

Der erste phylogenomische Stammbaum der Vögel

Michael Wink

Wink M 2015: The first phylogenomic avian tree of life. *Vogelwarte* 53: 45-50.

A consortium of 200 scientists from over 80 laboratories and the Chinese sequencing company BGI collaborate in the B10K project which aims to sequence the genomes of all living birds. The ultimate aim is to reconstruct a reliable tree of life (TOL) for birds. As a first impressive milestone, 42 million nucleotides were obtained for 48 bird taxa from 34 bird orders, including 30 orders of Neognathae. The data set is based on sequences of 8351 exons, 2516 introns and 3769 ultraconserved elements (UCE). The first phylogenomic TOL confirms several findings from earlier studies, especially those of Hackett et al. (2008) which was based on sequences of 17 nuclear marker genes. This article reviews the findings of 8 papers, published together in 'Science' (346: 1311-1337; 2014), which covers various aspects of bird genomes, chromosome and character evolution, but with a focus on the results of phylogenomics and their implications for bird taxonomy and systematics.

✉ MW, Universität Heidelberg, Institut für Pharmazie und Molekulare Biotechnologie, D-69120 Heidelberg.
E-Mail: wink@uni-heidelberg.de

Einleitung

Fortschritte und neue Erkenntnisse in den Naturwissenschaften beruhen häufig auf methodischen Neuentwicklungen oder neuen Analyseapparaturen, durch die man tiefer in die Materie eindringen kann. Die Biologie erlebte eine technische Revolution durch die Möglichkeit, nicht nur einzelne Gene sondern komplette Genome zu sequenzieren. Wurde das humane Genom bis 2003 noch durch den intensiven und kostenaufwändigen Einsatz von einfachen Sanger-Sequenzern analysiert, hat sich die apparative Szene heute grundlegend geändert. Seit rund 10 Jahren stehen Sequenziergeräte des Next-Generation-Sequencing (NGS) zur Verfügung (Wink 2013a), in denen man viele Millionen DNA-Abschnitte parallel sequenzieren kann. Erforderte die Sequenzierung des ersten humanen Genoms noch den Einsatz vieler Arbeitsgruppen und viele Jahre Arbeitszeit, kann heute das humane Genom in wenigen Tagen komplett sequenziert werden. Außerdem sind durch die Etablierung von Sequenzier-Servicefirmen, die mehrere oder sogar Hunderte solcher Sequenzierautomaten betreiben, die Kosten für eine Genomanalyse auf wenige Tausend Euro gesunken.

Die neuen Sequenzierverfahren können eingesetzt werden, um ganze Genome, Transcriptome (also alle exprimierten Gene) und Epigenome (Modifikation, z. B. Methylierung des aktiven oder nicht aktiven Genoms) zu analysieren. Sie sind auch nicht länger auf den Menschen beschränkt, sondern werden in allen Bereichen

des Organismenreiches eingesetzt. Sie dienen der Erstellung von phylogenomischen Stammbäumen, die nicht länger auf den Sequenzen von wenigen Markergenen beruhen, sondern auf großen Teilen des Genoms. Über die RNA-Sequenzierung kann ermittelt werden, welche Gene in welchem Gewebe oder Zeitpunkt exprimiert werden; dadurch erschließen sich hochkomplexe Netzwerke von interagierenden Genen und Proteinen und letztlich der Phänotyp eines Individuums.

Ornithologie im Zeitalter der Genomik

Seit wenigen Jahren ist auch die Ornithologie in der Welt der Genomik angekommen. Als erstes Vogelgenom wurde 2004 das Genom des Haushuhns *Gallus gallus* publiziert, gefolgt 2010 vom Zebrafinken *Taeniopygia guttata*, dem Truthuhn *Meleagris gallopavo* im Jahr 2011, ferner 2012 Trauer- und Halsbandschnäpper *Ficedula hypoleuca*, *F. albicollis*. Im Jahr 2013 folgten dann Wanderfalke *Falco peregrinus*, Sakerfalke *F. cherrug* und Stockente *Anas platyrhynchos* (Zhang et al. 2014). Die Vogelgenome sind mit 1 Milliarden Basenpaaren (BP) um 70 % kleiner als die Säugergenome, die ca. 3,3 Milliarden BP aufweisen. Die Zahl der Gene ist selbst beim Menschen noch nicht geklärt. Statt von den 100.000 ursprünglich angenommenen Genen geht man heute von max. 30.000 Genen aus, die Säugetiere und Vögel benötigen, um alle komplexen Lebensvorgänge zu steuern.

