

²⁾ Institut für Ökologie der Universität Jena, Germany

³⁾ Arctic Center, University of Groningen, The Netherlands

⁴⁾ Institut für Pharmaz. Biologie der Universität Heidelberg, Germany

Untersuchungen zur molekularen Systematik der Raubmöwen (Stercorariidae)¹⁾

Investigations on the Molecular Systematics of Skuas (Stercorariidae)

KARIN BLECHSCHMIDT², HANS-ULRICH PETER², JACOBUS DE KORTE³,
MICHAEL WINK⁴, INGRID SEIBOLD^{4,5} und ANDREAS J. HELBIG^{4,5}

Mit einer Abbildung

Abstract

After amplification of the mitochondrial cytochrome b gene by polymerase chain reaction (PCR), we directly sequenced 964 base pairs of this gene from all species and subspecies of the Stercorariidae except for *Stercorarius longicaudus pallescens*. Reconstruction of a hypothetical phylogenetic tree with the maximum parsimony method (PAUP 3.1.1.) revealed that the species of the *Catharacta*-group and *Stercorarius pomarinus* are more similar to each other than any of them to *Stercorarius parasiticus* and *Stercorarius longicaudus*. Surprisingly, the sequences of *cyt b* differ only slightly between *Stercorarius pomarinus* and *Catharacta skua skua*. Since both differ in biology and morphology, the genetic similarity of the mitochondrial *cyt b* gene could reflect a hybridization between both species in the past. In pairwise comparisons of investigated skuas, average percent nucleotide differences varied from 0.3% to 11.6%. The systematics of Stercorariidae need to be revised in the light of these data. In particular, given their poor differentiation and frequent hybridization it is possible that all large Southern hemisphere skuas belong to a single species. This will have to be investigated based on larger sample sizes.

1. Einleitung

Raubmöwen (Stercorariidae) werden nach anatomischen, morphometrischen und ethologischen Parametern kontrovers in verschiedene Arten und Unterarten aufgespalten; eine Gattung (*Stercorarius* – ANDERSON 1973, HARTERT 1912) oder auch zwei Gattungen werden unterschieden (PETERS 1934, WYNNE-EDWARDS 1935). Die Vertreter der Gattung *Stercorarius* (Raubmöwen) unterscheiden sich von

¹⁾ gefördert mit Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft und der Niederländischen Stiftung „Onderzoek der Zee“.

⁵⁾ derzeitige Anschrift: Vogelwarte Hiddensee, Universität Greifswald.

Catharacta (Skuas) durch ihre kleinere Größe, die relativ schmalen Flügel, die verlängerten Schwanzfedern und einen ausgeprägten Gefieder-Farbpolymorphismus der Adulten. Spatelraubmöwe (*St. pomarinus*), Schmarotzerraubmöwe (*St. parasiticus*) und Falkenraubmöwe (*St. longicaudus*) sind auf der Nordhalbkugel zirkumpolar in der Arktis und teilweise auch Subarktis verbreitet. Bei der letztgenannten Art unterscheidet man die Unterarten *Stercorarius longicaudus longicaudus* und *St. l. pallescens*.

Zur Art/Unterarttrennung innerhalb der Gattung *Catharacta* gibt es in der Literatur inzwischen zahlreiche, teilweise widersprüchliche Ansichten (vgl. z. B. YOUNG 1978, DEVILLERS 1977, 1978; BROOKE 1978, 1981; BALCH 1981, HAMILTON 1934, PIETZ 1984). Von einem Großteil der Bearbeiter, zusammengefaßt von FURNESS (1987), wird die Auffassung vertreten, daß die Gattung *Catharacta* aus drei Arten besteht: *C. maccormicki* (Südpolarskuua), *C. chilensis* (Chile-Skuua) und *C. skua*. Innerhalb der letztgenannten Art werden die Unterarten *C. s. hamiltoni* (Tristan-Skuua), *C. s. lonnbergi* (Braune Skua), *C. s. antarctica* (Falkland-Skuua) und *C. s. skua* (Große Skua) unterschieden.

