

Themenbereich „Phylogeographie“

• Plenarvorträge

Wink, M (Heidelberg):

Phylogeographie: Von der Phylogenie zur molekularen Verbreitungsanalyse

✉ Michael Wink, Universität Heidelberg, IPMB, INF 364, D-69120 Heidelberg; E-Mail: wink@uni-hd.de

Über die Analyse von Nucleotidsequenzen von Markergenen (mtDNA, Kerngenom) oder kompletten Genomen kann heute die Phylogenie (also die Stammesgeschichte) von Artkomplexen, Gattungen, Familien, Ordnung, Stämmen und ganzen Domänen verlässlich rekonstruiert werden (Tab. 1). Die resultierenden Stammbäume sind nicht nur für den Evolutionsbiologen interessant, sondern auch für den Systematiker. Denn ein wichtiges Ziel der systematischen Forschung ist eine Anordnung der Lebewesen in einem natürlichen System, in dem taxonomische Einheiten monophyletisch sein sollen. Eine Konsequenz der phylogenetischen Analyse ist die Korrektur von para- und polyphyletischen Gruppen. Dies hat bereits zu Umbenennungen von Art- und Gattungsnamen, wie z. B. bei Eulen, Greifvögeln, Möwen oder Meisen (Wink 2011) geführt. Wenn sich Unterarten durch morphologische, akustische und genetische Daten von anderen Taxa abgrenzen lassen, erhalten sie zunehmend Artstatus. Dadurch nimmt die Zahl der anerkannten Vogelarten beachtlich zu; heute kennt die Systematik bereits 10.300 Arten. Durch die Analyse von 17 Kerngenen konnten Hackett et al. (2008) eine neue Großphylogenie der Vögel vorstellen, in der viele Ordnungen anders zusammengesetzt und angeordnet sind als zum Beispiel im System von Sibley & Monroe (1990).

Unter Phylogeographie versteht man nach Avise et al. (1987) die Rekonstruktion der phylogenetischen und geographischen Herkunft einzelner genetischer Linien eines Taxons. Viele Arten besiedeln Areale, die sich über ganze Kontinente erstrecken können. Häufig ist die

Verbreitung dabei nicht kontinuierlich, sondern lückenhaft. Es stellt sich daher die evolutionäre Frage, ob disjunkt verbreitete Populationen noch in einem regelmäßigen Genfluss miteinander stehen, oder bereits genetisch isoliert (und damit auf dem Weg zu einer eigenständigen Art) sind. Durch die zunehmende Fragmentierung der Lebensräume ist diese Frage auch für den Artenschutz von großer Bedeutung. Klimatische Rahmenbedingungen, z. B. Eiszeiten und damit verbundene Änderungen in der Vegetation und der Rückzug vieler Arten in Refugialgebiete, haben die aktuelle Verbreitung vieler Arten nachhaltig beeinflusst. Für die Nordhemisphäre liegt die letzte Eiszeit nur 10.000 bis 15.000 Jahre zurück. Dieser Zeitraum ist genetisch gesehen sehr kurz. Daher kann man nicht erwarten, dass es zu starken Änderungen der Nucleotidsequenzen von Markergenen bei Arten gekommen ist, die sich erst nach der Eiszeit über die Nordhalbkugel ausgebreitet haben. Philopatrisch lebenden Arten, welche wenig Dispersal zeigen und Lebensräume besiedeln, die sich nur wenig während der letzten 1-2 Millionen Jahren verändert haben, weisen dagegen häufig genetisch nachweisbare geographische Differenzierung auf. Beispielsweise kann man auf den Kanarischen Inseln bei vielen Arten inselspezifische Linien nachweisen (Dietzen et al., 2008). Obwohl in den großen Regenwäldern des Amazonasgebietes Vogelarten die Möglichkeit haben, sich großflächig auszubreiten, kann man bei vielen Taxa Linien nachweisen, die durch die großen Flussgebiete voneinander abgetrennt werden (Fernandes et al., 2012; 2013).