Auf dem Internationalen Ornithologischen Kongress in Tokio (August 2014) berichteten Erich Jarvis (ein Neurobiologe von der Duke University in Durham, USA) und Mitarbeiter, dass es gelungen sei, die Genome von 48 Vogelarten aus 32 der 35 anerkannten Vogelordnungen zu sequenzieren, um daraus den ersten phylogenomischen Stammbaum der Vögel zu erstellen. Die Arbeiten wurden in einem internationalen Konsortium (B10K Project) durchgeführt, in dem die chinesische Sequenzierfirma BGI ihre Sequenzierplattform mit Illumina-Sequenziergeräten zur Verfügung stellte. Über 200 Forscher aus 80 Laboratorien waren an dieser vier Jahre dauernden Studie beteiligt, die damit vermutlich eines der bisher größten ornithologischen Projekte darstellt. Für 20 Taxa wurden Sequenzen mit 50-facher Abdeckung (Coverage), für die anderen Arten mit 30-facher Coverage erhalten. Viele Bioinformatiker waren dann damit beschäftigt, die Milliarden Sequenzen zu Contigs zusammenzufassen, zu annotieren und zu alignieren (Einzelheiten in Zhang et al. 2014; Jarvis et al. 2014). In den Datensätzen mit 50-facher Abdeckung wurden Sequenzen von ca. 15.000 Protein-kodierenden Genen erhalten. Für die Stammbaumrekonstruktion konnte nicht auf vorhandene Software zurückgegriffen werden, die für klassische DNA-Sequenzanalysen eingesetzt werden. Vielmehr mussten neue Programme entwickelt werden, um Herr über die riesigen Datenmengen zu werden und diese sinnvoll auszuwerten (Jarvis et al. 2014; Mirarab et al. 2014).

Die Ergebnisse des B10K-Projektes wurden am 12. Dezember 2014 im internationalen Wissenschaftsjournal „Science“ mit großer Publizität der weiten Öffentlichkeit vorgestellt. Dieses Heft enthält aber nicht nur den neuen Stammbaum der Vögel, sondern sieben weitere Artikel, in denen die Genomdaten vergleichend genutzt werden, um die Evolution der Vögel besser zu verstehen, vor allem die Genomevolution, die Evolution der Geschlechtschromosomen, die Evolution komplexer Merkmale, wie Grundlagen des Fluges, Verlust der Zähne und vokales Lernen. Parallel wurden 20 weitere Analysen in anderen Zeitschriften publiziert (Übersicht auf der Projekt-Homepage avian.genomics.cn/en).

In diesem ORNItalk sollen die wichtigsten Ergebnisse dieser Science-Artikel kurz referiert werden, wobei ein Schwerpunkt auf dem neuen Stammbaum liegen wird.

Phylogenomischer Stammbaum

In „Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds“ (Jarvis et al. 2014) wird ein phylogenomischer Stammbaum vorgestellt (Abb. 1), der auf der Analyse von jeweils 42 Millionen Basenpaaren der Genome von 48 Vogelarten aus 34 Ordnungen (darunter 30 Neognathenordnungen) beruht. Der Datensatz umfasst die Exons von 8.351 proteincodierenden Genen, 2.516 Introns dieser Gene und 3.769 Ultraconserved elements (UCEs). Interessanterweise erwiesen sich die UCE- und Intronsequenzen als besonders informativ im Vergleich zu den Exons.

