

Die Arealexpansion des Orpheusspötters *Hippolais polyglotta*: ein Modell für Biogeographie und Populationsgenetik

Jan O. Engler, Niklas Böhm, Sönke Twietmeyer und Ortwin Elle



ENGLER, J. O., N. BÖHM, S. TWIETMEYER & O. ELLE (2016): The range expansion of the Melodious Warbler *Hippolais polyglotta*: a model system for biogeography and population genetics. Ornithol. Beob. 113: 121–132.

The reasons for moving range edges are manifold and their understanding is a central part of biogeographical research. Range shifts have been observed for many bird species. A clear distinction between biotic or abiotic factors is, however, difficult and mostly species-specific. The Melodious Warbler *Hippolais polyglotta* is a migratory passerine that breeds in the Western Palearctic. It has been expanding its range across Central Europe for more than 80 years. At the same time as this expansion, occurring in the same area is an ongoing range regression of its sister species, the Icterine Warbler *H. icterina*. Both species form a contact zone that moves alongside the shifting range edges of both species. Here we present a synthesis of previous research to understand the reasons behind the shifting range edges in this system. Contrary to previous assumptions, climate change seems to not be directly responsible for the moving contact zone, while the competitive exclusion between the species is the reason for the formation of this range edge where both species meet. Also, an increased individual aggression potential could not be observed in the expansive Melodious Warbler. The generally high mobility of both species further prevented negative genetic effects as a consequence from shifting range edges at the individual to population level. Clines in genetic diversity could neither be observed in expanding Melodious Warblers nor in receding Icterine Warblers. However, due to the changing local breeding densities of both species across the moving contact zone over time, hybridization rarely occurs and leads to asymmetric introgression from the Icterine Warbler to the Melodious Warbler. The rare appearance of hybrids with apparently high genetic effects for the Melodious Warbler is a topic for future research.

Jan Oliver Engler, Zoologisches Forschungsmuseum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D–53113 Bonn und Abteilung für Wildtierwissenschaften, Universität Göttingen, Büsgenweg 3, D–37077 Göttingen, E-Mail JEngler@gmx.de; Niklas Böhm, FÖA Landschaftsplanung GmbH, Auf der Redoute 12, D–54296 Trier, E-Mail niklas.boehm@foea.de; Sönke Twietmeyer, Nationalparkforstamt Eifel, Urftseestraße 34, D–53937 Schleiden-Gemünd, E-Mail twietmeyer@nationalpark-eifel.de; Ortwin Elle, Universität Trier, Fachbereich VI, Biogeographie, Universitätsring 15, D–54286 Trier, E-Mail elle@uni-trier.de

Die Ursachen für sich verschiebende Arealgrenzen sind sehr vielfältig und zentraler Forschungsgegenstand der Biogeographie (Müller 1981, Gaston 2003). Arealveränderungen

konnten in der Vergangenheit bei vielen Vogelarten beobachtet und dokumentiert werden (Newton 2003, Engler & Stiels in 2016.). Eine klare Zuweisung exogen (von aussen) wirken-



Abb. 1. Frisch beringter männlicher Orpheusspötter *Hippolais polyglotta* bei Igel an der Mosel (Landkreis Trier-Saarburg). Seit 1996 sind Orpheusspötter in Rheinland-Pfalz als Brutvögel nachgewiesen. Die Population bei Igel zählt hierbei zu den größten. Aufnahme 24. Mai 2011, J. Engler. – *Melodious Warbler from the Mosel valley (Trier-Saarburg, Germany)*. Since 1996 the species has expand its range into the German federal state of Rhineland-Palatinate. The Mosel valley close to Trier forms a stronghold of this species in Germany.

der biotischer oder abiotischer Faktoren, wie zum Beispiel Klima oder biotische Interaktionen, ist jedoch oftmals schwierig, und ihre Wirkungsweise je nach Art unterschiedlich. Zudem sind die endogenen (aus inneren Ursachen entstehenden) Wirkungsfaktoren auf der Ebene des Individuums, wie etwa Auswirkungen auf genetische Diversität, noch weitestgehend unverstanden.

Der Orpheusspötter *Hippolais polyglotta* (Abb. 1) ist ein Zugvogel mit einer Brutverbreitung in der südwestlichen Westpaläarktis. Seit rund 80 Jahren ist die Expansion seines Brutareals (im Folgenden: Arealexpansion) nach Mitteleuropa gut dokumentiert (Jouard 1935, Yeatman 1976, Yeatman-Berthelot & Jarry 1994). Zeitgleich mit der Arealexpansion des Orpheusspötters findet ein Arealrückgang bei seiner Schwesterart, dem Gelbspötter *H. icterina*, statt. Seine Brutverbreitung grenzt östlich an jene des Orpheusspötters, mit einer schmalen Kontaktzone, die sich momentan zusammen mit den Arealgrenzen beider Arten langsam in nordöstlicher Richtung verschiebt (Faivre et al. 2002, Engler et al. 2015a). In dieser Kontaktzone kommt es auch zu gelegentlichen zwischenartlichen Verpaarungen und der Zeugung von Hybriden (Secondi et al. 2006, Engler et al. 2015b).

Dieses dynamische, aber dennoch klar abgrenzbare System ermöglicht die Bearbeitung

ganz unterschiedlicher Fragestellungen in Bezug auf die exogenen und endogenen Elemente von Arealveränderungen bei Vögeln. In den vergangenen Jahren konnten eine ganze Reihe von Studien an diesem System durchgeführt werden.

