

Vergleichend-parasitologische Bemerkungen zur Klassifikation der *Procellariiformes*.

G. TIMMERMANN

Hamburg

In meinem Vortrage vor dem »1. Internationalen Symposium für Wirtsspezifität und Parallelentwicklung bei Wirbeltierparasiten« im April vergangenen Jahres in Neuchâtel und einige Monate später in meinen »Studien zu einer vergleichenden Parasitologie der Charadriiformes oder Regenpfeifervögel« habe ich erstmals darauf hingewiesen, dass die vergleichend-parasitologischen Befunde die Annahme näherer verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen den beiden Vogelordnungen der *Charadriiformes* und *Procellariiformes* nahelegten. Unter den Gesichtspunkten, die zur Entwicklung dieser Ansicht führten, stand unter anderem die Tatsache an entscheidender Stelle, dass die auf Regenpfeifervögeln weit verbreitete und für diese Ordnung typische Kopflausgattung *Saemundssonina* auch bei Sturmvögeln lebt. Da nun aber noch vor wenigen Jahren von urteilsfähiger parasitologischer Seite (HARRISON 1937, CLAY 1949, 1950) die Vermutung ausgesprochen worden war, dass die *Saemundssonina*-Vorkommen bei Sturmvögeln nur zufällige, durch ein gelegentliches Überlaufen von Fremdwirten zustande gekommene Einzelbefunde darstellten, denen eine Beweiskraft für stammesgeschichtliche Zusammenhänge nicht innewohne, erschien es erwünscht, diese Frage einmal an Hand des gesamten, zur Zeit verfügbaren Parasitenmaterials zu überprüfen, für dessen Überlassung ich in 1. Linie unserer verehrten Kollegin, Fräulein Dr. CLAY vom Britischen Museum in London, zu Dank verpflichtet bin.

Zunächst einmal ergab das Studium der einschlägigen entomologischen Fachliteratur, dass *Saemundssonina*-Arten keineswegs ganz vereinzelt auf Sturmvögeln vorkommen, sondern bisher von nicht weniger als 12 Sturmvogelarten beschrieben worden sind, die sich auf 9 verschiedene Gattungen, nämlich *Macronectes*, *Fulmarus*, *Priocella*, *Puffinus*, *Pterodroma*, *Pagodroma*, *Oceanites*, *Hydrobates* und *Oceanodroma*, verteilen. Zu diesen konnte ich im Zuge der in Rede stehenden Untersuchungen 6 weitere neue *Saemundssonina*-Arten von 8 verschiedenen Wirtsvögeln aus den Gattungen *Daption*, *Pachyptila*, *Thalassoica*, *Pterodroma*, *Garrodia* und *Pelagodroma* beschreiben, nicht eingerechnet eine Reihe weiterer, augenscheinlich neuer Formen von *Puffinus*, für deren endgültige Charakterisierung mir zur Zeit noch ein aus-

reichendes Vergleichsmaterial fehlt. Selbst wenn wir annehmen wollen, dass sich einzelne der von Sturmvögeln berichteten *Saemundssonina*-Arten im Wege eines Typenvergleiches künftighin als identisch erweisen könnten, bleibt doch nach wie vor der bedeutsame Umstand als gesichert anzunehmen, dass wir zur Zeit von einem Viertel aller Sturmvogelarten typische, nur bei dieser Vogelordnung lebende *Saemundssonina*-Arten kennen. Bedenkt man hierbei, dass sich diese Anzahl nach den Erfahrungen mit anderen Gruppen ohne Zweifel bedeutend erhöhen wird, sobald man die *Procellariiformes* einmal systematisch, d. h. Gattung für Gattung und Art für Art, auf Kopfläuse untersucht, es zum anderen auch keineswegs ausgemacht, ja nach Lage der Dinge nicht einmal wahrscheinlich ist, dass *Saemundssonina*-Arten bei allen procellariiformen Abteilungen schmarotzen (ich denke hierbei besonders an die Albatrosse), wird man nicht umhin können, für die Arten der Gattung *Saemundssonina* eine weite und durchaus regelmässige Verbreitung bei Sturmvögeln anzunehmen, die schon als solche den Gedanken an eine zufällige Sekundärbesiedlung praktisch ausschliessen dürfte.

