

Systematiek van de bijen: 10 jaar na de laatste editie van ‘Bees of the world’

Jelle Devalez

Inleiding

In een vorig nummer werd reeds teruggekeken op het leven en levenswerk van Charles Michener (Peeters 2016). Het leek de auteur ook het goede moment om een overzicht te presenteren van de nieuwste bevindingen op het vlak van de systematiek van de bijen, vooral dan de wijzigingen in de classificatie van de genera en subgenera die relevant zijn voor Europa en de Benelux. Op het eind van dit artikel is de volledige literatuurlijst te vinden van de studies waarnaar wordt verwezen in dit artikel. Het zijn vooral de moleculaire fylogenetische studies die nieuwe inzichten verwerven.

Het probleem met de klassieke morfologische fylogenie is dat er dikwijls geen onderscheid kan gemaakt worden tussen homoplasie en homologie. Men kan nooit uitsluiten of een gemeenschappelijk morfologisch kenmerk van twee soorten of twee genera al dan niet van een gemeenschappelijke voorouder komt of zich onafhankelijk van elkaar heeft ontwikkeld. De moleculaire fylogenie kan hier veel beter antwoorden op bieden, maar betaalbare analysemethoden zijn tegenwoordig soms nog ontoereikend om definitieve antwoorden te krijgen over de evolutie en verwantschap van de bijen. In de toekomst zal dit waarschijnlijk wel mogelijk worden.

Systematiek

Het werk van Charles Michener (2007) heeft ertoe geleid dat de bijen (Anthophila) over het algemeen worden opgedeeld in 7 families, waarvan 6 families ook voorkomen in Europa en de Benelux. Sommige recente studies spreken zelfs van 9 families, aangezien de familie Melittidae niet monofyletisch zou zijn. In een studie door Brian Danforth en collega's (2013) wordt dit uitgebreid behandeld. Hier laten we die discussie voor wat het is en beschouwen we 6 families die bij ons voorkomen. We gaan vooral kijken naar de wijzigingen bij de (sub)genera. Als we ons beperken tot Europa en de Benelux zijn de veranderingen vooral zichtbaar in de familie Megachilidae. Het vervolg van

dit artikel zal dan ook vooral gaan over deze familie, maar hieronder bespreek ik toch nog even enkele wijzigingen in de andere families.

De classificatie van de zijdebijen en maskerbijen is zeer stabiel binnen Europa en enkel in het zuidelijk halfmond waar de hoogste diversiteit te vinden is, ondergaan of ondergingen heel wat soorten binnen de familie Colletidae verschuivingen van het ene genus naar het andere.

Ook voor de zandbijen en verwante soorten in de familie Andrenidae is de classificatie voorlopig nog zeer stabiel. De moleculaire fylogenie van deze familie is wel nog nauwelijks onderzocht. Binnen Europa werd enkel het subgenus *Cubiandrena* verheven tot genus door Andreas Dubitzky (2010). Of het een volwaardig genus is staat nog ter discussie in publicaties van Erwin Scheuchl (Hazir et al. 2014, Scheuchl & Willner 2016).

De familie Apidae is de soortenrijkste en telt een groot aantal genera. De taxonomie van de Europese genera is grotendeels stabiel, enkel over *Eucera*, *Synbalonia*, *Tetralonia* en *Tetraloniella* bestaat er nog heel wat onenigheid. De Europese expert Stephan Risch beschouwt *Synbalonia* als een genus, maar dit werd nog niet ondersteund door fylogenetische studies. Voor de genera *Eucera s.str.*, *Tetralonia* en *Tetraloniella* wordt voorlopig nog steeds de classificatie van Charles Michener gevolgd. Door Brian Danforth, Sophie Cardinal en enkele collega's (Danforth et al. 2013, Cardinal et al. 2010) werd de systematiek van de subfamilies en tribus herzien, maar de systematiek van de genera werd niet verder onderzocht.

Het enige wilde bijengenus binnen de Apidae waaraan nog veel fylogenetisch onderzoek is gedaan, is het genus *Bombus*. De onderzoekers Sydney Cameron, Paul Williams, Pierre Rasmont, Heather Hines en enkele collega's vereenvoudigden de classificatie van de hommels, waarbij ze enkel het genus *Bombus* behielden en het aantal subgenera teruggebracht hebben van 38 tot 15, inclusief de koekoekshommels (*Psithyrus*) (Cameron et al. 2007, Williams et al. 2008).

In de toekomst zijn nog een aantal studies te verwachten die voor wijzigingen gaan zorgen in de systematiek van de subgenera (of soortengroepen), vooral in de genera *Anthophora*, *Eucera* en *Nomada* binnen de Benelux.

