

- Familie und die bisher beschriebenen Fossilien (Diptera). – Stuttg. Beitr. Naturk. 241:1–69.
- 1979. Diptera (Zweiflügler). Handb. Zool., Berlin 4(2), 2(31):1–337.
- Schlee, D. 1971. Die Rekonstruktion der Phylogenese mit Hennig's Prinzip. – Aufsätze Red. senckenb. naturforsch. Ges. 20:1–62.
- 1975. Das Problem der Podonominae – Monophylie; Fossiliendiagnose und Chironomidae-Phylogenetik (Diptera). – Ent. germ. 1:316–351.
- 1978. Anmerkungen zur phylogenetischen Systematik: Stellungnahme zu einigen Missverständnissen. – Stuttg. Beitr. Naturk. 320:1–14.
- Sæther, O. A. 1970. Nearctic and Palaearctic *Chaoborus* (Diptera: Chaoboridae). – Bull. Fish. Res. Bd Can. 134:1–57.
- 1974. Morphology and terminology of female genitalia in Chironomidae (Diptera). – Ent. Tidskr. Suppl. 95:216–223.
- 1976. Two species of *Chaoborus* (Diptera: Chaoboridae) from Venezuela. – Acta. biol. venez. 9:195–212.
- 1977. Female genitalia in Chironomidae and other Nematocera: morphology, phylogenies, keys. – Bull. Fish. Res. Bd Can. 197:1–209.
- 1979a. Hierarchy of the Chironomidae with special emphasis on the female genitalia. – Ent. scand. Suppl. 10:17–26.
- 1979b. Underlying synapomorphies and anagenetic analysis. – Zool. Scr. 8:
- Tuomikoski, R. 1967. Notes on some principles of phylogenetic systematics. – Ann. ent. fenn. 33:137–147.

Problem vid kladistisk analys av flugfamiljen Chloropidae

HUGO ANDERSSON

Andersson, H. Problem vid kladistisk analys av flugfamiljen Chloropidae. [Problems in cladistic analysis of the fly family Chloropidae (Diptera).] – Ent. Tidskr. 100:180–187. Lund, Sweden 1979. ISSN 0013-886x.

In the relatively young taxa as the families of Diptera Cyclorhapha obviously apomorphic character states are found forming irregular patterns. These patterns of different characters do usually not coincide and thus indicate different phylogenies, they are conflicting evidence. If the mosaic development of apomorphic character states due to genotypic homology is a rule in evolution, it is questionable if it is possible to use Hennig's method to reconstruct phylogeny. The cases where Hennig's method seems to give satisfactory results could be due mostly to secondary dichotomy and masked parallelism.

H. Andersson, Zoological Museum, Helgonavägen 3, S-223 62 Lund, Sweden.

Det mänskliga intellektet har egenskapen att vilja gruppera, systematisera, mängden företeelser (föremål och skeenden) omkring oss. Det sker omedvetet och är en absolut nödvändighet för att vi inte andligen skall drunkna i den oerhörda mängd företeelser som omger oss. Det är några typer av egenskaper hos företeelserna som vi därvid subjektivt utnyttjar: *likheter*, med vars hjälp vi slår ihop företeelser eller grupper av företeelser och begreppsmässigt håller dem samman i enheter; och *olikheter*, med vars hjälp vi särskiljer olika företeelser eller grupper av företeelser och förhindrar den motsatta extrema situationen, att allt smälter samman till en enda enhet.

Men de grupper av företeelser, som vi kon-

struerar med hjälp av begreppen likhet och olikhet är inte fullt homogena. Det kan finnas skillnader mellan elementen i en grupp, en variation. Variationen i detta sammanhang är av två slag. Dels en *kontinuerlig variation*, med ungefär samma storlek på skillnaden mellan de olika enheterna. Dels en *diskontinuerlig variation*, varvid större skillnader finns mellan en del enheter än mellan andra.

Den kontinuerliga variationen upplevs som berättigad inom en grupp. Den diskontinuerliga variationen upplevs som ej berättigad inom en enhetlig grupp. När den förefinns, stimulerar den till uppdelning i undergrupper.

Förenklingen av tillvaron sker inte bara genom att företeelser slås ihop till grupper av samma

rang, sidoordnade grupper, utan det sker en sammanfattning av grupper i större enheter, som bildar överordnade grupper. Det hela bildar en klassificering av tillvarons företeelser i över- och underordnade grupper, en hierarki. Denna strävan till systematisering är ursprungligen en omedvetet fungerande process.

Inom biologin är det taxonomin, som klassificerar organismerna. Det taxonomiska arbetet skall föra fram till en klassificering av organismerna, till ett system, en klassifikation.

