

# Lajikäsitteiden ja lajinrajaamisen problematiikka

Asla Riihimaa

LuK-tutkielma

Biologian tutkinto-ohjelma

Oulun Yliopisto

Tammikuu 2024

# Sisällysluettelo

<b>Tiivistelmä .....</b>	<b>3</b>
<b>1. Johdanto .....</b>	<b>4</b>
<b>2. Lajiutumisesta.....</b>	<b>6</b>
<b>3. Erilaisia lajikäsitteitä .....</b>	<b>7</b>
3.1 Morfologinen lajikäsité ja Darwin .....	7
3.2 Biologinen lajikäsité (Biological Species Concept, BSC) .....	8
3.3 Isolaatioon perustuva lajikäsité (Isolation concept) .....	9
3.4 Tunnistukseen perustuva lajikäsité (Recognition concept) .....	9
3.5 Evoluutiivinen lajikäsité (Evolutionary Species Concept, ESC) .....	10
3.6 Ekologinen lajikäsité.....	10
3.7 Koheesiolajikäsité.....	11
3.8 Fylogeneettiset lajikäsitteet .....	11
3.9 Genealoginen lajikäsité.....	12
3.10 Feneettinen lajikäsité .....	13
3.11 Genotyypiset klusterit .....	13
3.12 Lopullinen lajikäsité?.....	13
<b>4. Lajinrajaaminen .....</b>	<b>14</b>
4.1 Koalesenssiteoriasta .....	16
<b>5. Lajinrajausmetodeja.....</b>	<b>16</b>
5.1 DNA-viivakoodaus .....	16
5.2 Generalized Mixed Yule Coalescent -menetelmä (GMYC) .....	17
5.3 Poisson Tree Processes (PTP) .....	18
5.4 Bayesian Phylogenetics and Phylogeography (BPP).....	18
<b>6. Esimerkki: Nokivaris ja harmaavaris .....</b>	<b>19</b>
<b>7. Pohdinta: lajinrajaamisen seuraukset.....</b>	<b>21</b>
<b>Lähteet.....</b>	<b>24</b>

# Tiivistelmä

Laji on keskeinen käsite biologian alalla. Mielenkiintoista siitä, miten laji määritellään ja miten sovellettavan lajikäsitteen pohjalta tulisi tehdä käytännön lajinrajausta ovat kuitenkin vaihdelleet, eikä yksikäsitteistä, kaikkien hyväksymää ratkaisua lajiongelmaan tunnu löytyvän. Tämän tutkielman tarkoituksena on esitellä erilaisia vuosien saatossa esitettyjä lajikäsitteitä ja käytännön lajinrajausmetodeja, sekä luoda yleistason katsaus lajikäsitteiden problematiikkaan ja sen käytännön seurauksiin muun muassa luonnonsuojelun kannalta. Eräänä esimerkkinä lajinrajaamisen vaikeudesta tuodaan esiin nokivariksen (*Corvus corone*) ja harmaavariksen (*Corvus cornix*) kiistanalainen lajistatus, jonka yksityiskohtia käsitellään omassa kappaleessaan.

Vanhimpia lajikäsitteitä on eliön näkyviin ominaisuuksiin perustuva morfologinen lajikäsite. Mayrin vuoden 1942 julkaisun myötä nousi pinnalle niin sanottu biologinen lajikäsite, joka määrittelee lajin sen mukaan, että saman lajiset yksilöt ovat keskenään lisääntymiskykyisiä (De Queiroz, 1998). Vaikka biologinen lajikäsite on nauttinut laajaa hyväksyntää, on sitäkin kritisoitu, ja esimerkiksi eri biologian osa-alojen käytännön tarpeita täyttämään on esitetty laajasti muita lajikäsitteitä, kuten ekologinen lajikäsite, fylogeneettiset lajikäsitteet, ja niin edelleen (De Queiroz, 1998). Lukuisia ja osin keskenään yhteensopimattomia lajikäsitteitä on pyritty myös sovittamaan yhden yhtenäismallin alle muun muassa Maydenin (1999) ja De Queirozin (1998) toimesta, mutta biologian alan tutkijat eivät edelleenkään vaikuta olevan yksimielisiä siitä, mitä lajikäsitettä tulisi ensisijaisesti käyttää (Stankowski & Ravinet, 2021).

Vaikka lajikäsitteen problematiikkaa voitaisiin ensinäkemältä pitää teoreettisena ongelmana, on sillä myös käytännön seurauksia. Laji on edelleen perusyksikkö biologian alalla, ja lajistatuksella on usein käytännön merkitystä luonnonsuojelussa - kohdennetaanhan luonnonsuojelutoimia tyypillisesti lajien uhanalaisuusluokituksen perusteella, alueiden biodiversiteettiä arvioidaan lajilukumäärien pohjalta, ja niin edelleen (Isaac ym., 2004). Käytännön tarve yhtenäiselle lajikäsitteelle ja lajinrajaustavalle vaikuttaa olevan ristiriidassa sen tosiasian kanssa, että lajiutuminen on useimmiten vähittäinen, ei-lineaarinen ja koko ajan jatkuva prosessi (De Queiroz, 1998, Roux ym., 2016). Pohjimmiltaan termien ja käsitteiden tarkoitus on kuitenkin auttaa meitä ymmärtämään ja hahmottamaan maapallomme luontoa, joten käyttämiemme määritelmien soisi heijastelevan luontomme valtavaa biodiversiteettiä mahdollisimman todenmukaisella tavalla.

# 1. Johdanto

Laji on keskeinen käsite biologian alalla. Se on perusyksikkö muun muassa taksonomiassa, joka on vanhimpia biologian osa-alueita: eliöitä ryhdyttiin luokittelemaan jo muinaisessa Kreikassa ja Carl Linnaeuksen työn seurauksena se sai yhden oleellisista nykypirteistään - lajien nimeämisen kaksiosaisin tieteellisin nimin - niinkin kauan kuin n. 270 vuotta sitten (Godfray, 2002). Jo kauan sitten havaittiin, että eliöt muodostavat tunnistettavia tyyppejä ja lisääntyvät kaltaistensa kanssa: oli olemassa lajeja. Biologian tieteenalan kehittyessä ja ymmärryksemme kasvaessa syntyi uudenlaisia mielipiteitä siitä, mitä lajit todella ovat ja miten ne tulisi käsitteistää ja rajata. Esimerkiksi Mayden eritteli vuoden 1997 julkaisussaan 22 erilaista tapaa määrittellä laji, joita eri biologit ovat esittäneet (Mayden, 1999). Toisistaan eriävien lajikäsitteiden korkea lukumäärä heijastelee yleisesti hyväksytyyn näkökannan puutetta; tätä määrittelyn problematiikkaa kutsutaan lajiongelmaksi (eng. species problem). Herää kysymys - miksei yleisesti hyväksyttyä ja kaikkiin käyttötarkoituksiin sopivaa lajin määritelmää tunnu löytyvän?

Kielitoimiston verkkosanakirjan (2022) mukaan laji määritellään biologian alalla eliöryhmäksi, jonka jälkeläiset pystyvät lisääntymään keskenään. Tämä lisääntymiseen ja elin- ja lisääntymiskykyisten jälkeläisten tuottamiseen perustuva rajaus onkin yleisin käytetty määritelmä, jota kutsutaan myös biologiseksi lajikäsitteeksi (De Queiroz, 1998, Stankowski & Ravinet, 2021). Siihen liittyy kuitenkin nopeasti ilmiselväksi käyviä ongelmia ja ristiriitoja, kuten yleisesti eri lajeina pidettyjen yksilöiden risteäminen (hybridit) ja se, ettei määritelmä sovi suvuttomasti lisääntyvien eliöiden tarkasteluun. Se ei myöskään välttämättä tarjoa käytännöllistä tapaa määrittää, ovatko tutkittavat yksilöt tai yksilöryhmät samaa lajia - risteymän tuottaminen voi olla hankalaa, ja lisäksi on mahdollista, että jotkin lajit risteytyvät vankeudessa, vaikkei risteymiä käytännössä tavattaisikaan luonnossa, kuten tiikerin (*Panthera tigris*) ja leijonan (*Panthera leo*) kohdalla, ja niin edelleen.

Kun jossain lajikäsitteessä havaitaan puutteita, esitetään usein ratkaisuksi uudenlainen lajikäsite, joka pyrkii korjaamaan nuo puutteet. Uusilla lajikäsitteillä on kuitenkin usein omat heikkoutensa, ja ne saattavat toimia hyvin tietyllä biologian osa-alueella, mutta olla puutteellisia, jos niitä sovelletaan johonkin muuhun: esimerkiksi paleobiologilla voi olla erilaiset tarpeet kuin kasvitieteilijällä, ja bakteerien taksonomiassa vastaan tulee toisenlaisia haasteita kuin luonnonsuojeluekologian saralla. Lajikäsitteistä keskusteltaessa onkin siis

pidettävä mielessä myös se, miten ja mihin lajin käsitettä pyritään soveltamaan. Tärkeimpänä sovelluksena voidaan pitää lajinrajaamista, siis sitä, mihin lajien rajat vedetään ja montako erillistä lajia katsotaan olevan olemassa. Lajinrajaamiseen käytettyjä menetelmiä on useita ja ne riippuvat ainakin jossain määrin siitä, mikä lajikäsitys hyväksytään rajaamisen pohjaksi. Esimerkkejä lajinrajaamiseen käytetyistä tekniikoista esitellään tämän tutkielman myöhemmässä osassa.

