

of single characters. These new developments in taxonomy have many significant consequences for other biological sciences, as for example, it can contribute importantly to a better understanding of evolutionary phenomena. In the "New Systematics" the results of the different biological disciplines must be considered together, and thereby, the New Systematics is characterized by a definite synthetic approach which should prove fruitful for biology in general. With these considerations in mind, the „Deutsche Forschungsgemeinschaft“ gathered together zoologists, botanists and palaeontologists for a colloquium on problems in the New Systematics at Tutzing during 16 – 18 January 1961. In the discussion of general problems of mammalian systematics, the usefulness of allometric methods in the delimitation of systematic categories was foremost amongst the pertinent topics. Because these lectures have a central theme of importance for mammalian systematics and because the authors have formulated their results in a close exchange of ideas, the editor has considered it desirable to publish them together as a symposium on allometry and systematics.

D. STARCK

Allometrie und Systematik

Von MANFRED RÖHRS¹

Aus dem Zoologischen Staatsinstitut und Museum der Universität Hamburg:

Direktor: Prof. Dr. Curt Kosswig

Eingang des Ms. 20. 3. 1961

Regelhafte Proportionsänderungen bei Größenänderungen von Tieren in ontogenetischen und phylogenetischen Reihen sowie Proportionsunterschiede von adulten Tieren unterschiedlicher Größe und naher Verwandtschaft sind in ihrer Bedeutung für Wachstumsprozesse und Evolutionsvorgänge in den letzten Jahren vielfach diskutiert worden. (KLATT 1913, 1949, HUXLEY 1932, KURTÉN 1954, RENSCH 1954, v. BERTALANFFY 1942, 1957, FRICK 1957, 1958, RÖHRS 1959, 1961 u. a.) Auch die funktionellen Ursachen derartiger Proportionsänderungen und Proportionsunterschiede wurden in einigen Fällen analysiert. (DINNENDAHL und KRAMER 1957, KRAMER 1959, MEUNIER 1959 a, b). Proportionsunterschiede bei Größenunterschieden von Tieren lassen sich sehr häufig erfassen mit der Allometrieformel $y = b \cdot x^a$. Diese Formel ist gültig, wenn sich bei Körpergrößenänderungen die einzelnen Teile unproportional ändern und wenn dabei die Zunahme eines Teils y (z. B. Organgewicht) in einem konstanten Verhältnis steht zu der Zunahme eines Teils x (z. B. Körpergewicht). In einem solchen Fall liegt „einfache Allometrie“ vor.

Die Logarithmierung der Allometrieformel ergibt die Gleichung einer Geraden: $\log y = \log b + a \cdot \log x$. Diese Gerade wird bezeichnet als Allometrie Gerade. Im doppelt-logarithmischen Koordinatensystem bestimmt $\log b$ den Schnittpunkt der Allometrie geraden mit der y -Achse. ($\log b$ ist der Wert von $\log y$ bei $\log x = 0$; numerisch: b ist der Wert von y bei $x = 1$). Die Integrationskonstante b beinhaltet die

¹ Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgesellschaft. Nach einem Vortrag auf dem Kolloquium zwischen Zoologen und Paläontologen in Tutzing am 17. 1. 1961.

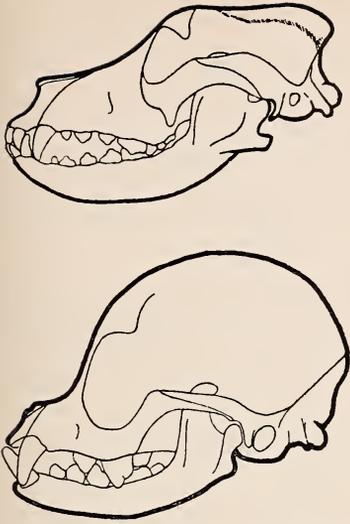


Abb. 1. Größenkorrelierte intraspezifische Proportionsunterschiede bei Haushundskädeln. Oben: Doggen-schädel, unten: Zwerghundschädel; gleich groß gezeichnet (Nach KLATT 1949)

