

## Verwandtschaftsbeziehungen bei Pinguinen (*Sphenisciformes*)

Von Jürgen Jacob und Heinrich Hoerschelmann

Da fossiles Material weitgehend fehlt und bei der an sich schon großen Homogenität der Vögel morphologische Merkmale mit großer Vorsicht zu werten sind, haben in der ornithologischen Systematik vor allem im supraspezifischen Bereich chemotaxonomische Untersuchungen zunehmend an Bedeutung gewonnen. Die Komposition der Bürzeldrüsenwachse hat sich gerade bei der Zuordnung höherer Taxa als recht aussagefähig erwiesen (JACOB, 1978 a). Im Unterschied zur Proteinelektrophorese kann hier auch die chemische Struktur der Einzelkomponenten direkt verglichen werden. Die taxonomische Brauchbarkeit der Methode kann inzwischen als erwiesen gelten. Man muß jedoch hinzufügen, daß die funktionell adaptiven Bedingungen, die zu den offensichtlich mit der ‚systematischen Entfernung‘ regelhaften Änderungen der Zusammensetzung der Wachse führen, noch unzureichend begriffen werden.

Die Pinguine bilden zweifelsfrei eine stammesgeschichtliche Einheit. Bei der Klärung der internen Verwandtschaft und der Beziehung zu anderen Vogelordnungen haben die bisher geprüften morphologischen wie chemischen Merkmale zu unterschiedlichen Aussagen oder unklaren Ergebnissen geführt. Unter Heranziehung dieser Untersuchungen soll daher hier durch die Analyse der Bürzelwachse versucht werden, zunächst die Verwandtschaftsbeziehungen der rezenten Pinguinattungen weiter zu erhellen. In die Untersuchung konnte zumindest jeweils ein Vertreter aller Gattungen der Pinguine einbezogen werden. Untersucht wurden: *Aptenodytes patagonicus* (Königspinguin), *Megadyptes antipodes* (Gelbaugenpinguin), *Eudyptes chrysocome* (Felsenpinguin), *Eudyptes pachyrhynchus* (Dickschnabelpinguin), *Eudyptes sclateri* (Kronenpinguin), *Pygoscelis papua* (Eselspinguin), *Eudyptula m. minor* (Zwergpinguin), *Eudyptula m. albosignata* (Weißflügelpinguin), *Spheniscus humboldti* (Humboldtpinguin), *Spheniscus magellanicus* (Magellanpinguin) und *Spheniscus demersus* (Brillenpinguin).

### Material und Methode

Die Bürzeldrüsen adulter ♂ wurden aus frischem bzw. tiefgefrorenem Material exstirpiert und bis zur Aufarbeitung unter zweifach destilliertem Aceton bei  $-20^{\circ}\text{C}$  aufbewahrt. Nach Abdampfen des Acetons im Vakuum wurden die Drüsen mit 30 ml Chloroform/Methanol (2 : 1) extrahiert, der Extrakt mit 10 ml Wasser versetzt und gut durchgeschüttelt. Nach Phasentrennung enthält die untere Phase die Rohlipide, von denen jeweils aliquote Teile weiterverarbeitet wurden. Die Abtrennung der Monoesterwachse von den in den Rohlipiden meistens gleichzeitig anwesenden Triglyceriden erfolgte an Kieselgel mit 9,8 % Wassergehalt (JACOB, 1977). Die Wachse wurden mit frisch hergestellter 5 %iger methanolischer Salzsäure in Fettsäuremethylester und freie Alkohole gespalten. Nach Trennung beider Fraktionen an Kieselgel wurden die Alkohole mit  $\text{CrO}_3$  in tert. Butanol/Cyclohexan zu den korrespondierenden Säuren oxidiert, welche nachfol-

gend, wie oben erwähnt, verestert wurden. Die gaschromatographische Trennung (GC) der Methylester wurde an 10 m-Glassäulen unter Verwendung von Supelcoport als Trägermaterial und OV 101 als stationäre Phase durchgeführt. Alle in der GC auf- oder angetrennten Signale wurden massenspektroskopisch untersucht. Hierzu wurde das Gerät GNOM Varian-MAT 111 mit 80eV Anregungsspannung benutzt. Die Identifizierung aller Strukturen erfolgte durch Auswertung der Massenspektren sowie durch genaue Vermessung der GC-Retentionszeiten, die, halblogarithmisch gegen die C-Zahlen aufgetragen, mit denen von Referenzsubstanzen verglichen wurden. Unter Berücksichtigung verzweigungsspezifischer Inkremente lassen sich hiermit häufig bereits Strukturen vorhersagen (JACOB 1978 b).