On tietenkin mahdollista tarkastella lajiongelmaa ja vetää yhteisymmärryksen puutteesta se johtopäätös, ettei lajia voi tai kannata yrittää määritellä täydellisen yksikäsitteisesti: Ehkei *lajia* ole oikeasti olemassa absoluuttisena yksikkönä, vaan eliöiden ryhmittely lajeiksi on keinotekoisia ihmisen toimintaa ja lajien väliset rajat ovat vain “veteen piirrettyjä viivoja”, erityisesti siksi, että lajiutuminen on hidaskäynninen prosessi yhtäkkiä tapahtuman sijaan (ks. Osio 2. Lajiutumisesta). Tämä voisi vaikuttaa yksinkertaiselta tavalta välttää lajikäsitteiden problematiikka, mutta se ei poista lajien käsittelyyn liittyviä käytännön ongelmia, ja lisäksi esiin on nostettu vasta-argumentteja kumoamaan ajatus puhtaasta keinotekoisuudesta. Esimerkiksi Ernest Mayr esitti vastakkaisen ajatuksen, jonka mukaan lajien muodostumiselle on luonnollinen syy sen sijaan, että lajirajat olisivat olemassa vain ihmisten mielessä: jos lajeiksi ryhmittymisen sijaan yksilöiden välinen vaihtelu olisi täysin jatkuvaa ja tasaisesti jakautunutta, yksilöiden pariutuessa jälkikasvussa esiintyisi paljon todennäköisemmin huonoja geeniyhdistelmiä ja erilaisten geenien jatkuva sekoittuminen häiritäisi sopeutumista elinympäristöön ja vähentäisi siitä saatavaa kelpoisuusetua (Mayr, 1996). Kun vaihtelu *ei* ole tasaisen jatkuvaa, eli toisin sanoen on olemassa lajeja, joiden rajoja erilaiset lisääntymisestreet ylläpitävät, epäsopivien geeniyhdistelmien syntyminen on epätodennäköisempää (Mayr, 1996). Täten lajinrajoja ylläpitävien mekanismien kehittämisellä on selektiivistä merkitystä, eli Mayrin mukaan lajien muodostuminen on evolutiivinen ilmiö. Hän perustelee väitettä muun muassa sillä, että lajien väliset risteymät ovat yksilöinä usein vähemmän menestyksekkäitä tai jopa lisääntymiskyvyttömiä geneettisestä epäsopivuudesta johtuen (Mayr, 1996).

Toisekseen, vaikka ehdoton totuus lajinmäärittelystä puuttuisikin, ei tule unohtaa, että laji on edelleen olennainen ja ainakin toistaiseksi hyvin tarpeellisenä pidetty yksikkö useilla biologian osa-aloilla ja sitä sovelletaan laajasti käytännön tarpeisiin. Olisi vaikea perustella lajin käsitteestä luopumista, ainakin mikäli sen tilalle ei ole tarjota muuta toimivaa yksikköä. Tieteellisissä julkaisuissa mainitaan yleensä laji tai lajit, joita tutkimus on koskenut; laji on

edelleen peruskäsite taksonomiassa; tietyille lajille asetettu uhanalaisuusluokitus ohjaa usein mahdollisia luonnonsuojelutoimia; jne. Toimivalle lajikäsitteelle on siis käytännön tarvetta. Lajikäsitteiden ja lajinrajaamisen menetelmien seurauksia käsitellään tarkemmin tämän tutkielman loppupuolella.

## 2. Lajiutumisen

Lajikäsitteisiin ja lajinrajaamiseen perehtyessä on otettava huomioon, että useimmissa tapauksissa lajiutuminen on vähittäinen prosessi (Wu, 2001), joka voi kestää miljoonia vuosia (Coyne & Orr, 1997), joskin joissain erikoistapauksissa, kuten polyploidian kautta tapahtuvan lajiutumisen kohdalla, muutoksen voidaan ajatella olevan yksi äkillinen tapahtuma (Butlin ym., 2008). Tarkastellessa lajiutumista geenien tasolla on muistettava, ettei lajiutuminen tapahdu kaikkien geenien suhteen ajallisesti yhtenäisellä tavalla, vaan eri genomien osat muuttuvat eri tahdissa (Wu, 2001). Adaptiivisesti merkityksellisiä geenejä, jotka 'ajavat' populaatioiden eriytymistä voimakkaan valintapaineen kautta, on kutsuttu lajiutumisgeeneiksi, ja ne voivat eriytyä eri populaatioiden välillä suhteellisen nopeasti, mutta koko genomien eriytyminen tapahtuu vähitellen (Wu, 2001). Lisäksi pienikin geenivirta populaatioiden välillä voi viivästyttää koko genomien eriytymistä; yksilöiden genomit voivat siis olla hyvin pitkään 'mosaiikkeja' eriytymisen suhteen (Wu, 2001). Lisäksi on muistettava, ettei eriytyminen ole lineaarinen prosessi, vaan se voi myös 'peruuntua' esimerkiksi laajan hybridisaation seurauksena, mikäli eriytyminen ei ole vielä ohittanut pistettä, jossa yhteensulautuminen muodostuu mahdottomaksi (Wu, 2001).

Perinteisesti lajiutuminen jaetaan maantieteellisten seikkojen perusteella sympatriseen, allopatriseen ja parapatriseen lajiutumiseen (Fitzpatrick ym., 2009). Allopatrisessa lajiutumisessa populaatiot eriytyvät ollessaan maantieteellisesti ja siten myös geenivirran suhteen eristyneitä, parapatriassa ne eriytyvät ollessaan osittain eristyksissä, ja sympatria viittaa tilanteeseen, jossa osapopulaatiot eriytyvät omiksi lajeikseen asuttaessaan samaa maantieteellistä aluetta (Butlin ym., 2008). Jos geenivirta populaatioiden välillä on alun perin runsasta, kuten sympatrisen tapauksessa, vaaditaan voimakasta jakavaa valintapainetta, selkeästi valikoivaa paritumista, runsasta geneettistä vaihtelua, mahdollisuutta olla valikoiva parinvalinnan suhteen ja muita vastaavia tekijöitä, jotta geneettinen eriytyminen voi tapahtua (Gavrilets, 2005). Mainittua kolmijakoa on kuitenkin kritisoitu muun muassa siitä, etteivät todelliset tapaukset ole selkeän kategorisia, vaan sijoittuvat täydellisen allopatrisen ja

täydellisen sympatrian väliselle jatkumolle, ja siitä, että populaatioiden ulkoisen eristyneisyyden aste saattaa vaihdella ajan kuluessa (Butlin ym., 2008).

Schluterin (2001) mukaan eräs merkittävänä pidetty lajiutumisen mekanismi on ns. ekologinen lajiutuminen. Se tarkoittaa, että lajiutumisen katsotaan lähtevän liikkeelle ekologisista syistä: joihinkin lajin ominaisuuksiin kohdistuu divergenttiä (eriyttävää) valintaa, minkä seurauksena ne alkavat eriytyä ja niiden välille kehittyy vähitellen myös lisääntymisisolaatio, joko muihin ominaisuuksiin kohdistuvan valinnan sivutuotteena tai erityisesti lisääntymisisolaatiota suosivan valinnan kautta (Schluter, 2001). Lajiutuminen voi tapahtua myös ei-ekologisella mekanismilla (Schluter, 2001). Schluter (2001) ehdotti luokittelua, jossa on kolme muuta lajiutumistapaa: yhtenäisen valinnan alaisena tapahtuva eriytyminen, geneettisestä satunnaisajautumisesta johtuva lajiutuminen ja polyploidiaasta johtuva lajiutuminen. Ensiksi mainittu voi tapahtua, jos samanlaisen valintapaineen alaisena oleviin populaatioihin ilmaantuu useampia erilaisia mutaatioita, joista on adaptiivista hyötyä ja jotka yleistyvät sen seurauksena, mutta jotka ovat keskenään yhteensopimattomia (Schluter, 2001). Yhteistä näille eri mekanismeille on se, että ne aloittavat eriytymisprosessin, joka johtaa geneettisten yhteensopimattomuuksien kertymisen myötä lopulta populaatioiden väliseen lisääntymisisolaatioon (Schluter, 2001).

Lajikäsitteestä riippuen täydellinen lisääntymisisolaatio ei kuitenkaan ole välttämätön kriteeri sille, että lajiutuminen on tapahtunut, vaan populaatioita voidaan pitää omina lajeinaan jo aikaisemmassa vaiheessa (Wu, 2001). Seuraavassa osassa siirrytään erilaisiin lajin määritelmiin, jotka osaltaan käsittelevät tätä lajiutumisprosessin jatkuvuudesta syntyvää ongelmaa.

### 3. Erilaisia lajikäsitteitä

Seuraava luokittelu perustuu pääasiassa De Queirozin julkaisuun (1998).

#### 3.1 Morfologinen lajikäsite ja Darwin

Ehkä vanhin tapa lajitella eliöitä lajeihin on niiden silmännähtävien ominaisuuksien - morfologian - perusteella. Myös sanan laji englanninkielinen nimitys *species* heijastelee tätä näkökantaa, sillä se juontaa juurensa latinankielisestä sanasta *specere* eli tarkkailla tai katsoa

(Merriam-Webster.com-sanakirja, luettu 26.1.2024). Esimerkiksi John Ray kirjoitti jo vuonna 1686 kirjassaan *Historia Plantarum*, että lajin määrittää se, että sen tunnistettavat ominaisuudet säilyvät ja välittyvät jälkeläisille eliön lisääntyessä; lajit ovat pysyviä ja itseään jatkavia, vaikka yksilöissä esiintyisikin satunnaisia eroja (Egerton, 2005).

Darwinin evoluutioteorian myötä syntyi idea siitä, että lajit kehittyivät evoluution kautta sen sijaan, että ne olisivat jonkin korkeamman voiman luomuksia. Darwinin käsitys lajista perustui edelleen selvästi morfologiaan, mutta lajit saattoivat muuttua ajan saatossa ikuisen pysyvyyden sijaan, eikä niillä ollut vaihtelusta johtuen minkäänlaista syvempää "perusolemusta" (Mallet, 1995). Darwinin mukaan morfologiseen jatkumoon jää kuitenkin aukkoja (eng. morphological gaps) eri lajien välille: silloin nimenomaan välimuotojen puuttuessa kaksi eri eliötyyppiä voidaan määrittää omiksi lajeikseen (Mallet, 1995).

