



Nyt lys på fuglenes evolution og verdenserobring

Jon Fjeldså

Natural History Museum of Denmark and GLOBE Institute,
University of Copenhagen, Denmark



Danmarks
Grundforskningsfond
Danish National
Research Foundation

Center for Macroecology, Evolution and Climate
Natural History Museum of Denmark
University of Copenhagen

Jeg vil

- Beskrive hvorledes nye analysemetoder og muligheden for at håndtere enorme datamængder har vendt op-ned på forståelsen af fuglenes evolution
- Anvende fugledata til at belyse hvilke økologiske forhold og processer, der er grundlag for den enorme geografiske variation i artsrigdom
- Og diskutere hvorledes sådanne indsigter kan hjælpe os med at prioritere globale bevarings-strategier

Fuglene er godt udforsket og er derfor egnede til at analysere generelle spørgsmål. Alligevel er der stadig brug for bedre data, fra målrettet indsamling på udvalgte steder, og med fokus på at skaffe DNA-prøver, anatomisk materiale og detaljeviden om fødevalg og tilpasninger.



Her: den første
indsamlings-
indsats, i 2006, i
de højeste bjerge
på øen Makira i
Salomonøerne



Her arbejdes der med præparering af fugle, under to uger i konstant regn i Bauro-hølandet på Makira. Ingen nye fuglearter, men vi fik DNA-materiale af næsten alle arter, og bedre beskrivelser af dragtvariation og biologi hos lidt kendte arter.



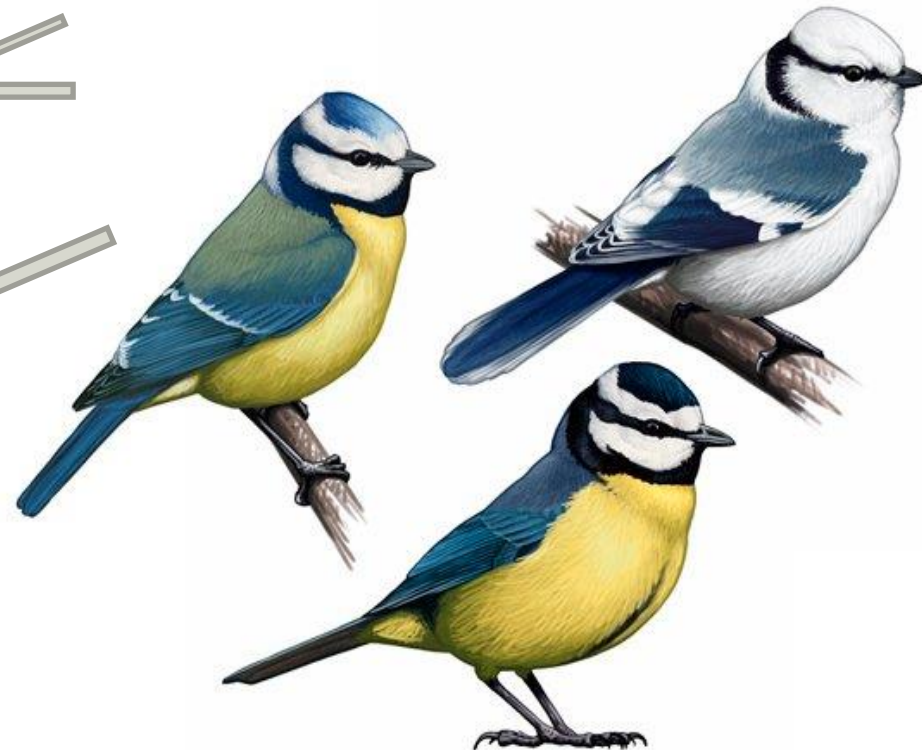
‘De varme lande’ byder på udfordringer af mange slags. Man lærer hurtigt at myrerne repræsenterer et større problem end slanger og løver!



Moderne indsamling fokuserer især på at skaffe vævsprøver til genetiske data. Siden 1987 har vi indsamlet 36.000 prøver av 1/3 af verdens fuglearter. Der er også stort behov for anatomisk materiale (skeletter og eks. på sprit), og at få opbygget databaser over biologiske træk.



For 50 år siden troede man, at man var tæt på at kende alle verdens fugle. Men nye data viser at mange velkendte arter må splittes op i flere evolutionære enheder. Blåmejsen repræsenterer mindst fire arter!



Grundige analyser af tropiske fugle viser
komplicerede mønstre af lokal differentiering. Vi
ender måske med at skulle anerkende >12.000 arter.

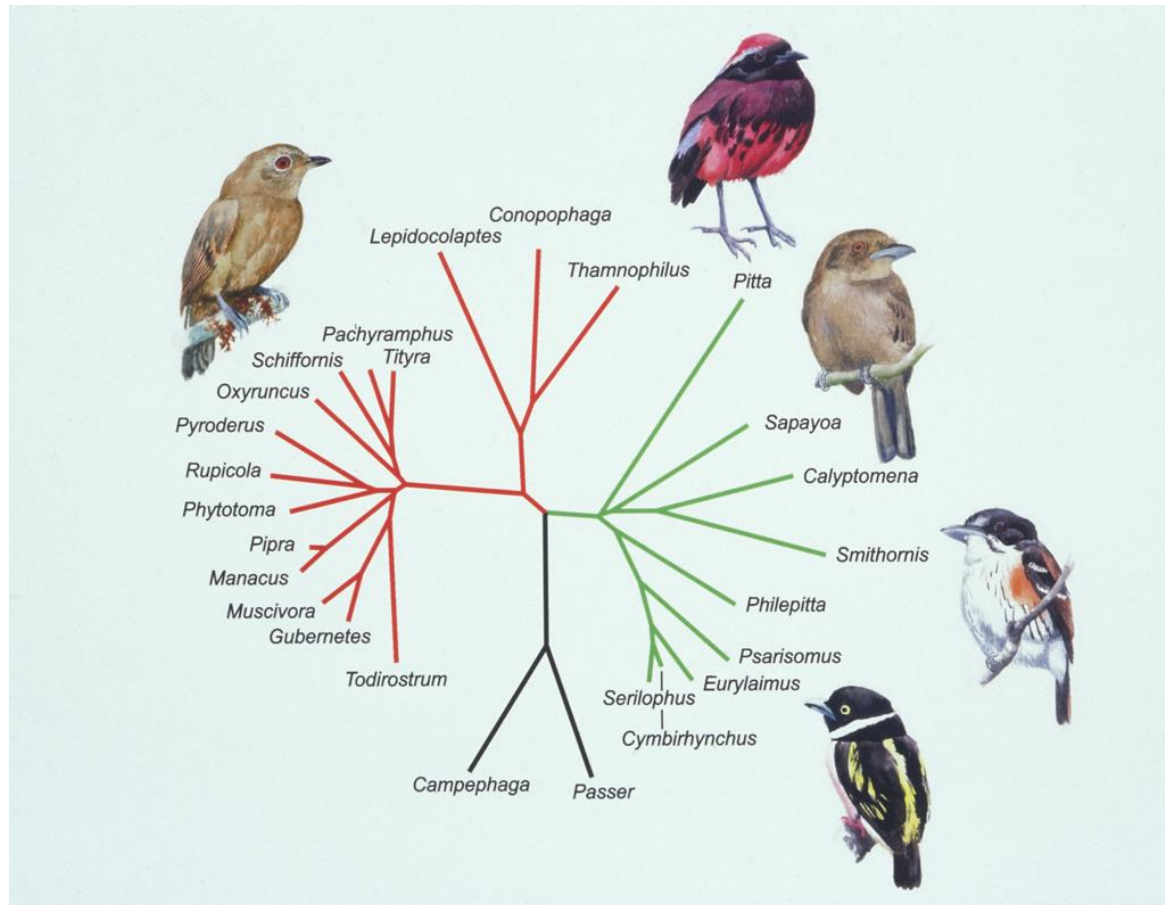


Mange arter flyttes rundt i fuglesystematikken, idet DNA-data viser at de var placeret helt forkert, ud fra tidligere overfladiske undersøgelser. Brun Ibon fra Philippinerne blev regnet for en brillefugl – men er verdens ældste spurv. Og det passer også med detaljer i kraniet, især de kraftige fæster for kæbemuskler



DNA-data har afsløret talrige fejl i den traditionelle morfologi-baserede klassifikation. Sapayoa (i Colombia) ligner visse af Sydamerikas suboscine spurvefugle (røde grene på stamtræet) men DNA viser slægtskab med brednæb og pittaer i den Gamle Verden (grønne grene, til højre). Sapayoagrenen er 38 millioner år gammel.

Antallet af familier af spurvefugle måtte øges med 41% for å markere hvilke arter, der er 'noget for sig selv'



En af de nyeste opdagelse: *Elachura formosa* (Perleskæltimalie)
er ikke, som antaget, en timalie ... men nærmest beslægtet med
silkehalegruppen, og fuglekonger.



Fuglenes oprindelse:

Heilmann's hypotetiske fuglestamform er i dag blevet erstattet af små, fjerklædte rovdinosaurer, som er godt dokumententeret gennem talrige velbevarede fossiler

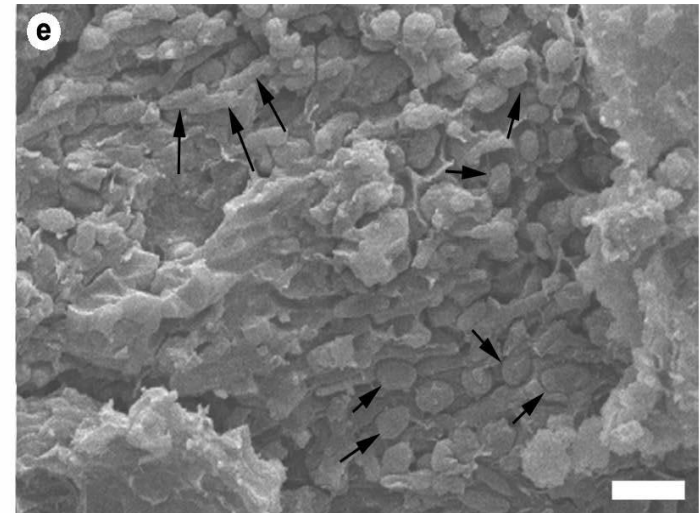
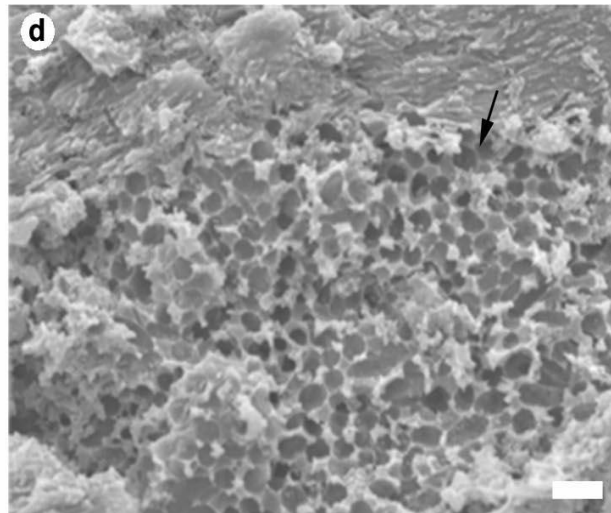
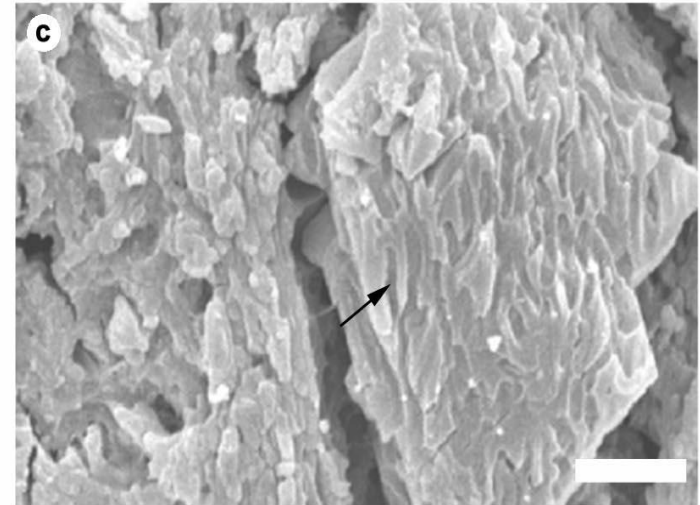
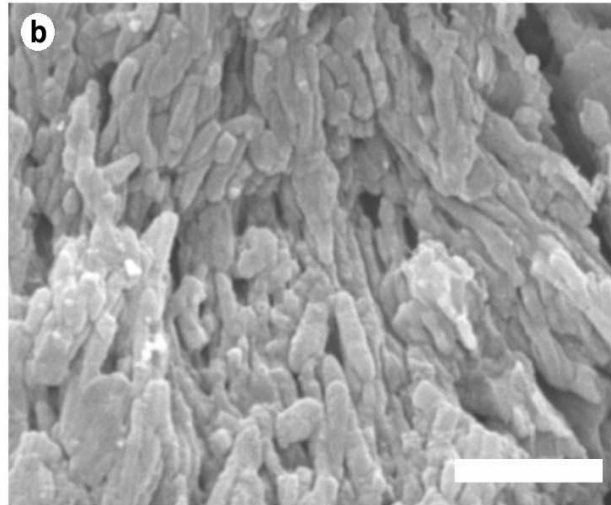


Feathered Dinosaurs



Vi kender i dag fossiler af et stort antal mere eller mindre fjerklædte overgangsformer mellem rovdinosaurer (microraptorer) og fugle

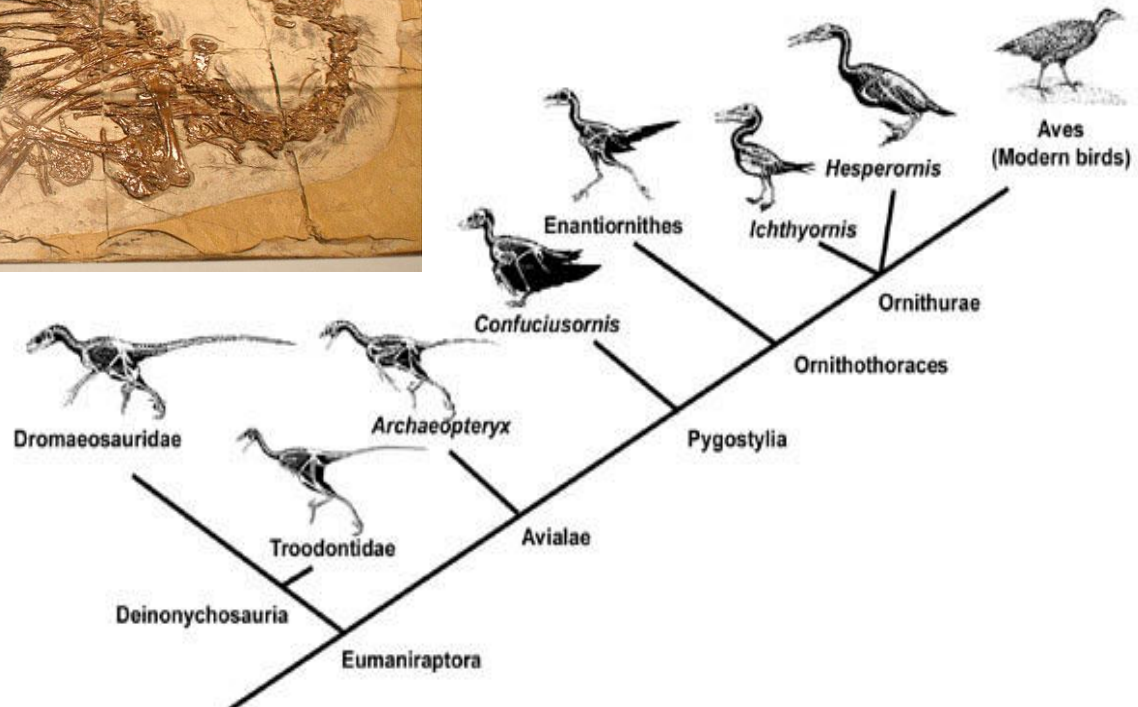
Fossiler fra Jehol (Kina) er så godt bevarede at det er muligt at studere fjerenes melanin-korn og bedømme deres farver



Caudipteryx-fossil, en fjerklædt dinosaur. Overgangen til moderne fugletyper strakte sig over >100 millioner år.

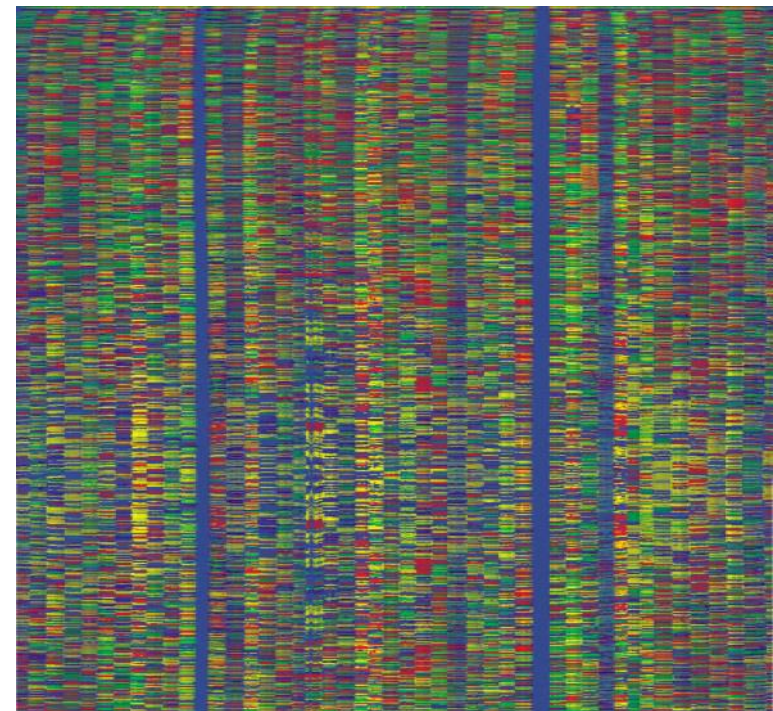


Den vigtigste ændring: alt er blevet forenklet og lavet lettere og mere energi-effektivt



Den nyeste revolution med ‘next generation sequencing’ giver adgang til ALLE arveanlæt. Genom-sekventering er blevet hurtig og forholdsvis billig. Faktisk er det for tiden computerkapaciteten som begrænser vore muligheder for at analysere datamængderne.

