

Biologiska, fylogenetiska och monofyletiska arter – skillnader och likheter

Per Alström & Krister Mild

Människan har förmodligen alltid givit namn åt olika organismer. Förr i tiden kallades praktiskt taget alla urskiljbara former för arter. Merparten av alla växter har klassificerats utifrån ett sådant artbegrepp (10). Detsamma är antagligen sant för de flesta organismer. År 1942 formulerade Ernst Mayr (18) det så kallade *biologiska artbegreppet* (BSC, från engelskans Biological Species Concept), vilket snart blev allmänt accepterat bland zoologer, i synnerhet ornitologer (Mayr är själv ornitolog). Det biologiska artbegreppet har dock kritiserats, och flera alternativa artbegrepp har föreslagits, t.ex. ett "evolutionärt" (31), ett "ekologiskt" (33), ett baserat på partnerval (26) och ett baserat på "samsörighet" (32). Inget av dessa har blivit allmänt tillämpat på fåglar. Speciellt BSC har på senare år blivit ifrågasatt av förespråkare för två typer av så kallade fylogenetiska artbegrepp, det *fylogenetiska artbegreppet* (PSC, efter engelskans Phylogenetic Species Concept) och det *monofyletiska artbegreppet* (MSC, efter Monophyletic Species Concept) (5,8,16,22,23,29,36). Förteckningar över arter baserade på PSC har publicerats för åtminstone två områden, Azorerna (12) och Holland (30) och även för åtminstone en stor grupp av fåglar, nämligen paradisfåglar (Paradisaeidae)(7).

Enligt de Queiroz (28) är alla moderna artdefinitioner varianter av ett allmänt artbegrepp och skall ses som kompletterande snarare än oförenliga. Hans slutsats är att de

väsentliga skillnaderna mellan olika artbegrepp har sin grund i att de fokuserar på olika stadier i utvecklingshistorien: konstanta skillnader i utseende, som är kärnan i PSC, utvecklas före reproduktiv isolering, som är det viktigaste kriteriet enligt BSC. Vi instämmer i denna uppfattning och argumenterar nedan för att skillnaderna mellan BSC, MSC och PSC, speciellt de två förra, även i praktisk tillämpning inte är så stora som de vanligen uppfattas.

Den brittiska ornitologiska unionen (BOU) har nyligen föreslagit riktlinjer för att avgöra vad som skall klassificeras som art respektive ras (13).

Det biologiska artbegreppet

Det *biologiska artbegreppet* (BSC) baseras på uppfattningen att arter är harmoniska genpools som skyddas från varandra av barriärer som förhindrar reproduktion mellan arter (18). En art definieras som en samling naturliga populationer som förökar sig inom populationerna såväl som mellan populationerna (åtminstone teoretiskt), men som på grund av inre barriärer är reproduktivt isolerade från andra populationer ("groups of actually or potentially interbreeding natural populations which are reproductively isolated from other such groups") (17). Hörnstenarna i detta artbegrepp är dels förmågan att para sig med individer inom samma art och dels den reproduktiva isoleringen från individer av andra

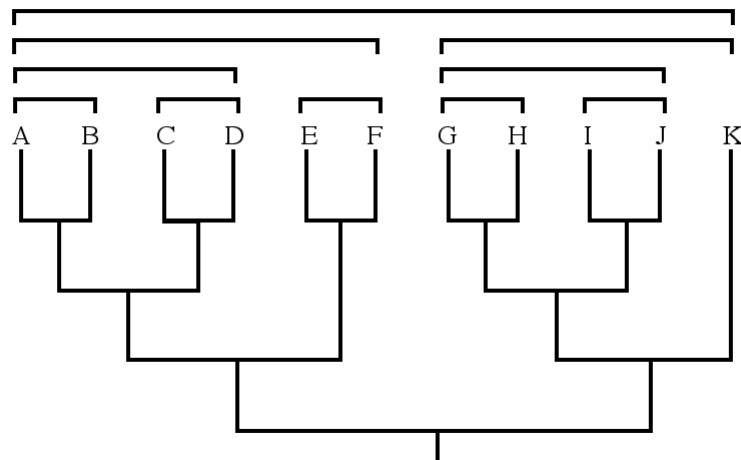
arter. Det är viktigt i sammanhanget att den reproduktiva isoleringen upprätthålls genom så kallade *reproduktionsbarriärer* (se Ordlista) och inte endast genom geografisk isolering. Med andra ord definieras arter utifrån faktiska, eller när det gäller geografiskt åtskilda populationer, tänkbara interaktioner mellan populationer. Olika *taxa* (se Ordlista) behandlas som samma art om de förökar sig med varandra i den utsträckning att det kan antas att de till slut kommer att sammansmälta till ett taxon. Taxa som för närvarande inte är i kontakt klassificeras som samma art om de kan förväntas sammansmälta ifall deras utbredningsområden skulle mötas (se nedan).

