

Ordning i klassen!

Taxonomi & systematik – exempel från fåglarnas värld

P E R A L S T R Ö M 2014/2015:

Denna pdf är en något modifierad, ompaginerad sammanslagning av två artiklar publicerade i Fauna och Flora (2014:4 och 2015:1). Här finns också en fullständig litteraturlista, vilken inte finns med i de tryckta versionerna.

Artiklarna ska citeras enligt följande:

Alström, P. 2014. Ordning i klassen! Taxonomi & systematik – exempel från fåglarnas värld (del 1) – Fauna och Flora 109(4): 28–41.

Alström, P. 2015. Ordning i klassen! Taxonomi & systematik – exempel från fåglarnas värld (del 2) – Fauna och Flora 110(1): 2–16.

Träskonäbb Balaeniceps rex, länge betraktad som en släkting till storkfåglar, numera placerad närmare pelikanfåglar.
Foto: Ragnar Hall



Ordning i klassen!

Taxonomi & systematik – exempel från fåglarnas värld (del 1)

Vad är en art? Varför betraktar somliga nordlig och sydlig gulärla som olika arter, medan andra klassificerar dem som samma art? Varför skiljer sig artantalet så mycket mellan olika listor över världens fågelarter, och vilken lista är rätt? Varför byter vissa arter släkte, och hur kommer det sig att vissa släkten omfattar många arter medan andra bara består av en enda art? Är falkar verkligen närmare släkt med tättingar än med hökar? Kan DNA-analyser besvara alla frågor?

PER ALSTRÖM

Dessa och andra frågor som berör släktskap mellan organismer studeras av taxonomer och systematiker. Taxonomin är den gren av biologin som ägnar sig åt att identifiera, beskriva, namnge och klassificera organismer i ett hierarkiskt system (se Faktaruta 1 nedan) baserat på deras evolutionära släktskap, deras *fylogeni* (alla kursiverade termer återfinns i ordlistan på s. 41). Termen systematik används ofta synonymt med taxonomi men har i allmänhet mer fokus på släktskap mellan grupper med högre taxonomisk rang, exempelvis släkten, familjer och ordningar.

Arter – avgränsningsproblem i olika geografiska områden

Om man betraktar de olika fågelarter som häckar i ett begränsat geografiskt område, t.ex. Uppland, är det uppenbart att de skiljer sig åt genom utseende, sång och andra läten, beteende och ekologi, och att de som regel inte parar sig med varandra. Under sådana omständigheter är det ingen tvekan om att knölsvanar, grågäss, sparv- och duvhökar, kråkor, råkor, talgoxar och blåmesar är olika arter. Men om man vidgar sina vyer inser man att det inte alltid är så lätt att avgränsa olika arter. I de västra och sydvästra delarna av

Faktaruta 1: Klassificering

Alla organismer klassificeras i dag i ett hierarkiskt system som syftar till att spegla deras släktskap. Enligt modern systematik ska åtminstone alla kategorier över art representera monofyletiska grupper (se Fig. 1 nästa uppslag). Det är arten som utgör systemets bas. Närbesläktade arter grupperas i olika släkten. Släkten inordnas i familjer, familjer i ordningar, ordningar i klasser, klasser i stammar (fyla, singularis fylum) och stammar i domänerna eukaryoter, eubakterier eller arkéer. För alla taxa kan det finnas över- respektive undergrupper, t.ex. överfamilj och underfamilj. Det är också vanligt att arter delas in i underarter (= raser).

Kategori

Domän
Stam (fylum)
Understam
Infrastam
Klass
Ordning
Familj
Släkte
Art
Underart (= ras)

Exempel

Eukarya (eukaryoter)
Chordata (ryggsträngsdjur)
Craniata (kraniedjur)
Vertebrata (rygggradsdjur)
Aves (fåglar)
Anseriformes (andfåglar)
Anatidae (änder och gäss)
Anser ("grå" gäss)
Anser anser (grågås)
Anser anser anser ("västlig" grågås)



Svartkråka av västlig typ, oftast beskriven som underarten Corvus corone corone. Det finns också svartkråkor med östlig utbredning. Foto: Hans Bister



Gråkråka, oftast beskriven som underarten Corvus corone cornix, men ibland som arten Corvus cornix. Foto: Tomas Lundquist/N

Europa, liksom från Centralasien och österut, ersätts våra gråkråkor av olika ”sorter” av svartkråkor, med viss *hybridisering* där de möts i smala övergångszoner. Blåmesarna i Europa är påtagligt olika dem i Nordafrika, vilka i sin tur skiljer sig i utseende från blåmesarna på Kanarieöarna. Även talgoxen förekommer över stora delar av Europa och Asien, men med tydlig variation i utseende mellan olika områden. Så hur ska man klassificera dem?

Som framgår av ovanstående är det som regel inga problem att särskilja olika arter på en viss geografisk plats, medan närbesläktade *taxa* som förekommer i olika geografiska områden ofta orsakar svårlösta dispyter mellan taxonomer beträffande huruvida de ska klassificeras som olika arter eller som underarter (raser) av en och samma art. Grunden till denna problematik är att arter utvecklas genom en gradvis evolutionsprocess, initialt i skilda geografiska områden (se Faktaruta 2), och att det därför är omöjligt att objektivt definiera när en ny art har bildats. Det kan liknas vid att försöka dra gränsen mellan en befruktad äggcell och ett foster, mellan ett barn och en vuxen, mellan en medelålders person och en äldre, och så vidare. Visserligen kan man definiera olika ålderskategorier (t.ex. vuxen 18–67 år), liksom man kan definiera vad en art är, men problemet med gränsdragningar i ett kontinuum kvarstår.

Olika artbegrepp och artkriterier

Det biologiska artbegreppet

En stor mängd olika artbegrepp har formulerats (se Faktaruta 3). Det mest kända – och samtidigt mest missolkade – är det så kallade ”biologiska” artbegreppet (Biological Species Concept – BSC), som formulerats av den tysk-amerikanske ornitologen och evolutionsbiologen Ernst Mayr (1942, 1963). Enligt detta artbegrepp utgörs arter av grupper av individer som förökar sig med varandra i naturen, men som i regel inte förökar sig med individer av andra arter. Med andra ord parar sig olika arter som häckar i samma område normalt inte med varandra. Den viktigaste anledningen till detta är att de inte svarar på varandras parningssignaler, dvs. att de är reproduktivt isolerade genom *yttre reproduktionsbarriärer* (se Faktaruta 2). Av och till händer det emellertid att olika (oftast närbesläktade) arter parar sig med varandra och producerar avkomma (*hybrider*), som ofta(st) är fullt funktionsdugliga och fertila (se Faktaruta 2). Hybridisering är särskilt vanlig i samband med att en art expanderar sitt utbredningsområde, eller när en enstaka individ av misstag hamnar utanför sitt ordinarie häckningsområde, så att den har svårt att hitta en partner av samma art (det senare är bekymmersamt för fågeln, men till glädje för många fågelskådare...). Hybrider mellan olika arter av änder och gäss är särskilt frekvent

Faktaruta 2: Artbildning hos fåglar

Artbildning innebär att nya arter utvecklas från existerande arter. Oftast syftar begreppet artbildning på utvecklingen av reproduktiv isolering, i enlighet med det så kallade biologiska artbegreppet (se Faktaruta 3), men enligt vissa andra artdefinitioner handlar artbildning i första hand om utvecklingen av konstanta skillnader mellan olika populationer. All artbildning förutsätter att genflödet mellan olika populationer begränsas eller upphör. I annat fall kan nya egenskaper som utvecklas inte begränsas till den ena populationen.

Olika fågelarter anses allmänt ha utvecklats i åtskilda (allopatriska) eller intilliggande (parapatriska) geografiska områden. Man tänker sig att processen går till på följande vis.

Först delas en art upp i två eller flera geografiskt separerade populationer. Detta kan ske på något av följande vis:

- En barriär uppstår som hindrar att individer från olika delar av utbredningsområdet möts. Barriärer kan vara stora, som en bergskedja, en öken eller ett hav, men för arter med begränsad spridningsförmåga kan det räcka med en fragmentering av den miljö arten lever i.
- En population etablerar sig i ett område som saknar kontakt med det ursprungliga området. Detta kan ske till exempel om en flock flyttfåglar kommer på avvägar och landar på en ö, där de sedan börjar häcka, eller om en flyttande population börjar häcka i vinterkvarteren (t.ex. en europeisk häckfågel som övervintrar i södra Afrika).
- Arten försvinner från ett visst område, så att en utbredningslucka uppstår. En anledning skulle kunna vara att miljöförhållandena ändras inom en del av utbredningsområdet.

Därefter utvecklas olikheter successivt. Graden av skillnad beror bland annat på hur mycket livsmiljöerna skiljer sig åt i de olika områdena, och på hur lång tid som gått sedan populationerna separerades. När konstanta skillnader utvecklats, kan man betrakta populationerna som olika arter enligt vissa (fylogenetiska) artbegrepp. Med tiden kan även reproduktiv isolering utvecklas som en bieffekt av förändringen i utseende och andra egenskaper, och då är populationerna olika arter även enligt det biologiska artbegreppet. Se Fig. 2.

Man brukar tala om två kategorier av reproduktiva barriärer, inre respektive yttre (postmating/postzygotisk respektive premating/prezygotisk på engelska). Inre reproduktionsbarriärer är sådana som leder till att avkomman har sämre häckningsframgång, exempelvis p.g.a. lägre (eller ingen) fertilitet eller försämrade möjligheter att få en partner (som en följd av udda utseende eller parningssignaler). I extremfall bildas ingen avkomma alls. Yttre reproduktionsbarriärer är sådana som förhindrar att olika arter parar sig med varandra, såsom skillnader i utseende, sång, beteende eller biotop. Hos fåglar utvecklas yttre reproduktionsbarriärer normalt långt före inre reproduktionsbarriärer; olika arter parar sig som regel inte med varandra även om de har chansen p.g.a. att de inte attraheras av varandra, men om de ändå skulle göra det så är avkomman ofta fullt fertil och livsduglig. Det tar som regel flera miljoner år för inre reproduktionsbarriärer att utvecklas (Price & Bouvier 2002). Reproduktiv isolering är en förutsättning för att de separerade populationerna ska kunna mötas och samexistera utan att sammansmälta.

förekommande. Exempelvis har stjärtanden i fångenskap konstaterats hybridisera med inte mindre än 28 andra andarter, och det finns belägg för att stjärtänder har fått fertila ungar med både gräsand, snatterand och kricka (Sharpe & Johnsgard 1966, McCarthy 2006)! Men eftersom dessa arter som regel inte parar sig med varandra i naturen, är det ingen som skulle komma

på tanken att betrakta dem som samma art, trots enstaka felsteg och trots att de kan få fertil avkomma. Ett visst mått av hybridisering är alltså fullt godtagbart enligt det biologiska artbegreppet, och fertilitet hos hybrider är inget hinder för att betrakta två taxa som olika arter. Om däremot två taxa skulle hybridisera i sådan omfattning att man kan förvänta sig att de med

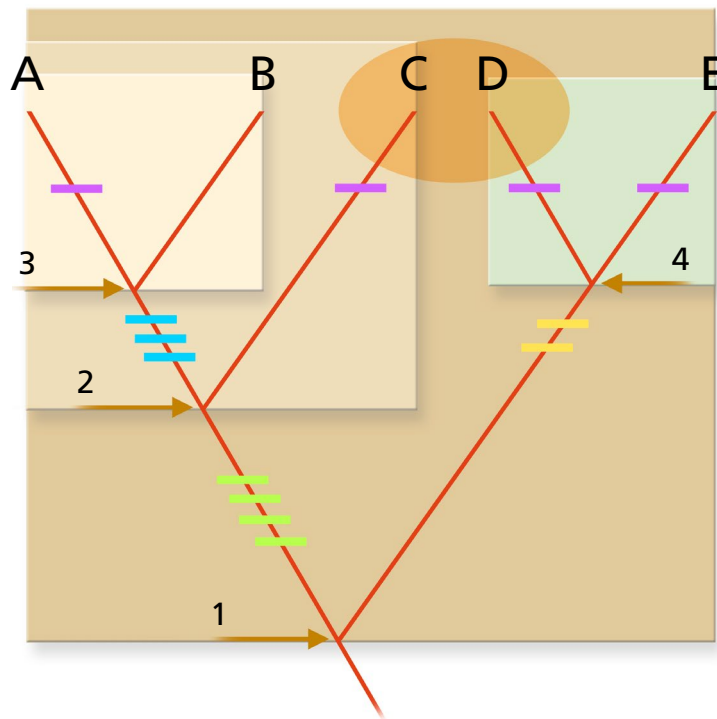


Fig. 1. Fylogenetiskt träd för fem taxa (t.ex. arter), A–E. Förgreningspunkterna ("noderna"), markerade med pilar representerar okända förfäder. Observera att alla grenar kan roteras runt noderna, som i en mobilskulptur, så att t.ex. A och E skulle kunna hamna intill varandra i trädet. Släktskap avgörs emellertid av placeringen i förhållande till gemensamma förfäder. Exempelvis är A och B närmare släkt med varandra ("systertaxa") än med några andra taxa, eftersom de har en närmaste gemensam förfader som ingen annan art delar (vid pil 3), medan A och E har en senaste gemensam förfader vid pil 1. Systergrupper är lika gamla, och man kan inte säga att den ena är mer primitiv eller mer avancerad än den andra, eller att den ena är förfader till den andra. Monofyletiska grupper av taxa ("klader"), dvs. grupper vars medlemmar delar en mer sentida gemensam förfader med varandra än med medlemmar av andra grupper, är markerade med olika bakgrundsfärg.

Monofyletiska grupper identifieras som regel genom att de delar unika ("synapomorfa" eller "härledda") egenskaper, som nedärvt från en närmaste gemensam förfader (t.ex. har A–C fyra sådana egenskaper, indikerade med ljusgröna streck på grenen som leder upp till deras gemensamma förfader). Den egenskap som är markerad med lila streck hos alla taxa utom B fanns sannolikt redan hos den gemensamma förfadern till alla fem taxa men har förlorats hos B och indikerar alltså inte att A+C+D+E är närmaste släktingar. Om A är krokodiler, B fåglar, C sköldpaddor, D ödlor och E ormar kan den lila egenskapen representera huvudsakligen fjällig hud, som kännetecknar alla dessa utom fåglar (som ju bara har kvar fjäll på tarserna och tårna). Enligt modern klassificering ska alla grupper ovanför artnivån vara monofyletiska. Följaktligen kan C och D inte placeras tillsammans i ett annat släkte eller en annan familj än A, B och E. Illustration: Jan-Åke Winqvist

tiden kommer att sammansmälta till en art, eller att den ena arten kommer att dö ut som resultat av denna hybridisering, betraktas de som samma art enligt det biologiska artbegreppet. Två taxa betraktas alltid som olika arter om hybriderna är sterila, eller om det över huvud taget inte bildas någon avkomma. Arterna sägs då vara isolerade genom *inre reproduktionsbarriärer*.

Det biologiska artbegreppet har kritiserats bland annat på grund av att det inte är möjligt att objektivt avgöra hur olika taxa som förekommer i geografiskt skilda områden skulle interagera om de möttes, och

på grund av svårigheten att avgöra graden av hybridisering som krävs för att två taxa ska sammansmälta. Det har även framhållits att det biologiska artbegreppet ofrånkomligen ger en felaktig bild av evolutionshistorien när taxa som inte är varandras närmaste släktingar klassificeras som samma art på grund av att de regelmässigt parar sig med varandra. Den allmänna uppfattningen att det biologiska artbegreppet är det mest använda för fåglar har nyligen ifrågasatts efter en noggrann genomgång av taxonomiska fågelstudier under de senaste 60 åren (Sangster 2014).