Methode	Anwendung
Sequenzierung von Markergenen	Phylogenie, Phylogeographie, „DNA-Barcoding“, Systematik
Genom-Sequenzierung Mikrosatelliten-Analyse	Phylogenie, (Phylogeographie); Systematik Phylogeographie, Populationsgenetik, Paternität, Forensik
Genomische Fingerprint-Analyse (AFLP, ISSR) SNPs	Phylogeographie, Hybridanalysen, Genkartierung Phylogeographie, Populationsgenetik, Paternität, Forensik

Tab. 1: Methoden der DNA-Forschung und ihre Anwendungen in der Ornithologie.

Wenn man die molekulare Phylogeographie einer Art rekonstruieren möchte, die sich auf der Sequenzebene kaum differenziert, oder wenn es um Kontaktzonen zwischen zwei Entwicklungslinien geht, so benötigt man Marker mit einer hohen genetischen Variabilität, z. B. single nucleotide polymorphisms (SNP), Mikrosatelliten oder genomisches Fingerprinting (Tab. 1). Denn DNA-Sequenzen von Markergenen zeigen bei jungen Arten/Linien nur selten die notwendige Variabilität, es sei denn, die Auftrennung von Populationen erfolgte in einem Zeitraum von 100.000 bis einer Million Jahren.

Literatur

Awise, JC et al. 1987: Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annu. Rev. Ecol. System* 18: 489–522.
Dietzen C, Garcia del Rey E, Delgado Castro G, & Wink M (2008): The phylogeography of the blue tit (*Parus caeruleus teneriffae* – group) on the Canary Islands based on mito-

chondrial DNA sequence data and morphometrics. *J. Ornithol.* 149: 1–12.
Fernandes A, Gonzalez J, Wink M & Aleixo A 2013: Multilocus phylogeography of the Wedge-billed Woodcreeper *Glyphorynchus spirurus* (Aves, Furnariidae) in lowland Amazonia: Widespread cryptic diversity and paraphyly reveal a complex diversification pattern. *Mol. Phyl. Evol.* (in press).
Fernandes A, Wink M & Aleixo A 2012: Phylogeography of Chestnut-tailed Antbird (*Myrmeciza hemimelaena*) clarifies the role of rivers in Amazonian biogeography. *J. Biogeography* 39: 1524–1535.
Hackett SJ, Kimball RT, Reddy S, Bowie RCK, Braun EL, Braun MJ, Chojnowski JL, Cox WA, Han K-L, Harshman J, Huddleston CJ, Marks BD, Miglia KJ, Moore WS, Sheldon FH, Steadman DW, Witt CC & Yuri T 2008: A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science* 320: 1763–1768.
Wink M 2011: Evolution und Phylogenie der Vögel - Taxonomische Konsequenzen. *Vogelwarte* 49: 17–24.

Winkler H & Leisler B (Wien/Österreich, Radolfzell):

Phylogenen, Areale und Aerodynamik

✉ Hans Winkler, Veterinärmedizinische Universität Wien, Department für Integrative Biologie und Evolution, Konrad – Lorenz – Institut für Vergleichende Verhaltensforschung, Savoyenstraße 1A, A-1160 Wien, Österreich;
E-Mail: hans-christoph.winkler@oeaw.ac.at

Die Ergebnisse der modernen, auf molekularen Methoden basierenden Phylogenetik revolutionieren nicht nur das System der Vögel auf allen hierarchischen Ebenen, sie zwingen uns auch zu einer neuen Sichtweise biogeographischer Muster und Prozesse. Als Beispiele seien Klein- und Mittelspecht (*Dryobates minor*, verwandt mit dem nordamerikanischen Dunenspecht *D. pubescens*; *Leiopicus medius*, der zu einer indischen Artengruppe gehört), Mönchs- und Gartengräsmücke *Sylvia atricapilla* und *S. borin* (Teil einer afrikanischen Gruppe von vier Arten) und das Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*, Teil einer afrikanischen Radiation von Waldvögeln) genannt.

