

Mitochondriale DNA als Sonde für Verwandtschaft – vom Artkomplex der Großmöwen zu den Neandertalern und anderen Europäern

Von Günter Hauska¹

Die Hauptaufgabe der Evolutionsforschung ist es, die biologische Vielfalt zu erklären, und schon seit Darwin war eine ihrer zentralen Fragen, wie denn Arten entstehen. Dazu schrieb *T. Dobzhansky* im Jahre 1937: „Evolution is a change in the genetic composition of populations“. Nach ihm erfolgt die Aufspaltung einer ursprünglichen Bevölkerung in zwei reproduktiv getrennte Tochterpopulationen durch Differenzierung zumindest der Genloci, die für die Reproduktion verantwortlich sind. Diesen Gedanken hat *Ernst Mayr*, der „Darwin des 20. Jahrhunderts“ - 2005 im Alter von 100 Jahren verstorben - aufgegriffen und besonders eindringlich in seinem Spätwerk herausgearbeitet².

Eine biologische Art ist nach dem „**biologischen Artkonzept**“ (**BSC**: biological species concept) von *E. Mayr* eine von anderen Arten abgegrenzte Fortpflanzungsgemeinschaft mit einem eigenen Genpool, der durchaus vielfältig sein kann und auch sogenannte Polymorphismen der einzelnen Gene enthalten kann. Dem BSC steht das „**phylogenetische Artkonzept**“ (**PSC**) gegenüber, welches die Abstammung aller Artgenossen von einem gemeinsamen Vorläufer als das entscheidende Artkriterium ansieht. In der Tradition von *Ernst Mayr* hat *Andreas Helbig*, ein führender Populationsgenetiker unter den Ornithologen, der ebenfalls 2005 noch jung verstorben ist [1], diese beiden Konzepte miteinander verglichen [2]. Obwohl sich die Vertreter der beiden Artkonzepte heftig bekämpfen, ist festzuhalten, dass beide den Artbegriff von der genetischen Vielfalt her definieren und nicht nach dem „idealen Phänotyp“ einer Art³.

Einsichtig ist die Artbildung durch die Unterbindung des reproduktiven Genflusses nach geographischer Aufspaltung einer Population (**allopatrische Artbildung**). Schwieriger zu erklären ist die **sympatrische Artbildung**, also die Aufspaltung einer ursprünglichen Population in ein und demselben Lebensraum, wie sie bei den Fischen der zentralafrikanischen Seen erfolgt sein muss [3]. Dabei kamen wahrscheinlich Variationen der sexuellen Selektion und Anpassungen an verschiedene Nahrungsquellen ins Spiel. Ob nun allo- oder sympatrische Artentstehung, vielfach beginnt die Aufspaltung nicht in den Genen, sondern zunächst mit Unterschieden im (Paarungs-)Verhalten (präzygotische Paarungsbarrieren), was relativ rasch auftreten kann und beim Vogelgesang besonders auffällig ist. Es beginnt also damit, dass man sich nicht mehr versteht und dass die Mitglieder der verschiedenen Populationen bei der Paarung unter sich bleiben. Erst allmählich folgen genetische Unzulänglichkeiten, speziell die Unfruchtbarkeit der Hybriden (postzygotische Barrieren).

¹ überarbeitetes Manuskript eines Vortrags vom 14. Juni 2006 im Naturkundemuseum Ostbayern, Regensburg. Der Autor ist Frau Dr. Dorit Liebers-Helbig vom Deutschen Meeresmuseum in Stralsund für ihre hilfreiche Unterstützung zu besonderem Dank verpflichtet.

² Dem bedeutenden Biologen, welcher sich vom bayerischen Vogelkundler zum international wirkenden Theoretiker der Biologie entwickelt hat, sind zahlreiche Nachrufe gewidmet worden, darunter auch in unserem Kreis von Judith Korb zu unserer Frühjahrstagung 2005 (s. Jahresbericht der OAG Ostbayern Nr. 28 (2005), S. 58).

³ Ernst Mayr hat daran das „Wagnis“ geknüpft, den Platonismus und seine den Geist des Abendlandes beherrschende Rolle zu kritisieren.

Besonders wirksam für die allopatrische Artbildung ist es, wenn die Zahl der auswandernden Individuen und damit die Auswahl ihrer Gene aus dem Genpool einer Gesamtpopulation klein ist (Gründereffekt), was immer dann zutrifft, wenn die geographischen Hindernisse hoch sind. Diese Form der Artbildung ist einleuchtend für das Beispiel der Darwinfinken im Archipel der Galapagosinseln erläutert worden [4]. Es kann jedoch auch zur Aufspaltung von Arten kommen, wenn der Genfluss nicht total unterbunden wird, sondern bloß eingeschränkt ist, sodass es zu Zonen in der geographischen Verbreitung einzelner Arten kommt, in denen Hybridformen ihrer Varianten auftreten („Semispezies“, z.B. Raben- und Nebelkrähe). Einen Spezialfall der Artenbildung in dieser Hinsicht stellt das Konzept der „Ringspezies“ dar. Es handelt sich dabei um eine Art, welche sich um ein unüberwindbares, geographisches Hindernis ausbreitet, ohne dass es entlang des Ausbreitungsweges zu einer Einschränkung des reproduktiven Genaustauschs kommt, wohl aber zu Unterschieden in der genetischen Vielfalt an den Fronten der Ausbreitung. Treffen diese Fronten nach der Umkreisung des Hindernisses wieder zusammen, so mögen die Unterschiede – meist nur präzygotischer Natur – für eine vollständige reproduktive Durchmischung zu groß geworden sein. Auch dieses Konzept wurde von *Ernst Mayr* formuliert [s.5], der es speziell in der Verbreitung des Artenkomplexes von Silber- und Heringsmöwe um den Nordpol herum verwirklicht sah (Abb. 3A). Die Kolonisation soll danach von einem aralo-kaspischen Refugium aus begonnen haben, in dem heute noch die Steppenmöwe *L. cachinnans* siedelt. Einerseits auf dem Weg nach Westen, zum Mittelmeer und zum Atlantik, andererseits nach Norden, entlang der Küsten Nordeuropas und Sibiriens, weiter nach Nordamerika und wieder zurück nach Europa sollen sich neun Arten entwickelt haben. Dazu unten mehr. Die Mantelmöwe (*L. marinus*) und die Eismöwe (*L. hyperboreus*) wurden von *E. Mayr* als vom Silber/Heringsmöwen-Komplex getrennte Arten angesehen und nicht in Betracht gezogen.

Was sagt die moderne Molekularbiologie dazu? Gerade die Unterscheidung der Großmöwenarten stellt ja für jeden Feldornithologen eine Herausforderung dar, was durch die Entwicklung ihres Federkleids über vier Jahre hin noch zusätzlich erschwert wird [6]. Zweifellos hat in letzter Zeit die rasante Entwicklung der molekulargenetischen Methodik, speziell durch das Verfahren der Sequenzierung des Erbguts (**DNA**: Desoxyribonukleinsäure), im Verein mit computergestützter Statistik zu einem enormen Aufschwung der Untersuchung biologischer Arten und ihrer Verwandtschaftsverhältnisse, also der Taxonomie geführt. Als genetischer Marker steht dabei die DNA von Mitochondrien (**mt-DNA**) im Vordergrund. Was sind Mitochondrien, und warum eignet sich gerade ihre Erbsubstanz besonders gut als Sonde für die Artverwandtschaft?

Mitochondrien und ihr Erbgut

Mitochondrien sind Organellen in den Zellen (subzelluläre Kompartimente) aller höheren Organismen (Eukaryoten, d.h. Tiere, Pflanzen und Pilze, im Unterschied zu den niederen Organismen/Bakterien, den Prokaryoten). Mitochondrien sind die „Kraftwerke“ der eukaryotischen Zellen und stellen über die Atmung den Organismen die Energie in Form von **ATP** (Adenosintriphosphat) für ihren weiteren Stoffwechsel und andere Leistungen zur Verfügung. Eine Vielzahl von Indizien belegt, dass Mitochondrien vor etwa 2 Milliarden Jahren als Bakterien in eine Ur-Eukaryotenzelle eingewandert sind. So besitzen sie noch einen Rest eigenen Erbguts, die mitochondriale DNA (mtDNA).