Gulärta *Motacilla flava* har två distinkta underarter i Sverige, nordlig gulärta *M. flava thunbergi* (t.v.) och sydlig gulärta *M. f. flava* (t.h). De klassificeras oftast som olika underarter, eftersom de häckar i olika geografiska områden, och endast skiljer sig åt i få avseenden och dessutom hybridiserar regelbundet. Enligt det fylogenetiska artbegreppet som är mest använt är de emellertid olika arter, eftersom de uppvisar konstanta skillnader i utseende. Foto: Hans Bister resp. Matte Haglund

Fylogenetiska artbegrepp

Det finns två huvudgrupper av s.k. ”fylogenetiska” artbegrepp: ”monofyletiska” artbegrepp, som kräver att arter ska utgöra *monofyletiska* grupper (t.ex. Mishler & Donoghue 1982), och ”diagnostiska” artbegrepp, som kräver att arter ska uppvisa unika egenskaper i fråga om exempelvis utseende (t.ex. Cracraft 1983, 1989, Zink & McKittrick 1995). Till skillnad mot det biologiska artbegreppet syftar båda dessa till att spegla evolutionshistorien, utan hänsyn till vad eventuella interaktioner mellan olika populationer, såsom hybridisering, skulle kunna leda till i framtiden. Populationer med en gemensam utvecklingshistoria skulle alltså kunna klassificeras som arter, även om man bedömer att de genom framtida hybridisering kanske skulle upphöra att existera som egna enheter – de är arter idag, oavsett vad som skulle kunna hända i framtiden. Det fylogenetiska artbegrepp som fått mest uppmärksamhet och spridning inom ornitologin är formulerat av Joel Cracraft (1983, 1989) (se Faktaruta 3) och syftar till att avgränsa de minsta urskiljbara enheter som har en gemensam historia. Alla taxa med konstanta, ”diagnostiska” skillnader i någon ärftlig egenskap (t.ex. fjäderdräkt) hos åtminstone ett av könen eller en viss åldersgrupp är per definition olika

arter. Skillnader i enstaka gener duger dock inte för att definiera arter, eftersom olika gener kan ha olika historia, som kan skilja sig från artens (se Faktaruta 5). Kritiker av denna artdefinition menar att den inte är något verkligt artbegrepp, eftersom den inte säger något om vad en art är (dvs. exempelvis ett segment av en utvecklingslinje eller en reproduktiv enhet), utan bara anger vilka kriterier som krävs för att identifiera enheter som skulle kunna klassificeras som arter eller underarter (se nedan). Vidare framhålls ofta att med förfinade redskap, t.ex. mer avancerade DNA-analyser, kan allt mindre enheter detekteras. Andra varianter av fylogenetiska artbegrepp betonar att arter ska utgöra monofyletiska grupper av populationer, dvs. grupper som har ett gemensamt evolutionärt ursprung, utan att definiera hur dessa grupper ska avgränsas, alltså utan att ange några artkriterier.

Underarter

Begreppet underart, eller ras, är inte lika väldefinierat som begreppet art. Anhängare av det biologiska artbegreppet betraktar alla närbesläktade taxa som inte uppnår artstatus som underarter. Underarter är följaktligen geografiskt skilda populationer som inte anses vara isolerade genom reproduktionsbarriärer och

Faktaruta 3: Artbegrepp

Biologiska artbegreppet. Åtskilliga artbegrepp har formulerats. Enligt det biologiska artbegreppet (Biological Species Concept, BSC; Mayr 1942, 1963) definieras en art som en samling naturliga populationer som förökar sig såväl inom populationerna som mellan populationerna (åtminstone teoretiskt), men som på grund av reproduktionsbarriärer som inte enbart är geografiska är reproduktivt isolerade från andra sådana samlingar av populationer ("groups of actually or potentially interbreeding natural populations which are reproductively isolated from other such groups"; Mayr 1963).

Hörnstenarna i det biologiska artbegreppet 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 Faktaruta 2) 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 behandlas som samma art om de förökar sig med varandra i så stor 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.

Enligt det biologiska artbegreppet klassificeras det "minsta" taxonet antingen som en *monotypisk* art (det vill säga en art som ej är uppdelad i underarter) eller som en underart av en *polytypisk* art. Detta är ofta högst subjektivt och beror på graden av observerad eller förmodad reproduktiv isolering mellan olika taxa. Om två eller fler taxa möts och bildar en hybridzon, behöver man studera graden av hybridisering, fertiliteten hos föräldrarna och hybriderna, livsdugligheten hos hybriderna och den geografiska och tidsmässiga stabiliteten hos hybridzonen. Hybridiserande taxa betraktas som olika arter enligt det biologiska artbegreppet 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 underarter av samma biologiska art – oavsett hur mycket de skiljer sig i utseende, läten och andra egenskaper.

Taxa med utbredningar som inte överlappar varandra geografiskt klassificeras som skilda arter enligt det biologiska artbegreppet om det verkar osannolikt att de fritt skulle para sig med varandra om de var sympatriska. Sannolikheten för detta avgörs utifrån graden av likhet i *morfologi*, läten och andra egenskaper. 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. En strikt metod för avgränsning av arter under det biologiska artbegreppet har nyligen publicerats (Tobias m.fl. 2010; se Artavgränsingar i praktiken, i nästa nummer av Fauna och Flora).

Fylogenetiska artbegrepp. Cracrafts (1983, 1989) 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 härstamningsmönster 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 nedärvningsmönster i rakt nedstigande led utesluter enskilda individer, olika färgmorfer, olika kön, olika stadier i individuell utveckling samt grupper av individer som delar unika karaktärer i mitokondrie-DNA (eftersom detta endast nedärvs på modernet). I praktiken är detta ett morfologiskt/fenotypiskt artbegrepp, eftersom det i huvudsak baseras på egenskaper i utseende.

därför klassificeras som samma art. Generellt är skillnaderna mellan olika underarter av samma art mindre än skillnaderna mellan olika arter. Olika underarter av en och samma art skiljer sig ofta bara till utseendet, och skillnaderna kan variera från subtila färgnyansskillnader som varierar klinalt, dvs. gradvis över ett geografiskt område, till väldefinierade och påtagliga olikheter. En art med underarter sägs vara *polytypisk*, medan en art utan urskilda underarter benämns *monotypisk*.

Många anhängare av fylogenetiska artbegrepp erkänner inte underarter alls utan endast arter, dvs. endast monotypiska arter. Detta innebär att åtskilliga taxa som klassificeras som underarter enligt det biologiska artbegreppet är arter enligt dessa personer, medan andra taxa inte alls erkänns (se nedan).

En filosofisk förklaring till och lösning av konflikten mellan olika artbegrepp

Enligt Kevin de Queiroz (1998, 2005, 2007) är alla moderna artdefinitioner varianter av ett allmänt artbegrepp och ska 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 artbildningshistorien, liksom på olika egenskaper som anses definiera arter: konstanta skillnader i utseende, som är kärnan i fylogenetiska artbegrepp, utvecklas före reproduktiv isolering, som är det viktigaste kriteriet enligt det biologiska artbegreppet. Enligt hans General Lineage Concept of Species eller Unified Concept of Species (de Queiroz 1998, 2005, 2007) är arter ”segment av utvecklingslinjer på populationsnivå” (Fig. 2), och han betraktar andra artdefinitioner som redskap för att avgöra om en viss population representerar en unik utvecklingslinje, dvs. en art, eller inte. Alternativt anser han att andra artbegrepp kan ses som underkategorier av hans mer allmängiltiga artbegrepp (”reproduktivt isolerade arter”, ”monofyletiska arter”, ”diagnosticerbara arter”).

Enligt min uppfattning bör det för en fågelskådare inte spela någon roll om ett visst taxon behandlas som en art eller en underart. De olika gulärlorna är lika intressanta oavsett om de betraktas som arter eller underarter – eller kanske till och med ännu mer

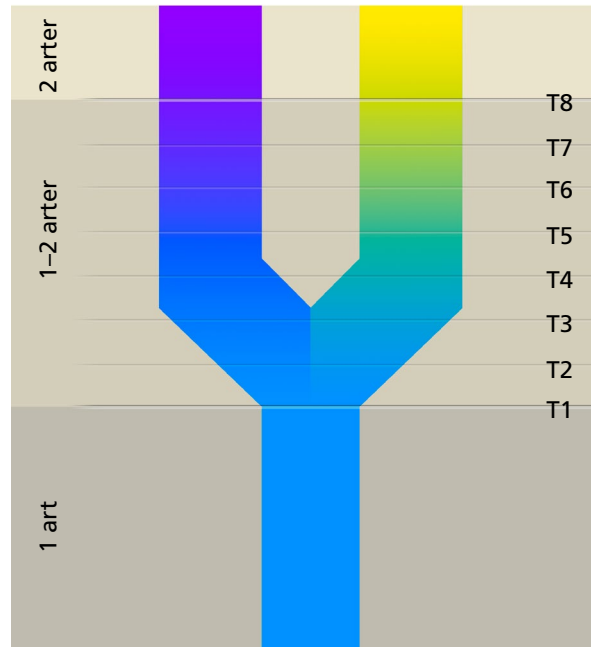


Fig. 2. Enligt de Queiroz (1998, 2005, 2007) ”allmänna artbegrepp” (”Unified Concept of Species”) är arter segment av utvecklingslinjer på ”populationsnivå” (inte på ”släktes-/familjenivå”), medan traditionella artbegrepp fokuserar på olika stadier i evolutionsprocessen. Artbildningsprocessen hos fåglar inleds med att en ursprungsart vid tidpunkten markerad T1 delas upp i två geografiskt separerade utvecklingslinjer (se Faktaruta 2) (detta sker säkerligen oftast mer etappvis än vad bilden antyder). Därefter utvecklar dessa gradvis mer och mer påtagliga skillnader i utseende, läten, beteenden och ekologi, monofyletiska genräd samt reproduktiv isolering (T2–T8). Alla artbegrepp identifierar en art före T1 och två arter efter T8. För utvecklingsstadierna däremellan skiljer sig uppfattningarna mellan anhängare av olika artbegrepp på grund av deras olika uppfattningar om vilka egenskaper som definierar arter. Sydliga och nordliga gulärlor (bild på föregående uppslag) befinner sig någonstans mellan T1 och T8, medan sädesärlor och gulärlor passerat T8. Illustration: Jan-Åke Winqvist (efter de Queiroz 1998, 2005, 2007).

spännande just därför att de utgör gränsfall! I många sammanhang är det däremot av yttersta vikt att man försöker identifiera de minsta enheterna som har en unik gemensam utvecklingshistoria. Alla studier av ekologi, fysiologi, genetik, skyddsbehov med mera

Faktaruta 4: DNA-streckkodning

De senaste åren har det internationella samarbetsprojektet DNA-streckkodning (DNA Barcoding) startat (läs om detta på www.barcodeoflife.org och i Fauna och Flora nr. 4 2012). Syftet är att sekvensera en viss DNA-region för alla världens arter för att denna ska kunna användas för att identifiera hela organismer eller delar av organismer (t.ex. i samband med misstankar om illegal handel med produkter framställda av hotade arter).

utgår från kunskapen om arter. Grundförutsättningen är hela tiden att man känner till vilka arter som finns och deras namn. Kunskapen om släktskap är nödvändig för att kunna följa hur olika egenskaper utvecklats, och för att förstå arters historiska utbrednings- och spridningsmönster. Om man analyserar arter som omfattar olika utvecklingslinjer som inte är närbesläktade, som exempelvis om man klassificerar C och D i Fig. 1 som samma art, riskerar man att dra felaktiga slutsatser om de evolutionära processer som man studerar.

DNA – lösningen på problemen?

När det gäller artavgränsningar finns bara ett svar på frågan om DNA-analyser, likt oraklet i Delfi, kan besvara alla frågor: Nej! DNA-analyser är vida överlägsna studier av yttre (t.ex. fjäderdräkt, form) och inre (anatomiska) egenskaper när det gäller att rekonstruera släkttred (se "Klassificering på högre nivåer: släkten, familjer etc.," i nästa nummer av Fauna och Flora), men inte för att avgränsa arter. När det gäller artgränser bör DNA-data betraktas som en av flera olika, mer eller mindre likvärdiga, bedömningsgrunder för artavgränsningar (se nedan, "Integrative taxonomy"). Det är emellertid viktigt att komma ihåg att det finns många felkällor när det gäller analyser av DNA-data (se Faktaruta 5, nästa sida). I fall där DNA-analyser pekar på att en eller flera underarter av en viss polytypisk art är närmare släkt med en eller flera andra arter än med den art de anses tillhöra, kan detta vara en god indikation på att denna polytypiska art i själva verket utgörs av två eller flera arter. Om t.ex. C, D och E i Figur 1 brukar klassificeras som underarter av en och samma art tyder släkttredet på att C antingen bör tillhöra samma art som A och B eller betraktas som en egen art. För att vara fullt övertygande krävs emellertid att sådana resultat kan styrkas av oberoende

data, t.ex. olika gener som inte är nära kopplade till varandra, eller en kombination av genetiska och andra data (se nedan, "Integrative taxonomy"). Exempelvis uppmärksammades atlasflugsnappare *Ficedula speculigera*, som tidigare betraktades som en nordafrikansk underart av svartvit flugsnappare, genom att den enligt mitokondriellt DNA var syster till både svartvit flugsnappare och halsbandsflugsnappare, dvs. inte närmre släkt med den förra (Sætre m.fl. 2001). Likaså föranledde upptäckten att azurmes *Cyanistes cyanus* och europeiska blåmesar *C. caeruleus caeruleus* var närmre släkt med varandra enligt mitokondriellt DNA (Salzburger m.fl. 2002) och nukleärt DNA (Johansson m.fl. 2013) än med nordafrikanska och kanariska blåmesar (*C. caeruleus teneriffae*-gruppen) till att blåmesen delades upp i två arter (Svensson m.fl. 2012). Mitokondriella gener är mycket användbara redskap för att identifiera olika grupper av individer med en möjlig gemensam historia, och de kan oftast med framgång användas för att identifiera kända arter, även om man bara har tillgång till någon enstaka fjäder ("DNA-streckkodning", se Faktaruta 4). Mitokondriella gener har ofta även påvisat förekomsten av tidigare förbisedda arter, som uppmärksammats i samband med studier av individer från olika delar av en arts utbredningsområde. Man bör dock inte dra slutsatser om artgränser enbart på basis av studier av mitokondriella gener. Detta gäller oavsett om en studie är baserad på en eller flera olika mitokondriella gener, eftersom alla dessa nedärvs som en enhet, och följaktligen inte utgör oberoende data oavsett hur många mitokondriella gener man analyserar.

Ofta används procentuella genetiska avstånd mellan olika populationer som ett redskap för att avgränsa olika arter. Det sägs ofta att "population A skiljer sig x % från population B, vilket ger stöd för att de är olika arter". Förvisso är genetiska distanser

Faktaruta 5: DNA-analyser

DNA-sekvenser, som byggs upp av serier av fyra så kallade baspar (förkortade A, C, G och T), är numera den viktigaste källan till kunskap om släktskapsförhållanden, fylogeni. Anledningen till att DNA-sekvenser är betydligt tillförlitligare än andra källor när det gäller att rekonstruera släktskap är att DNA innehåller oerhört mycket mer information än vad andra data gör. Exempelvis kan en DNA-sekvens på 1000 baspar (t.ex. GGATCGTTACTA...) för arterna i ett visst fågelsläkte innehålla några hundra skillnader mellan arter som kan användas för att rekonstruera släkttträdet, medan det är svårt att hitta mer än en handfull olikheter i utseende som säger något om släktskapsförhållanden. Eftersom ett fågelgenom (dvs. allt DNA hos en individ) innehåller ca en miljard baspar (t.ex. Hillier m.fl. 2004, Warren m.fl. 2010, Ellegren m.fl. 2012) utgör DNA en enormt viktig källa till information om fylogenin. Dessutom kan skillnader i DNA avgöras mer objektivt än i *morfologiska* olikheter.

DNA-studier omfattar ett antal steg: (1) extraktion, alltså isolering, av DNA från vävnad; (2) amplifiering, mångfaldigande, av en viss gen eller annan DNA-region eller hela genomet (ofta i små fragment); (3) sekvensering, som innebär att man läser DNA-sekvensen för den mångfaldigade regionen; samt (4) analys av sekvenserna från flera arter för att rekonstruera släktskap eller bestämma arter. DNA kan extraheras från alla levande celler. Ofta går det även att ta fram DNA från döda celler i exempelvis fjäderbaser eller vävnad (t.ex. från fotsulor) från museiexemplar.

Det finns flera olika metoder för att rekonstruera fylogenetiska träd, t.ex. Bayesiansk inferens, "maximum likelihood" eller parsimoni. Samtliga kräver avancerade datorprogram och stor datorkapacitet på grund av den stora mängden information som bearbetas och de komplexa evolutionsmodeller som används. Fylogenetiska träd består av ett antal grenar, vars spetsar representerar olika kända taxa, och vars övriga delar motsvarar hypotetiska, okända, utvecklingslinjer (jämför Fig. 1). Varje förgreningspunkt ("nod") symboliserar en gemensam förfader för de grenar som utgår därifrån. Om fler än två grenar utgår från samma förgreningspunkt ("polytomi") är det inbördes släktskapet okänt mellan grenarna, vilket kan bero på bristande information i de analyserade sekvenserna eller på att flera utvecklingslinjer åtskilts mer eller mindre samtidigt. Om det senare är fallet är det inte säkert att man kan fastställa förgreningsordningen oavsett hur mycket data man har.

