

Erste Methoden zum Auffinden biologischer Verwandtschaften in archäogenomischen Daten und deren Anwendung in prähistorischen Europäern

Torsten Günther

Summary

First methods for finding biological relationships in archaeogenomic data and their application in prehistoric Europeans

Archaeogenomic research has proven to be a valuable tool for archaeological questions, initially mostly used to trace migrations of prehistoric and historic groups. Early studies largely focused on genetic similarities and dissimilarities between several ancient populations, while relationships within a group or burial site were rarely studied, partly due to a lack of suitable methodology. Tools which infer the degree of relationship used with modern DNA require high quality data but fragmentation and other post-mortem damage to ancient DNA make the application of such tools infeasible for most archaeological samples. Most archaeogenetic research concerning kinship had long been restricted to uniparental markers (Y chromosomes and mitochondrial haplogroups), which can only exclude but not prove direct relationship between individuals. In 2018, we developed the software »READ« (Relationship Estimation from Ancient DNA), one of the first methods specifically designed for assessing genetic kinship in archaeogenomic datasets. My article presents the design of the method and reflects on its use over the last years.

Einleitung

Das Feld der Archäogenomik hatte im Jahr 2010 ihren großen Durchbruch mit der Entschlüsselung des Neandertaler-Genoms (Green u. a. 2010). In den folgenden Jahren wurden diese Methoden auch mehr und mehr auf DNA-Daten von modernen Menschen aus dem Holozän angewandt (Skoglund/Mathieson 2018; Liu u. a. 2021). Dabei wurden verschiedene, prähistorische Migrationsbewegungen aufgezeigt, zum Beispiel wie sich die ersten Ackerbauern während der Jungsteinzeit von Anatolien aus über ganz Europa verbreitet haben. Diese anfänglichen Studien mussten hauptsächlich mit kleinen Stichproben von etwa einer Handvoll Individuen auskommen. Das lag zum einen an den noch nicht optimierten Labormethoden zur Extraktion alter DNA. Für die Untersuchung großer Migrationsbewegungen haben allerdings bereits wenige Individuen ausreichend Information, um Schlüsse über ihre gesamte Abstammungslinie zu ziehen. In jeder Generation verdoppelt sich die Anzahl unserer Vorfahren, so dass ein einzelnes Individuum vor g Generationen 2^g Vorfahren hatte, von denen es teilweise auch DNA-Abschnitte in sich trägt (s. Beitrag Scally in diesem Band). Dementsprechend sind in der DNA

Zusammenfassung

Die Archäogenomik hat sich zu einem wertvollen Werkzeug für archäologische Fragestellungen entwickelt, die ursprünglich weitestgehend genutzt wurde, um Migrationen von (vor-)geschichtlichen Gruppen nachzuvollziehen. Dabei wurden hauptsächlich Vergleiche zwischen Kulturen, Gruppen und Populationen durchgeführt. Verwandtschaften innerhalb einer Gruppe wurden hingegen nicht untersucht, was zum Teil am Mangel passender Methoden lag. Methoden, die für die Verwandtschaftsermittlung mit moderner DNA verwendet werden, benötigen hochwertige Daten, was mit alter DNA durch Fragmentierung und andere post-mortem Schäden nicht möglich wäre. Archäogenetische Studien, die sich mit biologischer Verwandtschaft beschäftigt haben, beschränkten sich lange auf uniparentale Daten (Y-Chromosomen oder mitochondriale Haplogruppen) welche nur eine direkte Verwandtschaft ausschließen, aber nicht beweisen können. Im Jahr 2018 haben wir daher das Programm »READ« (Relationship Estimation from Ancient DNA) entwickelt, eine der ersten Methoden speziell designt für die Verwandtschaftsanalyse in archäogenomischen Daten. Mein Artikel gibt einen Überblick zur Funktion der Methode und erwähnt dann erste Fallstudien, in denen »READ« verwendet wurde.

einer Person nicht nur diese Person selbst, sondern auch viele ihrer genetischen Vorfahren und somit die gesamte Population repräsentiert.