Die DNA aller Organismen besteht aus den vier Basen **A, T, C** und **G** (Adenin, Thymidin, Cytidin und Guanin); in Verbindung mit Zucker und Phosphat: **4 Nukleotide**. Diese Basen haben die Eigenschaft, sich spezifisch zu paaren, und zwar **A mit T** und **C mit G**. In dieser spezifischen Basenpaarung liegt die Information der Erbsubstanz begründet. Sie führt zum verdrehten Faden von zwei komplementären, gegenläufigen Strängen (DNA-Doppelhelix) in festgelegter Folge (Sequenz), etwa:



Bei der Vererbung wird jeder der beiden Stränge durch die DNA-Polymerase repliziert, so dass aus einem Doppelstrang zwei identische neue entstehen. Dabei können Fehler, z.B. durch Basenaustausch (Substitutionen) auftreten, wodurch es zu Mutationen in der Erbsubstanz kommt. Isolierte DNA kann man heute im Reagenzglas durch die „Polymerase-Kettenreaktion“ PCR (polymerase chain reaction) künstlich vermehren und dann sequenzieren.

Vor sechs Jahren wurde die Sequenz des gesamten menschlichen Erbguts von über 3 Milliarden Basenpaaren (bp) veröffentlicht - eine enorme, konzertierte Leistung der molekulargenetischen Forschung. Die Sequenz der mtDNA des Menschen war schon gut zwei Jahrzehnte früher bekannt. Sie ist „bloß“ 17.000 bp lang und lässt sich daher für vergleichende Untersuchungen von Bevölkerungen leichter handhaben. Auf ihr liegen nur 35 Gene (Abb.1) gegenüber 30.000 Genen im Gesamtgenom (Tabelle 1).

Tabelle 1 – Ausmaße der Erbsubstanz einiger Organismen im Vergleich zu Mitochondrien

	Größe (bp)/	Zahl der Gene/ nx	= Zahl der Kopien pro Zelle
Darmbakterium	$4,6 \times 10^6$ /	4.300	1 mal
Hefe	12×10^6 /	6.300	1 bis 2 mal
Fliege	$1,4 \times 10^8$ /	14.000	2 mal
Minipflanze	$1,4 \times 10^8$ /	26.000	2 mal
Mensch	$3,2 \times 10^9$ /	30.000	2 mal
mtDNA	$1,7 \times 10^4$ /	37	ca. 100 mal (Mensch)

Am Start der Ablesung (Replikationsstartpunkt = Kontrollregion) befindet sich eine hypervariablen Region (HVR-1, 360 bp lang, von Position 16.024 zu 16.384), in der etwa alle 1000 Jahre eine Mutation auftritt. Diese „molekulare Uhr“ läuft rasch und eignet sich daher besonders gut für die Untersuchung der jüngsten Geschichte von Populationen, etwa innerhalb der letzten 2 Millionen Jahre, z.B. für die Klärung der Entwicklung der Gattungen *Larus* und *Homo* im Quartär. Um länger zurückliegende Ereignisse zu erfassen, etwa die Aufspaltung des Stammes der Säugetiere im Tertiär, greift man auf Gene zurück, die für Proteine kodieren; im Falle der mtDNA z.B. auf

die Gene für die Cytochromoxidase (mittelschnelle „Uhr“). Noch weiter zurück, bis an den Ursprung des Lebens, gelangt man durch den Vergleich der Gene für die ribosomale RNA⁴ (s. 16S rRNA in der mtDNA). Diese Gene verändern sich am langsamsten, sind also besonders „konservativ“, weil sie für die Proteinbiosynthese an den Ribosomen⁴ verantwortlich sind, die sich nicht verändern „darf“, wenn der Organismus keinen Schaden nehmen soll (langsamste „Uhr“).

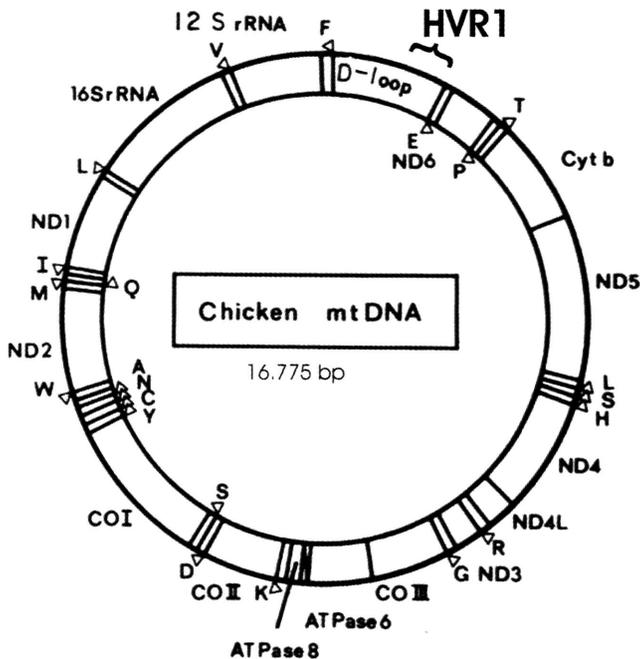


Abb.1: Organisation der mtDNA von Wirbeltieren.

Das Schema gilt für das Haushuhn [7] und entspricht der mtDNA aller Wirbeltiere, mit nur kleinen Abweichungen. Die mtDNA ist ringförmig und ist etwas weniger als 17.000 Basenpaare (bp) lang (16.755 für das Huhn, 16.589 für den Menschen). Sie enthält 37 Gene; 22 sind klein und kodieren für tRNA zur Aktivierung der 20 verschiedenen Aminosäuren in der mitochondrialen Proteinbiosynthese (kleine Abschnitte im Schema mit einzelnen Großbuchstaben als Kürzel für die verschiedenen Aminosäuren). Größere Gene kodieren ribosomale RNA (12- und 16S rRNA), sowie für Proteinkomplexe der Atmung – 6 für die NADH-Dehydrogenase (ND1-6), für die Cytochrom-Oxidase (COI-III) und 2 für die ATPase. Im oberen Teil der Abbildung liegt der „D-loop“, eine Kontrollregion mit dem Startpunkt für die Replikation. Darin liegt die HVR1, eine etwa 400 bp lange, hypervariable Region, welche sich zur Rekonstruktion der jüngeren Abstammungsgeschichte von Arten und Populationen eignet (s. Text für die weitere Erläuterung).

⁴ Ribosomen sind submikroskopische Partikel und stellen die molekularen Übersetzungsmaschinen der genetischen Information in der DNA-Sequenz in die Sequenz der Aminosäuren in den Proteinen (Enzyme, Strukturproteine, etc.) dar. Sie kommen universal in den Zellen aller Organismen vor und bestehen aus Proteinen und Ribonukleinsäuren (rRNA).

Bei der Befruchtung gehen die Mitochondrien der Spermien verloren. Daher wird die mtDNA von der Eizelle unvermischt an die Nachkommen weitergegeben und man kann damit nicht nur die Abstammung von Arten, sondern auch innerartliche Abstammungslinien verfolgen, allerdings nur die der Mütter. Ein weiterer Vorteil ist, dass die mtDNA in den Zellen in etwa 100 Kopien vorliegt, gegenüber nur zwei der restlichen Erbsubstanz (Tabelle 1). Daher lässt sie sich durch PCR auch noch aus Fossilien vervielfachen und dann sequenzieren. Dies ist von großem Wert in der modernen Evolutionsforschung, speziell in der Paläogenetik. So hat man z.B. überprüft, ob der Neandertaler ein Vorfahre des modernen Menschen ist, oder ob er eine Nebenlinie darstellt⁵. Zunächst aber zu den Großmäulen.