nicht möglich, y einfach als abhängige und x als unabhängige Veränderliche aufzufassen. Es ist in solchen Fällen angebrachter, die Diagonalgerade organischer Korrelation zu bestimmen und als Allometrie Gerade zu bewerten. Bei dieser Berechnungsmethode wird der tangens des Anstiegswinkels der Geraden a^* bezeichnet. Durch die Bestimmung des Korrelationskoeffizienten r kann die Stärke des geradlinigen Zusammenhangs zwischen $\log x$ und $\log y$ ermittelt werden. Je stärker dieser Zusammenhang, desto besser stimmen a und a^* überein. (Die Einzelheiten über die Berechnungs- und Sicherungsmethoden bei BRODY 1945, KERMACK und HALDANE 1950, LINDER 1951, v. BERTALANFFY 1957, FRICK 1957 b, RÖHRS 1959, CLASS 1961, WETTE 1959.)

Im folgenden soll gezeigt werden, daß die Kenntnis von Allometrien bei vielen systematischen Untersuchungen eine unbedingt notwendige Voraussetzung ist. Zur Kennzeichnung der verschiedenen systematischen Einheiten werden häufig Proportionsunterschiede verwendet; hierbei spielt die Ermittlung von Indices, von Relativwerten eine bedeutende Rolle. Allgemein sind unterschiedlich große adulte Tiere naher Verwandtschaft, d. h. derselben Unterart, Art,

Faktoren, welche z. B. außer der Körpergröße die Größe eines Organs bestimmen (Vergl. Beitrag FRICK in diesem Heft). Die Allometrie-konstante a (auch Allometrieexponent) bestimmt den Steigungswinkel der Allometrie-geraden, a ist der tangens dieses Winkels. Die Allometrie konstante kennzeichnet z. B. die mit der Körpergrößenänderung korrelierte Organgrößenänderung, bzw. bei adulten Tieren die mit Körpergrößenunterschieden korrelierten Organgrößenunterschiede.

Sind z. B. aus einer ontogenetischen Reihe die Logarithmen von Hirngewichten und Körpergewichten einer repräsentativen Anzahl unterschiedlich großer Individuen ermittelt, dann kann a bestimmt werden mit Hilfe der Regressionsrechnung; ist a bekannt, dann läßt sich b einfach ermitteln. In der Biologie ist es aber oft

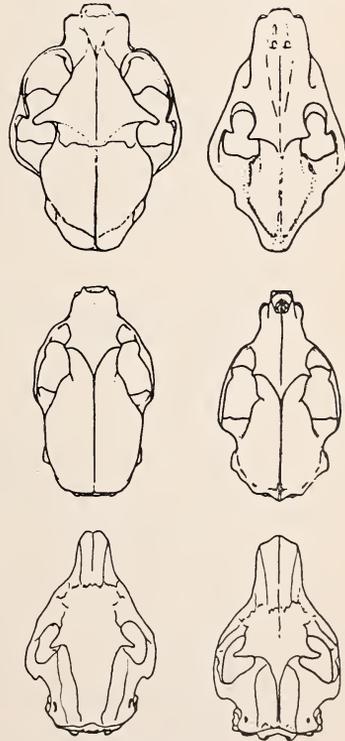


Abb. 2. Proportionsunterschiede von Schädeln nahe verwandter, unterschiedlich großer Arten. (Vergleichspaare jeweils gleich groß gezeichnet). Oben: l. Katze, r. Löwe; Mitte: l. Mauswiesel, r. Edelmarder; unten: l. Ziesel, r. Murreltier (Aus RENSCH 1954)

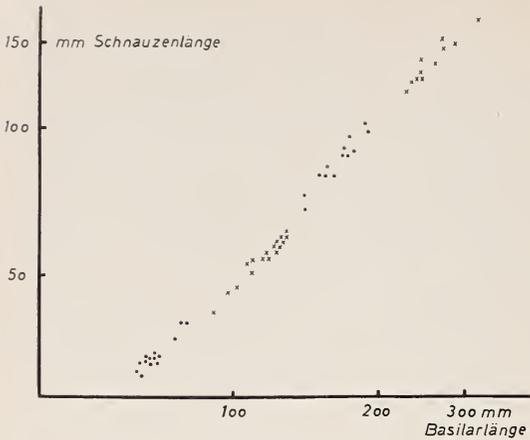


Abb. 3. Intra- und interspezifische einfache Allometrie für 4 Felidenarten. Von l. nach r.: ● *Felis lybica*, × *Felis lynx*, ● *Panthera pardus*, × *Panthera leo*. Allometrie-konstante $\sim 1,3$