Die moderne Phylogeographie ist eng mit Artbildungskonzepten verbunden. Hier dominierten anfangs kladistische Ansätze, die phylogenetische Aufspaltungen mit Vikarianzereignissen parallelisierten. Pleistozäne Vergletscherungen sollen z. B. viele jüngere Artaufspaltungen erklären (Weir & Schluter 2008). Im Gegensatz dazu stellt sich in vielen neueren Untersuchungen die Bedeutung der Kolonisation neuer Gebiete, auch über Kontinente, heraus. Ein schon lange bekanntes Beispiel für eine transkontinentale Arealausweitung liefert der aus Nordamerika stammende Zaunkönig (*T. troglodytes*). Neu entdeckt wurden Fälle, bei denen asiatische Gruppen Amerika erreichten und dort entweder ein-

zelne Arten hinterließen oder sich zu artenreichen Stammlinien verzweigten.

Vögel mit Anpassungen an einen aerodynamisch effizienten Streckenflug sind gute Fernkolonisatoren, besonders, wenn sie zusätzlich in Gruppen wandern. Ein nützliches Maß für den entsprechenden Flügelbau ist der Kipp-Index, der leicht zu messen und dessen aerodynamische Relevanz nachgewiesen ist (Bowlín & Wikelski 2008).

Artbildung, Ausbreitung und Arealveränderungen sind historische, in Raum und Zeit einmalige Ereignisse (Bock 2007). Diese können wegen der Unsicherheiten, die allen Datensätzen anhaften, nicht einseitig nur aus Stammbäumen rekonstruiert werden (Cook & Crisp 2005). Als Gegenentwurf präsentieren wir einen integrativen Ansatz, der allerdings nur dann funktioniert, wenn Streckenflug, Verbreitungsmuster und Stammbäume regelhaft assoziiert sind.

Aerodynamische Anpassungen des Flügelbaus für einen effizienten Streckenflug kennzeichnen Arten, die weit verstreute Ressourcen nutzen wie Vögel der Berge, Baumkronen und vor allem in ariden Gebieten und auf hoher See nomadisch lebende Formen. Zugvögel, insbesondere Langstreckenzieher, weisen durchgehend derartige Anpassungen auf.

Die Fähigkeit, große Strecken effizient zurücklegen

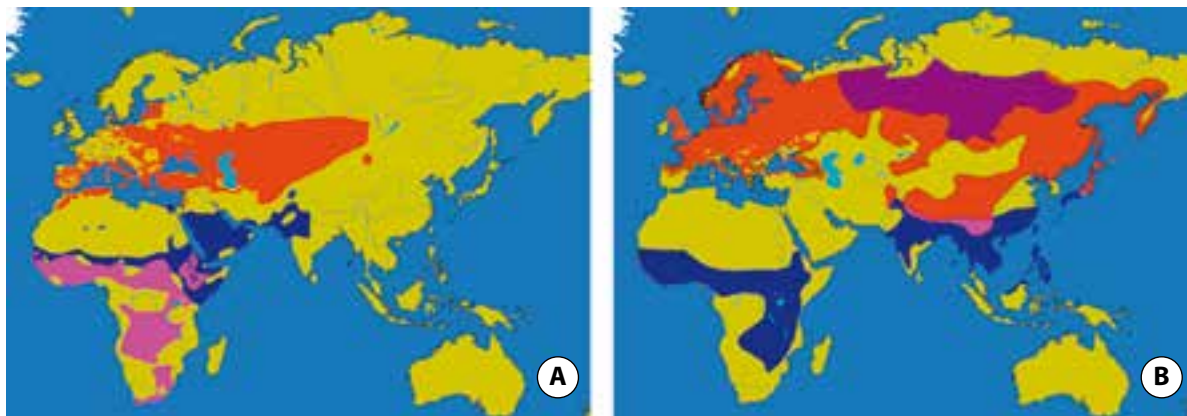


Abb. 1: Die zwei häufigsten Verbreitungsmuster, die einen mitteleuropäischen Langstreckenzieher und seine nächstverwandte Form betreffen, anhand zweier Pieper-Arten. A. Brachpieper *Anthus campestris* und seine tropische Zwillingstform (Braunrückenzieper *A. leucophrys*). B. Baumpieper *A. trivialis* und seine östliche Schwesterart (Waldpieper *A. hodgsoni*). Rot: Brutgebiet, blau: Wintergebiete, hell cyan: Gebiete mit ganzjährigem Vorkommen, dunkel cyan: überlappende Brutgebiete. Daten: BirdLife International and NatureServe (2011) Bird species distribution maps of the world. BirdLife International, Cambridge, UK and NatureServe, Arlington, USA.