Der Großmäulenkomplex

Der durchschnittliche Vogelbeobachter unserer Region kennt die Silber-, Mantel- und Heringsmäule und hätte gerne auch noch die Eis- und Polarmäule gesehen. Ich selbst meinte, die beiden vor 5 Jahren in Japan, auf Hokkaido neben anderen „lifers“ wie Riesenseeadler, Mandchurenkranich und „Blakiston’s fish owl“ beobachtet zu haben, muss aber heute erkennen, dass es sich damals um die Kamtschatkamäule und wahrscheinlich um die Beringmäule gehandelt hat. Den meisten von uns ist auch die Aufspaltung in Silber- und Weißkopfmäule bekannt. Schon weniger geläufig ist die weitere Untergliederung der Weißkopfmäule in Steppen- und Mittelmeermäule. Die im Internet zugängliche internationale Vogelliste hat unter den *Larus*-Arten die Auftrennung der Weißkopfmäule in mehrere Arten noch nicht vorgenommen, und auch im gängigen Feldführer von *Swensson et al.* wird diese unter „Weißkopfmäule“ bloß diskutiert [8].

Im „Handbuch der Vögel Mitteleuropas“ von 1982 unterscheidet *J. Haffer* 15 Arten der Gattung *Larus* mit 35 Unterarten [9], ohne dass er den Großmäulenkomplex abschließend klären konnte. *Andreas Helbig*, *Dorit Liebers* und *Peter de Knijff* haben daher die mtDNA zu Rate gezogen. In ihren jüngst erschienenen Arbeiten haben sie 410 Blutproben von 21 Großmäulentaxa aus 53 Brutkolonien (= 53 Populationen) untersucht, wobei eine statistische Sequenzanalyse der HVR1-Region + Cytochrom b (ca. 1600 bp) in der mt-DNA vorgenommen wurde [5,10]. Sie basiert auf der im Internet zugänglichen Dissertation von *Dorit Liebers*, worin gar 1217 Blutproben ausgewertet worden waren [11]. Die Essenz der Analyse ist in Abb. 2 wiedergegeben. Sie zeigt die 196 gefundenen Varianten (Allele, Haplotypen, Polymorphismen)⁶ der Kontrollregion (HVR1) in einem Verzweigungsmuster (Cladogramm) bei den 1217 untersuchten Individuen von Großmäulen.

Zunächst sei festgehalten, dass die Gesamtprobe in zwei Gruppen zerfällt. Daher ist anzunehmen, dass sich der rezente Artenkomplex der Großmäulen aus zwei ursprünglichen Populationen entwickelt hat, die vor etwa 300.000 Jahren in unterschiedlichen Refugien existiert haben –

⁵ Kürzlich ist es durch die Verbesserung der Methodik gelungen, auch nukleare DNA aus Fossilien zu sequenzieren und es wurde angekündigt, dass in zwei Jahren die gesamte Erbsubstanz des Neandertalers entschlüsselt sein wird und das Ergebnis der mtDNA überprüft werden wird.

⁶ Als Allel wird das einzelne Gen an einem bestimmten Ort (Genlocus) in der Erbsubstanz bezeichnet. Die Körperzellen der Tiere besitzen einen doppelten Chromosomensatz, d. h. sie sind diploid und haben für jedes Gen zwei Allele. Die Geschlechtszellen tragen dagegen nur einen einfachen Chromosomensatz, sie sind haploid mit jeweils nur einem Allel für jedes Gen. Als Haplotyp wird die jeweilige Form eines Allels in einer Population bezeichnet. Unter genetischem Polymorphismus versteht man das Vorkommen verschiedener Haplotypen in einer Population.

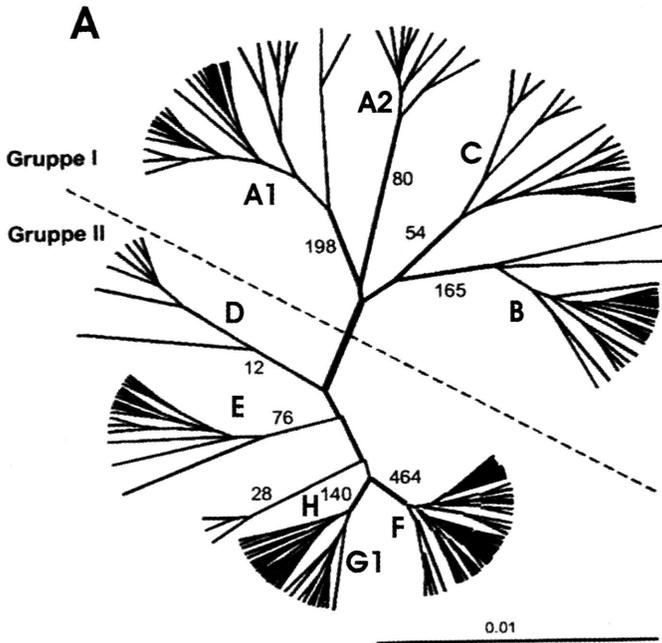


Abb. 2A: Aufspaltung von Haplotypen der HVR1-Region in der mtDNA bei Großmöwen.

Das Cladogramm (unbewurzelter Stammbaum) entstammt der im Internet zugänglichen Dissertation von *Dorit Liebers* [11]. Es umfasst die 196 Haplotypen (Äste), die in 1217 Individuen von 21 Großmöwentaxa gefunden wurden. Sie sind in den Gruppen A1, A2, B-H zusammengefasst. Die Zahlen an den Ästen entsprechen den Häufigkeiten der Haplotypen an den Verzweigungen (Summe = 1217). Ihre Länge ist der Zahl der Unterschiede proportional. Der Maßstab entspricht 1% Unterschied, entspricht also etwa 4 verschiedenen bp in HVR1. Das Cladogramm spaltet sich deutlich in zwei Gruppen auf (s. Text).

möglicherweise in der vorletzten Eiszeit (Riß-Eiszeit). Die Zuordnung der Haplogruppen macht deutlich, dass nicht jede Großmöwenart abstammungsmäßig einheitlich (monophyletisch) ist und damit dem phylogenetischen Artkonzept entspräche (Abb.2B): Wohl sind die Mittelmeer- und Armenienmöwe monophyletisch – ihnen entsprechen die Haplogruppen A1 und A2 - aber schon die Mantel- und die Steppenmöwe zerfallen jeweils in zwei Gruppen, welche zwar nahe verwandt sind, aber nicht streng auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückgehen – sie sind „paraphyletische“ Arten. Noch drastischer ist die Uneinheitlichkeit der Abstammung bei der Silber- und der Eismöwe, deren verschiedene Haplotypen sich im Cladogramm sogar über die Aufspaltung von Clade I und II hinweg verteilen und die daher polyphyletisch sind, zumindest, was ihre mtDNA betrifft. Die Populationen der beiden Arten müssen in der Vergangenheit jeweils mehrfach auseinandergedrängt und wieder in reproduktiven Kontakt gekommen sein, was bis an die Wurzel des Stammbaums der Großmöwen zurückreicht. Im Taxon der Heringsmöwe (*L. fuscus*) und der mit ihr verwandten westsibirischen Tundramöwe (*L. heugleni*) findet sich hauptsächlich mtDNA der Haplogruppe G1. Bemerkenswerterweise stammt von diesen Großmöwen, die ein

B

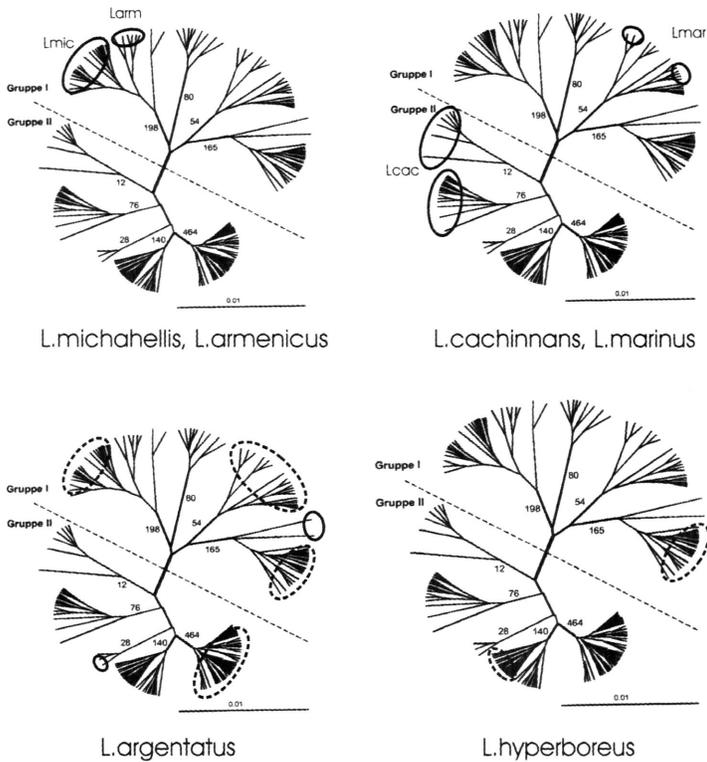


Abb. 2B: Aufspaltung von Haplotypen der HVRI-Region in der mtDNA bei Großmöwen.