Evolutionshastigheten varierar mycket mellan olika delar av DNA-kedjan. Generellt sett förändras mitokondriella regioner snabbare än nukleära delar, och proteinkodande gener evolverar långsammare än regioner som inte kodar för proteiner (t.ex. så kallade introner). Följaktligen har olika regioner olika information på olika "djup" i trädet – snabbt evolverande regioner är mest användbara för närbesläktade taxa, medan långsamt evolverande gener är mest informativa när det gäller äldre släktskapsförhållanden. Exempelvis förändras en ofta använd mitokondriell gen som cytokrom b så snabbt att den mest uppvisar brus vid analyser av avlägsna släktingar (p.g.a. att en och samma position i DNA-kedjan kan ha förändrats flera gånger efter det att två taxa skilts från en gemensam förfader, så att den ursprungliga signalen "suddats ut"). Omvänt finns kanske inga olikheter alls mellan närbesläktade arter i en analys av mer långsamt evolverande nukleära gener.

Resultat från DNA-analyser kan vara missvisande av flera olika anledningar. För det första kan de statistiska analysmetoderna av olika anledningar ge felaktiga resultat. Dessutom kan olika gener ha olika historia, och olika genträdd för samma grupp av organismer kan därför ha olika utseende, *topologi* (t.ex. Avise 1994, Funk & Omland 2003). Följaktligen överensstämmer ett visst genträdd inte nödvändigtvis med organismfylogenin. Man bör därför inte betrakta enstaka studier som slutgiltiga sanningar. Detta gäller i särskilt hög grad studier baserade på enstaka eller väldigt få gener. Mitokondriellt DNA räknas i sammanhanget som en enhet, oavsett hur många olika mitokondriella regioner man analyserar, eftersom de nedärvs från mor till dotter som en grupp. Bristande överensstämmelse

mellan olika genräd kan bero på genöverföring i samband med hybridisering mellan arter. Detta har till exempel ansetts förklara varför storlabb och bredstjärtad labb är systrar enligt mitokondriellt DNA, med liten divergens mellan dem, medan andra analyser stöder att storlabben är närmare släkt med andra "storlabbsarter" från södra halvklotet (Andersson 1999a, b). Andra orsaker till inkongruens mellan genräd kan vara att olika genvarianter som fanns hos en gemensam förfader slumpmässigt har "sorterats" på ett sätt som inte överensstämmer med organismfylogenin, eller att en genduplikation gör att fylogenin misstolkas. Generellt sett gäller att sannolikheten att man lyckas rekonstruera organismfylogenin ökar ju fler oberoende DNA-regioner som analyseras.

"Pålitligheten" hos ett fylogenetiskt träd bedöms oftast med hjälp av "posterior probabilities" eller så kallade "bootstrapvärden". Posterior probabilities ≥ 0.95 och bootstrapvärden $\geq 75\%$ brukar betraktas som starka, medan det är rimligt att betrakta *klader* med lägre stöd med försiktighet. Observera dock att ett starkt statistiskt stöd inte nödvändigtvis betyder att man funnit det sanna träd, eftersom det, som sagts ovan, finns flera anledningar till att resultat kan vara missvisande även om de har starkt statistiskt stöd i en viss analys. Och även om man funnit ett korrekt träd är det, som sagts ovan, inte nödvändigtvis överensstämmande med organismfylogenin

användbara taxonomiska redskap, men återigen bör de inte ensamma ligga till grund för artavgränsningar, och de bör inte heller tillmätas överdrivet stort värde. Först och främst, eftersom gener förändras gradvis kan man inte fastställa några objektiva gränsvärden mellan arter och underarter. Vidare kan olika gener ha olika evolutionshistorier, som inte nödvändigtvis överensstämmer med artens (se Faktaruta 5). Dessutom har olika gener och faktiskt till och med olika delar av en och samma gen ofta väldigt olika evolutionstakt, och inte ens undersökningar av samma gen

från olika studier är direkt jämförbara (t.ex. Fregin m.fl. 2012). Påståendet att "arterna A och B skiljer sig x %" är med andra ord svårtolkat.

Som exempel på fåglar som allmänt betraktas som olika arter, men som är nästan identiska i fråga om de mitokondriella gener som analyserats kan nämnas spetsbergsgås-sädgås-fjällgås (Johnsen 2010), ejderpraktejder (Johnsen 2010), vitnäbbad islom-svartnäbbad islom (Johnsen 2010), storlabb-bredstjärtad labb (Cohen m.fl. 1997, Johnsen 2010), ormvråk-örnvråk (Kruckenhauser m.fl. 2004), tornseglare-blek



*Analyser av mitokondriella gener visar att dessa gener är nästan identiska hos sädgås *Anser fabalis* (t.v.) och fjällgås *A. erythropus* (t.h.). Dessa båda arter är distinkt åtskilda både morfologiskt, lätesmässigt och ekologiskt och parar sig normalt inte med varandra. Foto: Tomas Lundquist/N resp. Foto: Hans Bister*

tornseglare (Päckert m.fl. 2012), tallspurv–gulspurv (Alström m.fl. 2008, Irwin m.fl. 2009), gråsiska–snösis-ska (Marthinsen m.fl. 2008, Johnsen 2010) samt större korsnäbb–mindre korsnäbb (Piertney m.fl. 2001, Summers m.fl. 2007, Johnsen 2010, Björklund m.fl. 2013). Hos åtminstone merparten av dessa förekommer en viss grad av hybridisering, och åtminstone för tallspurv–gulspurv (liksom för ortolansspurv–rostspurv, som skiljer sig aningen mer) har det föreslagits att mitokondriellt DNA från den ena arten har överförts till och ”fixerats” hos den andra arten (Alström m.fl. 2008, Irwin m.fl. 2009; se Faktaruta 5). När det gäller tornseglare–blek tornseglare har det istället föreslagits att bristen på differentiering beror på att de har åtskilts så nyligen att mitokondriella skillnader ännu inte hunnit ”fixeras” (Päckert m.fl. 2012; se Faktaruta 5). Andra exempel (ärlor, trutar) diskuteras mer i detalj under ”Artavgränsningar i praktiken” (se nästa nummer av Fauna och Flora). Omvänt finns flera exempel på extremt stora genetiska divergenser inom en och samma population. Hos rödstjärt *Phoenicurus phoenicurus* finns skillnader i mitokondriellt DNA från en och samma lokal, även inom en och samma familjegrupp, som är minst lika stora som skillnaderna mellan vissa andra rödstjärtsarter (Johnsen 2010, Hogner 2012). Även hos den marockanska underarten av sädesärla *Motacilla alba subpersonata* (Alström & Öden 2002) och hos korp i västra USA (Webb 2011) har man upptäckt liknande mönster. I dessa tre fall drog



Vitnäbbad islom *Gavia adamsii* – nästan identisk med svartnäbbad islom *Gavia immer* i fråga om mitokondriellt DNA. Foto: Tomas Lundquist/N

författarna slutsatsen att det troligen funnits populationer som utvecklats isolerade från varandra under en längre tid, men som sedan sammansmält på grund av avsaknad av (eller åtminstone ofullständiga) reproduktionsbarriärer.

På senare år har flera artavgränsningsmetoder baserade enbart på DNA föreslagits (t.ex. Pons m.fl. 2006, Yang & Rannala 2010). Dessa syftar till att med hjälp av analyser av flera oberoende gener identifiera unika utvecklingslinjer som kan betraktas som arter.



Gulspurv *Emberiza citrinella* (t.v.) står mycket nära tallspurv *E. leucocephalos* (t.h.). Hanarna är lätta att skilja åt genom att tallspurv saknar gult och har rödbruna, svarta och vita teckningar på huvudet. Honor och ungfåglar är betydligt svårare att skilja åt. Mitokondriella gener är däremot nästan identiska. Foto: Matte Haglund resp. Johan Södercrantz



”Integrative taxonomy”

Oavsett vilket artbegrepp man sympatiserar med bör taxonomer alltid basera artavgränsningar på en kombination av olika kategorier av oberoende data, såsom fjäderdräkt, form (”morfometri”), läten, DNA (helst flera oberoende gener), beteenden, ekologi, geografisk utbredning och eventuella interaktioner mellan populationer som kommer i kontakt med varandra. Detta tillvägagångssätt kallas numera med ett modeord ”integrative taxonomy” (t.ex. Dayrat 2005, Padiol m.fl. 2010). Studier av morfologi (fjäderdräkt och form) var länge den i särklass viktigaste metoden för artavgränsning, och detta är fortfarande ett synnerligen viktigt redskap. Strukturella skillnader kvantifieras som regel och analyseras ofta även statistiskt, medan skillnader i fjäderdräkt oftast endast beskrivs i subjektiva termer som ”gråare på ryggen” eller ”kraftigare streckad på bröstet”. På senare tid har det emellertid blivit vanligare att försöka kvantifiera och statis-

tiskt analysera även skillnader i fjäderdräkt, exempelvis med hjälp av en kamera (t.ex. McKay m.fl. 2013, 2014). Eftersom fåglar, till skillnad från människor, kan se färger inom det ultraviolette spektrumet (Huth & Burkhardt 1972, Wright 1972), och ofta uppvisar färgteckningar som inte är synliga för det mänskliga ögat (t.ex. Burkhardt 1989, Eaton & Lanyon 2003), kan fotografier tagna i UV-ljus också vara användbara. Det är viktigt att ha i åtanke att förändringshastigheten hos *fenotypiska* egenskaper varierar kraftigt. Många arter som varit separerade under lång tid skiljer sig ytterst lite i utseende (t.ex. rör-, kärr- och busksångare), medan en del unga taxa är markant olika (t.ex. olika gulärlor).

Under de senaste decennierna har studier av sång och andra läten kommit att spela en allt mer framträdande roll i taxonomiska studier (sammanfattat i Alström & Ranft 2003). Detta grundar sig på insikten att särskilt sången åtminstone ofta är en viktig

Faktaruta 6: Lätesanalyser

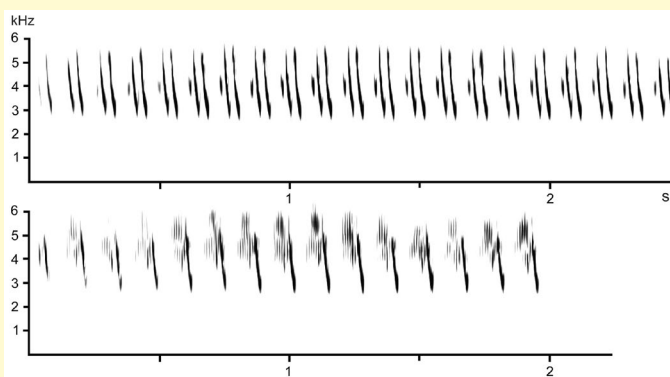
Det finns flera olika ljudanalysprogram som används flitigt för att analysera fågelläten, t.ex. Raven (<http://www.birds.cornell.edu/brp/raven/ravenoverview.html>) och Avisoft-SASLab Pro (<http://www.avisoft.com>). Det finns även en förenklad gratisversion av Raven, Raven Lite, som kan laddas ned från Ravens hemsida. Med hjälp av dessa program kan man skapa så kallade sonogram eller ljudspektrogram som grafiskt illustrerar läte (se bild nedan). På dessa sonogram kan man även mäta olika variabler, exempelvis frekvens och tid.

Följande tre ljudbanker är fritt tillgängliga:

- Xeno-canto: <http://www.xeno-canto.org>
- AVoCet: <http://avocet.zoology.msu.edu>
- Internet Bird Collection: <http://ibc.lynxeds.com>

Sonogram av en sångstrof av nordsångare *Phylloscopus borealis* från Abisko, Sverige (överst) respektive nordöstra Kina (från Alström m.fl. 2011). Den vertikala axeln visar tonhöjden, frekvensen, hos ljuden (mätt i kiloHertz, kHz), medan den horisontella skalan visar tiden (i sekunder, s). Åtminstone

hos tättingar finns oftast stor variation i detaljutseende mellan olika individer från samma population. I taxonomiska studier behöver man därför som regel analysera ganska många individer för att få en god bild av variationer inom och mellan olika taxa. Sonogrammen ovan visar både geografisk variation (närvaro resp. frånvaro av tunna element i inledningen av varje ”enhet”) och individuell variation (övriga skillnader).



reproduktionsisolerande barriär mellan *sympatriska* arter, dvs. arter som förekommer tillsammans inom ett geografiskt område. Dessutom har det ökande resandet och tillgången till små bandspelare (först kassetband, senare DAT-band och sedan en tid minneskort/hårddiskar) och mikrofoner dramatiskt ökat kunskapen om läten hos olika populationer (Alström & Ranft 2003). Det finns flera internetsidor som sammanställer fågelljud från olika områden, t.ex. södra Asien och Afrika, där både professionella och amatörer kan deponera sina inspelningar (se Faktaruta 6). Det är lätt att kvantifiera ljudskillnader mellan olika taxa (och individer) med hjälp av ljudanalysprogram, som även kan illustrera ljud grafiskt i form av sonogram (se Faktaruta 6).

Studier av beteenden, i synnerhet parningsspel (t.ex. sångflykter hos lärkor) och ekologi (t.ex. biotop) kan också vara betydelsefulla pusselbitar för taxonomiska ställningstaganden. Det är även viktigt att beakta de geografiska utbredningarna liksom eventuella interaktioner mellan olika taxa med överlappande häckningsområden. Om två eller flera taxa har angränsande men ej överlappande utbredningar, utan att hybridisera, brukar detta tolkas som att någon form av reproduktionsisolerande barriärer och/eller konkurrens om resurser håller dem åtskilda. Om de möts i hybridzoner är det av intresse om dessa är konstanta i tid och rum eller förändras i utbredning (förskjuts, breddas eller krymper). Även graden av hybridisering och om denna ökar eller minskar med tiden, samt naturligtvis hybridernas fortplantningsframgång, är värdefulla fakta.

När det gäller tolkningar av data är det av största vikt att man har ett tillräckligt stort material från stora delar av de olika populationernas utbredningsområden, för att säkerställa att de observerade skillnaderna inte endast utgör individuell eller diffust avgränsad variation. Man bör med andra ord inte grunda taxonomiska slutsatser på studier av ett fåtal exemplar eller

De flesta ser säkert att detta är en domherre Pyrrhula pyrrhula. Men vilka är egentligen närmast släkt av domherre, jaktfalk och duvhök? Svaret ges i sista delen av "Ordning i klassen!" i nästa nummer av Fauna och Flora.

material från en begränsad del av ett större utbredningsområde. ■

Per Alström

Professor i ornitologi, taxonom vid ArtDatabanken.

<http://www.slu.se/per-alstrom-research>

https://www.researchgate.net/profile/Per_Alstroem

E-post: per.alstrom@slu.se

I nästa nummer av Fauna och Flora kan du läsa den andra och sista delen av denna artikel. Där tas följande ämnen upp:

- Artavgränsningar i praktiken.
- Förvirrande namnbyten, jobbiga splittar och brist på konsekvens av artavgränsningar.
- Sverigelistan, VP-listan och världslistan – vilken är bäst, och vem bestämmer egentligen?.
- Klassificering på högre nivåer (släkten, familjer etc.).
- Varför kan studier av morfologiska egenskaper vara vilseledande?
- Kan man lita på DNA-studierna?
- Godtyckliga indelningar i släkten, familjer och andra högre kategorier.
- En del av litteraturlistan.

Håll ut!



Foto: Tomas Lundquist/N

Ordlista

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

Artepitet: Andra namnet i ett vetenskapligt namn, t.ex. *alba* i *Motacilla alba* (sädesärsla). Första namnet är släktnamnet, och tillsammans bildar de artnamnet.

Baspar: DNA är bl.a. uppbyggt av fyra olika typer av kvävebaser, som förkortas A, C, G respektive T (adenin, cytosin, guanin och tymin). Dessa är parvist bundna till varandra i de två sammanlänkade DNA-kedjorna (alltid C till G, A till T), och kallas därför baspar. Ordningföljden av baserna utgör den genetiska koden, som kodar för olika proteiner.

Binär nomenklatur: Vetenskaplig namngivning där varje artnamn består av ett släktnamn och ett artepitet.

DNA-DNA-hybridisering: DNA värms upp så att de två sammankopplade DNA-strängarna separeras. Sedan blandas DNA från två olika arter och temperaturen sänks, varvid "hybrid-DNA" bildas. Därefter höjs temperaturen igen och man mäter vid vilken temperatur strängarna i "hybrid-DNA" separeras. Ju närmare släkt två arter är, desto mer lika och därmed hårdare sammankopplade är deras DNA-strängar. Följaktligen krävs högre temperatur för att separera hybridsträngarna för närbesläktade än för mer avlägsna besläktade arter.