Statens Naturhistoriske Museum leder, sammen med Beijing Genomic Institute og Smithsonian Institution, arbejdet med at sekventere genomer for **alle** verdens fuglearter



Genomdata gør det muligt at fastlægge den genetiske basis for nye tilpasninger

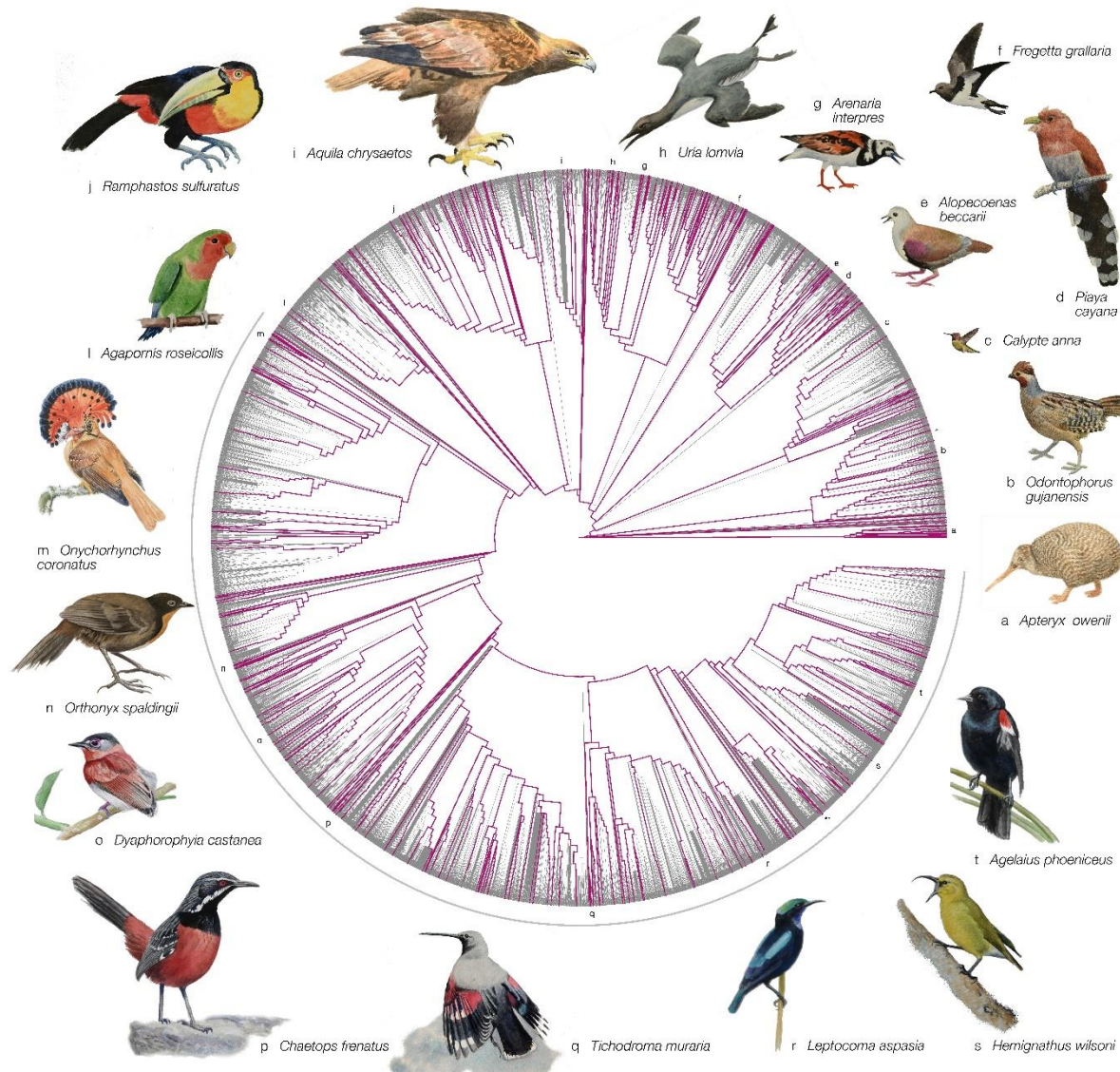
Vi ved allerede at:

- Genomet blev kraftigt reduceret i takt med udviklingen af flyveevne og letvægts-skelet. Den største reduktion ses hos kolibrier.
- Det skyldes især, at duplikationer og viralt DNA er elimineret, og at gen-ekspressionen reguleres af millioner af korte, stærkt konserverede ‘koder’
- Immunforsvaret er ineffektivt i de ældste fuglegrupper (ænder og høns) og meget avanceret hos sangfuglene.
- Vokal læring (hos kolibrier, papegøjer og sangfugle) kontrolleres af stort set de samme gener som styrer tale hos mennesker.
- At variation af haplotyper giver mulighed for at modellere ændringer i bestandsstørrelse over de sidste hundredtusinder af år ...
- O.m.a.



En revolution med ‘big data’

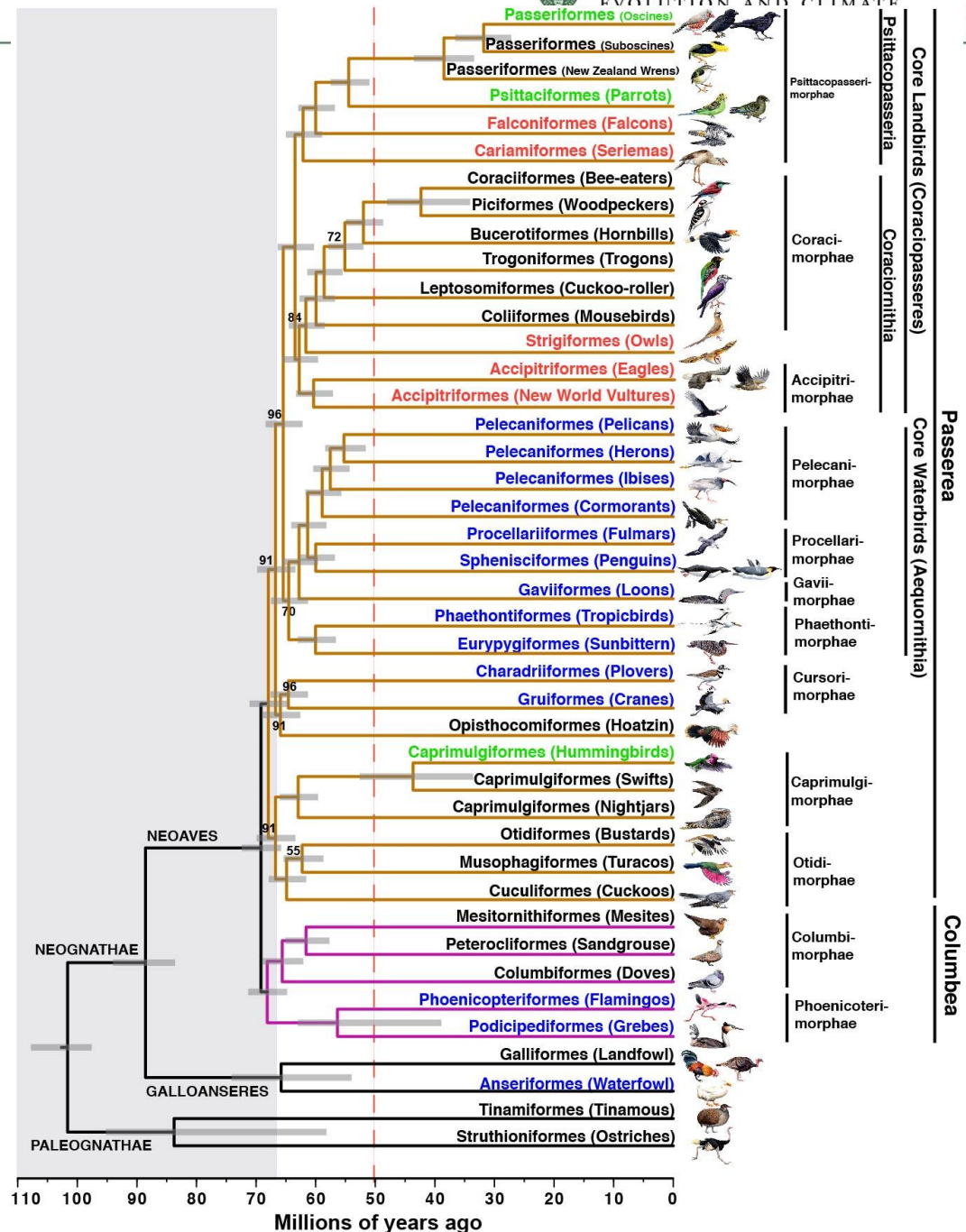
- Første runde af Avian Phylogenomics-projektet blev publiceret i et særnummer af ”Science” i 2014
- Strudselignende og ande/hønsefugle blev udspaltet midt i kridttiden
- De øvrige hovedgrupper opstod ‘eksplosivt’ for 66-55 mill. år siden
- Først kom en ret heterogen fauna – Metaves
- Derefter rovfuglestrategien med redefaste unger ...
- som igen gav ophav til frugt- og insektædere
- Generelt: oprindelse i syd
- Se Science nr 346 (2014)



Genomkonsortiet kører hurtigt videre. Her er det nyeste stamtræ (fra februar 2020; upubliceret), hvor alle familiegrupper er på plads.

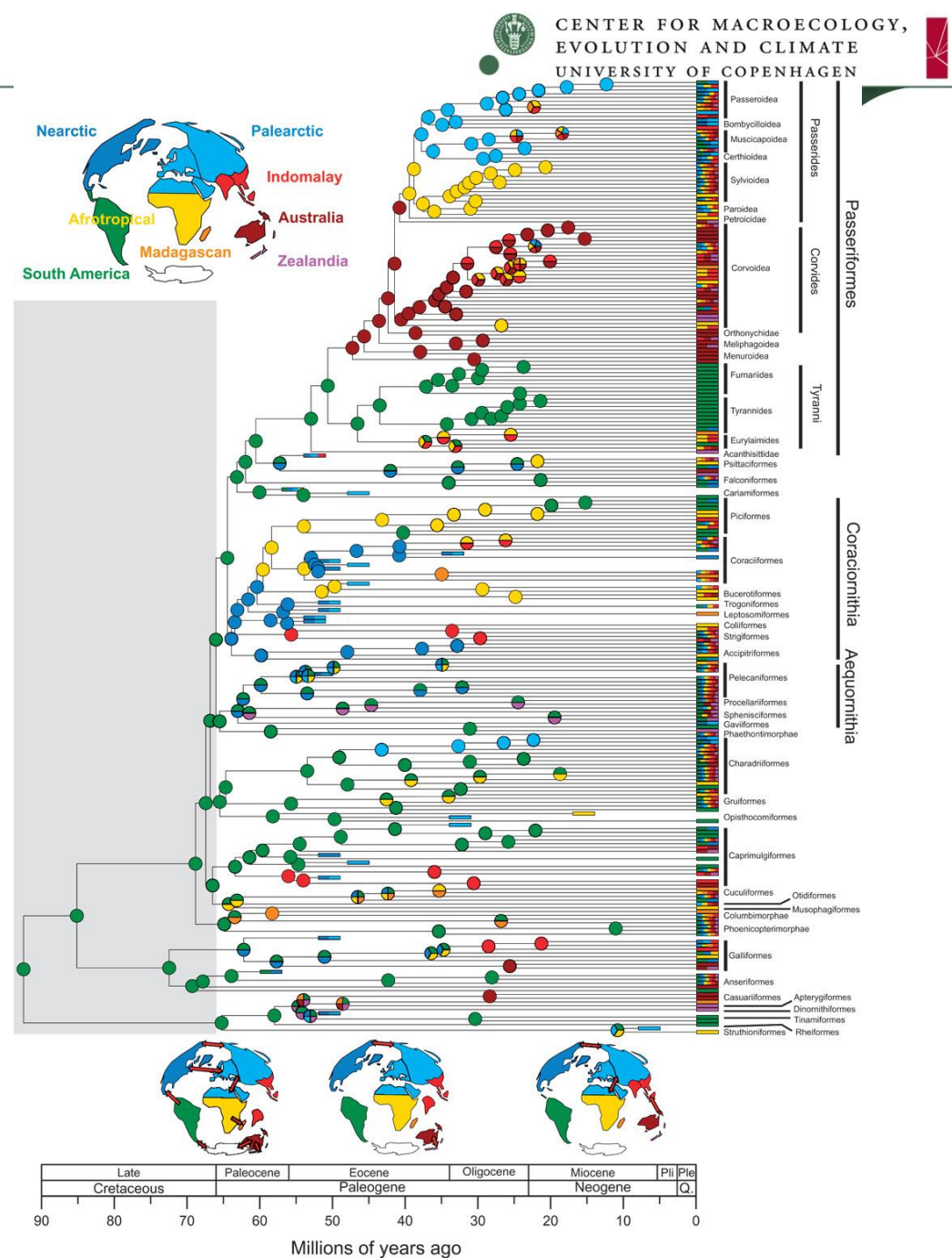
Det tidskalibrerede stamtræ af 2014

- viser at de moderne fuglegrupper opstod, i meget hurtig rækkefølge, umiddelbart efter miljø-katastrofen, da jorden blev ramt af en asteroide for 66 millioner år siden.
- Spurvefuglene er den yngste hovedgruppe af fugle, men omfatter >60% af alle nulevende arter



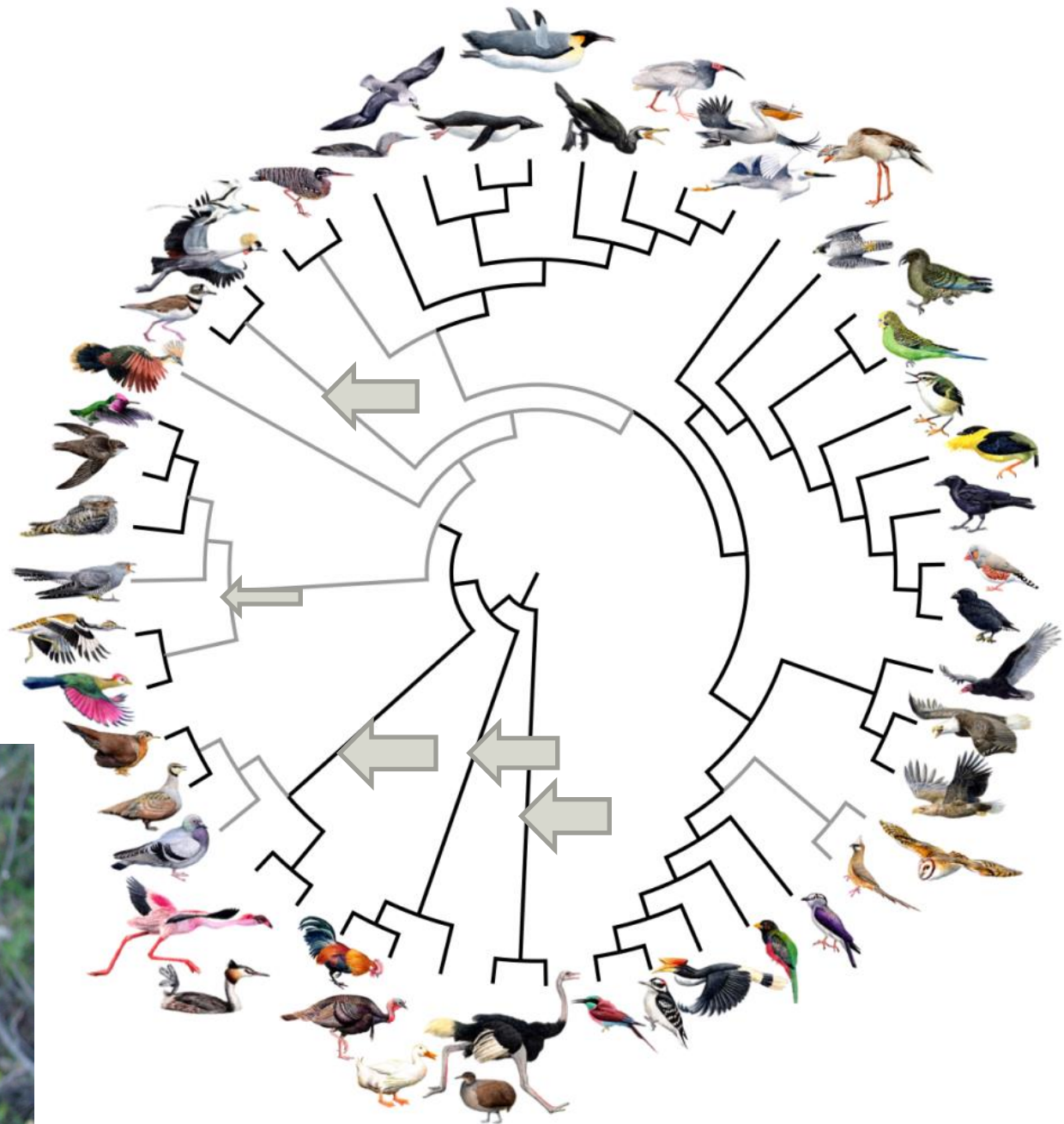
Med et godt underbygget stamtræ for alle fuglegrupper, kan vi forbinde dets grene med data om geografiske udbredelser og beregne de mest sandsynlige oprindelsesområder. De moderne fuglegrupper overlevede formentlig miljøkatastrofen for 66 mill.år siden i Sydamerika/Antarktis.

(tidligere antog man ... inspireret af ideen om 'edens have', at evolutionen udgik fra Orienten).