Bis auf *C. s. skua*, die in NW- und N-Europa (z. B. auch auf Spitzbergen) brüdet, sind alle anderen Formen der Gattung *Catharacta* in der antarktischen bzw. gemäßigten Zone der Südhalbkugel verbreitet. Danach wäre *Catharacta skua* die einzige Vogelart, die in ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet sowohl in der Arktis als auch in der Antarktis brüdet. FURNESS (1987) vermutet, daß die Nordhalbkugel erst in historischer Zeit besiedelt wurde; als nächste Verwandte von *C. s. skua* werden *C. s. hamiltoni* (HAGEN 1952), *C. s. antarctica* (FISHER & LOCKLEY 1954, FURNESS 1987), *C. chilensis* (SWALES 1965) oder ein Hybrid von *C. s. antarctica* und *C. s. lonnbergi* (FURNESS 1987) angesehen. Das scheint im Widerspruch zum Migrationsverhalten der rezenten Skua-Formen zu stehen, da nur *C. maccormicki* regelmäßig bis zur Nordhalbkugel zieht (KURODA 1960, DEVILLERS 1977). Wenn aber diese Form der Ursprung der Skuas der Nordhalbkugel sein sollte, ist das bisher aufgestellte System nicht zutreffend.

Hinweise für die separate Stellung von *C. chilensis*, *C. maccormicki* und *C. skua* als Arten wurden daraus abgeleitet, daß sie im sympatrischen Vorkommensbereich nur begrenzt hybridisieren sollen. Das regelmäßige Auftreten von Vögeln mit intermediären Gefiedermerkmalen und Maßen (vgl. DEVILLERS 1978, PETER et al. 1988, 1990), andererseits nur geringe morphometrische und ökologische Unterschiede innerhalb der Gattung *Catharacta*, die die Determination sehr erschweren, lassen Zweifel an der Richtigkeit des Systems aufkommen.

FURNESS (1987) fordert deshalb die Einbeziehung biochemischer oder molekular-genetischer Methoden zur Klärung der Verwandtschaft dieser Formen.

Mit dieser Arbeit sollen erste Ergebnisse der Sequenzierung des mitochondrialen Cytochrom-b-Gens vorgestellt werden, einer Sequenz, die in letzter Zeit häufiger zur Untersuchung der molekularen Phylogenie von Vögeln herangezogen wird (vgl. z. B. EDWARDS et al. 1991, JOHNSON & CICERO 1991, KOCHER et al. 1989, RICHMAN & PRICE 1992, SEIBOLD et al. 1993, SEIBOLD et al. in Vorber., WINK et al. 1993, WINK et al. im Druck).

2. Material und Methoden

2.1. Probenmaterial

Von jedem Tier wurden ca. 0,5 ml Blut aus der Vena cutanea ulnaris am Ellbogen entnommen und bis zur Analyse im Labor in einem EDTA-NaF-Puffer (ARCTANDER 1988) aufbewahrt. Die analysierten Blutproben stammen von Brutvögeln bzw. Nichtflügeln aus folgenden Regionen (Durchzügler sind mit * gekennzeichnet; die Anzahl der vorerst untersuchten Individuen ist in Klammern angegeben):

- St. longicaudus*: Severnaja Semlja/Rußland (2)
St. parasiticus: Severnaja Semlja/Rußland (1); Kings-Bay/Spitzbergen (1); Kirkenes/Norwegen (1)
St. pomarinus: Severnaja Semlja/Rußland * (3)
C. maccormicki: Deception Island, South Shetland Islands/Antarktis (1); Halfmoon Island, South Shetland Islands/Antarktis (1); Drescher Inlet/Antarktischer Kontinent (2)
C. chilensis: Beagle Channel/Argentinien (2)
C. s. lonnbergi: Deception Island, South Shetland Islands /Antarktis (1); South Georgia (1); South East Island, Chatham Islands/Neuseeland (2)
C. s. antarctica: Carcass Island, Falkland Islands (1); Bleaker Island, Falkland Islands (1)
C. s. hamiltoni: Tristan da Cunha (2)
C. s. skua: Niederländische Küste * (2); Handa Island/Schottland (1); Öraefi, A-skaft/Island (1)

2.2. DNA-Extraktion

Das Blut-Puffer-Gemisch wurde in einem Extraktionspuffer (25 mM EDTA pH 8,0, 10 mM Tris pH 7,5, 75 mM NaCl, 1% SDS) mit 0,3 mg/ml Proteinase K versetzt und ca. 20 Stunden bei 37 °C inkubiert. Die nichtlöslichen Zellbestandteile wurden mit einer gesättigten NaCl-Lösung gefällt. Die Gesamt-DNA wurde durch Ethanolzugabe präzipitiert und anschließend in TE-Puffer (10 mM Tris pH 7,5, 1 mM EDTA pH 8,0) gelöst und bei 4 °C aufbewahrt.

