© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Betrachtungen über die Beziehungen zwischen Körpergewicht und Organgewicht[1])

(Aus dem Dr. Senckenbergischen Anatomischen Institut der Universität Frankfurt/M., Direktor: Prof. Dr. D. Starck.)

Von H. Frick.

Untersuchungen über die relativen Organgrößen der Säugetiere erhalten ihre Berechtigung aus der Vorstellung, daß in jedem gesunden Organismus feste, regelhafte Beziehungen zwischen Gesamtgröße und Organgröße bestehen. Nach Klatt (1955b) ist jeder Organismus ein aus verschiedenen harmonisch aufeinander abgestimmten Teilen zusammengesetztes Ganzes. Diese Harmonie ist in strengem Sinne nur eine individuelle; d. h. bei jedem Organismus sind die einzelnen Teile in einer lediglich für ihn charakteristischen Weise harmonisch zusammengefügt, denn selbst gleichgeschlechtliche, in gleichem Milieu lebende Wurfgeschwister von gleicher Körpergröße sind nicht identisch sondern nur sehr ähnlich. Fordert man jedoch keine absolute Übereinstimmung sondern nur ein bestimmtes Maß an Ähnlichkeit in der Komposition der Einzelteile, so muß sich — vorausgesetzt, daß die vorgenannte Vorstellung richtig ist — für vergleichbare Partner einer Art eine „Harmonieformel" ermitteln lassen. Selbst wenn wir die verschiedenen Faktoren nicht alle kennen, welche die jeweilige Harmonie bestimmen, so läßt sich doch der Einfluß einzelner solcher Faktoren ermitteln, wenn man jeweils Individuen vergleicht, die sich augenscheinlich nur hinsichtlich dieses einen Faktors unterscheiden.

Der Versuch, auf diese Weise die Organrelationen näher analysieren zu wollen, erfordert eine exakte, einheitliche Arbeitsweise, die erlaubt, die Meßergebnisse verschiedener Autoren miteinander zu vergleichen; denn für alle Aussagen, deren Gültigkeit nicht lediglich auf eine Species beschränkt sein soll, benötigen wir umfangreiche Meßreihen von möglichst vielen Arten, die ein Untersucher schwerlich alle erbringen kann. Leider genügen die bisher für Säugetiere veröffentlichten Meßreihen nicht immer den kritischen Anforderungen, die man an ein solches Zahlenmaterial stellen muß. Die nachfolgenden Ausführungen sollen deshalb zunächst einmal die „Spielregeln" für derartige quantitative Untersuchungen umreißen und gleichzeitig — als ersten Schritt einer Analyse der die Organgröße bestimmenden Faktoren — Methoden zur Berechnung des Einflusses des Körpergewichts auf

---

[1]) Nach einem Vortrag auf der 31. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde in Berlin 1957. Durchgeführt mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

das Gewicht von Herz, Leber, Nieren usw. erläutern.

Einer der wichtigsten „Grundfaktoren", der die anteilige Größe der Einzelteile des Organismus mitgestaltet, ist die Gesamtgröße. Klatt (1921, 1923) versteht darunter die physiologische Gesamtleistungsfähigkeit des Organismus. Sie läßt sich jedoch nicht in einer einzigen Meßzahl ausdrücken. Deshalb müssen wir uns mit Teilgrößen begnügen, die in unterschiedlicher Weise von der physiologischen Gesamtgröße beeinflußt werden. Theoretisch kommen alle Längen- und Flächenmaße, Volumina und Gewichte des Körpers oder eines seiner Teile in Frage. Aus praktischen Gründen wird man eine Bezugsgröße bevorzugen, die sich leicht und exakt messen läßt, von zufälligen Veränderungen weitgehend frei und möglichst groß ist, damit eventuelle Meßfehler bei den folgenden Berechnungen nicht allzusehr ins Gewicht fallen. Will man den Einfluß eines bestimmten Faktors, etwa des Körpergewichts, der Körperoberfläche oder des Volumens, näher analysieren, so wird man diesen Wert als Bezugsgröße einsetzen.

Für die Berechnung der relativen Hirngröße und des Hirnexponenten scheint als Bezugsgröße das Frischskelettgewicht besonders geeignet, wenngleich seine exakte Bestimmung eine gewisse Mühe macht. Klatt (1913, 1935 a, b) hat es neuerdings deshalb bevorzugt, weil es ihm als der am wenigsten veränderliche Teilgewichtswert des Körpers erscheint und zufällige, für die Hirngröße beziehungslose Schwankungen des Körpergewichts dadurch ausgeschaltet werden. Beeinflussen aber solche Änderungen des Körpergewichts, wie plötzliche Abmagerung in der Gefangenschaft usw., nicht auch in entsprechendem Maße das Gewicht jener Organe, die im Dienste des Stoffwechsels stehen? Ist es hierfür vielleicht nicht vorteilhafter, ein „gereinigtes" Körpergewicht als Bezugsgröße zu verwenden?

Die Beziehungen zwischen Gesamtgröße des Organismus und Hirngröße, zu deren Analyse ja die Methoden der Berechnung eines somatischen Exponenten und eines Organkoeffizienten, hier Cephalisationsfaktor genannt, erst entwickelt wurden — ich erinnere nur an die Namen Snell (1892), Lapicque (1898), Dubois (1898) — unterscheiden sich noch in einem anderen Punkt wesentlich von den Relationen Körpergröße: Herzgewicht, Körpergröße: Lebergewicht, Körpergröße: Nierengewicht usw. Herz, Leber, Nieren zeigen bei den verschiedenen Säugerarten cum grano salis eine ähnliche histologische Struktur. Ein interspezifischer Vergleich der relativen Organgewichte zweier gleichschwerer Tiere oder der Organkoeffizienten zweier Arten ist dadurch ohne weiteres statthaft. Durch die mögliche unterschiedliche Ausprägung der einzelnen Hirnabschnitte bei verschiedenen Arten ist dagegen ein interspezifischer Vergleich der relativen Größe des Gehirns als Ganzes nur bedingt durchführbar. Um den Rahmen dieser mehr methodologischen Betrachtungen nicht zu weit zu spannen, sei das an sich so interessante Problem der „Hirngröße" ausgeklammert und auf die zahl-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

reichen Veröffentlichungen zu diesem Thema, vor allem auf die Arbeiten von Klatt (1918, 1921, 1952, 1954, 1955b), Herre (1936, 1955) und Stephan (1954) hingewiesen.

