

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Herausgegeben vom

Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Serie A (Biologie), Nr. 320

Stuttgart 1978

Anmerkungen zur phylogenetischen Systematik: Stellungnahme zu einigen Mißverständnissen

Von Dieter Schlee, Ludwigsburg

Mit 6 Abbildungen

Inhalt

Einleitung

1. Historische Aspekte
2. Divergierende Anwendungen und Deutungen
3. Übersicht über einige Ansichten zur Relevanz der Merkmalscharaktere
4. Anmerkungen zur phylogenetischen Argumentation, speziell zur phylogenetischen Methodik von L. BRUNDIN
 - 4.1. Vorbemerkung
 - 4.2. Verwendung von Parallelismen als „phylogenetisch relevante“ Argumente
 - 4.3. Wichtigkeit der Aufstellung eines korrekten Synapomorphieschemas
 - 4.4. Verwendung von solchen Merkmalen, deren Bewertung als Synapomorphie fraglich ist, als phylogenetisches Indiz
 - 4.5. Taxa, die angeblich nicht durch Synapomorphien oder Autapomorphien begründet sein brauchen; Nachweis von Schwestergruppenverhältnissen; Vollständigkeit des Synapomorphieschemas
5. Grad der Objektivität und Glaubwürdigkeit einer Rekonstruktion
 - 5.1. Objektivität/Subjektivität
 - 5.2. „Allgemeinformeln“
 - 5.3. Berücksichtigung des Gesamtgefüges

Einleitung

Der folgende Text bildet einerseits eine Ergänzung zur vorhergehenden Publikation, einem knappen „Abriß der phylogenetischen Systematik“ (HENNIG & SCHLEE 1978). Andererseits soll hier zu einigen mehr oder weniger weit verbreiteten Varianten, die Theorie und Praxis der phylogenetischen Systematik sensu HENNIG mißzuverstehen, Stellung genommen werden.

Es hat sich inzwischen gezeigt, daß unter dem Kennwort „phylogenetische Systematik“ und selbst unter der Bezeichnung „phylogenetische Systematik sensu HENNIG“ sehr unterschiedliche und einander widersprechende Inhalte verstanden werden. Besonders deutlich wurde dies unter anderem durch zwei Publikationen von L. BRUNDIN (1976a, b) — die eine ein „Abstract“, die andere eine ausführliche Arbeit. Sie wurde erst nach dem Ableben von Professor HENNIG publik, so daß seine direkte Stellungnahme nicht mehr möglich war.

Die folgenden Anmerkungen und Stellungnahmen repräsentieren meine persönliche Meinung, die sich in zehnjähriger Zusammenarbeit mit Prof. W. HENNIG in seiner „Abteilung für stammesgeschichtliche Forschung“ am Staatl. Museum für Naturkunde Stuttgart/Ludwigsburg entwickelte.

1. Historische Aspekte

Professor HENNIG entwickelte seine Theorie der phylogenetischen Systematik während des Zweiten Weltkrieges¹⁾, so daß die ersten grundlegenden theoretischen Aspekte in der Nachkriegszeit, sobald Papier, Druckmöglichkeit und Druckerlaubnis verfügbar waren, in „Die Larvenformen der Dipteren“ (HENNIG 1948—52) erschienen (l.c.: Band 1:2—20). Dort (l.c.:2) findet sich auch ein Hinweis auf das dann später erschienene Buch (HENNIG 1950). Unter solch schwierigen Umständen konnte die Methodik nicht in allen Punkten auf Anhieb in jeder Hinsicht fertig entwickelt sein, und dadurch blieb eine gewisse Entwicklungsmöglichkeit erhalten.

1961 wurde das Konzept überarbeitet und erschien nach fünfjähriger Übersetzung und Drucklegung: HENNIG (1966). Hierbei sowie in Einzelarbeiten und in „Die Stammesgeschichte der Insekten“ (HENNIG 1969) wurden Einzelheiten präzisiert, Zusätzliches, z. B. Erfahrungen aus der Fossilienbearbeitung (seit der Umsiedlung nach Ludwigsburg, zum Staatl. Museum für Naturkunde Stuttgart, 1963) eingearbeitet — z. B. die Unterscheidung von *Gruppen und Stammgruppen bestimmter Definition — bzw. Betonungen verändert.

So war z. B. im Buch von 1950 der sogen. „Deviationsregel“ deutlich Gewicht beigemessen worden (HENNIG 1950: 111, Abb. 25) während sie später nur kurz gestreift wurde (HENNIG 1966: 207 mit Hinweis auf S. 59; keine Abbildung) bzw. nicht einmal mehr im Register enthalten ist (HENNIG 1969: 425), weil sie ohne weitere Betonung nur gelegentlich erwähnt ist (vgl. auch HENNIG's Erklärung in SCHLEE 1971: 28, der Professor HENNIG mündlich hinzufügte, daß er sie „habe aussterben lassen wollen“); tatsächlich tritt weder das Wort noch der Inhalt der „Deviationsregel“ in Professor HENNIG's Entwurf zu dem hier vorgelegten Artikel über die Grundzüge der phylogenetischen Systematik auf (HENNIG & SCHLEE 1978).

2. Divergierende Anwendungen und Deutungen

Wie bei anderen in der Weiterentwicklung und in zunehmender Verbreitung befindlichen Methoden kam es auch bezüglich der HENNIG'schen Art der phylogenetisch-systematischen Analyse zu einer Divergenz der Meinungen, die jeweils auf ganz verschiedenen Ursachen beruhen:

- (a) Früher noch nicht unmißverständlich dargelegte Teile der Methodik wurden von anderen Autoren in irgendeiner Weise interpretiert oder in nicht zu HENNIG's Methodik passender Weise weiterentwickelt.
- (b) Bereits vollständig vorliegende Teile der Methodik wurden ignoriert.

Beispiel: Häufig wird der notwendige Vergleich über die zentral untersuchte Gruppe hinaus — Vorbedingung für die Feststellung der Entwicklungsrichtung — unterlassen, was zu unberechtigten Schlußfolgerungen führt.

¹⁾ siehe W. HENNIG's Biographie: SCHLEE 1978.

(c) Später überwundene methodische Schwierigkeiten wurden weiterhin in der früheren Weise weiterkultiviert.

Beispiele: Fossilienanalyse; Feststellung des Alters von Gruppen ohne Zugrundelegung eines ausreichend abgesicherten Synapomorphieschemas; Ignorieren der fatalen Konsequenzen beim Überspielen phylogenetischer Kenntnislücken; fehlende Präzision bei der notwendigen Unterscheidung von *Gruppen und Stammgruppen.

