



Universiteit
Leiden
The Netherlands

Unravelling a hotchpotch

Reemer, M.

Citation

Reemer, M. (2012, March 13). *Unravelling a hotchpotch*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/18582>

Version: Corrected 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/1887/18582>

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

Cover Page



Universiteit Leiden



The handle <http://hdl.handle.net/1887/18582> holds various files of this Leiden University dissertation.

Author: Reemer, Menno

Title: Unravelling a hotchpotch : phylogeny and classification of the Microdontinae (Diptera: Syrphidae)

Issue Date: 2012-03-13

10 NEDERLANDSE SAMENVATTING

EEN HUTSPOT ONTWARREN – FYLOGENIE EN CLASSIFICATIE VAN DE MICRODONTINAE (DIPTERA: SYRPHIDAE)

HOOFDSTUK 1. ALGEMENE INLEIDING

Zweefvliegen zijn bekende insecten voor iedereen met enige interesse voor de natuur. Ze vallen op door hun acrobatische vlieggedrag: als kleine helikoptertjes kunnen ze stilstaan in de lucht, razendsnelle uitvallen maken en zelfs achteruitvliegen. Ze hebben opvallende kleurpatronen, die doen denken aan die van wespen en bijen. Ze zijn vaak te vinden op bloemen, waar ze nectar en stuifmeel snoepen. Wereldwijd zijn meer dan 6000 soorten zweefvliegen beschreven. Dit proefschrift gaat over een klein deel daarvan: de subfamilie Microdontinae.

De subfamilie Microdontinae omvat wereldwijd circa 500 beschreven soorten, waarvan er meer dan 400 uitsluitend in de tropen voorkomen. Een groot deel van deze soorten is sinds hun beschrijving niet meer gevonden, of in elk geval niet meer herkend. Veel van de doorgaans oude beschrijvingen (van vóór 1950) zijn onvoldoende gedetailleerd om de soorten van elkaar te kunnen onderscheiden. Ook is er geen bruikbare classificatie beschikbaar: een indeling van de soorten in genera (geslachten) op basis van onderlinge verwantschappen. Zo'n indeling is een eerste vereiste om verder onderzoek te kunnen doen naar de taxonomie van een insectengroep. Weliswaar zijn er tientallen genusnamen in omloop, maar die zijn vaak onduidelijk gedefinieerd en van de meeste soorten is onbekend in welk genus zij thuishoren. Het genus *Microdon* is hiervan het treffendste voorbeeld: meer dan 300 soorten zijn hierin ondergebracht. Deze soorten lopen zo sterk uiteen in hun uiterlijke kenmerken dat alleen een oogopslag al duidelijk maakt dat het geen 'natuurlijke' (monofyletische) groep kan zijn. Het is een echte 'hutspot'.

Centraal in dit proefschrift staat een poging om de soorten van de Microdontinae te classificeren in (sub)genera op basis van hun onderlinge verwantschappen. Hiertoe worden eerst de onderlinge verwantschapsrelaties onderzocht met behulp van morfologische kenmerken en DNA-sequenties.

De drie hoofddoelstellingen van dit proefschrift zijn:

- het onderzoeken van de onderlinge verwantschapsrelaties (*fylogenie*) van de Microdontinae (hoofdstukken 3 en 4);
- het opstellen van een classificatie van de Microdontinae op genusniveau, gebaseerd op de verwantschapsrelaties en een gedetailleerde vergelijking van de morfologie (hoofdstuk 5);
- het classificeren van alle beschreven en een aantal voorheen onbeschreven soorten in (sub)genera en soortgroepen (hoofdstuk 5).

