

Aus dem Zoologischen Institut und Zoologischen Museum der Universität Hamburg.

Chemotaxonomische Untersuchungen zur Systematik der Röhrennasen (Procellariiformes)

Von **Jürgen Jacob** und **Heinrich Hoerschelmann**

Herrn Prof. Dr. Wilhelm Meise zum 80. Geburtstag gewidmet

Einleitung

Die Procellariiformes sind durch ein gemeinsames Merkmal, die Nasenröhren auf dem Oberschnabel, so gut gekennzeichnet, um in ihnen eine einheitliche, monophyletische Vogelordnung zu sehen. Zusätzlich verbinden sie noch zahlreiche morphologische, physiologische und ethologische Gemeinsamkeiten. An ihrer verwandtschaftlichen Zusammengehörigkeit wird daher auch kaum gezweifelt. Weitgehend unbestritten ist auch ihre Einteilung in vier Familien — Diomedidae (Albatrosse), Procellariidae (Sturmvögel), Hydrobatidae (Sturmschwalben) und Pelecanoididae (Lummensturmvögel; ALEXANDER et al., 1965, WOLTERS, 1975). Weniger sicher sind dagegen die Beziehungen dieser Familien zueinander und die Anordnung der Genera und Spezies innerhalb einiger Familien. Die Albatrosse und Lummensturmvögel, die beide Formen extremer ökologischer Anpassung darstellen, sind erwartungsgemäß uniform. Auch die Sturmschwalben bilden aufgrund ihrer geringen Größe sowie ihrer Lebens- und Ernährungsweise mit den entsprechenden morphologischen Übereinstimmungen eine weitgehend homogene Gruppe. Im Gegensatz hierzu umfassen die Procellariidae all jene Gruppierungen und Arten, die sich durch die Kombination von Gestalt, Ökologie und Verhalten nicht zwangsläufig als Einheit ausweisen. Hier sind denn auch im System die meisten Unsicherheiten und Gegensätze zu finden.

Allgemein gesehen, und mit manchen anderen Vogelordnungen verglichen, sind die Unstimmigkeiten innerhalb der Ordnung Procellariiformes allerdings gering. SIBLEY & AHLQUIST (1972) fassen die wichtigsten taxonomischen Untersuchungen zusammen, so daß auf die älteren Arbeiten hier nicht mehr eingegangen werden muß. In neuerer Zeit haben KURODA (1954, 1955) durch einen detaillierten morphologischen Vergleich, TIMMERMANN (1965) durch umfangreiche parasitologische Studien und HARPER (1978) durch elektrophoretische Untersuchungen der Plasmaproteine von 29 Arten das bis dahin bestehende Bild schärfer gefaßt und ergänzt. Als Synthese der bisherigen Vorstellungen kann die durch JOUANIN & MOUGIN (1979) vorgenommene Reihung gelten.

Gerade weil die Röhrennasen schon mehrfach untersucht worden sind, eignen sie sich in besonderem Maße für methodisch neue Verfahren. Die von uns durchgeführte Analyse der Bürzelwachskompositionen hat zwar schon in zahlreichen Fällen ihre

taxonomische Eignung bewiesen (JACOB 1978 a, b), durch den intensiven Vergleich mit den Ergebnissen anderer Arbeitsrichtungen können ihre Grenzen aber noch genauer bestimmt werden. Gegenüber anderen Methoden der Chemotaxonomie bietet dieses Verfahren den Vorteil, daß die tatsächliche molekulare Struktur der untersuchten chemischen Verbindungen und nicht nur qualitative Zustandsprofile von Proteinen oder indirekt gemessene Nukleinsäure-Identitäten verglichen werden können. Diese Genauigkeit wird allerdings für den Preis einer eingeschränkten allgemeinen Vergleichbarkeit des Merkmals erkauft. Wie die Bürzelwachse der Vögel zeigen jedoch auch die Kutikularlipide zumindest einiger Arthropoden (JACOB 1979; JACOB & HANSSON 1979) in der qualitativen Komposition eine hohe Artkonstanz; andererseits variieren diese aber im Vergleich höherer Taxa signifikant. Bei der quantitativen Zusammensetzung ergibt sich zwar eine gewisse individuelle Variabilität, die aber niemals so weit geht, daß das Mengenverhältnis der Einzelkomponenten intraspezifisch wesentlich verschoben würde. Unter qualitativen Unterschieden werden hierbei die Varianz der chemischen Strukturmerkmale, also z. B. der Grad der Verzweigung (unverzweigt, mono-, di-, tri-, tetra- oder höher alkylverzweigt), der Verzweigungsort (Verzweigung am Kohlenstoffatom 2, 3, 4 etc.) oder die Art des Substituenten (z. B. Methyl-, Äthyl-, Hydroxyl-Substituent etc.) verstanden, für die jeweils unterschiedliche Enzyme oder Enzymkombinationen vorausgesetzt werden müssen. Da keine exogene wie z. B. diätetische Beeinflussung der letzteren bislang nachgewiesen werden konnte, kann das Profil der Endprodukte, in diesem Fall Wachse bzw. deren Bestandteile (Fettsäuren und Alkohole), als direktes Maß für die genetische Kodierung des Merkmals „Bürzelwachs“ angesehen werden. Obgleich die Funktion dieser Wachse immer noch größtenteils ungeklärt ist, muß ihr eine besondere Bedeutung für den Vogel zukommen, da sonst die hohe Artkonstanz schwerlich zu erklären wäre. In der vorliegenden Arbeit sind 37 (s. Tab. 1 und 2) der insgesamt 99 (JOUANIN & MOUGIN 1979) bzw. 101 rezenten Procellariiformes-Arten (WOLTERS 1975) analysiert worden, wobei alle Familien repräsentiert sind.

Material und Methode

Die Bürzeldrüsen von adulten Tieren der in Tab. 1 aufgeführten Arten wurden aus frischem bzw. tiefgefrorenem Material präpariert und bis zur Aufarbeitung unter bidestilliertem Aceton bei -20°C aufbewahrt. Die Details der Aufarbeitung der Lipide, deren methanolytische Spaltung in Fettsäuremethylester und Alkohole sowie die Techniken der Strukturaufklärung (Gaschromatographie und Massenspektrometrie) wurden bereits früher ausführlich beschrieben (JACOB 1977; JACOB & HOERSCHELMANN 1981). Für die gaschromatographische Trennung der Fettsäuremethylester wurden sowohl 10 m Glassäulen mit Supelcoport als Trägermaterial und 3% OV 101 als stationäre Phase als auch 25 m Glaskapillaren mit CP(tm)sil 5 als stationärer Phase eingesetzt. Im Fall der Kopplung mit der Massenspektrometrie (Gerät: Varian MAT 111/GNOM) wurde für die Gaschromatographie ein Temperaturprogramm von $120-260^{\circ}\text{C}$ mit $2^{\circ}\text{C}/\text{min}$ gewählt.

Dem Wildlife Service, New Zealand, ohne dessen Unterstützung die Beschaffung des biologischen Materials nicht möglich gewesen wäre, möchten wir ebenso herzlich danken wie zahlreichen Neuseeländischen Freunden, durch deren tatkräftige Hilfe unsere Arbeit in Neuseeland sehr erleichtert wurde. Unser besonderer Dank gilt Dr. I. A. C. MACDONALD, Dr. G. WILLIAMS, Dr. J. WARHAM, Mr. R. SCARLETT, Mr. J. A. BARTLE, Mr. P. FISHER, and Mr. A. WRIGHT, sowie der Hamburgischen Wissenschaftlichen Stiftung, die diese Arbeit unterstützt und gefördert hat.

Ergebnisse

Die hier untersuchten Bürzeldrüsensekrete bestehen so gut wie ausschließlich aus sehr kompliziert zusammengesetzten Monoesterwachsen. Entsprechend zeigen auch ihre Bestandteile (Fettsäuren und Alkohole) eine typenreiche Komposition. Neben der Kettenlänge variiert der Verzweigungsgrad sowie die Position der Verzweigung. So werden bei den Fettsäuren neben meistens nur in geringen Mengen vorkommenden unverzweigten, sowohl mono-, di- tri- als auch tetramethyl-substituierte homologe Reihen beobachtet. Andererseits lassen sich auch unterschiedliche primäre Verzweigungspositionen, nämlich Methylverzweigungen am Kohlenstoffatom 2, 3, 4, sowie in geringeren Konzentrationen an C-6 und C-10 finden. Befindet sich der erste Substituent an einem geradzahligem C-Atom, so sind auch alle weiteren Substituenten an einem geradzahligem C-Atom lokalisiert (z. B. 2-; 2, 4-; 2, 4, 6-; 2, 6, 10-; 2, 4, 6, 8-). Entsprechendes gilt für Substituenten an ungeradzahligem C-Atomen (3-; 3, 7-; 3, 7, 9-; 3, 7, 11-).

Für die Alkohole wurden ähnliche Strukturen nachgewiesen; auch hier finden sich sowohl homologe Reihen mit Methylverzweigungen an ausschließlich geradzahligem bzw. an ausschließlich ungeradzahligem C-Atomen. Allerdings dominieren hier häufig unverzweigte Alkohole (n-Alkanole; quantitative Zusammensetzung der Fettsäuren und Alkohole in kondensierter Form s. Tab. 1 und 2). Darüber hinaus wurden die Kettenlängen sowie auch alle vorkommenden Isomeren registriert, die hier jedoch aus Platzgründen unberücksichtigt bleiben. Sie stehen dem Leser auf Anfrage zur Verfügung. Abb. 1 und 2 zeigen die Verhältnisse nach Ähnlichkeiten geordnet als Strichschemata und lassen chemotaxonomische Entsprechungen, wie sie weiter unten diskutiert werden, besser erkennen.