Gattung und Familie usw. unterschiedlich proportioniert. In vielen Fällen sind aber diese Proportionsunterschiede rein größenkorreliert. Solche Proportionsverschiedenheiten sind aber keinesfalls geeignet zur Kennzeichnung systematischer Einheiten.

KLATT (1913, 1949) hat größenkorrelierte Proportionsunterschiede bei adulten normalwüchsigen Hundeschädeln untersucht. In Abb. 1 sind – gleich groß gezeichnet – ein sehr großer und ein sehr kleiner Hundeschädel einander gegenübergestellt. Der kleine Hundeschädel hat einen relativ größeren Hirnschädel, relativ größere Orbitae, relativ größere Zähne, einen relativ kleineren Gesichtsschädel

und auf dem Hirnschädel fehlen die Cristae. Bei Einbeziehung der zwischen beiden Größenstufen gelegenen Hundeschädel konnte KLATT nachweisen, daß die genannten intraspezifischen Proportionsunterschiede lediglich größenkorreliert sind und somit keinen Wert für systematische Einordnungen haben. Ähnliches konnte ich innerhalb verschiedener Feliden- und Canidenarten nachweisen. (RÖHRS 1959). KLATT hat da-

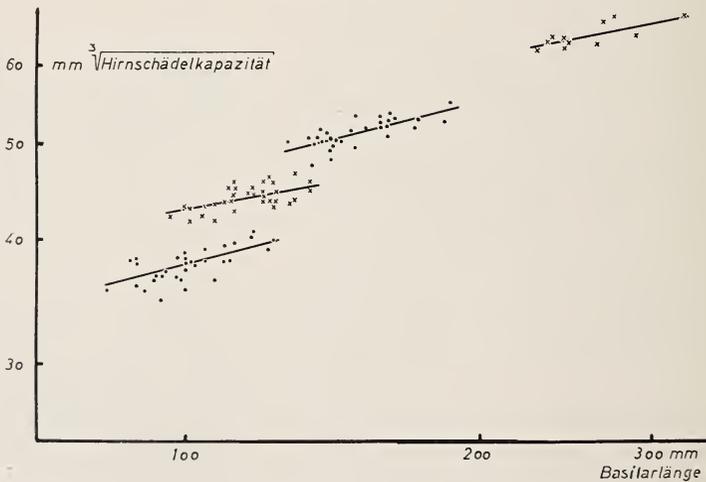


Abb. 4. Artsspezifische einfache intraspezifische Allometrien bei 4 Felidenarten. Von l. nach r.: ● *Felis caracal* $a = 0,27$; $b = 10,7$. × *Felis lynx* $a = 0,19$; $b = 18,2$. ● *Felis concolor* $a = 0,24$; $b = 15,0$. × *Panthera leo* $a = 0,19$; $b = 22,6$

her gefordert, daß bei systematischen Untersuchungen vor Bewertung von Proportionsunterschieden zunächst immer „der Einfluß der Größe“ auf die Proportionen analysiert werden müsse.

