

Die ganzheitliche Auswirkung der Grössenauslese am Vogelskelett¹⁾.

Von **Bernhard Rensch** (Münster, Westf.).

Wenn wir die klimatische Auslese von Grössenvarianten, wie sie in der Bergmannschen Regel formuliert ist, zutreffend beurteilen wollen, müssen wir uns vor Augen halten, daß sich wohl jede Mutation praktisch pleiotrop auswirkt. Es handelt sich dabei nicht nur um die pleiotropen Abänderungen in verschiedenen Körperbezirken, die während der Ontogenese (s. lat.) im Rahmen eines bestimmten Reaktionsgefüges unmittelbar wirksam werden, sondern auch um indirekte Auswirkungen durch Änderungen des morphologischen und funktionalen Korrelationssystems der Körperganzheit. Ändert sich z. B. mutativ die Körpergröße, d. h. die Zellteilungsrate insgesamt, so verschieben sich auch die Proportionen von peripheren Organen, die meist eine vom Gesamtkörper unabhängige Wachstumsgeschwindigkeit aufweisen²⁾. Wie ich kürzlich nachwies³⁾, werden z. B. Schnabel und Lauf der Vögel wegen ihres gegenüber dem Gesamtkörper langsameren (negativ heterochronen) Wachstums bei grösseren Vogelrassen im allgemeinen relativ kürzer. Die Bergmannsche und die Allensche Regel sind also zumeist korreliert.

Zur Erfassung aller Folgeerscheinungen einer Körpergrößenänderung ist es nun aber nötig, alle Organe einer eingehenderen Analyse zu unterziehen, um alle wesentlichen Korrelationen zu überblicken. Die so erkannten wechselseitigen Abhängigkeiten sind wahrscheinlich weitgehend als pleiotrope Auswirkungen der die Körpergröße bedingenden Allele zu betrachten, doch ist eine solche genetische Ausdrucksweise natürlich ungerechtfertigt, solange Vererbungs-Experimente noch ausstehen (Experimente, die bei Singvögeln kaum zu einer ausreichend intensiven Analyse führen können). Wir dürfen, der morphologischen Betrachtungsweise entsprechend, also nur von Korrelationen sprechen.

1) Die hier mitgeteilten Untersuchungen wurden auszugsweise vorgetragen im Rahmen eines Symposiums über „Oekologische Probleme der Ornithologie“ gelegentlich der 57. Jahrestagung der Deutschen Ornitholog. Gesellschaft in Münster (Westf.) am 2. VI. 1939.

2) Vergl. J. S. HUXLEY, Problems of relative growth, London 1932.

3) Bestehen die Regeln klimatischer Parallelität bei der Merkmalsausprägung von homöothermen Tieren zu Recht? Arch. f. Naturgesch., N. F. 7, 364—389, 1938.

Als ersten Beitrag zu diesem Problem habe ich die relativen Knochenmaße von je zwei in der Größe deutlich unterschiedenen geographischen Rassen des Feldsperlings (*Passer montanus*) und der Kohlmeise (*Parus major*) untersucht. Von früheren Arbeiten her (über die relative Magen- und Darmgröße¹⁾) standen mir dafür noch 26 in Alkohol konservierte Exemplare zur Verfügung (7 *Passer mont. montanus* von Deutschland, 6 *P. mont. malaccensis* von Java und Lombok, 6 *Parus major major* von Deutschland, 7 *P. major cinereus* von den Kl. Sunda-Inseln), die unter Anwendung von Natriumsuperoxyd skelettiert wurden. Es handelt sich dabei um adulte ♂♂, ♀♀ und Exemplare unbestimmten Geschlechts, die mit Rücksicht auf das geringe Ausmaß der Sexualdifferenzen und die im ganzen geringe Zahl der Exemplare für jede Rasse gemeinsam berücksichtigt wurden. Meine Frau unterzog sich der Mühe, mit Hilfe einer feinen, mit Nadelspitzen versehenen Schiebleere die folgenden exakt zu umreißenden Maße festzustellen:

1. die Länge des Sternums, gemessen von der Grube zwischen den Spinae sterni zur Mitte des caudalen Sternumraudes;
2. die maximale Sternumbreite, gemessen im Bereich der Processus laterales posteriores (Maße ziemlich variabel wegen der etwas verschiedenen Form, die das dünne Sternum beim Trocknen annimmt);
3. die maximale Cristahöhe, senkrecht zum Cristaansatz gemessen;
4. die Beckenlänge, gemessen von einer cranialen Spitze des Ilium zum Hinterrand des letzten verwachsenen Wirbels;
5. die Beckenbreite, gemessen als Abstand der Außenspitzen der Processus acetabulares;
6. die maximale Schädellänge, gemessen von der Spitze des knöchernen Schnabels zum occipitalen Ende des Schädels;
7. die maximale Schädelbreite;
8. die Schädelhöhe, gemessen bei wagerechter Schädellage vom höchsten Punkt des Schädeldaches zum Basitemporale;
9. die Länge des knöchernen Schnabels, gemessen von der Spitze bis zum Hinterrand der Nasalia;
10. die Länge der Furcula, gemessen von der Mitte der Verbindung der beiden Furculaenden zum Ende des Hypocleidiums;
- 11.—20. die maximalen Längen folgender Knochen bei Einstellung der Hauptachse in der Schiebleere parallel dem Maßstab: Coracoid, Scapula, Humerus, Ulna, Metacarpus, proximales Glied des 2. Fingers, Femur, Tibiotarsus, Tarsometatarsus, proximales Hinterzehenglied. Bei

1) B. RENSCH, Eine biologische Reise nach den Kleinen Sunda-Inseln. p. 176—187, Berlin 1930.

diesen paarigen Knochen wurde der Mittelwert zwischen dem rechten und linken Stücke berechnet. (Zerschossene Knochen wurden beim Messen völlig ausgeschaltet.)

Tabelle 1.

Absolute Knochenmaße verschieden grosser
geographischer Rassen.