Diskussion

Bei der Bearbeitung der Pinguine (JACOB & HOERSCHELMANN 1981) wurde die Trennung größerer Einheiten nach dem Auftreten bzw. Fehlen von 3-methyl-substituierten Fettsäuren vorgenommen. Wollte man die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit ohne die Berücksichtigung des durch andere Untersuchungen vorgegebenen und begründeten Systems der Procellariiformes schematisch in dieser Weise interpretieren, so ergäbe sich ein völlig neues und sicher nicht ganz zutreffendes Bild. Die Trennungslinie zwischen den Arten, bei denen die 3-Methylfettsäuren vollständig fehlen oder nur in sehr geringen Mengen nachweisbar waren und denjenigen, die einen hohen Mengenanteil dieser Verbindungen besitzen, würde z. B. durch die Genera *Puffinus* und *Pterodroma* verlaufen. Einige der *Puffinus*- und *Pterodroma*-Arten würden mit den Albatrossen, andere mit den übrigen Procellariidae, den Sturmschwalben und Lummsturmvögeln verbunden. Sicher zeigt dieser Versuch, daß die Genera *Puffinus* und *Pterodroma* keine homogenen Gebilde darstellen. Er weist aber auch eindrücklich auf die begrenzte Aussagefähigkeit isoliert betrachteter Merkmale hin. Bei den Pinguinen handelt es sich um eine klar definierte Einheit, die dadurch ausgedrückt wird, daß alle Arten einer einzigen Familie zugerechnet werden. An der ausgesprochen uniformen Gattung *Spheniscus*

Tab. 1. Quantitative chemische Zusammensetzung der Wachstoffsäuren aus den Bürzeldrüsensekreten einiger Procellariiformes-Arten in % (der GC-Flächenintegrale)

Art	n—	2—	2,x—	2,x,y—	2,x,y,z—	Art der Verzweigung □				3—	3,x—	3,x,y—	andere	n. i.
						4—/6—	4,x/6,x—	4,x,y—	4,x,y,z—					
<i>Diomedea exulans</i>	—	—	30.5	69.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>D. epomophora</i>	—	2.8	24.6	64.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8.4
<i>D. melanophris</i> *	—	—	19.3	67.4	—	—	—	—	—	—	2.9	—	—	10.4
<i>D. cauta</i>	Sp.	2.1	11.1	69.9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	16.9
<i>D. chrysotoma</i>	2.4	3.5	13.4	69.1	—	—	—	—	—	—	3.6	—	—	8.0
<i>Phoebastria palpebrata</i>	2.7	—	21.8	60.6	—	—	3.2	8.9	—	—	—	—	—	2.8
<i>Macronectes giganteus</i>	—	—	—	20.7	—	0.4	5.5	22.0	10.2	34.7	—	—	—	6.5
<i>M. halli</i>	—	—	3.2	—	—	3.1	5.9	—	48.7	36.1	—	—	—	3.0
<i>Fulmarus glacialis</i>	—	—	8.4	—	—	29.6	33.2	—	19.2	9.6	—	—	—	—
<i>F. glacialis</i> **	—	0.4	6.5	—	—	22.6	0.4	—	53.3	8.8	—	4.0	—	4.0
<i>Thalassotica antarctica</i>	—	1.3	—	7.5	—	15.4	8.9	—	49.4	16.1	—	—	—	1.4
<i>Pterodroma lessonae</i>	13.7	3.1	—	—	—	58.1	15.3	—	—	—	—	4.5	—	5.3
<i>Pt. brevirostris</i>	—	—	39.4	31.5	—	7.9	15.0	2.3	—	—	—	—	—	3.9
<i>Pt. inexpectata</i>	5.3	4.2	26.3	18.8	—	14.3	18.2	4.2	—	—	—	—	—	8.7
<i>Pt. cookii</i>	—	12.5	7.7	8.9	—	3.3	12.9	—	24.5	20.3	2.0	Sp.	—	7.9
<i>Halobaena caerulea</i>	2.4	—	18.9	—	—	19.1	28.5	—	24.4	—	—	—	—	6.7
<i>Pachyptila vittata</i>	6.0	0.4	2.7	9.6	—	—	—	—	51.3	24.9	—	—	—	5.1
<i>P. desolata</i>	2.0	4.1	8.8	7.7	—	—	—	—	37.2	32.6	3.5	—	—	4.1
<i>P. belcheri</i> *	—	0.3	7.1	—	—	43.7	12.5	—	31.7	2.7	—	2.0	—	—
<i>P. turtur</i>	—	1.5	16.9	—	—	27.2	3.6	—	45.3	2.9	—	—	—	2.6
<i>P. crassirostris</i>	—	—	7.1	—	—	74.7	4.8	—	13.4	—	—	—	—	—
<i>Procellaria aequinoctialis</i> *	—	Sp.	5.3	26.0	—	4.1	—	—	22.2	30.9	7.7	2.0	—	1.8
<i>P. westlandica</i>	—	—	5.2	35.2	4.7	—	—	15.3	2.3	19.2	8.7	—	—	9.4
<i>P. parkinsoni</i>	—	—	11.1	37.1	8.5	—	—	—	Sp.	27.5	7.8	—	—	8.0
<i>P. cinerea</i>	—	—	7.2	27.4	17.1	—	—	—	Sp.	25.8	18.1	—	—	4.4
<i>Calonectris diomedea</i>	—	—	0.3	47.7	9.0	—	3.6	37.3	—	—	—	—	—	2.1
<i>Puffinus griseus</i> *	—	—	1.3	—	—	—	2.2	—	65.9	23.1	—	—	—	7.5
<i>P. tenuirostris</i>	—	—	—	10.7	—	—	2.1	7.5	42.4	37.3	—	—	—	—
<i>P. gavia</i>	—	0.5	1.3	35.7	6.8	—	11.6	35.0	—	—	—	—	—	9.1

Fortsetzung Tab. 1.

Art	Art der Verzweigung □										n. i.		
	n-	2-	2,x-	2,xy-	2,xy,z-	4-/6-	4,x/6,x-	4,xy-	3-	3,x-		3,xy-	andere
<i>P. buttoni</i>	1.3	—	8.4	48.6	8.5	—	3.4	24.0	—	—	—	—	5.8
<i>P. assimilis</i>	—	—	18.4	68.5	—	—	—	11.3	—	—	—	—	1.8
<i>Oceanites oceanicus</i>	—	—	—	—	—	21.4	—	—	73.2	—	—	—	5.4
<i>Garrodia neretis</i> *	16.7	25.4	4.3	—	—	36.7	7.1	—	2.6	—	—	6.7	0.5
<i>Fregatta tropica</i>	—	4.5	8.8	20.1	—	23.7	20.2	—	7.8	—	—	6.6	8.3
<i>F. grallaria</i>	—	3.7	27.8	29.4	—	11.2	12.0	3.6	8.0	—	—	—	4.3
<i>Pelecanoides georgicus</i>	—	1.4	0.5	—	—	1.0	—	—	67.4	26.5	—	—	3.2
<i>P. urinatrix</i> *	—	—	—	—	—	6.0	8.4	—	50.0	29.4	—	—	6.2

□ x; y und z = geradzahlig bei 2- bzw. 4-methyl-substituierten, ungeradzahlig bei 3-methyl-substituierten Fettsäuren.
Sp. = Spur; andere = 6- bzw. 10-methyl-subst.; n. i. = nicht identifiziert * aus JACOB 1976; ** aus JACOB & ZEMAN 1971.

Tab. 2. Quantitative chemische Zusammensetzung der Wachsalkohole aus den Bürzeldrüsensekreten einiger Procellariiformes-Arten in % (der GC-Flächenintegrale)

Art	Art der Verzweigung □										n. i.		
	n-	2-	2,x-	2,xy-	2,xy,z-	4-/6-	4,x/6,x-	4,xy-	3-	3,x-		3,xy-	andere
<i>Diomedea exulans</i>	19.1	—	2.3	—	—	40.2	30.7	—	—	—	—	—	7.7
<i>D. epomophora</i>	—	—	7.9	—	—	33.9	46.9	7.4	—	—	—	—	3.9
<i>D. melanophris</i> *	5.2	4.5	1.8	3.1	—	26.4	37.0	7.8	—	—	—	6.5	7.7
<i>D. cauta</i>	9.1	—	—	7.8	—	22.0	28.6	24.8	—	—	—	—	7.7
<i>D. chrysostoma</i>	3.7	—	1.2	—	—	42.4	48.4	—	—	—	—	—	4.3
<i>Phoebastria palpebrata</i>	14.2	—	—	—	—	37.3	35.6	—	—	—	—	10.4	2.5
<i>Macronectes giganteus</i>	17.0	—	—	—	—	22.1	35.1	—	0.7	6.6	—	18.5	—
<i>M. balli</i>	16.9	—	—	—	—	26.9	28.5	—	8.5	19.2	—	—	—
<i>Fulmarus glacialisoides</i>	33.8	—	—	—	—	47.9	13.5	—	0.7	0.6	—	3.5	—

Fortsetzung Tab. 2.

