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

— (1959): Fledermäuse aus Ostafrika. Über eine Sammlung von Chiropteren aus Kenia und Tanganyika mit ethologischen und ökologischen Beobachtungen. Zool. Jb. **87**, 13—42.
— (1968): Der Flug von *Eidolon helvum*. Natur u. Museum **98**, 181—194.
Marshall, A. J. (1947): The breeding cycle of an equatorial bat *(Pteropus giganteus* of Ceylon). Proc. Linn. Soc. Lond. **159**, 103—111.
McCann, C. (1934): Notes on the flying fox (*Pteropus giganteus*, Brünn.) J. Bombay Nat. Hist. Soc. **37**, 143—149.
Möhres, F. P. (1953): Ultraschallorientierung auch bei Flughunden (Macrochiroptera-Pteropodidae) Naturwiss. **40**, 536—537.
Möhres, F. P., und Kulzer, E. (1956): Über die Orientierung der Flughunde (Chiroptera-Pteropodidae). Z. vergl. Physiol. **38**, 1—20.
Mutere, F. A. (1967): The breeding biology of equatorial vertebrates: Reproduction in the fruit bat, *Eidolon helvum*, at latiude 0°20' N. J. Zool. Lond. **153**, 153—161.
Nelson, J. E. (1964): Vocal communication in Australian flying foxes (Pteropodidae, Megachiroptera). Z. Tierpsychol. **27**, 857—870.
— (1965 a): Movements of Australian flying foxes (Pteropodidae, Megachiroptera). Aust. J. Zool. **13**, 53—73.
— (1965 b): Behaviour of Australian Pteropodidae (Megachiroptera). Animal. Behav. **13**, 544—557.
Neuweiler, G. (1962): Das Verhalten indischer Flughunde, *Pteropus giganteus gig.* Brünn. Naturwiss. **49**, 614—615.
— (1962 b): Bau und Leistung des Flughundauges *(Pteropus giganteus gig.* Brünn.) Z. vergl. Physiol. **46**, 13—56.
— (1968): Verhaltensbeobachtungen an einer indischen Flughundkolonie *Pteropus giganteus giganteus* Brünn.). Z. Tierpsychol. im Druck.
Ogilvie, W., and M. B. (1964): Observation of a roost of yellow or giant fruit-eating bats, *Eidolon helvum*. J. Mammal. **45**, 309—311.
Ratcliffe, F. N. (1931): The flying fox *(Pteropus)* in Australia. C. S. I. R. Bull. **53**, 1—81.
— (1932): Notes on the fruit bats *(Pteropus sp.)* of Australia. J. Anim. Ecol. **1**, 32—57.
Rensch, B. (1930): Eine biologische Reise nach den kleinen Sunda-Inseln, Berlin, 1930, 229—231.
Verschuren, J. (1957): Ecologie, Biologie et Systematique des Chiroptères; in: Exploration du Parc National de la Garamba, Mission H. De Saeger, **7**, 1—473.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Erwin Kulzer, Zoophysiologisches Institut der Universität, 74 Tübingen, Hölderlinstr. 12

Zum Einfluß der geographischen und altersbedingten Variabilität bei der Bestimmung von *Neomys*-Mandibeln mit Hilfe der Diskriminanzanalyse

Von Udo Rempe und Paul Bühler

Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrecht-Universität in Kiel
Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. W. Herre
und dem Zoologischen Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule in Stuttgart-Hohenheim
Direktor: Prof. Dr. O. Pflugfelder

Eingang des Ms. 24. 5. 1968

In den letzten Jahren sind multivariate biometrische Verfahren auch in der Säugetierkunde wiederholt angewandt worden (z. B. Ashton and al. 1957, Jolicoeur 1959, Campbell 1963, Groves 1963, Bühler 1964, Seal 1964, Rempe 1965, Amtmann 1966). Mit dieser Entwicklung hat sich aber der Kreis der Zoologen, die derartige Methoden

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

beherrschen und die Rechenergebnisse zu interpretieren vermögen, nicht in dem zu wünschenden Umfange erhöht. Bei jeder naturwissenschaftlichen Methode ist es jedoch notwendig, daß ein Kreis kritischer Leser in der Lage ist, die Aussagekraft der mit diesem Verfahren erzielten Ergebnisse zu beurteilen, da durch den Austausch sachkundiger Kritik und durch gegenseitige Anregung die Forschungsarbeit des einzelnen wesentlich gefördert wird.

Es ist daher begrüßenswert, daß Pieper (1965) bei der Bestimmung von *Neomys*-Mandibeln aus Schleiereulengewöllen nicht nur eine von Bühler (1964) mit Hilfe der Diskriminanzanalyse (= Trennverfahren bei Linder 1960) errechnete Formel benutzte, sondern sich darüber hinaus um ein Verständnis der Grundlagen des Rechenverfahrens bemühte. Zu den Gedanken, die er zur Diskussion stellte, möchten wir im folgenden Stellung nehmen.

Fragestellung und Befunde der Arbeit Bühlers (1964)

Zum Verständnis des Folgenden seien zunächst noch einmal die Fragestellung und die Befunde Bühlers zusammengefaßt.

Die rundschwänzige Wasserspitzmaus *Neomys anomalus milleri* war bis 1950 nur von wenigen Fundorten bekannt und galt als selten. Im Laufe der Jahre wurden die Tiere aber auch in Gebieten gefangen, wo man sie nicht erwartet hatte. Es wurde offensichtlich, daß diese Wasserspitzmaus wahrscheinlich noch in vielen Teilen Deutschlands unentdeckt vorkam. Für die lückenhafte Kenntnis über die Verbreitung der Tierart waren 2 Gründe anzuführen: 1.) das Tier lebt in Biotopen, die beim Fallenstellen wenig berücksichtigt werden und 2.) die Schädel konnten vor der Bearbeitung durch Bühler nicht sicher von denen der gewöhnlichen Wasserspitzmaus *Neomys fodiens* unterschieden werden. Hätte die Möglichkeit bestanden, die Schädel der beiden Arten sicher zu trennen, so wäre die Ungewißheit über die Verbreitung von *Neomys anomalus milleri* verhältnismäßig leicht durch die Untersuchung von *Neomys*-Resten aus Eulengewöllen zu klären gewesen. Deshalb vermaß Bühler 61 präparierte und trockene *Neomys fodiens fodiens*- und 45 *Neomys anomalus milleri*-Schädel von in Mitteleuropa in Fallen gefangenen Tieren. Mit der Diskriminanzanalyse konnte er eine Formel berechnen, die die richtige Bestimmung der Mehrzahl der Schädel ermöglichte. Dabei beschränkte er sich auf 6 Maße des Unterkiefers, da der Unterkiefer relativ häufig in gut erhaltenem Zustand in den Gewöllen zu finden ist. Um den Aufwand bei der Vermessung zu bestimmender Mandibeln und beim Ausrechnen der zur Artbestimmung erforderlichen Zahlenwerte zu reduzieren, wurden 3 der Maße ausgeschlossen, die keine Verbesserung der Bestimmungen ermöglichten (dazu wurde eine Backward-Elimination benutzt). Bühler kam zu folgendem Ergebnis:

Wenn man an einem Unterkiefer einer mitteleuropäischen *Neomys* die Mandibellänge, die Unterkieferasthöhe und die untere Zahnreihenlänge in mm mit 2 Stellen hinter dem Komma mißt und die Meßwerte in die folgende Formel einsetzt

(1) X = -Mandibellänge + 2.58 · Unterkieferasthöhe + 2.78 · untere Zahnreihenlänge,

so erhält man im allgemeinen bei *Neomys anomalus milleri* für X Ergebnisse, die kleiner als 18.43 sind; bei *Neomys fodiens fodiens* bekommt man für X Zahlen, die über 18.43 liegen.

Von den zur Berechnung benutzten Tieren entsprachen bis auf ein Individuum alle diesem Ergebnis (Abb. 5 bei Bühler 1964). Nur der Unterkiefer einer einzigen *Neomys fodiens* (Sammlung J. Niethammer Nr. 479) aus der Steiermark ergab bei folgenden Meßwerten

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

Mandibellänge	10.65 mm
Unterkieferasthöhe	4.42 mm
untere Zahnreihenlänge	6.30 mm

mit

$$X = -10.65 + 2.58 \cdot 4.42 + 2.78 \cdot 6.30 = 18.2676$$

eine fehlerhafte Bestimmung als *Neomys anomalus*.

Nachträglich wurde die Zuverlässigkeit der Formel an 20 *N. fodiens* und 6 *N. anomalus* überprüft, die nach Abschluß der Berechnungen in Fallen gefangen worden waren; sie wurden alle richtig bestimmt. Das gesamte Material von 81 *N. fodiens*- und 51 *N. milleri*-Schädeln enthielt ♂♂ und ♀♀, junge und alte Tiere, sowie Individuen von verschiedenen mitteleuropäischen Fundplätzen. Da trotz dieser Heterogenität bis auf einen Unterkiefer alle *Neomys*-Mandibeln richtig bestimmt wurden, war damit zu rechnen, daß man auch dort in Mitteleuropa aus Eulengewöllen herausgelesene *Neomys*-Mandibeln mittels der Formel bestimmen könne, wo bisher noch keine *N. anomalus* in die Fallen gegangen waren. Die von Bühler untersuchte Stichprobe schien durchaus repräsentativ für die Gesamtheit der mitteleuropäischen *Neomys*-Populationen zu sein.