zu können, sollte sich sichtbar auf den Genfluss zwischen Populationen einer Art und in der Folge bei der Artbildung und den genetischen Distanzen zwischen Schwesterarten auswirken. An einigen Beispielen konnten wir zeigen, dass höhere Vagilität aufgrund spitzer Flügel mit geringerer inner- wie zwischenartlicher genetischer Differenzierung einhergeht. Stammlinien aus Zugvögeln hingegen sind stärker differenziert als vergleichbare Standvogelgruppen. Dies ist wahrscheinlich auch ein Effekt unterschiedlicher Überwinterungsgebiete. Etwa die Hälfte der mitteleuropäischen Langstreckenzieher hat einen nahen Verwandten im Bereich des Überwinterungsgebiets. Die andere Hälfte enthält Arten mit einer östlichen, ebenfalls ziehenden und getrennt überwinternden Schwestergruppe (Abb. 1).

Anhand zweier weiterer Beispiele, den mediterranen Grasmücken und den transkontinentalen Verbreitungsmustern von Drosseln, konnten wir belegen, dass man biogeographische und aerodynamische Argumente auch zur Verbesserung von Stammbaumrekonstruktionen heranziehen kann. Wir zeigten hier, dass Aerodynamik, Biogeografie und Stammesgeschichte miteinander verstränkt sind. Als besonders wichtig stellte sich die bisher in biogeographischen Analysen vernachlässigte Rolle der Wintergebiete heraus. Da historische Ereignisse einzigartig sind, führen simple, auf allgemeinen Wahrscheinlichkeitsüberlegungen beruhende Analysen (z. B. DIVA, Ronquist 1997) oft in die Irre, insbesondere dann, wenn sie ausschließlich auf Phylogenien und nicht auf der insgesamt vorliegenden Evidenz beruhen. Bereits bei deren Rekonstruktion könnten biogeografische und ökologische Erwägungen (z. B. in der Form von a priori Wahrscheinlichkeiten, Huelsenbeck et al. 2001) eingehen.

Literatur

- Baldwin MW, Winkler H, Organ CL & Helm B 2010: Wing pointedness associated with migratory distance in common-garden birds and comparative studies of stonechats (*Saxicola torquata*). *J. evol. Biol.* 23: 1050-1063.
- Bock WJ 2007: Explanations in evolutionary theory. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 45: 89-103.
- Bowlin M & Wikelski M 2008: Pointed wings, low wingloading and calm air reduce migratory flight costs in songbirds. *PLoS ONE* 3: e2154.
- Cook LG & Crisp MD 2005: Directional asymmetry of long-distance dispersal and colonization could mislead reconstructions of biogeography. *J. Biogeogr.* 32: 741-754.
- Huelsenbeck JP, Ronquist FR, Nielsen R & Bollback JP 2001: Bayesian inference of phylogeny and its impact on evolutionary biology. *Science* 294: 2310-2314.
- Leisler B & Winkler H 2009: On the evolution of characters associated with migration. *Contrib. Nat. Hist.* 12: 875-892.
- Nylander JAA, Olsson U, Alström P & Sanmartín I 2008: Accounting for phylogenetic uncertainty in biogeography: A Bayesian approach to dispersal-vicariance analysis of the thrushes (Aves: *Turdus*). *Syst. Biol.* 57: 257-268.
- Ronquist F 1997: Dispersal-vicariance analysis: A new approach to the quantification of historical biogeography. *Syst. Biol.* 46: 195-203.
- Voelker G & Light JE 2011: Palaeoclimatic events, dispersal and migratory losses along the Afro-European axis as drivers of biogeographic distribution in *Sylvia* warblers. *BMC Evol. Biol.* 11: 163.
- Voelker G, Rohwer S, Outlaw DC & Bowie RCK 2009: Repeated trans-Atlantic dispersal catalysed a global songbird radiation. *Global Ecol. Biogeogr.* 18: 41-49.
- Weir JT & Schluter D 2008: Calibrating the avian molecular clock. *Mol. Ecol.* 17: 2321-2328.