A. <i>Passer montanus</i>	<i>montanus</i>	durchschn.	<i>malaccensis</i>	durchschn.
Körpergewicht	23.2—26.9	24.3	17.9—21.4	19.4 — !
Sternumlänge	20.6—21.8	21.2	17.4—19.3	18.9 — !
Sternbreite	8.8— 9.4	9.1	7.5— 9.4	8.5 —
Cristahöhe	7.4— 8.2	7.7	6.3— 7.1	6.8 — !
Beckenlänge	13.7—15.7	14.7	13.1—14.3	13.8 —
Beckenbreite	11.1—11.5	11.3	10.3—11.0	10.7 — !
Schädellänge	26.9—28.5	27.5	26.2—26.9	26.5 — !
Schädelbreite	14.6—15.0	14.8	14.1—14.8	14.5 —
Schädelhöhe	11.6—12.3	11.8	11.0—11.6	11.4 — !
Schnabelknochenlänge	10.8—12.0	11.3	11.0—11.4	11.3 =
Furculalänge	14.8—16.0	15.5	13.4—14.4	14.0 — !
Scapulalänge	19.2—20.9	20.1	18.4—19.8	19.1 —
Humeruslänge	17.0—18.0	17.4	15.1—16.8	16.3 — !
Ulnalänge	18.7—20.1	19.4	16.5—18.7	18.0 — !
Metacarpuslänge	11.3—11.8	11.5	9.9—11.1	10.7 — !
Länge. d. prox. Glieds d.2.Fingers	5.4— 5.7	5.6	4.9— 5.7	5.4 —
Femurlänge	16.1—17.4	16.8	14.9—16.5	15.9 —
Tibiallänge	26.0—28.0	27.1	22.7—26.0	24.8 — !
Tarsometatarsuslänge	16.8—18.6	17.9	15.0—17.0	16.2 —
Länge d. prox. Hinterzehenglieds	6.5— 6.8	6.7	6.1— 6.7	6.4 —

B. <i>Parus major</i>	<i>major</i>	durchschn.	<i>cinereus</i>	durchschn.
Körpergewicht	16.6—19.2	17.8	13.8—15.9	14.6 — !
Sternumlänge	16.6—17.4	17.0	14.9—15.5	15.2 — !
Sternbreite	5.6— 8.0	6.8	5.1— 6.4	6.0 —
Cristahöhe	5.6— 6.0	5.8	4.7— 5.3	5.0 — !
Beckenlänge	12.2—13.1	12.7	12.0—13.4	12.6 —
Beckenbreite	10.9—11.8	11.4	10.2—11.0	10.6 —
Schädellänge	27.2—28.0	27.7	25.1—26.1	25.7 — !
Schädelbreite	14.8—15.6	15.1	13.6—14.3	14.1 — !
Schädelhöhe	12.0—12.6	12.3	11.0—11.7	11.4 — !
Schnabelknochenlänge	9.6—10.0	9.9	8.4— 9.0	8.8 — !
Furculalänge	13.9—14.9	14.2	12.8—14.0	13.4 —
Scapulalänge	16.8—19.0	17.6	15.0—16.2	15.7 — !
Humeruslänge	16.9—17.8	17.4	15.5—16.7	16.0 — !
Ulnalänge	20.0—20.9	20.5	18.2—19.4	18.7 — !
Metacarpuslänge	10.9—11.5	11.2	9.7—10.6	10.1 — !
Länge. d. prox. Glieds d.2.Fingers	4.7— 5.2	5.0	4.1— 4.7	4.4 — !
Femurlänge	15.1—15.7	15.5	14.0—15.2	14.5 —
Tibiallänge	27.2—28.5	27.8	24.0—25.1	24.5 — !
Tarsometatarsuslänge	19.3—20.5	19.9	17.0—18.5	17.6 — !
Länge d. prox. Hinterzehenglieds	7.5— 8.4	8.0	6.8— 7.5	7.1 — !

Die gewonnenen Maße, die in der Tabelle 1 zusammengestellt sind, lehren, daß *die tropischen Rassen zunächst im Körpergewicht, des weiteren aber auch in allen Knochenmaßen deutlich kleiner sind* (durch — gekennzeichnet). Da sich dabei die Variationsbreiten für die grossen und kleinen Rassen meist überhaupt nicht (durch! markiert) oder nur wenig überdecken, und da die Differenzen bei 39 von 40 Maßpaaren gleichsinnig sind, so können wir auch ohne die übliche Berechnung der statistischen Realität, d. h. trotz des relativ geringen Materials die Tatsächlichkeit des Ergebnisses außer Frage stellen. Dass gerade die Schnabellänge bei *Passer mont. malaccensis* eine Ausnahme macht, entspricht der Allenschen Regel (relative Vergrößerung im wärmeren Gebiete).

Wenn somit alle untersuchten Knochen der Bergmannschen Regel entsprechen, so lehrt doch aber ein genauerer Vergleich der Zahlenpaare, dass die Unterschiede nicht überall proportional sind. Es ist also offenbar nicht so, daß die Rassengrößen in der Weise zustande kommen, daß bei allen wachsenden Organen eine proportionale Erhöhung der Zellteilungsrate vorliegt. Mithin wird es wichtig sein, diese Unterschiede im relativen Grössenzuwachs einmal eingehender zu untersuchen. Dazu bedarf es aber der Berechnung von relativen Werten, bei denen jeweils ein Knochenmaß in Prozenten eines anderen Masses ausgedrückt wird.

Prüfen wir nun zunächst, ob die grösseren Rassen schlanker oder gedrungenener sind. Wir müssen dazu für Sternum und Becken, welche

Tabelle 2.

Breiten und Höhen von Knochen in Prozenten ihrer Länge berechnet.