Vorkommen der Haplogruppen bei ausgewählten Großmöwenarten; durchgezogene Ellipsen zeigen an, dass die erfassten Haplotypen weitgehend in nur einem Möwentaxon vorkommen, strichlierte Ellipsen kennzeichnen Typen, welche auf verschiedene Taxa verteilt sind.

ausgeprägtes Zugverhalten zeigen, die Dominikanermöwe ab (Haplogruppe G2), welche in die südliche Hemisphäre ausgewandert ist. Ebenfalls näher verwandt dazu sind die ostsibirischen Arten mit der Haplogruppe H, die auch die nordpazifischen Arten, sowie die Mongolenmöwe und die nordamerikanische Kanadamöwe umfasst.

Was lässt sich aus diesen umfangreichen, teils überraschenden Ergebnissen folgern?
 Der größte Unterschied in der mtDNA besteht unerwarteterweise zwischen den hellmanteligen Arten der Mittelmeer- und Steppenmöwe, also innerhalb der „alten Art“ Weißkopfmöwe.

Die Mantelfarbe der Großmöwen ist daher kein entscheidendes Artenmerkmal, ähnlich wie die Hautfarbe beim Menschen [12]. Das Ringspeziesmodell trifft für den Silber/Heringsmöwen-Komplex nicht in der eingangs ausgeführten, von *E. Mayr* angenommenen Weise zu (Abb.3A). Allerdings könnten wir gerade Augenzeugen eines anderen Ringschlusses innerhalb der nahe verwandten Arten Herings-, Tundra-, Ostsibirien-, Kanadamöwe in gegenläufiger Richtung sein. Die ersten Heringsmöwen haben nämlich über den Nordatlantik hinweg in Kanada Fuß gefasst und scheinen sich nicht mit der Kanadamöwe zu mischen.

Die Differenzierung der Großmöwenarten und ihre Verteilung auf der nördlichen Hemisphäre in den letzten 2 Millionen Jahren, dem Quartär mit seinen zehn oder mehr Eiszeiten, geschah hauptsächlich und mehrfach über die Aufspaltung der Populationen durch Zurückdrängung auf Refugien und Wiederausbreitung mit erneutem Kontakt der in Allopatrie veränderten Subpopulationen. Je nach dem Ausmaß der prä- und postzygotischen Veränderungen während der Trennung kam es dabei mehr oder weniger wieder zu Hybridisierungen. Im Vergleich zu dem Konzept von *E. Mayr* in Abb.3A sind die jüngeren Vorgänge für den Großteil der Arten in Abb.3B dargestellt. Die Urpopulation der heutigen Großmöwen wurde in der nördlichen Hemisphäre vor etwa 300.000 Jahren in zwei Refugien aufgespalten, ein nordatlantisches für den gemeinsamen Vorfahren der Möwen mit den Haplotypen A-C und ein aralo-kaspisches für die Haplotypen D-H.

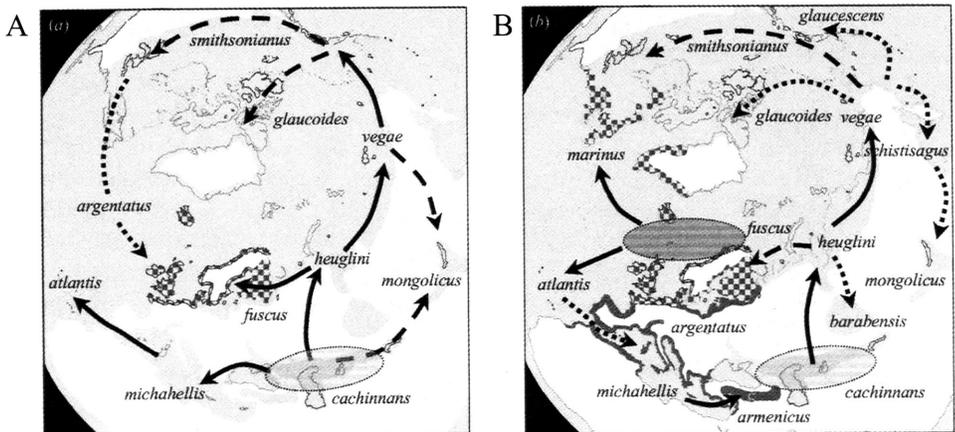


Abb. 3: Vorstellungen zur Differenzierungs- und Ausbreitungsgeschichte des holarktischen Großmöwenkomplexes.

A) nach dem Ringspeziesmodell von *Geyr von Schweppenburg* und *Ernst Mayr* [s. ref. 10]

B) nach *Liebers et al.* [10]; Refugien sind von Ellipsen umrandet, Pfeile geben die Ausbreitungswege in grober Zeitfolge wieder (durchgezogen = früh, möglicherweise in der vorletzten Zwischeneiszeit, gestrichelt = mittel, in der letzten Zwischeneiszeit, punktiert = jüngst, nach der letzten Eiszeit); *argenteus* – Silbermöwe, *armenicus* – Armenienmöwe, *atlantis* und *michahellis* – Mittelmeermöwen, *barabensis* und *heuglini*, Tundramöwen, *cachinnans* – Steppenmöwe, *fuscus* – Heringsmöwe, *glaucescens* – Beringmöwe, *glaucoides* – Polarmöwe, *marinus* – Mantelmöwe, *mongolicus* – Mongolenmöwe, *schistisagus* – Kamtschatkamöwe, *smithsonianus* – Kanadamöwe, *vegae* – Ostsibirienmöwe

In der aralo-kaspischen Region befindet sich heute noch das Zentrum der Steppenmöwe, *L. cachinnans*. Sie hat dort am längsten ausgeharrt, und die ihr eigene Haplogruppe A1 zeigt daher auch die höchste Vielfalt, ähnlich den Haplotypen in den menschlichen Bevölkerungen von Afrika. Von der aralo-kaspischen Region aus wurde im Einklang mit *E. Mayr* zuerst Sibirien kolonisiert (Tundramöwe, *L. heuglini* und Ostsibirienmöwe, *L. vegae*), von wo aus anschließend Nordeuropa (Heringsmöwe, *L. fuscus*) und Nordamerika (Kanadamöwe, *L. smithsonianus*) besiedelt wurden. Jüngere Ausbreitungen von der nordostsibirischen Region her betreffen die Polarmöwe (*L. glaucooides*), die Beringmöwe (*L. glaucescens*), sowie die Kamtschatkamöwe (*L. schistisagus*) und die Mongolenmöwe (*L. mongolicus*). Die Heringsmöwe hat sich mittlerweile wie erwähnt mit den Unterarten *L. fuscus intermedius* und *L. fuscus graellsii* über den ganzen Nordatlantik ausgedehnt und kommt dort gemeinsam mit der Silber- und Mantelmöwe vor (Schachbrettmuster in Abb.3B). Die Tundramöwe schließlich wanderte zurück ins südlichere Kasachstan (Unterart *L. heuglini barabensis*).