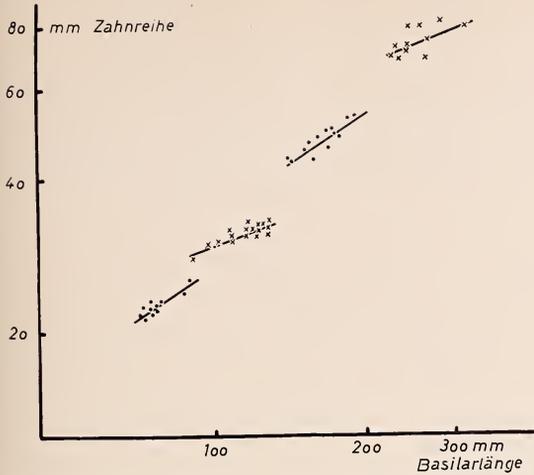


Abb. 5. Artsspezifische Allometrien; Arten wie in Abb. 3

schiebungen basieren, so ist sogar zu prüfen, ob die Arten bzw. Gattungen immer zu Recht aufgestellt sind.“ Verschiedene Maße bei unterschiedlich großen Feliden- und Canidenarten habe ich geprüft. Für vier Felidenarten ist in Abb. 3 aufgetragen die Beziehung Basilarlänge : Schnauzenlänge; alle Werte scharen sich um eine Allometrie-gerade, deren Anstiegswinkel bestimmt ist durch ein a von $\approx 1,3$. Intra- und interspezifische Allometrie stimmen überein. Unterschiede in der relativen Schnauzenlänge innerhalb der Arten und vor allem zwischen den vier Arten sind lediglich durch die Größe bedingt und können nicht zur Kennzeichnung von Unterarten und der vier Arten gegeneinander verwendet werden. Die Analyse der Allometrien ist also hier unbedingt notwendig zur Verhinderung von falschen Schlussfolgerungen auf Grund der Bewertung von Relativwerten.

Im intraspezifischen Bereich bei den Hundeschädeln sind von KLATT geschlossene Größenreihen untersucht worden; eben-

Ähnliche Gedankengänge äußerte RENSCH (1954). In Abb. 2 sind von RENSCH gegenübergestellt die Schädel von drei Artenpaaren naher Verwandtschaft und unterschiedlicher Größe. Bei den jeweils kleineren Schädeln fallen immer die relativ größeren Hirnschädel und die relativ kleineren Gesichtsschädel besonders auf; RENSCH vertrat die Auffassung, daß diese interspezifischen Proportionsunterschiede wahrscheinlich ebenfalls mit einfachen Allometrien zu kennzeichnen seien: „Da die Art-differenzen bzw. die Gattungsdifferenzen meist hauptsächlich auf diesen allometrischen Ver-

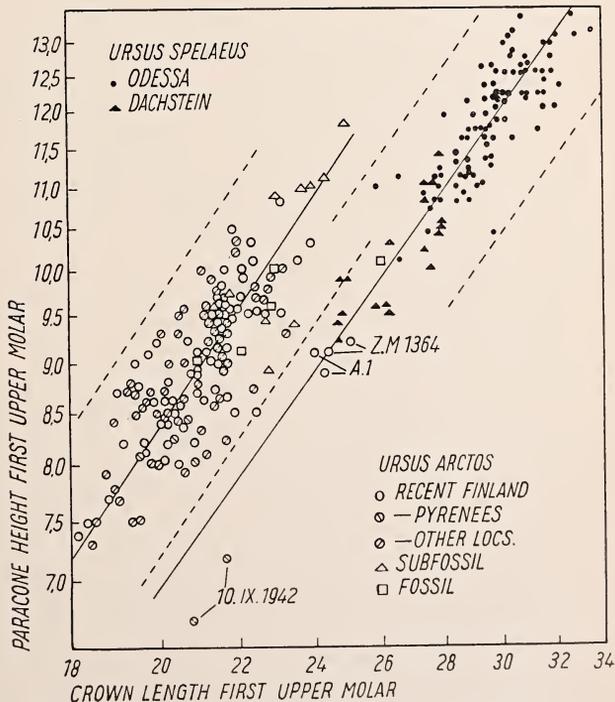


Abb. 6. Artsspezifische Allometrien bei *Ursus spelaeus* und *Ursus arctos*. (Aus KURTÉN, 1955)

falls im letzten Beispiel aus dem interspezifischen Bereich der Felidae. In Abb. 2 sind immer nur zwei Schädel von unterschiedlich großen Arten miteinander verglichen. Bei einem solchen Vergleich ist aber nicht erwiesen, daß die vorhandenen Proportionsunterschiede lediglich größenkorreliert sind. Bei einem Vergleich von nur zwei unterschiedlich großen Schädeln sind im doppelt-logarithmischen Koordinatensystem für die einzelnen Maße immer nur zwei Punkte gegeben, zwischen denen nur eine Gerade gezogen werden kann. Damit ist aber keineswegs der Nachweis ein-