Die Abhängigkeit der Anforderungen an das Datenmaterial für eine Diskriminanzanalyse von der zu lösenden Aufgabe

Pieper bezweifelt diesen Schluß Bühlers. Um jedoch seine Argumente wirklich abschätzen zu können, muß man als erstes feststellen, bei welchen Aufgabenbereichen Diskriminanzanalysen in der Mammologie benutzt werden und welche Voraussetzungen das Datenmaterial bei den verschiedenen Fragestellungen erfüllen muß. In der Säugetierkunde sind vor allem 3 Aufgaben zu nennen, bei denen Diskriminanzanalysen als Hilfsmittel herangezogen werden können: 1. zu taxonomischen Bestimmungszwecken, 2. zur Untersuchung mutmaßlicher Introgressionen und 3. zur Divergenzschätzung mittels des verallgemeinerten Abstandes bei phylogenetisch-systematischen Studien.

Die erste Aufgabe unterscheidet sich wesentlich von den beiden anderen: Die zu berechnenden Formeln sollen sich auf möglichst wenige, leicht zu messende Maße stützen, um eine schnelle Bestimmung zu ermöglichen. Wenn eine Formel mit 3 Meßstrecken auch nur 90 % der Individuen richtig bestimmt, wird man sie trotzdem gegenüber einer Formel mit 10 schwer zu messenden Maßen vorziehen, die 99.5 % der Tiere richtig bestimmt. Der Wert einer solchen Formel kann auch vom Nicht-Biometriker leicht überprüft werden: entweder sie gestattet die Bestimmung der zu unterscheidenden Tierformen oder sie erfüllt ihre Aufgabe nur mangelhaft. Den Berechnungen Bühlers lag diese erste Fragestellung zugrunde. Pieper dagegen nennt keine konkreten Beispiele, in denen die Formel zu Fehlbestimmungen führte, sondern stellt an die Methodik die Ansprüche, die bei den zwei anderen Anwendungsbereichen der Diskriminanzanalyse durchaus bedeutungsvoll sind und dort teils auch schon vor der Arbeit Piepers berücksichtigt wurden (Rempe 1965, Burnaby 1966, Hellmuth und Rempe 1968), die aber bei zu Bestimmungszwecken durchgeführten Diskriminanzanalysen nur auf Kosten der praktischen Anwendbarkeit der Formeln beachtet werden könnten.

Bei den beiden anderen Anwendungsbereichen sind die Anforderungen an die Diskriminanzanalyse ganz anderer Natur; die Ergebnisse müssen unabhängig von der geographischen Variabilität, von Alters- und Geschlechtsunterschieden sein. Bei der Divergenzschätzung wird man möglichst viele Maße eines zu untersuchenden Merkmalskomplexes heranziehen, um die bestehenden Korrelationen optimal berücksichtigen zu können. Die maximal faßbare von innerartlichen Schwankungen verschiedene und unabhängige Divergenz ist das Ziel solcher Untersuchungen. Auch bei der Erforschung

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

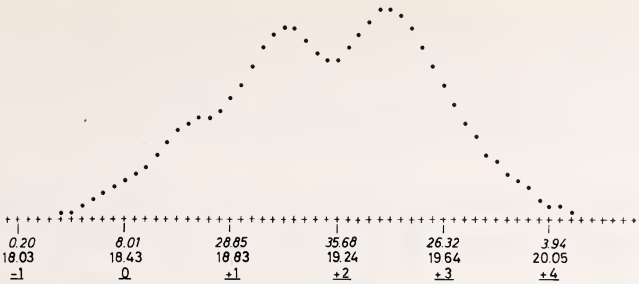

Abb. 1

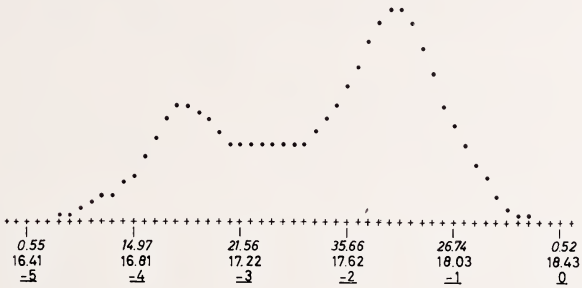

Abb. 2

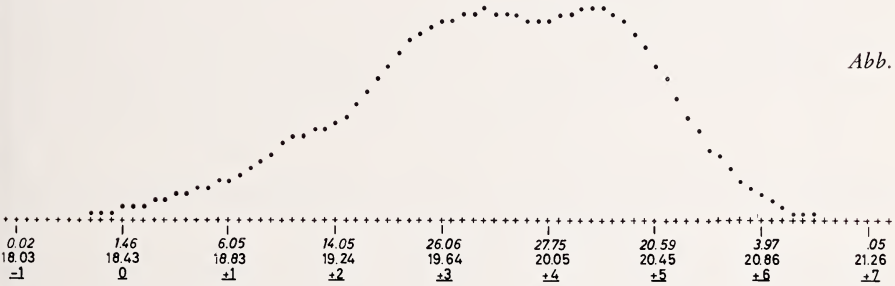

Abb. 3

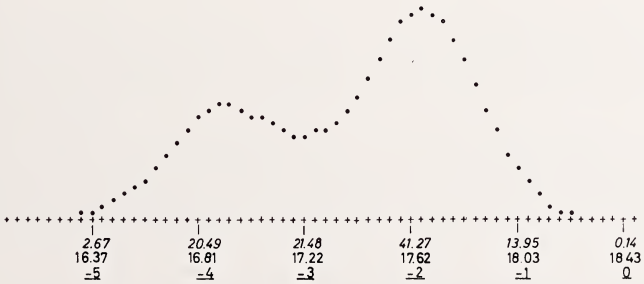

Abb. 4

Häufigkeitsverteilungen verallgemeinerter Trennwerte (unterstrichene Zahlen), bzw. von Komplexmerkmalen (nach Formel 1) (gewöhnliche Zahlen). Die Einzelwerte wurden nach Formel 7 auf N Werte vermehrt. Die kursiven Zahlen geben die Häufigkeit in % von N an.

Abb. 1. Neomys fodiens aus Oberbayern mit starker Zahnabnutzung (N = 92). – *Abb. 2. Neomys anomalus milleri* aus Baden-Württemberg mit schwacher Zahnabnutzung (N = 62). – *Abb. 3.* Alle *Neomys fodiens* (N = 1104). – *Abb. 4.* Alle *Neomys anomalus milleri* (N = 372).

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

mutmaßlicher Introgressionen ist der Schwierigkeitsgrad der berechneten Formeln von geringer Bedeutung; vielmehr müssen Trennformeln mit einem Übermaß an Trennwirkung erzielt werden, die auch bei Konvergenz zwischen einzelnen geographischen Subspezies der zu unterscheidenden Arten eine sichere Trennung gestatten und die nur bei wirklichen Bastardpopulationen versagen (Rempe 1965).

Inwieweit muß eine Trennformel zu Bestimmungszwecken unabhängig von der geographischen Variabilität sein?

Da Pieper es für nötig hielt, daß bei einer Formel zum Bestimmen von *Neomys*-Mandibeln die geographische Variabilität in einem noch stärkeren Maße berücksichtigt wird, als dies bereits durch Bühler geschah, haben wir zunächst nochmals überprüft, inwieweit sich überhaupt Unterschiede im Alter, im Geschlecht und in der Herkunft auf die mit der Formel Bühlers berechneten X-Werte auswirken. Diese Untersuchungen sind im Anhang I zusammengestellt worden. Sie zeigen, daß auch eine andersartige zahlenmäßige Zusammensetzung des Materials aus den verschiedenen Alters-, Geschlechts- und Fundortgruppen keine schlechteren Ergebnisse liefert, als sie von Bühler 1964 erwartet wurden.

Trotzdem fordert Pieper, daß „von Serie zu Serie jeweils neue Trennwerte zu berechnen" sind, womit er wahrscheinlich sagen wollte, daß für jeden Fundort gesondert die Trennformeln zu ermitteln seien. Wenn man aber das Vorkommen von *Neomys anomalus* für eine bestimmte Gegend auf Grund von Eulengewöllen nachweisen will, weil die Tiere noch nicht in Fallen gefangen worden sind, hilft dieser Vorschlag wenig; wollte man nämlich für diese Gegend eine eigene Formel berechnen, so benötigte man hierzu Fallenfänge aus diesem Gebiet; dann aber wäre die Art bereits für diesen Fundort nachgewiesen, und die Berechnung von Trennformeln, sowie die Untersuchung der Eulengewölle wäre müßig. Eigenartigerweise veröffentlicht aber Pieper Maße von 344 *N. fodiens*- und 91 *N. anomalus*-Unterkiefern, die aus Eulengewöllen stammen. Vor der Bestimmung wurden anscheinend keine neuen Formeln berechnet, da z. B. für die Umgebung von Fulda, von wo 190 dieser von Pieper vermessenen Mandibeln stammen, bisher Fallenfänge nicht beschrieben worden sind. So werden also anscheinend die Ergebnisse Bühlers zum Nachweis der rundschwänzigen Wasserspitzmäuse durch Pieper selbst benutzt, andererseits aber die Grundlage für diesen Nachweis von ihm angezweifelt.

