

Molekulare Systematik und Phylogenie der Wanderfalken *Falco peregrinus* in Südwestdeutschland

■ **Michael Wink**

Universität Heidelberg

Institut für Pharmazie und Molekulare Biotechnologie, INF 364

D-69120 Heidelberg

wink@uni-heidelberg.de

Einleitung

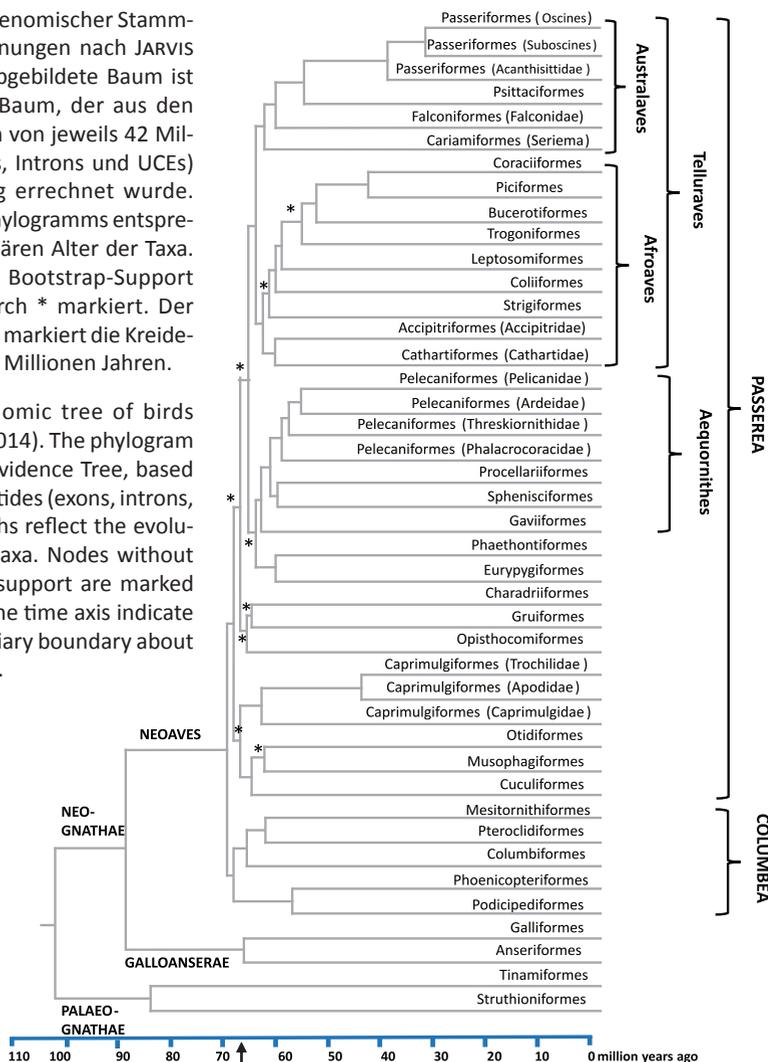
Molekulare Systematiker arbeiten weltweit daran, einen umfassenden Stammbaum der Vögel zu rekonstruieren. Als erster großer Meilenstein wurden im Jahr 2014 42 Millionen Basenpaare von 48 Vogelarten aus 34 Vogelordnungen über Next Generation Sequencing sequenziert und ausgewertet (JARVIS et al., 2014). Der Datensatz umfasst die Sequenzen von 8.351 Exons, 2.516 Introns und 3.769 Ultraconserved Elements (UCE). Der erste phylogenomische Stammbaum der Vögel (Abb. 1) bestätigt viele Ergebnisse früherer Phylogenieanalysen, insbesondere die von HACKETT et al. (2008), in der die Sequenzen von 19 Kernmarkern ausgewertet wurden.

Uns interessiert hier insbesondere die Stellung der Falken im Stammbaum der

Vögel. Aufgrund des Aussehen und der Lebensweise als Beutegreifer wurden Falken traditionell mit anderen Greifvögeln in die gemeinsame Ordnung *Falconiformes* gestellt (SIBLEY & MONROE, 1990), die traditionell Falken, Bussarde, Adler, Sekretär und Fischadler umfasst, aber die Neuweltgeier ausschließt. Wie man in Abb. 1 erkennen kann, clustern die Greifvögel basal in den *Afroaves*, was die Ergebnisse von HACKETT et al. (2008) bestätigt. Nun zählen die Neuweltgeier (Cathartidae) nicht länger zu den *Ciconiiformes*, wie SIBLEY & MONROE (1990) aufgrund von DNA-DNA-Hybridisierungsanalysen annahm, sondern wieder zu den Greifvögeln im engeren Sinne, also als Schwestergruppe zu den Adlern, Bussarden, Milanen und Altweltgeiern (*Accipitriformes*). Die Genomdaten bestätigen eindeutig, dass die Falken (*Falconidae*) nicht zu den *Accipitriformes* gehören, sondern basal zu den

Abbildung 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.

Figure 1: Phylogenomic tree of birds (after JARVIS et al., 2014). The phylogram represents a Total Evidence Tree, based on 42 million nucleotides (exons, introns, UCES). Branch lengths reflect the evolutionary age of the taxa. Nodes without a 100 % bootstrap support are marked by *. The arrow in the time axis indicate the Cretaceous/Tertiary boundary about 66 million years ago.



Papageien/Sperlingsvögeln stehen. Damit ist die Zusammensetzung der alten Ordnung Falconiformes obsolet. Aktuell umfasst die Ordnung Falconiformes nur die Falken (Familie *Falconidae*), nicht aber andere Greifvögel (siehe auch WINK, 2011, 2013, 2015a). Die Spezialisierung zum Beutegreifer erfolgte in der Evolution der Vögel offenbar mehrfach und konvergent, z. B. bei den Greifvögeln (*Accipitriformes sensu stricto*), Eulen (*Strigiformes*) und Falken (*Falconiformes*). Aber

auch die nicht verwandten Raubmöwen, Möwen und Würger weisen in ihrem Jagdverhalten viele Elemente von Greifvögeln auf.