De fylogenetiska artbegreppen

Det finns två huvudsakliga fylogenetiska artbegrepp: 1) det *fylogenetiska artbegreppet* (PSC) (5,6,8,22,23,36) och 2) det *monofyletiska artbegreppet* (MSC) (9,15,16,20,21). Till skillnad från BSC grundar sig filosofin bakom dessa på evolutionshistorien. PSC försöker avgränsa de minsta urskiljbara enheter som har en gemensam historia. Förekomsten av en eller flera unika karaktärer hos en population anses som bevis för att den har en unik utvecklingshistoria. Cracrafts (6)

definition, som har fått störst erkännande bland ornitologer, lyder ungefär: en fylogenetisk art är den minsta grupp av organismer, som uppvisar unika karaktärer och inom vilken det finns ett härstammingsmönster i rakt nedstigande led ("A phylogenetic species is an irreducible [basal] cluster of organisms, diagnosably different from other such clusters, and within which there is a parental pattern of ancestry and descent."). De unika karaktärerna kan röra exempelvis utseende, DNA och/eller beteende. Kravet på nedärningsmönster i rakt nedstigande led utesluter enskilda individer, olika morfer, olika kön, olika stadier i individuell utveckling samt grupper av individer som delar unika karaktärer i mitokondrie-DNA (eftersom detta endast nedärvs på mödernet) (5). Andra författare som formulerat ett liknande fylogenetiskt artbegrepp, har betonat att bestämningsbara karaktärer skall finnas hos alla jämförbara individer i populationen (8,23).

Till skillnad från andra artbegrepp har MSC inte definierats explicit. Enligt dess förespråkare (9,15,16,20,21 och vi själva) är det viktigaste kriteriet att arter skall vara *monofyletiska*. Det innebär att olika populationer av samma art skall vara närmare besläktade med varandra än med populationer av andra arter (Figur 1).



Figur 1: Ett släktträd för 11 taxa (A-K). Alla monofyletiska grupper är markerade. Alla andra kombinationer av taxa är icke-monofyletiska.



Citronärsla *Motacilla citreola*
© Urban Olsson

Följaktligen måste därför en hypotes om släktskapsförhållanden utformas innan arter kan definieras. Sådana hypoteser behöver dock inte nödvändigtvis baseras på analyser utförda med moderna metoder för fylogenetisk härledning. Exempelvis ansågs de olika raserna av sädesärsla vara varandras närmaste släktingar långt innan detta bekräftades med moderna metoder.

Avgränsningar av "minsta" taxa

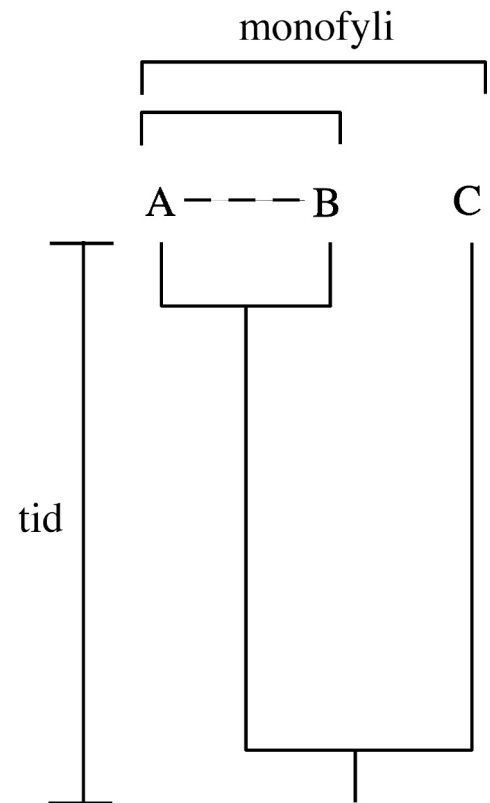
Mycket av oenigheten mellan förespråkarna för de olika artbegreppen har handlat om principerna för hur man avgränsar "minst inklusiva taxa", alltså de namngivna enheter som inte omfattar några namngivna undergrupper. Alla taxonomer, oberoende av vilket artbegrepp de föredrar, avgränsar sådana taxa med hjälp av yttre karaktärer eller, undantagsvis, inre egenheter såsom DNA-sekvenser. PSC är unikt bland de tre här diskuterade artbegreppen genom att det anger hur det "minsta" taxonet skall avgränsas: den minsta grupp som uppvisar unika karaktärer. Denna princip skulle lika väl kunna följas av förespråkare för BSC och MSC. I så fall skulle alla taxonomer, oavsett vilket artbe-