Es kommt hinzu, dass bereits eine oberflächliche Durchsicht der bei Sturmvögeln lebenden *Saemundssonina*-Arten ans Licht stellt, dass es sich bei diesen um durchaus eigenwillige, mit keiner der auf Möwen, Raubmöwen oder anderen Charadriiformes schmarotzenden Arten übereinkommende oder auch nur ähnliche Formen handelt, was EICHLER 1949 veranlasste, die von Sturmvögeln kommenden *Saemundssonina*-Arten als *Puffinoecus* generisch abzutrennen. Wenn man sich diesem Schritt auch nicht anschliessen kann, weil die bei Sturmvögeln lebenden *Saemundssonina*-Arten ihrer Ausprägung nach keineswegs einheitlich sind, sondern eine Reihe recht unterschiedlicher Artengruppen bilden, unter denen »*Puffinoecus*» nur eine, nämlich die bei Wasserscherern (*Puffinus*) parasitierende, darstellt, so macht es die Summe der vom Standardtypus der Gattung abweichenden morphologischen Sonderheiten doch in hohem Masse wahrscheinlich, dass sich die *Saemundssonina*-Arten der *Procellariiformes* nicht erst heute oder in der jüngsten geologischen Vergangenheit auf den Sturmvögeln etabliert haben, sondern einen sich offenbar über lange Zeiträume hinweg ganz selbständig entwickelt habenden, ursprünglichen Besitz der Ordnung darstellen, den diese mit den verwandten *Charadriiformes* teilt.

Der Nachweis nun, dass die Verwandtschaftsverhältnisse der auf Sturmvögeln schmarotzenden *Saemundssonina*-Arten dem natürlichen System der Wirtsvögel folgen, würde die These, dass die *Saemundssonina*-Arten originale, d. h. stammesgeschichtlich gesprochen von Anbeginn an auf ihren Wirten lebende Sturmvogelparasiten sind, so gut begründen, wie dies mit den Mitteln der vergleichenden Parasitologie irgend möglich ist, d. h. praktisch unangreifbar machen. Die gedachte Beweisführung hängt jedoch im wesentlichen von der Erfüllung zweier Voraussetzungen ab, die vor der Hand nur in bescheidenem Masse gegeben ist, nämlich einmal von der Verfügung über eine leidlich vollständige Übersicht über die bei Sturmvögeln lebenden *Saemundssonina*-Formen und zum andern von der Möglichkeit, das parasitologische Bild mit einer phylogenetischen Klassifikation der *Procellariiformes* zu vergleichen,

die eine so verlässliche Nachzeichnung der natürlichen Zuordnungsverhältnisse innerhalb dieser Vogelordnung darbietet, dass sie als Richtmass dienen kann. Über die Lückenhaftigkeit unserer Kenntnisse, die *Saemundsson*-Arten der Sturmvögel angehend, hatte ich schon gesprochen, und was das System der *Procellariiformes* anbetrifft, so hat mich das Studium der hier anknüpfenden Fragen und Probleme leider nicht davon überzeugen können, dass die Begrenzungen der einzelnen procellariiformen Gruppen und ihre Beziehungen zu einander in den derzeit gebräuchlichen Klassifikationen bereits einen wirklich adäquaten Ausdruck gefunden haben, was indessen nicht zu heissen braucht, dass diese Systeme deswegen ganz unbrauchbar wären oder hinsichtlich ihres Wahrheitsgehaltes wesentlich unter dem Niveau derjenigen anderer Vogelordnungen lägen. Ganz allgemein lässt sich wohl sagen, dass die Unsicherheit der verwandtschaftlichen Relationen mit der Höhe der systematischen Kategorien zunimmt; während die Zusammengehörigkeit der jeweils in eine Gattung geführten Arten in der Mehrzahl der Fälle ungefähr richtig erkannt sein dürfte (was bei der grossen Zahl monotypischer Genera freilich nicht weiter erstaunlich ist), scheinen hinsichtlich der Beziehungen der Gattungen untereinander und ihrer Zusammenfassung zu Unterfamilien und Familien noch recht erhebliche Unklarheiten und Meinungsverschiedenheiten zu herrschen. Das gilt insbesondere für den eigentlichen »Kern« der *Procellariiformes* mit den Familien der *Procellariidae* und *Hydrobatidae*, während die Eigenständigkeit der stärker sonderentwickelten Albatrosse und Tauchersturmvögel (*Pelecanoides*) nicht nur ornithologisch, sondern auch parasitologisch viel besser begründet ist. Soweit wir zur Zeit schon einen Überblick über die *Saemundsson*-Formen der grösseren Sturmvogelgattungen besitzen, unter denen ich in erster Linie *Puffinus* und *Oceanodroma*, daneben aber auch *Pachyptila* (*Prion*) und *Oceanites* nennen möchte (aus der grossen Gattung *Pterodroma* kennen wir zur Zeit erst eine *Saemundsson*-Art), findet sich der Sachverhalt der Parallelläufigkeit in den Systemen der Wirte und ihrer Schmarotzer auf eine überzeugende Weise erfüllt. So beherbergen 5 verschiedene *Puffinus*-Arten dieselbe Anzahl mehr oder minder deutlich unterschiedener *Saemundsson*-Arten vom *Puffinoecus*-Typ, die sich in ihrer Verbreitung offenbar streng auf die genannte Wirtsgattung beschränkt halten; *Saemundsson* *incisa* von *Oceanodroma* *leucorrhoea* schmarotzt auch auf *Oceanodroma* *tethys*; *Saemundsson* *desolata* lebt sowohl bei *Pachyptila* *desolata* wie bei *Pachyptila* *forsteri* und auch *Oceanites* *oceanicus* und *O. gracilis* werden von identischen oder doch von einander sehr nahestehenden *Saemundsson*-Formen parasitiert.