Fenotyp/fenotypisk: Avser utseende (till skillnad från genotyp/genotypisk).

Fylogeni/fylogenetisk: Ett taxons evolutionära historia. Visas oftast grafiskt i form av fylogenetiskt släkträd.

Gen: Oftast avses en DNA-sekvens som kodar för ett protein.

Hybrid/hybridisering: Avkomma från parning mellan två olika arter.

Klin/klinal: Gradvis förändring i utseende över ett geografiskt område.

Mitokondrie-DNA: DNA som finns i cellens mitokondrier i cytoplasman, till skillnad från nukleärt DNA som finns i cellkärnan.

Monofyli/monofyletisk: En grupp vars medlemmar delar en gemensam förfader, och där samtliga avkomlingar av den gemensamma förfadern finns med. Se Fig. 1 i del 1.

Monotypisk art/släkte/familj: Art utan underarter; släkte med bara en art; familj med bara ett släkte. Motsats: polytypisk art/släkte/familj.

Morfometri: Mått hos olika kroppsdelar.

Morfologi: Läran om kroppsliga egenskaper, såsom fjäderdräkt, näbbform etc.

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

Parapatri/parapatrisk: Två taxa med utbredningsområden som angränsar till varandra med marginell eller ingen överlappning. Vid överlappning kan de istället sägas vara marginellt sympatriska.

Polytypisk art/släkte/familj: En art som är indelad i minst två underarter; ett släkte med minst två arter; en familj med minst två släkten. Motsats: monotypisk art/släkte/familj.

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

Sensu lato: "I vid bemärkelse", förkortning s.lat. Används oftast i samband med att en art har delats upp i två eller flera arter för att beteckna den ursprungliga arten. Jmf. sensu stricto.

Sensu stricto: "I strikt bemärkelse", förkortning s.str. Används oftast i samband med att en art har delats upp i två eller flera arter för att beteckna den nya art som har samma namn som den gamla arten. Om t.ex. gulärlan *Motacilla flava* delas upp i två eller flera arter syftar *M. flava* sensu stricto på den nya betydelsen av namnet, medan *M. flava* sensu lato anger den ursprungliga betydelsen. Jmf. sensu lato.

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

Synapomorf/synapomorfi: Gemensam härledd egenskap. En egenskap som finns hos två eller flera taxa som resultat av att den nedärvt från en närmaste gemensam förfader. Se Fig. 1 i del 1.

Taxon (plural taxa): En namngiven grupp av organismer, på varje nivå i den taxonomiska hierarkin, t.ex. art, underart eller familj.

Topologi: Grenarnas förhållande till varandra i ett fylogenetiskt träd.

Ordning i klassen!

Taxonomi & systematik – exempel från fåglarnas värld (del 2)

Hur vet man vad som är en art? Är silltrut och gråtrut egentligen samma art, och hur många olika gulärlor finns det? Vad händer med våra mesar, varför hör de inte längre till samma släkte? Hur går indelningen i släkten, familjer och ordningar till? Är falkar verkligen närmare släkt med tättingar än med hökar? Varför skiljer sig resultat från DNA-analyser så ofta från traditionella klassificeringar? Kan DNA-analyser besvara alla frågor, och kan man lita på dem?

— PER ALSTRÖM

I förra numret av Fauna och Flora presenterades olika centrala taxonomiska begrepp med exempel från fåglarnas värld. Där behandlades bl.a. olika artbegrepp, hur artbildning går till och hur man använder DNA-analyser. I denna avslutande del följs det hela upp med praktiska exempel.

Artavgränsningar i praktiken

Som poängterats i del 1 av denna artikel bottnar de flesta artavgränsningsproblem i det faktum att artbildning är en gradvis process. Men mycket av oenigheten mellan förespråkare för olika artbegrepp grundar sig även i principerna för hur man avgränsar de minsta urskiljbara taxonomiska enheterna, oavsett om man betraktar dessa som arter eller underarter. Alla taxonomer, oberoende av vilket artbegrepp de föredrar, avgränsar sådana taxa med hjälp av olika egenskaper, i huvudsak baserade på utseende. Cracrafts (1983, 1989) *fylogenetiska* artbegrepp är unikt bland de här diskuterade artbegreppen genom att det anger hur de minsta taxonomiska enheterna ska avgränsas, dvs. den minsta grupp som uppvisar unika karaktärer. Förespråkare för det biologiska artbegreppet följer sällan strikta regler men har ofta som rättesnöre att minst 75 % av alla individer (åtminstone av ett av könen) ska vara identifierbara (t.ex. Amadon 1949, Patten & Unitt 2002). Oavsett metod är emellertid avgränsningen av *allopatriiska* taxa (dvs. taxa som förekom-

mer i olika geografiska områden) ofta högst subjektiv. Detta är en viktig orsak till att olika taxonomer ofta har skilda uppfattningar beträffande giltigheten hos vissa taxa. Exempelvis urskiljer Mayr & Greenway (1961) 41 taxa av ärlor i Palearktis, medan Alström & Mild (2003) endast accepterar 30 av dessa.

Som redan nämnts i del 1 är alla ”diagnosticerbara” taxa olika arter enligt Cracrafts artdefinition, medan tillämpningen av det biologiska artbegreppet kräver tolkning av graden av reproduktiv isolering mellan olika taxa för att avgöra om ett visst taxon är en egen art eller en underart av en polytypisk art. Detta är subjektivt när det gäller taxa vars utbredningar är *parapatriiska*, dvs. ligger ”vägg i vägg”, eller sådana som överlappar varandra i hybridzoner av olika bredd, tidsmässiga placeringar (hybridzoner förskjuts ofta) och med olika grad av hybridisering. Det är ännu mer spekulativt att försöka förutse vad som skulle hända om *allopatriiska* taxa, dvs. sådana med geografiskt åtskilda utbredningar (t.ex. öar kontra fastland eller olika kontinenter), skulle mötas. Med avsikten att förbättra taxonomiska bedömningar enligt det biologiska artbegreppet utarbetade nyligen en grupp forskare (Tobias m.fl. 2010) en metod som går ut på att kvantifiera och ”poängsätta” skillnader i fjäderdräkt, form (biometri), sång, biotopval, beteende och utbredningsmönster mellan ett brett urval av par av *sympatriiska* arter (dvs. tveklöst olika arter som

Alström, P. 2015. Ordning i klassen! Taxonomi & systematik – exempel från fåglarnas värld (del 2) – Fauna och Flora 110(1): 2–16.



Det klassiska exemplet på en s.k. ringart, med gråtrut i ena änden av ringen och silltrut i andra änden, skrotas i och med att man analyserat mitokondriellt DNA från de ”vithövdade trutarna”. De olika arter som ingår i ringen anses nu ha utvecklats inom flera geografiskt separerade områden och sedan spridits i olika riktningar. Bilden visar en ”östersjösiltrut” *Larus fuscus fuscus*.

Foto: Tomas Lundquist/N

häckar i samma geografiska område), och därefter jämföra de sammanlagda ”poängen” hos dessa med par av allopatriska taxa. På så sätt menade författarna att man skulle få ett mer objektiva mått på artskillnader, som skulle kunna användas för att avgränsa arter på ett konsekvent sätt. Författarna uteslöt avsiktligt genetiska data, med motiveringen att kunskapen om genetiska data är bristfällig, och att det råder så många olika uppfattningar om hur dessa kan appliceras på artavgränsningar.

Nedan presenteras ett antal exempel på artpar eller artkomplex med omdebatterad taxonomi.

Trutar

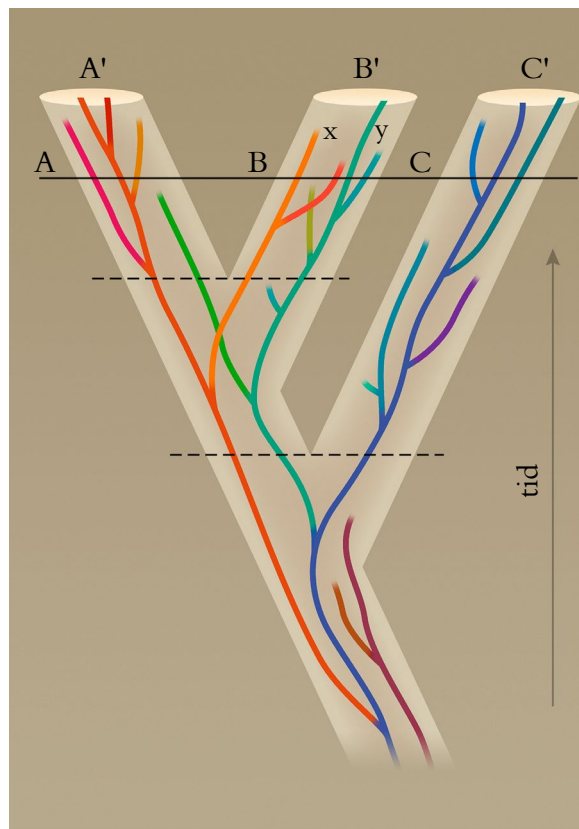
Grå- och silltrutskomplexen utgör ett klassiskt exempel på en så kallad ringart (t.ex. Mayr 1942, 1963). Denna term syftar på en art som spridit sig från ett ursprungsområde åt olika håll runt ett geografiskt område, i det här fallet runt jordklotet, med kontinuerligt genflöde mellan angränsande populationer i kedjan. Där cirkeln sluts och de expanderande ändpopulationerna möts visar det sig emellertid, enligt denna modell, att de ”på vägen” divergerat så mycket att de är reproduktivt isolerade från varandra. Detta

har emellertid i flera artiklar baserade på genetiska analyser visat sig vara fel när det gäller dessa trutar (Crochet m.fl. 2000, 2002, 2003, Liebers m.fl. 2001, 2004, Liebers & Helbig 2002, Pons m.fl. 2005, Sternkopf m.fl. 2010). Istället finns belegg för att olika arter utvecklats inom flera geografiskt separerade områden och sedan spridits i olika riktningar för att ge upphov till dagens utbredningsmönster, med varierande grad av reproduktiv isolering mellan olika par av taxa.

Resultat från studier av mitokondriellt DNA (bl.a. Crochet m.fl. 2000, 2002, 2003, Liebers & Helbig 1999, 2002, Liebers m.fl. 2001, 2004, Pons m.fl. 2005, Sternkopf m.fl. 2010; en utmärkt sammanfattning med taxonomiska rekommendationer har gjorts av Collinson m.fl. 2008) uppvisar ett extremt komplext mönster för de olika ”vithövdade trutarna”. Två huvudgrenar har identifierats. Den första grenen omfattar gråtrut *Larus argentatus*, vittrut *L. hyperboreus* (från Island; oskiljbar från gråtrut enligt mitokondriellt DNA), havstrut *L. marinus* (med delvis samma genvarianter som gråtrut, dock ej samma som delas med vittrut), medelhavstrut *L. michahellis* och armenisk trut *L. armenicus*. Den andra grenen omfattar kaspisk trut *L. cachinnans* (uppdelad i två grupper), åter igen gråtrut (delvis uppblandad med genvarianter från silltrut *L. fuscus* av underarten *heuglini*), silltrut (huvudsakligen underarterna *fuscus*, *intermedius* och *graellsii*, men även en del genvarianter från *heuglini* och *taimyrensis/barabensis*), åter igen havstrut, kelptrut *L. dominicanus* och en ”svärm” med blandade genvarianter från kanadatrut *L. smithsonianus*, de två östliga taxa *vegae* och *mongolicus*, som oftast betraktas som underarter av gråtrut, skiffertrut *L. schistisagus*, gråvingad trut *L. glaucescens*, vittrut (från Nordamerika) och vitvingad trut *L. glaucoides*. De nordamerikanska havstrutarna och kanadatrut uppvisade genvarianter som delvis var snarlika eller identiska. De analyser av nukleärt DNA som har utförts hittills (de Knijff m.fl. 2001, Crochet m.fl. 2003, Sternkopf m.fl. 2010) har inte kunnat reda ut frågetecknen, men de har i grova drag varit överensstämmande med de mitokondriella studierna.

Det kan finnas flera anledningar till att gen-träden för dessa trutar är så ostrukturerade (se Faktaruta 5 i förra numret). Med största sannolikhet har de olika arterna utvecklats förhållandevis nyligen,

Fig. 3. Släkträd för tre nu levande arter, A', B' och C'. Vid basen av trädet fanns en art, som senare delade upp sig i två vid den nedersta streckade linjen, varav den ena delade upp sig i ytterligare två vid den övre streckade linjen. Det färgade trädet "inuti" arträdet visar en viss gens historia, där olika genvarianter uppstått genom mutationer (grenar med olika färger). Dessa genvarianter har av olika anledningar (slumpmässiga eller selektiva) levt vidare under olika lång tid inom de olika utvecklingslinjerna. Om man analyserat denna gen vid tiden som markerats med en heldragen linje, skulle art B haft både genvarianter som var närmare släkt med art C:s (markerade med y) och sådana som var närmare släkt med art A:s (markerade med x). Om samtliga individer som studerades då hade genvariant x, så skulle detta genträd skilja sig från arträdet. Eftersom genvariant x dog ut under tiden fram till idag (art B') och endast genvariant y överlevt, skulle en analys idag resultera i överensstämmelse mellan genträdet och arträdet. Om däremot x överlevt och y dött ut på vägen fram till B' så skulle denna gen ge en felaktig bild av arternas utvecklingshistoria (men en sann bild av denna gens utvecklingshistoria).
Illustration Jan-Åke Winqvist



uppskattningsvis under de senaste 100 000–500 000 åren (Crochet m.fl. 2002, 2003), vilket skulle kunna förklara att väldigt få genetiska skillnader mellan olika arter har hunnit utvecklas. Vidare kan den slumpmässiga sorteringen av olika genvarianter från gemensamma förfäder leda till inkongruens mellan gen- och organismträd (Fig. 3). Dessutom har hybridisering sannolikt bidragit till det förvirrande mönstret. Flera av arterna hybridiserar regelbundet med varandra, exempelvis gråtrut med vittrut och gråtrut med kaspisk trut, och rimligen har hybridiseringar förekommit under en stor del av deras historia. Bland de arter som tidigare klassificerades som underarter av gråtrut är hybridisering sällsynt mellan gråtrut och medelhavstrut (Yésou 1991, 2002, Pons m.fl. 2004) och mellan medelhavstrut och kaspisk trut (Klein & Buchheim 1997), och dessa är även väl separerade enligt mitokondriellt DNA. Eftersom de även skiljer sig i andra avseenden, t.ex. fjäderdräkt, struktur och läten, bör åtminstone medelhavstruten klassificeras

som artschild från de övriga, oavsett artbegrepp. När det gäller gråtrut kontra kaspisk trut, som hybridiserar flitigt i delar av Östeuropa (Panov & Monzikov 1999, Faber m.fl. 2000, Neubauer m.fl. 2006, Yakovets 2006), representerar de tveklöst olika utvecklingslinjer, men de skulle möjligen teoretiskt kunna komma att sammansmälta, varför deras taxonomiska status under det biologiska artbegreppet är svårtolkad.

Armenisk trut är enligt mitokondriellt DNA närmast släkt med medelhavstrut men verkar endast parasitiskt sporadiskt med denna, trots närliggande utbredningsområden (Liebers & Helbig 1999). Dessa båda skiljer sig även i fråga om utseende och läten (Liebers & Helbig 1999), varför det är rimligt att betrakta dem som olika arter. Kanadatrut och gråtrut, som tidigare betraktades som samma art, tillhör olika huvudgrenar inom trutarnas mitokondriella släkträd, och det finns inga tecken på genutbyte mellan dem. Däremot är kanadatrut genetiskt betydligt mer närstående de två östasiatiska underarterna av gråtrut

L. a. vegae och *L. a. mongolicus*, varför Collinson m.fl. (2008) förordade att dessa tre preliminärt betraktas som samma art.

Silltruten är tveklöst en egen art, även om avgränsningen österut är luddig. Det finns vissa indikationer på att underarterna *heuglini/barabensis/taimyrensis* är reproduktivt isolerade från *intermedius*, bland annat genom att de har olika häckningsbiotoper (Filchagov m.fl. 1992), och det finns ett visst stöd från analyser av mitokondriellt DNA för att de utgör olika utvecklingslinjer (Liebers & Helbig 2002). Det har även föreslagits att Östersjöns silltrutar *L. fuscus fuscus* borde betraktas som artskilda från de västliga *intermedius* och *graellsii* p.g.a. skillnader i utseende, ruggningsmönster och flyttningvägar (Sangster m.fl. 1999), men de genetiska markörer som studerats hittills ger inget stöd för detta. Som påpekats ovan är emellertid avsaknad av genetisk differentiering inget vattentätt bevis för att två taxa bör betraktas som samma art.