grepp de föredrar, i teorin erkänna samma minsta namngivna grupper. I realiteten är emellertid avgränsningen av *allopatrisk* (se Ordlista) taxa ofta högst subjektiv, oavsett vilken metod och vilket artbegrepp som används. Detta visas med tydlighet av det faktum att olika taxonomer ofta har olika uppfattning beträffande giltigheten hos olika taxa. Exempelvis särskiljer Mayr & Greenway (19) 41 taxa av ärlor i Palearktis, medan vi endast accepterar 30 av dessa. Även om klassificeringen enligt de förra baseras på BSC, medan vår är baserad på MSC är detta inte skälet till de olika uppfattningarna.

Klassificering av "minsta" taxa

Enligt BSC klassificeras det "minsta" taxonet antingen som en *monotypisk art* (det vill säga en art som ej är uppdelad i raser) eller som en ras av en *polytypisk art* (alltså en art som är uppdelad i olika raser). Detta är ofta högst subjektivt och beror på graden av observerad eller förmodad reproduktiv isolering mellan detta och andra taxa (Figur 2). Om två eller fler taxa möts och bildar en hybridzon, behöver man studera graden av hybridisering, fertiliteten hos för-

Figur 2: A, B och C representerar tre olika "minsta" taxa. Alla tre uppvisar konstanta skillnader; A har vitt ögonbrynsstreck, B har gult ögonbrynsstreck, och C saknar ögonbrynsstreck. Av detta kan man dra slutsatsen att de har varit separerade under en viss tid, med litet eller inget genflöde mellan dem. A och B har nyligen kommit i kontakt med varandra p.g.a. ändringar i utbredningsområdena, och de parar sig nu med varandra i en sådan omfattning att de förväntas smälta samman någon gång i framtiden, såvida inte reproduktionsbarriärer utvecklas innan dess. Det finns emellertid reproduktionshinder mellan de båda sympatriska paren A–C och B–C. Enligt BSC behandlas A och B som raser av samma art, p.g.a. till synes obehindrat genflöde mellan dem, medan C behandlas som en separat art p.g.a. att den är reproduktivt isolerad från A och B. Enligt MSC är tre klassificeringar möjliga: 1) A, B och C betraktas som tre olika arter eftersom alla är distinkta; 2) A, B och C behandlas som raser av samma art eftersom de bildar en monofyletisk grupp; eller 3) A och B klassificeras som raser av samma art, eftersom de bildar en monofyletisk grupp vilkas medlemmar antas ha utvecklats betydligt senare än C, som betraktas som en skild art. Vi föredrar det tredje alternativet. Enligt PSC behandlas A, B och C som tre arter eftersom de uppvisar konstanta skillnader. Om A och B så småningom sammansmälter som resultat av hybridisering kommer de inte längre att behandlas som skilda taxa enligt något artbegrepp.



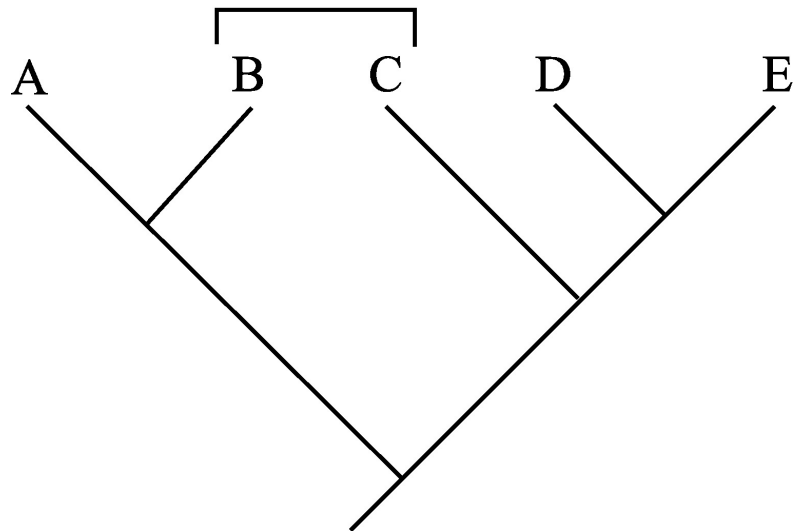
äldrarna och hybriderna, livsdugligheten hos hybriderna och den geografiska och tidsmässiga stabiliteten hos hybridzonen. Hybridiserande taxa betraktas som olika arter enligt BSC när hybridiseringen är begränsad, hybridpar har betydligt reducerad fertilitet jämfört med rena par, när hybrider är sterila eller har markant reducerad fertilitet, hybrider är väsentligt mindre livsdugliga än sina föräldrar, eller när hybridzonen är smal och tidsmässigt stabil; dessa observationer tyder på förekomsten av (ofullständiga) reproduktionsbarriärer. Detsamma gäller om den geografiska överlappningen ökar med tiden och hybridisering framför allt uppträder i fronten, medan den gradvis upphör i områden där formerna har varit i kontakt under längre tid, vilket tyder på att reproduktionshinder har

