

Themadag "Vogelen in de volgende eeuw"

Op zaterdag 10 april 1999 organiseerden de Nederlandse Ornithologische Unie (NOU) en het Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis (Dr. Rob Dekker) te Leiden in Naturalis een themadag over nieuwe inzichten in de vogelsystematiek. Dit onderdeel van de ornithologie is sterk in beweging en geeft soms aanleiding tot heftige discussies tussen aanhangers van de verschillende richtingen. Tijdens het eerste deel van de dag waren er lezingen waarin een vijftal sprekers hun visie gaven over de voor- en nadelen van de twee meest gangbare systematische soortbegrippen: het Biologisch Soortbegrip en het Fylogenetisch Soortbegrip. Daarna volgde een geanimeerde rondetafel discussie tussen het publiek en de forumleden: Jan Wattel (NOU), Tom van der Have (Vogelbescherming), George Sangster (Commissie Systematiek Nederlandse Avifauna, CSNA) en Ronald Sluys (Dutch Birding Association), onder leiding van Prof. Dr. E. Gittenberger van de Rijksuniversiteit Leiden, deskundige op het gebied van de systematiek van mollusken. Een leerzame dag voor iedereen, maar vooral voor degenen die zich niet heel nadrukkelijk met deze problematiek bezig houden, en dat zijn de meeste vogelaars. Hieronder volgen de samenvattingen van de gehouden lezingen.

Drawing species limits in birds: what can DNA sequences contribute?

ANDREAS HELBIG

Drawing species limits is a two-step process: first a taxon must be characterized with the help of unique characters (diagnosis); second the taxon must be ranked (e.g. as a species or subspecies). Step 2 is only possible if requirements for the species rank have been formulated. Two such requirements are generally accepted: 1) diagnosability: species should be the least inclusive (most basal) taxonomic units that are distinct (diagnosably different) from other such units; 2) evolutionary independence: species should be on independent evolutionary paths, they should not merge with each other.

Recently it has become feasible to obtain DNA sequence information from any organism fairly easily. Such data can help with species delimitation in several ways:

- DNA sequence variation can be used to characterize taxa genetically, i.e. the sequence of a reference gene can be used to see if there are consistent differences between two taxa (diagnosability)

- it can be used to measure differentiation between taxa quantitatively

- from DNA sequence variation, the phylogenetic history of taxa can be reconstructed.

For instance, it has recently been shown that "Yellow-legged Gulls" of the Mediterranean form *michahellis* and those of the Black Sea and Caspian form *cachinnans* differ consistently in their mitochondrial DNA, although they come into geographic contact at the western Black

Sea coast. This is strong evidence for lack of mitochondrial gene flow, so they should be ranked as distinct species. In another example, the contact zone between *Phylloscopus collybita* and *P. brehmii* in SW France, about 5% of the birds show a 'mismatch' between phenotype (distinctive song) and mitochondrial genotype. Although the taxa are not 100% diagnosable by this marker, the degree of mixing is much less than expected if gene flow were unrestricted. There are many similar contact or hybrid zones among birds in Europe and elsewhere. Any degree of gene flow restriction may occur. As long as some gene exchange is possible, strict evolutionary independence cannot be assumed, although the likelihood of fusion may be extremely low ("semispecies"). However, the existence of F1-hybrids in itself is not evidence of gene flow. Only if these hybrids backcross with one or both of the parental taxa does gene flow actually occur.

Reproductive isolation (RI) is a fundamental attribute of species, because the coexistence of distinct species is theoretically impossible without RI. RI is a "point of no return" in evolution, i.e. it cannot be reversed. Thus RI is the threshold beyond which independent evolutionary paths are possible. Therefore any species concept that meets the two species criteria 'diagnosability' and 'evo-

