

**Vergleichende Phylogenie der Gimpel
(Aves: Fringillidae: *Pyrrhula* BRISSON, 1760).**

Dissertation
zur Erlangung des Grades
„Doktor der Naturwissenschaften“

am Fachbereich Biologie
der Johannes Gutenberg-Universität
in Mainz.

Till Töpfer
geboren am 2. Februar 1979 in Dresden.

Mainz, 10. November 2008

Dekan: [gelöscht]

Erstberichterstatter: [gelöscht]

Zweitberichterstatter: [gelöscht]

Tag der Prüfung: 18. Dezember 2008

Meinen Eltern.

1. Einleitung	5
1.1. Einleitung	5
1.2. Die Gimpel der Gattung <i>Pyrrhula</i> BRISSON, 1760 (Aves: Fringillidae)	7
1.3. Artkonzepte, Phylogenie und Taxonomie	12
1.4. Aufgabenstellung	15
2. Material und Methoden	17
2.1. Untersuchungsobjekte	17
2.2. Molekulargenetik	17
2.3. Morphologie	24
2.4. Taxonomische Schlussfolgerungen	28
3. Ergebnisse	29
3.1. Molekulargenetik	29
3.1.1. Differenzierungen im 16S-Gen	30
3.1.2. Differenzierungen im <i>Cytochrom-b</i> -Gen	32
3.2. Morphologie	45
3.2.1. Differenzierungen im Flügelbau	45
3.2.2. Differenzierungen im Schwanzbau	48
3.2.3. Beziehungen zwischen Flügel- und Schwanzbau	51
3.2.4. Differenzierungen im Schnabelbau	52
3.2.5. Differenzierungen im Tarsusbau	54
3.2.6. Diskriminanzanalyse	56
3.2.7. Morphologische Charakterisierungen	59
3.2.8. Morphometrische Differenzierungen bei den Himalayagimpeln	64
3.3. Inselformen und Inselbesiedlungen	68
4. Diskussion	70
4.1. Molekulargenetik	70
4.1.1. Grundlegendes	70
4.1.2. Differenzierungen im 16S-Gen	73
4.1.3. Differenzierungen im <i>Cytochrom-b</i> -Gen	74
4.2. Morphologie	86
4.2.1. Differenzierungsmuster	86
4.2.2. Phylogenetische Interpretationen: Geschlechtsdimorphismus und Jugendgefieder	87
4.3. Biogeographie und Ausbreitungsvorgänge	89
4.3.1. Kontinentalverbreitung, pleistozäne Refugien und nacheiszeitliche Ausbreitungen	89
4.3.2. Inselbesiedlungen	91
4.4. Fallbeispiele	93
4.4.1. Das Verwandtschaftsverhältnis zwischen <i>Pyrrhula erythrocephala</i> und <i>P. erythaca</i>	93
4.4.2. Der Status von <i>P. (p.) murina</i>	95
4.4.3. Der Status von <i>P. (p.) cineracea</i>	97
4.4.4. Der Status von <i>P. (p.) griseiventris</i>	98
5. Synthese	100
6. Zusammenfassung	104
7. Dank	106
8. Literatur	109
9. Abbildungsverzeichnis	119
Anhang I	122
Anhang II	125
Anhang III	129
Anhang IV	154
Anhang V	155
Anhang VI	159
Erklärung	187

1. Einleitung

1.1. Einleitung

Die Erforschung der Verwandtschaftsverhältnisse bei Vögeln hat in den letzten beiden Jahrzehnten insbesondere durch die verbreitete Anwendung molekulargenetischer Arbeitsmethoden zu einer umfassenden Neuinterpretation ihrer Stammesgeschichte und Systematik geführt. In der bislang vor allem vom Biologischen Artkonzept geprägten Ornithologie führten kladistische Analyseverfahren vielfach zu umfassenden Neugruppierungen etablierter Verwandtschaftsverhältnisse. Bei zahlreichen vormals geographisch-morphologisch begründeten Vogeltaxa wurden die bis dahin anerkannten taxonomischen Gruppierungen aufgrund abweichender molekulargenetischer Differenzierungsmuster aufgelöst. So wurden viele traditionell als Subspezies oder Subspeziesgruppen angesehene Vogeltaxa als paraphyletisch im Sinne der HENNIG'schen (1965) Terminologie bewertet und in monophyletisch begründete Spezies zerlegt (z.B. PETER et al. 1994; FRIESEN et al. 1996; SALZBURGER et al. 2002).

Da bei der Zerlegung traditioneller taxonomischer Gruppen aber auch die Gefahr besteht, dass deren gemeinsame verwandtschaftliche Beziehungen nicht nur nomenklatorisch verloren gehen, muss bei phylogenetischen Neubewertungen ein breites Methodenspektrum gleichrangig angewandt werden. Die so erhaltenen Differenzierungsmuster sollten überdies mit den zoogeographischen Verhältnissen abgeglichen werden, um aus ihnen stichhaltige phylogenetische Hypothesen ableiten zu können. Gegebenenfalls können stammesgeschichtliche Beziehungen zwischen nahe verwandten Vogelgruppen („Empirischen Abstammungsgemeinschaften“, ECK 1996) auch nomenklatorisch ausgedrückt werden (z.B. als Superspezies). Nicht zuletzt bezeugen die in jüngster Zeit intensiv geführten Debatten über die Bedeutung molekularer gegenüber morphologischen Daten in der Phylogenetik (z.B. SCOTLAND et al. 2003, JENNER 2004, KRUCKENHAUSER et al. 2004, WIENS 2004, SMITH & TURNER 2005) die nach wie vor bestehende Notwendigkeit integrativer vergleichender Studien.

Mit dieser Arbeit soll am Beispiel der Gimpel der Gattung *Pyrrhula* eine solche vergleichende phylogenetische Methodik angewandt werden. Der dafür gewählte Untersuchungsansatz beinhaltet v.a. molekulargenetische und morphologische Methoden, deren Ergebnisse vor dem biogeographischen Hintergrund der Gattung analysiert werden. Die überschaubare Anzahl von 26 Taxa macht die Gattung *Pyrrhula* zu einer geeigneten Vogelgruppe, um die Prinzipien phylogeographischer Differenzierungen aufzudecken, denn sie ist äußerlich scharf umgrenzt und auch in sich in klare morphologische Gruppierungen mit eigenen Arealen unterteilbar.

Sie ist daher in hohem Maße geeignet, die Vorgehensweise stammesgeschichtlicher Rekonstruktionen zu demonstrieren und die Probleme unterschiedlicher taxonomischer Klassifikationen aufzuzeigen.

Meine Herangehensweise war dabei grundsätzlich eine problemorientierte, bei der die Rekonstruktion der Phylogenie der Gimpel exemplarisch für die Behandlung aktueller evolutionsbiologischer Fragestellungen und Probleme herangezogen wird. Ich habe angestrebt, eine Studie vorzulegen, die der Definition von „Biologischer Systematik“ im Sinne SIMPSONS (1961: 7) möglichst nahe kommt: *„Systematik ist die wissenschaftliche Untersuchung der Arten und der Vielgestaltigkeit der Organismen und sämtlicher Beziehungen zwischen ihnen.“*

Weil diese Beziehungen, wie schon von MAYR (1982: 145f.) dargelegt, die Vernetzung unterschiedlichster Bereiche biologischer Lebensäußerungen und ökologischer Wechselwirkungen beinhaltet, kann sich auch eine gattungsbezogene Ausarbeitung wie die vorliegende nur auf ausgewählte Aspekte der systematischen Beziehungen konzentrieren. Mit dem in dieser Arbeit angewandten Methodenspektrum kann aber zumindest für die phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Gattung *Pyrrhula* eine breite Datenbasis geschaffen werden, die sowohl für die ornithologische Klassifikation als auch zur Interpretation weiterer zoologischer Fragestellungen verwendbar ist.

1.2. Die Gattung *Pyrrhula* BRISSON, 1760 (Aves: Fringillidae)

Bei den Gimpeln der Gattung *Pyrrhula* handelt es sich um kleine bis mittelgroße Finkenvögel, denen ein weiches, relativ langes Körpergefieder und ein kurzer, kompakter Schnabel ihr charakteristisches rundliches Erscheinungsbild verleiht. Die *Pyrrhula*-Formen haben einen unterschiedlich stark ausgeprägten Sexualdimorphismus, wobei die Männchen häufig größer sind. Diese zeigen außerdem zumeist die kontrastreichere Gefiederfärbung, bei der Brust und Bauch kräftig rot oder orangefarben sind, während der Rücken grau gefärbt ist. Die Unterseitenfärbung kann darüber hinaus bei *P. pyrrhula* s.str. kontinuierlich von rot über rosafarben zu völlig grau ausgebildet sein. Die Weibchen sind hingegen generell gedeckter gefärbt, ihre Unterseite ist zumeist ebenso wie der Rücken in warmen Brauntönen gehalten, wobei die Weibchen mancher Taxa unterschiedliche Grauanteile im Kopf- und Rückengefieder besitzen. Bei den Gimpeln mit schwach ausgeprägtem Farbdimorphismus zwischen den Geschlechtern (*P. nipalensis*, *P. leucogenis* und *P. (p.) murina*) herrschen Braun- und Graubrauntöne vor. Vielen *Pyrrhula*-Taxa ist in beiden Geschlechtern eine schwarze Kopfkappe eigen, die auch auf ein schuppiges Fleckenmuster beschränkt sein kann. Bis auf *P. (p.) murina* besitzen alle Gimpel eine weiße Bürzelfärbung, die Flügel- und Schwanzfedern sind schwarz und können bei manchen Formen auffällig schillern (Abb. 2).

Sofern es sich nach den publizierten Angaben (BIANCHI 1907, VOOUS 1949, GLUTZ VON BLOTZHEIM 1997: 1137) und den wenigen Präparaten verallgemeinern lässt, sind sich die Jungvögel sämtlicher *Pyrrhula*-Taxa bis in den Frühwinter hinein bemerkenswert ähnlich (Abb. 1). So ist im Jugendkleid das Kleingefieder bis auf den helleren Bürzelbereich einheitlich braun oder graubraun gefärbt. Eine schwarze Kopfplatte wie bei Altvögeln mancher Taxa ist nicht ausgebildet. Lediglich das Großgefieder ist wie bei adulten Gimpeln schwarz. Auch die Geschlechter unterscheiden sich in diesem Alter äußerlich noch nicht.



Abb. 1: Jungvogel von *Pyrrhula pyrrhula* im schlicht braunen Jugendkleid ohne schwarze Kopfplatte. Beachte den noch hellen Schnabel. (Foto: K. SCHNAIBLE)

Die Gattung *Pyrrhula* ist palaearktisch-indomalayisch verbreitet, besitzt ihr Diversitätszentrum aber in der Palaearktis (Abb. 3-5). Sie weist 26 Taxa auf, wirkt morphologisch geschlossen und ist gut gegenüber allen anderen Fringilliden-Gattungen abgrenzbar. Aufgrund des unterschiedlichen Differenzierungsgrades der Formen zeigen sich nach äußeren Merkmalen auch gattungintern zunächst recht klare taxonomische Gruppierungen. Derzeit werden sechs Arten innerhalb der Gattung unterschieden (DICKINSON 2003: 756f., Angabe mit Locus typicus, * potentieller Artrang intensiv diskutiert):

<i>Pyrrhula nipalensis</i> - Nepalgimpel	
<i>P. n. nipalensis</i> HODGSON, 1836	C- und N-Nepal
<i>P. n. waterstradti</i> HARTERT, 1902	Mt. Tahan, N-Pahang, Malaysia
<i>P. n. ricketti</i> LA TOUCHE, 1905	NW-Fukien, China
<i>P. n. victoriae</i> RIPPON, 1906	Mt. Victoria, Myanmar
<i>P. n. uchidai</i> KURODA, 1916	Shishaban, Ako, Taiwan
<i>P. n. ssp.</i>	SC-Vietnam (vgl. DICKINSON 2003: 756)
<i>Pyrrhula leucogenis</i> - Philippinengimpel	
<i>P. l. leucogenis</i> OGILVIE-GRANT, 1895	Gebirge von Lepanto, N-Luzon, Philippinen
<i>P. l. steerei</i> MEARNs, 1909	Mt. Bliss, NW-Mindanao, Philippinen
<i>Pyrrhula aurantiaca</i> - Goldrückengimpel	
<i>P. aurantiaca</i> GOULD, 1858	Kaschmir
<i>Pyrrhula erythrocephala</i> - Rotkopfgimpel	
<i>P. e. erythrocephala</i> VIGORS, 1832	Simla-Almora, Indien
<i>Pyrrhula erythaca</i> - Maskengimpel	
<i>P. e. erythaca</i> BLYTH, 1862	Sikkim (incl. <i>wilderi</i> RILEY, 1918 - E Peking)
<i>P. e. owstoni</i> HARTERT & ROTHSCHILD, 1907	Mt. Arizan, Taiwan
<i>Pyrrhula pyrrhula</i> - Eurasischer Gimpel	
<i>P. p. pyrrhula</i> (LINNÉ, 1758)	Schweden
<i>P. p. coccinea</i> (GMELIN, 1789)	Baden, Deutschland
<i>P. p. europoea</i> VIEILLOT, 1816	Normandie, Bretagne und Anjou, Frankreich
<i>P. p. germanica</i> BREHM, 1831	Renthendorf, Thüringen, Deutschland
<i>P. p. pileata</i> MCGILLIVRAY, 1837	Großbritannien
<i>P. p. griseiventris</i> LAFRESNAYE, 1841*	Japan
<i>P. p. murina</i> GODMAN, 1866 *	São Miguel, Azoren
<i>P. p. cassinii</i> BAIRD, 1869	Nulato, Yukon River, Alaska
<i>P. p. cineracea</i> CABANIS, 1872 *	Baikalsee
<i>P. p. rosacea</i> SEEBOHM, 1882	Yokohama, Japan
<i>P. p. rossikowi</i> DERJUGIN & BIANCHI, 1900	Artvin, E Schwarzmeerküste
<i>P. p. caspica</i> WITHERBY, 1908	Mazenderan, N-Iran
<i>P. p. iberiae</i> VOOUS, 1951	Linares de Riofrio, Salamanca, Spanien
<i>P. p. paphlagoniae</i> ROSELAAR, 1995	Karadere b. Bolu, Türkei, W Schw.meerküste

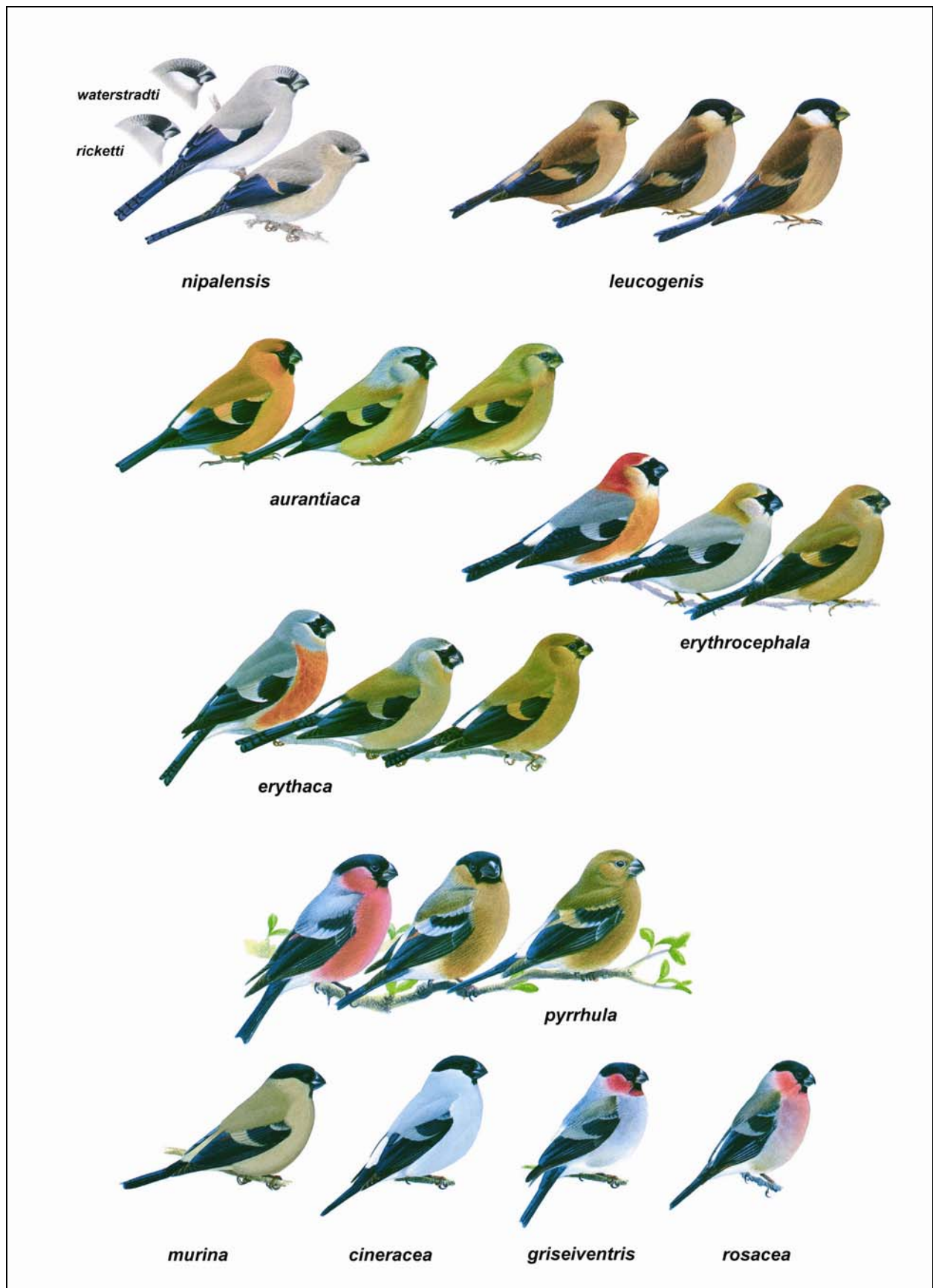


Abb. 2: Ausgewählte *Pyrrhula*-Taxa. Obere Reihe links: *P. nivalensis* ad. (Mitte) und juv. (unten), die Köpfe gehören zu den ssp. *waterstadtii* bzw. *ricketti*. Obere Reihe rechts: *P. leucogenis* juv., ♀ ad. und ♂ ad. (v.l.n.r.). Die Reihen darunter jeweils ♂ ad., ♀ ad. und juv. (v.l.n.r.). Die unterste Reihe zeigt nur die ♂♂ der einzelnen *P. pyrrhula* s.l.-Formen. Grafiken aus CLEMENT 1993, kombiniert & bearbeitet.

Die *Pyrrhula*-Gimpel weisen ein recht klar gegliedertes und ausgesprochen kontinentales Verbreitungsbild auf. Unter den wenigen Inselformen sind *Pyrrhula leucogenis* (Philippinen) und *P. (p.) murina* (Azoren) äußerlich deutlich distinkt. Wiederholt treten Gimpel im extremen nordwestlichen Nordamerika (Alaska) auf, die aber zu den östlichsten *pyrrhula*-Populationen gehören und keine eigene Brutgemeinschaft in der Nearktis bilden. Die eurasischen *P. pyrrhula*-Formen bewohnen in der Regel Bergwälder, aber auch Nadel- und Mischwälder der Tieflagen. Demgegenüber sind viele der zentralasiatischen Taxa ausgesprochene Gebirgsvögel, die in Höhen von etwa 2.000 bis 4.200 m ü. NN brüten (z.B. CLEMENT 1993: 305ff.).

Die im Himalaya vorkommenden Gimpel gehören entsprechend ihres Verbreitungsbildes zu den von MARTENS (1972) als „orientalisch-himalayanisch“ bezeichneten Faunenelemente, die im Himalaya ihre westliche Verbreitungsgrenze erreichen. Der westlichste Himalaya-Gimpel ist *P. aurantiaca*, der gemeinsam mit *P. erythrocephala* ein echter Himalaya-Endemit ist. Das Himalaya-Vorkommen der beiden anderen Taxa (*P. nipalensis* und *P. erythaca*) ist im Vergleich zu ihrem restlichen Verbreitungsgebiet nur ein westliches Randvorkommen (Abb. 3, 4). Dabei muss aber berücksichtigt werden, dass die heutigen Verbreitungsgrenzen von Vögeln im Himalaya wesentlich von den Niederschlagsmengen und den damit verbundenen Waldformationen abhängen (MARTENS 1972).

Die Stimmen (Rufe, Gesänge) sind nicht komplett bekannt, lediglich für einzelne Formen von *Pyrrhula pyrrhula* existieren ausführlichere Darstellungen (NICOLAI 1959, WILKINSON & HOWSE 1975, GUETTINGER et al. 2002). Die eurasischen Gimpel tragen zumeist nur einen leisen, unauffälligen Gesang vor, ebenso sind ihre Rufe recht einförmig und strukturarm.

Molekulargenetische Vergleiche zwischen den *Pyrrhula*-Taxa sind bislang lückenhaft. In eine genetische Übersichtsstudie zur Phylogeographie verschiedener Finkenvögel (ARNAIZ-VILLENA et al. 2001) wird die Gattung zwar einbezogen, aber lediglich mit vier Taxa. Die Autoren bescheinigen den *Pyrrhula*-Gimpeln (gemeinsam mit den Hakengimpeln der Gattung *Pinicola*) eine offensichtliche Monophylie, eine detaillierte intragenerische Verwandtschaftsuntersuchung findet jedoch nicht statt.

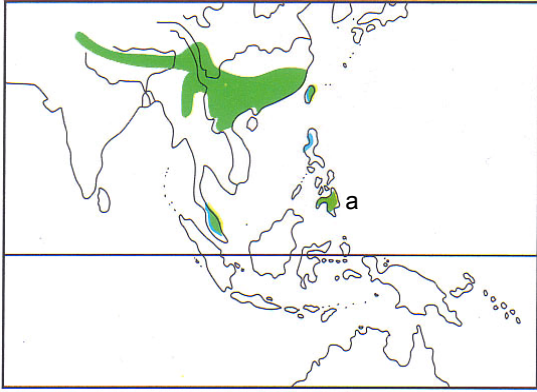


Abb. 3: Verbreitung von *P. nipalensis* und *P. leucogenis*.
 grün - *nipalensis*,
 a (grün) - Verbreitung *P. leucogenis steeri*,
 blau - Verbreitung *P. l. leucogenis*.
 (Karte aus CLEMENT 1993, kombiniert & bearbeitet)

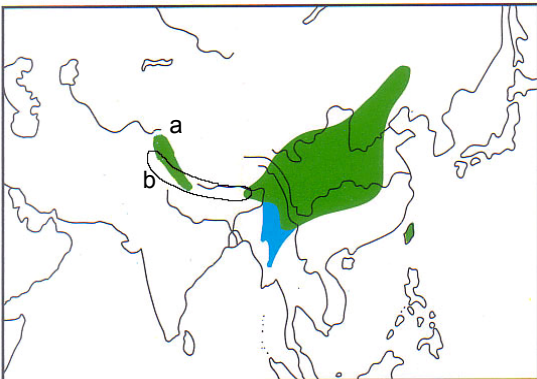


Abb. 4: Regionale Sympatrie der zentralasiatischen Gimpel.
 a (grün) - *P. aurantiaca*,
 b (blau) - *P. erythrocephala*,
 restliche Fläche (grün) - Brutzeitverbreitung *P. erythaca*,
 blau - Winterverbreitung *P. erythaca*.
 (Karte aus CLEMENT 1993, kombiniert & bearbeitet)

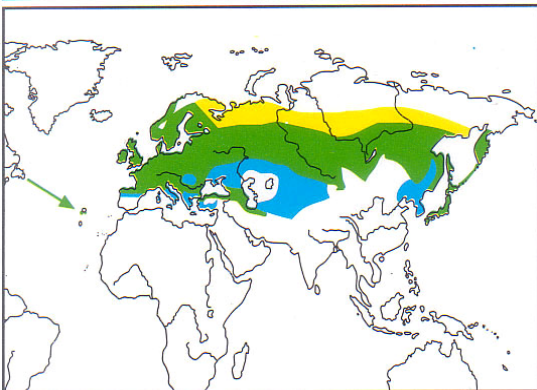


Abb. 5: Verbreitung von *P. pyrrhula* s.l. mit dem Inselareal von *murina* auf den Azoren.
 grün & gelb - Brutzeitverbreitung,
 blau - Winterverbreitung.
 (Karte aus CLEMENT 1993)

1.3. Artkonzepte, Phylogenie und Taxonomie

Das Artproblem. Die Art (Spezies) ist nach Ansicht der meisten Wissenschaftler eine der grundlegenden biologischen Einheiten von fundamentaler evolutionärer Bedeutung (z.B. MAYR et al. 1953: 23, MAYR 1998, DE QUEIROZ 2007). Weil die Artbildung ein Prozess ist, können beim Vergleich rezenter Formen („horizontaler Vergleich“, vgl. BOCK 2007) deren tatsächliche phylogenetische Beziehungen häufig nur annähernd rekonstruiert werden, insbesondere dann, wenn allopatrische Verbreitungsmuster und unklare Differenzierungen eine Entscheidung über ihren Artstatus erschweren. Es wurde mehrfach gezeigt, dass sich die meisten Artkonzepte vor allem hinsichtlich der zugrundeliegenden Kriterien der Artabgrenzung unterscheiden, nicht jedoch tatsächlich verschiedene Artbegriffe vertreten (z.B. MAYR 2001: 208, DE QUEIROZ 2007). Demnach lassen sich sämtliche Konzeptionen inhaltlich nur zwei Artbegriffen zuordnen, nämlich dem typologischen („phylogenetischen“) und dem biologischen Artbegriff (z.B. MAYR 1963: 25ff., 2001: 208). Allen Konzeptionen liegt in ihrer praktischen Anwendung die Gemeinsamkeit zugrunde, dass sie Arten als unabhängig evolvierende Verwandtschaftslinien von Metapopulationen behandeln („*separately evolving metapopulation lineages*“, DE QUEIROZ 2007).

Unter dem Biologischen Artkonzept (*Biological Species Concept*, BSC) ist die „Biologische Art“ wie folgt definiert: „Eine Art ist eine Gruppe sich kreuzender natürlicher Populationen, die von anderen solcher Gruppen reproduktiv isoliert sind.“ (*“A species is a group of interbreeding natural populations that are reproductively isolated from other such groups.”* MAYR 2001: 207, MAYR & DIAMOND 2001: 120). Das objektive Artunterscheidungskriterium ist dabei also die reproduktive Isolation zwischen Populationsgruppen. Im Gegensatz dazu ist unter dem Phylogenetischen Artkonzept (*Phylogenetic Species Concept*, PSC) definiert: „Eine Art ist die kleinste diagnostizierbare Gruppe von Individuen, zwischen denen eine Abstammungsbeziehung besteht.“ (*“A species is the smallest diagnosable cluster of individual organisms within which there is a parental pattern of ancestry and descent.”* CRACRAFT 1983). Das Schlüsselkriterium ist hier die (subjektive!) Diagnostizierbarkeit von Gruppen, deren hinreichende Unterscheidbarkeit ihren Artstatus belegt, die Populationsebene ist nicht entscheidend.

Aus diesen unterschiedlichen Definitionen resultieren die differierenden taxonomischen Statuszuordnungen einzelner Formen. Vereinfacht ausgedrückt, führt die Anwendung des BSC zum Zusammenfassen vieler Taxa unter einem Artnamen („*lumping*“), während diese unter dem PSC als eigenständige Arten aufgefasst werden („*splitting*“).¹

¹ Deshalb steigt in der systematischen Praxis die Zahl der Arten bei Anwendung des PSC im Vergleich zum BSC deutlich an. So zeigen beispielsweise NAVARRO-SIGÜENZA & PETERSON (2004) an mexikanischen Vögeln, dass sich von mehr als 1000 klassischen (=biologischen) Arten 135 biologische in 323 phylogenetische Spezies aufspalten

Daher wurden auf dem BSC basierende modifizierte Richtlinien vorgeschlagen (HELBIG et al. 2002, PARKIN et al. 2006), die das Kriterium der reproduktiven Isolation zwar als die Voraussetzung für Speziationen beinhalten, dieses aber weniger orthodox als „reproduktive Inkompatibilität“ auslegt. Diese Richtlinien erlauben die Diagnose von Artunterschieden trotz eines größeren Maßes an Hybridisierung zwischen parapatrischen Taxa und gestehen vielen Inselformen wesentlicher leichter Artselbstständigkeit zu.

Die Anwendung des BSC. Die im Biospezieskonzept zugrundegelegte reproduktive Isolation lässt sich in Fällen sympatrischer und parapatrischer Verbreitungsmuster empirisch bestimmen, indem die Vermischung oder Separierung der fraglichen Populationsgruppen direkt beobachtbar ist. Bei Allopatrie muss mit Hilfe der Konvention gearbeitet werden, aufgrund des Grades der Unterschiedlichkeit zwischen diesen Populationen indirekt zu entscheiden, ob eine Vermischung im Falle eines Zusammentreffens beider Formen wahrscheinlich ist. Diese Entscheidung orientiert sich an bekannten Unterschieden nahe verwandter Formen (möglichst auf intragenerischer Ebene), deren Status als reproduktiv isolierte oder nicht isolierte Populationen bekannt ist. Durch den Vergleich dieser Differenzierungsgrade kann auf einen wahrscheinlichen Status der allopatrischen Form rückgeschlossen werden (MAYR & DIAMOND 2001: 277). Auch HELBIG et al. (2002) vertreten diese relativistische Vorgehensweise, wobei sie vor allem Wert auf Diagnostizierbarkeit sowie genetische und phänotypische Integrität der Taxa legen, um ihnen Artrang zuzuerkennen. Bei allopatrischer Verbreitung werden die beteiligten Formen dann als artselbstständig betrachtet, wenn die Gesamtheit der Unterschiede diskreter und nicht funktionell gekoppelter Merkmale dem Maß der Merkmalsdivergenz zwischen verwandten sympatrischen Arten entspricht oder sogar übersteigt.

Superspezieskonzept. Um phylogenetische Konstellationen auch nomenklatorisch auszudrücken, wurde das eng an das Biologische Artkonzept gebundene Superspezieskonzept entwickelt (AMADON 1966), dessen aktuelle Definition lautet:

„Eine Superspezies ist eine monophyletische Gruppe nächstverwandter und weitgehend oder vollständig allopatrischer Arten, d.h. eine Gruppe von Taxa, die reproduktive Isolation erreicht haben, aber geringfügige oder keine geographische Überlappung zeigen.“ (*„A superspecies is defined as a monophyletic group of closely related and largely or entirely allopatric species - that is, a group of taxa that have achieved reproductive isolation but little or no geographic overlap.“* MAYR & DIAMOND 2001: 153)

lassen, DILLON & FJELDSA (2005) demonstrieren bei afrikanischen Vögeln die Aufspaltung von 1572 biologischen in 2098 phylogenetische Arten.

Die einzelnen Arten einer Superspezies werden als Allospezies (oder Semispezies) bezeichnet. Auch für Allospezies muss deren Artrang, d.h. reproduktive Isolation, zumindest argumentativ wohlbegründet sein. Viele der Änderungen in der Taxonomie palaearktischer Vögel während des letzten Jahrzehnts beruhen auf der Umsetzung des Superspezieskonzepts bei gleichzeitig modifizierter Auffassung der reproduktiven Isolation als „reproduktive Inkompatibilität“ (HELBIG et al. 2002).

1.4. Aufgabenstellung

Das Ziel dieser Arbeit ist es, mit Hilfe einer vergleichenden Methodik die intragenerischen Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den *Pyrrhula*-Taxa zu rekonstruieren. Die jeweiligen Differenzierungsmuster zwischen den Formen werden einander gegenübergestellt und hinsichtlich ihres Kongruenzgrades beurteilt. Dabei kommt den molekulargenetischen Differenzierungen die Bedeutung des phylogenetischen Grundgerüsts zu, anhand dessen weitere, vor allem morphologische Merkmale abgeglichen werden.

Schließlich sollen aufgrund der festgestellten Musterkonstellationen Aussagen über die Verwendbarkeit einzelner Differenzierungen zur Aufdeckung phylogenetischer Beziehungen innerhalb der Gattung *Pyrrhula* getroffen werden. Die gewonnenen Erkenntnisse können schließlich dazu benutzt werden, Vorschläge für eine zeitgemäße systematisch-taxonomische Gliederung der Gattung *Pyrrhula* zu entwickeln, wobei großer Wert auf konzeptionelle Stringenz gelegt wird.

Im einzelnen ergeben sich folgende spezielle Fragestellungen:

- Wie eng ist die Verwandtschaftsbeziehung zwischen *P. nipalensis* und *P. leucogenis* und wie stehen beide im Verhältnis zu den anderen *Pyrrhula*-Formen?
- Lässt sich das aufgrund morphologisch-geographischer Merkmale postulierte enge Verwandtschaftsverhältnis zwischen den zentralasiatischen Formen *P. aurantiaca*, *P. erythaca* und *P. erythrocephala* auch molekulargenetisch belegen?
- Wie gestalten sich die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der *P. pyrrhula*-Gruppe:
 - o Wie ist der Status des geographisch isolierten, farblich und morphometrisch abweichenden Azorengimpels *P. (p.) murina* zu bewerten?
 - o Was kann aus der postulierten Sympatrie zwischen den farblich und morphometrisch stark divergierenden sibirischen *P. p. pyrrhula* und *P. (p.) cineracea* abgeleitet werden?
 - o Wie ist das geographische und biologische Verhältnis der beiden letzteren zu *P. (p.) griseiventris* im Fernen Osten zu beurteilen?

- Welche Konsequenzen hat die Anwendung unterschiedlicher Artabgrenzungen für die Gattung *Pyrrhula*?
- Wie ist das verwandtschaftliche Verhältnis zwischen den Gattungen *Pyrrhula* und *Pinicola* beschaffen? Sollten beide Gattungen vereinigt werden?

Nicht zuletzt sollen die Ergebnisse der molekularen und morphologischen Teiluntersuchungen auch dazu herangezogen werden, auf zoogeographischer Ebene Aussagen über die Ausbreitungs- und Filtermechanismen von Merkmalen im Zuge von Arealveränderungen und adaptiven Radiationen zu treffen.

2. Material und Methoden

2.1. Untersuchungsobjekte

Die Aufgabenstellung dieser Arbeit setzt den detaillierten Vergleich einer großen Anzahl Individuen der Gattungen *Pyrrhula* und *Pinicola* sowie weiterer ausgewählter Finkengattungen voraus. Daher war es unumgänglich, auf konserviertes Material zurückzugreifen. Die für die molekulargenetischen Analysen benötigte DNA wurde überwiegend aus konservierten Gewebe- oder Blutproben gewonnen, zu einem kleineren Anteil aus Gewebeproben aus Vogelbälgen extrahiert. Für die morphologischen Untersuchungen wurden Balgpräparate aus verschiedenen Museumssammlungen herangezogen. Insgesamt wurden so 959 Individuen der Gattung *Pyrrhula* untersucht. Tabelle 1 gibt eine Übersicht über die Verteilung der einbezogenen Individuen. In Tabelle 19 im Anhang ist das gesamte Material detailliert aufgelistet.

Tab. 1: Anzahl der einbezogenen Individuen der Gattung *Pyrrhula*. Unter „unbest.“ finden sich Gewebeproben geschlechtsunbestimmter Vögel (z.T. Jungvögel).

Taxon	Männchen	Weibchen	unbest.	Gesamt
<i>Pyrrhula nipalensis</i>	78	69	3	150
<i>Pyrrhula leucogenis</i>	29	22	1	52
<i>Pyrrhula aurantica</i>	37	21	0	58
<i>Pyrrhula erythrocephala</i>	33	26	5	64
<i>Pyrrhula erythaca</i>	55	47	13	115
<i>Pyrrhula pyrrhula</i> s. str.	167	97	30	294
<i>Pyrrhula (pyrrhula) griseiventris</i>	67	38	4	109
<i>Pyrrhula (pyrrhula) cineracea</i>	25	18	3	46
<i>Pyrrhula (pyrrhula) murina</i>	43	26	2	71
Gesamtanzahl	534	364	61	959

In die morphologische Datenaufnahme wurden größtenteils Altvögel bekannten Geschlechts einbezogen. In wenigen Fällen gingen zwecks Datenvervollständigung auch die Maße von Vögeln im ersten Lebensjahr ein, sofern diese die Jugendteilmauser abgeschlossen hatten, da sich dann deren Großgefiedermaße nicht mehr von den Adulten unterscheiden (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1997: 1137). Bedingt durch den Zustand der Präparate konnte aber nicht von jedem Exemplar ein vollständiger Datensatz erhoben werden. Dagegen konnten für einige Individuen sowohl molekulare als auch morphologische Daten erhoben werden („cross referencing“).

2.2. Molekulargenetik

Dieser Projektteil beinhaltet die Erstellung einer molekularen Phylogenie unter Betrachtung zweier Mitochondriengene. Mitochondrien sind Zellorganellen, die im Rahmen der zellulären Atmungskette der Energiegewinnung dienen. Sie kommen in allen Eukaryotenzellen vor, besitzen aber ein eigenes Genom, dessen DNA in Ringform vorliegt und das vor allem bei Wirbeltieren relativ konservativ in Gengehalt und Genanordnung ist.

DNA-Analysen sind deshalb für stammesgeschichtliche und populationsgenetische Untersuchungen aufschlussreich, weil sich die DNA-Sequenzvariationen aufgrund der Redundanz des genetischen Codes selbst dann noch für Untersuchungen heranziehen lassen, wenn sie keine phänotypischen Effekte haben.

Die mitochondriale DNA (mtDNA) eignet sich besonders gut für phylogenetische Rekonstruktionen, weil ihre durchschnittliche Mutationsrate bei warmblütigen Wirbeltieren etwa zehnmal höher als in Kerngenen ist (HELBIG 1996: 8) und damit die Wahrscheinlichkeit stark erhöht wird, dass bestimmte Genabschnitte anhand gemeinsamer abgeleiteter Sequenzmerkmale (Synapomorphien) als stammesgeschichtlich zusammengehörig erkannt werden. Dabei verhält sie sich hinsichtlich des Auftretens von Insertionen und Deletionen ausgesprochen konservativ, weist demgegenüber aber eine hohe Rate an synonymen Basensubstitutionen auf (MOORE & DEFILIPPIS 1997). Dadurch ergibt sich zwar eine relativ schnelle Sättigung der Substitutionen an der häufig mutierenden dritten Nukleotidposition (HELBIG 1996: 8, QUINN 1997), für die vorliegende gattungsbezogene Verwandtschaftsstudie ist das zeitliche Auflösungsvermögen der einzelnen Formenbildungsprozesse aber sehr gut geeignet. Technisch gesehen erleichtert die konservative Anordnung der mitochondrialen Aminosäurecodons auch das schnelle positionshomologe Ausrichten der Sequenzen (Alinierung, „*Alignment*“) und die einfache Herstellung spezifischer Startmoleküle („Primer“) für die automatisierte DNA-Vervielfältigung (MOORE & DEFILIPPIS 1997). Außerdem gibt es im Gegensatz zu nukleären Genen bei Mitochondrien-Genen wegen deren klonaler Vererbung keine Rekombinationen, die stammesgeschichtliche Interpretationen beeinflussen könnten (HELBIG 1996: 8, QUINN 1997).

Die mitochondriale DNA der Vögel beinhaltet wie bei allen Wirbeltieren 37 Gene, die für Enzyme, Proteine, tRNAs oder rRNAs codieren (DESJARDINS & MORAIS 1990, WINK 2004: 58). Dabei kann die Reihenfolge mancher Gene im Vergleich zu anderen Wirbeltieren verändert sein (QUINN 1997). Die Länge des mitochondrialen Vogelgenoms beträgt um 17 kb (Komplettlänge mtDNA Haushuhn: 16775 bp, DESJARDINS & MORAIS 1990). Da Mitochondrien maternal vererbt werden, wird in der Regel auch nur die mütterliche Linie an die folgenden Generation weitergegeben. Daraus ergibt sich eine bessere phylogenetische Darstellung als bei chromosomalen Genen, weil ancestrale Polymorphismen schneller durch genetische Drift verloren gehen (AVISE 1994: 60ff., HELBIG 1996: 8). Überdies konstatieren einige Untersuchungen, dass sowohl die nukleären als auch die mitochondrialen Gene der Vögel, verglichen mit anderen Wirbeltieren, recht geringe Divergenzraten aufweisen (KESSLER & AVISE 1985, MOORE & DEFILIPPIS 1997).

Für diese Untersuchungen wurden die mitochondrialen Gene *16S* und *Cytochrom-b (cyt-b)* betrachtet. Die Länge des *16S*-Gens beträgt 1620 Basenpaare (bp), die des *cyt-b*-Gens 1140 bp (Haushuhn, SPICER & DUNIPACE 2004 bzw. DESJARDINS & MORAIS 1990). Beide Gene unterscheiden sich in ihrer Mutationsrate. Während es im *16S*-Gen neben variablen Bereichen auch stark konservierte Abschnitte gibt, ist das *cyt-b*-Gen insgesamt wesentlich variabler. Diese unterschiedlichen Evolutionsraten ermöglichen die Verwandtschaftsanalysen auf unterschiedlichen taxonomischen Niveaus. *16S* wurde bislang vor allem für den phylogenetischen Vergleich von Taxa auf Familienniveau herangezogen (z.B. SPICER & DUNIPACE 2004), *cyt-b* hingegen gehört beim Vergleich nahe verwandter Vogelformen (Gattungs- und Artebene) zu den am häufigsten herangezogenen Genen (MOORE & DEFILIPPIS 1997).

Molekulargenetische Methoden. Als Ausgangsmaterial zur DNA-Gewinnung dienten speziell für DNA-Untersuchungen konservierte Gewebe- oder Blutproben, die entweder in Alkohol oder Pufferlösungen aufbewahrt wurden. Dieses sogenannte „Frischmaterial“ stammt aus den Gewebebanken verschiedener Museen und Forschungsinstitute und war in der Regel nicht älter als 15 Jahre. Da jedoch nicht von allen relevanten Taxa frische Gewebeproben verfügbar waren, wurde in ausgewählten Fällen auf Gewebeproben von Balgpräparaten (Fußsohlenballen, Federn) zurückgegriffen. Sämtliche Arbeitsschritte führte ich selbst im Molekularlabor des Museums für Tierkunde Dresden durch, die Bearbeitung der Balg-DNA nahm ich im Molekularlabor des Naturhistorischen Museums Wien nach den gebräuchlichen Protokollen vor. Im Zuge der molekulargenetischen Analysen habe ich insgesamt 159 Proben von Angehörigen der Gattung *Pyrrhula* und sieben Proben von *Pinicola e. enucleator* bearbeitet. Zusätzlich wurden von neun Individuen aus anderen Gattungen der Familie der Echten Finken (Fringillidae) ebenfalls Proben zum Außengruppenvergleich molekulargenetisch aufgearbeitet. Da von mindestens 25 Individuen die Sequenzen beider Markergene analysiert wurden, vergrößerte sich der tatsächliche Probenumfang entsprechend. Zur Verbreiterung der Datenbasis wurden weitere acht Sequenzen von *Pyrrhula*-Taxa und 17 Außengruppen-Sequenzen (Fringillidae u.a.) aus der GenBank bzw. aus anderen Untersuchungen der Arbeitsgruppe MARTENS (Universität Mainz) herangezogen.

DNA-Extraktion. Grundsätzlich wurde das Gewebematerial entsprechend standardisierter Extraktionsprotokolle bearbeitet, entweder nach Herstellervorgaben der Extraktionskits (QIAGEN DNeasy Tissue Kit, QIAGEN QIAquick PCR Purification Kit, AGOWA sbeadex forensic Kit) oder in Form laboreigener Protokolle. Sofern kein Extraktionskit eingesetzt wurde, wurden Frischproben mittels Proteinase-K-Verdau in DTAB-Puffer (über Nacht, 55°C) aufgeschlossen und die DNA anschließend per Chloroform-Isoamylalkohol-Extraktion und Isopropanol-Fällung isoliert.

PCR. Die extrahierte DNA wurde mittels spezifischer Primer durch Polymerase-Kettenreaktion (*Polymerase Chain Reaction*, PCR, MULLIS et al. 1986) amplifiziert. Dafür kam in den meisten Fällen ein standardisierter PCR-Zyklus mit 35facher Wiederholung (Tab. 2) zur Anwendung. Um das Amplifikationsergebnis zu verbessern, wurden in Einzelfällen bestimmte PCR-Parameter geringfügig modifiziert (hauptsächlich Annealing-Temperatur und Zykluszahl).

Tab. 2: Standard-PCR-Zyklus.

Arbeitsschritt	Temperatur (°C)	Dauer (min.)	
	94	5:00	} 35 x
DNA-Denaturierung	94	0:45	
Primeranlagerung (Annealing)	53	0:45	
Primer-Elongation	72	1:30	
	72	10:00	

Die PCR-Primer wurden entweder der Literatur entnommen oder speziell für diese Untersuchung selbst entworfen (Tab. 3). Die Länge der jeweiligen Zielabschnitte betrug 894 bp (16S) bzw. 924 bp (*cyt-b*), wobei wegen der unterschiedlichen Datenqualität nur 836 Basenpositionen (16S) bzw. 828 bp (*cyt-b*) in die finale Auswertung einbezogen werden konnten (s. 3.1.).

Tab. 3: Verwendete Primer.

Primer	Primersequenz (5'-3')	Lese-richtung	Ziel-Gen	Quelle
12Sa	AAACTGGGATTAGATACCCCACTAT	Forward	16S	SPICER & DUNIPACE (2004)
16S500	GTCGTAACAAGGTAAGTGACCG	Forward	16S	SPICER & DUNIPACE (2004)
16Sbr	CCGGTCTGAACCTCAGATCACGT	Reverse	16S	SPICER & DUNIPACE (2004)
L14841	AAAAAGCTTCCATCCAACATCTCAGCATGATGAAA	Forward	<i>cyt-b</i>	EDWARDS et al. (1991)
H 15767	ATGAAGGGATGTTCTACTGGTTG	Reverse	<i>cyt-b</i>	EDWARDS et al. (1991)
Cytb-4-	TAGGTGAGGGATGCTAGTTG	Reverse	<i>cyt-b</i>	HARING et al. (2001)
Pyrr01f	TCGGCCGAGGWATCTACTAC	Forward	<i>cyt-b</i>	Eigenentwurf
Pyrr02f	CTGRGGAGGATTCTCAGTCG	Forward	<i>cyt-b</i>	Eigenentwurf
Pyrr03f	TCCCTRCTCGTMTCCCTAG	Forward	<i>cyt-b</i>	Eigenentwurf
Pyrr04r	ATGAYATTTGGCCTCATGG	Reverse	<i>cyt-b</i>	Eigenentwurf
Pyrr05r	AAGGTGAGGTGTACTAGTG	Reverse	<i>cyt-b</i>	Eigenentwurf
Pyrr06r	AAYAGGAAGTATCATTCCAGG	Reverse	<i>cyt-b</i>	Eigenentwurf
Pyrr07f	TCAGCATGATGAAACTTCGG	Forward	<i>cyt-b</i>	Eigenentwurf
Pyrr08f	CTAGGAGACCCAGAAAAC	Forward	<i>cyt-b</i>	Eigenentwurf

Um die Amplifikation der authentischen Zielsequenz zu gewährleisten, müssen PCR-Primer sequenzspezifisch an die Zielregion des untersuchten Gens binden. Sie sollten daher möglichst nur eine Anlagerungsstelle besitzen und miteinander nicht dimerisieren. Durch die Wahl geeigneter Primerpaare lassen sich Teilsequenzen unterschiedlicher Länge generieren (Tab. 4).

Primerkombination	Sequenzabschnitt	Gen	Länge (bp)
16S500 & 16Sbr	gesamt	16S	894
L 14841 & H 15767	gesamt	<i>cyt-b</i>	925
Pyrr07f & Cytb-4-	gesamt (alternativ)	<i>cyt-b</i>	934
L 14841 & Pyrr04r	a	<i>cyt-b</i>	304
Pyrr07f & Pyrr04r	a (alternativ)	<i>cyt-b</i>	303
Pyrr01f & Pyrr05r	b	<i>cyt-b</i>	265
Pyrr02f & Pyrr06r	c	<i>cyt-b</i>	296
Pyrr03f & H 15767	d	<i>cyt-b</i>	293
Pyrr08f & Cytb-4-	d (alternativ)	<i>cyt-b</i>	326
Pyrr07f & Pyrr05r	e	<i>cyt-b</i>	481
Pyrr02f & Cytb-4-	f	<i>cyt-b</i>	542

Tab. 4: Übersicht über die verwendeten Primerkombinationen und die amplifizierten Genabschnitte (siehe auch Abb. 6).

Die selbstentworfenen Primer wurden manuell anhand eines Alignments bereits vorhandener *Pyrrhula*-Referenzsequenzen nach den üblichen Optimalitätsregeln entworfen. Ihre Länge beträgt 19 bis 20 bp, ihre Anlagerungstemperaturen 54 bis 62°C. Damit entsprechen sie den geforderten Rahmenbedingungen für Primer, die Längen von 17 bis 25 bp und Anlagerungstemperaturen von 52 bis 64°C als günstigste Parameter empfehlen. Zudem wurde darauf geachtet, dass der interne GC-Gehalt zwischen 40 und 60 % beträgt, sämtliche Primer mit „C“ oder „G“ enden, und dass die letzten fünf Basen möglichst konserviert sind.

In Balgpräparaten kann die DNA aus unterschiedlichen Gründen stark degradiert sein, so dass es meist nicht möglich ist, DNA-Abschnitte zu extrahieren, die länger als 400 bp sind. Aus diesem Grund muss die Gesamtsequenzinformation durch Zusammensetzen kürzerer Teilsequenzen rekonstruiert werden. In dieser Untersuchung kamen vier Abschnitte von ca. 300 bp Länge (a, b, c, d) und zwei ca. 500 bp lange Teilsequenzen (e, f) in unterschiedlichen Kombinationen zum Einsatz (Tab. 4). Der Abschnitt e umfasst den Sequenzbereich der Teilstücke a und b, der Abschnitt f jenen der Teilstücke c und d. Die korrekte Reihenfolge der zu addierenden Abschnitte wird durch zehn spezifische Primer (Tab. 4) und das Vorhandensein überlappender Sequenzbereiche („overlaps“) von 50-100 bp Länge an den Enden der Abschnitte gewährleistet (Abb. 6).

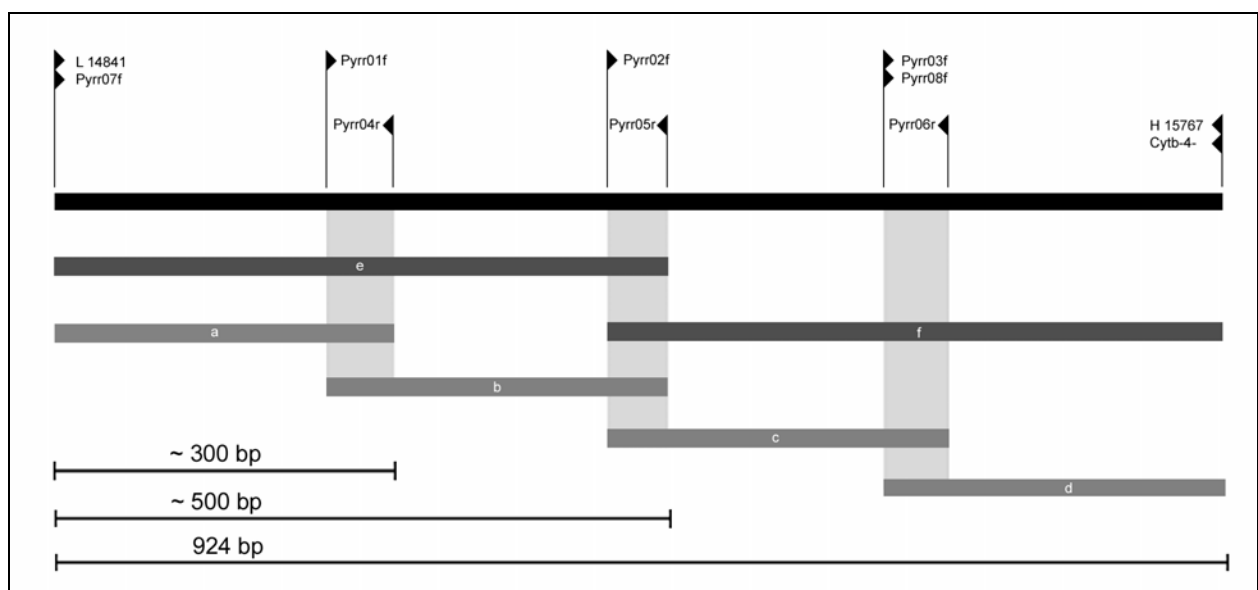


Abb. 6: Schematische Darstellung des bearbeiteten Cyt-b-Sequenzbereichs (schwarz) und der entsprechenden Teilabschnitte a bis f (hell- bzw. dunkelgrau). Die jeweiligen Primerpositionen und Leserichtungen sind ebenso wie die Fragmentlängen angegeben.

Klonierung der Balgproben. Aufgrund der meist geringen DNA-Konzentration und deren schlechter Qualität ist die Ausbeute an PCR-Produkt bei Balgproben häufig so niedrig, dass keine erfolgversprechenden Direktsequenzierungen möglich sind. In solchen Fällen wird die Klonierung des DNA-Zielabschnitts zwischengeschaltet (INVITROGEN TOPO-TA Cloning Kit).

Zuvor wird das PCR-Produkt aus einem präparativen Methaphorgel (2%) extrahiert (QUIAGEN Quiaquick Gel Extraktion Kit) und anschließend mit dem bakteriellen Vektorplasmid verbunden (Ligation) und mittels Hitzeschock in kompetente *Escherischia coli*-Zellen eingeschleust (Transformation). Nach mindestens einstündiger Inkubation in SOC-Medium (37°C) werden die Bakterienkulturen auf X-Gal-haltigen Agarplatten ausplattiert und über Nacht inkubiert (37°C). Ausgewählte Bakterienkolonien, bei denen aufgrund ihrer Weißfärbung davon ausgegangen werden kann, dass sie das Vektorplasmid beinhalten, werden von den Platten abgenommen und auf neuen Agarplatten ausgebracht. Von diesen Kolonien wird eine kleiner Teil in einer PCR eingesetzt und die Zielsequenz amplifiziert (Kolonie-PCR). Anhand der Fragmentgrößen im Gelbild kann auf die erfolgreiche Integration des Zielabschnitts in das Plasmid rückgeschlossen werden. Entsprechend der PCR-Ergebnisse werden ausgewählte Bakterienklone von den Agarplatten abgenommen und bei 37°C über Nacht in LB-Medium inkubiert. Das mit den Bakterienzellen vervielfältigte Vektorplasmid wird abschließend wieder extrahiert („Plasmid-Prep“, QUIAGEN Quiaprep Spin Miniprep Kit) und kann nach einem Aufreinigungsschritt in einer Sequenzierreaktion eingesetzt werden.

Sequenzierung. Von jenen PCR-Produkten, die direkt sequenzierbar waren, wurde ein Teil der fertig aufgearbeiteten DNA im Dresdner Museumslabor sequenziert, die restlichen Proben wurden zur Sequenzierung an das Max-Planck-Institut für molekulare Biotechnologie Dresden gegeben. Dafür wurden dieselben Primer wie bei der Amplifikation eingesetzt. Etwa zwei Drittel der Proben wurden in beide Leserichtungen sequenziert, was die Vervollständigung eventuell fehlender Sequenzenden ermöglichte. Die klonierten PCR-Produkte wurden mit Standardprimern, die an das Insert flankierenden Sequenzbereichen binden, von der MWG Biotech AG Ebersberg in beide Leserichtungen sequenziert.

Alinierung. Die Alinierung und das Editieren der Sequenzen und Teilsequenzen erfolgte manuell mit dem Programm BioEdit 7.0.5.2. (HALL 1999). Eventuell auftretende Basensubstitutionen oder Lesefehler konnten so leicht erkannt, manuell überprüft und gegebenenfalls korrigiert werden. Da nicht alle Sequenzen vollständig gelesen werden konnten, mussten nach erfolgter Alinierung die Sequenzen derart beschnitten werden, dass ein Maximum an Information aus den Daten gewonnen werden konnte. Dadurch reduzierte sich die Gesamtlänge der in die Auswertung einbezogenen Sequenzen auf 836 bp (16S) bzw. 828 bp (*cyt-b*).

Datenauswertung. Zur Darstellung der Phylogenie und der entsprechenden Stammbäume wurden drei Rekonstruktionsverfahren angewendet: Neighbor Joining (NJ, SAITOU & NEI 1987) mittels MEGA 3.0 (KUMAR et al. 2004), Maximum Likelihood (ML) mittels TreePuzzle 5.0 (SCHMIDT et al. 2000) und Bayesian Inference of Phylogeny mittels MrBayes (HUELSENBECK &

RONQUIST 2001). Die geeignetsten Substitutionsmodelle wurden zuvor mit den Programmen Modeltest 3.04 (für ML, POSADA & CRANDALL 1998) und MrModeltest 2 (für Bayesian Inference, NYLANDER 2004) ermittelt, die entsprechenden Parameter (Tab. 5) flossen dann in die Stammbaumberechnung ein. Um systematischen Fehlern vorzubeugen, wurde dafür von jedem Haplotyp nur eine Sequenz verwendet. Die Robustheit der finalen Phylogenien wurde mit Hilfe des Bootstrapping-Verfahrens (für NJ, 1000 Replikationen, FELSENSTEIN 1985), durch Quartet Puzzling (für ML, 1000 Schritte, STRIMMER & VON HAESELER 1996) und mit Hilfe von Bayesian Posterior Probabilities (für Bayesian Inference) ermittelt.

Substitutionsmodell: GTR+I+G		Wert
Basenhäufigkeit	A	0,2818
	C	0,3749
	G	0,1331
	T	0,2103
Substitutionsraten	A-C	3,1836
	A-G	12,1368
	A-T	5,3748
	C-G	1,7332
	C-T	25,4443
	G-T	1,0
Gamma shape parameter		0,7026
Anteil invariabler Positionen		0,4315

Tab. 5: Parameter des Substitutionsmodells für die molekularen Analysen. Das Modell wurde sowohl für das Verfahren Maximum Likelihood als auch für Bayesian Inference als das geeignetste ermittelt.

Die Identifikation der einzelnen mitochondrialen Haplotypen und deren netzwerkartige Darstellung wurden im Programm TCS 1.21 (CLEMENT et al. 2000) vorgenommen. Der Vorteil der Haplotypen-Netzwerke besteht in der Anschaulichkeit, mit der qualitative Verbindungen zwischen Haplotypen dargestellt werden. Da sie konkrete sequenzbezogene Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Haplotypen widerspiegeln, erlauben Netzwerke populationsgenetische Aussagen, die sich aus reinen Stammbaum-Darstellungen nicht ableiten lassen denn sie verbildlichen, welche Haplotypen sich voneinander ableiten lassen. Deswegen können solche Netzwerke auch hypothetische, ausgestorbene und solche Sequenzvarianten umfassen, die im untersuchten Probenumfang nicht enthalten sind. Obwohl Haplotypen-Netzwerke im Gegensatz zu Stammbäumen ungewurzelte graphische Darstellungen sind, beinhalten sie häufig einen zentralen „Grundtypen“, von dem sich weitere Haplotypen ableiten.

Die Darstellung von DNA-Sequenzpolymorphismen erfolgte mittels DnaSP 4.0 (ROZAS & ROZAS 1995). Die genetische Variation der molekularen Datensätze wurde dabei mit Hilfe eines paarweisen Sequenzvergleichs graphisch als sogenannte „*mismatch distribution*“ erstellt. Der sich aus der Anzahl der paarweisen Unterschiede (Substitutionen) und ihrer Häufigkeit ergebende Kurvenverlauf wurde mit einer Modell-Verteilung für schnelle Ausbreitungsvorgänge verglichen. Aus den dabei errechneten Parametern der Sequenzpolymorphismen-Verteilung wurde auf die Art und Weise der genetischen Differenzierung der betrachteten Gruppen geschlossen.

2.3. Morphologie

Dieser Projektteil hat das Ziel, grundsätzliche morphologische Charakteristika der einzelnen *Pyrrhula*-Formen herauszuarbeiten. Sie sollen sowohl intern als auch formenübergreifend verglichen werden. Diese Analysen dienen der Bestimmung der morphologischen Variabilität zwischen den Formen und sind damit ein wichtiges Werkzeug zur Beurteilung der intragenerischen Formengruppierung in Arten und Unterarten. Damit liefern sie entscheidende Argumente für die taxonomische Untergliederung der Gattung. Als morphologische Merkmale werden sämtliche äußere Charakteristika aufgefasst, die den Phänotyp eines Individuums oder einer bestimmten Gruppierung kennzeichnen (z.B. Färbungs- und Größenmerkmale). Werden ausschließlich größenbezogene Merkmale betrachtet, werden diese als „morphometrisch“ bezeichnet.

Grundlagen des Fluggefiederbaus. Das Fluggefieder wird von den großen Schwungfedern der Flügel (Remiges) und den Steuerfedern des Schwanzes (Rectrices) gebildet, die gemeinsam als „Großgefieder“ dem körperbedeckenden „Kleingefieder“ gegenübergestellt werden. Anatomisch-funktionell unterscheidet man im Flügel zwei Gruppen von Federn, die an den Handknochen (Metacarpus, zweiter und dritter Finger) befestigten Handschwingen und die am Unterarmknochen (Elle) inserierenden Armschwingen mit den jeweils dazugehörigen Deckfedern. Zur eindeutigen Bezeichnung der Schwingen wird das weit verbreitete System nach STRESEMANN (1966) angewandt, wobei die Handschwingen am Carpalgelenk beginnend nach außen gezählt werden, die Armschwingen hingegen zum Körper hin beziffert werden. Die Schwanzfedern werden ebenfalls von innen zur Schwanzaußenseite gezählt. Die beiden innersten Steuerfedern sind am Pygostyl befestigt und mit den anderen Schwanzfedern durch Bindegewebe verbunden. Die Gimpel *Pyrrhula* und die Hakengimpel *Pinicola* besitzen in jedem Flügel zehn Handschwingen und neun Armschwingen, sowie sechs Paar Schwanzfedern. Weil die äußerste Handschwinge (HS 10) jedoch stark reduziert und aufgrund ihrer geringen Größe (zumeist unter 10 mm Gesamtlänge) faktisch nicht an der Tragflächenbildung beteiligt ist, wurde sie bei den hier beschriebenen Messungen und Auswertungen nicht berücksichtigt. Da es bei vorliegender Studie primär um das Aufdecken von prinzipiellen Umstrukturierungen im Großgefiederbau ging, wurden die verschiedenen Garnituren der kleineren Flügeldeckfedern ebenfalls nicht in die Untersuchungen einbezogen.

In die morphologischen Untersuchungen wurden Balgpräparate von 859 Individuen der Gattung *Pyrrhula* und 42 Individuen der Gattung *Pinicola* einbezogen. Obwohl nicht an jedem Präparat die komplette Anzahl von Messwerten genommen werden konnte, umfassen die morphologischen Datensätze etwa 28.500 Einzelmessungen.

Morphometrische Analysen. Morphometrische Analysen wurden am Großgefieder, an den Hinterextremitäten und am Schnabel vorgenommen. Zu diesem Zwecke wurden pro Vogel bis zu 32 unabhängige Messstrecken aufgenommen (Tab. 6).

Tab. 6: Messstrecken der morphologischen Datenaufnahme.

Messstrecke	Anmerkungen
Flügelänge (Fl.l.)	Distanz zwischen Flügelbug und längster Handschwinge („ <i>maximum chord</i> “: Flügelbug auf Lineal angepresst, Handschwinger maximal gestreckt)
Flügelspitze (Fl.sp.)	Differenz zwischen äußerster Armschwinge (A1) und längster Handschwinge (H6/7/8) *
Schwanzlänge (Schw.l.)	Distanz zwischen der Austrittsstelle der inneren Schwanzfedern bis zur längsten Schwanzfeder
Schwanzstufung (Schw.st.)	Differenz zwischen innerster Schwanzfeder (S1) und längster Schwanzfeder (S5/6)*
Länge Armschwinge 1	Differenz zwischen A9 und A1, absolute Länge indirekt ermittelt
Länge Armschwinge 2	Differenz zwischen A9 und A2, absolute Länge indirekt ermittelt
Länge Armschwinge 3	Differenz zwischen A9 und A3, absolute Länge indirekt ermittelt
Länge Armschwinge 4	Differenz zwischen A9 und A4, absolute Länge indirekt ermittelt
Länge Armschwinge 5	Differenz zwischen A9 und A5, absolute Länge indirekt ermittelt
Länge Armschwinge 6	Differenz zwischen A9 und A6, absolute Länge indirekt ermittelt
Länge Armschwinge 7	Differenz zwischen A9 und A7, absolute Länge indirekt ermittelt
Länge Armschwinge 8	Differenz zwischen A9 und A8, absolute Länge indirekt ermittelt
Länge Armschwinge 9	<i>absolute Länge indirekt ermittelt, s.u.</i>
Länge Handschwinge 1	Differenz zwischen A1 und H1, absolute Länge indirekt ermittelt
Länge Handschwinge 2	Differenz zwischen A1 und H2, absolute Länge indirekt ermittelt
Länge Handschwinge 3	Differenz zwischen A1 und H3, absolute Länge indirekt ermittelt
Länge Handschwinge 4	Differenz zwischen A1 und H4, absolute Länge indirekt ermittelt
Länge Handschwinge 5	Differenz zwischen A1 und H5, absolute Länge indirekt ermittelt
Länge Handschwinge 6	Differenz zwischen A1 und H6, absolute Länge indirekt ermittelt
Länge Handschwinge 7	Differenz zwischen A1 und H7, absolute Länge indirekt ermittelt
Länge Handschwinge 8	Differenz zwischen A1 und H8, absolute Länge indirekt ermittelt
Länge Handschwinge 9	Differenz zwischen A1 und H9, absolute Länge indirekt ermittelt
Länge Schwanzfeder 1	<i>absolute Länge indirekt ermittelt, s.u.</i>
Länge Schwanzfeder 2	Differenz zwischen S1 und S2, absolute Länge indirekt ermittelt
Länge Schwanzfeder 3	Differenz zwischen S1 und S3, absolute Länge indirekt ermittelt
Länge Schwanzfeder 4	Differenz zwischen S1 und S4, absolute Länge indirekt ermittelt
Länge Schwanzfeder 5	Differenz zwischen S1 und S5, absolute Länge indirekt ermittelt
Länge Schwanzfeder 6	Differenz zwischen S1 und S6, absolute Länge indirekt ermittelt
Länge extrahierter Einzelfedern („absolute Federlänge“)	Länge Spulenspitze bis Fahnen Spitze bei maximal ausgestrichener Feder (Methode C in BUSCHING 1997: 169f)
Länge Oberschnabel (Schn.l.1)	Culmenlänge vom Hornscheidenbeginn an Stirn bis zur Spitze des Oberschnabels
Länge Unterschnabel (Schn.l.2)	Länge vom medianen Unterschnabelhöcker bis zur Unterschnabelspitze
Breite Oberschnabel (Schn.br.1)	Oberschnabelbreite direkt vor der Schnabelbefiederung
Breite Unterschnabel (Schn.br.2)	Maximale Unterschnabelbreite **
Schnabelhöhe (Schn.h.)	Maximale Schnabelhöhe an Basis direkt vor der Schnabelbefiederung (nur bei geschlossenem Schnabel)
Tarsuslänge (Tarsusl.)	Länge vom Intertarsalgelenk diagonal zum untersten ungeteilten Querschild auf der Laufvorderseite
Tarsusdicke sagittal ($d_{\text{Tarsus-sag}}$)	Sagittaler Durchmesser in Laufmitte
Tarsusdicke lateral ($d_{\text{Tarsus-lat}}$)	Lateraler Durchmesser in Laufmitte

* Aufgrund der unterschiedlichen Längenverhältnisse der Federn in Flügel und Schwanz ergeben sich Flügelspitze und Schwanzstufung unter Umständen aus der Differenz zwischen unterschiedlichen Federn. Die Schwanzstufung wird bei gekerbten oder gegabelten Schwänzen als negativer Zahlenwert angegeben. Obwohl bei *Pyrrhula* keine echten Stufenschwänze vorkommen, wird aus Gründen der Einheitlichkeit nachfolgend trotzdem „Schwanzstufung“ anstelle von „Schwanzkerbung“ verwendet.

** Weil Gimpel nach innen gebogene Schnabelschneidekanten besitzen, kann die maximale Breite des Unterschnabels durchaus größer sein als die des Oberschnabels. Beim geschlossenen Schnabel umschließen die Oberschnabelkanten trotzdem den oberen Bereich des Unterschnabels.

Da viele der in Tabelle 6 aufgeführten direkt genommenen Messstrecken lediglich Relativmaße darstellen, mussten diese für die Darstellung der Stufungsverhältnisse des Flügels und des Schwanzes vor der vergleichenden Analyse einer Längenkorrektur unterzogen werden. Diese Standardisierung wurde mittels der entsprechenden Absolutmaße (Flügel- bzw. Schwanzlänge) vorgenommen.

Handschwingerlänge:

$$\text{Länge}_{\text{HS}_n} = \text{Länge}_{\text{AS}_1} + \text{Differenz}_{\text{AS}_1-\text{HS}_n} \quad \text{wobei:} \quad \text{Länge}_{\text{AS}_1} = \text{Fl.l.} - \text{Fl.sp.}$$

Armschwingerlänge:

$$\text{Länge}_{\text{AS}_n} = \text{Länge}_{\text{AS}_9} + \text{Differenz}_{\text{AS}_9-\text{AS}_n} \quad \text{wobei:} \quad \text{Länge}_{\text{AS}_9} = \text{Länge}_{\text{AS}_1} - \text{Differenz}_{\text{AS}_9-\text{AS}_1}$$

Schwanzfederlänge:

$$\text{Länge}_{\text{S}_n} = \text{Länge}_{\text{S}_1} + \text{Differenz}_{\text{S}_1-\text{S}_n} \quad \text{wobei:} \quad \text{Länge}_{\text{S}_1} = \text{Schw.l.} - \text{Schw.st.}$$

Mit Hilfe dieser Daten wurden Flügel- und Schwanzdiagramme erstellt, die neben einem rechnerischen Vergleich auch eine visuelle Darstellung des Großgefiederbaus ermöglichen (s. Anhang III). Anhand der Großgefieder-Messdaten wurden außerdem der Handflügelindex (HI, „Kipp’scher Index“), der Schwanzstufungsindex (SI) und der Schwanz-Flügel-Index (SFI) berechnet, die den Vergleich bestimmter flugbiologischer Parameter ermöglichen. Dabei stellt der HI den prozentualen Anteil der Flügelspitze an der Flügellänge dar, der SI den Prozentanteil der Schwanzstufung an der Schwanzlänge², und der SFI das Prozentverhältnis zwischen Schwanz- und Flügellänge:

$$\text{HI} = \frac{\text{Fl.sp.} \times 100}{\text{Fl.l.}} \quad \text{SI} = \frac{\text{Schw.st.} \times 100}{\text{Schw.l.}} \quad \text{SFI} = \frac{\text{Schw.l.} \times 100}{\text{Fl.l.}}$$

Für den Vergleich des Schnabelbaus mussten die linearen Schnabelmaße in geometrische Flächen bzw. Körper umgesetzt werden. Diese Verfahren stellen die größtmögliche rechnerische Annäherung an die natürliche Dimensionierung des Schnabels dar.

² Da die Schwanzstufung bei gekerbten oder gegabelten Schwänzen als negativer Zahlenwert angegeben wird, müsste der SI in diesen Fällen ebenfalls ein negatives Vorzeichen erhalten. Weil negative Prozentwerte aber nicht sinnvoll sind, wird der SI-Prozentwert in dieser Arbeit als positive Zahl vermerkt.

Die Schnabelgrundfläche wurde als Trapezfläche berechnet, um die geschwungenen Schnabelformen in Zahlenwerte umzusetzen, wurde das Schnabelvolumen rechnerisch auf Basis einer Ellipsoidhälfte ermittelt:

Schnabelgrundfläche (A_{Schn}):

$$A_{\text{Schn}} = \text{Schn.br.1} \times \text{Schn.h.}$$

Schnabelvolumen (V_{Schn} , entspricht Ellipsoidhälfte):

$$V_{\text{Schn}} = \left(4/3 \Pi \times \left(\sqrt{(\text{Schn.l.1})^2 - (\text{Schn.h./2})^2} \right) \times (\text{Schn.br.1/2}) \times (\text{Schn.h./2}) \right) / 2$$

Da die gefiederfarblichen Charakteristika der einzelnen *Pyrrhula*-Formen recht gut bekannt sind, erfolgten nur in Einzelfällen Datenaufnahmen zur Gefiederfärbung. Zum Abgleich der in dieser Arbeit untersuchten Muster mit farblichen Differenzierungen konnte auf das umfassende Schrifttum zurückgegriffen werden.

Diskriminanzanalyse. Um Zusammenhänge zwischen mehreren morphometrischen Merkmalen aufzudecken, wurde der gesamte Datensatz einer Diskriminanzanalyse unterzogen (multivariate Statistik). Mit Hilfe dieser Analysemethode kann die Korrelation der Verwandtschaftsgruppen mit den morphologischen Gruppierungen überprüft werden. Die Berechnungen wurden mit SPSS 13 (SPSS Inc., Chicago) vorgenommen. In die Diskriminanzanalyse gingen zehn der maximal 32 unabhängigen Messstrecken jedes vermessenen Individuums ein:

Fl.l., Fl.sp., Schw.l., Schw.st, Schn.l.1, Schn.br.1, Schn.h., Tarsusl., $d_{\text{Tarsus-sag}}$, $d_{\text{Tarsus-lat}}$.

Das Prinzip der Diskriminanzanalyse besteht darin, Unterschiede von Messwertgruppen auf Basis vorgegebener Gruppierungen zu untersuchen. In dieser Arbeit wird sie herangezogen, um die Gruppenzugehörigkeit der Individuen quantitativ zu überprüfen. Die einzelnen Variablen wurden vor der Analyse nach taxonomischer Zugehörigkeit gruppiert. Dabei wurde der Probenumfang stufenweise reduziert: Zunächst flossen alle Messwerte von *Pyrrhula* und *Pinicola* ein, dann wurde ausschließlich *Pyrrhula* betrachtet und zuletzt nur *Pyrrhula pyrrhula* s.l. analysiert.

2.4. Taxonomische Schlussfolgerungen

Ausgehend von den erzielten Ergebnissen lassen sich taxonomische Zuordnungen für die einzelnen *Pyrrhula*-Formen vornehmen, die nicht allein auf merkmalsbezogenen Gruppierungen beruhen, sondern auch phylogenetische Interpretationen berücksichtigen. Zwar ist es nicht die primäre Funktion der Nomenklatur, stammesgeschichtlicher Beziehungen zwischen Taxa darzustellen, wo dies aber möglich ist, erleichtert sie den Überblick über die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb taxonomischer Gruppen erheblich.

Die grundsätzliche Schwierigkeit taxonomischer Festlegungen besteht darin, unterschiedliche und fließend ineinander übergehende Stadien des Speziationsprozesses in eine relativ starres Klassifikationssystem zu übertragen. Im Rahmen einer gattungsbezogenen Untersuchung stehen im Linnéischen System dafür maximal drei Kategorien zur Verfügung: Subspezies, Spezies und Superspezies. Zunächst muss eine Entscheidung über das anzuwendende Artkonzept getroffen werden, aufgrund dessen die einzelnen Formen ihre taxonomische Rangstufe erhalten. Diese Festlegungen sind immer in gewissem Maße subjektiv, da die Auslegung konzeptioneller Definitionen dem Bearbeiter einen bestimmten Spielraum lässt.

Die in dieser Arbeit zugrundegelegte Artdefinition entspricht der „Biologischen Art“ im Sinne des Biologischen Artkonzepts (BSC). Am Beispiel der *Pyrrhula*-Gimpel lassen sich sowohl die traditionellen Forderungen des BSC (MAYR & DIAMOND 2001: 275ff.) als auch die modifizierte Kriterien der o.a. Richtlinien (HELBIG et al. 2002) anschaulich illustrieren.

3. Ergebnisse

Um die Nachvollziehbarkeit der folgenden Ausführungen unterstützen, sollen bereits an dieser Stelle die auf den molekularen Differenzierungen beruhenden vereinfachenden Bezeichnungen „Hauptverwandtschaftsgruppen“ und „genetisch differenzierte Untergruppierungen“ (von *P. pyrrhula* s.l.) eingeführt werden.

„Hauptverwandtschaftsgruppen“ sind:

„Südostasiatische Gimpel“	<i>P. nipalensis</i> & <i>P. leucogenis</i>
„Himalaya-Gimpel“	<i>P. aurantiaca</i> , <i>P. erythrocephala</i> & <i>P. erythaca</i>
„Eurasische Gimpel“ oder „ <i>P. pyrrhula</i> s.l.“	sämtliche restliche Taxa

„Genetisch differenzierte Untergruppierungen“ von *P. pyrrhula* s.l. sind:

Azorengimpel	<i>P. (p.) murina</i>
Grauer Gimpel	<i>P. (p.) cineracea</i>
Graubauchgimpel	<i>P. (p.) griseiventris</i>

3.1. Molekulargenetik

DNA-Amplifikation. Bei Frischmaterial gab es kaum Schwierigkeiten mit der Amplifikation der kompletten Genabschnitte (*16S*, *cyt-b*). Dagegen war es schwieriger, aus den Balg-Gewebeproben ausreichende Mengen an PCR-Produkten zu gewinnen. Weil zum Zeitpunkt der Balgproben-Bearbeitung bereits Referenzsequenzen vorlagen, konnte im Direktvergleich die uneingeschränkte Verwendbarkeit der Balg-DNA-Sequenzen bestätigt werden. Außerdem erleichterte diese Vorgehensweise die Erkennung eventueller Kontaminationen. Abgesehen vom wesentlich höheren methodischen Aufwand bei der Bearbeitung von Gewebeproben aus Bälgen bestehen im Vergleich zu Frischproben keine qualitativen Unterschiede zwischen den letztendlich erhaltenen DNA-Sequenzen.

Trotz mehrfacher Modifikationen des Bearbeitungsprotokolls konnten nicht aus allen 36 Balgproben PCR-Produkte der gewünschten Genabschnitte gewonnen werden. Außerdem waren einzelne Sequenzabschnitte nicht für die phylogenetische Auswertung verwendbar, da es sich bei ihnen offensichtlich um Kontaminationen mit fremder DNA handelte. Daher liegt nicht von allen Individuen die komplette Sequenzinformation von 924 bp vor.

Dennoch konnte immerhin von der Hälfte der letztendlich verwendbaren 30 Balgproben die gesamte *cyt-b*-Zielsequenz amplifiziert werden (darunter auch die der ältesten Probe von 1877), von den restlichen Proben zumindest Teilsequenzen (Tab. 7). Im Gegensatz zu Frischmaterial war die Amplifikation der Teilsequenz f bei Balgproben durchweg nicht erfolgreich.

Tab. 7: Übersicht über die erfolgreichen DNA-Amplifikationsresultate aus Balgpräparaten (*cyt-b*). Das Sammeljahr der Proben ist angegeben.

Taxon	Probe	Jahr	Probenart	Fragmente	Länge (bp)
<i>P. nipalensis</i>	Pnip1	1937	Fußballen	d	254
<i>P. nipalensis</i>	Pnip2	1959	Fußballen	c, d, e	924
<i>P. nipalensis</i>	Pnip3	1999	Fußballen	gesamt	924
<i>P. nipalensis</i>	Pnip10	1934	Fußballen	a, b, c, d	924
<i>P. nipalensis</i>	Pnip11	1947	Fußballen	a, b, c, d	924
<i>P. nipalensis</i>	Pnip13	1931	Fußballen	a, b, c, d	924
<i>P. leucogenis</i>	Pleu5	1965	Federn	a, b, c	731
<i>P. leucogenis</i>	Pleu7	1894	Federn	b, c	524
<i>P. aurantiaca</i>	Paur1	1929	Fußballen	d	256
<i>P. aurantiaca</i>	Paur2	1937	Fußballen	c, d, e	924
<i>P. aurantiaca</i>	Paur3	1938	Fußballen	a, b, c, d	924
<i>P. aurantiaca</i>	Paur4	1934	Fußballen	a, b	500
<i>P. aurantiaca</i>	Paur5	1929	Fußballen	a, c, d	778
<i>P. aurantiaca</i>	Paur6	1929	Fußballen	a, b, c, d	924
<i>P. erythrocephala</i>	Perc1	1959	Fußballen	d, e	774
<i>P. erythrocephala</i>	Perc8	1969	Federn	a, c	620
<i>P. erythaca</i>	Pery1	1947	Fußballen	a, c, d	812
<i>P. erythaca</i>	Pery24	1939	Fußballen	a, b, c, d	924
<i>P. erythaca</i>	Pery25	1947	Fußballen	a, b, c, d	924
<i>P. pyrrhula</i>	Ppyr1	1928	Fußballen	a, b, c, d	924
<i>P. pyrrhula</i>	Ppyr2	1914	Fußballen	a, b, c, d	924
<i>P. pyrrhula</i>	Ppyr3	1914	Fußballen	a, b, c	711
<i>P. pyrrhula</i>	Ppyr4	1940	Fußballen	c, d, e	924
<i>P. pyrrhula</i>	Ppyr5	1973	Fußballen	c, d, e	924
<i>P. (pyrrhula) griseiventris</i>	Pgri1	1877	Fußballen	a, b, c, d	924
<i>P. (pyrrhula) griseiventris</i>	Pgri2	1958	Fußballen	c, e	711
<i>P. (pyrrhula) cineracea</i>	Pcin1	1915	Fußballen	b, c	265
<i>P. (pyrrhula) murina</i>	Pmur2	1907	Fußballen	a, b, c	711
<i>P. (pyrrhula) murina</i>	Pmur4	1907	Fußballen	c	311
<i>P. (pyrrhula) murina</i>	Pmur5	1907	Fußballen	b, c	531

3.1.1. Differenzierungen im 16S-Gen

Die 16S-Stammbaumrekonstruktion (Abb. 7) basiert auf 24 *Pyrrhula*-Einzelsequenzen, wobei für die Baumberechnung sequenzidentische Proben zu einem sogenannten „Haplotyp“ (HPT) zusammengefasst wurden (Tab. 8). Die einbezogenen *Pyrrhula*- und *Pinicola*-Proben sind sich generell sehr ähnlich. Von den 836 einbezogenen Basenpositionen des 16S-Gens sind 142 (17,1%) variabel, von denen wiederum 100 (12,0%) Parsimonie-informativ sind. Da es sich beim 16S-Gen um ein rRNA-kodierendes Gen handelt, führen Insertionen und Deletionen („Indels“) in den Sequenzen oft zu keinem selektiven Nachteil. Bei proteinkodierenden Genen würden solche Veränderungen unweigerlich zu Leserasterverschiebungen führen, die den Abbruch der Proteinbiosynthese oder fehlerhafte bzw. infunktionelle Proteine zur Folge hätten. Unter den *Pyrrhula*- und *Pinicola*-Sequenzen ist eine veränderte Basenanzahl nur an einer Stelle zu finden (Position 458). Interessanterweise betrifft dies eine einzelne Basendeletion, die ausschließlich allen Angehörigen der Gruppe von *P. pyrrhula* s.l. eigen ist. Bis auf *P. erythrocephala* mit Guanin besitzen dagegen alle anderen Taxa an dieser Position Adenin.