Das auf den ersten Blick überraschende Verwandtschaftsverhältnis von Falken und Papageien ist molekular sehr gut abgesichert, denn die Dreiergruppe aus *Falconiformes*, *Psittaciformes* und *Passeriformes* wurde schon von HACKETT et al. (2008) erkannt und

von SUH et al. (2011) als *Eufalconimorphae* abgetrennt. Vor rund 60 Millionen Jahren hatten diese Vogelordnungen einen gemeinsamen Vorfahren (JARVIS et al., 2014).

Phylogenie der Falken der Gattung *Falco*

Die Ordnung *Falconiformes* ist monotypisch und enthält nur die Familie *Falconidae*, die in zwei Unterfamilien *Falconinae* und *Polyborinae* untergliedert wird. Während die *Polyborinae* in ihrer Verbreitung auf die Neue Welt beschränkt sind, leben Vertreter der *Falconinae* auf allen Kontinenten (WEICK, 1980; DEL HOYO et al., 1994; DEL HOYO & COLLAR, 2014).

Vor fast 25 Jahren haben wir begonnen, die Systematik der Greifvögel (Geier, Adler, Bussarde, Falken) molekular zu analysieren (SEIBOLD et al., 1993; WINK, 1995, 2000; WINK et al., 1996, 2000, 2004, 2010; WINK & SAUER-GÜRTH, 2000, 2004; WINK & RISTOW, 2000). Um zu auswertbaren Ergebnissen zu kommen, benötigt man intakte DNA. Am besten kann man diese aus Blutproben isolieren, die in einem speziellen EDTA-Puffer oder in 70 % Ethanol konserviert wurden. Alternativ kann man DNA aus Schleimhautabstrichen oder Gewebeprobe von toten Vögeln, die bei -20°C oder niedriger aufbewahrt wurden, gewinnen (WINK 2015b). Frisch geauserte Federn oder Federn mit Blutkiefeln liefern meist auch brauchbare DNA; weniger geeignet sind Federn aus Vogelbälgen, da

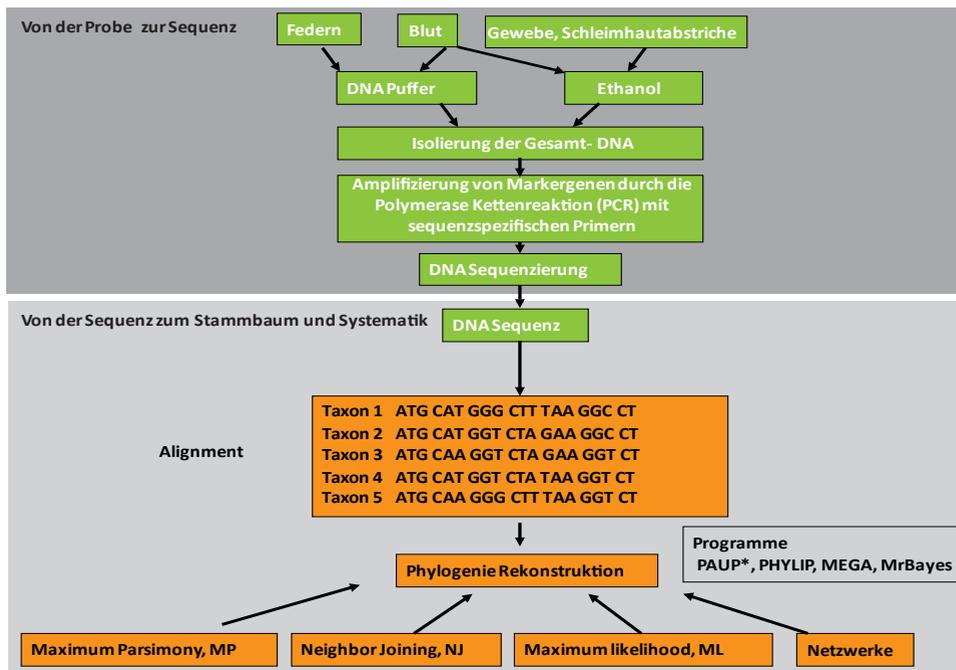


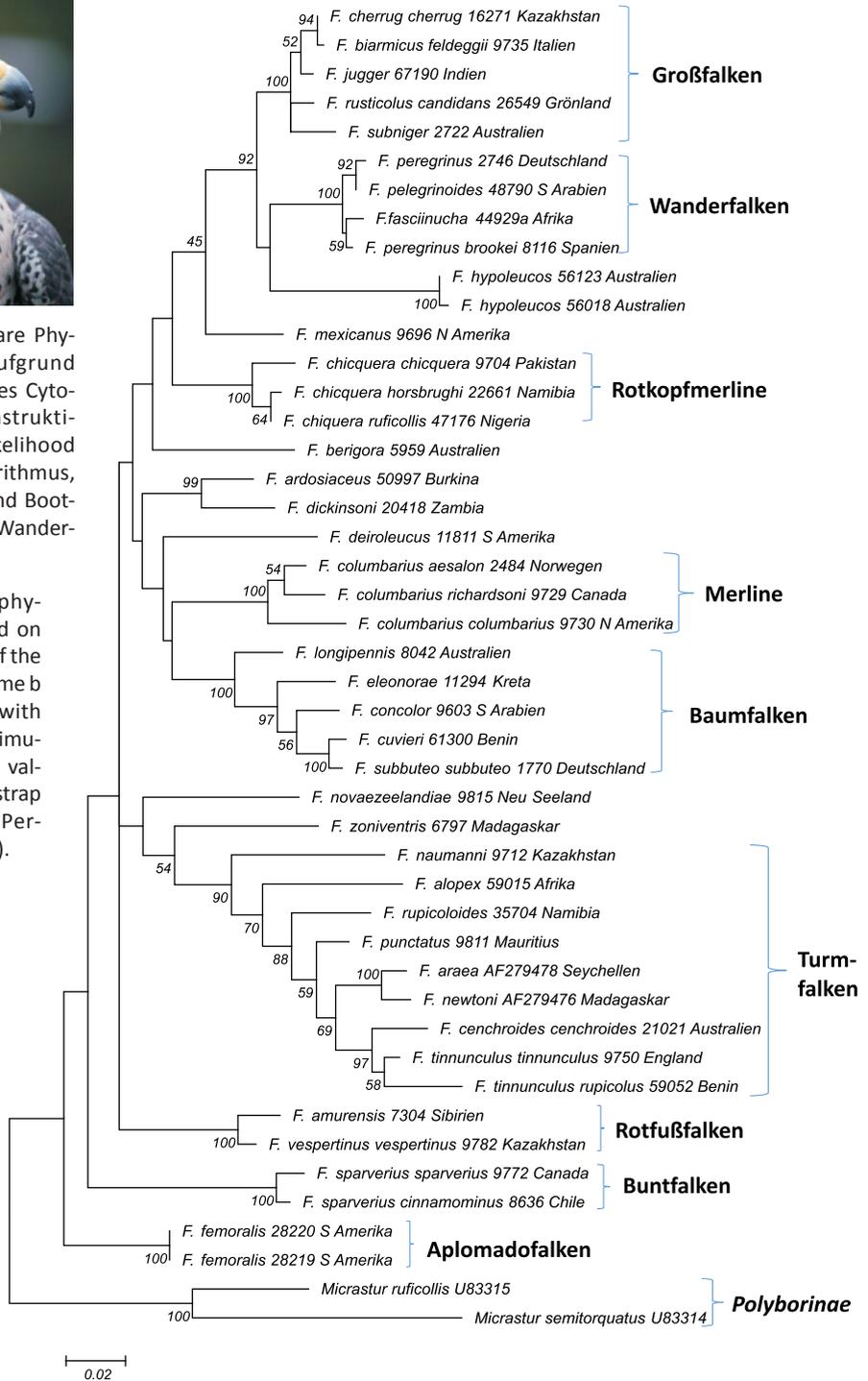
Abbildung 2: Übersicht über die Methodik der DNA-Analysen – von der Probe zum Stammbaum (nach STORCH et al., 2013).