• Vorträge

Päckert M, Hering J, Fuchs E & Martens J (Dresden, Limbach-Oberfrohna, Chemnitz, Mainz):

Hin- und Rückflug auf die Kanaren – Phylogeographie der Ultramarinmeisen, Blaumeisen und Lasurmeisen (Aves: Passeriformes, *Cyanistes*)

✉ Martin Päckert, Senckenberg Naturhistorische Sammlungen, Königsbrücker Landstraße 159, D-01109 Dresden; E-Mail: martin.paeckert@senckenberg.de

Für die Stammesgeschichte der Meisen aus der Gattung *Cyanistes* bestehen seit längerem solide molekulargenetische Hypothesen (Salzburger et al. 2002; Kvist et al. 2005; Dietzen et al. 2008). Aktuell werden meist drei Arten unterschieden. Zwei eurasiatische Arten, die ostpaläarktische Lasurmeise (*C. cyanus*) und die europäische Blaumeise (*C. caeruleus*) stehen der Ultramarinmeise (*C. teneriffae*) gegenüber. Letztere kommt außer auf den Kanarischen Inseln auch auf dem nordafrikanischen Festland vor. Insbesondere die Besiedlungsgeschichte der Kanaren liegt nach wie vor im Dunkeln. Fest steht lediglich, dass die Inseln nicht nur ein Differenzierungszentrum darstellen, sondern auch „source populations“ für die rezente Besiedlung des nordafrikanischen Kontinents lieferten (Kvist et al. 2005; Illera et al. 2011). Ebenso besteht Uneinigkeit über die Zugehörigkeit der nordafrikanischen Subspezies *ultramarinus* in Marokko und Algerien sowie Subspezies *cyrenaicae* in Libyen zu den atlantischen Ultramarinmeisen, *C. teneriffae*, einerseits (Dickinson 2003; Eck 2006) oder zu den europäischen Blaumeisen, *C. caeruleus*, andererseits (del Hoyo et al. 2007).

In unsere molekulargenetischen Untersuchungen flossen Proben von 17 aus 22 anerkannten Subspezies aller drei *Cyanistes*-Arten ein. Für phylogenetische Stammbaumrekonstruktionen wurden drei mitochondriale Gene sowie Introns zweier Kerngene sequenziert. Die Phylogenien und Haplotypennetzwerke aller Marker sowie des Gesamtalignments über 2.872 Basenpaare (bp; 5 Marker) ergeben ein denkbar unerwartetes Bild: Die östlichste Ultramarinmeisen-Population, *C. t. cyrenaicae*, ist in allen Berechnungen stets nächstverwandt der westlichsten Inselform auf La Palma, *C. t. palmensis* (Haplotypennetzwerk der mitochondrialen Control-Region, Abb. 1). In der Multilocus-Phylogenie erscheinen beide als Schwestertaxa, ihre gemeinsame Stammeslinie ist durch eine basale Aufspaltung des Ultramarinmeisen-Astes von allen übrigen *C. teneriffae*-Populationen getrennt. Die nahe Verwandtschaft der Populationen von La Palma und Libyen wird außerdem durch deren identische Varianten von vier Indels (Insertionen bzw. Deletionen von Basenfragmenten von 3–16 bp Länge) auf drei molekularen Markern gestützt. Zwei dieser Indel-

Varianten kommen ausschließlich in diesen Populationen vor, zwei weitere auf demselben nukleären Intron sind ebenso auf den westlichen Kanareninseln El Hierro und La Gomera verbreitet.