De families Halictidae, Melittidae en Megachilidae zijn waarschijnlijk het best bestudeerd. Sinds het begin van deze eeuw, werden een reeks fylogenetische studies gepubliceerd die de hogere systematiek van Halictidae en Melittidae voorlopig vastlegde. Brian Danforth, Laurence Packer en collega's werkten op de Halictidae (Gibbs et al. 2012, Patiny et al. 2008), terwijl Denis Michez en collega's zich toelegden op de familie Melittidae (Michez et al., 2009). Over de Melittidae

kunnen we kort zijn, daar is zeker voor Europa weinig gewijzigd.

Bij de Halictidae kunnen we nog heel wat veranderingen verwachten, maar voorlopig zijn er geen wijzigingen bij de genera *Halictus*, *Lasioglossum*, *Sphacodes*, *Dufourea* en *Rophites* die in de Benelux voorkomen. Enkele vragen waarop de moleculaire fylogenie nog geen definitief antwoord heeft, zijn: Is de nieuwe opdeling binnen het genus *Lasioglossum* door Jason Gibbs (Gibbs et al. 2013) voor Amerikaanse soorten ook toepasbaar op de Europese soorten? Kunnen sommige subgenera binnen *Halictus*, zoals *Seladonia* en *Vestitohalictus* worden beschouwd als volwaardige genera? Kan *Rophitoides* een volwaardig genus zijn? Tot welk genus behoren de Europese soorten binnen de subfamilie Nomiinae, *Pseudapis* of *Nomiapis*?

Megachilidae

We zijn uiteindelijk aangekomen bij de familie Megachilidae. Een groot struikelblok is de classificatie van de genera. In tegenstelling tot de andere families werd hier heel wat vooruitgang geboekt in de laatste jaren, toch zeker als we kijken naar de Europese genera.

Onder leiding van de Zwitsers Andreas Müller en Christophe Praz werd eerst het tribus Osmiini (metselbijen, klokjesbijen, tronkenbijen,...) onder handen genomen en later de Anthidiini (wolbijen, harsbijen, tubebijen,...) en Megachilini (behangersbijen, metselaars, kegelbijen,...) (Praz et al. 2008).

Deze studies waren niet conclusief en de uiteindelijke classificatie is deels gebaseerd op de fylogenetische stamboom en deels op het behoud van bestaande indelingen om al te grote verschuivingen in de systematiek te vermijden. Ik bespreek hier enkel de analyses die de auteurs van de meest recente studies hebben gemaakt.

De laatste fylogenetische studie van het tribus Osmiini dateert alweer van 2008 en bevestigde grotendeels de classificatie van Charles Michener, althans voor de genera die in de Benelux voorkomen, zijnde *Osmia*, *Hoplitis*, *Heriades* en *Chelostoma*. Andere indelingen zouden de stabiliteit van de taxonomie niet ten goede komen aangezien de monofylie van die genera zeer onzeker zou zijn. De subgenera volgen ook in grote mate de classificatie opgesteld door Charles Michener. De meest opmerkelijke wijzigingen voor de Benelux waren: *Osmia rufohirta* en *Osmia andrenoides* werden niet meer ingedeeld onder *Hoplitis* en *Hoplosmia spinulosa* (soms ook *Hoplitis spinulosa*) werd *Osmia spinulosa*.

In 2016 verschenen twee fylogenetische studies die de Megachilini en Anthidiini behandelen (Litman et al. 2016, Trunz et al. 2016). Binnen de Benelux behoren de genera *Megachile* en *Coelioxys* tot de Megachilini.

Soms wordt *Chalicodoma* afgesplitst als genus. De twee beste scenario's volgens de auteurs zijn:

- 1) Enkel *Megachile* (inclusief *Coelioxys*) en het exotische genus *Noteriades* te behouden als genus. Dit wordt het best ondersteund door de moleculaire fylogenie.
- 2) Zowel *Megachile*, *Coelioxys* en enkele exotische genera te erkennen als volwaardige genera.

Een andere mogelijkheid die wordt ondersteund door de moleculaire fylogenie is om drie genera te erkennen binnen de Benelux, namelijk *Megachile*, *Pseudomegachile* en *Coelioxys*. De Lathyrusbij (*Megachile ericetorum*) zou dan *Pseudomegachile ericetorum* heten.

Het genus *Chalicodoma* wordt best voorbehouden voor de soorten verwant aan de zwarte metselaar (*Megachile parietina*). De mannelijke genitaliën en de nestbouw zijn ook karakteristiek en duidelijk verschillend voor *Chalicodoma* en *Pseudomegachile*.

