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

5.) Zur Frage der verwandtschaftlichen Stellung der Großkatzen zueinander.

Von S. R. ZARAPKIN (Berlin-Buch).

Mit vier Abbildungen im Text.

Die Arten der Großkatzen unterscheiden sich gut durch eine Reihe auffallender Merkmale und die einzelnen Individuen sind deshalb leicht in eine Gruppe einzureihen. Die verwandtschaftliche Stellung der Arten zueinander ist aber ein schwieriges Problem, das bis jetzt noch nicht endgültig gelöst ist. THEODOR HALTENORTH hat neuerdings versucht, an Hand von Messungen vieler Merkmale am Schädel einzelner Großkatzen diese Frage zu entscheiden (Zeitschr. f. Säugetierkunde **11** u. **12**, 1936 u. 1937). Er hat 98 Löwen, 33 Tiger, 53 Jaguare, 72 Leoparden, 10 Nebelparder, 77 Pumas, 18 Irbisse und 47 Geparden untersucht. Leider konnte er verschiedene, geographisch isolierte Gruppen innerhalb jeder Art nicht getrennt analysieren und dadurch die Variation der Merkmale nicht genauer bewerten. Jede von HALTENORTH untersuchte Gruppe von Großkatzen bestand aus Individuen, die zufällig und ungleichmäßig aus verschiedenen Verbreitungsgebieten herangezogen worden sind.

An jedem Exemplar wurden 88 verschiedene Merkmale gemessen. Die absoluten Merkmalswerte hat HALTENORTH durch die entsprechenden Indices ersetzt, um die Einwirkung der Körpergrößenvariation auszuschalten. Ein Merkmal, die Basallänge des Schädels, hat er als Standardmerkmal gewählt und die übrigen Merkmalswerte bei jedem Individuum prozentual von diesem ausgedrückt. Durch dieses Verfahren wurde nicht nur die individuelle Variation der Schädelgröße innerhalb jeder Gruppe, sondern auch die artgemäße Schädelgrößenvariation ausgeschaltet, so daß die richtigen Verhältnisse zwischen den entsprechenden Merkmalen der Arten entstellt wurden, denn das Standardmerkmal ist keine konstante Größe. Es variiert vielmehr mehr oder weniger stark und ist mit anderen Schädeldimensionen in verschiedenen Graden korrelativ verbunden. Auf die Unvollkommenheit dieses Verfahrens werden wir bei der Beschreibung der Variation der Merkmalsabweichungen noch hinweisen. Mit Hilfe dieses Verfahrens kann man ferner nicht die absoluten Merkmalsgrößen bei einem Individuum auf den gleichen Maßstab bringen, um die Abweichungen verschiedener Merkmale vergleichen zu können. Es ist also durchaus notwendig, nach der Umrechnung der Merkmalswerte von HALTENORTH die Merkmalsunterschiede bei der Bestimmung der morphologischen Divergenz zwischen den Arten durch bestimmte Sigmen zu dividieren.