2.3. DNA-Amplifikation

Das Cytochrom-b-Gen wurde mittels PCR unter Verwendung folgender Primer amplifiziert (Position des 3'-Endes im Mitochondriengenom des Haushuhns, *Gallus domesticus*, in Klammern – vgl. DESJARDINS & MORAIS 1990):

mt-A (L-Strang, Pos. 14995): 5'-CTCCCAGCCCCATCCAACATCTCAGCATGAT-GAAACTTCG-3';

mt-F (H-Strang, Pos. 16060): 5'-AGGGTGGAGTCTTCAGTTTTTGGTTTACAAGAC-CAATG-3'.

Die PCR-Reaktion erfolgte in einem Gesamtvolumen von 100 µl mit 50 mM KCl, 10 mM Tris-HCl pH 9,0, 0,1% Triton X-100, 1,5 mM MgCl₂, 75 µM von jedem Nukleotid, 0,05 µM von jedem Primer, 2 units Taq-Polymerase (Promega) und Target-DNA (1 µg). Die Reaktionsansätze wurden mit 5 Tropfen Mineralöl überschichtet. Die PCR-Reaktion erfolgte in 32 Zyklen mit jeweils 30 s bei 93 °C (Denaturierung), 60 s bei 42 °C (Primer-Annealing) und 120 s bei 72 °C (Kettenverlängerung).

Die Produkte der PCR-Reaktion wurden in einem 1% Agarosegel elektrophoretisch aufgetrennt und die DNA mit Ethidiumbromid angefärbt. Die aus dem Gel herausgeschnittenen DNA-Banden wurden einer Reinigung unterzogen (Agarosegel-Extraktions-Kit, QIAGEN). Anschließend wurde die DNA mit Isopropanol gefällt, in einem geringen Volumen Aqua dest. aufgenommen und bei -20 °C bis zur Sequenzierung aufbewahrt.

2.4. DNA-Sequenzierung

Die Sequenzierung der amplifizierten DNA erfolgte mit einem kommerziellen Kit (USB, Sequenase Version 2.0) entsprechend der Kettenabbruch-Methode von SANGER (SANGER et al. 1977) unter Einbau von ^{35}S -markiertem dATP. Vier verschiedene, intern bindende Primer wurden zur Sequenzierung verwendet (SEIBOLD et al. in Vorber.). Zur elektrophoretischen Trennung wurde ein 6% Polyacrylamid-Gel mit 7 M Harnstoff verwendet und die Ergebnisse autoradiographisch dargestellt.

Die erhaltenen Sequenzdaten wurden mit den homologen Sequenzen des Haushuhns (*Gallus domesticus*) (DESJARDINS & MORAIS 1990) und der Sturmmöwe (*Larus canus*) als Außengruppen zur Erstellung von Stammbäumen mit dem Phylogenie-Programm PAUP 3.1.1. (SWOFFORD 1993) ausgewertet.

Außer zwei der Autoren (H.-U. P., J. d. K.) haben folgende Kollegen Blutproben gesammelt und zur Verfügung gestellt: R. BANNASCH (Berlin), S. BAUER (Jena), J. COOPER (Cape Town), M. FAVERO (Buenos Aires), R. W. FURNESS (Glasgow), S. HAHN (Jena), L. KUZNETZOW (Dalnye Selenzy), C. DE LEEUW (Groningen), J. NAUMANN (Jena), A. NIMON (Cambridge), E. OLAFSSON (Reykjavik), J. PLÖTZ (Bremerhaven), B. STONEHOUSE (Cambridge), M. K. SWALES (Cape Town), A. ULBRICHT (Bremerhaven), A. WOLKOW (Moskau), E. C. YOUNG (Auckland).