Das Verzweigungsmuster der Phylogenie sowie die Rekonstruktion historischer Biogeographie mittels Maximum Parsimony legen folgendes Besiedlungsszenario der Kanarischen Inseln sowie zwingende taxonomische Schlussfolgerungen nahe:

- Die Populationen in Libyen und auf La Palma stellen reliktdäre genetische Linien eines ersten Besiedlungsereignisses vom nordafrikanischen Kontinent aus auf die Kanaren dar.
- Die Radiation der Ultramarinmeisen innerhalb des Kanarischen Archipels verlief sehr wahrscheinlich ausgehend von der West-Gruppe ostwärts und endete in einer sehr rezenten (möglicherweise sogar nach-eiszeitlichen) Rückbesiedlung Nordafrikas ausgehend von Fuerteventura und Lanzarote.
- Die nordafrikanischen Populationen der Ultramarinmeisen, *C. teneriffae*, sind untereinander nicht nächstverwandt. Sie repräsentieren im Gegenteil zum einen eine basale reliktdäre Stammeslinie in Libyen (ssp. *cyrenaicae*), zum anderen eine hoch abgeleitete Linie innerhalb der Kronengruppe (Marokko und Algerien sowie Pantelleria; ssp. *ultramarinus*). Beide Formen in einer gemeinsamen Phylospesies zusammenzufassen (wie vorgeschlagen von Sangster 2006), ist daher nach diesen neuen Befunden nicht haltbar. Ebenso wenig sinnvoll ist es nach genetischen Befunden, jene nordafrikanischen Populationen als Subspezies in *C. caeruleus* einzugliedern (del Hoyo et al. 2007), zumal bioakustische und teils ebenso morphologische Merkmale dieser *ultramarinus*-Populationen dem widersprechen (Sonagramme Abb. 1 s. auch Martens 1996; Morphologie: Martin 1991)

Dank

Die Arbeiten wurden durch Reiseförderung der DO-G sowie der GTO unterstützt und weiterhin durch die Feldbausch-Stiftung und die Wagner-Stiftung (beide Johannes Gutenberg-Universität Mainz) gefördert.