(d) Unvorsichtiger Umgang mit vorsichtigen Formulierungen.

Beispiele: „Eine nur allein diesen Taxa gemeinsame Stammart“ ist hinsichtlich der Implikationen keineswegs dasselbe wie „eine gemeinsame Stammart“; „einmalig gemeinsam abgeleitet = synapomorph“ ist nicht automatisch dasselbe wie „abgeleitet = apomorph“.

(e) Unzutreffende Bewertung einzelner Schritte des methodischen Vorgehens.

Beispiele: Wenn HENNIG ein durchaus konvergenzverdächtiges gemeinsames Merkmal als ersten Hinweis auf mögliche nahe Verwandtschaft anführt, ist das als Anlaß für eine erste Arbeitshypothese (= Aufforderung zur Verifizierung bzw. Falsifizierung mit Hilfe anderer Merkmale!) gedacht; man darf aber keinesfalls daraus schließen, daß er etwa „abgeleitetes Merkmal („Apomorphie“) im Sinne von Synapomorphie verwende. — Oder: Wenn bisher schon vorgeschlagene Systeme bei einer phylogenetischen Analyse berücksichtigt werden, so ist das kein Zirkelschluß, sondern ebenfalls Teil einer Arbeitshypothese, die Tests zur Feststellung der wirklichen phylogenetischen Relevanz unterworfen wird.

(f) Entwicklung bewußt von HENNIG's Methodik abweichenden Methoden oder Schlüssen.

3. Übersicht über einige Ansichten zur Relevanz der Merkmalscharaktere

(1a) Phylogenetische Systematik sensu HENNIG hat als Ziel, den Nachweis der Monophylie nur mit Synapomorphien zu führen, und Symplesiomorphien, Konvergenzen und Parallelismen davon auszuschließen. — [Alternative: s. unten (2a)].

(1b) Daher ist die Unterscheidung zwischen Konvergenz und Parallelismus nicht wichtig (siehe HENNIG 1969: 26—27); aber entscheidend sind die Anforderungen, die an den Nachweis der Synapomorphien — gegenüber Parallelismen-/Konvergenz-Verdacht — gestellt werden müssen. — [Alternative: s. unten (2b)].

(1c) Kann für kein Merkmal der synapomorphe Merkmalscharakter glaubwürdig nachgewiesen werden, so sollen lieber offene Stellen im Verwandtschaftsdiagramm als Hinweis auf Kenntnislücken und Anregung zu gezielter Suche anhand zusätzlicher Merkmale belassen werden; abgeleitete Merkmale, für die der Verdacht auf mehrfache (konvergent/parallele) Entstehung nicht ausgeräumt werden kann, werden als Provisorium, darauf begründete Schlüsse als weiterhin dringend der Untersuchung (Verifizierung/Falsifizierung) bedürftig betrachtet. HENNIG weist gerade am Schluß seiner letzten Publikation (1976: 61—62, auch 1972: Abb. 2, 3) besonders dringlich darauf hin. — [Alternative: s. unten (2c)].

(2a) BRUNDIN's Auffassung macht den entscheidenden Einschnitt in der Reihe der Merkmalscharaktere zwischen einerseits: Synapomorphie + Parallelismen als phylogenetisch relevant, und andererseits: Symplesiomorphie + Konvergenz als phylogenetisch irrelevant. — [Alternative: s. oben (1a)].

(2b) Daher ist ihm die Unterscheidung zwischen Konvergenz und Parallelismus wichtig; aber die Entscheidung zwischen „synapomorph abgeleitet“ und „parallel abgeleitet“ verliert an Bedeutung; häufig spricht er nur von „apomorph“ und verwendet diese unsortierten „abgeleiteten“ Merkmale automatisch im Sinne der Beweiskraft der Synapomorphie (siehe die ausführlichen Analysen bei SCHLEE 1975a). — [Alternative: s. oben (1b)].

(2c) Manche Autoren, so auch BRUNDIN (speziell 1976, Abschnitt 2) bringen zum Ausdruck, daß man in Ermangelung nicht überzeugender Synapomorphien eben genötigt sei, fragliche Synapomorphien (d. h. Merkmale, deren Bewertung als Synapomorphie fraglich ist) oder sogar als Nicht-Synapomorphien erkannte Merkmale als Verwandtschaftsindiz zu akzeptieren. Die Problematik dieser Ansicht wird in dem Kapitel 4.4. erörtert. — [Alternative: s. oben (1c)].

4. Anmerkungen zur phylogenetischen Argumentation, speziell zur phylogenetischen Methodik von L. BRUNDIN

4.1. Vorbemerkung

Die bei HENNIG & SCHLEE (1978) zusammengestellten methodischen Grundsätze der phylogenetischen Systematik erhalten besondere Aktualität durch zwei kürzlich erschienene Artikel von Professor L. BRUNDIN (1976a, b) — der bekanntlich seit langem die mit dem Namen HENNIG verbundene phylogenetische Systematik verfehlt — in denen er den Schwerpunkt der phylogenetischen Beweiskraft auf die Parallelismen verlagert.

Als Reaktion auf eine Analyse der phylogenetischen Relevanz der bisher bekannten Merkmale mehrerer Chironomidae-Gruppen (SCHLEE 1975a) kommt BRUNDIN (1976b) zu dem allgemeinen Schluß, daß ich (1) im Gegensatz zu ihm von der Methodik HENNIG's abweiche (z.B., l.c.: 139: ... „SCHLEE ... differs from the methodological approach of HENNIG and BRUNDIN“) und (2): „SCHLEE does not perceive that persistent keeping in practice at this unrealistic superstandard should mean the end of our endeavour to reconstruct nature's hierarchy and the history of life in time and space on a phylogenetic basis“ (l.c.: 141).

Hauptursache für diese Äußerungen ist seine Auffassung, daß in Ermangelung glaubwürdiger Synapomorphien eben Parallelismen als ausreichender Beweis für Monophylie und als Basis für weitere Schlußfolgerungen verwendet werden müßten.

Dies stimmt mit einem Grundsatz der Richtung der „evolutionary taxonomy“ überein (MAYR 1969: 202), während in der Methodik der phylogenetischen Systematik „abgeleitete“ Merkmale dann aus der Argumentation zur Ermittlung monophyletischer Gruppen eliminiert werden sollten, sobald sie sich als „mehrfach entstanden“ (Konvergenz, Parallelismus) erweisen.