Allen Genannten sei an dieser Stelle herzlich gedankt!

3. Ergebnisse und Diskussion

Von dem aufgeführten Probenmaterial wurden 964 Basen des Cytochrom-b-Gens sequenziert. Abb. 1A zeigt das Ergebnis einer heuristischen Analyse (PAUP 3.1.1.) der Basensequenz, bei dem die jeweilige Anzahl der Basensubstitutionen des sequenzierten DNA-Abschnitts dargestellt ist. Mit Hilfe des Bootstrap-Verfahrens wurde die statistische Wahrscheinlichkeit jeder Stammbaumverzweigung geprüft (Abb. 1B).

Die Ergebnisse (Abb. 1, Tab. 1) zeigen, daß sich *St. parasiticus* und *St. longicaudus* von allen anderen Formen mit genetischen Distanzwerten (nicht korrigiert für multiple Substitutionen) zwischen 9,8 und 11,6% deutlich abgrenzen. Darüber hinaus scheint es so, daß die Stammform von *St. parasiticus* und *St. longicaudus* sich eher voneinander abgespalten haben als die der anderen Stercorariidae. In diesem System sind diese beiden Formen eine Schwestergruppe zu allen *Catharacta*-Formen und *St. pomarinus*, da die Cytochrom-b-Sequenzen letzterer sehr ähnlich sind. Besonders die mittleren Distanzen zwischen den fünf Formen der Südhalbkugel, die eine Schwestergruppe zu *C. s. skua* und *St. pomarinus* darstellen, sind sehr gering (zwischen 0,3 und 1,2%). Die Daten deuten daraufhin, daß unter Berücksichtigung der erfolgreichen Hybridisierungen von *C. maccormicki* und *C. s. lonnbergi* einschließlich des Auftretens von fruchtbaren F1-Hybriden (PARMELEE 1988) alle Skua-Formen der Südhalbkugel nur entsprechend Unterartniveau differenziert sind. Um sicher nachzuweisen, ob noch Genaustausch stattfindet, muß eine größere Stichprobenzahl verschiedener geographischer Herkünfte untersucht werden.

Ein Vergleich von *C. maccormicki* vom antarktischen Kontinent und von den South Shetland Islands, letztere aus der Hybridisierungszone mit *C. s. lonnbergi*, zeigen in der Cytochrom-b Sequenz zumindest geringfügige Unterschiede (0,3% Divergenz).