utvecklats. Om dessa krav inte uppfylls anses taxa vara raser av samma biologiska art – oavsett hur mycket de skiljer sig i utseende, läten och andra karaktärer.

Taxa med utbredningar som inte överlappar varandra geografiskt klassificeras som skilda arter enligt BSC om det verkar osannolikt att de fritt skulle para sig med varandra om de var *sympatriska* (se Ordlista). Sannolikheten för detta avgörs utifrån graden av likhet i morfologi, läten och andra variabler.

Alternativt kan man utföra experiment för att testa om sexuella signaler som sång är tillräckligt skilda mellan olika taxa för att förhindra parning om de möts. Tolkningen av resultaten av sådana experiment är dock komplicerad (3,4).

Obehindrad parning



Figur 3: Enligt BSC behandlas B och C, som inte är varandras närmaste släktingar, som raser av samma art om genflödet mellan dem är så omfattande att de kan förväntas sammansmälta till ett taxon någon gång i framtiden. Enligt PSC och MSC är icke-monofyletiska taxa inte godtagbara. Följaktligen behandlas B och C som skilda arter enligt PSC och MSC trots obehindrad parning mellan dem.

De flesta förespråkare för PSC (5,6,12,30,35) accepterar bara en rang, nämligen art. Med andra ord behandlas alla "minsta" taxa som arter enligt PSC, under förutsättning att de uppvisar unika, inom taxonet konstant förekommande karaktärer (Figur 2). Andra företrädare för PSC accepterar raser, men betonar att dessa inte uppvisar konstanta skillnader gentemot andra raser av samma art (8,23). Fokuseringen på unika karaktärer, eller kombinationen av unika karaktärer, gör att PSC i praktiken liknar det morfologiska/fenotypiska artbegreppet (10).

Varje monofyletisk grupp kan i teorin klassificeras som en art enligt MSC. I praktiken betraktas emellertid oftast sådana "minsta" taxa som anses ha utvecklats förhållandevis nyligen från en gemensam anfader som raser av samma art (Figur 2). Tecken på att två eller flera taxa har separerat i rela-

tivt sen tid är att skillnaderna mellan dessa i utseende, läten, beteenden och DNA är jämförelsevis små. Detta är emellertid ofta subjektivt att avgöra. Teorin bakom MSC skiljer sig alltså från BSC, som klassificerar olika taxa som raser av samma art om man kan förvänta sig att det nuvarande – eller ett tänkbart framtida – genflödet mellan dessa taxa kan leda till att de sammansmälter och förlorar sina särdrag. En viktig skillnad i förhållande till BSC är att raser av samma monofyletiska art enligt MSC måste bilda en monofyletisk grupp (Figur 2 och 3).

Diskussion

Sympatriska taxa som är reproduktivt isolerade från varandra betraktas som olika arter enligt alla artbegrepp. När det gäller taxa som har helt åtskilda eller marginellt överlappande utbredningsområden, skiljer sig dock