4.2. Verwendung von Parallelismen als „phylogenetisch relevante“ Argumente

Eine erfreuliche Wirkung meines Relevanz-Tests zur Chironomidae-Phylogenetik (SCHLEE 1975a) ist, daß Prof. L. BRUNDIN seine phylogenetische Argumentationsweise offenlegte, d. h. daß die bis dahin indirekt erschließbare Verwendung von Parallelismen als phylogenetisches Indiz durch BRUNDIN inzwischen explizit offenbart wurde (BRUNDIN 1976a, b).

BRUNDIN befürwortet hierin die Verwendung von eindeutig als Parallelismus erkannten Merkmalen (also keineswegs: Verwendung von zunächst versehentlich als Synapomorphie fehlgedeuteter Merkmale, die in Wirklichkeit, wie sich später herausstellt, aber Parallelismen sind) als erlaubtes phylogenetisches Indiz, dessen Aussagekraft kaum der von Synapomorphien nachstehe. Dieses Vorgehen ent-

spricht dem Konzept von MAYR²⁾, der als absteigende Reihenfolge der phylogenetischen Relevanz angibt: 1. Synapomorphie, 2. Parallelismen, 3. Sympletiomorphie (nur Konvergenz entfällt als phylogenetisches Indiz) (MAYR 1969: 202). Auch ASHLOCK's Konzept (ASHLOCK 1971) ist dem ähnlich. HENNIG (1974, 1975) hat sich eindeutig dagegen ausgesprochen; siehe auch HENNIG & SCHLEE 1978.

Meine Meinung ist folgende:

Als Parallelismen erkannte Ähnlichkeiten sollten nicht als phylogenetisch relevante Indizien Teil eines Synapomorphieschemas, d. h. einer phylogenetischen Argumentation bilden. Wenn die Monophylie eines Taxon glaubwürdig begründet sein soll, darf sie nicht auf Parallelismen bzw., allgemein gesagt, auf konvergenzverdächtigen³⁾ Merkmalsausprägungen basieren, sondern auf Synapomorphien (im Sinne von: abgeleitete Merkmalsalternative, für die trotz gezielter Suche (Test) kein Hinweis auf mehrfache Entstehung gefunden worden war). Ich halte es nicht für förderlich für das Ziel, die Rekonstruktion der Phylogenese bzw. das Auffinden von monophyletischen Gruppen, wenn als Parallelismen erkannte Merkmale als „Ersatz-Synapomorphien“ zur Begründung der Monophylie eingesetzt werden, denn dies würde unnötigerweise eine schwer kontrollierbare Vielzahl von Fehlschlüssen ermöglichen und die Unterscheidung zwischen gut gesichertem Wissen und offenen Fragen (s. Kapitel 4.3) verschleiern.

Parallelismen (nachgewiesene oder vermutete) können, wie alle anderen bekannten „Übereinstimmungen“, als erste Hinweise auf eventuelle Gruppenzugehörigkeit zum Beginn einer gezielten Untersuchung weiterer Merkmale und zur Auswahl der zu vergleichenden Gruppen anregen.

Sie können auch in einem Verwandtschaftsdiagramm zusätzlich zu den Synapomorphien mit eingetragen werden, wenn außer der Begründung der Monophylie auch gezeigt werden soll, (1) welche Merkmale insgesamt schon untersucht sind, (2) wie die Merkmalsalternativen verteilt sind, und (3) welche Merkmalsalternativen zwar nicht die Verzweigungsfolge beweisen, aber damit „verträglich“ sind.

HENNIG (1972, Abb. 2,3, 1976: 61—62) hat vorgeschlagen, daß die Autoren konvergenzverdächtige Merkmale in ihrer eigenen Argumentation und Diagrammdarstellung markieren sollten, um gerade durch diese Hinweise auf noch schwache Stellen dem Fortschritt den Weg zu öffnen.

„Für wünschenswert hielte ich es jedoch, wenn jeder Autor eines solchen im Sinne eines Argumentationsschemas begründeten Stammbaumentwurfes nicht nur im anschließenden, fortlaufenden Text, sondern im Stammbaumdiagramm selbst die unterschiedliche Tragfähigkeit seiner Begründungen etwas deutlicher zum Ausdruck zu bringen versuchte. Schließlich hält doch jeder Autor nicht alle seine Begründungen für gleich gut gesichert. . . . Wenn aber nun ein Fortschritt hier nur durch gezielte und intensive weitere vergleichende Untersuchungen möglich ist, dann sollte man sich doch bemühen, solche Untersuchungen möglichst nachdrücklich auf die schwachen Punkte hinzuweisen, die jeder Stammbaumentwurf auch in den Augen seines Autors hat. Wie das geschehen könnte, habe ich in meiner Darstellung der Psychodidae (1972) zu zeigen versucht“ (HENNIG 1976: 61—62).

²⁾ Dieser Feststellung (SCHLEE 1975a) wurde von BRUNDIN übrigens keine Abgrenzung gegen die MAYR'sche Konzeption entgegengestellt.

³⁾ Hierunter soll verstanden werden: „der mehrfachen Entstehung verdächtig“; der Terminus Konvergenz wird ja oft als solche Sammelbezeichnung verwendet und schließt dann Parallelismus mit ein.

4.3. Wichtigkeit der Aufstellung eines korrekten Synapomorphieschemas

Die eben zitierte Passage, die übrigens den Endabschnitt von HENNIG's letzter eigener Untersuchung darstellt und insofern als hinterlassene Mahnung aufgefaßt werden kann, enthält ebenso die Aufforderung zur Offenlegung der Argumentation in Form eines „Argumentationsschemas“. Auch meiner Meinung nach sollte eine im Sinne der HENNIG'schen phylogenetischen Systematik durchgeführte Analyse stets in der Form eines Synapomorphieschemas zusammenfassend dargestellt werden, wenn mehr als ein Merkmal untersucht wurde.

Es gibt mehrere Möglichkeiten der Gestaltung eines Synapomorphieschemas, die sich in ihrer Übersichtlichkeit, in ihrer Eignung für ausführliche Erweiterungen, und hinsichtlich der fälschlicherweise herauslesbaren Schlüsse zum Teil erheblich unterscheiden.

Am übersichtlichsten erscheinen mir zwei Darstellungsweisen: Die eine, (wie bei HENNIG & SCHLEE 1978: Abb. 3), bei der ausschließlich die entscheidenden Argumente (Synapomorphien) jedes Astes eingetragen sind, wodurch augenblicklich alle unbegründeten Äste auffallen, und die zweite, (wie bei HENNIG & SCHLEE 1978: Abb. 2 + 4), welche die Verteilung der Merkmalsalternativen bei allen untersuchten Vergleichstaxa konkret bzw. abstrakt zum Ausdruck bringt. Diese letztgenannte Form sollte sich jeder Autor wenigstens für sich selbst entwickeln, denn er vermeidet damit unberechtigte, d. h. Fehl-Schlüsse.