Morfologiaan perustuvaan lajikäsitteeseen liittyy omat ongelmansa. Darwinin lajikäsite ei esimerkiksi varsinaisesti salli sitä, että laji sisältäisi erilaisia värimuotoja, maantieteellisiä rotuja tai sukupuoleen liittyvää dimorfismia (Mallet, 1995). Lisäksi on olemassa lajeja, jotka näyttävät ulkoisesti hyvin samanlaisilta, mutta eivät kuitenkaan lisäänty keskenään - esimerkkinä tiltalti (*Phylloscopus collybita*) ja pajulintu (*P. trochilus*) -lajipari (Mallet, 1995). Lisäksi lajinrajaaminen morfologian perusteella on usein epäkäytännöllistä tai mahdotonta, jos käsitellään esimerkiksi bakteereja.

### 3.2 Biologinen lajikäsite (Biological Species Concept, BSC)

Biologinen lajikäsite pohjautuu siihen ajatukseen, että samaa lajia olevat yksilöt kykenevät pariutumaan ja lisäksi niiden jälkeläiset ovat elinkelpoisia ja lisääntymiskykyisiä.

Tämänkaltaisen lajikäsite on ollut esillä ainakin 1900-luvun alusta saakka, mutta ehkä vaikutusvaltaisimmaksi muodostui Mayrin vuoden 1942 muotoilu ajatuksesta: "Lajit ovat keskenään lisääntyvien tai potentiaalisesti lisääntymiskykyisten populaatioiden joukkoja, jotka ovat lisääntymisen suhteen eristyneitä muista vastaavista joukoista" (De Queiroz, 1998).

Vaikka biologinen lajikäsite on ollut hyvin laajasti hyväksytty, se ei ole ratkaissut lajiongelmia. Yksilöiden lisääntymiskykyä voidaan joissain tapauksissa testata, mutta useiden lajien kohdalla lisääntymiskokeita on vaikeaa, työlästä tai mahdotonta toteuttaa. Biologinen lajikäsite ei myöskään ole sovellettavissa suvuttomasti lisääntyvien eliöiden eikä fossiilien



tutkimukseen. Tämän lisäksi tunnetaan useita lajipareja tai -ryhmiä, joiden osapuolet ovat esimerkiksi morfologialtaan, käyttäytymiseltään ja evolutiiviselta historialtaan selvästi erilaisia, mutta jotka kuitenkin hybridisoituvat (lisääntyvät keskenään) luonnossa, vaikka lajit säilyvätkin ajan kuluessa itsenäisinä eivätkä sulaudu yhteen - esimerkiksi susi ja kojootti, ja kasvikunnan puolella jotkin poppelilajit (Templeton, 1989).

### 3.3 Isolaatioon perustuva lajikäsitem (Isolation concept)

Isolaatiomekanismeja painottavaa lajikäsitetä, jonka puolesta puhuivat erityisesti Mayr ja Dobzhansky, voidaan pitää omana lajikäsitteenään, joka poikkeaa biologisesta lajikäsitteestä siten, että se korostaa erityisesti niitä lajinrajoja ylläpitäviä mekanismeja, jotka ovat eliöille sisäsyntyisiä ja jotka estävät geenivirran lajinrajojen yli (De Queiroz, 1998, Mallet, 2010). Dobzhansky nimesi tällaiset mekanismit vuonna 1935 isolaatiomekanismeiksi (eng. isolating mechanisms) (Mallet, 2010). Lajien välinen lisääntyminen voi estyä esimerkiksi eläimen käyttäytymisen kautta (valikoiva parituminen), ekologisten erojen seurauksena, tai siten, että vaikka paritumista tapahtuisi, hybridien kelpoisuus jää heikommaksi (Mallet, 2010). Myös esimerkiksi maantieteellinen eristyneisyys voi estää geenivirran, mutta Dobzhansky piti ainoastaan fysiologisia, sisäsyntyisiä isolaatiomekanismeja merkittävänä lajinrajojen kannalta (Mallet, 2010). Isolaatiomekanismit voidaan jakaa pretsygoottisiin eli onnistuneen hedelmöityksen estäviin mekanismeihin ja posttsygoottisiin eli hedelmöityksen jälkeen vaikuttaviin mekanismeihin (Mallet, 2010). Pretsygoottisen isolaation kehitystä edistää valintapaine, jos lajien esiintymisalueet ovat osin päällekkäisiä ja hybridisoitumisen tuloksena syntyvät jälkeläiset kärsivät huonommasta kelpoisuudesta (Mallet, 2010).

### 3.4 Tunnistukseen perustuva lajikäsitem (Recognition concept)

Hugh Patersonin 70-luvulla esittelemä lajikäsitem määrittelee lajin ryhmäksi eliöitä, joilla on samat hedelmöitysmekanismit (De Queiroz, 1998). Siinä missä isolaatiolajikäsitem painottaa lajien välistä eristyneisyyttä, tunnistukseen perustuva lajikäsitem keskittyy saman lajisten yksilöiden kykyyn tunnistaa toisensa mahdollisiksi parittelukumppaneiksi (De Queiroz, 1998). Tämä tunnistuskyky (eng. Specific-mate Recognition System, SMRS) on osa lajin hedelmöitysmekanismeja (Masters ym., 1987). Tunnistuslajikäsitemen mukaan lajien välille syntyvä isolaatio on enemmänkin seurausta lajinsisäisistä yhteisistä hedelmöitysmekanismeista ja niiden tehokkaasta toiminnasta, verrattuna siihen, että isolaatiotekijät itsessään tekisivät lajin (Masters ym., 1987).

### 3.5 Evolutiivinen lajikäsitem (Evolutionary Species Concept, ESC)

Evolutiivisen määritelmän mukainen laji on “sukulinja, joka kehittyy itsenäisesti muihin sukulinjoihin verrattuna ja jolla on oma evolutiivinen roolinsa ja taipumuksensa” (Simpson, 1951). Evolutiivinen lajikäsitem ottaa siis huomioon lajien ajallisen ulottuvuuden ja edellä mainituista lajikäsitemistä poiketen sitä voidaan käyttää myös tarkastellessa suvuttomasti lisääntyviä eliöitä. Se ei myöskään poissulje mahdollista lajien välillä ilmentyvää geenivirtaa, kunhan se on suhteellisen vähäistä ja sukulinja säilyy verrattain itsenäisenä (Simpson, 1951). Simpson ei täysin hylkää biologisen lajikäsitemen tai isolaatiomekanismien merkitystä, sillä lajinsisäinen lisääntyminen ja hybridien lisääntymiskyvyttömyys voidaan nähdä todisteina tai merkkeinä siitä, että sukulinja kehittyy itsenäisesti (Simpson, 1951).

Maydenin (1999) mukaan yleispätevää tai hallitsevaa lajikäsitemää etsiessä evolutiivista lajikäsitemää voidaan pitää hierarkkisesti “korkeimman tason” lajikäsitemenä: se on luonteeltaan teoreettinen lajikäsitem, sillä se ei tarjoa suoraan kriteerejä käytännön lajinrajaukseen, toisin kuin muut, ns. operatiiviset lajikäsitemet, jotka ovat usein ristiriidassa toistensa kanssa tai eivät ole kaikenkattavia. Mayden puhui evolutiivisen lajikäsitemen puolesta, kuitenkin niin, että muut operatiiviset lajikäsitemet yhdistettäisiin sen alaisuuteen toissijaisina ja niiden lajinraus-kriteereitä käytettäisiin todisteina siitä, että tarkasteltava sukulinja on itsenäisesti kehittyvä eli oma lajinsa. Hänen mukaansa evolutiivinen lajikäsitem on konsiliessin (tieteellisten teorioiden ykseyden) suhteen paras ja sopii siten ensisijaiseksi lajikäsitemeksi.

### 3.6 Ekologinen lajikäsitem

Ekologinen lajikäsitem painottaa sitä, että saman lajin yksilöt asuttavat samaa ekologeroa. Käsitteen esitteli Van Valen vuonna 1976 ja se pohjautuu pitkälti Simpsonin evolutiiviseen lajikäsitemeseen eli siihen ajatukseen, että lajit ovat itsenäisesti kehittyviä sukulinjoja, mutta se siirtää painopisteen ekologian ja luonnonvalinnan väliseen vuorovaikutukseen (Van Valen, 1976, De Queiroz, 1998). Tässä ajattelutavassa on se etu, että sukulinjojen adaptiivisia alueita voidaan tutkia empiirisesti (Van Valen, 1976). Van Valenin mukaan havaittava ero kahden eri sukulinjan adaptiivisissa alueissa viittaa siihen, että sukulinjat ovat itsenäisiä lajeja. Toki on huomattava, että maantieteellisesti eristyneet lajit voivat asuttaa samanlaisia ekologeroita, mutta toistensa kanssa samalle alueelle levitessään niiden välille muodostuisi kilpailua.

### 3.7 Koheesiolajikäsite

Templetonin vuonna 1989 esittelemä koheesioon perustuva lajikäsite laajentaa ja yhdistää osia evolutiivisesta, isolaatio- ja tunnistuslajikäsitteistä; se painottaa evolutiivisia sukulinjoja ylläpitäviä mekanismeja, kuitenkin nimenomaan koheesion (yhtenäisyyden) näkökulmasta sen sijaan, että se keskittyisi hajottaviin isolaatiomekanismeihin. Evolutiivisen lajikäsitteen tavoin koheesio-lajikäsite pätee myös suvuttomasti lisääntyviin eliöihin (Templeton, 1989). Esimerkkejä koheesiomekanismeista ovat yhteiset hedelmöitysmekanismit, geneettinen yhteensopivuus (elinkelpoiset ja lisääntymiskykyiset jälkeläiset), ekolokeron asettamat rajoitukset ja satunnaisajautumisen aiheuttama sukulinjan oma geneettinen ”identiteetti” (Templeton, 1989).