klassificeringen ofta mellan de olika artbegreppen (Figur 2, Tabell 1). Många sådan taxa har sannolikt skilts från en gemensam förfader förhållandevis nyligen. Till att börja med visar nyligen separerade populationer inga eller endast små och överlappande skillnader mellan varandra. Med tiden kommer antalet skillnader att öka mellan åtskilda populationer. Under det första skedet av differentieringsprocessen är de taxa som nyligen skilts ut med nödvändighet svåra att definiera, beroende av vilka principer som används för att avgränsa dem. Många taxa inom det västliga gulärlekomplexet *Motacilla flava* befinner sig för närvarande i detta stadium (Tabell 1). Adulta hanar av *iberiae*, *cinereocapilla* och *pygmaea* skiljer sig till exempel genomsnittligt från varandra i utseende, men överlappningen är för omfattande för att medge bestämning av alla exemplar. I andra avseenden är de lika. Enligt BSC behandlas vanligen sådana snarlika allopatriska taxa som raser, eftersom det anses sannolikt att de skulle sammansmälta om deras utbredningsområden möttes (Figur 2). Sådan taxa kan behandlas som raser enligt MSC, medan de som regel inte erkänns alls under PSC (Figur 2). Med tiden kommer antalet skillnader att öka, och vissa skillnader kommer att bli konstanta (fixeras). Exempelvis uppvisar *alba* och *yarellii* i det nyligen utvecklade sädesärlekomplexet *Motacilla alba* konstanta skillnader i fjäderdräkt (åtminstone hos adulta hanar), men skiljer sig inte i andra avseenden. De äldre arterna brok *M. aguimp*, mekong *M. samveasnae*, vitbrynad *M. maderaspatensis* och japansk *M. grandis* är årla skiljer sig däremot i form, dräkt, sång, locklåten och mitokondrie-DNA. Taxa som befinner sig på detta utvecklingsstadium och uppvisar unika egenskaper behandlas alltid som arter enligt PSC (Figur 2). Enligt BSC klassificeras de emellertid ofta som raser, eftersom reproduktionsbarriärerna mellan dem sannolikt är ofullständiga (Figur 2). Enligt MSC kan de betraktas som antingen raser eller arter (Figur 2).

Sädesärlekomplexet exemplifierar ytterligare skillnaderna och likheterna mellan olika artbegrepp (Tabell 1). Utifrån BSC betraktas sädesärulan vanligen som en art med ett flertal raser, eftersom de olika raserna parar sig mer eller mindre ohämmat med varandra där deras utbredningsområden möts. MSC kan klassificera dessa taxa på exakt samma sätt, men inte beroende på att de parar sig med varandra, utan därför att de anses vara närmare besläktade med varandra än med andra ärlor (d.v.s. de bildar en monofyletisk grupp).

Klassificeringen som raser snarare än som arter baseras i detta fall på uppfattningen att hela gruppen har utvecklats sent jämfört med andra taxa som betraktas som arter. Alternativt kan sädesärlekomplexet under MSC indelas i två till nio arter. Det enda kravet är att raserna som ingår i en polytypisk art bildar en monofyletisk grupp – vilket inte är fallet om exempelvis *lugens* behandlas som en art skild från övriga (2,24,34). Enligt PSC är alla sädesärletaxa som är möjliga att bestämma olika arter (tabell 1).

Inre reproduktionsbarriärer är avgörande för att upprätthålla skillnader mellan arter i sympatri. Men artdefinitioner som baseras på reproduktiv isolering, såsom BSC, ger ofrånkomligen en felaktig bild av evolutionshistorien när icke-monofyletiska taxa klassificeras som samma art (Figur 3). Enligt BSC anses det framtida resultatet av kontakter mellan olika taxa vara viktigare än deras tidigare historia. Huruvida detta är ett problem eller en fördel är en smakfråga. Enligt vår uppfattning är det irrelevant för den nuvarande klassificeringen om två olika taxa, med skilda utvecklingshistorier, kommer att smälta samman någon gång i framtiden som resultat av ohämmad parning mellan dessa taxa.

Förespråkare för PSC har anfört att alla ”minsta” taxa måste ha samma rang. Denna uppfattning grundar sig på föreställningen att alla sådana taxa är lika och jämförbara. Men alla ”minsta” taxa är *inte* lika, eftersom de utvecklats genom en gradvis evolutionsprocess (15,16,25). Som exempel kan vi ta de

Tabell 1. Möjlig klassificering av palearktiska ärlor utifrån olika artbegrepp

BSC/MSC	PSC(/MSC)
<i>M. aguimp</i> med raserna <i>aguimp</i> och <i>vidua</i>	<i>M. aguimp</i> ⁴
<i>M. maderaspatensis</i>	<i>M. maderaspatensis</i>
<i>M. samveasnae</i>	<i>M. samveasnae</i>
<i>M. grandis</i>	<i>M. grandis</i>
<i>M. cinerea</i> med raserna <i>cinerea</i> , <i>patriciae</i> och <i>schmitzi</i>	<i>M. cinerea</i> ⁵
<i>M. citreola</i> med raserna <i>citreola</i> och <i>calcarata</i> ¹	<i>M. citreola</i>
	<i>M. calcarata</i>
<i>M. flava</i> med raserna <i>flavissima</i> , <i>flava</i> , <i>beema</i> , <i>thunbergi</i> , <i>iberiae</i> , <i>cinereocapilla</i> , <i>pygmaea</i> , <i>feldegg</i> , <i>lutea</i> och <i>leucocephala</i>	<i>M. lutea</i> ⁶
	<i>M. flava</i> ⁷
	<i>M. thunbergi</i> ⁸
	<i>M. iberiae</i> ⁹
	<i>M. feldegg</i>
<i>M. tschutschensis</i> med raserna <i>tschutschensis</i> , <i>taivana</i> och <i>macronyx</i> ²	<i>M. tschutschensis</i>
	<i>M. taivana</i>
	<i>M. macronyx</i> ⁸
<i>M. alba</i> med raserna <i>yarrellii</i> , <i>alba</i> , <i>subpersonata</i> , <i>baicalensis</i> , <i>ocularis</i> , <i>lugens</i> , <i>leucopsis</i> , <i>alboides</i> och <i>personata</i> ³	<i>M. yarrellii</i>
	<i>M. alba</i>
	<i>M. subpersonata</i>
	<i>M. baicalensis</i>
	<i>M. ocularis</i>
	<i>M. lugens</i>
	<i>M. leucopsis</i>
	<i>M. alboides</i>
	<i>M. personata</i>