Art	n	2-	2,x-	2,x,y-	2,x,y,z-	Art der Verzweigung □				andere	n. i.	
						4-/-6-	4 _x /6 _x -	4 _{x,y} -	4 _{x,y,z} -			
<i>F. glacialis</i> **	40.5	5.0	—	—	—	33.9	1.4	—	—	—	2.8	16.4
<i>Thalassioica antarctica</i>	42.8	8.8	3.0	—	—	32.6	11.6	—	—	1.2	—	—
<i>Pterodroma lessona</i>	64.5	5.7	—	—	—	24.2	—	—	—	0.6	—	5.0
<i>Pt. brevirostris</i>	64.4	—	—	—	—	17.2	—	—	—	—	—	18.4
<i>Pt. inexpectata</i>	36.2	5.2	—	—	—	38.6	11.1	—	—	—	—	8.9
<i>Pt. cookii</i>	5.2	—	6.3	—	—	26.8	25.7	—	—	—	—	6.4
<i>Halobaena caerulea</i>	48.7	7.6	—	—	—	35.0	—	—	—	11.9	17.7	—
<i>Pachyptila vittata</i>	49.8	5.0	3.7	—	—	30.6	—	—	—	3.1	1.1	4.5
<i>P. desolata</i>	35.5	3.7	8.7	—	—	15.6	6.5	—	—	6.5	1.0	3.0
<i>P. belcheri</i> *	43.2	7.8	1.2	—	—	36.5	1.9	—	—	3.8	0.3	22.5
<i>P. turur</i>	47.4	13.0	—	—	—	33.3	—	—	—	3.0	—	4.4
<i>P. crasirostris</i>	45.9	8.0	—	—	—	41.6	—	—	—	3.5	—	—
<i>Procellaria aequinoctialis</i> *	—	3.5	5.8	8.0	—	24.3	37.4	10.8	—	2.0	2.7	1.4
<i>P. westlandica</i>	6.4	—	—	1.9	—	30.9	29.4	30.9	—	0.5	—	—
<i>P. parkinsoni</i>	—	—	7.3	4.1	8.5	28.5	26.6	22.2	—	—	0.5	2.3
<i>P. cinerea</i>	4.3	—	4.1	—	—	29.7	24.3	37.4	—	—	—	0.2
<i>Calonectris diomedea</i>	—	18.0	8.1	15.3	—	31.1	25.8	—	—	—	—	—
<i>Puffinus griseus</i> *	2.9	7.8	10.3	4.1	—	31.3	24.5	—	—	3.2	—	1.7
<i>P. tenuirostris</i>	0.8	13.6	6.7	8.6	—	22.4	47.9	—	—	—	—	14.2
<i>P. gavia</i>	—	7.9	—	—	—	32.5	59.6	—	—	—	—	—
<i>P. buttoni</i>	—	—	17.7	29.4	—	16.5	35.6	0.8	—	—	—	—
<i>P. aasimilis</i>	—	—	14.5	28.1	—	10.1	43.3	4.0	—	—	—	—
<i>Oceanites oceanicus</i>	58.4	6.3	—	—	—	33.0	—	—	—	—	—	2.3
<i>Garrodia neris</i> *	69.2	2.9	—	—	—	21.7	—	—	—	1.1	—	—
<i>Fregata tropica</i>	45.8	—	—	—	—	37.5	5.7	—	—	—	—	11.0
<i>F. grallaria</i>	69.0	—	—	—	—	22.1	—	—	—	—	—	8.9
<i>Pelecanoides georgicus</i>	41.0	7.2	4.1	—	—	20.1	3.7	—	—	14.8	3.2	4.0
<i>P. urinatrix</i> *	43.2	9.7	2.8	—	—	17.4	5.5	—	—	12.6	1.5	4.2

□ x; y und z = geradzahlig bei 2- bzw. 4-methyl-substituierten, ungeradzahlig bei 3-methyl-substituierten Alkoholen.

n. i. = nicht identifiziert; & = enthält 9.3 % 4_{x,y,z}-tetramethyl-substituierte Alkohole * aus JACOB 1976; ** aus JACOB & ZEMAN 1971.

ließ sich hier zeigen, daß im engsten Verwandtschaftskreis neben Arten mit erheblichem Anteil an 3-Methylfettsäuren auch solche ohne diese auftreten können.

Die Röhrennasen sind in sich aber weit weniger geschlossen als die Pinguine. Ähnliche Entwicklungen wie bei den Spheniscidae und bei *Spheniscus* können hier in Familien und Genera mehrfach eingetreten sein. Die Deutung der Wachsmuster erfordert daher in diesem Fall mehr Vorsicht. Eindeutige Aussagen erscheinen eigentlich nur dort möglich, wo identische oder doch fast gleiche Verzweigungsmuster auftreten. Eine so hohe Übereinstimmung ist aber nur auf der Artebene zu erwarten. Die Gruppierung der höheren Taxa muß zwangsläufig mehr Unsicherheiten enthalten. Es soll daher hier geprüft werden, inwieweit sich unsere Ergebnisse mit denen anderer Autoren (KURODA 1954; TIMMERMANN 1969; HARPER 1978; JOUANIN & MOUGIN 1979) in Einklang bringen lassen. Dabei sollen zunächst die internen Verhältnisse der Familien und Genera und dann die möglichen Beziehungen der erkennbaren Gruppierungen zueinander betrachtet werden. Die Aussagen werden bewußt nur auf die von uns untersuchten Arten beschränkt.

A. Familieninterne Beziehungen.

Diomedeidae

Zumeist werden zwei Genera, *Diomedea* und *Phoebetria*, unterschieden. *Diomedea exulans* und *D. epomophora* werden entweder zu einem gesonderten Genus (TIMMERMANN 1965) oder einer Superspezies (JOUANIN & MOUGIN 1979) zusammengefaßt. *D. melanophris* erhält allgemein eine Sonderstellung. HARPER (1978), der nur diese eine Art der Mollymauks untersucht hat, vermutet engere verwandtschaftliche Beziehungen aller „southern mollymawks“. TIMMERMANN (1965) bezieht *D. melanophris*, *D. cauta* und *D. chrysostoma* in das Genus *Thalassarche* ein. JOUANIN & MOUGIN (1979) unterscheiden ein monotypisches Subgenus *Thalassarche* mit *D. melanophris* und ein weiteres Subgenus *Thalassogeron* u. a. mit *D. cauta* und *D. chrysostoma*.

Die Zusammensetzung der Bürzelwache läßt zunächst deutlich erkennen, daß die Albatrosse von den übrigen Röhrennasen klar abgesetzt sind. Bei allen Arten treten bevorzugt 2-Methylfettsäuren auf. Die Hauptmengen stellen 2,x,y-trimethylverzweigte Fettsäuren. Bei den Alkoholen überwiegen 4-/6-monomethyl-, 4,x-/6,x-dimethyl- und 4,x,y-trimethyl-substituierte Alkanole in ähnlichen Mengenanteilen.

Phoebetria palpebrata unterscheidet sich von den Arten des Genus *Diomedea* durch das Vorhandensein von 4-Methylfettsäuren und das Fehlen von 2-Methylalkanolen.

Während die Fettsäuren von *D. epomophora*, *D. exulans* und *D. cauta* nur wenig verschieden sind, treten bei *D. melanophris* und *D. chrysostoma* in geringen Mengen 3-Methylfettsäuren auf. Nach den Alkoholen ist diese Sonderung nicht möglich. Hier fällt lediglich auf, daß *D. melanophris* das breiteste qualitative Spektrum besitzt.

Die Ergebnisse der Wachsanalysen bestätigen also die Unterscheidung von *Phoebetria* und *Diomedea*. Sie unterstützen weiterhin die engeren Beziehungen der Mollymauks, wobei aber eine Sonderstellung von *D. melanophris* kaum gerechtfertigt

erscheint. Zwischen dem Mollymauk und dem Graukopfalbatros besteht sicher eine verwandtschaftliche Bindung. Es wäre allenfalls möglich, *D. melanophris* als die generalisierte Form der Mollymauk-Gruppe anzusehen. Die nach der Größe und anderen Merkmalen naheliegende Zusammenfassung des Königs- und des Wanderalbatrosses in einer Superspezies würde weitgehend identische Wachsmuster vermuten lassen. Die bei allen untersuchten Albatrossen vorhandenen n-Alkohole fehlen aber bei *D. epomophora*. Dies deutet daher auf eine stärkere Trennung der beiden Arten hin.

Procellariidae

Die Procellariidae sind die am wenigsten einheitliche Familie der Röhrennasen. Das hat zu verschiedenen Zuordnungen und Reihungen geführt. Die Durchsicht der bisherigen Vorstellungen ergibt aber doch neben einigen strittigen Fragen mehrere fester umrissene Einheiten, die in der Mehrzahl den unterschiedenen Genera entsprechen.

1. *Fulmarus*-Gruppe:

Die hier untersuchten Arten *Fulmarus glacialis*, *F. glacialisoides*, *Thalassoica antarctica*, *Macronectes giganteus* und *M. halli* werden allgemein als zu einer Einheit gehörig betrachtet, wenn daraus auch nicht immer die nomenklatorische Konsequenz gezogen wurde. Die morphologische und ökologische Differenzierung rechtfertigen aber durchaus, die verschiedenen Gattungen beizubehalten. Die Wachskompositionen bestätigen die engere Zusammengehörigkeit der Gattungen und Arten zur *Fulmarus*-Gruppe. Der Anteil an 2-Methylfettsäuren ist allgemein gering. 4- und 3-Methylfettsäuren treten in ähnlichen Zusammensetzungen und Mengen auf. Die Wachsmuster vom Riesen- und vom Hallsturmvogel sind erwartungsgemäß sehr ähnlich. Zwischen *Thalassoica antarctica* und den *Fulmarus*-Arten bestehen auch nur geringe Unterschiede, wobei auffällt, daß die geographisch weit getrennte Art *F. glacialis* von den beiden südpolaren Arten *F. glacialisoides* und *Thalassoica antarctica* stärker getrennt erscheint, als diese voneinander. In der *Fulmarus*-Gruppe ergeben sich auf diese Weise mit *Macronectes* in der einen und *Fulmarus-Thalassoica* in der anderen zwei Untergruppierungen. *Thalassoica* ist mit *Fulmarus* sicher nahe verwandt.