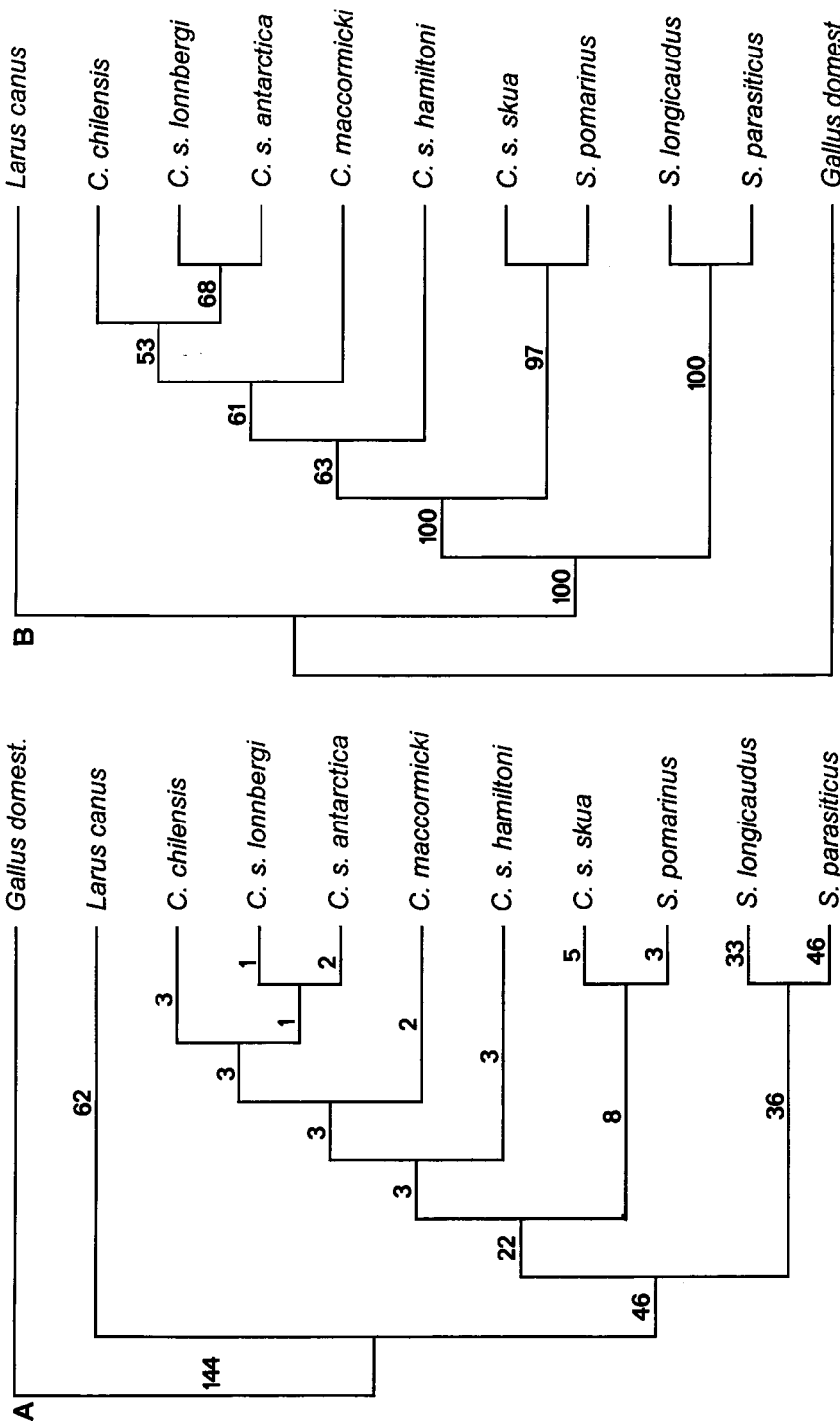


Abb. 1. Hypothetischer Stammbaum der Raubmöwen, rekonstruiert anhand der Nukleotidsequenz des Cytochrom-b-Gens (964 Basenpaare) mittels der Maximum-Parsimony-Methode. Algorithmus: heuristicische Suche; „sequence addition: closest“; „branch swapping by tree bisection-reconnection“. A) Kladogramm; Zahlen entsprechen den Basensubstitutionen von Abzweig zu Abzweig bzw. Abzweig zum Taxon. B) Ergebnis einer Bootstrap-Analyse (1000 „replications“); Zahlen (in %) geben die statistische Wahrscheinlichkeit jeder Verzweigung an.

Tab. 1. Genetische Distanzen zwischen Raubmöwen-Arten und -Unterarten bezogen auf 964 Basenpaare des Cytochrom-b-Gens. Unterhalb der Diagonale: absolute Distanzen (Anzahl der Basensubstitutionen); oberhalb der Diagonale: relative Sequenzunterschiede in % (nicht korrigiert für multiple Substitutionen).

Taxon	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1. <i>C. chilensis</i>	—	0,5	0,6	0,8	0,8	2,2	2,2	9,8	11,2
2. <i>C. s. lonnbergi</i>	5	—	0,3	1,1	0,7	2,5	2,3	9,9	11,1
3. <i>C. s. antarctica</i>	6	3	—	1,2	0,6	2,6	2,4	10,1	11,4
4. <i>C. s. hamiltoni</i>	8	11	12	—	0,8	1,8	1,8	9,9	11,3
5. <i>C. maccormicki</i>	8	7	6	8	—	2,2	2,0	9,9	11,2
6. <i>C. s. skua</i>	21	24	25	17	21	—	0,8	10,1	11,6
7. <i>St. pomarinus</i>	21	22	23	17	19	8	—	10,1	11,2
8. <i>St. longicaudus</i>	94	95	97	95	95	97	97	—	8,2
9. <i>St. parasiticus</i>	108	107	110	109	108	112	108	79	—