A. <i>Passer montanus</i>				
	<i>montanus</i>	durchschn.	<i>malaccensis</i>	durchschn.
Relative Schädelbreite	52.0—56.0	54.2	53.7—55.7	54.8 =
Schädelhöhe	42.0—44.3	43.0	41.8—43.8	43.0 =
Beckenbreite	72.0—78.2	76.0	73.0—80.1	76.7 =
Sternumbreite	40.9—49.5	42.5	38.9—54.0	45.1(+)

B. <i>Parus major</i>				
	<i>major</i>	durchschn.	<i>cinereus</i>	durchschn.
Relative Schädelbreite	53.6—55.7	54.6	54.0—55.5	54.7 =
Schädelhöhe	43.4—45.8	44.6	43.7—44.8	44.1 =
Beckenbreite	88.0—89.3	88.8	82.1—87.2	84.4 =
Sternumbreite	32.2—48.2	39.9	33.2—42.9	39.1 =

die Rumpfbreite im wesentlichen bestimmen, sowie für den Schädel je die Breite in Prozenten der Länge, beim Schädel auch die Höhe in Prozenten der Länge berechnen. Diese in Tabelle 2 dargestellten Werte zeigen bei den verglichenen Maßpaaren nur ganz geringe Differenzen (Unterschiede von weniger als 1% als = gekennzeichnet). Nur die relative Sternumbreite der tropischen Sperlingsrasse ist etwas größer, und die relative Beckenbreite der tropischen Meisenrasse ist geringer. Bei der Sternumbreite überdecken aber die Variationsbreiten einander völlig (große Variabilität wegen des verschiedenen Biegungsgrades der getrockneten Knochen). Wir können also feststellen, daß mit Ausnahme der relativen Beckenbreite bei *Parus major* keine kenntlichen Unterschiede in der Schlankheit von Rumpf und Schädel zwischen großen und kleinen Rassen auftreten.

Wollen wir nun andere relative Knochenmaße berechnen, so stehen wir zunächst der Schwierigkeit gegenüber, daß es kein Standardmaß gibt, auf das wir prozentuale Maße anderer Knochen begründen könnten. Ist es doch möglich, daß auch Schädel-, Sternum- und Beckenmaße, an die man zunächst denken möchte, nicht proportional zur Gesamtgrößen-Differenz verändert sind. Wir können deshalb nur empirisch vorgehen

Tabelle 3.

Knochenmaße in Prozenten der Brustbeinlänge
berechnet.

A. <i>Passer montanus</i>	<i>montanus</i>	durchschn.	<i>malaccensis</i>	durchschn.
Coracoidlänge	79.6— 85.3	83.5	83.9— 86.6	85.6 +
Furculalänge	71.6— 74.4	72.8	69.5— 79.9	74.3 +
Scapulalänge	91.0— 98.0	93.8	95.8—105.7	101.0 +
Beckenlänge	66.5— 74.8	69.2	70.9— 75.3	73.3 +
Beckenbreite	51.4— 53.8	52.6	54.8— 60.3	56.9 +
Schädellänge	126.0—130.7	129.5	136.2—139.4	138.5 +
Schädelbreite	67.9— 71.7	70.0	71.7— 77.6	74.8 +
Schädelhöhe	54.0— 57.8	55.8	57.0— 61.2	59.5 +

B. <i>Parus major</i>	<i>major</i>	durchschn.	<i>cinereus</i>	durchschn.
Coracoidlänge	89.7— 94.5	92.1	89.6— 99.6	94.3 +
Furculalänge	80.4— 86.0	83.3	83.2— 89.3	86.3 +
Scapulalänge	99.4—109.8	103.2	100.5—107.3	102.6 =
Beckenlänge	70.1— 77.4	74.6	80.5— 88.7	88.3 +
Beckenbreite	62.6— 71.1	66.9	65.8— 72.8	69.3 +
Schädellänge	161 —166	163	168 —187	173 +
Schädelbreite	87.3— 90.3	88.3	91.3— 92.9	92.0 +
Schädelhöhe	69.9— 74.0	71.8	73.8— 76.0	74.8 +

und zunächst einmal eins von diesen Maßen zugrundelegen. Ich wählte dafür die Sternumlänge. Um die Eignung dieses Maßes als Standardwert zu erproben, wurden alle untersuchten Rumpf- und Schädelknochen in Prozenten der Sternumlänge berechnet (Tabelle 3). Die Extremitätenknochen wurden vorläufig beiseite gelassen, da sie ja auch ohnehin der Allenschen Regel entsprechende Proportionsänderungen vermuten lassen (s. u.).

Die Tabelle 3 zeigt, daß mit Ausnahme der relativen Scapulalänge von *Parus major cinereus* (=) alle relativen Maße bei den tropischen Rassen bedeutender sind (+) als die entsprechenden Maße der europäischen Rassen. Da sich manche der verglichenen Variationsbreiten überhaupt nicht überdecken, die durchschnittlichen Differenzen meist mehrere (bis 13,4) Prozent, jedenfalls stets mehr als 1,5% betragen und das Resultat für die verschiedensten Knochen in der gleichen Richtung liegt (was nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung praktisch außerhalb einer möglichen Zufälligkeit liegt), brauchen wir wiederum trotz der mangelnden arithmetischen Berechnung der statistischen Realität die Tatsächlichkeit dieses Resultates nicht in Zweifel zu ziehen. Wir können somit auch umgekehrt feststellen, daß *das Sternum in Bezug auf andere Rumpf- und Schädelknochen bei den tropischen Rassen relativ kürzer ist.*

Dieses Ergebnis machte es nötig nachzuprüfen, ob das Sternum bei tropischen Rassen ganz allgemein kleiner ist, d. h. ob auch Sternumbreite und Cristahöhe relativ geringer sind. Dazu wurden nun diese beiden Maße direkt in Prozenten der Rumpf- und Schädelknochenmaße berechnet. Wie die Tabelle 4 zeigt, ergeben die Werte für die relative Sternumbreite kein einheitliches Bild. Wohl sind die Durchschnittswerte für die tropische Kohlmeise bei 4 von 5 Berechnungen geringer als für die europäische Rasse, aber in 2 Fällen überdecken die Variationsbreiten einander völlig (—-Zeichen eingeklammert). Bei *Passer montanus*

Tabelle 4.

Sternumbreite in Prozenten anderer Rumpf- und Schädelknochenmaße berechnet.