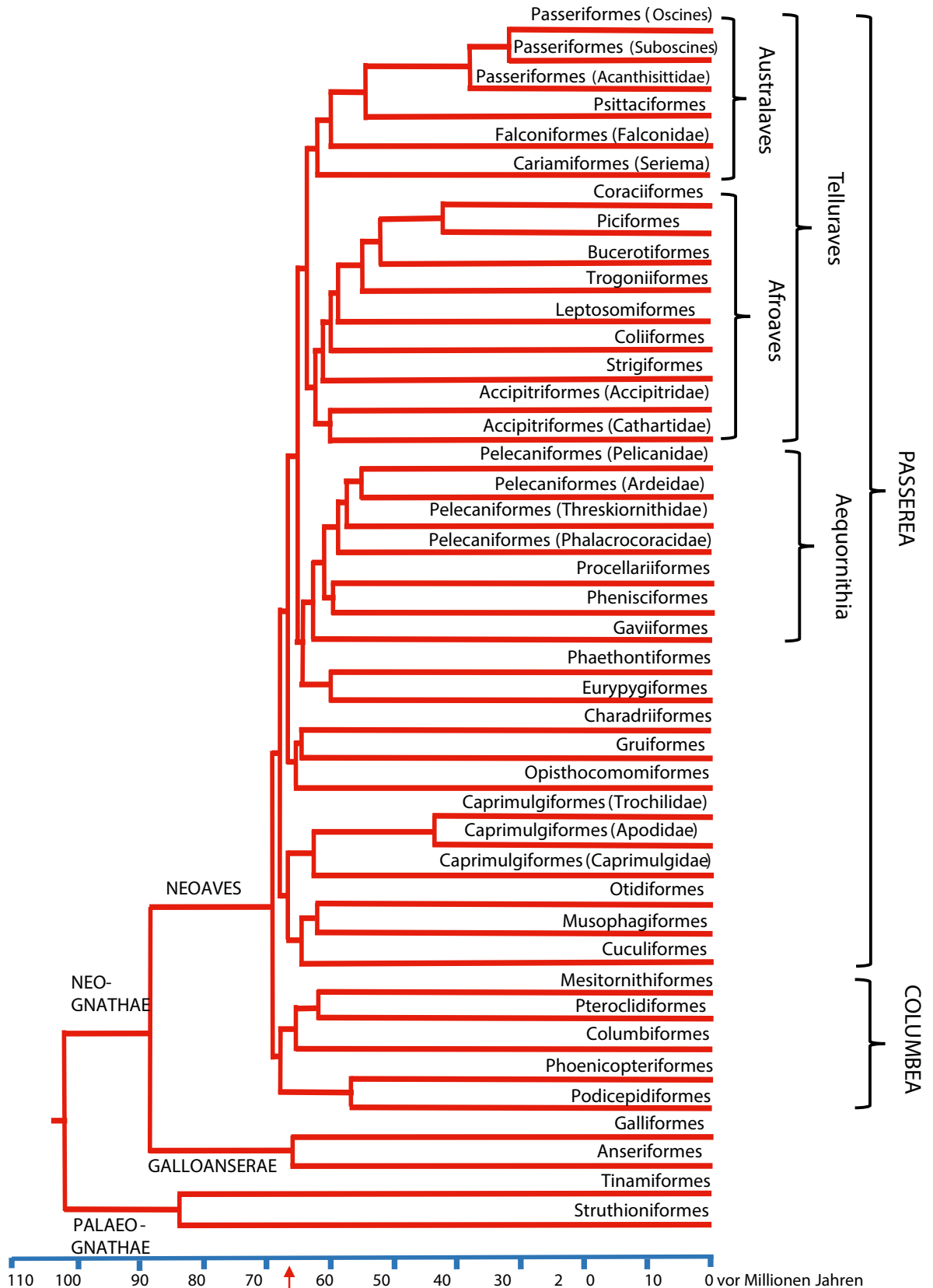
Dieser Stammbaum bestätigt viele phylogenetische Verwandtschaften, die bereits über die Analyse von Hackett et al. (2008), die auf den Sequenzen von 19 Kerngenen beruhte, postuliert worden waren (s. a. Wink 2011, 2013b). In vielen Medienberichten wird dies jedoch kaum erwähnt und viele der aktuellen Ergebnisse als neu und revolutionierend geschildert, obwohl sie seit mindestens 2008 bekannt sind.