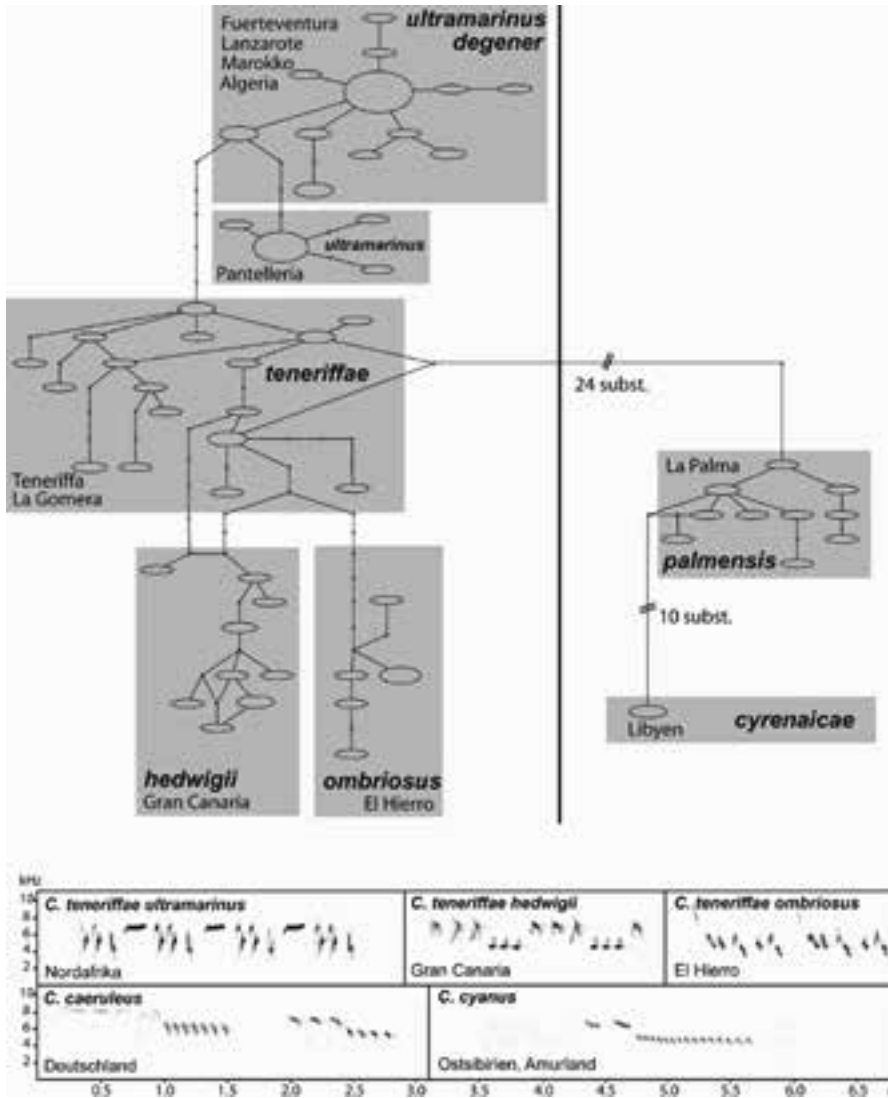


Abb. 1: Molekulargenetische und akustische Differenzierung der Ultramarinmeisen; oben: Haplotypennetzwerk der mitochondrialen Control-Region für alle Unterarten von *C. teneriffae* (504 Basenpaare, n= 110 Proben); unten: Sonogramme der Reviergesänge verschiedener Unterarten von *C. teneriffae* sowie den eurasiatischen Schwesterarten Blaumeise (*C. caeruleus*) und Lasurmeise (*C. cyanus*).

Literatur

- Eck S 2006: The Palearctic titmouse species (Aves: Paridae: *Parus sensu lato*) – A current survey. *Zootaxa* 1325: 7-54.
- del Hoyo J, Elliott A & Christie DA 2007: Handbook of the Birds of the World (HBW), Volume 12: Picathartes to Tits and Chickadees. Lynx Edicions, Barcelona.
- Dickinson E 2003: The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world. Princeton University Press, Princeton, Oxford.
- Dietzen C, García-del-Rey E, Castro GD & Wink M 2008: Phylogeography of the blue tit (*Parus teneriffae*-group) on the Canary Islands based on mitochondrial DNA sequence data and morphometrics. *J. Orn.* 149: 1-12.
- Illera JC, Koivula K, Broggi J, Päckert M, Martens J & Kvist L 2011: A multi-gene approach reveals a complex evolutionary history in the *Cyanistes* species group. *Mol. Ecol.* 20: 4123-4139.
- Kvist L, Broggi J, Illera JC & Koivula K 2005: Colonisation and diversification of the blue tits (*Parus caeruleus teneriffae*-group) in the Canary Islands. *Mol. Phylogenet. Evol.* 34: 501-511.
- Martens J 1996: Vocalizations and speciation of Palearctic birds. In: Kroodsma DE & Miller EH (Hrsg.) *Ecology and Evolution of acoustic Communication in Birds*: 221-240. Cornell University Press, Ithaca & London.
- Martin J-L 1991: Patterns and significance of geographical variation in the blue tit (*Parus caeruleus*). *Auk* 108: 820-832.
- Sangster G 2006: Taxonomic status of “phylogroups” in the *Parus teneriffae* complex (Aves). *Mol. Phylogenet. Evol.* 38: 288-289.
- Salzburger W, Martens J & Sturmbauer C 2002: Paraphyly of the Blue Tit (*Parus caeruleus*) suggested from cytochrome b sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 24: 19-25.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde](#)

Jahr/Year: 2012

Band/Volume: [50_2012](#)

Autor(en)/Author(s): diverse

Artikel/Article: [Themenbereich "Phylogeographie" 298-302](#)