Great Reed Warbler - Group

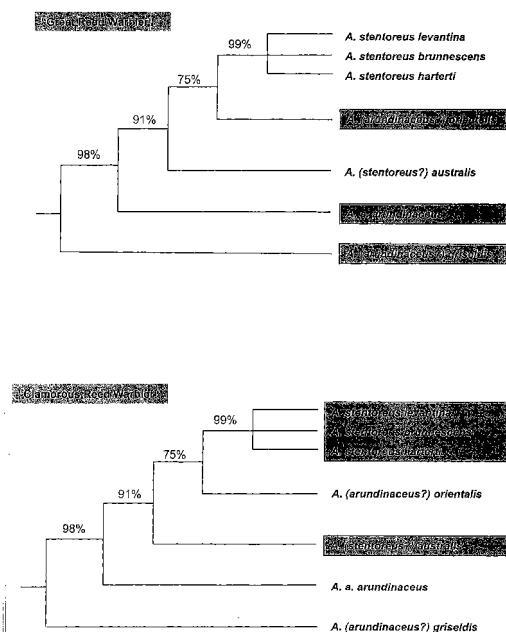


Figure 1. Phylogenetic relationships of taxa in the Great Reed Warbler group as derived from mitochondrial DNA sequences (1068 nucleotides of cytochrome b gene). In their traditional delimitation, both "Great Reed Warbler" and "Clamorous Reed Warbler" are paraphyletic (i.e. do not include all descendants of their most recent common ancestor). *A. orientalis* and *A. stentoreus* s.s. occur sympatrically and are reproductively isolated. The phylogeny supports treating *orientalis*, *australis* and *grisealis* as distinct species. Bootstrap percentages shown above each branch indicate how well supported each clade is by the sequence data.

lutionary independence' is inherently based on reproductive isolation. This is explicitly acknowledged in the Biological Species Concept (BSC; Mayr 1942). In contrast, the Phylogenetic Species Concept (PSC; Cracraft 1983) has only one requirement for species status: diagnosability.

Allopatric distribution creates problems for both concepts, but in different ways: Under the BSC allopatric taxa can only be ranked as species indirectly, *i.e.* if they are differentiated as much as are related species remaining distinct in sympatry. Such assessment is always hypothetical and should be based on comparative evidence, *e.g.* genetic divergence, which can be accurately quantified. Under the PSC even the slightest divergence between allopatric taxa (*e.g.* one or a few nucleotide differences) makes them species. Thus the level of differentiation between allopatric species is no longer comparable to that of sympatric species, which would have to differ at least to the extent that they no longer interbreeding.

DNA sequences enable us to reconstruct phylogenetic relationships. Such knowledge is useful to rank allopatric taxa under the BSC: if two sister taxa are reproductively isolated (sympatric), then a third, more distantly related allopatric taxon is also likely to be reproductively isolated. Such information is not required under the PSC (in contrast to what the name suggests). It is under the BSC that phylogenetic information becomes crucial to make sound decisions about species status.

DNA data and higher level taxonomy of birds

ARNE O. MOOERS

A taxonomy represents a method of organization (the layout of a supermarket is another example). The way one organizes affects the ease with which one retrieves the information (or commodity) one is looking for: supermarkets which shelved all canned goods together by size risk having the unwary choose dog food when they wanted soup. Traditional taxonomies used qualitative breaks in morphology to decide on taxonomic rank and a notion of evolutionary advancement when ordering taxa, with 'primitive' taxa being listed first. Ideas of qualitative differences and evolutionary advancement are often subjective and both time and natural selection can lead to acquisition of novelty (or whatever else is meant by 'advancement'). A taxonomy based on these criteria invites confusion: are two genera found in the same family because they look alike or because they are closely related?

Taxonomy has recently been placed on firmer ground by choosing a single organization criterion: that it should reflect the family tree of the included species independent of the forces of natural selection. DNA data which can be quantitatively compared across all species of birds allows us to infer accurate estimates of the blood relationships among them, including those which have been evolving separately for so long that there are few other clues. Given such a tree, both taxonomic rank and ordering can reflect the relative ages of the groups in question. How this might work is represented in figure 2, where some simple arbitrary rules are outlined which might help produce a stable list. Even these arbitrary rules cannot guarantee a unique list, however (think of ca-