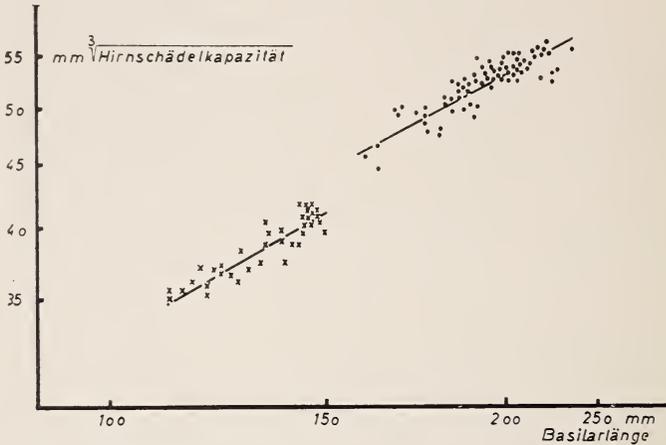


Abb. 7. Artsspezifische Allometrien für x *Canis aureus*, ● *Canis lupus*



Abb. 8. Artsspezifische Allometrien bei 2 ungefähr gleich großen Arten.

● *Canis aureus*, x *Canis adustus*

facher Allometrie erbracht. Es ist nicht sicher, daß die in der Größe zwischen den beiden verglichenen Schädeln liegenden ebenfalls eine Bindung an diese Gerade besitzen. Zur Entscheidung dieser Frage sind möglichst geschlossene Reihen zu untersuchen.

Bei unterschiedlich großen Säugetieren fallen immer die Unterschiede in der relativen Hirnschädelgröße auf. Sind diese Unterschiede innerhalb der Arten und auch zwischen den Arten rein größenkorreliert oder nicht? Von vier Felidenarten sind in

Abb. 4 aufgetragen die Werte für die Beziehung Basilarlänge : $\sqrt[3]{\text{Hirnschädelkapazität}}$.

Die Gesamtheit der Werte scharft sich nicht um eine Allometrie Gerade, nur innerhalb der einzelnen Arten sind einfache Allometrien vorhanden. Zwischen den Arten bestehen „sprunghafte Unterschiede“ in der Größe der Hirnschädelkapazität, diese Unterschiede sind geeignet, die vier Arten zu trennen. Anders ausgedrückt: Die Allometrien

für die Beziehung Basilarlänge : $\sqrt[3]{\text{Hirnschädelkapazität}}$ sind artspezifisch. An einigen weiteren Beispielen sei gezeigt, daß es auch für weitere Maße bei anderen Arten artspezifische Allometrien

gibt (Abb. 5, 6, 7). In der Abb. 8 ist gezeigt, daß auch zwei gleich große Arten verschiedene Allometrien haben können.

Ich habe hier besonders artspezifische Allometrien betont; es gibt aber auch bei verschiedenen Maßen spezifische Allometrien für Geschlechter, Unterarten, Gattungen, Familien usw. Es wäre zu prüfen, bei welchen Maßen sich spezifische Allometrien ergeben für die verschiedenen

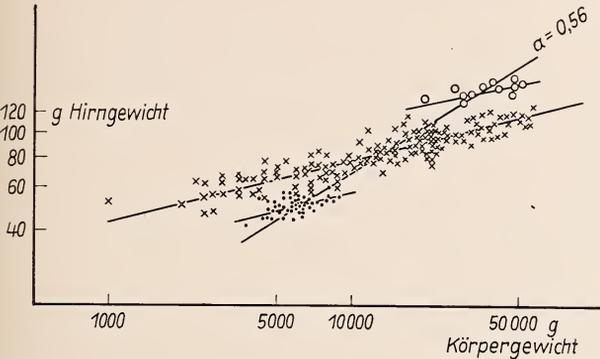


Abb. 9. Einfache Allometrien für ● Rotfuchs $a = 0,22$; $b = 7,68$. x Haushund $a = 0,25$; $b = 7,63$. ○ Wolf $a = 0,18$; $b = 21,9$

systematischen Einheiten. (HERRE 1952, 1960, KURTÉN 1954, 1955, FRICK 1958 a, BOHLKEN 1958, HERRE und RÖHRS 1958, BÄHRENS 1960, HÜCKINGHAUS 1960).