Pieper versucht seine Ansicht mit dem Hinweis zu begründen, daß die Merkmale, die bei der Berechnung der Trennwerte benutzt werden und die auch zur Ermittlung der Trennformel selbst herangezogen wurden, also die Mandibellänge, die Unterkieferasthöhe und die untere Zahnreihenlänge, geographisch variieren. Da nach der Ansicht Piepers die errechnete Trennformel „letzten Endes von der Differenz der Mittelwerte der beiden zu vergleichenden Serien sowie ihrer Standardabweichungen" abhänge, müßten sich auch die Mittelwerte der Trennwerte (im Sinne Linders 1951, nicht im Sinne Amtmanns 1965) oder der Komplexmerkmale (Bühler 1964) der verschiedenen Fundorte unterscheiden. Dabei wird aber vernachlässigt, daß gerade die Korrelation *zwischen* den Merkmalen einen wesentlichen Einfluß auf die Rechenergebnisse hat. Obzwar es also *möglich* ist, daß infolge der geographischen Variabilität auch die Trennwerte geographisch variieren, ist es *nicht ausgeschlossen,* daß die Trennwerte an allen Fundorten gleich bleiben; es sei z. B. auf die erst in den letzten Jahren entwickelten Modifikationen des Trennverfahrens (Rempe 1965, Burnaby 1966, Hellmuth und Rempe 1968 und Anhang II dieser Arbeit) verwiesen, durch die Mehrgipfeligkeiten der Häufigkeitsverteilungen der Trennwerte systematisch eliminiert werden können, wenn die Mehrgipfeligkeit durch Alters-, Geschlechts- und Herkunftsunterschiede bedingt ist. Aber

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

auch ohne die Benutzung dieser sehr schwierigen Verfahren läßt sich demonstrieren, daß eine Trennformel unabhängig von den Unterschieden in den Mittelwerten der in ihr benutzten Maße sein kann. In Tabelle 1 sind für zwei Fundorte fiktive Mittelwerte der 3 Mandibelmaße zusammengestellt worden.

Tabelle 1

Fundort	1	2
Unterkieferasthöhe	5.29 mm	3.85 mm
Untere Zahnreihenlänge	7.00 mm	5.90 mm
Mandibellänge	14.7 mm	8.0 mm

Setzen wir diese Mittelwerte in die Trennformel Bühlers ein, so erhalten wir im Widerspruch zu den Erwägungen Piepers trotz erheblicher Unterschiede in den Mittelwerten der Einzelmaße annähernd gleiche Trennwerte von etwa 18.43. Es gilt nämlich

$$-14.7 + 2.58 \cdot 5.29 + 2.78 \cdot 7.00 \approx -8.0 + 2.58 \cdot 3.85 + 2.78 \cdot 5.90.$$

Im vorliegenden Beispiel ist es aber sogar gleichgültig, ob die Trennwerte geographisch variieren. Wichtig ist nur, daß sie bei mitteleuropäischen *Neomys fodiens* möglichst selten kleiner als 18.43 werden und bei mitteleuropäischen *Neomys anomalus* nur in wenigen Fällen 18.43 überschreiten. Daß man dieses Ziel erreichen kann, indem man aus den möglichen Fundorten, Altersstufen usw. eine Zufallsstichprobe zieht, und nicht von jedem denkbaren Fundort viele Tiere vermißt, hat die praktische Erprobung der Formel Bühlers bislang erwiesen. Einzelne Fehlbestimmungen sind zwar möglich; da man jedoch den Nachweis von *Neomys anomalus* sowieso nicht auf eine einzelne Mandibel stützen wird, können diese falschen Klassifikationen vernachlässigt werden. Auch wenn man die Häufigkeitsverteilungen der Trennwerte von *Neomys*-Mandibeln aus Eulengewöllen vom gleichen Fundort aufzeichnet, dürfte alleine schon die Zweigipfeligkeit zum Nachweis beider Arten ausreichen.

Auf welchen Merkmalen beruht die Trennbarkeit der Neomys-Mandibeln mit der Trennformel?

Pieper steht mit seinem Wunsch, sich selbst ein Urteil über die Aussagekraft von mit der Diskriminanzanalyse erzielten Ergebnissen bilden zu können, zweifellos nicht alleine da.

In den verbreiteten Lehrbüchern fehlt eine leicht faßbare Darstellung der Grundlagen der Diskriminanzanalyse. Wir wollen deshalb skizzieren, auf welchen am Unterkiefer sichtbaren Merkmalen die Bestimmbarkeit von *Neomys*-Mandibeln mit der Trennformel beruht.

Setzt man in die von Bühler publizierte Formel (1) die 3 Meßwerte von Mandibellänge, Unterkieferasthöhe und unterer Zahnreihenlänge eines Unterkiefers ein, so kann es geschehen, daß man einen Wert $X = 18.43$ erhält; dann ist keine Bestimmung möglich; das ist bei allen Kombinationen von Meßwerten der Fall, die folgende Gleichung erfüllen:

$$18.43 = -\text{Mandibellänge} + 2.58 \cdot \text{Unterkieferasthöhe} + 2.78 \cdot \text{untere Zahnreihenlänge} \tag{2}$$

Nach Hellmuth und Rempe (1968) kann man diese Formel etwas umordnen.

$$\text{kritische Mandibellänge} = 2.58 \cdot \text{Unterkieferasthöhe} + 2.78 \cdot \text{untere Zahnreihenlänge} - 18.43. \tag{3}$$

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

Tabelle 2

Unterkieferasthöhe in 1/100 mm	Untere Zahnreihenlänge in 1/100 mm																						
	590	595	600	605	610	615	620	625	630	635	640	645	650	655	660	665	670	675	680	685	690	695	700
385	79	80	81	83	84	85	87	88	90	91	92	94	95	97	98	99	101	102	104	105	106	108	109
388	79	81	82	83	85	86	88	89	90	92	93	95	96	97	99	100	102	103	104	106	107	109	110
391	80	81	83	84	86	87	88	90	91	93	94	95	97	98	100	101	102	104	105	107	108	109	111
394	81	82	84	85	86	88	89	91	92	93	95	96	98	99	100	102	103	105	106	107	109	110	111
397	82	83	84	86	87	89	90	91	93	94	96	97	98	100	101	102	104	105	107	108	109	111	112
400	82	84	85	87	88	89	91	92	94	95	96	98	99	100	102	103	105	106	107	109	110	112	113
403	83	85	86	87	89	90	92	93	94	96	97	98	100	101	103	104	105	107	108	110	111	112	114
406	84	85	87	88	90	91	92	94	95	96	98	99	101	102	103	105	106	108	109	110	112	113	115
409	85	86	88	89	90	92	93	94	96	97	99	100	101	103	104	106	107	108	110	111	113	114	115
412	86	87	88	90	91	92	94	95	97	98	99	101	102	104	105	106	108	109	111	112	113	115	116
415	86	88	89	90	92	93	95	96	97	99	100	102	103	104	106	107	109	110	111	113	114	115	117
418	87	88	90	91	93	94	95	97	98	100	101	102	104	105	107	108	109	111	112	113	115	116	118
421	88	89	91	92	93	95	96	98	99	100	102	103	105	106	107	109	110	111	113	114	116	117	118
424	89	90	91	93	94	96	97	98	100	101	103	104	105	107	108	109	111	112	114	115	116	118	119
427	89	91	92	94	95	96	98	99	101	102	103	105	106	107	109	110	112	113	114	116	117	119	120
430	90	92	93	94	96	97	98	100	101	103	104	105	107	108	110	111	112	114	115	117	118	119	121
433	91	92	94	95	96	98	99	101	102	103	105	106	108	109	110	112	113	115	116	117	119	120	122
436	92	93	94	96	97	99	100	101	103	104	106	107	108	110	111	113	114	115	117	118	120	121	122
439	92	94	95	97	98	99	101	102	104	105	106	108	109	111	112	113	115	116	118	119	120	122	123
442	93	95	96	97	99	100	102	103	104	106	107	109	110	111	113	114	115	117	118	120	121	122	124
445	94	95	97	98	100	101	102	104	105	107	108	109	111	112	113	115	116	118	119	120	122	123	125
448	95	96	98	99	100	102	103	105	106	107	109	110	111	113	114	116	117	118	120	121	123	124	125
451	96	97	98	100	101	103	104	105	107	108	109	111	112	114	115	116	118	119	121	122	123	125	126
454	96	98	99	101	102	103	105	106	107	109	110	112	113	114	116	117	119	120	121	123	124	126	127
457	97	99	100	101	103	104	105	107	108	110	111	112	114	115	117	118	119	121	122	124	125	126	128
460	98	99	101	102	103	105	106	108	109	110	112	113	115	116	117	119	120	122	123	124	126	127	128
463	99	100	101	103	104	106	107	108	110	111	113	114	115	117	118	120	121	122	124	125	126	128	129
466	99	101	102	104	105	106	108	109	111	112	113	115	116	118	119	120	122	123	124	126	127	129	130
469	100	102	103	104	106	107	109	110	111	113	114	116	117	118	120	121	122	124	125	127	128	129	131
472	101	102	104	105	107	108	109	111	112	114	115	116	118	119	120	122	123	125	126	127	129	130	132
475	102	103	105	106	107	109	110	111	113	114	116	117	118	120	121	123	124	125	127	128	130	131	132
478	103	104	105	107	108	109	111	112	114	115	116	118	119	121	122	123	125	126	128	129	130	132	133
481	103	105	106	107	109	110	112	113	114	116	117	119	120	121	123	124	126	127	128	130	131	133	134
484	104	105	107	108	110	111	112	114	115	117	118	119	121	122	124	125	126	128	129	131	132	133	135
487	105	106	108	109	110	112	113	115	116	117	119	120	122	123	124	126	127	128	130	131	133	134	135
490	106	107	108	110	111	113	114	115	117	118	120	121	122	124	125	126	128	129	131	132	133	135	136
493	106	108	109	111	112	113	115	116	118	119	120	122	123	124	126	127	129	130	131	133	134	136	137
496	107	109	110	111	113	114	116	117	118	120	121	122	124	125	127	128	129	131	132	134	135	136	138
499	108	109	111	112	114	115	116	118	119	120	122	123	125	126	127	129	130	132	133	134	136	137	139
502	109	110	112	113	114	116	117	118	120	121	123	124	125	127	128	130	131	132	134	135	137	138	139
505	110	111	112	114	115	116	118	119	121	122	123	125	126	128	129	130	132	133	135	136	137	139	140
508	110	112	113	114	116	117	119	120	121	123	124	126	127	128	130	131	133	134	135	137	138	139	141
511	111	112	114	115	117	118	119	121	122	124	125	126	128	129	131	132	133	135	136	137	139	140	142
514	112	113	115	116	117	119	120	122	123	124	126	127	129	130	131	133	134	135	137	138	140	141	142
517	113	114	115	117	118	120	121	122	124	125	127	128	129	131	132	133	135	136	138	139	140	142	143
520	113	115	116	118	119	120	122	123	124	126	127	129	130	131	133	134	136	137	138	140	141	143	144
523	114	116	117	118	120	121	122	124	125	127	128	129	131	132	134	135	136	138	139	141	142	143	145
526	115	116	118	119	120	122	123	125	126	127	129	130	132	133	134	136	137	139	140	141	143	144	146
529	116	117	118	120	121	123	124	125	127	128	130	131	132	134	135	137	138	139	141	142	144	145	146