Sammanfattningsvis kan sägas att de ”vithövdade trutarna” utgör ett mycket spännande exempel på ett ungt, dynamiskt artkomplex med – som förväntat inom ett sådant komplex – extremt intrikata taxonomiska avgränsningsproblem. Mycket mer forskning krävs för att vi ska förstå artbildningen inom denna grupp.

Gulärlor

I Sverige finns två underarter av gulärla: sydlig gulärla *Motacilla flava flava* i söder och nordlig gulärla *M. f. thunbergi* i norr. De möts i norra Svealand/södra Norrland där en viss samhäckning förekommer, även om den verkar vara ganska begränsad. Delvis beror detta på att de föredrar olika häckningsbiotoper (*flava* häckar huvudsakligen på fuktiga ängsmarker, ofta i jordbrukslandskap, *thunbergi* företrädesvis på mossar och myrar i skogsmark). Graden av samhäckning har inte studerats i detalj. Hanarna är lätta att skilja åt på huvudteckningen (bilder nedan), och även honorna kan oftast skiljas med hjälp av huvudteckningen. I andra delar av Europa, Nordafrika och Asien samt Alaska finns ytterligare ett antal underarter; Alström & Mild (2003) erkänner sammanlagt 13 underarter, men tidigare författare har redovisat ännu fler.

Studier av mitokondriellt DNA (Alström & Ödeen 2002, Ödeen & Björklund 2003, Pavlova m.fl. 2003) har uppvisat ett mycket komplext mönster. För det första finns en djup divergens mellan de tre östasiatiska *tshutschensis*, *taivana* och *macronyx* och övriga, mer västliga taxa. För det andra finns i stort sett ingen differentiering inom dessa båda huvudgrupper, trots påtagliga skillnader i utseende mellan olika taxa. För det tredje tyder resultaten på att citronärlan *M. citreola*



Gulärla *Motacilla flava* har delats upp i många olika underarter baserat på skillnader i fjäderdräkten. Här visas de två underarter som häckar i Norden: sydlig gulärla *M. f. flava* (t.v.) och nordlig gulärla *M. f. thunbergi* (mitten). Enligt studier av mitokondriellt DNA sitter emellertid tre olika populationer av citronärln *M. citreola* (t.h) på olika grenar inuti gulärlans släktträd, även om analyser av nukleära gener motsäger detta.

Foto: Tomas Lundquist/N (sydlig gulärln och citronärln) och Göran Ekström (nordlig gulärln)

sitter på tre olika grenar inom gulärleträdet (västliga respektive östliga *M. c. citreola* inom den östliga gulärlehuvudkladen och den sydliga *M. c. calcarata* i den västliga gulärlehuvudkladen).

De enda studierna av nukleärt DNA (baserade på samma material; Alström & Ödeen 2002, Ödeen & Björklund 2003) bekräftar den djupa genetiska klyftan mellan östliga och västliga gulärlor, vilket Alström & Mild (2003) påpekade starkt tyder på att de bör klassificeras som olika arter (anammatt av bl.a. Banks m.fl. 2004, Dickinson 2014). Dessa studier stöder emellertid inte det mitokondriella genträdets uppdelning av citronärlan i tre arter, eftersom de placerade alla citronärlor i en monofyletisk grupp. Alström & Ödeen (2002) och Alström & Mild (2003) argumenterade för att detta resultat överensstämmer bättre med arträdet än vad det mitokondriella genträdet gör, och att det

mitokondriella trädet påverkats av hybridisering och genöverföring, liksom eventuellt även av andra processer (jämför Faktaruta 5 och Fig. 3).

Förvirrande namnbyten, jobbiga "splittar" och brist på konsekvens i artavgränsningar

Antalet erkända fågelarter i världen har pendlat upp och ned över tiden. För drygt hundra år sedan erkändes över 18 900 arter (Sharpe 1899–1909) baserat på ett morfologiskt artbegrepp, som klassificerade i princip alla populationer som gick att urskilja i museisamlingar som olika arter – en princip som fortfarande tillämpas för merparten av alla världens organismer. En revision baserad på det biologiska artbegreppet slog samman många av dessa arter till polytypiska arter, vilket resulterade i totalt 8 590 arter (Mayr & Amadon 1951). Därefter har antalet gradvis ökat, ca 9 000 år



Hane av isabellatörnskata Lanius isabellinus på häckningsplats vid Orongoj i närheten av Bajkalsjön, Ryssland. De flesta svenska fynd, framför allt ungfåglar, räknas nu som obestämd isabella-/turkestantörnskata, vilket får den för många fågelskådare tragiska konsekvensen att de förlorar ett "kryss". Foto: Johan Södercrantz

1980 (Bock & Farrand 1980), ca 9 700 år 1990 (Sibley & Monroe 1990) och för närvarande drygt 10 500 (Gill & Donsker 2014), och det finns inga tecken på att ökningstakten avstannat. Antalet nyupptäckta arter utgör endast en bråkdel av mängden. Till en viss del beror ökningen under senare år på nya tolkningar av artbegrepp. Exempelvis erkänner del Hoyo & Collar (2014) i en just publicerad lista över alla världens icke-tättingar, som delvis bygger på de kriterier som föreslagits av Tobias m.fl. (2010), 4 372 nu levande icke-tättingarter, vilket innefattar 462 ”splittar” och 22 ”lumpningar” jämfört med Handbook of the Birds of the World (del Hoyo m.fl. 1992–2002, vol. 1–7). Enligt en noggrann genomgång av Sangster (2009) är däremot den viktigaste anledningen till ökningen av antalet erkända arter inte en opinionssvängning till förmån för ett fylogenetiskt artbegrepp, utan att kunskapen om olika taxa har ökat dramatiskt under senare år. Denna kunskapsförbättring kan i första hand tillskrivas ökat resande, tillgång till mer lätthanterlig inspelningsutrustning och utvecklingen av DNA-analyser.

Det är otvivelaktigt förvirrande när arter byter vetenskapligt (och svenskt!) namn. Detta kan bero på att arter ”splittas”, det vill säga att underarter ”uppgaderas” till arter, vilket gäller exempelvis isabellatörnskatan *Lanius isabellinus*, som idag betraktas som två arter: isabellatörnskata *Lanius isabellinus* (*sensu stricto*; s.s., betyder i strikt bemärkelse; motsats *sensu lato*, s.l., i vid, oftast ursprunglig, bemärkelse) respektive turkestantörnskata *L. phoenicuroides* (Fromholtz m.fl. 2014). Ännu mer förvirrande blir det när en uppdelning sker i flera steg, som för den rödstrupiga sångaren *Sylvia cantillans*, som först delades upp i två arter, rödstrupig sångare *S. cantillans* (s.s.) och moltonisångare *S. subalpina* (Svensson m.fl. 2012), varefter den förra i sin tur delades upp i en ny rödstrupig sångare *S. cantillans* (s.s.) och rostsångare *S. inornata* (Fromholtz m.fl. 2014).

Namnbyten kan också förorsakas av att en art byter släkte. Detta grundar sig oftast på att nya fylogenetiska studier, alltså analyser av släktskapsförhållanden, föranleder en taxonomisk revision. Exempelvis kan sådana undersökningar visa att en viss art hör hemma i en annan del av släktträdet än vad man tidigare ansett,

som när en art i ett monotypiskt släkte (alltså ett släkte med bara en art) är ”inbäddad” i ett annat släkte. Alternativt handlar det om att man av olika skäl vill dela upp ett släkte i flera eller slå samman släkten. Se exempel och vidare diskussion under ”Klassificering på högre nivåer: släkten, familjer etc.” och ”Godtyckliga indelningar i släkten, familjer och andra högre kategorier”, nedan.

Många fågelskådare gläds när arter ”splittas”, eftersom det resulterar i längre krysslister, ibland innefattande så kallade soffkryss (dvs. redan observerade underarter som upphöjs till arter). Andra uttrycker däremot en frustration över att många av dessa nya arter har så subtila kännetecken att de är svåra att identifiera, ibland omöjliga att säkert bestämma, om de inte sjunger eller kan DNA-sekvenseras. Dessutom finns risken att en art i den egna listan efter uppdelning i två eller flera arter visar sig vara obestämbar i efterhand, vilket medför strykningar av kryss... En lärdom av detta bör vara att man alltid ska studera och dokumentera alla rariteter som dyker upp i Sverige så noggrant att de kan bestämmas i efterhand, ifall de så småningom skulle ”splittas”. Dessutom är det betydligt roligare och mer lärorikt att studera en vilseflugen fågel i detalj än att bara snabbt kryssa av den!

Eftersom det aldrig har funnits något allmänt accepterat artbegrepp, och det dessutom görs olika tolkningar av ett och samma artbegrepp, har taxonomiska revisioner ofta genomförts inkonsekvent, vilket lett till förvirring beträffande artavgränsningskriterier. Exempelvis har en viss grad av hybridisering ibland tagits som ett stöd för att två taxa är samma art, medan andra taxa med likartad hybridiseringsfrekvens har klassificerats som olika arter. Utan tvekan är bevisbördan för att ”splitta” en polytypisk art betydligt högre än för att fortsätta att betrakta de olika underarterna som tillhörande denna polytypiska art. Detta är tvärtemot hur det borde vara, enligt Gill (2014).

Sverigelistan, VP-listan och världslistan – vilken är bäst, och vem bestämmer egentligen?

Det finns flera olika världslistor i tryckt eller digital form (Tabell 1, nästa sida). Åtminstone ett par av dessa har expertkommittéer knutna till sig för att bistå med uppdateringar i ljuset av ny kunskap. BirdLife Sverige

Tabell 1: Olika världslistor

- Det finns ett flertal olika listor över världens fågelarter. De skiljer sig beträffande taxonomi och antalet arter. Att betygsätta dem handlar mest om tycke och smak. Nedan presenteras några av dessa listor kortfattat.
- Gill, F. & Donsker, D. IOC World Bird List. Denna lista finns endast på nätet (<http://www.worldbirdnames.org>). Version 4.4 (aktuell i nov 2014) omfattar 10 546 nu levande arter och 149 arter som dött ut under "modern" tid. Den uppdateras löpande, delvis med hjälp av en internationell expertkommitté (i vilken bl.a. undertecknad ingår).
- Dickinson, E.C. & Remsen, J.V., Jr.. The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World. 4:e uppl. 2013. Vol. 1. Non-passerines. 2014. Vol. 2. Passerines. Aves Press, Eastbourne. Denna lista omfattar totalt 10 135 arter. Sammanställningen har haft stöd av en internationell expertkommitté.
- del Hoyo, J. & Collar, N.J. 2014. HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World. Volume 1. Non-passerines. Lynx Edicions, Barcelona. Den första volymen, som omfattar icke-tättingar, erkänner 4 372 nu levande arter (4 234 "IOC-listan" och 4 072 i "Howard & Moore"). Enligt planerna ska listan uppdateras löpande på nätet (www.hbw.com) efter att tättingvolymen är publicerad (planerad till 2016).
- Clements, J. 2007. The Clements Checklist of Birds of the World. Cornell University Press. En uppdaterad version (2014) är tillgänglig via internet (www.birds.cornell.edu/clementschecklist). Denna omfattar 10 404 arter.

(f.d. Sveriges Ornitologiska Förening) förvaltar en lista över alla arter i Västpalearktis (<http://www.sof-net.org/sveriges-ornitologiska-forening/nya-vastpalearktislistan-vp-1/vastpalearktislistan-i-webbformat>) som är fastställd av föreningens taxonomiska kommitté.

I realiteten handlar det mest om tycke och smak vilken taxonomisk lista man väljer att följa för egen del. Alla listor är i första hand kompilat och tolkningar av publicerade artiklar, vilka baseras på listförfattarnas val av artbegrepp, som ofta inte är explicit uttryckt. Även i de fall där författarna säger sig följa ett visst artbegrepp är detta aldrig särskilt konsekvent genomfört. Det hittills mest seriösa försöket att tillämpa artkriterier på ett stringent sätt har nyligen publicerats i en lista över alla världens icke-tättingar (del Hoyo & Collar 2014). Även en volym över alla världens tättingar som grundar sig på samma principer är under utarbetande. Denna lista bygger delvis på de kriterier som utarbetats av Tobias m.fl. (2010), som nämnts ovan. Dock har p.g.a. tidsbrist bara en mindre del av arterna bedömts enligt dessa kriterier.

Klassificering på högre nivåer (släkten, familjer etc.)

Tidigare baserade man klassificeringar på yttre likhet: arter som liknade varandra ansågs vara närbesläktade och placerades i samma släkte, familj, etc. (se Faktaruta 1 i del 1). En ny tideräkning inleddes i och med att det blev allmänt accepterat att de enda egenskaper som var informativa beträffande fylogenin var sådana som var unika för två eller flera arter som följd av att de nedärvt från den närmaste gemensamme förfadern (så kallade *synapomorfa* egenskaper; Hennig 1966) (Fig. 1 i del 1). I samband med att DNA-analyser gjorde entré på scenen startade en veritabel revolution, som i vissa avseenden ritade om fåglarnas släkttred högst avsevärt – men som även bekräftade många av de tidigare resultaten. Eftersom modern klassificering endast godtar monofyletiska grupper, dvs. sådana vars arter har en gemensam förfader som de inte delar med arter utanför denna grupp (Fig. 1 i del 1), har dessa DNA-studier resulterat i en mängd taxonomiska förändringar. Exempelvis placeras numera jungfrutranan i släktet *Grus* och inte, som ti-



Framöver måste vi nog acceptera att flera mycket udda vadararter som placerats i egna släkten kommer att föras till släktet *Calidris*, där kärrensnäppa, småsnäppa m.fl. ”typiska” småvadarer hör hemma. Här ses en skedsnäppa, numera *Calidris pygmeus*, tidigare placerad i det monotypiska släktet *Eurynorhynchus*.
Foto: Tomas Lundquist/N

digare, i *Anthropoides*, eftersom den enligt genetiska studier inte hamnar utanför släktet *Grus* (Krajewski m.fl. 2010), och fjällugglan har flyttats från det monotypiska släktet *Nyctea* till samma släkte som berguv, *Bubo*, eftersom den fylogenetiskt är insprängd bland andra *Bubo*-arter (Wink m.fl. 2000, 2009). Ett annat fall gäller de fem monotypiska vadarsläktena *Limicola* (myrnsnäppa), *Tryngites* (prärielöpare), *Philomachus* (brushane), *Eurynorhynchus* (skedsnäppa) och *Aphriza* (bränningssnäppa), som alla vid en fylogenetisk analys visade sig vara inbäddade i släktet *Calidris* (Gibson & Baker 2012), vilket föranledde sammanslagning (”lumpning”) av alla dessa med *Calidris*. Vidare har det visats att vitvingad lärka *Melanocorypha leucoptera* är närmare släkt med arterna i släktet *Alauda* (t.ex. sånglärka *A. arvensis*) än med släktet *Melanocorypha* (t.ex. kalenderlärka *M. calandra*), varför den föreslogs flyttas till släktet *Alauda* (Alström m.fl. 2013a). I samma studie framkom även att korttållärka *Calandrella brachydactyla* och dvärglärka *C. rufescens* inte är nära besläktade

(utan att den förra är närmare släkt med berglärka *Eremophila alpestris*!), varför dvärglärka rekommenderades placeras i det återupprättade släktet *Alaudala*. Ett annat fall rör kornsparven, som tidigare placerades i det monotypiska släktet *Miliaria*, skild från andra fältsparvar (*Emberiza*) p.g.a. storlek (inklusive könsdimorfism i storlek), näbbform, ruggningsmönster och beteende (Voous 1977, Cramp & Perrins 1994), men som enligt DNA-analyser sitter ”mitt i *Emberiza*-trädet”, och följaktligen bör tillhöra det släktet (Grapputo m.fl. 2001, Lee m.fl. 2001, Alström m.fl. 2008).