Vieles, was im folgenden zu sagen ist, gilt auch für Arbeiten verschiedener anderer Autoren; wenn ich mich hier auf die Erörterung einiger Fragestellungen anhand von BRUNDIN's Ausführungen beschränke, so dient dies zusätzlich der Untersuchung seiner Behauptung, er vertrete, im Gegensatz zu mir, den richtigen Weg der phylogenetischen Systematik sensu HENNIG.

Wie manche andere Autoren, so scheint auch BRUNDIN einer solchen übersichtlichen Darstellung der phylogenetischen Begründung in Form eines Synapomorphieschemas wenig Bedeutung beizumessen: Sogar sein Versuch, meiner mit Diagramm zur Darstellung der phylogenetischen Implikationen verdeutlichten Relevanz-Untersuchung zur Chironomidae-Phylogenetik (SCHLEE 1975a) zu begegnen, enthält kein Synapomorphieschema oder Verwandtschaftsdiagramm (seinem Text nach wäre es auch eher ein „Parallelismenschema“). Von BRUNDIN ist mir nur ein einziges konkretes Synapomorphieschema bekannt (BRUNDIN 1966: 24, reproduziert auch in Evolution 19:500) für die Gattungen (außer *Afrochlus*) der Podonominae, während die Arten- und Artengruppen-„Stammbäume“ (1.c.:118,121, 193,277,335,etc.) einfache Strichdiagramme ohne eingetragene Begründungen sind. Sie bleiben daher hier von vornherein aus der Diskussion, die sich auf das „Synapomorphieschema“ konzentriert:

Dieses enthält einige immer wieder in der Literatur feststellbare Mängel und Fehler:

(1) An der Basis des „Synapomorphieschemas“ fehlt die Synapomorphie, welche die Zusammengehörigkeit aller enthaltenen Teilgruppen (hier: Gattungen) zu einer Gesamtgruppe (hier: Unterfamilie) überhaupt erst nachweist.

(2) Die unterschiedlich eingetragenen Abzweigungswinkel und Abzweigungsrichtungen beruhen nicht auf irgendwelchen Fakten und gehören daher nicht in ein Synapomorphieschema. — Man vergleiche MAYR (1969: 256).

(3) Die phantasievoll buschartig gekrümmte Anordnung und die nicht chronologische Reihenfolge der Merkmalsnummern und deren Anordnung erschweren das schnelle Auffinden bestimmter Nummern.

(4) Die Verteilung der Plesiomorphie-/„Apomorphie“-Alternativen erweckt den Eindruck, daß nur Vergleiche zu geringen Umfangs nötig wären.

(5) Die Kennzeichnung der für die Zusammengruppierung entscheidenden Merkmalsalternativen als „apomorphic“ (l.c.: 24—25) ist nicht ausreichend, um sie im Sinne von Synapomorphie einsetzen zu dürfen. Unter den „Apomorphien“ sind oft konvergenzverdächtige Merkmalsausprägungen oder sogar sichtliche Parallelismen, die von vornherein keine überzeugenden phylogenetischen Indizien sein können — besonders, wenn sie als einzige Argumente zur Verfügung stehen.

(6) Nicht ausreichende Vergleiche innerhalb der untersuchten Gruppe und über diese zentral untersuchte Gruppe hinaus, und fehlende Zusammenstellung dieser Befunde.

(7) Verschleierung nicht zusammenpassender Befunde mittels unzulässiger Verwendung der Bezeichnung „indifferent“.

Hierzu einige Beispiele zu obigen Fragestellungen (4)—(7), die in ihrem allgemeinen Aspekt auch für Nicht-Spezialisten der behandelten Gruppe aufschlußreich sind:

Beispiel 1:

Gegeben ist eine Merkmalsalternative „stout“/„moderate“/(very) „long and slender“, die bei den Gattungen einer (angeblichen) Gesamtgruppe folgende Verteilung aufweist:

Gattung	1	2	3	4	5	6
Merkmalsausbildung	?	stout	very long, slender	(very) ⁴⁾ long, slender	very long, slender	moderate slender

Sieht man einmal von zusätzlichen Komplikationsmöglichkeiten wegen der vagen Abgrenzung der graduellen relativen Längenunterschiede (stout/moderate/long/very long) und durch die noch unbekannte Ausbildung bei 1 ab, so sind verschiedene phylogenetische Deutungen diskutabel: Nachweis für (3+4+5) oder für (3+4+5+6) oder für 2 und weitere, sobald die Ausbildung bei 1 bekannt wird, jedoch nicht diejenige Schlußfolgerung, die BRUNDIN (1966: 24, Diagramm) zieht: Die Zusammenfassung der Gattungen (3+4) zu einer damit begründeten monophyletischen Einheit.

Die oben angeführten Gattungsnummern entsprechen folgenden Gattungsnamen: 1 = *Afrochlus* (im zitierten Diagramm nicht enthalten, aber in seinen Diagrammen auf S. 101, 442), 2 = *Archaeochlus*, 3 = *Boreochlus*, 4 = *Paraboreochlus*, 5 = *Lasiodiamesa*, 6 = *Trichotanytus*.

In seinem „Synapomorphieschema“ (l.c.: 24, 25) tritt unter Merkmal Nr. 26 auf: „Brush pedestals of larva very long and slender (a) [= apomorphic] or stout and moderately long (p)“ [= plesiomorphic].

Mit der Begründung „(very)⁴⁾ long and slender“ werden die Gattungen *Boreochlus* + *Paraboreochlus* (3+4) zur monophyletischen Gesamtgruppe erklärt. Daß auch die Gattung *Lasiodiamesa* (Nr. 5) dieses Merkmal „very long

⁴⁾ Die zum Diagramm (l.c.:24) gehörige Signatur (l.c.:25, Nr. 26) lautet „very long and slender“; im Text bei der Besprechung von *Paraboreochlus* (l.c.:309): „Brush pedestals long and slender“.

and slender“ aufweist, ist aus dem Diagramm nicht ersichtlich, man kann dies nur bei den Artbeschreibungen (l.c.:318) herausuchen; im „Synapomorphieschema“ wird dieser Sachverhalt verschleiert, indem BRUNDIN bei *Lasiodiamesa* ein „i“ (= „indifferent“) einträgt, ebenso wie bei *Trichotanypus* (Nr. 6).