Am überraschendsten sind die Stellung von *St. pomarinus* in diesem System und der äußerst geringe Unterschied zu *C. s. skua*. Bei 0,8% Sequenzdivergenz erscheint die Einordnung in zwei unterschiedliche Gattungen nicht vertretbar. Im krassen Widerspruch dazu steht das völlig unterschiedliche morphologische Erscheinungsbild dieser beiden Formen. Über mögliche Erklärungen für diese Diskrepanz läßt sich zur Zeit nur spekulieren: Möglicherweise ist *St. pomarinus* durch Hybridisierung von Weibchen der *C. s. skua*-Stammform mit Männchen der *St. parasiticus*- oder *St. longicaudus*-Stammform entstanden. Da die mitochondrielle DNA nur maternal vererbt wird, trägt die entstandene Hybridform ein seither nur wenig von *C. s. skua* divergierendes Mitochondriengenom, während morphologische Merkmale eine relativ nahe Verwandtschaft mit den anderen *Stercorarius*-Arten nahelegen. Solche Fälle hybridogener Artbildung wurden jedoch bei Vögeln bisher nicht nachgewiesen. Immerhin wird diese Hypothese durch einige bisher schwer erklärable Beobachtungen gestützt: Das „Long Call Display“ von *St. pomarinus* und *C. s. skua* ist sehr ähnlich. Außerdem zeigt *St. pomarinus* die „Wing Raising Posture“, die man bei den anderen *Stercorarius*-Arten nicht beobachten kann (ANDERSSON 1973). Größe und auch Skelettmerkmale weisen auf eine Intermediärstellung von *St. pomarinus* zwischen den Gattungen *Catharacta* und *Stercorarius* hin (FURNESS 1987, SCHNELL 1970).

Bei Zugrundelegen einer durchschnittlichen Evolutionsrate der mitochondriellen DNA von 2% Divergenz im Laufe von einer Million Jahren, die unter Berücksichtigung fossiler Belege sowohl an Vögeln als auch Säugetieren berechnet wurde (BROWN et al. 1982; HELM-BYCHOWSKI 1984, zitiert nach SHIELDS & HELM-BYCHOWSKI 1988; SHIELDS & WILSON 1987), kommt man zu folgender zeitlicher Vorstellung über die Trennung der Formen (vgl. Tab. 1). Danach haben sich vor ungefähr 5–6 Mill. Jahren die Stammform von *St. parasiticus* und *St. longicaudus* einerseits und der übrigen *Stercorariidae* andererseits getrennt. Die Vertreter der Gattung *Catharacta* sind nach diesen Ergebnissen eine phylogenetisch relativ junge Gruppe; vor etwa 900000 Jahren hat sich die Stammform von

C. s. skua/*St. pomarinus* von der Stammform der heute südlich verbreiteten *Catharacta*-Formen abgetrennt. Die Letztgenannten können sich ungefähr erst im Laufe der letzten 400000 Jahre weiter aufgegliedert haben, wobei eine enge Beziehung zur Vergletscherungsgeschichte der Südhalbkugel vermutet wird.

Weitere Untersuchungen mittels DNA-Sequenzierungen an einem größeren Probenmaterial weiterer geographischer Herkünfte auch unter Einbeziehung anderer Bereiche des Genoms sind geplant.