Bestätigt wird die Basalstellung der Laufvögel (Palaeognathen) und die Monophylie der Neognathen im Schwestergruppenverhältnis. Auch die basale Stellung der Galloanserae (die alle Hühnervögel, Enten, Gänse und Schwäne umfasst) in den Neognathen als Schwestergruppe zu den Neoaves ist gesichert.

Nach den neuen Phylogenomdaten ist die Unterteilung der Neoaves in „Metaves“ und „Coronaves“ (nach Hackett et al. 2008 und anderen Wissenschaftlern) nicht länger aktuell, sondern wird durch „Columbea“ und „Passerea“ ersetzt. In den beiden Gruppen, aber auch schon in den restlichen Neognathen erfolgte die Evolution von Wasser- und Landvögeln mehrfach, d. h. konvergent.

Jarvis et al. (2014) postulieren eine monophyletische Land- und Wasservogelgruppe „Columbea“, die an der Basis der Neoaves clustert. Dieses Monophylum umfasst Tauben (Columbiformes), Flughühner (Pteroclitiformes), Stelzenrallen (Mesitornithiformes) als Landvögel sowie

Abb. 1: Phylogenomischer Stammbaum der Vogelordnungen nach Jarvis et al. (2014). Der abgebildete Baum ist ein Total Evidence Baum, der aus den Nucleotidsequenzen von jeweils 42 Millionen Basen (Exons, Introns und UCEs) jeder Vogelordnung errechnet wurde. Die Astlängen des Phylogramms entsprechen dem evolutionären Alter der Taxa. Knoten ohne einen Bootstrap-Support von 100 % sind durch * markiert. Der Pfeil in der Zeitachse markiert die Kreide-Tertiärgrenze vor 66 Millionen Jahren. – *Phylogenomic avian tree of life (after Jarvis et al. 2014). The phylogeny represents a „total evidence tree“ reconstructed from 42 million nucleotides (from exons, introns and UCEs) of almost every bird order. Branch lengths correspond to the evolutionary age of the taxa. Nodes without a bootstrap support of 100% are marked with an asterisk (*). The arrow on the time axis indicates the border of the Cretaceous/Tertiary about 66 million years ago.*



Flamingos (Phoenicopteriformes) und Lappentaucher (Podicipiformes) als Wasservogel. Diese Gruppe wurde schon von Hackett et al. (2008) als Monophylum erkannt, das aber zusätzlich auch die Tropikvögel enthielt. Die Tropikvögel (Phaethontiformes) clustern nach den Phylogenomanalysen mit den Sonnenralen (Eurypygiformes) an der Basis des Wasservogel-Monophylums („Aequornithia“). Alle übrigen Vogelordnungen fallen nach Jarvis et al. (2014) in die „Passerea“.

Die bekannte Gruppierung der Nachtschwalben und Schwalme (Caprimulgiformes), Segler und Kolibris (bisher Apodiformes) wird auch bei Jarvis et al. (2014) bestätigt und jetzt gemeinsam als Caprimulgiformes bezeichnet. Als Schwestergruppe wurden Kuckucksvögel (Cuculiformes), Turakos (Musophagiformes) und Trappen (Otidiformes) gefunden, die auch schon von Hackett et al. (2008) als nah verwandt erkannt, aber in die Übergruppe „Coronaves“ gestellt worden waren.

Die Stellung des südamerikanischen Hoatzins (*Opisthocomus*), der äußerlich den Kuckucksvögeln ähnelt, konnte bislang nicht geklärt werden. Der Hoatzin ist eindeutig kein Kuckuck, sondern clustert nach den vorliegenden Ergebnissen offenbar mit Kranichen (Gruiformes) und Regenpfeiferartigen (Charadriiformes) in einem Monophylum.