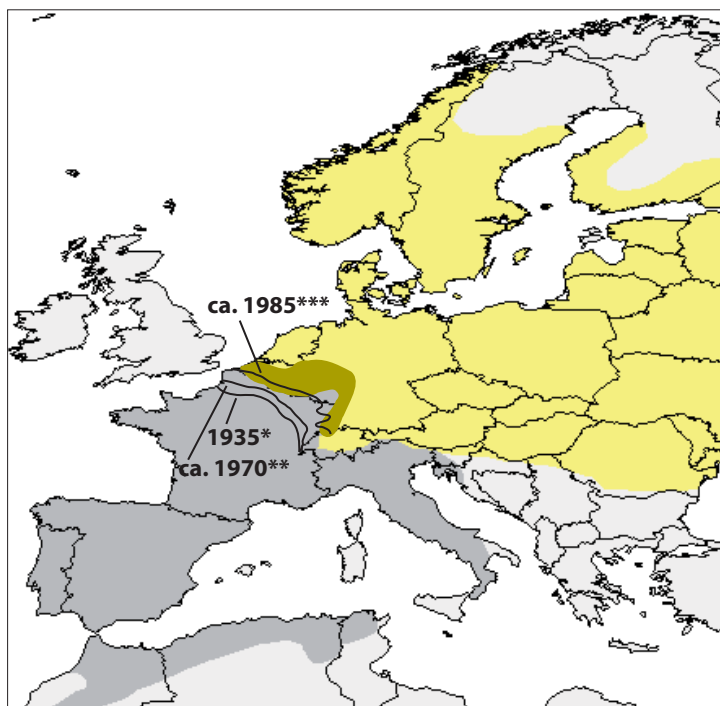
Teile der Studie sowie die Präsentation von Teilergebnissen auf zwei internationalen Tagungen wurden durch die Ala über ihren Fonds zur Förderung der Feldornithologie finanziell unterstützt. Als ganz persönlicher Dank für die finanzielle Unterstützung sollen sämtliche Ergebnisse nun in dieser Synthese vorgestellt werden. Sie lassen sich grob in eine biogeographische und in eine regionale Perspektive unterteilen. Ein Schwerpunkt lag hierbei auf der genetischen Charakterisierung von Populationen beider Arten, jedoch auch in der Quantifizierung von Umweltnischen. Des Weiteren wurden lokale Studien zum Aggressionspotenzial von Orpheusspöttern entlang unterschiedlich alter Arealrandpopulationen durchgeführt.

1. Biogeographische Perspektive

1.1. Verbreitungsgeschichte

Die Brutverbreitung des Orpheusspötters reicht vom Maghreb im Süden über die Iberische Halbinsel nach Frankreich (Abb. 2). Gegen Südosten ist er bis nach Italien und Kroatien

Abb. 2. Die Brutverbreitungen von Orpheus- (grau) und Gelbspötter (gelb) in der Paläarktis. Die ungefähre Lage der Kontaktzone ist in Graugelb dargestellt. Linien markieren die frühere Lage der nordöstlichen Verbreitungsgrenze des Orpheusspötters mit entsprechenden Jahresangaben. *Jouard (1935), **Yeatman (1976), ***Yeatman-Berthelot & Jarry (1994). – *Breeding distributions of Melodious (grey) and Icterine Warbler (yellow). The approximate position of the contact zone is shaded in grey-yellow. Lines highlight the previous northeastern range edge of the Melodious Warbler in respective years. *Jouard (1935), **Yeatman (1976), ***Yeatman-Berthelot & Jarry (1994).*



verbreitet. Im nordöstlichen Teil des Verbreitungsgebiets brütet er in den Benelux-Ländern sowie in den westlichen Bundesländern Deutschlands (Baden-Württemberg, Saarland, Rheinland-Pfalz, Hessen und Nordrhein-Westfalen). Weite Teile der Schweiz mit einem Schwerpunkt im Tessin, im Rhonetal (Kanton Wallis) und im Genferseebecken werden ebenfalls besiedelt (Maumary et al. 2007).

Seit den 1930er-Jahren ist eine Verschiebung der nordöstlichen Verbreitungsgrenze gut dokumentiert (Jouard 1935, Yeatman 1976, Yeatman-Berthelot & Jarry 1994, Faivre et al. 2002, Engler et al. 2013a). Die Ausbreitung erfolgte zunächst innerhalb von Frankreich bis nach Burgund. In den letzten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts wurden der Kanton Tessin (1960), Belgien (1981), Luxemburg (1986), das Grenzgebiet Baden-Württemberg – Schweiz (1983), das Saarland (1984), Rheinland-Pfalz (1986), Hessen (1992), die Niederlande (um 1990) und schließlich Nordrhein-Westfalen (2001) kolonisiert.

1.2. Welche Rolle spielt der Klimawandel in der Verschiebung der Kontaktzone?

Klima spielt eine zentrale Rolle für Verbreitungsgrenzen, jedoch sind biotische Interaktionen, wie z.B. Konkurrenz, nicht minder bedeutsam (Gaston 2003). Dies gilt vor allem bei parapatrisch verbreiteten Schwesterarten, die sich meistens ökologisch ausschließen und scharf abgrenzbare Kontaktzonen ausprägen. Um den relativen Einfluss von Klima und biotischen Interaktionen klar zu bestimmen, wurde die potenzielle Verbreitung beider Schwesterarten mithilfe von Artverbreitungsmodellen quantifiziert (Engler et al. 2013b). Hierzu wurden die klimatischen Bedingungen an Vorkommensnachweisen beider Arten im jeweiligen Brutareal ermittelt und mit den klimatischen Bedingungen über ganz Europa hinweg in einem korrelativen statistischen Modell quantifiziert. Hierdurch erhält man eine Einschätzung über die klimatische Nische einer Art, die sich anschließend als potenzielle Verbreitung in den

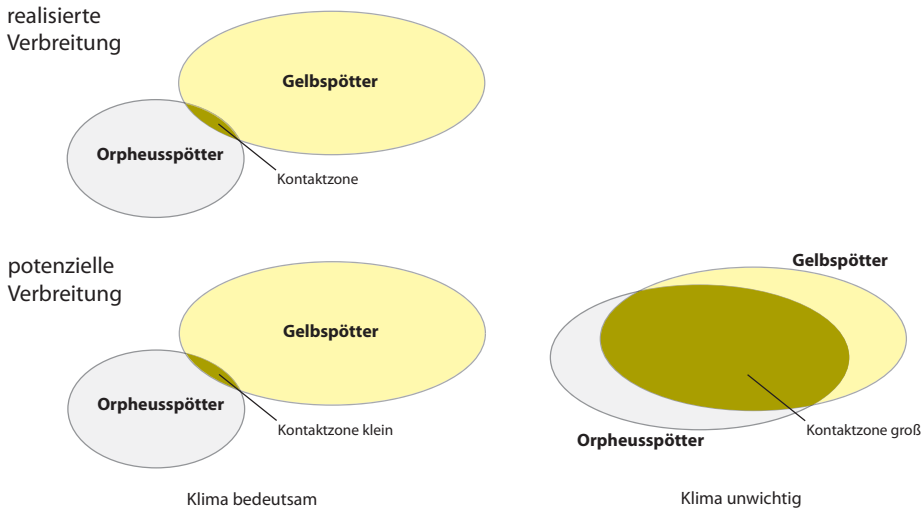


Abb. 3. Schema der beobachteten und der angenommenen Ausdehnung der Kontaktzone zwischen Orpheus- und Gelbspötter. In der realisierten Verbreitung beider Arten ist die Kontaktzone im Vergleich zu den Artarealen schmal (oben). Sofern die Artareale entlang der Kontaktzone klimallimittiert sind, würde die potenzielle Verbreitung der realisierten Verbreitung entsprechen (unten links). Spielt das Klima für Form und Lage der Kontaktzone keine Rolle, würde sich dies durch einen großen Überlappungsbereich in der potenziellen Verbreitung ausdrücken (unten rechts). – *Illustration of the observed and assumed expansion of the contact zone between Melodious and Icterine Warbler. In the realized distribution, the contact zone is small compared to the ranges of both species (top). If the ranges are limited by climate, the contact zone in the potential distribution would be comparable to the contact zone of the realized distribution (bottom left). If, however, climate is not responsible for position and shape of the contact zone, a large overlap between both potential distributions would be the result (bottom right).*