4. Zusammenfassung

Im System der Raubmöwen werden bisher kontroverse Aufgliederungen in ein oder zwei Gattungen und in verschiedene Arten und Unterarten diskutiert. Um einen Beitrag zur Klärung der Verwandtschaft dieser Formen zu leisten, wurden molekularbiologische Methoden eingesetzt. Das mitochondrielle Cytochrom-b-Gen wurde mit der Polymerase-Kettenreaktion (PCR) amplifiziert und anschließend 964 Basenpaare davon sequenziert. Auf Grund von Sequenzvergleichen mittels der Maximum-Parsimony-Methode (PAUP 3.1.1.) wurde ein phylogenetischer Baum rekonstruiert. Die Stammformen von *St. parasiticus* und *St. longicaudus* stellen die älteste Gruppe im System der Raubmöwen dar, alle anderen haben sich erst in jüngster Zeit differenziert und sind untereinander sehr nahe verwandt. Überraschenderweise sind die ermittelten Sequenzen von *St. pomarinus* und *C. s. skua* sehr ähnlich (nur 0,8% Sequenzunterschied). Es wird angenommen, daß *St. pomarinus* als Hybrid der Stammformen von *C. s. skua* und *St. parasiticus* (bzw. *St. longicaudus*) entstanden ist. Die Nukleotidsequenzen der untersuchten Raubmöwen unterscheiden sich um 0,3% bis 11,6%, wobei alle Skua-Formen der Südhemisphäre nur auf Unterartniveau differenziert sind. Die derzeitige Systematik der Stercorariidae stimmt nicht mit den aus unseren Daten abgeleiteten phylogenetischen Verhältnissen überein und sollte unter Einbeziehung nukleärer Gensequenzen überprüft und revidiert werden.

Literatur

- ANDERSSON, M.: Behaviour of the Pomarine Skua *Stercorarius pomarinus* Temm. with comparative remarks on Stercorariinae. *Ornis scand.* **4** (1973), 1–16.
- ARCTANDER, P.: Comparative studies of avian DNA by restriction fragment length polymorphism analysis: convenient procedures based on blood samples from live birds. *J. Orn.* **129** (1988), 205–216.
- BALCH, L. G.: Identifying skuas in the ABA area. *Birding* **13** (1981), 190–201.
- BROOKE, R. K.: The *Catharacta* skuas (*Aves: Laridae*) occurring in South African waters. *Durban Museum Novit.* **11** (1978), 295–308.
- BROOKE, R. K.: What is *Stercorarius madagascariensis* Bonaparte? *Ardea* **69** (1981), 144.
- BROWN, M. W., PRAGER, E. M., WANG, A., and A. C. WILSON: Mitochondrial DNA sequences of primates: tempo and mode of evolution. *J. Mol. Evol.* **18** (1982), 225–239.
- DESJARDINS, P., and R. MORAIS: Sequence and gene organization of the chicken mitochondrial genome. *J. Mol. Biol.* **212** (1990), 599–634.
- DEVILLERS, P.: The skuas of the North American Pacific coast. *Auk* **94** (1977), 417–429.