COLLESS (1967: 291), der seine Information durch Prof. BRUNDIN erhielt (s. COLLESS l.c.:291), hat ein solches Vorgehen als Teil der Methodik der „phylogenetic taxonomy of HENNIG“ (so seine zugehörige Überschrift) vermutet; und dies hat sicher Anteil an seiner Bewertung als „phylogenetischer Trugschluß“ (phylogenetic fallacy):

„I suspect that a third way is to hide awkward attributes under the term „indifferent“; i. e., once a fork of the tree has been „inferred“ from certain attributes, one can remain „indifferent“ to those attributes when „inferring“ subsequent forks! If such a procedure is followed, its arbitrary nature should need no comment“ (l.c.).

Ich habe in einer Stellungnahme zu COLLESS' (l.c.) Angriff auf die Methodik der phylogenetischen Systematik erläutert, wie der HENNIG'sche Begriff „indifferent“ zu verstehen und anzuwenden ist (SCHLEE 1969), und habe es nicht für möglich gehalten, daß der Begriff „indifferent“ tatsächlich zum Verstecken „unangenehmer“ Merkmale benutzt würde. Nunmehr muß ich aber bei Durchsicht des BRUNDIN'schen „Synapomorphieschemas“ und Untersuchung seiner Texte feststellen, daß er mehrfach — mit Eintragung des „i“ oder unter Weglassung des „unangenehmen“ Merkmals — so verfuhr wie COLLESS aufzeigt.

Beispiel 2:

Zahl der Spermatheken innerhalb der Gattungen A—F:

Gattung	A	B	C	D	E	F
Zahl der Spermatheken	2	2	3	?	2—3	2

BRUNDIN's Schlußfolgerung aus dieser Verteilung der Spermathekenzahlen: Taxa A+B seien damit als monophyletische Gesamtgruppe gekennzeichnet.

A = *Rheochlus*, B = *Podonomopsis*, C = *Podochlus*, D = *Zelandochlus*, E = *Parochlus*, F = *Podonomus*. — Merkmal Nr. 13 (l.c.:24,25).

Auch hierbei sind die Angaben der Merkmalsalternativen nicht im nötigen Umfang aus dem „Synapomorphieschema“ oder einer übersichtlichen Zusammenstellung ersichtlich, sondern müssen erst umständlich zusammengesucht werden.

Beispiel 3:

Lage der Querader mcu innerhalb der Gattungen 1—6:

Gattung	1	2	3	4	5	6
Lage der mcu	opposite (= not retracted)	fair distance proximal (= retracted)	strongly retracted	not retracted	normal position (not retracted?)	strongly retracted

BRUNDIN's Schlußfolgerung aus dieser Verteilung der Merkmalsausprägungen: Die Gattung 3 (*Boreochlus*) sei damit als monophyletisch erwiesen; d. h. er deut-

tet die Merkmalsausbildung „strongly retracted“ als Autapomorphie für *Boreochlus* — ungeachtet der ebenfalls als „strongly retracted“ bezeichneten Ausbildung der mcu bei Gattung 6 (*Trichotanypus*). Die Ausbildung bei Gattung 2 (*Archaeochlus*), bei der die mcu ebenfalls als „retracted“ zu bezeichnen wäre, wird im Diagramm als „indifferent“ eingezeichnet.

1 = *Afrochilus* (l.c.:297), 2 = *Archaeochlus* (l.c.:290), 3 = *Boreochlus* (l.c.:299), 4 = *Paraboreochlus* (l.c.:308), 5 = *Lasiodiamesa* (l.c.:315: „normal position“, keine weiteren Angaben bei den Arten, keine Abbildung), 6 = *Trichotanypus*. — Merkmal Nr. 21 (l.c.:24,25).

Weitere Beispiele für entsprechende Argumentation könnten aus dem Diagramm BRUNDIN's aufgezeigt werden, doch ist diese hier nicht nötig, da es ja um den allgemeinen Aspekt geht, und nicht um Detailfragen bezüglich einer bestimmten Tiergruppe.

4.4. Verwendung von solchen Merkmalen, deren Bewertung als Synapomorphien fraglich ist, als phylogenetisches Indiz

Die Meinung mancher Autoren, daß man in derzeitiger Ermangelung glaubwürdiger Synapomorphien auch fragliche „Synapomorphien“ und sogar sichtliche Nicht-Synapomorphien als phylogenetisch relevanten Beweis akzeptieren müsse, kann ich nicht für richtig halten.

... „we are often forced to operate with only one or two supposed synapomorphies, where the credibility even as to the apomorphic nature of the actual characters may be comparatively low. In other cases the apomorphies available may be of such a simple (reductional) type that parallelism (false synapomorphy) appears nearly as credible as true synapomorphy“ (BRUNDIN 1976b: 140).

Meiner Meinung nach ist es ehrlicher, präziser und nutzbringender, nach strukturreichen (und damit sicher bewertbaren) Synapomorphien zu suchen, und, wo diese noch nicht nachzuweisen sind, auf die offenen Stellen im Verwandtschaftsdiagramm deutlich sichtbar hinzuweisen — als daß man ungerechtfertigterweise den Eindruck erwecken will, daß die Verwandtschaftsverhältnisse geklärt seien. Auch HENNIG (1962, Abb. 2, 3; 1976: 61—62) weist, wie oben (Kapitel 3.2.) zitiert, deutlich in dieselbe Richtung.

Dies bedeutet keineswegs das „Ende unserer Bemühungen“ um die Rekonstruktion der Phylogenese (BRUNDIN 1976 b, Abschnitt 2.3), sondern eher den Anfang zu weiteren Untersuchungen. Vom „Ende“ der erfolgversprechenden Untersuchungen könnte man doch erst sinnvoll sprechen, wenn alle Merkmale konzis vergleichend analysiert sind. Das ist aber doch wohl noch nirgends der Fall — bei allem Engagement BRUNDIN's natürlich auch nicht bei den Podonominae und anderen Chironomidae, für die bisher eine etwas ausführliche Taxonomie, aber keine annähernd komplette vergleichende Morphologie vorliegt: Viele Teile der äußeren Morphologie (z. B. Cervix, Mundwerkzeuge, Tentorium, Antennensensillen, viele Thoraxteile etc.), die gesamte Anatomie und Histologie etc. stehen noch bei vielen Teilgruppen zur Untersuchung an.