geographischen Raum projizieren lässt. Diese Klimanischen wurden schließlich zwischen beiden Arten verglichen. Sollten allein die klimatischen Bedingungen die geographische Position der Kontaktzone bestimmen, dann sollte sich dies in einer nur gering überlappenden potenziellen Verbreitung äußern (Abb. 3, links). Ist die biotische Interaktion zwischen den beiden Arten jedoch maßgebend, dann sollten sich die klimatisch ermittelten potenziellen Verbreitungen stark überlappen (Abb. 3, rechts).

Anhand der Verbreitungsmodelle konnten wir zeigen, dass Klima nicht für Form und Lage der Kontaktzone maßgebend ist, da sich die klimatischen Nischen beider Arten sehr ähneln und damit stark überlappen (Engler et al. 2013b). Dies ist auch nicht verwunderlich, wenn man Nischenkonservatismus als Nullhypothese zugrunde legt. Dieser besagt, dass nah verwandte Arten in vielen Fällen ähnliche

re Nischen besitzen als entfernt verwandte Arten (Peterson 2011). Somit sind die biotischen Interaktionen zwischen den Schwesterarten für die Ausprägung und Lage der Kontaktzone verantwortlich – eine großräumige Überlappung wird hierdurch verhindert.

Jedoch könnten Arealränder beider Arten in anderen Regionen durchaus klimallimittiert sein, so beispielsweise das südliche Areal des Orpheusspötters oder der nördliche Arealrand des Gelbspötters. Klimawandel könnte unter diesem Szenario Arealränder in diesen Bereichen direkt verändern und damit indirekt demographische Effekte an der gemeinsamen Kontaktzone bewirken. Dies könnte unter Umständen zu einer Verschiebung der Kontaktzone führen. Projektionen der potenziellen Verbreitungen unter Klimawandel zeigen, dass sich die klimatischen Bedingungen am südlichen Arealrand des Orpheusspötters verschlechtern und die Art

hier durchaus verschwinden könnte, wohingegen sich die potenzielle Verbreitung des Gelbspötters weiter nach Norden ausdehnen könnte (Engler et al. 2013b). Durch die unterschiedlichen Geschwindigkeiten, mit denen sich biotisch und klimatisch begrenzte Arealränder verschieben, kann es mit der Zeit zu Veränderungen in der Arealgröße kommen. Beim Orpheusspötter würde sich eine solche Entwicklung negativ auf dessen Arealgröße auswirken, da das klimatisch bedingte Wegfallen südlicher Arealbereiche nicht im gleichen Maße durch Neubesiedlungen entlang der nördlichen Verbreitungsgrenze ausgeglichen werden kann. Das Vorkommen des Gelbspötters verhindert hier die schnelle Ausbreitung.

1.3. Welche genetischen Auswirkungen hat die Arealverschiebung?

Arealverschiebungen können die genetische Diversität einer Art unterschiedlich beeinflussen. Hohe genetische Diversität gewährleistet eine höchstmögliche Anpassungsfähigkeit, wohingegen ein Verlust von genetischer Diversi-

tät das Aussterberisiko lokaler Populationen erhöht. Arealränder sind, im Gegensatz zum Areal Kern, oftmals genetisch weniger divers. Dies ist vor allem bei expansiven Arealrändern der Fall, da durch wiederholte Gründereffekte nur ein Teil der genetischen Vielfalt in neu gegründete Arealrandpopulationen gelangen kann. Eine ganze Reihe vorwiegend theoretischer Studien zeigte hierbei ganz unterschiedliche Effekte, je nachdem ob Individuen aus weit entfernten Populationen (sog. Langstreckendispersal) am Expansionsprozess beteiligt waren (Fayard et al. 2009, Ray & Excoffier 2010, Travis et al. 2010) oder nicht (Abb. 4). Fehlen diese gänzlich (d.h. die Arealexpansion wird allein durch Individuen vom Arealrand gespeist), kann es aufgrund wiederholter Gründereffekte zu einer Verarmung genetischer Diversität kommen. Diese Gründereffekte entstehen, da bei jeder Besiedlung nur einige wenige Individuen beteiligt sind und diese nicht die gesamte genetische Variation repräsentieren können. Ist Langstreckendispersal jedoch am Expansionsprozess beteiligt, kann dies sogar zu einer Zunahme genetischer Diversität am

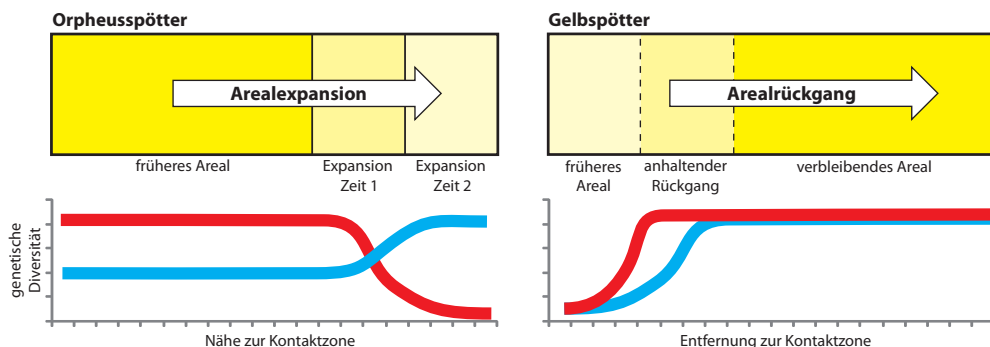


Abb. 4. Schema zu den angenommenen genetischen Effekten bei der Arealexpansion des Orpheusspötters (links) und beim Arealrückgang des Gelbspötters (rechts). Theoretische Studien zeigten, dass es bei einer Arealexpansion entweder zu einer Abnahme genetischer Diversität kommt, wenn Mobilität eingeschränkt ist (rote Linie links) oder gar zu einer Zunahme, wenn Langstreckendispersal eine tragende Rolle spielt (blaue Linie links). Unter Arealrückgang wird jedoch einheitlich von einer Abnahme genetischer Diversität ausgegangen, deren Intensität sich durch die Geschwindigkeit des Rückgangs ausdrückt (schnell bei der blauen Linie, rechts; langsam bei der roten Linie, rechts). – *Illustration of the hypothesized genetic effects of the range expansion of the Melodious Warbler (left) and the range recession of the Icterine Warbler (right). Theoretical studies predicted either a decline in genetic diversity if mobility is restricted (red line, left) or even an increase if long distance dispersal plays a key role in expansion (blue line, left). Under range recession, studies predicted an erosion of genetic diversity along the receding range edge and its strength is dependent on the speed of recession (fast in the blue line, right; slow in the red line, right).*