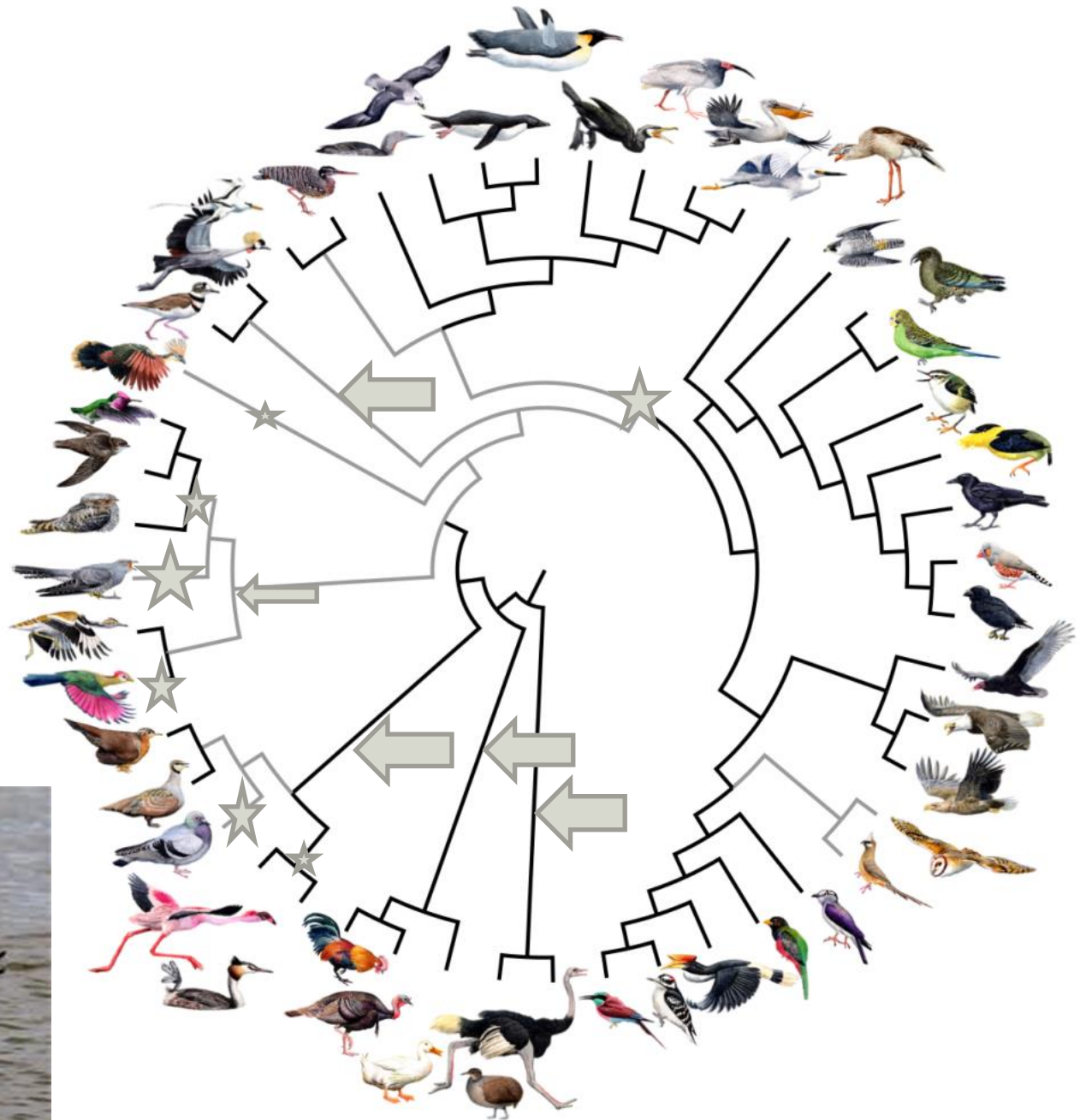


Vigtige evolutionære
ændringer:

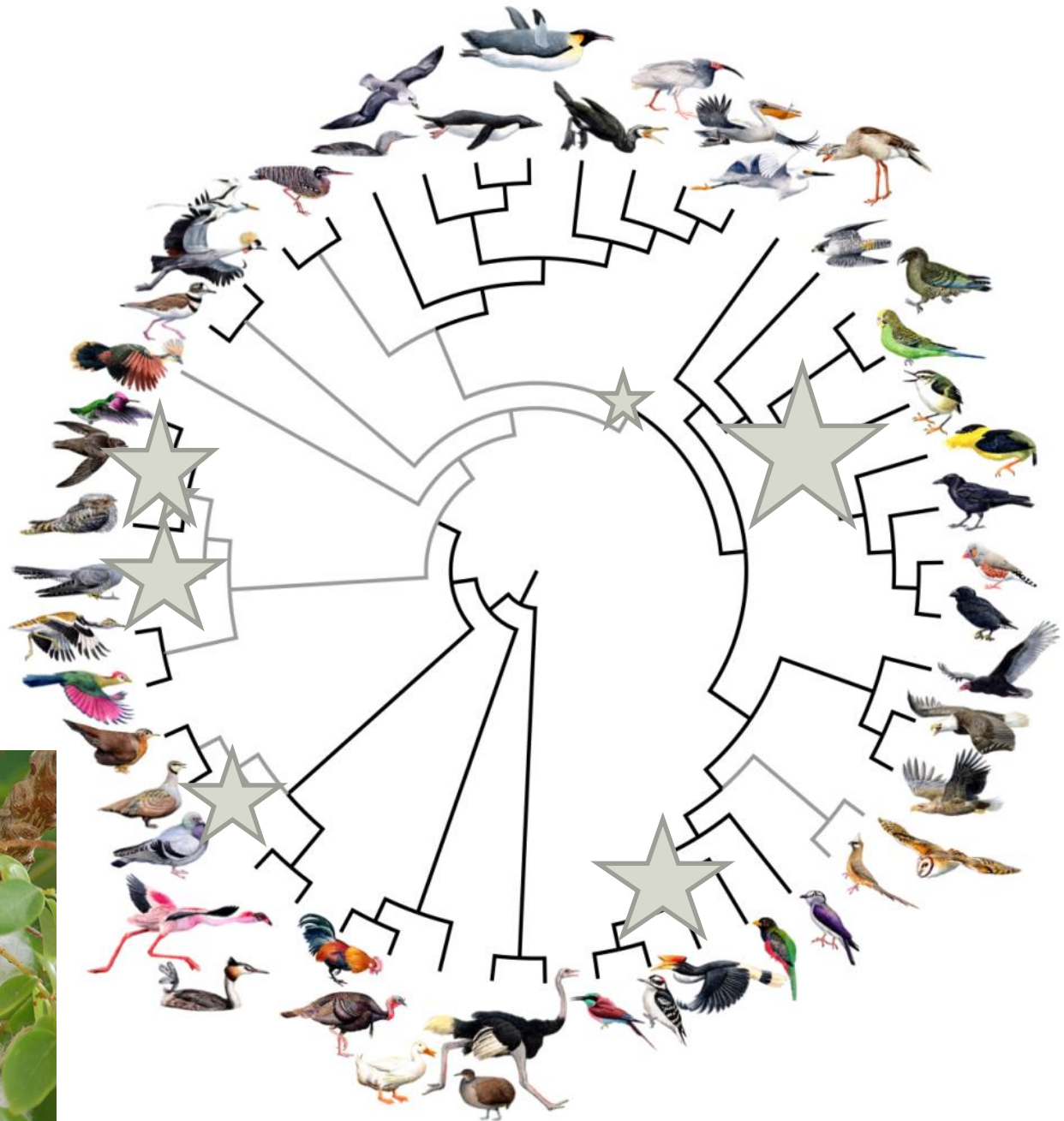
Nogle grupper har
bevaret den
formentlig
oprindelige strategi
med overvejende
rededeflyende unger.



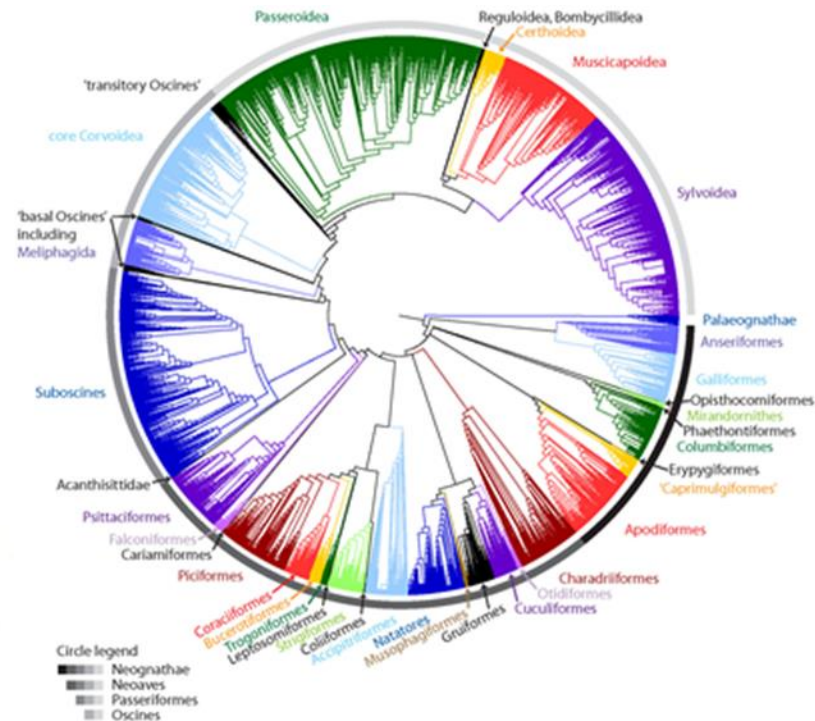
Og her sker
ændringerne til at
have unger der er
mere afhængige af
fodring, eller
'parkering' i en
sikkert placeret
rede.



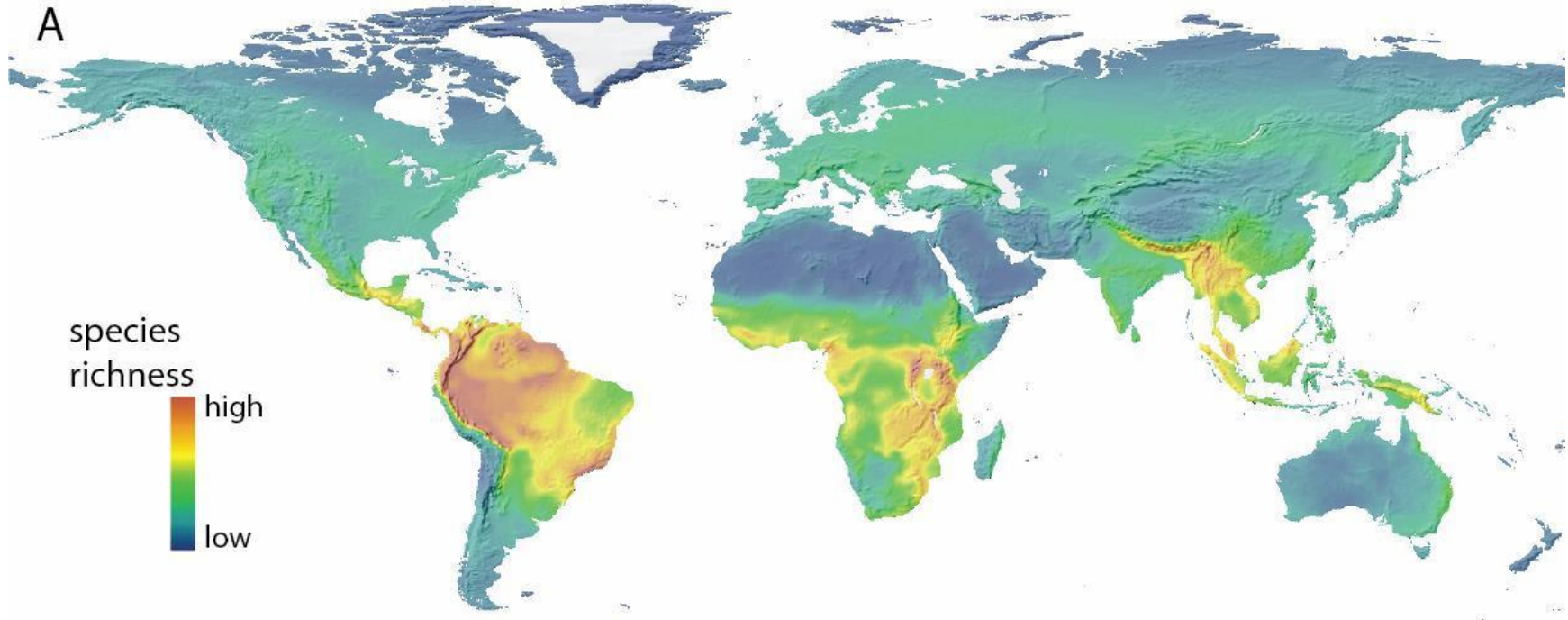
Og her er de avancerede redefaste grupper - en væsentlig forudsætning for specialisering til et bredt spektrum af svært tilgængelige fødetyper.



Mit eget fokus: **spurvefuglene**, som omfatter 60% av alle fuglearter. Selv om gruppen ser ud til at være opstået på det gamle sydkontinent, har den i dag spredt sig over hele verden og tilpasset sig et bredt udvalg af økologiske nicher (Fjeldså et al., **The Largest Avian Radiation**, i trykken, Lynx ed.)



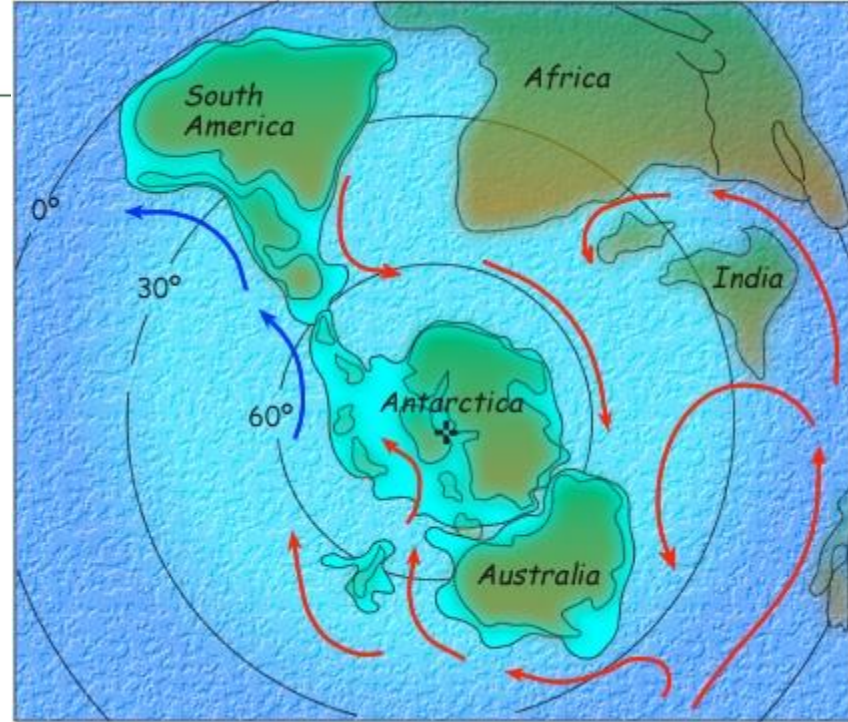
Det næste store spørgsmål er så, hvorledes den nuværende fordeling, med flest arter ved ækvator, har udviklet sig over tid. Kortet viser variation i antal af ca. 26.000 arter af fugle, pattedyr og amfibier.



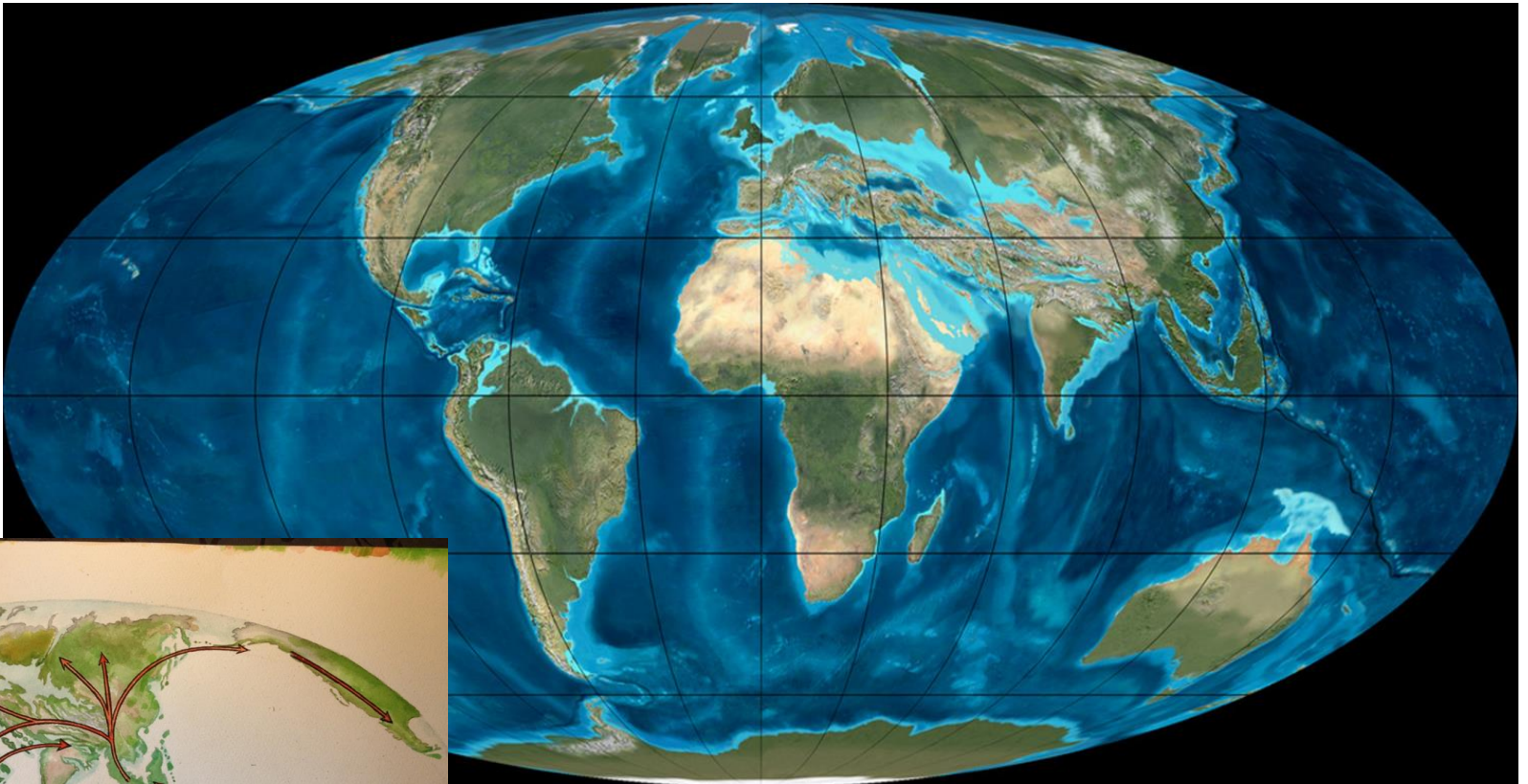
For 60 millioner år siden

hang Sydamerika, Antarktis og Australia sammen, men var isoleret fra de øvrige kontinenter. Hele verden havde et varmt klima.

Sangfuglene udviklede sig i total isolation i syd, mens den nordlige halvkugle hurtigt fik et meget anderledes fugleliv, med bl.a. skrigefugle og musefugle.