Während dieses Wissenschaftsfeld bis ca. 2015 wichtige Kenntnisse zu großflächigen Bewegungen auf kontinentaler Ebene lieferte, blieben die eigentlichen Leben der Individuen, deren Sozialstrukturen und Verwandtschaftsverhältnisse verborgen (Racimo u. a. 2020). Dabei ist die Weitergabe von DNA von einer Generation zur nächsten eine der Grundlagen der Genetik und Genomik. Die DNA des Menschen ist auf 23 Chromosomenpaare (DNA-Moleküle) aufgeteilt. Kinder erhalten je eine Kopie eines Chromosoms von ihrer biologischen Mutter und ihrem biologischen Vater. Eines der Chromosomenpaare sind dabei die Geschlechtschromosomen, Individuen mit zwei X-Chromosomen sind biologisch weiblich, Individuen mit je einem X- und einem Y-Chromosom sind biologisch männlich. Zusätzlich gibt es noch mitochondriale DNA, die immer von der Mutter an ihre Kinder vererbt wird (Abb. 1). Während der Keimzellenentwicklung jeder Generation werden außerdem die beiden Chromosomen eines Paares rekombiniert, also durchmischt, wodurch jeweils eine andere Zusammenstellung der Chromosomen in die Folgegeneration weitergegeben wird.

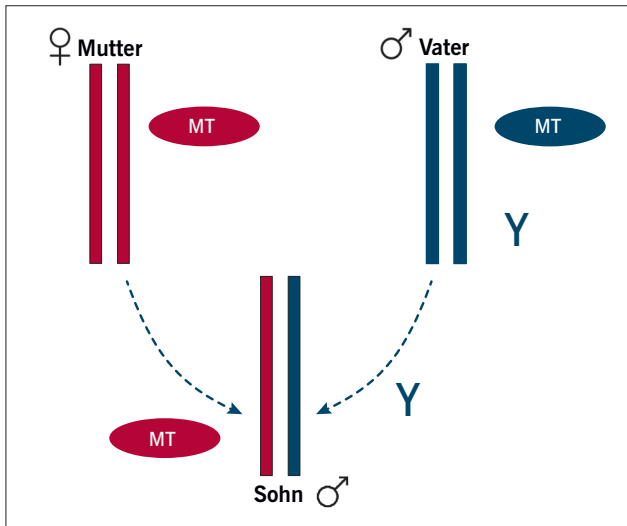


Abb. 1 Schematische Darstellung der Vererbung von Chromosomen zwischen Eltern und ihren männlichen Nachkommen. Für jedes der 22 autosomalen Chromosomenpaare erhält der Sohn je eine Kopie von Mutter und Vater. Das Y-Chromosom kommt vom Vater, die mitochondriale DNA (MT) wird von der Mutter vererbt.

Fig. 1 Schematic illustration of chromosome inheritance between parents and their male descendants. For each of the 22 autosomal chromosome pairs the son receives a copy of each the mother and the father. The Y-chromosome is derived from the father, the mitochondrial DNA (MT) is passed on by the mother.

Eine Konsequenz dieses Prozesses ist, dass wir mit Verwandten unterschiedlichen Grades unterschiedliche Anteile unserer DNA gemeinsam haben. Verwandte 1. Grades, also Vollgeschwister und Eltern-Kinder, teilen jeweils 50 % ihrer DNA. Verwandte 2. Grades, also Halbgeschwister, Enkel-Großeltern und Tante/Onkel-Nichte/Neffe, teilen etwa 25 % ihrer DNA (Tab. 1) usw. Diese Erwartungswerte können genutzt werden, um beispielsweise in der Forensik oder der kommerziellen persönlichen Genomik Verwandte zu finden. Dazu werden Positionen im Genom benutzt, an denen zwischen einigen Individuen der Population genetische Unterschiede bekannt sind. Die Prozente aus Tabelle 1 übersetzen sich dann in den erwarteten Anteil der Positionen, die identisch zwischen zwei Verwandten sind, weil diese