2. *Pterodroma* (Hakensturmtaucher):

Obgleich durch einige gemeinsame Merkmale miteinander verbunden, bestehen an der Zusammengehörigkeit der in der Gattung *Pterodroma* zusammengefaßten Arten doch Zweifel. HARPER (1978) drückt diesen allgemeinen Eindruck, der durch seine Untersuchung bestärkt wird, dadurch aus, daß er die Hakensturmtaucher als „heterogenous assemblage of highly differentiated birds“ bezeichnet. Neben einer möglichen engeren Verbindung der größeren Arten, kann er aus seinem Material nur noch eine Sonderstellung der „Cookilaria“, *Pt. cookii* und *Pt. longirostris (pycrofti)* ableiten. Auch TIMMERMANN (1963) führt das schon früher unterschiedene Subgenus *Cookilaria* (BONAPARTE 1857) wieder ein. Seine weitere Gliederung der Hakensturmtaucher ist aber schon aus Materialgründen nicht sonderlich stichhaltig. JOUANIN & MOUGIN (1979) verbinden *Pt. lessoni* mit weiteren, größeren Arten zu einer Superspezies.

Pt. brevirostris und *Pt. inexpectata* bleiben ohne weitere Verbindungen. *Pt. cookii* wird mit *Pt. longirostris* und weiteren kleinen Arten in einer Superspezies vereinigt.

Die Ergebnisse an den von uns untersuchten Arten fordern eine deutliche Abtrennung von *Pt. cookii*. Während bei *Pt. inexpectata*, *Pt. brevirostris* und *Pt. lessoni* keine 3-Methylfettsäuren in den Bürzelwachsen enthalten sind, bilden sie beim Cooksturmvogel den dominierenden Anteil. Eine ähnlich scharfe Trennung wird auch durch die Alkoholzusammensetzung dieser Arten indiziert. Das Wachsmuster des Cooksturmvogels ist also von dem der anderen untersuchten Arten bemerkenswert verschieden. Eine Sonderung aus dem Genus *Pterodroma* erscheint daher durchaus gerechtfertigt. Im Vergleich zu *Pt. lessoni* sind die Fettsäuren von *Pt. inexpectata* und *Pt. brevirostris* qualitativ stärker strukturiert. Bei einer entsprechenden Untersuchung weiterer Arten könnten sich daraus feinere Untergliederungen ergeben.

3. *Halobaena*:

Halobaena caerulea ist entweder in die Nähe von *Pterodroma* oder *Pachyptila* gestellt worden. Für beide Ansichten lassen sich belegende Merkmale finden. Die morphologischen Untersuchungen von KURODA (1954) lassen eine engere Bindung zu den gadfly petrels vermuten. Ohne *Halobaena* selbst untersucht zu haben, folgt auch HARPER (1978) dieser Meinung. TIMMERMANN (1965) stellt *Halobaena* zu *Pachyptila*. JOUANIN & MOUGIN (1979) geben mit ihrer Einordnung von *Halobaena* den allgemeinen Trend wieder, der in dieser Art ein Zwischen- oder Bindeglied zwischen den Hakensturmtauchern und den Walvögeln sieht.

Das Wachsmuster von *Halobaena* ist mit dem der weniger spezialisierten Walvögel weitgehend identisch. Diese Übereinstimmung ist so groß, daß uns eine engere verwandtschaftliche Beziehung sicher erscheint. Daneben besteht in der qualitativen Zusammensetzung der Wachse auch eine gewisse Ähnlichkeit zu *Pt. cookii*; sie ist aber bei *Halobaena* nicht größer als bei den anderen Walvögeln.

4. *Pachyptila* (Walvögel):

Seit der Bearbeitung des Genus *Pachyptila* durch FLEMING (1941) haben sich keine neueren Vorstellungen ergeben. Die von ihm noch zur Benennung der einzelnen Verwandtschaftsgruppen genutzten Namen bzw. die Unterscheidung von Subgenera sind zwar inzwischen aufgegeben worden, an der Gruppierung der Arten hat sich dadurch aber wenig geändert. In einer Reihung absteigender Spezialisierung behalten JOUANIN & MOUGIN (1979) die Vorstellungen FLEMINGS grundsätzlich bei. Danach ist *P. vittata* als die höchstentwickelte Art anzusehen. *P. salvini* wird als Subspezies von *P. vittata* geführt; *P. desolata* und *P. belcheri* folgen. *P. turtur* und *P. crassirostris* werden zu einer Superspezies zusammengefaßt. HARPER (1978) kann durch seine Untersuchung zu den internen Verhältnissen dieser Gattung lediglich beitragen, daß *P. desolata* in der Komposition der Serumproteine von *P. vittata*, *P. crassirostris* und *P. turtur* geringfügig abweicht. Allgemein stellen sich bei ihm die Walvögel als Arten sehr enger Verwandtschaft dar.

Auch die Bürzelwachse lassen deutlich eine qualitative Ähnlichkeit erkennen. Die breitschnäbeligen Arten *P. vittata* und *P. desolata* sind von den Arten mit schmalen Schnäbeln durch das Fehlen der 4-Methylfettsäuren abgesetzt. *P. desolata* stimmt aber in den Alkoholen weitgehend mit *P. belcheri* überein. Ebenso werden *P. turtur* und *P. crassirostris* durch identische Alkoholmuster vereint. Zusammenfassend ergeben sich aus unseren Ergebnissen folgende Zusammenhänge: *P. vittata* und *P. desolata* scheinen näher verwandt zu sein oder weisen als Formen vergleichbar hoher Spezialisierung die gleiche evolutive Tendenz auf. *P. belcheri* hat zu *P. desolata* eine engere Beziehung als zu den übrigen dünschnäbeligen Arten. *P. turtur* und *P. crassirostris* bilden eine Einheit engerer Verwandtschaft. Das so entwickelte Bild der Beziehungen der Arten im Genus *Pachyptila* zueinander entspricht also weitgehend den bisherigen Anschauungen (WOLTERS 1975).

5. *Procellaria* (Wasserschere):

Wie die Arten des Genus *Pachyptila* sind auch die vier Wasserschere durch morphologische Merkmale gut gekennzeichnet. Fraglich ist nur, ob, wie JOUANIN & MOUGIN (1979) sowie andere Autoren vorschlagen, die schwarzen Arten *P. aequinoctialis*, *P. parkinsoni* und *P. westlandica* als Subgenus *Procellaria* von einem monotypischen Subgenus *Adamastor* mit dem grauweißen *P. cinerea* unterschieden werden sollten. HARPER (1978) findet zwischen *P. parkinsoni* und *P. westlandica* eine größere Übereinstimmung als zwischen diesen Arten und *P. aequinoctialis*.

Die Bürzeldrüsenwachse sind bei allen vier Arten ausgesprochen ähnlich zusammengesetzt. Sie zeichnen sich durch einen ungefähr gleichen Anteil von 2- und 3-Methylfettsäuren aus. Das qualitative Spektrum ist allgemein reichhaltig. Zwischen *P. parkinsoni* und *P. cinerea* besteht in den Fettsäuren ein hohes Maß an Übereinstimmung; 4-methyl-verzweigte Fettsäuren fehlen bei beiden Arten. Bei *P. aequinoctialis* und *P. westlandica* sind sie in geringen Mengen nachweisbar. Die Alkohole lassen eine solche Differenzierung nicht zu. *P. aequinoctialis* ist durch ein stark komplexes Wachstumsmuster ausgezeichnet, was auf einen weniger fortgeschrittenen Entwicklungsstand hindeuten könnte. *P. cinerea* wird von den anderen Arten durch die Wachskomposition nicht getrennt. Ob zwischen den äußerlich recht differenten Arten *P. parkinsoni* und *P. cinerea* eine engere Bindung bestehen könnte, muß durch ergänzende Untersuchungen geklärt werden.

6. *Puffinus* (Sturmtaucher):

Die Uneinheitlichkeit des Genus *Puffinus* wird u. a. dadurch dokumentiert, daß auch JOUANIN & MOUGIN (1979) die frühere Untergliederung in mehrere Subgenera weitgehend beibehalten. Die von uns untersuchten Arten gehören demnach zum Subgenus *Puffinus* mit *P. gavia/huttoni* (Superspezies) und *P. assimilis* und zum Subgenus *Neonectris* mit *P. griseus*, *P. tenuirostris*. Auch KURODA (1954) unterscheidet in dem von ihm weiter gefaßten Subgenus *Puffinus* eine *Puffinus*- und eine *Griseus*-Gruppe. Ebenso stimmen die parasitologischen Befunde TIMMERMANN'S (1965) mit dieser Gliederung überein. HARPER (1978) kann dagegen nach den elektrophoretischen Plasmaproteinmu-

stern zwischen *P. griseus* und *P. gavia* sowie *P. buttoni* keine wesentlichen Unterschiede feststellen. *P. assimilis* divergiert in diesem Merkmalskomplex so stark, daß HARPER eine Ausgliederung in ein gesondertes Genus erwägt.

Wie bei *Pterodroma* ist auch bei *Puffinus* das aus der Analyse der Bürzelwache gewonnene Bild deutlich uneinheitlich. Bei *P. gavia*, *P. buttoni* und *P. assimilis* fehlt in den Fettsäuren die Komponente der 3-methyl-substituierten Fettsäuren völlig. Sie stellt dagegen bei *P. griseus* und *P. tenuirostris* den dominierenden Anteil. Auch die Alkohole sind, wenn auch nicht so deutlich, unterschiedlich. Das von uns herangezogene chemische Merkmal weist also auf eine noch weitere Trennung hin, als das durch die Stellung in verschiedene Subgenera wiedergegeben werden kann. In der ‚*Puffinus*-Gruppe‘ sind *P. gavia* und *P. buttoni* sicher ganz nahe miteinander verwandt. Bei der weitgehenden qualitativen wie auch der quantitativen Identität ihrer Wachsmuster ist zumindest die Vereinigung zu einer Superspezies gerechtfertigt, wenn sie nicht sogar, wie vielfach angenommen, einer einzigen Spezies angehören. Durch die stärkere Vereinfachung der Wachskomposition erscheint *P. assimilis* als abgeleitete Form. *P. griseus* und *P. tenuirostris* stehen sicher in engster Beziehung zueinander.