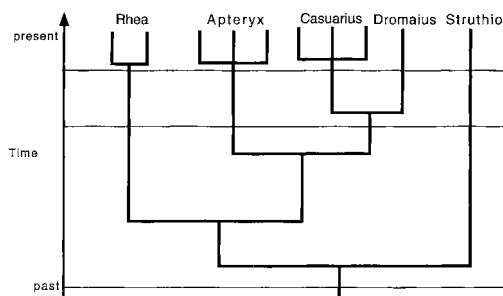


Figure 2. Turning a tree into a taxonomy. The horizontal lines represent the designated ages for taxa of different rank; here we have one order, four families and five genera. Possible rules for listing might be: (i) list more closely related groups together; (ii) list oldest taxon first; (iii) list taxon with fewest species first. These rules would lead to the following taxonomy based on this tree of the Ratites:

Order Struthioniformes
Family Struthionidae (oldest family)
Genus Struthio (1 species)
Family Rheidae
Genus Rhea (2 species)
Family Apterygidae
Genus Apteryx (3 species) [listed first because fewer species]
Family Casuariidae
Genus Dromaius (1 species) [listed first because fewer species]
Genus Casuarius (3 species)

ses where taxa contain equal number of species).

This new and desirable approach must be implemented with caution. Producing the correct trees requires a lot of data: any hypothesis must undergo many independent tests. Using DNA data to infer the ages of groups is turning out to be exceedingly difficult. In the same way that rearranging our local supermarket every month would cause extreme frustration, we must be careful not to change our taxonomies without good cause. DNA data have now confirmed that many of our traditional family and order designations (*e.g.*, Wetmore 1960) do indeed represent closely related groups. For example, all songbirds belong together, as do all Ratites, all hummingbirds, all herons, *etc.* DNA data have also shown that the Galliformes and Anseriformes are close relatives, and are older than most of the other orders: they should now come early in our taxonomies. Importantly, the DNA data have also shown that many of our traditional orders (*e.g.* Pelicaniformes and Ciconiiformes) are incorrect, and that the species have been placed together because of common habit and morphology and not because of common ancestry. We do not yet know what the tree looks like, however and taxonomies can not be changed until we do. During this long transition period, such incorrect groupings should be flagged to remind us that they are misleading.

Steltlopers in de praktijk: van individuen naar populaties

MEINTE ENGELMOER

In de internationale vogelbescherming hechten we veel waarde aan soort- en populatiebescherming en het be-

houd van biodiversiteit. Zo behoren Rose & Scott (1994 en 1997) mogelijk tot de meest geciteerde literatuur bij het natuurbesluit en -beheer en zijn de 1%-normen diep doorgedrongen in het overheidsbeleid met enorme implicaties voor de bescherming van wetlands. Een dergelijke populatiegerichte benadering wordt beter met toenemend inzicht in de geografische variatie binnen soorten, omdat het de mogelijkheid biedt de trekgevoelens en jaarcyclus van kwetsbare of bedreigde populaties op te sporen en via Rode Lijsten te beschermen. In de Waddenzee bijvoorbeeld zijn de doelen van activiteiten van vogelwerkgroepen de afgelopen jaren sterk verschoven van "het beschrijven van de bestaande situatie" naar "het vastleggen van populatieveranderingen". Ook daarbij is het belangrijk de passage van verschillende populaties, groepen en/of trekgolven van elkaar te kunnen onderscheiden. Ook dan is kennis van het bestaan van geografische variatie gewenst. De resultaten van tellingen laten 'slechts' veranderingen op soortniveau zien. Zo laten tellingen langs de Friese waddenkust een vrijwel constante afname van de Tureluur zien sinds het begin van de jaren zeventig. Maar het plaatje zou overtuigender worden, als we die afname konden relateren aan een van de drie in de Waddenzee voorkomende ondersoorten: de IJslandse *robusta*, de West-Europese *britannica* of de Scandinavische *totanus*. Want dit maakt veel uit bij het formuleren van beschermingsmaatregelen.