Verwandtschaftsgrad (genetisch)	Beispiel	Erwartete prozentuale genomische Übereinstimmung
0.	Eineiiger Zwilling, Klon	100 %
1.	Vollgeschwister, Eltern-Kind	50 %
2.	Halbgeschwister, Enkel-Großeltern, Tante/Onkel-Nichte/Neffe	25 %
3.	Cousins 1. Grades	12,5 %

Tab. 1 Verwandtschaftsbeziehungen bis zum 3. Grad und deren erwartete Übereinstimmung auf Genomebene.

Tab. 1 Relationships up to the 3rd degree and their expected match at the genome level.

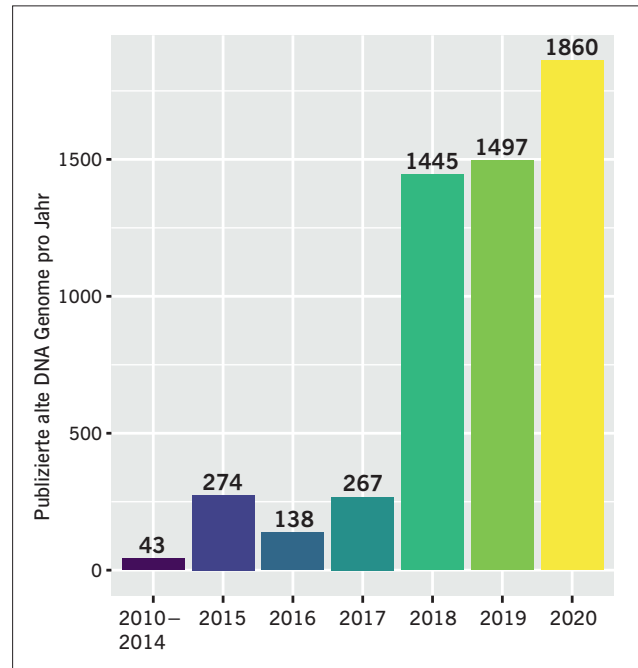


Abb. 2 Entwicklung der weltweit publizierten Genome aus der Archäogenomik bis 2020.

Fig. 2 Development of the worldwide published genomes from the field of archaeogenomics until 2020.

auf denselben Vorfahren zurückgehen. Diese Methoden für moderne DNA ließen sich allerdings nicht problemlos auf alte DNA aus der Vorgeschichte anwenden, da die Qualität der Daten deutlich schlechter ist (s. nächster Abschnitt). Deshalb beschränkte sich die Verwandtschaftsanalyse mit alter DNA hauptsächlich auf mitochondriale DNA oder Y-Chromosomen, die jeweils nur die maternale bzw. paternale Linie abbilden können. Hier kann es sogar zu zufälligen Übereinstimmungen kommen, weil ein bestimmter Typ mitochondrialer DNA oder Y-Chromosom sehr häufig in einer bestimmten Population sein kann. Deshalb kann dieser Ansatz nur bestimmte Verwandtschaften wie Vater/Sohn oder Mutter/Kind ausschließen (im Falle, dass die beobachteten Chromosomen unterschiedlich sind), aber keine Verwandtschaften beweisen.

Die speziellen Herausforderungen alter DNA und Entwicklung von »READ«

Der Idealfall für die Untersuchung von genetischen Verwandtschaftsbeziehungen wären qualitativ hochwertige DNA-Daten aller Individuen. Das bedeutet zum Beispiel, dass wir für jede Position des Genoms den Zustand auf beiden Chromosomen kennen und auch genau wissen, welches Chromosom von welchem Elternteil stammt. Nach dem Tod eines Individuums beginnen allerdings enzymatische Prozesse, die die DNA in ihren Zellen zersetzen, weshalb die DNA aus menschlichen Überresten nur in fragmentierter Form lesbar ist. Daher wissen wir meist nicht, welche Variante auf dem paternalen oder maternalen Chromosom lag und ob wir überhaupt beide Chromosomen beobachten. Von jedem Individuum stehen die Informationen nur lückenhaft

zur Verfügung, ein daraus folgender Mangel an überlappenden DNA-Daten erschwert den Vergleich zweier Individuen.