Klassificeringen enligt högra tabellen kan accepteras enligt MSC, men vi föredrar alternativet enligt MSC i vänstra kolumnen för att understryka att taxa som behandlas som raser förmodligen har separerat nyligen. ¹Vi anser att *citreola* och *calcarata* bildar en monofyletisk grupp (motsagt av mitokondriellt DNA men överensstämmande med data från nukleärt DNA och utseende (2,24) och att de separerat jämförelsevis sent. Det har nyligen föreslagits, utifrån mitokondriellt DNA, att *werae*, som vi betraktar som synonym med *citreola*, skall betraktas som artschild från *citreola* (27). ²Enligt DNA-data (2,24,27,34) är gulärulan inte monofyletisk. Om detta är sant måste den behandlas som minst två arter enligt MSC. Klassificeringen enligt BSC beror på om de olika taxa till slut kan förväntas sammansmälta genom hybridisering. Trots att *tschutschensis* hybridiserar med *beema* och *thunbergi* är den genetiska skillnaden mellan *tschutschensis* och *beema/thunbergi* så stor att det verkar osannolikt att de kan sammansmälta med varandra. Följaktligen klassificeras gulärlekomplexet sannolikt lämpligast i två arter enligt BSC. ³Eftersom sädesärlekomplexet indelas i två monofyletiska grupper enligt mitokondrie-DNA data (2,24) kan det behandlas som två olika arter enligt MSC. De relativt begränsade genetiska skillnaderna mellan dessa två klader och den frekventa parningen mellan *personata* från den ena kladen och *alba* och *baicalensis* från den andra tyder på att sädesärlekomplexet lämpligast behandlas som en art enligt BSC. ⁴*Vidua* anses inte vara möjlig att skilja från *aguimp* och räknas därför som synonym med *aguimp*. ⁵*Patriciae* och *schmitzi* anses inte vara möjliga att skilja från *cinerea* och räknas därför som synonyma med *cinerea*. ⁶*Beema* anses inte vara möjlig att skilja från *flava* och räknas därför som synonym med *flava*. ⁷*Flavissima* anses inte vara möjligt att skilja från *lutea* och räknas därför som synonym med *lutea*. ⁸*Thunbergi* och *macronyx* är endast möjliga att skilja med hjälp av genetiska markörer. ⁹*Cinereocapilla* och *pygmaea* anses inte vara möjliga att skilja från varandra eller från *iberiae* och räknas därför som synonyma med *iberiae*.



Den nyligen (2001) beskrivna mekongärlan *Motacilla samveasnae*. Fotograferad i Kambodja © Per Alström

sex ärlorna *alba* (sädesärla), *cinerea* (forsärla), *thunbergi* (nordlig gulärla), *flava* (sydlig gulärla), *iberiae* (spansk gulärla) och *cinereocapilla* (italiensk gulärla). De fyra senare, som tillhör det västliga gulärlekomplexet, liknar varandra i de flesta avseenden beträffande utseende, ljud, beteende och ekologi, har parapatriska utbredningar och parar sig mer eller mindre obehindrat med varandra där deras utbredningsområden möts.

De behandlas vanligtvis som samma art enligt BSC och MSC, medan de bör betraktas som tre arter enligt PSC. Dessutom bildar de enligt DNA en monofyletisk grupp som säkerligen har utvecklats i relativt sen tid (2,24). I motsats till dessa är *alba* och *cinerea* markant olika såväl varandra som de fyra andra med avseende på utseende, ljud, beteenden och ekologi och är sympatriska med varandra och med gulärlekomplexet utan att para sig med andra än individer tillhörande det egna taxonet. Både *alba* och *cinerea* behandlas alltid som skilda arter, och enligt DNA (2,24,34) är de inte nära besläktade med varandra eller med det västliga gulärlekomplexet. Mycket av det känslomässiga motståndet mot PSC bland ornitologer grundas säkert i det faktum att de flesta har svårt att acceptera idén att alla ”minsta” taxa är likvärdiga och skall ha samma rang.