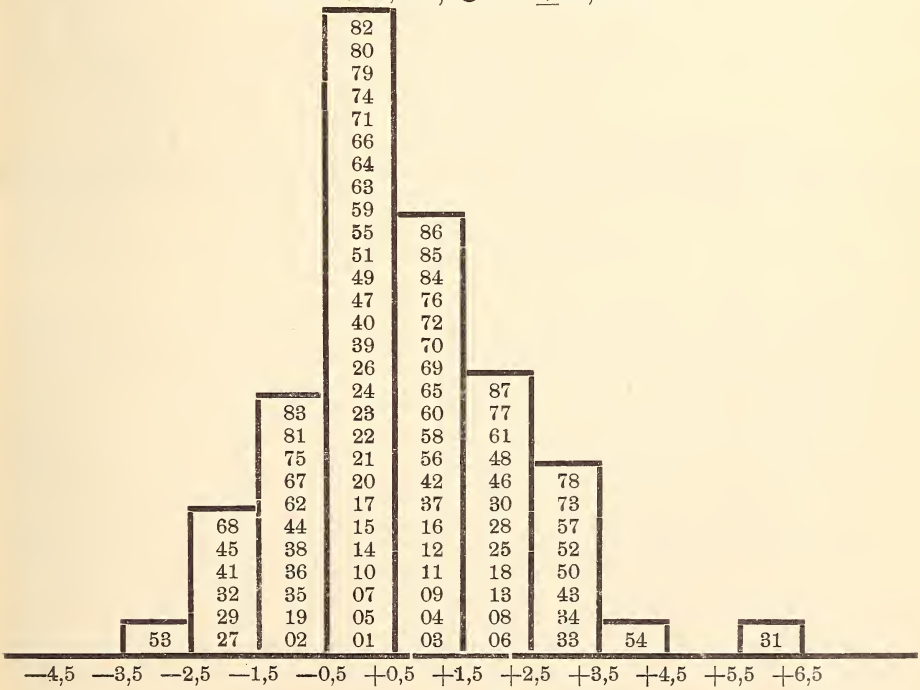
Für jeden Merkmalsindex hat HALTENORTH weiter den Durchschnittswert, den mittleren Fehler und die Standardabweichung variationsstatistisch bestimmt. Bei der Berechnung dieser Werte konnte er leider die Geschlechter nicht getrennt behandeln, was auf die Variationsbreite der Merkmale einen bedeutenden Einfluß ausüben mußte.

Bei der Bestimmung der morphologischen Verwandtschaft zwischen den untersuchten Arten hat HALTENORTH die Ƨ-Methode von ZARAPKIN (1934 Zur Phänoanalyse von geograph. Rassen u. Arten. Arch. f. Naturgesch, N. F. 3, 2. — 1937. Phänoanalyse von einigen Populationen der Epilachna chrysomelina F. Zeitschrift f. ind. Abst. u. Vererbgsl. **73**) als mangelhaft und fehlerhaft abgelehnt. Er hat versucht, an Hand der oben erwähnten Indices unmittelbar die verwandtschaftliche Stellung der Großkatzen zueinander festzustellen. Wir wollen hier auf die von HALTENORTH erhaltenen Resultate nicht näher eingehen, weil diese teilweise nicht einwandfrei sind. (Siehe Seite 118 und in der Zusammenfassung Punkt 4, Seite 236 HALTENORTH, 1937). Mit Hilfe der Methode der Standardabweichung der Merkmalsunterschiede (Ƨ-Methode von S. ZARAPKIN 1937) glauben wir zeigen zu können, wie der Divergenzgrad zwischen den von HALTENORTH untersuchten Arten bestimmt werden kann.