7. *Calonectris*:

Die nur zwei Arten umfassende Gattung *Calonectris* wird aus methodischen Gründen hier nach *Puffinus* behandelt. Ihre enge Anlehnung an die Sturmtaucher wird dadurch kenntlich, daß MURPHY (1936) sie in diese einbezieht. KURODA (1954) faßt beide Genera in seinem ‚Supergenus‘ *Puffinus* zusammen. Er stellt aber auch Beziehungen zwischen *Procellaria* und *Calonectris* her, so daß letztere den Rang eines Bindegliedes zwischen den beiden größeren Gattungen *Procellaria* und *Puffinus* erhalten. TIMMERMANN (1965) sieht *Calonectris* aufgrund seiner Federlingsbefunde von *Puffinus* deutlich getrennt.

Nach der Zusammensetzung der Bürzelwache müßte *Calonectris diomedea* mit *Puffinus gavia/buttoni* und *P. assimilis* vereinigt werden. Sowohl die Fettsäuren als auch die Alkohole stimmen weitgehend mit denen der vorgenannten Arten überein. Auf alle Fälle ist nach unseren Befunden dieser Zusammenhang enger als der von *Puffinus griseus* und *P. tenuirostris* mit den übrigen untersuchten *Puffinus*-Arten. Die morphologischen wie parasitologischen Ergebnisse werden durch die chemotaxonomischen also nur begrenzt bestätigt.

Hydrobatidae

Die Einteilung der Sturmschwalben in eine ‚*Oceanodroma*-Gruppe‘ mit den nördlichen, langbeinigen Arten und eine ‚*Oceanites*-Gruppe‘ mit den südlichen, kurzbeinigen Arten, die schon auf BONAPARTE (1857) zurückgeht, ist in der Folgezeit immer wieder neu erwogen worden. Durch die Arbeiten von KURODA (1954) und TIMMERMANN (1965) wird diese Ansicht zwar gestützt, wenn auch ALEXANDER et al. (1965) die nomenklatorische Trennung ablehnen. Die Abfolge der Genera bei JOUANIN & MOUGIN (1979) folgt ebenfalls einer solchen Anordnung. HARPER (1978) findet bei *Fregetta*, *Garrodia* und *Pelagodroma* ähnliche Plasmaproteinmuster.

Wie bei HARPER (1978) gehören auch die von uns untersuchten Arten alle nur der „*Oceanites*-Gruppe“ an. In der Komposition der Bürzelwaxse sollten sie daher auch weitgehend übereinstimmen. *Fregetta grallaria* und *F. tropica* sind erwartungsgemäß auch sehr ähnlich. *Garrodia nereis* gehört nach unseren Befunden sicher auch in diesen engeren Verwandtschaftskreis. *Oceanites oceanicus* unterscheidet sich von den drei erstgenannten Arten jedoch in den Fettsäuren recht erheblich. Während bei *Fregetta* und *Garrodia* ein weites, qualitatives Spektrum erkennbar ist, sind bei *O. oceanicus* nur noch 4- und 3-Methylfettsäuren nachweisbar. Die Alkohole sind aber bei allen vier Arten vergleichbar zusammengesetzt. Erst die Bearbeitung einer größeren Artenzahl könnte über mögliche Untergruppierungen der Hydrobatidae Aufschluß geben. Diese Möglichkeit deutet sich bei den wenigen untersuchten Arten aber bereits an.

Pelecanoididae

Die Lumensturmvögel mit dem einzigen Genus *Pelecanoides* sind untereinander so ähnlich, daß es wenig sinnvoll erscheint, hier noch weitere Untergliederungen vorzunehmen.

Die beiden untersuchten Arten *P. urinatrix* und *P. georgicus* sind nach ihrer Bürzelwaxzusammensetzung praktisch nicht unterscheidbar. Bei den Fettsäuren ergaben sich geringe, quantitative Unterschiede. Die Alkohole sind identisch. Das chemische Merkmal gibt also den äußeren Eindruck gut wieder.

B. Beziehungen der Familien und Gattungen zueinander

Bei der Besprechung der Genera und Arten sind wir der von JOUANIN & MOUGIN (1979) vorgegebenen Reihung gefolgt. Die Mehrzahl der herangezogenen Autoren behalten auch die Einteilung der Procellariiformes in die vier Familien — Diomedidae, Procellariidae, Hydrobatidae und Pelecanoididae — bei, die nach der Bereinigung der Klassifikation und Nomenklatur der Röhrennasen durch ALEXANDER et al. (1965) allgemein anerkannt wird. Nur TIMMERMANN (1965) bezieht die Hydrobatidae in die Procellariidae ein.

Wie einleitend und in der bisherigen Diskussion schon angedeutet, ergeben sich bei den Procellariidae die größten Unsicherheiten. Über die Beziehungen der einzelnen Gattungen zueinander bestehen recht unterschiedliche Ansichten. Zwischen diesen Gattungen und Gruppierungen und den übrigen in sich mehr geschlossenen Familien werden verschiedene Verbindungen hergestellt.

Die „*Fulmarus*-Gruppe“ mit *Macronectes*, *Fulmarus*, *Thalassoica*, *Daption* und *Pagodroma* steht für gewöhnlich recht isoliert am Anfang der Procellariidae. *Pterodroma*, *Halobaena* und *Pachyptila* bilden eine immer wiederkehrende Abfolge. Gleiches gilt auch für *Procellaria* und *Puffinus*. KURODA (1954, 1955) verbindet die „*Fulmarus*-Gruppe“ mit *Pachyptila* und *Pterodroma-Halobaena*. Seine zweite Untereinheit umfaßt *Puffinus* und *Procellaria-Adamastor*. TIMMERMANN (1965) unterscheidet zwei Familien, Fulmaridae und Procellariidae. Die Fulmaridae entsprechen der „*Fulmarus*-Gruppe“.

Die Procellariidae gliedert er in weitere Subfamilien: (1) Puffinae mit *Procellaria-Adastor*, *Puffinus* und *Pterodroma*; (2) Pachyptilinae mit *Halobaena* und *Pachyptila* und (3) Hydrobatinae. Die Pelecanoididae behalten hier ihre Selbständigkeit. Über die Gruppierung innerhalb der Procellariidae hinaus sieht KURODA (1954) eine Affinität der Wasserscherer und Sturmtaucher, insbesondere von *Calonectris*, zu den Albatrossen. Ebenso stellt er Beziehungen der Sturmschwalben zu der „*Fulmarus*-Gruppe“ und den Hakensturmtauchern her. Auch die Lummensturmvögel zeigen Anklänge an die Sturmschwalben und die Sturmvögel.

Aus den Ergebnissen HARPERS (1978) ist es kaum möglich, eine lineare Abfolge zu konstruieren. Es ergibt sich aber eine Reihe recht interessanter und teilweise überraschender Zusammenhänge. Das Genus *Procellaria* wird von ihm als die altertümlichste Gruppe der Sturmvögel angesehen. Aus dem Vergleich der Plasmaproteinmuster folgert er eine Beziehung zwischen *Procellaria* und den Albatrossen, die er durch weitere Belege untermauert. Andere, wenn auch weniger ausgeprägte Affinitäten von *Procellaria* bestehen hiernach zu den Sturmtauchern und den Lummensturmvögeln. Auch die „fulmarine petrels“ werden als urtümlich betrachtet. Sie zeigen mit den Walvögeln, deren Herkunft daher von kleinen „fulmarine ancestors“ angenommen wird, eine gute Übereinstimmung. In den Plasmaproteinmustern bestehen aber auch Ähnlichkeiten der „fulmarine petrels“ mit den Lummensturmvögeln und, weniger deutlich, auch mit den Sturmschwalben. Die Lummensturmvögel rücken so allgemein näher an die Procellariidae heran. Die Sturmschwalben werden von ihm als sehr frühzeitig abgetrennte Entwicklungslinie angesehen; sie zeigen aber immer noch deutliche Anklänge an die „*Fulmarus*-Gruppe und die Sturmtaucher. Zwischen *Puffinus* und *Procellaria* findet HARPER nur wenige Gemeinsamkeiten. Die Unterschiede sind so groß, daß die Ansicht, die *Procellaria*-Arten seien nur große Sturmtaucher in keiner Weise gestützt werden kann. Das heterogene Genus *Pterodroma* erscheint weitgehend isoliert.

In ähnlicher Weise wie die Ergebnisse HARPERS ergeben auch unsere Untersuchungen kein zweifelsfreies, leicht durchschaubares Bild der Verwandtschaftsverhältnisse der größeren Gruppierungen bei den Procellariiformes. Dennoch soll hier eine Zuordnung versucht werden, die wir bewußt ohne Spekulationen zur Phylogenese nur auf unsere Ergebnisse gründen.

Da Wachse aus Fettsäuren und Alkoholen zusammengesetzt sind, diese aber keineswegs immer ähnliche Strukturen zeigen, handelt es sich bei der vorliegenden Untersuchung strenggenommen um zwei Merkmalskomplexe. Über die Biogenese und Verknüpfung von Fettsäuren und Alkoholen in der Bürzeldrüse ist bisher nur wenig Sicheres bekannt. Die teilweise erheblichen strukturellen Differenzen beider Teilkomponenten deuten auf eine zumindest grundsätzlich mögliche und offenbar in manchen Ordnungen und Familien realisierte unabhängige Biosynthese hin. Dieses kann durch ein hypothetisches Schema illustriert werden (Abb. 3).