### 3.8 Fylogeneettiset lajikäsitteet

Fylogeneetiikan saralla taksonit rajataan ensisijaisesti evolutiivisen historian perusteella. Koska esimerkiksi biologisen tai ekologisen lajikäsitteen käyttäminen saattaa johtaa lajinrajauksiin, joissa syntyviä lajeja ei pysty sovittamaan fylogeneettiin puihin alan vaatimalla tavalla, on pyritty esittämään lajikäsitteitä, jotka soveltuvat paremmin tähän käyttötarkoitukseen (Velasco, 2008). Fylogeneettiset lajikäsitteet ottavat siis huomioon lajin ajallisen ulottuvuuden eli sen, miten lajit kehittyvät ja jakautuvat ajan saatossa: laji on silloin jokin tietty osa fylogeneettisestä puusta. Se, minkälainen osa fylogeniapuusta voidaan katsoa lajiksi, vaihtelee sovellettavasta fylogeneettisestä lajikäsitteestä riippuen.

Willi Hennigin vuonna 1966 esittelemä määritelmä rajoittaa lajin olemassaolon kestoa niin, että kantaisänä pidetty laji lakkaa olemasta, kun se jakautuu, ja samanaikaisesti syntyvät sen kaksi tytärilajia. Hennigin (1966) mukaan ainakin toisessa tytärilajissa on tapahduttava jokin muutos niin, että vähintään yksi sen tuntomerkeistä muuttuu sukupuun haarautuessa; myös toisessa tytärilajissa voi tapahtua muutos, mutta se ei ole välttämätöntä. Tämä niin sanottu kladistinen tai ”hennigiaalinen” (eng. Hennigian) lajikäsite on samanhenkinen kuin biologinen lajikäsite, mutta se välttää lisääntymiskykyyn perustuvan lajinrajoittamisen epäselvyyden käyttämällä dikotomisista fylogeneettisistä puita, jossa lajin olemassaolo rajautuu siihen aikajaksoon, jonka aikana se on yksi yhtenäinen, itsenäinen, keskenään lisääntyvä eliöyhteisö (Hennig, 1966, De Queiroz 1998).

Monofylian perustuva lajikäsite vaatii, että lajiksi määriteltävä ryhmä on monofyleettinen (De Queiroz, 1998). Tämä tarkoittaa, että sen jäsenillä on yhteinen kantamuoto, jonka jälkeläisistä ryhmä muodostuu (Velasco, 2008). Monofyleettisen ryhmän tulee sisältää *kaikki* kantamuodon jälkeläiset; jos ryhmä sisältää niistä vain osan, sen sanotaan olevan ei-monofyleettinen tai parafyleettinen (Velasco, 2008). Monofyleettisen lajikäsitteen mukaan parafyleettistä ryhmää ei voida hyväksyä lajiksi, ja ryhmän monofyleettisyys voidaan päätellä apomorfioiden perusteella (De Queiroz, 1998). Apomorfiset tunnusmerkit ovat kehittyneitä omaleimaisia piirteitä, jotka yhdistävät kaikkia ryhmän jäseniä ja joita ei esiinny ryhmän ulkopuolella (Oxford University Press, luettu: 26.1.2024).

Tuntomerkkeihin perustuva fylogeneettinen lajikäsite määrittelee lajin sen perusteella, että lajin muodostavalla populaatioiden tai sukulinjojen ryhmällä on oltava omaleimainen kokoelma tuntomerkkejä, joista ryhmä voidaan tunnistaa (Nixon & Wheeler, 1990). Linjojen fylogeneettinen historia otetaan huomioon, mutta tunnistettavuus on etusijalla (Baum & Donoghue, 1995). Lajikäsite pätee sekä suvullisesti että suvuttomasti lisääntyviin linjoihin, mutta suvullisesti lisääntyvien eliöiden kohdalla populaatio voidaan määrittellä sen sisällä tapahtuvan geenivirran perusteella, kun taas suvuttomasti lisääntyvät lajit rajataan käytännössä vain yhteisten tuntomerkkien perusteella (Baum & Donoghue, 1995). Syntyvät ryhmittelyt eivät välttämättä ole monofyleettisiä eikä tunnistukseen käytettävien tuntomerkkien ei tarvitse olla apomorfisia (De Queiroz, 1998).

### 3.9 Genealoginen lajikäsite

Genealoginen lajikäsite tarkastelee erityisesti alleeleja ja niiden keräytymistä: Baumin ja Shaw'n vuoden 1995 julkaisun mukaan organismien genomien polveutuminen on suvullisesti lisääntyvien lajien kohdalla vaikeaa selvittää yksiselitteisesti, sillä risteytyminen ja DNA:n rekombinaatio estävät kokonaisten genomien periytymisen muuttumattomina ja siten yksiselitteisen polveutumishierarkian muodostaminen on mahdotonta. Sen sijaan Baum ja Shaw ehdottavat, että polveutumista tarkastellaan yksittäisten geenien ja niiden alleelien suhteen. Tällöin laji voidaan määrittellä niin, että sen tietyn geenin kaikki alleelit polveutuvat yhteisestä kanta-alleelistä, joita muut lajit eivät jaa. Eri geenien kehitys ajan kuluessa vaihtelee nopeudeltaan, joten yhden geenin tarkastelu ei ole riittävää, mutta tutkimalla useiden geenien historiaa ja luomalla niistä "konsensuspuu" voidaan Baumin ja Shaw'n mukaan tehdä

päätelmiä lajien rajoista ja fylogeneettisista suhteista. Genealoginen lajikäsitemalli ei kuitenkaan sovellu suvuttomasti lisääntyvien eliöiden tarkasteluun (Baum & Shaw, 1995).

### 3.10 Feneettinen lajikäsitemalli

Feneettiset lajikäsitteet painottavat lajikäsitteen käytännöllistä ulottuvuutta teoreettisen ajattelun sijaan; feneettisten lajikäsitteiden mukainen eliöiden ryhmittely perustuu niiden ominaisuuksien perusteella tehtävään kvantitatiiviseen (numeeriseen) analyysiin (De Queiroz, 1998). "Feneettinen" viittaa eliön näkyviin ominaisuuksiin: morfologian lisäksi ryhmittelyyn voidaan käyttää havaintoja esimerkiksi eliön fysiologiasta, käyttäytymisestä tai ekologiasta (Sokal & Crovello, 1970). Feneetiikkaa kutsutaan myös numeeriseksi taksonomiaksi (De Queiroz, 1998).

### 3.11 Genotyyppiset klusterit

Mallet (1995) painottaa geneettistä läheisyyttä ja esittää lajien olevan tunnistettavissa olevia genotyyppisiä klustereita (ryppäitä), joiden väliin jää vähän tai ei lainkaan välimuotoisia yksilöitä. Mallet lähti liikkeelle 'darwiniaanisesta' määritelmästä, jossa lajit ovat tunnistettavissa olevia yksilöiden ryhmiä ja välimuotoja ei juurikaan esiinny silloinkaan, kun kaksi lajia esiintyy luonnossa samalla alueella. Genotyyppisiin klustereihin pohjautuvaa lajin määritelmää on kuitenkin laajennettu niin, että se sallii useampia pysyviä ulkoasun alatyyppejä (polytyyppisyys) ja käyttää hyväksi modernia ymmärrystä genetiikasta ja morfologiasta (Mallet, 1995). Sisäinen geenivirta ja esim. lajin ekologian seurauksena syntyvä tasapainottava valinta ylläpitävät itsenäisiä klustereita, vaikka niiden välillä tapahtuisikin jonkin verran hybridisaatiota (Mallet, 1995). Geneettisellä tasolla klusterien olemassaolo ja niiden väliset rajat voidaan havaita esimerkiksi heterotsygoottien puutteesta tai eri geenilokusten välisistä korrelaatioista tai epätasapainosta, jotka ovat tyypillisiä vain tietyille klustereille (Mallet, 1995).

### 3.12 Lopullinen lajikäsitemalli?

Kuten esimerkiksi Mayden huomautti vuoden 1999 artikkelissaan, eri lajikäsitteet ja niistä seuraavat lajinrajaamisen kriteerit heijastelevat usein esittäjänsä tutkimusalaa ja sitä, mitä eliöitä hän tutkii ja minkälaista dataa käyttäen. Kuten evolutiivisen lajikäsitteen kohdalla jo mainittiin, Mayden ehdotti lajiongelman ratkaisuksi hierarkkista mallia, jossa evolutiivista

lajikäsitettä pidettäisiin ensisijaisena teoreettisena käsitteenä, ja muiden lajikäsitteiden lajinrajauskriteerejä käytettäisiin sen alaisuudessa toissijaisina käytännön työkaluina. Maydenin (1999) mukaan näin erilaiset operatiiviset lajikäsitteet voitaisiin sovittaa yhteen ja tämä malli soveltuisi parhaiten luonnon laajan diversiteetin tutkimiseen.