Tab. 8: Übersicht über die 16S-Haplotypen von *Pyrrhula* und ausgewählter Außengruppen.

Haplotyp	Taxon	Herkunft	Probennr.
HPT-S-1	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	Färöer, Finnland, Norwegen, Schweden, Tschechische Republik, Frankreich	Ppyr17, 22, 25, 28, 37, 39, 41, 48, 50
HPT-S-2	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	N-Deutschland	Ppyr20
HPT-S-3	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	Großbritannien	Ppyr55
HPT-S-4	<i>Pyrrhula (p.) murina</i>	Azoren	Pmur1
HPT-S-5	<i>Pyrrhula (p.) cineracea</i>	Baikalsee	Pcin3
HPT-S-6	<i>Pyrrhula (p.) cineracea</i>	Gefangenschaft	Pcin5
HPT-S-7	<i>P. (p.) griseiventris</i>	Gefangenschaft	Pgri3
HPT-S-101	<i>Pyrrhula e. erythaca</i>	Taipai Shan, China	Pery2
HPT-S-102	<i>Pyrrhula erythaca</i> ssp.	Taiwan, Gefangenschaft	Pery6, 8, 23
HPT-S-103	<i>Pyrrhula erythrocephala</i>	Nepal	Perc2
HPT-S-201	<i>Pyrrhula nipalensis</i> ssp.	Taiwan, Gefangenschaft	Pnip4, 6, 7
HPT-S-401	<i>Pinicola e. enucleator</i>	Norwegen, Schweden	Pine1, 3
HPT-S-501	<i>Carpodacus pulcherrimus</i>	Nepal	MAR 3638, 3639

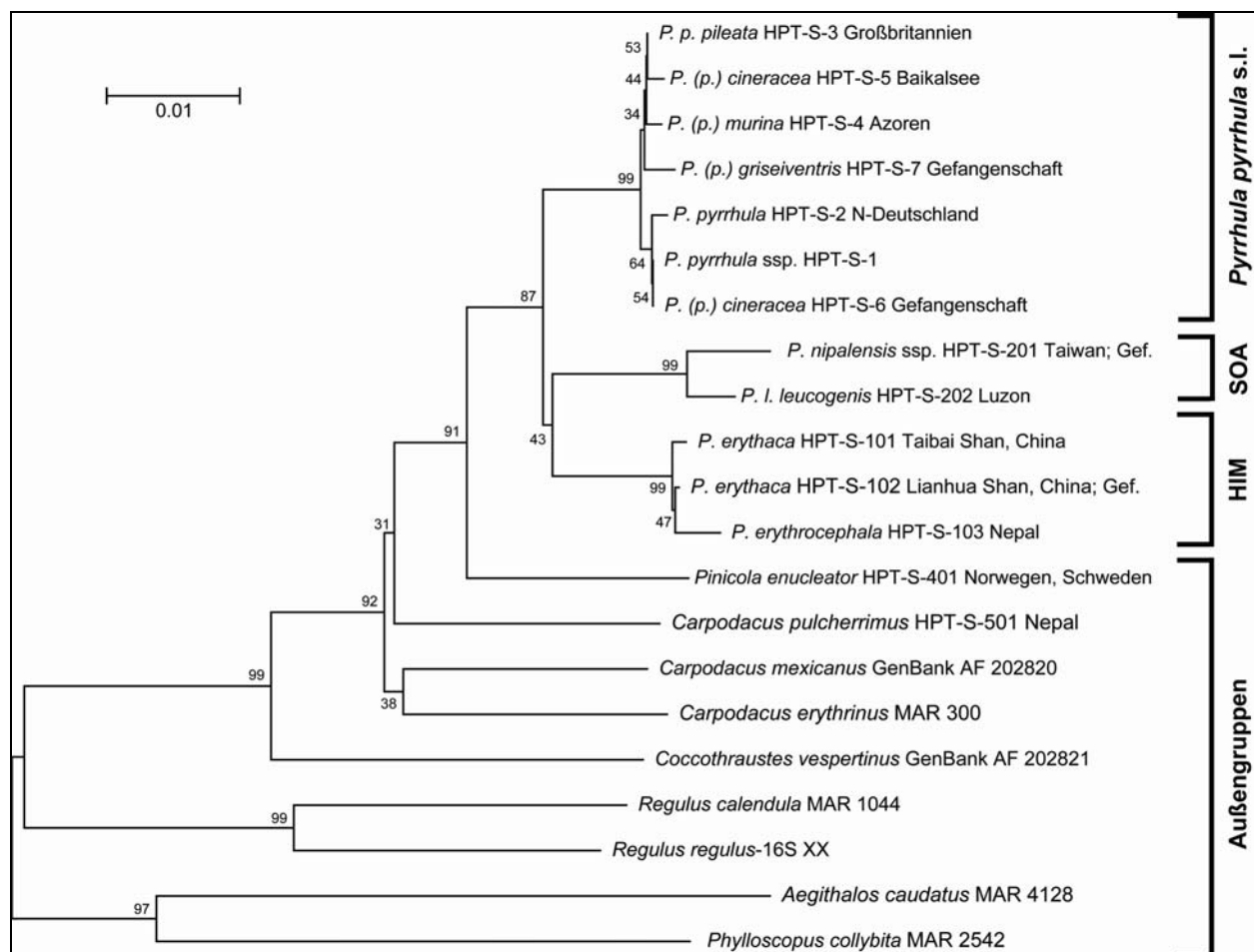


Abb. 7: Neighbor-Joining-Stammbaum der Gattung *Pyrrhula* (16S) und verschiedener Außengruppen. Bootstrapwerte (1000 Replikationen) sind an den Verzweigungen angegeben. Die Hauptverwandtschaftsgruppen sind wie folgt gekennzeichnet: HIM - Himalayagimpel, SOA - Südostasiatische Gimpel.

Im Stammbaum (Abb. 7) bilden sämtliche vertretene Finken der Familie Fringillidae eine statistisch sehr gut abgesicherte monophyletische Gruppe, zu der auch *Pyrrhula* gehört. Die Gattung *Pinicola* bildet die Schwestergruppe von *Pyrrhula*, wobei auch diese Gruppierung statistisch recht gut abgesichert ist. Die Gattung *Pyrrhula* selbst bildet mit hinreichender statistischer Sicherheit eine monophyletische Gruppe. Innerhalb von *Pyrrhula* stehen sich zwei Schwestergruppen gegenüber, die von den statistisch sehr gut abgesicherten *P. pyrrhula* s.l. und den rein asiatischen Taxa gebildet werden.

Die asiatischen Gimpel wiederum sind in zwei in sich hervorragend abgesicherten Gruppen gegliedert (Himalayagimpel und die Südostasiatische Gimpel). Allerdings ist die statistische Absicherung der asiatischen Formen so schlecht, dass die Verwandtschaftsverhältnisse der drei klar differenzierten Gruppen in diesem Dendrogramm als unaufgelöste Trichotomie angesehen werden müssen. Innerhalb der Himalayagimpel ist *P. erythrocephala* aufgrund geringer genetischer Distanzwerte nicht gegenüber *P. erythaca* abgrenzen (sehr schwache Bootstrap-Unterstützung), zudem fehlt *P. aurantiaca* im Probenumfang. Auch innerhalb von *P. pyrrhula* s.l. sind die Verzweigungen schlecht abgesichert und die einzelnen Formen nicht klar voneinander differenziert.

3.1.2. Differenzierungen im *Cytochrom-b*-Gen

In die Berechnung der Stammbäume mit Hilfe des *cyt-b*-Abschnitts flossen die Sequenzen von 130 Einzelproben ein. Von den 828 Basenpaaren des verwendeten Abschnitts sind 314 Positionen (37,9%) sequenzvariabel, Parsimonie-informativ sind allerdings nur 231 Positionen (27,9%). Die sequenzidentischen Proben wurden wie bei den 16S-Daten als Haplotypen zusammengefasst (Tab. 9), wobei dafür nur vollständige Sequenzen berücksichtigt wurden. Bei keiner der *cyt-b*-Sequenzen lagen Indels vor, was bei einem funktionellen proteinkodierenden Genen zu erwarten ist.

Die Haplotypen sind geographisch ungleichmäßig verteilt (Abb. 8). Manche stellen echte Standortvarianten dar, andere sind enorm weit verbreitet. Insbesondere HPT-1 kommt über einen sehr weiten geographischen Bereich vor (Tab. 9, Abb. 8). Innerhalb der weit verbreiteten und auch morphologisch differenzierten Verwandtschaftsgruppen (z.B. bei *P. pyrrhula* s.l.) lassen sich mehr Haplotypen feststellen als bei kleinräumig verbreiteten Gruppen.

Tab. 9: Übersicht über die *cyt-b*-Haplotypen von *Pyrrhula* und *Pinicola*.

Haplotyp	Taxon	Herkunft	Probennr.
HPT-1	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	Färöer, Norwegen, Finnland, Schweden, Sibirien (Tomsk), Großbritannien, Deutschland, Tschechische Republik	Ppyr1, 8, 9, 13, 17, 19, 20, 21, 25, 26, 28, 29, 34 - 39, 41, 42, 47, 50, 59, 63
HPT-2	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	Färöer	Ppyr27
HPT-3	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	Tschechische Republik	Ppyr24
HPT-4	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	Tschechische Republik	Ppyr23
HPT-5	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	Frankreich	Ppyr22
HPT-6	<i>Pyrrhula (p.) cineracea</i>	Gefangenschaft	Pcin5
HPT-7	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	Tschechische Republik	Ppyr45
HPT-8	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	Dänemark	Ppyr5
HPT-9	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	Großbritannien	Ppyr4
HPT-10	<i>Pyrrhula p. iberiae</i>	Spanien	Pibe1
HPT-11	<i>Pyrrhula p. pileata</i>	Großbritannien	Ppyr55, 61
HPT-12	<i>Pyrrhula p. pyrrhula</i>	Sibirien, Tomsk	Ppyr2
HPT-13	<i>P. (p.) griseiventris</i>	Sibirien, Wladiwostok	Pgri1
HPT-14	<i>P. pyrrhula</i>	GenBank (wohl China)	Ppyr30
HPT-15	<i>P. (p.) griseiventris</i>	Beijing, China	Pgri5
HPT-16	<i>P. (p.) griseiventris</i>	Gefangenschaft	Pgri3, 4
HPT-17	<i>Pyrrhula (p.) cineracea</i>	Baikalsee, Gefangenschaft	Pcin2, 3, 6, 7
HPT-18	<i>Pyrrhula (p.) cineracea</i>	Sibirien, Nowosibirsk	Pcin4
HPT-19	<i>Pyrrhula (p.) murina</i>	Azoren	Pmur1, 7, 8, 11, 12, 14
HPT-101	<i>Pyrrhula erythaca</i>	Taibai Shan, Lianhua Shan, China; Gef.	Pery2, 4, 8, 21
HPT-102	<i>Pyrrhula erythaca</i>	Taibai Shan, Lianhua Shan, China	Pery9, 22
HPT-103	<i>Pyrrhula erythaca</i>	Beijing, China	Pery5
HPT-104	<i>Pyrrhula erythaca</i>	Tibet	Pery25
HPT-105	<i>Pyrrhula erythaca</i>	Lianhua Shan, China	Pery20
HPT-106	<i>Pyrrhula erythaca</i>	Lianhua Shan, China	Pery23
HPT-107	<i>Pyrrhula erythaca</i>	Tibet; Gefangenschaft	Pery6, 24
HPT-108	<i>Pyrrhula erythrocephala</i>	Nepal	Perc3
HPT-109	<i>Pyrrhula erythaca</i>	Gefangenschaft	Pery3
HPT-110	<i>Pyrrhula erythaca</i>	Taiwan	Pery13, 15, 17
HPT-111	<i>Pyrrhula erythaca</i>	Taiwan	Pery16
HPT-112	<i>Pyrrhula erythrocephala</i>	NW-Indien	Perc5
HPT-113	<i>Pyrrhula erythrocephala</i>	NW-Indien	Perc6
HPT-114	<i>Pyrrhula erythrocephala</i>	Nepal	Perc2
HPT-201	<i>Pyrrhula nipalensis</i>	Gefangenschaft	Pnip4, 6
HPT-202	<i>Pyrrhula nipalensis</i>	Myanmar	Pnip13
HPT-203	<i>Pyrrhula nipalensis</i>	Taiwan	Pnip7, 9
HPT-204	<i>Pyrrhula nipalensis</i>	Taiwan	Pnip3
HPT-205	<i>Pyrrhula nipalensis</i>	Tibet	Pnip11
HPT-206	<i>Pyrrhula nipalensis</i>	Bhutan	Pnip10
HPT-207	<i>Pyrrhula nipalensis</i>	Nepal	Pnip2
HPT-208	<i>Pyrrhula nipalensis</i>	Nepal	Pnip5
HPT-209	<i>Pyrrhula leucogenis</i>	Philippinen, Luzon	Pleu2b
HPT-210	<i>Pyrrhula leucogenis</i>	Philippinen, Mindanao	Pleu4
HPT-301	<i>Pyrrhula aurantiaca</i>	Indien, Kaschmir	Paur6
HPT-302	<i>Pyrrhula aurantiaca</i>	Indien, Kaschmir	Paur2
HPT-303	<i>Pyrrhula aurantiaca</i>	Indien, Kaschmir	Paur3
HPT-401	<i>Pinicola e. enucleator</i>	Schweden	Pine3, 4, 6
HPT-402	<i>Pinicola e. enucleator</i>	Schweden	Pine2
HPT-403	<i>Pinicola e. enucleator</i>	Schweden	Pine5
HPT-404	<i>Pinicola e. enucleator</i>	Sibirien, Nowosibirsk	Pine7

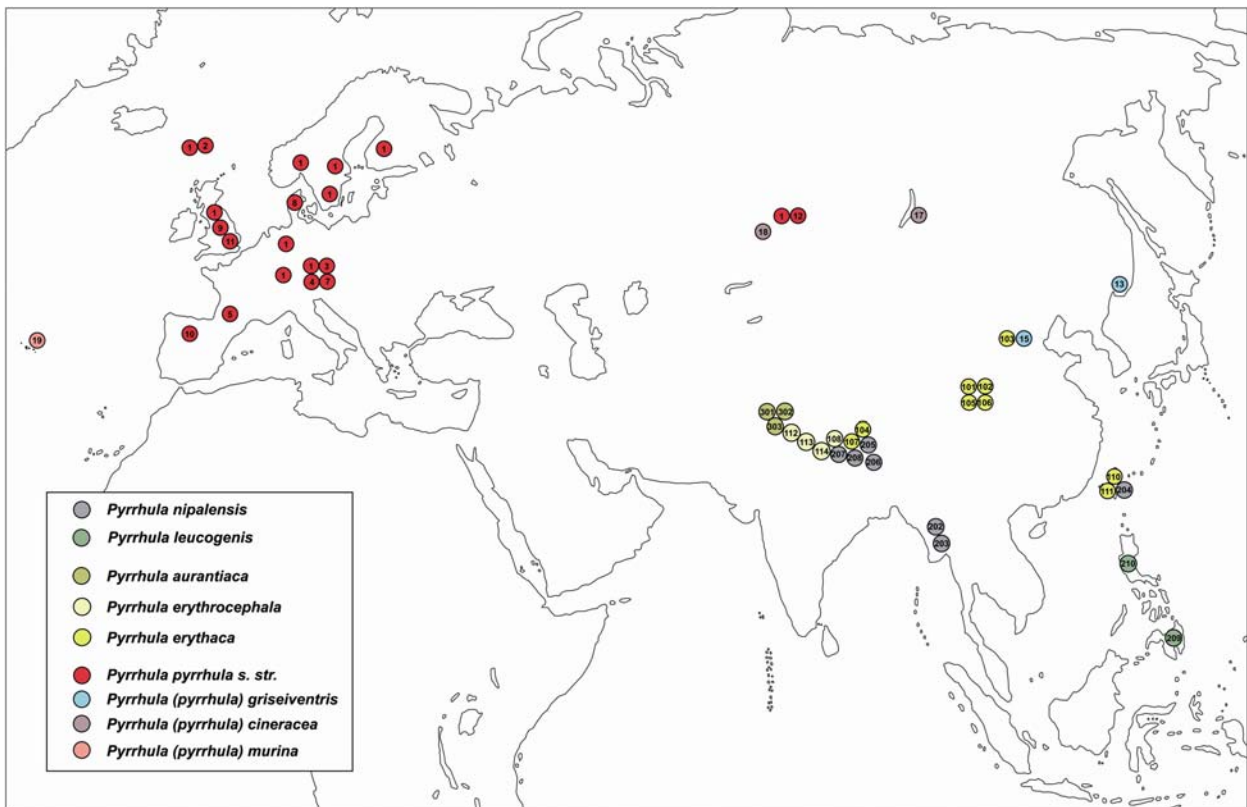


Abb. 8: Geographische Verteilung der *cyt-b*-Haplotypen von *Pyrrhula*.

Stammbaum-Gruppierungen. Allen *cyt-b*-basierten Stammbäumen ist unabhängig von den zugrundeliegenden Rekonstruktionsverfahren (Neighbor-Joining, Bayesian Inference, Maximum Likelihood) die gleiche grundsätzliche Topologie eigen (Abb. 9). Trotz im Detail unterschiedlicher Substrukturierungen und Bootstrap-Absicherungen bleibt die grundlegende Dreiteilung der Gattung *Pyrrhula* in die Hauptverwandtschaftsgruppen Südasiatische Gimpel, Himalyagimpel und Eurasische Gimpel stets erhalten. Auch die Schwestergruppenposition der Gattung *Pinicola* bleibt in allen Stammbäumen erhalten.

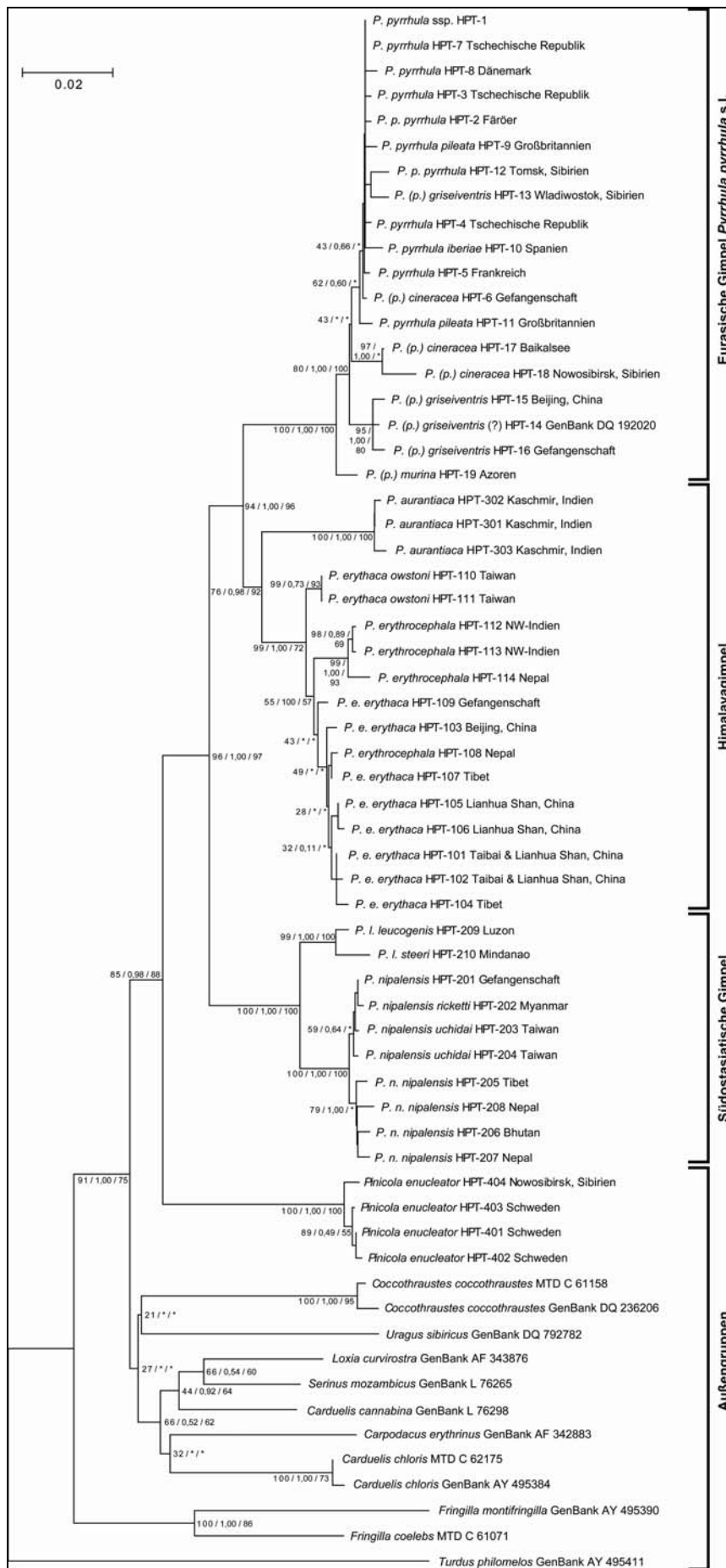


Abb. 9: Neighbor-Joining-Stammbaum der Gattung *Pyrrhula* (*cyt-b*) und ausgewählter Außengruppen mit Bootstrapwerten (NJ/Bayes/ML, 1000 Replikationen, * Verzweigung fehlt beim diesen Verfahren). Die Hauptverwandtschaftsgruppen sind gekennzeichnet.

Der *cyt-b*-Stammbaum (Abb. 9) ist insgesamt klar strukturiert. Die Gattung *Pyrrhula* ist ein Bestandteil der Familie Fringillidae, die eine monophyletische Gruppe darstellt, innerhalb derer die Gattung *Pyrrhula* wiederum eine sehr gut abgesicherte monophyletische Gruppe bildet. Im Stammbaumabschnitt der Fringillidae stellen die beiden Vertreter der Gattung *Fringilla* die Schwestergruppe zu den anderen Finkengattungen dar. Innerhalb letzterer Gruppe sind die Gattungen *Pyrrhula* und *Pinicola* klar differenziert, wobei *Pinicola* die statistisch recht gut abgesicherte Schwestergruppe zu *Pyrrhula* darstellt. Dagegen müssen die Verwandtschaftsverhältnisse der restlichen Gattungen untereinander und gegenüber *Pyrrhula* und *Pinicola* als unaufgelöst angesehen werden, wie die jeweiligen geringen Bootstrapwerte zeigen.

Innerhalb der Gattung *Pyrrhula* bilden die Südostasiatischen Gimpel *P. nipalensis* und *P. leucogenis* die Schwestergruppe zu allen anderen Gimpeltaxa. Diese Gruppe ist statistisch sehr gut abgesichert, wie auch die beiden in enthaltenen Taxa jeweils Gruppen mit höchstmöglicher statistischer Absicherung darstellen. Innerhalb des *P. nipalensis*-Astes gibt es erneut eine Verzweigung, die eine nordwestliche Verwandtschaftsgruppe mit Vertretern der Nominatform aus dem Himalayaraum (HPT-205 bis HPT-207) von einer Südostgruppe (HPT-201 bis 204) mit den kontinentale südasiatischen und taiwanesischen *nipalensis*-Vertreter voneinander trennt. Allerdings ist die genetische Distanz zwischen diesen Gruppen gering, sie sind daher statistisch schlecht unterstützt.

Die restlichen *Pyrrhula*-Taxa sind in zwei Gruppen aufgeteilt, nämlich in die Eurasischen Gimpel *P. pyrrhula* s.l. und in die Himalayagimpel *P. aurantiaca*, *P. erythaca* und *P. erythrocephala*. Beide repräsentieren monophyletische Gruppen, allerdings mit sehr verschiedener statistischer Unterstützung. Während die Eurasischen Gimpel sehr gut abgesichert sind, weisen die Himalayagimpel relativ schlechte Bootstrapwerte auf. Innerhalb letztgenannter Gruppe stellt *P. aurantiaca* mit ziemlich guter statistischer Absicherung die Schwestergruppe zu *P. erythaca* und *P. erythrocephala* dar. Die restlichen Verzweigungen dieser Gruppe sind allerdings meist nur schwach abgesichert, sodass sowohl *P. erythaca* als auch *P. erythrocephala* als paraphyletische Gruppen zu betrachten sind. Der taiwanesische *erythaca*-Vertreter (*P. e. owstoni*) bildet dabei eine eigene von den kontinentalen Vertretern abgesetzte Gruppe. Zudem stellen zwar die *P. erythrocephala*-Haplotypen HPT-112 bis 114 eine ziemlich gut gesicherte Gruppe dar, interessanterweise tritt aber *P. erythrocephala* (HPT-108 = Perc3) ebenso inmitten der kontinentalen *P. erythaca*-Gruppe auf.

Auch innerhalb von *P. pyrrhula* s.l. gibt es deutliche, allerdings zum Teil nur schlecht abgesicherte Untergruppierungen. So bildet *P. murina* mit recht guter Absicherung die Schwestergruppe zu sämtlichen anderen Taxa.

Die restlichen Formen sind nicht klar von einander abgegrenzt. Zwar bilden die *P. griseiventris*-Haplotypen HPT-14 bis 16 eine sehr gut gesicherte Subgruppierung, *griseiventris* muss jedoch wegen der abweichenden Position von HPT-13 (Pgri1) als paraphyletisch angesehen werden. Die *P. cineracea*-Haplotypen HPT-17 und 18 nehmen wiederum eine separate Position gegenüber den verbleibenden Taxa ein. Dennoch ist *cineracea* ebenfalls eine paraphyletische Gruppe, denn der HPT-6 (Pcin5) ist inmitten anderer *pyrrhula*-Subspezies gruppiert.

Vergleich der *cyt-b*- und der *16S*-Stammbäume. Obwohl die beiden herangezogenen Gene stark verschiedene Substitutionsraten aufweisen, zeigt sich im Vergleich eine klare Übereinstimmung in der grundlegenden Topologie der jeweiligen Stammbäume (Abb. 7, 9). Alle prinzipiellen Gruppierungen stimmen überein, sowohl in den intragenerischen Verwandtschaftsverhältnissen, als auch zwischen der Gattung *Pyrrhula* und den Außengruppen-Gattungen. *Pyrrhula nipalensis* und *P. leucogenis* stellen die Schwestergruppe zu allen anderen *Pyrrhula*-Taxa dar. Die drei Formen *P. aurantiaca*, *P. erythrocephala* und *P. erythaca* bilden eine distinkte Gruppierung, die den eurasischen Gimpeln *P. pyrrhula* s.l. gegenübersteht. Diese drei Hauptverwandtschaftsgruppen sind in beiden Stammbäumen gut unterstützt.

Haplotypen-Netzwerke. Die im Stammbaum gezeigten Verhältnisse innerhalb der drei Hauptverwandtschaftsgruppen, die jeweils relativ geringe interne genetische Distanzen aufweisen, lassen sich mit Hilfe von Haplotypen-Netzwerken (Abb. 10-12) veranschaulichen. Allen Haplotypen-Netzwerken ist eine sternförmige bzw. sternähnliche Grundstruktur eigen, bei der sich ausgehend von einem zentralen (tatsächlich nachgewiesenen oder hypothetischen) Haplotypen mehrere differenzierte Haplotypen oder Haplotyp-Linien ableiten lassen.

So ist die Zweiteilung der Südostasiatischen Gimpel in der großen Zahl der Substitutionsschritte zwischen *P. nipalensis* und *P. leucogenis* wiederzuerkennen (Abb. 10). Ebenso ist die Unterteilung von *P. nipalensis* in eine Nordwest- und eine Südostgruppe klar zu ersehen. Jeder der *nipalensis*-Haplotypen ist durch maximal vier Substitutionen vom gemeinsamen Grundtyp entfernt, während die kürzeste Verbindung zwischen den Haplotypen der beiden Untergruppen mindestens fünf Substitutionsschritte erfordert. Der Grundtyp der Südostasiatischen Gimpel befindet sich sequenzbezogen zwar im Bereich der *P. nipalensis*-Haplotypen, ist aber gleichzeitig der Anknüpfungspunkt für den *P. leucogenis*-Ast. Der Philippinengimpel-Ast gabelt sich nach einer beträchtlichen Zahl von Basensubstitutionen in die zwei Subspezies-Äste von *P. l. leucogenis* und *P. l. steeri*. Diese haben wiederum einen hypothetischen Haplotypen als Ausgangspunkt, von dem sie allerdings eine sehr verschiedene Zahl von Basensubstitutionen trennt (zwei bzw. sechs Schritte).

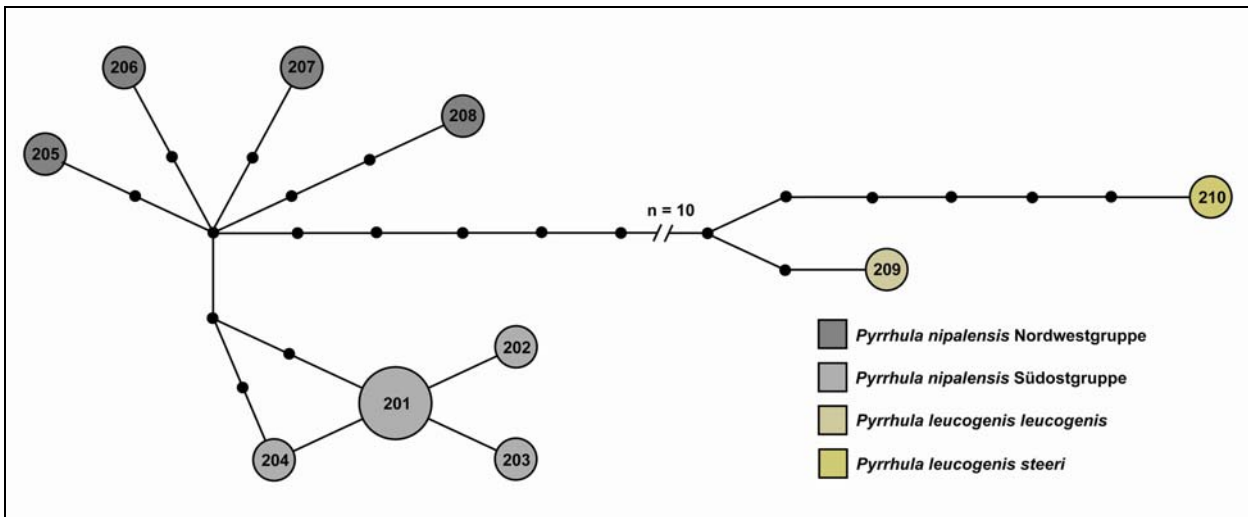


Abb. 10: Cyt-b-Haplotypen-Netzwerk der Südostasiatischen Gimpel (*P. nipalensis*, *P. leucogenis*). Die Zahlen bezeichnen die Haplotypen-Nummern, die Kreisdurchmesser entsprechen etwa der Probenanzahl. Jeder Knotenpunkt stellt eine Basensubstitution dar. Die Anzahl ausgelassener Substitutionsschritte ist mit „n“ angegeben.

Das Netzwerk der Himalayagimpel (Abb. 11) ist etwas komplizierter aufgebaut. Die drei Arten trennen sich zunächst recht gut auf. Auffällig ist die recht große Haplotypendiversität innerhalb von *P. erythaca* und die enorme Distanz von 28 Basensubstitutionen, die *P. aurantiaca* und *P. erythaca* bzw. *P. erythrocephala* trennt. Außerdem ist die Position von HPT-108 auffallend, denn dieser gehört *P. erythrocephala* an, ist aber durch nur zwei Substitutionsschritte vom nächsten *P. erythaca*-Haplotypen getrennt, während der nächste *erythrocephala*-Haplotyp 12 Basensubstitutionen entfernt ist. Unter den *P. erythaca*-Haplotypen fällt die Trennung zwischen denen des asiatischen Kontinents (*P. e. erythaca*) und jenen von Taiwan (*P. e. owstoni*) auf. Diese morphologisch schwach differenzierte Subspezies unterscheidet sich durch nur vier bzw. fünf Substitutionsschritte vom nächsten kontinentalen Haplotyp HPT-107, dem Grundtyp der ganzen Hauptverwandtschaftsgruppe.

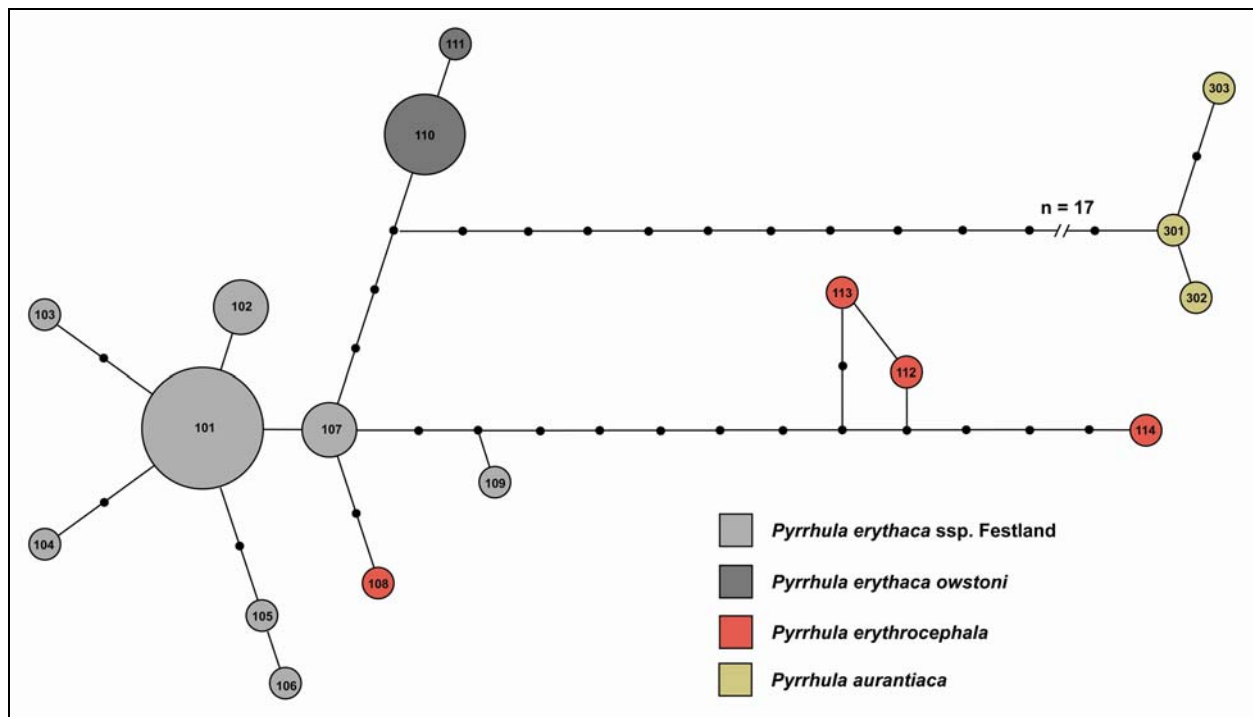


Abb. 11: Cyt-b-Haplotypen-Netzwerk der Himalayagimpel (*P. erythaca*, *P. erythrocephala* und *P. aurantiaca*). Details wie in Abb. 10.

Das klar aufgebaute Haplotypen-Netzwerk der Eurasischen Gimpel *P. pyrrhula* s.l. ist relativ dicht verzweigt (Abb. 12). Den Grundtyp bildet dabei HPT-1, um den sich im Abstand von nur ein bis vier Basensubstitutionen mehrere geringfügig differenzierte Haplotypen sternförmig gruppieren. Diese gehören zu verschiedenen europäischen Unterarten von *P. pyrrhula* s. str., wobei hinsichtlich ihrer geographischen Verteilung kein bestimmtes Differenzierungsmuster erkennbar ist. Von HPT-1 gehen außerdem die drei deutlich voneinander getrennten Haplotypenäste der Untergruppierungen *griseiventris*, *cineracea* und *murina* aus. Mit Ausnahme von HPT-6 (s. 4.1.3.) unterscheiden sich die Haplotypen dieser drei Äste um mindestens fünf, sieben bzw. acht Substitutionsschritte vom nächsten *P. pyrrhula* s. str.-Haplotypen. HPT-6 lässt sich aus verschiedenen (realen und hypothetischen) Haplotypen ableiten.

Die drei Untergruppierungen sind intern unterschiedlich differenziert. *P. (p.) griseiventris* ist dabei am stärksten substrukturiert, er beinhaltet zwei recht früh getrennte Äste, die mit Proben aus Wladiwostok (HPT-13) bzw. Beijing (HPT-15) belegt sind. Die zwei anderen Haplotypen des ostchinesischen Astes sind geographisch nicht klar einzuordnen, da einer nur bei Gefangenschaftsvögeln vorkommt (HPT-16) und der andere (HPT-14) eine lediglich als „*P. pyrrhula*“ bezeichnete Datenbanksequenz repräsentiert.³

³ Allerdings sprechen Indizien für eine chinesische Herkunft der fraglichen Haplotypen. Zum einen handelt es sich bei den Gefangenschaftsvögeln um Wildfänge oder zumindest um Nachzuchten in recht junger Generationsfolge. Zum anderen wurde die Probe Ppyr30 (HPT-14) von einer Arbeitsgruppe des College of Wildlife Resources in Harbin bearbeitet (MA et al., GenBank-Direkteinreichung 2005), so dass ein nordostchinesischer Fundort möglich ist.

Der *P. (p.) cineracea*-Ast ist unverzweigt, die beiden Haplotypen jedoch durch beträchtliche sechs Basensubstitutionen voneinander getrennt. Interessanterweise ist der stärker differenzierte HPT-18 von Novosibirsk den nächstverwandten *P. pyrrhula* s. str.-Vertretern geographisch näher als der viel weniger von ihnen differenzierte HPT-17 vom Baikalsee, ohne dass aus der relativ geringen Stichprobenzahl (darunter viele Gefangenschaftsvögel) weitreichende Schlussfolgerungen gezogen werden können.

Der unverzweigte Haplotypen-Ast von *P. (p.) murina* ist vor allem deshalb bemerkenswert, weil er nur einen einzigen Haplotypen (HPT-19) beinhaltet (Probenumfang n= 6). Dieser ist von den drei Untergruppierungen mit acht Substitutionsschritten noch dazu am weitesten von den nächsten *P. pyrrhula* s. str.-Haplotypen entfernt.

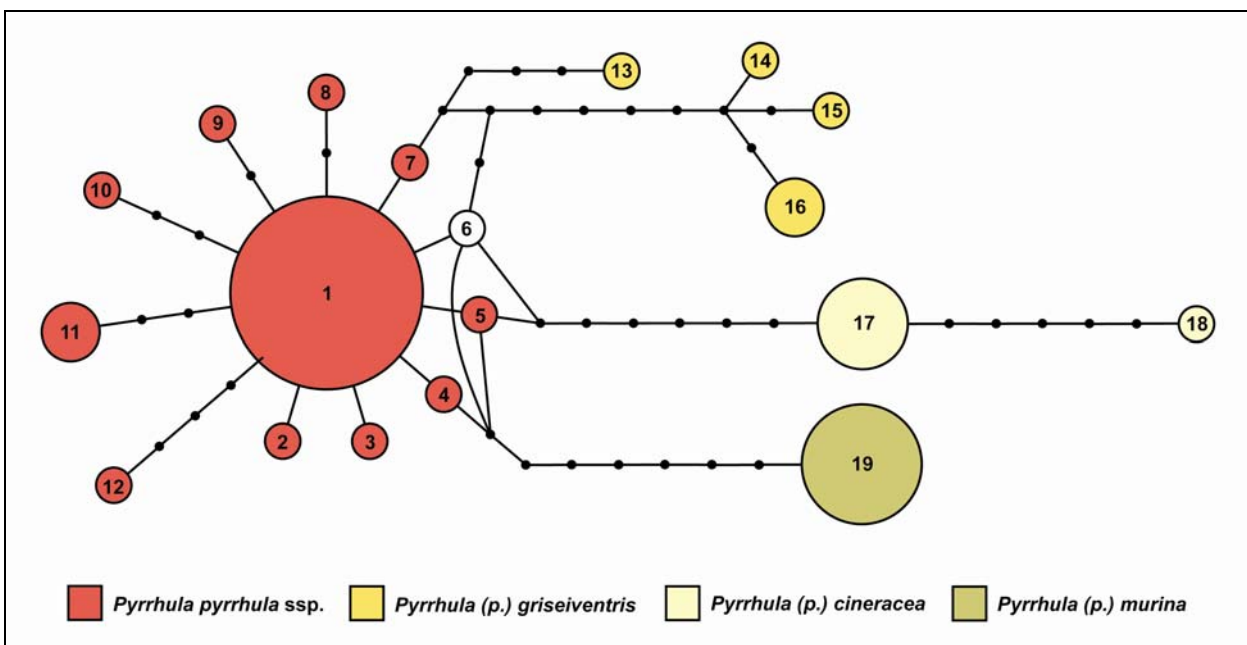


Abb. 12: Cyt-b-Haplotypen-Netzwerk der Eurasischen Gimpel (*P. pyrrhula* s.l.). Details wie in Abb. 10. Beachte die eigenartige Position von HPT-6 (siehe 4.1.3.).

Genetische Distanzen. Die genetischen Distanzen wurden sowohl zwischen Einzelproben als auch zwischen Probengruppen (als Mittelwertvergleich) berechnet (Tab. 10). Bei der Gattung *Pyrrhula* bewegt sich die mittlere genetische Distanz innerhalb der Verwandtschaftsgruppen (Haplotypengruppen der Spezies und Subspezies) zwischen Werten von null bis 1,2 Prozent. Die Variationsbreite der genetischen Distanzwerte innerhalb dieser Gruppen ist zwar weiter, bleibt aber zumeist deutlich unterhalb von zwei Prozent Sequenzdivergenz. Lediglich bei sehr weit gefassten Gruppengrenzen steigt die genetische Distanz auf über zwei Prozent, wie bei den drei Hauptverwandtschaftsgruppen, innerhalb derer die maximale Distanz bis zu 4,7 Prozent erreicht. Bei den Eurasischen Gimpeln *Pyrrhula pyrrhula* s.l. beträgt die höchste Distanz 2,4 Prozent. Die einbezogenen Proben von *Pinicola e. enucleator* bewegen sich mit 0,4 Prozent mittlerer Distanz bei einer Variationsbreite von 0,1 bis 0,8 Prozent in einem mit *Pyrrhula* vergleichbaren Bereich.

Taxon	Mittel	V	n
<i>P. pyrrhula</i> s.l.	1,0	0,0 - 2,4	52
<i>P. pyrrhula</i> s.str.	0,5	0,0 - 0,9	36
<i>P. (p.) griseiventris</i>	1,2	0,5 - 1,4	4
<i>P. (p.) cineracea</i>	1,1	0,8 - 1,7	6
<i>P. (p.) murina</i>	0,0	-	6
<i>P. aurantiaca</i>	0,3	0,1 - 0,4	3
<i>P. erythrocephala</i>	1,0	0,1 - 1,5	4
<i>P. erythaca</i>	0,5	0,0 - 1,0	18
<i>P. erythaca</i> Kontinent	0,4	0,1 - 0,8	14
<i>P. erythaca</i> Taiwan	0,0	-	4
<i>P. nipalensis</i>	0,5	0,1 - 0,8	10
<i>P. nipalensis</i> Nordwestgruppe	0,6	0,5 - 0,6	4
<i>P. nipalensis</i> Südostgruppe	0,2	0,1 - 0,3	6
<i>P. leucogenis</i>	1,0	-	2
„Eurasische Gimpel“ (EUR)	1,0	0,0 - 2,4	52
„Himalayagimpel“ (HIM)	2,0	0,0 - 4,7	24
„Südostasiatische Gimpel“ (SOA)	1,3	0,1 - 3,2	12
<i>Pinicola e. enucleator</i>	0,4	0,1 - 0,8	6

Tab. 10: Mittlere genetische Distanz und Distanzvariation (V) innerhalb der *cyt-b*-Haplotypen-Gruppen (*p*-Distanz, in %). Hinsichtlich der Untergruppierungen (*p*-Distanz, in %) bezieht sich „*P. pyrrhula* s.l.“ (= „Eurasische Gimpel“) auf sämtliche Taxa, die bei weit gefasster Konzeption als *P. pyrrhula*-Unterarten angesehen werden können (inkl. *cineracea*, *griseiventris* und *murina*); „*P. pyrrhula* s.str.“ entsprechend ohne die o.a. Subspezies. Außerdem sind die Distanzen der drei Hauptverwandtschaftsgruppen („Eurasische Gimpel“, „Himalayagimpel“ und „Südostasiatische Gimpel“) und vom *Haken-gimpel Pinicola e. enucleator* noch einmal gesondert angegeben.

Die mittleren genetischen Distanzen zwischen einzelnen Haplotypen-Gruppen übersteigen das Ausmaß der Sequenzdivergenzen innerhalb der Gruppen deutlich (Tab. 11, 12). Die größte intragenerische Sequenzdivergenz besteht zwischen *P. (p.) cineracea* und der Nordwestgruppe von *P. nipalensis* (7,8%), die geringste zwischen letzterer und ihren nächsten Verwandten, der *P. nipalensis*-Südostgruppe (0,6%). Wie bereits aus dem Stammbaum ersichtlich, sind auch hier die drei Hauptverwandtschaftsgruppen („Südostasiatische Gimpel“, „Himalaya-Gimpel“, „Eurasische Gimpel“) durch ihre intern überwiegend kleineren Distanzwerte durch quantitative Distanzwertstufungen gut voneinander abgrenzbar.

Die mittlere genetische Distanz zwischen den beiden südostasiatischen Taxa *P. nipalensis* und *P. leucogenis* beträgt 2,7 Prozent, die beiden Gruppierungen innerhalb von *P. nipalensis* (Nordwest- und Südostgruppe) unterscheiden sich um 0,6 Prozent voneinander. Bei den drei Himalaya-Gimpeln spiegelt sich die Differenzierung des Stammbaums auch in den Distanzwerten wider. Dabei trennt *Pyrrhula aurantiaca* eine viel größere Distanz von den beiden anderen Taxa *P. erythrocephala* und *P. erythaca* (4,6 bzw. 4,3 Prozent) als jene, die zwischen beiden letztgenannten auftritt (1,3 Prozent). Diese vergleichsweise geringe Distanz ist auch insofern bemerkenswert, als dass die taiwanesischen *P. erythaca owstoni* durch immerhin 0,8 Prozent Distanz von den festländischen *P. erythaca*-Subspezies getrennt sind. Zwischen den Untergruppierungen der eurasischen Gimpel *P. pyrrhula* s.l. sind die Distanzunterschiede mit 1,1 bis 1,6 Prozent relativ gering. Dabei ist anzumerken, dass die sowohl im Stammbaum als auch im Haplotypen-Netzwerk differenzierten Untergruppen *cineracea*, *griseiventris* und *murina* sich nur um wenige Prozentpunkte von den restlichen *P. pyrrhula*-Formen unterscheiden (1,1 bis 1,3 Prozent) und dass die Sequenzdivergenz zwischen ihnen auch nur Werte von 1,5 bis 1,6 Prozent erreicht.

Die Differenzierung zwischen den Gattungen *Pyrrhula* und *Pinicola* drückt sich in wesentlich größeren Distanzwerten aus, als sie innerhalb der Gattungen auftreten: *Pinicola e. enucleator* besitzt zu keiner der herangezogenen *Pyrrhula*-Gruppierungen eine geringere genetische Distanz als 7,8 Prozent. Auch die Außengruppen-Taxa *Carduelis chloris* und *Coccothraustes coccothraustes* sind durch relativ hohe Sequenzdivergenzen von *Pyrrhula* abgesetzt, zudem sind die genetischen Distanzen zwischen ihnen zum Teil geringer als zu *Pyrrhula* (z.B. *Coccothraustes - Pinicola* oder *Coccothraustes - Carduelis*).

Tab. 11: Mittlere genetische Distanz zwischen den Haplotypen-Gruppen (cyt-b, p-Distanz, in %). „Ppyr s.l.“ bezieht sich auf sämtliche Taxa, die bei weit gefasster Konzeption als *P. pyrrhula*-Unterarten angesehen werden können (inkl. *cineracea*, *griseiventris* und *murina*); „Ppyr s.str.“ entsprechend ohne die genannten Subspezies. „Pery Kont“ kennzeichnet die kontinentalen *P. erythaca*, „Pery Tai“ die *P. erythaca* von Taiwan, „Pnip NW“ bzw. „Pnip SO“ die Nordwest- bzw. Südost-Gruppen von *P. nipalensis*. Weitere Abkürzungen: Pgr - *P. (p.) griseiventris*, Pcin - *P. (p.) cineracea*, Pmur - *P. (p.) murina*, Paur - *P. aurantiaca*, Pery - *P. erythaca*, Pnip - *P. nipalensis*, Pleu - *P. leucogenis*, Pine - *Pinicola e. enucleator*, Cchl - *Carduelis chloris*, Cocc - *Coccothraustes coccothraustes*. Die Kästen markieren die Distanzen innerhalb der drei Hauptverwandtschaftsgruppen (EUR - Eurasische Gimpel, HIM - Himalayagimpel, SOA - Südostasiatische Gimpel).

	Ppyr s.l.	Ppyr s.str.	Pgri	Pcin	Pmur	Paur	Perc	Pery	Pery Kont	Pery Tai	Pnip	Pnip NW	Pnip SO	Pleu	Pine	Cchl
Pyr s.str.	-		EUR													
Pgri	-	1,2														
Pcin	-	1,1	1,6													
Pmur	-	1,3	1,6	1,5												
Paur	6,0	5,9	6,1	6,4	5,6				HIM							
Perc	5,4	5,3	5,6	5,6	4,8	4,6										
Pery	5,0	4,9	5,2	5,2	4,4	4,3	1,3									
Pery Kont	5,0	5,0	5,2	5,2	4,5	4,3	1,2	-								
Pery Tai	4,6	4,6	4,8	4,8	4,1	3,9	1,4	-	0,8							
Pnip	7,3	7,2	7,5	7,6	6,6	6,9	7,1	6,8	6,9	6,7			SOA			
Pnip NW	7,1	7,0	7,3	7,5	6,5	6,8	7,0	6,5	6,8	6,6	-					
Pnip SO	7,4	7,3	7,6	7,8	6,8	7,0	7,2	6,7	7,0	6,8	-	0,6				
Pleu	7,1	6,9	7,4	7,5	6,6	7,0	6,9	6,7	6,7	6,5	2,7	2,8	2,6			
Pine	9,1	9,0	9,2	9,4	8,8	8,9	8,3	8,0	8,1	7,8	8,4	8,6	8,3	8,7		
Cchl	10,0	9,9	10,1	10,0	9,7	9,8	9,3	9,6	9,6	9,6	10,5	10,5	10,5	11,0	10,1	
Cocc	10,7	10,5	11,1	10,8	10,3	10,6	10,3	10,2	10,2	10,0	10,5	10,6	10,4	10,9	9,3	9,1

	EUR	HIM	SOA	Pine	Cchl
HIM	5,0				
SOA	7,2	6,9			
Pine	9,1	8,1	8,5		
Cchl	9,9	9,5	10,6	10,1	
Cocc	10,6	10,2	10,6	9,3	9,1

Tab. 12: Mittlere genetische Distanz zwischen den Haplotypen-Hauptverwandtschaftsgruppen (cyt-b, p-Distanz, in %) und den Außengruppen. Abkürzungen wie in Tab. 11.

DNA-Sequenzpolymorphismen. Der paarweisen Sequenzvergleich ergab verschiedene „mismatch distributions“ (Abb. 13), deren Kurvenverlauf mit der Modell-Verteilung für schnelle Ausbreitungsereignisse verglichen wird. Die Parameter der Sequenzpolymorphismen-Verteilung (Tab. 13) geben zusätzliche Hinweise auf die Art und Weise der genetischen Differenzierungen.

Der zweigipfelige Kurvenverlauf bei *P. nipalensis* (Abb. 13a) ergibt sich aus den paarweisen Unterschieden zwischen den Angehörigen der Northwest- und der Südostgruppe (vgl. Stammbaum und HPT-Netzwerk). Vergleichsweise hohe Hd- und π -Werte (Tab. 13) kennzeichnen die Nepalgimpel als eine Gruppe mit langsamer Arealexansion.

Die zerklüftete Kurve bei den Himalayagimpeln *P. erythrocephala* und *P. erythaca* (Abb. 13b) spiegelt deren umfangreiche Substrukturierungen wider. Entfernt man schrittweise *P. erythrocephala* (Abb. 13c) und *P. erythaca owstoni* (Abb. 13d) aus dem Datensatz, so wird der Kurvenverlauf zwar glatter, entspricht aber immer noch nicht der erwarteten Verteilung bei einer rezenten und schnellen Arealexpansion.

Der linke Gipfel in Abb. 13b (bei 5 Substitutionen) ist auf Differenzierungen innerhalb der festländischen *P. e. erythaca* zurückzuführen, der folgende (bei 7 Substitutionen) auf die Differenzierung zwischen den Festlands-*erythaca* und den taiwanesischen *P. e. owstoni*. Die beiden rechten Gipfel (bei 11 bzw. 13 Substitutionen) resultieren aus den Distanzen zwischen *P. erythrocephala* und den festländischen *erythaca* bzw. aus jenen zwischen *P. erythrocephala* und *P. e. owstoni*. Dies wird in Abb. 13c deutlich, die nur noch die Gipfel der internen *erythaca*-Substrukturierungen (1 bzw. 5 Substitutionen) sowie den Distanzgipfel zwischen *P. e. erythaca* und *P. e. owstoni* (7 Substitutionen) aufweist. Nach Ausschluss von *owstoni* (Abb. 13d) bleiben nur die internen Differenzierungen der Nominatform in Form zweier Gipfel (bei 1 und 3 Substitutionen) erhalten.

Das komplizierteste vielgipflige Kurvenmuster zeigt sich dagegen bei den Eurasischen Gimpeln *P. pyrrhula* s.l. (Abb. 13e). Innerhalb dieser weit verbreiteten Gruppe gibt es viele Einzeldifferenzierungen, von denen zumindest die ausgeprägtesten bestimmten Gruppen zugeordnet werden können. Der linke Gipfelkomplex repräsentiert die Differenzierungen innerhalb der *P. pyrrhula* s.l.-Gruppe, die drei rechten Gipfelkomplexe die Differenzierungen von *P. (p) murina* gegenüber den anderen Eurasischen Gimpeln. Entfernt man hingegen *P. (p) murina* aus dieser Betrachtung, so wird der tatsächliche Kurvenverlauf viel flacher und nähert sich der modellierten Erwartungsverteilung für schnelle Expansion stärker an (Abb. 13f). Es sind nun noch drei Gipfel bzw. Gipfelkomplexe erkennbar (Maxima bei 1, 3 bzw. 8 und 14 Substitutionen), die wiederum den internen Differenzierungen von *P. pyrrhula* s.str. bzw. den paarweisen Unterschieden zwischen diesen und *P. (p.) griseiventris* (Gipfel 8) sowie *P. (p.) cineracea* (Gipfel 14) zuzuordnen sind. Die Sequenzparameter (Tab. 13) unterschieden sich allerdings nicht klar von denen der Verteilung in Abb. 13e. Erst mit dem Ausschluss von *griseiventris* und *cineracea* entspricht der tatsächliche Kurvenverlauf der erwarteten Verteilung bei einer jungen und schnellen Ausbreitung (Abb. 13g), der zudem noch durch einen signifikant negativen Tajima-D-Wert gestützt wird (Tab. 13).

Tab. 13: Parameter der cyt-b-Sequenzpolymorphismen. n: Anzahl der Haplotypen, Hd: Haplotypendiversität, π : Nukleotiddiversität, θ : $2N\mu$, Tajima's D: Tajima-D-Index, p: statistische Signifikanz.

Taxon	n	Hd	π	θ	Tajima's D	p
<i>P. nipalensis</i>	8	0,972	0,00457	0,00623	- 1,2797	> 0,1; n.s.
<i>P. erythaca</i> & <i>P. erythrocephala</i>	13	0,933	0,00729	0,00863	- 0,84648	> 0,1; n.s.
<i>P. erythaca</i>	9	0,897	0,0046	0,00536	- 0,53746	> 0,1; n.s.
<i>P. e. erythaca</i>	8	0,897	0,00291	0,00428	- 1,29368	> 0,1; n.s.
<i>P. pyrrhula</i> s.l.	18	0,765	0,0067	0,01161	- 1,44303	> 0,1; n.s.
<i>P. pyrrhula</i> s.l. (ohne <i>murina</i>)	17	0,713	0,00532	0,01084	- 1,75516	> 0,05; n.s.
<i>P. pyrrhula</i> s.str.	10	0,506	0,00149	0,00535	- 2,4274	< 0,01; **

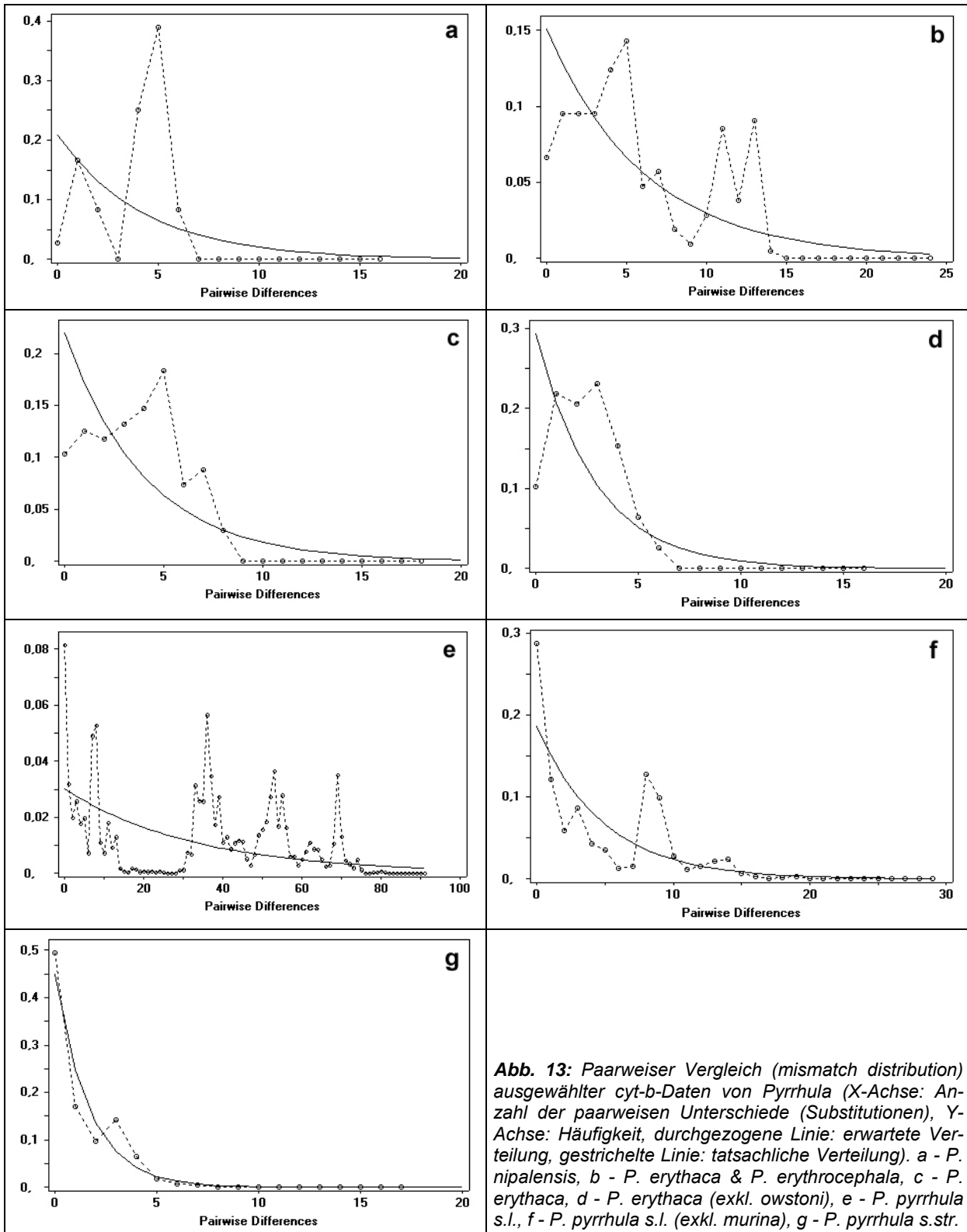


Abb. 13: Paarweiser Vergleich (mismatch distribution) ausgewählter cyt-b-Daten von *Pyrrhula* (X-Achse: Anzahl der paarweisen Unterschiede (Substitutionen), Y-Achse: Häufigkeit, durchgezogene Linie: erwartete Verteilung, gestrichelte Linie: tatsächliche Verteilung). a - *P. nipalensis*, b - *P. erythaca* & *P. erythrocephala*, c - *P. erythaca*, d - *P. erythaca* (exkl. *owstoni*), e - *P. pyrrhula* s.l., f - *P. pyrrhula* s.l. (exkl. *murina*), g - *P. pyrrhula* s.str.

3.2. Morphologie

Die in diesem Kapitel zugrundegelegten Messwerte sind in den Anhängen I und II im Detail verzeichnet.

3.2.1. Differenzierungen im Flügelbau

Grundsätzlich trifft die von BUSCHING (1997: 63ff.) getroffene Verallgemeinerung über die Anordnung und den Bau der Schwungfedern auch für die Gimpel zu. Die Flügel Federn besitzen überwiegend gebogene Kiele und sind zumeist asymmetrisch aufgebaut, wobei die Außenfahnen häufig relativ schmaler sind als die Innenfahnen. Die Breite der Außenfahnen nimmt dann zum Körper hin stetig zu. Während also die äußersten Handschwingen die im Verhältnis schmalsten Außenfahnen aufweisen, sind bei den inneren Armschwingen beide Fahnenbereiche nahezu gleichgroß. Durch die insgesamt flächigere Ausbildung der Fahnenbereiche der Armschwingen übernimmt der Armflügel somit eine größere Tragflächenfunktion als der Handflügel.

Die mittleren Flügellängen der *Pyrrhula*-Gimpel variieren zwischen 78,4 mm (*P. erythrocephala* & *P. pyrrhula pileata* ♀♀) und 95,4 mm (*P. pyrrhula cassinii* ♂♂). Dabei zeigt sich, dass keine grundsätzliche Beziehung zwischen Flügellänge und verwandtschaftlicher Beziehung herstellbar ist. Lediglich die großen Flügellängen von > 87,1 mm sind ausschließlich bei Vertretern von *P. pyrrhula* s.l. zu finden (Abb. 14), von denen andere aber ebenfalls kleine und mittlere Flügellängen aufweisen. Die Südostasiatischen Gimpel besitzen kleine und mittlere Flügellängen, während sämtliche Himalayagimpel nur kleine Flügellängen aufweisen.

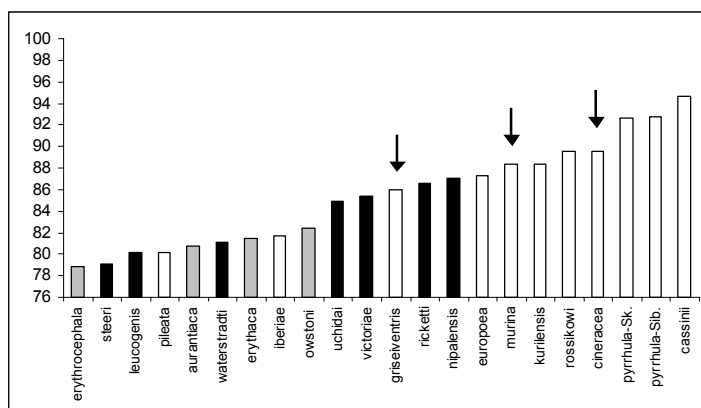


Abb. 14: Mittlere Flügellängen einzelner *Pyrrhula*-Taxa (in mm, ♂♂ & ♀♀). Die Balkenfarbe entspricht den drei Hauptverwandtschaftsgruppen (schwarz: Südostasiatische Gimpel, grau: Himalaya-Gimpel, leer: *P. pyrrhula* s.l.). Die Pfeile markieren die drei genetisch differenzierten *pyrrhula*-Untergruppierungen, „*pyrrhula*-Sk.“ bzw. „*pyrrhula*-Sib“ kennzeichnet skandinavische bzw. sibirische *P. p. pyrrhula*.

Der grundsätzliche Flügelbau ist unabhängig von den absoluten Größenunterschieden bei allen *Pyrrhula*-Gimpeln sehr ähnlich (Abb. 38-60). Auch zwischen den Geschlechtern bestehen keine Formunterschiede im Flügelbau. Die absoluten Größenunterschiede zeigen aber einen ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus mit kleineren Weibchen. Die generalisierte Flügelformel lautet:

$$A9 < A8 < A7 < A6 \leq A5 \approx A4 \approx A3 \approx A2 \geq A1 < H1 < H2 < H3 < H4 < H5 < H6 \leq H7 \geq H8 > H9$$

Die Form des Handflügels wird durch die größeren Federlängenunterschiede viel stärker akzentuiert als die des Armflügels, zwischen dessen inneren Schwingen kaum Längenunterschiede bestehen. Dadurch weist der Armflügel eine sanft geschwungene Kontur auf, die sich auch zwischen den Taxa nur geringfügig unterscheidet. Diese Formunterschiede spiegeln sich auch in den verschiedenen HI wieder, wobei die Flügellänge zumeist von der H7-Länge bestimmt wird. Die Taxa mit hohem HI besitzen daher einen spitzen Handflügel, jene mit geringem HI einen flach geschwungenen, „runden“ Handflügel (Abb. 15).

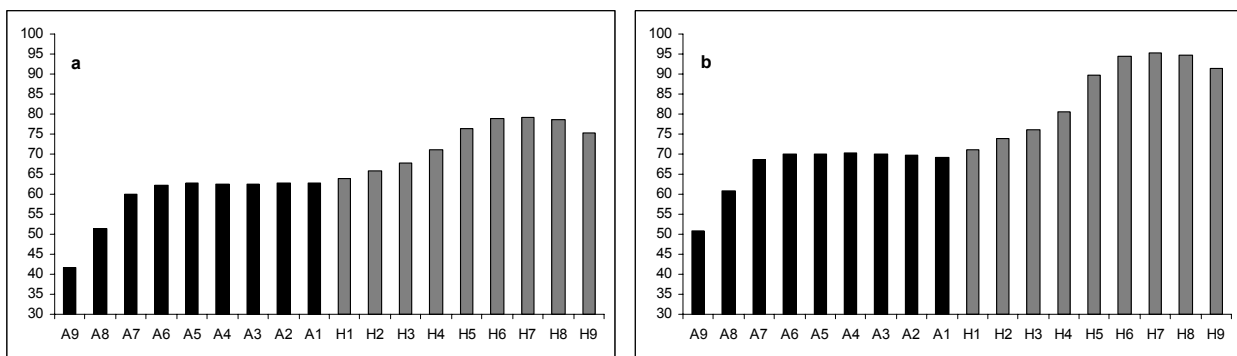


Abb. 15: Beispiele für gerundete und spitze Flügelformen bei *Pyrrhula* (♂♂, Maße in mm, gleiche Skalierung, Handflügel grau, Armflügel schwarz). a - *P. erythrocephala* (HI= 20,7%), b - *P. p. cassinii* (HI= 27,5%). Die Flügelform wird v.a. von den Längen der Handschwingen bestimmt, während die Armschwingenlängen viel weniger variieren.

Dabei besteht ein genereller positiver Zusammenhang zwischen Flügellänge und Flügelspitze ($r^2=0,8264$), d.h. die Flügelspitze ist umso höher, je länger der Flügel ist. Dieser Zusammenhang ist allerdings bei den einzelnen Hauptverwandtschaftsgruppen sehr unterschiedlich ausgeprägt (Abb. 16). Während bei den südostasiatischen Gimpeln noch eine starke lineare Korrelation feststellbar ist ($r^2=0,8757$), ist diese bei der *P. pyrrhula* s.l.-Gruppe viel schwächer ($r^2=0,6879$) und bei den Himalayagimpeln quasi nicht nachweisbar ($r^2=0,2971$).

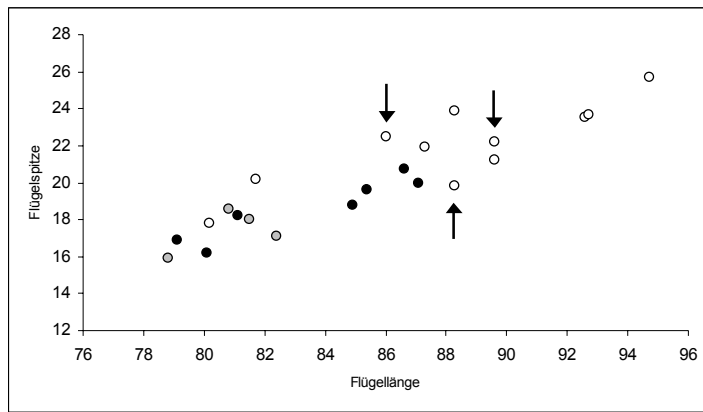


Abb. 16: Beziehung zwischen mittlerer Flügel­länge und mittlerer Flügel­spitze (in mm, ♂♂ & ♀♀). Die Punkt­farben entsprechen den drei Haupt­verwandtschafts­gruppen (schwarz: Süd­ostasiatische Gimpel, grau: Himalaya-Gimpel, leer: *P. pyrrhula* s.l.). Die Pfeile markieren die drei genetisch differenzierten *pyrrhula*-Unter­grup­pierungen (o.v.l.: *griseiventris*, *cineracea*, u.: *murina*).

Ähnlich wie bei der Flügel­länge lässt sich auch hinsichtlich der Flügel­spitze kein eindeutiger Bezug zu verwandtschaftlichen Gruppierungen herstellen. Die längsten Flügel­spitzen weisen zwar auch hier wiederum die langflügeligen Vertreter der *P. pyrrhula* s.l.-Gruppe auf, die gleichzeitig aber auch recht kurz- und rundflügelige Taxa beinhaltet (Abb. 17). Obwohl zwischen der Flügel­spitze und dem HI grundsätzlich ein starker linearer Zusammenhang besteht ($r^2=0,9213$), resultiert aus dieser Heterogenität der Längenverhältnisse im Flügel zwischen den Taxa ein recht uneinheitliches Bild. Insbesondere bei *P. pyrrhula* s.l. tritt eine große Vielgestaltigkeit zutage.

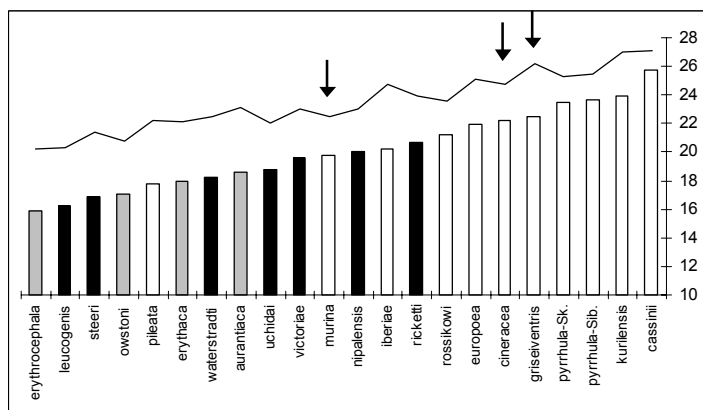


Abb. 17: Mittlere Flügel­spitze (Balken, in mm) und mittlerer HI (Linie, in %) einzelner *Pyrrhula*-Taxa (bei gleicher Skalierung, ♂♂ & ♀♀). Die Balken­farbe entspricht den drei Haupt­verwandtschafts­gruppen (schwarz: Südostasiatische Gimpel, grau: Himalaya-Gimpel, leer: *P. pyrrhula* s.l.). Die Pfeile markieren die drei genetisch differenzierten *pyrrhula*-Unter­grup­pierungen.

Die Vertreter der drei genetisch differenzierten *P. pyrrhula*-Unter­grup­pierungen stellen keine ausgesprochenen Sonderformen dar. So besitzt *P. (p.) griseiventris* nur eine mittlere Flügel­länge, während *P. (p.) murina* hinsichtlich seiner Flügel­länge zwar zu den größeren Gimpeln gehört, jedoch genau wie der noch langflügeligere *P. (p.) cineracea* keine Extremform darstellt. Dazu kommt der Umstand, dass *murina* nur eine vergleichsweise geringe Flügel­spitze besitzt, weshalb dessen HI entsprechend gering ausfällt. Demgegenüber hat *griseiventris* eine große Flügel­spitze, woraus ein recht hoher HI resultiert, *cineracea* liegt mit unauffälligen Propor­tionen inmitten anderer *P. pyrrhula*-Subspezies.

Unter den Inselformen lässt sich ebenfalls kein einheitlicher Trend ausmachen. Die Philippinengimpel *P. l. leucogenis* und *P. l. steeri* gehören generell zu den kurzflügeligsten *Pyrrhula*-Formen und weisen sehr niedrige HI auf.

Dabei besitzt der kurzflügeligere *steeri* einen höheren HI als der langflügeligere *leucogenis* (21,4 vs. 20,3%). Innerhalb der südostasiatischen Gimpel nimmt *P. nipalensis uchidai* von Taiwan bei diesen Werten eine mittlere Position ein. Im Gegensatz dazu ist der taiwanische *P. erythaca owstoni* sogar langflügeliger als der festländische *P. e. erythaca* (82,4 vs. 81,5 mm), weist aber einen deutlich niedrigeren HI auf (20,8 vs. 22,1%). Unter den Gimpeln der *P. pyrrhula* s.l.-Gruppe besitzt *murina* von den Azoren eine mittlere Flügellänge und einen recht niedrigen HI.

Der Hakengimpel *Pinicola e. enucleator* ist im Durchschnitt deutlich langflügeliger als alle *Pyrrhula*-Formen (109,5 mm) und besitzt aufgrund seiner großen Flügelspitze (33,4 mm) auch einen viel höheren HI von 30,4%.

3.2.2. Differenzierungen im Schwanzbau

Die Steuerfedern sind bei *Pyrrhula* recht einheitlich aufgebaut und zeigen einen flächigen Gesamtaufbau mit ungefähr gleichbreiten Fahnen und mäßig gebogenen Kielen (BUSCHING 1997: 90ff.).

Innerhalb der Gattung *Pyrrhula* bewegen sich die mittleren Schwanzlängen zwischen 58,0 mm (*P. aurantiaca* ♀♀) und 75,7 mm (*P. n. nipalensis* ♂♂), wobei keine bestimmten verwandtschaftlichen Taxa-Gruppierungen erkennbar sind. Unter fast allen Vertretern der drei genetischen Hauptverwandtschaftsgruppen befinden sich jeweils Taxa mit relativ kurzen, mittleren und langen Schwänzen. Lediglich die Himalayagimpel besitzen keine sehr langschwänzigen Formen (Abb. 18).

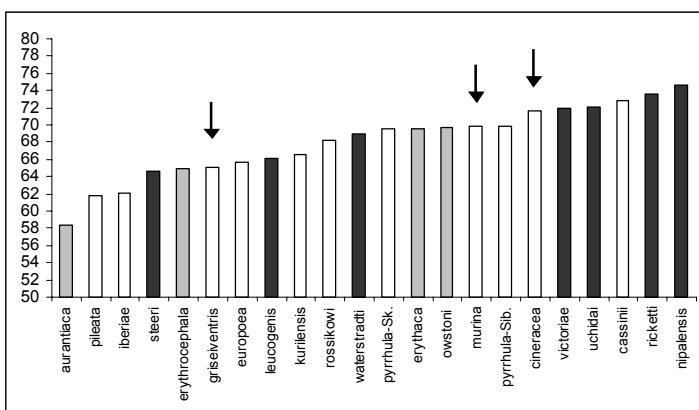


Abb. 18: Mittlere Schwanzlängen einzelner *Pyrrhula*-Taxa (in mm, ♂♂ & ♀♀). Die Balkenfarbe entspricht den drei Hauptverwandtschaftsgruppen (schwarz: Südostasiatische Gimpel, grau: Himalaya-Gimpel, leer: *P. pyrrhula* s.l.). Die Pfeile markieren die drei genetisch differenzierten *pyrrhula*-Untergruppierungen.

Dabei unterscheiden sich die Längen der einzelnen Schwanzfedern entweder kaum oder sie nehmen vom innersten Schwanzfederpaar nach außen zu. Daraus resultieren entweder fast gerade oder unterschiedlich tief gegabelte Schwänze (Abb. 19). Stufenschwänze, bei denen die Federlängen vom innersten Steuerfederpaar nach außen hin abnehmen, kommen bei *Pyrrhula* offenbar nicht vor.

Beim Vergleich der Schwanzformen zeigt sich, dass schwach oder fast ungegabelte Schwänze bei allen Taxa der *P. pyrrhula* s.l.-Gruppe vorkommen, währenddessen ausgeprägte Gabelschwänze für die anderen beiden Gruppen typisch sind. Zwischen den Geschlechtern besteht bei den meisten *Pyrrhula*-Taxa ein ausgeprägter Geschlechtsdimorphismus, wobei die Weibchen durchschnittlich kleiner sind, die Schwanzformen jedoch annähernd den gleichen Verlauf zeigen (Abb. 38-60).

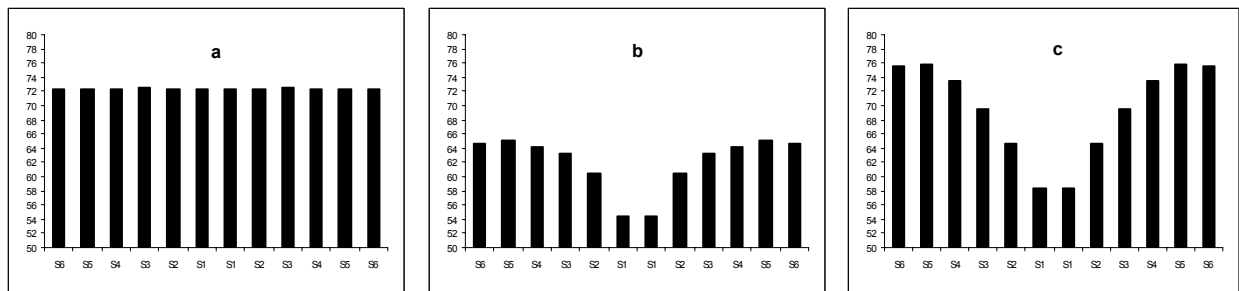


Abb. 19: Beispiele für gerade, mittlere und tief gegabelte Schwanzformen bei *Pyrrhula* (♂♂, Maße in mm). a - *P. p. cassinii*, b - *P. erythrocephala*, c - *P. n. nipalensis*. Die gleiche Skalierung zeigt außerdem, dass gattungsintern große Schwanzlängen nicht zwangsläufig mit tiefen Schwanzstufungen einhergehen müssen.

Die Schwanzstufung deckt bei *Pyrrhula* einen Bereich von -20,9 mm (*P. nipalensis ricketti* ♂♂) bis -0,1 mm (*P. pyrrhula rossikowi* ♀♀) ab. Intragenerisch ist sie zwar nicht mit der Schwanzlänge korreliert ($r^2 = 0,1965$), jedoch sind die einzelnen Wertpaare nicht zufällig, sondern entsprechend der Verwandtschaftsgruppen angeordnet, zwischen denen wiederum klare interne Beziehungen bestehen (Abb. 20). Bei den südostasiatischen und den Himalaya-Gimpeln bestehen starke lineare Korrelationen zwischen Schwanzlänge und -stufung ($r^2 = 0,8118$ bzw. $r^2 = 0,9991$): Lange Schwänze sind also hier mit tiefen Schwanzgabelungen verknüpft und umgekehrt. Demgegenüber sind bei den nahezu ungegabelten Schwänzen von *P. pyrrhula* s.l. keine solchen Korrelationen festzustellen ($r^2 = 0,0011$).

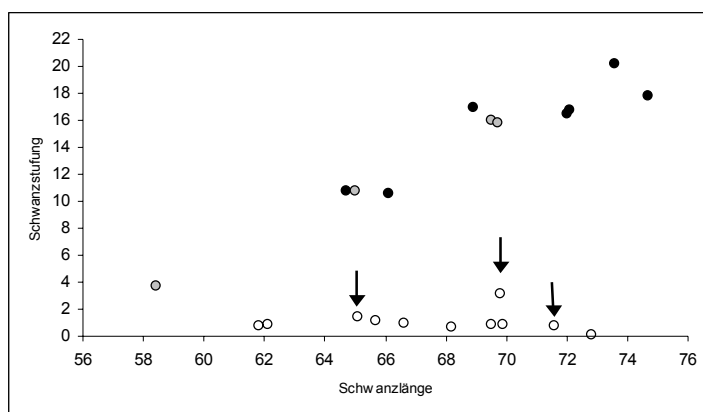


Abb. 20: Beziehung zwischen mittlerer Schwanzlänge und mittlerer Schwanzstufung (in mm, ♂♂ & ♀♀). Die Punktfarben entsprechen den drei Hauptverwandtschaftsgruppen (schwarz: Südostasiatische Gimpel, grau: Himalaya-Gimpel, leer: *P. pyrrhula* s.l.). Die Pfeile markieren die drei genetisch differenzierten *pyrrhula*-Untergruppierungen (v.l.: *griseiventris*, *murina*, *cineracea*).

Im Gegensatz zur Schwanzlänge zeigt sich bei den Stufungsverhältnissen also ein deutlicher verwandtschaftlicher Zusammenhang (Abb. 21), der entsprechend auch am SI ablesbar ist (lineare Korrelation Schwanzstufung & SI: $r^2 = 0,9959$).

Lediglich die recht langschwänzigen *P. n. nipalensis* besitzen eine verhältnismäßig geringe Schwanzstufung, die sich im vergleichsweise geringem SI von 23,7% ausdrückt. Die nahezu ungegabelten Schwänze sind sämtlich bei *P. pyrrhula* s.l. zu finden, unter denen *murina* noch die deutlichste Schwanzgabelung besitzt (SI= 4,5%). Unter den gabelschwänzigen Gimpeln hat der kurzschwänzige *aurantiaca* auch die geringste Schwanzgabelung (SI= 6,4%). Interessanterweise gehören die verbleibenden gabelschwänzigen Gimpeln zwei Untergruppierungen mit mitteltief bzw. tief gegabelten Schwänzen an, die jeweils aus Taxa der südostasiatischen und der Himalayagimpel-Gruppe gebildet werden. Das bedeutet außerdem, dass die Himalayagimpel den heterogensten Schwanzbau innerhalb der Gattung *Pyrrhula* aufweisen.