Bis 2014/15 gab es weder die Labormethoden um genomische DNA in großen Stückzahlen zu sequenzieren (Haak u. a. 2015), noch passende Analysemethoden, um solche Daten auf biologische Verwandtschaft zu untersuchen. Beides sollte sich schlagartig ändern: allein 2015 wurden archäogenomische Daten für 274 Menschen publiziert, mehr als sechsmal so viele Individuen als bis dahin verfügbar waren (Abb. 2; Liu u. a. 2021). Gleichzeitig begann auch eine Methodenentwicklung auf bioinformatischer Seite, um alte DNA-Daten auf Verwandtschaftsbeziehungen analysieren zu können. In der Folge werde ich eine solche Methode, »READ« (*Relationship Estimation from Ancient DNA*) vorstellen, die ich ab 2015 gemeinsam mit meinem damaligen Masterstudenten José Manuel Monroy Kuhn und meinem Kollegen Mattias Jakobsson entwickelt habe (Kuhn u. a. 2018).

»READ« vergleicht Individuen in Paaren (Abb. 3), zuerst wird das Genom in Abschnitte unterteilt, die dann einzeln verglichen werden. Für jeden dieser Abschnitte wird der Anteil der Positionen berechnet, an denen die beiden Individuen den identischen DNA-Zustand tragen (*P0*). Über alle Abschnitte hinweg kann dann ein Mittelwert berechnet werden, der etwas über die Ähnlichkeit der beiden Individuen aussagt. Allerdings wäre dieser Wert an sich noch nicht nützlich, um den Grad der Verwandtschaft abzuschätzen, da je nach Population und Populationsgröße eine unterschiedliche genetische Diversität zu erwarten ist, was sich auch in der Anzahl der genetischen Unterschiede zwischen verwandten Individuen zeigt. Entscheidend ist die Anzahl der Übereinstimmungen, die auf einen gemeinsamen Vorfahren während der letzten Generationen zurückgeht. Die Ursache der Übereinstimmung zu ermitteln, ist allerdings nicht trivial (s. Beitrag Ringbauer in diesem Band). »READ«

nimmt daher an, dass die Mehrheit der Individuenpaare im analysierten Datensatz nicht nah miteinander verwandt ist, man kann also die Anzahl deren genetischer Unterschiede als Referenzwert für Nicht-Verwandte aus der gleichen Population verwenden. Dies wird zur Normalisierung der Werte genutzt und auf Basis der normalisierten Werte kann dann eine Unterscheidung in nicht-verwandt, verwandt zum 1. oder 2. Grad, oder identisch/eineiiger Zwilling getroffen werden. Die Herangehensweise von »READ« ist der Methode aus (Kennett u. a. 2017) sehr ähnlich.

»READ« wurde auf simulierten Daten, also auf Daten mit bekannten Verwandtschaftsverhältnissen getestet. Verwandtschaften bis zum 2. Grad konnten erkannt werden, selbst wenn nur etwa 10 % des Genoms für jedes Individuum bekannt waren. Generell zeigte sich, dass die Fehlerraten, also sowohl nicht erkannte als auch falsch identifizierte Verwandtschaften, stark von der Datenmenge abhingen. Je weniger Daten, umso höher waren die Fehlerraten.