Uiteindelijk kiezen de auteurs ervoor om enkel *Megachile* en *Coelioxys* als genera te behouden voor de Europese soorten, met als voornaamste argument de stabiliteit van de taxonomie en de herkenbaarheid van deze genera. De classificatie van de subgenera volgt nog steeds Charles Michener's werk voor de behangersbijen van de Benelux, hoewel de monofylie van enkele Europese subgenera in vraag wordt gesteld. De subgenera binnen *Coelioxys* hebben recent enkele wijzigingen ondergaan. De Canadese groep onder leiding van Laurence Packer publiceerde nieuwe fylogenetische inzichten voor het genus (Rocha-Filho & Packer 2016). Het subgenus *Coelioxys* is nu voorbehouden voor *C. quadridentatus* (= *conicus*) en *C. conoides* werd in het nieuwe subgenus *Melissoctonia* geplaatst. De soorten *C. alata*, *C. inermis*, *C. mandibularis* en *C. elongatus* behoren nu tot het subgenus *Paracoelioxys*. De verwante soorten *C. aurolimbatus* en *C. rufescens* behoren tot het nieuwe subgenus *Rozeniana*. Het morfologisch heel karakteristieke en soortenrijke subgenus *Allocoelioxys* is ongewijzigd gebleven, in de Benelux komt waarschijnlijk enkel *C. afer* voor. Het valt de lezers die vertrouwd zijn met de wetenschappelijke namen op dat de wetenschappelijke namen van de kegelbijen een mannelijke Latijnse uitgang hebben. Het blijkt nu dat de "International Code of Zoological Nomenclature (ICZN)" er geen twijfel over laat bestaan dat het genus *Coelioxys* mannelijk is. Aangezien deze "code" de referentie is voor de wetenschappelijke naamgeving, worden deze inzichten niet gepubliceerd. Het is aan de auteur die de soort beschrijft om de juiste Latijnse uitgang te gebruiken. Het probleem zit hem vooral in soorten en genera die meer dan honderd jaar geleden zijn beschreven. Ten tijde van Dalla Torre en Friese stond die "code" nog in zijn kinderschoenen en later als de "code" op punt stond deed men nooit de moeite om geregeld een catalogus te publiceren met de juiste namen. Zo kregen de soorten in het genus *Heriades*

ineens een vrouwelijke uitgang in publicaties van de laatste jaren en andere genera die eindigen op de uitgang *-oxys* moeten nu ook met een mannelijke Latijnse uitgang worden geschreven.

De laatste groep die we hier bespreken, is het tribus Anthidiini. Ze zijn bij ons bekend als de wolbijen, harsbijen en tubebijen. De Nederlandse namen verwijzen deels naar de nestbouw of levenswijze en het is geen toeval dat deze groepen ook volgens de moleculaire fylogenie soms monofyletische groepen vormen. Enkel de twee soorten harsbijen die bij ons voorkomen behoren tot zeer verschillende groepen, dit wordt ondersteund door zowel de morfologische als moleculaire fylogenie. De manier waarop ze hars gebruiken in hun nestbouw is ook erg verschillend. Volgens de classificatie van Charles Michener komen er 5 genera voor in de Benelux, namelijk: *Anthidium*, *Pseudoanthidium*, *Anthidiellum*, *Trachusa* en *Stelis*. De interpretatie van Charles Michener wordt ondersteund door recent fylogenetisch onderzoek. De studie van 2016 door een student van Christophe Praz, Terry Griswold en Bryan Danforth toonde aan dat er ook bij de Anthidiini verschillende interpretaties mogelijk zijn

van de verwantschappen tussen de soorten (Litman et al. 2016). De soorten van de Benelux zouden ook in 4 monofyletische genera kunnen worden geplaatst, zijnde: *Anthidium*, *Anthidiellum*, *Trachusa* en *Stelis*. Het genus *Pseudoanthidium* samen met enkele andere exotische genera kunnen dus ook als subgenera worden beschouwd van *Anthidium*.

De classificatie van de Anthidiini in de vele genera beschreven door de Belgische entomoloog Jean Pasteels (Pasteels 1969, 1977) wordt ook ondersteund door het fylogenetisch onderzoek, maar die kleine genera zijn moeilijk herkenbaar op basis van hun morfologie. De auteurs hebben er uiteindelijk toch voor gekozen om ook hier Charles Michener te volgen, behalve voor enkele exotische groepen die niet monofyletisch zijn. Het argument is opnieuw de stabiliteit van de taxonomie behouden en een classificatie met goed herkenbare genera. Ook de Europese subgenera binnen *Anthidium*, *Pseudoanthidium*, *Anthidiellum* en *Trachusa* blijven voorlopig ongewijzigd. In het genus *Stelis* komen er wel wijzigingen in de subgenera. Voorlopig ontbreken nog te veel gegevens in de fylogenetische stamboom om al een nieuwe classificatie te publiceren.