Ved starten av Oligocentiden (34 Mya) var Antarktis isoleret i syd og begyndte at nedkøles. Australien nærmede sig Asien, og de første sangfugle kunne sprede sig til Asien ... og de kom hurtigt videre

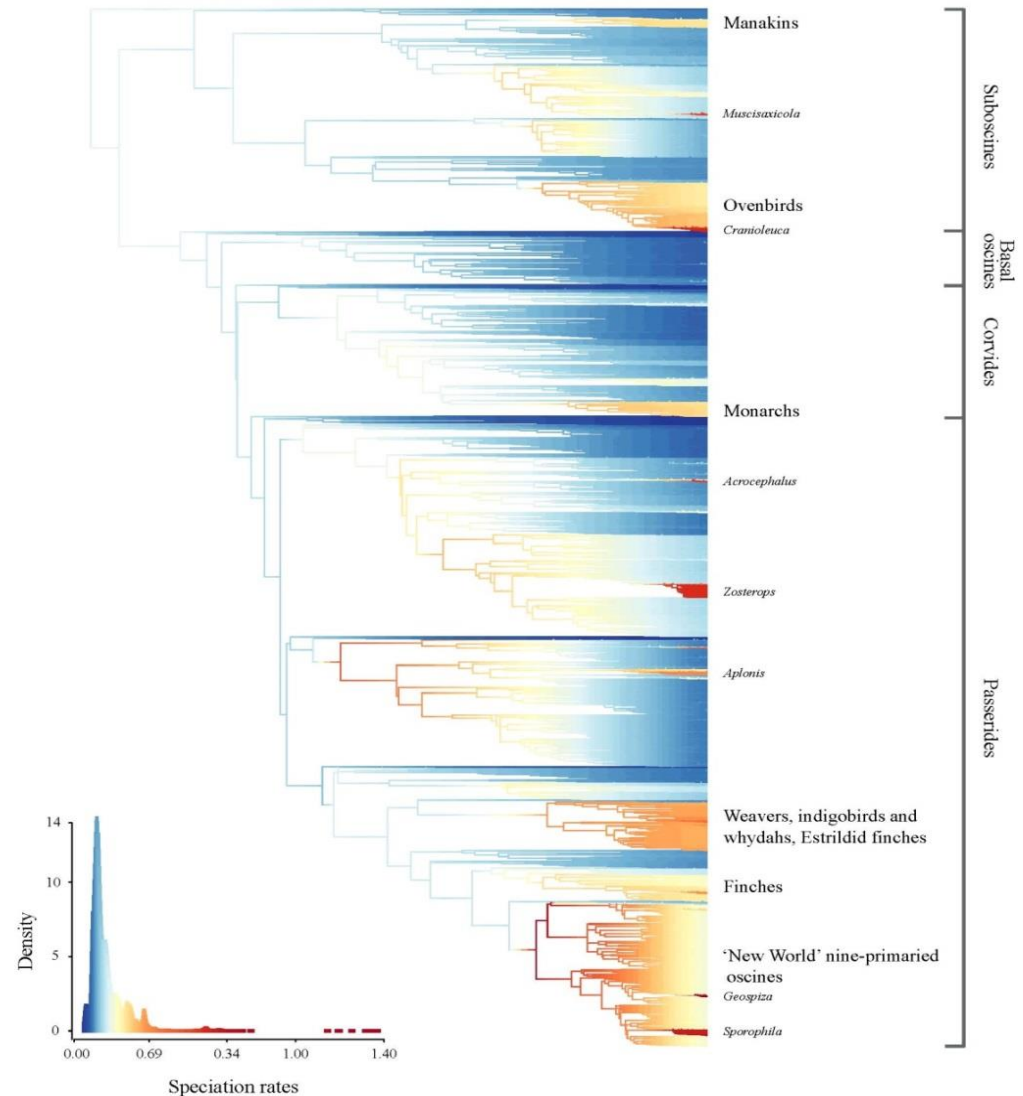
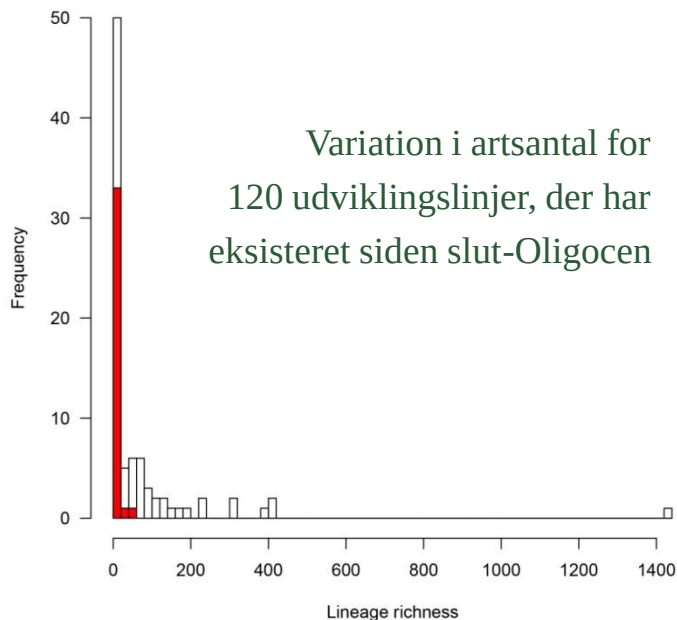


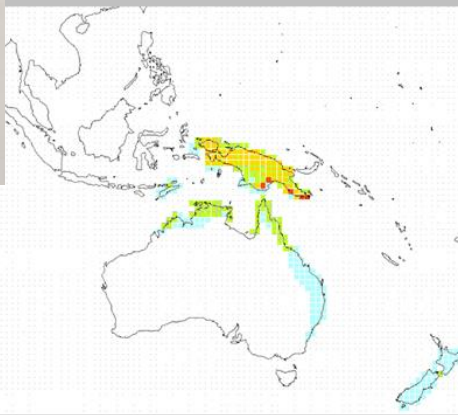
De enkelte familier har spillet meget forskellige roller i sangfuglenes ‘verdenserobring’



- Nogle grupper har kun overlevet som relikte bestande i det Australske ‘oprindelses-område’.
- Andre har vist stor økologisk radiation indenfor et begrænset område (f.eks. vangaer i Madagaskar).
- Atter andre har vist stor geografisk ekspansion, men har stort set bevaret samme økologi (f.eks. piroler).

Spurvefugles stamtræ er meget asymmetrisk. Mange udviklingslinjer forblev artsfattige, men de store anta arter opstår gennem forholdsvis få ‘eksplosive’ ekspansioner



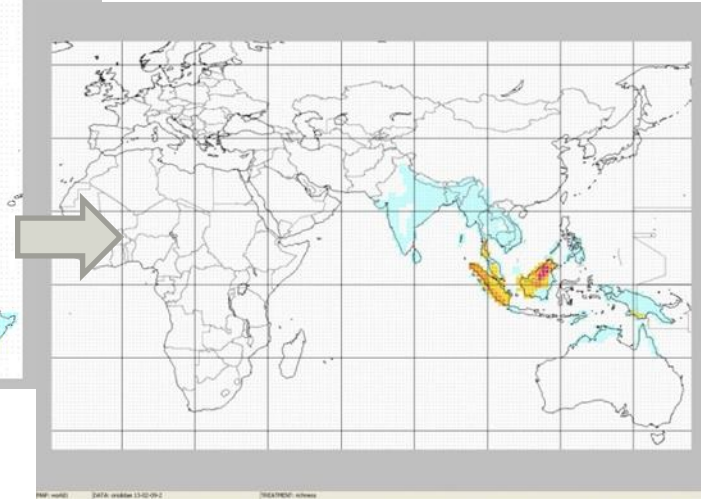
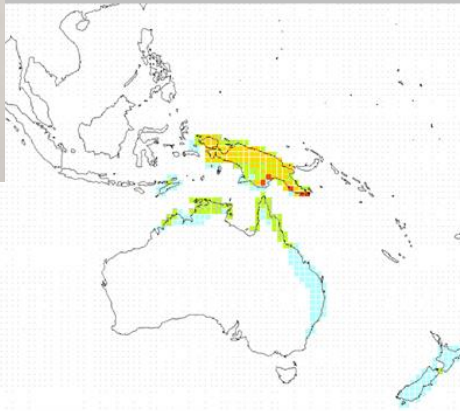


Pirola species: "first
rootpath quartile" (inkl. den
uddøde New Zealand
Thrush)



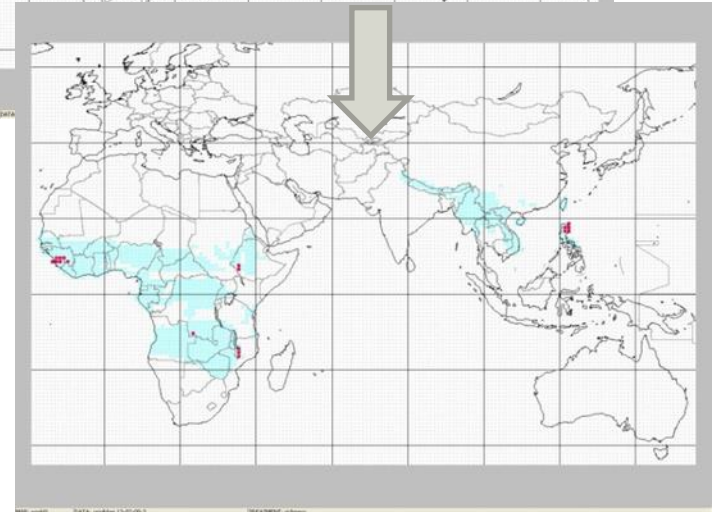
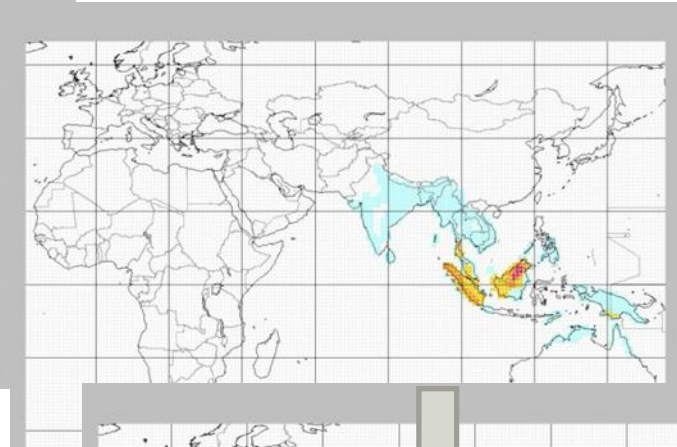
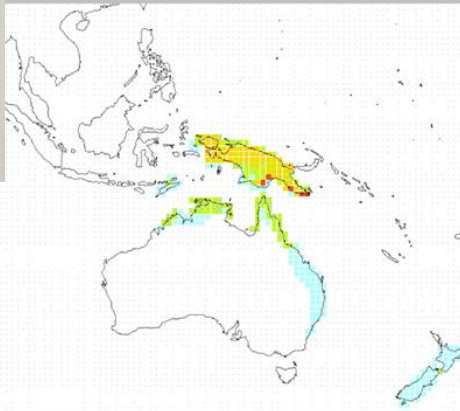


Flere piroler: "second rootpath quartile"



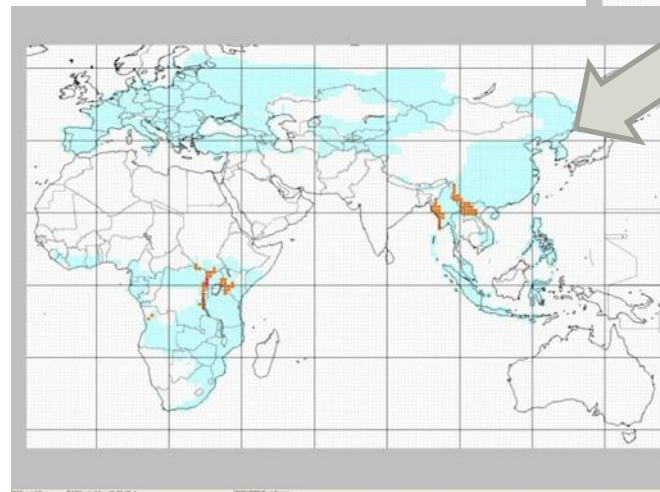
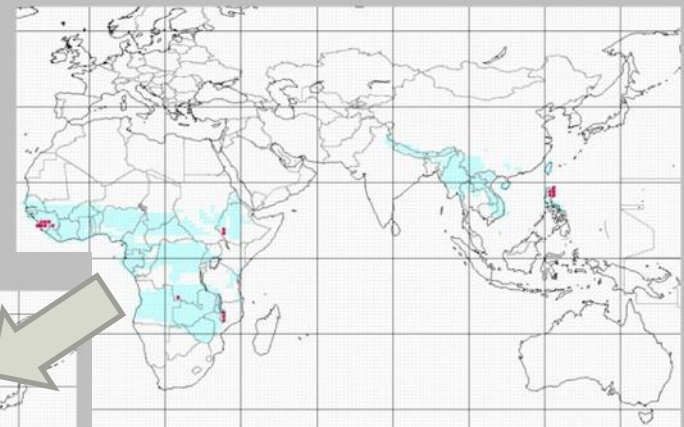
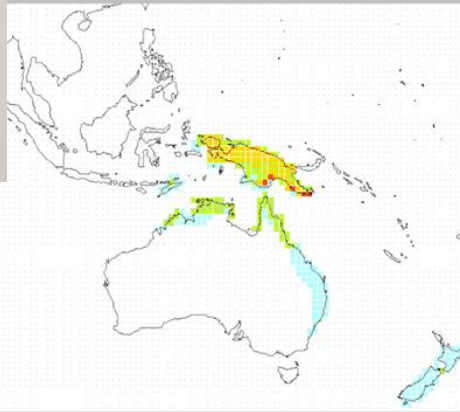


Endnu flere: "third rootpath quartile"





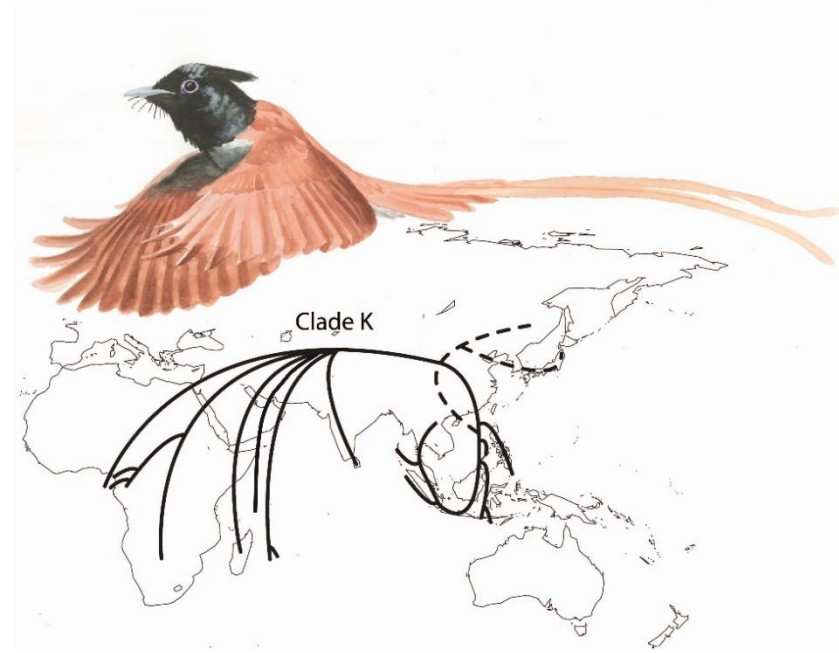
Og de yngste piroler: "fourth rootpath quartile"



Visse fuglegrupper anlægger en ‘vagabond-strategi’ som tillader en hurtig ekspansion med udvikling af nye arter i geologiske perioder, hvor der opstår mange øer på grund af pladetektonik eller lavt havniveau.



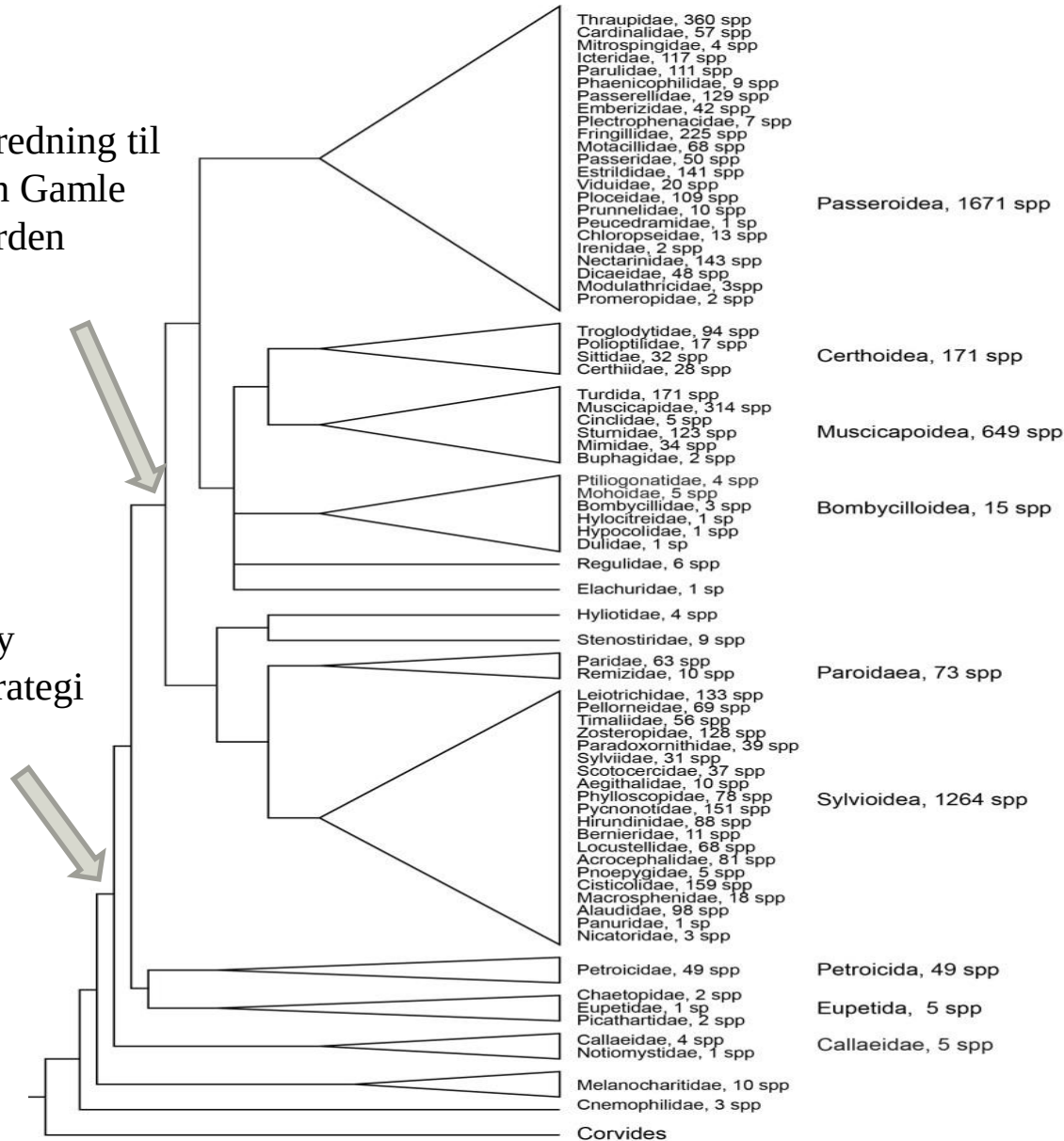
Sådanne arter, blandt andet monarkfluesnappere, er generelt sociale, men har opgivet den gamle strategi med kooperativ ynglen). De er habitat-generalister men kan hurtig specialisere sig til et lokalt skovmiljø.