Miß Mandibellänge, Unterkieferasthöhe und untere Zahnreihenlänge. Suche in der Tabelle eine kritische Mandibellänge. Ist die in 1/10 mm gemessene Mandibellänge größer als der Tabellenwert, so stammt der Unterkiefer wahrscheinlich von *Neomys anomalus milleri*, sonst wahrscheinlich von *Neomys fodiens*.

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

Für gegebene Meßwerte der Unterkieferasthöhe und der unteren Zahnreihenlänge läßt sich aus dieser Formel berechnen, bei welcher Mandibellänge keine Bestimmung möglich wäre. Das ist für alle unteren Zahnreihenlängen und alle Unterkieferasthöhen in Tabelle 2 geschehen. Mißt man eine Mandibellänge, die größer als die tabellierte „kritische Mandibellänge" ist, so muß der Wert X kleiner als 18.43 sein. Der Unterkiefer gehört also wahrscheinlich zu einer *Neomys anomalus*. Bei gleicher Unterkieferasthöhe und gleicher unterer Zahnreihenlänge haben somit *Neomys anomalus* im allgemeinen größere Unterkieferlängen als *Neomys fodiens*. *Neomys fodiens* mit geringen Meßwerten für Unterkieferasthöhe, Zahnreihenlänge und Unterkieferlänge haben also einen relativ höheren und kürzeren aufsteigenden Ast als *Neomys anomalus* mit großen Unterkiefern. Bei den wenigen mitteleuropäischen *Neomys fodiens*- oder *Neomys anomalus*-Unterkiefern, die sich noch nicht mit der Unterkieferasthöhe sicher bestimmen lassen, wird auf Grund dieses Formunterschiedes eine Zuordnung zu einer der beiden Arten möglich, die nur in seltenen Fällen fehlerhaft ist. Die tabellierten Grenzwerte sind ebenso wenig absolut sichere Konstanten wie irgendwelche Grenzwerte bei der Bestimmung nach Einzelmaßen. Sie sind allerdings so festgelegt, daß sie auf Grund der im untersuchten Material erfaßten Variabilität eine möglichst gute Zuordnung zu einer der Arten ermöglichen. Bei der Hinzuziehung neuen Materials können sie sich also durchaus etwas verschieben. Aber auch Grenzwerte herkömmlicher Bestimmungsschlüssel wie Farbangaben sind keine absoluten Konstanten. Trennformeln haben aber gegenüber Einzelmaßen, Farbangaben usw. den Vorteil, daß sie häufig noch eine eindeutige Zuordnung auf Grund mehrerer Meßstrecken erlauben, während die einfacheren Verfahren versagen. Daher kann die moderne Taxonomie auf dieses wichtige Hilfsmittel nicht verzichten. Die Kritik Piepers an der Diskriminanzanalyse ist unzureichend begründet; Hinweise auf Mängel können der Arbeit Piepers nicht entnommen werden.

ANHANG I

Die Verläßlichkeit der Artbestimmung von Neomys-Mandibeln

Bühler (1964) hatte sich bemüht, seine Ergebnisse auf Grund einer repräsentativen Stichprobe abzuleiten [Eine ausführliche allgemeinverständliche Darstellung der theoretischen Grundlagen der Stichprobenmethodik gibt Kellerer (1960)]. Will man die Merkmalsverteilung einer Tiergruppe erfassen, so ist es im allgemeinen weder möglich noch sinnvoll, alle Individuen der Population zu untersuchen; vielmehr lassen sich bei den meisten Fragestellungen bereits ausreichend genaue Ergebnisse mittels einer Stichprobe erreichen, die gleichmäßig alle Teile der Grundpopulation berücksichtigt. Man wird sich also bemühen, von möglichst vielen Fundorten Material zu bekommen. Vom ersten Fundort hat man eventuell ein junges ♂, vom nächsten ein altes ♀, vom dritten ein ♀ mittleren Alters usw. In die Merkmalsstreuung gehen dann sowohl individuelle Unterschiede als auch Unterschiede zwischen geographischen Gruppen, zwischen Altersklassen und zwischen ♂♂ und ♀♀ ein. So erhält man im Durchschnitt für alle möglichen berücksichtigten geographischen Gruppen, alle Altersklassen und beide Geschlechter das bestmögliche Gesamtergebnis. Das heißt natürlich nicht, daß das Ergebnis für alle Teile der Stichprobe gleich günstig wäre. Bei einer Diskriminanzanalyse können die ermittelten Trennformeln an einigen Fundorten oder für einzelne Altersgruppen, ♂♂ oder ♀♀, mehr Fehlbestimmungen geben, als bei anderen Untergruppen. Da man jedoch noch nicht weiß, welcher Fundort usw. als nächster untersucht werden wird, kann man die Fragestellung nicht auf einen Fundort beschränken. Für Serien von weiteren Fundorten werden die Ergebnisse sehr wahrscheinlich etwas von dem der ersten, zusammenfassenden Untersuchung abweichen — es werden weniger oder mehr Fehlbestimmungen

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

auftreten. Im Durchschnitt wird man aber auch bei allen späteren Untersuchungen Ergebnisse erhalten, die dem der ersten Untersuchung nahekommen, es sei denn, die Stichprobe der ersten Untersuchung ist nicht repräsentativ.

Man wird sich natürlich fragen, welches Ergebnis man im ungünstigsten Falle zu erwarten hat. Dazu muß man die Trennwerte oder Komplexmerkmale, wie Bühler sie bezeichnet, für die einzelnen Fundorte, Altersgruppen und die beiden Geschlechter jeweils getrennt ausrechnen. Diese Rechnungen lassen sich an einer Stichprobe durchführen, in der nicht einmal sämtliche Kombinationen aus den möglichen Fundorten, den 3 Altersgruppen und den Geschlechtern enthalten sind. Hierzu benutzt man eine Varianzanalyse (Ein Beispiel für die Anwendung einer Varianzanalyse bei säugetierkundlichen Fragestellungen veröffentlichten Amtmann und Amtmann [1965]).

a. Grundgedanken der geometrischen Varianzanalyse

Bei der geometrischen Varianzanalyse werden anfangs einige vereinfachende Annahmen gemacht. Dadurch wird es bei einem lückenhaften Material möglich, die tatsächlichen Verhältnisse in einem durch die Voraussetzungen festgesetzten Rahmen zu approximieren. Es wird in diesem Fall z. B. gefragt, wie sich ♂♂ und ♀♀ bei gleichem Zahnabnutzungsgrad und gleicher Herkunft im Mittel aller Zahnabnutzungsgradklassen und aller Herkunftsklassen unterscheiden. Daß der Sexualdimorphismus sich mit dem Alter und dem Fundort ändern kann, wird also a priori bei der Untersuchung nicht berücksichtigt. Wegen des geringen Materials ist solch ein Mittelwert auch das einzige Erreichbare.

