

ausgeprägter. Wahrscheinlich profitieren Männchen durch eine aktivere Rolle bei der Eroberung eines Nestterritoriums stärker von bereits vorhandener Ortskenntnis und häufigerer Anwesenheit am zukünftigen Brutplatz. Offenbar erhöht eine steigende Anzahl zukünftiger Nestnachbarn die Notwendigkeit zur individuellen Integration in das Sozialgefüge im späteren Nestbereich. Vermutlich müssen Männchen zur Erstbrut insgesamt anspruchsvollere Fähigkeiten beherrschen als Weibchen und benötigen daher eine durchschnittlich längere Prospektionsphase.

Die Ergebnisse deuten darauf hin, dass bei Flussee-schwalben sowohl Constraints als auch Restraints für eine Prospektionsphase vor der Erstbrut verantwortlich sind und dass diese je nach Geschlecht unterschiedlich stark wirken.

Die Arbeit wurde durch die DFG gefördert (BE 916/5 und 916/8).

Die Ergebnisse wurden veröffentlicht unter:

Dittmann T, Ludwigs J-D & Becker PH 2001: The influence of fledgling number and hatching order on return rates of Common Terns *Sterna hirundo*. *Atlant. Seabirds* 3: 179-186.

Dittmann T & Becker PH 2003: Sex, age, experience and condition as factors of arrival date in prospecting common terns. *Anim. Behav.* 65: 981-986.

Dittmann T, Zinsmeister D & Becker PH 2005: Dispersal decisions: common terns *Sterna hirundo* choose between colonies during prospecting. *Anim. Behav.* 70: 13-20.

Dittmann T, Ezard THG, Becker PH 2007: Prospectors' colony attendance is sex-specific and increases future recruitment chances in a seabird. *Behav. Process.* 76: 198-205.

## Phylogenie der Accipitriformes (Greifvögel) anhand verschiedener nuklearer und mitochondrialer DNA-Sequenzen

Annett Kocum

---

Kocum A: Phylogeny of the Accipitriformes (birds of prey) based on different nuclear and mitochondrial DNA-sequences. *Vogelwarte* 46: 141 – 143.

Dissertation an der Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald, Zoologisches Institut und Museum Greifswald & Vogelwarte Hiddensee, betreut durch Prof. Dr. A. J. Helbig (†), Prof. Dr. G. Alberti, Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald, Zoologisches Institut und Museum; Prof. Dr. P. de Knijff, Universität Leiden/ Niederlande.

AK: Gartenweg 28, 17493 Greifswald, E-Mail: gampsonyx@freenet.de

---

### Einleitung

Die phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Vogelordnung Accipitriformes, der Greifvögel im weiteren Sinne, wurden bisher anhand morphologischer, verhaltensbiologischer, karyotypischer und einiger molekularer Merkmale untersucht (z. B. Brown & Amadon 1968; Jollie 1976/77; Sibley & Ahlquist 1990; Griffiths 1994; Holdaway 1994; Lerner & Mindell 2005). Die Ergebnisse dieser Analysen zeigten oft widersprüchliche Phylogenien, die sich nicht miteinander vereinen ließen.

### Material und Methoden

Meine Dissertation ist eine umfangreiche molekulargenetische Studie über die phylogenetischen Beziehungen der Accipitriformes sowohl in Bezug auf die Anzahl der Arten als auch

hinsichtlich der Länge der untersuchten DNA-Sequenzen. Die Datengrundlage bilden Sequenzen verschiedener Gene und Genabschnitte, die durch PCR (Polymerase-Ketten-Reaktion) vervielfältigt und mittels anschließender Sequenzierung in ihre Nukleotidabfolge aufgeschlüsselt wurden. Es handelte sich dabei um zwei nukleare Gene, vier nukleare Intronsequenzen sowie das mitochondriale Cytochrom b-Gen. Das ergab einen Gesamtdatensatz von 7587 Basen für jede untersuchte Art. Es gingen insgesamt 150 Arten aus allen Unterfamilien der Accipitriformes in die Analysen ein. Der monotypische Vertreter der Ordnung Sagittariiformes (Sekretär, *Sagittarius serpentarius*) wurde wegen seiner nahen Verwandtschaft als Außengruppe den untersuchten Accipitriformes gegenübergestellt. Aufgrund vorangegangener morphologischer und molekularer Studien (Jollie 1976/77; Sibley & Ahlquist 1990) wurden alle falkenartigen Greifvögel (Falcoformes) sowie die Neuweltgeier (Carthartiformes), als nicht

verwandt mit den Accipitriformes angesehen und somit von meinen Untersuchungen ausgeschlossen.

Die Berechnungen zur Stammbaumrekonstruktion erfolgten für jedes einzelne Gen mit drei verschiedenen Analyseverfahren: (1) Neighbor-Joining-(NJ)-Analyse, (2) Maximum-Likelihood-(ML)-Analyse und (3) Schätzung der Phylogenie mittels Markov Chain Monte Carlo durch die Bayesche MCMC-Analyse.