Om onderscheid binnen soorten te kunnen aanbrengen, moeten vogels worden gevangen en gemeten. Die maten moeten worden vergeleken met referentiemateriaal, zoals dat voor steltlopers is verzameld in Engelmoer & Roselaar (1998). In dit boek is de aandacht vrijwel uitsluitend gericht op verschillen in lichaamsmaten en kleiden binnen een vijftiental steltlopersoorten zoals dit is gemeten aan de hand van museumbalgen (figuur 3). Daarbij is de centrale vraag steeds geweest: is er sprake van geografische variatie bij die soorten, welke regelmatig in Nederland en de Waddenzee aanwezig zijn? Per soort zijn steeds de volgende vragen behandeld:

(1) wat is de broedverspreiding? (2) waar zijn de gemeenten balgen verzameld? (3) betreft dit broedvogels of doortrekkers? (4) welke groepen worden *a priori* vastgesteld? (5) wat zijn hun lichaamsmaten? (6) Hoe sterk verschillen de onderscheiden groepen? (7) hoe moeten de verschillen tussen groepen worden geïnterpreteerd?

Deze volgorde van vragen is tijdens de lezing toegevoegd aan de hand van de Zilverplevier, omdat hier op grond van hetzelfde cijfermateriaal, verschillende conclusies ten aanzien van het onderscheiden van ondersoorten zijn getrokken door enerzijds Engelmoer & Roselaar (1998) en anderzijds Byrkjedal & Thompson (1998). Het lijkt de laatste beter geen ondersoorten te onderscheiden, terwijl de eerste drie ondersoorten (*Pluvialis squatarola*, *P. s. cynosurae*, *P. s. tomkovichii*) onderscheiden. Dit zegt iets ook over het kunstmatige karakter van de interpretaties: er wordt gewerkt in een continuüm van geen naar veel verschil. Daarbij komt ook dat tot nu toe ondersoorten worden gedefinieerd op grond van fenotypische verschillen in tegenstelling tot genotypische.

Als afsluiting werden nog een paar opmerkingen geplaatst: Bij het berekenen van voorspellingen omtrent de geografische herkomst van vogels is er een belangrijk verschil tussen normaal verdeelde grootheden (maten) en categorieën (DNA, kleedscores). Als binnen een seksueel dimorfe soort vijf populaties worden onderscheiden op grond van vier normaal verdeelde grootheden,

dan zijn minimaal 15 vogels per monster nodig; oftewel een totaal van minimaal 150 vogels. Als een van die vier maten een discreet verdeelde variabele is bestaande uit zeven categorieën, dan gaat het in de voorspellingsberekeningen plotseling om $7 \times 14 = 98$ vogels per monster oftewel een totaal van minimaal 980 vogels: meer dan het zeszvoudige van de eerder gewenste aantallen. Dergelijke 'sample'-bestanden zijn onder arctische omstandigheden en wereldomvattend vrijwel niet aan te leggen.

Philopatrie Er is een essentieel verschil tussen het onderscheiden van 'typen' en 'broedpopulaties'. Een 'type' kan nauwkeurig worden omschreven aan de hand van een aantal karakteristieke eigenschappen. Dat kan niet bij een broedpopulatie. Zolang een broedpopulatie niet gekloond is, zal deze per definitie bestaan uit genetisch verschillende individuen. Dat betekent dat het voorspellen van het voorkomen van een type eenduidiger is, dan het voorspellen van het voorkomen van een broedpopulatie. De mate van broedplaatstrouw en daarmee de uitwisseling van genetische informatie verschilt sterk per soort. De snelheid van differentiatie in kenmerken tussen populaties is daarmee onlosmakelijk verbonden.

Individen en populaties Er is een belangrijk verschil tussen het voorspellen van de geografische herkomst van een individu of die van een populatie. De geografische herkomst van individuen kan bijvoorbeeld worden voorspeld aan de hand van POSCON, het computerprogramma bijgevoegd bij Engelmoer & Roselaar (1998). Het voorspellen van populatiesamenstelling en het schatten van de betrouwbaarheid van zo'n voorspelling moet aan de hand van andere methodes.