En klassificering kan göras på olika sätt och med olika målsättning. Man kan tala om en *oriktad klassificering*, då likheterna och skillnaderna utnyttjas för att åstadkomma översiktlighet i mängden former utan att klassificeringen anger några speciella relationer mellan formerna utöver vad vi subjektivt upplever som en större eller mindre grad av likhet-olikhet. Motsatsen, en *kausal klassificering* avser att ge, utom översiktlighet, även ett uttalat samband av något slag mellan formerna.

Den oriktade klassificeringen blir i hög grad subjektiv, vilket bl a medför att det blir svårt att få den allmänt accepterad. Det taxonomiska arbetet påverkas ofta av motstridiga intressen: subjektivt tyckande, strävan efter objektivitet och strävan efter praktisk användbarhet hos produkten.

Redan tidigt utbildades uppfattningen att likhet mellan olika taxa även var ett uttryck för ett djupare samband (släktskap, affinitet). I och med evolutionslärans uppkomst och accepterande har ett fastare underlag för en sådan uppfattning erhållits. Det krävs ofta att en taxonomisk klassificering skall ge uttryck för den släktskap, som är en följd av evolutionen, en fylogenetisk relation. Detta krav på en kausal klassificering har allt mer godtagits av taxonomerna.

Med *fylogeni* kan man helt allmänt mena evolutionens historia, alltså ett skeende som har ägt rum och avsatt vissa bestämda spår bland organismerna. Evolutionen omfattar dels en

anagenes, dvs en successiv omvandling av olika särdrag, karaktärer, hos organismerna. Stegen i denna omvandling bildar en transformationsserie för varje karaktär. När det gäller morfologiska karaktärer brukar den kallas en morfoklin (Sæther u å). Evolutionen omfattar också en

fylogenes (kladogenes), som innebär en uppklyvning av arter i med varandra i reproduktionsavseende isolerade delar, dvs nya arter.

Dessa bildar även utgångsmaterial för utvecklingen av monofyletiska grupper av högre rang. Det hela bildar en "Naturens egen hierarki" enligt Brundins terminologi.

Det finns, som bekant, olika taxonomiska skolor, var och en med sin speciella metodik för att producera en klassificering, som m l m direkt bygger på fylogenin eller som åtminstone grovt anses följa dess förlopp.

Den evolutionistiska taxonomin (Mayr's skola) söker åstadkomma ett system, som bygger på en utvärdering av både anagenes och fylogenes. Resultatet blir ibland klart diskutabelt, som i det bekanta fallet med krokodiler och fåglar.

Den fylogenetiska systematik (kladism) som utarbetats av Willy Hennig (1950, 1966) bygger på en metodik att med hjälp av en speciell analys av anagenesen rekonstruera fylogenesen hos det material man arbetar med. Resultaten presenteras i ett fylogenetiskt argumentationsschema, som sedan kan bilda utgångspunkt för konstruktion av en klassificering.

Metoden avser att ge möjlighet att på grundval av enbart ett recent material fastställa olika evolutionshändelserns relativa läge i tiden. Utan tillgång på fossilt material kan det inte bli fråga om en absolut datering, utan endast ett fastställande av händelserns ordningsföljd inom samma utvecklingslinje.

Denna målsättning att rekonstruera ett historiskt förlopp, alltså något objektivt och entydigt, och basera klassificeringen på detta förlopp är väl det, som är kladismens mest positiva särdrag. Det skulle kunna tillförsäkra klassificeringen det mått av objektivitet och enhetlighet, som man ofta efterlyser hos andra taxonomiska skolors produkter.

Den väsentliga frågan vid bedömningen av Hennigs metod är alltså, om det är möjligt att korrekt rekonstruera fylogenin eller om det bara blir en skenkonstruktion till stor del grundad på sekundär dikotomi, maskerad parallellism etc.

Analysen av de aktuella karaktärerna innebär, att för varje karaktär ordnas de olika stegen i anagenesen i stadier (character states) av vilka ett är det ursprungligaste (äldsta) och de övriga allt mer förändrade genom denna evolutionens anagenes. De olika karaktärstadierna bildar som nämnts en transformationsserie för karaktären. Ett ursprungligare karaktärstadium kallas *plesiomorfi* i jämförelse med ett mer omvandlat, som

kallas *apomorft*. Att avgöra vilket stadium, som är mest ursprungligt kan vara svårt på ett begränsat recent material men vår nuvarande kännedom om evolutionens förlopp i stort, vunnen bl a genom studier av fossil, ger vanligen en tillräcklig utgångspunkt.