Es ist einer der bedeutenden Vorteile der HENNIG'schen phylogenetisch-systematischen Methodik, daß man keineswegs gezwungen ist, auf jeden Fall ein komplettes Verzweigungssystem zu erstellen (wie dies der Numerischen Taxonomie zwangsläufig zukommt), sondern daß deutliche Lücken markiert werden können und dadurch falsche Implikationen vermieden werden. Weiterhin, daß jederzeit zusätzliche Merkmale oder Taxa nachgetragen werden können — und daß

solche Merkmale, bei denen sich später herausstellt, daß sie ursprünglich falsch bewertet worden waren (z. B. als „Synapomorphie“ während es sich in Wirklichkeit um Parallelismus handelt), nachträglich samt ihren Implikationen eliminiert werden können.

Es besteht also keine Notwendigkeit, unzureichend begründete Aussagen bezüglich Verwandtschaftsverhältnissen voreilig als letzte mögliche Aussagen hinzustellen (BRUNDIN l.c., speziell: Abschnitt 2) — während in Wirklichkeit die meisten Merkmale, gerade auch strukturell wie funktionell komplexe anatomische Elemente, überhaupt noch nicht untersucht sind.

4.5. Taxa, die angeblich nicht durch Synapomorphien oder Autapomorphien begründet sein brauchen; Nachweis von Schwestergruppenverhältnissen; Vollständigkeit des Synapomorphieschemas

So mancher Autor, auch BRUNDIN (1976b: 140), hält die Forderung für fehlerhaft, daß die Monophylie jedes Taxon erst dann bewiesen ist, wenn mindestens eine Synapomorphie bzw. Autapomorphie⁵⁾ nachgewiesen werden kann.

... „single species are also taxa, and that within a species group kept together by synapomorphy, one of the subgroups often consists of a single species that is comparatively plesiomorphic in every character available. This is quite as it should be. There is no inflexible demand for (aut)-apomorphy and still less for synapomorphy, since we are dealing with a single species“ (l.c.:140).

Diese Forderung, daß ein überzeugender, phylogenetisch relevanter Nachweis von Schwestergruppenverhältnissen erst mit einem kompletten Synapomorphieschema (s. Kapitel 4.3) erfolgt, muß meiner Ansicht nach aber als Ziel beibehalten werden, denn sonst leidet die Präzision der phylogenetischen Aussage bei Rezenten ebenso wie bei Fossilien.

Wir können in beiden Fällen keineswegs davon ausgehen, daß wir bereits alle Arten kennen, noch alle Merkmale; insofern müssen wir ständig mit fortschreitender Erkenntnis und beispielsweise folgenden Möglichkeiten rechnen:

(a) Re z e n t e :

Wenn man der Empfehlung BRUNDIN's und anderer (s. oben) folgt und den Sachverhalt der Abb. 1, 3 als ausreichenden Nachweis für das Diagramm der Abb. 2 ansähe, reduziert man mehrere Fragestellungen und Erkenntnismöglichkeiten. Im Gegensatz zu der Darstellung des sichtlich zur Ergänzung auffordernden wirklichen Kenntnisstands, wie er in Abb. 3 verdeutlicht ist, erscheint in Abb. 2 das Taxon B ebenso wie T. Man sieht dabei keinen Anlaß, bei einem zunächst nur durch Symplesiomorphien gekennzeichneten „Taxon“ „T“ zu ermitteln, ob alle Mitglieder (z. B. die Populationen der vermuteten „Art“ „T“) wirklich eine monophyletische Einheit und insgesamt die Schwestergruppe zu B darstellen. Unter den Mitgliedern von „T“ könnten sich auch mehrere Taxa

⁵⁾ Die Bezeichnung „Autapomorphie des Taxon A“ bedeutet dasselbe wie die Benennung desselben Sachverhalts als „Synapomorphie aller Mitglieder des Taxon A“. Wegen des identischen Inhalts und der Umständlichkeit des Ausdrucks ziehe ich vor, stets von Synapomorphie zu sprechen. (Leider ist die naheliegende Kurzform „Apomorphie“ für Syn-/Autapomorphie nicht mehr in diesem Sinne eindeutig anwendbar, weil „Apomorphie“ häufig für „abgeleitetes Merkmal“ gesetzt wird. Dann aber können sich auch Konvergenz und Parallelismus unter diesem Terminus verbergen, da diese ja auch „abgeleitete Merkmale“ sind.)

(z. B. T, U, V in Abb. 5) verbergen, von denen sich herausstellen kann, daß nur eine (z. B.: V in Abb. 6) die wirkliche Schwestergruppe von B ist, während T + U die Schwestergruppe nicht von B, sondern von (V + B) darstellt. Diese Verhältnisse werden eher bei zusätzlichen Untersuchungen aufgedeckt werden, wenn die Kenntnislücke betont wird (Abb. 1, 3) statt verschleiert (Abb. 2).

Ein weiterer Gesichtspunkt: Sollte sich das Merkmal O, das in Abb. 1, 3, 6 die Zusammengehörigkeit aller Taxa [(T, B) bzw. (T, U, V, B)] begründet, später als Falschbewertung herausstellen und eliminiert werden müssen (etwa weil es in Wirklichkeit Parallelismus oder Plesiomorphie statt der ursprünglich vermuteten „Synapomorphie“ darstellt), so ist automatisch deutlich, daß bezüglich der Monophylie und Verwandtschaft von „T“ keinerlei phylogenetische Aussage mehr möglich ist (Abb. 4, 5). Im anderen Fall (Abb. 2), vor allem wenn keine solche Abbildung, sondern nur Text zur Verfügung steht, besteht die Gefahr, daß „T“ weiterhin als Taxon (T) aus der verwandtschaftlichen Nähe von B angesehen wird, wofür aber in Wirklichkeit keinerlei Nachweis besteht.

Inhalt und Darstellungsweise der Abb. 3 wird allen möglichen Komplikationen gerecht; im Falle einer Eliminierung von Merkmal O ergibt sich automatisch die Aussage der Abb. 4.