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

In unseren Berechnungen können wir nur von Indiceswerten, die in der Tabelle 3 der HALTENORTH'schen Arbeit auf Seite 123 zusammengestellt sind, ausgehen. (Die absoluten Merkmalswerte wurden vom Autor leider nicht gegeben). Eine Art, den Löwen, nehmen wir als Standardgruppe an. Die Merkmalsabweichungen einzelner analysierter Merkmale der übrigen Arten dividieren wir durch die entsprechenden Standardabweichungen (Sigmen) der Löwen-Merkmale, um die absolut verschiedene Merkmalsgröße auf den gleichen Maßstab bringen zu können. Diese Berechnung ist einfach. Der Durchschnittswert der Alveolarlänge des Maxillare (das erste Merkmal in der Tab. 3) beim Löwen ist 38,77 $\pm$ 0,16, die entsprechende Standardabweichung (σ) ist $\pm$ 1,48. Beim Tiger sind die entsprechenden Werte M = 38,80 $\pm$ 0,24; $\sigma = \pm$ 1,39. Der Unterschied zwischen Tiger und Löwen beträgt 38,80 — 38,77 = + 0,03. In Sigmen des Standards ausgedrückt + 0,03 : 1,48 = + 0,02 σ. Der Unterschied zwischen dem Merkmal 2, Gesichtslänge des Maxillare, beträgt bei denselben Tieren (44,65 — 46,70): 1,99 = (— 2,05 : 1,99) = — 1,03 σ. Ebenso werden die übrigen Merkmale bei Tiger und anderen Arten behandelt. Die dadurch erhaltenen Größen stellen innerhalb jeder Art eine Zahlenreihe dar, die als Variation einer Eigenschaft, nämlich die Variation der Merkmalskorrelation beim Tiger, bezogen auf Löwen, betrachtet werden kann. Ueberträgt man diese Unterschiede nach dem Grade ihrer in Sigmen ausgedrückten Abweichungen von der Standardsippe auf die Abzisse und die Zahl der Merkmale, die die gleichen Abweichungen zeigen, auf die Ordinate, so erhält man eine Variationskurve der Merkmalssabweichungen (Abb. 1). In jedem Viereck der Kurve sind die durch Zahlen bezeichneten Merkmale selbst zusammengestellt. Die Zahlen entsprechen jenen in Abb. 3 von HALTENORTH (1937).

Abb. 1. Variation der Merkmalsabweichungen des Tigers bezogen auf Löwen. M = + 0,5 σ; $\sigma = \pm$ 1,64 σ.



Eine Reihe von Merkmalen beim Tiger zeigen kleine Abweichungen von den entsprechenden Merkmalen beim Löwen (die Abweichungen von — 0,5 bis σ

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

+ 0,5 σ). Das sind die Merkmale 1, 5, 7, 10 usw., insgesamt 28 Merkmale, die den höchsten Gipfel der Kurve bilden. Die stärksten Abweichungen zeigen die Merkmale 31 (von + 5,5 bis + 6,5) und 53 (von — 3,5 bis — 2,5). Diese Kurve ist einer binomialen ähnlich, was auf die enge morphologische Verwandtschaft beider Arten hinweist. Den Divergenzgrad zwischen beiden Arten bestimmen wir durch die Standardabweichung dieser Kurve, die wir mit dem großen deutschen Ꞩ bezeichnen. Wir berechnen diese Größe S = ± 1,64 σ.

Die Arten Jaguar und Leopard, bezogen auf Löwen, ergeben ähnliche Resultate, doch ist die Divergenz bei ihnen bedeutend höher, beim Jaguar ist Ꞩ = ± 1,92 σ, beim Leopard ± 1,93 σ.

Die Variation der Merkmalsunterschiede der drei nächsten Arten Puma, Nebelparder und Irbis ergeben ein auffallend höheres Ꞩ. Beim Puma ist Ꞩ = ± 2,66 σ, beim Nebelparder = ± 2,83 σ und beim Irbis = ± 2,88 σ. Auf Abb. 2 ist die Variation der Merkmalsabweichungen beim Puma dargestellt. Die Variationsbreite ist in diesem Fall viel größer als beim Tiger (von — 5,5 σ bis + 6,5 σ. Die Zahl der übereinstimmenden Merkmale ist geringer. Es sind die Merkmale 13, 19, 22, 32 usw. Die Kurve ist deutlich bimodal, und weist auf eine starke Disproportion in der Entwicklung der Merkmale, bezogen auf den Löwen, hin.