Namnbyten som orsakas av att arter byter släkte leder tveklöst till en viss till förvirring och frustration. En person som är van vid att fjällugglan heter *Nyctea scandiaca* blir naturligtvis brydd när hen konfronteras med namnet *Bubo scandiacus*. I detta fall har inte bara släktet ändrats utan även ändelsen på artepitetet, vilket ytterligare ökar språkförbistringen (se ”Taxonomiska



När Linné beskrev kornsparven 1758 fick den det vetenskapliga namnet *Emberiza calandra* Linnaeus, 1758. Senare placerades arten i ett nytt släktet *Miliaria*, och den fick då namnet *Miliaria calandra* (Linnaeus, 1758). Parentesen som tillkommit runt auktorer talar om att arten ursprungligen beskrevs i ett annat släkte. Nu har det visat sig att kornsparven, trots avvikande utseende och beteende sitter ”mitt i *Emberiza*-trädet”, dvs. är mycket nära släkt med andra fältsparvar i detta släkte. Därmed gäller åter Linnés ursprungliga släkte och parentesen kring auktorer försvinner, så att det återigen blir *Emberiza calandra* Linnaeus, 1758.

Foto: Hans Bister

regler – the International Code of Zoological Nomenclature”, nedan). Och man kan lätt få för sig att taxonomerna fått finnat när det gäller *Iduna caligata*, som tidigare hette *Hippolais caligata* och som dessutom bytt svenskt namn flera gånger, först från liten gulsångare till mindre härmsångare, sedan till gråsångare och slutligen (?) till stäppsångare! Dessutom har den delats upp i två arter, i och med att underarten *rama* brutits ut och givits artstatus. Om de vetenskapliga namnen ska spegla släktskap, enligt den *binära nomenklaturen* med ett släktnamn och ett *artepitet* som Linné införde, är namnförändringar av detta slag tyvärr oundvikliga resultat av att släkträd ritas om. Ett alternativt system utan ranger (släkten, familjer, ordningar, etc.), i enlighet med den så kallade fylokoden (”PhyloCode”), har föreslagits men ännu inte implementerats (<http://www.ohio.edu/phylocode>). En fördel med detta system är att så länge inte en art delas upp i två eller flera arter ändras inte namnet som följd av ny kunskap om dess släktskapsförhållanden.

Varför kan studier av morfologiska egenskaper vara vilseledande?

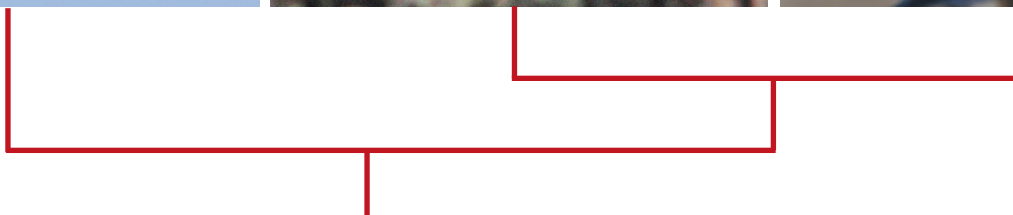
Det finns flera anledningar till varför likheter i yttre och inre egenskaper, såsom fjäderdräktsmönster och anatomiska detaljer, kan vara missvisande beträffande fylogeni. En viktig anledning är att arter som inte är nära släkt kan uppvisa likheter på grund av att de lever i likartade miljöer och/eller äter liknande föda. Detta kallas konvergent eller parallell evolution. Exempelvis ansåg man tidigare att lommar och doppingar liksom flamingor och storkar var nära släkt med varandra baserat på generella likheter i struktur, men samstämmiga DNA-studier (t.ex. van Tuinen m.fl. 2001, Ericson m.fl. 2006, Hackett m.fl. 2008, McCormack m.fl. 2013, Jarvis m.fl. 2014) har visat att dessa antaganden är fel, och att istället doppingar och flamingor är varandras närmaste släktingar! Dessa genetiska analyser har fått stöd av förnyade morfologiska studier (Mayr 2004, Manegold 2006). Ett annat numera väldokumenterat exempel är att falkar är närmare släkt med tättingar och papegojor än med övriga dagrovfåglar (t.ex. Ericson m.fl. 2006, Hackett m.fl. 2008, McCormack m.fl. 2013, Jarvis m.fl. 2014). Med andra ord är jaktfalken närmare släkt med domherren än med



Stäppsångare *Iduna caligata*. Kommer båda dessa namn att gälla om tio år? Foto: Tomas Lundquist/N

duvhöken! Här har falkarnas och de övriga dagrovfåglarnas gemensamma livsstil uppenbarligen fått dem att utveckla många yttre likheter. Detta är måhända något mindre chockerande om man betänker att de olika arterna i törnskatesläktet (*Lanius*), som ju delvis livnar sig på andra ryggradsdjur, närmar sig falkar i framför allt näbbform. Något mindre uppseendeväckande, men likafullt fascinerande, är att många av de olika grupper av sångare som tidigare klassificerades i familjen Sylviidae representerar vitt skilda utvecklingslinjer, som grupperades ihop på grund av likheter som utvecklats på grund av liknande levnadsförhållanden, i synnerhet föda. Exempelvis sitter släktena *Phylloscopus* (t.ex. lövsångare *P. trochilus*), *Acrocephalus* (t.ex. rörsångare *A. scirpaceus*), *Locustella* (t.ex. gräshoppingsångare *L. naevia*), *Cettia* (i Europa endast cettisångare *C. cetti*), *Cisticola* (i Europa endast grässångare *C. juncidis*) och *Sylvia* (t.ex. ärtsångare *S. curruca*) på spridda grenar i ett släkträd som även omfattar bl.a. timalior, stjärtmesar, bulbyler, svalor och lärkor (sammansatt i Alström m.fl. 2013b).

I många fall ger DNA-analyser vid handen att en viss art eller grupp av arter har divergerat så kraftigt i utseende (ofta även i beteende och ekologi) från sina närmaste släktingar att de verkliga släktskapsförhållandena förbisetts, som i de ovan nämnda fallen med doppingar och flamingor, falkar och tättingar, de fem vadararterna, fjälluggla med flera. Skäggesen *Panurus*



Genetiska analyser visar att många fågelgrupper inte hör hemma där de placerats traditionellt baserat på morfologi. I många fall rör det sig om konvergent eller parallell evolution, som lett till likartat utseende på grund av liknande levnadssätt. Duvhök *Accipiter gentilis* och jaktfalk *Falco rusticolus* är båda rovfåglar, men det fylogenetiska trädet ovan visar att jaktfalken är närmare släkt med domherre *Pyrrhula pyrrhula* än med duvhök. Foto: Hans Bister (duvhök), Tomas Lundquist/N (jaktfalk och domherre)

biarmicus ansågs tidigare vara nära släkt med de asiatiska papegojnäbbarna (t.ex. släktet *Paradoxornis*), eftersom den liknar dessa och har ett likartat levnadssätt. Men enligt samstämmiga DNA-analyser (Ericson & Johansson 2003, Alström m.fl. 2006, Johansson m.fl. 2008, Fregin m.fl. 2012) är dess närmaste släktingar istället lärkor (och papegojnäbbarna har enligt samma och andra källor befunnits vara nära besläktade med "våra" *Sylvia*-sångare)! I detta fall föranleder emellertid den nya insikten ingen ändring av släktnamnet, eftersom skäggesen inte sitter på en gren inuti lärkornas släkträd utan är deras närmaste nu levande släkting. Man häpnar över att skäggesen är nära släkt med lärkorna, eftersom de är så olika i de flesta avseenden, men om man tittar på hela överfamiljen *Sylvioidea*, där dessa båda ingår, är det lärkorna som

är mest avvikande. Gissningsvis var skäggesens och lärkornas gemensamme förfader mer lik den förra än de senare. Dessutom vet vi inget om hur utdöda sidogrenar på skäggesens och lärkornas utvecklingslinjer såg ut.

Kan man lita på DNA-studierna?

En relevant fråga att ställa sig när DNA-analyser kullkastar tidigare sanningar om släktskapsförhållanden är om dessa studier är tillförlitliga. Detta är inte alltid så lätt att svara på, och det finns många tänkbara felkällor (se Faktaruta 5 i del 1). Det är viktigt att inse att alla fylogenetiska träd är hypoteser, och man bör därför betrakta alla nya resultat med en sund skepsis tills de har bekräftats av oberoende analyser. Studier som endast baseras på en gen eller enbart mitokondriella

gener ska aldrig accepteras som en sanning. Generellt sett gäller att ju fler oberoende gener som analyseras desto större är sannolikheten att man lyckas rekonstruera det korrekta släkträdet. Dock kan det hända att vissa grenar i ett träd förblir oklart förankrade oavsett hur mycket data som analyserats. I en studie av nära 42 miljoner baspar från 48 arter representerande 34 fågelordningar (Jarvis m.fl. 2014), vilket är mellan 75 och 8 000 gånger fler baspar än i de tidigare mest omfattande fågelstudierna (Ericson m.fl. 2006, Hackett m.fl. 2008, McCormack m.fl. 2013), är vissa släktskapsförhållanden fortfarande oklara. Exempelvis finns i släkträdet en grupp som omfattar trappar, turakoer och gökar, men det är osäkert vilka två av dessa som är närmast släkt med varandra. Vidare är det oklart om ugglor är närmare släkt med musfåglar, näshornsfåglar, hackspettar m.fl. eller med dagrovfåglar (exklusive falkar). Den förstnämnda placeringen har starkast statistiskt stöd i denna analys. I många fall har uppseendeväckande resultat från genetiska studier fått stöd av förnyade morfologiska studier, som exempelvis när det gäller släktskapet mellan doppingar och flamingor som nämnts tidigare.

Godtyckliga indelningar i släkten, familjer och andra högre kategorier

De olika högre kategorierna, såsom släkte, familj, ordning etc., saknar definitioner, bortsett från den hierarkiska ordningen mellan dem (se Faktaruta 1 i del 1). Med andra ord är dessa kategorier helt godtyckligt avgränsade och utgör inte på något vis jämförbara enheter. Både släkten och familjer kan omfatta en art (monotypiskt släkte respektive monotypisk familj) eller hundratals arter, och ett taxon som av vissa författare betraktas som en familj kan av andra klassificeras som en överfamilj eller till och med ännu högre eller lägre rang, utan att man nödvändigtvis är oense om släkträdet. Oftast grupperas arter i släkten baserat på allmän likhet, även om ett huvudkriterium numera är att alla taxonomiska grupper ska vara monofyletiska (eller innehålla bara en art). Eftersom det inte finns några allmänt vedertagna, objektiva kriterier för avgränsning av taxonomiska grupper, finns ett stort utrymme för personliga tolkningar efter tycke och smak – vilket är huvudanledningen till att klassificeringen

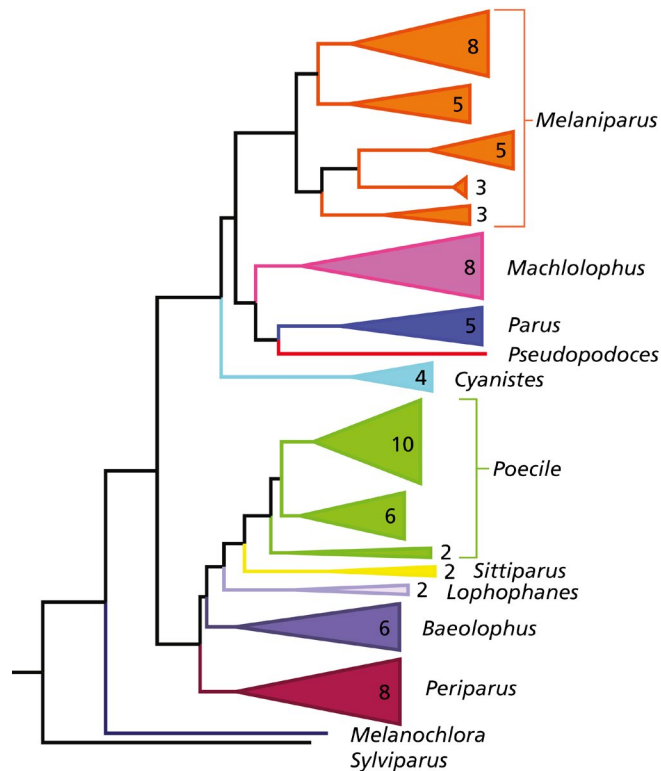


Fig. 4. Släkträdet för familjen Paridae (mesar). Höjden på varje triangel motsvarar antalet analyserade arter i varje grupp (det exakta antalet är angivet), medan längden på trianglarna anger den genetiska variationen inom gruppen. Som synes finns flera olika sätt som de olika grupperna skulle kunna namnges., t.ex. en sammanslagning av Parus och Pseudopodoces eller av Parus, Pseudopodoces och Machlolophus (i båda fallen med släktnamnet Parus som giltigt namn).

Illustration: Per Alström, efter Johansson m.fl. (2013).

varierar så mycket mellan olika källor och är så instabil. Somliga taxonomer föredrar stora släkten (oftast av praktiska skäl – det är lättare att minnas ett fåtal namn än många), medan andra har en förkärlek för små släkten, som ger mer information om släktskapsförhållanden. Med andra ord kan en författare klassificera en viss grupp som ett släkte, medan en annan författare delar in samma grupp i flera olika släkten. De flesta taxonomer baserar klassificeringar endast på

släktskap, oavsett variationen i utseende inom dessa grupper, medan andra föredrar att placera arter med avvikande utseende i egna släkten (fjälluggla, brus-hane med flera har tidigare nämnts som exempel på detta). Inget av dessa tillvägagångssätt är rätt eller fel, och ingen av preferenserna kan objektivt anses vara bättre än någon annan – under förutsättning att taxa är monofyletiska (se Fig. 1 i del 1). Metoder som bygger på standardiseringar baserade på en tidsskala har föreslagits (t.ex. Hennig 1966, Sibley & Ahlquist 1990, Avise & Johns 1999, Holt & Jönsson 2014), men de har inte slagit igenom.

Som ett exempel placerades tidigare alla mesar i släktet *Parus*, medan de svenska arterna nu delas in i *Periparus* (svartmes *P. ater*), *Lophophanes* (tofsmes *L. cristatus*), *Poecile* (entita *P. palustris*, talltita *P. montanus* och lappmes *P. cinctus*), *Cyanistes* (blåmes *C. caeruleus* och den tillfälligt observerade azurmesen *C. cyanus*) och *Parus* (talgoxe *P. major*). Detta baseras på äldre analyser med hjälp av DNA-DNA hybridisering (Slikas m.fl. 1996) respektive mitokondriellt DNA (Gill m.fl.

2005) och en nyligen publicerad studie omfattande samtliga världens arter baserad på flera gener (Johansson m.fl. 2013; Fig. 4). Uppsplittningen av *Parus* i flera släkten syftar i första hand till att spegla fylogenin i namngivningen men tar även hänsyn till arternas utseende. Som framgår av Fig. 4 finns det många alternativa möjligheter att klassificera dessa arter på, så länge man följer grundprincipen att bara namnge monofyletiska grupper. I många fall finns tillgängliga namn som kan användas för en viss grupp, medan i andra fall nya namn måste föreslås (i enlighet med ICZN:s regler; se Faktaruta 7).

Ett annat exempel rör måsar och trutar, som alla fördes till släktet *Larus*, med undantag för några arter vilka betraktades som avvikande och därför begåvades med egna släkten, såsom rosenmåsa (*Rhodostethia rosea*), ismåsa (*Pagophila eburnea*), tärnmåsa (*Xema sabini*) och tretåig mås (*Rissa tridactyla*). Den officiella svenska artlistan delar numera upp släktet *Larus* i ytterligare två släkten: *Hydrocoloeus* (dvärgmåsa *H. minutus*) och *Chroicocephalus* (skrattnåsa *C. ridibundus* och

Faktaruta 7: Att beskriva nya arter och nomenklaturregler

Att beskriva en för vetenskapen ny art är en komplicerad och tidsödande process. Först gäller det att försäkra sig om att den inte redan är namngiven för länge sedan, eller att namnet inte publicerats i någon svårtillgänglig tidskrift. Följaktligen måste ett stort antal publikationer genomsökas. Ibland räcker det att läsa ursprungliga beskrivningar av namngivna arter för att avgöra om den potentiella nya arten är identisk med någon sådan. Men många gånger måste man studera så kallade typexemplar, det vill säga utvalda museiexemplar som fungerar som en referens för artnamnet.

Om inget tyder på att arten redan är beskriven får forskaren mynta ett vetenskapligt namn. Namngivningen måste emellertid följa internationellt överenskomna regler i enlighet med den "internationella zoologiska koden" (International Code of Zoological Nomenclature, ICZN 1999). För nya arter krävs bland annat en detaljerad beskrivning, uppgifter om var och när typexemplaret eller typexemplaren är insamlade och var de är deponerade, samt publicering i en vetenskaplig tidskrift (elektronisk publicering är numera accepterat med vissa restriktioner).