Overige doelstellingen zijn:

- het opstellen van een determinatiesleutel tot de (sub)genera en soortgroepen van de Microdontinae (hoofdstuk 5);
- een taxonomische revisie van de Zuid-Amerikaanse Microdontinae die in hun uiterlijk angeloze bijen nabootsen (voorheen allemaal tot het genus *Ubristes* gerekend) (hoofdstuk 6);
- een fylogenetische evaluatie van de bekende associaties tussen Microdontinae en mieren (hoofdstuk 7);
- het beschrijven van de biogeografie van de Microdontinae en het speculeren over hun ontstaansgeschiedenis (hoofdstuk 8).

HOOFDSTUK 2. NATUURLIJKE HISTORIE VAN DE MICRODONTINAE: EEN OVERZICHT

De Microdontinae leiden een ander leven dan andere zweefvliegen. Terwijl veel zweefvliegen actieve vliegers zijn die vaak bloemen bezoeken, zijn Microdontinae meestal weinig actief en komen ze vrijwel nooit op bloemen. De larven leven als predatoren in mierrennesten. Dit hoofdstuk vat samen wat er bekend is over de biologie van Microdontinae, als achtergrondinformatie bij de overige hoofdstukken van het proefschrift.

De larven van Microdontinae lijken op naaktslakken. Zo sterk zelfs, dat vier verschillende biologen in de 19^e en vroege 20^e eeuw deze diertjes onafhankelijk van elkaar als slakken beschreven. Slechts langzaam drong het besef door dat het hier om vliegenlarven ging. Toen dit eenmaal duidelijk was, zou het toch nog vele decennia duren tot men begreep wat deze larven precies doen in de mierennesten waarin zij leven. Inmiddels is duidelijk dat het rovers zijn, die zich voeden met eieren, larven en poppen van de mieren. Meldingen als zouden ze zich ook in de nesten van termieten en wespen ontwikkelen zijn nooit bevestigd en lijken onwaarschijnlijk.

Ondanks hun roofzuchtige levensstijl worden de larven van Microdontinae door de mieren niet als vijanden behandeld. Dit komt doordat er in hun huid chemische verbindingen aanwezig zijn die vergelijkbare stoffen van de mieren nabootsen. Deze 'chemische mimicry' zorgt ervoor dat de mieren ze als soortgenoten behandelen. Elke mierensoort heeft zijn eigen geur, wat verklaart dat de verschillende soorten Microdontinae ook allemaal een eigen 'gastmier' lijken te hebben. Hierover is echter nog veel onbekend. Enerzijds zijn er *Microdon*-soorten die sterk gespecialiseerd zijn op bepaalde mierensoorten, terwijl andere in de nesten van verschillende soorten mieren zijn aangetroffen.

Volwassen Microdontinae zijn voor zover bekend weinig mobiel. De Europese en Noord-Amerikaanse soorten staan bekend als trage vliegers, die vaak langdurig stilzitten. Of dit ook voor de vele tropische soorten geldt is onbekend. In tegenstelling tot andere zweefvliegen bezoeken de Europese en Noord-Amerikaanse soorten zelden of nooit bloemen. Vermoedelijk nemen de volwassen vliegen dus weinig of geen voedsel op. Ook hier is onbekend in hoeverre dit voor de tropische soorten opgaat; er zijn waarnemingen bekend die suggereren dat sommige tropische soorten wel bloemen bezoeken.

Bloembezoek door *Microdon*-soorten op orchideeën heeft niets met voedselopname te maken. Sommige orchideeën scheiden namelijk chemische lokstoffen af die lijken op die van vrouwelijke insecten. Mannelijke insecten worden hierdoor aangetrokken en proberen vervolgens te copuleren met de bloemen. Hierdoor komt stuifmeel op de insecten terecht, waarmee vervolgens andere bloemen bestoven kunnen worden. Iets dergelijks is herhaaldelijk waargenomen bij en-

kele Europese *Microdon*-soorten. Deze waarnemingen suggereren dat de *Microdon*-mannetjes mogelijk vrouwtjes op kunnen sporen doordat die feromonen afscheiden.