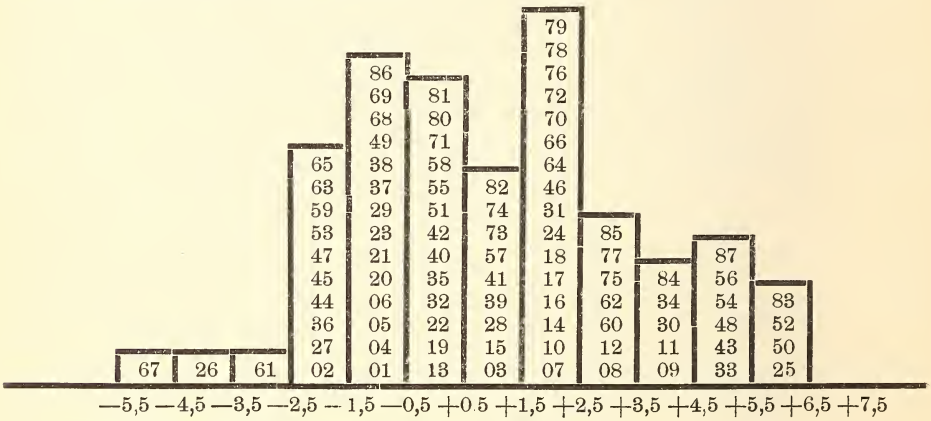


Abb. 2. Variation der Merkmalsabweichungen des Puma bezogen auf Löwen.
M = + 1,03 σ; Ꞩ = ± 2,66 σ.

Das Verhältnis zwischen den Merkmalen des Löwen und des Geparden stellt eine weitere Erhöhung der Variation der Merkmalsabweichungen dar. (Abb. 3). Die Variationsbreite ist hier besonders stark. Die Merkmale variieren von — 6,5 σ bis + 10,5 σ. Die Kurve ist bimodal. Die Standardabweichung vom Nullpunkt gezählt ist Ꞩ = ± 3,44 σ. Auf dieser und auf der vorstehenden Kurve sehen wir eine auffallende Verschiebung der Merkmale (des Durchschnittswertes der Abweichungsvariation) zur Plusrichtung, die durchschnittlich beim Geparden + 2,07 σ ist. Diese Verschiebung ist künstlich durch die Division aller Merkmale durch die Basallänge des Schädels erhalten worden und darf nicht so aufgefaßt werden, als seien die Merkmale des Geparden bzw. des Puma stärker entwickelt als die des Löwen. Genau das Umgekehrte ist der Fall. Durch die Division aller Merkmale durch die Basallänge des Schädels wurde das richtige Verhältnis der Merkmale beider Arten entstellt. Hätte HALTENORTH nicht mit Indices, sondern mit absoluten Merkmalen gearbeitet, so könnten wir auf unseren Kurven der Merkmalsabweichungen alle Unterschiede zwischen den Arten direkt ablesen, und zwar in der für jede Art typischen Größe.

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

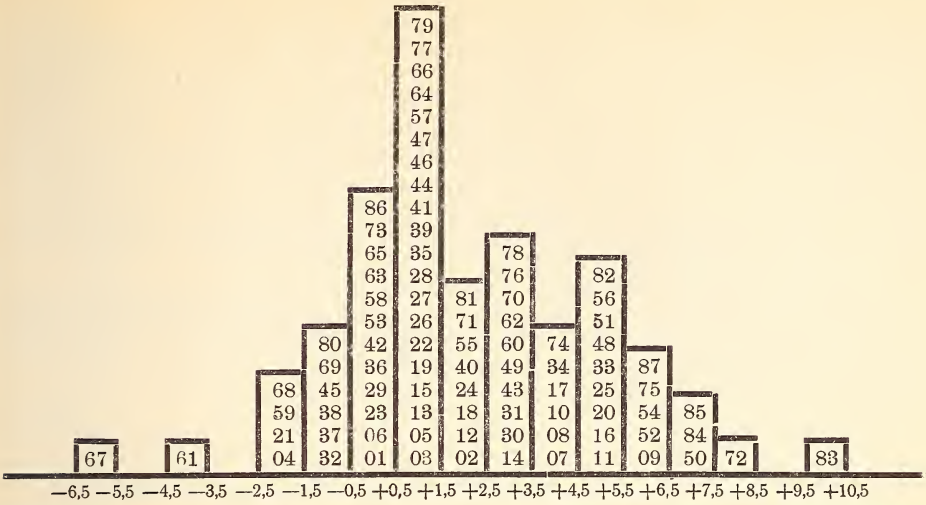


Abb. 3. Variation der Merkmalsabweichungen des Geparden bezogen auf Löwen. $M = + 2{,}07\ \sigma$; $\mathfrak{S} = \pm 3{,}44\ \sigma$.

