

Eine molekulare Studie zur systematischen Stellung der Pteromalidae innerhalb der Chalcidoidea (Hymenoptera, Apocrita)

A Molecular Study Concerning the Systematic Position of Pteromalidae within Chalcidoidea (Hymenoptera, Apocrita)

LARS KROGMANN & RUDOLF ABRAHAM

Zusammenfassung: Erzwespen (Chalcidoidea) enthalten über 22 000 beschriebene Arten, die in 19 Familien eingeteilt werden. Für die meisten dieser Familien, darunter auch die Pteromalidae, gibt es bislang keine systematische Definition. Durch die Analyse von 28S D2 rDNA Sequenzen können wir zeigen, dass die Pteromalidae wahrscheinlich keine monophyletische Gruppe bilden. Die untersuchten Arten entstammen fünf Unterfamilien der Pteromalidae (Asaphinae, Miscogasterinae, Panstenoninae, Pteromalinae und Spalangiinae), zusätzlich werden Taxa aus den Familien Eurytomidae, Torymidae und Mymaridae verwendet. Das Taxon der Spalangiinae bleibt im Stammbaum isoliert, während die übrigen Pteromaliden ein engeres Verwandtschaftsverhältnis zu Eurytomiden und Torymiden zeigen. Auf der Grundlage dieser Ergebnisse diskutieren wir, ob die Unterfamilie Spalangiinae Familienstatus erhalten sollte.

Schlüsselwörter: 28S rDNA, molekulare Phylogenie, Chalcidoidea, Pteromalidae, Spalangiinae

Summary: Jewel wasps (Chalcidoidea) include more than 22 000 described species classified in 19 families. Like the majority of these families, the Pteromalidae lack a systematic definition. By analyzing 28S D2 rDNA sequences we show that Pteromalidae are probably not a monophyletic group. The analyzed species belong to five pteromalid subfamilies (Asaphinae, Miscogasterinae, Panstenoninae, Pteromalinae, Spalangiinae) and to the chalcidoid families Eurytomidae, Torymidae and Mymaridae. In the resulting cladogram the subfamily Spalangiinae is separated from the remaining pteromalids, who show a closer relationship to eurytomids and torymids. Based on these results we discuss if the subfamily Spalangiinae should be treated as a family.

Keywords: 28S rDNA, molecular phylogeny, Chalcidoidea, Pteromalidae, Spalangiinae

1. Einleitung

Die Erzwespen (Überfamilie Chalcidoidea) gehören mit über 22 000 beschriebenen Arten (NOYES 2003) zu den größten Tiergruppen. Nach Schätzungen könnten sogar über 100.000 Arten existieren (NOYES 1978). Die meisten Arten leben entomophag als Parasitoide von anderen Insekten, während ein geringer Teil wieder sekundär phytophag geworden ist. Obwohl der Großteil der Arten nur wenige Millimeter misst, sind Farben- und

Formenvielfalt der Erzwespen sowie deren ökologische Diversität größer als bei allen anderen Gruppen parasitischer Hautflügler.

Nach über 200 Jahren intensiver taxonomischer und morphologischer Bearbeitung ist es noch immer nicht gelungen, ein gültiges System für die Chalcidoidea aufzustellen. Das Taxon geht auf LATREILLE (1817) zurück, doch hatte schon LINNÉ 1758 einzelne, auffälligere Erzwespenarten in seine „Systema naturae“ aufgenommen. Zur Zeit werden die Chalcidoidea in 19 Familien und über 90 Unterfa-

milien eingeteilt (NOYES 2003). Diese Einteilung erscheint jedoch als Provisorium, da zahlreiche zumeist basale Familien keine gültigen Taxa darstellen (GIBSON et al. 1999).

Besonders problematisch ist der Status der Pteromalidae, die mit über 3 500 beschriebenen Arten eine der drei größten Gruppen der Chalcidoidea bilden. Mit 31 Unterfamilien (NOYES 2003) entfallen allein auf die Pteromalidae ein Drittel aller für die Erzwespen beschriebenen Unterfamilien. Die Pteromalidae sind durch wenige plesiomorphe Merkmale und Merkmalskombinationen charakterisiert, die zwar eine Bestimmung ermöglichen, aber auf kein gemeinsames Verwandtschaftsverhältnis schließen lassen. Es wird daher angenommen, dass die Pteromalidae polyphyletisch sind. Erste Hinweise dafür lieferten kladistische Analysen anhand morphologischer (TÖRÖK & ABRAHAM 2002) und molekularbiologischer Daten (CAMPBELL et al. 2001).