- DEVILLERS, P.: Distribution and relationships of South American skuas. *Le Gerfaut* **68** (1978), 374–417.
- EDWARDS, S. V., ARCTANDER, P., and A. C. WILSON: Mitochondrial resolution of a deep branch in the genealogical tree for perching birds. *Proc. Royal Soc. Lond. B* **243** (1991), 99–108.
- FISHER, J., and R. M. LOCKLEY: *Sea-birds*. Collins, London 1954.
- FURNESS, R. W.: *The Skuas*. Calton 1987.
- HAGEN, Y.: The birds of Tristan da Cunha. *Res. Norweg. Sci. Exped. Tristan da Cunha 1937–38* **20** (1952), 1–248.
- HAMILTON, J. E.: The sub-antarctic forms of the Great Skua (*Catharacta skua skua*). – *Discovery Report* (1934), 161–174.
- HARTERT, E.: *Die Vögel der paläarktischen Fauna*. Berlin 1912.
- HELM-BYCHOWSKI, K. M.: Evolution in nuclear and mitochondrial DNA in gallinaceous birds. Ph. D. Thesis, University of California, Berkeley 1984.
- JOHNSON, N. K. and C. CICERO: Mitochondrial DNA sequence variability in two species of sparrows of the genus *Amphispiza*. *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici* **1** (1991), 600–610.
- KOCHER, T. D., THOMAS, W. K., MEYER, A., EDWARDS, S. V., PÄÄBO, S., VILLABLANCA, F. X., and A. C. WILSON: Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **86** (1989), 6196–6200.
- KURODA, N.: Analysis of seabird distribution in the northwest Pacific Ocean. *Pacific Sci.* **14** (1960), 55–67.
- PARMELEE, D. F.: The hybrid skua: a Southern ocean enigma. *Wilson Bull.* **100** (1988), 345–356.
- PETER, H.-U., KAISER, M., and A. GEBAUER: Untersuchungen an Vögeln und Robben auf King George Island, South Shetland Islands, Antarktis. *Geod. Geoph. Veröff. R. I.* **14** (1988), 1–127.
- PETER, H.-U., KAISER, M., and A. GEBAUER: Ecological and morphological investigations on South polar skuas (*Catharacta maccormicki*) and Brown skuas (*Catharacta skua lombergi*) on Fildes Peninsula, King George Island, South Shetland Islands. *Zool. Jb. Syst.* **117** (1990), 201–218.
- PETERS, J. L.: *Check-List of the Birds of the World*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts 1934.
- PIETZ, P. J.: Aspects of behavioral ecology of sympatric South Polar and Brown skuas near Palmer station, Antarctica. Ph. D. dissertation, Minneapolis, Univ. Minnesota 1984.
- RICHMAN, A. D., and T. PRICE: Evolution of ecological differences in the Old Worlds leaf warblers. *Nature* **355** (1992), 817–821.
- SANGER, F., NICKLEN, S., and A. R. COULSON: DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **74** (1977), 5463–5467.
- SCHNELL, G. D.: A phenetic study of the suborder Lari (Aves), Part I–II. *Syst. Zool.* **19** (1970), 35–57, 264–302.
- SEIBOLD, I., HELBIG, A. J., and M. WINK: Molecular systematics of Falcons (Family Falconidae). *Naturwissenschaften* **80** (1993), 87–90.
- SEIBOLD, I., HELBIG, A. J., MEYBURG, B.-U., NEGRO, J. J., and M. WINK: Genetic differentiation and molecular phylogeny of European *Aquila* eagles (Aves: Falconiformes) according to cytochrome b nucleotide sequences. *Mol. Ecol.* (eingereicht).
- SHIELDS, G. F., and K. M. HELM-BYCHOWSKI: Mitochondrial DNA of birds. *Current. Orn.* **5** (1988), 273–295.
- SHIELDS, G. F., and A. C. WILSON: Calibration of mitochondrial DNA evolution in geese. *J. Mol. Evol.* **24** (1987), 212–217.
- SWALES, M. K.: The seabirds of Gough Island. *Ibis* **107** (1965), 17–42, 215–229.
- SWOFFORD, D. L.: *Phylogenetic analysis using parsimony*. Version 3.1. Illinois 1993.
- WINK, M., HEIDRICH, P., KAHL, U., WITT, H.-H., and D. RISTOW: Inter- and intraspecific

variation of the nucleotide sequence for cytochrome b in Cory's (*Calonectris diomedea*), Manx Shearwater (*Puffinus puffinus*) and Fulmar (*Fulmarus glacialis*). *Z. Naturforschung* **48c** (1993), 504–508.

WINK, M., KAHL, U., und P. HEIDRICH: Lassen sich Silber-, Weißkopf- und Heringsmöwe (*Larus argentatus*, *L. cachinnans* und *L. fuscus*) molekulargenetisch unterscheiden? *J. Orn.* (im Druck).

WYNNE-EDWARDS, V. C.: On the habits and distribution of birds on the North Atlantic. *Proc. Boston Nat. Hist. Soc.* **40** (1935), 233–346.

YOUNG, E. C.: Behavioural ecology of *lomnbergi* skuas in relation to environment on the Chatham Islands, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* **5** (1978), 401–416.

Manuskripteingang: 14. 10. 93

Anschriften der Autoren: Dr. K. BLECHSCHMIDT und Dr. H.-U. PETER, Friedrich-Schiller-Universität, Institut für Ökologie, Neugasse 23, D-07743 Jena; Prof. Dr. M. WINK, Universität Heidelberg, Institut für Pharmazeutische Biologie, Im Neuenheimer Feld 364, D-69120 Heidelberg; I. SEIBOLD und Dr. A. J. HELBIG, Universität Greifswald, Vogelwarte Hiddensee, D-18565 Kloster; Dr. J. DE KORTE, Arctisch Centrum, Rijksuniversiteit Groningen, Oude Kijk in 't Jatstraat 26, Postbus 716, NL-9700 AS Groningen.