An jeder der von uns gezeigten Kurven der Merkmalsabweichungen sind alle gemessenen Merkmale der bestimmten Art in bezug auf die Merkmale des Standards klar zu sehen. Wir sehen somit, welche und wie viele Merkmale zweier Gruppen übereinstimmen, welche abweichen und wie groß diese Abweichung ist; also, ob sich die Abweichung eines Merkmals noch innerhalb der individuellen Variation der Standardgruppe befindet, oder über 3 Sigmen weit hinausgeht. Mit Hilfe dieser Methode können wir weiter die durchschnittliche Divergenz aller Merkmale vom Standard bestimmen. Als Divergenzkoeffizient dient auch hier die Standardabweichung $\mathfrak{S}$.

Bei der Berechnung des Divergenzkoeffizienten zwischen zwei systematischen Kategorien, Unterarten oder Arten, muß man die Merkmalsabweichungen mit den Sigmen beider Gruppen abwerten, d. h. nicht nur die Merkmalsabweichungen z. B. des Tigers, bezogen auf Merkmale des Löwen, sondern auch die Merkmale des Löwen, bezogen auf den Tiger. Den letzten Divergenzkoeffizienten beim Löwen habe ich berechnet. Er ist 1,69 σ. Er unterscheidet sich vom reziproken Divergenzkoeffizienten ($\mathfrak{S} = \pm 1{,}64\ \sigma$) unreell. Das braucht aber nicht immer so zu sein. Die Merkmale einer Gruppe können stärker variieren als die Merkmale einer anderen. In diesem Fall bekommt man bei der beiderseitigen Berechnung des Divergenzkoeffizienten verschiedene Werte. Dieser scheinbare Widerspruch gibt aber die richtige Beziehung zwischen beiden Gruppen wieder und das bedeutet für einen Biometriker sehr viel. Das bedeutet, daß sich einzelne extreme Varianten einer Gruppe stärker den Durchschnittswerten einer anderen Gruppe nähern als umgekehrt. Anders gesagt, mit Hilfe der $\mathfrak{S}$-Methode berücksichtigen wir nicht nur die Unterschiede zwischen den Mittelwerten, sondern auch die extremen Abweichungen. Alles eben Gesagte kann aber nicht für das Material von HALTENORTH gelten, weil dieses Material aus heterogenen Bestandteilen zusammengesetzt ist.

Die durch die oben erwähnte Berechnung erhaltenen Resultate können wir jetzt für die Bestimmung der verwandtschaftlichen Stellung der Großkatzen zum Löwen, ebenso wie jede einzelne Art zu einer anderen, verwerten. Abb. 4 stellt ein Schema der Einteilung der Großkatzen in systematischen Kategorien in bezug auf die Löwenmerkmale dar. Auf der Abzisse sind 4 Stufen

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

der systematischen Divergenz; 1. subspezifische, 2. artmäßige, 3. gattungsmäßige und 4. höher divergierende Kategorien dargestellt. Die Ordinate stellt eine Skala der Divergenz in Sigmen der Merkmale des Löwen dar. Zwischen 0 und $\pm$ 1 σ haben wir in den Messungen von HALTENORTH keine einzige Gruppe. Zwischen $\pm$ 1 σ und 2 σ befinden sich drei Arten: Tiger, Jaguar und Leopard. Drei dem Löwen ferner stehende Formen ergaben ein $\mathfrak{S}$, das zwischen $\pm$ 2 σ und $\pm$ 3 σ liegt. Das sind die Arten Puma, Nebelparder und Irbis. Die höchste Abweichung zeigt der Gepard. Die Zickzacke an der aufsteigenden Kurve bedeuten die zu vermutenden Transgressionen zwischen den systematischen Kategorien der Feliden.