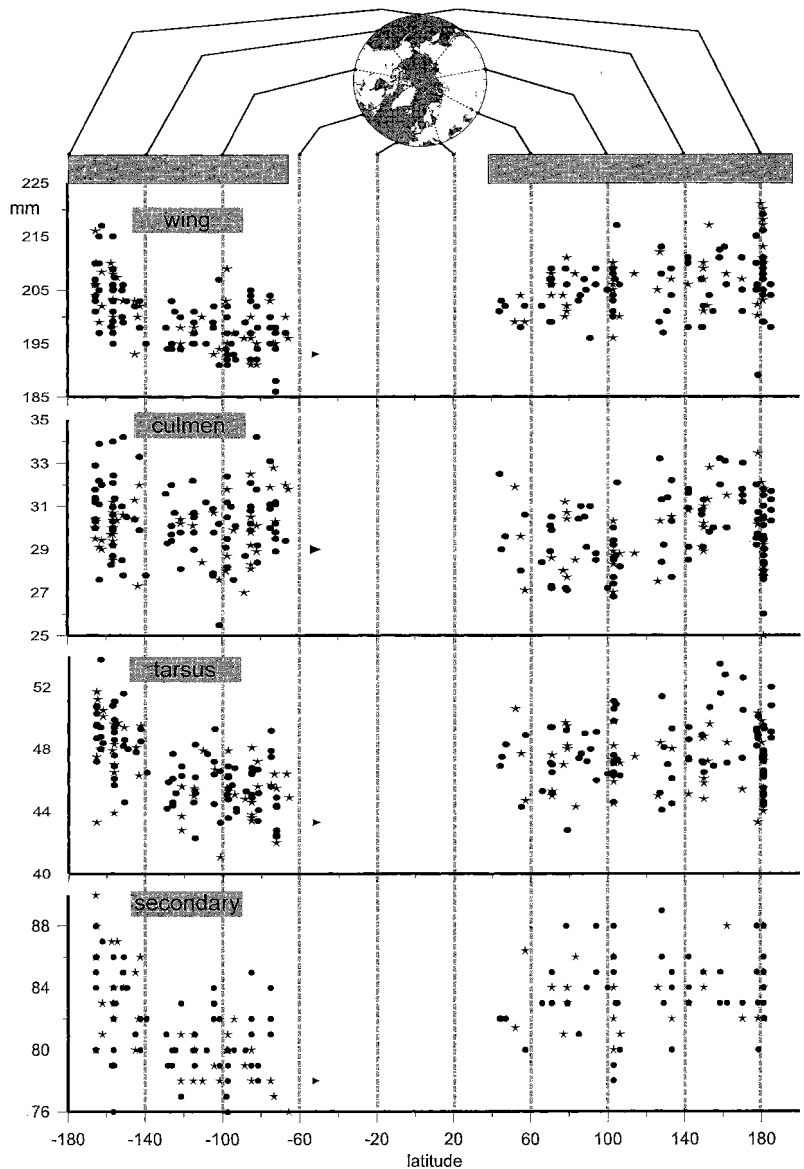
DNA in het veldwerk Vaak wordt vogelrings het licht in de duisternis beloofd, als ze bloedmonsters zouden nemen bestemd voor DNA-analyse. De praktijk blijkt dan altijd weerbarstiger, o.a. omdat (1) de vergelijkingsbestanden ontbreken of te klein zijn; (2) er vaak nauwelijks verwerkingscapaciteit is, waardoor de koelkasten vol raken; (3) DNA-analyses voor ringgroepen op vrijwilligersbasis vrijwel altijd te duur zijn; en (4) ethische bezwaren tegen ringen en bloed aftappen steeds vaker een rol gaan spelen bij het verlenen van een vergunning.

Dit betekent dat bij het ringen ook het harde handwerk in de vorm van het verzamelen van lichaamsmaten en kleedkenmerken dringend nodig blijft. Het is vooral nodig om tot goed inzicht te komen in de jaarcyclus en trekpatronen van de verschillende soorten en hun binnensoort variaties, waarmee een nieuwe 'Rose & Scott' kan worden aangepast. We zouden er de internationale vogelbescherming een grote dienst mee bewijzen!

Literatuur

- BYRKJEDAL I. & THOMPSON D. 1998. Tundra Plovers - The Eurasian, Pacific and American Golden Plovers and Grey Plover. Academic Press Ltd., London.
- ENGELMOER M. & ROSELAAR C. S. 1998. Geographical Variation in Waders. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht.
- ROSE P. M. & SCOTT D. A. 1997. Waterfowl Population Estimates. Wetlands International Publication 44. Wetlands International, Wageningen.