Voor alle informatie in dit hoofdstuk geldt dat de gegevens grotendeels betrekking hebben op Europese en Noord-Amerikaanse soorten. Over de levenswijze van de vele tropische Microdontinae is – op wat anekdotische informatie na – uiterst weinig bekend.

HOOFDSTUK 3. MORFOLOGIE VAN VOLWASSEN MICRODONTINAE, IN EEN TESTCASE VOOR IMPLIED WEIGHTING

Dit hoofdstuk beschrijft 174 morfologische kenmerken van Microdontinae. Per kenmerk zijn twee of meer kenmerktoestanden beschreven. Deze kenmerken zijn voor 189 soorten genoteerd in een kenmerkenmatrix. Deze matrix wordt in hoofdstuk 4 gebruikt in combinatie met een moleculaire dataset om de verwantschapsrelaties van Microdontinae te onderzoeken. In hoofdstuk 3 wordt de matrix vooral gebruikt om de methodologie van *implied weighting* (Goloboff 1993) nader te onderzoeken. Bij gebruik van deze methode in fylogenetische studies met parsimonie als optimaliteitscriterium wordt aan kenmerken die veel homoplasie vertonen minder gewicht toegekend dan aan kenmerken met weinig homoplasie. Het gewicht van een kenmerk wordt niet vooraf bepaald, maar de bepaling hiervan is onderdeel van de heuristische zoektocht naar de meest parsimone hypothese. Hoewel de methode weinig gebruikt wordt, suggereren enkele recente publicaties dat ze bij fylogenetische analyses van morfologische kenmerken voordelen heeft ten opzichte van analyses waarin alle kenmerken gelijk gewogen worden.

In dit hoofdstuk wordt de morfologische kenmerkenmatrix van de Microdontinae geanalyseerd met zowel gelijkgewogen kenmerken (A) als met implied weighting (B). De resultaten van beide analyses worden vergeleken met de resultaten van de gecombineerde analyse van zowel morfologische als moleculaire kenmerken (C) (hoofdstuk 4). Hierbij wordt aangenomen dat de gecombineerde analyse de meest betrouwbare resultaten oplevert, aangezien die gebaseerd is op de grootste hoeveelheid data, die bovendien uit

verschillende bronnen afkomstig zijn (*total evidence*; Kluge 1989). Wanneer de resultaten van ofwel analyse A of B meer lijken op de meest betrouwbaar geachte resultaten van C, dan kan dit gezien worden als een aanwijzing voor de te preferen analysemethode. De vergelijking van de resultaten gebeurt met met behulp van verschillende maten voor topologische congruentie: SPR-distance, Robinson-Foulds distance and the 'percentage of preferred groups recovered'. De laatste maat bleek het meest bruikbaar. Volgens deze maat leverde de analyse met implied weighting betere resultaten op dan die met gelijkgewogen kenmerken.

Een tweede doelstelling van dit hoofdstuk is het zoeken naar een oplossing voor het 'probleem van de k -waarde'. In de formule die de methode van implied weighting gebruikt komt een constante k voor, die bepaalt hoe sterk kenmerken gewogen worden. De optimale k -waarde verschilt per dataset, maar er bestaat nog geen algemene gestandaardiseerde methode om deze waarde te bepalen.

In dit hoofdstuk worden de resultaten van analyses van morfologische kenmerken onder implied weighting met verschillende k -waarden vergeleken met de (geprefereerde) resultaten van de gecombineerde analyse van morfologische en moleculaire kenmerken (hoofdstuk 4). De k -waarde die leidt tot de resultaten met de grootste overeenkomst met de geprefereerde resultaten wordt als optimaal beschouwd. Vervolgens worden enkele maten voor het bepalen van de stabiliteit van cladogrammen gebruikt om te onderzoeken welke van deze maten mogelijk goede voorspellers zijn van de optimale k -waarde: SPR-distance, distortion coefficient volgens Goloboff, Robinson-Foulds distance, 'percentage of preferred groups recovered', Jackknife frequenties en GC-waarde. De GC-waarde (Goloboff et al. 2003b) bleek het meest veelbelovend als voorspeller van de optimale k -waarde. Deze resultaten moeten nadrukkelijk als een eerste testcase gezien worden. Onderzoek met een groter aantal datasets is nodig om deze resultaten te bevestigen.