Ekspløsiv ekspansion blandt de 'højere sangfugle'

Spredning til
den Gamle
Verden

Ny
strategi



En ny ynglestrategi (med
hunlig promiskuitet) opstod
i Ny Guinea for 30 mill. år
siden. Den gjorde det muligt
for de 'højere sangfugle' at
tage springet til Den Gamle
Verden og hurtigt brede sig
videre til hele verden og
give ophav til 3800 arter.

Passerida



Artsdiversiteten (her for ovenfugle) har øget jævnt over de seneste 30 mill. år, efterhånden som gruppen invaderede nye geografiske områder

(290 Furnariidae-arter; Derryberry et al., 2011, Evolution)

Tid siden fælles stamform med nærmeste slægtninge:

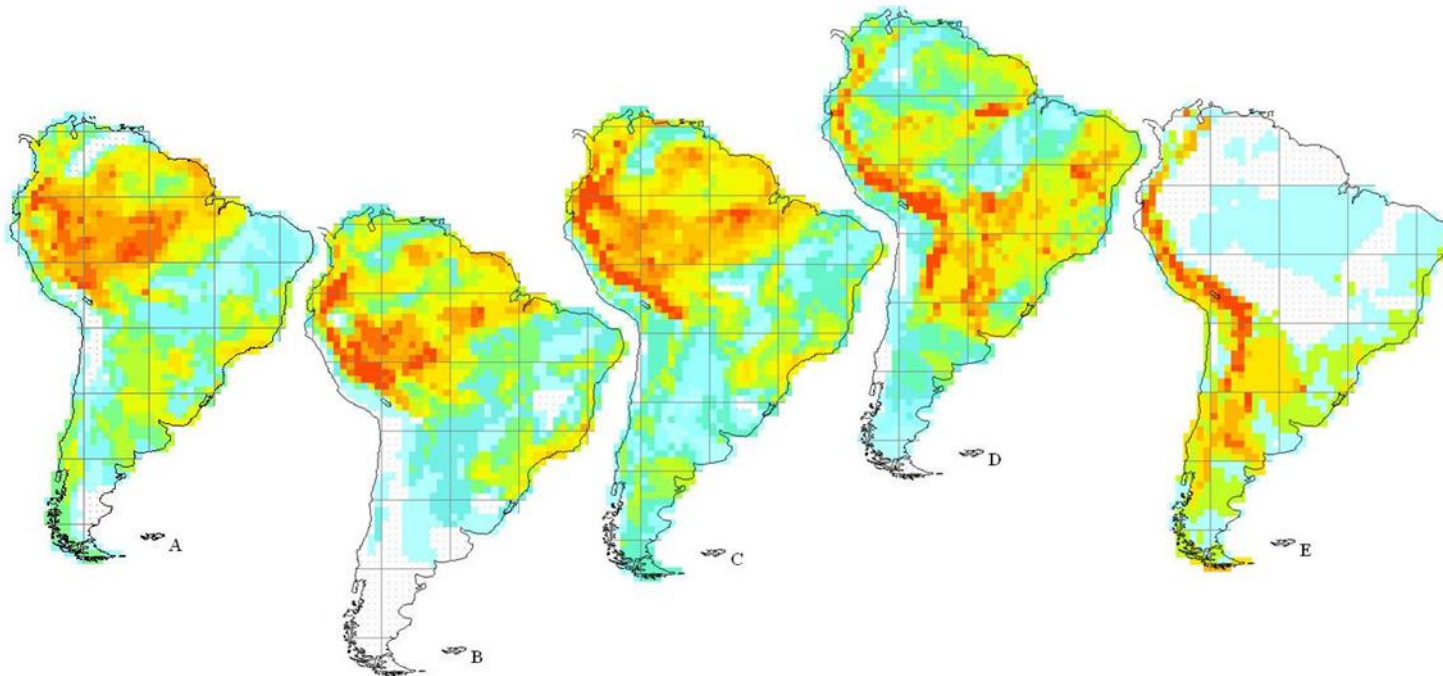
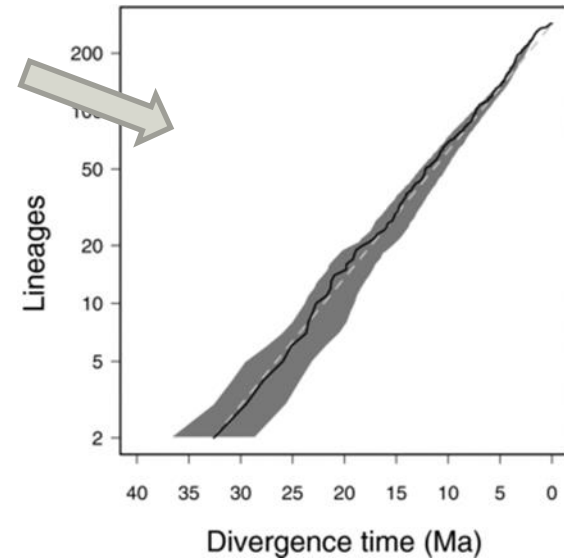
20-7.5 My

7.5-5 My

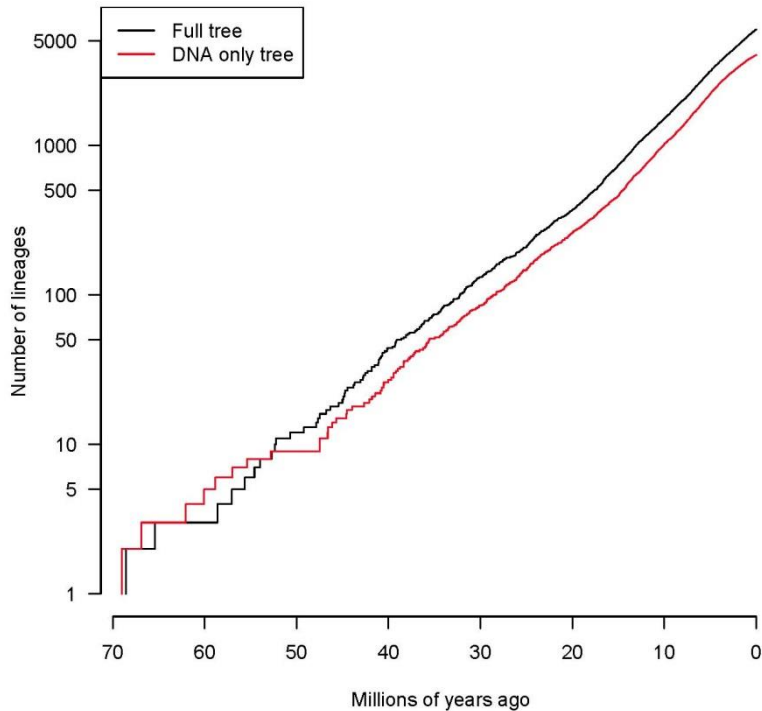
5-2.5 My

2.5-1.5 My

<1.5 My



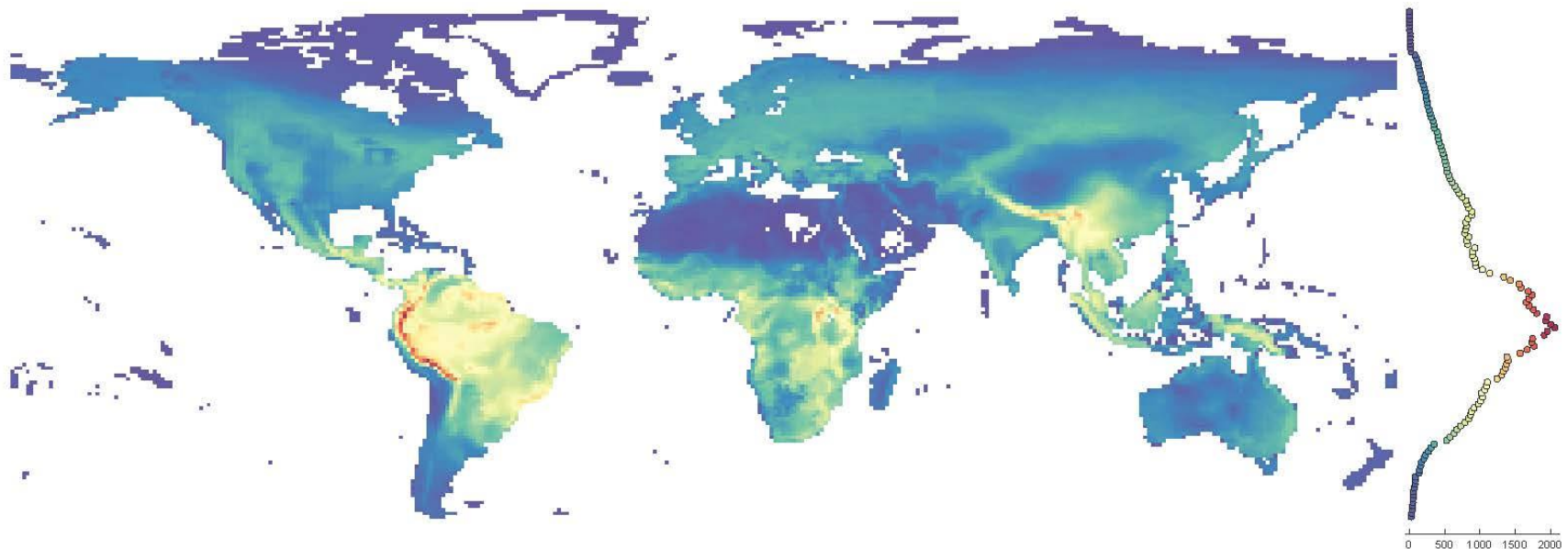
Konstant voksende artsrigdom gælder åbenbart for verdens samlede fuglefauna



- Så det ser ikke ud som om konkurrence mellem arterne kan skabe ligevægt
- Måske forekommer der en ligevægt på oceaniske øer og i nordlige, ustabile klimazoner
- Men i andre områder bliver der bare flere og flere arter
- ... måske indtil den næste globale katastrofe?

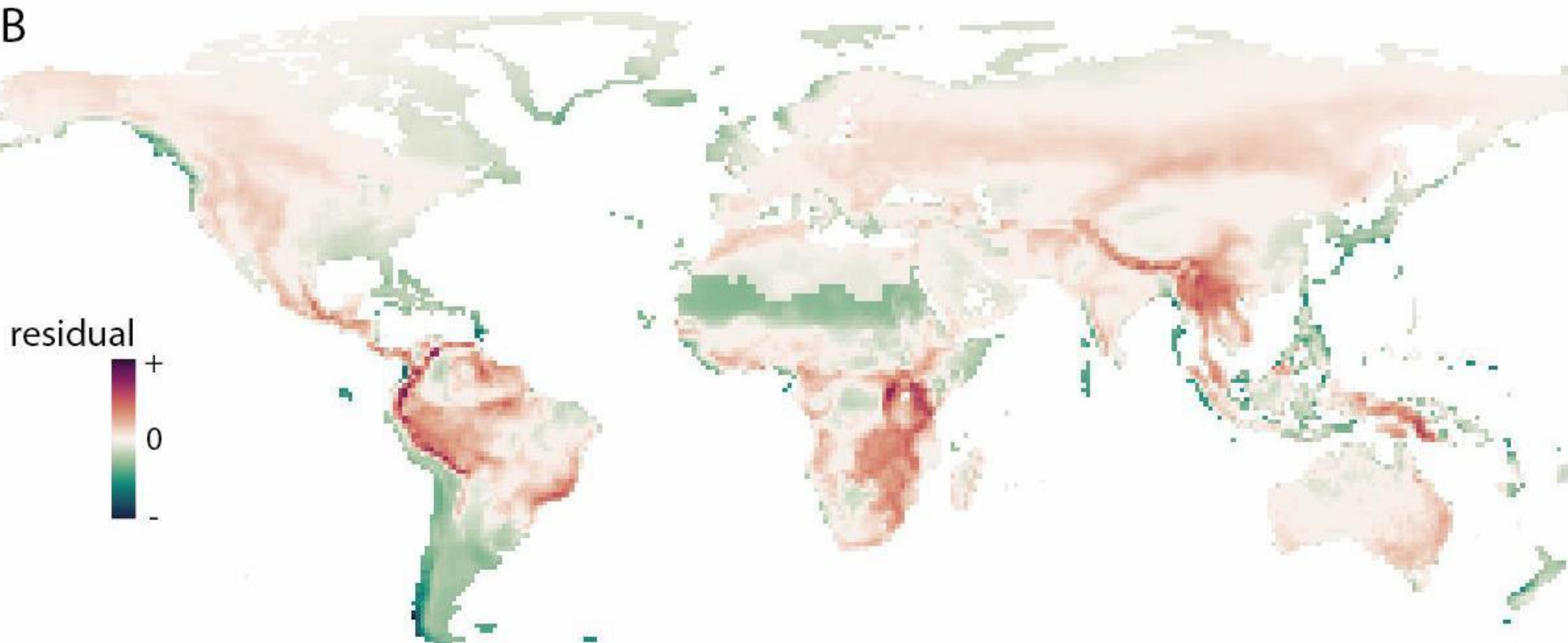
Artsrigdommen hos spurvefugle er størst nær ækvator. Den makroøkologiske forskning har gået ud fra at artsrigdommen er i ligevægt med områdernes produktivitet.

Men der er mange ting som ikke passer ...



Her ser vi afvigelser (residualværdier) fra den gennemgående korrelation mellem artsrigdom og produktivitet: farven viser hvor det er flere (rødt) eller færre (grønt) arter end hvad vi skulle forvente. Måske er der en ligevægt i de barske klimazoner, og en ligevægt med tilgængeligt areal på øer. Men generelt har de **tropiske bjerge alt for mange arter**, i forhold til hvad vi skulle forvente

B



Nogle udfordringer:

Hvorledes forklarer vi asymmetrierne i store phylogener?

Hvad er det, som udløser store phylogenetiske ekspansioner?

Er det mulighederne for at indtage nye økologiske geografiske områder?

Eller er det innovationer (i morfologi, nye fordøjelsessystemer, eller livshistorietræk)? (hvilket kræver svar fra genomforskningen)

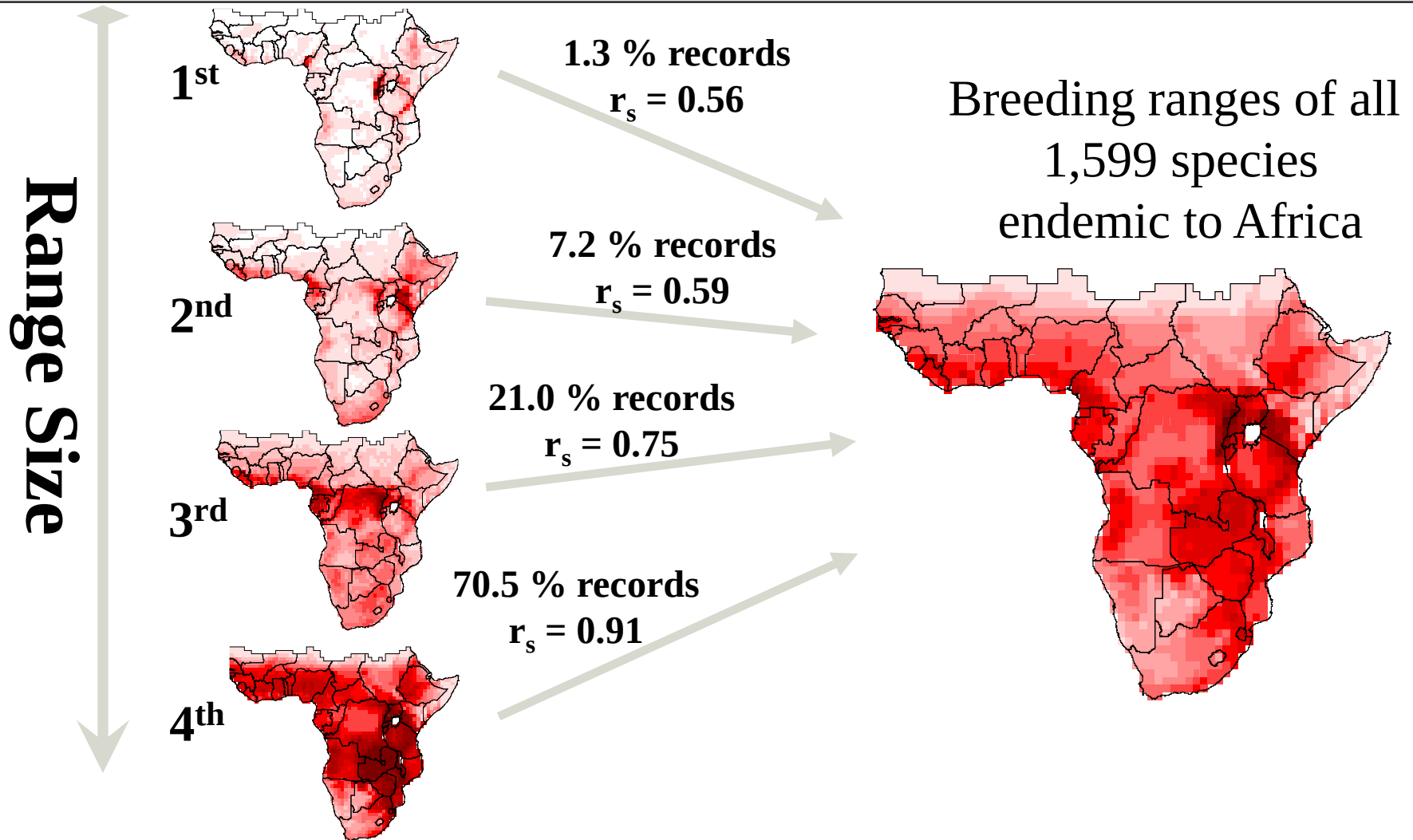
Hvorledes forklarer vi den store koncentration af arter i visse “hotspot”-områder?