A. <i>Passer montanus</i>	<i>montanus</i>	durchschn.	<i>malaccensis</i>	durchschn.
in % der Coracoidlänge	48.8—53.3	51.3	47.2—62.5	54.2 (—)
Furculalänge	51.7—60.8	57.2	52.1—67.6	60.7 (+)
Scapulalänge	43.2—47.2	45.3	40.3—55.3	46.1 (=)
Beckenslänge	58.6—65.6	62.0	54.7—71.7	61.5 (=)
Schädellänge	32.5—33.9	33.1	28.5—34.7	31.3 (—)

<i>B. Parus major</i>	<i>major</i>	durchschn.	<i>cinereus</i>	durchschn.
in % der Coracoidlänge	35.2—51.4	43.7	36.1—44.5	41.4 (—)
Furculalänge	40.0—56.3	47.8	38.7—49.9	44.3 —
Scapulalänge	32.2—46.5	36.8	32.5—42.7	38.6 (+)
Beckenlänge	42.7—58.3	49.5	40.0—53.3	44.6 —
Schädellänge	20.3—29.4	25.4	19.8—25.5	23.2 (—)

Tabelle 5.

Cristahöhe in Prozenten anderer Rumpf- und
Schädelmaße berechnet.

<i>A. Passer montanus</i>	<i>montanus</i>	durchschn.	<i>malaccensis</i>	durchschn.
in % der Coracoidlänge	41.8—46.7	43.8	41.0—43.8	42.2 —
Furculalänge	47.8—51.8	49.6	45.3—51.5	48.6 —
Scapulalänge	37.9—39.9	38.8	34.2—38.4	35.9 —
Beckenlänge	47.2—55.4	52.9	46.8—51.8	49.4 —
Schädellänge	26.8—28.8	28.1	25.2—27.0	26.2 —

<i>B. Parus major</i>	<i>major</i>	durchschn.	<i>cinereus</i>	durchschn.
in % der Coracoidlänge	35.9—38.2	37.2	33.8—36.9	35.1 —
Furculalänge	40.0—42.3	41.1	35.3—41.0	37.8 —
Scapulalänge	31.6—34.5	33.3	29.7—33.3	31.8 —
Beckenlänge	44.3—48.0	46.4	36.5—42.4	40.2 —
Schädellänge	20.0—21.7	21.1	18.2—20.3	19.6 —

überdecken sogar sämtliche verglichenen Variationsbreiten einander und die Werte für die tropische Rasse sind bald größer, bald geringer, bald etwa gleich. Das zu variable Breitenmaß (verschiedene Eintrocknungsform des Brustbeins, s. o.) ist also für diese Untersuchung ungeeignet.

Ganz eindeutig sind dagegen die Verhältnisse bei der relativen Cristahöhe. Diese erweist sich bei Vergleich mit allen herangezogenen Knochenlängen bei den tropischen Rassen als geringer (—) als bei den europäischen Rassen. Die Unterschiede betragen dabei stets mehr als 1% (bis 6, 2%). Die Gleichsinnigkeit der 10 Resultate kann wiederum als Anzeichen für die arithmetisch nicht zu erweisende statistische Realität der Differenzen gelten. Das Brustbein der tropischen Rassen ist also relativ kürzer und hat eine relativ niedrigere Crista. Da diese beiden Masse aber zugleich auch die Grösse der Ansatzflächen der Brustmuskulatur, speziell des *Musc. pectoralis major*, angeben, so bedeutet dies: *die tropischen Rassen sind bei beiden Rassen-*

kreisen relativ schlechter flugfähig. Dieses Ergebnis entspricht den Befunden an den Schwungfedern, wie ich sie 1934 als „Flügelschnittregel“ formulierte¹⁾. Auch hierbei wurden die tropischen Rassen als die schlechter flugfähigen erkannt.

Tabelle 6.
Beckenlänge in Prozenten anderer Rumpf- und
Schädelknochenmaße berechnet.

A. <i>Passer montanus</i>	<i>montanus</i>	durchschn.	<i>malaccensis</i>	durchschn.
in % der Coracoidlänge	79.5—88.6	83.6	83.3—88.2	86.1 +
Furculalänge	90.0—101.3	94.7	94.2—103.7	98.7 +
Scapulalänge	70.4—80.4	73.0	70.2—74.0	71.8 —
Sternumlänge	66.5—74.8	69.2	70.9—75.3	73.3 +
Schädellänge	50.9—56.9	53.3	51.8—53.8	52.6 =
B. <i>Parus major</i>	<i>major</i>	durchschn.	<i>cinereus</i>	durchschn.
in % der Coracoidlänge	76.7—85.0	80.8	82.6—90.0	87.1 +
Furculalänge	87.0—94.2	89.2	95.5—99.2	97.4 +
Scapulalänge	69.0—77.9	72.4	78.3—82.7	80.4 +
Sternumlänge	70.1—77.4	74.6	80.5—88.7	88.3 +
Schädellänge	45.3—47.5	46.6	47.7—49.4	48.3 +

Tabelle 7.
Beckenbreite in Prozenten anderer Rumpf- und
Schädelknochenmaße berechnet.

A. <i>Passer montanus</i>	<i>montanus</i>	durchschn.	<i>malaccensis</i>	durchschn.
in % der Coracoidlänge	60.2—67.7	63.1	64.0—69.9	66.5 +
Furculalänge	69.3—73.5	71.7	73.0—81.3	76.5 +
Scapulalänge	53.9—58.0	55.7	53.4—58.9	56.4 =
Sternumlänge	51.4—53.8	52.6	54.8—60.3	56.9 +
Schädellänge	39.3—41.4	40.7	39.3—41.5	40.6 =
B. <i>Parus major</i>	<i>major</i>	durchschn.	<i>cinereus</i>	durchschn.
in % der Coracoidlänge	68.5—75.8	71.9	61.7—76.0	73.6 +
Furculalänge	77.4—83.0	79.2	76.7—85.1	80.9 +
Scapulalänge	61.6—68.5	64.3	64.5—68.1	67.2 +
Sternumlänge	62.6—71.1	66.9	65.8—72.8	69.3 +
„ „ „ Schädellänge	39.9—43.3	41.7	39.6—41.7	40.8 =

1) B. RENSCH, Einwirkung des Klimas bei der Ausprägung von Vogelrassen, mit besonderer Berücksichtigung der Flügelform und der Eizahl. Proc. 8. Internat. Ornithol. Congr. Oxford (1934), 285—311, 1938.