### Ergebnisse

Hauptbestandteile der Bürzeldrüsensekrete aller hier untersuchten sowie der drei früher analysierten Pinguinarten (JACOB 1976 a) sind Monoesterwaxse, deren Komponenten — Fettsäuren und Alkohole — sehr komplex zusammengesetzt sind. Tab. 1 und 2 faßt sie zu chemischen Gruppen zusammen, wobei sowohl nach Art als auch nach dem Grad der Verzweigung unterteilt wurde. Als biochemisch eindeutig different sind 3-alkyl-substituierte einerseits und die Gruppe der 2- bzw. 4-alkyl-substituierten Komponenten andererseits zu bewerten. 2-Alkyl- und 4-alkyl-substituierte Komponenten, obgleich ihrerseits deutlich voneinander unterscheidbar, sind biochemisch sicher näher verwandte Strukturen, wofür auch ihr häufig gemeinsames Vorkommen in zahlreichen Spezies spricht (z. B. in Anseriformes, Ralliformes, Charadriiformes etc.). In beiden Fällen wird für die Verzweigung das gleiche Substrat, Methylmalonyl-CoA, verwendet. Deutlicher zu unterscheiden sind methyl- von äthyl-substituierten Fettsäuren, zu deren Biosynthese offenbar jeweils unterschiedliche Substrate utlisiert werden.

Bei den Alkoholen treten neben unverzweigten sowie 2- und 3-methyl-substituierten Individuen vornehmlich mittelkettig einfach bzw. höher verzweigte Typen auf. Die Profile der Alkohole gleichen sich weitgehend bei allen untersuchten Pinguinarten. Der Vergleich der Fettsäureprofile (Blockdiagramme in Abb. 1), läßt bereits deutlich Ähn-

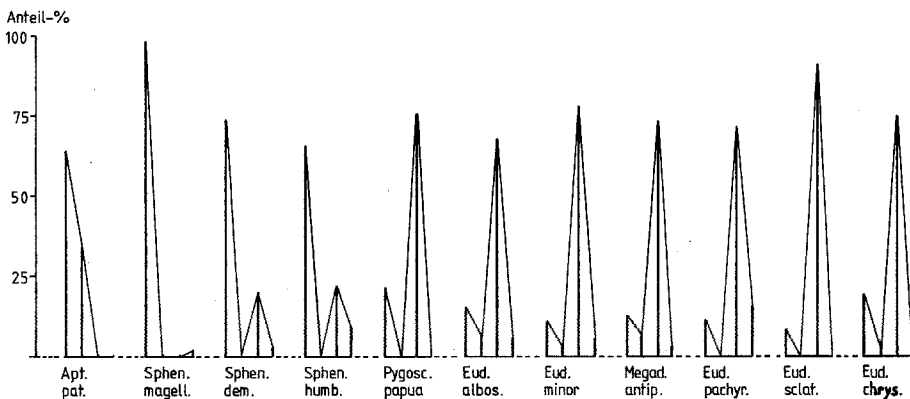


Abb. 1. Profile der Bürzelwachs-Fettsäuren verschiedener Pinguinarten in Blockdiagramm-Darstellung (in Anteil-%, geordnet nach Verzweigungstypen). Säuren von links nach rechts: 2- und 4-methyl-substituierte Säuren — 3-methyl-substituierte Säuren — äthyl-substituierte Säuren — unverzweigte Säuren

Tab. 1. Zusammensetzung der Bürzelwachs-Fettsäuren in % (der GC-Flächenintegrale) verschiedener Pinguinspezies.