Die resultierenden Stammbäume wurden sowohl zwischen den drei Verfahren, als auch zwischen den einzelnen Genen miteinander verglichen. Dabei traten keine gravierenden Widersprüche auf, d. h. konträre Stammbaumverzweigungen, die jeweils gute Stützungen der unterschiedlichen Äste aufwiesen, kamen nicht vor. Somit war es legitim, alle Sequenzen zu einem Gesamtdatensatz zusammenzufassen und den resultierenden Stammbaum als Gesamtphylogenie zu werten.

## Ergebnisse und Diskussion

Der Ergebnis- und Diskussionsteil der Arbeit gliedert sich in drei große Hauptbereiche.

Der **erste Teil** beschäftigt sich mit der Sequenzevolution, in welchem die Sequenzeigenschaften, die Besonderheiten für die phylogenetische Rekonstruktion, deren Beeinflussung durch Selektion und die genetische Variationsbreite zwischen den untersuchten Arten erörtert werden.

Im **zweiten Teil** wird die Großphylogenie, also die verwandtschaftlichen Beziehungen aller Unterfamilien zueinander unter Berücksichtigung von Konvergenzen und Unterschieden zwischen Gen- und Artstammbäumen, untersucht.

Die vorliegenden phylogenetischen Ergebnisse zeigen, dass innerhalb der Accipitriformes die Gattung **Pandion** (Fischadler, Pandionidae) am ursprünglichsten ist und somit die Schwestergruppe aller anderen Accipitridae (Habichtartige Greifvögel i. w. S.) darstellt. Die Gattung *Elanus* (Gleitaare) bildet mit *Gampsonyx* (Perlaar) die ursprüngliche Unterfamilie **Elaninae** (Aare). Die Gattung *Pernis* (Wespenbussard) gehört zur Unterfamilie **Perninae** (Wespenbussarde), die eine Gruppe morphologisch verschiedener Gattungen (*Aviceda*, *Chondrohierax*, *Elanoides*, *Eutriorchis* und *Leptodon*) miteinander vereint. Diese Gruppierung wird nur durch die Bayesche MCMC-Analyse gestützt und bildet hierbei die gesicherte Schwestergruppe der Gypaetinae, einer Teilgruppe der Altweltgeier. Somit stellen **Altweltgeier** keine monophyletische Einheit dar, sondern spalten sich in zwei Gruppen auf: In die Unterfamilie Gypaetinae als „ursprüngliche“ Altweltgeier, die gemeinsam mit den Perninae basal innerhalb der Accipitridae stehen und in die Unterfamilie **Aegyptiinae** als „moderne“ Altweltgeier, die konvergent in Anpassung an die nekrophage (aasfressende) Lebensweise einen ähnlichen Habitus ausgebildet haben. Letztere stehen gemeinsam mit den Schlangenadlern (Circaetinae) unaufgelöst den weiter abgeleiteten Accipitriformes gegenüber.

Die Unterfamilie **Aquilinae** (Echte Adler) ist monophyletisch, jedoch sind die Neuweltadler (Harpiinae) mit ihnen nicht nächst verwandt. Ein unerwarteter und bisher noch nicht bekannter Aspekt ist, dass die **Accipitrinae** (Habichtartige Greifvögel i. e. S.) nicht monophyletisch sind und ein Teil der Unterfamilie die direkte Schwestergruppe der Circinae (Weihen) bildet (s. u.).

Die **Milvinae** (Milane) trennen sich in zwei Gruppen. Dabei steht die Gattung *Harpagus* basaler und die monophyletischen *Milvus*- und *Haliastur*-Arten bilden gemeinsam die Schwestergruppe der **Haliaeetinae** (Seeadler). Beide Unterfamilien stellen wiederum die Schwestergruppe der **Buteoninae** (Bussardartige Greifvögel) dar. Diese ist die am stärksten abgeleitete Gruppe der Accipitriformes und ihr Ursprung liegt in der Neuen Welt.

Vergleiche mit zwei Studien, die auf anatomischen Merkmalsanalysen beruhen (Griffiths 1994; Holdaway 1994), zeigen, dass diese nicht bzw. nur in Teilen mit den Ergebnissen der hier vorliegenden Studie übereinstimmen. Der Vergleich mit der molekulargenetischen Studie von Lerner & Mindell (2005), die zwei mitochondriale Gene und ein nukleares Intron untersuchten, zeigt dagegen einige grundlegende Übereinstimmungen mit den vorliegenden Ergebnissen. In Abhängigkeit vom kleineren Datensatz und anderen Schwerpunkten bezüglich der Arten- und Genauswahl treten relativ wenige Unterschiede zu den hier vorliegenden Ergebnissen auf.