I hvor stor grad kan vedvarende hurtig artsdannelse skyldes differentiering på lokalt plan indenfor “hotspots”?

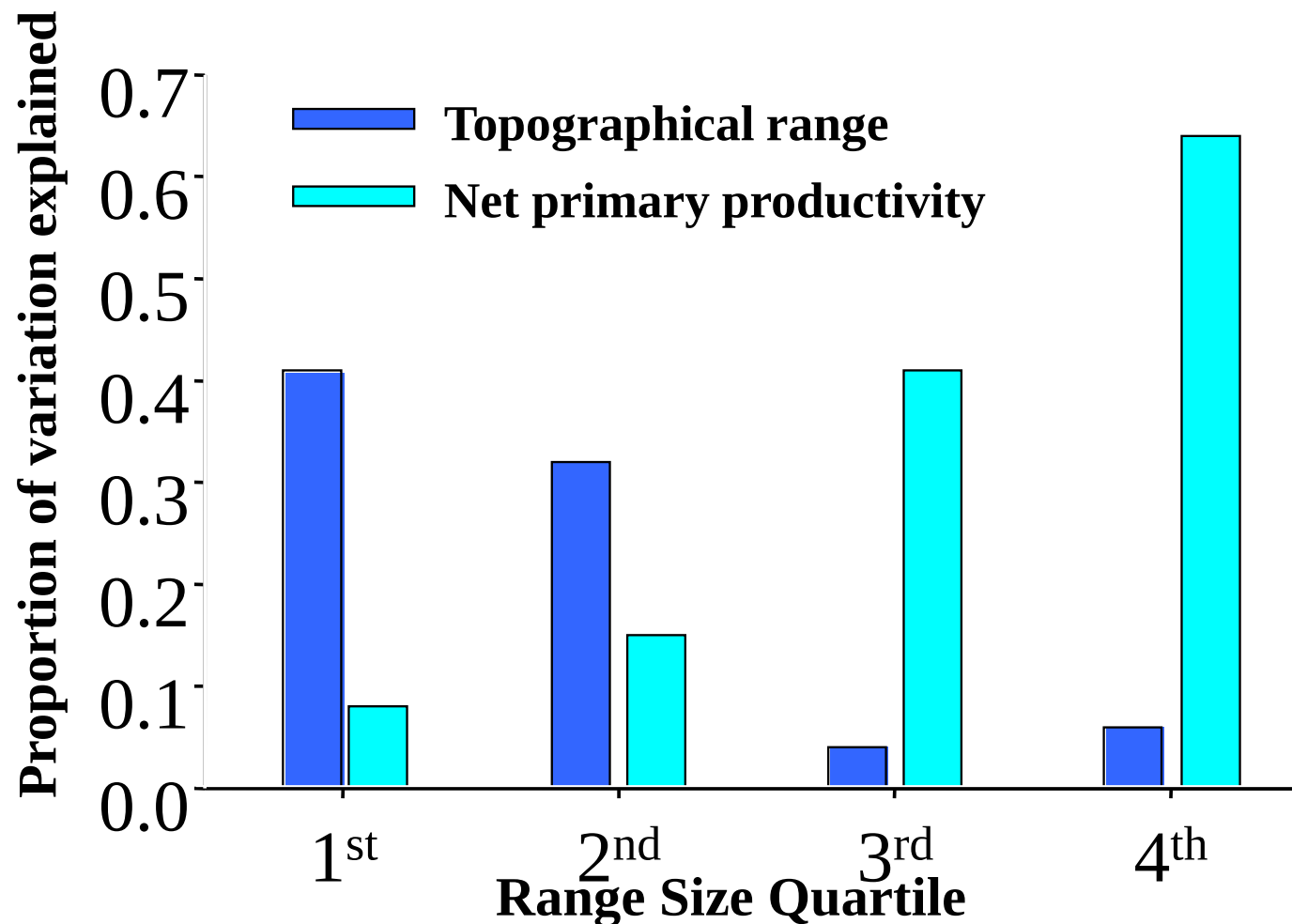
Og hvad kan forståelsen af disse forhold fortælle os om, hvordan vi kan forbedre naturforvaltningen?

Geografiske mønstre domineres af de udbredte arter

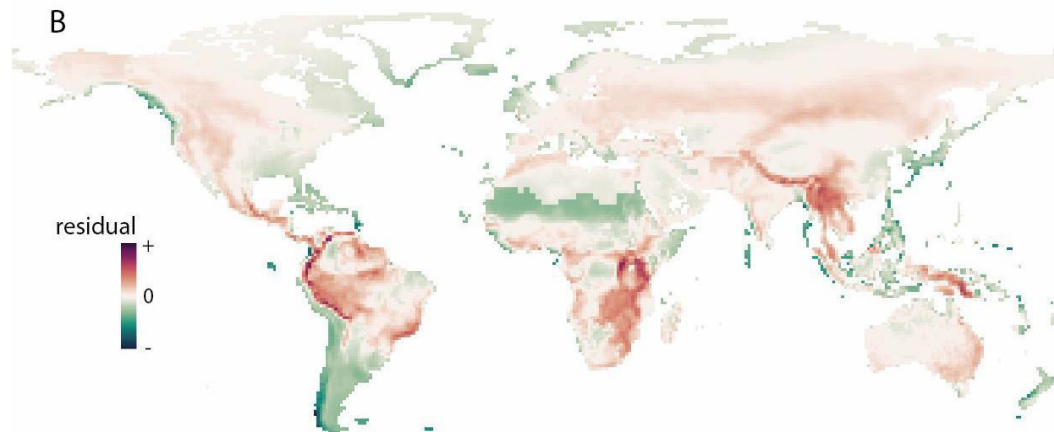
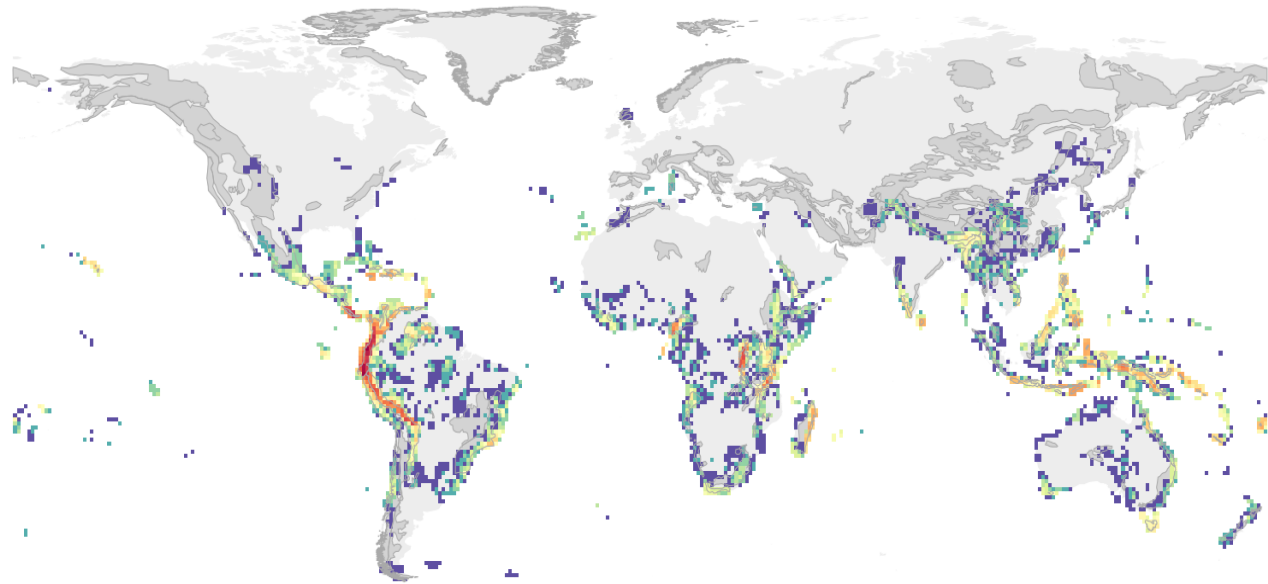
(Nedenfor er arterne ordnet i kvartiler (25%, eller 400 arter pr kort), alt efter hvor udbredte de er)



Diversiteten af arter med store og små geografiske udbredelser skyldes forskellige faktorer



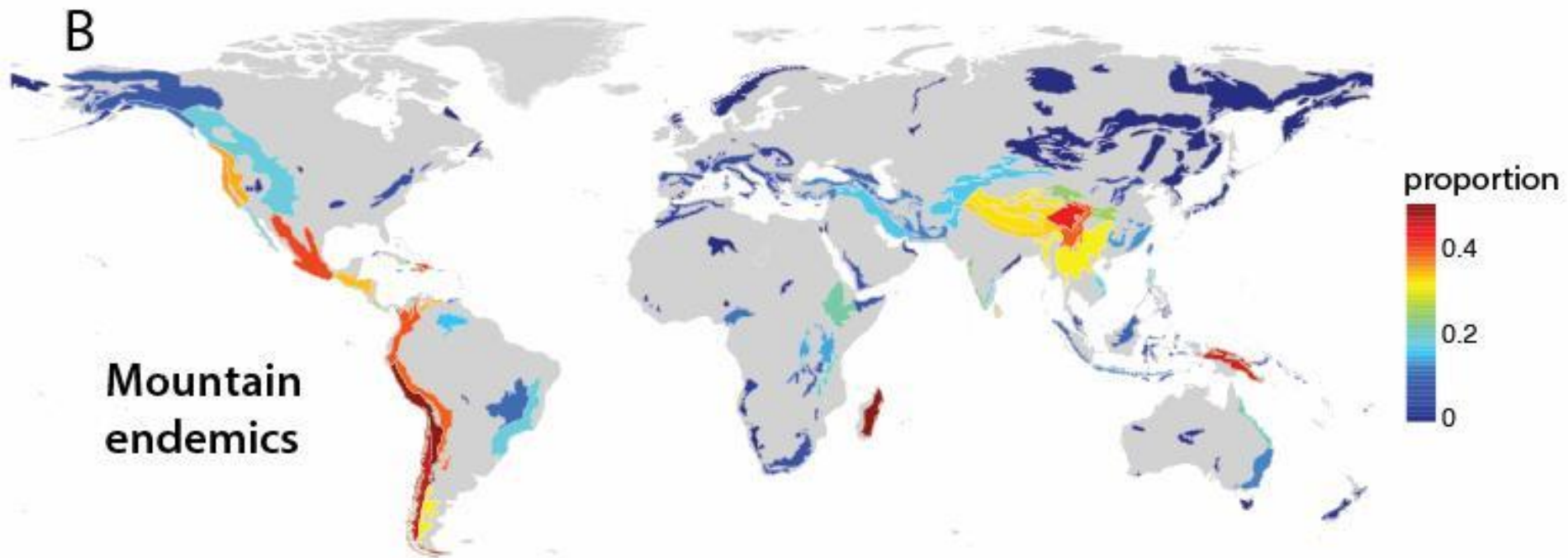
Det er især
mængden af arter
med meget små
udbredelser som
giver den
ekstraordinære
artsrigdom i
Hotspot'-områderne



For at forstå hvorfor visse bjergområder er biologiske 'hotspots' har vi gennemført en analyse af økologiske forhold og artsdiversitet i alle verdens bjergområder. Resultaterne opsummeres i to artikler i tidsskriftet 'Science', publiceret 12. september i år.

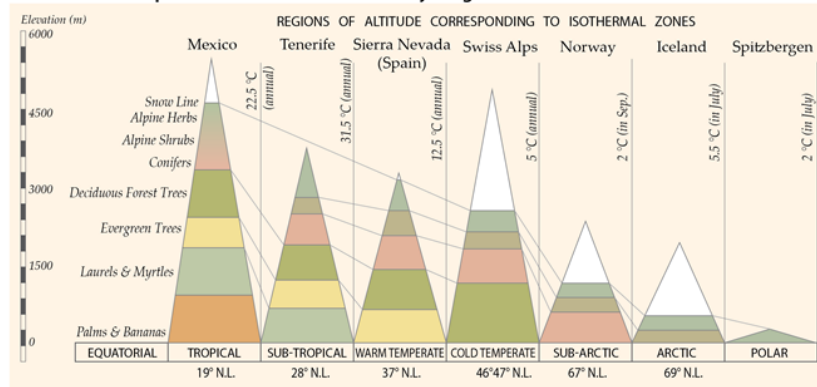


Bjerge på nordlige breddegrader har kun meget få endemiske arter. Visse tropiske bjerge, derimod, domineres af endemiske arter, hvoraf mange er begrænset til en meget lokal klimazone

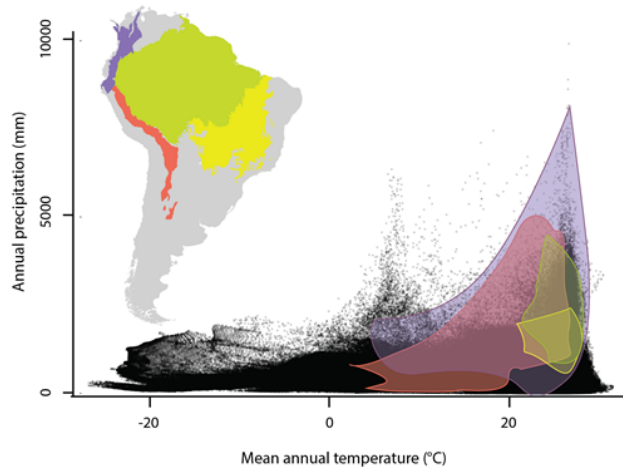


Tropiske bjerge indeholder en stor diversitet af klimazoner indenfor et begrænset areal (Science 365, s. 1108-1113).

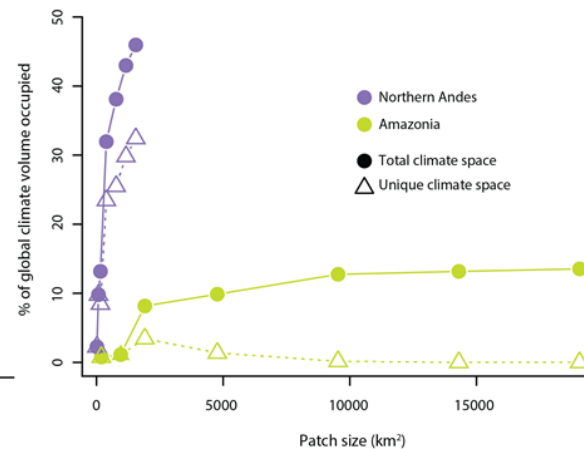
A Humboldt's depiction of elevational habitat layering



B Climate volume



C Climate heterogeneity



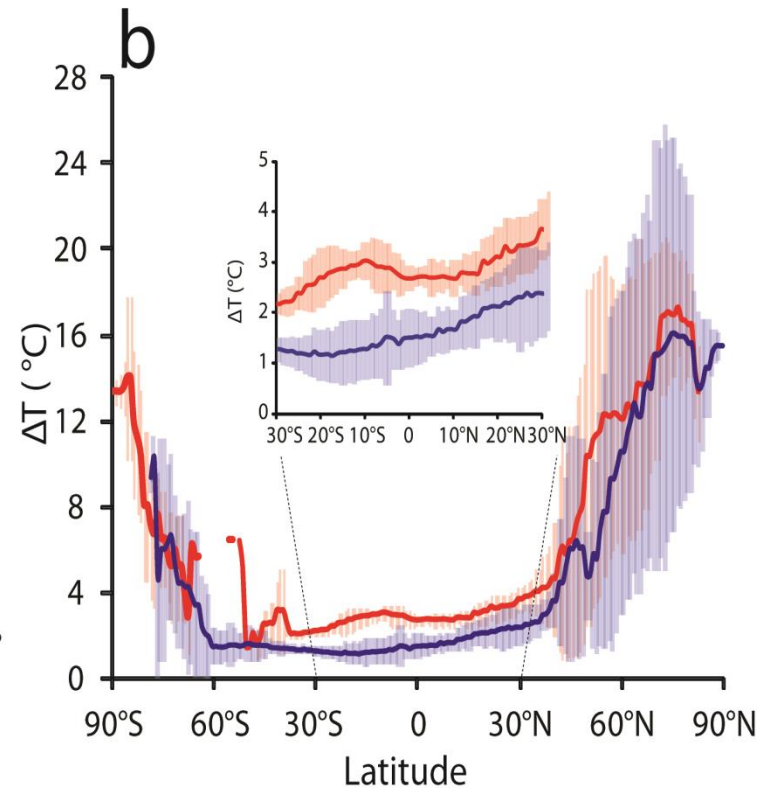
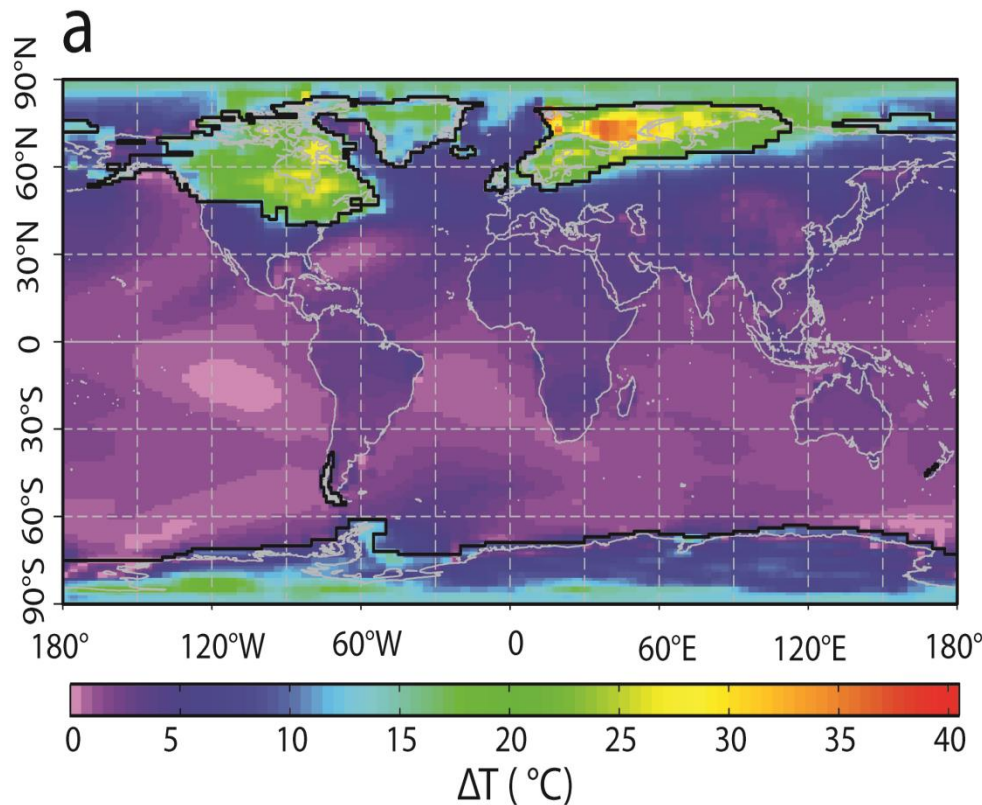
Udsigt fra
Pichincha-
vulkanen,
Equador

Også nordiske bjerge (her: Børvasstindene nær Bodø) har store økologiske kontraster (f.eks. mellem områder med granit og kalksten), men forskellene overskygges alligevel totalt af årstidsvariation, og ved, at der ikke er tid til udvikling af nye, lokale, arter mellem istiderne.