Sobald wir die durch den Umfang der Gattungen gegebenen Grenzen überschreiten und uns mit unseren Überlegungen sozusagen im intergenerischen Raum bewegen, wird das Auffinden als gesichert anzunehmender Beziehungen aus den dargelegten Gründen schwieriger. Immerhin beweist die parasitologisch durch gleiche oder sehr ähnliche *Saemundsson*-Arten angezeigte Verwandtschaft der Hydrobatidengenera *Oceanites*, *Pelagodroma* und *Garrodia* einerseits und *Hydrobates* und *Oceanodroma* andererseits, dass sich der parasitologische Befund nicht nur in Überein-

stimmung mit der ornithologischen Gruppierung der Arten befindet, sondern auch die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der Gattungen verlässlich nachzeichnet. — Der erste und bisher einzige Fall, der Anlass gegeben haben könnte, das in die vergleichend-parasitologische Methode gesetzte Vertrauen zu erschüttern, betrifft die verwandtschaftlichen Affinitäten unseres Eissturmvogels *Fulmarus glacialis*, der nach Massgabe seiner *Saemundssonina*-Art seinen nächsten und zwar allerengsten Verwandten (beide Vögel werden durch die gleiche Art parasitiert) in der antarktischen *Priocella antarctica* bzw. *glacialoides* besitzt. *Priocella* wird aber von PETERS in seiner »Check-List of Birds of the World« nicht nur generisch von *Fulmarus* getrennt, sondern sogar in eine andere Unterfamilie geführt. In dieser Frage hat sich jedoch mittlerweile der Fortgang der Forschung insofern gegen die bisherige ornithologische Systematik und für die parasitologische Aussage entschieden, als Herr Kollege VOOUS (Amsterdam) in einer neuerlichen Revision überzeugend dargelegt hat, und zwar wohlgerne ohne den Mallophagenbefund zu kennen, dass *Fulmarus glacialis* und *Priocella antarctica* kongenerisch sind und als geographische Vertreter einer und derselben Superspezies zu gelten haben.

Dass die erörterte, die Beziehungen zwischen Wirt und Schmarotzer steuernde Gesetzmässigkeit auch im Bereiche höherer taxonomischer Einheiten gilt, wird zum mindesten durch die schon erwähnte Tatsache angedeutet, dass *Saemundssonina*-Arten bei den beiden Familien der Albatrosse und Tauchersturmvögel bislang noch nicht gefunden worden sind und — was speziell die erste angeht — auch wohl kaum vorkommen dürften. Dieser negative Befund unterstreicht nachdrücklich die von ornithologischer Seite durch Gewährung von Familienrang geforderte Sonderstellung der beiden Gruppen und kann als weiteres Glied in einer Kette von Beweismitteln gelten, die samt und sonders dartun, dass die stammesgeschichtlichen Beziehungen der Kopfläuse bei den *Procellariiformes* weitgehend jenen Vorstellungen entsprechen, die wir in bezug auf die verwandtschaftlichen Verknüpfungen ihrer Wirte hegen. Damit wäre aber zugleich in hohem Masse wahrscheinlich gemacht, wenn ich hier einmal die Summe der bisherigen Ausführungen ziehen darf, dass die Mallophagengattung *Saemundssonina* nicht nur regelmässig und verbreitet auf Regenpfeifervögeln vorkommt, sondern auch einen echten Altbesitz der *Procellariiformes* darstellt und als solcher ein energisches Zusammenrücken dieser beiden grossen Vogelordnungen befürwortet.

