichen Widerspruch zu den meisten bisherigen morphologisch-phylogenetischen Arbeiten über Grabwespen kann weder die Monophylie der Crabronidae (z.B. PRENTICE 1998, MELO 1999) noch die der Bembicinae (= Nyssoninae in BOHART & MENKE 1976) unterstützt werden. Allerdings muss berücksichtigt werden, dass es sich hierbei auch um ein Artefakt der relativ geringen Anzahl an untersuchten Vertretern der Crabronidae (diese stellen ca. 90,5% der 9559 beschriebenen Arten – in die Analysen eingegangen sind davon 14) handeln kann. Einige Ergebnisse der Analysen sprechen dafür, dass die Philanthinae (Bienenwolf-Verwandte), eine Teilgruppe der Crabronidae, die Schwestergruppe der monophyletischen Bienen sind, wie es bereits von ALEXANDER (1990, 1992) anhand morphologischer Daten zur Diskussion gestellt wurde.

Es zeigt sich, dass molekulare Daten wertvolle Hinweise bzw. Diskussionsansätze zur Phylogenie der Grabwespen liefern können. Daher sollten weitere Untersuchungen mit breiterem Taxonsampling, insbesondere im Bereich der Crabronidae, und mehr Genen durchgeführt werden.

Die vorliegende Arbeit wurde finanziell durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) unterstützt (Projekt: OH 81/4 (Michael Ohl)).

Literatur:

- ALEXANDER, B. (1990): A preliminary phylogenetic analysis of sphecoid wasps and bees. – *Sphecos*, **20**: 7-16.
- ALEXANDER, B. (1992): An exploratory analysis of cladistic relationships within the superfamily Apoidea, with special reference to sphecid wasps. – *J. Hym. Res.*, **1**: 25-61
- BOHART, R. M. & MENKE, A. S. (1976): Sphecid wasps of the world. A generic revision. – University of California Press; Berkeley, Los Angeles, London. ix + 695 pp.
- BROTHERS, D. J. (1975): Phylogeny and classification of the aculeate hymenoptera, with special reference to Mutilidae. – *Univ. Kansas Sci. Bull.*, **50** (11): 483-648.
- BROTHERS, D. J. & CARPENTER, J. M. (1993): Phylogeny of Aculeata. – *J. Hym. Res.*, **2**: 227-302.
- DAY, M. C. (1984): The enigmatic genus *Heterogyna* Nagy (Hymenoptera: Sphecidae; Heterogyninae). – *Syst. Ent.*, **9**: 293-307.
- ENGEL, M. S. (2005): Family-group names for bees (Hymenoptera: Apoidea). *Amer. Mus. Nov.*, **3476**: 33 pp.
- KÖNIGSMANN, E. (1978): Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 4: Aculeata (Unterordnung Apocrita). – *Dtsch. Entomol. Z.*, **25** (IV-V): 365-435.
- LOMHOLDT, O. (1982): On the origin of the bees (Hymenoptera: Apidae, Sphecidae). – *Ent. Scand.*, **13**: 185-190.
- MELO, G. A. R. (1999): Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera), with emphasis on the crabronid wasps. – *Sci. Pap. Nat. Hist. Mus. Univ. Kansas*, **14**: 1-55.
- MICHENER, C. D. (1986): Family-group names among bees. – *J. Kans. Ent. Soc.*, **59**: 219-234.
- MICHENER, C. D. (2000): *The Bees of the world*. John Hopkins University Press, Baltimore.
- OHL, M. (1996): Die phylogenetischen Beziehungen der Sphecinae (Hymenoptera: Apoidea: „Sphecidae“) aufgrund morphologischer Merkmale des Exoskeletts. – *Zool. Beitr. N. F.*, **37**: 3-40.
- OHL, M. & BLEIDORN, C. (2006): The phylogenetic position of the enigmatic wasp family Heterogyninae based on molecular data, with description of a new, nocturnal species (Hymenoptera: Apoidea). – *Syst. Ent.*, **31** (2): 321-337.
- PRENTICE, M. A. (1998): *The Comparative Morphology and Phylogeny of Apoid Wasps (Hymenoptera: Apoidea)*. – Unpublished Dissertation Thesis. University of California, Berkeley.
- PULAWSKI, W. (2006): [http://www.calacademy.org/research/entomology/Entomology_Resources/Hymenoptera/sphecidae/...](http://www.calacademy.org/research/entomology/Entomology_Resources/Hymenoptera/sphecidae/)