Myös De Queiroz (1998) on ehdottanut useita lajikäsitteitä yhdistävää mallia ratkaisuksi lajiongelmaan. Hänen mukaansa kaikki lajikäsitteet pohjautuvat lukumäärästään ja eroistaan huolimatta kaikki samankaltaiseen ajatukseen: siihen, että laji on itsenäinen populaatiotason sukulinjan osa - siis ei koko sukulinja, vaan ajallisesti siitä jokin segmentti, jota rajaa lajiutumistapahtumat. Hänen julkaisunsa pääajatuksena on se, että erilaiset lajikäsitteinä esitetyt ajatukset koskevat enemmänkin lajinrajauksessa käytettyjä kriteerejä kuin lajikäsitettä itseään; mikäli nämä käytännön kriteerit erotetaan itse lajin määritelmästä, on yleisesti hyväksytty lajin määritelmä mahdollinen eikä sen ja erilaisten - jopa toisiaan kumoavien - lajikriteerien käytön välille muodostu sisäsyntyistä ristiriitaa. De Queiroz kutsui tätä lajikäsitettä nimellä "the General Lineage Concept of species" (GLC). Hänen mukaansa ilmiöt, joita käytetään lajinrajaamisen pohjana - kuten geenivirta, lisääntymisisolaatio, lajin jäsenille yhteiset parittelukumppanin tunnistusmekanismit tai hedelmöitysmekanismit, oma ekolokero, tunnistettavuus, apomorfiat, monofylia, jne. - kuvastavat erilaisia ominaisuuksia, joita tyypillisesti kerääntyy sukulinjoille jossain vaiheessa niiden kehittyessä omiksi lajeikseen.

## 4. Lajinrajaaminen

Lajinrajaaminen tarkoittaa lajien välisten rajojen ja siten myös olemassa olevien lajien lukumäärän löytämistä (De Queiroz, 2007). Se, miten lajinrajaaminen tehdään, riippuu pitkälti siitä, mitä lajin määritelmää eli lajikäsitettä käytetään. De Queirozin (1998) aiemmin mainitun yhtenäismallin mukaan eri lajikäsitteet voidaan sulauttaa yhteen pitämällä eri lajikäsitteiden kriteerejä absoluuttisten ehtojen sijaan erillisinä *todisteina*, joita kerääntyy eriytyville (lajiutuville) sukulinjoille. Mikään yksittäinen ominaisuus ei silloin ole välttämätön sille, että sukulinjaa voidaan pitää omana lajinaan. De Queirozin näkökantaa on kuitenkin kritisoitu mm. epäselvyydestä (Hausdorf, 2011) eikä tieteellisessä yhteisössä ole edelleenkään yksimielisyyttä siitä, mikä lajikäsite tulisi hyväksyä käyttöön (Stankowski & Ravinet, 2021).

Lajinrajaamisen aihetta käsiteltäessä on ymmärrettävä, että lajiutuminen on jatkuva prosessi: tällöin sukulinjojen ajalliseen kehitykseen voidaan ajatella muodostuvan ns. harmaa alue, jossa lajiutuminen on enemmän tai vähemmän “kesken” (Roux ym., 2016, De Quieroz, 2007). Lisäksi lajiutumiseen liitetyt tapahtumat, kuten morfologisen tai genotyypin eroavaisuuden kehittyminen, eivät välttämättä ilmaannu tasaisella nopeudella tai samassa ajallisessa järjestyksessä eri taksonien välillä (De Queiroz, 1998, 2007). Voidaankin nostaa esiin kysymys siitä, millä ajanhetkellä sukulinjat ovat eriytyneet niin paljon, että niiden väliin voidaan vetää lajinraja. Asiaa monimutkaistaa geenivirta, vaihtelu sen määrässä ja sen loppumisen epäselvä luonne - geenien vaihto kahden sukulinjan välillä voi esimerkiksi hiipua vähitellen tai olla jonain aikakautena olematonta mutta myöhemmin jatkaa taas (Roux ym., 2016). Tämä summentaa sukulinjojen rajoja edelleen.

Lajinrajaaminen morfologian perusteella on edelleen yleistä, mutta viime aikoina on kehitetty myös useita geneettiseen dataan perustuvia metodeja (Luo ym., 2018). Usein analyysiä tehdään vain geneettisen datan ja tiedossa olevien populaatio- ja fylogeneettisten parametrien pohjalta (Carstens ym., 2013), mutta joissakin lähestymistavoissa saatetaan käyttää lisäksi myös muita tietoja, kuten maantieteellistä tai ekologista dataa (esim. Raxworthy ym., 2007). Geneettinen data voi käsittää joko yhden tai useampia geenilokuksia. Useampaa lokusta hyödyntäviä metodeja voidaan pitää tarkempina (Rannala, 2015).

Carstens (2013) kollegoineen tarkastelee erityyppisiä lajinrajausmetodeja kirjallisuuskatsauksessaan. Lajinrajausmenetelmät voidaan jakaa esimerkiksi lähestymistapansa mukaan kahteen ryhmään: vahvistamiseen perustuvaan lähestymistapaan (eng. validation approach), joka käyttää pohjanaan etukäteen tehtyä näytteiden alustavaa ryhmittelyä, ja löydöslähestymistapaan (eng. discovery approach), jossa mitään alustavaa ryhmittelyä tai hypoteettista tietoa lajinrajoista ei vaadita. Carstensin ja kollegoiden mukaan metodeja voidaan luokitella myös sen mukaan, perustuvatko ne fylogeneettisen puun rakentamiseen geneettisen tiedon pohjalta, vai ryhmittelevätkö ne yksilöitä suoraan ilman sukulinjojen historian mallinnusta. Jälkimmäisen kaltaisia metodeja kutsutaan klusterointialgoritmeiksi (eng. clustering algorithms). Erityyppisiä metodeja voidaan myös käyttää yhdessä, esimerkiksi niin, että ensin käytetään löydöslähestymistapaa, ja sen tekemää ryhmittelyä tutkitaan validointilähestymistavan metodilla (esim. Niemiller ym., 2012).

#### 4.1 Koalesenssiteoriasta

Geenien ja alleelien kontekstissa koalesenssi eli yhteensulautuminen tarkoittaa sitä, että ajassa taaksepäin mentäessä löytyy piste, jossa alleelit alun perin eriytyivät toisistaan; tämä piste on yksittäisen geenin historiaa kuvaavan puun eli geenipuun haaroittumiskohta, tai käänteisesti kohta, jossa nykyisyydestä kauemmas menneisyyteen liikuttaessa linjat sulautuvat yhteen (Degnan & Rosenberg, 2009). Tarpeeksi kauas geenin historiaan mentäessä löytyy alleeli, joka on yhteinen “esi-isä” kaikille nykyisessä populaatiossa esiintyville alleeleille (Degnan & Rosenberg, 2009).

Kun rakennetaan lajinrajaukseen käytettäviä fylogeniapuita geneettisen datan perusteella, on otettava huomioon mahdollinen geenipuiden ristiriitaisuus, eli se ilmiö, että eri geenien yksilölliset historiat saattavat poiketa toisistaan, koska niiden alleelit yhteensulautuvat eri ajankohtina (Degnan & Rosenberg, 2009). Geenipuiden voidaan olettaa eroavan myös lajitason fylogeniapuusta, sillä sukulinjassa saattaa säilyä useampia jo sen esi-isälinjassa esiintyneitä alleeleja myös sen itsenäisen historian aikana (polymorfismi) (Degnan & Rosenberg, 2009). “Multispecies Coalescent”-teoria (MSC) laajentaa koalesenssiteorian yhden lajin sisäisestä koalesenssista kattamaan useamman lajin yhteisen historian: se mallintaa koalesenssitapahtumien todennäköisiä ajankohtia ja auttaa käsittelemään ristiriitaisia geenipuita (Degnan & Rosenberg, 2009).

## 5. Lajinrajausmetodeja

Seuraavaksi esitellään joitakin lajinrajaamiseen käytettyjä metodeja.

#### 5.1 DNA-viivakoodaus

DNA barcoding eli DNA-viivakoodaus on menetelmä, joka mahdollistaa nopean lajintunnistuksen DNA-näytteiden perusteella (Hebert ym., 2003) ja jota voidaan soveltaa lajinrajaamiseen (Hebert ym., 2004). Alun perin Hebertin ja kollegoiden vuonna 2003 esittelemä menetelmä pohjautuu sellaisten genomin osien olemassaoloon, jotka voidaan löytää universaalien eli eri eliöryhmissä hyvin samanlaisina esiintyvien aluke-DNA-jaksojen avulla ja joiden alueella tapahtuu fylogeneettisten suhteiden analysointiin soveltuvaa molekulaarista evoluutiota. Parhaiten viivakoodaukseen sopii genomin alue, jossa lajien välinen eroavaisuus on havaittavissa, mutta joka säilyy evoluution saatossa suhteellisen



samanlaisena, jolloin siitä voidaan päätellä myös se, mihin ylempiin taksonomisiin ryhmiin (esim. lahko, luokka, pääjakso) yksilö kuuluu (Hebert ym., 2003). Esimerkiksi eläimillä tällainen viivakoodaukseen hyvin soveltuva alue on mitokondriaalisessa DNA:ssa sijaitseva sytokromi c -oksidaasigeeni (COI/cox1), jonka koodaaman proteiinin aminohappojärjestys muuttuu hitaasti, mutta jonka nukleotidisekvenssin kodonien kolmansissa paikoissa tapahtuu nopeaa muutosta (Hebert ym., 2003).

Hebert ja kollegat ehdottivat vuonna 2004, että standardirajana voitaisiin pitää sitä, että lajien välinen vaihtelu on vähintään 10 kertaa yhtä suurta kuin lajinsisäinen vaihtelu. Tämän ‘10-kertaisuuden säännön’ toteutuessa muodostuu “barcode gap” eli välejä tai hyppyjä vaihtelun määrässä, mitä voidaan käyttää hyväksi lajinrajaamisessa (Hebert ym., 2004).

Viivakoodauksen käyttöä lajinrajaamisessa on kuitenkin kritisoitu, esim. Hickersonin ja kollegoiden (2006) mukaan 10-kertaisuuden säännön mukainen lajinrajaus on epäluotettava erityisesti, jos tutkittavassa lajiryhmässä on tapahtunut divergenttiä evoluutiota ja sukulinjat ovat eriytyneet lisääntymisisolaatioon asti tavallista nopeammin.