Von weiteren, aus der Sicht der Gattung *Saemundssonina* angezeigten, aber vor der Hand ornithologisch noch nicht oder noch nicht ausreichend gesicherten Beziehungen möchte ich zunächst auf eine anscheinend nähere Verbindung zwischen *Fulmarus*/*Priocella* und *Macronectes* hinweisen, die bei aller Ungleichartigkeit im einzelnen eine natürliche Verwandtschaftsgruppe in weiterem Sinne bilden dürften. Sehr enge, durch den Besitz eines gemeinsamen Parasiten sich ausdrückende Relationen scheinen ferner zwischen den beiden hochantarktischen Gattungen *Thalasoica* und *Pagodroma* zu bestehen, denen sich *Daption* in einigem Abstände anschliesst. Von *Halobaena*, *Adamastor*, *Procellaria* und *Bulweria* sind zur Zeit noch keine *Sae-*

mundssonina-Arten bekannt geworden. *Puffinus* steht parasitologisch recht apart und könnte seine relativ nächsten Verwandten in *Pterodroma* besitzen, die nach Massgabe ihres *Saemundssonina*-Befundes die im ganzen einfacheren morphologischen Konfigurationen darbietet, doch muss hier das Ergebnis weiterer Untersuchungen abgewartet werden. Sehr bemerkenswert ist schliesslich der parasitologische Charakter der Gattung *Pachyptila*, die zwar einesteils deutliche Verbindungen nach der Seite der *Thalassoica*-Verwandtschaft hin zu erkennen gibt, anderenteils aber eine so starke, z.T. auch morphologisch gestützte Hinneigung zur *Oceanodroma*-Gruppe der *Hydrobatidae* bekundet, dass ihre Einbeziehung in die Familie der Sturmschwalben in weiterem Sinne kaum zu umgehen sein dürfte. Erleichtert würde dieser Schritt dadurch, dass auch die Sturmschwalben parasitologisch in zwei scharf geschiedene Abteilungen, die ihrer Zusammensetzung nach bereits flüchtig gekennzeichnete *Oceanites*-Gruppe und die *Oceanodroma*-Gruppe, zerfallen, von denen die letzte wiederum den Anschluss an Genera wie *Thalassoica*, *Pagodroma* und *Daption* sucht. Ob man soweit gehen sollte wie GARROD (1873) und nach ihm W. A. FORBES in seinem Bericht über die Sturmvögel der Challenger-Expedition (1882), die den kleinen Formenkomplex der *Oceanitidae* auf Grund anatomischer Erhebungen allen übrigen Sturmvögeln gegenüberstellen wollen, mag an dieser Stelle zunächst unerörtert bleiben. Tatsache ist jedenfalls, dass sich der durch die Mitte der Sturmschwalben hindurchgehende Schnitt auch parasitologisch sehr deutlich abzeichnet und es — ohne damit dem Ergebnis einer späteren, eingehenderen Überprüfung vorzugreifen — nicht nur vertretbar, sondern auch notwendig erscheinen lässt, *Oceanites* und *Oceanodroma* mit ihren Verwandten jeweils vorläufig in besondere Unterfamilien zu führen. Ein solcher Schritt würde wahrscheinlich zugleich den Anstoss zu einer dringend notwendigen Revision und Neuordnung nicht nur der *Hydrobatidae*, sondern auch aller, zur Zeit scheinbar ziemlich willkürlich in den Unterfamilien der *Fulmarinae* und *Puffininae* untergebrachten Gattungen geben, wobei die vergleichende Parasitologie dem ornithologischen Taxonomen in vielen Fällen bei der Aufhellung schwer durchschaubarer Verhältnisse und verborgener Zusammenhänge eine wertvolle, leider immer noch viel zu wenig in Anspruch genommene Hilfe werden kann.

LITERATUR

- CLAY, TH., 1949. *Evolution*, Vol. III, No. 4.
 — — 1950. *Journ. Bombay Nat. Hist. Soc.*, Vol. 49, No. 3.
 EICHLER, WD., 1949. *Boll. Soc. ent. Ital.*, 79.
 FORBES, W. A., 1882. *The Collected Scientific Papers*. Ed. by F. E. Beddard, London 1885.
 HARRISON, L., 1937. *Scient. Rep. Austral. Antarct. Exped. 1911—14, Ser. C, Vol. II, Pt. 1.*
 PETERS, J. L., 1934. *Check-List of Birds of the World, Vol. II, Cambridge (Mass.)*.
 TIMMERMANN, G., 1956. *Bonn. Zool. Beitr.*, 7, 1—3.
 — — 1957. *Premier Symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés, Université de Neuchâtel.*
 — — 1957. *Parasitolog. Schriftenreihe, Heft 8, Jena (Gustav Fischer)*.
 VOOUS, K. H., 1949. *Ardea*, 37, 1—2.