Es ist nun von Interesse festzustellen, ob das Becken sich ähnlich wie das Brustbein verhält oder ob hier die Proportionen bei tropischen Rassen nicht oder in anderer Weise verändert sind. Berechnen wir dazu Beckenlänge und Beckenbreite in Prozenten der anderen Rumpf- und Schädelknochenlängen, so ergeben sich die in den Tabellen 6 und 7 dargestellten Werte. Bei 15 Vergleichen sind hier *die relativen Beckengrößen bei den tropischen Rassen bedeutender (+) als bei den europäischen Rassen*, bei 4 Vergleichen sind eindeutige Differenzen nicht vorhanden (=, d. h. Unterschiede von weniger als 1%) und nur bei einem Vergleich ist der Wert für die tropische Sperlingsrasse geringer (doch auch nur 1, 2%). Da mithin 75% der Werte (80% bei der Beckenlänge, 70% bei der Beckenbreite) ein gleichsinniges Resultat ergeben, können wir auch hier von einem eingermassen sicheren Ergebnis sprechen.

Um den Sicherheitsgrad der Unterschiede zu verdeutlichen, wird es aber angezeigt sein, die wegen der geringen Zahl der Messungen unmögliche arithmetische Berechnung der statistischen Realität durch eine geometrische Darstellung zu ersetzen. Folgende Methode scheint mir dabei am einfachsten und übersichtlichsten. Bei jeder Berechnung (also etwa der Beckenlänge in Prozenten der Coracoidlänge bei *Passer mont. montanus*) werden die gewonnenen Prozentzahlen in steigender Reihe geordnet und nebeneinander von der gleichen Abscisse aus als Ordinaten aufgetragen (vergl. Abb. 1). Die Endpunkte werden zu einer Kurve verbunden, die dann die Variationsbreite gut veranschaulicht. Die Kurve für die tropische Rasse wird punktiert im gleichen Koordinatensystem eingezeichnet. So kann mit einem Blicke jeder Wert „an seiner Stelle in der Variationsbreite“ mit dem Wert der anderen Rasse verglichen werden. Eine solche anschauliche Darstellung läßt Täuschungen nicht zu, wie sie bei der Nennung nur der Variationsbreiten und des Durchschnittswertes unvermeidlich sind (besonders infolge extremer Einzelwerte). Wir können also auf diese Weise die „Wahrscheinlichkeit der statistischen Realität“ ziemlich gut beurteilen. (Die Methode wäre auch für manche an geringem Materiale durchgeführte Formunterscheidungen für den Systematiker gelegentlich zu empfehlen.) Zum Zwecke der Raumersparnis sind nun nicht die ganzen Koordinatensysteme gezeichnet worden, sondern jeweils nur der obere Abschnitt, in dem die Kurven liegen. Der fehlende untere Teil läßt sich aber leicht ergänzen, da auf den Abbildungen 1 mm einem Prozent entspricht.

Die Kurven, welche die Prozentzahlen für die relative Beckenlänge und Beckenbreite verdeutlichen (Abb. 1—2), lassen nun erkennen, dass

die ermittelten Unterschiede mit einiger Sicherheit als „real“ betrachtet werden können. Die Fälle, bei denen die Werte für die tropischen Rassen nicht höher sind, zeigen andererseits, dass es sich hier um annähernde Gleichheit handelt. Eine Ausnahme, bei der die Werte für die tropische Rasse eindeutig geringer als für die europäische Rasse wären, liegt bezeichnenderweise nicht vor. So können wir unsere

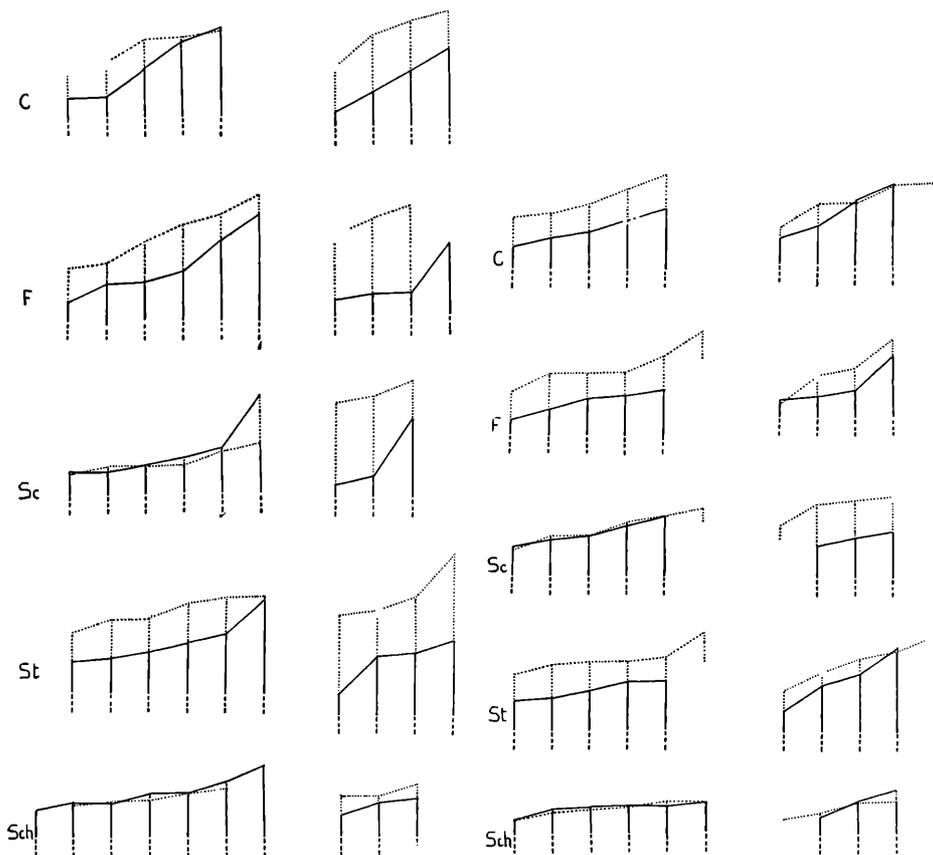


Abb. 1.