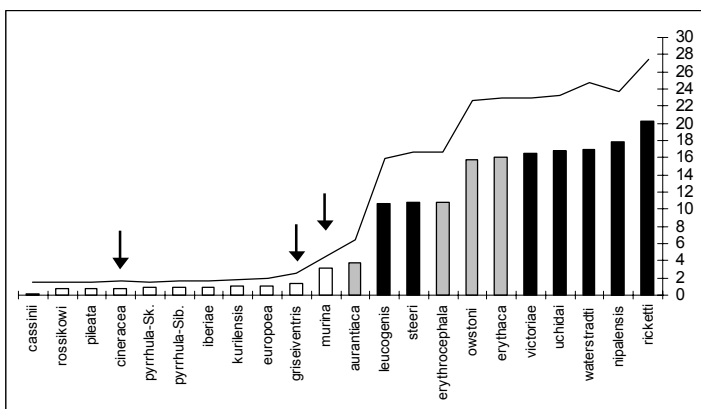


Abb. 21: Mittlere Schwanzstufung (Balken, in mm) und mittlerer SI (Linie, in %) einzelner *Pyrrhula*-Taxa (bei gleicher Skalierung, ♂♂ & ♀♀). Die Balkenfarbe entspricht den drei Hauptverwandtschaftsgruppen (schwarz: Südostasiatische Gimpel, grau: Himalaya-Gimpel, leer: *P. pyrrhula* s.l.). Die Pfeile markieren die drei genetisch differenzierten *pyrrhula*-Untergruppierungen.

Die Differenzierungen der Schwanzstruktur bei den *Pyrrhula*-Inselformen sind im Vergleich zu ihren nächsten Festlandsverwandten kaum ausgeprägt. Die beiden Philippingimpel *leucogenis* und *steeri* sind die kurzschwänzigsten Vertreter der südostasiatischen Gimpel und besitzen die geringsten Schwanzstufungen. Interessanterweise ist *steeri* bei nahezu gleicher Schwanzstufung (-10,6 bzw. -10,8 mm) deutlich kurzschwänziger als *leucogenis* (64,7 vs. 66,1 mm, SI 16,7 vs. 15,9 mm). Die taiwanesischen Formen sind im Schwanzbau kaum von ihren Festlandsvertretern differenziert, so dass *P. nipalensis uchidai* und *P. erythaca owstoni* weder in der Schwanzlänge noch im Schwanzbau eigenständige Entwicklungen erkennen lassen. Dagegen stellt der merklich gegabelte Schwanz des Azorengimpels *murina* innerhalb der *P. pyrrhula* s.l.-Gruppe eine recht deutliche Differenzierung gegenüber allen anderen Taxa mit kaum gegabelten Schwänzen dar. Die beiden anderen genetisch differenzierten Linien *griseiventris* und *cineracea* sind im Schwanzbau unauffällig und zeigen ebenso wie *murina* auch in der Schwanzlänge keine besondere Differenzierung.

Pinicola e. enucleator besitzt durchschnittlich einen viel längeren Schwanz (88,9 mm) als die *Pyrrhula*-Gimpel. Dieser ist mit einem SI von 6,4% aber nur mäßig tief gegabelt (Abb. 60). Auch beim Hakengimpel sind die Weibchen das durchschnittlich kleinere Geschlecht.

3.2.3. Beziehungen zwischen Flügel- und Schwanzbau

Obwohl für die gesamte Gattung *Pyrrhula* keine allgemeingültige Korrelation zwischen Flügel- und Schwanzlängen ermittelt werden kann ($r^2=0,3111$), sind diese Großgefiederdimensionen innerhalb der Hauptverwandtschaftsgruppen linear korreliert (Abb. 22). Eine Ausnahme bildet *P. aurantiaca*, der sich aufgrund seiner extremen Kurzschwanzigkeit weit abseits der anderen *Pyrrhula*-Taxa befindet. Lässt man ihn aus der Berechnung des Bestimmtheitsmaßes r^2 heraus, dann unterscheiden sich die Regressionsgeraden der südostasiatischen und Himalaya-Gimpel kaum noch voneinander und zeigen einen klaren linearen Zusammenhang ($r^2=0,9586$). Die Gruppe von *P. pyrrhula* s.l. bildet demgegenüber eine gut abgrenzbare Einheit, deren interne Maßverhältnisse ebenfalls gut abgesichert sind ($r^2=0,9472$).

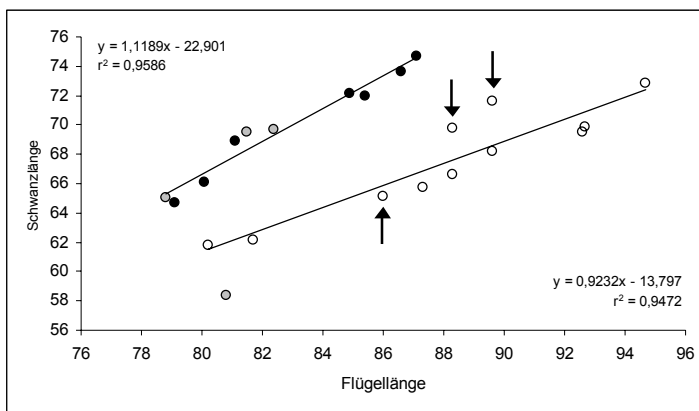


Abb. 22: Beziehung zwischen mittlerer Flügel- und mittlerer Schwanzlänge (in mm, ♂♂ & ♀♀). Die Punktfarben entsprechen den drei Hauptverwandtschaftsgruppen (schwarz: Südostasiatische Gimpel, grau: Himalaya-Gimpel, leer: *P. pyrrhula* s.l.). Die Pfeile markieren die drei genetisch differenzierten *pyrrhula*-Untergruppierungen (o.v.l.: *murina*, *cineracea*, u.: *griseiventris*). Beachte die Position von *P. aurantiaca* (links unten, grau). Obere Regressionsgerade bezieht sich auf Südostasiatische und Himalaya-Gimpel (ohne *P. aurantiaca*), die untere auf *P. pyrrhula* s.l..

Diese verwandtschaftsbezogenen Konstellationen finden sich auch bei den SFI (Abb. 23). Während *aurantiaca* wiederum den Minimalwert vertritt (72,4%), weisen andere Vertreter der Himalaya-Gimpel hohe bis sehr hohe SFI auf (*P. e. erythaca*: 85,4%). Gleichfalls hohe Werte sind bei allen Südostasiatischen Gimpeln zu finden, während sämtliche *P. pyrrhula* s.l.-Taxa eine gemeinsame Gruppe mit kleinen bis mittleren SFI bilden. Von deren genetisch abgrenzbaren Untergruppierungen treten *murina* und *cineracea* mit den höchsten SFI hervor, währenddessen *griseiventris* nur mittlere Werte zeigt.

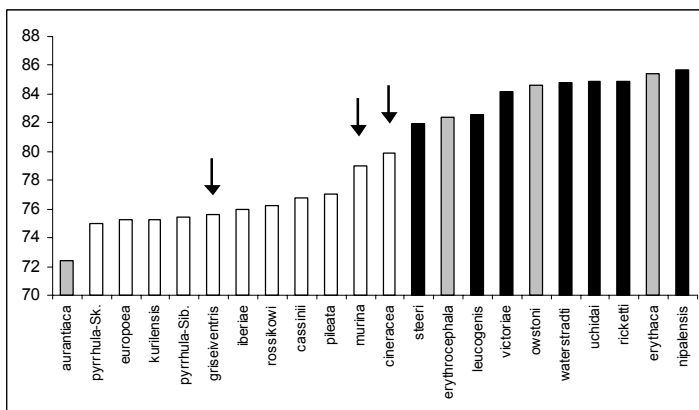


Abb. 23: Mittlere SFI einzelner *Pyrrhula*-Taxa (in mm, ♂♂ & ♀♀). Die Balkenfarbe entspricht den drei Hauptverwandtschaftsgruppen (schwarz: Südostasiatische Gimpel, grau: Himalaya-Gimpel, leer: *P. pyrrhula* s.l.). Die Pfeile markieren die drei genetisch differenzierten *pyrrhula*-Untergruppierungen.

Bei den Inselformen unterscheiden sich die Philippinengimpel *P. l. leucogenis* und *P. l. steeri* untereinander nicht wesentlich, durch deutlich geringere SFI aber von den anderen Südostasiatischen Gimpeln. Unter diesen zeigt der taiwanische *P. n. uchidai* keinen bemerkenswert abweichenden SFI. Der ebenfalls in Taiwan beheimatete *P. erythaca owstoni* ist dagegen gegenüber dem festländischen *P. e. erythaca* durch einen geringeren SFI gekennzeichnet (84,6 vs. 85,4%). Der bereits angesprochene Azorengimpel *murina* hat unter den Eurasischen Gimpeln den zweithöchsten SFI (79,0%).

Der in den absoluten Großgefiederdimensionen viel größere Hakengimpel *Pinicola e. enucleator* weist hingegen nur einen mittleren SFI-Wert von 81,1% auf.

3.2.4. Differenzierungen im Schnabelbau

Veränderungen im Schnabelbau drücken sich durch Unterschiede in den Messstrecken Schnabellänge, -breite und -höhe aus. Da sich nicht alle drei Strecken in gleichem Maße verändern, sind Gestaltunterschiede im Einzelvergleiche kaum sinnvoll beschreibbar. Um die verschiedenen Schnabelproportionen annähernd gegenüberstellen zu können, werden im Folgenden die Schnabellänge und das Schnabelvolumen analysiert. Diese Vorgehensweise hat den Vorteil, dass unterschiedliche Proportionierungen mit Hilfe des „dreidimensionalen“ Volumens sichtbar gemacht werden, diese aber gleichzeitig anhand der Schnabellänge relativiert werden können.

Hinsichtlich der Schnabelgestalt gibt es keine direkte Beziehung zu den einzelnen Verwandtschaftsgruppen, obwohl sich pauschalisieren lässt, dass große und voluminöse Schnäbel vor allem bei den Südostasiatischen Gimpeln vorkommen, während die Himalayagimpel vornehmlich kleine bis mittelstarke Schnäbel besitzen (Abb. 24, 25). Die *P. pyrrhula* s.l.-Gruppe deckt demgegenüber das gesamte Größenspektrum ab, wobei *P. (p.) murina* einen extrem voluminösen Schnabel besitzt. Hinsichtlich des Schnabelvolumens ist in vielen Fällen der Schnabel der Männchen größer als der der Weibchen, außer bei *P. nipalensis victoriae*, *P. aurantiaca*, *P. erythrocephala*, *P. p. pyrrhula* (Skandinavien), *P. p. iberiae* und *P. p. kurilensis*, bei denen die Weibchen die stärkeren Schnäbel aufweisen.

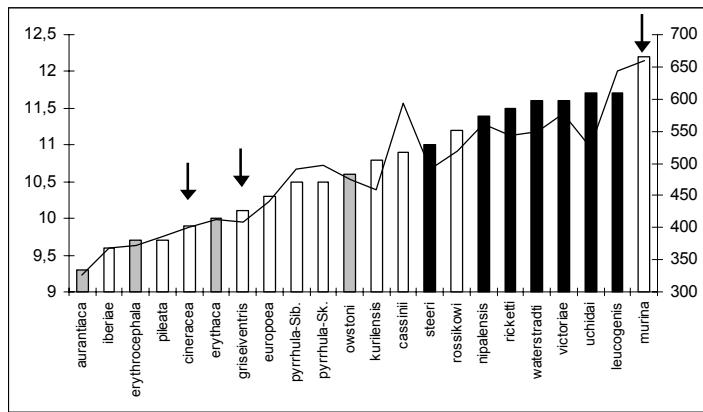


Abb. 24: Mittlere Schnabellänge (Balken, in mm, linke Skala) und mittleres Schnabelvolumen (Linie, in mm³, rechte Skala) einzelner *Pyrrhula*-Taxa (♂♂ & ♀♀). Die Balkenfarbe entspricht den drei Hauptverwandtschaftsgruppen (schwarz: Südostasiatische Gimpel, grau: Himalaya-Gimpel, leer: *P. pyrrhula* s.l.). Die Pfeile markieren die drei genetisch differenzierten *pyrrhula*-Untergruppierungen.

Interessanterweise bestehen bei den Eurasischen und den Himalaya-Gimpeln recht starke lineare Korrelationen zwischen Schnabellänge und Schnabelvolumen ($r^2=0,8711$ bzw. $r^2=0,9984$), während bei den Südostasiatischen Gimpeln kein solch starker Zusammenhang auszumachen ist ($r^2=0,4025$). Bezüglich des Schnabelbaus gibt es ausgesprochene Extremformen. Dazu gehört der nur mittelgroße, aber sehr voluminöse Schnabel von *P. pyrrhula cassinii*. Als Gegenstück kann der recht lange, aber vergleichsweise zierliche Schnabel von *P. nipalensis uchidai* gelten, der in der Gestalt dem Schnabel von *P. pyrrhula kurilensis* ähnelt, der nur wenig kürzer als der voluminöse von *P. p. cassinii* ist. Auch die *pyrrhula*-Nominatform weist in beiden Vorkommensgebieten recht voluminöse Schnäbel bei nur mittlerer Schnabellänge auf.



Abb. 25: Beispiel für die unterschiedlichen Schnabelproportionen bei *Pyrrhula*. Links der recht großschnäblige *P. n. nipalensis*, rechts der extrem kleinschnäblige *P. aurantiaca*. (Foto: T. TÖPFER)

Von den drei genetisch differenzierten *P. pyrrhula*-Untergruppen tritt eigentlich nur *murina* mit seiner extremen Schnabelform hervor; *cineracea* und *griseiventris* haben vergleichsweise kleine Schnäbel, die innerhalb der anderen *pyrrhula*-Subspezies keine Sonderstellung einnehmen.

Die Schnabelform der Inseltaxa weicht zum Teil drastisch von jener der Festlandsverwandten ab. Als Extrem ist hierbei wieder *P. (p.) murina* zu sehen, der nicht nur den absolut längsten, sondern auch voluminösesten Schnabel besitzt, an dessen Dimensionen selbst die Schnäbel der Südostasiatischen Gimpel nicht heranreichen.

Innerhalb letztgenannter Gruppe ist auffällig, dass die beiden Philippinengimpel-Unterarten als nächstverwandte und auch geographisch benachbarte Formen sowohl das Minimum (*steeri*) als auch das Maximum (*leucogenis*) des Schnabellängen- und Volumenspektrums einnehmen. Außerdem besitzt unter den Südostasiatischen Gimpeln der taiwanische *P. nipalensis uchidai* zwar die gleiche (maximale!) Schnabellänge wie *P. l. leucogenis*, dafür aber nur ein viel geringeres Schnabelvolumen, das nur vom extrem kurzschnäbligen *P. l. steeri* unterboten wird. Demgegenüber verhält sich der deutlich längere und voluminösere Schnabel des taiwanischen *P. erythaca owstoni* proportional zu jenen der Festlandsverwandten.

Sowohl die mittlere Schnabellänge als auch das mittlere Schnabelvolumen von *Pinicola e. enucleator* ist mit 16,1 mm bzw. 901,0 mm³ deutlich größer als bei *Pyrrhula*. Diese Größenzunahme wird jedoch nur durch die höhere Schnabellänge bewirkt, denn die basale Schnabelgrundfläche ist ungefähr dieselbe wie bei den großen *Pyrrhula*-Formen.

3.2.5. Differenzierungen im Tarsusbau

Die Variation der Tarsuslängen bei *Pyrrhula* reicht von 14,8 mm (*P. n. waterstadti* ♂♂ & ♀♀, *P. n. uchidai* ♀♀) bis 19,6 mm (*P. (p.) murina* ♂♂). Allerdings zeigt sich in der Längenverteilung keine klare Beziehung zum Verwandtschaftsgrad der einzelnen Taxa (Abb. 26). Es lässt sich lediglich verallgemeinern, dass die Eurasischen Gimpel um *P. pyrrhula* s.l. die langbeinigere Gruppe darstellen, während die Südostasiatischen und die Himalaya-Gimpel eher geringe und mittlere Tarsuslängen aufweisen. Eine Ausnahme sind die beiden *P. leucogenis*-Unterarten, deren relativ große Tarsuslängen inmitten der *P. pyrrhula* s.l.-Gruppe liegen.

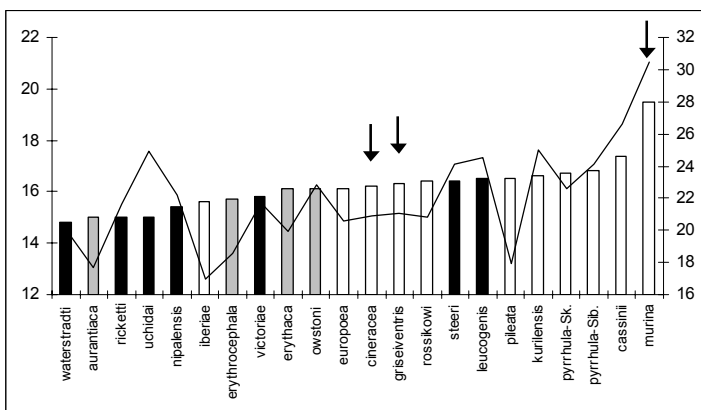


Abb. 26: Mittlere Tarsuslänge (Balken, in mm, linke Skala) und mittleres Tarsusvolumen (Linie, in mm³, rechte Skala) einzelner *Pyrrhula*-Taxa (♂♂ & ♀♀). Die Balkenfarbe entspricht den drei Hauptverwandtschaftsgruppen (schwarz: Südostasiatische Gimpel, grau: Himalaya-Gimpel, leer: *P. pyrrhula* s.l.). Die Pfeile markieren die drei genetisch differenzierten *pyrrhula*-Untergruppierungen.

Neben der Länge des Tarsus' trägt natürlich auch dessen Querschnitt zur eigentlichen Laufgestalt bei. Aus Lauflänge und Querschnittsfläche lässt sich nun näherungsweise das Tarsusvolumen berechnen (Abb. 26).

Auch hierbei lässt sich kein direkter Bezug zu den Verwandtschaftsgruppen herstellen, außerdem ist bei keiner der drei Hauptverwandtschaftsgruppen eine starke Korrelation zwischen Tarsuslänge und Tarsusvolumen feststellbar (Südostasiatische Gimpel: $r^2=3017$, Himalaya-Gimpel: $r^2=6147$, *P. pyrrhula* s.l.: $r^2=0446$). Vielmehr gibt es innerhalb jeder Gruppe Vertreter mit relativ kräftig bzw. zart gebauten Tarsi.

Bezüglich der Geschlechtsunterschiede im Tarsusbau haben die Männchen vielfach die längeren und kräftigeren Läufe, jedoch ist das Gesamtbild etwas komplizierter. So weisen bei *P. aurantiaca* die Weibchen klar die längeren und kräftigeren Tarsi auf, währenddessen die *P. pyrrhula europoea*- und *P. (p.) griseiventris*-Weibchen zwar kräftigere, dafür aber kürzere Läufe haben als deren Männchen. Umgekehrt haben die Weibchen von *P. erythaca*, *P. p. pyrrhula* (Skandinavien), *P. p. iberiae* und *P. p. cassinii* zwar längere Tarsi, nur sind diese zarter gebaut als jene der Männchen. Zudem unterscheiden sich zwischen den Geschlechtern die Lauflängen von *P. nipalensis waterstradti*, *P. p. europoea* und *P. (p.) cineracea* nicht, wohl aber besitzen die Weibchen dieser Formen die kräftigeren Tarsi.

Unter allen Gimpeln sticht der Azorengimpel *P. (p.) murina* hinsichtlich seiner Laufproportionen deutlich heraus, denn er besitzt nicht nur ausgesprochen lange, sondern auch sehr kräftige Tarsi. Die Vertreter der anderen beiden genetisch differenzierten Verwandtschaftsgruppen *cineracea* und *griseiventris* besitzen unauffällige mittlere Lauflängen und -volumina. Aus der gleichen Verwandtschaftsgruppe besitzen dagegen *iberia* und *pileata* bei kleiner bzw. mittlere Lauflänge extrem zart gebaute Tarsi.

Neben der extrem große Tarsi besitzenden Inselform *P. (p.) murina* haben auch die beiden *leucogenis*-Subspezies recht kräftige Läufe. Innerhalb der Südostasiatischen Gimpel hebt sich auch der zwar kurzbeinige, aber dafür mit sehr kräftigen Tarsi ausgestattete taiwanische *P. nipalensis uchidai* von den nächstverwandten Festlandsformen deutlich ab. Auffällig ist außerdem, dass *P. erythaca owstoni* von Taiwan gegenüber dem festländischen *P. e. erythaca* bei gleicher Lauflänge viel kräftigere Tarsi aufweist.

Der Hakengimpel *Pinicola e. enucleator* hat mit durchschnittlich 19,8 mm Lauflänge zwar nur etwas längere Tarsi als *P. (p.) murina* (19,5 mm), jedoch wesentlich kräftigere Tarsi mit entsprechend großer Querschnittsfläche.

3.2.6. Diskriminanzanalyse

Weil aufgrund des Erhaltungszustandes der Präparate nicht immer alle zehn für die Diskriminanzanalyse maßgeblichen Messstrecken erhoben werden konnten, verringert sich die Zahl der verfügbaren kompletten Datensätze um etwa 40% (Tab. 14).

	<i>Pyrrhula & Pinicola</i>	<i>Pyrrhula</i>	<i>P. pyrrhula s.l.</i>
Datensätze	856	832	452
Davon gültig	519 (60,6%)	496 (59,6%)	281 (62,2%)
Verw.gruppen	10	9	4

Tab. 14: Fallstatistik der Diskriminanzanalysen. Die Spalte „davon gültig“ kennzeichnet die Anzahl der in die Analysen einbezogenen Datensätze.

Die Qualität der Diskriminanzanalyse lässt sich anhand verschiedener Parameter (Tab. 18, 19) beurteilen. Für die Bewertung der Zuordnungsgenauigkeit der Individuen zu den einzelnen Taxa werden alle Diskriminanzfunktionen mit einem Eigenwert > 1,0 berücksichtigt. Dabei wurden innerhalb der Gruppe *Pyrrhula & Pinicola* 97,9% aller Individuen den entsprechenden Taxa korrekt zugeordnet, innerhalb von *Pyrrhula* 96,1% und innerhalb von *P. pyrrhula s.l.* immerhin noch 85,8% (vgl. Tab. 18).

Die stufenweise Verringerung des Datensatzes um ausgewählte Verwandtschaftsgruppen führte zu dem erwünschten Resultat einer schrittweisen Gruppierung der morphometrischen Daten. Die Verhältnisse zwischen näher verwandten Gruppen lassen sich dabei umso besser darstellen, je fokussierter die Auswahl des Ausgangsdatsatzes ist.

Bei Betrachtung der kombinierten Daten von *Pyrrhula* und *Pinicola* fällt die strikte Trennung zwischen beiden Gattungen auf (Abb. 27). Die stärkste Korrelation der Funktion 2 besteht dabei in der Schnabellänge (Tab. 19). Die ausgeprägten Größenunterschiede zwischen den beiden Gattungen unterstreichen außerdem die morphologische Geschlossenheit von *Pyrrhula* sehr deutlich. Diese Konstellation ist gut unterstützt, erklären doch die beiden dargestellten Funktionen mit hohen Eigenwerten und Korrelationskoeffizienten 86,7% der Variation des Gesamtdatsatzes (Tab. 18).

Außerdem ist eine Zweiteilung des *Pyrrhula*-Punkteschwarms erkennbar. Diese setzt sich einerseits aus den Angehörigen der Eurasischen Gimpel *P. pyrrhula s.l.* und *P. aurantiaca* sowie aus den verbleibenden *Pyrrhula*-Taxa zusammen. Erzeugt wird sie durch die stärkste Korrelation von Funktion 1 mit der Schwanzstufung (Tab. 19). Innerhalb erstgenannter Gruppe lässt sich mittels Diskriminanzanalyse neben *P. aurantiaca* nur noch *P. (p.) murina* als separate Punktelcke ausmachen, alle anderen Taxa sind nicht zu differenzieren. Die Angehörigen des zweiten Punkteschwarms (*P. nipalensis*, *P. leucogenis*, *P. erythrocephala*, *P. erythaca*) lassen sich hingegen recht gut auseinanderhalten, auch wenn beträchtliche Überschneidungsbereiche existieren.

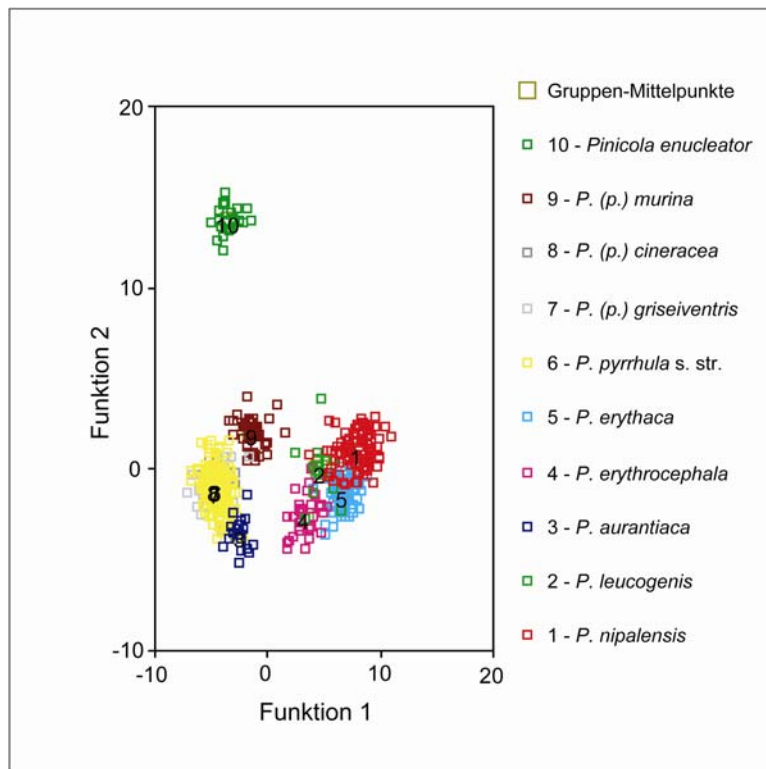


Abb. 27: Diskriminanzanalyse der Gattungen *Pyrrhula* und *Pinicola*. Die zugrundeliegenden Messstrecken umfassen Flügellänge und -spitze, Schwanzlänge und -stufung, Oberschnabellänge und -breite, Schnabelhöhe, Tarsuslänge sowie sagittale und laterale Tarsusdicke.

Berücksichtigt man für die Diskriminanzanalyse die Gattung *Pyrrhula* allein, so lassen sich die einzelnen Taxa etwas anschaulicher differenzieren (Abb. 28). Die dargestellten beiden Diskriminanzfunktionen erklären dabei immerhin 91,3% der Gesamtvariation (Tab. 18). Es ist nun eine Dreiteilung erkennbar, die den Datensatz in *P. (p.) murina*, in die restlichen *P. pyrrhula* s.l.-Taxa und *P. aurantiaca* sowie in die vier verbleibenden Taxa untergliedert. Die Funktion 1 ist dabei am stärksten mit der Schwanzstufung korreliert (Tab. 19). *P. leucogenis* zeigt die Tendenz, sich deutlicher von den anderen Taxa seiner Gruppe (*P. nipalensis*, *P. erythrocephala*, *P. erythaca*) abzutrennen als diese untereinander. Interessanterweise erfolgt dies in Richtung der zweiten Diskriminanzfunktion, die auch für die Separierung von *P. (p.) murina* verantwortlich ist. Sie weist die höchste Korrelation mit der Tarsuslänge auf (Tab. 19). Trotzdem bestehen innerhalb dieser Gruppe nach wie vor deutliche Überschneidungsbereiche, besonders von *P. nipalensis* mit *P. erythaca*. Weiterhin lassen sich mit Ausnahme von *murina* die Taxa innerhalb der *P. pyrrhula* s.l.-Gruppe nicht differenzieren.

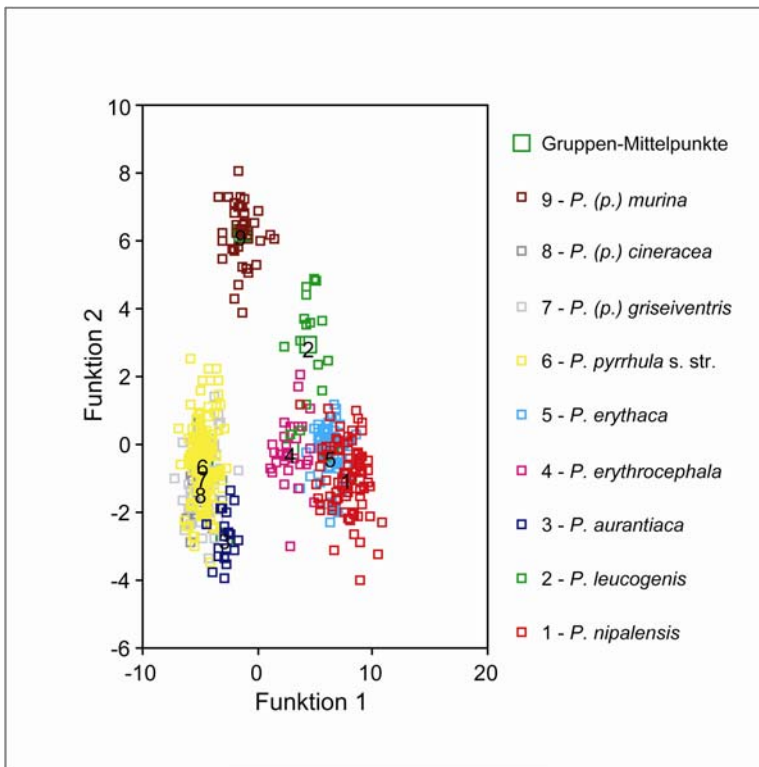


Abb. 28: Diskriminanzanalyse der Gattung *Pyrrhula*. Messstrecken wie in Abb 27.

Erst mit der ausschließlichen Betrachtung der Eurasischen Gimpel *P. pyrrhula* s.l. lassen sich feinere Unterscheidungen vornehmen (Abb. 29). Die dabei auftretende Dreiteilung ist wiederum durch hohe Eigenwerte und Korrelationskoeffizienten gesichert (Tab. 18), wobei die beiden dargestellten Diskriminanzfunktionen 94% der gesamten Variation erklären. Neben den erwartungsgemäß separierten *murina* ist nun auch *cineracea* differenzierbar. Dieser bildet allerdings keine so deutlich distinkte Punktwolke wie *murina*, nimmt aber entlang der zweiten Funktion exklusiv den oberen Bereich der Datenverteilung ein. Demgegenüber lässt sich *griseiventris* morphometrisch auch per Diskriminanzanalyse nicht von den restlichen *P. pyrrhula*-Subspezies unterscheiden.

Die abgesetzte Position von *murina* ist auf die stärkste Korrelationen von allein sechs der zehn Messparameter mit Funktion 1 zurückzuführen (s. Tab. 19). Der Azorengimpel ist daher anhand der Flügelspitze, der Schwanzstufung, der Schnabellänge und sämtlichen Tarsusmerkmalen als eigenständig charakterisiert. Die unterscheidbare Position von *cineracea* beruht dagegen auf der stärksten absoluten Korrelation von Schwanzlänge und Schnabelhöhe mit Funktion 2. Diese bietet allerdings einen wesentlich geringeren Erklärungsgehalt als Funktion 1, was durch niedrige Eigenwerte und durch das Fehlen stärkster Korrelationen dieser Funktion mit irgendeinem der Messparameter im Vergleich zu den beiden anderen Funktionen unterstrichen wird (Tab. 18, 19).

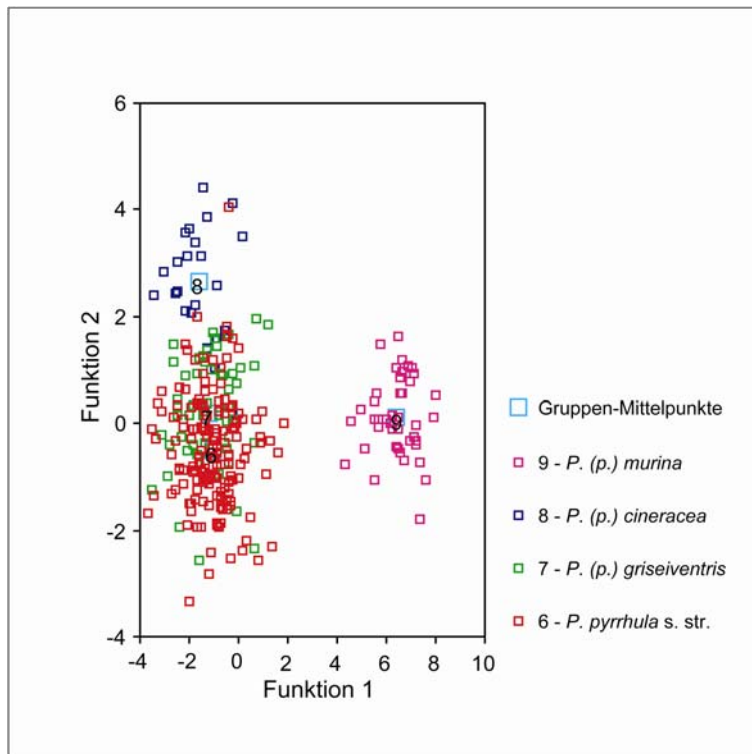


Abb. 29: Diskriminanzanalyse der Eurasischen Gimpel *Pyrrhula pyrrhula* s.l.. Messstrecken wie in Abb 27.

3.2.7. Morphologische Charakterisierungen

Entsprechend der Ergebnisse der obigen Kapitel lassen sich die morphologischen Charakteristika der durch unterschiedliche Analysewege ermittelten *Pyrrhula*-Gruppierungen zusammenfassen. Hinsichtlich der Hauptverwandtschaftsgruppen sind folgende zusammenfassende Beschreibungen festzuhalten:

Die **Südostasiatischen Gimpel** stellen eine Gruppe mittelgroßer Vögel dar, bei denen sich die Trennung zwischen den Nepalgimpeln und den Philippingimpeln z.T. recht deutlich manifestiert. Sie weisen kleine bis mittlere Flügelängen und Flügelspitzen auf, was in runden bis mäßig spitzen Handflügeln (kleine bis mittlere HI) resultiert. Diese Gimpel decken ein breites Längenspektrum von kurzen bis sehr langen Schwänzen ab, wobei sie aufgrund mittlerer und großer Schwanzstufungen und SI die am stärksten ausgeprägten Gabelschwänze aufweisen. Die klare Korrelation zwischen Flügel- und Schwanzlänge entspricht etwa jener der Himalayagimpel, folgt aber einem anderen inneren Zusammenhang als bei den Eurasischen Gimpeln. Die SFI sind grundsätzlich sehr hoch. Diese Verwandtschaftsgruppe ist außerdem generell durch große und voluminöse Schnäbel gekennzeichnet. Außerdem sind die Läufe in dieser Gruppe zwar nur kurz oder mittellang, dafür aber sehr kräftig ausgebildet (überproportional stark bei den kurzbeinigen Formen).

Die **Himalyagimpel** setzen sich aus vergleichsweise kleinen Vertretern zusammen, von denen *P. aurantiaca* als der insgesamt zierlichste aller *Pyrrhula*-Gimpel angesehen werden kann. Diese rundflügelige Gruppe kennzeichnen kleine Flügellängen und -spitzen mit entsprechend geringen HI. Hinzu kommen kleine und mittlere Schwanzlängen bei ebenfalls geringen bis mittleren Schwanzstufungen und SI, was die intermediär gegabelten Schwänze erklärt. Der Verlauf des Zusammenhangs zwischen Flügel- und Schwanzlänge ist jener der Südostasiatischen Gimpel sehr ähnlich und auch die SFI sind groß (außer bei *P. aurantiaca* mit extrem geringem SFI!). Die Schnäbel sind klein bis mittelstark, ebenso wie die Tarsi von geringer bis mittlerer Länge und Stärke sind.

Die **Eurasischen Gimpel** (*P. pyrrhula* s.l.) ist eine morphologisch sehr heterogene Gruppe, die sowohl sehr kleine als auch sehr große Vertreter in sich vereint. Der Flügelbau dieser Gimpel deckt das gesamte Größenspektrum der Flügellängen und Flügelspitzen ab, wobei es sich in der Mehrzahl um ziemlich spitzflügelige Vögel handelt. Ebenso ist die gesamte Spanne der Schwanzlängen vertreten, wobei die Schwänze durchweg kaum gegabelt sind, was in entsprechend geringen SI resultiert. Die lineare Beziehung zwischen Flügel- und Schwanzlänge folgt einem eigenen inneren Zusammenhang, die SFI-Werte sind vergleichsweise niedrig oder von mittlerem Ausmaß. Die Schnäbel decken ebenfalls sämtliche Größenbereiche ab, wobei mittlere Schnabelstärken vorherrschen. Die Tarsi sind von mittlerer bis großer Länge und Stärke.

Innerhalb der Eurasischen Gimpel *P. pyrrhula* s.l. lassen sich die drei molekulargenetisch abgrenzbaren Untergruppen *P. (p.) murina*, *P. (p.) cineracea* und *P. (p.) griseiventris* folgendermaßen einordnen:

Der Azorengimpel ***P. (p.) murina*** stellt in mancherlei Hinsicht eine Extremform innerhalb der Gattung dar, trotzdem ist seine verwandtschaftliche Anbindung an *P. pyrrhula* s.l. auch morphologisch gut nachvollziehbar. Insgesamt gesehen handelt es sich bei ihm um einen der großen *Pyrrhula*-Vertreter. Er weist eine recht große Flügellänge auf, besitzt aber wegen seiner nur mittleren Flügelspitze (mittlerer HI) einen deutlich gerundeteren Flügel als die anderen großen und spitzflügeligen *P. pyrrhula*-Subspezies. Der Schwanz ist ebenso nur von mittlerer Länge, weist jedoch mit seiner schwachen Gabelung die ausgeprägteste Schwanzstufung unter den Eurasischen Gimpeln auf. Gattungsbezogen ist der SI jedoch als nur gering zu werten. Dafür ergibt sich aus den Längenverhältnissen des Großgefieders ein innerhalb der *P. pyrrhula* s.l.-Gruppe sehr hoher SFI, der gattungssintern wiederum nur eine mittlere Position einnimmt. Dafür ist *murina* eine extrem großschnäblige Form, die außerdem noch extrem lange und kräftige Läufe besitzt. Sowohl die Schnabel- als auch die Tarsusproportionen liegen deutlich oberhalb sämtlicher von anderen *Pyrrhula*-Gimpeln erreichten Werte.

Charakteristisch für *murina* ist die vornehmlich braungraue Gefiederfärbung (ohne Rot beim ♂), die stark an die Weibchenfärbung der *P. pyrrhula*-Unterarten erinnert und sich zudem zwischen den Geschlechtern kaum unterscheidet.

Der Graue Gimpel *P. (p.) cineracea* ist ebenfalls einer der großen *Pyrrhula*-Formen mit klarem Bezug zur *P. pyrrhula* s.l.-Gruppe, jedoch ohne eine so ausgeprägte Extreme wie bei *murina*. Er besitzt eine ziemlich große Flügellänge und anders als *murina* eine recht große Flügelspitze (großer HI), woraus seine spitze Handflügelform resultiert. Er weist auch einen langen Schwanz auf, dieser ist allerdings kaum gegabelt (geringer SI). Der SFI ist innerhalb der Hauptverwandtschaftsgruppe der allergrößte, nimmt aber innerhalb der Gattung nur eine mittlere Stellung ein. Dafür ist *cineracea* recht kurzschnäblig und besitzt auch keinen besonders voluminösen Schnabel. Die Lauflänge und -stärke belegen mittlere Werte. Die namensgebende Gefiederfärbung des Männchens weist keinerlei Rot auf der Brust auf und unterscheidet die Form (im Gegensatz zur typischen braunen Färbung des Weibchens) deutlich von anderen *P. pyrrhula*-Subspezies (Abb. 30).

Der Graubauchgimpel *P. (p.) griseiventris* ist von den drei molekular abgegrenzten *P. pyrrhula* s.l.-Untergruppen der wohl in geringstem Maße differenzierte Vertreter. Er ist eher mittelgroß und passt sich harmonisch in die Merkmalsverläufe der Eurasischen Gimpel ein. Die Flügellänge nimmt nur mittlere Werte an, dafür ist die Flügelspitze noch etwas länger als bei *cineracea*. Auch der hohe HI bestätigt seine Spitzflügeligkeit. Seine Schwanzlänge ist ziemlich gering und auch die Schwanzstufung ist kaum ausgeprägt (geringer SI). Aus den Großgefiederproportionen leitet sich sein innerhalb der *P. pyrrhula* s.l.-Gruppe nur mittlerer SFI ab, der gattungsbezogen eher im unteren Bereich rangiert. Zudem ist er relativ kleinschnäblig und durch eine mittlere Lauflänge und -stärke gekennzeichnet. Während sich auch bei ihm die Gefiederfarbe des Weibchens nicht von anderen *P. pyrrhula*-Weibchen unterscheidet, variiert die Intensität des roten Farbtones der Brustfärbung beim Männchen von fast grau über rosa („*P. rosacea*“) zu nahezu komplett rot (Abb. 30). Dieser Umstand unterscheidet die Verwandtschaftsgruppe deutlich von anderen im männlichen Geschlecht stets rotbrüstigen *P. pyrrhula*-Vertretern.



Abb. 30: Die Bauchgefiederfärbung männlicher *P. pyrrhula* s.l.-Gimpel reicht von rein grau (*cineracea*, 1. & 2. v.l.) über verschiedene Rosa-Intensitäten (*griseiventris*, 3. & 4. v.l. bzw. *rosacea*, 2. & 3. v.r.) bis hin zu komplett rot (*pyrrhula*, rechts). (Foto: T. TÖPFER)

Die *Pyrrhula*-Inselformen sind untereinander nicht in gleichem Ausmaß verschieden und weisen auch keine identischen Differenzierungstrends auf. Ihre morphologischen Charakteristika werden am besten im Verhältnis zu den nächsten Festlandsverwandten dargestellt:

Die beiden Philippingimpel-Unterarten *P. l. leucogenis* und *P. l. steeri* können mangels echter Festlandsvertretern nur ihren nächsten Verwandten, den Nepalgimpeln *P. nipalensis*, gegenübergestellt werden. Die *P. leucogenis*-Subspezies unterscheiden sich in der Färbung ihres Kleingefieders (Abb. 31). Sie gehören zu den kurzflügeligsten Gimpeln überhaupt und weisen nur eine geringe Flügelspitze auf, weshalb sie nicht nur ihr geringer HI als sehr rundflügelige Formen ausweist. Auch die Schwanzlängen sind vergleichsweise gering, wobei *steeri* kurzschwänziger als *leucogenis* ist und daher trotz fast gleicher Schwanzstufung den größeren SI besitzt. Von den Südostasiatischen Gimpeln haben sie die geringste Schwanzstufung, gattungintern dennoch deutlich gegabelte Schwänze mittlerer Stufung. Aus diesen Großgefiederproportionen leiten sich mittlere SFI ab, die wiederum die geringsten unter den Südostasiatischen Gimpeln sind. Der größte morphometrische Unterschied zwischen den Subspezies besteht im Schnabelbau, denn *steeri* hat innerhalb dieser Hauptverwandtschaftsgruppe den kürzesten und zierlichsten Schnabel, während der lange und voluminöse Schnabel von *leucogenis* das gruppeninterne Maximum darstellt.

Damit kann der Schnabel von *steeri* gattungsbezogen nur als mittelgroß beschrieben werden, während der von *leucogenis* klar zu den großen Schnäbeln gehört. Ihre Läufe sind recht lang und deutlich länger als bei *P. nipalensis*, dabei ziemlich kräftig. Die Philippinengimpel sind außerdem durch viele eigenständige gefiederfarbliche Merkmale gekennzeichnet und besitzen ebenso wie *P. nipalensis* nur einen geringfügigen farblichen Geschlechtsdimorphismus.



Abb. 31: Je zwei Vertreter der beiden Subspezies des Philippinengimpels. Links *Pyrrhula leucogenis steeri* von Mindanao, rechts *P. l. leucogenis* von Luzon. Die Vögel von Mindanao zeigen eine dunklere Rücken- und Bauchfärbung als jene von Luzon, außerdem ist bei ersteren der Anteil heller (im Leben silbergrauer) Schnabelpartien viel geringer als bei letzteren. (Foto: T. TÖPFER)

Die zweite Inselform aus der Gruppe der Südostasiatischen Gimpel, *P. nipalensis uchidai* von Taiwan, fügt sich in vielen Körperproportionen harmonisch zwischen den anderen Taxa der Gruppe ein und erscheint morphologisch wenig eigenständig. Er weist eine mittlere Flügellänge und Flügelspitze auf, woraus ein ebenfalls mittlerer HI resultiert. Er besitzt einen recht langen Schwanz und eine ebensolche Schwanzstufung mit entsprechend großem SI. Außerdem ist auch sein SFI recht groß. Einzig sein Schnabel ist vergleichsweise lang, dabei aber ziemlich hoch und schmal, was sich in einem viel geringeren Schnabelvolumen als bei anderen *P. nipalensis*-Taxa äußert. Zudem ist er wie diese kurzbeinig, dafür aber mit bedeutend kräftigeren Läufen als die festländischen *P. nipalensis* ausgestattet.

Der taiwanische Vertreter der Himalayagimpel, *P. erythaca owstoni*, hat innerhalb dieser Gruppe die längsten Flügel, die gattungsbezogen allerdings nur eine mittlere Position einnehmen. Die Flügelspitze und der HI ist recht gering und kleiner als bei den *P. erythaca* des Festlands. *P. e. owstoni* hat den längsten Schwanz unter den Himalayagimpeln, auch wenn dieser gattungsintern nur von mittlerer Länge ist. Dagegen ist die recht große Schwanzstufung und der große SI ebenso wie die Schwanzlänge kaum vom Festlands-*erythaca* verschieden.

Der SFI ist ebenfalls recht groß, jedoch kleiner als bei den festländischen *erythaca*, wohingegen sowohl Schnabellänge als auch -volumen bei den Taiwanesen deutlich größer sind (intragenerisch nur mittlere Werte). Auch die Lauflänge ist im Gattungsvergleich nur mittelgroß, dafür hat *P. e. owstoni* bei fast identischer Lauflänge deutlich kräftigere Tarsi als die Vögel des Festlands.

Der extrem eigenständige Azorengimpel *P. (p.) murina* wurde bereits besprochen (s.o.).

Interessant ist außerdem die morphometrische Beziehung zwischen den Eurasischen Gimpeln *P. pyrrhula* s.l. und dem Goldrückengimpel *P. aurantiaca*. Dabei nimmt *P. aurantiaca* sowohl bei der Gegenüberstellung von Flügel- und Schwanzlängen (Abb. 20, beachte: dort nur Mittelwerte dargestellt) als auch in der Diskriminanzanalyse eine ähnliche Position ein. Er stellt somit quasi die untere Verlängerung der *P. pyrrhula*-Gruppe dar, anstatt der Punktwolke der nächstverwandten Himalayagimpel anzugehören. Diese Positionierung hat aber in erster Linie mit den geringen Großgefiederdimensionen und den abweichenden Proportionen von *P. aurantiaca* zu tun, der verwandtschaftlich zweifelsfrei ein Himalayagimpel ist.

Anhand dieser Charakterisierungen lassen sich die intragenerischen morphologischen Differenzierungen zwar nach Verwandtschaftsverhältnissen anordnen, sie sind aber stark von geographischen Mustern überlagert. Dabei verläuft die morphologische Musterbildung innerhalb der Gattung *Pyrrhula* nicht gerichtet in einer gleichmäßigen Abfolge, sondern in Form sich überschneidender Merkmalsreihungen, innerhalb derer einzelne Formen ganz unterschiedliche Positionen einnehmen können (Abb. 32, 62-65).

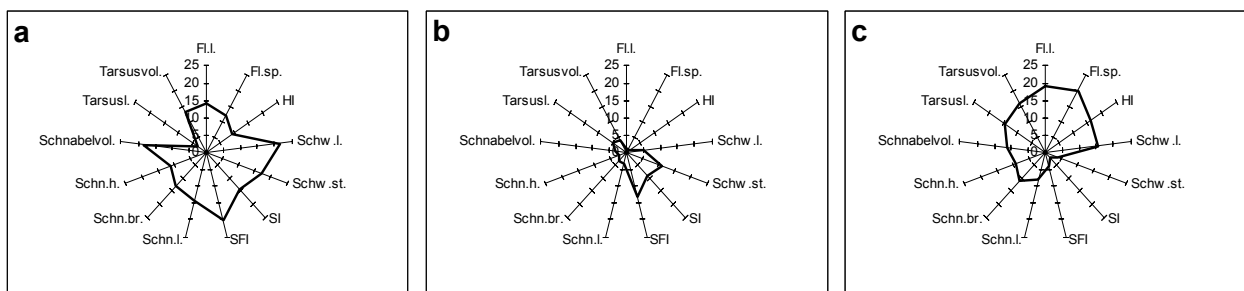


Abb. 32: Beispiele für morphologische Differenzierungsmuster bei *Pyrrhula*, bestimmte Körpermerkmale bzw. Proportionsverhältnisse werden unterschiedlich betont. Grundlage bildet lediglich die Reihenfolge (Rangstufen 1 bis 22) der an den Achsenenden bezeichneten Merkmale der jeweiligen Gimpelform. a - *P. n. nipalensis*, b - *P. erythrocephala*, c - *P. p. pyrrhula* (Sibirien).

Daraus ist auf eine enge Verflechtung von phylogenetischen, geographischen und ökologischen Einflüssen zu schließen, die letztendlich den Phänotyp eines Individuums bzw. einer Population formen. Dabei wirken sie offenbar auf Festlands- und Inselformen verschieden (s.u.). Diese Effekte können andererseits aber die rein stammesgeschichtliche Analyse erschweren. Bei den *Pyrrhula*-Gimpeln sind diese aber nicht so gravierend ausgeprägt, dass der phylogenetische Zusammenhalt der einzelnen Verwandtschaftsgruppen verschleiert würde.

Erleichternd kommt hinzu, dass anhand der molekularen „Gerüst“-Daten sowohl phylogeographische Entwicklungen interpretierbar werden als auch morphologische Extremformen (z.B. *P. (p.) murina*) als solche erkannt und in den richtigen stammesgeschichtlichen Zusammenhang gestellt werden können.

3.2.8. Morphometrische Differenzierungen bei den Himalyagimpeln

In den vorangegangenen Kapiteln wurden die morphologischen Charakteristika der Himalyagimpel *P. aurantiaca*, *P. erythrocephala* und *P. erythaca* im Vergleich zu anderen *Pyrrhula*-Taxa dargestellt. Weil die genetischen Daten keine eindeutige Trennung von *P. erythrocephala* und *P. erythaca* erlauben (s. 3.1.2.), sollen hier die morphologischen Differenzierungen der Taxa im Detail behandelt werden.

Der Flügelbau ist zwischen den drei Formen grundsätzlich recht ähnlich, wobei *erythrocephala* durchschnittlich die niedrigste (78,8 mm) und *erythaca* die größte Flügellänge (81,5 mm) aufweist, *aurantiaca* hat eine intermediäre Flügellänge (80,8 mm). Dieser Größenstaffelung folgt der gesamte Armflügel und die H1 bis H3, ab der H4 kehrt sich das Verhältnis zwischen *erythrocephala* und *erythaca* um (Abb. 33a). Damit besitzt *erythrocephala* nicht nur den kürzesten Flügel, sondern auch den am flachsten verlaufenden Flügelhinterrand mit den am stärksten gerundeten Handflügel. Demgegenüber besitzt *aurantiaca* mit seinem relativ stark geschwungene Flügelhinterrand den profiliertesten Flügel unter den Himalyagimpeln, die Flügelform von *erythaca* ist trotz der absoluten Größendominanz intermediär (HI *aurantiaca* > *erythaca* > *erythrocephala*: 23,1%, 22,1%, 20,2%).

Alle drei Taxa besitzen einen Gabelschwanz, der jedoch sehr unterschiedlich ausgeformt ist (Abb. 33b) und verallgemeinert der Staffelung *erythaca* > *erythrocephala* > *aurantiaca* folgt. Dabei besitzt *erythaca* den längsten (69,5 mm) und *aurantiaca* (58,4 mm) den kürzesten Schwanz, der von *erythrocephala* ist wiederum intermediär (65,0 mm). Die Schwanzlänge ist klar positiv mit der Schwanzstufung korreliert (-16,0 mm, -10,8 mm bzw. -3,7 mm; SI: 23,0%, 16,6% bzw. 6,4%). Ähnlich wie beim Flügel gibt es auch im Schwanzbau eine Umkehrung der Längenverhältnisse: So sind die S1 bei *aurantiaca* von allen drei Taxa am längsten und bei *erythaca* am kürzesten; die S2 sind bei *erythrocephala* am längsten und bei *aurantiaca* schon am kürzesten, während sich die Staffelung *erythaca* > *erythrocephala* > *aurantiaca* von den S3 bis zu den S6 fortsetzt.

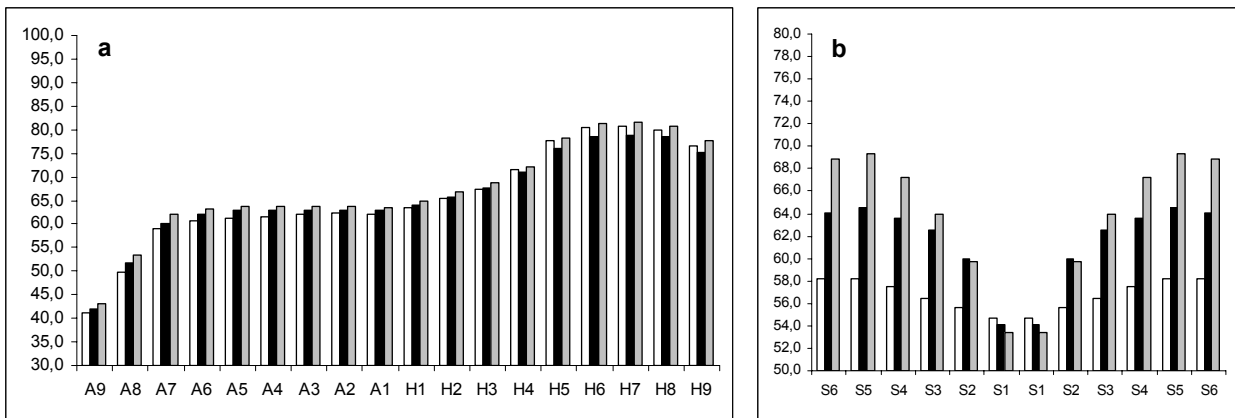


Abb 33: Flügel- (a) und Schwanzdiagramme (b) von *P. aurantiaca* (leer), *P. erythrocephala* (schwarz) und *P. e. erythaca* (grau) im Vergleich (beide Geschlechter). Maße in mm.

Hinsichtlich der Großgefiederproportionierungen bestehen interessante Differenzierungen. Aufgrund seiner ausgesprochen geringen Schwanzlänge bildet *aurantiaca* im Streudiagramm eine eigene Gruppe, während die Maßverhältnisse von *erythrocephala* und *erythaca* fast gleitend ineinander übergehen (Abb. 34a). Daran ist erkennbar, dass *aurantiaca* andere Großgefiederproportionierungen als die beiden verbleibenden Taxa besitzt, während sich diese hauptsächlich in den Absolutmaßen unterscheiden. Das erklärt auch den Anschluss von *P. aurantiaca* an die Eurasischen Gimpel in der Diskriminanzanalyse (Abb. 28). Diese Zusammenhänge finden sich natürlich auch im SFI (*aurantiaca* 72,4%, *erythrocephala* 82,4%, *erythaca* 85,2%), der ebenfalls die große Nähe von *erythrocephala* und *erythaca* belegt. Überprüft man den Zusammenhang der Messwerte mit Hilfe einer linearen Regression, so zeigen sich diese zwar nur mäßig gestützt (Abb. 34b), sind aber etwas besser abgesichert, wenn man die Werte von *erythrocephala* und *erythaca* zusammenfasst. Damit unterstreicht auch diese gemeinsame Regressionsgerade einen deutlichen inneren Zusammenhang in der Proportionierung des Großgefieders beider Taxa.

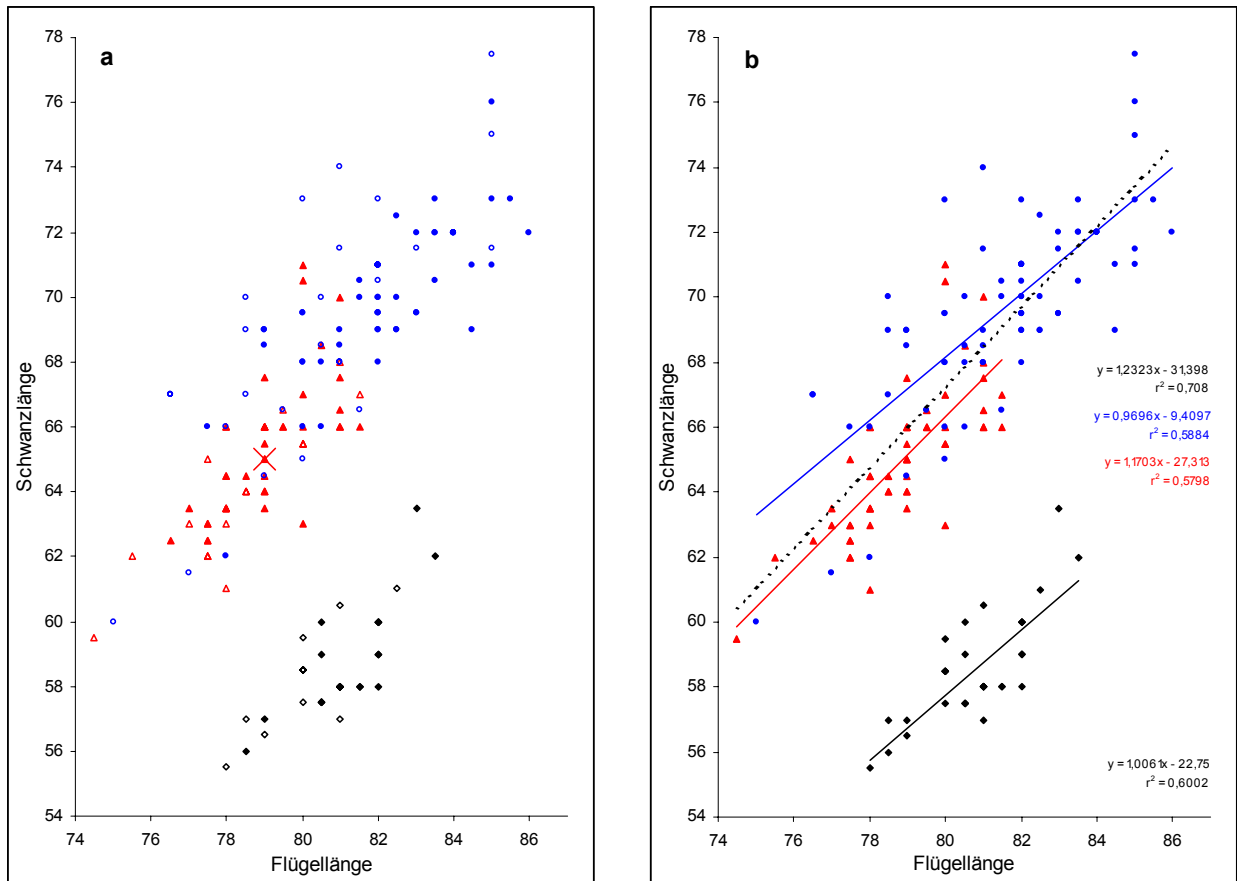


Abb. 34: Verhältnis zwischen Flügel- und Schwanzlänge bei den Himalayagimpeln (Maße in mm). a - schwarz: *P. aurantiaca*, rot: *P. erythrocephala*, blau: *P. e. erythaca*; Symbole gefüllt: ♂♂, leer: ♀♀. Rotes Kreuz: HPT-108 (Perc3);

b - Dieselben Werte ohne Geschlechterunterscheidung, Farben der Symbole, Regressiongeraden und -gleichungen wie in a, gepunktete Gerade: Regression gemeinsamer Werte von *erythrocephala* und *erythaca* (oberste Gleichung).

Die Schnabel- und Tarsusmaße vergrößern sich zwar sämtlich in der Reihenfolge *aurantiaca* - *erythrocephala* - *erythaca*, eignen sich aber nicht in gleicher Weise wie jene des Großgefieders, um Differenzierungsmuster darzustellen. Daher mag die Feststellung genügen, dass *erythrocephala* in etwa eine Mittelstellung zwischen *aurantiaca* und *erythaca* einnimmt (Tab. 15). Entsprechend der Rangfolge der morphometrischen Daten im intragenerischen Vergleich zeigen alle drei bzw. vier behandelten Formen der Himalayagimpel unterschiedlich ausgeprägte Merkmalsnetze (Abb. 62), wobei diesen keine Relevanz als Artunterscheidungskriterien zukommt.

Tab. 15: Schnabel- und Tarsusmaße der Himalayagimpel (beide Geschlechter), Längen in mm, Volumina in mm².

Taxon	Schn.l. 1	Schn.br. 1	Schn.h.	V _{Schnabel}	Tarsusl.	V _{Tarsus}
<i>aurantiaca</i>	9,3	8,8	8,6	326,3	15,0	17,7
<i>erythrocephala</i>	9,7	9,2	8,9	373,3	15,7	18,6
<i>erythaca</i>	10,0	9,6	9,2	412,1	16,1	19,9

Wie bereits dargestellt, unterscheidet sich der taiwanische *owstoni* vom kontinentalen *erythaca* morphologisch nur durch einen längeren und voluminöseren Schnabel und kräftigere Läufe. Wegen der geringen Stichprobenanzahl (n= 6) müssen diese Daten jedoch nicht repräsentativ für die *owstoni*-Population sein. Sie sind besser als Tendenzen zu interpretieren.

3.3. Inselformen und Inselbesiedlungen

Biogeographisch lassen sich Inseln grob in kontinentale und ozeanische Inseln unterteilen (LOMOLINO et al. 2006: 355). Auf kontinentalen Inseln kommen Organismen vor, die nahe mit Festlandsformen verwandt sind und sich oftmals nur geringfügig von diesen unterscheiden. Im Gegensatz dazu weisen ozeanische Inseln häufig ausgeprägte Endemismen auf, die deutlich von den nächsten Festlandsverwandten differenziert sind.

Das trifft auch für die „geologisch junge“ Gattung *Pyrrhula* recht gut zu. Die gattungsintern am deutlichsten differenzierte Inselform *P. (p.) murina* bewohnt die vulkanischen Azoren, die als Spitzen unterseeischer Riftgebirge echte ozeanische Inseln darstellen. Die taiwanesischen Unterarten von *P. erythaca* (*P. e. owstoni*) und *P. nipalensis* (*P. n. uchidai*) sind Inselformen, die trotz eines gewissen Differenzierungsgrades zoogeographisch klar mit ihren nächsten kontinentalen Vertretern subspezifisch zusammenhängen. Bei sehr schwach differenzierten *P. pyrrhula pileata* Großbritanniens ist deren Zugehörigkeit zu den anderen *pyrrhula*-Subspezies so offensichtlich, dass man eigentlich kaum von einer distinkten „Inselform“ sprechen kann.⁴ Sowohl Taiwan als auch Großbritannien sitzen als kontinentale Inseln vergleichsweise flachen Kontinentalschelfen auf.

Die zunehmende Differenzierung von Inselformen ist ein Charakteristikum, das im Extremfall bis zur Ausbildung endemischer Arten führen kann. Die Häufigkeit von Endemismen steigt dabei mit zunehmender Fläche und Isolation der Inseln (MAYR & DIAMOND 2001: 184f., LOMOLINO et al. 2006: 539ff., PRICE 2007: 141ff.). Daraus ergibt sich ein aufschlussreicher Zusammenhang zwischen Inselgröße, Festlandsentfernung und Differenzierungsgrad der inselbewohnenden Gimpel (Tab. 17, Abb. 35).

Tab. 17: Flächengröße und Festlandsentfernung ausgewählter, von *Pyrrhula*-Gimpeln besiedelter Inseln.

Insel	Größe (km ²)	Festlandsentfernung (km)	Quelle
Großbritannien	216.777	32	BROCKHAUS 1988a, 1989
Luzon, Philippinen	104.688	805	BROCKHAUS 1990, ENCARTA 2008
Mindanao, Philippinen	94.630	(805)	BROCKHAUS 1991, ENCARTA 2008
Taiwan	36.000	135	BROCKHAUS 1988b, 1993
São Miguel, Azoren	747	1.400	BROCKHAUS 1987, 1992

Betrachtet man jene vier Taxa (*P. p. pileata*, *P. erythaca owstoni*, *P. nipalensis uchidai* und *P. (p.) murina*), die kontinentale Vertreter besitzen, so fällt auf, dass sie umso stärker von ihren Festlandsverwandten differenziert sind, je kleiner das von ihnen bewohnte Areal ist und je weiter es sich vom Kontinent entfernt befindet (Abb. 35).

⁴ Der unter anderem auch auf den japanischen Inseln verbreitete *P. (pyrrhula) griseiventris* kann ebenfalls kaum als Inselform bezeichnet werden, da sein Verbreitungsgebiet zudem die Ostmandschurei einschließt. Der neben *rosacea* ebenfalls mit *griseiventris* synonymisierte *kurilensis* von den Kurilen unterscheidet sich von letzterem zwar durch durchschnittlich höhere Großgefieder- und Schnabelmaße, allerdings muss wegen der geringen Zahl untersuchter Individuen ein fundiertes Urteil zunächst unterbleiben.

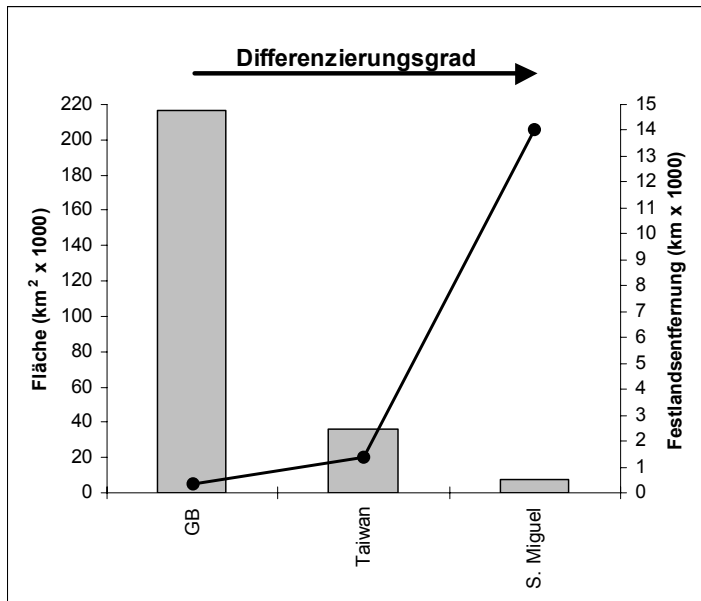


Abb. 35: Zunehmende Differenzierung bei insularen *Pyrrhula*-Formen mit Festlandsvertretern bei abnehmender Insel­flächengröße und Festlandsentfernung. „Differenzierungsgrad“ ist hier als relative Merkmalsveränderung (genetisch, morphologisch) zu den nächsten Festlandsverwandten zu verstehen.

4. Diskussion

4.1. Molekulargenetik

4.1.1. Grundlegendes

Stammbäume. Stammbäume (Dendrogramme) sind mathematische Strukturen, mit deren Hilfe die evolutionäre Geschichte einer Organismengruppe nachvollzogen werden kann (PAGE & HOLMES 1998: 11). Eine Stammbaumgrafik ist damit grundsätzlich die bildliche Darstellung einer phylogenetischen Hypothese (RIEPEL 1999: 25ff., WÄGELE 2001: 98). Das Ziel solcher Hypothesen ist es, die verwandtschaftlichen Beziehungen der einbezogenen Taxa zu ermitteln und anhand unterschiedlicher Kriterien die wahrscheinlichste Rekonstruktion einer Phylogenie der gesamten Gruppe darzustellen. Molekulare Stammbäume werden mit Analyseprogrammen erzeugt, denen Algorithmen zugrundeliegen, die Sequenzdaten anhand ihrer Ähnlichkeit anordnen und hierarchisch strukturieren. Dabei werden verschiedene Wahrscheinlichkeitsberechnungen angewandt, um anhand der Ausgangsdaten die mutmaßlich zutreffendste phylogenetische Konstellation zu erzeugen.

Daraus ergeben sich mehrere Faktoren, die bei der Interpretation von Stammbäumen berücksichtigt werden müssen. Erstens müssen die Ausgangsdaten möglichst vollständig sein, d.h. sämtliche Taxa der zu untersuchenden Gruppe beinhalten. Zweitens kann eine anhand von rezenten Proben erstellte molekulare Phylogenie die Position eventuell ausgestorbener Stammlinienvertreter nicht darstellen. Drittens besteht das Problem der Statuszuordnung einzelner Taxa eines Stammbaums. Die Methodik der Computerprogramme beinhaltet nämlich kein Artunterscheidungs-Kriterium. Dagegen basiert z.B. das Biologische Artkonzept auf dem Kriterium der reproduktiven Isolation, das in kladistischen Analyseverfahren keine Berücksichtigung findet. Die konzeptionellen Prämissen einer phylogenetischen Rekonstruktion müssen also klar benannt werden, besonders dann, wenn Daten aus verschiedenen Verfahren miteinander verschnitten werden. Dies gilt insbesondere für taxonomische Beurteilungen, bei denen unterschiedliche Kriterien veränderte Taxon-Konstellationen zur Folge haben können.

In vorliegender Arbeit konnte dem Problem unvollständiger molekularer Ausgangsdaten recht gut begegnet werden, da Proben sämtlichen relevanter Taxa einbezogen wurden. Lediglich von einzelnen Subspezies von *P. nipalensis* und *P. pyrrhula* fehlen Sequenzinformationen. Ausgehend von der gut gesicherten Geschlossenheit der Südostasiatischen Gimpel und der *P. pyrrhula* s.l.-Gruppe ist jedoch nicht mit einer abweichenden Positionierung dieser Taxa im Stammbaum zu rechnen. Allerdings muss berücksichtigt werden, dass der bearbeitete Probenumfang von *P. pyrrhula* s.l. nicht dessen gesamtes geographisches Areal abdeckt.

Die Position eventuell ausgestorbener Vertreter der Gattung *Pyrrhula* bleibt aufgrund o.a. Gründe auch in dieser Untersuchung ungeklärt. Allerdings gibt es auch im Fossilbericht derzeit keinerlei Hinweise auf möglicherweise ausgestorbene Gimpel, sämtliche fossil bzw. subfossil bekannten *Pyrrhula*-Reste werden rezenten Formen zugeordnet (z.B. TYRBERG 1998). Aufgrund der generell geringfügigen morphologischen Unterschiede von Singvogelknochen mag eine gewisse Skepsis hinsichtlich der taxonomischen Zuordnung der *Pyrrhula*-Knochenreste jedoch begründet sein.

In dieser Arbeit wird die Stammbaumhypothese der molekularen Daten als grundlegendes Argumentationsgerüst für die Gruppierung der *Pyrrhula*-Formen benutzt und mit den Ergebnissen der anderen Teiluntersuchungen abgeglichen. Dies ist insofern sinnvoll, als dass auch die geographisch-morphologischen Differenzierungsmuster zunächst hinsichtlich ihrer Ähnlichkeit beurteilt werden. Außerdem stellen DNA-Sequenzen eine von selektionsbedingten Konvergenzen weitgehend freie Datenbasis dar, weil sich ein Großteil der Sequenzvariation phänotypisch nicht äußert (z.B. HELBIG 2000). Die taxonomische Statuszuordnung einzelner *Pyrrhula*-Formen erfolgt, soweit möglich, nach den Kriterien des Biologischen Artkonzepts (MAYR & DIAMOND 2001: 275ff., HELBIG et al. 2002). Dieses bezieht sich ausschließlich auf sexuell reproduzierende Organismen und kommt damit besonders in der Wirbeltiersystematik und traditionell vor allem in der Ornithologie zur Anwendung.

Mitochondriale Stammbäume. Mitochondriengene werden als zusammenhängende Gruppen („*single linkage groups*“) vererbt (MOORE 1995). Daraus entsteht das Problem, dass bei der phylogenetischen Analyse einer Organismengruppe keine unabhängigen Genstammbäume rekonstruiert werden können, selbst wenn unterschiedliche mitochondriale Gene verwendet werden. Die Rekonstruktion eines Artstammbaums mit Hilfe unabhängiger Genstammbäume ist nur dann möglich, wenn Gene herangezogen werden, die nicht gekoppelt vererbt werden, wie es zum Beispiel bei auf unterschiedlichen Chromosomen befindlichen nukleären Genen der Fall ist (MOORE 1995).

Weil für die vorliegende Arbeit aus Kosten- und Aufwandsgründen auf die Untersuchung von Kerngenen verzichtet werden musste, muss dieser Faktor beim Vergleich der beiden mitochondrialen Genstammbäume berücksichtigt werden. Dieser potentielle Nachteil kann für die phylogenetische Analyse der Gattung *Pyrrhula* jedoch als sehr gering angesehen werden. Zum einen zeigten sich keine dem traditionellen morphologisch begründeten Arrangement grundsätzlich widersprechende Konstellationen in den Genstammbäumen. Zum anderen sind gerade mitochondriale Gene für die Darstellung phylogenetisch junger Aufspaltungen besonders gut geeignet (s. 2.2.).

Genstammbaum und Artstammbaum. Eine Stammbaumhypothese, die auf molekularen Merkmalen beruht, muss den tatsächlichen Artstammbaum nicht zwangsläufig exakt wiedergeben. Zum einen werden für molekulargenetische Analysen Referenzgene herangezogen, deren Sequenzveränderungen nur relative Gradmesser für den Verlauf phylogenetischer Differenzierungen darstellen. Zum anderen besitzen verschiedene Gene unterschiedliche Evolutionsgeschwindigkeiten, so dass sie u.U. differierende phylogenetische Hypothesen zur Folge haben.

Zwar ist die Wahrscheinlichkeit einer inkongruenten Gen- und Artstammbaumrekonstruktion bei kurzen Verzweigungen relativ hoch (MOORE 1995, QUINN 1997), hängt aber von der effektiven Populationsgröße ab. Weil diese bei Mitochondriengenomen wegen ihrer uniparentalen Vererbung und faktischen Haploidie um das vierfache geringer ist als bei Kerngenen, so bilden mitochondriale Genstammbäume den Artstammbaum jüngerer Radiationen wesentlich verlässlicher ab als nukleäre Gene. Diese kurzen Koaleszenzzeiten reduzieren die Wahrscheinlichkeit, dass ursprüngliche Polymorphien mitochondrialer Haplotypen nach Aufspaltungsereignissen erhalten bleiben („*incomplete lineage sorting*“) und erhöhen die Verlässlichkeit der Übereinstimmung zwischen Gen- und Artstammbäumen (MOORE 1995, MOORE & DEFILIPPIS 1997). Andererseits können tiefe Aufspaltungen mit mtDNA nicht analysiert werden, weil die Sättigung von Basenpositionen durch multiple Substitutionen langfristig das eigentliche Differenzierungsmuster verschleiert. Es entsteht so durch Homoplasien eine Art „Rauschen“ („*noise*“), das schwierig von phylogenetisch relevanten Signalen zu trennen ist. Diese Sättigungseffekte variieren zwischen Genen und bestimmten Genregionen, eine Optimierung der Information ist daher durch sorgfältige Wahl geeigneter Sequenzbereiche und rechnerische Korrekturen möglich (QUINN 1997).

Günstigerweise können die o.a. negativen Effekte auf die Rekonstruktion der Stammesgeschichte der *Pyrrhula*-Gimpel weitestgehend ausgeschlossen werden. Insbesondere das *cyt-b*-Gen eignet sich sehr gut, um die intragenerischen molekulargenetischen Aufspaltungen verlässlich abzubilden. Lediglich auf der Populationsebene lässt das Auflösungsvermögen von *cyt-b* keine detaillierten Unterscheidungen zu. Im Gegensatz dazu ist das *16S*-Gen in erster Linie für die Darstellungen älterer Gruppierungen geeignet und kann jüngere Verzweigungen nicht so gut wie Cytochrom-b auflösen.

Außengruppenvergleich. Dendrogramme weisen eine bestimmte Leserichtung auf, nach der die einbezogenen Daten gruppiert werden und setzen damit eine Polarisierung (Wurzelung, „*rooting*“) voraus. Diese erfolgt durch das Einbeziehen sogenannter Außengruppen („*outgroups*“), also von Taxa, bei denen eine nahe Verwandtschaft mit der untersuchten Gruppe (Innengruppe, „*ingroup*“) ausgeschlossen werden kann, mit dieser aber dennoch in einer hinreichend nahen Verwandtschaftsbeziehung stehen.

Die bei der Rekonstruktion von DNA-Sequenzdaten am häufigsten angewandte Methodik ist der sogenannte „kladistische Außengruppenvergleich“, bei dem im Gegensatz zum „phylogenetischen Außengruppenvergleich“ keine einzelnen *a-priorio*-Merkmalsanalysen hinsichtlich Plesio- und Apomorphien vorgenommen werden (WÄGELE 2001: 172). Die als mögliche Fehlerquelle erkannte Missdeutung von Plesiomorphien als Apomorphien der Innengruppe kann durch Einbeziehung möglichst zahlreicher Außengruppen deutlich verringert werden (WÄGELE 2001: 172ff.). Für die vorliegende Untersuchung wurden daher Sequenzdaten von 45 Angehörigen verschiedener Fringillidae-Gattungen sowie vier Nicht-Fringilliden als Außengruppen gewählt. Außerdem sind sämtliche rezente Innengruppen-Taxa (= *Pyrrhula*-Taxa) einbezogen, wodurch das Risiko eventuell fehlerhafter Stammbaum-Gruppierungen auf ein Minimum reduziert wird.

Pseudogene. Ein Problem bei der molekularen Datenanalyse können nukleäre Sequenzelemente darstellen, die anstelle der mitochondrialen Zielsequenz amplifiziert werden, mit diesen aber weitestgehend sequenzhomolog sind (sog. Pseudogene, „*numts*“). Auf diese Weise wird eine Pseudo-Sequenzdiversität erzeugt, die phylogenetische Aussagen stark beeinflussen kann. Da Vögel kernhaltige rote Blutkörperchen besitzen, ist diese potentielle Fehlerquelle besonders bei Blutproben zu beachten, die zudem relativ arm an mtDNA sind (QUINN 1997). In vorliegender Untersuchung stimmten die Ergebnisse der Blutproben mit denen von Gewebeproben gut überein, so dass es keinen Grund gibt, Verfälschungen durch Pseudogene anzunehmen.

4.1.2. Differenzierungen im 16S-Gen

Grundsätzlich bestätigt sich der bereits in Kapitel 2.2. behandelte größere Sequenzkonservatismus des 16S-Gens gegenüber *cyt-b*. Weil im 16S-Gen Basensubstitutionen relativ langsam akkumulieren, lassen sich stammesgeschichtlich vergleichsweise junge Differenzierungen wie die vieler *Pyrrhula*-Taxa in einem 16S-Stammbaum schlechter auflösen als in einem *cyt-b*-Stammbaum. Gattungintern sind daher nur in begrenztem Maße statistisch abgesicherte phylogenetische Aussagen möglich.

Trotzdem ist die grundsätzliche Gruppierung der *Pyrrhula*-Taxa im 16S-Stammbaum plausibel und entspricht ungefähr dem klassischen morphologischen Arrangement (Abb. 6). Die aufgrund der distinkten Morphologie erwartete Monophylie der Gattung *Pyrrhula* ist recht gut abgesichert und bestätigt deren Eigenständigkeit. Das nahe Verwandtschaftsverhältnis zur Schwestergruppe *Pinicola* kann bestätigt werden, die vorliegenden 16S-Daten sprechen aufgrund der hohen Bootstrap-Werte bei *Pyrrhula* jedoch gegen eine Vereinigung beider Gattungen, entgegen dem Vorschlag von ARNAIZ-VILLENA (2001).

Eine weitere Bestätigung der traditionellen systematischen Gruppierung findet sich in den gut abgesicherten Monophylien der beiden Gruppen der asiatischen Gimpel. Leider ist die Monophylie des gemeinsamen Zweiges der genannten Gruppen statistisch nicht unterstützt, weshalb sich aus dem 16S-Stammbaum keine detaillierten Aussagen zum Verzweigungsmodus ableiten lassen. Deswegen muss auch das dargestellte Schwestergruppenverhältnis in Frage gestellt werden. Während die tiefe Gabelung zwischen *P. nipalensis* und *P. leucogenis* auf eine stammesgeschichtlich alte Trennung beider Taxa hinweist, lässt sich das Verhältnis zwischen *P. erythrocephala* und *P. erythaca* nicht eindeutig bestimmen, zumal von der dritten Himalayaform *P. aurantiaca* keine molekularen Daten vorliegen. Unzweifelhaft ist die Trennung von *erythrocephala* und *erythaca* viel jünger als bei den Südostasiatischen Gimpeln, jedoch kann aufgrund der schwachen Bootstrap-Unterstützung keines der Taxa gesichert als monophyletisch angesehen werden. Hier kommt das phylogenetische Auflösungsvermögen von 16S an seine Grenzen.

Die bereits an den Sequenzen sichtbare phylogenetische Zusammengehörigkeit von *P. pyrrhula* s.l. (charakteristische Basendeletion an Position 458) wird durch deren gut abgesicherte Monophylie bestätigt. Die relativen Positionen der Taxa innerhalb der Gruppe lassen sich jedoch nicht differenzierter darstellen, da deren statistische Absicherung zu schwach ist, um die einzelnen Monophylien zu stützen. Damit ist zum einen die Zweiteilung von *P. pyrrhula* s.l. nicht aufrechtzuerhalten und andererseits auch die Positionierung der Haplotypen nicht diskutierbar. Nachfolgend sollen daher die molekulargenetischen Differenzierungen im *cyt-b*-Gen genauer analysiert werden.

4.1.3. Differenzierungen im *Cytochrom-b*-Gen

Haplotypen-Verteilung. Die in Abb. 7 dargestellte geographische Haplotypen-Verteilung beinhaltet nicht die Gesamtzahl der in dieser Studie identifizierten Haplotypen, weil solche von Gefangenschaftsvögeln keinem bestimmten Fundort zugeordnet werden können. Allerdings sind aufgrund von Sequenzähnlichkeiten unter Vorbehalt Rückschlüsse auf mutmaßliche Herkunftsorte möglich.

Das betrifft natürlich nur jene Haplotypen, bei denen ein geographisch eingeschränktes Verbreitungsgebiet angenommen werden kann. Individuen unbekannter Herkunft mit dem weit verbreiteten HPT-1 lassen sich folglich geographisch nicht zuordnen. Unter größtmöglicher Vorsicht kann aufgrund der vorliegenden Kenntnisse bei Vögeln mit HPT-101 eine zentralchinesische Herkunft angenommen werden und jene mit HPT-201 zumindest als Angehörige der *P. nipalensis*-Südostgruppe charakterisiert werden. Dazu geben auch die Haplotypen-Netzwerke weiteren Aufschluss (s.u.). Problematisch ist die Zuordnung bei den Gefangenschaftsvögeln mit dem HPT-17, da hier über einen weiten geographischen Raum Informationen über die Verbreitung des Haplotyps fehlen. Auch im Falle von HPT-107 ist es nicht zu entscheiden, ob der Gefangenschaftsvogel mit identischem Haplotyp tatsächlich auf Vorfahren aus Tibet zurückgeht, obwohl dieser Haplotyp derzeit nur von dort bekannt ist. Bei HPT-109 ist mangels weiterer Anhaltspunkte selbst eine spekulative Aussage unmöglich.