Molekularbiologische Daten sind inzwischen für kladistische Analysen unentbehrlich geworden, da sie die Datenmatrizen erheblich erweitern können. In Kombination mit morphologischen und ökologischen Daten ist es häufig gelungen, Verwandtschaftsverhältnisse aufzudecken, die mit einer Methode allein nicht eindeutig aufzuklären waren. Neben der Auswahl der Taxa ist der Einsatz der zu verwendenden Genfragmente, also der molekularen Marker, eine entscheidende Voraussetzung für eine erfolgreiche Analyse. Dabei ist die taxonomische Ebene, auf der gearbeitet wird, z. B. Art-, Gattungs- oder Familienniveau, zu berücksichtigen (LOXDAL & LUSHAI 1998; CATERINO et al. 2000). Aufgrund der unterschiedlichen taxonomischen Hierarchien lassen sich genetische Marker allerdings nicht ohne Weiteres von einer Tiergruppe auf eine andere übertragen.

Innerhalb der Chalcidoidea wurde die D2-Region der 28S rDNA für systematische Fragestellungen besonders häufig verwendet. Es zeigte sich, dass der Grad der genetischen Variation dieses Markers für den Einsatz auf Gattungs- und Familienniveau geeignet ist

(CAMPBELL et al. 1993; GAUTHIER et al. 2000; CAMPBELL et al. 2001). Mit dem genannten Marker werden im Folgenden die Verwandtschaftsbeziehungen von Vertretern aus fünf Unterfamilien der Pteromalidae sowie aus den Familien Eurytomidae, Torymidae und Myrmariidae untersucht.

2. Material und Methoden

Aus den Erzwespenfamilien Pteromalidae, Torymidae und Eurytomidae wurden 18 Arten überwiegend im Freiland gesammelt und bis zur Bearbeitung eingefroren oder in Ethanol (70 %) gelagert. Die verwendeten Arten sind in Tabelle 1 aufgelistet. Die DNA-Extraktion erfolgte mit dem DNeasy Tissue Kit von QIAGEN nach dem Standardprotokoll des Herstellers. PCR's (Polymerase Chain Reactions) wurden in einem ABI Cyler mit 30 Zyklen unter folgenden Bedingungen durchgeführt: 94 °C (1 min), 60 °C (30 s), 72 °C (30 s). Nach anschließender Sequenzierung konnte eine Teilsequenz der D2 Region der 28S rDNA (~ 500 Basenpaare) erhalten werden. Die verwendeten Primersequenzen finden sich bei DOWTON & AUSTIN (1998). Das Alignment wurde mit Clustal W Version 1.8 (THOMPSON 1994) durchgeführt. Für die kladistische Analyse wurden zusätzlich die Sequenzdaten der Myrmariide *Gonatocerus* sp. (Chalcidoidea) und der als Außengruppe dienenden *Ceraphron* sp. (Ceraphronoidea) aus der internationalen Genbank des NCBI (National Center for Biotechnology Information) entnommen. Der Stammbaum wurde mit PAUP Version 4.0.d.56 (SWOFFORD 1997) erstellt. Dazu wurde die Neighbor-Joining Methode verwendet (SAITOU & NEI 1987) unter Annahme des Kimura-2-Parameter Modells (K2P). Die statistische Absicherung erfolgte durch das Bootstrap-Verfahren (FELSENSTEIN 1985). Die Robustheit der einzelnen Topologien wurde mit 1.000 Bootstrap-Wiederholungen überprüft.

Tab. 1: Die systematische Einteilung der untersuchten Chalcidoidea (ohne *Gonatocerus* sp.).
Table 1: Classification of the Chalcidoidea analyzed in this study (without *Gonatocerus* sp.).