Figure 2: From a sample to a phylogenetic tree (according to STORCH et al., 2013).



Abbildung 3: Molekulare Phylogenie der Falken aufgrund von DNA-Sequenzen des Cytochrom b-Gens. Rekonstruktion über Maximum Likelihood (Kimura2-Distanz-Algorithmus, Werte an den Ästen sind Bootstrapwerte in %) (Foto: Wanderfalke, M. Wink).

Figure 3: Molecular phylogeny of falcons based on nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome b gene. Reconstruction with Maximum Likelihood (Kimura2-distance algorithm; values at nodes are bootstrap values in %) (Photo: Peregrine Falcon, M. Wink).



deren DNA meist stärker degradiert ist. Mittels der Polymerase-Kettenreaktion haben wir dann das mitochondriale Cytochrom b-Gen, das zur Analyse auf Familien- und Gattungsebene sehr gut geeignet ist und das Kern-Gen RAG-1 amplifiziert und sequenziert. Die erhaltenen Sequenzen wurden aligniert und mit geeigneten Phylogenieprogrammen ausgewertet. Die Untersuchungsmethoden wurden in WINK & SAUER-GÜRTH (2000, 2004), in STORCH et al. (2013) und in WINK (2013) ausführlich beschrieben. Eine schematische Übersicht ist in Abb. 2 dargestellt.

Bislang konnten wir 35 der 38 bekannten Falkenarten der Gattung *Falco* sequenzieren. Die daraus ermittelte molekulare Phylogenie ist in Abb. 3 dargestellt. Wie man leicht erkennen kann, gruppieren sich die meisten Falkenarten so, wie man es aufgrund morphologischer Merkmale erwartet hätte (z.B. DEL HOYO et al., 1994; WEICK, 1980; WHITE et al., 2013a).

In dieser Übersicht wollen wir uns nur die Wanderfalken und die mit ihnen evolutionär nah verwandten Arten genauer ansehen. Die monophyletischen Großfalken (Hierofalkengruppe), die *F. rusticolus*, *F. cherrug*, *F. biarmicus*, *F. jugger* umfassen, bilden die Schwestergruppe zu den monophyletischen Wanderfalken. Ihre Mitglieder sind genetisch näher miteinander verwandt als Falken in anderen Artkomplexen (siehe Baumfalken, Merline; WINK et al., 2004, 2010; NITTINGER et al., 2005, 2007). Sie werden dennoch gewöhnlich als eigenständige Arten abgetrennt. Interessanterweise ist der australische Rußfalke (*F. subniger*), der die Gruppe der Großfalken in Australien ökologisch vertritt, ein Mitglied der Hierofalken.

Der Präriefalke (*F. mexicanus*), der früher zu den Hierofalken gerechnet wurde, bildet ein Schwestertaxon zur Wanderfalken-Hierofalkengruppe, ähnlich wie der Bleifalke (*F. hypoleucos*).

Systematik der Wanderfalken

Der Wanderfalke gehört zu den wenigen Vogelarten mit einer kosmopolitischen Verbreitung (Abb. 4). Vermutlich sind viele Verbreitungsgebiete der Nordhemisphäre erst nach Ende der letzten Eiszeit besiedelt worden und die dortigen Wanderfalken bilden erdgeschichtlich betrachtet junge Populationen. Die Wanderfalken (*F. peregrinus*) werden traditionell in 16 bis 19 Unterarten unterschieden, deren Verbreitungsgebiet sich unterscheidet. Bei der Interpretation der Verbreitungskarte muss man beachten, dass es zwischen den meist nur morphologisch und geographisch definierten Unterarten breite Kontaktzonen geben muss, in denen eine natürliche Durchmischung stattfindet. Die heute vorkommenden Unterarten und lokalen Populationen des Wanderfalken können zudem mit Wanderfalken anderer genetischer Herkunft vermischt sein, da genetisch nicht eindeutig definierte Wanderfalken oder nicht die dort ursprünglich vorkommende Unterart im Zuge von Auswilderungsprojekten in Nordamerika und Europa vielerorts freigesetzt wurden.