Samma apomorfa karaktärsstadium kan finnas hos två taxa. Det kan då hävdas vara sannolikare att de är bärare av det gemensamma karaktärsstadiet, därför att detta är ett arv från en gemensam förfader, som redan haft karaktären utbildad i detta apomorfa stadium, sannolikare än att det oberoende uppstått två gånger. I så fall betecknas karaktären som en *synapomorfi* och utgör samtidigt ett bevis på att de två taxa haft en gemensam förfader vid en viss (relativ) tidpunkt och att de bildar en monofyletisk grupp.

Om de två taxa kan visas ha hört till olika utvecklingslinjer vid tidpunkten då apomorfierna uppstod har de två apomorfa karaktärerna nått sitt stadium oberoende av varandra och det föreligger en *parallellism* (falsk synapomorfi).

Vid rekonstruktionen av fylogenesen används de påvisade synapomorfierna för att knyta samman individer eller taxa till större monofyletiska grupper, dvs till arter resp taxa av högre kategori. De olika fylogenetiska föreningspunkterna ligger vanligen längre bort i tiden ju mer olika de aktuella grupperna är.

Det går i allmänhet inte att direkt bevisa att en apomorfi, som finns hos två taxa, bildar en äkta synapomorfi, dvs har ett gemensamt ursprung i det apomorfa stadiet, utan det hela är frågan om att göra det m l m sannolikt att så är fallet.

Det kan föreligga klara apomorfier, som antyder två eller flera oförenliga fylogenetiska förlopp s k *motstridande apomorfier* (conflicting evidence).

Om ett antal taxa har en gemensam karaktär i ett ursprungligt karaktärstadium föreligger s k *symplesiomorfi*. Med hjälp av symplesiomorfi kan man inte påvisa monofyletiska grupper och plesiomorfier har därför inte något bevisvärde vid rekonstruktion av fylogenen.

Man har haft anledning att dela upp parallellismen i två typer, inre och yttre parallellism (inside och outside parallellism). Inre parallellism föreligger då en apomorfi finns hos två eller flera, men ej hos alla, taxa av en monofyletisk grupp. Man talar även om unik inre parallellism, då den apomorfa karaktären ej finns utanför den monofyletiska gruppen. Yttre parallellism föreligger

då en apomorf karaktär förekommer inom olika monofyletiska grupper.

Bevisvärdet vid fylogenetisk rekonstruktion hos olika typer av karaktärer har på senare tid varit föremål för diskussion, speciellt mellan Schlee och Brundin.

Schlee (1971, 1975:716) fastslår kort och gott att alla taxa måste grundas på trovärdiga synapomorfier och att symplesiomorfi, konvergens och parallellism ej kan användas som bevis på monofyli hos taxa.

För att synapomorfier skall vara trovärdiga som synapomorfier kräver Schlee två saker: 1) att det skall vara strukturrika, principiellt avvikande kännetecken (apomorfier) vilka är förhållande inom hela gruppen i samma character state eller i en mer apomorf form och att de ej får förekomma utanför gruppen, dvs unik synapomorfi; 2) att det homologa alternativet (det plesiomorfa stadiet) till den apomorfa karaktären inte skall finnas enbart i gruppens systergrupp utan vara vida spritt utanför gruppen.

Brundin (1976) reserverar sig mot en del av Schlees definitioner och krav. Bl a betonar han att en art, som ensam utgör en plesiomorf systergrupp, inte behöver utmärkas av apomorfier (varken synapomorfier eller autapomorfier), eftersom det finns reproduktionsisolerande mekanismer som är tillräckliga för artens erkännande som art, även om dessa mekanismer enbart uppstått i den apomorfa systergruppen. Detta gäller naturligtvis bara i dess recenta relation till systergruppen och andra gruppers arter, eftersom denna plesiomorfa systerart sedd ur det biologiska artbegreppets synvinkel fortfarande kan vara samma biologiska taxon som stamarten, vilket, åtminstone teoretiskt, kan ha betydelse och förorsaka en felaktig fylogeni, om den plesiomorfa arten senare avsnör andra arter. Vi får då fall som motsvarar polytom artbildning, vilket förlopp ej är tillgängligt för analys enligt Hennigs metod.

Brundin (1976) instämmer med Schlee att parallellism ej kan bevisa monofyli, men framhåller att vi aldrig kan bevisa, att vi påvisat en sann synapomorfi utan endast att vi kan göra det mer eller mindre sannolikt att det rör sig om en sann synapomorfi. Redan detta generella erkännande, om osäkerheten i bevisvärdet av det helt avgörande steget i Hennigs metodik, stämmer till eftertanke.