## 5.2 Generalized Mixed Yule Coalescent -menetelmä (GMYC)

Generalized Mixed Yule Coalescent on laajalti käytetty menetelmä (Fujisawa & Barraclough, 2013), jonka esittivät ensimmäisenä Pons ja kollegat vuonna 2006. Se on tyypiltään löydöslähestymistapa, joka vaatii arvion fylogeneettisen puun haarojen ajallisesta sijoittumisesta, toisin sanoen ohjelmaan syötettävän datan on oltava muodoltaan ultrametrisen fylogeniapuun (Pons ym., 2006). GMYC pyrkii löytämään ajallisen hetken, jossa lajinsisäinen sukulinjojen haarautuminen muuttuu lajien väliseksi sukulinjojen eriämiseksi (Pons ym., 2006). Tämän perusteella saadaan myös ehdotus fylogeniapuuhun sisältyvien lajien lukumäärästä ja niiden välisistä lajinrajoista (Pons ym., 2006).

GMYC perustuu maximum likelihood -laskentaan eli se etsii ratkaisumallin, jolla on suurin todennäköisyys (Fujisawa & Barraclough, 2013). Puun lajienvälistä haarautumista arvioidaan Yule-mallin avulla, joka olettaa, että lajiutumisenopeus on vakio, ja jättää huomiotta mahdollisen lajien häviämisen sukupuuton kautta (Pons ym., 2006). Lajinsisäisen haarautumisen arviointiin käytetään neutraalia eli vain mutaatioihin ja satunnaisajautumiseen pohjautuvaa koalesenssiteoriaa (Pons ym., 2006). GMYC:in huonoja puolia on se, että sen toimivuus riippuu ohjelmalle syötetyn ultrametrisen fylogeniapuun tarkkuudesta (Zhang ym.,

2013). Lisäksi ajan suhteen kalibroittujen fylogeniapuiden valmistelu voi olla työlästä ja vaatia paljon laskentaresursseja (Zhang ym., 2013).

Monaghan ja kollegat esittelivät vuonna 2009 GMYC-menetelmään perustuvan johdannaismallin, jota on mahdollista hyödyntää myös sillä oletuksella, että lajinsisäistä ja lajien välistä haaroittumista erottavat ‘rajapyykit’ (eng. threshold) voivat sijoittua ajallisesti eri kohtiin saman fylogeniapuun eri osissa. Tällöin kyseessä on multiple-threshold GMYC-malli, eri “monirajainen” muoto alkuperäisen yksirajaisen GMYC-mallin sijaan (Monaghan ym., 2009).

### 5.3 Poisson Tree Processes (PTP)

Zhang ja kollegat esittelivät vuoden 2013 julkaisussaan PTP-lajinrajausmetodin, joka perustuu lajiutumisen mallintamiseen nukleotidisubstituutioiden määrän perusteella. Samoin kuin GMYC, PTP tarjoaa tavan löytää todennäköisiä lajinrajoja annetusta fylogeniapuusta etsimällä kohdat, joissa puun haarautuminen muuttuu lajien välisestä lajinsisäiseksi haarautumiseksi. Sen lähtömateriaalina toimii ei-ultrametrinen fylogeniapuu, jossa haarojen pituus kuvaa substituutioiden (ts. geneettisen muutoksen) määrää, ja joka ei ultrametrisistä puista poiketen vaadi ajallista kalibrointia (Zhang ym., 2013). Metodi perustuu alun perin Eldredgen ja Cracraftin vuonna 1980 esittämään fylogeneettiseen lajikäsitteeseen, ja siihen ajatukseen, että vertaillen nukleotidisubstituutioiden määrää lajinsisäisesti sekä lajien välillä, jälkimmäisessä tapauksessa eroavaisuuksien määrän voidaan olettaa olevan merkittävästi suurempi (Zhang ym., 2013). Lajiutumistapahtumien ja lajinsisäisten haarautumisten oletetaan noudattavan Poisson-jakaumaa eli olevan tilastollisesti Poisson-prosesseja (Zhang ym., 2013).

### 5.4 Bayesian Phylogenetics and Phylogeography (BPP)

Bayesian Phylogenetics and Phylogeography -menetelmä pohjautuu Bayesin teoreeman mukaiseen todennäköisyyslaskentaan ja käyttää useamman lokuksen sekvenssidataa (Yang & Rannala, 2010). Mallinnuksen pohjana käytetään koalesenssiteoriaa ja se kykenee ottamaan huomioon sen, että eri geenipuut saattavat poiketa toisistaan, mikä muutoin vaikeuttaisi lajitason fylogeniapuun rakentamista (Yang & Rannala, 2010). BPP:tä käytettäessä ohjelmalle annetaan ohjeellinen fylogeniapuu, mikä nopeuttaa prosessia vähentämällä mahdollisia fylogenioita, joita ohjelma joutuu käsittelemään (Yang & Rannala, 2010).

Ohjepuuta luodessa voidaan hyödyntää esimerkiksi morfologiaan tai maantieteelliseen levinneisyyteen liittyvää tietoa (Yang & Rannala, 2010). Ohjelma testaa erilaisia mahdollisia fylogenioita sulauttamalla kerrallaan yhden tai useampia puun solmukohtia tai jättämällä ne ennalleen ja laskemalla todennäköisyydet näin syntyneiden puiden toteutumiselle (Yang & Rannala, 2010).

## 6. Esimerkki: Nokivaris ja harmaavaris

Nokivaris (*Corvus corone*) ja harmaavaris (*Corvus cornix*) ovat kaksi Euroopassa esiintyvää varislajia, joiden lajistatus on ollut kiistanalainen (Parkin ym., 2003). Aiemmin noki- ja harmaavarista pidettiin saman lajin eri alalajeina, mutta British Ornithologists' Union suositti vuonna 2002, että niitä tulisi pitää erillisinä lajeina (Knox ym., 2002). Molemmilla lajeilla on useita eri rotuina tai alalajeina pidettyjä tyyppejä Euraasian alueella: nokivariksen itäinen, Aasiassa esiintyvä alalaji *Corvus corone orientalis* ja harmaavariksen Etelä-Euroopassa ja Keski-Aasiassa esiintyvät alalajit *sharpii*, *capellanus* ja *pallescens* (Parkin ym., 2003). Suomessakin esiintyvä harmaavaris on erotettavissa nokivariksesta höyhenpuvun värityksen perusteella: harmaavariksen pää, kurkku, jalat, siivet sekä pyrstö ovat mustat ja keho muutoin harmaa, kun taas nokivaris on kauttaaltaan musta (Parkin ym., 2003).

Parkinin ja kollegoiden (2003) julkaisun mukaan itäistä, erillisellä esiintymisalueella lisääntyvää *orientalis*-alalajia lukuun ottamatta nokivaris esiintyy pääasiassa läntisessä Euroopassa: Englannista ja Walesista etelään Iberiaan ja Alppien eteläpuolelle ja idässä Itävaltaan asti. Harmaavaris esiintyy muilla Euroopan alueilla, mukaan lukien Irlannissa, sekä Lähi-idässä ja Venäjällä lännestä Jenisei-laakson alueelle asti. Lajien esiintymisalueet ovat pääasiassa erilliset, mutta hybridisaatioalueita, joilla molempia lajeja ja niiden risteymiä esiintyy, on havaittavissa muun muassa Skotlannissa ja Keski-Euroopassa (Randler, 2007). Mm. Richter (1958), Melde (1984) ja Picozzi (1976) kuvasivat, että noki- ja harmaavariksen risteymät ovat väritykseltään molempien lajien sekoituksia, vaihdellen liukuvasti harmaavariksen normaalista kuvioinnista täysin mustaan, nokivariksen kanssa identtiseen höyhenpukuun; risteymälinnulla harmaan alueen koko ja tummuus voi poiketa tyyppillisestä harmaa- ja nokivariksesta ja seassa voi olla mustia höyheniä pilkkukuviona (Parkin ym., 2003). Tietoa variksen höyhenpeitteen väriin vaikuttavista geneistä on rajoitetusti, mutta on esitetty, että musta höyhenpuku olisi ainakin osittain dominantti ja harmaa siihen verrattuna resessiivinen (Parkin ym., 2003).

Useat seikat antavat viitteitä siihen, että harmaa- ja nokivarista voitaisiin pitää samana lajina: ne risteytyvät luonnossa (esim. Rolando, 1993), mikä täyttää biologisen lajikäsitteen perusvaatimuksen saman lajin yksilöiden kyvystä lisääntyä ja tuottaa lisääntymiskykyisiä jälkeläisiä. Esimerkiksi Rolandon vuonna 1993 julkaiseman datan mukaan Pohjois-Italian hybridialueella havainnoitiin, että 50 varisparia 142:sta oli hybridipareja eli silmämääräisesti arvioiden muita kuin kahden mustan variksen tai kahden tyypillisen harmaan variksen muodostamia pareja. Koska risteymiä esiintyy näinkin yleisesti, yksilöt kykenevät tunnistamaan erivärisenkin variksen omaksi lajikseen ainakin jossain määrin (tunnistuskäsite) eikä harmaa- ja nokivariksen välillä vaikuta olevan voimakkaita isolaatiomekanismeja, kuten hybridien elinkelvottomuutta (isolaatiota painottava lajikäsite).

Toisaalta on myös useita syitä pitää harmaa- ja nokivarista omina lajeinaan. Useissa kenttätutkimuksissa havaittiin matalampi määrä välimuotoisia tyyppejä kuin mitä voitaisiin odottaa, jos eri väristen varisten pariutuminen olisi täysin sattumanvaraista: esimerkiksi Rolandon vuonna 1993 julkaisema data viittaa ainakin osittain ei-satunnaiseen parinvalintaan, jossa linnut valitsivat todennäköisemmin itseään muistuttavia pesimäkumppaneita. Tämä voi toimia isolaatiomekanismina ja pitää yllä noki- ja harmaavariksen sukulinjojen erillisyyttä (evolutiivinen lajikäsite). Ekologisesta näkökulmasta tarkastellen noki- ja harmaavaris ovat samankaltaisia, mutta toisaalta myös jonkinasteista eroavaisuutta niiden ekolokeroissa ja käyttäytymisessä on raportoitu (Saino, 1992); tosin tämä osa-alue vaatii lisätutkimuksia, ennen kuin noki- ja harmaavariksen ekologisista rooleista voidaan tehdä varmoja johtopäätöksiä (Parkin ym., 2003).