expansiven Arealrand führen, da genetisches Material von verschiedenen Teilen des Areals entlang der Expansionsfront akkumuliert. Betrachtet man jedoch zurückweichende Areale, so ist stets von einer Verringerung der genetischen Diversität auszugehen als Folge von genetischer Drift und reduziertem Genfluss (Leblois et al. 2006, Arenas et al. 2011). Diese nimmt mit der Geschwindigkeit des Rückgangs zu (Abb. 4).

Empirische Studien, welche all diese theoretischen Überlegungen überprüfen könnten, sind jedoch sehr selten. Die sich bewegende Kontaktzone von Orpheus- und Gelbspötter erlaubt es, die genetischen Effekte entlang sich bewegender Arealränder im gleichen geographischen Raum zu untersuchen (Engler et al. 2015a), wodurch mögliche Störfaktoren (z.B. aufgrund unterschiedlicher Klimate) praktisch eliminiert werden. Wir nutzten hier ein Set variabler Mikrosatelliten-Marker zur Genotypisierung von Populationen, die entlang eines idealisierten Transekts vom Kernareal des Orpheusspötters über die Kontaktzone bis tief in das Areal des Gelbspötters beprobt wurden (Secondi et al. 2006). Das Markerset wurde hierbei aus 55 Mikrosatelliten, die für andere Vogelarten entwickelt worden waren, ausgewählt und auf die Eignung bei den Zielarten getestet (Engler et al. 2014). Für die abschließenden Untersuchungen wurden neun polymorphe Mikrosatelliten für den Orpheusspötter sowie acht für den Gelbspötter verwendet.

Wir fanden keine Veränderungen in der genetischen Diversität zwischen Arealrand und Arealen, sowohl für den sich ausbreitenden Orpheusspötter als auch den zurückweichenden Gelbspötter (Engler et al. 2015a). Langstreckendispersal scheint somit bei beiden Arten zu einer grundsätzlich hohen Durchmischung des Genpools zu führen. Hierdurch kommt es bei Arealverschiebungen (egal in welche Richtung diese ablaufen) weder zu einer Zu- noch zu einer Abnahme genetischer Diversität. Die bisherigen theoretischen Studien zu diesem Thema lassen offenbar den Fall aus, dass Arten eine grundsätzlich hohe Mobilität aufweisen können und damit eine starke Durchmischung des Genpools gewährleisten. Dass dies möglich ist, ist jedoch von großer

Bedeutung für die betroffene Art, da diese hierdurch ihre genetische Diversität wahren kann, auch wenn es zu plötzlichen Arealveränderungen kommt.

1.4. Welche Rolle spielt Hybridisierung?

Hybridisierung ist zwischen einer Vielzahl von Vogelarten belegt (McCarthy 2006) und wurden auch zwischen Orpheus- und Gelbspötter nachgewiesen (Faivre et al. 1999, Secondi et al. 2006). Jedoch ist über deren Rolle im Ausbreitungsprozess des Orpheusspötters nur wenig bekannt. Secondi et al. (2006) fanden mit Hilfe von molekulargenetischen Methoden heraus, dass es eine gerichtete Introgression von genetischem Material des Gelbspötters in das Genom (Erbgut) des Orpheusspötters gibt. Hybride pflanzen sich demzufolge in der nächsten Generation zumeist mit Orpheusspöttern fort. Hybridisierung entlang einer sich verschiebenden Kontaktzone betrifft somit oftmals die expansive Art, da es für die verbliebenen Individuen der zurückweichenden Art zunehmend schwieriger wird, Partner der gleichen Art zu finden (Abb. 5). In Mangel an Alternativen steigt somit die Wahrscheinlichkeit der zwischenartlichen Verpaarung, und Rückkreuzungen erfolgen primär mit der zunehmenden Schwesterart.

Allerdings gibt es sehr widersprüchliche Ergebnisse, je nachdem welches genetische Markersystem man vergleicht (für ausführliche Definitionen s. Engler & Stiel 2016). Eine Untersuchung der gleichen Individuen wie in Secondi et al. (2006), jedoch mit polymorphen Mikrosatelliten-Markern (Engler et al. 2015a) anstatt mit sog. AFLP-Markern ergab keinen Hinweis auf Hybridisierung in der Kontaktzone (AFLP = Amplified Fragment Length Polymorphism; Holderegger & Segelbacher 2016).

Eine gezielte Suche und Beprobung von möglichen Hybriden am Arealrand in Deutschland und den Niederlanden konnte schließlich drei Hybrid-Individuen genetisch mittels dieser Mikrosatelliten nachweisen (Engler et al. 2015b). Kombiniert man Genotypen allopatrischer Populationen beider Schwesterarten mittels Computersimulationen, zeigte sich, dass sich Hybride in erster Generation zwar