HOOFDSTUK 4. VERWANTSCHAPSRELATIES VAN MICRODONTINAE, GEBASEERD OP PARSIMONIE-ANALYSES VAN GECOMBINEERDE MOLECULAIRE EN MORFOLOGISCHE KENMERKEN

Dit hoofdstuk combineert de morfologische kenmerken uit hoofdstuk 3 met moleculaire data om te komen tot een hypothese van de verwantschapsrelaties binnen de Microdontinae. De moleculaire dataset omvat 96 taxa (waarvan 87 Microdontinae) en vijf DNA-sequenties van drie moleculaire markers: het mitochondriale COI-gen en de nucleaire ribosomale RNA-genen 18S en 28S. De outgroup bevat twee soorten Pipunculidae en vertegenwoordigers van uiteenlopende tribus uit de Syrphidae.

Een analyse van alleen de moleculaire data resulteerde in cladogrammen met weinig resolutie. Toevoeging van de 174 morfologische kenmerken gaf veel meer resolutie. Die verdween weer gedeeltelijk na toevoeging van 93 taxa waarvoor uitsluitend morfologische kenmerken beschikbaar waren. Na een discussie over het probleem van ontbrekende data ('missing data') wordt het resultaat van analyse van de 96 taxa waarvan zowel moleculaire als morfologische kenmerken beschikbaar zijn gekozen als het geprefereerde resultaat. Deze fylogenetische boom wordt vervolgens als basis gebruikt voor een discussie over de implicaties voor de classificatie van de Microdontinae.

De Microdontinae worden geplaatst als zustergroep van alle overige Syrphidae. Het genus *Spheginobaccha*, dat als enige genus voorheen in alledrie de subfamilies van de Syrphidae werd geclassificeerd, krijgt nu een plaats als zustergroep van alle overige Microdontinae. Deze resultaten komen overeen met die van andere recente studies. Dit is echter de eerste keer dat een grote, representatieve set taxa van Microdontinae in de analyses is verwerkt. Het genus *Microdon* blijkt, zoals verwacht, duidelijk niet monofyletisch.

HOOFDSTUK 5. CLASSIFICATIE VAN DE MICRODONTINAE

Met 565 beschikbare soortnamen vormen de Microdontinae de kleinste van de drie subfamilies van de Syrphidae. Paradoxaal genoeg is het ook de minst georganiseerde van de drie: 388 namen waren voorheen in één enkel genus geplaatst: *Microdon*. Dit hoofdstuk presenteert een nieuwe classificatie van de subfamilie, op basis van de fylogenetische analyses in hoofdstuk 3 en 4, onderzoek aan de primaire typen van 356 soorten en veel aanvullend materiaal, afkomstig uit tientallen entomologische collecties verspreid over de wereld.

In totaal zijn 70 genus-groepsnamen beschikbaar, waarvan er in dit hoofdstuk 43 als geldige genera beschouwd worden. Hiervan worden er 11 als nieuw beschreven. Daarnaast worden nog acht subgenera en enkele soortgroepen onderscheiden. Alle (sub)genera en soortgroepen worden in dit hoofdstuk (her)beschreven, geïllustreerd, gediagnosticeerd en bediscussieerd. Een determinatiesleutel tot alle groepen wordt gegeven. Er worden 26 nieuwe soorten beschreven; hierbij gaat het voornamelijk om soorten die zijn opgenomen in de fylogenetische analyses van hoofdstukken 3 en 4. Uiteindelijk worden 472 soortnamen als geldig beschouwd en 100 als synoniemen. Op 17 geldige namen en drie synoniemen na worden alle soorten geassocieerd in (sub)genera.