Brundin framhåller även att bevisningen inte

blir lättare av att man ofta bara har en eller ett par troliga apomorfier tillgängliga, men påpekar å andra sidan att det teoretiskt räcker med enbart en enda synapomorfi för att bevisa monofyli, men då måste synapomorfin vara verkligt sannolik. Det avgörande är då om de påvisade sannolika synapomorfierna verkligen kan vara äkta synapomorfier. I belysning av Trockmortons resultat (se nedan) förefaller chansen vara stor att de inte är det. I hög grad avgörande för användbarheten av Hennigs metodik blir sättet på vilket de fenetiska karaktärerna nedärvs.

Åtskilliga synapomorfier är av enkel typ, t ex stadier i reduktionsserier, som är kraftigt funktionspåverkade. Dessa synapomorfier har mycket lågt bevisvärde, eftersom denna typ av karaktärer är starkt utsatta för parallell evolution.

På grund av svårigheten att påvisa klara synapomorfier finner Brundin det väsentligt att utnyttja det stödjande indikationsvärde som ligger i unika inre parallellismer, eftersom dessa skulle vara ett uttryck för en monofyletisk grups inre (kanaliserade) evolutionspotential.

Brundin (1966) har påvisat att det förekommer parallellism inom närbesläktade grupper (systergrupper) och att den följer ett visst mönster, så att apomorfier och särskilt mycket extrema karaktärer dyker upp i flera släkten och där främst hos de mest apomorfa arterna. Parallellism inom närbesläktade grupper har varit berört tidigare av t ex Throckmorton (1962, 1965) och är sannolikt en vanlig företeelse; åtminstone är den vanlig inom högre diptera (Cyclorrhapha). Det är utan tvekan en följd av en överordnad monofyletisk grups inre evolutionspotential. Eller annorlunda uttryckt, det finns ofta en tendens hos en monofyletisk grupp att utveckla vissa särdrag, t ex hos vissa dipterfamiljer att utveckla en vit arista, en förtjockad arista, förlängd andra eller tredje antennled etc, vilket sannolikt beror på genetiska anlag, som predisponerar för uppkomsten av dessa fenotyper.

Ett av Schlees grundkrav på en synapomorfi, för att den skall vara acceptabel som sådan, är, att den ej förekommer identisk eller som ett stadium i en identisk transformationsserie, utanför den aktuella gruppen. Gör den det föreligger s k yttre parallellism (parallellism utanför en monofyletisk grupp). Enligt Brundin har Hennig inte haft Schlees krav på att en synapomorfi skall vara unik för att godtas och det har inte heller Brundin. Brundin hävdar att en apomorfi inte

skall kasseras bara för att den förekommer även utanför en monofyletisk grupp (yttre parallellism).

Men är gränsen mellan inre och yttre parallellism reell? Är det inte bara fråga om vilken omfattning den monofyletiska gruppen har, som man för tillfället är intresserad av? När man arbetar med homologa karaktärer, kommer man ju alltid ytterst tillbaka till en gemensam stamform. Skillnaden ligger närmast i graden av det bevisvärde man tillmäter parallellismen vid fylogenetisk rekonstruktion.

Vilka möjligheter föreligger att begränsa sin bevisföring till att gälla endast unika synapomorfier och vad är bevisvärdet av inre och yttre parallellismer?

Hennig (1958) har tillämpat sin metod i stor omfattning vid bl a analysen av de Cyclorrhapha flugornas fylogeni. Hans arbete har utvidgats av Griffiths (1972), som utnyttjat av Hennig påvisade apomorfier och adderat åtskilliga därutöver.

Inom Cyclorrhapha finns en monofyletisk grupp Schizophora, som karaktäriseras av en synapomorfi, som fyller Schlees högsta krav på att vara komplex och unik, nämligen pannblåsan med anknuten temporär muskulatur och det abdominala pumpsystemet i anknutning därtill. Schizophora är en välgrundad monofyletisk grupp. Två ytterligare synapomorfier brukar noteras, nämligen att m_{1+2} ej är grenad och att analcellen är förkortad, men dessa apomorfier förekommer även utanför gruppen, det är alltså fall av yttre parallellism. Ogrenad m_{1+2} är en enhetlig karaktär inom Schizophora, men i några fall är analcellen lång, vilket tolkas som en sekundär bildning ur en kort analcell och följaktligen som en apomorfi i de undergrupper, där den förekommer.