An einem letzten Beispiel soll gezeigt werden, daß intraspezifische Proportionsunterschiede, die rein größenkorreliert sind, bei gleichen Größenunterschieden weit stärker sein können als interspezifische artkennzeichnende Proportionsbesonderheiten. In Abb. 9 ist aufgetragen die Beziehung Körpergewicht : Hirngewicht für den Wolf, Haushund und Rotfuchs. Die Allometriekonstanten a mit Werten von 0,22 (Rotfuchs), 0,25 (Haushund), 0,18 (Wolf) sind sich zwar recht ähnlich, aber die Allometrie geraden liegen im Koordinatensystem verschieden hoch. Der sprunghafte Unterschied der Hirngröße zwischen Wolf und Haushund ist domestikationsbedingt, er kennzeichnet die Hirngewichtsabnahme in der Domestikation. Die größenkorrelierte Abhängigkeit des Hirngewichts von der Körpergröße ist aber bei Wolf und Haushund ungefähr gleich. In Abb. 9 ist zusätzlich eingetragene interspezifische Allometrie Gerade, deren Anstiegswinkel durch ein a von 0,56 bestimmt wird. Diese Gerade wurde einfach konstruiert durch Verbindung der Mittelwerte von Rotfuchs und Wolf; sie ist nicht Ausdruck einer einfachen interspezifischen Allometrie. Die intraspezifische Allometrie konstanten von $a = 0,18 - 0,25$ im Vergleich zur interspezifischen von $a = 0,56$ sagen aus, daß zwischen unterschiedlich großen Individuen derselben Art die Proportionsunterschiede in der Beziehung Körpergewicht : Hirngewicht viel stärker sind als zwischen entsprechend unterschiedlich großen Arten. Das gilt auch für die Beziehung

Basilarlänge : $\sqrt[3]{\text{Hirnschädelkapazität}}$. Die sprunghaften Unterschiede in der Hirngröße von den kleinen zu den großen Arten heben die sehr starke relative Verkleinerung des Gehirns innerhalb der Arten bei Größenzunahme gewissermaßen zum Teil auf.

Diesen Sachverhalt mag Abb. 10 noch einmal veranschaulichen; es sind hier verglichen ein Wolfs- und Hundeschädel gleicher Größe (oben) und ein Fennek- und Hundeschädel gleicher Größe (unten). Hundeschädel dürfen hier in den Vergleich

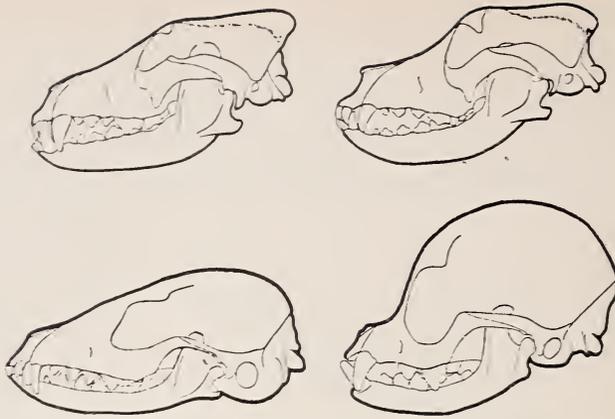


Abb. 10. Vergleich eines Wolfsschädels (l. oben) mit einem Fennekschädel (l. unten) sowie eines Doggenschädels (r. oben) mit einem Zwerghundschädel (r. unten). Alle Schädel gleich groß gezeichnet. (Aus KLATT 1949)