Wir wollen also annehmen, der Mittelwert der Unterkieferasthöhe südwestdeutscher *Neomys anomalis* ♀♀ mit dem Zahnabnutzungsgrad „schwach" sei

$$m = 4.216 \text{ mm}.$$

Auf Grund der Unterschiede zwischen ♂♂ und ♀♀ gleichen Geschlechts und gleichen Alters sei erkannt worden, daß der Mittelwert der Unterkieferasthöhe südwestdeutscher *Neomys anomalus* ♂♂ mit dem Zahnabnutzungsgrad „schwach" um 0.84 % größer sei oder daß er das $b = 1.0084$fache von m betrage. Multiplikation von b und m ergibt also den Mittelwert der ♂♂ vom gleichen Fundort, mit dem gleichen Zahnabnutzungsgrad.

$$m \cdot b = 4.251 \text{ mm}.$$

Diese Berechnung basiert auf der Annahme, daß bei allen Altersgruppen und an allen Fundorten ein Wert von b = 1.0084 gefunden wird. Das ist natürlich nicht der Fall, aber die sonst für die einzelnen Fundorte und Altersgruppen berechneten prozentualen Geschlechtsdifferenzen weichen minimal von diesem b-Wert ab. Ähnlich geht man bei den Altersgruppen vor. Bei gleichem Fundort und gleichem Geschlecht möge die Unterkieferasthöhe beim Zahnabnutzungsgrad „mittelstark" um 0.14 % niedriger, beim Zahnabnutzungsgrad „stark" um 0.63 % höher als beim Zahnabnutzungsgrad „schwach" sein. Kennt man also für ♂♂ aus Süddeutschland mit dem Zahnabnutzungsgrad „schwach" den Mittelwert, so führt Multiplikation mit $a_1 = .9986$ zum Mittelwert beim Zahnabnutzungsgrad „mittelstark" und Multiplikation mit $a_2 = 1.0063$ zum Mittelwert beim Zahnabnutzungsgrad „stark". Als Mittelwerte fänden wir:

1. ♂♂ Südwestdeutschland, Zahnabnutzungsgrad „mittelstark"
   $a_1 \cdot (m \cdot b) = .9986 \cdot 4.251 \text{ mm} = 4.245 \text{ mm}$

2. ♂♂ Südwestdeutschland, Zahnabnutzungsgrad „stark"
   $a_2 \cdot (m \cdot b) = 1.0063 \cdot 4.251 \text{ mm} = 4.278 \text{ mm}$

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

Ähnlich ließe sich feststellen, daß bei gleichem Geschlecht und gleichem Alter die Unterkieferasthöhe im Vergleich zu Werten von *Neomys anomalus* aus Südwestdeutschland die folgenden prozentualen Abweichungen gegenüber anderen *Neomys*-Populationen zeige:

2.28 % niedriger bei *Neomys anomalus* aus Oberbayern.
19.34 % höher bei *Neomys fodiens* aus Nordrhein-Westfalen und Holland.
16.11 % höher bei *Neomys fodiens* aus Hessen.
16.83 % höher bei *Neomys fodiens* aus Baden-Württemberg.
10.21 % höher bei *Neomys fodiens* aus Oberbayern.

Die Mittelwerte südwestdeutscher *Neomys anomalus,* die wir mit den bereits bekannten Konstanten alle berechnen können, sind also mit folgenden neuen Konstanten zu multiplizieren, damit man die Mittelwerte der anderen Populationen findet:

$c_1 = (1-2.28/100) = 0.9772$ für *N. anomalus* aus Oberbayern.
$c_2 = 1.1934$ für *N. fodiens* aus Nordrhein-Westfalen und Holland
$c_3 = 1.1611$ für *N. fodiens* aus Hessen.
$c_4 = 1.1683$ für *N. fodiens* aus Baden-Württemberg.
$c_5 = 1.1021$ für *N.* fodiens aus Oberbayern.

Die Werte m, a_1, a_2, b, c_1, c_2, c_3, c_4, c_5 ermöglichen also die annähernde Berechnung der Mittelwerte für 3 Altersklassen, 2 Geschlechter und *N. anomalus* von 2 Fundorten, sowie *N. fodiens* von 4 Fundorten. Das sind 36 Mittelwerte.

b. praktische Berechnung

Um die oben erwähnten Zahlenwerte zu bestimmen, wurde BÜHLERS Material zunächst nach dem Zahnabnutzungsgrad in die Altersklassen „schwach" (—), „mittelstark" (±) und „stark" (+) (BÜHLER 1964) zerlegt. Des weiteren wurde nach ♂♂ und ♀♀ untergliedert. Drittens wurden die Arten, wie erwähnt, in 6 Fundortgruppen geteilt. Einzelne Tiere von anderen Fundplätzen, ein als subadult gekennzeichnetes Individuum und *Neomys*-Mandibeln, bei denen die Geschlechtsangabe fehlte, wurden vor dieser Berechnung ausgeschlossen. Die zahlenmäßige Verteilung auf die 36 Gruppen zeigt die Tabelle 3.

Tabelle 3

Altersklasse	Geschlecht	*milleri*			*fodiens*		
		Baden-Württemberg	Oberbayern	Nordrh.-Westfalen	Hessen	Baden-Württemberg	Oberbayern
„—"	♀♀	1	—	—	—	2	—
	♂♂	2	—	1	1	—	2
„±"	♀♀	5	7	3	8	1	—
	♂♂	6	8	1	12	1	1
„+"	♀♀	1	1	—	3	—	—
	♂♂	—	—	1	7	2	—

Der Logarithmus jedes einzelnen Meßwertes der Unterkieferasthöhe y kann als

$$\log y_g = \log m + \log a_i + \log b_j + \log c_k + \log d_g$$

geschrieben werden. Dabei ist $\log d_g$ die Abweichung des Logarithmus des einzelnen Meßwertes vom log des mit der Varianzanalyse zu schätzenden Mittelwertes $m \cdot a_i \cdot b_j \cdot c_k$. Dabei gelte

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

$i = 0, a_i = 1$ bei der Zahnabnutzungsgruppe „—"
$i = 1, a_i = a_1$ bei der Zahnabnutzungsgruppe „±"
$i = 2, a_i = a_2$ bei der Zahnabnutzungsgruppe „+"
$j = 0, b_j = 1$ bei ♀♀
$j = 1, b_j = b$ bei ♂♂
$k = 0, c_k = 1$ bei *N. anomalus* vom Fundort Südwestdeutschland,
$k = 1, c_k = c_1$ bei *N. anomalus* vom Fundort Bayern
$k = 2, c_k = c_2$ bei *N. fodiens* vom Fundort Nordrhein-Westfalen
$k = 3, c_k = c_3$ bei *N. fodiens* aus Hessen und Unterfranken
$k = 4, c_k = c_4$ bei *N. fodiens* aus Baden-Württemberg
$k = 5, c_k = c_5$ bei *N. fodiens* aus Oberbayern.

Man fordert jetzt, daß

$$\sum_{g=1}^{N} (\log d_g)^2 = \text{Minimum} \tag{4}$$

oder

$$\sum_{g=1}^{N} (\log y_g - \log m - \log a_i - \log b_j - \log c_k)^2 = \text{Minimum} \tag{5}$$

Dieses Minimum wird durch partielle Differentiation nach log m, log a_1, log a_2, log b, log c_1, log c_2, log c_3, log c_4 und log c_5 gefunden. Die entstehenden 9 Gleichungen mit 9 Unbekannten werden mittels des Gaußschen Algolrithmusses (oder des CHOLEZKY-Verfahrens) aufgelöst. Das Ergebnis zeigt Tabelle 4.

c. Ergebnisse

Für die Unterkieferlänge, die Unterkieferasthöhe, die untere Zahnreihenlänge und das Maß x_6 von BÜHLER (1964) wurden die Mittelwerte nach diesem Verfahren berechnet (Tabelle 5). Von den untersuchten Gruppen haben bayerische *Neomys fodiens* die geringsten Unterkieferasthöhen ihrer Art. Die Werte liegen noch unter der von PIEPER für die Umgebung Fuldas veröffentlichten Unterkieferasthöhe. Bei *Neomys anomalus* haben südwestdeutsche Tiere die größte Unterkieferasthöhe; die Werte liegen annähernd im Bereich des von PIEPER für das Neusiedler-See-Gebiet publizierten Mittelwertes. Da die von PIEPER veröffentlichten Werte in den Bereich der Stichprobe BÜHLERS fallen, ist zu erwarten, daß *Neomys*-Unterkiefer aus Fulda und aus dem Neusiedler-See-Gebiet in den meisten Fällen richtig bestimmt wurden.