Säuretyp	<i>Aptenodytes patagonicus</i>	<i>Spheniscus magellanicus</i>	<i>S. demersus</i>	<i>S. humboldti</i>	<i>Pygoscelis papua</i>	<i>Eudyptula albosignata</i>	<i>E. minor</i>	<i>Megadyptes antipodes</i>	<i>Eudyptes pachyrhynchus</i>	<i>E. sclateri</i>	<i>E. chrysolome</i>
Unverzweigt.	—	2,0	2,8	8,7	—	6,0	5,4	3,0	15,2	—	—
2-Methyl-	—	19,1	8,7	8,1	1,7	—	—	0,1	—	Spur	1,8
2,x-Dimethyl- <sup>(*)</sup>	7,9	25,4	26,1	36,0	9,9	8,9	6,8	2,7	—	2,9	5,6
2,x,y-Trimethyl- <sup>(*)</sup>	—	6,9	9,0	3,2	—	2,8	1,3	—	—	—	1,2
4-(6-)-Methyl-	54,6	37,6	26,0	16,0	6,7	3,8	2,7	9,8	11,4	5,6	10,7
4,x-Dimethyl- <sup>(*)</sup>	2,0	9,0	4,2	2,6	3,5	—	—	—	—	—	—
2-Äthyl-	0,2	—	—	—	—	6,2	2,7	1,4	—	—	—
4-Äthyl-	32,1	—	—	—	—	—	—	5,2	—	—	1,6
4-Äthyl-x-methyl <sup>(*)</sup>	2,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3-Methyl-	—	—	20,4	22,2	67,3	61,9	72,7	74,0	70,8	73,7	67,2
3,x-Dimethyl- <sup>(**)</sup>	—	—	—	—	9,0	6,3	5,6	—	1,2	17,8	8,1
unidentifiziert	(1,1)	(—)	(2,8)	(3,2)	(1,9)	(4,1)	(2,8)	(3,8)	(1,4)	(—)	(3,8)

<sup>(\*)</sup> x und y = gradzahlig; <sup>(\*\*)</sup> x = ungradzahlig

Tab. 2. Zusammensetzung der Bürzelwachs-Alkohole in % (der GC-Flächenintegrale) verschiedener Pinguinspezies.

Alkoholtyp	<i>Aptenodytes patago-nicus</i>	<i>Spheniscus magellanicus</i>	<i>S. demersus</i>	<i>S. bulli</i>	<i>S. boldti</i>	<i>Pygoscelis papua</i>	<i>Eudyptula albosignata</i>	<i>E. minor</i>	<i>Megadyptes antipodes</i>	<i>Eudyptes pachyrhynchus</i>	<i>E. sclateri</i>	<i>E. chrysocome</i>
Unverzweigt	13,5	1,4	0,6	8,2	—	—	7,0	7,0	3,1	0,8	0,5	1,0
2-Methyl-	4,9	2,7	2,5	2,5	—	6,2	1,5	1,3	2,1	3,8	1,9	1,7
3-Methyl-	—	—	—	—	—	0,2	2,6	0,9	0,6	0,3	0,2	0,5
Anderer Mono-methyl-	49,1	56,9	56,2	47,6	—	29,2	33,6	45,2	49,4	29,6	43,0	41,3
2,x-Dimethyl-*)	7,4	2,5	2,0	3,9	—	13,8	1,8	1,4	—	7,3	4,0	4,5
4,x-Dimethyl-*)	—	0,9	—	—	—	—	—	0,3	—	0,3	—	—
Anderer Dimethyl	20,3	34,4	30,2	32,7	—	47,4	43,3	40,4	41,6	53,7	49,0	50,0
2,x,y-Trimethyl-*)	—	—	—	0,9	—	1,4	2,3	—	—	—	—	0,8
unidentifiziert	4,8	1,2	8,5	4,2	—	1,8	7,9	3,5	3,2	4,2	1,4	0,2

\*) x und y = gradzahlig

lichkeiten zwischen einzelnen Arten erkennen (s. Diskussion). Reduziert man die Fettsäuretypen auf drei Parameter, so lassen sich diese Ähnlichkeiten im dreidimensionalen Raum noch besser veranschaulichen (Abb. 2).