HOOFDSTUK 6. TAXONOMISCHE VERKENNING VAN NEOTROPISCHE MICRODONTINAE DIE ANGELLOZE BIJEN NABOOTSEN

Verscheidene Neotropische soorten Microdontinae bootsen in hun uiterlijk angelloze bijen (Apidae: Meliponini) na. De meeste van deze soorten werden voorheen in het genus *Ubristes* geplaatst. De fylogenetische analyses in de hoofdstukken 3 en 4 wezen echter uit dat dit geen monofyletische groep is. In de in hoofdstuk 5 gepresenteerde classificatie worden de soorten uit deze groep bij vijf verschillende genera ondergebracht: *Ceratophya*, *Hypselosyrphus*, *Mermerizon*, *Stipomorpha* en *Ubristes*. Er blijken constante morfologische verschillen te zijn die deze indeling ondersteunen. Dit hoofdstuk geeft een revisie van alle soorten die voorheen onder *Ubristes* werden behandeld. In totaal komen 51 soorten aan bod, waarvan er 22 als nieuw beschreven worden. Er is een sleutel tot de genera en alle soorten opgenomen. Het hoofdstuk besluit met enkele opmerkingen over mimicry als katalysator van soortvorming.

Dit hoofdstuk maakt gebruik van de in hoofdstuk 5 gepresenteerde classificatie. Het is een voorbeeld van de wijze waarop een classificatie als hulpmiddel kan dienen bij een revisie op soortniveau. Daarnaast verschaft het inzicht in de hoeveelheid werk die er op dit vlak nog verzet moet worden, zeker in de Neotropen. Bijna de helft van de 51 behandelde soorten was nog onbeschreven en 31 van deze soorten zijn ook nu nog bekend van slechts één of twee exemplaren.

HOOFDSTUK 7. OVERZICHT EN FYLOGENETISCHE EVALUATIE VAN ASSOCIATIES TUSSEN MICRODONTINAE EN MIEREN

Dit hoofdstuk presenteert een overzicht van bekende associaties tussen Microdontinae en mieren. Deze associaties worden geëvalueerd op basis van de fylogenetische inzichten en de daaruit voortvloeiende classificatie uit de hoofdstukken 3, 4 en 5. Onderzocht wordt in hoeverre de nu beschikbare informatie inzicht geeft in de volgende vragen:

- zijn alle Microdontinae geassocieerd met mieren?;
- zijn Microdontinae geassocieerd met alle mieren?;
- zijn bepaalde hogere taxa van Microdontinae geassocieerd met bepaalde hogere taxa van mieren?

Op basis van informatie uit publicaties en onderzoek in entomologische collecties zijn 81 associaties tussen Microdontinae en mieren achterhaald. Deze hebben betrekking op 42 soorten en 14 (sub)genera van Microdontinae en 57 soorten en 23 genera van mieren.

1. Projectie van de bekende associaties op de fylogenetische boom van de Microdontinae laat zien dat associaties met mieren verspreid over de hele boom voorkomen. Dit bevestigt het bestaande idee dat een leven in mieren nesten een kenmerkende eigenschap is van de biologie van Microdontinae. De associatie van het basale genus *Mixogaster* met mieren wijst er bovendien op dat deze biologische eigenschap al zeer vroeg in de evolutie van Microdontinae ontstaan moet zijn. De vraag naar de nog onbekende larvale levenswijze van het genus *Spheginobaccha*, de zuster-groep van alle andere Microdontinae, wordt hiermee des te pregnanter.