Tribus	Genus	Subgenus	Literatuur
Anthidiini	Anthidiellum	Anthidiellum	Litman et al. 2016, Michener 2007
Anthidiini	Anthidium	Anthidium	Litman et al. 2016, Michener 2007
Anthidiini	Anthidium	Proanthidium	Litman et al. 2016, Michener 2007
Anthidiini	Pseudoanthidium	Pseudoanthidium	Litman et al. 2016, Michener 2007
Anthidiini	Stelis	Protostelis	Litman et al. 2016, Kasperek 2015, Michener 2007
Anthidiini	Stelis	Pseudostelis	Litman et al. 2016, Kasperek 2015, Michener 2007
Anthidiini	Stelis	Stelis	Litman et al. 2016, Kasperek 2015, Michener 2007
Anthidiini	Trachusa	Trachusa	Litman et al. 2016, Michener 2007
Dioxyini	Aglaoapis	/	Michener 2007
Megachilini	Coelioxys	Allocoelioxys	Rocha-Filho & Packer 2016, Michener 2007
Megachilini	Coelioxys	Coelioxys	Rocha-Filho & Packer 2016, Michener 2007
Megachilini	Coelioxys	Melissoctonia	Rocha-Filho & Packer 2016, Michener 2007
Megachilini	Coelioxys	Paracoelioxys	Rocha-Filho & Packer 2016, Michener 2007
Megachilini	Coelioxys	Rozeniana	Rocha-Filho & Packer 2016, Michener 2007
Megachilini	Megachile	Eutricharea	Trunz et al. 2016, Gonzalez 2008, Michener 2007
Megachilini	Megachile	Megachile	Trunz et al. 2016, Gonzalez 2008, Michener 2007
Megachilini	Megachile	Pseudomegachile	Trunz et al. 2016, Gonzalez 2008, Michener 2007
Megachilini	Megachile	Xanthosarus	Trunz et al. 2016, Gonzalez 2008, Michener 2007
Osmiini	Chelostoma	Chelostoma	Praz et al. 2008, Michener 2007
Osmiini	Chelostoma	Foveosmia	Praz et al. 2008, Michener 2007
Osmiini	Chelostoma	Gyrodromella	Praz et al. 2008, Michener 2007
Osmiini	Heriades	Heriades	Praz et al. 2008, Michener 2007
Osmiini	Hoplitis	Alcidames	Praz et al. 2008, Michener 2007
Osmiini	Hoplitis	Anthocopa	Praz et al. 2008, Michener 2007
Osmiini	Hoplitis	Hoplitis	Praz et al. 2008, Michener 2007
Osmiini	Osmia	Allosmia	Praz et al. 2008, Michener 2007
Osmiini	Osmia	Erythrosmia	Praz et al. 2008, Michener 2007
Osmiini	Osmia	Helicosmia	Praz et al. 2008, Michener 2007
Osmiini	Osmia	Hoplosmia	Praz et al. 2008, Michener 2007
Osmiini	Osmia	Melanosmia	Praz et al. 2008, Michener 2007
Osmiini	Osmia	Neosmia	Praz et al. 2008, Michener 2007
Osmiini	Osmia	Osmia	Praz et al. 2008, Michener 2007

Summary

Since the first edition of Charles Michener's 'The Bees of the World' many phylogenetic studies have been refining the systematics of bees. Especially numerous molecular phylogenies have resulted in important changes. The changes and future prospects of bee systematics are briefly discussed, with a focus on Europe and the Benelux.