einbezogen werden, da die größenkorrelierten Proportionsunterschiede mit denen beim Wolf übereinstimmen; sie werden hier für den intraspezifischen Bereich besonders deutlich, da Haushunde eine so starke Größenvariation haben (RÖHRS 1958). Die Proportionsunterschiede zwischen den beiden Hundeschädeln sind viel stärker als die zwischen den Schädeln von Wolf und Fennek. Schädel unterschiedlich großer Arten (Gattungen) können also in ihren Proportionen viel ähnlicher sein als entsprechend unterschiedlich große Schädel von Individuen derselben Art. *Das zeigt, daß aus einer mehr oder weniger starken Ähnlichkeit der Proportionen von verschiedenen Formen nicht ohne weiteres Schlüsse auf den Grad der natürlichen Verwandtschaft gezogen werden können.*

In Anlehnung an Gedankengänge von KLATT (1913, 1949) und HUXLEY (1932) möchte ich zusammenfassen:

1. Wenn zwischen unterschiedlich großen Tieren Unterschiede in der absoluten Größe bestehen und außerdem Unterschiede in der relativen Größe von Teilen oder Organen vorhanden sind, dann ist zu prüfen, ob die Unterschiede in den relativen Größen auf einfache Allometrien zurückzuführen sind oder nicht.
2. Sind die Unterschiede in den relativen Größen durch einfache Allometrien zu kennzeichnen, dann sind sie Folgen der absoluten Größe und haben keinen taxonomischen Wert.
3. Lassen sich die Unterschiede nicht durch einfache Allometrie kennzeichnen, dann sind sie offensichtlich „eigenen“ Ursprungs und haben taxonomischen Wert.

Die Möglichkeiten der Allometrieforschung für die Systematik sind in diesem Heft in den Arbeiten von FRICK, BOHLKEN, BÄHRENS und HÜCKINGHAUS aufgezeigt.

Zusammenfassung

Zwischen unterschiedlich großen Tieren naher Verwandtschaft (Unterarten, Arten, Gattungen, Familien) bestehen regelhafte Proportionsunterschiede. Diese Proportionsunterschiede können in vielen Fällen durch die Allometrieformel $y = b \cdot x^a$ erfaßt werden; bei solchen einfachen Allometrien ist es nicht möglich, die Proportionsunterschiede zur Kennzeichnung systematischer Einheiten zu verwenden. Allometrien können aber auch spezifisch sein für Unterarten, Arten, Gattungen, Familien usw. In solchen Fällen sind sie geeignet, die systematischen Einheiten gegeneinander abzugrenzen.