Familie	Unterfamilie	Spezies
Eurytomidae	Eurytominae	<i>Eurytoma compressa</i> (Fabricius, 1794)
		<i>Eurytoma robusta</i> Mayr, 1878
		<i>Tetramesa calamagrostidis</i> (Schlechtendal, 1891)
Torymidae	Toryminae	<i>Monodontomerus</i> sp.
		<i>Podagrion</i> sp.
		<i>Torymus bedeguaris</i> (Linnaeus, 1758)
Pteromalidae	Asaphinae	<i>Asaphes vulgaris</i> Walker, 1834
	Miscogasterinae	<i>Cyrtogaster vulgaris</i> Walker, 1833
		<i>Miscogaster rufipes</i> Walker, 1833
	Panstenoninae	<i>Panstenon oxylus</i> (Walker, 1839)
	Pteromalinae	<i>Anisopteromalus calandrae</i> (Howard, 1881)
		<i>Anogmus hohenheimensis</i> (Ratzeburg, 1844)
		<i>Caenacis inflexa</i> (Ratzeburg, 1848)
<i>Lariophagus distinguendus</i> (Förster, 1841)		
<i>Mesopolobus dubius</i> (Walker, 1834)		
Spalangiinae	<i>Pteromalus bedeguaris</i> (Thomson, 1878)	
	<i>Spaniopus peisonis</i> (Erdős, 1957)	
	Spalangiinae	<i>Spalangia nigripes</i> Curtis, 1839

3. Ergebnisse

In dem erhaltenen Stammbaum bilden die untersuchten Eurytomiden, Torymiden und Pteromaliden eine Klade (Bootstrap 100 %), während die Mymaride *Gonatocerus* sp. außerhalb dieser Gruppe steht (Abb. 1). Die Pteromaliden bilden keine monophyletische Gruppe, da *Spalangia nigripes* (Spalangiinae) im Kladogramm das Schwestertaxon aller übrigen Arten inklusive Torymidae und Eurytomidae bildet (Bootstrap 63 %). Die drei Eurytomiden bilden ein Monophylum (Bootstrap 100 %), während der Status der Torymiden nicht geklärt ist. Vier Unterfamilien der Pteromalidae bilden in dem Stammbaum eine Gruppe (Bootstrap 79 %). Darin ist *Asaphes vulgaris* (Asaphinae), das basale Taxon. Die beiden Arten der Miscogasterinae (Bootstrap 100 %) bilden die Schwestergruppe zu der wenig abgesicherten Gruppe aus Pteromalinae und Panstenoninae (Bootstrap 58 %).

4. Diskussion

In dem aus PAUP resultierenden Stammbaum sind die untersuchten Erzwespen (Chalcidoidea) mit Ausnahme der Mymaride *Gonatocerus* sp. in einer statistisch maximal abgesicherten Gruppe angeordnet (Abb. 1). Die Mymaridae, deren Monophylie gut begründet ist (GIBSON 1986), werden als wahrscheinliche Schwestergruppe aller übrigen Chalcidoidea angesehen. Dafür sprechen inzwischen sowohl morphologische (GIBSON et al. 1999) als auch molekularbiologische Daten (CAMPBELL et al. 2001). *Spalangia nigripes* steht an der Basis des Stammbaums der verwendeten Chalcidoidea ohne *Gonatocerus* sp. und ist von den übrigen Pteromaliden isoliert (Abb. 1). Unsere molekularen Daten unterstützen damit die Ergebnisse von TÖROK & ABRAHAM (2002), in deren auf morphologischen Daten basierenden Kladogrammen diese Art ebenfalls isoliert blieb. Die Pteromalidae im Sinne früherer Taxonomen stellen also wahrscheinlich keine monophyletische