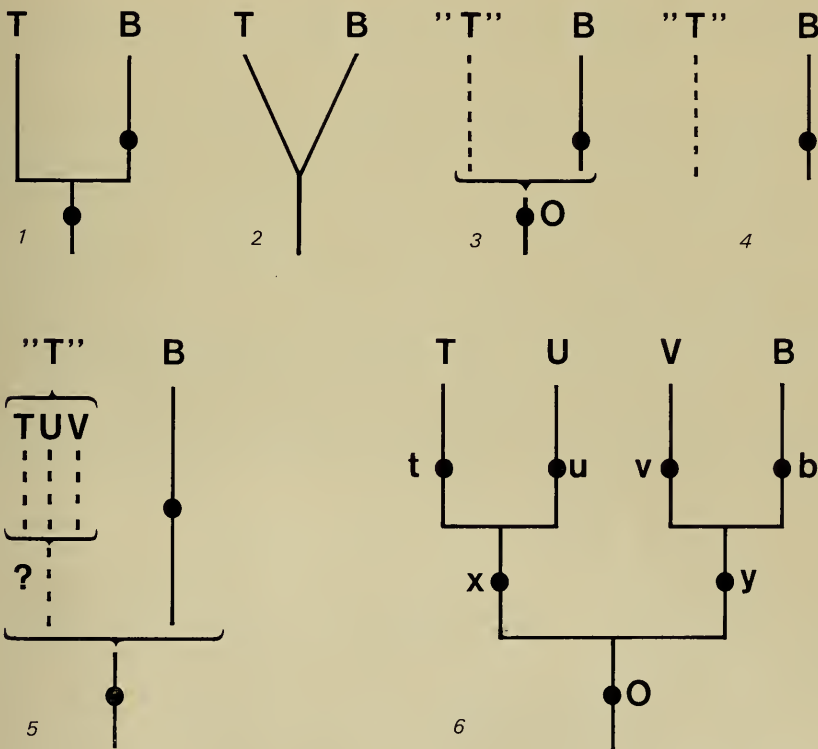


Abb. 1—6: Diagramme zur Verdeutlichung des in Kapitel 4.5 diskutierten Sachverhalts: Erst dann ist ein Verzweigungsdiagramm glaubwürdig bewiesen, wenn für *jeden* Ast eine Synapomorphie eingetragen werden kann. Fehlende Nachweise (z.B. für Taxon T in Abb. 1—4) sollen deutlich gekennzeichnet werden (wie in Abb. 3), statt verschleiert (Abb. 2).

(b) Fossilien:

Ein weiterer Grund, warum ich BRUNDIN's (1976b: 140) Meinung für falsch halte, ist die daraus folgende Gefahr einer fehlerhaften Fossilienanalyse:

In der von BRUNDIN als einwandfrei bewiesenes Verwandtschaftsverhältnis („within a species group kept together by synapomorphy, one of the subgroups often consists of a single species that is comparatively plesiomorphic in every character available. This is quite as it should be“: l.c.: 140) angesehenen Situation (Abb. 1—3) ist es unmöglich, zwischen *T und Stammgruppe-T (sowie Stammgruppe-B) zu unterscheiden.

Da bei einem vollständigen Synapomorphieschema (s. HENNIG & SCHLEE 1978: Abb. 5) aber nachgewiesen werden kann, ob das Fossil noch zur Stammgruppe gehört, oder ob zu dieser geologischen Periode bereits die *Gruppe existierte, halte ich die Forderung nach einem einwandfreien Nachweis der Monophylie jedes Astes eines Verzweigungsschemas für ein bedeutend wichtiges Ziel, und das Überspielen von Lücken für gefährlich. Dies gilt um so mehr für höhere Rangstufen als Arten, bei denen oft ebenso wie in Abb. 2 dargestellt verfahren wird, nämlich einen „übrigbleibenden Rest“ stillschweigend als monophyletisch auszugeben.

5. Grad der Objektivität und Glaubwürdigkeit einer Rekonstruktion

5.1. Objektivität/ Subjektivität

Der Einsatz der Synapomorphien im Synapomorphieschema, ihre Implikationen (sowie diejenigen Schlüsse, die nicht aus einem Synapomorphieschema gezogen werden dürfen) sind objektiv und wiederholbar in dem Sinne, daß jeder Mann bei vorgegebenen Synapomorphiensatz zu identischen Ergebnissen kommt.

Demgegenüber ist die Bestimmung, ob ein Merkmal eine Synapomorphie darstellt oder nicht, zu einem geringeren Grade objektiv. Man sollte dies aber nicht einfach „subjektiv“ nennen.

„Objektiv“ und „subjektiv“ stehen vielmehr in demselben Verhältnis zueinander wie andere Rekonstruktionstechniken von Ereignis-Abfolgen im Zeitablauf, wie zum Beispiel: Rekonstruktion eines Bewegungsablaufes in einem technischen Funktionsgefüge (Funktionsanalyse), oder Rekonstruktion eines Unfallherganges.

5.2. Allgemein formeln

Für all diese Fälle kann es — wie bei HENNIG & SCHLEE (1978: Kapitel 2) auch für Synapomorphien und die phylogenetische Rekonstruktion gesagt wurde — keine allgemeingültige Formel geben, die die wahre Lösung in jedem Fall automatisch erstellt.

Trotzdem ist die Wahrheitsfindung, d. h. die rekonstruktive Ermittlung der einzig wahren unter zahlreichen denkbaren Arbeitshypothesen mit indirekter Beweisführung (d. h. ohne daß man den Ablauf des Geschehens direkt beobachten konnte) prinzipiell möglich.

Rekonstruktion von Funktionsablauf oder Unfallhergang und Rekonstruktion der Phylogenese stimmen in vielen Punkten überein:

(1) Es sind historische Vorgänge, d. h. Abfolgen von Ereignissen im Zeitablauf.

(2) Zahlreiche Indizien — und zwar für jeden zu lösenden Fall speziell auszuwählende! — müssen gesucht und unter abwägender Benutzung von Vorkenntnissen und unter Beachtung von Täuschungsmöglichkeiten bewertet werden.

Beispiel: Man vergleiche die unterschiedlichen Notwendigkeiten für die Rekonstruktion eines Unfallablaufs auf der Straße, in der Luft und auf dem Wasser — oder auf derselben Straße bei trockenem Sonnenwetter bzw. im Regen bei Nacht.

(3) Der Grad der Widersprüchlichkeit (conflicting evidence) muß ermittelt und die Bedeutung jedes der widersprechenden Argumente analysiert werden (mit Hilfe der unter (2), (4) genannten Gesichtspunkte). Implikationen jeder Variante müssen beachtet werden.

(4) Der Grad der Komplexität jedes Indiz ist ein wichtiger Gesichtspunkt für die Glaubwürdigkeit der Bewertung, inclusive der Abgrenzung von Täuschungsmöglichkeiten.

Beispiel: Ein Fingerabdruck oder eine präzise detaillierte Personenbeschreibung sind eine sicherere Beurteilungsbasis als ein merkmalarms Einzelelement („brauner Hut“) oder ein vielfach vorkommendes Merkmal („Volkswagen“).