Für die Betrachtung der Größenrelationen jener Organe, denen wesentliche Aufgaben im Stoffwechselgeschehen zukommen, scheint mir das Körpergewicht ein durchaus geeigneter Index der Gesamtgröße zu sein. Was aber heißt hier Körpergewicht? Nach Hesse (1921) und Klatt (1923, 1942) muß der sogenannte Ballast vom Bruttokörpergewicht abgezogen werden. Bezugsgröße kann nur das Nettokörpergewicht sein. Was gehört nun alles zum Ballast? Ohne weiteres wird man dazu den Inhalt des Magen-Darmtraktes, der Harnblase und der Gallenblase rechnen, deren temporär wechselnde Mengen wohl kaum eine ursächliche Beziehung zur Organgröße haben. Eine sehr unterschiedliche Behaarung kann das Fellgewicht und damit das Körpergewicht zweier Vergleichspartner stark beeinflussen. Selbst bei Tieren gleicher Rasse können hier Differenzen auftreten.

Schwieriger zu entscheiden ist die Frage, ob man das unter Umständen schwankende Gewicht des Genitale ganz allgemein oder bei Vorliegen einer Gravidität vom Bruttogewicht abziehen soll. Bis heute besteht zum Beispiel keine Einigkeit darüber, in welcher Weise etwa das Herzgewicht durch die Schwangerschaft beeinflußt wird. Solange eine sichere Beurteilung nicht möglich ist, sollte man auf keinen Fall gravide und nicht gravide Tiere in die gleiche Meßreihe aufnehmen. Man kann, um derartigen Schwierigkeiten zu entgehen, wie u. a. Röhrs (1955) als Nettokörpergewicht das Gewicht des abgehäuteten exenterierten Körpers einsetzen.

Problematisch ist auch die Frage, ob man die verschiedenen Fettanteile des Körpers nicht ausschließen soll, wie dies u. a. Klatt immer wieder gefordert hat. Vor allem bei domestizierten Formen kann das Fettgewebe einen beträchtlichen Anteil des Körpergewichts ausmachen und erscheint in wesentlichem Maße als Ballast, der vom Organismus mitgeschleppt wird. Wenn man die Auskühlung an der Körperoberfläche als bedeutsamen Faktor für die Stoffwechselgröße und damit auch für die Größe von Herz, Leber und Nieren ansieht, so wirkt darüber hinaus das Hautfett geradezu gegensinnig auf die Organgröße ein. Es erhöht das Bruttokörpergewicht — bewirkt also ein kleineres relatives Organgewicht — und beeinflußt gleichzeitig die absolute Größe der genannten Organe negativ, da es die Wärmeabgabe an der Oberfläche vermindert. Bei Wildtieren ist im allgemeinen der Fettanteil nicht so groß. Um eine Vorstellung zu gewinnen, in welcher Weise sich der Herzexponent ändert, wenn man als Bezugsgröße einmal das um das Gewicht des Magen-Darminhaltes verminderte Bruttogewicht einsetzt, zum andern von dem so ermittelten Nettogewicht auch noch das Gewicht der verschiedenen Fettanteile abzieht, habe ich bei zwölf männlichen Exemplaren von *Apodemus sylvaticus* die von Mitte Mai bis Mitte

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Juni dieses Jahres im gleichen Biotop gefangen wurden, den Herzexponenten berechnet. Sein Wert betrug im ersten Fall 0,737, im zweiten Fall 0,725, war also ziemlich gleich. Noch wesentlicher erscheint, daß die Korrelationskoeffizienten, die angeben, wie stramm die Korrelation der beiden Merkmale Körpergewicht und Herzgewicht ist, mit 0,858 und 0,856 einander völlig entsprachen. Trotz des relativ kleinen Zahlenmaterials, das diesen Berechnungen zugrunde liegt, darf man ihr Ergebnis als Hinweis ansehen, daß bei vergleichbaren Partnern aus Wildpopulationen der Fettanteil nicht unter allen Umständen die Größe des somatischen Exponenten beeinflussen muß. Ein gewisser Unterschied besteht dagegen für den Wert des Organkoeffizienten, der im ersten Fall 0,0155, bei Abzug des Fettgewichts vom Nettokörpergewicht dagegen 0,0163 beträgt. Bei künftigen Untersuchungen dürfte es sich daher empfehlen, als Bezugsgröße das um das Gewicht von Magen-Darminhalt, Inhalt der Gallen- und Harnblase und Fettanteil verminderte Körpergewicht als Nettogewicht einzusetzen.

Über die Faktoren, die außer der Körpergröße das Organgewicht beeinflussen, haben wir nur ungefähre Vorstellungen. Sicherlich sind Alter, Geschlecht, Wuchsform, Lebensweise, Lebensraum usw. nicht ohne Bedeutung. Wenn wir die Abhängigkeit des Organgewichts speziell vom Körpergewicht studieren wollen, müssen wir die unterschiedliche Einwirkung anderer Faktoren auszuschließen suchen. Wir dürfen nur Partner zum Vergleich heranziehen, die sich in all den andern genannten Eigenschaften weitgehend gleichen. Das Alter der Tiere kennen wir im allgemeinen nicht. Wir müssen uns darauf beschränken, nach Möglichkeit nur geschlechtsreife Individuen auszuwählen. Nur so können wir erhoffen, Vergleichspartner zu finden, die für das jeweilige Organ die gleiche spezifische Wachstumsgeschwindigkeit aufweisen.