Erkenntnisse aus den ersten Anwendungen von »READ«

Wie bereits erwähnt, gab es ab 2015 einen extremen Anstieg an verfügbaren genomischen Daten von prähistorischen Populationen (vgl. Abb. 2; Liu u. a. 2021). Das beinhaltete auch eine Vielzahl von Individuen aus gleichen Ausgrabungsstätten, die man direkt auf genetische Verwandtschaft untersuchen konnte. Im Rahmen der Entwicklung von »READ« wurden die 230 prähistorischen Eurasier aus (Mathieson u. a. 2015) analysiert. Die Individuen in dem Datensatz kamen aus verschiedenen Teilen Eurasiens, datierend in das Mesolithikum, Neolithikum und die Bronzezeit. »READ« bestätigte neun bereits bekannte, im 1. Grad verwandte Paare von Individuen, wie es auch in den Original-

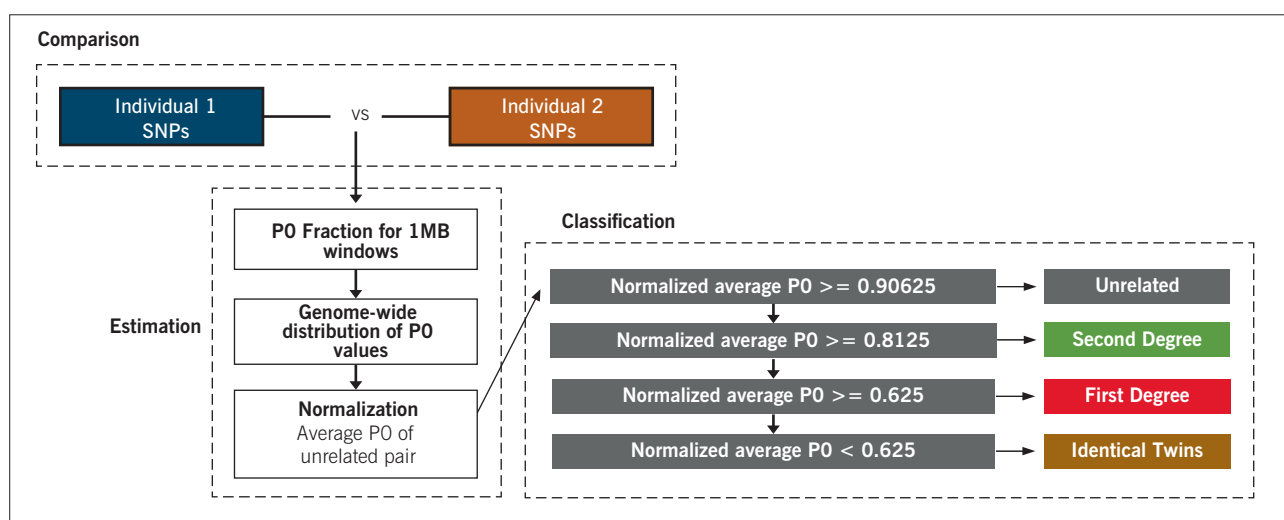


Abb. 3 Flussdiagramm zum Ablauf einer »READ«-Analyse zwischen zwei Individuen. Zuerst wird das Genom in Abschnitte von je einer Million Basen aufgeteilt und in jedem Abschnitt wird dann an überlappenden Einzelnucleotid-Polymorphismen (*Single Nucleotide Polymorphisms*, »SNPs«) der Anteil der Unterschiede ermittelt (*P0*). Der Mittelwert über alle Abschnitte wird dann mit dem erwarteten Wert für den Vergleich zweier nicht verwandter Individuen aus der gleichen Population normalisiert. Nach der Normalisierung wird das Individuenpaar als nicht verwandt, verwandt 2. oder 1. Grades oder als identischer Zwilling klassifiziert.

Fig. 3 Flow diagram on the process of a »READ«-analysis between two individuals. First the genome is divided into sections of each one million bases and in each section on overlapping *Single Nucleotide Polymorphisms* (»SNPs«) the percentage of differences is calculated (*P0*). The medium figure of all sections is then normalised with the expected figure for the comparison of two non-related individuals from the same population. After normalisation the pair of individuals is then classified as related, 2nd degree related or 1st degree related or as identical twins.