Der zum Teil lückenhafte Deckungsgrad (insbesondere im nördlichen Kontinentalasien) ist darauf zurückzuführen, dass aus diesen Gebieten keine Proben zur Verfügung standen. Die phylogenetischen Aussagen sind davon allerdings nur insofern betroffen, als dass die Verwandtschaftsverhältnisse der dort vorkommenden *Pyrrhula*-Vertreter nicht so detailliert dargestellt werden können wie bei denen anderer Gebiete. Die stammesgeschichtlichen Grundaussagen dürften davon jedoch kaum beeinträchtigt werden.

Cytochrom-b-Stammbaum. Grundsätzlich ist die Struktur des Stammbaums und die statistische Absicherung der Monophylie einzelner Gruppen im Rahmen des Auflösungsvermögens von *cyt-b* als sehr gut einzuschätzen (Abb. 8). Sowohl höhere als auch niedrigere taxonomische Niveaus werden in einem für die Fragestellung dieser Arbeit sehr geeignetem Maße dargestellt. Eine realistische Rekonstruktion der Phylogenie der Gattung *Pyrrhula* anhand molekularer Merkmale kann daher mit hoher Verlässlichkeit angenommen werden.

Auf höherer taxonomischer Ebene besteht trotz der eingeschränkten Auswahl der Außengruppen eine grundlegende Übereinstimmung mit anderen, sowohl morphologischen als auch molekulargenetischen Arbeiten, nämlich in der Zweiteilung der Fringillidae in die Edelfinken und Zeisigartigen Finken („Fringillinae“ und „Carduelinae“ bzw. „Fringillini“ und „Carduelini“, MAYR et al. 1956, ZISWILER 1965, ACKERMANN 1967, STEMPEL 1987, SIBLEY & AHLQUIST 1990: 692ff., HAFFER 1997a: 316f., ARNAIZ-VILLENA et al. 2001, YURI & MINDELL 2002, VAN DER MEIJ et al. 2005), bei denen die Edelfinken ausschließlich durch die Gattung *Fringilla* repräsentiert werden.

Innerhalb der Zeisigartigen Finken tritt die scharfe Abgegrenztheit der Gattung *Pyrrhula* und deren Schwestergruppenverhältnis zu *Pinicola* hervor. Erstere Feststellung bestätigt die traditionelle systematisch enge Umgrenzung der Gattung, die seit ihrer Begründung lediglich geringfügigen taxonomischen Veränderungen unterworfen war. Die große verwandtschaftliche Nähe zwischen *Pyrrhula* und *Pinicola* wurde molekulargenetisch anhand einer geringen Probenanzahl bereits von ARNAIZ-VILLENA et al. (2001) festgestellt und mit dieser Studie nunmehr mittels zahlreicher Proben verifiziert. Allerdings erscheint es aufgrund der deutlichen und statistisch gut gesicherten molekularen Abgrenzung beider Gattungen nicht gerechtfertigt, diese zu vereinen, wie von ARNAIZ-VILLENA et al. (2001) vorgeschlagen. Es ist mit Sicherheit davon auszugehen, dass die Spaltung zwischen beiden Gattungen deutlich älter als der Beginn der molekularen Differenzierungen innerhalb von *Pyrrhula* ist. Zwar kann anhand der vorliegenden Daten nichts über die internen Substrukturierungen von *Pinicola* gesagt werden¹, es gibt jedoch allein angesichts der bereits verfügbaren molekularen und morphologischen Daten (vgl. 3.2., 4.2.) weder plausible phylogenetische noch taxonomische Begründungen, beide Gattungen zu vereinen.

Dass die Südostasiatischen Gimpel eine von den restlichen Gattungsangehörigen klar getrennte Verwandtschaftsgruppe bilden, stützt die bereits anhand morphologischer Merkmale vorgenommene Einordnung der beiden Taxa *nipalensis* und *leucogenis* als nächstverwandte Formen (VOOUS 1949). So ist sowohl ihre Abgrenzung gegenüber den restlichen *Pyrrhula*-Formen als auch ihre interne, jeweils monophyletische Zweiteilung statistisch sehr gut bzw. maximal abgesichert. Beides spricht für eine stammesgeschichtliche recht frühe Spaltung der Verwandtschaftslinien. Dagegen ist die interne Verzweigung von *P. nipalensis* in die Nordwest- und Südostgruppe sicherlich jüngeren Datums. Die Verzweigung des statistisch sehr gut abgesicherten *leucogenis*-Astes in die Luzon- bzw. Mindanao-Vertreter (HPT-209 bzw. 210) ist recht tief, was ebenfalls für eine relativ frühe Trennung der beiden Linien spricht.

Die interne Strukturierung der Himalayagimpel ist nicht in allen Punkten in Übereinstimmung mit klassischen systematischen Auffassungen zu interpretieren. Zumindest kann die traditionelle, morphologisch begründete nahe Verwandtschaft der Formen *aurantiaca*, *erythrocephala* und *erythaca* (VOOUS 1949) auch molekulargenetisch bestätigt werden. Dabei bleibt die Schwestergruppenposition von *aurantiaca* gegenüber den beiden anderen Taxa unbestritten, ihre Monophylie ist statistisch maximal abgesichert. Schwieriger gestaltet sich die Interpretation der als Monophylum zunächst sehr gut abgesicherten Schwestergruppe, die von *P. erythrocephala* und *P. erythaca* gebildet wird.

¹ In dieser Arbeit ist die holarktisch verbreitete, geographisch-morphologisch und wohl auch molekulargenetisch stark strukturierte Gattung *Pinicola* lediglich durch *Pinicola e. enucleator* vertreten. Zudem können mangels molekularer Daten auch keine neuen Schlussfolgerungen auf dessen Beziehung zum vermutlich nächstverwandten, teilweise als gattungsselbstständig behandelten Rhododendrongimpel (*Propyrrhula subhimachala*) gezogen werden.

Ihre interne Verzweigung in die taiwanesischen *P. erythaca owstoni* und in die kontinentalen *erythaca* und *P. erythrocephala* ist auch insofern irritierend, weil letztere damit die paraphyletische Schwestergruppe von *owstoni* bilden. Hinzu kommt, dass *erythrocephala* zwar zunächst eine von den kontinentalen *erythaca* abgegrenzte Einheit bildet, andererseits aber ein *erythrocephala*-Haplotyp HPT-108 (Perc3) im Stammbaum inmitten von *erythaca*-Haplotypen auftaucht. Diese genetische Introgression bietet wichtige Diskussionspunkte hinsichtlich der artlichen Abgrenzung der Taxa und wird in Kapitel 4.4.1. detailliert behandelt.

Die nicht nur taxonomisch, sondern auch molekulargenetisch wohl komplexeste Verwandtschaftsgruppe ist die der Eurasischen Gimpel *Pyrrhula pyrrhula* s.l.. Entsprechend der kurzen Astlängen bei den einzelnen Formen sind sämtliche Differenzierungen relativ jung einzustufen, die Radiation dieser Verwandtschaftsgruppe ist sicherlich die jüngste der ganzen Gattung (s.u.). Die aufgrund morphologischer Merkmale schon länger bekannten distinkten Positionen von *murina*, *griseiventris* und *cineracea* (z.B. VOOUS 1949) treten im Stammbaum zwar deutlich hervor, werden aber nicht immer als monophyletische Gruppen dargestellt (eingehende Diskussion in 4.4.2.-4.4.4.). Hier stößt das Auflösungsvermögen des *cyt-b*-Gens an seine Grenzen. Viele der geographisch begründeten Subspezies lassen sich molekulargenetisch mit Hilfe dieses Markers gar nicht auseinanderhalten. Dafür bieten *cyt-b*-basierten Haplotypen-Netzwerke eine anschauliche Ergänzung.

Haplotypen-Netzwerke. Die annähernd stern- oder strahlenförmige Struktur der Haplotypen-Netzwerke (Abb. 9-11) weist auf historische Ausbreitungsvorgänge hin, die von begrenzten geographischen Arealen (z.B. pleistozäne Refugien) ausgingen und teilweise recht schnell verliefen. Dabei kam es einerseits zur Diversifizierung der Haplotypen durch weitere Substitutionen und zur Bildung neuer Haplotypen-Stammlinien, andererseits zu einer weiten Verbreitung von Grundtypen (z.B. HPT-1 oder auch HPT-S-1).

Das Fehlen eines rezenten zentralen Grundtypen im Netzwerk der Südostasiatischen Gimpel (Abb. 9) kann seine Ursache neben dem relativ geringem Probenumfang auch im Aussterben der betreffenden Population haben. Die Unterteilung in zwei deutlich separierte Substrukturen (Nordwest- und Südostgruppe) weist auf die frühere Existenz verschiedener, möglicherweise recht kleinräumiger eiszeitlicher Refugialräume hin, in denen die Populationen Stadien genetischer Verarmung („bottlenecks“) durchliefen und sich so weiter differenzierten. Auch von anderen Vogelformen gibt es Beispiele für unterschiedliche kleinräumige Rückzugsgebiete mit anschließender Differenzierung (z.B. Kohlmeisen: KVIST et al. 2003, Laubsänger *Seicercus*, PÄCKERT et al. 2004).

Der Gesamtunterschied von acht Basensubstitutionen (= 1,0% Sequenzdivergenz) zwischen den beiden *P. leucogenis*-Haplotypen ist, gemessen an den genetischen Distanzen unzweifelhafter Unterarten innerhalb der Gattung *Pyrrhula* (Tab. 11, 12), als für das Subspeziesniveau recht hoch zu bewerten.

Innerhalb der Himalayagimpel spricht die hohe Zahl von 28 Basensubstitutionen mit großer Wahrscheinlichkeit für eine ältere Trennung zwischen der *P. aurantiaca*-Stammform und der Stammform von *P. erythaca* und *P. erythrocephala*, die zu diesem Zeitpunkt möglicherweise noch nicht einmal voneinander differenziert gewesen sein könnten. Die größere verwandtschaftliche Nähe zwischen beiden letztgenannten Taxa ist so auch im Stammbaum ersichtlich und wird durch entsprechende Distanzwerte belegt (Tab. 11). Die Position von HPT-108 weist auf Introgression von *erythrocephala*-Genen in das *erythaca*-Genom hin (s. 4.4.1.).

Das Haplotypen-Netzwerk der Eurasischen Gimpel zeigt im Bereich von *P. pyrrhula* s.str. das charakteristische sternförmige Grundmuster einer schnellen pleistozänen Ausbreitung, die möglicherweise nur von einem einzigen Refugium ausging. Die drei im Stammbaum nur unvollständig gegenüber *P. pyrrhula* s. str. abgegrenzten genetischen Untergruppierungen *griseiventris*, *cineracea* und *murina* bilden auch im Haplotypen-Netzwerk jeweils klare genetische Einheiten.

Die Verzweigung innerhalb von *P. (p.) griseiventris* in einen russisch-fernöstlichen und einen ostchinesischen *griseiventris*-Ast lässt eine bereits länger zurückliegende Linientrennung vermuten, die eine Folge räumlicher Isolation in unterschiedlichen spätpleistozänen Refugialräumen sein könnte. Hier kommt als gewisse Fehlermöglichkeit hinzu, dass auch *griseiventris* eine ziehende Form ist und damit insbesondere der Fundort von HPT-13 (Wladiwostok) nicht zum Brutgebiet jener Haplotypen-Population gehört. Da der betreffende Vogel (Pgri1) 31. Januar erlegt wurde, könnte sich sein Brutgebiet nämlich noch wesentlich weiter nördlich bzw. östlich (Japan?) befinden und damit die vergleichsweise tiefe Spaltung zwischen den beiden *griseiventris*-Haplotypen-Ästen geographisch erklären.

Mit großer Wahrscheinlichkeit zeigt sich im unverzweigten Haplotypen-Ast von *P. (p.) murina* (mit nur einem einzigen Haplotypen!) die Wirkung der strikten geographischen Isolation auf den Azoren, die gemeinsam mit Populationseffekten (z.B. genetische Drift) die genetische Konstitution der Gründerpopulation extrem einheitlich modelliert hat. Auch die Art der morphologischen Differenzierungen (s. 4.2.) unterstützt diese Erklärung.

Bei der Interpretation der Haplotypenverteilung von *P. pyrrhula* s.str. kommt generell erschwerend hinzu, dass einige der Haplotypen zu Zugvögeln gehören, die keine Mitglieder der Brutpopulation des Fundorts sind. Das betrifft beispielsweise die Proben von den Färöern (HPT-1, HPT-2), die höchstwahrscheinlich ziehenden skandinavischen Populationen zuzuordnen sind. Dieser Umstand hätte außerdem die Konsequenz, dass die Haplotypendiversität der skandinavischen Populationen tatsächlich höher ist, als aus den Fundortangaben (Tab. 9) zunächst hervorgeht. Diese geographisch ungleichmäßige Probenverteilung ist ein für europäischen Gimpel typischer potentieller Fehlerfaktor, der sich auch in den Präparatebeständen wissenschaftlicher Vogelsammlungen zeigt. Trotz allem dokumentieren sie, wie schon mit ihrer Position im Stammbaum, ihre enge verwandtschaftliche Nähe, die mit großer Wahrscheinlichkeit durch bestehenden Genfluss zwischen benachbarten kontinentalen Populationen aufrecht erhalten wird und einer genetischen Separierung entgegenwirkt. Wie schon anhand morphologischer Merkmale belegt, stellen die mittel- und westeuropäischen *P. pyrrhula*-Formen auch genetisch eine recht enge Verwandtschaftsgruppe mit verschiedenen Merkmalsübergängen dar (ECK 1985, HAFFER 1997b: 1133f., GÖTHEL & ECK 1999).

Ferner sind durch den Haplotypen HPT-1 zwei Proben charakterisiert (Ppyr34, 63), die zu sogenannten „trompetenden Gimpeln“ gehören, einem abweichend rufenden phänotypischen *P. pyrrhula*, möglicherweise der Nominatform zugehörig (DIETZEN 2005, DITTBERNER & DITTBERNER 2005, FOX 2006a,b, PENNINGTON & MEEK 2006, MELCHIOR 2007). Unabhängig von weiteren eventuell auf Populationsniveau besser auflösenden Methoden (Bioakustik, Mikrosatelliten) kann anhand der *cyt-b*-Sequenzdaten keine molekulare Differenzierung der „Trompeter“ festgestellt werden.

Die DNA-Sequenz des Vogels Pcin5 (HPT-6) ist in mehrerer Hinsicht ungewöhnlich. Er ist nach den Angaben des früheren Besitzers als *P. (p.) cineracea* inventarisiert. Dennoch ist es der einzige Haplotyp innerhalb von *P. pyrrhula* s.l., der sich im Netzwerk nicht eindeutig aus einer bestimmten Sequenz herleiten lässt, sondern stattdessen Affinitäten zu sämtlichen genetisch differenzierten Untergruppierungen und HPT-1 besitzt (Abb. 10). Zudem handelt es sich bei dem Referenzexemplar (MTD C 61778) um einen geschlechtsunbestimmten Jungvogel, dessen Gefiedermerkmale keine phänotypische Zuordnung zu einer der farblich distinkten *P. pyrrhula*-Subspezies ermöglichen. Allerdings wurden in der gleichen Zuchtanlage auch Mischzuchten zwischen rot- und graubrüstigen Gimpeln erzeugt, weshalb es naheliegt, in diesem Vogel ein solches Kreuzungsprodukt anzunehmen. Da es sich bei den eingekreuzten *cineracea* um Wildfänge handelte und die mitochondriale Erbinformation unverändert an den Jungvogel weitergegeben wird (maternaler Erbgang!), muss die mtDNA-Sequenz als *P. pyrrhula* s.str.-Haplotyp der Mutter angesehen werden, selbst wenn der Vater ein *cineracea* ist.

Genetische Distanzen und Genfluss. Prozentuale Sequenzunterschiede können als Gradmesser für relative Divergenzen zwischen den untersuchten Gruppen herangezogen werden („intraspezifische Polymorphismen auf molekularer Ebene“, EDWARDS 1997). Sie liefern damit quantitative Argumente, erlauben jedoch *per se* keine Aussagen über Artunterschiede (HELBIG et al. 1995). Der gruppenübergreifende Vergleich mitochondrialer Distanzwerte bei holarktischen Vögel zeigt, dass sich die Distanzen bei Subspezies zwischen 0,2% und 2,6% bewegen können, aber auch zwischen wohldifferenzierten Arten Werte von 0,5% bis 2,5% einnehmen (HELBIG et al. 1995) bzw. bis zu 4,6% erreichen (HELBIG et al. 2001). Aufgrund dieser Heterogenität der Prozentwertdifferenzen zwischen verschiedenen Verwandtschaftsgruppen liefern pauschalisierte Orientierungswerte nur innerhalb naher Verwandtschaftsgruppen sinnvolle Argumente für Artabgrenzungen (HELBIG 2000, HELBIG et al. 2002).

Tatsächlich bestehen zwischen verschiedenen Vogelgruppen unterschiedliche genetische Differenzierungsniveaus (Tab. 16), innerhalb derer es trotzdem zu Hybridisationen und genetischen Introgressionen kommt. Diese Anzeichen von Genfluss zwischen Populationen werden unter dem klassischen BSC als Zeichen fehlender reproduktiver Isolation gewertet (MAYR & DIAMOND 2001) und können sich damit auf taxonomische Statuszuordnungen auswirken. Dabei werden panmiktischen Populationen ohne Substrukturierungen als konspezifisch betrachtet (KVIST et al. 2004, HARING et al. 2007, ZINK et al. 2008), während sekundär parapatrische Formen mit geringfügiger mitochondrialer Introgression und eingeschränktem nukleären Genfluss als artselbständig behandelt werden (HELBIG et al. 2001, PÄCKERT et al. 2005). Schwierig zu interpretierende Grenzfälle stellen dagegen jene Formen dar, die als sekundär parapatrische Schwestertaxa deutliche mitochondriale Introgression in vergleichsweise schmalen Kontaktzonen aufweisen (PÄCKERT et al. 2005, WAßMANN 2005, MARTENS et al. 2006). Solche Fälle kommen auch bei *Pyrrhula* vor, sie werden in 4.4. gesondert behandelt.

Tab. 16: Genetische Distanzen, Hybridisation und genetische Introgression bei ausgewählten Vogeltaxa.

Taxa	Dist. (%)	Hybridis.	Introgress.	Quelle
<i>Phylloscopus collybita</i> & <i>P. ibericus</i>	4,6	ja	ja	HELBIG et al. 2001
<i>Parus ater aemodius</i> & <i>P. melanolophus</i>	2,3	ja	ja	MARTENS et al. 2006
<i>Parus major</i> & <i>P. minor</i>	2,3	ja	nein	PÄCKERT et al. 2005
<i>Parus caeruleus</i> & <i>P. cyanus</i>	1,6 - 1,9	ja	?	SALZBURGER et al. 2002
<i>Parus c. caeruleus</i> & <i>P. c. ogliastrae</i>	1,3		Panmixie	KVIST et al. 2004
<i>Corvus c. corone</i> & <i>C. corone cornix</i>	0,91		Panmixie	HARING et al. 2007
<i>Emberiza citrinella</i> & <i>E. leucocephalos</i>	0,8	ja	ja	WAßMANN 2005
<i>Parus major</i> & <i>P. bokharensis</i>	0,8	ja	ja	PÄCKERT et al. 2005
<i>Aegithalos caudatus</i> (West) & <i>A. caudatus</i> (Ost)	0,68		Panmixie	ZINK et al. 2008

Die interne Geschlossenheit der Gattung *Pyrrhula* zeigt sich grundsätzlich bei den Distanzwerten zwischen ihr und den Außengruppen-Taxa, die deutlich höher als innerhalb der Gattung sind.

Weder *Pinicola* noch eines der anderen Außengruppen-Taxa belegt geringere genetische Distanzwerte als die intragenerisch festgestellten (Tab. 11, 12). Damit bestätigen sie die Gültigkeit der traditionellen, morphologisch begründeten Abgrenzung der Gattung innerhalb der Fringillidae.

Die Variationsbreiten der genetischen Distanzen innerhalb der einzelnen *Pyrrhula*-Haplotypengruppen (Tab. 10) sind im vorliegenden Datensatz erwartungsgemäß bei weit gefassten Gruppengrenzen größer als bei engen Umgrenzungen. Dies wird besonders deutlich bei *P. pyrrhula* s.l., deren Distanzvariation sich erheblich verringert, sobald die drei Untergruppierungen *griseiventris*, *cineracea* und *murina* eigenständig gewertet werden. Andererseits bestehen zwischen den Haplotypen einiger Subgruppierungen so hohe Sequenzdivergenzen, dass deren mittlere genetische Distanz höher ist als die der Gesamtgruppe. Das ist der Fall bei *P. (p.) griseiventris* und *P. (p.) cineracea* gegenüber *P. pyrrhula* s.l. und bei der Nordwestgruppe von *P. nipalensis* gegenüber Gesamt-*nipalensis*. Da die beiden *P. leucogenis*-Subspezies jeweils nur einen Haplotypen repräsentieren, ist zwischen diesen zwar eine genetische Distanz feststellbar (1,0%), aber natürlich keine Distanzvariationsbreite. Außerdem gibt es noch zwei Haplotypen-Gruppen (*P. erythaca owstoni* und *P. (p.) murina*), die keine nennenswerte bzw. gar keine Sequenzdivergenz oder -variation aufweisen. Bei *owstoni* liegt das daran, dass sich die beiden festgestellten Haplotypen nur in einer einzigen Basenposition unterscheiden (Nachkommastellen!), bei *murina* sind tatsächlich sämtliche Sequenzen identisch. Damit ist die fehlende Distanzvariation nicht primär auf eine unzureichende Stichprobengröße zurückzuführen, die ungefähr denen der anderen Taxa entspricht ($n_{owstoni} = 4$; $n_{murina} = 6$).

Die drei Hauptverwandtschaftsgruppen, die im Stammbaum durch tiefe Verzweigungen voneinander getrennt sind, zeigen auch in ihren genetischen Distanzwerten einerseits starke innere Zusammenhänge als auch deutliche Abgrenzung nach außen (Tab. 12). Die internen Distanzen sind bei den Eurasischen Gimpeln am geringsten und bei den Himalayagimpeln am stärksten ausgeprägt, die der Südostasiatischen Gimpel liegen dazwischen. Die geringen Distanzen zwischen der Nordwest- und der Südostgruppe von *P. nipalensis* (0,6%) und zwischen den festländischen und den taiwanesischen *P. erythaca* (0,8%) belegen deren enge verwandtschaftliche Beziehungen und deuten entweder auf relativ rezente Abspaltungsverhältnisse und/oder unvollständige Isolation voneinander hin. Zumindest zwischen den etwas willkürlich unterteilten kontinentalen *nipalensis*-Gruppen ist Genfluß möglich, obwohl die Gimpel der Nordwestgruppe des Himalayas durchaus eine gewisse Isolation erfahren. Bei *P. erythaca owstoni* auf Taiwan dagegen ist eine wirksamere (geographische) Isolation einsichtig, obwohl keine Daten über eventuelle Immigrationen von Festlands-*erythaca* vorliegen.

Dagegen ist die genetische Distanz von 1,3% zwischen den geographisch klar separierten Azorengimpeln *P. (p.) murina* und den festländischen *P. pyrrhula* stärker ausgebildet. Die ausgeprägtere Sequenzveränderung bei diesen Vögel kann mit der starken geographischen Isolation auf den Azoren erklärt werden. Andererseits bestehen ähnliche Sequenzdivergenzen zwischen *P. pyrrhula* s.str. und *P. (p.) griseiventris* (1,1%) bzw. *P. (p.) cineracea* (1,3%). Diese genetische Differenzierung kann mit der Isolation einzelner Populationen in verschiedenen pleistozänen Refugialräumen zu verschiedenen Zeitpunkten erklärt werden. Dabei liegt es nahe, in *murina*, *griseiventris* und *cineracea* frühere Abspaltungen von der eurasischen *P. pyrrhula*-Stammlinie zu sehen, als es die die *P. pyrrhula* s.str.-Formen sind.

Die ausgesprochen großen Distanzwerte zwischen *P. aurantiaca* und den anderen beiden Taxa der Himalayagimpel-Gruppe *P. erythrocephala* und *P. erythaca* von 4,6 bzw. 4,3% sind insbesondere deshalb schwierig zu interpretieren, weil die Distanz zwischen beiden letztgenannten nur 1,3% beträgt. Es ist also bei diesen kontinentalen Formen wiederum eine zeitlich frühere Abspaltung von *P. aurantiaca* aus der Stammgruppe und/oder eine besonders starke Isolationswirkung im Zusammenhang mit populationsgenetischen Effekten (genetische Verarmung, „bottlenecks“) zu diskutieren. Interessanterweise deckt sich die molekulare Sonderstellung von *P. aurantiaca* mit einigen morphologischen Eigenheiten, die den Goldrückengimpel von seinen nächsten Verwandten auffällig separieren (s. 3.2.8.). Angesichts seines kleinen und peripheren Verbreitungsgebietes lassen sich anhand der Distanzwerte weder eine frühe Abspaltung noch eine drastische geographische Isolation widerlegen.

Zeitliche Schlussfolgerungen aus den Distanzwerten. Unter Berücksichtigung der unterschiedlichen Evolutionsraten verschiedener Gene kann anhand genetischer Distanzwerte eine ungefähre Abschätzung des Trennungszeitpunktes phylogenetischer Linien vorgenommen werden. Gemeinsam mit geohistorischen Eichdaten ermöglichen sie die Erstellung sogenannter „molekularer Uhren“. Für *cyt-b* bei Tieren wird allgemein der Richtwert von etwa zwei Prozent Sequenzdivergenz pro Million Jahre verwendet (z. B. BROWN et al. 1979, KLIČKA & ZINK 1997). Diese Schätzung wird von mehreren Autoren kritisch diskutiert, nachdem gruppenspezifisch stark verschiedene Distanzen zwischen unzweifelhaften Arten bzw. Unterarten festgestellt wurden (z.B. HELBIG et al. 1995, SANGSTER 2000, GARCÍA-MORENO 2004, LOVETTE 2004, HO 2007). Als mögliche Ursachen dieser Unterschiede werden beispielsweise genetische Drift (HELBIG et al. 1995), die verschieden schnelle Sättigung von Basenpositionen (HELBIG et al. 1995, GARCÍA-MORENO 2004) und unterschiedliche Substitutionsraten innerhalb und zwischen phylogenetischen Linien und unterschiedlich lange Generationszeiten (GARCÍA-MORENO 2004) diskutiert. Unabhängig von diesen teilweise erheblichen Einflussfaktoren ermöglichen genetische Distanzwerte zumindest ungefähre zeitliche Abschätzungen für gruppenübergreifende Vergleiche.

Von FLEISCHER et al. (1998, 2006) wurde die Zwei-Prozent-Schätzung durch Werte von 1,6% bzw. 1,9% genetischer Divergenz pro Million Jahre ersetzt, die im Folgenden auch auf *Pyrrhula* angewendet werden (Tab. 17).

Tab. 17: Altersschätzung der Trennung ausgewählter phylogenetischer Linien des *cyt-b*-Stammbaums von *Pyrrhula*. Abkürzungen wie in Tab. 11. Altersschätzung (a) nach FLEISCHER et al. (2006), Schätzung (b) nach FLEISCHER et al. (1998). Obere Tabellenhälfte präpleistozäne Verzweigungen, untere Hälfte pleistozäne Aufspaltungen.

Stammbaumverzweigung	Distanz (in %)	Alter in Ma (a)	Alter in Ma (b)
<i>Pyrrhula</i> <> <i>Pinicola</i>	8,4	4,4	5,3
SOA <> (HIM+EUR)	6,9	3,6	4,3
HIM <> EUR	5,0	2,6	3,1
<i>P. aurantiaca</i> <> (<i>P. erythaca</i> + <i>P. erythrocephala</i>)	4,1	2,2	2,6
<i>P. leucogenis</i> <> <i>P. nipalensis</i>	2,7	1,4	1,7
<i>P. erythaca</i> <> <i>P. erythrocephala</i>	1,3	0,7	0,8
<i>P. (p.) murina</i> <> (<i>P. pyrrhula</i> s.str. + <i>cineracea</i> + <i>griseiventris</i>)	1,3	0,7	0,8
<i>P. (p.) griseiventris</i> <> (<i>P. pyrrhula</i> s.str + <i>cineracea</i>)	1,3	0,7	0,8
<i>P. cineracea</i> <> <i>P. pyrrhula</i> s.str.	1,1	0,6	0,7
<i>P. erythaca</i> <> <i>P. erythaca owstoni</i>	0,8	0,4	0,5
<i>P. nipalensis</i> (NW) <> <i>P. nipalensis</i> (SO)	0,6	0,3	0,4

Diese Altersschätzung ist trotz unvermeidbarer Ungenauigkeiten deshalb besonders interessant, weil sich die jeweiligen Linientrennungen in präpleistozäne und pleistozäne Aufspaltungen unterteilen lassen, wenn man den Beginn des Pleistozäns vor 1,8 Million Jahren (Ma) zugrundelegt (Tab. 17)².

Unter den präpleistozänen Aufspaltungen finden sich vor allem Verzweigungen, die Stammlinienvertreter der heutigen Hauptverwandtschaftsgruppen betreffen. Die Trennung der Stammlinien der Gattungen *Pyrrhula* und *Pinicola* erfolgte vor etwa vier bis fünf Millionen Jahren, die früheste gattungsinterne Trennung geschah entsprechend der molekularen Datierung schon im früheren Pliozän, als sich die Linie der späteren Südostasiatischen Gimpel abzweigte. Die Aufspaltung der späteren Himalayagimpel und der Eurasischen Gimpel fand erst im späten Pliozän statt. Ebenfalls im späten Pliozän, aber wohl etwas später, differenzierten sich die Himalayagimpel schon in zwei Äste, aus denen zum einen *P. aurantiaca*, zum anderen der gemeinsame Stammlinienvertreter von *P. erythrocephala* und *P. erythaca* hervorging.

Ein Grenzfall ist die Trennung der beiden Äste der Südostasiatischen Gimpel, die sich schon zu Beginn des Pleistozäns ereignete. Unzweifelhaft pleistozänen Ursprungs sind dagegen die restlichen Linientrennungen, aus denen die verbleibenden rezent unterscheidbaren *Pyrrhula*-Formen hervorgingen. Diese scheinen mehr oder weniger zeitgleich gegen Ende des unteren bzw. zu Beginn des oberen Pleistozäns stattgefunden haben.

² Gemäß internationaler Übereinkunft wurde das Pleistozän als der Zeitraum von vor 1,8 Ma bis vor 10.000 Jahren definiert (OBRADOVICH 1982, SEDLAG & WEINERT 1987: 82), zum Teil wird dessen Beginn noch eher, vor etwa 2 bis 2,5 Ma, angesetzt (z.B. BRUNNACKER 1990). Diese Phase war von einer wechselnden Abfolge von Warm- und Kaltzeiten geprägt, innerhalb derer sich der maximale Vereisungsgrad wiederholt veränderte.

Dies betrifft nicht nur die relativ junge Teilung der *P. erythrocephala* und *P. erythaca*-Linien, sondern auch die Abspaltungen von *P. (p.) murina*, *P. (p.) cineraea* und *P. (p.) griseiventris* von der restlichen *P. pyrrhula*-Gruppe. Etwas jünger ist die Spaltung zwischen *P. e. erythaca* und den taiwanesischen *P. e. owstoni*, noch jünger jene zwischen der Nordwest- und der Südostgruppe von *P. nipalensis*.

Auch bei vielen anderen palaearktischen Vogelgruppen spielt das Pleistozän eine bedeutende Rolle bei Differenzierungsprozessen (z.B. bei *Parus*: KVIST et al. 2004, PÄCKERT et al. 2005, MARTENS et al. 2006; bei *Regulus*: PÄCKERT et al. 2006). Insbesondere legen die bei diesen Gruppen rekonstruierten Haplotypen-Netzwerke und DNA-Sequenzpolymorphismen die Existenz pleistozäner mediterraner bzw. iberischer Refugialräume nahe. Gemessen an der Ähnlichkeit der Rekonstruktionen dieser raschen späteiszeitlichen Ausbreitungsereignisse mit den molekulargenetischen Charakteristika von *P. pyrrhula* s.str. ist es sehr wahrscheinlich, dass auch für diese Gimpel ein solches mediterranes Refugium entscheidend für die spätpleistozänen Differenzierungs- und Ausbreitungsprozesse war.

DNA-Sequenzpolymorphismen. Das vergleichende Verfahren von tatsächlichen und erwarteten Kurvenverläufen der *mismatch distributions* eignet sich gut, um die Ausbreitungsmodi einzelner *Pyrrhula*-Taxa zu rekonstruieren. Mit der schrittweisen Reduktion des Datensatzes kann anschaulich belegt werden, dass schnelle Arealausbreitungen und die damit einhergehenden molekularen und morphologischen Differenzierungen vergleichsweise junge Erscheinungen sind, die sich auf der Ebene (z.T. zuvor isolierter) Populationen abspielten.

Die deutlichen Unterschiede zwischen erwartetem und tatsächlichem Kurvenlauf bei *P. nipalensis* (Abb. 12a) sind demnach auf dessen langsame, stetige Ausbreitung zurückzuführen. Auch die hohe Haplotypen- und Nukleotiddiversitäten (Hd- und π -Werte, Tab. 13) zeigen eine hohe genetische Variation an, die durch keine Populationsengpässe („*bottlenecks*“) beeinflusst ist. Die Sequenzpolymorphismen und die deutliche Zweiteilung in eine Nordwest- und eine Südostgruppe können mit unterschiedlichen geographischen Differenzierungsräumen (Glazialrefugien) in Verbindung gebracht werden.

Auch für die Himalayagimpel kann eine eher langsame Ausbreitung mit relativ kleinräumigen Differenzierungsprozessen angenommen werden. Diese Annahme wird wie bei *P. nipalensis* durch sehr hohe Hd- und π -Werte gestützt (Tab. 13), wobei diese sich nach dem schrittweisen Ausschluss von *P. erythrocephala* (Abb. 13c) und *P. erythaca owstoni* (Abb. 13d) reduzieren. Die Festlands-*erythaca* kommen der Erwartungsverteilung einer rezenten Arealexpansion noch am nächsten.

Dieser Vorgang könnte mit einer relativ schnellen spätpleistozänen Ausbreitung aus einem Refugialgebiet erklärt werden, deren Ausmaß jedoch nicht mit der schnellen Ausbreitung von *P. pyrrhula* s.str. gleichzusetzen ist (s.u.).

Generell stimmt dieses Muster der Sequenzpolymorphismen sehr gut mit denen anderer südostasiatischen waldbewohnenden Singvogeltaxa überein, für die eine spät- bzw. postpleistozäne Besiedlung des Himalayas angenommen wird (z.B. Laubsänger *Phylloscopus* und *Seicercus*, PÄCKERT et al. 2004, JOHANSSON 2007). Es ist daher plausibel, dass auch die heutige Verbreitung der Südostasiatischen und Himalaya-Gimpel das Resultat einer Arealexpanionen aus einem großem und zusammenhängenden pleistozänen Refugium in Südostchina darstellt, wie es beispielsweise von MARTENS (1979) behandelt wurde (vgl. 4.3.1.).

Das vielgipflige Verteilungsmuster der Sequenzpolymorphismen bei den Eurasischen Gimpeln *P. pyrrhula* s.l. (Abb. 12e) zeigt eine reiche Substrukturierung der Gruppe an, erlaubt jedoch keine eindeutigen Aussagen zu Verbreitungsform und -geschwindigkeit. Deshalb nähert sich der Kurvenverlauf erst mit dem schrittweisen Ausschluss von *murina*, *griseiventris* und *cineracea* der modellierten Erwartungsverteilung einer raschen Ausbreitung an. Erst die niedrige Haplotypen- und Nukleotiddiversität von *P. pyrrhula* s.str. (niedrigste Hd- und π -Werte, Tab. 13) und der signifikant negative Tajima-D-Index weisen auf eine rapide und relativ junge Ausbreitung hin. Auch das sternförmige Haplotypennetzwerk (s.o.) ist ein deutlicher Anzeiger postglazialer Arealexpanionen aus einem Refugium. Dieses Muster ist typisch für viele palaearktische Singvögel, die sich aus einem pleistozänen Refugium ausgebreitet haben (z.B. bei *Parus montanus*: KVIST et al. 2001; *Parus major*: KVIST et al. 2003; *Parus caeruleus*: KVIST et al. 2004; bei *Regulus*: PÄCKERT et al. 2006). Damit legen die molekularen Ergebnisse nahe, dass auch *P. pyrrhula* s.str. eine ähnliche Ausbreitungsgeschichte teilt.

Die Bedeutung der Hybridisation. Im Sinne von MAYR (1963: 95f.) und SHORT (1969) soll „Hybridisation“ hier als Kreuzung von Individuen zweier ungleicher natürlicher Populationen (unabhängig ihres taxonomischen Status') verstanden werden, die sekundär miteinander in Kontakt gekommen sind („*interbreeding of individuals belonging to two unlike natural populations that have secondarily come into contact, regardless of the taxonomic status of such populations*“). Daraus geht hervor, dass Hybridisation ein Populationsphänomen ist, so dass selbst gelegentliche natürliche Kreuzungen zwischen Individuen (z.B. zwischen Angehörigen sonst „guter“ Arten) der Integrität der einzelnen Populationen keinen Abbruch tun (MAYR 1963: 97ff., 2001: 211). Damit ist die interindividuelle Hybridisation (insbesondere in Gefangenschaft) unter dem BSC kein Kriterium für die Konspezifität der beteiligten Formen.

Deswegen liefern auch die in Gefangenschaft erzielten Kreuzungsprodukte unter Beteiligung von *Pyrrhula*-Gimpeln (23 intergenerischen Kreuzungen von *P. pyrrhula* mit Angehörigen von sechs Fringillidae-Gattungen sowie mit *Foudia* (Ploceidae), MCCARTHY 2006: 275ff.) keine phylogenetisch bedeutenden Aussagen. Überdies gibt es keine Belege für erfolgreiche Kreuzungen von *Pyrrhula* mit *Pinicola* (GRAY 1958: 269, McCarthy 2006: 304). Interessanterweise sind an den erfolgreichen Verpaarungen stets nur *pyrrhula*-Weibchen beteiligt, was möglicherweise mit der von BIRKHEAD et al. (2006, 2007) festgestellten einzigartigen Spermienmorphologie von *Pyrrhula pyrrhula* zusammenhängt, die eine wirkungsvolle präzygotische Fortpflanzungsbarriere darstellen könnte.

4.2. Morphologie

4.2.1. Differenzierungsmuster

Aus den vielfältigen morphologischen Charakteristika der einzelnen *Pyrrhula*-Formen lassen sich grundsätzliche Differenzierungsmuster ablesen. Diese ermöglichen insbesondere vor dem Hintergrund geographischer Ausbreitungen wichtige stammesgeschichtliche Rückschlüsse. Für die eng umrissene Gattung *Pyrrhula* kann mit Hilfe der molekularen Ergebnisse ausgeschlossen werden, dass die morphologischen Daten eine Scheinverwandtschaft aufgrund von Konvergenzen vortäuschen. Die anhand der molekularen Daten rekonstruierten verwandtschaftlichen Zusammenhänge bestätigen zum großen Teil die morphologischen Gruppierungen. Insofern ist die berechtigte Kritik an der Verwendung morphologischer Merkmale für phylogenetische Rekonstruktionen (z.B. VAN TUINEN et al. 2001, REMSEN 2003, BURNS et al. 2003, WINKER & PRUETT 2006) für die Gimpel nicht zutreffend.

Die Diskriminanzanalyse bestätigt sowohl die Distinktheit von *Pinicola* und *Pyrrhula* als auch die *Pyrrhula*-internen Gruppierungen (Abb. 27). Diese Separierung ohne Überschneidungsbereich beruht auf den vielen absolut größeren Körpermaßen der vermessenen *Pinicola e. enucleator*, vor allem der Schnabellänge, die sich so bereits in der deskriptiven Analyse darstellt. Die Klassifikationsergebnisse sind grundsätzlich als sehr gut anzusehen, die hohen Prozentwerte von über 96% bei den Gruppen *Pinicola* & *Pyrrhula* und *Pyrrhula* zeigen sehr große Deckungsgleichheit an. Der geringere Wert bei *P. pyrrhula* s.l. (86,8%) ist auf die mehr oder weniger künstliche Subspezies-Untergliederung der Gruppe zurückzuführen, weil deren ineinander übergehende Messparameter sich naturgemäß nicht vollständig auftrennen lassen.

Die Dreiteilung der *Pyrrhula*-Formen in die Gruppen *P. pyrrhula* s.l. (exkl. *murina*), *P. (p.) murina* und die restlichen Taxa spiegelt deren jeweilige phylogenetische Zusammengehörigkeit und unabhängige Differenzierungsmodi (Abb. 28) wider.

Die Ausnahme bildet hierbei nur *P. aurantiaca*, der aufgrund seiner abweichenden Proportionierung den Eurasischen Gimpeln zugeordnet wird und auch mittels Diskriminanzanalyse schwer abzutrennen ist. Das liegt auch nicht zuletzt daran, weil die Diskriminanzfunktion 1 am stärksten mit der Schwanzstufung korreliert ist, die bei den Eurasischen Gimpeln und *P. aurantiaca* relativ gering ist. Zudem gibt es offenbar auf Inseln einen Trend zu verlängerten Hinterextremitäten, denn die zweite Funktion ist interessanterweise am stärksten mit der Tarsuslänge korreliert, was die gleichsinnige Ausrichtung der Punktwolken der nicht näher verwandten Inselformen *P. (p.) murina* und *P. leucogenis* erklären würde.

Innerhalb von *P. pyrrhula* s.l. ist *P. (p.) griseiventris* als genetisch eigenständig charakterisierbare Gruppe morphometrisch nicht in gleichem Maße von den anderen Subspezies der Eurasischen Gimpel zu differenzieren wie *P. (p.) murina* oder *P. (p.) cineracea* (Abb. 29). Die distinkte Position von *P. (p.) murina* kann als das Resultat extremer Populationsdifferenzierungen auf den isolierten Azoren angesehen werden. Dabei ist bemerkenswert, dass bei *murina* so unterschiedliche Merkmale wie die Flügelspitze, der Schwanzstufung, die Schnabellänge und alle Tarsusmerkmale so deutlich modifiziert sind. Die ebenfalls von den anderen *P. pyrrhula* s.l.-Taxa abgehobene Position von *P. (p.) cineracea* beruht dagegen auf der stärksten absoluten Korrelation von Schwanzlänge und Schnabelhöhe mit Funktion 2. Diese Differenzierung ist aber weniger deutlich ausgeprägt als bei *murina*, was auch durch den niedrigeren Erklärungswert der Funktion 2 (vgl. Tab. 18) belegt wird.

4.2.2. Phylogenetische Interpretationen: Geschlechtsdimorphismus und Jugendgefieder

Primärer und sekundärer Geschlechtsmonomorphismus. Bei vielen sexualdimorphen Inselformen ist der Geschlechtsunterschied in der Gefiederfärbung im Vergleich zu den Festlandsverwandten reduziert (PETERSON 1996, PRICE 2007: 261ff.). In den meisten Fällen ist dabei das Gefieder der Männchen unauffälliger und nähert sich dem des Weibchens an, während die Weibchen seltener an Farbintensität zunehmen. Als Ursache wird neben abweichenden ökologischen Bedingungen vor allem die reduzierte sexuelle Selektion auf Inseln diskutiert (PETERSON 1996, PRICE 2007: 261ff.), wobei den Auswirkungen von Gründereffekten und genetischer Drift eine besondere Rolle zukommen dürfte (PETERSON 1996).

Bei den *Pyrrhula*-Gimpeln lässt sich eine solche Entwicklung beim Azorengimpel *P. (p.) murina* feststellen, denn offenbar hat sich die ausgeprägte Rotfärbung der Männchen der kontinentalen *P. pyrrhula* s.l.-Formen bei ihm nach der Inselbesiedlung wieder verloren. Es handelt sich bei *murina* demnach um eine sekundär geschlechtsmonomorphe Gimpelform.

Offenbar treten geschlechtsmonomorphe oder nur schwach geschlechtsdimorphe Vertreter bei *Pyrrhula* stammesgeschichtlich mehrfach auf, denn die monomorphen *P. nipalensis* und *P. leucogenis* repräsentieren gemeinsam eine von *P. (p.) murina* weit getrennte Verwandtschaftsgruppe, zwischen denen viele geschlechtsdimorphe Formen stehen (vgl. Abb. 2, 8).

Dabei ist nicht zweifelsfrei zu rekonstruieren, ob die die Vorfahren der Philippinengimpel *P. leucogenis* gefiederfarblich sexualdimorph waren oder die Philippinen bereits als monomorphe Form besiedelten. Weil der nächstverwandte *P. nipalensis* auf den Festland ebenfalls geschlechtsmonomorph ist, den postulierten „Inselzwängen“ wahrscheinlich aber in viel geringerem Maße ausgesetzt war, liegt es nahe, in den fehlenden Geschlechtsunterschieden bei *P. nipalensis* und *P. leucogenis* einen primären Geschlechtsmonomorphismus anzunehmen. Allerdings kann bei anhand der Merkmale rezenter Taxa nicht ausgeschlossen werden, dass es sich bei ihnen nicht doch um einen stammesgeschichtlich alten sekundären Sexualmonomorphismus handelt. Trotzdem wäre es die sparsamste Erklärung, einen Geschlechtsmonomorphismus mit einfacher Musterung und gedeckter Gefiederfärbung, wie er bei den Südostasiatischen Gimpeln heute vorkommt, als ancestralen Gefiederzustand der Gattung *Pyrrhula* anzunehmen.

Jugendgefieder. Das im Vergleich zum Adultkleid recht unscheinbare Jugendgefieder (Abb. 1) gab Anlass zur Vermutung, dass die schlichter gefärbten Angehörigen der Gattung mit geringfügigem Geschlechtsdimorphismus (insbesondere *P. nipalensis* und *P. leucogenis*) als phylogenetisch ursprüngliche Formen anzusehen seien (BIANCHI 1907, VOOUS 1949). Zwar ist es denkbar, dass einfache Gefiedermuster und Färbungsmodi phylogenetisch fortgeschrittenen (sexualdimorphen) Färbungen vorausgingen, dennoch ist die Färbung der Jugendkleider nicht einfach mit jener der schlichten Adultkleider identisch.

Soweit bekannt, besitzen die *Pyrrhula*-Gimpel kein farblich distinktes subadultes Federkleid. Lediglich die Männchen des Goldrückengimpels *P. aurantiaca* sollen im ersten Lebensjahr ein gelbliches statt orangefarbenes Kleingefieder tragen (SHARPE 1888: 455f., OATES 1890: 204, CLEMENT 1993: 307, ROBERTS 1992: 554, GRIMMET et al. 1999: 848, RASMUSSEN & ANDERTON 2005: 569)³. *P. pyrrhula* führt eine Jugendteilmauser mit Erneuerung des Kleingefieders durch, trägt das Großgefieder des Jugendkleides aber bis zum Sommer des zweiten Kalenderjahres („kombiniertes erstes Jahreskleid“, NEWTON 1966, ROSELAAR 1994: 829, GLUTZ VON BLOTZHEIM 1997: 1141f., WINKLER & JENNI 2007: 197f.).

³ Die von mir untersuchten Bälge von *P. aurantiaca*-Männchen ließen sich in dieser Weise nach gelblichen und orangefarbene Individuen trennen. Über die weiteren Mausercharakteristika (Flügeldeckenfärbung etc.) habe ich keine Vergleiche mit den bekannten Merkmalen bei *P. pyrrhula* angestellt. Daher kann ich die Anmerkungen von BATES & LUTHER (1952: 154) und ROBERTS (1992: 554) über eine mögliche geographische Farbvariation nicht beurteilen.

Dieser Mausermodus ist wohl für sämtliche *Pyrrhula*-Taxa anzunehmen, wobei sich die Großgefiederlängen zwischen adulten und „subadulten“ *P. pyrrhula* bzw. *P. aurantiaca* desselben Geschlechts jedoch nicht unterscheiden (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1997: 1139, bzw. eigene Messungen).

4.3. Biogeographie und Ausbreitungsvorgänge

Im Folgenden wird „Ausbreitung“ als aktiver Dispersionsvorgang betrachtet, der zu einer dauerhaften Ansiedlung von Vögeln in einem bestimmten Gebiet führt. Obwohl bei den flugfähigen Vögeln wie den Gimpeln typischerweise aktive Ausbreitungen vorkommen, sind auch passive Dispersionen (z.B. Verdriftung durch Stürme) nicht selten. Die rezenten Verbreitungsmuster der *Pyrrhula*-Gimpel sind sicherlich das Resultat unterschiedlicher, unter Umständen auch wiederholter, Arealausbreitungen und -regressionen. Die aktuelle Verbreitung einzelner Taxa muss daher nicht zwangsläufig deren Ausbreitungsgeschichte widerspiegeln, wie auch die heutigen ökologischen und klimatischen Bedingungen keine Erklärung für alte Ausbreitungsvorgänge sein müssen (BJÖRKLUND 1991). Das betrifft sowohl die Verbreitung in der Fläche als auch die Höhenverbreitung (z.B. LØPPENTHIN 1955, MARTENS 1979, LOMOLINO et al. 2006: 145ff.). Insbesondere bei Formen mit relativ kleinflächigen kontinentalen Arealen (*P. aurantiaca*, *P. erythrocephala*) ist es aus den geographischen Gegebenheiten nicht ohne weiteres ableitbar, ob es sich beim derzeitigen Verbreitungsgebiet um einen (ehemaligen) Refugialraum oder um ein im Entstehen begriffenes Ausbreitungszentrum handelt.

4.3.1. Kontinentalverbreitung, pleistozäne Refugien und nacheiszeitliche Ausbreitungen

Die kontinentale Verbreitung der Gimpel ist einförmig. Häufig vertritt nur eine einzelne Form die gesamte Gattung über einen weiten geographischen Raum, viel seltener ist dagegen das gemeinsame Vorkommen oder eine echte Brutzeit-Sympatrie zweier oder mehrerer Gimpeltaxa. Für kontinental weit verbreitete Wirbeltier-Taxa sind generell langfristige Populationsausbreitungen („diffusion“) wahrscheinlich, wenn auch die jeweilige Ausbreitungsgeschwindigkeiten variieren. Ein Gebiet mit erhöhter Vorkommensdichte ist der Himalaya, der zoogeographisch auch als eigenständige „himalayanische Subregion“ abgegrenzt wird. Dort kommen vier *Pyrrhula*-Taxa in vergleichsweise enger Nachbarschaft vor (*P. nipalensis*, *P. aurantiaca*, *P. erythrocephala*, *P. erythaca*), nicht jedoch zur Brutzeit. Daher liegt es nahe, im Himalaya entweder ein Ausbreitungszentrum oder ein eiszeitliches Refugium zu vermuten, beides mit der Folge erhöhter Speziationshäufigkeit.

MARTENS (1979) misst dem Himalaya keine besondere Bedeutung als eiszeitliches Refugialgebiet für Wirbeltiere zu und hält das Gebirge damit auch nicht für ein Zentrum erhöhter Vertebraten-Speziationsrate. Stattdessen befand sich ein wesentlich bedeutenderes Refugium weiter östlich im Bereich Szechuan, Yunnan und Nordburma. Dieses Gebiet wird daher als das eigentliche Ursprungsgebiet der Fauna der himalayanischen Subregion angesehen. Diese Interpretation wird durch JOHANSSON et al. (2007) unterstützt, die an Laubsängern (*Phylloscopus*, *Seicercus*) demonstrieren, dass Speziationen in dieser Gruppe eher durch Einwanderung aus Südostasien und China und daher mit sich anschließenden Vikarianzereignissen zu erklären sind. Auch ZHANG (2004) interpretiert das relikartige Vorkommen von Vertretern verschiedener Wirbeltiergruppen in Ostchina als Zeichen oszillierender pleistozäner Verbreitungen. Damit belegt er die Bedeutung Ostchinas als eiszeitliches Refugium sowohl für Faunenelemente der gemäßigten als auch der subtropischen Zonen. Weiterhin hat die Faunenzusammensetzung der Himalaya-Südflanke große Ähnlichkeit mit der Südostchinas, weshalb wahrscheinlich von dort aus eine westwärts gerichtete Besiedlung des Himalayas stattgefunden hat (MARTENS 1979, 1984).

Dieses Szenario ist ohne weiteres auch für *Pyrrhula* nachvollziehbar: Während des Pleistozäns fanden zumindest die Vorläufer der heutigen *P. nipalensis* und *P. erythaca* Zuflucht im südostchinesischen Refugialgebiet. Nach dem Zurückweichen des Eises breiteten sie sich wieder aus, was die weiträumige Rezentverbreitung von *P. nipalensis* und *P. erythaca* erklärt. Im Zuge dieser Arealexansionen fanden die Vögel auch den Weg in den Osthimalaya, von wo aus sie sich über die Gebirgskette verbreiteten und weiter diversifizierten. So entwickelten sich die westlichsten Populationen zu *P. aurantiaca*, während sich im Zentralhimalaya *P. erythrocephala* herausbildete. Ähnliches ist auch für die Angehörigen der *P. nipalensis*-Nordwestgruppe vorstellbar. Damit handelte es sich mithin um junge postglaziale Speziationereignisse. Auch MARTENS (1979) hält beide erstgenannte *Pyrrhula*-Taxa für „junge, am Ort differenzierte Endemiten“. Die Herausbildung solcher unter Vögeln seltenen himalayanischen Endemismen ist mit hoher Wahrscheinlichkeit auf die extremen Reliefverhältnissen zurückzuführen, die eine isolierte Entwicklung kleinräumig verbreiteter Populationen stark befördern. Wie viele andere Himalaya-Tiergruppe sind damit wohl auch die Gimpel Bestandteile einer „Immigrationsfauna“ (MARTENS 1984).

Mit dem Rückzug des Eises erfolgte wohl auch die vergleichsweise rapide Ausbreitung von *Pyrrhula pyrrhula* über weite Teile Eurasiens. Es ist denkbar, dass Vorläufer der heutigen *Pyrrhula*-Gimpel während der Maximalvereisung in verschiedenen arborealen Refugien überdauerten, die ihren Lebensraumsprüchen entgegen kamen (VOOUS 1949). Solche Refugien fungierten nach der Eiszeit als Ausbreitungszentren, können aber selbst auch Differenzierungszentren gewesen sein (SEDLAG & WEINERT 1987: 48).

Dass eiszeitliche Refugialräume für Speziationsereignisse und die Rezentverbreitung von Vogeltaxa von großer Bedeutung gewesen sein könnten, zeigen auch aktuelle Modellierungen von PETERSON & NYÁRI (2007). Insbesondere das rezente Vorkommen der Formen *griseiventris-rosacea* und *cineracea* (bei deren Männchen die rote Bauchfärbung auffällig reduziert ist bzw. völlig fehlt) in relativer Nähe zum mandschurischen bzw. mongolischen Refugialzentrum legt die Vermutung nahe, dass deren deutliche genetischen und morphologischen Differenzierungen während längerer Isolationsphasen entstanden sind, wie sie für Eiszeitrefugien denkbar sind. Die Ausbreitung der rotbäuchigen *pyrrhula* erfolgte hingegen vergleichsweise schnell, wobei die Vögel vom mediterranen Refugialraum nordostwärts bis nach Kamtschatka vordrangen und in nordwestlicher Richtung große Teile Europas besiedelten. Außerdem erreichten Abkömmlinge dieser Arealexpansion selbst die Azoren, wo sie sich zu einer distinkten Form mit offenbar sekundärem Geschlechtsmonomorphismus in der Gefiederfärbung entwickelten (*murina*, s. 4.2.2.). Die heutigen *pyrrhula*-Subspezies Europas sind durch mehr oder weniger klinale Größenübergänge, aber nur subtile Färbungsunterschiede gekennzeichnet. Dieses Ausbreitungsszenario wird durch die molekularen Daten gestützt, die neben der weitverbreiteten *pyrrhula*-Gruppe auch drei bereits erwähnten, morphologisch unterscheidbaren Gruppierungen um *griseiventris*, *cineracea* und *murina* bestätigen.

4.3.2. Inselbesiedlungen

Besiedlung der Azoren. Im Falle der nie mit dem Festland verbundenen Azoren ist eine transozeanische Besiedlung durch Festlandsgimpel plausibel (s. 4.4.2.). Zum einen zeigen die genetischen Analysen eine nahe Verwandtschaft zu den kontinentalen *pyrrhula*-Subspezies (siehe Abb. 7-11). Der Azoren-eigene mitochondriale Haplotyp HPT-19 lässt sich zudem direkt aus dem in Eurasien weitverbreiteten Haplotyp HPT-1 ableiten (Abb. 11). Die Trennung der Azoren- und der Festlandsstammlinien fand erst im Pleistozän, wohl vor 0,7 - 0,8 Ma statt (s. 4.1.3.). Außerdem sind die meisten der Azoreninseln selbst erst im Pleistozän entstanden (JOHNSON et al. 1998).

Zum anderen sind auch die rezenten *pyrrhula*-Taxa grundsätzlich in der Lage, größere Meeresflächen zu überqueren, wie wiederholte Gimpel-Nachweise beispielsweise von Island und den Färöern zeigen (TRÁINSSON et al. 1995, TRÁINSSON & PÉTURSSON 1997, FLÆKINGSFUGLANEFNDIN 1998, SØRENSEN & JENSEN 1999). Während sich allein die Färöer schon 300 km nordwestlich der schottischen Küste und 600 km westlich von Norwegen befinden, so liegt Island weitere 430 km in nordwestlicher Richtung über das offene Meer (LANDSBANKI FØROYA 2005: 4). Die Gimpel werden dorthin häufig als windverdriftete Irrgäste im Winterhalbjahr verschlagen.

Daraus wird ersichtlich, dass besonders die weit ziehenden, mithin also vornehmlich skandinavischen Populationen besonders für Windverdriftung anfällig sind. Dies wird auch durch die *cyt-b*-Daten gestützt, nach denen zwei der drei Färöer-Gimpel den Haplotypen HPT-1 besitzen, der auch bei den Brutvögel des skandinavischen Festlands vorkommt.⁴

Interessanterweise betrifft diese Verdriftung nicht nur einzelne Individuen, sondern nicht selten auch ganze Schwärme von bis zu 100 Vögeln (TRÁINSSON et al. 1995, SØRENSEN & JENSEN 1999). Nimmt man nun ein ähnliches Szenario für die Azoren an, so könnte ein solcher Schwarm ohne weiteres die Gründerpopulation des späteren *murina* gewesen sein. Damit kann selbst das einmalige Erreichen der Azoren für eine dauerhafte Besiedlung durch Gimpel ausreichend gewesen sein. Neuzeitliche Belege für ein Vorkommen rezenter Festlandgimpel auf den Azoren sind hingegen nicht bekannt.

Besiedlung der Philippinen. *Pyrrhula leucogenis* ist unter den oben genannten insularen Gimpeln ein Sonderfall. Zum einen fehlt ihm ein echter kontinentaler Vertreter. Zum anderen vollziehen sich die subspezifischen Differenzierungen, die bei den anderen Arten zwischen kontinentalen und insularen Vertretern auftreten, bei ihm zwischen zwei Inselformen. Wie die genetischen Untersuchungen zeigen (vgl. 3.1.), gehört *P. leucogenis* gemeinsam mit *P. nipalensis* zu den stammesgeschichtlich früh abgetrennten Gimpelformen. Die Inseln wurden vermutlich zu Beginn des Pleistozäns vor 1,4 - 1,7 Ma (s. 4.1.3.) durch ihren gemeinsamen Stammlinienvertreter oder eine ähnliche, noch gering differenzierte Form besiedelt. Die spezifischen Differenzierungen von *leucogenis* erfolgten aber wahrscheinlich erst in der geographischen Isolation der Philippinen. Die beiden *leucogenis*-Unterarten entstanden danach, als sich auf beiden Hauptinseln hinreichend separierte Populationen etabliert hatten.

Selbst wenn die zeitliche Abschätzung der Trennung der Stammlinien von *leucogenis* und *nipalensis* ungefähr zutrifft, kann über den Einfluss der pleistozänen Landbrücken, die die Distanz zwischen dem asiatischen Kontinent und den Philippinen durch das Absinken des Meeresspiegels mehrfach wesentlich verringerten (LOMOLINO et al. 2006: 725ff.), nur spekuliert werden. Die ohnehin vergleichsweise geringe Festlandsentfernung der Philippinen dürfte für flugfähige Vögel zu keiner Zeit ein wesentliches Ausbreitungshindernis bedeutet haben. Von welchen Festlandsgebieten aus die Gimpel die Philippinen besiedelt haben, bleibt ebenso spekulativ. Zumindest führt auch heute noch der kürzeste Weg vom Kontinent in südöstlicher Richtung über Taiwan.

⁴ Die dritte Gimpel-Gewebeprobe von den Färöern stellt einen eigenen Haplotypen dar (HPT-2), der sich aber von HPT-1 in nur einer Basenposition unterscheidet (Abb. 12).

4.4. Fallbeispiele

Die nachfolgend behandelten Beispiele beinhalten aktuelle phylogenetische Interpretationen fraglicher Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Gattung *Pyrrhula* aufgrund der derzeit bekannten Fakten. Die entsprechenden taxonomischen Schlussfolgerungen werden auf Basis des Biologischen Artkonzeptes getroffen. Daraus ergeben sich zwangsläufig zu einem gewissen Grade subjektive Einschätzungen, die bei veränderter Faktenlage eventuell modifiziert werden müssen. Das erste Beispiel resultiert unmittelbar aus den Ergebnissen dieser Arbeit, die anderen waren bereits wiederholt Gegenstand unabgeschlossener biosystematischer Diskussionen.

4.4.1. Das Verwandtschaftsverhältnis zwischen *Pyrrhula erythrocephala* und *P. erythaca*

An der Artverschiedenheit der drei Himalayagimpel *P. aurantiaca*, *P. erythrocephala* und *P. erythaca* wurde nie begründeter Zweifel gehegt. Sie sind die Hauptverwandtschaftsgruppe mit der größten mittleren genetischen Distanz (2,0%), die sich aus den hohen internen Distanzwerten zwischen den Haplotypen ableitet (0,0-4,7%). Wie der Vergleich mit Distanzwerten zwischen unzweifelhaft konspezifischen *Pyrrhula*-Formen zeigt, kann eine potentielle Konspezifität von *erythrocephala* bzw. *erythaca* mit *aurantiaca* (4,6 bzw. 4,3%) ausgeschlossen werden. Die vorliegenden molekularen und morphometrischen Daten belegen zunächst eine engere Verwandtschaft zwischen *P. erythrocephala* und *P. erythaca*, als beide zu *P. aurantiaca* aufweisen. Allerdings ist es nicht möglich, *erythrocephala* und *erythaca* molekulargenetisch eindeutig voneinander zu trennen. Der deutlich geringere Distanzwert von 1,3% zwischen *erythrocephala* und *erythaca* legt eine wesentlich engere Verwandtschaftsbeziehung und spätere Linientrennung (Tab. 17) nahe. Deshalb muss die Frage geklärt werden, ob die festgestellte Introgression von *erythrocephala*-mtDNA in das *erythaca*-Genom deren jeweilige artlicher Integrität beeinträchtigt.

Aus der im Stammbaum (Abb. 9) gezeigten dargestellten Polyphylye von *P. erythaca* resultieren geringe statistische Absicherungen der Verzweigungen innerhalb des *erythrocephala-erythaca*-Astes. Deswegen kann die Hypothese der Monophylie jeweils von *P. erythrocephala* und *P. erythaca* auch nicht eindeutig abgelehnt werden. In die der Distanzwert-Berechnung gingen die jeweiligen Haplotypen entsprechend des Phänotyps des Individuums ein. Weil es sich bei HPT-108 (Probe Perc3) nachweislich nicht um eine Probenverwechslung handelt (das entsprechende Referenzexemplar (ZFMK 2000/114) ist morphologisch eindeutig ein *P. erythrocephala*), wird HPT-108 trotz seiner Stammbaumposition inmitten des *erythaca*-Astes als *erythrocephala* berücksichtigt.

Häufig wird bei *cyt-b*-Daten eine Sequenzdivergenz von mehr als zwei Prozent als Schätzwert verwendet, der artlich getrennte Populationen kennzeichnet (vgl. Diskussion in 4.1.3.). Die vergleichsweise niedrige Distanz von 1,3% zwischen *erythrocephala* und *erythaca* könnte dann als zulässiges Argument für die Artgleichheit von *erythrocephala* und *erythaca* gewertet werden. Allerdings beträgt z.B. die interne genetische Distanzvariation zwischen den unzweifelhaften Unterarten bei *P. pyrrhula* s.str. maximal 0,9%, während phänotypisch ähnlich stark differenzierte Formen wie *murina* mit ebenfalls nur 1,3% Divergenz wiederholt als artselbstständig diskutiert werden (s. 4.4.2.).

Obwohl die mitochondriale Introgression ein starker Hinweis auf stattfindende Hybridisationen ist, sind Hybriden zwischen *erythrocephala* und *erythaca* aus den Kontaktgebieten beider Formen bislang nicht bekannt. Auch kann anhand der vorliegenden Einzelprobe nicht auf die tatsächliche Häufigkeit von Hybridisierungen zwischen beiden Taxa in natürlichen Populationen rückgeschlossen werden.

Die Verbreitungsgebiete der drei Himalayagimpel-Formen schließen sich über den Himalaya bis nach China aneinander an. Jedoch sind sie nicht streng parapatratisch, denn sowohl zwischen *aurantiaca* und *erythrocephala* als auch zwischen *erythrocephala* und *erythaca* gibt es randliche Arealüberschneidungen (vgl. z.B. WUNDERLICH 1992 bzw. GRIMMET et al. 1999: 848, SPIERENBURG 2005: 350f.). Von verschiedenen Autoren wird ein solches sympatrisches Vorkommen der letztgenannten beiden Formen aus Sikkim, Arunachal Pradesh, Bhutan und Südosttibet berichtet (SHARPE 1888: 455, 457ff., STUART-BAKER 1926: 110ff., VOOUS 1949, VAURIE 1958: 658f., ALI 1962: 387f., PAYNTER 1968: 295f., ALI & RIPLEY 1974: 199ff., RIPLEY 1982, ETCHECOPAR & HUE 1983: 573f., CLEMENT 1993: 307ff., GRIMMET et al. 1999: 848, RASMUSSEN & ANDERTON 2005: 569f., SPIERENBURG 2005: 350f.). VOOUS (1949) bezeichnet den Bereich von Sikkim bis Ostbhan gar als sympatrisches Brutgebiet (!) und nennt den 92. Längengrad als ungefähre Grenze, jenseits derer ostwärts *erythrocephala* und westwärts *erythaca* deutlich seltener werden. Dabei bezieht er sich auf LUDLOW (1944), der allerdings gar kein gemeinsames Brutvorkommen beschreibt. Zudem ist VOOUS (1949) der einzige, der ein syntopes Brutvorkommen beider Formen angibt. Denn obwohl *erythaca* (reliefbedingt?) zur Brutzeit in etwas tieferen Lagen vorzukommen scheint als *erythrocephala*, so teilen beide eine Vorliebe für Höhenbereiche von etwa 2.400 bis 4.200m ü. NN. Insofern sind ihre Habitatansprüche sehr ähnlich, was VOOUS' Angaben untermauert. Generell scheinen die zugrundeliegenden Originalangaben, besonders der Literatur bis zu den 1990er Jahren, jedoch auf relativ wenige Feldbeobachtungen sowie Präparatedaten zurückzugehen. Außerdem muss berücksichtigt werden, dass viele dieser Sympatrienachweise aus der Nichtbrutzeit stammen (Fotos z.B. in ELLIN & SCHMIDT 2006).

Für einzelne gemeinsame Vorkommensgebiete betonen die Autoren ausdrücklich fehlende Brutnachweise (Sikkim: ALI 1962: 388, Bhutan: SPIERENBURG 2005: 351). Da es mit Ausnahme der unbelegten Angaben von VOOUS (1949) keine Nachweise eines tatsächlichen sympatrischen Brutvorkommens gibt, müssen beide Formen als primär parapatriisch angesehen werden.

Schlussfolgerungen. Die Introgression von *erythrocephala*-Genen in das *erythaca*-Genom stellt gemeinsam mit den vergleichsweise geringen genetischen Distanzwerten ein Problem für die Statuszuerkennung für beide Formen unter dem BSC dar, da offenbar keine vollständige reproduktive Isolation zwischen beiden Formen erreicht ist. Andererseits sind beide Taxa anhand morphologischer Merkmale gut unterscheidbar und schließen sich nach vorliegendem Kenntnisstand geographisch ohne eine Hybridisationszone aneinander an. Wie in 3.2.8. gezeigt, ist *P. erythrocephala* in seinen Großgefiederdimensionen quasi die proportional kleinere Version von *P. erythaca*. Ihr Verbreitungsbild entspricht dem nahe verwandter Formen, die als geographische Vertreter in sekundären Kontakt gekommen sind. Sie haben sich bereits zu diagnostierbaren Einheiten entwickelt, sich jedoch noch nicht so weit differenziert, dass (gelegentliche?) Hybridisation noch möglich ist. Unter strenger Auslegung des klassischen BSC (MAYR & DIAMOND 2001) müssten beide Taxa als Subspezies einer Art *P. erythrocephala* behandelt werden. Im Sinne des modifizierten BSC (HELBIG et al. 2002) ist es jedoch aufgrund der diagnostischen Unterscheidbarkeit und faktischer Parapatric gerechtfertigt, beide Formen als selbstständige Arten innerhalb der Superspezies *P. [erythrocephala]*, zu der auch *P. aurantica* gehört, aufzufassen. Für eine abschließende Entscheidung bedarf es weiterer Informationen über das Ausmaß der genetischen Introgression und über die tatsächliche Wirksamkeit reproduktiver Isolationsmechanismen in den Kontaktgebieten, die derzeit noch ausstehen.

4.4.2. Der Status von *P. (p.) murina*

Um den taxonomischen Status des Azorengimpels gibt es schon seit langer Zeit Kontroversen, da er aufgrund seiner isolierten Verbreitung auch unter Anwendung des BSC je nach Auffassung entweder *P. pyrrhula* subspezifisch angeschlossen oder als eigene Art behandelt werden kann. Weil die Differenzierungen von *murina* im Vorangehenden mehrfach behandelt wurden, werden diese im Folgenden summarisch diskutiert.

Der Azorengimpel bildet die Schwestergruppe aller anderen Taxa der Gruppe *P. pyrrhula* s.l.. Damit bestehen sowohl an seiner Verwandtschaft mit den Eurasischen Gimpeln als auch an seiner genetischen Eigenständigkeit keine Zweifel, die zusätzlich durch seinen distinkten Ast im Haplotypen-Netzwerk unterstrichen wird.

Die genetische Distanz von 1,3% zwischen den Festlandsgimpeln *P. pyrrhula* s.str. und *murina* ist deutlich größer als die interne Variation zwischen den Subspezies erstgenannter Gruppe (maximal 0,9%) und entspricht in etwa den Distanzwerten, die auch *griseiventris* und *cineracea* zu *P. pyrrhula* s.str. aufweisen. Daraus ergibt sich eine ähnliche zeitliche Trennung der betreffenden Stammlinien vor etwa 7-800.000 Jahren. Der Azorengimpel ist im Vergleich zu anderen Vertretern der Eurasischen Gimpel ausgesprochen deutlich differenziert. So stellt er nicht nur eine in vielen Körpermaßen maximal große Form da, sondern ist auch durch das weitestgehende Fehlen von farblichen Geschlechtsunterschieden klar von allen anderen farbdimorphen Formen unterschieden. Hinzu kommen inselspezifische Adaptation an eine ortstreue Lebensweise (relativ geringer Handflügelindex). Wegen seiner extremen geographischen Isolation bestehen unzweifelhafte allopatrische Verbreitungsverhältnisse ohne rezente Vermischungen mit anderen *Pyrrhula*-Formen.

Schlussfolgerungen. Die Besiedlung der Azoren muss durch eine *murina*-Stammform erfolgt sein, die sich aus den Vorfahren der heutigen festländischen *P. pyrrhula*-Subspezies ableitet. Sie erreichte die Inseln wahrscheinlich im späten Pleistozän aus iberischen oder mediterranen Refugialräumen. Diese Gründerpopulation war vermutlich zahlenmäßig recht klein, was nicht nur eine große genetische Divergenz zu den Festlandsgimpeln erzeugte, sondern auch eine rasche morphologische Differenzierung einschließlich des sekundären Geschlechtsmonomorphismus zur Folge hatte. Der Azorengimpel ist im Vergleich zu seinen nächsten Verwandten unter den Eurasischen Gimpeln insgesamt in größerem Maße differenziert als es die unzweifelhaften europäischen *P. pyrrhula*-Subspezies sind. Es ist daher sowohl im Sinne des klassischen als auch des modifizierten BSC (MAYR & DIAMOND 2001 bzw. HELBIG et al. 2002) begründbar, *murina* Artrang zuzuerkennen. Aufgrund der klaren verwandtschaftlichen Anbindung an die anderen Taxa der Eurasischen Gimpel wäre der Azorengimpel dann als Allospezies der Superspezies *Pyrrhula [pyrrhula]* zu führen (z.B. ECK 1996). Der intragenerische Vergleich der genetischen Distanzwerte zeigt aber auch, dass *murina* weit unterhalb der Differenzierungsniveaus nachweislich „guter“ Arten differenziert ist. Auch unter Berücksichtigung der problematischen Statuszuordnung der immerhin in lokalem Kontakt stehenden *P. erythrocephala* und *P. erythaca* (4.4.1.) soll an dieser Stelle darauf hingewiesen werden, dass die genetischen Distanzwerte der morphologisch und biogeographisch unzweifelhaften *P. pyrrhula*-Subspezies nur um wenige Prozentpunkte unterhalb der Differenzierungen der erstgenannten Taxa, *murina*, *cineracea* und *griseiventris* stehen (s. 4.4.3., 4.4.4.).

4.4.3. Der Status von *P. (p.) cineracea*

Aufgrund ihrer distinkter Gefiederfärbung und Brutverbreitung gibt es seit jeher Diskussionen über den Spezies- bzw. Subspeziesstatus von *P. (p.) cineracea*. Innerhalb der Eurasischen Gimpel *P. pyrrhula* s.l. stellt *cineracea* zwar eine genetisch und morphologisch gut gekennzeichnete Gruppe dar, sie lässt sich im *cyt-b*-Stammbaum (Abb. 9) aber nicht eindeutig von anderen Taxa abgrenzen.

Wie in 4.1.3. dargestellt, handelt es sich bei dem im Stammbaum abweichend positionierten HPT-6 wahrscheinlich um einen *P. pyrrhula* s.str.-Haplotypen und beim Referenzexemplar nicht um einen reinen *cineracea*. Trotzdem ist die Abgrenzung von *cineracea* gegenüber den *P. pyrrhula* s.str.-Subspezies statistisch nicht gesichert (obwohl die Monophylie der beiden *cineracea*-Haplotypen 17 und 18 gut abgesichert ist). Außerdem ist die genetische Distanz zwischen *cineracea* und den *P. pyrrhula* s.str.-Subspezies (1,1%) geringer als die zwischen ersterem und *P. (p.) griseiventris* bzw. *P. (p.) murina* (1,6% bzw. 1,5%, Tab. 11). Demgegenüber bestätigt sich sowohl im Haplotypennetzwerk (Abb. 12) als auch bei der Analyse der DNA-Sequenzpolymorphismen (Abb. 13e,f) die Distinktheit von *cineracea*, die mit der von *murina* und *griseiventris* vergleichbar ist. *P. (p.) cineracea* ist also offenbar ein weiterer Grenzfall, der auch unter Berücksichtigung intragenerischer molekularer Differenzierungen schwer klassifizierbar ist.

Der Graue Gimpel *P. (p.) cineracea* brütet in den Gebirgen um den Baikalsee und der Nordmongolei westwärts über den Kleinen und Großen Sajan bis in den nordrussischen Altai (VAURIE 1956, CLEMENT 1993), wobei sich sein Brutvorkommen zumindest mit dem der *pyrrhula*-Nominatform decken soll. Leider sind die verfügbaren Angaben über Sympatrie und Vermischungen von *P. p. pyrrhula* und *P. (p.) cineracea* nur unvollständig oder schwer nachprüfbar. Ein gemeinsames Brutvorkommen wird aus dem Raum Irkutsk (DYBOWSKI 1874) und Krasnojarsk (TUGARINOW & BUTURLIN 1911, JUDIN 1952), aus dem Zentral- und Westaltai, Minussinsk und dem Tarbagatai (SUSHKIN 1925), vom Onon-Fluß in Transbaikalien (MEISE 1934) und aus dem Sajan, Altai und Kusnetzker Alatau (JOHANSEN 1944) berichtet. Phänotypisch intermediäre Vögel, die auf Vermischungen von *pyrrhula* und *cineracea* zurückgehen könnten, werden (in geringen Stückzahlen) aus dem Sajan (STEGMANN 1931) und vom Onon-Fluß in Transbaikalien (MEISE 1934) und „nicht selten“ aus dem Altai und Kusnetzker Alatau (JOHANSEN 1944) erwähnt.

Weitere Angaben zu Sympatrie von *cineracea* und *pyrrhula* südlich des Baikalsees (CABANIS 1871, 1872), aus dem Raum Kultuk und Darasun (DYBOWSKI 1874), aus dem Zentral- und Westaltai, Minussinsk und der Tarbagatai (SUSHKIN 1925), vom Onon-Fluß in Transbaikalien (MEISE 1934) und aus der Nordmongolei (KOZLOVA 1933) sind auf überwinternde Vögel zurückzuführen. Damit ist auch die biogeographische Datenlage uneinheitlich, zumal aktuelle Angaben aus den Kontaktgebieten fehlen.

Schlussfolgerungen. Auch der Graue Gimpel *P. (p.) cineracea* repräsentiert eine *P. pyrrhula* s.l.-Untergruppe, die aufgrund ihrer Gesamtdifferenzierung sowohl als eigenständige Art als auch als gut diagnostizierbare Subspezies dargestellt werden kann. Obwohl auch für *cineracea* verlässliche Angaben zur reproduktiven Isolation in den Brutgebieten fehlen, zeigen die molekularen Ergebnisse keine vollständige genetische Isolation an. Außerdem spricht sein im Vergleich mit *murina* und *griseiventris* geringer genetischer Distanzwert von 1,1% zu *P. pyrrhula* s.str. eher für einen subspezifischen Status. Bei *cineracea* ist eine Grenzziehung zwischen Art- und Unterartstatus aufgrund genetischer Distanzwerte besonders heikel, ist er doch nur zwei Prozentpunkte von der am stärksten differenzierten unzweifelhaften *P. pyrrhula* s.str.-Subspezies entfernt (vgl. 4.4.2.). Unter dem modifizierten BSC (HELBIG et al. 2002) könnte eine artliche Selbständigkeit nur mit der klaren morphologischen Diagnostizierbarkeit der Form und dessen relativer genetischer Eigenständigkeit begründet werden.

4.4.4. Der Status von *P. (p.) griseiventris*

Der Status von *P. (p.) griseiventris* als *P. pyrrhula*-Unterart oder eigene Art ist ähnlich intensiv wie der von *P. (p.) cineracea* diskutiert worden. Die molekulargenetischen Ergebnisse dieser Arbeit erlauben trotz der generellen Unterscheidbarkeit von *griseiventris* als genetisch differenzierte Untergruppierung keine eindeutige Abgrenzung des Graubauchgimpels gegenüber den anderen *P. pyrrhula* s.l.-Taxa. Denn obwohl die *griseiventris*-Haplotypen HPT-14 bis 16 eine gut gesicherte monophyletische Gruppe darstellen, befindet sich ein weiterer *griseiventris*-Haplotyp (HPT-13, Abb. 9) im *cyt-b*-Stammbaum mit sehr schlechter statistischer Absicherung inmitten anderer *P. pyrrhula*-Taxa. Damit erfüllt *P. (p.) griseiventris* das Monophyliekriterium nicht. Im Haplotypen-Netzwerk (Abb. 12) ist zu erkennen, dass sich die *griseiventris*-Haplotypen aus einem gemeinsamen (im Probenumfang nicht enthaltenen) Haplotypen ableiten lassen, der nur zwei Basensubstitutionen vom zentralen HPT-1 entfernt ist. HPT-13 selbst ist insgesamt nur sechs Substitutionsschritte von HPT-1 entfernt, was auch die insgesamt geringe genetische Distanz von 1,2% zwischen *P. (p.) griseiventris* und *P. pyrrhula* s.str. erklärt (Tab. 11). Neben diesem Distanzwert, der sehr ähnlich dem Verhältnis zwischen *P. (p.) cineracea* und *P. pyrrhula* ist (s.o.), ist auch die Sequenzdivergenz von 1,6% zwischen *griseiventris* und *cineracea* bzw. *murina* mit jenem Fallbeispiel vergleichbar.

Die hohe phänotypische Plastizität der Bauchgefiederfärbung der *griseiventris*-Männchen, die nahezu nahtlos zwischen den Extremen *cineracea* (grau) und *pyrrhula* (rot) vermittelt (Abb. 30), hat zu verschiedenen Deutungen der phylogenetischen Beziehungen geführt (z.B. *griseiventris* als Mischform von *pyrrhula* und *cineracea*, JOHANSEN 1944), erschwert aber zusätzlich das Identifizieren eventueller Hybriden (s.u.). *P. (p.) griseiventris* ist im Vergleich zu *P. (p.) murina* und *P. (p.) cineracea* morphologisch viel weniger von *P. pyrrhula* s.str. differenziert (s. 3.2.7.).

Sieht man die Formen *rosacea* und *kurilensis* als Synonyme von *griseiventris* an, so erstreckt sich das Brutgebiet von *P. (p.) griseiventris* von den Kurilen über Sachalin bis nach Japan und beinhaltet auch kontinentale Bereiche in der Mandschurei am unteren Amur und Ussuri (VOOUS 1949, VAURIE 1956, CLEMENT 1993). Allerdings sind diese Angaben mit Vorsicht zu werten, da bislang nicht komplett geklärt ist, aus welchen Areale tatsächliche Brutstätten welcher phänotypischen Formen belegt sind (VAURIE 1958, MORIOKA 1992). Insbesondere das wiederholt genannte Vorkommen von *P. (p.) griseiventris* in Korea bezieht sich wahrscheinlich lediglich auf überwinternde Vögel (MORIOKA 1992, eigene Datenaufnahmen von Präparaten). Ungefähr im Bereich des Kleinen und Großen Chingans stoßen die Vorkommensgebiete von *P. (p.) cineracea* und *P. (p.) griseiventris* zusammen (VOOUS 1949), über eine Vermischung beider Formen ist jedoch nichts bekannt.