Elf Unterarten des Wanderfalken konnten wir genetisch charakterisieren. Wie aus Abb. 5 ersichtlich, sind im Phylogramm die Astlängen aller Unterarten des Wanderfalkens sehr kurz; dies bedeutet, dass sie alle nah miteinander verwandt sind. Die

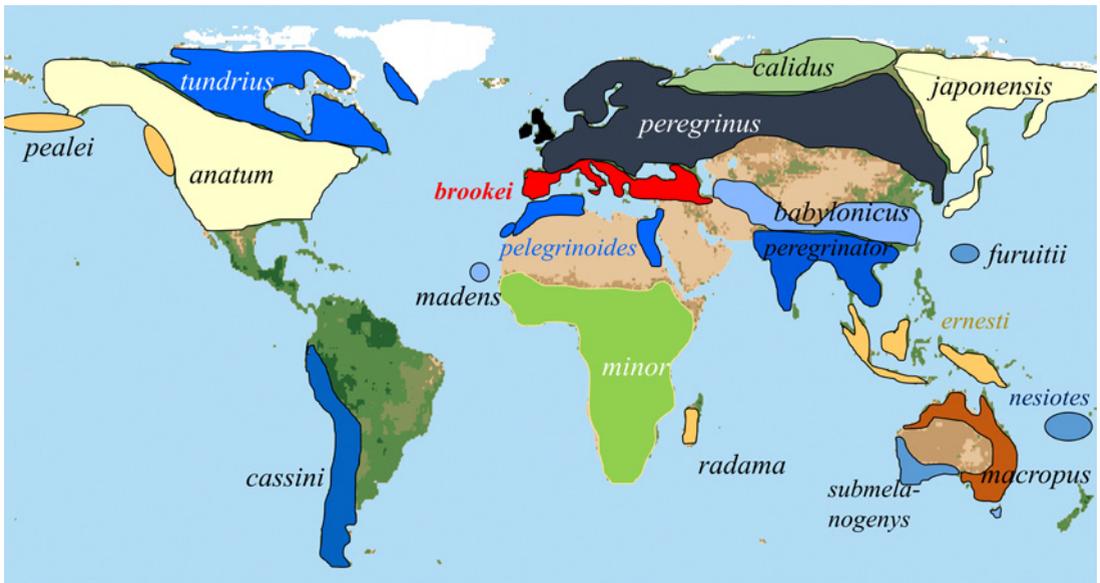


Abbildung 4: Verbreitung der Unterarten des Wanderfalcken (nach WINK et al., 2006).

Figure 4: Distribution of Peregrine Falcons (after WINK et al., 2006).

genetischen Distanzen innerhalb der Unterarten liegen zwischen 0,01 und 0,8 %, was auf eine Differenzierung innerhalb der letzten 5000 bis 400000 Jahre hindeutet. Auch BELL et al. (2014) und WHITE et al. (2013b) fanden, dass die genetischen Distanzen des Cytochrom-b Gens innerhalb der Wanderfalcken zwischen 0,001 und 1 % betragen.

Phylogenetisch lassen sich nur wenige gut definierte Untergruppen erkennen (Abb. 5): Insbesondere ist der im Mittelmeergebiet beheimatete *F. p. brookei* klar von den anderen Wanderfalcken abgetrennt; er clustert als basale Gruppe innerhalb der Wanderfalcken. *Falco p. macropus* aus Australien, *F. p. babylonicus* aus Südost-Asien und *F. p. minor* aus Afrika bilden vermutlich eigene Entwicklungslinien. Zum *F. p. peregrinus*-Cluster zählen alle übrigen Unterarten des Wanderfalcken. Der Wüstenfalcke, der traditionell

als *P. pelegrioides* behandelt wurde, ist eindeutig ein Wanderfalcke. Ihm sollte man daher eher den Rang als Subspezies zusprechen, was inzwischen von den meisten Systematikern so gesehen wird. Ob man den Taitafalcken (*F. fasciinucha*) aus Afrika als eigenständige Art beinachtet, ist eine Frage des verwendeten Artkonzeptes (BELL et al., 2014).

Welche Unterart des Wanderfalcken lebt in Südwestdeutschland?

Traditionell wird davon ausgegangen, dass *F. p. brookei* nur im Mittelmeergebiet vorkommt und dass es eine klare Grenze zu *F. p. peregrinus* gibt, der in Mittel-, Nordwest- und Nord-Europa beheimatet sein soll (Abb. 4).