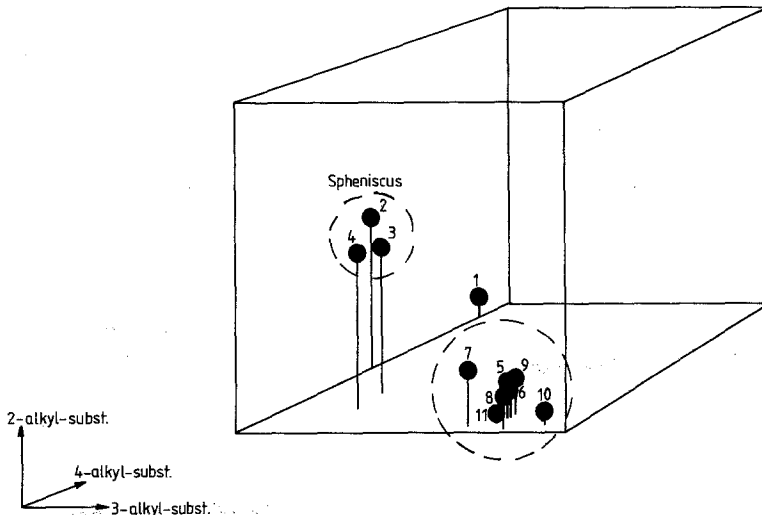


Abb. 2. Chemische Zusammensetzung der Bürzelwachs-Fettsäuren (Räumliche Darstellung) 1 = *Aptenodytes patagonicus*; 2 = *Spheniscus magellanicus*; 3 = *S. demersus*; 4 = *S. humboldtii*; 5 = *Pygoscelis papua*; 6 = *Megadyptes antipodes*; 7 = *Eudyptula albosignata*; 8 = *E. minor*; 9 = *Eudyptes chrysocome*; 10 = *E. sclateri*; 11 = *E. pachyrhynchus*.

### Diskussion

Alle rezenten Pinguine werden einer gemeinsamen Familie, Spheniscidae zugeordnet. Bei dem hohen Grad morphologischer Übereinstimmung der bisher fossil bekannt gewordenen mit den heute lebenden Arten erscheint auch hier eine weitere Untergliederung nicht sinnvoll. Entwicklungslinien von den fossilen zu den rezenten Pinguinen sind bisher nicht erkennbar. Pinguine kamen in der Vergangenheit und kommen auch heute nur auf der Südhemisphäre vor; die Fundstellen fossiler Pinguine liegen also in der geographischen Verbreitung der rezenten Arten. Eine beachtliche Artenvielfalt vom späten Eozän bis zum frühen Miozän läßt aber auf andere, günstigere ökologische Bedingungen für die teilweise recht großen flugunfähigen, marinen Tauchvögel schließen. SIMPSON (1975) macht wahrscheinlich, daß die damaligen Pinguine an höhere Wassertemperaturen angepaßt waren als die Mehrzahl der noch lebenden Arten und folgert, daß auch die physiologischen Vorgänge und Anpassungen der Thermoregulation dementsprechend andere gewesen sein müssen. Die modernen Pinguine mit ihrer Bindung an kalte Meere und Meeresströmungen können also durchaus einen eigenen gemeinsamen Ursprung haben, der sich beim Vergleich der rezenten Arten nachweisen ließe. Solange er aber durch entsprechende Fossilfunde nicht belegt werden kann, muß

auch die Herleitung von verschiedenen miozänen Formen erwogen werden, zumal aus dem späten Pliozän und dem Pleistozän nur noch die rezenten Pinguinattungen bekannt sind.

Bei der Diskussion der Affinitäten der sechs gut charakterisierbaren Gattungen zueinander lassen sich bisher zwei Wege verfolgen, die zu verschiedenen Ansichten führen. Die von ZUSI (1975) zusammengefaßten osteologischen Untersuchungen lassen zumindest vier Gruppierungen erkennen: *Aptenodytes*, *Pygoscelis*, *Eudyptes* und *Spheniscus*. *Eudyptula* wird mehrheitlich in die Nähe von *Spheniscus*, *Megadyptes* dagegen in die von *Eudyptes* gerückt.