Schlussfolgerungen. Der Graubauchgimpel *P. (p.) griseiventris* stellt aufgrund seiner hohen gefiederfarblichen Variabilität bei gleichzeitig nur relativ geringfügiger morphometrischer Differenzierung ebenfalls einen schwierigen Grenzfall hinsichtlich seines Status' als Art oder Unterart dar. Zudem liegen kaum Informationen über die Merkmalsverläufe im Brutgebiet und über Kontaktzonen zu anderen Formen vor. Weil die genetische Differenzierung von *griseiventris* gegenüber *P. pyrrhula* s.str. relativ gering ist, legt dies eine vergleichsweise junge Linientrennung deren gemeinsamer Vorfahren nahe. Nach dem BSC (sensu MAYR & DIAMOND 2001 bzw. HELBIG et al. 2002) kann *griseiventris* dann als artselbständig angesehen werden, wenn man die distinkte (wenn auch variable) Gefiederfärbung und die weitgehend parapatrischen Verbreitungsverhältnisse zum Maßstab macht. Andererseits zeigen die indifferenten morphologischen und molekularen Differenzierungen, dass *griseiventris* auch innerhalb der Eurasischen Gimpel eher als gut diagnostizierbare Subspezies denn als eigenständige Art begründet werden kann.

5. Synthese

Diese Studie bestätigt die traditionell vertretene Abgrenzung der Gimpel gegenüber den anderen Vertretern der Familie Fringillidae. Die Gattung *Pyrrhula* stellt eine monophyletische Gruppe dar und ist sowohl anhand molekulargenetischer als auch morphologischer Merkmale hervorragend umgrenzbar. Eine Vereinigung mit der Schwestergattung *Pinicola* ist nicht sinnvoll begründbar.

Die meisten der in klassischen Arbeiten vorgenommenen internen Gruppierungen der Gattung lassen sich auch mit modernen Methoden bestätigen. *Pyrrhula* besteht aus drei Hauptverwandschaftsgruppen: „Südostasiatische Gimpel“ (*P. nipalensis* und *P. leucogenis*), „Himalayagimpel“ (*P. aurantiaca*, *P. erythaca*, *P. erythrocephala*) und „Eurasische Gimpel“ (*P. pyrrhula* s.l.). Die Stammlinie der Südostasiatischen Gimpel hat sich dabei stammesgeschichtlich zuerst abgespalten, die der Eurasischen Gimpel ist die phylogenetisch jüngste Abspaltung.

Das Entstehungszentrum von *Pyrrhula* befand sich vermutlich im südöstlichen Asien (VOOUS 1949). Von dort erfolgte eine präpleistozäne Ausbreitungswelle, die vor etwa 4,5 Millionen Jahren begann (Abb. 36). Vor etwa vier Millionen Jahren spalteten sich die Stammlinienvertreter der Südostasiatischen Gimpel ab, vor circa drei Millionen Jahren die Himalayagimpel-Stammlinie. Zeitgleich begann die Ausbreitung der Vorfahren der heutigen Eurasischen Gimpel, die bis ins westliche Südeuropa führte. Dafür sind zwei Ausbreitungswege besonders wahrscheinlich: Ein nördlicher folgte dem Verlauf des eurasischen Taigagürtels, ein südlicher könnte entlang der Gebirgszüge des Himalayas und des südlichen Vorderasiens verlaufen sein (Abb. 36).

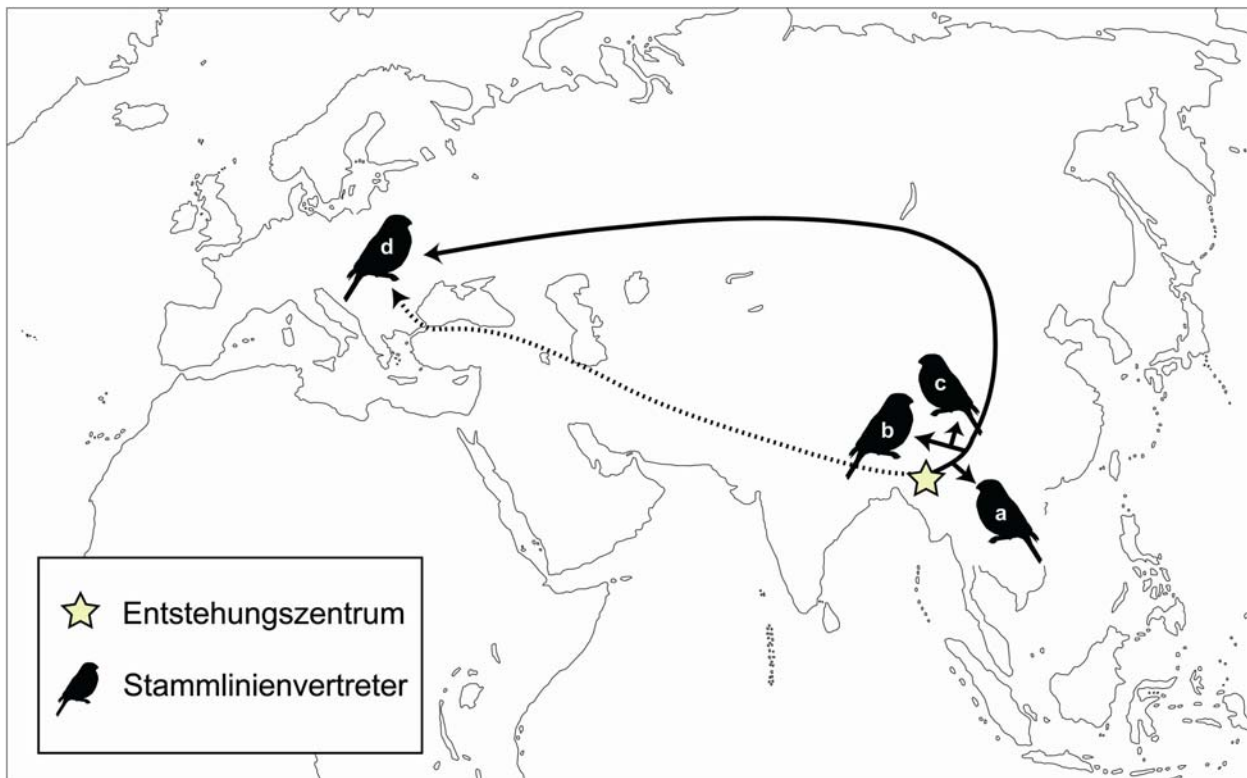


Abb. 36: Vereinfachte phylogeographische Rekonstruktion der präpleistozänen Ausbreitung und Diversifizierung der Gattung *Pyrrhula*. a - Stammlinienvertreter der Südostasiatischen Gimpel, b - Stammlinienvertreter von *P. aurantiaca*, c - Stammlinienvertreter von *P. erythrocephala* und *P. erythaca*, d - Stammlinienvertreter der Eurasischen Gimpel. Durchgezogene Linie - Ausbreitungsweg entlang des Taigagürtels; gestrichelte Linie - Alternatives Ausbreitungsszenario entlang der eurasischen Gebirgszüge.

Vor reichlich zwei Millionen Jahren, zu Beginn des Pleistozäns, spalteten sich bereits die Vorläufer des rezenten *P. aurantica* ab, gefolgt von der Trennung der südostasiatischen Stammlinie in die Vorfahren von *P. nipalensis* und *P. leucogenis* vor reichlich 1,5 Millionen Jahren (Abb. 36). Auf diese vergleichsweise frühen Ereignisse folgten rasche und relativ junge Ausbreitungen und Diversifizierungen, die auf das Überdauern von Gimpeln im südostchinesischen bzw. mediterranen Glazialrefugium (Refugien I bzw. IV in Abb. 37) hindeuten. Damit trennten sich die Stammlinien von *P. erythrocephala* und *P. erythaca* erst vor etwa 750.000 Jahren, ungefähr zum gleichen Zeitpunkt, als sich die Stammlinien von *P. pyrrhula* s.str., *P. (p.) murina* und *P. (p.) griseiventris* voneinander trennten. Die *P. (p.) cineracea*-Stammlinie folgte etwa 100.000 Jahre später. Mit dieser genetischen Diversifizierung setzte auch die morphologische Differenzierung der einzelnen Formen ein, die durch die geographischen Verhältnisse katalysiert wurde. Neben den Inseleffekten, denen die *murina*-Vorläufer auf den Azoren ausgesetzt waren, spielten wahrscheinlich die pleistozänen Refugialgebiete der Mandschurei (Refugium II in Abb. 37) und Japans für die Entstehung der heutigen *griseiventris* und das nordmongolische Refugium (Refugium III in Abb. 37) für *cineracea* eine große Rolle (VOOUS 1949).

Ebenso wie die Vorfahren der beiden letztgenannten Taxa unternahmen auch die Vorläufer der heutigen *P. pyrrhula* s.str. mehrfache und sehr rasche, quasi „rückwärts“ gerichtete Ausbreitungen nach Osten vor, während derer sich die Eurasischen Gimpel bis nach Kamtschatka verbreiteten. Generell dürften die subtileren subspezifischen Differenzierungen innerhalb der Gattung *Pyrrhula* damit sämtlich jünger als 500.000 Jahre sein.

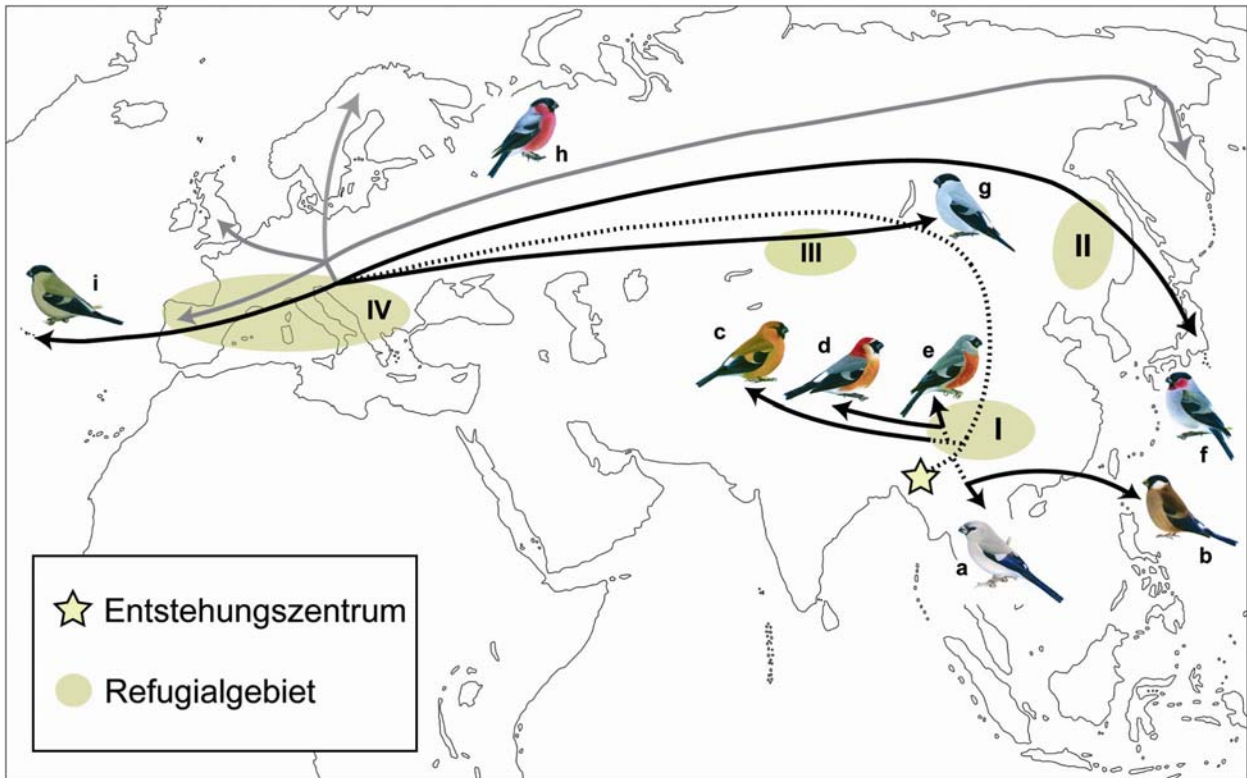


Abb. 37: Vereinfachte phylogeographische Rekonstruktion der pleistozänen Ausbreitung und Diversifizierung der Gattung *Pyrrhula*. a - *P. nipalensis*, b - *P. leucogenis*, c - *P. aurantiaca*, d - *P. erythrocephala*, e - *P. erythaca*, f - *P. (p.) griseiventris*, g - *P. (p.) cineracea*, h - *P. pyrrhula*, i - *P. (p.) murina*. Durchgezogene graue Linien - Radiation von *P. pyrrhula* s.str.; gestrichelte Linien - Präpleistozäne Ausbreitungen (vgl. Abb. 36). I - Südostchinesisches Refugium, II - Mandschurisches Refugium, III - Mongolisches Zentrum, IV - Mediterranes Refugium.

Der gefiedermorphologische Geschlechtsmonomorphismus von *P. nipalensis* und *P. leucogenis* könnte den stammesgeschichtlich ancestralen Zustand darstellen. Der Geschlechtsmonomorphismus von *murina* ist dagegen mit Sicherheit eine sekundäre Reduktionserscheinung.

Hinsichtlich der taxonomischen Gliederung auf Basis des Biospezieskonzeptes erlauben die vorliegenden phylogenetischen Daten zwei grundsätzliche Lösungen. Zum einen ist die konservative Auffassung mit sechs, zum Teil polytypischen Arten mit klassischer Subspezies-Unterteilung begründbar:

1. *Pyrrhula nipalensis*
2. *Pyrrhula leucogenis*
3. *Pyrrhula aurantiaca*
4. *Pyrrhula erythrocephala*
5. *Pyrrhula erythaca*
6. *Pyrrhula pyrrhula* (inkl. der Subspezies *murina*, *cineracea* & *griseiventris*)

Zum anderen kann *Pyrrhula* auch in neun Arten zerlegt werden, die sich mit Hilfe des Superspezieskonzeptes wie folgt aufteilen:

1. *Pyrrhula nipalensis*
2. *Pyrrhula leucogenis*
3. *Pyrrhula [erythrocephala] aurantiaca*
4. *Pyrrhula [erythrocephala] erythrocephala*
5. *Pyrrhula [erythrocephala] erythaca*
6. *Pyrrhula [pyrrhula] pyrrhula*
7. *Pyrrhula [pyrrhula] griseiventris*
8. *Pyrrhula [pyrrhula] murina*
9. *Pyrrhula [pyrrhula] cineracea*

Welcher der beiden Lösung der Vorrang zu geben ist, kann erst anhand weiterer (Feld-) Daten über die tatsächliche reproduktive Isolation der einzelnen Formen entschieden werden. Weil die Artbildung ein Prozess ist, werden solcherart Klassifikationen dennoch stets in gewissem Maße subjektiv bleiben.

6. Zusammenfassung

Diese Arbeit bestätigt die traditionelle Abgrenzung der Gimpel (Aves: Fringillidae: *Pyrrhula*) gegenüber den anderen Formen der Finkenfamilie. Die Gattung stellt eine monophyletische Gruppe dar und ist sowohl anhand molekulargenetischer als auch morphologischer Merkmale hervorragend umgrenzbar. Eine Vereinigung mit der Schwestergattung *Pinicola* ist demgegenüber nicht gerechtfertigt.

Die mit klassischen Untersuchungsverfahren bestimmten Gruppierungen der Gattung lassen sich auch mit modernen Methoden bestätigen. *Pyrrhula* besteht aus drei Hauptverwandschaftsgruppen: „Südostasiatische Gimpel“ (*P. nipalensis* und *P. leucogenis*), „Himalayagimpel“ (*P. aurantiaca*, *P. erythaca*, *P. erythrocephala*) und „Eurasische Gimpel“ (*P. pyrrhula* s.l.). Innerhalb von *P. pyrrhula* s.l. lassen sich drei genetisch und morphologisch unterschiedlich differenzierte Untergruppierungen mit eigenständige Merkmalskombinationen ausmachen: *P. (p.) murina*, *P. (p.) cineracea* und *P. (p.) griseiventris*.

Das Entstehungszentrum von *Pyrrhula* befand sich vermutlich im südöstlichen Asien. Anhand der molekulargenetischen und biogeographischen Daten lassen sich ungefähre Ausbreitungs- und Diversifizierungsprozesse datieren. Vom Entstehungszentrum ging vor etwa 4,5 Millionen Jahren eine präpleistozäne Ausbreitungswelle aus, die sich vor ungefähr vier Millionen Jahren in die Stammlinienvertreter der Südostasiatischen Gimpel aufspaltete. Nach circa einer weiteren Million Jahren spaltete sich die Himalayagimpel-Stammlinie ab, etwa zeitgleich begann die Ausbreitung der Vorfahren der Eurasischen Gimpel bis ins westliche Südeuropa.

Zu Beginn des Pleistozäns spalteten sich die Vorläufer des rezenten *P. aurantica* ab, gefolgt von der Trennung der südostasiatischen Stammlinie in die Vorfahren von *P. nipalensis* und *P. leucogenis* vor reichlich 1,5 Millionen Jahren. Daraufhin folgten rasche spätpleistozäne Ausbreitungen und Diversifizierungen, die das Überdauern von Gimpeln in südostchinesischen bzw. mediterranen Glazialrefugien nahelegen.

Auch die Stammlinien von *P. erythrocephala* und *P. erythaca* trennten sich erst vor etwa 750.000 Jahren, ungefähr gleichzeitig mit der Trennung der Stammlinien von *P. pyrrhula* s.str., *P. (p.) murina* und *P. (p.) griseiventris*. Die *P. (p.) cineracea*-Stammlinie folgte etwa 100.000 Jahre später. Die Vorläufer der heutigen *P. pyrrhula* s.str. nahmen im späten Pleistozän mehrfach ostwärts gerichtete Ausbreitungen vor, während derer sie sich über weite Teile Eurasiens bis nach Kamtschatka verbreiteten.

Auch die morphologischen Differenzierungen der einzelnen Formen wurden wahrscheinlich stark durch die geographischen Verhältnisse beeinflusst. Neben Isolationseffekten auf Inseln (*murina*) spielten vermutlich auch pleistozäne Refugialgebiete der Mandschurei und Japans für die Entstehung der heutigen *griseiventris* und das nordmongolische Refugium für *cineracea* eine große Rolle.

Der gefiedermorphologische Geschlechtsmonomorphismus von *P. nipalensis* und *P. leucogenis* könnte dabei einen stammesgeschichtlich ancestralen Zustand darstellen, jener von *murina* ist dagegen sicher eine sekundäre Reduktionserscheinung.

Auf Grundlage des Biospezieskonzeptes erlauben die erarbeiteten phylogenetischen Daten, die Gattung *Pyrrhula* entweder in sechs oder in neun Arten (inkl. zweier Superspezies) zu unterteilen. Der zahlenmäßige Unterschied entsteht dabei durch die unterschiedliche Klassifikation der Formen *murina*, *cineracea* und *griseiventris*, die entweder *P. pyrrhula* als Subspezies angeschlossen werden oder als Angehörige einer Superspezies *P. [pyrrhula]* Artrang erhalten.

7. Dank

[gelöscht]

[gelöscht]

[gelöscht]

8. Literatur

- ACKERMANN, A. (1967): Quantitative Untersuchungen an körnerfressenden Singvögeln. - J. Orn. 108: 430-473.
- ALI, S. (1962): The Birds of Sikkim. Oxford Univ. Press. London. 414 pp.
- ALI, S. & S.D. RIPLEY (1974): Handbook of the Birds of India and Pakistan. Vol. 10. Oxford Univ. Press. Bombay. London. New York. 334 pp.
- AMADON, D. (1966): The Superspecies Concept. - Syst. Zool. 15: 245-249.
- AVISE, J.C. (1994): Molecular Markers, Natural History and Evolution. Chapman & Hall. New York, London. 511 pp.
- BATES, R.S.P. & E.H.N. LOWTHER (1952): Breeding Birds of Kashmir. Oxford Univ. Press. London. 367 pp.
- BEAMAN, M. (1994): Palearctic birds. A checklist of the birds of Europe, North Africa and Asia north of the foothills of the Himalayas. Harrier Publications. Stonyhurst. 168 pp.
- BIANCHI, V. (1907): [Revision der Formen der Gattung *Pyrrhula*, Fam. Fringillidae, ihre Phylogenie und geographische Verbreitung.] - Bull. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg 5. Serie, 25: 159-198. in Russ.
- BIRKHEAD, T.R., S. IMMLER, E.J. PELLATT & R. FRECKLETON (2006): Unusual sperm morphology in the Eurasian Bullfinch (*Pyrrhula pyrrhula*). - Auk 123: 383-392.
- BIRKHEAD, T.R., F. GIUSTI, S. IMMLER, & B.G.M. JAMIESON (2007): Ultrastructure of the unusual spermatozoon of the Eurasian Bullfinch (*Pyrrhula pyrrhula*). - Acta Zool. 88: 119-128.
- BJÖRKLUND, M. (1991): Coming of age in fringillid birds: heterochrony in the ontogeny of secondary sexual characters. - J. evol. Biol. 4: 83-92.
- BOCK, W.J. (2007): Explanations in evolutionary theory. - J. Zool. Syst. Evol. Res. 45: 89-103.
- BROCKHAUS, F.A. [Hrsg.] (1987): Brockhaus-Enzyklopädie in 24 Bänden. 19. Auflage. Bd. 2. F.A. Brockhaus. Mannheim. 704 pp.
- BROCKHAUS, F.A. [Hrsg.] (1988a): Brockhaus-Enzyklopädie in 24 Bänden. 19. Auflage. Bd. 5. F.A. Brockhaus. Mannheim. 704 pp.
- BROCKHAUS, F.A. [Hrsg.] (1988b): Brockhaus-Enzyklopädie in 24 Bänden. 19. Auflage. Bd. 7. F.A. Brockhaus. Mannheim. 704 pp.
- BROCKHAUS, F.A. [Hrsg.] (1989): Brockhaus-Enzyklopädie in 24 Bänden. 19. Auflage. Bd. 9. F.A. Brockhaus. Mannheim. 720 pp.
- BROCKHAUS, F.A. [Hrsg.] (1990): Brockhaus-Enzyklopädie in 24 Bänden. 19. Auflage. Bd. 13. F.A. Brockhaus. Mannheim. 704 pp.
- BROCKHAUS, F.A. [Hrsg.] (1991): Brockhaus-Enzyklopädie in 24 Bänden. 19. Auflage. Bd. 14. F.A. Brockhaus. Mannheim. 720 pp.
- BROCKHAUS, F.A. [Hrsg.] (1992): Brockhaus-Enzyklopädie in 24 Bänden. 19. Auflage. Bd. 19. F.A. Brockhaus. Mannheim. 704 pp.

- BROCKHAUS, F.A. [Hrsg.] (1993): Brockhaus-Enzyklopädie in 24 Bänden. 19. Auflage. Bd. 21. F.A. Brockhaus. Mannheim. 736 pp.
- BROWN, W.M., M. GEORGE JR., & A.C. WILSON (1979): Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. - Proc. Natl. Acad. Sci. USA 76: 1967-1971.
- BRUNNACKER, K. (1990): Gliederung und Dauer des Eiszeitalters im weltweiten Vergleich. *In*: LIEDKE, H.: Eiszeitforschung. Wissenschaftliche Buchgesellschaft. Darmstadt: 55-68.
- BURNS, K. J., S.J. HACKETT & N.J. KLEIN (2003): Phylogenetic relationships of Neotropical honeycreepers and the evolution of feeding morphology. - J. Avian Biol. 34: 360-370.
- BUSCHING, W.-D. (1997): Handbuch der Gefiederkunde europäischer Vögel. Bd. 1. Allgemeiner und methodischer Teil. Aula Verlag Wiesbaden. 400 pp.
- CABANIS, J. (1871): Protokoll der 35. Monats-Sitzung. - J. Orn. 19: 316-319.
- CABANIS, J. (1872): Protokoll der 45. Monats-Sitzung. - J. Orn. 20: 315-316.
- CLEGG & OWENS (2002): The 'island rule' in birds: medium body size and its ecological explanation. - Proc. R. Soc. London B 269 1359-1365.
- CLEMENT, P. (1993): Finches & Sparrows. - Princeton University Press. New Jersey. 500 pp.
- CLEMENT, M., D. POSADA & K.A. CRANDALL (2000): TCS: a computer program to estimate gene genealogies. - Mol. Ecol. 9: 1657-1660.
- CRACRAFT, J. (1983): Species concepts and speciation analysis. - Curr. Ornithol. 1: 159-187.
- DESJARDINS, P. & R. MORAIS (1990): Sequence and Gene Organization of the Chicken Mitochondrial Genome. - J. Mol. Biol. 112: 599-634.
- DE QUEIROZ, K. (2007): Species Concepts and Species Delimitation. - Syst. Biol. 56: 879-886.
- DICKINSON, E.C. (2003) [Hrsg.]: The Howard & Moore Complete Checklist of the Birds of the World. 3rd edition. Princeton University Press. Princeton. 1139 pp.
- DIETZEN, C. (2005): Der Einflug nordischer Singvögel nach Rheinland-Pfalz im Winter 2004/2005. - Fauna u. Flora in Rheinland-Pfalz, Beiheft 33: 223-240
- DITTBERNER, H. & W. DITTBERNER (2005): Zum Einflug östlicher Gimpel *Pyrrhula pyrrhula*. - Orn. Mitt. 57: 332-337.
- DILLON, S. & J. FJELDSA (2005): The implications of different species concepts for describing biodiversity patterns and assessing conservation needs for African birds. - Ecography 28: 1-11.
- DUBOIS, A. (1901): *Pyrrhula*. *In*: DUBOIS, A. (1899-1902): Synopsis Avium. Nouveau Manuel d'Ornithologie. Vol. I. H. Lamertin. Brüssel. 729 pp.
- DYBOWSKI, B. (1874): Notiz über die Ostsibirischen *Pyrrhula*-Arten. - J. Orn. 22: 39-46.
- ECK, S. (1985): Katalog der ornithologischen Sammlung Dr. Udo Bährmanns (5. Fortsetzung). - Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden 40: 79-108.

- ECK, S. (1996): Die palaearktischen Vögel - Geospezies und Biospezies. - Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden 49, Suppl. 103 pp.
- EDWARDS, S.V., P. ARCTANDER & A.C. WILSON (1991): Mitochondrial resolution of a deep branch in the genealogical tree for perching birds. - Proc. R. Soc. Lond. B 243: 99–107.
- EDWARDS, S.V. (1997): Relevance of Microevolutionary Processes to Higher Level Molecular Systematics. *In*: MINDELL, D.P. [Hrsg.]: Avian Molecular Evolution and Systematics. Academic Press. San Diego: 251-278.
- ELLIN, F. & P. SCHMIDT (2006): Eaglenest. I hjärtat av östra Himalaya. - Får Fågelvärld 65: 14-21.
- ENCARTA (2008): http://encarta.msn.com/encyclopedia_761558570/philippines.html (28.02.2008)
- ETCHECOPAR, R.D. & F. HUE (1983): Les oiseaux de Chine. Passereaux. Boubée. Paris. 704 pp.
- FELSENSTEIN, J. (1985): Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. - Evolution 39: 783-791.
- FLÆKINGSFUGLANEFNDIN (1998): Skrá yfir íslenska fugla. - Bliki 19, Suppl., 12 pp.
- FLEISCHER, R. C., C.E. MCINTOSH & C.L. TARR (1998): Evolution on a volcanic conveyor belt: using phylogeographic reconstructions and K-Ar based ages of the Hawaiian Islands to estimate molecular evolutionary rates. - Mol. Ecol. 7: 533–545.
- FLEISCHER, R.C., J.J. KIRCHMAN, J.P. DUMBACHER, L. BEVIER, C. DOVE, N.C. ROTZEL, S.V. EDWARDS, M. LAMMERTINK, K.J. MIGLIA & W.S. MOORE (2006): Mid-Pleistocene divergence of Cuban and North American ivory-billed woodpeckers. - Biol. Letters 2: 466-469.
- FRIESEN, V.L., J.F. PIATT & A.J. BAKER (1996): Evidence from cytochrome b sequences and allozymes for a new species of alcid: The Long-billed Murrelet (*Brachyramphus perdix*). - Condor 98: 681-690.
- FOX, A.D. (2006a): Invasion of Bullfinches *Pyrrhula pyrrhula* in western Europe in 2004: a mix of local, 'trumpeting' birds and others of unknown origin. - Bird Study 53: 294-302.
- FOX, A.D. (2006b): Calls of 'Northern Bullfinches'. - British Birds 99: 370-371.
- GARCÍA-MORENO, J. (2004): Is there a universal mtDNA clock for birds? - J. Avian Biol. 35: 465-468.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N. [Hrsg.] (1997): Gattung *Pyrrhula* Brisson 1760. *In*: Ders: Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 14/II. AULA-Verlag Wiesbaden (1242 pp.): 1130-1181.
- GÖTHEL, H. & S. ECK (1999): Flügellängen des Gimpels (*Pyrrhula pyrrhula*) zur Brutzeit aus dem sächsischen erzgebirge. - Mitt. Ver. Sächs. Ornithol. 8: 409-412.
- GRAY, A.P. (1958): Bird Hybrids. A Check-List with Bibliography. Commonwealth Agricultural Bureaux. Farnham Royal. 390 pp.
- GRIMMET, R., C. INSKIPP & T. INSKIPP (1999): A Guide to the Birds of India, Pakistan, Nepal, Bangladesh, Bhutan, Sri Lanka and the Maldives. Princeton Univ. Press. Princeton, New Jersey. 888 pp.

- HAFFER, J. (1997a): Familie Fringillidae - Finkenvögel. *In*: GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N. [Hrsg.]: Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 14/II. AULA-Verlag Wiesbaden: 313-317.
- HAFFER, J. (1997b): Gattung *Pyrrhula* Brisson 1760. *In*: GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N. [Hrsg.]: Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 14/II. AULA-Verlag Wiesbaden: 1133-1134.
- HALL, T.A. (1999): BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. - Nucl. Acids. Symp. Ser. 41: 95-98.
- HARING, E., L. KRUCKENHAUSER, A. GAMAUF, M.J. RIESING & W. PINSKER (2001): The complete sequence of the mitochondrial genome of *Buteo buteo* (Aves, Accipitridae) indicates an early split in the phylogeny of raptors. - Mol. Biol. Evol. 18: 1892-1904.
- HARING, E., A. GAMAUF & A. KRYUKOV (2007): Phylogeographic patterns in widespread corvid birds. - Mol. Phyl. Evol. 45: 840-862.
- HEBERT, P.D.N., A. CYWINSKA, S.L. BALL & J.R. DEWAARD (2003a): Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. - Proc. R. Soc. B 270 (Suppl.): 96-99.
- HEBERT, P.D.N., S. RATNASINGHAM & J.R. DEWAARD (2003b): Biological identifications through DNA bar-codes. - Proc. R. Soc. B 270: 313-321.
- HELBIG, A.J., I. SEIBOLD, J. MARTENS & M. WINK (1996): Genetic differentiation and phylogenetic relationships of Bonelli's Warbler *Phylloscopus bonelli* and Green Warbler *P. nitidus*. - J. Avian Biol. 26: 139-153.
- HELBIG, A.J. (1996): Molekulare Phylogenie, Systematik und Evolution der Zweigsänger (Aves: Sylviidae): Untersuchungen anhand von Nukleotid-Sequenzen des mitochondrialen *Cytochrom-b*-Gens. Habilitationsschrift Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald. 228 pp.
- HELBIG, A.J. (2000): Was ist eine Vogel-„Art“? Ein Beitrag zur aktuellen Diskussion um Artkonzepte in der Ornithologie. - Limicola 14: 57-79, 172-184, 220-247.
- HELBIG, A.J., M. SALOMON, S. BENSCH & I. SEIBOLD (2001): Male-biased gene flow across an avian hybrid zone: evidence from mitochondrial and microsatellite DNA. - J. Evol. Bio. 14: 277-287.
- HELBIG, A.J., A.G. KNOX, D.T. PARKIN, G. SANGSTER & M. COLLINSON (2002): Guidelines for assigning species rank. - Ibis 144: 518-525.
- HENNIG, W. (1965): Phylogenetic Systematics. - Ann. Rev. Ent. (Palo Alto) 10: 97-116.
- HO, S.Y.W. (2007): Calibrating molecular estimates of substitution rates and divergence times in birds. - J. Avian Biol. 38: 409-414.
- HUELSENBECK, J.P. & F. RONQUIST (2001): MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. - Bioinformatics 17: 754-755.
- JENNER, R.A. (2004): Accepting Partnership by Submission? Morphological Phylogenetics in a Molecular Millennium. - Syst. Biol. 53: 333-342.
- JOHANSEN, H. (1944): Die Vogelfauna Westsibiriens. - J. Ornithol. 92: 1-105.

- JOHANSSON, U.S., P. ALSTRÖM, U. OLSSON, P.G.P. ERICSON, P. SUNDBERG & T.D. PRICE (2007): Build-up of the Himalayan avifauna through immigration: a biogeographical analysis of the *Phylloscopus* and *Seicercus* warblers. - *Evolution* 61: 324-333.
- JOHNSON, C.L., J.R. WIJBRANS, C.G. CONSTABLE, J. GEE, H. STAUDIGEL, L. TAUXE, V.-H. FORJAZ & M. SALGUEIRO (1998): $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ ages and paleomagnetism of Sao Miguel lavas, Azores. - *Earth Planet. Sc. Letters* 160: 637-649.
- JUDIN, K.A. (1952): [Beobachtungen zur Verbreitung und Biologie der Vögel der Region Krasnojarsk.] - *Abh. Zool. Inst. Akad. Wiss. UdSSR* 9: 1029-1080. [*in russ.*]
- KESSLER, L.G. & J.C. AVISE (1985): A Comparative Description of Mitochondrial DNA Differentiation in Selected Avian and Other Vertebrate Genera. - *Mol. Biol. Evol.* 2: 109-125.
- KLICKA, J. & R.M. ZINK (1997): The Importance of Recent Ice Ages in Speciation: A Failed Paradigm. - *Science* 277: 1666-1669.
- KOZLOVA, E.V. (1933): The Birds of South-West Transbaikalia, Northern Mongolia, and Central Gobi. Part 4. - *Ibis* 1933: 59-87.
- KRUCKENHAUSER, L., E. HARING, W. PINSKER, M.J. RIESING, H. WINKLER, M. WINK & A. GAMAUF (2004): Genetic vs. Morphological differentiation of Old World buzzards (genus *Buteo*, Accipitridae). - *Zool. Scripta* 33: 197-211.
- KUMAR, S., K. TAMURA & M. NEI (2004): MEGA3: Integrated software for Molecular Evolutionary Genetics Analysis and sequence alignment. - *Briefings in Bioinformatics* 5: 150-163.
- KVIST, L., J. MARTENS, A. AHOLA & M. ORELL (2001): Phylogeography of a Palaearctic sedentary passerine, the willow tit (*Parus montanus*). - *J. Evol. Biol.* 14: 930-941.
- KVIST, L., J. MARTENS, H. HIGUCHI, A.A. NAZARENKO, O.P. VALCHUK & M. ORELL (2003): Evolution and genetic structure of the great tit (*Parus major*) complex. - *Proc. R. Soc. London B* 270: 1447-1454.
- KVIST, L., K. VIIRI, P.C. DIAS, S. RYTKÖNEN & M. ORELL (2004): Glacial history and colonization of Europe by the blue tit *Parus caeruleus*. - *J. Avian Biol.* 35: 352-359.
- LANDSBANKI FØROYA (2005): Information Memorandum: The Faroe Islands. Tórshavn. 28 pp.
- LOMOLINO, M.V., B.R. RIDDLE & J.H. BROWN (2006): *Biogeography*. 3. Auflage. Sinauer Associates. Sunderland, Mass. 845 pp.
- LØPPENTHIN, B. (1955): Some Isolated Bird-Populations and their Possible Origin. - *Acta XI Congr. Int. Orn. Basel* 1954: 394-398.
- LOVETTE, I.J. (2004): Mitochondrial dating and mixed support for the "2% rule" in birds. - *Auk* 121: 1-6.
- LUDLOW, F. & N.B. KINNEAR (1937): The Birds of Bhutan and adjacent Territories of Sikkim and Tibet. Part 3. - *Ibis* 1937: 467-504.
- LUDLOW, F. (1944): The birds of south-eastern Tibet. Part 2. - *Ibis* 86: 176-208
- MARTENS, J. (1972): Brutverbreitung paläarktischer Vögel im Nepal-Himalaya. - *Bonn. Zool. Beitr.* 23: 95-121.

- MARTENS, J. (1979): Die Fauna des Nepal-Himalaya - Entstehung und Erforschung. - Natur und Museum 109: 211-242.
- MARTENS, J. (1984): Vertical Distribution of Palearctic and Oriental Faunal Components in the Nepal Himalayas. - Erdwiss. Forschung 18: 321-336.
- MARTENS, J., D.T. TIETZE & Y.-H. SUN (2006): Molecular phylogeny of *Parus* (*Periparus*), a Eurasian radiation of tits (Aves: Passeriformes: Paridae). - Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden 55: 103-120.
- MAYR, E. (1956): Geographical character gradients and climatic adaptation. - Evolution 10: 105-108.
- MAYR, E. (1963): Animal Species and Evolution. Belknap Press. Cambridge, Mass. 797 pp.
- MAYR, E. (1982): The Growth of Biological Thought. Belknap Press. Cambridge, Mass. 974 pp.
- MAYR, E. (1998): Gedanken zum Art-Problem. - Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden 50, Suppl.: 6-8.
- MAYR, E. (2001): What evolution is. Basic Books. New York. 318 pp.
- MAYR, E., R.J. ANDREW & R.A. HINDE (1956): Die systematische Stellung der Gattung *Fringilla*. - J. Orn. 97: 258-273.
- MAYR, E. & J. DIAMOND (2001): The Birds of Northern Melanesia. Oxford University Press. New York. 492 pp.
- MAYR, E., E.G. LINSLEY & R.L. USINGER (1953): Methods and Principles of Systematic Zoology. McGraw-Hill. New York, Toronto, London. 336 pp.
- MELCHIOR, E. (2007): Der "Trompetergimpel" *Pyrrhula pyrrhula pyrrhula* in Luxemburg. - Regulus 22: 65-68.
- MINDELL, D.P. [Hrsg.] (1997): Avian Molecular Evolution and Systematics. Academic Press. San Diego. 382 pp.
- MONROE, B.L. & C.G. SIBLEY (1993): A World Checklist of Birds. Yale University Press. New Haven & London. 393 pp.
- MOORE, W.S. (1995): Inferring Phylogenies from mtDNA Variation: Mitochondrial-Gene Trees Versus Nuclear-Gene Trees. - Evolution 49: 718-726.
- MOORE, W.S. & V.R. DEFILIPPIS (1997): The Window of Taxonomic Resolution for Phylogenies Based on Mitochondrial Cytochrome b. In: MINDELL, D.P. [Hrsg.]: Avian Molecular Evolution and Systematics. Academic Press. San Diego: 83-119.
- MORIOKA, H. (1992): Taxonomic Status of Bullfinches *Pyrrhula pyrrhula* of Japan and Adjacent Regions. - Mem. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 25: 171-174.
- MULLIS, K., F. FALCOMA, S. SCHARF, R. SNIKL, G. HORN & H. ERLICH (1986): Specific amplification of DNA *in vitro*: The polymerase chain reaction. - Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 51: 260.
- NAVARRO-SIGÜENZA, A.G. & A.T. PETERSON (2004): An alternative species taxonomy of the birds of Mexico. - Biota Neotrop. 4: 1-32.
- NEWTON, I. (1966): The moult of the Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula*. - Ibis 108: 41-67.

- NYLANDER, J.A.A. (2004): MrModeltest 2. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University.
- OATES, E.W. (1890): The Fauna of British India, including Ceylon and Burma. Birds - Vol. II. Taylor & Francis. London. 407 pp.
- OBRADOVICH, J.D., C.W. NAESER, G.A. IZETT, G. PASINI & G. BIGAZZI (1982): Age constraints on the proposed Plio-Pleistocene boundary stratotype at Vrica, Italy. - *Nature* 298: 55-59.
- PÄCKERT, M., J. MARTENS, Y.-H. SUN & M. VEITH (2004): The radiation of the *Seicercus burkii* complex and its congeners (Aves: Sylviidae): molecular genetics and bioacoustics. - *Organisms Diversity Evol.* 4: 341-364.
- PÄCKERT, M., J. MARTENS, S. ECK, A.A. NAZARENKO, O.P. VALCHUK, B. PETRI & M. VEITH (2005): The great tit (*Parus major*) - a misclassified ring species. - *Biol. J. Linn. Soc.* 86: 153-174.
- PÄCKERT, M., C. DIETZEN, J. MARTENS, M. WINK & L. KVIST (2006): Radiation of Atlantic Goldcrests *Regulus regulus* ssp.: evidence of a new taxon from the Canary Islands. - *J. Avian Biol.* 37: 364-380.
- PAGE, R.D.M. & E.C. HOLMES (1998): *Molecular Evolution. A Phylogenetic Approach.* Blackwell Science. Oxford. 346 pp.
- PARKIN, D.T., M. COLLINSON, A.J. HELBIG, A.G. KNOX & G. SANGSTER (2006): Developing guidelines to assist in defining species limits. - *Acta Zool. Sinica* 52, Suppl.: 435-438.
- PAYNTER, R.A. (1968): Genus *Pyrrhula* BRISSON. *In*: PAYNTER, R.A. & E. MAYR [Hrsg.]: [PETER's] Check-list of birds of the world. Vol. 14. Cambridge/ Mass. 433 pp.
- PENNINGTON, M.G. & E.R. MEEK (2006): The 'Northern Bullfinch' invasion of autumn 2004. - *Brit. Birds* 99: 2-24.
- PETER, H.U., K. BLECHSCHMIDT, R.W. FURNESS, B. COHEN, R. WILSON & J. DE KORTE (1994): Molecular Systematics of Skuas. - *J. Orn.* 135: 320.
- PETERSON, A.T. (1996): Geographic variation in sexual dichromatism in birds. - *Bull. B.O.C.* 116: 156-172.
- PETERSON, A.T. & Á.S. NYÁRI (2007): Ecological niche conservatism and pleistocene refugia in the Thrush-like Mourner, *Schiffornis* sp., in the Neotropics. - *Evolution* 62: 173-183.
- POSADA, D. & K.A. CRANDALL (1998): Modeltest: testing the model of DNA substitution. - *Bioinformatics* 14: 817-218.
- PRICE, T. (2007): *Speciation in Birds.* Roberts & Co. Greenwood Village, Colorado. 470 pp.
- QUINN, T.W. (1997): Molecular Evolution of the Mitochondrial Genome. *In*: MINDELL, D.P. [Hrsg.]: *Avian Molecular Evolution and Systematics*: 3-28.
- RASMUSSEN, P.C. & J.C. ANDERTON (2005): *Birds of South Asia. The Ripley Guide.* Bd. 2. Smithsonian Institution & Lynx Edicions. Washington & Barcelona. 683 pp.
- REMSEN, J.V. (2003): The "Coerebidae": a polyphyletic taxon that dramatizes historical over-emphasis on bill shape as a taxonomic character. - *J. Avian Biol.* 34: 321-323.

- RIEPEL, O. (1999): Einführung in die computergestützte Kladistik. Verlag F. Pfeil. München. 112 pp.
- RIPLEY, S.D. (1982): A Synopsis of the Birds of India and Pakistan. 2nd Ed. Oxford Univ. Press & Bombay Nat. Hist. Soc. Bombay. 652 pp.
- ROBERTS, T.J. (1992): The Birds of Pakistan. Vol. 2. Passeriformes. - Oxford University Press. Karachi. Oxford. New York. Delhi. 617 pp.
- ROSELAAR, C.S. (1994): *Pyrrhula pyrrhula* Bullfinch. In: CRAMP, S. & C.M. PERRINS: Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. VIII. Crows to Finches. Oxford University Press. Oxford, New York. 899 pp.
- ROSELAAR, C.S. (2003): An inventory of major European bird collections. - Bull. B.O.C. 123A: 253-337.
- ROZAS, J. & R. ROZAS (1995): DnaSP, DNA sequence polymorphism: an interactive program for estimating Population Genetics parameters from DNA sequence data. - Comput. Applic. Biosci. 11: 621-625.
- SAITOU, N. & M. NEI (1987): The neighbor-joining method : A new method for reconstructing phylogenetic trees. - Mol. Biol. Evol. 4: 406-425.
- SALZBURGER, W., J. MARTENS & C. STURMBAUER (2002): Paraphyly of the Blue Tit (*Parus caeruleus*) suggested from cytochrome *b* sequences. - Molec. Phylogen. Evol. 24: 19-25.
- SANGSTER, G. (2000): Genetic distance as a test of species boundaries in the Citril Finch *Serinus citrinella*: a critique and taxonomic reinterpretation. - Ibis 142: 487-490.
- SCHMIDT, H.A., K. STRIMMER, M. VINGRON & A. VON HEASELER (2000): Tree-Puzzle, version 5.0. München.
- SCOTLAND, R.W., R.G. OLMSTEAD & J.R. BENNETT (2003): Phylogeny Reconstruction: The Role of Morphology. - Syst. Biol. 52: 539-548.
- SEDLAG, U. & E. WEINERT [Hrsg.] (1987): Biogeographie, Artbildung, Evolution. Gustav Fischer. Jena. 333 pp.
- SHARPE, R.B. (1888): Catalogue of the Birds of the British Museum. Vol. 12. Catalogue of the Passeriformes or Perching Birds, in the Collection of the British Museum. Fringilliformes: Part 3. Containing the Family Fringillidae. London. 871 pp.
- SHORT, L.L. (1969): Taxonomic aspects of avian hybridisation. - Auk 86: 84-105.
- SIBLEY, C.G. & J.E. AHLQUIST (1990): Phylogeny and Classification of Birds: A Study in Molecular Evolution. Yale University Press, New Haven & London. 976 pp.
- SIMPSON, G.G. (1961): Principles of Animal Taxonomy. Columbia University Press. New York. 247 pp.
- SMITH, N.D. & A.H. TURNER (2005): Morphology's Role in Phylogeny Reconstruction: Perspectives from Paleontology. - Syst. Biol. 54: 166-173.
- SØRENSEN, S. & J.-K. JENSEN (1999): Sjældne fugle på Færøerne i 1993-1996. - Dansk Orn. Foren. Tidsskr. 93: 95-70.

- SPIERENBURG, P. (2005): Birds in Bhutan. Oriental Bird Club. Bedford, UK. 383 pp.
- STEGMANN, B. (1931): Die Vögel des dauro-mandschurischen Übergangsgebietes. 2. Teil. - J. Orn. 79: 137-236.
- STEMPEL, N. (1987): Proteinvariation und Taxonomie körnerfressender Singvögel. - Z. Zool. Syst. Evol.forsch. 25: 281-308.
- STRESEMANN, E. (1966): Die Mauser der Vögel. - J. Orn. 107, Sonderheft. 439 pp.
- STRIMMER, K. & A. VON HAESELER (1996): Quartet puzzling: A quartet maximum likelihood method for reconstructing tree topologies. - Mol. Biol. Evol. 16: 1114-1116.
- STUART BAKER, E.C. (1926): The Fauna of British India, including Ceylon and Burma. Birds - Vol. III. Taylor & Francis. London. 480 pp.
- TRÁINSSON, G., G. PÉTURSSON & E. ÓLAFSSON (1995): Sjaldgæfir fuglar á Íslandi 1994. - Bliki 16: 11-45.
- TRÁINSSON, G. & G. PÉTURSSON (1997): Sjaldgæfir fuglar á Íslandi 1995. - Bliki 18: 23-50.
- TUGARINOW & S. BUTURLIN (1911): [Materialien über die Vögel des Jennisseischen Gouvernements.] - Mitt. Krassnojarsker Abt. Russ. Geogr. Ges., Sekt. Phys. Geogr. 1. [*in russ.*]; dt. Übersetzung (Auszug) in: GROTE, H. (1925): Aus der ornithologischen Literatur Russlands. Berichte und Übersetzungen V: 73-252.
- TYRBERG, T. (1998): Pleistocene Birds of the Palearctic. A Catalogue. Publ. Nuttall Orn. Club 27. 720 pp.
- VAN DER MEIJ, M.A., M.A. DE BAKKER & R.G. BOUT (2005): Phylogenetic relationships of finches and allies based on nuclear and mitochondrial DNA. - Mol. Phyl. Evol. 34: 97-105.
- VAN TUINEN, M., D.B. BUTVILL, J.A.W. KIRSCH & S.B. HEDGES (2001): Convergence and divergence in the evolution of aquatic birds. - Proc. R. Soc. London (B) 268: 1345-1350.
- VAURIE, C. (1956): Systematic Notes on Palearctic Birds. No. 21 Fringillidae: the Genera *Pyrrhula*, *Eophona*, *Coccothraustes*, and *Mycerobas*. - Am. Mus. Nov. 1788: 1-24.
- VAURIE, C. (1958): The birds of the palearctic fauna. Passeriformes. H.F. & G. Witherby. London. 762 pp.
- VOGLER, A.P. & M.T. MONAGHAN (2007): Recent advances in DNA taxonomy. - J. Zool. Syst. Evol. Res. 45: 1-10.
- VOOUS, K.H. (1949): Distributional History of Eurasian Bullfinches. - Condor 51: 52-81.
- WÄGELE, W. (2001): Grundlagen der Phylogenetischen Systematik. 2. überarb. Aufl. Verlag Friedrich Pfeil. München. 320 pp.
- WABMANN, C. (2005): Molekulare Phylogenie paläarktischer Ammern (Gattung *Emberiza*) und die akustische Differenzierung von Goldammer und Fichtenammer (*Emberiza citrinella* und *Emberiza leucocephalos*). - Diplomarbeit Johannes-Gutenberg-Universität zu Mainz. Mainz. 78 pp.
- WIENS, J.J. (2004): The Role of Morphological Data in Phylogeny Reconstruction. - Syst. Biol. 53: 653-661.

- WIKIPEDIA (2008): <http://de.wikipedia.org/wiki/Luz%C3%B3nstra%C3%9Fe> (28.02.2008)
- WINK, M. [Hrsg.] (2004): *Molekulare Biotechnologie. Konzepte und Methoden.* Wiley-VCH. Weinheim. 834 pp.
- WINKER, K. & C.L. PRUETT (2006): Seasonal migration, speciation, and morphological convergence in the genus *Catharus* (Turdidae). - *Auk* 123: 1052-1068.
- WORLDCLIMATE (2008): <http://www.climate-charts.com> (01.04.2008)
- WUNDERLICH, K. (1992a): *Pyrrhula aurantiaca* Gould. In: DATHE, H. & W.M. LOSKOT [Hrsg.]: *Atlas der Verbreitung paläarktischer Vögel.* 18. Lieferung. Akademie Verlag. Berlin
- WUNDERLICH, K. (1992b): *Pyrrhula erythrocephala* Vigors. In: DATHE, H. & W.M. LOSKOT [Hrsg.]: *Atlas der Verbreitung paläarktischer Vögel.* 18. Lieferung. Akademie Verlag. Berlin
- YURI, T. & D.P. MINDELL (2002): Molecular phylogenetic analysis of Fringillidae, „New World nine-primaried oscines“ (Aves: Passeriformes). - *Mol. Phyl. Evol.* 23: 229-243.
- ZHANG, R. (2004): Relict distribution of land vertebrates and Quaternary glaciation in China. - *Acta Zool. Sinica* 50: 841-851.
- ZINK, R.M., A. PAVLOVA, S. DROVETSKI & S. ROHWER (2008): Mitochondrial phylogeographies of five widespread Eurasian bird species. - *J. Orn.* 149: 399-414.
- ZISWILER, V. (1965): Zur Kenntnis des Samenöffnens und der Struktur des höرنernen Gaumens bei körnerfressenden Oscines. - *J. Orn.* 106: 1-48.

9. Abbildungsverzeichnis

- Abb. 1: Gimpel *Pyrrhula pyrrhula* im Jugendkleid. Gefangenschaft. Foto: K. SCHNAIBLE (http://www.the-birdhouse.de/index_2.htm?gimpel/gimpel.htm~mainFrame; 26.02.2008).
- Abb. 2: Ausgewählte *Pyrrhula*-Taxa. Grafiken aus CLEMENT 1993, kombiniert & bearbeitet.
- Abb. 3: Verbreitung von *P. nipalensis* und *P. leucogenis*. Grafik aus CLEMENT 1993, kombiniert & bearbeitet.
- Abb. 4: Regionale Sympatrie der zentralasiatischen Gimpel. Grafik aus CLEMENT 1993, kombiniert & bearbeitet.
- Abb. 5: Verbreitung von *P. pyrrhula* s.l.. Grafik aus CLEMENT 1993.
- Abb. 6: Schematische Darstellung des bearbeiteten *Cytochrom-b*-Sequenzbereichs und der entsprechenden Teilsequenzen a bis f.
- Abb. 7: Neighbor-Joining-Stammbaum der Gattung *Pyrrhula* (16S) und verschiedener Außengruppen.
- Abb. 8: Geographische Verteilung der *cyt-b*-Haplotypen von *Pyrrhula*.
- Abb. 9: Neighbor-Joining-Stammbaum der Gattung *Pyrrhula* (*cyt-b*) und ausgewählter Außengruppen.
- Abb. 10: *Cyt-b*-Haplotypen-Netzwerk der Südostasiatischen Gimpel.
- Abb. 11: *Cyt-b*-Haplotypen-Netzwerk der Himalayagimpel.
- Abb. 12: *Cyt-b*-Haplotypen-Netzwerk der Eurasischen Gimpel.
- Abb. 13: Paarweiser Vergleich (mismatch distribution) ausgewählter *cyt-b*-Daten von *Pyrrhula*.
- Abb. 14: Mittlere Flügellängen einzelner *Pyrrhula*-Taxa.
- Abb. 15: Beispiele für gerundete und spitze Flügelformen bei *Pyrrhula*.
- Abb. 16: Beziehung zwischen mittlerer Flügellänge und mittlerer Flügelspitze.
- Abb. 17: Mittlere Flügelspitze und mittlerer HI einzelner *Pyrrhula*-Taxa.
- Abb. 18: Mittlere Schwanzlängen einzelner *Pyrrhula*-Taxa.
- Abb. 19: Beispiele für gerade, mittlere und tief gegabelte Schwanzformen bei *Pyrrhula*.
- Abb. 20: Beziehung zwischen mittlerer Schwanzlänge und mittlerer Schwanzstufung.
- Abb. 21: Mittlere Schwanzstufung und mittlerer SI einzelner *Pyrrhula*-Taxa.
- Abb. 22: Beziehung zwischen mittlerer Flügellänge und mittlerer Schwanzlänge.
- Abb. 23: Mittlere SFI einzelner *Pyrrhula*-Taxa.
- Abb. 24: Mittlere Schnabellänge und mittleres Schnabelvolumen einzelner *Pyrrhula*-Taxa.

- Abb. 25: Beispiel für die unterschiedlichen Schnabelproportionen bei *Pyrrhula*. Präparate des United States National Museum, Smithsonian Institution, Washington DC (v.l.n.r.: USNM 536291, 150271). Foto: T. TÖPFER.
- Abb. 26: Mittlere Tarsuslänge und mittleres Tarsusvolumen einzelner *Pyrrhula*-Taxa.
- Abb. 27: Diskriminanzanalyse der Gattungen *Pyrrhula* und *Pinicola*.
- Abb. 27: Diskriminanzanalyse der Gattung *Pyrrhula*.
- Abb. 29: Diskriminanzanalyse der Eurasischen Gimpel *Pyrrhula pyrrhula* s.l..
- Abb. 30: Die Bauchgefiederfärbung männlicher *P. pyrrhula* s.l.-Gimpel. Präparate des United States National Museum, Smithsonian Institution, Washington DC, und des Museums für Tierkunde, Dresden (v.l.n.r.: MTD C 61779, C 26666; USNM 406369, 91340, 526824, 91339; MTD C 62794). Foto: T. TÖPFER.
- Abb. 31: Die beiden Subspezies des Philippingimpels *Pyrrhula leucogenis*. Präparate des American Museum of Natural History, New York (v.l.n.r.: AMNH 791001, 791002, 714662, 714663). Foto: T. TÖPFER.
- Abb. 32: Beispiele für morphologische Differenzierungsmuster bei *Pyrrhula*.
- Abb 33: Flügel- und Schwanzdiagramme von *P. aurantiaca*, *P. erythrocephala* und *P. e. erythaca*.
- Abb. 34: Verhältnis zwischen Flügel- und Schwanzlänge bei den Himalayagimpeln.
- Abb. 35: Zunehmende Differenzierung bei insularen *Pyrrhula*-Formen mit Festlandsvertretern bei abnehmender Inselgröße und Festlandsentfernung.
- Abb. 36: Vereinfachte phylogeographische Rekonstruktion der präpleistozänen Ausbreitung und Diversifizierung der Gattung *Pyrrhula*.
- Abb. 37: Vereinfachte phylogeographische Rekonstruktion der pleistozänen Ausbreitung und Diversifizierung der Gattung *Pyrrhula*.
- Abb. 38: Flügel- und Schwanzform von *Pyrrhula n. nipalensis*.
- Abb. 39: Flügel- und Schwanzform von *Pyrrhula nipalensis ricketti*.
- Abb. 40: Flügel- und Schwanzform von *Pyrrhula nipalensis uchidai*.
- Abb. 41: Flügel- und Schwanzform von *Pyrrhula nipalensis waterstradti*.
- Abb. 42: Flügel- und Schwanzform von *Pyrrhula nipalensis victoria*.
- Abb. 43: Flügel- und Schwanzform von *Pyrrhula l. leucogenis*.
- Abb. 44: Flügel- und Schwanzform von *Pyrrhula leucogenis steeri*.
- Abb. 45: Flügel- und Schwanzform von *Pyrrhula aurantiaca*.
- Abb. 46: Flügel- und Schwanzform von *Pyrrhula erythrocephala*.
- Abb. 47: Flügel- und Schwanzform von *Pyrrhula e. erythaca*.

- Abb. 48: Flügel- und Schwanzform von *Pyrrhula erythaca owstoni*.
- Abb. 49: Flügel- und Schwanzform von *Pyrrhula p. pyrrhula* (Skandinavien).
- Abb. 50: Flügel- und Schwanzform von *Pyrrhula p. pyrrhula* (Sibirien).
- Abb. 51: Flügel- und Schwanzform von *Pyrrhula pyrrhula europoea*.
- Abb. 52: Flügel- und Schwanzform von *Pyrrhula pyrrhula pileata*.
- Abb. 53: Flügel- und Schwanzform von *Pyrrhula pyrrhula iberiae*.
- Abb. 54: Flügel- und Schwanzform von *Pyrrhula pyrrhula rossikowi*.
- Abb. 55: Flügel- und Schwanzform von *Pyrrhula pyrrhula cassinii*.
- Abb. 56: Flügel- und Schwanzform von *Pyrrhula pyrrhula kurilensis*.
- Abb. 57: Flügel- und Schwanzform von *Pyrrhula (pyrrhula) griseiventris*.
- Abb. 58: Flügel- und Schwanzform von *Pyrrhula (pyrrhula) cineracea*.
- Abb. 59: Flügel- und Schwanzform von *Pyrrhula (pyrrhula) murina*.
- Abb. 60: Flügel- und Schwanzform von *Pinicola e. enucleator*.
- Abb. 61: Morphometrische Differenzierungsmuster bei den Südostasiatischen Gimpeln.
- Abb. 62: Morphometrische Differenzierungsmuster bei den Himalayagimpeln.
- Abb. 63: Morphometrische Differenzierungsmuster bei den Eurasischen Gimpeln.
- Abb. 64: Morphometrische Differenzierungsmuster bei den drei differenzierten Untergruppen der Eurasischen Gimpel.

Anhang I: Morphometrische Daten (Mittelwerte beider Geschlechter, Werte in mm)

	<i>P. nipalensis nipalensis</i>				<i>P. nipalensis ricketti</i>			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	87,1	2,1	83,0 - 92,0	42	86,6	2,7	80,0 - 92,0	45
Fl.sp.	20,0	1,3	17,5 - 23,0	42	20,7	1,6	17,0 - 23,5	45
HI	23,0	1,4	20,3 - 26,6	42	23,9	1,4	20,1 - 26,1	45
Schw.l.	74,7	3,1	68,5 - 82,0	40	73,6	3,2	67,0 - 82,0	44
Schw.st.	-17,8	1,9	-20,5 - -11,0	36	-20,2	1,9	-24,5 - -16,0	41
SI	23,7	2,4	14,7 - 27,7	36	27,4	2,1	22,7 - 31,8	41
SFI	85,7	2,3	80,6 - 90,9	40	84,9	2,5	78,8 - 90,8	44
Schn.l.1	11,4	0,4	10,5 - 12,5	42	11,5	0,5	10,5 - 12,5	43
Schn.br.1	10,3	0,3	9,7 - 11,3	42	10,0	0,4	9,2 - 11,0	44
Schn.h.	10,2	0,5	9,3 - 11,3	38	10,0	0,4	9,2 - 10,7	33
A _{Schnabel}	105,3	7,0	97,0 - 127,7	38	99,5	7,1	84,6 - 114,5	33
V _{Schnabel}	561,1	48,4	487,2 - 745,5	28	542,5	49,3	418,3 - 643,9	33
Tarsusl.	15,4	0,6	14,1 - 16,7	41	15,0	0,4	14,0 - 15,9	42
d _{Tarsus-lat}	1,4	0,1	1,2 - 1,7	41	1,4	0,1	1,2 - 1,5	42
d _{Tarsus-sag}	2,3	0,1	2,0 - 2,5	41	2,2	0,2	1,9 - 2,5	42
V _{Tarsus}								

	<i>P. nipalensis waterstradti</i>				<i>P. nipalensis victoriae</i>			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	81,1	1,6	78,0 - 86,0	26	85,4	2,9	80,5 - 90,5	14
Fl.sp.	18,2	1,7	16,5 - 23,0	25	19,6	1,4	17,5 - 22,5	14
HI	22,5	2,2	20,2 - 28,4	23	23,0	1,2	20,5 - 25,3	14
Schw.l.	68,9	1,9	65,0 - 72,0	25	72,0	3,8	67,0 - 78,0	14
Schw.st.	-17,0	1,2	-20,0 - -15,0	22	-16,5	1,7	-19,0 - -13,5	14
SI	24,8	1,6	22,7 - 29,4	22	23,0	2,0	20,1 - 26,3	14
SFI	84,8	1,9	80,2 - 90,0	24	84,2	2,0	81,0 - 88,0	14
Schn.l.1	11,6	0,5	11,0 - 12,0	27	11,6	0,5	10,5 - 12,0	14
Schn.br.1	10,1	0,2	9,5 - 10,4	27	10,3	0,3	9,6 - 10,9	14
Schn.h.	9,9	0,2	9,5 - 10,2	16	10,2	0,4	9,7 - 10,8	10
A _{Schnabel}	99,8	3,3	90,3 - 104,0	15	104,9	6,3	93,1 - 117,7	10
V _{Schnabel}	548,8	37,4	468,8 - 594,0	15	576,4	51,8	500,3 - 660,5	10
Tarsusl.	14,8	0,5	14,0 - 15,9	28	15,8	0,5	15,0 - 16,6	14
d _{Tarsus-lat}	1,3	0,1	1,2 - 1,6	28	1,3	0,1	1,2 - 1,4	14
d _{Tarsus-sag}	2,0	0,1	1,7 - 2,2	28	2,1	0,1	1,9 - 2,2	14
V _{Tarsus}								

	<i>P. nipalensis uchidai</i>				<i>P. leucogenis leucogenis</i>			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	84,9	3,2	81,5 - 90,5	9	80,1	2,3	75,0 - 84,0	19
Fl.sp.	18,8	1,5	16,5 - 21,0	8	16,2	1,7	13,0 - 20,5	19
HI	22,0	1,1	20,2 - 23,9	8	20,3	1,9	17,1 - 25,6	19
Schw.l.	72,1	2,5	68,5 - 76,5	9	66,1	2,4	61,5 - 72,0	20
Schw.st.	-16,8	1,9	-19,5 - -14,0	8	-10,6	1,3	-13,0 - -7,5	19
SI	23,2	2,1	20,3 - 25,7	8	15,9	1,8	11,5 - 19,4	19
SFI	84,9	3,3	79,0 - 89,0	9	82,6	2,4	79,4 - 88,9	19
Schn.l.1	11,7	0,4	11,0 - 12,0	10	11,7	0,5	10,5 - 12,5	21
Schn.br.1	9,6	0,4	8,9 - 10,1	10	10,6	0,3	10,1 - 11,1	22
Schn.h.	9,9	0,4	9,2 - 10,2	8	11,0	0,4	10,7 - 11,9	16
A _{Schnabel}	95,7	6,2	85,5 - 102,0	8	117,6	6,0	110,2 - 132,1	16
V _{Schnabel}	524,4	52,4	444,2 - 580,1	8	643,5	46,4	581,6 - 760,3	15
Tarsusl.	15,0	0,8	14,0 - 16,2	10	16,5	0,5	15,5 - 17,4	23
d _{Tarsus-lat}	1,5	0,1	1,3 - 1,6	10	1,4	0,1	1,2 - 1,6	23
d _{Tarsus-sag}	2,2	0,2	1,8 - 2,4	10	2,2	0,1	1,8 - 2,4	23
V _{Tarsus}								

	<i>P. leucogenis steeri</i>				<i>P. aurantiaca</i>			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	79,1	1,8	76,0 - 83,0	23	80,8	1,3	78,0 - 83,5	37
Fl.sp.	16,9	1,0	15,0 - 19,0	23	18,6	1,0	16,5 - 20,5	36
HI	21,4	1,3	19,2 - 23,8	23	23,1	1,1	21,1 - 25,3	35
Schw.l.	64,7	2,2	61,0 - 69,0	24	58,4	1,8	54,5 - 63,5	34
Schw.st.	-10,8	0,9	-12,5 - -9,0	20	-3,7	1,1	-6,0 - -1,5	31
SI	16,7	1,2	14,4 - 19,1	20	6,4	1,8	2,6 - 10,0	31
SFI	81,9	2,1	76,4 - 85	23	72,4	1,4	70,4 - 76,5	33
Schn.l.1	11,0	0,7	10,0 - 13,0	28	9,3	0,3	9,0 - 10,0	36
Schn.br.1	9,5	0,5	8,6 - 10,5	28	8,8	0,3	8,3 - 9,2	37
Schn.h.	9,8	0,2	9,5 - 10,0	5	8,6	0,3	8,3 - 9,2	26
A _{Schnabel}	94,5	1,8	92,2 - 96,0	5	75,6	3,2	71,4 - 83,7	25
V _{Schnabel}	491,6	52,8	451,2 - 582,0	5	326,3	21,6	293,2 - 377,6	24
Tarsusl.	16,4	0,9	15,4 - 18,5	27	15,0	0,4	14,1 - 16,0	38
d _{Tarsus-lat}	1,4	0,1	1,2 - 1,5	27	1,2	0,1	1,1 - 1,4	39
d _{Tarsus-sag}	1,9	0,1	1,8 - 2,2	27	1,9	0,1	1,7 - 2,1	38
V _{Tarsus}								

	<i>P. erythrocephala</i>				<i>P. erythaca erythaca</i>			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	78,8	1,5	74,5 - 81,5	59	81,5	2,4	75,0 - 86,0	77
Fl.sp.	15,9	1,0	13,0 - 18,0	58	18,0	1,3	14,5 - 20,5	77
HI	20,2	1,2	16,4 - 22,6	58	22,1	1,3	18,9 - 24,6	77
Schw.l.	65,0	2,3	59,5 - 71,0	55	69,5	3,0	60,0 - 77,5	82
Schw.st.	-10,8	1,4	-15,0 - -8,0	53	-16,0	1,5	-19,0 - -12,0	77
SI	16,6	1,9	13,3 - 21,1	53	23,0	1,7	18,2 - 26,8	77
SFI	82,4	2,0	78,2 - 88,8	55	85,4	2,7	79,5 - 91,4	77
Schn.l.1	9,7	0,5	8,5 - 11,0	56	10,0	0,4	9,0 - 11,0	82
Schn.br.1	9,2	0,4	8,4 - 9,9	56	9,6	0,3	8,8 - 10,5	84
Schn.h.	8,9	0,4	8,3 - 9,8	33	9,2	0,3	8,5 - 10,4	69
A _{Schnabel}	83,4	5,2	73,9 - 97,0	33	88,5	5,1	75,7 - 100,9	69
V _{Schnabel}	373,3	41,1	286,0 - 471,4	33	412,1	30,5	343,7 - 490,8	66
Tarsusl.	15,7	0,7	13,9 - 17,2	56	16,1	0,5	15,0 - 17,2	81
d _{Tarsus-lat}	1,2	0,1	1,1 - 1,4	56	1,3	0,1	1,1 - 1,6	82
d _{Tarsus-sag}	2,0	0,1	1,7 - 2,2	56	2,0	0,1	1,5 - 2,3	82
V _{Tarsus}								

	<i>P. erythaca owstoni</i>				<i>P. pyrrhula pyrrhula</i> (Skandinavien)			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	82,4	1,6	81,0 - 84,5	8	92,6	1,7	90,0 - 97,0	44
Fl.sp.	17,1	1,4	15,5 - 19,0	7	23,5	1,4	21,0 - 27,0	42
HI	20,8	1,4	19,1 - 22,5	7	25,3	1,2	22,8 - 28,4	42
Schw.l.	69,7	1,9	66,0 - 72,0	8	69,5	2,0	66,5 - 76,0	43
Schw.st.	-15,8	0,9	-17,5 - -15,0	6	-0,9	1,1	-3,0 - 1,0	42
SI	22,6	1,2	21,1 - 24,3	6	1,5	1,3	0 - 4,3	42
SFI	84,6	1,7	81,5 - 86,4	8	75,0	1,5	71,8 - 80,0	43
Schn.l.1	10,6	0,4	10,0 - 11,0	8	10,5	0,4	10,0 - 11,0	43
Schn.br.1	9,8	0,5	8,7 - 10,3	8	10,2	0,3	9,6 - 10,8	42
Schn.h.	9,6	0,2	9,5 - 10,0	7	10,0	0,3	9,1 - 10,6	41
A _{Schnabel}	96,4	4,0	90,2 - 102,0	7	102,4	5,0	87,4 - 113,4	41
V _{Schnabel}	475,7	42,3	414,5 - 523,3	7	497,2	37,2	407,3 - 572,4	41
Tarsusl.	16,1	0,4	15,6 - 16,8	8	16,7	0,7	15,1 - 18,0	44
d _{Tarsus-lat}	1,3	0,1	1,3 - 1,6	8	1,3	0,1	1,1 - 1,5	44
d _{Tarsus-sag}	2,1	0,1	2,0 - 2,2	8	2,3	0,1	1,9 - 2,5	44
V _{Tarsus}								

	<i>P. pyrrhula pyrrhula</i> (Sibirien)				<i>P. pyrrhula europoea</i>			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	92,7	2,6	88,0 - 97,5	63	87,3	3,8	80,0 - 93	37
Fl.sp.	23,7	1,7	20,0 - 27,5	63	21,9	1,9	18,0 - 26,0	37
HI	25,5	1,4	22,7 - 29,1	63	25,1	1,4	22,1 - 28,6	37
Schw.l.	69,9	2,2	65,0 - 74,0	63	65,7	3,3	58,0 - 73,5	37
Schw.st.	-0,9	1,2	-3,0 - 2,0	61	1,1	1,0	-3,0 - 1,0	35
SI	1,6	1,4	0 - 4,3	61	1,9	1,4	0 - 4,8	35
SFI	75,4	1,6	71,6 - 80,1	63	75,3	2,1	70,4 - 84,5	37
Schn.l.1	10,5	0,4	10,0 - 12,0	62	10,3	0,5	9,0 - 11,0	37
Schn.br.1	10,1	0,3	9,3 - 10,7	62	9,7	0,4	9,0 - 10,5	36
Schn.h.	10,0	0,3	9,3 - 11,1	45	9,6	0,4	8,4 - 10,1	28
A _{Schnabel}	101,1	5,9	86,5 - 118,8	44	91,9	7,0	81,9 - 104,0	27
V _{Schnabel}	490,0	46,7	400,9 - 661,6	43	440,5	48,4	357,6 - 533,5	27
Tarsusl.	16,8	0,6	15,1 - 17,6	63	16,1	0,7	14,3 - 17,6	36
d _{Tarsus-lat}	1,3	0,1	1,1 - 1,6	63	1,3	0,1	1,1 - 1,5	36
d _{Tarsus-sag}	2,3	0,1	2,2 - 2,5	63	2,2	0,2	1,9 - 2,5	36
V _{Tarsus}								

	<i>P. pyrrhula pileata</i>				<i>P. pyrrhula iberiae</i>			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	80,2	2,2	76,0 - 84,0	15	81,7	1,9	78,0 - 86,0	36
Fl.sp.	17,8	1,5	16,0 - 20,0	15	20,2	1,6	17,0 - 23,5	35
HI	22,2	1,4	20,1 - 24,5	15	24,7	1,8	21,5 - 28,2	35
Schw.l.	61,8	2,2	57,0 - 65,0	15	62,1	2,0	57,0 - 66,0	36
Schw.st.	-0,8	0,8	-2,5 - 0,5	15	-0,9	1,0	-3,5 - 1,0	35
SI	1,5	1,2	0 - 4,4	15	1,6	1,5	0 - 5,5	35
SFI	77,0	1,7	73,8 - 79,5	15	76,0	1,7	72,2 - 79,5	36
Schn.l.1	9,7	0,3	9,0 - 10,0	15	9,6	0,5	8,5 - 11,0	35
Schn.br.1	9,3	0,3	8,8 - 10,1	15	9,0	0,3	8,5 - 9,7	35
Schn.h.	9,3	0,3	8,8 - 9,9	11	9,1	0,3	8,7 - 9,8	26
A _{Schnabel}	86,5	5,6	79,2 - 100,0	11	82,8	5,1	74,8 - 95,1	26
V _{Schnabel}	387,1	30,4	347,0 - 454,9	11	368,2	43,3	304,5 - 490,2	26
Tarsusl.	16,5	0,6	14,8 - 16,5	15	15,6	0,7	14,1 - 16,6	29
d _{Tarsus-lat}	1,2	0,1	1,1 - 1,3	15	1,2	0,1	1,0 - 1,4	29
d _{Tarsus-sag}	2,1	0,2	1,7 - 2,3	15	2,0	0,1	1,7 - 2,3	29
V _{Tarsus}								

	<i>P. pyrrhula rossikowi</i>				<i>P. pyrrhula cassinii</i>			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	89,6	2,4	84,5 - 94,0	24	94,7	1,8	92,0 - 98	8
Fl.sp.	21,2	1,6	18,0 - 23,5	23	25,7	1,8	23,5 - 28,0	8
HI	23,6	1,5	20,8 - 26,1	23	27,1	1,7	24,5 - 29,5	8
Schw.l.	68,2	2,7	64,0 - 73,0	24	72,8	1,6	71,0 - 76,0	8
Schw.st.	-0,7	1,0	-2,5 - 1,0	23	-0,1	1,5	-2,5 - 2,5	8
SI	1,5	1,0	0 - 3,7	23	1,5	1,3	0 - 3,4	8
SFI	76,2	1,9	70,7 - 79,1	24	76,8	2,0	73,5 - 80,0	8
Schn.l.1	11,2	0,6	10,0 - 12,0	22	10,9	0,3	10,5 - 11,5	7
Schn.br.1	10,0	0,4	9,2 - 10,8	23	10,3	0,3	9,9 - 10,7	7
Schn.h.	10,1	0,4	9,0 - 10,5	18	10,9	0,4	10,6 - 11,1	2
A _{Schnabel}	99,4	6,7	86,5 - 109,2	18	115,0	5,3	111,3 - 118,8	2
V _{Schnabel}	519,9	39	450,3 - 579,6	16	594,0	45,7	561,7 - 626,4	2
Tarsusl.	16,4	0,8	14,8 - 17,6	24	17,4	0,9	16,3 - 18,7	8
d _{Tarsus-lat}	1,3	0,1	1,2 - 1,4	24	1,4	0,1	1,1 - 1,5	8
d _{Tarsus-sag}	2,2	0,1	1,9 - 2,5	24	2,4	0,1	2,2 - 2,6	8
V _{Tarsus}								

	<i>P. pyrrhula kurilensis</i>				<i>P. (pyrrhula) griseiventris</i>			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	88,3	2,3	85,0 - 92,0	17	86,0	2,3	80,0 - 90,0	103
Fl.sp.	23,9	1,1	21,5 - 25,5	17	22,5	1,5	18,5 - 26,0	103
HI	27,0	0,9	25,3 - 28,2	17	26,2	1,5	22,2 - 30,0	103
Schw.l.	66,6	2,1	63,0 - 70,0	16	65,1	2,6	59,0 - 71,0	102
Schw.st.	-1,0	1,1	-2,5 - 1,5	15	-1,4	1,6	-6,0 - -2,5	99
SI	1,8	1,3	0 - 3,7	15	2,5	2,1	0 - 8,7	99
SFI	75,3	1,7	72,2 - 79,3	16	75,6	2,0	69,4 - 82,4	102
Schn.l.1	10,8	0,6	9,5 - 11,5	15	10,1	0,5	9,0 - 11,5	103
Schn.br.1	10,0	0,5	9,1 - 10,6	17	9,4	0,4	8,7 - 10,9	101
Schn.h.	9,3	0,5	8,8 - 9,9	6	9,2	0,4	8,7 - 10,5	64
A _{Schnabel}	91,6	11,2	81,0 - 104,0	6	86,8	7,1	78,3 - 109,1	63
V _{Schnabel}	458,5	87,0	356,9 - 565,0	6	407,8	53,1	328,1 - 589,0	63
Tarsusl.	16,6	1,0	15,1 - 18,5	17	16,3	0,6	14,7 - 17,6	100
d _{Tarsus-lat}	1,4	0,2	1,2 - 1,7	17	1,3	0,1	1,1 - 2,2	101
d _{Tarsus-sag}	2,3	0,2	2,0 - 2,5	17	2,2	0,2	1,5 - 2,6	101
V _{Tarsus}								

	<i>P. (pyrrhula) cineracea</i>				<i>P. (pyrrhula) murina</i>			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	89,6	1,3	87,0 - 93,0	39	88,3	1,8	82,0 - 92,0	64
Fl.sp.	22,2	1,3	19,0 - 24,5	39	19,8	1,2	17,0 - 22,0	63
HI	24,7	1,3	21,8 - 27,4	39	22,5	1,2	19,9 - 25,0	63
Schw.l.	71,6	1,8	67,0 - 75,5	39	69,8	2,1	64,5 - 75,5	63
Schw.st.	-0,8	1,3	-4,0 - 1,5	36	-3,1	1,7	-8,5 - -0,5	56
SI	1,6	1,4	0 - 5,7	36	4,5	2,4	0 - 12,5	56
SFI	79,9	1,8	75,3 - 84,0	39	79,0	1,6	75,0 - 83,0	63
Schn.l.1	9,9	0,5	9,0 - 11,0	40	12,2	0,4	11,5 - 13,5	64
Schn.br.1	9,5	0,4	9,1 - 10,5	40	10,7	0,4	9,8 - 11,5	64
Schn.h.	9,2	0,4	8,3 - 9,8	27	10,6	0,3	10,1 - 11,0	51
A _{Schnabel}	87,5	5,1	81,6 - 101,9	27	114,3	5,6	101,0 - 125,4	51
V _{Schnabel}	400,9	32,7	339,0 - 465,2	27	660,7	48,4	546,4 - 762,6	51
Tarsusl.	16,2	0,5	15,3 - 17,2	40	19,5	0,7	16,2 - 20,7	64
d _{Tarsus-lat}	1,3	0,1	1,1 - 1,5	40	1,4	0,1	1,2 - 1,6	64
d _{Tarsus-sag}	2,1	0,2	1,7 - 2,5	40	2,4	0,1	2,1 - 2,7	64
V _{Tarsus}								

	<i>Pinicola enucleator enucleator</i>			
	Mittel	s	V	n
Fl.l.	109,5	2,4	105,0 - 114,5	24
Fl.sp.	33,4	1,4	30,0 - 35,5	24
HI	30,4	1,0	27,6 - 33,0	24
Schw.l.	88,9	3,2	83,0 - 98,0	24
Schw.st.	-5,7	1,4	-8,5 - -3,0	24
SI	6,4	1,5	3,3 - 9,6	24
SFI	81,1	2,6	77,9 - 91,2	24
Schn.l.1	16,1	0,4	15,0 - 17,0	24
Schn.br.1	9,9	0,2	9,5 - 10,5	24
Schn.h.	11,6	0,3	11,0 - 12,3	23
A _{Schnabel}	114,6	4,9	108,5 - 125,0	23
V _{Schnabel}	901,0	49,8	819,8 - 1006,9	23
Tarsusl.	19,8	0,7	18,4 - 21,1	24
d _{Tarsus-lat}	1,8	0,1	1,5 - 2,0	24
d _{Tarsus-sag}	2,8	0,2	2,5 - 3,2	24
V _{Tarsus}				

Anhang II: Morphometrische Daten (Mittelwerte, getrennt nach Geschlechtern, Werte in mm)

<i>P. nipalensis nipalensis</i>	Männchen				Weibchen			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	87,9	2,0	84,0 - 92,0	23	86,1	2,0	83,0 - 91,5	19
Fl.sp.	20,4	1,3	18,0 - 23,0	23	19,6	1,2	17,5 - 22,5	19
HI	23,2	1,4	20,3 - 25,6	23	22,7	1,5	20,9 - 26,6	19
Schw.l.	75,7	2,7	71,0 - 82,0	22	73,4	3,1	68,5 - 81,0	18
Schw.st.	-18,1	1,7	-14,5 - -20,5	19	-17,4	2,0	-14,0 - -20,0	17
SI	23,8	2,4	14,7 - 27,5	19	23,6	2,5	19,7 - 27,7	17
SFI	86,1	2,0	80,7 - 90,9	20	85,2	2,6	80,6 - 90,1	18
Schn.l.1	11,4	0,4	11,0 - 12,5	23	11,4	0,5	10,5 - 12,0	19
Schn.br.1	10,4	0,4	9,7 - 11,3	23	10,2	0,3	9,7 - 10,8	19
Schn.h.	10,2	0,5	9,3 - 11,3	20	10,2	0,4	9,6 - 10,9	18
A _{Schnabel}	106,3	8,2	97,0 - 127,7	20	104,2	5,2	97,0 - 117,7	18
V _{Schnabel}	567,5	57,6	507,9 - 745,5	20	554,0	36	487,2 - 624,2	18
Tarsusl.	15,5	0,6	14,3 - 16,7	23	15,2	0,5	14,1 - 15,8	18
d _{Tarsus-lat}	1,4	0,1	1,2 - 1,7	23	1,4	0,1	1,2 - 1,5	18
d _{Tarsus-sag}	2,2	0,1	2,0 - 2,5	23	2,3	0,1	2,1 - 2,5	18
V _{Tarsus}								