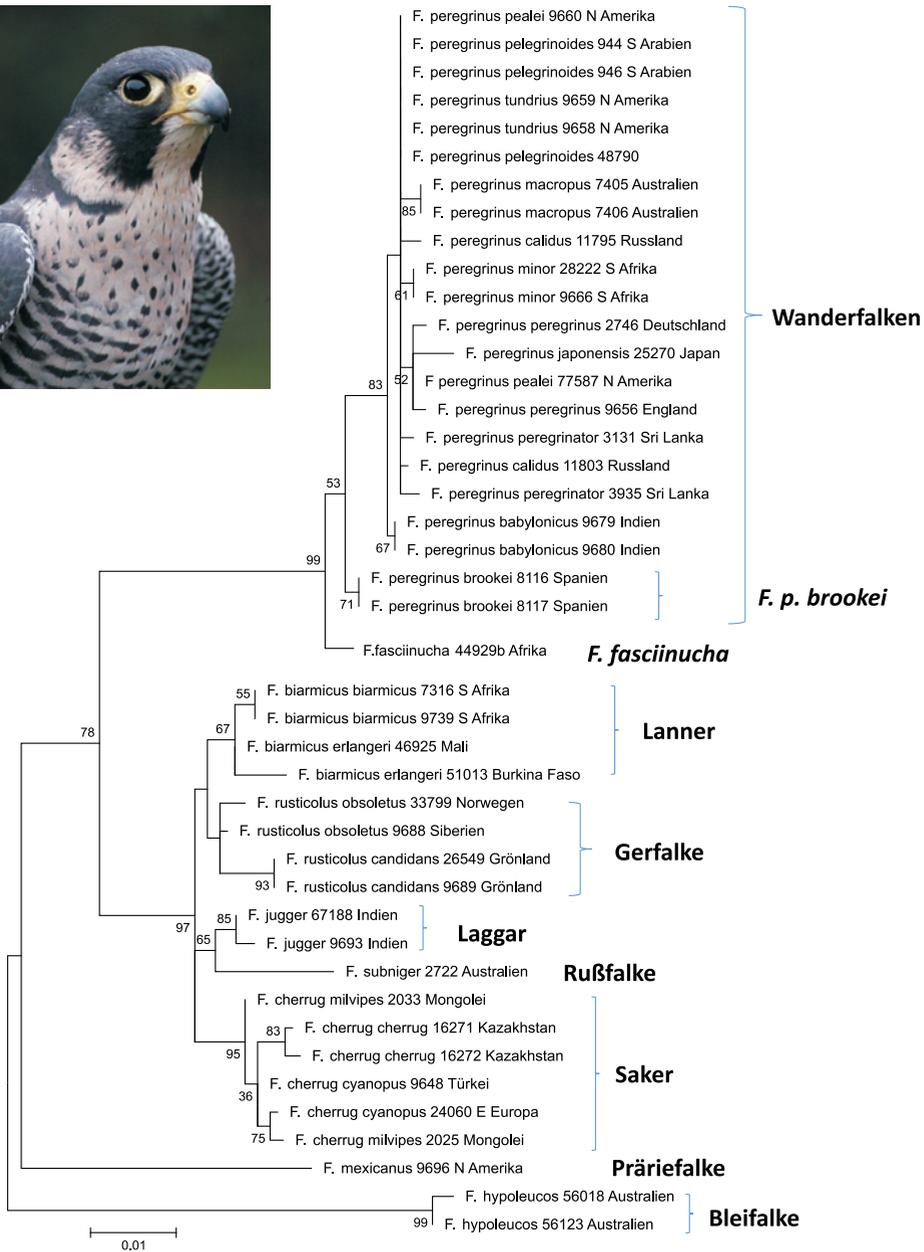


Abbildung 5: Molekulare Phylogenie der Wanderfalken und Großfalken aufgrund von DNA-Sequenzen des Cytochrom b-Gens. Rekonstruktion über Maximum Likelihood (Kimura2-Distanzalgorithmus, Werte an den Ästen sind Bootstrapwerte in %) (Foto: Wanderfalke M. Wink).

Figure 5: Molecular phylogeny of Peregrines and hierofalcons based on nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome b gene. Reconstruction with Maximum Likelihood (Kimura2-distance algorithm; values at nodes are bootstrap values in %) (Photo: Peregrine Falcon, M. Wink).

Um die Unterartenzugehörigkeit der Wanderfalken in Baden-Württemberg und dem übrigen Mitteleuropa zu klären, haben wir das Cytochrom b-Gen von inzwischen über 300 Wanderfalken sequenziert. Unsere Proben stammen von nestjungen Wanderfalken, die zwischen 2000 und 2012 vorwiegend in Süddeutschland (insbesondere Baden-Württemberg; wenige aus Rheinlandpfalz, Hessen, Nordrhein-Westfalen und Ostdeutschland) erbrütet wurden. Wir hatten erwartet, dass unsere Wanderfalken genetisch mit *F. p. peregrinus* übereinstimmen würden. Die Analyse des Sequenzdatensatzes brachte eine große Überraschung, da wir eindeutig zwei Gruppen von Sequenzen (nachfolgend Haplotyp genannt) erkennen konnten.

Nur 38 % der beprobten mitteleuropäischen Wanderfalken weisen den Haplotyp von *F. p. peregrinus*, 62 % dagegen den Haplotyp von *F. p. brookei* auf, der eigentlich nur im Mittelmeergebiet vorkommen sollte. Da die mitochondriale DNA nur maternal vererbt wird, müssen die Mütter der *brookei*-Jungfalken ebenfalls den *brookei*-Haplotyp aufweisen. Es kann sich hierbei um reinerbige *brookei*-Mütter, aber natürlich auch um *peregrinus* x *brookei*-Mischlinge handeln. Da die *brookei*- und *peregrinus*-Haplotypen oft in benachbarten Horsten vorkommen, müssen wir davon ausgehen, dass die Altvogelpopulation bei uns aus reinerbigen *brookei*- bzw. *peregrinus*-Falken aber auch aus von *brookei* x *peregrinus*-Mischlingen besteht.

In einer Pilotstudie (WINK et al., 2006) haben wir auch einen nukleären DNA-Marker mit hoher Auflösung untersucht, nämlich

Mikrosatelliten (zur Methodik siehe STORCH et al., 2013). Unsere Mikrosatelliten-Analyse konnte bestätigen, dass bei uns *F. p. peregrinus*, *F. p. brookei* aber auch *brookei* x *peregrinus*-Mischlinge vorkommen (WINK et al., 2010): Im Mikrosatelliten-Lokus NVH fp89 wurden 5 Allele nachgewiesen. AT12 und AT13 sind die charakteristischen Allele für reine *F. p. brookei* aus dem Mittelmeergebiet. Wanderfalken aus dem deutschen *brookei*-Cluster weisen diese Allele jedoch ebenfalls auf. Das heißt, dass wir *F. p. brookei* nicht nur über die maternal vererbte mtDNA sondern auch über die biparental vererbte Kern-DNA nachweisen können. Die beiden Allele AT12 und AT13 haben wir bei Wanderfalken mit dem *F. p. peregrinus*-Haplotyp nicht festgestellt. Das Allel AT6 kommt nur bei *F. p. peregrinus* vor, aber auch bei den deutschen *brookei*-Haplotypen nicht aber bei den Falken aus dem Mittelmeergebiet. Demnach muß es sich bei ihnen – zumindest teilweise – um Mischlinge handeln.

Wie kann man die Befunde interpretieren? Auf dem Verbreitungskarten werden die Areale der Unterarten immer scharf voneinander abgegrenzt. Es wäre aber naiv anzunehmen, dass es eine strenge geographische Trennung zwischen benachbarten Unterarten gibt. Eine mehr oder weniger große Kontakt- oder Hybridzone ist theoretisch zu erwarten. Ein bekanntes Beispiel für dieses Phänomen aus der heimischen Fauna ist die Aaskräh, die bekanntlich in Rabenkräh (*Corvus corone*) und Nebelkräh (*C. cornix*) untergliedert wird. In Westdeutschland treten Rabenkräh auf, während östlich der Elbe die Nebelkräh überwiegen. Wo immer diese beiden parapatrischen Arten

Region	Anzahl Falken mit Haplotyp	
	<i>F. p. brookei</i>	<i>F. p. peregrinus</i>
Aktuell		
Baden-Württemberg	113	80
Rheinland-Pfalz	5	7
Nordrhein-Westfalen	5	0
Hessen, Bayern	2	0
Nordseeküste	0	4
Ostdeutschland	48	18
Schweiz	17	6
Summe	190 (62 %)	115 (38 %)
Vor 1960		
Baden-Württemberg	4	4
Bayern	9	7
Sachsen	1	21
Norwegen	3	10
Summe	17 (29 %)	42 (71 %)

Tabelle 1: Haplotypen von Wanderfalken aus Deutschland, die zwischen 2000 und 2012 beprobt wurden, und von Wanderfalken aus Museumsbeständen, die vor 1960 gesammelt wurden.