Tabelle 4

	$a_1 \times 100 - 100$	$a_2 \times 100 - 100$	$b \times 100 - 100$	$c_1 \times 100 - 100$	$c_2 \times 100 - 100$	$c_3 \times 100 - 100$	$c_4 \times 100 - 100$	$c_5 \times 100 - 100$
Mandibellänge	**+0.64**	**+1.07**	**+0.04**	**−0.24**	**+8.04**	**+8.57**	**+10.98**	**+6.13**
Unterkieferasthöhe	−0.14	+0.63	+0.84	−2.28	+19.34	+16.11	+16.83	+10.21
Untere Zahnreihenlänge	*+0.21*	*−0.38*	*−0.20*	*+0.45*	*+8.37*	*+9.50*	*+10.96*	*+7.78*
Kleinste Unterkieferasthöhe = x_6	−1.84	−0.75	+1.41	−2.75	+15.08	+12.45	+12.69	+8.30

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

Tabelle 5

Zahnabnutzungsgrad	Geschlecht	*Neomys anomalus* Baden-Württemberg	*Neomys anomalus* Oberbayern	*Neomys fodiens* Nordrhein-Westfalen, Holland	*Neomys fodiens* Hessen	*Neomys fodiens* Baden-Württemberg	*Neomys fodiens* Oberbayern
—	♀♀	**10.429615**	**10.404978**	**11.268459**	**11.323644**	**11.574305**	**11.068645**
		4.215711	4.119499	5.031077	4.894988	4.925118	4.646080
		6.129841	*6.157431*	*6.642946*	*6.711938*	*6.801512*	*6.606478*
		2.470118	2.402306	2.842731	2.777650	2.783648	2.675189
		— 0.942124	**— 1.089013**	**+1.749110**	**+1.534612**	**+1.610843**	**+0.854249**
	♂♂	**10.434200**	**10.409552**	**11.273412**	**11.328622**	**11.579393**	**11.073510**
		4.251163	4.154142	5.073386	4.936153	4.966536	4.685151
		6.117353	*6.144887*	*6.629413*	*6.698264*	*6.787706*	*6.593019*
		2.505049	2.436278	2.882932	2.816930	2.823012	2.713020
		— 0.889958	**— 1.039080**	**+1.815692**	**+1.597826**	**+1.674093**	**+0.912772**
±	♀♀	**10.496676**	**10.471881**	**11.340913**	**11.396454**	**11.648726**	**11.139814**
		4.209682	4.113608	5.023882	4.887988	4.918075	4.639436
		6.142548	*6.170195*	*6.656717*	*6.725852*	*6.815662*	*6.620173*
		2.424706	2.358141	2.790469	2.726584	2.732472	2.626007
		— 0.989413	**— 1.135629**	**+1.696376**	**+1.482423**	**+1.557447**	**+0.804010**
	♂♂	**10.501290**	**10.476484**	**11.345899**	**11.401464**	**11.653846**	**11.144711**
		4.245083	4.148202	5.066131	4.929094	4.959434	4.678451
		6.130035	*6.157625*	*6.643156*	*6.712150*	*6.801777*	*6.606686*
		2.458995	2.391488	2.829930	2.765142	2.771113	2.663142
		— 0.937479	**— 1.085926**	**+1.762692**	**+1.545375**	**+1.620432**	**+0.862280**
+	♀♀	**10.540696**	**10.515797**	**11.388474**	**11.444247**	**11.697577**	**11.186532**
		4.242190	4.145374	5.062678	4.925734	4.956053	4.675262
		6.106624	*6.134110*	*6.617786*	*6.686517*	*6.775801*	*6.581456*
		2.451496	2.384196	2.821301	2.756710	2.762663	2.655022
		— 1.049431	**— 1.197906**	**+1.640680**	**+1.422662**	**+1.495768**	**+0.742092**
	♂♂	**10.545330**	**10.520419**	**11.393480**	**11.449278**	**11.702719**	**11.191449**
		4.277865	4.180235	5.105252	4.967157	4.997731	4.714579
		6.094184	*6.121613*	*6.604304*	*6.672895*	*6.761997*	*6.568048*
		2.486164	2.417912	2.861198	2.795694	2.801730	2.692567
		— 0.996608	**— 1.147329**	**+1.708037**	**+1.486635**	**+1.559781**	**+0.801338**

Fett ohne Vorzeichen = Mandibellänge
Normal = Unterkieferasthöhe
Kursiv = Untere Zahnreihenlänge
Klein = Kleinste Unterkieferasthöhe x $_6$
Fett mit Vorzeichen = Trennwert nach Formel (6) berechnet

Wie werden nun aber die Trennwerte oder Komplexmerkmale durch die Unterschiede der Mittelwerte bei verschiedenen Fangplätzen, unterschiedlichem Alter und Geschlecht beeinflußt. Zur Beantwortung der Frage entnehmen wir die Mittelwerte für die Unterkieferlänge, die Unterkieferasthöhe und die untere Zahnreihenlänge für jede der 36 Gruppen der Tabelle 5 und setzen sie in die Trennformel

(6) Trennwert = — Mandibellänge in mm + 2.58 · Unterkieferasthöhe in mm
+ 2.78 · untere Zahnreihenlänge in mm — 18.43

ein. Der Scheidewert 18.43 wird vorteilhafterweise sofort subtrahiert, da dann bereits das Vorzeichen erkennen läßt, ob der mittlere Trennwert auf *Neomys fodiens* oder *Neomys anomalus* hindeutet. Wie Tabelle 5 zeigt, ist das Vorzeichen in allen Fällen richtig. Bayerische *Neomys anomalus* ♀♀ mit dem Zahnabnutzungsgrad „+" werden jedoch wesentlich besser bestimmt als südwestdeutsche *Neomys anomalus* ♂♂ mit dem

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

Zahnabnutzungsgrad „—". Auch junge *Neomys fodiens* ♂♂ aus Nordrhein-Westfalen werden besser von *Neomys anomalus* unterschieden als alte ♀♀ aus Bayern.

Uns interessiert aber nicht die Frage, welchen Mittelwert der Trennwerte alte bayerische *fodiens* ♀♀ und junge südwestdeutsche *N. anomalus* ♂♂ haben, sondern wir möchten auch wissen, wie die Trennwerte der einzelnen Individuen von diesen Mittelwerten abweichen und wieviel % der Individuen in diesen ungünstigsten Fällen falsch bestimmt werden. Da das Material nur 2 südwestdeutsche *anomalus* ♂♂ mit dem Zahnabnutzungsgrad „—" und keine alten bayerischen *N. fodiens* ♀♀ mit dem Zahnabnutzungsgrad „+" enthält, sind wir abermals auf besondere statistische Hilfsmittel angewiesen.

Der Trennwert jedes Individuums läßt sich in zwei Teile aufspalten:

1. den mittleren Trennwert bei einem bestimmten Alter i, einem bestimmten Geschlecht j und einem bestimmten Fangplatz k.
   Dieser Mittelwert sei M_{ijk} genannt;
2. die Differenz zwischen M_{ijk} und dem Trennwert eines bestimmten Individuums. Diese Differenz sei beim g-ten Tier $\angle$ g

$$(7)\ \text{Trennwert}_g = M_{ijk} + \angle_g$$

Für die individuellen Trennwerte alter bayerischer *fodiens* ♀♀ wurde $M_{2,0,5}$ = 0.742092 geschätzt, aber die individuellen Abweichungen $\angle_g$ fehlen. Diese $\angle_g$ dürften aber ähnlich wie bei anderen Gruppen z. B. wie bei alten ♀♀ aus Hessen sein. Wenn wir von jedem individuellen Trennwert den zugehörigen mittleren Trennwert abziehen, erhalten wir 77 $\angle_g$. Addiert man zu diesen $\angle_g$ den geschätzten Mittelwert alter bayerischer *Neomys fodiens* ♀♀, so bekommt man 77 Schätzungen für Einzeltrennwerte alter bayerischer *Neomys fodiens* ♀♀. Für diese errechneten Trennwerte kann man eine Häufigkeitsverteilung zeichnen. Die unbekannte wirkliche Häufigkeitsverteilung wird der so konstruierten Verteilung natürlich nicht exakt entsprechen, sie wird ihr aber ähnlich sein. Entsprechend verfahren wir anschließend bei den südwestdeutschen *Neomys anomalus* ♂♂.

Da im Gewöllmaterial das Geschlecht unbekannt bleibt, können wir das Geschlecht nur wie eine Zufallsvariable behandeln. Deshalb zeichnen wir die Häufigkeitsverteilung der Trennwerte, die für alte bayerische *Neomys fodiens* ♂♂ und alte bayerische *Neomys fodiens* ♀♀ errechnet wurden, gemeinsam. Um artliche Unterschiede in der Streuung der Trennwerte oder der Komplexmerkmale nicht zu vernachlässigen, verzichten wir bei *Neomys fodiens* auf die $\angle_g$ von *Neomys anomalus* und bei *Neomys anomalus* auf diejenigen von *Neomys fodiens*.