Der **dritte Teil** beschäftigt sich mit den Beziehungen der Arten innerhalb der einzelnen Unterfamilien. Zu jeder Unterfamilie wird eine Einführung in ihre Biologie gegeben und die bisherigen, zum Teil widersprüchlichen phylogenetischen Verhältnisse, dargestellt. Wichtige Erkenntnisse dieser Untersuchung sind, dass sieben der 19 untersuchten polytypischen Gattungen nicht monophyletisch sind. Die drei monotypischen Gattungen der **Gypaetinae**-Geier („ursprüngliche“ Altweltgeier) bilden keine gesicherte monophyletische Unterfamilie, sondern nur *Gypaetus barbatus* (Bartgeier) und *Neophron percnopterus* (Schmutzgeier) sind gesicherte Schwesterarten. Des Weiteren sind die Gattungen innerhalb der Unterfamilie **Aquilinae** paraphyletisch, da sich die Gattung *Spizaetus* (Haubenadler) genetisch in zwei geographische Regionen aufspaltet (Alt- und Neuwelt-Arten), die nicht nächst verwandt miteinander sind. Die Gattungen *Aquila* und *Hieraaetus* bilden in den Stammbäumen keine getrennten Gruppen, sondern die beiden großen *Hieraaetus*-Arten (*H. f. fasciatus* & *H. f. spilogaster*) fallen mit der Mehrzahl der *Aquila*-Arten zusammen. Die nicht in diese monophyletische Gruppe gehörenden Schrei- und Schelladler (*Aquila pomarina* & *A. clanga*) stehen allen anderen *Aquila*- und *Hieraaetus*-Arten gemeinsam gegenüber und finden im afrikanischen Schopfadler (*Lophaetus occipitalis*) ihren nächsten Verwandten. Würde man die bisherige Gat-

tung *Aquila* um die Gattungen *Hieraetus* und *Lophoetus* erweitern, so entstände eine monophyletische Einheit, deren Schwesterart der Kampfadler (*Polemaetus bellicosus*) ist (vergl. Helbig et al. 2005).

Ein unerwarteter und bisher noch nicht bekannter und somit neuer Aspekt ist die Paraphylie der **Accipitrinae** (Habichtartige Greifvögel i. e. S.). Die großen Arten dieser Accipitrinae mit dem einheimischen Habicht (*Accipiter gentilis*) stehen als direkte Schwestergruppe den ihnen morphologisch und verhaltensbiologisch verschiedenen *Circinae* (Weihen) gegenüber. Die restlichen *Accipiter*-Arten bilden einzelne Teilgruppen, die sich hierarchisch der *Accipiter*/*Circus*-Gruppe anordnen. Ohne den aberrant stehenden Dämlingssperber (*A. superciliosus*) stellen alle *Accipiter*- und *Circus*-Arten gemeinsam eine große monophyletische Gruppe dar.

Die monophyletischen Seeadler (*Haliaeetinae*) spalten sich in eine tropische und eine temperate Gruppe auf. Die Unterfamilie *Buteoninae* ist unter Ausschluss des Sperberbussard (*Kaupifalco monogrammicus*) monophyletisch. Dagegen werden die Gattungen *Ictinia* (Weih) und *Rostrhamus* (Schneckenweih) in diese Unterfamilie eingeschlossen. Alle untersuchten polytypischen *Buteoninae*-Gattungen außer *Ictinia* bilden keine monophyletischen Einheiten, sondern sind paraphyletisch (*Buteogallus*, *Leucopternis*, *Buteo* [Bussarde]).

Die vollständige Dissertation sowie der Gesamtstammbaum zur Untersuchung können separat auf der Homepage der Vogelwarte der Universität Greifswald als pdf-Datei abgerufen werden ([www.vogelwarte.uni-greifswald.de](http://www.vogelwarte.uni-greifswald.de), unter Diplomarbeiten/ Dissertationen).

---

## Literatur

- Brown LH, Amadon D 1968: Eagles, hawks and falcons of the world. Feltham.
- Griffiths CS 1994: Monophyly of the Falconiformes Based on Syringeal Morphology. *Auk* 111 (4): 787-805.
- Helbig AJ, Kocum A, Seibold I, Braun MJ 2005: A multi-gene phylogeny of aquiline eagles (Aves: Accipitriformes) reveals extensive paraphyly at the genus level. *Mol. Phyl. Evol.* 35: 147-164.
- Holdaway RN 1994: An exploratory phylogenetic analysis of the genera of the Accipitridae, with notes on the biogeography of the family. In: Meyburg BU, Chancellor RD (Hrsg) *Raptor Conversation today*: 601-649. Pica Press, London.
- Jollie M 1976/77: A Contribution to the Morphology and Phylogeny of the Falconiformes. *Evol. Theory* 1: 285-298 (1976); 2: 115-208 (1977); 3: 209-300 (1977); 4: 1-141 (1977).
- Lerner HRL, Mindell DP 2005: Phylogeny of eagles, Old World vultures, and other Accipitridae based on nuclear and mitochondrial DNA. *Mol. Phyl. Evol.* 37: 327-346.
- Sibley CG, Ahlquist JE 1990: *Phylogeny and Classification of Birds: A Study in Molecular Evolution*. Yale University Press, New Haven, Conn.