Abb. 2.

Abb. 1. Beckenlängen in Prozenten anderer Rumpf- und Schädelknochenlängen berechnet und zwar des Coracoids (C), der Furcula (F), der Scapula (Sc), des Sternums (St) und des Schädels (Sch). Linke Reihe: *Passer montanus*; rechte Reihe: *Parus major*. Die Kurven der tropischen Rassen sind punktiert.

Abb. 2. Beckenbreiten in Prozenten anderer Rumpf- und Schädelknochenlängen berechnet, und zwar des Coracoids (C), der Furcula (F), der Scapula (Sc), des Sternums (St) und des Schädels (Sch). Linke Reihe: *Passer montanus*; rechte Reihe: *Parus major*. Die Kurven der tropischen Rassen sind punktiert.

Folgerung, dass das Becken — im Gegensatz zu den Befunden am Sternum — bei tropischen Rassen relativ grösser ist, durchaus aufrecht-erhalten. Da nun nach TEISSIERS Untersuchungen¹⁾ bei wachsenden Organen die Größenzunahme stets von dem für das Wachstum verfügbaren Material abhängt, so liegt es nahe, *die Zunahme der relativen Beckengrösse bei tropischen Rassen als eine durch die Sternumverkleinerung bedingte Materialkompensation aufzufassen* ²⁾.

Es ist nun weiterhin wichtig, die relativen Längen von Extremitätenknochen zu berechnen, vor allem um festzustellen, ob die in der Allenschen Regel ausgesprochene relative Verlängerung der Extremitäten bei tropischen Rassen wirklich durch entsprechende Extremitätendifferenzen bedingt ist oder nur durch Unterschiede in der Flügellänge (bzw. Schwungfederlänge), die ja als Standardmass bei Aufstellung der Regel benutzt wurde³⁾. Weiterhin wäre es wünschenswert festzustellen, ob bei den tropischen Rassen alle oder nur einzelne Extremitätenknochen relativ verlängert sind. Leider gehören nun aber gerade die beiden Rassenkreise *Passer montanus* und *Parus major* zu den Ausnahmen der Allenschen Regel³⁾, wenigstens bei Berechnung der Tarsuslänge in Prozenten der Flügellänge. So können wir also die erste Frage nicht, wohl aber, wie wir sehen werden, die zweite beantworten.

Da sich ergeben hatte, dass bei tropischen Rassen das Brustbein im Vergleich mit anderen Rumpfknochen verkleinert und das Becken vergrössert ist, sind diese beiden Maße als Bezugssysteme für die Errechnung relativer Extremitätenknochen-Längen ungeeignet. Die verschieden gerichteten Tendenzen von Brustbein und Becken lassen sich aber weitgehend ausgleichen, wenn die Längenwerte beider Knochen addiert werden und die Summe als Standardmass für die Rumpflänge betrachtet wird. Dieses Verfahren erweist seine Brauchbarkeit auch dadurch, dass die darauf bezogenen relativen Knochenlängen bei jeder Form eine unverhältnismässig geringe Variationsbreite zeigen.

In den Tabellen 8 und 9 sind derartige Berechnungen dargestellt. Die gewonnenen Werte lehren zunächst, dass die *Allensche Regel* auch für die Extremitätenknochen-Maße *für diese beiden Rassenkreise nicht zutrifft*.

1) G. TEISSIER, Dysharmonies et discontinuités dans la croissance. *Actualités Sci. Industr.*, 95, 39 pp., 1934.

2) Ueber derartige Kompensationsvorgänge vergl. man: B. RENSCH, Typen der Artbildung. *Biol. Review (Cambridge)*, 14, 180—222, 1939.

3) Siehe B. RENSCH, Studien über klimatische Parallelität der Merkmalsausprägung bei Vögeln und Säugern. *Arch. f. Naturgesch.*, N. F., 5, 317—363, 1936.

Tabelle 8.

Beinknochenlängen in Prozenten der Brustbein- +
Becken-Länge berechnet.

A. <i>Passer montanus</i>	<i>montanus</i>	durchschn.	<i>malaccensis</i>	durchschn.
Femur	45.6—48.0	46.9	47.9—49.6	48.7 +
Tibiotarsus	75.8—84.6	79.3	74.4—79.1	76.0 —
Tarsometatarsus	48.2—51.8	49.9	48.4—51.8	49.4 =
prox. Hinterzehenglied	18.3—19.0	18.6	19.0—21.8	19.8 +

B. <i>Parus major</i>	<i>major</i>	durchschn.	<i>cinereus</i>	durchschn.
Femur	50.4—53.2	51.8	50.0—53.4	51.6 =
Tibiotarsus	91.3—95.4	93.1	86.6—89.9	88.3 —
Tarsometatarsus	64.3—68.7	66.1	62.1—64.3	62.0 —
Prox. Hinterzehenglied	25.7—28.4	26.6	25.1—26.2	25.5 =

Tabelle 9.

Flügelknochenlängen in Prozenten der Brustbein- +
Becken-Länge berechnet.