Die Einwirkung des Geschlechts auf die Organgröße scheint, soweit die bisher vorliegenden Meßreihen ein Urteil gestatten, recht uneinheitlich. Bei einer Reihe von Säugern, u. a. bei Maulwurf, Meerschweinchen, Eichhörnchen, Hermelin, Fuchs und Mensch, weisen die männlichen Individuen das relativ schwerere Herz auf (Hesse 1921, Klatt 1919, Müller 1883, Reid 1843, Robinson 1748). Umgekehrt ist bei *Crocidura russula* das Herzverhältnis bei den weiblichen Tieren größer. Bei den von uns untersuchten äthiopischen Säugetieren *(Papio, Cercopithecus,* Caniden, *Madoqua, Rhynchotragus)* besaßen ausnahmslos die Männchen das größere Herzverhältnis, dagegen — abgesehen von *Madoqua* und Schakalen — ein relativ kleineres Nieren- bzw. Lebergewicht (Frick 1957). Bei einem Vergleich von 40 männlichen und 38 weiblichen Exemplaren von *Apodemus sylvaticus*, deren Maße aus einer Aufstellung von Hesse (1921) und eigenen quantitativen Untersuchungen stammen, ergab sich für das Herzverhältnis kein eindeutiger Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Tieren. Auch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Jackson (1913) und Hatai (1913) konnten bei Wistar-Ratten an einem großen Material keine signifikanten Geschlechtsunterschiede für das relative Gewicht von Herz, Leber und Nieren feststellen. Das Material von Rensch (1948), der bei Säugern im allgemeinen bei den Männchen ein relativ geringeres Lebergewicht und ein etwas größeres Nierenverhältnis fand, reicht ebenso wie unser Äthiopienmaterial im Hinblick auf die geringe Individuenzahl für eine gesicherte Aussage nicht aus. So müssen wir uns vorläufig jeder verallgemeinernden Feststellung enthalten und männliche und weibliche Individuen einer Art in getrennten Meßreihen erfassen. Entsprechendes gilt für alle anderen Faktoren, von denen wir vermuten, daß sie in irgendeiner Weise die Größe eines Organs mitgestalten: Wuchsform, Aufenthalt unter bestimmten klimatischen Bedingungen, in bestimmter Höhenlage usw.

An sich scheinen alle diese methodischen Vorbemerkungen selbstverständlich. Wenn man dagegen die Literatur durchsieht, staunt man immer wieder, wie bedenkenlos manche Autoren, die den Einfluß eines bestimmten Faktors auf die Organgröße demonstrieren wollen, Größen zueinander in Beziehung setzen, über deren unterschiedlich komplexe Bedingtheit sie keine Vorstellung haben. Erscheint es nicht merkwürdig, wenn Rensch (1948) auf der einen Seite auf geschlechtsbedingte Unterschiede der Nierengröße beim Sperling hinweist und andererseits Mittelwerte für Körper- und Nierengewicht aus einer unterschiedlichen Anzahl männlicher und weiblicher Individuen dieser Art bildet?

Die Präparation der Organe zur Gewichtsbestimmung bedarf keiner langen Erläuterung. Es versteht sich von selbst, daß man jedes Organ so sauber als möglich darstellt, die Nieren aus der bindegewebigen Kapsel herauslöst, an der Leber die Gallenblase entfernt und beim Herzen den Herzbeutel abtrennt, die Gefäße nach der von W. Müller (1883) angegebenen Methode unmittelbar an der Ein- bzw. Austrittsstelle durchschneidet. In hohem Maße bedenklich erscheint es, wenn man die Organe erst wiegt, nachdem sie mit irgendeiner Konservierungsflüssigkeit injiziert sind. Ein solches Vorgehen entwertet die von Kennard und Willner (1941) an über 200 Primaten — also einem ungewöhnlich reichen Material — durchgeführten quantitativen Untersuchungen weitgehend, da hier mit Formol, Alkohol, Müller'scher Flüssigkeit und Chloralhydrat injizierte und nicht fixierte Organe zum Körpergewicht in Beziehung gesetzt und die Relationen untereinander verglichen werden. Die Behauptung der Autorinnen, daß durch die Injektion lediglich das Lungengewicht beeinflußt würde, ist nicht bewiesen und widerspricht zumindest bezüglich des Nierengewichts eigenen Erfahrungen.

Wenden wir uns nunmehr den Methoden zu, die Aufschluß über die Beziehungen zwischen Körpergewicht und Organgröße geben. Einen ersten Hinweis vermittelt die Bestimmung des relativen Organgewichtes, des so-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

genannten Herz-, Leber-, Nieren-Verhältnisses, das wir meist in ‰, für die Leber in % des Nettokörpergewichtes ausdrücken. Die bisher vorliegenden Literaturangaben und auch eigene quantitative Untersuchungen an einheimischen Nagern und äthiopischen Säugetieren sprechen im großen und ganzen für die von Hesse (1921) als Reihenregel bezeichnete Tatsache, daß das Organgewicht nicht in gleichem Verhältnis ansteigt wie das Körpergewicht. Große Individuen einer Art haben also relativ kleinere Herzen, Lebern, Nieren usw. als kleine Vertreter der gleichen Species. Für die Milz, deren Gewicht u. a. durch den wechselnden Blutgehalt stark beeinflußt wird, haben sich bei der Mehrzahl der bisher untersuchten Formen keine eindeutigen Beziehungen zum Körpergewicht erkennen lassen. Bei Haushunden errechnete Richet (1891) ein konstantes Milzverhältnis von 2,8 ‰, ein Befund, den wir weder an europäischen noch bei äthiopischen Haushunden bestätigen konnten (Frick 1957). Klatt (1923) gibt für Haushunde ein konstantes Nierenverhältnis von 3,3 ‰ an. Für die Leber verneinten De la Riboisière (1910) und Magnan (1911) jede Abhängigkeit von der Körpergröße. Alle diese Angaben bedürfen einer Nachprüfung, zumal die Autoren, mit Ausnahme von Klatt, nicht das Nettokörpergewicht bestimmten. Die Behauptung von Kennard und Willner, daß die Organgewichte in gleichem Verhältnis wie das Körpergewicht ansteigen, wird nicht einmal durch die eigenen, an sich schon nicht korrekten Messungen dieser Autorinnen bestätigt. Ein eindeutiger Beweis, daß für irgendeine Säugetierart bei Herz, Leber und Nieren die Reihenregel nicht zuträfe, steht also noch aus.

Angesichts gewisser individueller Varianten und möglicher, als solche noch nicht erkennbarer krankhafter Veränderungen kann die Reihenregel bei kleinem Zahlenmaterial verwischt sein. Teilt man dann das Beobachtungsgut in geeigneter Weise in Klassen und bestimmt das Organverhältnis jeweils für das Klassenmittel, so wird häufig die vorher verdeckte Reihenregel sichtbar werden. Als Beispiel erwähne ich das Herzverhältnis für die auf S. 196 angeführten Meßreihen von *Apodemus sylvaticus*. Die Stichproben für die männlichen und weiblichen Tiere (Nettokörpergewicht: 11,77—23,22 g, bzw. 13,87—28,45 g) wurden in 6 bzw. 7 Klassen eingeteilt. Bei den Weibchen beträgt das Herzverhältnis in den Klassen 1—6: 8,24 ‰; 7,51 ‰; 7,26 ‰; 7,06 ‰; 6,88 ‰; es folgt also ausnahmslos der Reihenregel. Bei den Männchen tritt die Verminderung des relativen Herzgewichts bei steigendem Körpergewicht ebenfalls deutlich hervor, doch besteht in zwei Klassen eine Abweichung von der Reihenregel. Das Herzverhältnis beträgt: 7,78 ‰; 7,23 ‰; 6,70 ‰; 6,66 ‰; 7,00 ‰; 6,58 ‰; 6,73 ‰.