Noki- ja harmaavariksia ja niiden risteymiä on tutkittu myös geneettisin menetelmin. Wolfin ja kollegoiden (2010) tutkimuksessa sekvensoitiin 25 nukleaarista intronilokusta eikä merkittävää geneettistä eriytymistä noki- ja harmaavarisyksilöiden välillä löytynyt. Hyvin samankaltaisia tuloksia oli saatu myös muissa vastaavissa tutkimuksissa (esim. Haring ym., 2007). Wolf ja kollegat (2010) tutkivat DNA:n lisäksi nokivaristen ja noki- ja harmaavariksen hybridien RNA-ekspressioprofiileja, jolloin havaittiin selvää eroavaisuutta hybridien ja puhtaiden nokivaristen välillä. Tämä saattaa heidän mukaansa olla selviä DNA:n eroja aiemmin ilmaantuva merkki siitä, että lajiutumisosprosessi on alkuvaiheessaan.

Noki- ja harmaavaris ovat esimerkki lajinrajaamisen vaikeudesta ja siitä, miten lopullinen johtopäätös – ovatko nämä kaksi varistyyppiä omat lajinsa vai samaa lajia – riippuu pitkälti sovellettavasta lajikäsitteestä. Lajinrajojen vetäminen on vaikeaa varisten kohdalla myös siksi,

että noki- ja harmaavaristen linjat eriytyivät evolutiivisessa mittakaavassa suhteellisen hiljattain, mahdollisesti pleistoseenin aikaisten jääkausien vaikutuksesta, jään eristäessä populaatioita erillisiin refugioihin (Poelstra ym., 2014). Kun lajiutuminen on vielä kesken, ollaan vaikeaselkoisella 'harmaalla alueella' ja lajistatus jää helposti kiistanalaiseksi.

## 7. Pohdinta: lajinrajaamisen seuraukset

Vaikka yleisesti hyväksytyn lajin määritelmän löytäminen voisi ensinäkemältä pitää lähinnä teoreettisena ongelmana, lajinrajaamisen menetelmien pohjana toimii jokin oletus siitä, miten laji määritellään. Lajikäsitteet ohjaavat siten käytännön lajinrajoja, joilla taas voi olla merkittäviä seurauksia ihmisen toiminnan kannalta: esimerkiksi luonnonsuojelulliset päätökset perustuvat usein lajien uhanalaisuuteen tai vähenevään biodiversiteettiin, jota arvioidaan nimenomaan havaittujen lajien lukumäärän perusteella (Isaac ym., 2004). Koska lajistatuksella ja lajinrajoilla on luonnonsuojelullista merkitystä, olisi tärkeää, että olemassa olevat lajit saataisiin tunnistettua ja kuvattua mahdollisimman tehokkaasti, ja että tehdyt biodiversiteetti-arviot vastaisivat luontomme todellisuutta.

Luonnonsuojeluun liittyen on myös muistettava, että lajitasoinen tarkastelu ei välttämättä vastaa mahdollisten alalajien, rotujen tai yksittäisten populaatioiden yksilöllistä tilannetta - jokin osajoukko lajin yksilöistä saattaa olla vaarantunut ja suojelun tarpeessa, vaikka laji luettaisiinkin kokonaisuudessaan elinvoimaiseksi. Lajistatuksen luonnonsuojelullisen tärkeyden seurauksena herää kysymys - pitäisikö lajinrajoja vetää erityisesti luonnonsuojelun mielessä? James Mallet (1995) ehdotti, että myös rotuja, hybridejä ja alalajeja tulisi pitää suojelussa yhtä tärkeinä kuin lajeja, sillä tavoitteenamme on suojella diversiteettiä kokonaisuudessaan - hänen mukaansa liiallinen taksonomian yksityiskohtiin ja lajikäsitemuutoksiin jumittuminen haittaa tätä päämäärää.

Macen (2004) mukaan luonnonsuojelutoiminta voidaan jakaa kahteen erilliseen vaiheeseen: ensimmäisessä seurataan laajalla tasolla suojelun tarvetta ja pyritään saamaan suojelua tarvitsevat lajit (tai muut yksiköt) kirjatuksi lainsäädäntöön ja luonnonsuojelua koskeviin suunnitelmiin. Toisessa vaiheessa toteutetaan varsinaiset käytännön suojelutoimet ja valitaan niiden tarkat kohteet - tässä vaiheessa ei kuitenkaan tulisi takertua samoihin ylemmän tason lajilistoihin, vaan käytettävän yksikön tulisi vastata luonnossa vallitsevaa tilannetta tarkemmin ja pystyä mukautumaan sen muutoksiin. Koko lajin status ei välttämättä vastaa sen alayksiköiden tilannetta, joten nämä kaksi tulisi Macen ehdotuksen mukaan erottaa toisistaan.

Myös ns. evolutiivisesti merkittävät yksiköt (eng. Evolutionarily Significant Units, ESU) ovat mahdollinen vastaus lajistatuksen ja suojelutoimien yhteydestä muodostuvaan ongelmaan. Evolutiivisesti merkittävä yksikkö voi olla koko laji tai osa siitä, kuten esimerkiksi yksittäinen populaatio tai jonkinasteisen geenivirran yhdistämä populaatioiden ryhmä eli metapopulaatio (Casacci ym., 2014). Jos tämä yksikkö otettaisiin käyttöön lainsäädännössä maailmanlaajuisesti, se helpottaisi suojelun järjestämistä myös lajia suppeammille ryhmille, joskin myös evolutiivisesti merkittävälle yksikölle on esitetty useita erilaisia määritelmiä eikä se siten ole täysin yksikäsitteinen termi (Mace, 2004).

Lajikäsitteisiin liittyen voidaan nostaa esiin myös huoli taksonomisesta inflaatiosta, eli siitä, että uusia lajeja kuvataan ylimäärin, erityisesti siksi, että alalajit nostetaan tavallisen lajin tasolle sen seurauksena, että on siirrytty käyttämään eri lajikäsitettä (Isaac ym., 2004). Erityisesti siirtyminen biologisesta lajikäsitteestä fylogeneettisten lajikäsitteiden suosimiseen saattaa lisätä lajien lukumäärää. Eräässä tutkimuksessa fylogeneettisen lajikäsitteen mukaan lasketut lajimäärät olivat jopa 48 % suurempia kuin ei-fylogeneettisiin lajikäsitteisiin perustuvat laskennat, jolloin myös populaatioiden koot ja levinneisyydet arvioidaan vastaavasti pienemmiksi (Agapow ym., 2004). Taksonomisen inflaation syynä voivat olla myös luonnonsuojelullisten päämäärien vuoksi tehdyt taksonomiset päätökset (Isaac ym., 2004). Koska eri eliöryhmissä lajinrajaamista saatetaan tehdä eri lajikäsitteisiin pohjautuen, eri ryhmien lasketut lajimäärät eivät välttämättä ole vertailtavissa, mikä voi hämärtää ymmärrystämme biodiversiteetin todellisesta tilasta (Mace, 2004). Macen mukaan maailmanlaajuinen luonnonsuojelullinen toiminta hyötyisi siitä, että käytössä olisi yhtenäinen ja stabiili lajikäsite, jonka perusteella lajiluetteloita tehdään. Tällöin myös eri ajankohtina lasketut lajimäärät olisivat vertailukelpoisia ja heijastaisivat paremmin todellista positiivista tai negatiivista muutosta biodiversiteetin määrässä ajan suhteen (Mace, 2004).

Taksonomiselle inflaatiolle vastakkaista tilannetta voidaan kutsua taksonomiseksi inertiaaksi, ja senkin vaarat on tuotu esiin esimerkiksi Gippolitin ja kollegojen (2018) toimesta. Heidän mukaansa taksonomisella inertiaalla eli tilanteella, jossa vanhoilla ja mahdollisesti huonosti todellisuutta vastaavilla lajinrajoilla on taipumus jäädä voimaan tutkijoiden ollessa lajinrajauksissaan tarpeettoman konservatiivisia, on biodiversiteetin suojelulle voimakkaampia negatiivisia vaikutuksia kuin taksonomisella inflaatiolla; myöskään jähmeän konservatiivinen lähestymistapa ei siis ole ongelmaton vastaus taksonomisen inflaation ongelmaan. Näiden esiin tuotujen lukuisten näkökantojen perusteella voidaan huomata, että vaikka lajin käsite on toisaalta teoreettinen ja ontologinen kysymys, johon on historiallisesti

ollut näennäisen mahdotonta löytää yleisesti hyväksyttyä ratkaisua, sen käytännön seuraukset tekevät vastauksen etsinnästä edelleen merkittävän tavoitteen. Maydenin (1999) mukaan lajikäsitteiden on pohjimmiltaan tarkoitus kuvata luonnon valtavaa biodiversiteettiä, eikä lajimäärää tulisi keinotekoisesti rajoittaa eikä lajikäsitteitä pitäisi valita pelkän kätevyyden tai helppouden perusteella; tällainen toiminta ainoastaan rajoittaisi ymmärrystämme luonnosta.