Det händer att en och samma art av misstag begåvas med olika namn, så kallade synonymnamn, oftast därför att olika forskare inte är medvetna om varandras upptäckter. Då gäller att det först publicerade namnet har prioritet (förutsatt att det föreslagits i enlighet med ICZN:s regler), vilket innebär att det blir det giltiga namnet för arten. Det kan också visa sig att olika arter råkar få samma namn, så kallade homonymer. Återigen har det först beskrivna namnet företräde. Den "zoologiska koden" reglerar namngivningen för alla taxonomiska kategorier upp till och med överfamilj.

Det finns ingen internationell kommitté som avgör om en ny art är acceptabel eller inte. I första hand är det upp till tidskriften som artikeln om den nya arten publiceras i att avgöra om forskningen verkar trovärdig och namngivningen följer reglerna, och i andra hand får tiden utvisa om den nya arten blir allmänt accepterad eller inte.

långnäbbad mås *C. genei* av de europeiska arterna (Jirle m.fl. 2010). Detta grundar sig på en studie av mitokondriellt DNA från samtliga världens måsar och trutar (Pons m.fl. 2005), som föreslog ytterligare uppsplittring av *Larus* i *Ichthyæetus* (svarthuvad trut, rödnäbbad trut och svarthuvad mås av de europeiska arterna) och *Leucophaeus* (de i Europa sällsynta gäster-na sotvingad mås och präriemås), samt en sammanslagning av *Rhodostethia* med *Hydrocoloeus* (p.g.a. prioritetregeln, se Faktaruta 7). Den kraftiga uppdelningen av *Larus* grundade sig i att författarna ville spegla släktskapsförhållandena genom att ge olika namn åt samtliga ”väldefinierade” klader i trädet. Såsom ovan påpekats bör man inte dra några säkra slutsatser baserat på studier av enstaka gener, varför den föreslagna uppdelningen kan betraktas som förhastad.

Alla linjära taxonomier, dvs. listor över arter, försöker spegla någon form av släktskapsförhållanden. Äldre listor över europeiska fåglar brukade börja med lommar och doppingar och sluta med kråkfåglar eller finkfåglar och fältsparvar. Nyare böcker inleder med andfåglar, följda av hönsfåglar. Det finns emellertid ett ”oändligt” antal olika möjliga sätt att presentera ett fylogenetiskt träd på i listform, vilket är en av anledningarna till att presentationsordningen varierar så mycket mellan olika källor. Ett enkelt exempel (Fig. 4): De nu levande fåglarna (Neornithes) delas in i två huvudgrupper, (1) Paleognathae (”strutsfåglar”, stubbstjärthöns eller tinamoer och kivifåglar) och (2) Neognathae (övriga). Inom Neognathae finns två undergrupper, (a) Galloanseres (eller Galloanserae – namngivningen varierar) och (b) Neoaves. Galloanseres omfattar de två kladerna (y) Anseriformes (andfåglar) och (z) Galliformes (hönsfåglar m.fl.), medan Neoaves omfattar alla de övriga. Eftersom Paleognathae och Neognathae är ”systrar” är det egalt vilken av dessa båda grupper som redovisas först. Det samma gäller Galloanseres och Neoaves. Inom Galloanseres är det likgiltigt om man väljer att presentera Anseriformes eller Galliformes först, eftersom de också är ”systrar” och därför ”jämbördiga” (systertaxa är per definition lika gamla). Inom alla dessa grupper har man samma variationsmöjligheter. Om man tänker på ett fylogenetiskt träd som en mobilsulptur, där alla grenar kan snurras runt noden som utgörs

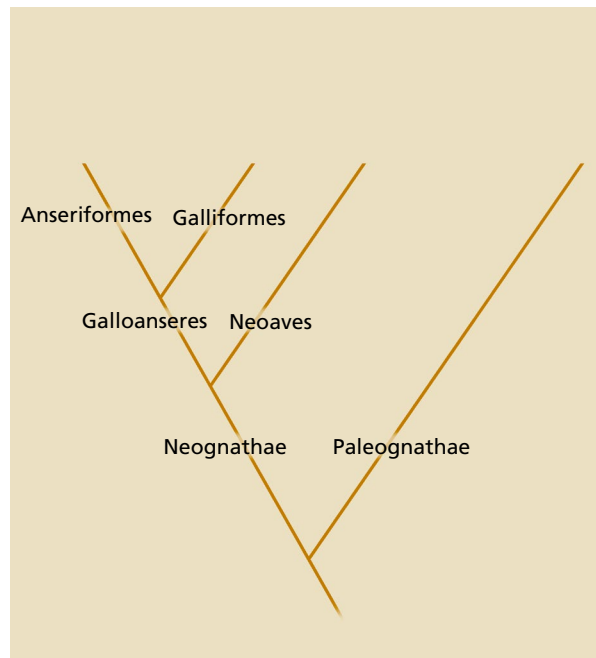


Fig. 5. Fylogenetiskt träd (kladogram) som visar släktskapet mellan högre taxa bland fåglarna. Vid varje förgrening (nod) kan man vrida grenarna utan att göra våld på gruppernas inbördes släktskap. Varje gren utgörs av en monofyletisk grupp. Illustration: Jan-Åke Winqvist

den hypotetiska förfadern (se Fig. 5), förstår man att det finns otaliga möjligheter att variera ordningen. De flesta böcker och artlistor redovisar inte någon specifik metod som de valt att ordna arter och högre kategorier efter, men de flesta författare försöker placera nära släktingar så nära varandra som möjligt.

Taxonomiska regler – the International Code of Zoological Nomenclature

Namngivningen av arter och högre kategorier upp till och med överfamilj styrs av den internationella koden för zoologisk nomenklatur, ofta kallad ”den zoologiska koden” (ICZN 1999). Se Faktaruta 7.

Sammanfattning

Otaliga artbegrepp har formulerats, varav de mest kända är det ”biologiska artbegreppet” och olika varianter av ”fylogenetiska artbegrepp”. Det förra betraktar arter som reproduktiva enheter som hålls

åtskilda genom reproduktionsbarriärer, medan de senare anser att arter är segment av utvecklingslinjer som kan identifieras t.ex. genom att de uppvisar unika egenskaper. Anhängare av det biologiska artbegreppet klassificerar geografiska varianter av arter som underarter, medan förespråkare av fylogenetiska artbegrepp oftast endast erkänner olika arter. Oavsett artbegrepp, är det ofta svårt att avgränsa arter. Detta är en följd av att arter utvecklas gradvis över tiden, ofta ”längs slingrande vägar”, så att gränsen mellan en svagt differentierad population/underart och en art med nödvändighet är diffus under en (varierande lång) del av utvecklingshistorien.

När det gäller artavgränsningar förordas en metod som tar hänsyn till så många olika kategorier av data som möjligt, såsom fjäderdräkt, struktur, läten, DNA, beteenden, ekologi och geografiska utbredningar. Procentuella genetiska avstånd är användbara, men de är ofta svårtolkade, och genetiska distanser från olika studier är som regel inte direkt jämförbara.

DNA-analyser har revolutionerat kunskapen om släktskap mellan arter och högre kategorier. Dessa studier har bekräftat en stor del av de gamla sanningarna, men de har även påvisat åtskilliga fall där den traditionella taxonomin har vilseletts p.g.a. konvergent eller kraftigt divergent evolution. Det är viktigt att inse att fylogenetiska träd kan vara missvisande, och de bör aldrig betraktas som absoluta sanningar, i synnerhet inte om de baseras på ett fåtal gener. Tyvärr resulterar ofta ny kunskap i förvirrande namnbyten.

Högre taxonomiska kategorier (släkten, familjer, ordningar, etc.) är godtyckligt avgränsade, varför olika författare gör olika indelningar, vilket ytterligare bidrar till namnförbistring. Även ordningsföljden i artlistor kan varieras oerhört mycket, och det finns ingen ”sann” ordning.

Slutligen: Alla fåglar är intressanta, oavsett om de klassificeras som arter eller underarter, så strunta i om en viss fågel klassificeras som en art eller underart! Om du reser utomlands, kan du bidra till att lösa ”taxonomiska knutar” genom att dokumentera det du ser och hör genom anteckningar, foton, video och ljudinspelningar.

Tack

Jag vill tillägna denna artikel minnet av min gode vän och ornitologiske mentor Lars Larsson, som efter två års sjukdom somnade in i augusti 2014. Hans inspiration, entusiasm och enorma kunskap var en stor glädje och tillgång för mig under de nästan 40 år som jag hade förmånen att känna honom. Varmt tack till Bertil Borg, Tomas Carlberg, Torbjörn Ebenhard, Ragnar Hall och Urban Olsson för värdefulla synpunkter, George Sangster och Pierre-André Crochet för litteraturtips, Jan-Åke Winqvist för illustrationer, Tomas Lundquist, Hans Bister, Matte Haglund, Johan Södercrantz och Göran Ekström för foton, Ulf Johansson för originaldata till Fig. 4 och Anna Lejfelt-Sahlén för redigering. ■

Per Alström

Professor i ornitologi, taxonom vid ArtDatabanken.
<http://www.slu.se/per-alstrom-research>
https://www.researchgate.net/profile/Per_Alstroem
E-post: per.alstrom@slu.se

Litteratur

En komplett lista över samtliga referenser som nämns i artikeln publiceras på Fauna och Floras hemsida (www.faunaochflora.se).



Ornvråk Buteo buteo. Den är ganska lätt att skilja på utseendemässigt från ornvråk B. rufinus, som häckar i Nordafrika och från sydöstra Europa till Centralasien. Men som nämndes i första delen av denna artikel är de båda arterna närmast identiska när man studerar DNA från deras mitokondrier. Foto: Tomas Lundquist/N

Ordning i klassen!

Taxonomi och systematik – exempel från fåglarnas värld

Litteratur

Här redovisas samtliga referenser som omnämns i de båda delartiklarna med ovanstående titel. Artiklarna publicerades i *Fauna och Flora* 2014:4 och 2015:1.

- Alström, P., Mild, K. & Zetterström, B. 2003. Pipits and Wagtails of Europe, Asia and North America. Christopher Helm, London & Princeton University Press, Princeton.
- 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: Alström, P. (ed.) *Species Limits and Systematics in Some Passerine Birds*. – Acta Universitatis Upsaliensis, Uppsala.
- Alström, P., Olsson, U., Lei, F., Wang, H-T., Gao, W. & Sundberg, P. 2008. Phylogeny and classification of the Old World Emberizini (Aves, Passeriformes). – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47: 960–973.
- Alström, P. & Ranft, R. 2003. The use of sounds in avian systematics, and the importance of bird sound archives. – *Bulletin of the British Ornithologists' Club Supplement* 123A: 114–135.
- Alström, P., Ericson, P.G.P., Olsson, U. & Sundberg, P. 2006. Phylogeny and classification of the avian superfamily Sylvioidea. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38: 381–397.
- Alström, P., Saitoh, T., Williams, D., Nishiumi, I., Shigeta, Y., Ueda, K., Irestedt, M., Björklund, M. & Olsson, U. 2011. The Arctic Warbler *Phylloscopus borealis* – three anciently separated cryptic species revealed. – *Ibis* 153: 395–410.
- Alström, P., Barnes, K.N., Olsson, U., Barker, F.K., Bloomer, P., Khan, A.A., Qureshi, M.A., Guillaumet, A., Crochet, P.-A. & Ryan, P.G. 2013a. Multilocus phylogeny of the avian family Alaudidae (larks) reveals complex morphological evolution, non-monophyletic genera and hidden species diversity. – 69: 1043–1056.
- Alström, P., Olsson, U. & Lei, F. 2013b. A review of the recent advances in the systematics of the avian superfamily Sylvioidea. – *Chinese Birds* 4: 99–131. [Open Access]
- Amadon, D. 1949. The seventy-five percent rule for subspecies. *Condor* 51:250–258.
- Andersson, M. 1999a. Phylogeny, behaviour, plumage evolution and neoteny in skuas Stercorariidae. – *Journal of Avian Biology* 30: 205–215.

- Andersson, M. 1999b. Hybridization and skua phylogeny. – *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 266: 1579–1585.
- Awise, J.C. 1994. *Molecular markers, natural history and evolution*. Sinauer Associates Inc., New York & London.
- Awise, J.C. & Johns, G.C. 1999. Proposal for a standardized temporal scheme of biological classification for extant species. – *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96: 7358–7363.
- Banks, R.C., Cicero, C., Dunn, J.L., Kratter, A.W., Rasmussen, P.C., Remsen Jr, J.V., Rising, J.D. & Stotz, D.F. 2004. Forty-fifth supplement to the American Ornithologist' Union Check-list of North American Birds. – *The Auk* 121: 985–995.
- Björklund, M., Alonso, D., & Edelaar, P. 2013. The genetic structure of crossbills suggests rapid diversification with little niche conservatism. – *Biological Journal of the Linnean Society* 109: 908–922.



De flesta fågelskådare känner säkert igen en trapp (här en svartbukad trapp Lissotis melanogaster), men inte många vet att trappar är släkt med gökfåglar. Foto: Ragnar Hall

- Bock, W.J. & Farrand, J. 1980. The number of species and genera of recent birds: a contribution to comparative systematics. – *American Museum novitates*; no. 2703.
- Cohen, B.L., Baker, A.J., Blechschmidt, K., Dittmann, D.L., Furness, H.D., Gerwin, J.A., Helbig, A.J., de Korte, J., Marshall, H.D., Palma, R.L., Peter, H.-U., Ramli, R., Siebold, I., Willcox, M.S., Wilson, R.H. & Zink, R.M. 1997. Enigmatic phylogeny of skuas (Aves: Stercorariidae). – *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 264: 181–190.
- Collinson, M., Parkin, D.T., Knox, A.G., Sangster, G. & Svensson, L. 2008. Species boundaries in the Herring Gull complex. – *British Birds* 101: 340–363.
- Cracraft, J. 1983. Species concepts and speciation analysis. In: Johnston, R.F. (ed.) *Current Ornithology*. New York. pp. 159–187.
- Cracraft, J. 1989. Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. In: Otte, D. & Endler, J.A. (eds.) *Speciation and its consequences*. Sunderland, Mass. pp. 28–59.
- Cramp, S. & Perrins, C.M. (eds.), 1994. *The Birds of the Western Palearctic*, vol. 9. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Crochet, P.-A., Bonhomme, F. & Lebreton, J.-D. 2000. Molecular phylogeny and plumage evolution in gulls (*Larini*). – *Journal of Evolutionary Biology* 13: 47–57.
- Crochet, P.-A., Lebreton, J.-D. & Bonhomme, F. 2002. Systematics of large white-headed gulls: patterns of mitochondrial DNA variation in western European taxa. – *The Auk* 119: 603–620.
- Crochet, P.-A., Chen, J. Z., Pons, J.-M., Lebreton, J.-D., Hebert, P.D.N. & Bonhomme, F. 2003. Genetic differentiation at nuclear and mitochondrial loci among large white-headed gulls: sex biased interspecific gene flow? – *Evolution* 57: 2865–2878.
- Dayrat, B. 2005. Towards integrative taxonomy. – *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 407–415.
- de Knijff, P., Denkers, F., van Swelm, N.D. & Kuiper, M. 2001. Genetic affinities within the herring gull *Larus argentatus* assemblage revealed by AFLP genotyping. – *Journal of Molecular Evolution* 52: 85–93.
- del Hoyo, J. & Collar, N.J. 2014. *HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World*. Volume 1, non-passerines. Lynx Edicions, Barcelona.
- del Hoyo, J. et al. (eds.) 1992–2002. *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 1–7. Lynx Edicions, Barcelona.
- de Queiroz, K. 1998. The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: A conceptual unification and terminological recommendations. In: Howard, D.J. & Berlocher, S.H. (eds.) *Endless forms: Species and speciation*. Oxford University Press, New York. pp. 57–75.
- de Queiroz, K. 2005. A unified concept of species and its consequences for the future of taxonomy. – *Proceedings of the Californian Academy of Sciences* 56: 196–215.
- de Queiroz, K. 2007. Species concepts and species delimitation. – *Systematic Biology* 56: 879–886.
- Dickinson, E.C. 2003. *The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World*. Christopher Helm, London.
- Ellegren, H., Smeds, L., Burri, R., Olason, P.I., Backström, N., Kawakami, T., ... & Wolf, J.B. 2012. The genomic landscape of species divergence in *Ficedula* flycatchers. – *Nature* 491: 756–760.
- Ericson, P.G. & Johansson, U.S. 2003. Phylogeny of Passerida (Aves: Passeriformes) based on nuclear and mitochondrial sequence data. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29: 126–138.
- Ericson, P.G.P., Anderson, C.L., Britton, T., Elzanowski, A., Johansson, U.S., Källersjö, M., Ohlson, J.I., Parson, T.J., Zuccon, D. & Mayr, G. 2006. Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. – *Biology Letters* 2: 543–547.
- Faber, M., Betleja, J., Gwiazda, R., & Malczyk, P. 2001. Mixed colonies of large white-headed gulls in southern Poland. – *British Birds* 94: 529–534.
- Filchagov, A.V., Blanki, V.V., Cherekov, A.E. & Semashko, V.Y. 1992. Distribution and ecology of the West-Siberian Herring Gull (*Larus argentatus heuglini* Bree 1876) in the contact zone. – *Zoologicheskij Zhurnal* 71: 148–152.
- Fregin, S., Haase, M., Olsson, U. & Alström, P. 2012. Pitfalls in comparisons of genetic distances: A case study of the avian family Acrocephalidae. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62: 319–328.
- Fromholtz, J., Anderson, B., Jirle, E., Lagerqvist, M., Svensson, L. & Tyrberg, T. 2014. Förändringar i listan över Holarktis fåglar. – *Vår Fågelvärld* 2014(2): 36–45.
- Funk, D.J. & Omland, K.E. 2003. Species-level paraphyly and polyphyly: frequency, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA. – *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 397–423.
- Gibson, R. & Baker, A. 2012. Multiple gene sequences resolve phylogenetic relationships in the shorebird suborder Scolopaci (Aves: Charadriiformes). – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 64: 66–72.
- Gill, F.B. 2014. Species taxonomy of birds: Which null hypothesis? – *The Auk* 131: 150–161.
- Gill, F.B., Slikas, B. & Sheldon, F.H. 2005. Phylogeny of titmice (Paridae): II. Species relationships based on sequences of the mitochondrial cytochrome-b gene. – *The Auk* 122: 121–143.