<i>P. nipalensis ricketti</i>	Männchen				Weibchen			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	88,0	2,1	83,5 - 91,5	21	85,4	2,6	80,0 - 92,0	24
Fl.sp.	21,5	1,2	19,5 - 23,5	21	20,0	1,6	17,0 - 23,5	24
HI	24,4	1,1	22,2 - 26,1	21	23,4	1,5	20,1 - 26,0	24
Schw.l.	75,2	2,9	69,0 - 82,0	21	72,1	2,7	67,0 - 77,0	23
Schw.st.	-20,9	1,9	-17,5 - -24,5	20	-19,5	1,7	-16,0 - -22,0	21
SI	27,7	2,4	22,7 - 31,8	20	27,0	1,8	23,5 - 29,9	21
SFI	85,5	2,3	81,9 - 90,8	21	84,4	2,6	78,8 - 90,1	23
Schn.l.1	11,6	0,4	10,5 - 12,0	21	11,5	0,5	11,0 - 12,5	22
Schn.br.1	10,1	0,5	9,2 - 11,0	21	9,9	0,3	9,4 - 10,5	23
Schn.h.	10,1	0,4	9,2 - 10,7	15	9,9	0,4	9,2 - 10,7	18
A _{Schnabel}	101,7	8,5	84,6 - 114,5	15	97,7	5,1	89,2 - 107,0	18
V _{Schnabel}	557,0	59,5	418,3 - 643,9	15	530,4	36,2	468,8 - 587,9	18
Tarsusl.	15,1	0,4	14,4 - 15,6	20	14,9	0,4	14,0 - 15,9	22
d _{Tarsus-lat}	1,4	0,1	1,2 - 1,5	20	1,4	0,2	1,2 - 1,5	22
d _{Tarsus-sag}	2,2	0,2	1,9 - 2,4	20	2,2	0,2	1,9 - 2,5	22
V _{Tarsus}								

<i>P. nipalensis waterstradi</i>	Männchen				Weibchen			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	81,7	1,6	79,5 - 86,0	15	80,3	1,2	78,0 - 82,0	11
Fl.sp.	18,8	2,1	16,5 - 23,0	14	17,5	1,0	16,5 - 19,5	11
HI	23,0	2,7	20,2 - 28,4	13	21,8	1,3	20,4 - 24,5	10
Schw.l.	69,6	1,2	67,5 - 71,5	15	67,9	2,2	65,0 - 72,0	10
Schw.st.	-17,2	0,9	-16,0 - -19,0	13	-16,7	1,6	-15,0 - -20,0	9
SI	24,7	1,3	23,1 - 27,1	13	24,7	2,1	22,7 - 29,4	9
SFI	85,0	1,2	83,1 - 87,7	14	84,6	2,6	80,2 - 90,0	10
Schn.l.1	11,7	0,5	11,0 - 12,0	15	11,5	0,4	11,0 - 12,0	12
Schn.br.1	10,1	0,3	9,5 - 10,4	15	10,1	0,2	9,5 - 10,2	12
Schn.h.	9,9	0,1	9,7 - 10,2	8	9,9	0,2	9,5 - 10,0	8
A _{Schnabel}	100,5	2,1	98,9 - 104,0	7	99,2	4,1	90,3 - 102,0	8
V _{Schnabel}	550,9	34,9	509,2 - 594,0	7	546,9	41,7	468,8 - 582,6	8
Tarsusl.	14,8	0,6	14,0 - 15,9	16	14,8	0,5	14,0 - 15,7	12
d _{Tarsus-lat}	1,3	0,1	1,2 - 1,6	16	1,3	0,1	1,2 - 1,4	12
d _{Tarsus-sag}	2,0	0,1	1,8 - 2,2	16	2,0	0,1	1,7 - 2,2	12
V _{Tarsus}								

<i>P. nipalensis victoriae</i>	Männchen				Weibchen			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	87,0	2,6	83,0 - 90,5	6	84,2	2,6	80,5 - 87,5	8
Fl.sp.	20,1	1,8	17,5 - 22,5	6	19,3	0,9	18,0 - 20,5	8
HI	23,1	1,8	20,5 - 25,3	6	22,9	0,8	21,7 - 24,1	8
Schw.l.	73,7	3,5	68,5 - 78,0	6	70,7	3,7	67,0 - 77,0	8
Schw.st.	-17,7	1,5	-15,0 - -19,0	6	-15,7	1,3	-13,5 - -17,0	8
SI	24,0	2,1	20,5 - 26,3	6	22,2	1,5	20,1 - 25,4	8
SFI	84,6	1,7	82,5 - 86,8	6	83,9	2,2	81,0 - 88,0	8
Schn.l.1	11,4	0,6	10,5 - 12,0	6	11,8	0,3	11,5 - 12,0	8
Schn.br.1	10,5	0,2	10,2 - 10,9	6	10,2	0,3	9,6 - 10,6	8
Schn.h.	10,2	0,5	9,8 - 10,8	4	10,1	0,3	9,7 - 10,6	6
A _{Schnabel}	107,2	7,8	100,0 - 117,7	4	103,4	5,3	93,1 - 108,1	6
V _{Schnabel}	564,3	73,1	500,3 - 660,5	4	584,4	37,8	508,4 - 609,5	6
Tarsusl.	15,9	0,4	15,6 - 16,6	6	15,6	0,5	15,0 - 16,5	8
d _{Tarsus-lat}	1,3	0,1	1,2 - 1,4	6	1,3	0,1	1,2 - 1,4	8
d _{Tarsus-sag}	2,1	0,1	1,9 - 2,2	6	2,1	0,1	1,9 - 2,2	8
V _{Tarsus}								

<i>P. nipalensis uchidai</i>	Männchen				Weibchen			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	87,1	2,6	84,0 - 90,5	5	82,3	0,9	81,5 - 83,5	4
Fl.sp.	19,4	1,3	18,0 - 21,0	5	17,7	1,3	16,5 - 19,0	3
HI	22,3	1,0	21,4 - 23,9	5	21,4	1,3	20,2 - 22,8	3
Schw.l.	73,0	2,3	71,0 - 76,5	5	70,9	2,5	68,5 - 73,0	4
Schw.st.	-17,5	2,3	-14,5 - -19,5	4	-16	1,4	-14,0 - -17,0	4
SI	23,8	2,4	20,4 - 25,7	4	22,6	1,9	20,3 - 24,8	4
SFI	83,9	3,7	79,0 - 88,1	5	86,2	2,5	83,5 - 89,0	4
Schn.l.1	11,8	0,3	11,5 - 12,0	6	11,5	0,6	11,0 - 12,0	4
Schn.br.1	9,6	0,4	8,9 - 10,0	6	9,7	0,5	9,0 - 10,1	4
Schn.h.	10,1	0,1	9,9 - 10,2	5	9,6	0,5	9,2 - 10,2	3
A _{Schnabel}	98,0	3,4	94,1 - 102,0	5	91,9	8,8	85,5 - 102,0	3
V _{Schnabel}	541,8	32,7	511,2 - 580,1	5	495,5	73,9	444,2 - 580,1	3
Tarsusl.	15,1	0,7	14,5 - 16,1	6	14,8	1,0	14,0 - 16,2	4
d _{Tarsus-lat}	1,5	0,1	1,3 - 1,6	6	1,4	0,1	1,3 - 1,5	4
d _{Tarsus-sag}	2,2	0,2	1,8 - 2,3	6	2,2	0,2	2,0 - 2,4	4
V _{Tarsus}								

<i>P.I. leucogenis</i>	Männchen				Weibchen			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	81,4	1,9	78,0 - 84	10	78,6	1,8	75,0 - 80,0	9
Fl.sp.	16,5	1,2	15,0 - 19,0	10	15,9	2,2	13,0 - 20,5	9
HI	20,3	1,2	19,1 - 23,2	10	20,3	2,6	17,1 - 25,6	9
Schw.l.	67,9	1,7	66,0 - 72,0	10	64,2	1,3	61,5 - 66,0	10
Schw.st.	-11,4	1,0	-10,0 - -13,0	10	-9,7	1,1	-7,5 - -11	9
SI	16,7	1,6	14,5 - 19,4	10	15,0	1,6	11,5 - 16,9	9
SFI	83,4	2,4	80,7 - 88,9	10	81,6	2,1	79,4 - 86,7	9
Schn.l.1	11,8	0,4	11,0 - 12,5	10	11,6	0,6	10,5 - 12,5	11
Schn.br.1	10,7	0,2	10,4 - 11,1	11	10,6	0,3	10,1 - 10,9	11
Schn.h.	11,0	0,4	10,7 - 11,9	8	11,1	0,4	10,7 - 11,9	8
A _{Schnabel}	117,5	6,7	112,3 - 132,1	8	117,7	5,8	110,2 - 126,1	8
V _{Schnabel}	645,3	57,2	597,1 - 760,3	7	641,9	38,6	581,6 - 667,8	8
Tarsusl.	16,5	0,6	15,5 - 17,4	12	16,5	0,4	15,7 - 17,0	11
d _{Tarsus-lat}	1,4	0,1	1,2 - 1,6	12	1,3	0,1	1,2 - 1,5	11
d _{Tarsus-sag}	2,1	0,2	1,8 - 2,3	12	2,2	0,1	2,0 - 2,4	11
V _{Tarsus}								

<i>P. leucogenis steerei</i>	Männchen				Weibchen			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	79,4	1,8	77,0 - 83,0	15	78,6	1,7	76,0 - 81,0	8
Fl.sp.	17	1,0	15,5 - 19,0	15	16,8	1,0	15,0 - 18,0	8
HI	21,5	1,2	19,9 - 23,8	15	21,3	1,4	19,2 - 23,7	8
Schw.l.	64,9	2,2	62,0 - 69,0	16	64,4	2,4	61,0 - 68,0	8
Schw.st.	-11,0	1,0	-9,0 - -12,5	13	-10,5	0,9	-9,5 - -11,5	7
SI	16,8	1,2	14,4 - 19,1	13	16,4	1,3	14,6 - 18,3	7
SFI	82,0	2,2	76,4 - 85,0	15	81,9	2,1	78,2 - 84,5	8
Schn.l.1	11,1	0,8	10,00 - 13,0	17	10,9	0,6	10,0 - 12,0	11
Schn.br.1	9,5	0,4	8,6 - 10,2	17	9,6	0,5	8,7 - 10,5	11
Schn.h.	9,9	0,2	9,7 - 10,0	3	9,7	0,2	9,5 - 9,8	2
A _{Schnabel}	93,7	2,0	92,2 - 96,0	3	95,5	0,7	95,0 - 96,0	2
V _{Schnabel}	499,1	72,1	451,2 - 582	3	480,3	18,8	467,0 - 493,5	2
Tarsusl.	16,7	1,1	15,4 - 18,5	16	16,1	0,3	15,5 - 16,6	11
d _{Tarsus-lat}	1,4	0,1	1,2 - 1,5	16	1,4	0,1	1,2 - 1,5	11
d _{Tarsus-sag}	1,9	0,1	1,8 - 2,2	16	1,9	0,1	1,8 - 2,1	11
V _{Tarsus}								

<i>P. aurantiaca</i>	Männchen				Weibchen			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	81,2	1,2	78,5 - 83,5	19	80,4	1,2	78,0 - 82,5	18
Fl.sp.	19,1	0,9	17,0 - 20,5	19	18,1	1,0	16,5 - 20,0	17
HI	23,5	1,0	21,1 - 25,3	19	22,6	1,0	21,0 - 24,4	16
Schw.l.	58,8	1,8	56,0 - 63,5	18	58,0	1,7	54,5 - 61,0	16
Schw.st.	-4,3	0,8	-3,0 - -6,0	16	-3,1	1,0	-1,5 - -4,5	15
SI	7,3	1,3	5,2 - 10,0	16	5,4	1,7	2,6 - 7,7	15
SFI	72,4	1,5	70,5 - 76,5	18	72,5	1,3	70,4 - 74,7	15
Schn.l.1	9,3	0,3	9,0 - 10,0	18	9,4	0,3	9,0 - 10,0	18
Schn.br.1	8,7	0,3	7,7 - 9,1	19	8,8	0,3	8,3 - 9,2	18
Schn.h.	8,5	0,2	8,6 - 8,9	14	8,7	0,3	8,3 - 9,2	12
A _{Schnabel}	74,8	2,8	75,7 - 80,1	13	76,5	3,6	71,4 - 83,7	12
V _{Schnabel}	319,5	16,9	293,2 - 361,0	13	334,3	24,4	307,2 - 377,6	11
Tarsusl.	15,0	0,5	14,1 - 16,0	18	15,1	0,4	14,1 - 15,6	20
d _{Tarsus-lat}	1,2	0,1	1,1 - 1,4	19	1,2	0,1	1,1 - 1,4	20
d _{Tarsus-sag}	1,9	0,1	1,7 - 2,1	18	1,9	0,1	1,8 - 2,0	20
V _{Tarsus}								

<i>P. erythrocephala</i>	Männchen				Weibchen			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	79,1	1,4	76,5 - 81,5	33	78,4	1,5	74,5 - 81,5	26
Fl.sp.	16,3	1,0	14,0 - 18,0	33	15,4	0,9	13,0 - 17,0	25
HI	20,7	1,1	18,1 - 22,6	33	19,7	1,2	16,4 - 22,1	25
Schw.l.	65,5	2,3	62,5 - 71,0	30	64,2	2,0	59,5 - 68,0	25
Schw.st.	-11,0	1,6	-8,5 - -15,0	28	-10,5	1,2	-8,0 - -13,0	25
SI	16,8	2,1	13,6 - 21,1	28	16,3	1,6	13,3 - 20,0	25
SFI	82,8	2,2	78,8 - 88,8	30	81,9	1,5	78,2 - 84,6	25
Schn.l.1	9,7	0,5	8,5 - 10,5	31	9,7	0,5	9,0 - 11,0	25
Schn.br.1	9,2	0,4	9,1 - 9,9	30	9,2	0,4	8,4 - 9,9	26
Schn.h.	8,9	0,3	8,3 - 9,6	18	9,0	0,4	8,4 - 9,8	15
A _{Schnabel}	83,4	5,0	73,9 - 91,1	18	83,4	5,7	75,6 - 97,0	15
V _{Schnabel}	370,2	40,9	286,0 - 423,4	18	377,1	42,4	327,9 - 471,4	15
Tarsusl.	15,7	0,6	13,9 - 17,2	31	15,7	0,9	13,9 - 17,0	25
d _{Tarsus-lat}	1,2	0,1	1,1 - 1,4	31	1,2	0,1	1,1 - 1,4	25
d _{Tarsus-sag}	2,0	0,1	1,7 - 2,2	31	1,9	0,1	1,7 - 2,2	25
V _{Tarsus}								

<i>P. erythaca erythaca</i>	Männchen				Weibchen			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	82,3	2,0	77,5 - 86	40	80,7	2,4	75,0 - 85,00	37
Fl.sp.	18,6	1,1	15,5 - 20,5	40	17,4	1,2	14,5 - 20,0	37
HI	22,6	1,1	18,9 - 24,6	40	21,6	1,3	19,3 - 24,5	37
Schw.l.	69,7	2,6	62,0 - 76,0	45	69,3	3,4	60,0 - 77,5	37
Schw.st.	-16,5	1,5	-13,5 - -19,0	41	-15,4	1,4	-12,0 - -18,0	36
SI	23,7	1,6	19,6 - 26,8	41	22,3	1,6	18,2 - 25,4	36
SFI	85,1	1,9	79,5 - 89,4	40	85,5	2,8	79,9 - 91,4	37
Schn.l.1	10,0	0,4	9,0 - 11,0	45	10,0	0,4	9,0 - 11,0	37
Schn.br.1	9,7	0,3	9,0 - 10,5	46	9,6	0,3	8,8 - 10,1	38
Schn.h.	9,2	0,3	8,9 - 10,4	37	9,2	0,3	8,5 - 9,8	32
A _{Schnabel}	88,8	5,9	83,6 - 100,9	37	88,1	3,9	75,7 - 94,1	32
V _{Schnabel}	415,0	32,6	343,7 - 490,8	36	408,6	27,9	360,9 - 487,6	30
Tarsusl.	16,0	0,4	15,4 - 16,9	44	16,1	0,5	15,0 - 17,2	37
d _{Tarsus-lat}	1,3	0,1	1,1 - 1,6	44	1,2	0,1	1,1 - 1,5	38
d _{Tarsus-sag}	2,0	0,1	1,7 - 2,2	44	2,0	0,1	1,5 - 2,3	38
V _{Tarsus}								

<i>P. erythaca owstoni</i>	Männchen				Weibchen			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	83,7	0,8	83,0 - 84,5	3	81,6	1,4	81,0 - 84,0	5
Fl.sp.	17,7	1,5	16,0 - 19,0	3	16,8	1,3	15,5 - 18,5	4
HI	21,1	1,7	19,2 - 22,5	3	20,5	1,3	19,1 - 22,0	4
Schw.l.	71,0	1,0	70,0 - 72,0	3	68,9	1,9	66,0 - 71,0	5
Schw.st.	-16,8	1,1	-16,0 - -17,5	2	-15,3	0,3	-15,0 - -15,5	4
SI	23,6	1,0	22,9 - 24,3	2	22,2	1,0	21,1 - 23,5	4
SFI	84,9	1,8	82,8 - 86,2	3	84,4	1,8	81,5 - 86,4	5
Schn.l.1	10,8	0,3	10,5 - 11	3	10,5	0,5	10,0 - 11,0	5
Schn.br.1	9,7	0,9	8,7 - 10,2	3	9,9	0,4	9,4 - 10,3	5
Schn.h.	9,8	0,4	9,5 - 10,0	2	9,6	0,1	9,5 - 9,7	5
A _{Schnabel}	99,5	3,6	96,9 - 102,0	2	95,2	3,8	90,2 - 99,9	5
V _{Schnabel}	499,2	34,1	475,1 - 523,3	2	466,4	44,8	414,5 - 516,5	5
Tarsusl.	16,4	0,4	16,1 - 16,8	3	16,0	0,3	15,6 - 16,4	5
d _{Tarsus-lat}	1,4	0,2	1,3 - 1,6	3	1,3	0	1,3	5
d _{Tarsus-sag}	2,1	0,1	2,0 - 2,2	3	2,1	0,1	2,0 - 2,2	5
V _{Tarsus}								

<i>P. p. pyrrhula</i> (Skandinavien)	Männchen				Weibchen			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	93,1	1,9	90,0 - 97,0	22	92,1	1,3	90,0 - 95,0	22
Fl.sp.	23,9	1,6	21,0 - 27,0	20	23,1	1,0	21,0 - 25,0	22
HI	25,6	1,4	23,1 - 28,4	20	25,1	1,0	22,8 - 27,2	22
Schw.l.	69,8	2,0	67,0 - 74,0	21	69,1	2,0	66,5 - 76,0	22
Schw.st.	-1,4	1,1	-3,0 - 1,0	20	-0,5	1,0	-2,5 - 1	22
SI	2,1	1,3	0 - 4,3	20	1,1	1,2	0 - 3,6	22
SFI	75,0	1,5	71,8 - 77,8	21	75,0	1,6	73,1 - 80,0	22
Schn.l.1	10,5	0,4	10,0 - 11,0	21	10,6	0,4	10,0 - 11,0	22
Schn.br.1	10,2	0,3	9,7 - 10,8	20	10,3	0,3	9,6 - 10,6	22
Schn.h.	10,0	0,3	9,5 - 10,6	20	10,1	0,3	9,1 - 10,6	21
A _{Schnabel}	101,8	4,5	96,0 - 113,4	20	103,4	5,3	87,4 - 110,2	21
V _{Schnabel}	491,0	36,4	442,1 - 572,4	20	501,9	38,0	407,3 - 556,4	21
Tarsusl.	16,4	0,8	15,1 - 17,7	22	17,0	0,6	15,5 - 18,0	22
d _{Tarsus-lat}	1,3	0,1	1,2 - 1,5	22	1,3	0,1	1,1 - 1,4	22
d _{Tarsus-sag}	2,3	0,1	2,1 - 2,5	22	2,2	0,1	1,9 - 2,5	22
V _{Tarsus}								

<i>P. p. pyrrhula</i> (Sibirien)	Männchen				Weibchen			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	94,1	1,9	90,0 - 97,5	40	90,3	1,6	88,0 - 93,5	23
Fl.sp.	24,4	1,5	21,0 - 27,5	40	22,4	1,1	20,0 - 25,5	23
HI	25,9	1,4	23,1 - 29,1	40	24,8	1,1	22,7 - 27,7	23
Schw.l.	70,9	1,8	67,0 - 74,0	40	68,2	1,9	65,0 - 72,0	23
Schw.st.	-1,2	1,2	-3,0 - 2,0	38	-0,6	0,9	-2,0 - 0,5	23
SI	1,9	1,5	0 - 4,3	38	1,1	1,1	0 - 3,1	23
SFI	75,3	1,6	71,6 - 78,7	40	75,5	1,7	72,6 - 80,1	23
Schn.l.1	10,7	0,4	10,0 - 12,0	39	10,4	0,3	10,0 - 11,0	23
Schn.br.1	10,2	0,3	9,5 - 10,7	39	10,0	0,3	9,3 - 10,4	23
Schn.h.	10,1	0,3	9,6 - 11,1	29	9,9	0,3	9,3 - 10,5	16
A _{Schnabel}	102,9	5,5	94,1 - 118,8	28	97,9	5,5	86,5 - 108,2	16
V _{Schnabel}	503,3	49,3	430,8 - 661,6	27	467,7	32,6	400,9 - 514,9	16
Tarsusl.	16,8	0,6	15,1 - 17,6	40	16,7	0,5	15,8 - 17,5	23
d _{Tarsus-lat}	1,4	0,1	1,1 - 1,6	40	1,3	0,1	1,2 - 1,6	23
d _{Tarsus-sag}	2,3	0,1	2,2 - 2,5	40	2,3	0,1	2,1 - 2,5	23
V _{Tarsus}								

<i>P. pyrrhula</i> <i>europaea</i>	Männchen				Weibchen			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	88,6	3,3	82,0 - 93,0	24	84,9	3,7	80,0 - 90,5	13
Fl.sp.	22,5	1,8	19,0 - 26,0	24	20,9	1,7	18,0 - 24,0	13
HI	25,3	1,3	23,0 - 28,6	24	24,6	1,4	22,1 - 27,6	13
Schw.l.	66,9	3,0	62,0 - 73,5	24	63,6	2,9	58,0 - 68,0	13
Schw.st.	-1,3	1,0	-3,0 - 1,0	24	-0,8	1,1	-2,5 - 1,0	11
SI	2,0	1,4	0 - 4,8	24	1,6	1,4	0 - 4,0	11
SFI	75,6	2,5	70,4 - 84,5	24	74,9	1,2	72,5 - 76,8	13
Schn.l.1	10,5	0,5	9,5 - 11,0	24	10,1	0,5	9,0 - 11,0	13
Schn.br.1	9,7	0,4	9,0 - 10,5	24	9,5	0,3	9,0 - 10,4	12
Schn.h.	9,7	0,3	9,2 - 10,1	18	9,3	0,5	8,4 - 10,0	10
A _{Schnabel}	93,7	5,7	86,4 - 103,0	18	88,4	8,2	81,9 - 104,0	9
V _{Schnabel}	451,2	44,3	370,9 - 527,1	18	419,2	51,9	357,6 - 533,5	9
Tarsusl.	16,2	0,8	14,3 - 17,6	24	16,0	0,6	15,1 - 16,8	12
d _{Tarsus-lat}	1,3	0,1	1,1 - 1,5	24	1,3	0,1	1,2 - 1,4	12
d _{Tarsus-sag}	2,2	0,1	1,9 - 2,5	24	2,2	0,2	1,9 - 2,4	12
V _{Tarsus}								

<i>P. pyrrhula</i> <i>pileata</i>	Männchen				Weibchen			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	81,8	1,4	79,5 - 84,0	8	78,4	1,4	76,0 - 80,0	7
Fl.sp.	18,9	1,1	17,5 - 20,0	8	16,6	0,7	16,0 - 17,5	7
HI	23,1	1,0	21,6 - 24,5	8	21,1	0,8	20,1 - 22,4	7
Schw.l.	63,1	1,4	61,0 - 65,0	8	60,2	2,0	57,0 - 63,0	7
Schw.st.	-0,9	0,6	-1,5 - 0	8	-0,8	1,0	-2,5 - 0,5	7
SI	1,4	0,9	0 - 2,5	8	1,6	1,5	0 - 4,4	7
SFI	77,2	1,1	74,8 - 78,0	8	76,8	2,3	73,8 - 79,5	7
Schn.l.1	9,8	0,3	9,5 - 10,0	8	9,6	0,4	9,0 - 10,0	7
Schn.br.1	9,5	0,3	9,0 - 10,1	8	9,1	0,2	8,7 - 9,4	7
Schn.h.	9,4	0,4	8,8 - 9,9	5	9,2	0,2	9,0 - 9,4	6
A _{Schnabel}	89,9	6,3	90,3 - 100,0	5	83,6	2,9	79,2 - 84,6	6
V _{Schnabel}	410,1	27,0	388,8 - 454,9	5	367,9	17,3	347,0 - 391,0	6
Tarsusl.	15,9	0,6	14,8 - 16,5	8	15,3	0,4	14,9 - 15,9	7
d _{Tarsus-lat}	1,2	0,1	1,1 - 1,3	8	1,2	0,1	1,1 - 1,3	7
d _{Tarsus-sag}	2,0	0,1	1,8 - 2,3	8	2,1	0,2	1,7 - 2,3	7
V _{Tarsus}								

<i>P. pyrrhula</i> <i>iberiae</i>	Männchen				Weibchen			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	82,2	1,5	78,5 - 85,0	23	80,8	2,3	78,0 - 86,0	13
Fl.sp.	20,5	1,5	18,0 - 23,5	22	19,8	1,8	17,0 - 23,0	13
HI	24,9	1,6	22,2 - 28,2	22	24,5	2,2	21,5 - 28,0	13
Schw.l.	62,6	1,4	60,5 - 66,0	23	61,2	2,6	57,0 - 66,0	13
Schw.st.	-1,2	1,0	-3,5 - 0	22	-0,5	0,8	-2,0 - 1,0	13
SI	1,9	1,7	0 - 5,5	22	1,1	1,1	0 - 3,2	13
SFI	76,2	2,5	73,8 - 79,5	23	75,8	2,0	72,2 - 79,1	13
Schn.l.1	9,5	0,5	8,5 - 10,5	22	9,7	0,6	9,0 - 11,0	13
Schn.br.1	9,1	0,3	8,5 - 9,5	22	8,9	0,3	8,5 - 9,7	13
Schn.h.	9,1	0,3	8,7 - 9,8	17	9,3	0,3	8,8 - 9,8	9
A _{Schnabel}	82,3	4,6	81,0 - 93,1	17	83,6	6,1	74,8 - 95,1	9
V _{Schnabel}	360,1	38,4	304,5 - 452,7	17	383,4	50,1	307,5 - 490,2	9
Tarsusl.	15,6	0,7	14,1 - 16,6	18	15,7	0,6	14,5 - 16,8	11
d _{Tarsus-lat}	1,2	0,1	1,1 - 1,3	18	1,2	0,1	1,0 - 1,4	11
d _{Tarsus-sag}	2,0	0,1	1,8 - 2,2	18	2,0	0,2	1,7 - 2,3	11
V _{Tarsus}								

<i>P. pyrrhula rossikowi</i>	Männchen				Weibchen			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	90,6	1,9	87,5 - 94	16	87,6	2,3	84,5 - 92,0	8
Fl.sp.	21,6	1,6	18,5 - 23,5	15	20,4	1,5	18,0 - 23,0	8
HI	23,9	1,5	20,8 - 26,1	15	23,2	1,3	20,8 - 25	8
Schw.l.	69,3	2,2	66,0 - 73,0	16	66,2	2,4	64,0 - 70,0	8
Schw.st.	-1,1	0,8	-2,5 - 0,5	15	-0,1	1,1	-2,0 - 1,0	8
SI	1,6	1,0	0 - 3,7	15	1,3	1,0	0 - 3,1	8
SFI	76,5	1,3	74,2 - 78,9	16	75,6	2,7	70,7 - 79,1	8
Schn.l.1	11,3	0,6	10,0 - 12,0	14	11,0	0,5	10,0 - 11,5	8
Schn.br.1	10,1	0,3	9,7 - 10,8	15	9,8	0,5	9,2 - 10,4	8
Schn.h.	10,1	0,5	9,0 - 10,5	11	10,0	0,4	9,4 - 10,4	7
A _{Schnabel}	101,4	5,5	90,0 - 109,2	11	96,4	7,6	86,5 - 103,0	7
V _{Schnabel}	533,5	36,4	475,2 - 579,6	9	502,5	37,5	450,3 - 554,5	7
Tarsusl.	16,5	0,8	15,0 - 17,6	16	16,1	0,9	14,8 - 17,0	8
d _{Tarsus-lat}	1,3	0,1	1,2 - 1,4	16	1,3	0,1	1,1 - 1,4	8
d _{Tarsus-sag}	2,2	0,1	1,9 - 2,5	16	2,2	0,1	2,0 - 2,3	8
V _{Tarsus}								

<i>P. pyrrhula cassinii</i>	Männchen				Weibchen			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	95,4	1,4	94,0 - 98,0	6	92,5	0,7	92,0 - 93,0	2
Fl.sp.	26,3	1,8	23,5 - 28,0	6	24,0	0	24	2
HI	27,5	1,8	24,5 - 29,5	6	25,9	0,2	25,8 - 26,1	2
Schw.l.	73,0	1,7	71,0 - 76,0	6	72,0	1,4	71,0 - 73,0	2
Schw.st.	-0,7	1,0	-2,5 - 0,5	6	1,8	1,1	1,0 - 2,5	2
SI	1,1	1,2	0 - 3,4	6	2,4	1,4	1,4 - 3,4	2
SFI	76,5	2,2	73,5 - 80,0	6	77,8	0,9	77,2 - 78,5	2
Schn.l.1	11,0	0,3	10,5 - 11,5	6	10,5	-	-	1
Schn.br.1	10,4	0,3	9,9 - 10,7	6	10,3	-	-	1
Schn.h.	10,9	0,4	10,6 - 11,1	2	-	-	-	-
A _{Schnabel}	115,0	5,3	111,3 - 118,8	2	-	-	-	-
V _{Schnabel}	594,0	45,7	561,7 - 626,4	2	-	-	-	-
Tarsusl.	17,3	0,8	16,3 - 18,7	6	17,8	1,3	16,8 - 18,7	2
d _{Tarsus-lat}	1,4	0,1	1,3 - 1,5	6	1,3	0,3	1,1 - 1,5	2
d _{Tarsus-sag}	2,4	0,1	2,3 - 2,6	6	2,4	0,2	2,2 - 2,5	2
V _{Tarsus}								

<i>P. pyrrhula kurilensis</i>	Männchen				Weibchen			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	88,5	2,4	85,0 - 92,0	15	87,0	1,4	86,0 - 88,0	2
Fl.sp.	23,9	1,2	21,5 - 25,5	15	23,8	0,4	23,5 - 24,0	2
HI	27,0	1,0	25,3 - 28,2	15	27,3	0	27,3 - 27,3	2
Schw.l.	66,8	2,1	63,0 - 70,0	14	65,5	0,7	65,0 - 66,0	2
Schw.st.	-1,0	1,1	-2,5 - 1,5	13	-1,0	1,4	0 - 2,0	2
SI	1,8	1,2	0 - 3,7	13	1,5	2,2	0 - 3,1	2
SFI	75,3	1,9	72,2 - 79,3	14	75,3	0,4	75,0 - 75,6	2
Schn.l.1	10,7	0,6	9,5 - 11,5	13	11,3	0,4	11,0 - 11,5	2
Schn.br.1	10,0	0,5	9,1 - 10,6	15	10,5	0,1	10,4 - 10,5	2
Schn.h.	9,2	0,5	8,8 - 9,9	5	9,8	-	-	1
A _{Schnabel}	89,3	10,9	81,0 - 104,0	5	102,9	-	-	1
V _{Schnabel}	444,1	89,0	356,9 - 565,0	5	530,6	-	-	1
Tarsusl.	16,6	1,1	15,1 - 18,5	15	16,3	0,1	16,2 - 16,4	2
d _{Tarsus-lat}	1,4	0,2	1,2 - 1,7	15	1,4	0,1	1,3 - 1,4	2
d _{Tarsus-sag}	2,3	0,2	2,0 - 2,5	15	2,3	0,4	2,0 - 2,5	2
V _{Tarsus}								

<i>P. (pyrrhula) griseiventris</i>	Männchen				Weibchen			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	87,0	1,9	81,0 - 90,0	65	84,4	2,0	80,0 - 89,0	38
Fl.sp.	23,0	1,4	20,0 - 26,0	65	21,7	1,3	18,5 - 24,5	38
HI	26,4	1,5	23,2 - 30,0	65	25,7	1,5	22,2 - 28,0	38
Schw.l.	65,7	2,5	59,0 - 71,0	65	64,0	2,5	59,0 - 70,0	37
Schw.st.	-1,8	1,6	-6,0 - 2,0	62	-0,7	1,3	-3,0 - 2,5	37
SI	2,9	2,3	0 - 8,7	62	1,9	1,3	0 - 4,5	37
SFI	75,5	1,9	69,4 - 80,2	65	75,7	2,3	71,1 - 82,4	37
Schn.l.1	10,1	0,5	9,0 - 11,5	65	10,1	0,5	9,0 - 11,5	38
Schn.br.1	9,5	0,4	8,9 - 10,9	63	9,3	0,4	8,7 - 10,5	38
Schn.h.	9,3	0,4	8,7 - 10,2	42	9,1	0,4	8,7 - 10,5	22
A _{Schnabel}	87,8	6,6	80,1 - 109,1	41	84,9	7,6	78,3 - 85,5	22
V _{Schnabel}	411,6	51,3	328,1 - 589,0	41	400,7	56,9	345,3 - 423,8	22
Tarsusl.	16,3	0,5	14,9 - 17,6	62	16,2	0,7	14,7 - 17,2	38
d _{Tarsus-lat}	1,3	0,1	1,1 - 1,6	63	1,3	0,1	1,1 - 1,6	38
d _{Tarsus-sag}	2,2	0,2	1,8 - 2,6	63	2,1	0,2	1,9 - 2,4	38
V _{Tarsus}								

<i>P. (pyrrhula) cineracea</i>	Männchen				Weibchen			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	89,9	1,1	87,5 - 93,0	22	89,2	1,5	87,0 - 91,5	17
Fl.sp.	22,3	1,3	19,5 - 24,5	22	22,0	1,3	19,0 - 24,5	17
HI	24,7	1,5	22,2 - 27,4	22	24,7	1,2	21,8 - 26,9	17
Schw.l.	72,0	2,0	67,0 - 75,5	22	71,1	1,5	68,0 - 73,5	17
Schw.st.	-1,1	1,2	-3,0 - 1,0	19	-0,4	1,4	-4,0 - 1,5	17
SI	1,7	1,4	0 - 4,2	19	1,5	1,5	0 - 5,7	17
SFI	80,0	1,9	75,3 - 83,4	22	79,7	1,8	76,8 - 84,0	17
Schn.l.1	9,9	0,4	9,0 - 10,5	23	9,9	0,5	9,0 - 11,0	17
Schn.br.1	9,6	0,3	9,2 - 10,4	23	9,5	0,4	9,1 - 10,5	17
Schn.h.	9,1	0,3	8,3 - 9,5	17	9,2	0,4	8,5 - 9,8	10
A _{Schnabel}	87,5	4,8	78,9 - 93,1	17	87,5	6,0	81,6 - 101,9	10
V _{Schnabel}	401,7	31,1	352,8 - 456,5	17	399,6	36,9	339,0 - 465,2	10
Tarsusl.	16,2	0,4	15,4 - 17,2	23	16,2	0,6	15,3 - 17,2	17
d _{Tarsus-lat}	1,3	0,1	1,1 - 1,5	23	1,3	0,1	1,1 - 1,5	17
d _{Tarsus-sag}	2,1	0,1	1,9 - 2,4	23	2,1	0,2	1,7 - 2,5	17
V _{Tarsus}								

<i>P. (pyrrhula) murina</i>	Männchen				Weibchen			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	88,9	1,7	82,0 - 92,0	43	87,0	1,5	85,0 - 89,0	21
Fl.sp.	20,1	1,1	18,0 - 22,0	42	19,3	1,3	17,0 - 21,5	21
HI	22,6	1,2	20,2 - 25,0	42	22,2	1,3	19,9 - 24,4	21
Schw.l.	70,5	1,9	64,5 - 75,5	43	68,5	1,9	64,5 - 72,0	20
Schw.st.	-3,2	1,6	-8,0 - 0,5	37	-2,9	1,9	-8,5 - 0	19
SI	4,5	2,1	0,7 - 11,3	37	4,3	2,8	0 - 12,5	19
SFI	79,2	1,6	76,2 - 83,0	43	78,6	1,5	75,0 - 80,9	20
Schn.l.1	12,3	0,4	11,5 - 13,5	42	12,2	0,3	11,5 - 12,5	22
Schn.br.1	10,8	0,4	9,8 - 11,5	42	10,5	0,3	9,9 - 11,0	22
Schn.h.	10,7	0,2	10,2 - 11,0	35	10,5	0,2	10,1 - 10,9	16
A _{Schnabel}	116,0	5,0	105,8 - 125,4	35	110,4	4,8	101,0 - 117,7	16
V _{Schnabel}	672,6	46,9	562,7 - 762,6	35	634,7	42,1	546,4 - 696,2	16
Tarsusl.	19,6	0,8	16,2 - 20,7	42	19,4	0,6	18,0 - 20,4	22
d _{Tarsus-lat}	1,4	0,1	1,3 - 1,6	42	1,4	0,1	1,2 - 1,5	22
d _{Tarsus-sag}	2,4	0,2	2,2 - 2,7	42	2,4	0,1	2,1 - 2,6	22
V _{Tarsus}								

<i>Pincicola e. enucleator</i>	Männchen				Weibchen			
	Mittel	s	V	n	Mittel	s	V	n
Fl.l.	110,2	2,3	107,5 - 114,5	12	108,9	2,4	105,0 - 113,0	12
Fl.sp.	33,8	1,2	32,0 - 35,5	12	32,9	1,5	30,0 - 34,5	12
HI	30,7	0,9	29,8 - 33,0	12	30,2	1,0	27,6 - 31,5	12
Schw.l.	90,1	3,4	85,0 - 98,0	12	87,7	2,5	83,0 - 92,0	12
Schw.st.	-5,8	1,2	-8,5 - 4,0	12	-5,6	1,6	-8,5 - 3,0	12
SI	6,4	1,2	4,6 - 9,1	12	6,4	1,7	3,3 - 9,6	12
SFI	81,8	3,3	79,1 - 91,2	12	80,5	1,6	77,9 - 83,3	12
Schn.l.1	16,3	0,3	16,0 - 17,0	12	16,0	0,5	15,0 - 16,5	12
Schn.br.1	9,9	0,2	9,6 - 10,2	12	9,9	0,3	9,5 - 10,5	12
Schn.h.	11,5	0,2	11,2 - 12	11	11,6	0,4	11,0 - 12,3	12
A _{Schnabel}	113,9	3,7	109,4 - 120,0	11	115,2	5,9	108,5 - 125,0	12
V _{Schnabel}	905,3	39,9	856,7 - 965,8	11	897,0	58,9	819,8 - 1006,9	12
Tarsusl.	19,9	0,7	18,4 - 21,0	12	19,7	0,8	18,7 - 21,1	12
d _{Tarsus-lat}	1,7	0,1	1,5 - 2,0	12	1,8	0,1	1,6 - 2,0	12
d _{Tarsus-sag}	2,8	0,2	2,5 - 3,0	12	2,9	0,1	2,7 - 3,2	12
V _{Tarsus}								

Anhang III: Flügel- und Schwanzformen

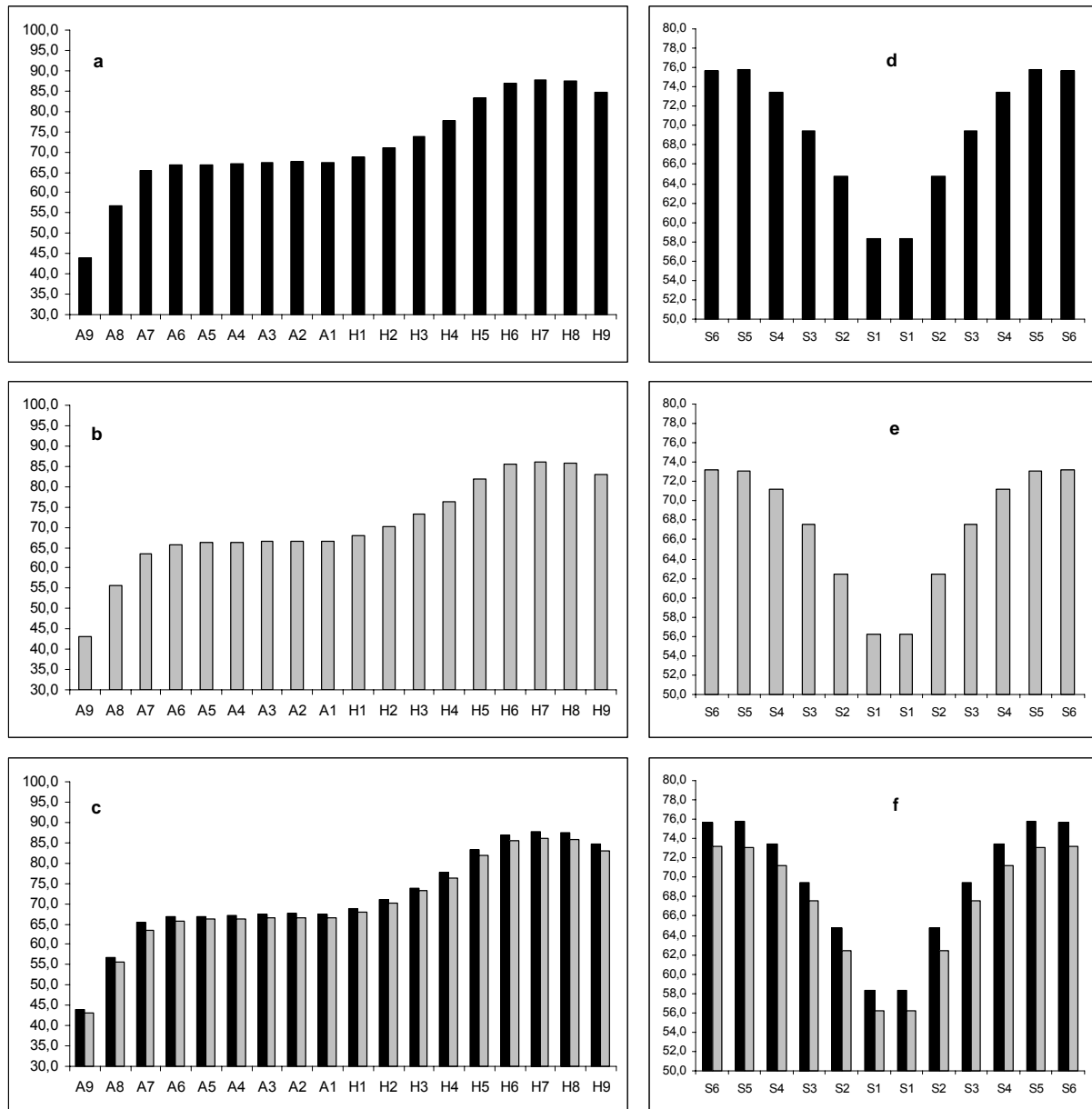


Abb. 38: Flügelform (a-c) und Schwanzform (d-f) von *Pyrrhula n. nipalensis*. Jeweils von oben: Männchen, Weibchen, beide Geschlechter im Vergleich (Männchen schwarze, Weibchen graue Balken). Längenangaben in mm.

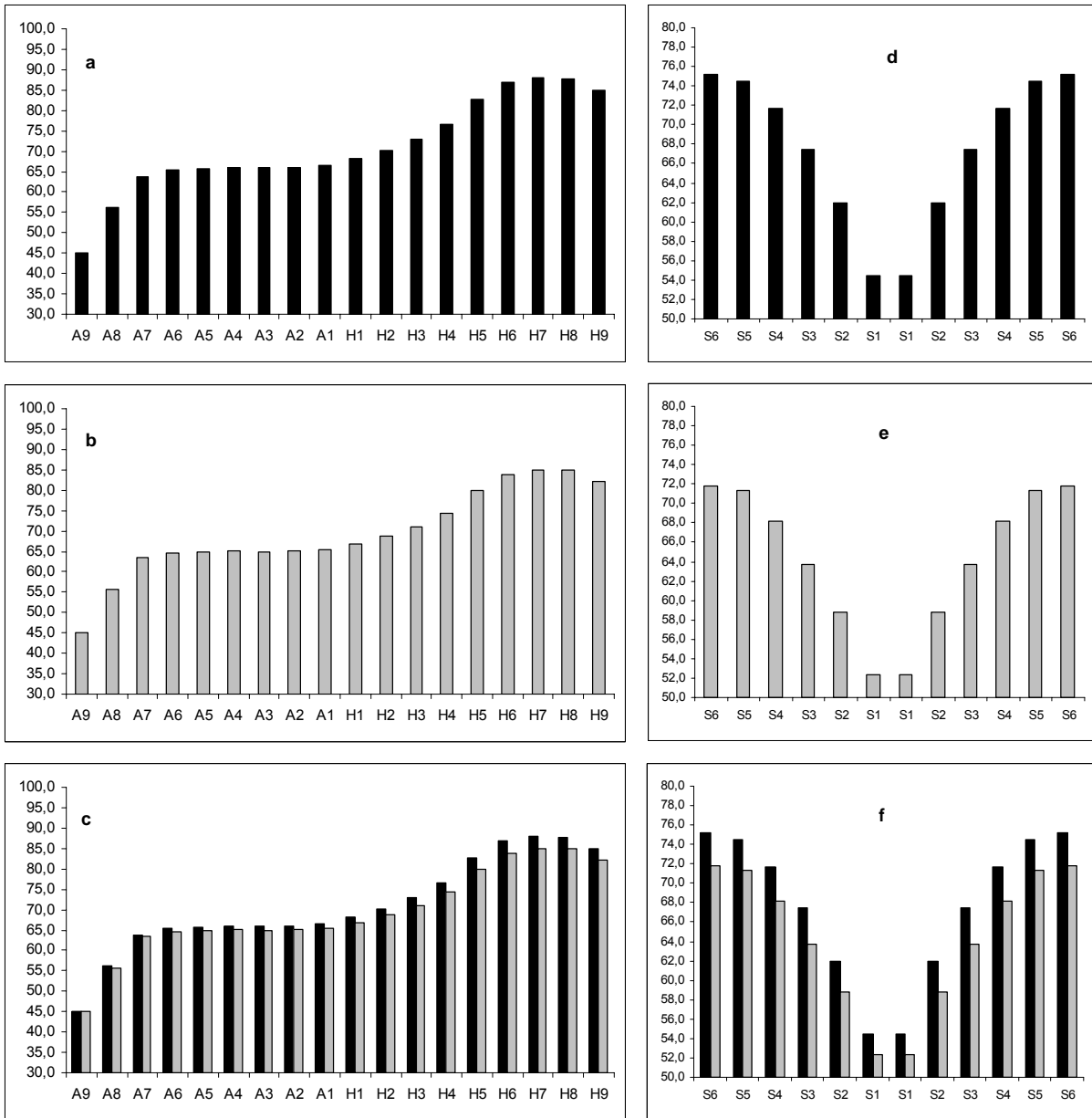


Abb. 39: Flügelform (a-c) und Schwanzform (d-f) von *Pyrrhula nipalensis ricketti*. Jeweils von oben: Männchen, Weibchen, beide Geschlechter im Vergleich (Männchen schwarze, Weibchen graue Balken). Längenangaben in mm.

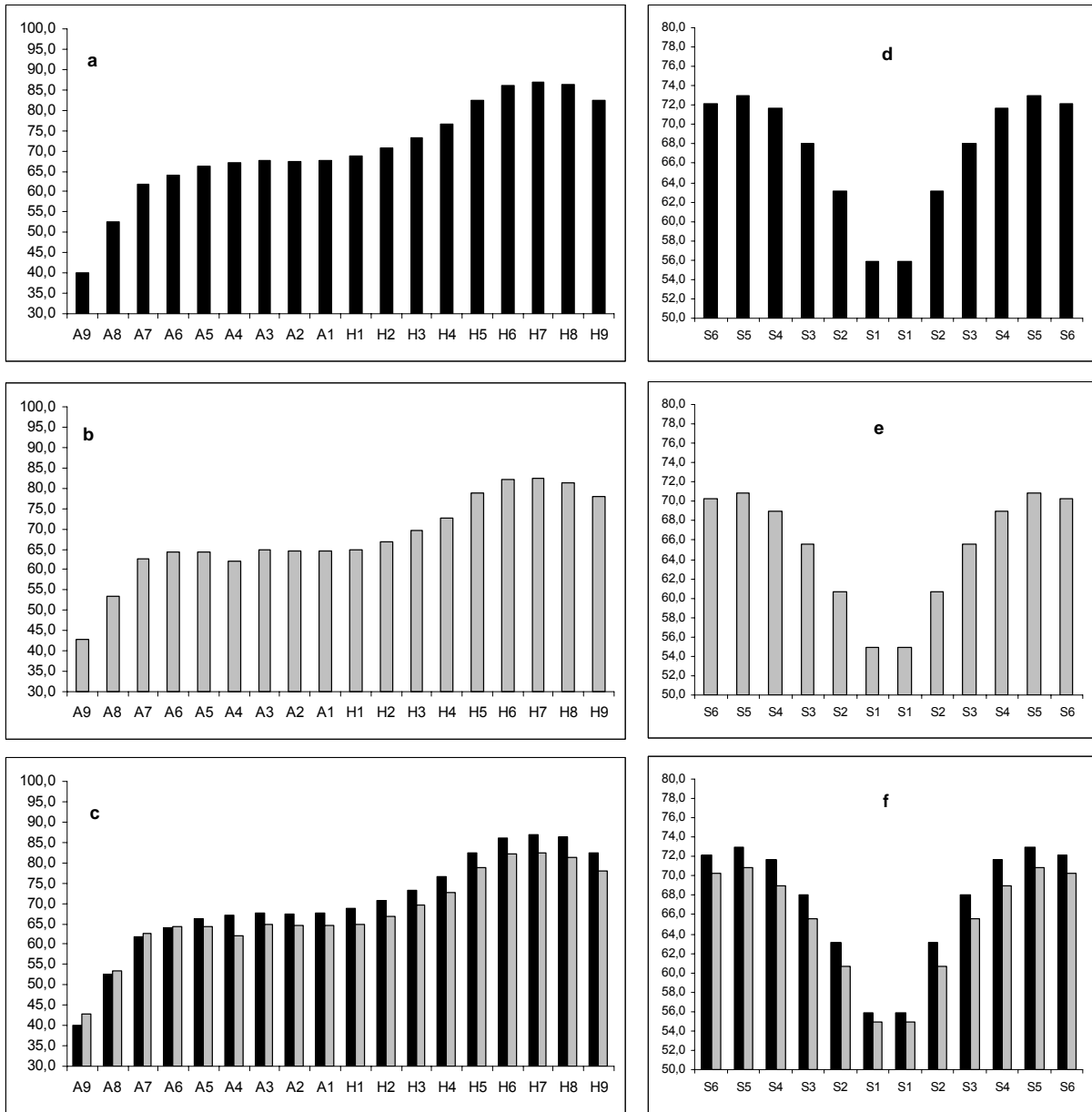


Abb. 40: Flügelform (a-c) und Schwanzform (d-f) von *Pyrrhula nipalensis uchidai*. Jeweils von oben: Männchen, Weibchen, beide Geschlechter im Vergleich (Männchen schwarze, Weibchen graue Balken). Längenangaben in mm.

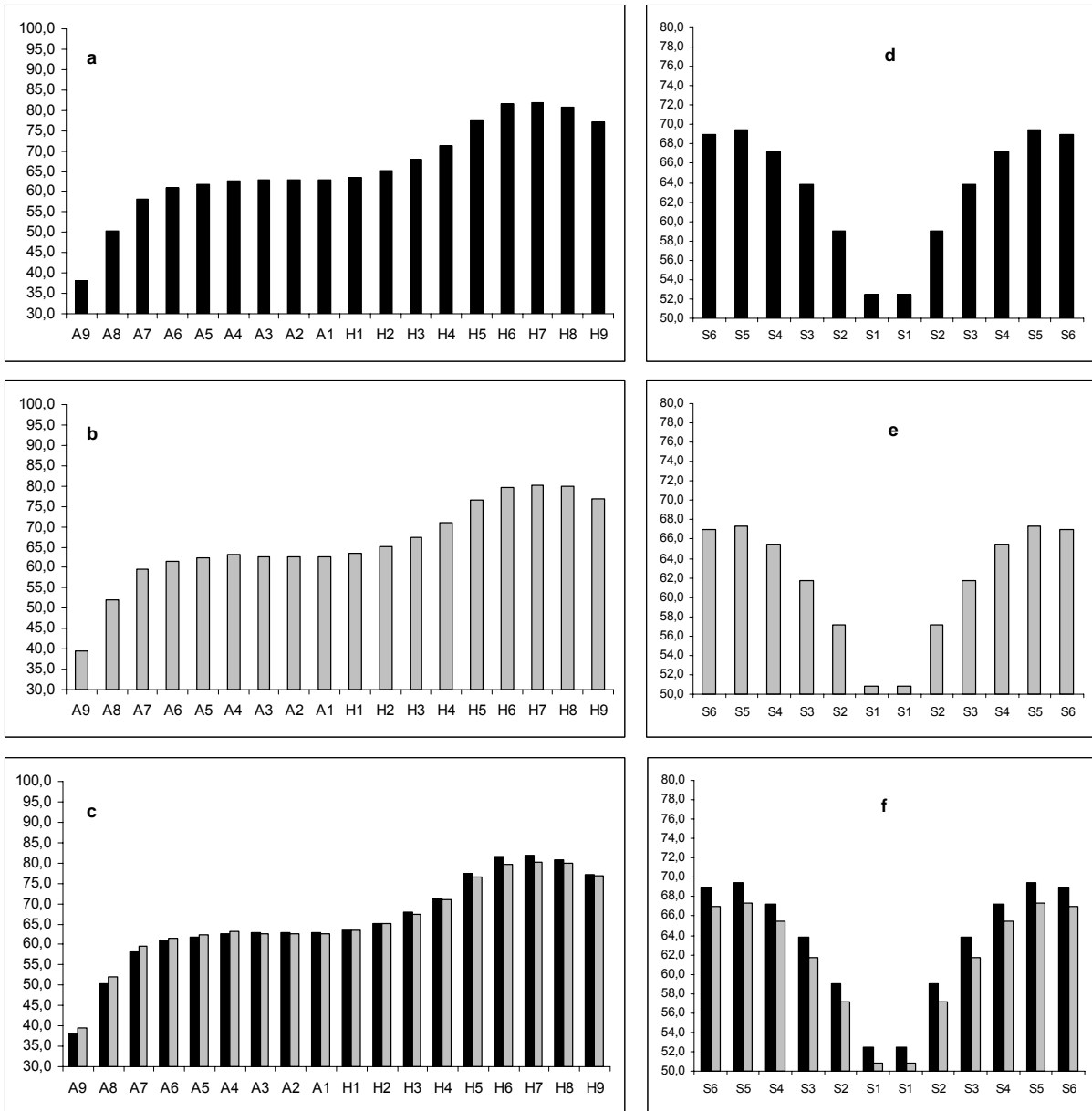


Abb. 41: Flügelform (a-c) und Schwanzform (d-f) von *Pyrrhula nipalensis waterstradti*. Jeweils von oben: Männchen, Weibchen, beide Geschlechter im Vergleich (Männchen schwarze, Weibchen graue Balken). Längenangaben in mm.

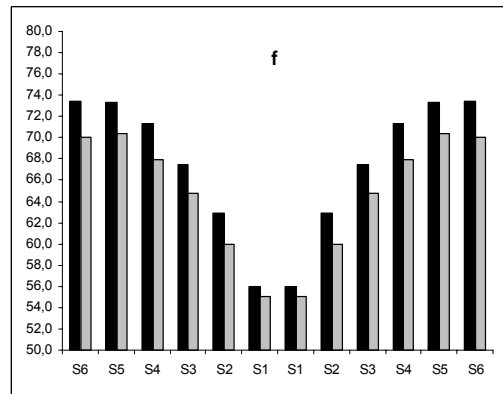
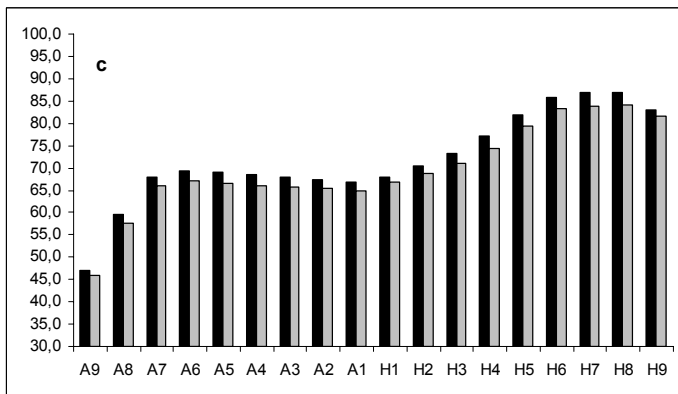
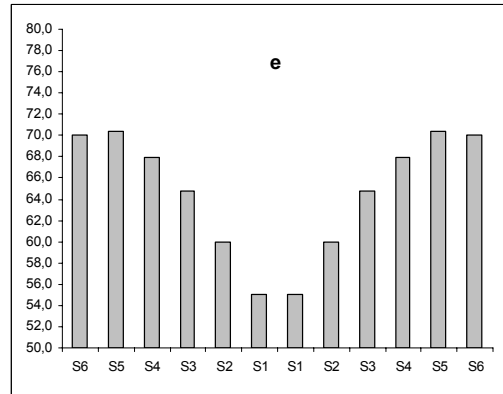
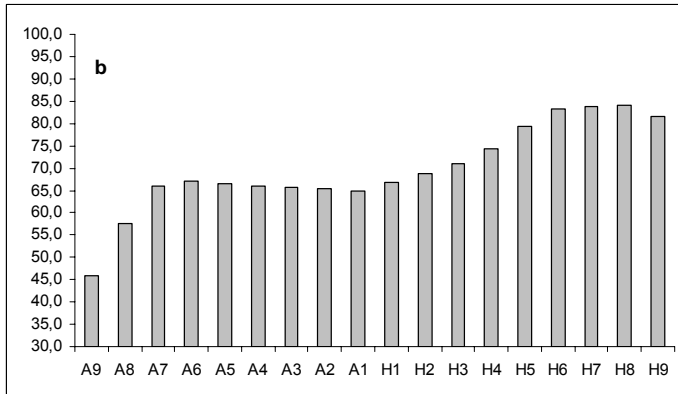
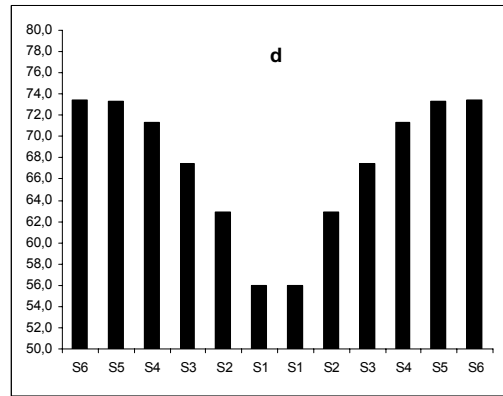
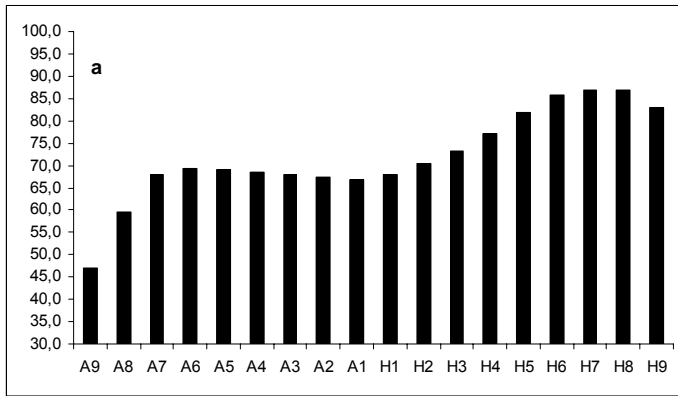


Abb. 42: Flügelform (a-c) und Schwanzform (d-f) von *Pyrrhula nipalensis victoriae*. Jeweils von oben: Männchen, Weibchen, beide Geschlechter im Vergleich (Männchen schwarze, Weibchen graue Balken). Längenangaben in mm.

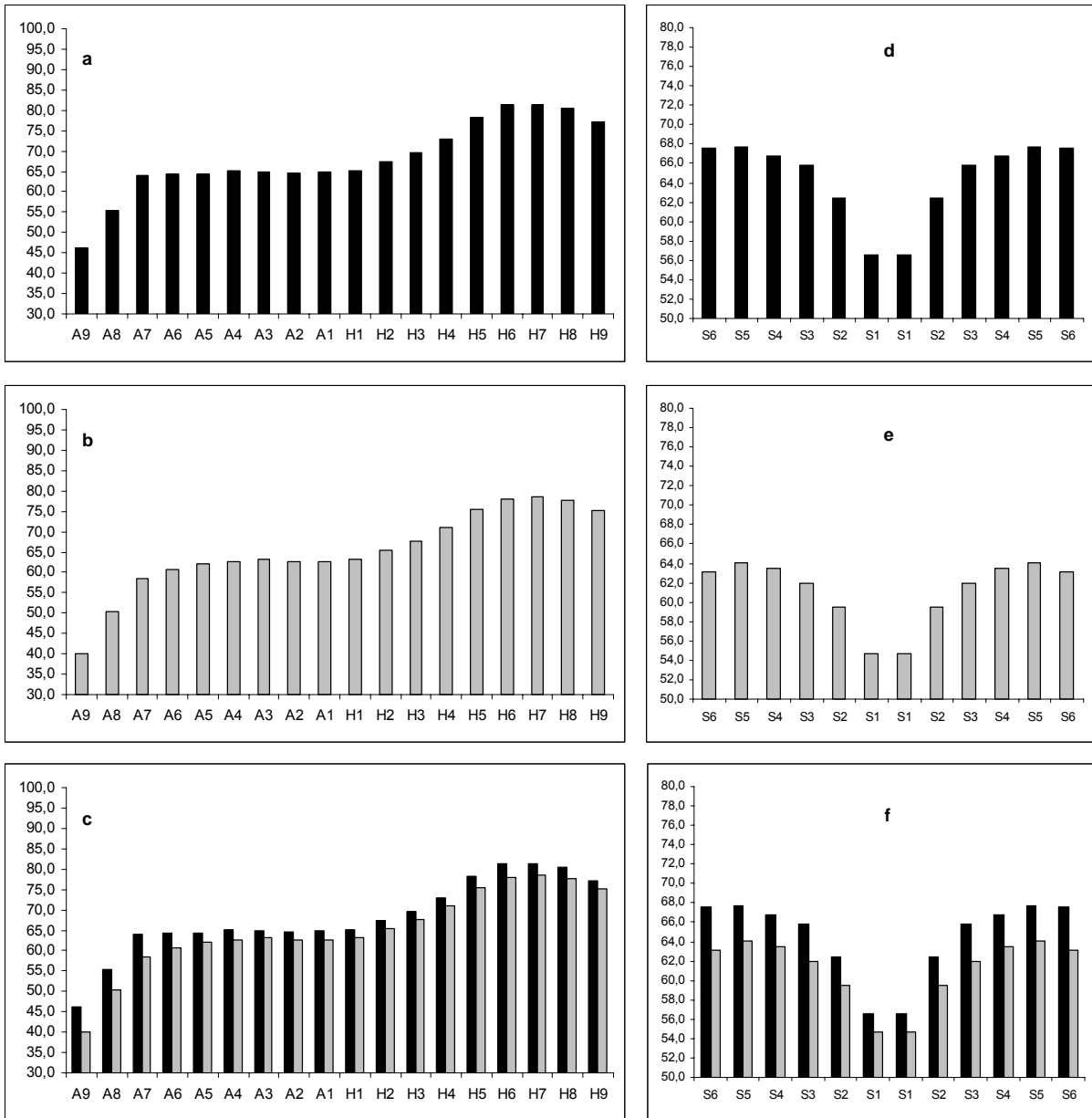


Abb. 43: Flügelform (a-c) und Schwanzform (d-f) von *Pyrrhula l. leucogenis*. Jeweils von oben: Männchen, Weibchen, beide Geschlechter im Vergleich (Männchen schwarze, Weibchen graue Balken). Längenangaben in mm.

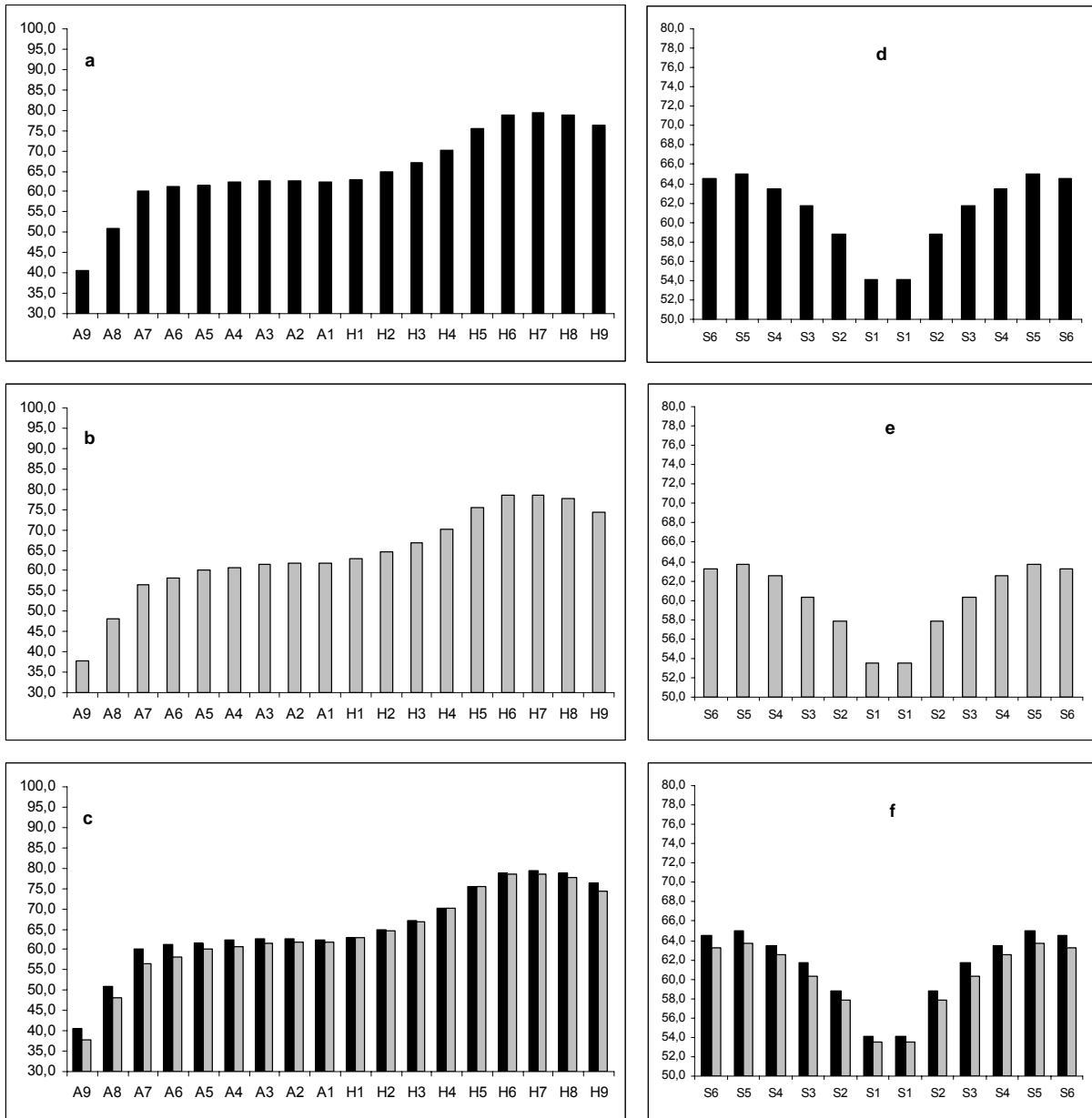


Abb. 44: Flügelform (a-c) und Schwanzform (d-f) von *Pyrrhula leucogenis steeri*. Jeweils von oben: Männchen, Weibchen, beide Geschlechter im Vergleich (Männchen schwarze, Weibchen graue Balken). Längenangaben in mm.

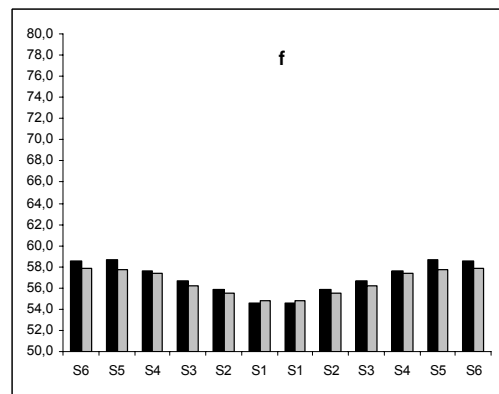
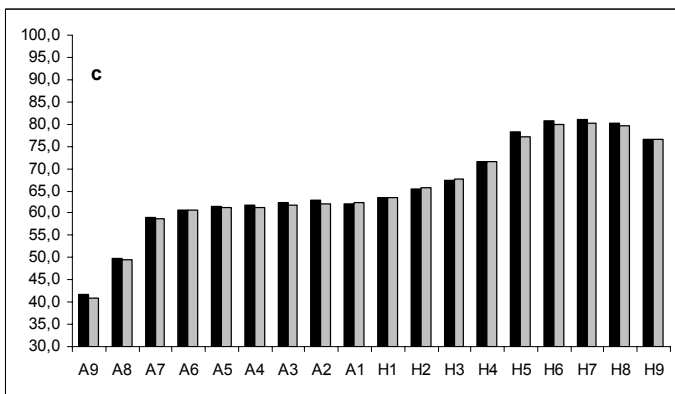
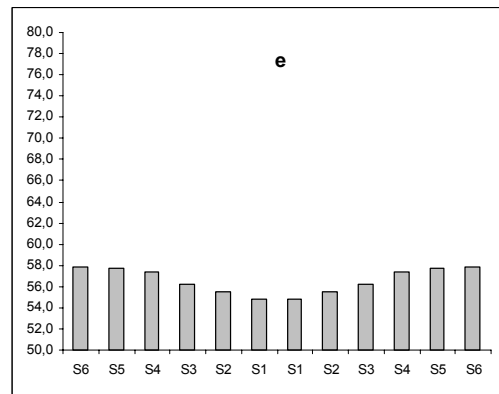
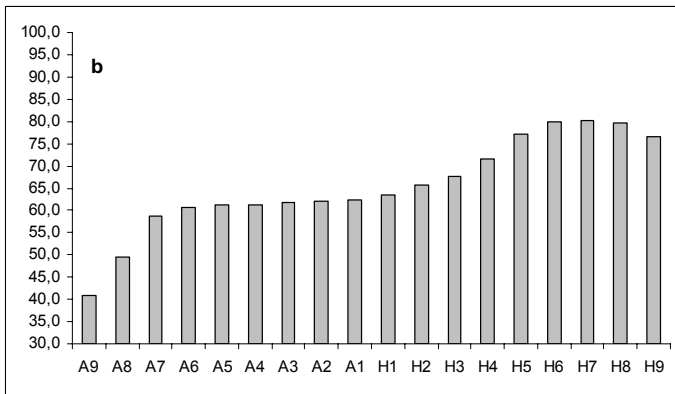
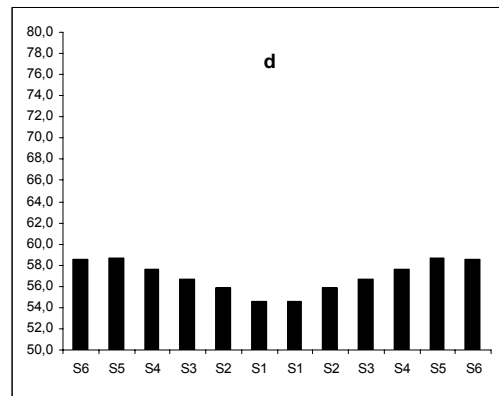
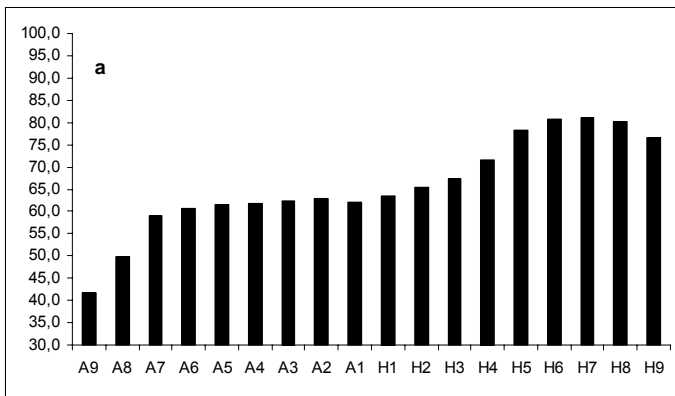


Abb. 45: Flügelform (a-c) und Schwanzform (d-f) von *Pyrrhula aurantiaca*. Jeweils von oben: Männchen, Weibchen, beide Geschlechter im Vergleich (Männchen schwarze, Weibchen graue Balken). Längenangaben in mm.

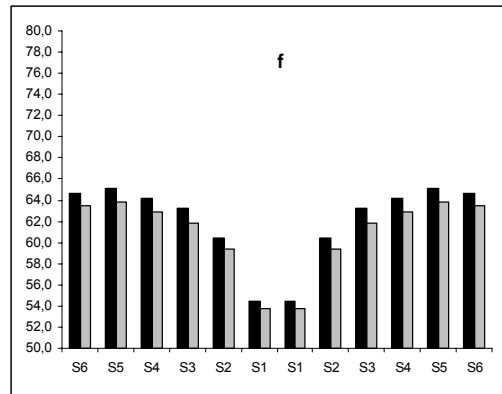
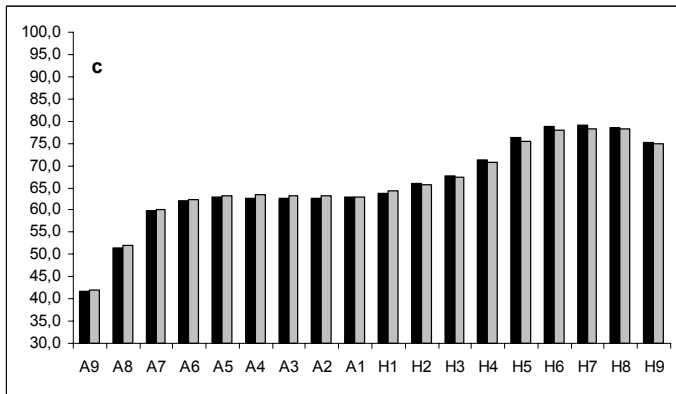
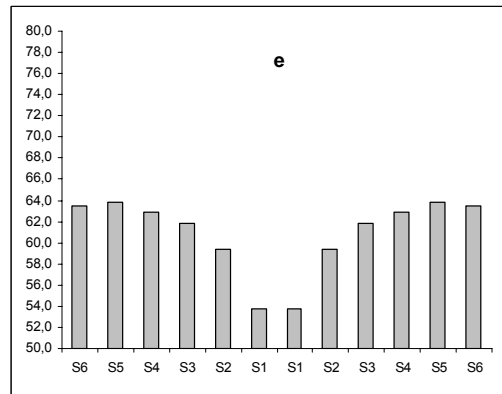
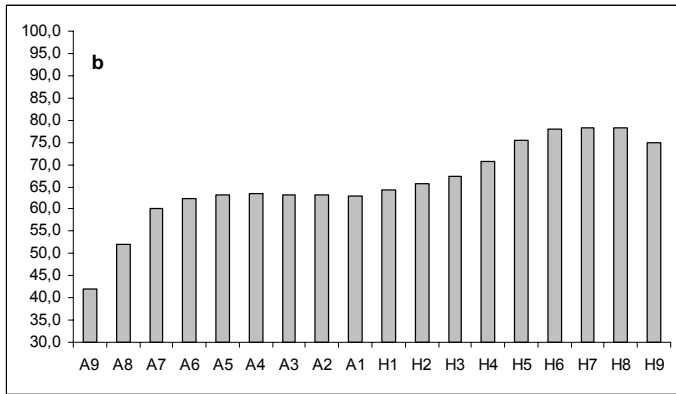
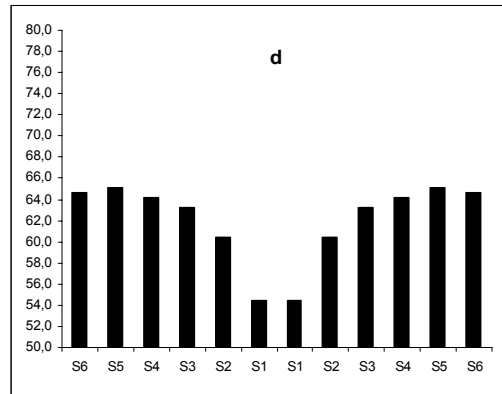
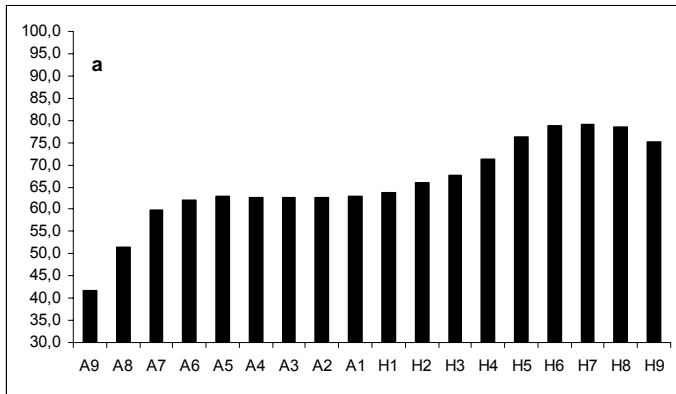


Abb. 46: Flügelform (a-c) und Schwanzform (d-f) von *Pyrrhula erythrocephala*. Jeweils von oben: Männchen, Weibchen, beide Geschlechter im Vergleich (Männchen schwarze, Weibchen graue Balken). Längenangaben in mm.

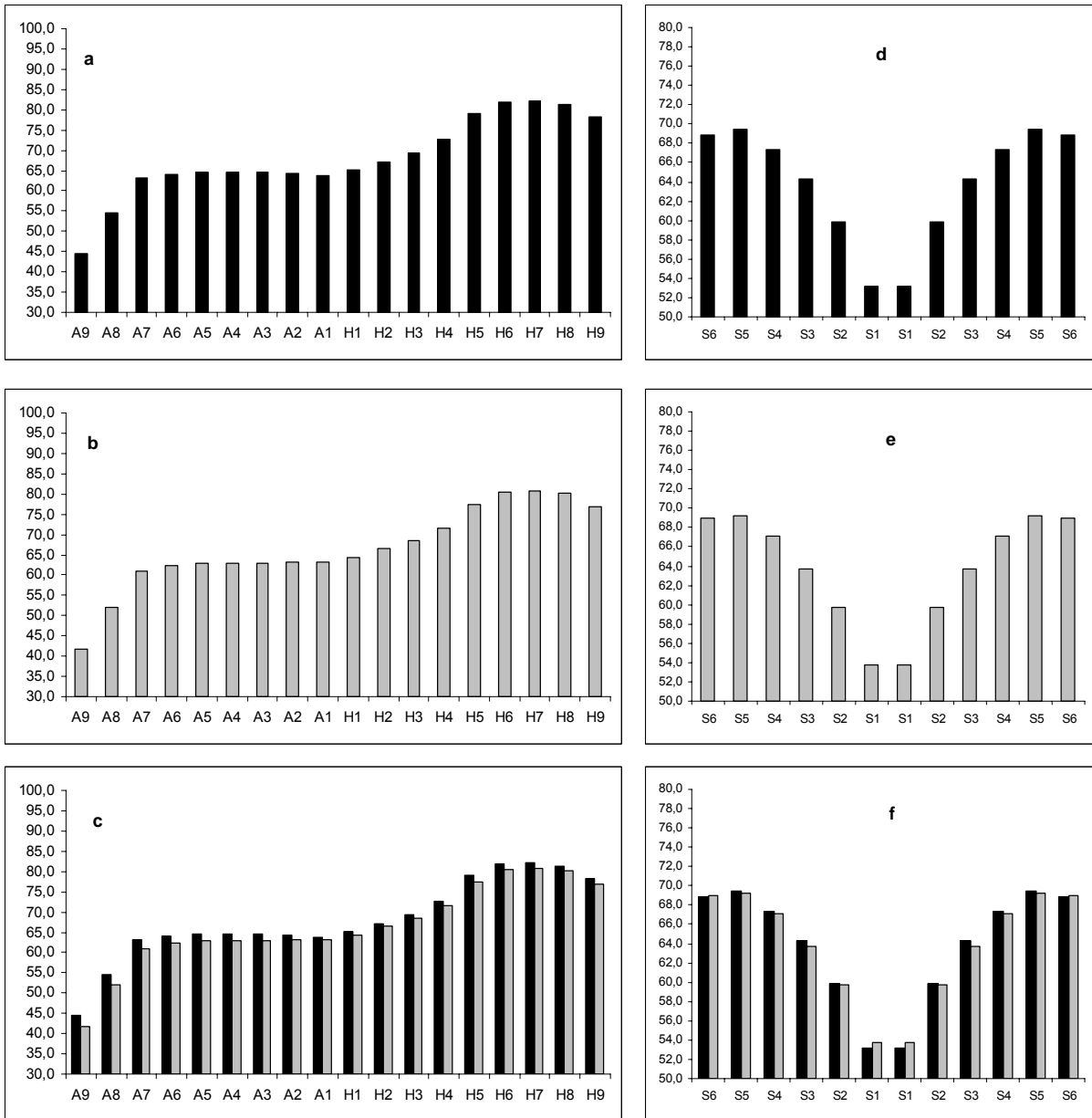


Abb. 47: Flügelform (a-c) und Schwanzform (d-f) von *Pyrrhula e. erythaca*. Jeweils von oben: Männchen, Weibchen, beide Geschlechter im Vergleich (Männchen schwarze, Weibchen graue Balken). Längenangaben in mm.