2. Projectie van de bekende associaties op de fylogenetische boom van de mieren laat zien dat associaties met Microdontinae alleen bekend zijn uit de clade van de 'formicoïde' mieren, en dan alleen uit de subfamilies Dolichoderinae, Formicinae, Myrmicinae en Pseudomyrmecinae. Deze subfamilies omvatten bijna 90% van de mierendiversiteit op aarde, dus mogelijk is het vooral toevallig dat Microdontinae alleen bij deze mieren gevonden zijn. Desondanks zijn er hypothetische verklaringen te bedenken voor het ontbreken van bekende associaties met met de 'army ants' en de als primitief beschouwde 'poneroïde' mieren. De

‘army ants’ hebben een nomadische levensstijl, waardoor ze niet lang op eenzelfde plek nestelen. Mogelijk verhindert dit de larven van Microdontinae om zich in hun nesten te ontwikkelen. De larven van poneröide mieren hebben sterk ontwikkelde kaken en een flexibele ‘nek’, die hen in staat stelt om het door de werksters aangedragen vaste voedsel goed te hanteren en fijn te malen. Larven van formicoïde mieren hebben deze eigenschappen niet, omdat zij door middel van ‘trofallaxis’ vloeibaar voedsel krijgen toegediend van de werksters. Wellicht zijn poneröide larven beter in staat om zich tegen predatoren (zoals larven van Microdontinae) te weren dan formicoïde larven. Indien deze verklaring juist is dan zou dit impliceren dat de evolutie van Microdontinae begon met het ontstaan van trofallaxis bij mieren.

3. De beschikbare informatie is onvoldoende om de derde vraag op zinvolle wijze te bediscussieren.

HOOFDSTUK 8. SPECULATIES OVER DE HISTORISCHE BIOGEOGRAFIE VAN MICRODONTINAE

De reconstructies van de onderlinge verwantschappen van Microdontinae zoals gepresenteerd in hoofdstuk 3 en 4 zijn op veel punten nog onzeker. Daarbij speelt een rol dat er geen fossielen van deze vliegengroep bestudeerd konden worden. Hierdoor is het moeilijk om de ouderdom te schatten, zowel van de groep als geheel als van lagere taxa afzonderlijk. Een hoofdstuk over oorsprong, ouderdom en historische biogeografie van de Microdontinae kan dus alleen beschrijvend en speculatief van aard zijn. Dit hoofdstuk beschrijft eerst de verspreiding van de Microdontinae over de grote biogeografische regio's, waarna een discussie volgt die zich met name richt op de mogelijkheid dat de groep een oorsprong heeft in Gondwanaland.

De Microdontinae hebben een overwegend tropische verspreiding. Van de 472 als geldig beschouwde soorten komen er 408 voor in tropische regio's. De Neotropische regio is met 203 soorten het rijkst bedield, waarna respectievelijk de Oriëntaalse, Afrotropische en Australische regio's volgen. De diversiteit van mieren in deze regio's kan op dezelfde manier gerangschikt worden. Voor een vliegengroep die zo sterk met mieren is geassocieerd is dit niet onverwacht.

Met behulp van de fylogenetische hypothese op basis van moleculaire en morfologische kenmerken zoals gepresenteerd in hoofdstuk 4 wordt een inventarisatie gemaakt van disjuncte verspreidingspatronen. Genera of zuster groepen die in twee of meer biogeografische regio's voorkomen worden op basis van hun verspreiding ondergebracht in categorieën. Verschillende genera en zuster groepen blijken in twee of meer tropische regio's voor te komen. Voorbeelden: het genus *Paramixogaster* in de Afrotropische, Oriëntaalse en Australische regio's; het genus *Spheginobaccha* in zuidelijk Afrika en de Oriëntaalse regio; het genus *Paramicrodon* en *Microdon* subgenus *Chymophila* in de Neotropische en Oriëntaalse regio's.