Nimmt man mindestens zwei unterschiedliche, zur Biosynthese von Fettsäuren befähigte Kompartimente an, eines, in dem Fettsäuren auch zu Alkoholen reduziert werden können, und eines, in dem dieses nicht möglich ist, so lassen sich bei unter-

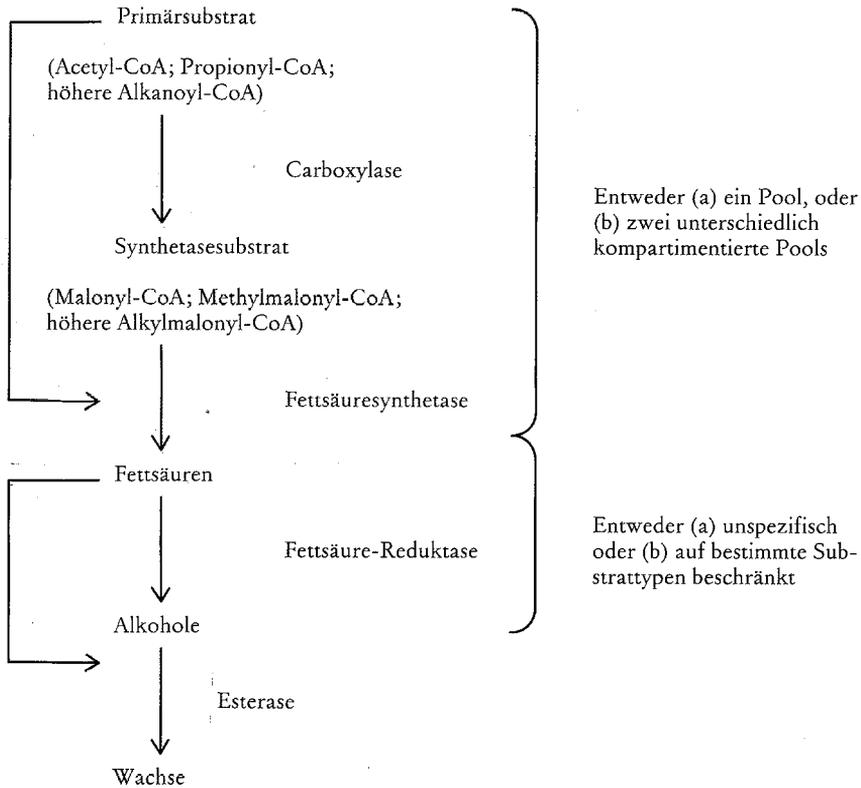


Abb. 3. Mögliche Biosynthesewege der Bürzelwachskomponenten (Fettsäuren und Alkohole)

schiedlichen Fettsäuresynthetasen daraus leicht qualitativ differente Kompositionen für die Fettsäuren und Alkohole herleiten. Es ist aber ebenso möglich, daß aufgrund einer Substratspezifität der Fettsäurereduktasen aus dem primär entstehenden Fettsäuregemisch in manchen Arten nur bestimmte Strukturen, in anderen dagegen alle durch Reduktasen in Alkohole überführt werden können. So hat sich bei der Untersuchung der Pinguine, einem sicher sehr engen Verwandtschaftskreis, gezeigt, daß der Hauptunterschied zwischen den Genera und Arten in den Fettsäuren besteht. Die Alkohole sind dagegen durchweg sehr ähnlich zusammengesetzt. Vergleichbare Verhältnisse finden sich auch bei den Anseriformes (JACOB & GLASER 1975), Charadriiformes (JACOB & POLTZ 1973; JACOB 1978 c) und Gruiformes (JACOB & POLTZ 1975; JACOB et al. 1979; JACOB & ZEMAN 1971). Zur Beurteilung der niederen Taxa der Procellariiformes wurden bevorzugt die Fettsäuren herangezogen. Die Alkohole sind auch hier weit weniger art- bzw. genuspezifisch. Ähnliche Strukturen sind also hier vielfach anzutreffen. Ein Grundmuster tritt auffällig gehäuft auf. Es besteht aus einem hohen Anteil von unverzweigten und 4-Methyl-, kleineren 2-Methyl- und geringen Mengen 3-Methyl-alkano-

len. Dieses Alkoholmuster ist bei der „*Fulmarus*-Gruppe“, *Pterodroma* (mit Ausnahme von *Pt. cookii*), *Halobaena*, *Pachyptila*, den untersuchten Hydrobatidae und *Pelecanoides* ausgebildet. Zwischen *Procellaria* und den Diomedeidae besteht eine gewisse Übereinstimmung, da hier die 4-Methylalkanole vorherrschen. *Puffinus*, mit annähernd gleichem Anteil von 2- und 4-Methylalkanolen zeigt zwar Anklänge an *Procellaria*, eine direkte Zuordnung ist aber nicht möglich.

Der Vergleich der Fettsäuremuster ergibt nur zwischen der „*Fulmarus*-Gruppe“ und *Pachyptila-Halobaena* eine größere Übereinstimmung. Unter der Voraussetzung, daß sich für die aufgrund bisheriger Analysen durchaus wahrscheinlichen Annahme, daß die Alkoholmuster eine tiefere und die Fettsäuren eine höhere Differenzierungsstufe wiedergeben, weitere Belege ergeben, könnten zwei Großgruppen unterschieden werden. Die erste umfaßt KURODAS Subfamilie Fulmarinae mit *Fulmarus-Thalassoica-Macronectes*, *Pachyptila-Halobaena* und *Pterodroma*, wobei die „*Cookilaria*“ als weitere Einheit aus dem Genus *Pterodroma* ausgegliedert werden müßten. Zwischen der *Fulmarus*-Gruppe und den Walvögeln bestehen, wie auch HARPER (1978) vermutet, engere Beziehungen. Die von uns untersuchten Hydrobatidae, *Fregetta*, *Garrodia*, *Oceanites* und die Pelecanoididae haben zu dieser Gruppe entferntere, aber doch gut erkennbare Beziehungen.

Die zweite, weniger gut abgrenzbare Gruppe würde von KURODAS Subfamilie Puffinae mit *Procellaria* und *Puffinus* gebildet. Dabei sind, wie auch HARPER (1978) feststellt, die Beziehungen zwischen den beiden Genera nicht sonderlich eng. Zwischen *Procellaria* und den Diomedeidae sind aber Ähnlichkeiten erkennbar.

Unsere Ergebnisse bestätigen die eingangs zitierten Resultate früherer Autoren, wenn auch nicht in allen Einzelheiten, so doch im Gesamtrahmen. So stehen die Pelecanoididae und Hydrobatidae den Procellariidae näher als bisher angenommen. Die Procellariidae ihrerseits stellen keine einheitliche Familie dar. Weitere chemotaxonomische Untersuchungen werden sehr wahrscheinlich zu einer stärkeren Aufteilung der Familie Procellariidae führen.

C. Beziehungen der Procellariiformes zu anderen Vogelordnungen

Schon FÜRBRINGER (1888) hatte erkannt, daß zwischen den Röhrennasen und Pinguinen engere Beziehungen bestehen. In den allgemein gebräuchlichen Klassifikationen der Vögel, die durch WETMORE (1930, 1951, 1960) bestimmt waren, wurde aber den Pinguinen lange eine extreme Sonderstellung zugeordnet. Erst in neuerer Zeit setzt sich die alte Erkenntnis wieder allgemein durch (BERNDT & MEISE 1962; WOLTERS 1975; MAYR & COTTRELL 1979 u. a.). In ihrer Zusammenfassung der Ansichten älterer Autoren vermerken SIBLEY & AHLQUIST (1972) neben der mehrfach wiederkehrenden Verbindung der Procellariiformes und Sphenisciformes auch Affinitäten der Röhrennasen zu den Alcidae, Laridae, Gaviiformes und Podicipediformes. Ihre eigenen, vergleichenden Untersuchungen der Eiweißproteine bestätigen die Beziehung zu den Pinguinen, zeigen aber auch Ähnlichkeiten mit den Gaviiformes und Pelecaniformes (*Phaeton*, *Fregata*, *Pelecanus*) auf. TIMMERMANN (1965) sieht parasitologisch die Röhren-

nasen und Pinguine nicht verbunden. Seine Mallophagenbefunde sprechen aber für Beziehungen der Procellariiformes zu den Charadriiformes und noch deutlicher zu *Phaeton*.

WOLTERS (1975) vereinigt in seinem hypothetischen Stammbaumdiagramm der von ihm angenommenen Vogelordnungen die Lariformes, Alciformes, Gaviiformes, Sphenisciformes, Procellariiformes und Pelecaniformes, wobei die Röhrennasen und Pinguine auch hier nah aneinander gerückt werden.

Bei der recht erheblichen Variabilität der Fettsäurekompositionen und den immerhin noch bedeutenden Unterschieden der Alkohole kann ein Vergleich auf der Ebene der Ordnungen nicht die gleiche Wahrscheinlichkeit der Aussage wie bei den niederen Taxa beanspruchen. Qualitative Ähnlichkeiten in den Wachsmustern sind aber sicher auch hier als Stütze bisheriger Anschauungen anzusehen. Die Pinguine und Röhrennasen haben das Auftreten 3-methyl-substituierter neben an geradzahligen Kohlenstoffatomen substituierter Fettsäuren (überwiegend an C-2 und C-4) gemeinsam. Lediglich den Albatrossen und den *Pterodroma*-Arten fehlen 3-Methylfettsäuren. Der Anteil unverzweigter Säuren ist in beiden Ordnungen gering. Äthyl-substituierte Fettsäuren treten nur bei einigen Pinguinarten auf. Auch die Alkohole sind gut vergleichbar. Bei den Pinguinen und Röhrennasen herrschen hier neben unverzweigten die geradzahlig mono-, di- und in geringen Mengen trimethyl-substituierten Alkohole vor. Mehrere Procellariiformes-Arten haben daneben aber auch 3-methyl-verzweigte Alkohole (3-; 3,x-; 3,x,y-) die zwar bei einigen Pinguinen ebenfalls, jedoch nur in sehr geringen Mengen aufgefunden wurden.