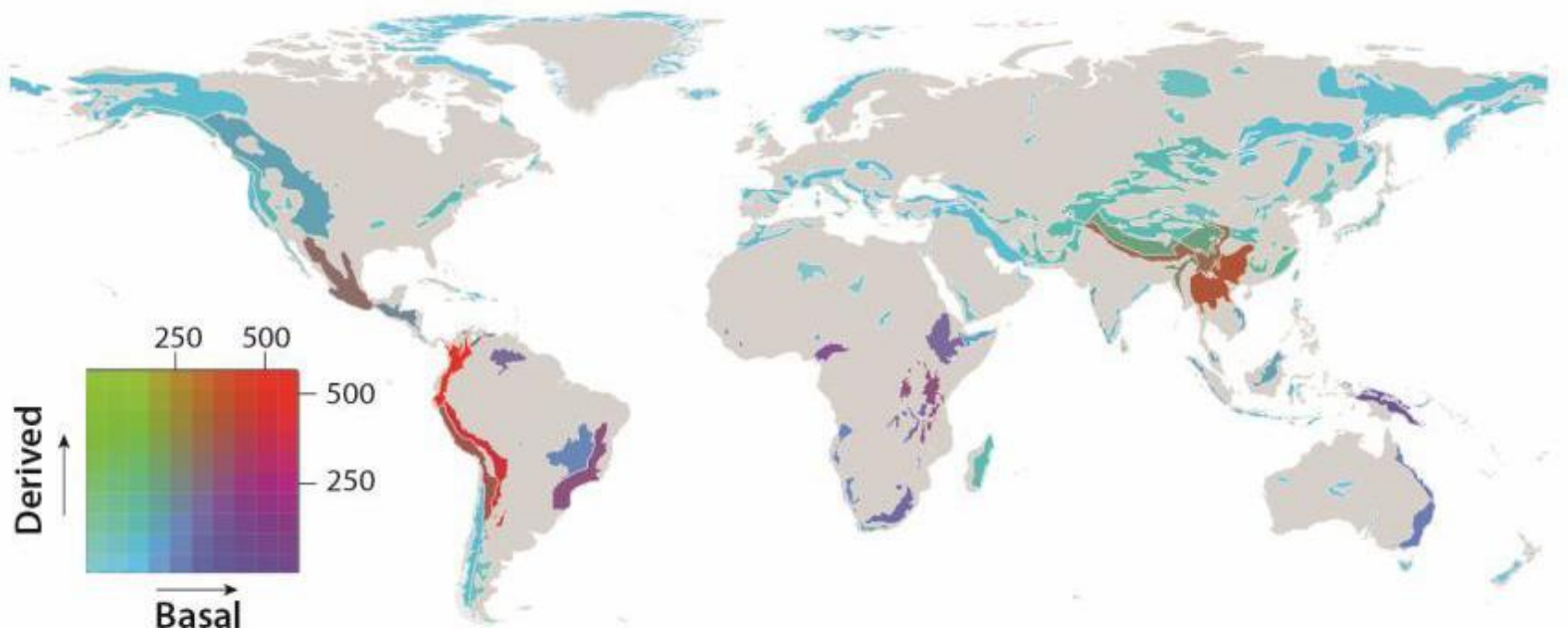
Ændring i gennemsnitstemperatur mellem præ-industrieltid og sidste istids-maksimum (HadCM3XX model)

Områderne omkring Nordatlanten er de mest ustabile, men visse sydlige havområder er stabile, og sikrer stabile forhold i de tilstødende bjergområder



De tropiske 'hotspots' for artsdiversitet karakteriseres ved at de BÅDE er centre for udvikling af mange nye arter, OG steder hvor gamle (basale) arter kan overleve, og dermed akkumuleres over millioner af år. Det er primært på grund af disse (røde og purpurfarvede) områder, at der stadig bliver flere arter.

C. Overlap



Et af verdens mest stabile steder: Udzungwa-højlandet i Tanzanias **Eastern Arc Mountains** har gennem millioner af år modtaget fugtig vind fra Det Indiske Hav. Pollenprøver fra moser i højlandet viser uændret vegetation gennem den seneste istid og frem til i dag.

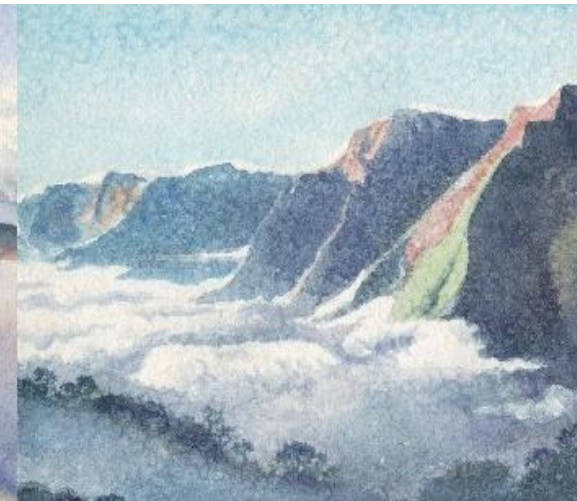
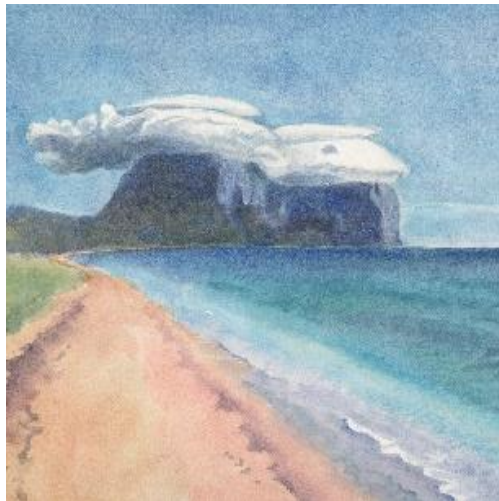


Nye opdagelser i Udzungwa-højlandet er, blandt andet, en ny snabelhund, og udzungwa-skovhønen. Sidstnævnte repræsenterer en 40 millioner år gammel udviklingslinje.

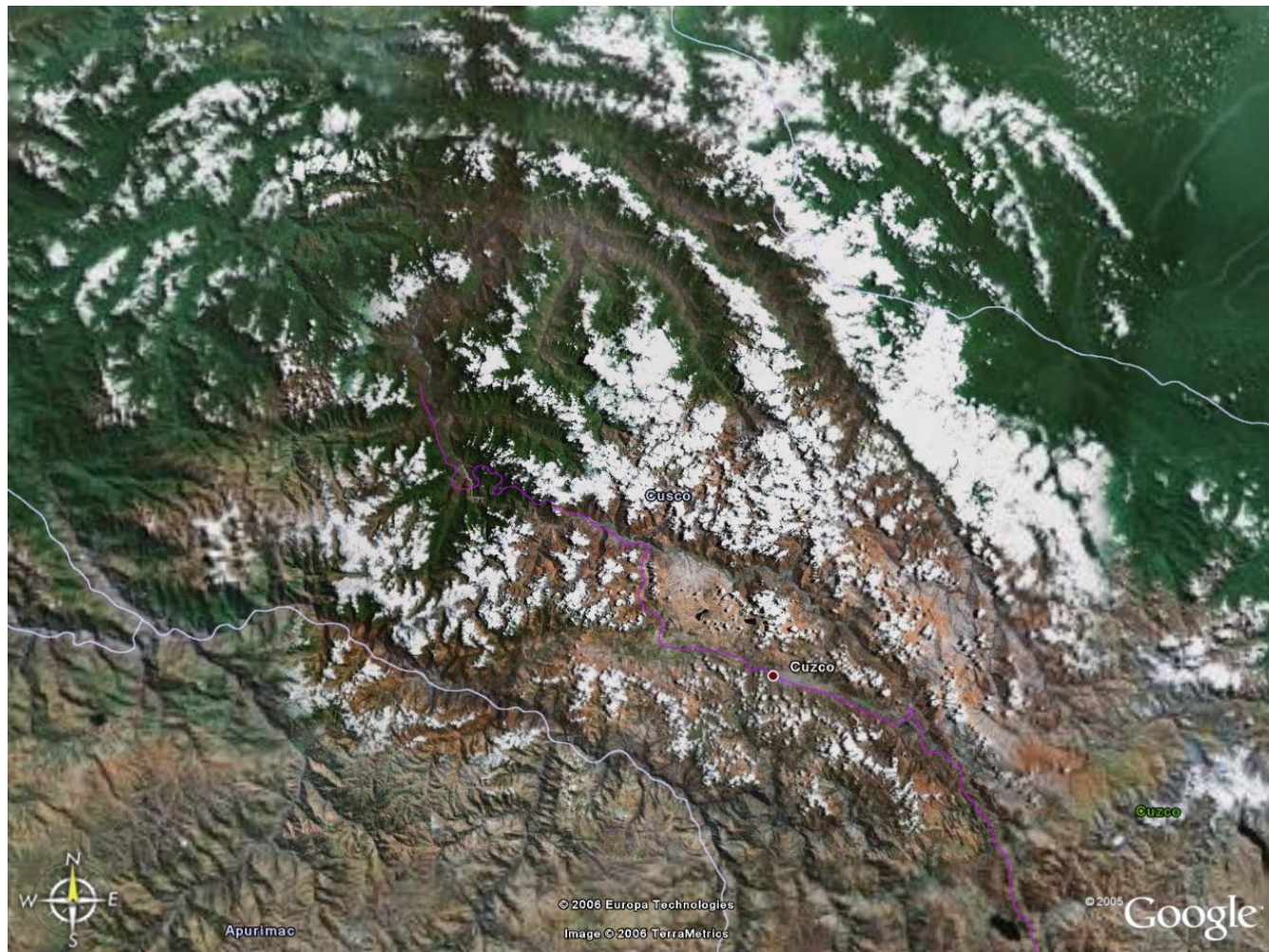




Klimamodeller på stor skala
formår ikke at forklare lokale
forskelle i temperatur og
luftfugtighed indenfor
komplekse bjergområder, idet
de ikke kan beregne hvordan
topografien påvirker
dannelsen af stabile tågezoner
i tropiske bjerge



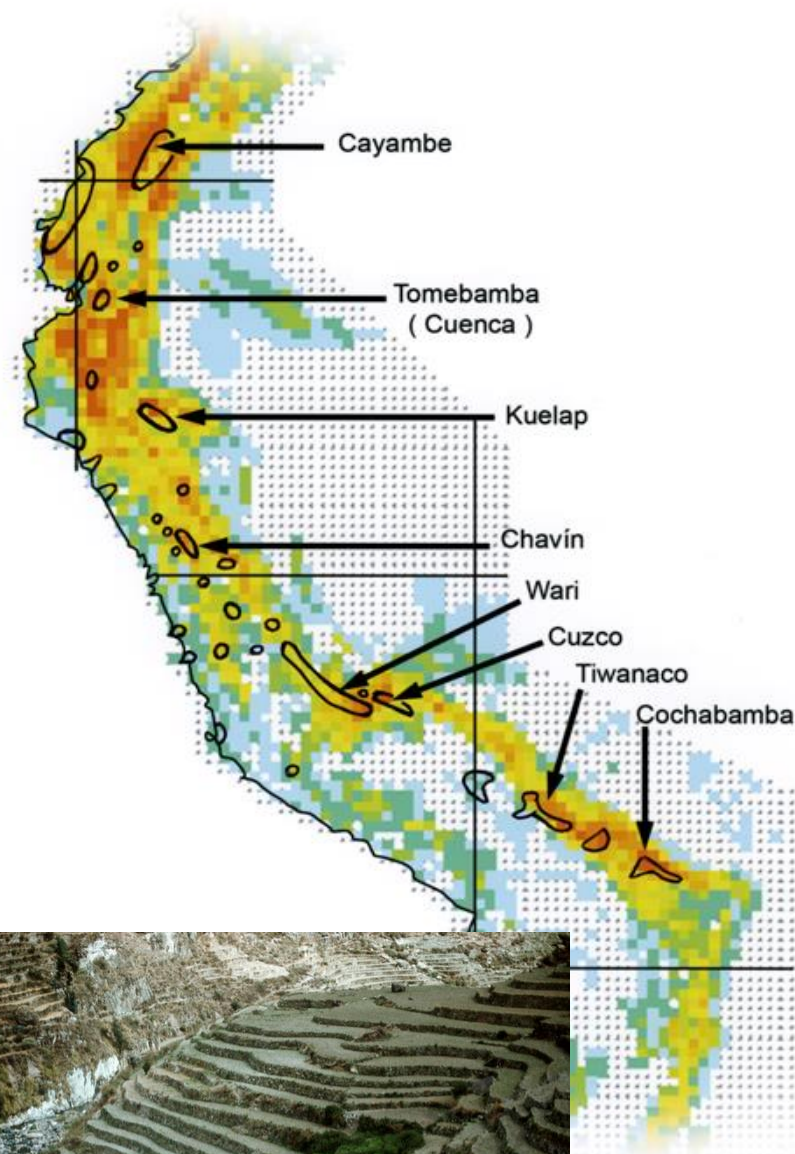
Cuzco-provinsen i Peru: Et ekstraordinært antal af endemiske arter genspejler at små lokale bestande har kunnet overleve i lang tid i et topografisk komplekst område, som er beskyttet imod kolde sydpolarvinde.





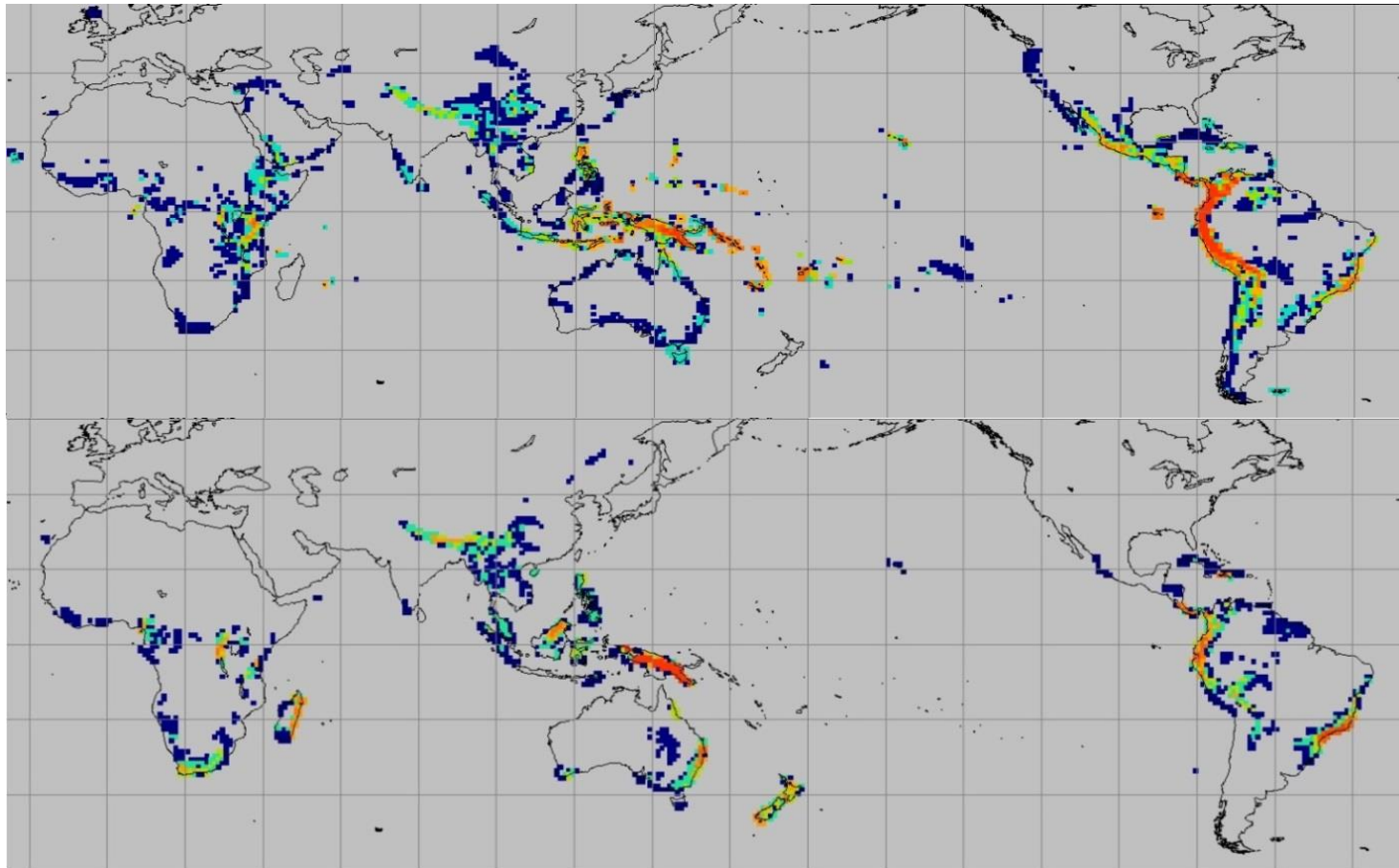
Områder i Andesbjergene med mange fuglearter med små udbredelser (varme farver) falder sammen med centre for præcolombianske højkulturer

- Stabile lokalforhold har tilladt at både mennesker og fugle kunne specialisere sig til lokale forhold
- Høj biodiversitet betyder også en stor diversitet af føderessourser
- Men sammenhængen betyder også, at strategier for naturbeskyttelse må fokusere på andet end mennesketom vildmark!