Die mit der Unschärfemethode (Rempe 1965, Hellmuth und Rempe 1968) gezeichneten Häufigkeitsverteilungen zeigen, daß alle jungen südwestdeutschen *Neomys anomalus* richtig bestimmt werden. Dagegen ist bei alten bayerischen *Neomys fodiens* in 2.7 % der Fälle mit Fehlbestimmungen zu rechnen. Dieser Prozentsatz wird jedoch durch die Ausgleichung der Kurve etwas höher als in Wirklichkeit. Weiterhin kann bei nur 3 bayerischen *Neomys fodiens* dieses ungünstigste Ergebnis zufallsbedingt schlechter als in Wirklichkeit sein. Ferner findet man in Gewöllen alte *Neomys fodiens* nur in einem geringen Prozentsatz (vgl. auch die Altersverteilung des Fallenmaterials). Schließlich wird man auf Grund eines einzelnen Trennwertes von 18.35, der also nur wenig unter 18.43 liegt, nicht auf das Vorkommen von *Neomys anomalus* schließen. Selbst wenn man 3 % der Wasserspitzmäuse falsch bestimmen würde, wäre für die Praxis eine Bestimmung, die in 97 % der Fälle richtig ist, ausreichend. Wir können also festhalten, daß die von Bühler entwickelte Formel auch in den ungünstigsten Fällen bei mitteleuropäischen *Neomys-fodiens*-Populationen zu keinem bedenklichen Anteil von Fehlbestimmungen führt.

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

ANHANG II

Gibt es eine brauchbare fundort-invariable Trennformel?

Wenden wir uns schließlich noch einer Frage zu, die außerhalb des Zieles der Arbeit Bühlers von 1964 liegt, die aber im Zusammenhang mit den Bemerkungen Piepers steht: Kann ohne eine Erhöhung der Zahl der Meßstrecken eine Formel aufgestellt werden, die weitgehend unabhängig von Unterschieden im Alter und in der geographischen Herkunft ist, und wie können überhaupt alters- und fundort-invariante Trennformeln erzielt werden.

Mit der kanonischen Diskriminanzanalyse von Rao (1952)[1] soll zunächst eine Formel ermittelt werden, die gleichzeitig eine möglichst gute Trennung der beiden Geschlechter sowie der einzelnen Alters- und Fundortgruppen ermöglicht. Dabei werden die 4 Variablen in ebenso viele kanonische Variable umgerechnet, die in absteigender Reihenfolge die Trennung der Gruppen gestatten: Die erste, die ersten beiden oder die ersten drei kanonischen Variablen reichen meist zu einer innerartlichen Trennung aus, während die verbleibenden kanonischen Variablen kaum noch eine Unterscheidung der zu trennenden innerartlichen Gruppen ermöglichen. D. h. die innerartlichen Unterschiede sind nur noch in einigen der ersten kanonischen Variablen enthalten. Die restlichen kanonischen Variablen können also in unserem Beispiel nicht mehr zur Unterscheidung der subspezifischen Gruppen benutzt werden, da bei ihnen die Mittelwerte aller Subspezies annähernd gleich sind. Diese restlichen kanonischen Variablen lassen sich aber in günstigen Fällen noch zur Unterscheidung von 2 Arten benutzen. Gelingt eine Artbestimmung mit diesen letzten kanonischen Variablen, so ist die Sicherheit der Bestimmung bei allen untersuchten Unterarten gleich hoch; die Formel ist unabhängig von subspezifischen Unterschieden (Rempe 1968).

In unserem speziellen Beispiel sollen die ersten kanonischen Variablen eine möglichst gute Zerlegung in die verschiedenen Populationen, die Geschlechter und die drei Altersgruppen innerhalb der Arten ermöglichen, da ja die anderen kanonischen Variablen dann weitgehend von derartigen innerartlichen Unterschieden befreit sind.

Aus der Tabelle 5 können wir die Mittelwerte für die 4 berücksichtigten Maße für die 12 Gruppen von *Neomys anomalus* und die 24 Gruppen von *N. fodiens* entnehmen.

Aus den Logarithmen der Mittelwerte von Untergruppen, die sich nur im Alter unterscheiden (12mal je 3 Gruppen) können wir je eine Matrix der Summen der Abweichungsprodukte zwischen den Altersgruppen berechnen. Da alle diese Matrizen gleich sind, genügt einmalige Berechnung. So findet man $\mathfrak{A}_A$.

Aus den Logarithmen je zweier Mittelwerte (es gibt 18 Paare), die sich nur im Geschlecht unterscheiden, kann man jeweils eine Matrix $\mathfrak{A}_G$ errechnen. Da auch hier das Ergebnis bei allen 18 Paaren gleich sein muß, genügt einmalige Berechnung.

Aus den Logarithmen zweier Mittelwerte von *Neomys anomalus*, die sich nur im Fundort unterscheiden (ein beliebiges Paar aus den 6 Paaren mit gleichem Geschlecht und Fundort) bestimmt man $\mathfrak{A}_1$, die Matrix der Abweichungsprodukte zwischen den Fundortklassen von *N. anomalus*. Schließlich dienen vier Logarithmen von vier Mittelwerten von *Neomys fodiens*, die sich nur in der Herkunft unterscheiden zur Berechnung von $\mathfrak{A}_2$, der Matrix der Abweichungsprodukte zwischen den Fundortklassen von *N. fodiens*. Die Matrix der Abweichungsprodukte zwischen den innerartlichen Untergruppen und innerhalb der Arten ist dann

[1] In der Säugetierkunde ist das Verfahren schon wiederholt zur Lösung taxonomischer Fragen benutzt worden (z. B. Ashton & al. 1957, Jolicoeur 1959, Seal 1964, Amtmann 1966). Neuerdings wird das gleiche Verfahren häufig als Manova bezeichnet (vgl. auch Schneider 1967).

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

$$\mathfrak{A} = \mathfrak{A}_A + \mathfrak{A}_G + \mathfrak{A}_1 + \mathfrak{A}_2$$

Die Matrix $\mathfrak{B}$ der Abweichungsprodukte innerhalb der Arten, Fundortgruppen, Altersklassen und Geschlechter wird aus den Abweichungen der Logarithmen der mit der geometrischen Varianzanalyse berechneten zugehörigen Mittelwerte bestimmt.

Mit $\mathfrak{A}$ der Matrix „zwischen", und $\mathfrak{B}$ der Matrix „innerhalb", führen wir die kanonische Analyse durch. Wir lösen zunächst die allgemeine Eigenwertaufgabe

$$\mathfrak{C}' \mathfrak{A} = \varrho \mathfrak{C}' \mathfrak{B}$$

So finden wir eine Transformationsmatrix $\mathfrak{C}$, in der spaltenweise die mit einem konstanten Faktor multiplizierten) Koeffizienten der kanonischen Gleichungen stehen.

Wir wollen versuchen, nur mit den letzten 3 kanonischen Variablen zu trennen. Entsprechend Formel (2) und (3) von Rempe 1965 berechneten wir $\mathfrak{J} = \mathfrak{H}_{ik}$ und $\mathfrak{d} = \mathfrak{w}_{ik}$ ($i = 1$, $k = 2$). Dazu benutzten wir auch Tiere von anderen Fundorten und ohne Geschlechtsangabe (also das gesamte Material Bühlers ohne 1 subadultes Tier). In der Matrix $\mathfrak{C}$ strichen wir die erste Spalte (mit den Koeffizienten der 1. kanonischen Gleichung); so erhielten wir $\mathfrak{C}^*$. Die Mittelwertdifferenzen der drei verbleibenden kanonischen Variablen sind

$$\mathfrak{g}^* = \mathfrak{C}^{*\prime} \mathfrak{d}$$

Die Covarianzmatrix der kanonischen Variablen ist

$$\mathfrak{C}^{*\prime} \mathfrak{J} \mathfrak{C}^* = \mathfrak{P}^*$$

Über $\mathfrak{c}^* = \mathfrak{P}^{*-1} \mathfrak{g}^*$

fanden wir die Gewichte für die 3 kanonischen Variablen in den Trennformeln. Die Rücktransformation erfolgte über

$$\mathfrak{c} = \mathfrak{C}^* \mathfrak{c}^*$$

Die weiteren Rechnungen wurden (mit $P = 3$, nicht $P = 4$ und $c_{12} = c$) entsprechend Formel (6) bis (9) von Rempe (1965) durchgeführt.

Der verallgemeinerte Abstand erreichte nur den Wert 3.94057. Nach einer Rückwärtslimination stieg der verallgemeinerte Abstand nach dem Ausschluß von x_6 auf 3.94845. Die hierzu gehörige Trennformel lautet

$$\begin{aligned} \text{Trennwert} = &+ 3.80944 \cdot \log (\text{Unterkieferasthöhe}) \\ &- 42.6351 \cdot \log (\text{Mandibellänge}) \\ &+ 139.921 \cdot \log (\text{untere Zahnreihenlänge}) \end{aligned}$$

Auch nach dem Ausschluß der Mandibellänge sinkt der verallgemeinerte Abstand nur auf 3.84765.

Diese Formel ist noch nicht unabhängig von innerartlichen Gruppenunterschieden, da auch der zweite allgemeine Eigenwert relativ hoch ist. Ihre Trennfähigkeit ist unbefriedigend, da der Proportionsunterschied der beiden Maße Unterkieferasthöhe und untere Zahnreihenlänge alleine keine Trennung gestattet. Erst der Einbezug von Größenunterschieden bei der von Bühler berechneten Formel gestattet eine befriedigende Bestimmung von *Neomys*-Mandibeln.