Table 1: Haplotypes of German Peregrines sampled between 2000 and 2012 and of Peregrines from museum specimens collected before 1960.

aneinander stoßen, bilden sich 50 bis 120 km weite Hybrid- oder Kontaktzonen, in denen fertile Mischformen auftreten. Eine komplette Durchmischung der Gesamtpopulation erfolgt aber nicht. Daher betrachtet man Raben- und Nebelkrähe inzwischen als eigenständige Arten, manche Autoren sprechen von „Halbarten“ oder Semispezies, da diese sich weiterhin untereinander kreuzen können.

Die Situation bei den Wanderfalken liegt natürlich noch etwas anders, da es sich ja nicht um Arten, sondern um Unterarten handelt, die sich bekanntlich leicht mischen können. Unsere genetischen Daten deuten darauf hin, dass zumindest große Teile von Mitteleuropa eine Kontaktzone zwischen *F. p. peregrinus* und *F. p. brookei* darstellen. War dies immer schon so oder entstand diese Situation erst nach dem Zusammenbruch der mitteleuropäischen Population um 1970 (ROCKENBAUCH, 1998, 2002)?

Man könnte argumentieren, dass ursprünglich nur *F. p. peregrinus* in Süddeutschland vorkam, dass aber in den Zeiten, als die mitteleuropäische Wanderfalkenpopulation zusammenbrach, *F. p. brookei* aus dem Süden über die Burgundische Pforte in die freien Bereiche im Norden einwanderte und so *F. p. peregrinus* ersetzte. Um diese Frage zu klären, haben wir über 50 alte Wanderfalkenbälge aus Museen aus der Zeit vor 1960 untersucht. Wie man Tab. 1 entnehmen kann, existierte offenbar bereits vor dem Populationszusammenbruch und den Einbürgerungsmaßnahmen in Mitteleuropa eine Kontaktzone: Unter den Bälgen fanden wir 17 *brookei*-Haplotypen und 42 *peregrinus*-Haplotypen (Tab. 1.).

Angeregt durch die Erfolge der Wanderfalkennachzuchten und -auswilderungen in den USA wurden auch in Deutschland Zuchtprogramme initiiert und zwischen 1975 und 2000 insgesamt 900 Wanderfalken

in Nordhessen, Niedersachsen und Ostdeutschland ausgewildert (also weit von Süddeutschland entfernt). Wir haben 31 Blutproben von Zuchtfalken, die uns Prof. Dr. C. Saar zur Verfügung stellte, genetisch untersucht. Darunter wiesen 29 den *brookei*-Haplotyp auf. Es ist deshalb nicht völlig auszuschließen, dass die in Nord- und Ost-Deutschland heute vorkommenden *brookei*-Haplotypen auch auf ausgewilderte Wanderfalken zurückgehen. Aber auch eine Einwanderung von den *brookei* bzw. *brookei*-Mischlingen aus Süddeutschland, wo die Bestände sich deutlich früher erholten als in Ostdeutschland, erscheint möglich. Das kann man auch dem Vergleich der Anteile an *peregrinus* zu *brookei* in Sachsen vor dem Zusammenbruch der Wanderfalkenpopulation und nach Erholung der Bestände und Auswilderungsmaßnahmen entnehmen: Lag der Anteil früher bei 21:1 so liegt heute das Verhältnis *peregrinus* zu *brookei* bei ca. 1:3 in Ostdeutschland; d.h. die Verhältnisse haben sich komplett verändert.

Für Süddeutschland und die Schweiz haben wir jedoch eine andere Situation: Es wird angenommen, dass die heute dort vorkommenden Falken unmittelbar auf die alte Restpopulation zurückgehen, da es in Baden-Württemberg niemals zu legalen Auswilderungen gekommen ist und keine Einwanderung der ausgesetzten norddeutschen Falken beobachtet wurde (ROCKENBAUCH, 2002). In Süddeutschland lag der Anteil von *brookei* zu *peregrinus* in den Jahren vor dem Zusammenbruch nahezu bei 13 : 11 und damit ähnlich (113 : 80) wie im Zeitraum 2000–2012 (Tab. 1). Auch dieses Argument stärkt die Annahme, dass es in Süddeutschland immer schon

eine Hybridzone zwischen *peregrinus* und *brookei* gab. In der Schweiz, die näher an das Mittelmeergebiet heranreicht, liegt der Anteil an *brookei* mit 73 % noch höher als in Süddeutschland. Betrachtet man die Verteilung der *peregrinus* und *brookei* Haplotypen vor dem Zusammenbruch, so kann man einen Gradienten in der Kontaktzone erkennen, mit einem höheren *brookei*-Anteil im Süden und eine Zunahme von *peregrinus* im Ostdeutschland und Norwegen.

Es wurde spekuliert, dass die gebäudebrütenden Wanderfalken Nachkommen der ausgewilderten Falken wären. Nach unseren Analysen finden wir aber beide Haplotypen bei süddeutschen Felsbrütern als auch bei Gebäudebrütern im menschlichen Siedlungsbereich. Da in Süddeutschland, wie oben ausgeführt, keine Aussetzungen oder nennenswerte Einwanderungen erfolgten, müsste es sich bei den Gebäudebrütern in den Städten eher um eine ökologische Anpassung handeln, die von der Genetik unabhängig ist. Dies wäre also eher eine Urbanisierung, wie sie bei vielen anderen Vogelarten im letzten Jahrhundert beobachtet wurde (z. B. Amsel, Ringeltaube, Habicht, Sperber; WINK, 2013). Diese Fragestellung ist noch nicht abschließend zu beantworten, sondern bedarf weitergehender Analysen.