Inom Schizophora urskiljer Griffiths 91 taxa på familjegruppsnivå. Dessa taxas monofyli styrks av 566 synapomorfier. Av dessa hör ca 420 klart till gruppen parallellismer av olika typ. Exempel på använda icke unika parallellismer är t ex: analribba förkortad, ej nående vingkanten; använd 28 ggr. Spermathekor reducerade från tre till två; använd 21 ggr. Andra ofta använda parallellismer är t ex kostämbro vid humeraltvärribban; kostämbro med brott vid ribba r_1 ; postvertikalborst konvergenta; reducerade borst på huvud och thorax; förekomst av vibrissalborst, avsaknad av vibrissalborst. I senare fallet betraktas alltså förekomst av vibrissalborst ibland

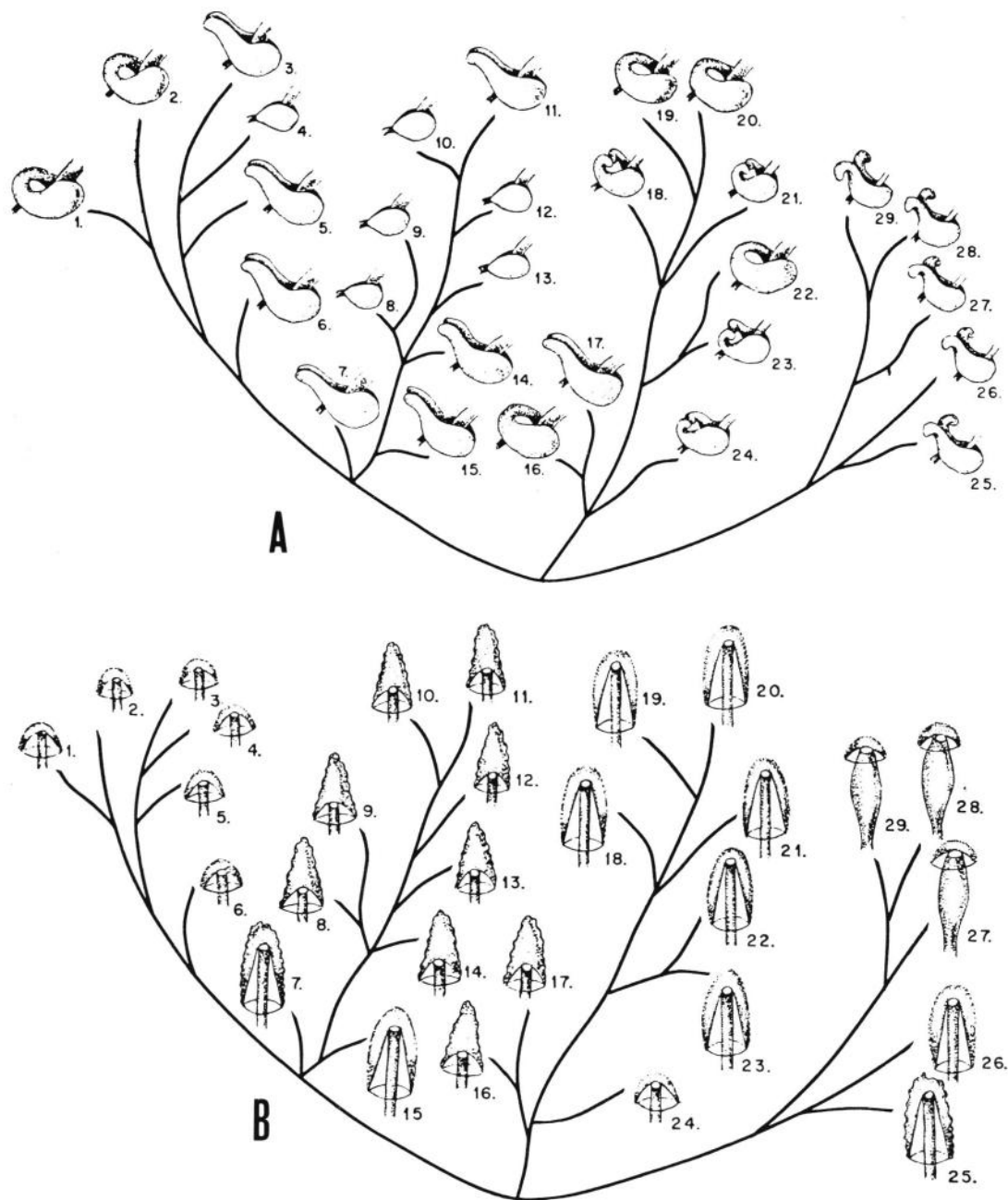


Fig. 1. Fylogenetiskt diagram över arterna (betecknade 1–29) i *Drosophila repleta*-gruppen baserat på cytologiska kriterier. I Fig. A. har utseendet hos de olika arternas spermampump ritats in. I Fig. B. har utseendet hos arternas spermathekor ritats in. Andra karaktärer ger samma oregelbundna mönster i sin förekomst. Ett försök att utnyttja apomorfierna i dessa karaktärers transformationsserier enligt Hennigs metod skulle resultera i talrika fall av "conflicting evidence".