Zusammenfassung

Von Bühler (1964) wurde eine Trennformel zum Bestimmen von mitteleuropäischen *Neomys*-Mandibeln entwickelt. Pieper (1966) bezweifelte die Verläßlichkeit dieser Formel und führte vage Hinweise auf ein Versagen in einigen Teilen Mitteleuropas an. Eine Überprüfung zeigte, daß ein geographisches Variieren der Trennwerte (Komplexmerkmale) zumindest nicht ohne Erhöhung der Zahl der erforderlichen Meßstrecken zu erreichen ist (Anhang II). Mit Hilfe der geometrischen Varianzanalyse wurde gezeigt, daß Unterschiede im Fundplatz, im Alter und im Geschlecht sich zwar auf den Betrag der Trennwerte auswirken, daß aber trotzdem an allen

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

mitteleuropäischen Fundplätzen mit mindestens etwa 99 % richtigen Bestimmungen zu rechnen ist. Zur Vereinfachung der Bestimmungen wird eine Trenntabelle (Hellmuth und Rempe 1968) veröffentlicht (Tab. 2).

Summary

Bühler (1964) developped a function for the discrimination of mandibles of Central-European *Neomys*. Pieper (1966) doubted the exactness of determinations by this function and alleyed vague indications for its failure in some Central-European parts. A new check showed that it is not possible to eliminate the geographic variation of the values of the discriminant function, at least without an increase of the number of required measurements. (Appendix II). By means of geometric ANOVA was demonstrated that on all Central-European localities at least 99 % of correct determinations are to be expected though differences in locality, age and sex effect the value of discriminant functions of the specimens. To facilitate the determination of *Neomys* a discriminant table (Helmuth and Rempe 1968) is published (Tab. 1).

Anmerkung

Herrn Prof. Dr. K. H. Weise und Herrn Prof. Dr. B. Schlender sei für die Möglichkeit gedankt, die für diese Untersuchung erforderlichen zusätzlichen Rechnungen an der elektronischen Rechenanlage EL X1 des Rechenzentrums des Mathematischen Seminars der Universität Kiel durchführen zu können.

Literatur

Amtmann, E. (1965): Biometrische Untersuchungen zur introgressiven Hybridisation der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus*, Linné, 1758) und der Gelbhalsmaus (*Apodemus tauricus*, Pallas 1811). – Zeitschrift für zool. Syst. Evolutionsforschung **3**, 103–156.

Amtmann, E. (1966): Zur Systematik afrikanischer Streifenhörnchen der Gattung *Funisciurus* . . . Bonner Zool. Beiträge **17**, 1–44.

Amtmann, E., und R. (1965): Über den Sexualdimorphismus bei den Waldmausarten . . . Mitt. Zool. Museum Berlin **41**, 341–350.

Ashton, E. H., Healy, M. J. R., and Lipton, S. (1957): The descriptive use of discriminant functions in physical anthropology. Proc. Roy. Soc. B **146**, 552–572.

Bühler, P. (1964): Zur Gattungs- und Artbestimmung von *Neomys*-Schädeln . . . Z. Säugetierkunde **29**, 65–93.

Burnaby, T. P. (1966): Growth-invariant discriminant functions and generalized distances. Biometries **22**, 96 ff.

Campbell, B. (1963): Quantitative taxonomy and human evolution. in Washburn, S. L.: Classification and human evolution. Chicago.

Falk, S., und Langemeyer, P. (1960): Das Jacobische Rotationsverfahren für real-symmetrische Matrizenpaare, I, II, Elektronische Datenverarbeitung 1960, 30—43.

Groves, C. (1963): Results of a Multivariate Analysis on the Skulls of Asiatic Wild Asses; with a Note on the Status of *Microhippus hemionus blanfordi* Pocock. Ann. Mag. Nat. Hist. London **13**, VI 329–336.

Hellmuth, H., und Rempe, U. (1968): Über den Geschlechtsdimorphismus des Epistropheus. – Z. Morphol., Anthropol. **59**, 300–321.

Jolicoeur, P. (1959): Multivariate Geographical Variation in the Wolf *Canis lupus* L. Evolution **13**, 283–299.

Linder, A. (1960): Statistische Methoden. Birkhäuser Verlag Basel.

Pieper, H. (1966): Über die Artbestimmung von *Neomys*-Mandibeln mit Hilfe der Fischerschen Diskriminanz-Analyse. – Z. Säugetierkunde **31**, 402—403.

Rao, C. R. (1952): Advanced Statistical Methods in Biometric Research. New York and London.

Rempe, U. (1965): Lassen sich bei Säugetieren Introgressionen mit multivariaten Verfahren nachweisen? Z. f. zoolog. Systematik und Evolutionsforschung **3**, 388–412.

— (1966): Wie kann man die Variabilität bei Bastardpopulationen und unvermischten Gruppen untersuchen? 13. Biometrisches Kolloquium der Deutschen Region der Internationalen Biometrischen Gesellschaft vom 31. 3. bis 2. 4. 1966 in Mainz, 26–27.

— (1968): Morphometrische Untersuchungen an Iltisschädeln zur Klärung der Verwandtschaft von Steppeniltis, Waldiltis und Frettchen. Diss. Math.-Naturw. Fak. Kiel.

Schneider, B. (1967): Einführung in die multivariate Analyse. – Biometrische Zeitschrift **9**, 269–284.

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

Seal, H. (1964): Multivariate Statistical Analysis for Biologists. London (enthält eine kanonische Analyse für *Tamandua*).
Weber, E. (1961): Grundriß der biologischen Statistik. 4. Aufl., Jena.
Zurmühl, R. (1961): Matrizen, Berlin, Göttingen, Heidelberg.

Anschrift der Verfasser: Udo Rempe, Institut für Haustierkunde, Kiel, Neue Universität, und Paul Bühler, Zoologisches Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule, Stuttgart-Hohenheim

Die Alveolenmuster der Oberkieferzahnreihe der Waldmaus, Hausratte und Hausmaus aus Populationen der großen Tyrrhenischen Inseln

Von H. Kahmann[1, 2]

Eingang des Ms. 5. 4. 1968

Die Alveolen der Backenzähne dieser Nagetiere hat zuerst Mohr (1938) abgebildet. Später haben Gatineau (1956) und Herold (1955—1963) Molarenbewurzelung und -alveolen untersucht. Die ergebnisreichsten Veröffentlichungen sind jene von Herold (1955/1956, 1956/1957, 1960, 1963). Auch diese Darstellung hat Herold im Manuskript vorgelegen (12. 10. 1958). Sie enthält eine vergleichende Untersuchung der Verhältnisse an *Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758, *Rattus rattus* Linnaeus, 1758 und *Mus musculus* Linnaeus, 1758 von den Inseln Korsika und Sardinien und vergleichsweise auch von Sizilien, der Halbinsel Istrien und aus Bayern. Die Vorlagen von der Insel Korsika waren anzahlreich, weil der Inhalt von Gewöllen zur Verfügung stand (Kahmann und Brotzler, 1956).

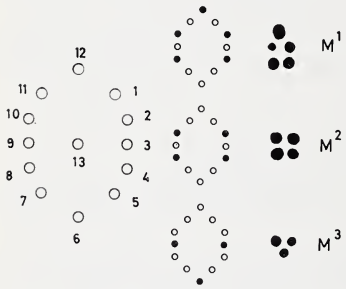

Abb. 1. Ordnungsschema für die Alveolen der 3 oberen Backenzähne M^1 = 2;4;8;10;12 — M^2 = 2;4;8; 10 — M^3 = 3;6;9 als Beispiel für die AN bei der Waldmaus

Es wurden die Alveolenmuster der rechten Oberkieferzahnreihe zugrunde gelegt. Die für jeden Zahn (M^1—M^3) häufigste Gruppierung wurde als Alveolennorm (AN) bezeichnet. Für Symmetrievergleiche wurden bei der Waldmaus und der Hausmaus Stichproben betrachtet. Die Verhältnisse bei der Hausratte wurden, da an weniger Gewölleschädeln leichter zugänglich, von vorn herein an beiden Oberkieferhälften untersucht.

Um die Lage der Alveolen einigermaßen deutlich zum Ausdruck zu bringen, sind sie nach Art eines in die Länge gestreckten Zifferblattes im Uhrzeigersinn mit den Stundenzahlen bezeichnet worden (Abbildung 1). Die Alveolen 1 mit 5 liegen lingual, 7 mit 11 buccal im Kieferknochen. Eine etwa innerhalb des Stundenkreises gelegene Alveole zählt als 13.

[1] Dem Andenken an Erna Mohr gewidmet.

[2] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft und des Bayerischen Staatsministeriums für Unterricht und Kultus.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1967

Band/Volume: 34

Autor(en)/Author(s): Rempe Udo, Bühler Paul

Artikel/Article: Zum Einfluß der geographischen und altersbedingten Variabilität bei der Bestimmung von Neomys-Mandibeln mit Hilfe der Diskriminanzanalyse 148-164