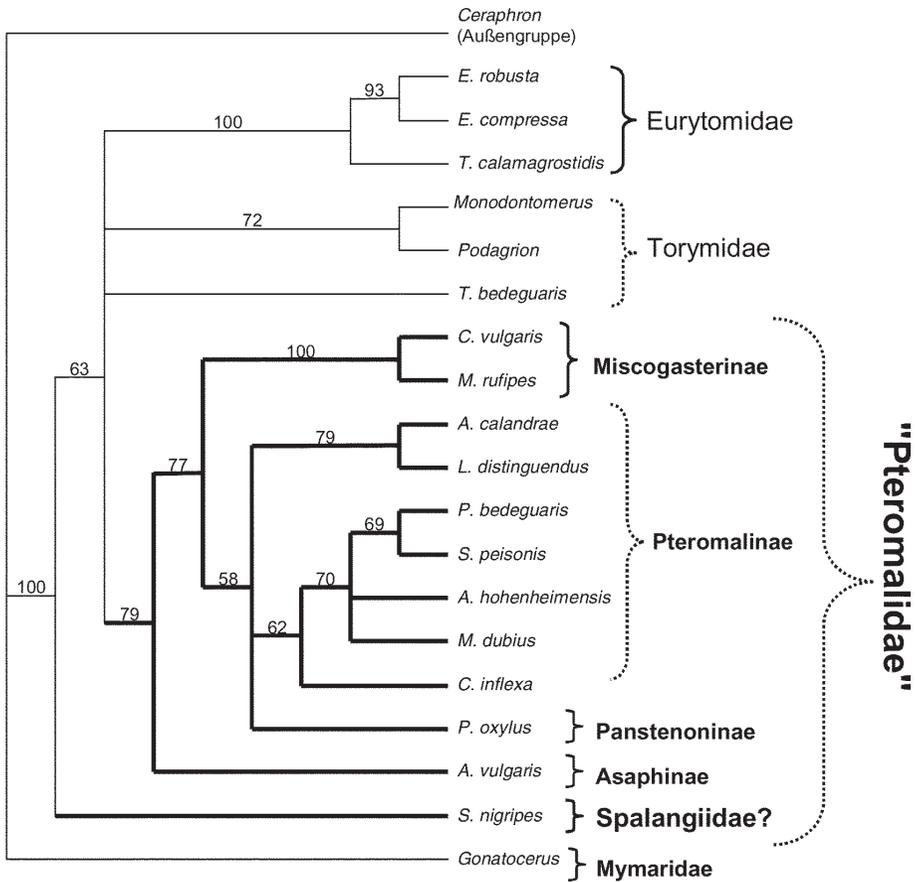


Abb. 1: Neighbor-joining-Stammbaum basierend auf 28S D2 rDNA Sequenzen. Unbestätigte Taxa sind mit gestrichelten Klammern gekennzeichnet; fettgedruckte Äste führen zu den Taxa, die noch als Pteromalidae klassifiziert werden. Für die Spalangiinae ist eine künftige Klassifizierung als Familie wahrscheinlich.

Fig. 1: Neighbor-joining tree obtained from 28S D2 rDNA sequences. Unconfirmed taxa are marked by dotted brackets; bold branches lead to taxa still classified as Pteromalidae. Probably, Spalangiinae will be treated as a family in the future.

Gruppe dar. Die Spalangiinae sind ein morphologisch relativ homogenes Taxon (BOUCEK 1963; YOSHIMOTO 1976) mit 52 beschriebenen Arten in zwei Gattungen (NOYES 2003). Die Imagines der Spalangiinae sind morphologisch durch zahlreiche aberrante Merkmale charakterisiert und unterscheiden sich damit von den übrigen Pteromaliden (BOUCEK 1963; GRAHAM 1969). Die bisher bekannten morphologischen Daten und unsere ersten genetischen Befunde sprechen dafür, die Spalangiinae aus der Gruppe der Pteromalidae herauszunehmen. Dies wurde in

der Vergangenheit bereits so gesehen (z. B. WALKER 1833; FÖRSTER 1856), während die Spalangiinae in neueren Bearbeitungen wieder den Pteromalidae zugeordnet werden (BOUCEK 1988; NOYES 2003). Wir gehen davon, dass nach weitergehenden Untersuchungen die Spalangiinae als eigenständige Familie von den Pteromalidae abzutrennen sind.

Die Eurytomiden erhalten in der Analyse eine maximale statistische Absicherung (Abb. 1). Die untersuchten Taxa gehören zur morphologisch relativ einheitlichen Unterfamilie Eurytominae,

die über 95 % aller beschriebenen Eurytomidenarten enthält (NOYES 2003). GIBSON et al. (1999) geben weitere Hinweise, die für eine Monophylie der Unterfamilie Eurytominae sprechen. Der Status der Törymidae bleibt in der vorliegenden Analyse offen. Die Monophylie dieser Gruppe ist umstritten und wird durch morphologische Daten eher gestützt (GRISSELL 1995; TÖRÖK & ABRAHAM 2002), während sie durch molekulare Daten eher in Frage gestellt wird (CAMPBELL et al. 2001).