# Lähteet

- Agapow, P., Bininda-Emonds, O. R. P., Crandall, K. A., Gittleman, J. L., Mace, G. M., Marshall, J. C., & Purvis, A. (1 2004). The Impact of Species Concept on Biodiversity Studies. *The Quarterly Review of Biology*, 79, 161–179.
- Baum, D., & Shaw, K. (1 1995). Genealogical Perspectives on the Species Problem. *Monographs in Systematic Botany*, 53.
- Baum, D., & Donoghue, M. (1 1995). Choosing among Alternative "Phylogenetic" Species Concepts. *Systematic Botany*, 20(4), 560-573.
- Butlin, R. K., Galindo, J., & Grahame, J. W. (1 2008). Review. Sympatric, parapatric or allopatric: The most important way to classify speciation? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, Vol. 363, 2997–3007.
- Carstens, B. C., Pelletier, T. A., Reid, N. M., & Satler, J. D. (9 2013). How to fail at species delimitation. *Molecular Ecology*, Vol. 22, 4369–4383.
- Casacci, L. P., Barbero, F., & Balletto, E. (1 2014). The “Evolutionarily Significant Unit” concept and its applicability in biological conservation. *Italian Journal of Zoology*, 81, 182–193.
- Coyne, J. A., & Orr, H. A. (2 1997). ‘Patterns of Speciation in *Drosophila*’ Revisited. *Evolution*, 51, 295.
- Degnan, J. H., & Rosenberg, N. A. (1 2009). Gene tree discordance, phylogenetic inference and the multispecies coalescent. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 332–340.
- Egerton, F. (1 2005). A History of the Ecological Sciences, Part 18: John Ray and His Associates Fran is Willughby and William Derham. *Bulletin of The Ecological Society of America*, 86, 301–313.
- Fitzpatrick, B.M., Fordyce, J.A., & Gavrilets, S. (2009), Pattern, process and geographic modes of speciation. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 2342-2347.
- Fujisawa, T., & Barraclough, T. G. (9 2013). Delimiting species using single-locus data and the generalized mixed yule coalescent approach: A revised method and evaluation on simulated data sets. *Systematic Biology*, 62, 707–724.
- Gavrilets, S. (2005). "Adaptive Speciation": It Is Not That Easy: A Reply to Doebeli et al. *Evolution*, 59(3), 696-699.



- Gippoliti, S., Cotterill, F. P. D., Zinner, D., & Groves, C. P. (1 2018). Impacts of taxonomic inertia for the conservation of African ungulate diversity: an overview. *Biological Reviews*, *93*, 115–130.
- Godfray, H. C. J. (1 2002). Challenges for taxonomy. *Nature*, *417*, 17–19.
- Haring, E., Gamauf, A., & Kryukov, A. (1 2007). Phylogeographic patterns in widespread corvid birds. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *45*, 840–862.
- Hausdorf, B. (1 2011). Progress toward a general species concept. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, *65*, 923–931.
- Hebert, P. D. N., Cywinska, A., Ball, S. L., & deWaard, J. R. (1 2003). Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *270*, 313–321.
- Hebert, P. D. N., Stoeckle, M. Y., Zemplak, T. S., & Francis, C. M. (1 2004). Identification of Birds through DNA Barcodes. *PLoS Biology*, *2*, e312.
- Hennig, W. (1966). *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press.
- Hickerson, M. J., Meyer, C. P., & Moritz, C. (10 2006). DNA Barcoding Will Often Fail to Discover New Animal Species over Broad Parameter Space. *Systematic Biology*, *55*, 729–739.
- Isaac, N. J. B., Mallet, J., & Mace, G. M. (1 2004). Taxonomic inflation: its influence on macroecology and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, *19*, 464–469.
- Knox, A. G., Collinson, M. T., Helbig, A. J., Parkin, D. T., & Sangster, G. (2002). Taxonomic recommendations for British birds. *Ibis*, Vol. 144, 707–710.
- Kotimaisten kielten keskus. (2022). Laji. *Kielitoimiston Sanakirja*. Haettu 26.1.2024 osoitteesta: <https://www.kielitoimistonsanakirja.fi/LAJI>
- Luo, A., Ling, C., Ho, S. Y. W., & Zhu, C. D. (9 2018). Comparison of methods for molecular species delimitation across a range of speciation scenarios. *Systematic Biology*, *67*, 830–846.
- Mace, G. M. (4 2004). The role of taxonomy in species conservation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, Vol. 359, 711–719.
- Mallet, J. (1 1995). A species definition for the modern synthesis. *Trends in Ecology & Evolution*, *10*, 294–299.

- Mallet, J. (1 2010). Group selection and the development of the biological species concept. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 1853–1863.
- Masters, J. C., Rayner, R. J., McKay, I. J., Potts, A. D., Nails, D., Ferguson, J. W., ... Anderson, M. L. (1987). The concept of species: Recognition versus Isolation. *South African Journal of Science*, 83, 534.
- Mayden, R. L. (1 1999). Consilience and a hierarchy of species concepts: advances toward closure on the species puzzle. *Journal of Nematology*, 31, 95–116.
- Mayr, E. (1996). What Is a Species, and What Is Not? *Philosophy of Science*, Vol. 63, pp. 262–277.
- Merriam-Webster. Species. *Merriam-Webster.com dictionary*. Haettu 24.1.2024 osoitteesta: <https://www.merriam-webster.com/dictionary/species>
- Monaghan, M. T., Wild, R., Elliot, M., Fujisawa, T., Balke, M., Inward, D. J. G., ... Vogler, A. P. (1 2009). Accelerated Species Inventory on Madagascar Using Coalescent-Based Models of Species Delineation. *Systematic Biology*, 58, 298–311.
- Niemiller, M. L., Near, T. J., & Fitzpatrick, B. M. (1 2012). Delimiting species using multilocus data: diagnosing cryptic diversity in the southern cavefish, *Typhlichthys subterraneus* (Teleostei: Amblyopsidae). *Evolution*, 66, 846–866.
- Nixon, K. C., & Wheeler, Q. D. (1990). AN AMPLIFICATION OF THE PHYLOGENETIC SPECIES CONCEPT. *Cladistics*, 6, 211–223.
- Oxford University Press. Apomorphy. *Oxford Reference*. Haettu 24.1.2024 osoitteesta: <https://www.oxfordreference.com/view/10.1093/oi/authority.20110803095419385>
- Parkin, D. T., Collinson, J. M., Helbig, A. J., Knox, A., & Sangster, G. (1 2003). The taxonomic status of Carrion and Hooded Crows. *British Birds*, 96, 274–290.
- Poelstra, J. W., Vijay, N., Bossu, C. M., Lantz, H., Ryll, B., Müller, I., ... Wolf, J. B. W. (1 2014). The genomic landscape underlying phenotypic integrity in the face of gene flow in crows. *Science*, 344, 1410–1414.
- Pons, J., Barraclough, T. G., Gomez-Zurita, J., Cardoso, A., Duran, D. P., Hazell, S., ... Vogler, A. P. (1 2006). Sequence-Based Species Delimitation for the DNA Taxonomy of Undescribed Insects. *Systematic Biology*, 55, 595–609.
- Queiroz, K. D. (1998). The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation. *Endless Forms: Species and Speciation*.

- Queiroz, K. (2007). Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology*, *56*, 879–886.
- Randler, C. (2007). Assortative mating of Carrion Corvus corone and Hooded Crows C. cornix in the hybrid zone in eastern Germany. *Ardea*, *95*, 143–149.
- Rannala, B. (2015). The art and science of species delimitation. *Current Zoology*, *61*, 846–853.
- Raxworthy, C. J., Ingram, C. M., Rabibisoa, N., & Pearson, R. G. (2007). Applications of Ecological Niche Modeling for Species Delimitation: A Review and Empirical Evaluation Using Day Geckos (Phelsuma) from Madagascar. *Systematic Biology*, *56*, 907–923.
- Rolando, A. (1993). A Study on the Hybridization between Carrion and Hooded Crow in Northwestern Italy. *Ornis Scandinavica*, *24*, 80.
- Roux, C., Fraïsse, C., Romiguier, J., Anciaux, Y., Galtier, N., & Bierne, N. (2016). Shedding Light on the Grey Zone of Speciation along a Continuum of Genomic Divergence. *PLOS Biology*, *14*, e2000234.
- Saino, N. (1992). Selection of Foraging Habitat and Flocking by Crow Corvus corone Phenotypes in a Hybrid Zone. *Ornis Scandinavica*, *23*, 111.
- Schluter, D. (2001). Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology & Evolution*, *16*, 372–380.
- Simpson, G. G. (1951). The Species Concept. *Evolution*, *5*, 285.
- Sokal, R. R., & Crovello, T. J. (1970). The Biological Species Concept: A Critical Evaluation. *The American Naturalist*, *104*, 127–153.
- Stankowski, S., & Ravinet, M. (2021). Quantifying the use of species concepts. *Current Biology*, *31*, R428–R429. 060
- Templeton, A. R. (1989). *The Meaning of Species and Speciation: A Genetic Perspective* (D. Otte & J. A. Endler, Eds.). Sinauer Associates.
- Van Valen, L. (1976). Ecological Species, Multispecies, and Oaks. *Taxon*, *25*, 233–239.
- Velasco, J. D. (2008). Species concepts should not conflict with evolutionary history, but often do. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, *39*, 407–414.
- Wolf, J. B. W., Bayer, T., Haubold, B., Schilhabel, M., Rosenstiel, P., & Tautz, D. (2010). Nucleotide divergence vs. gene expression differentiation: comparative transcriptome

sequencing in natural isolates from the carrion crow and its hybrid zone with the hooded crow. *Molecular Ecology*, 19, 162–175.

Wu, C. I. (2001). The genic view of the process of speciation. *Journal of Evolutionary Biology*, Vol. 14, pp. 851–865.

Yang, Z., & Rannala, B. (1 2010). Bayesian species delimitation using multilocus sequence data. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, 9264–9269.

Zhang, J., Kapli, P., Pavlidis, P., & Stamatakis, A. (1 2013). A general species delimitation method with applications to phylogenetic placements. *Bioinformatics*, 29, 2869–2876.