Phylogeny of the species (numbered 1–29) of the *Drosophila repleta* group based on cytological evidence. Fig. A figures the ejaculatory bulbs and Fig. B the spermathecae. Other characters studied by Throckmorton show the same irregular pattern. An attempt to use the apomorphies of these transformation series on Hennig's method would result in numerous cases of "conflicting evidence". After Throckmorton 1965.

som en plesiomorfi ibland som en apomorfi.

Inom Schizophora finns hypopygium circumversum, dvs hanens genitalapparat har roterat ett varv (360°). Det medför asymmetrier i de framförliggande segmenten, men genom en successiv reduktion hos dessa asymmetriska skleriter (tergiter och sterniter i abdominalsegment 6–8) återställs symmetrin. 109 av de använda apomorfierna hänför sig till asymmetrier och olika stadier av reduktioner hos dessa skleriter, varvid ett stort antal m 1 m klara parallellismer är involverade.

Bland de 566 apomorfierna finns något mellan 30–40 unika eller sannolikt unika apomorfier. Flertalet av dessa hänför sig till en speciell utformning hos penis hos hanen, särskilt då hos själva penisspetsen. Andra unika apomorfier finns hos honans ovipositor i samband med specialiserat äggläggningssätt eller hos larver med speciellt levnadssätt, t ex endoparasitism.

Men det finns ett fåtal enkla unika apomorfier, med oklar funktion, men av stor diagnostisk betydelse t ex avsaknad av arista (*Cryptochaetidae*); tvåriktade pannborst (ors) (*Drosophilidae*); ett större borst vid bakre stigmat (*Sepsidae*); hypopleuralborst i båge (*Tachinidae* s. lat.); mt_3 kort och tjock (*Spaeroceridae*); etc. Det framgår alltså rätt klart att Griffiths och Hennig inte alls har Schlees krav på att karaktärerna skall vara komplexa och unika och det torde också vara helt klart att en analys av en så stor och relativt ung grupp som Schizophora skulle vara helt omöjlig med Schlees krav på apomorfierna.

Det bör framhållas att Griffiths ibland som bevis bara kan prestera någon enstaka apomorfi, som är en parallellism, i andra fall kanske ett 10-tal, som alla är parallellismer, men i vissa fall finns så en eller några unika apomorfier vanligen uppbackade av parallellismer.

Bevisvärdet hos de redovisade apomorfierna är inte så alldeles uppenbart även för den som är bekant med gruppen, men det ligger nära till hands att erkänna deras bevisvärde, eftersom det ofta rör sig om taxa, som länge varit erkända på fenetiska kriterier, dvs på särdrag som kan innefatta konvergens och symplesiomorfi, men dylika hänsyn skall man ju definitivt bortse från vid tillämpningen av Hennigs metodik.

Vad ligger då bakom förekomsten av parallellismer. Det är ingen tvekan om att ett kraftigt funktionellt selektionstryck kan förekomma t ex

inom Diptera när det gäller den s k kostalisationsprocessen, dvs den ofta förekommande reduktionen av vingribbor först i vingens bakkant och spets och sedan alltmer fortskridande framåt och mot basen. Tvåribbor och därmed slutna vingfält försvinner och till sist återstår endast några få ribbor vid basen nära framkanten. Vi har också sett hur reduktioner uppstått för att återställa symmetrin i hanens bakkroppspets. Dessa fall och liknande reduktionsserier av vissa borst representerar yttre parallellismer, som i och för sig har liten tyngd i ett fylogenetiskt argumentationsschema.

Hos Chloropidae finns en tendens att utveckla en antenn med asymmetrisk, m 1 m njurlik tredje led och förtjockad arista ävensom en tendens till kraftig förstoring av panntriangeln och inom ufam. Oscinellinae att utveckla en platt, förlängd skutell med borsten på vårtor eller långa utskott. Antenntypen finns ej hos andra flugor och är därmed en unik inre parallellism som ger stöd för uppfattningen att Chloropidae eller kanske snarare Oscinellinae + Chloropinae (då den ej finns inom ufam. Siphonellopsinae) är en monofyletisk grupp. Snarlik utformning av panntriangeln finns hos några få andra familjer och är en yttre parallellism av stor praktisk diagnostisk betydelse och en stödjande synapomorfi för Chloropidae, sedd i samband med övriga aktuella synapomorfier i vingbyggnad, hangenitalia, prothorax etc. De speciella skutellerna inom Oscinellinae utgör en yttre parallellism eftersom de återfinns i ett fåtal andra familjer men stödjer monofylin hos Oscinellinae, då de ej finns i Chloropinae och Siphonellopsinae.