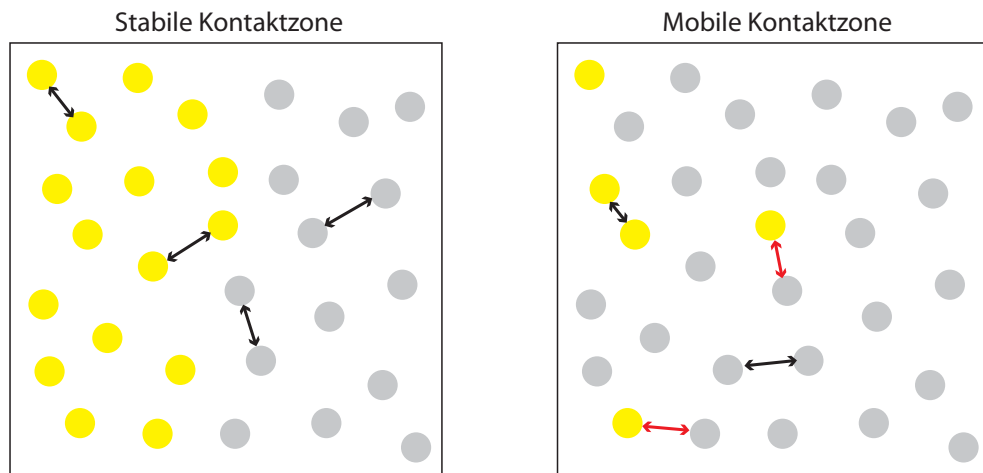


Abb. 5. Asymmetrische Introgression im Zuge einer sich verschiebenden Kontaktzone. Bei einer stabilen Kontaktzone sind homospezifische Verpaarungen üblich (links, schwarze Pfeile). Wird jedoch eine Art durch die andere ersetzt, nimmt die Verfügbarkeit möglicher art eigener Partner ab. Gleichzeitig nimmt die Verfügbarkeit potenzieller Partner der Schwesterart zu, wodurch die Wahrscheinlichkeit heterospezifischer Verpaarung und damit Hybridisierung zunimmt (rechts, rote Pfeile). – *Asymmetric introgression in the wake of a moving contact zone. In a stable contact zone, homospecific reproduction is the norm (left, black arrows). If, however, one species declines and becomes replaced by the other one, the availability of intraspecific mates declines as well. At the same time the availability of potential mates of the sister species increases, and by this the probability of heterospecific reproduction (i.e. hybridization; right, red arrows).*

sicher nachweisen lassen, jedoch vereinheitlichen sich deren Nachkommen mit der jeweiligen Schwesterart (sog. Rückkreuzungen) sehr schnell wieder zu artreinen Genotypen (Engler et al. 2015b). Mit den genutzten Mikrosatelliten kann ein Individuum mit einem Hybriden als Vorfahren somit nach wenigen Generationen nicht mehr nachgewiesen werden.

Wie steht dieses Ergebnis jedoch im Zusammenhang mit der früheren Studie, die AFLP-Marker verwendet hat? Studien mit AFLP-Markern haben in der Regel eine höhere Power, da mehr Loci (genetische Marker) zusammen analysiert werden, als dies üblicherweise bei Mikrosatelliten der Fall ist. Das bedeutet, dass die Wahrscheinlichkeit, ein Allel der jeweils anderen Art bei einem bestimmten Locus zu entdecken, bei AFLP-Markern höher ist als bei Mikrosatelliten. Der große Nachteil bei AFLP-Markern liegt jedoch darin, dass sie dominante Marker sind, also keine Heterozygoten nachweisen können. Das bedeutet, dass man zwar eine Aussage treffen kann, ob ein

Allel von der jeweils anderen Art stammt, nicht aber, ob es sich um einen Erstgenerationshybriden (F_1 -Hybriden) handelt oder um eine Rückkreuzung. Die unterschiedlichen Ergebnisse zwischen AFLP-Markern und Mikrosatelliten sind daher nicht als widersprüchlich, sondern vielmehr als komplementär einzuordnen und können wie folgt interpretiert werden: Orpheus- und Gelbspötter hybridisieren nur sehr selten. Allerdings scheinen die wenigen aus diesen Mischpaarungen hervorgehenden Hybriden überlebensfähig zu sein und sich erfolgreich insbesondere mit dem Orpheusspötter, also der sich ausbreitenden Art, fortzupflanzen. Hierdurch kommt es zu persistentem Gentransfer vom Gelbspötter in das Genom des Orpheusspötters im Bereich des heutigen und früheren nordöstlichen Arealrandes der Art, wie die hohe Zahl von Allelen des Gelbspötters in Orpheusspötterindividuen bei den AFLP-Markern belegt. Diese Individuen stellen damit allesamt Fälle von Rückkreuzungen über viele Generationen dar, da sich in den Mikrosatel-

liten keinerlei Hinweise auf direkte Hybride oder direkte Rückkreuzungen nach wenigen Generationen zeigten.

Dieses persistente Signal von Gentransfer vom Genom des Gelbspötters in dasjenige des Orpheusspötters (Secondi et al. 2006) bei gleichzeitiger niedriger Frequenz tatsächlicher Hybridisierung (Engler et al. 2015a, b) kann jedoch auch ein Hinweis sein, dass positive Selektion von Genen des Gelbspötters im Genom des Orpheusspötters stattfindet. Neben den bereits angesprochenen stochastischen Effekten (Anzahl Loci) ist die mögliche Lage von AFLP-Markern in codierenden Genabschnitten ein weiterer wichtiger Unterschied zwischen beiden Markersystemen. Im Gegensatz zu neutralen Mikrosatelliten können AFLP-Marker somit auch Bereiche abbilden, die unter Selektion stehen. Jedoch ist es mittels dieser Marker nicht möglich, die unter positiver Selektion stehenden Genabschnitte zu identifizieren. Hierzu müssten neue genomische Verfahren des sogenannten Next Generation Sequencing (Kraus & Wink 2015) angewandt werden, um (1) die transferierten Genabschnitte zu identifizieren, die unter positiver Selektion im Orpheusspötergenom verbleiben und (2) herauszufinden, in welchem Kontext diese Gene zum Ausbreitungserfolg der Art stehen.

2. Regionale Effekte der Arealexpansion

2.1. Studienraum

Der regionale Studienraum liegt im Südwesten der Bundesrepublik Deutschland in den Bundesländern Rheinland-Pfalz und Saarland. Dieser lässt sich in vier Untersuchungsregionen aufteilen: Saarlouis, Trier, Mayen-Koblenz und Bingen. Die Lage und Wahl der Untersuchungsregionen erfolgte unter Berücksichtigung bekannter Brutvorkommen des Orpheusspötters (Abb. 6) sowie der für diese Regionen gut dokumentierten Besiedlungsgeschichte der Art (s. auch Elle et al. 2011).

2.2. Genetische Effekte während der Besiedlung

Die hohe genetische Durchmischung, welche entlang des Transekts vom Areal Kern des Or-

pheusspötters hin zu seinem expansiven Rand gezeigt werden konnte (Engler et al. 2015a), sollte in einem lokalen Vergleich abermals überprüft und um eine zeitliche Komponente erweitert werden (Engler et al. 2013a).