Die eigenen Untersuchungen zur funktionellen Schädelmorphologie lassen ZUSI (1975) zwei ‚phyletische Linien‘ mit *Aptenodytes* und *Pygoscelis* in der einen und *Spheniscus*, *Eudyptula*, *Eudyptes* sowie *Megadyptes* in der anderen annehmen. Weniger absicherbar erscheint ihm die Unterscheidung von *Aptenodytes* und *Pygoscelis* und die Trennung der Gruppe *Spheniscus-Eudyptula* von der Gruppe *Eudyptes-Megadyptes*. Einer derartigen Reihung folgen auch FALLA & MOUGIN (1979). Der zweite Versuch einer verwandtschaftlichen Zuordnung der Gattungen geht von der Feststellung aus, daß die markantesten Unterscheidungsmerkmale der Pinguine in der Ausbildung von Zeichnungs-, Färbungs- und Strukturmerkmalen am Kopf bestehen (WILSON 1907). Beim Vergleich dieser Merkmale kommt MURPHY (1959) zur Ansicht, daß *Eudyptula*, ohne solche Kennzeichen, als recht urtümliche, abseitsstehende Gattung anzusehen sei. Beziehungen bestehen ehestens noch zu *Megadyptes*. Dem Gelbaugenpinguin (*Megadyptes antipodes*) kommt bei dieser Betrachtung eine zentrale Stellung zu. Bei ihm sollen in generalisierter Form verschiedene Merkmale der anderen Gattungen vorgebildet sein, so daß, von einer ihm ähnlichen Stammform ausgehend, die Radiation dieser Gattungen mit jeweils mehreren Arten vorstellbar ist.

Einer der erfolgversprechendsten Wege, die Beziehungen zwischen den rezenten Pinguinen zu erhellen, scheint im Vergleich des Verhaltensinventars zu bestehen (WARHAM 1975; JOUVENTIN 1978). Obgleich uns die zusammenfassende Darstellung JOUVENTINS leider nicht zugänglich war, zeigt doch der darauf basierende, bei TOLLU (1978) dargestellte Stammbaum eine interessante Anordnung. *Megadyptes* wird den Schopfpinguinen zugeordnet. Ebenso wird *Eudyptula* in die Nähe von *Eudyptes* gestellt. *Aptenodytes* und *Spheniscus* stellen divergierende Entwicklungen gemeinsamen Ursprungs dar. Die Gattung *Pygoscelis* erhält eine Stellung zwischen den beiden größeren Gruppierungen ohne direkte Verbindung zur einen oder anderen Seite.

Biochemische Untersuchungen von Pinguin-Proteinen ergaben bisher keine Hinweise auf verschiedene Affinitäten der Gattungen zueinander (BAKER & MANWELL 1975). Die vorläufige Analyse der Bürzeldrüsensekrete bei nur drei Pinguinarten jeweils verschiedener Gattungen (JACOB 1976 a) ließ dagegen schon klare Unterschiede erkennen. Unter Einbeziehung der damaligen Ergebnisse stellt sich nun beim Vergleich sämtlicher Gattungen das schon erkannte Charakteristikum als das wichtigste Trennungsmerkmal heraus. Hiernach ergibt sich zunächst eine Unterscheidung von zwei Gruppen. In der einen, vertreten durch *Eudyptula*, *Megadyptes*, *Eudyptes* und *Pygoscelis*,

überwiegen die 3-methyl-substituierten Fettsäuren (3-methyl-, 3,x-dimethyl-substituiert), in der anderen, mit *Aptenodytes* und *Spheniscus*, dagegen die 2-alkyl-substituierten (2-methyl-, 2,x-dimethyl-, 2,x,y-trimethyl- und 2-äthyl-substituiert) sowie 4- bzw. 6-alkyl-substituierte Fettsäuren (4-methyl-, 6-methyl-, 4,x-dimethyl-, 4-äthyl- und 4-äthyl-x-methyl-substituiert). Die beiden Subspezies von *Eudyptula minor*, *E. m. minor* (Forster) und *E. m. albosignata* (Finsch) — letztere wird auch vielfach noch als gesonderte Art angesehen — sind nach der Zusammensetzung der Bürzelwachse nicht trennbar; bei völliger qualitativer Identität bestehen nur geringfügige quantitative Unterschiede. *Megadyptes* ist in der Gesamtkomposition *Eudyptula* recht ähnlich. In beiden Fällen überwiegen die 3-methyl-substituierten Fettsäuren, doch sind daneben auch 2-methyl-, 2-äthyl- sowie unverzweigte Fettsäuren vorhanden. Damit ist das qualitative Spektrum, mit den übrigen Gattungen bzw. Arten verglichen, recht weit. Wenn als allgemeine Entwicklungstendenz eine zunehmende Vereinfachung der Wachsmuster angenommen werden kann (JACOB, 1978 a, c), so sind *Eudyptula* und *Megadyptes* als basisnahe Pinguin-gattungen anzusehen.