Figuur 3. Lichaamsmaten van Zilverplevieren uit de broedgebieden. Op de X-as zijn de lengtegraden weergegeven vanaf 180° O. Van boven naar beneden zijn volgende maten weergegeven (mm): vleugellengte, snavelengte, tarsuslengte en vleugelbreedte. Verklaring van de symbolen: rondjes mannetjes; sterren vrouwjes.



Het Fylogenetisch Soortbegrip

GEORGE SANGSTER

Gezien de centrale rol die soorten spelen in studies over biodiversiteit en onderzoek naar evolutionaire processen is het opmerkelijk dat er nog geen consensus is bereikt over de definitie van de term "soort". Het debat over soortbegrippen is een van de meest persisterende controverses in de biologie. Ornithologen spelen een prominente rol in dit debat en zijn verantwoordelijk geweest voor de ontwikkeling van zowel het Biologisch Soortbegrip (Mayr 1942) als het Fylogenetisch Soortbegrip (Cracraft 1983).

Sinds de jaren veertig is het Biologisch Soortbegrip algemeen geaccepteerd geraakt onder biologen. Het Bio-

logisch Soortbegrip beschouwt soorten als reproductief geïsoleerde populaties die op basis van een analyse van processen zoals hybridisatie en *gene flow* kunnen worden onderscheiden. De introductie van de fylogenetische systematiek in de jaren zestig heeft het debat over soorten nieuw leven ingeblazen en heeft het belang van de evolutionaire geschiedenis van soorten benadrukt. Het Biologisch Soortbegrip botst met de principes van fylogenetische systematiek omdat de onderlinge kruisbaarheid van soorten misleidend kan zijn bij het bestuderen van historische verwantschappen. Omdat sommige, maar niet alle, biologische soorten bestaan uit meerdere evolutionaire eenheden zijn de soorten die door het Biologisch Soortbegrip worden onderscheiden niet equivalent en daardoor niet geschikt voor het bestuderen van patronen van biodiversiteit. Een fundamenteel probleem met het Biologisch Soortbegrip is dat het hybridiserende

soorten als reproductief geïsoleerd beschouwd "in de zin dat ze niet fuseren tot één populatie" (Mayr 1982: 285), waardoor het onderscheiden van soorten in feite neer komt op het doen van (subjectieve) voorspellingen over het al dan niet fuseren van taxa in de toekomst.

Het *Fylogenetisch Soortbegrip* definieert soorten als populaties die zich onderscheiden van andere populaties door de aanwezigheid van unieke kenmerken of unieke combinaties van kenmerken. Een belangrijk voordeel van het *Fylogenetisch Soortbegrip* is dat soorten worden onderscheiden op basis van variatiepatronen die direct en objectief kunnen worden beoordeeld en dus niet berusten op aannames over de toekomst. Omdat fylogenetische soorten basale taxonomische eenheden zijn, zijn ze geschikt voor vergelijkende studies. De toepassing van het *Fylogenetisch Soortbegrip* zal waarschijnlijk leiden tot een sterke toename van het aantal vogelsoorten. Omdat het *Fylogenetisch Soortbegrip* de aandacht vestigt op duidelijk gedifferentieerde taxa die voorheen als "ondersoort" werden beschouwd zal het bijdragen aan een beter begrip van de diversiteit van vogels en zal het de bescherming van dergelijke taxa ten goede komen.

De Commissie Systematiek Nederlandse Avifauna (CSNA) heeft het *Fylogenetisch Soortbegrip* toegepast op de Nederlandse avifauna en heeft op basis daarvan een aantal taxa als soorten erkend (Sangster *et al.* 1999).

Literatuur

- CRACRAFT J. 1983. Species concepts and speciation analysis. *Curr. Ornithol.* 3: 159-187.
- MAYR E. 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia Univ. Press, New York.
- 1982. *The growth of biological thought*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts.
- SANGSTER G., HAZEVOET C. J., VAN DEN BERG A. B., ROSELAAR C. S. & SLUYS R. in press. Dutch avifaunal list: species concepts, taxonomic instability, and taxonomic changes in 1977-98. *Ardea*.