Die Ergebnisse zu den Wasservögeln (neu „Aequornithia“) bestätigen die phylogenetischen Hypothesen von Hackett et al. (2008). Darin fallen die Seetaucher (Gaviiformes), die Schwestergruppe Sphenisciformes/Procellariiformes und restlichen Ordnungen, die jetzt alle als Pelicaniformes zusammengefasst werden. Leider haben Jarvis et al. (2014) versäumt, einen Storchenvogel zu sequenzieren, sodass die Stellung der Ciconiiformes offen geblieben ist. Nach Hackett et al. (2008) clustern die Ciconiiformes (mit der Familie Ciconiidae) basal zu den Pelicaniformes.

Die restlichen Vogelordnungen werden als „Core Landbirds; Telluraves“ zusammengefasst, die sich in zwei neue Klade, Afroaves und Australaves, untergliedern.

In den Afroaves clustern die Greifvögel (Accipitriformes) basal, was die Ergebnisse von Hackett et al. (2008) bestätigt, dass die Neuweltgeier (Cathartidae) keine Ciconiiformes sind, wie Sibley und Monroe (1990) annahmen, sondern zu den Greifvögeln zählen, also zu den Adlern, Bussarden, Milanen und Altweltgeiern. Ebenso bestätigt wird der Befund, dass die Falken (Falconidae) nicht zu den Papageien/Sperlingsvögeln gehören, sondern basal zu den Papageien/Sperlingsvögeln clustern. Damit umfasst die Ordnung Falconiformes nur die Falken, nicht aber andere Greifvögel (Wink 2011, 2013b). Die nahe Verwandtschaft von Eulen (Strigiformes) und Mausvögeln (Coliiformes) wird bestätigt. Die übrigen Afroaves werden wie bei Hackett et al. (2008) von den Kurolen (Leptosomiformes), Trogons (Trogoniformes), Hornvögeln (Bucerotiformes), Spechten (Piciformes) und Racken (Coraciiformes) gebildet.

Die Gruppe der Australaves zeigt identische Verwandtschaftsverhältnisse wie bei Hackett et al. (2008). Basal stehen die Seriemas (Cariamiformes), gefolgt von den Falconiformes, Psittaciformes und Passeriformes. In vielen Medienberichten wurde das Verwandtschaftsverhältnis von Falken und Papageien als neu hervorgehoben, obwohl die die Dreiergruppe Falconiformes, Psittaciformes und Passeriformes schon von Hackett et al. (2008) erkannt und von Suh et al. (2011) als Eufalconimorphae identifiziert wurde, die möglicherweise vor 65 Millionen Jahren in Australien entstand.

Die neuen Phylogenomdaten erlauben auch eine bessere zeitliche Datierung („molekulare Uhr“) als bisherige Datensätze. Wie aus Abb. 1 ersichtlich, wird angenommen, dass Palaeognathae und Neognathae vor über 100 Millionen Jahren einen gemeinsamen Vorfahren teilten. Vor rund 88 Millionen Jahren trennten sich die Entwicklungslinien zu den Galloanserae und den Neoaves. Innerhalb der Neoaves erfolgte eine schnelle Radiation vieler Vogelordnungen innerhalb weniger Millionen Jahre an der Kreide-Tertiärgrenze (vor 67 bis 69 Millionen Jahren). Die schnelle Radiation nach dem Massenaussterbe-Ereignis vor 66 Millionen Jahren (durch einen Meteoriteneinschlag und nachfolgende Vulkanausbrüche ausgelöst), bei dem die Dinosaurier verschwanden, erklärt auch die Schwierigkeit, alle Entwicklungslinien eindeutig in Monophyla einzuordnen, denn viele Verzweigungen an der Basis haben sehr kurze Astlängen. An sechs von 46 Knoten zeigt der vorliegende Stammbaum daher keine hohe statistische Sicherheit. Durch das Aussterben der Dinosaurier wurden viele ökologische Nischen frei, in die sich Vögel und Säugetiere schnell anpassten (Storch et al. 2013). Bis vor 50 Millionen Jahre waren nahezu alle Vogelordnungen entstanden. Neue Vogel-Ordnungen, die sich erst im Eozän entwickelten, sind die Apodiformes, Piciformes und Coraciiformes. Relativ spät entstanden die Passeriformes, die 60 % aller rezenten Vogelarten umfassen, vor erst ca. 39 Millionen Jahren in Australien. Dieser Zeitpunkt stimmt mit Fossilbefunden, nicht aber mit anderen molekularen Datierungen überein.