Die drei untersuchten *Eudyptes*-Arten zeigen kein völlig einheitliches Bild. Ausgehend von der obigen Überlegung, könnte man *E. chrysocome* noch als den generalisier-testen Schopfpinguin ansehen. *E. pachyrhynchus* und *E. sclateri*, einer gemeinsamen Superspezies oder gar Spezies zugerechnet, unterscheiden sich wesentlich im Wachsmuster, wobei *E. pachyrhynchus* vor allem durch das Auftreten unverzweigter Fettsäuren auffällt. Nach abnehmender Komplexität der Wachszusammensetzung geordnet, ergibt sich die Reihe: *E. chrysocome*, *E. sclateri*, *E. pachyrhynchus*. Bei diesen drei Arten konnte auch WARHAM (1975) klare Verhaltensunterschiede herausarbeiten.

Aus der sicherlich heterogensten Pinguin-gattung *Pygoscelis* konnte leider nur *P. papua* in die Untersuchung einbezogen werden. Auch wenn der Anteil 2-alkyl-substituiert-er Fettsäuren vergleichsweise hoch ist, kann daraus doch kein ausreichender Unterschied zu den bisher genannten Gattungen hergeleitet werden. Bei deutlich verschiedenem Habitus und klarer, morphologischer Trennung muß also das chemotaxonomische Merkmal nicht unbedingt den gleichen Divergenzgrad anzeigen.

In der Gattung *Spheniscus* besteht zwischen den heute geographisch weit getrennten, aber recht ähnlichen Arten *S. demersus* und *S. humboldti* eine weitgehende Übereinstimmung. *S. magellanicus* scheint dagegen, nach dem völligen Fehlen 3-methyl-substituierter Fettsäuren zu urteilen, eine mehr abgeleitete Form zu sein.

Die Gattung *Aptenodytes*, von der uns leider nur *A. patagonicus* zur Verfügung stand, nimmt, mit allen anderen Gattungen verglichen, eine Sonderstellung ein. Neben einem hohen Anteil 4- (bzw. 6-)methyl-substituierter Fettsäuren, der sie mit den *Spheniscus*-Arten verbindet, treten erhebliche Mengen 4-äthyl-substituierter Fettsäuren auf, die sonst, wenn auch in weit geringerer Konzentration, nur noch bei *Megadyptes antipodes* nachgewiesen werden konnten.

Werden die aus der Komposition der Bürzelwachse ableitbaren Zusammenhänge mit den bisherigen Vorstellungen verglichen, ergibt sich eine erstaunliche Parallelität zu den Ansichten, die MURPHY (1959) wohl mehr intuitiv aufgrund äußerer Ähnlichkei-

ten entwickelt hat. Werden ferner auch die bei TOLLU (1978) dargestellten, aus Verhaltensvergleichen abgeleiteten Verwandtschaftsverhältnisse der Pinguine hinzugezogen, so ist mit den vermuteten engeren Beziehungen zwischen *Aptenodytes* und *Spheniscus*, der Zuordnung von *Megadyptes*, wenn auch als basisnaher Form, zu *Eudyptes* und der Stellung von *Eudyptula* in die Nähe dieser Basis der Schopfpinguine eine weitgehende Entsprechung mit den Ergebnissen der Sekretanalysen der Bürzeldrüsen unverkennbar. Über die Stellung von *Pygoscelis* könnte eine Untersuchung der noch unbearbeiteten Arten Aufschluß geben.

Die osteologischen Merkmale fügen sich weniger leicht in das hier entworfene Bild ein. Es wäre zu prüfen, ob nicht auch hier zugegebenermaßen schwer ausmachbare Konvergenzen zu den abweichenden Vorstellungen geführt haben. ZUSI (1975) läßt diese Möglichkeit auch bewußt offen.