Soortbegrip of soortmodel?

JAN WATTEL

Het woord 'soort' is in de systematiek omstreken. Onderzoekers vinden het van belang om er een zeer scherp omschreven betekenis aan te geven, er een technische term van te maken, maar dit lijkt niet te lukken. Wat een soort is, blijkt te veranderen met de ontwikkeling van de wetenschap. Bovendien worden veel eisen aan het begrip 'soort' gesteld. Het moet ruimte laten voor variabiliteit tussen de geslachten en de leeftijdscategorieën, maar ook voor geografische variatie. Het moet uitgangspunt zijn voor de systematiek en naamgeving, maar ook een rol vervullen in de evolutietheorie. En dan moet het ook nog voor alle organismen toepasbaar zijn. Lange tijd voldeed het Biologisch Soortbegrip van Mayr (1942) redelijk aan deze eisen (soorten zijn groepen van zich onderling voortplantende natuurlijke populaties, die repro-

ductief van andere dergelijke groepen gescheiden zijn). De laatste tientallen jaren komt er veel kritiek op deze definitie, die te onwrikbaar klinkt en in de praktijk alleen goed is toe te passen op organismen met seksuele voortplanting (zoals vogels), die in hetzelfde gebied voorkomen (*sympatrisch* zijn). Het is beter om de definitie van Mayr te zien als een *model* dat ons helpt om zicht te krijgen op de rol van soorten in de evolutie. Een model kan uitgebreid worden met nieuwe elementen en dwingt het onderzoek naar de onderlinge relaties van soorten en groepen binnen soorten niet in een keurslijf.

In de loop van de tijd zijn, in navolging van Mayr, veel definities voor het begrip 'soort' gelanceerd (misschien wel tien of meer), die alle bepaalde punten verhelderen en op andere punten tekort schieten. Elementen uit al die verschillende definities kunnen wel bijdragen aan het soortmodel, maar geven geen van alle een volledig beeld van alle aspecten van de soort. Dat geldt ook voor het *Fylogenetisch Soortbegrip* dat berust op de fylogenetische methodiek om evolutionaire patronen te ontdekken in groepen organismen (voor het eerst beschreven door Hennig in 1950). Deze methode kan de ontwikkeling van kenmerken in de loop van de evolutionaire geschiedenis in kaart brengen en is daarom een heel belangrijke aanwinst voor het arsenaal van de systematiek. Dat geldt in het bijzonder nu in snel tempo vele nieuwe, moleculaire kenmerken worden ontdekt.

Strikte toepassing van het *Fylogenetisch Soortbegrip* stuit echter ook op bezwaren. Principieel is dat het zich concentreert op patronen en dat de voorvechters van dit begrip in feite geen rekening houden met het gegeven dat binnen soorten nu eenmaal onderlinge voortplanting optreedt. Het verband tussen individuen of groepen binnen een soort moet dan ook als een weefsel worden voorgesteld. De fylogenetische methodiek kan zo'n weefsel niet analyseren. Boven het niveau 'soort' levert de evolutie een boomvormig vertakt patroon op. De fylogenetische methodiek is ontworpen om dat patroon te vinden. Van meer praktische aard is het punt dat men niet samen voorkomende (*allopatrische*) populaties veel sneller als aparte soorten beschouwt. Het herkennen van ondersoorten acht men ongewenst. Daardoor zijn avifaunistische lijsten aan snelle veranderingen onderhevig. Dit levert buiten de kleine kring van de systematische wetenschap problemen op, met name omdat zulke lijsten ook ten grondslag liggen aan politieke en juridische aspecten van het natuurbehoud.

Meinte Engelmoer, Bentismaheerd 39, 9736 EC Groningen

Andreas J. Helbig, Vogelwarte Hiddensee, D-18565 Kloster, Germany

Arne O. Mooers, Zoological Museum, P.O. Box 94766 1090 GT Amsterdam

George Sangster, Nieuwe Rijn 27, 2312 JD Leiden

Jan Wattel, Irenelaan 9, 1911 HT Uitgeest