Charles Sibley war der erste Ornithologe, der DNA-Daten zur Erstellung einer phylogenetischen Taxonomie nutzte. Da die DNA-Sequenzierung zu seiner Zeit noch in den Kinderschuhen steckte, setzte Sibley die DNA-DNA-Hybridisierungsmethode ein, die jedoch nur ein begrenztes Auflösungsvermögen aufweist. In Sibley & Monroe (1990) wurden die Ergebnisse in eine neue Systematik der Vögel umgesetzt. Wenn auch einige Zusammenhänge richtig erkannt wurden, lagen Sibley & Monroe (1990) jedoch bei vielen Verwandtschaftsgruppen falsch. Charles Sibley war sich über die Begrenztheit der DNA-DNA-Hybridisierung im Klaren. In den 1990er Jahren stand ich mit ihm per Email in Kontakt. Wenige Jahre vor seinem Tod (1998) schrieb er mir, dass er die DNA-Sequenzen klar der DNA-Hybridisierung als überlegen ansieht.

Vogelgenome und Evolution der Vögel

Die grundlegende Genomanalyse erfolgte durch Zhang et al. (2014). Das Vogelgenom verlor im Laufe der Evolution viele repetitive DNA-Elemente und Gene (segmentale Deletionen). Anstelle von 34 bis 52 % repetitiver DNA (LINE, SINE, Transposons; Storch et al. 2013) in den Genomen der Säugetiere haben Vögel nur vier bis 10 % repetitive DNA-Elemente. Im Vergleich zu anderen Vertebraten weisen Vogelgene weniger Introns und kürzere intergenerische DNA-Abschnitte auf. Diese Reduktionen waren offenbar bereits bei dem gemeinsamen Vorfahren aller modernen Vögel erfolgt. Daher ist die Größe des Vogelgenoms mit rund einer Milliarde Basenpaaren (0,9 bis 1,3 Milliarden BP) deutlich kleiner als die Genome der Säugetiere mit über drei Milliarden Basenpaaren.

Vogelgenome sind sehr konserviert, was ihre Sequenzen, die Anordnung der Gene auf den Chromosomen (Syntenie) und Chromosomenstrukturen (rund 30 Paare von Mikrochromosomen, die aus Makrochromosomen entstanden) angeht. Dennoch zeigen die Vogelgenome viele Unterschiede, die sich als Anpassung an unterschiedliche Lebensstile und durch konvergente Evolution entwickelten. Die Nucleotid-Substitutionsrate liegt in den Vogelgenomen deutlich niedriger als in Säugergenen ($1,9 \times 10^{-3}$ Substitutionen pro Position und Million Jahre gegenüber $2,7 \times 10^{-3}$ Substitutionen bei Säugern). Innerhalb der Vögel haben die Sperlingsvögel, welche die größte und diverseste Vogelordnung darstellen, mit $3,3 \times 10^{-3}$ Substitutionen pro Position und Million Jahre die größte Substitutionsrate. Auch bei den Vogelordnungen, die in der Lage sind, Gesänge zu lernen (Papageien, Kolibris, Sperlingsvögel) wird eine hohe Substitutionsrate gefunden. In Zhang et al. (2014) und weiteren Artikeln (Pfenning et al. 2014; Whitney et al. 2014) werden auch Anpassungen an die Fähigkeit, Gesänge zu erlernen, Anpassungen an das Fliegen, unterschiedliche Ernährungsformen und Sehvermögen auf genomischer Basis analysiert und diskutiert.