Literatuur

- Cameron, S.A., H.M. Hines & P.H. Williams, 2007. A comprehensive phylogeny of the bumble bees (*Bombus*). - Biological Journal of the Linnean Society 91: 161-188.
- Cardinal, S., J. Straka & B. Danforth, 2010. Comprehensive phylogeny of apid bees reveals the evolutionary origins and antiquity of cleptoparasitism. - Proceedings of the National Academy of Sciences 107: 16207-16211.
- Danforth, B., S. Cardinal, C. Praz, E. Almeida & D. Michez, 2013. The Impact of Molecular Data on Our Understanding of Bee Phylogeny and Evolution. - Annual Review of Entomology 58: 57-78.
- Dubitzky A., J. Plant & K. Schönitzer, 2010. Phylogeny of the bee genus *Andrena* Fabricius based on morphology (Hymenoptera: Andrenidae). - Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft 100: 137-202.
- Gibbs, J., S. Brady, K. Kanda & B. Danforth, 2012. Phylogeny of halictine bees supports a shared origin of eusociality for *Halictus* and *Lasioglossum* (Apoidea: Anthophila: Halictidae). - Molecular Phylogenetics and Evolution 65: 926-939.
- Gibbs, J., L. Packer, S. Dumesch & B.N. Danforth, 2013. Revision and reclassification of *Lasioglossum* (*Erylaeus*), *L.* (*Hemihalictus*) and *L.* (*Sphexodogastra*) in eastern North America (Hymenoptera: Apoidea: Halictidae). - Zootaxa 3672: 1-117.
- Gonzalez, V.H., 2008. Phylogeny and classification of the bee tribe Megachilini (Hymenoptera: Apoidea, Megachilidae), with emphasis on the genus *Megachile*. - University of Kansas, Kansas, 274 p.
- Gonzalez, V.H., T. Griswold & C. Praz, 2012. Phylogeny of the bee family Megachilidae (Hymenoptera: Apoidea) based on adult morphology. - Systematic Entomology 37: 261-286.
- Hazir C., N. Keskin & E. Scheuchl, 2014. Faunistic, geographical and biological contributions to the bee genus *Andrena* (Hymenoptera, Andrenidae, Andreninae) from Turkey. - Journal of Hymenoptera Research 38: 59-133. doi: 10.3897/jhr.38.7288
- Kasperek, M., 2015. The Cuckoo Bees of the Genus *Stelis* Panzer, 1806 in Europe, North Africa and the Middle East. - Entomofauna Suppl. S18: 1-144.
- Litman, J., T. Griswold & B. Danforth, 2016. Phylogenetic systematics and a revised generic classification of anthidiine bees (Hymenoptera: Megachilidae). - Molecular Phylogenetics and Evolution 100: 183-198.
- Michener, C.D., 2007. The Bees of the World (2nd edition). - Johns Hopkins University Press, Baltimore, 953 p.
- Michez, D., S. Patiny & B. Danforth, 2009. Phylogeny of the bee family Melittidae (Hymenoptera: Anthophila) based on combined molecular and morphological data. - Systematic Entomology 34: 574-597.
- Pasteels, J.J., 1969. La systématique générique et subgénérique des Anthidiinae (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) de l'Ancien Monde. - Mémoire. Soc. R. d'Entomol. Belgique 31: 1-148 (in het Frans).
- Pasteels, J.J., 1977. Une revue comparative de l'éthologie des Anthidiinae nidicateurs de l'ancien monde (Hymenoptera, Megachilidae). - Ann. Soc. Entomol. France 13: 651-667 (in het Frans).
- Patiny, S., D. Michez & B. Danforth, 2008. Phylogenetic relationships and host-plant evolution within the basal clade of Halictidae (Hymenoptera, Apoidea). - Cladistics 24:255-269.
- Peeters, T., 2016. De 'king bee' Charles D. Michener is heen gedaan. - HymenoVaria 12: 26-28.
- Praz, C., A. Müller, B. Danforth, T. Griswold, A. Widmer & S. Dorn, 2008. Phylogeny and biogeography of bees of the tribe Osmiini (Hymenoptera: Megachilidae). - Molecular Phylogenetics and Evolution 49: 185-197. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2008.07.005>.
- Rocha-Filho, L.C., & L. Packer, 2016. Phylogeny of the cleptoparasitic Megachilini genera *Coelioxys* and *Radoszkowskiana*, with the description of six new subgenera in *Coelioxys* (Hymenoptera: Megachilidae). - Zoological Journal of the Linnean Society. doi:10.1111/zoj.12484
- Scheuchl, E. & W. Willner, 2016. Taschenlexikon der Wildbienen Mitteleuropas. Alle Arten im Porträt. - Quelle & Meyer Verlag, Wiebelsheim, 917 p.
- Trunz, V., L. Packer, J. Vieú, N. Arrigo & C.J. Praz, 2016. Comprehensive phylogeny, biogeography and new classification of the diverse bee tribe Megachilini: Can we use DNA barcodes in phylogenies of large genera? - Molecular Phylogenetics and Evolution 103: 245-259.
- Williams, P.H., S.A. Cameron, H.M. Hines, B. Cederberg & P. Rasmont, 2008. A simplified subgeneric classification of the bumblebees (genus *Bombus*). - Apidologie 39: 46-74.