Bereits vor Hesse hatten Robinson (1748) und Welcker (1903) eine viel umfassender erscheinende Aussage formuliert. Sie stellten die Organrelationen bei großen und kleinen Tieren verschiedener Arten ein-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

ander gegenüber und kamen zu der Erkenntnis, daß die großen Formen im allgemeinen die relativ kleineren Organgewichte aufweisen. Diese sogenannte Welcker'sche Regel hat, wie nicht anders zu erwarten, zahlreiche Ausnahmen. Sie finden sich, wie die Auswertung unseres Äthiopienmateriales gezeigt hat, selbst bei einem Vergleich von Angehörigen der gleichen Subfamilie. Hesse hat die Reihenregel ausdrücklich auf Individuen der gleichen Art beschränkt, wenngleich ihm nicht entgangen war, daß auch bei unterschiedlich großen Vertretern nahverwandter Arten ähnliche Beziehungen bestehen. Man darf aber nicht, wie Rensch (1948) dies tut, Reihenregel und Welcker'sche Regel einfach zusammenwerfen und gemeinhin von einer „Größenregel" sprechen. Die Welcker'sche Regel ist nichts weiter als ein Sonderfall der Reihenregel. Sie gilt nur dann, wenn man Vertreter solcher Arten vergleicht, bei denen die nicht körpergrößenbedingten Einflüsse auf das jeweilige Organgewicht sehr ähnlich sind. Nur unter dieser Bedingung bestimmt die unterschiedliche Körpergröße die Differenzen der jeweiligen Organgewichte verschieden großer Formen.

Mit der Feststellung des Organverhältnisses ist für die weitere Analyse der die Organgröße bedingenden Faktoren noch nicht allzu viel gewonnen. Selbst die Berechnung des Organverhältnisses für die Mittelwerte der jeweiligen Stichproben der einzelnen Arten, wie sie Hesse (1921) durchgeführt hat, kann die artbedingten Eigenheiten des betreffenden Organgewichts nicht eindeutig charakterisieren, da beim interspezifischen Vergleich der Mittelwerte ungleich großer Arten der Einfluß des Körpergewichts nicht ausgeschaltet werden kann. Klatt (1919) hat deshalb vorgeschlagen, für das Herzgewicht den Einfluß der Körpergröße in gleicher Weise zu bestimmen, wie dies Dubois (1898) und Lapicque (1898) für das Hirngewicht durchgeführt hatten, und in dem somatischen Exponenten x die Geschwindigkeit zu ermitteln, mit der bei steigendem Körpergewicht das Herzgewicht zunimmt. Klatt faßt die Beziehungen zwischen den das Organgewicht gestaltenden Faktoren in der Gleichung: $H = p \cdot K^x$ zusammen.[2]) H bedeutet das Organgewicht, x ist der somatische Exponent, der die Abhängigkeit des Organgewichts vom Nettokörpergewicht K ausdrückt. p umfaßt die Gesamtheit aller übrigen Faktoren, die den Wert H beeinflussen. Diese Formel ist, wie Klatt (1923) bereits in einer Entgegnung an Hesse ausführte, der einzig denkbare Ausdruck der zwischen den genannten Größen bestehenden Beziehungen. Vergleicht man nun zwei Tiere oder die Mittelwerte zweier Tiergruppen, für die ein p gleicher Größe angenommen werden darf, so ergibt sich: $\frac{H_1}{K_1{}^x} = \frac{H_2}{K_2{}^x}$.

---

[2]) Die allometrische Gleichung wird heute im allgemeinen mit $y = b x^\alpha$ ausgedrückt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Daraus läßt sich x berechnen; denn

$$\log H_1 - x \cdot \log K_1 = \log H_2 - x \cdot \log K_2 .$$

$$x = \frac{\log H_1 - \log H_2}{\log K_1 - \log K_2} .$$

Klatt errechnete auf diese Weise für die Haushunde einen Herzexponenten von 0,84, für eine Reihe von Säuger- und Vogelarten Werte zwischen 0,69 und 0,96, im Durchschnitt 0,84, gibt aber im Text dieser und späterer Veröffentlichungen stets 0,83 an. Rensch (1948) bestimmte den Herzexponenten bei verschiedenen Säugetieren zwischen 0,74 und 0,89, Durchschnitt 0,82. Nach Quiring (1939) ergibt sich bei afrikanischen Huftieren ein Herzexponent von 0,85, nach eigenen Berechnungen bei äthiopischen Säugern von 0,83 (1957). Diese Werte sind trotz des an sich ungenügenden Zahlenmaterials überraschend ähnlich. Als Leberexponent ermittelten wir bei Haushunden 0,91, bei äthiopischen Säugern 0,92. Den gleichen Wert für den somatischen Exponenten der Leber errechnete Quiring bei afrikanischen Ungulaten, und Rensch bestimmte diesen Exponenten an seinem Material mit 0,88. Der Nierenexponent beträgt nach Rensch 0,76, nach Quiring 0,87 und nach eigenen Berechnungen 0,92. Schilling (1951) berechnete ihn für Kaninchen mit 0,84 und für Schafe mit 0,73[3]). Die bei den verschiedenen Arten errechneten Exponentenwerte sind für Herz, Leber und Nieren jeweils ziemlich ähnlich. Wenn man bedenkt, daß die ihrer Berechnung zugrunde liegenden Meßwerte vielfach weder den methodischen Voraussetzungen entsprachen, noch von einer genügend großen Individuenzahl stammten, werden die Abweichungen ohne weiteres verständlich. Außerdem ist nicht ohne weiteres zu erwarten, daß die durch intraspezifischen Vergleich gewonnenen Exponenten (unter den genannten Beispielen die Exponenten für Haushunde, Kaninchen, Schafe) mit den interspezifischen Exponenten übereinstimmen. Dieses Problem ist für die evolutionäre Allometrie von außerordentlicher Bedeutung und sollte auf breiter Basis untersucht werden. Die bisher berechneten Exponenten lassen erkennen, daß das Gewicht von Herz, Leber und Nieren im Verhältnis zum Körpergewicht etwas langsamer ansteigt, dagegen rascher zunimmt als die Körperoberfläche. Die für die genannten Stoffwechselorgane ermittelten Exponentenwerte passen recht gut zu dem von Brody (1945) und Kleiber (1947) für Säugetiere mit 0,75 angegebenen interspezifischen Exponenten der Stoffwechselgröße.