En god strategi for at opretholde jordens biodiversitet kunne være at fokusere på områder som BÅDE har haft

- 1: et særligt potentiale for evolution af nye arter i Pleistocen-tiden, OG
- 2: hvor særlig mange gamle arter (>15 mill.år) har kunnet overleve



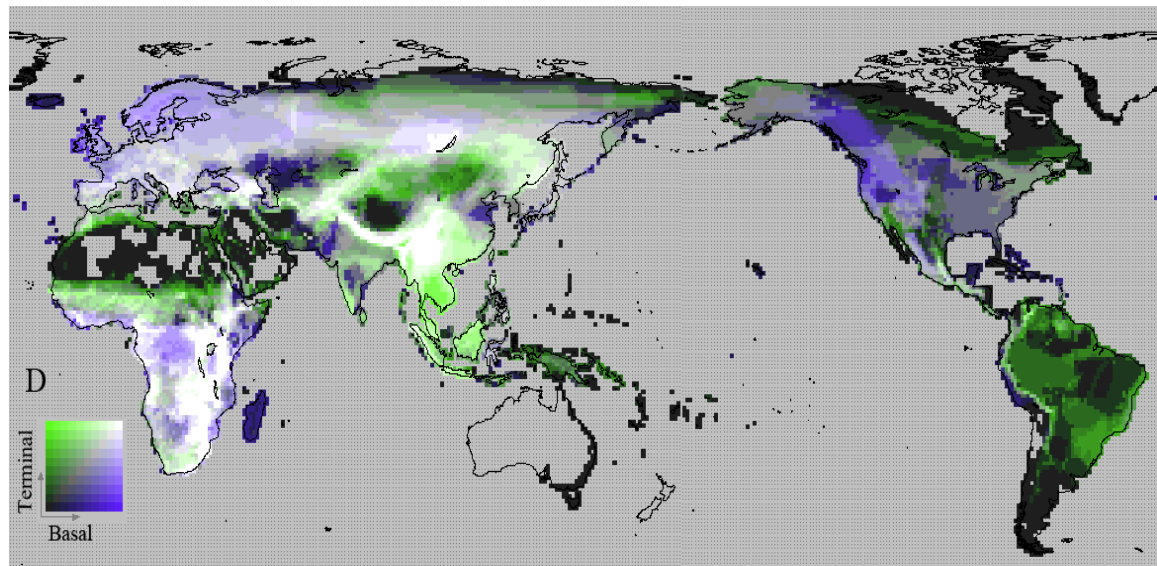
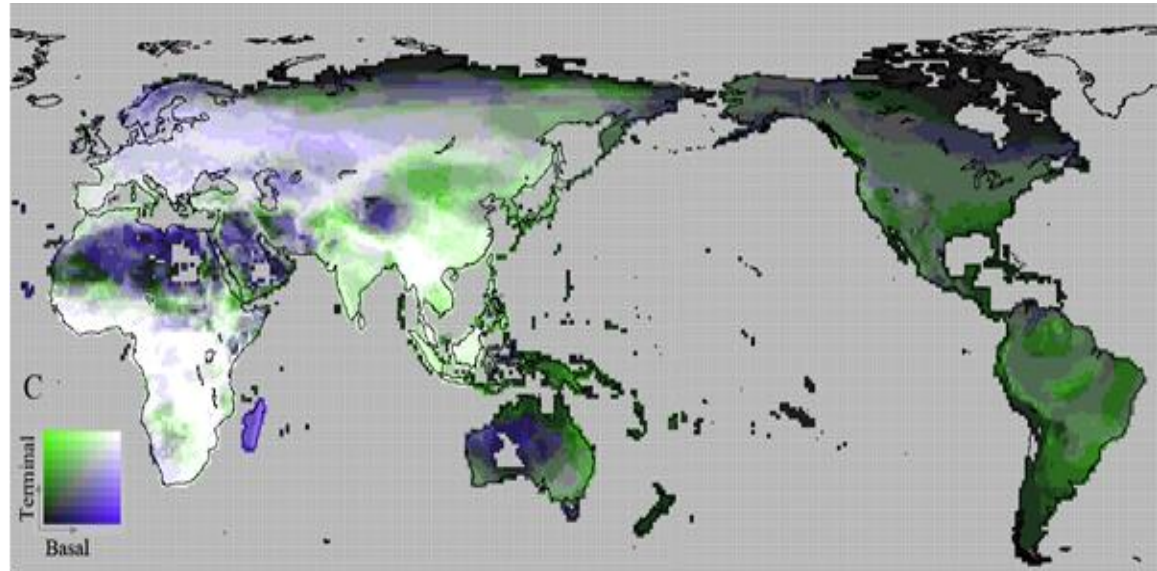
Hvad så, hvis vi medtager de vidt udbredte arter?

Fordeling af de 25%
ældste arter (blåt) og
ynge arter (grønt) for
to store fuglegrupper.

Øverst: 614
muscapoider (drosler,
fluesnappere o.a.)

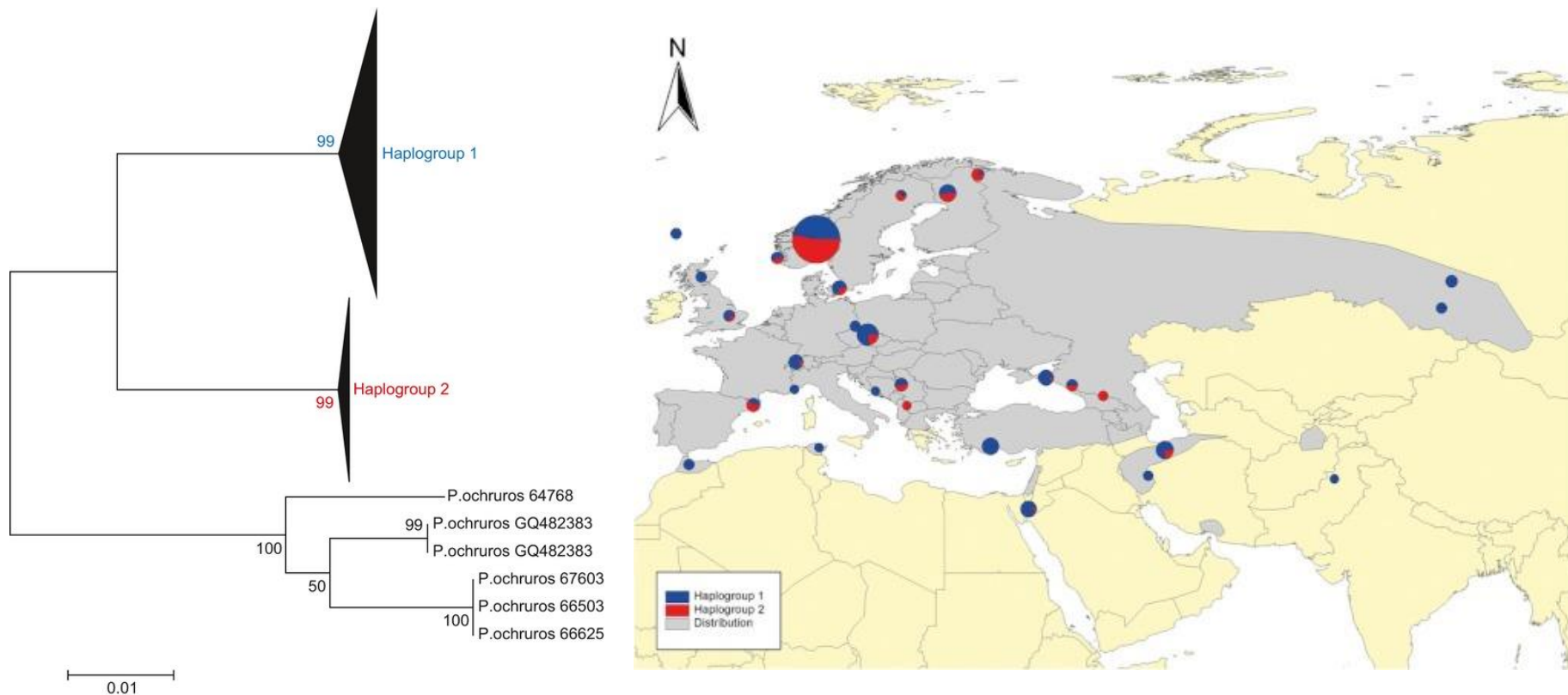
Nederst: 1112 arter af
sylvoider (sangere,
timalier, svaler, lærker
o.a.).

**Bemærk forskellen
mellem Europa og
Asien!**



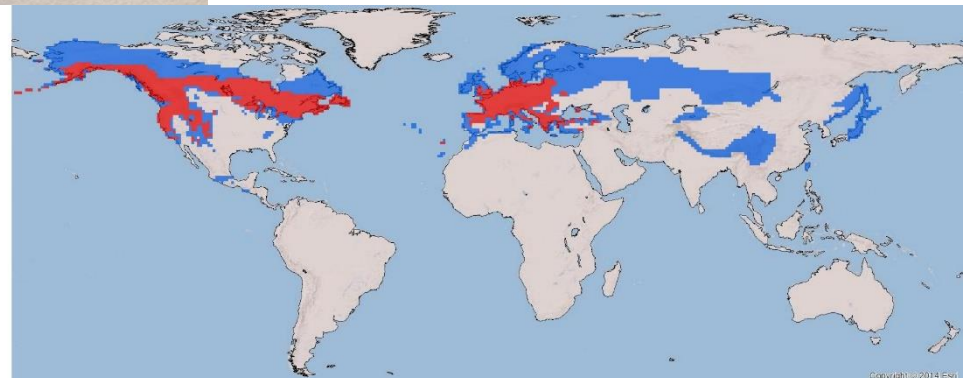
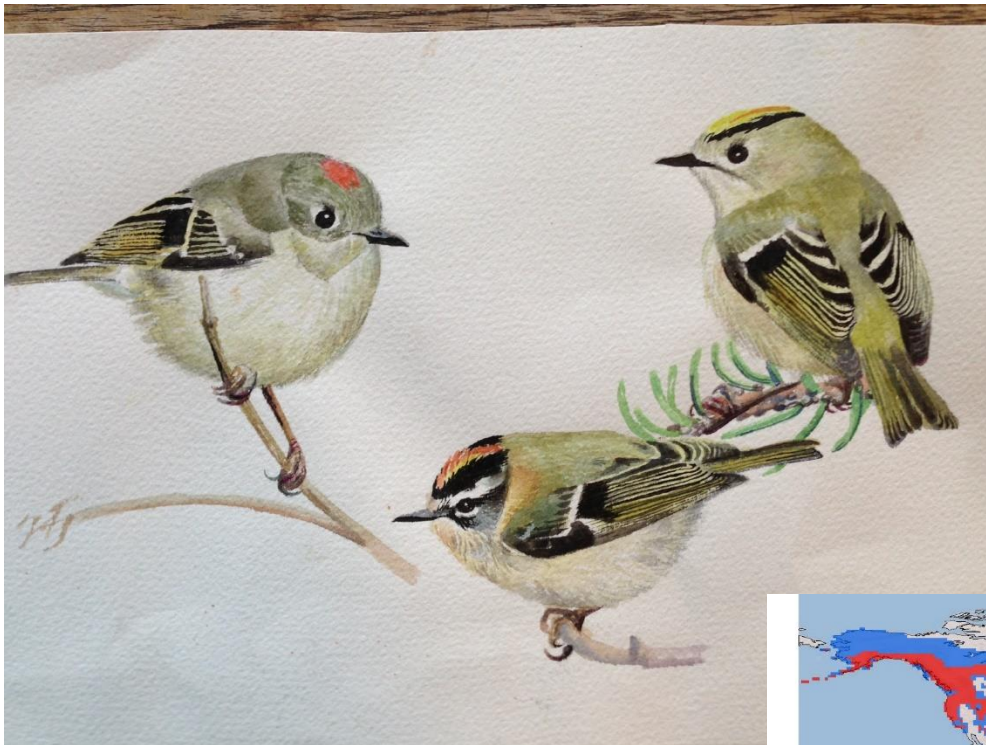
Dynamik i udbredelserne har ført til udstrakt opblanding af genetisk forskellige bestande. Lokale tilpasninger forsvinder, men genetisk diversitet opretholdes.

Rødstjert (Hogner et al., Ecol. Evol. 2(2012): 2974-88)



Eksempler på overlevende i det klimatisk ustabile nord:

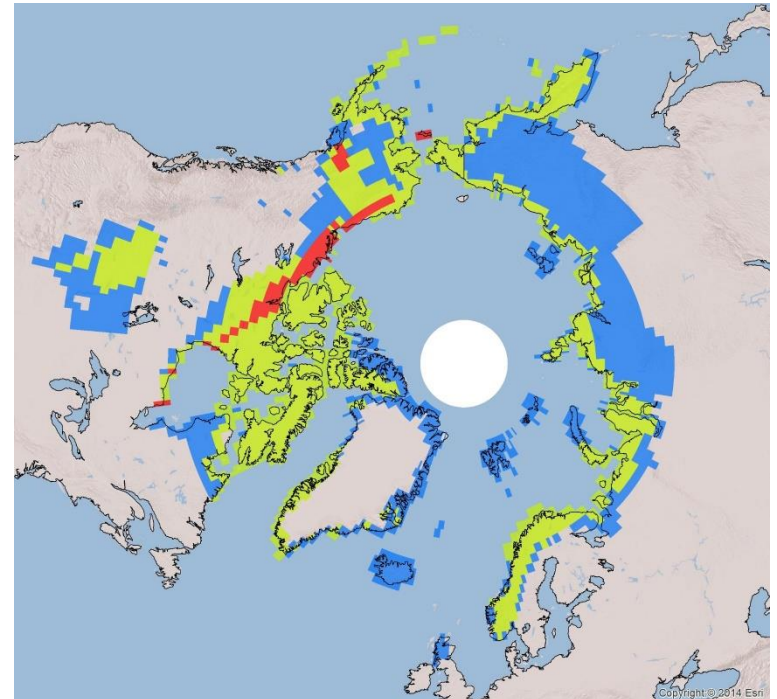
Fuglekonger



Familien Plectrophenacidae ('longspurs'): en gammel gruppe med kun seks arter ...



Andre eksempler: silkehaler,
vandstære, hjejler



Hvis arterne har det genetiske potentiale til omstilling, og egentlig er knyttet til bestemte landskaber, vil de måske ikke være specielt følsomme overfor klimaændringer

Sorthalset Lappedykker: Skifter opholdssted efter hvor der opstår nye søer (uden fisk – men med mængder af smådyr)

Skarven klarer sig fint så længe der er store fladvandede områder (med mængder af fisk)

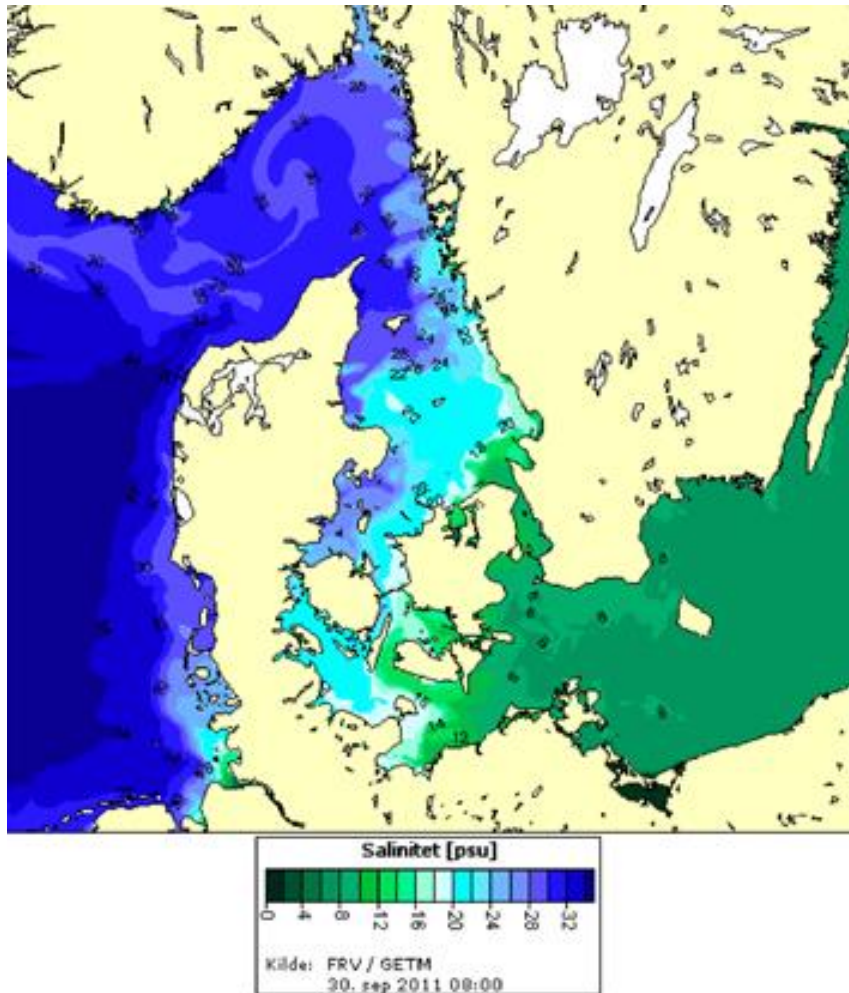




Så vore arter skal nok overleve

Graden af optimisme afhænger dog af hvilke præmisser vi opstiller

- Ønsker vi at bevare den natur, vi kender?
- Ønsker vi at alle arter bevares indenfor nationale grænser?
- Eller skal vi koncentrere os om at sikre det mest unikke
- eller forhindre global uddøen af arter



Det (globalt) mest unikke ved Danmark:

Det store "estuarie" på overgangen mellem Østersøens brakvand og det salte nordsøvand.

Stor variation i salinitet, bundforhold og kystnære habitater

Stor produktivitet

Netværk af vandringsveje og gode rasteplasser

De fladvandede kystområder er opfedningsområder for enorme fuglebestande, der yngler fra Grønland til Sibirien



Arternes muligheder for at tilpasse sig afhænger af deres bevægelsesfrihed i de stærkt menneskepåvirkede områder.

Kortet viser dyrket land år 2000. Mere land blev opdyrket 1950-1980 end i perioden 1700-1850