Vom nordatlantischen Rückzugsgebiet aus erfolgte schon früh, längst vor der der Heringsmöwe, die Auswanderung der Vorfahren der Mantelmöwe (*L. marinus*) nach Westen, welche dann hauptsächlich präzygotisch so stark verändert nach Europa zurückkehrte, dass sie sich nicht mehr mit den hier ansässigen Großmöwen vermischt hat. Ebenso früh hat sich der Vorläufer der gelbfüßigen Mittelmeermöwen (*L. atlantis* und *L. michahellis*) auf den Weg gemacht und in dieser ersten Ausbreitungswelle, in Gegenrichtung zu *E. Mayr*s Vorstellung, das anatolische Hochland erreicht (Armenienmöwe, *L. armenicus*). Erst nach einer zweiten Welle in den Mittelmeerraum hat sich dann die rezente Unterart *L. michahellis* herausgebildet.

Die Polyphylie der mtDNA in der Silbermöwe, welche Haplogruppen von Clade I und II auf sich vereint, bestand entweder schon in der Urpopulation ihrer Vorläufer, vor der Trennung in die beiden Refugien, oder es kam zu massiver Hybridisierung unter den frühen Nachfahren der beiden Teilpopulationen. Die Polyphylie der Eismöwe ist problematischer, da bei ihr im Gegensatz zur Silbermöwe die Haplogruppen B (Clade I) und H (Clade II) in unterschiedlichen Regionen gehäuft auftreten (B in Nordeuropa, wo es zu Hybridisierungen mit der Silbermöwe kam, und H in Nordamerika, wo es Vermischungen mit Kanada-, Polar- und Beringmöwen gegeben hat). *Andreas Helbig* und seine Koautoren betonen, dass dies und natürlich alle durch das Studium der mtDNA gewonnenen Ergebnisse mittels anderer genetischer Marker überprüft werden sollte [5, 10], was bereits in Angriff genommen wurde [13].

Weiters folgern die Autoren, dass eine Artbildung nach dem Modell der Ringspezies unbedeutend ist, weil sie gegenüber der Allopatrie zu langsam erfolgt. Sie trifft weder für die Darwinfinken im Archipel von Galapagos [4] noch für die eurasischen Kohlmeisen zu [14]. Am ehesten gilt sie für den Grünlaubsänger mit seiner Ausbreitung von Indien aus, westlich und östlich um den Himalaja herum [15]. Die Reproduktionsbarriere der nördlich des Himalaja sich wieder überlappenden Teilpopulationen besteht wesentlich im unterschiedlichen Gesang, ist also präzygotisch.

Auf eine bemerkenswerte Beobachtung [10], die leider noch nicht ausreichend gesichert ist, sei noch kurz eingegangen. Sie betrifft die Abgrenzung von Arten, die sich nach einer Zeit der Allopatrie wieder begegnen. Solche Kontaktzonen kennt man zwischen Herings- und Silbermöwen an der Atlantikküste, zwischen Mittelmeer- und Steppenmöwe an der Schwarzmeerküste, sowie zwischen Westmöwe und Beringmöwe an der nordamerikanischen Pazifikküste. Während von der

Schwarzmeerküste keine Hybridisierungen zwischen *L. michahellis* und *L. cachinnans* bekannt sind, finden solche am Pazifik zwischen *L. occidentalis* und *L. glaucescens* durchaus statt, obwohl erstere mit ihren Haplotypen aus der Verwandtschaft des Großmöwenkomplexes herausfällt und eine Schwesternart darstellt. Dagegen ist die Mantelmöwe genetisch mit der Silbermöwe vermischt (Haplogruppe C), aber innerhalb des Großmöwenkomplexes reproduktiv völlig isoliert. Bei ihr müssen daher präzygotische Barrieren im Paarungsverhalten sehr ausgeprägt sein. Interessanterweise wurden vor einigen Jahrzehnten am Atlantik noch Hybridisierungen zwischen den Herings- und Silbermöwen beobachtet, während sich die Abgrenzung der Arten heute stabilisiert hat. Diese Stabilisierung ist für andere Tiergruppen mit kürzeren Generationszeiten besser dokumentiert und unter dem populationsgenetischen Begriff „reinforcement“ bekannt. Offenbar verstärken sich Artabgrenzungen nach der Kontaktaufnahme. Möglicherweise werden Hybridpaarungen zunehmend unterdrückt, indem es einen wachsenden Selektionsdruck darauf gibt, dass Weibchen artgleiche Männchen am Verhalten erkennen und wählen.

Zusammenfassend ist festzuhalten, dass die Großmöwen ein kompliziertes Taxon darstellen, dessen Details noch nicht alle geklärt sind. Man hat sie als eine Superspezies („Überart“) bezeichnet, mit vielfältigen und unterschiedlichen Artabgrenzungen. Für die Feldornithologen, speziell für die Sammler einer „life list“ ist das keine erleichternde Erkenntnis!

Und der Mensch? Kann man über ihn vom Großmöwenkomplex etwas lernen, vom Vergleich der Kommunikationsweisen, speziell des Vogelgesangs mit der menschlichen Sprache, bis hin zum Abwehrverhalten von Grenzbevölkerungen? Bei aller Einsicht, dass solche Vergleiche eine Verkürzung bedeuten, mit einem Tabu sollten sie nicht belegt werden. Jedenfalls kann man festhalten, dass die Großmöwen hinsichtlich der HVR1-Region der mtDNA nicht unterschiedlicher als der Mensch sind, eher weniger. Auf die etwa 400 bp in HVR1 kommen maximal 46, im Schnitt 8 Unterschiede für den Menschen (s. Abb. 5) und nur maximal 14 für den gesamten Großmöwenkomplex der Holoarktis (s. Tabelle 3.1 in ref. 11), durchschnittlich wahrscheinlich nur 3.

Zur „Eigenart“ des Menschen

Der kulturellen (sprachlichen) und genetischen Eigenart des Menschen war an der Universität Regensburg vor zwei Jahren eine Vortragsreihe gewidmet, die am Ende des vorigen Jahres in Band 29 in der Schriftenreihe der Universität Regensburg veröffentlicht worden ist [16]. Hieraus und aus der Fülle der verfügbaren Literatur seien einige Fragen in aller Kürze angeschnitten.

War Eva schwarz?

Aufgrund paläontologischer Funde und populationsgenetischer Marker besteht z.Zt. ein breiter Konsens, dass der moderne Mensch *Homo sapiens sapiens* aus Ostafrika stammt und vor gut 100.000 Jahren ausgezogen ist, den Erdball zu erobern. Ältere Menschenformen (Pekingmensch, Javamensch, Neandertaler, oder auch der kürzlich in Indonesien entdeckte Zwergmensch *Homo floresiensis* [17] sind ausgestorben. Auch sie hatten ihren Ursprung in Afrika, wie alle Hominiden und auch die Menschenaffen. Worauf beruht diese Erkenntnis? Die genetische Vielfalt des Menschen ist in Afrika am höchsten, was dafür spricht, dass er dort am längsten verweilt hat. Interessanterweise ist in Afrika nicht nur die genetische, sondern auch die sprachliche Diversität am höchsten – z. B. die Bantusprachen im Vergleich zu den Klicksprachen der Pygmäen und Buschmänner.

Wieso aber Eva? - Das liegt eben an der besonders gut untersuchten mtDNA, die nur von der Mutter weitergegeben wird. Wie für die Großmöwen wurde auch für die genetische Analyse der menschlichen Bevölkerung die hochvariable Region HVR1 herangezogen [18]. In Cambridge/ England wurde eine populationsgenetische Datenbank für die Weltbevölkerung angelegt, die mittlerweile tausende von HVR1-Sequenzen umfasst. Die statistische Auswertung dieser Sammlung im Hinblick auf den wahrscheinlichsten Stammbaum des Menschen ergibt, dass die Trägerin der Urform vor etwa 150.000 Jahren in Ostafrika gelebt hat [19]. Wie schon erwähnt, lässt sich HVR-1 auch aus fossilen Organismen amplifizieren und sequenzieren, was u.a. zur Verwandtschaftsbestimmung des Neandertalers [20], des Eismannes „Ötzi“ [21] oder auch der Etrusker [22] gedient hat.