Die Herleitung der Pinguine von fliegenden Vorfahren wird heute allgemein akzeptiert. Sie finden ihre Stellung im großen Verwandtschaftsbereich der Schwimmvögel, zu denen Gaviiformes, Pelecaniformes, Charadriiformes, Procellariiformes und vermutlich auch Podicipediformes zusammengefaßt werden können. In diesem Bereich bestehen zwischen den Sphenisciformes und den Procellariiformes sicher engere Beziehungen (SIBLEY & AHLQUIST 1972). Die bisherigen Untersuchungen der Bürzelwachscompositionen sowie neuere Untersuchungen (JACOB & HOERSCHELMANN, unveröff.) stützen die Annahme einer engen Verwandtschaftsbeziehung zwischen Pinguinen und Röhrennasen (JACOB 1976 a, b, 1978 a, b). Auch ließen sich signifikante Entsprechungen zwischen diesen beiden Ordnungen und den Podicipediformes (JACOB 1978 b) sowie der Familie Phalacrocoracidae (Ordnung: Pelecaniformes) nachweisen (JACOB, unveröff.).

### Zusammenfassung

Die Verwandtschaftsbeziehungen der Pinguine untereinander konnten bisher weder durch morphologische noch durch chemische Merkmale befriedigend geklärt werden. Als weiterer Merkmalskomplex wird die Komposition der Bürzelwachs von 11 Pinguinarten mit zumindest jeweils einem Vertreter sämtlicher rezenten Pinguinattungen herangezogen.

Nach der Wachszusammensetzung lassen sich 2 große Gruppierungen erkennen. Bei *Eudyptula*, *Megadyptes*, *Eudyptes*, *Pygoscelis* überwiegen 3-methyl-substituierte, bei *Aptenodytes*, *Spheniscus* 2- und 4- bzw. 6-alkyl-substituierte Fettsäuren. Die beiden Arten bzw. Unterarten *Eudyptula minor* und *E. albosignata* sind nicht unterscheidbar. *Eudyptula* und *Megadyptes* sind in der Wachskomposition ähnlich und mit einem breiten qualitativen Spektrum als basisnahe Formen anzusehen. Die untersuchten *Eudyptes*-Arten (*chrysocome*, *sclateri*, *pachyrhynchus*) sind gut trennbar. *Spheniscus homboldti* und *S. demersus* sind sehr ähnlich, während *S. magellanicus* durch das Fehlen 3-methyl-substituierter Fettsäuren innerhalb der Gattung eine Sonderstellung einnimmt. *Aptenodytes patagonicus* zeichnet sich durch einen hohen Anteil 4-äthyl-substituierter Fettsäuren aus und ist dadurch trotz der chemotaxonomisch engen Beziehungen zu *Spheniscus* von dieser Gattung deutlich unterschieden. Äthyl-substituierte Fettsäuren sind, wenn auch in weit geringerer Menge, nur noch bei *Megadyptes antipodes* gefunden worden.

Mit Zuordnungen nach osteologischen Merkmalen, die *Aptenodytes* und *Pygoscelis* sowie *Spheniscus* und *Eudyptula* in einen engen Zusammenhang bringen, ergeben sich kaum Übereinstimmungen. Dagegen lassen sich die Ergebnisse dieser Untersuchung gut mit Vorstellungen, die aus äusseren und Verhaltensmerkmalen entwickelt wurden, in Einklang bringen.



### Summary

#### Internal relationships among Penguins (Spheniscidae)

Hitherto the internal relationships among penguins could not be clarified satisfactory either by morphological or by chemical criteria. In this investigation the chemical composition of the uropygial gland secretion has been used as a further criterion. The waxes from a total of 11 penguin species have been analysed involving at least one representative of each of the recent penguin genera, respectively.

According to the composition of the waxes two groups can be distinguished. 3-Methyl-branched fatty acids predominate in the first one (*Eudyptula*, *Megadyptes*, *Eudyptes*, *Pygoscelis*), whereas 2-, 4- and 6-alkyl-substituted acids predominate in the other group (*Aptenodytes*, *Spheniscus*). The two species (or subspecies) *Eudyptula minor* and *E. albosignata* can not be distinguished. The wax compositions of *Eudyptula* and *Megadyptes* are similar and they possess a broad qualitative spectrum; therefore they must be considered to be close to basic forms. The *Eudyptes* species investigated (*E. chrysocome*, *E. sclateri*, *E. pachyrhynchus*) can be well distinguished. *Spheniscus humboldti* and *S. demersus* are very similar, whereas *S. magellanicus* takes a special position in this genus by the lack of 3-methyl-branched acids. *Aptenodytes patagonicus* is characterized by a high content of 4-ethyl-substituted fatty acids and thus can be distinguished clearly from *Spheniscus*, although it is chemotaxonomically closely related to this genus. Minor amounts of ethyl-substituted acids have been detected in *Megadyptes* as well.