Bakom dessa senare unika inre parallellismer och yttre parallellismer ligger inte ett så lätt påvisbart selektionstryck av funktionella orsaker utan förekomsten skulle väsentligen bero på de monofyletiska gruppernas kanaliseringsevolutionspotential, som Brundin kallar det.

Att dessa apomorfier uppträder så oregelbundet skulle bero på samma fenomen, genotypisk homologi, som Throckmorton (1962, 1965) studerat inom släktet *Drosophila* s. lat. Genotypisk homologi innebär närvaron av en viss genotyp, som emellertid ej alltid manifesterar sig i fenotypen. Det innebär också att denna genotyp kan ge identiska synliga strukturer vid upprepade tillfällen och att dessa strukturers uppträdande i fenotypen blir polyfyletiskt; det blir parallellism. *Drosophila*-arternas fylogenes har utretts genom

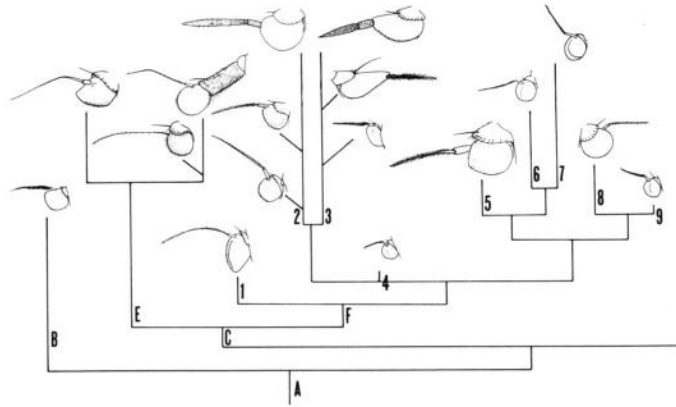


Fig. 2. Mosaik-evolution inom familjen Chloropidae. Förtjockat antennborst och njurlik tredje antennled uppträder i olika monofyletiska linjer. Släktgrupperna är preliminärt fylogenetiskt grupperade huvudsakligen med hjälp av synapomorfier i hanarnas genitalier.

Mosaic evolution within the family Chloropidae. Thickened arista and kidney-shaped third antennal segment show up in different monophyletic lines. The genus groups are tentatively grouped into a phylogeny mainly based on apomorphies in the male reproductive system.

cytologiska undersökningar. Därefter har olika organs utformning markerats på stamträden. Fördelningen har genomgående blivit i hög grad mosaikartad och slutsatsen har blivit att parallellism är regel snarare än undantag i evolutionen av de enskilda karaktärerna hos släktet. Denna slutsats förefaller berättigad förutsatt att den rekonstruerade fylogenin är riktig (Fig. 1–2).

Men är Hennigs metod överhuvudtaget användbar om karaktärernas evolution generellt går till som Throckmorton påvisat? Bygger man sitt fylogenetiska argumentationsschema på enstaka "klara" synapomorfier kan man komma helt fel. Risken för sådana fataliteter borde rimligen vara mindre om Schlees krav på komplexitet uppfylls, förutsatt att komplexiteten verkligen är en följd av ett bredare genunderlag. Throckmorton hävdar att en art eller taxon ej säkert kan placeras på någon enstaka karaktär, men att varje taxon har en speciell, karakteristisk uppsättning karaktärer, och att det gäller att ta hänsyn till ett tillräckligt stort antal karaktärer för att få en unik karaktärskombination för alla taxa. Slutsatsen skulle väl närmast bli att inre och yttre parallellismer inte bara är användbara utan rentav nödvändiga, och nödvändiga i stort antal om en rekonstruerad fylogeni skall bli trovärdig. Att hävda att en så säker synapomorfi räcker för att påvisa en monofyletisk grupp förefaller diskutabelt, i varje fall torde det vara lindrigt sagt svårt att genom ett

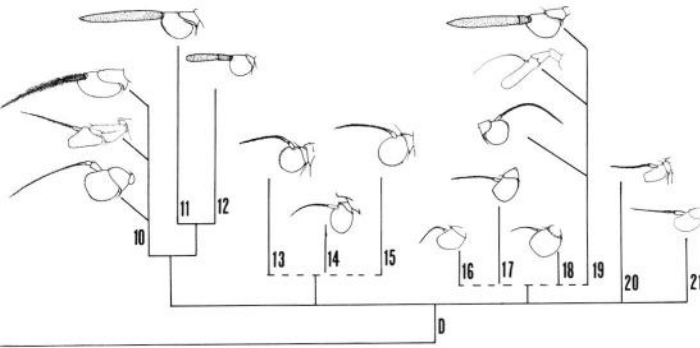
resonemang om sannolikhet få den att framstå som odiskutabelt säker. Att använda parallellismer i stor skala resulterar närmast i en fenetisk taxonomi där släktskapen graderas efter mängden lika parallellismer.