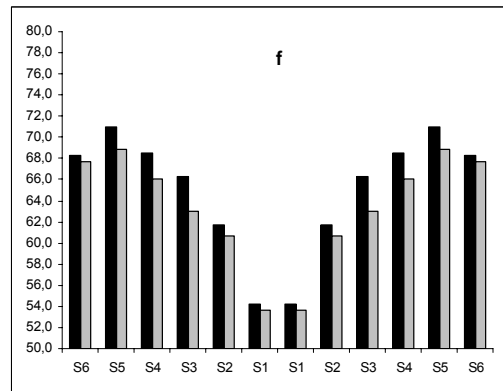
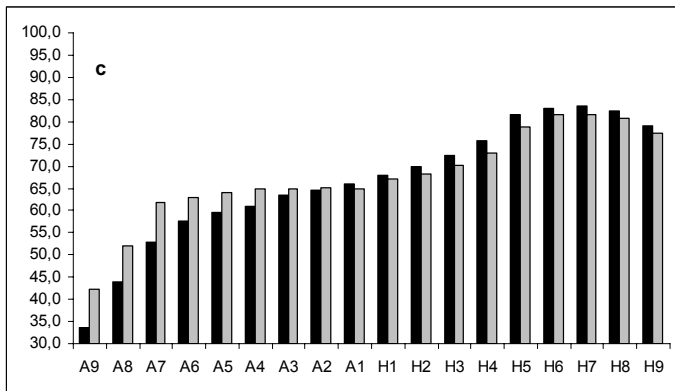
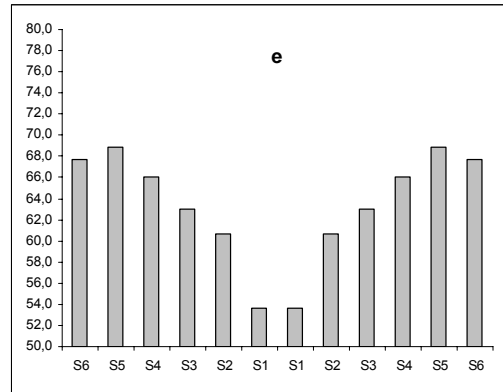
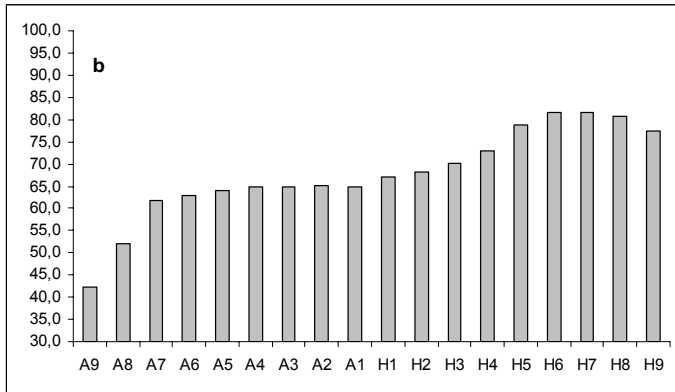
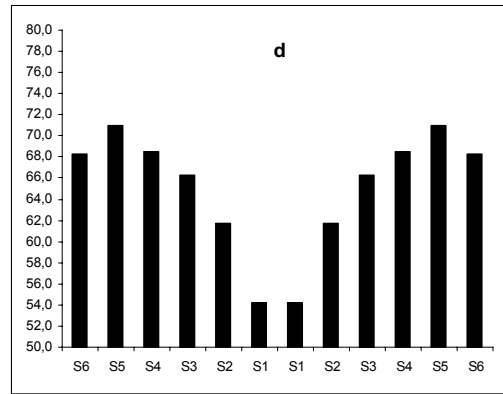
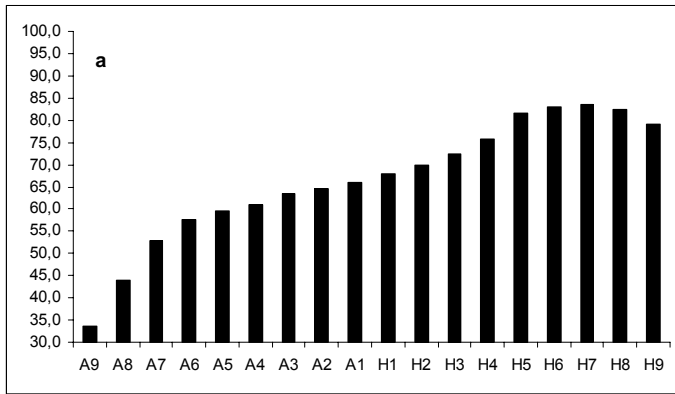


Abb. 48: Flügelform (a-c) und Schwanzform (d-f) von *Pyrrhula erythaca owstoni*. Jeweils von oben: Männchen, Weibchen, beide Geschlechter im Vergleich (Männchen schwarze, Weibchen graue Balken). Längenangaben in mm.

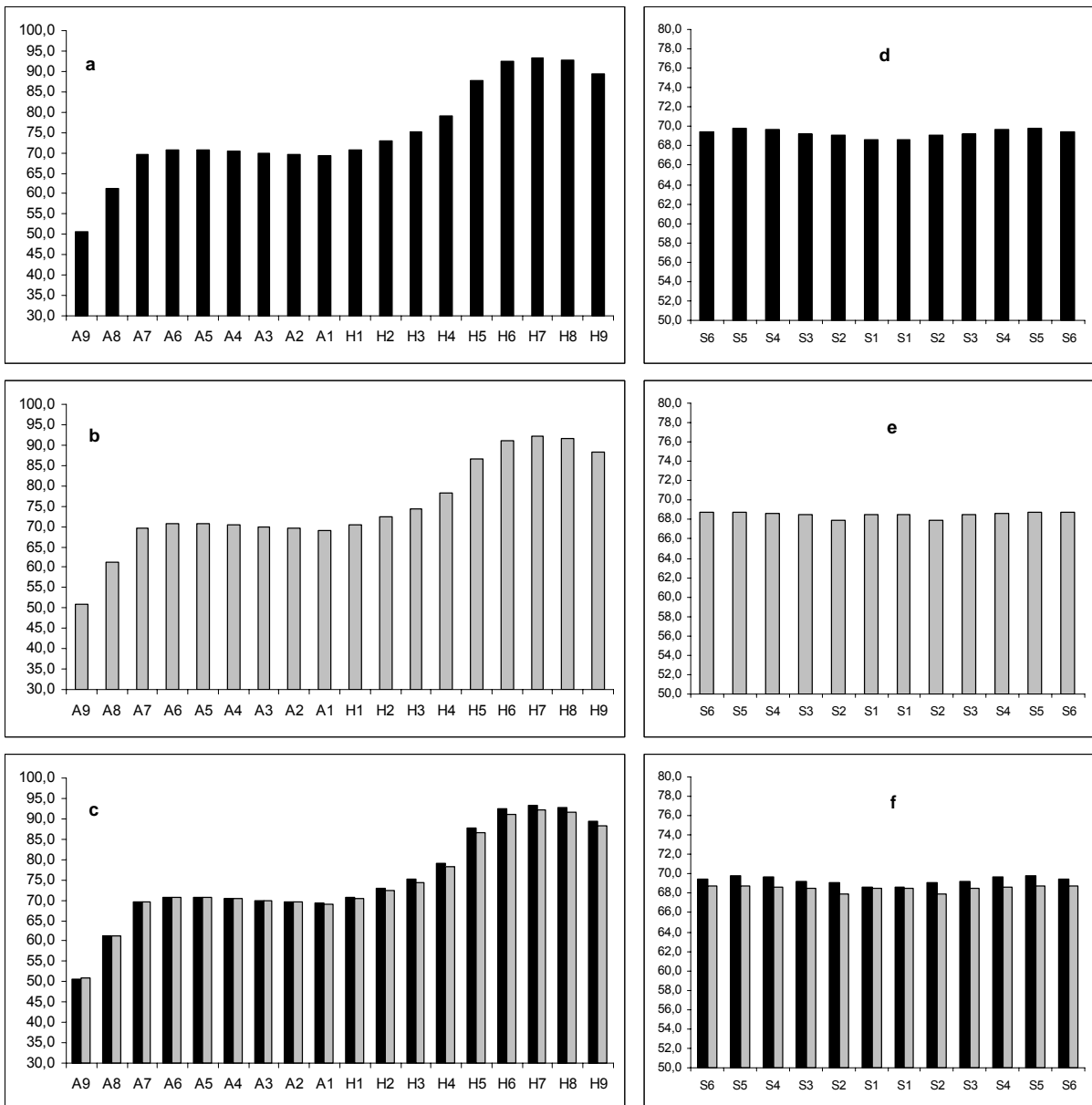


Abb. 49: Flügelform (a-c) und Schwanzform (d-f) von *Pyrrhula p. pyrrhula* (Skandinavien). Jeweils von oben: Männchen, Weibchen, beide Geschlechter im Vergleich (Männchen schwarze, Weibchen graue Balken). Längenangaben in mm.

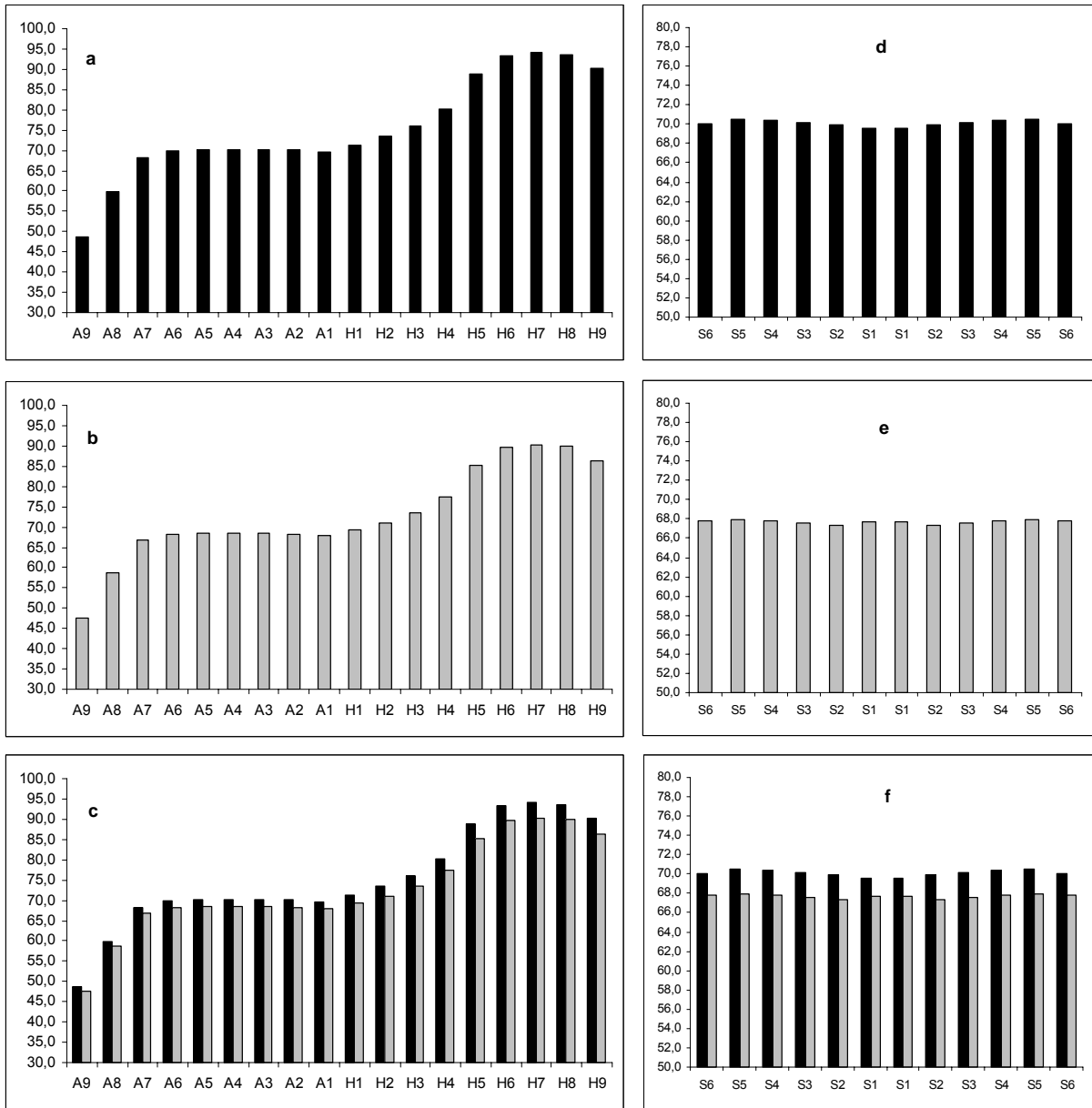


Abb. 50: Flügelform (a-c) und Schwanzform (d-f) von *Pyrrhula p. pyrrhula* (Sibirien). Jeweils von oben: Männchen, Weibchen, beide Geschlechter im Vergleich (Männchen schwarze, Weibchen graue Balken). Längenangaben in mm.

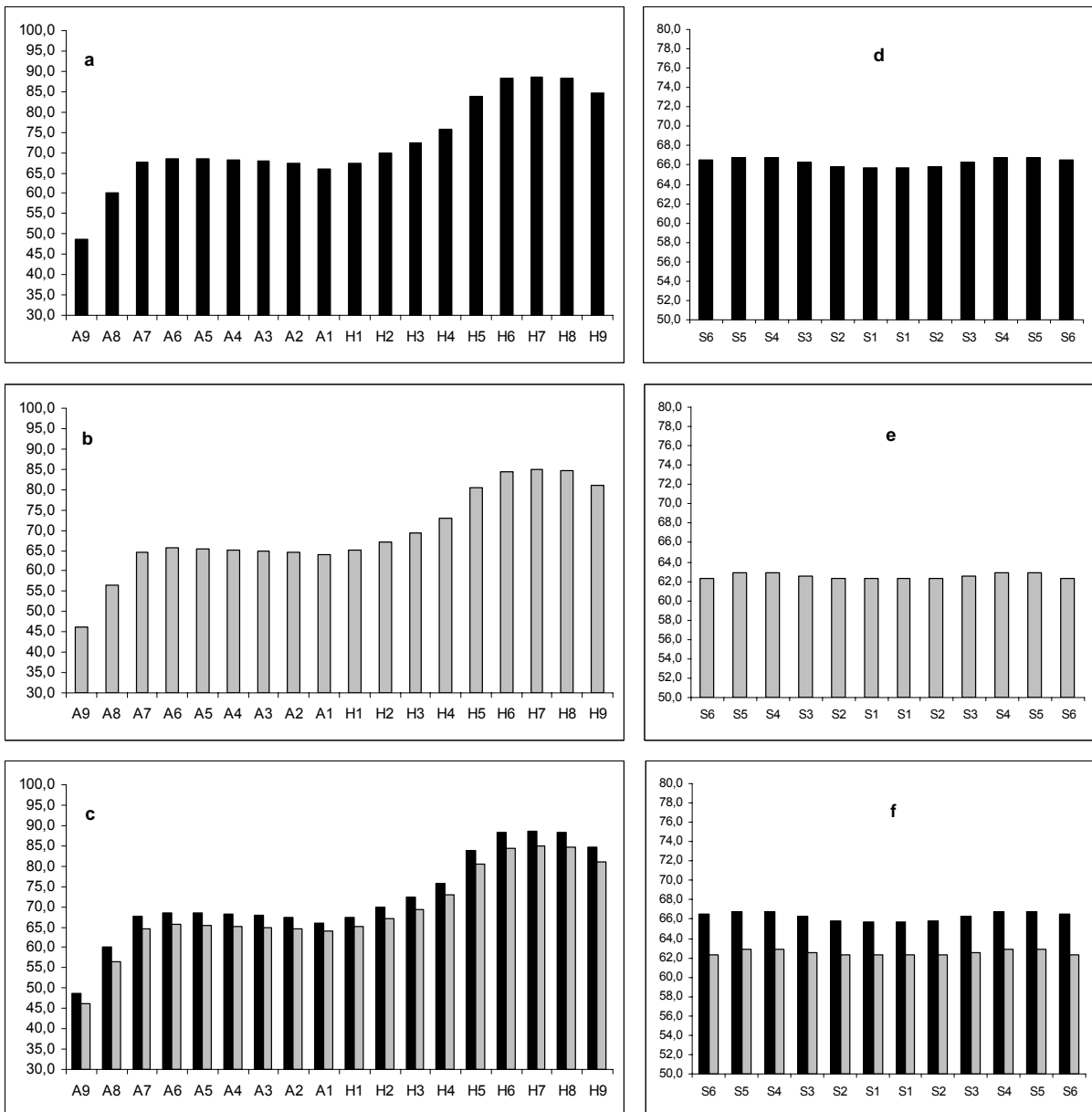


Abb. 51: Flügelform (a-c) und Schwanzform (d-f) von *Pyrrhula pyrrhula europaea*. Jeweils von oben: Männchen, Weibchen, beide Geschlechter im Vergleich (Männchen schwarze, Weibchen graue Balken). Längenangaben in mm.

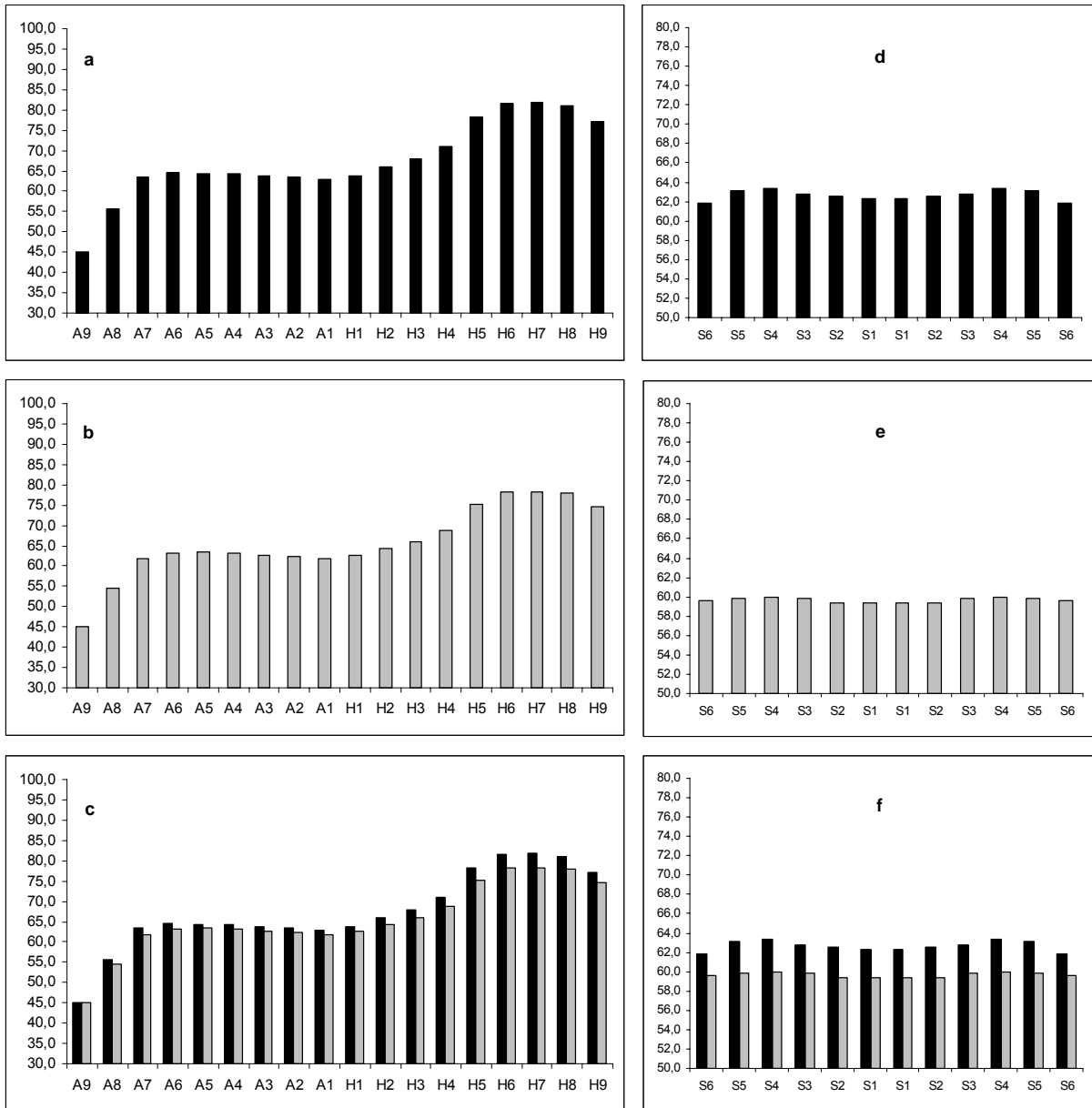


Abb. 52: Flügelform (a-c) und Schwanzform (d-f) von *Pyrrhula pyrrhula pileata*. Jeweils von oben: Männchen, Weibchen, beide Geschlechter im Vergleich (Männchen schwarze, Weibchen graue Balken). Längenangaben in mm.

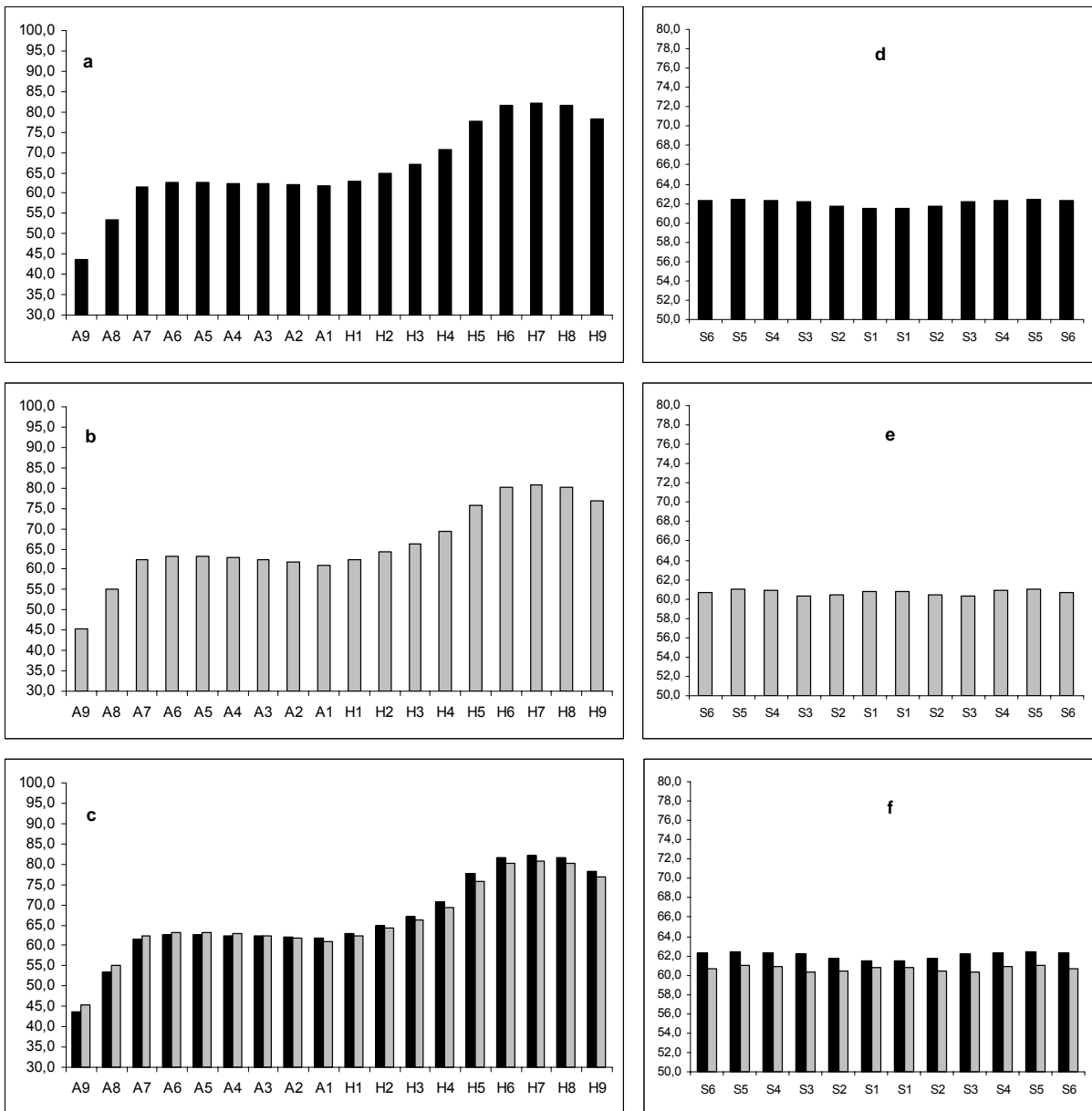


Abb. 53: Flügelform (a-c) und Schwanzform (d-f) von *Pyrrhula pyrrhula iberiae*. Jeweils von oben: Männchen, Weibchen, beide Geschlechter im Vergleich (Männchen schwarze, Weibchen graue Balken). Längenangaben in mm.

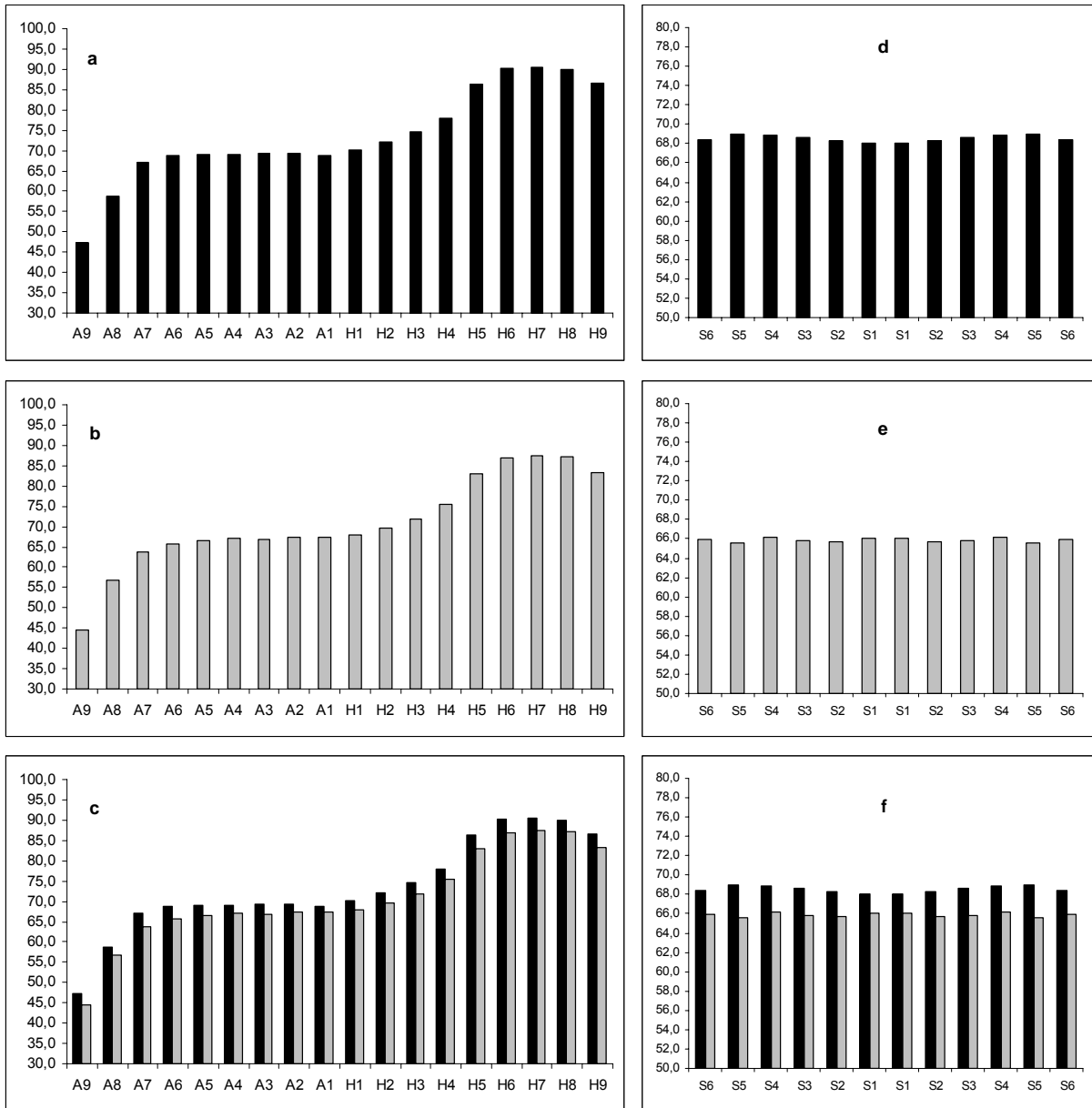


Abb. 54: Flügelform (a-c) und Schwanzform (d-f) von *Pyrrhula pyrrhula rossikowi*. Jeweils von oben: Männchen, Weibchen, beide Geschlechter im Vergleich (Männchen schwarze, Weibchen graue Balken). Längenangaben in mm.

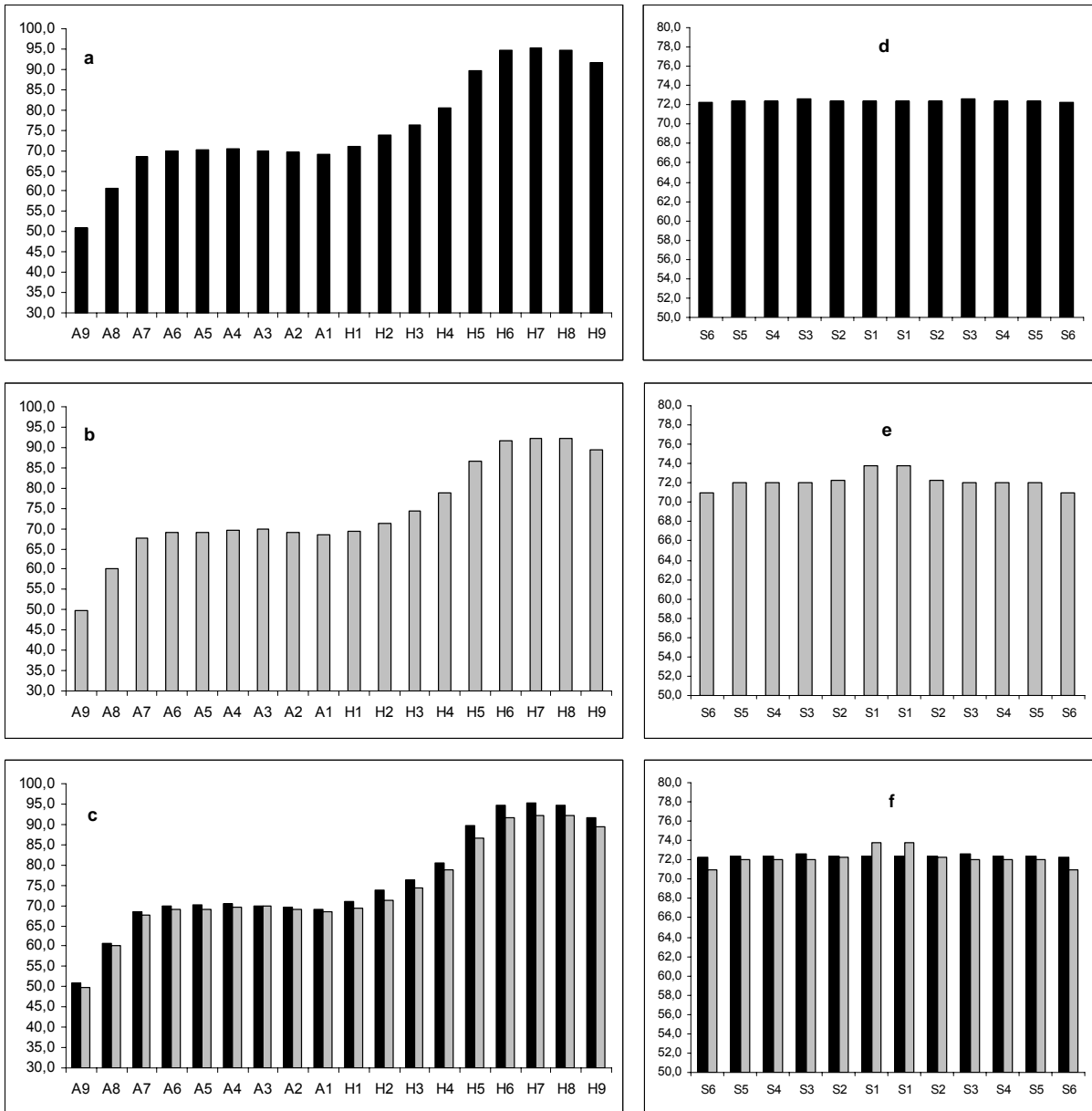


Abb. 55: Flügelform (a-c) und Schwanzform (d-f) von *Pyrrhula pyrrhula cassinii*. Jeweils von oben: Männchen, Weibchen, beide Geschlechter im Vergleich (Männchen schwarze, Weibchen graue Balken). Längenangaben in mm.

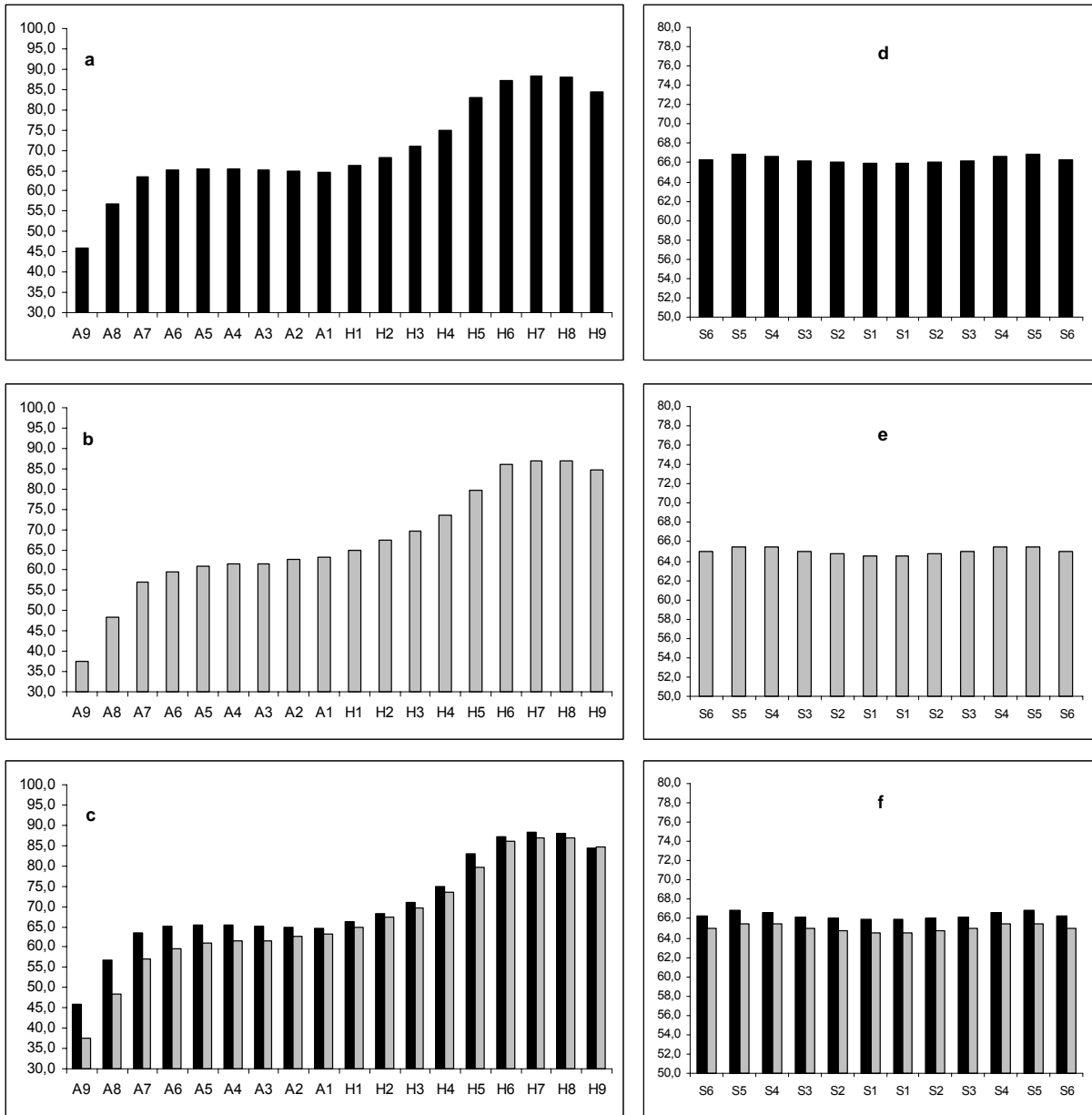


Abb. 56: Flügelform (a-c) und Schwanzform (d-f) von *Pyrrhula pyrrhula kurilensis*. Jeweils von oben: Männchen, Weibchen, beide Geschlechter im Vergleich (Männchen schwarze, Weibchen graue Balken). Längenangaben in mm.

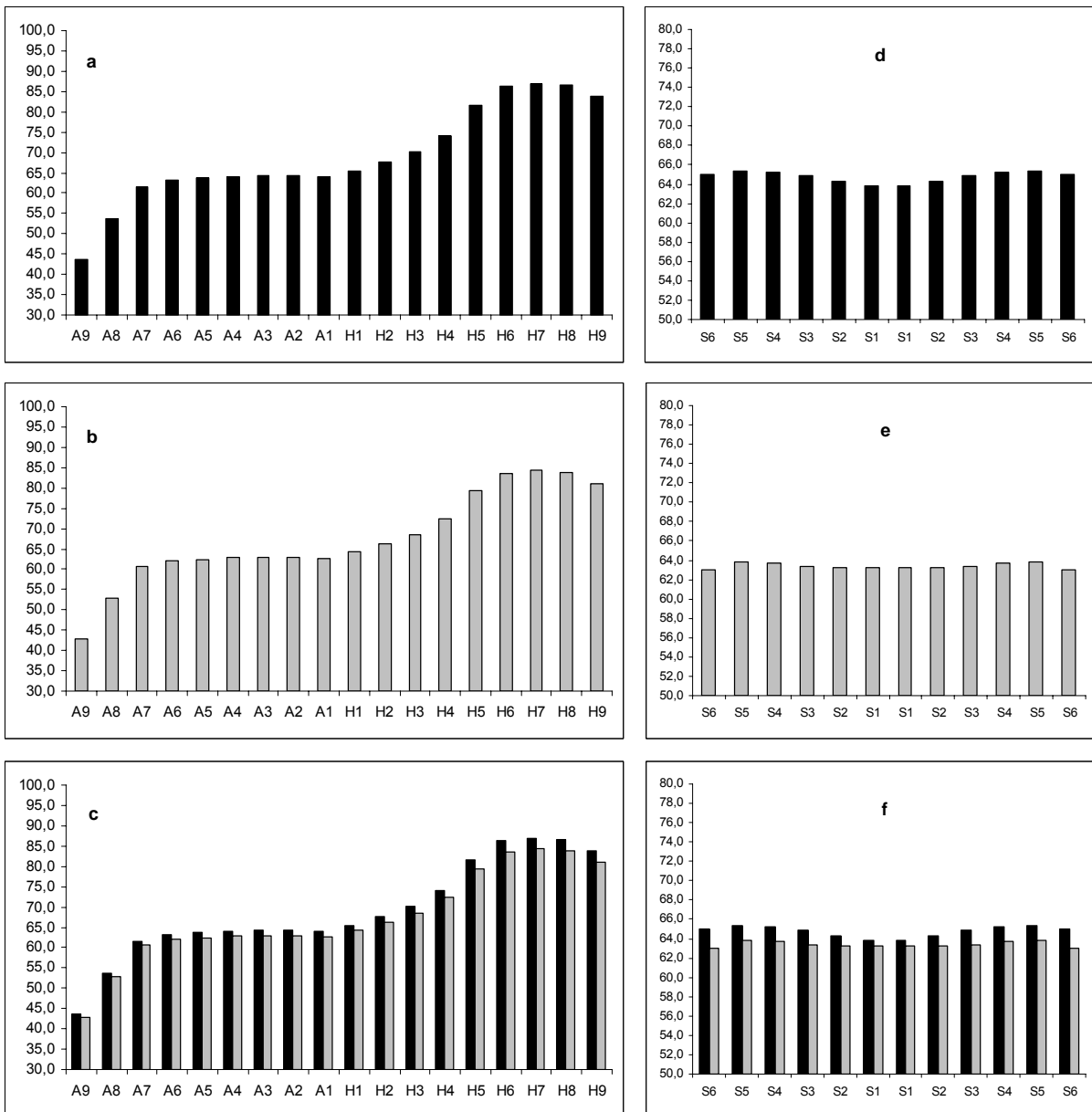


Abb. 57: Flügelform (a-c) und Schwanzform (d-f) von *Pyrrhula (pyrrhula) griseiventris*. Jeweils von oben: Männchen, Weibchen, beide Geschlechter im Vergleich (Männchen schwarze, Weibchen graue Balken). Längenangaben in mm.

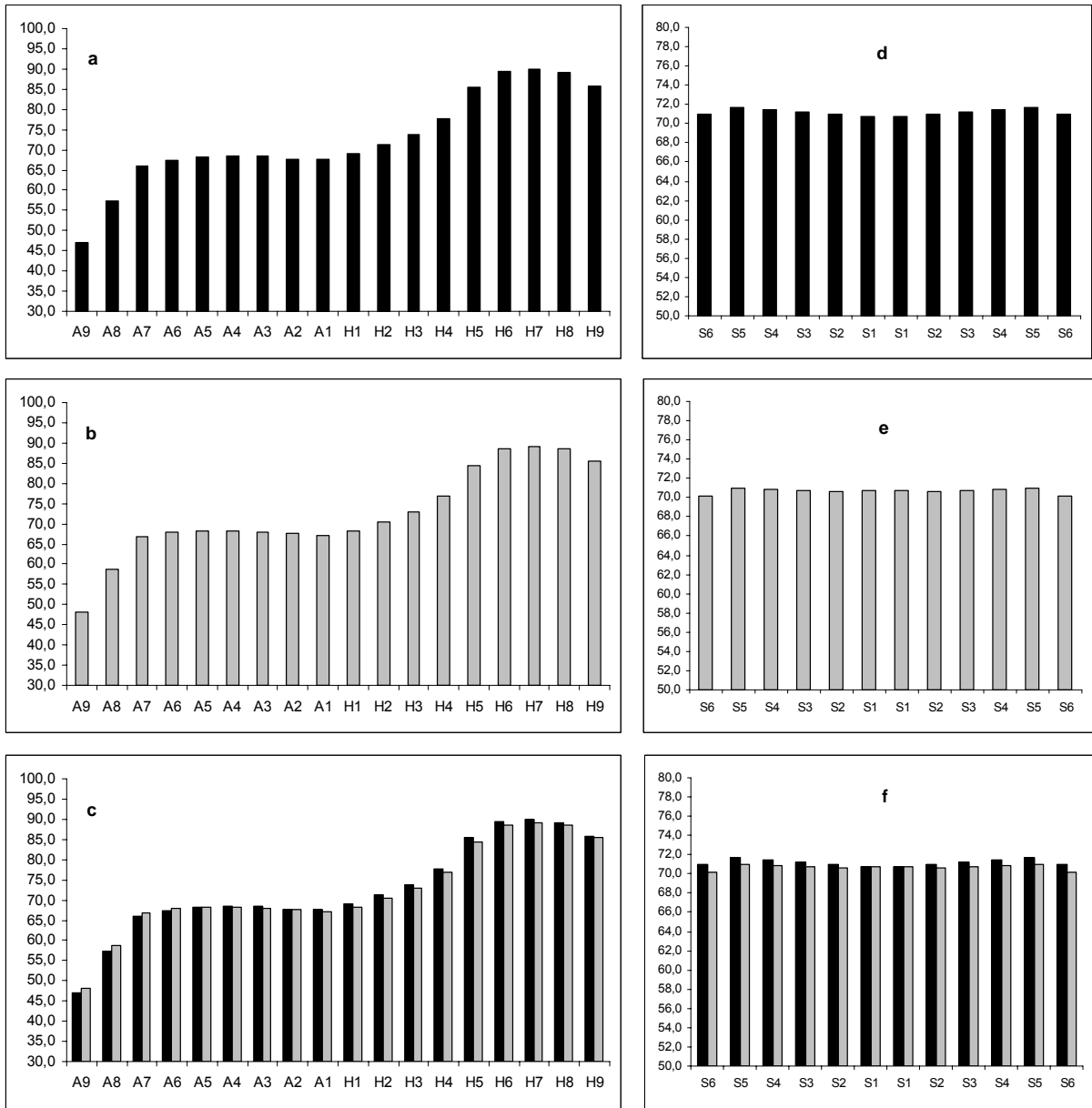


Abb. 58: Flügelform (a-c) und Schwanzform (d-f) von *Pyrrhula (pyrrhula) cineracea*. Jeweils von oben: Männchen, Weibchen, beide Geschlechter im Vergleich (Männchen schwarze, Weibchen graue Balken). Längenangaben in mm.

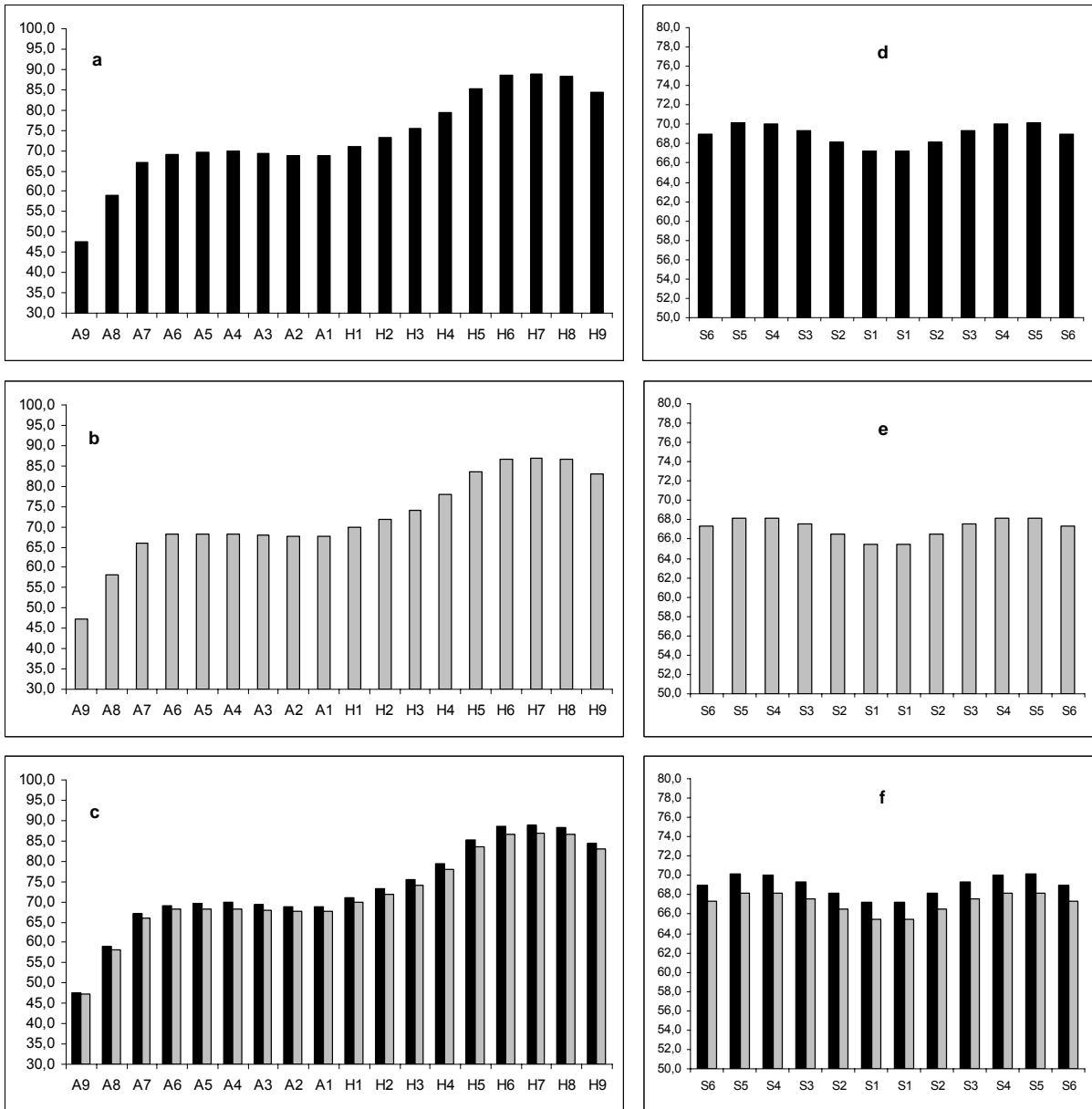


Abb. 59: Flügelform (a-c) und Schwanzform (d-f) von *Pyrrhula (pyrrhula) murina*. Jeweils von oben: Männchen, Weibchen, beide Geschlechter im Vergleich (Männchen schwarze, Weibchen graue Balken). Längenangaben in mm.

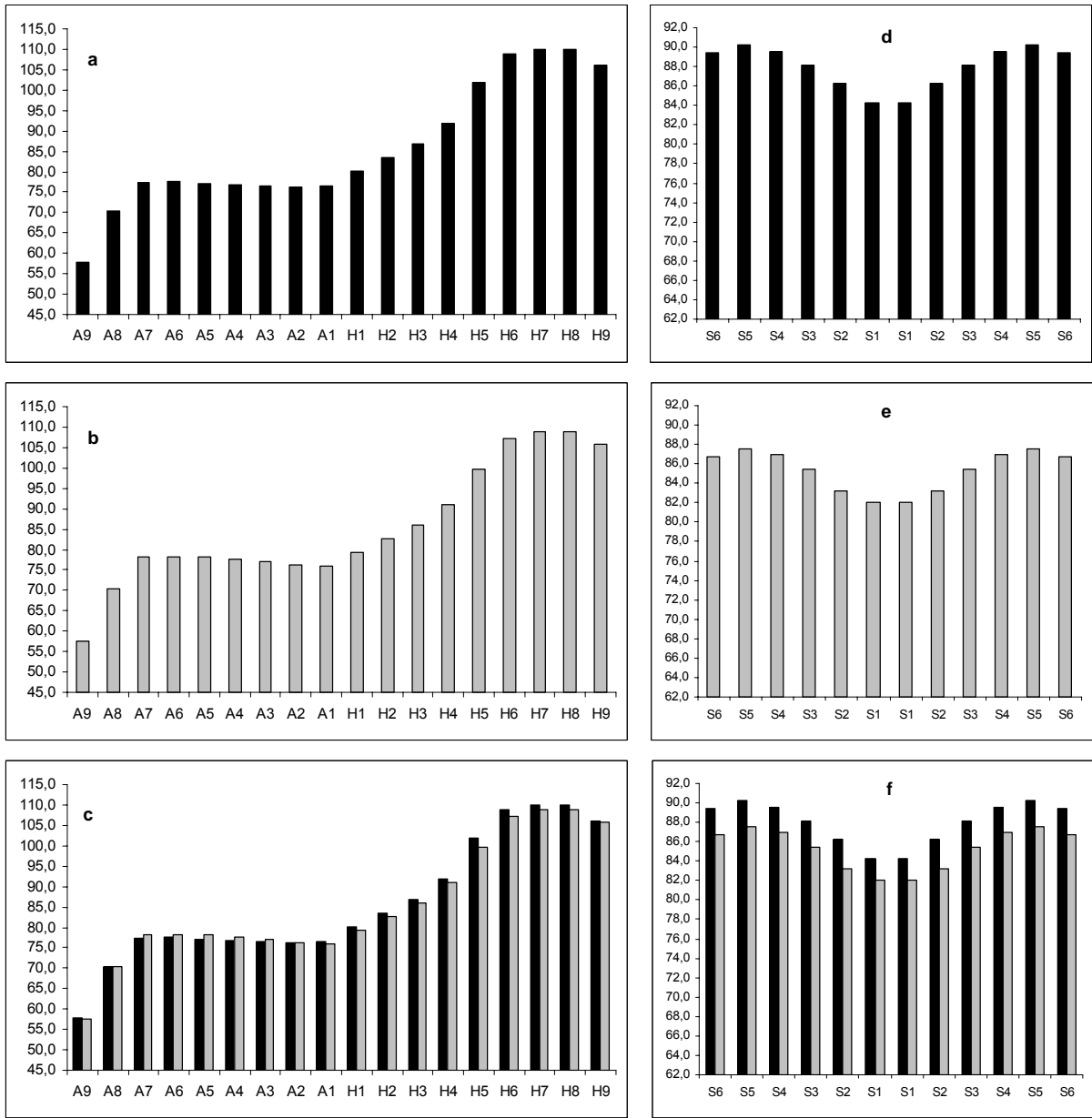


Abb. 60: Flügelform (a-c) und Schwanzform (d-f) von *Pinicola e. enucleator*. Jeweils von oben: Männchen, Weibchen, beide Geschlechter im Vergleich (Männchen schwarze, Weibchen graue Balken). Längenangaben in mm.

Anhang IV: Diskriminanzanalysen der morphometrische Differenzierungen

Tab. 18: Parameter zur Beurteilung der Qualität der Diskriminanzfunktionen. „Eigen“ - Eigenwert, „%“ bzw. „% ges“ - Prozentwerte der Varianz bzw. kumulierte Prozentwerte, „K“ - Kanonischer Diskriminanzkoeffizient.

Fkt.	Pyrrhula & Pinicola				Pyrrhula				Pyrrhula pyrrhula s.l.			
	Eigen	%	% ges	K	Eigen	%	% ges	K	Eigen	%	% ges	K
1	27,963	62,7	62,7	0,983	28,553	79,0	79,0	0,983	7,62	85,8	85,8	0,94
2	10,704	24,0	86,7	0,956	4,425	12,2	91,3	0,903	0,727	8,2	94,0	0,649
3	3,872	8,7	95,3	0,891	1,760	4,9	96,1	0,799	0,529	6,0	100,0	0,588
4	1,136	2,5	97,9	0,729	0,707	2,0	98,1	0,643				
5	0,485	1,1	99,0	0,572	0,389	1,1	99,2	0,529				
6	0,211	0,5	99,5	0,418	0,175	0,5	99,7	0,386				
7	0,157	0,4	99,8	0,368	0,11	0,3	100,0	0,315				
8	0,075	0,2	100,0	0,264	0,014	0,0	100,0	0,118				
9	0,011	0,0	100,0	0,104								

Tab. 19: Strukturmatrizen der Diskriminanzanalysen. Sternchen (*) kennzeichnen die größte absolute Korrelation einer Variable mit einer Diskriminanzfunktion.

Pyrrhula & Pinicola									
Fkt.	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Fl.I.	-0,15	0,454	-0,155	0,066	0,391	0,113	0,684 *	0,289	0,048
Fl.sp.	-0,201	0,436	-0,324	-0,031	0,148	0,583 *	0,245	0,413	0,23
Schw.I.	0,083	0,483	-0,137	-0,075	0,77 *	0,031	0,289	0,201	0,025
Schw.st.	0,869 *	0,112	-0,288	-0,198	-0,024	0,143	0,196	0,178	-0,137
Schn.I. 1	0,036	0,8 *	0,185	0,424	-0,12	-0,049	0,13	-0,202	0,244
Schn.br. 1	0,044	0,122	0,303	0,47 *	0,381	0,396	0,463	-0,004	0,37
Schn.h.	0,008	0,4	0,23	0,72 *	0,186	0,108	0,185	0,408	-0,126
Tarsusl.	-0,145	0,408	0,676 *	-0,261	0,054	0,112	0,313	0,413	0,04
d _{Tarsus-sag}	-0,004	0,285 *	0,022	0,06	-0,037	-0,077	-0,007	0,005	0,023
d _{Tarsus-lat}	-0,064	0,316	0,099	0,113	0,129	0,474	0,314	-0,314	-0,569 *
Pyrrhula									
Fkt.	1	2	3	4	5	6	7	8	
Fl.I.	-0,109	0,055	0,474	0,471	-0,015	-0,45	0,55 *	0,041	
Fl.sp.	-0,159	-0,109	0,443	0,461	0,334	0,157	0,577 *	0,246	
Schw.I.	0,125	0,074	0,407	0,733 *	-0,357	-0,171	0,303	0,032	
Schw.st.	0,879 *	-0,248	-0,012	0,195	0,181	-0,067	0,246	-0,088	
Schn.I. 1	0,102	0,502	0,74 *	-0,014	0,218	-0,205	-0,201	0,217	
Schn.br. 1	0,048	0,361	0,406	0,071	-0,136	-0,103	0,471 *	0,087	
Schn.h.	0,037	0,406	0,698 *	-0,2	-0,207	-0,009	0,488	-0,079	
Tarsusl.	-0,115	0,773 *	-0,101	0,291	0,145	-0,176	0,422	0,158	
d _{Tarsus-sag}	0,021	0,136	0,211 *	0,037	0,057	-0,06	-0,08	0,078	
d _{Tarsus-lat}	-0,039	0,237	0,343	0,281	0,269	-0,028	0,116	-0,734 *	
Pyrrhula pyrrhula s.l.									
Fkt.	1	2	3						
Fl.I.	0,007	-0,007	-0,0434 *						
Fl.sp.	-0,153 *	-0,043	0,07						
Schw.I.	0,097	0,376	-0,562 *						
Schw.st.	0,216 *	0,069	0,16						
Schn.I. 1	0,472 *	-0,244	-0,236						
Schn.br. 1	0,294	-0,21	-0,397 *						
Schn.h.	0,31	-0,474	-0,549 *						
Tarsusl.	0,626 *	-0,055	-0,055						
d _{Tarsus-sag}	0,135 *	-0,034	-0,073						
d _{Tarsus-lat}	0,195 *	-0,092	0,037						

Anhang V: Morphometrische Differenzierungen

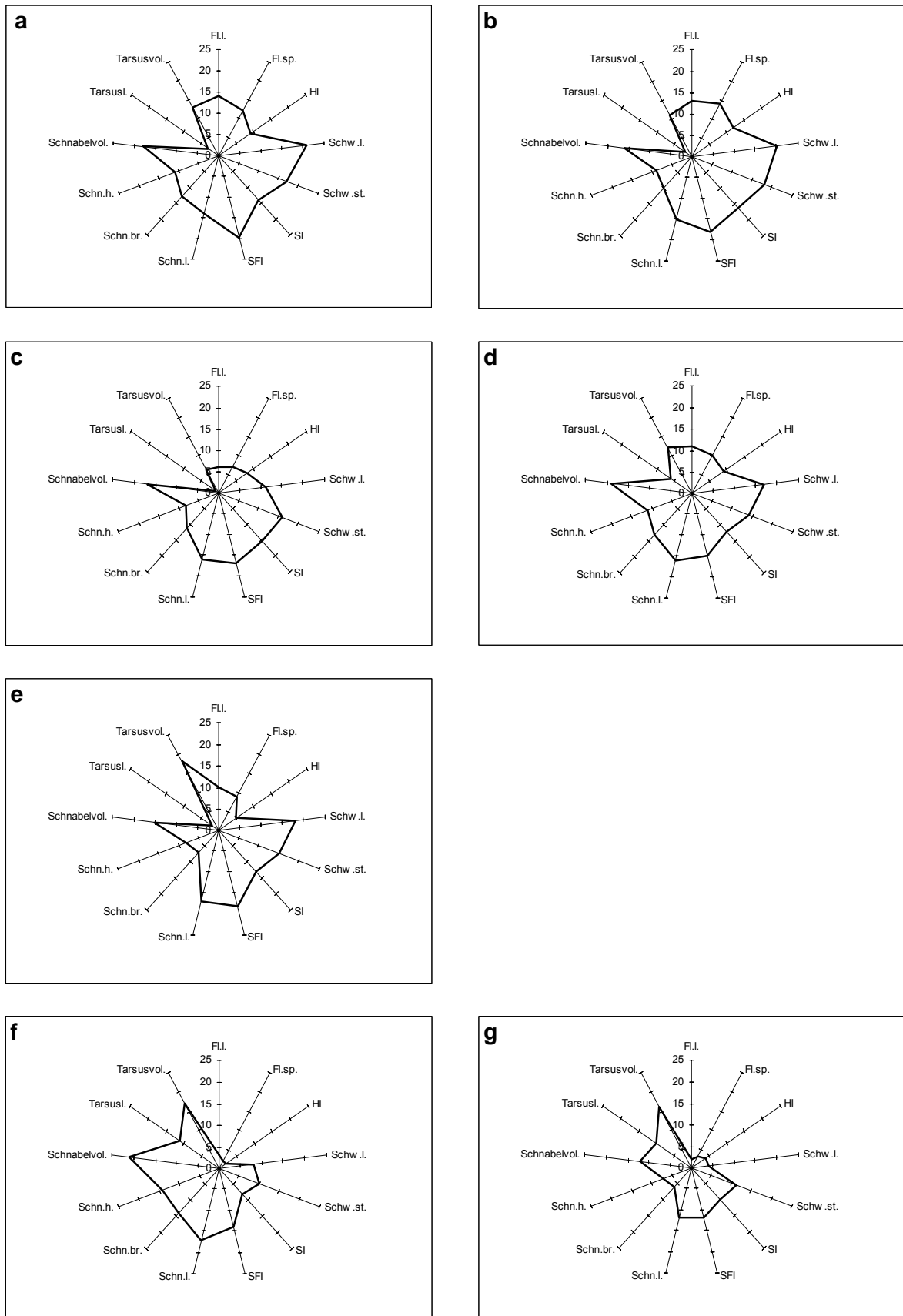


Abb. 61: Morphometrische Differenzierungsmuster bei den Südostasiatischen Gimpeln *Pyrrhula nipalensis* und *P. leucogenis*, angeordnet nach der Reihenfolge (Rangstufen 1 bis 22) der an den Achsenenden bezeichneten Merkmale. a - *P. n. nipalensis*, b - *P. n. ricketti*, c - *P. n. waterstradti*, d - *P. n. victoriae*, e - *P. n. uchidai*, f - *P. l. leucogenis*, g - *P. l. steeri*.

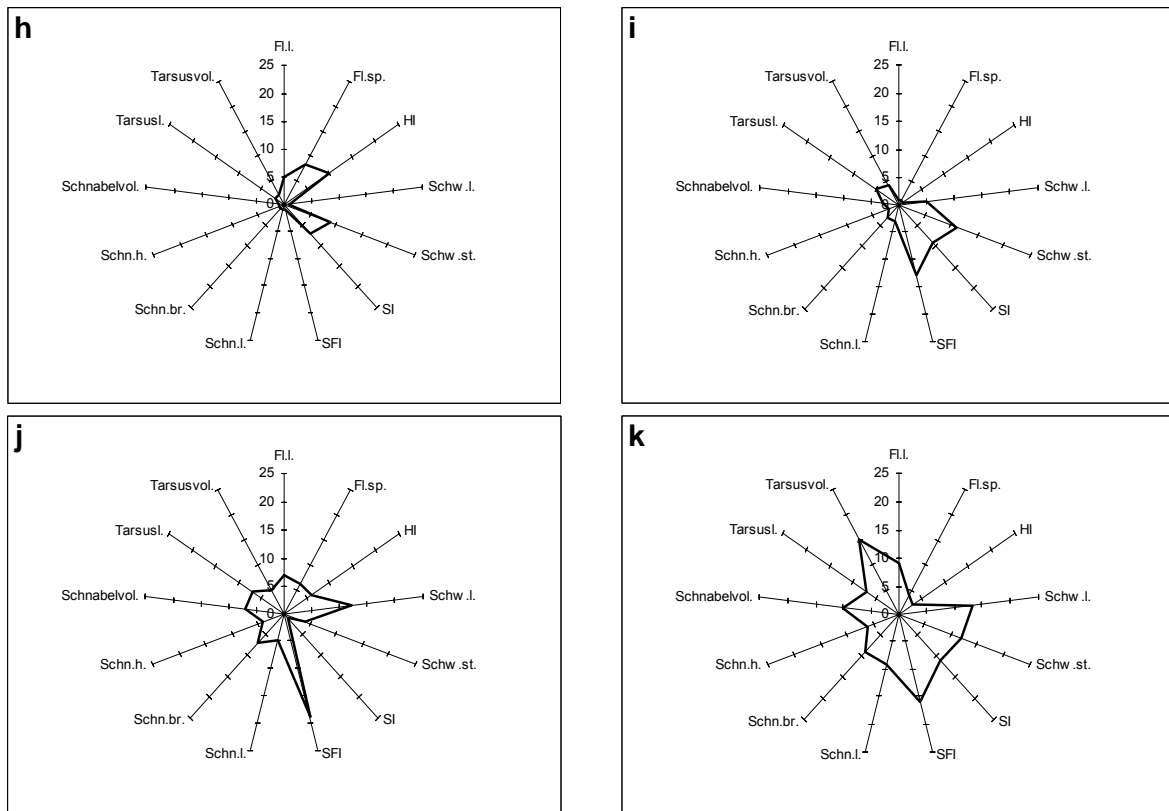


Abb. 62: Morphometrische Differenzierungsmuster bei den Himalayagimpeln *Pyrrhula aurantiaca*, *P. erythrocephala* und *P. erythaca*, angeordnet nach der Reihenfolge (Rangstufen 1 bis 22) der an den Achsenenden bezeichneten Merkmale. h - *P. aurantiaca*, i - *P. erythrocephala*, j - *P. e. erythaca*, k - *P. e. owstoni*.

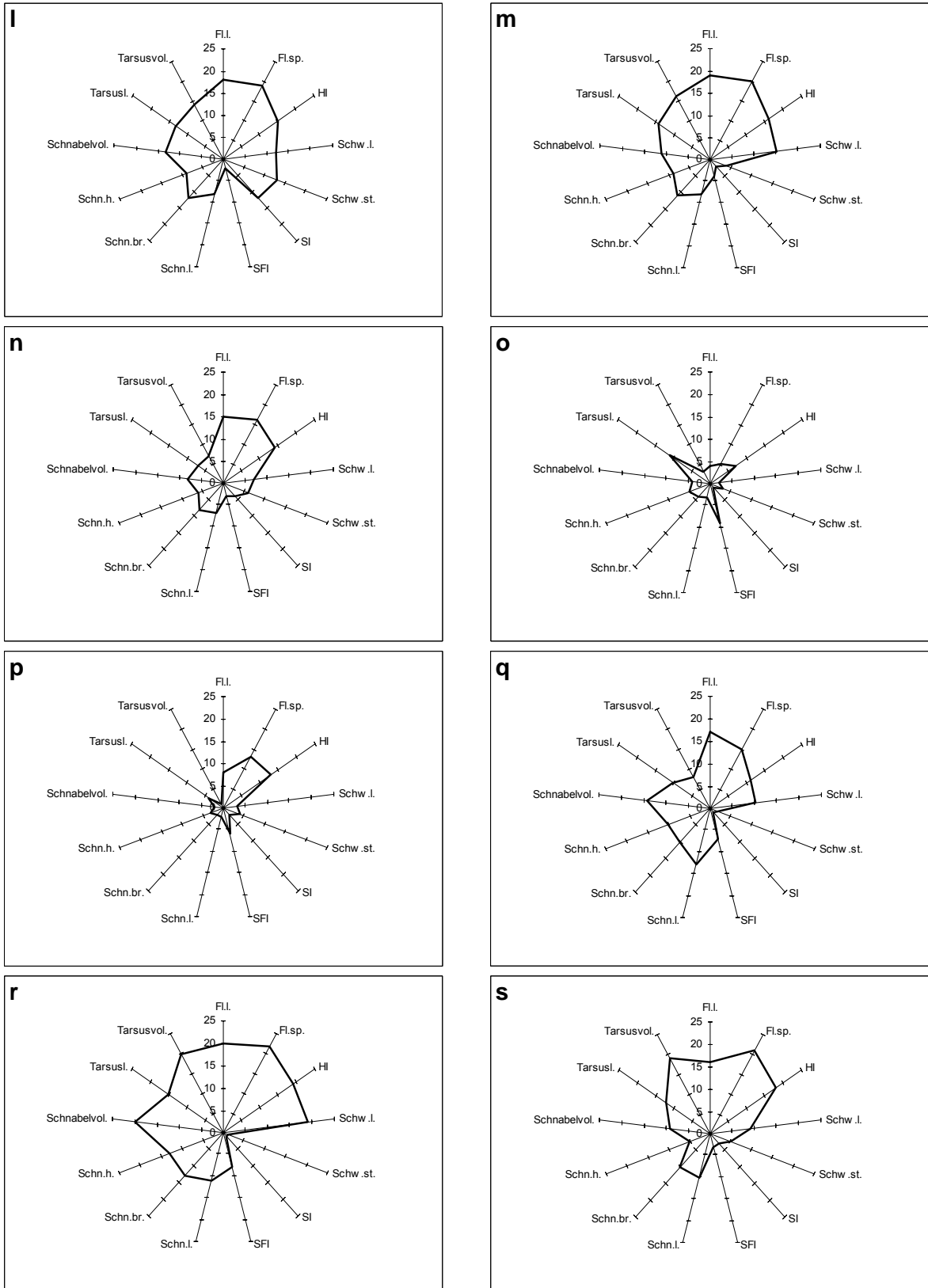


Abb. 63: Morphometrische Differenzierungsmuster bei den Eurasischen Gimpeln *Pyrrhula s. str.*, angeordnet nach der Reihenfolge (Rangstufen 1 bis 22) der an den Achsenenden bezeichneten Merkmale. l - *P. p. pyrrhula* (Skandinavien), m - *P. p. pyrrhula* (Sibirien), n - *P. p. europaeae*, o - *P. p. pileata*, p - *P. p. iberiae*, q - *P. p. rossikowi*, r - *P. p. cassinii*, s - *P. p. kurilensis*.

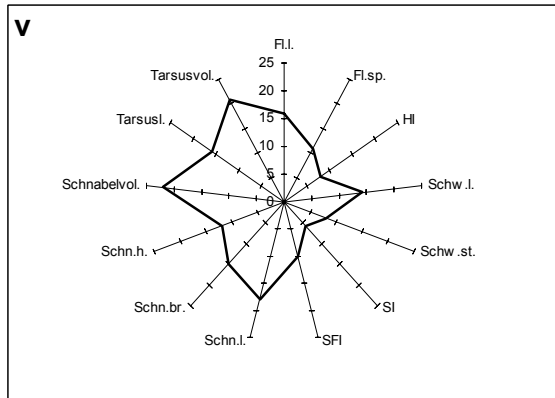
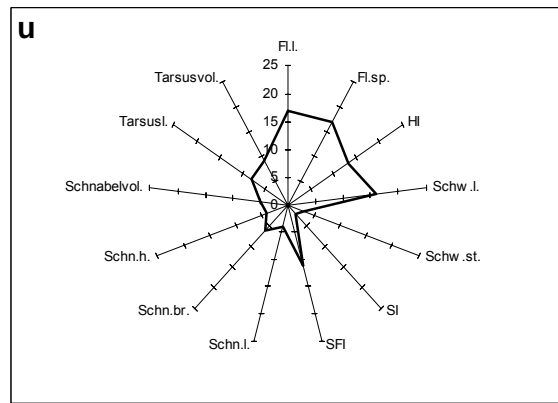
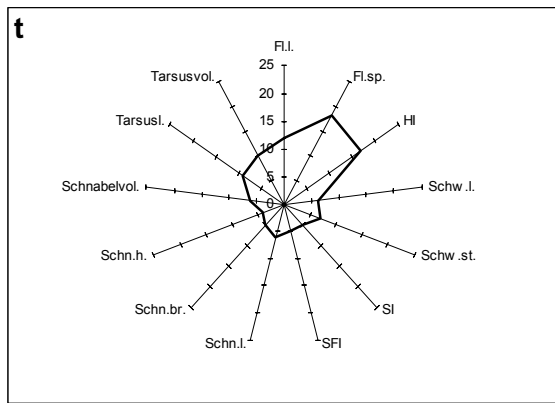


Abb. 64: Morphometrische Differenzierungsmuster bei den drei differenzierten Untergruppen der Eurasischen Gimpel, angeordnet nach der Reihenfolge (Rangstufen 1 bis 22) der an den Achsenenden bezeichneten Merkmale. t - *P. (p.) griseiventris*, u - *P. (p.) cineracea*, v - *P. (p.) murina*.

Anhang VI: Material

Akronyme europäischer Museen nach ROSELAAR (2003);
 Gpr. (G/B/F/DNA): Gewebeprobe (Gewebe/Blut/Fußballen/DNA).