Aus den Verzweigungspunkten des Stammbaums lassen sich die Daten der Besiedelung der Kontinente durch *Homo sapiens sapiens* grob abschätzen (Abb.4): Vor etwa 100.000 Jahren erscheint er in Kleinasien, wendet sich zunächst nach Südosten und erreicht Australien vor etwa 50.000 Jahren. Erst vor 40.000 Jahren kommt er in Mitteleuropa an, vor 30.000 Jahren erreicht er Ostsibirien und überschreitet die Beringsee das erste Mal vor etwa 20.000 Jahren.

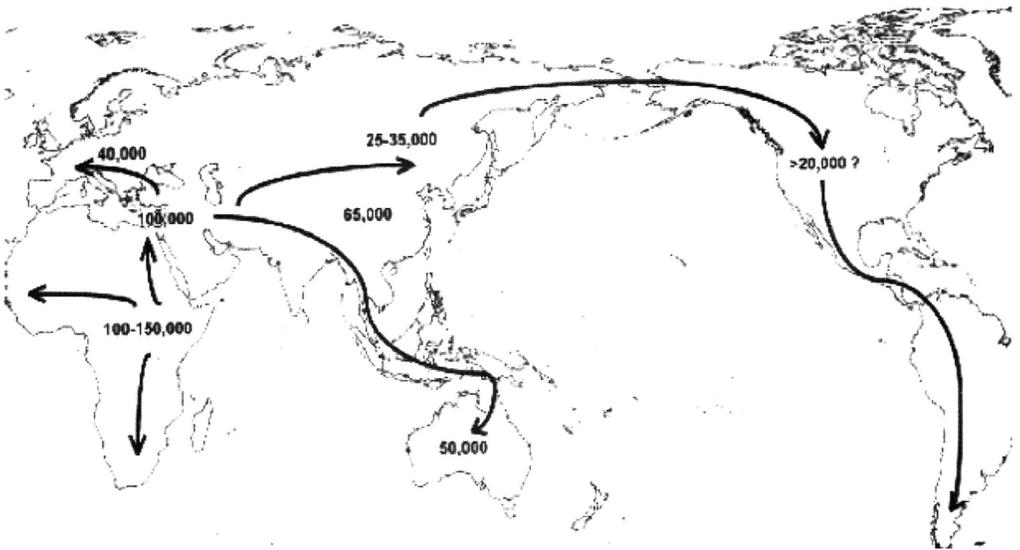


Abb. 4: Globale Ausbreitung des modernen Menschen „out of Africa“.

Die Abbildung stammt von *Guido Barbujani*, Universität di Ferrara.

Von welcher Art ist der Mensch?

Biologische Arten sind sehr unterschiedlich, was ihre genetische Vielfalt angeht. Zum Beispiel sind die zahlenmäßig kleinen Populationen der Großkatzen genetisch sehr einheitlich, während andererseits die großen, über die Meere verbreiteten Populationen von Kleinkrebsen im Zooplankton (Krill) genetisch sehr divers, aber reproduktiv nicht abgegrenzt sind. Dazwischen liegen Arten, z.B. bei Schnecken, die in genetisch differenzierten, geographisch getrennten Gruppen (Unterarten) vorkommen, aber noch gemeinsame Nachkommen produzieren können.

Wir sind genetisch weitgehend durchmischt, wie der Krill, ohne scharfe, geographische Grenzen im Auftreten der unterschiedlichen Gene (Allele, Haplotypen, Polymorphismen). Von der genetischen Variabilität der gesamten Menschheit kommen schon 85% in jeder Teilpopulation vor [23], z.B. in Regensburg, gleich welchen genetischen Marker man untersucht, von den Oberflächenantigenen der Blutzellen über Proteintypen bis hin zur mtDNA. Nur 15 % Unterschied bestehen zwischen entfernten Bevölkerungen, z.B. zwischen Regensburgern und Indios am Amazonas. Zwischen den herkömmlichen „Menschenrassen“ beträgt der durchschnittliche genetische Unterschied sogar nur 6 %. Dennoch sind die augenscheinlich typischen Rassenmerkmale nicht wegzuleugnen! Es mag sein, dass sie gerade durch die unterschiedlichen 6 % der Gene zustande kommen, möglicherweise weniger durch charakteristische Gentyphen (Allele), sondern vielleicht eher durch unterschiedliche Allelkombinationen [23]. Das gilt offenbar auch für das auffällige Merkmal der Hautfarbe beim Menschen [12] und ebenso für die Mantelfarbe der Großmöwen [10]. Beide sind konvergent, also mehrfach entstanden, was mit dem Nord-Süd Gradienten der Sonneneinstrahlung zusammenhängen mag. Die Mutmaßung, dass es für die Unterscheidung von Bevölkerungen eher auf das Zusammenspiel der Gene ankommt, zusammen mit der Feststellung, dass 98,5 % der menschlichen Erbsubstanz in ihrer Funktion unverstanden sind, zeigt auf, dass die Erforschung der genetischen Grundlage des Menschen und erst recht der Populationen und „Rassen“ erst am Anfang steht.

Menschliche Bevölkerungen unterscheiden sich also weniger in den Allelen selbst als in deren Häufigkeitsverteilungen. Von der hypervariablen Region (HVR-1) der mtDNA gibt es viele Variationen (Haplotypen), die sich beim modernen Menschen in durchschnittlich 8 Positionen unterscheiden, die über die 360 Basenpaare verstreut sind. Man kann diese Haplotypen aber statistisch nach der höchsten Wahrscheinlichkeit ihrer Entstehung aus einer Urform (bei „Eva“) in einem Abstammungsbaum ordnen. In Analogie zu den 9 Haplogruppen der Großmöwen (Abb.2A) lassen sich für die menschliche Bevölkerung Europas 95 % der Vielfalt in der HVR-1 in 7 Haplogruppen gliedern, die von der Urform abstammen (s. „Die sieben Töchter Evas“, ref. 24). Unter Annahme von einer Mutation in 1000 Jahren, lebte die älteste Tochter vor etwa 40.000, die jüngste vor etwa 12.000 Jahren, die aus dem Orient mit dem Ackerbau in Europa eingewandert sein soll. Die Haplogruppen verteilen sich über ganz Europa, allerdings mit unterschiedlichen Häufigkeiten. Deutlich treten Gradienten von Südost nach Nordwest auf, die zeigen, dass nicht alle Haplotypen gleich mitgewandert sind. Manche fehlen im Nordwesten ganz, andere herrschen vor. Man kann auch einen Gradienten vom „Baskenland“ im Südwesten nach Lappland im Norden erkennen.

Nach diesen Erkenntnissen erfolgte die Besiedelung Europas hauptsächlich in drei Bewegungen. Vor 40.000 Jahren, in der Altsteinzeit, kam der moderne Mensch aus dem Orient an und mag dabei den Neandertaler verdrängt haben. Eine zweite Welle in der Jungsteinzeit, vor etwa 10.000 Jahren, die ebenfalls aus dem Orient kam, brachte den Ackerbau mit (neolithische Kulturrevolution). Dieser erneuten Einwanderung geht eine Wiederbesiedelung des Kontinents aus drei Refugien (Baskenland, Oberitalien, Balkan), in die sich die Urbevölkerung am Höhepunkt der Vereisung vor 20.000 Jahren zurückgezogen hatte, voraus. Uneinigkeit besteht unter den Fachleuten über das Ausmaß der Nachkommen aus der zweiten, neolithischen Einwanderungswelle. Die Schätzungen bewegen sich zwischen 80 und 20 %. Im ersten Falle wäre die Urbevölkerung von den Ackerbauern weitgehend verdrängt worden, im zweiten wäre die neue Kultur von dieser vorwiegend durch Kontakt übernommen worden.

Wie verwandt sind wir zum Neandertaler und zum Schimpansen?

Die mtDNA auch längst Verstorbener kann über die Polymerasekettenreaktion (PCR) amplifiziert und dann untersucht werden. Zur Zeit sind die HVR-1-Sequenzen von drei Neandertalern bekannt, neben der aus dem Neandertal selbst, eine aus Kroatien und eine aus dem Kaukasus.