Literatur

- BÄHRENS, D. (1960): Über den Formenwandel des Mustelidenschädels; Gegenbauers Morphol. Jb. Bd. 101, H. 2. — BÄHRENS, D. (1961): Zur Bedeutung allometrischer Untersuchungen für das Studium innerartlicher Variabilität des Schädels von Musteliden; Z. f. Säugetierkunde, Bd. XXVI, H. 3. — BERTALANFFY, L. v. (1942): Theoretische Biologie II; Berlin, Bornträger. — BERTALANFFY, L. v. (1957): Wachstum. — In: Helmcke-Lengerken-Starck: Handbuch der Zoologie 8, 4. Teil. — BOHLKEN, H. (1958): Vergleichende Untersuchungen an Wildrindern (Tribus Bovini Simpson 1945); Zool. Jb. Phys. Bd. 68, 1/2. — BOHLKEN, H. (1961): Allometrische Untersuchungen an den Schädeln asiatischer Wildrinder; Z. f. Säugetierkunde, Bd. XXVI, H. 3. — BRODY, S. (1945): Bioenergetics and Growth; New York. — CLASS, J. (1961): Der Einfluß vermehrter körperlicher Tätigkeit auf die Organgewichte von Albinomäusen; Z. f. Anat. und Entwgesch. 122, 251–265. — DINNENDAHL, L. und KRAMER, G. (1957): Über größenabhängige Änderungen von Körperproportionen bei Mäusen; J. f. Ornith. 98, 3. — FRICK, H. (1957) a: Quantitative Untersuchungen an äthiopischen Säugetieren. (I. Absolute und relative Gewichte von Herz, Leber, Milz und Nieren); Anat. Anz. 104. — FRICK, H. (1957) b: Betrachtungen über die Beziehungen zwischen Körpergewicht und Organgewicht; Z. f. Säugetierk. 22. — FRICK, H. (1958) a: Betrachtungen zum allometrischen Wachstum einiger Nagetiere; Verhandl. D. Z. G. 1958. — FRICK, H. (1958) b: Allometrische Untersuchungen an Schädeln von Pavianen; Anthropol. Anz. Jg. 23, 1. — FRICK, H. (1961): Allometrische Untersuchungen an inneren Organen v. Säugetieren als Beitrag zur „Neuen Systematik“; Z. f. Säugetierkunde Bd. XXVI, H. 3. — HERRE, W. (1952): Studien über die wilden und domestizierten Tylopoden Südamerikas; Zool. Garten, N. F. 19. — HERRE, W. (1960): Grundsätzliches zur Systematik des Pferdes; Z. f. Tierzucht und Züchtungsbiologie, Bd. 75, H. 1. — HERRE, W. und RÖHRS, M. (1958): Die Hethitischen Grabfunde von Osmankayasi. Die Tierreste aus den Gräbern von Osmankayasi. 71. Wiss. Veröff. d. Dtsch.-Orient.-Ges. — HÜCKINGHAUS, F. (1960): Vergleichende Untersuchungen über die Formenmannigfaltigkeit der Unterfamilie Caviinae; Z. wissensch. Zoologie (im Druck). — HÜCKINGHAUS, F. (1961): Die Bedeutung der Allometrie für die Systematik der Rodentia; Z. f. Säugetierkunde, Bd. XXVI, H. 3. — HUXLEY, J. (1932): Problems of relative Growth; London. — KERMACK, K. A. and HALDANE, J. B. S. (1950): Organic Correlation and Allometry; Biometrika, 37, 30–41. — KLATT, B. (1913): Über den Einfluß der Gesamtgröße auf das Schädelbild nebst Bemerkungen über die Vorgeschichte der Haustiere; Arch. Entw.-Mech. 36. — KLATT, B. (1949): Die theoretische Biologie und die Problematik der Schädelform; Biol. Gen. 19. — KRAMER, G. (1959): Die funktionelle Beurteilung von Vorgängen relativen Wachstums; Zool. Anz. Bd. 162, 7/8. — KURTÉN, B. (1954): Observations on Allometry in Mammalian Dentitions; its Interpretation and Evolutionary Significance; Acta Zool. Fennica. 85. — KURTÉN, B. (1955): Contribution to the History of a Mutation during 1 000 000 Years; Evolution, Vol. IX, No. 2. LINDER, A. (1951): Statistische Methoden; 2. Aufl. Basel. — MEUNIER, K. (1959) a: Die Allometrie des Vogelflügels; Z. w. Z. 161. — MEUNIER, K. (1959) b: Die Größenabhängigkeit der Körperform bei Vögeln; Z. w. Z. 162, 3/4. — RENSCH, B. (1954): Neuere Probleme der Abstammungslehre; Die transspezifische Evolution. Stuttgart. — RÖHRS, M. (1958): Allometrische Untersuchungen an Canidengehirnen; Zool. Anz. Ergbd. Verhandl. Dtsch. Zool. Ges. Frankfurt. — RÖHRS, M. (1959): Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung; Z. w. Z. Bd. 162, 1/2. — RÖHRS, M. (1961): Allometrie und biologische Formanalyse; Z. f. Morphologie und Anthropologie (i. Dr.). — WETTE, R. (1959): Regressions- und Kausalanalyse in der Biologie. Metrika 2, 131–137.

Anschrift des Verfassers: Privatdozent Dr. MANFRED RÖHRS, Hamburg 13, Zoologisches Staats-Institut und Museum, v. Melle-Park 10

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mammalian Biology \(früher Zeitschrift für Säugetierkunde\)](#)

Jahr/Year: 1961

Band/Volume: [26](#)

Autor(en)/Author(s): Röhrs Manfred

Artikel/Article: [Allometrie und Systematik 130-137](#)