(5) Die möglichen Alternativ-Schlußfolgerungen müssen festgestellt und ebenfalls unter allen Gesichtspunkten auf ihre Wahrscheinlichkeit untersucht werden.

(6) Am Ende müssen alle Indizien zu einem funktionellen Gesamtbild zusammenpassen: Gründe für die Verwendung bestimmter Elemente als besonders überzeugende Beweise sind ebenso zu nennen wie für die geringe Beweiskraft derjenigen „Merkmale“, die nicht in der Beweisführung eingesetzt werden (auch sie müssen jedoch mit den anderen „verträglich“ sein).

[7] Nur die „Verteilung der Merkmalsausprägung unter den Taxa“ als Hilfskriterium ist ein speziell biologischer Aspekt, d. h. ein eigenständiges Element der Rekonstruktion der Phylogenese.

5.3. Berücksichtigung des Gesamtgefüges

Wenn man auf die Frage nach der Erkennbarkeit von Synapomorphien keine für alle Fälle gültige generelle Kurzformel geben kann, so heißt das also nicht, daß dies ein spezieller Mangel oder Fehler der phylogenetischen Rekonstruktion wäre.

Man sollte sich vergegenwärtigen, daß jeder mit Selbstverständlichkeit Bewertungen akzeptiert, die auch nicht formelhaft festgelegt werden können, sondern aus ihrer Stellung in einer Gesamrelation erfolgen: So nützliche Begriffe wie groß, gut, kalt, teuer sind keine formelhaft definierbaren absoluten Größen, sondern sind stets nur im Zusammenhang klarer Relationen eindeutig (große Maus / kleiner Elefant).

Das gilt selbst für physikalische Gesetzmäßigkeiten: Die Aussagen „Wasser ist flüssig“, „Luft ist gasförmig“, „Metalle sind fest“ gelten nur unter bestimmten Voraussetzungen (Druck, Temperatur). Nur unter Angabe relevanter zugehöriger Parameter, d. h. Eingliederung in ein Gesamtgefüge, kann man die Gesetzmäßigkeiten kennzeichnen. Vergleichbar ist etwa die Bewertung der Merkmalsalternativen plesiomorph / abgeleitet, die sich oft unmittelbar aus der Verteilung der Merkmalsalternativen unter den Taxa ergibt. Eine allgemeine, objektive Kurzformel, etwa für die Frage, bei welcher Temperatur Metalle fest sind, oder Gase flüssig, läßt sich wegen des unterschiedlichen Verhaltens der verschiedenen Metalle (man denke beispielsweise an Quecksilber) etc. nicht aufstellen — ebenso-

wenig wie für die Beantwortung der Frage, ob eine bestimmte Umbildung eines Merkmals einmal oder mehrfach entstand. Wenn es auch keine „Allgemein-formel“ gibt, so lassen sich diese Probleme aber doch im konkreten Fall unter Berücksichtigung der im vorhergehenden Abschnitt (5.2) genannten Gesichtspunkte lösen.

Literatur

- ASHLOCK, P. D. (1971): Monophyly and associated terms. — *Syst. Zool.* 20:63-69; Washington.
- BRUNDIN, L. (1966): Transantarctic relationships and their significance as evidenced by Chironomid midges. With a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the austral Heptagytiinae. — *Kungl. Sv. Vetensk. Akad. Handl.* (4) 11:1—472; Stockholm.
- (1976a): A neocomian Chironomid and Podonominae-Aphroteniinae (Diptera) in the light of phylogenetics and biogeography. — *Zool. Scr.* 5:139—160; Stockholm.
- (1976b): Parallelism and its phylogenetic significance. — *Zool. Scr.* 5:186; Stockholm.
- COLLESS, D. H. (1969): The phylogenetic fallacy. — *Syst. Zool.* 16:289—295; Washington.
- HENNIG, W. (1948—1952): Die Larvenformen der Dipteren. Eine Übersicht über die bisher bekannten Jugendstadien der zweiflügeligen Insekten. — 3 Bände; Berlin. (Neudruck 1968; Berlin).
- (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. — 1—370; Berlin.
- (1966): Phylogenetic systematics. — 1—263; Urbana.
- (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. — 1—436; Frankfurt/M.
- (1972): Insektenfossilien aus der unteren Kreide IV: Psychodidae (Phlebotominae), mit einer kritischen Übersicht über das phylogenetische System der Familie und die bisher beschriebenen Fossilien (Diptera). — *Stuttg. Beitr. Naturkunde* 241:1—69; Stuttgart.
- (1974): Kritische Bemerkungen zur Frage „Cladistic analysis or cladistic classification?“. — *Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch.* 12:279—294; Hamburg.
- (1975): „Cladistic analysis or cladistic classification?“. A reply to Ernst MAYR. — *Syst. Zool.* 24:244—256; Washington.
- (1976): Das Hypopygium von *Lonchoptera lutea* Panzer und die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Cyclorrhapha (Diptera). — *Stuttg. Beitr. Naturkunde Ser. A* 283:1—63; Stuttgart.
- HENNIG, W. & SCHLEE, D. (1978): Abriß der phylogenetischen Systematik. — *Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. A* 319: 1—11; Stuttgart.
- MAYR, E. (1969): Principles of systematic zoology. — 1—428; New York.
- SCHLEE, D. (1969): HENNIG's principle of phylogenetic systematics, an „intuitive, statistico-phenetic taxonomy“? — *Syst. Zool.* 18:127—134; Washington.
- (1971) Die Rekonstruktion der Phylogenese mit HENNIG's Prinzip. — Aufsätze Reden senckenb. naturforsch. Ges. 20:1—62; Frankfurt/M.
- (1975): Das Problem der Podonominae-Monophylie; Fossilendiagnose und Chironomidae-Phylogenetik (Diptera). — *Entomologica germanica* 1:316—351; Stuttgart.
- (1978): In memoriam Willi HENNIG 1913—1976. Eine biographische Skizze. — *Entomologica germanica*; 4:377—391. (HENNIG-Gedenkheft); Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Dieter Schlee, Abteilung für stammesgeschichtliche Forschung
am Staatl. Museum für Naturkunde Stuttgart, Zweigstelle:
Arsenalplatz 3
D-7140 Ludwigsburg.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie A \[Biologie\]](#)

Jahr/Year: 1978

Band/Volume: [320_A](#)

Autor(en)/Author(s): Schlee Dieter

Artikel/Article: [Anmerkungen zur phylogenetischen Systematik: Stellungnahme zu einigen Mißverständnissen. 1-14](#)