Vi föredrar artbegrepp som poängterar evolutionshistorien. Vi föredrar MSC framför PSC eftersom det accepterar polytypiska arter. Vi anser emellertid inte att det är av avgörande betydelse om ett visst taxon behandlas som

Ordlista

Allopatri/allopatrisk: Två taxa är allopatriska när de förekommer i skilda geografiska områden, åtminstone under häckningssäsongen. Motsats till sympatri.

Fylogeni/fylogenetisk: Ett taxons evolutionära historia.

Mitokondrie-DNA: DNA som kodar för mitokondriegeneter. Finns i cellens mitokondrier i cytoplasman till skillnad från nukleärt DNA som finns i cellkärnan.

Monofyli/monofyletisk: Se bild 1.

Monotypisk art: Art utan raser. Motsats till polytypisk art.

Nukleärt DNA: Det DNA som finns i cellkärnan. Huvuddelen av allt DNA.

Parapatri/parapatrisk: Två taxa med utbredningsområden som angränsar till varandra med eller utan överlappning. Vid överlappning betraktas parapatriska taxa som marginellt sympatriska.

Polytypisk art: En art som är indelad i minst två raser. Motsats till monotypisk art.

Reproduktionsbarriärer: 1) Yttre faktorer som förhindrar parbildning, exempelvis skillnader i ljud, utseende eller parningsbeteende, eller 2) inre faktorer som förhindrar bildning av befruktade ägg eller reducerar fertiliteten eller livsdugligheten hos hybrider.

Sympatri/sympatrisk: Två taxa är sympatriska när de förekommer i samma geografiska område (vanligen häckningsområden). Motsats till allopatri.

Taxon/plural taxa: Varje formellt etablerat vetenskapligt namn, på varje nivå i den taxonomiska hierarkin, t.ex. art, ras eller familj. Det ”minsta” taxonet är den minsta namngivna enheten, d.v.s. antingen en monotypisk art eller en ras av en polytypisk art.

en art eller ras. Enligt vår uppfattning är den huvudsakliga fördelen med att klassificera alla "minsta" taxa som arter att de får mer uppmärksamhet, vilket kan vara avgörande för hotade taxa.

Viktigt är också att risken att acceptera icke-monofyletiska arter reduceras.

I många evolutionära studier är det avgörande att man behandlar "minsta" taxa snarare än polytypiska arter, och vi vill starkt rekommendera utvecklingsbiologer och fågelskådare att alltid rapportera vilket/a "minsta" taxon/taxa de har studerat.

Stort tack till Lena Douhan Håkansson för översättning av den engelska texten.

Referenser

1. Alström, P., Mild, K. & Zetterström, B. 2003. *Pipits and Wagtails of Europe, Asia and North America: identification and systematics*. A & C Black, London and Princeton University Press, Princeton.
2. Alström, P. & Ödeen, A. 2002. Incongruence between mitochondrial DNA, nuclear DNA and non-molecular data in the avian genus *Motacilla*: implications for estimates of species phylogenies. In P. Alström. *Species limits and systematics in some passerine birds*. Uppsala university, Uppsala.
3. Alström, P. & Olsson, U. 1992. Taxonomic status of *Phylloscopus affinis* and *P. subaffinis*. *Bull. Brit. Orn. Club* 112: 111–126.
4. Alström, P., Olsson, U. & Colston, P. 1997. Re-evaluation of the taxonomic status of *Phylloscopus proregulus kansuensis* Meise. *Bull. Brit. Orn. Club* 117: 177–193.
5. Cracraft, J. 1983. Species concepts and speciation analysis. Pp. 159–187 in R. F. Johnston (ed.) *Current Ornithology*. Plenum Press, New York.
6. Cracraft, J. 1989. Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. Pp. 28–59 in D. Otte & J. A. Endler (eds.) *Speciation and its consequences*. Sinauer, Sunderland, Mass.
7. Cracraft, J. 1992. The species of the birds-of-paradise (Paradisaeidae): applying the phylogenetic species concept to a complex pattern of diversification. *Cladistics* 8: 1–43.
8. Davis, J. I. & Nixon, K. C. 1992. Populations, genetic variation, and the delimitation of phylogenetic species. *Syst. Biol.* 41: 421–435.
9. Donoghue, M. J. 1985. A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative. *Bryologist* 88: 172–181.
10. Gornall, R. J. 1997. Practical aspects of the species concepts in plants. Pp. 171–190 in Claridge, M. F., Dawah, H. A. & Wilson, M. R. (eds.) *Species: The units of biodiversity*. Chapman & Hall, London
11. Härlin, M. 1998. Taxonomic names and phylogenetic trees. *Zoologica Scripta* 27: 381–390.
12. Hazevoet, C. J. 1995. *The Birds of the Cape Verde Islands*. British Ornithologists' Union (Check-list No. 13), Tring.
13. Helbig, A. J., Knox, A. G., Parkin, D. T., Sangster, G. & Collinson, M. 2002. Guidelines for assigning species rank. *Ibis* 144: 518–525.
14. ICZN = International Commission on Zoological Nomenclature. 1999. *International Code of Zoological Nomenclature*. 4th edn. International Trust for Zoological Nomenclature, London.
15. Lidén, M. 1991. Replicators, hierarchy, and the species problem. *Cladistics* 6: 183–186.
16. Lidén, M. & Oxelman, B. 1989. Species – pattern or process? *Taxon* 38: 228–232.
17. Mayr, E. 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.
18. Mayr, E. 1996. What is a species, and what is not? *Philosophy of Science Association* 63: 262–277.
19. Mayr, E. & Greenway, J. C., Jr. (eds.) 1960. *Check-list of birds of the world*. Vol. IX. Cambridge, Mass.
20. Mishler, B. D. 1985. The morphological, developmental, and phylogenetic basis of species concepts in bryophytes. *Bryologist* 88: 207–214.