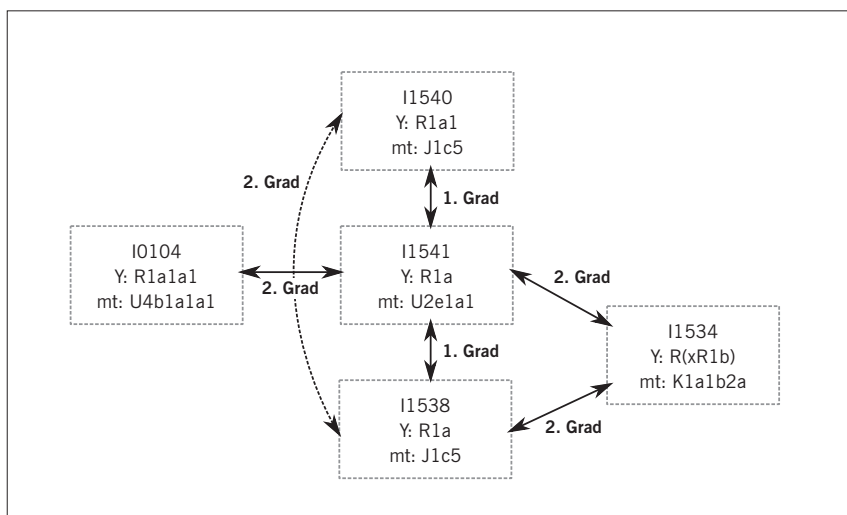


Abb. 4 Überblick über die ermittelten Verwandtschaftsbeziehungen zwischen fünf männlichen Skeletten in Esperstedt. Eine Verwandtschaftsbeziehung wurde nicht von »READ« gefunden (gestrichelte Linie). Für jedes Individuum sind auch die Haplotypen des Y-Chromosoms und des mitochondrialen Genoms angegeben. Da uns keine Informationen zum Alter zum Zeitpunkt des Todes oder direkte Radiokarbondatierungen der Individuen vorlagen, sind die Individuen nicht wie in einem Stammbaum angeordnet.

Fig. 4 Overview of the determined relationships between five male skeletons from Esperstedt. One relationship was not found by »READ« (dotted line). For each individual the haplotypes of the Y-chromosome and of the mitochondrial genome is given. As we had no information about the age at death or direct radiocarbon dating of the individuals, they are not ordered as a family tree.

publikationen zum Datensatz berichtet wurde (Allentoft u. a. 2015; Haak u. a. 2015; Mathieson u. a. 2015). Zusätzlich fand »READ« eine weitere Verwandtschaft 1. Grades und sechs Verwandtschaften 2. Grades. Alle als verwandt identifizierten Individuenpaare kamen jeweils von derselben Ausgrabungsstätte und hatten überlappende Radiokarbonaten (falls verfügbar).

Besonders stachen die schnurbandkeramischen Individuen aus Esperstedt heraus, die im Rahmen der Bauarbeiten zur Autobahn A38 gefunden wurden (Leinthal/Bogen 2006). Insgesamt lagen genomische Daten von 17 Individuen vor und es wurden sechs paarweise Verwandtschaftsbeziehungen gefunden. Fünf davon wurden um das männliche Individuum I1541 gefunden, welches offenbar mit vier weiteren männlichen Individuen verwandt war (Abb. 4). Mit dreien dieser Individuen teilte sich I1541 vermutlich auch das gleiche Y-Chromosom, was auf eine patrilineare Verwandtschaftsline hinweist. I1541 wurde außerdem in einer Steinkiste etwa 700 m von den anderen Individuen begraben, was auf einen besonderen Status des Individuums hindeuten könnte (Leinthal/Bogen 2006). Nur eine der beobachteten Verwandtschaftsbeziehungen in Esperstedt beinhaltet ein weibliches Individuum (2. Grades), was eine patrilineare Sozialstruktur für die Schnurbandkeramik in Esperstedt vermuten lässt (Haak u. a. 2008; Sjögren u. a. 2016). Bereits zu diesem frühen Zeitpunkt der Entwicklung von »READ« wurde dadurch klar, welches Potential die Verwandtschaftsanalyse hat. Gerade in Kombination mit weiteren Daten, zum Beispiel zu Art und Ort der Begrabung, Radiokarbondatierung oder Isotopenanalyse könnten diese Methoden wertvolle Erkenntnisse zur Sozialstruktur prähistorischer Gruppen aufzeigen.