Die von Hesse (1921) für Vögel und Säugetiere berechneten Herzexponenten streuen zwischen 0,249 und 1,123. Hesse hat wegen dieser großen

---

[3]) Eine Zusammenstellung weiterer somatischer Exponenten (u. a. für Herz, Leber und Nieren), die großenteils den Berechnungen von Brody (1945) entnommen sind, findet sich bei v. Bertalanffy und Pirozynski (1952). Es bestehen jedoch Bedenken, ob die zugrunde gelegten, von verschiedenen Autoren übernommenen Gewichtsangaben im Sinne der vorbeschriebenen Methode „einwandfrei" sind.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Differenzen das Verfahren abgelehnt und glaubte, daß „die Art der Abhängigkeit der Herzgröße von der Körpergröße mit K^x nicht richtig getroffen" sei. Betrachtet man jedoch die Meßwerte für jene Arten, deren von Hesse berechneter Herzexponent unter 0,71 oder über 0,93 liegt, so erhebt sich sofort der Verdacht, daß nicht die Rechenformel, sondern das Zahlenmaterial zweifelhaft ist. Die Gewichtsangaben für jene Säugetiere, deren Herzexponent so stark abweicht, stammen nicht von Hesse selbst. Sie sind nicht nach der vorhin erörterten Methode gewonnen. Die Daten für *Buteo* und *Merganser* hat Hesse dagegen selbst ermittelt. Sie zeigen aber bei steigendem Körpergewicht keine korrelierte Zunahme des Herzgewichtes. Dadurch sind sie zur Bestimmung des somatischen Exponenten an sich ungeeignet. Es wäre nunmehr an einem größeren Material zu prüfen, ob bei *Buteo* und *Merganser* grundsätzlich keine stramme Bindung des Herzgewichts an das Körpergewicht besteht oder ob die Meßwerte von Hesse keine repräsentativen Stichproben für die Grundgesamtheit dieser Arten darstellen.

Somit bestehen bislang keine stichhaltigen Einwände gegen die Berechnung der somatischen Exponenten. Lediglich die Anwendung des von Klatt vorgeschlagenen Verfahrens ist eingeschränkt. Es setzt nämlich voraus, daß die Körpergewichte der Vergleichspartner stark differieren, da die Genauigkeit der Methode mit zunehmendem Größenunterschied ansteigt. Rensch hat beispielsweise nur Formen verglichen, deren Nettokörpergewichte sich mindestens wie 2 : 1 verhielten. Solche großen Gewichtsunterschiede wird man aber bei einer im gleichen Biotop unter gleichen Bedingungen lebenden Population einer Art unter den erwachsenen gleichgeschlechtlichen Individuen kaum antreffen, so daß die Bestimmung des intraspezifischen Exponenten unmöglich wird. Man könnte somit nur interspezifische Vergleiche durchführen. Hierbei ergeben sich Zweifel, ob bei den für die Berechnung herangezogenen Arten die außer dem Körpergewicht das Organgewicht beeinflussenden Faktoren annähernd gleich sind und man p ohne weiteres eliminieren kann. Für die Berechnung des intraspezifischen Exponenten benötigen wir eine Methode, die nicht dazu zwingt, als extrem größendifferente Partner Mittelwerte nur aus den wenigen besonders schweren und besonders leichten Tieren miteinander zu vergleichen. Sonst laufen wir Gefahr, daß mögliche individuelle Varianten, die bei dem geringen Zahlenmaterial deutlich hervortreten, das Ergebnis verfälschen. Der Exponent soll vielmehr aus der gesamten jeweiligen Stichprobe errechnet werden. Unterstellen wir, daß 1. der Einfluß des Körpergewichts auf die Organgröße durch K^x richtig wiedergegeben wird, 2. die Gesamtheit der übrigen das Organgewicht bestimmenden Einflüsse in der Gleichung als Faktor auftritt und daß 3. für das relative Organgewicht der untersuchten Art die Reihenregel gilt, so muß der Exponent x kleiner als 1 sein. Tragen wir in einer graphischen Darstellung auf der Abszisse das Nettokörpergewicht, auf der Ordinate das Organgewicht ab, so muß — da x klei-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

ner als 1 — die Regressionslinie der Bildpunkte eine Kurve ergeben. Wie die Abb. 1 zeigt, ist dies tatsächlich der Fall. In diesem Diagramm sind die Herzgewichte auf der Ordinate gegen die Nettokörpergewichte auf der Abszisse