Ein weiterer Artikel beschäftigt sich mit der Evolution der Geschlechtschromosomen bei Vögeln (Zhou et al. 2014), die sich von normalen Autosomen ableiten. Im Unterschied zu den Säugern mit einem XX- und XY-System, haben Vogelweibchen W/Z- und Vogel Männchen ZZ-Geschlechtschromosomen. Y- und W-Chromosomen haben im Verlauf der Evolution viele funktionelle Gene verloren, da sie nicht länger mit früheren homologen Z- oder X-Chromosomen rekombinieren können. Die Autoren untersuchten die Genomik und Architektur der Geschlechtschromosomen von 17 der sequenzierten Taxa. Auf den W- und Z-Chromosomen wurden mehrere Inversionen festgestellt. Das DMRT1-Gen, das vermutlich für die männliche Geschlechtsdeterminierung verantwortlich ist, ging auf dem W-Chromosom verloren. Außerdem verlor das W-Chromosom viele andere funktionelle Gene. Die

W-Chromosomen von Neoaves und Palaeognathen zeigen unterschiedliche Muster und Entwicklungsgeschwindigkeiten.

Bekanntlich haben Vögel keine Zähne, die bei den Vogelvorfahren (Dinosaurier, Theropoden) noch vorhanden waren. Meredith et al. (2014) haben sich die Gene angeschaut, die für die Zahnbildung wichtig sind. Bei den 48 Vogeltaxa des Genomprojektes sind alle Gene, die für die Dentin- und Zahnschmelz-Bildung wichtig sind, durch Mutation inaktiviert, während diese bei den Krokodilen aktiv sind. Die Autoren nehmen an, dass ein Vogelvorfahre vor ca. 116 Millionen Jahren die Fähigkeit zur Zahnbildung verloren und dies an alle Nachkommen weitergegeben hat. Es wird angenommen, dass der Verlust von ausgebildeten Kiefern und der Zahnverlust als Anpassung an das Fliegen zu sehen ist (Wink 2013b). Denn die Hornstrukturen, die anstelle der Zähne entstanden, sind leichter. Wenn man die Genome der lebenden Reptilien und Vögel vergleicht, so clustern Vögel und Krokodile als Schwestergruppe. Betrachtet man die Sequenzen der Ultraconserved Elements (UCE) (Green et al. 2014) so clustern die Schildkröten basal zur Krokodil/Vogel-Klade. Basal und weiter abgetrennt folgen die Squamaten (Schuppenkriechtiere). Das heißt die Archosaurier (Krokodile, Dinosaurier und Vögel) haben viele Gemeinsamkeiten erhalten und teilen sich einen gemeinsamen Vorfahren.

Ausblick

Es lohnt sich, das Science-Heft und die ergänzenden Artikel und Materialien intensiv zu studieren, denn sie enthalten einen Schatz an Informationen, der erst ansatzweise gehoben wurde. Obwohl der neue Stammbaum schon sehr robust erscheint, wird er sicher nicht in allen Verzweigungen richtig sein (s. o.). Die gerade publizierten ersten Ergebnisse der Genomanalysen sollen erst der Anfang sein; 2015 sollen 200 Genome von mindestens einem Vertreter aller Vogelfamilien folgen; dadurch wird der Vogelstammbaum noch aussagekräftiger und besser für vergleichende Untersuchungen geeignet werden. Fernziel ist die Sequenzierung der Genome aller 10.500 bekannten Vogelarten. Als Ornithologen können wir mit Spannung auf die weiteren Analysen warten, die uns helfen werden, die Evolution der Vögel besser zu verstehen. Schon jetzt kann die neue Phylogenomik genutzt werden, unsere Vogellisten oder Handbücher, die traditionell systematisch gegliedert werden, neu zu gestalten (Wink 2013b).