Kollegen der Uppsala Universität veröffentlichten 2019 eine weitere Studie, die auch Verwandtschaftsanalyse mit anderen Datentypen kombinierte. Die Studie untersuchte megalithische Gräber mit einem speziellen Fokus auf Irland

und Schweden (Sánchez-Quinto u. a. 2019). Generell gab es eine Tendenz, dass in den verschiedenen megalithischen Gräbern mehr genetisch männliche als weibliche Individuen begraben wurden¹. Diese hatten auch gleiche oder sehr ähnliche Y-Chromosomen, was wiederum eine gewisse Patrilinearität vermuten ließ. Bemerkenswert war, dass in dem Datensatz auch Verwandtschaften zwischen verschiedenen Ausgrabungsstätten (Carrowmore und Primrose, Co. Sligo [Irland]) gefunden wurden, die etwa 2 km auseinander liegen.

Ausblick

Die Archäogenomik hat sich im letzten Jahrzehnt rapide entwickelt, weshalb mein Beitrag zu diesem Band auch einen gewissen wissenschaftshistorischen Aspekt hat. Innerhalb dieser relativ kurzen Zeit hat sich sowohl die Datenerzeugung als auch die Analysemethodik soweit entwickelt, dass Verwandtschaftsanalyse im großen Rahmen heute möglich ist und die Erstellung ganzer prähistorischer Stammbäume ermöglicht (s. andere Beiträge in diesem Band). Gleichzeitig wird die nächste Generation an Methoden für die Verwandtschaftsanalyse entwickelt, die so verfeinert sind, dass sie ermöglichen höhere Verwandtschaftsgrade als nur den 2. Grad festzustellen und die auch zur Unterscheidung zwischen Vollgeschwistern und Eltern/Kind fähig sind (s. Beiträge von Ringbauer und Popli in diesem Band; Popli u. a. 2022). Die Tagung zum 15. Mitteldeutschen Archäologentag und dieser Band zeigen, dass wir uns in einer aufregenden Entwicklung befinden. Die Archäogenomik und die Analyse biologischer Verwandtschaft sind dabei, sich zu vollwertigen Werkzeugen der Archäologie zu entwickeln durch die wir in den nächsten Jahren viele interessante Einblicke in das Leben prähistorischer Gruppen gewinnen werden (Racimo u. a. 2020).

¹ Sánchez-Quinto u. a. 2019; Cassidy u. a. 2020; Fowler u. a. 2022; Elliott u. a. 2023.