Om bilden är så komplicerad på art- och släktnivå som Throckmorton's data antyder, och denna nivå utgör grunden för evolutionen av högre taxa, så framstår även studiet av gamla restgruppers fylogeni något tveklaktigt; det är ju där Hennigs metod givit sina bästa resultat!

Användbarheten av Hennigs metod är uppenbarligen i hög grad beroende av hur anagenesen av de olika karaktärerna sker, och ett klarläggande av detta förlopp skulle kunna ge besked om metodens användbarhet.

Litteratur

- Brundin, L. 1966. Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges. – *K. sv. Vet.-Akad. Handl.* 4(11):1–472.
- 1972. Evolution, casual biology, and classification. – *Zool. Scr.* 1:107–120.
- 1976. A neocomian chironomid and Podonominae-Aphroteniinae (Diptera) in the light of phylogenetics and biogeography. – *Zool. Scr.* 5:139–160.
- Griffiths, G. C. D. 1972. The phylogenetic classification of Diptera Cyclorhapha. – *Ser. ent.* 8:1–340.
- Hennig, W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik.* – Berlin.



A – fam. Chloropidae; B – ufam. Siphonellopsinae; C – ufam. Oscinellinae; D – ufam. Chloropinae; E – tribus Rhodessiellini; F – tribus Oscinellini. Släktgrupper (genus-groups): 1 – *Javanoscinis*; 2 – *Elachiptera*; 3 – *Gaurax*; 4 – *Dicraeus*; 5 – *Lipara*; 6 – *Polyodaspis*; 7 – *Aphanotrigonum*; 8 – *Oscinella*; 9 – *Eribolus*; 10 – *Platycephala*; 11 – *Mepachymerus*; 12 – *Semarangia*; 13 – *Chlorops*; 14 – *Diplotoxsa*; 15 – *Cetema*; 16 – *Cryptonevra*; 17 – *Thaumatomyia*; 18 – *Eutropha*; 19 – *Neoloxotaenia*; 20 – *Centorisoma*; 21 – *Assuania*.

- 1958. Die Familien der Diptera Schizophora und ihre phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen. – Beitr. Ent. 9:505–688.
- 1966. Phylogenetic systematics. – Urbana (Univ. Ill. Press).
- Sæther, O. A. u. å. Fylogenetisk systematikk. – Bergen (Zool. Mus.).
- Schlee, D. 1971. Die Rekonstruktion der Phylogenese mit Hennig's Prinzip. – Aufsätze und Rede senckenberg. naturforsch. Ges. 20:1–62.
- 1975. Das Problem der Podonominae-Monophylie: Fossiliendiagnose und Chironomidae-Phylogenetik (Diptera). – Ent. germ. 1:316–351.
- Throckmorton, L. H. 1962. The problem of phylogeny in the genus *Drosophila*. – Univ. Texas Publ. 6205:207–343.
- 1965. Similarity versus relationship in *Drosophila*. – Syst. Zool. 14:221–236.

Formica rufa-gruppens systematik

PER DOUWES

Douwes, P.: *Formica rufa*-gruppens systematik. [Systematics of the *Formica rufa* group (Hym., Formicidae).] – Ent. Tidskr. 100:187–191. Lund, Sweden 1979. ISSN 0013-886x.

Samples of five individuals (workers) from about 100 more or less randomly chosen nests belonging to the *Formica rufa* group were collected in south Sweden. 80 of these samples (all but one *pratensis-nigricans* sample were excluded from the analysis) were compared in 11 bristle characters (including the characters previously used to separate the species in this group) using UPGMA clustering of euclidean distances and principal component analysis of a correlation matrix. Four groups were found: *polycтена*, *rufa*, *aquilonia*, and *lugubris* + *pratensis* (incl. *nigricans*) including all samples but one which is intermediate between *rufa*, *aquilonia*, and *lugubris* + *pratensis*. Discriminating characters are given for the three species and the *lugubris* + *pratensis* group showing that in a majority of cases even single larger workers can be identified to species, *polycтена* and *rufa* perhaps being the species most difficult to separate.

P. Douwes, Dept. of Zoology, Univ. of Lund, S-223 62 Lund, Sweden.

Formica rufa-gruppen, dit den röda skogsmyran eller vanliga stackmyran hör, består enligt gängse uppfattning av följande arter i Europa:

polycтена Först., *rufa* L., *aquilonia* Yarr., *lugubris* Zett., *pratensis* Retz., och *nigricans* Em., en uppfattning, som bygger på undersökningar