Die vier untersuchten Unterfamilien der Pteromaliden bilden im Stammbaum eine Klade (Abb. 1). Die basale Anordnung der Asaphinae steht im Einklang zu morphologischen Befunden (TÖRÖK & ABRAHAM 2002). Die Miscogasterinae sind deutlich von den Pteromalinae und Panstenoninae getrennt, während letztere aufgrund der vorliegenden Untersuchung zumindest von einem Teil der Pteromalinae nicht zu trennen sind. Die Pteromalinae, als zentrale Unterfamilie der Pteromalidae, erscheinen nicht als monophyletische Gruppe. Tatsächlich konnte bislang keine systematische Definition für diese Gruppe gefunden werden (GRAHAM 1969; BOUCEK 1988).

Die vorgelegte Studie kann nur ein erster Schritt sein auf dem Weg zu einem gültigen phylogenetischen System der Chalcidoidea. In künftigen Untersuchungen wird es darauf ankommen, die vorhandenen Datensätze zu vergrößern und auf weitere Taxa auszudehnen. Dazu müssen einerseits weitere morphologische Daten gesammelt werden, wobei neben der Morphologie der Imagines (z. B. GIBSON 1985, 1986; HERATY et al. 1997) auch die der Larvenstadien Berücksichtigung finden sollte (z. B. PARKER 1924; HERATY & DARLING 1984; KROGMANN & ABRAHAM 2003). Andererseits ist in molekularbiologischen Untersuchungen die Ausweitung auf weitere geeignete nukleäre und mitochondriale Genabschnitte unerlässlich (vgl. LOXDALE & LUSHAI 1998). Durch die Kombination von morphologischen und molekularbiologischen Daten (vgl. CARPENTER & WHEELER 1999) wird es am ehesten gelingen, ein natürliches System der Chalcidoidea zu erstellen.

Literatur

- BOUCEK, Z. (1963): A taxonomic study in *Spalangia* Latr. (Hymenoptera, Chalcidoidea). Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae 35: 429-512.
- BOUCEK, Z. (1988): Australian Chalcidoidea (Hymenoptera). A biosystematic revision of fourteen families, with a reclassification of species. CAB International; Wallingford.
- CAMPBELL, B.C., STEFFEN-CAMPBELL, J.D., & WERREN, J.H. (1993): Phylogeny of the *Nasonia* species complex (Hymenoptera: Pteromalidae) inferred from an internal transcribed spacer (ITS2) and 28S rDNA sequences. Insect Molecular Biology 2: 225-237.
- CAMPBELL, B., HERATY, J., RASPLUS, J.-Y., CHAN, K., STEFFEN-CAMPBELL, J., & BABCOCK, C. (2001): Molecular systematics of the Chalcidoidea using 28S-D2 rDNA. S. 59-73 in: AUSTIN, A.D. & DOWTON, M. (Hrsg.): Hymenoptera: Evolution, Biodiversity and Biological Control. CSIRO Publishing; Collingwood.
- CARPENTER, J.C., & WHEELER, W.C. (1999): Towards simultaneous analysis of morphological and molecular data in Hymenoptera. Zoologica Scripta 28: 251-260.
- CATERINO, M.S., CHO, S., & SPERLING, F.A.H. (2000): The current state of insect molecular systematics: A thriving tower of Babel. Annual Review of Entomology 45: 1-54.
- DOWTON, M., & AUSTIN, A.D. (1998): Phylogenetic relationships among the microgastroid wasps (Hymenoptera: Braconidae): Combined analysis of 16S and 28S rDNA genes and morphological data. Molecular Phylogenetics and Evolution 10: 354-366.
- FELSENSTEIN, J. (1985): Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. Evolution 39: 783-791.
- FÖRSTER, A. (1856): Hymenopterologische Studien. 2. Heft: Chalcidiae und Proctotrupii. Mayer; Aachen.
- GAUTHIER, N., LASALLE, J., QUICKE, D.L.J., & GODFRAY, H.C.J. (2000): Phylogeny of Eulophidae (Hymenoptera: Chalcidoidea), with a reclassification of Eulophinae and the recognition that Elasmidae are derived eulophids. Systematic Entomology 25: 521-539.
- GIBSON, G.A.P. (1985): Some pro- and mesothoracic structures important for phylogenetic analysis of Hymenoptera, with a review of