Von den Gaviiformes konnte bisher nur *Gavia stellata* untersucht werden (JACOB, unveröff.). Hier fehlen die 3-substituierten Fettsäuren. Die Hauptmenge wird von trimethyl-substituierten Fettsäuren mit geradzahligen Verzweigungsstellen gestellt (2-; 4-; 2,x-; 4,x- vor allem aber 2,4,x-). Ihre Komposition zeigt große Ähnlichkeit mit dem Fettsäuremuster der Albatrosse. Neben einem hohen Anteil unverzweigter, werden nur monomethyl-substituierte Alkohole beobachtet. Dieses Muster zeigt eher Ähnlichkeiten mit dem bei Charadriiformes beobachteten. Im Unterschied hierzu sind die Fettsäuren der bislang untersuchten Podicipediformesarten (JACOB 1978 d) überwiegend 3-methyl- und 2-äthyl-substituiert, doch werden auch 2-methyl-verzweigte Säuren, in geringeren Konzentrationen beobachtet. Die Alkohole sind hier dagegen an C-2, und C-4, mono-, di-, tri- bzw. tetramethyl-substituiert. Von den bisher untersuchten Pelecaniformes (*Phaethon*, *Pelecanus*, *Phalacrocorax*), die recht verwickelt zusammengesetzte Bürzelwachse besitzen (JACOB, unveröff.), unterscheidet sich *Phaethon* durch seine einfache Komposition; hier werden nur 2- und 4-monomethyl-substituierte Fettsäuren beobachtet, während die Alkohole praktisch ausschließlich unverzweigt sind. Bei den bislang untersuchten *Pelecanus*-Arten (*P. crispus*, *P. onocrotalus*) kommen dagegen neben hochverzweigten 2- und 3-methyl- auch 2-äthyl-substituierte Säuren vor. Die Wachse der Phalacrocoracidae bestehen vornehmlich aus hochverzweigten 3-methyl-substituierten Komponenten. Die Podicipediformes ähneln den Pelecaniformes. Beide Ordnungen zeigen aber nur begrenzte Ähnlichkeiten mit den hier diskutierten Procellariiformes.

Die Alcidae und Laridae besitzen ausschließlich unverzweigte und an geradzahigen C-Atomen substituierte Fettsäuren und Alkohole. Zwischen den Alken und Möwen bestehen dabei lediglich quantitative Unterschiede, ihre nahe Verwandtschaft ist also auch an den Bürzelwachsmustern gut erkennbar. Während bei den Alken unverzweigte und monomethyl-substituierte Fettsäuren und Alkohole überwiegen, findet man bei den Möwen zusätzlich größere Mengen di- und trimethyl-verzweigter Komponenten.

Nach der einleitenden Bewertung der chemischen Strukturmerkmale, muß eine nahe Beziehung der Procellariiformes zu den Podicipediformes wie auch zu den Pelecaniformes (ausgenommen *Phaethon*) zweifelhaft erscheinen. *Phaethon*, *Gavia*, die Alcidae und Laridae zeigen zwar gewisse strukturelle Gemeinsamkeiten mit den Röhrennasen. Da bei ihnen aber die 3-Methylfettsäuren und 3-Methylalkanole fehlen, kann dieser Bezug nicht sehr eng sein. Für die Procellariiformes und Sphenisciformes wäre es aber durchaus möglich, eine hypothetische Grundkomposition der Bürzelwachs zu entwerfen, von der aus die Radiation innerhalb der Ordnungen ausgegangen sein könnte.

Diese Radiation wirft die Frage nach der Funktion der Wachs auf. Eine der Ausgangshypothesen bei der Bearbeitung der Pinguine und Röhrennasen war, daß mit der unterschiedlichen Beanspruchung des Federkleides bei vorwiegend fliegenden und bei vorwiegend schwimmenden wie tauchenden Arten auch verschiedene Wachszusammensetzungen erkennbar werden sollten. Ein Vergleich der Extreme bei den Röhrennasen, von Albatrossen und Lummensturmvögeln, könnte diese Vermutung auch bestärken. Die dynamisch segelnden Albatrosse und die wie Alken tauchend jagenden Lummensturmvögel zeigen in der Zusammensetzung der Fettsäuren jeweils die am weitesten gehende, entgegengesetzte Vereinfachung (*Diomedea* fast nur 2,x-/2,x,y-; *Pelecanoides* fast nur 3-/3,x-). Die erwarteten Zwischenformen, etwa die Arten der *Fulmarus*-Gruppe und die Sturmtaucher, zeigen aber keinerlei wertbare Ansätze in die eine oder andere Richtung. Da auch die in ihrer Lebensweise einseitigen Pinguine eine den Röhrennasen vergleichbar breite Variation der Wachsmuster besitzen (JACOB & HOERSCHELMANN 1981), scheint sich, zumindest in den hier erfaßten Grenzen, die Wasserbeanspruchung des Gefieders nicht auf das Merkmal Bürzelwachs auszuwirken. Es gibt dagegen Hinweise für eine bakterizide und fungizide Potenz alkylsubstituierter Fettsäuren und Alkohole (JACOB 1974). Damit könnten Struktureigenschaften der Bürzelwachs in den evolutiven Prozeß von Parasit-Wirtsbeziehungen eingebunden sein. Nach Arbeiten von PUGH (1966, 1971, 1972; PUGH & EVANS 1970 a, b) haben Gefiederwachs einen Einfluß auf das Wachstum von Dermatophyten, so daß ihnen möglicherweise eine Funktion in der Regulation der Gefiederflora zukommt.

Wenn auf dem Gebiet der Funktion der Bürzelwachs auch die meisten Fragen noch unbeantwortet sind, so bleibt doch ihre erwiesene Eigenschaft als gut faßbares chemisches Merkmal mit hoher systematischer Konstanz. Die Gegenüberstellung der durch ihre Strukturanalyse gewonnenen Ergebnisse mit den vergleichend morphologisch (KURODA 1954, 1955), parasitologisch (TIMMERMANN 1965) und an Serumproteinen (HARPER 1978) erarbeiteten Befunden hat vielfache Übereinstimmungen aufgezeigt. In einigen, bisher strittigen Fällen konnte aber auch zur weiteren Klärung beigetragen werden.

Zusammenfassung

Bei 37 Arten aus 15 Gattungen und allen Familien der Procellariiformes wurde als Beitrag zur Klassifikation die Komposition der Bürzelwache untersucht. Die Ergebnisse werden mit denen anderer Untersuchungen zu den Verwandtschaftsbeziehungen der Röhrennasen verglichen.

A. Familien-interne Verhältnisse

Diomedidae (Albatrosse): Die Albatrosse sind von den übrigen Röhrennasen deutlich abgesetzt, zeigen zu ihnen aber doch auch klare Bindungen. Die Gattungen *Diomedea* und *Phoebastria* sind gut unterscheidbar. Die großen Arten *D. epomophora* und *D. exulans* stehen einander ferner als äußere Merkmale vermuten lassen. *D. melanopbris* nimmt unter den „südlichen Mollymauks“ keine Sonderstellung ein.

Procellariidae (Sturmvögel): Die Procellariidae erweisen sich auch in dem hier geprüften Merkmal als ausgesprochen heterogene Familie, in der mehrere Untergruppierungen erkennbar sind, die nur teilweise den Gattungen entsprechen.

1. „*Fulmarus*-Gruppe“ (*Fulmarus*, *Thalassoica*, *Macronectes*): Während *Macronectes* eigenständige Wachszusammensetzungen besitzt, sind *Fulmarus* und *Thalassoica* nicht sicher trennbar.
2. *Pterodroma*: Von den übrigen untersuchten Arten (*Pt. lessoni*, *Pt. brevirostris*, *Pt. inexpectata*) ist *Pt. cookii* deutlich verschieden. Es wird daher eine Ausgliederung aus der Gattung empfohlen.
3. *Halobaena*: *H. caerulea* müßte nach der Wachszusammensetzung eindeutig zu *Pachyptila* gestellt werden.
4. *Pachyptila*: Die bisherigen Vorstellungen über die Beziehungen der Walvogel-Arten zueinander werden bestätigt.
5. *Procellaria*: *P. (Adamastor) cinerea* ist mit den anderen Arten der Gattung eng verwandt.
6. *Puffinus*: *P. griseus* und *P. tenuirostris* bilden eine Verwandtschaftseinheit. Sie sind von den anderen untersuchten Arten (*P. gavia/huttoni*, *P. assimilis*) stark verschieden.
7. *Calonectris*: *C. diomedea* gehört nach den Bürzelwachsen zu *Puffinus* (*P. gavia/huttoni*; *P. assimilis*).

Hydrobatidae (Sturmschwalben): Nur Arten aus 3 Gattungen konnten untersucht werden. *Fregetta* und *Garrodia* zeigen eine hohe Übereinstimmung. *Oceanites oceanicus* unterscheidet sich von diesen Arten deutlich.

Pelecanoididae (Lummensturmvögel): Die beiden untersuchten Arten *P. georgicus* und *P. urinatrix* besitzen identische Wachsmuster.

B. Beziehungen der Familien und Gattungen zueinander.

Da die Muster der Alkohole weit weniger variieren als die der Fettsäuren, wird die Repräsentation unterschiedlicher evolutiver Differenzierungsstufen angenommen und diskutiert. Danach ergeben sich bei den Procellariidae zwei Gruppierungen. 1. *Fulmarus*-Gruppe — *Pachyptila* — *Halobaena* — *Pterodroma* (ausgenommen *Pt. cookii*) und 2. *Procellaria* und *Puffinus* mit weniger enger Bindung. Die Hydrobatidae und Pelecanoididae zeigen Affinitäten zur ersten Gruppe. Zwischen *Procellaria* und den Diomedidae ist ein Zusammenhang möglich.