Zusammenfassung

Ein Konsortium von 200 Wissenschaftlern aus 80 Laboratorien und der chinesischen Sequenzierfirma BGI wollen im B10K Projekt die Genome aller 10.500 existierenden Vogelarten sequenzieren. Ziel ist die Rekonstruktion eines um-

fassenden Stammbaums der Vögel. Als erster Meilenstein wurden 42 Millionen Basenpaare von 48 Vogelarten aus 34 Vogelordnungen, darunter 30 Neognathen, über Next Generation Sequencing generiert und ausgewertet. Der Datensatz umfasst die Sequenzen von 8.351 Exons, 2.516 Introns und 3.769 Ultraconserved Elements (UCE). Der erste phylogenomische Stammbaum der Vögel bestätigt viele Ergebnisse früherer Phylogeniearbeiten, insbesondere die von Hackett et al (2008), in der die Sequenzen von 19 Kernmarkern ausgewertet wurden. In diesem ORNItalk werden die 8 Publikationen, die zusammen in einer Ausgabe von „Science“ (346: 1311-1337; 2014) publiziert wurden, kurz vorgestellt. Es geht dabei um Vogelgenome, Chromosom- und Merkmalsrevolution. Der Schwerpunkt liegt jedoch auf den Ergebnissen der Phylogenomik und ihren Implikationen für die Vogelsystematik.

Literatur

- Green RE & et al. 2014: Three crocodylian genomes reveal ancestral patterns of evolution among archosaurs. *Science* 346: 1335.
- Hackett SJ, Kimball RT, Reddy S et al. 2008: A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science* 320: 1763-1768.
- Jarvis E. & et al. 2014: Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. *Science* 346: 1320-1331.
- Meredith RW, Zhang G, Gilbert MTP, Jarvis ED & Springer MS. 2014: Evidence for a single loss of mineralized teeth in the common avian ancestor. *Science* 346: 1336.
- Mirarab S, Bayzid MS, Boussau B & Warnow T. 2014: Statistical binning enables an accurate coalescent-based estimation of the avian tree. *Science* 346: 1337.
- Pfenning AR & et al 2014: Convergent transcriptional specializations in the brains of humans and song-learning birds. *Science* 346: 1333.
- Sibley CG & Ahlquist JE 1990: Phylogeny and classification of birds. Yale Univ. Press, New York
- Sibley CG & Monroe BL 1990: Distribution and taxonomy of birds of the world. Yale University Press, New Haven, CT.
- Storch V, Welsch U & Wink M 2013: Evolutionsbiologie. 3. Aufl. Spektrum-Springer, Heidelberg.
- Suh A, Paus M, Kiefmann M, Churakov G, Franke FA, Brosius J, Kriegs O & Schmitz W 2011: Mesozoic retroposons reveal parrots as the closest living relatives of passerine birds. *Nature Communications* 2,443. doi:10.1038/ncomms1448.
- Whitney O & et al 2014: Core and region-enriched networks of behaviorally regulated genes and the singing genome. *Science* 346: 1334.
- Wink M 2011: Evolution und Phylogenie der Vögel – Taxonomische Konsequenzen. *Vogelwarte* 49: 17-24.
- Wink M 2013a: Chancen des Next Generation Sequencing (NGS) für die ornithologische Forschung. *Vogelwarte* 51: 347-348.
- Wink M 2013b: Ornithologie für Einsteiger. Springer-Spektrum, Heidelberg.
- Zhang G. & et al. 2014: Comparative genomics reveals insight into avian genome evolution. *Science* 346: 1311-1320.
- Zhou Q, Zhang J, Bachtrög D, An N, Huang Q, Jarvis ED, Gilbert MTP & Zhang G 2014: Complex evolutionary trajectories of sex chromosomes across bird taxa. *Science* 346: 1332.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 2015

Band/Volume: [53_2015](#)

Autor(en)/Author(s): Wink Michael

Artikel/Article: [ORNtalk- Der erste phylogenomische Stammbaum der Vögel 45-50](#)