- terms used for the structures. The Canadian Entomologist 117: 1395-1443.
- GIBSON, G.A.P. (1986): Evidence for monophyly and relationships of Chalcidoidea, Mymaridae, and Mymarommatidae (Hymenoptera: Terebrantes). The Canadian Entomologist 118: 205-240.
- GIBSON, G.A.P., HERATY, J.M., & WOOLLEY, J.B. (1999): Phylogenetics and classification of Chalcidoidea and Mymarommatoida - A review of current concepts (Hymenoptera, Apocrita). Zoologica Scripta 28: 87-124.
- GRAHAM, M.W.R.DEV. (1969): The Pteromalidae of North-Western Europe (Hymenoptera: Chalcidoidea). Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology Supplement 16: 1-908.
- GRISSELL, E.E. (1995): Toryminae (Hymenoptera: Chalcidoidea: Torymidae): A redefinition, generic classification and annotated world catalogue of species. Memoirs on Entomology, International Volume 2. Associated Publishers; Gainesville.
- HERATY, J.M., & DARLING, D.C. (1984): Comparative morphology of the planidial larvae of Eucharitidae and Perilampidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). Systematic Entomology 9: 309-328.
- HERATY, J.M., WOOLLEY, J.B., & DARLING, D.C. (1997): Phylogenetic implications of the mesofurca in Chalcidoidea (Hymenoptera), with emphasis on Aphelinidae. Systematic Entomology 22: 45-65.
- KROGMANN, L., & ABRAHAM, R. (2003): The first instar larva of *Nasonia vitripennis* (Walker, 1836) (Hymenoptera: Chalcidoidea: Pteromalidae) with a pair of appendages on the labrum and closed spiracles. Entomologische Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum Hamburg 14: 97-103.
- LATREILLE, P.A. (1817): Les crustacés, les arachnides et les insectes. S. 473-476 in: CUVIER, G. (Hrsg.): Le règne animal distribué d'après son organisation Tome III. Deterville; Paris.
- LOXDALE, H.D., & LUSHAI, G. (1998): Molecular markers in entomology. Bulletin of Entomological Research 88: 577-600.
- NOYES, J.S. (1978): On the numbers of genera and species of Chalcidoidea (Hymenoptera) in the world. Entomologist's Gazette 29: 163-164.
- NOYES, J.S. (2003): Universal Chalcidoidea Database. World Wide Web electronic publication. www.nhm.ac.uk/entomology/chalcidoidea/index.htm.
- PARKER, H.L. (1924): Recherches sur les formes post-embryonnaires des Chalcidiens. Annales de la Société entomologique de la France 93: 261-379.
- SAITOU, N., & NEI, M. (1987): The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. Molecular Biology and Evolution 4: 406-425.
- SWOFFORD, D.L. (1997): PAUP 4, Phylogenetic analysis using parsimony (Version 4.0d.56). Laboratory of Molecular Systematics. Smithsonian Institute; Washington, DC.
- THOMPSON, J.D., HIGGINS, D.G., & GIBSON, T. J. (1994): CLUSTAL W: Improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, positions-specific gap penalties and weight matrix choice. Nucleic Acids Research 22: 4673-4680.
- TÖRÖK, M., & ABRAHAM, R. (2002): Sampling ground or truly monophyletic? Cladistic analysis applied to the phylogeny of Pteromalidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). S. 54-72 in: MELIKA, G. & THURÓCZY, C. (Hrsg.): Parasitic Wasps Evolution, Systematics, Biodiversity and Biological Control. Agroinform; Budapest.
- WALKER, F. (1833): Monographia Chalcidum (continued). Entomological Magazine 1: 367-384.
- YOSHIMOTO, C.M. (1976): *Playaspalangia*, a new genus of Spalanginae (Hymenoptera, Chalcidoidea: Pteromalidae) from Mexico. The Canadian Entomologist 108: 475-478.

Dipl.-Biol. Lars Krogmann
 Prof. Dr. Rudolf Abraham
 Universität Hamburg
 Biozentrum Grindel
 und Zoologisches Museum

Martin-Luther-King-Platz 3
 D-20146 Hamburg
 E-Mail: lars_krogmann@public.uni-hamburg.de
abraham@zoologie.uni-hamburg.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2004

Band/Volume: [16](#)

Autor(en)/Author(s): Krogmann Lars, Abraham Rudolf

Artikel/Article: [Eine molekulare Studie zur systematischen Stellung der Pteromalidae innerhalb der Chalcidoidea \(Hymenoptera, Apocrita\). A Molecular Study Concerning the Systematic Position of Pteromalidae within Chalcidoidea \(Hymenoptera, Apocrita\) 185-190](#)