Hierzu wurden drei der vier Populationen unterschiedlichen Alters in einem Abstand von etwa sieben Jahren, jeweils 2001 und 2008, genetisch untersucht (die Population in Mayen-Koblenz war 2001 noch nicht etabliert). Die Populationen etablierten sich zwischen 1980 und 2000 (Elle et al. 2011). Die Einbeziehung der zeitlichen Komponente erlaubt es, mögliche Gründereffekte und deren Auswirkungen über die Zeit hinweg zu erfassen. Ausgehend von der arealweiten Studie gingen wir auch lokal von einer starken genetischen Durchmischung aus, wobei sich mögliche Gründereffekte am deutlichsten in der jüngsten Population zeigen sollten.

Die genetische Diversität unterschied sich weder zwischen den Jahren noch zwischen den Populationen (Engler et al. 2013a). In der ersten Untersuchungsperiode konnte eine genetische Differenzierung zwischen der jüngsten und der ältesten Population entdeckt werden, die etwa jener zwischen Areal Kern und Areal Rand entsprach. Die genetische Differenzierung verschwand jedoch gänzlich in der zweiten Untersuchungsperiode. Dies spricht für einen starken Genfluss, womit die Rolle von Langstreckendispersal auch auf dieser regionalen Ebene bestätigt werden kann. Die anhaltende Zuwanderung in neu gegründete Arealrandpopulationen findet somit wohl von ganz verschiedenen Teilen des Areals aus statt. Dies verdeutlichte auch die genetische Differenzierung des gleichen Standortes (Saarlouis) zwischen den beiden Zeitabschnitten, die ähnlich stark war wie die genetische Differenzierung zwischen Saarlouis und Madrid (Engler et al. 2015a). Dies könnte ein Hinweis darauf sein, dass auch Jahrzehnte nach erfolgter Etablierung einer Population Immigration durch Langstreckendispersal immer noch anhält. Mögliche Gründereffekte verschwinden durch diese hohe Durchmischung bei einer angenommenen Lebensspanne von Orpheusspöttern von 4–6 Jahren innerhalb von zwei Generationen komplett.



Abb. 6. Verbuschte Weinbergsbrachen, wie hier an der Mosel zwischen Igel und Wasserbillig, gehören zu den bevorzugten Lebensräumen des Orpheusspötters in Rheinland-Pfalz. Aufnahme 24. Mai 2011, J. Engler. – *Bushy vineyard fallows, as shown here from the Mosel valley near Trier, are ideal habitats for Melodious Warblers in southwestern Germany (Rhineland-Palatinate).*

2.3. Verhaltensbiologische Aspekte der Arealexpansion

Neben reinen exogenen Elementen, wie Änderungen im Klima oder der Habitatverfügbarkeit, können Arealexpansionen auch endogen durch verhaltensbiologische Aspekte maßgeblich gesteuert werden. Ein Paradebeispiel sind hierbei die wie Orpheus- und Gelbspötter ebenfalls parapatrisch verbreiteten Blaukehl- und Berghüttensänger (*Sialia mexicana*, *S. currucoides*) aus Nordamerika (Duckworth & Badyaev 2007). Der Blaukehlhüttensänger breitet sich hierbei in das Areal der Schwesterart aus und verdrängt diese. Der Schlüsselfaktor für den Ausbreitungserfolg des Blaukehlhüttensängers ist dabei eine gesteigerte territoriale Aggressivität gegenüber dem Berghüttensänger, wie Verhaltensstudien belegen konnten

(Duckworth & Badyaev 2007). Individuen aus jüngeren Populationen, die näher am Arealrand lagen, zeigten eine höhere Aggressivität als Individuen aus etablierten Populationen, die sich weiter von der Kontaktzone entfernt befanden.

Ähnliche Aspekte könnten auch für den Erfolg des Orpheusspötters verantwortlich sein (Böhm 2012). In diesem Fall würden wir annehmen, dass die individuelle Aggressivität mit dem Alter der Populationen bzw. mit zunehmender Distanz zum Arealrand abnehmen sollte. Das Aggressionspotenzial kann anhand der Testosteronkonzentration im Blut ermittelt werden. Hierzu wurden Vögel mithilfe von Klangattrappen gefangen und beprobt (Böhm 2012). Da das Vortragen von Reviergesang bei Vögeln als ein Ausdruck von territorialer Aggressivität gilt (Wingfield et al. 2006), kann davon ausgegangen werden, dass die Intensität

der Reaktion des Revierinhabers auf arteigenen Gesang mit seiner Fähigkeit zur Erhöhung des Testosteronspiegels korreliert (Wingfield et al. 1987) und so einen Rückschluss auf das individuelle Aggressionspotenzial zulässt.

Ausgehend von der «Challenge-Hypothese» (Wingfield et al. 1990) ist seit den 1990er-Jahren oft diskutiert worden, welche allgemeingültigen Muster im Testosteronspiegel von Vögeln im Jahreszyklus zu finden sind (Goymann et al. 2007, Goymann 2009). Für die überwiegende Zahl der Vogelarten, die zu Beginn der Brutperiode eine Phase der Revieretablierung, Balz und Paarbildung praktizieren, sollte das Muster von einem niedrigen Testosteron-Grundwert außerhalb der Brutzeit und einem erhöhten Level zu Beginn der Brutzeit zutreffen (Wingfield et al. 1990). Während dieser ersten Phase der Brutzeit kommt es in der Folge von territorialen Interaktionen zwischen den ♂ zu einer erhöhten Testosteronausschüttung (Wingfield et al. 1990). Um diese phänologischen Effekte auf den Testosteronspiegel zu berücksichtigen, lag der Zeitraum der Probenahme möglichst exakt in der Phase der Revieretablierung, Balz und Paarbildung des

Orpheusspötters; diese liegt an der nordöstlichen Verbreitungsgrenze zwischen Ende Mai und Mitte Juni (Rupp 1999).

Die Untersuchungen (Abb. 7) konnten keinen Zusammenhang zwischen Testosteronkonzentrationen und der Besiedlungsgeschichte entlang der rezenten Arealexpansion westdeutscher Orpheusspötter herstellen (Böhm 2012). Somit scheint das Aggressionspotenzial im Untersuchungsraum keine wesentliche Rolle für den Ausbreitungserfolg zu spielen. Diese Tatsache unterstützt die Beobachtung, dass sich die interspezifischen Reaktionen der männlichen Orpheusspötter auf den Gesang der Schwesterart im Kernareal nicht signifikant von denen in der Hybridzone unterscheiden (Secondi et al. 1999). Zudem konnte durch Beobachtungen lokaler Avifaunisten zumindest für diese Untersuchungsregion belegt werden, dass Gelbspötter schon deutlich eher verschwunden waren, als die ersten Orpheusspötter nachgewiesen werden konnten. Zwar ist es durchaus möglich, dass Orpheusspötter lange Zeit übersehen wurden, allerdings deuten die Beobachtungen weniger auf eine aktive Verdrängung hin als auf ein «Nachrücken» in freie Habitate. Die hier vorgestellten Hormonuntersuchungen sowie frühere Studien zur interspezifischen Gesangsaktivität (Secondi et al. 1999) unterstützen diese Annahme.