Onder de aanname dat de evolutie van Microdontinae afhankelijk was van die van de mieren, zijn de Microdontinae vermoedelijk maximaal 144 miljoen jaar oud (late Jura). Indien de groep pas ontstaan is na het ontstaan van de ‘formicoïde mieren’ (een hypothese die in hoofdstuk 7 bediscussieerd is), dan zouden ze maximaal 100 miljoen jaar oud zijn (middele Krijt). Een dergelijke ouderdom in combinatie met de vastgestelde disjuncte verspreidingspatronen wijst mogelijk op een Gondwana-oorsprong of een oorsprong gedurende de periode waarin dit supercontinent uiteendreef. Zonder dateerbare fossielen of een betrouwbare ‘moleculaire klok’ blijft het voorlopig echter gissen naar oorsprong en ouderdom van deze vliegen.

HOOFDSTUK 9. ALGEMENE DISCUSSIE

De twee hoofddoelstellingen van dit proefschrift zijn het reconstitueren van de onderlinge verwantschappen van Microdontinae en het classificeren van alle soorten in duidelijk gedefinieerde (sub)genera en soortgroepen. Deze doelstellingen zijn bereikt. In hoeverre dit op bevredigende wijze is gebeurd, kan alleen de toekomst leren. Ongetwijfeld zal verder onderzoek de zwaktes van de gepresenteerde classificatie blootleggen en aanpassingen onvermijdelijk maken. Hopelijk zal de classificatie desondanks een bruikbaar raamwerk bieden voor verder onderzoek naar deze vliegen. Een praktisch probleem bij het onderzoek naar Microdontinae is hun zeldzaamheid. Hoewel de diversiteit van deze vliegen in tropische regio's het hoogst is, worden ze daar zelden verzameld. In malaisevallen wordt daar slechts eens per week of eens per maand

een exemplaar gevangen. De kans is dan rond de 50% dat het een onbeschreven soort betreft. Het grootste deel van de soorten bekend uit tropische gebieden is bekend van slechts één of twee exemplaren. Er zijn vermoedelijk nog enkele honderden onbeschreven soorten en er zal een grote onderzoeksinspanning nodig zijn om deze te ontdekken en te beschrijven. Dit kan alleen bereikt worden in samenwerkingsverbanden in uiteenlopende regio's van de wereld, waarbij diverse verzamelmethoden worden gebruikt. Een samenwerking met myrmecologen (mierenkenners) zou wel eens zeer vruchtbaar kunnen zijn, gezien de associatie van Microdontinae met mieren.

In fylogenetisch onderzoek naar de verwantschappen binnen de Diptera Cyclorrhapha is het raadzaam om meer taxa van de Microdontinae in de datasets op te nemen dan tot nu toe gebeurd is. Deze subfamilie is een sterk afwijkende zustergroep van de overige Syrphidae en zou dus nieuw licht kunnen werpen op de verwantschappen tussen verschillende families, met name binnen de 'lagere Cyclorrhapha'. Nu de onderlinge verwantschappen binnen de Microdontinae iets duidelijker zijn, kunnen de geschikte taxa hiervoor beter worden gekozen. Het verdient aanbeveling om zowel basale (zoals *Spheginobaccha* en *Mixogaster*) als meer afgeleide (zoals *Microdon* s.s.) taxa te gebruiken. Naarmate meer materiaal van tropische Microdontinae beschikbaar komt, ook van genera waarvan tot nu toe geen vers materiaal beschikbaar was voor DNA-onderzoek, zullen de onderlinge verwantschappen verder duidelijk worden. Ook worden verspreidingspatronen duidelijker en hopelijk zal er meer ervaring ontstaan met het opsporen van de larven in mieren nesten, zodat meer kennis over de biologie beschikbaar komt. Ongetwijfeld zullen hierbij nog vele verrassingen tevoorschijn komen.

Zo ver kwam ik voorlopig. Ik had voor het eerst kennis gemaakt met de lusten – en lasten – van de experimentator. Hoe eenvoudig de proeven ook waren, ik had er werkelijk iets mee ontdekt, ik had de ware triomf mogen beleven, die de beloning is voor elke echte onderzoeker.

Niko Tinbergen 1960, Spieden en speuren in de vrije natuur, hoofdstuk 1: De bijenjagers van Hulshorst.