Ausblick

Der Wanderfalken gehört offenbar zu den jungen Arten, die sich erst innerhalb der letzten Eis- und Warmzeiten vor 200000 Jahren differenziert und sich an unterschiedliche Lebensräume angepasst haben. Variationen in Größe und Färbung sind daher als eher

adaptive Merkmale und daher als Anpassungen an die unterschiedlichen Lebensräume zu sehen als taxonomische Marker. Da eine starke Vermischung der Haplotypen (und daher der Unterarten) nachgewiesen werden kann, muss eine systematische Differenzierung in klar abgegrenzte Unterarten (bis auf *F. p. brookei*) überdacht werden. Auch die Differenzierung und weltweite Ausbreitung des modernen Menschen (*Homo sapiens*) scheint nach einem ähnlichen Muster zu verlaufen, bei dem ethnische und morphologische Unterschiede, aber keine genetisch definierbaren Unterarten, existieren (STORCH et al., 2013).

Dank

Frau H. Sauer-Gürth, S. Übbing und diverse Auszubildende waren für die DNA-Isolierung, PCR und DNA-Sequenzierung der Falken, die in diese Untersuchung einfließen, verantwortlich. Proben wurden uns dankenswerterweise von vielen Mitarbeitern der AGW zur Verfügung gestellt. Bälge konnten in folgenden Museen beprobt werden: Zoologische Staatssammlung München, Naturhistorisches Museum Basel, Senckenberg Museum für Naturkunde Görlitz, Senckenberg Museum für Naturkunde Dresden, Natural History Museum Oslo, und Naturmuseum Solothurn.

Zusammenfassung

WINK, M. (2015): Molekulare Systematik und Phylogenie der Wanderfalken *Falco peregrinus* in Südwestdeutschland. In: RAU, F., R. LÜHL & J. BECHT (Hrsg.): 50 Jahre Schutz von Fels und Falken. Ornithol. Jh. Bad.-Württ. 31 (Sonderband): 175–188.

Aufgrund von DNA-Analysen nimmt man an, dass die Falken (Familie Falconidae) nicht mit anderen Greifvögeln (Accipitriformes) verwandt sind, sondern mit Papageien vor rund 60 Millionen Jahren einen gemeinsamen Vorfahren teilten. Die Gattung *Falco* ist monophyletisch. Die geographisch definierten Unterarten des Wanderfalkens (*Falco peregrinus*) sind genetisch sehr ähnlich und vielfach nicht differenzierbar, was auf ein junges evolutionäres Alter hindeutet. Bisher wurde angenommen, dass in Mittel- und Südeuropa die Wanderfalken-Unterarten *Falco peregrinus peregrinus* (Zentraleuropa) und *F. p. brookei* (Mittelmeergebiet) vorkommen. Die phylogeographischen Analysen belegen, dass es keine klare geographische Trennung der beiden Unterarten gibt, sondern dass in Mitteleuropa bereits beide Unterarten bzw. Mischlinge beider Unterarten nebeneinander vorkommen, d.h. Süddeutschland stellt eine Hybridzone beider Unterarten dar. Durch Auswilderung von *F. p. brookei* in Nord- und

Schlagwörter

Wanderfalken,
Falco peregrinus peregrinus,
Falco peregrinus brookei,
Phylogenie,
Phylogeographie,
Genomik,
Kontaktzone,
Hybridisierung

Ostdeutschland wurde diese Situation dort, aber nicht in Süddeutschland vermutlich verstärkt. Genetische Analysen von alten Wanderfalkenpräparaten belegen, dass auch schon vor dem Populationszusammenbruch in Mitteleuropa (vor allem in Süddeutschland) bereits beide Unterarten lebten, so dass wir von einer breiten alten Kontaktzone ausgehen müssen. Die vermehrt festgestellten Gebäudebrüter in Städten gehen vermutlich nicht auf Auswilderung oder genetische Differenzierung, sondern auf Verstädterung, d.h. eine ökologische Adaptation, zurück.

Keywords

Peregrine Falcon,
Falco peregrinus
peregrinus,
Falco peregrinus
brookei,
phylogeny,
phylogeography,
genomics,
contact zone,
hybridisation

Summary

WINK, M. (2015): Molecular systematics and phylogeny of Peregrine Falcon *Falco peregrinus* in Southwestern Germany. In: RAU, F., R. LÜHL & J. BECHT (eds.): 50 Jahre Schutz von Fels und Falken. Ornithol. Jh. Bad.-Württ. 31 (special issue): 175–188.

Genomic analyses have revealed that falcons (family Falconidae) are not related with other raptors (Accipitriformes) but that they share a common ancestor with parrots some 60 million years ago. The genus *Falco* is monophyletic. The subspecies of the cosmopolitan Peregrine (*Falco peregrinus*) are mostly defined by their geographic distribution. Genetically, most subspecies are very similar or undistinguishable, indicating a young speciation in this species. In Central and Southern Europe, two subspecies are traditionally recognised: *Falco peregrinus peregrinus* in Central Europe and *F. p. brookei* in the Mediterranean region. Our phylogeographic analyses clearly indicate that no clear boundaries exist between both subspecies. On the contrary, in Central Europe we find both subspecies together and apparent hybrids between them, indicating a broad contact zone. During reintroduction, *F. p. brookei* had been released in Northern and Eastern Germany, which might have influenced the situation there. But the analysis of old museum specimens of the Peregrine before the population crash and the reintroduction program shows that both subspecies were present in Southern Germany already 50–100 years ago, indicating the existence of an old and broad contact zone. The occurrence of Peregrines nesting on buildings and towers in urban environments appears to be independent from release or genetic background; more likely it is an ecological adaptation, as seen in several other urbanization events of birds.