Abb. 7. Blutuntersuchung von Hormonkonzentrationen von Orpheusspöttern verschiedener Arealrandpopulationen in Südwestdeutschland mittels Radio-Immuno-Assay. Aufnahme 12. August 2011, N. Böhm. – *Prepared blood samples for estimation of Testosterone levels in Melodious Warblers from different range edge populations using the Radio-Immuno-Assay method.*

3. Schlussfolgerung

Die Arealexpansion des Orpheusspötters wird weder durch unmittelbare klimatische Änderungen (Engler et al. 2013b) noch durch verhaltensbiologische Aspekte vorangetrieben (Böhm 2012). Genetisch zeigt sich keine Strukturierung über das Brutgebiet hinweg (Engler et al. 2015a), und auch entlang des expansiven Arealrandes kommt es zu keiner genetischen Vermischung (Engler et al. 2013a). Allerdings scheint für den Orpheusspötter die biotische Interaktion mit seiner Schwesterart, dem Gelbspötter, eine Ausbreitungsbarriere darzustellen (Engler et al. 2013b).

Der Arealrückgang des Gelbspötters stand in unseren Studien nicht im Hauptfokus. Allerdings könnte es durchaus sein, dass die Ex-

pansion des Orpheusspötters lediglich eine Folge des Rückzugs des Gelbspötters ist. Die Frage nach dem Grund für die Expansion des Orpheusspötters wäre demnach vielmehr eine Frage nach den Ursachen für das Zurückweichen des Gelbspötters.

Eine Interaktion beider Arten durch Hybridisierung ist bekannt, und durch die unterschiedlichen genetischen Untersuchungen konnten wir das Verständnis zur Rolle der Hybridisierung zwischen beiden Arten erweitern. Die Häufigkeit, mit der Hybridisierung zwischen beiden Arten geschieht, wurde in der Vergangenheit überschätzt (Engler et al. 2015a, b). Hybriden der F₁-Generation sind durchaus eine Seltenheit, konnten nun aber erstmals genetisch belegt werden (Engler et al. 2015b). Allerdings scheint der Effekt von Hybridisierung nachhaltiger zu sein als bislang gedacht, was die unterschiedlichen Ergebnisse mit verschiedenen Markersystemen an denselben Individuen belegen (Secondi et al. 2006, Engler et al. 2015a). Die Seltenheit von F₁-Hybriden könnte zudem darauf hindeuten, dass die präzygoten reproduktiven Barrieren (etwa während der Balz) sehr hoch sind und heterospezifische Paarbildung als Folge davon nur selten vorkommt. Findet diese dennoch statt, dann durchaus mit Erfolg und ohne postzygotische Fitnessnachteile.

Es wäre daher sehr interessant herauszufinden, welche Gene des Gelbspötters im Genom des Orpheusspötters verbleiben und was diese Gene bewirken. Vielleicht liegt der Ausbreitungserfolg des Orpheusspötters in Mitteleuropa in einem Transfer adaptiver Gene des Gelbspötters begründet, die ihm ein Nachrücken in die vom Gelbspötter verlassenen Gebiete ermöglichen. Diese spannenden Fragen können hoffentlich in zukünftigen Projekten geklärt werden.

Dank. An dieser Stelle möchten wir sämtlichen Kooperationspartnern sowie allen Helferinnen und Helfern für ihre Mitwirkung auf verschiedenen Stationen dieses Projektes danken. Dies sind: Hilger Lemke, David Roderus, Axel Hochkirch, Petra Willems, Karin Fischer, Kathrin Witzemberger, Ulrich Schulte, Joachim Kosuch, Jane Jönsson, Jean Secondi, Bona van Noorden, Deborah A. Dawson, Wolfgang Goymann und Monika Trappschuh. Darüber hinaus danken wir Veronica Frans für das Gegenlesen

der englischen Zusammenfassung sowie Christian Marti und zwei Gutachtern für hilfreiche Anmerkungen zum Manuskript. Wir danken der Ala sowie der Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und der Universität Trier für die finanzielle Unterstützung. J. O. Engler wurde darüber hinaus durch das Stipendium Arten- und Biotopschutz des Ministeriums für Umwelt, Forsten und Verbraucherschutz Rheinland-Pfalz gefördert.

Zusammenfassung

Seit 2008 wurden an der Universität Trier eine Vielzahl von Studien durchgeführt mit dem Ziel, die Areal-expansion des Orpheusspötters zu verstehen. Mithilfe einer großen Zahl an Kooperationspartnern aus vier Ländern waren wir in der Lage, die Areal-expansion auf biogeographischer sowie regionaler Skalenebene zu untersuchen. Wir konnten zeigen, dass dem Klima keine nennenswerte Rolle im Expansionsprozess zukommt, jedoch die gemeinsame Kontaktzone durch biotische Interaktion erklärt werden kann. Ebenfalls konnten keine individuellen Verhaltensweisen (z.B. erhöhtes Aggressionspotenzial) für die Expansion verantwortlich gemacht werden. Durch die generell hohe Mobilität der Art scheint es im Weiteren auch keine genetische Verarmung in Folge der Ausbreitung zu geben. Jedoch scheint durch die Interaktion mit dem Gelbspötter ein asymmetrischer Gentransfer stattzufinden, dessen mögliche Auswirkungen auf die Areal-expansion noch mit neuen genetischen Verfahren untersucht werden müssen. Das seltene Auftreten von Hybriden mit anscheinend nachhaltiger Wirkung auf das genetische Erbe des Orpheusspötters stellt einen spannenden Forschungsgegenstand für die Zukunft dar.

Literatur

- ARENAS, M., N. RAY, M. CURRAT & L. EXCOFFIER (2011): Consequences of range contractions and range shifts on molecular diversity. *Mol. Biol. Evol.* 29: 207–218.
- BÖHM, N. (2012): Steht die Areal-expansion des Orpheusspötters *Hippolais polyglotta* in Zusammenhang mit erhöhten Testosteronkonzentrationen? Unveröff. Bachelorarb., Univ. Trier.
- DUCKWORTH, R. A. & A. V. BADAIEV (2007): Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird. *PNAS* 104: 15017–15022.
- ELLE, O., J. ENGLER, H. LEMKE, N. BÖHM & S. TWIETMEYER (2011): Biogeographische Grundlagenforschung: Das Orpheusspötterprojekt Trier. *Falke* 58: 454–456.
- ENGLER, J. O. & D. STIELS (2016): Areal-dynamik von Vögeln im globalen Wandel. *Vogelwarte* 54: 1–18.