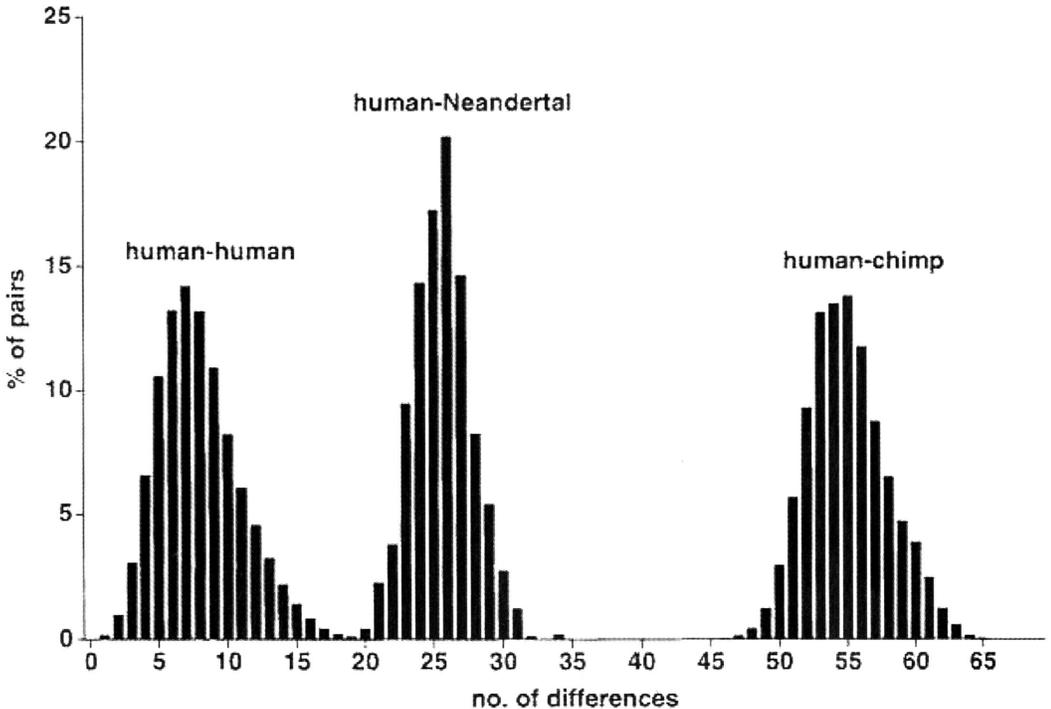


Abb. 5: Verteilung der paarweisen Sequenzunterschiede in der HVR1 innerhalb der Menschen und in Bezug zum Neandertaler und zum Schimpansen [20].

X-Achse – Zahl der paarweisen Sequenzunterschiede, Y-Achse – prozentuale Häufigkeit der paarweisen Unterschiede in der menschlichen HVR1-Datenbank.

Alle drei unterscheiden sich von der HVR-1 des modernen Menschen in durchschnittlich 25 Positionen [20]. Prüft man alle Möglichkeiten des paarweisen Vergleichs durch, so läßt sich zeigen, dass sich die beiden Häufigkeitsverteilungen der Unterschiede in der HVR-1 beim Neandertaler und beim modernen Menschen nicht überlappen. Die Haplotypen der Neandertaler kommen bei heutigen Menschen nicht vor, das heißt, unsere Vorfahren haben sich mit ihnen nicht vermischt, oder ihre Haplotypen gingen wieder verloren. Bestärkt wird diese Ansicht durch die fossilen HVR-1-Sequenzen von zwei altsteinzeitlichen Cro-Magnon-Menschen, die vor 25.000 Jahren, zur Zeit der letzten Neandertaler, in Italien lebten (Paglicci-Höhle). Deren Sequenzen fallen mitten in die Häufigkeitsverteilung der Haplotypen des heutigen Menschen [25].

Die HVR-1 des Schimpansen unterscheidet sich von der des Menschen in durchschnittlich 55 Positionen und der Abstand der Maxima in den Häufigkeitsverteilungen der paarweisen Vergleiche ist etwa dreimal so groß wie der Abstand zum Neandertaler [20]. Die statistische Auswertung ergibt, dass sich die Arten von Mensch und Schimpanse vor etwa 5 Millionen Jahren in Afrika getrennt haben, Neandertaler und moderner Mensch vor etwa 500.000 Jahren, ebenfalls in Afrika. Die Ergebnisse mit der mtDNA werden durch die eben begonnene Sequenzierung der nukleären DNA des Neandertalers bestätigt und weiter überprüft werden [26].

Gibt es eine Parallele in der sprachlichen und genetischen Abstammung?

L. Cavalli-Sforza, ein Begründer der Populationsgenetik des Menschen und mittlerweile 85 Jahre alt, vertritt in seinen Publikationen die Ansicht, dass sich die Stammbäume der genetischen und sprachlichen Verwandtschaft der Bevölkerungen auf der Erde decken [27]. Diese These wurde in jüngsten Arbeiten kritisch geprüft und zum Teil widerlegt. Tatsächlich unterscheiden sich einerseits die Pygmäen und Buschmänner in Afrika sowohl in ihren genetischen Markern als in ihren Klicksprachen (s.oben) am meisten vom Rest der Menschheit. Andererseits zeigen Vergleiche der Verteilung der mtDNA mit der Verteilung der Sprachen in Regionen hoher Diversität (Kaukasus, Papua-Neuguinea, etc.), dass nicht sprachliche, sondern eher geographische Barrieren durch Isolierung der Populationen (Unterbindung des Genflusses) die Ursache für die genetischen Unterschiede sind (s. die Beiträge von *Bernard Comrie* und *Mark Stoneking* in ref. 16). Kulturelle Traditionen wie der Spracherwerb verlaufen komplexer als die Weitergabe des Erbguts von Generation zu Generation. Nicht selten kam es zur Übernahme der Sprache einer zahlenmäßig kleinen „Elite“, die sich genetisch in der Bevölkerung einer Region kaum ausgewirkt hat. Beispiele sind die Aserbaidzschaner am Kaukasus, die den Armeniern und Georgiern genetisch nahe stehen, aber keine indogermanische bzw. kaukasische, sondern eine altaische Sprache (Turksprache) sprechen, oder auch die von Kelten abstammenden Iren, die ihre ursprüngliche Sprache bis auf kleine Reste zugunsten des Englischen aufgegeben haben. Wie lange wird es dauern, bis wir alle Englisch sprechen?

Gibt es Sprachgene?

Um kein Missverständnis aufkommen zu lassen – nicht die Sprache, sondern nur die Sprachfähigkeit hat eine genetische Komponente. Tatsächlich wurde vor drei Jahren das erste Sprachgen beschrieben [28]. Es wird FOXP2 genannt und kodiert ein Protein, das die Aktivität anderer Gene reguliert (Transkriptionsfaktor). Dieser Faktor kommt in allen Wirbeltieren vor und hat sich interessanterweise von der Maus bis zum Schimpansen, also in den vergangenen 60 Millionen Jahren nicht geändert, während sich der menschliche Faktor vom Schimpansenfaktor in zwei Positionen unterscheidet. Offenbar unterlag er beim Menschen einer positiven Selektion. Ist sein Gen defekt, so kommt es zu motorischen Störungen des Sprechapparats, sowie zu schweren legasthenischen Erscheinungen. Mit Sicherheit wirken für die Entwicklung des Sprechvermögens eine Fülle von Genen zusammen. Das Protein FOXP2 ist dabei nur die Spitze des Eisbergs. Bemerkenswert ist jedoch bereits, dass es kein neu „erfundenes“ Gen, sondern ein verändertes ist, das ein Zusammenspiel von Genen beim Menschen anders zu regulieren scheint als beim Schimpansen. Vielleicht ist es beim Schimpansen an der ontogenetischen Entwicklung der Motorik anderer Kommunikationsformen, z.B. dem Krabbeln beteiligt. Abermals deutet diese Erkenntnis darauf hin, dass der Unterschied zwischen biologischen Arten weniger auf der Verschiedenheit von Genen selbst, als auf ihrem unterschiedlichen Zusammenspiel beruht.