- Gill, F. & Donsker, D. (eds.) 2014. IOC World Bird Names, Version 4.4. [http:// www.worldbirdnames.org](http://www.worldbirdnames.org)
- Grapputo, A., Pilastro, A., Baker, A.J. & Marin, G. 2001. Molecular evidence for phylogenetic relationships among buntings and American sparrows (Emberizidae). – *Journal of Avian Biology* 32: 95–101.
- Hackett, S.J., Kimball, R.T., Reddy, S., Bowie, R.C., Braun, E.L., Braun, M.J., Chojnowski, J.L., Cox, W.A., Han, K.L., Harshman, J., Huddleston, C.J., Marks, B.D., Miglia, K.J., Moore, W.S., Sheldon, F.H., Steadman, D.W., Witt, C.C. & Yuri, T. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. – *Science* 320: 1763–1768.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- Hillier, L.W., Miller, W., Birney, E., Warren, W., Hardison, R.C., Ponting, C.P., ... & Dodgson, J.B. 2004. Sequence and comparative analysis of the chicken genome provide unique perspectives on vertebrate evolution. – *Nature* 432: 695–716.
- Holt, B.G. & Jönsson, K.A. 2014. Reconciling hierarchical taxonomy with molecular phylogenies. – *Systematic Biology* 63: 1010–1017.
- Hogner, S., Laskemoen, T., Lifjeld, J.T., Porkert, J., Kleven, O., Albayrak, T., Kabasakal, B. & Johnsen, A. 2012. Deep sympatric mitochondrial divergence without reproductive isolation in the common redstart *Phoenicurus phoenicurus*. – *Ecology and Evolution* 2: 2974–2988.
- ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature) 1999. *International Code of Zoological Nomenclature*. 4th edn. The International Trust for Zoological Nomenclature, London.
- Irwin, D.E., Rubtsov, A.S. & Panov, E.N. 2009. Mitochondrial introgression and replacement between yellowhammers (*Emberiza citrinella*) and pine buntings (*Emberiza leucocephalos*) (Aves: Passeriformes). – *Biological Journal of the Linnean Society* 98: 422–438.
- Jarvis, E.D., Mirarab, S., Aberer, A.J., Li, B., Houde, P., Li, C., Ho, S.Y.W., Faircloth, B.C., Nabholz, B., ... & Zhang, G. 2014. Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. *Science* 346: 1320–1331.
- Jirle, E., Svensson, L., Fromholtz, J. & Tyrberg, T. 2010. Förändringar i listan över Holarktis fåglar. – *Vår Fågelvärld* 2010(6): 38–46.
- Johansson, U.S., Ekman, J., Bowie, R.C., Halvarsson, P., Ohlsson, J.I., Price, T.D., & Ericson, P.G. 2013. A complete multilocus species phylogeny of the tits and chickadees (Aves: Paridae). – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 69: 852–860.
- Johnsen, A., Rindal, E., Ericson, P.G., Zuccon, D., Kerr, K.C., Stoeckle, M.Y. & Lifjeld, J.T. 2010. DNA barcoding



Grå krontrana (bilden) och svart krontrana placeras i släktet Balearica medan jungfru-trana har flyttats till släktet Grus, som omfattar de flesta av världens 15 arter tranor, inkl. vår europeiska trana. Foto: Ragnar Hall

- of Scandinavian birds reveals divergent lineages in trans-Atlantic species. – *Journal of Ornithology* 151: 565–578.
- Klein, R. & Buchheim, A. 1997. Die westliche Schwarzmeerküste als Kontaktgebiet zweier Großmöwenformen der *Larus cachinnans*-Gruppe. – *Vogelwelt* 118:61–70.
- Krajewski, C., Sipiorski, J.T. & Anderson, F.E. 2010. Complete mitochondrial genome sequences and the phylogeny of cranes (Gruiformes: Gruidae). – *The Auk* 127: 440–452.
- Lee, P.L.M., Richardson, L.J. & Bradbury, R.B. 2001. The phylogenetic status of the Corn Bunting *Miliaria calandra* based on mitochondrial control-region DNA sequences. – *Ibis* 143: 299–303.
- Liebers, D. & Helbig, A.J. 1999. Phänotypische Charakterisierung und systematische Stellung der Armenienmöwe *Larus armenicus*. – *Limicola* 13: 281–321.
- Liebers, D. & Helbig, A.J. & de Knijff, P. 2001. Genetic differentiation and phylogeography of gulls in the *Larus cachinnans-fuscus* group (Aves: Charadriiformes). – *Molecular Evolution* 10: 2447–2462.
- Liebers, D., de Knijff, P., & Helbig, A.J. 2004. The Herring Gull complex is not a ring species. – *Proceedings of the Royal Society of London*. B. 271: 893–901.
- Liebers, D. & Helbig, A.J. 2002. Phylogeography and colonization history of Lesser Black-backed Gulls (*Larus fuscus*) as revealed by mtDNA sequences. – *Journal of Evolutionary Biology* 15: 1021–1033.

- Manegold, A. 2006. Two additional synapomorphies of grebes Podicipedidae and flamingos Phoenicopteridae. – *Acta Ornithologica* 41: 79–82.
- Marthinsen, G., Wennerberg, L. & Lifjeld, J.T. 2008. Low support for separate species within the redpoll complex (*Carduelis flammea-hornemanni-cabaret*) from analyses of mtDNA and microsatellite markers. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47: 1005–1017.
- Mayr, E. 1942. Systematics and the origin of species. Columbia University Press, New York.
- Mayr, E. 1963. Animal Species and Evolution. Belknap Press, Cambridge, Mass.
- Mayr, E., Amadon, D. & Rothschild, L.W.R. 1951. A Classification of Recent Birds. American Museum novitates; no. 1496.
- Mayr, E. & Greenway, J.C., Jr. (eds.) 1960. Check-list of birds of the world. Vol. IX. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Mayr, G. 2004. Morphological evidence for sister group relationship between flamingos (Aves: Phoenicopteridae) and grebes (Podicipedidae). – *Zoological Journal of the Linnean Society* 140: 157–169.
- McCarthy, E.M. 2006. Handbook of avian hybrids of the world. Oxford University Press, New York.
- McCormack, J.E., Harvey, M.G., Faircloth, B.C., Crawford, N.G., Glenn, T.C. & Brumfield, R.T. 2013. A phylogeny of birds based on over 1,500 loci collected by target enrichment and high-throughput sequencing. – *PLoS One* 8: e54848.
- McKay, B.D. 2013. The use of digital photography in systematics. – *Biological Journal of the Linnean Society* 110: 1–13.
- McKay, B.D., Mays, H.L., Wan, D., Higuchi, H. & Nishiumi, I. 2014. Incorporating color into integrative taxonomy: Analysis of the varied tit (*Sittiparus varius*) complex in East Asia. – *Systematic Biology* 63: 505–517.
- Mishler, B.D. & Donoghue, M.J. 1982. Species concepts: a case of pluralism. – *Systematic Zoology* 31: 491–503.
- Neubauer, G., Zagalska-Neubauer, M., Gwiżdża, R., Faber, M., Bukac ski, D., Betleja, J. & Chylarecki, P. 2006. Breeding large gulls in Poland: distribution, numbers, trends and hybridisation. – *Vogelwelt* 127: 11–22.
- Padial, J.M., Miralles, A., De la Riva, I. & Vences, M. 2010. Review: The integrative future of taxonomy. – *Frontiers in Zoology* 7: 1–14.
- Panov, E.N. & Monzikov, D.G. 1999. Intergradation between the Herring Gull *Larus argentatus* and the Southern Herring Gull *Larus cachinnans* in European Russia. – *Russian Journal of Zoology* 3: 129–141.
- Parkin, D.T., Collinson, M., Helbig, A.J., Knox, A.G. & Sangster, G. 2003. The taxonomic status of Carrion and Hooded Crows. – *British Birds* 96: 274–290.
- Patten, M.A. & Unitt, P. 2002. Diagnosability versus mean differences of Sage Sparrow subspecies. – *The Auk*, 119, 26–35.
- Pavlova, A., Zink, R.M., Drovetski, S.V., Red'kin, Y. & Rohwer, S. 2003. Phylogeographic patterns in *Motacilla flava* and *Motacilla citreola*: species limits and population history. – *The Auk* 120: 744–758.
- Piertney, S.B., Summers, R. & Marquiss, M. 2001. Microsatellite and mitochondrial DNA homogeneity among phenotypically diverse crossbill taxa in the UK. – *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 268: 1511–1517.
- Poelstra, J.W., Vijay, N., Bossu, C.M., Lantz, H., Ryll, B., Müller, I., Baglione, V., Unneberg, P., Wikelski, M., Grabherr, M.G. & Wolf, J.B.W. 2014. The genomic landscape underlying phenotypic integrity in the face of gene flow in crows. – *Science* 344: 1410–1414.
- Pons, J.M., Hassanin, A. & Crochet, P.A. 2005. Phylogenetic relationships within the Laridae (Charadriiformes: Aves) inferred from mitochondrial markers. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 686–699.
- Pons, J., Barraclough, T.G., Gomez-Zurita, J., Cardoso, A., Duran, D.P., Hazell, S., ... & Vogler, A.P. 2006. Sequence-based species delimitation for the DNA taxonomy of undescribed insects. – *Systematic Biology* 55(4): 595–609.
- Price, T.D. & Bouvier, M.M. 2002. The evolution of F1 postzygotic incompatibilities in birds. – *Evolution* 56: 2083–2089.
- Päckert, M., Martens, J., Wink, M., Feigl, A. & Tietze, D.T. 2012. Molecular phylogeny of Old World swifts (Aves: Apodiformes, Apodidae, *Apus* and *Tachymarptis*) based on mitochondrial and nuclear markers. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 63: 606–616.
- Riesing, M.J., Kruckenhauser, L., Gamauf, A. & Haring, E. 2003. Molecular phylogeny of the genus *Buteo* (Aves: Accipitridae) based on mitochondrial marker sequences. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 27: 328–342.
- Sætre, G.P., Borge, T. & Moum, T. 2001. A new bird species? The taxonomic status of 'the Atlas Flycatcher' assessed from DNA sequence analysis. – *Ibis* 143: 494–497.
- Salzburger, W., Martens, J. & Sturmbauer, C. 2002. Paraphyly of the Blue Tit (*Parus caeruleus*) suggested from cytochrome *b* sequences. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 24: 19–25.
- Sangster, G. 2009. Increasing numbers of bird species result from taxonomic progress, not taxonomic inflation. – *Proceedings of the Royal Society B* 276: 3185–3191.
- Sangster, G. 2014. The application of species criteria in avian taxonomy and its implications for the debate over species concepts. – *Biological Reviews* 89: 199–214.

- 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.
- Sharpe, R.B. 1899–1909. A hand-list of the genera and species of birds. Trustees of the British Museum (Natural History), London.
- Sharpe, R.S. & Johnsgard, P.A. 1966. Inheritance of behavioral characters in F2 mallard × pintail (*Anas platyrhynchos* L. × *Anas acuta* L.) hybrids. – *Behaviour* 27: 259–272.
- Sibley, C.G. & Ahlquist, J.E. 1990. Phylogeny and Classification of Birds. A Study in Molecular Evolution. Yale University Press, New Haven and London.
- Sibley, C.G. & Monroe Jr., B.L. 1990. Distribution and Taxonomy of Birds of the World. Yale University Press, New Haven.
- Slikas, B., Sheldon, F.H. & Gill, F.B. 1996. Phylogeny of titmice (Paridae): I. Estimate of relationships among subgenera based on DNA–DNA hybridization. – *Journal of Avian Biology* 27: 70–82.
- Sternkopf, V., Liebers–Helbig, D., Ritz, M., Zhang, J., Helbig, A. & de Knijff, P. 2010. Introgressive hybridization and the evolutionary history of the herring gull complex revealed by mitochondrial and nuclear DNA. – *BioMed Central Journal of Evolutionary Biology* 10: 348.
- Summers R.W., Dawson R.J.G. & Phillips, R.E. 2007. Assortative mating and patterns of inheritance indicate that the three crossbill taxa in Scotland are species. – *Journal of Avian Biology* 38:153–162.
- Svensson, L., Tyrberg, T., Fromholtz, J. & Jirle, E. 2012. Förändringar i listan över Holarktis fåglar. – *Vår Fågelvärld* 2012(6): 42–48.
- Tobias, J.A., Seddon, N., Spottiswoode, C.N., Pilgrim, J.D., Fishpool, L.D. & Collar, N.J. 2010. Quantitative criteria for species delimitation. – *Ibis* 152: 724–746.
- van Tuinen, M., Butvill, D.B., Kirsch, J.A. & Hedges, S.B. 2001. Convergence and divergence in the evolution of aquatic birds. – *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 268: 1345–1350.
- Voous, K.H. 1977. List of Recent Holarctic Bird Species. British Ornithologists' Union, London.
- Warren, W.C., Clayton, D.F., Ellegren, H., Arnold, A.P., Hillier, L.W., Küstner, A., ... & Lancet, D. 2010. The genome of a songbird. – *Nature* 464: 757–762.
- Webb, W.C., Marzluff, J.M. & Omland, K.E. 2011. Random interbreeding between cryptic lineages of the Common Raven: evidence for speciation in reverse. – *Molecular Ecology* 20: 2390–2402.
- Wink, M. & Heidrich, P. 2000. Molecular systematics of owls (Strigiformes) based on DNA–sequences of the mitochondrial cytochrome b gene. Raptors at risk. World



De sex arterna musfåglar placeras ofta i en egen ordning, Coliiformes, vars släktskap med andra fågelgrupper länge har varit omtvistad. Enligt de senaste rönen (Jarvis m.fl. 2014) är de närmast släkt med en grupp som omfattar bl.a. trogoner, näshornsfåglar, hackspettar och biätare. Bilden visar en strimmig musfågel Colius striatus från Uganda. Foto: Ragnar Hall

- Working Group on Birds of Prey and Owls, Hancock House, London, UK. pp. 819–828.
- Wink, M., El-Sayed, A.A., Sauer-Gürth, H. & Gonzalez, J. 2009. Molecular phylogeny of owls (Strigiformes) inferred from DNA sequences of the mitochondrial cytochrome b and the nuclear RAG-1 gene. – *Ardea* 97: 581–591.
- Yakovets, N. 2006. Hellmantelige Großmöwen *Larus* spec. in Belarus – Status und Probleme. – *Vogelwelt* 127: 23–30.
- Yang, Z., & Rannala, B. 2010. Bayesian species delimitation using multilocus sequence data. – *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107(20): 9264–9269.
- Zink, R.M. & McKittrick, M.C. 1995. The debate over species concepts and its implications for ornithology. – *The Auk* 112: 701–719.
- Ödeen, A. & Björklund, M. 2003. Dynamics in the evolution of sexual traits: losses and gains, radiation and convergence in yellow wagtails (*Motacilla flava*). – *Molecular Ecology* 12: 2113–2130.