21. Mishler, B. D. & Donoghue, M. J. 1982. Species concepts: a case of pluralism. *Syst. Zool.* 31: 491–503.
22. Nelson, G. & Platnick, N. I. 1981. *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press, New York.
23. Nixon, K. C. & Wheeler, Q. D. 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics* 6: 211–223.
24. Ödeen, A. & Alström, P. 2001. Evolution of secondary sexual traits in wagtails (genus *Motacilla*). In A. Ödeen. *Effects of post-glacial range expansions and population bottlenecks on species richness*. Uppsala University, Uppsala.
25. O'Hara, R. J. 1993. Systematic generalization, historical fate, and the species problem. *Syst. Biol.* 42: 231–246.
26. Paterson, H. 1985. The recognition concept of species. Pp. 21–29 in Vrba, E. (ed.) *Species and Speciation*. Transvaal Mus. Monogr. No. 4, Pretoria.
27. Pavlova, A., Zink, R. M., Drovetski, S.V., Red'kin, Y och Rohwer, S. 2003. Phylogeographic patterns in *Motacilla flava* and *Motacilla citreola*: species limits and population history. *Ank* 120: 744–758.
28. de Queiroz, K. 1998. The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation. A conceptual unification and terminological recommendations. Pp. 57–75 in Howard, D. J. & Berlocher, S. H. (eds.) *Endless forms: species and speciation*. Oxford University Press, Oxford.
29. Rosen, D. E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Syst. Zool.* 27: 159–188.
30. Sangster, G., Hazevoet, C. J., van den Berg, A. B., Roselaar, C. S. & Sluys, R. 1999. Dutch avifaunal list: species concepts, taxonomic instability, and taxonomic changes in 1977–1998. *Ardea* 87: 139–165.
31. Simpson, G. G. 1961. *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia University Press, New York.
32. Templeton, A. 1989. The Meaning of Species and Speciation: A Genetic Perspective. In Otte, D. & Endler, J. A. (ed.) *Speciation and Its Consequences*. Sinauer, Sunderland, Mass.
33. Van Valen, L. 1976. Ecological species, multispecies and oaks. *Taxon* 25: 233–239.
34. Voelker, G. 2002. Systematics and historical biogeography of wagtails: dispersal versus vicariance revisited. *Condor* 104: 725–739.
35. Zink, R. M. 1997. Species concepts. *Bull. Brit. Orn. Club* 117: 97–109.
36. Zink, R. M. & McKittrick, M. C. 1995. The debate over species concepts and its implications for ornithology. *Auk* 112: 701–719.



Per Alström
Systematisk Zoologi
Evolutionsbiologiskt Centrum
Uppsala Universitet
Norbyvägen 18 D
752 36 Uppsala
per.alstrom@ebc.uu.se

Naturhistoriska Riksmuseet
Avdelningen för
vertebratzoologi
Box 50007
SE-104 05 Stockholm
per.alstrom@nrm.se

Krister Mild
Kopparvägen 23
176 72 Järfälla
krister.mild@hem.utfors.se