Pyrrhula nipalensis nipalensis

BMNH	43.1.13.854		Nepal	09.11.1883	m	Balg
BMNH	87.6.1.2352		Sikkim, Indien	10/1873	m	Balg
BMNH	87.6.1.1515		Darjeeling, Indien	1871	m	Balg
BMNH	87.6.1.1506		Sikkim, Indien	1872	m	Balg
BMNH	87.6.1.1491		Sikkim, Indien	01/1876	m	Balg
BMNH	87.6.1.1497		Sikkim, Indien	01/1876	m	Balg
BMNH	87.6.1.1489		Sikkim, Indien	01/1876	m	Balg
BMNH	1948.8.27.616		Tsakchugong, Pome, Tibet	23.02.1947	m	Balg
BMNH	88.9.12.323		Darjeeling, Indien	-	m	Balg
BMNH	87.6.1.1509		Darjeeling, Indien	1871	m	Balg
BMNH	87.6.1.1495		Sikkim, Indien	08/1873	m	Balg
ZMB	43.1034		Tangu, Sikkim, Indien	01.07.1938	m	Balg
USNM	536291		Mussoorie, Uttar Pradesh, Indien	19.03.1966	m	Balg
USNM	519992		Gasa, Bhutan	23.09.1968	m	Balg
USNM	519991	Pnip14	Shamgong, Dzong, Bhutan	16.04.1968	m	Balg + Gpr. (Fed.)
USNM	519993		Dotenag, Bhutan	08.09.1968	m	Balg
AMNH	714762		Tumloong, Sikkim, Indien	16.12.1880	m	Balg
AMNH	714770		Sikkim, Indien	01/1876	m	Balg
AMNH	714771		Sikkim, Indien	1876	m	Balg
AMNH	714763		Pachini, Darjeeling, Indien	1869	m	Balg
AMNH	714764		Darjeeling, Indien	-	m	Balg
AMNH	714765		Darjeeling, Indien	-	m, juv.	Balg
AMNH	801392		Khati, Uttar Pradesh, Indien	29.04.1948	m	Balg
BMNH	1938.7.15.2036	Pnip1	Thaukot, Nepal	03.04.1937	m	Gpr. (F)
BMNH	87.6.1.1513		Darjeeling, Indien	1872	w	Balg
BMNH	87.6.1.1514		Darjeeling, Indien	1871	w	Balg
BMNH	87.6.1.1503		Sikkim, Indien	09/1874	w	Balg
BMNH	87.6.1.1512		Darjeeling, Indien	1871	w	Balg
BMNH	87.6.1.1504		Sikkim, Indien	-	w	Balg
BMNH	1948.8.27.617		Tsakchugong, Pome, Tibet	27.02.1947	w	Balg
BMNH	87.6.1.1493		Sikkim, Indien	06/1873	w	Balg
BMNH	97.12.10.236		Sikkim, Indien	03/1879	w	Balg
BMNH	87.6.1.1507		Sikkim, Indien	1872	w	Balg
BMNH	[Sikkim 19]		Sikkim, Indien	-	w	Balg
BMNH	1933.11.16.199		Traskiyang-Tal, Ost-Bhutan	01.08.1933	w	Balg

ZFMK	39.508		Sikkim, Indien	09/1873	w	Balg
MTKD	3837		Sheopuri-Tal, Nepal	03.10.1957	w	Balg
USNM	519994		Dotenag, Bhutan	08.09.1968	w	Balg
USNM	88520		Simla, Himachal Pradesh, Indien	vor 1880	w	Balg
AMNH	714768		Darjeeling, Indien	-	w	Balg
AMNH	714767		Darjeeling, Indien	-	w	Balg
AMNH	714766		Darjeeling, Indien	-	w	Balg
AMNH	59669		Darjeeling, Indien	1871	w	Balg
BMNH	1935.4.5.336	Pnip10	Traskiyang-Tal, Ost-Bhutan	28.09.1934	w	Gpr. (F)
BMNH	1949.27.618	Pnip11	Tsakchugong, Pome, Tibet	27.02.1947	-	Gpr. (F)
ZMUC	93.494	Pnip2	Kathmandu-Tal, Nepal	06.02.1959	-	Gpr. (F)
GenBank	AF 342884	Pnip5	Kathmandu, Nepal	-	-	Sequenz

Pyrrhula nipalensis ricketti

BMNH	1914.9.3.277		Kuatun, Fukien, China	18.03.1899	m	Balg
BMNH	1918.6.25.178		Fukien, China	April	m	Balg
BMNH	1900.1.18.150		Kuatun, Fukien, China	11/1898	m	Balg
BMNH	1900.1.18.157		Kuatun, Fukien, China	05.04.1898	m	Balg
BMNH	1914.9.3.268		Kuatun, Fukien, China	05.04.1898	m	Balg
BMNH	1933.11.13.562		Nordwest-Yunnan, Indien	01/1931	m	Balg
BMNH	1903.7.3.131		Kuatun, Fukien, China	06.11.1898	m	Balg
BMNH	1914.9.3.274		Kuatun, Fukien, China	05.04.1898	m	Balg
BMNH	97.12.8.25		Kuatun, Fukien, China	13.05.1896	m	Balg
BMNH	1914.9.3.275		Kuatun, Fukien, China	06.04.1898	m	Balg
ZFMK	50.220		Kuatun, Fukien, China	30.05.1946	m	Balg
ZFMK	39.1322		Kuatun, Fukien, China	30.05.1946	m	Balg
ZFMK	39.1321		Kuatun, Fukien, China	27.05.1928	m	Balg
AMNH	714774		Kuatun, Fukien, China	10/1896	m	Balg
AMNH	418761		Kuatun, Fukien, China	05.06.1896	m	Balg
AMNH	418764		Fukien, China	14.10.1911	m	Balg
AMNH	418765		Fukien, China	23.10.1911	m	Balg
AMNH	714776		Fukien, China	März	m	Balg
AMNH	714777		Tenggueh, Yunnan, China	24.08.1924	m	Balg
AMNH	714782		West-Yunnan, China	25.06.1925	m	Balg
AMNH	714781		West-Yunnan, China	27.07.1924	m	Balg
USNM	125869		Kuatun, Fukien, China	18.05.1898	m	Balg

BMNH	1932.12.10.60	Pnip13	Adung-Tal, Nordost-Burma	18.04.1931	m	Gpr. (F)
SMTD	C 62517	Pnip6	Gefangenschaft	2005	m	Gpr. (G)
ZMB	31.3161		Kuantung, Kanton, China	03/1915	w	Balg
BMNH	1914.9.3.270	Pnip12	Kuatun, Fukien, China	17.03.1899	w	Balg + Gpr. (Fed.)
BMNH	1905.12.24.14		Kuatun, Fukien, China	10.04.1897	w	Balg
BMNH	1900.1.18.155		Kuatun, Fukien, China	10/1896	w	Balg
BMNH	1905.12.24.11		Kuatun, Fukien, China	20.04.1897	w	Balg
BMNH	1905.12.24.12		Kuatun, Fukien, China	13.05.1896	w	Balg
BMNH	1914.9.3.272		Kuatun, Fukien, China	21.03.1899	w	Balg
BMNH	99.4.1.83		Kuatun, Fukien, China	08.10.1898	w	Balg
BMNH	99.2.21.5		Kuatun, Fukien, China	06.04.1898	w	Balg
BMNH	1903.7.3.129		Kuatun, Fukien, China	24.04.1897	w	Balg
BMNH	1918.6.25.179		Fukien, China	April	w	Balg
ZFMK	39.155		Kuatun, Fukien, China	22.07.1928	w	Balg
ZFMK	39.1325		Kuatun, Fukien, China	22.07.1928	w	Balg
ZFMK	39.1324		Kuatun, Fukien, China	17.05.1928	w	Balg
ZFMK	39.1323		Kuatun, Fukien, China	24.05.1928	w	Balg
NMBA	6152		Fukien, China	vor 1917	w	Balg
AMNH	418763		Kuatun, Fukien, China	05.04.1898	w	Balg
AMNH	714775		Kuatun, Fukien, China	28.04.1897	w	Balg
AMNH	418766		Fukien, China	24.10.1911	w	Balg
AMNH	714778		Tenggueh, Yunnan, China	24.08.1924	w, juv.	Balg
AMNH	714779		West-Yunnan, China	25.06.1925	w	Balg
AMNH	714780		West-Yunnan, China	25.07.1924	w	Balg
SMTD	C 62518	Pnip4	Gefangenschaft	2005	w	Balg + Gpr. (G)
U Mainz	MAR 4727	Pnip3	Natmataung National Park, Burma	02.08.1999	w	Gpr. (F)

Pyrrhula nipalensis uchidai

ZFMK	87.129		Gefangenschaft	1987	m	Balg
ZFMK	75.890		Alisan, Taiwan	20.05.1975	m	Balg
BMNH	1913.1.29.72		Mt. Arizan, Taiwan	05/1912	m	Balg
BMNH	1913.1.29.71		Mt. Arizan, Taiwan	02/1912	m	Balg
AMNH	714758		Mt. Arizan, Taiwan	17.12.1907	m	Balg
SMF	67234		Tapposha, Taiwan	08.02.1907	m	Balg
U Taipeh	7757	Pnip7	MeiFeng, Nantou, Taiwan	-	m	Gpr. (G)
U Taipeh	8703	Pnip9	MeiFeng, Nantou, Taiwan	-	m	Gpr. (G)

ZFMK	75.891		Alisan, Taiwan	21.05.1975	w	Balg
BMNH	1913.1.29.92		Mt. Arizan, Taiwan	08.08.1908	w	Balg
BMNH	1913.1.29.93		Mt. Arizan, Taiwan	15.08.1908	w	Balg
ZMB	11 B 643		Mt. Arizan, Taiwan	19.11.1909	w	Balg
U Taipeh	7821	Pnip8	MeiFeng, Nantou, Taiwan	-	w	Gpr. (G)

<i>Pyrrhula nipalensis waterstradi</i>						
BMNH	1936.4.12.2710		Gunong Benom, Pahang, Malaysia	30.07.1925	m	Balg
BMNH	1936.4.12.2701		Gunong Ulu Kali, Selangor, Malaysia	02/1906	m	Balg
BMNH	1936.4.12.2704		Ganong Tahan, Pahnag, Malaysia	14.07.1905	m	Balg
BMNH	1906.7.23.7		Ganong Tahan, Pahnag, Malaysia	18.06.1905	m	Balg
BMNH	1936.4.12.2705		Gunong Benom, Pahang, Malaysia	01.08.1925	m	Balg
BMNH	1936.4.12.2703		Teku-Plateau, Gunong Tahan, Pahang, Malaysia	25.07.1911	m	Balg
BMNH	1906.7.23.12		Ganong Tahan, Pahnag, Malaysia	01.07.1905	m	Balg
BMNH	1906.7.23.9		Ganong Tahan, Pahnag, Malaysia	02.07.1905	m	Balg
BMNH	1936.4.12.2709		Gunong Benom, Pahang, Malaysia	30.07.1925	m	Balg
BMNH	1936.4.12.2702		Gunong Neugkuang Labat, Selangor, Malaysia	17.01.1913	m	Balg
BMNH	1936.4.12.2706		Gunong Benom, Pahang, Malaysia	02.08.1925	m	Balg
AMNH	714786		Gunong Mengkuang Lebeh, Selangor, Malaysia	24.01.1913	m	Balg
AMNH	714789		Gunong Mengkuang Lebeh, Selangor, Malaysia	20.03.1907	m	Balg
AMNH	714785		Gunong Mengkuang Lebeh, Selangor, Malaysia	15.01.1913	m	Balg
AMNH	714783		Ganong Tahan, Pahnag, Malaysia	10/1901	m	Balg
NRM	255/08		Serrangko-Pass, Selangor-Pahang-Grenze, Malaysia	24.02.1908	m	Balg
ZMB	32.394		Gunong Hengkuang Lebot, Selangor, Malaysia	20.01.1930	w	Balg
BMNH	1906.7.23.292		Ganong Tahan, Pahnag, Malaysia	10.02.1906	w	Balg
BMNH	1936.4.12.2708		Gunong Benom, Pahang, Malaysia	07.08.1925	w	Balg
BMNH	1906.7.23.11		Ganong Tahan, Pahnag, Malaysia	07.07.1905	w	Balg
BMNH	1906.7.23.8		Ganong Tahan, Pahnag, Malaysia	21.07.1905	w	Balg
BMNH	1906.7.23.10		Ganong Tahan, Pahnag, Malaysia	24.07.1905	w	Balg
BMNH	1936.4.12.2707		Gunong Benom, Pahang, Malaysia	01.08.1925	w	Balg
BMNH	1996.16.48		Gunong Benom, Pahang, Malaysia	30.03.1967	w	Balg
AMNH	714788		Gunong Mengkuang Lebeh, Selangor, Malaysia	24.01.1913	w	Balg
AMNH	714790		Gunong Ulu Kali, Selangor, Malaysia	01.02.1906	w	Balg
AMNH	714787		Gunong Mengkuang Lebeh, Selangor, Malaysia	24.01.1913	w	Balg
AMNH	714784		Ganong Tahan, Pahnag, Malaysia	10/1901	w	Balg

<i>Pyrrhula nipalensis victoria</i>						
NMW	45478		Mt. Victoria, Pakoku-Chin Hills, Burma	06.05.1938	m	Balg
AMNH	306300		Mt. Victoria, Paterkten-Chin Hills, Burma	20.05.1938	m	Balg
AMNH	306295		Mt. Victoria, Paterkten-Chin Hills, Burma	17.05.1938	m	Balg
AMNH	306294		Mt. Victoria, Paterkten-Chin Hills, Burma	06.05.1938	m	Balg
AMNH	306298		Mt. Victoria, Paterkten-Chin Hills, Burma	08.05.1938	m	Balg
SMTD	C 46279		Mt. Victoria, Paterkten-Chin Hills, Burma	25.05.1938	m	Balg
BMNH	1905.9.10.929		Mt. Victoria, S. Chin Hills, Burma	30.03.1904	w	Balg
BMNH	1905.9.10.930		Mt. Victoria, S. Chin Hills, Burma	1904	w	Balg
BMNH	1905.9.10.928		Mt. Victoria, S. Chin Hills, Burma	1904	w	Balg
BMNH	1905.9.10.931		Mt. Victoria, S. Chin Hills, Burma	1904	w	Balg
ZMB	39.367		Mt. Victoria, Paterkten-Chin Hills, Burma	-	w	Balg
NMW	45479		Mt. Victoria, Pakoku-Chin Hills, Burma	25.05.1938	w	Balg
AMNH	306299		Mt. Victoria, Paterkten-Chin Hills, Burma	11.05.1938	w	Balg
AMNH	306296		Mt. Victoria, Paterkten-Chin Hills, Burma	21.05.1938	w	Balg

<i>Pyrrhula leucogenis leucogenis</i>						
SMF	67232		North Luzon	26.12.1894	m	Balg
SMF	67231		Mt. Data, Lepanto district, Luzon	vor 1902	m	Balg
BMNH	96.1.18.20		Lepanto district, North Luzon	17.12.1894	m	Balg
BMNH	97.5.13.284		Mt. Data, Lepanto district, Luzon	28.12.1894	m	Balg
SMTD	C 14261		North Luzon	17.12.1894	m	Balg
AMNH	714668		North Luzon	18.01.1895	m	Balg
AMNH	416956		Hights Place, Benguet, Luzon	09.04.1930	m	Balg
AMNH	416957		Hights Place, Benguet, Luzon	12.04.1930	m	Balg
AMNH	416959		Hights Place, Benguet, Luzon	16.04.1930	m	Balg
AMNH	714664		Bagnin, Lepanto, North Luzon	29.12.1894	m	Balg
AMNH	714662		Bagnin, Lepanto, North Luzon	17.12.1894	m	Balg
SMF	67230		North Luzon	24.12.1894	w	Balg
BMNH	96.1.18.19		Lepanto district, North Luzon	10.12.1894	w	Balg
BMNH	97.5.13.285		Mt. Data, Lepanto district, Luzon	17.12.1894	w	Balg
USNM	208435		Hights-in-the-oaks, near Paoay, Benguet, Luzon	28.07.1907	w	Balg
USNM	172435		North Luzon	19.12.1894	w	Balg
AMNH	416960		Hights Place, Benguet, Luzon	12.04.1930	w	Balg
AMNH	416958		Hights Place, Benguet, Luzon	12.04.1930	w	Balg
AMNH	416961		Hights Place, Benguet, Luzon	12.04.1930	w	Balg

AMNH	714667		Lepanto district, North Luzon	29.12.1894	w	Balg
AMNH	714666		Bagnin, Lepanto, North Luzon	30.12.1894	w	Balg
AMNH	714665		Bagnin, Lepanto, North Luzon	17.12.1894	w	Balg
CMC	36632	Pleu2	Südflanke Mt. Apoy, Luzon	20.02.1992	-	DNA

Pyrrhula leucogenis steerei

ZFMK	1966.472		Bo Kaatoan, Mt. Katanglad, Prov. Bukidnan, Mindanao	10/1965	m	Balg
ZFMK	1966.473		Bo Kaatoan, Mt. Katanglad, Prov. Bukidnan, Mindanao	10/1965	m	Balg
ZFMK	1966.474		Bo Kaatoan, Mt. Katanglad, Prov. Bukidnan, Mindanao	10/1965	m	Balg
SMF	46407		Bo Kaatoan, Mt. Katanglad, Prov. Bukidnan, Mindanao	09/1965	m	Balg
SMF	46405	Pleu6	Bo Kaatoan, Mt. Katanglad, Prov. Bukidnan, Mindanao	10/1965	m	Balg + Gpr. (Fed.)
SMF	46410		Bo Kaatoan, Mt. Katanglad, Prov. Bukidnan, Mindanao	09/1965	m	Balg
SMF	46409		Bo Kaatoan, Mt. Katanglad, Prov. Bukidnan, Mindanao	10/1965	m	Balg
SMF	47228		Bo Kaatoan, Mt. Katanglad, Prov. Bukidnan, Mindanao	01.11.1964	m	Balg
ZMUZ	402'299		Kaatuan, Apolang Mt., Mindanao	10.09.1981	m	Balg
ZMUZ	402'300		Kaatuan, Apolang Mt., Mindanao	10.09.1981	m	Balg
ZMUZ	402'301		Kaatuan, Apolang Mt., Mindanao	10.09.1981	m	Balg
ZMUZ	402'302		Kaatuan, Apolang Mt., Mindanao	10.09.1981	m	Balg
USNM	581920		Hilong-hilong peak, Prov. Agusan, Mindanao	29.04.1963	m	Balg
USNM	581923		Mt. Mayo Peak, Mati, Prov. Davao, Mindanao	26.06.1965	m	Balg
USNM	581921		Mt. Mayo Peak, Mati, Prov. Davao, Mindanao	22.06.1965	m	Balg
AMNH	791001		Mt. Katanglad, Malaybalay, Bukidnon, Mindanao	28.12.1960	m	Balg
AMNH	791002		Mt. Katanglad, Malaybalay, Bukidnon, Mindanao	13.12.1960	m	Balg
CMC	39085	Pleu4	Mt. Apo Nationalpark, Mindanao	06.03.1993	m	DNA
ZFMK	1966.475	Pleu5	Bo Kaatoan, Mt. Katanglad, Prov. Bukidnan, Mindanao	10/1965	w	Balg + Gpr. (Fed.)
ZFMK	1966.477		Bo Kaatoan, Mt. Katanglad, Prov. Bukidnan, Mindanao	10/1965	w	Balg
ZFMK	1966.478		Bo Kaatoan, Mt. Katanglad, Prov. Bukidnan, Mindanao	10/1965	w	Balg
ZFMK	1966.476		Bo Kaatoan, Mt. Katanglad, Prov. Bukidnan, Mindanao	10/1965	w	Balg
SMF	47229		Bo Kaatoan, Mt. Katanglad, Prov. Bukidnan, Mindanao	10/1965	w	Balg
SMF	46408		Bo Kaatoan, Mt. Katanglad, Prov. Bukidnan, Mindanao	09/1965	w	Balg
USNM	581924		Mt. Mayo Peak, Mati, Provinz Davao, Mindanao	26.06.1965	w	Balg
USNM	202265		Mt. Bliss (Gipfel), Mindanao	27.05.1906	w	Balg
USNM	210771		Mt. Bliss (Gipfel), Mindanao	30.05.1906	w	Balg
USNM	581922		Mt. Mayo Peak, Mati, Provinz Davao, Mindanao	22.06.1965	w	Balg
USNM	581919		Hilong-hilong peak, Prov. Agusan, Mindanao	26.04.1963	w	Balg

Pyrrhula aurantiaca

ZMB	32.5/3		Gilgit, Pakistan	24.06.1879	m	Balg
BMNH	1965-M-17967		Kangan, Sind Valley, Kaschmir, Indien	31.03.1925	m	Balg
BMNH	1965-M-17969		Kangan, Sind Valley, Kaschmir, Indien	31.03.1925	m	Balg
BMNH	1949.25.3777	Paur5	Baltal, Sind Valley, Kaschmir, Indien	06.07.1929	m, subad.	Balg + Gpr. (F)
BMNH	97.12.10.250		Gilgit, Pakistan	24.06.1879	m, subad.	Balg
BMNH	97.12.10.251		Gilgit, Pakistan	06/1876	m, subad.	Balg
BMNH	1949.Whi.1.8742	Paur4	Tresangam, Kaschmir, Indien	16.08.1934	m	Balg + Gpr. (F)
BMNH	1965-M-17970		Kangan, Sind Valley, Kaschmir, Indien	03.04.1925	m	Balg
BMNH	1965-M-17968		Kangan, Sind Valley, Kaschmir, Indien	31.03.1925	m, subad.	Balg
BMNH	97.12.10.247		Sonamurg, Sind Valley, Kaschmir, Indien	16.07.1874	m, subad.	Balg
BMNH	97.12.10.249		Sind Valley, Kaschmir, Indien	18.07.1874	m, subad.	Balg
BMNH	97.12.10.806		Gilgit, Pakistan	24.06.1879	m, subad.	Balg
BMNH	89.6.1.1516		Baltal, Sind Valley, Kaschmir, Indien	20.06.1870	m, subad.	Balg
BMNH	81.5.1.2248		Sonamurg, Sind Valley, Kaschmir, Indien	16.07.	m	Balg
BMNH	97.12.10.248		Kaschmir, Indien	19.05.1876	m, subad.	Balg
BMNH	1949.25.3778	Paur6	Baltal, Sind Valley, Kaschmir, Indien	06.07.1929	m, subad.	Balg + Gpr. (F)
BMNH	1955.6.N13.31		Dachgam, Kaschmir, Indien	13.03.1904	m	Balg
BMNH	1949-...-8739		Liddar Valley, Kaschmir, Indien	15.02.1937	m	Balg
BMNH	1949-...-8743		Gan Nullah, Kishtawar, Kaschmir, Indien	04.05.1931	m	Balg
BMNH	97.12.10.252		Gilgit, Pakistan	10.06.1876	m, subad.	Balg
BMNH	88.9.12.325		Gilgit, Pakistan	06/1876	m, subad.	Balg
BMNH	87.6.1.1519		Gilgit, Pakistan	07/1876	m subad.	Balg
BMNH	1949.25.3775	Paur1	Baltal, Sind Valley, Kaschmir, Indien	06.07.1929	m, subad.	Balg + Gpr. (F)
BMNH	87.6.1.1517		Gilgit, Pakistan	13.06.1876	m, subad.	Balg
BMNH	87.6.1.1520		Kaschmir, Indien	09/1875	m, subad.	Balg
BMNH	88.9.12.324		Kaschmir, Indien	19.05.1876	m	Balg
BMNH	1925.12.23.298		Gund, Kaschmir, Indien	28.05.1896	m	Balg
BMNH	97.12.10.245		"Astor" (?), Indien	01.10.1880	m subad.	Balg
BMNH	97.12.10.244		"Astor" (?), Indien	01.10.1880	m	Balg
BMNH	87.6.1.1522		Muree, Indien	05/1875	m	Balg
BMNH	1949.25.3776		Baltal, Sind Valley, Kaschmir, Indien	06.07.1929	m, subad.	Balg
BMNH	58.9.7.5		Pir Pinjal Mts, Kaschmir, Indien	10.11.1857	m	Balg
USNM	150270		Sonamurg, Sind Valley, Kaschmir, Indien	19.06.1893	m	Balg
USNM	125545		Kashmir, Indien	22.07.1891	m	Balg
USNM	150269		Sonamurg, Sind Valley, Kaschmir, Indien	19.06.1893	m	Balg

AMNH	295268		Kashmir, Indien	-	m	Balg
AMNH	714755		Kashmir, Indien	13.05.1904	m	Balg
BMNH	81.5.1.2249		Sonamurg, Sind Valley, Kaschmir, Indien	17.07.	w	Balg
BMNH	1965-M-17971		Kangan, Sind Valley, Kaschmir, Indien	04.04.1925	w	Balg
BMNH	1925.12.23.296		Gund, Kaschmir, Indien	16.05.1896	w	Balg
BMNH	97.12.10.246		Kashmir, Indien	22.05.1876	w	Balg
BMNH	1949.Whi.1.7227		Sonamurg, Sind Valley, Kaschmir, Indien	17.05.1928	w	Balg
BMNH	1949.Wh.1.-8740	Paur2	Liddar Valley, Kaschmir, Indien	15.02.1937	w	Balg + Gpr. (F)
BMNH	89.6.1.1523		Muree, Indien	05/1875	w	Balg
BMNH	88.9.12.326		Gilgit, Pakistan	06/1876	w	Balg
BMNH	1955.6.N13.30		Kashmir, Indien	03.04.1905	w	Balg
BMNH	1925.12.23.294		Gund, Kaschmir, Indien	28.05.1896	w	Balg
BMNH	98.11.1.1004		Keyab, Gilgit, Pakistan	16.10.1879	w	Balg
BMNH	89.6.1.1821		Kashmir, Indien	-	w	Balg
BMNH	94.12.10.255		Gilgit, Pakistan	22.06.1879	w	Balg
BMNH	1949.25.3779		Baltal, Sind Valley, Kaschmir, Indien	06.07.1929	w	Balg
BMNH	97.12.10.254		Gilgit, Pakistan	11.06.1876	w	Balg
BMNH	1969.41.223		Rowill nullah, Kaschmir, Indien	20.08.1909	w	Balg
BMNH	97.12.10.253		Gilgit, Pakistan	06/1876	w	Balg
BMNH	1949.Whi.1.8741	Paur3	Sonamurg, Sind Valley, Kaschmir, Indien	17.05.1928	w	Gpr. (F)
USNM	150271		Sonamurg, Sind Valley, Kaschmir, Indien	19.06.1893	w	Balg
USNM	150272		Sonamurg, Sind Valley, Kaschmir, Indien	19.06.1893	w	Balg
AMNH	295269		Shelum Valley, Kaschmir, Indien	21.01.1908	w	Balg

Pyrrhula erythrocephala

ZMB	38.703		Sakden, Gamri Chu, Ost-Bhutan	04.01.1934	m	Balg
ZMB	43.1035		Tangu, Sikkim, Indien	05.07.1938	m	Balg
ZMB	43.1009		Tangu, Sikkim, Indien	08.07.1938	m	Balg
ZMB	46.95		Tangu, Sikkim, Indien	03.07.1938	m	Balg
ZMB	46.96		Tangu, Sikkim, Indien	04.07.1938	m	Balg
ZMB	43.1037		Tangu, Sikkim, Indien	04.07.1938	m	Balg
ZMB	o.N.		Himalaya	-	m	Balg
ZSM	62.1796		Khumbu, Khumdzung, oberhalb Dudh-Kosi-Hänge	05.07.1962	m	Balg
ZSM	62.1801		Khumbu, Khumdzung, untere Kangtega-Hänge über Dudh-Kosi	19.07.1962	m	Balg
ZSM	62.1802		Khumbu, Khumdzung, oberes Dudh-Kosi-Tal	23.07.1962	m	Balg
ZSM	62.1803		Khumbu, Khumdzung	08.08.1962	m	Balg

ZSM	62.1805		Khumbu, Khumdzung, Dudh-Kosi-Schlucht unterhalb Thangpoche	09.08.1962	m	Balg
ZSM	62.1808		Lamjura Banjang	23.09.1962	m	Balg
ZSM	A.1030		Himalaya	-	m	Balg
ZFMK	57.45		Simla, NW-Himalaya	01.04.1922	m	Balg
ZFMK	J.II.21.delta beta		Patiala, W-Himalaya	28.03.1920	m	Balg
ZFMK	J.II.21.a alpha		Simla, Himalaya	31.03.1911	m	Balg
ZFMK	71.1121		Gompa bei Tarakot, Nepal	13.05.1970	m	Balg
ZFMK	71.1122		Dolpa, Ringmo am Phoksumdo-See, Nepal	31.05.1970	m	Balg
ZFMK	71.1123		Khumbu, Zusammenfluß von Phunki Drangka u. Imja Dranka, Nepal	01.10.1970	m	Balg
ZFMK	71.1124		Khumbu, Zusammenfluß von Phunki Drangka u. Imja Dranka, Nepal	01.10.1970	m	Balg
ZFMK	2000/108		Dhorpatan, Uttar-Ganga-Ebene, Nepal	12.05.1973	m	Balg
ZFMK	2000/110		Thakkola, Thaksang über Tukche, Nepal	02.06.1973	m	Balg
ZFMK	2000/112		Thakkola, Thaksang über Tukche	02.07.1973	m	Balg
ZFMK	2000/113	Perc2	Sindhu Palchok District, Dadar Danda SW des Kalinchot, NW von Charikot, Nepal	20.04.1995	m	Balg + Gpr. (G)
AMNH	831381		Gonga, 12km N & 5km W Betrabeti, Nepal	21.04.1993	m	Balg
AMNH	831382		Gonga, 12km N & 5km W Betrabeti, Nepal	09.04.1993	m	Balg
AMNH	714737		Sikkim, Indien	1876	m	Balg
AMNH	714739		Sikkim, Indien	1877	m	Balg
AMNH	305388		Darand, Indien	12.12.1930	m	Balg
AMNH	801393		Jimba, Kumaon, Indien	03.07.1948	m	Balg
AMNH	464567		Jimba, Kumaon, Indien	03.07.1948	m	Balg
AMNH	464565		Wan, Ishwal, Indien	13.05.1948	m	Balg
ZMB	46.493		Tangu, Sikkim, Indien	01.07.1938	w	Balg
ZMB	43.1036		Shapilager, Sikkim, Indien	24.11.1938	w	Balg
ZMB	25.1600		Jonglo, Nepal-Sikkim-Grenze	12.01.1926	w	Balg
ZMB	46.94		Sikkim, Lachen, Indien	10.09.1938	w	Balg
ZMB	46.97		Sikkim, Tangu, Indien	06.07.1938	w	Balg
ZMB	43.1168		Sikkim, Tangu, Indien	05.07.1938	w	Balg
ZSM	62.1797		Khumbu, Khumdzung, oberhalb Dudh-Kosi-Hänge, linkes Ufer	05.07.1962	w	Balg
ZSM	62.1798		Khumbu, oberhalb Khumdzung, Dudh-Kosi-Hänge	05.07.1962	w	Balg
ZSM	62.1799		Khumbu, Khumdzung oberhalb Dudh-Kosi-Hänge	05.07.1962	w	Balg
ZSM	62.1800		Khumbu, Khumdzung	11.07.1962	w	Balg
ZSM	62.1804		Khumbu, Khumdzung	08.08.1962	w	Balg
ZSM	62.1806		Khumbu, Khumdzung, Dudh-Kosi-Schlucht unterhalb Thangpoche	09.08.1962	w	Balg
ZSM	62.1807		Khumbu, Khumdzung	13.09.1962	w	Balg
ZFMK	71.1125		Thakkola, Tukche, Nepal, Dambush-Khola	28.11.1969	w	Balg

ZFMK	71.1126		Dolpa, Ringmo am Phoksumdo-See, Nepal	31.05.1970	w	Balg
ZFMK	2000/107		Chordung/ Jiri, Nepal	29.03.1973	w	Balg
ZFMK	2000/109		Dhorpatan, Uttar-Ganga-Ebene, Nepal	12.05.1973	w	Balg
ZFMK	2000/111		Thakkola, Thaksang über Tukche, Nepal	02.04.1973	w	Balg
ZFMK	2000/114	Perc3	Sindhu Palchok District, Dadar Danda SW des Kalinchot, NW von Charikot, Nepal	30.04.1995	w	Balg + Gpr. (G)
AMNH	831380		Gonga, 12km N & 5km W Betrabati, Nepal	09.04.1993	w	Balg
AMNH	714738		Sikkim, Indien	1876	w	Balg
AMNH	305395		Darkali, Indien	24.12.1930	w	Balg
AMNH	305400		Darkali, Indien	28.11.1931	w	Balg
AMNH	300489		Naggar, Kulu, Punjab, Indien	19.04.1931	w	Balg
AMNH	305391		Bushale, Indien	29.11.1931	w	Balg
ZFMK	71.1125	Perc8	Thakkola, Tukche, Dambush-Khola, Nepal	28.11.1969	w	Balg + Gpr. (Fed.)
ZMUC	93.495	Perc1	Mayan Hishichana, Nepal	02.04.1959	-	Balg + Gpr. (F)
U Chicago	-	Perc5	Manali	-	-	Sequenz
U Chicago	-	Perc6	Manali	-	-	Sequenz

Pyrrhula erythaca erythaca

ZFMK	Kl. 900		Hoanglungsze bei Sungpan, Szechuan, China	18.06.1914	m	Balg
BMNH	1937.1.17.689		Kyirupu, Süd-Tibet	07.10.1936	m	Balg
BMNH	87.6.1.1482		Jor Bungala, Darjeeling, Indien	-	m	Balg
BMNH	94.12.10.1058		Sikkim, Indien	04/1874	m	Balg
BMNH	87.6.1.1481		Sikkim, Indien	04/1874	m	Balg
BMNH	1948.27.623	Pery1	Yigrong-See, Pome, Tibet	16.01.1947	m	Balg + Gpr. (F)
BMNH	1948.27.621		Trulung, Tsangpo Valley, Pome, Tibet	19.02.1947	m	Balg
BMNH	1937.1.17.722		Tsari, unterhalb Migytun, Tibet	25.05.1936	m	Balg
BMNH	1937.1.17.740		Molo, Lilung Chu Valley, Tibet	23.06.1936	m	Balg
BMNH	1937.1.17.730		Natrampa, Chayul Valley, Tibet	26.04.1936	m	Balg
BMNH	1948.27.634		Satang, Pome, Tibet	06.02.1947	m	Balg
BMNH	1948.27.622		Tongyuk, Pome, Tibet	28.12.1946	m	Balg
BMNH	1948.27.627		Gyadzong, Pome, Yigrong-Tal, Tibet	21.01.1947	m	Balg
BMNH	1948.27.631		Gyadzong, Pome, Yigrong-Tal, Tibet	24.01.1947	m	Balg
BMNH	1948.27.628		Gyadzong, Pome, Yigrong-Tal, Tibet	24.01.1947	m	Balg
BMNH	1948.27.624		Yigrong-See, Pome, Tibet	12.02.1947	m	Balg
BMNH	1948.27.620		Trulung, Tsangpo Valley, Pome, Tibet	10.01.1947	m	Balg
USNM	297399		Likiang-Gebirge, Yunnan, China	13.06.1923	m	Balg
USNM	314638		Likiang-Gebirge, Yunnan, China	01/1930	m	Balg

USNM	306339		Washan, Szechuan, China	24.07.1925	m	Balg
USNM	303959		Sungpan, Szechuan, China	22.07.1924	m	Balg
USNM	312843		Mt. Mitzuga, Muli-Tal, Szechuan, China	06/1928	m	Balg
USNM	312842		Mt. Mitzuga, Muli-Tal, Szechuan, China	06/1928	m	Balg
USNM	312844		Zimi-Tal, Szechuan, China	08/1928	m	Balg
USNM	306340		Washan, Szechuan, China	24.07.1925	m	Balg
USNM	213244		Tachiao, Szechuan, China	21.09.1908	m	Balg
USNM	306340		Washan, Szechuan, China	24.07.1925	m	Balg
USNM	306341		Washan, Szechuan, China	24.07.1925	m	Balg
USNM	303955		Sungpan, Szechuan, China	22.07.1924	m	Balg
USNM	306339		Washan, Szechuan, China	25.07.1925	m	Balg
USNM	317448		Omei, Szechuan, China	28.11.1929	m	Balg
USNM	348928		Omei, Szechuan, China	19.07.1935	m	Balg
USNM	337271		Omei, Szechuan, China	20.07.1934	m	Balg
USNM	317449		Omei, Szechuan, China	30.11.1929	m	Balg
USNM	306336		Washan, Szechuan, China	24.07.1925	m	Balg
USNM	304970		Kansu, 120 Meilen südl. Lanchow, China	26.07.1923	m	Balg
AMNH	714699		Taipai Shan, Tsinling-Gebirge, China	15.06.1905	m	Balg
AMNH	714721		Taipai Shan, Tsinling-Gebirge, China	18.07.1905	m	Balg
AMNH	714708		Taipai Shan, Tsinling-Gebirge, China	03.07.1905	m	Balg
AMNH	714717		Taipai Shan, Tsinling-Gebirge, China	16.07.1905	m	Balg
AMNH	714714		Taipai Shan, Tsinling-Gebirge, China	07.07.1905	m	Balg
AMNH	714691		Taipai Shan, Tsinling-Gebirge, China	17.06.1905	m	Balg
SMF	67235		Taipai Shan, Tsinling-Gebirge, China	05.07.1905	m	Balg
BMNH	1938.5.16.2		Nord-Kansu, China	16.07.1914	m	Balg
AMNH	423409		Tschau-tou, Kansu, China	12.03.1927	m	Balg
BMNH	1906.12.17.616		Hwai-chiao-Tal, Yunnan, China	31.01.1906	m	Balg
BMNH	1938.12.13.142	Pery24	Tsangpo-Tal, Tibet	22.07.1939	m	Gpr. (F)
BMNH	1948.27.626	Pery25	Yigrong-Tal, Pome, Tibet	19.01.1947	m	Gpr. (F)
NRM	20016568	Pery6	Gefangenschaft	2001	m	Gpr. (G)
U Mainz	MAR 741	Pery2	Taipai Shan, Tsinling-Gebirge, China	16.06.1997	m	Gpr. (B)
ZFMK	Kl. 901		Sungpan, Szechuan, China	16.07.1914	w	Balg
BMNH	1937.1.17.728		Tsari, Südtibet	28.05.1936	w	Balg
BMNH	1937.1.17.721		Tsari, Südtibet	23.05.1936	w	Balg
BMNH	1937.1.17.737		Tsari, Südtibet	05.06.1936	w	Balg
BMNH	1948.27.636		Kongbo, Tsangpo-Tal, Tibet	15.12.1946	w	Balg

BMNH	1937.1.17.741		Lilung Valley, Tibet	24.06.1936	w	Balg
BMNH	1948.27.632		Gyadzong, Pome, Yigrong-Tal, Tibet	21.04.1947	w	Balg
BMNH	1937.1.17.736		Yönpuha, Ost-Bhutan	02.03.1936	w	Balg
BMNH	1937.1.17.733		Yönpuha, Ost-Bhutan	02.03.1936	w	Balg
BMNH	1937.1.17.726		Tsari, Südtibet	26.05.1936	w	Balg
BMNH	1937.1.17.720		Tsari, Südtibet	28.05.1936	w	Balg
BMNH	1948.27.625		Yigrong Lake, Pome, Tibet	12.02.1947	w	Balg
BMNH	1948.27.635		Tsangpo-Tal, Tibet	15.12.1946	w	Balg
BMNH	1948.27.630		Gyadzong, Pome, Yigrong-Tal, Tibet	27.01.1947	w	Balg
USNM	314637		Likiang-Gebirge, Yunnan, China	01/1930	w	Balg
USNM	297407		Likiang-Gebirge, Yunnan, China	10.05.1923	w	Balg
USNM	297409		Tatsienlung, Likiang-Gebirge, Yunnan, China	07/1923	w	Balg
USNM	297403		Likiang-Gebirge, Yunnan, China	14.06.1923	w	Balg
USNM	297405		Likiang-Gebirge, Yunnan, China	14.06.1923	w	Balg
USNM	306338		Tachiao, Szechuan, China	26.07.1925	w	Balg
USNM	303951		Sungpan, Szechuan, China	19.07.1924	w	Balg
USNM	303963		Sungpan, Szechuan, China	25.07.1924	w	Balg
USNM	312841		Mt. Mitzuga, Szechuan, China	06/1928	w	Balg
USNM	325582		Szechuan, China	02.09.1930	w	Balg
USNM	303960		Sungpan, Szechuan, China	22.07.1924	w	Balg
USNM	306349		Washan, Szechuan, China	24.07.1925	w	Balg
USNM	337272		Omei, Szechuan, China	20.07.1936	w	Balg
USNM	317450		Omei, Szechuan, China	21.12.1929	w	Balg
USNM	348929		Omei, Szechuan, China	22.07.1935	w	Balg
USNM	306344		Washan, Szechuan, China	24.07.1925	w	Balg
USNM	306345		Washan, Szechuan, China	24.07.1925	w	Balg
USNM	304971		Kansu, 120 Meilen südl. Lanchow, China	13.08.1923	w	Balg
AMNH	714727		Taipai Shan, Tsinling-Gebirge, China	07.07.1905	w	Balg
AMNH	714731		Taipai Shan, Tsinling-Gebirge, China	20.07.1905	w	Balg
AMNH	714727		Taipai Shan, Tsinling-Gebirge, China	18.07.1905	w	Balg
AMNH	714729		Taipai Shan, Tsinling-Gebirge, China	23.07.1905	w	Balg
AMNH	714728		Taipai Shan, Tsinling-Gebirge, China	23.07.1905	w	Balg
BMNH	1938.5.16.3		Hoanglungsze bei Sungpan, Szechuan, China	22.07.1914	w	Balg
AMNH	423410		Tschau-tou, Kansu, China	17.05.1927	w	Balg
SMTD	C 56320	Pery3	Gefangenschaft	2005	w	Gpr. (G)
U Mainz	MAR 736	Pery9	Taipai Shan, Tsinling-Gebirge, China	15.06.1997	w	Gpr. (G)

U Mainz	MAR 6417	Pery19	Lianhua Shan, Gansu, China	24.07.2007	-	Gpr. (G)
U Mainz	MAR 6430	Pery20	Lianhua Shan, Gansu, China	24.07.2007	-	Gpr. (G)
U Mainz	MAR 6448	Pery21	Lianhua Shan, Gansu, China	26.07.2007	-	Gpr. (G)
U Mainz	MAR 6449	Pery22	Lianhua Shan, Gansu, China	26.07.2007	-	Gpr. (G)
U Mainz	MAR 6453	Pery23	Lianhua Shan, Gansu, China	28.07.2007	-	Gpr. (G)
NRM	20046251	Pery8	Gefangenschaft	2004	-	Gpr. (G)
GenBank	AF342862	Pery5	Beijing, China	-	-	Sequenz
SMTD	C 61239	Pery10	Gefangenschaft	21.06.1905	-	Gpr. (G)
SMTD	C 62804	Pery4	Gefangenschaft	07/2005	-	Gpr. (G)

Pyrrhula erythaca owstoni

BMNH	1913.1.29.74		Mt. Arizan, Taiwan	-	m	Balg
AMNH	714757		Mt. Arizan, Taiwan	04.12.1907	m	Balg
ZFMK	75.892		Ho-Huan-Shan, Taiwan	28.05.1975	m	Balg
U Taipeh	5424	Pery11	He-Huan-Shan, Taiwan	-	m	Gpr. (G)
U Taipeh	7820	Pery13	Tataka, Yushan National Park, Taiwan	-	m	Gpr. (G)
BMNH	1913.1.29.73		Mt. Arizan, Taiwan	03/1912	w	Balg
AMNH	714759		Mt. Arizan, Taiwan	04.12.1934	w	Balg
AMNH	714761		Mt. Arizan, Taiwan	04.12.1934	w	Balg
AMNH	714761		Mt. Arizan, Taiwan	04.12.1934	w	Balg
ZFMK	75.893		Ho-Huan-Shan, Taiwan	29.05.1975	w	Balg
U Taipeh	7844	Pery16	MeiFeng, Taiwan	-	w	Gpr. (G)
U Taipeh	7743	Pery12	MeiFeng, Taiwan	-	-	Gpr. (G)
U Taipeh	7828	Pery15	MeiFeng, Taiwan	-	-	Gpr. (G)
U Taipeh	7847	Pery17	MeiFeng, Taiwan	-	-	Gpr. (G)
U Taipeh	7892	Pery18	MeiFeng, Taiwan	-	-	Gpr. (G)

Pyrrhula pyrrhula cassinii

BMNH	98.11.1.960		Kamtschatka	20.04.1880	m	Balg
BMNH	98.11.1.961		Kamtschatka	-	m	Balg
NMW	62930		Kamtschatka	[1887]	m	Balg
AMNH	417328		Monoma River, Amurland, GUS	13.1.1930	m	Balg
AMNH	714505		Beringinsel	16./24.06.19	m	Balg
SMF	67249		Kamtschatka	vor 1883	m	Balg
NMW	62933		Kamtschatka	[1887]	w	Balg
AMNH	714506		Copper Island, Komandeurinseln	01.07.1913	w	Balg

Pyrrhula pyrrhula europaea / coccinea

NMW	46.330		Burgwalden b. Bobingen	22.04.1942	m	Balg
NMW	46.320		Burgwalden b. Bobingen	13.04.1935	m	Balg
NMW	46.322		Burgwalden b. Bobingen	30.04.1938	m	Balg
NMW	46.328		Kühlenthal b. Meitingen	16.06.1933	m	Balg
NMW	46.326		Burgwalden b. Bobingen	04.05.1935	m	Balg
NMW	46.318		Burgwalden b. Bobingen	15.05.1941	m	Balg
NMW	46.321		Burgwalden b. Bobingen	13.04.1935	m	Balg
NMW	46.319		Burgwalden b. Bobingen	09.04.1941	m	Balg
NMW	46.317		Burgwalden b. Bobingen	08.04.1940	m	Balg
NMW	46.323		Burgwalden b. Bobingen	04.05.1935	m	Balg
NMW	46.324		Burgwalden b. Bobingen	22.04.1940	m	Balg
NMW	46.327		Burgwalden b. Bobingen	09.04.1941	m	Balg
NMW	75.561		Freistadt, Oberösterreich	21.05.1922	m	Balg
AMNH	714527		Grenchenberg, Jura, Schweiz	06.08.1903	m	Balg
AMNH	456796		Renthendorf/ Thüringen	29.05.1834	m	Balg
AMNH	714536		Raintal, Wettersteingebirge, Bayern	13.09.1920	m	Balg
AMNH	132183		Weissenburg, Bayern	08/1912	m	Balg
AMNH	132181		Weissenburg, Bayern	08/1912	m	Balg
AMNH	132182		Weissenburg, Bayern	08/1912	m	Balg
AMNH	714537		Raintal, Wettersteingebirge, Bayern	11.09.1920	m, juv.	Balg
AMNH	456764		Lyon, Frankreich	10.01.1856	m	Balg
AMNH	833864		Koldring, Dänemark	02.03.1993	m	Balg
SMF	67291		Raum Frankfurt/ Main	05/1959	m	Balg
SMF	42729		Raum Frankfurt/ Main	08/1964	m	Balg
SMNS	102326	Ppyr8	Enzklösterle, Süddeutschland	12.04.2005	m	Gpr. (G)
U Mainz	MAR 4413	Ppyr20	Braunschweig, Niedersachsen, Deutschland	25.02.2005	m	Gpr. (G)
U Mainz	MAR 597	Ppyr23	Volary, Tschechische Republik	15.05.1997	m	Gpr. (G)
U Mainz	MAR 225	Ppyr48	Novà Pec, Tschechische Republik	02.08.1995	m	Gpr. (G)
SMTD	C 62802	Ppyr26	Kreyern b. Dresden	02.08.2005	m	Gpr. (G)
NMW	46.316		Burgwalden b. Bobingen	22.04.1940	w	Balg
NMW	46.325		Burgwalden b. Bobingen	04.05.1935	w	Balg
AMNH	714533		Bettlach, Jura, Schweiz	07.09.1905	w	Balg
AMNH	456797		Renthendorf/ Thüringen	29.05.1834	w	Balg
AMNH	132184		Weissenburg, Bayern	08/1912	w	Balg

AMNH	456799		Renthendorf/ Thüringen	29.09.1825	w, juv.	Balg
AMNH	465775		Renthendorf/ Thüringen	20.07.1824	w, juv.	Balg
AMNH	788245		Morenhoven/ Bonn	17.06.1967	w	Balg
AMNH	788239		Kottenforst/ Bonn	18.09.1961	w	Balg
AMNH	150907		Aignay-le-Duc, Côte d'Or, Frankreich	08.03.1919	w	Balg
AMNH	456765		Lyon, Frankreich	20.11.1850	w	Balg
AMNH	456766		Lyon, Frankreich	20.01.1856	w	Balg
SMF	36023		Burgwalden b. Bobingen	09.04.1941	w	Balg
U Mainz	MAR 1128	Ppyr22	Serralongue, Ostpyrenäen, Frankreich	16.08.1993	-	Gpr. (G)
U Mainz	MAR 229	Ppyr24	Novà Pec, Tschechische Republik	03.08.1995	-	Gpr. (G)
U Mainz	MAR 210	Ppyr25	Novà Pec, Tschechische Republik	31.07.1995	-	Gpr. (G)
U Mainz	MAR 209	Ppyr45	Novà Pec, Tschechische Republik	31.07.1995	-	Gpr. (B)
U Mainz	MAR 224	Ppyr47	Novà Pec, Tschechische Republik	02.08.1995	-	Gpr. (B)
U Mainz	MAR 240	Ppyr50	Novà Pec, Tschechische Republik	08.08.1995	-	Gpr. (G)

Pyrrhula pyrrhula iberiae

SMNS	69113		Linares de Riofrio, Salamanca, Spanien	14.12.1953	m	Balg
SMNS	43637		Linares de Riofrio, Salamanca, Spanien	20.03.1958	m	Balg
SMNS	43638		S. Salvador del Valle, Vizcaya, Spanien	31.05.1931	m	Balg
SMNS	43639		S. Salvador del Valle, Vizcaya, Spanien	15.03.1931	m	Balg
SMNS	43640		S. Salvador del Valle, Vizcaya, Spanien	15.03.1931	m	Balg
ZSM	63.734		Linares de Riofrio, Salamanca, Spanien	27.12.1962	m	Balg
ZSM	63.735		Linares de Riofrio, Salamanca, Spanien	07.12.1962	m	Balg
ZSM	63.195		Linares de Riofrio, Salamanca, Spanien	05.11.1962	m	Balg
ZSM	63.733		Linares de Riofrio, Salamanca, Spanien	11.01.1963	m	Balg
ZSM	63.196		Linares de Riofrio, Salamanca, Spanien	14.11.1962	m	Balg
ZSM	60.19	Pibe2	Linares de Riofrio, Salamanca, Spanien	14.12.1959	m	Balg + Gpr. (Fed.)
ZFMK	53.217		Linares de Riofrio, Salamanca, Spanien	16.03.1953	m	Balg
ZFMK	63.408		Ramales, N-Spanien	22.04.1963	m	Balg
ZFMK	67.272		Cabanino (Lugo), Spanien	14.07.1967	m	Balg
ZFMK	67.273		Mallada de Ortigal, Ancares, Spanien	18.08.1967	m	Balg
ZFMK	67.274		Cabanino (Lugo), Spanien	18.07.1967	m	Balg
ZFMK	J.II.21.a'.a		Fabian, ZentralPyrenäen, Frankreich	24.10.1928	m	Balg
ZFMK	J.II.21.a'. phi		Lagunilla Bejar, Spanien	16.12.1933	m	Balg
USNM	317690		Puente de los Fierros, Oviedo, Spanien	04.05.1930	m	Balg
AMNH	461505		Linares de Riofrio, Salamanca, Spanien	22.02.1953	m	Balg

AMNH	714517		Braga, N. Oparto, Portugal	30.10.1917	m	Balg
AMNH	714518		Braga, N. Oparto, Portugal	30.10.1917	m	Balg
AMNH	714520		Tie des Bains, Cauterets, Zentralpyrenäen, Frankreich	11/1905	m	Balg
SMNS	69126		Linares de Riofrio, Salamanca, Spanien	24.12.1953	w	Balg
SMNS	43636		Linares de Riofrio, Salamanca, Spanien	03.03.1958	w	Balg
ZSM	63.732		Linares de Riofrio, Salamanca, Spanien	23.12.1962	w	Balg
ZSM	60.20		Linares de Riofrio, Salamanca, Spanien	14.12.1959	w	Balg
ZSM	63.197		Linares de Riofrio, Salamanca, Spanien	01.01.1963	w	Balg
ZSM	59.68		Linares de Riofrio, Salamanca, Spanien	27.02.1956	w	Balg
ZFMK	53.218		Linares de Riofrio, Salamanca, Spanien	08.03.1952	w	Balg
ZFMK	53.219		Linares de Riofrio, Salamanca, Spanien	14.03.1953	w	Balg
ZFMK	63.409		Ramales, N-Spanien	23.04.1963	w	Balg
ZFMK	J.II.21.a', x		Lagunilla Bejar, Spanien	17.12.1933	w	Balg
USNM	317691		Puente de los Fierros, Oviedo, Spanien	04.05.1930	w	Balg
USNM	317692		Puente de los Fierros, Oviedo, Spanien	03.05.1930	w	Balg
AMNH	461506		Linares de Riofrio, Salamanca, Spanien	10.01.1951	w	Balg
AMNH	714519		Tie des Bains, Cauterets, Zentralpyrenäen, Frankreich	09/1905	juv.	Balg
GenBank	AF 342885	Pibe1	Santander, Spanien	-	-	Sequenz

Pyrrhula pyrrhula kurilensis

BMNH	58.11.20.25		Kurilen	-	m	Balg
BMNH	98.11.1.982		Askold, Ostsibirien	26.10.1878	m	Balg
BMNH	87.11.2.25		Urup, Kurilen	01.08.1844	m	Balg
BMNH	98.11.1.985		Insel Urup	07/1844	m	Balg
BMNH	88.9.12.320		Askold, Ostsibirien	17.10.1878	m	Balg
USNM	159355		Shana, Iturup, Kurilen	06.09.1896	"m, juv."	Balg
AMNH	714624		Iturup, Kurilen	-	m	Balg
AMNH	714645		Iturup, Kurilen	26.08.1900	m	Balg
AMNH	714646		Iturup, Kurilen	30.08.1900	m	Balg
AMNH	714643		Iturup, Kurilen	07.10.1900	m	Balg
AMNH	714644		Iturup, Kurilen	23.08.1900	m	Balg
AMNH	714642		Iturup, Kurilen	07.09.1900	m	Balg
SMF	67255		Iturup, Kurilen	23.08.1900	m	Balg
SMF	67262		Iturup, Kurilen	03.09.1900	m	Balg
BMNH	98.11.1.983		Askold, Ostsibirien	14.10.1878	w	Balg
BMNH	98.11.1.981		Askold, Ostsibirien	29.04.1879	w	Balg

BMNH	58.11.20.26		Kurilen	-	w	Balg
AMNH	714647		Iturup, Kurilen	26.08.1900	w	Balg
USNM	159356		Shana, Iturup, Kurilen	05.09.1896	juv.	Balg
AMNH	714648		Iturup, Kurilen	03.09.1900	juv.	Balg

Pyrrhula pyrrhula pileata

AMNH	648152		Lympsham, Sommerset, UK	18.05.1936	m	Balg
AMNH	714563		Lympsham, Sommerset, UK	16.04.1920	m	Balg
AMNH	714564		Lympsham, Sommerset, UK	11.05.1920	m	Balg
AMNH	714581		Tring, UK	29.04.1928	m	Balg
AMNH	648151		Lympsham, Sommerset, UK	09.05.1936	m	Balg
AMNH	714565		Lympsham, Sommerset, UK	14.05.1920	m	Balg
AMNH	648153		Lympsham, Sommerset, UK	23.05.1936	m	Balg
SMF	1133		Chailey, Sussex, UK	09/1894	m	Balg
BMNH	1951.13.3110	Ppyr4	Andover, UK	27.11.1940	m, juv.	Gpr. (F)
AMNH	714601		Maidstone, Kent, UK	05.01.1888	w	Balg
AMNH	714603		Maidstone, Kent, UK	06.02.1886	w	Balg
AMNH	714589		Tring, UK	05.02.1924	w	Balg
AMNH	714600		Maidstone, Kent, UK	01/1885	w	Balg
AMNH	714588		Tring, UK	26.10.1921	w	Balg
AMNH	413809		Lympsham, Sommerset, UK	14.03.1925	w	Balg
AMNH	714580		Chersley, UK	03.03.1883	w	Balg
U Sheffield	T 625144	Ppyr54	(Sheffield)	-	-	Gpr. (B)
U Sheffield	T 625149	Ppyr55	(Sheffield)	-	-	Gpr. (B)
U Sheffield	T 625180	Ppyr58	(Sheffield)	-	-	Gpr. (B)
U Sheffield	T 625189	Ppyr59	(Sheffield)	-	-	Gpr. (B)
U Sheffield	T 625190	Ppyr60	(Sheffield)	-	-	Gpr. (B)
U Sheffield	T 625197	Ppyr61	(Sheffield)	-	-	Gpr. (B)
ZMUC	135731	Ppyr63	Helsingör, Dänemark	21.01.2005	-	Gpr. (G)

***P.p. rossikowi* (inkl. *P.p. paphlagoniae*)**

BMNH	1960.16.46		Kaukasus bei Tiflis, Georgien	13.01.1910	m	Balg
BMNH	1960.16.45		Kaukasus bei Tiflis, Georgien	17.12.1909	m	Balg
BMNH	1960.16.44		Kaukasus bei Tiflis, Georgien	07.12.1909	m	Balg
BMNH	1956.57.76		Wladikaukas, Kaukasus	17.01.1926	m	Balg
BMNH	81.5.1.2235			-	m	Balg

NMW	72394		Abant Gölü, Nordanatolien, Türkei	06.07.1968	m	Balg
NMW	8665		Bolu, Türkei	28.10.1934	m	Balg
NMW	8664		Bolu, Türkei	28.09.1934	m, juv.	Balg
NMW	8666		Bolu, Türkei	27.09.1934	m, juv.	Balg
ZFMK	41.263		Zwatos Yaila, NW Kleinasien	29.09.1934	m	Balg
ZFMK	65.1130		Erzurum, Armenien	28.10.1964	m	Balg
ZFMK	65.1129		Sarikamis, Türkei	10.11.1964	m	Balg
ZFMK	62.922		Isfranca Daglari, Türkei	13.05.1905	m	Balg
AMNH	714501		Bielyi Kluteh, Prov. Tiflis, Transkaukasien	01.03. bzw. 1	m	Balg
AMNH	786358		Kreis Astara, Kaukasus	01.02.1964	m	Balg
SMF	67248		Konstantinopel, Türkei	02.09.1904	m	Balg
BMNH	1956.57.77		Wladikaukas, Kaukasus	23.01.1920	w	Balg
NMW	8667	Ppyr62	Bolu, Türkei	28.09.1934	w	Balg + Gpr. (Fed.)
NMW	72393		Abant Gölü, N-Anatolien, Türkei	05.07.1968	w, juv.	Balg
NMW	31898		Bolu Dagh, Türkei	26.08.1934	w, juv.	Balg
AMNH	714500		Mzehet, Kaukasus	17.11.1909	w	Balg
AMNH	714502		Bielyi Kluteh, Prov. Tiflis, Georgien	26.03. bzw. 0	w	Balg
AMNH	714503		Bielyi Kluteh, Prov. Tiflis, Georgien	28.03. bzw. 1	w	Balg
SMF	67247		Konstantinopel, Türkei	02.11.1904	w	Balg

Pyrrhula pyrrhula pyrrhula

BMNH	1949-...-8722		Nishneudinsk, Sibirien, GUS	05.04.1912	m	Balg
BMNH	1938.12.14.545		Jennisejsk, Sibirien, GUS	25.05.1897	m	Balg
BMNH	1949-...-8720		Tataschew bei Krasnojarsk, GUS	27.10.1885	m	Balg
BMNH	1938.12.14.546		Jennisejsk, Sibirien, GUS	21.05.1900	m	Balg
BMNH	98.11.1.959		Ussuri-Fluß, Onon, GUS	08.01.1873	m	Balg
BMNH	1905.6.28.832		Krasnojarsk, Sibirien, GUS	15.12.1878	m	Balg
BMNH	1898.11.1.949		Korkino, Gouv. Jennisej, GUS	14.11.1877	m	Balg
BMNH	88.9.12.308		Krasnojarsk, Sibirien, GUS	22.10.1880	m	Balg
BMNH	81.5.1.2240		Krasnojarsk, Sibirien, GUS	03.12.1877	m	Balg
BMNH	1949-...-6721		Krasnojarsk, Sibirien, GUS	18.11.1908	m	Balg
BMNH	98.11.1.945		Targashino, b. Krasnojarsk, GUS	29.12.1877	m	Balg
BMNH	98.11.1.954		Tataschew bei Krasnojarsk, GUS	30.10.1881	m	Balg
BMNH	98.11.1.948		Targashino, b. Krasnojarsk, GUS	03.12.1877	m	Balg
BMNH	98.11.1.950		Tataschew bei Krasnojarsk, GUS	15.01.1882	m	Balg
BMNH	98.11.1.951		Targashino, b. Krasnojarsk, GUS	10.03.1883	m	Balg

BMNH	98.11.1.952	Ussuri-Fluß, Onon, GUS	08.11.1873	m	Balg
NMW	31610	Tomsk, Sibrien, GUS	03.07.1894	m	Balg
NMW	75569	Tomsk, Sibrien, GUS	11.01.1912	m	Balg
NMW	41741	Tunkinsk-Gebirge, Ostsibirien, GUS	21.01.1913	m	Balg
NMW	41740	Tunkinsk-Gebirge, Ostsibirien, GUS	21.01.1913	m	Balg
NMW	31609	Podwolotschnaja, unterer Tunguska-Fluß, Sibrien, GUS	13.04.1873	m	Balg
SMF	67237	Onon, Sibrien, GUS	29.01.1875	m	Balg
AMNH	714497	Askhabad, Transkaspien	März	m	Balg
AMNH	714498	Askhabad, Transkaspien	März	m	Balg
AMNH	714403	Archangel, Nord-Russland	29.04.1878	m	Balg
AMNH	714404	Archangel, Nord-Russland	08.09.1878	m	Balg
AMNH	714424	Pskov, GUS	09.10.1894	m	Balg
AMNH	714422	Pskov, GUS	23.09.1895	m	Balg
AMNH	714411	Zvenkovitschi, Distrikt Pskov, GUS	20.01.1895	m	Balg
AMNH	714420	Pskov, GUS	01.02.1895	m	Balg
AMNH	714419	Pskov, GUS	09.02.1895	m	Balg
AMNH	714446	Orenburg, GUS	30.10.1887	m	Balg
AMNH	714441	Orenburg, GUS	Winter 1887-	m	Balg
AMNH	714449	Orenburg, GUS	26.10.1887	m	Balg
AMNH	714444	Orenburg, GUS	19.10.1887	m	Balg
AMNH	714443	Orenburg, GUS	19.10.1887	m	Balg
AMNH	714442	Orenburg, GUS	17.10.1887	m	Balg
SMF	1118	Orenburg, GUS	15.11.1887	m	Balg
SMF	1120	Orenburg, GUS	27.12.1887	m	Balg
SMF	1119	Orenburg, GUS	15.12.1887	m	Balg
AMNH	714395	Samhof, Livland, Schweden	-	m	Balg
AMNH	714402	Värmland, Schweden, Schweden	-	m	Balg
AMNH	261862	Uppsala, Schweden	07.01.1913	m	Balg
AMNH	451057	Östersund, Jämtland, Schweden	14.02.1954	m	Balg
AMNH	451056	Östersund, Jämtland, Schweden	14.02.1954	m	Balg
AMNH	451059	Östersund, Jämtland, Schweden	14.02.1954	m	Balg
AMNH	451055	Östersund, Jämtland, Schweden	14.02.1954	m	Balg
AMNH	451058	Östersund, Jämtland, Schweden	14.02.1954	m	Balg
AMNH	456781	Stockholm, Schweden	18.11.1848	m	Balg
AMNH	456783	Stockholm, Schweden	10.11.1848	m	Balg
AMNH	714398	Nerihe, Hasselfars, Schweden	22.10.1992	m	Balg

AMNH	714396		Schweden	11.01.1878	m	Balg
SMF	1122		Göteborg, Schweden	20.01.1898	m	Balg
SMF	1121		Göteborg, Schweden	20.01.1898	m	Balg
SMF	1124		Kuhmoniemi, Finnland	18.03.1902	m	Balg
SMF	1125		Kuhmoniemi, Finnland	18.03.1902	m	Balg
NRM	131		Munkförs, Värmland, Schweden	16.05.1947	m	Balg
NRM	164		Stornman, Lappland, Schweden	14.05.1949	m	Balg
NRM	128		Munkförs, Värmland, Schweden	15.05.1947	m	Balg
NRM	168		Uppsala, Schweden	07.05.1950	m	Balg
NRM	159		Ödakra, Skane, Schweden	25.05.1948	m	Balg
NRM	165		Stornman, Lappland, Schweden	14.05.1949	m	Balg
NRM	996080	Ppyr38	Drottningholm, Uppland, Schweden	02.03.1998	m	Gpr. (G)
NRM	996168	Ppyr42	Stockholm, Schweden	21.03.1999	m	Gpr. (G)
ZMUO	9867	Ppyr35	Slitu, Eidsberg, Norwegen	27.04.2004	m	Gpr. (B)
ZMUO	17262	Ppyr36	Slitu, Eidsberg, Norwegen	26.04.2006	m	Gpr. (B)
ZMUC	33.647	Ppyr1	Tomsk, Sibirien, GUS	01.01.1928	m	Gpr. (F)
U Mainz	MAR 4437	Ppyr19	Seesen, Niedersachsen, Deutschland	24.01.2005	m	Gpr. (G)
U Mainz	MAR 4405	Ppyr21	Dunsen, Niedersachsen	16.01.2005	m	Gpr. (G)
U Mainz	MAR 4730	Ppyr34	Großgiesen, Niedersachsen, Deutschland	02.01.2006	m	Gpr. (G)
BMNH	1938.12.14.547		Jennisejsk, Sibirien, GUS	27.05.1897	w	Balg
BMNH	1949-...-8719		Jennisej bei Krasnojarsk, GUS	12.11.1911	w	Balg
BMNH	1949-...-8737		Nishneudinsk, Sibirien, GUS	10.01.1908	w	Balg
BMNH	98.11.1.956		Targashino, b. Krasnojarsk, GUS	15.12.1878	w	Balg
BMNH	88.9.12.310		Targashino, b. Krasnojarsk, GUS	15.03.1881	w	Balg
BMNH	88.9.12.309		Tataschew bei Krasnojarsk, GUS	03.01.1882	w	Balg
BMNH	1905.6.28.833		Krasnojarsk, Sibirien, GUS	17.11.1878	w	Balg
BMNH	98.11.1.957		Krasnojarsk, Sibirien, GUS	03.12.1877	w	Balg
BMNH	98.11.1.958		Targashino, b. Krasnojarsk, GUS	10.11.1878	w	Balg
NMW	41743		Tunkinsk-Gebirge, Ostsibirien, GUS	21.01.1913	w	Balg
NMW	41744		Baikal-Gebirge	13.03.1913	w	Balg
SMF	67214		Onon, Sibirien, GUS	08.01.1873	w	Balg
AMNH	714504		Blagowetschenko, Krs. Kansk, GUS	26.09.1929	w, juv.	Balg
AMNH	714499		Askhabad, Transkaspien	März	w	Balg
AMNH	714429		Pskov, GUS	23.12.1896	w	Balg
AMNH	714413		Zvenkovitschi, Distrikt Pskov, GUS	27.02.1895	w	Balg
AMNH	714408		Zvenkovitschi, Distrikt Pskov, GUS	13.03.1894	w	Balg

AMNH	714412		Zvenkovitschi, Distrikt Pskov, GUS	23.01.1895	w	Balg
AMNH	714430		Pskov, GUS	23.12.1896	w	Balg
AMNH	714475		Orenburg, GUS	19.10.1887	w	Balg
AMNH	714480		Orenburg, GUS	26.10.1887	w	Balg
AMNH	714481		Orenburg, GUS	02.11.1887	w	Balg
AMNH	714484		Orenburg, GUS	29.11.1887	w	Balg
AMNH	714472		Orenburg, GUS	18.10.1887	w	Balg
AMNH	714397		Schweden	23.01.1878	w	Balg
AMNH	261863		Uppsala, Schweden	02.11.1919	w	Balg
AMNH	648155		Lillerod, Zealand, Dänemark	20.10.1949	w	Balg
NRM	111		Svarte, Ystad, Schweden	15.02.1942	w, juv.	Balg
NRM	112		Svarte, Ystad, Schweden	15.02.1942	w	Balg
NRM	110		Svarte, Ystad, Schweden	15.02.1942	w	Balg
NRM	105		Uppsala, Schweden	28.03.1939	w, juv.	Balg
NRM	59		Uppsala, Schweden	09.11.1925	w	Balg
NRM	104		Uppsala, Schweden	28.03.1939	w	Balg
NRM	153		Södra Udden, Öland, Schweden	04.11.1947	w	Balg
NRM	Av 552307		Ottenby, Öland, Schweden	08.11.1965	w, juv.	Balg
NRM	Av 670199		Ottenby, Öland, Schweden	04.11.1967	w, juv.	Balg
NRM	Av 680344		Ottenby, Öland, Schweden	25.10.1968	w, juv.	Balg
NRM	Av 670200		Ottenby, Öland, Schweden	08.11.1967	w	Balg
NRM	151		Dalarna, Transtrand, Schweden	23.10.1947	w, juv.	Balg
NRM	15		Tantolunden, Stockholm, Schweden	15.04.1902	w	Balg
NRM	42		Råppe, Smaland, Schweden	01/1922	w	Balg
NRM	95		Malenberget, Schweden	05.01.1932	w, juv.	Balg
NRM	98		Urliksdal, Stockholm	03.04.1937	w, juv.	Balg
NRM	Av 796586		Vakkakoksi, N-Kiruna, Schweden	15.04.1979	w, juv.	Balg
NRM	A 886161		Mörlunda, Smaland, Schweden	12.04.1988	w	Balg
NRM	176		Nynäshamn, Södermalm, Schweden	08.04.1962	w	Balg
NRM	996088	Ppyr39	Drottningholm, Uppland, Schweden	02.03.1998	w	Gpr. (G)
NRM	996132	Ppyr41	Alunda, Uppland, Schweden	1999	w	Gpr. (G)
ZMUO	17264	Ppyr37	Slitu, Eidsberg, Norwegen	26.04.2006	w	Gpr. (B)
ZMUC	33.660	Ppyr3	Tomsk, Sibirien, GUS	23.09.1914	w	Gpr. (F)
ZMUC	33.659	Ppyr2	Tomsk, Sibirien, GUS	17.07.1914	juv.	Gpr. (F)
ZMUC	70.951	Ppyr5	Viskinge, Dänemark	19.08.1973	juv.	Gpr. (F)
ZMUC	135750	Ppyr27	Klaksvik, Färöer	29.11.2004	-	Gpr. (G)

ZMUC	135751	Ppyr28	Thorshavn, Färöer	08.03.2003	-	Gpr. (G)
ZMUC	135754	Ppyr29	Nolsoy, Färöer	25.01.2005	-	Gpr. (G)
U Oulu	7134	Ppyr9	Pyhäntä, Finland	10.09.1988	-	Gpr. (G)
U Oulu	5389	Ppyr11	Oulu, Finland	11.10.1984	-	Gpr. (G)
U Oulu	5164	Ppyr13	Raahe, Finland	24.03.1984	-	Gpr. (G)
U Oulu	15297	Ppyr17	Tupos, Finland	15.05.2003	-	Gpr. (G)

Pyrrhula (pyrrhula) griseiventris (inkl. rosacea)

BMNH	98.11.1.990		Amurbai, Ostsibirien	24.10.1893	m	Balg
BMNH	98.11.1.987		Amurbai, Ostsibirien	24.10.1893	m	Balg
BMNH	98.11.1.991		Amurbai, Ostsibirien	24.10.1893	m	Balg
BMNH	91.5.3.17		Hamilton Island, Korea	-	m	Balg
BMNH	1914.9.3.283		"China"	21.11.1902	m	Balg
BMNH	07.12.17.314		Min-Gyong, 110 miles S.E. of Seoul, Korea	12.12.1905	m	Balg
BMNH	1965-M-18060		Shuotsu, Nordkorea	08.12.1935	m	Balg
BMNH	98.11.1.965		Yokohama, Japan	-	m	Balg
BMNH	98.11.1.974		Yokohama	-	m	Balg
BMNH	98.11.1.995		Yokohama	-	m	Balg
BMNH	98.11.1.976		Yokohama, Japan	-	m	Balg
BMNH	98.11.1.967		Yokohama, Japan	-	m	Balg
BMNH	98.11.1.975		Yokohama, Japan	-	m	Balg
BMNH	98.11.1.969		Yokohama, Japan	-	m	Balg
BMNH	98.11.1.971		Yokohama, Japan	-	m, juv.	Balg
BMNH	98.11.1.963		Yokohama, Japan	-	m	Balg
BMNH	87.8.16.4		Japan	-	m	Balg
USNM	110203		Nikko, Honshu, Japan	-	m	Balg
USNM	91340		Tate-Yama, Honshu, Japan	28.11.1882	m	Balg
USNM	406369		Tomakomai, Hokkaido, Japan	09.02.1949	m	Balg
USNM	145881		Japan	-	m	Balg
USNM	110202		Nikko, Honshu, Japan	-	m	Balg
USNM	96389		Hakodadi, Japan	-	m	Balg
USNM	145870		Japan	1893	m	Balg
USNM	145871		Tokio, Japan	-	m	Balg
USNM	145869		Japan	1893	m	Balg
USNM	145868		Japan	1893	m	Balg
USNM	526822		Kwangnung, Kyunggido, Korea	27.02.1966	m	Balg
USNM	526817		Kwangnung, Kyunggido, Korea	24.02.1966	m	Balg

USNM	526820	Kwangnung, Kyunggido, Korea	27.02.1966	m	Balg
USNM	526829	Kwangnung, Kyunggido, Korea	13.01.1966	m	Balg
USNM	526819	Kwangnung, Kyunggido, Korea	27.02.1966	m	Balg
USNM	526823	Kwangnung, Kyunggido, Korea	27.02.1966	m	Balg
USNM	526821	Kwangnung, Kyunggido, Korea	27.02.1966	m	Balg
USNM	526832	Kwangnung, Kyunggido, Korea	15.01.1966	m	Balg
USNM	526835	Kwangnung, Kyunggido, Korea	24.01.1966	m	Balg
USNM	526824	Kwangnung, Kyunggido, Korea	27.02.1966	m	Balg
USNM	110199	Nikko, Honshu, Japan	-	m	Balg
USNM	110201	Nikko, Honshu, Japan	-	m	Balg
USNM	110200	Nikko, Honshu, Japan	-	m	Balg
USNM	91339	Tate-Yama, Japan	28.11.1882	m	Balg
USNM	145876	Japan	-	m	Balg
USNM	145877	Japan	-	m	Balg
USNM	145873	Japan	-	m	Balg
AMNH	95655	Ishikari, Japan	05/1905	m	Balg
AMNH	785541	Honshu, Japan	02/1927	m	Balg
AMNH	101703	Sapporo, Hokkaido	24.11.1905	m	Balg
AMNH	714626	Shimotske-no-kumi	-	m	Balg
AMNH	818979	Kwangnung, Kyunggido, Korea	17.02.1966	m	Balg
AMNH	818980	Kwangnung, Kyunggido, Korea	17.02.1966	m	Balg
AMNH	818978	Kwangnung, Kyunggido, Korea	17.02.1966	m	Balg
AMNH	818975	Kwangnung, Kyunggido, Korea	16.02.1966	m	Balg
AMNH	818976	Kwangnung, Kyunggido, Korea	17.02.1966	m	Balg
AMNH	818977	Kwangnung, Kyunggido, Korea	17.02.1966	m	Balg
AMNH	818981	Kwangnung, Kyunggido, Korea	24.02.[wohl 1	m	Balg
AMNH	95658	Ishikari	11/1905	m	Balg
AMNH	714606	Amurbai, Ostsibirien	26.02.1894	m	Balg
AMNH	714607	Amurbai, Ostsibirien	24.10.1893	m	Balg
AMNH	150967	Azusamura Shinano, Central Japan	11/1913	m	Balg
AMNH	418579	Mukden, Nordchina	23.12.1909	m	Balg
AMNH	101702	Sapporo, Hokkaido	10.11.1905	m	Balg
ZFMK	J.II.21.b.gamma	Shizuoka, Japan	14.11.1911	m	Balg
NMW	83292	Shinshu, Hondo, Japan, Präfektur Nagano	05.11.	m	Balg
SMF	67273	Subashiri, Mt. Fuji, Hondo	10.04.1903	m	Balg
SMF	67256	Subashiri, Mt. Fuji, Hondo	24.03.1903	m	Balg

SMF	67258		Sendai, Hondo	11.12.1903	m	Balg
ZMUC	68.461	Pgri2	Tomsk, Sibirien, GUS	23.09.1914	m	Gpr. (F)
BMNH	98.11.1.986		Amurbai, Ostsibirien	24.10.1893	w	Balg
BMNH	98.11.1.989		Amurbai, Ostsibirien	24.10.1893	w	Balg
BMNH	98.11.1.988		Amurbai, Ostsibirien	06.11.1893	w	Balg
BMNH	07.12.17.313		Min-Gyong, 110 miles S.E. of Seoul, Korea	12.12.1905	w	Balg
BMNH	98.11.1.973		Yokohama, Japan	-	w	Balg
BMNH	98.11.1.972		Yokohama, Japan	-	w	Balg
BMNH	98.11.1.968		Yokohama, Japan	-	w	Balg
BMNH	98.11.1.966		Yokohama, Japan	-	w	Balg
BMNH	98.11.1.970		Yokohama, Japan	-	w	Balg
BMNH	98.11.1.978		Hakodadi	03.03.1865	w	Balg
BMNH	98.11.1.977		Hakodadi	03.03.1865	w	Balg
BMNH	98.11.1.977		Hakodadi	28.02.1865	w	Balg
BMNH	1941.5.30.6135		Toyamaken, Japan	20.11.1914	w	Balg
BMNH	88.9.12.313		Hakodadi	-	w	Balg
AMNH	101704		Sapporo, Hokkaido	25.11.1905	w	Balg
AMNH	418760		Mukden, Nordchina	24.01.1919	w	Balg
AMNH	818989		Kwangnung, Kyunggido, Korea	17.02.1966	w	Balg
AMNH	818985		Kwangnung, Kyunggido, Korea	17.02.1966	w	Balg
AMNH	818983		Kwangnung, Kyunggido, Korea	17.02.1966	w	Balg
AMNH	818986		Kwangnung, Kyunggido, Korea	23.02.1966	w	Balg
AMNH	818982		Kwangnung, Kyunggido, Korea	13.02.1966	w	Balg
AMNH	714625		Hakodadi, Japan	26.02.1865	w	Balg
AMNH	714612		Shimotske-no-kumi, Japan	-	w	Balg
AMNH	714609		Amurbai, Ostsibirien	24.10.1893	w	Balg
AMNH	95657		Ishikari, Japan	11/1905	w	Balg
AMNH	785546		Hokkaido	11.11.1928	w	Balg
AMNH	785547		Hokkaido	14.11.1928	w	Balg
AMNH	785548		Hokkaido	11.11.1928	w	Balg
AMNH	95656		Ishikari, Japan	11/1905	w	Balg
AMNH	714613		Hakodadi, Japan	03.03.1865	w	Balg
AMNH	785549		Shikoku, Japan	24.01.1927	w	Balg
AMNH	714614		Osaka, Japan	-	w	Balg
ZFMK	J.II.21.b.delta		Nikko, Honshu, Japan	17.11.1902	w	Balg
NMW	83379		Hondo=Honshu, Japan	-	w	Balg

NRM	400		Shinano, Hondo	11/1913	w	Balg
NRM	396		Shinano, Hondo	11/1913	w	Balg
NRM	397		Shinano, Hondo	11/1913	w	Balg
NRM	401		Shinano, Hondo	11/1913	w	Balg
ZMUC	9999	Pgri1	Wladiwostok, Sibirien, GUS	31.01.1877	-	Gpr. (F)
GenBank	AF 342881.2	Pgri5	Beijing, China	-	-	Sequenz
SMTD	C 62580	Pgri3	Gefangenschaft	2004	-	Gpr. (G)
SMTD	C 62519	Pgri4	Gefangenschaft	2004	-	Gpr. (G)

Pyrrhula (pyrrhula) cineracea

BMNH	83.4.3.12		Kultuk, Baikalsee, GUS	17.03.	m	Balg
BMNH	98.11.1.998		Ussuri-Fluß, GUS	03.11.1873	m	Balg
BMNH	1949-...-8738		Krasnojarsk, Sibirien, GUS	08.12.1885	m	Balg
BMNH	98.1.11.1001		Amurbai, Ostsibirien, GUS	24.10.1893	m	Balg
BMNH	74.5.19.25		Onon-Fluß, GUS	01/1873	m	Balg
BMNH	81.5.1.2231		Onon-Fluß, GUS	14.01.1873	m	Balg
BMNH	84.9.25.16		Kultuk, Baikalsee, GUS	08.03.	m	Balg
BMNH	1965-M-18057		Ubulun, Prov. Urga, Nord-Mongolei	12.11.1924	m	Balg
BMNH	1941.5.30.6128		Krasnojarsk, Sibirien, GUS	25.10.1927	m	Balg
BMNH	90.3.8.15		Ausai, Turkestan	19.09.	m	Balg
NMW	62959		Onon, Sibirien, GUS	27.01.1873	m	Balg
NMW	62958		Kultuk, Baikalsee, GUS	02.03.1877	m	Balg
NMW	62957		Tomsk, GUS	26.04.1903	m	Balg
NMW	94.022		Swatoi Nos, Baikalsee, GUS	18.07.2001	m	Balg
ZFMK	J.II.21.a3.gamma		Maralnik am Agulfluß, Ost-Sajan	30.10.1929	m	Balg
ZFMK	J.II.21.a3.alpha		Tomsk, GUS	21.03.1903	m	Balg
ZFMK	J.II.21.a3.beta		Tomsk, GUS	15.02.1907	m	Balg
AMNH	417331		Nelta-Fluß, Amurland, USA	15.02.1930	m	Balg
AMNH	417329		Nelta-Fluß, Amurland, USA	06.02.1930	m	Balg
AMNH	714650		Amurbai, Ostsibirien, GUS	24.10.1893	m	Balg
AMNH	761147		Amurbai, Ostsibirien, GUS	24.10.1893	m	Balg
AMNH	714655		Ostsibirien, GUS	-	m	Balg
SMF	67250		Kassakewitsch, Ussuri, GUS	01.11.1880	m	Balg
ZMUC	33642	Pcin1	Tomsk, GUS	27.12.1915	m	Gpr. (G)
SMTD	C 61778	Pcin5	Gefangenschaft	2004	m	Gpr. (G)
BMNH	1907.12.20.335		Onon-Fluß, GUS	05.11.1872	w	Balg

BMNH	81.5.1.2232		Onon-Fluß, GUS	27.01.1873	w	Balg
BMNH	74.5.19.26		Onon-Fluß, GUS	17.01.1873	w	Balg
BMNH	90.3.8.24		Talki-Berge, südl. Altai	23.10.1911	w	Balg
BMNH	1941.5.30.6129		Changai-Berge	24.11.1925	w	Balg
BMNH	1965-M-18059		Suszukte, Prov. Urga, Nord-Mongolei	11.12.1924	w	Balg
BMNH	1965-M-18058		Baldga, Prov. Urga, Nord-Mongolei	09.11.1924	w	Balg
NMW	94.021	Pcin3	Swatoi Nos, Baikalsee, GUS	18.07.2001	w	Balg + Gpr. (G)
ZFMK	J.II.21.a3.delta		Maralnik am Agulfluß, Ost-Sajan, GUS	27.10.1929	w	Balg
AMNH	714649		Siddemi, Amurbai, Ostsibirien, GUS	16.10.1885	w	Balg
AMNH	761148		Amurbai, Ostsibirien, GUS	13.01.1894	w	Balg
AMNH	714651		Amurbai, Ostsibirien, GUS	24.10.1893	w	Balg
AMNH	714653		Amurbai, Ostsibirien, GUS	21.02.1894	w	Balg
AMNH	714654		Kassakewitsch, Ussuri, GUS	14.10.1886	w	Balg
AMNH	417330		Nelta River, Amurland, GUS	10.02.1930	w	Balg
AMNH	714656		Baikalsee, GUS	16.11.	w	Balg
AMNH	714652		Amurbai, Ostsibirien, GUS	06.11.1893	w	Balg
SMTD	C 61777	Pcin2	Gefangenschaft	2004	w	Gpr. (G)
SMTD	2005/147	Pcin6	Gefangenschaft	2005	-	Gpr. (G)
SMTD	2005/156	Pcin7	Gefangenschaft	2005	-	Gpr. (G)
GenBank	AF 342886	Pcin4	Nowosibirsk, Sibirien, GUS	-	-	Sequenz

Pyrrhula (p.) murina

Nr	alt. Nr.	Fundort	Datum	Geschl.	Präparat
ZMB	50.309	Furnas, Sao Miguel, Azoren	04/1907	m	Balg
ZMB	23422	Sao Miguel, Azoren	04/1865	m	Balg
SMTD	C21278	Sao Miguel, Azoren	1890	m	Balg
BMNH	1879.4.5.768	Sao Miguel, Azoren	04/1865	m	Balg
BMNH	1879.4.5.767	Sao Miguel, Azoren	03/1865	m	Balg
BMNH	1879.4.5.769	Sao Miguel, Azoren	04/1865	m	Balg
BMNH	1965-M-18056	Nördl. Furnas, Sao Miguel, Azoren	17.03.1903	m	Balg
BMNH	1904.12.31.118	Nördl. Furnas Valley, Sao Miguel, Azoren	25.03.1903	m	Balg
BMNH	1904.12.31.115	Nördl. Furnas, Sao Miguel, Azoren	04/1903	m	Balg
BMNH	1915.5.1.571	Furnas, Sao Miguel, Azoren	26.05.1902	m	Balg
BMNH	1904.12.31.114	Nördl. Furnas, Sao Miguel, Azoren	04/1903	m	Balg
NMW	74498	Povoacao, Sao Miguel, Azoren	04/1907	m	Balg
NMW	62956	Azoren	-	m	Balg

AMNH	788231		Povoacao, Sao Miguel, Azoren	04/1907	m	Balg
AMNH	714658		Nördl. Furnas, Sao Miguel, Azoren	04/1903	m	Balg
AMNH	714659		Nördl. Furnas, Sao Miguel, Azoren	19.03.1903	m	Balg
AMNH	222487		Furnas, Sao Miguel, Azoren	11.11.1927	m	Balg
AMNH	222488		Furnas, Sao Miguel, Azoren	15.11.1927	m	Balg
AMNH	222489		Furnas, Sao Miguel, Azoren	15.11.1927	m	Balg
AMNH	222490		Furnas, Sao Miguel, Azoren	18.11.1927	m	Balg
ZFMK	7.II.21.c.alpha alpha		Povoacao, Sao Miguel, Azoren	05/1907	m	Balg
ZFMK	7.II.21.c.delta		Povoacao, Sao Miguel, Azoren	04/1907	m	Balg
ZFMK	7.II.21.c.eta		Pico do Canario bei Furnas, Sao Miguel, Azoren	04/1907	m	Balg
ZFMK	7.II.21.c.iota		Arhada das Furnas, Sao Miguel, Azoren	04/1907	m	Balg
ZFMK	7.II.21.c.lambda		Pico da Canario bei Furnas, Sao Miguel, Azoren	04/1907	m	Balg
ZFMK	7.II.21.c.zeta zeta		Furnas, Sao Miguel, Azoren	05/1907	m	Balg
ZFMK	7.II.21.c.xi	Pmur4	Lagva bei Furnas, Sao Miguel, Azoren	04/1907	m	Balg + Gpr. (F)
ZFMK	7.II.21.c.alpha		Pico do Canario bei Furnas, Sao Miguel, Azoren	03/1907	m	Balg
ZFMK	7.II.21.c.omikron omikron		Furnas, Sao Miguel, Azoren	05/1907	m	Balg
ZFMK	7.II.21.c.eta eta		Furnas, Sao Miguel, Azoren	05/1907	m	Balg
ZFMK	7.II.21.c.beta		Lagva bei Furnas, Sao Miguel, Azoren	04/1907	m	Balg
ZFMK	7.II.21.c.kappa		Pico da Passo bei Provacao, Sao Miguel, Azoren	04/1907	m	Balg
ZFMK	7.II.21.c.ny (Nr. 20)		Sierra da Trigo bei Furnas, Sao Miguel, Azoren	04/1907	m	Balg
ZFMK	7.II.21.c.beta beta		Furnas, Sao Miguel, Azoren	05/1907	m	Balg
ZFMK	7.II.21.c.epsilon epsilon		Furnas, Sao Miguel, Azoren	05/1907	m	Balg
ZFMK	7.II.21.c.lambda lambda		Pico do Canario bei Furnas, Sao Miguel, Azoren	05/1907	m	Balg
ZFMK	7.II.21.c.ny ny		Los Caldeiras bei Furnas, Sao Miguel, Azoren	05/1907	m	Balg
ZFMK	7.II.21.c."delta delta"		Los Caldeiras bei Furnas, Sao Miguel, Azoren	05/1907	m	Balg
ZFMK	7.II.21.c.gamma ny		Hueca bei Furnas, Sao Miguel, Azoren	05/1907	m	Balg
ZFMK	7.II.21.c.kappa kappa		Furnas, Sao Miguel, Azoren	05/1907	m	Balg
ZFMK	7.II.21.c.my		Estrada da Provocao, Sao Miguel, Azoren	04/1907	m	Balg
ZFMK	7.II.21.c.theta	Pmur3	Sierra da Trigo bei Furnas, Sao Miguel, Azoren	04/1907	m	Balg + Gpr. (F)
ZFMK	7.II.21.c.my my		Furnas, Sao Miguel, Azoren	05/1907	m	Balg
ZMB	50.311		Furnas, Sao Miguel, Azoren	04/ 1907	w	Balg
BMNH	1879.4.5.770		Sao Miguel, Azoren	03/1865	w	Balg
BMNH	1879.4.5.772		Sao Miguel, Azoren	03/1865	w	Balg
BMNH	1879.4.5.771		Sao Miguel, Azoren	04/1865	w	Balg
BMNH	1904.12.31.117		Nördl. Furnas Valley, Sao Miguel, Azoren	25.03.1903	w	Balg
BMNH	1904.12.31.116		Nördl. Furnas Valley, Sao Miguel, Azoren	04/1903	w	Balg

NMW	62955		Azoren	-	w	Balg
AMNH	788232		Pico do Castelo bei Furnas, Sao Miguel, Azoren	05/1907	w	Balg
AMNH	714660		Nördl. Furnas, Sao Miguel, Azoren	19.03.1903	w	Balg
AMNH	714661		Nördl. Furnas, Sao Miguel, Azoren	04/1903	w	Balg
SMF	67246		Azoren	vor 1894	w	Balg
ZFMK	7.II.21.c.tau	Pmur2	Sierra da Trigo bei Furnas, Sao Miguel, Azoren	04/1907	w	Balg + Gpr. (F)
ZFMK	7.II.21.c.tau tau		Pico dos Botes bei Furnas, Sao Miguel, Azoren	05/1907	w	Balg
ZFMK	7.II.21.c.sigma		Lagva bei Furnas, Sao Miguel, Azoren	04/1907	w	Balg
ZFMK	7.II.21.c.ny		Pico da Passo bei Provacao, Sao Miguel, Azoren	04/1907	w	Balg
ZFMK	7.II.21.c.chi		Sierra da Trigo bei Furnas, Sao Miguel, Azoren	04/1907	w	Balg
ZFMK	7.II.21.c.pi pi		Furnas, Sao Miguel, Azoren	05/1907	w	Balg
ZFMK	7.II.21.c.rho rho		Furnas, Sao Miguel, Azoren	05/1907	w	Balg
ZFMK	7.II.21.c.psi psi		Pico do Canario bei Furnas, Sao Miguel, Azoren	05/1907	w	Balg
ZFMK	7.II.21.c.alpha alpha alpha	Pmur5	Furnas, Sao Miguel, Azoren	05/1907	w	Balg + Gpr. (F)
ZFMK	7.II.21.c.sigma sigma		Povoacao, Sao Miguel, Azoren	05/1907	w	Balg
AMNH	222491		Furnas, Sao Miguel, Azoren	11.11.1927	w	Balg
CIBIO	C49631	Pmur7	Sao Miguel, Azoren	28.06.2006	w	Gpr. (B)
CIBIO	C49643	Pmur11	Sao Miguel, Azoren	01.08.2006	w	Gpr. (B)
CIBIO	C49661	Pmur12	Sao Miguel, Azoren	01.09.2006	w	Gpr. (B)
CIBIO	C49666	Pmur14	Sao Miguel, Azoren	19.09.2006	w	Gpr. (B)
CIBIO	C49633	Pmur8	Sao Miguel, Azoren	29.06.2006	-	Gpr. (B)
U Sheffield	TRB1	Pmur1	Sao Miguel, Azoren	-	-	Gpr. (G)

Pyrrhula pyrrhula (ohne weitere Angaben)

GenBank	DQ192020	Ppyr30	Quelle: Ma et al., GenBank-Direkteintrag	-	-	Sequenz
GenBank	DQ236215	Ppyr31	Quelle: Ma et al., GenBank-Direkteintrag	-	-	Sequenz
GenBank	DQ236216	Ppyr32	Quelle: Ma et al., GenBank-Direkteintrag	-	-	Sequenz
GenBank	U18860	Ppyr33	Quelle: Fehrer 1996	-	-	Sequenz

Erklärung

Hiermit erkläre ich, diese Arbeit selbständig angefertigt zu haben. Es wurden keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel verwendet.

Mainz, 10. November 2008

Zur Person

[gelöscht]