C. Beziehungen der Procellariiformes zu anderen Vogelordnungen.

Die Wachsmuster legen einen gemeinsamen Ursprung der Procellariiformes und Sphenisciformes nahe. Weniger enge Beziehungen können zu den Charadriiformes (Laridae, Alcidae), *Phaethon* und den Gaviiformes bestehen. Die Bürzelwachszusammensetzungen der übrigen Pelecaniformes (Pelecanidae, Phalacrocoracidae) und der Podicipediformes deuten nicht auf eine enge Verwandtschaft zu den Röhrennasen hin.

Aus dem Vergleich von Arten unterschiedlicher, ökologischer Anpassung (vorwiegend fliegend — vorwiegend tauchend) läßt sich keine adaptive Beeinflussung der Wachskompositionen ableiten.

Summary

Chemotaxonomical investigations on the systematics of the Tubenoses (Procellariiformes)

The chemical composition of the uropygial gland waxes from 37 species of 15 genera and of all procellariiform families has been analysed for classification reasons. The results were compared with those of other investigations on the relationships of tubenoses.

A. Family-internal relations.

Diomedidae (albatrosses): Although albatrosses show significant relationships to other tubenoses they are clearly separated from them. The genera *Diomedea* and *Phoebastria* can be clearly distinguished. The large species *D. epomophora* and *D. exulans* are more distant from one another than can be supposed from outer characters. *Diomedea melanophris* does not take a special position within the southern mollymawks.

Procellariidae (petrels): According to the characters analysed in this study the Procellariidae were found to be a markedly heterogenous family in which several subunits can be distinguished which only in parts correspond to the genera.

1. *Fulmarus*-group (*Fulmarus*, *Thalassoica*, *Macronectes*): *Macronectes* exhibits a typical wax composition, whereas *Fulmarus* and *Thalassoica* cannot be separated positively.
2. *Pterodroma*: *Pt. cookii* is definitely different from the other species investigated (*Pt. lessona*, *Pt. brevirostris*, *Pt. inexpectata*). Thus, a separation of *Pt. cookii* from this genus is recommended.
3. *Halobaena*: According to the wax composition, *H. caerulea* should be placed undoubtedly to *Pachyptila*.
4. *Pachyptila*: The present opinion about the relationship within the prions is confirmed.
5. *Procellaria*: *P. (Adamastor) cinerea* is closely related to other species of this genus.
6. *Puffinus*: *P. griseus* and *P. tenuirostris* form a closely related unit. They differ, however, significantly, from the other species investigated (*P. gavia/huttoni*, *P. assimilis*).
7. *Calonectris*: According to the preen wax composition *C. diomedea* belongs to *Puffinus* (*P. gavia/huttoni*, *P. assimilis*).

Hydrobatidae (storm petrels): Species of only 3 genera were investigated. *Fregetta* and *Garrodia* exhibit high conformity. *Oceanites oceanicus* differs significantly from these species.

Pelecanoididae (diving petrels): The two species investigated *P. georgicus* and *P. urinatrix* possess identical wax patterns.

B. Interrelationships of families and genera.

Since the patterns of the alcohols vary less than those of the fatty acids, a representation of different evolutive steps of differentiation is supposed and discussed. Accordingly, two groups can be distinguished within the Procellariidae: (1) *Fulmarus*-Group — *Pachyptila* — *Halobaena* — *Pterodroma* (except *Pt. cookii*) and (2) *Procellaria* and *Puffinus* which are less closely linked. Hydrobatidae and Pelecanoididae show affinities to the first group. A relationship between *Procellaria* and Diomedidae seems to be possible.

C. Relationships between Procellariiformes and other orders.

The wax patterns suggest a common origin of the procellariiform and sphenisciform birds. Less significant relationships could exist between them and the charadriiform (Laridae, Alcidae), the gaviiform birds (*Gavia stellata*), and to *Phaethon*. The preen wax composition of other peleciform (Pelecanidae, Phalacrocoracidae) and podicipediform species do not indicate a particularly close relationship to the tubenoses.

No adaptive influence on the wax composition can be deduced from a comparison of species with different ecological differentiation (predominantly flying — predominantly diving).

Literatur

- ALEXANDER, W. B. et al. (1965): The families and genera of the petrels and their names. *Ibis* 107: 401—405. ● BERNDT, R. & W. MEISE (1962): *Naturgeschichte der Vögel*. Bd. 2 Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart. ● BONAPARTE, C. L. (1857): *Conspectus Generum Avium*. Band 2. ● FLEMING, C. A. (1941): The phylogeny of prions. *Emu* 41: 134—155. ● FÜRBRINGER, M. (1888): *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel*. Von Holkema, Amsterdam. ● HARPER, P. C. (1978): The plasma proteins of some albatrosses and petrels as an index of relationship in the Procellariiformes. *New Zealand J. Zool.* 5: 509—549. ● JACOB, J. (1974): Diesterwache und ungewöhnliche Fettsäuren aus Bürzeldrüsenlipiden. *Fette, Seifen, Anstrichm.* 76: 241—244. ● Ders. (1976): Chemotaxonomical relationship between penguins and tubenoses. *Biochem. System. Ecol.* 4: 215—221. ● Ders. (1977): Bürzeldrüsenlipide. *Fortschr. Chem. org. Naturst.* 34: 373—438. ● Ders. (1978 a): Uropygial Gland Secretions and Feather Waxes. in *Chemical Zoology*. Vol. X, *Aves* (A. H. Brush, Herausg.) Academic Press, New York. S. 165—211. ● Ders. (1978 b): The Pattern of Uropygial Gland Secretions as Chemotaxonomic Parameter in Avian Systematics. XVII. Congr. Intern. Orn. Berlin (West), Germany 4—11. Juni 1978. ● Ders. (1978 c): Chemotaxonomic Relationships within the Order Charadriiformes. *Biochem. System. Ecol.* 6: 347—350. ● Ders. (1978 d): Hydrocarbon and multibranch ester waxes from the uropygial gland secretion of grebes (Podicipediformes). *J. Lipid Res.* 19: 148—153. ● Ders. (1979): Chemotaxonomic Investigations on the Cuticular Lipids of Beetles. *Biochem. System. Ecol.* 7: 141—145. ● Ders. & H.-P. HANSEN (1979): The Chemical Composition of Cuticular Lipids from Dragonflies (Odonata). *Z. Naturforsch.* 34 c: 498—502. ● JACOB, J. & H. HOERSCHELMANN (1981): Verwandtschaftsbeziehungen bei Pinguinen (Sphenisciformes). *J. Orn.* 122: 79—88. ● JACOB, J. & A. GLASER (1975): Chemotaxonomy of Anseriformes. *Biochem. System. Ecol.* 2: 215—220. ● JACOB, J. & J. POLTZ (1973): Chemotaxonomische Untersuchungen an Limikolen. Die Zusammensetzung des Bürzeldrüsensekretes von Austernfischer, Rotschenkel, Knutt und Alpenstrandläufer. *Biochem. System. Ecol.* 1: 169—172. ● DIES. (1975): The chemical composition of uropygial gland secretions from Ralliformes. *Biochem. Syst. Ecol.* 3: 263—266. ● JACOB, J. & A. ZEMAN (1971): Das Bürzeldrüsensekret des Bläßhuhns (*Fulica atra*). *Z. Naturforsch.* 26 b: 1344—1351. ● JOUANIN, C. & J.-L. MOUGIN (1979): Order Procellariiformes. In *Check-list of birds of the world*. Bd. I, 2. Aufl. (E. MAYR & G. W. COTTRELL, Herausg.) Mus. Comparative Zool., Cambridge. ● KURODA, N. (1954): On the classification and phylogeny of the Order Tubinares. Selbstverlag, Tokio. ● KURODA, N. (1955): On the Osteology of Gadfly-Petrels, *Pterodroma*. *Annot. Zool. Japonens.* 28: 171—177. ● MAYR, E. & G. W. COTTRELL (s. JOUANIN & MOUGIN). ● MURPHY, R. C. (1936): *Oceanic birds of South America*. New York. ● PUGH, G. J. F. (1966): Fungi on Birds in India. *J. Ind. Bot. Soc.* 45: 296—303. ● Ders. (1971): Factors which influence the early Colonization of Organic Matter by Fungi. In *Organismes du Sol et production primaire*. IVth Int. Colloqu. for Soil. Zool. Inst. Nat. de la Recherche Agronomique. S. 319—327. ● Ders. (1972): The Contamination of Birds' Feathers by Fungi. *Ibis* 114: 172—177. ● Ders. & M. D. EVANS (1970 a): Keratinophilic Fungi Associated with Birds. I. Fungi isolated from Feathers, Nests and Soil. *Trans. Br. mycol. Soc.* 54: 233—240. ● Ders. (1970 b): Keratinophilic Fungi Associated with Birds. II. Physiological Studies. *Trans. Br. mycol. Soc.* 54: 241—250. ● SIBLEY, C. G. & J. E. AHLQUIST (1972): A comparative study of the egg-white proteins of non-passerine birds. *Bull.* 39, Peabody Mus. Nat. History, Yale. ● TIMMERMANN, G. (1965): Die Federlingsfauna der Sturmvögel und die Phylogenese des procellariiformen Vogelstammes. *Abhandl. d. Naturw. Vereins Hamburg* 8, Suppl., 249 S. ● WETMORE, A. (1930): A systematic classification for the birds of the world. *Proc. U. S. Nat. Mus.* 76: 1—8. ● Ders. (1951): A revised classification for the birds of the world. *Smithsonian Misc. Coll.* 117: 1—22. ● Ders. (1960): A classification for the birds of the world. *Smithsonian Misc. Coll.* 139: 1—37. ● WOLTERS, H. E. (1975): *Die Vogelarten der Erde*, 1. Lieferung, Parey Verlag, Hamburg/Berlin.

Anschrift der Verfasser: Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg. Martin-Luther-King-Platz 3, D—2000 Hamburg 13.