Literatur

- BELL, D. A., C. S. GRIFFITHS, I. C. CABALLERO, R. R. HARTLEY & R. H. LAWSON (2014): Genetic evidence for global dispersal in the Peregrine falcon (*Falco peregrinus*) and affinity with the Taita falcon (*Falco fasciinucha*). *Journal of Raptor Research* 48: 44–53.
- HACKETT S. J., R. T. KIMBALL, S. REDDY, R. C. K. BOWIE, E. L. BRAUN, M. J. BRAUN, J. L. CHOJNOWSKI, W. A. COX, K.-L. HAN, J. HARSHMAN, C. J. HUDDLESTON, B. D. MARKS, K. J. MIGLIA, W. S. MOORE, F. H. SHELDON, D. W. STEADMAN, C. C. WITT & T. YURI (2008): A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science* 320: 1763–1768.
- DEL HOYO, J., A. ELLIOTT & J. SARGATAL (1994): *Handbook of the Birds of the World*. Volume 2. Lynx Edicions, Barcelona.
- DEL HOYO, J. & N. COLLAR (2014): *HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World*. Volume 1. Lynx Edicions, Barcelona.
- JARVIS E. D. et al. (2014): Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. *Science* 346: 1320–1331.
- NITTINGER, F., A. GAMAUF, W. PINSKER, M. WINK & E. HARING (2005): Out of Africa: phylogenetic relationships between *Falco biarmicus* and the other Hierofalcons (Aves: Falconidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 43: 321–331.
- NITTINGER, F., A. GAMAUF, W. PINSKER, M. WINK & E. HARING (2007): Phylogeography and population structure of the Saker falcon (*Falco cherrug*) and the influence of hybridization: mitochondrial and microsatellite data. *Molecular Ecology* 16: 1497–1517.
- ROCKENBAUCH, D. (1998): *Der Wanderfalke in Deutschland und umliegenden Gebieten*. Band 1. Verlag C. Hölzinger, Ludwigsburg.
- ROCKENBAUCH, D. (2002): *Der Wanderfalke in Deutschland und umliegenden Gebieten*. Band 2. Verlag C. Hölzinger, Ludwigsburg.
- SEIBOLD, I., A. HELBIG & M. WINK (1993): Molecular systematics of falcons (family Falconidae). *Naturwissenschaften* 80: 87–90.
- SIBLEY, C. G. & B. L. MONROE (1990): *Distribution and Taxonomy of Birds of the World*. Yale University Press, New Haven & London.
- STORCH, V., U. WELSCH & M. WINK (2013): *Evolutionsbiologie*. 3. Aufl., Springer-Verlag, Heidelberg.
- SUH, A., M. PAUS, M. KIEFMANN, G. CHURAKOV, F. A. FRANKE, J. BROSIUS, J. O. KRIEGS & J. SCHMITZ (2011): Mesozoic retroposons reveal parrots as the closest living relatives of passerine birds. *Nature Communications* 2: 443.
- WEICK, F. (1980): *Die Greifvögel der Welt*. P. Parey, Hamburg.
- WHITE, C. M., T. J. CADE & J. H. ENDERSON (2013a): *Peregrine Falcons of the World*. Lynx Edicions, Barcelona.
- WHITE, C. M., S. A. SONSTHAGEN, G. K. SAGE, C. ANDERSON & S. L. TALBOT (2013b): Genetic relationships among some subspecies of the Peregrine falcon (*Falco peregrinus* L.), inferred from mitochondrial DNA control-region sequences. *The Auk* 130: 78–87.
- WINK, M. (1995): Phylogeny of Old and New World vultures (Aves: Accipitridae and Cathartidae) inferred from nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome b gene. *Zeitschrift für Naturforschung* 50c: 868–882.
- WINK, M. (2000): Advances in DNA studies of diurnal and nocturnal raptors. In: CHANCELOR, R. D. & B.-U. MEYBURG (Hrsg.): *Raptors at Risk*. WWGBP/Hancock House: 831–844.
- WINK, M. (2011): Evolution und Phylogenie der Vögel – Taxonomische Konsequenzen. *Vogelwarte* 49: 17–24.

- WINK, M. (2013): Ornithologie für Einsteiger. Springer-Spektrum, Heidelberg.
- WINK, M. (2015a): Der erste phylogenomische Stammbaum der Vögel. *Vogelwarte* 53: 45–50.
- WINK M. (2015b): DNA-Analysen von Vögeln: Nicht-invasive Probengewinnung durch Schleimhautabstriche („Tupfer-Methode“). *Vogelwarte* 53: 59–60.
- WINK, M., H. DÖTTLINGER, N. NICHOLLS & H. SAUER-GÜRTH (2000): Phylogenetic relationships between Black Shaheen (*Falco peregrinus peregrinator*), Red-naped Shaheen (*F. pelegrinoides babylonicus*) and Peregrines (*F. peregrinus*). In: CHANCELOR, R. D. & B.-U. MEYBURG (Hrsg.): *Raptors at Risk*. WWGBP/Hancock House: 853–857.
- WINK, M., A.-A. EL-SAYED & J. GONZALEZ (2010): Fortschritte in Erforschung der Phylogenie der Greifvögel und der Falken. 50 Jahre Orden Deutscher Falkoniere: 22–28.
- WINK, M., P. HEIDRICH & C. FENTZLOFF (1996): A mtDNA phylogeny of sea eagles (genus *Haliaeetus*) based on nucleotide sequences of the cytochrome b gene. *Biochemical Systematics and Ecology* 24: 783–791.
- WINK, M., M. PREUSCH & J. GERLACH (2006): Genetische Charakterisierung südwestdeutscher Wanderfalken. In: *Greifvögel und Falknerei 2004*: 37–47
- WINK, M. & D. RISTOW (2000): Biology and molecular genetics of Eleonora's Falcon (*Falco eleonorae*), a colonial raptor of Mediterranean islands. In: CHANCELOR, R. D. & B.-U. MEYBURG (Hrsg.): *Raptors at Risk*. WWGBP/Hancock House: 653–668.
- WINK, M. & H. SAUER-GÜRTH (2000): Advances in the molecular systematics of African raptors. In: CHANCELOR, R. D. & B.-U. MEYBURG (Hrsg.): *Raptors at Risk*. WWGBP/Hancock House: 135–147.
- WINK, M. & H. SAUER-GÜRTH (2004): Phylogenetic relationships in diurnal raptors based on nucleotide sequences of mitochondrial and nuclear marker genes. In: CHANCELOR, R.D. & B.-U. MEYBURG (Hrsg.): *Raptors Worldwide*. WWGBP, Berlin: 483–498.
- WINK, M., H. SAUER-GÜRTH, D. ELLIS & R. KENWARD (2004): Phylogenetic relationships in the Hierofalco complex (Saker-, Gyr-, Laner-, Laggar Falcon). In: CHANCELOR, R. D. & B.-U. MEYBURG (Hrsg.): *Raptors Worldwide*. WWGBP, Berlin: 499–504.