A. <i>Passer montanus</i>	<i>montanus</i>	durchschn.	<i>malaccensis</i>	durchschn.
Humerus	48.0—53.7	50.1	48.2—51.1	49.7 =
Ulna	51.0—53.5	54.6	52.8—56.8	55.0 =
Metacarpus	30.8—34.3	32.5	30.6—33.8	32.8 =
prox. Glied d. 2. Fingers	15.3—16.0	15.6	16.1—17.3	16.7 +

B. <i>Parus major</i>	<i>major</i>	durchschn.	<i>cinereus</i>	durchschn.
Humerus	56.4—59.1	58.2	55.4—59.8	57.6 =
Ulna	66.7—69.4	68.4	65.0—69.5	67.5 =
Metacarpus	36.4—37.8	37.3	34.7—37.5	36.1 —
Prox. Glied d. 2. Fingers	16.2—17.2	16.6	15.2—16.7	15.7 =

Andererseits wird es deutlich, dass die Unterschiede zwischen den tropischen und den europäischen Rassen für die relativen Längen der einzelnen Knochen sehr verschieden sind. Noch klarer ergibt sich das aus der bildlichen Darstellung (Abb. 3—4), bei der wieder, wie oben angegeben, die einzelnen Prozentwerte zu Kurven vereinigt sind. So verhalten sich bei den Beinknochen der tropischen Rassen Femur und proximales Hinterzehenglied anders als die dazwischen liegenden Tibiotarsalia und Tarsometatarsalia: bei *Passer mont. malaccensis* sind

der proximalste (Femur) und distalste Knochen (Zehenglied) relativ verlängert (durch + markiert), während die mittleren Knochen (Tibiotarsus und Tarsometatarsale) deutlich (—) oder schwach, d. h. nur bei Kurvenvergleich erkennbar (=) verkürzt sind; bei *Parus major cinereus* sind entsprechend der proximalste und distalste Knochen gleich (Femur) oder minimal verkürzt (Hinterzehenglied), während die dazwischenliegenden Knochen ziemlich stark gegenüber *Parus m. major* verlängert sind. Nicht so eindeutig, aber doch ähnlich, sind die Ergebnisse für die Flügelsknochen. Bei *Passer montanus malaccensis* sind Humerus,

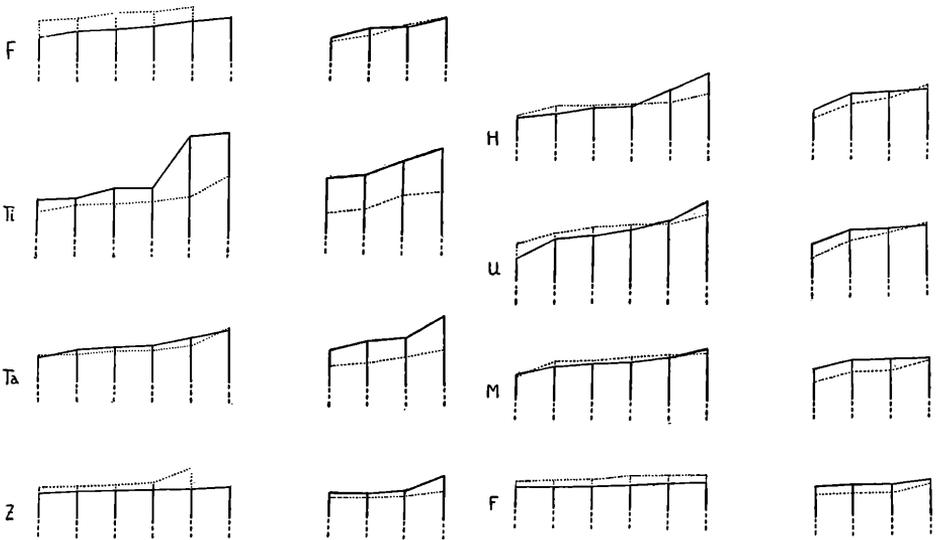


Abb. 3.

Abb. 4.

Abb. 3. Beinknochen in Prozenten der Sternum- + Becken-Länge berechnet, F = Femur, Ti + Tibiotarsus, Ta = Tarsometatarsus, Z = proximales Hinterzehenglied. Linke Reihe: *Passer montanus*; rechte Reihe: *Parus major*. Die Kurven der tropischen Rassen sind punktiert.

Abb. 4. Flügelsknochen in Prozenten der Sternum- + Becken-Länge berechnet. H = Humerus, U = Ulna, M = Metacarpus, F = proximales Glied des 2. Fingers. Linke Reihe: *Passer montanus*; rechte Reihe: *Parus major*. Die Kurven der tropischen Rassen sind punktiert.

Ulna und Metacarpus von gleichen Proportionen wie bei der europäischen Rasse, aber der distalste Knochen (das proximale Glied des 2. Fingers) ist deutlich relativ länger. Bei *Parus major cinereus* sind allgemein die Knochenlängen bei den tropischen Rassen relativ etwas geringer, aber diese Verkürzung ist bei den mittleren Knochen ein wenig ausgeprägter als beim proximalsten und beim distalsten Knochen.

Die Feststellung einer derart verschiedenen Wachstumstendenz der Extremitätenknochen ist für das Verständnis der Klimaregeln so wichtig, dass es wünschenswert ist, das Ergebnis auch noch durch Berechnung nach einem anderen Standardmass sicherzustellen. Ich wählte dazu die jeweils längsten Knochen der Extremitäten selbst und berechnete die Durchschnittswerte der Beinknochenlängen in Prozenten des Tibiotarsus, der Flügelknochen in Prozenten der Ulna. Die hier sich ergebenden relativen Maße (Tabelle 10 — 11) bestätigen nun tat-

Tabelle 10.

Durchschnittliche Beinknochenlängen in Prozenten der Tibiotarsus-Länge berechnet.

Prozentuale Länge von	<i>Passer m. montanus</i>	<i>Passer m. malaccensis</i>	<i>Parus m. major</i>	<i>Parus m. cinereus</i>
Femur	62.0	64.1 + (2.1)	55.8	59.2 + (3.4)
Tibiotarsus	100.0	100.0 =	100.0	100.0 =
Tarsometatarsus	66.1	65.3 — (0.8)	71.6	71.8 = (+0.2)
Prox. Glied d. 2. Hinterzehe	24.7	25.8 + (1.1)	28.8	29.0 = (+0.2)

Tabelle 11.

Durchschnittliche Flügelknochenlänge in Prozenten der Ulnalänge berechnet.