- ENGLER, J. O., D. RODERUS, O. ELLE & A. HOCHKIRCH (2013a): Zeitlicher Vergleich der genetischen Struktur von Arealrandpopulationen beim expansiven Orpheusspötter *Hippolais polyglotta*. Vogelwarte 51: 179–184.
- ENGLER, J. O., D. RÖDDER, O. ELLE, A. HOCHKIRCH & J. SECONDI (2013b): Species distribution models contribute to determine the effects of climate and interspecific interactions in moving hybrid zones. J. Evol. Biol. 26: 2487–2496.
- ENGLER, J. O., J. SECONDI, D. A. DAWSON, D. RODERUS, O. ELLE & A. HOCHKIRCH (2014): Cross-species utility of 22 microsatellite markers in the Melodious Warbler (*Hippolais polyglotta*). Avian Biol. Res. 7: 1–8.
- ENGLER, J. O., J. SECONDI, D. A. DAWSON, O. ELLE & A. HOCHKIRCH (2015a): Range expansion and retraction along a moving contact zone has no effect on the genetic diversity of two passerine birds. Ecography doi:10.1111/ecog.01520.
- ENGLER, J. O., S. TWIETMEYER, J. SECONDI, O. ELLE & A. HOCHKIRCH (2015b): Analytical limits of hybrid identification using genetic markers: an empirical and simulation study in *Hippolais* warblers. BioRxiv doi:10.1101/026781.
- FAIVRE, B., J. SECONDI, C. FERRY, L. CHASTRAGNAT & F. CÉZILLY (1999): Morphological variation and the recent evolution of wing length in the Icterine Warbler: a case of unidirectional introgression? J. Avian Biol. 30: 152–158.
- FAIVRE, B., J. SECONDI, B. FROCHOT & F. CÉZILLY (2002): Local survival and breeding ecology in an expanding population of Melodious Warbler *Hippolais polyglotta*. Ardea 90: 293–301.
- FAYARD, J., E. K. KLEIN, F. LEFEVRE (2009): Long distance dispersal and the fate of a gene from the colonization front. J. Evol. Biol. 22: 2171–2182.
- GASTON, K. J. (2003): The structure and dynamics of geographic ranges. Oxford University Press, Oxford.
- GOYMANN, W. (2009): Social modulation of androgens in male birds. Gen. Comp. Endocrinol. 163: 149–157.
- GOYMANN, W., M. M. LANDYS & J. C. WINGFIELD (2007): Distinguishing seasonal androgen responses from male-male androgen responsiveness – Revisiting the Challenge Hypothesis. Horm. Behav. 51: 463–476.
- HOLDEREGGER, R. & G. SEGELBACHER (2016): Naturschutzgenetik: ein Handbuch für die Praxis. Haupt, Bern.
- JOUARD, H. (1935): Sur la distribution en France des deux espèces d'Hypolaïs, et sur quelques-uns des caractères propres à les faire distinguer sûrement. Alauda 7: 85–99.
- KRAUS, R. H. S. & M. WINK (2015): Avian genomics: fledging into the wild! J. Ornithol. 156: 851–865.
- LEBLOIS, R., A. ESTOUP & R. STREIFF (2006): Genetics of recent habitat contractions and reductions in population size: does isolation by distance matter? Mol. Ecol. 15: 3601–3615.
- MAUMARY, L., L. VALLOTTON & P. KNAUS (2007): Vögel der Schweiz. Schweizerische Vogelwarte, Sempach, und Nos Oiseaux, Montmollin.
- MCCARTHY, E. M. (2006): Handbook of avian hybrids of the world. Oxford University Press, New York.
- MÜLLER, P. (1981): Arealsysteme und Biogeographie. Ulmer, Stuttgart.
- NEWTON, I. (2003): The speciation and biogeography of birds. Academic Press, Amsterdam.
- PETERSON, A. T. (2011): Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. J. Biogeogr. 38: 817–827.
- RAY, N., L. EXCOFFIER (2010): A first step towards inferring levels of long-distance dispersal during past expansions. Mol. Ecol. Res. 10: 902–914.
- RUPP, J. (1999): *Hippolais polyglotta* (Vieillot, 1817) Orpheusspötter. S. 629–640 in: J. HÖLZINGER (Hrsg.): Die Vögel Baden-Württembergs. Bd. 3.1, Singvögel I. Ulmer, Stuttgart.
- SECONDI, J., B. FAIVRE & M. KREUTZER (1999): Maintenance of male reaction to the congeneric song in the *Hippolais* warbler hybrid zone. Behav. Processes 46: 151–158.
- SECONDI, J., B. FAIVRE & S. BENSCHE (2006): Spreading introgression in the wake of a moving contact zone. Mol. Ecol. 15: 2463–2475.
- TRAVIS, J., T. MÜNKEMÜLLER & O. J. BURTON (2010): Mutation surfing and the evolution of dispersal during range expansion. J. Evol. Biol. 23: 2656–2667.
- WINGFIELD, J. C., G. F. BALL, A. M. DUFTY, R. E. HEGNER & M. RAMENOSKY (1987): Testosterone and aggression in birds. Amer. Scientist 75: 602–608.
- WINGFIELD, J. C., R. E. HEGNER, J. R. DUFTY & G. F. BALL (1990): The «Challenge Hypothesis»: Theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems and breeding strategies. Amer. Nat. 136: 829–846.
- WINGFIELD, J. C., I. T. MOORE, W. GOYMANN, D. W. WACKER & T. SPERRY (2006): Contexts and ethology of vertebrate aggression: implications for the evolution of hormone-behavior interactions. S. 179–210 in: R. J. NELSON (ed.): Biology of aggression. Oxford University Press, New York.
- YEATMAN, L. (éd.) (1976): Atlas des oiseaux nicheurs de France de 1970 à 1975. Société ornithologique de France, Paris.
- YEATMAN-BERTHELOT, D. & G. JARRY (1994): Nouvel atlas des oiseaux nicheurs de France, 1985–1989. Société ornithologique de France, Paris.

Manuskript eingegangen 21. Dezember 2015
Bereinigte Fassung angenommen 11. April 2016