The postulation that *Aptenodytes* and *Pygoscelis* as well as *Spheniscus* and *Eudyptula* can be allied, based on osteological criteria, cannot be confirmed. Our results, however, agree with the considerations of other authors basing on optical and behavioural criteria.

Wir danken sehr herzlich Dr. I. A. C. MACDONALD, DSIR New Zealand, Dr. G. WILLIAMS, Direktor Wildlife Service, Dr. J. WARHAM, Universität Christchurch, Mr. R. SCARLETT, Canterbury Museum Christchurch, Mr. J. A. BARTLE, National Museum of Wellington and A. WRIGHT, Dunedin, N. Z. Wildlife Service für ihre freundliche Hilfe und die Beschaffung des biologischen Materials. Die Arbeit wurde von der Hamburgischen Wissenschaftlichen Stiftung unterstützt, der wir zu großem Dank verpflichtet sind.

### Literatur

- BAKER, C. M. A. & C. MANWELL (1975): Penguin proteins: biochemical contributions to classification and natural history. In B. STONEHOUSE (Hsg.): The biology of penguins. Macmillan, London: 43—56. ● FALLA, R. A. & J.-L. MOUGIN (1979): Order Sphenisciformes. In: E. MAYR & G. W. COTTRELL (Herausg.): Check-list of birds of the World. Bd. I, 2. Aufl. Mus. Comparative Zoology, Cambridge. ● JACOB, J. (1976 a): Uropygial Gland Lipids of Penguins. Biochem. Syst. Ecol. 4: 209—213. ● Ders. (1976 b): Chemotaxonomical Relationships between Penguins and Tubenoses. Biochem. Syst. Ecol. 4: 215—221. ● Ders. (1977): Bürzeldrüsenlipide. Fortschr. Chem. organ. Naturstoffe 34: 373—438. ● Ders. (1978 a): The Pattern of Uropygial Gland Secretions as Chemotaxonomic Parameter in Avian Systematics. XVII. Congr. Intern. Ornithol. Berlin (West), Germany 4—11. Juni 1978. ● Ders. (1978 b): Hydrocarbon and multibranch ester waxes from the uropygial gland secretion of grebes (Podicipediformes). J. Lipid Res. 19: 148—153. ● Ders. (1978 c): Uropygial Gland Secretions and Feather Waxes. In: Chemical Zoology Vol. X. Aves (A. H. BRUSH, Hsg.). Academic Press, New York: 165—211. ● JOUVENTIN, P. (1978): Ethologie comparée des Spheniscidés. Thèse d'Etat, Montpellier. ● MURPHY, R. C. (1959): History of the penguins. Nat. Hist. 68: 153—160. ● SIBLEY, C. G. & AHLQUIST, J. E. (1972): A comparative study of the egg white proteins of non-passerine birds. Bull. Peabody Mus. Nat. Hist. 39. ● SIMPSON, G. G. (1975): Fossil penguins. In: B. STONEHOUSE (Hsg.): The biology of penguins. Macmillan, London: 19—41. ● TOLLU, B. (1978): Les Manchots. Recherche 93: 834—844. ● WARHAM, J. (1975): The

Crested Penguins. In: B. STONEHOUSE (Herausg.): The biology of penguins. Macmillan, London: 189—270. ● WILSON, E. (1907): Aves. Brit. Nat. Antarct. Exped. 1901—1904, 2, Zool: 1—121. ● ZUSI, L. (1975): An interpretation of skull structure in penguins. In: B. STONEHOUSE (Herausg.): The biology of penguins. Macmillan, London: 59—84.

Anschrift der Verfasser: Biochemisches Inst. für Umweltcarcinogene, Sieker Landstraße 19, D—2070 Ahrensburg.