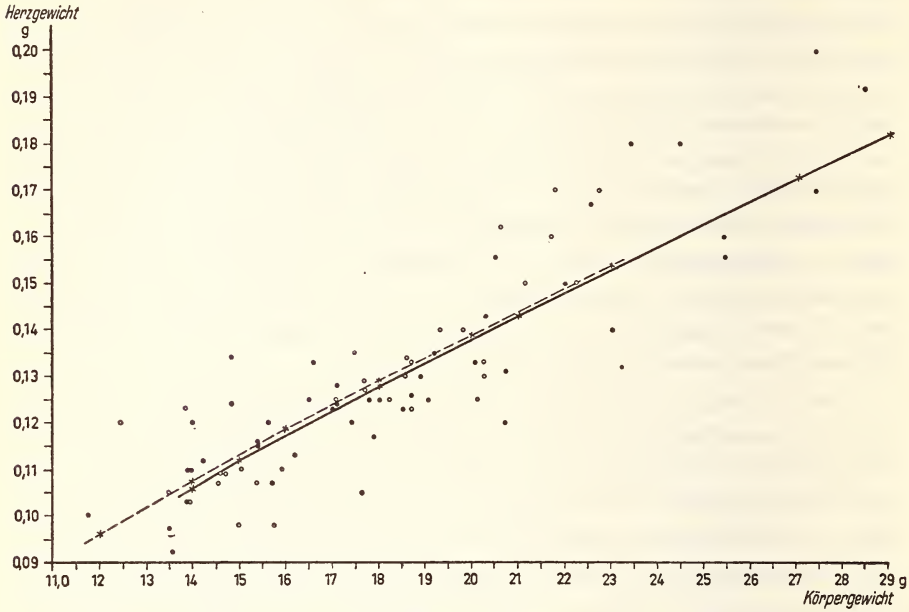

Abb. 1. Graphische Darstellung der Beziehungen zwischen Herz- und Körpergewicht (in g) von 40 ♂♂ und 38 ♀♀ *Apodemus sylvaticus*. Die Gewichtsangaben sind von Hesse (1921) übernommen und durch eigene Messungen an 23 Individuen ergänzt.
♂♂ = schwarze Punkte; Regressionslinie ausgezogen.
♀♀ = kleine Kreise; Regressionslinie unterbrochen.

von 40 männlichen Exemplaren von *Apodemus sylvaticus* als schwarze Punkte, für 38 weibliche Tiere als kleine Kreise aufgetragen. Die berechnete Regressionslinie stellt jeweils einen sehr gestreckten Kurvenabschnitt, aber keine Gerade dar. Eine Gerade erhalten wir nur als graphische Darstellung einer Gleichung 1. Grades, d. h. in unserem Fall, wenn wir die Gleichung $H = p \cdot K^x$ logarithmieren. Denn in $\log H = \log p + x \cdot \log K$ treten $\log p$ und $\log K$ als Summanden auf, wobei $\log p$ innerhalb einer Art eine Konstante darstellt. Der bisherige Exponent x wird zu einem Faktor und bestimmt den Steigungswinkel der Regressionsgeraden. In der Gleichung $H = p \cdot K^x$ gibt x das Tempo an, mit dem bei steigendem Körpergewicht das Organgewicht zunimmt. Trägt man in der graphischen Darstellung auf Ordinate und Abszisse anstelle der Organ- und Körpergewichte deren logarithmische Werte ein, wie dies in Abb. 2 für das vorhin erwähnte Zahlengut von *Apodemus sylvaticus* geschehen ist — oder verwendet doppelt logarithmisch geteiltes Millimeterpapier — so ergeben die durch die beiden Punkteschwärme für die männlichen und weib-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

lichen Tiere gelegten Regressionslinien, d. h. die Linien, die sich den Beobachtungspunkten am besten anpassen, jeweils eine Gerade. Ihre Steigung bestimmt der Regressionskoeffizient. Er gibt das Maß der Regression an und

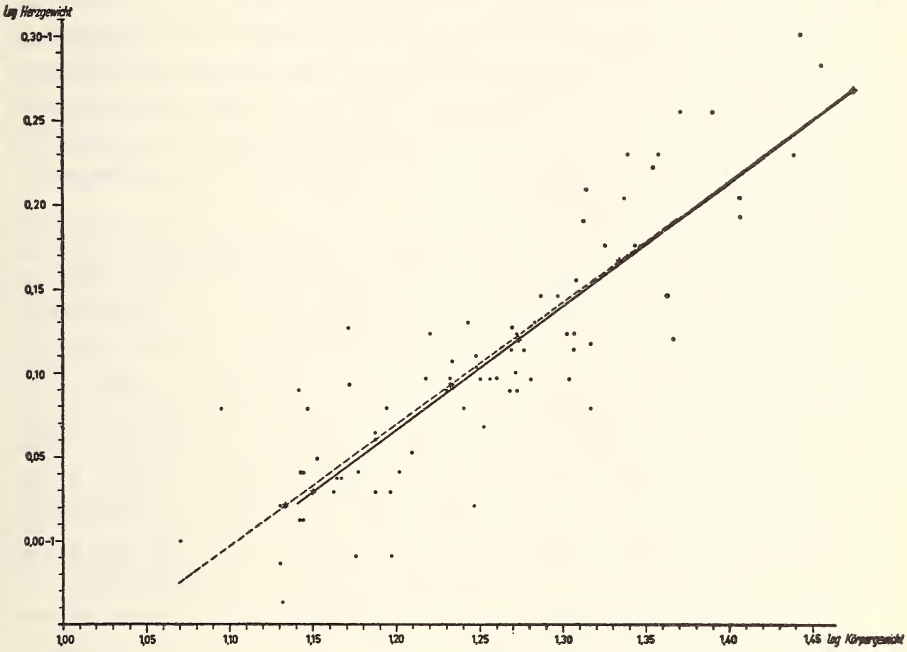

Abb. 2. Graphische Darstellung der Beziehungen zwischen den logarithmischen Werten von Herz- und Körpergewicht von 40 ♂♂ und 38 ♀♀ *Apodemus sylvaticus*. Daten und Zeichen wie in Abbildung 1.

stellt den somatischen Exponenten dar. Der Regressionskoeffizient läßt sich leicht nach der Methode der kleinsten Quadrate berechnen [4]). Man setzt anstelle des Körper- bzw. Organgewichts jeweils deren Logarithmen als die beiden Veränderlichen x und y in die Tabelle ein, bestimmt den Mittelwert von x und y ($= M_x$ bzw. M_y) und berechnet den Regressionskoeffizienten nach der Formel:

$$R = \frac{\sum_i (x_i - M_x)(y_i - M_y)}{\sum_i (x_i - M_x)} .$$

[4]) Die hier dargelegte Methode wird, wie aus der mir erst nach Fertigstellung des Manuskriptes zugänglich gewordenen Literatur hervorgeht (u. a. v. Bertalanffy 1957), vielfach für die Bestimmung der Konstanten der Allometriegleichung angewandt. Mit ihrer mathematischen Zulässigkeit haben sich Brody (1945) und Sholl (1948) auseinandergesetzt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Damit ist eine Möglichkeit geschaffen, aus jeder für eine Art ermittelten Meßreihe von Körper- und Organgewichten für die verschiedenen Organe den somatischen Exponenten zu berechnen. Das Ergebnis wird um so exakter, je besser die Stichprobe die Grundgesamtheit der Art repräsentiert. In unserem Beispiel beträgt der Herzexponent für *Apodemus sylvaticus* ♂♂ 0,739, für ♀♀ 0,725. Die Werte liegen etwas unter dem für andere Säuger bestimmten interspezifischen Herzexponenten von 0,83, auch etwas unter dem intraspezifischen Herzexponenten der Albinoratte, der nach v. Bertalanffy und Pirozynski (1952) 0,82, nach Brody (1945) 0,80 beträgt. Der Geschlechtsunterschied ist relativ gering, bedingt aber, daß die beiden Regressionsgeraden nicht ganz parallel verlaufen.