Prozentuale Länge von	<i>Passer m. montanus</i>	<i>Passer m. malaccensis</i>	<i>Parus m. major</i>	<i>Parus m. cinereus</i>
Humerus	89.7	90.6 + (0.9)	84.9	85.6 + (1.7)
Ulna	100.0	100.0 =	100.0	100.0 =
Metacarpus	59.3	59.4 = (+0.1)	54.6	54.0 — (0.6)
Prox. Glied d. 2. Fingers	28.8	30.0 + (1.2)	24.4	23.5 — (0.9)

sächlich die oben gewonnenen Resultate zumindest in den Hauptpunkten, und vor allem auch für Fälle, bei denen die Zahlen bisher nicht eindeutig waren. Zunächst zeigt es sich, dass die proximalen Knochen, Humerus und Femur, bei den tropischen Rassen sowohl von *Passer* wie von *Parus* relativ länger sind. Hier ist das Resultat also noch einheitlicher als bei der Berechnung in Prozenten der Sternum-+ Beckenlänge. Weiterhin ist der zweite der „mittleren“ Knochen (Tarsometatarsus und Metacarpus) bei den tropischen Rassen in seinem Verhältniss zum Standardmaß (dem anderen ohnehin gleichgesetzten Mittelknochen, d. h. Tibiotarsus bzw. Ulna) kaum verändert (=) oder

ein wenig verkürzt (—), jedenfalls nie merklich verlängert. Der distalste der untersuchten Knochen (das proximale Glied der Hinterzehe bzw. des 2. Fingers) zeigt dagegen bei *Passer* wieder eine deutliche relative Verlängerung, nur bei *Parus* ist dies nicht der Fall. Von letzterer Ausnahme abgesehen, sind also alle Ergebnisse bestätigt worden, die bei der Berechnung in Prozenten der Sternum-+ Beckenlänge gewonnen waren. Zusammenfassend können wir somit feststellen: *bei den tropischen Rassen von Passer montanus und Parus major sind die proximalsten und die distalsten Extremitäten-Knochen (d. h. Femur und Humerus bzw. die proximalen Glieder von Hinterzehe und 2. Finger) relativ länger als bei den europäischen Rassen.*

Für die Beurteilung des Evolutionsmechanismus wäre es nun von grosser Bedeutung zu ermitteln, ob die festgestellten Proportionsunterschiede nur beim Vergleich verschieden grosser geographischer Rassen zutage treten oder ob auch grosse und kleine Varianten der gleichen Rasse schon entsprechende Tendenzen zeigen. Eine solche Feststellung würde ein Urteil darüber erlauben, ob diese Proportionsänderungen schon allein durch die Auslese der Gesamtgrösse oder durch Summierung mehrerer Auslesevorgänge zustandekommen. Eine derartige (ziemlich zeitraubende) Untersuchung war im Rahmen dieser Arbeit beabsichtigt, musste aber wegen des inzwischen eingetretenen Kriegszustandes hinausgeschoben werden. —

Zum Schlusse ist es vielleicht nicht überflüssig, noch einmal darauf hinzuweisen, dass es sich auch bei den zur Untersuchung verwendeten geographischen Rassen mit grosser Wahrscheinlichkeit nicht etwa nur um Modifikationen handelt. Dafür spricht einmal die Parallelität mit anderen geographischen Rassen, deren Grössenerblichkeit experimentell oder durch Beobachtung in natürlichen Mischgebieten verschieden grosser Rassen ermittelt wurde ¹⁾, sodann aber der Befund, dass im Gebiet des unteren Amur zwei verschieden grosse *Parus major*-Rassen nebeneinander leben (unvermischt). Und schliesslich spricht dafür auch die Tatsache, dass in den in geologisch junger Vergangenheit besiedelten Arealen von *Passer montanus*- und *Parus major*-Rassen mehrfach starke klimatische Differenzen vorhanden sind, ohne dass (bisher) eine entsprechende Grössenveränderung eingetreten wäre. Dies gilt z. B. für Finnland und Skandinavien, wo trotz abweichenden Klimas (besonders hinsichtlich der selektionierenden Winterminima) die gleichen Rassen leben wie in Mitteleuropa.

1) B. RENSCH, 1936, l. c.

Journ. f. Orn. 88. Jahrg. Juli 1940.

Zusammenfassung.

Bei der Untersuchung relativer Knochenmaße von je zwei verschieden grossen Rassen von *Passer montanus* und *Parus major* hat sich folgendes ergeben.

1. Der Schlankheitsgrad ist bei grossen und kleinen Rassen etwa der gleiche.
2. Die Brustbeine sind bei den tropischen Rassen relativ kleiner und ihre Crista ist relativ niedriger, was für ein schlechteres Flugvermögen spricht (wie dies auch der Flügelschnitt schon wahrscheinlich macht).

3. Die Becken sind bei den tropischen Rassen relativ grösser als bei den europäischen Rassen. Möglicherweise beruht dies auf einer Materialkompensation in Zusammenhang mit der Brustbeinreduktion.

4. Die Allensche Regel liess sich an den Knochenmaßen nicht nachprüfen, da gerade die beiden untersuchten Rassenkreise Ausnahmen darstellen, wie dies schon früher bei Vergleich von Lauf und Flügellänge ermittelt worden war. Dagegen liess sich übereinstimmend feststellen, dass die proximalsten und distalsten Extremitätenknochen bei den tropischen Rassen gegenüber den „mittleren“ Knochen (Tibiotarsus und Tarsometatarsale bzw. Ulna und Metacarpus) bei den tropischen Rassen relativ länger sind als bei den europäischen Rassen. So ist zu vermuten, dass auch bei den der Allenschen Regel gehorchenden Rassenkreisen eine ähnliche Abstufung in der Grössenzunahme der einzelnen Knochenelemente in den Extremitäten vorliegt.

Im ganzen erweist sich also die klimatische Auslese von Grössenvarianten als ein ziemlich komplizierter Vorgang, der zu einer vielfachen Verschiebung von Organ- bzw. Knochenproportionen führt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Journal für Ornithologie](#)

Jahr/Year: 1940

Band/Volume: [88 1940](#)

Autor(en)/Author(s): Rensch Bernhard [Bernd]

Artikel/Article: [Die ganzheitliche Auswirkung der Grössenauslese am Vogelskelett 373-388](#)