Wir könnten die Beziehungen der Merkmale aller Arten auf Tiger, auf Jaguar usw. berechnen, wir könnten weiter den Konvergenzkoeffizienten durch die Bestimmung der Korrelation zwischen den Merkmalen von je zwei Arten feststellen; das lohnt wegen der Mängel des Materials aber nicht.

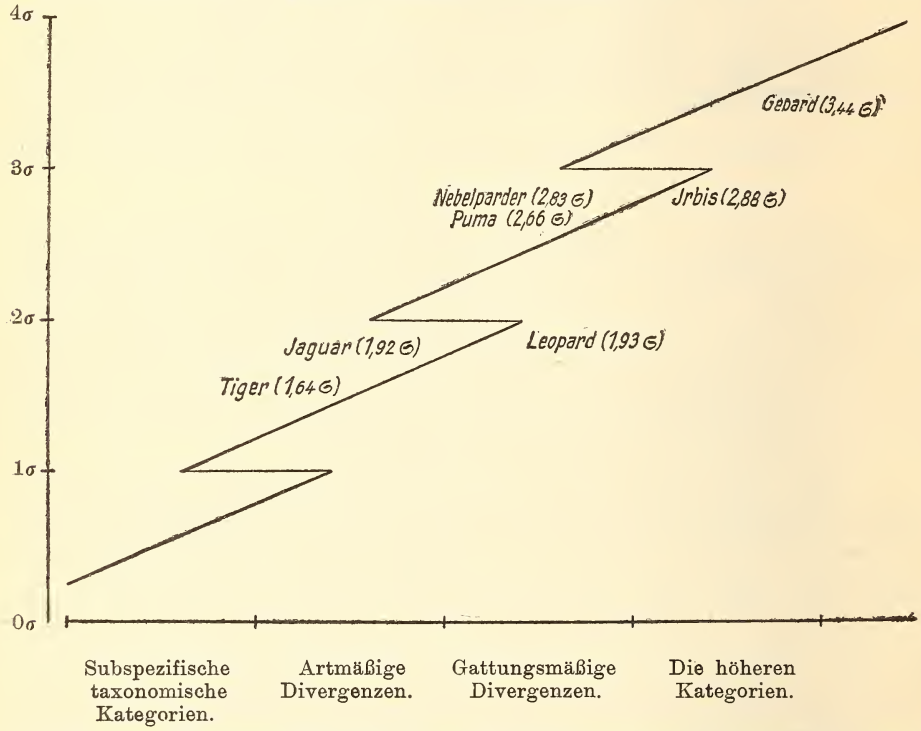


Abb. 4. Schema der Einteilung der Großkatzen in systematische Kategorien in bezug auf die Löwenmerkmale.

Zum Schluß wollen wir nun betonen, daß die mit Hilfe der $\mathfrak{S}$-Methode erhaltenen Divergenzkoeffizienten bei den Großkatzen gut mit den Beschreibungen einzelner Merkmale von HALTENORTH übereinstimmen (siehe z. B. Seite 114, HALTENORTH 1937), aber nicht in allen Fällen mit seiner Einteilung in systematische Kategorien. Dieses Problem können wir noch nicht endgültig lösen, weil ein einwandfreies Material noch fehlt und unsere Kenntnisse über Feliden noch sehr mangelhaft sind. Es ist indessen durchaus notwendig, an Hand eines großen und sowohl geographisch als auch geschlechtlich bestimmten Materials die oben niedergelegten Ausführungen zu ergänzen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1940

Band/Volume: 14

Autor(en)/Author(s): Zarapkin S.R.

Artikel/Article: 5.) Zur Frage der verwandtschaftlichen Stellung der Großkatzen zueinander. 220-224