Bestimmt man auf die genannte Weise den somatischen Exponenten als Regressionskoeffizienten, so läßt sich gleichzeitig ohne zusätzliche Mühe ermitteln, wie stramm die beiden Merkmale Körpergewicht und Organgewicht, ausgedrückt durch ihre Logarithmen, korreliert sind. Man berechnet den Korrelationskoeffizienten, der — in der Sprache der Statistiker — die Stärke eines geradlinigen Zusammenhanges zwischen zwei Veränderlichen x und y mißt. Er beträgt an unserem Beispiel für die Waldmausmännchen + 0,895, für die Weibchen + 0,830 und liegt, da ein Koeffizient von + oder − 1 eine absolute Korrelation anzeigt, relativ hoch. Wir haben somit im Korrelationskoeffizienten ein weiteres Kriterium, das uns erkennen läßt, wie eng in der jeweiligen Stichprobe die beiden Merkmale miteinander verknüpft sind.

Mit Hilfe des somatischen Exponenten können wir für die verschiedenen Organe der einzelnen Arten den Faktor p, den sogenannten Organkoeffizienten, berechnen. Er stellt einen Index der Organgröße dar, der vom Einfluß der Körpergröße frei ist, bezeichnet gewissermaßen die spezifische Organgröße und erlaubt Vergleiche auch zwischen Vertretern größendifferenter Arten. Damit eröffnet er einen wichtigen Zugang zum Verständnis der Konstruktionsprinzipien des Organismus, weist auf zunächst möglicherweise durch die unterschiedliche Körpergröße verdeckte morphologische und physiologische Eigenheiten oder Ähnlichkeiten verwandter Arten hin und bildet den Schlüssel für die weitere Analyse der vielfältigen Ursachen der Organgrößen. Dabei dürfen wir nicht außer acht lassen, daß der gleiche Wert des Organkoeffizienten zweier Arten nichts darüber aussagt, wie die Teilgrößen, aus denen er sich zusammensetzt, gestaltet sind. Umgekehrt deutet eine klare Differenz der spezifischen Organgröße zweier ähnlich lebender Formen, die sich ja erst nach Ausschaltung des Einflusses der Körpergröße auf die Organgröße erkennen läßt, darauf hin, daß hier morphologische oder physiologische Unterschiede in dem betreffenden Organsystem oder hinsichtlich der Organisation dieser Tiere bestehen. Die Feststellung, daß etwa der Herzkoeffizient der weitgehend im Freien und in Höhen über 2000 m lebenden äthiopischen Haushunde 0,035, der einer Stichprobe der an sich im kälteren Klima,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

dafür aber meist geschützt im Haus lebenden Spitze und Foxterriers dagegen 0,047 beträgt, ergibt eine bessere Vorstellung von der unterschiedlichen spezifischen Herzgröße beider Gruppen als die Angabe, bei den äthiopischen Haushunden (Durchschnittsgewicht 16 600 g) sei das Herzverhältnis 6,63 ‰, bei den genannten einheimischen Formen (D-gewicht 9000 g) dagegen 9,93 ‰. Im letztgenannten Fall wissen wir nicht, wie stark sich der Einfluß des unterschiedlichen Körpergewichts auf die Herzgröße auswirkt. Alle bisherigen Versuche, jene Faktoren näher zu analysieren, die außer dem Körpergewicht das Organgewicht bestimmen, wurden dadurch beeinträchtigt.

Die Kenntnis des somatischen Exponenten läßt uns die unterschiedliche Proportionierung eines Organs bei verschieden großen Individuen verstehen. Durch die Berechnung des Exponenten für bestimmte Größen- und Altersgruppen einer Art werden bestimmte Wachstumszyklen erkennbar. Vor allem sollte das innerartliche allometrische Wachstum der Organe, besonders zur Zeit der Pubertät und im adulten Stadium, wesentlich eingehender als bisher untersucht werden. Erst dann wird sich zeigen, inwieweit das ontogenetische Wachstum sich gewissermaßen in der Phylogenese fortgesetzt hat, inwieweit also die ontogenetische Allometrie einer Art die evolutionäre Allometrie einer Abstammungsreihe bestimmt. Die Anwendung einer exakten Methodik, wie sie hier skizziert wurde, erscheint aber unerläßlich, wenn wir zu gesicherten Ergebnissen kommen wollen, aus denen sich weitere Schlüsse etwa für das Evolutionsgeschehen usw. ziehen lassen.

Zusammenfassung

Die vorstehenden Überlegungen zeigen, daß quantitative Untersuchungen nur dann einen Sinn haben, wenn sie an einem vergleichbaren Material nach einer einheitlichen Methode erfolgen, die vergleichbare Resultate liefert. Insbesondere muß der Index der physiologischen Gesamtgröße so gewählt werden, daß er möglichst frei von zufälligen temporären Veränderungen ist. Verwendet man das Körpergewicht als Bezugsgröße, so sind Magen-Darminhalt, Fettanteile, unterschiedliches Fellgewicht usw. in Rechnung zu stellen. Der somatische Exponent, der den Einfluß des Körpergewichts auf das jeweilige Organgewicht ausdrückt, läßt sich als Regressionskoeffizient der beiden Merkmale log Nettokörpergewicht und log Organgewicht aus allen repräsentativen Stichproben errechnen. Er muß für die verschiedenen Organe einer möglichst großen Zahl systematischer Einheiten (Rassen, Unterarten, Arten) festgelegt werden, damit eine breitere Basis für den Vergleich innerartlicher und zwischenartlicher Allometrien, für ontogenetische und evolutionäre Allometrie gewonnen wird. Gleichzeitig ermöglicht die Kenntnis der somatischen Exponenten, die Organkoeffizienten als Ausgangsbasis für eine weitere Analyse der das Organgewicht gestaltenden Faktoren zu berechnen und die gesetz-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

mäßigen Beziehungen zwischen dem Organismus und seinen Teilen immer deutlicher zu erkennen.