Literaturverzeichnis

- Allentoft u. a. 2015**
M. E. Allentoft/M. Sikora/K.-G. Sjögren/S. Rasmussen/M. Rasmussen u. a., Population genomics of Bronze Age Eurasia. *Nature* 522,7555, 2015, 167–172.
- Cassidy u. a. 2020**
L. M. Cassidy/R. Ó. Maoldúin/T. Kador/A. Lynch/C. Jones/ u. a., A dynastic elite in monumental Neolithic society. *Nature* 582,7812, 2020, 384–388.
- Elliott u. a. 2023**
E. Elliott u. a., Sex bias in Neolithic megalithic burials. *Am. Journal Biol. Anthr.* 180,1, 2023, 196–206.
- Fowler u. a. 2022**
C. Fowler/I. Olalde/V. Cummings/I. Armit/L. Büster u. a., A high-resolution picture of kinship practices in an Early Neolithic tomb. *Nature* 601,7894, 2022, 584–587.
- Green u. a. 2010**
R. E. Green/J. Krause/A. W. Briggs/T. Maricic/U. Stenzel u. a., A draft sequence of the Neandertal genome. *Scien.* 328,5979, 2010, 710–722.
- Haak u. a. 2008**
W. Haak/G. Brandt/H. N. Jong/C. Meyer/R. Ganslmeier u. a., Ancient DNA, Strontium isotopes, and osteological analyses shed light on social and kinship organization of the Later Stone Age. *Proc. Nat. Acad. Scien.* 105,47, 2008, 18226–18231.
- Haak u. a. 2015**
W. Haak/I. Lazaridis/N. Patterson/N. Rohland/S. Mallick u. a., Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe. *Nature* 522, 2015, 207–211.
- Kennett u. a. 2017**
D. J. Kennett/S. Plog/R. J. George/B. J. Culleton/A. S. Watson u. a., Archaeogenomic evidence reveals prehistoric matrilineal dynasty. *Nature Commun.* 8,14115, 2017, <<https://doi.org/10.1038/ncomms14115>> (19.04.2023).
- Kuhn u. a. 2018**
J. M. M. Kuhn/M. Jakobsson/T. Günther, Estimating genetic kin relationships in prehistoric populations. *PLOS ONE* 13,4, 2018, e0195491, <<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0195491>> (19.04.2023).
- Leinthal/Bogen 2006**
B. Leinthal/C. Bogen, Von Muschelknöpfen und Hundezähnen – Schnurbandkeramische Bestattungen in Esperstedt. In: H. Meller/V. Dresely (Hrsg.), *Archäologie auf der Überholspur. Ausgrabungen an der A 38. Arch. Sachsen-Anhalt, Sonderbd. 5* (Halle [Saale] 2006) 59–82.
- Liu u. a. 2021**
Y. Liu/X. Mao/J. Krause/Q. Fu, Insights into human history from the first decade of ancient human genomics. *Scien.* 373,6562, 2021, 1479–1484.
- Mathieson u. a. 2015**
I. Mathieson/I. Lazaridis/N. Rohland/S. Mallick/N. Patterson u. a., Genome-wide patterns of selection in 230 ancient Eurasians. *Nature* 528,7583, 2015, 499–503.
- Popli u. a. 2022**
D. Popli/S. Peyregne/B. M. Peter, KIN: A method to infer relatedness from low-coverage ancient DNA. *Genome Biol.* 24,10, 2023, <<https://doi.org/10.1186/s13059-023-02847-7>> (19.04.2023).
- Racimo u. a. 2020**
F. Racimo/M. Sikora/M. Vander Linden/H. Schroeder/C. Lalueza-Fox, Beyond broad strokes: sociocultural insights from the study of ancient genomes. *Nature Rev. Genetics* 21,6, 2020, 355–366.
- Sánchez-Quinto u. a. 2019**
F. Sánchez-Quinto/H. Malmström/M. Fraser/L. Girdland-Flink/E. M. Svensson u. a., Megalithic tombs in western and northern Neolithic Europe were linked to a kindred society. *Proc. Nat. Acad. Scien.* 116,19, 2019, 9469–9474.
- Sjögren u. a. 2016**
K.-G. Sjögren u. a., Diet and Mobility in the Corded Ware of Central Europe. *PLOS ONE* 11,5, 2016, e0155083, <<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155083>> (19.04.2023).
- Skoglund/Mathieson 2018**
P. Skoglund/I. Mathieson, Ancient Gemonics of Modern Humans: The First Decade. *Ann. Rev. Genomics Hum. Genetics* 19, 2018, 381–404.

Abbildungsnachweis

- 1 Verf.
- 2 nach Liu u. a. 2021, Fig. 1
- 3 nach Kuhn u. a. 2018, Fig. 1. Publiziert unter CC-BY 4.0 Lizenz
- 4 nach Kuhn u. a. 2018, Fig. 6. Publiziert unter CC-BY 4.0 Lizenz

Tab. 1 Verf.

Anschrift

Torsten Günther
Uppsala Universität
Institut für Organismische Biologie
Norbyvägen 18C
75236 Uppsala
Schweden
torsten.guenther@ebc.uu.se
ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9460-390X>