Wie weit entsprechen sich Vogelgesang und menschliche Sprache?

Beide dienen der Kommunikation, die einerseits genetisch angelegt ist, andererseits erst durch das Lernen von der Elterngeneration zur vollen Ausprägung kommt. Beim Menschen hat die erlernbare Fähigkeit der Kommunikation durch das Medium der Sprache und dann über Bilder, die Schrift, den Buchdruck und schließlich das Internet ein Ausmaß an Kultur erreicht, das ohnegleichen im Tierreich ist.

Auch ist belegt, dass die Sprache weniger als der Vogelgesang als präzygotische Barriere der Reproduktion dient (s. oben). Eher scheinen andere kulturelle Unterschiede, wie Religion, Weltanschauung und soziale Schicht die entscheidende Rolle zu spielen. Diese Bereiche liegen jedoch „kulturgemäß“ außerhalb einer Definition des Artbegriffs.

Schlussbemerkung

Die Großmöwen, deren Bestimmung nicht nur den Feldornithologen fasziniert, haben darüber hinaus ihre Bedeutung für den in der Biologie zentralen Artbegriff erlangt. Da sie sich wie der moderne Mensch erst in der jüngsten Erdgeschichte über den Erdball ausgebreitet haben, lehrt das Modell ihrer phylogenetischen Entwicklung und das anderer Tiergruppen auch unsere eigene Herkunft besser verstehen.

Den Kreis meiner Ausführungen möchte ich mit einem Zitat aus einem Zitat [5] schließen. *Andreas J. Helbig* und Mitarbeiter schreiben:

„Ernst Mayr, dem wir die Ergebnisse der hier zusammengefassten Untersuchungen jeweils aktuell übermittelt haben, schrieb uns am 30. Juni 2004, fünf Tage vor seinem 100. Geburtstag (handschriftlich!) folgende Zeilen:

„...vielen Dank für den neuesten Bericht über die Struktur des Larus argentatus-Komplex. Dass das keine Ring-Spezies war, war natürlich schon längst klar, aber die molekularen Untersuchungen haben doch mehrere unerwartete Ergebnisse produziert...Die Ring-Spezies waren zu einer Zeit populär, als die Theorie der geographischen Ausbreitung noch zu kämpfen hatte. Dennoch schienen sie der beste Beweis für die geographische Ausbreitung zu sein. Jetzt sind ja die neuen Ergebnisse der molekularen Untersuchungen viel interessanter, wie schnelle Artbildung erfolgt, z.B. bei Larus marinus und ähnliche Fälle, oder, vielleicht noch interessanter, die Rolle von gelegentlicher Hybridisierung. Bei meinem Alter kann man da nur in die Hände klatschen und sich über die Fortschritte freuen. Ich bin dankbar noch zu leben, um diese Fortschritte mitzuerleben. Best wishes and warmest greetings von einem alten Greifswalder und herzlichen Dank für die Glückwünsche zum 100. Geburtstag (da staune ich selber!).“

Literatur

- 1) FLADE, M. & V.DIERSCHKE (2005) Andreas J. Helbig (28. Juli 1957 – 19. Oktober 2005). Vogelwelt 126: 385-390
- 2) HELBIG, A. (2000) Was ist eine Vogelart? Teil I-III. Limicola 14: 57-79, 172-184, 220-247
- 3) SCHLIEWEN, U.K., D.TAUTZ & S.PÄÄBO (1994) Sympatric speciation suggested by monophyly of crater lake cichlids. Nature 368: 629-632
- 4) GRANT, P.R. & B.R.GRANT (1997) Genetics and the origin of bird species. Proc.Natl. Acad.Sci. 94: 7768-7775
- 5) HELBIG, A., D.LIEBERS & P.DE KNIJFF (2004) Artbildung und Verwandtschaftsverhältnisse im Silber-Heringsmöwen-Komplex *Larus argentatus/fuscus*. Limicola 18: 233-258
- 6) GOTTSCHLING, M. (2004) Ein schwerer Fall: Steppen- und Mittelmeermöwe. Der Falke 51: 148-155; HAAS, D. (2006) Großmöwen im Norden. Der Falke 53: 136-140
- 7) DESJARDINS, P. & R.MORAIS (1990) Sequence and gene organization of chicken mitochondrial genome – a novel gene order in higher vertebrates. J.Mol.Biol. 212: 599-634
- 8) SWENSSON, L., P.J.GRANT, K.MULLARNEY & D.ZETTERSTRÖM (1999) Der neue Kosmos-Vogelführer. Stuttgart
- 9) HAFFER, J. (1982) Systematik und Taxonomie der *Larus argentatus*-Artengruppe. In: GLUTZ V. BLOTZHEIM, U. & K.BAUER (Hrsg.) Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 8: 502-514. Wiesbaden
- 10) LIEBERS, D., P.DE KNIJFF & A.HELBIG (2004) The herring gull complex is not a ring species. Proc.R.Soc.London B 271: 893-901
- 11) LIEBERS, D. (2000) Phylogeographische Differenzierung und Verwandtschaftsbeziehungen von Großmöwen der *Larus argentatus – fuscus-cachinnans* -Gruppe: Untersuchungen anhand von DNA-Sequenzen der mitochondrialen Kontrollregion. Dissertation, Universität Greifswald
- 12) JABLONSKI, N. K. & G.CHAPLIN (2003) Die Evolution der Hautfarben. Spektrum der Wissenschaften 6/2003: 38-44
- 13) DE KNIJFF, P. et al. (2001) Genetic affinities within the *Larus argentatus* assemblage revealed by AFLP genotyping. J.Mol.Evol. 52: 85-93
- 14) KVIST, L. et al. (2003) Evolution and genetic structure of the great tit (*Parus major*) complex. Proc.R.Soc.London B 270: 1447-1454
- 15) IRWIN, D.E., S.BENSCH & T.D.PRICE (2001) Speciation in a ring. Nature 409: 333-337
- 16) HAUSKA, G. (2005, Hrsg.) Gene, Sprachen und ihre Evolution. Schriftenreihe der Universität Regensburg, Band 29. Regensburg
- 17) BROWN, P. et al. (2004) A new small-bodied hominin from late pleistocene of Flores, Indonesia. Nature 431: 1043-1044; vgl. aber auch RICHARDS, G. D. (2006) J.Evol.Biol. 19: 1744 -1767
- 18) RICHARDS, M. B. et al. (1998) Phylogeography of mitochondrial DNA in western Europe.

- Ann.Hum.Genet. 62: 241-260
- 19) HORAI, S. et al. (1995) Recent African origin of modern humans revealed by complete sequences of hominoid mitochondrial DNAs. Proc.Natl.Acad.Sci. USA 92: 532-536
 - 20) KRINGS, M. et al. (1997) Neandertal DNA sequences and the origin of modern humans. Cell 90: 19-30
 - 21) HANDT, O. et al. (1994) Molecular genetic analysis of the Tyrolean Ice Man. Science 264 : 1775-1778
 - 22) VERNESI, C. et al. (2004) The Etruscans: a population genetics study. Am.J.Hum.Genet. 74: 694-704
 - 23) EDWARDS, A.W. (2003) Human genetic diversity – Lewontin’s fallacy. Bioessays 25: 798-801
 - 24) SYKES, B. (2003) Die sieben Töchter Evas. Bergisch Gladbach
 - 25) CARAMELLI, D. et al. (2003) Evidence for a genetic discontinuity between Neandertals and 24.000-year old anatomically modern Europeans. Proc.Natl.Acad.Sci.USA 100: 6593-6597
 - 26) LAMBERT, D. N. & C.D.MILLAR (2006) Ancient geonomics is born. Nature 444: 275-276
 - 27) CAVALLI-SFORZA, L.L. (2001) Gene, Völker und Sprachen – die biologischen Grundlagen unserer Zivilisation. München.
 - 28) ENARD, W. et al. (2002) Molecular evolution of *FOXP2*, a gene involved in speech and language. Nature 418: 869-872

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Günter Hauska
Machthildstrasse 45
93053 Regensburg