Summary

The conditions for quantitative investigions of some organs in mammals are discussed and methods described for calculation of the intraspecific somatic exponent (α-value) and the organcoefficient.

Literatur

Bertalanffy, L. v. (1957): Wachstum. — In: Helmcke-Lengerken-Starck; Handb. d. Zoologie, Bd. **8**, 4. Teil, 1—68.

Bertalanffy, L. v. u. W. J. Pirozynsky (1952): Ontogenetic and evolutionary allometry. Evolution **6**, 387—392.

Brody, S. (1945): Bioenergetics and growth. New York.

Dubois, E. (1898): Über die Abhängigkeit des Hirngewichtes von der Körpergröße bei den Säugetieren. Arch. Anthropol. **25**, 1—32.

Frick, H. (1957): Quantitative Untersuchungen an äthiopischen Säugetieren. (I. Absolute und relative Gewichte von Herz, Leber, Milz und Nieren.) Anat. Anz. **104**, 305—333.

Hatai, S. (1913/14): On the weights of the abdominal and the thoracic viscera, the sex glands, ductless glands and the eyeballs of the albino rat *(Mus norvegicus albinus)* according to body weight. Amer. J. Anat. **15**, 87—119.

Herre, W. (1936): Untersuchungen an Hirnen von Wild- und Hausschweinen. Verh. Dtsch. Zool. Ges. **38**, 200—211.

— (1955): Fragen und Ergebnisse der Domestikationsforschung nach Untersuchungen am Hirn. Verh. Dtsch. Zool. Ges., 144—214.

Hesse, R. (1921): Das Herzgewicht der Wirbeltiere. Zool. Jb. Abt. allg. Zool. **38**, 243—364.

Jackson, C. M. (1913/14): Postnatal growth and variability of the body and of the various organs in the albino rat. Amer. J. Anat. **15**, 1—68.

Kennard, M. A. u. M. D. Willner (1941): Findings in 216 routine autopsies of *Macaca mulatta*. Findings at autopsies of seventy anthropoid apes. Weights of brains and organs of 132 new and old world monkeys. Endocrinol. **28**, 955-984.

Klatt, B. (1913): Über den Einfluß der Gesamtgröße auf das Schädelbild nebst Bemerkungen über die Vorgeschichte der Haustiere. Arch. Entw. mech. **36**, 387—471.

— (1918): Vergleichende metrische und morphologische Großhirnstudien an Wild- und Haushunden. S. B. Ges. naturf. Freunde Berlin.

— (1919): Zur Methodik vergleichender metrischer Untersuchungen, besonders des Herzgewichtes. Biol. Zbl. **39**, 406—421.

— (1921): Studien zum Domestikationsproblem. I. Untersuchungen am Hirn. Bibliotheca Genetica **2**.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

— (1952): Zur Frage des Hirngewichts beim Fuchs. Zool. Anz. **149**, 2—8.

— (1954): Das Säugetiergroßhirn als zoologisches Problem. Zool. Anz. **153**, 1—15.

— (1955 a): Reziproke Kreuzungen bei Hunden gegensätzlicher Wuchsform. Arch. Entw. mech. **148**, 1—36.

— (1955): Noch einmal: Hirngröße und Körpergröße. Zool. Anz. **155**, 215—232.

Klatt, B. u. H. Vorsteher (1923): Studien zum Domestikationsproblem II. Bibliotheca Genetica **6**.

Kleiber, M. (1947): Body size and metabolic rate. Physiol. Rev. **27**, 511—541.

Lapicque, L. (1898): Sur la relation du poids de l'encéphale au poids du corps. C. r. soc. biol. (Paris) **5**, 10 sér. 62—63.

Magnan, A. (1911): La foie et sa variation en poids chez les oiseaux. Bull. Mus. Hist. natur. Paris **17**, 492—493.

— (1911): Le poids des reins chez les oiseaux. Bull. Mus. Hist. natur. Paris **17**, 493—494.

Müller, W. (1883): Die Massenverhältnisse des menschlichen Herzens. Hamburg und Leipzig.

Quiring, D. P. (1939): Comparision of certain gland, organ and body weights in some african ungulates and african elephant. Growth **2**, 335—346.

Reid, J. (1843): On the measurements of the heart. Tables on the weights of some of the most important organs of the body at different periods ol life. Physiological, anatomical and pathological researches. London (zit. nach W. Müller, 1883).

Rensch, B. (1948): Organproportionen und Körpergröße bei Säugetieren und Vögeln. Zool. Jb. Abt. allg. Zool. **61**, 337—412.

Riboisière, J. de la (1910): Recherches organométriques en fonction du régime alimentaire sur les oiseaux. Coll. morph. dyn. Paris.

Richet, Ch. (1891): Poids du cerveau, de la rate et du foie chez les chiens de différentes tailles. C. r. soc. biol. Paris **3**, 9. sér. 405—415.

Robinson, B. (1748): A dissertation on the food and discharge of human bodies. London (zit. nach W. Müller, 1883).

Röhrs, M. (1955): Vergleichende Untersuchungen an Wild- und Hauskatzen. Zool. Anz. **155**, 53—69.

Schilling, E. (1951): Metrische Untersuchungen an den Nieren von Wild- und Haustieren. Z. Anat. **116**, 67—95.

Sholl, D. (1948): The quantitative investigation of the vertebrate brain and the applicability of allometric formulae to its study. Proc. Roy. Soc. B **135**, 243-258.

Snell, O. (1892): Die Abhängigkeit des Hirngewichts von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten. Arch. Psychiatrie **23**, 436—446.

Stephan, H. (1954): Die Anwendung der Snell'schen Formel $h = ks \cdot p$ auf die Hirn-Körpergewichtsbeziehungen bei verschiedenen Hunderassen. Zool. Anz. **153**, 15—27.

Welcker, H. u. A. Brandt (1903): Gewichtswerte der Körperorgane bei dem Menschen und den Thieren. Arch. Anthropol. **28**, 1—89.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mammalian Biology (früher Zeitschrift für Säugetierkunde)

Jahr/Year: 1957

Band/Volume: 22

Autor(en)/Author(s): Frick Hans

Artikel/Article: Betrachtungen über die Beziehungen zwischen Körpergewicht und Organgewicht 193-207